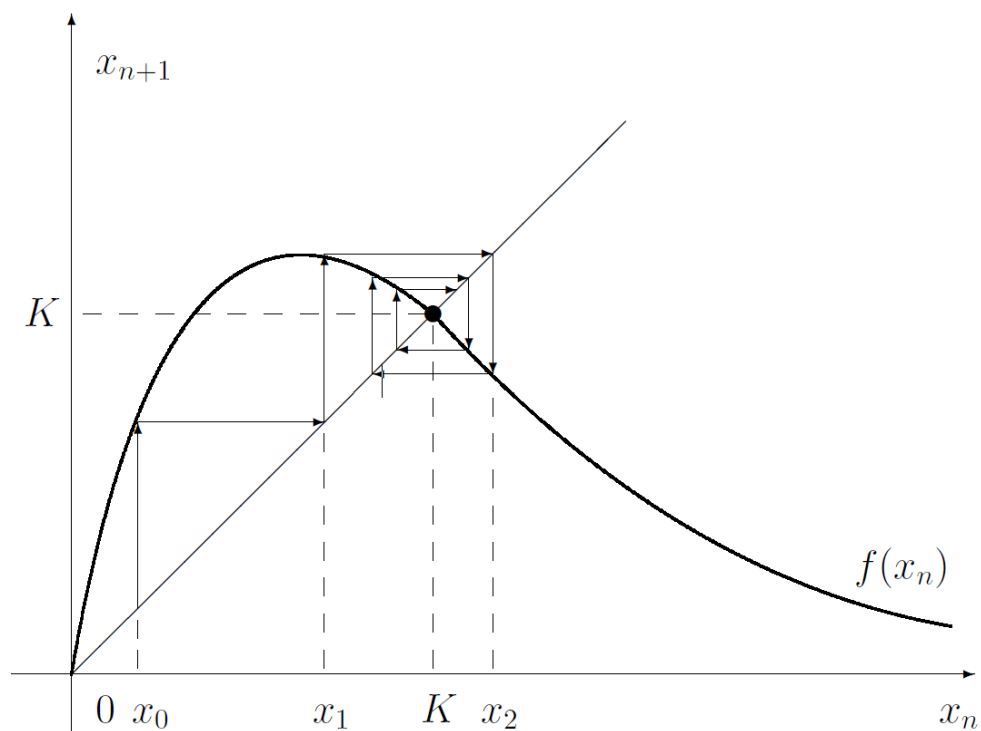


Владимирский государственный университет

РАЗНОСТНЫЕ УРАВНЕНИЯ КАК МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Учебное пособие



Владимир 2022

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Владимирский государственный университет
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых»

РАЗНОСТНЫЕ УРАВНЕНИЯ КАК МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Учебное пособие

Электронное издание



Владимир 2022

ISBN 978-5-9984-1464-0

© Родина Л. И., 2022

УДК 517.929
ББК 22.193

Автор-составитель: Л. И. Родина

Рецензенты:

Доктор физико-математических наук, профессор
зав. кафедрой физики и прикладной математики
Владимирского государственного университета
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых
С. М. Аракелян

Доктор физико-математических наук, доцент
профессор кафедры математической кибернетики
Московского авиационного института
(национальный исследовательский университет)
А. С. Бортаковский

Разностные уравнения как модели биологических процессов [Электронный ресурс] : учеб. пособие / авт.-сост. Л. И. Родина ; Владимир. гос. ун-т им. А. Г. и Н. Г. Столетовых. – Владимир : Изд-во ВлГУ, 2022. – 82 с. – ISBN 978-5-9984-1464-0. – Электрон. дан. (920 Кб). – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). – Систем. требования: Intel от 1,3 ГГц ; Windows XP/7/8/10 ; Adobe Reader ; дисковод CD-ROM. – Загл. с титул. экрана.

Содержит теоретический материал, необходимый для изучения спецкурсов «Математическое моделирование» и «Математические методы в биологии». Разобраны типичные примеры, представлено достаточное количество задач для аудиторной и домашней работы, к большинству из них даны ответы.

Предназначено для студентов бакалавриата и магистратуры, обучающихся по образовательным программам высшего образования укрупненных групп направлений подготовки 01.00.00 – Математика и механика, 02.00.00 – Компьютерные и информационные науки.

Рекомендовано для формирования профессиональных компетенций в соответствии с ФГОС ВО.

Ил. 6. Библиогр.: 23 назв.

ISBN 978-5-9984-1464-0

© Родина Л. И., 2022

ПРЕДИСЛОВИЕ

В учебном пособии рассмотрены наиболее известные модели динамики популяции, заданные автономными разностными уравнениями. Исследуются притягивающие и отталкивающие циклы, а также вопросы сосуществования циклов разной длины. Приведен материал по линейным системам разностных уравнений, рассматриваются матричные модели динамики популяции Лесли и Лефковича, а также проблема оптимальной добычи возобновляемого ресурса для популяций, заданных системами разностных уравнений.

В издании использован материал учебных пособий [2; 12; 13] и статей [5; 7; 11; 16; 23], а также приведены новые задачи, решение которых описано подробно и доступно для студентов. Многие из них сопровождаются иллюстрациями, которые помогают читателям освоить основные математические закономерности поведения различных биологических популяций.

Материал изложен в доступной форме, понятной читателю, знакомому с математикой на уровне обычного вузовского курса.

1. ПРОСТЕЙШИЕ РАЗНОСТНЫЕ УРАВНЕНИЯ КАК МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Считается, что все модели роста популяций условно можно разделить на дискретные (дискретная логистическая модель, модель Мальтуса, Костицына, Скллама, Морана–Риккера) и непрерывные (модель Мальтуса, Ферхюльста, Гомпертца, Базыкина, Лотки–Вольтерры и многие другие (см. [9], [12, с. 37-44]), заданные системой дифференциальных уравнений

$$\dot{x} = f(t, x), \quad t \geq 0, \quad x \in \mathbb{R}^n.$$

Также существуют модели с непрерывно-дискретным поведением траекторий, которые описываются дифференциальными уравнениями с импульсными воздействиями. Примеры таких моделей приведены в работах [3, с. 183-229], [9, с. 68-76], [10], [19]. В данном пособии будем рассматривать дискретные модели однородных популяций (содержащих особей одного вида) и структурированных популяций, то есть популяций, состоящих из нескольких видов или разделенных на возрастные группы.

Наиболее известные модели однородных популяций.

Рассмотрим простейшие дискретные модели изменения численности однородных популяций [12, с. 45]. Предположим, что размер популяции x_n в момент времени n зависит от численности популяции в некоторые предшествующие моменты времени, тогда для описания динамики численности популяции можно применить аппарат разностных уравнений. Если при этом внешние и внутренние факторы, определяющие развитие популяции, не меняются с течением времени, то размер популяции в момент n определяется разностным уравнением:

$$x_n = F(x_{n-1}, x_{n-2}, \dots, x_{n-k}), \quad n = 0, 1, \dots \quad (1.1)$$

Здесь функция F зависит от численности популяции в k предшествующие моменты времени.

Разностное уравнение выглядит особенно просто в случае, когда размер каждого следующего поколения в популяции x_{n+1} зависит только от размера предыдущего поколения x_n . Это справедливо для некоторых

видов насекомых, рыб, зоопланктона, однолетних растений. Про эти виды можно сказать, что поколения в них не перекрываются во времени и уравнение (1.1) может быть записано в виде

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad n = 0, 1, \dots, \quad (1.2)$$

где функция f отображает отрезок $[a, b] \subset [0, \infty)$ или интервал $[0, \infty)$ в себя. Предполагаем, что функция f неотрицательная и непрерывно дифференцируемая (или кусочно дифференцируемая). В зависимости от поведения данной функции в системе могут возникать различные динамические режимы: монотонное или колебательное приближение к равновесию, циклы различной длины и квазистохастическое поведение — хаос.

Обозначим через x_0 начальный размер популяции, то есть количество ее особей в момент времени $n = 0$. *Решением уравнения (1.2)* называется любая последовательность $\{x_n\}_{n=0}^{\infty}$, удовлетворяющая данному разностному уравнению при любом $n = 0, 1, 2, \dots$. Разным начальным значениям x_0 соответствуют разные решения.

Рассмотрим известные простейшие разностные уравнения.

Модель Мальтуса как модель роста по закону геометрической прогрессии.

Томас Роберт Мальтус (1766–1834) — английский священник и ученый, демограф и экономист, автор теории, согласно которой неконтролируемый рост населения должен привести к голоду на земле.

Предположим, что численность некоторой популяции в следующем поколении (или в другой момент времени) прямо пропорциональна размеру популяции в текущем поколении (в данный момент времени), то есть

$$x_{n+1} = ax_n, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где a — коэффициент пропорциональности, который определяет темпы роста. Тогда, если мы знаем размер популяции x_0 в начальный момент времени, то можем вычислить последовательно:

$$x_1 = ax_0, \quad x_2 = ax_1 = a^2x_0,$$

$$x_3 = ax_2 = a^3x_0, \dots,$$

$$x_n = ax_{n-1} = a^n x_0,$$

то есть популяция размножается по закону геометрической прогрессии.

Пусть $x_0 > 0$. Если $a > 1$, то размер популяции неограниченно увеличивается, так как

$$\lim_{n \rightarrow \infty} a^n = \infty.$$

Если $a < 1$, то популяция вымирает, поскольку $\lim_{n \rightarrow \infty} a^n = 0$. Наконец, если $a = 1$, то размер популяции не изменяется, потому что $x_n = x_0$.

Эта модель хорошо работает для небольших популяций в крупных средах и мы должны изменить эту модель для ограниченной среды.

Модель ограниченного роста (дискретная логистическая модель).

Предположим, что существует максимальный уровень K размера популяции такой, что при его достижении в следующий момент произойдет исчезновение данной популяции. Параметр K называют параметром аннигиляции или емкостью среды.

Модель, которая отражает это предположение, может быть записана в виде

$$x_{n+1} = ax_n \left(1 - \frac{x_n}{K}\right).$$

Отметим, что если x_n близко к нулю, то значение $1 - \frac{x_n}{K}$ близко к 1 и популяция размножается приблизительно по геометрической прогрессии $x_{n+1} \approx \lambda x_n$. Если $x_n > K$, то $x_{n+1} < 0$, то есть размер популяции отрицательный. Чтобы избежать этого, будем считать, что если $x_n > K$, то $x_{n+1} = 0$.

Для удобства в дальнейшем будем предполагать, что величина x представляет долю от размера всей популяции, принимая максимальное значение $K = 1$ и полагая, что $x \in [0, 1]$. Таким образом, мы приходим к модели, заданной уравнением

$$x_{n+1} = ax_n(1 - x_n), \quad n = 0, 1, \dots, \quad (1.3)$$

которое называется *дискретным логистическим уравнением*. Параметр $a \in (0, 4]$ зависит от специфики вида популяции и отвечает за темпы роста. Отметим, что при $a \in (0, 4]$ функция $f(x) = ax(1 - x)$ переводит отрезок $[0, 1]$ в отрезок $[0, \frac{a}{4}] \subseteq [0, 1]$.

Определение 1.1. Точка x^* называется *положением равновесия* (неподвижной точкой) уравнения (1.2), если $f(x^*) = x^*$.

Чтобы найти неподвижные точки логистического уравнения, решим уравнение $ax(1 - x) = x$:

$$ax - ax^2 - x = 0,$$

$$x(a - ax - 1) = 0,$$

следовательно, $x_1^* = 0$ и $x_2^* = \frac{a - 1}{a}$. Вторая точка x_2^* положительная, если $a > 1$.

Неподвижные точки также можно найти графически. Для этого нарисуем график функции $x_{n+1} = ax_n(1 - x_n)$ и найдем его точки пересечения с биссектрисой первого координатного угла $x_{n+1} = x_n$ (рис. 1). Отметим, что графиком $x_{n+1} = ax_n(1 - x_n)$ является парабола, ветви которой направлены вниз, эта парабола пересекает ось Ox_n в точках 0, 1 и имеет вершину в точке $(\frac{1}{2}, \frac{a}{4})$.

На рисунке 1 также показано, как находить значения x_n в последовательные моменты времени. Пусть начальный размер популяции равен $x_0 > 0$, тогда $x_1 = f(x_0)$ задает значение численности этой популяции в момент времени $n = 1$. Следующее значения численности популяции x_2 находится из равенства $x_2 = f(x_1)$, то есть величина x_1 из значения функции $f(x_0)$ должна стать аргументом функции. Чтобы показать это на графике, проведем перпендикуляр от точки $(x_0, f(x_0))$ до пересечения с биссектрисой — получим точку на биссектрисе (x_1, x_1) . По величине x_1 находим значение $x_2 = f(x_1)$, проводим перпендикуляр от точки $(x_1, f(x_1))$ до пересечения с биссектрисой — точки (x_2, x_2) и так далее.

На рисунке 1 а) изображен случай, когда траектория решения сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания, на рисунке 1 б) решение приближается к циклу длины два. Описанный здесь графический метод построения траектории решения называют лестницей Ламерея.

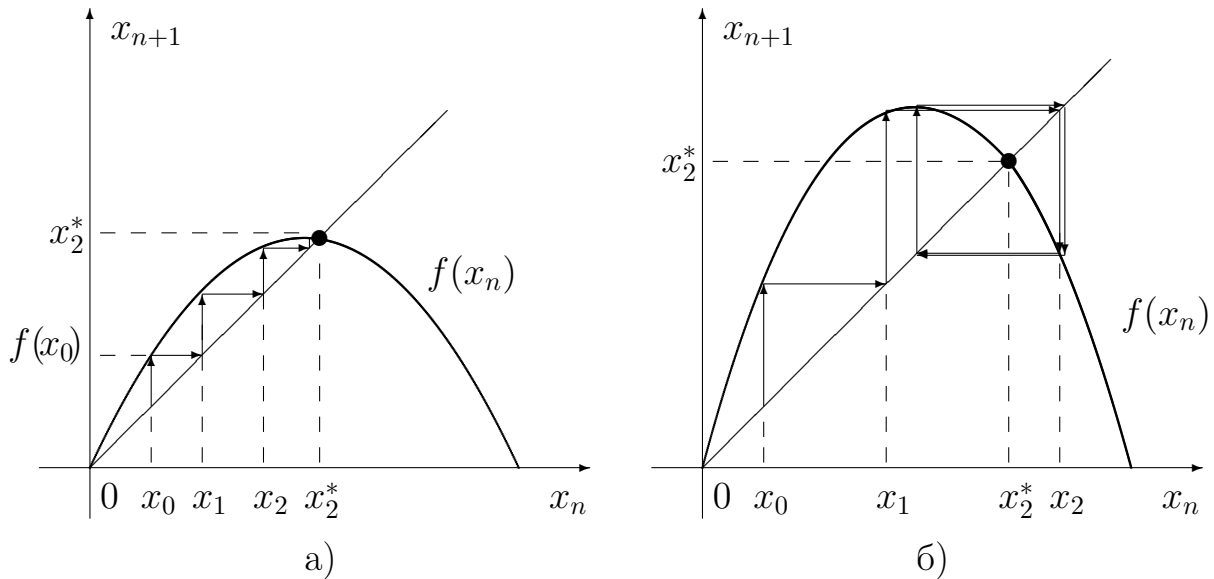


Рис. 1. Различные типы поведения решений дискретного логистического уравнения: а) решение приближается к равносному состоянию x_2^* , б) решение приближается к циклу длины два.

Модель Морана–Риккера.

Говорят, что логистическое уравнение биологически некорректно, поскольку, если $x_0 > 1$, то значение x_1 отрицательно. Чтобы исправить положение, в дискретном логистическом уравнении, в качестве $f(x)$ нужно взять функцию, стремящуюся к нулю при $x \rightarrow +\infty$. Такая зависимость была предложена Мораном в 1950 г. для численности насекомых и Риккером в 1952 г. для рыбных популяций:

$$x_{n+1} = x_n \exp\left\{r\left(1 - \frac{x_n}{K}\right)\right\}. \quad (1.4)$$

Несложно проверить, что в данной модели неподвижными точками являются $x_1^* = 0$ и $x_2^* = K$. По рис. 2 видно, что траектория любого решения, выходящая из точки $x_0 > 0$, с течением времени приближается к неподвижной точке $x_2^* = K$ (такое поведение решений будет в случае, когда уравнение не имеет периодических точек).

Кроме перечисленных выше моделей, к наиболее известным дискретным моделям можно отнести следующие (см. [11]):

1) Модель Костицына — модель, заданная разностным уравнением

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{1 + bx_n};$$

2) Модель Скеллама — $x_{n+1} = a(1 - e^{-bx_n});$

3) Модель Морриса–Варли–Градуэлла — $x_{n+1} = ax_n^{1-b}$.

В данных моделях параметры a и b положительные.

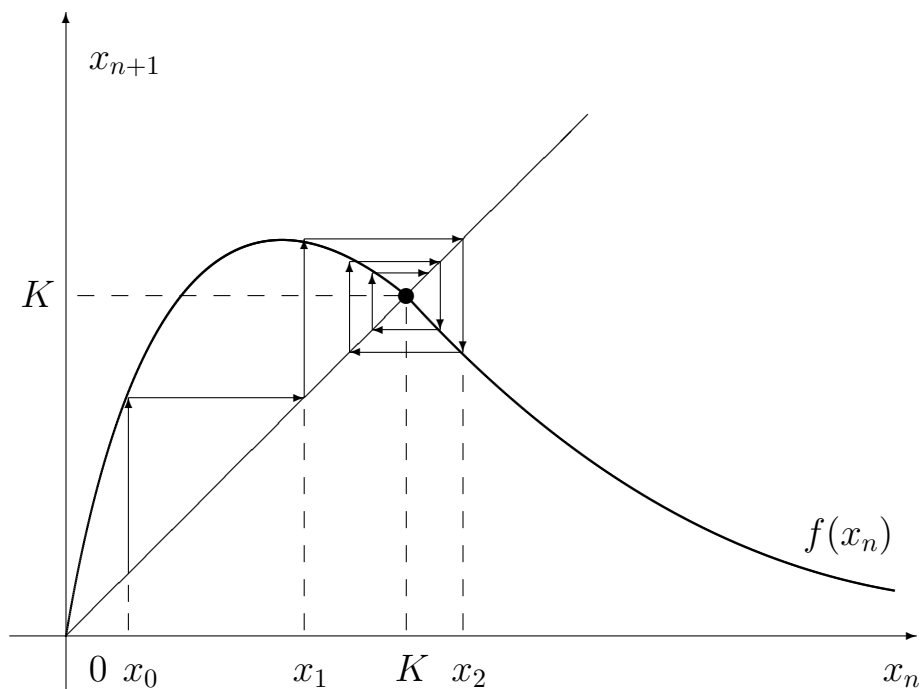


Рис. 2. Определение равновесного состояния в дискретной модели Морана–Риккера и лестница Ламерея.

Определение 1.2. Положение равновесия x^* называется *устойчивым по Ляпунову*, если для любого $\varepsilon > 0$ найдется $\delta > 0$ такое, что для всех $|x_0 - x^*| < \delta$ неравенство $|x_n - x^*| < \varepsilon$ выполнено при любых $n = 0, 1, \dots$

Если, кроме того, найдется такое $\Delta > 0$, что

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (x_n - x^*) = 0$$

для всех $|x_0 - x^*| < \Delta$, то положение равновесия x^* называется *асимптотически устойчивым*.

Обозначим через $O_\Delta(x^*) = (x^* - \Delta, x^* + \Delta)$ окрестность точки x^* радиусом $\Delta > 0$.

