УДК 517.956.3+615.453+577.16

О ЗАДАЧАХ ДЛЯ УРАВНЕНИЯ МАК-КЕНДРИКА — ФОН ФЕРСТЕРА И ИХ ПРИМЕНЕНИИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКЕ ДАФНИЙ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ТОКСИЧНОСТИ

© 2010 В.Б. Дмитриев[1] Ю.Л. Герасимов[2]

В работе рассматривается нелокальная задача для уравнения Мак-Кендрика — фон Ферстера с нелинейным интегральным условием вместо стандартного граничного и нелинейной правой частью. Доказана априорная оценка. Также изучается токсичность вытяжки виноградных и гранатовых косточек по стандартной методике Н.С. Строганова и приведено решение уравнения Мак-Кендрика — фон Ферстера, описывающего возрастное распределение дафний.

По результатам экспериментов построена функция смертности, подобранная с помощью компьютера. Вычислены коэффициенты нелинейной множественной регрессии.

Ключевые слова: нелокальная задача, нелинейные условия, априорная оценка, обобщенное решение, вытяжка косточек винограда и граната, плотность популяции дафний.

В настоящее время для анализа загрязнения или токсичности чаще всего применяется классический тест на дафниях, в котором критерием служат выживаемость, а также другие функциональные характеристики. Эти характеристики описываются дифференциальными уравнениями, в частности, уравнением Мак-Кендрика — фон Ферстера. Это такое уравнение

$$u_t + r(x,t)\,u_x = -\mu(x,t)\,u,\; a < x < b, \tag{1}$$

которое весьма часто встречается в теории популяции. Здесь $u = u(x,t)$ интерпретируется как численность или плотность популяции возраста $x \in [a,b]$ в момент времени $t \in [0,T]$. Это линейное неоднородное уравнение в частных производных первого порядка.

Целью нашего исследования являются применение аппарата дифференциальных уравнений для описания популяционной динамики дафний, а также изучение токсичности вытяжки виноградных и гранатовых косточек как потенциального компонента биологически активных добавок к пище. Нами решались следующие задачи:

[1]Дмитриев Виктор Борисович (dmitriev_v.b@mail.ru), учебный центр "Знания Плюс", 443081, Российская Федерация, г. Самара, ул. Ново-Вокзальная, 116.

[2]Герасимов Юрий Леонидович (yuger55@list.ru), кафедра зоологии Самарского государственного университета, 443011, Российская Федерация, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

1) доказательство априорной оценки нелокальной задачи для уравнения Мак-Кендрика — фон Ферстера;

2) алгоритм решения задачи Коши для уравнения Мак-Кендрика — фон Ферстера — его применение для экспериментальной ситуации с дафниями;

3) выявление зависимости влияния различных концентраций растворов вытяжки виноградных и гранатовых косточек диметилсульфоксидом и этиловым спиртом на выживаемость дафний;

4) использование данных лабораторных экспериментов для построения функции смертности и выводы о ее зависимости от концентрации и времени.

1. Постановка задачи

Рассмотрим нелинейное уравнение — более общее, чем уравнение (1):

$$Lu \equiv u_t + r(x,t)\, u_x = f(x,t,u),\; a < x < b \tag{2}$$

в прямоугольнике $Q_T = \{(x,\tau) : x \in \Omega,\, 0 < \tau < T\}$, где $\Omega = [a,b]$, и поставим для него задачу с начальным условием Коши (оно выражает начальное распределение популяции по возрастам)

$$u(x,0) = \tau(x), \tag{3}$$

нулевым краевым условием

$$u(b,t) = 0$$

и нелокальным условием

$$u(a,t) = \int\limits_a^b K(y,t,u(y,t))\, dy, \tag{4}$$

где $\tau(x), K(y,t,u(y,t))$ заданы.

Условие вида (4) возникло не случайно. Математическое моделирование ряда процессов, изучаемых в физике, химии и биологии, нередко приводит к постановке нелокальных задач для дифференциальных уравнений как обыкновенных, так и в частных производных.

Ранее краевые задачи с интегральными условиями были исследованы Л.С. Пулькиной [1]. В книге А.М. Нахушева "Уравнения математической биологии" [2] рассмотрены интересные примеры, математическое моделирование которых приводит к нелокальным задачам с интегральными условиями, а также выявлена их тесная связь с нагруженными уравнениями. В [3] решена задача для нагруженного уравнения, которое описывает размножение дафний.

