

СИБИРСКИЕ ЭЛЕКТРОННЫЕ  
МАТЕМАТИЧЕСКИЕ ИЗВЕСТИЯ

Siberian Electronic Mathematical Reports

<http://semr.math.nsc.ru>

---

*Том 11, стр. 951–957 (2014)*

УДК 517.929

MSC 34K20

О ЛОКАЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ОДНОЙ МОДЕЛИ  
ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ С ПОСЛЕДЕЙСТВИЕМ

В.В. МАЛЫГИНА, М.В. МУЛЮКОВ, Н.В. ПЕРЦЕВ

**ABSTRACT.** We study the local stability of an integro-differential equation with aftereffect, which is a model of the dynamics of a stage-dependent one-species population.

**Keywords:** linear functional-differential equation, aftereffect, asymptotic stability, stability in parameter space, population dynamics, stage-dependent model.

## 1. ВВЕДЕНИЕ

При исследовании динамики популяций применяется несколько подходов, в рамках которых часто используются модели, учитывающие стадии развития и возраст особей (так называемые «stage-dependent» и «age-dependent» модели), опирающиеся на функционально-дифференциальные уравнения и системы уравнений с последействием. Специфика указанных моделей состоит в том, что индивидуумы, пребывающие в некоторой стадии своего развития, при достижении определенного времени или возраста переходят в следующую стадию развития или погибают. Примеры таких моделей можно найти в работах [1]–[9]. Одной из важнейших задач, связанных с изучением моделей, является задача исследования асимптотической устойчивости положений равновесия соответствующих уравнений и систем. Для решения этой задачи привлекаются различные методы, такие как метод функционалов Ляпунова–Красовского, метод

---

MALYGINA, V.V., MULYUKOV, M.V., PERTSEV, N.V. ON THE LOCAL STABILITY OF A POPULATION DYNAMICS MODEL WITH DELAY.

© 2014 Малыгина В.В., Мулюков М.В., Перцев Н.В.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проект №13-01-96050 р\_урал\_a) и Сибирского отделения РАН (междисциплинарный интеграционный проект №80, 2012–2014 гг.)

*Поступила 2 сентября 2014 г., опубликована 6 декабря 2014 г.*

функций Разумихина, W-метод Азбелева, теоремы сравнения и др. (см., например, [10]–[18]). Исследование локальной асимптотической устойчивости положений равновесия систем дифференциальных уравнений во многих случаях сводится к исследованию асимптотической устойчивости их линейных приближений. Устойчивость автономных систем линейных дифференциальных уравнений, в свою очередь, эквивалентна требованию отрицательности вещественных частей корней соответствующего характеристического уравнения, имеющего в комплексной плоскости счетное множество корней ([10], [19]). Задача расположения на комплексной плоскости корней характеристического уравнения может быть эффективно решена вычислительными методами, если коэффициенты уравнения — конкретные числа (см., например, [20]). В случае же, если цель исследования — область устойчивости в пространстве параметров модели, то задача существенно усложняется. Тем не менее, учет специфики объекта и выявление связи между параметрами дает возможность получать эффективное описание областей устойчивости.

В настоящей работе рассматривается интегро-дифференциальная модель динамики изолированной популяции, особи которой проходят три последовательные стадии развития: незрелые, половозрелые и не способные давать потомство. Скорость производства потомства в расчете на одну половозрелую особь равна  $\rho = \text{const} > 0$ . Продолжительность времени созревания незрелых особей задается с помощью параметра  $\tau_1 = \text{const} > 0$ . Незрелые особи погибают от различных внешних факторов с интенсивностью  $\mu = \text{const} > 0$ . Доля новорожденных особей, доживающих до половозрелой стадии, равна  $e^{-\mu\tau_1}$ . Половозрелые особи пребывают в этой стадии развития время  $\tau_2 = \text{const} > 0$ . При переходе в следующую стадию развития они не способны к производству потомства. Половозрелые особи погибают под влиянием различных внешних факторов, а также в результате конкуренции друг с другом. Интенсивность гибели половозрелых особей задается с помощью непрерывной, монотонно возрастающей и локально-лишпицевой функции  $\lambda(u) \geq 0, u \geq 0$ .

