УДК 517.958

©2016 р. В.Г. Маценко

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича

АНАЛІЗ СТІЙКОСТІ СТАЦІОНАРНИХ РОЗВ'ЯЗКІВ В МОДЕЛЯХ ДИНАМІКИ ВІКОВОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ З ВНУТРІШНЬОВИДОВОЮ КОНКУРЕНЦІЮ

Розглядається неперервна модель динаміки вікової структури ізольованих популяцій з внутрішньовидовою конкуренцією. Для математичної моделі, що є нелінійною крайовою задачею для рівняння з частинними похідними першого порядку вивчається питання існування та стійкості стаціонарних розподілів вікової структури.

We consider continuous models of the dynamic age structure for isolation populations with an interior genus competition. For a mathematical model that is a boundary value problem for a first order partial differential equation we study the existence and stability of a stationary distributions for the age structure.

1. Вступ

Особливе місце серед моделей динаміки чисельності біологічних популяцій займають моделі, що враховують неоднорідності особин популяції, зокрема вікову структуру. Вони являють собою систему рівнянь в частинних похідних першого порядку, що описує процес виживання та інтегрального рівняння відновлення, що визначає процес народжування [1].

В останній час приділяється увага моделям динаміки вікової структури популяції, що враховують вплив внутрішньовидової конкуренції, яка виникає при умовах недостатності ресурсів на підтримку процесів виживання та народжування. Це приводить до вивчення нелінійних моделей динаміки вікового складу [2, 3].

Аналітичне дослідження математичних моделей динаміки вікової структури біологічних популяцій сприяє більш глибокому розумінню закономірностей розвитку біологічних систем та виробленню розумних стратегій раціонального керування наявними біоресурсами.

В роботі [3] для моделі динаміки вікової структури біологічних популяцій, що враховує внутрішньовидову конкуренцію, доведена теорема про існування та єдиність невід'ємного розв'язку.

Метою даної роботи є дослідження існування та стійкості стаціонарних розподілів вікового складу популяцій.

2. Постановка задачі. Модель, що враховує наявність внутрішньовидової конкуренції, має вигляд

$$\frac{\partial x}{\partial \tau}+\frac{\partial x}{\partial t}=-\Big[d(\tau,t)+\int\limits_0^\infty a(\tau,s,t)x(s,t)ds\Big]x,$$

$$\tau,t>0,$$

$$x(0,t)=\int\limits_0^\infty b(\tau,t)x(\tau,t)d\tau,\quad t>0,\qquad (1)$$

$$x(\tau,0)=\varphi(\tau),\quad \tau\geq 0.$$

В цій моделі основною характеристикою вікової структури є густина чисельності популяції $x(\tau,t)$ (або густина біомаси) так, що $\int\limits_0^\infty x(\tau,t)d\tau = N(t)$ визначає загальну кількість особин популяції в момент часу t. Параметри $d(\tau,t)$, $b(\tau,t)$ – це функції, що визначають природну смертність та народжуваність особин віку τ в момент часу t, функція $a(\tau,s,t)$ описує ефект конкуренції між особинами віків τ та s в момент часу t так, що вираз $\int\limits_0^\infty a(\tau,s,t)x(s,t)ds$ задає швидкість зменшення чисельності особин віку τ внаслідок конкуренції з усіма особинами біологічного угруповання.

Таку задачу надалі називатимемо популяційною задачею.

Зробимо такі припущенні відносно параметрів моделі (1):

а) $d(\tau,t)$, $b(\tau,t) \in C(\mathbb{R}^+,\mathbb{R}^+)$, $\varphi(\tau) \in C^1(\mathbb{R}^+) \cap L^1(\mathbb{R}^+)$, $R^+ = [0,\infty)$;

б) $d(\tau,t)$, $b(\tau,t)$, $\varphi(\tau) \geq 0$ для всіх $\tau, t \geq 0$;

в) $a(\tau,s,t)$ – неперервна, невід'ємна й обмежена в області τ, s, $t \geq 0$;

г) $b(\tau,t)$ має компактний носій при кожному $t \geq 0$ (графік функції $b(\tau,t)$ при фіксованому $t \geq 0$ наведений на рис. 1);

д) $\varphi(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau,0)\varphi(\tau)d\tau$.

