УДК 517.958

©2016 р. В.Г. Маценко

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича

АНАЛІЗ МОДЕЛЕЙ ДИНАМІКИ ВІКОВОЇ СТРУКТУРИ БІОЛОГІЧНИХ ПОПУЛЯЦІЙ З НЕЛІНІЙНИМИ ПРОЦЕСАМИ НАРОДЖУВАННЯ

Розглядається неперервна модель динаміки ізольованих популяцій з нелінійною народжуваністю. Для математичної моделі, що є нелінійною крайовою задачею для рівняння з частинними похідними доведена теорема існування та єдиності розв'язків. Вивчається питання існування та стійкості стаціонарних розподілів вікової структури.

We consider continuous model of the dynamic age structure for an isolation population with nonlinear birth-rate. For a mathematical model, which is a boundary value problem for a first order partial differential equation, we prove the existence and uniqueness theorem. We also 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.

Класична лінійна модель динаміки вікової структури [1] (модель Маккендрика фон Фоерстера) являє собою систему рівнянь з частинними похідними першого порядку, що описують процес вимирання (рівняння виживання) та інтегрального рівняння відновлення, що визначає процес народжування, вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -d(\tau)x(\tau,t), t, \tau > 0,$$
$$x(0,t) = \int\limits_0^\infty b(\tau)x(\tau,t)d\tau, t > 0, \qquad (1)$$
$$x(\tau,t) = \varphi(\tau), \tau \geq 0.$$

Тут $x(\tau,t)$ – вікова щільність особин віку τ в момент часу t, $d(\tau)$, $b(\tau)$ – функції, що описують процеси виживання та народжуваності, відповідно, $\varphi(\tau)$ – початковий віковий розподіл.

Поведінка розв'язків системи (1), як показано в [2], визначається системним параметром

$$P = \int\limits_0^\infty b(\tau)\exp\Big(-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi\Big)d\tau,$$

який називається біологічним потенціалом.

В залежності саме від значення P маємо три різні поведінки розв'язку $x(\tau,t)$ [2]. При $P > 1$ домінують процеси відтворення і $x(\tau,t) \to \infty$ при $t \to \infty$, при $P < 1$ $x(\tau,t) \to 0$ при $t \to \infty$ для будь-якого $\tau \in [0,\infty)$. При $P = 1$ процеси народжування і виживання перебувають в рівновазі і в системі (1) існує нескінченно багато стаціонарних станів $x_0 \exp\Big(-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi\Big)$, $x_0 \in [0,\infty)$ і тільки від початкового значення $\varphi(\tau)$ залежить, який з них реалізується.

В останній час приділяється значна увага нелінійним моделям динаміки вікової структури, оскільки функції народжування та виживання залежать не тільки від віку τ, але й від щільності $x(\tau,t)$ і деяких функціоналів, наприклад, від зваженої чисельності популяції.

Моделі, які враховують нелінійності дозволяють відшукати механізми стабілізації розв'язків до нетривіальних станів рівноваги. Прикладами таких робіт є [3, 4].

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

Метою даної роботи є дослідження моделі динаміки вікової структури біологічних популяцій у випадку, коли функція, що описує процес народжування нелінійно залежить від густини чисельності $x(\tau,t)$, тобто $b=b(\tau,x)$.

2. Формулювання об'єкта дослідження

Модель, що враховує нелінійності в процесах народжування узагальнює (1) і має вигляд

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

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

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

Тут $b(\tau,x)$ – нелінійна функція народжуваності, що залежить від віку τ і щільності x. Типовий графік цієї залежності наведений на рис. 1.

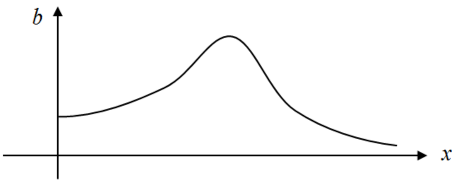

Рис. 1

Така залежність визначає стимулюючу популяцію при невеликих x, при великих x така функція народжуваності лімітує кількісний ріст популяції, тобто найбільша народжуваність спостерігається при певній віковій щільності в популяції.

Зробимо такі припущення відносно параметрів системи (2):

1) $d(\tau)$ – неперервна на $\mathbb{R}^+$, $\mathbb{R}^+=[0,\infty)$, $d(\infty)=\infty$;

2) $b(\tau,x)$ – неперервна й обмежена на $\mathbb{R}^+\times\mathbb{R}^+$, інтегровна по x на $\mathbb{R}^+$;

3) $b'_x(\tau,x)$ – обмежена на $\mathbb{R}^+\times\mathbb{R}^+$;

4) $\varphi(\tau)$ – інтегровна на $\mathbb{R}^+$;

5) $d(\tau)$, $b(\tau,x)$, $\varphi(\tau)\geq 0$, τ, $x\in\mathbb{R}^+$.

