

## О вырождении некоторых популяций, описываемых интегродифференциальными уравнениями с последействием

Н. В. ПЕРЦЕВ

Омский государственный педагогический университет

### АННОТАЦИЯ

Представлена новая математическая модель динамики численности популяции, учитывающая ограниченность времени жизни ее особей. Модель построена в форме системы интегродифференциальных уравнений с последействием. Получены достаточные условия, при которых популяция вырождается, т. е. ее численность  $x(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow +\infty$ .

Работа поддержана грантом РФФИ 93-04-49583.

### ВВЕДЕНИЕ

В работах по математическому моделированию динамики популяций широко рассматриваются так называемые компартментные, или блочные, модели, описываемые системами дифференциальных уравнений с последействием. В работах [1–4] подробно проанализированы свойства решений таких уравнений, в частности, получены необходимые и достаточные условия асимптотической устойчивости нулевого решения. Асимптотическую устойчивость нулевого решения можно интерпретировать как ситуацию, при которой численность популяции с течением времени стремится к нулю, иначе говоря, популяция вырождается. Одним из факторов, влияющих на вырождение популяции, может быть ограниченность времени жизни особей популяции. Этот фактор следует учитывать при построении моделей динамики популяций в тех случаях, когда интервал времени моделирования превышает предельный возраст особей популяции, либо в начальный момент времени имеются особи, возраст которых близок к предельному. В этих случаях уравнения модели должны содержать члены, описывающие распределение особей по возрасту.

Цель настоящей работы – построение модели, описывающей динамику популяций с ограниченным временем жизни особей, и исследование условий вырождения таких популяций. Приводятся уравнения модели динамики численности некоторой популяции, находящейся в нескольких компартментах, исследуются свойства решений приведенной системы интегродифференциальных уравнений с последействием и обсуждаются условия вырождения популяций, описываемых предложенной моделью.

### УРАВНЕНИЯ МОДЕЛИ

Обозначим через  $x(t)$  численность некоторой популяции, изменение во времени которой задается стандартным уравнением вида

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) - \lambda(x(t))x(t), \quad t \geq 0,$$

с начальным условием  $x(0) = x_0$  [5–7]. Функция  $f(x) \geq 0$  означает интенсивность (скорость) рождения особей, тогда как функция  $\lambda(x) \geq 0$  описывает интенсивность их гибели. Предположим, что особи популяции имеют ограниченное время жизни  $0 < \tau < \infty$ .

Будем считать, что особь, родившаяся в момент времени  $t$  и существующая на интервале  $(t, t + \tau)$ , погибает в момент времени  $t + \tau$ , не оставляя потомства. Тогда уравнение для  $x(t)$  имеет следующий вид [8]:

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) - \lambda(x(t))x(t) - e^{-\int_0^t \lambda(x(s))ds} \varphi(\tau - t), \quad 0 \leq t \leq \tau,$$

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) - \lambda(x(t))x(t) - e^{-\int_{t-\tau}^t \lambda(x(s))ds} f(x(t - \tau)), \quad t \geq \tau.$$

Данное уравнение дополним начальным условием

$$x(0) = x_0 = \int_0^r \varphi(s) ds.$$

Здесь неотрицательная функция  $\varphi(s)$  описывает распределение особей популяции по возрасту в начальный момент  $t = 0$  так, что их общее число задается указанным интегралом. Члены

$$- e^{-\int_0^t \lambda(x(s))ds} \varphi(\tau - t), \quad 0 \leq t \leq \tau,$$

$$- e^{-\int_{t-\tau}^t \lambda(x(s))ds} f(x(t - \tau)) \quad t \geq \tau$$

описывают интенсивности гибели особей при достижении возраста  $\tau$ . Из этих формул видно, что определенная доля особей не достигает предельного возраста  $\tau$ , а их время жизни может принимать любые значения из полуинтервала  $(0, \tau]$ . Отметим, что при  $\lambda(x) \equiv 0$  второе из уравнений модели аналогично уравнению

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) - f(x(t - \tau)), \quad t \geq 0,$$

которое, по-видимому, впервые было использовано для моделирования процессов распространения эпидемии [9].

