

Dynamika populacyjna

Ryszard Rudnicki

Spis treści

Rozdział 1. Wstęp	5
1. Uwagi ogólne	5
2. Pierwsze modele populacyjne	6
3. Sezonowość w dynamice populacyjnej	10
Zadania	14
Rozdział 2. Modele wielo-populacyjne	17
1. Współzawodnictwo gatunków	17
2. Drapieżca-ofiara	24
3. Drapieżca-ofiara i ograniczone zasoby	31
4. Model Kołmogorowa	42
5. Modele epidemiologiczne	57
6. Modele liniowe	63
Zadania	85
Rozdział 3. Modele z opóźnieniem	89
1. Wstęp	89
2. Równanie z opóźnionym argumentem.	90
3. Równanie liniowe	91
4. Stabilność rozwiązań równania nieliniowego	97
5. Globalna stabilność	101
6. Rozwiązania okresowe	104
Zadania	114
Rozdział 4. Modele strukturalne	117
1. Dynamika układu krwinek czerwonych	117
2. Podstawowy model strukturalny	121
Zadania	140
Bibliografia	141

ROZDZIAŁ 1

Wstęp

1. Uwagi ogólne

1.1. Istota modelowania biomatematycznego. W modelowaniu zjawisk biologicznych wyróżniamy następujące etapy:

1. Sformułowanie przesłanek biologicznych za pomocą pojęć matematycznych.
2. Znalezienie adekwatnego modelu matematycznego: funkcja, równanie różniczkowe (zwykajne, cząstkowe, stochastyczne), proces losowy, graf oddziaływań, itp.
3. Zbadanie modelu za pomocą metod matematycznych (twierdzenia opisujące zachowanie modelu).
4. Interpretacja biologiczna rezultatów matematycznych.
5. Porównanie wyników teoretycznych z rzeczywistymi obserwacjami i ewentualne zaproponowanie nowych badań eksperymentalnych w celu weryfikacji modelu.
6. Analiza modelu pod kątem ewentualnych zmian dostosowawczych do rzeczywistego procesu.

1.2. Zagadnienie realności i sensowności modelu. Na ogół przyjmujemy, że model jest poprawny jeżeli wyniki teoretyczne są zgodne z danymi empirycznymi. Jest to pogląd dość powszechny, ale nie mam przekonania czy jest w całości słuszny. Ważnym zagadnieniem w modelowaniu matematycznym jest wyłowienie istotnych elementów z często zagmatwanego opisu biologicznego i zbadanie zredukowanego modelu. Redukcja i abstrakcja prowadzą do modelu częściowego, nie w pełni oddającego złożoność procesu i zgodnego z danymi empirycznymi, co nie oznacza, że taki model jest niedobry. Dobry model powinien dawać jasno sformułowane wnioski, tak aby można było je analizować. Z

drugiej strony w modelu należy uwzględnić elementy, które mają istotny wpływ na przebieg procesu (np. w pewnych modelach ekologicznych należy uwzględnić zmiany sezonowe). W istocie należy budować zestaw modeli opisujących dane zjawisko, od modeli najprostszych do modeli złożonych uwzględniających wszystkie znane nam istotne czynniki. Jeżeli rozpoczniemy badanie zjawiska od budowy i analizy prostych modeli, to mamy szansę na sformułowanie postulatów dotyczących modeli złożonych i wybór adekwatnych metod ich badania. Przy tego typu postępowaniu ważną rolę odgrywają “modele klasyczne”, które opisują raczej pewne elementy oddziaływań w przyrodzie, a nie konkretne procesy biologiczne. Modele klasyczne, przez swą ogólność, mogą być używane jako moduły w budowie modeli konkretnych procesów.

1.3. Zakres dynamiki populacyjnej i jej modele. Metody matematyczne są coraz częściej używane w opisie procesów biologicznych, ale zdecydowanie najwięcej zastosowań matematyki występuje w dynamice populacyjnej. Dynamika populacyjna obejmuje swoim zasięgiem zjawiska zarówno w skali mikro jak i makro od populacji genów (lub jeszcze mniejszych jednostek), przez populacje bakterii, komórek (np. nowotworowych), zwierząt i ludzi, często z uwzględnieniem ich indywidualnych cech. Badania z dynamiki populacyjnej znajdują zastosowania w ekologii, epidemiologii, fizjologii, genetyce i innych działach biologii.

Różnorodność zastosowań powoduje, że w dynamice występują rozmaite typy modeli. Generalnie modele można podzielić na modele deterministyczne i modele stochastyczne. W obu grupach można wyróżnić modele generacyjne (kiedy badamy kolejne pokolenia osobników) oraz modele z czasem ciągłym, kiedy interesuje nas zmienność populacji w czasie. W opisie modeli generacyjnych występują funkcje lub bardziej skomplikowane transformacje opisujące relacje między kolejnymi pokoleniami osobników. Modele z czasem ciągłym, to głównie różnego typu równania różniczkowe - zwyczajne, cząstkowe, z opóźnionym parametrem oraz procesy stochastyczne i równania stochastyczne.

2. Pierwsze modele populacyjne

2.1. Model Fibonacciego. W 1202 roku włoski matematyk Fibonacci przedstawił prawdopodobnie pierwszy model populacyjny. Opisywał on wzrost populacji królików. Był to model generacyjny, zmienna x_n opisywała wielkość populacji królików w n -tym pokoleniu. Fibonacci przyjął, że

$$(1.1) \quad x_{n+1} = x_n + x_{n-1}.$$

W szczególnym przypadku $x_1 = x_2 = 1$ uzyskał powszechnie znany ciąg Fibonacciego.

UWAGA 1.1. Rozważmy równanie rekurencyjne

$$(1.2) \quad a_k x_{n+k} + a_{k-1} x_{n+k-1} + \dots + a_0 x_n = 0.$$

gdzie $a_k \neq 0$. Aby uzyskać wzór na rozwiązania równania (1.2) wprowadzamy równanie charakterystyczne

$$(1.3) \quad a_k \lambda^k + a_{k-1} \lambda^{k-1} + \dots + a_1 \lambda + a_0 = 0.$$

Jeżeli równanie (1.3) ma dokładnie k różnych pierwiastków zespolonych $\lambda_1, \dots, \lambda_k$, to ogólne rozwiązanie równania (1.2) jest postaci

$$(1.4) \quad x_n = C_1 \lambda_1^n + C_2 \lambda_2^n + \dots + C_k \lambda_k^n,$$

gdzie C_1, \dots, C_k są dowolnymi liczbami zespolonymi. W szczególności ogólne rozwiązanie równania (1.1) jest postaci

$$(1.5) \quad x_n = C_1 \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n + C_2 \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n,$$

zaś ciąg spełniający warunek $x_1 = x_2 = 1$ jest postaci

$$(1.6) \quad x_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left[\left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n - \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n \right].$$

Wzór (1.6) jest dość zaskakujący bowiem wszystkie wyrazy ciągu (x_n) są liczbami naturalnymi.

2.2. Model Malthusa. W 1798 roku ekonomista angielski Thomas Malthus sformułował teorię geometrycznego wzrostu ludności. Przy jednoczesnym założeniu arytmetycznego wzrostu produkcji żywności, teoria ta miała wyjaśnić przyczyny zubożenia ludności. Teoria ta bazuje na prostym założeniu, że przyrost populacji jest proporcjonalny

do całkowitej liczby ludności. Oczywiście tego typu model może dotyczyć również innych populacji. Przyjmijmy, że $N(t)$ oznacza całkowitą liczbę osobników w populacji, to przyrost populacji w czasie Δt wynosi w przybliżeniu $\lambda N \Delta t$, gdzie stała λ jest *współczynnikiem wzrostu populacji* i często nazywana jest *współczynnikiem Malthusa*. Ponieważ

$$\Delta N(t) \approx \lambda N(t) \Delta t,$$

więc

$$\frac{\Delta N(t)}{\Delta t} \approx \lambda N(t)$$

i przez przejście graniczne $\Delta t \rightarrow 0$ otrzymujemy

$$(1.7) \quad N'(t) = \lambda N(t).$$

Rozwiązania równania (1.7) są postaci $N(t) = N(0)e^{\lambda t}$, a więc populacja rośnie geometrycznie wraz z czasem t .

UWAGA 1.2. W opisie występuje pewne uproszczenie. Liczba osobników w populacji wyraża się za pomocą liczb naturalnych, jest więc funkcją nieciągłą czasu t , a my posługujemy się funkcjami różniczkowalnymi. Nasz model dobrze opisuje duże populacje. Niech $N(t)$ będzie liczbą osobników w populacji, a N_0 będzie pewną liczbą naturalną rzędu $N(t)$. Przyjmujemy, że $x(t) = N(t)/N_0$. Wtedy możemy uznać, że funkcja $x(t)$ jest różniczkowalna oraz funkcja $x(t)$ spełnia równanie $x'(t) = \lambda x(t)$. W dalszych modelach będziemy używać tradycyjnego oznaczenia $N(t)$ zamiast $x(t)$. Zatem $N(t)$ będzie “względna” liczbą osobników w populacji lub “biomasą”.

Model Malthusa dość dobrze oddaje wzrost populacji żyjącej w idealnie korzystnych warunkach, np. w laboratorium. Model Malthusa stosunkowo dobrze opisuje również wzrost populacji ludności świata w ciągu ostatnich 50-lat. Czas podwojenia liczby ludności wynosi około 36 lat.

2.3. Model Verhulsta. W przypadku populacji żyjącej w środowisku o ograniczonych zasobach należy zmodyfikować model Malthusa w ten sposób aby tempo wzrostu populacji malało wraz ze wzrostem jej wielkości. Taki model zaproponował w 1845 roku Verhulst. Verhulst

przyjął, że istnieje optymalna wielkość populacji żyjącej w danym środowisku, oznaczył ją przez K . Założył, że współczynnik wzrostu populacji maleje liniowo w stosunku do wielkości populacji. Przyjmując, że dla $N = 0$ wynosi on λ , a dla $N = K$ wynosi 0, otrzymujemy nowe równanie opisujące wielkość populacji.

$$(1.8) \quad N'(t) = \lambda \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) N(t).$$

Równanie (1.8) jest równaniem o zmiennych rozdzielonych i można je łatwo rozwiązać:

$$\int \frac{dN}{\lambda(1 - \frac{N}{K})N} = \int dt,$$

a stąd

$$\frac{1}{\lambda} \ln \frac{N}{N - K} = t + C_0.$$

Po prostych przekształceniach otrzymujemy

$$(1.9) \quad N(t) = \frac{K}{1 - Ce^{-\lambda t}}$$

gdzie $C = 1 - \frac{K}{N(0)}$. Zatem, jeżeli w chwili początkowej liczebność populacji jest mniejsza od K , to populacja rośnie, a gdy jest większa od K to populacja maleje. W obu przypadkach $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$, a więc populacja dąży do stanu równowagi K .

UWAGA 1.3. Model Verhulsta można uzasadnić rozpatrując zależność między wielkością populacji $N(t)$, a ilością (koncentracją) pożywienia $P(t)$ [2]. Przymujemy, że współczynnik wzrostu populacji jest proporcjonalny do ilości pożywienia oraz, że ilość pożywienia maleje proporcjonalnie do wielkości populacji. Mamy więc następujące zależności:

$$(1.10) \quad \frac{N'(t)}{N(t)} = aP(t)$$

$$(1.11) \quad P'(t) = -bN'(t)$$

Z (1.10) wnioskujemy, że $N'(t) = aN(t)P(t)$, a z (1.11), że $P(t) = M - bN(t)$, gdzie M jest pewną stałą, a stąd

$$(1.12) \quad N'(t) = aN(t)(M - bN(t)).$$

Równanie (1.12) jest postaci (1.8) z stałymi $\lambda = aM$ i $K = M/b$.

UWAGA 1.4. Model zaproponowany przez Verhulsta można uogólnić, tak aby dalej były zachowane jego własności. Wystarczy założyć, że współczynnik wzrostu populacji $\lambda(t)$ jest funkcją wielkości populacji $\lambda(t) = f(N(t))$. Jeżeli f jest funkcją różniczkowalną i ściśle malejącą taką, że $f(K) = 0$, to rozwiązania równania

$$(1.13) \quad N'(t) = f(N(t))N(t)$$

mają również własność $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$.

3. Sezonowość w dynamice populacyjnej

Modele rozpatrywane do tej pory cechowało to, że prawa przyrody nie zależą od czasu. W wielu realnych procesach należy uwzględnić wpływ zjawisk zależnych od czasu, np. pory roku. W tej części przedstawimy jak zmienia się wielkość populacji jeżeli czynniki decydujące o jej rozwoju zmieniają się w sposób okresowy.

3.1. Równanie bilansu dla pojedynczej populacji. Ilość osobników w populacji zależy od ilości urodzin i śmiertelności oraz imigracja i emigracja. Przyjmujemy, że $B(t)$, $D(t)$, $E(t)$ i $I(t)$ oznaczają odpowiednio, współczynnik urodzin (birth), śmierci (death), emigracji i imigracji w jednostce czasu. W szczególności, $\int_s^t B(r)dr$ oznacza ilość urodzin w przedziale czasowym $[s, t]$. Zatem

$$N(t) - N(s) = \int_s^t [B(r) - D(r) + I(r) - E(r)] dr,$$

a stąd

$$(1.14) \quad N'(t) = B(t) - D(t) + I(t) - E(t).$$

Ważną rolę w opisie wzrostu populacji odgrywają *współczynniki per capita*. Na przykład ilość urodzin przypadających na jednego osobnika wynosi $b(t) = \frac{B(t)}{N(t)}$. Podobne współczynniki mogą dotyczyć śmiertelności $d(t)$, imigracji $i(t)$ i emigracji $e(t)$. Wtedy równanie (1.14) można zapisać w postaci

$$(1.15) \quad N'(t) = (b(t) - d(t) + i(t) - e(t))N(t).$$

Równanie (1.15) dobrze opisuje rozwój populacji, o ile ilość osobników w niej nie jest zbyt duża lub zbyt mała. Problemy może tu sprawić

współczynnik $i(t)$ bowiem trudno zaakceptować założenie, że imigracja jest proporcjonalna do ilości osobników. W szczególności takie założenie nie ma sensu, gdy mamy imigrację na pustą terytorię. Zatem zamiast równania (1.15) należy rozważać równanie

$$(1.16) \quad N'(t) = (b(t) - d(t) - e(t))N(t) + I(t).$$

3.2. Populacja zamknięta. Ważną rolę odgrywają *populacje zamknięte* tj. populacje bez emigracji i imigracji. W takich populacjach przyjmuje się, że $\varrho(t) = b(t) - d(t)$ jest współczynnikiem wzrostu populacji. W sytuacji, gdy urodziny bądź śmierć osobników mają charakter sezonowy (okresowy) można przyjąć, że funkcja $\varrho(t)$ jest funkcją okresową o okresie T . Wtedy

$$(1.17) \quad \bar{\varrho} = \frac{1}{T} \int_0^T \varrho(t) dt$$

nazywamy *średnim współczynnikiem wzrostu*. Będziemy badać własności rozwiązań równania

$$(1.18) \quad N'(t) = \varrho(t)N(t),$$

gdy ϱ jest funkcją okresową o okresie T i wartości średniej $\bar{\varrho}$ danej wzorem (1.17).

TWIERDZENIE 1.1. *Istnieje funkcja okresowa $Q(t)$ o okresie T taka, że*

$$(1.19) \quad N(t) = N(t_0)e^{(t-t_0)\bar{\varrho}}Q(t).$$

DOWÓD. Równanie (1.18) ma rozwiązanie postaci

$$(1.20) \quad N(t) = N(t_0) \exp \int_{t_0}^t \varrho(s) ds.$$

Niech

$$(1.21) \quad q(t) = \int_{t_0}^t \varrho(s) ds - \bar{\varrho}(t - t_0), \quad Q(t) = \exp q(t).$$

Wtedy ze wzoru (1.20) wynika natychmiast wzór (1.19). Sprawdzamy, że funkcja q jest okresowa o okresie T :

$$\begin{aligned} q(t+T) &= \int_{t_0}^{t+T} \varrho(s) ds - \bar{\varrho}(t+T-t_0) = \\ &= \int_{t_0}^t \varrho(s) ds + \int_t^{t+T} \varrho(s) ds - \bar{\varrho}(t-t_0) - \bar{\varrho}T \\ &= q(t) + \int_t^{t+T} \varrho(s) ds - \bar{\varrho}T. \end{aligned}$$

Ponieważ $\rho(t)$ jest funkcją okresową o okresie T , więc

$$\int_t^{t+T} \varrho(s) ds = \int_0^T \varrho(s) ds,$$

a stąd

$$\int_t^{t+T} \varrho(s) ds - \bar{\varrho}T = 0,$$

a więc $q(t+T) = q(t)$. Ponieważ funkcja q jest okresowa o okresie T , więc również $Q(t) = \exp q(t)$ jest funkcją okresową o okresie T . \square

Zauważmy, że ze wzoru (1.6) wynika natychmiast

$$N(t_0 + mT) = N(t_0)e^{\bar{\varrho}mT},$$

a więc populacja rośnie w tempie geometrycznym, a $\bar{\varrho}$ odgrywa rolę współczynnika Malthusa. Okresowość funkcji ϱ wpływa na sezonowość rozkładu wiekowego populacji wyrażoną przez funkcję okresową Q (patrz Rys. 1).

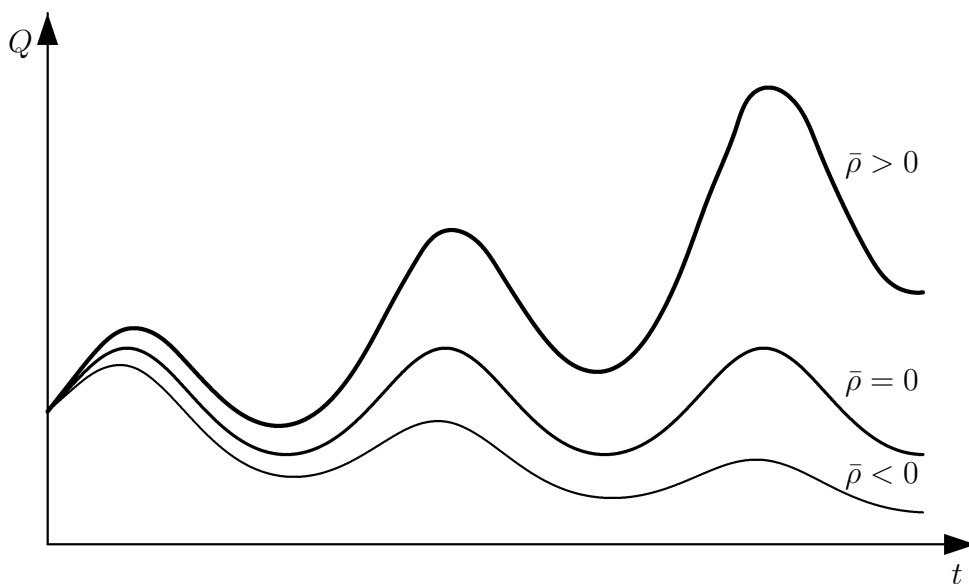
3.3. Populacja otwarta. Rozważmy równanie liniowe niejednorodne ze współczynnikami okresowymi.

$$(1.22) \quad N'(t) = \varrho(t)N(t) + c(t),$$

gdzie $\varrho(t)$ i $c(t)$ są funkcjami okresowymi o okresie T . Niech stała $\bar{\varrho}$ i funkcje q , Q będą określone wzorami, odpowiednio (1.17) i (1.21). Funkcja Q jest okresowa o okresie T .

TWIERDZENIE 1.2. *Rozwiązanie ogólne równania (1.22) jest postaci*

$$(1.23) \quad N(t) = (N(t_0) - \bar{N}(t_0))e^{\bar{\varrho}(t-t_0)}Q(t) + \bar{N}(t)$$



RYSUNEK 1.

gdzie $\bar{N}(t)$ jest rozwiązaniem okresowym o okresie T równania (1.22) danym wzorem

$$(1.24) \quad \bar{N}(t) = \frac{Q(t)}{1 - e^{\bar{\rho}T}} \int_0^T e^{\bar{\rho}s} \frac{c(t-s)}{Q(t-s)} ds.$$

DOWÓD. Okresowość funkcji $\bar{N}(t)$ wynika natychmiast ze wzoru (1.24) oraz z okresowości funkcji c i Q . Sprawdzamy, że $\bar{N}(t)$ jest rozwiązaniem równania (1.22). Po pierwsze zauważmy, że ze wzoru (1.24) otrzymujemy

$$(1.25) \quad \begin{aligned} \bar{N}(t) &= \frac{Q(t)e^{\bar{\rho}t}}{1 - e^{\bar{\rho}T}} \int_0^T e^{-\bar{\rho}(t-s)} \frac{c(t-s)}{Q(t-s)} ds \\ &= \frac{Q(t)e^{\bar{\rho}t}}{1 - e^{\bar{\rho}T}} \int_{t-T}^t e^{-\bar{\rho}r} \frac{c(r)}{Q(r)} dr, \end{aligned}$$

a stąd i ze wzoru $Q'(t) = (\varrho(t) - \bar{\varrho})Q(t)$ otrzymujemy

$$\begin{aligned}\bar{N}'(t) &= (\varrho(t) - \bar{\varrho})\bar{N}(t) + \bar{\varrho}\bar{N}(t) + \frac{Q(t)e^{\bar{\varrho}t}}{1 - e^{\bar{\varrho}T}} e^{-\bar{\varrho}t} \frac{c(t)}{Q(t)} \\ &\quad - \frac{Q(t)e^{\bar{\varrho}t}}{1 - e^{\bar{\varrho}T}} e^{-\bar{\varrho}(t-T)} \frac{c(t-T)}{Q(t-T)} \\ &= \varrho(t)\bar{N}(t) + \frac{Q(t)}{1 - e^{\bar{\varrho}T}} (1 - e^{\bar{\varrho}T}) \frac{c(t)}{Q(t)} = \varrho(t)\bar{N}(t) + c(t).\end{aligned}$$

Funkcja $Ce^{\bar{\varrho}(t-t_0)}Q(t)$ jest rozwiązaniem ogólnym równania jednorodnego $N'(t) = \varrho(t)N(t)$, więc rozwiązanie ogólne równania (1.22) jest postaci

$$(1.26) \quad N(t) = Ce^{\bar{\varrho}(t-t_0)}Q(t) + \bar{N}(t).$$

Ponieważ $Q(t_0) = 1$, więc $N(t_0) = C + \bar{N}(t_0)$, a stąd $C = N(t_0) - \bar{N}(t_0)$ i wzór (1.26) zapisuje się w postaci (1.23). \square

WNIOSEK 1.1. *Jeżeli $\bar{\varrho} < 0$, to*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) - \bar{N}(t) = 0.$$

WNIOSEK 1.2. *Jeżeli $c(t) \geq 0$, $c \not\equiv 0$, to $\operatorname{sgn} \bar{N}(t) = -\operatorname{sgn} \bar{\varrho}$.*

Zadania

Zadanie 1.1. Sprawdzić, że ciągi postaci $\{n^i \lambda^n\}_{n=1}^{\infty}$, gdzie $i = 0, 1, \dots$, a λ przebiega liczby zespolone różne od zera, są liniowo niezależne.

Wskazówka. Skorzystać z następującego faktu. Jeżeli $\lambda_1, \dots, \lambda_k$ są różnymi liczbami zespolonymi o module 1, zaś C_1, \dots, C_k są dowolnymi liczbami zespolonymi, a j jest nieujemną liczbą całkowitą oraz

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (C_1 n^j \lambda_1^n + C_2 n^j \lambda_2^n + \dots + C_k n^j \lambda_k^n) = 0,$$

to $C_1 = C_2 = \dots = C_k$.

Zadanie 1.2. Sprawdzić, że jeżeli $\lambda \in \mathbb{C}$ jest r -krotnym pierwiastkiem wielomianu charakterystycznego (1.3), to równanie rekurencyjne (1.2) ma rozwiązanie postaci: $x_n = n^i \lambda^n$ dla $i = 0, 1, \dots, r-1$. Stąd i z zadania 1.1 wywnioskować ogólną postać rozwiązania równania (1.2).

Zadanie 1.3. Rozwiązać równanie Gompertza

$$(1.27) \quad N' = rN \ln \left(\frac{K}{N} \right),$$

które często używane jest w modelach wzrostu komórek nowotworowych.

Zadanie 1.4. Sprawdzić, że jeżeli f jest funkcją różniczkowalną i ściśle malejącą taką, że $f(K) = 0$, to rozwiązania równania (1.13) mają własność $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$.

Wskazówka. Skorzystać z faktu, że $N'(t) > 0$, gdy $N(t) < K$ oraz $N'(t) < 0$, gdy $N(t) > K$.

Zadanie 1.5. Sprawdzić, że jeżeli $\varrho(t)$ jest funkcją okresową o okresie T i średniej $\bar{\varrho} < 0$, a $c(t)$ jest funkcją ograniczoną, to dowolne rozwiązanie równania $N'(t) = \varrho(t)N(t) + c(t)$ jest ograniczone.

Zadanie 1.6. Równanie

$$V' = \alpha(t)V^{2/3} - \beta(t)V$$

opisuje wzrost objętości komórek. W tym przypadku zakładamy, że ilość dostarczanego pożywienia jest proporcjonalna do powierzchni komórki $S \sim V^{2/3}$, zaś szybkość jego zużycia proporcjonalna do objętości. Funkcje $\alpha(t)$ i $\beta(t)$ pełnią rolę odpowiednich współczynników. Jakie własności ma funkcja $V(t)$, jeżeli $\alpha(t)$ i $\beta(t)$ są funkcjami okresowymi o tym samym okresie.

Wskazówka. Podstawić $L = V^{1/3}$ i zastosować Twierdzenie 1.2.

ROZDZIAŁ 2

Modele wielo-populacyjne

Pierwsze modele, w których występuje kilka populacji pojawiły się w latach dwudziestych poprzedniego wieku i pochodzą od Volterry i Lotki. W szczególności interesujące okazały się modele Volterry opisujące relacje między drapieżcami i ofiarami, wyjaśniające zaskakujące zmiany stosunku ilości ryb drapieżnych i gatunków stanowiących ich pożywienie, spowodowane ograniczeniem połowów w czasie I wojny światowej. Przedstawiamy kilka typów modeli opisujących różne relacje między gatunkami.

1. Współzawodnictwo gatunków

1.1. Model. Rozważmy dwa gatunki konkurujące o to samo pożywienie. Zakładamy, że wielkość populacji $N_1(t)$ i $N_2(t)$ obu tych gatunków zależy od ilości dostępnego pożywienia, zaś zużycie pożywienia jest funkcją liczebności gatunków. Przyjmujemy, że zużycie pożywienia jest proporcjonalne do liczebności populacji, a więc wynosi $Z = h_1N_1 + h_2N_2$, gdzie $h_1, h_2 > 0$ są współczynnikami jednostkowego zużycia pożywienia w obu gatunkach. Zakładamy, że współczynniki wzrostu obu gatunków w idealnych warunkach wynoszą $\varepsilon_i > 0$, zaś te współczynniki zmniejszają się odpowiednio o $\gamma_i Z$ w wyniku zużycia pożywienia. Stąd realne współczynniki wzrostu wynoszą

$$(2.1) \quad \lambda_i = \varepsilon_i - \gamma_i(h_1N_1 + h_2N_2) \quad \text{dla } i = 1, 2.$$

Zatem rozwój tych populacji opisywany jest następującym układem równań:

$$(2.2) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1(h_1N_1 + h_2N_2))N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (\varepsilon_2 - \gamma_2(h_1N_1 + h_2N_2))N_2 \end{cases}$$

Będziemy rozważać jedynie rozwiązania nieujemne. Możliwość ograniczenia się do badania rozwiązań nieujemnych wynika z następującego lematu, który znajduje zastosowanie w wielu modelach populacyjnych.

LEMAT 2.1. *Niech $x : [t_0, t_1) \rightarrow \mathbb{R}^n$ będzie rozwiązaniem układu równań*

$$(2.3) \quad \mathbf{x}'(t) = \mathbf{f}(\mathbf{x}, t).$$

Zakładamy, że $f_i(\mathbf{x}, t) = x_i h_i(\mathbf{x}, t)$ dla pewnego i , gdzie h_i jest funkcją ciągłą. Jeżeli $x_i(t_0) > 0$, to $x_i(t) > 0$ dla $t \in (t_0, t_1)$ oraz jeżeli $x_i(t_0) = 0$, to $x_i(t) = 0$ dla $t \in (t_0, t_1)$.

DOWÓD. Niech $a(t) = h_i(\mathbf{x}(t), t)$ dla $t \in [t_0, t_1)$. Wtedy a jest funkcją ciągłą, a funkcja x_i spełnia równanie różniczkowe liniowe

$$(2.4) \quad x_i'(t) = a(t)x_i(t),$$

którego rozwiązanie jest postaci

$$(2.5) \quad x_i(t) = x_i(t_0) \exp\left(\int_{t_0}^t a(s) ds\right).$$

Ponieważ funkcja wykładnicza jest dodatnia, więc znak $x_i(t)$ jest taki sam jak znak $x_i(t_0)$. \square

Funkcje występujące po prawej stronie układu (2.2) spełniają założenia lematu 2.1, a więc jego rozwiązanie startujące z wartości nieujemnych będzie nieujemne.

Zauważmy, że funkcje $N_1(t)$ i $N_2(t)$ są ograniczone. Istotnie, jeżeli dla pewnego $t \geq 0$ mamy $N_1(t) \geq \varepsilon_1/(\gamma_1 h_1)$, to $N_1'(t) \leq 0$, a więc funkcja N_1 maleje. Zatem funkcja $N_1(t)$ jest ograniczona przez $\max\left(N_1(0), \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 h_1}\right)$. Podobnie sprawdzamy, że funkcja $N_2(t)$ jest ograniczona. Z ograniczoności funkcji $N_1(t)$ i $N_2(t)$ oraz z ciągłej zależności prawych stron układu (2.2) od N_1 i N_2 wynika również globalne istnienie rozwiązania układu (2.2), a więc jeżeli $N_1(0) \geq 0$ i $N_2(0) \geq 0$, to układ (2.2) ma rozwiązanie określone dla wszystkich $t \geq 0$. Ponieważ

$$\frac{d}{dt}(\ln N_i(t)) = \frac{N_i'(t)}{N_i(t)},$$

więc korzystając z układu (2.2) otrzymujemy

$$\frac{1}{\gamma_i} \left(\frac{d}{dt} (\ln N_i(t)) - \varepsilon_i \right) = -(h_1 N_1 + h_2 N_2)$$

dla $i = 1, 2$. Z ostatniego równania wynika, że

$$\gamma_2 \left(\frac{d}{dt} (\ln N_1(t)) - \varepsilon_1 \right) = \gamma_1 \left(\frac{d}{dt} (\ln N_2(t)) - \varepsilon_2 \right),$$

a więc

$$(2.6) \quad \frac{d}{dt} (\gamma_2 \ln N_1(t) - \gamma_1 \ln N_2(t)) = \varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1.$$

Z równania (2.6) wynika natychmiast wzór

$$(2.7) \quad \ln(N_1^{\gamma_2}(t)/N_2^{\gamma_1}(t)) = C_0 + (\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1)t,$$

gdzie C_0 jest pewną stałą. Ostatecznie otrzymujemy zależność

$$(2.8) \quad \frac{N_1^{\gamma_2}(t)}{N_2^{\gamma_1}(t)} = C e^{(\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1)t}$$

gdzie $C = e^{C_0}$ jest pewną stałą dodatnią. Rozważymy przypadki w zależności od znaku wyrażenia $\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1$.

1.2. Przypadek $\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1 = 0$. Wtedy

$$(2.9) \quad N_1^{\gamma_2}(t) = C N_2^{\gamma_1}(t),$$

a stąd

$$(2.10) \quad N_1(t) = \bar{C} N_2^{\gamma_1/\gamma_2}(t),$$

gdzie $\bar{C} = C^{1/\gamma_2}$. Podstawiając otrzymany wzór na funkcję $N_1(t)$ do drugiego z równań (2.10) otrzymujemy

$$(2.11) \quad \frac{dN_2}{dt} = (\varepsilon_2 - \gamma_2 h_1 \bar{C} N_2^{\gamma_1/\gamma_2} - \gamma_2 h_2 N_2) N_2.$$

Dalsze badania równania (2.11) poprzedzimy następującym lematem dotyczącym równań różniczkowych.

LEMAT 2.2. *Niech $P \subset \mathbb{R}$ będzie przedziałem otwartym, a $f : [t_0, \infty) \times P \rightarrow \mathbb{R}$ będzie funkcją różniczkowalną. Zakładamy, że dla każdego przedziału zwartego $P_0 \subset P$ funkcja $f(t, x)$ zmierza jednostajnie na P_0 do funkcji $g(x)$ gdy $t \rightarrow \infty$. Ponadto przyjmujemy, że*

- (i) *istnieje punkt $\beta \in P$ taki, że $g(x) > 0$ dla $x < \beta$ oraz $g(x) < 0$ dla $x > \beta$,*

- (ii) oraz istnieją punkty $a, b \in P$, $a < \beta < b$, takie, że $f(t, x) > 0$ dla $x < a$, $t \in [t_0, \infty)$ oraz $f(t, x) < 0$ dla $x > b$, $t \in [t_0, \infty)$.

Wtedy dowolne rozwiązanie $x(t)$ równania

$$(2.12) \quad x'(t) = f(t, x)$$

spełniające warunek początkowy $x(t_0) = x_0$, $x_0 \in P$, jest określone dla wszystkich $t > t_0$ oraz spełnia warunek

$$(2.13) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \beta.$$

W szczególności, jeżeli $f : P \rightarrow \mathbb{R}$ jest funkcją różniczkowalną taką, że $f(x) > 0$ dla $x < \beta$ oraz $f(x) < 0$ dla $x > \beta$, to $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \beta$.

DOWÓD. Zauważmy, że jeżeli $x(t_1) \in [a, b]$ dla pewnego $t_1 \geq t_0$, to z warunku (ii) wynika, że $x(t) \in [a, b]$ dla dowolnego $t > t_1$. Istotnie, gdyby na przykład $x(t_2) < a$ dla pewnego $t_2 > t_1$ to istnieje punkt $t_3 < t_2$ taki, że $x(t_3) = a$ oraz $x(t) < a$ dla $t \in (t_3, t_2)$. Z twierdzenia Cauchy'ego o wartości średniej wnioskujemy, że istnieje punkt $\theta \in (t_3, t_2)$ taki, że $x'(\theta) < 0$. Ponieważ $x(\theta) < a$, więc z warunku (ii) mamy $f(\theta, x(\theta)) > 0$, a zatem $x'(\theta) > 0$, sprzeczność z nierównością $x'(\theta) < 0$. Jeżeli $x(t) \notin [a, b]$ dla dowolnego $t \geq t_0$, to albo $x(t) < a$ dla dowolnego $t \geq t_0$, albo $x(t) > b$ dla dowolnego $t \geq t_0$. W przypadku $x(t) < a$ z warunku (ii) wynika, że funkcja jest rosnąca, a więc $x(t) \in [x(t_0), a]$. W przeciwnym przypadku $x(t) \in [b, x(t_0)]$. Zatem dla dowolnego rozwiązania $x(t)$ istnieje przedział zwarty P_1 taki, że $x(t) \in P_1$ dla dowolnego $t \geq t_0$. Stąd i z różniczkowalności funkcji f wynika globalne istnienie rozwiązania. Niech $c, d \in P$ będą liczbami takimi, że $c < \beta < d$ oraz $P_1 \subset [c, d]$. Wtedy ze zbieżności jednostajnej na P_1 funkcji $f(t, x)$ do $g(x)$ oraz z warunku (i) wynika, że dla dowolnie małego $\varepsilon > 0$ istnieją $\delta > 0$ oraz $T > t_0$ takie, że

$$(2.14) \quad \begin{aligned} f(t, x) &\geq \delta & \text{dla } t \geq T, x \in [c, \beta - \varepsilon], \\ f(t, x) &\leq -\delta & \text{dla } t \geq T, x \in [\beta + \varepsilon, d]. \end{aligned}$$

Z warunku (2.14) otrzymujemy natychmiast, że

$$(2.15) \quad \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq \beta - \varepsilon, \quad \limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \beta + \varepsilon.$$

Ponieważ ε może być dowolnie małą liczbą dodatnią, więc $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \beta$. \square

Wracamy do równania (2.11). W tym przypadku $f(N_2) = h(N_2)N_2$, gdzie $h(N_2) = \varepsilon_2 - \gamma_2 h_1 \bar{C} N_2^{\gamma_1/\gamma_2} - \gamma_2 h_2 N_2$. Ponieważ

$$h'(N_2) = -\gamma_1 h_1 \bar{C} N_2^{\gamma_1/\gamma_2 - 1} - \gamma_2 h_2 < 0,$$

a więc funkcja h jest malejąca dla $N_2 > 0$. Ponadto $h(0) = \varepsilon_2 > 0$ oraz $\lim_{N_2 \rightarrow \infty} h(N_2) = -\infty$, a więc istnieje stała $\beta > 0$ taka, że $h(N_2) > 0$ dla $N_2 < \beta$ oraz $h(N_2) < 0$ dla $N_2 > \beta$. Dla funkcji f mamy również $f(N_2) > 0$ dla $N_2 < \beta$ oraz $f(N_2) < 0$ dla $N_2 > \beta$. Z Lematu 2.2 otrzymujemy $\lim_{t \rightarrow \infty} N_2(t) = \beta$. Stała β jest rozwiązaniem stacjonarnym równania (2.11). Ze wzoru (2.9) wynika, że istnieje stała $\alpha > 0$ taka, że $\lim_{t \rightarrow \infty} N_1(t) = \alpha$, a punkt (α, β) jest rozwiązaniem stacjonarnym układu (2.2). W szczególności

$$(2.16) \quad h_1 \alpha + h_2 \beta = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \quad \text{oraz} \quad \alpha = \bar{C} \beta^{\gamma_1/\gamma_2},$$

a stałą \bar{C} możemy wyznaczyć z warunku początkowego:

$$\bar{C} = N_1(0) N_2^{-\gamma_1/\gamma_2}(0).$$

Zatem rozwiązanie $(N_1(t), N_2(t))$ układu (2.2) zmierza do rozwiązania stacjonarnego (α, β) spełniającego układ równań (2.16) przy czym funkcje $N_1(t)$ i $N_2(t)$ albo równocześnie rosną, albo równocześnie maleją (Rys. 1).

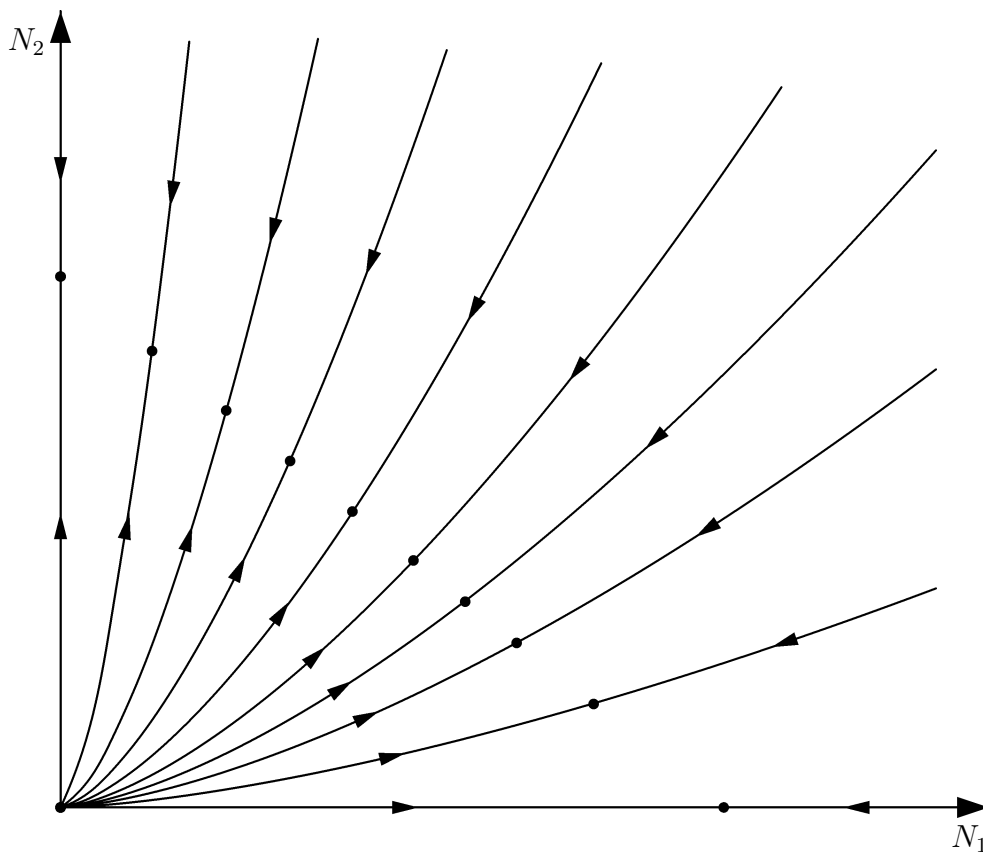
1.3. Przypadek $\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1 > 0$. Ponieważ funkcja $N_1(t)$ jest ograniczona, a wyrażenie $e^{(\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1)t}$ zmierza do nieskończoności gdy $t \rightarrow \infty$, więc z tożsamości (2.8) wnioskujemy, że

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_2(t) = 0.$$

Możemy teraz zastosować Lemat 2.2 do pierwszego z równań (2.2). W tym przypadku:

$$\begin{aligned} f(t, x) &= (\varepsilon_1 - \gamma_1 h_1 x - \gamma_1 h_2 N_2(t))x, \\ g(x) &= (\varepsilon_1 - \gamma_1 h_1 x)x \\ \beta &= \varepsilon_1 / (\gamma_1 h_1). \end{aligned}$$

Niech $t_0 \geq 0$ będzie tak dobrane, aby $|N_2(t)| < \frac{\beta}{2}$ dla $t \geq t_0$ i niech $a = \frac{\beta}{2}$ i $b = \frac{3\beta}{2}$. Wtedy $f(t, x) > 0$ dla $x < a$, $t \in [t_0, \infty)$ oraz $f(x, t) < 0$



RYSUNEK 1.

dla $x > b$, $t \in [t_0, \infty)$. Zatem

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_1(t) = \varepsilon_1 / (\gamma_1 h_1)$$

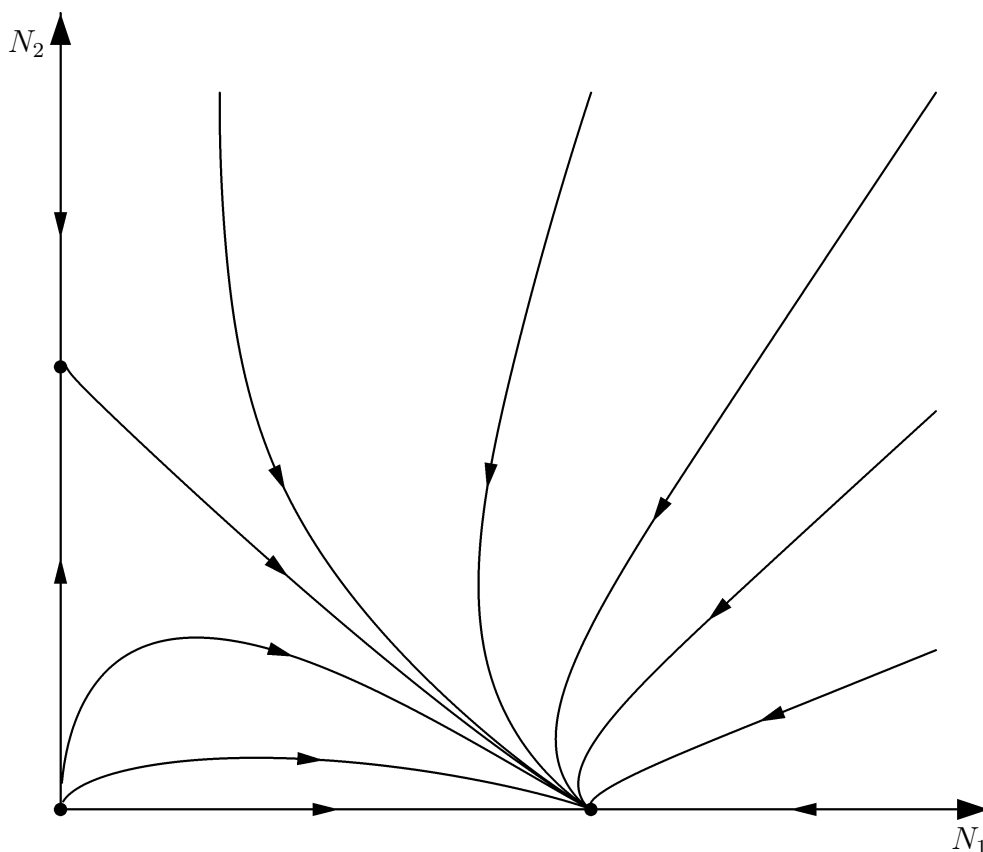
(patrz Rys. 2). Ze wzoru (2.8) łatwo wnioskujemy, że funkcja $N_2(t)$ maleje do zera w tempie wykładniczym:

$$(2.17) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N_2(t) / e^{-(\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1)t/\lambda} = \text{const.}$$

Analogicznie w przypadku $\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1 < 0$ otrzymujemy

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_1(t) = 0 \quad \text{oraz} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N_2(t) = \varepsilon_2 / (\gamma_2 h_2).$$

1.4. Uogólnienia. Rozpatrywany model konkurencji gatunków można uogólniać na wiele sposobów. Na przykład możemy rozpatrywać model w którym mamy kilka populacji, lub też zakładać, że funkcja



RYSUNEK 2.

zużycia pożywienia jest dowolną funkcją f dwóch zmiennych rosnącą ze względu na obie zmienne. W tym przypadku można się przekonać, że model ma praktycznie te same własności jak w przypadku, gdy f jest funkcją liniową N_1 i N_2 (patrz Zadanie 2.1).

Modele współzawodnictwa pojawiają się w różnorodnych zastosowaniach. Na przykład w pracy [5] pojawia się nieco zmodyfikowany układ (2.2), który opisuje dynamikę rozwoju dwóch sąsiadujących regionów. Po drobnych modyfikacjach model ten sprowadza się do układu równań

$$(2.18) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1(N_1 + \beta N_2))N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} = (\varepsilon_2 - \gamma_2(N_2 + \beta N_1))N_2, \end{cases}$$

gdzie $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2, \beta > 0$. Ta niewielka zmiana modelu prowadzi do istotnie innych jego własności (patrz Zadania 2.2, 2.3, 2.4).

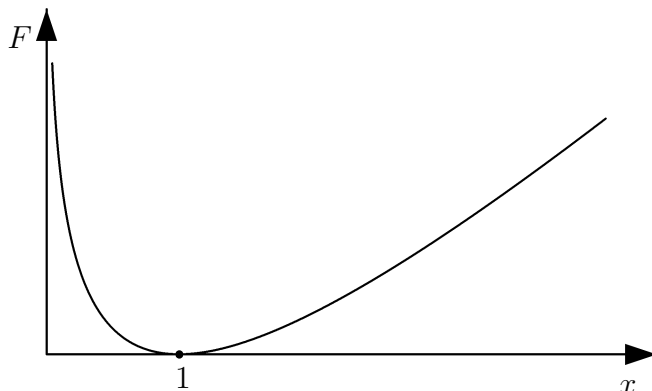
2. Drapieżca-ofiara

2.1. Model podstawowy. Rozpoczniemy od modelu Voltery w którym $N_1(t)$ i $N_2(t)$ oznaczają liczebność populacji, odpowiednio, ofiar i drapieżników. W modelu tym przyjmujemy, że zasoby pożywienia ofiar są nieograniczone, a więc w przypadku braku drapieżców, populacja ofiar rośnie geometrycznie a jej współczynnik wzrostu oznaczamy przez ε_1 . Zakładamy, że drapieżcy zmniejszają współczynnik wzrostu populacji ofiar proporcjonalnie do wielkości populacji drapieżców. Zatem współczynnik wzrostu populacji ofiar wynosi $\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2$, gdzie ε_1 i γ_1 są stałymi dodatnimi. W przypadku drapieżców przyjmujemy, że współczynnik wzrostu ich populacji rośnie proporcjonalnie do wielkości populacji ofiar, a więc wynosi $-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1$, gdzie ε_2 i γ_2 są stałymi dodatnimi. Założyliśmy, że w przypadku braku ofiar, populacja drapieżców będzie wymierać, a więc jej współczynnik wzrostu jest ujemny. Przyjęte założenia prowadzą do modelu opisanego następującym układem równań

$$(2.19) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1)N_2. \end{cases}$$

Ograniczymy się do badania rozwiązań dodatnich układu (2.19). Zauważmy, że układ (2.19) ma dokładnie jeden punkt stacjonarny o współrzędnych dodatnich (K_1, K_2) , gdzie $K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$, $K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$. W dalszym badaniu układu (2.19) wygodnie jest wprowadzić nowe zmienne n_1 i n_2 takie, że $N_1 = K_1 n_1$ i $N_2 = K_2 n_2$. Są to tzw. *zmiennne bezwymiarowe*. Spełniają one układ postaci

$$(2.20) \quad \begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = \varepsilon_1(1 - n_2)n_1 \\ \frac{dn_2}{dt} = -\varepsilon_2(1 - n_1)n_2. \end{cases}$$



RYSUNEK 3.