Определение 1.3. Положение равновесия x^* называется *неустойчивым*, если существует $\Delta > 0$ такое, что каждая точка из $O_\Delta(x^*) \setminus \{x^*\}$ покидает данную Δ -окрестность за конечное время, то есть для каждого $x \in O_\Delta(x^*) \setminus \{x^*\}$ найдется номер $N = N(x)$, при котором

$$f^N(x) \notin O_\Delta(x^*).$$

Все остальные положения равновесия, которые не являются ни устойчивыми, ни неустойчивыми, будем называть полустойчивыми (полустойчивое положение равновесия изображено на рис. 6). Отметим, что мы рассмотрели одну из простейших классификаций неподвижных точек, другая классификация приведена в работе [17, с. 107-110].

Теорема 1.1. (см. [12]). *Если $|f'(x^*)| < 1$, то x^* — асимптотически устойчивое положение равновесия; причем, если $0 < f'(x^*) < 1$, то отклонения от положения равновесия монотонно затухают, а если $-1 < f'(x^*) < 0$, то отклонения затухают и траектория совершает затухающие колебания.*

Если $|f'(x^)| > 1$, то x^* — неустойчиво; причем, если $f'(x^*) > 1$, то отклонения монотонно нарастают, а если $f'(x^*) < -1$, то траектория совершает колебания с нарастающей амплитудой.*

Доказательство. Пусть $|f'(x^*)| < 1$. Тогда из непрерывности функции $f'(x)$ следует, что найдутся постоянные $\Delta > 0$ и $C \in (0, 1)$ такие, что $|f'(x)| \leq C < 1$ для всех $x \in O_\Delta(x^*)$. Возьмем $x_0 \in O_\Delta(x^*)$ и обозначим через $I(x_0, x^*)$ интервал с концами x_0 и x^* . По формуле конечных приращений, найдется точка $\hat{x} \in I(x_0, x^*)$ такая, что

$$|x_1(x_0) - x^*| = |f(x_0) - f(x^*)| = |f'(\hat{x})| \cdot |x_0 - x^*|.$$

Поскольку $\hat{x} \in O_\Delta(x^*)$, то

$$|x_1(x_0) - x^*| = |f'(\hat{x})| \cdot |x_0 - x^*| \leq C|x_0 - x^*|.$$

Так как $x_1 = x_1(x_0) \in O_\Delta(x^*)$, то существует точка $\hat{x}_1 \in O_\Delta(x^*)$ такая, что

$$|x_2(x_0) - x^*| = |f(x_1) - f(x^*)| = |f'(\hat{x}_1)| \cdot |x_1(x_0) - x^*| \leq C|x_1(x_0) - x^*|,$$

тогда $|x_2(x_0) - x^*| \leq C|x_1(x_0) - x^*| \leq C^2|x_0 - x^*|$. Аналогично можно показать, что для всех $n \in \mathbb{N}$ выполнено неравенство

$$|x_n(x_0) - x^*| \leq C^n|x_0 - x^*|.$$

Следовательно, $|x_n(x_0) - x^*| < |x_0 - x^*|$, поэтому положение равновесия x^* устойчиво по Ляпунову. Так как $C \in (0, 1)$, то $C^n \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$, тогда $\lim_{n \rightarrow \infty} (x_n(x_0) - x^*) = 0$ для всех $|x_0 - x^*| < \Delta$, то есть положение равновесия x^* асимптотически устойчиво.

Рассмотрим случай, когда $|f'(x^*)| > 1$. Из непрерывности функции $f'(x)$ следует, что найдутся постоянные $\Delta > 0$ и $D > 1$ такие, что неравенство $|f'(x)| \geq D > 1$ выполнено для всех $x \in O_\Delta(x^*)$. Пусть $x_0 \in O_\Delta(x^*)$. По формуле конечных приращений найдется точка $\hat{x} \in I(x_0, x^*)$ такая, что

$$|x_1(x_0) - x^*| = |f(x_0) - f(x^*)| = |f'(\hat{x})| \cdot |x_0 - x^*|.$$

Поскольку $\hat{x} \in O_\Delta(x^*)$, то

$$|x_1(x_0) - x^*| = |f'(\hat{x})| \cdot |x_0 - x^*| \geq D|x_0 - x^*|.$$

Так как $D > 1$, то точка $x_1(x_0) = f(x_0)$ может не содержаться в окрестности $O_\Delta(x^*)$. Если же $x_1(x_0) \in O_\Delta(x^*)$, то

$$|x_2(x_0) - x^*| \geq D|x_1(x_0) - x^*| \geq D^2|x_0 - x^*|.$$

Рассуждая таким же образом, получаем, что для каждого натурального n либо найдется $m \leq n$ такое, что $x_m(x_0) = f^m(x_0) \notin O_\Delta(x^*)$, либо

$$|x_n(x_0) - x^*| \geq D^n|x_0 - x^*|.$$

Так как $D^n \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$, то расстояние от точки $x_n(x_0)$ до x^* неограниченно увеличивается, поэтому найдется номер $N = N(x_0)$, при котором $f^N(x_0) \notin O_\Delta(x^*)$, то есть положение равновесия x^* неустойчиво.

Пусть $f'(x^*) > 0$, тогда $f'(x) > 0$ для всех $x \in O_\Delta(x^*)$ при некотором $\Delta > 0$ и существует точка $\hat{x} \in I(x_0, x^*)$ такая, что

$$x_1(x_0) - x^* = f'(\hat{x}) \cdot (x_0 - x^*).$$

Тогда, если $x_0 > x^*$, то $x_1(x_0) > x^*$. Аналогично получаем, что

$$x_n(x_0) > x^*$$

для всех $n \in \mathbb{N}$. Если же $x_0 < x^*$, то $x_n(x_0) < x^*$ для всех $n \in \mathbb{N}$, это и означает, что отклонения от положения равновесия монотонны. Если $f'(x^*) < 0$, то знаки $x_n(x_0) - x^*$ чередуются, то есть траектория совершает колебания (затухающие или с нарастающей амплитудой). Теорема доказана.

Если $|f'(x^*)| = 1$, то положение равновесия может быть как устойчивым, так и неустойчивым и требуется дополнительное исследование для определения устойчивости. В этом случае положение равновесия может быть также полуустойчивым (см. рис. 6 и пример 1.7).

Пример 1.1. Найти неподвижные точки уравнения

$$x_{n+1} = x_n^3, \quad n = 0, 1, \dots, \quad (1.5)$$

и исследовать их на устойчивость.

Решение. Здесь $f(x) = x^3$ и неподвижные точки являются решениями уравнения $x^3 = x$, то есть это точки

$$x_1^* = 0, \quad x_2^* = 1, \quad x_3^* = -1.$$

Производная функции $f(x)$ равна $f'(x) = 3x^2$. Найдем значения производной в неподвижных точках:

$$f'(0) = 0, \quad f'(1) = f'(-1) = 3.$$

По теореме 1.1 точка $x_1^* = 0$ устойчива, точки $x_2^* = 1$ и $x_3^* = -1$ неустойчивы, причем для траекторий, выходящих из окрестности точки x_2^* или x_3^* , отклонения от положения равновесия монотонно нарастают.

2. ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ТОЧКИ РАЗНОСТНЫХ УРАВНЕНИЙ И СОСУЩЕСТВОВАНИЕ ЦИКЛОВ

Обозначим через $f^k(x) = f(f(f(\dots f(x)))) \dots$ суперпозицию функции $f(x)$, берущуюся k раз. Например, если $f(x) = x^3$, то

$$\begin{aligned}f^2(x) &= f(f(x)) = f(x^3) = (x^3)^3 = x^9, \\f^3(x) &= f(f(f(x))) = f(x^9) = (x^9)^3 = x^{18}.\end{aligned}$$

Определение 2.1. Точка $\beta_0 \in I$ называется *периодической точкой периода* $k \in \mathbb{N}$ для уравнения (1.2), если

$$f^k(\beta_0) = \beta_0 \quad \text{и} \quad f^m(\beta_0) \neq \beta_0 \quad \text{при} \quad m = 1, \dots, k-1.$$

Если $k \geq 2$, то каждая из точек $\beta_m = f^m(\beta_0)$, $m = 1, \dots, k-1$, также является периодической точкой периода k , то есть точки $\beta_0, \dots, \beta_{k-1}$ образуют периодическую траекторию или *цикл*

$$B = \{\beta_0, \dots, \beta_{k-1}\}$$

периода k . Отметим, что положение равновесия x^* образует цикл периода $k = 1$.

Пример 2.1. Найти неподвижные точки уравнения

$$x_{n+1} = x_n^2 - 2, \quad n = 0, 1, \dots,$$

и точки, периодические с периодом 2.

Решение. Неподвижные точки можно найти аналитическим или графическим способом. Чтобы найти эти точки графическим способом, нарисуем график функции $f(x) = x^2 - 2$ и найдем его точки пересечения с биссектрисой первого координатного угла. При пересечении получили точки $x_1^* = -1$, $x_2^* = 2$ (см. рис. 3).

Чтобы найти неподвижные точки аналитическим способом, решим уравнение $f(x) = x$, то есть $x^2 - 2 = x$. Это квадратное уравнение, оно

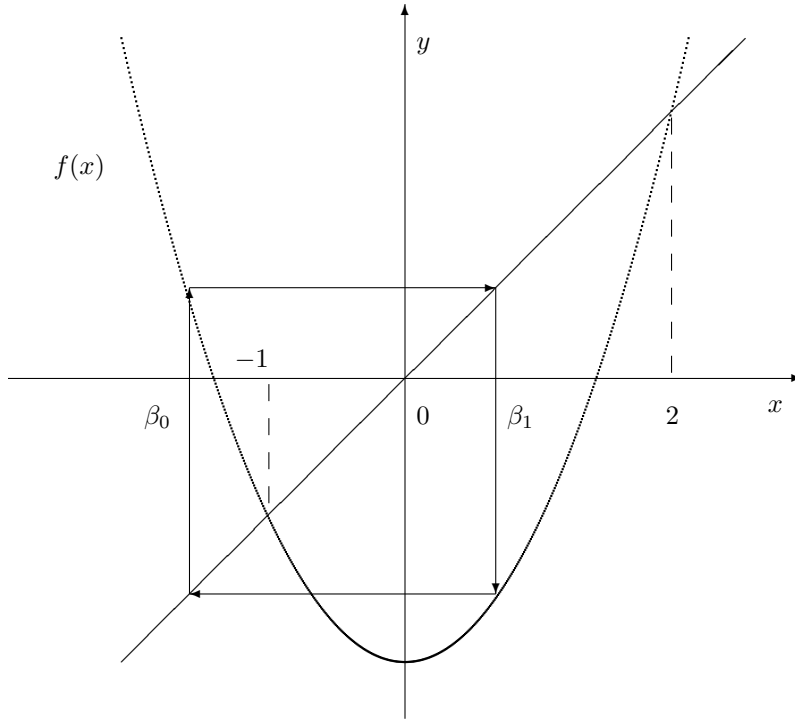


Рис. 3. Неподвижные точки $x_1^* = -1$, $x_2^* = 2$ и цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ длины два.

имеет решения $x_1^* = -1$ и $x_2^* = 2$. Для нахождения точек периода два решим уравнение $f^2(x) = x$, где $f(x) = x^2 - 2$.

Найдем

$$f^2(x) = (x^2 - 2)^2 - 2 = x^4 - 4x^2 + 2$$

и решим уравнение $x^4 - 4x^2 + 2 = x$, которое сводится к уравнению $x^4 - 4x^2 - x + 2 = 0$. Мы уже знаем два решения этого уравнения ($x_1 = -1$, $x_2 = 2$), так как неподвижные точки обязательно являются точками периода два (и любого другого периода). Чтобы найти остальные корни уравнения, разложим многочлен $x^4 - 4x^2 - x + 2$ на множители:

$$\begin{aligned} x^4 - 4x^2 - x + 2 &= x^2(x^2 - 4) - (x - 2) = \\ &= x^2(x - 2)(x + 2) - (x - 2) = (x - 2)(x^2(x + 2) - 1) = \\ &= (x - 2)(x^3 + 2x^2 - 1) = (x - 2)(x^3 + x^2 + x^2 - 1) = \\ &= (x - 2)(x^2(x + 1) + (x + 1)(x - 1)) = (x - 2)(x + 1)(x^2 + x - 1). \end{aligned}$$

Уравнение $x^2 + x - 1 = 0$ имеет корни

$$\beta_0 = \frac{-1 - \sqrt{5}}{2}, \quad \beta_1 = \frac{-1 + \sqrt{5}}{2}.$$

Проверим, что эти точки образуют цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ периода два:

$$f(\beta_0) = \left(\frac{-1 - \sqrt{5}}{2}\right)^2 - 2 = \frac{-1 + \sqrt{5}}{2} = \beta_1,$$

$$f^2(\beta_0) = f(f(\beta_0)) = f(\beta_1) = \left(\frac{-1 + \sqrt{5}}{2}\right)^2 - 2 = \frac{-1 - \sqrt{5}}{2} = \beta_0.$$

Вопрос о сосуществовании циклов различного периода для разностного уравнения (1.2) впервые решен в работе А. Н. Шарковского [16]. Чтобы сформулировать основной результат, введем упорядочение натуральных чисел, которое называют *порядком Шарковского*:

$$\begin{aligned} & 3 \succ 5 \succ 7 \succ \dots \succ \\ & \succ 2 \cdot 3 \succ 2 \cdot 5 \succ 2 \cdot 7 \succ \dots \succ \\ & \succ 2^2 \cdot 3 \succ 2^2 \cdot 5 \succ 2^2 \cdot 7 \succ \dots \succ \\ & \succ 2^3 \cdot 3 \succ 2^3 \cdot 5 \succ 2^3 \cdot 7 \succ \dots \succ \\ & \qquad \qquad \qquad \succ \dots \succ \\ & \succ \dots \succ 2^5 \succ 2^4 \succ 2^3 \succ 2^2 \succ 2 \succ 1. \end{aligned} \tag{2.1}$$

Здесь в первой строке выписаны в порядке возрастания все нечетные числа, кроме единицы, во второй строке — произведения нечетных чисел (кроме 1) на 2, в k -й строке сверху записаны произведения нечетных чисел на 2^{k-1} , а в нижней строке представлены только степени двойки в порядке убывания.

Теорема (А. Н. Шарковский [16]). *Пусть $f : I \mapsto I$ — непрерывная функция и пусть уравнение (1.2) имеет цикл длины k . Тогда уравнение (1.2) имеет цикл длины t для всех таких t , что $k \succ t$ в указанном выше порядке (2.1).*

Из теоремы А. Н. Шарковского следует, что если уравнение (1.2) не имеет циклов длины два, то оно не имеет никаких циклов (кроме цикла длины один); а если это уравнение имеет цикл длины три, то оно имеет цикл любой длины.

Утверждение 2.1. *Пусть функция $f(x)$, задающая уравнение (1.2), возрастает на интервале (a, b) . Тогда уравнение (1.2) не имеет ни одного цикла длины $k \geq 2$.*

Доказательство. Проведем доказательство методом от противного. Пусть существует цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ длины два и пусть для определенности $\beta_0 < \beta_1$. Функция $f(x)$ возрастающая, поэтому

$$\beta_1 = f(\beta_0) < f(\beta_1) = \beta_0.$$

Получили противоречие с неравенством $\beta_0 < \beta_1$, поэтому уравнение (1.2) не имеет цикла длины два. По следствию из теоремы А. Н. Шарковского, это уравнение не имеет ни одного цикла длины $k > 2$. Утверждение доказано.

Нашей целью также является разобраться в ситуации, когда поведение решения очень нерегулярно. Один из основных результатов (см. [23]) говорит о том, что если существует периодическая точка периода три, то существует несчетное подмножество точек $x \in I$, которые даже не являются «асимптотически периодическими». Эти точки называются хаотическими точками отображения f .

Определение 2.2. Точка x_0 называется *апериодической* точкой отображения $f : I \rightarrow I$, если решение $x_n(x_0)$ уравнения (1.2) ограничено и для каждого натурального k предел

$$\lim_{n \rightarrow \infty} x_{nk}(\sigma, x_0)$$

не существует. Траектория, порожденная апериодической точкой отображения $f : I \rightarrow I$, называется *хаотической*.

Пример 2.2. Пусть

$$f(x) = \begin{cases} ax, & \text{если } x \in [0, 1/2], \\ a(1-x), & \text{если } x \in (1/2, 1], \end{cases} \quad (2.2)$$

где $a \in (0, 2]$. Доказать, что уравнение (1.2) имеет цикл длины 2, если $a > 1$ и цикл длины 3, если $a > \frac{1 + \sqrt{5}}{2}$. Найти неподвижные точки и циклы длины 2 и 3. Построить график функции $f(x)$ при $a = 2$, изобразить на нем цикл длины 3 и решение с начальным условием

$$x_0 = \frac{\sqrt{2}}{2} \approx 0.707.$$

Решение. Сначала найдем неподвижные точки разностного уравнения (1.2) с заданной функцией $f(x)$. При $a < 1$ отрезок прямой $y = ax$, $x \in [0, 1/2]$, а следовательно, и весь график функции $y = f(x)$, находится ниже биссектрисы первого координатного угла и имеет с ней только одну общую точку $x_1^* = 0$. Поэтому, если $a < 1$, уравнение (1.2) имеет неподвижную точку $x_1^* = 0$. Если $a = 1$, то отрезок $y = x$, $x \in [0, 1/2]$ полностью лежит на биссектрисе, поэтому неподвижными точками являются все точки этого отрезка.

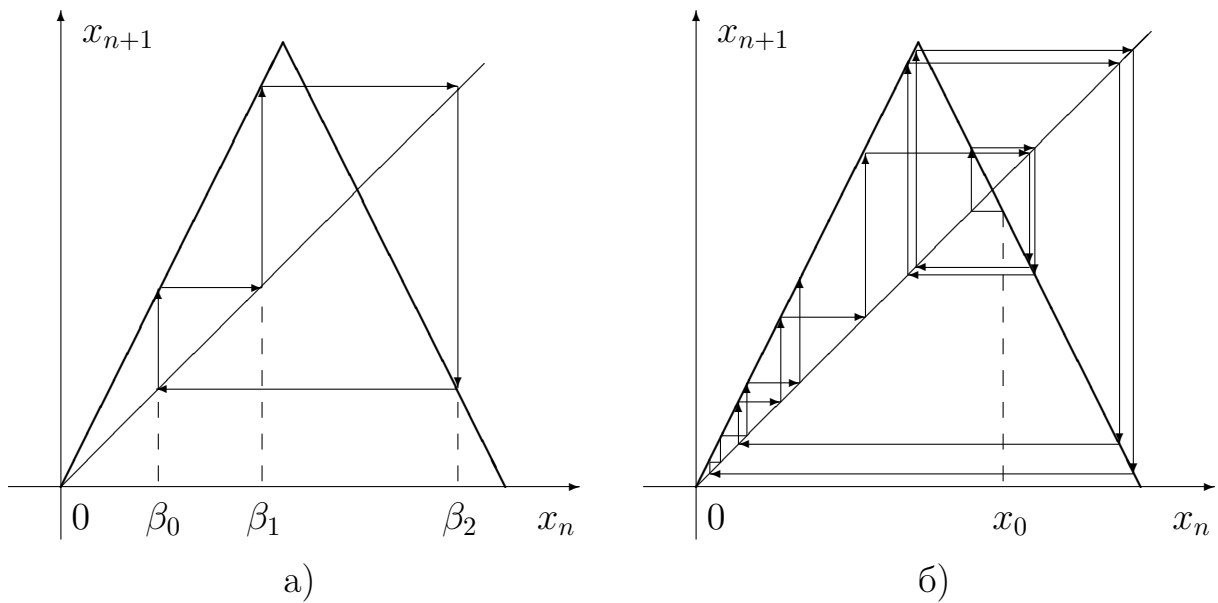


Рис. 4. График функции (2.2) при $a = 2$:
а) цикл $B = \{\beta_0, \beta_1, \beta_2\} = \{\frac{2}{9}, \frac{4}{9}, \frac{8}{9}\}$ длины три; б) решение с начальным условием $x_0 = \sqrt{2}/2$, это решение хаотическое.

