

УДК 517.957

В.Г. Маценко (Чернівецький нац. ун-т)

МОДЕЛЮВАННЯ ПРОЦЕСІВ ВІДБОРУ В СИСТЕМАХ З ВІКОВОЮ СТРУКТУРОЮ

This paper considers selection processes in age-structured population system, where the general quantity of biological population remains. Necessary and sufficient conditions for total number of individuals stability, and conditions for kinds of species survival are established. Also it considers a number of particular cases where survival of one species are explored.

В даній роботі вивчаються процеси відбору в системах з віковою структурою, в яких зберігається загальна чисельність особин біологічного угруповання. Встановлюються необхідні та достатні умови постійності загального числа особин та умови виживання видів. Розглядається ряд частинних випадків, де досліджується виживання одного з видів.

Вступ. Процеси відбору широко розповсюджені в соціальних, екологічних та інших середовищах. В біології добре відомі явища природнього та штучного відбору. Відбір є фундаментальним механізмом зміни стану екосистем, їх еволюції та самоорганізації [1], [2].

Важливе значення для 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 суттєво залежать від віку особин і від їх співвідношення між різними віковими групами, по-друге, раціональна експлуатація популяцій можлива лише при знанні вікової структури.

В даній статті розглядається математична модель відбору в екосистемах з віковою структурою, а також досліджується виживання видів в деяких частинних випадках.

Прикладом лінійної структурованої за віком моделі динаміки біологічних популяцій є модель фон Фюерстера, яка має вигляд [3]

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

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. В системі (1) існує нескінченно багато стаціонарних станів і тільки від початкового значення $\varphi(\tau)$ залежить, який із них реалізується.

Формулювання об'єкта дослідження. Розглянемо систему n видів з віковою структурою, які взаємодіють між собою. Оскільки значний інтерес становить випадок, коли регулювання системи відбувається через процеси виживання і народжування, то таку систему запишемо у вигляді

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

де $x_i(\tau, t)$ – вікова густина особин i -го виду віку τ в момент часу t , $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ – вектор вікової густини, $D_i(\tau, x)$, $B_i(\tau, x)$ – функції, що описують процеси виживання та народжування відповідно.

Нехай параметри системи задовольняють такі умови:

- а) $D_i(\tau, x)$ – неперервні, невід'ємні для $\tau \geq 0$, $x \geq 0$;
- б) $D_i(\tau, \cdot)$ є неспадною функцією; $\int_0^{\infty} D_i(\tau, x)d\tau = \infty$ для $x \geq 0$;
- в) $B_i(\tau, x)$ – неперервна, невід'ємна, обмежена для $\tau \geq 0$, $x \geq 0$;
- г) $\varphi_i(\tau)$ – неперервна, невід'ємна. інтегрована по $\tau \in [0, \infty)$;
- д) $\varphi_i(0) = \int_0^{\infty} B_i(\tau, \varphi_i(\tau))\varphi_i(\tau)d\tau$, $i = 1, 2, \dots, n$.

За цих умов в роботі [5] доведено існування та єдиність розв'язку системи (2).

Аналіз моделі. Вивчати процеси відбору зручно в системах, в яких зберігається загальна кількість елементів, оскільки збільшення елементів одного виду можливе тільки за рахунок зменшення елементів інших видів.

За аналогією з моделлю Ейгена, що описує процеси відбору з зосередженими параметрами, вимагатимемо сталості загальної кількості особин в екосистемі

$$\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau = C = \text{const}. \quad (3)$$

Знайдемо умови при яких система (2) задовольняє співвідношення (3).

Правильною є наступна теорема.

