

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, Чернівці

АНАЛІЗ МАТЕМАТИЧНОЇ МОДЕЛІ ВІДБОРУ В ЕКОСИСТЕМАХ З ВІКОВОЮ СТРУКТУРОЮ

Дано аналіз моделі відбору в екосистемі з віковою структурою за умови, що загальне число особин популяції є постійним. Розглядається регулювання чисельності через процеси народжування та виживання. Одержано умови виживання видів.

In this article the analysis of the model of selection in ecosystem with the age structure under conditions when the general number of individuals is constant is presented. The regulation quantity through the processes of birth and survival are also analysed. This way we obtained the conditions for species survival.

Вступ. Теорія процесів відбору розвинена досить широко, оскільки відбір є фундаментальним механізмом зміни стану екосистем, їх еволюції та самоорганізації [1]. Важливе значення для наслідків процесів відбору має врахування індивідуальних особливостей особин всередині виду, зокрема, вікової структури. Врахування вікового складу популяції обумовлено тим, що, по-перше, процеси народжування та виживання суттєвим чином залежать від віку особин і від їх співвідношення між різними віковими групами, по-друге, раціональна експлуатація популяцій можлива лише при знанні вікової структури. Математична модель процесів відбору в межах однієї популяції з віковою структурою вивчалась в [2].

В даній статті розглядається питання побудови та аналізу математичної моделі відбору в екосистемах з віковою структурою.

Простим прикладом структурованої за віком моделі динаміки біологічних популяцій є модель фон Фоєрстера, яка має вигляд [3]

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d(\tau)x(\tau, t), \quad \tau, t > 0, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0, \end{aligned} \quad (1)$$

де $x(\tau, t)$ – вікова густина особин віку τ в момент часу t ; $d(\tau)$, $b(\tau)$ – функції, що описують процеси виживання та народжування відповідно, $\varphi(\tau)$ – початковий розподіл вікової структури.

Поведінка розв'язків системи (1), як показано в [4], визначається деяким системним параметром

$$H = \int_0^{\infty} b(\tau) \exp\left(-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi\right) d\tau.$$

Величина H називається біологічним потенціалом популяції. В залежності від значення H можливі три якісно різні випадки. При $H > 1$ домінують процеси відтворення і при $t \rightarrow \infty$ $x(\tau, t) \rightarrow \infty$ для всіх $\tau \in [0, \infty)$. Навпаки, при $H < 1$ $x(\tau, t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, тобто вид вимирає. При $H = 1$ процеси виживання і народжування перебувають в рівновазі і в системі (1) існує нескінченно багато стаціонарних станів і тільки від початкового значення $\varphi(\tau)$ залежить, який із них реалізується.

Формування об'єкта дослідження. Математична модель. Перш за все систему n видів, які не взаємодіють між собою, опишемо рівняннями типу (1):

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} &= -d_i(\tau)x_i(\tau, t), \quad \tau, t > 0, \\ x_i(0, t) &= \int_0^{\infty} b_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \\ x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (2)$$

Нехай параметри системи задовольняють умови:

- $d_i(\tau)$, $b_i(\tau)$ – неперервні, невід'ємні функції на $[0, \infty)$ і $\int_0^{\infty} d_i(\xi)d\xi = \infty$;
- $\varphi_i(\tau) \in C^1[0, \infty) \cap L^1[0, \infty)$, $\varphi_i(\tau) \geq 0$, $\tau \in [0, \infty)$;
- $\varphi_i(0) = \int_0^{\infty} b_i(\tau)\varphi_i(\tau)d\tau$, $i = 1, 2, \dots, n$.

При цих умовах існує єдиний додатний розв'язок системи (2) [4]. Крім того, будемо вважати, що біологічні потенціали всіх популяцій

$$H_i = \int_0^{\infty} b_i(\tau) \exp\left(-\int_0^{\tau} d_i(\xi)d\xi\right) d\tau > 1,$$

$$i = 1, 2, \dots, n, \quad (3) \quad \text{де, за означенням}$$

тобто кожний із видів, існуючи окремо (без конкуренції), виживає.

Простим методом введення процесів відбору в систему (2), за аналогією з моделлю Ейгена [1], є вимога постійності загального числа особин в екосистемі, тобто

$$\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) d\tau = C = \text{const.} \quad (4)$$

Модифікуємо систему (2) так, щоб виконувалась умова (4). Це можна зробити різними способами. В праці [5] цей результат досягається за рахунок модифікації або функції виживання або функції народжування окремо.

