УДК 517.958:57

ПОСТРОЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛА ОТБОРА ДЛЯ СТРУКТУРИРОВАННОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В. Н. Разжевайкин[1], **А. Т. Юсуфов**[2]

[1] — *Федеральный исследовательский центр "Информатика и управление" Российской академии наук,*
[2] — *Оренбургский государственный университет*

Поступила в редакцию 20.12.2015 г.

Аннотация. В данной работе излагается методика построения функционалов отбора, оптимизация которых по совокупности параметров, различающих конкурирующие виды, наделённые одновременно пространственной и возрастной непрерывной структурой, позволяет среди множества Λ выделить такие номера $\lambda \in \Lambda$, которые могут соответствовать видам, способным служить единственными выжившими в устойчивых стационарных распределениях. В работе строятся оптимизируемые функционалы для биологических сообществ с непрерывной пространственно-возрастной структурой. Функционалы отбора вычисляются на основе имеющейся информации об установившихся стационарных распределениях и оптимизируются по параметрам, существенным с точки зрения эволюционного отбора. В работе приводится пример использования построенного по этой методике функционала для отыскания структуры подходящего стационарного распределения.

Ключевые слова: функционал, биологические популяции, возрастная структура популяций, пространственная структура.

CONSTRUCTION OF THE FUNCTIONAL SELECTION FOR A STRUCTURED BIOLOGICAL POPULATION

V. N. Razzhevaikin, A. T. Yusufov

Abstract. In this paper we present a method of constructing functional selection, optimization of which on set parameters that distinguish competing species endowed with both spatial and age-continuous structure, it allows among many Λ allocate such numbers $\lambda \in \Lambda$ that can match the types that can serve as the only survivors in the stability of stationary distributions. We construct optimized functional biological communities for continuous space-age structure. Functional selection are calculated on the basis of available information on the steady-state distributions and optimized the parameters, signicant from the point of view of evolutionary selection. And as an example of using built by this method for finding the functional structure of a suitable stationary distribution.

Keywords: functional, biological populations, the age structure of populations, spatial structure.

Пусть некоторая территория (в модели ограниченная область $\Omega \in R^N$) заселена совокупностью биологических видов, нумеруемых индексом $\lambda \in \Lambda$, причём динамика каждого из них в каждый момент времени определяется значениями плотности $u_\lambda(a, x, t)$ как по пространственной координате $x \in \Omega$, так и по возрасту $a \in R_+$.

Предположим, что пространственные перемещения отдельных особей подчиняются законам случайных блужданий, что позволяет использовать для динамического описания средней плотности популяций диффузионное приближение. В отсутствии возрастной структуры дополнительный учет кинетических членов, ответственных за процессы рождения и гибели, приводит к системе уравнений типа реакция — диффузия.

С другой стороны, учёт возрастной зависимости параметров рождаемости и смертности при игнорировании пространственной распределённости приводит к хорошо известной системе уравнений с возрастной структурой (см. [1], [2]).

Одновременный учёт обеих структур позволяет выписать систему уравнений вида (см. [3])

$$\partial u_\lambda = (d_\lambda - m_\lambda) u_\lambda, \quad \lambda \in \Lambda. \tag{1}$$

Здесь $u_\lambda = u_\lambda(a, x, t)$, $\partial = \partial_t + \partial_a$; $\partial_t = d/dt$, $m_\lambda = m_{\lambda x}(x, U_{\lambda x}(u)) + m_{\lambda a}(a, U_{\lambda a}(u))$, $u = \{u_\lambda\}_{\lambda \in \Lambda}, U_{\lambda x} : u \to U_\lambda^x(x), U_{\lambda a} : u \to U_\lambda^a(a)$.

Оператор d_λ имеет вид

$$d_\lambda u = \operatorname{div}(D_\lambda(x) \operatorname{grad} u), D_\lambda(x) > D_\lambda > 0, \tag{2}$$

причём считаются выполненными краевые условия

$$u_\lambda(0, x, t) = \int\limits_0^\infty b_\lambda(a) u_\lambda(a, x, t) da \tag{3}$$

на границе области распределения возрастного параметра, и

$$u_\lambda(a, x, t)|_{x \in \partial\Omega} = 0 \tag{4}$$

на границе области распределения пространственной переменной.