2.2. Okresowość rozwiązań. Mnożąc pierwsze z równań (2.20) przez ε_2 , a drugie przez ε_1 i dodając stronami otrzymujemy

$$(2.21) \quad \varepsilon_2 n_1' + \varepsilon_1 n_2' = \varepsilon_1 \varepsilon_2 (n_1 - n_2).$$

Podobnie, mnożąc pierwsze z równań (2.20) przez $\frac{\varepsilon_2}{n_1}$, a drugie przez $\frac{\varepsilon_1}{n_2}$ i dodając stronami otrzymujemy

$$(2.22) \quad \frac{\varepsilon_2}{n_1} n_1' + \frac{\varepsilon_1}{n_2} n_2' = \varepsilon_1 \varepsilon_2 (n_1 - n_2).$$

Z równań (2.21) i (2.22) wynika następująca zależność

$$(2.23) \quad \frac{\varepsilon_2}{n_1} n_1' + \frac{\varepsilon_1}{n_2} n_2' = \varepsilon_2 n_1' + \varepsilon_1 n_2',$$

a ponieważ $\frac{d}{dt}(\ln n_i) = \frac{n_i'}{n_i}$, więc (2.23) możemy napisać w postaci

$$(2.24) \quad \frac{d}{dt}[\varepsilon_2(n_1 - \ln n_1) + \varepsilon_1(n_2 - \ln n_2)] = 0,$$

a stąd

$$(2.25) \quad \varepsilon_2(n_1 - \ln n_1) + \varepsilon_1(n_2 - \ln n_2) \equiv \text{const.}$$

Wprowadzimy funkcję pomocniczą $F(x) = x - \ln x - 1$. Wtedy równanie (2.25) można zapisać w postaci

$$(2.26) \quad \varepsilon_2 F(n_1) + \varepsilon_1 F(n_2) = C,$$

gdzie C jest pewną stałą. Ponieważ $F'(x) = 1 - \frac{1}{x}$, więc funkcja F jest malejąca w przedziale $(0, 1)$ i rosnąca w przedziale $(1, \infty)$. Ponadto $\lim_{x \rightarrow 0} F(x) = \infty$ i $\lim_{x \rightarrow \infty} F(x) = \infty$ oraz $F(1) = 0$ (patrz Rys. 3).

Zbadamy jakie są krzywe fazowe układu (2.19), tj. wykresy jego rozwiązań na płaszczyźnie (n_1, n_2) . Zauważmy, że z warunku (2.26) wynika, że współrzędne krzywej fazowej spełniają tożsamość (2.26), a więc należy zbadać jaki jest wykres krzywej K zadanej równaniem (2.26). Możemy rozpatrywać tylko stałe C dodatnie, bo dla $C < 0$ równanie (2.26) nie ma rozwiązań, a dla $C = 0$ ma jedyne rozwiązanie $(1, 1)$. Ustalmy więc $C > 0$ i niech stałe A_1, A_2, B_1, B_2 będą tak dobrane, że $0 < A_1 < 1 < A_2$, $0 < B_1 < 1 < B_2$, $\varepsilon_2 F(A_i) = C$ oraz $\varepsilon_1 F(B_i) = C$ dla $i = 1, 2$. Zauważmy, że punkty $(A_1, 1)$, $(A_2, 1)$, $(1, B_1)$ i $(1, B_2)$ leżą na krzywej K . Ponadto ponieważ funkcja F jest malejąca w przedziale $(0, 1)$ i rosnąca w przedziale $(0, \infty)$, więc $A_1 \leq n_1 \leq A_2$ oraz $B_1 \leq n_2 \leq B_2$. Rozważmy cztery przypadki

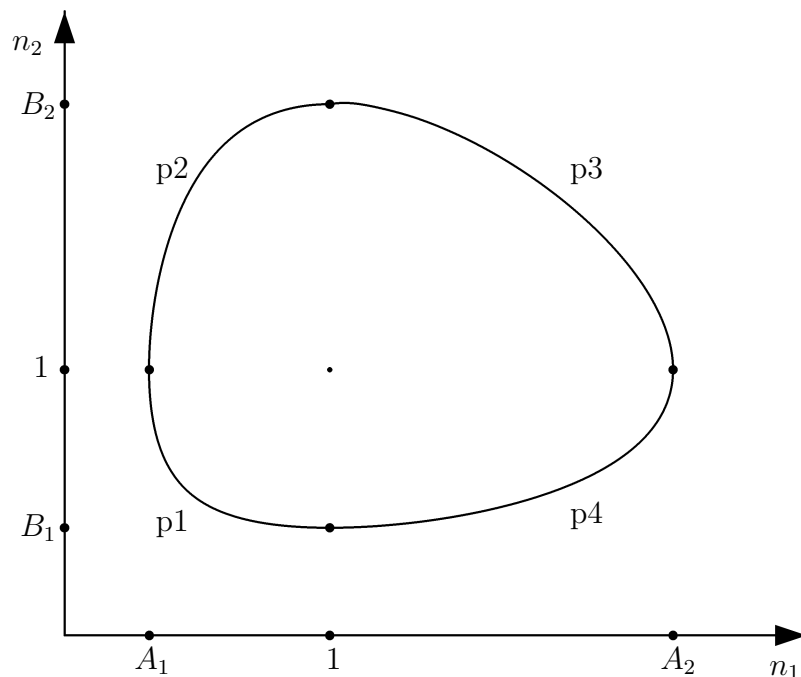
- (p1) $A_1 \leq n_1 \leq 1, B_1 \leq n_2 \leq 1$,
- (p2) $A_1 \leq n_1 \leq 1, B_1 \leq n_2 \leq B_2$,
- (p3) $1 \leq n_1 \leq A_2, B_1 \leq n_2 \leq 1$,
- (p4) $1 \leq n_1 \leq A_2, 1 \leq n_2 \leq B_2$.

W każdym z tych przypadków funkcje $F(n_1)$ i $F(n_2)$ są silnie monotoniczne, a więc w szczególności dla każdego ustalonego n_1 istnieje jedyne rozwiązanie $n_2 = n_2(n_1)$ równania (2.26). Rozważmy przypadek (p1). Wtedy $F_1(n_1)$ jest funkcją malejącą, a więc z równania (2.26) wnioskujemy, że funkcja $F_2(n_2(n_1))$ rośnie, gdy n_1 rośnie. Ponieważ F_2 jest funkcją malejącą zmiennej n_2 , więc ostatecznie funkcja $n_2(n_1)$ jest malejąca. Podobne rozumowanie prowadzi nas do wniosku, że funkcja $n_2(n_1)$ jest rosnąca w przypadku (p2) i (p3) oraz malejąca w przypadku (p4) (Rys. 4). Wnioskujemy stąd, że krzywa K jest zamknięta. Ponieważ na krzywej K nie ma punktów stacjonarnych, więc K jest krzywą fazową. Zatem rozwiązania układu (2.20) są funkcjami okresowymi.

Wracamy teraz do wyjściowego układu (2.19). Układ ten ma również wszystkie rozwiązania okresowe. Rysunek 5 przedstawia kilka krzywych fazowych dla tego układu.

2.3. Wartość średnia rozwiązań i implikacje ekologiczne.

Rozpocniemy od zbadania wartości średniej rozwiązań $N_1(t)$ i $N_2(t)$.



RYSUNEK 4.

Z pierwszego z równań układu (2.20) otrzymujemy

$$(2.27) \quad \frac{d}{dt}(\ln n_1(t)) = \varepsilon_1 - \varepsilon_1 n_2(t).$$

Niech T będzie okresem rozwiązania. Z równania (2.27) otrzymujemy

$$(2.28) \quad \int_0^T \frac{d}{dt}(\ln n_1(t)) dt = \varepsilon_1 T - \varepsilon_1 \int_0^T n_2(t) dt.$$

Ponieważ

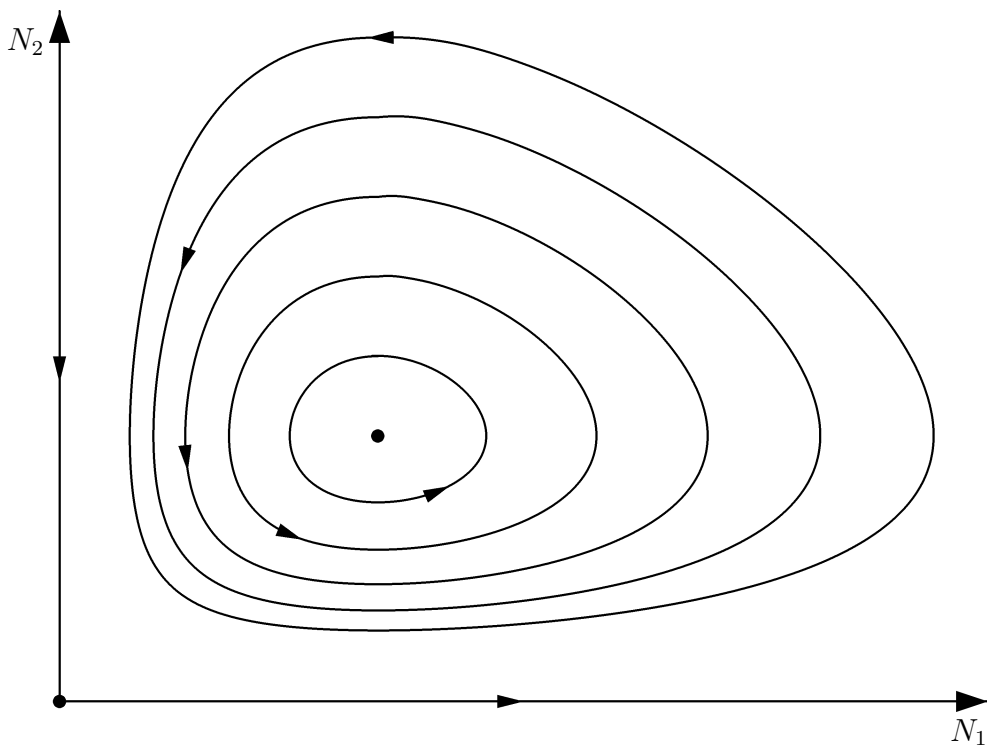
$$\int_0^T \frac{d}{dt}(\ln n_1(t)) dt = \ln n_1(T) - \ln n_1(0) = 0,$$

a więc z równania (2.28) wnioskujemy, że

$$(2.29) \quad \int_0^T n_2(t) dt = T.$$

Z równania $N_2(t) = K_2 n_2(t)$ i z (2.29) otrzymujemy

$$(2.30) \quad \frac{1}{T} \int_0^T N_2(t) dt = K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1},$$



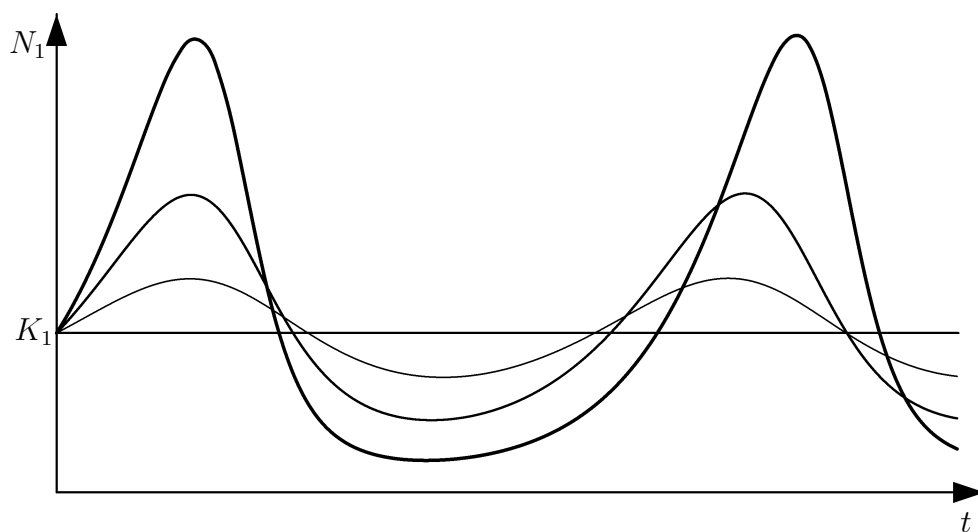
RYSUNEK 5.

a więc średnia wartość rozwiązania $N_2(t)$ jest równa drugiej współrzędnej rozwiązania stacjonarnego. Podobnie wartość średnia rozwiązania $N_1(t)$ jest równa pierwszej współrzędnej rozwiązania stacjonarnego.

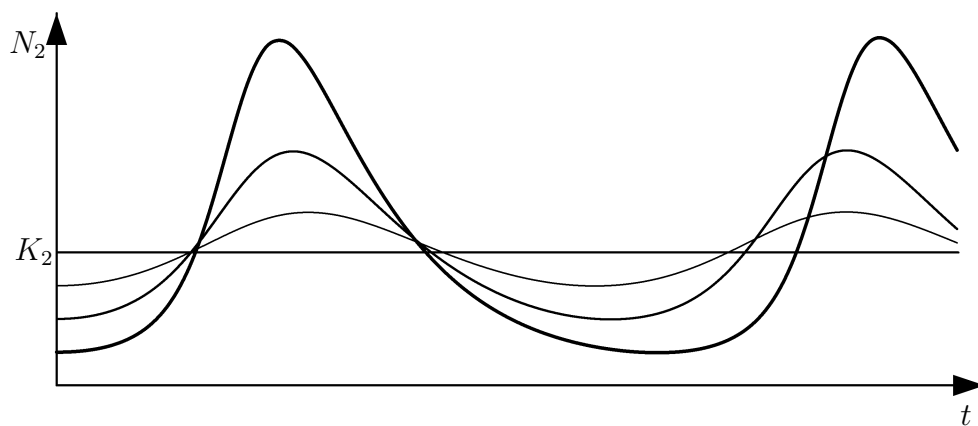
WNIOSEK 2.1. Wartości średnie wielkości obu populacji są takie jak współrzędne punktu stacjonarnego.

Rysunki 6 i 7 przedstawiają wykresy funkcji $N_1(t)$ i $N_2(t)$. Warto zauważyć, że ponieważ wartości średnie tych funkcji nie zależą od wyboru rozwiązania, więc wraz z oddalaniem się punktu początkowego od punktu równowagi (K_1, K_2) zwiększa się czas w którym wykresy funkcji $N_1(t)$ i $N_2(t)$ są położone poniżej prostych, odpowiednio, $N_1 = K_1$ $N_2 = K_2$.

Rysunek 8 przedstawia zależność między wielkościami populacji ofiar i drapieżców. Możemy zaobserwować, że wykres populacji drapieżców jest przesunięty w stosunku do wykresu populacji ofiar, a więc



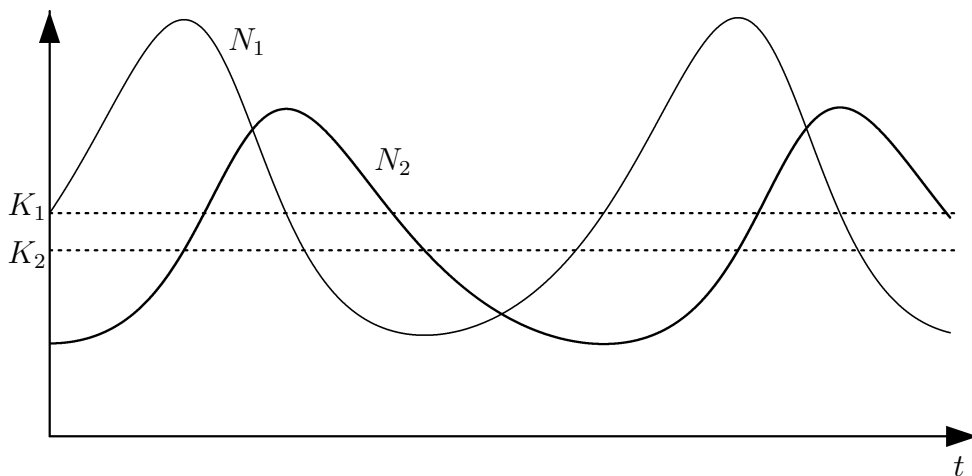
RYSUNEK 6.



RYSUNEK 7.

wzrost populacji drapieżców następuje z pewnym opóźnieniem w stosunku do populacji ofiar. Rozpatrywany przez nas model drapieżca-ofiara nie zawiera elementów związanych z samym cyklem rozwojowym obu populacji, a zatem opóźnienie to nie jest związane na przykład z długością ciąży drapieżców czy też sezonowością cyklu rozwojowego populacji.

Wniosek (2.1) ma ciekawą interpretację biologiczną. Zakładamy, że odławiamy zarówno populację ofiar i drapieżców. Wtedy zmniejszają



RYSUNEK 8.

się współczynniki wzrostu populacji, a więc nowe współczynniki wzrostu ε'_1 i $-\varepsilon'_2$ spełniają nierówności: $\varepsilon'_1 < \varepsilon_1$ i $-\varepsilon'_2 < -\varepsilon_2$. Przyjmując, że odłowy populacji ofiar nie są zbyt intensywne ($\varepsilon'_1 > 0$), wtedy nowe średnie wielkości populacji spełniają warunki

$$K'_1 = \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_2} > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} = K_1,$$

$$K'_2 = \frac{\varepsilon'_1}{\gamma_1} < \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} = K_2.$$

Zatem w wyniku odłowów populacja ofiar rośnie, zaś populacja drapieżców maleje. To zaskakujące stwierdzenie wyjaśniło, zjawisko odwrotne, z którym mieli do czynienia rybacy włoscy po I Wojnie Światowej. Zmniejszenie odłowów ryb spowodowane działaniami wojennymi spowodowało relatywny wzrost ilości ryb drapieżnych. Zwiększenie ochrony ofiar przed drapieżcami prowadzi do zwiększenia obu populacji. Istotnie, mamy wtedy $\gamma'_1 < \gamma_1$ i $\gamma'_2 < \gamma_2$, a więc

$$K'_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma'_2} > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} = K_1 \quad \text{i} \quad K'_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma'_1} > \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} = K_2.$$

2.4. Okres rozwiązań. Zbadamy teraz ile wynosi okres rozwiązań w pobliżu punktu stacjonarnego. Podstawimy $x_1(t) = n_1(t) - 1$ i

$x_2(t) = n_2(t) - 1$. Wtedy układ (2.20) sprowadza się do układu

$$(2.31) \quad \begin{cases} x'_1 = -\varepsilon_1 x_2(1 + x_1) \\ x'_2 = \varepsilon_2 x_1(1 + x_2). \end{cases}$$

Interesuje nas więc okres rozwiązań układu (2.31) gdy warunek początkowy zmierza do $(0, 0)$. Wygodnie jest przyjąć $x_1(0) = 0$ i $x_2(0) = C\delta$, gdzie C ustaloną stałą, a $\delta \rightarrow 0$. Zastosujemy podstawienie

$$x_1(t) = \delta y_{1\delta}(t) \quad \text{oraz} \quad x_2(t) = \delta y_{2\delta}(t).$$

Wtedy $y_{1\delta}(0) = 0$ i $y_{2\delta}(0) = C$, zaś funkcje $y_{1\delta}$ i $y_{2\delta}$ spełniają układ równań

$$(2.32) \quad \begin{cases} y'_{1\delta} = -\varepsilon_1 y_{2\delta}(1 + \delta y_{1\delta}) \\ y'_{2\delta} = \varepsilon_2 y_{1\delta}(1 + \delta y_{2\delta}). \end{cases}$$

Z twierdzenia o ciągłej zależności rozwiązań od parametru wynika, że gdy $\delta \rightarrow 0$ to funkcje $y_{1\delta}(t)$ i $y_{2\delta}(t)$ zmierzają do funkcji $y_1(t)$ i $y_2(t)$ spełniających układ liniowy

$$(2.33) \quad \begin{cases} y'_1 = -\varepsilon_1 y_2 \\ y'_2 = \varepsilon_2 y_1 \end{cases}$$

i warunek początkowy $y_1(0) = 0$, $y_2(0) = C$, a więc

$$y_1(t) = -C \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}} \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t) \quad \text{oraz} \quad y_2(t) = C \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t).$$

Funkcje $y_1(t)$ i $y_2(t)$ są funkcjami okresowymi o okresie $T = 2\pi/\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}$.

WNIOSEK 2.2. *Okres rozwiązań układu (2.19) w pobliżu rozwiązania stacjonarnego wynosi*

$$T \approx \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}.$$

3. Drapieżca-ofiara i ograniczone zasoby

3.1. Model. Zmodyfikujemy teraz poprzedni model Volterry dodając zależność współczynnika wzrostu populacji od wielkości populacji. Układ (2.19) zamieni się wtedy na układ

$$(2.34) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \beta_1 N_1 - \gamma_1 N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 - \beta_2 N_2) N_2, \end{cases}$$

gdzie stałe $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \beta_1\beta_2, \gamma_1, \gamma_2$ są dodatnie.

Badanie układu (2.34) rozpoczniemy od wyznaczenia punktów stacjonarnych. Układ (2.34) może mieć trzy punkty stacjonarne o współrzędnych nieujemnych:

$$P_0 = (0, 0), \quad P_1 = \left(\frac{\varepsilon_1}{\beta_1}, 0 \right), \quad P_2 = \left(\frac{\varepsilon_1\beta_2 + \varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_1\gamma_2 + \beta_1\beta_2}, \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1}{\gamma_1\gamma_2 + \beta_1\beta_2} \right).$$

Punkt stacjonarny P_2 pojawia się, gdy $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 > 0$.

Następnie zbadamy zachowanie rozwiązań układu (2.34) w pobliżu punktów stacjonarnych. Będziemy stosować metodę opartą na linearyzacji układu, którą teraz omówimy.

3.2. Uwagi o linearyzacji. Niech U będzie otoczeniem punktu $\mathbf{0}$ w przestrzeni \mathbb{R}^d , a $\mathbf{f} : U \rightarrow \mathbb{R}^d$ funkcją różniczkowalną taką, że $\mathbf{f}(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$. Interesuje nas zachowanie rozwiązań układu

$$(2.35) \quad \mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x})$$

w pobliżu punktu $\mathbf{0}$. Niech $A = \mathbf{f}'(\mathbf{0})$ oraz $\mathbf{g}(\mathbf{x}) = \mathbf{f}(\mathbf{x}) - A\mathbf{x}$. Wtedy $\|\mathbf{g}(\mathbf{x})\| = o(\|\mathbf{x}\|)$. Ustalmy $\mathbf{a} \in \mathbb{R}^d$ i rozważmy rodzinę rozwiązań $\mathbf{x}_\varepsilon(t)$ układu (2.35) takich, że $\mathbf{x}_\varepsilon(\mathbf{0}) = \varepsilon\mathbf{a}$. Niech $\mathbf{y}_\varepsilon(t) = \varepsilon^{-1}\mathbf{x}_\varepsilon(t)$. Wtedy funkcja \mathbf{y}_ε spełnia warunek początkowy $\mathbf{y}_\varepsilon(0) = \mathbf{a}$ oraz układ równań

$$(2.36) \quad \mathbf{y}'_\varepsilon = \varepsilon^{-1}\mathbf{f}(\varepsilon\mathbf{y}_\varepsilon).$$

Zauważmy, że

$$\varepsilon^{-1}\mathbf{f}(\varepsilon\mathbf{y}) = A\mathbf{y} + \varepsilon^{-1}\mathbf{g}(\varepsilon\mathbf{y}),$$

a ponieważ

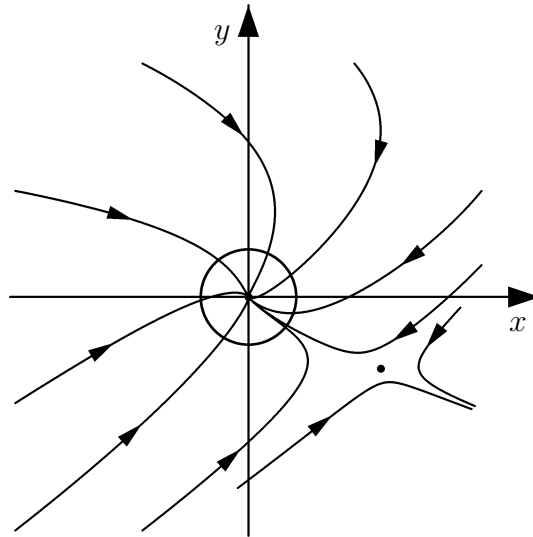
$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \|\varepsilon^{-1}\mathbf{g}(\varepsilon\mathbf{y})\| = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \varepsilon^{-1}o(\varepsilon\mathbf{y}) = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{o(\varepsilon\mathbf{y})}{\|\varepsilon\mathbf{y}\|} \|\mathbf{y}\| = 0,$$

więc z twierdzenia o ciągłej zależności rozwiązań od parametru, funkcje $\mathbf{y}_\varepsilon(t)$ zbiegają do funkcji $\mathbf{y}(t)$, która spełnia równanie liniowe

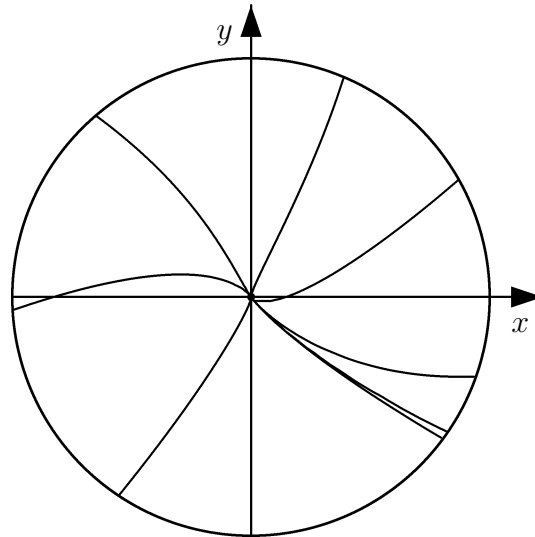
$$(2.37) \quad \mathbf{y}' = A\mathbf{y}$$

i warunek początkowy $\mathbf{y}(0) = \mathbf{a}$.

Podamy teraz interpretację geometryczną otrzymanego wyniku. Wyobraźmy sobie, że obserwujemy rozwiązania układu (2.35) w pobliżu punktu stacjonarnego $\mathbf{0}$. W tym celu używamy szkła powiększającego ε^{-1} krotnie. Wtedy zamiast rozwiązań układu (2.35) widzimy funkcję



RYSUNEK 9.



RYSUNEK 10.

$\mathbf{y}_\varepsilon(t)$. Gdy $\varepsilon \rightarrow 0$, to funkcja $\mathbf{y}_\varepsilon(t)$ zmierza do rozwiązania równania liniowego (2.37). Zatem rozwiązanie układu (2.37) jest granicznym obrazem rozwiązań układu (2.35) w pobliżu punktu stacjonarnego $\mathbf{0}$, gdy skala powiększenia dąży do nieskończoności.

Rysunek 9 przedstawia rozwiązania układu

$$(2.38) \quad \begin{cases} x' = -3x - 0,5y + x^2 - xy + 2y^2 \\ y' = -x - 3y - x^2 + 2xy \end{cases}$$

na płaszczyźnie fazowej, a rysunek 10 przedstawia rozwiązania tego układu 5-krotnie powiększone (część zawarta w kole). Wykres ten niewiele różni się od wykresu rozwiązań układu liniowego

$$(2.39) \quad \begin{cases} x' = -3x - 0,5y \\ y' = -x - 3y \end{cases}$$

otrzymanych przez “nieskończone powiększenie” rozwiązań układu (2.38). Ponieważ obraz rozwiązań układu liniowego na płaszczyźnie fazowej jest niezmienniczy względem jednokładności o środku w początku układu współrzędnych, więc rozwiązania te wyglądają identycznie bez względu na skalę powiększenia. Linearyzacja układu w otoczeniu punktu stacjonarnego prowadzi więc do uzyskania dość dokładnego obrazu rozwiązań układu na płaszczyźnie fazowej. Zauważmy ponadto, że jeżeli obserwujemy przez “szkło powiększające” rozwiązania w otoczeniu punktu \mathbf{x} , który nie jest punktem stacjonarnym, to krzywe fazowe są podobne do prostych równoległych do wektora $\mathbf{f}(\mathbf{x})$. Zatem jedynie linearyzacja w punktach stacjonarnych dostarcza istotnych informacji o przebiegu rozwiązań układu nieliniowego.

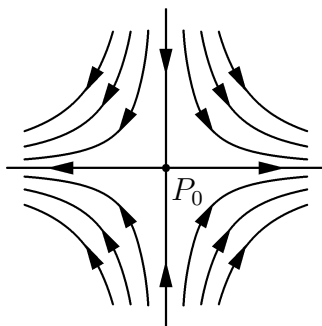
Jeżeli macierz A jest odwracalna, to istnieje stała $M > 0$ taka, że $\|A\mathbf{x}\| \geq M\|\mathbf{x}\|$. Ponieważ rozwiązanie przechodzące przez punkt \mathbf{x} jest styczne do wektora $\mathbf{f}(\mathbf{x}) = A\mathbf{x} + \mathbf{g}(\mathbf{x})$, więc z nierówności $\|A\mathbf{x}\| \geq M\|\mathbf{x}\|$ i warunku $\|\mathbf{g}(\mathbf{x})\| = o(\|\mathbf{x}\|)$ wynika, że wektor $A\mathbf{x}$ wyznacza w przybliżeniu kierunek przebiegu rozwiązania w pobliżu punktu stacjonarnego.

3.3. Punkty stacjonarne układu (2.34). Zbadamy typ punktów stacjonarnych układu (2.34). Rozpocznijmy od punktu $P_0 = (0, 0)$. W naszym przypadku

$$\begin{aligned} f_1(N_1, N_2) &= (\varepsilon_1 - \beta_1 N_1 - \gamma_1 N_2)N_1, \\ f_2(N_1, N_2) &= (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 - \beta_2 N_2)N_2, \end{aligned}$$

a więc pochodna Frechéta $\frac{df}{dN}$ wynosi

$$\frac{df}{dN}(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\beta_1 N_1 - \gamma_1 N_2 & -\gamma_1 N_1 \\ \gamma_2 N_2 & -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 - 2\beta_2 N_2 \end{bmatrix}.$$



RYSUNEK 11.

Zatem w punkcie P_0 mamy

$$A = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{bmatrix}$$

i wielomian charakterystyczny układu liniowego $W(\lambda) = \det(A - \lambda I)$ ma dwa pierwiastki $\lambda_1 = \varepsilon_1$ i $\lambda_2 = -\varepsilon_2$ ($\det A$ oznacza wyznacznik macierzy A). Zatem punkt stacjonarny P_0 jest *punktem siodlowym*. Obraz rozwiązań w otoczeniu punktu P_0 na płaszczyźnie fazowej (N_1, N_2) przedstawiony jest na Rysunku 11.

Linearyzując układ (2.34) w punkcie P_1 otrzymujemy macierz

$$A = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -\varepsilon_1\gamma_1/\beta_1 \\ 0 & (\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1)/\beta_1 \end{bmatrix}.$$

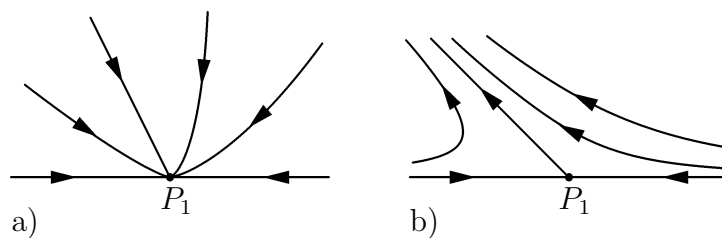
Wielomian charakterystyczny $W(\lambda)$ ma dwa pierwiastki $\lambda_1 = -\varepsilon_1$ i $\lambda_2 = (\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1)/\beta_1$. W przypadku $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 < 0$ oba pierwiastki charakterystyczne są liczbami ujemnymi, a więc w punkcie P_1 jest *węzeł stabilny* (Rys. 12 a). W przypadku $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 > 0$ jeden z pierwiastków charakterystycznych jest ujemny, a drugi dodatni, a więc w punkcie P_1 jest *siodło* (Rys. 12 b). Punkt stacjonarny P_2 istnieje tylko w przypadku $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 > 0$. Wtedy

$$A = \begin{bmatrix} -c\beta_1(\varepsilon_2\gamma_1 + \varepsilon_1\beta_2) & -c\gamma_1(\varepsilon_1\beta_2 + \varepsilon_2\gamma_1) \\ c\gamma_2(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1) & c\beta_2(\beta_1\varepsilon_2 - \gamma_2\varepsilon_1) \end{bmatrix},$$

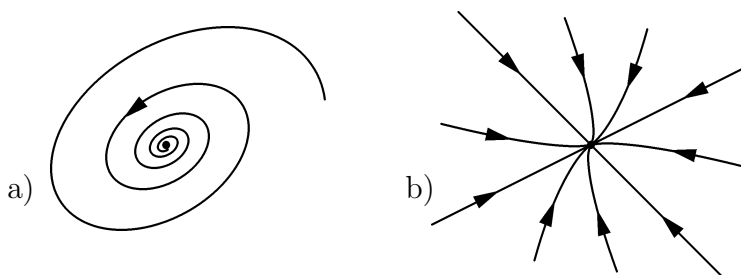
gdzie $c = (\gamma_1\gamma_2 + \beta_1\beta_2)^{-1}$.

Niech $\alpha_1 = c(\varepsilon_2\gamma_1 + \varepsilon_1\beta_2) > 0$ i $\alpha_2 = c(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1) > 0$. Wtedy można łatwo sprawdzić, że wielomian charakterystyczny jest postaci

$$W(\lambda) = (\lambda + a)^2 - b,$$



RYSUNEK 12. Portret fazowy w otoczeniu punktu P_1 . Po lewej stronie węzeł stabilny, gdy $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 < 0$, a po prawej siodło gdy $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 > 0$.



RYSUNEK 13. Portret fazowy w otoczeniu punktu P_2 . Po lewej stronie ognisko stabilne, gdy $b < 0$, a po prawej węzeł stabilny, gdy $b > 0$.

gdzie

$$a = (\beta_1\alpha_1 + \beta_2\alpha_2)/2, \quad b = [(\beta_1\alpha_1 - \beta_2\alpha_2)^2 - 4\gamma_1\gamma_2\alpha_1\alpha_2]/4.$$

Jeżeli $b < 0$, to oba pierwiastki charakterystyczne są liczbami zespolonymi z_1 i z_2 oraz $\operatorname{Re} z_1 = \operatorname{Re} z_2 = -a < 0$, a więc punkt P_2 jest *ogniskiem stabilnym* (Rys. 13 a). Jeżeli $b > 0$, to $\lambda_1 = -(a + \sqrt{b})/2$ oraz $\lambda_2 = -(a - \sqrt{b})/2$. Ponieważ $a^2 > b$, więc oba pierwiastki charakterystyczne są liczbami ujemnymi, a więc punkt P_2 jest węzłem stabilnym (Rys. 13 b).

3.4. Globalna stabilność. Badanie własności rozwiązań w otoczeniu punktów stacjonarnych dostarcza nam jedynie częściowych informacji o rozwiązaniach układu. Przedstawimy teraz wyniki dotyczące dowolnych rozwiązań układu (2.34). Naszym celem będzie udowodnienie globalnej stabilności rozwiązań, a więc zbieżność rozwiązań układu (2.34) do punktu stacjonarnego P_1 , gdy $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 \leq 0$ oraz do punktu

stacjonarnego P_2 , gdy $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 > 0$. Dowody będą oparte na metodzie *funkcji Lapunowa*, ale nie będziemy zajmować się tutaj teoretycznymi aspektami tej metody. Będziemy rozważać rozwiązania startujące z punktów o dodatnich współrzędnych. Wtedy $N_1(t) > 0$ oraz $N_2(t) > 0$ dla dowolnych t .

Przypadek $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 \leq 0$. Pokażemy, że $\lim_{t \rightarrow \infty} N_1(t) = \varepsilon_1/\beta_1$ i $\lim_{t \rightarrow \infty} N_2(t) = 0$, a więc wszystkie dodatnie rozwiązania układu (2.34) zbiegają do punktu stacjonarnego P_1 . W tym celu definiujemy funkcję

$$(2.40) \quad V(N_1, N_2) = G(N_1) - G\left(\frac{\varepsilon_1}{\beta_1}\right) + \beta_1\gamma_1 N_2,$$

gdzie $G(N_1) = \beta_1\gamma_2 N_1 - \varepsilon_1\gamma_2 \ln N_1$. Zauważmy, że $G'(N_1) = \beta_1\gamma_2 - \frac{\varepsilon_1\gamma_2}{N_1}$, a więc funkcja G jest malejąca w przedziale $(0, \frac{\varepsilon_1}{\beta_1})$ i rosnąca w przedziale $(\frac{\varepsilon_1}{\beta_1}, \infty)$. Stąd dla dowolnego $\delta > 0$ mamy

$$(2.41) \quad \inf\{V(N_1, N_2) : (N_1, N_2) \in A_\delta\} > 0,$$

gdzie

$$(2.42) \quad A_\delta = \{(N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2 : (N_1 - \frac{\varepsilon_1}{\beta_1})^2 + N_2^2 \geq \delta\}.$$

Wyznaczamy pochodną funkcji V wzdłuż rozwiązania układu (2.34):

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}V(N_1(t), N_2(t)) &= \frac{\partial V}{\partial N_1}N_1'(t) + \frac{\partial V}{\partial N_2}N_2'(t) \\ &= G'(N_1(t))N_1'(t) + \beta_1\gamma_1 N_2'(t) \\ &= (\beta_1\gamma_2 N_1 - \varepsilon_1\gamma_2)(\varepsilon_1 - \beta_1 N_1 - \gamma_1 N_2) \\ &\quad + \beta_1\gamma_1(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 - \beta_2 N_2)N_2 \\ &= -\beta_1^2\gamma_2\left(N_1 - \frac{\varepsilon_1}{\beta_1}\right)^2 + (\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1)\gamma_1 N_2 - \beta_1\beta_2\gamma_1 N_2^2. \end{aligned}$$

Ponieważ $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 \leq 0$, więc

$$(2.43) \quad \frac{d}{dt}V(N_1(t), N_2(t)) \leq -\beta_1^2\gamma_2\left(N_1 - \frac{\varepsilon_1}{\beta_1}\right)^2 - \beta_1\beta_2\gamma_1 N_2^2,$$

a stąd wynika natychmiast, że

$$(2.44) \quad \frac{d}{dt}V(N_1(t), N_2(t)) \leq -c\delta$$

o ile $(N_1(t), N_2(t)) \in A_\delta$, gdzie $c = \min\{\beta_1^2\gamma_2, \beta_1\beta_2\gamma_1\}$.

Z nierówności (2.43) wnioskujemy, że funkcja $\varphi(t) = V(N_1(t), N_2(t))$ jest malejąca, a ponieważ $\varphi(t) \geq 0$, więc istnieje granica $\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi(t)$. Sprawdźmy, że $\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi(t) = 0$. W przeciwnym przypadku istnieje

stała $\lambda > 0$ taka, że $V(N_1(t), N_2(t)) \geq \lambda$ dla dowolnego $t \geq 0$. Ponieważ $V(\frac{\varepsilon_1}{\beta_1}, 0) = 0$, więc istnieje $\delta > 0$ takie, że $(N_1(t), N_2(t)) \in A_\delta$ dla $t \geq 0$. Z nierówności (2.44) wnioskujemy, że $\varphi'(t) \leq -c\delta$ dla dowolnego $t \geq 0$, a więc $\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi(t) = -\infty$, co jest niemożliwe. Zatem $\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi(t) = 0$. Z warunku (2.41) wnioskujemy, że dla dowolnego $\delta > 0$, istnieje t_0 takie, że $(N_1(t), N_2(t)) \notin A_\delta$ dla $t \geq t_0$. Z definicji zbioru A_δ wnioskujemy, że $\lim_{t \rightarrow \infty} N_1(t) = \frac{\varepsilon_1}{\beta_1}$ i $\lim_{t \rightarrow \infty} N_2(t) = 0$.

Przypadek $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 > 0$. Udowodnimy, że rozwiązania układu (2.34) zmiierają do punktu P_2 . Konstrukcję funkcji Lapunowa poprzedzimy odpowiednią zamianą zmiennych, tak aby uprościć dalsze obliczenia. Przyjmujemy, że $N_1 = P_2^1 x$, $N_2 = P_2^2 y$, gdzie P_2^1 i P_2^2 są współrzędnymi punktu stacjonarnego P_2 . Wtedy

$$(2.45) \quad \begin{cases} x' = \varepsilon_1(1 - \beta_1 P_2^1 \varepsilon_1^{-1} x - \gamma_1 P_2^2 \varepsilon_1^{-1} y) \\ y' = -\varepsilon_2(1 - \gamma_2 P_2^1 \varepsilon_2^{-1} x + \beta_2 P_2^2 \varepsilon_2^{-1} y). \end{cases}$$

Ponieważ teraz punkt (1,1) jest punktem stacjonarnym, więc

$$\beta_1 P_2^1 \varepsilon_1^{-1} + \gamma_1 P_2^2 \varepsilon_1^{-1} = 1 \quad \text{oraz} \quad \beta_2 P_2^2 \varepsilon_2^{-1} - \gamma_2 P_2^1 \varepsilon_2^{-1} = -1.$$

Przyjmując $\alpha = \beta_1 P_2^1 \varepsilon_1^{-1}$ oraz $\beta = \beta_2 P_2^2 \varepsilon_2^{-1}$ sprowadzamy układ (2.45) do następującej postaci

$$(2.46) \quad \begin{cases} x' = \varepsilon_1(1 - \alpha x - (1 - \alpha)y) \\ y' = -\varepsilon_2(1 - (1 + \beta)x + \beta y), \end{cases}$$

gdzie $\alpha \in (0, 1)$ oraz $\beta > 0$. Pokażemy, że

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 1,$$

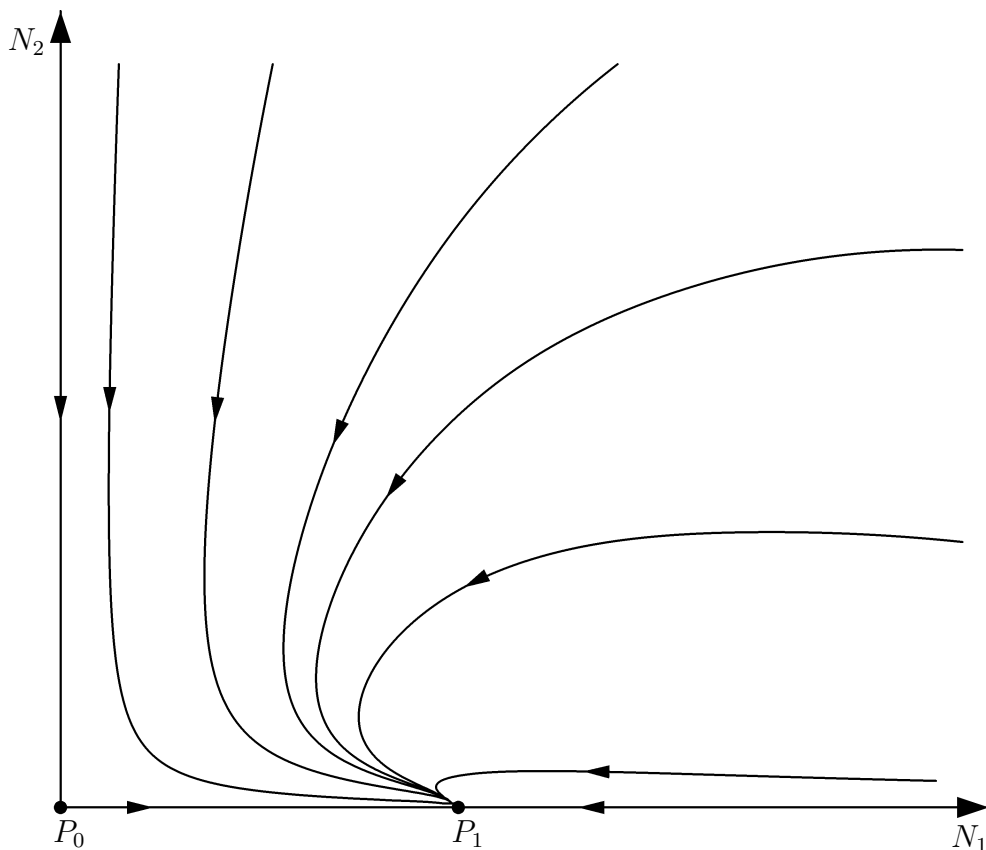
co zakończy dowód. Niech $F(x) = x - \ln x - 1$,

$$(2.47) \quad V(x, y) = \frac{1}{\varepsilon_1} F(x) + \frac{1 - \alpha}{1 + \beta} \frac{1}{\varepsilon_2} F(y),$$

$$(2.48) \quad A_\delta = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : (x - 1)^2 + (y - 1)^2 \geq \delta\}.$$

Podobnie jak w poprzednim przypadku wnioskujemy, że dla dowolnego $\delta > 0$ mamy

$$(2.49) \quad \inf\{V(x, y) : (x, y) \in A_\delta\} > 0.$$



RYSUNEK 14.

