



ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ.
Современная математика и ее приложения.
Тематические обзоры.
Том 227 (2023). С. 61–78
DOI: 10.36535/0233-6723-2023-227-61-78

УДК 517.929

О НЕСКОЛЬКИХ МОДЕЛЯХ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ С РАСПРЕДЕЛЕННЫМ ЗАПАЗДЫВАНИЕМ

© 2023 г. Т. Л. САБАТУЛИНА

Аннотация. В работе рассматриваются несколько моделей динамики популяций: уравнения Хатчинсона, уравнение Мэкки—Гласса, уравнение Ласоты—Важевски и уравнение Николсона. Наибольшее внимание уделяется моделям, в которых последствие считается распределённым по некоторому промежутку. Изучается локальная устойчивость решений данных уравнений.

Ключевые слова: динамика популяций, функционально-дифференциальное уравнение, распределённое запаздывание, устойчивость.

ON SEVERAL MODELS OF POPULATION DYNAMICS WITH DISTRIBUTED DELAY

© 2023 Т. L. SABATULINA

ABSTRACT. In this paper, we examine several models of population dynamics: the Hutchinson equation, the Mackey–Glass equation, the Lasota–Warzewski equation, and the Nicholson equation. The greatest attention is paid to models in which the aftereffect is considered distributed over a certain interval. The local stability of solutions to these equations is studied.

Keywords and phrases: population dynamics, functional differential equation, distributed lag, stability.

AMS Subject Classification: 34K60

1. Введение. Биология, в особенности исследования динамики популяций, была и остаётся источником математических задач. При этом особое внимание всегда уделялось задачам, требующим прогнозировать развитие популяции на достаточном большом временном промежутке.

Если биологическая система существует в неизменном виде достаточно долгое время, то она обладает способностью противостоять возмущениям со стороны окружающей среды. Эту способность системы естественно назвать устойчивостью. Описать границы области устойчивости — значит указать те условия существования системы, выход за которые может привести к её разрушению. Чтобы их описание было содержательным, оно должно быть количественным, т.е. математическим.

Кроме того, изучение многих биологических процессов в принципе невозможно иными методами, кроме построения адекватной математической модели: в живой природе опасны эксперименты с необратимыми (или непредсказуемыми) последствиями, а наблюдение за развитием живых организмов на небольшом промежутке времени не всегда даёт основания для надёжной экстраполяции.

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSNM-2023-0005).

Для математического моделирования динамически развивающихся систем используется производная (имеющая значение скорости изменения изучаемого объекта), а значит, дифференциальные уравнения и системы. Довольно долго исследователи динамики популяций ограничивались моделями, представляющими собой обыкновенные дифференциальные уравнения (например, модель Мальтуса, логистическое уравнение, модель Лотки—Вольтерры). Такие модели характеризуются предположением, что скорость изменения изучаемого объекта (численности популяции) в любой момент времени зависит только от состояния объекта в тот же момент времени. Однако желание описать процесс точнее привело к тому, что эта гипотеза стала заменяться более гибкой: скорость изменения объекта зависит не только от его состояния в данный момент времени, но и от «предыстории», т.е. от состояний в некоторые предыдущие моменты времени. Такое предположение привело к новым классам моделей: наряду с обыкновенными дифференциальными уравнениями стали использоваться уравнения с отклоняющимся аргументом, интегро-дифференциальные уравнения и другие виды функционально-дифференциальных уравнений (см., например, [6, 17, 18, 23]).

Учёт запаздывания позволил описывать динамику популяций более глубоко и полно: вслед за известной моделью Хатчинсона (1948 г.) появились модели Ласоты—Важевски (1976 г.), Мэкки—Гласса (1977 г.), Николсона (1980–1983 гг.). Модель Хатчинсона описывает динамику популяции в условиях ограниченности ресурсов, модель Николсона—популяцию лабораторных мух, модели Ласоты—Важевски и Мэкки—Гласса — процессы кроветворения.

Устойчивость численности популяции, т.е. способность популяции возвращаться к равносному состоянию, математически описывается как устойчивость решений выбранного в качестве модели уравнения. Математические определения устойчивости даются в рамках теории дифференциальных уравнений соответствующего класса. Все перечисленные модели динамики популяций являются нелинейными функционально-дифференциальными уравнениями. Исследование асимптотических свойств их решений в большинстве случаев проводится по следующей схеме: изучаются свойства линейного приближения (как можно точнее) и на их основе делаются выводы о поведении решения нелинейного уравнения. Если исходная модель учитывала эффект последствия, то его линейное приближение попадает в класс линейных функционально-дифференциальных уравнений. Поэтому с прикладной точки зрения наиболее интересными являются результаты, дающие эффективное (и возможно более точное) описание области устойчивости конкретных классов таких уравнений.

Развитие идеи запаздывания привело к возникновению моделей, в которых последствие учитывается более тонко: вместо одного запаздывания появилось несколько, запаздывание и коэффициенты начали зависеть от времени, наконец, наряду с сосредоточенным стали рассматривать распределённое запаздывание.

Интересно отметить, что первая модель динамики популяции, в которой учитывался эффект последствия, была как раз уравнением с распределённым запаздыванием: В. Вольтерра в работах 1926–28 гг. (см. [24]) рассматривал интегро-дифференциальное уравнение

$$\dot{N}(t) = r(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} - \frac{1}{Q} \int_0^t f(t-s)N(s) ds \right) N(t), \quad t \geq 0, \quad (1)$$

моделирующее влияние на смертность ухудшения условий окружающей среды, вызванного накоплением отходов и умерших организмов. Вводя в логистическое уравнение интегральное слагаемое, Вольтерра стремился учесть всю историю процесса от начального момента до текущего. К сожалению, эти работы не были замечены и оценены другими исследователями и потому не оказали существенного влияния на развитие теории таких уравнений. Однако на фоне успешного использования моделей с запаздыванием (поначалу только сосредоточенным и даже постоянным) идея распределённого запаздывания не могла не возникнуть снова. Очевидно, что есть ситуации, где введение сосредоточенного запаздывания не имеет смысла (как в приведённой выше модели Вольтерра — загрязнение окружающей среды, носит, очевидно, кумулятивный характер). Однако даже когда сосредоточенное запаздывание достаточно хорошо описывает моделируемый процесс, на самом деле имеет место некоторое «размытие» запаздывания вблизи некоторого среднего

значения. В этом случае использование распределённого запаздывания позволяет учитывать вероятностные эффекты в моделях, которые в противном случае были бы детерминированными. Единственное (но существенное) отличие современных моделей с распределённым запаздыванием от модели Вольтерра состоит в том, что длина промежутка интегрирования, как правило, предполагается ограниченной — учитывать всю историю процесса «от начала времён» вряд ли необходимо.

На сегодня количество работ, в которых исследуется устойчивость биологических моделей, использующих уравнения с сосредоточенным запаздыванием, стало настолько большим, что требуются обзорные статьи, в которых результаты систематизируются и упорядочиваются (см. например, обзор [14] об уравнении Николсона). С другой стороны, модели с распределённым запаздыванием признаются столь же содержательными, но оказывается, что для них признаков устойчивости мало, а те, что получаются как следствие из теорем общего вида, далеки от точных. В данной работе рассматривается несколько примеров биологических моделей, при составлении которых оказывается существенным эффект последействия.

