Лекция 3
Непрерывная модель динамики возрастной структуры

Перейдем к рассмотрению динамики плотности популяции с учетом одного из основных факторов – возрастной структуры популяции. Необходимость такого рассмотрения при анализе экосистем обусловлена следующими положениями:

1). Плодовитость и смертность особей в популяции существенным образом зависят от их возраста и, следовательно, соотношения между различными возрастными группами в популяции определяют как ее способность к размножению в настоящий момент, так и ее динамику в будущем.

2). Вопросы рациональной эксплуатации природных ресурсов (земледелие, лесоводство, рыболовство и т. д.), связанные со «сбором урожая» животных или растений в подавляющем большинстве случаев требуют учета возрастной структуры популяции.

Таким образом, для достаточно адекватного описания динамики популяции при условии изолированного существования и равномерного заселения ареала обитания, ее состояние следует определять не только ее плотностью $N(t)$, но и распределением числа особей по возрастам.

1. Дифференциальная модель

Обозначим через $x(\tau, t)$ число особей возраста τ в момент времени t. Функция $x(\tau, t)$ называется *плотностью возрастного распределения* и обладает свойством: для любых двух возрастов τ_1 и τ_2 таких, что $\tau_1 < \tau_2$, численность особей в популяции, возраст которых в момент времени t лежит в интервале $[\tau_1, \tau_2]$, определяется по формуле:

$$N(\tau_1, \tau_2, t) = \int\limits_{\tau_1}^{\tau_2} x(\tau, t)\, d\tau. \tag{1}$$

Для любой конкретной популяции существует верхняя граница возраста, которая никогда не достигается. Обозначим ее через $\overline{\tau}$. Следовательно, $x(\tau, t) = 0$ при $\tau \geqslant \overline{\tau}$ и $t \geqslant 0$, а для плотности $N(t)$ в момент t получаем следующее выражение

$$N(t) = \int\limits_0^{\overline{\tau}} x(\tau, t)\, d\tau. \tag{2}$$

Иногда из математических соображений удобнее считать возраст τ переменной, изменяющейся от 0 до $+\infty$. Это допустимо при соответствующих ограничениях на функции рождаемости и смертности.

Поскольку в реальных экосистемах $N(t) < \infty$, то интеграл (2) ограничен. Это означает, что при фиксированном t функция $x(\tau, t)$ суммируема по τ. Таким образом, состояние популяции в каждый момент времени t определяется функцией $x(\tau, t)$, заданной в пространстве неотрицательных на $[0; \overline{\tau}] \times [0; +\infty)$ функций, суммируемых по τ.

Определим зависимые от возраста характеристики размножения и гибели популяции.

Коэффициентом рождаемости называют функцию $b(\tau, t)$ такую, что для любых двух возрастов $\tau_1, \tau_2 (\tau_1 < \tau_2)$ количество особей, рожденных родителями возраста $\tau \in [\tau_1; \tau_2]$ в момент времени t, равно

$$\int\limits_{\tau_1}^{\tau_2} b(\tau, t) x(\tau, t)\, d\tau. \tag{3}$$

Иначе можно сказать, что $b(\tau, t)$ равно среднему числу потомков, рождаемых особью возраста τ в единицу времени в момент времени t. Явная зависимость функции $b(\tau, t)$ от t отображает нестационарность условий окружающей среды. Например, учитывает переменные погодные условия.

Полная рождаемость в популяции $B(t)$, таким образом, равна:

$$B(t) = \int\limits_0^{\overline{\tau}} b(\tau, t) x(\tau, t)\, d\tau, \tag{4}$$

и имеет место следующее соотношение:

$$B(t) = x(0, t). \tag{5}$$

Коэффициентом смертности называют такую функцию $m(\tau, t)$, что для любых возрастов τ_1 и τ_2 $(\tau_1 < \tau_2)$ количество умерших особей возраста $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$ в момент времени t равно

$$\int\limits_{\tau_1}^{\tau_2} m(\tau, t)x(\tau, t)\,d\tau. \tag{6}$$

Общая смертность $M(t)$ в популяции, таким образом, равна:

$$M(t) = \int\limits_{0}^{\overline{\tau}} m(\tau, t)x(\tau, t)\,d\tau. \tag{7}$$

Очевидно, что коэффициенты рождаемости и смертности являются неотрицательными функциями. Будем далее считать, что функции b и d непрерывны в области определения, т. е. принадлежат классу $C\big([0, \overline{\tau}] \times [0; +\infty)\big)$. Примерный вид графиков функций b и m для стационарных условий представлен на рис. 1.

