УДК 517.958

©2004 р. В.Г. Маценко

Чернівецький національний університет ім. Юрія Федьковича, Чернівці

МОДЕЛІ ВІДБОРУ В ПОПУЛЯЦІЯХ З ВІКОВОЮ СТРУКТУРОЮ

Знайдено умови існування та асимптотичної стійкості стаціонарних вікових розподілів в нелінійних моделях динаміки вікової структури з процесами відбору.

The conditions of the existence and the asymptotic behaviour of the stationary age-distribution of non-linear continuous population model with selection process have been described.

Вступ. Неперервні моделі динаміки вікової структури біологічних популяцій вже довгий час є об'єктом дослідження [1 – 5]. Простішим прикладом структурованої моделі за віком є лінійна модель фон Фоерстера. Вона має вигляд [1]

$$\frac{\partial x}{\partial \tau}+\frac{\partial x}{\partial t}=-\mu(\tau)x, \quad t,\tau>0,$$

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

$$x(\tau,0)=\varphi(\tau), \qquad \tau\ge 0,$$

де $x(\tau,t)$ – вікова густина чисельності особин в популяції, $\mu(\tau)$, $b(\tau)$ – функції, що описують природні процеси виживання та народжуваності відповідно, $\varphi(\tau)$ – початковий розподіл вікового складу.

Згодом були розглянуті деякі узагальнення лінійної моделі, зокрема в праці [2] вивчалась модель у випадку, коли коефіцієнт μ залежить лінійно ще й від густини x.

У працях [3, 4, 5] здійснено різноплановий аналіз моделі у випадку, коли параметри μ та b довільним чином залежать від загальної чисельності особин, або деяких їх характеристик. Наприклад, в праці [5] досліджується модель

$$\frac{\partial x}{\partial \tau}+\frac{\partial x}{\partial t}=-\mu(\tau,S_1(t))x(\tau,t), \quad \tau,t>0,$$

$$x(0,t)=\int\limits_0^\infty b(\tau,S_2(t))x(\tau,t)d\tau, \quad t>0, \quad (1)$$

$$x(\tau,0)=\varphi(\tau), \quad \tau\ge 0,$$

де $S_1(t)$, $S_2(t)$ – деякі зважені чисельності особин, тобто

$$S_1(t)=\int\limits_0^\infty \gamma_1(\tau)x(\tau,t)d\tau,$$

$$S_2(t)=\int\limits_0^\infty \gamma_2(\tau)x(\tau,t)d\tau. \qquad (2)$$

Зокрема, в цій праці доведені теорема існування та єдиності невід'ємного розв'язку, теорема про існування стаціонарного розподілу вікової структури та теорема про стійкість стаціонарного розв'язку, але одержані результати формулюються в досить загальному вигляді.

У даній роботі вивчається питання впливу процесів відбору на динаміку вікової структури біологічних популяцій.

Математична модель. Механізм відбору в популяціях з віковою структурою можна врахувати, якщо в моделі (1) виділити окремо фактори, що описують процеси відбору. У зв'язку з цим будемо розглядати математичну модель динаміки вікової структури у вигляді

$$\frac{\partial x}{\partial \tau}+\frac{\partial x}{\partial t}=-(\mu(\tau)+f(S_1))x(\tau,t),$$
$$\tau,t>0, \qquad (3_1)$$

$$x(0,t)=\int\limits_0^\infty \beta(S_2)b(\tau)x(\tau,t)d\tau, \quad t>0, \quad (3_2)$$

$$x(\tau,0)=\varphi(\tau), \quad \tau\ge 0, \qquad (3_3)$$

де $S_1(t)$, $S_2(t)$ визначаються співвідношеннями (2), $\mu(\tau)$, $b(\tau)$ – коефіцієнти природної смертності та народжуваності, функції $f(S_1)$, $\beta(S_2)$ визначають процеси відбору, $\varphi(\tau)$ – початковий розподіл.