Некоторые процессы, например процесс рождаемости, могут носить нелокальный характер, если их влияние накапливается, и потому для их описания необходимо поставить нелокальную задачу для уравнения Мак-Кендрика — фон Ферстера. Такие задачи изучены лишь для простых частных случаев, как правило, когда $r(x,t)$ является константой, а $K(y,t,u(y,t))$ — линейная функция относительно $u(y,t)$. В зарубежных изданиях подобные исследования опубликованы, например, в [4; 5].

Введем понятие обобщенного решения поставленной задачи. Для этого умножим (2) на $v(x,t) \in W_2^1(Q_T)$ такую, что $v(x,T) = 0$, и, предполагая, что $u(x,t)$ — решение задачи (2)–(4), проинтегрируем по Q_T:

$$\int_0^T \int_a^b Lu \cdot v \, dx \, dt = \int_0^T \int_a^b f(x,t,u) \, v \, dx \, dt.$$

Используя формулу интегрирования по частям, получаем

$$\int_0^T \int_a^b \Big(-u \, v_t - r_x(x,t) \, v \, u - \, r(x,t) \, v_x \, u \Big) \, dx \, dt +$$

$$+ \int_a^b u \, v \Big|_0^T \, dx + \int_0^T \Big(r \, u \, v|_a^b \Big) \, dt = \int_0^T \int_a^b f v \, dx \, dt.$$

Заметим, что $u|_{t=0} = \tau$, в силу условий $u(b,t) = 0$ и

$u(a,t) = \int_a^b K(y,t,u(y,t)) \, dy$ получим равенство, с помощью которого введем понятие обобщенного решения:

$$\int_0^T \int_a^b (-u v_t - r_x(x,t) \, v \, u - \, r(x,t) \, v_x \, u) \, dx \, dt -$$

$$- \int_0^T r(a,t) \, v(a,t) \int_a^b K(y,t,u(y,t)) \, dy \, dt =$$

$$= \int_0^T \int_a^b f(x,t,u) \, v(x,t) \, dx \, dt + \int_a^b \tau(x) \, v(x,0) \, dx. \tag{5}$$

Определение. Назовем обобщенным решением из $L_2(Q_T)$ задачи (2)–(4) функцию $u(x,t) \in L_2(Q_T)$, удовлетворяющую равенству (5) для любой функции $v \in$ $\in W_2^1(Q_T)$, такой, что $v(x,T) = 0$.

Введем следующие обозначения: $Q_t = \{(x,\tau) : x \in \Omega, 0 < \tau < t\}$; $L_{2,1}(Q_t)$ — банахово пространство, состоящее из всех определенных и измеримых по Лебегу на Q_t функций $u(x,t)$, имеющих конечную норму

$$\|u\|_{2,1,Q_t} = \int_0^t \left(\int_\Omega u^2(x,\tau) \, dx \right)^{\frac{1}{2}} d\tau.$$

Одним из результатов работы является следующая

Теорема. Пусть выполнены следующие условия:

$$|K(y,t,u)| \leqslant A(y,t) \, |u| + B(y,t), \quad \int_0^T | \, r(a,t)| \int_a^b A^2(y,t) \, dy \, dt = M_1 < \infty,$$

$$\int_0^T | \, r(a,t)| \left(\int_a^b B(y,t) \, dy \right)^2 dt = M_2 < \infty,$$

$$|f(x,t,u_1) - f(x,t,u_2)| \leqslant H(x,t)\,|u_1 - u_2|,$$
$$|f(x,t,0)| \leqslant E(x,t) \quad \forall x \in [a,b],$$
$$E(x,t) \in L_{2,1}(Q_T),\ \tau(x) \in L_2([a,b]),\ \int_0^T \sup_{x\in[a,b]} H(x,t)\,dt < \infty.$$

Тогда для обобщенного решения из $L_2(Q_T)$ задачи (2)–(4) верна априорная оценка:

$$\|u\|_{2,\Omega} \leqslant p(t)\,\|\tau\|_{2,\Omega} + q(t)\,\|E\|_{2,1,Q_t} + s(t), \tag{6}$$

где ограниченные функции $p(t), q(t)$ и $s(t)$ определяются постоянными M_i, функциями $H(x,t)$, $A(y,t)$ и величиной t.