Приведенные уравнения естественным образом обобщаются на многомерный случай. Предположим, что  $x(t) \in R^m$  означает численность некоторой популяции, находящейся в  $m$  компартаментах, причем  $x_i(t)$  – ее численность в  $i$ -м компарimente,  $1 \leq i \leq m$ . Примем также, что интенсивности рождения и гибели особей популяции могут зависеть не только от текущего состояния, но и от предыстории. Тогда  $x(t)$  будет удовлетворять следующей системе дифференциальных уравнений:

$$\dot{x}(t) = f(x_t) - \lambda(x_t)x(t) - e^{-\int_0^t \lambda(x_s)ds} \varphi(\tau - t), \quad 0 \leq t \leq \tau,$$

$$\dot{x}(t) = f(x_t) - \lambda(x_t)x(t) \quad (1)$$

$$- e^{-\int_{t-r}^t \lambda(x_s)ds} f(x_{x-\tau}), \quad t \geq \tau,$$

где символ  $x_t$  означает набор  $(x(t), x(t - \omega_1), \dots, x(t - \omega_n))$ ,  $0 \leq \omega_k \leq r$ ,  $1 \leq k \leq n$ ,  $0 < r < \infty$ ,  $f(x_t)$ ,  $\varphi(s)$  являются вектор-функциями, а  $\lambda(x_t)$  – диагональной матрицей.

Для системы уравнений (1) зададим начальное условие

$$x(t) = \psi(t), \quad -r \leq t \leq 0, \quad (2)$$

в котором функция  $\psi(t)$  описывает численность особей популяции на начальном отрезке времени  $[-r, 0]$ . Поскольку  $x(0) = \int_0^\tau \varphi(s)ds$ , то функции  $\varphi$  и  $\psi$  должны быть согласованы между собой так чтобы выполнялось равенство

$$x(0) = \psi(0) = \int_0^\tau \varphi(s)ds.$$

В системе уравнений (1) под  $\dot{x}(t)$  будем понимать правостороннюю производную. Далее,  $\varphi(s) : [0, \tau] \rightarrow R_+^m$ ,  $\psi(t) : [-r, 0] \rightarrow R_+^m$ ,  $f(x_t) = f(x(t), x(t - \omega_1), \dots, x(t - \omega_n))$ ,  $f(x, u, \dots, w) : R_+^m \times R_+^m \times \dots \times R_+^m \rightarrow R_+^m$ , где  $R_+^m$  – множество векторов  $u \in R^m$  с неотрицательными компонентами. Примем, что интенсивность рождения особей популяции  $f(x_t)$  удовлетворяет двум предположениям :

$$A) f(0, 0, \dots, 0) = 0,$$

$$B) f(x_t) \leq \gamma_0 x(t) + \sum_{i=1}^n \gamma_i x(t - \omega_i),$$

$$(x(t), x(t - \omega_1), \dots, x(t - \omega_n)) \in$$

$$R_+^m \times R_+^m \times \dots \times R_+^m,$$

где  $\gamma_0, \gamma_1, \dots, \gamma_n$  – матрицы с неотрицательными элементами. (Здесь и далее неравенства между векторами понимаются как неравенства между их компонентами.) Предположение А) означает, что нет внешних источников поступления новых особей. В предположении В) матрицы  $\gamma_0, \gamma_1, \dots, \gamma_n$  задают максимально допустимый темп рождения особей нулевого возраста. Кроме того, примем, что матрица  $\lambda(x_t)$  имеет вид

$$\lambda(x_t) = \text{diag}(\lambda_{01} + \lambda_1(x_t), \dots, \lambda_{0m} + \lambda_m(x_t)),$$

где  $\lambda_{0i} = \text{const} \geq 0$ ,

$\lambda_i(x_t) = \lambda_i(x(t), x(t - \omega_1), \dots, x(t - \omega_n))$  – не-

которые функции,  $\lambda_i(x, u, \dots, w)$ :

$R_+^m \times R_+^m \times \dots \times R_+^m \rightarrow R_+^m$ ,  $1 \leq i \leq m$ . В дальнейшем будем считать, что функции  $f, \lambda, \varphi, \psi$  являются непрерывными в своих областях определения.