Більший інтерес становить випадок, коли регулювання системи відбувається через процеси народжування і виживання одночасно. Для цього в системі (2) замість функцій $d_i(\tau)$, $b_i(\tau)$ покладемо $d_i(\tau) + D(x_1, \dots, x_n)$, $b_i(\tau) + B(x_1, \dots, x_n)$ відповідно, тобто шукану систему побудуємо у вигляді

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} &= -[d_i(\tau) + D(x_1, \dots, x_n)]x_i(\tau, t), \\ x_i(0, t) &= \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + B(x_1, \dots, x_n))x_i(\tau, t) d\tau, \\ x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (5)$$

Знайдемо вирази для $D(x_1, \dots, x_n)$ та $B(x_1, \dots, x_n)$.

Продиференціювавши (4) по часу t і врахувавши (5), одержимо

$$\begin{aligned} 0 &= \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \frac{\partial x_i}{\partial t} d\tau = - \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \left(\frac{\partial x_i}{\partial \tau} + d_i(\tau)x_i + \right. \\ &\quad \left. + D(x_1, \dots, x_n)x_i \right) d\tau = - \sum_{i=1}^n \left(x_i(0, t) + \right. \\ &\quad \left. + \int_0^{\infty} d_i(\tau)x_i(\tau, t) d\tau + D(x_1, \dots, x_n) \times \right. \\ &\quad \left. \times \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) d\tau \right) = \sum_{i=1}^n \left(\int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau))x_i(\tau, t) d\tau + \right. \\ &\quad \left. + (B(x_1, \dots, x_n) - D(x_1, \dots, x_n)) \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) d\tau \right). \end{aligned}$$

Звідси маємо

$$B(x_1, \dots, x_n) \equiv \langle b \rangle, \quad D(x_1, \dots, x_n) \equiv \langle d \rangle,$$

$$\langle b \rangle = \frac{\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} b_i(\tau)x_i(\tau, t) d\tau}{\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) d\tau}. \quad (6)$$

Отже, об'єктом нашого дослідження є система вигляду

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} &= -[d_i(\tau) + \langle b \rangle]x_i(\tau, t), \quad \tau, t > 0, \\ x_i(0, t) &= \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + \langle d \rangle)x_i(\tau, t) d\tau, \quad t > 0, \\ x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (7)$$

Аналіз моделі. Оскільки рівняння в системі (7) зв'язані нелінійними виразами, що визначаються в (6), то систему (7) в загальному випадку не можна розв'язати в явній аналітичній формі, а можна провести лише її якісний аналіз.

Теорема. *Нехай виконуються умови а) – в) та (3), тоді розв'язки системи (7) $x_i(\tau, t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, $i \neq m$, $x_m(\tau, t) \rightarrow C\rho_m^0(\tau) \neq 0$ при $t \rightarrow \infty$, де m – індекс такий, що $c_m = \max_i c_i$, $c_i > 0$ і визначаються з рівняння*

$$1 = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + d_i(\tau)) \exp\left(-\int_0^{\tau} d_i(\xi) d\xi - c_i\tau\right) d\tau, \quad (8)$$

$$i = 1, 2, \dots, n.$$

Доведення. Умови а), б), в) забезпечують існування єдиного додатного розв'язку $x_i(\tau, t)$ системи (7) [6].

Далі введемо заміну

$$x_i(\tau, t) = n_i(t)\rho_i(\tau, t), \quad (9)$$

де $n_i(t) = \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) d\tau$, а $\rho_i(\tau, t)$ – нормована вікова структура:

$$\int_0^{\infty} \rho_i(\tau, t) d\tau = 1.$$

З умови

$$\frac{d}{dt} n_i(t) = \int_0^{\infty} \frac{\partial x_i(\tau, t)}{\partial t} d\tau,$$

враховуючи (7), одержуємо

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = \left[\int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau))\rho_i(\tau, t) d\tau - \langle b - d \rangle \right] \times$$

$$\begin{aligned} & \times n_i(t), \\ n_i(0) &= \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau) d\tau. \end{aligned} \quad (10)$$

Диференціюючи (9) і враховуючи (7) та (10), маємо

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho_i}{\partial \tau} + \frac{\partial \rho_i}{\partial t} &= - \left[d_i(\tau) + \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \times \right. \\ & \left. \times \rho_i(\tau, t) d\tau + \langle d \rangle \right] \rho_i, \\ \rho_i(0, t) &= \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau, \end{aligned} \quad (11)$$

$$\rho_i(\tau, 0) = \varphi_i(\tau) / \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau) d\tau, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Покладемо

$$\lambda_i = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau \quad (12)$$

і розглянемо рівняння (10) на стаціонарних розв'язках $\rho_i^0(\tau)$ системи (11). Тоді рівняння (10) перепишеться у вигляді

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = [\lambda_i - \langle \lambda \rangle] n_i(t), \quad (13)$$

де $\langle \lambda \rangle = \sum_{i=1}^n \lambda_i n_i(t) / \sum_{i=1}^n n_i(t)$.