3. Існування та єдиність розв'язків задачі (2)

Розв'язок рівняння виживання системи (2) можна подати у вигляді

$$x(\tau,t)=\Omega(t-\tau)\Lambda(\tau), \qquad (3)$$

де $\Lambda(\tau)=\exp\Big(-\int\limits_0^\tau d(\xi)d\xi\Big)$, $\Omega(t)$ – деяка функція, що має ясний біологічний зміст. Дійсно, $\Omega(t)=x(0,t)$ – щільність чисельність новонароджених особин в момент часу t.

Підставивши (3) в рівняння народжуваності системи (2), маємо

$$\Omega(t)=\int\limits_0^\infty b(\tau,\Omega(t-\tau)\Lambda(\tau))\Lambda(\tau)\Omega(t-\tau)d\tau. \qquad (4)$$

при $t=0$ $x(\tau,0)=\varphi(\tau)=\Omega(-\tau)\Lambda(\tau)$. Звідси

$$\Omega(-\tau)=\varphi(\tau)(\Lambda(\tau))^{-1}.$$

Подаючи в (4) $\int\limits_0^\infty=\int\limits_0^t+\int\limits_t^\infty$, отримаємо

$$\Omega(t)=\int\limits_0^t b(\tau,\Omega(t-\tau)\Lambda(\tau))\Lambda(\tau)\Omega(t-\tau)d\tau+Q(t), \qquad (5)$$

де

$$Q(t)=\int\limits_0^\infty b\Big(\tau+t,\varphi(\tau)\frac{\Lambda(\tau+t)}{\Lambda(\tau)}\Big)\times$$

$$\times\varphi(\tau)\frac{\Lambda(\tau+t)}{\Lambda(\tau)}d\tau. \qquad (6)$$

$Q(t)$ є щільністю новонароджених в момент часу t особинами, що складали популяцію в початковий момент часу $t=0$. Інтеграл в (5) дає щільність новонароджених від особин, що народилися за час t.

Рівняння (5) можна переписати у формі

$$\Omega(t)=\int\limits_0^t b(\tau+t,\Omega(\tau)\Lambda(\tau+t))\times$$

$$\times\Lambda(\tau+t)\Omega(\tau)d\tau+Q(t). \qquad (7)$$

Розглянемо простір $H=\{(\tau,x)\,|\,\tau,x\in\mathbb{R}^+\}$. Згідно з умовами 2), 3), 5) отримуємо оцінки

$$b_0=\sup_{\tau,x\in H} b(\tau,x),$$

$$b_1=\sup_{\tau,x\in H}|b'_x(\tau,x)|. \qquad (8)$$

Для всіх $x \geq 0$ із (6), (8) та (3), одержуємо

$$\Omega(t) \leq b_0 \int\limits_0^t \Omega(\tau) d\tau +$$

$$+ b_0 \overline{\Phi}, \overline{\Phi} = \int\limits_0^\infty \varphi(\tau) d\tau.$$

Згідно з лемою Гроноула-Белмана маємо оцінку

$$\Omega(t) \leq b_0 \overline{\Phi} e^{b_0 t}. \qquad (9)$$

Доведемо таке твердження.

Теорема. *Якщо виконуються умови 1) – 5), то рівняння* (5) *має єдиний невід'ємний розв'язок для* $t \in [0, T]$, $T > 0$.

Доведення. Введемо до розгляду оператор

$$\Psi(\Omega) = \int\limits_0^t b(\tau + t, \Omega(\tau)\Lambda(\tau + t)) \times$$

$$\times \Lambda(\tau + t)\Omega(\tau) d\tau + \Theta(t).$$

Згідно з умовами 2), 5) оператор Ψ: $C^+(0, T) \to C^+[0, T]$, $T > 0$, де $C^+[0, T]$ – простір неперервних невід'ємних функцій на $[0, T]$. Доведемо тепер, що оператор Ψ є стискаючим в просторі $C^+[0, T]$, $T > 0$. Для цього розглянемо різницю

$$\Psi(\Omega_1) - \Psi(\Omega_2) = \int\limits_0^t [b(\tau + t, \Omega_1(\tau)\Lambda(\tau + t)) \times$$

$$\times \Omega_1(\tau) - b(\tau + t, \Omega_2(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_2(\tau)] \times$$

$$\times \Lambda(\tau + t) d\tau.$$

Звідси

$$|\Psi(\Omega_1) - \Psi(\Omega_2)| \leq \int\limits_0^t |b(\tau + t, \Omega_1(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_1(\tau) -$$

$$- b(\tau + t, \Omega_1(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_2(\tau)| d\tau +$$

$$+ \int\limits_0^t |b(\tau + t, \Omega_1(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_2(\tau) -$$

$$- b(\tau + t, \Omega_2(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_2(\tau)| d\tau$$

або

$$|\Psi(\Omega_1) - \Psi(\Omega_2)| \leq b_0 \int\limits_0^t |\Omega_1(\tau) - \Omega_2(\tau)| d\tau +$$

$$+ b_1 \int\limits_0^t |\Omega_1(\tau) - \Omega_2(\tau)| \Omega_2(\tau) d\tau.$$

