

Strukturált populációdinamikai modellek stabilitása linearizálással

PhD Tézisfüzet

Farkas József Zoltán

Témavezető: Prof.Dr. Farkas Miklós

Budapesti Műszaki Egyetem
Differenciálegyenletek Tanszék

(2005)

1 Bevezetés

A matematikai modellek használata a különböző biológiai jelenségek modellezésére nagy múltra tekint vissza, mégis a matematikai populációdinamika aranykorának a 20. század első felét tekinthetjük. Ennek a korszaknak az eredményei a klasszikus modellek mint például a Lotka-Volterra típusú modellek, valamint olyan ma is vizsgált jelenségek és fogalmak mint az exponenciális növekedés, Alleé-effektus, niche, környezet fenntartó képesség.

A klasszikus modellek mindegyike feltételez általában egyfajta homogenitást, amely lényegesen leegyszerűsíti a modellezést. Valójában, a populációdinamika fő ismérve, hogy a rendszer dinamikáját csak a populáció szintjén vizsgáljuk, és nem vizsgáljuk az egyes egyedek kölcsönhatását.

Ha például feltesszük, hogy a populációnk egy zárt környezetben él, azaz nincs migráció, illetve a környezet fenntartó képessége korlátlan, valamint minden egyed azonos mortalitással: μ és szaporodóképességgel: β rendelkezik, melyek pozitív konstansok, akkor a rendszer dinamikáját a következő elsőrendű közönséges differenciálegyenlet írja le

$$\frac{d}{dt}P(t) = \beta P(t) - \mu P(t) = \gamma P(t),$$

ahol $\gamma = \beta - \mu$.

A fenti rendszer megoldása $P(t) = P(0)e^{\gamma t}$, tehát a populáció fennmarad ha $\gamma \geq 0$ illetve kihal ha $\gamma < 0$.

A fenti egyszerű modell nem különbözteti meg például a fiatal illetve öreg egyedeket, ami általában nem túl reális megközelítés, és a modell egyszerűsége miatt semmilyen bonyolult viselkedést sem remélhetünk.

Ezért tehát az alkalmazott matematikusok és elméleti biológusok figyelme bonyolultabb, igényes matematikai eszközöket használó modellek felé irányult.

A strukturált modellek a populációdinamikai modellek jelentős részét képezik. Ezekben a modellekben a populáció egyedeit különböző osztályokba soroljuk a populáció dinamikáját meghatározó releváns biológiai faktorok szerinti különbözőség szempontjából. Ez a strukturálás történhet kor, méret, biomassza, életsiklusok alapján; ennek megfelelően lehet diszkrét vagy folytonos. Előbbi esetben mátrix modelleket vizsgálhatunk, mint például a jól ismert Leslie mátrix modell, míg az utóbbi folytonos esetben parciális differenciálegyenleteket kell vizsgálnunk.

A strukturált populációdinamikai modelleknek számos előnyük van a többi modellhez

képest. A dinamikát meghatározó biológiai "tulajdonságok" lényegesen eltérhetnek a különböző korú, méretű stb. egyedek között. Ennek a figyelembe vétele számos új viselkedés tanulmányozására ad lehetőséget, mint például a populáció fiatal és öreg egyedei közti vetélkedés a táplálékért. Másrészt a jellemző biológiai faktorok, mint például a fertilitás, mortalitás vagy növekedési ráta nyilván lényegesen eltérnek a különböző korú egyedek között, például a nagyon fiatal és az idősebb egyedek nyilván kevésbé vesznek részt a szaporodásért vívott harcban.

Számos különböző matematikai eszközt használtak strukturált populációk modellezésére. Ezek megtalálhatók a következő általunk jól használhatónak tartott monográfiákban, amelyek elsősorban folytonos modellekkel foglalkoznak: [8],[21],[28],[3],[17].

