УДК 517.958

НЕЛІНІЙНА МОДЕЛЬ ДИНАМІКИ ВІКОВОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ

В. Г. Маценко

Чернів. ун-т
Україна, 58012, Чернівці, вул. Коцюбинського, 2

We consider a mathematical model for the age-dependent population growth dynamics. This model is a generalization of Gurtin – MacCamy's model. We study existence and uniqueness of solutions for an initial boundary-value problem, existence and stability of the stationary solution.

Розглядається математична модель динаміки вікової структури популяцій, яка є узагальненням моделі Гуртіна – Мак-Каму. Вивчається існування та єдиність розв'язків початково-крайової задачі, наявність та стійкість стаціонарних розподілів вікової структури.

1. Постановка задачі і основні відомості. Позначимо число особин віку τ в момент часу t через $\rho(\tau,t)$. Функція $\rho(\tau,t)$ називається густиною вікового розподілу, так що $N(t) = \int\limits_0^\infty \rho(\tau,t)d\tau$ визначає загальну чисельність популяції в момент часу t.

Класична лінійна модель динаміки вікового складу (модель Мак-Кендріка, фон Фоерстера) має вигляд [1]

$$\frac{\partial\rho}{\partial\tau}+\frac{\partial\rho}{\partial t} = -\mu(\tau)\rho, \quad t,\tau>0, \tag{1_1}$$

$$\rho(0,t) = \int\limits_0^\infty b(\tau)\rho(\tau,t)d\tau, \quad t>0, \tag{1_2}$$

$$\rho(\tau,0) = \varphi(\tau), \quad \tau\geq 0. \tag{1_3}$$

Рівняння (1_1) описує процес виживання популяцій, а крайова умова (1_2) задає процес народжування. Ці процеси характеризуються функціями $\mu(\tau)$ та $b(\tau)$ відповідно. Рівністю (1_3) задається початкова умова.

Такі лінійні моделі довгий час були об'єктом дослідження і використовувалися на практиці [2, 3].

Але функції народжування та виживання можуть залежати не тільки від τ, t, але й від фазової змінної $\rho(\tau,t)$ [4] і деяких функціоналів таких, наприклад, як загальна чисельність популяції. Тим самим ми приходимо до нелінійних моделей. Моделі, які враховують нелінійності, дозволяють відшукати механізми, що забезпечують стабілізацію розв'язків до нетривіальних станів рівноваги, а їх стійкість по відношенню до малих збурень може служити ознакою реалізації відповідного режиму в реальних біологічних угрупованнях.

Істотні результати з математичного моделювання динаміки популяції з віковою структурою, що враховують нелінійні взаємодії, одержано в роботі [5], в якій досліджується динаміка вікового складу у випадку, коли $\mu = \mu(\tau, N)$, $b = b(\tau, N)$, де $N(t)$ — загальна чисельність популяції. Така нелінійна модель вивчалась і в [6].

Але більш реальним може бути процес, при якому функції виживання та народжування залежать не від загальної чисельності, а від деякої зваженої чисельності, тобто $\mu = \mu(\tau, S_1(t))$, $b = b(\tau, S_2(t))$, де

$$S_1(t) = \int\limits_0^\infty \gamma_1(s)\rho(s,t)ds, \quad S_2(t) = \int\limits_0^\infty \gamma_2(s)\rho(s,t)ds. \tag{2}$$

Це пояснюється тим, що на процеси народжування та виживання можуть впливати лише деякі вікові групи, причому з різною інтенсивністю.

Таким чином, узагальнена модель динаміки вікової структури має вигляд

$$\frac{\partial\rho}{\partial\tau} + \frac{\partial\rho}{\partial t} = -\mu(\tau, S_1(t))\rho, \quad t, \tau > 0, \tag{3_1}$$

$$\rho(0,t) = \int\limits_0^\infty b(\tau, S_2(t))\rho(\tau,t)d\tau, \quad t > 0, \tag{3_2}$$

$$\rho(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0, \tag{3_3}$$

де $S_1(t)$, $S_2(t)$ визначені рівностями (2).

