

## KORSTRUKTURÁLT POPULÁCIÓDINAMIKAI MODELL STABILITÁSA

FARKAS JÓZSEF ZOLTÁN

Budapest

1974-ben Gurtin és McCamy bevezette a Lotka–McKendrick korstrukturált modell egy nemlineáris változatát. Az azóta eltelt 30 évben ez a PDE modell és későbbi általánosításai a populációdinamika egyik legtöbbet kutatott területe lett. Gurtin és McCamy dolgozatukban levezették a modell stacionárius megoldásához tartozó karakterisztikus egyenletet, de stabilitási eredményeket egészen speciális esetektől eltekintve nem tudtak bizonyítani. Nemrég Farkas Miklós levezette ezt a karakterisztikus egyenletet teljesen más formában, melynek segítségével stabilitási eredményeket sikerült igazolnunk általános feltételek mellett. Ebben a dolgozatban megmutatjuk a két egyenlet ekvivalenciáját, majd megadjuk stabilitási eredményeinket a legáltalánosabb formában.

### 1. Bevezetés

1926-ban A. G. McKendrick új fejezetét nyitotta meg a matematikai populációdinamikának. [9] dolgozatában egy új, ún. korstrukturált modellt vezetett be elsősorban biológiai, demográfiai problémák modellezésére, mely modell, illetve későbbi nehéz, matematikai szempontból is igényes problémákat felvető általánosításai a populációdinamika egyik legtöbbet kutatott területe lett. A teljesség mindenfajta igénye nélkül néhány általunk jól használhatónak tartott monográfia a témakörből, amelyekben az olvasó további hasznos referenciákat találhat: [1], [6], [8], [10], [11].

A McKendrick-modell lényegi újítása, hogy korstrukturával jellemzi a populációt, mely a leginkább releváns meghatározója az ún. vitális rátáknak, melyekkel jellemezhetők a populáció egyedei. A modell – mely egy parciális differenciálegyenlet a megfelelő peremfeltételekkel – egy fajból álló populáció dinamikáját adja meg, melyben nincs migráció. Természetesen több fajból álló biológiai rendszerek is modellezhetők a megfelelő számú egyenletből álló modellel, ld. pl. [8], [5].

Jelöljük  $p(a, t)$ -val a  $t$  időpillanatban az  $a$ -korú egyedek sűrűségét, azaz a populáció összlétszáma a  $t$  időpillanatban a

$$P(t) = \int_0^{\infty} p(a, t) da = \int_0^m p(a, t) da$$

mennyiség, ahol  $m$  jelöli a maximális életkort. Ilyen véges  $m$  biológiai okok miatt nyilván mindig létezik, és sok esetben matematikai szempontból könnyebb véges tartójú függvényekkel dolgozni. Megjegyezzük, hogy a két modell (véges, illetve végtelen tartójú függvények) lényegesen különbözően kezelhető.

Mivel a modellünkben nincs migráció, a  $t + dt$  időpontban azok az egyedek alkotják a populációt, akik éltek az  $a - dt$  időpontban, illetve le kell vonni azon egyedek mennyiségét, akik meghaltak a  $dt$  idő alatt. Az  $a$  korú egyedek mortalitását  $\mu(a)$ -val jelölve kapjuk

$$p(a, t + dt) = p(a - dt, t) - p(a - dt, t)\mu(a - dt) dt.$$

Értelemszerűen az egyedek az idő előrehaladásával párhuzamosan öregednek, tehát  $da = dt$ , az egyenletet megfelelően rendezve a következőt kapjuk

$$p(a, t + dt) - p(a, t) + p(a, t) - p(a - dt, t) = -p(a - dt)\mu(a - dt) dt,$$

amiből  $dt$  (ill.  $da$ )-val leosztás után kapjuk  $da = dt \rightarrow 0$  esetén

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

Az  $a$  korúak fertilitását  $\beta(a)$ -val jelölve az újszülöttek sűrűsége

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

megadunk továbbá egy kezdeti koreloszlást  $p(a, 0) =: p_0(a)$ .