График функции $y = f(x)$ при $a = 2$ изображен на рис. 4, примерно такой же график будет при всех $a > 1$, то есть (кроме точки $x_1^* = 0$) этот график пересекает биссектрису по отрезку прямой $y = a(1 - x)$, $x \in [1/2, 1]$. Следовательно, неподвижную точку будем находить из уравнения

$$a(1 - x) = x, \quad x \in [1/2, 1].$$

Решая это уравнение, получаем $x_2^* = \frac{a}{a + 1}$.

Если $a \leq 1$, то $f(x) \leq \frac{a}{2} \leq \frac{1}{2}$, поэтому

$$f^2(x) = af(x) = \begin{cases} a^2x, & \text{если } x \in [0, 1/2], \\ a^2(1-x), & \text{если } x \in (1/2, 1]. \end{cases}$$

Уравнение $f^2(x) = x$ имеет решения $x_1^* = 0$ при $a < 1$ и $x^* \in [0, 1/2]$, если $a = 1$, которые являются неподвижными точками функции $f(x)$, поэтому не могут быть точками цикла длины два (и цикла любой длины больше, чем два).

Найдем цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ длины два при $a > 1$. Пусть $\beta_0 < \beta_1$ и $\beta_0 \in [0, 1/2]$, тогда $\beta_1 = f(\beta_0) = a\beta_0$. Если $\beta_1 \leq 1/2$, то

$$\beta_2 = f(\beta_1) = a^2\beta_0 > \beta_0;$$

в этом случае равенство $\beta_2 = \beta_0$ не может быть выполнено, то есть цикла длины два не существует. Пусть теперь $\beta_0 \in [0, 1/2]$, $\beta_1 > 1/2$, тогда

$$\beta_2 = f(\beta_1) = a(1 - \beta_1) = a(1 - a\beta_0).$$

Уравнение $f^2(\beta_0) = \beta_0$ имеет вид $a(1 - a\beta_0) = \beta_0$, его решение

$$\beta_0 = \frac{a}{a^2 + 1}.$$

Тогда $\beta_1 = a\beta_0 = \frac{a^2}{1 + a^2}$ и

$$B = \left\{ \frac{a}{1 + a^2}, \frac{a^2}{1 + a^2} \right\}.$$

Если $1/2 < \beta_0 < \beta_1$, то

$$f^2(\beta_0) = f(\beta_1) = f(a(1 - \beta_0)) = a(1 - a(1 - \beta_0)).$$

Уравнение $f^2(\beta_0) = \beta_0$ имеет решение $\beta_0 = \frac{a}{a+1}$, которое совпадает с неподвижной точкой функции $f(x)$, поэтому не является точкой цикла длины два.

Цикл $B = \{\beta_0, \beta_1, \beta_2\}$ длины три при $a > 1$ будет при $\beta_0 < \beta_1 < \frac{1}{2}$, $\beta_2 > \frac{1}{2}$ (см. рис. 4). При этом $\beta_1 = a\beta_0$, $\beta_2 = a\beta_1 = a^2\beta_0$ и $\beta_0 = a(1 - \beta_2)$, тогда

$$\beta_0 = a(1 - a^2\beta_0).$$

Из последнего уравнения получаем $\beta_0 = \frac{a}{1 + a^3}$. Следовательно, цикл длины три имеет вид

$$B = \left\{ \frac{a}{1 + a^3}, \frac{a^2}{1 + a^3}, \frac{a^3}{1 + a^3} \right\}.$$

Решая неравенства $\beta_1 < \frac{1}{2}$, $\beta_2 > \frac{1}{2}$ (которые равносильны неравенствам $a^3 - 2a^2 + 1 > 0$ и $a > 1$), получаем, что цикл длины три существует, если $a > \frac{1 + \sqrt{5}}{2}$.

Известно, что если существует цикл длины три, то существует несчетное подмножество точек $x \in [0, 1]$, которые являются хаотическими точками отображения f (см. статью американских математиков Т. Ли и Дж. Йорка [23]). Траектория хаотического решения изображена на рис. 4 б).

3. ПРИТЯГИВАЮЩИЙ И ОТТАЛКИВАЮЩИЙ ЦИКЛЫ РАЗНОСТНОГО УРАВНЕНИЯ

Определение 3.1. Цикл $B = \{\beta_0, \dots, \beta_{k-1}\}$ уравнения (1.2) называется *притягивающим*, если существует окрестность U этого цикла такая, что $f(U) \subset U$ и $\bigcap_{n \geq 0} f^n(U) = B$.

В этом случае для каждой точки $x_0 \in U$ траектория $\{f^n(x_0)\}_{n=0}^{\infty}$ распадается на k различных последовательностей, сходящихся к точкам $\beta_0, \dots, \beta_{k-1}$ соответственно.

Определение 3.2. Цикл B называется *отталкивающим*, если существует его окрестность U , которую каждая точка из множества $U \setminus B$ покидает за конечное время, то есть для каждого $x \in U \setminus B$ найдется номер $N = N(x)$, при котором $f^N(x) \notin U$.

Если отображение f дифференцируемо, существуют простые достаточные условия для различения притягивающих и отталкивающих циклов. Для этого нужно вычислить величину

$$\lambda(B) = f'(\beta_0) \cdot \dots \cdot f'(\beta_{k-1}),$$

называемую *мультипликатором* цикла B .

Утверждение 3.1. Если $|\lambda(B)| < 1$, то цикл B притягивающий, а если $|\lambda(B)| > 1$, то цикл B отталкивающий.

В случае $|\lambda(B)| = 1$ цикл может быть как притягивающим, так и отталкивающим, может иметь место и более сложное поведение траекторий в его окрестности.

Пример 3.1. Для уравнения

$$x_{n+1} = x_n^2 - 1, \quad n = 0, 1, \dots \quad (3.1)$$

найти точки, периодические с периодом два и исследовать их на устойчивость.

Решение. Рассмотрим функцию $f(x) = x^2 - 1$, определяющую данное уравнение. Сначала найдем неподвижные точки уравнения (3.1) — это корни уравнения $x^2 - 1 = x$, то есть точки

$$x_{1,2}^* = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}.$$

Чтобы найти точки, периодические с периодом два, решим уравнение $f^2(x) = x$, то есть $(x^2 - 1)^2 - 1 = x$. Последнее уравнение равносильно уравнению четвертой степени

$$x^4 - 2x^2 - x = 0,$$

которое можно решить, разложив на множители многочлен в левой части:

$$\begin{aligned} x(x^3 - 2x - 1) &= 0, \\ x(x^3 - x - x - 1) &= 0, \\ x(x(x^2 - 1) - (x + 1)) &= 0, \\ x(x(x + 1)(x - 1) - (x + 1)) &= 0, \\ x(x + 1)(x(x - 1) - 1) &= 0, \\ x(x + 1)(x^2 - x - 1) &= 0. \end{aligned}$$

Следовательно, решениями уравнения являются числа

$$x_{1,2} = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}, \quad x_3 = 0, \quad x_4 = -1.$$

Так как точки $x_{1,2}$ совпадают с неподвижными точками $x_{1,2}^*$, то цикл длины два содержит точки x_3 и x_4 , то есть $B = \{0, -1\}$.

Производная функции $f(x) = x^2 - 1$ равна $f'(x) = 2x$, поэтому мультипликатор цикла

$$\lambda(B) = f'(0) \cdot f'(-1) = 0.$$

Так как $|\lambda(B)| < 1$, то цикл B притягивающий.

Пример 3.2. Для логистического уравнения

$$x_{n+1} = ax_n(1 - x_n), \quad a \in (0, 4], \quad n = 0, 1, \dots \quad (3.2)$$

найти периодические точки периодов 1 и 2 и исследовать их на устойчивость.

Решение. Правая часть уравнения задается функцией

$$f(x) = ax(1 - x) = ax - ax^2,$$

производная которой $f'(x) = a(1 - 2x)$.

Пусть $a \in (0, 1]$, тогда единственной периодической точкой периода один (положением равновесия) является точка $x^* = 0$, в которой $f'(0) = a \leq 1$, поэтому из теоремы 1.1 следует, что это положение равновесия асимптотически устойчиво при $a \in [0, 1)$. Отметим, что при $a = 1$ данная теорема не дает ответа на вопрос об устойчивости, положительный ответ здесь можно получить графическим способом так же, как в примере 1.5 при $\beta = 1$.

При $a \in (1, 3]$ существуют две периодические точки периода 1, это точки $x_1^* = 0$ и $x_2^* = 1 - a^{-1}$. Найдем производную функции $f(x)$ в этих точках:

$$\begin{aligned} f'(x_1^*) &= a, \\ f'(x_2^*) &= a - 2a(1 - a^{-1}) = -a + 2. \end{aligned}$$

Так как $|f'(x_1^*)| > 1$ при $a \in (1, 3]$, то положение равновесия $x_1^* = 0$ неустойчиво. Далее, $|f'(x_2^*)| < 1$ при $a \in (1, 3)$, то есть x_2^* асимптотически устойчиво. При $a = 3$ положение равновесия x_2^* также асимптотически устойчиво, это можно показать графическим способом.

При $a \in (3, 4]$, кроме точек периода один, есть еще две периодические точки периода два. Чтобы найти их, решим уравнение $f^2(x) = x$:

$$\begin{aligned} a^2x(1 - x)(1 - ax(1 - x)) &= x, \\ x(a^2(1 - x)(1 - ax(1 - x)) - 1) &= 0, \\ x(ax - a + 1)(a^2x^2 - a^2x - ax + a + 1) &. \end{aligned}$$

Последнее уравнение имеет решения $x_1^* = 0$ и $x_2^* = 1 - a^{-1}$, которые являются неподвижными точками, а также решения

$$\beta_0 = \frac{a + 1 - \sqrt{a^2 - 2a - 3}}{2a},$$

$$\beta_1 = \frac{a + 1 + \sqrt{a^2 - 2a - 3}}{2a},$$

образующие цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ длины два. Чтобы исследовать этот цикл на устойчивость, найдем мультипликатор цикла:

$$\begin{aligned} \lambda(B) &= f'(\beta_0) \cdot f'(\beta_1) = \\ &= a^2 \left(1 - \frac{a + 1 - \sqrt{a^2 - 2a - 3}}{a} \right) \left(1 - \frac{a + 1 + \sqrt{a^2 - 2a - 3}}{a} \right) = \\ &= (-1 + \sqrt{a^2 - 2a - 3})(-1 - \sqrt{a^2 - 2a - 3}) = -a^2 + 2a + 4. \end{aligned}$$

При $a \in (3, 1 + \sqrt{6})$ выполнено неравенство

$$|-a^2 + 2a + 4| < 1,$$

поэтому цикл B притягивающий, при $a \in (1 + \sqrt{6}, 4]$ цикл B отталкивающий.

Пример 3.3. Провести исследование динамики популяции, заданной моделью Костицына

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{1 + bx_n}, \quad n = 0, 1, \dots \quad (3.3)$$

где $a > 0$, $b > 0$ — постоянные. Доказать, что среди решений уравнения нет циклических решений.

Решение. Правая часть разностного уравнения (3.3) задается функцией

$$f(x) = \frac{ax}{1 + bx}.$$

Найдем неподвижные точки данного уравнения, то есть решения уравнения $f(x) = x$ — это точки

$$x_1^* = 0 \quad \text{и} \quad x_2^* = \frac{a - 1}{b}.$$

Заметим, что при $a < 1$ значение x_2^* отрицательно, то есть лежит в «небиологической области», поэтому если $a \leq 1$, то уравнение $f(x) = x$ имеет одно решение $x_1^* = 0$. Если $a > 1$, это уравнение имеет два решения.

Найдем производную функции $f(x)$ как производную частного:

$$f'(x) = \frac{(ax)'(1+bx) - ax(1+bx)'}{(1+bx)^2} = \frac{a}{(1+bx)^2},$$

тогда $f'(x_1^*) = a$, $f'(x_2^*) = a^{-1}$. Следовательно, по теореме 1.1, если $a < 1$, то для данной популяции существует одно устойчивое положение равновесия $x_1^* = 0$. Если $a > 1$, то положений равновесия два: $x_1^* = 0$ — неустойчивое и $x_2^* = \frac{a-1}{b}$ — устойчивое.

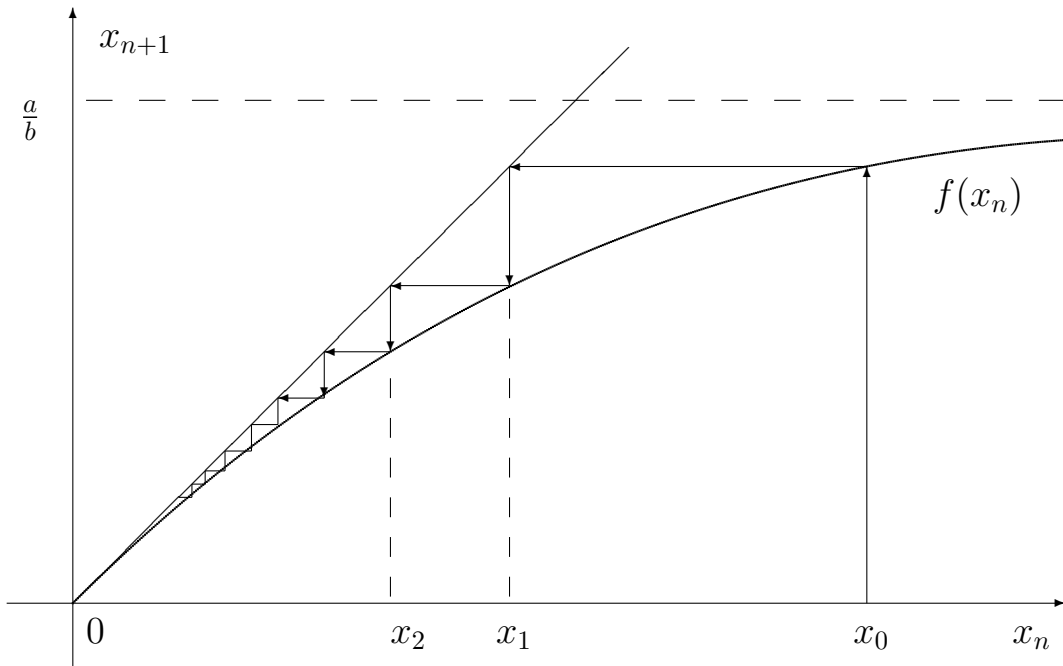


Рис. 5. Исследование устойчивости положения равновесия $x_1^* = 0$ при $a = 1$.

При $a = 1$ производная $f'(x_1^*) = 1$, поэтому теорема 1.1 не дает ответа на вопрос об устойчивости положения равновесия $x_1^* = 0$. Нарисуем график функции $f(x)$ при $a = 1$. При построении графика учитываем следующие свойства (см. рис. 5):

- 1) $f(0) = 0$;
- 2) график касается биссектрисы первого координатного угла в точке $x_1^* = 0$ (так как $f'(0) = 1$);
- 3) функция $f(x)$ возрастающая (так как $f'(x) > 0$ для всех $x > 0$);

4) предел данной функции при $x \rightarrow \infty$ равен a/b .

На графике нарисуем лестницу Ламерея, выходящую из любой точки $x_0 > 0$. Из построения видно, что последовательность $\{x_n\}_{n=0}^{\infty}$ стремится к $x_1^* = 0$ при $n \rightarrow \infty$, то есть положение равновесия $x_1^* = 0$ устойчивое.

Устойчивость положения равновесия $x_1^* = 0$ при $a = 1$ можно исследовать также аналитическим способом. Для этого рассмотрим последовательность $\{x_n\}_{n=0}^{\infty}$, заданную рекуррентным способом:

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{1 + bx_n}, \quad n = 0, 1, 2, \dots$$

Несложно проверить, что $x_{n+1} < x_n$ для всех $n = 0, 1, 2, \dots$, то есть последовательность $\{x_n\}_{n=0}^{\infty}$ убывает. Кроме того, она ограничена снизу нулем, поэтому имеет предел. Переходя к пределу при $n \rightarrow \infty$ в равенстве

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{1 + bx_n},$$

получаем, что $x_n \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$, то есть положение равновесия $x_1^* = 0$ устойчивое.

Отметим, что производная функции $f(x)$ положительная, поэтому функция $f(x)$ возрастающая. Согласно утверждению 1.1, уравнение (3.3) не имеет ни одного цикла длины $k \geq 2$.

Пример 3.4. Провести исследование динамики популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = \frac{4x_n^2}{(1 + x_n)^2}, \quad n = 0, 1, \dots \quad (3.4)$$

Решение. Правая часть уравнения (3.4) задается функцией

$$f(x) = \frac{4x^2}{(1 + x)^2}.$$

Неподвижными точками данного уравнения являются точки $x_1^* = 0$ и $x_2^* = 1$. Производная функции $f(x)$ равна

$$f'(x) = \frac{(4x^2)'(1 + x)^2 - 4x^2((1 + x)^2)'}{(1 + x)^4} = \frac{8x}{(1 + x)^3},$$

поэтому $f'(0) = 0$, $f'(1) = 1$. По теореме 1.1 точка $x_1^* = 0$ устойчива, но из этой теоремы нельзя сделать вывод об устойчивости или неустойчивости положения равновесия $x_2^* = 1$. Нарисуем график функции $f(x)$, учитывая то, что в точке $x_1^* = 0$ график касается оси Ox (потому что $f(0) = 0$ и $f'(0) = 0$), а в в точке $x_2^* = 1$ график касается биссектрисы первого координатного угла (так как $f(1) = 1$ и $f'(1) = 1$) (рис. 6).

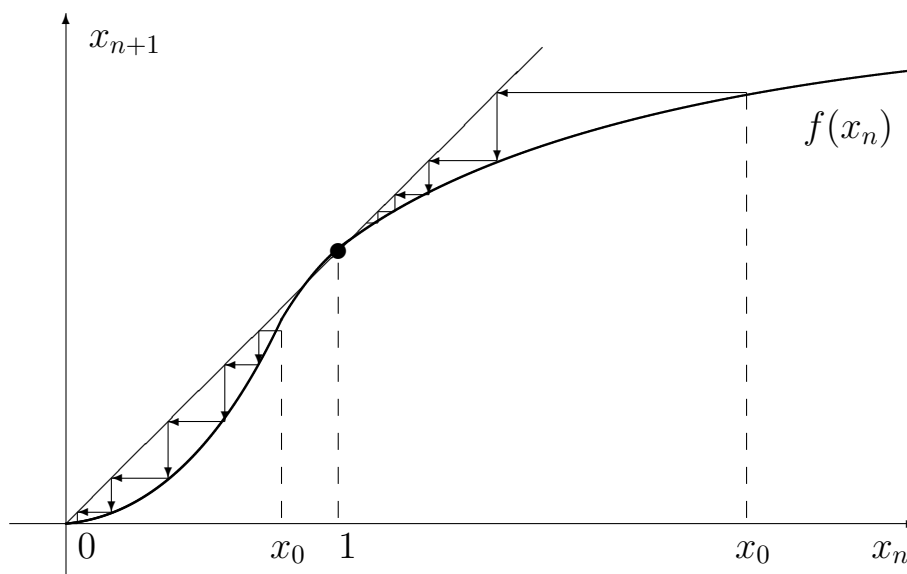


Рис. 6. Положение равновесия $x_1^* = 0$ устойчивое, а $x_1^* = 1$ — полуустойчивое.

