Математические методы в экологии: Сборник задач и упражнений / Сост. Е.Е. Семенова, Е.В. Кудрявцева. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2005.

27.02.2020

Занятие № 6. Непрерывная модель динамики возрастной структуры популяции. Случай стационарной среды

Уравнение выживаемости:

$$\frac{\partial x(\tau,t)}{\partial \tau}+\frac{\partial x(\tau,t)}{\partial t}=-m(\tau)x(\tau,t), \quad \tau>0,\ t>0. \tag{1}$$

Уравнение рождаемости:

$$x(0,t)=B(t)=\int_0^{+\infty} b(\tau)\,x(\tau,t)d\tau,\ t\geq 0. \tag{2}$$

Начальное условие (задается начальное возрастное распределение):

$$x(\tau,0)=\varphi(\tau), \quad \tau\geq 0. \tag{3}$$

Условие согласования условий (2) и (3):

$$B(0)=\varphi(0). \tag{4}$$

Условие, которому удовлетворяет плотность возрастного распределения:

$$x(\tau,t)\to 0 \quad \text{при} \quad \tau\to+\infty \qquad \forall t\geq 0.$$

Здесь:

$x(\tau, t)$ – численность особей возраста τ в момент времени t (плотность возрастного распределения популяции);

$b(\tau)$ – коэффициент рождаемости;

$m(\tau)$ – коэффициент смертности.

$$x(\tau,t)=\begin{cases} B(t-\tau)e^{-\int_0^{\tau} m(\eta)\,d\eta}, & t\geq\tau, \\ \varphi(\tau-t)e^{-\int_0^{t} m(\eta+\tau-t)\,d\eta}, & t<\tau. \end{cases} \tag{6}$$

Второе выражение (6) (в области $\tau > t$) описывает динамику тех возрастных групп, которые существовали в начальный момент времени. Первое (в области $\tau \leq t$) – динамику тех возрастных групп, которые появились после начального момента времени. В (6) функция $B(t)$ пока неизвестна. Для ее нахождения используется уравнение рождаемости (2):

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

С помощью (6) исключим из уравнения (2) функцию $x(\tau, t)$:

$$B(t)=\int_0^{t} b(\tau)\,B(t-\tau)e^{-\int_0^{\tau} m(\eta)\,d\eta}\,d\tau+\int_t^{+\infty} b(\tau)\,\varphi(\tau-t)e^{-\int_0^{t} m(\eta+\tau-t)\,d\eta}\,d\tau \tag{9}$$

Обозначим

$$K(\tau)=b(\tau)e^{-\int\limits_0^{\tau} m(\eta)d\eta}, \quad F(t)=\int\limits_t^{+\infty} b(\tau)\,\varphi(\tau-t)e^{-\int\limits_0^{t} m(\eta+\tau-t)d\eta}d\tau.$$

(Функция $K(\tau)$ характеризует репродуктивные свойства популяции.)
Тогда уравнение (9) примет вид:

$$B(t)=\int\limits_0^{t} B(t-\tau)K(\tau)d\tau+F(t), \quad t\ge 0. \tag{10}$$

№ 27. Найдите решение $x(\tau, t)$ краевой задачи:

$$\frac{\partial x}{\partial \tau}+\frac{\partial x}{\partial t}=-mx, \quad \tau>0,\ t>0,$$

$$x(0,t)=B(t)=\int\limits_0^{+\infty} b\,x(\tau,t)d\tau,\ t\ge 0,$$

$$x(\tau,0)=\varphi(\tau)=\delta(\tau-A), \quad \tau\ge 0,$$

$$x(\tau,t)\to 0 \quad \text{при} \quad \tau\to+\infty \qquad \forall t\ge 0,$$

где:

$x(\tau, t)$ – численность особей возраста τ в момент времени t (плотность возрастного распределения популяции);

b – коэффициент рождаемости (b = const > 0);

m – коэффициент смертности (m =const > 0);

$\delta(\mathrm{t})$ – функция Дирака[1];

A = const >0.

Дайте интерпретацию начального условия: $x(\tau, 0) = \delta(\mathrm{t} - A)$. Установите предельную возрастную структуру, т. е. $\lim\limits_{t\to\infty} x(\tau, t)$.