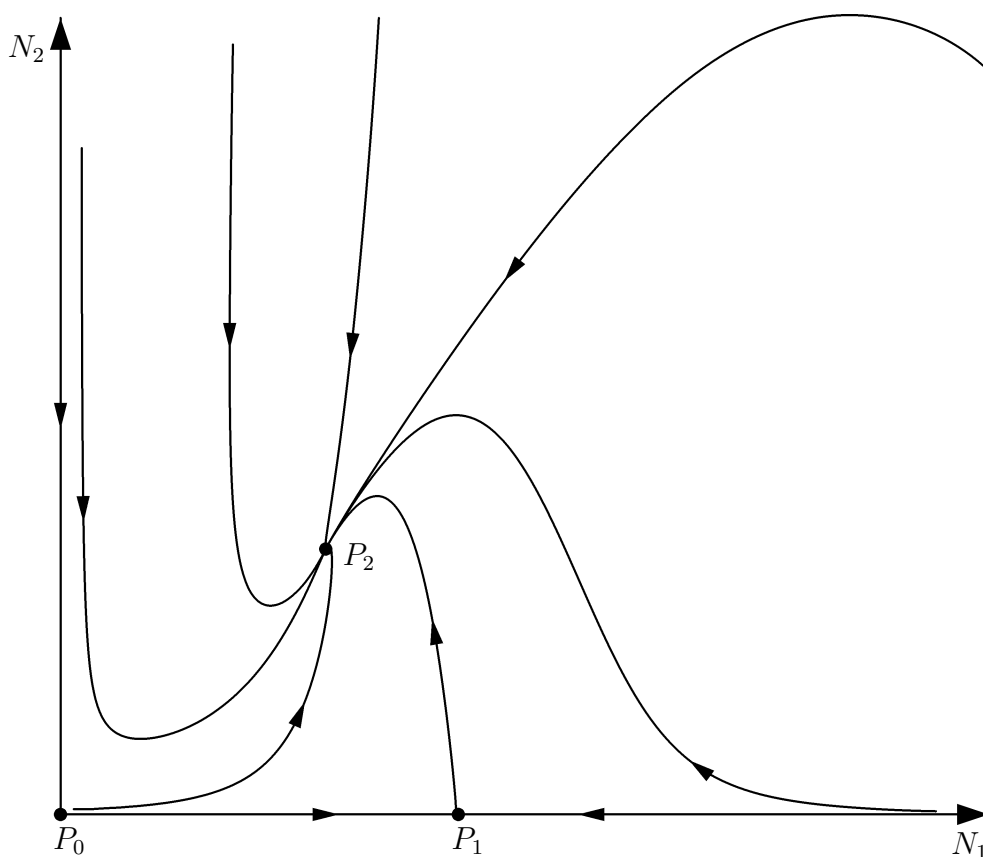
Obliczamy pochodną funkcji V wzdłuż rozwiązania układu (2.46). Ponieważ $F'(x)x = x - 1$, więc

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}(V(x(t), y(t))) &= \frac{\partial V}{\partial x}x' + \frac{\partial V}{\partial y}y' = \frac{1}{\varepsilon_1}F'(x)x' + \frac{1-\alpha}{1+\beta} \frac{1}{\varepsilon_2}F'(y)y' \\ &= (x-1)(1-\alpha x - (1-\alpha)y) + \frac{1-\alpha}{1+\beta}(1-y)(1-(\beta+1)x + \beta y) \\ &= -\alpha(x-1)^2 - \frac{(1-\alpha)\beta}{1+\beta}(y-1)^2, \end{aligned}$$

a więc biorąc $c = \min\{\alpha, (1-\alpha)\beta(1+\beta)^{-1}\}$ otrzymujemy

$$(2.50) \quad \frac{d}{dt}V(x(t), y(t)) \leq -c\delta$$

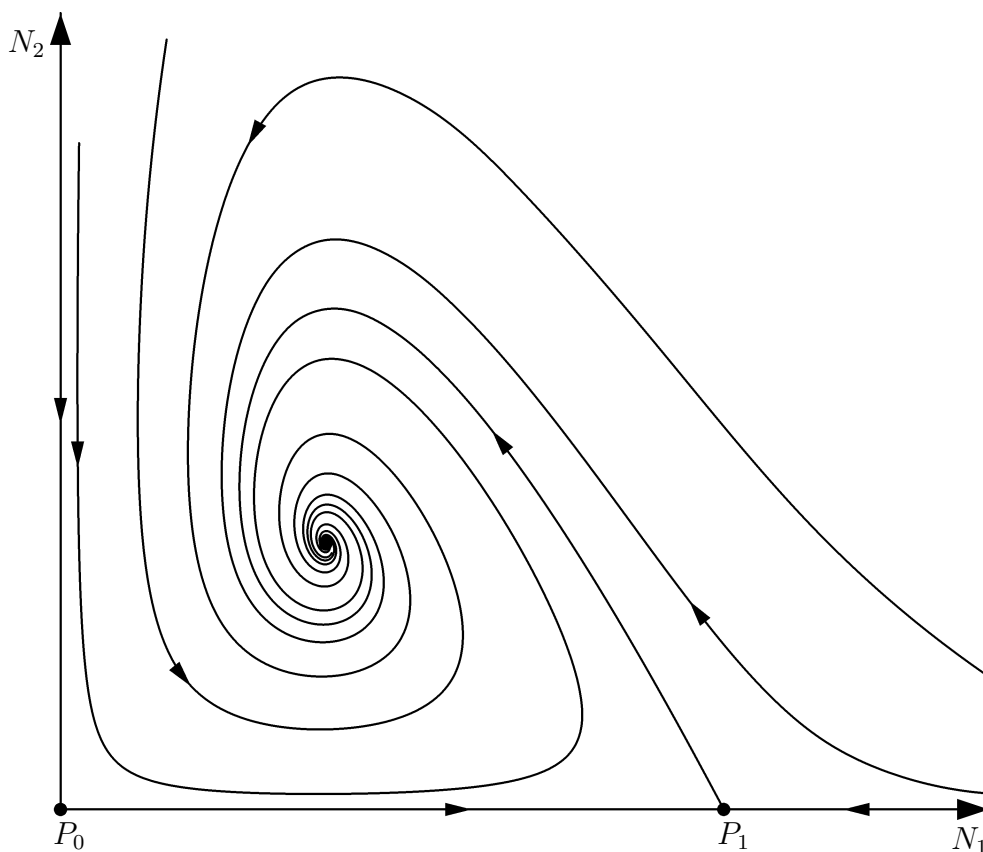
dla $(x(t), y(t)) \in A_\delta$. Dalej dowód przebiega analogicznie jak w poprzednim przypadku.



RYSUNEK 15.

Rysunki 14, 15, 16 przedstawiają krzywe fazowe dla układu (2.34) w zależności od doboru parametrów. Przypadek $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 < 0$ przedstawiany jest na rysunku 14. W tym przypadku mamy tylko dwa punkty stacjonarne P_0 i P_1 oraz punkt P_1 jest globalnie stabilny. Gdy $\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta_1 > 0$, to układ ma trzy punkty stacjonarne P_0, P_1 i P_2 oraz punkt P_2 jest globalnie stabilny. Można tu wyróżnić dwa istotne podprzypadki. Gdy $b > 0$, to P_2 jest punktem węzłowym (Rys. 15), a gdy $b < 0$, to P_2 jest ogniskiem (Rys. 16).

UWAGA 2.1. Zagadnienie wyznaczenia funkcji Lapunowa przy badaniu konkretnych układów równań nastęrcza duże trudności i nie ma prostych metod poszukiwania jej. Również często występuje kilka punktów stabilnych mających własne *baseny przyciągania*, a więc zbiory



RYSUNEK 16.

punktów początkowych takich, że rozwiązania z nich startujące zbiegają do danego punktu stacjonarnego. Rozwiązania ograniczone układu dwóch równań albo zbiegają do pewnego punktu stacjonarnego, albo do *cyklu granicznego*. Tego typu przykład podamy w następnym podrozdziale. Na ogół trudno jest podać dokładną charakterystykę asymptotycznego zachowania wszystkich rozwiązań.

3.5. Uogólnienie. Naturalnym uogólnieniem modelu opisywanego układem (2.34) jest następujący układ równań:

$$(2.51) \quad \begin{cases} N_1' = (\varepsilon_1 + f_1(N_1, N_2))N_1 \\ N_2' = (-\varepsilon_2 + f_2(N_1, N_2))N_2. \end{cases}$$

Funkcje f_1 i f_2 opisują w jaki sposób zmieniają się współczynniki wzrostu populacji ofiar N_1 i drapieżców N_2 , gdy obie populacje występują jednocześnie oraz gdy zasoby środowiska są ograniczone. Następujące założenia dotyczące pochodnych cząstkowych funkcji f_1 i f_2 są dość naturalne:

$$(2.52) \quad \frac{\partial f_1}{\partial N_1} < 0, \quad \frac{\partial f_1}{\partial N_2} < 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial N_1} > 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial N_2} < 0.$$

Przyjmujemy również, że

$$(2.53) \quad f_1(0, 0) = f_2(0, 0) = 0$$

oraz

$$(2.54) \quad \lim_{N_1 \rightarrow \infty} f_1(N_1, 0) < -\varepsilon_1, \quad \lim_{N_1 \rightarrow \infty} f_2(N_1, 0) > \varepsilon_2.$$

Przy przyjętych założeniach rozwiązania układu (2.51) mają podobne własności jak rozwiązania układu (2.34) (patrz Zadanie 2.5).

4. Model Kołmogorowa

4.1. Opis modelu. Ciekawe uogólnienie modelu Volterry–Lotki zaproponował Kołmogorow w 1936 roku. Przyjął, że współczynnik ε_1 wzrostu populacji ofiar zależy od ilości N_1 osobników w tej populacji. Przyjął również, że drapieżcy zmniejszają populację ofiar proporcjonalnie do ilości drapieżców, przy czym współczynnik proporcjonalności jest funkcją ν liczebności ofiar. Podobnie przyjmujemy, że współczynnik wzrostu populacji drapieżców jest funkcją ε_2 liczebności populacji ofiar. Zatem funkcje opisujące rozkład czasowy populacji ofiar $N_1(t)$ i populacji drapieżców spełniają układ równań różniczkowych

$$(2.55) \quad \begin{cases} \frac{dN_1(t)}{dt} = \varepsilon_1(N_1(t))N_1(t) - \nu(N_1(t))N_2(t) \\ \frac{dN_2(t)}{dt} = \varepsilon_2(N_1(t))N_2(t). \end{cases}$$

Funkcje $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ i ν są różniczkowalne i spełniają następujące założenia

$$(2.56) \quad \varepsilon_1'(N_1) < 0, \quad \varepsilon_2'(N_1) > 0 \quad \text{dla } N_1 \geq 0,$$

$$(2.57) \quad \nu(N_1) > 0 \quad \text{dla } N_1 > 0,$$

$$(2.58) \quad \varepsilon_1(0) > 0 > \varepsilon_1(\infty), \quad \varepsilon_2(0) < 0 < \varepsilon_2(\infty), \quad \nu(0) = 0,$$

gdzie symbole $\varepsilon_1(\infty)$ i $\varepsilon_2(\infty)$ oznaczają granice w $+\infty$ funkcji ε_1 i ε_2 .

Przyjęte założenia (2.56), (2.57) i (2.58) są dość oczywiste z biologicznego punktu widzenia. Na przykład założenia $\varepsilon_1'(N_1) < 0$ oraz $\varepsilon_1(0) > 0 > \varepsilon_1(\infty)$ oznaczają, że podobnie jak w modelach Verhulsta, tempo wzrostu populacji ofiar maleje wraz ze wzrostem jej wielkości, przy czym dla małych populacji wzrost powinien być dodatni, zaś po przekroczeniu pewnej krytycznej wielkości populacja powinna maleć.

Mimo, że model Kołmogorowa wydaje się być dość prostym uogólnieniem modelu Volterry, to jednak ma on wiele nowych dość zaskakujących własności.

4.2. Punkty stacjonarne. Tradycyjnie rozpoczniemy od wyznaczenia punktów stacjonarnych i zbadania ich charakteru. Z własności Darboux wynika, że funkcje ε_1 i ε_2 zerują się w pewnych punktach. Oznaczamy te punkty, odpowiednio, przez K_1 i K_2 . Punkt K_1 jest punktem równowagi dla populacji ofiar, gdy nie występuje populacja drapieżców, zaś K_2 jest wielkością populacji ofiar dla której populacja drapieżców jest w stanie równowagi.

Układ równań (2.55) ma trzy punkty stacjonarne

$$P_0 = (0, 0), \quad P_1 = (K_1, 0), \quad P_2 = \left(K_2, \frac{\varepsilon_1(K_2)K_2}{\nu(K_2)} \right),$$

przy czym punkt P_2 występuje tylko wtedy, gdy $\varepsilon_1(K_2) > 0$. Ponieważ funkcja ε_1 jest malejąca oraz $\varepsilon_1(K_1) = 0$, więc punkt P_2 występuje wtedy, gdy $K_1 > K_2$.

Jeżeli układ (2.55) zapiszemy symbolicznie

$$(2.59) \quad \mathbf{N}'(t) = \mathbf{f}(\mathbf{N}(t))$$

to

$$\frac{\partial \mathbf{f}}{\partial \mathbf{N}} = \begin{bmatrix} \varepsilon_1'(N_1)N_1 + \varepsilon_1(N_1) - \nu'(N_1)N_2 & -\nu(N_1) \\ \varepsilon_2'(N_1)N_2 & \varepsilon_2(N_1) \end{bmatrix}.$$

Linearyzując układ w punkcie P_0 otrzymujemy macierz

$$A = \begin{bmatrix} \varepsilon_1(0) & 0 \\ 0 & \varepsilon_2(0) \end{bmatrix},$$

a ponieważ $\varepsilon_1(0) > 0$ i $\varepsilon_2(0) < 0$, więc punkt P_0 jest punktem siodłowym. W punkcie P_1 mamy

$$A = \begin{bmatrix} \varepsilon_1'(K_1)K_1 & -\nu(K_1) \\ 0 & \varepsilon_2(K_1) \end{bmatrix},$$

a ponieważ $\varepsilon_1'(K_1)K_1 < 0$, więc typ punktu P_1 zależy od wartości $\varepsilon_2(K_1)$. Można wyróżnić tu dwa przypadki: $K_1 < K_2$ i $K_1 > K_2$. Ponieważ funkcja ε_2 jest rosnąca oraz $\varepsilon_2(K_2) = 0$, więc w przypadku $K_1 < K_2$ mamy $\varepsilon_2(K_1) < 0$ i punkt P_1 jest węzłem stabilnym. Gdy $K_1 > K_2$ to obie wartości własne macierzy A są różnych znaków i punkt P_1 jest punktem siodłowym. W tym przypadku mamy jeszcze jeden punkt stacjonarny P_2 . W punkcie P_2 mamy

$$A = \begin{bmatrix} \delta & -\nu(K_2) \\ \varepsilon_2'(K_2)N_2^* & 0 \end{bmatrix},$$

gdzie

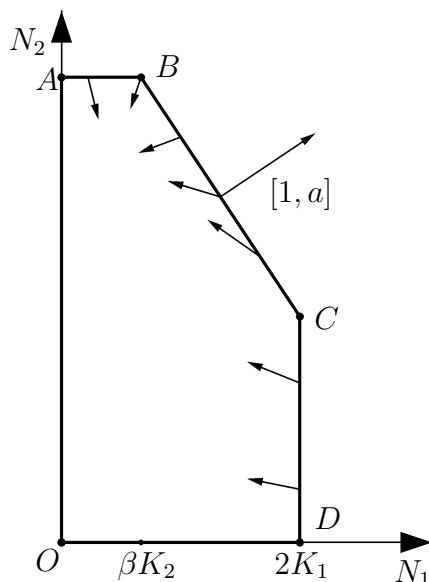
$$(2.60) \quad N_2^* = \frac{\varepsilon_1(K_2)K_2}{\nu(K_2)}, \quad \text{oraz} \quad \delta = \varepsilon_1'(K_2)K_2 + \varepsilon_1(K_2) - \nu'(K_2)N_2^*.$$

Zauważmy, że wielomian charakterystyczny jest postaci

$$W(\lambda) = \lambda^2 - \delta\lambda + \nu(K_2)\varepsilon_2'(K_2)N_2^*.$$

Szukamy pierwiastków wielomianu $W(\lambda)$. W naszym przypadku $\Delta = \delta^2 - 4\nu(K_2)\varepsilon_2'(K_2)N_2^*$, a ponieważ $4\nu(K_2)\varepsilon_2'(K_2)N_2^* > 0$, więc $\Delta < \delta^2$. Można wyróżnić kilka podprzypadków. Jeżeli $\Delta < 0$, to oba pierwiastki wielomianu $W(\lambda)$ są zespolone oraz $\operatorname{Re} \lambda_1 = \operatorname{Re} \lambda_2 = \delta/2$, a więc gdy $\delta < 0$ to w punkcie P_2 jest ognisko stabilne, a gdy $\delta > 0$, to w P_2 jest ognisko niestabilne. Jeżeli $\Delta > 0$ to oba pierwiastki są rzeczywiste. Ponieważ $\Delta < \delta^2$, więc oba pierwiastki mają ten sam znak: gdy $\delta > 0$ są dodatnie, a gdy $\delta < 0$ są ujemne. Zatem w przypadku $\Delta > 0$ oraz $\delta > 0$ w P_2 jest węzeł niestabilny, a w przypadku $\Delta > 0$ oraz $\delta < 0$ w P_2 jest węzeł stabilny. Zatem, gdy $\Delta \neq 0$, to punkt P_2 jest stabilny dla $\delta < 0$ i niestabilny dla $\delta > 0$.

4.3. Ograniczoność rozwiązań. Układ (2.55) przy pewnych funkcjach $\varepsilon_1(t)$, $\varepsilon_2(t)$, $\nu(t)$ może mieć dość zaskakujące, do tej pory nierozpatrywane przez nas własności. Jedną z nich jest istnienie cyklu



RYSUNEK 17.

granicznego. Rozpocznijmy od sprawdzenia, że wszystkie rozwiązania nieujemne układu (2.55) są ograniczone.

Ponieważ ε_1 jest funkcją malejącą oraz $\varepsilon_1(K_1) = 0$, więc $\varepsilon_1(N_1(t)) \leq \varepsilon_1(2K_1) < 0$ dla $N_1(t) \geq 2K_1$. Mamy również $\nu(N_1(t)) \geq 0$, więc z pierwszego z równań układu (2.55) wnioskujemy, że

$$(2.61) \quad N_1'(t) \leq \varepsilon_1(2K_1)N_1(t) \leq 2K_1\varepsilon_1(2K_1) < 0$$

o ile $N_1(t) \geq 2K_1$. Zatem funkcja $N_1(t)$ jest ograniczona, a ponieważ drugie równanie układu (2.55) jest liniowe, więc rozwiązanie tego układu jest określone dla wszystkich $t \geq 0$. Z nierówności (2.61) wynika również, że istnieje $t_0 > 0$ takie, że $N_1(t) < 2K_1$ dla $t \geq t_0$.

Pokażemy teraz, że wartości rozwiązania układu (2.55) takiego, że $N_1(t_0) < 2K_1$ i $N_2(t_0) \geq 0$ leżą w pewnym zbiorze ograniczonym dla $t \geq t_0$. Podobnie jak wcześniej przez $\mathbf{f}(\mathbf{N})$ oznaczamy prawą stronę układu. Niech $\beta \in (0, 1)$ będzie tak dobrane, że $\beta K_2 < 2K_1$ i niech $a = \frac{1}{2\varepsilon_2(2K_1)} \min\{\nu(N_1) : \beta K_2 < N_1 < 2K_1\}$ i niech $OABCD$ będzie wielokątem ograniczonym prostymi: $N_1 = 0$, $N_1 = 2K_1$, $N_2 = 0$, $N_2 = c$, $N_1 + aN_2 = \beta K_2 + ac$ (patrz Rys. 17). Sprawdźmy, że dla dostatecznie dużego c wektor $\mathbf{f}(\mathbf{N})$ w punktach \mathbf{N} leżących na bokach AB i BC jest

skierowany do wnętrza wielokąta $OABCD$. Wcześniej udowodniliśmy, że dowolne rozwiązanie układu (2.55) spełnia warunek $N_1(t) < 2K_1$ dla t dostatecznie dużych. Zatem rozwiązanie wejdzie do wnętrza pewnego wielokąta $OABCD$ i go nie opuści, a więc będzie ograniczone. Na boku AB mamy $f_2(\mathbf{N}) = \varepsilon_2(N_1)N_2 < 0$, a więc wektor $\mathbf{f}(\mathbf{N})$ jest skierowany do wnętrza wielokąta $OABCD$. Rozważmy bok BC . Ponieważ wektor $[1, a]$ jest prostopadły do boku BC i skierowany na zewnątrz wielokąta $OABCD$, więc wystarczy sprawdzić, że iloczyn skalarny wektorów $\mathbf{f}(\mathbf{N})$ i $[1, a]$ jest ujemny:

$$\begin{aligned} \mathbf{f}(\mathbf{N}) \cdot [1, a] &= \varepsilon_1(N_1)N_1 - \nu(N_1)N_2 + a\varepsilon_2(N_1)N_2 \\ &\leq \varepsilon_1(N_1)N_1 - 2a\varepsilon_2(2K_1)N_2 + a\varepsilon_2(2K_1)N_2 \\ &\leq b - a\varepsilon_2(2K_2)N_2, \end{aligned}$$

gdzie $b = \max\{\varepsilon_1(N_1)N_1 : N_1 \leq 2K_1\}$. Dla dostatecznie dużych c również N_2 jest dostatecznie duże, a więc $\mathbf{f}(\mathbf{N}) \cdot [1, a] < 0$, co kończy dowód ograniczoności rozwiązań.

4.4. Cykl graniczny. Wprowadzimy teraz kilka pojęć z teorii układów dynamicznych z których będziemy korzystać w badaniu własności rozwiązań układu (2.55). Rozważmy równanie różniczkowe w podzbiorze $X \subset \mathbb{R}^d$

$$(2.62) \quad \mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x}),$$

gdzie $\mathbf{f} : X \rightarrow \mathbb{R}^d$ jest funkcją różniczkowalną. Zakładamy, że dla dowolnego $\mathbf{x}_0 \in X$ istnieje dokładnie jedno rozwiązanie $\mathbf{x}(t)$ równania (2.62) spełniające warunek początkowy $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$ określone dla wszystkich $t \geq 0$ i przyjmujące wartości w X . Określmy funkcję $\pi : [0, \infty) \times X \rightarrow X$ wzorem

$$(2.63) \quad \pi(t, \mathbf{x}_0) = \mathbf{x}(t),$$

gdzie $\mathbf{x}(t)$ jest rozwiązaniem równania (2.62) spełniającym warunek początkowy $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$. Wtedy π jest funkcją ciągłą i spełnia warunki

$$(2.64) \quad \pi(0, \mathbf{x}) = \mathbf{x}, \pi(t, \pi(s, \mathbf{x})) = \pi(t + s, \mathbf{x})$$

dla $\mathbf{x} \in X$, $t, s \geq 0$. Funkcję ciągłą π spełniającą warunki (2.64) nazywamy *półukładem dynamicznym*. Zbiór

$$(2.65) \quad \pi(\mathbf{x}) := \{\pi(t, \mathbf{x}) : t \geq 0\}$$

nazywamy *trajektorią* punktu \mathbf{x} . Gdy $\pi(\mathbf{x}) = \{\mathbf{x}\}$ to \mathbf{x} nazywamy *punktem stacjonarnym*, a gdy $\pi(t, \mathbf{x}) = \pi(0, \mathbf{x})$ dla pewnego $t > 0$, to \mathbf{x} nazywamy *punktem okresowym*, i mówimy, że punkt \mathbf{x} ma *trajektorię okresową*. Zbiór

$$(2.66) \quad \omega(\mathbf{x}) := \left\{ \mathbf{y} \in X : \bigvee_{(t_n)} t_n \rightarrow \infty \text{ oraz } \mathbf{y} = \lim_{n \rightarrow \infty} \pi(t_n, \mathbf{x}) \right\}$$

nazywamy *zbiorem granicznym* punktu \mathbf{x} .

UWAGA 2.2. W literaturze rozważa się również *układy dynamiczne*, które definiowane są podobnie jak półukłady dynamiczne z tą różnicą, że funkcja π jest określona na zbiorze $\mathbb{R} \times X$. W tym przypadku używa się terminologii *półtrajektoria dodatnia* punktu \mathbf{x} oraz *dodatni zbiór graniczny* punktu \mathbf{x} na zbiory określone wzorami (2.65) i (2.66).

Ograniczymy się do równań na płaszczyźnie ($d = 2$). Będziemy korzystać z następującego twierdzenia Poincarégo–Bendixsona.

TWIERDZENIE 2.1. *Zakładamy, że punkt \mathbf{x} ma trajektorię ograniczoną oraz żaden punkt $\mathbf{y} \in \omega(\mathbf{x})$ nie jest stacjonarny. Wtedy zbiór $\omega(\mathbf{x})$ jest trajektorią pewnego punktu okresowego.*

Jeżeli $\omega(\mathbf{x})$ jest trajektorią pewnego punktu okresowego, to zbiór $\omega(\mathbf{x})$ nazywamy *cyklem granicznym*. Dowód twierdzenia (2.1) można znaleźć w książce [15]. Będziemy korzystać również z następującego twierdzenia.

TWIERDZENIE 2.2. *W zbiorze ograniczonym trajektorię okresową istnieje punkt stacjonarny.*

W dowodzie tego twierdzenia skorzystamy z następującego twierdzenia Brouwera.

TWIERDZENIE 2.3. *Niech X będzie podzbiorem homeomorficznym z kulą domkniętą w przestrzeni \mathbb{R}^d i niech $T : X \rightarrow X$ będzie funkcją ciągłą. Wtedy istnieje punkt $\mathbf{x}_0 \in X$ taki, że $T(\mathbf{x}_0) = \mathbf{x}_0$.*

DOWÓD TWIERDZENIA 2.2. Niech X będzie zbiorem domkniętym ograniczonym trajektorią okresową (a więc krzywą gładką). Wtedy zbiór X jest homeomorficzny z kołem. Można to udowodnić następująco. Najpierw, korzystając z faktu, że $\mathbf{f}'(\mathbf{x}) \neq \mathbf{0}$ na trajektorii okresowej Γ , dowodzimy, że krzywą Γ można podzielić na skończoną ilość krzywych $\Gamma_1, \dots, \Gamma_n$ takich, że każda z nich jest wykresem pewnej funkcji $y = \varphi(x)$ lub $x = \varphi(y)$ a w otoczeniu punktów wspólnych Γ_i i Γ_j krzywa Γ jest zarówno wykresem funkcji zmiennej x jak i funkcji zmiennej y . Następnie pokazujemy, że zbiór X jest homeomorficzny z pewnym wielokątem jednospójnym (bez dziur) “prostując” krzywe $\Gamma_1, \dots, \Gamma_n$. Dalej używając prostych argumentów geometrycznych pokazujemy, że wielokąt W jest homeomorficzny z pewnym wielokątem wypukłym, a ten jest homeomorficzny z kołem. Zatem możemy skorzystać z twierdzenia Brouwera. Rozważmy półukład dynamiczny π wyznaczony przez równanie (2.62). Niech $T_t(\mathbf{x}) = \pi(t, \mathbf{x})$ dla $t > 0$. Wtedy $T_t : X \rightarrow X$ jest funkcją ciągłą, a więc ma punkt stały \mathbf{x}_t . Ponieważ zbiór X jest zwarty, więc możemy wybrać ciąg (t_n) zbieżny do zera taki, że ciąg punktów (\mathbf{x}_{t_n}) jest zbieżny. Oznaczmy jego granicę przez \mathbf{x}^* . Pokażemy, że $\pi(t, \mathbf{x}^*) = \mathbf{x}^*$ dla dowolnego $t > 0$. Niech $m_n = [t/t_n]$. Wtedy $|t - m_n t_n| < t_n$, a więc $\lim_{n \rightarrow \infty} m_n t_n = t$. Ponieważ

$$\pi(m_n t_n, \mathbf{x}_{t_n}) = \underbrace{T_{t_n} \circ \dots \circ T_{t_n}}_{m_n \text{ razy}}(\mathbf{x}_{t_n}) = \mathbf{x}_{t_n},$$

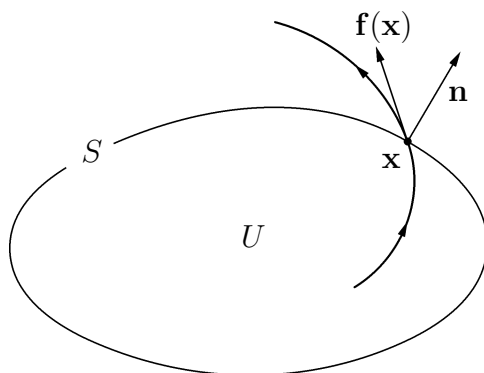
więc z ciągłości π otrzymujemy

$$\pi(t, \mathbf{x}^*) = \lim_{n \rightarrow \infty} \pi(m_n t_n, \mathbf{x}_{t_n}) = \mathbf{x}^*,$$

co kończy dowód. □

4.5. Zbiory graniczne dla układu Kołmogorowa. Korzystając z wcześniejszych wyników zbadamy zachowanie rozwiązań układu Kołmogorowa gdy $t \rightarrow \infty$. Potrzebny nam będzie następujący fakt z klasycznej teorii równań różniczkowych.

TWIERDZENIE 2.4. *Niech \mathbf{x}_0 będzie punktem stacjonarnym równania (2.62). Jeżeli macierz $\mathbf{f}'(\mathbf{x}_0)$ ma wszystkie wartości własne o dodatnich częściach rzeczywistych, to dla dowolnego $\varepsilon > 0$ istnieje otoczenie*



RYSUNEK 18.

U punktu \mathbf{x}_0 zawarte w kuli otwartej $K(\mathbf{x}_0, \varepsilon)$ o środku w \mathbf{x}_0 i promieniu ε takie, że jeżeli $\mathbf{x}(t_0) \notin U$, to $\mathbf{x}(t) \notin U$ dla $t > t_0$.

DOWÓD. Ponieważ wszystkie wartości własne macierzy $\mathbf{f}'(\mathbf{x}_0)$ mają dodatnie części rzeczywiste, więc istnieje dodatnio określona forma kwadratowa $L : \mathbb{R}^d \rightarrow [0, \infty)$ taka, że funkcja $V(\mathbf{x}) = L(\mathbf{x} - \mathbf{x}_0)$ spełnia w pewnym sąsiedztwie U_0 punktu \mathbf{x}_0 warunek

$$(2.67) \quad V'(\mathbf{x}) \cdot \mathbf{f}(\mathbf{x}) > 0.$$

Dowód tego faktu można znaleźć w kursowych podręcznikach z teorii równań różniczkowych (np. [1]), zaś przypadki szczególne obejmujące nasz układ równań są omówione w Zadaniach 2.8 i 2.9. Dla ustalonego $\varepsilon > 0$ możemy dobrać $\delta > 0$ tak, aby zbiór $S = \{x : V(\mathbf{x}) = \delta\}$ był zawarty w zbiorze $U_0 \cap K(\mathbf{x}_0, \varepsilon)$. Niech $U = \{\mathbf{x} : V(\mathbf{x}) < \delta\}$. Z warunku (2.67) wynika, że wektor $\mathbf{f}(\mathbf{x})$ i zewnętrzny wektor normalny $\mathbf{n} = V'(\mathbf{x})$ do powierzchni (krzywej) S tworzą kąt ostry (Rys. 18). Zatem wektor $\mathbf{f}(\mathbf{x})$ skierowany jest na zewnątrz obszaru U i rozwiązania startujące z punktów z poza tego zbioru nie wejdą do niego. \square

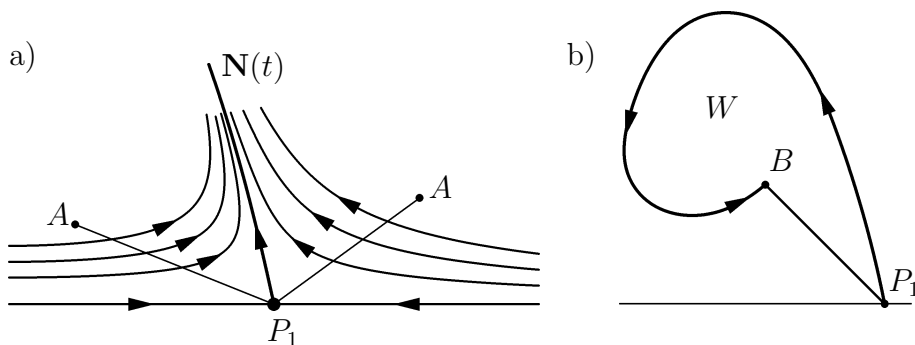
Możemy teraz przystąpić do badania własności rozwiązań układu (2.55). Będziemy jedynie rozważać rozwiązania startujące z punktów P o współrzędnych dodatnich. Wtedy $N_1(t) > 0$ i $N_2(t) > 0$ dla dowolnych t . Rozpocznijmy od przypadku $K_1 < K_2$. W tym przypadku układ (2.55) ma tylko dwa punkty stacjonarne: P_0 - punkt siodłowy i P_1 - węzeł stabilny. Zauważmy, że do zbioru granicznego dowolnego

rozwiązania musi należeć co najmniej jeden z punktów P_0 lub P_1 . W przeciwnym przypadku, z twierdzenia Poincarégo–Bendixona wnioskujemy, że zbiór graniczny jest trajektorią pewnego rozwiązania okresowego, a następnie z twierdzenia 2.2 wynika, że istnieje punkt stacjonarny o dodatnich współrzędnych, co prowadzi do sprzeczności. Zatem punkt P_0 lub punkt P_1 należy do zbioru granicznego $\omega(P)$ dowolnego rozwiązania. Pokażemy, że $\omega(P) = \{P_1\}$. W tym celu ustalmy otoczenie U punktu P_1 . Rozważmy przypadek $P_0 \in \omega(P)$. Punkt P_0 jest punktem siodłowym oraz istnieje rozwiązanie $(N_1(t), N_2(t))$ układu (2.55) takie, że $N_2 \equiv 0$ oraz $\lim_{t \rightarrow -\infty} N_1(t) = 0$, $\lim_{t \rightarrow \infty} N_1(t) = K_1$. Z twierdzenia o ciągłej zależności rozwiązań od warunku początkowego wynika, że rozwiązanie, które znajdzie się dostatecznie blisko punktu P_0 wejdzie do zbioru U . Jeżeli $P_1 \in \omega(P)$, to wprost z definicji zbioru granicznego wynika, że rozwiązanie wejdzie do zbioru U . Punkt P_1 jest lokalnie asymptotycznie stabilny, a więc istnieje jego otoczenie U takie, że jeżeli rozwiązanie wpadnie do tego otoczenia, to $\lim_{t \rightarrow \infty} (N_1(t), N_2(t)) = P_1$. Otrzymujemy więc następujące twierdzenie.

TWIERDZENIE 2.5. *Jeżeli $K_1 < K_2$, to punkt P_1 jest globalnie asymptotycznie stabilny.*

Rozważmy znacznie trudniejszy przypadek $K_1 > K_2$. Wtedy układ (2.55) ma trzy punkty stacjonarne P_0, P_1 i P_2 , przy czym P_0 i P_1 są punktami siodłowymi. Sprawdźmy najpierw, że $P_0 \notin \omega(P)$ i $P_1 \notin \omega(P)$. Wystarczy ograniczyć się do sprawdzenia, że $P_1 \notin \omega(P)$. Istotnie, jeżeli $P_0 \in \omega(P)$, to z rozumowania takiego jak w poprzednim przypadku wynika, że $P_1 \in \omega(P)$.

Przystępujemy więc do dowodu, że $P_1 \notin \omega(P)$. Ponieważ punkt P_1 jest punktem siodłowym, więc istnieje rozwiązanie $\mathbf{N}(t)$ układu (2.55) określone dla $t \in \mathbb{R}$ takie, że $\lim_{t \rightarrow -\infty} \mathbf{N}(t) = P_1$. Rozwiązanie, to jest styczne do wektora własnego $\mathbf{v} = [\nu(K_1), \varepsilon'_1(K_2)K_1 - \varepsilon_2(K_1)]$. Ponieważ punkt P_1 jest punktem siodłowym, więc w dowolnym kierunku



RYSUNEK 19.

nie równoległym do \mathbf{v} istnieje odcinek P_1A taki, że rozwiązania układu (2.55) przecinają odcinek P_1A w tę samą stronę (patrz Rys. 19 a). Rozważmy teraz rozwiązanie $\mathbf{N}(t)$ i oznaczmy przez ω_0 zbiór graniczny dla tego rozwiązania. Zauważmy, że jeżeli rozwiązanie $\mathbf{N}(t)$ przetnie po raz pierwszy odcinek AP_1 w punkcie B , to będzie pozostawać w zbiorze W ograniczonym wykresem rozwiązania od punktu P_1 do B i odcinkiem P_1B (patrz Rys. 19 b), bo musiałby opuścić ten zbiór przecinając odcinek P_1B w przeciwną stronę.

Zauważmy, że zbiór ω_0 nie może zawierać punktu P_1 . Istotnie, jeżeli $P_1 \in \omega_0$, to trajektoria rozwiązania $\mathbf{N}(t)$ zawiera ciąg punktów (Q_n) zbieżny do P_1 . Można przyjąć, że wszystkie punkty Q_n leżą w tym samym "kącie" K wyznaczonym przez rozwiązanie $\mathbf{N}(t)$ i prostą $N_2 = 0$. Ponieważ P_1 jest punktem siodłowym, więc trajektoria $\mathbf{N}(t)$ przecinałaby nieskończenie wiele razy wszystkie odcinki P_1A leżące w kącie K , co prowadzi do sprzeczności z faktem, że rozwiązanie pozostanie w zbiorze W .

Zatem $P_0 \notin \omega_0$, $P_1 \notin \omega_0$ i tylko punkt P_2 może należeć do zbioru ω_0 . W szczególności, jeżeli $P_2 \notin \omega_0$, to z twierdzenia Poincarégo–Bendixona zbiór ω_0 jest cyklem granicznym. Dalej ograniczymy się do przypadku $\delta \neq 0$, gdzie δ jest określone wzorem (2.60). Przypominamy, że gdy $\delta < 0$, to punkt P_2 jest asymptotycznie stabilny, a gdy $\delta > 0$, to punkt P_2 jest niestabilny (dokładniej - pochodna funkcji występującej po prawej stronie układu (2.55) ma wartości własne o dodatnich częściach rzeczywistych). Z twierdzenia 2.4 wynika, że jeżeli $\delta > 0$ i $P \neq P_2$, to $P_2 \notin \omega(P)$. W szczególności, jeżeli $P_2 \in \omega_0$, to $\delta < 0$ i z asymptotycznej

stabilności punktu P_2 wynika, że $\omega_0 = \{P_2\}$. Zatem rozwiązanie $\mathbf{N}(t)$ zmierza do punktu stabilnego P_2 lub cyklu granicznego ω_0 .

Zauważmy, że $P_1 \notin \omega(P)$ dla dowolnego punktu P o dodatnich współrzędnych. Istotnie, jeżeli $P_1 \in \omega(P)$, to istnieje ciąg (t_n) zbieżny do nieskończoności taki, że $\lim_{n \rightarrow \infty} \bar{N}(t_n) = P_1$, gdzie $\bar{N}(t)$ jest rozwiązaniem układu (2.55) spełniający warunek początkowy $\bar{N}(0) = P$. Z twierdzenia o ciągłej zależności rozwiązań od warunków początkowych wynika, że $P_1 \in \omega_0$, co prowadzi do sprzeczności, a więc sprawdziliśmy, że $P_1 \notin \omega(P)$.

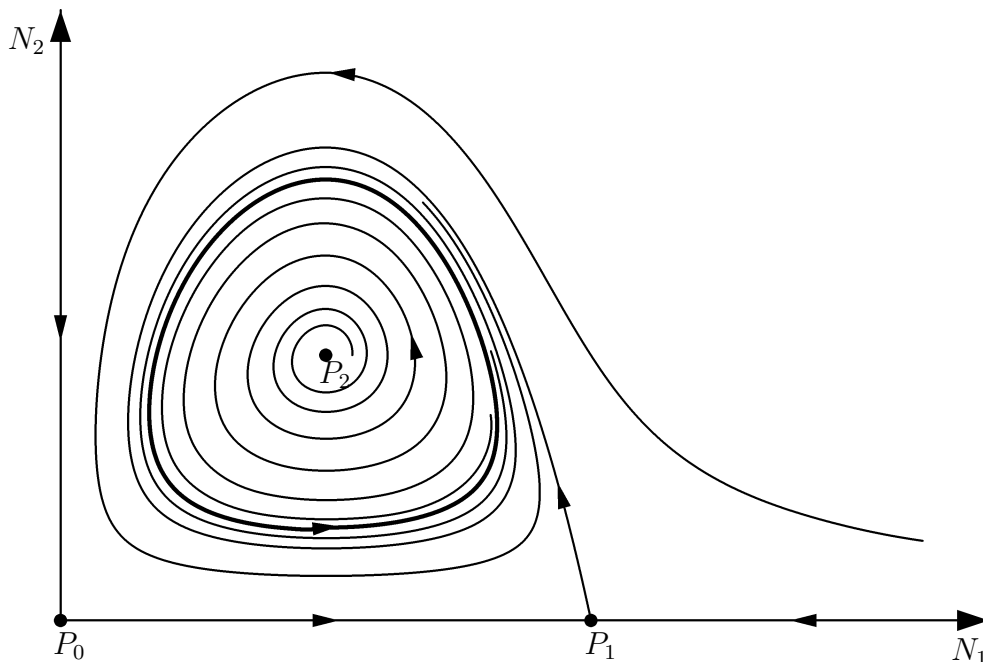
Zbadamy teraz zbiór graniczny $\omega(P)$ dla dowolnego punktu P . Jeżeli $P_2 \in \omega(P)$, to $\delta < 0$ i z asymptotycznej stabilności punktu P_2 wynika, że $\omega(P) = \{P_2\}$. Jeżeli $P_2 \notin \omega(P)$, to zbiór graniczny punktu P nie zawiera punktów stacjonarnych, a więc z twierdzenia Poincarégo–Bendixona zbiór $\omega(P)$ jest cyklem granicznym. Z twierdzenia 2.2 wynika, że punkt P_2 leży wewnątrz tego cyklu. Otrzymujemy, więc następujące twierdzenie.

TWIERDZENIE 2.6. *Jeżeli $K_1 > K_2$, oraz $\delta > 0$, to dla dowolnego punktu P zbiór $\omega(P)$ jest cyklem granicznym. Jeżeli $K_1 > K_2$ i $\delta < 0$ to, zbiór $\omega(P)$ jest cyklem granicznym lub składa się tylko z punktu P_2 .*

UWAGA 2.3. Układ równań (2.55) może mieć więcej niż jeden cykl graniczny. Ponieważ punkt P_2 leży wewnątrz wszystkich cykli granicznych i cykle te nie mogą się przecinać, więc dla dowolnych dwóch cykli jeden z nich zawiera się w obszarze ograniczonym przez drugi cykl. Wszystkie cykle graniczne zawierają się w obszarze ograniczonym krzywą ω_0 .

4.6. Bifurkacja. Badanie istnienia rozwiązań okresowych przy pomocy twierdzenia Poincarégo–Bendixona jest dość trudne. W wielu przypadkach modele są opisywane układami równań zależnymi od parametrów i często interesuje nas kiedy zmiana jednego z parametrów prowadzi do pojawienia się rozwiązań okresowych. Tego typu zjawiska badamy przy użyciu teorii bifurkacji.

Słowo *bifurkacja* używane jest dla oznaczenia jakościowej zmiany struktury przy zmianie parametrów od których zależy obiekt. Dla nas



RYSUNEK 20. Rozwiązania układu (2.55) z $\varepsilon_1(N_1) = 2 - N_1$, $\varepsilon_2(N_1) = N_1 - 1$ oraz $\nu(N_1) = N_1 e^{(1-N_1)c}$, $c > 1$. W tym przypadku $K_1 > K_2$ oraz $\delta > 0$.

ważnym rodzajem bifurkacji będzie *bifurkacja Hopfa*, w której przy zmianie parametru przechodzimy z rozwiązania stacjonarnego asymptotycznie stabilnego do rozwiązania okresowego. Tego typu zjawisko dobrze ilustruje następujący przykład. Rozważmy układ równań

$$(2.68) \quad \begin{cases} x' = y + \varphi(\mu, x^2 + y^2)x \\ y' = -x + \varphi(\mu, x^2 + y^2)y. \end{cases}$$

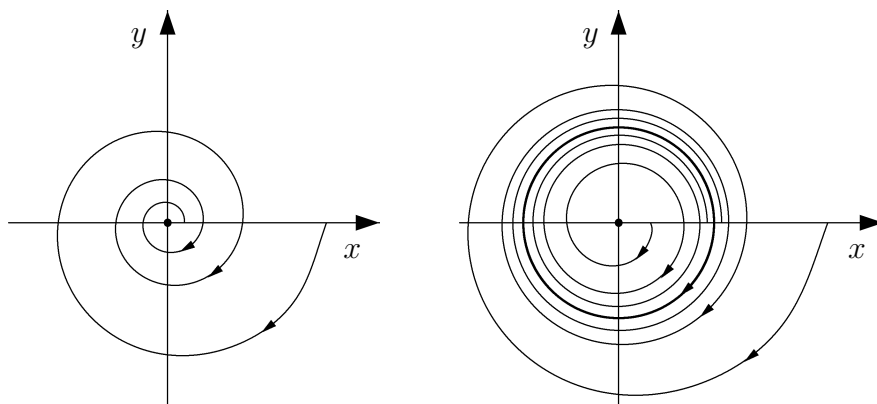
Niech $r = \sqrt{x^2 + y^2}$. Wtedy

$$\begin{aligned} \frac{d}{dr} r^2(t) &= \frac{d}{dt} (x^2(t) + y^2(t)) = 2x'x + 2y'y = \\ &= 2xy + \varphi(\mu, x^2 + y^2)x^2 - 2xy + \varphi(\mu, x^2 + y^2)y^2 \\ &= \varphi(\mu, r^2) r^2, \end{aligned}$$

a ponieważ

$$\frac{d}{dt} r^2(t) = 2r'(t)r(t)$$

więc



RYSUNEK 21. Rozwiązania układu (2.68) z funkcją $\varphi(\mu, r^2) = \mu - r^2$. Po lewej stronie dla $\mu \leq 0$, a po prawej dla $\mu > 0$.

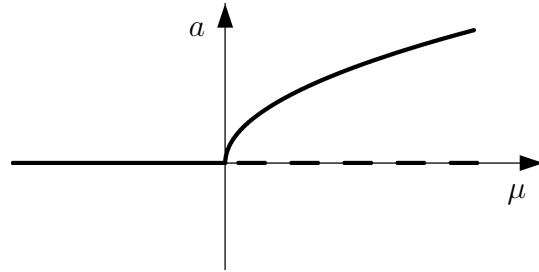
$$(2.69) \quad r'(t) = \varphi(\mu, r^2(t)) r(t).$$

Zachowanie się funkcji $r(t)$, a więc również rozwiązań układu (2.68), zależy w istotny sposób od funkcji φ . Jeżeli na przykład $\varphi(\mu, r^2) = \mu - r^2$, to

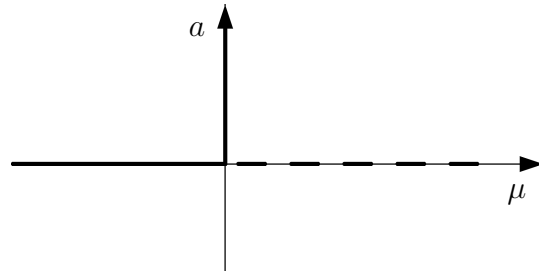
$$(2.70) \quad r'(t) = (\mu - r^2)r$$

i rozwiązanie $(0, 0)$ układu (2.68) jest asymptotycznie stabilne dla $\mu \leq 0$, bo $\lim_{t \rightarrow \infty} r(t) = 0$ dla dowolnego rozwiązania równania (2.70). Zaś dla $\mu > 0$ pojawia się cykl graniczny $x^2 + y^2 = \mu^2$ i wszystkie rozwiązania z wyjątkiem stacjonarnego $(0, 0)$ „nawijają się” na rozwiązanie okresowe. A więc dla parametru $\mu_0 = 0$ mamy bifurkację Hopfa.

Zauważmy, że gdy $\varphi(\mu, r) = \mu$, to również przy przejściu z parametru przez $\mu_0 = 0$ następuje bifurkacja: gdy $\mu < 0$, to rozwiązanie zerowe jest asymptotycznie stabilne, a gdy $\mu > 0$, to wszystkie rozwiązania zbiegają do nieskończoności.



RYSUNEK 22. Diagram bifurkacyjny dla układu (2.68) z funkcją $\varphi(\mu, r^2) = \mu - r^2$. Na osi pionowej mamy amplitudę rozwiązania okresowego. Linia pogrubioną ciągłą przedstawione jest rozwiązanie stabilne: stałe dla $\mu \leq 0$ i okresowe dla $\mu > 0$. Linia pogrubioną przerywaną przedstawione jest rozwiązanie niestabilne – stałe dla $\mu > 0$.



RYSUNEK 23. Diagram bifurkacyjny dla układu (2.68) z funkcją $\varphi(\mu, r^2) = \mu$.