На графике нарисуем лестницу Ламерея, выходящую сначала из любой точки $x_0 \in (0, 1)$; тогда последовательность $\{x_n(x_0)\}_{n=0}^{\infty}$ стремится к $x_1^* = 0$ при $n \rightarrow \infty$. Если же нарисовать лестницу Ламерея, выходящую из точки $x_0 > 1$, то $x_n(x_0) \rightarrow x_2^*$ при $n \rightarrow \infty$. Таким образом, в окрестности точки $x_2^* = 1$ найдутся точки x_0 такие, что $x_n(x_0) \rightarrow 0$, а также точки x_0 такие, что $x_n(x_0) \rightarrow 1$ при $n \rightarrow \infty$. Это означает, что положение равновесия $x_2^* = 1$ не является устойчивым и не является неустойчивым, то есть оно полуустойчиво.

4. ЛИНЕЙНЫЕ СИСТЕМЫ РАЗНОСТНЫХ УРАВНЕНИЙ

Рассматриваются линейные однородные стационарные системы разностных уравнений порядка k , которые могут служить матричными моделями структурированной популяции, состоящей из k видов или возрастных групп. Система такого вида определяется уравнением

$$x(n+1) = Ax(n), \quad n = 0, 1, \dots, \quad (4.1)$$

где A — заданная квадратная невырожденная матрица порядка k , $x(n) = (x_1(n), \dots, x_k(n))^*$ — неизвестная вектор-функция с k компонентами, знак $*$ означает, что $x(n) \in \mathbb{R}^k$ является вектор-столбцом, то есть

$$x(n) = (x_1(n), \dots, x_k(n))^* = \begin{pmatrix} x_1(n) \\ x_2(n) \\ \dots \\ x_k(n) \end{pmatrix}.$$

Система (4.1) всегда имеет тривиальное решение

$$x(n) = 0, \quad n = 0, 1, \dots$$

Чтобы найти нетривиальные решения системы, нужно сначала найти собственные значения и собственные векторы матрицы A . Напомним, что *собственным вектором* матрицы A называется такой ненулевой вектор $h \in \mathbb{R}^k$, что для некоторого числа λ выполнено равенство

$$Ah = \lambda h.$$

Число λ называется *собственным значением* матрицы A , соответствующим собственному вектору h . Для нахождения собственных значений нужно решить *характеристическое уравнение*

$$\det(A - \lambda E) = 0,$$

где E — единичная матрица k -го порядка, $\det(A - \lambda E)$ — определитель матрицы $A - \lambda E$.

Напомним, что *базисом* в пространстве \mathbb{R}^k называется такой набор векторов, что любой вектор этого пространства может быть единственным образом представлен в виде линейной комбинации векторов из этого набора.

Теорема 5.1. *Если в пространстве \mathbb{R}^k существует базис из собственных векторов h_1, \dots, h_k матрицы A и $\lambda_1, \dots, \lambda_k$ — соответствующие им собственные значения, то общее решение системы (4.1) имеет вид*

$$x(n) = C_1 \lambda_1^n h_1 + \dots + C_k \lambda_k^n h_k, \quad (4.2)$$

где C_1, \dots, C_k — произвольные постоянные.

Доказательство. Поскольку h_1, \dots, h_k — базис в \mathbb{R}^k , то любое решение $x(n)$ системы (4.1) может быть представлено в виде

$$x(n) = C_1(n)h_1 + \dots + C_k(n)h_k, \quad (4.3)$$

где коэффициенты $C_1(n), \dots, C_k(n)$ находятся подстановкой $x(n)$ в систему (4.1). После подстановки $x(n)$ имеем следующее равенство:

$$\begin{aligned} x(n+1) &= C_1(n+1)h_1 + \dots + C_k(n+1)h_k = \\ &= C_1(n)Ah_1 + \dots + C_k(n)Ah_k = C_1(n)\lambda_1 h_1 + \dots + C_k(n)\lambda_k h_k. \end{aligned}$$

Приравнявая коэффициенты при одинаковых векторах базиса, получаем уравнения

$$C_1(n+1) = \lambda_1 C_1(n), \dots, C_k(n+1) = \lambda_k C_k(n), \quad n = 0, 1, \dots$$

Найдем решение первого уравнения:

$$\begin{aligned} C_1(1) &= \lambda_1 C_1(0), \quad C_1(2) = \lambda_1 C_1(1) = \lambda_1^2 C_1(0), \\ C_1(3) &= \lambda_1 C_1(2) = \lambda_1^3 C_1(0), \dots, C_1(n) = \lambda_1^n C_1(0). \end{aligned}$$

Аналогично получаем, что $C_i(n) = \lambda_i^n C_i(0)$ для всех $i = 2, \dots, k$. Тогда из (4.3) следует, что любое решение $x(n)$ системы (4.1) задается равенством (4.2), где $C_i = C_i(0)$, $i = 1, \dots, k$ — произвольные постоянные. Теорема доказана.

Следствие 5.1. Если все собственные значения $\lambda_1, \dots, \lambda_k$ матрицы A различны, то общее решение системы (4.1) имеет вид (4.2).

Доказательство. По теореме 2.1, достаточно доказать, что если все $\lambda_1, \dots, \lambda_k$ различны, то собственные векторы h_1, \dots, h_k образуют базис в пространстве \mathbb{R}^k . Предположим, что это не так, тогда существует собственный вектор h_m , $m = 2, \dots, k$ который является линейной комбинацией независимых собственных векторов h_1, \dots, h_{m-1} , то есть

$$h_m = C_1 h_1 + \dots + C_{m-1} h_{m-1}. \quad (4.4)$$

Подставим (4.4) в равенство $Ah_m = \lambda_m h_m$:

$$C_1 A h_1 + \dots + C_{m-1} A h_{m-1} = C_1 \lambda_m h_1 + \dots + C_{m-1} \lambda_m h_{m-1},$$

$$C_1 \lambda_1 h_1 + \dots + C_{m-1} \lambda_{m-1} h_{m-1} = C_1 \lambda_m h_1 + \dots + C_{m-1} \lambda_m h_{m-1}.$$

Следовательно, $\lambda_1 = \lambda_m, \dots, \lambda_{m-1} = \lambda_m$. Получили противоречие с тем, что все собственные значения матрицы A различны. \square

Отметим, что в биологических моделях случай, когда собственные значения разные, является более распространенным. Действительно, если матрица A имеет одинаковые собственные значения, то небольшим изменением ее коэффициентов (которые вычисляются приближенно) можно добиться того, что все собственные значения будут различными.

В случае, когда среди собственных значений системы имеются одинаковые, формула для общего решения приведена в [13, с. 59].

Чтобы найти решение системы (4.1), удовлетворяющее начальному условию $x(0)$, положим $n = 0$ в равенстве (4.2):

$$x(0) = C_1 h_1 + \dots + C_k h_k = HC,$$

где $H = (h_1, \dots, h_k)$ — матрица, составленная из собственных векторов, $C = (C_1, \dots, C_k)^*$ — вектор, координатами которого являются постоянные C_1, \dots, C_k . Получаем, что $C = H^{-1}x(0)$.

Асимптотическое поведение решений линейной однородной системы.

Положением равновесия линейной системы (4.1) называется точка $x^* \in \mathbb{R}^k$ такая, что $x^* = Ax^*$.

Отметим, что система (4.1) всегда имеет положение равновесия $x^* = 0$. Это положение равновесия единственно, если 1 не является собственным значением матрицы A .

Теорема 5.2. *Имеют место следующие свойства:*

- 1) если $|\lambda_i| < 1$ для всех $i = 1, \dots, k$, то $x(n) \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$;
- 2) если существует хотя бы одно собственное значение λ_i матрицы A такое, что $|\lambda_i| > 1$, то в любой окрестности точки $x^* = 0$ найдется точка $x(0)$ такая, что $x(n) \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$.

Доказательство. Докажем теорему в случае, когда в пространстве \mathbb{R}^k существует базис из собственных векторов h_1, \dots, h_k матрицы A . Тогда общее решение системы (4.1) задается формулой (4.2). Если $|\lambda_i| < 1$, для $i = 1, \dots, k$, то $\lambda_i^n \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$, $i = 1, \dots, k$. Поэтому

$$x(n) = C_1 \lambda_1^n h_1 + \dots + C_k \lambda_k^n h_k \rightarrow 0 \quad \text{при} \quad n \rightarrow \infty.$$

Если существует собственное значение λ_i матрицы A такое, что $|\lambda_i| > 1$, то $\lambda_i^n \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$. Покажем, что в любой окрестности точки $x^* = 0$ найдется точка $x(0)$ такая, что $x(n) \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$. Одной из таких точек является, например, точка $x(0) = C_i h_i$, где постоянная C_i достаточно мала. Тогда решение $x(n)$, удовлетворяющее начальному условию $x(0) = C_i h_i$, имеет вид $x(n) = C_i \lambda_i^n h_i$ и стремится к бесконечности при $n \rightarrow \infty$.

Утверждение теоремы остается верным и в общем случае, доказательство приведено в [13]. □

5. МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕСЛИ И ЛЕФКОВИЧА

Классическая модель Лесли.

Модели динамики популяций с дискретной возрастной структурой и дискретным временем исторически связаны с именем П. Лесли, который исследовал простейшие варианты подобных моделей ([21], [22]). В моделях Лесли используется допущение, что популяция разбита на конечное число последовательных возрастных классов одинаковой длительности, а численность всех классов регистрируется в дискретные моменты времени с равномерным шагом, длина которого совпадает с длительностью класса (например, 1 год). Тогда, если демографические параметры популяции (коэффициенты рождаемости и смертности) постоянны во времени, то изменения размеров возрастных классов описываются системой линейных разностных уравнений с матрицей специальной структуры, которую принято называть матрицей Лесли.

Перейдем к формулировке основных результатов. Предположим, что все особи некоторой популяции разделены на k возрастных групп, тогда структура популяции в моменты времени $n = 0, 1, 2, \dots$ задается вектор-столбцом

$$x(n) = (x_1(n), \dots, x_k(n))^*.$$

Функция $x_i(n)$ определяет количество особей возраста i , $i = 1, \dots, k$ в момент времени n . Возрастная структура популяции в следующий момент $n + 1$ задается уравнением

$$x(n + 1) = Lx(n), \quad n = 0, 1, \dots, \quad (5.1)$$

где L — матрица Лесли, то есть матрица следующего вида:

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

Здесь b_i — коэффициент рождаемости i -ой возрастной группы, $b_i \geq 0$, $i = 1, \dots, k$, s_i — коэффициент выживаемости i -ой возрастной группы, $s_i \in (0, 1]$, $i = 1, \dots, k - 1$. Предполагается, что за единичный промежуток времени особи i -ой группы переходят в группу $i + 1$, от некоторых групп появляются потомки и часть особей от каждой группы погибает.

Потомство, которое появляется за единицу времени от всех групп, поступает в первую группу, тогда

$$x_1(n + 1) = \sum_{i=1}^k b_i x_i(n).$$

Количество особей во второй группе $x_2(n + 1)$ получается с учетом двух процессов. Первый процесс — переход особей $x_1(n)$ во вторую группу, второй — возможная гибель части этих особей. Поэтому

$$x_2(n + 1) = s_1 x_1(n).$$

Аналогично, $x_3(n + 1) = s_2 x_2(n)$ и так далее.

Найдем $x(1) = Lx(0)$, тогда

$$x(2) = Lx(1) = L^2x(0),$$

$$x(n) = L^n x(0), \quad n = 1, 2, \dots$$

Если матрица L имеет простую структуру, то есть имеет k различных собственных значений, то общее решение системы (5.1) можно записать в виде (4.2).

По теореме Перрона-Фробениуса, матрица L имеет единственное положительное собственное значение $\lambda_1 = \lambda_{\max}$, от которого зависит асимптотическое поведение решения системы (5.1). Если для остальных собственных значений матрицы L выполнено неравенство $|\lambda_i| < \lambda_{\max}$, $i = 2, \dots, k$, то матрица L является примитивной.

Теорема 6.1. Пусть λ_{\max} — положительное собственное значение матрицы L . Выполнены следующие свойства:

- 1) если $\lambda_{\max} < 1$, то $x(n) \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$;
- 2) если $\lambda_{\max} > 1$, то $x(n) \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$;

3) если $\lambda_{\max} = 1$ и матрица L примитивная, то $x(n) \rightarrow C_1 h_1$ при $n \rightarrow \infty$.

Если $\lambda_{\max} = 1$ и матрица L не примитивная, то уравнение (5.1) имеет периодические решения (циклы). Чтобы понять, является ли матрица примитивной, не вычисляя ее собственные значения, удобно воспользоваться следующим критерием.

Критерий примитивности матрицы.

Обозначим через

$$k > k_1 > k_2 > \dots > k_q \geq 0$$

степени всех ненулевых членов характеристического многочлена матрицы L , располагая их в порядке убывания.

Утверждение 6.1. Матрица L является примитивной тогда и только тогда, когда наибольший общий делитель чисел

$$k - k_1, k_1 - k_2, \dots, k_{q-1} - k_q$$

равен единице.

Например, пусть характеристический многочлен матрицы L равен

$$\lambda^3 + \lambda^2 - 4,$$

тогда $k = 3, k_1 = 2, k_2 = 0$. Наибольший общий делитель чисел

$$k - k_1 = 1, k_1 - k_2 = 2$$

равен единице, поэтому матрица L примитивная.

Пример 6.1. Найти решение уравнения (5.1) для популяции из трех возрастных групп, если исходная популяция состоит из одной самки старшего возраста. Каждое животное старшего возраста успевает произвести в среднем 18 потомков, любое животное среднего возраста, прежде чем перейти в следующий класс (с вероятностью $2/3$), производит в среднем 14 потомков. Молодые животные не производят потомства и с вероятностью $1/2$ попадают в среднюю группу.

Решение. Из условия примера следует, что матрица Лесли для данной популяции имеет следующий вид:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 14 & 18 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix}.$$

Найдем *характеристический многочлен* матрицы L , то есть определитель матрицы $L - \lambda E$, где E — единичная матрица:

$$\det(L - \lambda E) = \begin{vmatrix} -\lambda & 14 & 18 \\ 1/2 & -\lambda & 0 \\ 0 & 2/3 & -\lambda \end{vmatrix} = -\lambda^3 + 7\lambda + 6.$$

Тогда собственные значения этой матрицы (корни характеристического многочлена $-\lambda^3 + 7\lambda + 6$) равны $\lambda_1 = 3$, $\lambda_2 = -2$, $\lambda_3 = -1$.

Собственный вектор h_1 , отвечающий собственному значению $\lambda_1 = 3$, найдем из равенства $Ah_1 = 3h_1$. Поскольку достаточно найти один из бесконечного множества собственных векторов, будем искать h_1 в виде $h_1 = (x, y, 1)^*$ (обычно ищут собственный вектор $h_1 = (1, y, z)^*$, но из-за специфики матрицы Лесли предпочтительнее первый вариант). Тогда уравнение $Ah_1 = 3h_1$ или эквивалентное ему $(A - 3E)h_1 = 0$ имеет вид

$$\begin{cases} -3x + 14y + 18 = 0, \\ x/2 - 3y = 0, \\ 2y/3 - 3 = 0. \end{cases}$$

Решениями системы являются $x = 27$ и $y = 4.5$, поэтому

$$h_1 = (27, 4.5, 1)^*.$$

Найдем собственный вектор h_2 , отвечающий собственному значению $\lambda_2 = -2$, из равенства $Ah_1 = -2h_1$. Вектор h_2 также будем искать в виде $h_1 = (x, y, 1)^*$, поэтому

$$\begin{cases} 2x + 14y + 18 = 0, \\ x/2 + 2y = 0, \\ 2y/3 + 2 = 0. \end{cases}$$

Решая систему, находим

$$x = 12, y = -3, h_2 = (12, -3, 1)^*.$$

Для нахождения собственного вектора $h_3 = (x, y, 1)^*$, отвечающего $\lambda_3 = -1$, найдем решение системы:

$$\begin{cases} x + 14y + 18 = 0, \\ x/2 + y = 0, \\ 2y/3 + 1 = 0. \end{cases}$$

Следовательно, $h_3 = (3, -1.5, 1)^*$.

По формуле (4.2) найдем общее решение уравнения (5.1):

$$x(n) = \sum_{i=1}^k C_i \lambda_i^n h_i = C_1 3^n \begin{pmatrix} 27 \\ 4.5 \\ 1 \end{pmatrix} + C_2 (-2)^n \begin{pmatrix} 12 \\ -3 \\ 1 \end{pmatrix} + C_3 (-1)^n \begin{pmatrix} 3 \\ -1.5 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Так как исходная популяция состоит из одной самки старшего возраста, то $x(0) = (0, 0, 1)^*$. Подставляя $n = 0$ в последнее равенство, получаем систему уравнений относительно неизвестных C_1, C_2, C_3 :

$$\begin{cases} 27C_1 + 12C_2 + 3C_3 = 0, \\ 4.5C_1 - 3C_2 - 1.5C_3 = 0, \\ C_1 + C_2 + C_3 = 1. \end{cases}$$

Решениями системы являются $C_1 = 0.1, C_2 = -0.6, C_3 = 1.5$. Подставляя эти значения в общее решение, получаем

$$x(n) = 3^n \begin{pmatrix} 2.7 \\ 0.45 \\ 0.1 \end{pmatrix} + (-2)^n \begin{pmatrix} -7.2 \\ 1.8 \\ -0.6 \end{pmatrix} + (-1)^n \begin{pmatrix} 4.5 \\ -2.25 \\ 1.5 \end{pmatrix}.$$

Пример 6.2. Исследовать асимптотическое поведение решений уравнения (5.1) для популяции из трех возрастных групп с матрицей Лесли

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 4 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix}$$

(не находя решение в явном виде). Показать, что матрица L является примитивной.

Решение. Найдем характеристический многочлен матрицы L :

$$\det(L - \lambda E) = \begin{vmatrix} -\lambda & 2 & 4 \\ 1/3 & -\lambda & 0 \\ 0 & 1/4 & -\lambda \end{vmatrix} = -\lambda^3 + \frac{2}{3}\lambda + \frac{1}{3}.$$

Решая уравнение $\det(L - \lambda E) = 0$, находим собственные значения матрицы:

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = \frac{-3 - \sqrt{3}i}{6}, \quad \lambda_3 = \frac{-3 + \sqrt{3}i}{6}.$$

Отметим, что данная матрица примитивная, так как

$$|\lambda_2| = |\lambda_3| = \frac{1}{6} \sqrt{(-3)^2 + (\sqrt{3}i)^2} = \frac{1}{\sqrt{6}} < \lambda_{\max} = 1,$$

Это также следует из того, что степени всех ненулевых членов характеристического многочлена

$$\det(L - \lambda E) = -\lambda^3 + \frac{2}{3}\lambda + \frac{1}{3}$$

равны $k = 3$, $k_1 = 1$, $k_2 = 0$; поэтому наибольший общий делитель чисел

$$k - k_1 = 2, \quad k_1 - k_2 = 1$$

равен единице.

Собственный вектор $h_1 = (x, y, 1)^*$, отвечающий собственному значению $\lambda_1 = 1$, найдем из системы уравнений

$$\begin{cases} -x + 2y + 4 = 0, \\ x/3 - y = 0, \\ y/4 - 1 = 0. \end{cases}$$

Следовательно, $h_1 = (12, 4, 1)^*$. Таким образом,

$$x(n) \rightarrow C_1 \begin{pmatrix} 12 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \text{при } n \rightarrow +\infty.$$

Репродуктивный потенциал — величина, которая по заданным значениям параметров b_i и s_i , $i = 1, \dots, k$ позволяет исследовать асимптотическое поведение системы без вычисления наибольшего собственного значения λ_{\max} :

$$R = b_1 + b_2 s_1 + b_3 s_1 s_2 + \dots + b_k s_1 s_2 \dots s_{k-1}.$$

Величина R является обобщенным параметром скорости воспроизводства всей популяции.

Лемма 6.1. *Имеют место следующие свойства:*

- 1) если $R < 1$, то $\lambda_{\max} < 1$;
- 2) если $R > 1$, то $\lambda_{\max} > 1$;
- 3) если $R = 1$, то $\lambda_{\max} = 1$.