Обозначим через  $y = y(t)$  численность половозрелых особей в момент времени  $t$ . Положим  $\beta = \rho e^{-\mu\tau_1}$ . Уравнение модели для  $y(t)$  имеет вид

$$(1) \quad \dot{y}(t) = \beta y(t - \tau_1) - \lambda(y(t))y(t) - e^{-\int_{t-\tau_2}^t \lambda(y(s)) ds} \beta y(t - \tau_1 - \tau_2), \quad t > 0,$$

$$(2) \quad y(t) = \psi(t), \quad -(\tau_1 + \tau_2) \leq t \leq 0,$$

где  $\dot{y}(t)$  — правосторонняя производная,  $\psi(t)$  — заданная неотрицательная непрерывная функция, согласованная с уравнением (1). Вывод уравнений модели (1), (2) и некоторые результаты исследования ее решений представлены в [9]. В частности, начальная функция  $\psi(t)$  является неотрицательным решением вспомогательной системы дифференциальных уравнений, рассматриваемой на промежутке времени  $t \in [-(\tau_1 + \tau_2), 0]$ . Параметры вспомогательной системы уравнений и уравнения (1) таковы, динамика  $y(t)$  на всем промежутке  $t \in [-(\tau_1 + \tau_2), \infty)$  может быть описана с помощью эквивалентной системы интегральных уравнений. Указанная система интегральных уравнений имеет единственное неотрицательное решение  $y(t)$  на любом конечном промежутке  $t \in [-(\tau_1 + \tau_2), T_0]$ . Вместе с тем, поведение  $y(t)$  при  $t \rightarrow +\infty$  описывается именно в рамках системы (1), (2), которая и представляет собой объект исследования.

Целью работы является нахождение условий асимптотической устойчивости нетривиального положения равновесия уравнения (1) и построение области устойчивости в пространстве параметров этого уравнения.

2. ПОЛОЖЕНИЯ РАВНОВЕСИЯ И ДОСТАТОЧНЫЕ УСЛОВИЯ ИХ УСТОЙЧИВОСТИ

Нетрудно заметить, что для любых допустимых значений параметров уравнение (1) имеет тривиальное положение равновесия  $y_0 = 0$ . Предположим, что  $\beta\tau_2 > 1$ . Тогда в дополнение к  $y_0 = 0$  уравнение (1) имеет ровно одно нетривиальное положение равновесия  $y^*$ , которое представляет собой положительный корень уравнения

$$(3) \quad \lambda(u) = \beta(1 - e^{-\lambda(u)\tau_2}), \quad u \geq 0.$$

Из (3) непосредственно видно, что  $0 < \lambda(y^*) < \beta$ .

В [9] отмечено, что при выполнении неравенства  $\beta\tau_2 < 1$  положение равновесия  $y_0 = 0$  является глобально асимптотически (и экспоненциально) устойчивым, а при  $\beta\tau_2 = 1$  — устойчивым по Ляпунову.

Примем далее, что  $\beta\tau_2 > 1$  и рассмотрим вопрос об асимптотической устойчивости  $y^* > 0$ , опираясь на уравнение линейного приближения. Представим интегральный множитель, входящий в уравнение (1), в виде

$$e^{-\int_{t-\tau_2}^t \lambda(y(s)) ds} = e^{-\lambda(y^*)\tau_2} + e^{-\lambda(y^*)\tau_2} \left( e^{\int_{t-\tau_2}^t (\lambda(y^*) - \lambda(y(s))) ds} - 1 \right).$$

Напомним, что  $e^u - 1 \sim u$  при  $u \rightarrow 0$ . Будем считать, что  $\lambda(u)$  имеет непрерывную производную в окрестности  $u = y^*$ . Обозначим  $x(t) = y(t) - y^*$ . Подставляя в (1)  $y(t) = x(t) + y^*$  и отбрасывая в этом уравнении нелинейные слагаемые, имеющие необходимый порядок малости [14], приходим к линейному уравнению

$$(4) \quad \dot{x}(t) = -\alpha x(t) + \beta x(t - \tau_1) - \gamma x(t - \tau_1 - \tau_2) + \delta \int_{-\tau_2}^0 x(t + s) ds,$$

коэффициенты которого таковы:

$$(5) \quad \alpha = \lambda(y^*) + \lambda'(y^*)y^* > 0, \quad \gamma = \beta e^{-\lambda(y^*)\tau_2} > 0, \quad \delta = \gamma \lambda'(y^*)y^* \geq 0.$$