Azon modellek, melyekkel mi fogunk foglalkozni, a McKendrick modellből származtathatók, amelyet A.G. McKendrick vezetett be [24] dolgozatában elsősorban demográfiai, orvosi problémák modellezésére az 1920-as években. Ez a korstrukturált modell nem más, mint egy lineáris parciális differenciálegyenlet, a megfelelő peremfeltételekkel. A lényegesen érdekesebb nem-lineáris korstrukturált modellt Gurtin és MacCamy vezette be [18] dolgozatában. Ebben a modellben a vitális ráták a koron kívül függenek a populáció összlétszámától is, vagy ennek valamilyen súlyozott átlagától.

Ha $p(a, t)$ -vel jelöljük az a korú egyedek sűrűségét a t pillanatban, akkor a következő modellt vezethetjük le

$$p'_t(a, t) + p'_a(a, t) = -\mu(a, P(t))p(a, t), \quad 0 \leq a < m \leq \infty,$$

$$p(0, t) = \int_0^m \beta(a, P(t))p(a, t)da, \quad t > 0, \quad (1.1)$$

a $p(a, 0) =: p_0(a)$ kezdeti értékkel, itt $P(t) = \int_0^m p(a, t)da$ jelöli a populáció összlétszámát a t időpillanatban, illetve m a maximális életkor, amely lehet véges vagy végtelen.

Ez a két eset bizonyos szempontból különbözően tárgyalható, a végtelen maximális életkor esetén a modell visszavezethető közönséges differenciálegyenletrendszerre a vitális ráták speciális választása esetén [19]. Mi a véges tartójú vitális ráták esetét tárgyaljuk amely biológiai szempontból is relevánsabb.

Gurtin és MacCamy [18] dolgozatukban bebizonyították az (1.1)-es rendszer megoldásainak létezését és egyértelműségét a megfelelő feltételek mellett. Továbbá vizsgálták a rendszer időtől nem függő, stacionárius megoldásainak a létezését és stabilitását. Ehhez levezettek egy karakterisztikus függvényt, stabilitási eredményeket azonban nem sikerült iga-

zolniuk. Egy új dolgozatban [16] Farkas Miklós levezetett egy másik karakterisztikus függvényt, amely persze ekvivalens a Gurtin-MacCamy által megadottal, de teljesen más alakú. Ez az egyenlet reményt keltőnek tűnt stabilitási eredmények bizonyítására és így kutatásaink kiindulópontjává vált.

2 Válogatott eredmények a disszertációból

A következőkben röviden összefoglaljuk néhány eredményünket a témakörből.

Ha az (1.1)-es rendszernek létezik stacionárius (időtől független) megoldása, melyet $p_*(a)$ -val jelölünk, akkor az kielégíti a következő egyenletet

$$p'_*(a) = -\mu(a, P_*)p_*(a), \quad (2.1)$$

ahol $P_* = \int_0^m p_*(a)da$ jelöli a stacionárius megoldás összlétszámát, a kezdeti értékre pedig a következő áll fenn

$$p_*(0) = \int_0^m \beta(a, P_*)p_*(a)da. \quad (2.2)$$

(2.1)-nek könnyen kapjuk a megoldását, ami $p_*(a) = p_*(0)e^{-\int_0^a \mu(s, P_*)ds}$, majd ezt a (2.2) egyenletbe helyettesítve kapjuk

$$1 = \int_0^m \beta(a, P_*)e^{-\int_0^a \mu(s, P_*)ds} da = \int_0^m \beta(s, P_*)\pi(a, P_*)da = R(P_*). \quad (2.3)$$

Itt $\pi(a, P_*)$ jelöli az úgynevezett túlélési valószínűséget, tehát annak a valószínűségét, hogy egy egyed megéri az a életkort, továbbá $R(\cdot)$ jelöli a reprodukciós rátát, az egy egyed által produkált utódok várható számát.