Sformułujemy jedną z wersji twierdzenia o bifurkacji pochodzącego od Poincaré (1892), Andronowa (1929) i Hopfa (1943). Osobom zainteresowanym tą tematyką polecam książkę Hale'a i Koçaka [9]

TWIERDZENIE 2.7. *Rozważmy układ równań*

$$(2.71) \quad \begin{cases} x' = f_1(x, y, \mu) \\ y' = f_2(x, y, \mu) \end{cases}$$

z parametrem rzeczywistym μ . Zakładamy, że f jest funkcją klasy C^3 , $f_1(0, 0, \mu) = f_2(0, 0, \mu)$ dla $\mu \in \mathbb{R}$. Niech $A(\mu)$ będzie pochodną Frechéta funkcji f względem (x, y) w punkcie $(0, 0)$. Zakładamy, że macierz $A(\mu)$ ma w pewnym otoczeniu zera zespolone wartości własne $\lambda_1(\mu)$ i $\lambda_2(\mu)$.

Jeżeli

$$(2.72) \quad \operatorname{Re} \lambda_1(0) = 0, \quad \operatorname{Im} \lambda_1(0) \neq 0, \quad \frac{d}{d\mu}(\operatorname{Re} \lambda_1(\mu)) > 0,$$

(2.73) rozwiązanie zerowe jest asymptotycznie stabilne dla $\mu = 0$,

to istnieją $\mu_1 < 0$, $\mu_2 > 0$ i $a_1 > 0$ takie, że

(a) dla $\mu \in (\mu_1, 0)$ punkt $(0, 0)$ jest ogniskiem stabilnym,

(b) dla $\mu \in (0, \mu_2)$ punkt $(0, 0)$ jest ogniskiem niestabilnym i istnieje rozwiązanie okresowe $(x_\mu(t), y_\mu(t))$ o normie mniejszej od a_1 . Rozwiązanie to jest jedyne z dokładnością do przesunięcia w czasie i jest orbitalnie asymptotycznie stabilne.

UWAGA 2.4. Przez *orbitalną asymptotyczną stabilność* rozumiemy zbieżność, gdy $t \rightarrow \infty$, wykresów rozwiązań na płaszczyźnie fazowej $(x(t), y(t))$ do wykresu rozwiązania okresowego. Orbitalna asymptotyczna stabilność jest własnością słabszą od asymptotycznej stabilności rozwiązania okresowego w sensie Lapunowa.

UWAGA 2.5. Jeżeli pominiemy założenie (2.73) to punkt (b) Twierdzenia 2.7 przestaje być prawdziwy – patrz przykład z $\varphi(\mu, r^2) = \mu$ oraz przykład z Zadania 2.10 punkt (b). Można wtedy jedynie udowodnić, że dla każdego $a \in (0, a_0)$ istnieje dokładnie jedno $\mu = \mu(a)$ z otoczenia zera takie, że układ (2.71) ma rozwiązanie okresowe o normie a . Przykłady z zadania 3.2 pokazują, że przyjęte w Twierdzeniu 2.7 założenia są istotne.

UWAGA 2.6. Zauważmy, że założenie (2.73) dotyczy asymptotycznej stabilności rozwiązania zerowego równania (2.71) w sytuacji, gdy pochodna Frécheta f względem (x, y) w punkcie $(0, 0)$ i dla $\mu = 0$ ma urojoną wartość własną. Zatem badając asymptotyczną stabilność nie możemy korzystać z klasycznego twierdzenia Lapunowa, w którym zakłada się, że wszystkie wartości własne mają ujemne części rzeczywiste. Założenie (2.73) można zastąpić innym dotyczącym pochodnych wyższych rzędów funkcji f_1 i f_2 . Ograniczymy się do szczególnej postaci układu (2.71) do której można stosunkowo łatwo sprowadzić inne

przypadki. Rozważmy układ równań

$$\begin{cases} x' = \alpha(\mu)x + \beta(\mu)y + f(\mu, x, y) \\ y' = -\beta(\mu)x + \alpha(\mu)y + g(\mu, x, y). \end{cases}$$

Niech $\alpha'(0) > 0$, $\beta(0) > 0$ oraz

$$c = \frac{1}{16}(f_{xxx} + f_{xyy} + g_{xxy} + g_{yyy}) + \\ + \frac{1}{16\beta(0)}[f_{xy}(f_{xx} + f_{yy}) - g_{xy}(g_{xx} + g_{yy}) - f_{xx}g_{xx} + f_{yy}g_{yy}],$$

gdzie wartości pochodnych f i g liczymy w punkcie $(0,0,0)$. Jeżeli $c < 0$, to w $\mu = 0$ mamy bifurkację Hopfa, przy czym amplituda (norma) rozwiązania okresowego i jego okres wynoszą

$$a \approx \sqrt{\frac{-\alpha'(0)\mu}{c}} \quad \text{oraz} \quad T \approx \frac{2\pi}{\beta(0)}.$$

UWAGA 2.7. Termin bifurkacja Hopfa używany jest też w ogólniejszym znaczeniu do opisywania pojawiania się rozwiązań okresowych w otoczeniu punktu bifurkacyjnego, a tego typu własność uzyskujemy, gdy wartości własne spełniają warunek (2.72). Bifurkacja w sensie naszej definicji, tj. przejście od punktu stacjonarnego asymptotycznie stabilnego do rozwiązania okresowego asymptotycznie orbitalnie stabilnego nazywamy *bifurkacją Hopfa nadkrytyczną*. W zadania 2.10 punkt (b) opisujemy bifurkację, w której dla $\mu < 0$ mamy punkt stacjonarny stabilny i jednocześnie rozwiązanie okresowe niestabilne zaś po przejściu przez $\mu = 0$ w małym otoczeniu punktu $(0,0)$ nie ma rozwiązań okresowych. Taką bifurkację nazywamy *podkrytyczną* i można ją uzyskać korzystając z Uwagi 2.6, mianowicie bifurkacja podkrytyczna występuje dla $c > 0$.

5. Modele epidemiologiczne

5.1. Wprowadzenie. Choroby zakaźne wpływały w spektakularny sposób na rozwój ludzkości. Przyczyniły się do upadku Aten w roku 429 p.n.e. i istotnie osłabiły Bizancjum w VII wieku, tuż przed inwazją wojsk arabskich. Epidemia czarnej śmierci w XIV wieku zabiła 1/4 populacji w Europie. Ospa i świnka, na które nie byli odporni rdzenni Amerykanie spowodowała spadek liczebności populacji Indian do około

1/10. Grypa w latach 1919–1920 zabiła 20 mln ludzi na świecie. Mimo rozwoju medycyny i higieny choroby zakaźne wciąż zbierają okrutne żniwo, szczególnie w krajach trzeciego świata. AIDS stał się głównym problemem medycznym w Afryce zabijając około 20 mln ludzi od lat siedemdziesiątych. Zainteresowanych wpływem epidemii na historię i współczesność ludzkości odsyłam do XVII rozdziału książki H.R. Thieme [17].

Zagadnienia modelowania rozwoju epidemii należą do głównych zagadnień dynamiki populacyjnej. Różnorodność chorób o charakterze epidemiologicznym łączy się z koniecznością budowania nowych modeli matematycznych lub też istotnej przebudowy modeli już istniejących.

5.2. Model Kermacka i McKendricka. W naszych rozważaniach ograniczymy się do modelu Kermacka i McKendricka [11], a jedynie przedstawiając go poczynimy uwagi dotyczące różnych jego modyfikacji. W modelu Kermacka McKendricka populacja podzielona jest na trzy grupy:

- S - osobników zdrowych i *podatnych* (ang. susceptible) na infekcję,
- I - osobników *zainfekowanych* (ang. infected),
- R - w zależności od przyjętej terminologii osobników odpornych (ang. resistant) lub usuniętych (ang. removed) z populacji - dokładniej nie mających dalszych związków z epidemią.

W związku z występowaniem tych trzech grup osobników mówimy o modelu typu SIR i przyjmujemy następujące założenia:

- 1) osobnik zdrowy w momencie zainfekowania przechodzi do grupy I i może natychmiast zarażać inne osobniki,
- 2) osobniki zainfekowane mogą przejść do grupy R albo w wyniku śmierci, albo po wyzdrowieniu i wtedy nabywają stałą odporność,
- 3) zaniebujemy wszelkie procesy demograficzne, a więc w szczególności łączna liczba osobników w populacji nie zmienia się w czasie i wynosi $N = S + I + R$,

- 4) choroba jest przekazywana przez bezpośredni kontakt, a więc nie ma pośredniego nosiciela choroby jak na przykład komara w przypadku malarii,
- 5) populacja jest jednorodna – prawdopodobieństwo zarażenia dowolnego osobnika z grupy podatnych przez dowolnego osobnika zainfekowanego jest takie same.

Ponieważ przyjmujemy, że choroba przekazywana jest przez bezpośredni kontakt a populacja jest jednorodna, więc ilość nowych zachorowań jest proporcjonalna do ilości możliwych kontaktów między osobnikami zainfekowanymi i zdrowymi, a więc jest proporcjonalna do SI . Jest to założenie dość idealistyczne bowiem przyjmujemy, że każdy osobnik z grupy S może mieć kontakt z każdym osobnikiem z grupy I , a prawdopodobieństwo takiego kontaktu w ustalonej jednostce czasu nie zależy od wielkości populacji. Założenie tego typu ma sens jeżeli epidemia jest na stosunkowo małym obszarze, zaś sposób przenoszenia choroby jest „niezależny” od osobników, a więc nie może być na przykład stosowane do chorób przenoszonych drogą płciową. Osobniki z grupy I mogą wyzdrowieć lub umrzeć, a ilość takich przypadków jest proporcjonalna do liczebności grupy I . Zatem model jest opisany układem równań:

$$(2.74) \quad \begin{cases} S'(t) = -\alpha S(t)I(t) \\ I'(t) = \alpha S(t)I(t) - \beta I(t) \\ R'(t) = \beta I(t), \end{cases}$$

gdzie α jest współczynnikiem zakażenia się od osobnika z grupy I w jednostce czasu, a β jest współczynnikiem przejścia osobnika z grupy zarażonych I do grupy R .

Podamy teraz interpretację stałych $1/\beta$ oraz β/α . Rozważmy jedynie populację osób zainfekowanych bez dopływu z zewnątrz. Wtedy $I(t)$ spełnia równanie

$$I'(t) = -\beta I(t),$$

a stąd $I(t) = I(0)e^{-\beta t}$. Zatem $e^{-\beta t}$ jest prawdopodobieństwem pozostawania zainfekowanym aż do chwili t . Średnia długość okresu zainfekowania wynosi

$$\int_0^{\infty} e^{-\beta t} dt = \frac{1}{\beta}.$$

Ponieważ α jest współczynnikiem zarażenia się od osobnika z grupy I w jednostce czasu, więc $\frac{\alpha}{\beta}S$ opisuje średnią ilość osobników podatnych, którzy mogą zarazić się od osobnika zainfekowanego. Liczba $\mathcal{R}_0 = \frac{\alpha}{\beta}S(0)$ decyduje o tym czy epidemia rozwinie się, bowiem gdy $\mathcal{R}_0 = 1$, to osobnik zainfekowany będzie zastępowany przez średnio jednego osobnika zarażonego przez siebie. Zatem epidemia może wybuchnąć jedynie w przypadku $\mathcal{R}_0 > 1$, co jest równoważne $S(0) > \frac{\beta}{\alpha}$. Liczbę $\frac{\beta}{\alpha}$ można interpretować jako minimalną liczbę osobników podatnych niezbędną do rozwoju epidemii.

UWAGA 2.8. Model (2.74) można dostosować do chorób nie spełniających wcześniej podanych warunków. Na przykład, gdy populację R ograniczymy do osobników wyzdrowiałych, zaś współczynnik wyzdrowienia wynosi γ , a współczynnik śmierci μ , to układ (2.74) można zastąpić układem:

$$(2.75) \quad \begin{cases} S'(t) = -\alpha S(t)I(t) \\ I'(t) = \alpha S(t)I(t) - (\gamma + \mu)I(t) \\ R'(t) = \gamma I(t). \end{cases}$$

Zauważmy, że wtedy cała populacja maleje, jeżeli zaś przyjmiemy, że czas między zakażeniem, a możliwością zainfekowania innych wynosi h to wyrażenie $S(t)I(t)$ w układach (2.74) i (2.75) należy zastąpić wyrażeniem $S(t)I(t-h)$. Jeszcze bardziej skomplikowana jest sytuacja gdy czas na wyzdrowienie jest duży. Wygodniej jest wtedy podzielić grupę I na kilka podgrup w zależności od stanu choroby i możliwości zarażenia innych osób. W przypadku gdy liczba kontaktów między osobnikami zainfekowanymi, a podatnymi jest ograniczona, to należy wyrażenie SI zastąpić innym na przykład $Sf(I)$, gdzie f jest funkcją rosnącą i ograniczoną. Jeżeli rozważamy model rozwoju epidemii na

dużym obszarze należy badać model uwzględniający strukturę przestrzenną, a więc funkcje $S(t)$, $I(t)$, $R(t)$ należy zastąpić gęstościami rozkładu przestrzennego populacji $s(t, x)$, $i(t, x)$, $r(t, x)$.

5.3. Przebieg epidemii. Przejdziemy, teraz do analizy modelu (2.74). Zauważmy, że funkcja $R(t)$ nie występuje w dwóch pierwszych równaniach układu (2.74), a więc układ (2.74) można zastąpić układem uproszczonym

$$(2.76) \quad \begin{cases} S' = -\alpha SI \\ I' = \alpha(S - \frac{\beta}{\alpha})I, \end{cases}$$

zaś własności funkcji R wywnioskować z zależności $R = N - S - I$ oraz z równań $S' = -\alpha SI$ i $R' = \beta I$.

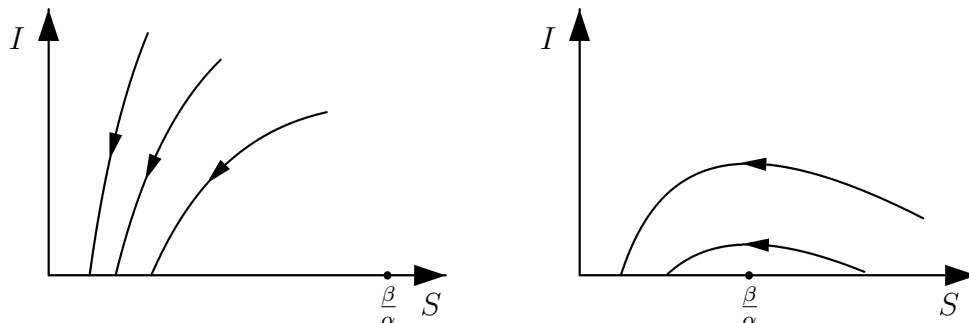
Przyjmujemy oznaczenia $S_0 = S(0)$, $I_0 = I(0)$, $S_\infty = \lim_{t \rightarrow \infty} S(t)$ oraz $I_\infty = \lim_{t \rightarrow \infty} I(t)$, o ile te granice istnieją. Ponieważ $S'(t) \leq 0$, więc funkcja $S(t)$ jest nierosnąca, a więc $S(t) \leq S_0$ a nawet $S(t) < S_0$ dla $t > 0$, gdy $S_0 > 0$ i $I_0 > 0$.

Zauważmy, że jeżeli $S_0 \leq \frac{\beta}{\alpha}$, to $I'(t) < 0$ dla $t > 0$ i liczba osób zainfekowanych maleje i dąży do zera. Gdyby $I_\infty > 0$, to wtedy $\lim_{t \rightarrow \infty} I'(t) = \alpha(S_\infty - \frac{\beta}{\alpha})I_\infty < 0$, ale wtedy $\lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = -\infty$, co przeczy założeniu, że $I_\infty > 0$.

Jeżeli $S_0 > \frac{\beta}{\alpha}$, to populacja zainfekowanych rośnie aż do momentu, gdy populacja osobników podatnych zmaleje do poziomu $\frac{\beta}{\alpha}$. Zauważmy, że dla pewnego $t_1 > 0$ mamy $S(t_1) = \frac{\beta}{\alpha}$, bowiem w przeciwnym przypadku $S(t) > \frac{\beta}{\alpha}$ oraz $I(t) > I_0 > 0$ dla $t > 0$, a więc $S'(t) < -\alpha \frac{\beta}{\alpha} I_0 < 0$ dla wszystkich t , co jest niemożliwe. Dla $t > t_1$ sytuacja jest identyczna jak w przypadku $S_0 \leq \frac{\beta}{\alpha}$, mianowicie, obie populacje maleją oraz $I_\infty = 0$.

Zależność między liczebnością grupy podatnych i zainfekowanych przedstawioną na Rys. 24 można otrzymać w następujący sposób. Mamy

$$\frac{dI}{dS} = \frac{I'(t)}{S'(t)} = \frac{\alpha(S - \frac{\beta}{\alpha})I}{-\alpha SI} = -1 + \frac{\beta}{\alpha} S^{-1}$$



RYSUNEK 24. Portrety fazowe układu (2.76) – z lewej strony dla $S_0 \leq \frac{\beta}{\alpha}$, a z prawej dla $S_0 > \frac{\beta}{\alpha}$.

a stąd

$$\begin{aligned}
 (2.77) \quad I(t) - I(0) &= \int_{S_0}^{S(t)} \left(-1 + \frac{\beta}{\alpha} S^{-1} \right) dS = \\
 &= -S(t) + \frac{\beta}{\alpha} \ln S(t) + S_0 - \frac{\beta}{\alpha} \ln S_0.
 \end{aligned}$$

Niech $f(S) = S - \frac{\beta}{\alpha} \ln S$. Wtedy

$$(2.78) \quad I(t) - I_0 = f(S_0) - f(S(t)).$$

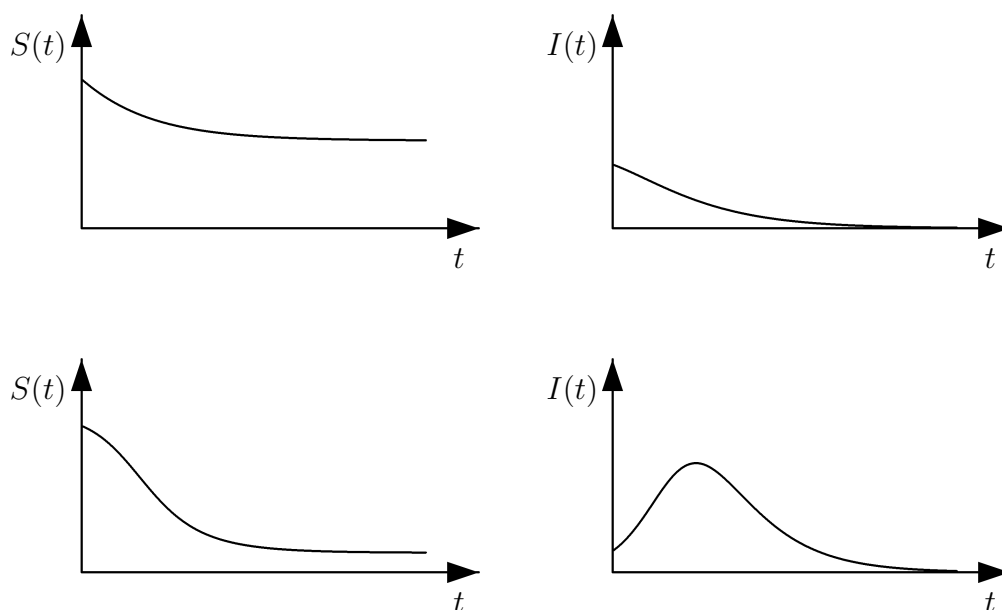
Z równania (2.78) możemy wywnioskować dalsze własności modelu. W szczególności S_∞ spełnia równanie

$$(2.79) \quad f(S_\infty) = f(S_0) + I_0.$$

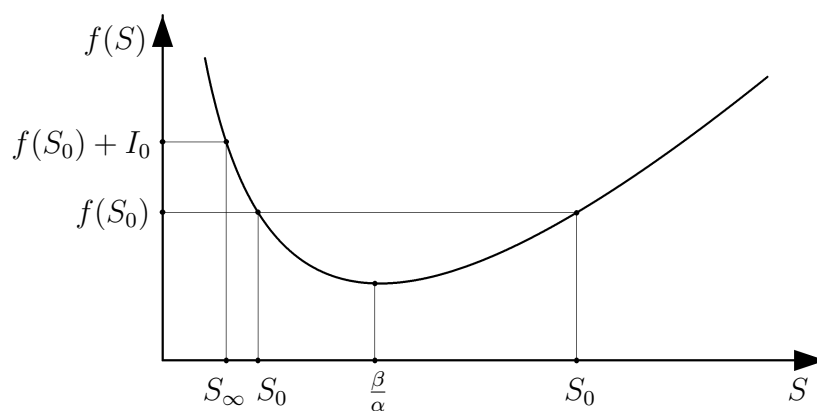
Ponieważ funkcja f jest malejąca w przedziale $(0, \frac{\beta}{\alpha})$ i rosnąca w $(\frac{\beta}{\alpha}, \infty)$ oraz $\lim_{S \rightarrow 0} f(S) = \lim_{S \rightarrow \infty} f(S) = \infty$, więc równanie (2.79) ma dwa rozwiązania, ale z poprzednich rozważań wynika, że $S_\infty \leq \frac{\beta}{\alpha}$, a więc równanie (2.79) wyznacza jednoznacznie S_∞ (patrz Rys. 26).

Podsumujmy wyniki naszych rozważań.

TWIERDZENIE 2.8. *Jeżeli $\frac{\beta}{\alpha} \leq 1$, to nie ma wybuchu epidemii. Jeżeli $\frac{\beta}{\alpha} > 1$, to epidemia wybucha, a końcową liczbę osobników nigdy nie zainfekowanych można wyznaczyć z równania (2.79).*



RYSUNEK 25. Wykresy rozwiązań układu (2.76), górne dla $S_0 \leq \frac{\beta}{\alpha}$, a dolne dla $S_0 > \frac{\beta}{\alpha}$.



RYSUNEK 26.

6. Modele liniowe

Będziemy teraz zajmować się modelami, w których populacja podzielona jest na (skończoną lub nieskończoną) liczbę podpopulacji. Kryterium podziału na podpopulacje nie jest istotne, a więc może to być

podział populacji ze względu na indywidualne cechy osobników (np. ich dojrzałość, wielkość, itp.) bądź ze względu na miejsce ich występowania. Będziemy dopuszczać, że osobniki z pewnym prawdopodobieństwem mogą przejść do innej podpopulacji, mogą też umrzeć bądź przyczynić się do narodzin innych osobników. Rozpocznijmy od modeli, w których występuje skończona liczba podpopulacji. Rozważymy dwa typy modeli: model z czasem rzeczywistym (ciągłym), a więc taki w którym interesuje nas zmiana wielkości podpopulacji w czasie oraz model pokoleniowy (generacyjny), w którym rozważamy zależności między wielkościami podpopulacji w kolejnych pokoleniach. Termin “pokolenie” ma również charakter umowny. Najogólniej mówiąc *pokolenie* to pewna umowna jednostka czasowa, choć najczęściej będziemy ten termin rozumieć dosłownie, a więc tak jak w relacji rodzice-dzieci. Zatem może się zdarzyć, że w ustalonym czasie (rzeczywistym) w populacji występuje wiele różnych pokoleń.

6.1. Model generacyjny. Populacja podzielona jest na n podpopulacji. Zakładamy, że osobnik z j -tej podpopulacji przyczynia się z prawdopodobieństwem p_{ij} do pojawienia się w następnym pokoleniu osobnika w podpopulacji i -tej, dokładniej, p_{ij} jest średnią liczbą potomków osobnika z podpopulacji j należących do podpopulacji i , a więc p_{ij} jest liczbą nieujemną, ale może być większe od 1. W modelach demograficznych często wygodnie jest ograniczyć się do populacji kobiet (ogólniej samic), a więc p_{ij} jest oczekiwaną liczbą córek w podpopulacji i (np. zamieszkujących region i), gdy matka należała do podpopulacji j (zamieszkiwała region i). Niech x_i^k oznacza liczbę osobników w podpopulacji i -tej w k -tym pokoleniu. Przyjmujemy oznaczenia

$$P = \begin{bmatrix} p_{11} & \cdots & p_{1n} \\ \cdots & \cdots & \cdots \\ p_{n1} & \cdots & p_{nn} \end{bmatrix}, \quad \mathbf{x}^k = \begin{bmatrix} x_1^k \\ \vdots \\ x_n^k \end{bmatrix}.$$

Wektor \mathbf{x}^k opisuje ilości osobników w podpopulacjach w k -tym pokoleniu, a macierz P opisuje relacje między osobnikami w kolejnych

pokoleniach. Relacje między kolejnymi pokoleniami opisane są następującym układem równań

$$(2.80) \quad x_i^{k+1} = \sum_{j=1}^n p_{ij} x_j^k, \quad \text{dla } i = 1, \dots, n,$$

który można zapisać w postaci macierzowej

$$(2.81) \quad \mathbf{x}^{k+1} = P\mathbf{x}^k.$$

Zatem

$$(2.82) \quad \mathbf{x}^k = P^k \mathbf{x}^0,$$

gdzie \mathbf{x}^0 opisuje wyjściowe pokolenie (pokolenie zerowe).

6.2. Model z czasem ciągłym. W modelu tym przyjmujemy, że osobnik z j -tej podpopulacji może w małym przedziale czasowym od t do $t + \Delta t$:

- (a) “przemieścić” się z prawdopodobieństwem $p_{ij}\Delta t + o(\Delta t)$ do i -tej podpopulacji,
- (b) z prawdopodobieństwem $b_{ij}\Delta t + o(\Delta t)$ przyczynić się do narodzin innego osobnika w i -tej populacji,
- (c) umrzeć z prawdopodobieństwem $d_j\Delta t + o(\Delta t)$.

Oznaczamy przez $x_i(t)$ liczbę osobników w i -tej podpopulacji w chwili t . Uwzględniając punkty (a), (b), (c) otrzymujemy następujące równania opisujące zależność między ilością osobników w chwilach t i $t + \Delta t$:

$$\begin{aligned} x_i(t + \Delta t) &= x_i(t) - d_i\Delta t x_i(t) + \sum_{j=1}^n b_{ij}\Delta t x_j(t) \\ &+ \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \left[p_{ij}\Delta t x_j(t) - p_{ji}\Delta t x_i(t) \right] + o(\Delta t) \quad \text{dla } i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned}$$

Przyjmujemy oznaczenia $q_{ij} = b_{ij} + p_{ij}$ dla $i \neq j$ oraz

$$q_{ii} = b_{ii} - d_i - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n p_{ji}.$$

Wtedy

$$x_i(t + \Delta t) - x_i(t) = \sum_{j=1}^n q_{ij} x_j(t) \Delta t + o(\Delta t).$$

Dzieląc ostatnią równość przez Δt i przechodząc do granicy przy $\Delta t \rightarrow 0$ otrzymujemy

$$(2.83) \quad x'_i(t) = \sum_{j=1}^n q_{ij}x_j(t), \quad \text{dla } i = 1, \dots, n.$$

Współczynniki w układzie (2.83) mają jedną ważną własność: $q_{ij} \geq 0$ dla $i \neq j$.

6.3. Model z nieskończoną liczbą podpopulacji. Ogólny opis modelu z nieskończoną liczbą podpopulacji praktycznie nie różni się od modeli przedstawionych w podpunktach (6.1) i (6.2). Wystarczy powtórzyć poprzednie opisy, zastępując odpowiednie sumy, sumami nieskończonymi. Zamiast tego przedstawimy przykład z genetyki. Rozważmy populację komórek, w której może występować ustalony gen. Dzielimy populację na podpopulacje, w ten sposób, że w komórkach podpopulacji i -tej, $i \geq 0$, ustalony gen pojawia się i -krotnie. Bierzymy, krótki przedział czasowy od t do $t + \Delta t$. Możemy przyjąć, że w pojedynczej komórce typu i

- (a) może pojawić się dodatkowy ustalony gen z prawdopodobieństwem $b_i\Delta t + o(\Delta t)$,
- (b) może zostać usunięty jeden ustalony gen z prawdopodobieństwem $d_i\Delta t + o(\Delta t)$,
- (c) komórka może zginąć z prawdopodobieństwem $\lambda_i\Delta t + o(\Delta t)$.

Zauważmy, że wykluczaliśmy tutaj usunięcie dwóch lub więcej genów lub zwiększenie się liczby genów ustalonego typu o więcej niż jeden. Zjawiska te mogą się pojawić, ale z prawdopodobieństwem rzędu $(\Delta t)^2$, co nie ma wpływu na przyszły model. Niech $a_i = \lambda_i + b_i + d_i$. Wtedy liczba $a_i\Delta t + o(\Delta t)$ wyznacza prawdopodobieństwo, że komórka opuści typ i (przejdzie do innego typu, albo umrze). Do typu i mogą przejść komórki z typu $i - 1$ z prawdopodobieństwem $b_{i-1}\Delta t + o(\Delta t)$ oraz komórki typu $i + 1$ z prawdopodobieństwem $d_{i+1}\Delta t + o(\Delta t)$. Przyjmując, że $x_i(t)$ opisuje liczbę komórek typu i w chwili t możemy łatwo wywnioskować, że funkcje $x_0(t), x_1(t), \dots$ spełniają nieskończony układ równań

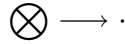
$$(2.84) \quad x'_i(t) = -a_i x_i(t) + b_{i-1} x_{i-1}(t) + d_{i+1} x_{i+1}(t),$$

dla $i = 0, 1, \dots$, w którym $b_{-1} = 0$.

UWAGA 2.9. Powyższy model można uogólnić i urealnić przyjmując, że w przedziale czasowym od t do $t + \Delta t$ komórka może się podzielić z prawdopodobieństwem $\mu_i \Delta t + o(\Delta t)$. Zakładamy, że komórki potomne mają tyle samo kopii ustalonego genu jak komórka przed podziałem. Procesy modyfikacji genetycznej zachodzą często w trakcie podziału komórkowego. W takich przypadkach fazę podziału rozbijamy formalnie na etapy: podział na identyczne komórki i ich modyfikację genetyczną (usunięcie lub replikację ustalonego genu). Tak uogólniony model opisany jest również układem (2.84), w którym $a_i = \lambda_i + b_i + d_i - \mu_i$.

6.4. Model ewolucji genomu. Przedstawimy teraz model opisujący ewolucję rozkładu ilości różnych genów w genomie. Dzielimy geny na klasy. W klasie $n \geq 1$ występują geny, które pojawiają się n -krotnie w genomie. Zakładamy, że w przedziale czasowym od t do $t + \Delta t$ pojedynczy gen:

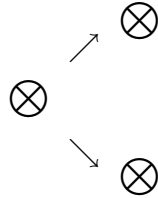
- (i) jest usuwany z genomu z prawdopodobieństwem $d\Delta t + o(\Delta t)$,



- (ii) mutuje z prawdopodobieństwem $m\Delta t + o(\Delta t)$,



- (iii) podwaja się z prawdopodobieństwem $r\Delta t + o(\Delta t)$.



Zakładamy, że geny powstałe w wyniku mutacji nie występowały wcześniej w genomie.

Zobaczymy jak zmienia się liczebność poszczególnych klas genów. Rozważmy na początek tylko proces mutacji. Niech gen \otimes należy do klasy n , a więc jest n -kopiów tego genu w genomie. Prawdopodobieństwo mutacji jednego z genów \otimes w czasie Δt wynosi $n \cdot m\Delta t + o(\Delta t)$. Niech $x_n(t)$ będzie liczbą rodzajów genów w klasie n w chwili t . Wtedy w wyniku mutacji

$$x_n(t) \cdot n \cdot m\Delta t + o(\Delta t)$$

rodzajów genów z klasy n przejdzie do klas $n - 1$ i 1 w czasie Δt .

Niech $\Delta x_n = x_n(t + \Delta t) - x_n(t)$ dla $n = 1, 2, \dots$. Uwzględniając procesy usunięcia, mutacji i replikacji genów otrzymujemy następujące zależności:

$$\begin{aligned} \Delta x_1 = & -dx_1\Delta t - rx_1\Delta t + 2dx_2\Delta t + 2mx_2\Delta t \\ & + \sum_{n=2}^{\infty} mnx_n\Delta t + o(\Delta t), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Delta x_n = & -dnx_n\Delta t - rnx_n\Delta t - mnx_n\Delta t + r(n-1)x_{n-1}\Delta t \\ & + d(n+1)x_{n+1}\Delta t + m(n+1)x_{n+1}\Delta t + o(\Delta t) \end{aligned}$$

dla $n \geq 2$. Dzieliąc obie strony powyższych równań przez Δt i przechodząc z Δt do granicy w zerze otrzymujemy

$$\begin{aligned} (2.85) \quad x'_1 = & -(d+r)x_1 + 2(m+d)x_2 + \sum_{n=2}^{\infty} mnx_n, \\ x'_n = & -(d+r+m)nx_n + r(n-1)x_{n-1} + (d+m)(n+1)x_{n+1} \end{aligned}$$

dla $n \geq 2$. Układ (2.85) rozpatrujemy z warunkiem początkowym $x_n(0) = x_n^0$, dla $n \geq 1$, gdzie ciąg $x^0 = (x_n^0)_{n \in \mathbb{N}}$ będzie należał do pewnej, odpowiednio dobranej, przestrzeni ciągów rzeczywistych.

Przedstawimy teraz nieformalne rozumowanie, które wyjaśni nam dlaczego zamiast układu (2.85) wygodniej jest rozpatrywać inny, równoważny układ. Niech $s(t) = \sum_{n=1}^{\infty} nx_n(t)$. Wtedy $s(t)$ jest liczbą wszystkich genów w genomie. Zakładając, że układ (2.85) ma rozwiązanie oraz, że szereg $s(t)$ jest zbieżny i można go różniczkować wyraz po

wyrazie otrzymujemy

$$\begin{aligned}
s'(t) &= \sum_{n=1}^{\infty} nx'_n(t) = -(d+r)x_1 + 2(m+d)x_2 + \\
&\sum_{n=2}^{\infty} n[mx_n - (d+r+m)nx_n + r(n-1)x_{n-1} + (d+m)(n+1)x_{n+1}] \\
&= -(d+r)x_1 + 2(m+d)x_2 + \sum_{n=2}^{\infty} [nm - (d+r+m)n^2]x_n + \\
&\sum_{n=1}^{\infty} r(n^2+n)x_n + \sum_{n=3}^{\infty} (d+m)(n^2-n)x_n \\
&= (r-d) \sum_{n=1}^{\infty} nx_n(t) = (r-d)s(t),
\end{aligned}$$

a więc

$$(2.86) \quad s'(t) = (r-d)s(t).$$

Zatem łączna ilość genów rośnie wykładniczo, a $\lambda = r-d$ jest *współczynnikiem Malthusa (wzrostu)* populacji genów w genomie. Niech

$$(2.87) \quad y_n(t) = e^{-\lambda t} nx_n(t) \quad \text{dla } n \in \mathbb{N}.$$

Zakładając, że poprzedzające rozumowanie było poprawne, to ciąg $y(t) = (y_n(t))_{n \in \mathbb{N}}$ ma następujące własności: *jeżeli $y(0) \geq 0$, to $y(t) \geq 0$ dla $t > 0$ oraz*

$$\sum_{n=1}^{\infty} y_n(t) \equiv \text{const.}$$

Poprawny dowód tego faktu, oparty na teorii półgrup, podamy później.

Zauważmy, że ciąg $y(t) = (y_n(t))_{n \in \mathbb{N}}$ spełnia układ równań:

$$\begin{aligned}
(2.88) \quad y'_1 &= -2ry_1 + (2m+d)y_2 + \sum_{n=3}^{\infty} my_n, \\
y'_n &= -(d+r+m + \frac{r-d}{n})ny_n + rny_{n-1} + (d+m)ny_{n+1}
\end{aligned}$$

dla $n \geq 2$. W dalszej części rozdziału, używając teorii półgrup Markowa, zbadamy własności rozwiązań układu (2.88) gdy $t \rightarrow \infty$, a następnie korzystając ze wzoru (2.87) otrzymamy twierdzenie o asymptotycznym zachowaniu rozwiązań układu (2.85).

6.5. Półgrupy Markowa. Niech (X, Σ, m) będzie przestrzenią z miarą σ -skończoną m . Oznaczmy, przez $D = D(X, \Sigma, m)$ podzbiór $L^1 = L^1(X, \Sigma, m)$ zawierający gęstości:

$$D = \{f \in L^1 : f \geq 0, \|f\| = 1\},$$

gdzie $\|\cdot\|$ jest normą w L^1 . Odwzorowanie liniowe $P : L^1 \rightarrow L^1$ spełniające warunek $P(D) \subset D$ nazywamy *operatorem Markowa*. Z definicji operatora Markowa wynika natychmiast, że jest on *kontrakcją* (patrz Zad. 2.20) tzn. dla dowolnych $f, g \in L^1$ mamy $\|Pf - Pg\| \leq \|f - g\|$, co jest równoważne warunkowi $\|Pf\| \leq \|f\|$ dla $f \in L^1$. W szczególności, operatory Markowa są ograniczone.

Niech $\{T(t)\}_{t \geq 0}$ będzie rodziną operatorów liniowych i ograniczonych odwzorowujących przestrzeń Banacha E w nią samą. Rodzinę $\{T(t)\}_{t \geq 0}$ nazywamy *półgrupą operatorów ograniczonych* lub krócej *półgrupą*, jeżeli:

- (i) $T(0) = I$ (operator identyczności),
- (ii) $T(t + s) = T(t)T(s)$ dla $s, t \geq 0$.

Półgrupę $\{T(t)\}_{t \geq 0}$ nazywamy *silnie ciągłą*, jeżeli:

- (iii) dla każdego $x \in E$ funkcja $t \mapsto T(t)x$ jest ciągła.

Silnie ciągłą półgrupę operatorów Markowa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ nazywamy *półgrupą Markowa*.

Operatory i półgrupy Markowa są naturalnym narzędziem w opisie wielu zjawisk przyrodniczych, w których występują prawa zachowania: np. masy, energii, objętości, łącznego ładunku elektrycznego, ilości cząsteczek w procesie dyfuzji, ilości cząsteczek w polimerze w procesach polimeryzacji i fragmentacji. Naturalną drogą opisu takich zjawisk przyrodniczych jest podanie w jaki sposób zmienia się w czasie miara probabilistyczna opisująca rozkład danej wielkości np. masy. Przestrzeń X , która służy do opisu danego zjawiska, wyposażona jest zwykle w pewną standardową miarę m . Gdy X jest przestrzenią przeliczalną, to $m(A)$ jest ilością elementów zbioru A . Jeżeli X jest podzbiorem \mathbb{R}^d o niepustym wnętrzu, to m jest miarą Lebesgue'a. W przypadku gdy X jest rozmaitością, to m jest miarą generowaną przez metrykę Riemanna. Typową cechą procesów opisywanych za pomocą ewolucji miar jest

przekształcanie miar absolutnie ciągłych względem m (tj. takich, które mają gęstość względem m) na miary absolutnie ciągłe. W tym przypadku wygodnie jest ograniczyć rozważania do rozpatrywania ewolucji gęstości, którą dobrze opisują operatory i półgrupy Markowa.

Podamy teraz kilka przykładów operatorów i półgrup Markowa bezpośrednio związanych z modelami opisywanymi w tym podrozdziale.

Przykład 2.1. Rozpocznijmy od modelu generacyjnego 6.1. Niech $X = \{1, 2, \dots, n\}$, $\Sigma = 2^X$, tj. Σ jest rodziną wszystkich podzbiorów X , oraz (p_1, \dots, p_n) będzie ciągiem o wyrazach dodatnich. Na σ -algebrze Σ definiujemy miarę m wzorem

$$(2.89) \quad m(A) = \sum_{i \in A} p_i.$$

Niech $P = (p_{ij})$ będzie macierzą kwadratową $n \times n$ o wyrazach nieujemnych. Sprawdźmy, że jeżeli

$$(2.90) \quad \sum_{i=1}^n p_{ij} p_i = p_j \quad \text{dla } j = 1, \dots, n,$$

to P jest operatorem Markowa. Ciąg $q = (q_1, \dots, q_n)$ jest gęstością wtedy i tylko wtedy, gdy ma wyrazy nieujemne oraz $\sum_{i=1}^n q_i p_i = 1$. Niech $q \in D$. Ponieważ wyrazy macierzy P są nieujemne, więc ciąg Pq ma też wyrazy nieujemne. Mamy również

$$\sum_{i=1}^n (Pq)_i p_i = \sum_{i=1}^n \left(\sum_{j=1}^n p_{ij} q_j \right) p_i = \sum_{j=1}^n \left(\sum_{i=1}^n p_{ij} p_i \right) q_j = \sum_{j=1}^n q_j p_j = 1,$$

a więc Pq jest też gęstością.

Przykład 2.2. Niech $X = \mathbb{N}$, $\Sigma = 2^X$, oraz $(p_i)_{i \in \mathbb{N}}$ będzie ciągiem o wyrazach dodatnich. Na σ -algebrze Σ definiujemy miarę m wzorem (2.89) i niech $P = (p_{ij})$ będzie nieskończoną macierzą kwadratową o wyrazach nieujemnych. Analogicznie jak poprzednio sprawdzamy, że jeżeli

$$\sum_{i=1}^{\infty} p_{ij} p_i = p_j \quad \text{dla } j = 1, 2, \dots,$$

to P jest operatorem Markowa.

Ważnym przypadkiem szczególnym są operatory Markowa na przestrzeni l^1 . Przypominamy, że l^1 jest przestrzenią ciągów bezwzględnie

sumowalnych z normą $\|x\| = \sum_{i=1}^{\infty} |x_i|$. Przestrzeń l^1 jest przestrzenią L^1 na $X = \mathbb{N}$ i $\Sigma = 2^X$ z miarą liczącą m , co oznacza, że ciąg p w definicji miary m ma własność $p_i = 1$ dla dowolnego $i \in \mathbb{N}$. W tym przypadku

$$D = \{x \in l^1 : x_i \geq 0 \text{ dla wszystkich } i \geq 1 \text{ oraz } \sum_{i=1}^{\infty} x_i = 1\}.$$

Macierz P o wyrazach nieujemnych jest operatorem Markowa, gdy

$$(2.91) \quad \sum_{i=1}^{\infty} p_{ij} = 1 \quad \text{dla } j = 1, 2, \dots$$

Przykład 2.3. Podamy teraz przykład półgrupy Markowa związanej z modelem z czasem ciągłym 6.2. Podobnie jak w przykładzie 2.1 przyjmujemy, że $X = \{1, 2, \dots, n\}$, $\Sigma = 2^X$ oraz miara m jest określona wzorem (2.89). Zbudujemy teraz półgrupę Markowa odpowiadającą układowi równań

$$(2.92) \quad x'_i(t) = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j(t), \quad \text{dla } i = 1, \dots, n.$$

Będziemy zakładać, że współczynniki a_{ij} mają następujące własności:

- (i) $a_{ij} \geq 0$ dla $i \neq j$,
- (ii) $\sum_{i=1}^n p_i a_{ij} = 0$ dla $j = 1, \dots, n$.

Niech $x = (x_1, \dots, x_n)$ i niech $P(t)x = x(t)$ dla $t \geq 0$, gdzie $x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$ jest rozwiązaniem układu (2.92) z warunkiem początkowym $x(0) = x$. Pokażemy, że $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ jest półgrupą Markowa. Rozpocniemy od sprawdzenia, że jeżeli x jest ciągiem o wyrazach nieujemnych, to $x(t)$ jest również ciągiem o wyrazach nieujemnych dla $t > 0$. W tym celu przyjmijmy, że $\lambda = \min\{a_{ii} : i = 1, \dots, n\}$ i niech $b_{ij} = a_{ij}$ dla $i \neq j$ oraz $b_{ii} = a_{ii} - \lambda$. Wtedy $b_{ij} \geq 0$ dla dowolnych i, j . Niech $B = [b_{ij}]$. Wtedy funkcja $x(t)$ spełnia równanie

$$(2.93) \quad x'(t) = \lambda x(t) + Bx(t).$$

Rozwiązanie równania (2.93) z warunkiem początkowym $x(0) = x$ można zapisać w postaci

$$(2.94) \quad x(t) = e^{\lambda t} e^{Bt} x,$$

gdzie

$$(2.95) \quad e^{Bt} = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{t^k B^k}{k!}.$$

Ponieważ macierz B ma wyrazy nieujemne, więc również macierz e^{Bt} ma wyrazy nieujemne. Stąd i ze wzoru (2.94) wynika natychmiast, że $x(t)$ jest ciągiem o wyrazach nieujemnych dla $t > 0$. Sprawdzamy, że $\sum_{i=1}^n p_i x_i(t)$ nie zależy od t :

$$\frac{d}{dt} \left(\sum_{i=1}^n p_i x_i(t) \right) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i a_{ij} x_j(t) = \sum_{j=1}^n \left(\sum_{i=1}^n p_i a_{ij} \right) x_j(t) = 0.$$

Udowodniliśmy więc, że jeżeli $x \in D$, to $x(t) \in D$, a więc $P(t)(D) \subset D$ dla $t > 0$. Ponieważ (2.92) jest jednorodnym układem liniowym równań różniczkowych, więc $P(t)$ jest operatorem liniowym, co dowodzi, że $P(t)$ jest operatorem Markowa dla $t > 0$. Sprawdzamy warunki (i), (ii), (iii) z definicji półgrupy Markowa. Warunek (i) jest oczywisty, bo $P(t)y = y(0) = y$. Warunek (ii) wynika z faktu, że układ (2.92) jest autonomiczny (prawa strona układu zależy tylko od x). Warunek (iii) wynika z ciągłości rozwiązania. Zatem $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ jest półgrupą Markowa.

Kolejny przykład musimy poprzedzić definicją. Niech $\{T(t)\}_{t \geq 0}$ będzie silnie ciągłą półgrupą na przestrzeni Banacha X . Niech $\mathfrak{D}(A)$ będzie zbiorem takich $x \in X$, że istnieje granica

$$(2.96) \quad Ax = \lim_{t \rightarrow 0^+} \frac{T(t)x - x}{t}.$$

Wtedy zbiór $\mathfrak{D}(A)$ jest podprzestrzenią liniową gęstą w X , zaś A jest operatorem liniowym z $\mathfrak{D}(A)$ w X (patrz [4]). Operator A nazywamy *generatorem infinitesimalnym półgrupy* $\{T(t)\}_{t \geq 0}$ lub, krótko *generatorem półgrupy* $\{T(t)\}_{t \geq 0}$. O operatrze liniowym $A : \mathfrak{D}(A) \rightarrow X$ będziemy również mówić, że *generuje półgrupę*, jeżeli jest jej generatorem. Pojęcie półgrupy silnie ciągłej i jej generatora ściśle wiąże się z równaniami różniczkowymi w przestrzeni Banacha X . Niech $\{T(t)\}_{t \geq 0}$ będzie silnie ciągłą półgrupą na X , a operator $A : \mathfrak{D}(A) \rightarrow X$ jej generatorem. Wtedy dla każdego $x_0 \in \mathfrak{D}(A)$ funkcja $x : [0, \infty) \rightarrow X$ określona wzorem $x(t) = T(t)x_0$ jest różniczkowalna (w sensie Fréchet'a) dla $t \geq 0$

oraz spełnia równanie

$$(2.97) \quad x'(t) = Ax(t), \quad \text{z warunkiem początkowym } x(0) = x_0.$$

Równania postaci (2.97) nazywamy *równaniami ewolucyjnymi*. Będziemy też często mówić, że równanie (2.97) *generuje półgrupę* $\{T(t)\}_{t \geq 0}$.