В силу линейности уравнения (4) асимптотическая устойчивость нулевого решения для него эквивалентна асимптотической устойчивости любого решения, поэтому далее будем говорить просто об асимптотической устойчивости уравнения (4). Для исследования асимптотической устойчивости применим несколько известных признаков. Обратимся к первому из них. Представим уравнение (4) в форме

$$\dot{x}(t) = \int_0^\infty x(t - s) dK(s),$$

где  $K(s) = K_1(s) + K_2(s) + K_3(s) + K_4(s)$  — функция ограниченной вариации,

$$\begin{aligned} K_1(s) &= -\alpha \mathbf{1}\{s > 0\}, & K_2(s) &= \beta \mathbf{1}\{s > 0\}, \\ K_3(s) &= -\gamma \mathbf{1}\{s > 0\}, & K_4(s) &= \delta \min\{s, \tau_2\}, \end{aligned}$$

символ  $\mathbf{1}\{\cdot\}$  — индикатор соответствующего события. Следуя [14], введем два параметра

$$\beta_{0,0} = \int_0^\infty dK(s), \quad \alpha_{1,0} = \int_0^\infty s |dK(s)|.$$

Рассмотрим уравнение

$$(6) \quad z - \int_0^\infty e^{-zs} dK(s) = 0, \quad z \in \mathbf{C}.$$

Условия  $\beta_{0,0} < 0$ ,  $\alpha_{1,0} < 1$  достаточны для того, чтобы все корни уравнения (6) удовлетворяли неравенству  $\operatorname{Re}(z) < 0$ . Условие  $\beta_{0,0} < 0$  необходимо для отсутствия в (6) корней вида  $\operatorname{Re}(z) \geq 0$ . В случае  $\beta_{0,0} \geq 0$  существует неотрицательный действительный корень уравнения (6). Используя (3) и (5), находим, что

$$\beta_{0,0} = -\alpha + \beta - \gamma + \delta\tau_2 = -1 + \frac{\lambda(y^*)\tau_2 e^{-\lambda(y^*)\tau_2}}{1 - e^{-\lambda(y^*)\tau_2}}.$$

Поскольку  $\lambda(y^*)\tau_2 > 0$ , то  $\beta_{0,0} < 0$ . Следовательно, необходимое условие асимптотической устойчивости уравнения (4) выполняется. Однако проверка достаточного условия ( $\alpha_{1,0} < 1$ ) не приводит к конструктивным соотношениям, что, в частности, вызвано принятым выше неравенством  $\beta\tau_2 > 1$ .

Применим к уравнению (4) еще один признак устойчивости, вытекающий из теории монотонных операторов, теорем сравнения и принципа аргумента (см., например, [14], [16], [17]). Выполнение неравенства

$$(7) \quad \alpha > \beta + \gamma + \delta\tau_2$$

является достаточным для экспоненциальной устойчивости уравнения (4). Учитывая (5), неравенство (7) можно переписать в виде

$$(8) \quad \lambda'(y^*)y^* > \frac{2\lambda(y^*)}{e^{\lambda(y^*)\tau_2} - \lambda(y^*)\tau_2 - 1}.$$

Неравенство (8) представляет собой легко проверяемый признак устойчивости, применимый к широкому классу уравнений вида (1). С другой стороны, этот признак не дает полного решения задачи устойчивости. В следующем разделе рассмотрен частный, но достаточно важный случай, для которого удалось провести полное исследование поставленной задачи.

### 3. КРИТЕРИЙ УСТОЙЧИВОСТИ ДЛЯ СЛУЧАЯ $\tau_1 = \tau_2$ , $\lambda(y) = ky$

Положим  $\tau_1 = \tau_2 = \tau > 0$ . Взяв  $\tau$  в качестве единицы масштаба и заменяя  $\alpha\tau$ ,  $\beta\tau$ ,  $\gamma\tau$ ,  $\delta\tau^2$  на  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  соответственно, вместо (4) получаем уравнение

$$(9) \quad \dot{x}(t) = -\alpha x(t) + \beta x(t-1) - \gamma x(t-2) + \delta \int_{t-1}^t x(s) ds.$$

Опираясь на результаты предыдущего раздела, рассмотрим задачу, в которой  $\lambda(y) = ky$ ,  $k = \text{const} > 0$ . Обозначив  $\omega = \lambda(y^*)\tau$ , из соотношений (3) и (5) получаем связь между коэффициентами уравнения (9):

$$(10) \quad \alpha = 2\omega, \quad \beta = \omega/(1 - e^{-\omega}), \quad \gamma = \beta e^{-\omega} = \beta - \omega, \quad \delta = \beta\omega e^{-\omega} = \omega(\beta - \omega).$$

**Теорема 1.** Пусть коэффициенты уравнения (9) удовлетворяют соотношениям (10). Тогда уравнение (9) экспоненциально устойчиво при любом  $\omega > 0$ .