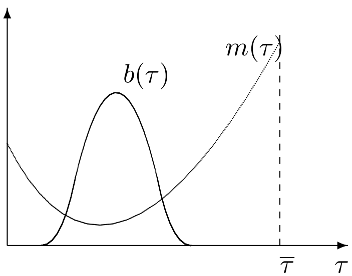

Рис.1. Примерный вид графиков функций $b(\tau)$ и $m(\tau)$

Уравнения, описывающие динамику возрастной структуры популяции, получим на основе балансовых соотношений.

В момент времени t число особей возраста $\tau \in (0, \overline{\tau})$ равно $x(\tau, t)$. За промежуток времени от t до $t + \triangle t$ возраст этих особей увеличивается на $\triangle t$ единиц. Следовательно, разность

$$x(\tau + \triangle t, t + \triangle t) - x(\tau, t)$$

определяет изменение численности (плотности) τ-возрастной группы особей за промежуток времени от t до $t + \triangle t$. Но так как мы не рассматриваем миграции особей, то единственной причиной изменения плотности любой возрастной группы при $0 < \tau < \overline{\tau}$ является отток особей из популяции, вызванный смертностью. Так что имеем:

$$x(\tau + \triangle t, t + \triangle t) - x(\tau, t) = - \int\limits_{0}^{\triangle t} m(\tau + \eta, t + \eta) x(\tau + \eta, t + \eta)\, d\eta.$$

Применив к интегралу в правой части уравнения теорему о среднем, получим:

$$x(\tau + \triangle t, t + \triangle t) - x(\tau, t) = -m(\tau + \eta_1, t + \eta_1) x(\tau + \eta_1, t + \eta_1) \triangle t,$$

$$\eta_1 \in [0, \triangle t].$$

Разделив обе части уравнения на $\triangle t$ и устремив $\triangle t \to 0$, получим уравнение:

$$\lim_{\triangle t \to 0} \frac{x(\tau + \triangle t, t + \triangle t) - x(\tau, t)}{\triangle t} = -m(\tau, t) x(\tau, t),$$

которое при условии дифференцируемости функции $x(\tau, t)$ примет вид:

$$\frac{\partial x(\tau, t)}{\partial \tau} + \frac{\partial x(\tau, t)}{\partial t} = -m(\tau, t) x(\tau, t). \tag{8}$$

Уравнение (8) называют *уравнением выживаемости* и рассматривают в области задания переменных τ и t : $G = \{\tau \in (0, \overline{\tau}),\ t \in (0; +\infty)\}$. Для однозначного определения плотности возрастного распределения к уравнению (8) следует добавить условия на границе области G. При $\tau = 0$ имеем условие:

$$x(0, t) = B(t) = \int\limits_{0}^{\overline{\tau}} b(\tau, t) x(\tau, t)\, d\tau, \quad t \geqslant 0, \tag{9}$$

которое содержит неизвестную функцию под знаком интеграла. Условие (9) называют *уравнением рождаемости.* Для момента времени $t = 0$ задается *начальное условие:*

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \in [0, \overline{\tau}], \tag{10}$$

где функция $\varphi(\tau)$ описывает *начальное возрастное распределение.* Недостижимость предельного возраста $\overline{\tau}$ позволяет записать следующее условие:

$$x(\tau,t)=0 \quad \tau \geqslant \overline{\tau},\ t \geqslant 0. \tag{11}$$

Если функция $x(\tau,t)$ является непрерывной в области G, включая ее границу, то должно быть выполнено условие согласования условий (9)-(11):

$$B(0)=\varphi(0), \quad \varphi(\tau)=0 \quad \forall\,\tau \geqslant \overline{\tau}. \tag{12}$$

Уравнения и условия (8)-(12) составляют *дифференциальную* (или *непрерывную*) *модель динамики возрастной структуры популяции.*

2. Случай стационарной среды

Построим общее решение уравнения выживаемости (8) методом характеристик для случая, когда коэффициенты рождаемости и смертности являются функция только возраста, т. е. $b=b(\tau)$, $m=m(\tau)$, и $\overline{\tau}=+\infty$.