Ebben a modellben tehát a vitális ráták csak a kortól függnének. Ezt a klasszikus korstrukturált lineáris modellt ma már jól ismertnek tekinthetjük, jó leírást ad pl. [8] első két fejezete.

Az alkalmazások szempontjából lényegesen érdekesebb, ha a vitális ráták,  $\beta$  és  $\mu$  nem csak a kortól, hanem a populáció összlétszámától  $P(t)$ , vagy annak valamilyen súlyozott átlagától, vagy explicite a  $t$  időtől függnének. Ezt a nemlineáris modellt Gurtin–McCamy vezette be 1974-ben [7]. A modell biológiai újítása igen jelentős: a rendszer dinamikáját meghatározó születési, illetve halálozási függvények összlétszámtól való függésének figyelembe vétele lehetőséget ad olyan már ismert jelenségekre, mint például az Alle-effektus vizsgálatára, amikor az egyedek fertilitása az összlétszám egy bizonyos  $K$  kritikus értékéig nő, mert nagyobb a „meeting” valószínűsége, a  $K$  értéken túl pedig csökken, például a túlzott létszám miatt csökken a szaporodókedv.

A második esetben, amikor tehát a vitális ráták explicite az időtől függenek, lineáris nem-autonóm parciális egyenletet kapunk, melynek aszimptotikáját a [3] dolgozatban kezdtük el vizsgálni. Igen érdekesnek ígérkezik a periodikus vitális rátákkal rendelkező rendszer megoldásai viselkedésének vizsgálata.

Ahogy már említettük, számos dolgozat foglalkozik a modell olyan általánosításaival, amikor a vitális ráták nem a  $P(t)$  összlétszámtól, hanem annak valamilyen súlyozott átlagától,  $S(t) = \int_0^m \gamma(a)p(a, t) da$ , illetve véges sok ilyen  $S_i(t)$  súlyozott átlagtól függenek. Ez sok esetben biológiai szempontból még reálisabbá teszi a modellt, hiszen pl. a különböző korú egyedek nem egyformán vesznek részt a szaporodásért vívott harcban.

## 2. A karakterisztikus függvény

A Gurtin–McCamy által bevezetett modell a következő nemlineáris parciális differenciálegyenlet

$$p'_a(a, t) + p'_t(a, t) = -\mu(a, P(t))p(a, t)$$

a következő integrál peremfeltétellel:

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

illetve a  $p_0(a) := p(a, 0)$  kezdeti koreloszlással, amely teljesíti a következő kompatibilitási feltételt:  $p_0(0) = \int_0^m \beta(a, P(0))p_0(a) da$ . Kiemeljük, hogy most a vitális ráták véges tartójú függvények  $m$  maximális életkorral, ez biológiai szempontból reális, hiszen minden egyed véges életkorú. Gurtin és McCamy [7]-ben bizonyították a megoldások létezését és egzisztenciáját a megfelelő feltételek mellett.

A fenti modell egy stacionárius, időtől nem függő  $p_*(a)$  megoldása egyensúlyi helyzete a rendszernek. Könnyen belátható, hogy ilyen egyensúlyi helyzet csak olyan (időtől független)  $P$  összlétszámnál valósulhat meg, amely kielégíti a következő egyenletet:

$$R(P) = \int_0^m \beta(a, P)\pi(a, P) da = 1.$$

Itt  $\pi(a, P) = e^{-\int_0^a \mu(s, P) ds}$  annak a valószínűsége, hogy egy egyed megéri az  $a$  életkort, illetve  $R(\cdot)$  az úgynevezett reprodukciós ráta, az egy egyed által produkált utódok várható értéke.