Теорема 1. *Нехай*

$$\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau)d\tau = C. \quad (4)$$

Тоді для того, щоб розв'язки системи (2) задовольняли умову (3) необхідно й достатньо, щоб

$$\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} (B_i(\tau, x) - D_i(\tau, x))x_i(\tau, t)d\tau = 0. \quad (5)$$

Доведення. Необхідність. Проінтегрувавши по τ перше рівняння системи (2), одержимо

$$-x_i(0, t) + \frac{d}{dt} \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau = - \int_0^{\infty} D_i(\tau, x)x_i(\tau, t)d\tau.$$

Враховуючи друге рівняння системи (2), матимемо

$$\frac{d}{dt} \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau = \int_0^{\infty} (B_i(\tau, x) - D_i(\tau, x))x_i(\tau, t)d\tau.$$

Просумувавши останнє співвідношення по i , враховуючи (3), одержимо (5).

Достатність. Утворимо функцію $y(t) = C - \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau$. Тоді

$$\dot{y}(t) = \sum_{i=1}^n \frac{d}{dt} \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau = \sum_i \int_0^{\infty} (B_i(\tau, x) - D_i(\tau, x))x_i(\tau, t)d\tau.$$

На підставі (4) одержуємо

$$y(0) = C - \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, 0)d\tau = C - \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau)d\tau = 0.$$

При виконанні умови (5) $\dot{y}(t) = 0$, тому $y(t) = 0$, а отже, справедлива умова (3). Умови (5) дозволяють конструювати системи (2), які володіють властивістю (3).

В роботах [6], [7] показано, що такою властивістю володіють системи, для яких

$$D_i(\tau, x) = d_i(\tau) + \langle b \rangle, \quad B_i(\tau, x) = b_i(\tau) + \langle d \rangle,$$

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

При цих умовах вважатимемо, що біологічні потенціали всіх популяцій

$$H_i = \int_0^{\infty} b_i(\tau) \exp\left(-\int_0^{\tau} d_i(\xi)d\xi\right) d\tau > 1, i = 1, 2, \dots, n, \quad (6)$$

тобто кожний із видів, існуючи окремо (без взаємодії з іншими) виживає.

Зокрема, для таких систем в [7] доведено, що виживає m -ий вид, для якого $c_m = \max_i c_i$, де $c_i > 0$ визначається з рівняння

$$1 = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + d_i(\tau)) \exp \left(- \int_0^{\tau} d_i(\xi) d\xi - c_i \tau \right) d\tau, i = 1, 2, \dots, n. \quad (7)$$

Співвідношення (7) є зручними умовами для визначення виживання видів в процесах відбору.

В роботі [7] наведено приклад знаходження умов виживання серед двох видів, у одного з яких характеристики народжуваності $b_i(\tau)$ та вимирання $d_i(\tau)$ в два рази більші за відповідні характеристики другого виду, а саме розглядається два гіпотетичних види з наступними значеннями параметрів $d_i(\tau)$ та $b_i(\tau)$, $i = 1, 2$:

$$1) b_1(\tau) = 2b_0, 0 \leq \tau \leq \tau_0, \quad d_1(\tau) = d_0, \tau \in [0, \infty);$$

$$2) b_2(\tau) = b_0, 0 \leq \tau \leq \tau_0, \quad d_2(\tau) = \frac{d_0}{2}, \tau \in [0, \infty).$$

Показано, що корінь c_1 рівняння (7) більший за c_2 . Це означає, що виживає в цьому угрупованні перший вид, тобто вид, у якого коефіцієнт народжуваності є більшим, хоча він має вищу смертність.

Більш цікавим випадком системи (2) є угруповання з трьох видів з постійною смертністю $d_i(\tau) = d_0$, $i = 1, 2, 3$ та з різною народжуваністю для кожного з трьох видів

$$b_1(\tau) = b_0, \quad \tau \in [0, \tau_0];$$

$$b_2 = \begin{cases} b_0 m, & \tau \in \left[0, \frac{\tau_0}{2}\right), \\ \frac{b_0}{m}, & \tau \in \left[\frac{\tau_0}{2}, \tau_0\right), \\ 0, & \tau \in [\tau_0, \infty); \end{cases}$$

$$b_3 = \begin{cases} \frac{b_0}{m}, & \tau \in \left[0, \frac{\tau_0}{2}\right), \\ b_0 m, & \tau \in \left[\frac{\tau_0}{2}, \tau_0\right), \\ 0, & \tau \in [\tau_0, \infty); \end{cases}$$

де m – деяке число більше за одиницю.

