УДК 517.958

©2014 р. В.Г. Маценко

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича

ІСНУВАННЯ ТА ЄДИНІСТЬ В ЗАДАЧАХ ДИНАМІКИ ВІКОВОЇ СТРУКТУРИ БІОЛОГІЧНИХ ПОПУЛЯЦІЙ З ВНУТРІШНЬОВИДОВОЮ КОНКУРЕНЦІЄЮ

Розглядається неперервна модель динаміки вікової структури популяції з внутрішньовидовою конкуренцією. Математичною моделлю є некласична крайова задача для рівняння з частинними похідними першого порядку. Доводиться теорема про існування та єдиність невід'ємного розв'язку. Вивчається питання існування стаціонарного розподілу вікового складу.

We consider continuous models of the age structure dynamics for populations with an interior genus competition. As a mathematical model we take a nonclassical boundary value problem for a first order partial differential equation. We prove a theorem on the existence and uniqueness of a nonnegative solution. We also study the existence of a stationary distribution for the age structure.

1. Вступ

Моделювання популяційної динаміки з урахуванням зміни вікової структури є однією з важливих задач математичної екології. Аналітичне дослідження математичних моделей вікової структури біологічних угруповань сприяє більш глибокому розумінню закономірностей розвитку біологічних систем.

Класична модель динаміки вікового складу (модель фон Фоерстера) має вигляд [1]

$$\frac{\partial x}{\partial \tau}+\frac{\partial x}{\partial t}=-d(\tau)x, \quad t,\tau>0, \qquad (1_1)$$

$$x(0,t)=\int\limits_0^\infty b(\tau)x(\tau,t)d\tau, \quad t>0, \qquad (1_2)$$

$$x(\tau,0)=\varphi(\tau), \quad \tau\ge 0, \qquad (1_3)$$

де $x(\tau,t)$ – вікова густина особин популяції віку τ в момент часу t. Рівняння (1_1) описує процес виживання популяції, крайова умова (1_2) – процес народжування. Функції $d(\tau)$, $b(\tau)$ характеризують процеси виживання та народжування, а функція $\varphi(\tau)$ в (1_3) задає початковий розподіл вікового складу при $t=0$.

Такі лінійні моделі довгий час були об'єктом дослідження і використовувалися на практиці [2].

В останній час приділяється увага моделям динаміки вікової структури, що враховують вплив конкуренції між особинами, яка виникає при умовах нестачі ресурсів для процесів народжуваності та виживання. В цьому випадку функції народжування та виживання залежать не тільки від параметра τ, але й від фазової змінної x. Це приводить до нелінійних диференціальних рівнянь в частинних похідних [3–5]. Модель, що враховує міжвікову конкуренцію, вивчалася в роботі [3].

Метою даної роботи є дослідження моделі динаміки вікової структури біологічних популяцій, що враховує внутрішньовидову конкуренцію.

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

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

$$\tau,t>0, \qquad (2_1)$$

$$x(0,t)=\int\limits_0^\infty b(\tau,t)x(\tau,t)d\tau, \quad t>0, \qquad (2_2)$$

$$x(\tau,0)=\varphi(\tau), \quad \tau\ge 0. \qquad (2_3)$$

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.

Задачу (2_1) – (2_3) надалі називатимемо популяційною задачею.

Зробимо такі припущенні відносно параметрів моделі (2):

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

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

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

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

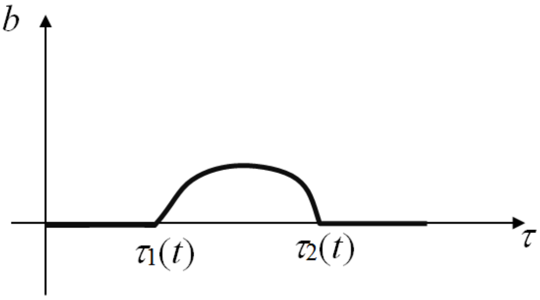

Рис. 1

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 $s\in(\tau_1(t),\tau_2(t))$.