(13) є рівнянням типу Ейлера-Фішера і, як відомо [1], $n_i(t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, $i \neq m$, $n_m(t) \rightarrow C = \sum_{i=1}^n n_i(t)$, де m – індекс того виду, для якого $\lambda_m = \max_i \lambda_i$. Отже, стаціонарний розв'язок

$$(0, 0, \dots, n_m^0, \dots, 0) \quad (14)$$

системи (10) є асимптотично стійким.

Далі знайдемо стаціонарні розв'язки $\rho_i^0(\tau)$ системи (11). На підставі (14) рівняння для $\rho_i^0(\tau)$, $i \neq m$, не являють інтересу, а рівняння для $\rho_m^0(\tau)$ замикається і набуває вигляду

$$\frac{d\rho_m^0(\tau)}{d\tau} = \left[d_m(\tau) + \int_0^{\infty} b_m(\tau) \rho_m^0(\tau) d\tau \right] \rho_m^0(\tau), \quad (15)$$

$$\rho_m^0(0) = \int_0^{\infty} (b_m(\tau) + d_m(\tau)) \rho_m^0(\tau) d\tau. \quad (16)$$

Нехай

$$c_m = \int_0^{\infty} b_m(\tau) \rho_m^0(\tau) d\tau. \quad (17)$$

Тоді з (15) знаходимо

$$\rho_m^0(\tau) = \rho_m^0(0) \exp \left(- \int_0^{\tau} d_m(\xi) d\xi - c_m \tau \right). \quad (18)$$

Підставляючи (18) в (16), одержуємо рівняння для c_m

$$\begin{aligned} 1 &= \int_0^{\infty} (b_m(\tau) + d_m(\tau)) \times \\ & \times \exp \left(- \int_0^{\tau} d_m(\xi) d\xi - c_m \tau \right) d\tau. \end{aligned} \quad (19)$$

Це рівняння при умові (3) має єдиний розв'язок $c_m > 0$ [4].

З умови $\int_0^{\infty} \rho_m^0(\tau) d\tau = 1$ знаходимо

$$\rho_m^0(0) = \left[\int_0^{\infty} \exp \left(- \int_0^{\tau} d_m(\xi) d\xi - c_m \tau \right) d\tau \right]^{-1}, \quad (20)$$

а це означає, що $\rho_m^0(\tau)$ за формулою (18) визначається однозначно. Отже, вид з номером m , для якого

$$\lambda_m^0 = \max_i \lambda_i^0 = \max_i \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i^0(\tau) d\tau, \quad (21)$$

виживає, тобто

$$\begin{aligned} x_m(\tau, t) &\rightarrow C \rho_m^0(\tau) \quad \text{при } t \rightarrow \infty, \\ x_i(\tau, t) &\rightarrow 0 \quad \text{при } t \rightarrow \infty, i \neq m. \end{aligned}$$

Умова виживання m -го виду (21) формулюється через відомі функції $d_i(\tau)$, $b_i(\tau)$.

Таким чином, для системи конкуруючих видів з віковою структурою, що описується рівняннями (7) на основі заданих, залежних від віку швидкостей народжування та виживання, стає можливим визначити, який із видів виживає в процесі відбору.

Враховуючи співвідношення (17) – (19), для λ_i^0 знаходимо

$$\lambda_i^0 = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i^0(\tau) d\tau = 2c_i - \rho_i^0(0).$$

Нескладно показати, що $\frac{d\lambda_i^0}{dc_i} > 0$ при $\lambda_i^0 > 0$. Таким чином, знайдено зручні умови для визначення

виживання видів в процесах відбору. Якщо обмежитися видами з $\lambda_i^0 > 0$, тобто такими, які при відсутності відбору самі не вимирають, то максимум величини λ_i^0 досягається для того виду m , для якого величина c_m теж максимальна. Теорема доведена.