Megoldhatjuk tehát a (2.3)-as egyenletet P_* -ra, és az így nyert stacionárius összlétszámokból a következő formulák szerint kapjuk a $p_*(a)$ stacionárius megoldást

$$p_*(a) = p_*(0)\pi(a, P_*) = \frac{P_*}{\int_0^m \pi(a, P_*)da} \pi(a, P_*)da. \quad (2.4)$$

Ahogy már említettük Gurtin és MacCamy [18] dolgozatában egy speciális esetet vizsgált stabilitás szempontjából, amikor a mortalitás nem függ az a kortól ("kíméletlen környezet") és a fertilitás faktorizálódik az összlétszám és a kor szerint, mely utóbbinak exponenciálisan csökkenő függvénye:

$$\mu(a, P) = \mu(P), \quad \beta(a, P) = \beta(P)e^{-\alpha a}, \quad \alpha \geq 0.$$

[16]-ben Farkas Miklós tárgyalta ezt a speciális esetet az újonnan levezetett karakterisztikus függvény segítségével, és Gurtin-MacCamy-hoz hasonlóan a $\mu'(P_*) - \beta'(P_*) > 0$ feltételt határozta meg a $p_*(a)$ stacionárius megoldás stabilitására.

Tudomásunk szerint azonban ezen az igen speciális példán (ld. még [2]) kívül nem sikerült a [18]-ben levezetett karakterisztikus függvényt stabilitási eredmények bizonyítására felhasználni.

[9]-ben az újonnan levezetett karakterisztikus függvény segítségével vizsgáltuk a stacionárius megoldások stabilitását. Elsőként csak korfüggő halálozási ráta esetét $\mu(a, P) = m(a)$, illetve a következő alakú szaporodási ráta esetét vizsgáltuk $\beta(a, P) = b(a)f(P)$, ahol $b(\cdot), m(\cdot), f(\cdot) \in C^1$, és a következő eredményt bizonyítottuk.

1. Tétel [9] A $K(\lambda) - 1$ karakterisztikus függvény aszimptotikusan stabilis akkor és csak akkor ha, $R'(P_*) < 0$ igaz, minden P_* -hoz tartozó $p_*(a)$ stacionárius megoldás esetén.

A tételben szereplő stabilitási feltétel biológiai szempontból természetesnek tűnik, miszerint ha a stacionárius megoldás környezetében a populáció összlétszámának növekedése csökkenti a reprodukciós rátát, amely jellemzően csökkenti az újszülöttek számát, akkor ez a stacionárius megoldás stabilis.

Ha most még általánosabb vitális rátákat feltételezünk, mégpedig a következők szerint

$$\beta(a, P) = b(a)f(P), \quad \mu(a, P),$$

akkor a következő tétel bizonyítható.

2. Tétel [9] A P_* összlétszámhoz tartozó $p_*(a)$ stacionárius megoldás aszimptotikusan stabilis ha $f'(P_*) < 0$ és $\mu'_P(\cdot, P_*) > 0$ teljesül.

Ez ismét nem meglepő viselkedés, ha $P > P_*$ esetén a fertilitás csökken és a mortalitás nő, amely várhatóan a populáció összlétszámának csökkenését eredményezi, akkor a stacionárius megoldás stabilis.

A korstruktúrált modell megoldásai stabilitásának vizsgálata után figyelmünk [3] és [21] által inspirálva a következő általánosabb méretstruktúrált populációs modell felé fordult.

$$p'_t(a, t) + (\gamma(a)p(a, t))'_a = -\mu(a, P(t))p(a, t), \quad 0 \leq a < m < \infty,$$

$$\gamma(0)p(0, t) = \int_0^m \beta(a, P(t))p(a, t)da, \quad t > 0, \quad (2.5)$$

a megfelelő kezdeti feltétellel $p(a, 0) := p_0(a)$.

Ez a (2.5)-ös modell egy fajból álló populáció dinamikáját írja le, ahol most az a változó az egyedek méretét (tömegét, térfogatát, biomasszáját) méri. A vitális ráták β és μ ettől az a változótól és mint korábban a $P(t)$ összlétszámtól függnék.

A $\gamma > 0$ növekedési ráta csak az a mérettől függ. (Általánosabb esetben ez is függhet az összlétszámtól, vagy annak valamilyen súlyozott átlagától.) Ebből az általánosabb méretstruktúrált modelltől természetesen a $\gamma \equiv 1$ speciális esetben visszkapjuk a Gurtin-MacCamy féle korstruktúra modellt.