2. Предварительные сведения. Введём обозначения

$$\mathbb{R} = (-\infty, +\infty), \quad \mathbb{R}_+ = [0, +\infty), \quad \Delta = \{(t, s) \in \mathbb{R}_+^2 : t \geq s\}.$$

Рассмотрим линейное дифференциальное уравнение с распределённым запаздыванием

$$\dot{x}(t) + a(t)x(t) + \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s)x(s) ds = f(t), \quad t \in \mathbb{R}_+. \quad (2)$$

Здесь $k: \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}$, $\tau: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$, $h: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$, $a: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$, функции $k(t, \cdot)$, a и f локально суммируемы, функции $k(\cdot, s)$, τ , h измеримы по Лебегу. Вариация $\rho(t)$ для уравнения (2) находится по формуле

$$\rho(t) = |a(t)| + \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} |k(t, s)| ds$$

и предполагается локально суммируемой. Здесь и далее будем считать, что при отрицательных значениях аргумента функция x равна нулю.

Под *решением* уравнения (2) будем понимать абсолютно непрерывную на каждом конечном отрезке функцию $x: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$, удовлетворяющую уравнению (2) почти всюду на $\mathbb{R}_+$. Как известно (см. [1, с. 84, теорема 1.1]), уравнение (2) с заданными начальными условиями однозначно разрешимо и его решение представимо в виде

$$x(t) = C(t, 0)x(0) + \int_a^t C(t, s)f(s) ds, \quad (3)$$

где функция $C(t, s)$ называется *функцией Коши* уравнения (2). В силу (3) исследование устойчивости уравнения (2) сводится к изучению асимптотических свойств функции Коши.

Теорема 2.1 (см. [9]). Если $a(t) \equiv 0$, $\rho(t) > 0$,

$$\text{vraisup}_t \int_{t-\tau(t)-h(t)}^t \rho(s) ds \leq \frac{1}{e}, \quad (4)$$

то функция Коши уравнения (2) положительна.

Теорема 2.2 (см. [9]). Пусть $\rho(t) > 0$ и справедливо неравенство (4). Тогда для любого фиксированного s функция $C(t, s)$ имеет при $t \rightarrow \infty$ конечный предел, причём

- (a) если $\rho \in L_1$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} C(t, s) > 0$;
- (b) если $\rho \notin L_1$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} C(t, s) = 0$.

Теорема 2.3 (см. [11]). Пусть $a(t) \equiv 0$, $k(t, s) \geq 0$. Если

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} \int_{t-\tau(t)-h(t)}^t \rho(s) ds < \frac{3}{2}, \quad (5)$$

то найдутся такие $M, \gamma > 0$, что функция Коши уравнения (2) при всех $(t, s) \in \Delta$ имеет оценку

$$|C(t, s)| \leq M \exp \left\{ -\gamma \int_s^t \rho(\xi) d\xi \right\}.$$

Введём функцию η следующим образом:

$$\xi = \eta(s) = \begin{cases} 0, & s \in [0, 1], \\ s \ln \frac{s(s+1)}{s^2+1}, & s \in (1, \infty). \end{cases} \quad (6)$$

Теорема 2.4 (см. [11]). Пусть $a(t) \equiv a > 0$, $k(t, s) \geq 0$,

$$\int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) ds \equiv k > 0,$$

$\tau(t) + h(t) \leq \omega$, $e^{-a\omega} > \eta(k/a)$. Тогда для функции Коши уравнения (2) справедлива оценка

$$|C(t, s)| \leq M e^{-\gamma(t-s)}, \quad M, \gamma > 0, \quad (t, s) \in \Delta. \quad (7)$$

При $a(t) \equiv a$, $k(t, s) \equiv k$, $h(t) \equiv h$, $\tau(t) \equiv \tau$ получаем линейное автономное дифференциальное уравнение с распределённым запаздыванием

$$\dot{x}(t) + ax(t) + k \int_{t-\tau-h}^{t-\tau} x(s) ds = f(t), \quad t \in \mathbb{R}_+, \quad (8)$$

где $a, k \in \mathbb{R}$, $\tau, h \in \mathbb{R}_+$.

Обозначим через x_0 фундаментальное решение уравнения (8), т.е. решение однородного уравнения (8), дополненное начальным условием $x_0(0) = 1$. Функция Коши C и фундаментальное решение x_0 автономных уравнений связаны соотношением

$$x_0(t-s) = C(t, s). \quad (9)$$

Поэтому для автономных уравнений фундаментальное решение x_0 естественно сделать основным объектом изучения.

Зададим параметрически функцию $\alpha = \psi(\beta)$:

$$\alpha = \frac{2}{\xi} - \frac{1}{1-e^{-\xi}}, \quad \beta = \frac{\xi^2 \exp \left(-2 + \frac{\xi}{1-e^{-\xi}} \right)}{e^\xi - 1}, \quad \xi \in \mathbb{R}_+. \quad (10)$$

Теорема 2.5 (см. [7]). Если $a = 0$, то функция Коши уравнения (8) положительна тогда и только тогда, когда $\tau/h \leq \psi(kh^2)$.

Зададим функцию $u = \omega(v)$ параметрически равенствами

$$\left\{ u = \xi + \frac{\xi(1-e^\xi)}{e^\xi(\xi-1)+1}, \quad v = \frac{\xi^2}{e^\xi(\xi-1)+1} \right\}, \quad \xi \geq \xi_0, \quad (11)$$

где ξ_0 — положительный корень уравнения $e^{-\xi} = 1 - \xi/2$.

Теорема 2.6 (см. [10]). *Фундаментальное решение уравнения (8) имеет оценку*

$$|x_0(t)| \leq M e^{-\gamma t}, \quad M, \gamma > 0, \quad (12)$$

тогда и только тогда, когда параметры $ah, kh^2, \tau/h$ таковы, что

$$-ah < kh^2 < \frac{2\theta^2}{\sin \theta \sin(\theta(2\tau/h + 1))},$$

где θ — наименьший положительный корень уравнения

$$ah = -2\theta \operatorname{ctg} \left(\theta \left(\frac{2\tau}{h} + 1 \right) \right), \quad ah > -\frac{2}{2\tau/h + 1}.$$

Следствие 2.1 (см. [4, 5]). *Пусть $a = 0$. Фундаментальное решение уравнения (8) имеет оценку (12) тогда и только тогда, когда*

$$0 < kh^2 < \frac{\pi^2}{2(2\tau/h + 1)^2} \left(\sin \frac{\pi}{2(2\tau/h + 1)} \right)^{-1}.$$

Приведём важные утверждения об асимптотических свойствах решений нелинейных функционально-дифференциальных уравнений. Первое утверждение является переформулировкой в удобных для нас терминах теоремы 3 из [13].

Лемма 2.1. *Пусть $a \geq 0, k > 0$, функция f непрерывна на $\mathbb{R}$, причем $xf(x) > 0$ при $x \neq 0$ и $\lim_{x \rightarrow \infty} f(x)/x = 1$. Если при некотором $\varepsilon > 0$ фундаментальное решение уравнения*

$$\dot{x}(t) + ax(t) + (1 - \varepsilon)k \int_{t-\tau-h}^{t-\tau} x(s) ds = 0$$

меняет знак, то все решения уравнения

$$\dot{x}(t) + ax(t) + k \int_{t-\tau-h}^{t-\tau} f(x(s)) ds = 0$$

являются осциллирующими.

Второе утверждение является следствием теоремы 1 из [2]. Пусть C_ω — пространство непрерывных на $[t - \omega, t]$ функций с нормой $\|y\| = \max_{s \in [t-\omega, t]} |y(s)|$. На декартовом произведении $\mathbb{R}_+ \times C_\omega$ определим функционал F , удовлетворяющий условиям Каратеодори, и рассмотрим уравнение

$$\dot{x}(t) + ax(t) + \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s)x(s) ds = F(t, x(\cdot)), \quad (13)$$

где

$$\int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} |k(t, s)| ds \leq \text{const}, \quad \sup_t (\tau(t) + h(t)) = \omega.$$

При $t \leq 0$ решение доопределено начальной функцией φ .