3. Існування та єдиність розв'язку популяційної задачі

Для дослідження системи (2) застосуємо метод інтегрування вздовж характеристик. При $t>\tau$ виконаємо заміну $t=\tau+q$, $q>0$, тоді $x(\tau,t)=x(\tau,\tau+q)=\hat{x}(\tau)$. При цьому рівняння (2_1) набуде вигляду

$$\frac{d\hat{x}}{d\tau}=-(d(\tau,\tau+q)+S(\tau,\tau+q))\hat{x}(\tau),$$

де

$$S(\tau,t)=\int\limits_0^\infty a(\tau,s,t)x(s,t)ds,$$

або

$$\frac{d\hat{x}}{d\tau}=-(\hat{d}(\tau)+\hat{S}(\tau))\hat{x}(\tau), \tag{3}$$

де

$$\hat{d}(\tau)=d(\tau,\tau+q),\quad \hat{S}(\tau)=S(\tau,\tau+q).$$

Інтегруючи (3), знаходимо

$$\hat{x}(\tau)=\hat{x}(0)e^{-\int\limits_0^\tau(\hat{s}(\xi)+\hat{S}(\xi))d\xi},$$

або в змінних τ, t отримуємо

$$x(\tau,t)=\Omega(t-\tau)e^{-\left(\int\limits_0^\tau d(\xi,\xi+t-\tau)d\xi+\int\limits_0^\tau S(\xi,\xi+t-\tau)d\xi\right)}, \tag{4}$$

де $\Omega(t)=x(0,t)$ – густина новонароджених особин.

Аналогічно, при $t\le\tau$ за допомогою заміни $\tau=t+q$, $q>0$ знаходимо

$$x(\tau,t)=\varphi(\tau-t)e^{-\left(\int\limits_0^t d(\xi+\tau-t,\xi)+\int\limits_0^t S(\xi+\tau-t,\xi)d\xi\right)}. \tag{5}$$

У співвідношеннях (4), (5) невідомими є $\Omega(t)$, $S(\tau,t)$.

Одержимо інтегральні рівняння для цих невідомих.

Для компактності їх запису введемо позначення:

$$\mathcal{B}(\tau,t)=\begin{cases} e^{-\int\limits_0^t d(\xi+\tau-t,\xi)d\xi}, & t\le\tau,\\ e^{-\int\limits_0^\tau d(\xi,\xi+t-\tau)d\xi}, & t>\tau,\end{cases} \tag{6}$$

$$\mathcal{K}(\tau,t)=b(\tau,t)\mathcal{B}(\tau,t), \tag{7}$$

$$\mathcal{P}(\tau,t)=\begin{cases} \int\limits_0^t S(\xi+\tau-t,\xi)d\xi, & t\le\tau,\\ \int\limits_0^\tau S(\xi,\xi+t-\tau)d\xi, & t>\tau.\end{cases} \tag{8}$$

Співвідношення (4), (5) у нових позначеннях перепишемо у вигляді

$$x(\tau,t)=\begin{cases}\varphi(\tau-t)\mathcal{B}(\tau,t)e^{-\mathcal{P}(\tau,t)}, & t\le\tau,\\ \Omega(t-\tau)\mathcal{B}(\tau,t)e^{-\mathcal{P}(\tau,t)}, & t>\tau.\end{cases} \tag{9}$$

Підставляючи (9) в (2_2), одержимо

$$\Omega(t)=\int\limits_0^t\mathcal{K}(\tau,t)\Omega(t-\tau)e^{-\mathcal{P}(\tau,t)}d\tau+$$

$$+\int\limits_t^\infty\mathcal{K}(\tau,t)\varphi(\tau-t)e^{-\mathcal{P}(\tau,t)}d\tau,$$

або

$$\Omega(t)=\int\limits_0^t\mathcal{K}(\tau,t)\Omega(t-\tau)e^{-\mathcal{P}(\tau,t)}d\tau+G(t), \tag{10}$$

де

$$G(t)=\int\limits_0^\infty\mathcal{K}(t+\tau,t)\varphi(\tau)e^{-\mathcal{P}(t+\tau,t)}d\tau.$$