Приклад 1. Розглянемо два гіпотетичних види з такими значеннями параметрів $d_i(\tau)$, $b_i(\tau)$, $i = 1, 2$:

$$1) b_1(\tau) = 2b_0, 0 \leq \tau \leq \tau_0, d(\tau) = d_0, \tau \in [0, \infty);$$

$$2) b_2(\tau) = b_0, 0 \leq \tau \leq \tau_0, d(\tau) = d_0/2, \tau \in [0, \infty)$$

і з'ясуємо, який із видів виживає в процесі відбору. Для цього необхідно дослідити, який з коренів c_1 чи c_2 , що визначаються з рівняння (8), є більшим.

У випадку 1) рівняння (8) має вигляд

$$1 = \int_0^{\tau_0} 2b_0 \exp\left(-d_0\tau - c_1\tau\right) d\tau + \int_0^{\infty} d_0 \exp\left(-d_0\tau - c_1\tau\right) d\tau,$$

або

$$c_1 = 2b_0(1 - \exp(-d_0\tau_0 - c_1\tau_0)).$$

Останнє рівняння запишемо наступним чином:

$$\exp(-d_0\tau_0 - c_1\tau_0) = 1 - \frac{1}{2b_0}c_1. \quad (22)$$

Аналогічно у випадку 2) одержуємо

$$\exp\left(-\left(\frac{d_0}{2} + c_2\right)\tau_0\right) = 1 - \frac{1}{b_0}c_2. \quad (23)$$

Тепер порівняємо між собою корені рівнянь (22), (23). Графічне розв'язування цих рівнянь показано на Рис. 1. Графіки функцій, що фігурують в рівнянні (22), позначатимемо 1), а ті, що фігурують в рівнянні (23) – 2).

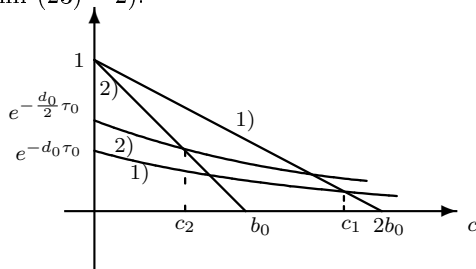


Рис. 1. Графічне розв'язування рівнянь (22), (23)

Як видно з Рис. 1 $c_1 = \max(c_1, c_2)$. Це дає підставу стверджувати, що перший вид виживає, а другий вмирає, тобто на виживання має більше шансів той вид, в якого народжуваність більша, хоча і вища смертність. Вид, у якого менша народжуваність і менша смертність, вмирає.

Приклад 2. Продемонструємо важливість врахування внутрішньовидової вікової структури для процесів відбору ще на одному простому прикладі, що описується системою (7).

Розглянемо три види з постійною смертністю

$$d_i(\tau) = d_0, \quad i = 1, 2, 3$$

та з різною народжуваністю

$$b_1(\tau) = \begin{cases} b_0 + \Delta, & \tau \in \left[0, \frac{\tau_0}{2}\right), \\ b_0 - \Delta, & \tau \in \left[\frac{\tau_0}{2}, \tau_0\right], \\ 0, & \tau > \tau_0; \end{cases}$$

$$b_2(\tau) = \begin{cases} b_0 - \Delta, & \tau \in \left[0, \frac{\tau_0}{2}\right), \\ b_0 + \Delta, & \tau \in \left[\frac{\tau_0}{2}, \tau_0\right], \\ 0, & \tau > \tau_0; \end{cases}$$

$$b_3(\tau) = b_0, \quad \tau \in [0, \tau_0].$$

Графіки цих функцій зображені на Рис. 2.

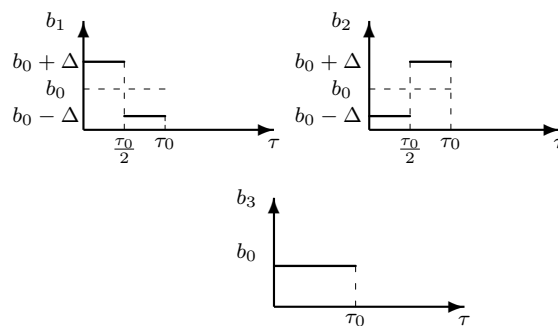


Рис. 2. Графіки функцій народжуваності

Для того, щоб з'ясувати який з видів виживає в процесі відбору, необхідно дослідити, який з коренів рівняння (8) є найбільшим.