2. Доказательство априорной оценки

Рассмотрим уравнение

$$Lw = f(x,t,w). \tag{7}$$

Пусть $w(x,t) \in W_1^2(Q_T)$ — решение этого уравнения, удовлетворяющее условию $w(b,t) = 0$ и нелокальному условию

$$w(a,t) = \int_a^b K(y,t,w(y,t))\,dy. \tag{8}$$

(Заметим, что обобщенное решение задачи (2)–(4) представляет собой предел в $L_2(Q_T)$ последовательности решений такого вида.)

Умножим уравнение (7) на $2w$ и результат проинтегрируем по $Q_t,\ t \leqslant T$:

$$2\int_{Q_t} Lw\cdot w\,dx\,dt = 2\int_{Q_t} fw\,dx\,dt. \tag{9}$$

Левую часть (9) преобразуем с помощью интегрирования по частям следующим образом:

$$2\int_{Q_t} Lw\cdot w\,dx\,dt = \int_a^b w^2\Big|_0^t dx - \int_0^t r(a,t)\left(\int_a^b K(y,t,w(y,t))\,dy\right)^2 dt -$$
$$-\int_{Q_t} r_x\,w^2\,dx\,dt = \int_a^b w^2\,dx\big|_{t=0}^{t=t} - \int_{Q_t} r_x\,w^2\,dx\,dt -$$
$$-\int_0^t r(a,t)\left(\int_a^b K(y,t,w(y,t))\,dy\right)^2 dt.$$

Теперь, полагая $\rho(t)=\int\limits_a^b w^2\,dx$, получаем

$$\rho(t)\leqslant\rho(0)+\int\limits_0^t |\,r(a,t)|\,\left(\int\limits_a^b K(y,t,w(y,t))\,dy\right)^2\,dt+$$

$$+2\int\limits_{Q_t}(H(x,t)+|r_x|)\,w^2\,dx\,dt+2\int\limits_{Q_t}E(x,t)\,|w|\,dx\,dt=\rho(0)+i_1+i_2+i_3. \tag{10}$$

Оценим получившиеся интегралы $i_1,i_2,i_3\geqslant 0$. В силу наложенных на ядро условий имеем:

$$i_1=\left|\int\limits_0^t |\,r(a,t)|\,\left(\int\limits_a^b K(y,t,w)\,dy\right)^2\,dt\right|\leqslant$$

$$\leqslant\int\limits_0^t |\,r(a,t)|\,\left(\int\limits_a^b \{A|w|+B(y,t)\}\,dy\right)^2\,dt\leqslant$$

$$\leqslant\int\limits_0^t |\,r(a,t)|\,\left(2\left(\int\limits_a^b A|w|\,dy\right)^2+2\left(\int\limits_a^b B(y,t)\,dy\right)^2\right)\,dt.$$

Применив наложенные на $A(y,t)$, $B(y,t)$ условия и оценив слагаемое $2\left(\int\limits_a^b A|w|\,dy\right)^2$ с помощью неравенства Коши — Буняковского, получим:

$$i_1\leqslant 2\int\limits_0^t |\,r(a,t)|\,\left(\int\limits_a^b B\,dy\right)^2\,dt+2\int\limits_0^t |\,r(a,t)|\,\left[\int\limits_a^b A^2(y,t)\,dy\int\limits_a^b w^2(y,t)\,dy\right]\,dt.$$

Теперь, используя наложенные на $A(y,t)$ и $B(y,t)$ условия, получаем:

$$i_1\leqslant 2\int\limits_0^t |\,r(a,t)|\,\left(\int\limits_a^b B(y,t)\,dy\right)^2\,dt+2\,z(t)\,\int\limits_0^t |\,r(a,t)|\,\left[\int\limits_a^b A^2(y,t)\,dy\right]\,dt\leqslant$$

$$\leqslant 2\,z(t)\,\int\limits_0^t \lambda_0(t)\,dt+2M_2.$$

Здесь введены обозначения $z(t)=\sup\limits_{0\leqslant\xi\leqslant t}\rho(\xi)$, $\lambda_0(t)=|\,r(a,t)|\,\left[\int\limits_a^b A^2(y,t)\,dy\right]$. Далее мы получаем следующую оценку второго слагаемого:

$$i_2\leqslant 2\int\limits_{Q_t}(H(x,t)+|r_x|)\,w^2\,dx\,dt\leqslant 2\,z(t)\,\int\limits_0^t \lambda_1(t)\,dt.$$

Здесь $\lambda_1(t)=\sup\limits_{x\in[a,b\,]}(H(x,t)+|r_x|)$.