Графіки цих функцій зображені на рис. 1.

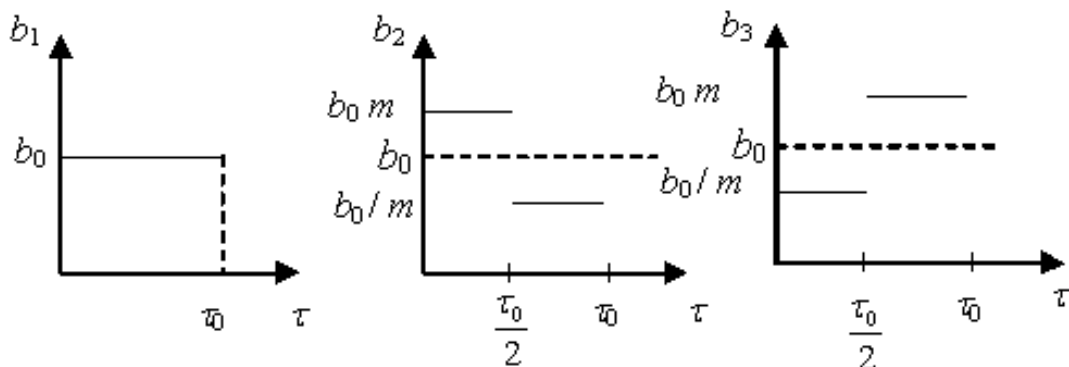


Рис. 1. Графіки функцій народжуваності $b_i(\tau)$, $i = 1, 2, 3$.

Для того, щоб з'ясувати, який з трьох видів виживає необхідно дослідити, який з коренів c_i , $i = 1, 2, 3$ рівняння (7) є найбільшим.

У цьому випадку рівняння (7) мають вигляд

$$1 = \int_0^{\tau_0} b_i(\tau) \exp(-d_0\tau - c_i\tau) d\tau + \int_0^{\infty} d_0 \exp(-d_0\tau - c_i\tau) d\tau, \quad i = 1, 2, 3, \quad (8)$$

або

$$c_i = (c_i + d_0) \int_0^{\tau_0} b_i(\tau) \exp(-d_0\tau - c_i\tau) d\tau, \quad i = 1, 2, 3. \quad (9)$$

При $i = 1$ з рівняння (9) одержуємо

$$c_1 = b_0(1 - \exp(-c_1 + d_0))\tau_0. \quad (10)$$

При $i = 2$, врахувавши вираз для $b_2(\tau)$, маємо

$$c_2 = (c_2 + d_0) \int_0^{\tau_0/2} b_0 m \exp(-d_0\tau - c_1\tau) d\tau \int_{\tau_0/2}^{\tau_0} \frac{b_0}{m} \exp(-d_0\tau - c_1\tau) d\tau,$$

або

$$c_2 = b_0 \left[m \left(1 - \exp\left(- (d_0 + c_2) \frac{\tau_0}{2}\right) \right) + \frac{1}{m} \left(\exp\left(- (d_0 + c_2) \frac{\tau_0}{2}\right) - \exp(-(d_0 + c_2)\tau_0) \right) \right]. \quad (11)$$

При $i = 3$ аналогічно одержуємо

$$c_3 = b_0 \left[\frac{1}{m} \left(1 - \exp\left(- (d_0 + c_3) \frac{\tau_0}{2}\right) \right) + m \left(\exp\left(- (d_0 + c_3) \frac{\tau_0}{2}\right) - \exp(-(d_0 + c_3)\tau_0) \right) \right]. \quad (12)$$