Враховуючи оцінку (9) маємо

$$\|\Psi(\Omega_1) - \Psi(\Omega_2)\| \leq b_0 T \|\Omega_1 - \Omega_2\| +$$

$$+ b_1 T b_0 \overline{\Phi} e^{b_0 \tau} \|\Omega_1 - \Omega_2\| =$$

$$= (b_0 T + b_1 T b_0 \overline{\Phi} e^{b_0 T}) \|\Omega_1 - \Omega_2\|,$$

де

$$\|\Omega(t)\| = \sup_{t \in [0, T]} |\Omega(t)|.$$

Число T можна вибрати так, щоб

$$(b_0 + b_1 b_0 \overline{\Phi} e^{b_0 T}) T < 1.$$

Отже, відображення Ψ є стискаючим. Звідси випливає, що рівняння (7) має один і тільки один невід'ємний розв'язок, який можна продовжити до будь-якого $T > 0$. Теорему доведено.

4. Існування стаціонарних розв'язків популяційної задачі

При моделюванні динаміки чисельності біологічних популяцій 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 $\overline{x}(\tau)$ задачі (2) визначаються з рівнянь

$$\frac{d\overline{x}(\tau)}{d\tau} = -d(\tau)\overline{x},$$

$$\overline{x}(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau, \overline{x}) \overline{x}(\tau) d\tau. \qquad (10)$$

З першого рівняння системи (10) маємо

$$\overline{x}(\tau) = \overline{x}(0)\Lambda(\tau),$$

тоді друге рівняння системи (10) можна записати у вигляді

$$\overline{x}(0)\Big(1 - \int\limits_0^\infty b(\tau, \overline{x}(0)\Lambda(\tau))\Lambda(\tau)d\tau\Big) = 0.$$

Звідси одержуємо, що $\overline{x}(0) = 0$, або $\overline{x}(0) = x_0$ знаходиться з рівняння $\Phi(u) = 1$, де

$$\Phi(u) = \int\limits_0^\infty b(\tau, u\Lambda(\tau))\Lambda(\tau)d\tau.$$

Позначимо $b(\tau, 0)\Lambda(\tau) = K(\tau)$ і розглянемо популяцію, в якої репродуктивний потенціал $P = \int\limits_0^\infty K(\tau)d\tau < 1$, тобто при малих щільностях популяція сама не може відтворитися.

Нехай $\Phi(u)$ – унімодальна функція, тоді можливі випадки:

(A) $\max\limits_{u\in\mathbb{R}^+}\Phi(u) > 1$;

(B) $\max\limits_{u\in\mathbb{R}^+}\Phi(u) < 1$.

Випадок $\max\limits_{u\in\mathbb{R}^+}\Phi(u) = 1$ на практиці є малоімовірним. Тоді у випадку A задача (2), крім нульового розв'язку має ще два ненульових стаціонарних стани $x_1(0)\Lambda(\tau)$ і $x_2(0)\Lambda(\tau)$, $x_1(0) < x_2(0)$.

5. Стійкість стаціонарних вікових розподілів

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

Для дослідження стійкості стаціонарного розподілу $\overline{x}(\tau)$ покладемо $x(\tau, t) = \overline{x}(\tau) + \xi(\tau, t)$.

Лінеаризація в околі нульового стаціонарного розв'язку дає лінійні моделі динаміки вікової структури типу (1), для яких нульовий розв'язок при умові

$$P = \int\limits_0^\infty K(\tau)d\tau < 1$$

є асимптотично стійким за першим наближенням.

Для ненульового стаціонарного стану система лінійного наближення має вигляд

$$\frac{\partial\xi}{\partial\tau} + \frac{\partial\xi}{\partial t} = -d(\tau)\xi,$$

$$\xi(0, t) = \int\limits_0^\infty (b(\tau, \overline{x}(\tau)) + b'_x(\tau, \overline{x})\overline{x})\xi(\tau, t)d\tau.$$

Умова стійкості нульового розв'язку для цієї системи має вигляд

$$\int\limits_0^\infty (b(\tau, \overline{x}(\tau)) + b'_x(\tau, \overline{x}(\tau))\overline{x}(\tau))\Lambda(\tau)d\tau < 1,$$

або

$$\int\limits_0^\infty b'_x(\tau, \overline{x}(\tau))\overline{x}(\tau))\Lambda(\tau)d\tau < 0.$$

В силу унімодальності функції $\Phi(u)$ ця умова виконується для $x_2(0)$ і не виконується для $x_1(0)$. Тому стаціонарний розв'язок $x_1(0)\Lambda(\tau)$ нестійкий, а $x_2(0)\Lambda(\tau)$ стійкий за першим наближенням.

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

4. *Маценко В.Г.* Аналіз стійкості стаціонарних розв'язків в моделях динаміки вікової структури популяцій з внутрішньовидовою конкуренцією // Буковинський мат. журн., 2016. – Т. 4, № 1-2. – С. 117–121.