УДК 517.957

©2005 р. В.Г. Маценко

Чернівецький національний університет ім. Юрія Федьковича, Чернівці

АНАЛІЗ МОДЕЛЕЙ ДИНАМІКИ ЗВАЖЕНИХ ЗА ВІКОМ ЧИСЕЛЬНОСТЕЙ БІОЛОГІЧНИХ ПОПУЛЯЦІЙ

Система з розподіленими параметрами, що описує динаміку вікового складу біологічних популяцій зводиться до системи звичайних диференціальних рівнянь відносно зважених чисельностей. Знайдено умови існування стаціонарних розв'язків і досліджено питання їх стійкості.

The system with distributed parameters describing the age structure dynamics of the biological population is brought down to the system of ordinary differential equations according to the weighted quantity. The conditions of the existence and the asymptotic behaviour of the stationary age-distribution have been researched.

Вступ. Простим прикладом структурованої за віком моделі динаміки біологічних популяцій є лінійна модель фон Фоерстера. Вона має вигляд [1]

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

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

$$\rho(\tau,0)=\varphi(\tau),\tau\geq 0,$$

де $\rho(\tau,t)$ – густина розподілу особин віку τ в момент часу t, $\mu(\tau)$, $b(\tau)$ – функції, що описують природні процеси виживання та народжування відповідно, $\varphi(\tau)$ – початковий розподіл вікового складу.

В подальшому системи типу (1) вивчались при різних узагальненнях на випадок, коли μ та b нелінійним чином залежать від ρ або S [2, 3], де S – загальна чисельність особин у популяції в момент часу t:

$$S(t)=\int\limits_0^\infty \rho(\tau,t)d\tau. \qquad (2)$$

Наприклад, у праці [4] вивчалась система, для якої

$$\mu=\mu(S)\geq 0,\quad b=\beta(S)e^{-\alpha\tau}\geq 0,$$

$$\alpha>0,\quad S\in[0,\infty). \qquad (3)$$

Для цієї системи одержані умови існування стаціонарного розподілу вікового складу $\overline{\rho}(\tau)$ та умови його асимтотичної стійкості.

Зокрема, доведено, що коли $\mu'(\overline{S})>\beta'(\overline{S})$, де $\overline{S}$ – корінь рівняння

$$\beta(\overline{S})-\mu(\overline{S})=\alpha, \qquad (4)$$

то $\rho(\tau,t)\to\overline{\rho}(\tau)$ при $t\to\infty$, $\forall\tau\in[0,\infty)$.

Формулювання об'єкта дослідження. В даній праці система з розподіленими параметрами зводиться до системи звичайних диференціальних рівнянь відносно зважених за віком чисельностей особин у популяції.

Нехай виконуються умови (3), тоді інтегруючи перше рівняння системи (1) по τ у межах від 0 до ∞, одержимо

$$\dot{S}=\rho(0,t)-\mu(S)S. \qquad (5)$$

Врахувавши друге рівняння системи (1), рівняння (5) запишеться у вигляді

$$\dot{S}=\beta(S)G-\mu(S)S, \qquad (6)$$

де

$$G(t)=\int\limits_0^\infty e^{-\alpha\tau}\rho(\tau,t)d\tau. \qquad (7)$$

Диференціюючи $G(t)$ і враховуючи перше рівняння системи (1), маємо

$$\dot{G}=(-\mu(S)+\beta(S)-\alpha)G. \qquad (8)$$

Отже, приходимо до системи звичайних диференціальних рівнянь (6), (8).

Звести систему з розподіленими параметрами, що описують віковий розподіл до системи звичайних диференціальних рівнянь, вдається також для системи

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

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

Як і вище, одержимо систему рівнянь

$$\left\{\begin{array}{c} \dot S=-\mu(S)S+\beta(S)Q,\\ \dot Q=-(\mu(S)+\alpha)Q+G,\\ \dot G=-(\mu(S)+\alpha)G+\beta(S)Q,\end{array}\right. \tag{9}$$

де $S(t)$, $G(t)$ визначені згідно з (2) і (7), а

$$Q(t)=\int\limits_0^\infty \tau e^{-\alpha\tau}\rho(\tau,t)d\tau. \tag{10}$$

Отже, об'єктом дослідження є система (6), (8) та система (9).

Дослідження нелінійних систем. Знайдемо стаціонарні розв'язки побудованих систем і дослідимо їх на стійкість.

Існування стаціонарних розв'язків системи (6), (8) обгрунтовується таким твердженням.