Ha tehát adottak a  $\mu, \beta$  vitális ráták, akkor megoldhatjuk a fenti egyenletet  $P$ -re, majd ezen  $P_*$  megoldásból(megoldásokból) kapjuk a stacionárius megoldás  $p_*(a)$  újszülötteinek számát a következő képlet szerint:

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

amiből a stacionárius megoldás

$$p_*(a) = p_*(0)\pi(a, P_*)$$

meghatározható. Persze több stacionárius megoldás lehet attól függően, hogy az  $R(\cdot)$  függvény hányszor veszi fel az 1 értéket.

[7]-ben a szerzők levezették a stacionárius megoldáshoz tartozó karakterisztikus egyenletet, de stabilitási eredményeket egészen speciális esetektől eltekintve nem tudtak bizonyítani. Az általuk levezetett egyenlet a következő:

$$(2.1) \quad 1 = \int_0^m r(a)e^{-\gamma a} da + g_\gamma \left( \frac{\kappa}{B_0} - \int_0^m r(a)f_\gamma(a) da \right),$$

ahol  $r(a) = \beta_0(a)\pi_0(a)$ ,

$$(2.2) \quad \kappa = B_0 \int_0^m \beta'_0(a)\pi_0(a) da, \quad f_\gamma(a) = \int_0^a e^{-\gamma(a-\alpha)} \lambda'_0(\alpha) d\alpha,$$

továbbá

$$(2.3) \quad g_\gamma = \frac{B_0 \int_0^m e^{-\gamma a} \pi_0(a) da}{1 + B_0 \int_0^m \pi_0(a) f_\gamma(a) da}, \quad B_0 = \int_0^m \beta_0(a) p_0(a) da.$$

A mi jelöléseinkkel  $\lambda_0(\alpha) = \mu(s, P_*)$ ,  $\pi_0(a) = \pi(a, P_*)$ ,  $\beta_0(a) = \beta(a, P_*)$ ,  $\gamma = \lambda$ .

[5]-ben a szerző egy új karakterisztikus egyenletet vezetett le, amely a következő:

$$(2.4) \quad K(\lambda) = A_{11}(\lambda)A_{22}(\lambda) - A_{12}(\lambda)A_{21}(\lambda) + A_{12}(\lambda) + A_{21}(\lambda) = 1,$$

ahol

$$\begin{aligned} A_{11}(\lambda) &= \int_0^m e^{-\lambda a} e^{-\int_0^a \mu(s, P_*) ds} da, \\ A_{12}(\lambda) &= -p_*(0) \int_0^m e^{-\lambda a} e^{-\int_0^a \mu(s, P_*) ds} \int_0^a \mu'_P(s, P_*) e^{\lambda s} ds da, \\ A_{21}(\lambda) &= \int_0^m e^{-\lambda a} \beta(a, P_*) e^{-\int_0^a \mu(s, P_*) ds} da, \\ A_{22}(\lambda) &= p_*(0) \int_0^m \beta'_P(a, P_*) e^{-\int_0^a \mu(s, P_*) ds} da - \\ &\quad - p_*(0) \int_0^m \left( e^{-\lambda a} \beta(a, P_*) e^{-\int_0^a \mu(s, P_*) ds} \int_0^a \mu'_P(s, P_*) ds \right) da, \end{aligned}$$

itt  $P_* = \int_0^m p_*(a) da$  a stacionárius megoldás összlétszáma.

Lássuk be, hogy a két egyenlet ekvivalens.

A (2.1) egyenletbe behelyettesítve a (2.2)–(2.3) kifejezéseket, a mi jelöléseinkre áttérve, illetve a  $p_*(0) = \frac{P_*}{\int_0^m \pi(a, P_*) da}$  összefüggést használva kapjuk a következő egyenletet:

$$(2.5) \quad 1 = \int_0^m e^{-\lambda a} \beta(a, P_*) \pi(a, P_*) da +$$

$$+ \left( \frac{\frac{P_*}{\int_0^m \pi(a, P_*) da} \int_0^m e^{-\lambda a} \pi(a, P_*) da}{1 + \frac{P_*}{\int_0^m \pi(a, P_*) da} \int_0^m \pi(a, P_*) \int_0^a e^{-\lambda(a-s)} \mu'_P(s, P_*) ds da} \right) \cdot$$