Решением системы дифференциальных уравнений (1) с начальным условием (2) будем называть непрерывную функцию  $x(t)$ , удовлетворяющую соотношению (2) и системе (1) на некотором полуинтервале  $(0, \delta)$ ,  $\delta > 0$ . Заметим, что при сделанных предположениях система (1) с нулевым начальным условием (2) допускает решение  $x(t) = 0$ ,  $t \in [0, \infty)$ , при котором численность популяции тождественно равна нулю. В следующем разделе установлены условия, которые могут приводить к вырождению некоторых популяций при их ненулевой начальной численности, иначе, там получены условия, при которых решение  $x(t)$  таково, что  $x(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow +\infty$ .

### СВОЙСТВА РЕШЕНИЙ УРАВНЕНИЙ МОДЕЛИ

От системы уравнений (1) с начальным условием (2) перейдем к эквивалентной системе интегральных уравнений вида

$$x(t) = F(x)(t), \quad t \geq 0, \quad x(t) = \psi(t), \quad -r \leq t \leq 0, \quad (3)$$

где

$$F(x)(t) = e^{-\int_0^t \lambda(x_s) ds} h(t) + \int_{J(t)} e^{-\int_s^t \lambda(x_u) du} f(x)_s ds.$$

Здесь  $h(t) = \int_t^\tau \varphi(\tau - s) ds$  при  $0 \leq t \leq \tau$ ,  $h(t) = 0$  при  $t \geq \tau$ ,  $J(t) = [max(0, t - \tau), t]$  — отрезок интегрирования,  $0 \leq t < \infty$ .

Введем обозначения:

$$\lambda_0 = diag(\lambda_{01}, \dots, \lambda_{0m}),$$

$$\alpha = diag(\alpha_1, \dots, \alpha_m),$$

где  $\alpha_i = (1 - \exp(-\lambda_{0i} \tau)) / \lambda_{0i}$  при  $\lambda_{0i} = 0$  и

$$\alpha_i = \tau \quad \text{при} \quad \lambda_{0i} = 0, \quad 1 \leq i \leq m, \quad \gamma = \sum_{i=0}^n \gamma_i,$$

$$\theta(x_t) = \gamma_0 x(t) + \sum_{i=0}^n \gamma_i x(t - \omega_i),$$

$$L(x)(t) = e^{-\lambda_0 t} h(t) +$$

$$+ \int_{J(t)} e^{\lambda_0(s-t)} \theta(x_s) ds, \quad t \geq 0,$$

где функция  $x = x(t)$  предполагается определенной и непрерывной при  $-r \leq t < \infty$ . Заметим, что если непрерывная функция  $x(t)$  такова, что  $(x(t), x(t - \omega_1), \dots, x(t - \omega_n)) \in R_+^m \times R_+^m \times \dots \times R_+^m$  при всех  $0 \leq t < \infty$ , то  $F(x)(t) \leq L(x)(t)$ ,  $0 \leq t < \infty$ .

### ТЕОРЕМА

Пусть функции  $f(x, u, \dots, w)$ ,  $\lambda_i(x, u, \dots, w)$ , удовлетворяют условию Липшица в  $R_+^m \times R_+^m \times \dots \times R_+^m$ , матрица  $(I - \alpha \gamma)$  является невырожденной и существует  $a \in R_+^m$  такой, что

$$L(a)(t) \leq a, \quad 0 \leq t \leq \tau. \quad (4)$$

Тогда, если  $\psi(t) \leq a$ ,  $-r \leq t \leq 0$ , то для единственного решения  $x(t)$  системы уравнений (1) с начальным условием (2) существует  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$ .

### ДОКАЗАТЕЛЬСТВО

Укажем, что из (4) вытекает неравенство  $L(a)(t) \leq a$  при всех  $0 \leq t < \infty$ . Рассмотрим непрерывную функцию  $x(t)$  такую, что  $0 \leq x(t) \leq a$ ,  $-r \leq t < \infty$ . Тогда для любого фиксированного  $T > 0$  имеют место неравенства  $0 \leq F(x)(t) \leq L(x)(t) \leq L(a)(t) \leq a$ ,  $0 \leq t \leq T$ . Используя далее принцип сжимающих отображений [10], получаем, что система уравнений (3), а вместе с ней и система (1) с начальным условием (2) имеют единственное, непрерывное, ограниченное решение  $x(t)$  такое, что  $0 \leq x(t) \leq a$ ,  $0 \leq t < \infty$ .