Зробимо такі припущення відносно параметрів системи (3_1) – (3_3):

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

2) $f(0) = 0$, $f(S) < \infty$, $0 \le f'(S) < \infty$, $\beta'(S) < 0$, $S \in \mathbb{R}^+$;

3) $\mu(\tau)$, $b(\tau)$, $\varphi(\tau)$, $f(S)$, $\beta(S) \ge 0$, $\tau, S \in \mathbb{R}^+$;

4) $$\varphi(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau)\beta(\widetilde{S}_2)\varphi(\tau)d\tau,$$

$$\widetilde{S}_2 = \int\limits_0^\infty \gamma_2(\tau)\varphi(\tau)d\tau;$$

5) $0 \le \gamma_i(\tau) < \gamma$, $\gamma_i(\tau) \in C(\mathbb{R}^+)$, $i = 1, 2$.

Зауваження. *Система* (3_1) – (3_3) *має єдиний невід'ємний розв'язок* $x(\tau, t) \in C[0, \infty) \times [0, T]$, $0 < T < \infty$, *оскільки вона є частинним випадком системи (1), яка досліджувалася в [5].*

Основний результат. Розглянемо тепер питання існування стаціонарних вікових структур, оскільки саме такі режими найчастіше реалізуються в природі і мають конкретне практичне значення.

Теорема 1. *Нехай справджуються умови 2), 3), 5) і*

$$\beta(0) > \frac{1}{\int\limits_0^\infty b(\tau)e^{-\int\limits_0^\tau \mu(\xi)d\xi}d\tau}, \tag{4}$$

тоді задача (3_1) – (3_2) *має єдиний стаціонарний розв'язок.*

Доведення. Стаціонарні розв'язки $\overline{x}(\tau)$ визначаються з рівнянь (для спрощення викладень надалі припустимо, що $\gamma_1(\tau) = \gamma_2(\tau) = \gamma(\tau)$)

$$\frac{d\overline{x}(\tau)}{d\tau} = -(\mu(\tau) + f(\overline{S}))\overline{x}(\tau), \tag{5_1}$$

$$\overline{x}(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau)\beta(\overline{S})\overline{x}(\tau)d\tau, \tag{5_2}$$

де

$$\overline{S} = \int\limits_0^\infty \gamma(\tau)\overline{x}(\tau)d\tau. \tag{6}$$

Із рівняння (5_1) маємо

$$\overline{x}(\tau) = \overline{x}(0)\Lambda(\tau)e^{-f(\overline{S})\tau}, \tag{7}$$

де $\Lambda(\tau) = e^{-\int\limits_0^\tau \mu(\xi)d\xi}$.

Для знаходження невідомих $\overline{x}(0)$, $\overline{S}$ із співвідношень (5_2), (6) одержуємо систему рівнянь

$$1 = \beta(\overline{S})\int\limits_0^\infty K(\tau)e^{-f(\overline{S})\tau}d\tau, \tag{8_1}$$

$$\overline{S} = \overline{x}(0)\int\limits_0^\infty \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-f(\overline{S})\tau}d\tau, \tag{8_2}$$

де $K(\tau) = b(\tau)\Lambda(\tau)$.

Розглянемо функцію

$$\Phi(S) = \beta(S)\int\limits_0^\infty K(\tau)e^{-f(S)\tau}d\tau.$$

Із умови 2) маємо, що $\Phi'(S) < 0$, $S \in \mathbb{R}^+$. Тоді $\Phi(S)$ є монотонно спадною функцією і рівняння (8_1) має єдиний розв'язок $\overline{S} > 0$, якщо $\Phi(0) > 1$, що забезпечується умовою (4). Якщо розв'язок $\overline{S}$ з рівняння (8_1) знайдено, то з рівняння (8_2) дістанемо

$$\overline{x}(0) = \frac{\overline{S}}{\int\limits_0^\infty \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-f(\overline{S})\tau}d\tau}. \tag{9}$$

А це значить, що стаціонарний розв'язок задачі (3_1) – (3_2) визначається однозначно. Теорема 1 доведена.

Основною задачею в популяційній екології є дослідження стійкості стаціонарних процесів, оскільки саме цей факт гарантує реалізацію таких процесів в реальних біологічних системах.

Нехай $\overline{x}(\tau)$ є стаціонарним розв'язком задачі (3_1), (3_2). Припустимо, що розв'язок цієї задачі при початковій умові (3_3) існує для всіх τ, $t \in \mathbb{R}^+$ і позначимо його через $x(\tau, t, \varphi)$ (надалі будемо використовувати й позначення $x(\tau, t)$).