Співвідношення (3_2) є нелокальною нелінійною граничною умовою і саме тому одновимірна задача $(3_1)-(3_3)$ має розв'язки з непростою поведінкою.

Задачу $(3_1)-(3_3)$ надалі будемо називати популяційною задачею.

Зробимо такі припущення відносно системи $(3_1)-(3_3)$:

а) $\mu(\tau, S), b(\tau, S) \in C(\mathbb{R}^+, \mathbb{R}^+)$, $\varphi(\tau) \in C^1(\mathbb{R}^1) \cap L^1(\mathbb{R}^+)$, $\mathbb{R}^+ = [0, \infty)$;

б) $\mu'_S(\tau, S)$, $b'_S(\tau, S)$ існують для всіх $\tau \geq 0$, $S \geq 0$;

в) $\mu(\tau, S)$, $b(\tau, S)$, $\mu'_S(\tau, S)$, $b'_S(\tau, S)$, як функції τ, S, є обмеженими на $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$, існує $\tau_0 > 0$ таке, що $\mu(\tau, S) \geq \overline{\mu}(S) > 0$ при $\tau \geq \tau_0$ і $S \geq 0$;

г) $\varphi(\tau) \geq 0$, $\mu(\tau, S) \geq 0$, $b(\tau, S) \geq 0$ для всіх $\tau \geq 0$, $S \geq 0$;

д) $\varphi(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau, \overline{S}_2)\varphi(\tau)d\tau$, де $\overline{S}_2 = \int\limits_0^\infty \gamma_2(s)\varphi(s)ds$;

ж) $\gamma_i(\tau)$ неперервні та обмежені, $\gamma_i(\tau) \geq 0$, $\tau \in \mathbb{R}^+$, $i = 1, 2$.

2. Існування та єдиність розв'язку задачі $(3_1)-(3_3)$. Для дослідження системи $(3_1)-(3_3)$ використаємо метод інтегрування вздовж характеристик. При $t > \tau$ виконаємо заміну $t = \tau + q$, $q > 0$, тоді $\rho(\tau, t) = \rho(\tau, \tau + q) = \hat{\rho}(\tau)$ і рівняння (3_1) набере вигляду

$$\frac{d\hat{\rho}(\tau)}{d\tau} = -\mu(\tau, S_1(\tau + q))\hat{\rho}(\tau).$$

Інтегруючи його, знаходимо

$$\hat{\rho}(\tau) = \hat{\rho}(0)e^{-\int\limits_0^\tau \mu(\xi, S_1(\xi+q))d\xi},$$

або у змінних τ, t

$$\rho(\tau,t) = B(t-\tau)e^{-\int\limits_0^\tau \mu(\xi, S_1(t-\tau+\xi))d\xi}, \quad t > \tau, \tag{4}$$

де $B(t) = \rho(0,t)$ — густина новонароджених особин. Аналогічно, при $t \le \tau$ з допомогою заміни $\tau = t + q$ знаходимо

$$\rho(\tau,t) = \varphi(\tau-t)e^{-\int\limits_0^\tau \mu(\xi+\tau-t, S_1(\xi))d\xi}. \tag{5}$$

У співвідношеннях (4), (5) невідомими є $B(t)$, $S_1(t)$, $S_2(t)$. Підставивши (4), (5) в (3_2), (2), одержимо інтегральні рівняння для $B(t)$, $S_1(t)$, $S_2(t)$ вигляду

$$B(t) = \int\limits_0^t b(t-\tau, S_2(t))\mathcal{K}(t, t-\tau, S_1)B(\tau)d\tau + \int\limits_0^\infty b(\tau+t, S_2(t))\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1)\varphi(\tau)d\tau, \tag{6}$$

$$S_1(t) = \int\limits_0^t \gamma_1(t-\tau)B(\tau)\mathcal{K}(t, t-\tau, S_1)d\tau + \int\limits_0^\infty \gamma_1(t+\tau)\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1)\varphi(\tau)d\tau, \tag{7}$$

$$S_2(t) = \int\limits_0^t \gamma_2(t-\tau)B(\tau)\mathcal{K}(t, t-\tau, S_1)d\tau + \int\limits_0^\infty \gamma_2(t+\tau)\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1)\varphi(\tau)d\tau, \tag{8}$$