Все задаваемые функции и граница области $\partial\Omega$ предполагаются достаточно гладкими (по крайней мере дважды непрерывно дифференцируемыми), а решения задачи (1) – (4) понимаются в обобщённом смысле.

В биологической интерпретации левая часть в (1) обозначает временные изменения по отдельным возрастным когортам; коэффициент смертности $m_\lambda = m_\lambda(a, x, \mathbf{u}(a, x))$ для уже подставленной функции $u(a, x)$ считается распадающимися на сумму двух составляющих, одна из которых (а именно $m_{\lambda x}$) зависит только от пространственной переменной $x \in \Omega$, а другая (т. е. $m_{\lambda a}$) — только от возраста a. В краевом условии (3), определяющем количество новорожденных, видоспецифический коэффициент рождаемости $b_\lambda(a)$ предполагается зависящим только от возраста. Краевое условие (4) характеризует область Ω как общую для всех видов область их существования в пространстве, за пределами которой их особи неизбежно погибают.

Заметим, что система (1)–(4) в случаях с отдельно возрастной и с отдельно пространственной структурой, показана в [4]. В настоящей работе сделана попытка синтезировать подходы, использовавшиеся в этих частных случаях, в целях построения функционала, оптимизация которого позволяет среди множества Λ выделить такие номера $\bar{\lambda} \in \Lambda$, которые могут соответствовать видам, способным служить единственными выжившими в устойчивых стационарных распределениях.

Корректная разрешимость системы (1)–(4) с подходящими начальными распределениями для конечных Λ устанавливается в соответствии с методикой, изложенной в [5].

Рассмотрение обобщённых решений будем проводить в пространстве $X = L_{1,2}^\Lambda(R_+ \times \Omega)$ вектор–функций $u = u(x) = \{u_\lambda(x)\}_{\lambda \in \Lambda}$ с ограниченной нормой

$$\|u\| = \sum_{\lambda \in \Lambda} \int\limits_0^\infty \int\limits_\Omega u_\lambda^2(a, x) dx da. \tag{5}$$

Знак суммирования в (5) означает, что в определении пространства X принципиальна только дискретная структура множества Λ, т. е. выделено σ–кольцо его счётных подмножеств, на которых суммирование в (5) понимается в смысле абсолютной сходимости. Таким образом, запись $u \in X$ означает в частности, что в наборе $(\ldots u_\lambda(a,x)\ldots)$ только для счётного подмножества индексов λ компоненты $u_\lambda(a,x)$ отличны от тождественного нуля.

Нижние индексы 1 и 2 в определении X указывают на степень, в которой функция, стоящая под знаком интеграла, должна быть абсолютно интегрируемой по Лебегу соответственно по a и по x, так что X можно также представить в виде $X = l_1(\Lambda, L_1(R_+, L_2(\Omega)))$.

Для внутреннего произведения в $L_2(\Omega)$ мы будем использовать стандартное обозначение $(\cdot,\cdot)$.

В пространстве X задача (1)–(4) имеет стандартную форму (см. [6])

$$\partial_t u = [h - m(u)]u. \tag{6}$$

где $u(t) = u(a,x,t)$, $t \geqslant 0$, а $m(u)$ — линейный оператор покомпонентного поточечного умножения вектор-функции $u(a,x) = (\ldots u_\lambda(a,x)\ldots)$ на вектор-функцию $(\ldots m_\lambda(a,x,u(a,x))\ldots)$ (этот оператор ограничен в X если, например, $m_\lambda(a,x,u(a,x))$ равномерно ограничена как функция всех своих аргументов a, x и λ).

Оператор h в (6) представляет собой покомпонентно (по λ) действующий оператор $(\ldots h_\lambda \ldots)$ с $h_\lambda = d_\lambda - \partial_a$ (см. (2)), являющимися операторами в $X_\lambda = L_1(R_+, L_2(\Omega))$. Причём область определения для каждого из h_λ определяется как подмножества в X_λ, состоящее из ограниченных абсолютно непрерывных функций из R_+ в $H_0^1(\Omega)$, для которых почти всюду по $x \in \Omega$ имеет смысл и выполнено краевое условие (3).