*Доказательство.* Выпишем квазиполином, соответствующий уравнению (9); в данном случае его удобнее представить в виде

$$F(z) = ze^z + (\alpha + \gamma) \operatorname{ch} z - \beta + (\alpha - \gamma) \operatorname{sh} z - \delta \frac{e^z - 1}{z}.$$

Определим значения параметра  $\omega$ , при котором корни  $F(z)$  лежат на мнимой оси, т. е. найдём условия разрешимости уравнения  $F(i\varphi) = 0$ . Разделяя вещественную и мнимую части этого уравнения, получаем

$$(11) \quad \begin{cases} (\beta + \omega) \cos \varphi - \beta - \omega(\beta - \omega) \frac{\sin \varphi}{\varphi} - \varphi \sin \varphi = 0, \\ (3\omega - \beta) \sin \varphi - \omega(\beta - \omega) \frac{1 - \cos \varphi}{\varphi} + \varphi \cos \varphi = 0. \end{cases}$$

*1 случай:*  $\varphi = 0$ . Второе уравнение обращается в тождество, первое приводит к условию  $\omega(1 - \beta + \omega) = 0$ , что в силу  $\omega > 0$  эквивалентно  $\beta = 1 + \omega$ .

*2 случай:*  $\varphi \neq 0$ . Система (11) определяет параметрически заданную кривую

$$\begin{cases} \omega_{\pm} = \varphi V(\varphi), \\ \beta_{\pm} = \varphi U(\varphi), \end{cases}$$

где  $R(\varphi) = 1 - 4 \cos^2 \varphi - 6 \cos \varphi$ ,  $V(\varphi) = (-2 \sin \varphi \pm \sqrt{R(\varphi)})/3$ ,

$$U(\varphi) = \frac{\sin \varphi (4 \cos^2 \varphi + 2 \cos \varphi - 3)}{6 \cos \varphi (1 - \cos \varphi)} \pm \sqrt{R(\varphi)} \frac{(2 \cos \varphi + 3)}{6 \cos \varphi},$$

а в обозначениях  $\omega_{\pm}$  и  $\beta_{\pm}$  знаки  $\pm$  соответствуют знакам перед радикалом.

Легко видеть, что  $\omega_-(-\varphi) = \omega_+(\varphi)$ ,  $\beta_-(-\varphi) = \beta_+(\varphi)$ . Область определения кривой сводится к условию неотрицательности  $R(\varphi)$ , которое эквивалентно требованию  $\varphi \in [\varphi_0 + 2\pi k, 2\pi - \varphi_0 + 2\pi k]$ ,  $k \in \mathbb{Z}$ , где  $\varphi_0 = \arccos\left(\frac{\sqrt{13}-3}{4}\right) \approx 1,42$ .

Нас интересуют только положительные значения  $\omega$  и  $\beta$ , что реализуется только в случае, когда  $U$  и  $V$  имеют один знак. Требование  $U, V > 0$  сужает интервал изменения аргумента до  $(4\pi/3 + 2\pi(k-1), -\varphi_0 + 2\pi k]$ , а требование  $U, V < 0$  до  $(\varphi_0 - 2\pi k, 2\pi/3 - 2\pi k)$  ( $k \in \mathbb{N}$ ). Таким образом при каждом натуральном  $k$  получаем ветвь  $\beta = g_k(\omega)$ , состоящую из двух непрерывно стыкующихся звеньев: одно соответствует положительным значениям  $\varphi$ , а другое — отрицательным.