де

$$\begin{aligned} \mathcal{K}(t,\tau,S_1) &= e^{-\int\limits_{t-\tau}^t \mu(\xi+\tau-t, S_1(\xi))d\xi}, \\ \mathcal{L}(t,\tau,S_1) &= e^{-\int\limits_0^t \mu(\tau-t+\xi, S_1(\xi))d\xi}. \end{aligned} \tag{9}$$

Доведемо таке твердження.

Теорема 1. *Якщо виконуються умови а)–ж), то популяційна задача має єдиний невід'ємний розв'язок* $\rho(\tau,t) \in C([0,\infty) \times [0,T])$, *а при* $t \ne \tau$ $\rho(\tau,t) \in C^1([0,\infty) \times [0,T])$, $T < \infty$.

Доведення. Нехай $C_+^1[0,T] = \{f \in C^1[0,T], f \ge 0\}$. Враховуючи формули (4), (5), для доведення теореми 1 достатньо довести, що інтегральні рівняння (6)–(8) мають єдиний розв'язок $B(t), S_1(t), S_2(t) \in C_+^1[0,T]$.

Розглянемо спочатку рівняння (6), яке при фіксованих $S_1(t),\ S_2(t)\ \in\ C_+^1[0,T]$ є лінійним інтегральним рівнянням Вольтерри відносно $B(t)$, а значить, за умов а) – д) існує єдиний невід'ємний розв'язок $B(t) \in C^1[0,T]$. Позначимо цей розв'язок так:

$$B(t) = \mathcal{B}(S_1, S_2)(t), \tag{10}$$

тоді рівняння (7), (8) можна подати у вигляді

$$\begin{aligned} S_1(t) &= \Psi_1(S_1, S_2)(t), \\ S_2(t) &= \Psi_2(S_1, S_2)(t), \end{aligned} \tag{11}$$

де

$$\begin{aligned} \Psi_1(S_1, S_2)(t) = &\int\limits_0^t \gamma_1(t-\tau)\mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau)\mathcal{K}(t, t-\tau, S_1)d\tau + \\ &+ \int\limits_0^\infty \gamma_1(t+\tau)\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1)\varphi(\tau)d\tau, \end{aligned} \tag{12}$$

$$\begin{aligned} \Psi_2(S_1, S_2)(t) = &\int\limits_0^t \gamma_2(t-\tau)\mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau)\mathcal{K}(t, t-\tau, S_1)d\tau + \\ &+ \int\limits_0^\infty \gamma_2(t+\tau)\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1)\varphi(\tau)d\tau. \end{aligned} \tag{13}$$

Вважаючи Ψ_1, Ψ_2 компонентами вектора Ψ, а S_1, S_2 компонентами вектора S, записуємо систему рівнянь (11) у векторному вигляді

$$S(t) = \Psi(S)(t). \tag{14}$$

Доведемо, що оператор Ψ, визначений формулами (12), (13), має єдину нерухому точку.

Позначимо

$$\|S_i\| = \max_{t\in[0,T]} |S_i(t)|, i = 1, 2, \quad \|S\| = \max(\|S_1\|, \|S_2\|),$$

$$H = \{S_1, S_2 \in C_+[0,T], \|S - \Phi\| \le r, r > 0\},$$

де Φ — вектор з компонентами Φ_1, Φ_2 і $\Phi_i(t) = \int\limits_0^\infty \gamma_i(t+\xi)\varphi(\xi)d\xi, i = 1, 2.$