Przykład 2.4. Przeniesienie przykładu 2.3 na przypadek $X = \mathbb{N}$ nie jest zagadnieniem trywialnym. Ograniczymy się do przypadku przestrzeni l^1 , przypadek ciągu $(p_i)_{i \in \mathbb{N}}$ o dowolnych wyrazach dodatnich pozostawiamy czytelnikowi jako zadanie (patrz Zad. 2.21). Rozważamy nieskończony układ równań

$$(2.98) \quad x'_i(t) = \sum_{j=1}^{\infty} a_{ij}x_j(t), \quad \text{dla } i = 1, 2, \dots$$

Będziemy zakładać, że współczynniki a_{ij} mają następujące własności:

- (i) $a_{ij} \geq 0$ dla $i \neq j$,
- (ii) $\sum_{i=1}^{\infty} a_{ij} = 0$ dla $j = 1, 2, \dots$

Niech $A = [a_{ij}]$. Macierz A spełniająca warunki (i), (ii) nazywamy *macierzą Kołmogorowa*. Niech

$$\mathfrak{D}(A) = \left\{ x \in l^1 : \sum_{j=1}^{\infty} \sum_{i=1}^{\infty} |a_{ij}| |x_j| < \infty \right\}.$$

Łatwo się przekonać, że $\mathfrak{D}(A)$ jest gęstą podprzestrzenią liniową przestrzeni l^1 . W szczególności, z warunków (i), (ii) wynika, że ciągi o wyrazach równych zero, poza skończoną ilością wyrazów, należą do $\mathfrak{D}(A)$, a zbiór takich ciągów jest gęsty w l^1 . Podobnie, jak w przypadku macierzy skończenie wymiarowych, z macierzą A można związać odwzorowanie, dalej oznaczane też przez A , określone na zbiorze $\mathfrak{D}(A)$ o wartościach w l^1 . Następujące twierdzenie podaje warunki przy, których macierz A generuje półgrupę Markowa.

TWIERDZENIE 2.9. *Niech A będzie macierzą Kołmogorowa i niech $\theta > 0$ będzie stałą dodatnią. Macierz A generuje półgrupę Markowa na l^1 wtedy i tylko wtedy, gdy równanie $A^*x = \theta x$ nie ma niezerowych rozwiązań $x \in l^\infty$.*

W wypowiedzi twierdzenia A^* oznacza macierz transponowaną macierzy A , a l^∞ przestrzeń ciągów ograniczonych. Dowód twierdzenia 2.9 można znaleźć w książce [14].

Kolejny przykład pokazuje pewien prosty sposób uzyskiwania nowych półgrup Markowa, gdy już mamy jakąś półgrupę Markowa. Należy zaznaczyć, że nie jest to tylko pewna teoretyczna konstrukcja, ale sposób uzyskania półgrup Markowa związanych z wieloma zastosowaniami w teorii procesów skokowych, równań dyfuzji i transportu oraz dynamice populacyjnej.

Przykład 2.5. Niech (X, Σ, m) będzie przestrzenią z miarą σ -skończoną m . Zakładamy, że K jest operatorem Markowa, a $\{S(t)\}_{t \geq 0}$ jest półgrupą Markowa, A jest generatorem tej półgrupy, a λ stałą dodatnią. Wtedy z twierdzenia perturbacyjnego Phillipsa (patrz [4]) operator $-\lambda I + A + \lambda K$ jest generatorem silnie ciągłej półgrupy $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ na L^1 . Półgrupa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ określona jest wzorem

$$(2.99) \quad P(t)f = e^{-\lambda t} \sum_{n=0}^{\infty} \lambda^n S_n(t)f,$$

gdzie $S_0(t) = S(t)$ i $S_{n+1}(t)f = \int_0^t S_n(s)KS(t-s)f ds$ dla $n \geq 0$. Korzystając z powyższych wzorów można łatwo sprawdzić, że $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ jest półgrupą Markowa.

Przykład 2.6. Sprawdzimy teraz, że układ równań (2.88) generuje półgrupę Markowa na l^1 . Niech $q_{1,1} = -2r$, $q_{1,2} = 2m + d$; $q_{1,i} = m$ dla $i \geq 3$; $q_{i,i} = -(d + r + m + \frac{r-d}{i})i$, $q_{i,i-1} = ri$, $q_{i,i+1} = (d + m)i$ dla $i \geq 2$; oraz $q_{i,j} = 0$ w pozostałych przypadkach. Wtedy układ (2.88) można zapisać w postaci równania ewolucyjnego $y'(t) = Qy(t)$. Można łatwo sprawdzić, że macierz $Q = [q_{ij}]$ jest macierzą Kołmogorowa. Jednak bezpośrednie zastosowanie twierdzenia 2.9 dla macierzy Q nastęrcza trudności. Aby je ominąć zastosujemy metodę użytą w przykładzie 2.5. Przedstawimy operator Q w postaci

$$(2.100) \quad Q = A - (2r + m)I + (2r + m)K,$$

gdzie K jest operatorem Markowa na l^1 , a A jest generatorem półgrupy Markowa na l^1 . Niech $K = [k_{i,j}]$, gdzie $k_{1,i} = \frac{m}{2r+m}$, $k_{i+1,i} = \frac{2r}{2r+m}$ dla

$i \geq 1$, oraz $k_{ij} = 0$ w pozostałych przypadkach. Wtedy $\sum_{i=1}^{\infty} k_{ij} = 1$ dla $j = 1, 2, \dots$, a więc K jest operatorem Markowa na l^1 . Niech $A = [a_{i,j}]$, gdzie $a_{i,i} = -(i-1)(d+r+m)$, $a_{i+1,i} = (i-1)r$, $a_{i-1,i} = (i-1)(d+m)$ dla $i \geq 2$, oraz $a_{i,j} = 0$ w pozostałych przypadkach. Wtedy zachodzi wzór (2.100) oraz A jest macierzą Kołmogorowa. Sprawdźmy, że jeżeli $A^*x = \theta x$ dla $\theta > 0$ oraz $x \neq 0$, to $x \notin l^\infty$. Ponieważ

$$(A^*x)_i = (i-1)((d+m)x_{i-1} - (r+d+m)x_i + rx_{i+1})$$

dla $i \in \mathbb{N}$, więc $x_1 = 0$ oraz

$$(2.101) \quad x_{i+1} = \left(1 + \frac{d+m}{r} + \frac{\theta}{r(i-1)}\right)x_i - \frac{d+m}{r}x_{i-1} \quad \text{dla } i \geq 2.$$

Można przyjąć, że $x_2 > 0$. Niech $\alpha = (d+m)/r$. Wtedy ze wzoru (2.101) otrzymujemy

$$(2.102) \quad x_{i+1} - x_i = \alpha(x_i - x_{i-1}) + \theta r^{-1}(i-1)^{-1}x_i.$$

Korzystając z indukcji matematycznej można łatwo sprawdzić, że ciąg (x_i) jest rosnący. Stąd i ze wzoru (2.101) otrzymujemy

$$x_{i+1} > (1 + \theta r^{-1}(i-1)^{-1})x_i \quad \text{dla } i \geq 2,$$

a więc

$$(2.103) \quad x_n > x_2 \prod_{i=1}^{n-2} (1 + \theta r^{-1}i^{-1}) \quad \text{dla } n \geq 3.$$

Ponieważ iloczyn $\prod_{i=1}^{\infty} (1 + \theta r^{-1}i^{-1})$ jest rozbieżny, więc $\lim_{n \rightarrow \infty} x_n = \infty$ i w konsekwencji $x \notin l^\infty$. Z twierdzenia 2.9 wynika, że operator A jest generatorem półgrupy Markowa na przestrzeni l^1 . Zatem z twierdzenia perturbacyjnego Phillipsa operator $Q = A - (2r+m)I + (2r+m)K$ jest generatorem półgrupy Markowa na l^1 .

6.6. Asymptotyczna stabilność operatorów i półgrup Markowa. W badaniu modeli populacyjnych ważną rolę odgrywają twierdzenia o asymptotycznym zachowaniu rozkładów, gdy czas zmierza do nieskończoności. W tej części przedstawimy twierdzenie dotyczące asymptotyki iteracji operatorów Markowa i półgrup Markowa. Rozpocniemy od definicji asymptotycznej stabilności.

Niech P będzie operatorem Markowa na przestrzeni (X, Σ, m) . Operator P nazywamy *asymptotycznie stabilnym*, jeżeli istnieje gęstość $f^* \in D$ taka, że

$$(2.104) \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \|P^n f - f_*\| = 0 \quad \text{dla } f \in D.$$

Zauważmy, że jeżeli f^* spełnia warunek (2.104), to f^* jest *gęstością niezmienniczą*, tzn. $Pf^* = f^*$. Istotnie, z warunku wynika, że

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \|P^{n+1} f - Pf_*\| = 0 \quad \text{oraz} \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \|P^{n+1} f - f_*\| = 0,$$

a więc $Pf^* = f^*$.

Ponieważ każdą funkcję całkowalną można przedstawić w postaci $f = c_1 f_1 - c_2 f_2$, gdzie $f_1, f_2 \in D$, więc z liniowości operatora P i warunku (2.104) otrzymujemy

$$(2.105) \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \|P^n f - f_* \int_X f(x) m(dx)\| = 0 \quad \text{dla } f \in L.$$

Półgrupę Markowa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ nazywamy *asymptotycznie stabilną*, jeżeli istnieje gęstość $f^* \in D$ taka, że

$$(2.106) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \|P(t)f - f_*\| = 0 \quad \text{dla } f \in D.$$

Również z warunku (2.106) wynika, że f^* jest *gęstością niezmienniczą* dla tej półgrupy, tzn. $P(t)f^* = f^*$ dla $t > 0$. Półgrupę Markowa można związać z równaniem ewolucyjnym na przestrzeni L^1 . Wtedy pojęcie asymptotycznej stabilności półgrupy jest równoważne istnieniu rozwiązania stacjonarnego $f^* \in D$ i jego asymptotycznej stabilności w sensie Lapunowa w zbiorze gęstości.

Niech $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ będzie półgrupą Markowa, t_0 liczbą dodatnią i niech $P = P(t_0)$. Można łatwo sprawdzić (patrz zadanie 2.23), że półgrupą Markowa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ jest asymptotycznie stabilna wtedy i tylko wtedy, gdy operator P jest asymptotycznie stabilny.

W celu sformułowania twierdzenia dotyczącego asymptotycznej stabilności operatorów Markowa musimy wprowadzić jeszcze jedną definicję pomocniczą. Nieujemną i całkowalną funkcję h nazywamy *funkcją dolną* dla operatora Markowa P , jeżeli dla dowolnej gęstości f mamy

$$(2.107) \quad \lim_{n \rightarrow \infty} (P^n f - h)^- = 0,$$

gdzie $x^- = \max(0, -x)$. Definicję tę można wypowiedzieć równoważnie: dla dowolnej gęstości f istnieje ciąg funkcji (ε_n) zbieżny w L^1 do zera taki, że $P^n f \geq h - \varepsilon_n$. W przypadku półgrupy Markowa definicja funkcji dolnej jest niemal identyczna, mianowicie zamiast warunku (2.107) zakładamy, że $\lim_{t \rightarrow \infty} (P(t)f - h)^- = 0$, lub równoważnie, że $P(t)f \geq h - \varepsilon(t)$, gdzie $\lim_{t \rightarrow \infty} \|\varepsilon(t)\| = 0$.

Zauważmy, że jeżeli operator Markowa P jest asymptotycznie stabilny, to funkcja f^* z warunku (2.104) jest funkcją dolną dla operatora P . Sformułujemy teraz twierdzenie odwrotne podane przez Lasotę i Yorke'a [12].

TWIERDZENIE 2.10. *Jeżeli operator Markowa ma funkcję dolną, to jest on asymptotycznie stabilny.*

DOWÓD. Niech H będzie zbiorem wszystkich funkcji dolnych dla P . Zauważmy, że jeżeli $h_1 \in H$ i $h_2 \in H$, to $\max(h_1, h_2) \in H$. Istotnie, ponieważ $P^n f \geq h_1 - \varepsilon'_n$, $P^n f \geq h_2 - \varepsilon''_n$, gdzie (ε'_n) i (ε''_n) są ciągami elementów z L^1 zbieżnymi w L^1 do zero, więc

$$P^n f \geq \max(h_1, h_2) - \varepsilon_n,$$

gdzie $\varepsilon_n = \max(\varepsilon'_n, \varepsilon''_n)$. Ponieważ $\|\varepsilon_n\| \leq \|\varepsilon'_n\| + \|\varepsilon''_n\|$, więc ciąg (ε_n) jest zbieżny do zera, co oznacza, że $\max(h_1, h_2) \in H$. Niech (h_i) będzie niemalejącym ciągiem funkcji dolnych. Sprawdźmy, że funkcja $h = \lim_{i \rightarrow \infty} h_i$ jest również funkcją dolną. Ponieważ $\|h_i\| \leq 1$, więc ciąg h_i jest zbieżny do h w L^1 . Ustalmy $\delta > 0$. Wtedy istnieje takie i , że $\|h - h_i\| < \delta/2$. Ponieważ h_i jest funkcją dolną, więc istnieje ciąg (ε'_n) taki, że $P^n f \geq h_i - \varepsilon'_n$ oraz $\lim_{n \rightarrow \infty} \|\varepsilon'_n\| = 0$. Dobierając n_0 tak, aby $\|\varepsilon'_n\| < \delta/2$ dla $n \geq n_0$ otrzymujemy $P^n f \geq h - \varepsilon_n$, gdzie $\varepsilon_n = \varepsilon'_n + h - h_i$. Ponieważ $\|\varepsilon_n\| \leq \|\varepsilon'_n\| + \|h - h_i\| < \delta$, więc wobec dowolności $\delta > 0$ otrzymujemy, że h jest funkcją dolną. Zauważmy również, że jeżeli $h \in H$, to $Ph \in H$. Istotnie, ponieważ $P^n f \geq h - \varepsilon'_n$, gdzie ciąg (ε'_n) jest zbieżny do zera, więc $P^{n+1} f \geq Ph - P\varepsilon'_n$. Kładąc $\varepsilon_n = P\varepsilon'_{n-1}$ otrzymujemy, że $P^n f \geq Ph - \varepsilon_n$, a ponieważ $\|\varepsilon_n\| \leq \|\varepsilon'_{n-1}\| \rightarrow 0$, więc Ph jest funkcją dolną. Niech $\alpha = \sup\{\|h\| : h \in H\}$ oraz niech h_n będzie ciągiem elementów z H takim, że $\lim_{n \rightarrow \infty} \|h_n\| = \alpha$. Połóżmy $h^* = \lim_{n \rightarrow \infty} \max(h_1, h_2, \dots, h_n)$. Wtedy z poprzednich

obserwacji wynika, że $h^* \in H$. Mamy również $\|h^*\| = \alpha$. Zauważmy, że ponieważ $Ph^* \in H$ oraz $\|Ph^*\| = \|h^*\| = \alpha$, więc $Ph^* = h^*$. Istotnie, gdyby $Ph^* \neq h^*$, to funkcja $h = \max(h^*, Ph^*)$ byłaby funkcją dolną, oraz $\|h\| > \alpha$, co przeczy definicji α . Aby zakończyć dowód twierdzenia wystarczy pokazać, że $\|h^*\| = \alpha = 1$, bowiem wtedy $P^n f \geq h^* - \varepsilon_n$, a ponieważ $\|P^n f\| = \|h^*\|$, więc

$$\|P^n f - h^*\| = 2\|(P^n f - h^*)^-\| \leq 2\|\varepsilon_n\|,$$

a zatem $\lim_{n \rightarrow \infty} P^n f = h^*$. Załóżmy, nie wprost, że $\alpha < 1$. Ponieważ $P^n f \geq h^* - \varepsilon_n$, gdzie $\lim_{n \rightarrow \infty} \|\varepsilon_n\| = 0$, więc przyjmując

$$g_n = P^n f - h^* + \varepsilon_n$$

otrzymujemy, że $g_n \geq 0$ oraz $\lim_{n \rightarrow \infty} \|g_n\| = 1 - \alpha$. Z definicji funkcji dolnej wynika natychmiast, że

$$(2.108) \quad P^m g_n \geq \|g_n\| h^* - \varepsilon_{m,n}$$

gdzie ciąg $(\varepsilon_{m,n})$ spełnia warunek $\lim_{m \rightarrow \infty} \|\varepsilon_{m,n}\| = 0$. Ze wzoru (2.108) i definicji g_n otrzymujemy

$$(2.109) \quad P^{m+n} f - P^m h^* + P^m \varepsilon_n \geq \|g_n\| h^* - \varepsilon_{m,n}$$

a ponieważ $P^m h^* = h^*$, więc

$$(2.110) \quad P^{m+n} f \geq (1 + \|g_n\|) h^* - \varepsilon_{m,n} - P^m \varepsilon_n.$$

Ponieważ $\lim_{n \rightarrow \infty} \|g_n\| = 1 - \alpha$, więc ze wzoru (2.110) wynika, że funkcja $h = (2 - \alpha)h^*$ jest funkcją dolną. Ponieważ $2 - \alpha > 1$, więc $\|h\| > \alpha$, co przeczy definicji α i kończy dowód. \square

WNIOSEK 2.3. *Jeżeli półgrupa Markowa ma funkcję dolną, to jest ona asymptotycznie stabilna.*

DOWÓD. Niech $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ będzie naszą półgrupą Markowa, a h funkcją dolną. Wtedy h jest również funkcją dolną dla operatora $P = P(1)$. Z twierdzenia 2.10 wynika, że operator P jest asymptotycznie stabilny, a więc również półgrupa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ jest asymptotycznie stabilna. \square

Przedstawmy teraz kilka zastosowań twierdzenia 2.10. Rozpoczniemy od modelu pokoleniowego 6.1. Model ten opisywany jest macierzą

$P = [p_{ij}]$, $1 \leq i, j \leq n$, o wyrazach nieujemnych p_{ij} . Udowodnimy, następujące twierdzenie pochodzące od Perrona.

TWIERDZENIE 2.11. *Jeżeli macierz P ma wyrazy nieujemne, a dla pewnego r naturalnego macierz P^r ma wszystkie wyrazy dodatnie, to istnieją stała $\lambda > 0$ oraz ciągi $x^* = (x_1^*, \dots, x_n^*)$ i $y^* = (y_1^*, \dots, y_n^*)$ o wyrazach dodatnich takie, że $Px^* = \lambda x^*$ oraz dla dowolnego $x \in \mathbb{R}^n$ mamy*

$$(2.111) \quad \lim_{k \rightarrow \infty} \lambda^{-k} P^k x = x^* \langle y^*, x \rangle,$$

gdzie $\langle \cdot, \cdot \rangle$ oznacza iloczyn skalarny w \mathbb{R}^n .

DOWÓD. Niech

$$X = \{x \in \mathbb{R}^n : x_i \geq 0, x_1 + \dots + x_n = 1\}.$$

Wtedy X jest zwartym i wypukłym podzbiorem \mathbb{R}^n , a więc zbiór X jest homeomorficzny z kulą. Niech P^* będzie macierzą transponowaną macierzy P . Wtedy $P^*x \neq 0$ dla $x \in X$. Rzeczywiście, gdyby $P^*x = 0$, to $P^{*r}x = 0$, co jest niemożliwe, bo macierz P^{*r} ma wszystkie wyrazy dodatnie, a wektor x na wszystkie współrzędne nieujemne i $x \neq 0$. Niech

$$f(x) = \frac{P^*x}{\sum_{i=1}^n (P^*x)_i}$$

dla $x \in X$. Ponieważ $P^*x \neq 0$ dla $x \in X$, więc $\sum_{i=1}^n (P^*x)_i > 0$ i funkcja f jest poprawnie określona. Wprost z definicji funkcji f wynika, że f jest funkcją ciągłą z X w X . Z twierdzenia 2.3 (Brouwera) wynika, że istnieje wektor $y^* \in X$ taki, że $f(y^*) = y^*$. Niech $\lambda = \sum_{i=1}^n (P^*y^*)_i$. Wtedy z definicji funkcji f otrzymujemy $P^*y^* = \lambda y^*$. Ponieważ macierz P^{*r} ma wszystkie wyrazy dodatnie oraz $y^* = \lambda^{-r} P^{*r} y^*$, więc ciąg y^* ma wszystkie wyrazy dodatnie. Niech $Q = \lambda^{-1} P$ i niech Q^* będzie macierzą transponowaną macierzy Q . Niech $\Omega = \{1, 2, \dots, n\}$, $\Sigma = 2^\Omega$ i m będzie miarą na Σ określoną wzorem $m(A) = \sum_{i \in A} y_i^*$. Ponieważ $Q^*y^* = y^*$, więc spełniony jest warunek (2.90). Zatem Q jest operatorem Markowa na (X, Σ, m) . Sprawdźmy teraz, że operator Q ma funkcję dolną. Niech $Q^r = [q_{ij}^r]$ i niech $q = \min\{q_{ij}^r : 1 \leq i, j \leq n\}$. Ponieważ macierz Q^r ma wszystkie wyrazy dodatnie, więc $q > 0$. Niech $x \in D$. Wtedy $x_i \geq 0$

dla $i = 1, \dots, n$ oraz $\langle x, y^* \rangle = x_1 y_1^* + \dots + x_n y_n^* = 1$. Ponieważ

$$\begin{aligned} (Q^r x)_i &\geq q(x_1 + \dots + x_n) \geq q\left(\max_{1 \leq i \leq n} y_i^*\right)^{-1} (x_1 y_1^* + \dots + x_n y_n^*) \\ &\geq q\left(\max_{1 \leq i \leq n} y_i^*\right)^{-1}, \end{aligned}$$

więc wektor $h = (\alpha, \dots, \alpha)$ z $\alpha = q\left(\max_{1 \leq i \leq n} y_i^*\right)^{-1}$, jest funkcją dolną dla operatora Q . Z twierdzenia 2.10 wnioskujemy, że Q jest operatorem asymptotycznie stabilnym. Niech x^* będzie gęstością niezmienniczą dla Q . Ponieważ $x_i^* \geq h_i$ dla $i = 1, \dots, n$, więc wektor x^* ma wszystkie współrzędne dodatnie. Ponieważ $\lim_{k \rightarrow \infty} Q^k x = x^*$, gdy $\langle y^*, x \rangle = 1$, więc

$$(2.112) \quad \lim_{k \rightarrow \infty} \lambda^{-k} P^k x = x^* \langle y^*, x \rangle,$$

co kończy dowód. \square

Twierdzenie 2.11 można również zastosować w modelu z czasem ciągłym 6.2. Rozważamy równanie

$$(2.113) \quad x'_i(t) = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j(t), \quad \text{dla } i = 1, \dots, n.$$

TWIERDZENIE 2.12. *Zakładamy, że współczynniki a_{ij} spełniają następujący warunek:*

(K) $a_{ij} \geq 0$ dla $i \neq j$ oraz dla każdej pary (i, j) , $i \neq j$, istnieje ciąg i_1, i_2, \dots, i_m taki, że $i_1 = i$, $i_m = j$ oraz $a_{i_r+1, i_r} > 0$ dla $r = 1, \dots, m-1$.

Wtedy istnieją stała c oraz ciągi $x^* = (x_1^*, \dots, x_n^*)$ i $y^* = (y_1^*, \dots, y_n^*)$ o wyrazach dodatnich takie, że dla dowolnego rozwiązania $x(t)$ układu (2.113) spełniającego warunek początkowy $x(0) = x$ mamy

$$(2.114) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} e^{-ct} x(t) = x^* \langle y^*, x \rangle.$$

Dowód twierdzenia 2.12 pozostawiamy czytelnikowi (patrz zadanie 2.24). Warunek **(K)** ma ciekawą interpretację. Oznacza on, że dla dowolnych i, j osobnik z podpopulacji i może przejść z dodatnim prawdopodobieństwem do podpopulacji j , a więc istnieje komunikacja między podpopulacjami. Wtedy zachodzi warunek (2.114), który oznacza, że

cała populacja rośnie lub maleje w tempie wykładniczym ze współczynnikiem Malthusa c . Rozkład populacji na podpopulacje, z czasem stabilizuje się i jest w granicy opisywany wektorem x^* . Jest to tzw. *prawo asynchronicznego wzrostu*, bowiem po długim czasie rozkład populacji na podpopulacje przestaje zależeć o wyjściowego rozkładu $x(0)$.

Zastosujemy teraz twierdzenie 2.10 do dowodu asymptotycznej stabilności półgrupy Markowa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ generowanej przez układ równań (2.88) i opisującej dynamikę rozkładu liczby genów w genomie.

Twierdzenie 2.13. *Jeżeli $m > 0$, to półgrupa Markowa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ generowana przez układ (2.88) jest asymptotycznie stabilna.*

Dowód. Niech $y(0) \in D$ i $m > 0$. Wtedy $y(t) \in D$. Pierwsze z równań układu (2.88) można zapisać w postaci

$$y_1'(t) = -(2r + m)y_1(t) + (m + d)y_2(t) + \sum_{n=1}^{\infty} my_n(t).$$

Ponieważ $y_2(t) \geq 0$ oraz $\sum_{n=1}^{\infty} y_n(t) = 1$, więc

$$y_1'(t) \geq -(2r + m)y_1(t) + m.$$

Przekształcając powyższą nierówność otrzymujemy

$$y_1(t) = \left(y_1(0) - \frac{m}{2r + m} \right) e^{-(2r+m)t} + \frac{m}{2r + m},$$

a stąd

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} y_1(t) \geq \frac{m}{2r + m}.$$

Zatem ciąg h postaci $(\frac{m}{2r+m}, 0, 0, \dots)$ jest funkcją dolną dla półgrupy $\{P(t)\}_{t \geq 0}$. Z twierdzenia 2.10 wynika, że ta półgrupa jest asymptotycznie stabilna. \square

Twierdzenie 2.13 można również wypowiedzieć następująco: Jeżeli $m > 0$, to istnieje stacjonarne rozwiązanie $y^* \in D$ układu (2.88) oraz dla dowolnego ciągu $y \in l^1$ i rozwiązania $y(t)$ układu (2.88) spełniającego warunek początkowy $y(0) = y$ mamy

$$(2.115) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y_n(t) = Cy_n^* \quad \text{dla każdego } n \geq 1,$$

gdzie $C = \sum_{n=1}^{\infty} y_n$.

Korzystając ze wzoru (2.87), który podaje związek między rozwiązaniami układu (2.85) i układu (2.88) możemy sformułować wniosek dotyczące asymptotyki rozwiązań układu (2.85).

WNIOSEK 2.4. *Jeżeli ciąg $x = (x_n)$ spełnia warunek $\sum_{n=1}^{\infty} n|x_n| < \infty$, to rozwiązanie $x(t)$ układu (2.85) z warunkiem początkowym $x(0) = x$ ma następującą własność*

$$(2.116) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} e^{(d-r)t} x_n(t) = C \frac{y_n^*}{n} \quad \text{dla każdego } n \geq 1,$$

gdzie $C = \sum_{n=1}^{\infty} n x_n$.

O asymptotyce rozwiązań układów (2.88) i (2.85) można więcej powiedzieć, gdy znajdziemy rozwiązania stacjonarne układu (2.88). Ponieważ $y'_n(t) = 0$ dla rozwiązania stacjonarnego, więc musi ono spełniać układ równań

$$(2.117) \quad \begin{aligned} -2ry_1 + (2m + d)y_2 + \sum_{n=3}^{\infty} m y_n &= 0, \\ rny_{n-1} - (d + r + m + \frac{r-d}{n})ny_n + (d + m)ny_{n+1} &= 0, \quad n \geq 2. \end{aligned}$$

Ponieważ poszukujemy rozwiązania w zbiorze gęstości, więc $\sum_{n=1}^{\infty} y_n = 1$ i pierwsze z równań (2.117) redukuje się do postaci

$$-(2r + m)y_1 + (m + d)y_2 + m = 0.$$

Ustalając wartość y_1 możemy wyznaczyć wartość y_2 :

$$(2.118) \quad y_2 = \frac{2r + m}{m + d} y_1 - \frac{m}{m + d}.$$

Przepisując drugie z równań (2.117) w postaci

$$(2.119) \quad y_{n+1} = (d + m)^{-1} (d + r + m + \frac{r-d}{n}) y_n - (d + m)^{-1} r y_{n-1}$$

widzimy, że można podać rekurencyjny wzór na rozwiązanie układu (2.117). Główna trudność polega na tym, że należy dobrać tak y_1 , aby był spełniony warunek $\sum_{n=1}^{\infty} y_n = 1$, co czyni zadanie skomplikowanym rachunkowo.

W dalszych rozważaniach ograniczymy się do przypadku, gdy współczynnik Malthusa $\lambda = r - d$ wynosi zero. Jest to przypadek dość istotny

z biologicznego punktu widzenia. Wtedy łączna liczba genów w komórce jest stała. W przypadku $\lambda \neq 0$, łączna liczba genów w komórce dąży do nieskończoności lub do zera.

Niech $\alpha = r/(r + m)$. Wtedy równanie (2.120) można zapisać w postaci

$$(2.120) \quad y_{n+1} = (1 + \alpha)y_n - \alpha y_{n-1}.$$

Jest to równanie rekurencyjne o stałych współczynnikach i można je rozwiązać korzystając z metody omówionej w Rozdziale 1 w uwadze 1.1. Ponieważ liczby α i 1 są pierwiastkami równania charakterystycznego $\lambda^2 = (1 + \alpha)\lambda - \alpha$, więc ogólne rozwiązanie równania (2.120) jest postaci $y_n = C_1\alpha^n + C_2$ dla $n \geq 1$. Ponieważ chcemy, aby $y \in D$, więc ciąg (y_n) musi być sumowalny i w konsekwencji $C_2 = 0$. Przyjmując $y_n = C\alpha^n$ wyznaczamy C z równania (2.118) i otrzymujemy $C = \frac{m}{r}$. Zatem

$$(2.121) \quad y_n^* = \frac{m}{r} \left(\frac{r}{r + m} \right)^n \quad \text{dla } n \geq 1.$$

Łatwo sprawdzamy, że $y^* = (y_n^*) \in D$. Otrzymane wyniki można podsumować następująco.

WNIOSEK 2.5. *Jeżeli $m > 0$ i $r = d$, to dla dowolnego $y \in l^1$ oraz rozwiązania $y(t)$ układu (2.88) spełniającego warunek początkowy $y(0) = y$ mamy*

$$(2.122) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y_n(t) = C \frac{m}{r} \left(\frac{r}{r + m} \right)^n \quad \text{dla każdego } n \geq 1,$$

gdzie $C = \sum_{n=1}^{\infty} y_n$.

WNIOSEK 2.6. *Jeżeli ciąg $x = (x_n)$ spełnia warunek $\sum_{n=1}^{\infty} n|x_n| < \infty$, to rozwiązanie $x(t)$ układu (2.85) z warunkiem początkowym $x(0) = x$ ma następującą własność*

$$(2.123) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} x_n(t) = C \frac{m}{r} \left(\frac{r}{r + m} \right)^n n^{-1} \quad \text{dla każdego } n \geq 1,$$

gdzie $C = \sum_{n=1}^{\infty} n x_n$.

Zatem rozkład ilości typów genów w poszczególnych klasach powinien być postaci $C \frac{\alpha^n}{n}$. Otrzymany wynik teoretyczny jest zbieżny z wynikami empirycznymi, w szczególności z hipotezą Słonimskiego.

Według tej hipotezy rozkład x_n jest postaci $\frac{C}{2^n n}$. Taki rozkład otrzymujemy w przypadku, gdy $r = m = d$, co może świadczyć o zbliżonym prawdopodobieństwie zajścia wszystkich trzech operacji na genach (podwojenia, mutacji i usunięcia genu).

Zadania

Zadanie 2.1. Zakładamy, że funkcja różniczkowalna $f : [0, \infty) \times [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$ ma następujące własności:

- (a) $\frac{\partial f}{\partial N_1}(N_1, N_2) > 0$, $\frac{\partial f}{\partial N_2}(N_1, N_2) > 0$ dla dowolnych N_1 i N_2 ,
- (b) $f(0, 0) = 0$,
- (c) $\lim_{N_1 \rightarrow \infty} f(N_1, 0) > \varepsilon_1/\gamma_1$ oraz $\lim_{N_2 \rightarrow \infty} f(0, N_2) > \varepsilon_2/\gamma_2$.

Sprawdzić, że rozwiązania układu równań

$$(2.124) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 f(N_1, N_2))N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} = (\varepsilon_2 - \gamma_2 f(N_1, N_2))N_2 \end{cases}$$

mają takie same własności jak rozwiązania układu (2.2).

Zadanie 2.2. Wyznaczyć punkty stacjonarne układu (2.18) oraz zbadać ich charakter w zależności od parametrów $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2, \beta$.

Zadanie 2.3. Sprawdzić, że wszystkie rozwiązania nieujemne układu (2.18) są ograniczone.

Zadanie 2.4. Sprawdzić, że wszystkie rozwiązania nieujemne układu (2.18) są zbieżne.

Wskazówka. Rozważać funkcję Lapunowa postaci:

$$Q(N_1, N_2) = \frac{1}{2}N_1^2 + \beta N_1 N_2 + \frac{1}{2}N_2^2 - \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}N_1 - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}N_2.$$

Sprawdzić, że

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}Q(N_1(t), N_2(t)) &= -\gamma_1 N_1(t) \left(N_1(t) + \beta N_2(t) - \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \right)^2 \\ &\quad - \gamma_2 N_2(t) \left(N_2(t) + \beta N_1(t) - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \right)^2 \end{aligned}$$

i wywnioskować stąd, że rozwiązania zbieżają do punktów stacjonarnych.

Zadanie 2.5. Wyjaśnić sens biologiczny założeń (2.52), (2.53), (2.54). Wyznaczyć punkty stacjonarne dla układu (2.51) i zbadać ich charakter.

Wskazówka. Naszkicować krzywe Γ_1 i Γ_2 zadane funkcjami uwikłanymi

$$f_1(N_1, N_2) = -\varepsilon_1 \quad \text{oraz} \quad f_2(N_1, N_2) = \varepsilon_2.$$

Punkty przecięcia tych krzywych ze sobą oraz osiami układu wyznaczają punkty stacjonarne układu (2.51). Również krzywe Γ_1 i Γ_2 dzielą zbiór \mathbb{R}_+^2 na podzbiory w których znak $\frac{dN_1}{dt}$ i $\frac{dN_2}{dt}$ jest ustalony.

Zadanie 2.6. Rozważmy układ równań

$$(2.125) \quad \begin{cases} x' = \alpha(r)x - \beta(r)y \\ y' = \beta(r)x + \alpha(r)y, \end{cases}$$

gdzie $r = \sqrt{x^2 + y^2}$. Zbadać jakie rodzaje cykli granicznych występują w przypadku, gdy $\beta(r) = 1$ oraz

- (a) $\alpha(r) = 1 - r$,
- (b) $\alpha(r) = r - 1$,
- (c) $\alpha(r) = (1 - r)^2$,
- (d) $\alpha(r) = -(1 - r)^2$,
- (e) $\alpha(r) = (r - 1)(r - 2)$,
- (f) $\alpha(r) = (1 - r)(r - 2)^2$,
- (g) $\alpha(r) = (1 - r)^2(r - 2)$,
- (h) $\alpha(r) = (r - 1)^2(2 - r)$,

Wskazówka. Zapisać układ (2.125) we współrzędnych biegunowych.

Zadanie 2.7. Zbadać, czy rozwiązanie okresowe $\bar{x}(t) = \cos t$, $\bar{y}(t) = \sin t$ układu (2.125) z $\beta(r) = r$ jest stabilne w sensie Lapunowa, jeżeli

- (a) $\alpha(r) = (1 - r)/r$,
- (b) $\alpha(r) = (1 - r)^3/r$.

Zadanie 2.8. Niech $\mathbf{f} : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ będzie funkcją klasy C^1 taką, że $\mathbf{f}(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$ i niech $A = \mathbf{f}'(\mathbf{0})$. Zakładamy, że macierz A ma dwie rzeczywiste wartości własne λ_1 i λ_2 odpowiadające niezależnym wektorom własnym \mathbf{v}_1 i \mathbf{v}_2 . Zdefiniujemy funkcję $V : \mathbb{R}^2 \rightarrow [0, \infty)$ wzorem $V(\mathbf{x}) = c_1^2 + c_2^2$, gdy $\mathbf{x} = c_1\mathbf{v}_1 + c_2\mathbf{v}_2$. Sprawdzić, że

$$(2.126) \quad V'(\mathbf{x}) \cdot \mathbf{f}(\mathbf{x}) = 2c_1^2\lambda_1 + 2c_2^2\lambda_2 + o(\|\mathbf{c}\|^2).$$

Wskazówka. Skorzystać ze wzoru:

$$\frac{dV}{d\mathbf{x}} = \frac{dV}{d\mathbf{c}} \cdot \left(\frac{d\mathbf{x}}{d\mathbf{c}} \right)^{-1}.$$

Zadanie 2.9. Rozważamy funkcję \mathbf{f} taką jak w poprzednim zadaniu, przy czym o macierzy A zakładamy, że ma dwie zespolone wartości własne λ_1 i λ_2 odpowiadające zespolonym wektorom własnym \mathbf{v}_1 i \mathbf{v}_2 . Niech funkcja $V : \mathbb{R}^2 \rightarrow [0, \infty)$ będzie określona wzorem $V(\mathbf{x}) = |c_1|^2 + |c_2|^2$, gdy $\mathbf{x} = c_1\mathbf{v}_1 + c_2\mathbf{v}_2$. Sprawdzić, że

$$(2.127) \quad V'(\mathbf{x}) \cdot \mathbf{f}(\mathbf{x}) = 2 \operatorname{Re}(|c_1|^2\lambda_1 + |c_2|^2\lambda_2) + o(\|\mathbf{c}\|^2).$$

Zadanie 2.10. Zbadać jaki rodzaj bifurkacji w zerze mamy dla $\mu = 0$ dla układu równań (2.68), gdy

- (a) $\varphi(\mu, r^2) = \mu + r^2$,
 (b) $\varphi(\mu, r^2) = -(r^2 - 1)^2 + 1 + \mu$,
 (c) $\varphi(\mu, r^2) = -(r^2 - \mu)^2(r^2 - 2\mu)$,
 (d) $\varphi(\mu, r^2) = -(r^2 - \sqrt[3]{\mu})^2(r^2 - 2\sqrt[3]{\mu})$.

Zadanie 2.11. Rozważmy układ równań występujący w modelu Kolmogorowa (patrz Rys. 20)

$$\begin{cases} x' = (2 - x)x - xe^{(1-x)c}y \\ y' = (x - 1)y. \end{cases}$$

Sprawdzić, że w punkcie $(x, y) = (1, 1)$ i dla $c = 1$ występuje bifurkacja Hopfa.

Zadanie 2.12. Przedstawić modele rozwoju epidemii, gdy dopuszczamy duży czas na wyzdrowienie (patrz Uwaga 2.8).

Zadanie 2.13. Zbadać model rozwoju epidemii, gdy liczba kontaktów między osobnikami zainfekowanymi i podatnymi jest ograniczona.

Zadanie 2.14. Dodając stronami równania układu (2.76) i korzystając z zależności $I = -\frac{1}{\alpha} \frac{S'}{S}$ wywnioskować wzór (2.78).

Zadanie 2.15. Korzystając z równań $S' = -\alpha SI$ i $R' = \beta I$ sprawdzić, że

$$(2.128) \quad \ln S(t) + \frac{\alpha}{\gamma} R(t) = \ln S_0 + \frac{\alpha}{\gamma} R_0,$$

gdzie $R_0 = R(0)$.

Zadanie 2.16. Niech $R_\infty = \lim_{t \rightarrow \infty} R(t)$. Korzystając z (2.128) i z równania $S(t) + I(t) + R(t) = \text{const}$ wywnioskować, że

$$(2.129) \quad R_\infty = I_0 + R_0 + S_0(1 - e^{\frac{\alpha}{\gamma}(R_0 - R_\infty)}).$$

Zadanie 2.17. Przy badaniu rozwoju epidemii można przyjąć, że $R_0 = 0$ oraz, że początkowa liczba osobników zainfekowanych jest mała. Niech $S_{\infty,0}$ i $R_{\infty,0}$ będą odpowiednimi granicami S_∞ i R_∞ , gdy $I_0 \rightarrow 0$. Wyznaczyć równania opisujące $S_{\infty,0}$ i $R_{\infty,0}$.

Zadanie 2.18. Znając wartości S_0 i S_∞ wyznaczyć $\frac{\beta}{\alpha}$, $\frac{\beta}{\alpha} S_0$ oraz I_{\max} – maksymalną wielkość populacji osobników zainfekowanych. Zakładamy, że początkowa liczba osobników zainfekowanych jest na tyle mała, że można ją pominąć.

Zadanie 2.19. Zakładamy, że początkową liczbę osób zainfekowanych można pominąć. Sprawdzić, że jeżeli $x_\infty = S_\infty/S_0$, to

$$(2.130) \quad x_\infty = e^{\mathcal{R}_0(x_\infty - 1)}.$$

Wywnioskować stąd, że

- a) $x_\infty > e^{-\mathcal{R}_0}$,
 b) $x_\infty \approx e^{-\mathcal{R}_0}$ dla dużych \mathcal{R}_0 ,

c) $x_\infty < \frac{1}{\mathcal{R}_0}$,

d) jeżeli $\mathcal{R}_0 > 1$ oraz $\mathcal{R}_0 \approx 1$, to $x_\infty \approx 3 - 2\mathcal{R}_0$.

Niech $\mathcal{R}_0 > 0$ oraz $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$. Z nierówności $f(x) < x$ dla $x \in (x_\infty, 1)$ oraz z nierówności $x_\infty < \frac{1}{\mathcal{R}_0}$ wywnioskować, że x_∞ jest granicą malejącego ciągu rekurencyjnego $x_1 = \frac{1}{\mathcal{R}_0}$, $x_{n+1} = f(x_n)$ dla $n \geq 1$. W szczególności $x_\infty < x_2 = e^{1-\mathcal{R}_0}$.

Zadanie 2.20. Sprawdzić, że operator Markowa jest kontrakcją.

Zadanie 2.21. Podać warunki wystarczające, przy których równanie $x' = Ax$ generuje półgrupę Markowa na przestrzeni (X, Σ, m) z $X = \mathbb{N}$, $\Sigma = 2^X$ i z miarą m określoną wzorem (2.89).

Zadanie 2.22. Sprawdzić, że jeżeli półgrupa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ jest określona wzorem (2.99), to

(a) $\frac{d}{dt}P(t)f = (-\lambda I + A + \lambda K)P(t)f$,

(b) jeżeli $f \in D$, to $P(t)f \in D$ dla $t > 0$.

Zadanie 2.23. Niech $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ będzie półgrupą Markowa, t_0 liczbą dodatnią i niech $P = P(t_0)$. Sprawdzić, że półgrupą Markowa $\{P(t)\}_{t \geq 0}$ jest asymptotycznie stabilna wtedy i tylko wtedy, gdy operator P jest asymptotycznie stabilny.

Wskazówka. Trudniejszą implikację (\Leftarrow) sprawdzamy następująco. Ustalmy $\varepsilon > 0$. Wtedy z ciągłości funkcji $t \mapsto P(t)f$ oraz faktu, że operatory Markowa są kontrakcjami wnioskujemy, że istnieje $\delta > 0$ takie, że $\|P(t)f - P(s)f\| < \varepsilon/2$, gdy $|t - s| < \delta$. Następnie z warunku $\lim_{n \rightarrow \infty} P(nt_0)f = f^*$ wnioskujemy, że $\lim_{n \rightarrow \infty} P(s + nt_0)f = \lim_{n \rightarrow \infty} P(nt_0)(P(s)f) = f^*$ dla dowolnego $s \in [0, t_0]$. Niech m będzie liczbą naturalną taką, że $t_0/m < \delta$ oraz $s_i = it_0/m$ dla $i = 1, \dots, m$. Wtedy istnieje n_0 takie, że $\|P(s_i + nt_0)f - f^*\| < \varepsilon/2$ dla $n \geq n_0$ oraz $i = 1, \dots, m$. Stąd $\|P(t)f - f^*\| < \varepsilon$ dla $t > n_0 t_0$.

Zadanie 2.24. Udowodnić twierdzenie 2.12.

Wskazówka. Skorzystać ze wzoru (2.94) i twierdzenia 2.11. Z warunku **(K)** wynika, że macierz $P = e^B$ ma wszystkie współczynniki dodatnie.

ROZDZIAŁ 3

Modele z opóźnieniem

1. Wstęp

Do tej pory omawialiśmy modele opisywane za pomocą równań różniczkowych zwyczajnych. Cechą charakterystyczną tego typu modeli jest natychmiastowa reakcja systemu w zależności od jego stanu. W wielu procesach biologicznych występuje opóźnienie reakcji. Na przykład w populacjach komórkowych jest to czas potrzebny na podział komórki, bądź też ich zróżnicowanie, jak to ma miejsce przy produkcji komórek krwi. Opóźnienie w jeszcze większej skali pojawia się przy rozpatrywaniu populacji ludzi, zwierząt lub roślin. W tym przypadku opóźnienie reakcji może nawet być równe długości okresu dojrzewania. Przykłady modeli z opóźnieniem pojawiły się już przy omawianiu modeli epidemiologicznych. Pierwszy model tego typu zaproponował V. Volterra w 1928 modyfikując układ opisujący model drapieżca-ofiara. G.E. Hutchinson w 1948 zaproponował następującą modyfikację modelu Verhulsta

$$(3.1) \quad N'(t) = \sigma \left(1 - \frac{N(t-h)}{K} \right) N(t).$$

Przypominamy, że w modelu Verhulsta opisującego rozwój populacji w środowisku o ograniczonych zasobach współczynnik wzrostu populacji wynosił $\sigma \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)$, gdzie stała K była optymalną wielkością populacji. Modyfikacja polega tu na tym, że współczynnik wzrostu zależy od stanu populacji w okresie wcześniejszym, na przykład h może być czasem od złożenia jaj do pojawienia się dojrzałej postaci. W następnym rozdziale poznamy model dynamiki erytrocytów, w którym opóźnienie jest bardzo istotnym elementem modelu. Model ten jest opisywany równaniem

$$(3.2) \quad N'(t) = -\mu N(t) + \rho e^{-\gamma N(t-h)},$$

które jest szczególnym przypadkiem równania

$$(3.3) \quad N'(t) = -\mu N(t) + f(N(t-h))$$

często spotykanego w modelach biologicznych. Równanie (3.3) ma następującą interpretację biologiczną. Przyrost populacji, opisany pochodną $N'(t)$ zależy od dwóch czynników. Śmiertelności, która jest proporcjonalna do ilości osobników w chwili t oraz od funkcji f ilości osobników zdolnych do rozrodu, a więc od stanu populacji w czasie $t-h$, gdzie h jest długością okresu dojrzewania. W istocie należałoby tu uwzględnić śmiertelność, która wyeliminuje część osobników z populacji w chwili $t-h$, co skomplikowałoby znacznie model. Przyjmujemy, więc, że ilość osobników z populacji w chwili t , którzy przeżyją do chwili t zależy jedynie od wielkości populacji w chwili $t-h$, a więc śmiertelność możemy uwzględnić w funkcji f . Najprostszym i zarazem naturalnym przypadkiem równania typu (3.3) jest równanie liniowe.

$$(3.4) \quad N'(t) = -\mu N(t) + \lambda e^{-\mu h} N(t-h),$$

gdzie μ jest współczynnikiem śmiertelności, zaś λ jest współczynnikiem rozrodczości populacji. Czynniki $e^{-\mu h}$ opisuje nam jaka część populacji z chwili $t-h$ przeżyła do chwili t . Własności rozwiązań równania (3.4) poznamy w dalszej części książki. Rozpocznijmy od uwag ogólnych dotyczących równania różniczkowego z opóźnionym argumentem. Następnie przedstawimy metody badania stabilności rozwiązań oraz istnienia rozwiązań okresowych.

2. Równanie z opóźnionym argumentem.

Rozważmy równanie

$$(3.5) \quad x'(t) = f(x(t), x(t-h))$$

z $h > 0$. Nie jest to najogólniejsza postać równania z opóźnionym argumentem, ale dla naszych celów wystarczy się do niej ograniczyć. O funkcji $f(x, y)$ będziemy zakładać, że jest określona i różniczkowalna w obszarze $G \subset \mathbb{R}^2$. Aby wyznaczyć rozwiązanie równania (3.5) określone w przedziale $[0, \infty)$, nie wystarczy znać wartości funkcji $x(t)$ w punkcie $t = 0$, bowiem po prawej stronie równania występuje składnik $x(t-h)$.

Zatem, aby wyznaczyć $x'(t)$ dla $t \in [0, h]$ powinniśmy znać rozwiązanie x w przedziale $[-h, 0]$. Powyższa obserwacja prowadzi do metody rozwiązywania równania (3.5) zwanej *metodą kroków*. Zakładamy, że znamy wartość funkcji x w przedziale $[-h, 0]$, np $x(t) = \varphi(t)$, gdzie $\varphi : [-h, 0] \rightarrow \mathbb{R}$ jest daną funkcją ciągłą (czasami wygodnie jest założyć ciągłość tylko w przedziale $[-h, 0)$, zaś w zerze zakładamy tylko istnienie granicy lewostronnej).