Означення 1. *Стаціонарний розв'язок $\overline{x}(\tau)$ системи (3_1) – (3_2) називається стійким за Ляпуновим, якщо $\forall \varepsilon > 0$ знайдеться $\delta_\varepsilon > 0$ таке, що для всіх $\delta \in (0, \delta_\varepsilon)$ з умови $|\varphi(\tau) - \overline{x}(\tau)| < \delta$, $\tau \in \mathbb{R}^+$ випливає $|x(\tau, t, \varphi) - \overline{x}(\tau)| < \varepsilon$ для всіх $t > 0$, $\tau \in \mathbb{R}^+$.*

Означення 2. *Стаціонарний розв'язок $\overline{x}(\tau)$ називається асимптотично стійким, якщо він є стійким за Ляпуновим і для всіх початкових значень $\varphi(\tau)$, що задовольняють нерівність $|\varphi(\tau) - \overline{x}(\tau)| < \delta$, $\tau \in \mathbb{R}^+$ маємо*

$$\lim_{t\to\infty} x(\tau, t, \varphi) = \overline{x}(\tau), \quad \tau \in \mathbb{R}^+.$$

Для дослідження стійкості стаціонарного розподілу $\overline{x}(\tau)$ в системі (3_1) – (3_2) покладемо

$$x(\tau, t) = \overline{x}(\tau) + \xi(\tau, t).$$

При цьому дістанемо автономну систему рівнянь, для дослідження стійкості якої достатньо розглянути стійкість відповідної лінеаризованої системи [6] вигляду

$$\frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} = -(\mu(\tau) + f(\overline{S}))\xi(\tau, t) -$$

$$-f'(\overline{S})\overline{x}(\tau) \int_0^\infty \gamma(\tau)\xi(\tau, t)d\tau,$$

$$\xi(0, t) = \beta(\overline{S}) \int_0^\infty b(\tau)\xi(\tau, t)d\tau + \beta'(\overline{S}) \times$$

$$\times \int_0^\infty b(\tau)\overline{\xi}(\tau)d\tau \int_0^\infty \gamma(\tau)\xi(\tau, t)d\tau, \tag{10}$$

де $\overline{S}$ – корінь рівняння (8_1).

Розв'язок системи (10) шукаємо у вигляді

$$\xi(\tau, t) = \overline{\xi}(\tau)e^{\lambda t}.$$

Для $\overline{\xi}(\tau)$ маємо систему

$$\frac{d\overline{\xi}(\tau)}{d\tau} = -(\lambda + \mu(\tau) + f(\overline{S}))\overline{\xi} - p\omega(\tau), \tag{11}$$

$$\overline{\xi}(0) = \int_0^\infty b(\tau)\beta(\overline{S})\overline{\xi}(\tau)d\tau +$$

$$+\beta'(\overline{S})p \int_0^\infty b(\tau)\overline{x}(\tau)d\tau, \tag{12}$$

де

$$p = \int_0^\infty \gamma(\tau)\overline{\xi}(\tau)d\tau, \quad \omega(\tau) = f'(\overline{S})\overline{x}(\tau). \tag{13}$$

Враховуючи позначення (13), розв'язок рівняння (11) представимо в вигляді

$$\overline{\xi}(\tau) = \overline{\xi}(0)(e^{-\lambda\tau} - g_\lambda f_\lambda(\tau))\Lambda(\tau)e^{-f(\overline{S})\tau}, \tag{14}$$

де

$$g_\lambda = \frac{f'(\overline{S})\overline{x}(0) \int_0^\infty \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-f(\overline{S})\tau}d\tau}{1 + f'(\overline{S})\overline{x}(0) \int_0^\infty \gamma(\tau)\Lambda(\tau)f_\lambda(\tau)e^{-f(\overline{S})\tau}d\tau}, \tag{15}$$

$$f_\lambda(\tau) = \int_0^\tau e^{\lambda(s-\tau)}ds. \tag{16}$$

Підставляючи (14) в (12), дістанемо характеристичне рівняння для знаходження λ:

$$1 = \int_0^\infty (\beta(\overline{S})b(\tau) + \beta'(\overline{S})k\gamma(\tau)) \times$$

$$\times (e^{-\lambda\tau} - g_\lambda f_\lambda(\tau))\Lambda(\tau)e^{-f(\overline{S})\tau}d\tau, \tag{17}$$

де

$$k = \int_0^\infty b(\tau)\overline{x}(\tau)d\tau. \tag{18}$$

Підсумуємо наведені вище міркування у вигляді теореми.