Переобозначая в (10) t через ξ и переходя затем к супремуму по всем $\xi \in [0,t]$, получаем

$$z(t) \leqslant \rho(0) + 2M_2 + 2\,z(t)\int\limits_0^t (\lambda_0(t)+\lambda_1(t))\,dt + 2\int\limits_{Q_t} E(x,t)w\,dx\,dt. \tag{11}$$

Обозначая $2M_2 + z(t) = z_1(t)$, получаем после преобразований с учетом оценок на i_1, i_2, i_3:

$$z_1(t) \leqslant 2\,z_1(0) + 2\,\|E\|_{2,1,Q_t}\,z_1^{\frac{1}{2}}(t) + z_1(t)\int\limits_0^t \lambda(t)\,dt.$$

Здесь $\lambda(t) = \lambda_0(t) + \lambda_1(t)$, и в силу условий теоремы $\int\limits_0^t \lambda(t)\,dt$ при малом t будет меньше $\varepsilon = 1/2$. Однако для наших целей нам нужно оценить не именно интеграл $\int\limits_0^t \lambda(t)\,dt$, а более общий $\int\limits_{t_1}^{t_1+t} \lambda(t)\,dt$ (где $t_1 + t \leqslant T$) для произвольного t_1. Из условия имеем: $\int\limits_0^T \lambda(t)\,dt < \infty$, и в силу абсолютной непрерывности интеграла Лебега получаем: $\int\limits_{t_1}^{t_1+t} \lambda(t)\,dt < \varepsilon$, как только мера Лебега множества $E = [t_1, t_1 + t]$ достаточно мала: $mes(E) = t < \delta$.

После преобразований [6, с. 204] получаем следующую оценку, верную для любого $t \in [0,T]$:

$$z_1^{\frac{1}{2}}(t) \leqslant p(t)\,z^{\frac{1}{2}}(0) + q(t)\,\|E\|_{2,1,Q_t} + s(t), \tag{12}$$

где $p(t), q(t)$ и $s(t)$ ограничены для всех t.

Это энергетическое неравенство, позволяющее оценить энергетическую норму решения $w(x,t)$ через начальные данные Коши и $f(x,t,w)$. Тем более оно будет верно (быть может, с другими коэффициентами) для $\rho(t) = \int\limits_a^b w^2\,dx$, что и означает (6).

3. Модельное уравнение Мак-Кендрика — фон Ферстера и его применение для экспериментальной ситуации с дафниями

Вернемся к уравнению (1) и предположим, что функция $r(t)$ известна, не зависит от времени и равна c. Тогда его можно переписать в виде

$$u_t + c\,u_x + \mu(x,t)\,u = 0,\; a < x < b. \tag{13}$$

Уравнение (13), как правило, называют *уравнением Мак-Кендрика* или же *возрастной моделью старения Мак-Кендрика*. Если в модели старения $c = 1$, $u = u(x,t)$ обозначает число особей возраста x во время t, то коэффициент $\mu = \mu(x,t)$ можно интерпретировать как скорость смерти в возрасте x в момент времени t. Модель (13) при $c = 1$ является простейшей математической моделью популяции, учитывающей возрастное распределение особей. Коэффициент μ

принято называть также *силой смертности.* Приведем теперь описание алгоритма решения задачи Коши

$$u(x,0) = \tau(x),\ a \leqslant x \leqslant b \tag{14}$$

для уравнения Мак-Кендрика (13).

В уравнение (13) введем новые независимые переменные ξ и η и новую зависимую переменную v по формулам

$$\xi = x - ct,\ \eta = x + ct,\ v = u\left(\frac{\xi+\eta}{2}, \frac{\eta-\xi}{2\,c}\right).$$

Так как $u_x = v_\xi + v_\eta$, $\quad u_t/c = v_\eta - v_\xi$, то из того, что u — решение (13), следует, что $v = v(\xi,\eta)$ — решение уравнения

$$v_\eta + \mu_0\,(\xi,\eta)\,v = 0, \tag{15}$$

где

$$\mu_0\,(\xi,\eta) = \frac{1}{2\,c}\,\mu\left(\frac{\xi+\eta}{2}, \frac{\eta-\xi}{2\,c}\right).$$