$$\cdot \int_0^m \beta'_P(a, P_*) \pi(a, P_*) da -$$

$$- \left( \frac{\frac{P_*}{\int_0^m \pi(a, P_*) da} \int_0^m e^{-\lambda a} \pi(a, P_*) da}{1 + \frac{P_*}{\int_0^m \pi(a, P_*) da} \int_0^m \pi(a, P_*) \int_0^a e^{-\lambda(a-s)} \mu'_P(s, P_*) ds da} \right)$$

$$\cdot \int_0^m \beta(a, P_*) \int_0^a e^{-\lambda(a-s)} \mu'_P(s, P_*) ds da.$$

Ebből az  $A_{ij}(\lambda)$  formulákat bevezetve kapjuk

$$1 = \left( \frac{p_*(0)A_{11}(\lambda)}{1 + p_*(0)\frac{A_{12}(\lambda)}{-p_*(0)}} \right) \int_0^m \beta'_P(a, P_*) \pi(a, P_*) da -$$

$$- \frac{p_*(0)A_{11}(\lambda)}{1 + P_*(0)\frac{A_{12}(\lambda)}{-p_*(0)}} \int_0^m e^{-\lambda a} \beta(a, P_*) \pi(a, P_*) \int_0^a e^{\lambda s} \mu'_P(s, P_*) ds da.$$

Innen

$$1 = A_{21}(\lambda) + \left( \frac{p_*(0)A_{11}(\lambda)}{1 - A_{12}(\lambda)} \right) \frac{A_{22}(\lambda)}{p_*(0)},$$

ebből pedig átrendezéssel kapjuk a (2.4) egyenletet.

Látszólag tehát ez az újabb (2.4) karakterisztikus függvény sem egyszerűbb, mint a korábbi (2.1)-es, mégis sokkal jobban kezelhetőnek bizonyult, és stabilitási/instabilitási eredményeket sikerült igazolnunk igen általános  $\beta, \mu$  függvények esetén is.

Vegyük észre, hogy az új karakterisztikus függvény szempontjából szembeűnő különbség, hogy a vitális ráták véges tartójú függvények-e vagy sem. Utóbbi esetben az  $A_{ij}$  együtthatók Laplace-transzformáltak, a karakterisztikus függvény pedig polinom véges sok gyökkel, míg az első esetben exponenciális függvény végtelen sok gyökkel.

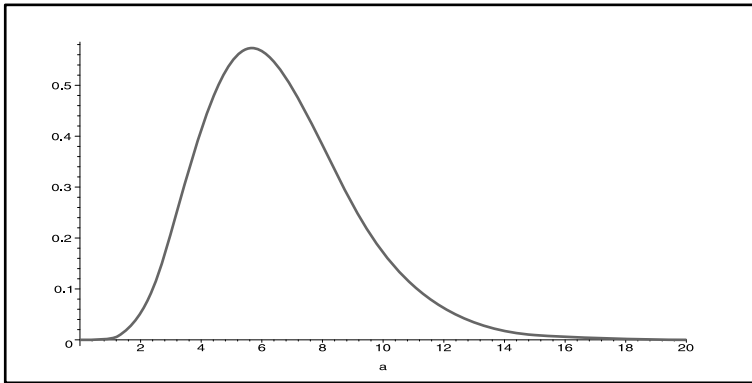
*Példa.* A következő numerikus példában olyan születési és halálozási rátákat adunk meg, amely választás esetén a (lineáris) rendszernek (végtelen sok) stacionárius megoldása van. A születési és halálozási függvények végtelen tartójúak, így a karakterisztikus függvény polinom lesz.