Виконавши в рівняннях (10), (11), (12) заміну

$$\exp\left(- (c_i + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) = p_i, \quad i = 1, 2, 3, \quad (13)$$

прийдемо до системи

$$\begin{aligned} \frac{2}{\tau_0} \ln p_1 + d_0 &= b_0(p_1^2 - 1), \\ \frac{2}{\tau_0} \ln p_2 + d_0 &= \frac{b_0}{m}(p_2^2 + (m^2 - 1)p_2 - m^2), \\ \frac{2}{\tau_0} \ln p_3 + d_0 &= \frac{b_0}{m}(m^2 p_3^2 + (1 - m^2)p_3 - 1). \end{aligned} \quad (14)$$

Нас цікавить співвідношення між коренями p_1 , p_2 , p_3 системи (14). Побудуємо графіки лівої та правих частин системи (14).

Графічне розв'язання системи (14) подано на рис. 2.

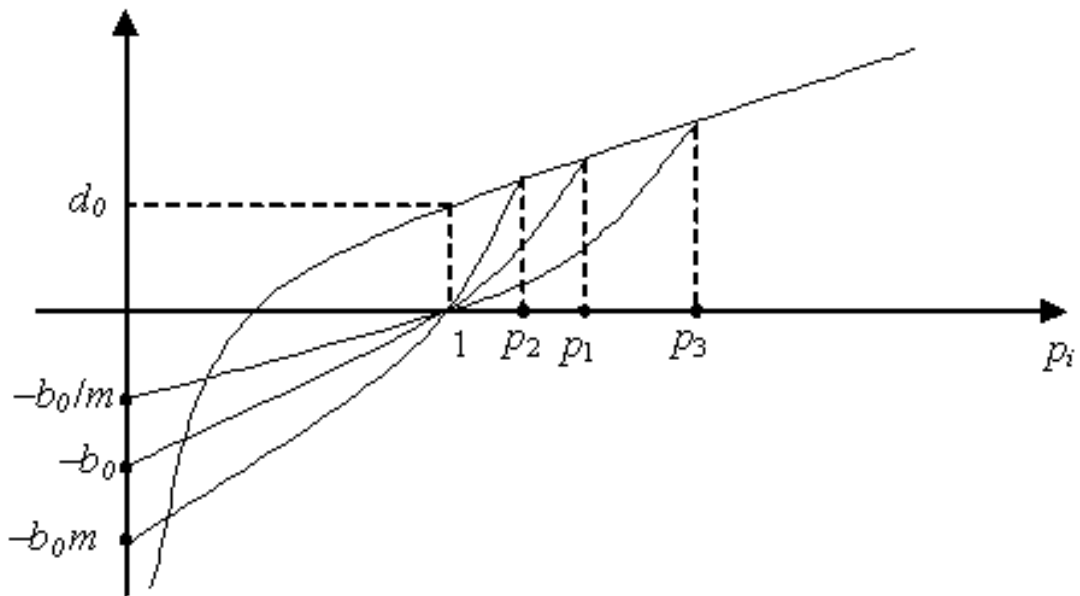


Рис. 2. Графічне розв'язування системи (14).

Поведінка кривих, які фігурують в лівій та правих частинах рівнянь системи (14) показує, що $p_2 < p_1 < p_3$.

Оскільки заміна (13) є монотонно спадною функцією аргумента s , то приходимо до нерівності

$$c_2 > c_1 > c_3.$$

Це означає, що в процесі відбору перемагає другий вид, у якого швидкість народжування є більшою для молодших віків. Переваги третього виду перед першим і перед другим видами за швидкістю народжування в старшому віці не може збільшити шанси на його виживання.

Зазначимо, що висновки, зроблені в цьому випадку, залишаються правильними і у випадку, коли для функції $b_2(\tau)$ взяти константу $m_2 > 1$, а для функції $b_3(\tau)$ – константу $m_3 > 1$.