Легко убедиться, что каждая из ветвей  $\beta = g_k(\omega)$  на своей области определения является непрерывной, положительной, монотонно возрастающей функцией. На рис. 1 изображены четыре первых ветви кривой  $\beta = g(\omega)$ : пунктиром изображены звенья, соответствующие положительным значениям аргумента, сплошной линией — звенья, соответствующие отрицательным значениям. На том же рисунке изображена прямая  $\beta = \omega + 1$ . Точками изображена кривая  $\beta = \omega/(1 - e^{-\omega})$ . Характеристический квазиполином имеет корень на мнимой оси в том и только том случае, если эта кривая пересекает какую-либо из ветвей функции  $\beta = g_k(\omega)$  или прямую  $\beta = \omega + 1$ . Элементарно устанавливается, что такое пересечение не имеет места ни при каком  $\omega > 0$ .

Воспользуемся полученным в конце раздела 2 признаком устойчивости — неравенством (8). Для рассматриваемого случая  $\lambda(y) = ky$  имеем:  $\lambda'(y^*)y^* = \lambda(y^*) = \omega$ , и неравенство (8) принимает вид  $\omega > \frac{2\omega}{e^{\omega} - \omega - 1}$ . При условии  $\omega > 0$  последнее неравенство эквивалентно  $\omega > \omega^*$ , где  $\omega^*$  — положительный корень уравнения  $e^{\omega} = 3 + \omega$ .

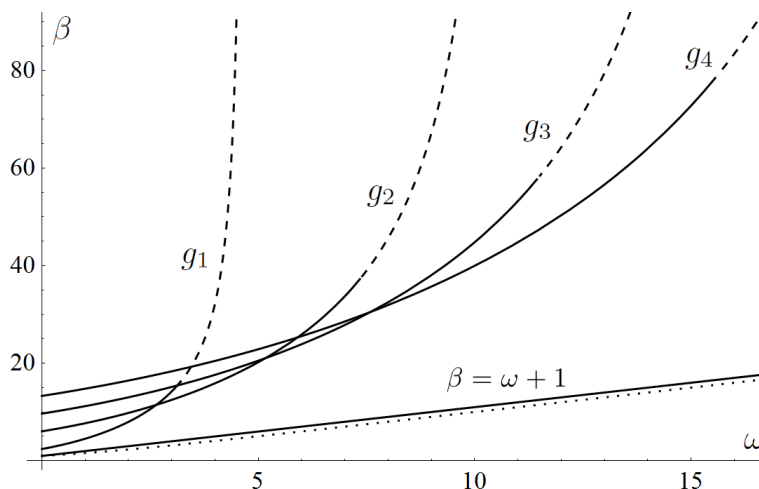


Рис. 1. Четыре ветви кривой  $\beta = g(\omega)$ , прямая  $\beta = \omega + 1$  и кривая  $\beta = \omega/(1 - e^{-\omega})$

Итак, при  $\omega > \omega^*$  уравнение (9) заведомо экспоненциально устойчиво, а соответствующий ему квазиполином не имеет корней на мнимой оси. В силу непрерывной зависимости корней квазиполинома от коэффициентов [21], уравнение (9) экспоненциально устойчиво при любом  $\omega > 0$ .

□

#### 4. ВОЗМОЖНЫЕ ОБОБЩЕНИЯ

Есть основания полагать, что изложенный в разделе 3 способ применим к исследованию уравнения (1), содержащего функцию  $\lambda(y)$  общего вида.

Отдельного изучения требует случай  $\tau_1 \neq \tau_2$ .

Представляет интерес исследование асимптотической устойчивости нетривиального положения равновесия уравнения с распределенным запаздыванием

$$(12) \quad y(t) = \beta y(t - \tau_1) - \lambda(y(t))y(t) - \beta \int_0^{\tau_2} e^{-\int_{t-s}^t \lambda(y(\zeta)) d\zeta} y(t - \tau_1 - s) dF(s), \quad t > 0,$$

где  $F(s)$  — неубывающая функция,  $F(0) = 0$ ,  $F(s) = 1$  при  $s \geq \tau_2$ , соответствующий интеграл понимается как интеграл Римана-Стилтьеса. Выражение  $1 - F(s)$  можно рассматривать как функцию дожития или как долю особей, поступивших в момент  $t$  в половозрелую стадию и оставших в этой стадии к моменту  $t + s$ . Остальные параметры и функция  $\lambda(y)$  в (12) имеют тот же смысл, что и в исходной модели.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] S. Busenberg, K. Cooke, *The Effect of Integral Conditions in Certain Equations Modelling Epidemics and Population Growth*, J. Math. Biol., **10** (1980), 13–32. MR0595784
- [2] H.W. Hethcote, H.W. Stech, P. van den Driessche, *Stability analysis for models of diseases without immunity*, J. Math. Biol., **13** (1981), 185–198. MR0661676
- [3] J. Belair, *Lifespans in Population Models: Using Time Delay*, Lecture Notes in Biomathematics, Springer, New York, 1991, 16–27. MR1193470