Доказательство. Из теоремы Фробениуса о свойствах собственных значений неотрицательной матрицы и теоремы Декарта о числе положительных корней многочлена следует, что матрица L имеет ровно одно положительное собственное значение λ_{\max} и для всех остальных собственных значений выполнено неравенство $|\lambda_i| \leq \lambda_{\max}$.

Пример 6.3. С помощью репродуктивного потенциала исследовать устойчивость положения равновесия для популяции из трех возрастных групп с матрицей Лесли из примера 2.1:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 14 & 18 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix}.$$

Решение. В данной матрице

$$b_1 = 0, b_2 = 14, b_3 = 18, s_1 = \frac{1}{2}, s_2 = \frac{2}{3},$$

поэтому репродуктивный потенциал равен

$$R = b_1 + b_2s_1 + b_3s_1s_2 = 0 + 14 \cdot \frac{1}{2} + 18 \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{2}{3} = 13.$$

По лемме 6.1, если $R > 1$, то $\lambda_{\max} > 1$. Следовательно, $X(n) \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$, то есть положение равновесия $x_* = 0$ неустойчиво.

Модель динамики популяции Лефковича.

Постулаты классической модели Лесли [21] существенно ограничивают сферу ее применения. Это связано с тем, что на практике наблюдению и регистрации поддается часто не возраст особи, а лишь стадия развития организма, причем длительность стадий может быть разной. Поэтому целесообразно рассматривать более общую модель, впервые рассмотренную Лефковичем в [20]. Результаты, приведенные в этом разделе, более подробно описаны в работах [6], [7].

Рассмотрим модель динамики популяции организмов, жизненный цикл которых разбит на конечное число стадий развития, на примере пашенного червя (см. [7]). После спаривания у червей происходят процессы образования и сбрасывания кокона, внутри которого начинается развитие червей. Из кокона выходят ювенильные особи, которые через некоторое время становятся половозрелыми и производят коконы несколько раз в течение своего жизненного цикла. У зрелых особей выделяются четыре последовательные стадии, которые обозначим a_1, a_2, a_3, a_4 . Пусть

$$c(n), d(n), a_1(n), a_2(n), a_3(n), a_4(n)$$

— число коконов, ювенилов и зрелых особей на стадиях a_1, a_2, a_3, a_4 в момент времени $n = 0, 1, 2, \dots$. Эти шесть компонент образуют вектор $X(n)$ численности популяции в момент n .

Определим параметры $0 \leq b_i \leq 1$, $i = 1, 2, 3, 4$ и $0 < s_j \leq 1$, $j = c, d, a_1, a_2, a_3, a_4$ следующим образом. Коэффициент b_i показывает,

какая доля червей, находящихся в стадии a_i , $i = 1, 2, 3, 4$ отложила коконы. Коэффициент s_j равен доле числа особей стадии j , перешедших в следующую стадию за 1 шаг по времени. Предполагается, что за 1 шаг особь может «повзрослеть», но остаться в той же стадии. Это учитывается в модели при помощи дополнительных коэффициентов задержки r_j , где $r_j \geq 0$, $r_j + s_j \leq 1$.

Число коконов в момент времени $n + 1$ зависит от того, какая доля половозрелых особей отложила коконы за единицу времени во всех зрелых стадиях:

$$c(n + 1) = b_1 a_1(n) + b_2 a_2(n) + b_3 a_3(n) + b_4 a_4(n).$$

Ювенилов будет столько, сколько их выйдет из коконов, плюс те, кто задержался в ювенильной стадии:

$$d(n + 1) = s_c c(n) + r_d d(n).$$

Половозрелыми особями в стадии a_1, a_2, a_3, a_4 считаются те, кто перешел из d, a_1, a_2, a_3 или задержался в a_1, a_2, a_3, a_4 :

$$a_1(n + 1) = s_d d(n) + r_{a_1} a_1(n),$$

$$a_i(n + 1) = s_{a_{i-1}} a_{i-1}(n) + r_{a_i} a_i(n), \quad i = 2, 3, 4.$$

Таким образом, получили уравнение в векторно-матричной форме

$$X(n + 1) = AX(n), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (5.2)$$

где A — матрица Лефковича:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_1 & b_2 & b_3 & b_4 \\ s_c & r_d & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_d & r_{a_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_{a_1} & r_{a_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_{a_2} & r_{a_3} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{a_3} & r_{a_4} \end{pmatrix}.$$

Эта матрица сводится к классической матрице Лесли, если все коэффициенты r нулевые, то есть переход из стадии в стадию происходит без задержек.

Асимптотическое поведение траекторий системы (5.2) повторяет поведение системы с матрицей Лесли.

Теорема 6.2. *Имеют место следующие свойства:*

- 1) если $\lambda_{\max} > 1$, то $X(n) \rightarrow +\infty$ при $n \rightarrow +\infty$;
- 2) если $\lambda_{\max} < 1$, то $X(n) \rightarrow 0$ при $n \rightarrow +\infty$;
- 3) если $\lambda_{\max} = 1$ и матрица A примитивная, то $X(n) \rightarrow C_1 h_1$ при $n \rightarrow +\infty$.

Для матрицы Лефковича также можно определить **репродуктивный потенциал**, то есть такую величину R , которая по заданным значениям демографических параметров позволяет установить, какой из перечисленных выше случаев имеет место, не прибегая к вычислению λ_{\max} . Рассмотрим матрицу Лефковича в общем виде:

$$A = \begin{pmatrix} r_1 + b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{k-1} & b_k \\ s_1 & r_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & r_3 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & r_{k-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & s_{k-1} & r_k \end{pmatrix}.$$

Пусть $p(\lambda)$ — характеристический многочлен матрицы A с коэффициентом 1 при старшей степени $p(\lambda)$. Аналогично модели Лесли, определим

$$R(A) = 1 - p(1).$$

Вычисляя $p(1)$, получим явное выражение репродуктивного потенциала через параметры популяции:

$$R(A) = 1 - \prod_{j=1}^n (1 - r_j) + \sum_{i=1}^k \ell_i b_i \prod_{j=i+1}^{k+1} (1 - r_j),$$

где $\ell_i = s_1 \dots s_{i-1}$, $r_{k+1} = 0$.

Справедлива следующая теорема о репродуктивном потенциале [7]:

Теорема 6.3. *Имеют место следующие свойства:*

- 1) *если $R(A) > 1$, то максимальное собственное значение матрицы Лефковича $\lambda_{\max} > 1$;*
- 2) *если $R(A) < 1$, то $\lambda_{\max} < 1$;*
- 3) *если $R(A) = 1$, то $\lambda_{\max} = 1$.*

Таким образом, для моделей популяций Лесли и Лефковича по заданным значениям параметров матриц с помощью репродуктивного потенциала можно исследовать асимптотическое поведение системы без вычисления наибольшего собственного значения λ_{\max} .

6. ВОПРОСЫ ОПТИМАЛЬНОЙ ДОБЫЧИ ВОЗОБНОВЛЯЕМОГО РЕСУРСА

На протяжении многих лет человечество стремилось к рациональному использованию природных ресурсов, что потребовало разработки оптимальных стратегий их эксплуатации. Вместе с этим возникла необходимость изучения популяционной структуры эксплуатируемых видов, а именно возрастной структуры. Изменение численности популяции, выживание и рост неполовозрелых особей, переходы в старшие возрастные классы — эти и другие характеристики являются сложными процессами, на которые промысел оказывает различное влияние. Методы математического моделирования позволили разработать различные стратегии промысла и изучить их последствия для развития всей популяции. Современное состояние работ по вопросам оптимальной добычи ресурса для различных моделей эксплуатируемых популяций подробно описано в [8, 15].

Рассмотрим модели динамики неоднородной эксплуатируемой популяции, состоящей из особей отдельных видов, либо разделенной на возрастные группы. В частности, можно предполагать, что мы исследуем добычу k различных видов рыб, между которыми существуют отношения конкуренции за пищу или места обитания, или отношения хищник–жертва. Рассматриваются вопросы оптимального сбора ресурса для данной популяции на конечном и бесконечном промежутках времени при различных ограничениях на условия промысла. Основная задача заключается в вычислении средней временной выгоды от извлечения возобновляемого ресурса и построения управления, при котором данная функция является максимальной.

Определение средней временной выгоды для моделей популяций, заданных нормальной автономной системой разностных уравнений.

Приведем общее описание данных моделей. Предполагаем, что исследуемая популяция является неоднородной, то есть либо состоит из отдельных видов x_1, \dots, x_k , либо разделена на $k \geq 2$ возрастных групп. Обозначим через $x_i(n)$, $i = 1, \dots, k$, количество ресурса каждого из k видов или возрастных классов в момент времени $n = 0, 1, 2, \dots$. Пусть

развитие популяции при отсутствии эксплуатации описывается системой разностных уравнений

$$x(n+1) = F(x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (6.1)$$

где $x(n) = \text{col}(x_1(n), \dots, x_k(n))$, то есть $x(n)$ — вектор-столбец с координатами $x_1(n), \dots, x_k(n)$, $F(x) = \text{col}(f_1(x), \dots, f_n(x))$. Предполагаем, что $f_i(x)$, $i = 1, \dots, k$, — вещественные неотрицательные функции, заданные для всех

$$x \in \mathbb{R}_+^k \doteq \{x \in \mathbb{R}^n : x_1 \geq 0, \dots, x_k \geq 0\},$$

удовлетворяющие условию $f_i(0) = 0$, причем $f_i \in C^2(\mathbb{R}_+^k)$, то есть обладают непрерывными производными до второго порядка включительно и матрица Якоби $\left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}\right)_{i,j=1,\dots,k}$ является невырожденной для всех $x \in \mathbb{R}_+^k$.

Отметим, что в скобках мы обозначаем временные, а нижними индексами — пространственные параметры; например, через $u_i(n)$ обозначается доля ресурса i -го вида, извлеченного из популяции в момент $n \in \{0, 1, 2, \dots\}$. Обозначим также

$$U \doteq \{\bar{u} : \bar{u} = (u(0), u(1), \dots, u(n), \dots)\},$$

где $u(n) = (u_1(n), \dots, u_k(n)) \in [0, 1]^k$, и будем рассматривать последовательность $\bar{u} \in U$ как управление, которым можно варьировать для достижения лучшего результата сбора ресурса. Пусть теперь $x_i(n)$ — количество ресурса i -го вида в момент n до сбора, тогда оставшееся после сбора количество ресурса данного вида равно

$$(1 - u_i(n))x_i(n), \quad i = 1, \dots, k,$$

и модель эксплуатируемой популяции имеет вид

$$x(n+1) = F((1 - u(n))x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (6.2)$$

где $(1 - u(n))x(n) \doteq \text{col}((1 - u_1(n))x_1(n), \dots, (1 - u_k(n))x_k(n))$. Предполагаем, что решение $x(n)$, $n = 0, 1, 2, \dots$, системы (6.2) продолжаемо для всех $\bar{u} \in U$; для этого будем дополнительно полагать, что для функций $f_i(x)$, заданных в области $I \subset \mathbb{R}_+^k$, выполнено включение

$$\bigcup_{u \in [0,1]^k} F((1-u)I) \subseteq I.$$

Пусть $\tilde{x}(n) \doteq (1 - u(n))x(n)$, тогда систему (6.2) можно записать в виде

$$\tilde{x}(n+1) = (1 - u(n+1))F(\tilde{x}(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots$$

Неоднородность ресурса может сказываться на стоимости добываемой продукции, поэтому будем считать, что стоимости условной единицы каждого из классов равны положительным постоянным C_1, \dots, C_k . Следовательно, стоимость всей продукции в момент n равна

$$z(n) = \sum_{i=1}^k C_i x_i(n) u_i(n).$$

Определение 6.1. Для любых $\bar{u} \in U$ и $x(0) \in \mathbb{R}_+^k$ введем в рассмотрение функцию

$$H_*(\bar{u}, x(0)) \doteq \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} z(j) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j), \quad (6.3)$$

которую назовем *средней временной выгодой* от извлечения ресурса. Аналогично, с заменой нижнего предела на верхний, определим $H^*(\bar{u}, x(0))$ и, если выполнено равенство

$$H_*(\bar{u}, x(0)) = H^*(\bar{u}, x(0)),$$

то общий предел будем обозначать $H(\bar{u}, x(0))$.

Определение 6.2. Под *стационарным режимом эксплуатации* популяции, заданной системой (6.2), будем понимать такой способ добычи ресурса, при котором

$$u(n) = u = (u_1, \dots, u_k) \in [0, 1]^k \quad \text{для всех } n = 0, 1, 2, \dots$$

При данном режиме система (6.2) имеет вид

$$x(n+1) = F((1-u)x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad (6.4)$$

Обозначим через $x(n, u, x_0) = \text{col}(x_1(n, u, x_0), \dots, x_k(n, u, x_0))$ решение системы (6.4), удовлетворяющее начальному условию $x(0) = x_0$. Пусть $\|x\| = \sqrt{x_1^2 + \dots + x_k^2}$.

Определение 6.3 (см. [14, с. 44]). Решение $\widehat{x}(n, u, x_0^*)$ системы (6.4) называется *устойчивым по Ляпунову*, если для любого $\varepsilon > 0$ найдется $\delta = \delta(\varepsilon) > 0$ такое, что как только $\|x_0 - x_0^*\| < \delta$, то

$$\|x(n, u, x_0) - \widehat{x}(n, u, x_0^*)\| < \varepsilon$$

для всех $n \geq 1$. Решение $\widehat{x}(n, u, x_0^*)$ называется *асимптотически устойчивым*, если оно устойчиво по Ляпунову и для любого начального условия x_0 из некоторой окрестности точки x_0^* имеет место равенство

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \|x(n, u, x_0) - \widehat{x}(n, u, x_0^*)\| = 0.$$

Если существует решение системы (6.4) вида

$$x(n) \equiv \text{const} = x(u) = \text{col}(x_1(u), \dots, x_k(u)),$$

то оно называется *неподвижной точкой* данной системы; это решение удовлетворяет уравнению

$$x(u) = F((1 - u)x(u^0)).$$

Если решение $x(n) \equiv x(u)$ устойчиво (асимптотически устойчиво), то его называют *устойчивой* (асимптотически устойчивой) *неподвижной точкой*.

Определение 6.4. Множество начальных точек $x(0) = x_0$, для которых

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \|x(n, u, x_0) - x(u)\| = 0, \quad (6.5)$$

называется *множеством притяжения точки* $x(u)$, обозначим это множество $A(x(u))$.

Утверждение 6.1. *Предположим, что система (6.4) имеет асимптотически устойчивую неподвижную точку $x(u)$. Тогда для любой начальной точки $x(0) \in A(x(u))$ выполнено равенство*

$$H(\bar{u}, x(0)) = \sum_{i=1}^k C_i x_i(u) u_i, \quad \text{где } \bar{u} = (u, \dots, u, \dots). \quad (6.6)$$

Доказательство. Из равенства (6.5) получаем, что

$$\lim_{n \rightarrow \infty} x_i(n, u, x_0) = x_i(u)$$

для всех $i = 1, \dots, k$ и любого $x(0) = x_0 \in A(x(u))$. Далее, $u(n) = u$, $n = 0, 1, 2, \dots$, поэтому

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow \infty} z(n) &= \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^k C_i x_i(n) u_i(n) = \\ &= \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^k C_i x_i(n, u, x_0) u_i = \sum_{i=1}^k C_i x_i(u) u_i. \end{aligned}$$

Следовательно, предел $\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} z(j)$ существует (как предел среднего арифметического) и равен $\sum_{i=1}^k C_i x_i(u) u_i$. Таким образом,

$$H(\bar{u}, x(0)) \doteq \varliminf_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} z(j) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} z(j) = \sum_{i=1}^k C_i \hat{x}_i(u) u_i,$$

то есть (6.6) выполнено для любой начальной точки $x(0) = x_0 \in A(x(u))$. Утверждение доказано.

Приведем равенство для вычисления средней временной выгоды в случае, когда система (6.4) имеет устойчивый цикл длины $\ell \geq 2$. Обозначим n -ю итерацию функции F через F^n , то есть

$$F^1 = F, \quad F^n = F(F^{n-1}), \quad n = 2, 3, \dots$$

Определение 6.5. Точка $\beta^0(u)$ называется *периодической точкой периода* $\ell \in \mathbb{N}$ для системы (6.4), если $F^\ell(\beta^0(u)) = \beta^0(u)$ и

$$F^m(\beta^0(u)) \neq \beta^0(u) \quad \text{при } m = 1, \dots, \ell - 1.$$

Если $\ell \geq 2$, то каждая из точек

$$\beta^m(u) = F^m(\beta^0(u)), \quad m = 1, \dots, \ell - 1$$

также является периодической точкой периода ℓ , то есть точки

$$\beta^0(u), \dots, \beta^{\ell-1}(u)$$

образуют периодическую траекторию или *цикл*

$$B(u) = \{\beta^0(u), \dots, \beta^{\ell-1}(u)\}$$

периода ℓ .

Определение 6.6 (см. [17, с. 9]). Цикл $B(u)$ системы (6.4) называется *притягивающим (устойчивым)*, если существует окрестность V (область притяжения цикла) такая, что

$$F(V) \subset V \quad \text{и} \quad \bigcap_{k \geq 0} F^k(V) = B(u).$$

Утверждение 6.2. *Предположим, что система (6.4) при стационарном режиме эксплуатации $\bar{u} = (u, \dots, u, \dots)$ имеет устойчивый цикл*

$$B(u) = \{\beta^0(u), \dots, \beta^{\ell-1}(u)\}$$

длины $\ell \geq 2$. Тогда для любой начальной точки $x(0)$ из области притяжения V данного цикла выполнено равенство

$$H(\bar{u}, x(0)) = \frac{1}{\ell} \sum_{i=1}^{\ell} C_i (\beta_i^0(u) + \dots + \beta_i^{\ell-1}(u)) u_i. \quad (6.7)$$

Доказательство. Так как система (6.4) обладает устойчивым циклом $B(u)$, то для каждой начальной точки $x(0) = x_0 \in V$ траектория решения $x(k, u, x_0)$ данной системы распадается на ℓ последовательностей, сходящихся к точкам $\beta^0(u), \dots, \beta^{\ell-1}(u)$ соответственно (см. [18, с. 9]). Это означает, что

$$\lim_{p \rightarrow \infty} x_i(p\ell + m, u, x_0) = \beta_i^m(u), \quad m = 0, 1, \dots, \ell - 1, \quad i = 1, \dots, n.$$

Следовательно, так как $u(k) = u$ для всех $k = 0, 1, 2, \dots$, то

$$\lim_{p \rightarrow \infty} z(p\ell + m) = \lim_{p \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^n C_i x_i(p\ell + m, u, x_0) u_i(p\ell + m) = \sum_{i=1}^n C_i \beta_i^m(u) u_i.$$

Таким образом,

$$\begin{aligned} \lim_{p \rightarrow \infty} \sum_{m=0}^{\ell-1} z(p\ell + m) &= \sum_{m=0}^{\ell-1} \sum_{i=1}^n C_i \beta_i^m(u) u_i = \\ &= \sum_{i=1}^n C_i (\beta_i^0(u) + \dots + \beta_i^{\ell-1}(u)) u_i, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} H(\bar{u}, x(0)) &\doteq \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{1}{k} \sum_{j=0}^{k-1} z(j) = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{1}{k} \sum_{j=0}^{k-1} z(j) = \lim_{p \rightarrow \infty} \frac{1}{p\ell} \sum_{j=0}^{p\ell-1} z(j) = \\ &= \frac{1}{\ell} \lim_{p \rightarrow \infty} \frac{1}{p} \sum_{q=0}^{p-1} \sum_{m=0}^{\ell-1} z(q\ell + m) = \frac{1}{\ell} \sum_{i=1}^n C_i (\beta_i^0(u) + \dots + \beta_i^{\ell-1}(u)) u_i. \end{aligned}$$

Таким образом, равенство (6.7) выполнено для любой точки $x(0) = x_0$ из области притяжения V данного цикла. Утверждение доказано.