Іншим цікавим випадком системи (2) є тривидова система з постійною смертністю $d_i(\tau) = d_0$, $i = 1, 2, 3$, та з різною народжуваністю, яка береться в адитивній формі

$$b_1(\tau) = \begin{cases} b_0 + \Delta, & \tau \in [0, \frac{\tau_0}{m}), \\ b_0 - \Delta, & \tau \in [\frac{\tau_0}{m}, \tau_0), \\ 0, & \tau \in [\tau_0, \infty); \end{cases}$$

$$b_2(\tau) = \begin{cases} b_0 + \Delta, & \tau \in [0, \frac{\tau_0}{m}), \\ b_0 - \Delta, & \tau \in [\frac{\tau_0}{m}, \tau_0), \\ 0, & \tau \in [\tau_0, \infty); \end{cases}$$

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

де $m > 2$.

Випадок $m = 2$ розглянутий в [7] і встановлено виживання першого виду. Графіки цих функцій зображені на рис. 3.

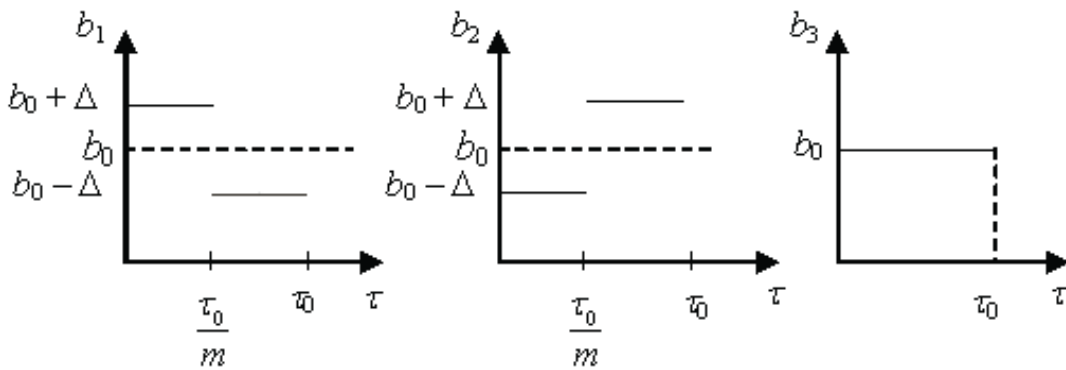


Рис. 3. Графіки функції народжуваності.

Рівняння (7) в цьому випадку набувають вигляду

$$\begin{aligned}
 -\frac{m}{\tau_0} \ln p_1 - d_0 + b_0(p_1^m - 1) &= \Delta(1 - 2p_1 + p_1^m), \\
 -\frac{m}{\tau_0} \ln p_2 - d_0 + b_0(p_2^m - 1) &= -\Delta(1 - 2p_2 + p_2^m), \\
 -\frac{m}{\tau_0} \ln p_3 - d_0 + b_0(p_3^m - 1) &= 0,
 \end{aligned}
 \tag{15}$$

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

Графічне розв'язування системи (15) подано на рис. 4.

Позначимо через $\varphi(p_i) = -\frac{m}{\tau_0} \ln p_i - d_0 + b_0(p_i^m - 1)$, $i = 1, 2, 3$,

$$\psi_1(p_1) = \Delta(1 - 2p_1 + p_1^m), \psi_2(p_2) = -\Delta(1 - 2p_2 + p_2^m).$$