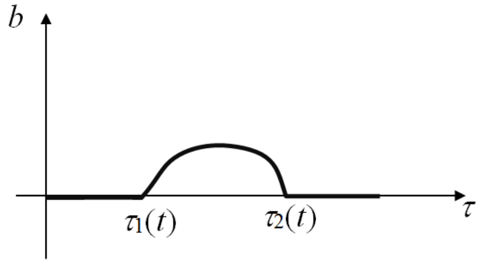

Рис. 1

Будемо розглядати ще лімітовані популяції, тобто популяції, для яких при будь-якому $t > 0$ існує $\tau_0 \in (\tau_1(t), \tau_2(t))$ таке, що $a(\tau_0,s,t) > 0$ при $s \in (\tau_1(t), \tau_2(t))$.

Розглянемо модель (1) в стаціонарному середовищі та виконаємо дослідження існування стаціонарних станів і їх стійкості. Вона має вигляд

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -\Big[d(\tau) + \int\limits_0^\infty a(\tau,s)x(s,t)ds\Big]x,$$

$$\tau, t > 0, \tag{2}$$

$$x(0,t) = \int\limits_0^\infty b(\tau)x(\tau,t)d\tau, \quad t > 0, \tag{3}$$

$$x(\tau,0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0.$$

Рівняння (2) описує процес виживання популяції, крайова умова (3) – процес народжування. Функції $d(\tau)$, $b(\tau)$ характеризують процеси виживання та народжування, а функція $\varphi(\tau)$ задає початковий розподіл вікового складу при $t = 0$.

3. Існування стаціонарних розв'язків популяційної задачі

При моделюванні динаміки поведінки біологічних популяцій особливу роль відіграють стаціонарні режими, оскільки саме ці режими частіше всього реалізуються в природі. Тому їх дослідження має конкретне практичне значення як істотній крок на шляху розуміння природніх процесів.

Стаціонарні розв'язки $\overline{x}(\tau)$ рівнянь (2), (3) знаходяться з системи

$$\frac{d\overline{x}}{d\tau} = -\Big[d(\tau) + \int\limits_0^\infty a(\tau,s)\overline{x}(s)ds\Big]\overline{x}, \tag{4}$$

$$\overline{x}(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau)\overline{x}(\tau)d\tau. \tag{5}$$

Для спрощення викладок припустимо, що $a(\tau,s) = \gamma(\tau)p(s)$, при цьому (4) набуде вигляду

$$\frac{d\overline{x}}{d\tau} = -\Big[d(\tau) + \gamma(\tau)\int\limits_0^\infty p(s)\overline{x}(s)ds\Big]\overline{x}. \tag{6}$$

Позначимо

$$\int\limits_0^\infty p(s)\overline{x}(s)ds = c. \tag{7}$$

Тоді розв'язок рівняння (4) можна записати у вигляді

$$\overline{x}(\tau) = \overline{x}(0)e^{-\int\limits_0^\tau d(s)ds}e^{-c\int\limits_0^\tau \gamma(s)ds}. \tag{8}$$

Підставляючи (8) в (5) одержимо, що крім нульового розв'язку $\overline{x}(\tau) = 0$ може ще існувати нетривіальний додатний стаціонарний розв'язок.

Він визначається параметром c, що знаходиться з рівняння

$$1 = \Phi(c), \tag{9}$$

де

$$\Phi(c) = \int\limits_0^\infty b(\tau)e^{-\int\limits_0^\tau d(s)ds}e^{-c\int\limits_0^\tau \gamma(s)ds}d\tau.$$

Оскільки $\Phi'(c) < 0$ і $\Phi(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau) e^{-\int\limits_0^\tau d(s)ds} d\tau$, то рівняння (9) має єдиний додатний корінь c^* при умові, що $\Phi(0) > 1$ (рис. 2).