- [4] W.G. Aiello, H.I. Freedman, J. Wu, *Analysis of a model representing stage-structured population growth with state-dependent time delay*, SIAM J. Appl. Math., **52**:3 (1992), 855–869. MR1163810
- [5] N.V. Pertsev, *Bounded solutions for a class of systems of integral equations arising in models of biological processes*, Diff. Equ., **35**:6 (1999), 835–840. MR1732120
- [6] N.V. Pertsev, *On the stability of the zero solution of a system of integrodifferential equations that arise in models of population dynamics*, Russian Math. (Iz. VUZ), **43**:8 (1999), 44–49. MR1730539
- [7] G. Bocharov, K. Haderl, *Structured Population Models, Conservation Laws and Delay Equations*, J. Diff. Equ., **168** (2000), 212–237. MR1801352
- [8] G. Bocharov, F. Rihan, *Numerical modelling in biosciences using delay differential equations*, J. Comput. Appl. Math., **125** (2000), 183–199.
- [9] И.А. Тарасов, Н.В. Перцев, *Анализ решений интегродифференциального уравнения, возникающего в динамике популяций*, Вестник Омск. ун-та, **2** (2003), 13–15. Zbl 1046.92039
- [10] А.А. Андронов, А.Т. Майер, *Простейшие линейные системы с запаздыванием*, Автоматика и телемеханика, **7** (1946), 95–106. MR0020199
- [11] А.Д. Мышкис, *Линейные дифференциальные уравнения с запаздывающим аргументом*, Наука, Москва, 1972. MR0352648
- [12] Л.Э. Эльсгольц, С.Б. Норкин, *Введение в теорию и приложения дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом*, Наука, Москва, 1971. MR0352646
- [13] Н.В. Азбелев, В.П. Максимов, Л.Ф. Рахматуллина, *Введение в теорию функционально-дифференциальных уравнений*, Наука, Москва, 1991. MR1144998
- [14] В.Б. Колмановский, В.Р. Носов, *Устойчивость и периодические режимы регулируемых систем с последействием*, Наука, Москва, 1981. MR0641554
- [15] Б.С. Разумихин, *Устойчивость эрдитарных систем*, Наука, Москва, 1986.
- [16] А.Ю. Оболенский, *Об устойчивости решений автономных систем Вазжевского с запаздыванием*, Украинский математический журнал, **35** (1983), 574–579. MR0723116
- [17] R. Volz, *Stability Conditions for Systems of Linear Nonautonomous Delay Differential Equations*, J. Math. Anal. Appl., **120**:2 (1986), 584–595. MR0864776
- [18] В.В. Малыгина, Т.Л. Сабатулина, *Устойчивость функционально-дифференциальных уравнений с ограниченным последействием*, Изв. вузов. Математика, **4** (2014), 25–41. Zbl 06362738
- [19] Р. Беллман, К.Л. Кук, *Дифференциально-разностные уравнения*, Мир, Москва, 1967. MR0221045
- [20] T. Luzyanina, D. Roose, G. Bocharov, *Numerical bifurcation analysis of immunological models with time delays*, J. Comput. Appl. Math. **184** (2005), 165–176. MR2160062
- [21] Ю.И. Неймарк, *Динамические системы и управляемые процессы*, Наука, Москва, 1978. MR0533822

Малыгина Вера Владимировна  
ПЕРМСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ПОЛИТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ,  
ул. Комсомольский проспект, 29,  
614990, Пермь, Россия  
E-mail address: mavera@list.ru

Мулюков Михаил Вадимович  
ПЕРМСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ПОЛИТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ,  
ул. Комсомольский проспект, 29,  
614990, Пермь, Россия  
E-mail address: Mulykoff@gmail.com

Перцев Николай Викторович  
ИНСТИТУТ МАТЕМАТИКИ ИМ. С.Л. СОБОЛЕВА СО РАН, Омский филиал,  
ул. Певцова, 13,  
644043, Омск, Россия  
E-mail address: homlab@ya.ru