

# Зміст

Розділ 1. Математичні моделі динаміки вікової структури ізольованих популяцій . . . . .	6
1.1. Лінійна модель динаміки вікової структури . . . . .	6
1.1.1. Побудова математичної моделі динаміки вікової структури . . . . .	6
1.1.2. Динаміка вікового складу в стаціонарному середовищі . . . . .	10
1.1.3. Властивості розв'язків стаціонарної задачі . . . . .	18
1.1.4. Динаміка вікового складу в нестаціонарному середовищі . . . . .	23
1.1.5. Моделі збору врожаю та міграції . . . . .	28
1.1.6. Модельний приклад . . . . .	32
1.2. Модель динаміки вікової структури з міжвіковою конкуренцією . . . . .	34
1.2.1. Формулювання моделі . . . . .	34
1.2.2. Існування і єдиність розв'язків . . . . .	35
1.2.3. Існування стаціонарних розв'язків та їх стійкість . . . . .	41
1.2.4. Збурення стаціонарних розв'язків . . . . .	47
1.2.5. Приклад числового розв'язування . . . . .	50
1.3. Аналіз моделі динаміки вікової структури популяцій з урахуванням внутрішньовидової конкуренції . . . . .	51
1.3.1. Вступ . . . . .	51
1.3.2. Формулювання моделі . . . . .	52
1.3.3. Існування та єдиність розв'язку популяційної задачі . . . . .	53
1.3.4. Існування та єдиність стаціонарних розв'язків популяційної задачі . . . . .	60
1.3.5. Приклад . . . . .	62
1.3.6. Існування стаціонарних розв'язків популяційної задачі . . . . .	62
1.3.7. Стійкість стаціонарних розв'язків . . . . .	65
1.4. Метод функцій Ляпунова в задачах стійкості вікової структури . . . . .	71
1.4.1. Вступ . . . . .	71

1.4.2.	Прямий метод Ляпунова для лінійної моделі . . . . .	72
1.4.3.	Прямий метод Ляпунова в моделях ДВС з міжві- ковою конкуренцією . . . . .	76
1.5.	Нелінійна модель динаміки вікової структури популяцій . . . . .	81
1.5.1.	Постановка задачі . . . . .	81
1.5.2.	Існування та єдиність розв'язку задачі (1.5.3) . . . . .	83
1.5.3.	Існування стаціонарних розв'язків популяційної задачі . . . . .	90
1.5.4.	Стійкість стаціонарних розв'язків . . . . .	92
1.5.5.	Приклад . . . . .	94
1.6.	Аналіз моделей динаміки зважених за віком чисельностей біологічних популяцій . . . . .	96
1.6.1.	Формулювання об'єкта дослідження . . . . .	96
1.6.2.	Дослідження нелінійних систем . . . . .	98
1.7.	Аналіз моделей динаміки вікової структури біологічних популяцій з нелійними процесами народжування . . . . .	103
1.7.1.	Формулювання об'єкта дослідження . . . . .	103
1.7.2.	Існування та єдиність розв'язків задачі (1.7.1) . . . . .	104
1.7.3.	Існування стаціонарних розв'язків популяційної задачі . . . . .	108
1.7.4.	Стійкість стаціонарних вікових розподілів . . . . .	109
1.8.	Моделі відбору в популяціях з віковою структурою . . . . .	110
1.9.	Інші моделі динаміки вікової структури . . . . .	118
1.10.	Різницеві схеми для розв'язування популяційних задач . . . . .	121
	Розділ 2. . . . .	125
2.1.	Існування та єдиність у двовидовій системі з віковою структурою . . . . .	125
2.1.1.	Формулювання об'єкта дослідження . . . . .	126
2.1.2.	Аналіз моделі . . . . .	128
2.2.	Аналіз простіших моделей відбору в екосистемах з віко- вою структурою . . . . .	135
2.2.1.	Вступ . . . . .	135
2.2.2.	Побудова моделей . . . . .	136
2.2.3.	Дослідження моделі з регулюванням процесів ви- живання . . . . .	138

2.2.4.	Аналіз моделі з регулюванням народжуваності . . .	142
2.3.	Аналіз математичної моделі з одночасним регулюванням процесів виживання та народжування . . . . .	144
2.3.1.	Формування об'єкта дослідження. Математична модель . . . . .	144
2.3.2.	Аналіз моделі . . . . .	147

# Розділ 1. Математичні моделі динаміки вікової структури ізольованих популяцій

## 1.1. Лінійна модель динаміки вікової структури

### 1.1.1. Побудова математичної моделі динаміки вікової структури

Основною характеристикою вікового складу будемо вважати вікову щільність її чисельності, яка, як і всі інші параметри популяції, в наших дослідженнях є функцією віку  $\tau$  і часу  $t$ , тобто функцією  $x(\tau, t)$ . В кожній популяції величина віку існування особин реально змінюється в деяких скінченних межах. Але, щоб не виникало задачі визначення цих меж, припустимо, що вік  $\tau$  і час  $t$  змінюються від нуля до нескінченності (так склалось й історично).

Функція  $x(\tau, t)$  є такою, що для двох віків  $\tau_1 \leq \tau_2$  чисельність особин віку від  $\tau_1$  до  $\tau_2$  в момент часу  $t$  визначається виразом

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} x(\tau, t) d\tau.$$

З іншого боку, якщо  $X(\tau, t)$  – кількість особин віку від нуля до  $\tau$ , то вікову частину  $x(\tau, t)$  можна визначити за формулою

$$x(\tau, t) = \frac{\partial}{\partial \tau} X(\tau, t).$$

Основними факторами, які призводять до зміни чисельності популяції є процеси народжування та вимирання. Визначимо тепер основні характеристики цих процесів – щільність народжування та щільність смертності.

Щільністю народжуваності  $B(\tau, t, x)$  будемо називати таку функцію трьох змінних  $\tau, t, x$ , що для будь-яких віків  $\tau_1, \tau_2$ ,  $\tau_1 \leq \tau_2$  і моментів часу  $t_1, t_2$ ,  $t_1 \leq t_2$  величина

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} B(\tau, t, x) d\tau dt$$

дає кількість новонароджених особин від батьків віку  $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$  за час  $t \in [t_1, t_2]$ .

Аналогічно вводимо і густину смертності  $D(\tau, t, x)$ . Це означає, що кількість особин віку  $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$ , які вмирають за час  $t \in [t_1, t_2]$  дорівнює

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} D(\tau, t, x) d\tau dt.$$

Перейдемо до побудови математичної моделі динаміки вікової структури (надалі ДВС), яка представляє собою систему двох рівнянь.

Зафіксуємо деякий момент часу  $t + \Delta t$  і розглянемо віковий діапазон  $[\tau, \tau + \Delta\tau]$ . Тоді загальна чисельність особин з такою ознакою становить

$$\int_{\tau}^{\tau + \Delta\tau} x(\tau, t + \Delta t) d\tau,$$

або з точністю до величин другого порядку малості при малих  $\Delta\tau$  ця кількість дорівнює  $x(\tau, t + \Delta t)\Delta\tau$ . Аналогічно в момент часу  $t$  для цієї частини популяції матимемо кількість  $x(\tau - \Delta t, t)\Delta\tau$ .

При малих  $\Delta\tau, \Delta t$ , виходячи з визначення функції виживання, зазначимо, що за час  $\Delta t$  відбулася зміна цієї кількості особин на величину  $D(\tau, t, x)\Delta\tau\Delta t$ .

Припустимо, що чисельність особин, що попадають у вікову групу від  $\tau$  до  $\tau + \Delta\tau$  в момент часу  $t + \Delta t$  дорівнює чисельності

особин віку  $\tau - \Delta t$  до  $\tau - \Delta t + \Delta \tau$  (на  $\Delta t$  молодші) в момент часу  $t$  мінус тих, які вибули з цієї вікової групи за час  $\Delta t$  (рис. 1.1).

Тому при малих  $\Delta \tau$ ,  $\Delta t$  з точністю до величин другого порядку малості правильним є співвідношення

$$x(\tau, t + \Delta t)\Delta \tau - x(\tau - \Delta t, t)\Delta \tau = -D(\tau, t, x)\Delta \tau \Delta t. \quad (1.1.1)$$

Знак мінус у правій частині указує на зменшення чисельності за рахунок вимирання.

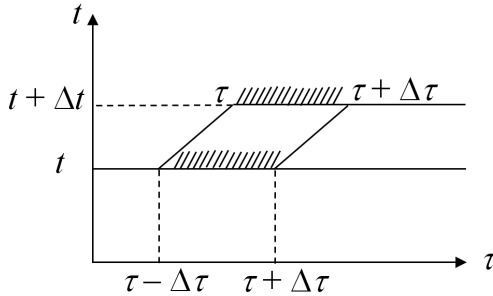


Рис. 1.1. Зміна вікового діапазону особин за час  $\Delta t$ .

Додамо і віднімемо в лівій частині величину  $x(\tau, t)\Delta \tau$  і поділимо одержане співвідношення на  $\Delta \tau \Delta t$ . Отримаємо

$$\frac{x(\tau, t + \Delta t) - x(\tau, t)}{\Delta t} + \frac{x(\tau, t) - x(\tau - \Delta t, t)}{\Delta t} = -D(\tau, t, x). \quad (1.1.2)$$

В рівнянні (1.1.2) перейдемо до границі при  $\Delta t \rightarrow 0$ , в результаті чого воно набуде вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} = -D(\tau, t, x). \quad (1.1.3)$$

Це рівняння будемо називати рівнянням виживання. Воно досить добре описує динаміку замкненої популяції, коли на її поведінку не впливають взаємодії особин інших популяцій. Моделі з взаємодіями розглядатимуться в розділі 2.

Побудуємо ще рівняння народжуваності. В момент часу  $t$  чисельність новонароджених ( $\tau = 0$ ) з одного боку дорівнює  $x(0, t)$ , а з іншого –

$$\int_0^{\infty} B(\tau, t, x) d\tau,$$

тому приходимо до рівняння

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} B(\tau, t, x) d\tau. \quad (1.1.4)$$

Це і є рівняння народжуваності.

Рівняння (1.1.3), (1.1.4) в літературі називають рівняннями Мак-Кендріка фон Фоерстера [?].

На початку будемо вважати величини щільності народжування і вимирання пропорційними щільності чисельності популяції  $x(\tau, t)$ , тобто

$$B(\tau, t, x) = b(\tau, t)x(\tau, t),$$

$$D(\tau, t, x) = d(\tau, t)x(\tau, t),$$

де  $b(\tau, t)$ ,  $d(\tau, t)$  – відповідно коефіцієнти народжуваності і смертності в популяції.

При таких припущеннях остаточно запишемо систему рівнянь (1.1.3), (1.1.4) у вигляді

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d(\tau, t)x, \quad \tau, t > 0 \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t) d\tau, \quad t > 0 \end{aligned} \quad (1.1.5)$$

при початкових умовах

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0, \quad (1.1.6)$$

де  $\varphi(\tau)$  – початковий віковий розподіл чисельності популяції,  $\varphi(\tau) \in C[0, \infty]$ .

Перше рівняння (рівняння виживання) досить добре описує динаміку вікової структури у випадку відсутності взаємодій між особинами різних віків. Моделі з взаємодіями розглядатимуться нижче.

Друге рівняння в (1.1.5) (рівняння народжуваності) можна розглядати як граничну умову для першого рівняння в частинних похідних.

Будемо вважати, що функція початкового розподілу узгоджена з рівнянням народжування, тобто

$$x(0, 0) = \varphi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau, 0)\varphi(\tau)d\tau. \quad (1.1.7)$$

Інакше функція  $x(\tau, t)$  була б розривною вздовж характеристики  $t = \tau$ .

Отже, ми прийшли до нелокальної задачі, яка є модельною для широкого класу різних популяційних задач.

Задача полягає в тому, щоб знайти регулярний всюду в області  $\Omega = \{(\tau, t) : 0 < t < T, T > 0, 0 < \tau < \infty\}$ , за виключенням, можливо, характеристики  $t = \tau$ , розв'язок  $x(\tau, t)$  рівняння (1.1.5)<sub>1</sub>, який неперервний в  $\bar{\Omega}$  і задовольняє умови (1.1.5)<sub>2</sub> і (1.1.6). Цю задачу будемо розглядати при умовах  $d(\tau, t) \in C(\bar{\Omega})$ ,  $b(\tau, t) \in C(\bar{\Omega})$ ,  $\varphi(\tau) \in C[0, \infty)$  і називатимемо популяційною задачею.

### 1.1.2. Динаміка вікового складу в стаціонарному середовищі

Гіпотеза стаціонарності середовища означає, що коефіцієнти народжуваності і смертності  $b(\tau, t)$ ,  $d(\tau, t)$  не залежать від часу, тобто

$$b(\tau, t) = b(\tau), \quad d(\tau, t) = d(\tau).$$



Тоді стаціонарна модель, яку необхідно дослідити, набуває вигляду

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} &= -d(\tau)x(\tau, t), \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t)d\tau, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau). \end{aligned} \tag{1.1.8}$$

Для системи (1.1.8) легко можна знайти простіші розв'язки, які не змінюються з часом, тобто є стаціонарними. Позначимо стаціонарні розв'язки через  $\bar{x}(\tau)$ , тоді для визначення  $\bar{x}(\tau)$  маємо систему

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{x}}{d\tau} &= -d(\tau)\bar{x}(\tau), \\ \bar{x}(0) &= \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{x}(\tau)d\tau. \end{aligned}$$

З першого рівняння цієї системи знаходимо

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}(0)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi},$$

а друге рівняння дає умову існування стаціонарних розподілів вікового складу у вигляді

$$1 = \int_0^{\infty} b(\tau)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} d\tau.$$

При цій умові існує безліч стаціонарних розв'язків  $\bar{x}(\tau)$ , але який з них буде реалізовано визначається умовою

$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\varphi(\tau)d\tau.$$

Для повного розв'язання системи (1.1.8) застосуємо метод відокремлення змінних. Розв'язок  $x(\tau, t)$  задачі (1.1.8) шукатимемо у вигляді

$$x(\tau, t) = X(\tau) \cdot T(t). \quad (1.1.9)$$

Підставляючи (1.1.9) в перше рівняння системи (1.1.8), маємо

$$\frac{dX}{d\tau} \cdot T + X \cdot \frac{dT}{dt} = -d(\tau)X \cdot T. \quad (1.1.10)$$

Поділивши (1.1.10) на добуток  $XT$  і, відокремивши змінні, одержуємо

$$\frac{1}{X} \cdot \frac{dX}{d\tau} + d(\tau) = -\frac{1}{T} \cdot \frac{dT}{dt} = -\lambda.$$

Звідси знаходимо, що

$$T(t) = T(0)e^{\lambda t}, \quad X(\tau) = X(0)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} e^{-\lambda\tau},$$

або

$$x(\tau, t) = T(0)X(0)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} e^{\lambda(t-\tau)},$$

тобто загальний розв'язок рівняння виживання можна записати у вигляді

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi}, \quad (1.1.11)$$

де  $\Omega$  – невідома функція, що має біологічний зміст. Дійсно, з (1.1.11) знаходимо

$$x(0, t) = \Omega(t),$$

тобто  $\Omega(t)$  – це щільність новонароджених особин в момент часу  $t$ .

Підставивши тепер (1.1.11) в рівняння народжуваності системи (1.1.8) і в початкову умову, одержимо співвідношення

$$\Omega(t) = \int_0^{\infty} b(\tau)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} \Omega(t - \tau)d\tau,$$

$$\Omega(-\tau) = \varphi(\tau) e^{\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}.$$

Введемо позначення

$$K(\tau) = b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}, \quad \bar{\varphi}(\tau) = \varphi(\tau) e^{\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}, \quad (1.1.12)$$

тоді ці співвідношення перепишемо у виді

$$\Omega(t) = \int_0^{\infty} K(\tau) \Omega(t - \tau) d\tau, \quad \Omega(-\tau) = \bar{\varphi}(\tau) \quad (1.1.13)$$

Функція  $K(\tau)$  відіграє у всіх подальших дослідженнях важливу роль. Як буде показано нижче, вона характеризує репродуктивні властивості популяції в цілому, поєднуючи в собі як характеристики народжування, так і характеристики виживання. Багато важливих рис динаміки вікової структури популяції будуть визначатися не розподілами  $b(\tau)$  і  $d(\tau)$  окремо, а системною функцією  $K(\tau)$ .

Представимо інтеграл у (1.1.13) у вигляді  $\int_0^{\infty} = \int_0^t + \int_t^{\infty}$ . Оскільки при  $t < \tau < \infty$ ,  $t - \tau < 0$ , то з урахуванням (1.1.13) маємо

$$\int_t^{\infty} K(\tau) \Omega(t - \tau) d\tau = \int_t^{\infty} K(\tau) \bar{\varphi}(\tau - t) d\tau = \int_0^{\infty} K(\tau + t) \bar{\varphi}(\tau) d\tau \equiv \Psi(t). \quad (1.1.14)$$

Тоді з (1.1.13), враховуючи (1.1.14), одержуємо інтегральне рівняння виду

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau) \Omega(t - \tau) d\tau + G(t), \quad (1.1.15)$$

яке є рівнянням відновлення і при умові, що функції  $b(\tau)$ ,  $d(\tau) \in C[0, \infty)$  і  $b(\tau)$ ,  $d(\tau) \geq 0$  при  $\tau \in [0, \infty)$  має неперервний невід'ємний розв'язок  $\Omega(t) \in C[0, T]$ ,  $T > 0$ .

Застосуємо до рівняння (1.1.15) перетворення Лапласа. Позначимо зображення за Лапласом функцій  $\Omega(t)$ ,  $K(t)$ ,  $\Psi(t)$  через  $\Omega^*$ ,  $K^*$ ,  $\Psi^*$ . Тоді згідно з теоремою про згортку

$$\Omega^* = K^* \Omega^* + G^*.$$

Звідси зображення за Лапласом  $\Omega^*$  має вигляд має

$$\Omega^* = \frac{G^*}{1 - K^*}.$$

Оскільки  $\Omega^*$  – мероморфна функція, то її оригінал за теоремою про розклад [?] визначається за формулою

$$\Omega(t) = \sum_{j=1}^{\infty} c_j e^{\lambda_j t}, \quad (1.1.16)$$

де  $\lambda_j$  – полюси функції комплексного змінного  $\Omega^*(\lambda)$ , а  $c_j$  – лишки функції  $\Omega^*(\lambda)$  у відповідних полюсах [ ]

$$c_i = \underset{\lambda_j}{\text{res}} \Omega^*(\lambda).$$

Тоді загальний розв'язок системи (1.1.8), як слідує з (1.1.11), з урахуванням (1.1.16) має вигляд

$$x(\tau, t) = e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} \sum_{j=1}^{\infty} c_j e^{\lambda_j(t-\tau)}, \quad (1.1.17)$$

де  $\lambda_j$  – корені рівняння

$$1 - K^*(\lambda) = 0,$$

тобто рівняння

$$1 - \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\lambda\tau} d\tau = 0. \quad (1.1.18)$$

За біологічним змістом функція  $K(\tau)$  – невід’ємна і дорівнює нулю поза межами скінченного інтервала, так що інтеграл в (1.1.18) існує. Функція  $F(\lambda) = 1 - K^*(\lambda)$  має нескінченну кількість коренів, як ціла функція зверху степеневого порядку зростання.

Покладемо в (1.1.18)  $\lambda_j = \alpha_j + i\beta_j$ , тоді для дійсної і уявної частини (1.1.18) одержимо рівняння

$$\begin{aligned} \int_0^{\infty} K(\tau)e^{-\alpha_j\tau} \cos \beta_j\tau d\tau &= 1, \\ \int_0^{\infty} K(\tau)e^{-\alpha_j\tau} \sin \beta_j\tau d\tau &= 0. \end{aligned} \tag{1.1.19}$$

При зміні  $\beta_j$  на  $-\beta_j$  рівняння (1.1.19) не змінюються. Це означає, що кожному кореню  $\lambda_j$  рівняння (1.1.18) відповідає спряжений йому корінь  $\bar{\lambda}_j$ . Отже, вираз (1.1.17) є дійсним.

Оскільки  $F'(\lambda) = \int_0^{\infty} \tau K(\tau)e^{-\lambda\tau} d\tau > 0$ , то функція  $F(\lambda)$  є монотонно зростаючою як функція дійсної змінної  $\lambda$  і змінюється від  $-\infty$  до 1 і серед коренів  $\lambda_j$  рівняння (1.1.18) є єдиний дійсний корінь  $\lambda_{\max}$ . Покажемо, що дійсні частини всіх решти коренів  $\lambda_j$  є меншими за  $\lambda_{\max}$ .

В першому рівнянні (1.1.19) проведемо оцінку

$$\int_0^{\infty} K(\tau)e^{-\alpha_j\tau} \cos \beta_j\tau d\tau < \int_0^{\infty} K(\tau)e^{-\alpha_j\tau} d\tau. \tag{1.1.20}$$

Віднімаючи перше рівняння (1.1.19) і нерівність (1.1.20), одержуємо

$$1 - \int_0^{\infty} K(\tau)e^{-\alpha_j\tau} d\tau < 0.$$

Оскільки

$$1 - \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\lambda_{\max} \tau} d\tau = 0,$$

то завдяки монотонності функції  $F(\lambda)$  на дійсній осі маємо

$$\alpha_j < \lambda_{\max}, \quad j = 2, 3, \dots \quad (1.1.21)$$

Згідно з умовою (1.1.21) в розв'язку (1.1.17) при великих значеннях  $t$  можна нехтувати всіма членами суми, крім головного члена  $ce^{\lambda_{\max}(t-\tau)}$ . Отже, асимптотична поведінка розв'язку  $x(\tau, t)$  при  $t \rightarrow \infty$  має вигляд

$$x(\tau, t) \approx ce^{\lambda_{\max} t} e^{-\lambda_{\max} \tau} e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}. \quad (1.1.22)$$

Щоб остання формула мала біологічний зміст потрібно показати, що коефіцієнт  $c$  в доданку з  $e^{\lambda_{\max} t}$  в розкладі (1.1.17) додатний.

Дійсно, коефіцієнт  $c = \underset{\lambda_{\max}}{\text{res}} \Omega^*(\lambda)$ .

Оскільки це простий полюс, то

$$c = \underset{\lambda_{\max}}{\text{res}} \Omega^*(\lambda) = \frac{G^*(\lambda_{\max})}{-\left. \frac{dK^*}{d\lambda} \right|_{\lambda=\lambda_{\max}}}.$$

Через те, що  $G^*(\lambda_{\max}) = \int_0^{\infty} e^{-\lambda_{\max} t} G(t) dt > 0$ , а

$$\left. \frac{dK^*}{d\lambda} \right|_{\lambda=\lambda_{\max}} = - \int_0^{\infty} \tau K(\tau) e^{-\lambda_{\max} \tau} d\tau < 0,$$

маємо, що  $c > 0$ .

Знак  $\lambda_{\max}$ , як видно з (1.1.22) визначає динаміку популяції. Значення  $\lambda_{\max} = 0$ , що рівнозначно умові  $\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau = 1$ , відповідає асимптотично зрівноваженій чисельності

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(\tau, t) = ce^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi},$$

тобто віковий розподіл прямує до деякого стаціонарного розподілу.

Якщо  $F(0) = 1 - \int_0^{\infty} K(\tau)d\tau < 0$ , тобто  $\int_0^{\infty} K(\tau)d\tau > 1$  і  $\lambda_{\max} > 0$ , то популяція зростає при  $t \rightarrow \infty$ , а якщо  $\int_0^{\infty} K(\tau)d\tau < 1$  ( $\lambda_{\max} < 0$ ), то – вимирає.

Рис. 1.2.

Отже, величина  $\lambda_{\max}$  а значить і значення виразу  $H = \int_0^{\infty} K(\tau)d\tau$  є важливою характеристикою популяції. Характер коренів  $\lambda_{\max}$  в залежності від значення  $H$  показаний на рис. 1.2.  $\lambda_{\max}$  – це показник експоненти процесу розмноження–вимирання. Величину  $H$ , яка вбирає в себе параметри народжуваності і вимирання називають біологічним потенціалом.

Значення  $H = 1$  є критичним, оскільки при  $H < 1$  популяція стає приреченою на вимирання не залежно від початкового розподілу  $\varphi(\tau)$ .

І в сучасних умовах, коли антропогенному навантаженню піддаються цілі екосистеми, коли забруднення оточуючого середовища є важливим лімітуючим фактором дослідження критичних точок набуває особливої актуальності. Наближення до критичних точок викликає зростання навантаження на біологічні системи і перебудову її якісної поведінки.

Дослідження критичних точок біологічних систем – необхідний крок в пізнанні законів екологічної рівноваги.

Труднощі експериментального вивчення критичних точок біологічних систем обумовлюють необхідність застосування засобів математичного та імітаційного моделювання для розв’язування таких задач.

### 1.1.3. Властивості розв'язків стаціонарної задачі

Покажемо, що нерівномірною віковою структурою можуть бути викликані коливання чисельності популяції.

Подано загальний розв'язок (1.1.17) системи (1.1.8) у вигляді

$$x(\tau, t) = e^{-\int_0^\tau d(\xi)d\xi} \left[ ce^{\lambda_{\max}(t-\tau)} + \sum_{j=2}^{\infty} c_j e^{\alpha_j(t-\tau)} \cos \beta_j(t-\tau) \right], \quad (1.1.23)$$

де  $\alpha_j, \beta_j, j = 2, \dots$  корені системи (1.1.19).

Коефіцієнти  $c_j$  визначаються з початкової умови. Дійсно, з (1.1.8) маємо

$$x(\tau, 0) = e^{-\int_0^\tau d(\xi)d\xi} \left[ ce^{-\lambda_{\max}\tau} + \sum_{j=2}^{\infty} c_j e^{-\alpha_j\tau} \cos \beta_j\tau \right] = \varphi(\tau). \quad (1.1.24)$$

Це означає, що коефіцієнти  $c, c_2, \dots$  є коефіцієнтами розкладу функції  $\varphi(\tau)e^{\int_0^\tau d(\xi)d\xi}$  в ряд по експонентам з показниками  $\lambda_{\max}, \lambda_2, \lambda_3, \dots$ . Якщо початковий розподіл співпадає з асимптотичним, тобто

$$\varphi(\tau) = ce^{-\lambda_{\max}\tau - \int_0^\tau d(\xi)d\xi}, \quad (1.1.25)$$

то в розкладі (1.1.24) всі коефіцієнти  $c_2, c_3, \dots$  перетворюються в нуль, а отже маємо чисто експоненціальну зміну всього вікового складу з показником  $\lambda_{\max}$ .

Оскільки в цьому випадку загальна чисельність популяції

$$\begin{aligned} N(t) &= \int_0^\infty x(\tau, t) d\tau = \int_0^\infty ce^{-\int_0^\tau d(\xi)d\xi} e^{\lambda_{\max}(t-\tau)} d\tau = \int_0^\infty \varphi(\tau) d\tau e^{\lambda_{\max}t} = \\ &= N(0)e^{\lambda_{\max}t}, \quad \text{де } N(0) = \int_0^\infty \varphi(\tau) d\tau, \end{aligned}$$



то маємо експоненціальну зміну і загальної чисельності популяції, яка спостерігалася в моделі Мальтуса.

Отже, при віковому розподілі, що відповідає стану рівноваги, загальна чисельність популяції описується тією ж залежністю, що й без урахування вікової структури.

Якщо початковий розподіл  $\varphi(\tau)$  відмінний від стану рівноваги, то для загальної чисельності популяції, як слідує з (1.1.23), правильним є співвідношення

$$N(t) = \bar{c}e^{\lambda_{\max}t} + \sum_{i=2}^{\infty} \bar{c}_j e^{\alpha_i t},$$

де

$$\bar{c} = c \int_0^{\infty} e^{-\lambda_{\max}\tau} e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} d\tau,$$

$$\bar{c}_j = c_j \int_0^{\infty} e^{-\alpha_j\tau} e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} \cos \beta_j(t - \tau) d\tau.$$

Набір чисел  $\beta_j$ , що є коренями системи (1.1.19), це – спектр всеможливих частот коливань вікового складу і загальної чисельності популяції. Періоди цих коливань очевидно визначаються за формулою

$$T_j = \frac{2\pi}{\beta_j}, \quad j = 2, 3, \dots$$

Великі частоти (малі періоди) не мають біологічного змісту. Найбільш важливими є коливання з великими періодами. Наведемо оцінку максимально можливого періоду коливань. Для цього припустимо, що носій функції  $K(\tau)$  це відрізок  $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$ ,  $\tau_1 < \tau_2$ . Тут  $\tau_1$  – вік статевої зрілості, а  $\tau_2$  – верхня межа репродуктивного віку.

Тоді з другого рівняння системи (1.1.19) маємо

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} K(\tau) e^{-\alpha_j \tau} \sin \beta_j \tau d\tau = 0.$$

Оскільки  $K(\tau) \geq 0$  на проміжку  $[\tau_1, \tau_2]$ , то, для рівності інтеграла нулю,  $\sin \beta_j \tau$  повинен хоча б один раз змінити знак на цьому проміжку. З цієї вимоги одержуємо оцінку максимального періоду коливань

$$T_{\max} \leq 2\tau_2.$$

Якщо відомий явний вигляд функції  $K(\tau)$ , то цю оцінку можна уточнювати.

Дослідження, проведені в цьому пункті, дозволяють стверджувати, що в багатьох випадках коливання чисельності популяції можуть бути обґрунтовані віковою структурою популяції, що відрізняється від (1.1.25). В той же час коливання чисельності популяції може бути викликано іншими механізмами. В дійсності природа коливань чисельності популяції значно складніша, ніж це впливає з побудованої моделі динаміки вікової структури.

Існує обширна біологічна література, яка присвячена коливним процесам в динаміці чисельності популяції. Розроблено ряд математичних моделей, що виявляють суть міжвидових і внутрішньовидових механізмів, які приводять до коливань чисельності популяції з часом. Серед них моделі коливання чисельності через періодичну зміну параметрів середовища проживання, моделі коливань чисельності внаслідок міжвидових взаємодій (наприклад, модель "хижак–жертва") та ін.

Можна стверджувати, що реальні коливання викликаються сукупною дією різних факторів. Тому особливий інтерес набуває вивчення моделей, що враховують декілька відомих причин виникнення коливань, наприклад, моделі взаємодії популяцій хи-

жака та жертви з урахуванням їх вікової структури. Такі питання розглядатимуться в розділі 2.

Вище було показано, що динаміка вікового складу популяції визначається характером коренів рівняння (1.1.18), а саме знаком  $\lambda_{\max}$ .

Якщо припустити, що величини коефіцієнтів народжуваності  $b(\tau)$  і виживання  $d(\tau)$  є постійними (тобто  $b(\tau) = b = \text{const}$ ,  $d(\tau) = d = \text{const}$ ), то рівняння (1.1.18) набуває вигляду

$$\int_0^{\infty} b e^{-d\tau} e^{-\lambda\tau} d\tau = 1,$$

або

$$\frac{b}{d + \lambda} = 1.$$

Звідки  $\lambda = b - d$ .

При постійних  $b(\tau)$  і  $d(\tau)$  систему (1.1.8) можна переписати у виді

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d \cdot x, \\ x(0, t) &= b \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau). \end{aligned} \tag{1.1.26}$$

Якщо проінтегрувати перше рівняння по  $\tau$  в межах від 0 до  $\infty$ , припустивши, що  $x(\infty, t) = 0$ , то одержимо

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

Ввівши в розгляд величину

$$N(t) = \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau,$$

останнє рівняння, враховуючи друге та третє рівняння системи (1.1.26), запишемо як

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N$$

з початковою умовою

$$N(0) = \int_0^{\infty} \varphi(\tau) d\tau.$$

Звідси  $\lambda = b - d = \frac{dN}{Ndt}$ ,  $N(t) = N(0)e^{\lambda t}$ .

Величину  $\lambda$  можна трактувати як показник експоненціальної зміни чисельності популяції,  $\lambda$  характеризує відносну швидкість приросту чисельності популяції при стаціонарній віковій структурі.

Більш складним є випадок, коли народжуваність зосереджена на скінченному інтервалі  $[\tau_1, \tau_2]$  (репродуктивний вік), тобто величина коефіцієнта народжуваності задається функцією

$$b(\tau) = \begin{cases} 0, & 0 \leq \tau < \tau_1, \\ b, & \tau_1 \leq \tau \leq \tau_2, \\ 0, & \tau_2 < \tau < \infty. \end{cases}$$

Будемо вважати коефіцієнт смертності постійним, тобто  $d(\tau) = d = \text{const}$ , тоді рівняння (1.1.18) має вигляд

$$b \int_{\tau_1}^{\tau_2} e^{-(d+\lambda)\tau} d\tau = 1.$$

Тут  $\lambda_{\max} = \lambda_{\max}(\tau_1, \tau_2)$ . Визначимо вплив значень  $\tau_1, \tau_2$  на змінну  $\lambda_{\max}$ . Якщо продиференціювати останнє рівняння по  $\tau_1$ , то одержимо

$$-e^{-(d+\lambda_{\max})\tau_1} - \int_{\tau_1}^{\tau_2} e^{-(d+\lambda_{\max})\tau} \cdot \tau d\tau \frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}.$$

$$\text{Звідси } \frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1} = \frac{-e^{-(d+\lambda_{\max})\tau_1}}{\int_{\tau_1}^{\tau_2} \tau e^{-(d+\lambda_{\max})\tau} d\tau}, \text{ аналогічно } \frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2} = \frac{e^{-(d+\lambda_{\max})\tau_2}}{\int_{\tau_1}^{\tau_2} \tau e^{-(d+\lambda_{\max})\tau} d\tau}.$$

Оцінюючи знаки одержаних виразів, бачимо, що при зменшенні  $\tau_1$  і збільшенні  $\tau_2$  величина  $\lambda_{\max}$  збільшується, тобто при розширенні репродуктивного проміжку  $\lambda_{\max}$  збільшується, а при його звуженні  $\lambda_{\max}$  зменшується. Причому зміна віку  $\tau_1$ , тобто початку репродуктивного віку має більший вплив на величину  $\lambda_{\max}$ , ніж зміна віку  $\tau_2$  (закінчення репродуктивного віку), оскільки

$$\left| \frac{\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}}{\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2}} \right| = e^{(d+\lambda_{\max})(\tau_2-\tau_1)} > 1,$$

а саме відношення похідних  $\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}$  і  $\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2}$  експоненціально зростає при зростанні довжини репродуктивного проміжку. Очевидно, що це має місце при  $d + \lambda_{\max} > 0$ .