Теорема 2. *Стаціонарний розв'язок $\overline{x}(\tau)$ задачі (3_1) – (3_2) асимптотично стійкий, якщо всі корені рівняння (17) мають від'ємні дійсні частини.*

Частинний випадок. В якості рівнянь (3_1) – (3_2) будемо розглядати систему

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -f(S)x, \quad \tau, t > 0,$$

$$x(0,t) = \int\limits_0^\infty \beta(S) e^{-\alpha\tau} x(\tau,t) d\tau,$$

$$t > 0, \alpha > 0, \qquad (19)$$

де $S = \int\limits_0^\infty x(\tau,t) d\tau.$

Для цього випадку з (8_1) одержимо рівняння

$$\beta(\overline{S}) - f(\overline{S}) = \alpha, \qquad (20)$$

яке має єдиний розв'язок $\overline{S} > 0$ при виконанні умови 2) і (4), причому нерівність (4) набуває вигляду $\beta(0) > \alpha$.

Із співвідношень (9), (18), (15) випливає, що

$$\overline{x}(0) = \overline{S} f(\overline{S}), \quad k = \frac{\overline{S} f(\overline{S})}{f(\overline{S}) + \alpha},$$

$$g_\lambda = \frac{f'(\overline{S}) f(\overline{S}) \overline{S}}{f(\overline{S}) + f'(\overline{S})\overline{S} + \alpha}.$$

Тоді для характеристичного рівняння (17) маємо

$$\frac{\beta(\overline{S})}{\lambda + \beta(\overline{S})} \left(1 + \frac{g_\lambda}{\lambda}\right) + \frac{\beta'(\overline{S})}{\beta(\overline{S})} \times$$

$$\times \frac{\overline{S} f(\overline{S})}{\lambda + f(\overline{S})} \left(1 + \frac{g_\lambda}{\lambda}\right) = 1 + \frac{g_\lambda}{\lambda} + \frac{g_\lambda}{\lambda} \frac{\beta'(\overline{S})}{\beta(\overline{S})} \overline{S}.$$

Враховуючи, що $\beta(\overline{S}) = f(\overline{S}) + \alpha$ та вираз для g_λ, це рівняння можна привести до вигляду

$$\lambda^2 + \lambda \left(f(\overline{S}) + \overline{S} f(\overline{S}) \left(\frac{f'(\overline{S})}{f(\overline{S})} - \frac{\beta'(\overline{S})}{\beta(\overline{S})} \right) \right) +$$

$$+ \overline{S} f(\overline{S}) (f'(\overline{S}) - \beta'(\overline{S})). \qquad (21)$$

Рівняння (21) має корені з від'ємною дійсною частиною, якщо

$$f'(\overline{S}) > \beta'(\overline{S}). \qquad (22)$$

Отже, отримана умова стійкості (22) стаціонарного розв'язку для системи (19) виписується в явній формі через параметри цієї системи. Відзначимо, що умова (22) вимагає виконання нерівності лише в одній точці $\overline{S}$, де $\overline{S}$ – корінь рівняння (20).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

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

2. *Маценко В.Г.* Об одном классе уравнений математической физики, возникающих в динамике биологических макросистем // Журн. вычисл. матем. и матем. физ. – 1981. – 21, N 1. – С. 69 – 79.

3. *Gurtin M.E., MacCamy R.C.* Nonlinear age-dependent population dynamics // Arch. Ration. Mech. and Anal. – 1974. – 54, N 3. – P. 281 – 300.

4. *Farkas M.* On the stability of stationary age-distributions // Appl. Math. Comput. – 2002. – 131, N 10. – P. 107 – 123.

5. *Маценко В.Г.* Нелінійна модель динаміки вікової структури популяцій // Нелінійні коливання, 2003. – 6, N 3. – С. 357 – 367.

6. *Сиразетдинов Т.К.* Устойчивость систем с распределенными параметрами. – Казань: Изд-во Казанск. авиац. ин-та, 1971. – 216 с.