С учётом результатов [7, стр. 13–24, A–I, 3] получаем, что так построенный оператор h является инфинитезимальным генератором сильно непрерывной полугруппы операторов $H(t)$ на пространстве X. Это обстоятельство позволяет применять к системе (6) полугрупповое описание, использованное в [4], [6], и воспользоваться полученными там результатами. По отношению к системе (6) они могут быть сформулированы следующим образом ($\sigma(A)$ обозначает спектр оператора A):

Теорема 1. *Пусть $\bar{u} = \bar{u}(a,x) = (\ldots \bar{u}_{\bar{\lambda}}(a,x)\ldots)$ — положение равновесия системы (6), причём такое, что лишь для одного $\lambda = \bar{\lambda} \in \Omega \bar{u}_{\bar{\lambda}}(a,x) \neq 0$. Пусть, кроме того, это положения равновесия устойчиво в норме X. Тогда для $\bar{m}_\lambda = \bar{m}_\lambda(a,x) = m_\lambda(a,x,\bar{u}(a,x))$ выполнено*

$$\forall\, \lambda \neq \bar{\lambda}\ \Re_\sigma(h_\lambda - \bar{m}_\lambda) \leqslant 0.$$

Следствие. *В условиях теоремы 1 $\Re_k \leqslant 0$ для любого собственного значения к оператора $A_\lambda = (h_\lambda - \bar{m}_\lambda)$.*

Обозначим через $P_{\sigma_p}(A_\lambda) \subset P_\sigma(A_\lambda)$ ту часть точечного спектра $P_\sigma(A_\lambda)$ оператора $A_\lambda : X_\lambda \to X_\lambda$, для элементов которой существуют собственные функции разделённого вида:

$$k \in P_{\sigma_p}(A_\lambda) \Leftrightarrow \exists u \in X : (Au = ku \& u = u(a,x) = v(a)\omega(x))\cdot$$

Теорема 2. *Пусть выполнены условия теоремы 1. Тогда $\forall \lambda \in \Lambda$*

$$P_{\sigma_p}(A_\lambda) = P_\sigma(A_\lambda).$$

Следствие. *Пусть $\bar{u} = \bar{u}(a,x)$ — положение равновесия системы (6), удовлетворяющее условиям теоремы 1. Тогда его ненулевая компонента имеет разделенный вид:*

$$\bar{u}_{\bar{\lambda}}(a,x) = \bar{v}_{\bar{\lambda}}(a)\bar{\omega}_{\bar{\lambda}}(x).$$

Обозначим

$$\Phi(\lambda, \bar{u}, \omega) = F(\lambda, \bar{u}, 0, \omega).$$

Теорема 3. *В условиях теоремы 1 для заданного априори распределения $\bar{u} = \bar{u}(a, x)$ значение $\bar{\lambda}$, указывающее номер его ненулевой компоненты, можно найти как решение задачи максимизации функционала*

$$\max_{\lambda \in \Lambda} \max_{\omega \in H^1_{(0}(\Omega)} \Phi(\lambda, \bar{u}, \omega).$$

Замечание. Утверждение теоремы 3 можно переписать в виде

$$\max_{\omega \in H^1_0(\Omega)} \Phi(\bar{\lambda}, \bar{u}, \omega) = \max_{\lambda \in \Lambda} \max_{\omega \in H^1_0(\Omega)} \Phi(\lambda, \bar{u}, \omega),$$

где максимумы достижимы.

Следствие. *Если в условиях теоремы множество Λ обладает непрерывной структурой (топологией), от которой параметры исходной системы зависят непрерывным образом, и в которой множество $\left\{\bar{\lambda}\right\}$ не является открытым, то стационарное устойчивое распределение $\bar{u}(a, x) = (\ldots, \bar{u}_{\bar{\lambda}}(a, x), \ldots)$ с единственной ненулевой компонентой $\bar{u}_{\bar{\lambda}}(a, x) = \bar{v}_{\bar{\lambda}}(a)\bar{\omega}_{\bar{\lambda}}(x)$ имеет в качестве ее пространственной составляющей главную собственную функцию оператора $A_{\bar{\lambda}x}$:*

$$\bar{\omega}_{\bar{\lambda}}(x) = \omega_{0\bar{\lambda}}(x).$$

Рассмотрим пример, иллюстрирующий использование изложенных методов поиска стационарного решения, претендующего на устойчивость и имеющего единственную ненулевую компоненту.