Уравнение (15) можно переписать в виде

$$\frac{\partial}{\partial\eta}\left[v\,\exp\int\limits_{|\xi|}^{\eta}\mu_0\,(\xi,\eta)\,dz\right] = 0,\ \eta > \xi.$$

Следовательно,

$$v(\xi,\eta) = v(\xi,|\xi|)\,\exp\left(-\int\limits_{|\xi|}^{\eta}\mu_0\,(\xi,\eta)\,dz\right).$$

Отсюда, возвращаясь к старым переменным x, t, u, μ, получаем, что любое регулярное в выпуклой области решение $u(x,t)$ уравнения Мак-Кендрика (13) является решением нагруженного функционального уравнения

$$u(x,t) = u\left(\frac{x-ct+|x-ct|}{2}, \frac{|x-ct|+ct-x}{2\,c}\right)\times$$
$$\times\exp\left[-\frac{1}{2\,c}\int\limits_{|x-ct|}^{x+ct}\mu\left(\frac{x-ct+z}{2}, \frac{z-ct+x}{2\,c}\right)\,dz\right]. \tag{16}$$

Из (16) при $x > ct$ в силу (14) получаем, что единственное в полуполосе $a < < x - ct < b$, $t > 0$ решение задачи Коши (14) для уравнения (13) определяется формулой

$$u(x,t) = \tau(x-ct)\,\exp\left[-\frac{1}{2\,c}\int\limits_{x-ct}^{x+ct}\mu\left(\frac{x-ct+z}{2}, \frac{z-ct+x}{2\,c}\right)\,dz\right]. \tag{17}$$

Если $\mu(x,t) = const = \mu$, то равенство (17) примет простой вид

$$u(x,t) = \tau(x-ct)\,\exp(-\mu\,t),$$

напоминающий закон экспоненциального роста численности популяции.

Теперь опишем частный случай уравнения (13), который был исследован экспериментально. Эксперимент по изучению токсичности осуществляли по стандартной методике Н.С. Строганова с использованием *Daphnia magna* Straus [7]. Препарат изучали в виде водного и спиртового экстрактов. Среду для экспериментов готовили на основе отстоянной водопроводной воды, в которую добавляли до необходимых концентраций исследуемое вещество и корм — 1 % суспензию пекарских дрожжей. В сосуд объемом 0,75 л сажали по 15 рачков в возрасте до 24 часов. В качестве контроля использовали отстоянную водопроводную воду. В экспериментах с экстрактом этанола был второй контроль в чистом этаноле, использовавшемся для экстракции. Эксперименты проводились в термостате при температуре 21–22 °C и естественном освещении. Дафний кормили через 1 сутки [8]. Длительность экспериментов составляла 14 суток каждый. Для выявления отдаленных последствий действия вещества эксперимент проводили на 3-х поколениях рачков. Все эксперименты повторяли 3 раза. В ходе экспериментов учитывали количество погибших и оставшихся в живых рачков. Молодь удаляли.

Потому в рассматриваемом эксперименте плодовитость дафний не играла роли для их численности, она могла лишь убывать, что помогало лучше изучить их функцию скорости смерти, отделить ее от функции скорости рождения. При этом все дафнии изначально были примерно одного возраста, такая ситуация была характерна для всех стадий эксперимента. В этом упрощенном случае $c = 1$, $\tau(x - ct)$ было отлично от нуля лишь при $x = ct$, то есть мы фактически изучали численность именно данного возраста. Однако этот случай также является частным случаем уравнения Мак-Кендрика — фон Ферстера, поэтому на основе формулы (17) имеем:

$$u(x,t) = \tau(0)\,\exp\left[-\frac{1}{2}\int\limits_0^{2x} \mu\left(\frac{z}{2}, \frac{z}{2}\right)\,dz\right].$$

Таким образом, для этого случая получаем следующую зависимость:

$$u(x,t) = \tau(0)\,\exp\left[-\frac{1}{2}\nu(x)\right].$$

Здесь $\nu(x) = \int\limits_0^{2x} \mu\left(\frac{z}{2}, \frac{z}{2}\right)\,dz$, а если выразить эту функцию через $u(x,t)$, то $\nu(x) = -2\ln\dfrac{u(x,t)}{\tau(0)}$. Тогда $\dfrac{u(x,t)}{\tau(0)}$ будет иметь следующий смысл: это процентное отношение числа выживших особей к числу всех особей. Чем оно будет меньше, тем больше будет функция $\nu(x)$, которую можно охарактеризовать как смертность дафний, вызванная токсичностью растворов, а также старением дафний.