#### 1.1.4. Динаміка вікового складу в нестационарному середовищі

Якщо популяція перебуває в нестационарному середовищі, то характеристики народжуваності й смертності залежатимуть не тільки від віку, але й від часу. Рівняння динаміки, як впливає з (1.1.5), (1.1.6), мають вигляд

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d(\tau, t)x, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau). \end{aligned} \tag{1.1.27}$$

Знайдемо розв'язки цієї системи і розглянемо деякі їх особливості.

Загальний розв'язок рівняння виживання системи (1.1.27) має вигляд

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau) e^{-\int_0^\tau d(\xi, t - \tau + \xi) d\xi}. \quad (1.1.28)$$

Аналогічно, як це було зроблено в п. 1.1.2., введемо позначення

$$K(\tau, t) = b(\tau, t) e^{-\int_0^\tau d(\xi, t - \tau + \xi) d\xi}, \quad \bar{\varphi}(\tau) = \varphi(\tau) e^{\int_0^\tau d(\xi, -\tau + \xi) d\xi}. \quad (1.1.29)$$

Підставимо тепер загальний розв'язок рівняння виживання (1.1.28) в рівняння народжуваності і початкову умову системи (1.1.27). В позначеннях (1.1.29) одержимо

$$\begin{aligned} \Omega(t) &= \int_0^\infty K(\tau, t) \Omega(t - \tau) d\tau, \\ \Omega(-\tau) &= \bar{\varphi}(\tau). \end{aligned} \quad (1.1.30)$$

Якщо інтеграл в (1.1.30) подати у вигляді суми інтегралів ( $\int_0^\infty = \int_0^t + \int_t^\infty$ ), то одержимо рівняння

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau, t) \Omega(t - \tau) d\tau + \chi(t), \quad (1.1.31)$$

де

$$\chi(t) = \int_t^\infty K(\tau, t) \bar{\varphi}(\tau - t) d\tau = \int_0^\infty K(\tau + t, t) \bar{\varphi}(\tau) d\tau, \quad (1.1.32)$$

а  $\bar{\varphi}(\tau)$  визначене в (1.1.12). Отже, задача інтегрування системи рівнянь (1.1.27) звелась до інтегрування нестационарного інтегрального рівняння відновлення (1.1.31). Для побудови розв'язків рівняння (1.1.31) можна використати метод послідовних наближень. Покладаючи

$$\Omega_0(t) = \chi(t),$$

$$\Omega_{k+1}(t) = \int_0^t K(\tau, t) \Omega_k(t - \tau) d\tau, \quad k = 0, 1, \dots,$$

розв'язок рівняння (1.1.31) можна записати у вигляді

$$\Omega(t) = \sum_{k=0}^{\infty} \Omega_k(t). \quad (1.1.33)$$

Безпосередньою підстановкою переконуємося, що ряд (1.1.33) задовольняє рівняння (1.1.31).

Доведемо тепер збіжність ряду (1.1.33). Для цього наведемо наступні оцінки. Враховуючи вирази (1.1.29) і (1.1.32), маємо

$$\begin{aligned} \chi(t) &= \int_t^{\infty} b(\tau, t) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi, t - \tau + \xi) d\xi} \varphi(\tau - t) e^{\int_0^{\tau} d(\xi, t - \tau + \xi) d\xi} d\tau = \\ &= \int_t^{\infty} b(\tau, t) \varphi(\tau - t) d\tau \leq \bar{b} \int_t^{\infty} \varphi(\tau - t) d\tau = \bar{b} \int_0^{\infty} \varphi(\xi) d\xi = \bar{b} N_0, \end{aligned}$$

де  $N_0$  – загальна чисельність популяції в момент часу  $t = 0$ , а

$$\bar{b} = \sup_{\tau, t \in [0, \infty)} b(\tau, t).$$

За означенням функції  $\Omega_k(t)$  на скінченному інтервалі часу  $t \in [0, T]$  одержимо наступні оцінки

$$\begin{aligned} \Omega_0(t) &\leq \bar{b} N_0, \\ \Omega_1(t) &\leq \bar{b}^2 N_0 T, \\ \Omega_2(t) &\leq \frac{1}{2} \bar{b}^3 N_0 T^2, \\ &\dots \dots \dots \\ \Omega_k(t) &\leq \frac{1}{k!} \bar{b}^{k+1} T^k, \\ &\dots \dots \dots \end{aligned}$$

Тому

$$\begin{aligned}\Omega(t) &= \sum_{k=0}^{\infty} \Omega_k(t) \leq \bar{b}N_0 \left( 1 + bT + \dots + \frac{(bT)^k}{k!} + \dots \right) = \\ &= \bar{N}_0 \bar{b} e^{\bar{b}T}.\end{aligned}\tag{1.1.34}$$

А це означає, що ряд (1.1.33) рівномірно збігається при  $t \in [0, T]$ ,  $T > 0$ .

Крім того, оцінка (1.1.34) показує, що чисельність новонароджених зростає не швидше експоненти з показником  $\bar{b}$ . Цей факт має просту біологічну інтерпретацію. Чисельність популяції зростає завжди повільніше, ніж би вона зростала, якщо була би відсутня смертність, а народжуваність була би максимальною.

Для загальної чисельності популяції справедлива така ж сама оцінка, як і для новонароджених, оскільки

$$\begin{aligned}N(t) &= \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau = \int_0^{\infty} \Omega(t - \tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi, t - \tau + \xi) d\xi} d\tau \leq \\ &\leq \int_0^{\infty} \Omega(t - \tau) d\tau = N_0 \bar{b} e^{\bar{b}t} \int_0^{\infty} e^{-\bar{b}\tau} d\tau = N_0 e^{\bar{b}t}.\end{aligned}$$

Наведений метод послідовних наближень дозволяє одержати важливі оцінки розв'язку нестационарної системи (1.1.27), якщо відомі оцінки коефіцієнтів народжуваності і смертності. Нехай для коефіцієнтів  $b(\tau, t)$  і  $d(\tau, t)$  мають місце оцінки

$$\begin{aligned}b_1(\tau) &\leq b(\tau, t) \leq b_2(\tau), \\ d_2(\tau) &\leq d(\tau, t) \leq d_1(\tau).\end{aligned}\tag{1.1.35}$$

Тоді для функції  $K(\tau, t)$  з (1.1.29) правильною є нерівність

$$K_1(\tau) \leq K(\tau, t) \leq K_2(\tau),$$



де

$$K_i(\tau) = b_i(\tau)e^{-\int_0^\tau d_i(\xi)d\xi}, \quad i = 1, 2.$$

Якщо тепер ввести в розгляд два допоміжних набори функцій за формулами

$$\Omega_0^{(i)}(t) = \int_t^\infty K_i(\tau)\bar{\varphi}_i(\tau - t)d\tau,$$

$$\Omega_{k+1}^{(i)}(t) = \int_0^t K_i(\tau)\Omega_k^{(i)}(t - \tau)d\tau, \quad i = 1, 2, \quad k = 1, 2, \dots,$$

де  $\bar{\varphi}_i(\tau) = \varphi(\tau)e^{\int_0^\tau d_i(\xi)d\xi}$ ,  $i = 1, 2, \dots$ , то очевидно, що

$$\Omega_k^{(1)}(t) \leq \Omega_k(t) \leq \Omega_k^{(2)}(t), \quad k = 0, 1, 2, \dots$$

Тому для розв'язку  $\Omega(t)$  нестационарного рівняння відновлення правильною є оцінка

$$\Omega^{(1)}(t) \leq \Omega(t) \leq \Omega^{(2)}(t),$$

де  $\Omega^{(1)}(t)$ ,  $\Omega^{(2)}(t)$  – розв'язки стаціонарних рівнянь відновлення з ядрами  $K_1(\tau)$ ,  $K_2(\tau)$  вигляду

$$\Omega^{(i)}(t) = \int_0^t K_i(\tau)\Omega^{(i)}(t - \tau) + G_i(t), \quad i = 1, 2,$$

де  $G_i(t) = \int_0^\infty K_i(\tau + t)\bar{\varphi}_i(\tau)d\tau$ . Далі, враховуючи формулу (1.1.28), маємо оцінку

$$x_1(\tau, t) \leq x(\tau, t) \leq x_2(\tau, t), \quad (1.1.36)$$

де  $x_1(\tau, t)$ ,  $x_2(\tau, t)$  – розв'язки відповідних стаціонарних систем рівнянь типу (1.1.8), тобто

$$x_i(\tau, t) = \Omega^{(i)}(t - \tau)e^{-\int_0^\tau d_i(\xi)d\xi}, \quad i = 1, 2.$$

Далі оцінки (1.1.36) можна використовувати для прогнозу інтервала значень розв'язку нестационарної задачі  $x(\tau, t)$  у випадку, коли відомі оцінки параметрів  $b(\tau, t)$  і  $d(\tau, t)$  типу (1.1.35).

Зокрема, асимптотично при великих  $t$  отримаємо

$$c_1 e^{\lambda_{\max}^{(1)}(t-\tau)} e^{-\int_0^\tau d_1(\xi) d\xi} \leq x(\tau, t) \leq c_2 e^{\lambda_{\max}^{(2)}(t-\tau)} e^{-\int_0^\tau d_2(\xi) d\xi},$$

де  $\lambda_{\max}^{(1)}$ ,  $\lambda_{\max}^{(2)}$  – відповідно дійсні корені рівнянь

$$\int_0^\infty K_1(\tau) e^{-\lambda\tau} d\tau = 1, \quad \int_0^\infty K_2(\tau) e^{-\lambda\tau} d\tau = 1.$$

### 1.1.5. Моделі збору врожаю та міграції

В своїй діяльності людина використовує різні природні ресурси. Мета такої діяльності полягає в тому, щоб зібрати врожай корисної біомаси не порушивши стійкості екосистеми. Врожай – це та кількість біомаси, яка забирається з даної популяції. Експлуатацію популяції можна проводити двома стратегіями.

Стратегія 1 враховує стан системи, тобто збір урожаю пропорційний чисельності  $x(\tau, t)$ , при цьому модель збору урожаю є системою з оберненим зв'язком. Такі моделі називаються м'якими.

Стратегія 2 передбачає директивну квоту, тобто маємо жорстке планування. При цьому, при більших квотах відбору особин в популяції, вона може бути знищена за скінченний час, якою б багаточисельною популяція не була в початковий момент часу.

Розглянемо одну з найпростіших моделей збору урожаю чи міграції особин з віковою структурою. Моделі, що враховують збір урожаю одержуються з моделі (1.1.27) шляхом додавання в рівняння виживання додаткових членів.

Згідно з стратегією 1, коли з популяції відбираються особини пропорційно її щільності, маємо рівняння виживання у вигляді

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -d(\tau, t)x - p(\tau, t)x, \quad (1.1.37)$$

де  $p(\tau, t)$  – коефіцієнт збору урожаю.

Рівняння (1.1.37) має вигляд

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

де  $\hat{d}(\tau, t) = d(\tau, t) + p(\tau, t)$ , яке з точністю до позначень співпадає з системою (1.1.27). Дослідження такої моделі проведено вище.

Більш цікавим є випадок збору урожаю в популяції з жорсткою інтенсивністю  $m(\tau, t)$ , що не залежить від щільності чисельності популяції.

В цьому випадку модель збору урожаю набуває вигляду

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d(\tau, t)x(\tau, t) + m(\tau, t), \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau). \end{aligned} \quad (1.1.38)$$

Тут  $m(\tau, t)$  виступає як управління при експлуатації популяції.

Рівняння (1.1.38) описують ще і процеси міграції. Значення  $m(\tau, t) > 0$  відповідає притоку особин віку  $\tau$  в момент часу  $t$  і відтоку особин, якщо  $m(\tau, t) < 0$ .

Наведемо розв'язування системи рівнянь (1.1.38). Перш за все знайдемо частинний розв'язок  $\tilde{x}$  рівняння виживання, що відповідає неоднорідному члену  $m(\tau, t)$ . Будемо шукати цей розв'язок у вигляді

$$\tilde{x} = \tilde{m}(\tau, t)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi, t-\tau+\xi)d\xi}. \quad (1.1.39)$$

Підставляючи (1.1.39) в рівняння виживання системи (1.1.38), отримаємо

$$\frac{\partial \tilde{m}}{\partial \tau} + \frac{\partial \tilde{m}}{\partial t} = \bar{m}(\tau, t), \quad (1.1.40)$$

де  $\bar{m}(\tau, t) = m(\tau, t)e^{\int_0^{\tau} d(\xi, t - \tau + \xi) d\xi}$ .

Одним з частинних розв'язків рівняння (1.1.40) є

$$\bar{m}(\tau, t) = \int_0^{\tau} \bar{m}(\xi, t - \tau + \xi) d\xi.$$

Отже, частинний розв'язок  $\tilde{x}(\tau, t)$  має вигляд

$$\tilde{x}(\tau, t) = \int_0^{\tau} \bar{m}(\xi, t - \tau + \xi) d\xi e^{-\int_0^{\tau} d(\xi, t - \tau + \xi) d\xi}.$$

Тоді загальний розв'язок  $x(\tau, t)$  системи (1.1.38) складається з суми загального розв'язку однорідної системи і частинного розв'язку неоднорідної системи, тобто

$$x(\tau, t) = \left[ \Omega(t - \tau) + \int_0^{\tau} \bar{m}(\xi, t - \tau + \xi) d\xi \right] e^{-\int_0^{\tau} d(\xi, t - \tau + \xi) d\xi}, \quad (1.1.41)$$

Підставляючи загальний розв'язок (1.1.41) в друге та третє рівняння (1.1.38), отримуємо інтегральне рівняння вигляду

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau, t) \Omega(t - \tau) d\tau + \chi(t) + \tilde{m}(t), \quad (1.1.42)$$

де  $\chi(t)$  визначається формулою (1.1.32), а  $\tilde{m}$  може бути записана як

$$\tilde{m} = \int_0^{\infty} K(\tau, t) \int_0^{\tau} \bar{m}(\xi, t - \tau + \xi) d\xi d\tau.$$

Рівняння (1.1.42) з точністю до позначень співпадає з (1.1.31), тому його розв'язок може бути одержаний способом, що описаний в п. 1.1.4..

Після підстановки знайденого розв'язку  $\Omega(t)$  в (1.1.41) остаточно отримаємо розв'язок неоднорідної системи рівнянь (1.1.38).

Значно простіше розв'язок (1.1.41) може бути знайдений у випадку стаціонарного середовища, тобто при стаціонарних параметрах народжуваності  $b(\tau)$  та виживання  $d(\tau)$ . Інтегральне рівняння для  $\Omega(t)$  в цьому випадку має вигляд аналогічний (1.1.15).

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau)\Omega(t - \tau)d\tau + \Psi(t) + \tilde{m}(t), \quad (1.1.43)$$

Застосовуючи перетворення Лапласа до (1.1.43), можна знайти оригінал  $\Omega(t)$  як в п. 1.1.2. у вигляді ряду експонент. Присутність доданка  $\tilde{m}$  змінить тільки значення коефіцієнтів  $c, c_2, c_3, \dots$

Асимптотично при  $t \rightarrow \infty$  маємо

$$x(\tau, t) = \left[ ce^{\lambda_{\max}(t-\tau)} + \int_0^{\tau} \bar{m}(\xi, t - \tau + \xi)d\xi \right] e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi}, \quad (1.1.44)$$

Як видно з формули (1.1.44), величина  $x(\tau, t)$  може ставати від'ємною величиною, що з біологічної точки зору означає, що друга стратегія збору урожаю може приводити до зникнення популяції.

Тому вибір значень параметра  $m(\tau)$  є надзвичайно важливим моментом управління експлуатацією популяції. Збільшуючи квоту вилову  $m(\tau)$  не можна перейти критичний рівень.

На рис. 1.3 бачимо, що відбудеться з популяцією при збільшенні  $m(\tau)$ . Це приводить до повного знищення популяції. Система без оберненого зв'язку (тобто зв'язку прийнятих рішень від реального стану справ) розвалюється при спробі збільшити збір урожаю.

Рис. 1.3. Динаміка новонароджених особин при: а)  $m(\tau) =$ , б)

$$m(\tau) =$$

### 1.1.6. Модельний приклад

В області  $D = \{(\tau, t) : 0 < \tau < 1, 0 < t < 1\}$  розглянемо модель динаміки вікової структури гіпотетичної популяції вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -\alpha x, \quad (1.1.45)$$

$$x(0, t) = C \int_0^1 x(\tau, t) d\tau, \quad (1.1.46)$$

$$x(\tau, 0) = b, \quad (1.1.47)$$

де  $\alpha, b, c$  – невід’ємні сталі, причому  $\alpha, c \in (0, 1)$ .

В області  $\tau > t$  розв’язок рівняння (1.1.45) має вигляд

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau)e^{-\alpha\tau}, \quad (1.1.48)$$

де  $\Omega(\tau) = x(0, t)$  – кількість новонароджених в момент часу  $t$ .

Розв’язок рівняння (1.1.45) в області  $\tau \geq t$ , використовуючи інтегрування вздовж характеристик  $\tau = t + q, q > 0$ , знаходимо у вигляді

$$x(\tau, t) = be^{-\alpha t}, \quad \tau \geq t. \quad (1.1.49)$$

Використовуючи умову (1.1.46) і враховуючи вирази (1.1.48), (1.1.49), для  $\Omega(t)$  одержуємо рівняння

$$\Omega(t) = c \int_0^t \Omega(t - \tau)e^{-\alpha t} d\tau + c \int_t^1 be^{-\alpha t} d\tau,$$

або

$$\Omega(t) = c \int_0^t \Omega(t)e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau + cbe^{-\alpha t}(1 - t). \quad (1.1.50)$$

Для розв'язування рівняння (1.1.50) використаємо метод послідовних наближень. Для цього покладемо  $\Omega_0(t) = cbe^{-\alpha t}(1-t)$  і організуємо ітераційний процес

$$\Omega_{k+1}(t) = c \int_0^t \Omega_k(\tau) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau.$$

Послідовно знаходимо

$$\begin{aligned} \Omega_1(t) &= c \int_0^t \Omega_0(\tau) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau = c \int_0^t cbe^{-\alpha\tau}(1-\tau)e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau = \\ &= c^2be^{-\alpha t} \left( t - \frac{t^2}{2} \right), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Omega_2(t) &= c \int_0^t \Omega_1(\tau) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau = c \int_0^t c^2be^{-\alpha\tau} \left( \tau - \frac{\tau^2}{2} \right) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau = \\ &= c^3be^{-\alpha t} \left( \frac{t^2}{2} - \frac{t^3}{2 \cdot 3} \right), \end{aligned}$$

.....

Оскільки ряд  $\Omega(t) = \sum_{k=0}^{\infty} \Omega_k(t)$  є розв'язком інтегрального рівняння (1.1.50), то

$$\begin{aligned} \Omega(t) &= \Omega_0(t) + \Omega_1(t) + \Omega_2(t) + \dots = \\ &= cbe^{-\alpha t}(1-t) + c^2be^{-\alpha t} \left( t - \frac{t^2}{2} \right) + c^3be^{-\alpha t} \left( \frac{t^2}{2} - \frac{t^3}{2 \cdot 3} \right) + \dots, \end{aligned}$$

або

$$\begin{aligned} \Omega(t) &= cbe^{-\alpha t} \left( 1 + ct + \frac{c^2t^2}{2} + \dots - t \left( 1 + \frac{ct}{2} + \frac{c^2t^2}{2 \cdot 3} + \dots \right) \right) = \\ &= cbe^{-\alpha t} \left( e^{ct} - t \frac{-1 + 1 + ct + \frac{c^2t^2}{2} + \frac{c^2t^3}{2 \cdot 3} + \dots}{ct} \right) = \end{aligned}$$

$$= cbe^{-\alpha t} \left( e^{ct} - \frac{e^{ct} - 1}{c} \right) = be^{-\alpha t} (1 + e^{ct}(c - 1)).$$

Тому, виходячи з формул (1.1.48) можемо записати розв'язок  $x(\tau, t)$  в області  $t > \tau$

$$\begin{aligned} x(\tau, t) &= \Omega(t - \tau)e^{-\alpha\tau} = be^{-\alpha(t-\tau)}(1 + e^{c(t-\tau)}(c - 1))e^{-\alpha\tau} = \\ &= be^{-\alpha t}(1 + (c - 1)e^{c(t-\tau)}) = be^{-\alpha t} + (c - 1)be^{-\alpha t} \cdot e^{c(t-\tau)} = \\ &= be^{-\alpha t} + b(c - 1)e^{c(t-\alpha)t} \cdot e^{-c\tau}. \end{aligned}$$

Отже, розв'язок задачі (1.1.45)–(1.1.47) в області  $D$  має вигляд

$$x(\tau, t) = \begin{cases} be^{-\alpha t}, & \tau \geq t, \\ b(c - 1)e^{(c-\alpha)t}e^{-c\tau} + be^{-\alpha t}, & \tau < t. \end{cases}$$

## 1.2. Модель динаміки вікової структури з міжвіковою конкуренцією

### 1.2.1. Формулювання моделі

В п. 1.1. розглянута лінійна модель динаміки вікової структури у випадку, коли коефіцієнт виживання  $d(\tau, t, x)$  не залежав від щільності  $x$ . Більш реалістичними є випадки, коли коефіцієнт смертності є функцією щільності вікового розподілу. За аналогією з моделлю Ферхюльста–Пірла, що описує динаміку загальної чисельності популяції, вважатимемо цю функцію лінійною. Тобто замість рівнянь (1.1.5), (1.1.6) розглядатимемо системи рівнянь, які описують динаміку вікового складу при наявності лімітуючих факторів, а саме за умов міжвікової конкуренції:

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

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau, \quad t \geq 0, \quad (1.2.1)$$



$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau > 0.$$

Параметри  $d(\tau, t)$ ,  $b(\tau, t)$ , як і вище, функції природної смертності і народжування,  $\varphi(\tau)$  – початковий розподіл вікового складу популяції,  $p(\tau, t)$  – коефіцієнт лімітування всередині групи особин віку  $\tau$ .

Рівняння (1.2.1) є узагальненням логістичної моделі динаміки популяції на випадок урахування вікового розподілу особин. Ця модель вивчалась в праці [...]. Випадок, коли  $d(\tau, t) = 0$  розглянутий в роботі [...].

Параметри системи (1.2.1), виходячи з біологічних міркувань, задовольняють умови:

- 1)  $d(\tau, t), p(\tau, t) \in C(R^+, R^+)$ ,  $R^+ = [0, \infty)$ ;
- 2)  $b(\tau, t)$  неперервна по  $t$ , інтегрована і кусково-неперервна по  $\tau$  в області  $R^* \times R^+$ ;
- 3)  $\varphi(\tau)$  інтегрована і неперервна на  $R^+$ ;
- 4)  $d(\tau, t), p(\tau, t), b(\tau, t) \geq 0$ ,  $\varphi(\tau) \geq 0$ ,  $\tau, t \in R^+$ .

Ліву частину в (1.2.1) будемо розуміти як похідну по напрямку  $t = \tau$ , оскільки час і вік особин змінюються на однакову величину.

Для коректності використання побудованих моделей необхідно переконатись в тому, що наведені рівняння володіють рядом властивостей, які дозволяють застосувати їх для опису динаміки популяції. До таких властивостей належать існування, єдиність і невід'ємність розв'язків.

### 1.2.2. Існування і єдиність розв'язків

Використовуючи інтегрування рівнянь вздовж характеристик, побудуємо загальний вигляд розв'язку системи рівнянь (1.2.1).

При  $t > \tau$  виконаємо заміну  $t = \tau + q$ ,  $q > 0$ , тоді  $x(\tau, t) =$

$x(\tau, \tau + q) \equiv \hat{x}(\tau)$  і перше рівняння системи (1.2.1) набуває вигляду

$$\frac{d\hat{x}}{d\tau} = - \left[ \hat{d}(\tau) + \hat{p}(\tau)\hat{x} \right] \hat{x}, \quad (1.2.2)$$

де  $\hat{d}(\tau) = d(\tau, \tau + q)$ ,  $\hat{p}(\tau) = p(\tau, \tau + q)$ .

Інтегруючи (1.2.2) знаходимо

$$\hat{x}(\tau) = \frac{\hat{x}(0)\Lambda(\tau)}{\hat{x}(0) + \int_0^\tau \hat{p}(\xi)\Lambda(\xi)d\xi}, \quad (1.2.3)$$

де  $\Lambda(\tau) = e^{-\int_0^\tau \hat{d}(\xi)d\xi}$ .

Повертаючись до попередніх позначень, маємо

$$x(\tau, \tau + q) = \frac{x(0, q)e^{-\int_0^\tau d(s, s+q)ds}}{x(0, q) + \int_0^\tau p(\xi, \xi + q)e^{-\int_0^\xi d(s, s+q)ds} d\xi}.$$

Враховуючи той факт, що  $q = t - \tau$ , введемо позначення

$$\Lambda(\tau, t) = \exp \left( - \int_0^\tau d(s, t - \tau + s)ds \right),$$

$$P(\tau, t) = \int_0^\tau p(\xi, t - \tau + \xi)\Lambda(\xi, t - \tau + \xi)d\xi, \quad (1.2.4)$$

$$x(0, t) = \Psi(t), \quad t \geq \tau,$$

тоді

$$x(\tau, t) = \frac{\Psi(t - \tau)}{1 + P(\tau, t)\Psi(t - \tau)}\Lambda(\tau, t), \quad t \geq \tau. \quad (1.2.5)$$

Аналогічно при  $t < \tau$  за допомогою заміни  $\tau = t + q$  знаходимо

$$x(\tau, t) = \frac{\varphi(\tau - t)}{1 + \tilde{P}(\tau, t)\varphi(\tau - t)}\tilde{\Lambda}(\tau, t), \quad t < \tau, \quad (1.2.6)$$

де

$$\tilde{\Lambda}(\tau, t) = e^{-\int_0^t d(\tau-t+\xi, \xi) d\xi},$$

$$\tilde{P}(\tau, t) = \int_0^t p(\tau-t+\xi, \xi) \tilde{\Lambda}(\tau-t+\xi, \xi) d\xi. \quad (1.2.7)$$

При  $t < \tau$  розв'язок  $x(\tau, t)$  повністю відомий, а для знаходження розв'язку  $x(\tau, t)$  в області  $t \geq \tau$  потрібно знайти функцію  $\Psi(t)$ .

З рівняння (1.2.5) при  $\tau = 0$  маємо, що  $\Psi(t) = x(0, t)$ . Це означає, що функція  $\Psi(t)$  має біологічну інтерпретацію, а саме її значення в момент часу  $t$  задають щільність новонароджених.

Враховуючи (1.2.5), (1.2.6), з другого рівняння системи (1.2.1) одержимо рівняння для знаходження  $\Psi(t)$ . Маємо

$$\begin{aligned} \Psi(t) &= \int_0^t b(\tau, t) x(\tau, t) d\tau + \int_t^\infty b(\tau, t) x(\tau, t) d\tau = \\ &= \int_0^t b(\tau, t) \Lambda(\tau, t) \frac{\Psi(t-\tau)}{1 + P(\tau, t) \Psi(t-\tau)} d\tau + \\ &+ \int_t^\infty b(\tau, t) \tilde{\Lambda}(\tau, t) \frac{\varphi(\tau-t)}{1 + \tilde{P}(\tau, t) \varphi(\tau-t)} d\tau, \end{aligned}$$

або

$$\Psi(t) = \int_0^t \frac{K(\tau, t) \Psi(t-\tau)}{1 + P(\tau, t) \Psi(t-\tau)} d\tau + G(t), \quad (1.2.8)$$

де

$$K(\tau, t) = b(\tau, t) \Lambda(\tau, t), \quad (1.2.9)$$

$$G(t) = \int_0^\infty b(\tau+t, t) \tilde{\Lambda}(\tau+t, t) \frac{\varphi(\tau)}{1 + \tilde{P}(\tau+t, t) \varphi(\tau)} d\tau.$$

Очевидно, виходячи з біологічних міркувань, що  $G(t)$  дорівнює нулю для достатньо великих  $t$ .

Виконані дослідження можна сформулювати у вигляді теореми.

**Теорема 1.2.1.** *Нехай виконані умови 1)–4). Тоді, якщо  $x(\tau, t)$  розв’язок задачі (1.2.1), то він має вигляд (1.2.5), (1.2.6), де  $\Psi(t)$  – розв’язок інтегрального рівняння (1.2.8) і навпаки: якщо  $\psi(t)$  задовольняє умови (1.2.8), то  $x(\tau, t)$ , визначене в (1.2.5), (1.2.6), є розв’язком задачі (1.2.1).*

Доведення першої частини теореми уже наведено. Доведення оберненого твердження проводиться шляхом безпосередньої підстановки (1.2.5), (1.2.6) в (1.2.1) з урахуванням (1.2.8).

Правильною є наступна теорема про існування та єдиність розв’язку задачі (1.2.1).

**Теорема 1.2.2.** *Нехай виконані умови 1)–4), тоді інтегральне рівняння при  $t \in R^+$  має єдиний розв’язок в класі неперервних невід’ємних функцій.*

**Доведення.** Використаємо ітерації Пікара, утворюючи послідовність  $\Psi_k(t)$  з  $\Psi_0(t) = G(t)$  за формулою

$$\Psi_{k+1} = \int_0^t \frac{K(\tau, t)\Psi_k(t - \tau)}{1 + P(\tau, t)\Psi_k(t - \tau)} d\tau, \quad k = 0, 1, \dots$$

Аналогічно як це зроблено в п. 1.1.3 можна одержати оцінку

$$G(t) = \int_0^\infty b(\tau + t, t)\varphi(\tau)d\tau \leq \hat{b}N_0,$$

де  $\hat{b} = \sup_{\tau, t \in R^+} b(\tau, t)$ ,  $N_0 = \int_0^\infty \varphi(\tau)d\tau$ . Оскільки  $1 + \hat{P}(\tau + t, t)\varphi(\tau) \geq 1$ ,

а  $\tilde{\Lambda}(\tau + t, t) \leq 1$ , то  $\Psi_1(t)$  на проміжку  $[0, T]$  задовольняє нерівності

$$\Psi_1(t) \leq \hat{b}^2 N_0 T.$$

Аналогічно

$$\Psi_k(t) \leq \frac{1}{k!} \hat{b}^{k+1} N_0 T^k.$$

Розв'язок  $\Psi(t)$  рівняння (1.2.8) відшукуємо у формі

$$\Psi(t) = \sum_{k=1}^{\infty} \Psi_k(t). \quad (1.2.10)$$

З наведених вище оцінок випливає, що ряд  $\sum_{k=1}^{\infty} \Psi_k(t)$  є рівномірно збіжним, оскільки правильною є оцінка

$$\Omega(t) \leq \tilde{b} N_0 \left( 1 + \hat{b} T + \dots + \frac{(\hat{b} T)^k}{k!} + \dots \right) = N_0 \hat{b} e^{\hat{b} T}.$$

Отже, ряд (1.2.10) в дійсності є розв'язком рівняння (1.2.8).

Наведемо ще один спосіб побудови розв'язків нелінійного інтегрального рівняння відновлення (1.2.8). Цей спосіб має більш природній біологічний зміст. Цей спосіб базується на тому факті, що величина  $\tau_1$  (вік статевої зрілості) в реальних умовах завжди додатній, так що рівняння (1.2.8) можна переписати у вигляді

$$\Psi(t) = \int_{\tau_1}^t \frac{K(\tau, t) \Psi(t - \tau)}{1 + P(\tau, t) \Psi(t - \tau)} d\tau + G(t), \quad t > 0. \quad (1.2.11)$$

Як видно з формули (1.2.11), що для того, щоб знайти  $\Psi(t)$  в момент часу  $t \leq \tau_1$  потрібно знайти  $\Psi(t - \tau)$  для від'ємних аргументів, тобто  $\Psi(-\tau)$ .

$\Psi(-\tau)$  можна знайти з початкової умови  $x(\tau, 0) = \varphi(\tau)$ .

Враховуючи (1.2.5), з початкової умови маємо

$$\varphi(\tau) = \frac{\Psi(-\tau)}{1 + P(\tau, 0) \Psi(-\tau)} \Lambda(\tau, 0).$$



### 1.2.3. Існування стаціонарних розв'язків та їх стійкість

Розглянемо модель динаміки вікового складу з лімітуючими факторами в стаціонарному середовищі.