Теорема 1. *Нехай: 1) $\mu(S)>0$, $\mu'(S)>0$, $0\le\beta(S)<\infty$, $S\in[0,\infty)$; 2) $\beta(0)>\mu(0)+\alpha$ і рівняння $\beta(S)=\mu(S)+\alpha$ має єдиний корінь $S=\overline{S}>0$, тоді система (6), (8) крім нульового стаціонарного розв'язку має ще нетривіальний стаціонарний додатний розв'язок $(\overline{S},\overline{G})$, де $\overline{G}=\mu(\overline{S})\overline{S}/\beta(\overline{S})$.*

Доведення. Стаціонарні розв'язки системи (6), (8) знаходяться з системи рівнянь

$$\left\{\begin{array}{c}\beta(S)G-\mu(S)S=0,\\ (\mu(S)-\beta(S)+\alpha)G=0.\end{array}\right. \tag{11}$$

Очевидно, що $S=0$, $G=0$ є розв'язком системи (11), крім цього, на підставі припущень *1), 2)* існує розв'язок $S=\overline{S}>0$ рівняння $\mu(S)-\beta(S)+\alpha=0$. Значення $G=\overline{G}$ знаходимо з рівняння $\beta(\overline{S})G-\mu(\overline{S})\overline{S}=0$.

Теорема 2. *Нехай виконані умови 1), 2) теореми 1 і*

$$\mu'(\overline{S})>\beta'(\overline{S}), \tag{12}$$

тоді нульовий розв'язок системи (6), (8) нестійкий, а нетривіальний розв'язок $(\overline{S},\overline{G})$ – асимптотично стійкий.

Доведення. Лінеаризована система в околі точки (0, 0) набуває вигляду

$$\left\{\begin{array}{l}\dfrac{dp}{dt}=\beta(0)q-\mu(0)p,\\[2ex] \dfrac{dq}{dt}=(-\mu(0)+\beta(0)-\alpha)q.\end{array}\right.$$

Відповідне характеристичне рівняння має дійсні корені $\lambda_1=-\mu(0)<0$, $\lambda_2=-\mu(0)+\beta(0)-\alpha>0$, тому ця точка є сідлом.

В точці $(\overline{S},\overline{G})$ маємо

$$\left\{\begin{array}{l}\dfrac{dp}{dt}=(\beta'(\overline{S})\overline{G}-\mu'(\overline{S})\overline{S}-\mu(\overline{S}))p+\beta(\overline{S})q,\\[2ex] \dfrac{dq}{dt}=(-\mu(\overline{S})\overline{G}+\beta'(\overline{S})\overline{G})p.\end{array}\right.$$

Характеристичне рівняння цієї системи має вигляд

$$\lambda^2+A\lambda+\overline{S}\mu(\overline{S})(\mu'(\overline{S})-\beta'(\overline{S}))=0, \tag{13}$$

де

$$A=\mu(\overline{S})+\overline{S}\mu'(\overline{S})\left(\frac{\mu'(\overline{S})}{\mu(\overline{S})}-\frac{\beta'(\overline{S})}{\beta(\overline{S})}\right). \tag{14}$$

Оскільки, згідно з умовами (12), добуток коренів додатний і $A>0$ на підставі (12) і умов *1), 2)* теореми 1, то рівняння (13) має два корені з від'ємними дійсними частинами. Отже, точка $(\overline{S},\overline{G})$ є асимптотично стійкою.

Розглянемо тепер систему (9). Для системи (9) справедлива

Теорема 3. *Нехай: 1) $\mu(S)>0$, $\mu'(S)>0$, $0\le\beta(S)<\infty$, $S\in[0,\infty)$; 2) $\sqrt{\beta(0)}>\mu(0)+\alpha$ і рівняння $\sqrt{\beta(S)}=\mu(S)+\alpha$ має єдиний корінь $S=\overline{S}>0$. Тоді система (9) крім тривіального розв'язку має ще й нетривіальний розв'язок $(\overline{S},\overline{Q},\overline{G})$, де*

$$\overline{Q}=\mu(\overline{S})\overline{S}/\beta(\overline{S}),\quad \overline{G}=(\mu(\overline{S})+\alpha)\overline{Q}. \tag{15}$$

Доведення. Система (9) очевидно має нульовий розв'язок.

Для знаходження та дослідження ненульового стаціонарного розв'язку зручніше зробити заміну змінних

$$x = S, \quad y = \frac{G}{Q}, \quad z = Q. \tag{16}$$

Тоді система (9) запишеться у вигляді

$$\begin{cases} \dot{x} = -\mu(x)x + \beta(x)z, \\ \dot{y} = -y^2 + \beta(x), \\ \dot{z} = -(\mu(x) + \alpha)z + yz, \end{cases} \tag{17}$$

Звідси для ненульових стаціонарних розв'язків маємо

$$\overline{y} = \sqrt{\beta(\overline{x})},\ \overline{y} = \mu(\overline{x}) + \alpha,\ \overline{z} = \frac{\mu(\overline{x})\overline{x}}{\beta(\overline{x})}. \tag{18}$$

Значення $\overline{x}$ знаходиться з рівняння

$$\sqrt{\beta(\overline{x})} = \mu(\overline{x}) + \alpha.$$

Із формул (18), враховуючи (16), одержуємо вирази (15).