Покажемо, що Ψ відображає H в себе і є стискаючим. Розглянемо простір $\Omega = \{(\tau, S) | \tau \geq \geq 0, S \in H\}$. Згідно з умовами в), г), ж) отримуємо оцінки

$$\mu_0 = \sup_{(\tau,S_1)\in\Omega} \mu(\tau, S_1), \quad \mu_1 = \sup_{(\tau,S_1)\in\Omega} \mu'_{S_1}(\tau, S_1),$$

$$b_0 = \sup_{(\tau,S_2)\in\Omega} b(\tau, S_2), \quad b_1 = \sup_{(\tau,S_2)\in\Omega} b'_{S_2}(\tau, S_2), \tag{15}$$

$$\overline{\gamma}_1 = \sup_{\tau\geq 0} \gamma_1(\tau), \quad \overline{\gamma}_2 = \sup_{\tau\geq 0} \gamma_2(\tau).$$

Для всіх $S \in H$ із (10) та (6), враховуючи (15), одержуємо

$$\mathcal{B}(S_1, S_2)(t) \leq \beta_0 \int_0^t \mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau) d\tau + \beta_0 \overline{\Phi}, \quad \overline{\Phi} = \int_0^\infty \varphi(\tau) d\tau. \tag{16}$$

Згідно з лемою Гронуолла – Беллмана з (16) маємо

$$\mathcal{B}(S_1, S_2)(t) \leq \beta_0 \overline{\Phi} e^{\beta_0 t}. \tag{17}$$

Використовуючи (7), (17), знаходимо

$$|S_1(t) - \Phi_1(t)| = \int_0^t \gamma_1(t-\tau) \mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau) \mathcal{K}(t, t-\tau, S_1) d\tau +$$

$$+ \int_0^\infty \gamma_1(t+\tau) \varphi(\tau) |\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1) - 1| d\tau \leq$$

$$\leq \overline{\gamma}_1 \int_0^\infty |\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1) - 1| \varphi(\tau) d\tau +$$

$$+ \overline{\gamma}_1 \beta_0 \overline{\Phi} \int_0^t e^{\beta_0 \tau} d\tau \leq \overline{\gamma}_1 \overline{\Phi} \sup_{\substack{\tau\geq 0 \\ t\in[0,T]}} |\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1) - 1| + \overline{\gamma}_1 \overline{\Phi} (e^{\beta_0 T} - 1).$$

Враховуючи позначення (9), (15) і нерівність $|e^z - 1| \leq |z| e^{|z|}$, одержуємо

$$\sup_{\substack{\tau\geq 0 \\ t\in[0,T]}} |\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1) - 1| \leq \mu_0 T e^{\mu_0 T}.$$

Таким чином, за рахунок вибору достатньо малого $T > 0$ можна забезпечити виконання нерівності $\|S_1 - \Phi_1\| \leq r_1$.

Аналогічно $\|S_2 - \Phi_2\| \le r_2$. Отже, $\|S - \Phi\| \le r$, тобто Ψ відображає простір H в себе.

Доведемо, що відображення $S = \Psi(S)$ є стискаючим для достатньо малих $T > 0$. Для цього виберемо $S, \hat{S} \in H$ і розглянемо $\|\Psi(S) - \Psi(\hat{S})\|$. Спочатку оцінимо $\|\Psi_1(S) - \Psi_1(\hat{S})\|$. Для цього покладемо

$$\Psi_1(S) - \Psi_1(\hat{S}) = P + Q + R, \tag{18}$$

де

$$P = \int\limits_0^t \gamma_1(t-\tau)\mathcal{B}(S_1, S_1)(\tau)(\mathcal{K}(t, t-\tau, S_1) - \mathcal{K}(t, t-\tau, \hat{S}_1))d\tau,$$

$$Q = \int\limits_0^t \gamma_1(t-\tau)\mathcal{K}(t, t-\tau, \hat{S}_1)(\mathcal{B}(S_1, S_1)(\tau) - \mathcal{B}(\hat{S}_1, \hat{S}_2)(\tau))d\tau, \tag{19}$$

$$R = \int\limits_0^\infty \gamma_1(t+\tau)\varphi(\tau)(\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1) - \mathcal{L}(t, t+\tau, \hat{S}_1))d\tau.$$