Zatem dla $t \in [0, h]$ mamy

$$(3.6) \quad x'(t) = f(x(t), \varphi(t - h)).$$

Rozwiązujemy równanie (3.6) w przedziale $[0, h]$ z warunkiem początkowym $x(0) = \varphi(0)$. Jeżeli rozwiązanie jest określone w całym przedziale $[0, h]$, to następnie rozważamy $t \in [h, 2h]$. Ponieważ wartość funkcji $x(t - h)$ jest znana dla $t \in [h, 2h]$, więc znowu otrzymujemy równanie różniczkowe zwyczajne, które rozwiązujemy dla $t \in [h, 2h]$. I w ten sposób rozwiązujemy równanie (3.5) w kolejnych przedziałach $[nh, (n+1)h]$. Jeżeli $G = \mathbb{R} \times \mathbb{R}$ oraz

$$|f(x, y)| \leq \alpha(y)|x| + \beta(y),$$

gdzie α, β są funkcjami ciągłymi, to równanie (3.6) ma dokładnie jedno rozwiązanie x określone w całym przedziale $[-h, \infty)$. W tym przypadku z równaniem (3.6) możemy związać półgrupę operatorów na przestrzeni $C[-h, 0]$. Niech $x_t : [-h, 0] \rightarrow \mathbb{R}$ będzie funkcją określoną wzorem

$$(3.7) \quad x_t(\theta) = x(t + \theta) \quad \text{dla} \quad \theta \in [-h, 0].$$

Wtedy dla $t \geq 0$ definiujemy odwzorowania $S(t) : C[-h, 0] \rightarrow C[-h, 0]$ wzorem:

$$(3.8) \quad (S(t)\varphi)(\theta) = x_t(\theta).$$

Można łatwo sprawdzić, że $\{S(t)\}_{t>0}$ jest ciągłą półgrupą operatorów nieliniowych.

3. Równanie liniowe

Zbadamy równanie liniowe

$$(3.9) \quad x'(t) = ax(t) + bx(t - h),$$

z warunkiem początkowym $x(\theta) = \varphi(\theta)$ dla $\theta \in [-h, 0]$. Korzystając z metody kroków można łatwo sprawdzić (patrz Zadanie 3.2), że istnieją stałe A i M takie, że

$$(3.10) \quad |x(t)| \leq A e^{Mt} \|\varphi\|,$$

gdzie $\|\cdot\|$ jest standardową normą maksimum w przestrzeni $C[-h, 0]$. W celu wyznaczenia rozwiązania równania (3.9) użyjemy transformacji Laplace'a. Niech $f : [0, \infty) \rightarrow \mathbb{C}$ będzie funkcją mierzalną taką, że $|f(t)| \leq c e^{Mt}$ dla $t > 0$. Funkcję zespoloną $\mathfrak{L}\{f\}$ określoną wzorem

$$\mathfrak{L}\{f\}(z) = \int_0^{\infty} e^{-zt} f(t) dt$$

nazywamy *transformatą Laplace'a funkcji f* . Funkcja $\mathfrak{L}\{f\}$ jest poprawnie określona dla $z \in \mathbb{C}$ spełniających warunek $\operatorname{Re} z > M$. Będziemy korzystać z następujących własności transformacji Laplace'a:

- a) $\mathfrak{L}\{f'\}(z) = -f(0) + z\mathfrak{L}\{f\}(z)$,
- b) jeżeli $f * g(t) := \int_0^t f(t-s)g(s) ds$, to

$$(3.11) \quad \mathfrak{L}\{f * g\} = \mathfrak{L}\{f\}\mathfrak{L}\{g\}.$$

Ponadto, gdy $g(t) = f(t-h)$, to

$$\begin{aligned} \mathfrak{L}\{g\}(z) &= \int_0^{\infty} e^{-zt} f(t-h) dt = e^{-zh} \int_h^{\infty} e^{-z(t-h)} f(t-h) dt \\ &\quad + \int_0^h e^{-zt} f(t-h) dt, \end{aligned}$$

a więc

$$\mathfrak{L}\{g\}(z) = e^{-zh} \mathfrak{L}\{f\} + \mathfrak{L}\{f^h\},$$

gdzie

$$f^h(t) = \begin{cases} f(t-h) & \text{dla } t \in [0, h], \\ 0 & \text{dla } t > h. \end{cases}$$

Stosując transformatę Laplace'a do obu stron równania (3.9) oraz powyższe wzory otrzymujemy

$$-x(0) + z\mathfrak{L}\{x\} = a\mathfrak{L}\{x\} + b e^{-zh} \mathfrak{L}\{x\} + b\mathfrak{L}\{\varphi^h\}.$$

Stąd

$$(3.12) \quad (z - a - b e^{-zh}) \mathfrak{L}\{x\} = x(0) + b\mathfrak{L}\{\varphi^h\}.$$

Funkcję $p(z) = z - a - be^{-zh}$ nazywamy *quasi-wielomianem charakterystycznym* równania (3.9). Jeżeli z jest miejscem zerowym funkcji p to e^{zt} jest rozwiązaniem równania (3.9).

Przez $X(t)$ oznaczamy rozwiązanie równania (3.9) spełniające warunek początkowy

$$X(\theta) = \begin{cases} 0 & \text{dla } \theta \in [-1, 0), \\ 1 & \text{dla } \theta = 0. \end{cases}$$

Rozwiązanie $X(\theta)$ nazywamy *rozwiązaniem podstawowym*. Ze wzoru (3.12) otrzymujemy

$$(3.13) \quad p(z)\mathcal{L}\{X\} = 1.$$

Z (3.12) i (3.13) wynika, że

$$\mathcal{L}\{x\} = x(0)\mathcal{L}\{X\} + b\mathcal{L}\{\varphi^h\}\mathcal{L}\{X\}.$$

Ze wzoru (3.11) i liniowości transformaty Laplace'a dostajemy

$$\mathcal{L}\{x\} = \mathcal{L}\{x(0)X + b\varphi^h * X\}.$$

Z jednoznaczności transformacji Laplace'a na przestrzeni funkcji ciągłych wnioskujemy, że

$$x(t) = x(0)X(t) + b\varphi^h * X(t),$$

a stąd

$$(3.14) \quad x(t) = \varphi(0)X(t) + b \int_0^h X(t-s)\varphi(s-h) ds.$$

Wzór (3.14) pozwala wyznaczyć dowolne rozwiązanie równania (3.9) zakładając, że znamy rozwiązanie podstawowe. Będziemy korzystać z tego wzoru przy badaniu stabilności rozwiązań równania (3.9). W szczególności ze wzoru łatwo wynika następujący lemat.

LEMAT 3.1. *Jeżeli rozwiązanie podstawowe $X(t)$ równania (3.9) spełnia warunek $|X(t)| \leq ke^{\alpha t}$, gdzie $k, \alpha \in \mathbb{R}$, to istnieje stała κ taka, że $|x(t)| \leq \kappa e^{\alpha t} \|\varphi\|$ dla dowolnego rozwiązania spełniającego warunek początkowy $x(\theta) = \varphi(\theta)$ dla $\theta \in [-h, 0]$.*

Dowód Lematu 3.1 pozostawiamy czytelnikowi (Zadanie 3.5). Pozostaje nam zadanie wyznaczenia możliwie najmniejszego α takiego, że

$|X(t)| \leq ce^{\alpha t}$ dla pewnego $c > 0$. Przypominamy, że jeżeli z jest pierwiastkiem quasi-wielomianu charakterystycznego $p(z) = z - a - be^{-zh}$, to e^{zt} jest rozwiązaniem równania (3.9), a zatem wzrost rozwiązania podstawowego jest nie mniejszy niż $e^{(\operatorname{Re} z)t}$. Zatem najpierw należy zbadać zbiór pierwiastków funkcji $p(z)$.

LEMAT 3.2. *Dla każdego $c \in \mathbb{R}$ w zbiorze $\{z \in \mathbb{C} : \operatorname{Re} z \geq c\}$ mamy co najwyżej skończoną liczbę pierwiastków wielomianu $p(z)$.*

DOWÓD. Niech (z_n) będzie ciągiem różnych pierwiastków funkcji $p(z)$. Ponieważ $p(z)$ jest funkcją całkowitą, więc w dowolnym obszarze ograniczonym ma skończoną liczbę miejsc zerowych. Zatem $|z_n| \rightarrow \infty$. Mamy $z_n - a - be^{-z_n h} = 0$, a więc

$$|z_n - a| = |b| |e^{-z_n h}| = |b| e^{-h \operatorname{Re} z_n},$$

a ponieważ $|z_n - a| \rightarrow \infty$, więc $\lim_{n \rightarrow \infty} \operatorname{Re} z_n = -\infty$, co kończy dowód lematu. \square

TWIERDZENIE 3.1. *Jeżeli $\alpha_0 = \max\{\operatorname{Re} z : p(z) = 0\}$, to dla dowolnego $\alpha > \alpha_0$ istnieje stała $k = k(\alpha)$ taka, że*

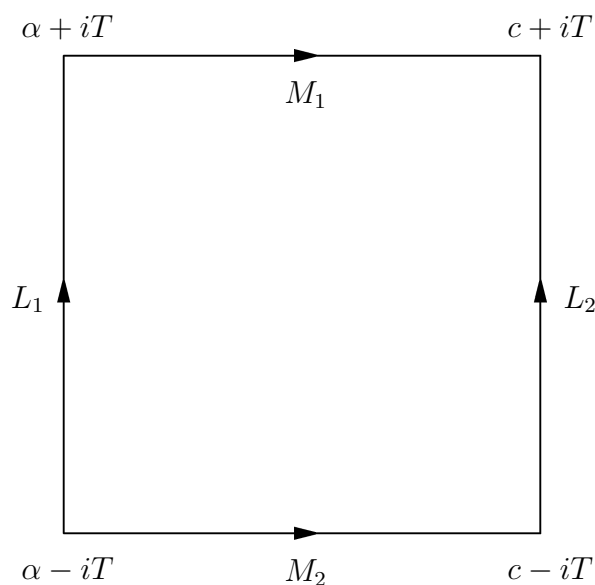
$$(3.15) \quad |X(t)| \leq ke^{\alpha t} \quad \text{dla } t \geq 0.$$

DOWÓD. Ustalmy $\alpha > \alpha_0$. Rozwiązanie podstawowe ma transformatę Laplace'a postaci $\mathfrak{L}\{X\}(z) = \frac{1}{p(z)}$. Ponieważ zgodnie ze wzorem (3.10) $|X(t)| \leq Ae^{Mt}$, więc dla dowolnego $b > M$ funkcja $X(t)e^{-bt}$ jest całkowna na $[0, \infty)$ i z twierdzenia o transformacji odwrotnej mamy

$$(3.16) \quad X(t) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi i} \int_{c-iT}^{c+iT} \mathfrak{L}\{X\}(z) e^{zt} dz$$

dla $c > b > M$ oraz $t > 0$. Możemy założyć, że $c > \alpha$. Rozważmy całkę z funkcji $e^{zt}/p(z)$ po obwodzie prostokąta przedstawionego na rysunku 1. Ponieważ funkcja $p(z)$ nie ma pierwiastków w tym prostokącie, więc funkcja $e^{zt}/p(z)$ jest w nim analityczna. Ze wzoru całkowego Cauchy'ego mamy

$$(3.17) \quad \int_{L_1} + \int_{M_1} = \int_{L_2} + \int_{M_2},$$



RYSUNEK 1.

gdzie funkcją podcałkową jest $e^{zt}/p(z)$. Zauważmy, że na boku M_1 mamy $z = x + iT$, $\alpha \leq x \leq c$, a wtedy

$$|p(z)| = |x + iT - a - be^{-h(x+iT)}| \geq |T| - |x - a| - |b|e^{-hx}.$$

Ponieważ $x \in [\alpha, c]$, więc dla dostatecznie dużych T mamy $|x - a| + |b|e^{-hx} \leq T/2$, a więc $|p(z)| \geq T/2$. Stąd

$$\left| \int_{M_1} \frac{e^{zt}}{p(z)} dz \right| \leq \frac{2e^{ct}(c - \alpha)}{T},$$

a więc przy ustalonym t całka \int_{M_1} dąży do zera, jeżeli $T \rightarrow \infty$. Podobnie całka \int_{M_2} dąży do zera, gdy $T \rightarrow \infty$. Zatem ze wzorów (3.16) i (3.17) otrzymujemy

$$(3.18) \quad X(t) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi i} \int_{\alpha - iT}^{\alpha + iT} \frac{e^{zt}}{p(z)} dz.$$

Oszacowanie $X(t)$ otrzymamy zastępując funkcję $p(z)$ funkcją $z - \alpha_0$. Niech

$$g(z) = \frac{1}{p(z)} - \frac{1}{z - \alpha_0}.$$

Wtedy dla $z = \alpha + iy$ mamy

$$\left| \frac{1}{p(z)} - \frac{1}{z - \alpha_0} \right| = \left| \frac{\alpha_0 - a - be^{-zh}}{(z - \alpha_0)(z - a - be^{-zh})} \right| \leq \frac{|\alpha_0 - a| + |b|e^{-\alpha h}}{|z - \alpha_0||z - a - be^{-zh}|}.$$

Ponieważ

$$\lim_{|y| \rightarrow \infty} \frac{|z - \alpha_0|}{|y|} = 1 \quad \text{oraz} \quad \lim_{|y| \rightarrow \infty} \frac{|z - a - be^{-zh}|}{|y|} = 1,$$

więc istnieją stałe dodatnie y_0 i C_0 takie, że

$$|g(\alpha + iy)| \leq C_0 y^{-2} \quad \text{dla} \quad y \geq y_0 \quad \text{i} \quad y \leq -y_0.$$

Zatem dla dowolnego $T > 0$ mamy

$$\left| \int_{L_1} e^{zt} g(z) dz \right| \leq \int_{-\infty}^{\infty} e^{\alpha t} |g(\alpha + iy)| dy \leq K_1 e^{\alpha t},$$

gdzie K_1 jest pewną stałą dodatnią niezależną od t i T . Pozostaje do sprawdzenia, że istnieje $K_2 > 0$ takie, że

$$(3.19) \quad \left| \int_{\alpha - iT}^{\alpha + iT} \frac{e^{zt}}{z - \alpha_0} dz \right| \leq K_2 e^{\alpha t}$$

dla dowolnego $t > 0$ i $T > 0$. Nierówność (3.19) jest równoważna nierówności

$$\left| \int_{-T}^T \frac{e^{yi}}{\alpha - \alpha_0 + iy} dy \right| \leq K_2,$$

a ta z kolei jest równoważna warunkowej zbieżności całek w przedziałach $[T_0, \infty)$ i $(-\infty, T_0)$, gdzie T_0 jest dowolną stałą dodatnią. Postępując podobnie jak dla funkcji $g(z)$, sprawdzamy, że wyrażenie $\alpha - \alpha_0 + yi$ możemy zastąpić wyrażeniem yi . Wtedy

$$\int_{T_0}^{\infty} \frac{e^{yi}}{yi} dy = \int_{T_0}^{\infty} \frac{\sin y}{y} dy - i \int_{T_0}^{\infty} \frac{\cos y}{y} dy,$$

a zbieżność obu całek jest standardowym faktem znanym z analizy matematycznej, co kończy dowód. \square

WNIOSEK 3.1. *Jeżeli $\alpha_0 = \max\{\operatorname{Re} z : p(z) = 0\}$, to dla dowolnego $\alpha > \alpha_0$ istnieje stała $\kappa = \kappa(\alpha)$ taka, że*

$$|x(t)| \leq \kappa e^{\alpha t} \|\varphi\| \quad \text{dla} \quad t \geq 0,$$

gdzie $x(t)$ jest rozwiązaniem równania (3.9) spełniającym warunek początkowy $x(\theta) = \varphi(\theta)$ dla $\theta \in [-h, 0]$.

WNIOSEK 3.2. *Jeżeli wszystkie pierwiastki funkcji $p(z)$ mają ujemne części rzeczywiste, to rozwiązanie zerowe równania (3.9) jest asymptotycznie stabilne.*

Przypominamy, że rozwiązanie $x_0(t)$ jest *stabilne*, jeżeli dla każdego $\varepsilon > 0$, istnieje $\delta > 0$ takie, że dowolne rozwiązanie $x(t)$ spełniające nierówność $|x(\theta) - x_0(\theta)| < \delta$ dla $\theta \in [-h, 0]$ istnieje dla $t > 0$ oraz spełnia nierówność $|x(t) - x_0(t)| < \varepsilon$ dla $t \geq 0$. Warunek ten oznacza, że małe zaburzenie wartości początkowych rozwiązania niewiele zmienia całe rozwiązanie. Rozwiązanie $x_0(t)$ nazywamy *asymptotycznie stabilnym*, gdy jest stabilne oraz

$$(3.20) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} |x(t) - x_0(t)| = 0$$

dla rozwiązań spełniających warunek $|x(\theta) - x_0(\theta)| < \delta$ dla $\theta \in [-h, 0]$.

UWAGA 3.1. Stabilność równania (3.9) ma charakter globalny bowiem warunek (3.20) jest spełniony dla wszystkich rozwiązań równania (3.9).

4. Stabilność rozwiązań równania nieliniowego

Zbadamy teraz stabilność rozwiązań stacjonarnych równania (3.5). Przez proste podstawienie $y(t) = x(t) - x_0$ rozwiązanie stacjonarne x_0 sprowadza się do rozwiązania zerowego. Zatem do uproszczenia rozwiązań przyjmujemy, że $x_0 = 0$ jest rozwiązaniem stacjonarnym, a wtedy powinniśmy założyć, że $f(0, 0) = 0$. Niech $a = \frac{\partial f}{\partial x}(0, 0)$, $b = \frac{\partial f}{\partial y}(0, 0)$. Podobnie jak w przypadku liniowym definiujemy quasi-wielomian charakterystyczny $p(z) = z - a - be^{-zh}$.

TWIERDZENIE 3.2. *Jeżeli wszystkie pierwiastki funkcji $p(z)$ mają ujemne części rzeczywiste, to rozwiązanie zerowe jest asymptotycznie stabilne.*

DOWÓD. Niech $g(x, y) = f(x, y) - (ax + by)$. Niech $x(t)$ będzie rozwiązaniem równania (3.5) oraz niech

$$(3.21) \quad \psi(t) = g(x(t), x(t-h)).$$

Wtedy

$$(3.22) \quad x'(t) = ax(t) + bx(t-h) + \psi(t).$$

Niech $y(t)$ będzie rozwiązaniem równania liniowego

$$(3.23) \quad y'(t) = ay(t) + by(t-h)$$

spełniającym ten sam warunek początkowy co $x(t)$, to znaczy $y(\theta) = x(\theta) = \varphi(\theta)$ dla $\theta \in [-h, 0]$. Niech $X(t)$ będzie rozwiązaniem podstawowym równania (3.23). Sprawdźmy, że

$$(3.24) \quad x(t) = y(t) + \int_0^t X(t-s)\psi(s) ds.$$

Niech $L\psi(t) = a\psi(t) + b\psi(t-h)$. Wtedy

$$\begin{aligned} \int_0^t LX(t-s)\psi(s) ds &= \int_0^t [aX(t-s) + bX(t-h-s)]\psi(s) ds \\ &= a \int_0^t X(t-s)\psi(s) ds + b \int_0^{t-h} X(t-h-s)\psi(s) ds \\ &\quad + b \int_{t-h}^t X(t-h-s)\psi(s) ds = L\left(\int_0^t X(t-s)\psi(s) ds\right). \end{aligned}$$

Całka $\int_{t-h}^t X(t-h-s)\psi(s) ds$ znika, bo $X(\theta) = 0$ dla $\theta \in [-h, 0]$.

Zatem

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}\left(y(t) + \int_0^t X(t-s)\psi(s) ds\right) &= y'(t) + \int_0^t X'(t-s)\psi(s) ds + \psi(t) \\ &= Ly(t) + \int_0^t LX(t-s)\psi(s) ds + \psi(t) \\ &= Ly(t) + L \int_0^t X(t-s)\psi(s) ds + \psi(t) \\ &= L\left(y(t) + \int_0^t X(t-s)\psi(s) ds\right) + \psi(t), \end{aligned}$$

a więc funkcja $u(t) = y(t) + \int_0^t X(t-s)\psi(s) ds$ jest rozwiązaniem równania (3.22), a ponieważ $X(t-s) = 0$, gdy $t < 0$, więc $u(t) = y(t) = x(t)$ dla $t \in [-h, 0]$. Zatem funkcja $u(t)$ i $x(t)$ są rozwiązaniami równania (3.22) spełniającymi ten sam warunek początkowy, więc $u(t) = x(t)$ dla $t > 0$, a więc zachodzi wzór (3.24).

Ustalmy $\eta > 0$. Ponieważ $g(0, 0) = 0$ oraz $\frac{\partial g}{\partial x}(0, 0) = \frac{\partial g}{\partial y}(0, 0) = 0$, więc istnieje $\varrho > 0$ takie, że

$$(3.25) \quad |g(x, y)| \leq \eta(|x| + |y|)$$

o ile $|x| \leq \varrho$ oraz $|y| \leq \varrho$. Zatem

$$(3.26) \quad |\psi(t)| \leq \eta(|x(t)| + |x(t-h)|),$$

gdzie $|x(t)| \leq \varrho$ oraz $|x(t-h)| \leq \varrho$. Niech $\alpha_0 = \min\{\operatorname{Re} \lambda : p(\lambda) = 0\}$ oraz niech $\alpha \in (\alpha_0, 0)$. Z wniosku 3.1 wynika, że istnieje stała $\kappa > 1$ taka, że $|y(t)| \leq \kappa e^{\alpha t} \|\varphi\|$ oraz $|X(t)| \leq \kappa e^{\alpha t}$ dla $t > 0$. Stąd i z (3.24) i (3.26) otrzymujemy

$$(3.27) \quad |x(t)| \leq \kappa e^{\alpha t} \|\varphi\| + \int_0^t \kappa \eta e^{\alpha(t-s)} (|x(s)| + |x(s-h)|) ds$$

o ile $|x(s)| \leq \varrho$ dla $s \in [-h, t]$. Niech $w(t) = x(t)e^{-\alpha t}$. Wtedy (3.27) możemy zapisać w postaci

$$(3.28) \quad \begin{aligned} |w(t)| &\leq \kappa \|\varphi\| + \int_0^t \kappa \eta (|w(s)| + e^{-\alpha h} |w(s-h)|) ds \\ &\leq \kappa \|\varphi\| + \kappa \eta (1 + e^{-\alpha h}) \int_0^t |w(s)| ds. \end{aligned}$$

o ile $|e^{\alpha s} w(s)| \leq \varrho$ dla $s \in [-h, t]$. Korzystamy z nierówności Gronwalla (patrz Zadanie 3.7) i otrzymujemy

$$(3.29) \quad |w(t)| \leq \kappa \|\varphi\| \exp\{\kappa \eta (1 + e^{-\alpha h}) t\}.$$

Ponieważ $\alpha < 0$, więc możemy dobrać tak małe $\eta > 0$, że

$$(3.30) \quad \gamma = \kappa \eta (1 + e^{-\alpha h}) + \alpha < 0,$$

a stąd i z (3.29) otrzymujemy

$$(3.31) \quad |x(t)| = e^{\alpha t} |w(t)| \leq \kappa e^{\gamma t} \|\varphi\|.$$

Podsumujmy nasze rozważania. Dla ustalonego $\alpha \in (\alpha_0, 0)$ dobieramy $\eta > 0$ tak aby zachodziła nierówność (3.30), zaś dla η dobieramy $\varrho > 0$ tak aby zachodziła nierówność (3.25). Ustalmy $\varepsilon > 0$ i przyjmujemy, że $\delta = \min\{\varepsilon/\kappa, \varrho/\kappa\}$. Zakładamy, że $\|\varphi\| < \delta$. Wtedy z (3.31) otrzymujemy, że

$$(3.32) \quad |x(t)| \leq \kappa \|\varphi\| < \varepsilon \quad \text{dla } t > 0.$$

Istotnie, dla dowolnego $t > 0$ mamy $|x(s)| \leq \varrho$ dla $s \in [-h, t]$, bo w przeciwnym przypadku istnieje najmniejsze $t_1 > 0$ takie, że $|x(t_1)| = \varrho$,

ale wtedy z (3.31) otrzymujemy, że $|x(t_1)| < \kappa\delta < \varrho$, sprzeczność. Ponieważ $|x(s)| \leq \varrho$ dla wszystkich $s > 0$, więc nierówność (3.32) jest spełniona dla wszystkich $t > 0$. Ponadto z (3.31) wynika, że $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ o ile $\|\varphi\| < \delta$, co kończy dowód. \square

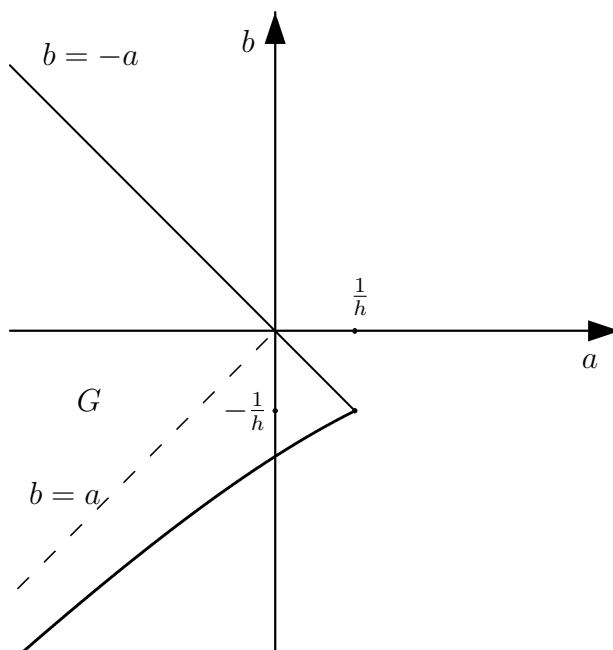
UWAGA 3.2. Analogiczne twierdzenie można udowodnić dla równań z opóźnieniem, w których funkcja niewiadoma występuje z kilkoma opóźnieniami lub opóźnienie jest rozłożone w sposób ciągły np. $\int_0^\infty x(t-h)\alpha(h)dh$ oraz dla układów równań z opóźnieniem. W szczególności, dowód Twierdzenia 3.2 można łatwo zamienić na dowód twierdzenia dotyczącego asymptotycznej stabilności rozwiązań układów równań różniczkowych zwyczajnych zastępując w odpowiednich miejscach moduły normami w \mathbb{R}^n

UWAGA 3.3. Twierdzenie 3.2 ma charakter lokalny. W szczególności zbiór tych warunków początkowych dla których rozwiązania dążą do zera, gdy $t \rightarrow \infty$, może ograniczać się do małego otoczenia zera w przestrzeni $C[-h, 0]$. Z punktu widzenia zastosowań istotną informacją byłoby gdyby taki zbiór był duży. Uzyskanie takich informacji wymaga użycia innych metod na przykład metody funkcjonałów Lapunowa, a więc będącej uogólnieniem metody funkcji Lapunowa na równania z opóźnionym argumentem.

Badanie stabilności rozwiązania zerowego równania liniowego (3.9) i rozwiązań stacjonarnych równania nieliniowego (3.5) sprowadza się do podania warunków, przy których równanie

$$(3.33) \quad z - a - be^{-hz} = 0$$

ma tylko rozwiązania z o ujemnych częściach rzeczywistych. Badanie położenia miejsc zerowych równania (3.33) można przeprowadzić przy użyciu rozmaitych metod. W szczególności użyteczne są tu twierdzenia dotyczące ilości zer funkcji analitycznych w określonym obszarze (w tym przypadku w zbiorze $\{z : \operatorname{Re} z > 0\}$) oraz twierdzenie Rouchégo. Stosunkowo proste rozwiązanie, oparte na metodzie D -podziału, przedstawione jest w Zadaniu (3.8). Obszar G współczynników a, b , dla których równanie (3.33) ma tylko rozwiązanie o ujemnych częściach rzeczywistych leży między prostą $a + b = 0$ dla $a \leq \frac{1}{h}$ oraz krzywą zadaną



RYSUNEK 2. G – obszar współczynników a, b , w którym rozwiązanie zerowe równania (3.9) jest asymptotycznie stabilne, a w zbiorze między półprostymi $b = -a$ i $b = a$ jest absolutnie asymptotycznie stabilne.

parametrycznie

$$a = \frac{y \cos(hy)}{\sin(hy)}, \quad b = -\frac{y}{\sin(hy)}, \quad 0 \leq y < \frac{\pi}{h},$$

i zawiera półprostą $b = 0, a < 0$ (patrz Rys. 2). Dla dowolnego $h > 0$ w obszarze G zawarty jest zbiór $\{(a, b) : a < 0, a \leq b < -a\}$. W szczególności równanie (3.9) ma zerowe rozwiązanie asymptotycznie stabilne, gdy $|b| < -a$ niezależnie od $h \geq 0$. Tę część obszaru asymptotycznej stabilności przy dowolnym $h \geq 0$ nazywamy *obszarem absolutnej asymptotycznej stabilności*.

5. Globalna stabilność

Z Twierdzenia 3.2 wynika jedynie lokalna asymptotyczna stabilność rozwiązania zerowego równania (3.5). W szczególności nie wiemy jak duży jest zbiór warunków początkowych φ , dla których odpowiadające

im rozwiązania dążą do zera. Interesujące i ważne z punktu widzenia zastosowań jest zbadanie dla jakiego podzbioru $X \subset C[-h, 0]$, dla dowolnego $\varphi \in X$ rozwiązania $x(t)$ spełniające warunek początkowy $X(\theta) = \varphi(\theta)$ dla $\theta \in [-h, 0]$ zmierza do zera, gdy $t \rightarrow \infty$. Zagadnienie to jest badane przy użyciu funkcjonałów Lapunowa, metody podobnej do funkcji Lapunowa stosowanej w przypadku układów równań różniczkowych zwyczajnych. Główna trudność polega na znalezieniu funkcjonału Lapunowa dostosowanego do konkretnego równania. Nie będziemy dokładnie omawiać tego zagadnienia a jedynie ograniczymy się do podstawowego twierdzenia oraz podania przykładu. Czytelników zainteresowanych tą tematyką odsyłam do książki ([8]).

Niech $\varphi \in C[-h, 0]$ i niech $x(t)$ będzie rozwiązaniem równania (3.5) spełniającym warunek $x(\theta) = \varphi(\theta)$ dla $\theta \in [-h, 0]$. Rozważmy funkcję $V : C[-h, 0] \rightarrow \mathbb{R}$. *Pochodną V wzdłuż rozwiązania* równania (3.5) nazywamy wyrażenie

$$(3.34) \quad \dot{V}(\varphi) = \overline{\lim}_{t \rightarrow 0^+} \frac{1}{t} [V(x_t) - V(\varphi)].$$

Przykład 3.1. Niech

$$V(\varphi) = g(\varphi(0)) + \int_{-h}^0 \Psi(\varphi(\theta)) d\theta,$$

gdzie g jest funkcją różniczkowalną, a Ψ jest funkcją ciągłą. Wtedy

$$\begin{aligned} \dot{V}(\varphi) &= \lim_{t \rightarrow 0^+} \frac{1}{t} \left[g(x_t(0)) + \int_{-h}^0 \Psi(x_t(\theta)) d\theta - g(\varphi(0)) - \int_{-h}^0 \Psi(\varphi(\theta)) d\theta \right] \\ &= \lim_{t \rightarrow 0^+} \frac{1}{t} \left[g(x(t)) - g(x(0)) + \int_{-h}^0 \Psi(x(\theta + t)) d\theta - \int_{-h}^0 \Psi(x(\theta)) d\theta \right] \\ &= g'(x(0))x'(0) + \lim_{t \rightarrow 0^+} \frac{1}{t} \left[\int_{t-h}^t \Psi(x(\theta)) d\theta - \int_{-h}^0 \Psi(x(\theta)) d\theta \right] \\ &= g'(x(0))f(x(0), x(-h)) + \lim_{t \rightarrow 0^+} \frac{1}{t} \left[\int_0^t \Psi(x(\theta)) d\theta - \int_{-h}^{t-h} \Psi(x(\theta)) d\theta \right] \\ &= g'(\varphi(0))f(\varphi(0), \varphi(-h)) + \Psi(\varphi(0)) - \Psi(\varphi(-h)). \end{aligned}$$

Niech $X \subset C[-h, 0]$ będzie *podzbiorem niezmienniczym względem równania* (3.5), tj. jeżeli $\varphi \in X$, to dla rozwiązania $x(t)$ startującego z φ mamy $x_t \in X$ dla $t \geq 0$. Funkcjonał $V : C[-h, 0] \rightarrow \mathbb{R}$ nazywamy *funkcjonałem Lapunowa* dla równania (3.5) na zbiorze niezmienniczym

X , jeśli V jest funkcją ciągłą na domknięciu \bar{X} zbioru X oraz $\dot{V} \leq 0$ na X .

Twierdzenie 3.3. *Niech $Z = \{\varphi \in \bar{X} : \dot{V}(\varphi) = 0\}$ oraz niech M będzie największym podzbiorem niezmienniczym w Z . Jeżeli $x(t)$ jest rozwiązaniem startującym z $\varphi \in X$ i $x(t)$ jest funkcją ograniczoną, to $x_t \rightarrow M$, gdy $t \rightarrow \infty$*

Dowód. Ponieważ $x(t)$ jest funkcją ograniczoną i spełnia równanie (3.9), a f jest funkcją ciągłą, więc $x'(t)$ jest również funkcją ograniczoną. Z twierdzenia Arzeli-Ascoliego zbiór $\{x_t : t \geq 0\}$ jest względnie zwarty. Zatem zbiór graniczny $\omega(\varphi)$ jest niepusty, $x_t \rightarrow \omega(\varphi)$, gdy $t \rightarrow \infty$ oraz funkcja $V(x_t)$ jest ograniczona z dołu. Ponieważ $V(\varphi) \leq 0$ dla $\varphi \in X$, więc $V(x_t)$ jest funkcją nierosnącą, a więc $V(x_t) \rightarrow c$, gdy $t \rightarrow \infty$. Ponieważ V jest funkcją ciągłą na \bar{X} , więc $V(\psi) = 0$ dla $\psi \in \omega(\varphi)$, a więc $\omega(\varphi) \subset M$, a stąd $x_t \rightarrow M$. \square

Twierdzenie 3.3 ma różnorodne zastosowania, w szczególności można z niego wywnioskować kryteria asymptotycznej stabilności rozwiązania stacjonarnego równania (3.5). Na przykład jeżeli zbiór M składa się tylko z jednego elementu c – rozwiązania stacjonarnego, $V \geq 0$ na X oraz spełniony jest warunek:

(S) dla każdego $L > 0$ istnieje $K > 0$ takie, że

$$V(\varphi) \leq L \Rightarrow |\varphi(0)| \leq K,$$

to dla dowolnego rozwiązania x startującego z $\varphi \in X$ mamy $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = c$. Istotnie, z nierówności $V \leq 0$ wynika, że $V(x_t) \leq V(\varphi)$. Z warunku (S) otrzymujemy, że $|x_t(0)| \leq K$ dla pewnego $K \in \mathbb{R}$, a więc rozwiązanie $x(t)$ jest ograniczone i na podstawie Twierdzenia 3.3 zmierza do zbioru $M = \{c\}$.

Przykład 3.2. Rozważmy równanie

$$(3.35) \quad x'(t) = -f(x(t)) + cf(x(t-h)).$$

O funkcji f zakładamy, że jest różniczkowalna oraz, że $f(x)x > 0$ dla $x \neq 0$. Warunek ten zapewnia globalne istnienie rozwiązania dla dowolnego $\varphi \in C[-h, 0]$. Sprawdźmy, że jeżeli $|c| < 1$ oraz $\liminf_{|x| \rightarrow \infty} |f(x)| > 0$,

to $x(t) \rightarrow 0$ dla dowolnego rozwiązania równania (3.35). Niech $F(x) = \int_0^x f(r) dr$ oraz

$$(3.36) \quad V(\varphi) = F(\varphi(0)) + \frac{1}{2} \int_{-h}^0 f^2(\varphi(r)) dr.$$

Wtedy $V \geq 0$ oraz

$$\begin{aligned} \dot{V}(\varphi) &= F'(\varphi(0))\varphi'(0) + \frac{1}{2}f^2(\varphi(0)) - \frac{1}{2}f^2(\varphi(-h)) \\ &= f(\varphi(0))\left(-f(\varphi(0)) + cf(\varphi(-h))\right) + \frac{1}{2}f^2(\varphi(0)) - \frac{1}{2}f^2(\varphi(-h)) \\ &\leq -\frac{1}{2}(1 - c^2)f^2(\varphi(0)). \end{aligned}$$

Zatem $\dot{V}(\varphi) \leq 0$ oraz jeżeli $\dot{V}(\varphi) = 0$, to $\varphi(0) = 0$. Stąd $Z \subset \{\varphi : \varphi(0) = 0\}$, a ponieważ zbiór M jest niezmienniczy, więc $x(t) = 0$ dla rozwiązania startującego z $\varphi \in M$. Zatem $M = \{0\}$. Warunek (S) wynika natychmiast z faktu, że $\lim_{|x| \rightarrow \infty} F(x) = \infty$.

UWAGA 3.4. Globalną stabilność rozwiązań równań z opóźnionym argumentem można również badać przy użyciu innych, często prostszych metod. Zadanie 3.13 poświęcone jest zastosowaniu prostych nierówności różniczkowych do badania asymptotycznej stabilności rozwiązania stacjonarnego równania (3.2).

6. Rozwiązania okresowe

Cechą charakterystyczną wielu typów równań z opóźnionym argumentem jest pojawianie się rozwiązań okresowych wraz ze wzrostem opóźnienia. Jeżeli na przykład równanie różniczkowe zwyczajne opisuje wielkość populacji, która ma pewną optymalną liczbę osobników K , to zwykle mechanizm samoregulacji działa w ten sposób, że populacja rośnie (lub maleje), gdy liczba osobników jest, odpowiednio, mniejsza (lub większa) od K . W rzeczywistości biologicznej taki mechanizm samoregulacji jest zaburzony opóźnieniem reakcji. Opóźnienie to może prowadzić do pojawienia się oscylacji wielkości populacji w pobliżu położenia równowagi, a nawet rozkład czasowy wielkości populacji może mieć charakter chaotyczny. Poznamy, bez wchodzenia w szczegóły techniczne, podstawowe metody badania istnienia rozwiązań okresowych równań z opóźnionym argumentem. Metody te zostały przeniesione z

równań różniczkowych zwyczajnych na równania z opóźnionym argumentem, ale ich adaptacja okazała się dość trudna. Pokróćce omówimy trzy metody istnienia rozwiązań okresowych:

- 1) teoria bifurkacji,
- 2) punkty stałe,
- 3) metoda Poincarégo-Bendixsona.

6.1. Bifurkacja. Przy badaniu bifurkacji Hopfa dla równań różniczkowych z opóźnieniem korzystamy z podobnych metod jak dla równań różniczkowych zwyczajnych. Różnica polega głównie na tym, że jako parametr bifurkacyjny przyjmuje się często opóźnienie h , a więc rozważamy równanie

$$(3.37) \quad x'(t) = f(x(t), x(t-h))$$

i zmieniamy wielkość h . Rozważmy standardowy przypadek, gdy funkcja $x \equiv 0$ jest rozwiązaniem tego równania, a więc $f(0,0) = 0$. Będziemy zakładać, że dla $h = 0$ rozwiązanie zerowe równania (3.37) jest asymptotycznie stabilne, a będzie nas interesować, czy po przejściu pewnej wartości krytycznej h_* rozwiązanie zerowe przestanie być stabilne i pojawi się rozwiązanie okresowe, na dodatek orbitalnie stabilne.

Podstawiając $y(t) = x(ht)$ do równania (3.37) otrzymujemy

$$(3.38) \quad y'(t) = hx'(ht) = hf(y(t), y(t-1)),$$

a więc parametr bifurkacyjny został przeniesiony z opóźnienia do funkcji występującej po prawej stronie równania. Będziemy rozważać nieco ogólniejszą sytuację mianowicie równanie

$$(3.39) \quad y'(t) = f(y(t), y(t-\tau), \mu),$$

gdzie τ jest stałą dodatnią, a μ parametrem bifurkacyjnym. Zakładamy, że funkcja $x \equiv 0$ jest rozwiązaniem równania (3.39), a więc $f(0,0,\mu) = 0$. Niech

$$(3.40) \quad y'(t) = a(\mu)y(t) + b(\mu)y(t-\tau)$$

będzie linearyzacją równania (3.39) w zerze przy ustalonym μ . Będziemy zakładać, że równanie quasi-charakterystyczne

$$(3.41) \quad a(\mu) + b(\mu)e^{-\tau\lambda} = \lambda$$

ma rozwiązanie $\lambda(\mu)$, które jest różniczkowalną funkcją μ w otoczeniu zera i ma następujące własności

$$(3.42) \quad \operatorname{Re} \lambda(0) = 0, \quad \operatorname{Im} \lambda(0) > 0, \quad \operatorname{Re} \lambda'(0) \neq 0.$$

Wtedy istnieją $\mu_0 > 0$ i $a_0 > 0$ takie, że dla dowolnego $a \in (0, a_0)$ istnieje $\mu \in (-\mu_0, \mu_0)$ i rozwiązanie $y_\mu(t)$ równania (3.39) odpowiadające parametrowi μ o amplitudzie a . Ponadto okres rozwiązania y_μ dąży do $2\pi/\operatorname{Im} \lambda(0)$ gdy $\mu \rightarrow 0$.

Zatem warunek (3.42) implikuje istnienie rozwiązań okresowych, ale nie podaje nam informacji o tym jaki rodzaj bifurkacji mamy dla $\mu = 0$. W szczególności interesujące jest kiedy wystąpi bifurkacja nadkrytyczna, tj. przejście od rozwiązania stacjonarnego asymptotycznie stabilnego do rozwiązania okresowego orbitalnie asymptotycznie stabilnego. Tak zdefiniowana bifurkacja zależy istotnie od składników wyższych rzędów rozwinięcia funkcji f i jest to zagadnienie bardziej złożone, podobnie jak w przypadku układu równań różniczkowych zwyczajnych.

Pełny opis bifurkacji Hopfa dla równań z odchylnym argumentem można znaleźć w pracy [6]. Ograniczymy się jedynie do sformułowania głównego rezultatu w odniesieniu do równania (3.39). Zapiszmy równanie (3.39) w postaci

$$y'(t) = a(\mu)y(t) + b(\mu)y(t - \tau) + F(y_t, \mu),$$

a więc funkcjonal F powstaje przez odjęcie od prawej strony równania (3.39) jej części liniowej. Niech $\omega = \operatorname{Im} \lambda(0)$ oraz niech

$$\begin{aligned} & F(x_1 e^{i\omega\theta} + x_2 e^{-i\omega\theta} + x_3 1 + x_4 e^{-2i\omega\theta}, 0) \\ &= B_{(2,0,0,0)} x_1^2 + B_{(1,1,0,0)} x_1 x_2 + B_{(1,0,1,0)} x_1 x_3 + \\ &+ B_{(0,1,0,1)} x_2 x_4 + B_{(2,1,0,0)} x_1^2 x_2 + \dots, \end{aligned}$$

gdzie kropki oznaczają pozostałe składniki rozwinięcia Taylora. Można sprawdzić, że

$$B_{(2,0,0,0)} = \frac{1}{2}f_{20} + f_{11}e^{-i\omega\tau} + \frac{1}{2}f_{02}e^{-2i\omega\tau},$$

$$B_{(1,1,0,0)} = f_{20} + f_{11}(e^{-i\omega\tau} + e^{i\omega\tau}) + f_{02},$$

$$B_{(1,0,1,0)} = f_{20} + f_{11}(1 + e^{-i\omega\tau}) + f_{02}e^{-i\omega\tau},$$

$$B_{(0,1,0,1)} = f_{20} + f_{11}(e^{-2i\omega\tau} + e^{i\omega\tau}) + f_{02}e^{-i\omega\tau},$$

$$B_{(2,1,0,0)} = \frac{1}{2}f_{30} + \frac{1}{2}f_{21}(e^{i\omega\tau} + 2e^{-i\omega\tau}) + \frac{1}{2}f_{12}(2 + e^{-i\omega\tau}) + \frac{1}{2}f_{03}e^{-i\omega\tau},$$

gdzie $f_{ij} = \frac{\partial^2 f}{\partial x_1^i \partial x_2^j}(0, 0, 0)$. Niech $L_0(\varphi) = a(0)\varphi(0) + b(0)\varphi(-\tau)$ oraz

$$K = \operatorname{Re} \left[\frac{1}{1 - L_0(\theta e^{i\omega\theta})} \left(B_{(2,1,0,0)} - \frac{B_{(1,1,0,0)}B_{(1,0,1,0)}}{L_0(1)} + \frac{B_{(2,0,0,0)}B_{(0,1,0,1)}}{2i\omega - L_0(e^{2i\omega\theta})} \right) \right].$$

TWIERDZENIE 3.4. *Zakładamy, że spełniony jest warunek (3.42) oraz $K \neq 0$. Wtedy*

(i) *jeżeli $K \operatorname{Re} \lambda'(0) < 0$ (odpowiednio $K \operatorname{Re} \lambda'(0) > 0$), to w otoczeniu rozwiązania zerowego istnieje, jedyne z dokładnością do przesunięcia czasowego, rozwiązanie okresowe równania (3.39) dla $\mu < 0$ (odpowiednio, dla $\mu > 0$) i nie ma rozwiązań okresowych dla $\mu > 0$ (odpowiednio, dla $\mu < 0$),*

(ii) *nietrywialne rozwiązanie okresowe jest orbitalnie asymptotycznie stabilne, gdy $K < 0$ oraz niestabilne, gdy $K > 0$.*

Przypominamy, że okres rozwiązania okresowego dąży $2\pi/\omega$. Amplituda rozwiązania okresowego wynosi

$$[-\mu \operatorname{Re} \lambda'(0)/K]^{1/2} + O(\mu).$$

Zbadamy teraz kiedy spełniony jest warunek (3.42). Rozwiązując równanie charakterystyczne można łatwo sprawdzić, że warunki $\operatorname{Re} \lambda(0) = 0$ i $\operatorname{Im} \lambda(0) \neq 0$ są równoważne warunkom

$$(3.43) \quad a(0) + b(0) \cos\left(\sqrt{b^2(0) - a^2(0)}\tau\right) = 0,$$

$$(3.44) \quad b^2(0) > a^2(0),$$

zaś warunek $\operatorname{Re} \lambda'(0) \neq 0$ jest równoważny warunkowi

$$(3.45) \quad \tau b(0)(b'(0)b(0) - a'(0)a(0)) \neq b'(0)a(0) - a'(0)b(0).$$

Wróćmy teraz do równania (3.37) i podamy warunki na istnienie minimalnego h_* takiego, że rozwiązanie zerowe przestaje być stabilne i pojawiają się rozwiązania okresowe. Niech

$$a = \frac{\partial f}{\partial x_1}(0, 0) \quad \text{i} \quad b = \frac{\partial f}{\partial x_2}(0, 0).$$

Wielomian quasi-charakterystyczny ma pierwiastek urojony dla $h = h_*$ spełniającego równanie

$$a + b \cos(\sqrt{b^2 - a^2} h_*) = 0,$$

ponieważ interesuje nas sytuacja taka, że dla $h \in (0, h_*)$ rozwiązanie zerowe równania (3.37) jest asymptotycznie stabilne, więc minimalne h_* istnieje, gdy $b < -|a|$ oraz

$$(3.46) \quad h_* = \frac{1}{\sqrt{b^2 - a^2}} \arccos\left(-\frac{a}{b}\right)$$

(patrz. Rys. 2). Korzystając z wcześniej wspomnianego podstawienia $y(t) = x(ht)$ otrzymujemy równanie postaci (3.38), a następnie przyjmujemy

$$a(\mu) = (h_* + \mu)a, \quad b(\mu) = (h_* + \mu)b, \quad \tau = 1$$

i sprowadzamy problem do badania warunków (3.43), (3.44) i (3.45). Pierwsze dwa zachodzą automatycznie, a trzeci też jest spełniony bo

$$b'(0)b(0) - a'(0)a(0) = (b^2 - a^2)h_* \neq 0,$$

$$b'(0)a(0) - a'(0)b(0) = (ba - ba)h_* = 0.$$

Zatem, jeżeli $b < -|a|$, to dla h_* danego wzorem (3.46) w jego dowolnie małym otoczeniu pojawiają się rozwiązania okresowe. Aby zbadać rodzaj bifurkacji w h_* należy skorzystać z Twierdzenia 3.4. Ponieważ w naszym przypadku $\operatorname{Re} \lambda'(0) > 0$, więc gdy $K < 0$ to będziemy mieć bifurkację nadkrytyczną, a więc rozwiązania okresowe pojawią się dla $\mu > 0$ oraz będą one orbitalnie asymptotycznie stabilne, a gdy $K > 0$, to rozwiązania okresowe będą występować dla $\mu < 0$ oraz nie będą one stabilne (bifurkacja podkrytyczna).