Ez a méretstruktúrált modell a valós életben gyakran jól alkalmazható például fa, korall vagy halpopulációk esetén.

[11]-ben levezettük a modell stacionárius megoldásához tartozó karakterisztikus egyenletet, majd ennek a segítségével a következő tételt sikerült igazolnunk.

3.Tétel [11] A $\mu(a, P) = m(a)$, $\beta(a, P)$, $\gamma(0) = 1$ esetben a $p_*(a)$ stacionárius megoldás aszimptotikusan stabilis ha $\beta'_p(\cdot, P_*) < 0$ teljesül, míg $\beta'_p(\cdot, P_*) > 0$ esetén instabilis.

Az $R(P)$ reprodukciós rátához analóg módon vezethetjük be a következő függvényt a méretstruktúrált modell esetén

$$Q(P) = \frac{\int_0^m \beta(a, P) e^{-\int_0^a \frac{\mu(s, P) + \gamma'(s)}{\gamma(s)} ds} da}{\gamma(0)}, \quad (2.6)$$

amely egyenlet megoldásainak száma meghatározza a (2.5)-ös modell stacionárius megoldásainak számát.

Mivel kutatásainkat a kezdetektől fogva lényeges motiválta ezen R és Q függvények viselkedése, ezért lényegesnek érezzük, hogy sikerült igazolni a következő eredményt általános $\beta(a, P)$, $\mu(a, P)$ függvényekre.

4.Tétel [11] $\gamma(0) = 1$ esetén ha $Q'(P_*) > 0$ teljesül, akkor a P_* összlétszámhoz tartozó $p_*(a)$ stacionárius megoldás instabilis.

A tétel következményeként a korstruktúrált modell esetén a következő biológiailag is értelmes feltétel adódik.

5.Tétel Általános $\beta(a, P)$, $\mu(a, P)$ vitális ráták esetén ha $R'(P_*) > 0$ teljesül akkor a $p_*(a)$ stacionárius megoldás instabilis.

A következőkben áttekintjük egy két dimenziós Gurtin-MacCamy rendszerre vonatkozó első eredményeinket. Tudomásunk szerint a következő rendszer [16]-ban lett először bevezetve.

Jelölje $p(a, t)$ illetve $q(a, t)$ a két faj a -korú egyedeinek sűrűségét a t időpillanatban, tehát

az összlétszámok a t időpillantban a következők lesznek

$$P(t) = \int_0^M p(a,t)da, \quad Q(t) = \int_0^M q(a,t)da,$$

M maximális életkorral mindkét faj esetén.

A belső halálozási és szaporodási rátákat az egyik faj esetén jelölje $m(a, Q), b_p(a)$ míg a másik faj esetén $n(a, P), b_q(a)$. Most a szaporodási ráták csak a kortól függenek, a p faj halálozási rátája a q faj összlétszámától a q fajé a p összlétszámától függ, illetve mindkét halálozási ráta függ az a kortól is természetesen. A fentiek mellett a $p(a,t), q(a,t)$ függvényeknek a következő egyenleteket kell kielégíteniük

$$\frac{\partial p(a,t)}{\partial a} + \frac{\partial p(a,t)}{\partial t} = -m(a, Q(t))p(a,t),$$

$$\frac{\partial q(a,t)}{\partial a} + \frac{\partial q(a,t)}{\partial t} = -n(a, P(t))q(a,t).$$

Az újszülöttek sűrűségét a következő integrálok adják meg

$$p(0,t) = \int_0^M b_p(a)p(a,t)da, \quad q(0,t) = \int_0^M b_q(a)q(a,t)da. \quad (2.7)$$

A kezdeti koreloszlásokat $p_0(a) := p(a,0)$, $q_0(a) := q(a,0)$ jelöli, és a következő kompatibilitási feltételeket kell kielégíteniük

$$p_0(0) = \int_0^M b_p(a)p(a,0)da, \quad q_0(0) = \int_0^M b_q(a)q(a,0)da. \quad (2.8)$$

A reprodukciós rátákat a következők szerint vezetjük be

$$R_p(Q) = \int_0^M b_p(a)\pi_p(a, Q)da, \quad R_q(P) = \int_0^M b_q(a)\pi_q(a, P)da. \quad (2.9)$$

A fenti modell stacionárius megoldásához tartozó karakterisztikus egyenletet Farkas Miklós [16] vezette le, melynek segítségével a következő tételt sikerült bizonyítanunk.