Враховуючи співвідношення (9), (15), одержуємо

$$|\mathcal{L}(t, t+\tau, S_1) - \mathcal{L}(t, t+\tau, \hat{S}_1)| = e^{-\int\limits_0^t \mu(\tau - t + \xi, S_1)d\xi} \times$$

$$\times \left|1 - e^{\int\limits_0^t (\mu(\tau-t+\xi, S_1) - \mu(\tau-t+\xi, \hat{S}_1))d\xi}\right| \le e^{\left|\int\limits_0^t (\mu(\tau-t+\xi, S_1) - \mu(\tau-t+\xi, \hat{S}_1))d\xi\right|} \times$$

$$\times \left|\int\limits_0^t (\mu(\tau - t + \xi, S_1) - \mu(\tau - t + \xi, \hat{S}_1))d\xi\right| \le \mu_1 T e^{2\mu_0 T}|S_1 - \hat{S}_1|.$$

Аналогічно

$$|\mathcal{K}(t, t-\tau, S_1) - \mathcal{K}(t, t-\tau, \hat{S}_1)| \le \mu_1 T e^{2\mu_0 T}|S_1 - \hat{S}_1|.$$

Тим самим з (19) для P, R одержимо оцінку

$$\|P\| + \|R\| \le K_1 T \|S_1 - \hat{S}_1\|, \tag{20}$$

де K_1 — деяка стала.

Подібним чином оцінимо $\|Q\|$. Тоді $\|Q\| \leq K_2T\|S_1 - \hat{S}_1\|$, де K_2 – деяка стала. Звідси $\|\Psi_1(S_1, S_1) - \Psi_1(\hat{S}_1, \hat{S}_2)\| \leq (K_1 + K_2)T\|S_1 - \hat{S}_1\|$. Число T можна вибрати так, щоб $(K_1 + K_2)T < 1$.

Аналогічно можна встановити, що

$$\|\Psi_2(S_1, S_1) - \Psi_2(\hat{S}_1, \hat{S}_2)\| \leq (\overline{K}_1 + \overline{K}_2)T\|S_2 - \hat{S}_2\|.$$

Таким чином, відображення $S = \Psi(S)$ є стискаючим. Звідси випливає, що рівняння (14) має один і тільки один розв'язок, який можна продовжити до будь-якого $T > 0$. Теорему доведено.

3. Існування 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 $\overline{\rho}(\tau)$ задачі (3_1), (3_2) визначаються з рівнянь

$$\frac{d\overline{\rho}(\tau)}{d\tau} = -\mu(\tau, \overline{S}_1)\overline{\rho}, \tag{21_1}$$

$$\overline{\rho}(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau, \overline{S}_2)\overline{\rho}(\tau)d\tau, \tag{21_2}$$

де

$$\overline{S}_1 = \int\limits_0^\infty \gamma_1(s)\overline{\rho}(s)ds, \quad \overline{S}_2 = \int\limits_0^\infty \gamma_2(s)\overline{\rho}(s)ds. \tag{22}$$

Позначимо $\Lambda(\tau, \overline{S}_1) = e^{-\int\limits_0^\tau \mu(\xi, \overline{S}_1)}d\xi$. Із (21_1) одержимо

$$\overline{\rho}(\tau) = \overline{\rho}(0)\Lambda(\tau, \overline{S}_1). \tag{23}$$

Тоді (21_2) і (22) наберуть вигляду

$$\overline{\rho}(0)\left(1 - \int\limits_0^\infty b(\tau, \overline{S}_2)\Lambda(\tau, \overline{S}_1)d\tau\right) = 0, \tag{24}$$

$$\overline{S}_1 = \overline{\rho}(0)\int\limits_0^\infty \gamma_1(\tau)\Lambda(\tau, \overline{S}_1)d\tau, \quad \overline{S}_2 = \overline{\rho}(0)\int\limits_0^\infty \gamma_2(\tau)\Lambda(\tau, \overline{S}_1)d\tau. \tag{25}$$

Із співвідношень (24) маємо, що або $\overline{\rho}(0) = 0$, тоді $\overline{\rho}(\tau) \equiv 0$, або

$$\int\limits_0^\infty b(\tau, \overline{S}_2)\Lambda(\tau, \overline{S}_1)d\tau = 1. \tag{26}$$

Таким чином, доведено таке твердження.