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -[d(\tau) + p(\tau)x]x, \quad \tau, t > 0,$$
$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0. \quad (1.2.13)$$

Тут  $b(\tau)$ ,  $d(\tau)$  – коефіцієнти народжування та виживання,  $p(\tau)$  – параметр, що описує ефект міжвікової взаємодії.

Стаціонарний розподіл вікового складу  $\bar{x}(\tau)$  очевидно задовольняє задачі

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = -[d(\tau) + p(\tau)\bar{x}(\tau)]\bar{x}(\tau),$$
$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{x}(\tau)d\tau. \quad (1.2.14)$$

Аналогічно (1.2.4), (1.2.9), введемо позначення

$$\Lambda(\tau) = \exp\left(-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi\right),$$
$$P(\tau) = \int_0^{\tau} p(\xi)\Lambda(\xi)d\xi, \quad (1.2.15)$$
$$K(\tau) = b(\tau)\Lambda(\tau).$$

З першого рівняння (1.2.14) знаходимо

$$\bar{x}(\tau) = \frac{\bar{x}_0\Lambda(\tau)}{1 + \bar{x}_0P(\tau)}, \quad (1.2.16)$$

де  $\bar{x}_0 = \bar{x}(0)$ .

Правильною є теорема.

**Теорема 1.2.3.** *Нехай виконуються умови:*

а)  $d(\tau), p(\tau) \in C(R^+)$ ;

б)  $b(\tau)$  – інтегрована і кусково-неперервна на  $R^+$ ;

в) або  $p(0) \neq 0$ , або  $p(\tau) \equiv 0$  на відрізку  $[0, \alpha]$ , причому

$\int_0^\alpha K(\tau) d\tau < 1$  і існує таке  $\varepsilon$ , що на відрізку  $(\alpha; \alpha + \varepsilon)$   $p(\tau) \neq 0$ ;

г)  $b(\tau), d(\tau), p(\tau) \geq 0, \tau \in R^+$ .

Тоді для існування додатного стаціонарного розв'язку  $\bar{x}(\tau)$ , необхідно і досить, щоб

$$\int_0^\infty K(\tau) d\tau > 1, \quad (1.2.17)$$

причому цей розв'язок єдиний.

Достатність. Підставимо (1.2.16) у друге рівняння системи (1.2.13). Для знаходження величини  $\bar{x}_0$  одержуємо рівняння

$$\Phi(\bar{x}_0) = 1, \quad (1.2.18)$$

де

$$\Phi(x) = \int_0^\infty \frac{K(\tau)}{1 + xP(\tau)} d\tau, \quad (1.2.19)$$

Зауважимо, що інтеграл в (1.2.19) існує при припущеннях, зроблених в теоремі, і збігається рівномірно відносно  $x \in R^+$ , а значить є неперервним по параметру  $x$  в області існування.

За теоремою про граничний перехід під знаком невластного інтеграла, що залежить від параметра, при  $x \rightarrow \infty$  маємо або  $\Phi(x) \rightarrow 0$ , або

$$\Phi(x) \rightarrow \int_0^\alpha K(\tau) d\tau$$



монотонно, оскільки похідна  $\Phi'(x) < 0$ .

Звідси, враховуючи, що

$$\Phi(0) = \int_0^{\infty} K(\tau) d\tau > 1,$$

маємо існування єдиного додатнього кореня  $\bar{x}_0$  рівняння (1.2.18). Отже, існування єдиного додатнього стаціонарного розв'язку (1.2.16) доведено.

Необхідність. Доведення проведемо від протилежного. Нехай виконана одна з двох умов

$$\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau = 1, \quad (1.2.20)$$

$$\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau < 1. \quad (1.2.21)$$

У випадку (1.2.20) стаціонарний розв'язок є тривіальним, оскільки рівняння (1.2.18) має лише єдиний корінь  $\bar{x}_0 = 0$ .

Цікавим є випадок (1.2.21), оскільки рівняння (1.2.18) має тільки від'ємні корені  $\bar{x}_0$ . В той же час розв'язок  $\bar{x}(\tau)$  з формули (1.2.16) може набувати і додатніх значень. В роботі [...] показано, що такого бути не може.

У випадку не виконання умови в) теореми 1.3.3 правильною є теорема.

**Теорема 1.2.4.** *Нехай виконуються умови а), б), г) теореми 1.2.3, а  $\alpha$  – максимальна точка така, що  $p(\tau) = 0$ ,  $\tau \leq \alpha$ ; тоді, якщо*

$$\int_0^{\alpha} K(\tau) d\tau = 1, \quad b(\tau) = 0, \quad \tau > \alpha,$$

то існує нескінченно багато стаціонарних розв'язків вигляду (1.2.16); якщо

$$\int_0^{\alpha} K(\tau) d\tau > 1, \quad \int_0^{\alpha} K(\tau) d\tau = 1$$

і правіше відрізка  $[0, \alpha]$  існує множина ненулевої міри, де  $b(\tau) \neq 0$ , то не існує ненульових стаціонарних розв'язків.

Доведення цієї теореми аналогічно доведенню теореми 1.2.3.

Вивчимо тепер питання стійкості отриманих стаціонарних розв'язків.

**Означення.** Стаціонарний розв'язок  $\bar{x}(\tau)$  системи (1.2.1) називається стійким за Ляпуновим, якщо  $\forall \varepsilon > 0$  знайдеться  $\delta_\varepsilon > 0$  таке, що для всіх  $\delta \in (0, \delta_\varepsilon)$  з умови  $|\varphi(\tau) - \bar{x}(\tau)| < \delta$ ,  $\tau \in R^+$  слідує нерівність  $|x(\tau, t, \varphi) - \bar{x}(\tau)| < \varepsilon \forall t > 0, \tau \in R^+$ .

Для цього введемо в розгляд величину відхилення вікового складу популяції від стаціонарного розподілу

$$\xi(\tau, t) = x(\tau, t) - \bar{x}(\tau).$$

З точністю до нескінченно малих другого порядку маємо

$$\frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} = -[d(\tau) + 2p(\tau)\bar{x}(\tau)]\xi, \quad \tau, t > 0,$$

$$\xi(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)\xi(\tau, t) d\tau, \quad t > 0. \quad (1.2.22)$$

Використовуючи метод відокремлення змінних в (1.2.22), одержимо  $\xi(\tau, t) = x(\tau)e^{zt}$ . При цьому

$$x(\tau) = x(0) \frac{\Lambda(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} e^{-z\tau}, \quad (1.2.23)$$

а показники  $z$  є коренями трансцендентного рівняння

$$F(z) = 1,$$

де

$$F(z) = \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} e^{-z\tau} d\tau \quad (1.2.24)$$

При умовах теореми 1.2.3 інтеграл (1.2.24) існує для  $z$ , для яких виконується умова

$$\operatorname{Re} z \tau \geq - \int_0^{\tau} d(\xi) d\xi \quad (1.2.25)$$

при достатньо великих  $\tau$ .

Зауважимо, що, якщо  $d(\tau) \rightarrow \infty$  при  $\tau \rightarrow \infty$  або

$$\tau^{-1} \int_0^{\tau} d(\xi) d\xi \rightarrow \infty \text{ при } \tau \rightarrow \infty \quad (1.2.26)$$

то умова (1.2.25) виконана для  $\operatorname{Re} z \in (-\infty, \infty)$ .

Наведемо теореми про стійкість стаціонарних розв'язків.

**Теорема 1.2.5.** *Якщо виконуються умови теореми 1.2.3 і умова (1.2.26), то додатний стаціонарний розв'язок є асимптотично стійкий.*

**Доведення.** Визначимо характер коренів рівняння (1.2.24), для чого спочатку функцію  $F(z)$  розглянемо як функцію дійсного аргументу  $z$ . Аналогічно властивостям функції  $\Phi(x)$  з (1.2.19) маємо неперервність функції  $F(z)$  в області її визначення і прямування  $F(z)$  до нуля при  $z \rightarrow \infty$ , причому монотонно, оскільки  $F'(z) < 0$ .

При умові (1.2.26)  $F(z) \rightarrow \infty$  при  $z \rightarrow -\infty$ .

Враховуючи (1.2.24) і (1.2.18), одержуємо

$$F(0) = \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} d\tau < \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{1 + \bar{x}_0 P(\tau)} d\tau = 1,$$

а це означає, що рівняння  $F(z) = 1$  має єдиний дійсний від'ємний корінь  $z^* < 0$  (рис. 1.2.1)

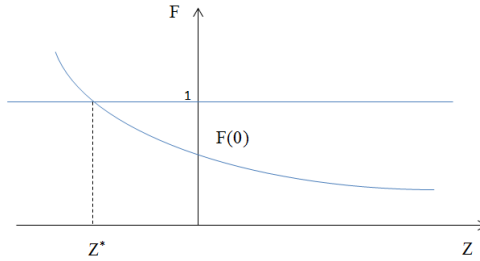


Рис. 1.2.1. Демонстрація існування дійсних коренів рівняння  
(1.2.24)

Оскільки функція  $1 - F(z)$  є цілою функцією надстепеневого порядку росту, то вона має нескінченну кількість комплексних коренів, причому спряжених. Для будь-якого кореня  $\hat{z} = \alpha + i\beta$

$$\begin{aligned}
 F(z) = 1 &= \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} e^{-\alpha\tau} \cos \beta\tau d\tau < \\
 &< \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{1 + \bar{x}_0 P(\tau)} e^{-\alpha\tau} d\tau = F(\alpha).
 \end{aligned}$$

При цьому внаслідок монотонності функції  $F(z)$  дійсного аргументу маємо  $\alpha < z^*$ , тому головний член асимптотики  $\xi(\tau, t)$  має вигляд

$$\xi(\tau, t) = x^*(\tau) e^{z^* t},$$

де  $x^*(\tau)$  розв'язок (1.2.23), що відповідає  $z = z^*$ .

Отже, теорема про стійкість ненульового стаціонарного розв'язку доведена.

**Теорема 1.2.6.** *Тривіальний розв'язок при умовах (1.2.20), (1.2.21), (1.2.26) асимптотично стійкий, а при умові (1.2.17) – нестійкий.*

Доведення цієї теореми аналогічно доведенню теореми 1.2.5, при цьому рівняння для характеристичних показників має вигляд

$$\int_0^{\infty} K(\tau)e^{-z\tau} d\tau = 1.$$

Зауважимо, що якщо носій функції  $b(\tau)$  знаходиться на відрізку  $[\tau_1, \tau_2]$ , тоді максимальний період коливань  $T < 2\tau_2$ , оскільки з (1.2.24) маємо

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \frac{K(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} e^{-\alpha\tau} \sin \beta\tau d\tau = 0.$$

#### 1.2.4. Збурення стаціонарних розв'язків

Розглянемо питання збурення стаціонарних розв'язків при варіації коефіцієнта народжуваності, тобто при заміні  $b(\tau)$  на  $b(\tau) + \delta b(\tau)$ . З (1.2.17) маємо

$$\int_0^{\infty} \delta b(\tau)\Lambda(\tau)d\tau > 1 - \int_0^{\infty} K(\tau)d\tau.$$

Цьому співвідношенню повинні задовольняти всеможливі варіації  $\delta b(\tau)$  для того, щоб не допустити вимирання популяції.

При варіації параметра  $b(\tau)$  на величину  $\delta b(\tau)$ , так що  $b(\tau) + \delta b(\tau) \geq 0$  з (1.2.16) знаходимо

$$\delta \bar{x}(\tau) = \delta \bar{x}_0 \frac{\Lambda(\tau)}{(1 + \bar{x}_0 P(\tau))(1 + (\bar{x}_0 + \delta \bar{x}_0)P(\tau))},$$

де  $\bar{x}(\tau)$  – стаціонарний розв'язок, що відповідає параметру  $b(\tau)$ . При цьому, враховуючи (1.2.18), (1.2.19), видно, що  $\bar{x}_0 + \delta \bar{x}_0 \geq 0$  для  $b(\tau) + \delta b(\tau) \geq 0$ , а знаки  $\delta \bar{x}_0$ ,  $\delta \bar{x}(\tau)$  співпадають зі знаком виразу

$$\int_0^{\infty} \frac{\delta b(\tau)\Lambda(\tau)}{1 + \bar{x}_0 P(\tau)} d\tau.$$

Нехай  $0 \leq b_1(\tau) \leq b(\tau) \leq b_2(\tau)$ , а  $\bar{x}_1(\tau)$ ,  $\bar{x}_2(\tau)$  – додатні стаціонарні розв'язки, що відповідають  $b_1(\tau)$ ,  $b_2(\tau)$  (можливо  $\bar{x}_1(\tau) = 0$ ), тоді правильною є оцінка

$$\bar{x}_1(\tau) \leq \bar{x}(\tau) \leq \bar{x}_2(\tau).$$

У випадку варіації усіх параметрів, тобто

$$\begin{aligned} 0 &\leq \bar{b}(\tau) = b(\tau) + \delta b(\tau), \\ 0 &\leq \bar{d}(\tau) = d(\tau) + \delta d(\tau), \\ 0 &\leq \bar{p}(\tau) = p(\tau) + \delta p(\tau), \end{aligned} \tag{1.2.27}$$

умова для виживання популяції набуває вигляду

$$\int_0^{\infty} K(\tau)\Lambda_{\delta}(\tau)d\tau + \int_0^{\infty} \delta b(\tau)\Lambda(\tau)\Lambda_{\delta}(\tau)d\tau > 1, \tag{1.2.28}$$

де

$$\Lambda_{\delta}(\tau) = \exp\left(-\int_0^{\tau} \delta d(\xi)d\xi\right).$$

Зауважимо, що оскільки умова (1.2.28) не залежить від  $p(\tau)$ , то збурюючи тільки коефіцієнт  $p(\tau)$ , такшо  $p(\tau) \geq 0$ ,  $\tau \in R^+$ , не можна попередити вимирання популяції, або навпаки привести популяцію до вимирання (теоретично). Коефіцієнт  $p(\tau)$  впливає лише на величину стаціонарного розподілу.

У випадку (1.2.27) маємо

$$\delta\bar{x}(\tau) = \frac{\Lambda(\tau)Y(\tau)}{(1 + (\bar{x}_0 + \delta\bar{x}_0)P(\tau))(1 + \bar{x}_0P(\tau))},$$

де

$$Y(\tau) = \Lambda_{\delta}(\tau)(1 + \bar{x}_0P(\tau))(\bar{x}_0 + \delta\bar{x}_0) - \bar{x}_0(1 + (\bar{x}_0 + \delta\bar{x}_0)\bar{P}(\tau)),$$

$$\bar{P}(\tau) = \int_0^{\tau} \bar{p}(\xi) \Lambda(\tau) \Lambda_{\delta}(\tau) d\xi$$

і при цьому  $\delta \bar{x}_0$  має знак виразу

$$\int_0^{\infty} \frac{\bar{b}(\tau) \Lambda(\tau) \Lambda_{\delta}(\tau)}{1 + \bar{x}_0 \bar{P}(\tau)} d\tau - 1.$$

Зауважимо, що  $\delta \bar{x}(\tau)$  може змінювати знак в точках, які є нулями функції  $Y(\tau)$ . Це не мало місця у випадку варіації одного параметра  $b(\tau)$ .

При оцінках усіх параметрів

$$\begin{aligned} 0 &\leq b_1(\tau) \leq b(\tau) \leq b_2(\tau), \\ 0 &\leq d_1(\tau) \leq d(\tau) \leq d_2(\tau) \\ 0 &\leq p_1(\tau) \leq p(\tau) \leq p_2(\tau) \end{aligned} \quad (1.2.29)$$

з рівняння (1.2.18), внаслідок монотонності  $\Phi(\bar{x}_0)$ , маємо  $\bar{x}_{01} \leq \bar{x}_0 \leq \bar{x}_{02}$ , так що  $\bar{x}_{0i}$ ,  $i = 1, 2$  є коренями рівнянь

$$\int_0^{\infty} \frac{b_i(\tau) \Lambda_i(\tau)}{1 + \bar{x}_{0i} P_i(\tau)} d\tau = 1,$$

де

$$\begin{aligned} \Lambda_i(\tau) &= \exp \left( - \int_0^{\tau} d_{3-i}(\xi) d\xi \right), \\ P_i(\tau) &= \int_0^{\tau} p_{3-i}(\xi) \Lambda_{3-i}(\xi) d\xi, \quad i = 1, 2. \end{aligned}$$

Для  $\bar{x}(\tau)$  правильною є оцінка  $\bar{x}_1(\tau) < \bar{x}(\tau) < \bar{x}_2(\tau)$ , де

$$\bar{x}_i(\tau) = \frac{\bar{x}_{0i} \Lambda_i(\tau)}{1 + \bar{x}_{0i} P_i(\tau)}.$$

Зауважимо, що якщо коефіцієнти  $b(\tau, t)$ ,  $d(\tau, t)$ ,  $p(\tau, t)$  задовольняють умови обмеження (1.2.28), то асимптотично для великих  $t$   $\bar{x}_1(\tau) \leq \bar{x}(\tau, t) \leq \bar{x}_2(\tau)$ .

### 1.2.5. Приклад числового розв'язування

При числовому розв'язуванні рівняння (1.2.8) застосовується метод послідовних наближень, або метод послідовних відновлень, зміст якого полягає в обчисленні  $\Psi(t)$  послідовно на відрізках довжиною  $\tau_0$ , де  $\tau_0$  – початковий вік репродуктивного періоду:  $b(\tau, t) = 0$  при  $\tau \in [0, \tau_0]$ .

Розглянемо гіпотетичну популяцію. Нехай

$$d(\tau) = c > 0, \quad p(\tau) = m > 0, \quad b(\tau) = \begin{cases} n, & \tau \leq A, \\ 0, & \tau > A. \end{cases}$$

Стационарний розподіл при цьому має вигляд

$$x(\tau) = \frac{\bar{x}_0 \exp(-c\tau)}{1 + \bar{x}_0 \left(\frac{m}{c}(1 - \exp(-c\tau))\right)},$$

де  $\bar{x}_0$  – корінь рівняння

$$\bar{x}_0 = \frac{a}{m} \ln \left( 1 + \bar{x}_0 \frac{m}{c} (1 - \exp(-Ac)) \right). \quad (1.2.30)$$

Умова існування ненульового стаціонарного розв'язку (існування ненульового кореня рівняння (1.2.30)) – це виконання нерівностей  $c < n$  і  $A > A^*$ , де

$$A^* = -\frac{1}{c} \ln \left( 1 - \frac{c}{n} \right).$$

При  $A < A^*$  стаціонарний розподіл є нульовим. Оскільки  $\Psi(0) = G(0)$  відомо, то  $\Psi(t)$  з (1.2.8) можна обчислювати послідовно з деяким кроком по  $t$  за допомогою квадратурних формул.

При обчисленнях зі значеннями параметрів

$$m = 0.2, \quad c = 0.125, \quad n = 0.25, \quad A = 10, \quad \varphi(\tau) = \begin{cases} 2 - 0.2\tau, & \tau \leq 10, \\ 0, & \tau > 10, \end{cases}$$

знайдемо  $A^* = 5.5451$ ,  $\bar{x}_0 = 8.4184$  (горизонтальна лінія на рис.

1.2.2). Біологічний потенціал  $\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau = 1.42699 > 1$ . Результати



розрахунку  $\Psi(\tau) = x(0, t)$  подані в графічній формі на рис. 1.2.2, при цьому розрахунок проводився з кроком  $h = 0.025$ .

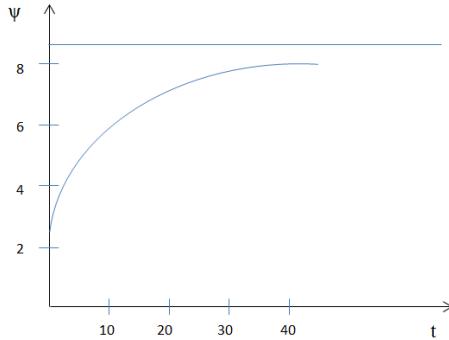


Рис. 1.2.2. Графік функції  $\Psi(\tau) = x(0, t)$

### 1.3. Аналіз моделі динаміки вікової структури популяцій з урахуванням внутрішньовидової конкуренції

#### 1.3.1. Вступ

Вище в п. 1.1 була розглянута лінійна модель динаміки вікової структури. Більш реальними є моделі, що враховують вплив конкуренції між особинами, яка виникає при умовах нестачі ресурсів для процесів народжування та виживання. В цьому випадку функції народжування та виживання залежать не тільки від параметра  $\tau$ , але й від фазової змінної  $x$ . Це приводить до квазілінійних диференціальних рівнянь з частинними похідними першого порядку.

Модель, що враховує міжвікову конкуренцію, вивчалася в п. 1.2. В даному пункті досліджується модель динаміки вікової структури біологічних, що враховує внутрішньовидову конкуренцію.

### 1.3.2. Формулювання моделі

Дослідження цієї моделі сприяє більше глибокому розумінню закономірностей розвитку біологічних популяцій.

Модель, що враховує наявність внутрішньовидової конкуренції, має вигляд

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = - \left[ d(\tau, t) + \int_0^{\infty} a(\tau, s, t) x(s, t) ds \right] x, \\ \tau, t > 0, \quad (2_1)$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau, t) x(\tau, t) d\tau, \quad t > 0, \quad (2_2)$$

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

В цій моделі основною характеристикою вікової структури є густина чисельності популяції  $x(\tau, t)$  (або густина біомаси) так, що  $\int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau = N(t)$  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  $\tau$  в момент часу  $t$ , функція  $a(\tau, s, t)$  описує ефект конкуренції між особинами віків  $\tau$  та  $s$  в момент часу  $t$  так, що вираз  $\int_0^{\infty} a(\tau, s, t) x(s, t) ds$  задає швидкість зменшення чисельності особин віку  $\tau$  внаслідок конкуренції з усіма особинами біологічного угруповання.

Задачу (2<sub>1</sub>) – (2<sub>3</sub>) 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)  $d(\tau, t), b(\tau, t), \varphi(\tau) \geq 0$  для всіх  $\tau, t \geq 0$ ;

в)  $a(\tau, s, t)$  – неперервна, невід’ємна й обмежена в області  $\tau, s, t \geq 0$ ;

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

$$\text{д) } \varphi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau, 0)\varphi(\tau)d\tau.$$

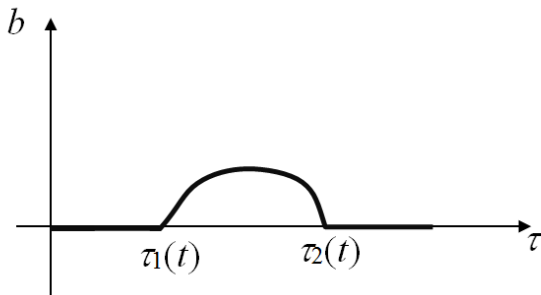


Рис. 1.3.1

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

### 1.3.3. 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<sub>1</sub>) набуде вигляду

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

де

$$S(\tau, t) = \int_0^{\infty} a(\tau, s, t)x(s, t)ds,$$

або

$$\frac{d\hat{x}}{d\tau} = -(\hat{d}(\tau) + \hat{S}(\tau))\hat{x}(\tau), \quad (1.3.3)$$

де

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

Інтегруючи (1.3.3), знаходимо

$$\hat{x}(\tau) = \hat{x}(0)e^{-\int_0^{\tau} (\hat{s}(\xi) + \hat{S}(\xi))d\xi},$$

або в змінних  $\tau, t$  отримуємо

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau)e^{-\left(\int_0^{\tau} d(\xi, \xi + t - \tau)d\xi + \int_0^{\tau} S(\xi, \xi + t - \tau)d\xi\right)}, \quad (1.3.4)$$

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

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

$$x(\tau, t) = \varphi(\tau - t)e^{-\left(\int_0^t d(\xi + \tau - t, \xi) + \int_0^t S(\xi + \tau - t, \xi)d\xi\right)}. \quad (1.3.5)$$

У співвідношеннях (1.3.4), (1.3.5) невідомими є  $\Omega(t), S(\tau, t)$ .

Одержимо інтегральні рівняння для цих невідомих.

Для компактності їх запису введемо позначення:

$$\mathcal{B}(\tau, t) = \begin{cases} e^{-\int_0^t d(\xi + \tau - t, \xi)d\xi}, & t \leq \tau, \\ e^{-\int_0^{\tau} d(\xi, \xi + t - \tau)d\xi}, & t > \tau, \end{cases} \quad (1.3.6)$$

$$\mathcal{K}(\tau, t) = b(\tau, t)\mathcal{B}(\tau, t), \quad (1.3.7)$$

$$\mathcal{P}(\tau, t) = \begin{cases} \int_0^t S(\xi + \tau - t, \xi) d\xi, & t \leq \tau, \\ \int_0^\tau S(\xi, \xi + t - \tau) d\xi, & t > \tau. \end{cases} \quad (1.3.8)$$

Співвідношення (1.3.4), (1.3.5) у нових позначеннях перепишемо у вигляді

$$x(\tau, t) = \begin{cases} \varphi(\tau - t)\mathcal{B}(\tau, t)e^{-\mathcal{P}(\tau, t)}, & t \leq \tau, \\ \Omega(t - \tau)\mathcal{B}(\tau, t)e^{-\mathcal{P}(\tau, t)}, & t > \tau. \end{cases} \quad (1.3.9)$$

Підставляючи (1.3.9) в (2<sub>2</sub>), одержимо

$$\begin{aligned} \Omega(t) &= \int_0^t \mathcal{K}(\tau, t)\Omega(t - \tau)e^{-\mathcal{P}(\tau, t)} d\tau + \\ &+ \int_t^\infty \mathcal{K}(\tau, t)\varphi(\tau - t)e^{-\mathcal{P}(\tau, t)} d\tau, \end{aligned}$$

або

$$\Omega(t) = \int_0^t \mathcal{K}(\tau, t)\Omega(t - \tau)e^{-\mathcal{P}(\tau, t)} d\tau + G(t), \quad (1.3.10)$$

де

$$G(t) = \int_0^\infty \mathcal{K}(t + \tau, t)\varphi(\tau)e^{-\mathcal{P}(t + \tau, t)} d\tau.$$

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

$$\begin{aligned} S(\tau, t) &= \int_0^t a(\tau, s, t)\mathcal{B}(s, t)e^{-\int_0^s S(\xi, \xi + t - s) d\xi} \times \\ &\times \Omega(t - s) ds + \int_0^\infty a(\tau, t + s, t)\mathcal{B}(s + t, t) \end{aligned}$$

$$\times e^{-\int_0^t S(\xi+s,\xi)d\xi} \varphi(s)ds.$$

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

$$\begin{aligned} S(\tau, t) = & \int_0^t A(\tau, t - s, t) e^{-\int_0^{t-s} S(\xi, \xi+s)d\xi} \Omega(s)ds + \\ & + \int_0^\infty \Phi(\tau, t + s, t) e^{-\int_0^t S(\xi+s,\xi)d\xi} ds, \end{aligned} \quad (1.3.11)$$

де

$$\begin{aligned} A(\tau, s, t) &= a(\tau, s, t)\mathcal{B}(s, t), \\ \Phi(\tau, s, t) &= A(\tau, s, t)\varphi(s - t). \end{aligned}$$

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  $C_+^1[0, T] = \{f \in C^1[0, T], f \geq 0, T > 0\}$ . Враховуючи формули (1.3.4), (1.3.5) для доведення теореми достатньо довести, що інтегральні рівняння (1.3.10), (1.3.11) мають єдиний розв'язок в класі додатних диференційовних функцій.

Розглянемо спочатку рівняння (1.3.10), 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'язок  $\Omega(t) \in C_+^1[0, T]$ . Позначимо цей розв'язок через  $\Omega(S)(t)$ . Тоді рівняння (1.3.11) можна переписати у вигляді

$$S = \Psi(S), \quad (1.3.12)$$

де

$$\Psi(S) = \int_0^t A(\tau, t - s, t) e^{-\int_0^{t-s} S(\xi, \xi+s)d\xi} \Omega(s)ds +$$

$$+ \int_0^{\infty} \Phi(\tau, t+s, t) e^{-\int_0^t S(\xi+s, \xi) d\xi} ds. \quad (1.3.13)$$

Доведемо, що оператор  $\Psi$ , визначений формулою (1.3.13), має єдину нерухому точку в просторі

$$H = \{S, S \in C^+[0, \infty) \times [0, T],$$

$$\|S - \Phi\| \leq r, r > 0\},$$

де

$$\Phi = \int_0^{\infty} a(\tau, t+s, t) \varphi(s) ds,$$

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

Покажемо, що  $\Psi$  відображає простір  $H$  в себе і є стискаючим. Для всіх  $S \in H$  з (1.3.10) одержуємо оцінку

$$\Omega(S)(t) \leq \beta_0 \int_0^t \Omega(S)(\tau) d\tau + \beta_0 \bar{\Phi}, \quad (1.3.14)$$

де

$$\beta_0 = \|b(\tau, t)\|, \quad \bar{\Phi} = \int_0^{\infty} \varphi(\tau) d\tau.$$

Згідно з лемою Гронуола-Беллмана з (1.3.14) випливає, що

$$\Omega(S)(t) \leq \beta_0 \bar{\Phi} e^{\beta_0 t}. \quad (1.3.15)$$

Використовуючи (1.3.11), (1.3.15) знаходимо

$$|S(\tau, t) - \bar{\Phi}(\tau, t)| \leq \int_0^t A(\tau, t-s, t) \times$$

$$\begin{aligned}
& \times e^{-\int_0^{t-s} S(\xi, \xi+s) d\xi} \Omega(s) ds + \\
& + \int_0^\infty a(\tau, t+s, t) \varphi(s) |\mathcal{B}(t+s, t) - 1| ds \leq \\
& \leq \bar{a} \bar{\Phi} \|\mathcal{B}(t+s, t) - 1\| + \bar{a} \bar{\Phi} (e^{\beta_0 T} - 1),
\end{aligned}$$

де

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

Враховуючи нерівність

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

і позначення (1.3.6), одержуємо

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

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

$$\begin{aligned}
Q_1 &= \int_0^t A(\tau, t-s, t) \Omega(S_1)(s) \left( e^{-\int_0^s S_1(\xi, \xi+s) d\xi} - \right. \\
& \quad \left. - e^{-\int_0^s S_2(\xi, \xi+s) d\xi} \right) ds, \\
Q_2 &= \int_0^t A(\tau, t-s, t) e^{-\int_0^s S_2(\xi, \xi+s) d\xi} \times
\end{aligned}$$



$$\begin{aligned} & \times (\Omega(S_1)(s) - \Omega(S_2)(s)) ds, \\ Q_3 = & \int_0^\infty \Phi(\tau, t+s, t) \left( e^{-\int_0^t S_1(\xi+s, \xi) d\xi} - \right. \\ & \left. - e^{-\int_0^t S_2(\xi+s, \xi) d\xi} \right) ds. \end{aligned}$$

Оцінимо

$$\begin{aligned} & \left| e^{-\int_0^t S_1(\xi+s, \xi) d\xi} - e^{-\int_0^t S_2(\xi+s, \xi) d\xi} \right| = \\ = & e^{-\int_0^t S_1(\xi+s, \xi) d\xi} \left| 1 - e^{\int_0^t (S_1(\xi+s, \xi) - S_2(\xi+s, \xi)) d\xi} \right| \leq \\ & \leq e \left| \int_0^t (S_1(\xi+s, \xi) - S_2(\xi+s, \xi)) d\xi \right| \times \\ & \times \left| \int_0^t (S_1(\xi+s, \xi) - S_2(\xi+s, \xi)) d\xi \right| \leq \\ & \leq CT \|S_1 - S_2\|, \end{aligned}$$

де  $C$  – деяка стала.

Тим самим для  $Q_1, Q_3$  одержимо оцінку

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

де  $K_1$  – деяка стала.

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

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

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

Таким чином, відображення  $S = \Psi(S)$  є стискаючим. Звідси випливає, що рівняння (1.3.12) має один й тільки один розв'язок, який можна продовжити до будь-якого  $T > 0$ .

**Зауваження.** Для неперервності частинних похідних  $\frac{\partial x}{\partial \tau}$ ,  $\frac{\partial x}{\partial t}$  в області  $t \geq 0$ ,  $\tau \geq 0$ ,  $t \neq \tau$  потрібно вимагати існування неперервних похідних  $d'_t$ ,  $d'_\tau$ ,  $a'_t$ ,  $a'_\tau$ ,  $b'_t$ ,  $b'_\tau$ ,  $\varphi'_\tau$ .

### 1.3.4. 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  $\bar{x}(\tau)$  рівнянь (2<sub>1</sub>), (2<sub>2</sub>) визначаються з системи

$$\frac{\partial \bar{x}}{\partial \tau} = - \left[ d(\tau) + \int_0^{\infty} a(\tau, s) \bar{x}(s) ds \right] \bar{x}, \quad (16_1)$$

$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau) \bar{x}(\tau) d\tau. \quad (16_2)$$

Для спрощення викладок припустимо, що  $a(\tau, s) = \gamma(\tau)p(s)$ , тоді (16<sub>1</sub>) набуде вигляду

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = -[d(\tau) + \gamma(\tau)\bar{S}]\bar{x}, \quad (1.3.17)$$

де

$$\bar{S} = \int_0^{\infty} p(s) \bar{x}(s) ds. \quad (1.3.18)$$

Розв'язком рівняння (1.3.17) є функція

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}(0) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi - \bar{S} \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi}. \quad (1.3.19)$$

Підставляючи (1.3.19) в (16<sub>2</sub>), одержимо, що крім нульового розв'язку, існує ще нетривіальний стаціонарний розв'язок. Для його знаходження маємо рівняння

$$1 = \Phi(\bar{S}), \quad (1.3.20)$$

де

$$\Phi(\bar{S}) = \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi - \bar{S} \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi} d\tau.$$

Оскільки  $\Phi'(\bar{S}) < 0$  при  $\bar{S} \geq 0$  і  $\Phi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} d\tau$ , то рівняння (1.3.20) має єдиний корінь  $\bar{S} > 0$  при умові, що  $\Phi(0) > 1$  (рис. 2).