Подразумевая задачу (1) – (4) будем уточнять ее составляющие.

Пусть $\Lambda = R_+$, так что параметр $\lambda \in \Lambda$ характеризует скорость жизни вида с номером $\lambda > 0$. В биологически ориентированных интерпретациях под этой скоростью можно понимать скорость метаболизма у особей этого вида. Мы будем отождествлять параметр λ с возрастным показателем убывания рождаемости (по крайней мере на больших возрастах). Точнее функцию рождаемости $b_\lambda(a)$ будем считать унимодальной, обнуляющейся при $|\ln a| \to \infty$ и удовлетворяющей тому условию, что с ростом λ пик рождаемости смещается в сторону меньших возрастов. Наиболее простой функцией, удовлетворяющей перечисленным условиям, является функция вида

$$b_\lambda(a) = \frac{n\lambda^{q+1}a^q e^{-\lambda a}}{\Gamma(q+1)}$$

с двумя параметрами $n > 0$ и $q > 0$.

Первый из них характеризует число потомков на одну бессмертную особь, поскольку

$$\int\limits_0^\infty b_\lambda(a)da = n;$$

второй с точностью до λ — возраст наибольшей плодовитости $\bar{a}_\lambda$, так что $\partial b_\lambda(a)|_{a=\bar{a}_\lambda} = 0$ и, стало быть, $q = \lambda\bar{a}_\lambda$.

Пространственную область мы изначально ограничим отрезком прямой $\Omega = [0, L]$, $L > 0$, после чего можем изменить масштаб пространственной переменной с тем, чтобы считать $L = \pi$.

Если обозначить через

$$U(u(a, x)) = \sum_\lambda \int\limits_0^\infty \int\limits_0^\pi u_\lambda(a, x)dxda. \tag{7}$$

для $u(a,x) = \{u_\lambda(a,x)\}_{\lambda>0}$ суммарную биомассу всех присутствующих видов (относительно смысла знака суммирования см. комментарии к формуле (5)), то рассматривая её как фактор конкурентного давления, мы можем отождествить её со смертностью, так что $m_\lambda \equiv mU$.

Далее, поскольку $\bar\lambda$ нам неизвестно, мы будем обозначать переменную, подлежащую отысканию, как λ с тем, чтобы $\lambda = \bar\lambda$ соответствовало искомому значению.

В соответствии с предыдущими результатами искомая ненулевая компонента должна иметь вид

$$u_\lambda(a,x) = \upsilon_\lambda(a)\omega_\lambda(x). \tag{8}$$

где $\omega_\lambda(x)$ является главной собственной функцией оператора $\lambda\partial^2_{xx}$ на $[0,\pi]$ с нулевыми граничными условиями, т.е. можно положить для всех λ

$$\omega_\lambda(x) = \frac{1}{2}\sin x. \tag{9}$$

При этом $\upsilon_\lambda(a)$ удовлетворяет системе:

$$\begin{cases} \partial_a \upsilon_\lambda(a) = -(D(\lambda) + mU)\upsilon_\lambda(a); \\ \upsilon_\lambda(0) = \int\limits_0^\infty b_\lambda(a)\upsilon_\lambda(a)da. \end{cases}$$

Итак,

$$\upsilon_\lambda(a) = \upsilon_\lambda(0)e^{-\gamma\lambda a}. \tag{10}$$

где

$$\gamma_\lambda = D(\lambda) + mU_\lambda. \tag{11}$$

$$U_\lambda = \int\limits_0^\infty \upsilon_\lambda(a)da. \tag{12}$$

В (12) U_λ вычисляется из (7) с учётом (8) и (9). При этом, подставив (10) в (12), находим формулу для вычисления $\upsilon_\lambda(0)$ через U_λ:

$$\upsilon_\lambda(0) = U_\lambda(D(\lambda) + mU_\lambda). \tag{13}$$

Соотношение (13) позволяет сводить задачу поиска константы, отвечающей условиям равновесия (в качестве этой константы здесь выступает $\upsilon_\lambda(0)$), к задаче поиска соответствующего значения U_λ.