Теорема 2. *Нехай функції $b(\tau, s)$, $\mu(\tau, s)$ невід'ємні неперервні й обмежені для $\tau, s \in \mathbb{R}^+$. Тоді необхідною і достатньою умовою існування стаціонарного розв'язку задачі (21) є сумісність системи (25), (26) при $\overline{S}_1$, $\overline{S}_2 > 0$. Якщо існує єдиний розв'язок цієї системи, то існує єдиний стаціонарний розв'язок (23), в якому $\overline{\rho}(0) = \overline{S}_1 / \int\limits_0^\infty \gamma_1(\tau)\Lambda(\tau, \overline{S}_1)d\tau$.*

Дослідження існування та єдиності розв'язків системи (25), (26) в загальному випадку є проблематичним, тому можна розглядати лише деякі часткові випадки. Наприклад, якщо $b(\tau, S_2) = b(\tau)$, $\mu(\tau, S_1) = \mu(\tau)$ і $\int\limits_0^\infty b(\tau)e^{-\int\limits_0^\tau \mu(s)ds} d\tau = 1$, то рівняння (24) має безліч стаціонарних розв'язків (інакше існує тільки нульовий стаціонарний розв'язок) [2]. Зауважимо, що збіжність невласних інтегралів забезпечується умовами в), г) і ж).

4. Стійкість стаціонарних розв'язків. Основною задачею в популяційній екології є дослідження стійкості їх стаціонарних розв'язків, оскільки стійкість стаціонарних розв'язків по відношенню до малих збурень може служити ознакою реалізації відповідного режиму в реальних біологічних угрупованнях.

Нехай існує стаціонарний розв'язок $\overline{\rho}(\tau)$ задачі (3_1), (3_2). Для дослідження стійкості стаціонарного розподілу $\overline{\rho}(\tau)$ покладемо

$$\rho(\tau, t) = \overline{\rho}(\tau) + \xi(\tau, t), \quad S_1(t) = \overline{S}_1 + p_1(t), \quad S_2(t) = \overline{S}_2 + p_2(t),$$

де $\overline{S}_1, \overline{S}_2$ – зважені чисельності, знайдені з системи (25), (26), а

$$p_1(t) = \int\limits_0^\infty \gamma_1(s)\xi(s, t)ds, \quad p_2(t) = \int\limits_0^\infty \gamma_2(s)\xi(s, t)ds. \tag{27}$$

Із задачі (3_1), (3_2) з точністю до лінійних величин маємо

$$\frac{\partial \xi}{\partial t} + \frac{\partial \xi}{\partial \tau} = -\mu(\tau, \overline{S}_1)\xi - \omega(\tau)p_1(t),$$
$$\xi(0, t) = \int\limits_0^\infty b(\tau, \overline{S}_2)\xi(\tau, t)d\tau + kp_2(t). \tag{28}$$

Тут

$$\omega(\tau) = \mu'_{S_1}(\tau, \overline{S}_1)\overline{\rho}(\tau), \quad k = \int\limits_0^\infty b'_{S_2}(\tau, \overline{S}_2)\overline{\rho}(\tau)d\tau. \tag{29}$$

Розв'язок задачі (28) шукаємо у вигляді $\xi(\tau,t) = \overline{\xi}(\tau)e^{\lambda t}$, тоді для $\overline{\xi}(\tau)$ отримаємо рівняння

$$\frac{d\overline{\xi}(\tau)}{d\tau} + (\lambda + \mu(\tau,\overline{S}_1))\overline{\xi}(\tau) + \omega(\tau)\overline{p}_1 = 0, \tag{30_1}$$

$$\overline{\xi}(0) = \int\limits_0^\infty b(\tau,\overline{S}_2)\overline{\xi}(\tau)d\tau + k\overline{p}_2, \tag{30_2}$$

де

$$\overline{p}_1 = \int\limits_0^\infty \gamma_1(\tau)\overline{\xi}(\tau)d\tau, \quad \overline{p}_2 = \int\limits_0^\infty \gamma_2(\tau)\overline{\xi}(\tau)d\tau. \tag{31}$$