Оптимальный режим эксплуатации популяции на конечном промежутке времени.

Обозначим $\bar{u}(n) \doteq (u(0), \dots, u(n-1))$, где

$$u(j) = (u_1(j), \dots, u_k(j)) \in [0, 1]^k, \quad j = 0, 1, \dots, n-1.$$

Для любого $n = 1, 2, \dots$ рассмотрим функцию

$$h(\bar{u}(n), x(0)) \doteq \sum_{j=0}^{n-1} z(j) = \sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j), \quad (6.8)$$

равную стоимости ресурса, извлеченного за n изъятий. Доказательство приведенных ниже утверждений опубликовано в [5].

Введем в рассмотрение функцию

$$D(x) \doteq \sum_{i=1}^k C_i (f_i(x) - x_i).$$

Теорема 6.1. Пусть функция $D(x)$ достигает максимального значения в единственной точке $x^* \in \mathbb{R}_+^k$ и $x_i^* \leq f_i(x^*) \neq 0$ для любого $i = 1, \dots, k$. Тогда для любого $x(0) \in \mathbb{R}_+^k$ такого, что $x_i(0) \geq x_i^*$, $i = 1, \dots, k$, функция $h(\bar{u}(n), x(0))$ достигает наибольшего значения

$$h(\bar{u}^*(n), x(0)) = (n-1) \cdot D(x^*) + \sum_{i=1}^k C_i x_i(0) \quad (6.9)$$

на множестве $[0, 1]^{nk}$ при следующем режиме эксплуатации:

- (1) если $n = 1$, то $u^*(0) = (1, \dots, 1)$;
- (2) если $n = 2$, то $\bar{u}^*(2) = (u^*(0), u^*(1))$, где $u^*(0) = \left(1 - \frac{x_1^*}{x_1(0)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{x_k(0)}\right)$, $u^*(1) = (1, \dots, 1)$;
- (3) если $n \geq 3$, то $\bar{u}^*(n) = (u^*(0), \dots, u^*(n-1))$, где $u^*(0) = \left(1 - \frac{x_1^*}{x_1(0)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{x_k(0)}\right)$;
 $u^*(j) = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)}\right)$ при $j = 1, \dots, n-2$;
 $u^*(n-1) = (1, \dots, 1)$.

Построение режима эксплуатации для достижения наибольшей средней временной выгоды.

Напомним, что стоимость ресурса, извлеченного за n изъятий, задается равенством

$$h(\bar{u}(n), x(0)) \doteq \sum_{j=0}^{n-1} z(j) = \sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j),$$

где $\bar{u}(n) \doteq (u(0), \dots, u(n-1))$,

$$u(j) = (u_1(j), \dots, u_k(j)) \in [0, 1]^k, \quad j = 0, 1, \dots, n-1, \quad n = 1, 2, \dots$$

Тогда из (6.3) следует, что

$$H_*(\bar{u}, x(0)) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} h(\bar{u}(k), x(0)).$$

Теорема 6.2. *Предположим, что функция*

$$D(x) \doteq \sum_{i=1}^k C_i(f_i(x) - x_i)$$

достигает максимального значения в точке $x^ \in \mathbb{R}_+^k$ и $x_i^* \leq f_i(x^*) \neq 0$ для любого $i = 1, \dots, k$. Тогда для любого $x(0) \in \mathbb{R}_+^k$ такого, что $x_i(0) \geq x_i^*$, $i = 1, \dots, k$, функция $H(\bar{u}, x(0))$ достигает наибольшего значения*

$$H(\bar{u}^*, x(0)) = D(x^*) = \sum_{i=1}^k C_i(f_i(x^*) - x_i^*)$$

на множестве U при следующем режиме эксплуатации:

$$u^*(0) = \left(1 - \frac{x_1^*}{x_1(0)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{x_k(0)}\right);$$

$$u^*(n) = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)}\right), \quad n \geq 1.$$

Теорема 6.3. *Предположим, что выполнены следующие условия:*

(1) *функция $D(x) \doteq \sum_{i=1}^k C_i(f_i(x) - x_i)$ достигает максимального значения в точке $x^* \in \mathbb{R}_+^k$ и $x_i^* \leq f_i(x^*) \neq 0$ для любого $i = 1, \dots, k$;*

(2) *при $u = u^* = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)}\right)$ система (6.4) имеет асимптотически устойчивую неподвижную точку $F(x^*)$.*

Тогда для любого $x(0)$ из некоторой окрестности точки $F(x^)$ функция $H(\bar{u}, x(0))$ достигает максимального значения*

$$H(\bar{u}^*, x(0)) = D(x^*)$$

на множестве U при стационарном режиме эксплуатации $\bar{u}^* = (u^*, \dots, u^*, \dots)$.

Оптимальный режим эксплуатации однородной популяции для достижения наибольшей средней временной выгоды

Рассмотрим теперь однородную популяцию, развитие которой при отсутствии эксплуатации определяется разностным уравнением

$$x(n+1) = f(x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (6.10)$$

где $x(n) \in \mathbb{R}_+$, $f \in C^2(\mathbb{R}_+)$ — вещественная неотрицательная функция, удовлетворяющая условию $f(0) = 0$. Также рассматриваем функции $f \in C^2(I)$, $I = [0, a]$, такие, что $f(0) = 0$ и $f(I) \subseteq I$. Модель эксплуатируемой однородной популяции соответственно имеет вид

$$x(n+1) = f((1-u(n))x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots,$$

где $x(n)$ — количество ресурса до сбора в момент n .

В случае $k = 1$ без ограничения общности можем полагать $C_1 = 1$, тогда стоимость ресурса, извлеченного за n изъятий, равна

$$h(\bar{u}(n), x(0)) = \sum_{j=0}^{n-1} x(j)u(j)$$

и средняя временная выгода равна

$$H(\bar{u}, x(0)) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} x(j)u(j).$$

Следствие 6.1. *Предположим, что $d(x) \doteq f(x) - x$ достигает максимального значения в единственной точке $x^* > 0$. Тогда для любого $x(0) \geq x^*$ функция $h(\bar{u}(n), x(0))$ достигает наибольшего значения*

$$h(\bar{u}^*(n), x(0)) = (n-1) \cdot d(x^*) + x(0)$$

на множестве $[0, 1]^n$ при следующем режиме эксплуатации:

(1) если $n = 1$, то $u^*(0) = 1$;

(2) если $n = 2$, то $u^*(0) = 1 - \frac{x^*}{x(0)}$, $u^*(1) = 1$;

(3) если $n \geq 3$, то $u^*(0) = 1 - \frac{x^*}{x(0)}$; $u^*(j) = 1 - \frac{x^*}{f(x^*)}$ при $j = 1, \dots, n - 2$; $u^*(n - 1) = 1$.

Следствие 6.2. Пусть $d(x) \doteq f(x) - x$ достигает максимального значения в единственной точке $x^* > 0$. Тогда для любого $x(0)$ из некоторой окрестности точки $f(x^*)$ максимальное значение функции $H(\bar{u}, x(0))$ равно

$$H(\bar{u}^*, x(0)) = f(x^*) - x^*$$

и достигается при стационарном режиме эксплуатации

$$u^*(n) = 1 - \frac{x^*}{f(x^*)}, \quad n = 0, 1, \dots$$

Пример 6.1. Исследуем оптимальный режим эксплуатации однородной популяции, заданной уравнением

$$x(n + 1) = 4(1 - u(n))x(n)(1 - (1 - u(n))x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots,$$

где $x(0) \in [0, 1]$.

Решение. Здесь $f(x) = 4x(1 - x)$; функция

$$d(x) = f(x) - x = 3x - 4x^2$$

достигает наибольшего значения в точке $x^* = 0.375$. Согласно следствию 6.2, максимальное значение функции $H(\bar{u}, x(0))$ равно

$$H(\bar{u}^*, x(0)) = f(x^*) - x^* = 0.5625$$

и достигается при стационарном режиме эксплуатации

$$u^*(k) = 1 - \frac{x^*}{f(x^*)} = 0.6$$

для всех $n = 0, 1, 2, \dots$ и для всех $x(0)$ из некоторой окрестности точки $f(x^*) = 0.9375$.

Отметим, что то же самое значение $u^* = 0.6$ мы получим, если будем исследовать оптимальную эксплуатацию популяции только при стационарных режимах. Действительно, если $u < 0,75$, то уравнение

$$x(n+1) = 4(1-u)x(n)(1-(1-u)x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots$$

имеет две неподвижные точки — неустойчивую точку $x = 0$ и асимптотически устойчивую

$$x(u) = \frac{3-4u}{4(1-u)^2},$$

областью притяжения которой является $(0, 1]$ (если $u \geq 0.75$, данное уравнение имеет одну асимптотически устойчивую неподвижную точку $x = 0$ и популяция вырождается). Следовательно, в силу утверждения 6.1, для любой начальной точки $x(0) \in (0, 1]$ при $u < 0,75$ выполнено равенство

$$H(\bar{u}, x(0)) = x(u)u = \frac{u(3-4u)}{4(1-u)^2}, \quad \text{где } \bar{u} = (u, \dots, u, \dots).$$

Несложно посчитать, что данная функция достигает наибольшего значения $0,5625$ при $u = u^* = 0,6$. Таким образом, $H(\bar{u}^*, x(0)) = 0,5625$ для любой начальной точки $x(0) \in (0, 1]$.

Оптимизация дисконтированного дохода для структурированной популяции, подверженной промыслу

Рассмотрим структурированную популяцию, состоящую из $k \geq 2$ видов или возрастных групп x_1, \dots, x_k . Напомним, что через $u_i(n)$ мы обозначаем долю ресурса i -го вида, добытого в момент $n \in \{0, 1, 2, \dots\}$. Полагая, что $x_i(n)$ — количество ресурса i -го вида перед сбором в момент n , а $(1-u_i(n))x_i(n)$ — количество ресурса, оставшееся после сбора, запишем модель популяции, подверженной промыслу, в виде системы

$$x(n+1) = F((1-u(n))x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (6.11)$$

где $(1-u(n))x(n) \doteq \text{col}((1-u_1(n))x_1(n), \dots, (1-u_k(n))x_k(n))$.

Будем предполагать, что стоимости единицы каждого из классов добываемой продукции постоянны и равны $C_i \geq 0$, $i = 1, \dots, k$ (естественно считаем, что одновременно все C_i не могут обращаться в 0). Стоимость всей продукции в момент времени j будем определять формулой

$$h_\alpha(j) = \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j) e^{-\alpha j},$$

где $\alpha > 0$ — коэффициент дисконтирования.

Определение 6.7 (см. [4]). Функция

$$H_\alpha(\bar{u}, x(0)) \doteq \sum_{j=0}^{\infty} h_\alpha(j) = \sum_{j=0}^{\infty} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j) e^{-\alpha j}, \quad (6.12)$$

аргументов $\bar{u} \in U$ и $x(0) \in \mathbb{R}_+^k$ называется *дисконтированным доходом* от извлечения ресурса.

Сначала опишем оптимальный режим промысла структурированной популяции на конечном промежутке времени. Обозначим

$$\bar{u}(n) \doteq (u(0), \dots, u(n-1))$$

для всех $n = 1, 2, \dots$, где, как и выше, полагаем

$$u(j) = (u_1(j), \dots, u_n(j)) \in [0, 1]^k, \quad j = 0, \dots, n-1.$$

Определим функцию

$$H_\alpha(\bar{u}(n), x(0)) = \sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j) e^{-\alpha j}, \quad (6.13)$$

равную стоимости ресурса, полученного в результате n сборов.

Следующая теорема определяет оптимальный режим сборов для достижения максимума функции $H_\alpha(\bar{u}(n), x(0))$. Доказательство теорем 6.4 и 6.5 приведено в работе [4]. Введем в рассмотрение функцию

$$V(x) \doteq \sum_{i=1}^k C_i (f_i(x) - x_i e^\alpha).$$

Теорема 6.4. Пусть функция $V(x)$ достигает максимального значения в точке $x^* \in \mathbb{R}_+^k$, координаты которой удовлетворяют неравенству $x_i^* \leq f_i(x^*) \neq 0$, $i = 1, \dots, k$. Тогда для любого $x(0) \in \mathbb{R}_+^k$ такого, что $x_i(0) \geq x_i^*$, $i = 1, \dots, k$, функция $H_\alpha(\bar{u}(n), x(0))$ достигает наибольшего значения

$$H_\alpha(\bar{u}^*(n), x(0)) = V(x^*) \frac{e^{-\alpha(k-1)} - 1}{1 - e^\alpha} + \sum_{i=1}^k C_i x_i(0) \quad (6.14)$$

на множестве $[0, 1]^{kn}$ при следующем значении $\bar{u}^*(n)$ (определяющем режим эксплуатации) :

если $n = 1$, то $\bar{u}^*(1) = (u^*(0))$, где $u^*(0) = (1, \dots, 1)$;

если $n = 2$, то $\bar{u}^*(2) = (u^*(0), u^*(1))$, где

$$u^*(0) = \left(1 - \frac{x_1^*}{x_1(0)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{x_k(0)}\right), \quad u^*(1) = (1, \dots, 1);$$

если $n \geq 3$, то $\bar{u}^*(n) = (u^*(0), \dots, u^*(n-1))$, где

$$u^*(0) = \left(1 - \frac{x_1^*}{x_1(0)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{x_k(0)}\right),$$

$$u^*(j) = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)}\right) \quad \text{при } j = 1, \dots, n-2,$$

$$u^*(n-1) = (1, \dots, 1).$$

Опишем оптимальный режим промысла структурированной популяции для достижения наибольшего дисконтированного дохода на бесконечном промежутке времени.

Как и выше, полагаем, что стоимость ресурса, извлеченного за n изъятий, задается равенством

$$H_\alpha(\bar{u}(n), x(0)) = \sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j) e^{-\alpha j},$$

где $\bar{u}(n) \doteq (u(0), \dots, u(n-1))$, $u(j) = (u_1(j), \dots, u_n(j)) \in [0, 1]^k$ для всех $j = 0, 1, \dots, n-1$ и $n = 1, 2, \dots$. Тогда из (6.12) следует, что

$$H_\alpha(\bar{u}, x(0)) = \lim_{n \rightarrow \infty} H_\alpha(\bar{u}(n), x(0)).$$

Теорема 6.5. *Предположим, что $V(x)$ достигает максимального значения в точке $x^* \in \mathbb{R}_+^k$, координаты которой удовлетворяют неравенству $x_i^* \leq f_i(x^*) \neq 0$, $i = 1, \dots, k$. Тогда для любого $x(0) \in \mathbb{R}_+^k$ такого, что $x_i(0) \geq x_i^*$, $i = 1, \dots, k$, функция $H_\alpha(\bar{u}, x(0))$ достигает наибольшего значения*

$$H_\alpha(\bar{u}^*, x(0)) = \frac{V(x^*)}{e^\alpha - 1} + \sum_{i=1}^k C_i x_i(0)$$

на множестве U при следующем режиме эксплуатации:

$$u^*(0) = \left(1 - \frac{x_1^*}{x_1(0)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{x_k(0)}\right);$$

$$u^*(n) = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)}\right) \quad \text{для всех } n \geq 1.$$

7. ОПТИМИЗАЦИЯ ХАРАКТЕРИСТИК ДОХОДА ОТ ДОБЫЧИ РЕСУРСА НА БЕСКОНЕЧНОМ ПРОМЕЖУТКЕ ВРЕМЕНИ

Рассматривается новый способ определения максимальных значений характеристик дохода от добычи возобновляемого ресурса на бесконечном промежутке времени. Данная глава является продолжением главы 6, поэтому здесь будем использовать основные обозначения и определения предыдущей главы, не повторяя их заново.

Рассматриваются как однородные популяции, состоящие из одного вида, так и неоднородные, которые содержат несколько отдельных видов x_1, \dots, x_k , либо разделены на $k \geq 2$ групп по возрасту или другому признаку. Обозначим через $x_i(n)$, $i = 1, \dots, k$, количество ресурса каждого из k видов или возрастных классов в момент времени $n = 0, 1, 2, \dots$. Предполагаем, что развитие популяции при отсутствии эксплуатации описывается системой разностных уравнений

$$x(n+1) = F(x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (7.1)$$

где $x(n) = \text{col}(x_1(n), \dots, x_k(n))$, то есть $x(n)$ — вектор-столбец с координатами $x_1(n), \dots, x_k(n)$, $F(x) = \text{col}(f_1(x), \dots, f_k(x))$.

Первой характеристикой сбора ресурса будем считать *среднюю временную выгоду* от извлечения ресурса, введенную в работе [5], см. также определение 6.1:

$$H_*(\bar{u}, x(0)) \doteq \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} z(j) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j) \quad (7.2)$$

(здесь $X(0) \in \mathbb{R}_+^k$ — начальный размер популяции до сбора, $\bar{u} \in U$). Если при $n \rightarrow \infty$ существует предел выражения

$$\frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j),$$

то среднюю временную выгоду будем обозначать $H(\bar{u}, x(0))$.

Определение 7.1. Определим характеристику сбора ресурса, которую назовем *эффективностью сбора* возобновляемого ресурса. Положим ее равной нижнему пределу при $n \rightarrow \infty$ отношения собранного ресурса за n сборов к сумме приложенных для этого управлений (усилий сбора):

$$E_*(\bar{u}, x(0)) \doteq \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k C_i x_i(j) u_i(j)}{\sum_{j=0}^{n-1} \sum_{i=1}^k u_i(j)}; \quad (7.3)$$

для избежания неопределенности будем считать, что $\sum_{i=1}^k u_i(0) > 0$. В случае, если в (7.3) существует предел при $n \rightarrow \infty$, *эффективность сбора ресурса* будем обозначать $E(\bar{u}, x(0))$.

Отметим, что в [1] определен подобный показатель эффективности сбора для распределенного ресурса.

Обозначим через $A(x(u))$ множество притяжения точки $x(u)$, то есть множество начальных точек $x(0)$, для которых имеет место (6.5).

Утверждение 7.1. *Предположим, что при стационарном режиме эксплуатации $u(k) \equiv u$ система (7.1) имеет асимптотически устойчивую неподвижную точку $x(u)$. Тогда для любой начальной точки $x(0) \in A(x(u))$ выполнено равенство*

$$E(\bar{u}, x(0)) = \sum_{i=1}^k C_i x_i(u) u_i \left(\sum_{i=1}^k u_i \right)^{-1}. \quad (7.4)$$

Доказательство. Из (6.5) получаем, что для любой начальной точки $x(0) \in A(x(u))$ равенство $\lim_{k \rightarrow \infty} x_i(n, u, x_0) = x_i(u)$ выполнено для всех $i = 1, \dots, k$. Пусть $z(n) = \sum_{i=1}^k C_i x_i(n, u, x_0) u_i(n)$, тогда при стационарном режиме эксплуатации $u(k) \equiv u$ имеет место

$$\lim_{n \rightarrow \infty} z(n) = \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^k C_i x_i(n, u, x_0) u_i = \sum_{i=1}^k C_i x_i(u) u_i.$$

Следовательно, предел $\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} z(j)$ существует и, как предел среднего арифметического, равен $\sum_{i=1}^k C_i x_i(u) u_i$. Таким образом, при $u(k) \equiv u$

$$E(\bar{u}, x(0)) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} z(j) \left(\sum_{i=1}^n u_i \right)^{-1} = \sum_{i=1}^k C_i x_i(u) u_i \left(\sum_{i=1}^k u_i \right)^{-1}.$$

Утверждение доказано.