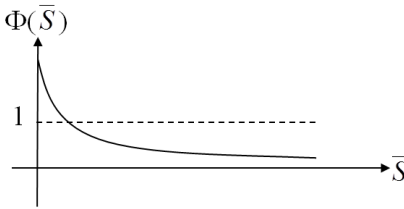


Рис. 1.3.2

Використовуючи позначення (1.3.18), для значення  $\bar{x}(0)$ , що фігурує в розв'язку (1.3.19), маємо

$$\bar{x}(0) = \frac{\bar{S}}{\int_0^{\infty} p(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} e^{-\bar{S} \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi} d\tau},$$

тобто ненульовий стаціонарний розв'язок задачі (1.3.17), (16<sub>2</sub>) набуває вигляду

$$\bar{x}(\tau) = \bar{S} \frac{e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} e^{-\bar{S} \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi}}{\int_0^{\infty} p(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} e^{-\bar{S} \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi} d\tau}.$$

Він існує при умові, що біологічний потенціал

$$P = \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} d\tau > 1.$$

### 1.3.5. Приклад

Розглянемо систему вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{dx}{dt} = - \left[ \left( \alpha - \frac{1}{\alpha} \right) + \int_0^{\infty} x(s, t) ds \right] x(\tau, t),$$
$$x(0, t) = \int_0^{\infty} \alpha x(\tau, t) d\tau,$$

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

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

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

### 1.3.6. Існування стаціонарних розв'язків популяційної задачі

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

Розглянемо модель (1) в стаціонарному середовищі та виконаємо дослідження існування стаціонарних станів і їх стійкості. Вона має вигляд

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = - \left[ d(\tau) + \int_0^{\infty} a(\tau, s) x(s, t) ds \right] x,$$

$$\tau, t > 0, \quad (1.3.21)$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \quad (1.3.22)$$

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

Рівняння (2) описує процес виживання популяції, крайова умова (1.3.22) – процес народжування. Функції  $d(\tau)$ ,  $b(\tau)$  характеризують процеси виживання та народжування, а функція  $\varphi(\tau)$  задає початковий розподіл вікового складу при  $t = 0$ .

Стационарні розв'язки  $\bar{x}(\tau)$  рівнянь (1.3.21), (1.3.22) знаходяться з системи

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = - \left[ d(\tau) + \int_0^{\infty} a(\tau, s)\bar{x}(s)ds \right] \bar{x}, \quad (1.3.23)$$

$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{x}(\tau)d\tau. \quad (1.3.24)$$

Для спрощення викладок припустимо, що  $a(\tau, s) = \gamma(\tau)p(s)$ , при цьому (1.3.23) набуває вигляду

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = - \left[ d(\tau) + \gamma(\tau) \int_0^{\infty} p(s)\bar{x}(s)ds \right] \bar{x}. \quad (1.3.25)$$

Позначимо

$$\int_0^{\infty} p(s)\bar{x}(s)ds = c. \quad (1.3.26)$$

Тоді розв'язок рівняння (1.3.23) можна записати у вигляді

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}(0)e^{-\int_0^{\tau} d(s)ds} e^{-c \int_0^{\tau} \gamma(s)ds}. \quad (1.3.27)$$

Підставляючи (1.3.27) в (1.3.24) одержимо, що крім нульового розв'язку  $\bar{x}(\tau) = 0$  може ще існувати нетривіальний додатний стаціонарний розв'язок.

Він визначається параметром  $c$ , що знаходиться з рівняння

$$1 = \Phi(c), \quad (1.3.28)$$

де

$$\Phi(c) = \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(s) ds} e^{-c \int_0^{\tau} \gamma(s) ds} d\tau.$$

Оскільки  $\Phi'(c) < 0$  і  $\Phi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(s) ds} d\tau$ , то рівняння (1.3.28)

має єдиний додатний корінь  $c^*$  при умові, що  $\Phi(0) > 1$  (рис. 1.3.3).

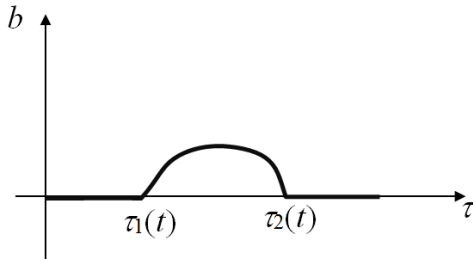


Рис. 1.3.3

З позначення (1.3.26) знаходимо значення  $\bar{x}(0)$ , що однозначно визначає стаціонарний розподіл  $\bar{x}(\tau)$ . Маємо

$$\bar{x}(0) = \frac{c^*}{\int_0^{\infty} p(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(s) ds} e^{-c^* \int_0^{\tau} \gamma(s) ds} d\tau},$$

а отже,

$$\bar{x}(\tau) = \frac{c^* e^{-\int_0^{\tau} d(s) ds} e^{-c^* \int_0^{\tau} \gamma(s) ds}}{\int_0^{\infty} p(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(s) ds} e^{-c^* \int_0^{\tau} \gamma(s) ds} d\tau}. \quad (1.3.29)$$

Стационарний розв'язок існує за умови, що

$$\mu = \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(s) ds} d\tau > 1. \quad (1.3.30)$$

Таким чином, доведена теорема

**Теорема 1.** *Нехай параметри  $d(\tau)$ ,  $a(\tau, s)$ ,  $b(\tau)$  системи (1.3.21), (1.3.22) задовольняють умови а) – г) і  $\mu > 1$ , тоді існує єдиний додатний стаціонарний розв'язок, який записується у вигляді (1.3.29).*

Зауважимо, що величину  $\mu$  називають біологічним потенціалом. Вона вбирає в себе параметри, що характеризують процеси природного виживання і народжування. Саме значення параметра  $\mu$  визначає поведінку динаміки чисельності популяції.

### 1.3.7. Стійкість стаціонарних розв'язків

Дослідження стійкості стаціонарних станів екосистем є однією з основних задач популяційної екології, 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  $\bar{x}(\tau)$  популяційної задачі (1.3.21), (1.3.22). Для дослідження стійкості стаціонарного розподілу покладемо  $x(\tau, t) = \bar{x}(\tau) + \xi(\tau, t)$ .

Лінеаризація в околі нульового стаціонарного розв'язку дає лінійні моделі динаміки вікової структури, які вивчалися в роботах [?, ?]. В них встановлено, що нульовий розв'язок при  $\mu < 1$  є асимптотично стійким.

Для ненульового стаціонарного розв'язку  $\bar{x}(\tau)$  одержуємо одержуємо рівняння першого наближення вигляду

$$\frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} = - \left[ d(\tau) + c^* \gamma(\tau) \right] \xi -$$

$$-\gamma(\tau) \int_0^{\infty} p(s)\xi(s, t)ds, \quad (1.3.31)$$

$$\xi(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)\xi(\tau, t)d\tau. \quad (1.3.32)$$

Будемо шукати розв'язок задачі (1.3.31), (1.3.32) у вигляді

$$\xi(\tau, t) = \bar{\xi}(\tau) \cdot T(t).$$

Тоді для  $T(t)$  маємо  $T(t) = e^{\lambda t}$ , а  $\bar{\xi}(\tau)$  визначатиметься з рівнянь

$$\frac{\partial \bar{\xi}}{\partial \tau} = -(\lambda + d(\tau) + c^* \gamma(\tau))\bar{\xi} - q\gamma(\tau), \quad (1.3.33)$$

$$\bar{\xi}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{\xi}(\tau)d\tau, \quad (1.3.34)$$

де

$$q = \int_0^{\infty} p(s)\bar{\xi}(s)ds. \quad (1.3.35)$$

Розв'язком рівняння (1.3.33) є функція

$$\bar{\xi}(\tau) = \left( \bar{\xi}(0) - q \int_0^{\tau} \gamma(s)\Lambda^+(s)e^{\lambda(s-\tau)}ds \right) \Lambda^-(\tau),$$

де

$$\Lambda^{\pm}(\tau) = e^{\pm \int_0^{\tau} d(s)ds} \cdot e^{\pm c^* \int_0^{\tau} \gamma(s)ds}.$$

З позначення (1.3.35) знаходимо, що  $q = \bar{\xi}(0) \cdot \bar{q}$ , де

$$\bar{q} = \frac{\int_0^{\infty} p(\tau)\Lambda^-(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau}{1 + \int_0^{\infty} p(\tau)\Lambda^-(\tau) \int_0^{\tau} \gamma(s)\Lambda^+(s)e^{\lambda(s-\tau)}dsd\tau}.$$



Тоді

$$\bar{\xi}(\tau) = \bar{\xi}(0) \left( 1 - \bar{q} \int_0^{\tau} \gamma(s) \Lambda^+(s) e^{\lambda(s-\tau)} ds \right) \Lambda^-(\tau).$$

З (1.3.34) одержуємо характеристичне рівняння вигляду

$$1 = \int_0^{\infty} b(\tau) \left( 1 - \bar{q} \int_0^{\tau} \gamma(s) \times \right. \\ \left. \times \Lambda^+(s) e^{\lambda(s-\tau)} ds \right) \Lambda^-(\tau) d\tau. \quad (1.3.36)$$

Якщо корені рівняння (1.3.36) мають від'ємні дійсні частини, то всі розв'язки  $\xi(\tau, t) = \bar{\xi}(\tau) e^{\lambda t}$  прямують до нуля при  $t \rightarrow \infty$ , це означає, що  $x(\tau, t) \rightarrow \bar{x}(\tau)$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $\tau \in [0, \infty)$ .

Цілком неочевидно, що при  $\mu > 1$  рівняння (1.3.36) має корені  $\lambda$  з  $\text{Re } \lambda < 0$ .

Тому для доведення того факту, що  $\xi(\tau, t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  застосуємо прямий метод Ляпунова. Такий підхід запропоновано в [?].

Для вивчення стійкості нетривіальних стаціонарних розв'язків розглянемо функціонал

$$v(\xi) = \frac{1}{2} \left[ \int_0^{\infty} \omega(\tau) \xi(\tau, t) d\tau \right]^2 > 0, \quad (1.3.37)$$

де  $\omega(\tau)$  – функція, яку потрібно визначити.

Похідна по часу функціоналу (1.3.37), в силу збурених рівнянь, має вигляд

$$\frac{dv}{dt} = \int_0^{\infty} \omega(\tau) \xi(\tau, t) d\tau \times \\ \times \int_0^{\infty} \left( \frac{d\omega}{d\tau} + \omega(0)b(\tau) - (d(\tau) + c^*\gamma(\tau))\omega(\tau) - \right.$$

$$-p(\tau) \int_0^{\infty} \omega(\tau) \bar{x}(\tau) \gamma(\tau) d\tau \xi(\tau, t) d\tau.$$

Виберемо  $\omega(\tau)$  з умови

$$\frac{d\omega}{d\tau} + \omega(0)b(\tau) - (d(\tau) + c^* \gamma(\tau))\omega(\tau) -$$

$$-p(\tau) \int_0^{\infty} \omega(\tau) \bar{x}(\tau) \gamma(\tau) d\tau = -h\omega,$$

де  $h$  – деяка константа.

Легко бачити, що це рівняння допускає розв'язки при  $h > 0$ .

Тоді

$$\frac{dv}{dt} = -h \left[ \int_0^{\infty} \omega(\tau) \xi(\tau, t) d\tau \right]^2 < 0.$$

А це означає, що функціонал  $v(\xi)$  задовольняє умови теореми про асимптотичну стійкість нульового розв'язку системи (1.3.31), (1.3.32). Тому ненульові стаціонарні розв'язки  $\bar{x}(\tau)$  системи (1.3.24), (1.3.25) за умови, що вони існують (тобто при  $\mu > 1$ ) асимптотично стійкі за першим наближенням за нормою

$$\rho(\xi) = \left[ \int_0^{\infty} \xi(\tau) d\tau \right]^2.$$

**Приклад.** Розглянемо модельну систему вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} =$$

$$= - \left( d + \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau \right) x(\tau, t), \quad d = \alpha - \frac{1}{\alpha}, \quad (1.3.38)$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} \alpha x(\tau, t) d\tau, \quad (1.3.39)$$

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

Ненульовий стаціонарний розв'язок  $\bar{x}(\tau)$  системи (1.3.38), (1.3.39) знаходиться з системи

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = -[d + c]\bar{x}, c = \int_0^{\infty} \bar{x}(\tau) d\tau,$$

$$\bar{x}(0) = \alpha \int_0^{\infty} \bar{x}(\tau) d\tau$$

і має вигляд  $\bar{x}(\tau) = e^{-\alpha\tau}$ ,  $\bar{x}(0) = 1$ , причому  $c^* = \frac{1}{\alpha}$ .

Ненульовий стаціонарний розв'язок існує, якщо

$$\Phi(0) = \alpha \int_0^{\infty} e^{-(\alpha - \frac{1}{\alpha})\tau} d\tau > 1,$$

тобто правильною є нерівність  $\frac{\alpha^2}{\alpha^2 - 1} > 1$ , яка виконується при  $\alpha > 1$ .

При дослідженні стійкості стаціонарного розв'язку  $\bar{x}(\tau)$  для відхилення  $\xi(\tau, t) = x(\tau, t) - \bar{x}(\tau)$  одержуємо систему вигляду

$$\begin{aligned} \frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} = \\ = -\left(\alpha \xi + e^{-\alpha\tau} \int_0^{\infty} \xi(\tau, t) d\tau\right), \end{aligned} \quad (1.3.40)$$

$$\xi(0, t) = \alpha \int_0^{\infty} \xi(\tau, t) d\tau. \quad (1.3.41)$$

Розв'язок (1.3.40), (1.3.41)  $\xi(\tau, t)$  шукаємо у вигляді  $\xi(\tau, t) = \bar{\xi}(\tau)e^{\lambda\tau}$ .

Рівняння для  $\bar{\xi}(\tau)$  має вигляд

$$\frac{d\bar{\xi}}{d\tau} + (\lambda + \alpha)\bar{\xi} + qe^{-\alpha\tau} = 0, \quad (1.3.42)$$

$$\bar{\xi}(0) = \alpha \int_0^{\infty} \bar{\xi}(\tau) d\tau, \quad (1.3.43)$$

де

$$q = \int_0^{\infty} \bar{\xi}(\tau) d\tau. \quad (1.3.44)$$

З рівняння (1.3.42) маємо

$$\bar{\xi}(\tau) = \left( \bar{\xi}(0) - q \frac{e^{\lambda\tau} - 1}{\lambda} \right) e^{-(\lambda+\alpha)\tau}. \quad (1.3.45)$$

Тоді з позначення (1.3.44) знаходимо

$$q = \frac{\bar{\xi}(0)\alpha\lambda}{\alpha\lambda(\lambda + \alpha) + \lambda + \alpha + 1}. \quad (1.3.46)$$

Враховуючи (1.3.45), (1.3.46), з (1.3.43) одержуємо рівняння для характеристичних коренів  $\lambda$  у вигляді

$$1 = \alpha \int_0^{\infty} e^{-(\lambda+\alpha)\tau} \times \\ \times \left( 1 - \frac{\alpha}{\alpha\lambda(\lambda + \alpha) + \lambda + \alpha + 1} (e^{\lambda\tau} - 1) \right) d\tau. \quad (1.3.47)$$

Спрошуючи (1.3.47), одержуємо рівняння

$$\alpha\lambda^2 + (\alpha^2 + 1)\lambda + 2\alpha + 1 = 0,$$

яке має корені з  $\text{Re}\lambda < 0$ .

Таким чином, доведена асимптотична стійкість розв'язку  $\bar{x}(\tau) = e^{-\alpha\tau}$  для системи (1.3.38), (1.3.39) при умові, що  $\alpha > 1$ .

## 1.4. Метод функцій Ляпунова в задачах стійкості вікової структури

### 1.4.1. Вступ

Як видно з розглянутих вище пунктів, основною задачею був якісний аналіз наведених систем диференціальних рівнянь і в першу чергу дослідження стійкості стаціонарних розв'язків.

Варто зауважити, що в екологічних дослідженнях використовується різне розуміння терміну стійкість. Наприклад, під стійкістю системи можуть розуміти незмінність її властивостей в часі. Досить повний огляд існуючих в екології концепцій стійкості наведений в роботі [?].

Але широке застосування математичних моделей для дослідження динамічних екосистем привело до того, що під стійкістю все частіше стали розуміти стійкість за Ляпуновим розв'язків модельних систем диференціальних рівнянь [?].

Поняття стійкості популяційних структур у нас повністю співпадає з означенням стійкості за Ляпуновим стаціонарних розв'язків відповідних динамічних систем.

Для дослідження стійкості положення рівноваги динамічних систем варто підкреслити важливу роль прямого методу Ляпунова. В задачах популяційної динаміки він має широке застосування. Справа в тому, що збурення, які діють в біологічних угрупованнях у більшості випадків не можна вважати малими і в результаті виникає нова задача або визначення області притягання, або знаходження відповідних оцінок цієї області. Основним методом розв'язування таких задач є метод функцій Ляпунова. Згідно з теоремою Ляпунова про стійкість повинна існувати деяка функція з властивостями функції Ляпунова.

Крім того, функції Ляпунова при дослідженні екологічних систем часто задають ентропійні конструкції, що дозволяють сфор-

мулювати різні екстремальні принципи виживання популяції і визначити напрям еволюції угруповання.

Нині в популяційній динаміці існує ряд тверджень, що базуються на існуванні функцій Ляпунова зі знаковизначеною похідною, наприклад фундаментальна теорема природнього відбору Фішера [?].

Зарад детально зупинимося на питанні існування функціоналів, типу функцій Ляпунова, що мають знаковизначену похідну, оскільки наявність такої функції дозволяє не тільки провести якісне дослідження диференціальної системи, але й часто дає можливість отримати змістовну фізичну інтерпретацію.

Проведемо дослідження стійкості стаціонарних процесів динаміки вікового складу другим методом Ляпунова.

#### 1.4.2. Прямий метод Ляпунова для лінійної моделі

На початку розглянемо лінійну модель динаміки вікової структури (1.2.8). Для вивчення стійкості тривіального розв'язку рівняння (1.2.8) запровадимо в розгляд функціонал

$$v(x) = \frac{1}{2} \int_0^{\infty} u(\tau) x^2(\tau, t) d\tau, \quad (1.4.1)$$

де  $u(t)$  – функція, яка буде визначена нижче згідно з вимогами прямого методу Ляпунова.

Для похідної за часом функціонала (1.4.1) в силу рівнянь (1.2.8), маємо

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} = & \int_0^{\infty} \left[ \frac{1}{2} \frac{du}{d\tau} - d(\tau)u(\tau) \right] x^2(\tau, t) d\tau + \\ & + \frac{u(0)}{2} \left[ \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t) d\tau \right]^2 - \frac{1}{2} [u(\tau)x^2(\tau, t)]_{\tau=\infty}. \end{aligned}$$

Нехай  $u(\tau)$  задовольняє рівняння

$$\frac{1}{2} \frac{du}{d\tau} - d(\tau)u = -h(\tau), \quad h(\tau) \geq 0, \quad h(\tau) \not\equiv 0.$$

Тоді

$$u(\tau) = \left\{ u(0) - 2 \int_0^\tau h(s) \exp \left[ - \int_0^s d(\xi) d\xi \right] ds \right\} \exp \left[ 2 \int_0^\tau d(s) ds \right],$$

$$\frac{dv}{d\tau} = - \int_0^\infty h(\tau) x^2(\tau, t) d\tau + \frac{u(0)}{2} \left[ \int_0^\infty b(\tau) x(\tau, t) d\tau \right]^2 - \frac{1}{2} [u(\tau) x(\tau, t)]_{\tau=\infty}.$$

Виберемо  $u(0)$  і  $h(\tau)$  так, щоб виконувались умови

$$u(0) - 2 \int_0^\infty h(\tau) \exp \left[ -2 \int_0^\tau d(s) ds \right] d\tau > 0, \quad (1.4.2)$$

$$- \int_0^\infty h(\tau) x^2(\tau, t) d\tau + \frac{u(0)}{2} \int_0^\infty b^2(\tau) d\tau \int_0^\infty x^2(\tau, t) d\tau < 0. \quad (1.4.3)$$

Для похідної функціонала, використовуючи нерівність Коші-Буняковського і враховуючи (1.4.3), отримуємо оцінку

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} &\leq \int_0^\infty \left[ u(0) \int_0^\infty b^2(\tau) d\tau - 2h(\tau) \right] x^2(\tau, t) d\tau - \\ &\quad - \frac{1}{2} (u(\tau) x^2(\tau, t)) \Big|_{\tau=\infty} < 0. \end{aligned}$$

Тоді функціонал (1.4.1) задовольняє умови теореми про асимптотичну стійкість [?], а значить тривіальний розв'язок системи (1.2.8) є асимптотично стійким за нормою

$$\rho(x) = \int_0^\infty x^2(\tau, t) d\tau.$$

Покажемо, що з умов (1.4.2), (1.4.3) випливає умова стійкості, яка одержана в п. 1.1.2,

$$H < 1, \quad H = \int_0^{\infty} K(\tau) d\tau, \quad K(\tau) = b(\tau) \exp \left( - \int_0^{\tau} d(s) ds \right). \quad (1.4.4)$$

Дійсно, для виконання (1.4.3) достатньо, щоб

$$2h(\tau) > u(0) \int_0^{\infty} b^2(\tau) d\tau,$$

тоді з (1.4.2) на основі нерівності Коші-Буняковського маємо

$$1 > \int_0^{\infty} b^2(\tau) d\tau \int_0^{\infty} \exp \left[ -2 \int_0^{\tau} d(s) ds \right] d\tau \geq \left[ \int_0^{\infty} K(\tau) d\tau \right]^2.$$

Звідки одержуємо умову (1.4.4).

Покажемо, що тепер при  $H > 1$  нульовий розв'язок є нестійким. Для цього розглянемо функціонал

$$v(x) = \int_0^{\infty} \omega(\tau) x(\tau, t) d\tau, \quad (1.4.5)$$

де функцію  $\omega(\tau)$  виберемо так, щоб він задовольняв теоремі про нестійкість [?]. Враховуючи рівняння (1.2.8), маємо

$$\frac{dv}{dt} = \int_0^{\infty} \left[ \frac{d\omega}{d\tau} - d(\tau)\omega(\tau) + \omega(0)b(\tau) \right] x(\tau, t) d\tau - [\omega(\tau)x(\tau, t)]_{\tau=\infty}.$$

Для функції  $\omega(\tau)$  візьмемо розв'язок рівняння

$$\frac{d\omega}{d\tau} - d(\tau)\omega(\tau) + \omega(0)b(\tau) = \lambda\omega, \quad \lambda = const > 0,$$

$$\omega(\tau) = \omega(0) \left[ 1 - \int_0^{\tau} K(s) \exp(-\lambda s) ds \right] \exp \left[ \lambda\tau + \int_0^{\tau} d(s) ds \right].$$



Нехай  $\lambda = \lambda_*$ , де  $\lambda_*$  – єдиний дійсний додатний, при  $H > 1$ , корінь рівняння (1.1.18).

Тоді

$$\frac{dv}{dt} = \lambda_* v - [\omega(\tau)x(\tau, t)]_{\tau=\infty}.$$

Приймаючи до уваги, що

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \omega(\tau) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{\omega(0)b(\tau)}{\lambda_* + d(\tau)} < \infty, \quad x(\infty, t) = 0,$$

остаточно одержимо

$$\frac{dv}{dt} = \lambda_* v,$$

і функціонал (1.4.5) задовольняє умови теореми про нестійкість.

Таким чином, на основі прямого методу Ляпунова встановлено, що умова (1.4.4) є необхідною і достатньою умовою стійкості тривіального розв'язку.

При  $H = 1$  система (1.2.8) має сімейство стаціонарних розв'язків

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}_0 \exp \left[ - \int_0^\tau d(s) ds \right], \quad (1.4.6)$$

для яких  $\bar{x}_0$  приймає будь-які додатні значення. Для таких розв'язків рівняння збурених процесів мають той же вигляд, що і (1.2.8). В цьому випадку похідна за часом від функціонала (1.4.1) постійно від'ємна, а значить нетривіальний стаціонарний процес стійкий за мірою  $\rho(x)$  [?].

Всім стаціонарним розв'язкам (1.2.8) можна дати геометричну інтерпретацію на площині параметрів  $H$  і  $\bar{x}_0$  (рис. 1.5.1). Тривіальному процесу відповідає промінь  $\bar{x}_0 = 0, H > 0$ . Нетривіальним процесам відповідає промінь  $H = 1, \bar{x}_0 > 0$ . Точка  $(1, 0)$  є точкою біфуркації, в якій відбувається зміна структури розв'язків системи, тобто зміна характеру стійкості на кривій стаціонарних процесів. Знаки  $+$ ,  $-$  відповідають відповідно стійким і нестійким процесам.

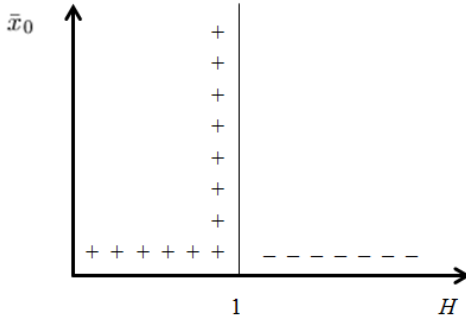


Рис. 1.5.1. Біфуркація розв'язків системи (1.2.8)

### 1.4.3. Прямий метод Ляпунова в моделях ДВС з міжвіковою конкуренцією

Розглянемо випадок, коли рівняння динаміки мають вигляд

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -[d(\tau) + p(\tau)x]x, \quad d(\tau), p(\tau) \geq 0, \quad \tau \in [0, \infty), \quad (1.4.7)$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t)d\tau.$$

Це рівняння має стаціонарний розв'язок

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}_0 \exp\left(-\int_0^{\tau} d(s)ds\right) \left(1 + \bar{x}_0 \int_0^{\tau} P(s)ds\right)^{-1}, \quad (1.4.8)$$

де

$$P(\tau) = p(\tau) \exp\left(-\int_0^{\tau} d(s)ds\right),$$

а  $\bar{x}_0$  визначається з рівняння

$$\bar{x}_0 \left(1 - \int_0^{\infty} K(\tau) \left[1 + \bar{x}_0 \int_0^{\tau} P(s)ds\right]^{-1} d\tau\right) = 0. \quad (1.4.9)$$

Звідси видно, що крім тривіального розв'язку рівняння (1.4.7) можуть мати і нетривіальні розв'язки.

При  $H > 1$ , як ми бачили в п. 1.2, існує єдиний стаціонарний розв'язок (1.4.8).

Для збуреного процесу покладемо  $x(\tau, t) = \bar{x}(\tau) + \xi(\tau, t)$ , тоді рівняння для  $\xi(\tau, t)$  набувають вигляду

$$\frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} = -[d(\tau) + 2p\bar{x}(\tau) + p(\tau)\xi]\xi, \quad \tau, t > 0,$$

$$\xi(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)\xi(\tau, t)d\tau.$$

Дослідимо стійкість нетривіального розв'язку (1.4.8). Для цього розглянемо функціонал

$$v(\xi) = \frac{1}{2} \int_0^{\infty} u(\tau)\xi^2(\tau, t)d\tau, \quad (1.4.10)$$

де функцію  $u(\tau)$ , як і раніше, необхідно визначити.

Для похідної за часом функціонала (1.4.10) в силу збурених рівнянь одержуємо нерівність

$$\frac{dv}{dt} \leq -q(\xi) - \int_0^{\infty} u(\tau)p(\tau)\xi^3(\tau, t)d\tau,$$

$$q(\xi) = \int_0^{\infty} h(\tau)\xi^2(\tau, t)d\tau - \frac{u(0)}{2} \int_0^{\infty} b^2(\tau)d\tau \int_0^{\infty} \xi^2(\tau, t)d\tau + \\ + \frac{1}{2}[u(\tau)\xi^2(\tau, t)]_{\tau=\infty},$$

$$-h(\tau) = \frac{1}{2} \frac{du}{d\tau} - [d(\tau) + 2p(\tau)\bar{x}(\tau)]u, \quad h(\tau) \geq 0, \quad h(\tau) \neq 0.$$

Визначивши з останнього співвідношення  $u(\tau)$ , одержимо

$$u(\tau) = \left( u(0) - 2 \int_0^\tau h(s) \exp \left( -2 \int_0^s (d(\eta) + 2p(\eta)\bar{x}(\eta)) d\eta \right) ds \right) \exp \left( 2 \int_0^\tau (d(s) + 2p(s)\bar{x}(s)) ds \right).$$

Тепер очевидно, що при умовах

$$u(0) - \int_0^\infty h(\tau) \exp \left( -2 \int_0^\tau (d(s) + 2p(s)\bar{x}(s)) ds \right) d\tau > 0,$$

$$2h(\tau) > u(0) \int_0^\infty b^2(\tau) d\tau \quad (1.4.11)$$

функціонали  $v(\xi)$ ,  $q(\xi)$  – додатньо визначені.

Умови (1.4.11), використовуючи нерівність Коші–Буняковського, можна привести до вигляду

$$\int_0^\infty K(\tau) \left( 1 + \bar{x}_0 \int_0^\tau p(s) ds \right)^{-2} d\tau < 1.$$

Це і є достатні умови асимптотичної стійкості розв'язку (1.4.8) по нормі  $\rho(\xi)$ . Ця нерівність при  $H > 1$  виконується завжди.

Аналогічно як і вище можна показати, що тривіальний розв'язок задачі (1.4.7) при  $H < 1$  асимптотично стійкий, а при  $H > 1$  – нестійкий. На рис. 1.5.2 геометрично подані графіки початкового значення  $\bar{x}_0$  для стаціонарних розв'язків і указано знаками + і – характер стійкості на вітках кривих стаціонарних процесів.

Точка, для якої  $H = 1$ ,  $\bar{x}_0 = 0$  є точкою біфуркації. Зауважимо, що у випадку, коли

$$\int_0^{\alpha} K(\tau) d\tau = 1, \quad p(\tau) \equiv 0, \quad \tau \in [0, \alpha]$$

крива ненульових стаціонарних розв'язків вироджується в промінь  $H = 1$ ,  $\bar{x}_0 = 0$  (рис. 1.5.1).

Розглянемо випадок, коли рівняння виживання має вигляд

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = - \left[ d(\tau) + \int_0^{\infty} \gamma(s) x(s, t) ds \right] x, \quad d(\tau), \gamma(\tau) \geq 0, \quad (1.4.12)$$

а рівняння народжування таке ж саме як і в (1.2.8). Тоді така система крім тривіального розв'язку, при  $H > 1$ , допускає додатний стаціонарний розв'язок

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}_0 \exp \left( -\lambda_* \tau - \int_0^{\tau} d(s) ds \right),$$

де

$$\bar{x}_0 = \lambda_* \left( \int_0^{\infty} \gamma(\tau) \exp \left( -\int_0^{\tau} d(s) ds - \lambda_* \tau \right) d\tau \right)^{-1}.$$

Рівняння для збурення  $\xi(\tau, t)$  розв'язку  $x(\tau, t)$  має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{\partial \xi}{\partial t} + \frac{\partial \xi}{\partial \tau} = & - \left[ \left( \lambda_* + d(\tau) + \int_0^{\infty} \gamma(s) \xi(s, t) ds \right) \xi + \right. \\ & \left. + x(\tau) \int_0^{\infty} \gamma(s) \xi(s, t) ds \right], \quad (1.4.13) \\ \xi(0, t) = & \int_0^{\infty} b(\tau) \xi(\tau, t) d\tau. \end{aligned}$$

Для вивчення стійкості нетривіальних стаціонарних розв'язків розглянемо функціонал

$$v(\xi) = \frac{1}{2} \left( \int_0^{\infty} \omega(\tau) \xi(\tau, t) d\tau \right)^2, \quad (1.4.14)$$

де функцію  $\omega(\tau)$  необхідно визначити.