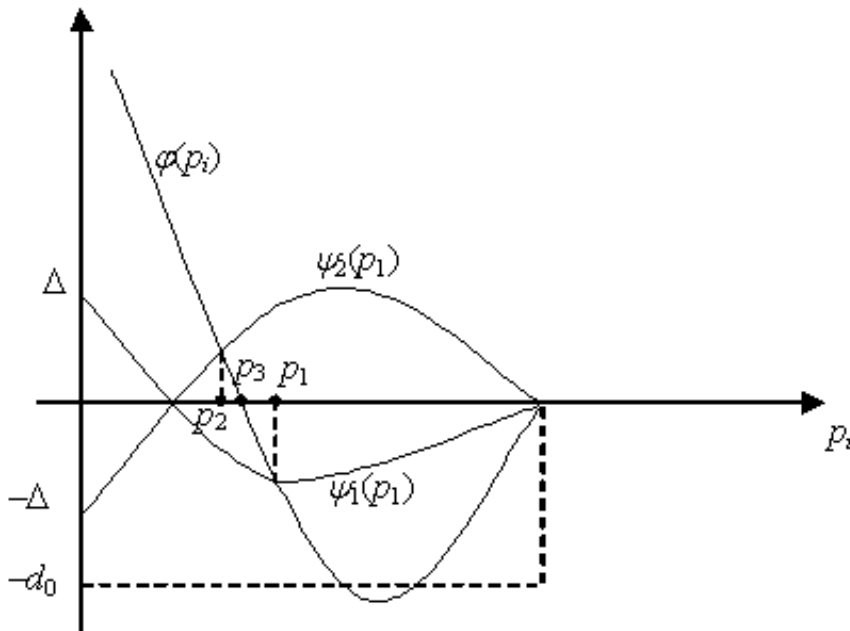


Рис. 4. Графічне розв'язування системи (14).

Графіки функції $\psi_1(p)$ мають такий вигляд, оскільки $\psi_1(0) = \Delta$ і $\psi_1'(p)$ змінює знак з мінуса на плюс. Крім цього, якщо ми хочемо, щоб другий вид виживав (вид, для якого коефіцієнти народжуваності є меншими для молодших

віків, але на діапазоні $[0, \frac{\tau_0}{m})$, $m > 2$) потрібно накласти додаткову умову: $\psi_1(p_3) < 0$, тобто

$$1 - 2p_3 + p_3^m < 0,$$

де p_3 – корінь рівняння $\varphi(p_3) = 0$. За цієї умови одержуємо, що

$$p_2 < p_3 < p_1.$$

На підставі заміни (16) приходимо до нерівності

$$c_2 > c_3 > c_1,$$

яка означає виживання другого виду, який має переваги в народжуваності на інтервалі $[\frac{\tau_0}{m}, \tau_0)$ при $m > 2$.

Отже, врахування вікової структури дозволяє розв'язувати задачі відбору в тому випадку, коли без вікової структури цього зробити неможливо.

Зауважимо, що одержані результати можна використовувати не тільки в екології, а й в економіці при вивченні конкуренції серед фірм, в хімії при вивченні фізико-хімічних процесів (фільтрації, ректифікації, абсорбції) та ін. [2].

1. *Эйген М.* Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. – М.: Мир, 1973. – 216 с.
2. *Кузнецов О.А., Рябова Е.А.* Математическое моделирование процессов отбора: Учебн. пособие. – Нижний Новгород: Издательство Нижегородского госуниверситета, 2007. – 324 с.
3. *Von Foerster H.* Some remarks on changing populations // *Kinetics of Cellular Proliferation.* – New-York: Grune and Stratton, 1959. – P. 382 – 407.
4. *Полужетов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А.* Динамические модели экологических систем. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. – 288 с.
5. *Sinestrary E.* Nonlinear age-dependent population growth // *J. Math. Biol.* – 1980. – 9. – P. 331 – 345.
6. *Ebeling W., Engel A., Macenko V.G.* Modelling of Selection Processes width Age-dependent Birth and Death Rates // *Biosystems.* – 1986. – 19. – P. 213 – 221.
7. *Маценко В.Г.* Аналіз математичної моделі відбору в екосистемах з віковою структурою // *Наук. вісник Чернівецького ун-ту: Зб. наук. пр. Вип. 314 – 315. Математика.* – Чернівці: Рута, 2006. – С. 129 – 133.

Одержано .2010