Przykład 3.3. Rozważmy równanie

$$(3.47) \quad x'(t) = -\sigma x(t-h)(1+x(t)), \quad \lambda > 0,$$

które otrzymujemy podstawiając w równaniu (3.1)

$$x(t) = -1 + N(t - h)/K.$$

W naszym przypadku $a = 0$ oraz $b = -\sigma$. Ze wzoru (3.46) otrzymujemy $h_* = \pi/(2\sigma)$. Podstawienie $y(t) = x(ht)$ prowadzi do równania

$$(3.48) \quad y'(t) = -\sigma h y(t-1)(1+y(t))$$

Zastępując σh wyrażeniem $\mu + \sigma h_*$ otrzymujemy równanie

$$(3.49) \quad y'(t) = -(\mu + \sigma h_*)y(t-1)(1+y(t))$$

i badamy rodzaj bifurkacji dla $\mu = 0$ korzystając z Twierdzenia 3.4. Zauważmy, że $\omega = \frac{\pi}{2}$, $L_0(\varphi) = -\frac{\pi}{2}\varphi(-1)$ oraz $F(y_0, 0) = -\frac{\pi}{2}y(0)y(-1)$. Stąd

$$\begin{aligned} F(x_1 e^{i\omega\theta} + x_2 e^{-i\omega\theta} + x_3 1 + x_4 e^{-i\omega\theta}, 0) &= \\ &= -\frac{\pi}{2}(x_1 + x_2 + x_3 + x_4)(x_1 e^{-i\omega} + x_2 e^{i\omega} + x_3 1 + x_4 e^{-2i\omega}) \\ &= -\frac{\pi}{2}(x_1 + x_2 + x_3 + x_4)(-ix_1 + ix_2 + x_3 - x_4) \\ &= -\frac{\pi}{2}[-ix_1^2 + 0x_1x_2 + (1-i)x_1x_3 + (i-1)x_2x_4], \end{aligned}$$

a więc $B_{(2,0,0,0)} = \frac{\pi i}{2}$, $B_{(1,1,0,0)} = 0$, $B_{(1,0,1,0)} = \frac{\pi(i-1)}{2}$, $B_{(0,1,0,1)} = \frac{\pi(1-i)}{2}$, $B_{(2,1,0,0)} = 0$. Ponieważ $L_0(\theta e^{i\omega\theta}) = -\frac{\pi}{2}(-1e^{-i\omega}) = -\frac{\pi}{2}i$, $L_0(1) = -\frac{\pi}{2}$, $L_0(e^{2i\omega\theta}) = \frac{\pi}{2}$, więc

$$K = \operatorname{Re} \left[\frac{1}{1 + \frac{\pi}{2}i} \cdot \frac{\frac{\pi i}{2} \cdot \frac{\pi(1-i)}{2}}{\pi i - \frac{\pi}{2}} \right] = \frac{\frac{\pi}{2}(1 - \frac{3}{2}\pi)}{5\left(1 + \left(\frac{\pi}{2}\right)^2\right)} < 0.$$

Zatem po przejściu h przez punkt h_* pojawiają się rozwiązania okresowe orbitalnie asymptotycznie stabilne.

6.2. Metoda punktu stałego. Omówimy teraz korzystając z pracy [3] metodę dowodu istnienia rozwiązań okresowych równań z opóźnieniem opartą na twierdzeniu Browdera o punkcie stałym. Równania z opóźnionym argumentem występujące w zastosowaniach mają zwykle rozwiązania stacjonarne, ale przy zmianie parametrów, na przykład opóźnienia pojawiają się rozwiązania okresowe różne od stałych. Efekt ten już częściowo omawialiśmy przy okazji metody opartej na bifurkacji

Hopfa, ale twierdzenie bifurkacyjne pozwala tylko na uzyskanie rozwiązania okresowego w pobliżu parametru bifurkacyjnego. Metoda, która pozwala uzyskać istnienie rozwiązań dla szerszego zakresu parametrów opiera się na twierdzeniach o punkcie stałym. Cała trudność polega na tym, że równania mają już rozwiązania stacjonarne, a nam zależy na udowodnieniu istnienia rozwiązań okresowych różnych od stałych. Zatem zarówno twierdzenia Banacha i Schaudera o punkcie stałym nie będą tu użyteczne, bo w pierwszym przypadku mamy jednoznaczność punktu stałego, a w drugim przypadku nie jesteśmy w stanie odróżnić rozwiązania stacjonarnego od nietrywialnego rozwiązania okresowego.

Będziemy korzystać z twierdzenia Browdera o nieodpychającym punkcie stałym. Niech K będzie nieskończenie wymiarowym domkniętym i wypukłym podzbiorem przestrzeni Banacha X i niech $T : K \rightarrow K$ będzie odwzorowaniem pełnociągłym (tj. T jest ciągle i domknięcie zbioru $T(K)$ jest zbiorem zwartym). Punkt stały $x_0 \in K$ odwzorowania T nazywamy *odpychającym* (ang. ejective), jeśli istnieje otoczenie U punktu x_0 takie, że dla dowolnego $x \in U \setminus \{x_0\}$ istnieje liczba naturalna $n = n(x)$ taka, że $T^n(x) \in K \setminus U$.

TWIERDZENIE 3.5 (Twierdzenie Browdera o punkcie stałym). *Przy powyższych założeniach na T i K , odwzorowanie T ma zawsze przynajmniej jeden punkt stały, który nie jest odpychający.*

UWAGA 3.5. Twierdzenie Browdera nie jest prawdziwe, gdy K jest zbiorem skończenie wymiarowym (patrz Zadanie 3.18).

W zastosowaniach dla równań z opóźnionym argumentem przyjmujemy, że K jest pewnym domkniętym i ograniczonym podzbiorem $C[-h, 0]$, zaś $T : K \rightarrow K$ dane jest wzorem

$$T\varphi = x_{\tau(\varphi)},$$

gdzie $x(t)$ jest rozwiązaniem równania (3.5) startującym z φ , $x_t(\theta) = x(\theta + t)$, zaś $\tau : K \rightarrow [h, \infty)$ jest pewną funkcją ciągłą. Na przykład dla równania

$$(3.50) \quad x'(t) = -\sigma x(t) + e^{-x(t-h)}$$

przyjmujemy, że

$$K = \{\varphi \in C[-h, 0] : \alpha \leq \varphi \leq \alpha + \frac{1}{\sigma}, \quad \varphi(0) = \alpha\},$$

gdzie α jest rozwiązaniem stacjonarnym (3.50) tj. α spełnia równanie $e^{-\alpha} = \sigma\alpha$. Niech $\varphi \in K \setminus \{\alpha\}$, a $x(t)$ jest rozwiązaniem startującym z φ . Wtedy $\tau(\varphi)$ jest definiowane następująco. Niech

$$z_1 = \sup\{t : x(s) \leq \alpha, \quad 0 \leq s \leq t\},$$

$$z_2 = \sup\{t : x(s) \geq \alpha, \quad z_1 \leq s \leq t\}.$$

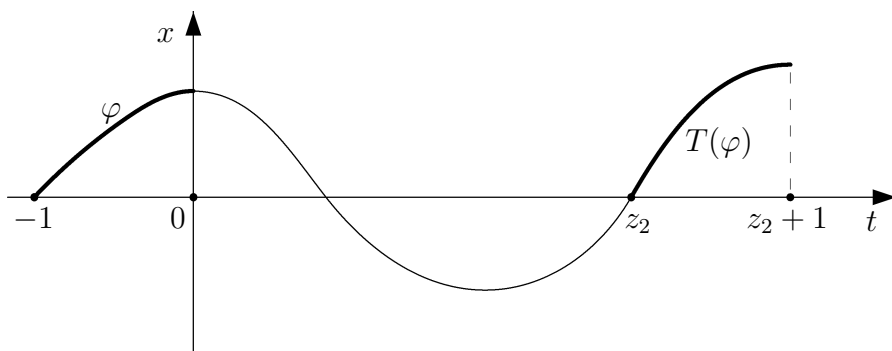
Wtedy z_1 i z_2 są pewnymi liczbami rzeczywistymi takimi, że $z_1 \geq h$ i $z_2 \geq z_1 + h$. Przyjmujemy, że $\tau(\varphi) = z_2$. A więc z mówiąc niedokładnie, τ jest drugim punktem $t > 0$ takim, że $x(t) = \alpha$. Zatem $T\varphi = x_{z_2}$ dla $\varphi \neq 0$. Przyjmujemy, że $T(\alpha) = \alpha$. Dowód, że T przeprowadza zbiór K w siebie oparty jest na prostych nierównościach różniczkowych, zaś fakt, że domknięcie zbioru K jest zbiorem zwartym wynika natychmiast z twierdzenia Arzeli–Ascoliiego. Zakładając, że rozwiązanie stacjonarne $x_0 \equiv \alpha$ jest niestabilne dowodzi się, że punkt stały $x_0 \equiv \alpha$ odwzorowania T jest odpychający, a więc istnieje inny punkt stały φ . Rozwiązanie startujące z φ jest okresowe bowiem $x(\theta + z_2) = \varphi(\theta)$ dla $\theta \in [-h, 0]$, a ponieważ równanie (3.50) jest autonomiczne, więc $x(t + z_2) = x(t)$ dla $t \geq 0$.

Metodę opisaną powyżej można zastosować do dowodu istnienia rozwiązań okresowych innych równań, np. dla równania

$$(3.51) \quad x'(t) = -\sigma x(t-1)[1+x(t)],$$

które otrzymujemy przez proste przekształcenie równania (3.1). W tym przypadku wygodnie jest przyjąć, że $K \subset C[-1, 0]$ składa się z funkcji rosnących takich, że $\varphi(-1) = 0$ oraz $\varphi(0) \leq e^\sigma - 1$, zaś $\tau(\varphi) = z_2 + 1$, gdzie z_2 jest drugim zerem rozwiązania $x(t)$ startującego z φ (patrz Rysunek 3 i Zadanie 3.19).

6.3. Metoda Poincaré-Bendixsona. Korzystając z pracy [10] pokażemy jak można przenieść metody geometryczne dowodu istnienia rozwiązań okresowych omawiane przy okazji modelu Kołmogorowa na przypadek równań z opóźnionym argumentem. W pracy [10] dowodzi się następującego twierdzenia.



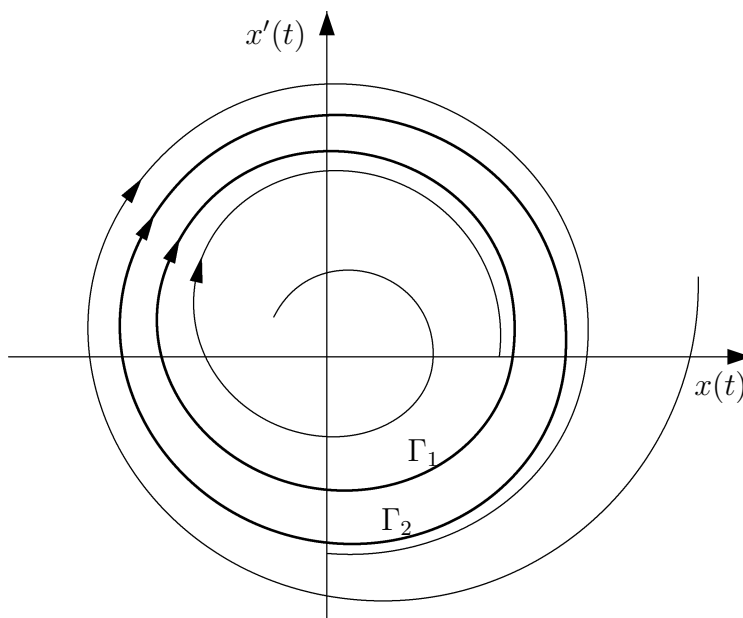
RYSUNEK 3.

TWIERDZENIE 3.6. *Rozważmy równanie (3.5) z prawą stroną spełniającą następujące warunki:*

- (1) $f(0, 0) = 0$,
- (2) $\frac{\partial f}{\partial y}(x, y) < 0$ dla $(x, y) \in \mathbb{R}^2$,
- (3) $f(0, y) < B$ dla $y \in \mathbb{R}$,
- (4) $-M \leq \frac{\partial f}{\partial x}(x, y) \leq 0$ dla $(x, y) \in \mathbb{R}^2$,

gdzie M i B są pewnymi stałymi. Jeżeli równanie $z - a - be^{-hz} = 0$, gdzie $a = \frac{\partial f}{\partial x}(0, 0)$ i $b = \frac{\partial f}{\partial y}(0, 0)$, ma rozwiązanie o dodatniej części rzeczywistej, to równanie (3.5) ma rozwiązanie okresowe różne od stałego.

Dowód twierdzenia 3.6 oparty jest na metodzie przedstawionej na Rysunku 4. Rozpatrujemy krzywą $\gamma_\varphi = \{(x(t), x'(t)), t \geq 0\}$, gdzie $x(t)$ jest rozwiązaniem startującym z φ dodatniego. Gdy φ jest dostatecznie małe, to krzywa $\gamma^1 = \gamma_\varphi$ jest spiralą rozkręcającą się (a więc nie przecina się z sobą) i podobnie dla dużego φ krzywa $\gamma^2 = \gamma_\varphi$ jest spiralą skręcającą się. Wykresy obu spiral nie mogą się przeciąć, a więc krzywa γ^1 jest ograniczona i zbiór graniczny punktów $(x(t), x'(t))$, gdy $t \rightarrow \infty$, jest krzywą zamkniętą Γ_1 . Podobnie dla krzywej γ_2 otrzymamy zbiór graniczny Γ_2 , który jest też krzywą zamkniętą. Krzywa Γ_1 leży w



RYSUNEK 4.

zbiornie ograniczoną krzywą Γ_2 (nie wykluczone, że $\Gamma_1 = \Gamma_2$). Krzywe zamknięte Γ_1 i Γ_2 odpowiadają rozwiązaniom okresowym. Niech $K \subset C[-h, 0]$ będzie zbiorem funkcji, które mają co najwyżej jedno zero w $[-h, 0]$ i jeżeli takie zero mają to zmieniają swój znak w nim. Rozwiązania odpowiadające takim funkcjom nazywamy *wolno oscylującymi*. Dowodzi się, że jeżeli $\varphi \in K$, to zbiór graniczny Γ odpowiadający φ leży w pierścieniu P ograniczonym krzywymi Γ_1 i Γ_2 . Zatem zbiór P jest zbiorem “przyciągającym” rozwiązania i będziemy mówić, że P jest *atraktorem*. W szczególności, gdy $\Gamma_1 = \Gamma_2$, to mamy jedno rozwiązanie okresowe $x_0(t)$ o okresie T oraz dla dowolnego rozwiązania $x(t)$ startującego z $\varphi \in K$ istnieje ciąg (t_n) , $t_n \rightarrow \infty$ taki, że $t_{n+1} - t_n \rightarrow T$ oraz $|x(t_n + s) - x_0(s)| \rightarrow 0$ dla $s \in [0, T]$, gdy $n \rightarrow \infty$. Będziemy wtedy mówić, że rozwiązanie okresowe $x_0(t)$ jest *orbitalnie asymptotycznie stabilne* w zbiorze K . Należy podkreślić, że tak określona stabilność nie implikuje asymptotycznej stabilności w sensie Lapunowa rozwiązania $x_0(t)$.

UWAGA 3.6. Ostatnie 40 lat to okres intensywnych badań równań z opóźnionym argumentem. W tym czasie pojawiło się wiele prac dotyczących różnych własności rozwiązań, między innymi ich atraktorów. Część prac dotyczy istnienia rozwiązań chaotycznych, które obserwuje się w symulacjach komputerowych. Prace teoretyczne dotyczące chaosu bazują na aparacie teorii układów dynamicznych (np. trajektoriach homoklinicznych), którego omówienie przekracza znacznie nasz wykład.

Zadania

Zadanie 3.1. Sprawdzić, że rodzina operatorów $\{S(t)\}_{t \geq 0}$ tworzy półgrupę ciągłą.

Zadanie 3.2. Sprawdzić nierówność (3.10).

Wskazówka. Korzystając z nierówności różniczkowej

$$|x'(t)| \leq |a||x(t)| + |b|\|\varphi\|$$

dla $t \in [0, h]$ sprawdzić, że $\|x_h\| \leq K\|\varphi\|$, gdzie $K = \frac{|a|+|b|}{|a|}\|\varphi\|$, gdy $a \neq 0$ oraz $K = (1 + |b|h)$, gdy $a = 0$. Stąd $|x(t)| \leq K^n\|\varphi\|$ dla $t \in [h(n-1), hn]$.

Zadanie 3.3. Sprawdzić własności a) i b) transformaty Laplace'a.

Zadanie 3.4. Korzystając z metody kroków wyznaczyć rozwiązanie podstawowe równania $x'(t) = ax(t-h)$, a następnie ze wzoru (3.14) wyznaczyć rozwiązanie spełniające warunek początkowy $\varphi(\theta) = -\theta$ dla $\theta \in [-h, 0]$.

Zadanie 3.5. Udowodnić Lemat 3.1.

Zadanie 3.6. Sprawdzić, że dla dowolnego $T_0 > 0$ następujące całki

$$\int_{T_0}^{\infty} \frac{\sin y}{y} dy \quad \text{i} \quad \int_{T_0}^{\infty} \frac{\cos y}{y} dy$$

są zbieżne.

Wskazówka. Całki zastąpić szeregami, których wyrazami są, odpowiednio, całki po przedziałach $[n\pi, (n+1)\pi]$ oraz $[n\pi - \pi/2, n\pi + \pi/2]$ i skorzystać z kryterium Leibniza zbieżności szeregów.

Zadanie 3.7. Udowodnić, że jeżeli $x(t)$ jest funkcją ciągłą w przedziale $[0, t_0]$, $c_1 > 0$, $c_2 > 0$ oraz

$$x(t) \leq c_1 + c_2 \int_0^t x(s) ds \quad \text{dla} \quad t \in [0, t_0],$$

to

$$x(t) \leq c_1 e^{c_2 t}.$$

Wskazówka. Niech $y(t) = c_1 + c_2 \int_0^t x(s) ds$. Sprawdzić, że $y'(t) \leq c_2 y(t)$ i $y(0) = c_1$, a stąd wywnioskować, że $y(t) \leq c_1 e^{c_2 t}$.

Zadanie 3.8. Sprawdzić, że zbiór G przedstawiany na rysunku 2 opisuje zbiór parametrów $a, b \in \mathbb{R}$ dla których rozwiązanie zerowe równania (3.9) jest asymptotycznie stabilne.

Wskazówka. Ustalamy $h > 0$. Korzystając z twierdzenia o funkcji uwikłanej, sprawdzić, że jeżeli $z = x + iy$ jest pierwiastkiem równania (3.32), to x i y są funkcjami ciągłymi a i b . Wynika stąd, że płaszczyznę parametrów (a, b) możemy podzielić na obszary, w których równanie (3.32) ma ustaloną liczbę pierwiastków o dodatniej części rzeczywistej, krzywymi dla których równanie (3.32) ma pierwiastki ściśle urojone. Sprawdzić, że G jest jedynym z takich obszarów. Punkt $(a, b) = (-1, 0)$ leży w G , a wtedy równanie (3.32) jest postaci $z + 1 = 0$ i tylko -1 jest jego pierwiastkiem. Zatem dla par (a, b) należących do G występują tylko pierwiastki o ujemnych częściach rzeczywistych. Ilość pierwiastków o dodatniej części rzeczywistej w poszczególnych obszarach podziału można uzyskać wyznaczając znak dx przy przejściu przez granice podziału.

Zadanie 3.9. Zbadać kiedy rozwiązania $N(t) \equiv 0$ i $N(t) \equiv K$ równania (3.1) są asymptotycznie stabilne.

Zadanie 3.10. Zbadać kiedy rozwiązanie $N(t) \equiv 0$ równania (3.4) jest asymptotycznie stabilne.

Zadanie 3.11. Zbadać, kiedy stacjonarne rozwiązanie równania (3.2) jest asymptotycznie stabilne.

Zadanie 3.12. Sprawdzić, że jeżeli f i g są funkcjami różniczkowalnymi, $f(x)x > 0$ i $f^2(x) - g^2(x) > 0$ dla $x \neq 0$ oraz $\liminf_{|x| \rightarrow \infty} |f(x)| > 0$, to rozwiązanie zerowe równania

$$x'(t) = -f(x(t)) + g(x(t-h))$$

jest globalnie asymptotycznie stabilne.

Wskazówka. Funkcja Lapunowa jest określona wzorem (3.36).

Zadanie 3.13. Rozważmy równanie

$$(3.52) \quad x'(t) = -\sigma x(t) + e^{-x(t-r)}$$

z $\sigma > 0$ i $r > 0$. Niech α będzie liczbą dodatnią spełniającą warunek $e^{-\alpha} = \sigma\alpha$. Sprawdzić, że α jest rozwiązaniem stacjonarnym równania (3.52). Udowodnić, że jeżeli $\sigma > 1/e$, to rozwiązanie stacjonarne jest globalnie asymptotycznie stabilne.

Wskazówka. Niech $T(y) = \frac{1}{\sigma}e^{-y}$. Sprawdzić, że jeżeli

$$\text{jeżeli } \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq m, \quad \text{to } \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq T(m)$$

oraz

$$\text{jeżeli } \limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq M \quad \text{to } \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq T(M).$$

Korzystając z indukcji wykazać, że

$$T^{2n}(0) \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq T^{2n+1}(0).$$

Następnie sprawdzić, że $\lim_{n \rightarrow \infty} T^n(0) = \alpha$.

Zadanie 3.14. Sprawdzić, że warunek (3.42) jest równoważny zespolowi warunków (3.43), (3.44), (3.45).

Zadanie 3.15. Jaki rodzaj bifurkacji występuje w równaniu liniowym $x'(t) = ax(t) + bx(t - h)$, gdy $b < |a|$, a punkt bifurkacyjny h_* dany jest wzorem (3.46).

Zadanie 3.16. Sprawdzić wzory na $B_{(2,0,0,0)}$, $B_{(1,1,0,0)}$, $B_{(1,0,1,0)}$, $B_{(0,1,0,1)}$, $B_{(2,1,0,0)}$.

Zadanie 3.17. Zbadać rodzaj bifurkacji Hopfa dla równania

$$x'(t) = ax(t - h)[1 - x^2(t)].$$

Zadanie 3.18. Niech $K = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x^2 + y^2 \leq 1\}$, a $T : K \rightarrow K$ będzie odwzorowaniem określonym za pomocą współrzędnych biegunowych wzorem

$$T(r, \theta) = (2r - r^2, \theta + \theta_0), \quad \text{gdzie } \theta_0 \in (0, 2\pi).$$

Sprawdzić, że jedynym punktem stałym T jest $(0, 0)$, ale nie jest to punkt odpychający.

Zadanie 3.19. Rozważmy równanie (3.51) z $\sigma > 1$. Niech K będzie zbiorem funkcji ciągłych i rosnących φ takich, że $\varphi(-1) = 0$ oraz $\varphi(0) \leq e^\sigma - 1$. Zakładamy, że $\varphi \in K \setminus \{0\}$ i niech $x(t)$ będzie rozwiązaniem równania (3.51) spełniającym warunek początkowy $x(\theta) = \varphi(\theta)$ dla $\theta \in [0, 1]$. Sprawdzić, że istnieje liczba $z_1 \in (0, 2]$ taka, że $x(z_1) = 0$, $x(t) > 0$ dla $t \in (0, z_1)$ oraz x jest funkcją malejącą w przedziale $(0, z_1)$. Sprawdzić, funkcja x jest ściśle malejąca na przedziale $[z_1, z_1 + 1]$. Sprawdzić, że istnieje liczba $z_2 \in (z_1 + 1, z_1 + 3]$ taka, że $x(z_2) = 0$ oraz x jest funkcją ściśle rosnącą na przedziale $(z_1 + 1, z_2 + 1]$ oraz $-1 < x(t) < e^\sigma - 1$ dla $t \in (z_1, z_2 + 1]$. Wywnioskować stąd, że odwzorowanie T określone wzorami $T\varphi = x_{\tau(\varphi)}$, gdzie $\tau(\varphi) = z_2 + 1$, oraz $T0 = 0$, jest odwzorowaniem pełnociągłym z K w K .

ROZDZIAŁ 4

Modele strukturalne

Do tej pory badaliśmy modele, w których występowało kilka populacji lub jedna populacja podzielona na skończoną lub przeliczalną liczbę podpopulacji. Modele tego typu słabo uwzględniają złożony charakter populacji. Najstarszy model strukturalny został zaproponowany w 1926 roku przez McKendricka [13], w którym badał rozkład wiekowy populacji. Podobny model rozpatrywał w 1959 roku Von Forester [7] i to jemu czasami przypisuje się jego wprowadzenie. Współczesne modele strukturalne są szeroko rozpowszechnione. Oprócz rozkładu wiekowego, opisują one inne rozkłady populacji, np. w populacjach nowotworowych rozkład przestrzenny, lub też tzw. „dojrzałość” w populacjach komórkowych. Nasze rozważania rozpoczniemy od modelu produkcji krwinek czerwonych zaproponowanego przez M. Ważewską–Czyżewską i A. Lasotę [18], który dobrze wyjaśnia dlaczego warto rozpatrywać modele strukturalne.

1. Dynamika układu krwinek czerwonych

1.1. Wprowadzenie biologiczne. Rozpoczniemy od podania niezbędnych faktów biologicznych. Krwinki czerwone (tzw. erytrocyty) powstają w szpiku kostnym z niezróżnicowanych komórek szpiku kostnego zwanych macierzystymi. Proces ten jest dość złożony i wymaga kilku podziałów komórki i jej wyspecjalizowania się do transportu tlenu. W procesie powstawania erytrocytu kluczową rolę odgrywa substancja zbliżona do hormonu, tak zwana erytropoetyna. Proces różnicowania trwa u zdrowego człowieka około 4 dni. Po opuszczeniu szpiku kostnego erytrocyty przedostają się do krążenia, gdzie żyją około 120 dni, a następnie są eliminowane. W warunkach chorobowych erytrocyt może

szybciej starzeć się oraz mogą ginąć również krwinki młode. Czas przekształcenia się komórki niezróżnicowanej do erytrocytu może również ulec zwiększeniu. Zaobserwowano, że u zdrowego człowieka istnieje silna tendencja do utrzymywania ilości krążących erytrocytów na stałym poziomie. Nagłe zmniejszenie ich ilości prowadzi do wyraźnego pobudzenia procesu ich tworzenia.

1.2. Model. Oznaczmy przez $n(t, a)$ rozkład wiekowy populacji krwinek, a więc $\int_0^A n(t, a) da$ jest ilością krwinek, których wiek w chwili t nie przekracza A . Przez $N(t)$ oznaczamy całkowitą liczbę krwinek w chwili t , tj. $N(t) = \int_0^\infty n(t, a) da$. Ilość krwinek w wieku a , które zginęły w przedziale czasowym $(t, t + \Delta t)$ wynosi

$$n(t, a) - n(t + \Delta t, a + \Delta t),$$

a więc liczba

$$\frac{n(t, a) - n(t + \Delta t, a + \Delta t)}{n(t, a)}$$

jest prawdopodobieństwem, że krwinka która w chwili t jest w wieku a , zginie w przedziale $[t, t + \Delta t]$. Zakładamy, że istnieje granica

$$(4.1) \quad \lambda(t, a) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{n(t, a) - n(t + \Delta t, a + \Delta t)}{n(t, a)\Delta t}.$$

Wtedy $\lambda(t, a)$ nazywamy *współczynnikiem destrukcji*. Zakładając istnienie pochodnych cząstkowych funkcji $n(t, a)$, wzór (4.1) można zapisać za pomocą równania cząstkowego

$$(4.2) \quad \frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} = -\lambda(t, a)n(t, a).$$

Produkcję krwinek opisuje funkcja $p(t) = n(t, 0)$. Ponieważ $p'(t)$ opisuje przyrost produkcji, więc jednostkowy przyrost produkcji

$$(4.3) \quad S(t) = \frac{p'(t)}{p(t)}$$

będziemy nazywać *stopniem pobudzenia układu* (w warunkach równowagi $S(t) = 0$). Będziemy zakładać, że stopień pobudzenia jest proporcjonalny do zmiany ilości krwinek w krwioobiegu, a więc

$$(4.4) \quad S(t) = -\gamma \frac{d}{dt} N(t - h),$$

gdzie γ jest współczynnikiem proporcjonalności (*współczynnik pobudliwości*), a h oznacza opóźnienie z jakim działa układ krwiotwórczy. Zatem ubytkowi krwinek odpowiada wzrost pobudzenia układu. Ze wzorów (4.3) i (4.4) otrzymujemy

$$(4.5) \quad \frac{p'(t)}{p(t)} = -\gamma N'(t-h),$$

a stąd po odcałkowaniu obu stron równania (4.5) dostajemy

$$(4.6) \quad p(t) = \varrho e^{-\gamma N(t-h)},$$

gdzie ϱ jest stałą całkowania. Współczynnik ϱ związany jest z zapotrzebowaniem organizmu na tlen - im większe zapotrzebowanie, tym większe ϱ . Zestawiając wzory (4.2) i (4.6) otrzymujemy opis układu produkcji krwinek czerwonych.

$$(4.7) \quad \begin{cases} \frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} = -\lambda(t, a)n, \\ n(t, 0) = \varrho \exp\{-\gamma \int_0^\infty n(t-h, a) da\}. \end{cases}$$

1.3. Rozwiązania stacjonarne. Układ równań (4.7) możemy rozwiązywać przy użyciu metody charakterystyk i zastąpić układ (4.7) odpowiednim równaniem całkowym na funkcję $n(t, 0)$. Metodę charakterystyk omówimy przy okazji ogólnych rozważań dotyczących modeli strukturalnych, a teraz ograniczymy się do modeli zredukowanych związanych z układem (4.2).

Rozpocznijmy od rozwiązania stacjonarnego. Zakładamy, że współczynnik destrukcji $\lambda(t, a)$ nie zależy od t , tj. $\lambda(t, a) = \lambda(a)$ i będziemy szukać rozwiązania n niezależnego od t , tj. $n(t, a) = n(a)$. Wtedy z równania (4.2) otrzymujemy

$$n'(a) = -\lambda(a)n(a),$$

a więc

$$(4.8) \quad n(a) = n(0) \exp\left(-\int_0^a \lambda(s) ds\right),$$

a po podstawieniu do równania całkowego z układu (4.7) otrzymujemy

$$n(0) = \varrho \exp\left\{-\gamma n(0) \int_0^\infty \exp\left[-\int_0^a \lambda(s) ds\right] da\right\}.$$

Przyjmijmy oznaczenie $c = \int_0^\infty \exp[-\int_0^a \lambda(s) ds] da$. Wtedy $n(0)$ można wyliczyć z równania przestępnego

$$(4.9) \quad n(0) = \varrho e^{-\gamma c n(0)}.$$

Dalsze badania rozwiązania stacjonarnego można prowadzić wybierając postać destrukcji. W tym modelu dość dobrze zgadza się z danymi eksperymentalnymi krzywa Gompertza $\lambda(a) = Ke^{\alpha a}$. Wtedy

$$(4.10) \quad n(a) = n(0) \exp\left\{-\frac{K}{\alpha}[\exp(\alpha a) - 1]\right\}.$$

1.4. Model z opóźnieniem. W przypadku, gdy chcemy badać jedynie całkowitą ilość krwinek w chwili t , możemy dokonać pewnego uproszczenia modelu (4.7). Wprowadzamy współczynnik

$$(4.11) \quad \mu = \frac{\int_0^\infty \lambda(t, a)n(t, a) da}{\int_0^\infty n(t, a) da},$$

który możemy interpretować jako prawdopodobieństwo zniszczenia krwinki w jednostce czasu. Formalnie μ zależy od t , ale będziemy przyjmować, że μ jest stałą. Uproszczenia tego rodzaju często dokonuje się, gdy chcemy zastąpić model bardziej skomplikowany, modelem łatwiejszym do analizy matematycznej. Całkując względem a równanie (4.2) w przedziale $[0, \infty)$ dostajemy:

$$(4.12) \quad \int_0^\infty \frac{\partial}{\partial t} n(t, a) da + \int_0^\infty \frac{\partial}{\partial a} n(t, a) da = - \int_0^\infty \lambda(t, a)n(t, a) da.$$

Ponieważ $N(t) = \int_0^\infty n(t, a) da$, więc pierwszą całkę we wzorze (4.12) można zapisać w postaci $N'(t)$. Jeżeli przyjmiemy naturalne założenie, że $\lim_{a \rightarrow \infty} n(t, a) = 0$, to druga całka wynosi $-n(t, 0)$. Zaś ze wzoru (4.11) trzecią całkę można zastąpić wyrażeniem $-\mu N(t)$. Zatem wzór (4.12) można zapisać w postaci

$$(4.13) \quad N'(t) - n(t, 0) = -\mu N(t)$$

Korzystając z drugiego równania układu (4.7), możemy zastąpić $n(t, 0)$ przez $\varrho \exp\{-\gamma N(t-h)\}$, a więc ostatecznie otrzymujemy równanie

$$N'(t) = -\mu N(t) + \varrho e^{-\gamma N(t-h)},$$

które badaliśmy w Rozdziale 3.

2. Podstawowy model strukturalny

W tej części książki przedstawimy ogólne podejście do modeli strukturalnych. Będziemy rozważać populację osobników z których każdy charakteryzowany jest poprzez zespół parametrów $x = (x_1 \dots, x_n)$. Ponieważ model ma być na tyle ogólny, aby mógł być stosowany zarówno do opisu populacji komórkowych, jak również w opisach demograficznych, więc na początek nie będziemy zajmować się zagadnieniem jakie parametry mają osobniki potomne w chwili narodzin, jeżeli znamy parametry rodzica (rodziców).

2.1. Podstawowe równanie ciągłości. Zakładamy, że dla dowolnego osobnika parametry $(x_1 \dots, x_n)$ należą do jakiegoś zbioru G . Wygodnie jest przyjąć, że G jest obszarem, lub że G jest zbiorem domkniętym, którego wnętrze jest obszarem i domknięcie wnętrza pokrywa się z G . Zakładamy, że układ równań

$$(4.14) \quad x'(t) = g(x(t))$$

opisuje zmianę parametrów niezależnie od wyboru osobnika, gdzie $g : G \rightarrow G$ jest funkcją klasy C^1 taką, że dla dowolnego $x_0 \in G$ rozwiązanie $x(t)$ spełniające warunek początkowy $x(0) = x_0$ istnieje dla wszystkich $t > 0$. W dalszej części będziemy rozważać również modele, które nie spełniają tego założenia.

Przyjmujemy, że osobnik o charakterystyce x może umrzeć w przedziale czasowym Δt z prawdopodobieństwem $\mu(x)\Delta t + o(\Delta t)$. W przypadku populacji komórkowych będziemy formalnie przyjmować, że komórka macierzysta dzieląc się umiera, a więc współczynnik $\mu(x)$ obejmuje śmiertelność osobnika oraz prawdopodobieństwo podziału komórki w jednostce czasu.

Niech $u(t, x)$ będzie rozkładem populacji ze względu na zespół parametrów x , a więc dla dowolnego zbioru $A \subset G$, $\int_A u(t, x) dx$ oznacza ilość osobników o parametrach $x \in A$ w chwili t , o takich osobnikach będziemy krótko mówić, że są to osobniki ze zbioru A . Należy podkreślić, że $u(t, x)$ nie jest rozkładem w sensie probabilistycznym, bo nie zakładamy, że $\int_G u(t, x) dx = 1$, a nawet, że ta całka jest stała.

Rozważmy model bez dopływu nowych osobników do populacji. Sprawdźmy, że funkcja u spełnia następujące równanie cząstkowe

$$(4.15) \quad \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} + \operatorname{div}(g(x)u(t, x)) = -\mu(x)u(t, x),$$

gdzie

$$(4.16) \quad \operatorname{div}(g(x)u(t, x)) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial}{\partial x_i} (g(x)u(t, x)).$$

W tym celu ustalmy obszar regularny D o gładkim brzegu i szacujemy wyrażenie

$$(4.17) \quad I(\Delta t) = \int_D u(t + \Delta t, x) dx - \int_D u(t, x) dx.$$

Wyrażenie $I(\Delta t)$ opisuje nam zmianę ilości osobników ze zbioru D po czasie Δt . Po pierwsze, w wyniku śmierci z obszaru D ubędzie w czasie Δt

$$(4.18) \quad \Delta t \int_D \mu(x)u(t, x) dx + o(\Delta t)$$

osobników. W wyniku zmiany parametrów część osobników ze zbioru D w chwili t znajdzie się poza tym zbiorem w chwili $t + \Delta t$, zaś część osobników spoza zbioru D znajdzie się w chwili $t + \Delta t$ w zbiorze D . Przepływ ten odbywa się poprzez brzeg S zbioru D i wynosi

$$(4.19) \quad -\Delta t \int_S (n(x) \cdot g(x)u(t, x)) d\sigma(x) + o(\Delta t),$$

gdzie $n(x)$ jest wektorem normalnym prostopadłym do brzegu S zbioru skierowanym na zewnątrz, $\sigma(x)$ jest miarą Riemanna na powierzchni S , $n(x) \cdot g(x)$ jest iloczynem skalarnym wektorów $n(x)$ i $g(x)$. Przypominamy, że iloczyn $n(x) \cdot g(x)\Delta S$ opisuje prędkość przepływu na zewnątrz powierzchni przez element powierzchni o polu ΔS . Ponieważ $u(t, x)$ jest gęstością rozkładu osobników, więc $n(x) \cdot g(x)\Delta S\Delta t$ jest ilością osobników, które wypływają z (odp. wpływają do) obszaru o polu ΔS w czasie Δt , gdy $n(x) \cdot g(x) > 0$ (odp. $n(x) \cdot g(x) < 0$). Korzystamy ze wzoru Gaussa–Ostrogradskiego

$$(4.20) \quad \int_S (n(x) \cdot g(x)u(t, x)) d\sigma(x) = \int_D \operatorname{div}(g(x)u(t, x)) dx$$

i ze wzorów (4.17), (4.18), (4.19), (4.20) otrzymujemy

$$(4.21) \quad \int_D [u(t + \Delta t, x) - u(t, x)] dx = \\ - \Delta t \int_D \operatorname{div}(g(x)u(t, x)) dx + \Delta t \int_D \mu(x)u(t, x) dx + o(\Delta t).$$

Dzieląc obie strony równania (4.21) przez Δt i przechodząc do granicy $\Delta t \rightarrow 0$ otrzymujemy

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \int_D \frac{u(t + \Delta t, x) - u(t, x)}{\Delta t} dx = \\ - \int_D \operatorname{div}(g(x)u(t, x)) dx + \int_D \mu(x)u(t, x) dx.$$

Zakładamy, że możemy przejść do granicy pod znakiem całki w pierwszym wyrażeniu i otrzymujemy

$$(4.22) \quad \int_D \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} dx = - \int_D \operatorname{div}(g(x)u(t, x)) dx + \int_D \mu(x)u(t, x) dx.$$

Ponieważ równość (4.22) jest prawdziwa dla dowolnego dostatecznie regularnego zbioru D , więc możemy opuścić znak całki i otrzymujemy wzór (4.15).

2.2. Warunki brzegowe - kontra operator rozmnażania. Dalejsze rozważania powinny dotyczyć modelu uwzględniającego narodziny nowych osobników. Rozwiązanie tego zagadnienia nie jest jednoznaczne i oczywiste. Pojawiają się tu dwie istotnie różne możliwości. Jeżeli na przykład x jest parametrem jednowymiarowym opisującym wiek komórki, zwykle przyjmujemy oznaczenie a , to nowe osobniki mają wiek 0 bez względu jaki był wiek jego rodzica (rodziców). Zatem w tym przypadku ilość nowych osobników $u(t, 0)$ jest pewnym funkcjonałem rozkładu ilości osobników w populacji $u(t, a) = F(u(t, a))$ przy każdym ustalonym t . Na przykład, gdy rozpatrujemy populacje komórkowe w idealnych warunkach, to zwykle przyjmujemy, że

$$(4.23) \quad u(t, 0) = 2 \int_0^\infty u(t, a)b(a) da,$$

gdzie $b(a)\Delta t$ opisuje prawdopodobieństwo podziału komórki w wieku a w przedziale czasowym długości Δt . Podobne modele dotyczą innych populacji. Na przykład w modelach demograficznych dotyczących ludzi, zwykle wystarczy ograniczyć się jedynie do populacji kobiet i

$b(a)\Delta t$ będzie prawdopodobieństwem urodzin córki w przedziale czasowym długości Δt , i wtedy $u(t, 0) = \int_0^\infty u(t, a)b(a) da$. Jeżeli uwzględnimy zasoby środowiska, to wzór (4.23) ulega sporym modyfikacjom. Prawdopodobieństwo urodzin zależy od ilości osobników w populacji, a więc b będzie funkcją dwóch zmiennych a i $\int_0^\infty u(t, a) da$.

Jeżeli rozważymy populację komórkową, a parametrem będzie masa komórki m , to w wyniku podziału komórki otrzymamy dwie komórki potomne zwykle o tej samej masie $\frac{m}{2}$. W tym przypadku nie możemy posłużyć się warunkiem brzegowym typu (4.23). Musimy zmodyfikować równanie (4.15) tak aby uwzględnić proces otrzymywania nowych komórek. Załóżmy, że prawdopodobieństwo podziału komórki o masie m w przedziale czasowym $(t, t + \Delta t)$ wynosi $b(m)\Delta t$, zaś prawdopodobieństwo śmierci (bez uwzględnienia podziału) wynosi $d(m)\Delta t$, a więc $\mu(m) = d(m) + b(m)$. Ilość nowych komórek o masie nie większej niż m powstałych w czasie Δt wynosi

$$(4.24) \quad \Delta t \int_0^{2m} 2b(r)u(t, r) dr + o(\Delta t)$$

bowiem każda komórka o masie $r \leq 2m$ może podzielić się na dwie komórki o masie $\frac{r}{2} \leq m$ z prawdopodobieństwem $b(r)\Delta t$. Podstawiając w całce (4.24) $r = 2s$ wzór (4.24) zapisujemy w postaci

$$\Delta t \int_0^m 4b(2s)u(t, 2s) ds + o(\Delta t),$$

a ogólne prawdopodobieństwo pojawienia się nowych komórek o masie ze zbioru D w przedziale czasowym długości Δt wynosi

$$(4.25) \quad \Delta t \int_D 4b(2s)u(t, 2s) ds + o(\Delta t).$$

Wzór (4.25) i wzory (4.17), (4.18), (4.19), (4.20) prowadzą do nowej wersji równania (4.15) uwzględniającej pojawienie się nowych komórek w wyniku podziału

$$(4.26) \quad \frac{\partial}{\partial t}u(t, m) + \frac{\partial}{\partial m}(g(m)u(t, m)) = -\mu(m)u(t, m) + 4b(2m)u(t, 2m),$$

gdzie $\mu(m) = d(m) + b(m)$, a równanie $m' = g(m)$ opisuje wzrost masy komórki.

Zatem pojawianie się nowych osobników można uwzględnić w modelach strukturalnych na dwa sposoby, albo poprzez podanie warunków

brzegowych, albo poprzez dodanie do prawej strony równania składnika opisującego proces dziedziczenia zbioru parametrów przez osobniki potomne.

2.3. Metoda charakterystyk. Omówimy teraz metodę rozwiązywania równania (4.15). Zauważmy, że równanie to można zapisać w postaci

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \sum_{i=1}^n g_i(x) \frac{\partial u}{\partial x_i} = - \left[\mu(x) + \sum_{i=1}^n \frac{\partial g_i}{\partial x_i}(x) \right] u(t, x).$$

Przyjmijmy oznaczenie

$$f(x, u) = - \left[\mu(x) + \sum_{i=1}^n \frac{\partial g_i}{\partial x_i}(x) \right] u.$$

Wtedy równanie (4.15) można zapisać w postaci

$$(4.27) \quad \frac{\partial u}{\partial t} + \sum_{i=1}^n g_i(x) \frac{\partial u}{\partial x_i} = f(x, u).$$

O funkcjach $g_1(x), \dots, g_n(x)$ będziemy zakładać, że mają ciągłe pochodne cząstkowe, a funkcja $\mu(x)$ jest ciągła w zbiorze G . Wtedy f jest funkcją ciągłą zmiennej x i liniową względem zmiennej u , w szczególności f ma ciągłą pochodną cząstkową względem u .

Będziemy szukać rozwiązania równania (4.27) spełniającego warunek początkowy

$$(4.28) \quad u(0, x) = v(x),$$

gdzie v jest funkcją określoną na G o wartościach w \mathbb{R} . Początkowo będziemy zakładać, że v jest funkcją różniczkowalną. Pokażemy, że wtedy istnieje rozwiązanie równania (4.27) spełniające warunek (4.28), a więc istnieje funkcja różniczkowalna u spełniająca równania (4.27) i (4.28). Takie rozwiązanie będziemy nazywać *klasycznym*. Później wprowadzimy pojęcie rozwiązania *uogólnionego*, które będzie granicą rozwiązań klasycznych, ale może nie być funkcją różniczkowalną.

Rozwiązanie $x(t)$ układu równań

$$(4.29) \quad x'(t) = g(x(t))$$

spełniające dla pewnego $t \in \mathbb{R}$ warunek $x(t) = x_0$, gdzie $x_0 \in G$, nazywamy *charakterystyką* przechodzącą przez punkt x_0 . Czasami będzie

wygodnie oznaczać charakterystykę spełniającą warunek początkowy $x(0) = x_0$ przez $\pi_t x_0$. Z równaniem (4.27) związany jest układ równań różniczkowych zwyczajnych

$$(4.30) \quad \begin{cases} x'(t) = g(x(t)), \\ z'(t) = f(x(t), z(t)). \end{cases}$$

Równania te nazywamy *równaniami charakterystycznymi* dla równania (4.27).