Составив систему характеристик

$$\frac{d\tau}{1}=\frac{dt}{1}=\frac{dx}{-m(\tau)x} \quad \Leftrightarrow \quad \begin{cases} d\tau-dt=0, \\ d\tau+\frac{dx}{m(\tau)x}=0, \end{cases}$$

найдем два первых интеграла

$$\tau-t=C_1, \quad x\cdot e^{\int_0^\tau m(\eta)\,d\eta}=C_2.$$

Они определяют два семейства характеристик для уравнения (8). Общее решение уравнения выживаемости найдем из соотношения

$$\Phi\left(\tau-t, x\cdot e^{\int_0^\tau m(\eta)\,d\eta}\right)=0,$$

где Φ – произвольная дифференцируемая функция. Функция

$$x(\tau,t)=C(\tau-t)\cdot e^{-\int_0^\tau m(\eta)\,d\eta}, \tag{13}$$

где $C(z)$ – произвольная дифференцируемая функция, определяет общее решение уравнения (8).

Подчиним найденное решение заданным краевым условиям. При $t = 0$ будем иметь:

$$x(\tau, 0) = C(\tau) e^{-\int\limits_0^\tau m(\eta)\, d\eta} = \varphi(\tau), \quad \tau \geqslant 0.$$

Откуда устанавливаем вид функции C при неотрицательных значениях аргумента:

$$C(\tau) = \varphi(\tau) e^{\int\limits_0^\tau m(\eta)\, d\eta}, \quad \tau \geqslant 0.$$

Учитывая условие (9), для $\tau = 0$ установим

$$x(0, t) = C(-t) = B(t).$$

Откуда получим

$$C(t) = B(-t), \quad t < 0.$$

Следовательно, функция C, входящая в выражение (13), определена следующим образом:

$$C(z) = \begin{cases} \varphi(z) e^{\int\limits_0^z m(\eta)\, d\eta}, & z \geqslant 0, \\ B(-z), & z < 0, \end{cases}$$

так что выражение (13) примет вид:

$$x(\tau, t) = \begin{cases} \varphi(\tau - t) \cdot e^{\int\limits_0^{\tau - t} m(\eta)\, d\eta} \cdot e^{-\int\limits_0^\tau m(\eta)\, d\eta}, & \tau \geqslant t, \\ B(t - \tau) \cdot e^{-\int\limits_0^\tau m(\eta)\, d\eta,} & \tau < t. \end{cases} \tag{14}$$

Так как при $\tau \geqslant t$ справедливы следующие преобразования:

$$\int\limits_0^{\tau - t} m(\eta)\, d\eta - \int\limits_0^\tau m(\eta)\, d\eta = -\int\limits_{\tau - t}^\tau m(\eta)\, d\eta = -\int\limits_0^t m(\tau - t + \eta)\, d\eta,$$

то при $\tau \geqslant t$ выражение для функции $x(\tau, t)$ примет вид:

$$x(\tau, t) = \varphi(\tau - t) \cdot e^{-\int\limits_0^t m(\tau - t + \eta)\, d\eta}.$$

Обозначим через

$$l(\tau, t) = \frac{x(\tau, t)}{B(t-\tau)}.$$

Функция $l(\tau, t)$ определяет долю особей, родившихся в момент времени $t-\tau$ и доживших до момента времени t. Ее называют *коэффициентом выживаемости*. В случае стационарной среды

$$l = l(\tau) = e^{-\int\limits_0^\tau m(\eta)\, d\eta}.$$

Обозначим через

$$l_0(\tau, t) = e^{-\int\limits_0^t m(\tau-t+\eta)\, d\eta}.$$

Функция $l_0(\tau, t)$ при $\tau \geqslant t$ характеризует выживаемость возрастных групп, которые существовали в начальный момент времени, т. е. долю особей, доживших до возраста τ из числа тех, которые в начальный момент времени имели возраст $\tau - t$:

$$l_0(\tau, t) = \frac{x(\tau, t)}{\varphi(\tau - t)}.$$

Теперь выражение (14) для функции $x(\tau, t)$ можно записать следующим образом:

$$x(\tau, t) = \begin{cases} \varphi(\tau - t) l_0(\tau, t), & \tau \geqslant t, \\ B(t-\tau) l(\tau), & \tau < t. \end{cases} \tag{15}$$