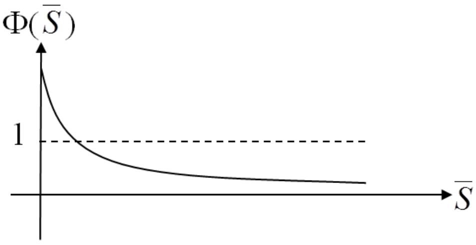

Рис. 2

З позначення (7) знаходимо значення $\overline{x}(0)$, що однозначно визначає стаціонарний розподіл $\overline{x}(\tau)$. Маємо

$$\overline{x}(0) = \frac{c^*}{\int\limits_0^\infty p(\tau) e^{-\int\limits_0^\tau d(s)ds} e^{-c^* \int\limits_0^\tau \gamma(s)ds} d\tau},$$

а отже,

$$\overline{x}(\tau) = \frac{c^* e^{-\int\limits_0^\tau d(s)ds} e^{-c \int\limits_0^\tau \gamma(s)ds}}{\int\limits_0^\infty p(\tau) e^{-\int\limits_0^\tau d(s)ds} e^{-c^* \int\limits_0^\tau \gamma(s)ds} d\tau}. \qquad (10)$$

Стаціонарний розв'язок існує за умови, що

$$\mu = \int\limits_0^\infty b(\tau) e^{-\int\limits_0^\tau d(s)ds} d\tau > 1. \qquad (11)$$

Таким чином, доведена теорема

Теорема 1. *Нехай параметри* $d(\tau)$, $a(\tau, s)$, $b(\tau)$ *системи* (2), (3) *задовольняють умови а) – г) і* $\mu > 1$, *тоді існує єдиний додатний стаціонарний розв'язок, який записується у вигляді* (10).

Зауважимо, що величину μ називають біологічним потенціалом. Вона вбирає в себе параметри, що характеризують процеси природного виживання і народжування. Саме значення параметра μ визначає поведінку динаміки чисельності популяції.

4. Стійкість стаціонарних розв'язків

Дослідження стійкості стаціонарних станів екосистем є однією з основних задач популяційної екології, оскільки стійкість стаціонарних розв'язків по відношенню до малих збурень може служити ознакою реалізації відповідного режиму в реальних біологічних угрупуваннях.

Нехай існує стаціонарний розв'язок $\overline{x}(\tau)$ популяційної задачі (2), (3). Для дослідження стійкості стаціонарного розподілу покладемо $x(\tau, t) = \overline{x}(\tau) + \xi(\tau, t)$.

Лінеаризація в околі нульового стаціонарного розв'язку дає лінійні моделі динаміки вікової структури, які вивчалися в роботах [1, 4]. В них встановлено, що нульовий розв'язок при $\mu < 1$ є асимптотично стійким.

Для ненульового стаціонарного розв'язку $\overline{x}(\tau)$ одержуємо одержуємо рівняння першого наближення вигляду

$$\frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} = -\Big[d(\tau) + c^* \gamma(\tau)\Big]\xi -$$

$$-\gamma(\tau) \int\limits_0^\infty p(s) \xi(s, t) ds, \qquad (12)$$

$$\xi(0, t) = \int\limits_0^\infty b(\tau) \xi(\tau, t) d\tau. \qquad (13)$$

Будемо шукати розв'язок задачі (12), (13) у вигляді

$$\xi(\tau, t) = \overline{\xi}(\tau) \cdot T(t).$$

Тоді для $T(t)$ маємо $T(t) = e^{\lambda t}$, а $\overline{\xi}(\tau)$ визначатиметься з рівнянь

$$\frac{\partial \overline{\xi}}{\partial \tau} = -(\lambda + d(\tau) + c^* \gamma(\tau)) \overline{\xi} - q\gamma(\tau), \qquad (14)$$

$$\overline{\xi}(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau) \overline{\xi}(\tau) d\tau, \qquad (15)$$

де

$$q = \int\limits_0^\infty p(s) \overline{\xi}(s) ds. \qquad (16)$$

Розв'язком рівняння (14) є функція

$$\overline{\xi}(\tau) = \Big(\overline{\xi}(0)-$$

$$-q\int\limits_0^\tau \gamma(s)\Lambda^+(s)e^{\lambda(s-\tau)}ds\Big)\Lambda^-(\tau),$$

де

$$\Lambda^\pm(\tau) = e^{\pm\int\limits_0^\tau d(s)ds}\cdot e^{\pm c^*\int\limits_0^\tau \gamma(s)ds}.$$