Вважатимемо, що  $\gamma(\tau) \in C[0, \infty)$ . Похідна за часом функціонала (1.4.14) в силу збурених рівнянь (1.4.13) має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} = & \int_0^{\infty} \left( \frac{d\omega}{dt} + \omega(0)b(\tau) - (\lambda_* + d(\tau))\omega(\tau) - \gamma(\tau) \int_0^{\infty} \omega(\tau) \bar{x}(\tau) d\tau \right) \times \\ & \times \xi(\tau, t) d\tau \int_0^{\infty} \omega(\tau) \xi(\tau, t) d\tau - \left( \int_0^{\infty} \omega(\tau) \xi(\tau, t) d\tau \right)^2 \int_0^{\infty} \gamma(s) \xi(s, t) ds. \end{aligned}$$

Виберемо функцію  $\omega(\tau)$  з умови

$$\frac{d\omega}{d\tau} - (\lambda_* + d(\tau))\omega(\tau) - \gamma(\tau) \int_0^{\infty} \bar{x}(\tau) \omega(\tau) d\tau + \omega(0)b(\tau) = h\omega, \quad h = \text{const.}$$

Легко бачити, що це рівняння допускає розв'язок лише при  $h < 0$ , наприклад при  $h = -\lambda_*$ . Тоді

$$\frac{dv}{dt} = -2\lambda_* v - \left( \int_0^{\infty} \omega(\tau) \xi(\tau, t) d\tau \right)^2 \int_0^{\infty} \gamma(\tau) \xi(\tau, t) d\tau.$$

А значить функціонал (1.4.14) задовольняє умови теореми про асимптотичну стійкість і ненульові стаціонарні розв'язки при умові, що вони існують, є асимптотично стійкими за мірою

$$\rho(\xi) = \left( \int_0^{\infty} \xi(\tau, t) d\tau \right)^2.$$

Ненульовий стаціонарний розв'язок, як і вище при  $H < 1$ , асимптотично стійкий і нестійкий при  $H > 1$ . Біфуркаційна діаграма має вигляд, що поданий на рис. 1.5.2.

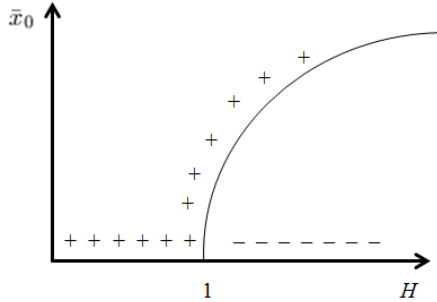


Рис. 1.5.2. Біфуркація розв'язків системи з конкурентною дією

Точка  $(1, 0)$  є точкою біфуркації. При переході значення  $H$  через 1 нульовий розв'язок перестає бути стійким, зате з'являється ненульовий стійкий стаціонарний розв'язок.

## 1.5. Нелінійна модель динаміки вікової структури популяцій

### 1.5.1. Постановка задачі

Позначимо кількість особин віку  $\tau$  в момент часу  $t$  через  $x(\tau, t)$ . Так що вираз

$$N(t) = \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau \quad (1.5.1)$$

визначає загальну чисельність популяції в момент часу  $t$ .

Вище вивчалася лінійна модель динаміки вікового складу та деякі її узагальнення. Такі моделі довгий час були об'єктом дослідження і використання їх на практиці.

Але функції народжування та виживання, що фігурують в моделі, можуть залежати не тільки від  $\tau$ ,  $t$ , але й від фазової змінної  $x(\tau, t)$  і від 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.

Істотне просунення вперед в області математичного моделювання динаміки популяції з віковою структурою, що враховує нелінійні взаємодії, вважають роботу [3], в якій досліджується динаміка вікового складу у випадку, коли  $\mu = \mu(\tau, N)$ ,  $b = b(\tau, N)$ , де  $N(t)$  – загальна чисельність популяції.

В роботах [2 - 4] вивчаються умови існування та єдиності розв'язку цієї задачі, існування стаціонарних розв'язків та їх стійкість, розглядаються різні приклади.

Але більш реальним може бути процес, при якому коефіцієнти 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

$$S_1(t) = \int_0^{\infty} \gamma_1(s) \rho(s, t) ds, \quad S_2(t) = \int_0^{\infty} \gamma_2(s) \rho(s, t) ds. \quad (1.5.2)$$

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

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho}{\partial \tau} + \frac{\partial \rho}{\partial t} &= -\mu(\tau, S_1(t))\rho, & t, \tau > 0, \\ \rho(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, S_2(t))\rho(\tau, t)d\tau, & t > 0, \\ \rho(\tau, 0) &= \varphi(\tau), & \tau \geq 0, \end{aligned} \quad (1.5.3)$$

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

Співвідношення (1.5.3)<sub>2</sub> є нелокальною нелінійною граничною умовою і саме тому одновимірна задача (1.5.3) має розв'язки з непростою поведінкою.

Задачу (1.5.3) в подальшому будемо називати популяційною задачею.

Зробимо деякі припущення відносно коефіцієнтів системи (1.5.3):

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

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  $\tau$ ,  $S$  є обмеженими в  $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$ ,  $\int_0^{\infty} \mu(\tau, S)d\tau = \infty$ ,  $S \geq 0$ ;

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

д)  $\varphi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau, \bar{S}_2)\varphi(\tau)d\tau$ ,  $\bar{S}_2 = \int_0^{\infty} \gamma_2(s)\varphi(s)ds$ ;

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

### 1.5.2. Існування та єдиність розв'язку задачі (1.5.3)

Для дослідження системи (1.5.3) використаємо метод інтегрування вздовж характеристик. При  $t > \tau$  зробимо заміну  $t = \tau + q$  ( $q > 0$ ), тоді  $\rho(\tau, t) = \rho(\tau, \tau + q) = \hat{\rho}(\tau)$  і рівняння (1.5.3)<sub>1</sub> набуде

вигляду

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

Інтегруючи його, знаходимо

$$\hat{\rho}(\tau) = \hat{\rho}(0)e^{-\int_0^\tau \mu(\xi, S_1(\xi + q))d\xi},$$

або, повертаючись до змінних  $\tau, t$ , одержуємо

$$\rho(\tau, t) = B(t - \tau)e^{-\int_0^\tau \mu(\xi, S_1(t - \tau + \xi))d\xi}, \quad t > \tau, \quad (1.5.4)$$

де  $B(t) = \rho(0, t)$  – густина новонароджених осіб. Аналогічно, при  $t \leq \tau$ , зробивши заміну  $\tau = t + q$ , встановлюємо, що

$$\rho(\tau, t) = \varphi(\tau - t)e^{-\int_0^\tau \mu(\xi + \tau - t, S_1(\xi))d\xi}, \quad t \leq \tau. \quad (1.5.5)$$

В співвідношеннях (1.5.4), (1.5.5) невідомими є  $B(t)$ ,  $S_1(t)$ ,  $S_2(t)$ . Підставляючи (1.5.4), (1.5.5) в (1.5.3)<sub>2</sub>, (1.5.2) одержуємо інтегральні рівняння для  $B(t)$ ,  $S_1(t)$ ,  $S_2(t)$  вигляду

$$\begin{aligned} B(t) &= \int_0^t b(t - \tau, S_2(t))\mathcal{K}(t, t - \tau, S_1)B(\tau)d\tau + \\ &+ \int_0^\infty b(\tau + t, S_2(t))\mathcal{L}(t, t + \tau, S_1)\varphi(\tau)d\tau, \end{aligned} \quad (1.5.6)$$

$$S_1(t) = \int_0^t \gamma_1(t - \tau)B(\tau)\mathcal{K}(t, t - \tau, S_1)d\tau + \int_0^\infty \gamma_1(t + \tau)\mathcal{L}(t, t + \tau, S_1)\varphi(\tau)d\tau, \quad (1.5.7)$$

$$S_2(t) = \int_0^t \gamma_2(t - \tau)B(\tau)\mathcal{K}(t, t - \tau, S_1)d\tau + \int_0^\infty \gamma_2(t + \tau)\mathcal{L}(t, t + \tau, S_1)\varphi(\tau)d\tau, \quad (1.5.8)$$

де

$$\begin{aligned} \mathcal{K}(t, \tau, S_1) &= e^{-\int_{t-\tau}^t \mu(\xi+\tau-t, S_1(\xi))d\xi}, \\ \mathcal{L}(t, \tau, S_1) &= e^{-\int_0^t \mu(\tau-t+\xi, S_1(\xi))d\xi}. \end{aligned} \quad (1.5.9)$$

Справедливе таке твердження.

**Теорема 1.5.1.** *Якщо виконуються умови а) - ж), то популяційна задача (1.5.3) має єдиний невід'ємний розв'язок  $\rho(\tau, t) \in C([0, \infty) \times [0, T])$ , а при  $t \neq \tau$   $\rho(\tau, t) \in C^1([0, \infty) \times [0, T])$ ,  $T > 0$ .*

**Доведення.** Нехай  $C_+^1[0, T] = \{f \in C^1[0, T], f \geq 0\}$ . Враховуючи формули (1.5.4), (1.5.5), для доведення теореми 1 достатньо довести, що інтегральні рівняння (1.5.6) - (1.5.8) мають єдиний розв'язок  $B(t), S_1(t), S_2(t) \in C_+^1[0, T]$ .

Розглянемо спочатку рівняння (1.5.6), яке для фіксованих  $S_1(t), S_2(t) \in C_+^1[0, T]$  є лінійним інтегральним рівнянням Вольтера відносно  $B(t)$ , а значить при умовах а) - д) існує єдиний розв'язок  $B(t) \in C^1[0, T]$ ,  $T > 0$   $B(t) \geq 0$ , оскільки другий доданок в (1.5.6) є невід'ємною, диференційовною функцією по  $t$ . Позначимо цей розв'язок через

$$B(t) = \mathcal{B}(S_1, S_2)(t), \quad (1.5.10)$$

тоді рівняння (1.5.7), (1.5.8) можна подати у вигляді

$$\begin{aligned} S_1 &= \Psi_1(S_1, S_2)(t), \\ S_2 &= \Psi_2(S_1, S_2)(t), \end{aligned} \quad (1.5.11)$$

де

$$\begin{aligned} \Psi_1(S_1, S_2)(t) &= \int_0^t \gamma_1(t-\tau) \mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau) \mathcal{K}(t, t-\tau, S_1) d\tau + \\ &+ \int_0^\infty \gamma_1(t+\tau) \mathcal{L}(t, t+\tau, S_1) \varphi(\tau) d\tau, \end{aligned} \quad (1.5.12)$$

$$\begin{aligned} \Psi_2(S_1, S_2)(t) = & \int_0^t \gamma_2(t - \tau) \mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau) \mathcal{K}(t, t - \tau, S_1) d\tau + \\ & + \int_0^\infty \gamma_2(t + \tau) \mathcal{L}(t, t + \tau, S_1) \varphi(\tau) d\tau. \end{aligned} \quad (1.5.13)$$

Вважаючи  $\Psi_1, \Psi_2$  компонентами вектора  $\Psi$ ,  $S_1, S_2$  компонентами вектора  $S$ , можемо записати систему рівнянь (1.5.11) в векторній формі

$$S = \Psi(S)(t). \quad (1.5.14)$$

Доведемо, що оператор  $\Psi$  визначений в (1.5.12), (1.5.13) має єдину нерухому точку.

Позначимо через

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

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

де  $r$  – вектор з компонент  $r_1, r_2$ ,  $\Phi$  – вектор з компонент  $\Phi_1, \Phi_2$ , а  $\Phi_i(t)$  знаходимо з співвідношення

$$\Phi_i(t) = \int_0^\infty \gamma_i(t + \xi) \varphi(\xi) d\xi.$$

Покажемо, що відображення  $\Psi$  відображає  $H$  в себе і є стискуючим.

Розглянемо простір  $\Omega = \{(\tau, S) | \tau \geq 0, S \in H\}$ . Згідно з умовами в), г), ж) отримуємо оцінки:

$$\begin{aligned} \mu_0 = \sup_{(\tau, S_1) \in \Omega} \mu(\tau, S_1), \quad \mu_1 = \sup_{(\tau, S_1) \in \Omega} \mu_{S_1}(\tau, S_1), \\ b_0 = \sup_{(\tau, S_2) \in \Omega} b(\tau, S_2), \quad b_1 = \sup_{(\tau, S_2) \in \Omega} b_{S_2}(\tau, S_2), \end{aligned} \quad (1.5.15)$$

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

Для всіх  $S \in H$  із (1.5.10) та (1.5.6), враховуючи (1.5.15), одержуємо

$$\mathcal{B}(S_1, S_2)(t) \leq \beta_0 \int_0^t \mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau) d\tau + \beta_0 \bar{\Phi}, \quad \bar{\Phi} = \int_0^\infty \varphi(\tau) d\tau. \quad (1.5.16)$$

Згідно з лемою Гронуолла-Белмана з (1.5.16) одержуємо нерівність

$$\mathcal{B}(S_1, S_2)(t) \leq \beta_0 \bar{\Phi} e^{\beta_0 t}. \quad (1.5.17)$$

Використовуючи (1.5.7), знаходимо

$$\begin{aligned} |S_1(t) - \Phi_1(t)| &= \int_0^t \gamma_1(t - \tau) \mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau) \mathcal{K}(t, t - \tau, S_1) d\tau + \\ &+ \int_0^\infty \gamma_1(t + \tau) \varphi(\tau) |\mathcal{L}(t, t + \tau, S_1) - 1| d\tau \leq \\ &\leq \bar{\gamma}_1 \beta_0 \bar{\Phi} \int_0^t e^{\beta_0 \tau} d\tau + \bar{\gamma}_1 \int_0^\infty |\mathcal{L}(t, t + \tau, S_1) - 1| \varphi(\tau) d\tau \leq \\ &\leq \bar{\gamma}_1 \bar{\Phi} (e^{\beta_0 T} - 1) + \bar{\gamma}_1 \bar{\Phi} \sup_{\substack{\tau \geq 0 \\ t \in [0, T]}} |\mathcal{L}(t, t + \tau, S_1) - 1|. \end{aligned}$$

Враховуючи позначення (1.5.9), (1.5.15) 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 підбору достатньо малого  $T > 0$  можна забезпечити справедливість нерівності  $\|S_1 - \Phi_1\| \leq r_1$ .

Аналогічно –  $\|S_2 - \Phi_2\| \leq r_2$ , а значить,  $\|S - \Phi\| \leq r$ , тобто відображення  $\Psi$  відображає простір  $H$  в себе.

Доведемо, що відображення  $S = \Psi(S)$  є стискующим для достатньо малих  $T > 0$ . Для цього виберемо  $S, \hat{S} \in H$  і розглянемо

$$\|\Psi(S) - \Psi(\hat{S})\| = \max(\|\Psi_1(S) - \Psi_1(\hat{S})\|, \|\Psi_2(S) - \Psi_2(\hat{S})\|).$$

Спочатку оцінимо  $\|\Psi_1(S) - \Psi_1(\hat{S})\|$ . Для цього покладемо

$$\Psi_1(S) - \Psi_1(\hat{S}) = P + Q + R, \quad (1.5.18)$$

де

$$P = \int_0^t \gamma_1(t - \tau) \mathcal{B}(S_1, S_1)(\tau) (\mathcal{K}(t, t - \tau, S_1) - \mathcal{K}(t, t - \tau, \hat{S}_1)) d\tau,$$

$$Q = \int_0^t \gamma_1(t - \tau) \mathcal{K}(t, t - \tau, \hat{S}_1) (\mathcal{B}(S_1, S_1)(\tau) - \mathcal{B}(\hat{S}_1, \hat{S}_1)(\tau)) d\tau,$$

$$R = \int_0^\infty \gamma_1(t + \tau) \varphi(\tau) (\mathcal{L}(t, t + \tau, S_1) - \mathcal{L}(t, t + \tau, \hat{S}_1)) d\tau. \quad (1.5.19)$$

Враховуючи співвідношення (1.5.9), (1.5.15), одержимо

$$\begin{aligned} |\mathcal{L}(t, t + \tau, S_1) - \mathcal{L}(t, t + \tau, \hat{S}_1)| &= e^{-\int_0^t \mu(\tau - t + \xi, S_1) d\xi} \times \\ &\quad \times \left| 1 - e^{\int_0^t (\mu(\tau - t + \xi, S_1) - \mu(\tau - t + \xi, \hat{S}_1)) d\xi} \right| \leq \\ &\leq \left| \int_0^t (\mu(\tau - t + \xi, S_1) - \mu(\tau - t + \xi, \hat{S}_1)) d\xi \right| e^{\left| \int_0^t (\mu(\tau - t + \xi, S_1) - \mu(\tau - t + \xi, \hat{S}_1)) d\xi \right|} \leq \\ &\leq \mu_1 T e^{2\mu_0 T} |S_1 - \hat{S}_1|. \end{aligned}$$

Аналогічно

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

Тим самим з (1.5.19) для  $P, R$  одержуємо оцінки

$$\|P\| + \|R\| \leq K_1 T \|S_1 - \hat{S}_1\|, \quad (1.5.20)$$

де  $K_1$  – деяка константа.

Оцінимо  $\|Q\|$ , для цього позначимо через

$$q(t) = \mathcal{B}(S_1, S_1)(t) - \mathcal{B}(\hat{S}_1, \hat{S}_2)(t).$$

З співвідношень (1.5.6), (1.5.10) отримуємо

$$\begin{aligned} q(t) &= \int_0^t b(t-\tau, S_2(t)) \mathcal{K}(t, t-\tau, S_1) (\mathcal{B}(S_1, S_2)(\tau) - \mathcal{B}(\hat{S}_1, \hat{S}_2)(\tau)) d\tau + \\ &+ \int_0^t (b(t-\tau, S_2(t)) \mathcal{K}(t, t-\tau, S_1) - b(t-\tau, \hat{S}_2(t)) \mathcal{K}(t, t-\tau, \hat{S}_1)) \mathcal{B}(\hat{S}_1, \hat{S}_2)(\tau) d\tau + \\ &+ \int_0^\infty (b(\tau+t, S_2) \mathcal{L}(t, t+\tau, S_1) - b(\tau+t, \hat{S}_2) \mathcal{L}(t, t+\tau, \hat{S}_1)) \varphi(\tau) d\tau. \end{aligned}$$

Позначивши два останніх доданки через  $f(t)$ , з останнього співвідношення знаходимо

$$q(t) = \int_0^t b(t-\tau, S_2(t)) \mathcal{K}(t, t-\tau, S_1) q(\tau) + f(t)$$

і враховуючи (1.5.9), (1.5.15), одержимо, що  $|q(t)| \leq \beta_0 \int_0^t |q(\tau)| d\tau + |f(t)|$ , або

$$|q(t)| \leq |f(t)| + \beta_0 \int_0^t |f(\tau)| e^{\beta_0(t-\tau)} d\tau. \quad (1.5.21)$$

Для  $f(t)$ , аналогічно як це зроблено вище можна отримати оцінку

$$\|f\| \leq K_0 \|S_1 - \hat{S}_1\|, \quad (1.5.22)$$

де  $K_0$  – константа, яка залежить від  $\beta_0, \beta_1, \mu_0, \mu_1, T$ .

Використовуючи оцінки (1.5.21), (1.5.22) отримуємо, що  $\|Q\| \leq K_2 T \|S_1 - \hat{S}_1\|$ , де  $K_2$  деяка константа. 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 підібрати так, щоб  $(K_1 + K_2)T < 1$ .

Аналогічно можна встановити, що

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

Таким чином, встановлено, що відображення  $S = \Psi(S)$  є стис-  
куючим. Теорему доведено.

### 1.5.3. Існування стаціонарних розв'язків популяційної задачі

При моделюванні динаміки поведінки біологічних угруповань особливу роль відіграють стаціонарні режими, оскільки саме ці режими частіше всього реалізуються в природі і їх дослідження має конкретне практичне значення як істотній крок на шляху розуміння природніх процесів.

Стаціонарні розв'язки  $\bar{\rho}(\tau)$  задачі (1.5.3) визначаються з рівнянь

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{\rho}(\tau)}{d\tau} &= -\mu(\tau, \bar{S}_1)\bar{\rho}, \\ \bar{\rho}(0) &= \int_0^{\infty} b(\tau, \bar{S}_2)\bar{\rho}(\tau)d\tau, \end{aligned} \quad (1.5.23)$$

де

$$\bar{S}_1 = \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau)\bar{\rho}(\tau)d\tau, \quad \bar{S}_2 = \int_0^{\infty} \gamma_2(\tau)\bar{\rho}(\tau)d\tau. \quad (1.5.24)$$

Позначимо через  $\Lambda(\tau, \bar{S}_1) = e^{-\int_0^{\tau} \mu(\xi, \bar{S}_1) d\xi}$ .



Знайдемо розв'язок рівняння (1.5.23)<sub>1</sub> і підставимо його в (1.5.23)<sub>2</sub> і в (1.5.24), тоді отримаємо

$$\bar{\rho}(\tau) = \bar{\rho}(0)\Lambda(\tau, \bar{S}_1), \quad (1.5.25)$$

$$\bar{\rho}(0) = \left( 1 - \int_0^{\infty} b(\tau, \bar{S}_2)\Lambda(\tau, \bar{S}_1)d\tau \right) = 0, \quad (1.5.26)$$

$$\bar{S}_1 = \bar{\rho}(0) \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau)\Lambda(\tau, \bar{S}_1)d\tau, \quad \bar{S}_2 = \bar{\rho}(0) \int_0^{\infty} \gamma_2(\tau)\Lambda(\tau, \bar{S}_1)d\tau. \quad (1.5.27)$$

З співвідношень (1.5.26) маємо, що або  $\bar{\rho}(0) = 0$ , тоді  $\bar{\rho}(\tau) \equiv 0$ , або

$$\int_0^{\infty} b(\tau, \bar{S}_2)\Lambda(\tau, \bar{S}_1)d\tau = 1. \quad (1.5.28)$$

З системи рівнянь (1.5.27), (1.5.28) можна знайти параметри  $\bar{\rho}(0)$ ,  $\bar{S}_1$ ,  $\bar{S}_2$ , які однозначно визначають стаціонарний розв'язок  $\bar{\rho}(\tau)$  популяційної задачі.

Таким чином, справедливе таке твердження.

**Теорема 1.5.2.** *Нехай функції  $b(\tau, s)$ ,  $\mu(\tau, s)$  є невід'ємні неперервні і обмежені для  $\tau, s \in \mathbb{R}^+$ , тоді необхідною і достатньою умовою існування стаціонарного розв'язку задачі (1.5.23) є сумісність системи (1.5.27), (1.5.28) при  $S_1, S_2 > 0$ . Якщо існує єдиний розв'язок цієї системи, то існує єдиний стаціонарний розв'язок (1.5.25) з  $\bar{\rho}(0) = \bar{S}_1 / \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau)\Lambda(\tau, \bar{S}_1)d\tau$ .*

Дослідити систему (1.5.27), (1.5.28) в загальному випадку на предмет існування і єдиності розв'язків є неможливим, тому можна розглядати лише деякі часткові випадки, наприклад, якщо  $b(\tau, S_2) = b(\tau)$ ,  $\mu(\tau, S_1) = \mu(\tau)$ , то при умові  $\int_0^{\infty} b(\tau)\Lambda(\tau)d\tau = 1$  рів-

няння (1.5.26) допускає існування безлічі стаціонарних розв'язків, інакше існує тільки нульовий стаціонарний розв'язок [6].

#### 1.5.4. Стійкість стаціонарних розв'язків

Основна задача в популяційній екології є якісні 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.

Для дослідження стійкості стаціонарного розподілу  $\bar{\rho}(\tau)$  покладемо

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

де  $\bar{S}_1, \bar{S}_2$  – зважені чисельності знайдені з системи (1.5.27), (1.5.28)

$$p_1(t) = \int_0^{\infty} \gamma_1(s) \xi(s, t) ds, \quad p_2(t) = \int_0^{\infty} \gamma_2(s) \xi(s, t) ds, \quad (1.5.29)$$

тоді з задачі (1.5.3) з точністю до лінійних величин маємо

$$\begin{aligned} \frac{\partial \xi}{\partial t} + \frac{\partial \xi}{\partial \tau} &= -\mu(\tau, \bar{S}_1) \xi - \omega(\tau) p_1(t), \\ \xi(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, \bar{S}_2) \xi(\tau, t) d\tau + k p_2(t), \end{aligned} \quad (1.5.30)$$

де

$$\omega(\tau) = \mu'_{S_1}(\tau, \bar{S}_1) \bar{\rho}(\tau), \quad k = \int_0^{\infty} b'_{S_2}(\tau, \bar{S}_2) \bar{\rho}(\tau) d\tau. \quad (1.5.31)$$

Розв'язок задачі (1.5.30) шукаємо у вигляді  $\xi(\tau, t) = \bar{\xi}(\tau) e^{\lambda t}$ ,

тоді для  $\bar{\xi}(\tau)$  отримуємо рівняння

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{\xi}(\tau)}{d\tau} + (\lambda + \mu(\tau, \bar{S}_1))\bar{\xi}(\tau) + \omega(\tau)\bar{p}_1 &= 0, \\ \bar{\xi}(0) &= \int_0^{\infty} b(\tau, \bar{S}_2)\bar{\xi}(\tau)d\tau + k\bar{p}_2, \end{aligned} \quad (1.5.32)$$

де

$$\bar{p}_1 = \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau)\bar{\xi}(\tau)d\tau, \quad \bar{p}_2 = \int_0^{\infty} \gamma_2(\tau)\bar{\xi}(\tau)d\tau. \quad (1.5.33)$$

З (1.5.32)<sub>1</sub> отримуємо

$$\bar{\xi}(\tau) = \left( \bar{\xi}(0) - \int_0^{\tau} \omega(s)\bar{p}_1 e^{\int_0^s \mu(\eta, \bar{S}_1)d\eta} e^{\lambda s} ds \right) e^{-\lambda\tau} e^{-\int_0^{\tau} \mu(s, \bar{S}_1)ds}. \quad (1.5.34)$$

Враховуючи вираз (1.5.24), для  $\omega(\tau)$  з (1.5.31), одержуємо, що

$$\omega(\tau) = \mu_1(\tau)\bar{\rho}(0) e^{-\int_0^{\tau} \mu(s, \bar{S}_1)ds},$$

де  $\mu_1(\tau) = \mu'_{S_1}(\tau, \bar{S}_1)$ . Тоді з (1.5.33) знаходимо  $\bar{p}_1$

$$\bar{p}_1 = \bar{\xi}(0) \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau)\bar{\Lambda}(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau / \left( 1 + \bar{\rho}(0) \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau)\bar{\Lambda}(\tau)f_{\lambda}(\tau)d\tau \right), \quad (1.5.35)$$

де

$$\bar{\Lambda}(\tau) = e^{-\int_0^{\tau} \mu(s, \bar{S}_1)ds}, \quad f_{\lambda}(\tau) = \int_0^{\infty} \mu_1(\tau)e^{\lambda(s-\tau)}ds, \quad (1.5.36)$$

а з (1.5.34) одержуємо вираз для  $\bar{\xi}(\tau)$ :

$$\bar{\xi}(\tau) = \bar{\xi}(0) \left( e^{-\lambda\tau} - f_{\lambda}(\tau)g_{\lambda} \right) \bar{\Lambda}(\tau), \quad (1.5.37)$$

де

$$g_\lambda = \bar{\rho}(0) \int_0^\infty \gamma_1(\tau) \bar{\Lambda}(\tau) e^{-\lambda\tau} d\tau / \left( 1 + \bar{\rho}(0) \int_0^\infty \gamma_1(\tau) \bar{\Lambda}(\tau) f_\lambda(\tau) d\tau \right).$$

З (1.5.32)<sub>2</sub> одержуємо характеристичне рівняння для визначення  $\lambda$ :

$$1 = \int_0^\infty (b(\tau, \bar{S}_2) + k\gamma_1(\tau)) \bar{\Lambda}(\tau) e^{-\lambda\tau} d\tau - g_\lambda \int_0^\infty (b(\tau, \bar{S}_2) + k\gamma_2(\tau)) f_\lambda(\tau) \bar{\Lambda}(\tau) d\tau. \quad (1.5.38)$$

Якщо корені характеристичного рівняння (1.5.38) мають від'ємні дійсні частини, то всі розв'язки  $\xi(\tau, t) = \bar{\xi}(0)e^{\lambda t}$  прямують до нуля при  $t \rightarrow \infty$ . А це означає, що  $\rho(\tau, t) \rightarrow \bar{\rho}(\tau)$  при  $t \rightarrow \infty$  для всіх  $\tau \in \mathbb{R}^+$  і  $S_1(t) \rightarrow \bar{S}_1$ ,  $S_2(t) \rightarrow \bar{S}_2$  при  $t \rightarrow \infty$ .

### 1.5.5. Приклад

Припустимо, що  $\mu(\tau, s) = \mu(\tau) \geq \mu_0 > 0$ ,  $\tau \in \mathbb{R}^+$ ,  $b(\tau, S_2) = b(\tau)e^{-\alpha S_2} = b(\tau)e^{-\alpha S}$ ,  $\alpha > 0$ ,  $S = \int_0^\infty \gamma(\tau)\rho(\tau, t)d\tau$ .

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

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

де

$$\bar{\rho}(0) = \bar{S} / \int_0^\infty \gamma(s)\Lambda(s)ds, \quad (1.5.39)$$

а  $\bar{S}$  задовольняє рівняння

$$1 = e^{-\alpha\bar{S}} \int_0^\infty b(\tau)\Lambda(\tau)d\tau, \quad (1.5.40)$$

який має єдиний розв'язок  $\bar{S} > 0$  при умові, що  $\int_0^{\infty} b(\tau)\Lambda(\tau)d\tau > 1$ .

Стійкість стаціонарного розв'язку визначається характером коренів рівняння

$$\Phi(\lambda) = \Psi(\lambda), \quad (1.5.41)$$

де

$$\Psi(\lambda) = 1 + \alpha\bar{\rho}(0) \int_0^{\infty} \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau, \quad \Phi(\lambda) = e^{-\alpha\bar{S}} \int_0^{\infty} b(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\lambda\tau}d\tau.$$

Розглянемо функції  $\Psi(\lambda)$ ,  $\Phi(\lambda)$  як функції дійсного аргумента  $\lambda$ . При  $\lambda = 0$  із співвідношень (1.5.39), (1.5.40) отримуємо, що

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

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

Значить рівняння (1.5.41) немає дійсних коренів  $\lambda \geq 0$ . З'ясуємо, чи існують комплексні корені  $\lambda = \nu + i\omega$  з додатними дійсними частинами.

Для  $\nu$  та  $\omega$  з рівняння (1.5.41), прирівнюючі дійсні частини, маємо

$$1 + \alpha\bar{\rho}(0) \int_0^{\infty} \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\nu\tau} \cos \omega\tau d\tau = e^{-\alpha\bar{S}} \int_0^{\infty} b(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\nu\tau} \cos \omega\tau d\tau. \quad (1.5.42)$$

Права частина

$$e^{-\alpha\bar{S}} \int_0^{\infty} b(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\nu\tau} \cos \omega\tau d\tau < e^{-\alpha\bar{S}} \int_0^{\infty} b(\tau)\Lambda(\tau)d\tau = 1,$$

а інтеграл  $I = \int_0^{\infty} \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-\nu\tau} \cos \omega\tau d\tau$  в лівій частині може набувати як додатніх, так і від'ємних значень в залежності від поведінки функції  $\gamma(\tau)$ .

Але, наприклад, якщо  $\gamma(\tau) \equiv 1$ ,  $\tau \in \mathbb{R}^+$  (це є випадок, коли функціонал  $S(t) = N(t)$ , де  $N(t)$  – загальна чисельність особів в популяції), то  $I > 0$  для всіх  $\omega \geq 0$ ,  $\nu \geq 0$ , тому рівняння (1.5.42) в цьому випадку немає комплексних коренів в правій півплощині і на уявній вісі. Значить всі корені рівняння (1.5.41) лежать в лівій півплощині і, тим самим, стаціонарний розв'язок  $\bar{\rho}(\tau)$  є локально асимптотично стійким.

## 1.6. Аналіз моделей динаміки зважених за віком чисельностей біологічних популяцій

Система з розподіленими параметрами, що описує динаміку вікового складу біологічних популяцій зводиться до системи звичайних диференціальних рівнянь відносно зважених чисельностей. Знайдено умови існування стаціонарних розв'язків і досліджено питання їх стійкості.

### 1.6.1. Формулювання об'єкта дослідження

Простим прикладом стурктурованої за віком моделі динаміки біологічних популяцій є лінійна модель. В подальшому лінійні системи узагальнювалися на випадок, коли функції народжування та виживання нелінійним чином залежать від вікової щільності розподілу в популяції  $x(\tau, t)$  та загальної чисельності

$$S(t) = \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau. \quad (1.6.1)$$

Як приклад розглянемо випадок, коли функції виживання та народжування відповідно дорівнюють  $\mu(S)$  та  $\beta(S)e^{-\alpha\tau}$ ,  $\alpha > 0$ . Тобто модель динаміки вікової структури має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -\mu(S), \quad \tau, t > 0, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} \beta(S)e^{-\alpha\tau}, \quad t > 0, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau), \tau \geq 0. \end{aligned} \tag{1.6.2}$$

Для цієї системи праці [?] одержано умови існування стаціонарного розподілу вікового складу та умови його асимптотичної стійкості.

В цьому пункті систему (1.6.2) з розподіленими параметрами зведемо до системи звичайних диференціальних рівнянь відносно зважених за віком чисельностей особин у популяції.

Інтегруючи перше рівняння системи (1.6.2) по  $\tau$  у межах від 0 до  $\infty$ , одержимо

$$\dot{S} = \rho(0, t) - \mu(S)S. \tag{1.6.3}$$

Врахувавши друге рівняння системи (1.6.2), рівняння (1.6.3) запишеться у вигляді

$$\dot{S} = \beta(S)G - \mu(S)S, \tag{1.6.4}$$

де

$$G(t) = \int_0^{\infty} e^{-\alpha\tau} \rho(\tau, t) d\tau. \tag{1.6.5}$$

Диференціюючи  $G(t)$  і враховуючи перше рівняння системи (1), маємо

$$\dot{G} = (-\mu(S) + \beta(S) - \alpha)G. \tag{1.6.6}$$

Отже, приходимо до системи звичайних диференціальних рівнянь (1.6.4), (1.6.6).