План решения

1. Начальное условие $x(\tau, 0) = \delta(t - A)$ имеет следующую интерпретацию: в начальный момент времени вся популяция сосредоточена в А-возрастной группе, т.е. в начальный момент времени все особи имеют возраст τ = А.
2. Для функции $x(\tau, \mathrm{t})$ имеем:

$$x(\tau, t) = \begin{cases} \delta(\tau - t - A)e^{-mt}, & \tau - t > 0 \\ B(t-\tau)e^{-m\tau}, & \tau - t \le 0. \end{cases}$$

3. Уравнение рождаемости:

$$B(t) = \int_0^t B(t-\tau)be^{-m\tau}\,d\tau + \int_t^{+\infty} \delta(\tau - t - A)be^{-mt}\,d\tau.$$

Учитывая свойства δ-функции Дирака, будем иметь

[1] Функция Дирака $\delta(\mathrm{t})$: http://math-it.petrsu.ru/users/semenova/MathECO/Lections/Math_basic/Function_Dirak.pdf

$$B(t) = b\int_0^t B(t-\tau)e^{-m\tau}d\tau + be^{-mt}. \qquad (27.1)$$

Решение уравнения (27.1) с помощью преобразования Лапласа:

$$B(t) \leftrightarrow B^*(p), \quad e^{-mt} \leftrightarrow \frac{1}{p+m}, \quad \int_0^t B(t-\tau)e^{-m\tau}d\tau \leftrightarrow \frac{B^*(p)}{p+m},$$

$$B^*(p) = \frac{bB^*(p)}{p+m} + \frac{b}{p+m} \quad \Rightarrow \quad B^*(p) = \frac{b}{p-(b-m)} \leftrightarrow be^{(b-m)t}.$$

Таким образом, $B(t) = be^{(b-m)t}$. Следовательно,

$$x(\tau,t) = be^{(b-m)(t-\tau)-m\tau} = be^{(b-m)t}e^{-b\tau}, \quad t \geq \tau.$$

Если $b > m$, то $\lim\limits_{t\to\infty} x(\tau,t) = +\infty$, т. е. при $t \to +\infty$ наблюдается неограниченный рост численности в каждой возрастной группе.

Если $b < m$, то $\lim\limits_{t\to\infty} x(\tau,t) = 0$, т. е. при $t \to +\infty$ наблюдается вырождение популяции.

Если $b = m$, то $\lim\limits_{t\to\infty} x(\tau,t) = be^{-m\tau}$. Функция $be^{-m\tau}$ описывает стационарное возрастное распределение.

Дополнение к задаче **№ 27**

Выражение для функции полной рождаемости $B(t)$ можно построить и другим способом.

Заметим, что $B(t) = b\int_0^\infty x(\tau,t)d\tau = bN(t)$, где $N(t)$ – общая численность популяции.

Интегрируя уравнение рождаемости по всем возрастам, будем иметь:

$$\int_0^\infty x_\tau(\tau,t)d\tau + \int_0^\infty x_t(\tau,t)d\tau = -m\int_0^\infty x(\tau,t)d\tau,$$

$$x(\tau,t)\Big|_{\tau=0}^{\tau\to\infty} + \frac{d}{dt}\left(\int_0^\infty x(\tau,t)d\tau\right) = -mN(t),$$

$$-x(0,t) + \frac{dN}{dt} = mN, \quad -B(t) + \frac{dN}{dt} = -mN, \quad \frac{dN}{dt} = (b-m)N. \qquad (27.2)$$

Зная начальное возрастное распределение, можно найти начальную численность популяции:

$$N(0) = \int_0^\infty x(\tau,0)d\tau = \int_0^\infty \delta(\tau - A)d\tau = 1. \qquad (27.3)$$

Решение дифференциального уравнения (27.2) с начальным условием (27.3) дает

$N(t) = e^{(b-m)t}$. И, следовательно, $B(t) = be^{(b-m)t}$.

№ 31. Динамика плотности возрастного распределения $x(\tau, t)$ описывается краевой задачей:

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

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

$$N(t)=\int_0^{+\infty} x(\tau,t)d\tau, \ \ t\ge 0,$$

$$N(t)=\int_0^{+\infty} x(\tau,t)d\tau, \ \ t\ge 0,$$

$$x(\tau,0)=\phi(\tau), \quad \tau\ge 0,$$

$$x(\tau,t)\to 0 \quad \text{при} \quad \tau\to+\infty \qquad \forall t\ge 0,$$

Установите характер поведения функции $N(t)$ (общая численность популяции) при $t\to+\infty$ в случае, когда $b(\tau)=b_0$ и $m(N)=m_0+c\,N$, где b_0, m_0, c – положительные const.