Утверждение 7.2. *Предположим, что система (6.4) при стационарном режиме эксплуатации $\bar{u} = (u, \dots, u, \dots)$ имеет устойчивый цикл*

$$B(u) = \{\beta^0(u), \dots, \beta^{\ell-1}(u)\}$$

длины $\ell \geq 2$. Тогда для любой начальной точки $x(0)$ из области притяжения V данного цикла выполнено равенство

$$E(\bar{u}, x(0)) = \frac{\sum_{i=1}^k C_i (\beta_i^0(u) + \dots + \beta_i^{\ell-1}(u)) u_i}{\ell \sum_{i=1}^k u_i}. \quad (7.5)$$

Определение устойчивого цикла приведено в шестой главе. Утверждение доказывается аналогично утверждению 6.2.

Оптимальные стационарные режимы эксплуатации однородной популяции для достижения наибольшей эффективности сбора и средней временной выгоды

Рассмотрим сначала однородную популяцию, количество ресурса которой в момент времени n обозначим через $x(n)$, $n = 0, 1, 2, \dots$. Пусть развитие популяции при отсутствии эксплуатации описывается автономным разностным уравнением

$$x(n+1) = f(x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (7.6)$$

где $f(x)$ — вещественная неотрицательная функция, заданная для всех $x \in \mathbb{R}_+ \doteq [0, +\infty)$ и $f(x) \in C^2(\mathbb{R}_+)$, то есть обладает непрерывными производными до второго порядка включительно. Также будем рассматривать функции $f(x) \in C^2(\mathbb{R}_+)$, заданные на отрезке $I = [0, a]$, причем $f(I) \subseteq I$, тогда решение уравнения (7.6) продолжаемо.

Предполагаем, что в каждый момент времени $n = 0, 1, 2, \dots$ из популяции извлекается некоторая доля ресурса $u(n) \in [0, 1]$. Пусть теперь $x(n)$ — количество ресурса в момент n до сбора, тогда оставшееся после сбора количество ресурса равно $(1 - u(n))x(n)$, и модель эксплуатируемой популяции имеет вид

$$x(n+1) = f((1 - u(n))x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad (7.7)$$

Отметим, что для однородной популяции *средняя временная выгода* от извлечения ресурса, задается функцией

$$H_*(\bar{u}, x(0)) \doteq \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} x(j)u(j). \quad (7.8)$$

Если существует предел, то *среднюю временную выгоду* будем обозначать

$$H(\bar{u}, x(0)) \doteq \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} x(j)u(j).$$

Эффективность сбора ресурса для однородной популяции равна следующему нижнему пределу

$$E_*(\bar{u}, x(0)) \doteq \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\sum_{j=0}^{n-1} x(j)u(j)}{\sum_{j=0}^{n-1} u(j)}, \quad (7.9)$$

где для избежания неопределенности считаем, что $u(0) > 0$. Если существует предел в правой части (7.9), то этот предел также будем называть *эффективностью сбора ресурса* и обозначать $E(\bar{u}, x(0))$.

Приведем условия, при которых пределы средней временной выгоды и эффективности существуют и найдем наибольшие значения данных характеристик при стационарном режиме эксплуатации.

Запишем следствия утверждений 7.1, 7.2 для однородной популяции.

Следствие 7.1. *Предположим, что уравнение (6.4) при стационарном режиме эксплуатации $\bar{u} = (u, \dots, u, \dots)$ имеет асимптотически устойчивую неподвижную точку $x(u)$. Тогда для любой начальной точки $x(0) \in A(x(u))$ выполнены равенства*

$$H(\bar{u}, x(0)) = x(u)u, \quad E(\bar{u}, x(0)) = x(u). \quad (7.10)$$

Следствие 7.2. *Предположим, что уравнение (6.4) при стационарном режиме эксплуатации $\bar{u} = (u, \dots, u, \dots)$ имеет устойчивый цикл*

$$B(u) = \{\beta^0(u), \dots, \beta^{\ell-1}(u)\},$$

Тогда для любой начальной точки $x(0)$ из области притяжения данного цикла выполнены равенства

$$H(\bar{u}, x(0)) = \frac{u}{\ell}(\beta^0(u) + \dots + \beta^{\ell-1}(u)),$$

$$E(\bar{u}, x(0)) = \frac{1}{\ell}(\beta^0(u) + \dots + \beta^{\ell-1}(u)).$$

Сначала рассмотрим задачу нахождения максимальной эффективности сбора ресурса. Согласно следствию 7.1, для этого нужно найти наибольшее значение функции $x(u)$, где $x(u)$ является устойчивой неподвижной точкой уравнения (6.2).

Утверждение 7.3. *Предположим, что функция $f(x)$ достигает наибольшего значения в точке x^* . Если $x(0) \geq f(x^*)$, то наибольшее значение $E_*(\bar{u}, x(0))$ на множестве U равно $x(0)$.*

Доказательство. Отметим сначала, что эффективность достигает значения $x(0)$ при управлении $\bar{u} = (1, 0, \dots, 0, \dots)$. Покажем, что если $X(0) \geq f(x^*)$, то для любого $\bar{u} \in U$ выполнено неравенство

$$E_*(\bar{u}, x(0)) \leq x(0).$$

Действительно, из уравнения (6.4) следует, что $x(j) \leq f(x^*)$ для любого $j = 1, 2, \dots$, поэтому

$$\frac{\sum_{j=0}^{n-1} x(j)u(j)}{\sum_{j=0}^{n-1} u(j)} \leq \frac{x(0)u(0) + f(x^*) \sum_{j=1}^{n-1} u(j)}{u(0) + \sum_{j=1}^{n-1} u(j)} \leq x(0).$$

Отсюда при переходе к нижнему пределу получаем $E_*(\bar{u}, x(0)) \leq x(0)$.

Теорема 7.1. *Предположим, что функция $f(x)$ достигает максимального значения в точке $x^* > 0$, $x^* \leq f(x^*)$ и $x(0) \leq f(x^*)$. Тогда для любого $x(0) \in A(f(x^*))$ функция $E(\bar{u}, x(0))$ достигает наибольшего значения*

$$E(\bar{u}^*, x(0)) = f(x^*)$$

на множестве всех управлений U .

Доказательство. Сначала найдем наибольшее значение функции $E(\bar{u}, x(0))$ на множестве стационарных управлений. Для этого достаточно отметить, что при $\bar{u}^* = (u^*, \dots, u^*, \dots)$, где $u^* = 1 - \frac{x^*}{f(x^*)}$, уравнение (6.4) принимает вид

$$x(n+1) = f\left(\frac{x^*}{f(x^*)}x(k)\right), \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad (7.11)$$

и имеет неподвижную точку $f(x^*)$. Из следствия 7.1 получаем, что

$$E(\bar{u}, x(0)) = f(x^*).$$

Данное значение является максимальным среди всех значений неподвижных точек $x(u)$ уравнения (6.4), так как $x(u)$ не может превосходить наибольшего значения функции $f(x)$. Отметим, что в точке $f(x^*)$ функция

$$f\left(\frac{x^*}{f(x^*)}x\right)$$

достигает наибольшего значения и ее производная равна нулю. Следовательно, неподвижная точка $f(x^*)$ асимптотически устойчивая.

Покажем, что если $X(0) \leq f(x^*)$, при любом $\bar{u} \in U$ выполнено неравенство $E_*(\bar{u}, x(0)) \leq f(x^*)$. Последнее неравенство получается при

переходе к нижнему пределу:

$$\frac{\sum_{j=0}^{k-1} X(j)u(j)}{\sum_{j=0}^{k-1} u(j)} \leq \frac{X(0)u(0) + f(x^*) \sum_{j=1}^{k-1} u(j)}{u(0) + \sum_{j=1}^{k-1} u(j)} \leq f(x^*).$$

Теорема доказана.

Теорема 7.2. *Предположим, что функция $d(x) \doteq f(x) - x$ в точке x_* достигает максимального значения $d(x_*) > 0$. Тогда для любого $x(0) \in A(f(x_*))$ функция $H(\bar{u}, x(0))$ достигает наибольшего значения*

$$H(\bar{u}_*, x(0)) = d(x_*)$$

на множестве стационарных управлений.

Доказательство. Поскольку x_* — точка максимума функции $d(x) = f(x) - x$, то $f(x_*) - x_* = d(x_*) > 0$, поэтому $f(x_*) > x_*$ и, следовательно $u_* = 1 - \frac{x_*}{f(x_*)} \in (0, 1]$.

Пусть $x(u)$ — произвольная неподвижная точка уравнение (6.4) при $u \in (0, 1]$, тогда для $z(u) \doteq ux(u)$ выполнено равенство

$$z(u) = uf((u^{-1} - 1)z(u)), \quad (7.12)$$

поэтому $z(u)$ является неподвижной точкой разностного уравнения, заданного функцией

$$K(z) \doteq uf((u^{-1} - 1)z).$$

Чтобы найти наибольшую неподвижную точку данного уравнения, найдем максимальное значение функции $K(z)$. Приравнивая к нулю производную $K(z)$, получаем

$$f((u^{-1} - 1)z) - \frac{z}{u} f'((u^{-1} - 1)z) = 0. \quad (7.13)$$

Теперь из (7.12) и (7.13) следует

$$z - zf'((u^{-1} - 1)z) = 0,$$

откуда получаем, что $f'((u^{-1} - 1)z) = 1$ при $z \neq 0$. Последнее равенство равносильно $f'((1 - u)x(u)) = 1$; оно достигается в точке максимума x_* функции $f(x) - x$, поэтому $(1 - u)x(u) = x_*$. Далее, из (7.7) следует, что $x(u) = f(x_*)$ и $u = 1 - \frac{x_*}{f(x_*)}$. Данное значение является максимальным среди всех значений неподвижных точек $z(u)$, так как $z(u)$ не может превосходить наибольшего значения функции $K(z)$. Покажем, что уравнение (6.4) при стационарном режиме эксплуатации

$$\bar{u}_* = (u_*, \dots, u_*, \dots), \quad u_* = 1 - \frac{x_*}{f(x_*)},$$

имеет асимптотически устойчивую неподвижную точку $f(x_*)$. Это следует из неравенства

$$f\left(\frac{x_*}{f(x_*)}x\right)' \cdot \frac{x_*}{f(x_*)} = f'(x_*) \cdot \frac{x_*}{f(x_*)} < 1.$$

Отметим, что теорема 7.2. доказана в [5] другим методом при помощи очень громоздких вычислений.

Пример 7.1. Рассмотрим однородную популяцию, которая при стационарном режиме эксплуатации $u(n) \equiv u \in (0, 1]$, $n = 0, 1, 2, \dots$, задана разностным уравнением

$$x(n+1) = 3, 2(1-u)x(n)(1 - (1-u)x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad (7.14)$$

Найти значение эффективности при стационарном режиме эксплуатации для любого $u \in (0, 1]$ и наибольшее значение $E(\bar{u}, x(0))$.

Решение. Пусть $\tilde{x}(n) = (1-u)x(n)$ — размер популяции после извлечения ресурса. Тогда

$$\tilde{x}(n+1) = 3, 2(1-u)\tilde{x}(n)(1 - \tilde{x}(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad (7.15)$$

Отметим, что при отсутствии эксплуатации поведение траекторий уравнения (7.15) описано в монографии [18, с. 8-13], результаты которой мы используем. В частности, из [18] следует, что при $\lambda = 3, 2(1-u) \in (0, 1]$ уравнение (7.15) имеет только одну неподвижную точку $\tilde{x} = 0$ и она

устойчивая; при $\lambda \in (1; 3]$ неподвижная точка $\tilde{x} = 0$ теряет устойчивость и появляется еще одна устойчивая неподвижная точка $\tilde{x}_* = 1 - \frac{1}{\lambda}$. Далее, при переходе λ через значение $\lambda_1 = 3$ неподвижная точка \tilde{x}_* становится неустойчивой и при $\lambda \in (3; 1 + \sqrt{6}]$ от нее рождается устойчивый цикл периода два, который образуют точки

$$\beta_{1,2} = \frac{\lambda + 1 \pm \sqrt{\lambda^2 - 2\lambda - 3}}{2\lambda}.$$

Отсюда в силу следствия 7.1 получаем, что при $u \geq \frac{11}{16}$ значение эффективности $E(\bar{u}, x(0))$ равно нулю; при $u \in \left(\frac{1}{16}, \frac{11}{16}\right)$ выполнено равенство

$$E(\bar{u}, x(0)) = x(u) = \frac{\tilde{x}(u)}{1-u} = \frac{11-16u}{16(1-u)^2}.$$

При $\lambda > 3$, то есть при $u \in \left(0, \frac{1}{16}\right)$ получаем

$$E(\bar{u}, x(0)) = \frac{\beta_1 + \beta_2}{1-u} = \frac{21-16u}{16(1-u)^2}.$$

Несложно посчитать, что наибольшее значение эффективности равно $4/5$ и достигается при $u = 3/8$.

Отметим также, что наибольшее значение эффективности в силу теоремы 7.1 можно найти сразу как наибольшее значение функции

$$f(x) = 3, 2x(1-x)$$

(несложно посчитать, что оно достигается в точке $x = 1/2$ и равно $4/5$).

Пример 7.2. Рассмотрим однородную популяцию, которая при стационарном режиме эксплуатации $u(n) \equiv u \in (0, 1]$, $n = 0, 1, 2, \dots$, задана разностным уравнением (7.14). Найти значение средней временной выгоды при стационарном режиме эксплуатации для любого $u \in (0, 1]$ и наибольшее значение $H(\bar{u}, x(0))$.

Решение. Из результатов примера 7.1 следует, что при $u \geq \frac{11}{16}$

значение средней временной выгоды равно нулю; при $u \in \left(\frac{1}{16}, \frac{11}{16}\right)$ выполнено равенство

$$H(\bar{u}, x(0)) = x(u)u = \frac{\tilde{x}(u)u}{1-u} = \frac{11u - 16u^2}{16(1-u)^2}.$$

При $\lambda > 3$, то есть при $u \in \left(0, \frac{1}{16}\right)$ получаем

$$H(\bar{u}, x(0)) = \frac{(\beta_1 + \beta_2)u}{1-u} = \frac{21u - 16u^2}{16(1-u)^2},$$

следовательно, наибольшее значение средней временной выгоды равно $121/320$ и достигается при $u = 11/21$.

Наибольшее значение средней временной выгоды в силу теоремы 7.2 можно также найти как наибольшее значение функции

$$d(x) = 3, 2x(1-x) - x.$$

Для данной функции наибольшее значение достигается в точке $x = 11/32$ и равно $121/320$.

Оптимальные стационарные режимы эксплуатации структурированной популяции

Напомним, что структурированной популяцией мы называем популяцию, которая содержит несколько отдельных видов x_1, \dots, x_k , либо разделена на $k \geq 2$ групп по возрасту или другому признаку. Обозначаем через $x_i(n)$, $i = 1, \dots, k$, количество ресурса каждого из k видов или возрастных классов в момент времени $n = 0, 1, 2, \dots$. Тогда развитие популяции при отсутствии эксплуатации задается системой разностных уравнений (7.1):

$$x(n+1) = F(x(n)), \quad n = 0, 1, 2, \dots,$$

где $x(n) = \text{col}(x_1(n), \dots, x_k(n))$, то есть $x(n)$ — вектор-столбец с координатами $x_1(n), \dots, x_k(n)$, $F(x) = \text{col}(f_1(x), \dots, f_k(x))$.

Теорема 7.3. *Предположим, что выполнены следующие условия:*

(1) *функция $D(x) \doteq \sum_{i=1}^k C_i(f_i(x) - x_i)$ достигает максимального значения в точке $x^* \in \mathbb{R}_+^k$ и $x_i^* \leq f_i(x^*) \neq 0$ для любого $i = 1, \dots, n$;*

(2) *точка $F(x^*)$ является асимптотически устойчивым положением равновесия системы (6.4) при $u = u^* = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)}\right)$.*

Тогда для любого $x(0) \in A(F(x_))$ функция $H(\bar{u}, x(0))$ достигает максимального значения*

$$H(\bar{u}^*, x(0)) = D(x^*) = \sum_{i=1}^k C_i(f_i(x^*) - x_i^*) \quad (7.16)$$

при стационарном режиме эксплуатации $\bar{u}^ = (u^*, \dots, u^*, \dots)$.*

Доказательство. В силу утверждения 7.1, нужно найти наибольшее значение функции

$$z(u) \doteq \sum_{i=1}^k C_i x_i(u) u_i = \sum_{i=1}^k C_i f_i(x(u)) u_i,$$

где $x(u) = (x_1(u), \dots, x_n(u))$ является неподвижной точкой уравнения (7.1). Тогда

$$\begin{aligned} z(u) &= \sum_{i=1}^k C_i f_i(x(u)) - \sum_{i=1}^k C_i (1 - u_i) f_i(x(u)) = \\ &= \sum_{i=1}^k C_i (f_i(x(u)) - x_i(u)) = D(x(u)). \end{aligned}$$

Следовательно, наибольшее значение $z(u)$ совпадает с наибольшим значением $D(x)$ и достигается при $x(u) = x^*$. И так как $x(u)$ — неподвижная точка уравнения (7.1), то

$$u^* = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)}\right).$$

Теорема доказана.

Введем в рассмотрение функцию

$$E(x) \doteq \sum_{i=1}^k C_i (f_i(x) - x_i) \left(k - \sum_{i=1}^k \frac{x_i}{f_i(x)} \right)^{-1}.$$

Теорема 7.4. *Предположим, что выполнены следующие условия:*

(1) *функция $E(x)$ достигает максимального значения в точке $x^* \in \mathbb{R}_+^k$ и $x_i^* \leq f_i(x^*) \neq 0$ для любого $i = 1, \dots, k$;*

(2) *точка $F(x^*)$ является асимптотически устойчивым положением равновесия системы (6.4) при*

$$u = u^* = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)} \right).$$

Тогда для любого $x(0) \in A(F(x_))$ функция $E(\bar{u}, x(0))$ достигает максимального значения*

$$E(\bar{u}^*, x(0)) = E(x^*) \tag{7.17}$$

при стационарном режиме эксплуатации $\bar{u}^ = (u^*, \dots, u^*, \dots)$.*

Доказательство. В силу утверждения 7.1, нужно найти наибольшее значение функции

$$W(u) \doteq \frac{\sum_{i=1}^k C_i X_i(u) u_i}{\sum_{i=1}^k u_i} = \frac{\sum_{i=1}^k C_i f_i(x(u)) u_i}{\sum_{i=1}^k u_i},$$

где $x(u) = (x_1(u), \dots, x_n(u))$ является неподвижной точкой уравнения (7.1). Тогда

$$\begin{aligned}
W(u) &= \frac{\sum_{i=1}^k C_i f_i(x(u)) - \sum_{i=1}^k C_i (1 - u_i) f_i(x(u))}{k - \sum_{i=1}^k (1 - u_i)} = \\
&= \frac{\sum_{i=1}^k C_i (f_i(x(u)) - x_i(u))}{k - \sum_{i=1}^k \frac{x_i(u)}{f_i(x(u))}} = E(x(u)).
\end{aligned}$$

Следовательно, наибольшее значение функции $W(u)$ совпадает с наибольшим значением $E(x)$ и достигается при $x(u) = x^*$. И так как $x(u)$ — неподвижная точка уравнения (7.1), то

$$u^* = \left(1 - \frac{x_1^*}{f_1(x^*)}, \dots, 1 - \frac{x_k^*}{f_k(x^*)} \right).$$

Теорема доказана.

ЗАДАЧИ

К главам 1, 2 и 3

1. Пусть $x_0 = 0,5$. Рассмотреть решения логистического уравнения (1.3) при значениях параметра роста $a = 0,5; 1,5; 2; 3; 3,5; 3,9$ и описать особенности поведения этих решений.