Legyen

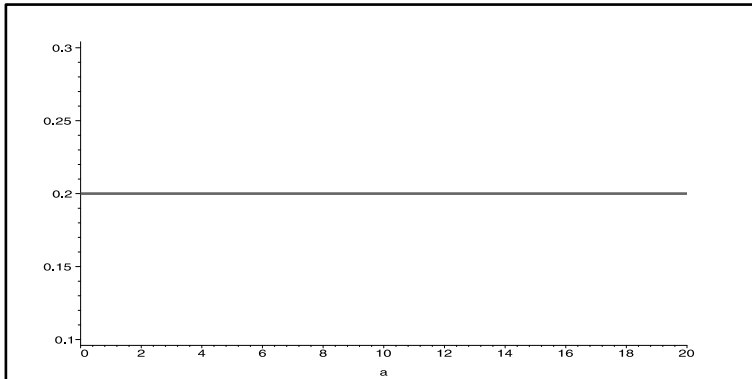
$$\hat{\beta}(a) := a^6(40 - a)^2 e^{-a}, \quad \mu(a) := 0.2.$$

Ebben az esetben  $\pi(a) = e^{-0.2a}$  adódik.

A reprodukciós ráta pedig  $\hat{R} = \int_0^\infty \hat{\beta}(a)\pi(a) da \sim 235544.91026520347508$ . Válasszuk tehát az új  $\beta$  függvényt a következő normálással:  $\beta := \frac{\hat{\beta}}{\hat{R}}$ .



1. ábra.  $\beta(a) := \frac{a^6(40-a)^2 e^{-a}}{235544.91026520347508}$



2. ábra.  $\mu(a) := 0.2$

A (2.4)-es karakterisztikus egyenlet lineáris modell esetén a következő egyszerű alakra redukálódik:

$$K(x) = 1 = \int_0^\infty e^{-xa} \beta(a) \pi(a) da,$$

aminek láthatóan a 0 mindig gyöke, így a stacionárius megoldás nem lehet aszimptotikusan stabil.

Valóban,

$$K(x) \sim \int_0^\infty 0.42454748815165876777 \cdot 10^{-5} e^{-xa} a^6 (40 - a)^2 e^{-a} e^{-0.2a} da \sim$$

$$\sim \frac{4.8907870635071090047}{(x + 1.2)^7} - \frac{1.7117754722274881516}{(x + 1.2)^8} + \frac{0.17117754722274881516}{(x + 1.2)^9},$$

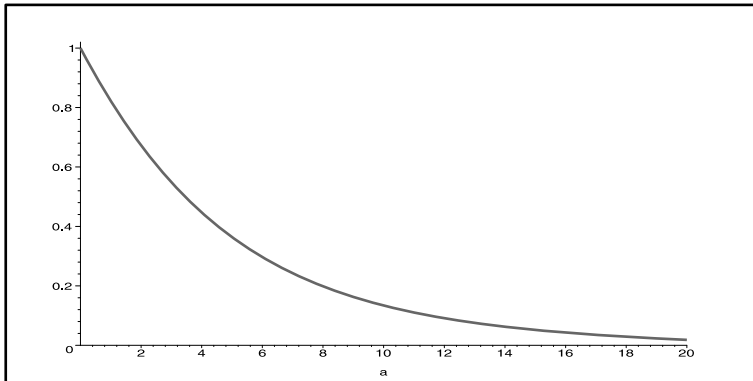
és a  $K(x) = 1$  egyenlet megoldásai közelítőleg a következők:

$$x_{1,2} \sim -2.376 \pm 0.545i, \quad x_{3,4} \sim -1.527 \pm 1.226i,$$

$$x_{5,6} \sim -1.025 \pm 0.066i, \quad x_{7,8} \sim -0.470 \pm 0.984i, \quad \mathbf{x_0} \sim \mathbf{0.279 \cdot 10^{-21}}.$$

Lineáris modell esetén, ha létezik stacionárius megoldás, akkor annak tetszőleges (pozitív) konstans többszöröse is ilyen tulajdonságú, így stacionárius megoldások egy  $I$  osztályát kapjuk.

$$\hat{p}_*(a) := \pi(a), \quad I = \{c \cdot \hat{p}_*(a) \mid c \in \mathbf{R}^+\}$$



3. ábra.  $\hat{p}_*(a) = \pi(a) = e^{-0.2a}$

### 3. Stabilitás

Ebben a fejezetben a Gurtin–McCamy-féle nemlineáris modellre vonatkozó stabilitási eredményeinket ismertetjük.