Аналогічно виписуємо рівняння для $S(\tau,t)$ у вигляді

$$S(\tau,t)=\int\limits_0^t a(\tau,s,t)\mathcal{B}(s,t)e^{-\int\limits_0^s S(\xi,\xi+t-s)d\xi}\times$$

$$\times\Omega(t-s)ds+\int\limits_0^\infty a(\tau,t+s,t)\mathcal{B}(s+t,t)$$

$$\times e^{-\int\limits_0^t S(\xi+s,\xi)d\xi}\varphi(s)ds.$$

Позначимо в першому інтегралі $t-s=s'$ і збережемо для s' позначення s. Отримаємо

$$S(\tau,t)=\int\limits_0^t A(\tau,t-s,t)e^{-\int\limits_0^{t-s} S(\xi,\xi+s)d\xi}\Omega(s)ds+$$

$$+\int\limits_0^\infty\Phi(\tau,t+s,t)e^{-\int\limits_0^t S(\xi+s,\xi)d\xi}ds, \tag{11}$$

де

$$A(\tau,s,t)=a(\tau,s,t)\mathcal{B}(s,t),$$

$$\Phi(\tau,s,t)=A(\tau,s,t)\varphi(s-t).$$

Доведемо таке твердження.

Теорема. *Якщо виконуються умови а) – д), то популяційна задача має єдиний невід'ємний розв'язок $x(\tau,t)\in C([0,\infty)\times[0,T])$, диференційовний вздовж характеристик $t=\tau$.*

Доведення. Нехай $C^1_+[0,T]=\{f\in C^1[0,T],f\ge 0,T>0\}$. Враховуючи формули (4), (5) для доведення теореми достатньо довести, що інтегральні рівняння (10), (11) мають єдиний розв'язок в класі додатних диференційовних функцій.

Розглянемо спочатку рівняння (10), яке при фіксованому $S(\tau,t)$ є лінійним інтегральним рівнянням Вольтерри відносно $\Omega(t)$, а значить за умов а) – г) має єдиний невід'ємний розв'зок $\Omega(t)\in C^1_+[0,T]$. Позначимо цей розв'язок через $\Omega(S)(t)$. Тоді рівняння (11) можна переписати у вигляді

$$S=\Psi(S), \tag{12}$$

де

$$\Psi(S)=\int\limits_0^t A(\tau,t-s,t)e^{-\int\limits_0^{t-s} S(\xi,\xi+s)d\xi}\Omega(s)ds+$$

$$+\int\limits_0^\infty\Phi(\tau,t+s,t)e^{-\int\limits_0^t S(\xi+s,\xi)d\xi}ds. \tag{13}$$

Доведемо, що оператор Ψ, визначений формулою (13), має єдину нерухому точку в просторі

$$H=\{S,S\in C^+[0,\infty)\times[0,T],$$
$$\|S-\Phi\|\le r,r>0\},$$

де

$$\Phi=\int\limits_0^\infty a(\tau,t+s,t)\varphi(s)ds,$$

$$\|S\|=\max_{t\in[0,T]}\sup_{\tau\in[0,\infty)}|S(\tau,t)|.$$

Покажемо, що Ψ відображає простір H в себе і є стискаючим. Для всіх $S\in H$ з (10) одержуємо оцінку

$$\Omega(S)(t)\le\beta_0\int\limits_0^t\Omega(S)(\tau)d\tau+\beta_0\overline{\overline{\Phi}}, \tag{14}$$

де

$$\beta_0 = \|b(\tau, t)\|, \quad \overline{\overline{\Phi}} = \int\limits_0^\infty \varphi(\tau) d\tau.$$

Згідно з лемою Гронуола-Беллмана з (14) випливає, що

$$\Omega(S)(t) \le \beta_0 \overline{\overline{\Phi}} e^{\beta_0 t}. \tag{15}$$

Використовуючи (11), (15) знаходимо

$$|S(\tau,t) - \overline{\Phi}(\tau,t)| \le \int\limits_0^t A(\tau, t-s, t) \times$$

$$\times e^{-\int\limits_0^{t-s} S(\xi,\xi+s)d\xi} \Omega(s) ds +$$

$$+ \int\limits_0^\infty a(\tau, t+s, t)\varphi(s)|\mathcal{B}(t+s,t) - 1| ds \le$$

$$\le \overline{a}\overline{\overline{\Phi}} \|\mathcal{B}(t+s,t) - 1\| + \overline{a}\overline{\overline{\Phi}}(e^{\beta_0 T} - 1),$$