Лемма 2.2. *Пусть $a(t) \equiv a \in \mathbb{R}$, функция Коши уравнения (2) удовлетворяет условию (7) при всех $(t, s) \in \Delta$. Если*

$$\lim_{\|y\| \rightarrow 0} \sup_{t \in \mathbb{R}_+} \frac{|F(t, y(\cdot))|}{\|y\|} = 0, \quad (14)$$

то при достаточно малых $\|\varphi\|_C$ найдутся такие $M, \beta > 0$, что для решения уравнения (13) справедлива оценка

$$|x(t)| \leq M e^{-\beta t}.$$

3. Обобщённая модель Хатчинсона. Первая широко известная математическая модель в биологии, учитывающая запаздывание по времени, по-видимому, была предложена Хатчинсоном в 1948 г. (см. [17]). Им изучалось так называемое *обобщенное логистическое уравнение*

$$\dot{N}(t) = r \left(1 - \frac{N(t-h)}{K} \right) N(t), \quad t \geq 0, \quad (15)$$

где t — время, отсчитываемое от некоторого значения, которое мы принимаем за нулевой момент, $N(t)$ — величина биологической популяции (или ее плотность) в момент времени t , K — максимальное число особей, способных прокормиться при заданном количестве пищи, r — коэффициент прироста популяции, h — запаздывание по времени, т.е. $r, K, h > 0$. При $t \leq 0$ решение доопределено начальной функцией φ . Уравнение (15) имеет два положения равновесия: неустойчивое $N = 0$ и устойчивое $N = K$. Заменой переменных $x(t) = N(th)/K - 1$ уравнение (15) сводится к уравнению

$$\dot{x}(t) = -px(t-1)(1+x(t)), \quad t \geq 0, \quad (16)$$

где $p > 0$. При этом устойчивому положению равновесия $N = K$ уравнения (15) соответствует положение равновесия $x = 0$ уравнения (16). Спустя несколько лет уравнение (16) появилось в работе Райта [23], посвященной вопросам распределения простых чисел. С тех пор за уравнением (16) закрепилось название *уравнения Хатчинсона—Райта*.

Для исследования асимптотического поведения решений вблизи положения равновесия $x = 0$ можно применить лемму 2.2. Для уравнения (16) линейное приближение имеет вид

$$\dot{x}(t) = -px(t-1), \quad t \geq 0. \quad (17)$$

Отметим, что поведение решения уравнения (17) становится более разнообразным, чем аналогичное уравнение без запаздывания: решение утрачивает свойство обязательной монотонности при стремлении к положению равновесия. Более того, можно точно указать границы монотонных решений. Если $0 < p \leq 1/e$, решение (17) сохраняет знак, и монотонно стремится к нулю, не пересекая ось Ot (см. [8]). Если же $1/e < p < \pi/2$, то решение стремится к нулю осциллируя (см. [3]), т.е. пересекая ось Ot бесконечное множество раз. Понятно, что аналогичные свойства проявятся и у уравнения (16), и — если вернуться к положению равновесия $N = K$ — у уравнения (15). Таким образом, поведение решения уравнения (15) вблизи положения равновесия явно даёт более реалистичную картину: можно указать условия, при которой численность популяции будет стабилизироваться с течением времени, но её стремление к пределу может происходить разными способами. Особенно интересные эффекты наблюдаются у решения уравнения (16), если $p = \pi/2$: здесь появляются периодические решения, ветвления, бифуркации и т. п.

Предложенная Хатчинсоном модель принадлежит к классу функционально-дифференциальных уравнений с сосредоточенным последствием. Такое запаздывание учитывает размер популяции в момент времени, отстоящий от данного на некоторое определённое число временных единиц, причём предполагается, что значение $\dot{N}$ в точке t определяется значением N только в точке $t - h$, а влиянием значения N в других точках (сколь угодно близких к $t - h$) мы пренебрегаем. Однако даже когда сосредоточенное запаздывание достаточно хорошо описывает динамику реальной популяции, вполне очевидно, что на самом деле имеет место некоторое «размытие» запаздывания вблизи какого-то среднего значения (особенно важно это в моделях, где стремятся учесть вероятностные эффекты). В этом случае естественно обобщить уравнение (15), заменив слагаемое $N(t-h)$ на

$$\frac{1}{h} \int_{t-\tau-h}^{t-\tau} N(s) ds.$$

Получим уравнение

$$\dot{N}(t) = r \left(1 - \frac{1}{hK} \int_{t-\tau-h}^{t-\tau} N(s) ds \right) N(t), \quad t \geq 0, \quad (18)$$

которое тоже имеет два положения равновесия $N = 0$ — неустойчивое и $N = K$ — устойчивое. Уравнение (18) назовём *уравнением Хатчинсона с распределённым запаздыванием* (или, по терминологии ряда работ, уравнением с запаздывающим усреднением). Параметры модели не обязательно постоянны. Поэтому наряду с уравнением (18) целесообразно рассматривать уравнение

$$\dot{N}(t) = r(t) \left(1 - \frac{1}{K} \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) N(s) ds \right) N(t), \quad t \geq 0, \quad (19)$$

где $K > 0$, $k: \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+$, $r: \mathbb{R}_+ \rightarrow (0, +\infty)$, функция $k(t, \cdot)$ локально суммируема, функции $k(\cdot, s)$, r , h измеримы по Лебегу на $\mathbb{R}_+$.

Определим стационарные точки и дополнительные условия на параметры уравнения, при которых эти точки существуют. Отбросим тривиальный случай $N = 0$: нулевое положение равновесия малоинтересно (популяция вымирает), а в данном случае оно ещё и неустойчиво. Чтобы уравнение (19) имело устойчивую точку равновесия $N(t) \equiv N^*$, необходимо, чтобы для параметров уравнения выполнялось требование

$$\int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) ds = c = \text{const}.$$

Легко видеть, что для уравнения (19) точкой равновесия является $N^* = K/c$. С помощью замены переменных $N(t) = N^* e^{-x(t)}$ уравнение (19) сводится к уравнению

$$\dot{x}(t) = -\frac{r(t)}{c} \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) f(x(s)) ds, \quad (20)$$

где $f(x) = 1 - e^{-x}$. Для уравнения (20) точкой равновесия является $x = 0$. Так как $f(x) = x + O(x^2)$, то линейным приближением уравнения (20) будет уравнение

$$\dot{x}(t) + \frac{r(t)}{c} \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) x(s) ds = 0. \quad (21)$$

Введём функцию $g(x) = x - f(x) = x + e^{-x} - 1$. Очевидно, что $g(x) > 0$ при $x \neq 0$, а $g(0) = 0$. Перепишем уравнение (20) в виде

$$\dot{x}(t) + \frac{r(t)}{c} \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) x(s) ds = \frac{r(t)}{c} \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) g(x(s)) ds. \quad (22)$$

Покажем, что уравнение Хатчинсона может иметь решения, не являющиеся осциллирующими относительно положительной точки равновесия N^* . Рассмотрим ситуацию, когда начальная функция уравнения (19) выбрана следующим образом: при $t < 0$ $\varphi(t) = N^*$, а $\varphi(0) > N^*$, т.е. начальная функция $\varphi_0 = \ln(N^*/\varphi)$ уравнения (20) при $t < 0$ нулевая, а при $t = 0$ положительна. Теперь уравнению (22) в силу представления (3), можно придать эквивалентную интегральную форму

$$x(t) = C_0(t, 0)x(0) + \frac{1}{c} \int_0^t C_0(t, s)r(s) \int_{s-\tau(s)-h(s)}^{s-\tau(s)} k(s, \xi)g(x(\xi)) d\xi ds. \quad (23)$$

Здесь $C_0(t, s)$ — функция Коши уравнения (21).