Звести систему з розподіленими параметрами, що описують віковий розподіл до системи звичайних диференціальних рівнянь, вдається також для системи

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

$$\rho(0, t) = \int_0^{\infty} \tau \beta(S) e^{-\alpha \tau} \rho(\tau, t) d\tau, \quad \tau > 0, \alpha > 0.$$

Як і вище, одержимо систему рівнянь

$$\begin{cases} \dot{S} = -\mu(S)S + \beta(S)Q, \\ \dot{Q} = -(\mu(S) + \alpha)Q + G, \\ \dot{G} = -(\mu(S) + \alpha)G + \beta(S)Q, \end{cases} \quad (1.6.7)$$

де  $S(t)$ ,  $G(t)$  визначені згідно з (1.6.2) і (1.6.5), а

$$Q(t) = \int_0^{\infty} \tau e^{-\alpha \tau} \rho(\tau, t) d\tau. \quad (1.6.8)$$

Отже, об'єктом дослідження є система (1.6.4), (1.6.6) та система (1.6.7).

## 1.6.2. Дослідження нелінійних систем

Знайдемо стаціонарні розв'язки побудованих систем і дослідимо їх на стійкість.

Існування стаціонарних розв'язків системи (1.6.4), (1.6.6) обґрунтовується таким твердженням.

**Теорема 1.6.1.** *Нехай: 1)  $\mu(S) > 0$ ,  $\mu'(S) > 0$ ,  $0 \leq \beta(S) < \infty$ ,  $S \in [0, \infty)$ ; 2)  $\beta(0) > \mu(0) + \alpha$  і рівняння  $\beta(S) = \mu(S) + \alpha$  має єдиний корінь  $S = \bar{S} > 0$ , тоді система (1.6.4), (1.6.6) крім нульового стаціонарного розв'язку має ще нетривіальний стаціонарний додатний розв'язок  $(\bar{S}, \bar{G})$ , де  $\bar{G} = \mu(\bar{S})\bar{S}/\beta(\bar{S})$ .*



**Доведення.** Стаціонарні розв'язки системи (1.6.4), (1.6.6) знаходяться з системи рівнянь

$$\begin{cases} \beta(S)G - \mu(S)S = 0, \\ (\mu(S) - \beta(S) + \alpha)G = 0. \end{cases} \quad (1.6.9)$$

Очевидно, що  $S = 0, G = 0$  є розв'язком системи (1.6.9), крім цього, на підставі припущень 1), 2) існує розв'язок  $S = \bar{S} > 0$  рівняння  $\mu(S) - \beta(S) + \alpha = 0$ . Значення  $G = \bar{G}$  знаходимо з рівняння  $\beta(\bar{S})G - \mu(\bar{S})\bar{S} = 0$ .

**Теорема 1.6.2.** *Нехай виконані умови 1), 2) теореми 1.6.1 і*

$$\mu'(\bar{S}) > \beta'(\bar{S}), \quad (??) \quad (1.6.10)$$

*тоді нульовий розв'язок системи (1.6.4), (1.6.6) нестійкий, а нетривіальний розв'язок  $(\bar{S}, \bar{G})$  – асимптотично стійкий.*

**Доведення.** Лінеаризована система в околі точки  $(0, 0)$  набуває вигляду

$$\begin{cases} \frac{dp}{dt} = \beta(0)q - \mu(0)p, \\ \frac{dq}{dt} = (-\mu(0) + \beta(0) - \alpha)q. \end{cases}$$

Відповідне характеристичне рівняння має дійсні корені  $\lambda_1 = -\mu(0) < 0, \lambda_2 = -\mu(0) + \beta(0) - \alpha > 0$ , тому ця точка є сідлом.

В точці  $(\bar{S}, \bar{G})$  маємо

$$\begin{cases} \frac{dp}{dt} = (\beta'(\bar{S})\bar{G} - \mu'(\bar{S})\bar{S} - \mu(\bar{S}))p + \beta(\bar{S})q, \\ \frac{dq}{dt} = (-\mu(\bar{S})\bar{G} + \beta'(\bar{S})\bar{G})p. \end{cases}$$

Характеристичне рівняння цієї системи має вигляд

$$\lambda^2 + A\lambda + \bar{S}\mu(\bar{S})(\mu'(\bar{S}) - \beta'(\bar{S})) = 0, \quad (1.6.11)$$

де

$$A = \mu(\bar{S}) + \bar{S}\mu'(\bar{S}) \left( \frac{\mu'(\bar{S})}{\mu(\bar{S})} - \frac{\beta'(\bar{S})}{\beta(\bar{S})} \right). \quad (1.6.12)$$

Оскільки, згідно з умовами (??), добуток коренів додатний і  $A > 0$  на підставі (??) і умов 1), 2) теореми 1, то рівняння (1.6.11) має два корені з від'ємними дійсними частинами. Отже, точка  $(\bar{S}, \bar{G})$  є асимптотично стійкою.

Розглянемо тепер систему (1.6.7). Для системи (1.6.7) справедлива

**Теорема 1.6.3.** *Нехай: 1)  $\mu(S) > 0$ ,  $\mu'(S) > 0$ ,  $0 \leq \beta(S) < \infty$ ,  $S \in [0, \infty)$ ; 2)  $\sqrt{\beta(0)} > \mu(0) + \alpha$  і рівняння  $\sqrt{\beta(S)} = \mu(S) + \alpha$  має єдиний корінь  $S = \bar{S} > 0$ . Тоді система (1.6.7) крім тривіального розв'язку має ще й нетривіальний розв'язок  $(\bar{S}, \bar{Q}, \bar{G})$ , де*

$$\bar{Q} = \mu(\bar{S})\bar{S}/\beta(\bar{S}), \quad \bar{G} = (\mu(\bar{S}) + \alpha)\bar{Q}. \quad (1.6.13)$$

**Доведення.** Система (1.6.11) очевидно має нульовий розв'язок.

Для знаходження та дослідження ненульового стаціонарного розв'язку зручніше зробити заміну змінних

$$x = S, \quad y = \frac{G}{Q}, \quad z = Q. \quad (1.6.14)$$

Тоді система (1.6.7) запишеться у вигляді

$$\begin{cases} \dot{x} = -\mu(x)x + \beta(x)z, \\ \dot{y} = -y^2 + \beta(x), \\ \dot{z} = -(\mu(x) + \alpha)z + yz, \end{cases} \quad (1.6.15)$$

Звідси для ненульових стаціонарних розв'язків маємо

$$\bar{y} = \sqrt{\beta(\bar{x})}, \quad \bar{y} = \mu(\bar{x}) + \alpha, \quad \bar{z} = \frac{\mu(\bar{x})\bar{x}}{\beta(\bar{x})}. \quad (1.6.16)$$

Значення  $\bar{x}$  знаходиться з рівняння

$$\sqrt{\beta(\bar{x})} = \mu(\bar{x}) + \alpha.$$

Із формул (1.6.16), враховуючи (1.6.14), одержуємо вирази (1.6.13).

**Теорема 1.6.4.** *Нехай виконані умови 1), 2) теореми 1.6.3 і*

$$\frac{\mu'(\bar{S})}{\mu(\bar{S})} > \frac{\beta'(\bar{S})}{\beta(\bar{S})}, \quad (1.6.17)$$

тоді нульовий розв'язок системи (1.6.7) нестійкий, а ненульовий розв'язок  $(\bar{S}, \bar{Q}, \bar{G})$  – асимптотично стійкий.

**Доведення.** Лінеаризована система в околі точки  $(0, 0, 0)$  має вигляд

$$\begin{cases} \dot{p} = -\mu(0)p + \beta(0)q, \\ \dot{q} = -(\mu(0) + \alpha)q + r, \\ \dot{r} = \beta(0)q - (\mu(0) + \alpha)r. \end{cases}$$

Корені характеристичного рівняння

$\lambda_1 = -\mu(0) < 0$ ,  $\lambda_2 = \sqrt{\beta(0) - \mu(0) - \alpha} > 0$ ,  $\lambda_3 = -\sqrt{\beta(0) - \mu(0) - \alpha} < 0$  дійсні і різних знаків.

В точці  $\bar{x} = \bar{S}$ ,  $\bar{y} = \frac{\bar{G}}{\bar{Q}}$ ,  $\bar{z} = \bar{Q}$  лінеаризована система рівнянь має таке характеристичне рівняння

$$\begin{vmatrix} -\mu'(\bar{x})\bar{x} - \mu(\bar{x}) + \beta'(\bar{x})\bar{z} - \lambda & 0 & \beta(\bar{x}) \\ \beta'(\bar{x}) & -2\bar{y} - \lambda & 0 \\ -\mu'(\bar{x})\bar{z} & \bar{z} & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

або

$$a_0\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0, \quad (1.6.18)$$

де  $a_0 = 1$ ,  $a_1 = A + 2\bar{y}$ ,  $a_2 = 2(\bar{y}A + \mu'(\bar{S}))\bar{S}$ ,  $a_3 = 2\bar{y}\mu'(\bar{S})\mu(\bar{S})\bar{S}$ , стала  $A$  визначається з (14) при  $\bar{S} = \bar{x}$ .

Застосуємо критерій Рауса-Гурвіца для того, щоб показати, що рівняння (1.6.18) має корені з від'ємними дійсними частинами.

Справді,

$$\Delta_0 = a_0 = 1 > 0,$$

$\Delta_1 = a_1 > 0$  внаслідок умови (19),

$$\Delta_2 = \begin{vmatrix} a_1 & a_0 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix} = (A + 2\bar{y})2\bar{y}A + 4\bar{y}^2A + 2\bar{y}\mu'(\bar{x})\bar{x} > 0, \text{ оскільки} \\ A > 0,$$

$$\Delta_3 = a_3\Delta_2 = 2\bar{y}\mu'(\bar{x})\mu(\bar{x})\bar{x}\Delta_2 > 0.$$

Звідси випливає, що стаціонарний розв'язок  $(\bar{S}, \bar{Q}, \bar{G})$  – асимптотично стійкий. Причому умови стійкості (1.6.17) для системи (1.6.7) є слабшими порівняно з умовами (??) для системи (1.6.5), (1.6.6), оскільки вони можуть виконуватися і для  $\mu'(\bar{S}) = \beta'(\bar{S})$  і при  $\mu'(\bar{S}) < \beta'(\bar{S})$ .

Отже, перехід від системи з розподіленими параметрами до системи звичайних диференціальних рівнянь дозволяє дослідити поведінку загальної чисельності  $S(t)$  особин в популяції та деяких зважених за віком чисельностей  $G(t)$  і  $Q(t)$ .

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Von Foerster H.* Some remarks on changing populations // Kinetics of Cellular Proliferation.— New-York: Grune and Stratton, 1959.— P.382—407.

2. *Gurtin M.E., MacCamy R.C.* Nonlinear age-dependent population dynamics // Arch. Ration. Mech. and Anal.— 1974.— **54**, № 3.— P.281—300.

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

4. *Маценко В.Г.* Моделі відбору в популяціях з віковою структурою // Наук. вісник Чернівецького ун-ту: Зб. наук. пр. Вип. 226. Математика.— Чернівці: Рута, 2004.— С.70—73.

Стаття надійшла до редколегії 11.10.2005

## 1.7. 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.

В цьому пункті проведемо дослідження моделі динаміки вікової структури біологічних популяцій в випадку, коли функція, що описує процес народжування нелінійно залежить від густини чисельності  $x(\tau, t)$ , тобто  $b = b(\tau, x)$ .

### 1.7.1. Формулювання об'єкта дослідження

Модель, що враховує нелінійності в процесах народжування узагальнює лінійну модель і має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d(\tau)x, t, \tau > 0, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, x)x(\tau, t)d\tau, t > 0, \\ x(\tau, t) &= \varphi(\tau), \tau \geq 0. \end{aligned} \tag{1.7.1}$$

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

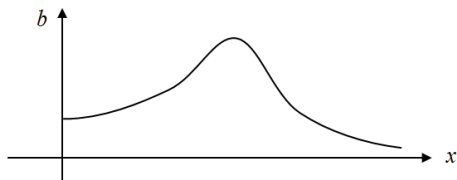


Рис. 1.7.1

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 (1.7.1):

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

### 1.7.2. Існування та єдиність розв’язків задачі (1.7.1)

Розв’язок рівняння виживання системи (1.7.1) можна подати у вигляді

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau)\Lambda(\tau), \quad (1.7.2)$$

де  $\Lambda(\tau) = \exp\left(-\int_0^\tau d(\xi)d\xi\right)$ ,  $\Omega(t)$  – деяка функція, що має ясний біологічний зміст. Дійсно,  $\Omega(t) = x(0, t)$  – щільність чисельності новонароджених особин в момент часу  $t$ .

Підставивши (1.7.2) в рівняння народжуваності системи

(1.7.1), маємо

$$\Omega(t) = \int_0^{\infty} b(\tau, \Omega(t - \tau)\Lambda(\tau))\Lambda(\tau)\Omega(t - \tau)d\tau. \quad (1.7.3)$$

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

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

Подаючи в (1.7.3)  $\int_0^{\infty} = \int_0^t + \int_t^{\infty}$ , отримаємо

$$\Omega(t) = \int_0^t b(\tau, \Omega(t - \tau)\Lambda(\tau))\Lambda(\tau)\Omega(t - \tau)d\tau + Q(t), \quad (1.7.4)$$

де

$$\begin{aligned} Q(t) = & \int_0^{\infty} b\left(\tau + t, \varphi(\tau) \frac{\Lambda(\tau + t)}{\Lambda(\tau)}\right) \times \\ & \times \varphi(\tau) \frac{\Lambda(\tau + t)}{\Lambda(\tau)} d\tau. \end{aligned} \quad (1.7.5)$$

$Q(t)$  є щільністю новонароджених в момент часу  $t$  особинами, що склали популяцію в початковий момент часу  $t = 0$ . Інтеграл в (1.7.4) дає щільність новонароджених від особин, що народилися за час  $t$ .

Рівняння (1.7.4) можна переписати у формі

$$\begin{aligned} \Omega(t) = & \int_0^t b(\tau + t, \Omega(\tau)\Lambda(\tau + t)) \times \\ & \times \Lambda(\tau + t)\Omega(\tau)d\tau + Q(t). \end{aligned} \quad (1.7.6)$$

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

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

$$b_1 = \sup_{\tau, x \in H} |b'_x(\tau, x)|. \quad (1.7.7)$$

Для всіх  $x \geq 0$  із (1.7.5), (1.7.7) та (1.7.2), одержуємо

$$\begin{aligned} \Omega(t) &\leq b_0 \int_0^t \Omega(\tau) d\tau + \\ &+ b_0 \bar{\Phi}, \bar{\Phi} = \int_0^\infty \varphi(\tau) d\tau. \end{aligned}$$

Згідно з лемою Гронуола-Белмана маємо оцінку

$$\Omega(t) \leq b_0 \bar{\Phi} e^{b_0 t}. \quad (1.7.8)$$

Доведемо таке твердження.

**Теорема 1.7.1.** *Якщо виконуються умови 1) – 5), то рівняння (1.7.4) має єдиний невід’ємний розв’язок для  $t \in [0, T]$ ,  $T > 0$ .*

**Доведення.** Введемо до розгляду оператор

$$\begin{aligned} \Psi(\Omega) &= \int_0^t b(\tau + t, \Omega(\tau) \Lambda(\tau + t)) \times \\ &\times \Lambda(\tau + t) \Omega(\tau) d\tau + \Theta(t). \end{aligned}$$

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

$$\begin{aligned} \Psi(\Omega_1) - \Psi(\Omega_2) &= \int_0^t [b(\tau + t, \Omega_1(\tau) \Lambda(\tau + t)) \times \\ &\times \Omega_1(\tau) - b(\tau + t, \Omega_2(\tau) \Lambda(\tau + t)) \Omega_2(\tau)] \times \\ &\times \Lambda(\tau + t) d\tau. \end{aligned}$$



Звідси

$$\begin{aligned}
 |\Psi(\Omega_1) - \Psi(\Omega_2)| &\leq \int_0^t |b(\tau + t, \Omega_1(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_1(\tau) - \\
 &\quad - b(\tau + t, \Omega_1(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_2(\tau)| d\tau + \\
 &\quad + \int_0^t |b(\tau + t, \Omega_1(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_2(\tau) - \\
 &\quad - b(\tau + t, \Omega_2(\tau)\Lambda(\tau + t))\Omega_2(\tau)| d\tau
 \end{aligned}$$

або

$$\begin{aligned}
 |\Psi(\Omega_1) - \Psi(\Omega_2)| &\leq b_0 \int_0^t |\Omega_1(\tau) - \Omega_2(\tau)| d\tau + \\
 &\quad + b_1 \int_0^t |\Omega_1(\tau) - \Omega_2(\tau)| \Omega_2(\tau) d\tau.
 \end{aligned}$$

Враховуючи оцінку (1.7.8) маємо

$$\begin{aligned}
 \|\Psi(\Omega_1) - \Psi(\Omega_2)\| &\leq b_0 T \|\Omega_1 - \Omega_2\| + \\
 &\quad + b_1 T b_0 \bar{\Phi} e^{b_0 T} \|\Omega_1 - \Omega_2\| = \\
 &= (b_0 T + b_1 T b_0 \bar{\Phi} e^{b_0 T}) \|\Omega_1 - \Omega_2\|,
 \end{aligned}$$

де

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

Число  $T$  можна вибрати так, щоб

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

Отже, відображення  $\Psi$  є стискаючим. Звідси випливає, що рівняння (1.7.6) має один і тільки один невід'ємний розв'язок, який можна продовжити до будь-якого  $T > 0$ . Теорему доведено.

### 1.7.3. 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  $\bar{x}(\tau)$  задачі (1.7.1) визначаються з рівнянь

$$\begin{aligned}\frac{d\bar{x}(\tau)}{d\tau} &= -d(\tau)\bar{x}, \\ \bar{x}(0) &= \int_0^{\infty} b(\tau, \bar{x})\bar{x}(\tau)d\tau.\end{aligned}\tag{1.7.9}$$

З першого рівняння системи (1.7.9) маємо

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

тоді друге рівняння системи (1.7.9) можна записати у вигляді

$$\bar{x}(0) \left( 1 - \int_0^{\infty} b(\tau, \bar{x}(0)\Lambda(\tau))\Lambda(\tau)d\tau \right) = 0.$$

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

$$\Phi(u) = \int_0^{\infty} b(\tau, u\Lambda(\tau))\Lambda(\tau)d\tau.$$

Позначимо  $b(\tau, 0)\Lambda(\tau) = K(\tau)$  і розглянемо популяцію, в якій репродуктивний потенціал  $P = \int_0^{\infty} K(\tau)d\tau < 1$ , тобто при малих щільностях популяція сама не може відтворитися.

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

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

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

Випадок  $\max_{u \in \mathbb{R}^+} \Phi(u) = 1$  на практиці є малоімовірним. Тоді у випадку  $A$  задача (1.7.1), крім нульового розв'язку має ще два ненульових стаціонарних стани  $x_1(0)\Lambda(\tau)$  і  $x_2(0)\Lambda(\tau)$ ,  $x_1(0) < x_2(0)$ .

#### 1.7.4. 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 угрупованнях.

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

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

$$P = \int_0^{\infty} K(\tau) d\tau < 1$$

є асимптотично стійким за першим наближенням.

Для ненульового стаціонарного стану система лінійного наближення має вигляд

$$\frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} = -d(\tau)\xi,$$
$$\xi(0, t) = \int_0^{\infty} (b(\tau, \bar{x}(\tau)) + b'_x(\tau, \bar{x})\bar{x})\xi(\tau, t) d\tau.$$

Умова стійкості нульового розв'язку для цієї системи має вигляд

$$\int_0^{\infty} (b(\tau, \bar{x}(\tau)) + b'_x(\tau, \bar{x}(\tau))\bar{x}(\tau))\Lambda(\tau)d\tau < 1,$$

або

$$\int_0^{\infty} b'_x(\tau, \bar{x}(\tau))\bar{x}(\tau)\Lambda(\tau)d\tau < 0.$$

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.

### 1.8. Моделі відбору в популяціях з віковою структурою

Знайдено умови існування та асимптотичної стійкості стаціонарних вікових розподілів в нелінійних моделях динаміки вікової структури з процесами відбору.

**Математична модель.** Вивчимо питання впливу процесів відбору на динаміку вікової структури біологічних популяцій. Механізм відбору в популяціях з віковою структурою можна врахувати, якщо в моделі фон Фюерстера (1) виділити окремо фактори, що описують процеси відбору. У зв'язку з цим будемо розглядати математичну модель динаміки вікової структури у вигляді

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -(\mu(\tau) + f(S_1))x(\tau, t), \\ \tau, t &> 0, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} \beta(S_2)b(\tau)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0, \end{aligned} \quad (1.8.1)$$

де  $S_1(t)$ ,  $S_2(t)$  визначаються співвідношеннями

$$\begin{aligned} S_1(t) &= \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau)x(\tau, t)d\tau, \\ S_2(t) &= \int_0^{\infty} \gamma_2(\tau)x(\tau, t)d\tau, \end{aligned} \quad (1.8.2)$$

$\mu(\tau)$ ,  $b(\tau)$  – коефіцієнти природної смертності та народжуваності, функції  $f(S_1)$ ,  $\beta(S_2)$  визначають процеси відбору,  $\varphi(\tau)$  – початковий розподіл.

Зробимо такі припущення відносно параметрів системи (1.8.1):

- 1)  $\mu(\tau)$ ,  $b(\tau) \in C(\mathbb{R}^+)$ ,  $\varphi(\tau) \in C^1(\mathbb{R}^+) \cap L^1(\mathbb{R}^+)$ ;  $\mathbb{R}^+ = [0, \infty)$ ;
- 2)  $f(0) = 0$ ,  $f(S) < \infty$ ,  $0 \leq f'(S) < \infty$ ,  $\beta'(S) < 0$ ,  $S \in \mathbb{R}^+$ ;
- 3)  $\mu(\tau)$ ,  $b(\tau)$ ,  $\varphi(\tau)$ ,  $f(S)$ ,  $\beta(S) \geq 0$ ,  $\tau, S \in \mathbb{R}^+$ ;
- 4)  $\varphi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\beta(\tilde{S}_2)\varphi(\tau)d\tau$ ,

$$\tilde{S}_2 = \int_0^{\infty} \gamma_2(\tau) \varphi(\tau) d\tau;$$

5)  $0 \leq \gamma_i(\tau) < \gamma$ ,  $\gamma_i(\tau) \in C(\mathbb{R}^+)$ ,  $i = 1, 2$ .

**Зауваження.** Система (1.8.1) має єдиний невід'ємний розв'язок  $x(\tau, t) \in C[0, \infty) \times [0, T]$ ,  $0 < T < \infty$ , оскільки вона є частинним випадком системи, яка досліджувалася в [5].

**Основний результат.** Розглянемо тепер питання існування стаціонарних вікових структур, оскільки саме такі режими найчастіше реалізуються в природі і мають конкретне практичне значення.

**Теорема 1.8.1.** *Нехай справджуються умови 2), 3), 5) і*

$$\beta(0) > \frac{1}{\int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} \mu(\xi) d\xi} d\tau}, \quad (1.8.3)$$

тоді задача (1.8.1) має єдиний стаціонарний розв'язок.

**Доведення.** Стаціонарні розв'язки  $\bar{x}(\tau)$  визначаються з рівнянь (для спрощення викладень надалі припустимо, що  $\gamma_1(\tau) = \gamma_2(\tau) = \gamma(\tau)$ )

$$\frac{d\bar{x}(\tau)}{d\tau} = -(\mu(\tau) + f(\bar{S}))\bar{x}(\tau), \quad (1.8.4)$$

$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau) \beta(\bar{S}) \bar{x}(\tau) d\tau, \quad (1.8.5)$$

де

$$\bar{S} = \int_0^{\infty} \gamma(\tau) \bar{x}(\tau) d\tau. \quad (1.8.6)$$

Із рівняння (1.8.4) маємо

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}(0) \Lambda(\tau) e^{-f(\bar{S})\tau},$$

де  $\Lambda(\tau) = e^{-\int_0^{\tau} \mu(\xi) d\xi}$ .

Для знаходження невідомих  $\bar{x}(0)$ ,  $\bar{S}$  із співвідношень (1.8.6), (1.8.6) одержуємо систему рівнянь

$$1 = \beta(\bar{S}) \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-f(\bar{S})\tau} d\tau, \quad (1.8.7)$$

$$\bar{S} = \bar{x}(0) \int_0^{\infty} \gamma(\tau) \Lambda(\tau) e^{-f(\bar{S})\tau} d\tau, \quad (1.8.8)$$

де  $K(\tau) = b(\tau)\Lambda(\tau)$ .

Розглянемо функцію

$$\Phi(S) = \beta(S) \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-f(S)\tau} d\tau.$$

Із умови 2) маємо, що  $\Phi'(S) < 0$ ,  $S \in \mathbb{R}^+$ . Тоді  $\Phi(S)$  є монотонно спадною функцією і рівняння (8<sub>1</sub>) має єдиний розв'язок  $\bar{S} > 0$ , якщо  $\Phi(0) > 1$ , що забезпечується умовою (1.8.3). Якщо розв'язок  $\bar{S}$  з рівняння (1.8.7) знайдено, то з рівняння (1.8.8) дістанемо

$$\bar{x}(0) = \frac{\bar{S}}{\int_0^{\infty} \gamma(\tau) \Lambda(\tau) e^{-f(\bar{S})\tau} d\tau}. \quad (1.8.9)$$

А це значить, що стаціонарний розв'язок задачі (1.8.1) визначається однозначно. Теорема 1.8.1 доведена.

Основною задачею в популяційній екології є дослідження стійкості стаціонарних процесів, оскільки саме цей факт гарантує реалізацію таких процесів в реальних біологічних системах.

Нехай  $\bar{x}(\tau)$  є стаціонарним розв'язком задачі (1.8.1). Припустимо, що розв'язок цієї задачі при початковій умові існує для всіх  $\tau$ ,  $t \in \mathbb{R}^+$  і позначимо його через  $x(\tau, t, \varphi)$  (надалі будемо використовувати й позначення  $x(\tau, t)$ ).

**Означення 1.** *Стаціонарний розв'язок  $\bar{x}(\tau)$  системи (1.8.1) називається стійким за Ляпуновим, якщо  $\forall \varepsilon > 0$  знайдеться  $\delta_\varepsilon > 0$  таке, що для всіх  $\delta \in (0, \delta_\varepsilon)$  з умови  $|\varphi(\tau) - \bar{x}(\tau)| < \delta$ ,  $\tau \in \mathbb{R}^+$  випливає  $|x(\tau, t, \varphi) - \bar{x}(\tau)| < \varepsilon$  для всіх  $t > 0$ ,  $\tau \in \mathbb{R}^+$ .*

**Означення 2.** *Стаціонарний розв'язок  $\bar{x}(\tau)$  називається асимптотично стійким, якщо він є стійким за Ляпуновим і для всіх початкових значень  $\varphi(\tau)$ , що задовольняють нерівність  $|\varphi(\tau) - \bar{x}(\tau)| < \delta$ ,  $\tau \in \mathbb{R}^+$  маємо*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(\tau, t, \varphi) = \bar{x}(\tau), \quad \tau \in \mathbb{R}^+.$$

Для дослідження стійкості стаціонарного розподілу  $\bar{x}(\tau)$  в системі (1.8.1) покладемо

$$x(\tau, t) = \bar{x}(\tau) + \xi(\tau, t).$$

При цьому дістанемо автономну систему рівнянь, для дослідження стійкості якої достатньо розглянути стійкість відповідної лінеаризованої системи [6] вигляду

$$\begin{aligned} \frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} &= -(\mu(\tau) + f(\bar{S}))\xi(\tau, t) - \\ &- f'(\bar{S})\bar{x}(\tau) \int_0^\infty \gamma(\tau)\xi(\tau, t)d\tau, \\ \xi(0, t) &= \beta(\bar{S}) \int_0^\infty b(\tau)\xi(\tau, t)d\tau + \beta'(\bar{S}) \times \\ &\times \int_0^\infty b(\tau)\bar{\xi}(\tau)d\tau \int_0^\infty \gamma(\tau)\xi(\tau, t)d\tau, \end{aligned} \quad (1.8.10)$$

де  $\bar{S}$  – корінь рівняння (1.8.7).



Розв'язок системи (1.8.10) шукаємо у вигляді

$$\xi(\tau, t) = \bar{\xi}(\tau)e^{\lambda t}.$$

Для  $\bar{\xi}(\tau)$  маємо систему

$$\frac{d\bar{\xi}(\tau)}{d\tau} = -(\lambda + \mu(\tau) + f(\bar{S}))\bar{\xi} - p\omega(\tau), \quad (1.8.11)$$

$$\bar{\xi}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\beta(\bar{S})\bar{\xi}(\tau)d\tau + \beta'(\bar{S})p \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{x}(\tau)d\tau, \quad (1.8.12)$$

де

$$p = \int_0^{\infty} \gamma(\tau)\bar{\xi}(\tau)d\tau, \quad \omega(\tau) = f'(\bar{S})\bar{x}(\tau). \quad (1.8.13)$$

Враховуючи позначення (1.8.13), розв'язок рівняння (1.8.11) представимо в вигляді

$$\bar{\xi}(\tau) = \bar{\xi}(0)(e^{-\lambda\tau} - g_{\lambda}f_{\lambda}(\tau))\Lambda(\tau)e^{-f(\bar{S})\tau}, \quad (1.8.14)$$

де

$$g_{\lambda} = \frac{f'(\bar{S})\bar{x}(0) \int_0^{\infty} \gamma(\tau)\Lambda(\tau)e^{-f(\bar{S})\tau} d\tau}{1 + f'(\bar{S})\bar{x}(0) \int_0^{\infty} \gamma(\tau)\Lambda(\tau)f_{\lambda}(\tau)e^{-f(\bar{S})\tau} d\tau}, \quad (1.8.15)$$

$$f_{\lambda}(\tau) = \int_0^{\tau} e^{\lambda(s-\tau)} ds. \quad (1.8.16)$$

Підставляючи (1.8.14) в (1.8.12), дістанемо характеристичне рівняння для знаходження  $\lambda$ :

$$1 = \int_0^{\infty} (\beta(\bar{S})b(\tau) + \beta'(\bar{S})k\gamma(\tau)) \times \\ \times (e^{-\lambda\tau} - g_{\lambda}f_{\lambda}(\tau))\Lambda(\tau)e^{-f(\bar{S})\tau} d\tau, \quad (1.8.17)$$

де

$$k = \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{x}(\tau)d\tau. \quad (1.8.18)$$

Підсумуємо наведені вище міркування у вигляді теореми.

**Теорема 1.8.2.** *Стационарний розв'язок  $\bar{x}(\tau)$  задачі (1.8.1) асимптотично стійкий, якщо всі корені рівняння (1.8.17) мають від'ємні дійсні частини.*

**Частинний випадок.** В якості рівнянь (1.8.1) будемо розглядати систему

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -f(S)x, \quad \tau, t > 0, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} \beta(S)e^{-\alpha\tau}x(\tau, t)d\tau, \\ t > 0, \alpha > 0, \end{aligned} \quad (1.8.19)$$

де  $S = \int_0^{\infty} x(\tau, t)d\tau$ .

Для цього випадку з (1.8.1) одержимо рівняння

$$\beta(\bar{S}) - f(\bar{S}) = \alpha, \quad (1.8.20)$$

яке має єдиний розв'язок  $\bar{S} > 0$  при виконанні умови 2) і (1.8.3), причому нерівність (1.8.3) набуває вигляду  $\beta(0) > \alpha$ .

Із співвідношень (1.8.9), (1.8.18), (1.8.15) випливає, що

$$\bar{x}(0) = \bar{S}f(\bar{S}), \quad k = \frac{\bar{S}f(\bar{S})}{f(\bar{S}) + \alpha},$$

$$g_{\lambda} = \frac{f'(\bar{S})f(\bar{S})\bar{S}}{f(\bar{S}) + f'(\bar{S})\bar{S} + \alpha}.$$

Тоді для характеристичного рівняння (1.8.17) маємо

$$\frac{\beta(\bar{S})}{\lambda + \beta(\bar{S})} \left(1 + \frac{g_{\lambda}}{\lambda}\right) + \frac{\beta'(\bar{S})}{\beta(\bar{S})} \times$$

$$\times \frac{\bar{S}f(\bar{S})}{\lambda + f(\bar{S})} \left(1 + \frac{g\lambda}{\lambda}\right) = 1 + \frac{g\lambda}{\lambda} + \frac{g\lambda}{\lambda} \frac{\beta'(\bar{S})}{\beta(\bar{S})} \bar{S}.$$

Враховуючи, що  $\beta(\bar{S}) = f(\bar{S}) + \alpha$  та вираз для  $g\lambda$ , це рівняння можна привести до вигляду

$$\lambda^2 + \lambda \left( f(\bar{S}) + \bar{S}f(\bar{S}) \left( \frac{f'(\bar{S})}{f(\bar{S})} - \frac{\beta'(\bar{S})}{\beta(\bar{S})} \right) \right) + \bar{S}f(\bar{S})(f'(\bar{S}) - \beta'(\bar{S})). \quad (1.8.21)$$

Рівняння (1.8.21) має корені з від'ємною дійсною частиною, якщо

$$f'(\bar{S}) > \beta'(\bar{S}). \quad (1.8.22)$$

Отже, отримана умова стійкості (1.8.22) стаціонарного розв'язку для системи (1.8.19) виписується в явній формі через параметри цієї системи. Відзначимо, що умова (1.8.22) вимагає виконання нерівності лише в одній точці  $\bar{S}$ , де  $\bar{S}$  – корінь рівняння (1.8.20).