TWIERDZENIE 4.1. *Jeżeli u jest rozwiązaniem równania (4.27) w zbiorze $(-\alpha, \alpha) \times D$, gdzie D jest obszarem zawartym w G , a α liczbą dodatnią, to dla dowolnej charakterystyki $x(t)$ leżącej w G funkcja $z(t) = u(t, x(t))$ spełnia układ (4.30). Na odwrót, jeżeli u jest funkcją różniczkowalną taką, że dla dowolnej charakterystyki $x(t)$ funkcja $z(t) = u(t, x(t))$ spełnia układ (4.30), to u jest rozwiązaniem równania (4.27).*

DOWÓD. Niech u będzie funkcją różniczkowalną w zbiorze $(-\alpha, \alpha) \times D$ i niech $x(t)$ będzie charakterystyką leżącą w zbiorze D . Przyjmijmy oznaczenie $z(t) = u(t, x(t))$. Wtedy

$$(4.31) \quad z'(t) = \frac{\partial u}{\partial t} + \sum_{i=1}^n x'_i(t) \frac{\partial u}{\partial x_i} = \frac{\partial u}{\partial t} + \sum_{i=1}^n g_i(x) \frac{\partial u}{\partial x_i}.$$

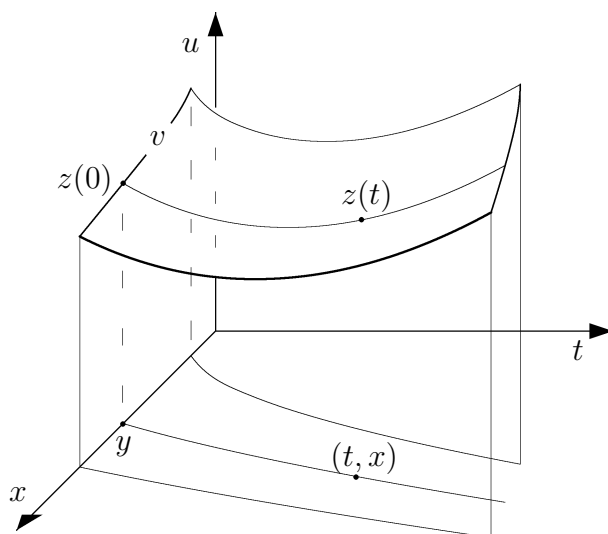
Jeżeli u jest rozwiązaniem równania (4.27), to z (4.31) otrzymujemy

$$(4.32) \quad z'(t) = f(x(t), u(t, x(t))) = f(x(t), z(t)),$$

a więc funkcje $x(t)$ i $z(t)$ spełniają układ (4.30). Przypuśćmy teraz, że u jest funkcją różniczkowalną taką, że dla dowolnej charakterystyki $x(t)$ funkcja $z(t) = u(t, x(t))$ spełnia układ (4.30). Wtedy ze wzoru (4.31) i z ostatniego równania układu (4.30) otrzymujemy

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x(t)) + \sum_{i=1}^n g_i(x(t)) \frac{\partial u}{\partial x_i}(t, x(t)) = f(x(t), u(t, x(t))),$$

dla dowolnej charakterystyki $x(t)$. W szczególności, jeżeli punkt (t, x) należy do dziedziny funkcji u , to biorąc charakterystykę przechodzącą przez punkt x w chwili t otrzymamy $x(t) = x$ i u spełnia równanie (4.27) w punkcie (t, x) . \square



RYSUNEK 1. Metoda charakterystyk

Z twierdzenia 4.1 wynika metoda rozwiązywania równania (4.27). Zakładamy, że funkcja różniczkowalna v jest określona w obszarze D zawartym w G . Przez $\mathcal{T}(x)$ dla $x \in G$ oznaczamy dziedzinę rozwiązania $x(t)$ równania (4.29) spełniającego warunek początkowy $x(0) = x$. Niech

$$E = \{(t, x) : x = \pi_t y \text{ dla } y \in D \text{ i } t \in \mathcal{T}(y)\}.$$

Wtedy w obszarze E istnieje rozwiązanie równania (4.27) spełniające warunek początkowy $u(0, x) = v(x)$. Rozwiązanie to możemy otrzymać w następujący sposób (patrz Rys. 1). Ustalmy punkt $(t, x) \in E$. Szukamy punktu y takiego, że $x = \pi_t y$, a następnie rozwiązujemy równanie

$$(4.33) \quad z'(t) = f(\pi_t y, z(t))$$

z warunkiem początkowym $z(0) = v(y)$. Wtedy

$$u(t, x) = z(t).$$

Przykład 4.1. Wyznamy rozwiązanie równania

$$(4.34) \quad \frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial a} = -\mu(a)u$$

spełniające warunek początkowy $u(0, a) = v(a)$ dla $a \geq 0$. Równanie (4.29) redukuje się do równania $a' = 1$, a więc $\pi_t y = y + t$. Stąd

$E = \{(t, a) : a \geq t\}$, bo $a = \pi_t y \geq t$ dla $y \geq 0$. Równanie (4.34) przyjmuje postać

$$z'(t) = -\mu(t+y)z(t).$$

Rozwiązując ostatnie równanie z warunkiem początkowym $z(0) = v(y)$ otrzymujemy

$$z(t) = v(y) \exp \left\{ - \int_y^{t+y} \mu(r) dr \right\}.$$

Ponieważ $a = \pi_t y = y + t$, więc

$$u(t, a) = z(t) = v(a-t) \exp \left\{ - \int_{a-t}^a \mu(r) dr \right\}$$

dla $a \geq t$. Zauważmy, że jeżeli znamy rozkład populacji w chwili $t = 0$, to w chwili $t > 0$ z równania (4.34) możemy jedynie odtworzyć rozkład osobników w wieku $a \geq t$. Rozkład osobników młodszych otrzymamy uwzględniając warunek brzegowy (4.23).

Metodę opisaną w przykładzie 4.1 można zastosować w ogólnej sytuacji. Uwzględniając postać funkcji f wzór (4.33) można zapisać następująco:

$$(4.35) \quad z'(t) = - \left[\mu(\pi_t y) + \sum_{i=1}^n \frac{\partial g_i}{\partial x_i}(\pi_t y) \right] z(t),$$

a stąd

$$\frac{d}{dt} \ln z(t) = - \left[\mu(\pi_t y) + \sum_{i=1}^n \frac{\partial g_i}{\partial x_i}(\pi_t y) \right].$$

Po odcałkowaniu i prostych przekształceniach otrzymujemy

$$(4.36) \quad z(t) = z(0) \exp \left\{ - \int_0^t [\mu(\pi_s y) + (\operatorname{div} g)(\pi_s y)] ds \right\}.$$

Przekształćmy całkę $\int_0^t (\operatorname{div} g)(\pi_s y) ds$ korzystając ze wzoru Liouville'a na zmianę pola obszaru pod działanie układu dynamicznego związanego z równaniem różniczkowym (4.29). Niech A będzie obszarem w G i niech $\operatorname{vol}(\pi_s(A))$ będzie objętością zbioru $\pi_s(A)$. Wtedy ze wzoru Liouville'a mamy

$$(4.37) \quad \frac{d}{ds} \operatorname{vol}(\pi_s(A)) = \int_{\pi_s(A)} \operatorname{div} g(x) dx.$$

Ponieważ

$$(4.38) \quad \operatorname{vol}(\pi_s(A)) = \int_A \det \left[\frac{d\pi_s y}{dy} \right] dy,$$

więc

$$\frac{d}{ds} \int_A \det \left[\frac{d\pi_s y}{dy} \right] dy = \int_A \operatorname{div} g(\pi_s y) \cdot \det \left[\frac{d\pi_s y}{dy} \right] dy,$$

gdzie \det oznacza wyznacznik macierzy. Ponieważ A był dowolnym obszarem, więc

$$(4.39) \quad \frac{d}{ds} \det \left[\frac{d\pi_s y}{dy} \right] = \operatorname{div} g(\pi_s y) \cdot \det \left[\frac{d\pi_s y}{dy} \right].$$

Kładąc $\varphi(s) = \det \left[\frac{d\pi_s y}{dy} \right]$ i $\psi(s) = \operatorname{div} g(\pi_s y)$ równanie (4.39) możemy zapisać w postaci

$$\varphi'(s) = \psi(s)\varphi(s),$$

a stąd

$$\varphi(t) = \varphi(0) \exp \int_0^t \psi(s) ds.$$

Ponieważ $\pi_0 y = y$, więc $\varphi(0) = 1$, a stąd

$$(4.40) \quad \det \left[\frac{d\pi_t y}{dy} \right] = \exp \int_0^t \operatorname{div} g(\pi_s y) dy.$$

Zgodnie z przyjętymi oznaczeniami $z(t) = u(t, x)$, $x = \pi_t y$, $z(0) = v(y)$, więc wzór (4.36) możemy zapisać w postaci

$$(4.41) \quad u(t, x) = v(\pi_{-t} x) \det \left[\frac{dy}{d\pi_t y} \right] \exp \left\{ - \int_0^t \mu(\pi_{s-t} x) ds \right\},$$

a stąd

$$(4.42) \quad u(t, x) = v(\pi_{-t} x) \det \left[\frac{d\pi_{-t} x}{dx} \right] \exp \left\{ - \int_{-t}^0 \mu(\pi_s x) ds \right\}.$$

2.4. Rozwiązania klasyczne i uogólnione. Wzór (4.42) wyznacza nam rozwiązanie równania (4.15) spełniające warunek początkowy $u(0, x) = v(x)$. Rozwiązanie to jest poprawnie określone dla $t \geq 0$ i $x \in G$, jeżeli v jest funkcją różniczkowalną oraz $\pi_s x \in G$ dla $s \in [-t, 0]$. Mówimy wtedy o *rozwiązaniu klasycznym*, a więc o funkcji która spełnia równanie. Zauważmy, że we wzorze (4.42) jako v możemy podstawić na przykład funkcję ciągłą. Wtedy u też będzie funkcją ciągłą. Będziemy wtedy mówić, że u jest *rozwiązaniem uogólnionym*. Rozwiązanie u można również otrzymać jako granicę ciągu rozwiązań klasycznych. Wystarczy rozważyć ciąg (v_n) funkcji różniczkowalnych zbieżny niemal

jednostajnie do v na zbiorze G . Wtedy ciąg rozwiązań (u_n) spełniających warunek początkowy $u_n(0, x) = v_n(x)$ będzie zbieżny niemal jednostajnie do u . Rozważając rozwiązania uogólnione równania (4.15) warto uwzględnić funkcje początkowe v z przestrzeni $L^1(G)$ z miarą Lebesgue'a na G . Zauważmy, że jeżeli v jest funkcją mierzalną, to u jest funkcją mierzalną ze względu na zespół zmiennych (t, x) jak i przy każdym ustalonym t . Niech $G_t = \{x : \pi_{-s}x \in G \text{ dla } s \in [0, t]\}$ i niech $\Psi(t, x) = \exp\{-\int_{-t}^0 \mu(\pi_s x) ds\}$. Wtedy $0 \leq \Psi(t, x) \leq 1$ dla $t \geq 0$ i $x \in G_t$. Stąd

$$\int_{G_t} |u(t, x)| dx \leq \int_{G_t} |v(\pi_{-t}x)| \det \left[\frac{d\pi_{-t}x}{dx} \right] dx \leq \int_G |v(x)| dx.$$

Zatem, gdy $v \in L^1(G)$, to $u(t, \cdot) \in L^1(G)$ dla dowolnego $t \geq 0$. Sensownie jest przyjąć, że $u(t, x) = 0$ dla $x \in G \setminus G_t$. Możemy wtedy określić półgrupę ciągłą $\{S(t)\}_{t \geq 0}$ operatorów dodatnich na przestrzeni $L^1(G)$ wzorem

$$(4.43) \quad S(t)v(x) = u(t, x),$$

gdzie u jest rozwiązaniem uogólnionym równania (4.15) odpowiadającym $v \in L^1(G)$. Podamy teraz interpretację probabilistyczną wzoru (4.42), która pozwoli wprowadzić nam *jeszcze ogólniejsze* rozwiązania równania (4.15), mianowicie rozwiązanie określone na przestrzeni miar skończonych. Niech m_t będzie miarą skończoną na σ -algebrze podzbiorów borelowskich G o gęstości rozkładu $u(t, x)$, tj.

$$(4.44) \quad m_t(A) = \int_A u(t, x) dx$$

dla dowolnego zbioru borelowskiego A . Niech f będzie funkcją ciągłą i ograniczoną z G w \mathbb{R} . Z (4.42) i (4.44) otrzymujemy

$$\begin{aligned} \int_G f(x) m_t(dx) &= \int_G f(x) u(t, x) dx \\ &= \int_G f(x) v(\pi_{-t}x) \det \left[\frac{d\pi_{-t}x}{dx} \right] \exp \left\{ - \int_{-t}^0 \mu(\pi_s x) ds \right\} dx \\ &= \int_{G'} f(\pi_t x) \exp \left\{ - \int_0^t \mu(\pi_s x) ds \right\} m_0(dx), \end{aligned}$$

gdzie $G' = \{x : \pi_s x \in G \text{ dla } s \in [0, t]\}$. Wygodnie jest dołączyć do zbioru G dodatkowy stan, będziemy go oznaczać $*$ i przyjąć, że $\pi_t x = *$, gdy dla pewnego $s \in [0, t]$ wyrażenie $\pi_s x$ nie jest określone lub nie należy do zbioru G . Niech

$$(4.45) \quad \Phi(t, x) = \exp \left\{ - \int_0^t \mu(\pi_s x) ds \right\}$$

dla $t > 0$ i $x \in G_t$ oraz $\Phi(t, x) = 0$ gdy $\pi_t x = *$. Wtedy

$$(4.46) \quad \int_G f(x) m_t(dx) = \int_G f(\pi_t x) \Phi(t, x) m_0(dx).$$

Wzór (4.46) pozwala określić rozwiązania na przestrzeni miar. Mianowicie, niech m_0 będzie pewną skończoną miarą borelowską na G . Wtedy prawa strona równania jest pewnym funkcjonałem ciągłym na przestrzeni funkcji ciągłych i ograniczonych. Z twierdzenia Riesz istnieje miara skończona m_t taka, że dla każdej funkcji ciągłej i ograniczonej f zachodzi równość (4.46). W szczególności gdy miara m_0 jest miarą probabilistyczną skupioną w punkcie x_0 (taką miarę nazywamy deltą Diraca i oznaczamy δ_{x_0}), to $m_t = \Phi(t, x_0) \delta_{\pi_t x_0}$, a więc miara m_t skupiona jest w punkcie $\pi_t x_0$ i odpowiednio przeskalowana za pomocą funkcji $\Phi(t, x_0)$. Funkcję $\Phi(t, x)$ nazywamy *funkcją przeżycia* i opisuje ona prawdopodobieństwo, że osobnik o wyjściowym zestawie parametrów x dożywa do wieku t . Istotnie, prawdopodobieństwo warunkowe, że osobnik, który dożył wieku t , umrze w przedziale wieku $[t, t + \Delta t]$, wynosi $\mu(\pi_t x) \Delta t + o(\Delta t)$. Niech T^x oznacza zmienną losową opisującą długość życia osobnika, który w chwili urodzin był opisywany zestawem parametrów x . Wtedy

$$\text{Prob}(T^x \in [t, t + \Delta t] \mid T^x \geq t) = \mu(\pi_t x) \Delta t + o(\Delta t).$$

Z drugiej strony z definicji funkcji $\Phi(x, t)$ mamy

$$\begin{aligned} \text{Prob}(T^x \in [t, t + \Delta t] \mid T^x \geq t) &= \frac{\text{Prob}(T^x \in [t, t + \Delta t])}{\text{Prob}(T^x \geq t)} \\ &= \frac{\Phi(t, x) - \Phi(t + \Delta t, x)}{\Phi(t, x)}. \end{aligned}$$

Zatem

$$\frac{\Phi(t, x) - \Phi(t + \Delta t, x)}{\Phi(t, x)} = \mu(\pi_t x) \Delta t + o(\Delta t).$$

Dzieląc obie strony ostatniego równania przez Δt i przechodząc do granicy, gdy $\Delta t \rightarrow 0$ otrzymujemy

$$-\frac{\partial \Phi(t, x)}{\partial t} = \mu(\pi_t x),$$

a stąd

$$(4.47) \quad \frac{\partial}{\partial t} [\ln \Phi(t, x)] = -\mu(\pi_t x).$$

Ponieważ $\Phi(0, x) = 1$, więc z równania (4.47) wynika że

$$\ln \Phi(t, x) = -\int_0^t \mu(\pi_s x) ds,$$

a więc funkcja Φ jest określona wzorem (4.45). Rozważmy teraz proces ξ_t^x opisujący parametry osobnika w wieku t , jeżeli w chwili narodzin miał parametry x . Przyjmijmy oznaczenie $\xi_t^x = *$, gdy $T^x < t$ tj. wtedy, gdy osobnik zmarł lub opuścił zbiór G w chwili $s < t$. Wtedy

$$\text{Prob}(\xi_t^x = \pi_t x) = 1 - \text{Prob}(\xi_t^x = *) = \Phi(t, x).$$

Po uzupełnieniu zbioru G o punkt $*$ i przyjęciu, że $\Phi(t, *) = 1$ dla $t \geq 0$ otrzymamy również wzór (4.46), ale dodatkowo mamy

$$m_t(G \cup \{*\}) = m_0(G \cup \{*\}),$$

a więc, w szczególności miary probabilistyczne przechodzą na miary probabilistyczne. Wzór (4.46) podaje nam w jaki sposób zmienia się miara m_t . Mamy

$$(4.48) \quad m_t(\pi_t(A)) = \int_A \Phi(t, x) m_0(dx)$$

dla dowolnego zbioru borelowskiego $A \subset G \cup \{*\}$. Z transformacją (4.48) związana jest *rodzina procesów Markowa*, w szczególności dla każdego $x \in G \cup \{*\}$ proces ξ_t^x jest *procesem Markowa*. Zagadnienie to będziemy rozważać w dalszej części książki, a teraz jedynie sprawdzimy jakie równanie spełnia funkcja $u(t, x) = Ef(\xi_t^x)$, gdzie f jest funkcją ograniczoną określoną na $G \cup \{*\}$ i ma ciągłą pochodną na G . Zgodnie ze wzorem (4.46) mamy

$$\begin{aligned} u(t, x) &= Ef(\xi_t^x) = \int_{G \cup \{*\}} f(y) m_t(dy) \\ &= \int_{G \cup \{*\}} f(\pi_t y) \Phi(t, y) m_0(dy) = f(\pi_t x) \Phi(t, x) \end{aligned}$$

bo $m_0 = \delta_x$. Zatem

$$(4.49) \quad u(t, x) = f(\pi_t x) \Phi(t, x).$$

Można łatwo sprawdzić, że wzór (4.49) określa półgrupę operatorów dodatnich na przestrzeni $C(G \cup \{*\})$:

$$(4.50) \quad U(t)f(x) = f(\pi_t x) \Phi(t, x), \quad t \geq 0.$$

Półgrupa ta może nie być ciągła (patrz zadanie 4.4). Korzystając ze wzoru (4.45) i (4.49) otrzymujemy

$$(4.51) \quad u(t, x) = f(\pi_t x) \exp \left\{ - \int_0^t \mu(\pi_s x) ds \right\}.$$

Stąd

$$u(t, \pi_{-t} x) = f(x) \exp \left\{ - \int_{-t}^0 \mu(\pi_s x) ds \right\},$$

a ponieważ

$$\frac{d}{dt} u(t, \pi_{-t} x) = u(t, \pi_{-t} x) \frac{d}{dt} \left\{ - \int_{-t}^0 \mu(\pi_s x) ds \right\} = -u(t, \pi_{-t} x) \mu(\pi_{-t} x)$$

oraz

$$\frac{d}{dt} u(t, \pi_{-t} x) = \frac{\partial u}{\partial t} + \sum_{i=1}^n \frac{\partial u}{\partial x_i} \cdot \frac{d}{dt} (\pi_{-t}^i x) = \frac{\partial u}{\partial t} - \sum_{i=1}^n \frac{\partial u}{\partial x_i} g_i(\pi_{-t} x),$$

a więc funkcja spełnia równanie

$$(4.52) \quad \frac{\partial u}{\partial t} - \sum_{i=1}^n g_i(x) \frac{\partial u}{\partial x_i} = -\mu(x) u(t, x).$$

Równania (4.15) i (4.52) nazywamy *równaniami sprzężonymi*. Równania (4.15) i (4.52) można zapisać w postaci, odpowiednio,

$$(4.53) \quad \frac{\partial u}{\partial t} = Au, \quad \frac{\partial u}{\partial t} = A^* u,$$

gdzie operatory A i A^* dane są wzorami

$$A\varphi = -\mu\varphi - \sum_{i=1}^n \frac{\partial}{\partial x_i} (g_i \varphi),$$

$$A^* \varphi = -\mu\varphi + \sum_{i=1}^n g_i \frac{\partial \varphi}{\partial x_i}.$$

Operatory A i A^* są *sprzężone*, tj.

$$(4.54) \quad \int_G A\varphi(x)\psi(x) dx = \int_G \varphi(x)A^*\psi(x) dx,$$

gdy φ i ψ są funkcjami o ciągłych pochodnych takimi, że f i Af są funkcjami całkownymi, a f i A^*f są ograniczone. Ze wzoru (4.46)

wynika natychmiast, że półgrupy $\{S(t)\}_{t \geq 0}$ i $\{U(t)\}_{t \geq 0}$ są *sprzężone*, tj.

$$(4.55) \quad \int_G S(t)\varphi(x)\psi(x) dx = \int_G \varphi(x)U(t)\psi(x) dx$$

dla $\varphi \in L^1(G)$ oraz $\psi \in C(G)$.

2.5. Ogólny operator rozmnażania. Już ze wstępnej analizy zaprezentowanej w części 2.2 widać, że dodanie do modelu (4.15) procesu narodzin może prowadzić do dużych komplikacji. Spróbujemy wprowadzić jednolity model obejmujący między innymi modele z warunkiem brzegowym (4.23) i z operatorem rozmnażania (4.26). Tak jak poprzednio będziemy przyjmować, że każdy osobnik jest opisany za pomocą parametru $x \in G$, $G \subset \mathbb{R}^n$, który zmienia się w czasie zgodnie z równaniem (4.14). Przyjmujemy, że osobnik o parametrze x , w ustalonym małym przedziale czasowym Δt , może mieć k nowych potomków z prawdopodobieństwem $b_k(x)\Delta t + o(\Delta t)$.

Rozkład parametrów osobników potomnych zależy zarówno od typu rozpatrywanej populacji jak również od wyboru parametrów. Najprostsze sytuacje zostały opisane w części 2.2, mianowicie, jeżeli parametrem jest wiek, to nowy osobnik ma wiek zero, a jeżeli masa komórki, to przy założeniu, że komórki potomne są identyczne, to masa komórki potomnej wynosi $m/2$, gdzie m jest masą dzielącej się komórki. Jeżeli odrzucimy tu zasadę równego podziału to rozkład masy komórek potomnych ma charakter losowy.

W ogólnej sytuacji wygodnie jest przyjąć, że jeżeli osobnik ma parametr x i ma k potomków, to rozkład parametrów u tych potomków opisany jest miarą probabilistyczną $\mathcal{P}_k(x, \cdot)$, a więc $\mathcal{P}_k(x, A)$ jest prawdopodobieństwem, że dowolny z jego potomków w chwili narodzin ma parametr ze zbioru $A \subset G$. Na przykład, gdy parametr x jest wiekiem, to

$$(4.56) \quad \mathcal{P}_k(x, A) = \begin{cases} 1, & \text{gdy } 0 \in A, \\ 0, & \text{gdy } 0 \notin A, \end{cases}$$

a gdy rozważamy populację komórkową, x jest masą, a komórki potomne są identyczne, to

$$(4.57) \quad \mathcal{P}_2(x, A) = \begin{cases} 1, & \text{gdy } x/2 \in A, \\ 0, & \text{gdy } x/2 \notin A, \end{cases}$$

a w przypadku podziału nierównomiernego możemy przyjąć, że

$$(4.58) \quad \mathcal{P}_2(x, A) = \int_A p(x, y) dy,$$

gdzie przy każdym ustalonym x funkcja $y \mapsto p(x, y)$ jest gęstością rozkładu komórek potomnych. Nawet w przypadku populacji komórkowych i gdy jedynym parametrem jest masa komórki, miary $\mathcal{P}_k(x, \cdot)$ mogą mieć bardziej skomplikowaną postać niż (4.57) lub (4.58). Na przykład u niektórych rodzajów bakterii może występować jednocześnie podział na komórki identyczne jak i pojawienie się tzw. minikomórek, a więc podział losowy nierównomierny. Zauważmy, również, że ten sam operator \mathcal{P}_k może opisywać różne typy podziałów. Na przykład miara (4.58) z $p(x, y) = 1/x$ dla $y \in (0, x)$ oraz $p(x, y) = 0$ w przeciwnym przypadku odpowiada zarówno procesowi podziału w którym obie komórki potomne mają ten sam parametr y rozłożony jednostajnie w przedziale $(0, x)$ jak również podziałowi na komórki o różnych parametrach y i $x - y$, gdzie y jest rozłożone jednostajnie w przedziale $(0, x)$.

Niech

$$(4.59) \quad \mathcal{P}(x, A) = \sum_{k=1}^{\infty} kb_k(x)\mathcal{P}_k(x, A).$$

Wtedy $\mathcal{P}(x, A)\Delta t$ jest prawdopodobieństwem, że w krótkim przedziale czasowym Δt osobnik o dojrzałości x będzie miał potomka o dojrzałości w zbiorze A . Ta sama miara \mathcal{P} może odpowiadać zupełnie różnym procesom rozmnażania, a więc nie opisuje w pełni procesu rozmnażania, ale może być używana do opisu „statystycznego” populacji, a więc gdy mamy duże populacje lub gdy interesuje nas „średni” rozkład parametru x u osobników potomnych.

Spróbujemy teraz włączyć do modelu opisanego w części 2.1 proces rozmnażania. Zauważmy, że jak pokazano w części 2.2, nie należy oczekiwać uzyskania jednolitego opisu, gdy będziemy rozpatrywać rozkład

gęstości populacji. Okazuje się, że wygodnie jest rozpatrywać ewolucje miar i poszukiwać równania sprzężonego do równania na gęstościach tak jak to robiliśmy w poprzedniej części. Przypomnijmy, że jeżeli $m_{t,x}$ jest miarą opisującą rozkład populacji (bez procesu rozmnażania) w chwili t taką, że $m_{0,x} = \delta_x$ oraz f jest funkcją określoną na $G \cup \{*\}$ klasy C^1 , to funkcja

$$(4.60) \quad u(t, x) = \int_{G \cup \{*\}} f(y) m_{t,x}(dy)$$

spełnia równanie cząstkowe

$$(4.61) \quad \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = -\mu(x)u(t, x) + \sum_{i=1}^n g_i(x) \frac{\partial u}{\partial x_i}(t, x).$$

Niech teraz miara $m_{t,x}$ opisuje rozkład populacji w chwili t z uwzględnieniem procesu rozmnażania. Ponieważ opis wzrostu populacji jest jednorodna w czasie, więc miara $m_{t,x}$ spełnia następujący warunek:

$$(4.62) \quad m_{t+s,x}(A) = \int_{G \cup \{*\}} m_{t,y}(A) m_{s,x}(dy).$$

Z (4.60) i (4.62) wynika, że

$$(4.63) \quad \begin{aligned} u(t+s, x) &= \int_{G \cup \{*\}} \int_{G \cup \{*\}} f(z) m_{t,y}(dz) m_{s,x}(dy) \\ &= \int_{G \cup \{*\}} u(t, y) m_{s,x}(dy). \end{aligned}$$

Aby wyprowadzić wersję równania (4.61) uwzględniającą rozmnażanie wystarczy wyznaczyć miarę $m_{\Delta t, x}$ dla małych Δt . Miara ta wynosi:

$$(4.64) \quad m_{\Delta t, x}(A) = (1 - \mu(x)\Delta t) \delta_{\pi_{\Delta t}x}(A) + \mathcal{P}(x, A) \Delta t + o(\Delta t),$$

gdzie, odpowiednio, $1 - \mu(x)\Delta t$ jest prawdopodobieństwem przeżycia osobnika o parametrach x do chwili Δt , $\pi_{\Delta t}x$ jego parametrami w chwili Δt , $\mathcal{P}(x, A) \Delta t$ jest prawdopodobieństwem że pojawi się jego potomek o dojrzałości w zbiorze A w przedziale czasowym długości Δt , a $o(\Delta t)$ jest sumarycznym błędem występującym w tych trzech wyrażeniach. Z (4.63) i (4.64) otrzymujemy

$$(4.65) \quad \begin{aligned} u(t + \Delta t, x) - u(t, x) &= (1 - \mu(x)\Delta t) u(t, \pi_{\Delta t}x) - u(t, x) \\ &\quad + \int_G u(t, y) \mathcal{P}(x, dy) \Delta t + o(\Delta t) \end{aligned}$$

Dzieląc obie strony równania (4.65) przez Δt , a następnie przechodząc z Δt do granicy w zerze i uwzględniając wzór

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\pi_{\Delta t} x - x}{\Delta t} = g(x)$$

otrzymujemy

$$(4.66) \quad \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = -\mu(x)u(t, x) + \sum_{i=1}^n g_i(x) \frac{\partial u}{\partial x_i}(t, x) + \int_G u(t, y) \mathcal{P}(x, dy).$$

Naśladując rozważania z poprzedniego punktu, równanie (4.66) można zapisać w postaci

$$(4.67) \quad \frac{\partial u}{\partial t} = A^* u,$$

gdzie operator A^* dany jest wzorem

$$A^* \varphi(x) = -\mu(x)\varphi(x) + \sum_{i=1}^n g_i(x) \frac{\partial \varphi}{\partial x_i}(x) + \int_G \varphi(y) \mathcal{P}(x, dy).$$

Podobnie jak w poprzednim punkcie chcemy wyznaczyć operator A taki, że operatory A i A^* są sprzężone, tj.

$$(4.68) \quad \int_G A\varphi(x)\psi(x) dx = \int_G \varphi(x)A^*\psi(x) dx,$$

gdy φ i ψ są funkcjami o ciągłych pochodnych takimi, że f i Af są funkcjami całkowalnymi, a f i A^*f są ograniczone. W tym celu wystarczy znaleźć operator S sprzężony z operatorem $S^*\psi(x) = \int_G \psi(y) \mathcal{P}(x, dy)$, a więc operator S powinien spełniać zależność

$$(4.69) \quad \int_G S\varphi(x)\psi(x) dx = \int_G \int_G \varphi(x)\psi(y) \mathcal{P}(x, dy) dx.$$

Będziemy zakładać, że wzór (4.69) zachodzi dla $\varphi \in L^1(G)$ oraz $\psi \in L^\infty(G)$, a szukany operator S odwzorowuje $L^1(G)$ w siebie. Wzór (4.69) wystarczy sprawdzić dla ψ funkcji charakterystycznych zbiorów mierzalnych. Wtedy wzór ten redukuje się do postaci:

$$(4.70) \quad \int_A S\varphi(x) dx = \int_G \varphi(x) \mathcal{P}(x, A) dx$$

dla A mierzalnych i $\varphi \in L^1(G)$. Aby operator S był poprawnie określony wystarczy aby spełniał następujące dwa warunki:

- (a) istnieje liczba dodatnia M taka, że $\mathcal{P}(x, A) \leq M$ dla prawie wszystkich x ,

(b) jeżeli $|A| = 0$, to $\mathcal{P}(x, A) = 0$ dla prawie wszystkich x , gdzie $|A|$ jest miarą Lebesgue'a zbioru A .

Istotnie, z warunku (b) wynika, że gdy φ jest funkcją całkowalną nieujemną, to miara zadana wzorem $m(A) = \int_G \varphi(x) \mathcal{P}(x, A) dx$ jest absolutnie ciągła względem miary Lebesgue'a. Z twierdzenia Radona-Nikodyma wnioskujemy, że istnieje funkcja mierzalna nieujemna f taka, że $\int_A f(x) dx = \int_G \varphi(x) \mathcal{P}(x, A) dx$, zaś warunek (b) gwarantuje całkowalność funkcji f . Kładąc $S\varphi = f$ otrzymujemy szukane odwzorowanie S . Odwzorowanie S przedłużamy w naturalny sposób do $L^1(G)$ i otrzymujemy liniowy i ograniczony operator na $L^1(G)$.

Przykład 4.2. Jeżeli mamy populację komórkową, a komórka o masie dzieli się z prawdopodobieństwem $b(x)\Delta t$ w przedziale czasowym długości Δt na dwie identyczne komórki o masie $x/2$, to

$$(4.71) \quad \mathcal{P}(x, A) = \begin{cases} 2b(x), & \text{gdy } x/2 \in A, \\ 0, & \text{gdy } x/2 \notin A. \end{cases}$$

W tym przypadku

$$(4.72) \quad S^*\psi(x) = 2b(x)\psi\left(\frac{x}{2}\right) \quad \text{oraz} \quad S\varphi(x) = 4b(2x)\varphi(2x).$$

Zauważmy, że w ten sposób otrzymaliśmy wyprowadzenie równania (4.26).

Przykład 4.3. W przypadku podziału nierównomiernego mamy

$$(4.73) \quad \mathcal{P}(x, A) = \int_A 2b(x)p(x, y) dy,$$

gdzie przy każdym ustalonym x funkcja $y \mapsto p(x, y)$ jest gęstością rozkładu komórek potomnych, a $b(x)$ ma taką samą interpretację jak w poprzednim przykładzie. Wtedy

$$(4.74) \quad S^*\psi(x) = 2b(x) \int \psi(y)p(x, y) dy, \quad S\varphi(x) = 2 \int \varphi(y)b(y)p(y, x) dy.$$

Przykład 4.4. Jeżeli x jest wiekiem komórki, to komórki potomne mają wiek zerowy i wtedy

$$(4.75) \quad \mathcal{P}(x, A) = \begin{cases} 2b(x), & \text{gdy } 0 \in A, \\ 0, & \text{gdy } 0 \notin A, \end{cases}$$

Operator S^* jest postaci $S^*\psi(x) = 2b(x)\psi(0)$. W tym przypadku nie istnieje operator S spełniający warunek (4.70). Gdyby dopuścić, że operator S ma wartości w przestrzeni miar, to wtedy $S\varphi = c\delta_0$, gdzie $c = \int 2b(x)\varphi(x) dx$.

Nasuwa się naturalne pytanie czy podstawowy model dynamiki strukturalnej zaproponowany przez McKendricka [13] opisany równaniem

$$(4.76) \quad \frac{\partial u(t, a)}{\partial t} + \frac{\partial u(t, a)}{\partial a} = -\mu(a)u(t, a)$$

z warunkiem brzegowym

$$(4.77) \quad u(t, 0) = 2 \int_0^\infty u(t, a)b(a) da$$

można wyprowadzić korzystając z równania (4.66)? Równanie (4.76) można zapisać w postaci

$$(4.78) \quad \frac{\partial u}{\partial t} = Au,$$

gdzie operator A jest postaci

$$(4.79) \quad A\varphi(a) = -\mu(a)\varphi(a) - \varphi'(a).$$

Należy jeszcze zaznaczyć, że funkcje należące do dziedziny operatora A spełniają warunek całkowity

$$(4.80) \quad \varphi(0) = \int_0^\infty 2\varphi(a)b(a) da.$$

Skorzystajmy z równania (4.68) i wyznaczmy operator sprzężony do A . Korzystając z całkowania przez części oraz wzorów (4.79) i (4.80) otrzymujemy

$$\begin{aligned} \int_0^\infty A\varphi(a)\psi(a) da &= \int_0^\infty (-\mu(a)\varphi(a) - \varphi'(a))\psi(a) da \\ &= -\int_0^\infty \mu(a)\varphi(a)\psi(a) da + \varphi(0)\psi(0) + \int_0^\infty \varphi(a)\psi'(a) da \\ &= \int_0^\infty \varphi(a)[- \mu(a)\psi(a) + 2b(a)\psi(0) + \psi'(a)] da. \end{aligned}$$

Zatem

$$\begin{aligned} A^*\psi(a) &= -\mu(a)\psi(a) + \psi'(a) + 2b(a)\psi(0) \\ &= -\mu(a)\psi(a) + \psi'(a) + S^*\psi(a), \end{aligned}$$

a więc S^* jest operatorem z przykładu 4.4.

Zadania**Zadanie 4.1.** Rozwiązać równanie

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(\lambda x u) = -\mu(x)u$$

z warunkiem początkowym $u(0, x) = v(x)$ dla $x \geq 0$.**Zadanie 4.2.** Niech g będzie funkcją dodatnią dla $x > 0$ oraz $g(0) = 0$. Sprawdzić, że rozwiązanie równania

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(g(x)u) = -cu$$

spełniające warunek początkowy $u(0, x) = v(x)$ dane jest wzorem

$$u(t, x) = e^{-ct}v(\pi_{-t}x)\frac{g(\pi_{-t}x)}{g(x)}.$$

Zadanie 4.3. Sprawdzić, że wzór (4.43) definiuje półgrupę ciągłą operatorów dodatnich na $L^1(G)$.**Zadanie 4.4.** Sprawdzić, że $\{U(t)\}_{t \geq 0}$ określona wzorem (4.50) jest półgrupą operatorów dodatnich na $C(G \cup \{*\})$. Podać przykład, że ta półgrupa może nie być ciągła.*Wskazówka* Rozważyc $G = [0, \infty)$, $\mu(x) = 0$ dla $x \in G$, $\pi_t x = e^t x$ oraz $f(x) = \sin x$.**Zadanie 4.5.** Sprawdzić wzór (4.54).

Bibliografia

1. W.T. Arnold, *Równania różniczkowe zwyczajne*, PWN, Warszawa, 1975.
2. F. Brauer i C. Castillo-Chávez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Texts in appl. Math. **40**, Springer, New York, 2001.
3. S-N. Chow, *Existence of periodic solutions of autonomous functional differential equations*, J. Diff. Equations, **15** (1974), 350–378.
4. N. Dunford i J.T. Schwartz, *Linear Operators, Part I*, Interscience Publ., New York, 1968.
5. J. El ghordaf, M.L. Hbid i O. Arino, *A mathematical study of two-regional population growth model*.
6. T. Faria i L.T. Magalhães, *Normal forms for retarded functional differential equations with parameters and applications to Hopf bifurcation*, J. Differential Equations **122** (1995), 181–200.
7. H. Von Foerster, *Some remarks on changing populations*, in: The kinetics of cellular proliferation (ed. F. Stollman), Grune and Stratton, New York.
8. J. Hale, *Theory of Functional Differential Equations*, Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1977.
9. J. Hale i H. Koçak, *Dynamics and Bifurcation*, Text in Applied Mathematics **3**, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg 1991.
10. J.L. Kaplan i J.A. Yorke, *On the nonlinear differential delay equation $x'(t) = -f(x(t), x(t-1))$* , J. Differential Equations **23** (1977), 293–314.
11. W.O. Kermack i A.G. McKendrick, *A contribution to the mathematical theory of epidemics*, Proc. Roy. Soc., **115** (1927), 700–721.
12. A. Lasota i J.A. Yorke, *Exact dynamical systems and the Frobenius-Perron operator*, Trans. AMS, **273**(1982), 375–384.
13. A.G. McKendrick, *Application of mathematics to medical problems*, Proc. Edinb. Math. Soc. **14** (1926), 98–130.
14. J. Norris, *Markov Chains*, Cambridge Series on Statistical and Probabilistic Mathematics, Cambridge University Press, Cambridge, 1997.
15. A. Pelczar *Wstęp do teorii równań różniczkowych. Część II*, PWN, Warszawa, 1989.
16. F.M. Scudo i J.R. Ziegler (eds.) *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923 - 1940*, Lecture Notes in Biomathematics, **22**, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag, 1978.
17. H. R. Thieme, *Mathematics in Population Biology*, Princeton University Press, Princeton and Oxford, 2003.
18. M. Ważewska-Czyżewska i A. Lasota, *Matematyczne problemy dynamiki układu krwinek czerwonych*, Roczniki PTM, Matematyka Stosowana **6** (1976), 23–40.

Skorowidz

- absolutna
 - asymptotyczna stabilność, 101
- Andronow, 55
- asymptotyczna
 - stabilność, 97
 - orbitalna, 56
- asymptotyczna stabilność
 - absolutna, 101
 - orbitalna, 113
- asymptotyka
 - układu Kołmogorowa, 52
- asyptotyczna stabilność
 - operator
 - Markowa, 76, 77
 - półgrupa
 - Markowa, 76, 77
- atraktor, 113
- aymptotyczna stabilność
 - rozwiązania
 - równania z opóźnieniem, 97
- basen
 - przyciągania, 40
- Bendixson, 105, 111
- bezwymiarowa
 - zmienna, 24
- bifurkacja, 52
- bifurkacja Hopfa, 53
 - nadkrytyczna, 57
 - równanie z opóźnieniem, 106
 - podkrytyczna, 57
 - równanie z opóźnieniem, 105
- bilansu równanie, 10
- Brouwera
 - twierdzenie, 47
- Browder, 110
- Browdera
 - twierdzenie o punkcie stałym, 110
- charakterystyczny
 - quasi-wielomian, 93
- charakterystyka, 125
- ciąg Fibonacciego, 7
- ciągłości
 - równanie, 121, 122
- cykl
 - graniczny, 41, 46, 47, 52, 86
- dolna
 - funkcja, 77, 78
- drapieżca-ofiara
 - model
 - ograniczone zasoby, 31
 - podstawowy, 24
 - okres rozwiązań, 30, 31
- dynamika
 - układu krwinek czerwonych, 117
- epidemiologiczny
 - model, 57
- ewolucyjne
 - równanie, 74
- fazowa
 - krzywa, 26
- Fibonacci, 7
- Fibonacciego
 - ciąg, 7
 - model, 6
- funkcja
 - dolna, 77, 78
 - Lapunowa, 37, 85
 - przeżycia, 131
- funkcjonał
 - Lapunowa, 102

- gęstość
 niezmiennicza, 77
 gatunki
 konkurujące, 17, 23, 85
 generacyjny
 model, 64, 71, 79
 generator
 infinitesimalny półgrupy, 73
 półgrupy, 73
 globalna
 stabilność, 36, 101
 Gompertza
 krzywa, 120
 równanie, 14
 graniczny
 cykl, 41, 46, 47, 52, 86

 hipoteza
 Słonimskiego, 84
 homokliniczne
 trajektorie, 114
 Hopf, 53, 55
 Hopfa bifurkacja, 53
 nadkrytyczna, 57
 równanie z opóźnieniem, 106
 podkrytyczna, 57
 równanie z opóźnieniem, 105
 Hutchinson, 89

 Kermacka-McKendricka
 model, 58, 59
 klasyczne
 rozwiązanie, 125, 129
 Kołmogorow, 74
 Kołmogorowa
 macierz, 74
 Kołmogorow, 42
 Kołmogorowa
 model, 42
 kontrakcja, 70
 kroków
 metoda, 91
 krwinki czerwone, 117
 krzywa
 fazowa, 26
 Gompertza, 120

 Laplace'a
 transformata, 92

 Lapunow, 37, 102
 Lapunowa
 funkcja, 37, 85
 funkcjonal, 102
 Lasota, 117
 linearyzacja
 układu, 32
 Lotka, 17

 macierz
 Kołmogorowa, 74
 Malthus, 7
 Malthusa
 model, 7
 współczynnik, 8, 12, 69, 82
 Markowa
 operator, 70
 półgrupa, 70
 proces, 132
 rodzina, 132
 McKendrick, 117, 139
 metoda
 charakterystyk, 125
 funkcjonałów Lapunowa, 102
 kroków, 91
 Poincaré-Bendixsona, 111
 miara
 licząca, 72
 model
 drapieżca-ofiara
 ograniczone zasoby, 31
 podstawowy, 24
 dynamiki
 erytrocytów, 89
 epidemiologiczny, 57
 Fibonacciego, 6
 generacyjny, 64, 71, 79
 genetyczny, 66
 Kermacka-McKendricka, 58, 59
 Kołmogorowa, 42
 krwinek
 z opóźnieniem, 120
 liniowy, 63
 Malthusa, 7
 pokoleniowy, 64, 71, 79
 rozkładu genów w genomie, 67
 strukturalny, 117, 121
 typu SIR, 58, 59
 Verhulsta, 8

- wielo-populacyjny, 17
- z czasem ciągłym, 64, 65, 72, 81
- z czasem rzeczywistym, 64, 65, 72, 81
- z opóźnieniem, 89
- niestabilne
 - ognisko, 44
- niestabilny
 - węzeł, 44
- niezmiennicza
 - gęstość, 77
- obszarem
 - absolutnej
 - asymptotycznej stabilności, 101
- ognisko
 - niestabilne, 44
 - stabilne, 36, 44
- okres
 - rozwiązań
 - drapieżca-ofiara, 30, 31
- okresowe
 - rozwiązania, 104
 - rozwiązanie, 24, 26
- okresowość, 10
- operator
 - Markowa, 70
 - stabilność asymptotyczna, 76, 77
- operatory
 - sprężone, 133
- orbitalna
 - asymptotyczna
 - stabilność, 56
 - asymptotyczna stabilność, 113
 - stabilność, 56
- półgrupa, 70
 - Markowa, 70
 - stabilność asymptotyczna, 76, 77
 - operatorów ograniczonych, 70
 - silnie ciągła, 70
 - silnie ciągła, 70
- półgrupy
 - sprężone, 134
- półukład
 - dynamiczny, 47
- per capita współczynnik, 10
- Perron
 - twierdzenie, 80
- pochodna
 - wzdłuż rozwiązania, 102
- podstawowe
 - rozwiązanie, 93
- podzbiór
 - niezmienniczy
 - względem równania, 102
- Poincaré, 55, 105, 111
- Poincaré-Bendixsona
 - metoda, 111
- Poincarégo-Bendixsona
 - twierdzenie, 47
- pokolenie, 64
- pokoleniowy
 - model, 64, 71, 79
- populacja
 - otwarta, 12
 - zamknięta, 11
- prawo
 - asynchronicznego wzrostu, 82
- proces
 - Markowa, 132
- przeżycia
 - funkcja, 131
- przestrzeń
 - l^1 , 71
- punkt
 - odpychający, 110
 - okresowy, 47
 - siodłowy, 35, 44
 - stacjonarny, 32, 34, 47
- quasi-wielomian
 - charakterystyczny, 93
- równania
 - charakterystyczne
 - dla równania cząstkowego, 126
 - sprężone, 133
- równanie
 - bilansu, 10
 - ciągłości, 121, 122
 - ewolucyjne, 74
 - Gompertza, 14
 - rekurencyjne, 7
 - z opóźnieniem
 - liniowe, 91

- z opóźnionym argumentem, 90
- rekurencyjne równanie, 7
- rodzina
 - Markowa, 132
- rozwiązania
 - okresowe, 104
- rozwiązanie
 - asymptotycznie stabilne
 - równania z opóźnieniem, 97
 - klasyczne, 125, 129
 - okresowe, 24, 26
 - podstawowe, 93
 - stabilne
 - równania z opóźnieniem, 97
 - uogólnione, 129, 130
 - uogólnionego, 125
 - wolno oscylujące, 113
- Słonimski, 85
- Słonimskiego
 - hipoteza, 84
- sezonowość, 10
- siodłowy
 - punkt, 35, 44
- SIR
 - model, 58, 59
- sprężone
 - operatory, 133
 - półgrupy, 134
 - równania, 133
- stabilne
 - ognisko, 44
- stabilność
 - asymptotyczna, 97
 - absolutna, 101
 - orbitalna, 113
 - globalna, 36, 101
 - orbitalna, 56
 - równania z opóźnieniem
 - nieliniowego, 97
 - rozwiązania
 - równania z opóźnieniem, 97
 - układu Kołmogorowa, 50
- stabilny
 - węzeł, 35, 36, 44
- stacjonarny
 - punkt, 32, 34
- strukturalny
 - model, 117, 121
- średni współczynnik wzrostu, 11
- teoria
 - geometrycznego wzrostu ludności, 7
- trajektoria, 47
 - okresowa, 47
- trajektorie
 - homokliniczne, 114
- transformata
 - Laplace'a, 92
- twierdzenie
 - Brouwera, 47
 - Browdera o punkcie stałym, 110
 - Perron, 80
 - Poincarégo–Bendixona, 47
- układ
 - dynamiczny, 47
 - Kołmogorowa
 - cykl graniczny, 52
 - zbiory graniczne, 52
- uogólnione
 - rozwiązanie, 129, 130
- uogólnionego
 - rozwiązanie, 125
- Verhulst, 8, 89
- Verhulsta model, 8
- Volterra, 17, 24, 31, 89
- Von Forester, 117
- węzeł
 - niestabilny, 44
 - stabilny, 35, 36, 44
- wartość
 - średnia wielkości populacji, 28
- Ważewska–Czyżewska, 117
- wielomian charakterystyczny, 35
- wolno oscylujące
 - rozwiązanie, 113
- współczynnik
 - Malthusa, 8, 12, 69, 82
 - per capita, 10
 - wzrostu
 - średni, 11
 - drapieżców, 24
 - ofiar, 24
 - populacji, 8

współzawodnictwo gatunków, 17, 23,
85

zbiór

graniczny, 47

zmienna

bezwymiarowa, 24