Теорема 3.1. Пусть

$$\text{vrai sup}_t \int_{t-\tau(t)-h(t)}^t r(s) ds \leq \frac{1}{e}.$$

Тогда существует решение уравнения (19), которое монотонно возрастает, ограничено константой N^* и имеет предел, причём:

- (а) если $r \in L_1$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) < N^*$;
- (б) если $r \notin L_1$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$.

Доказательство. Для уравнения (21)

$$\rho(t) = \frac{r(t)}{c} \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) ds = r(t).$$

В силу теоремы 2.1, $C_0(t, s) > 0$. Тогда из соотношения (23) вытекает, что

$$x(t) \geq C_0(t, 0)x(0). \quad (24)$$

Так как $x(0) > 0$, то $x(t) > 0$, а $f(x(t)) > 0$. Поэтому из уравнения (20) получаем, что $\dot{x}(t) < 0$, т.е. функция x монотонно убывает и, следовательно, имеет предел на бесконечности.

Пункт (а) следует из неравенства (24) и теоремы 2.2. Остаётся доказать пункт (б). Перепишем уравнение (20) в виде

$$x(t) - x(0) = -\frac{1}{c} \int_0^t r(s) \int_{s-\tau(s)-h(s)}^{s-\tau(s)} k(s, \theta) f(x(\theta)) d\theta ds.$$

Допустим, что $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) < N^*$, т.е. $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \alpha > 0$ и $f(x) \geq 1 - e^{-\alpha} > 0$. Тогда

$$x(0) - x(t) > (1 - e^{-\alpha}) \int_0^t r(s) ds,$$

но функция в левой части ограничена, а в правой — неограничена. Следовательно, допущение неверно и $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$. $\square$

Для автономного уравнения Хатчинсона асимптотическое поведение решения можно охарактеризовать более точно, указав границу между монотонными и осциллирующими решениями. Тогда лучший результат даёт применение теоремы 2.5.

Теорема 3.2. Пусть $k(t) \equiv k$, $h(t) \equiv h$, $\tau(t) \equiv \tau$, $r(t) \equiv r$, а функция ψ определена равенствами (10). Тогда справедливы следующие утверждения:

- (а) если $\tau/h \leq \psi(rh)$, то найдётся решение уравнения (19), которое монотонно возрастает к пределу $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$;
- (б) если $\tau/h > \psi(rh)$, то все решения уравнения (19) являются осциллирующими.

Доказательство первого утверждения теоремы 3.2 повторяет доказательство пункта (б) теоремы 3.1, только вместо теоремы 2.2 применяется теорема 2.5. Для доказательства второго утверждения теоремы достаточно применить лемму 2.1.

Теперь получим признаки устойчивости решений уравнения Хатчинсона, исходя из того, что уравнение (21) экспоненциально устойчиво. В этом случае при достаточно малых начальных функциях (любого вида и знака) решение уравнения (19) будет вести себя так же, как решение линейного приближения (21).

Теорема 3.3.

- (а) Пусть $r \in L_1$. Тогда при достаточно малых $\|\varphi - N^*\|_C$ решение уравнения (19) имеет предел при $t \rightarrow +\infty$.
- (б) Пусть $r \notin L_1$ и выполнено неравенство

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow \infty} \int_{t-\tau(t)-h(t)}^t r(s) ds < \frac{3}{2}. \quad (25)$$

Тогда решение уравнения (19) имеет предел, причём

$$|N(t) - N^*| \leq M \exp \left\{ -\beta \int_0^t r(\xi) d\xi \right\}.$$

Доказательство. Произведём в уравнении (22) замену переменных

$$u = \psi(t) = \int_0^t r(\xi) d\xi, \quad y(u) = x(\psi^{-1}(u)).$$

Тогда оно превращается в уравнение

$$\frac{dy(u)}{du} + \int_{u-H(u)}^u K(u, v) y(v) dv = \int_{u-H(u)}^u K(u, v) g(y(v)) dv, \quad (26)$$

где

$$T(u) = \int_{\psi^{-1}(u)-\tau(\psi^{-1}(u))}^{\psi^{-1}(u)} r(v) dv, \quad H(u) = \int_{\psi^{-1}(u)-\tau(\psi^{-1}(u))-h(\psi^{-1}(u))}^{\psi^{-1}(u)-\tau(\psi^{-1}(u))} r(v) dv,$$

$$K(u, v) = \frac{k(\psi^{-1}(u), \psi^{-1}(v))}{(r(\psi^{-1}(u))r(\psi^{-1}(v)))},$$

а поскольку выполнено неравенство (25), то $T(u) + H(u)$ ограничено. Введем обозначения

$$h_0 = \sup_u (T(u) + H(u)), \quad \varphi(u) = \varphi_0(\psi^{-1}(u)).$$

Если $r \in L_1$, то уравнение (26) задано на полуинтервале

$$\left[0, \int_0^\infty r(\xi) d\xi \right).$$

Так как решение уравнения (26) непрерывно продолжаемо, то оно существует и в точке

$$u = \int_0^\infty r(\zeta) d\zeta.$$

Следовательно, решение уравнения (19) имеет предел при $t \rightarrow +\infty$. Далее будем считать, что $r \notin L_1$.

Уравнение (26) является частным случаем уравнения (13). Так как выполнено неравенство (25), то в силу теоремы 2.3 для функции Коши C_0 уравнения

$$\frac{dy(u)}{du} + \int_{u-T(u)-H(u)}^{u-T(u)} K(u, v) y(v) dv = 0$$

при всех $(u, v) \in \Delta$ справедлива оценка

$$|C_0(u, v)| \leq Ae^{-\gamma(u-v)}. \quad (27)$$

Так как $g(y) = O(y^2)$, то к уравнению (26) применима лемма 2.2. Следовательно, при достаточно малых $\|\varphi_0\|_C$ решение уравнения (26) имеет экспоненциальную оценку. Возвращаясь к исходным переменным, получаем, что при достаточно малых $\|\varphi_0\|_C$

$$|x(t)| \leq M \exp \left\{ -\beta \int_0^t r(\xi) d\xi \right\}.$$

Отсюда следует, что если $r \notin L_1$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$. Поскольку $N(t) = N^* e^{-x(t)}$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$. Так как $1 - e^{-x}$ при малых x эквивалентно x , то и функция $N(t) - N^*$ имеет оценку

$$|N(t) - N^*| \leq M \exp \left\{ -\beta \int_0^t r(\xi) d\xi \right\}.$$

□

Для автономного случая $k(t) \equiv k$, $h(t) \equiv h$, $\tau(t) \equiv \tau$, $r(t) \equiv r$ применяем следствие 2.1 и приходим к следующей теореме.

Теорема 3.4. *Если*

$$0 < r < \frac{\pi^2 h}{2(2\tau + h)^2 \sin \frac{\pi h}{2(2\tau + h)}},$$

то при достаточно малых $\|\varphi - N^\|_C$ решение уравнения (19) имеет предел, причём*

$$|N(t) - N^*| \leq M e^{-\beta t}.$$

Поясним, что означают полученные результаты в терминах динамики популяций, описываемой уравнением Хатчинсона. Из теорем 3.1 и 3.2 следует, что при небольших запаздываниях у уравнения Хатчинсона есть решения, поведение которых мало отличается от решений уравнения без запаздываний: численность популяции стремится достигнуть равновесного состояния N^* либо монотонно убывая, либо возрастая. С увеличением запаздывания поведение популяций становится более разнообразным: популяция стремится стабилизироваться, но не монотонно, а осциллируя около положения равновесия. Эта ситуация описывается теоремами 3.3 и 3.4.