Stabilitás alatt mindig aszimptotikus stabilitást értünk. Stabilitási/instabilitási eredményeink bizonyításainak kulcsa a (2.4)-es karakterisztikus egyenlet, illetve a [5] dolgozat 2.2-es tétele, miszerint ha a (2.4)-es karakterisztikus egyenlet minden gyökének valós része negatív akkor a  $p_*(a)$  stacionárius megoldás aszimptotikusan stabil, másrészt ha létezik pozitív valós részű gyöke akkor a stacionárius megoldás instabil.

Tegyük most fel, hogy a  $\mu$  halálozási függvény nem függ a populáció összlétszámától,  $P$ -től, csak az  $a$  kortól. Ez reális feltevés lehet olyan biológiai modellekben, ahol az egyedek pusztulása szempontjából a fajon belüli létszám elhanyagolható, mint például mélytengeri koralloknál. Ebben az esetben az alábbi eredmény igazolható.

1. TÉTEL. *A  $\mu(a), \beta(a, P)$  alakú vitális ráták esetén a  $p_*(a)$  stacionárius megoldás aszimptotikusan stabil, ha  $\beta'_P(\cdot, P_*) < 0$ , illetve ha  $\beta'_P(\cdot, P_*) > 0$ , akkor a stacionárius megoldás instabil.*

A tétel bizonyítása a  $\beta(a, P) = b(a)f(P)$  speciális esetben megtalálható a [2] dolgozatban, illetve a [4] dolgozatban a 2-es tétel egy általánosabb modell esetén mond ki hasonló eredményt, amelynek a bizonyítása könnyen átvihető a mi modellünkre.

Vegyük észre, hogy a fenti esetben

$$R'(P) = \int_0^m \beta'_P(a, P)\pi(a) da$$

miatt, ha  $\beta'_P(\cdot, P_*) < 0$ , akkor  $R'(P) < 0$ ,  $\pi(a) \geq 0$  miatt, illetve ha  $\beta'_P(\cdot, P_*) > 0$  teljesül, akkor  $R'(P) > 0$ .

Mint látni fogjuk, az ún. reprodukciós ráta  $R(\cdot)$  nagymértékben meghatározza a populáció dinamikáját az általános esetben is.

Tegyük tehát most fel, hogy mindkét vitális ráta függ mind az  $a$  kortól, mind a  $P$  összlétszámtól.

Ebben a teljeseen általános esetben a alábbi instabilitási eredmény igazolható:

2. TÉTEL. *Az általános  $\mu(a, P), \beta(a, P)$  alakú vitális ráták esetén az  $R'(P_*) > 0$  feltételből következik, hogy a  $P_*$  összlétszámhoz tartozó  $p_*(a)$  stacionárius megoldás instabil.*

Ennek az eredménynek a bizonyítása könnyen adódik az [4] dolgozat 3-as tételének bizonyításából a  $\gamma \equiv 1$  választás esetén.

Sejtésünk szerint a lényegesen nehezebb és érdekesebb eredmény is igazolható, tehát az, hogy az  $R'(P_*) < 0$  feltételből következik a  $p_*(a)$  stacionárius megoldás stabilitása, de ezt mindeddig nem sikerült bizonyítani.

Tekintsük most a  $\beta(a, P)$ ,  $\mu(a)$  speciális esetet. Ekkor

$$R'(P) = \int_0^m \beta'_P(a, P)\pi(a) da$$

miatt az  $R'(P_*) < 0$ -ból következik, hogy

$$\int_0^m \beta'_P(a, P_*)\pi(a) da < 0.$$

Vegyük figyelembe továbbá, hogy a  $\pi(\cdot)$  függvény a 3. ábra szerinti monoton csökkenő pozitív függvény.