Построим далее последовательность функций  $y^n(t)$ , заданных соотношениями

$$y^n(t) = L(y^{n-1})(t), \quad 0 \leq t < \infty,$$

$$y^n(t) = \psi(t), \quad -r \leq t \leq 0, \quad n = 1, 2, \dots, \quad (5)$$

$$y^0(t) = a, \quad -r \leq t \leq \infty.$$

Легко установить, что  $y^n(t)$  являются непрерывными функциями и выполняются следующие неравенства:

$$0 \leq x(t) \leq \dots \leq y^n(t) \leq y^{n-1}(t) \leq \dots \leq y^0(t), \quad 0 \leq t < \infty. \quad (6)$$

Действительно, если  $t \in [0, \infty)$ , то  $0 \leq x(t) \leq y^0(t)$  и  $0 \leq x(t) = F(x)(t) \leq L(x)(t) \leq L(a)(t) = y^1(t) \leq y^0(t)$ . Далее, если  $0 \leq x(t) \leq y^n(t) \leq y^0(t)$ , то  $0 \leq x(t) = F(x)(t) \leq L(x)(t) \leq L(y^n)(t) = y^{n+1}(t) \leq y^n(t) \leq y^0(t)$ . Из вида  $L(x)(t)$  следует, что существуют  $w^n = \lim_{t \rightarrow +\infty} y^n(t)$ ,  $n = 1, 2, \dots$ . Переходя в (5), (6) к пределу при  $t \rightarrow +\infty$ , получаем, что

$$0 < \liminf_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq \dots \leq w^n \leq w^{n-1} \leq \dots \leq w^0 = a,$$

где  $w^n$  образуют последовательность, в которой  $w^n = \alpha\gamma w^{n-1}$ ,  $n = 1, 2, \dots$ . При  $n \rightarrow \infty$  из последних соотношений имеем, что выполняются неравенства  $0 \leq \liminf_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq w^*$ , в которых  $w^*$  является решением системы уравнений  $(I - \alpha\gamma)w = 0$ ,  $I$ -единичная матрица. Поскольку матрица  $(I - \alpha\gamma)$  невырождена, то  $w^* = 0$ . Тогда существует  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$ , что завершает доказательство теоремы.

В приведенной теореме условия невырожденности матрицы  $(I - \alpha\gamma)$  и существования решения неравенства (4) могут быть получены исходя из свойств М-матриц. Неравенство (4) будет выполнено, если существует  $a \in R_+^m$  такой, что  $(I - \alpha\gamma)a \geq x(0)$ , так как  $x(0) + \alpha\gamma a \geq L(a)(t)$  при всех  $0 \leq t \leq \tau$ . Тогда искомым вектор  $a \in R_+^m$  должен удовлетворять неравенствам

$$\begin{aligned} 0 \leq x(0) &\leq (I - \alpha\gamma)a, \\ 0 \leq \psi(t) &\leq a, \\ -r \leq t &\leq 0. \end{aligned} \quad (7)$$

Заметим, что в матрице  $(I - \alpha\gamma)$  все внедиагональные элементы неположительны. Потребуем, чтобы  $(I - \alpha\gamma)$  была невырожденной М-матрицей [11]. Тогда существует  $c \in R^m$ ,  $c > 0$ , для которого  $(I - \alpha\gamma)c > 0$  (все неравенства понимаются покомпонентно в строгом смысле). Поэтому найдется число  $q > 0$ , такое, что  $a = qc$  удовлетворяет неравенствам (7).