Наиболее интересна ситуация, когда параметры уравнения Хатчинсона попадают на криволинейную границу области устойчивости, описываемой теоремой 3.4. Она соответствует случаю, когда корни характеристического квазиполинома линейного приближения впервые попадают на мнимую ось. Здесь следует ожидать появления цикла.

Дальнейшее увеличение запаздывания приводит к появлению неустойчивых решений; вне области устойчивости стационарный режим остается теоретически возможным (при очень специальном выборе начальных условий), но становится неустойчивым и потому фактически не наблюдается.

Любопытно поведение популяции в случае $r \in L_1$: если с течением времени коэффициент r становится интегрально малым, то популяция может стабилизироваться, не достигнув точки равновесия N^* . Этот случай соответствует ситуации, когда новых особей с течением времени появляется все меньше, но продолжительность жизни каждой может быть довольно большой.

4. Модели кроветворения.

4.1. Обобщённая модель Мэжки—Гласса. Другой интересной биологической моделью, в которой тоже оказывается существенным эффект запаздывания, является уравнение, появившееся в 1977 г. в [18]. Предложенная модель первоначально имела следующий вид:

$$\dot{N}(t) = -aN(t) + \frac{\beta \theta^n N(t - \tau)}{\theta^n + N^n(t - \tau)}, \quad t \geq 0. \quad (28)$$

Здесь $N(t)$ — число клеток (эритроцитов) в момент времени t , $a > 0$ — постоянная смертности клеток, $\beta > 0$, $\theta > 0$, $n > 1$, $\tau > 0$ — константы, подбираемые так, чтобы удовлетворить экспериментальным данным. Таким образом, производство эритроцитов описывается функцией $\beta\theta^n x/(\theta^n + x^n)$, которая обращается в нуль при $x = 0$ и при $x \rightarrow +\infty$, а в точке $x_0 = \theta(n-1)^{-1/n}$ имеет единственный максимум. При построении модели (28) предполагается, что скорость производства клеток определяется числом этих клеток в момент времени $t - \tau$, причем эта скорость максимальна в тот момент времени t , когда число клеток в момент времени $t - \tau$ равно x_0 .

Уравнение (28) имеет два равновесных положения: устойчивое $N = \theta(\beta/a - 1)^{1/n}$ и неустойчивое $N = 0$. Заменой переменных

$$x(t) = N(t) - \theta \left(\frac{\beta}{a} - 1 \right)^{1/n}$$

уравнение (28) приводится к виду

$$\dot{x}(t) = -ax(t) + f(x(t - \tau)), \quad t \geq 0, \quad (29)$$

в котором функция f обладает следующими свойствами: $f(0) = 0$, $f'(0) = -b = -a(n(1 - a/\beta) - 1)$. Следовательно, линейное приближение уравнения (29) имеет вид

$$\dot{x}(t) = -ax(t) - bx(t - \tau), \quad t \geq 0. \quad (30)$$

Если последнее уравнение асимптотически устойчиво, то, в силу теоремы об устойчивости линейного приближения, уравнение (29) имеет асимптотически устойчивое тривиальное решение, а уравнение (28) — асимптотически устойчивое решение $N = \theta(\beta/a - 1)^{1/n}$. В [3] для уравнения (30) получен критерий асимптотической устойчивости, на основе которого можно делать обоснованные выводы об асимптотическом поведении решения уравнения (28).

Модель Мэкки—Гласса быстро распространилась, появились различные её обобщения и уточнения: второе слагаемое в формуле (28) можно выбирать в виде дробно-рациональных функций с большим количеством параметров, учитывая экспериментальные данные всё более точно; можно заменить постоянное запаздывание переменным; можно перейти от сосредоточенного запаздывания к распределённому. Последний вариант представляется нам наиболее интересным и перспективным: сигнал о недостатке кислорода и необходимости производства эритроцитов не может быть принят всеми зародышевыми клетками одновременно — естественно, что даже в автономном случае будет иметь место «размытие» запаздывания вокруг среднего значения. Заменяя в уравнении (28) сосредоточенное запаздывание распределённым, мы придём к следующим обобщениям уравнения Мэкки—Гласса.

Автономное уравнение с запаздывающим усреднением:

$$\dot{N}(t) = -aN(t) + \frac{\frac{\beta\theta^n}{h} \int_{t-\tau-h}^{t-\tau} N(s) ds}{\theta^n + \left(\frac{1}{h} \int_{t-\tau-h}^{t-\tau} N(s) ds \right)^n}, \quad t \geq 0, \quad (31)$$

или уравнение с распределённым запаздыванием общего вида:

$$\dot{N}(t) = -aN(t) + \frac{b\theta^n \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s)N(s) ds}{\theta^n + \left(\int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s)N(s) ds \right)^n}, \quad t \geq 0, \quad (32)$$

где постоянные $a, b, \theta, n > 0$, $k: \mathbb{R}_+^2 \rightarrow (0, +\infty)$, функция $k(t, \cdot)$ локально суммируема, функции $k(\cdot, s)$, h измеримы по Лебегу на $\mathbb{R}_+$,

$$\int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) ds = c.$$

При $t \leq 0$ решение доопределено начальной функцией φ .

Легко видеть, что для уравнения (32) $N(t) \equiv (\theta/c)((b/a)c - 1)^{1/n}$ является точкой равновесия. С помощью замены

$$N(t) = x(t) + \frac{\theta}{c} \left(\frac{bc}{a} - 1 \right)^{1/n}$$

уравнение (32) сводится к уравнению

$$\dot{x}(t) = -ax + f \left(\int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s)x(s) ds \right), \quad (33)$$

где

$$f(y) = -\frac{a\theta}{c} \left(\frac{bc}{a} - 1 \right)^{1/n} + \frac{b\theta^n y + b\theta^{n+1} (bc/a - 1)^{1/n}}{\theta^n + (y + \theta (bc/a - 1)^{1/n})^n}.$$

Для уравнения (33) точкой равновесия является $x = 0$. Так как

$$f(0) = 0, \quad f'(0) = -\frac{a}{c} \left(n \left(1 - \frac{a}{bc} \right) - 1 \right),$$

то

$$f(y) = -\frac{a}{c} \left(n \left(1 - \frac{a}{bc} \right) - 1 \right) y + O(y^2).$$

Значит, линейным приближением уравнения (33) является уравнение

$$\dot{x}(t) + ax(t) + \frac{a}{c} \left(n \left(1 - \frac{a}{bc} \right) - 1 \right) \int_{t-\tau(t)-h(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s)x(s) ds = 0. \quad (34)$$

Введём функцию

$$g(y) = \frac{a}{c} \left(n \left(1 - \frac{a}{bc} \right) - 1 \right) y + f(y);$$

очевидно, $g(y) = O(y^2)$ при $y \rightarrow 0$.

Получим два признака экспоненциальной устойчивости уравнения Мэкки—Гласса на основе соответствующих признаков для его линейного приближения (34).