З позначення (16) знаходимо, що $q = \overline{\xi}(0)\cdot\overline{q}$, де

$$\overline{q} = \frac{\int\limits_0^\infty p(\tau)\Lambda^-(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau}{1+\int\limits_0^\infty p(\tau)\Lambda^-(\tau)\int\limits_0^\tau \gamma(s)\Lambda^+(s)e^{\lambda(s-\tau)}dsd\tau}.$$

Тоді

$$\overline{\xi}(\tau) = \overline{\xi}(0)\Big(1-\overline{q}\int\limits_0^\tau \gamma(s)\Lambda^+(s)e^{\lambda(s-\tau)}ds\Big)\Lambda^-(\tau).$$

З (15) одержуємо характеристичне рівняння вигляду

$$1 = \int\limits_0^\infty b(\tau)\Big(1-\overline{q}\int\limits_0^\tau \gamma(s)\times$$

$$\times\Lambda^+(s)e^{\lambda(s-\tau)}ds\Big)\Lambda^-(\tau)d\tau. \qquad (17)$$

Якщо корені рівняння (17) мають від'ємні дійсні частини, то всі розв'язки $\xi(\tau,t) = \overline{\xi}(\tau)e^{\lambda t}$ прямують до нуля при $t\to\infty$, це означає, що $x(\tau,t)\to\overline{x}(\tau)$ при $t\to\infty$, $\tau\in[0,\infty)$.

Цілком неочевидно, що при $\mu>1$ рівняння (17) має корені λ з $\operatorname{Re}\lambda<0$.

Тому для доведення того факту, що $\xi(\tau,t)\to 0$ при $t\to\infty$ застосуємо прямий метод Ляпунова. Такий підхід запропоновано в [4].

Для вивчення стійкості нетривіальних стаціонарних розв'язків розглянемо функціонал

$$v(\xi) = \frac{1}{2}\Big[\int\limits_0^\infty \omega(\tau)\xi(\tau,t)d\tau\Big]^2 > 0, \qquad (18)$$

де $\omega(\tau)$ – функція, яку потрібно визначити.

Похідна по часу функціоналу (18), в силу збурених рівнянь, має вигляд

$$\frac{dv}{dt} = \int\limits_0^\infty \omega(\tau)\xi(\tau,t)d\tau\times$$

$$\times\int\limits_0^\infty\Big(\frac{d\omega}{d\tau}+\omega(0)b(\tau)-(d(\tau)+c^*\gamma(\tau))\omega(\tau)-$$

$$-p(\tau)\int\limits_0^\infty \omega(\tau)\overline{x}(\tau)\gamma(\tau)d\tau\Big)\xi(\tau,t)d\tau.$$

Виберемо $\omega(\tau)$ з умови

$$\frac{d\omega}{d\tau}+\omega(0)b(\tau)-(d(\tau)+c^*\gamma(\tau))\omega(\tau)-$$

$$-p(\tau)\int\limits_0^\infty \omega(\tau)\overline{x}(\tau)\gamma(\tau)d\tau = -h\omega,$$

де h – деяка константа.

Легко бачити, що це рівняння допускає розв'язки при $h>0$. Тоді

$$\frac{dv}{dt} = -h\Big[\int\limits_0^\infty \omega(\tau)\xi(\tau,t)d\tau\Big]^2 < 0.$$

А це означає, що функціонал $v(\xi)$ задовольняє умови теореми про асимптотичну стійкість нульового розв'язку системи (12), (13). Тому ненульові стаціонарні розв'язки $\overline{x}(\tau)$ системи (5), (6) за умови, що вони існують (тобто при $\mu>1$) асимптотично стійкі за першим наближенням за нормою

$$\rho(\xi) = \Big[\int\limits_0^\infty \xi(\tau)d\tau\Big]^2.$$

Приклад. Розглянемо модельну систему вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial\tau}+\frac{\partial x}{\partial t} =$$

$$= -\Big(d+\int\limits_0^\infty x(\tau,t)d\tau\Big)x(\tau,t),\, d=\alpha-\frac{1}{\alpha}, \quad (19)$$

$$x(0,t) = \int\limits_0^\infty \alpha x(\tau,t)d\tau, \qquad (20)$$

де α – деяка стала, що задовольняє умову $\alpha > 1$.