6.Tétel [12] $sign(R'_p(Q_*)) = sign(R'_q(P_*))$ esetén a (P_*, Q_*) összlétszámokhoz tartozó $(p_*(a), q_*(a))$ stacionárius megoldás instabilis.

(Itt és a továbbiakban $sign$ az előjelfüggvényt jelöli.)

Megjegyzés

Vegyük észre, hogy $sign(m'_Q) = sign(n'_P)$ esetén $sign(R'_p(Q_*)) = sign(R'_q(P_*))$ teljesül mivel

$$R'_p(Q_*) = - \int_0^M b_p(a) \pi_p(a, Q_*) \int_0^a m'_Q(s, Q_*) ds da,$$

és

$$R'_q(P_*) = - \int_0^M b_q(a) \pi_q(a, P_*) \int_0^a n'_P(s, P_*) ds da.$$

Azaz

$$m'_Q > 0, n'_P > 0, \text{ resp. } m'_Q < 0, n'_P < 0 \quad (2.10)$$

esetén minden stacionárius megoldás instabilis, és a (2.10) feltételek nem másat jelentenek minthogy a modellünk kompetitív vagy kooperatív rendszer.

Tudomásunk szerint ez az első általános stabilitási eredmény a fenti típusú modellre, és a szintén érdekes $\text{sign}(R'_p(Q_*) \neq \text{sign}(R'_q(P_*))$ eset vizsgálata még nyitott.

3 A disszertáció összefoglalója

Az első bevezető fejezetben ismertetjük a lineáris McKendrick típusú korstruktúrált modellt. Majd egy egyszerű példát mutatunk be a lineáris modellre. A fejezet harmadik részében a Gurtin-MacCamy féle nemlineáris modellel foglalkozunk, bemutatjuk, hogyan vezette vissza egy igen speciális esetben Gurtin és MacCamy a modellt egy kétdimenziós közönséges egyenletre.

A második fejezet tárgya a rendszer stacionárius megoldásához tartozó karakterisztikus függvény.

A harmadik fejezetben a nemlineáris korstruktúrált modellre vonatkozó eredményeinket ismertetjük.

A negyedik fejezetben két fajtából álló Gurtin típusú korstruktúrált modellre adunk stabilitási eredményeket.

Az ötödik fejezetben az általánosabb méretruktúrált modellt tárgyaljuk. Levezetjük a stacionárius megoldáshoz tartozó karakterisztikus függvényt majd ennek segítségével stabilitási eredményeket bizonyítunk.

A hetedik fejezetben egy nem autonóm Gurtin típusú rendszert vizsgálunk. Feltételeket adunk meg a triviális egyensúlyi helyzet stabilitására.

A nyolcadik fejezetben a korstruktúrált modellre vonatkozó eredményeink alkalmazásaként egyensúlyi helyzetek bifurkációját vizsgáljuk.

A disszertációban található néhány példával próbáljuk eredményeinket szemléletesebbé tenni.