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Von Foerster H.* Some remarks on changing populations // Kinetics of Cellular Proliferation. – New-York: Grune and Stratton, 1959. – P. 382 – 407.
2. *Маценко В.Г.* Об одном классе уравнений математической физики, возникающих в динамике биологических макросистем // Журн. вычисл. матем. и матем. физ. – 1981. – 21, N 1. – С. 69 – 79.
3. *Gurtin M.E., MacCamy R.C.* Nonlinear age-dependent population dynamics // Arch. Ration. Mech. and Anal. – 1974. – 54, N 3. – P. 281 – 300.
4. *Farkas M.* On the stability of stationary age-distributions // Appl. Math. Comput. – 2002. – 131, N 10. – P. 107 – 123.

5. *Маценко В.Г.* Нелінійна модель динаміки вікової структури популяцій // Нелінійні коливання, 2003. – 6, N 3. – С. 357 – 367.

6. *Сиразетдинов Т.К.* Устойчивость систем с распределенными параметрами. – Казань: Изд-во Казанск. авиац. ин-та, 1971. – 216 с.

## 1.9. Інші моделі динаміки вікової структури

В п. 1.2 розглядається логістична модель динаміки вікової структури з урахуванням міжвікової структури, в п. 1.3 – модель з внутрішньовидовою конкуренцією.

В роботі [ ] запропонована модель, в якій враховується міжвидова взаємодія і внутрішньовидова конкуренція одночасно. При цьому рівняння виживання набуває вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = - \left[ d(\tau, t) + p(\tau, t)x + \int_0^{\infty} a(\tau, t, s)x(s, t)ds \right] x, \quad (1.9.1)$$

де  $x(\tau, t)$  – вікова щільність,  $d(\tau, t)$  – параметр природного виживання,  $p(\tau, t)$  – параметр міжвікової конкуренції,  $a(\tau, s, t)$  – функція конкуренції між особинами віку  $\tau$  в момент часу  $t$ .

Рівняння народжування береться в такій же формі, як і вище, тобто

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau. \quad (1.9.2)$$

Добавивши початкову умову

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad (1.9.3)$$

одержуємо задачу, яка при певних умовах на параметри системи має єдиний невід'ємний розв'язок [ ].

Для виписаної моделі вивчаються питання існування стаціонарних станів та їх стійкість.

Розглядається гіпотетичний приклад, для якого взято такі значення параметрів моделі:

$$d(\tau) = \begin{cases} 0,03 - 0,05\tau, & 0 \leq \tau < 4, \\ 0,1, & 4 \leq \tau < 10, \\ -1,6 + 0,18\tau, & \tau \geq 10, \end{cases}$$

$$p(\tau) = \begin{cases} 0,0011 - 0,0002\tau, & 0 \leq \tau < 5, \\ 0,0001, & 5 \leq \tau < 10, \\ 0,0002\tau - 0,0009, & \tau \geq 10, \end{cases}$$

$$a(\tau, s) = a_1(\tau) \cdot a_2(\tau),$$

$$a_1(\tau) = \begin{cases} 0,002 - 0,00025\tau, & 0 \leq \tau < 4, \\ 0,001, & 4 \leq \tau < 10, \\ 0,003 - 0,0002\tau, & 10 \leq \tau < 15, \\ 0, & \tau \geq 15, \end{cases}$$

$$a_2(\tau) = \begin{cases} 0,1 + 0,05\tau, & 0 \leq \tau < 4, \\ 0,2, & 4 \leq \tau < 10, \\ 0,003 - 0,0002\tau, & 10 \leq \tau < 15, \\ 0, & \tau \geq 15, \end{cases}$$

$$b(\tau) = \begin{cases} 0, & 0 \leq \tau < 4, \\ \alpha \sin \frac{\tau-4}{6}\pi, & 4 \leq \tau < 10, \\ 0, & \tau \geq 10, \end{cases}$$

$$\varphi(\tau) = \begin{cases} 3 - 0,2\tau, & 0 \leq \tau < 15, \\ 0, & \tau \geq 15. \end{cases}$$

Використовуюючи метод різницевих схем з кроком  $h = 0,05$  знайдено розв'язки популяційної задачі (рис. 1.9.1).

Цікавим є випадок урахування впливу передісторії розвитку популяції на динаміку вікового складу.

Параметром  $c(t - s, \xi, \tau)$  будемо описувати степінь впливу передісторії групи особів віку  $\xi$  на динаміку щільності  $x(\tau, t)$  в залежності від віддаленості цієї передісторії в часі від момента  $t$ , тобто від  $t - s$ .

Тоді загальна функція втрат в групі особин віку від  $\tau$  до  $t + \tau$  від врахування передісторії розвитку ма значення

$$\int_0^t \int_0^\infty c(t - s, \xi, \tau) x(\xi, s) d\xi ds x(\tau, t) \Delta\tau \Delta t$$

і рівняння виживання з урахуванням передісторії розвитку популяції має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = & - \left[ d(\tau, t) + \int_0^\infty a(\tau, t, s) x(s, t) ds + \right. \\ & \left. + \int_0^t \int_0^\infty c(\tau - s, \xi, \tau) x(\xi, s) d\xi ds \right] x. \end{aligned}$$

Функція  $c(t - s, \xi, \tau)$  називається спадковою функцією.

Рівняння народжуваності і початкова умова мають вигляд, як і в попередній моделі.

Для стаціонарного середовища при певних умовах доведено [] існування єдиного додатного й обмеженого розв'язку, для якого існує граничне значення при  $t \rightarrow \infty$ .

Для числового розв'язування задачі з передісторією взяті значення параметрів попередньої моделі, а для параметра  $c$  покладемо

$$c(t, \xi, \tau) = \bar{c}(t\xi),$$

де

$$\bar{c}(t, \tau) = \begin{cases} 2\tilde{c}(\tau), & 0 \leq t < \tau^*, \\ 0, & t \geq \tau^*, \end{cases} \quad \tilde{c}(\tau) = \begin{cases} 0,01\tau, & 0 \leq \tau < 5, \\ 0,05, & 5 \leq \tau < 10, \\ -0,01\tau + 0,15, & 10 \leq \tau < 15, \\ 0, & \tau \geq 15. \end{cases}$$

Розв'язок вихідної задачі знайдений в прямокутнику  $0 \leq \tau \leq 15$ ,  $0 \leq t \leq 90$  з кроком  $h = 0,1$ .

Графіки щільності новонароджених наведені на рис.

Рис. 1.9.2. Динаміка новонароджених  $x(0, t)$  в моделі з передісторією

## 1.10. Різницеві схеми для розв'язування популяційних задач

Популяційні задачі розглядатимемо в області

$$D = \{(\tau, t), \tau \in [0, \tau^*], t \in [0, T], \tau^*, T > 0\}.$$

Для побудови різницевих схем в області  $D$  введемо сітку незалежних змінних: рівномірну сітку за змінною  $\tau$ , яку позначимо через

$$\omega_\tau = \{\tau_i = ih_i, i = 0, 1, \dots, N_1, h_\tau N_1 = \tau^*\}$$

і сітку за змінною  $t$  з кроком  $h_t$

$$\omega_t = \{t_j = jh_j, j = 0, 1, \dots, N_2, h_t N_2 = T\}.$$

Точки  $(x_i, t_j)$  утворюють вузли сітки  $D_h = \omega_\tau \times \omega_t$ . Множину всіх вузлів сітки  $D_h$ , що мають одну й ту ж часову координату, називатимемо шагом. Значення функції  $x(\tau_i, t_j)$  позначатимемо як  $x_i^j$ . Нехай  $y_i^j$  – це числа апроксимація величини  $x_i^j$ ,  $i = 0, 1, \dots, N_1, j = 0, 1, \dots, N_2 - 1$ .

Розглянемо лінійну задачу (1.1.5), (1.1.6). Диференціальний оператор  $\mathcal{D}_x = \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t}$  апроксимуємо різницеvim оператором

$$L_{h_\tau h_t} = \frac{x(\tau + h_\tau, t) - x(\tau, t)}{h_\tau} + \frac{x(\tau + h_\tau, t + h_t) - x(\tau + h_\tau, t)}{h_t},$$

де  $h_\tau, h_t$  – кроки дискретизації.

Будемо вважати, що  $h_\tau h_t = h$ , оскільки час і вік особин змінюється на одну й ту ж величину. Це означає, що дискретизація ведеться вздовж характеристик  $t = \tau + q$ ,  $q \in (-\infty, \infty)$ , тобто

$$L_{h_\tau h_t} = L_h x = \frac{x(\tau + h, t + h) - x(\tau, t)}{h}.$$

Інтеграли, що входять в популяційні задачі, апроксимуємо квадратурними формулами.

Тоді для лінійної задачі (1.1.5)–(1.1.6) на  $D_h$  маємо наступну апроксимацію

$$y_{i+1}^{j+1} = y_i^j - h d_i^j y_i^j = (1 - h d_i^j) y_i^j, \quad i = 0, 1, \dots, N_1 - 1, j = 0, 1, \dots, N_2 - 1,$$

$$y_0^{j+1} = h \sum_j q_j b_i^j y_i^j, \quad j = 0, 1, \dots, N_2 - 1,$$

$$y_i^0 = \varphi_i, \quad i = 0, 1, \dots, N_1,$$

де

$$y_i^j = y(ih, jh), \quad d_i^j = d(ih, jh), \quad b_i^j = b(ih, jh),$$

$$\varphi_i = \varphi(ih), \quad i = 0, 1, \dots, N_1,$$

$q_j$  – коефіцієнт квадратурної формули.

В роботі [] лінійну задачу (1.1.5)–(1.1.6) пропонується апросимувати схемою з ваговим коефіцієнтом  $\sigma$

$$y_t + \sigma \hat{y}_\tau + (1 - \sigma) y_\tau = d_i y_i^j,$$

$$y_0^j = \sum_{i=1}^{N_1} b_i y_i^j \cdot h,$$



$$y_i^0 = \varphi(\tau_i), i = 0, 1, \dots, N_1.$$

Ця схема має перший порядок апроксимації  $\square$ . Для системи (1.1.1) маємо  $\square$  таку різницеву схему

$$y_{i+1}^{j+1} = y_i^j - h(d_i^j + p_i^j y_i^j) y_i^j,$$

$$y_0^{j+1} = h \sum_i q_i b_i^j y_i^j,$$

$$y_i^0 = \varphi_i, i = 0, 1, \dots, N_1 - 1$$

де

$$y_i^j = y(ih, jh), (d, p, b)_i^j = (d, p, b)(ih, jh), \varphi_i = \varphi(ih),$$

$q_i$  – коефіцієнти квадратурної формули.

Для задачі (1.9.1)–(1.9.3) побудована  $\square$  різницєва схема вигляду

$$y_{i+1}^{j+1} = y_i^j - h(d_i^j + p_i^j y_i^j + u_i^j) x_i^j,$$

$$u_i^j = h \sum_r q_r^r a_i^j x_r^j,$$

$$y_0^{j+1} = h \sum_i q_i b_i^j y_i^j,$$

$$y_i^0 = \varphi_i, i = 0, 1, \dots, N_1 - 1, j = 0, 1, \dots, N_2 - 1,$$

де  ${}^r a_i^j = a(ih, jh, rh)$ . Решта позначень як і вище.

Розглянемо різницєві схеми для нелінійної популяційної задачі (1.4.1) у випадку, коли  $b(\tau, N, t) = b(\tau, t)$ .

Для цього введемо до розгляду вектор

$$Y^n = (y_0^n, y_1^n, \dots, y_{N_1}^n),$$

що виражає апроксимацію розв'язку  $x(\tau, t)$  на  $n$ -му шарі.  $Y^0$  – це апроксимація початкової умови  $\varphi(\tau)$  з заданою. Інтеграли, що входять до моделі, апроксимаємо квадратурними формулами вигляду

$$Q_h(\mathcal{F}) = \sum_{i=0}^{N_1} q_i^h f_i,$$

де  $\mathcal{F} = (f(\tau_0), f(\tau_1), \dots, f(\tau_{N_1}))$ ,  $q_i^h$  – коефіцієнти квадратурної формули. Вузли  $\tau_0, \tau_1, \dots, \tau_{N_1}$  визначаються для кожної квадратурної формули.

В роботі [1] для задачі (1.4.1) запропонована різницева схема

$$y_{i+1}^{j+1} = y_i^j - h\mu(\tau_i, Q_h(Y^j))y_i^j, \quad (1.10.1)$$

$$y_0^{j+1} = Q_h(\bar{b}^{j+1}Y^{j+1}), i = 0, 1, \dots, N_1 - 1, j = 0, 1, \dots, N_2 - 1, \quad (1.10.2)$$

$$\bar{b}^j = (b(\tau_0, t_j), b(\tau_1, t_j), \dots, b(\tau_{N_1}, t_j)),$$

$$Q_h(Y^n) = \sum_{i=0}^{N_1-1} h y_i^n, \quad n = 0, 1, \dots, N_2. \quad (1.10.3)$$

Цей метод має перший порядок точності, тобто

$$|x(\tau_i, t_j) - y - i^j| \leq Ch, \quad i = 0, 1, \dots, N_1, j = 0, 1, \dots, N_2, \quad (1.10.4)$$

Мілнер в роботі [2] замість різницевого рівняння (1.10.1) пропонує неявну схему вигляду

$$y_{i+1}^{j+1} = y_i^j - h\mu(\tau_i, Q_h(Y^j))y_i^{j+1}.$$

Інші апроксимації співпадають з (1.10.2), (1.10.3). Схема має теж перший порядок точності, тобто виконується оцінка (1.10.4).

В роботі [3] запропонована двокрокова різницева схема, яка має другий порядок точності, тобто виконується умова

$$\sup_i \sup_j |x(\tau_i, t_j) - y - i^j| \leq Ch^2.$$

Для цього спочатку на першому кроці знаходять  $y_i^1$  за формулами (1.10.1), та  $y_0^1$  за формулою (1.10.2):

$$y_{i+1}^1 = y_i^0 - h\mu(\tau_i, Q_h(Y^0))y_i^0, i = 0, 1, \dots, N_1 - 1,$$

$$y_0^1 = Q - h(\bar{b}^1 Y^1).$$

Тоді загальна різницева схема має вигляд

$$\begin{aligned} y_{i+1}^{j+2} &= y_i^j - 2h\mu(\tau_{i+1}, Q_h(Y^{j+1}))y_i^j + y_{i+2}^{j+2}, \\ y_0^{j+2} &= Q_h(\bar{b}^{j+2}Y^{j+2}), \\ y_1^{j+2} &= y_0^{j+1} - h\mu(\tau_0, Q_h(Y^{j+1}))y_0^{j+1} \\ i &= 0, 1, \dots, N_1 - 1, j = 0, 1, \dots, N_2 - 1, \end{aligned}$$

В роботі [] для розв'язування популяційної задачі (??) запропонована неявна двочарова різницева схема вигляду

$$\begin{aligned} \frac{x_i^j - x_i^{j-1}}{h_t} + \frac{x_{i+1}^j - x_{i-1}^j}{2h_\tau} &= -d^i x_i^j, \quad i = 1, 2, \dots, N_1, j = 1, 2, \dots, N_2, \\ x_0^j &= \sum_{i=0}^{N_1-1} \frac{h_\tau}{2} (b^i x_i^{j-1} + b^{i+1} x_{i+1}^{j-1}), \quad j = 1, 2, \dots, N_2, \\ x_i^0 &= \varphi(ih_\tau), \quad i = 0, 1, \dots, N_1, \end{aligned}$$

де

$$x_i^j = x(ih_\tau, jh_t), d^i = d(ih_\tau), b^i = b(ih_\tau), i = 0, 1, \dots, N_1, j = 0, 1, \dots, N_2.$$

Ця схема апроксимує вихідну задачу (??) з порядком точності  $O(h_t) + O(h_\tau^2)$ . Розрахунки на послідовності сіток із зменшенням кроків  $h_t, h_\tau$  дають добру збіжність запропонованої різницевої схеми.

Огляд багатьох інших різницевих схем для рівнянь (1.4.1) наведено в роботі [].

## Розділ 2.

### 2.1. Існування та єдиність у двовидовій системі з віковою структурою

Важливий вплив на динаміку чисельності популяції мають міжвидові взаємодії. Зокрема, найчастіше в прикладних задачах

зустрічаються двовидові системи. Серед них важливу роль відіграють взаємодії за принципом хижак-жертва. Класична модель, що описує взаємодію хижак-жертва належить В.Вольтерри [3]. Огляд різноманітних узагальнень цієї системи наведений в [4].

В праці [5] побудована модель системи "хижак-жертва що враховує віковий розподіл, і вона має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d_1(\tau, X)x - \mu_1(\tau)Yx, \\ \frac{\partial y}{\partial \tau} + \frac{\partial y}{\partial t} &= -d_2(\tau, Y)y + \mu_2(\tau)Xy, \tau, t > 0, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b_1(\tau, X)x(\tau, t)d\tau, \\ y(0, t) &= \int_0^{\infty} b_2(\tau, Y)y(\tau, t)d\tau, t > 0, \\ x(\tau, 0) &= \varphi_1(\tau), y(\tau, 0) = \varphi_2(\tau), \tau \geq 0, \end{aligned} \quad (2)$$

де  $x(\tau, t)$ ,  $y(\tau, t)$  – вікові густини відповідно жертви та хижака, а

$$X(t) = \int_0^{\infty} x(\tau, t)d\tau, Y(t) = \int_0^{\infty} y(\tau, t)d\tau \quad (3)$$

їх загальні чисельності.

### 2.1.1. Формулювання об'єкта дослідження

У даній праці модель (2) узагальнюється до структурованої за віком системи двох взаємодіючих видів. Вона має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -\mu_1(\tau, X, Y)x, \\ \frac{\partial y}{\partial \tau} + \frac{\partial y}{\partial t} &= -\mu_2(\tau, X, Y)y, \tau, t > 0, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 x(0, t) &= \int_0^{\infty} b_1(\tau, X, Y)x(\tau, t)d\tau, \\
 y(0, t) &= \int_0^{\infty} b_2(\tau, X, Y)y(\tau, t)d\tau, t > 0, \\
 x(\tau, 0) &= \varphi_1(\tau), y(\tau, 0 = \varphi_2(\tau)), \tau \geq 0.
 \end{aligned} \tag{4}$$

В моделі (??) функції  $\mu_1(\cdot)$ ,  $\mu_2(\cdot)$  описують процеси виживання,  $b_1(\cdot)$ ,  $b_2(\cdot)$  – процеси народжування,  $x(\tau, t)$ ,  $y(\tau, t)$  – вікові густини відповідно хижака та жертви,  $\varphi_1(\tau)$ ,  $\varphi_2(\tau)$  – їх початкові розподіли.

Оскільки на процеси народжування та виживання можуть впливати лише деякі вікові групи, причому з різною інтенсивністю, то більш реально в моделі (4) замість загальних чисельностей  $X$ ,  $Y$ , визначених в (3), розглядати деяку зважену чисельність, тобто

$$\begin{aligned}
 X(t) &= \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau)x(\tau, t)d\tau, \\
 Y(t) &= \int_0^{\infty} \gamma_2(\tau)y(\tau, t)d\tau.
 \end{aligned} \tag{5}$$

Відносно параметрів системи (4) зробимо такі припущення:

а)  $\mu_i(\tau, X, Y)$ ,  $b_i(\tau, X, Y) \in C(R^+ \times R^+ \times R^+)$ ,  $i = 1, 2$ ,  $R^+ = [0, \infty)$  похідні  $\mu'_{iX}(\tau, X, Y)$ ,  $\mu'_{iY}(\tau, X, Y)$  існують для всіх  $\tau \geq 0$ ,  $X, Y \geq 0$ ;

б)  $\mu_i(\tau, X, Y)$ ,  $b_i(\tau, X, Y)$  – обмежені як функції параметрів  $\tau$ ,  $X, Y \in R^+$ ;

в)  $\varphi_i(\tau)$ ,  $\mu_i(\tau, X, Y)$ ,  $b_i(\tau, X, Y) \geq 0$  для всіх  $\tau, X, Y \in R^+$ ,  $\varphi(\tau) \in L^1(R^+)$ ;

$$\Gamma) \varphi_i(0) = \int_0^{\infty} b_i(\tau, \bar{X}, \bar{Y}) \varphi_i(\tau) d\tau, \text{ де}$$

$$\bar{X} = \int_0^{\infty} \gamma_1(\tau) \varphi_1(\tau) d\tau,$$

$$\bar{Y} = \int_0^{\infty} \gamma_2(\tau) \varphi_2(\tau) d\tau;$$

д)  $\gamma_i(\tau)$  – неперервні та  $0 \leq \gamma_i(\tau) \leq \bar{\gamma}_i < \infty, \tau \in R^+$ .

### 2.1.2. Аналіз моделі

Для дослідження системи (4) використаємо метод інтегрування вздовж характеристик і зведемо (4) до системи інтегральних рівнянь, аналогічно як це зроблено в [2]). При  $t > \tau$  виконаємо заміну  $t = \tau + q, q > 0$ , тоді  $x(\tau, t) = x(\tau, \tau + q) = \bar{x}(\tau)$  і перше рівняння з (4) набере вигляду

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = -\mu_1(\tau, X(\tau + q), Y(\tau + q))\bar{x}.$$

Інтегруючи його, знаходимо

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}(0) e^{-\int_0^{\tau} \mu_1(\xi, X(\xi+q), Y(\xi+q)) d\xi},$$

або

$$x(\tau, t) = B_1(t - \tau) e^{-\int_0^{\tau} \mu_1(\xi, X(\xi+t-\tau), Y(\xi+t-\tau)) d\xi},$$

$$t > \tau, \tag{6}$$

де  $B_1(t) = x(0, t)$  – густина новонароджених особин.

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

$$x(\tau, t) = \varphi_1(\tau - t) e^{-\int_0^t \mu_1(\xi+\tau-t, X(\xi), Y(\xi)) d\xi},$$

$$t \leq \tau. \quad (7)$$

З другого рівняння системи (4) так само маємо

$$y(\tau, t) = B_2(t - \tau) e^{-\int_0^\tau \mu_2(\xi, X(\xi+t-\tau), Y(\xi+t-\tau)) d\xi}, \quad t > \tau, \quad (8)$$

$$y(\tau, t) = \varphi_2(\tau - t) e^{-\int_0^t \mu_2(\xi+\tau-t, X(\xi), Y(\xi)) d\xi}, \quad t \leq \tau. \quad (9)$$

Підставивши (6) – (9) в третє та четверте рівняння системи (4) і в (5), одержимо інтегральні рівняння для невідомих  $B_1(t)$ ,  $B_2(t)$ ,  $X(t)$ ,  $Y(t)$  вигляду

$$B_i(t) = \int_0^t b_i(t - \tau, X(t), Y(t)) \mathcal{K}_i(t, t - \tau, X, Y) \times \\ \times B_i(\tau) d\tau + \int_0^t b_i(\tau + t, X(t), Y(t)) \times \\ \times \mathcal{L}_i(t, t + \tau, X, Y) \varphi_i(\tau) d\tau, \quad i = 1, 2, \quad (10)$$

$$X(t) = \int_0^t \gamma_1(t - \tau) B_1(\tau) \mathcal{K}_1(t, t - \tau, X, Y) d\tau + \\ + \int_0^\infty \gamma_1(t + \tau) \mathcal{L}_1(t, t + \tau, X, Y) \varphi_1(\tau) d\tau, \quad (11)$$

$$Y(t) = \int_0^t \gamma_2(t - \tau) B_2(\tau) \mathcal{K}_2(t, t - \tau, X, Y) d\tau + \\ + \int_0^\infty \gamma_2(t + \tau) \mathcal{L}_2(t, t + \tau, X, Y) \varphi_2(\tau) d\tau, \quad (12)$$

де

$$\begin{aligned}\mathcal{K}_i(t, \tau, X, Y) &= e^{-\int_{t-\tau}^t \mu_i(\xi+\tau-t, X(\xi), Y(\xi)) d\xi}, \\ \mathcal{L}_i(t, \tau, X, Y) &= e^{-\int_0^t \mu_i(\xi+\tau-t, X(\xi), Y(\xi)) d\xi}, \\ i &= 1, 2.\end{aligned}\tag{13}$$

Доведемо, що система інтегральних рівнянь (10) – (12) має єдиний розв’язок. Тоді згідно з формулами (6) – (9) і популяційна задача (4) теж буде мати єдиний розв’язок.

Нехай

$$C^+[0, T] = \{f \in C[0, T], f \geq 0\}, \quad T > 0.$$

Правильним є наступне твердження.

**Теорема.** *Нехай справедливі припущення а) – д), тоді система рівнянь (10) – (12) на класі функцій  $C^+[0, T]$  має єдиний розв’язок.*

**Доведення.** Рівняння (10) при будь-яких фіксованих  $X(t), Y(t) \in C^+[0, T]$  є лінійним інтегральним рівнянням Вольтерри відносно  $B_i(t)$ , а, отже, за умов а) – д) існує єдиний розв’язок  $B_i(t) \in C^+[0, T]$ . Позначимо цей розв’язок через  $\mathcal{B}_i(X, Y)(t)$ . Тоді рівняння (11), (12) можна подати у вигляді

$$\begin{aligned}X &= \Psi_1(X, Y)(t), \\ Y &= \Psi_2(X, Y)(t),\end{aligned}\tag{14}$$

де

$$\begin{aligned}\Psi_i(X, Y)(t) &= \int_0^t \gamma_i(t - \tau) \mathcal{B}_i(X, Y)(\tau) \times \\ &\times \mathcal{K}_i(t, t - \tau, X, Y) d\tau + \int_0^\infty \gamma_i(t + \tau) \times\end{aligned}$$



$$\times \mathcal{L}_i(t, t + \tau, X, Y) \varphi_i(\tau) d\tau, i = 1, 2. \quad (15)$$

Систему (14) запишемо у векторній формі

$$S = \Psi(S)(t), \quad (16)$$

де  $S$  – вектор з компонентами  $X, Y$ , а  $\Psi$  – вектор з компонентами  $\Psi_1, \Psi_2$ .

Доведемо, що оператор  $\Psi$ , визначений в (15), має єдину нерухому точку.

Позначимо

$$\begin{aligned} \|X\| &= \max_{t \in [0, T]} |X(t)|, \\ \|Y\| &= \max_{t \in [0, T]} |Y(t)|, \quad \|S\| = \max(\|X\|, \|Y\|), \\ H &= \{S \in C^+[0, T], \|S - \Phi\| \leq \Gamma, \Gamma > 0\}, \end{aligned}$$

де  $\Phi$  – вектор з компонентами  $\Phi_1, \Phi_2$  і

$$\Phi_i(t) = \int_0^\infty \gamma_i(t + \xi) \varphi_i(\xi) d\xi, i = 1, 2.$$

Покажемо, що  $\Psi$  відображає  $H$  в себе і є стискаючим. Розглянемо простір

$$\Omega = \{(\tau, S), \tau \geq 0, S \in H\}.$$

Згідно з умовами а), б), д) отримуємо оцінки

$$\bar{\mu}_i = \sup_{(\tau, S) \in \Omega} \mu_i(\tau, S), \bar{\beta}_i = \sup_{(\tau, S) \in \Omega} b_i(\tau, S),$$

$$\lambda_i = \max\left(\sup_{(\tau, S) \in \Omega} |\mu'_{iX}(\tau, X, Y)|,$$

$$\sup_{(\tau, S) \in \Omega} |\mu'_{iY}(\tau, X, Y)|\right),$$

$$\bar{\gamma}_i = \sup_{\tau \geq 0} \gamma_i(\tau), i = 1, 2. \quad (17)$$

Для всіх  $S \in H$  з рівняння (10), враховуючи (17), одержуємо

$$\mathcal{B}_i(X, Y)(t) \leq \bar{\beta}_i \int_0^t \mathcal{B}_i(X, Y)(\tau) d\tau + \bar{\beta}_i \bar{\Phi}_i, \quad (18)$$

де

$$\bar{\Phi}_i = \int_0^\infty \varphi_i(\tau) d\tau, \quad i = 1, 2..$$

Згідно з лемою Гронуола-Белмана з (18) маємо

$$\mathcal{B}_i(X, Y)(t) \leq \bar{\beta}_i \bar{\Phi}_i e^{\bar{\beta}_i t}. \quad (19)$$

Тоді для  $X(t) - \Phi_1(t)$  знаходимо

$$\begin{aligned} |X(t) - \Phi_1(t)| &\leq \int_0^t \gamma_1(t - \tau) \mathcal{B}_1(X, Y)(\tau) \times \\ &\times \mathcal{K}_1(t, t - \tau, X, Y) d\tau + \int_0^\infty \gamma_1(t + \tau) \varphi_1(\tau) \times \\ &\times |\mathcal{L}_1(t, t + \tau, X, Y) - 1| d\tau \leq \\ &\leq \bar{\gamma}_1 \int_0^\infty |\mathcal{L}_1(t, t + \tau, X, Y) - 1| \varphi_1(\tau) d\tau + \\ &\quad + \bar{\gamma}_1 \bar{\beta}_1 \Phi_1 \int_0^t e^{\bar{\beta}_1 \tau} d\tau \leq \\ &\leq \bar{\gamma}_1 \bar{\Phi}_1 \sup_{(\tau, S) \in \Omega} |\mathcal{L}_1(t, t + \tau, X, Y) - 1| + \\ &\quad + \bar{\gamma}_1 \bar{\Phi}_1 (e^{\bar{\beta}_1 t} - 1). \end{aligned}$$

Враховуючи позначення (13), оцінки (17) і нерівність  $|e^z - 1| \leq |z|e^{|z|}$ , одержуємо

$$\sup_{(\tau, S) \in \Omega} |\mathcal{L}_1(t, t + \tau, X, Y) - 1| \leq \bar{\mu}_1 t e^{\mu_1 t}.$$

Таким чином, за рахунок вибору відповідного  $t = T > 0$  можна забезпечити виконання нерівності  $\|X - \Phi_1\| \leq r_1$ . Аналогічно  $\|Y - \Phi_2\| \leq r_2$ . Отже,  $\|S - \Phi\| \leq r$ , тобто оператор  $\Psi$  відображає простір  $H$  в себе.

Доведемо, що відображення (16) є стискаючим при відповідних  $\tau > 0$ . Для цього виберемо  $S$  і  $\hat{S} \in H$  і оцінимо  $\|\Psi(S) - \Psi(\hat{S})\|$ . Здійснимо покомпонентну оцінку. Для цього покладемо

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

де

$$\begin{aligned} P &= \int_0^t \gamma_1(t - \tau) \mathcal{B}_1(S)(\tau) (\mathcal{K}_1(t, t - \tau, S) - \\ &\quad - \mathcal{K}_1(t, t - \tau, \hat{S})) d\tau, \\ Q &= \int_0^t \gamma_1(t - \tau) \mathcal{K}_1(t, t - \tau, \hat{S}) (\mathcal{B}_1(S)(\tau) - \\ &\quad - \mathcal{B}_1(\hat{S})(\tau)) d\tau, \\ R &= \int_0^\infty \gamma_1(t + \tau) \varphi_1(\tau) (\mathcal{L}_1(t, t + \tau, S) - \\ &\quad - \mathcal{L}_1(t, t + \tau, \hat{S})) d\tau. \end{aligned} \tag{20}$$

Знайдемо оцінку

$$\begin{aligned} &|\mathcal{L}_1(t, t + \tau, S) - \mathcal{L}_1(t, t + \tau, \hat{S})| = \\ &= e^{-\int_0^t \mu_1(\xi + \tau - t, S(\xi)) d\xi} \times \\ &\times \left| 1 - e^{\int_0^t (\mu_1(\xi + \tau - t, S(\xi)) - \mu_1(\xi + \tau - t, \hat{S}(\xi))) d\xi} \right| \leq \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &\leq \left| \int_0^t (\mu_1(\xi + \tau - t, S(\xi)) - \mu_1(\xi + \tau - t, \hat{S}(\xi))) d\xi \right| \times \\ &\times e^{\left| \int_0^t (\mu_1(\xi + \tau - t, S(\xi)) - \mu_1(\xi + \tau - t, \hat{S}(\xi))) d\xi \right|} \leq 2\lambda_1 T e^{2\mu_0 T} \times \\ &\quad \times \|S - \hat{S}\|. \end{aligned}$$

Аналогічно

$$\begin{aligned} &|\mathcal{K}_1(t, t - \tau, S) - \mathcal{K}_1(t, t - \tau, \hat{S})| \leq 2\lambda_1 T e^{2\mu_0 T} \times \\ &\quad \times \|S - \hat{S}\|. \end{aligned}$$

Тоді

$$\|P\| + \|R\| \leq K_1 T \|S - \hat{S}\|,$$

де  $K_1 = 4\lambda_1$  є сталою.

Подібним чином оцінимо  $\|Q\|$  і одержимо

$$\|Q\| \leq K_2 T \|\hat{S} - S\|,$$

де  $K_2$  – деяка стала.