З (30_1) знаходимо

$$\overline{\xi}(\tau) = \left(\overline{\xi}(0) - \int\limits_0^\tau \omega(s)\overline{p}_1 e^{\int\limits_0^s \mu(\eta,\overline{S}_1)d\eta} e^{\lambda s} ds\right) e^{-\lambda\tau} e^{-\int\limits_0^\tau \mu(s,\overline{S}_1)ds}. \tag{32}$$

Враховуючи вираз (23), для $\omega(\tau)$ з (29) одержуємо

$$\omega(\tau) = \mu_1(\tau)\overline{\rho}(0)e^{-\int\limits_0^\tau \mu(s,\overline{S}_1)ds}, \qquad \mu_1(\tau) = \mu'_{S_1}(\tau,\overline{S}_1).$$

Тоді з (31) знаходимо

$$\overline{p}_1 = \overline{\xi}(0)\int\limits_0^\infty \gamma_1(\tau)\overline{\Lambda}(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau \Big/ \left(1 + \overline{\rho}(0)\int\limits_0^\infty \gamma_1(\tau)\overline{\Lambda}(\tau)f_\lambda(\tau)d\tau\right),$$

де

$$\overline{\Lambda}(\tau) = e^{-\int\limits_0^\tau \mu(s,\overline{S}_1)ds}, \quad f_\lambda(\tau) = \int\limits_0^\infty \mu_1(\tau)e^{\lambda(s-\tau)}ds,$$

а з (32) одержимо вираз для $\overline{\xi}(\tau)$:

$$\overline{\xi}(\tau) = \overline{\xi}(0)\left(e^{-\lambda\tau} - f_\lambda(\tau)g_\lambda\right)\overline{\Lambda}(\tau),$$

в якому

$$g_\lambda = \overline{\rho}(0)\int\limits_0^\infty \gamma_1(\tau)\overline{\Lambda}(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau \Big/ \left(1 + \overline{\rho}(0)\int\limits_0^\infty \gamma_1(\tau)\overline{\Lambda}(\tau)f_\lambda(\tau)d\tau\right).$$

Для визначення λ з (2_2) одержимо характеристичне рівняння

$$1 = \int\limits_0^\infty (b(\tau, \overline{S}_2) + k\gamma_1(\tau))\overline{\Lambda}(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau - g_\lambda \int\limits_0^\infty (b(\tau, \overline{S}_2) + k\gamma_2(\tau))f_\lambda(\tau)\overline{\Lambda}(\tau)d\tau. \qquad (33)$$

Якщо корені рівняння (33) мають від'ємні дійсні частини, то всі розв'язки $\xi(\tau, t) = \overline{\xi}(\tau)e^{\lambda t}$ прямують до нуля при $t \to \infty$. Це означає, що $\rho(\tau, t) \to \overline{\rho}(\tau)$ при $t \to \infty$ для всіх $\tau \in \mathbb{R}^+$ і $S_1(t) \to \overline{S}_1$, $S_2(t) \to \overline{S}_2$ при $t \to \infty$.

5. Приклад. Припустимо, що $\mu(\tau, s) = \mu(\tau) \geq \overline{\mu} > 0$, $\tau \in \mathbb{R}^+$, $b(\tau, S_2) = b(\tau)e^{-\alpha S_2} = b(\tau)e^{-\alpha S}$, $\alpha > 0$, $S = \int\limits_0^\infty \gamma(\tau)\rho(\tau, t)d\tau$.

Цей випадок означає, що в популяції відбувається регулювання новонароджених згідно з законом $e^{-\alpha S}$. Стаціонарний розв'язок при цих умовах має вигляд

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

де

$$\Lambda(\tau) = e^{-\int\limits_0^\tau \mu(\xi)d\xi}, \quad \overline{\rho}(0) = \overline{S}/\int\limits_0^\infty \gamma(s)\Lambda(s)ds, \qquad (34)$$

а $\overline{S}$ задовольняє рівняння

$$1 = e^{-\alpha\overline{S}} \int\limits_0^\infty b(\tau)\Lambda(\tau)d\tau, \qquad (35)$$

яке має єдиний розв'язок $\overline{S} > 0$ при умові, що $\int\limits_0^\infty b(\tau)\Lambda(\tau)d\tau > 1$.