В нашому випадку рівняння (8) має вигляд

$$1 = \int_0^{\tau_0} b_i(\tau) \exp\left(-d_0\tau - c_i\tau\right) d\tau + \int_0^{\infty} d_0 \exp\left(-d_0\tau - c_i\tau\right) d\tau,$$

або

$$c_i = (c_i + d_0) \int_0^{\tau_0} b_i(\tau) \exp(-d_0\tau - c_i\tau) d\tau. \quad (24)$$

Враховуючи вирази для функцій $b_i(\tau)$, побудуємо рівняння (24) при $i = 1, 2$.

При $i = 1$ маємо

$$c_1 = (c_1 + d_0) \int_0^{\tau_0/2} (b_0 + \Delta) \exp(-d_0\tau - c_0\tau) d\tau + \\ + \int_{\tau_0/2}^{\tau_0} (b_0 - \Delta) \exp(-d_0\tau - c_1\tau) d\tau$$

або

$$c_1 = b_0(1 - \exp(-(c_1 + d_0)\tau_0)) + \Delta \times \\ \times \left(1 + \exp(-(c_1 + d_0)\tau_0) - 2 \exp\left(- (c_1 + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) \right).$$

Аналогічно при $i = 2$

$$c_2 = b_0(1 - \exp(-(c_2 + d_0)\tau_0)) - \Delta \times \\ - \left(1 + \exp(-(c_2 + d_0)\tau_0) - 2 \exp\left(- (c_2 + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) \right).$$

При $i = 3$

$$c_3 = b_0(1 - \exp(-(c_3 + d_0)\tau_0)).$$

Зробимо підстановку

$$\exp\left(- (c_i + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) = p_i, \quad i = 1, 2, 3. \quad (25)$$

Тоді прийдемо до системи

$$-\frac{2}{\tau_0} \ln p_1 - d_0 + b_0(p_1^2 - 1) = \Delta(1 - p_1^2), \\ -\frac{2}{\tau_0} \ln p_2 - d_0 + b_0(p_2^2 - 1) = -\Delta(1 - p_2^2), \quad (26) \\ -\frac{2}{\tau_0} \ln p_3 - d_0 + b_0(p_3^2 - 1) = 0.$$

Графічне розв'язування системи (26) подано на Рис. 3.

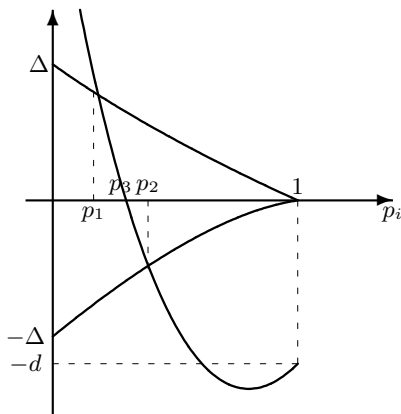


Рис. 3. Графічне розв'язування системи (26)

Поведінка кривих, які фігурують в правій та лівій частинах системи (26), показує, що

$$p_1 < p_3 < p_2.$$

Оскільки заміна (25) є монотонно спадною функцією аргумента c , то приходимо до нерівності

$$c_1 > c_3 > c_2. \quad (27)$$

Нерівність (27) показує, що в процесі відбору перемагає перший вид, у якого швидкість народжування є більшою для молодших віків. Переваги другого виду за швидкістю народжування в старшому віці й перед першим видом й перед третім видом не може збільшити шанси на його виживання.

Без урахування вікової структури, тобто у випадку динаміки Ейгена усі три види характеризуються однаковим параметром виживання

$$\lambda_i = b_0 - d_0, \quad i = 1, 2, 3,$$

тому ніякого відбору би не відбулося і висновки, які одержуються з моделі Ейгена показали б, що усі три види будуть співіснувати.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Эйген М.* Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. – М.: Мир, 1973. – 216 с.
2. *Маценко В.Г.* Моделі відбору в популяціях з віковою структурою // Наук. вісник Чернівецького ун-ту: Зб. наук. пр. Вип. 228. Математика. – Чернівці: Рута, 2004. – С. 70 – 73.
3. *Von Foerster H.* Some remarks on changing populations // Kinetics of Cellular Proliferation. – New-York: Grune and Stratton, 1959. – P. 382 – 407.
4. *Полужтов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А.* Динамические модели экологических систем. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. – 288 с.
5. *Ebeling W., Engel A., Macenko V.G.* Modelling of Selection Processes width Age-dependent Birth and Death Rates // Biosystems. – 1986. – 19. – P. 213 – 221.
6. *Маценко В.Г.* Нелінійна модель динаміки вікової структури популяцій // Нелінійні коливання. – 2003. – 6, № 3. – С. 357 – 367.

Стаття надійшла до редколегії 22.09.2006