Функционал Φ, подлежащий оптимизации, в соответствии с (8)–(13) является функцией от λ и U_λ и имеет вид

$$\Phi(\lambda, U_\lambda) = \frac{n\lambda^{q+1}}{\Gamma(q+1)} \int\limits_0^\infty a^q \exp(-(D(\lambda) + \lambda + mU_\lambda)a)da \tag{14}$$

При оптимальном $\lambda = \bar\lambda$ значение $U_\lambda = U_{\bar\lambda}$ должно удовлетворять условию равновесия

$$\Phi(\lambda, U_\lambda) = 1. \tag{15}$$

а само $\bar\lambda$ при этом удовлетворять еще и условию оптимальности

$$\Phi(\bar\lambda, U_{\hat\lambda}) = \max_\lambda \Phi(\lambda, U_{\bar\lambda}). \tag{16}$$

Соотношение (15) для (14) с учётом (11) даёт $(1+\gamma_\lambda/\lambda)^{q+1} = n$, откуда для $\lambda = \bar{\lambda}$

$$\gamma_\lambda = (n_q - 1)\lambda, \quad n_q = n^{\frac{1}{q+1}}. \tag{17}$$

Из (17) и (11) для$\lambda = \bar{\lambda}$ получаем

$$U_\lambda = \frac{(n_q-1)\lambda - D(\lambda)}{m}. \tag{18}$$

Откуда с учётом положительности решения следует ограничение для значения $\lambda = \bar{\lambda}$:

$$n > \left(1 + \frac{D(\lambda)}{\lambda}\right)^{q+1} . \tag{19}$$

Вместо (16) выпишем необходимое условие экстремума в точке $\lambda = \bar{\lambda} > 0$:

$$\partial_\lambda \Phi(\lambda, U_{\bar{\lambda}})|_{\lambda=\bar{\lambda}} = 0. \tag{20}$$

Для (14) равенство (20) эквивалентно равенству

$$\lambda \partial_\lambda D(\lambda) = \gamma_\lambda, \quad \lambda = \bar{\lambda}$$

откуда с учётом (17) находим

$$\partial_\lambda D(\lambda) = n_q - 1. \quad \lambda = \bar{\lambda}. \tag{21}$$

Решение уравнения (21), при котором выполнено неравенство (19), эквивалентное неравенству $\lambda\partial_\lambda D(\lambda) > D(\lambda)$, $\lambda = \bar{\lambda}$, задаёт искомое значение параметра оптимизации λ.

В обратном порядке, зная $\bar{\lambda}$из (18), находим $U_{\bar{\lambda}}$. По ней из (13) получаем выражение для $\upsilon_{\bar{\lambda}(0)}$. Подставляя их в (10) и (11), получаем искомый профиль по возрасту $\upsilon_{\bar{\lambda}}(a)$.

Нетрудно видеть, что в случае отсутствия подходящего $\bar{\lambda}$ имеет место следующая альтернатива.

Во-первых, (19) может не выполняться ни для какого значения $\lambda{>}0$, так что нижняя граница отношения пространственной подвижности (т.е. диффузии) к показателю возрастного убывания плодовитости сравнительно велика. С биологической точки зрения это означает исчезновение со временем всех рассматриваемых видов.

Во-вторых, для всех тех $\lambda{>}0$, для которых выполнено (19), левая часть в (21) может оставаться меньше правой, так что U_λ из (18) является монотонно возрастающей функцией от λ. Биологически это может означать, что с ростом скорости жизниλ наблюдается увеличение приспособленности, т.е. происходит эволюционное закрепление факторов, способствующих увеличению этой скорости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Webb, G. F. Theory of nonlinear age-dependent population dynamics / G. F. Webb. — Monographs and Textbooks in Pure and Applied Mathematics. V. 89. — New York: Marcel Dekker, 1985. — 294 p.

