

В.Н. Разжевайкин

**Эволюционная
оптимальность и
устойчивость в
математических моделях
биологических систем**

Точечная модель с непрерывным временем

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x), \quad i = 1, \dots, n,$$
$$x = (x_1, \dots, x_n)$$

$$\bar{x} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_m, 0, \dots, 0); \bar{x}_i > 0,$$
$$i = 1, \dots, m$$

Экстремальный принцип:

$$f_i(\bar{x}) = \max(f_j(\bar{x})), \quad 1 \leq i \leq m,$$
$$1 \leq j \leq n.$$

$$\left(\frac{\partial(x_i f_i(x))}{\partial x_j} \right) \Big|_{x=\bar{x}} = \begin{pmatrix} A & B \\ 0 & D \end{pmatrix},$$

$$D = \|\delta_{jk} f_j(\bar{x})\|, \quad m+1 \leq j, k \leq n,$$
$$f_i(\bar{x}) = 0, \quad i = 1, \dots, m$$

Модель с дискретными временем и возрастной структурой

$$\begin{cases} x^{m+1} = A(x^m, y^m)x^m, \\ y^{m+1} = B(x^m, y^m). \end{cases}$$

$$m \in \mathbb{N}, \quad x^m = (w_1^m, \dots, w_L^m)$$

-вектор сообщества

$$w_l^m = (u_{l,1}^m, \dots, u_{l,n_l}^m)$$

$$y^m = (y_1^m, \dots, y_Y^m)$$

A – блочно-диагональная по w_l^m $(N \times N)$ -матрица с

$$N = \sum_{l=1}^L n_l.$$

Положение равновесия $(\bar{x}, \bar{y})$
с $\bar{x} = (0, \dots, 0, \bar{w}_{K+1}, \dots, \bar{w}_L)$ с

$$\bar{w}_l > 0 \text{ при } l = K + 1, \dots, L \text{ и}$$

$$0 < K < L \text{ устойчиво, т.е.}$$

$$|\sigma(J)| \leq 1$$

В блочном $(K, L - K, Y)$ виде
 (ζ, ξ, y) с $\zeta = (w_1, \dots, w_K)$,
 $\xi = (w_{K+1}, \dots, w_L)$ якобиан
 $J =$

$$\begin{pmatrix} A^\zeta(\bar{x}, \bar{y}) & 0 & 0 \\ A^\xi_\zeta(\bar{x}, \bar{y}) \cdot \bar{\xi} & A^\xi_\xi(\bar{x}, \bar{y}) \cdot \bar{\xi} + A^\xi(\bar{x}, \bar{y}) & A^\xi_y(\bar{x}, \bar{y}) \cdot \bar{\xi} \\ B_\zeta(\bar{x}, \bar{y}) & B_\xi(\bar{x}, \bar{y}) & B_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix}.$$

$\bar{\xi} = (\bar{w}_{K+1}, \dots, \bar{w}_L)$, $A^\xi(\bar{x}, \bar{y})$ –
ограничение A на ξ

$$\rho_l(\bar{x}, \bar{y}) = \sup |\sigma(A^l(\bar{x}, \bar{y}))| \leq 1$$

С другой стороны, в силу
 $\bar{w}_l = A^{l'}(\bar{x}, \bar{y})\bar{w}_l > 0$ при $l' > K$,

$$\rho_{l'}(\bar{x}, \bar{y}) \geq 1, \text{ причем для } A^{l'}(\bar{x}, \bar{y}) \geq 0 \quad \rho_{l'}(\bar{x}, \bar{y}) = 1$$