Если рассмотреть структуру матрицы  $(I - \alpha\gamma)$ , то легко заметить, что она является невырожденной М-матрицей для малых  $\tau > 0$ . В самом деле, элементы матрицы  $(I - \alpha\gamma)$  не-

прерывным образом зависят от  $\tau$  [12], а при  $\tau = 0$   $(I - \alpha\gamma)$  обращается в единичную матрицу, которая, очевидно, является невырожденной М-матрицей. Поэтому для любых фиксированных  $\gamma$  и  $\lambda_0$  найдется  $0 < \tau < \infty$ , при котором  $(I - \alpha\gamma)$  будет невырожденной М-матрицей. Аналогичный вывод справедлив и для случая, когда достаточно малыми являются элементы матрицы  $\gamma$ .

#### СЛЕДСТВИЕ

Пусть функции  $f(x, u, \dots, w)$ ,  $\lambda_i(x, u, \dots, w)$ ,  $1 \leq i \leq m$ , удовлетворяют условию Липшица в  $R_+^m \times R_+^m \times \dots \times R_+^m$ . Тогда для единственного решения  $x(t)$  системы уравнений (1) с начальным условием (2) при произвольной начальной функции  $\psi(t)$ ,  $-r \leq t \leq 0$ , и произвольном начальном распределении особей по возрасту  $\phi(s)$ ,  $0 \leq s \leq \tau$ , справедливы следующие утверждения:

- 1) если  $(I - \alpha\gamma)$  невырожденная М-матрица, то  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$ ;
- 2) существуют ненулевые  $\tau$  и  $\gamma$  такие, что  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$ .

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе представлен один из возможных подходов к построению моделей динамики популяций с учетом ограниченности времени жизни особей. Приведенная модель использует стандартные уравнения, опирающиеся на балансовые соотношения между рождением и гибелью особей популяции, и дополняет их членами, учитывающими гибель особей при достижении своего предельного возраста. Можно показать, что при сделанных предположениях относительно функций  $f$ ,  $\lambda$ ,  $\phi$ ,  $\psi$  решения модели обладают такими важными свойствами, как существование, единственность и неотрицательность, которые соответствуют смыслу моделируемых процессов. Функции  $f$  и  $\lambda$ , удовлетворяющие указанным предположениям, широко используются в моделях динамики популяций [5–7]. Приведенная теорема устанавливает до-

статочное условие вырождения рассматриваемых популяций. Это условие состоит в том, что  $(I - \alpha, \gamma)$  должна быть невырожденной М-матрицей. Используя свойства невырожденных М-матриц [11], можно получить соответствующие соотношения на параметры модели. В частности, если в некоторых популяциях особи являются короткоживущими или максимальные интенсивности процесса рождения особей достаточно малы, то такие популяции обязательно вырождаются. Вырождение популяций происходит независимо от начальной численности и от начального распределения особей по возрасту.

## ЛИТЕРАТУРА

1. A. Mazanov, *J. Theor. Biol.*, 1976, 59, 429–442.
2. R. Levis, B. Anderson, *IEEE Trans. Circuits Systems*, 1980, 27, 604–612.
3. I. Geori, J. Eller, *Math. Biosci.*, 1981, 53, 223–247.
4. I. Geori, *Differential and Integral Equations*, 1990, 3: 1, 181–200.
5. Дж. Марри, Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях, М., Мир, 1983.
6. Ю. М. Свиричев, Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии М., Наука, 1987.
7. В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов, *Экология*, М., МГУ, 1980.
8. Н. В. Перцев, *Фундаментальная и прикладная математика*, Ред. А. К. Гуц, Омск, 1994, 119–129.
9. K. Cooke, A. Yorke, *Math. Biosci.*, 1973, 16, 75–101.
10. М. А. Красносельский и др., *Приближенное решение операторных уравнений*, М., Наука, 1969.
11. A. Berman, R. J. Plemmous, *Nonnegative Matrices in the Mathematical Sciences*, New York, Academic Press, 1979.
12. Р. Беллман, *Введение в теорию матриц*, М., Наука, 1976.

## On the Degeneration of Some Populations Described by Integral-Differential Equations with After-Effect

N. V. PERTSEV

The paper is concerned with a new mathematical model of some populations with a limited life span of its individuals. A system of some populations differential equations is used for the construction of this model. The sufficient conditions have been established by which the population degenerates, i. e. the size of the population  $x(t) \rightarrow 0$  as  $t \rightarrow +\infty$ .