В (15) входит функция полной рождаемости $B(t)$, которая пока неизвестна. Она является решением уравнения рождаемости (9), из которого, используя (20), можно исключить функцию $x(\tau, t)$ следующим образом

$$B(t) = \int\limits_0^t b(\tau) x(\tau, t)\, d\tau + \int\limits_t^{+\infty} b(\tau) x(\tau, t)\, d\tau,$$

$$B(t) = \int\limits_0^t b(\tau) B(t-\tau) l(\tau)\, d\tau + \int\limits_t^{+\infty} b(\tau) \varphi(\tau - t) l_0(\tau, t)\, d\tau.$$

Обозначим

$$K(\tau) = b(\tau)l(\tau), \quad F(t) = \int\limits_t^{+\infty} b(\tau)\varphi(\tau - t)l_0(\tau, t)\,d\tau.$$

В результате получили *интегральное уравнение рождаемости*

$$B(t) = \int\limits_0^t K(\tau)B(t-\tau)\,d\tau + F(t). \tag{16}$$

3. Решение интегрального уравнения рождаемости операционным методом

Решим уравнение (16) с помощью преобразования Лапласа. Обозначим изображения Лапласа для функций $B(t), K(\tau), F(t)$ через $B^*(p), K^*(p), F^*(p)$ соответственно. Интеграл $\int\limits_0^t K(\tau)B(t-\tau)\,d\tau$ является сверткой функций $B(t)$ и $K(t)$. Тогда, согласно теореме умножения (изображение свертки), получим для (16) соответствующее операторное уравнение

$$B^*(p) = K^*(p)B^*(p) + F^*(p).$$

Откуда найдем

$$B^*(p) = \frac{F^*(p)}{1 - K^*(p)}. \tag{17}$$

Уравнение

$$1 - K^*(p) = 0 \tag{18}$$

называют *характеристическим уравнением* для интегрального уравнения (16). Рассмотрим некоторые свойства корней уравнения (18).

Свойство 1. *Все корни уравнения (18) являются простыми.*

Левая часть уравнения (18) является функцией комплексной переменной p. Обозначим ее через $G(p)$. Для функции $G(p)$ имеем

$$G(p) = 1 - \int\limits_0^{+\infty} e^{-p\tau}K(\tau)\,d\tau. \tag{19}$$

По биологическому смыслу функция $K(\tau)$ является неотрицательной, равной нулю вне некоторого интервала (когда особи еще или уже не оставляют потомства). Так что интеграл в (19) сходится при любых p. Пусть ξ – корень уравнения (18), т. е. $G(\xi) = 0$. Для производной функции $G(p)$ имеем

$$G'(p) = \int\limits_0^{+\infty} \tau e^{-p\tau} K(\tau)\, d\tau. \tag{20}$$

Очевидно, $G'(\xi) > 0$. Следовательно, так как $G'(\xi) \neq 0$, то ξ является простым корнем уравнения (18).

Свойство 2. *Уравнение (18) имеет единственный вещественный корень p^*.*
Это свойство следует из того, что функция $G(p)$ монотонна на вещественной прямой и меняет свои значения от $-\infty$ до 1 (функция строго возрастает).

Свойство 3. *Если $\xi = \alpha + i\,\beta$ является корнем уравнения (18), то и $\overline{\xi} = \alpha - i\,\beta$ также корень уравнения (18).*
Так как $\xi = \alpha + i\,\beta$ – корень уравнения (18), то $G(\alpha + i\,\beta) = 0$ и имеем

$$1 - \int\limits_0^{+\infty} e^{-(\alpha + i\,\beta)\tau} K(\tau)\, d\tau = 0.$$

Используя формулу Эйлера, последнее равенство преобразуем к виду:

$$\int\limits_0^{+\infty} e^{-\alpha\tau} K(\tau) \cos\beta\tau\, d\tau - i \int\limits_0^{+\infty} e^{-\alpha\tau} K(\tau) \sin\beta\tau\, d\tau = 1.$$

Откуда получаем

$$\begin{cases} \int\limits_0^{+\infty} e^{-\alpha\tau} K(\tau) \cos\beta\tau\, d\tau = 1, \\ \int\limits_0^{+\infty} e^{-\alpha\tau} K(\tau) \sin\beta\tau\, d\tau = 0. \end{cases} \tag{21}$$

Решив полученную систему относительно α и β, найдем все корни уравнения (18). Очевидно, если пара (α, β) является решением системы (21), то и пара $(\alpha, -\beta)$ будет решением системы (21). Отсюда следует справедливость свойства 3.