Отсюда

$$1 = \rho_{l'}(\bar{x}, \bar{y}) = \max \rho_l(\bar{x}, \bar{y}),$$

*принцип эволюционной
оптимальности*

Пример модели с матрицами

Лесли. $a_{ij}^l = a_{ij}^l(x, y) \geq 0$

$$A = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

$b_n \neq 0$ – неразложима, НОД

$i_k : b_{i_k} \neq 0$ – примитивна

Теорема

Перрона–Фробениуса $\lambda_M > 0$,

с $w_M = (u_1^M, \dots, u_n^M)^T > 0$

$$P(A, \lambda) = \det(\lambda I - A) = 0$$

Эквивалентная запись

$$Q(A, \lambda) = 1 \text{ с}$$

$$P(A, \lambda) = \lambda^n (1 - Q(A, \lambda))$$

Полагая $s_0 = 1$ имеем

$$Q(A, \lambda) = \sum_{i=1}^n \lambda^{-i} b_i \prod_{j=0}^{i-1} s_j$$

$$\Phi(A) = Q(A, 1) = \sum_{i=1}^n b_i \prod_{j=0}^{i-1} s_j$$

– индикатриса роста

$$\Phi(A^{l'}(\bar{x}, \bar{y})) = \max \Phi(A^l(\bar{x}, \bar{y}))$$

Некоторые общие результаты

$$\begin{cases} d_t x = (h_x + a(x, y))x \\ d_t y = h_y y + b(x, y) \end{cases}$$

$$t \in J = [0, T], \quad T > 0, \quad d_t = \frac{d}{dt},$$

$$x \in X, \quad y \in Y, \quad b \in C^1(X \oplus Y, Y),$$

$$a \in C^1(X \oplus Y, B(X)),$$

$$d_t w = h w + K(w),$$

$$w = (x, y) \in W = X \oplus Y,$$

$$h = \begin{pmatrix} h_x & 0 \\ 0 & h_y \end{pmatrix}.$$

Проектор P в W допустим по

отношению к $h \Leftrightarrow$

$PD(h) \subset D(h)$ и $hP = PhP$. P

является w -допустимым $\Leftrightarrow$

$Pw = w$, P допустим по

отношению к h , $PI_Y = I_Y P$,
 $v \in PW \cap O(w) \Rightarrow K(v) \in PW$

Якобиан $l(\bar{w}) = l_0(\bar{w}) + l_1(\bar{w})$,

$$l_0(\bar{w}) = \begin{pmatrix} h_x + a(\bar{w}) & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Теорема. Пусть $\bar{w} = (\bar{x}, \bar{y})$ –
 линейно устойчивое
 стационарное положение
 равновесия с $\bar{x} \neq 0$. Тогда
 для всех $\bar{w}$ -допустимых
 проекторов P_1, P_2 в W : $P_1 P_2 =$
 $P_2 P_1 = P_2$ & $P_2 I_Y = P_1 I_Y$,
 $\exists \delta > 0$: $\Re \sigma((Q l_0(\bar{w}))_{QW}) < -\delta$.
 Здесь $Q = P_1 - P_2$

Следствие (экстремальный принцип). Равный нулю супремум вещественной части спектра ограничений оператора $h_x + a(\bar{w})$ достигается на векторе $\bar{x} \neq 0$, реализуемом в положении равновесия $\bar{w} = (\bar{x}, \bar{y})$

4. Модели с непрерывной возрастной структурой

$$\begin{cases} \partial x_\lambda = -m_\lambda x_\lambda, \lambda \in \Lambda \\ x_\lambda(0, t) = \int_0^\infty b_\lambda(a) x_\lambda(a, t) da, \lambda \in \Lambda \end{cases}$$

$$\partial_t = \frac{\partial}{\partial t}, \partial = \partial_t + \partial_a,$$

$$x_\lambda = x_\lambda(a, t).$$

$$x = \{x_\lambda(\cdot, t)\}, \lambda \in \Lambda,$$

$$m_\lambda = m_\lambda(a, x).$$

Основной результат: Если система имеет устойчивое стационарное положение равновесия $\bar{x}$, то для всех $\bar{\lambda} \in \text{supp}(\bar{x})$

$$\varphi(\bar{\lambda}) = \max_{\lambda \in \Lambda} (\varphi(\lambda))$$

$$\varphi(\lambda) = \int_0^{\infty} b_{\lambda}(a) \exp \left(- \int_0^a m_{\lambda}(s, \bar{x}) ds \right) da$$