План решения

1. Построение дифференциального уравнения, которому удовлетворяет функция $N(t)$:

$$\frac{dN}{dt}=(b_0-m_0-cN)N. \qquad (31.1)$$

Уравнение (31.1) можно получить следующим образом:

1) проинтегрировать уравнение выживаемости по всем возрастам:

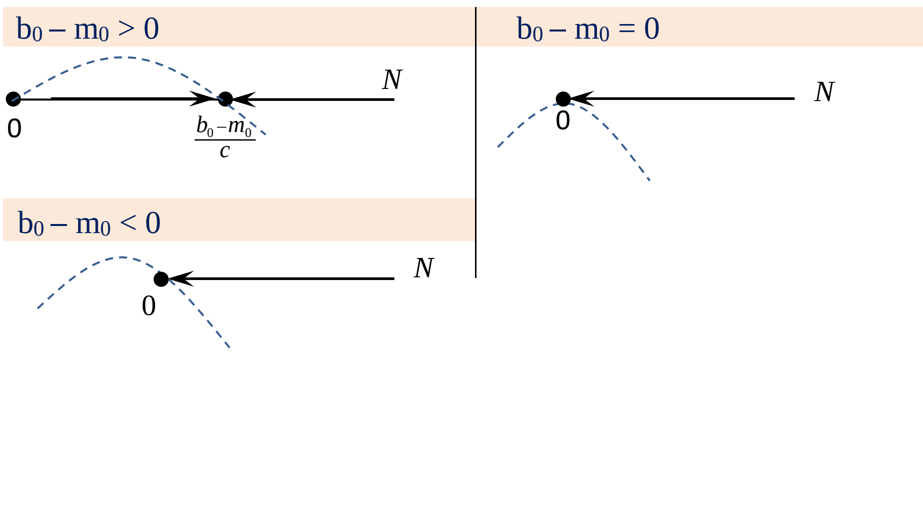
$$\int_0^{+\infty} \frac{\partial x}{\partial \tau} d\tau + \int_0^{+\infty} \frac{\partial x}{\partial t} d\tau = -m(N) \int_0^{+\infty} x(\tau,t) d\tau, \quad t > 0.$$

2) преобразовать интегралы, используя дополнительные условия краевой задачи:

$$\int_0^{+\infty} \frac{\partial x}{\partial \tau} d\tau = x(\tau,t)\Big|_{\tau=0}^{\tau\to+\infty} = -B(t) = b_0 \int_0^{+\infty} x(\tau,t) d\tau = b_0 N(t),$$

$$\int_0^{+\infty} \frac{\partial x}{\partial t} d\tau = \frac{d}{dt}\left(\int_0^{+\infty} x(\tau,t) d\tau \right) = \frac{dN}{dt}.$$

2. Построение фазового портрета уравнения (31.1)



3. Как изменяется общая численность популяции в зависимости от параметров b_0, m_0, c уравнения (31.1) и начальной численности популяции $N(0)=N_0$? Возможно ли вырождение популяции?

Домашнее задание

№ 32.

2.03.2020

Занятие № 7. Непрерывная модель динамики возрастной структуры популяции.

№ 28. Определите вид функции $x(\tau, t)$ в случае, когда смертность в популяции не зависит от возраста и постоянна, $m(\tau) = m_0$, а потомство оставляют только особи возраста τ_0, т.е. $b(\tau) = b_0\delta(\tau - \tau_0)$, где b_0, τ_0 – положительные константы (δ-функция Дирака[2]).

План решения

1. Для функции $x(\tau, t)$ имеем:

---

[2] Функция Дирака δ(t): http://math-it.petrsu.ru/users/semenova/MathECO/Lections/Math_basic/Function_Dirak.pdf

$$x(\tau,t)=\begin{cases}\varphi(\tau-t)e^{-m_0 t}, & \tau-t>0\\ B(t-\tau)e^{-m_0\tau}, & \tau-t\le 0.\end{cases} \qquad (28.1)$$

2. Учитывая свойства δ-функции Дирака, в уравнении рождаемости (10):

$$F(t)=\int_t^{+\infty} b_0\delta(\tau-\tau_0)e^{-m_0 t}\varphi(\tau-t)d\tau=\begin{cases}0, & t>\tau_0,\\ b_0e^{-m_0 t}\varphi(\tau_0-t), & t\le\tau_0,\end{cases} \qquad (28.2)$$

$$\int_0^t B(t-\tau)b_0\delta(\tau-\tau_0)e^{-m_0\tau}d\tau=\begin{cases}0, & t<\tau_0,\\ b_0e^{-m_0\tau_0}B(t-\tau_0), & t\ge\tau_0\end{cases}=$$

$$=b_0e^{-m_0\tau_0}B(t-\tau_0)\chi(t-\tau_0).$$

Здесь $\chi(t)$ – функция Хевисайда.