Теорема 4.1. Пусть $\sup_{t \in \mathbb{R}_+} (\tau(t) + h(t)) = h_0$ и выполнено неравенство

$$e^{-ah_0} > \rho \left(n \left(1 - \frac{a}{bc} \right) - 1 \right),$$

где ρ определяется равенством (6). Тогда при достаточно малых $\|\varphi - N^*\|_C$ решение уравнения (32) имеет предел, причём

$$|N(t) - N^*| \leq Me^{-\beta t}.$$

Доказательство. В силу теоремы 2.4, из условия теоремы следует, что функция Коши уравнения (34) имеет экспоненциальную оценку. Так как $g(y) = O(y^2)$, то для уравнения (33) выполнены условия леммы 2.2. Следовательно, решение уравнения (33) имеет экспоненциальную оценку. $\square$

Теорема 4.2. Пусть $k(t, s) \equiv k$, $h(t) \equiv h$, $\tau(t) \equiv \tau$, $a > 0$ и

$$\frac{ah}{k} \left(n \left(1 - \frac{a}{bk} \right) - 1 \right) < \frac{2\theta^2}{\sin \theta \sin(\theta(2\tau/h + 1))},$$

где θ — наименьший положительный корень уравнения

$$ah = -2\theta \operatorname{ctg} \left(\theta \left(\frac{2\tau}{h} + 1 \right) \right).$$

Тогда при достаточно малых $\|\varphi - N^*\|_C$ решение уравнения (32) имеет предел, причём

$$|N(t) - N^*| \leq Me^{-\beta t}.$$

Доказательство. Проводится по той же схеме, что и доказательство теоремы 4.1, только вместо теоремы 2.4 используется теорема 2.6. $\square$

4.2. Обобщённая модель Ласоты—Важевски. Ещё одно уравнение, описывающее процесс производства красных кровяных телец, было предложено в [25]. Пусть $N(t)$ — количество красных кровяных телец в момент времени t . Допустим, что коэффициент разрушения красных кровяных телец в единицу времени не зависит от времени и возрастной структуры. Вообще говоря, последнее неверно, так как известно, что красные кровяные тельца существуют около 120 дней, но если популяция многочисленна, то предположение о независимости от возраста справедливо. Поскольку у обычного человека примерно $3,5 \cdot 10^{11}$ красных кровяных телец на килограмм веса, то эту гипотезу можно принять, считая что скорость разрушения эритроцитов пропорциональна их количеству. Коэффициент разрушения обозначим через μ .

Чтобы поддержать количество эритроцитов в крови на оптимальном уровне, организм должен реагировать на их недостаток и начать выработку новых. Реакция наступает не мгновенно, а спустя некоторое время. Обозначим через h запаздывание гемопоэтической (кроветворной) системы, т.е. время между стимуляцией к производству и вхождению красных кровяных телец в систему кровообращения. В первоначальной модели оно считалось постоянным. Функция «прироста» выбиралась в виде $pe^{-\gamma N(t-h)}$, т.е. предполагалось, что скорость рождения новых эритроцитов в момент времени t тем больше, чем меньше было их наличное количество в момент времени $t - h$. Если эритроцитов становится больше, то прирост уменьшается, асимптотически стремясь к нулю. Коэффициенты p и γ постоянны и определяются экспериментально. Показатель γ характеризует возбудимость гемопоэтической системы, то есть это относительное приращение производства на одну клетку, коэффициент p учитывает потребность в кислороде. Возрастающая потребность увеличивает коэффициент.

Объединяя производство красных кровяных телец и их разрушение, получаем уравнение Ласоты—Важевски с постоянным запаздыванием:

$$\dot{N}(t) = -\mu N(t) + pe^{-\gamma N(t-h)}, \quad t \geq 0. \quad (35)$$

Если мы заменим в уравнении (35) сосредоточенное запаздывание распределённым, то придём к следующему обобщению уравнения Ласоты—Важевски:

$$\dot{N}(t) = -\mu N(t) + p \int_{t-h(t)}^t k(t, s) e^{-\alpha N(s)} ds, \quad t \geq 0. \quad (36)$$

Здесь постоянные μ, p, α положительны, $k: \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+$, $h: \mathbb{R}_+ \rightarrow (0, +\infty)$, функция $k(t, \cdot)$ локально суммируема, функции $k(\cdot, s)$, h измеримы по Лебегу на $\mathbb{R}_+$,

$$\int_{t-h(t)}^t k(t, s) ds = c.$$

При $t \leq 0$ решение доопределено начальной функцией φ .

Легко видеть, что N^* — точка равновесия, определяемая как решение уравнения

$$N^* = \frac{cp}{\mu} e^{-\alpha N^*}.$$

С помощью замены $N = x + N^*$ уравнение (36) сводится к уравнению

$$\dot{x}(t) = -\mu x(t) - \frac{\mu N^*}{c} \int_{t-h(t)}^t k(t, s) f(x(s)) ds, \quad (37)$$

где $f(x) = 1 - e^{-\alpha x}$. Для уравнения (37) точкой равновесия является $x = 0$. Так как $f(x) = x + O(x^2)$, то линейным приближением уравнения (37) является уравнение

$$\dot{x}(t) + \mu x(t) + \frac{\mu \alpha N^*}{c} \int_{t-h(t)}^t k(t, s) x(s) ds = 0. \quad (38)$$

Следующие две теоремы дают признаки локальной экспоненциальной устойчивости решения уравнения (36). Их доказательства проходят по одной схеме: применение леммы 2.2 с использованием теорем об экспоненциальной устойчивости линейного приближения (теорема 2.4 и теорема 2.6 при $\tau = 0$).

Теорема 4.3. Пусть $\sup_{t \in \mathbb{R}_+} h(t) = h_0$ и выполнено неравенство

$$e^{-\mu h_0} > \eta(\alpha N^*),$$

где η определено равенствами (6). Тогда при достаточно малых $\|\varphi - N^*\|_C$ решение уравнения (36) имеет предел, причём

$$|N(t) - N^*| \leq M e^{-\beta t}.$$

Теорема 4.4. Пусть $k(t, s) \equiv k$, $h(t) \equiv h$, $\mu > 0$ и

$$-\mu h < \mu \alpha N^* h < 2 \left(\frac{\theta}{\sin \theta} \right)^2,$$

где θ — наименьший положительный корень уравнения $\mu h = -2\theta \operatorname{ctg} \theta$. Тогда при достаточно малых $\|\varphi - N^*\|_C$ решение уравнения (36) имеет предел, причём

$$|N(t) - N^*| \leq M e^{-\beta t}.$$

Для случая автономного уравнения Ласоты—Важевски на основе леммы 2.1 можно указать границу, отделяющую монотонные решения от осциллирующих.

Теорема 4.5. Пусть $k(t, s) \equiv k$, $h(t) \equiv h$, а функция ω определяется равенствами (11). Тогда справедливы следующие утверждения:

- (а) если $\mu h \leq \omega(\mu \alpha h N^*)$, то найдется решение уравнения (36), которое монотонно возрастает к пределу $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$;
- (б) если $\mu h > \omega(\mu \alpha h N^*)$, то все решения уравнения (36) являются осциллирующими.

Модели Ласоты—Важевски и Мэкки—Гласса описывают процесс кроветворения, т.е. производство эритроцитов. Здесь оказывается важным следующее: как постоянный недостаток, так и постоянный избыток эритроцитов в крови классифицируется медициной как болезнь. Очевидно, что «заставить» организм поддерживать количество эритроцитов постоянным невозможно, и нормальным считается состав крови, при котором происходит колеблемость количества эритроцитов вокруг ненулевого положения равновесия. В этом смысле интересными представляются результаты теорем 4.4 и 4.2, в которых доказываются существование устойчивых решений, имеющих все более отчетливый периодический характер — по мере приближения к границе области устойчивости.