2. Найти положения равновесия уравнения

$$x_{n+1} = x_n^2, \quad n = 0, 1, \dots$$

и исследовать их на устойчивость. Доказать, что это уравнение не имеет циклов периода $k \geq 2$.

3. Найти положения равновесия уравнения

$$x_{n+1} = \frac{4x_n - x_n^3}{3}, \quad n = 0, 1, \dots$$

и исследовать их на устойчивость. Нарисовать график функции, задающей данное уравнение и лестницу Ламерея, выходящую из точек $x_0 = 0,2$, $x_0 = 2,2$, $x_0 = 3$. Показать по графику, что точки периода два существуют.

4. Привести пример уравнения (1.2), которое имеет одну неподвижную точку и бесконечно много точек периода два. Каким свойством обладают графики функций $f(x)$, задающих данное уравнение?

5. Пусть в уравнении (1.2) функция $f : [0, 4] \rightarrow [0, 4]$ такая, что

$$f(0) = 2, \quad f(1) = 4, \quad f(2) = 3, \quad f(3) = 1, \quad f(4) = 0$$

и на каждом отрезке $[n, n+1]$, $0 \leq n \leq 3$ функция f линейна. Доказать, что f имеет точки периода 5, а точек периода 3 не имеет.

6. Доказать, что в модели Риккера

$$x_{n+1} = x_n \exp\left\{r\left(1 - \frac{x_n}{K}\right)\right\}, \quad n = 0, 1, \dots$$

цикл длины два существует, если $r > 2$.

7. Исследовать динамику популяции, заданной моделью Скеллама

$$x_{n+1} = a(1 - e^{-bx_n}), \quad n = 0, 1, \dots,$$

где $a > 0$, $b > 0$ — постоянные. При каких условиях положение равновесия $x^* = 0$ устойчиво? Доказать, что если $x^* = 0$ неустойчиво, то существует устойчивое положение равновесия $x_2^* > 0$.

8. Провести исследование динамики популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = \frac{mx_n^2}{x_n^2 + b}, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где параметр $m > 0$ характеризует воспроизводительную способность вида, $b > 0$ определяет внутривидовую конкуренцию при малых численностях. Рассмотреть общий случай и случаи $m = 4$, $b = 3$; $m = 3$, $b = 4$.

9. Провести исследование динамики плотности популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = (1 - \sigma + \mu e^{-cx_n})x_n, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где постоянная $\sigma \in (0, 1)$ является коэффициентом смертности; параметр $c > 0$ характеризует экологическую емкость среды; постоянная $\mu > 0$ — коэффициент рождаемости. Предполагается, что численность пополнения, приходящегося на одну взрослую особь, выражается функцией

$$h(x, \mu) = \mu e^{-cx}.$$

10. Провести исследование динамики плотности популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{(1 + bx_n)^\beta}, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где постоянные a , b , β положительные. Данное уравнение хорошо описывает динамику численности 28 видов сезонно размножающихся насекомых с неперекрывающимися поколениями.

11. Для контроля численности насекомых существует стратегия добавления стерильных насекомых в общую популяцию, при этом число стерильных насекомых должно поддерживаться на постоянном уровне. В результате получается следующая математическая модель, отображающая динамику данной популяции:

$$x_{n+1} = \frac{rx_n^2}{\frac{r-1}{m}x_n^2 + x_n + S}, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где $r > 1$, $m > 0$, постоянная $S > 0$ — размер популяции стерильных насекомых. Найти положения равновесия и исследовать их на устойчивость. Найти критическое значение S_c численности стерильных насекомых такое, что если $S > S_c$, то популяция вымирает.

12. Провести исследование динамики плотности популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{1 + bx_n}, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где постоянные a и b положительные. Рассмотреть общий случай и частные случаи $a = 1$, $b = 3$ и $a = 2$, $b = 0,5$. Какие популяции может описывать данное уравнение?

К главам 4 и 5

1. Найти решение уравнения

$$x(n+1) = Lx(n), \quad n = 0, 1, \dots,$$

для популяции из трех возрастных групп с матрицей Лесли

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 4 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix},$$

если исходная популяция состоит из 5 самок среднего возраста и 10 самок старшего возраста.

2. Провести исследование динамики возрастной структуры популяции, заданной следующими матрицами Лесли и начальным распределением $X(0)$:

$$1) \quad L = \begin{pmatrix} 1,6 & 1,2 \\ 0,4 & 0 \end{pmatrix}, \quad X(0) = (10, 10).$$

$$2) \quad L = \begin{pmatrix} 1/4 & 5/2 & 2 \\ 1/4 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix}, \quad X(0) = (15, 15, 0).$$

$$3) \quad L = \begin{pmatrix} 5/4 & 11/4 & 4 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/8 & 0 \end{pmatrix}, \quad X(0) = (45, 15, 0).$$

$$4) \quad L = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 0,125 & 0 & 0 \\ 0 & 0,25 & 0 \end{pmatrix}, \quad X(0) = (10, 10, 1).$$

Найти репродуктивный потенциал и установить предельную возрастную структуру популяции.

3. Предположим, что особи популяции живут три года и оставляют потомство только на второй год жизни. Половина особей первой возрастной группы и третья часть особей второй группы через год переходят в следующую возрастную группу. Особи-двухлетки производят за год 12 новых. Установить предельную возрастную структуру популяции.

4. Доказать, что собственный вектор матрицы Лесли, соответствующий собственному значению λ_i , может быть найден следующим образом:

$$h_i = \left(1, \frac{s_1}{\lambda_i}, \frac{s_1 s_2}{\lambda_i^2}, \dots, \frac{s_1 s_2 \dots s_{n-1}}{\lambda_i^{n-1}} \right).$$

5. С помощью репродуктивного потенциала исследовать предельное поведение $X(k)$ при $k \rightarrow \infty$ для уравнения (5.2) с матрицей Лефковича

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 2 & 4 & 4 & 3 \\ 0,5 & 0,2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,6 & 0,3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,5 & 0,4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,5 & 0,2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,4 & 0,3 \end{pmatrix}.$$

6. Рассмотрим модель популяции мучного жука *Tribolium*. Насекомое повреждает в основном муку, а также рис, пшеницу, кукурузу, горох, фасоль, арахис, сухофрукты. Жук *Tribolium* имеет три стадии развития — личинки, куколки и взрослые насекомые. Только что отложенная личинка проводит около двух недель до вступления в фазу куколки, которая имеет примерно ту же продолжительность. Поэтому в следующей модели естественно принять 2 недели за единицу времени. Получаем уравнение (5.2) с матрицей

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & r_3 \end{pmatrix}.$$

Здесь b_3 — коэффициент рождаемости, то есть среднее количество личинок, отложенных одним взрослым насекомым за единицу времени, коэффициенты s_1 и s_2 равны доле числа личинок и куколок, перешедших в следующую стадию за 1 шаг по времени. Доля взрослых насекомых, не погибших за 2 недели, равна коэффициенту r_3 . Отметим, что данная модель хорошо описывает динамику популяции жука только при небольших размерах данной популяции. Численность популяции жуков ограничивается их каннибализмом, когда жуки и личинки поедают яйца и куколок собственного вида. Причем каннибализм усиливается с увеличением плотности популяции насекомых.

Найти репродуктивный потенциал матрицы A . Исследовать предельное поведение $X(k)$ при $k \rightarrow \infty$, если $b_3 = 60$, $s_1 = 0.25$, $s_2 = 0.4$, $r_3 = 0.5$.

УКАЗАНИЯ И ОТВЕТЫ

К задачам глав 1, 2 и 3

1. Указание. Найдите последовательно значения x_1, x_2, \dots из равенства $x_{n+1} = ax_n(1 - x_n)$, $n = 0, 1, \dots$. Например, если $x_0 = 0,5$, $a = 0,5$, то $x_1 = 0,5^3 = 0,125$, $x_2 = 0,5 \cdot 0,125 \cdot 0,875 = 0,0546875$, решение стремится к нулю при $n \rightarrow \infty$.

2. Указание. Чтобы доказать, что уравнение не имеет циклов периода два, решим уравнение $f^2(x) = x$, которое равносильно уравнению $x^4 = x$ и имеет решения $x_1 = 0$, $x_2 = 1$. Эти решения совпадают с неподвижными точками, поэтому цикл периода два не существует. По теореме А. Н. Шарковского, уравнение не имеет циклов никакого периода, кроме периода один.

Ответ. Уравнение имеет два положения равновесия $x_1^* = 0$ (устойчивое) и $x_2^* = 1$ (неустойчивое).

3. Ответ. Уравнение имеет три положения равновесия $x_1^* = 0$ (неустойчивое), $x_2^* = 1$, $x_3^* = -1$ (устойчивые).

4. Ответ. Уравнение (1.2), например, может быть задано функцией $f(x) = \frac{1}{x}$, $x > 0$ или $f(x) = C - x$, $x \in [0, C]$, где $C > 0$ — постоянная. Графики функций, задающих данное уравнение, должны быть симметричными относительно биссектрисы первого координатного угла или содержать бесконечно много пар точек, симметричных относительно этой биссектрисы.

5. Указание. Найдем последовательно $f^5(0) : f(0) = 2$, $f^2(0) = f(2) = 3$, $f^3(0) = f(3) = 1$, $f^4(0) = f(1) = 4$, $f^5(0) = f(4) = 0$, поэтому точка 0 является периодической с периодом пять. Точки 1, 2, 3, 4 также периодические с периодом пять. Чтобы показать, что функция f точек периода 3 не имеет, нужно нарисовать графики функций $f(x)$ и $f^3(x)$ и показать, что $f^3(x)$ имеет только одну неподвижную точку $x = 7/3$, которая является неподвижной точкой функции $f(x)$.

6. Указание. Докажите, что цикл длины два существует, если для производной функции $f^2(x)$ выполнены неравенства $(f^2(0))' > 1$, $(f^2(K))' > 1$. Так как $(f^2(0))' = e^{2r}$, $(f^2(K))' = (1 - r)^2$, то цикл длины два существует при $r > 2$.

7. Ответ. Положение равновесия $x^* = 0$ устойчиво, если $ab \leq 1$.

8. Ответ. Если $m^2 < 4b$, то уравнение имеет одно положение равновесия $x^* = 0$, которое является асимптотически устойчивым. Если $m^2 > 4b$, то существует три положения равновесия:

$$x_1^* = 0, \quad x_2^* = \frac{m - \sqrt{m^2 - 4b}}{2}, \quad x_3^* = \frac{m + \sqrt{m^2 - 4b}}{2},$$

причем x_1^* и x_3^* — устойчивые и x_2^* — неустойчивое. Если $m^2 = 4b$, то уравнение имеет два положения равновесия $x^* = 0$ (устойчивое) и $x_2^* = m/2$ (полуустойчивое). При $m = 4$, $b = 3$ уравнение имеет три положения равновесия $x_1^* = 0$, $x_2^* = 1$, $x_3^* = 3$; при $m = 3$, $b = 4$ — одно положение равновесия $x^* = 0$.

9. Ответ. Уравнение имеет одно положение равновесия $x_1^* = 0$, если $\mu \leq \sigma$ и два положения равновесия $x_1^* = 0$, $x_2^* = \frac{\ln \mu \sigma}{c}$, если $\mu > \sigma$. Если $\mu \leq \sigma$, то положение равновесия $x_1^* = 0$ асимптотически устойчиво; отсюда следует, что $x_n \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$, то есть популяция вымирает. Если $\sigma < \mu \leq \sigma e^{1/\sigma}$, наблюдается монотонный рост до устойчивого стационарного состояния x_2^* . Если $\sigma e^{1/\sigma} < \mu \leq \sigma e^{2/\sigma}$, то происходят затухающие колебания относительно стационарного состояния. Если $\mu > \sigma e^{2/\sigma}$, стационарное состояние становится неустойчивым и тип динамики зависит не только от μ , но и от начального размера популяции.

10. Ответ. Если $a \leq 1$, то уравнение имеет одно устойчивое положение равновесия — $x_1^* = 0$. Если $a > 1$, существует два положения равновесия — $x_1^* = 0$ (неустойчивое) и $x_2^* = \frac{a^{1/\beta} - 1}{b}$ (устойчивое).

11. Ответ. Если $S > \frac{m(r-1)}{4}$, то существует одно устойчивое положение равновесия — $x_1^* = 0$. Если $S = \frac{m(r-1)}{4}$, то положений равновесия два — $x_1^* = 0$ (устойчивое) и $x_2^* = m/2$ (полуустойчивое). Если $S < \frac{m(r-1)}{4}$, существует три положения равновесия — $x_1^* = 0$ (устойчивое), $x_2^* = \frac{m}{2} - \frac{m\sqrt{D}}{2(r-1)}$ (неустойчивое), $x_3^* = \frac{m}{2} + \frac{m\sqrt{D}}{2(r-1)}$ (устойчивое),
 $D = (r-1)^2 - \frac{4S(r-1)}{m}$. $S_c = \frac{m(r-1)}{4}$.

К задачам глав 4 и 5

2. Ответ. 2) $X(k) = 2h_1 - 5(-2)^{-k}h_2 + 3(-4)^{-k}h_3$, где $h_1 = (16, 4, 1)^*$, $h_2 = (4, 6, 1)^*$, $h_3 = (1, -1, 1)^*$, $L(k) = (32, 8, 2)^*$.

3) $X(k) = \frac{3}{4}2^k h_1 - \frac{3}{4}(-2)^{-k}h_2$, где $h_1 = (64, 16, 1)^*$, $h_2 = (4, -4, 1)^*$,
 $L(k) = \frac{3}{4}2^k h_1$.

4) $X(k) = C_1\lambda_1^k h_1 + C_2\lambda_2^k h_2 + C_3\lambda_3^k h_3$, где $\lambda_1 = \frac{1}{2}$, $\lambda_2 = \frac{-1+i}{4}$,
 $\lambda_3 = \frac{-1-i}{4}$, $h_1 = (8, 2, 1)^*$, $h_2 = (4, -1-i, i)^*$, $h_3 = (4, -1+i, -i)^*$.
 $L(k) = C_1\lambda_1^k h_1$.

6. Ответ. $\lambda_{max} = 2$, $X(k) \approx C_1(\lambda_{max})^k h_1$, $h_1 = \left(1, \frac{1}{8}, \frac{1}{30}\right)$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Теория разностных уравнений находит свое применение во многих областях естествознания при моделировании поведения систем различной природы.

В пособии рассматриваются разностные уравнения, описывающие биологические процессы, а также проанализированы наиболее известные модели, такие как модель Мальтуса, модель ограниченного роста, модель Морана-Риккера и другие.

Одна из важнейших задач математической биологии – задача эффективного управления возобновляемыми природными ресурсами. В пособии указанная проблема рассматривается с экологической и экономической точек зрения: необходимо построить управление промысловым изъятием возобновляемого ресурса, при котором значение средней временной выгоды будет наибольшим.

Автор надеется, что пособие вызовет научный интерес у студентов и будет полезно преподавателям при проведении занятий.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Беляков А.О., Давыдов А.А. Оптимизация эффективности циклического использования возобновляемого ресурса // Труды ИММ УрО РАН. 2016. Т. 22. № 2. С. 38–46.
2. Братусь А.С., Новожилов А.С., Родина Е.В. Дискретные динамические системы и математические модели в экологии. Учебное пособие. М.: МИИТ. 2005. 139 с.
3. Дыхта В.А., Самсонок О.Н. Оптимальное импульсное управление с приложениями. М.: Физматлит, 2000. 256 с.
4. Егорова А.В. Оптимизация дисконтированного дохода для структурированной популяции, подверженной промыслу // Вестник российских университетов. Математика. 2021. Т. 26. Вып. 133. С. 15–25.
5. Егорова А.В., Родина Л.И. Об оптимальной добыче возобновляемого ресурса из структурированной популяции // Вестник Удмуртского университета. Математика. Механика. Компьютерные науки. 2019. Т. 29. Вып. 4. С. 501–517.
6. Логофет Д.О., Белова И.Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. 2007. Т. 13. № 4. С. 145–164.
7. Логофет Д.О., Ключкова И.Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Математическое моделирование. 2002. Т. 14. № 10. С. 116–126.
8. Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я. Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле // Математическая биология и биоинформатика. 2017. Т. 12. № 2. С. 327–342.
9. Недорезов Л.В. Курс лекций по математической экологии. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1997. 161 с.
10. Недорезов Л.В., Утюпин Ю.В. Дискретно-непрерывная модель динамики численности двуполой популяции // Сибирский математический журнал. 2003. Т. 44. № 3. С. 650–659.
11. Недорезов Л.В. Анализ динамики численности сосновой пяденицы с помощью дискретных математических моделей // Математическая биология и биоинформатика. 2010. Т. 5. № 2. С. 114–123.

12. Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. Часть 1. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2002. 232 с.
13. Романко В.К. Курс разностных уравнений. М.: Физматлит, 2012. 200 с.
14. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
15. Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // Компьютерные исследования и моделирование. 2019. Т. 11. № 1. С. 119–151.
16. Шарковский А.Н. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // Украинский математический журнал. 1964. Т. 16, № 1. С. 61–71.
17. Шарковский А.Н. Аттракторы траекторий и их бассейны. Киев: «Наукова думка», 2013. 320 с.
18. Шарковский А.Н., Коляда С.Ф., Сивак А.Г., Федоренко В.В. Динамика одномерных отображений. Киев: Наукова думка, 1989. 216 с.
19. Vainov D.D. Population dynamics control in regard to minimizing the time necessary for the regeneration of a biomass taken away from the population // Applied Mathematics and Computation. 1990. Vol. 39. № 1. P. 37–48.
20. Lefkovich L.P. The study of population growth in organisms grouped by stages // Biometrics. 1965. Vol. 21. P. 1–18.
21. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrika. 1945. Vol. 33. № 3. P. 183–212.
22. Leslie P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika. 1948. Vol. 53. № 3. P. 213–245.
23. Tien-Yien Li and James A. Yorke. Period three implies chaos. Am. Math. Monthly. December 1975. P. 985–992.

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| ПРЕДИСЛОВИЕ | 3 |
| 1. ПРОСТЕЙШИЕ РАЗНОСТНЫЕ УРАВНЕНИЯ КАК МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ | 4 |
| 2. ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ТОЧКИ РАЗНОСТНЫХ УРАВНЕНИЙ И СОСУЩЕСТВОВАНИЕ ЦИКЛОВ | 13 |
| 3. ПРИТЯГИВАЮЩИЙ И ОТТАЛКИВАЮЩИЙ ЦИКЛЫ РАЗНОСТНОГО УРАВНЕНИЯ | 20 |
| 4. ЛИНЕЙНЫЕ СИСТЕМЫ РАЗНОСТНЫХ УРАВНЕНИЙ | 27 |
| 5. МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕСЛИ И ЛЕФКОВИЧА | 31 |
| 6. ВОПРОСЫ ОПТИМАЛЬНОЙ ДОБЫЧИ ВОЗОБНОВЛЯЕМОГО РЕСУРСА | 42 |
| 7. ОПТИМИЗАЦИЯ ХАРАКТЕРИСТИК ДОХОДА ОТ ДОБЫЧИ РЕСУРСА НА БЕСКОНЕЧНОМ ПРОМЕЖУТКЕ ВРЕМЕНИ | 57 |
| ЗАДАЧИ | 70 |
| УКАЗАНИЯ И ОТВЕТЫ | 75 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 78 |
| БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК | 79 |

Учебное электронное издание

РАЗНОСТНЫЕ УРАВНЕНИЯ
КАК МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Учебное пособие

Автор-составитель
РОДИНА Людмила Ивановна

Издается в авторской редакции

Системные требования: Intel от 1,3 ГГц; Windows XP/7/8/10;
Adobe Reader; дисковод CD-ROM.

Тираж 25 экз.

Владимирский государственный университет
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых
Изд-во ВлГУ
rio.vlgu@yandex.ru

Кафедра функционального анализа и его приложений
faip@vlsu.ru