3. Применим к интегральному уравнению (10) преобразование Лапласа. Используя теоремы умножения (теорема о свертке) и запаздывания[3], получим:

$$B^*(p)=b_0e^{-(p+m_0)\tau_0}B^*(p)+F^*(p), \qquad (28.3)$$

где $B^*(p)$, $F^*(p)$ – изображения функций $B(t)$ и $F(t)$ соответственно. Из (28.3) найдем:

---

[3] Свойства оригиналов и изображений:
http://math-it.petrsu.ru/users/semenova/MathECO/Lections/Math_basic/Operate_Method.pdf

$$B^*(p) = \frac{F^*(p)}{1 - b_0 e^{-(p+m_0)\tau_0}}, \qquad (28.4)$$

Характеристическим уравнением для (28.3) является следующее

$$1 - b_0 e^{-(p+m_0)\tau_0} = 0 \qquad (28.5)$$

Уравнение (28.5) имеет один вещественный корень, равный

$$p^* = \frac{\ln b_0}{\tau_0} - m_0. \qquad (28.6)$$

Комплексные корни $p = \alpha + i\beta$ найдем, решая уравнение:

$$1 - b_0 e^{-(\alpha+i\beta+m_0)\tau_0} = 0 \;\Leftrightarrow\; \begin{cases} b_0 e^{-(\alpha+m_0)\tau_0} \cos\beta\tau_0 = 1, \\ b_0 e^{-(\alpha+m_0)\tau_0} \sin\beta\tau_0 = 0. \end{cases}$$

Так как $b_0 e^{-(\alpha+m_0)\tau_0} > 0$, то получим:

$$\begin{cases} b_0 e^{-(\alpha+m_0)\tau_0} = 1, \\ \sin\beta\tau_0 = 0, \\ \cos\beta\tau_0 = 1. \end{cases}$$

Отсюда найдем все корни уравнения (28.5):

$$p_k = \frac{\ln b_0}{\tau_0} - m_0 + \frac{2k\pi}{\tau_0} i, \quad k \in Z. \qquad (17)$$

Заметим, что $p_0 = p^*$.

Вывод. *Уравнение* (28.5) *имеет единственный вещественный корень, все остальные корни (их бесконечное счетное множество) являются комплексными. Каждому комплексному корню соответствует ему* *комплексно-сопряженный. Все корни уравнения* (28.5) *являются простыми полюсами изображения* $B^*(p)$.

По теореме разложения найдем:

$$B(t) = \sum_k c_k e^{p_k t} = \sum_k c_k e^{p^* t}\left(\cos\beta_k t + i\sin\beta_k t\right),$$

где

$$\beta_k = \frac{2\pi k}{\tau_0}, \quad c_k = \operatorname*{res}_{p_k} B^*(p), \quad k \in Z\,.$$

№ 33. Найдите функции $N(t)$, $B(t)$ и $x(\tau,\, t)$ в случае, когда смертность в популяции не зависит от возраста и постоянна, $m(\tau) = m_0$, а $b(\tau) = b_0 e^{-\alpha\tau}$, где b_0, m_0, α – положительные константы.

План решения

1. Для $x(\tau, t)$ имеем:

$$x(\tau,t) = \begin{cases} \varphi(\tau - t)e^{-m_0 t}, & \tau \ge t, \\ B(t-\tau)e^{-m_0\tau}, & \tau < t. \end{cases}$$

2. Проинтегрировать уравнение выживаемости по всем возрастам, используя условия краевой задачи, построить уравнение:

$$N'(t) = -m_0 N + B(t)$$

3. Умножив уравнение выживаемости на функцию $b(\tau) = b_0 e^{-\alpha\tau}$ и проинтегрировав полученное уравнение по всем возрастам, используя условия краевой задачи, построить уравнение:

$$B'(t) = (b_0 - \alpha - m_0)B(t) .$$

4. Найти $N(t)$, и $B(t)$, решив систему

$$\begin{cases} N'(t) = -m_0 N + B(t), \\ B'(t) = (b_0 - \alpha - m_0)B(t) \end{cases}$$

с начальными условиями $N(0) = N_0$, $B(0) = B_0$.

Домашнее задание

№ 34.