Звідси

$$\|\Psi_1(S)(t) - \Psi_1(\hat{S})(t)\| \leq (K_1 + K_2) T \|S - \hat{S}\|.$$

Число  $T$  можна вибрати так, щоб  $(K_1 + K_2)T < 1$ . Аналогічно встановлюємо, що

$$\|\Psi_2(S)(t) - \Psi_2(\hat{S})(t)\| \leq (\bar{K}_1 + \bar{K}_2) T \|S - \hat{S}\|.$$

Таким чином, відображення (16) є стискаючим. Звідси випливає, що система (11), (12) має єдиний розв'язок, який можна продовжити до будь-якого  $T > 0$ . Теорему доведено.

Дану теорему можна узагальнити і на випадок системи  $n$  взаємодіючих видів.

## 2.2. Аналіз простіших моделей відбору в екосистемах з віковою структурою

### 2.2.1. Вступ

Розглянемо, які модифікації виникають в тому випадку, коли  $n$  видів розвиваються згідно з рівняннями Мак Кендрика фон Фоерстера і, крім цього, взаємодіють між собою через процеси відбору.

Систему з  $n$  незв'язаних між собою видів опишемо рівняннями

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} x_i(\tau, t) + \frac{\partial}{\partial \tau} x_i(\tau, t) &= -d_i(\tau) x_i(\tau, t), \\ x_i(0, t) &= \int_0^{\infty} b_i(\tau) x_i(\tau, t) d\tau, \\ x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \tag{2.2.1}$$

Для простого методу формування процесів відбору за аналогією з моделлю Ейгена будемо вимагати сталість загальної кількості особин в системі

$$\sum_i \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) = C = \text{const}. \tag{2.2.2}$$

Щоб виконувалася умова (2.2.2), потрібно модифікувати систему рівнянь (2.2.1), що можна здійснити різними способами. Особливий інтерес представляють дві можливості:

- а) регулювання процесів виживання;
- б) регулювання процесів народжуваності.

Перший тип регулювання відповідає підстановці  $d_i(\tau) \rightarrow d_i(\tau) + \Phi(t)$  в системі (2.2.1). Другий тип регулювання досягається підстановкою  $b_i(\tau) \rightarrow A(t)b_i(\tau)$ .

### 2.2.2. Побудова моделей

а) Регулювання першого типу.

Систему, що задовольняє умову (2.2.2), формуватимемо у вигляді

$$\frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} = -d_i(\tau)x_i - \Phi(t, x_1, \dots, x_n)x_i, t, \tau > 0$$

$$x_i(0, t) = \int_0^{\infty} b_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau, t > 0 \quad (2.2.3)$$

$$x_i(\tau, 0) = \varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n,$$

де функція  $\Phi(t, x_1, \dots, x_n)$  описує взаємодію видів,  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$  – неперервні невід’ємні функції на  $[0, \infty)$ . Для  $\varphi_i(\tau)$  маємо  $\varphi_i(\tau) \in C^1[0, \infty) \cap L^1[0, \infty)$ ,  $\varphi_i(\tau) \geq 0$ ,  $\tau \in [0, \infty)$ ,  $\varphi_i(0) = \int_0^{\infty} b_i(\tau)\varphi_i(\tau)d\tau$ .

Диференціюючи (2.2.2) і враховуючи (2.2.3), дістанемо

$$0 = \sum_{i=1}^n \frac{\partial x_i}{\partial t} d\tau = - \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \left( \frac{\partial x_0}{\partial \tau} + d_i(\tau)x_i + \Phi(t, x_1, \dots, x_n)x_i \right) d\tau =$$

$$= - \left[ \sum_{i=1}^n \left( -x_i(0, t) + \int_0^{\infty} d_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau + \Phi(t, x_1, \dots, x_n) \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau \right) \right] =$$

$$= - \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau))x_i(\tau, t)d\tau + \Phi(t, x_1, \dots, x_n) \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau.$$

З останнього співвідношення знаходимо

$$\Phi(t, x_1, \dots, x_n) = \frac{\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau))x_i(\tau, t)d\tau}{\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau}.$$

Тоді систему (2.2.3) можемо переписати у вигляді

$$\frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} = -[d_i(\tau) + \langle b(\tau) - d(\tau) \rangle] x_i, t, \tau > 0,$$

$$x_i(0, t) = \int_0^{\infty} b_i(\tau) x_i(\tau, t) d\tau, t > 0, \quad (2.2.4)$$

$$x_i(\tau, 0) = \varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n,$$

де за аналогією з моделлю Ейгена для позначення  $\langle \cdot \rangle$  прийнято наступне співвідношення

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

Рівняння (2.2.4) описують часову еволюцію системи конкуруючих особин видів і дозволяють здійснити аналіз індивідуального розвитку і відбору.

б) Регулювання другого типу.

У випадку регулювання процесів народжування систему відбору будуватимемо у вигляді

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

$$x_i(0, t) = \int_0^{\infty} A(t, x_1, \dots, x_n) b_i(\tau) x_i(\tau, t) d\tau, t > 0, \quad (2.2.5)$$

$$x_i(\tau, 0) = \varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n.$$

Аналогічним чином, як це зроблено вище, знаходимо

$$A(t, x_1, \dots, x_n) = \frac{\langle d(\tau) \rangle}{\langle b(\tau) \rangle}.$$

Тоді модель (2.2.5) набуває вигляду

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} &= -d_i(\tau)x_i, t, \tau > 0, \\ x_i(0, t) &= \frac{\langle d(\tau) \rangle}{\langle b(\tau) \rangle} \int_0^{\infty} b_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau, t > 0, \\ x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (2.2.6)$$

### 2.2.3. Дослідження моделі з регулюванням процесів виживання

В системі (2.2.4) виконаємо заміну змінних

$$x_i(\tau, t) = n_i(t) \cdot p_i(\tau, t), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (2.2.7)$$

де  $n_i(t)$  означає загальну чисельність  $i$ -ої популяції, а  $p_i(\tau, t)$  – нормована вікова структура  $i$ -го виду  $n_i(t) = \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau$ .

Тоді

$$\int_0^{\infty} p_i(\tau, t)d\tau = 1, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.2.8)$$

Диференціюючи (2.2.7) і використовуючи (2.2.4), прийдемо до рівнянь

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho_i}{\partial \tau} + \frac{\partial \rho_i}{\partial t} &= -[d_i(\tau) + B_i - D_i]\rho_i, t, \tau > 0, \\ \rho_i(0, t) &= \int_0^{\infty} b_i(\tau)\rho_i(\tau, t)d\tau, t > 0, \\ \rho_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau) / \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau)d\tau, \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n, \end{aligned} \quad (2.2.9)$$

$$\frac{dn_i}{dt} = [B_i - D_i - \langle B - D \rangle]n_i,$$



$$n_i(0) = \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau) d\tau, i = 1, 2, \dots, n, \quad (2.2.10)$$

де

$$B_i(t) = \int_0^{\infty} b_i(\tau) \rho_i(\tau, t) d\tau, D_i(t) = \int_0^{\infty} d_i(\tau) \rho_i(\tau, t) d\tau,$$

$$\langle B - D \rangle = \sum_{i=1}^n (B_i - D_i) n_i / \sum_{i=1}^n n_i.$$

Рівняння (2.2.10) мають таку ж структуру, що й рівняння Ейгена 2.1 з тією різницею, що пристосованість  $E_i = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau$  – функціонал нормованої вікової структури і тому може змінюватися з часом.

В системі (2.2.9) рівняння для  $\rho_i(\tau, t)$  є незалежними, їх можна розв'язувати окремо. Такі рівняння вивчалися в п. і був встановлений факт існування та єдиності невід'ємних розв'язків задачі (2.2.9).

Права частина першого рівняння (2.2.9) повинна бути від'ємною. Це, наприклад, виконується, якщо  $B_i(t) \geq D_i(t)$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

Визначимо тепер для (2.2.9) стаціонарні розв'язки  $\rho_i^0(\tau)$ . Для цього маємо рівняння

$$\frac{d}{d\tau} \rho_i^0(\tau) = -[\lambda_i + d_i(\tau)] \rho_i^0(\tau), \quad (2.2.11)$$

$$\rho_i^0(0) = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i^0(\tau) d\tau,$$

де

$$\lambda_i = \int_0^{\infty} [b_i(\tau) - d_i(\tau)] \rho_i^0(\tau) d\tau,$$

$$\int_0^{\infty} \rho_i^0(\tau) d\tau = 1. \quad (2.2.12)$$

З (2.2.11) маємо

$$\begin{aligned} \rho_i^0(\tau) &= \rho_i^0(0) \Lambda_i(\tau) \exp(-\lambda_i \tau), \\ \rho_i^0(0) \left[ 1 - \int_0^{\infty} K_i(\tau) \exp(-\lambda_i \tau) d\tau \right] &= 0, \end{aligned}$$

де

$$\Lambda_i(\tau) = \exp\left(-\int_0^{\tau} d_i(\xi) d\xi\right), \quad K_i(\tau) = b - i(\tau) \Lambda_i(\tau).$$

Для ненульових стаціонарних розв'язків  $\lambda_i$  знаходимо з наступних рівнянь

$$1 = \int_0^{\infty} K_i(\tau) \exp(-\lambda_i \tau) d\tau, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.2.13)$$

Як відомо за умовою

$$\int_0^{\infty} K_i(\tau) d\tau > 1$$

рівняння (2.2.13) мають додатні розв'язки. Тоді з умови (2.2.12)

$$\rho_i^0(0) = \left[ \int_0^{\infty} \Lambda_i(\tau) \exp(-\lambda_i \tau) d\tau \right]^{-1}$$

і стаціонарний розв'язок набуває вигляду

$$\rho_i^0(\tau) = \frac{\Lambda_i(\tau) \exp(-\lambda_i \tau)}{\int_0^{\infty} \Lambda_i(\tau) \exp(-\lambda_i \tau) d\tau}, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.2.14)$$

Доведення стійкості стаціонарних станів вікового складу можна знайти в п. і роботах

$$\rho_i(\tau, t) \rho_i^0(\tau),$$

якщо  $t \rightarrow \infty$  для всіх  $\tau \in [0, \infty)$

$$\int_0^{\infty} \rho_i(\tau, t) d\tau \rightarrow \int_0^{\infty} \rho_i(\tau) d\tau.$$

На стаціонарних розв'язках  $\rho_i(\tau)$  рівняння, що визначають загальні чисельності  $n_i(t)$  є рівняннями Фішера-Ейгена типу

$$\frac{d}{dt} n_i(t) = [\lambda_i - \langle \lambda \rangle] n_i(t), \quad \langle \lambda \rangle = \frac{\sum_{i=1}^n n_i \lambda_i}{c}.$$

Як відомо, результат селекційного процесу є наступним

$$n_m(t) \rightarrow C = \sum_{i=1}^n n_i(0), \quad \text{якщо } t \rightarrow \infty$$

$$n_i(t) \rightarrow 0 \quad \text{при } t \rightarrow \infty, \quad \text{якщо } i \neq m,$$

де  $m$  – номер того виду, який має максимальний параметр  $\lambda_i$ :

$$\lambda_m = \max_i \lambda_i.$$

Остаточно для проблеми відбору маємо

$$x_m(\tau, t) = \frac{C \Lambda_m(\tau) \exp(-\lambda_m \tau)}{\int_0^{\infty} \Lambda_m(\tau) \exp(-\lambda_m \tau) d\tau}, \quad t \rightarrow \infty, \tau \in [0, \infty),$$

$$x_i(\tau, t) \rightarrow 0, \quad t \rightarrow \infty, i \neq m,$$

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

Розглянемо спеціальний приклад. Для параметрів анроджування та виживання візьмемо такі значення

$$b_i(\tau) = b_i \exp(-\beta_i \tau), \quad d_i(\tau) = d_i, \quad b_i, \beta_i, d_i = \text{const}, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Тоді параметри  $\lambda_i$  визначаються з рівнянь

$$b_i[\beta_i + d_i + \lambda_i]^{-1} = 1,$$

$$\lambda_i = b_i - (\beta_i + d_i).$$

Тут потрібно вимагати, щоб  $\beta_i + d_i < b_i$ .

Умова виживання має вигляд

$$\lambda_m = \max_i (b_i - \beta_i - d_i).$$

І в результаті відбору одержуємо

$$x_m(\tau, t) \rightarrow C(b_m - \beta_m) \exp(-(b_m - \beta_m)\tau), \quad t \rightarrow \infty,$$

$$x_i(\tau, t) \rightarrow 0, \quad t \rightarrow \infty, \tau \in [0, \infty), i \neq m.$$

Поставимо питання як можна за функціями  $b_i(\tau)$ ,  $d_i(\tau)$  визначити, які види виживуть. Щоб відповісти на це питання розглянемо стаціонарні розв'язки  $\rho_i(\tau)$ ,  $n_i^0$  (2.2.9), (2.2.10)

Використовуючи ці розв'язки і розв'язуючи рівняння для  $n_i(t)$  (2.2.10) за формулою (2.2.7) знайдемо  $x_i(\tau, t)$ .

#### 2.2.4. Аналіз моделі з регулюванням народжуваності

Для дослідження моделі (2.2.6) запровадимо заміну змінних

$$x_i(\tau, t) = c\rho_i(\tau, t), \quad C = \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x - i(\tau, t) d\tau.$$

Після заміни приходимо до системи

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho_i}{\partial \tau} + \frac{\partial \rho_i}{\partial t} &= -d_i(\tau)\rho_i(\tau, t), \quad \tau, t > 0, \\ \rho_i(0, t) &= A(t, \rho) \int_0^{\infty} b_i(\tau)\rho_i(\tau, t) d\tau, \quad t > 0, \end{aligned} \quad (2.2.15)$$

$$\rho_i(\tau, 0) = C^{-1}\varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n,$$

де

$$A(t, \rho) = \frac{\sum_{s=1}^n \int_0^{\infty} d_s(\tau) \rho_s(\tau, t) d\tau}{\sum_{s=1}^n \int_0^{\infty} b_s(\tau) \rho_s(\tau, t) d\tau}.$$

Для стаціонарного випадку маємо умови

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_i^0(\tau)}{d\tau} &= -d_i(\tau)\rho_i^0(\tau), \\ \rho_i(0) \sum_{s=1}^n \left[ \int_0^{\infty} b_s(\tau) \rho_s^0(\tau) d\tau - \right. \\ &\left. - \int_0^{\infty} d_s(\tau) \rho_s^0(\tau) d\tau \int_0^{\infty} b_i(\tau) \rho_i^0(\tau) d\tau \right] = 0. \end{aligned} \quad (2.2.16)$$

Рівняння (2.2.16) мають  $n$  розв'язків вигляду

$$\begin{aligned} \rho_j^0(\tau) &= \rho_j^0(0) \Lambda_j(\tau), \quad \rho_j^0(0) = \left[ \int_0^{\infty} \Lambda_j(\tau) d\tau \right]^{-1}, \\ \rho_i^0(\tau) &= 0, \quad i \neq j, j = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (2.2.17)$$

Іншими словами, в стаціонарному випадку виживає лише один вид з індексом  $m$ , для якого

$$\int_0^{\infty} K_m(\tau) d\tau = \max_i \int_0^{\infty} K_i(\tau) d\tau. \quad (2.2.18)$$

Як показано в [ ] стаціонарний розв'язок  $(0, \dots, \rho_m^0, 0, \dots, 0)$  є стійким, інші є нестійкими.

Тобто

$$x_m(\tau, t) \rightarrow C \frac{\Lambda_m(\tau)}{\int_0^{\infty} \Lambda_m(\tau) d\tau}, \quad t \rightarrow \infty, \tau \in [0, \infty),$$

$$x_i(\tau, t) \rightarrow 0, \quad t \rightarrow \infty, i \neq m.$$

Вживання  $m$ -го виду забезпечує максимальне значення його біологічного потенціалу.

### 2.3. Аналіз математичної моделі з одночасним регулюванням процесів виживання та народжування

#### 2.3.1. Формування об'єкта дослідження. Математична модель

Перш за все систему  $n$  видів, які не взаємодіють між собою, опишемо такими рівняннями:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} &= -d_i(\tau)x_i(\tau, t), \quad \tau, t > 0, \\ x_i(0, t) &= \int_0^\infty b_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \\ x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (2.3.19)$$

Нехай параметри системи задовольняють умови:

а)  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$  – неперервні, невід'ємні функції на  $[0, \infty)$  і  $\int_0^\infty d_i(\xi)d\xi = \infty$ ;

б)  $\varphi_i(\tau) \in C^1[0, \infty) \cap L^1[0, \infty)$ ,  $\varphi_i(\tau) \geq 0$ ,  $\tau \in [0, \infty)$ ;

в)  $\varphi_i(0) = \int_0^\infty b_i(\tau)\varphi_i(\tau)d\tau$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

При цих умовах існує єдиний додатний розв'язок системи (2) [4]. Крім того, будемо вважати, що біологічні потенціали всіх популяцій

$$H_i = \int_0^\infty b_i(\tau) \exp\left(-\int_0^\tau d_i(\xi)d\xi\right) d\tau > 1, \quad (2.3.20)$$

$$i = 1, 2, \dots, n,$$

тобто кожний із видів, існуючи окремо (без конкуренції), виживає.

Простим методом введення процесів відбору в систему (2.3.19), за аналогією з моделлю Ейгена [1], є вимога постійності загального числа особин в екосистемі, тобто

$$\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) d\tau = C = \text{const.} \quad (2.3.21)$$

Модифікуємо систему (2.3.19) так, щоб виконувалась умова (2.3.21). Це можна зробити різними способами. В праці [5] цей результат досягається за рахунок модифікації або функції виживання або функції народжування окремо.

Більший інтерес становить випадок, коли регулювання системи відбувається через процеси народжування і виживання одночасно. Для цього в системі (2.3.19) замість функцій  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$  покладемо  $d_i(\tau) + D(x_1, \dots, x_n)$ ,  $b_i(\tau) + B(x_1, \dots, x_n)$  відповідно, тобто шукаємо систему побудуємо у вигляді

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} &= -[d_i(\tau) + D(x_1, \dots, x_n)]x_i(\tau, t), \\ x_i(0, t) &= \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + B(x_1, \dots, x_n))x_i(\tau, t) d\tau, \\ x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (2.3.22)$$

Знайдемо вирази для  $D(x_1, \dots, x_n)$  та  $B(x_1, \dots, x_n)$ .

Продиференціювавши (2.3.21) по часу  $t$  і врахувавши (2.3.22), одержимо

$$0 = \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \frac{\partial x_i}{\partial t} d\tau = - \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \left( \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + d_i(\tau)x_i + \right.$$

$$\begin{aligned}
& +D(x_1, \dots, x_n)x_i \Big) d\tau = - \sum_{i=1}^n \left( x_i(0, t) + \right. \\
& \quad \left. + \int_0^{\infty} d_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau + D(x_1, \dots, x_n) \times \right. \\
& \quad \left. \times \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau \right) = \sum_{i=1}^n \left( \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau))x_i(\tau, t)d\tau + \right. \\
& \quad \left. + (B(x_1, \dots, x_n) - D(x_1, \dots, x_n)) \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau \right).
\end{aligned}$$

Звідси маємо

$$B(x_1, \dots, x_n) \equiv \langle b \rangle, \quad D(x_1, \dots, x_n) \equiv \langle d \rangle,$$

де, за означенням

$$\langle b \rangle = \frac{\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} b_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau}{\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau}. \quad (2.3.23)$$

Отже, об'єктом нашого дослідження є система вигляду

$$\begin{aligned}
\frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} &= -[d_i(\tau) + \langle b \rangle]x_i(\tau, t), \quad \tau, t > 0, \\
x_i(0, t) &= \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + \langle d \rangle)x_i(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \\
x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n.
\end{aligned} \quad (2.3.24)$$



### 2.3.2. Аналіз моделі

Оскільки рівняння в системі (2.3.2.) зв'язані нелінійними виразами, що визначаються в (2.3.23), то систему (2.3.2.) в загальному випадку не можна розв'язати в явній аналітичній формі, а можна провести лише її якісний аналіз.

**Теорема.** *Нехай виконуються умови а) – в) та (3), тоді розв'язки системи (7)  $x_i(\tau, t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $i \neq m$ ,  $x_m(\tau, t) \rightarrow C\rho_m^0(\tau) \neq 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , де  $m$  – індекс такий, що  $c_m = \max_i c_i$ ,  $c_i > 0$  і визначаються з рівняння*

$$1 = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + d_i(\tau)) \exp\left(-\int_0^{\tau} d_i(\xi) d\xi - c_i\tau\right) d\tau, \quad (2.3.25)$$

$$i = 1, 2, \dots, n.$$

**Доведення.** Умови а), б), в) забезпечують існування єдиного додатного розв'язку  $x_i(\tau, t)$  системи (2.3.2.) [6].

Далі введемо заміну

$$x_i(\tau, t) = n_i(t)\rho_i(\tau, t), \quad (2.3.26)$$

де  $n_i(t) = \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) d\tau$ , а  $\rho_i(\tau, t)$  – нормована вікова структура:

$$\int_0^{\infty} \rho_i(\tau, t) d\tau = 1.$$

З умови

$$\frac{d}{dt} n_i(t) = \int_0^{\infty} \frac{\partial x_i(\tau, t)}{\partial t} d\tau,$$

враховуючи (2.3.2.), одержуємо

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = \left[ \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau - \langle b - d \rangle \right] n_i(t), \quad (2.3.27)$$

$$n_i(0) = \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau) d\tau.$$

Диференціюючи (2.3.26) і враховуючи (2.3.2) та (2.3.27), маємо

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho_i}{\partial \tau} + \frac{\partial \rho_i}{\partial t} = & - \left[ d_i(\tau) + \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \times \right. \\ & \left. \times \rho_i(\tau, t) d\tau + \langle d \rangle \right] \rho_i, \\ \rho_i(0, t) = & \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau, \end{aligned} \quad (2.3.28)$$

$$\rho_i(\tau, 0) = \varphi_i(\tau) / \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau) d\tau, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Покладемо

$$\lambda_i = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau \quad (2.3.29)$$

і розглянемо рівняння (2.3.27) на стаціонарних розв'язках  $\rho_i^0(\tau)$  системи (2.3.28). Тоді рівняння (2.3.27) перепишеться у вигляді

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = [\lambda_i - \langle \lambda \rangle] n_i(t), \quad (2.3.30)$$

де  $\langle \lambda \rangle = \sum_{i=1}^n \lambda_i n_i(t) / \sum_{i=1}^n n_i(t)$ .

(2.3.30) є рівнянням типу Ейлера-Фішера і, як відомо [1],  $n_i(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $i \neq m$ ,  $n_m(t) \rightarrow C = \sum_{i=1}^n n_i(t)$ , де  $m$  – індекс того виду, для якого  $\lambda_m = \max_i \lambda_i$ . Отже, стаціонарний розв'язок

$$(0, 0, \dots, n_m^0, \dots, 0) \quad (2.3.31)$$

системи (2.3.27) є асимптотично стійким.

Далі знайдемо стаціонарні розв'язки  $\rho_i^0(\tau)$  системи (2.3.28). На підставі (2.3.31) рівняння для  $\rho_i^0(\tau)$ ,  $i \neq m$ , не являють інтересу, а рівняння для  $\rho_m^0(\tau)$  замикається і набуває вигляду

$$\frac{d\rho_m^0(\tau)}{d\tau} = \left[ d_m(\tau) + \int_0^\infty b_m(\tau)\rho_m^0(\tau)d\tau \right] \rho_m^0(\tau), \quad (2.3.32)$$

$$\rho_m^0(0) = \int_0^\infty (b_m(\tau) + d_m(\tau))\rho_m^0(\tau)d\tau. \quad (2.3.33)$$

Нехай

$$c_m = \int_0^\infty b_m(\tau)\rho_m^0(\tau)d\tau. \quad (2.3.34)$$

Тоді з (2.3.32) знаходимо

$$\rho_m^0(\tau) = \rho_m^0(0) \exp\left(-\int_0^\tau d_m(\xi)d\xi - c_m\tau\right). \quad (2.3.35)$$

Підставляючи (2.3.35) в (2.3.33), одержуємо рівняння для  $c_m$

$$1 = \int_0^\infty (b_m(\tau) + d_m(\tau)) \exp\left(-\int_0^\tau d_m(\xi)d\xi - c_m\tau\right) d\tau. \quad (2.3.36)$$

Це рівняння при умові (2.3.20) має єдиний розв'язок  $c_m > 0$  [4].

З умови  $\int_0^\infty \rho_m^0(\tau)d\tau = 1$  знаходимо

$$\rho_m^0(0) = \left[ \int_0^\infty \exp\left(-\int_0^\tau d_m(\xi)d\xi - c_m\tau\right) d\tau \right]^{-1}, \quad (2.3.37)$$

а це означає, що  $\rho_m^0(\tau)$  за формулою (2.3.35) визначається однозначно. Отже, вид з номером  $m$ , для якого

$$\lambda_m^0 = \max_i \lambda_i^0 = \max_i \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i^0(\tau) d\tau, \quad (2.3.38)$$

виживає, тобто

$$x_m(\tau, t) \rightarrow C \rho_m^0(\tau) \quad \text{при} \quad t \rightarrow \infty,$$

$$x_i(\tau, t) \rightarrow 0 \quad \text{при} \quad t \rightarrow \infty, i \neq m.$$

Умова виживання  $m$ -го виду (2.3.38) формулюється через відомі функції  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$ .

Таким чином, для системи конкуруючих видів з віковою структурою, що описується рівняннями (2.3.2.) на основі заданих, залежних від віку швидкостей народжування та виживання, стає можливим визначити, який із видів виживає в процесі відбору.

Враховуючи співвідношення (2.3.34) – (2.3.36), для  $\lambda_i^0$  знаходимо

$$\lambda_i^0 = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i^0(\tau) d\tau = 2c_i - \rho_i^0(0).$$

Нескладно показати, що  $\frac{d\lambda_i^0}{dc_i} > 0$  при  $\lambda_i^0 > 0$ . Таким чином, знайдено зручні умови для визначення виживання видів в процесах відбору. Якщо обмежитися видами з  $\lambda_i^0 > 0$ , тобто такими, які при відсутності відбору самі не вимирають, то максимум величини  $\lambda_i^0$  досягається для того виду  $m$ , для якого величина  $c_m$  теж максимальна. Теорема доведена.

На завершення продемонструємо важливість внутрішньовидової структури для процесів відбору на двох простих прикладах динаміки, що описується рівняннями.

**Приклад 1.** Розглянемо два гіпотетичних види з такими значеннями параметрів  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$ ,  $i = 1, 2$ :

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

$$2) b_2(\tau) = b_0, 0 \leq \tau \leq \tau_0, d(\tau) = d_0/2, \tau \in [0, \infty)$$

і з'ясуємо, який із видів виживає в процесі відбору. Для цього необхідно дослідити, який з коренів  $c_1$  чи  $c_2$ , що визначаються з рівняння (2.3.2.), є більшим.

У випадку 1) рівняння (8) має вигляд

$$1 = \int_0^{\tau_0} 2b_0 \exp\left(-(d_0 + c_1)\tau\right) d\tau + \\ + \int_0^{\infty} d_0 \exp\left(-(d_0 + c_1)\tau\right) d\tau,$$

або

$$c_1 = 2b_0(1 - \exp(-(d_0 + c_1)\tau_0)).$$

Останнє рівняння запишемо наступним чином:

$$\exp(-(d_0 + c_1)\tau_0) = 1 - \frac{1}{2b_0}c_1. \quad (2.3.39)$$

Аналогічно у випадку 2) одержуємо

$$\exp\left(-\left(\frac{d_0}{2} + c_2\right)\tau_0\right) = 1 - \frac{1}{b_0}c_2. \quad (2.3.40)$$

Тепер порівняємо між собою корені рівнянь , . Графічне розв'язування цих рівнянь показано на Рис. 1. Графіки функцій, що фігурують в рівнянні , позначатимемо 1), а ті, що фігурують в рівнянні – 2).

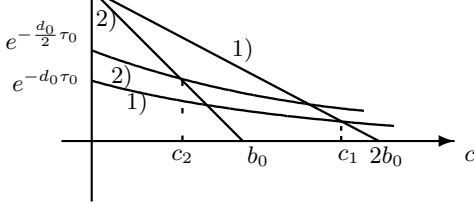


Рис. 1. Графічне розв'язування рівнянь ,

Як видно з Рис. 1  $c_1 = \max(c_1, c_2)$ . Це дає підставу стверджувати, що перший вид виживає, а другий вимирає, тобто на виживання має більше шансів той вид, в якого народжуваність більша, хоча і вища смертність. Вид, у якого менша народжуваність і менша смертність, вимирає.

**Приклад 2.** Продемонструємо важливість врахування внутрішньовидової вікової структури для процесів відбору ще на одному простому прикладі, що описується системою .

Розглянемо три види з постійною смертністю

$$d_i(\tau) = d_0, \quad i = 1, 2, 3$$

та з різною народжуваністю

$$b_1(\tau) = \begin{cases} b_0 + \Delta, & \tau \in \left[0, \frac{\tau_0}{2}\right), \\ b_0 - \Delta, & \tau \in \left[\frac{\tau_0}{2}, \tau_0\right], \\ 0, & \tau > \tau_0; \end{cases}$$

$$b_2(\tau) = \begin{cases} b_0 - \Delta, & \tau \in \left[0, \frac{\tau_0}{2}\right), \\ b_0 + \Delta, & \tau \in \left[\frac{\tau_0}{2}, \tau_0\right], \\ 0, & \tau > \tau_0; \end{cases}$$

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

Графіки цих функцій зображені на Рис. 2.

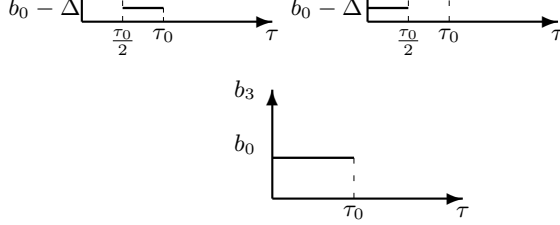


Рис. 2. Графіки функцій народжуваності

Для того, щоб з'ясувати який з видів виживає в процесі відбору, необхідно дослідити, який з коренів рівняння є найбільшим.

В нашому випадку рівняння має вигляд

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

або

$$c_i = (c_i + d_0) \int_0^{\tau_0} b_i(\tau) \exp(-d_0\tau - c_i\tau) d\tau. \quad (2.3.41)$$

Враховуючи вирази для функцій  $b_i(\tau)$ , побудуємо рівняння при  $i = 1, 2$ .

При  $i = 1$  маємо

$$c_1 = (c_1 + d_0) \int_0^{\tau_0/2} (b_0 + \Delta) \exp(-d_0\tau - c_0\tau) d\tau + \int_{\tau_0/2}^{\tau_0} (b_0 - \Delta) \exp(-d_0\tau - c_1\tau) d\tau$$

або

$$c_1 = b_0(1 - \exp(-(c_1 + d_0)\tau_0)) + \Delta \left( 1 + \exp(-(c_1 + d_0)\tau_0) - 2 \exp\left(- (c_1 + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) \right).$$

Аналогічно при  $i = 2$

$$c_2 = b_0(1 - \exp(-(c_2 + d_0)\tau_0)) - \Delta - \left( 1 + \exp(-(c_2 + d_0)\tau_0) - 2 \exp\left(- (c_2 + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) \right).$$

При  $i = 3$

$$c_3 = b_0(1 - \exp(-(c_3 + d_0)\tau_0)).$$

Зробимо підстановку

$$\exp\left(-\frac{(c_i + d_0)\tau_0}{2}\right) = p_i, \quad i = 1, 2, 3. \quad (2.3.42)$$

Тоді прийдемо до системи

$$\begin{aligned} -\frac{2}{\tau_0} \ln p_1 - d_0 + b_0(p_1^2 - 1) &= \Delta(1 - p_1^2), \\ -\frac{2}{\tau_0} \ln p_2 - d_0 + b_0(p_2^2 - 1) &= -\Delta(1 - p_2^2), \\ -\frac{2}{\tau_0} \ln p_3 - d_0 + b_0(p_3^2 - 1) &= 0. \end{aligned} \quad (2.3.43)$$

Графічне розв'язування системи подано на Рис. 3.

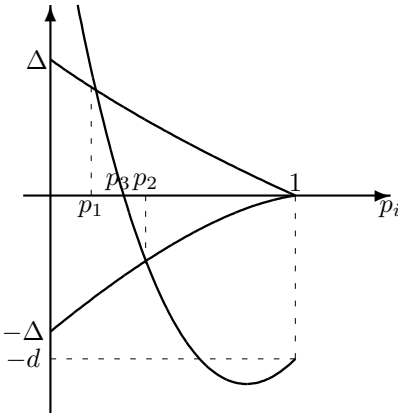


Рис. 3. Графічне розв'язування системи

Поведінка кривих, які фігурують в правій та лівій частинах системи, показує, що

$$p_1 < p_3 < p_2.$$

Оскільки заміна є монотонно спадною функцією аргумента  $c$ , то приходимо до нерівності

$$c_1 > c_3 > c_2. \quad (2.3.44)$$



Нерівність показує, що в процесі відбору перемагає перший вид, у якого швидкість народжування є більшою для молодших віків. Переваги другого виду за швидкістю народжування в старшому віці й перед першим видом й перед третім видом не може збільшити шанси на його виживання.

Без урахування вікової структури, тобто у випадку динаміки Ейгена усі три види характеризуються однаковим параметром виживання

$$\lambda_i = b_0 - d_0, \quad i = 1, 2, 3,$$

тому ніякого відбору би не відбулося і висновки, які одержуються з моделі Ейгена показали б, що усі три види будуть співіснувати.