Свойство 4. *Для любого комплексного корня $\xi = \alpha + i\,\beta$ уравнения (18) справедливо неравенство $\alpha < p^*$.*
Так как $G(p^*) = 0$ и $G(\xi) = 0$, то, учитывая (21), имеем

$$K(p^*) = \int\limits_0^{+\infty} e^{-p^*\tau} K(\tau)\,d\tau = 1, \qquad \int\limits_0^{+\infty} e^{-\alpha\tau} K(\tau)\cos\beta\tau\,d\tau = 1.$$

Так как

$$1 = \int\limits_0^{+\infty} e^{-\alpha\tau} K(\tau)\cos\beta\tau\,d\tau < \int\limits_0^{+\infty} e^{-\alpha\tau} K(\tau)\,d\tau = K(\alpha),$$

то будем иметь

$$K(p^*) < K(\alpha) \;\Leftrightarrow\; 1 - K(p^*) > 1 - K(\alpha) \;\Leftrightarrow\; G(p^*) > G(\alpha).$$

Так как функция $G(p)$ является возрастающей на вещественной прямой, то получим $p^* > \alpha$.
Замечание. Все приведенные рассуждения справедливы при достаточно гладкой функции $K(\tau)$. В случае же, когда $K(\tau) = \delta(\tau - A)$ (δ-функция Дирака), возможно достижение равенства $p^* = \alpha$. Этот случай описывает ситуацию, соответствующую однократному размножению.

Зная все корни p_n уравнения (18), по теореме разложения функция $B(t)$ определяется в виде

$$B(t) = \sum_n C_n e^{p_n t}, \tag{22}$$

где C_n – вычеты функции $B^*(p)$ в соответствующих полюсах p_n.

Окончательное решение задачи о динамике возрастной структуры популяции в стационарной среде получается постановкой выражения (22) в (15). Для $t > \tau$ будем иметь

$$x(\tau, t) = l(\tau)\sum_n C_n e^{p_n(t-\tau)}. \tag{23}$$

4. Асимптотическое поведение решения (23)

Будем считать, что функция $K(\tau)$ является достаточно гладкой и выполняется свойство 4 для корней характеристического уравнения (18). Пусть в (23) $p_1 = p^*$. Тогда в решении (23) при достаточно больших значениях t можно пренебречь всеми членами суммы, кроме главного при $n = 1$. Следовательно, при больших значениях t будем иметь

$$x(\tau, t) \approx C_1 e^{p^* t} e^{-p^* \tau} \cdot l(\tau). \tag{24}$$

Асимптотическое поведение функции $x(\tau, t)$ при $t \to +\infty$ определяется поведением выражения (24). Знак p^* определяет рост ($p^* > 0$) или вырождение ($p^* < 0$) популяции. Случай $p^* = 0$ соответствует асимптотически равновесной численности:

$$\lim_{t \to +\infty} x(\tau, t) = C_1 \cdot l(\tau) = C_1 e^{-\int\limits_0^\tau m(\eta)\, d\eta}.$$

Из свойств монотонности функции $G(p)$ на вещественной прямой легко получить простой критерий для определения знака p^*. Так как $G(p)$ возрастает на вещественной прямой и $G(p^*) = 0$, то

$$p^* \gtrless 0 \;\Leftrightarrow\; G(p^*) \gtrless G(0) \;\Leftrightarrow\; G(0) \lessgtr 0 \overset{(19)}{\Leftrightarrow} \int\limits_0^{+\infty} K(\tau)\, d\tau \gtrless 1.$$

Функция $K(\tau) = b(\tau) l(\tau)$ характеризует репродуктивные свойства популяции, а интеграл

$$R = \int\limits_0^{+\infty} K(\tau)\, d\tau$$

называют *репродуктивным числом* популяции.

Литература

1. Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Полуэктова Р. А. – М.: Наука, 1974.