5. Обобщённая модель мясных мух Николсона. В 1954 г. А. Николсон опубликовал данные о конкуренции за пищу (овечью печень) в лабораторной популяции мясных мух *Lucilia cuprina*, которую он наблюдал на протяжении около двух лет (см. [20, 21]). В его эксперименте посаженным в садок мухам ежедневно скармливали ограниченное количество белков (500 мг) в виде печени. Белки были необходимы мухам для производства яиц. Остальная часть рациона (сахар и вода) были в свободном доступе. Все отложенные яйца ежедневно переносились в свежую печень и выращивались отдельно от взрослых мух. Как только личинки становились взрослыми мухами, их пересаживали в садок. В условиях своих экспериментов Николсон обнаружил, что продолжительность развития от яйца до взрослой мухи составляет примерно 15 дней. Существенной особенностью экспериментов было то, что популяции разрешалось свободно развиваться при заданных условиях окружающей среды в течение длительного времени. Количество мясных мух подсчитывалось каждые 2-3 дня. Эксперимент продолжался около двух лет; оказалось, что во время экспериментов имели место характерные периодические колебания, или циклы, продолжительностью около 35–40 дней.

Николсон предположил, что основная причина колебаний — запаздывание во времени, связанное с 15-дневным периодом «взросления» мух. Р. М. Мэй предложил применить для описания эксперимента Николсона модель Хатчинсона (15) (см. [19]). Однако подстановка экспериментальных данных в это уравнение привела к выводу, что продолжительность развития от яйца до взрослой особи должна быть равна 9 дням. Этот результат существенно отличался от фактически наблюдаемого временного периода (около 15 дней), зафиксированного Николсоном [20].

Чтобы устранить несоответствие в оценке величины запаздывания, W. S. C. Gurney, S. P. Blythe и R. M. Nisbet [15] предложили следующее уравнение с запаздыванием:

$$\dot{N}(t) = -\delta N(t) + pN(t - \tau)e^{-\alpha N(t - \tau)}, \quad t \geq 0, \quad (39)$$

чтобы смоделировать популяцию австралийских мясных мух *Lucilia cuprina*. В данном уравнении $N(t)$ — численность популяции в момент времени t , p — максимальная скорость суточного производства яиц на особь, $1/\alpha$ — размер популяции, при котором популяция воспроизводится с максимальной скоростью, δ — скорость гибели взрослых особей в сутки на особь, τ — время жизни поколения. Видно, что скорость роста популяции положительна, когда величина популяции мала. Затем функция скорости рождения (второе слагаемое в правой стороне уравнения (39)) возрастает, пока не достигнет максимума при $N = p/(\alpha e)$, в результате саморегуляции данное состояние может длительно сохраняться. После этого функция скорости рождения убывает вследствие эффекта перенаселения.

Уравнение (39) было использовано в [15, 20, 22], чтобы смоделировать динамику лабораторных мух, и теперь его называют Nicholson's blowflies equation. В данной работе будем называть его уравнением Николсона.

Если сделать вполне оправданное предположение, что величина запаздывания не была постоянной во время всего эксперимента, и заменить её интегральным средним, то мы придём к следующему обобщению уравнения Николсона:

$$\dot{N}(t) = -\delta N(t) + p \int_{t-h(t)-\tau(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) N(s) e^{-\alpha N(s)} ds, \quad t > 0. \quad (40)$$

Предполагаем, что $\alpha > 0$, $k: \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+$, $h: \mathbb{R}_+ \rightarrow (0, +\infty)$, функция $k(t, \cdot)$ локально суммируема, функции $k(\cdot, s)$, h измеримы по Лебегу на $\mathbb{R}_+$,

$$\int_{t-h(t)-\tau(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s) ds = c.$$

При $t \leq 0$ решение доопределяем начальной функцией φ .

Уравнение, определяющее точки равновесия, имеет вид

$$\delta N = pcNe^{-\alpha N}.$$

Это уравнение всегда имеет нулевое решение, но из физического смысла задачи ясно, что нас интересует случай положительных решений (популяция не вымирает).

Легко видеть, что

$$N^* = \frac{1}{\alpha} \ln \frac{pc}{\delta}$$

— вторая точка равновесия уравнения (40). Предположим, что $pc > \delta$; тогда $N^* > 0$. С помощью замены переменных $N = x/\alpha + N^*$ уравнение (40) сводится к уравнению

$$\dot{x}(t) = -\frac{\delta}{c}x(t) - \delta \int_{t-h(t)-\tau(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s)f(x(s)) ds, \quad (41)$$

где

$$f(x) = \ln \left(\frac{pc}{\delta} \right) (1 - e^{-x}) - xe^{-x}.$$

Для уравнения (41) точкой равновесия является $x = 0$. Так как $f(x) = x + O(x^2)$, то линейным приближением уравнения (41) является уравнение

$$\dot{x}(t) + \delta x(t) + \frac{\delta}{c} \left(\ln \frac{pc}{\delta} - 1 \right) \int_{t-h(t)-\tau(t)}^{t-\tau(t)} k(t, s)x(s) ds = 0. \quad (42)$$

В силу леммы 2.2, теоремы 2.4 и теоремы 2.6, приходим к следующим результатам.

Теорема 5.1. Пусть $cp > \delta > 0$, $\sup_{t \in \mathbb{R}_+} (h(t) + \tau(t)) = h_0$, $e^{-\delta h_0} > \eta (\ln(pc/\delta) - 1)$, где функция η определена равенствами (6). Тогда при достаточно малых $\|\varphi - N^*\|_C$ решение уравнения (40) имеет предел, причём

$$|N(t) - N^*| \leq Me^{-\beta t}.$$

Теорема 5.2. Пусть $k(t, s) \equiv k$, $h(t) \equiv h$, $\tau(t) \equiv \tau$, $cp > \delta > 0$ и

$$\delta \left(\ln \frac{cp}{\delta} - 1 \right) h < \frac{2\theta^2}{\sin \theta \sin (\theta (2\tau/h + 1))},$$

где θ — наименьший положительный корень уравнения

$$\delta h = -2\theta \operatorname{ctg} \left(\theta \left(\frac{2\tau}{h} + 1 \right) \right).$$

Тогда при достаточно малых $\|\varphi - N^*\|_C$ решение уравнения (40) имеет предел, причём

$$|N(t) - N^*| \leq Me^{-\beta t}.$$

Интересно сопоставить полученные результаты с другими исследованиями этой задачи. Как уже отмечалось, для моделирования на основе экспериментальных данных, собранных Николсоном, предлагались различные модели. Модель Хатчинсона была отклонена: она давала слишком большое расхождение с экспериментом. Её заменили уравнением (39) с сосредоточенным запаздыванием, для которого область устойчивости линейного приближения известна. Если параметры уравнения выбирать принадлежащими границе, то, как установлено в [3], [16], [12] в этом случае запаздывание τ находится по формуле $\tau = (b^2 - a^2)^{-1/2} \arccos(a/b)$, где $a = \delta$, $b = \delta (\ln(pc/\delta) - 1)$, т.е. оно полностью определяется остальными (заданными) параметрами уравнения и не допускает варьирования. Но величина запаздывания (15 дней) задавалась изначально, и остаётся только рассчитывать, что теория и эксперимент дадут один и тот же результат; возможности как-либо «подправить» модель, выбрав параметры иначе, у нас нет. Модель Николсона с распределённым запаздыванием даёт в этом отношении больше возможностей: область устойчивости определяется тремя независимыми параметрами, что позволяет учесть все данные эксперимента, за счет выбора оставшегося параметра добиться того, чтобы точка попала на границу области устойчивости, где появляются периодические решения, также обнаруженные экспериментально.