5. Модели с непрерывной пространственной структурой

$$\partial_t x_\lambda = h_\lambda x_\lambda + \hat{a}_\lambda(x) x_\lambda, \quad \lambda \in \Lambda$$

$$x_\lambda = x_\lambda(\xi, t), \quad \xi \in \Omega \subset \mathbf{R}^n \quad h_\lambda x_\lambda = \operatorname{div} (A_\lambda(\xi) (\operatorname{grad} x_\lambda + x_\lambda \operatorname{grad} q_\lambda(\xi)))$$

$$A_\lambda(\xi) = \|a_\lambda^{\iota\kappa}(\xi)\|, \quad \iota, \kappa = 1, \dots, n,$$

$$(A_\lambda(\xi) \zeta, \zeta) \geq k_\lambda(\zeta, \zeta) > 0 \quad \text{для}$$

$$\zeta \in \mathbf{R}^n \setminus \{0\}. \quad (u, v) = \sum_{i=1}^n u_i v_i.$$

$$(\operatorname{grad} x_\lambda + x_\lambda \operatorname{grad} q_\lambda(\xi), A_\lambda(\xi) \nu(\xi)) = 0$$

$$\text{для } \nu(\xi) \perp \partial\Omega \text{ в } \xi \in \partial\Omega.$$

$$\hat{a}_\lambda(x) x_\lambda(\xi, t) = a_\lambda(x, \xi) x_\lambda(\xi, t)$$

$$\text{поточечно } \xi \in \Omega,$$

$$x = x(\cdot, t) = \{x_\lambda(\cdot, t)\}, \quad \lambda \in \Lambda.$$

Основной результат: Если
 краевая задача имеет
 устойчивое стационарное
 положение равновесия
 $\bar{\lambda} \in \text{supp}(\bar{x})$ и

$$\Phi(\lambda, x, v) = \frac{\int_{\Omega} e^{q_{\lambda}(\xi)} \left[(w_{\lambda}(\xi), A_{\lambda}(\xi)w_{\lambda}(\xi)) - a_{\lambda}(x, \xi)v^2(\xi) \right] d\xi}{\int_{\Omega} e^{q_{\lambda}(\xi)} v^2(\xi) d\xi}$$

где

$$w_{\lambda}(\xi) = \text{grad } v(\xi) + v(\xi) \text{ grad } q_{\lambda}(\xi)$$

$$\text{для } \varphi(\lambda) = \inf_{v \neq 0} \Phi(\lambda, \bar{x}, v)$$

$$\varphi(\bar{\lambda}) = \min_{\lambda \in \Lambda} \varphi(\lambda)$$

$$\text{При этом } \varphi(\bar{\lambda}) = \Phi(\bar{\lambda}, \bar{x}, \bar{x}_{\bar{\lambda}})$$

6. Модели с непрерывной пространственно-возрастной структурой

Пусть $x_\lambda = x_\lambda(a, \xi, t)$ $\lambda \in \Lambda$,
 $h_\lambda x_\lambda = \operatorname{div} (D_\lambda(\xi) \operatorname{grad} x_\lambda)$, где

$$D_\lambda(\xi) > D_\lambda > 0 -$$

$$x = \{x_\lambda\}, \lambda \in \Lambda,$$

$$m_\lambda = m_\lambda^\xi(\xi, x) + m_\lambda^a(a, x)$$

$$\begin{cases} \partial x_\lambda = (h_\lambda - m_\lambda) x_\lambda, \lambda \in \Lambda \\ x_\lambda(0, \xi, t) = \int_0^\infty b_\lambda(a) x_\lambda(a, \xi, t) da \\ x_\lambda(a, \xi, t) |_{\xi \in \partial\Omega} = 0 \end{cases}$$

Основной результат: Если система имеет устойчивое стационарное положение равновесия $\bar{x}$, то все