Ненульовий стаціонарний розв'язок $\overline{x}(\tau)$ системи (19), (20) знаходиться з системи

$$\frac{d\overline{x}}{d\tau} = -[d+c]\overline{x}, c = \int\limits_0^\infty \overline{x}(\tau)d\tau,$$

$$\overline{x}(0) = \alpha \int\limits_0^\infty \overline{x}(\tau)d\tau$$

і має вигляд $\overline{x}(\tau) = e^{-\alpha\tau}$, $\overline{x}(0) = 1$, причому $c^* = \frac{1}{\alpha}$.

Ненульовий стаціонарний розв'язок існує, якщо

$$\Phi(0) = \alpha \int\limits_0^\infty e^{-(\alpha - \frac{1}{\alpha})\tau} d\tau > 1,$$

тобто правильною є нерівність $\frac{\alpha^2}{\alpha^2-1} > 1$, яка виконується при $\alpha > 1$.

При дослідженні стійкості стаціонарного розв'язку $\overline{x}(\tau)$ для відхилення $\xi(\tau,t) = x(\tau,t) - \overline{x}(\tau)$ одержуємо систему вигляду

$$\frac{\partial\xi}{\partial\tau} + \frac{\partial\xi}{\partial t} =$$

$$= -\Big(\alpha\xi + e^{-\alpha\tau} \int\limits_0^\infty \xi(\tau,t)d\tau, \qquad (21)$$

$$\xi(0,t) = \alpha \int\limits_0^\infty \xi(\tau,t)d\tau. \qquad (22)$$

Розв'язок (21), (22) $\xi(\tau,t)$ шукаємо у вигляді $\xi(\tau,t) = \overline{\xi}(\tau)e^{\lambda\tau}$.

Рівняння для $\overline{\xi}(\tau)$ має вигляд

$$\frac{d\overline{\xi}}{d\tau} + (\lambda+\alpha)\overline{\xi} + qe^{-\alpha\tau} = 0, \qquad (23)$$

$$\overline{\xi}(0) = \alpha \int\limits_0^\infty \overline{\xi}(\tau)d\tau, \qquad (24)$$

де

$$q = \int\limits_0^\infty \overline{\xi}(\tau)d\tau. \qquad (25)$$

З рівняння (23) маємо

$$\overline{\xi}(\tau) = \Big(\overline{\xi}(0) - q\frac{e^{\lambda\tau}-1}{\lambda}\Big)e^{-(\lambda+\alpha)\tau}. \qquad (26)$$

Тоді з позначення (25) знаходимо

$$q = \frac{\overline{\xi}(0)\alpha\lambda}{\alpha\lambda(\lambda+\alpha)+\lambda+\alpha+1}. \qquad (27)$$

Враховуючи (26), (27), з (24) одержуємо рівняння для характеристичних коренів λ у вигляді

$$1 = \alpha \int\limits_0^\infty e^{-(\lambda+\alpha)\tau} \times$$

$$\times\Big(1 - \frac{\alpha}{\alpha\lambda(\alpha+\lambda)+\alpha+\lambda+1}(e^{\lambda\tau}-1)\Big)d\tau. \qquad (28)$$

Спрощуючи (28), одержуємо рівняння

$$\alpha\lambda^2 + (\alpha^2+1)\lambda + 2\alpha + 1 = 0,$$

яке має корені з $\mathrm{Re}\lambda < 0$.

Таким чином, доведена асимптотична стійкість розв'язку $\overline{x}(\tau) = e^{-\alpha\tau}$ для системи (19), (20) при умові, що $\alpha > 1$.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Von Foerster H.* Some remarks on changing populations // Kinetics of Cellular Proliferation. – New York: Crune and Stratton, 1959. – P. 382 – 407.

2. *Маценко В.Г.* Нелінійна модель динаміки вікової структури популяцій // Нелінійні коливання, 2003. – 6, № 3. – С. 357–367.

3. *Маценко В.Г.* Існування та єдиність в задачах динаміки вікової структури біологічних популяцій з внутрішньовидовою конкуренцією // Буковинський математичний журнал, 2014. - Т. 2, № 1. – С. 167–172.

4. *Маценко В.Г., Рубановский В.Н.* Применение прямого метода Ляпунова для анализа динамики возрастной структуры биопопуляций // Ж. вычисл. матем. и матем. физ., 1983. – Т. 23, № 2. – С. 326–332.