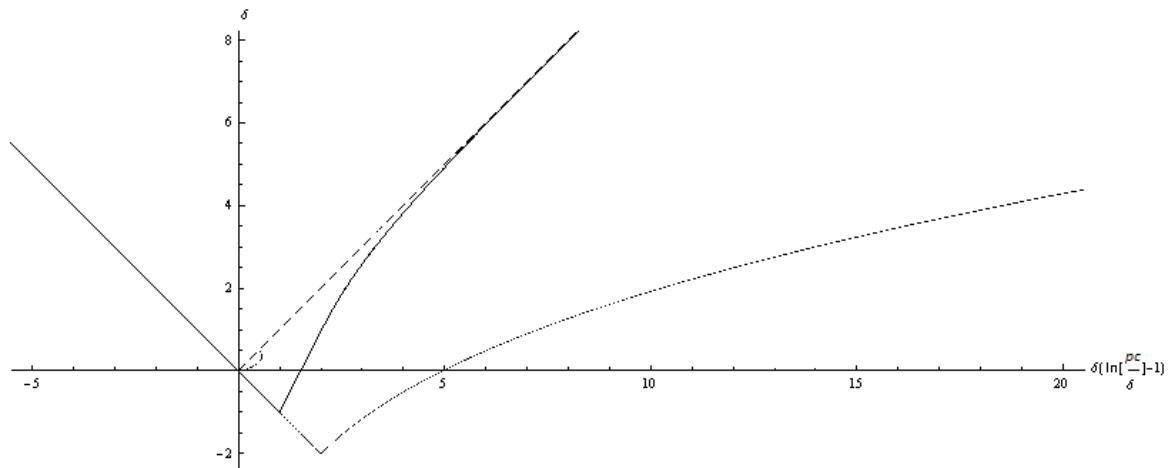


Рис. 1

В заключение сделаем несколько замечаний о работах, посвящённых уравнению Николсона. Эта биологическая модель, предложенная в начале 1980-х гг. в [15, 20, 22], сразу обратила на себя внимание математиков и в последующие годы интерес к ней только возрастал. Например, статья [14] целиком посвящена уравнению Николсона. В ней систематизированы результаты, полученные для этой модели с начала 1990-х гг. В статье явно указываются две основных разновидности модели: с сосредоточенным запаздыванием и распределённым запаздыванием. Но что касается результатов, то подавляющее большинство их относится к моделям с сосредоточенным запаздыванием — для них изучались вопросы локальной и глобальной устойчивости, осцилляции, знакоопределённости и т. д. Чтобы упорядочить и сравнить эти результаты, авторам статьи понадобилась сводная таблица. Что же касается моделей с распределённым запаздыванием, то для них авторы приводят только самые общие результаты, которые далеки от точных. Сравним их с результатами, полученными в разделе 5 настоящей работы, для наглядности положив $\tau = 0$. На рис. 1 изображены три области. Самая большая область определяет устойчивость автономных уравнений Николсона с распределённым запаздыванием (теорема 5.2 настоящей работы); вторая — область устойчивости для полуавтономного случая (теорема 5.1 настоящей работы); третья получается, если объединить области, описываемые теоремами 3.4 и 3.5 из статьи [14].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азбелев Н. В., Максимов В. П., Рахматуллина Л. Ф. Введение в теорию функционально-дифференциальных уравнений. — М.: Наука, 1991.
2. Азбелев Н. В., Малыгина В. В. Об устойчивости тривиального решения нелинейных уравнений с последействием // Изв. вузов. Мат. — 1994. — № 6. — С. 20–27.
3. Андронов А. А., Майер А. Т. Простейшие линейные системы с запаздыванием // Автомат. телемех. — 1946. — 7, № 2-3. — С. 95–106.
4. Вагина М. Ю. Логистическая модель с запаздывающим усреднением // Автомат. телемех. — 2003. — № 4. — С. 167–173.
5. Кипнис М. М., Вагина М. Ю. Устойчивость нулевого решения дифференциального уравнения с запаздываниями // Мат. заметки. — 2003. — 74, № 5. — С. 786–789.
6. Колмановский В. Б., Носов В. Р. Устойчивость и периодические режимы регулируемых систем с последействием. — М.: Наука, 1981.
7. Малыгина В. В., Сабатулина Т. Л. Знакоопределенность решений и устойчивость линейных дифференциальных уравнений с переменным распределённым запаздыванием // Изв. вузов. Мат. — 2008. — № 8. — С. 73–77.
8. Мышкис А. Д. Линейные дифференциальные уравнения с запаздывающим аргументом. — М.: Наука, 1972.

9. *Сабатулина Т. Л.* Признаки положительности функции Коши дифференциального уравнения с распределенным запаздыванием// Изв. вузов. Мат. — 2010. — № 11. — С. 50–62.
10. *Сабатулина Т. Л., Малыгина В. В.* Некоторые признаки устойчивости линейного автономного дифференциального уравнения с распределенным запаздыванием// Изв. вузов. Мат. — 2007. — № 6. — С. 55–63.
11. *Сабатулина Т. Л., Малыгина В. В.* Об устойчивости линейного дифференциального уравнения с ограниченным последствием// Изв. вузов. Мат. — 2014. — № 4. — С. 25–41.
12. *Хэссард Б., Казаринов Н., Вэн И.* Теория и приложения бифуркации рождения цикла. — М.: Мир, 1985.
13. *Berezansky L., Braverman E.* Linearized oscillation theory for nonlinear equation with a distributed delay// Appl. Math. Comp. Model. — 2008. — 48. — P. 287–304.
14. *Berezansky L., Braverman E., Idels L.* Nicholson's blowflies differential equations revisited: Main results and open problems// Appl. Math. Model. — 2010. — 34, № 6. — P. 1405–1417.
15. *Gurney W. S. C., Blythe S. P., Nisbet R. M.* Nicholson's blowflies revisited// Nature. — 1980. — № 287. — P. 17–21.
16. *Hayes N. D.* Roots of the transcendental equation associated with acertial differential-difference equation// J. London Math. Soc. — 1950. — 25. — P. 221–246.
17. *Hutchinson G. E.* Circular causal in ecology// Ann. N.Y. Acad. Sci. — 1948. — 50. — P. 221–246.
18. *Mackey M., Glass L.* Oscillations and chaos in physiological control systems// Science. — 1977. — 197. — P. 287–289.
19. *May R. M.* Models for single populations// in: Theoretical Ecology: Principles and Applications (*May R. M.*, eds.). — Oxford: Blackwell Scientific, 1976. — P. 4–25.
20. *Nicholson A.* An outline of the dynamics of animal populations// Austral. J. Zool. — 1954. — № 2. — P. 9–65.
21. *Nicholson A. J.* Compensatory reactions of populations to stresses, and their evolutionary significance// Austral. J. Zool. — 1954. — № 2. — P. 1–8.
22. *Nisbet R., Gurney W.* Modelling Fluctuating Populations. — New York: Wiley, 1982.
23. *Wright E. M.* A nonlinear difference-differential equation// J. Reine Angew. Math. — 1955. — 194. — P. 66–87.
24. *Volterra V.* Sur la theorie Mathematique des phenomenes hereditaires// J. Math. Pures Appl. — 1928. — № 7. — P. 249–298.
25. *Ważewska-Czyżywska M., Lasota A.* Mathematical problems of dynamics of red blood cells production// Mat. Stos. — 1976. — 3, № 6. — P. 23–40.

ДЕКЛАРАЦИЯ АВТОРА

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSNM-2023-0005).

Финансовые интересы. Автор заявляет об отсутствии подлежащих раскрытию финансовых или нефинансовых интересов, связанных с публикуемым материалом.

Сабатулина Татьяна Леонидовна

Пермский национальный исследовательский политехнический университет

E-mail: tlsabatulina@list.ru