де

$$\overline{a} = \max_{t \in [0,T]} \sup_{\tau, s \in [0,\infty)} |a(\tau, s, t)|.$$

Враховуючи нерівність

$$|e^z - 1| \le |z| e^{|z|}$$

і позначення (6), одержуємо

$$\|\mathcal{B}(t+s,t) - 1\| \le \|d(\tau,t)\| T e^{\|d(\tau,t)\| T}.$$

Тепер за рахунок вибору достатньо малого $T > 0$ можна забезпечити виконання нерівності $\|S - \Phi\| < r$.

Доведемо, що відображення $S = \Psi(S)$ є стискаючим для достатньо малих $T > 0$. Для цього виберемо S_1, $S_2 \in H$ і оцінимо $\|\Psi(S_1) - \Psi(S_2)\|$.

Для цього покладемо

$$\Psi(S_1) - \Psi(S_2) = Q_1 + Q_2 + Q_3,$$

де

$$Q_1 = \int\limits_0^t A(\tau, t-s, t)\Omega(S_1)(s)\Big(e^{-\int\limits_0^s S_1(\xi,\xi+s)d\xi} -$$

$$-e^{-\int\limits_0^s S_2(\xi,\xi+s)d\xi}\Big) ds,$$

$$Q_2 = \int\limits_0^t A(\tau, t-s, t) e^{-\int\limits_0^s S_2(\xi,\xi+s)d\xi} \times$$

$$\times (\Omega(S_1)(s) - \Omega(S_1)(s)) ds,$$

$$Q_3 = \int\limits_0^\infty \Phi(\tau, t+s, t)\Big(e^{-\int\limits_0^t S_1(\xi+s,\xi)d\xi} -$$

$$-e^{-\int\limits_0^t S_2(\xi+s,\xi)d\xi}\Big) ds.$$

Оцінимо

$$\Big|e^{-\int\limits_0^t S_1(\xi+s,\xi)d\xi} - e^{-\int\limits_0^t S_2(\xi+s,\xi)d\xi}\Big| =$$

$$= e^{-\int\limits_0^t S_1(\xi+s,\xi)d\xi}\Big|1 - e^{\int\limits_0^t (S_1(\xi+s,\xi) - S_2(\xi+s,\xi))d\xi}\Big| \le$$

$$\le e^{\left|\int\limits_0^t (S_1(\xi+s,\xi) - S_2(\xi+s,\xi))d\xi\right|} \times$$

$$\times \Big|\int\limits_0^t (S_1(\xi+s,\xi) - S_2(\xi+s,\xi))d\xi\Big| \le$$

$$\le CT\|S_1 - S_2\|,$$

де C – деяка стала.

Тим самим для Q_1, Q_3 одержимо оцінку

$$\|Q_1\| + \|Q_3\| \le K_1 T \|S_1 - S_2\|,$$

де K_1 – деяка стала.

Подібним чином оцінимо $\|Q_2\|$. Тоді $\|Q_2\| \le K_2 T\|S_1 - S_2\|$, де K_2 – деяка стала. Звідси

$$\|\Psi(S_1) - \Psi(S_2)\| \le (K_1 + K_2) T \|S_1 - S_2\|.$$

Значення T можна вибрати так, щоб $(K_1 + K_2)T < 1$.

Таким чином, відображення $S = \Psi(S)$ є стискаючим. Звідси випливає, що рівняння (12) має один й тільки один розв'язок, який можна продовжити до будь-якого $T > 0$.

Зауваження. *Для неперервності частинних похідних* $\dfrac{\partial x}{\partial \tau}$, $\dfrac{\partial x}{\partial t}$ *в області* $t \ge 0$, $\tau \ge 0$, $t \ne \tau$ *потрібно вимагати існування неперервних похідних* d'_t, d'_τ, a'_t, a'_τ, b'_τ, b'_t, φ'_τ.