Mindezekből következik, hogy a  $\beta(\cdot, P)$  függvény a populációnak a nagy fertilitású korcsoportjainál a  $P_*$  környezetében a  $P$  összlétszám növelésével csökken, tehát ezekre a korcsoportokra a  $\beta'(\cdot, P_*) < 0$  feltétel kell teljesüljön. Ha ez minden  $a$ -ra teljesülne akkor 2-es tétel garantálná a stabilitást.

A modellünk segítségével tehát a fenti egzakt matematikai eredményekből az alábbi következtetéseket tehetjük.

Ha egy populációban a maximális fertilitású korosztályok előtti korosztályok mortalitása kicsi, mint pl. a fejlett világban élő embereké, akkor a populáció nem lesz annyira érzékeny egyes kisebb korcsoportok szaporodási rátájának gyors megváltozására. Ellenkező esetben, tehát ha a maximálisnál jelentősen alacsonyabb fertilitású egyedek mortalitása is jelentős, akkor a populáció egyes kisebb korcsoportjainál beálló megnövekedett szaporodókedv is instabilitást okozhat, azaz a szaporodóképes egyedek mortalitásának növekedése destabilizálja a rendszert.

Ez a viselkedés magyarázhatja olyan populációk létezését, ahol a kevésbé szaporodóképes (fiatal) egyedek határozzák meg a dinamikát, mert az ő mortalitásuk relatíve nagy. Az itteni korcsoportoknál a szaporodókedvben bekövetkező változások a döntőek. Jó például szolgálhatnak erre bizonyos északi-tengeri halfajok, amely populációkban a fiatal egyedek planktonnal, apróbb rákokkal táplálkoznak, míg a felnőtt egyedek a fiatal egyedekkel táplálkoznak, tehát kannibálok.

## Hivatkozások

- [1] Cushing, J. M., *An Introduction to Structured Population Dynamics* (SIAM, Philadelphia, PA, 1998).
- [2] Farkas, J. Z., Stability conditions for the non-linear McKendrick equations, *Applied Mathematics and Computations* **156** (2004) 771–777.
- [3] Farkas, J. Z., On the asymptotic behaviour of the non-autonomous Gurtin–McCamy equation, to appear in *Annales Univ. Eötvös Sect. Math.*
- [4] Farkas, J. Z., Stability conditions for a non-linear size-structured model, to appear in *Non-linear Analysis Real World Applications*.
- [5] Farkas, M., On the stability of stationary age distributions, *Applied Mathematics and Computation* **131** (1) (2002) 107–123.

- [6] Farkas, M., *Dynamical Models in Biology* (Academic Press, 2001).
- [7] Gurtin, M. E. and McCamy, R. C., Non-linear age-dependent populations dynamics, *Arch. Rat. Mech. Anal.* **54** (1974) 281–300.
- [8] Iannelli, M., *Mathematical Theory of Age-Structured Population Dynamics* (Giardini Editori, Pisa, 1994).
- [9] McKendrick, A. G., Applications of mathematics to medical problems, *Proc. Edin. Math. Soc.* **44** (1926) 98–130.
- [10] Metz, J. A. J. and Diekmann, O., *The Dynamics of Physiologically Structured Populations* (Lecture Notes in Biomath. 68, Springer-Verlag, Berlin, 1986).
- [11] Webb, G., *Theory of Nonlinear Age-Dependent Population Dynamics* (Marcel Dekker, New York, 1985).

(Beérkezett: 2004. október 4.)

FARKAS JÓZSEF ZOLTÁN  
BUDAPESTI MŰSZAKI EGYETEM  
DIFFERENCIÁLEGYENLETEK TANSZÉK  
BUDAPEST 1521  
farkas@math.bme.hu

ANGOL CÍM

JÓZSEF ZOLTÁN FARKAS

Angol abstract