References

- [1] Busenberg, S.; Iannelli, M.: Separable models in age-dependent population dynamics, *Journal of Math. Biology*, **22** (1985), 145-173
- [2] Clemons, C.B.; Hariharan, S.I.; Quinn, D.D.: Amplitude equations for time-dependent solutions of the McKendrick equations, *SIAM J. Appl. Math.*, **62**, No. 2 (2001), 684-705
- [3] Cushing, J.M.: *An Introduction to Structured Population Dynamics*, SIAM, Philadelphia, PA (1998)
- [4] Cushing, J.M.; Saleem, M.: A predator prey model with age structure, *Journal of Math. Biology*, **14** (1982), 231-250
- [5] Cushing, J.M.: Existence and stability of equilibria in age-structured population dynamics, *Journal of Math. Biology*, **20** (1984), 259-276
- [6] Diekmann, O.; Ghetto, Ph.: Boundedness, global existence and continuous dependence for nonlinear dynamical systems describing physiologically structured populations, *to appear in Journal of Differential Equations*
- [7] Diekmann, O.; Gyllenberg, M.; Huang, H.; Kirkilinois, M.; Metz, J.A.J.; Thieme, H.R.: On the formulation and analysis of general deterministic structured population models, II. Nonlinear theory, *Journal of Math. Biology*, **43**, (2001), 157-189
- [8] Diekmann, O.; Gyllenberg, M.; Metz, J.A.J.; Thieme, H.R.: On the formulation and analysis of general deterministic structured population models I. Linear theory, *Journal of Math. Biology*, **36** (1998), 349-388
- [9] Farkas, J.Z.: Stability conditions for the non-linear McKendrick equations, *Applied Mathematics and Computations*, **Vol.156** (2004), 771-777.

- [10] Farkas, J.Z.: On the asymptotic behaviour of the non-autonomous Gurtin-MacCamy equation, *Annales Univ. Eötvös Sect. Math.*, **46** (2004), 111-120.
- [11] Farkas, J.Z.: Stability conditions for a non-linear size-structured model, to appear *Non-linear Analysis Real World Applications*
- [12] Farkas, J.Z.: Bifurcations of equilibria of a non-linear age-structured model, *Miskolc Mathematical Notes*, **5**, No. 2. (2004), 187-192.
- [13] Farkas, J.Z.: Stability of equilibria of a non-linear population dynamical model, to appear in *Proc. Conf. Equadiff 2003*
- [14] Farkas, J.Z.: On the stability of a non-linear structured population dynamical model with two interacting species, to appear in *Differential Equations Dynamical Systems*
- [15] Farkas, J.Z.: Stability of an age-structured model, submitted to *Alk. Mat. Lapok*, in Hungarian
- [16] Farkas, M.: On the stability of stationary age distributions, *Applied Mathematics and Computation* **131** (2002), no.1 107-123
- [17] Farkas, M.: *Dynamical Models in Biology*, Academic Press (2001)
- [18] Gurtin, M.E.; MacCamy, R.C.: Nonlinear age-dependent populations dynamics, *Arch. Rat. Mech. Anal.* **54** (1974), 281-300
- [19] Gurtin, M.E.; MacCamy, R.C.: Some simple models for nonlinear age-dependent population dynamics, *Mathematical Biosciences* **43** (1978), 199-211
- [20] Gyllenberg, M.; Osipov, A.; Paivarinta, L.: The inverse problem of linear age-structured population dynamics, *Journal of Evolution Equations*, **2** (2002), 223-239
- [21] Iannelli, M.: *Mathematical Theory of Age-Structured Population Dynamics*, Giardini Editori, Pisa (1994)
- [22] Iannelli, M; M.-Y., Kim; E.-J., Park; A., Pugliese: Global boundedness of the solutions to a Gurtin-MacCamy system, *NoDEA*, **9** (2002), 197-216
- [23] Magnússon, K.G.: Destabilizing effect of cannibalism on a structured predator-prey system, *Math. Biosciences*, **155** (1999) 61-75

- [24] McKendrick, A.G.: Applications of mathematics to medical problems, *Proc. Edin. Math. Soc.* 44 (1926), 98-130.
- [25] Metz, J.A.J.; Diekmann, O.: *The Dynamics of Physiologically Structured Populations*, Lecture Notes in Biomath. 68, Springer-Verlag, Berlin, 1986
- [26] Prüss, J.: Stability analysis for equilibria in age-specific population dynamics, *Nonlinear Analysis, TMA* **Vol.7** No.12 (1983), 1291-1313
- [27] Prüss, J.: On the qualitative behaviour of populations with age-specific interactions, *Comp. and Maths. with Appls.* **Vol. 9.** No.3. (1983), 327-339
- [28] Webb, G.: *Theory of Nonlinear Age-Dependent Population Dynamics*, Marcel Dekker, New York, (1985)