Теорема 4. *Нехай виконані умови 1), 2) теореми 3 і*

$$\frac{\mu'(\overline{S})}{\mu(\overline{S})} > \frac{\beta'(\overline{S})}{\beta(\overline{S})}, \tag{19}$$

тоді нульовий розв'язок системи (9) нестійкий, а ненульовий розв'язок $(\overline{S}, \overline{Q}, \overline{G})$ *– асимптотично стійкий.*

Доведення. Лінеаризована система в околі точки (0, 0, 0) має вигляд

$$\begin{cases} \dot{p} = -\mu(0)p + \beta(0)q, \\ \dot{q} = -(\mu(0) + \alpha)q + r, \\ \dot{r} = \beta(0)q - (\mu(0) + \alpha)r. \end{cases}$$

Корені характеристичного рівняння $\lambda_1 = -\mu(0) < 0$, $\lambda_2 = \sqrt{\beta(0)} - \mu(0) - \alpha > 0$, $\lambda_3 = -\sqrt{\beta(0)} - \mu(0) - \alpha < 0$ дійсні і різних знаків.

В точці $\overline{x} = \overline{S}, \overline{y} = \dfrac{\overline{G}}{\overline{Q}}, \overline{z} = \overline{Q}$ лінеаризована система рівнянь має таке характеристичне рівняння

$$\begin{vmatrix} -\mu'(\overline{x})\overline{x} - \mu(\overline{x}) + \beta'(\overline{x})\overline{z} - \lambda & 0 & \beta(\overline{x}) \\ \beta'(\overline{x}) & -2\overline{y} - \lambda & 0 \\ -\mu'(\overline{x})\overline{z} & \overline{z} & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

або

$$a_0\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0, \tag{20}$$

де $a_0 = 1$, $a_1 = A + 2\overline{y}$, $a_2 = 2(\overline{y}A + \mu'(\overline{S}))\overline{S}$, $a_3 = 2\overline{y}\mu'(\overline{S})\mu(\overline{S})\overline{S}$, стала A визначається з (14) при $\overline{S} = \overline{x}$.

Застосуємо критерій Рауса-Гурвіца для того, щоб показати, що рівняння (20) має корені з від'ємними дійсними частинами.

Справді,
$\Delta_0 = a_0 = 1 > 0$,
$\Delta_1 = a_1 > 0$ внаслідок умови (19),
$\Delta_2 = \begin{vmatrix} a_1 & a_0 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix} = (A + 2\overline{y})2\overline{y}A + 4\overline{y}^2 A + 2\overline{y}\mu'(\overline{x})\overline{x} > 0$, оскільки $A > 0$,
$\Delta_3 = a_3\Delta_2 = 2\overline{y}\mu'(\overline{x})\mu(\overline{x})\overline{x}\Delta_2 > 0$.

Звідси випливає, що стаціонарний розв'язок $(\overline{S}, \overline{Q}, \overline{G})$ – асимптотично стійкий. Причому умови стійкості (19) для системи (9) є слабшими порівняно з умовами (12) для системи (7), (8), оскільки вони можуть виконуватися і для $\mu'(\overline{S}) = \beta'(\overline{S})$ і при $\mu'(\overline{S}) < \beta'(\overline{S})$.

Отже, перехід від системи з розподіленими параметрами до системи звичайних диференціальних рівнянь дозволяє дослідити поведінку загальної чисельності $S(t)$ особин в популяції та деяких зважених за віком чисельностей $G(t)$ і $Q(t)$.

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. *Gurtin M.E., MacCamy R.C.* Nonlinear age-dependent population dynamics // Arch. Ration. Mech. and Anal.— 1974.— **54**, № 3.— P.281—300.
3. *Маценко В.Г.* Нелінійна модель динаміки вікової структури популяцій // Нелінійні коливання.— 2003.— **6**, № 3.— С.357—367.
4. *Маценко В.Г.* Моделі відбору в популяціях з віковою структурою // Наук. вісник Чернівецького ун-ту: Зб. наук. пр. Вип. 226. Математика.— Чернівці: Рута, 2004.— С.70—73.

Стаття надійшла до редколегії 11.10.2005