$\bar{\lambda} \in \text{supp}(\bar{x})$ являются
решениями задачи

$$\max_{\lambda \in \Lambda} \max_{w \in H_0^1(\Omega)} \varphi(\lambda, \bar{x}, w),$$

$$\text{при } \varphi(\lambda, \bar{x}, w) =$$

$$\int_0^\infty b_\lambda(a) \exp \left(-\kappa a - M_\lambda(\bar{x}, w) - \int_0^a m_\lambda^a(s, \bar{x}) ds \right) da,$$

$$\text{и } M_\lambda(\bar{x}, w) =$$

$$\frac{\int_\Omega \left[(D_\lambda(\xi) \text{grad} w_\lambda(\xi), \text{grad} w_\lambda(\xi)) - m_\lambda^\xi(\xi, \bar{x}) w_\lambda^2(\xi) \right] d\xi}{\int_\Omega w_\lambda^2(\xi) d\xi}.$$

Более того

$\bar{x}_{\bar{\lambda}}(a, \xi) = \bar{v}_{\bar{\lambda}}(a)\bar{w}_{\bar{\lambda}}(\xi)$ при
 $\bar{w}_{\bar{\lambda}}(\xi)$, доставляющем
 минимум $M_{\bar{\lambda}}(\bar{x}, w)$ на $H_0^1(\Omega)$,
 равный $-\kappa_{\bar{\lambda}}$, и $\bar{v}_{\bar{\lambda}}(a)$, –
 решение краевой задачи

$$\begin{cases} \partial_a v_{\bar{\lambda}}(a) = \left(\kappa_{\bar{\lambda}} - m_{\bar{\lambda}}^a(a, \bar{x}) \right) v_{\bar{\lambda}}(a), \\ v_{\bar{\lambda}}(0) = \int_0^{\infty} b_{\bar{\lambda}}(a) v_{\bar{\lambda}}(a) da. \end{cases}$$

**7. Приложение. Задача
корреляционной
адаптометрии** $u = u(x, t)$,
 $x \in \Omega \subset \mathbf{R}^n$,

$$\partial_t u = a \Delta u - (\mathbf{b}, \text{grad } u)$$

$$(\mathbf{b}u - a \nabla u, \nu)|_{\partial \Omega} = 0$$

$$s(\mathbf{b}) : \nu(s(\mathbf{b})) \parallel \mathbf{b},$$

$$\xi = (\xi_1, \dots, \xi_n) \text{ в } \mathbf{R}^n \quad s(\mathbf{b}) = 0,$$

$$\mathbf{b} = -b\mathbf{e}_n, \quad b \geq 0$$

$$u(\xi) = v(\xi_n) = v_0 e^{-\frac{b\xi_n}{a}}$$

$$\varphi = \sum_{i=1}^n \varphi_i \xi_i, \quad \psi = \sum_{i=1}^n \psi_i \xi_i$$

$$M\varphi(\xi_1, \dots, \xi_n) = \frac{\int_{\Omega} \varphi(\xi) u(\xi) d\xi}{\int_{\Omega} u(\xi) d\xi}$$

$$K(\varphi, \psi) = \frac{M[(\varphi - M\varphi)(\psi - M\psi)]}{\sqrt{M[(\varphi - M\varphi)^2]M[(\psi - M\psi)^2]}}$$

$$\partial\Omega = \left\{ \xi : \xi_n = \sum_{i=1}^{n-1} a_i \xi_i^2 + o(\xi^2) \right\},$$

где все $a_i > 0$, $i = 1, \dots, n - 1$.

Пусть

$$\bar{\varphi} = \left(\frac{\varphi_1}{\sqrt{a_1}}, \dots, \frac{\varphi_{n-1}}{\sqrt{a_{n-1}}}, 0 \right).$$

Основной результат: для ненулевых $\bar{\varphi}$, $\bar{\psi}$ и $b \rightarrow \infty$

$$K(\varphi, \psi) \rightarrow \frac{(\bar{\varphi}, \bar{\psi})}{\sqrt{(\bar{\varphi}, \bar{\varphi})(\bar{\psi}, \bar{\psi})}}.$$