2. Свирежев, Ю. М. Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирежев, Д. О. Логофет. — М. : Наука, 1978. — 352 с.

3. Разжевайкин, В. Н. Об условиях эволюционного отбора популяций, наделенных пространственной возрастной структурой / В. Н. Разжевайкин. — М. : ВЦ РАН, 2002. — 20 с.

4. Разжевайкин, В. Н. Связь устойчивости и оптимальности в микроэволюционных распределенных системах квазилинейного типа / В. Н. Разжевайкин. — М. : ВЦ РАН, 1991. — 47 с.

5. Разжевайкин, В. Н. Устойчивость и эволюционная экстремальность : приложения квазилинейной теории к конкретным распределенным биологическим системам / В. Н. Разжевайкин. — М. : ВЦ РАН, 1994. — 34 с.

6. MacCamy, R. C. A population model with nonlinear diffusion / R. C. MacCamy // J. Differ. Equations. — 1981. — V. 39, № 1. —P. 52–72.

7. One-parameter semigroups of positive operators/ Lecture Notes in Mathematics. V. 1184 / ed. R. Nagel. — Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag, 1986, 464 p.

REFERENCES

1. Webb G.F. Theory of nonlinear age-dependent population dynamics. Monographs and Textbooks in Pure and Applied Mathematics, vol. 89. New York, Marcel Dekker, 1985, 294 p.

2. Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. Stability of Biological Communities. [Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. Ustojchivost' biologicheskix soobshhestv]. Moscow, Nauka, 1978, 352 p.

3. Razzhevaikin V.N. On the conditions of evolutionary selection of populations endowed with spatial and age structure. [Razzhevajkin V.N. Ob usloviyax e'volyucionnogo otbora populyacij, nadelennyx prostranstvennoj i vozrastnoj strukturoj]. Moscow, Computing Center of the RAS, 2002, 20 p.

4. Razzhevaikin V.N. Sviaz' ustoichivosti i optimal'nosti v mikroevoliutsionnykh raspredelennykh sistemakh kvazilineinogo tipa. [Razzhevajkin V.N. Svyaz' ustojchivosti i optimal'nosti v mikroe'volyucionnyx raspredelennyx sistemax kvazilinejnogo tipa]. Moscow, Computing Center of the RAS, 1991, 47 p.

5. Razzhevaikin V.N. Ustoichivost' i evoliutsionnaia ekstremal'nost': prilozheniia kvazilineinoi teorii k konkretnym raspredelennym biologicheskim sistemam. [Razzhevajkin V. N. Ustojchivost' i e'volyucionnaya e'kstremal'nost': prilozheniya kvazilinejnoj teorii k konkretnym raspredelennym biologicheskim sistemam]. Moscow, Computing Center of the RAS, 1994, 34 p.

6. MacCamy R.C. A population model with nonlinear diffusion, J. Differ. Equations, 1981, vol. 39, no. 1, pp. 52–72.

7. Arendt W., Grabosch A., Greiner G., Groh U., Lotz H.P., Moustakas U., Nagel R., Neubrander F., Schlotterbeck U. One-parameter semigroups of positive operators, Lecture Notes in Mathematics, vol. 1184, ed. R. Nagel. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 1986, 464 p.

Разжевайкин Валерий Николаевич, доктор физико-математических наук, профессор, главный научный сотрудник Вычислительного центра им. А. А. Дородницына РАН, Москва, Россия
E-mail: aliyusufov@mail.ru

Valery N. Razzhevaikin, Doctor of Physics and Mathematics, Professor, Chief Researcher, Dorodnitsyn Computing Centre of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
E-mail: aliyusufov@mail.ru

Юсуфов Али Тураевич, кандидат физико-математических наук, доцент кафедры вычислительной техники и защиты информации Оренбургского государственного университета, Оренбург, Россия
E-mail: aliyusufov@mail.ru

Ali T. Yusufov, Cand. Phys. & Math. Sci., Associated Professor, Dept. of Computer Engineering and Information Protection, Orenburg State University, Orenburg, Russia
E-mail: aliyusufov@mail.ru