4. Існування та єдиність стаціонарних розв'язків популяційної задачі

При моделюванні динаміки поведінки біологічних угруповань особливу роль відіграють стаціонарні режими, оскільки саме ці режими найчастіше реалізуються в природі. Тому їх дослідження має конкретне практичне значення як істотний крок на шляху розуміння природних процесів.

Стаціонарні розв'язки $\overline{x}(\tau)$ рівнянь (2_1), (2_2) визначаються з системи

$$\frac{\partial \overline{x}}{\partial \tau} = -\Big[d(\tau) + \int\limits_0^\infty a(\tau, s)\overline{x}(s)ds\Big]\overline{x}, \qquad (16_1)$$

$$\overline{x}(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau)\overline{x}(\tau)d\tau. \qquad (16_2)$$

Для спрощення викладок припустимо, що $a(\tau, s) = \gamma(\tau)p(s)$, тоді (16_1) набуде вигляду

$$\frac{d\overline{x}}{d\tau} = -[d(\tau) + \gamma(\tau)\overline{S}]\overline{x}, \qquad (17)$$

де

$$\overline{S} = \int\limits_0^\infty p(s)\overline{x}(s)ds. \qquad (18)$$

Розв'язком рівняння (17) є функція

$$\overline{x}(\tau) = \overline{x}(0)e^{-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi - \overline{S}\int\limits_0^\tau \gamma(\xi)d\xi}. \qquad (19)$$

Підставляючи (19) в (16_2), одержимо, що крім нульового розв'язку, існує ще нетривіальний стаціонарний розв'язок. Для його знаходження маємо рівняння

$$1 = \Phi(\overline{S}), \qquad (20)$$

де

$$\Phi(\overline{S}) = \int\limits_0^\infty b(\tau)e^{-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi - \overline{S}\int\limits_0^\tau \gamma(\xi)d\xi}d\tau.$$

Оскільки $\Phi'(\overline{S}) < 0$ при $\overline{S} \geq 0$ і $\Phi(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau)e^{-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi}d\tau$, то рівняння (20) має єдиний корінь $\overline{S} > 0$ при умові, що $\Phi(0) > 1$ (рис. 2).

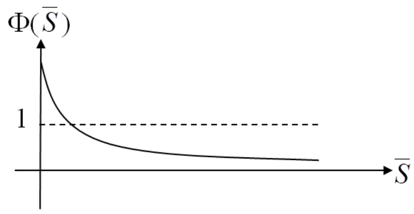

Рис. 2

Використовуючи позначення (18), для значення $\overline{x}(0)$, що фігурує в розв'язку (19), маємо

$$\overline{x}(0) = \frac{\overline{S}}{\int\limits_0^\infty p(\tau)e^{-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi}e^{-\overline{S}\int\limits_0^\tau \gamma(\xi)d\xi}d\tau},$$

тобто ненульовий стаціонарний розв'язок задачі (17), (16_2) набуває вигляду

$$\overline{x}(\tau) = \overline{S}\frac{e^{-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi}e^{-\overline{S}\int\limits_0^\tau \gamma(\xi)d\xi}}{\int\limits_0^\infty p(\tau)e^{-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi}e^{-\overline{S}\int\limits_0^\tau \gamma(\xi)d\xi}d\tau}.$$

Він існує при умові, що біологічний потенціал

$$P = \int\limits_0^\infty b(\tau)e^{-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi}d\tau > 1.$$

5. Приклад. Розглянемо систему вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{dx}{dt} = -\Big[\Big(\alpha - \frac{1}{\alpha}\Big) + \int\limits_0^\infty x(s,t)ds\Big]x(\tau, t),$$

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

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

Безпосередньою перевіркою переконуємося, що це рівняння має стаціонарний розв'язок $\overline{x}(\tau) = e^{-\alpha\tau}$.

Біологічний потенціал при цьому $P = \dfrac{\alpha^2}{\alpha^2 - 1} > 1$.

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. Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Р.А. Полуэктова. – М.: Наука, 1974. – 455 с.

3. *Маценко В.Г.* Об одном классе уравнений математической физики, возникающих в динамике биологических макросистем // Журн. вычислит. матем. и матем. физ. – 1981. – Т. 21, № 1. – С. 69–79.

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

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