Стійкість стаціонарного розв'язку визначається характером коренів рівняння

$$\Phi(\lambda) = \Psi(\lambda), \qquad (36)$$

де

$$\Psi(\lambda) = 1 + \alpha\overline{\rho}(0)\int\limits_0^\infty \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau, \quad \Phi(\lambda) = e^{-\alpha\overline{S}}\int\limits_0^\infty b(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau.$$

Розглянемо функції $\Psi(\lambda)$, $\Phi(\lambda)$ як функції дійсного аргумента λ. При $\lambda = 0$ із співвідношень (34), (35) отримаємо

$$\Psi(0) = 1 + \alpha\overline{S} > 1 = \Phi(0).$$

$\Psi(\lambda), \Phi(\lambda)$ є монотонно спадними функціями параметра λ, оскільки $\Psi'(\lambda) < 0, \Phi'(\lambda) < < 0$, причому $\lim\limits_{\lambda\to\infty} \Psi(\lambda) = 1,\ \lim\limits_{\lambda\to\infty} \Phi(\lambda) = 0$.

Значить, рівняння (36) не має дійсних коренів $\lambda \geq 0$. З'ясуємо, чи існують комплексні корені $\lambda = \nu + i\omega$ з додатними дійсними частинами.

Для ν та ω із рівняння (36) після прирівнювання дійсних частин одержимо

$$1 + \alpha\overline{\rho}(0) \int\limits_0^\infty \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\nu\tau}\cos\omega\tau d\tau = e^{-\alpha\overline{S}} \int\limits_0^\infty b(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\nu\tau}\cos\omega\tau d\tau. \tag{37}$$

Для правої частини (37) справедлива оцінка

$$e^{-\alpha\overline{S}} \int\limits_0^\infty b(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\nu\tau}\cos\omega\tau d\tau < e^{-\alpha\overline{S}} \int\limits_0^\infty b(\tau)\Lambda(\tau)d\tau = 1,$$

а інтеграл $I = \int\limits_0^\infty \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\nu\tau}\cos\omega\tau d\tau$ у лівій частині може набувати як додатних, так і від'ємних значень в залежності від поведінки функції $\gamma(\tau)$.

Наприклад, для $\gamma(\tau) \equiv 1$ при $\tau \in \mathbb{R}^+$ (це є випадок, коли функціонал $S(t) = N(t)$, де $N(t)$ – загальна чисельність особин в популяції), маємо $I > 0$ для всіх $\omega \geq 0, \nu \geq 0$. Тому рівняння (37) у цьому випадку не має комплексних коренів у правій півплощині й на уявній осі. Таким чином, всі корені рівняння (36) лежать у лівій півплощині і, тим самим, стаціонарний розв'язок $\overline{\rho}(\tau)$ локально асимптотично стійкий.

1. *Von Foerster H.* Some remarks on changing populations // Kinetics of Cellular Proliferation. — New York: Grune and Stratton, 1959. — P. 382 – 407.
2. *Динамическая теория биологических популяций* / Под. ред. Р.А. Полуэктова. — М.: Наука, 1974. — 455 с.
3. *Busenberg S., Iannelli M.* Separable models in age-dependent population dynamics // J. Math. Biol. — 1985. — **22**. — P. 145 – 173.
4. *Маценко В.Г.* Об одном классе уравнений математической физики, возникающих в динамике биологических макросистем // Журн. вычислит. математики и мат. физики. — 1981. — **21**, № 1. — С. 69 – 79.
5. *Gurtin M.E., MacCamy R.C.* Nonlinear age-dependent population dynamics // Arch. Ration. Mech. and Anal. — 1974. — **54**, № 3. — P. 281 – 300.
6. *Farkas M.* On the stability of stationary age-distributions // Appl. Math. Comput. — 2002. — **131**, № 10. — P. 107 – 123.

Одержано 21.04.2003