4. Изучение токсичности вытяжки виноградных и гранатовых косточек

Изучалась токсичность вытяжки виноградных и гранатовых косточек, при этом были применены статистические методы, что не случайно. Поле для приложения статистических методов в биологии очень значительно, так как многие экологические, генетические, цитологические, микробиологические, радиобиологические явления — массовые по своей природе. В них участвуют не одна особь или клетка, не одна α-частица, не одна бактерия или вирусная частица, а множества, т. е. совокупности клеток, α-частиц, бактерий, особей вида, семей и т. д. Осуществление событий в таких совокупностях может быть оценено вероятностями, а анализ их требует применения статистических методов. Понимание и учет статистических закономерностей помогают экспериментатору составить методически обоснованный план опытов, правильно их провести и, наконец, сделать объективные выводы.

В лабораторных условиях были получены следующие результаты по выживаемости дафний (табл. 1–4).

Здесь время дано в сутках (от 1 до 21), а в столбце приведены значения концентраций.

Таблица 1

Выживаемость дафний (%) при воздействии вытяжки виноградных косточек диметилсульфоксидом

Конц., %	1	2	4	6	8	10	12	14	16	18	21
10	100	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	100	51,1	44,4	8,9	0	-	-	-	-	-	-
3	100	88,9	84,4	71,1	54,4	48,9	37,7	33,3	26,7	15,5	15,5
1	100	100	97,7	91,1	85,6	85,6	84,4	73,3	71,1	69,4	66,7
0,1	100	100	100	100	100	95,6	95,6	94,4	81,1	73,3	73,3
0,01	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Контроль	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Таблица 2

Выживаемость дафний (%) при воздействии вытяжки виноградных косточек в этиловом спирте

Конц., %	1	2	4	6	8	10	12	14	16	18	21
10	100	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	100	76,6	71,1	32,2	11,1	0	-	-	-	-	-
3	100	91,1	91,1	87,8	85,6	77,8	74,4	68,9	51,1	44,4	29,9
1	100	100	100	100	100	100	94,4	94,4	94,4	91,1	91,1
0,1	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
0,01	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Исходя из результатов исследований, мы имеем дело со вторым классом токсичности. Для каждой таблицы была составлена таблица соответствующих значений $\nu(x)$, то есть таблица логарифмов соответствующих величин.

Здесь прочерк означает не 0, как в табл. 1–4, а бесконечность, т. е. сила смертности становится настолько большой, что дафнии погибают полностью. Практически же можно считать, что величина смертности достаточно велика, например, больше числа 15.

Основываясь на данных табл. 5, была построена математическая модель зависимости смертности $\nu(t) = \nu(t, S)$ от двух факторов: времени t и концентрации вещества в растворе S.

Был применен аналитический метод выбора типа уравнения регрессии. Он основан на изучении материальной природы связи исследуемых признаков. Функ-

Таблица 3

Выживаемость дафний (%) при воздействии вытяжки гранатовых косточек диметилсульфоксидом

Конц., %	1	2	4	6	8	10	12	14	16	18	21
10	100	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	100	42,2	22,2	4,4	0	-	-	-	-	-	-
3	100	77,8	40	28,9	22,2	17,7	0	-	-	-	-
1	100	100	82,2	57,8	26,7	22,2	8,9	2,2	0	-	-
0,5	100	100	100	80	57,8	55,6	55,6	53,3	53,3	53,3	51,1
0,1	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
0,01	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Контроль	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Таблица 4

Выживаемость дафний (%) при воздействии вытяжки гранатовых косточек в этиловом спирте

Конц., %	1	2	4	6	8	10	12	14	16	18	21
10	100	24,4	22,2	6,7	0	-	-	-	-	-	-
4	100	68,9	31,1	6,7	2,2	0	-	-	-	-	-
3	100	86,6	60	55,6	40	22,2	13,3	0	-	-	-
1	100	100	100	97,8	71,1	46,7	28,9	17,8	13,3	4,4	0
0,5	100	100	100	100	88,9	75,5	64,4	64,4	64,4	64,4	62,2
0,1	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
0,01	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Контроль	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Таблица 5

Смертность ν(x) дафний при воздействии вытяжки виноградных косточек диметилсульфоксидом

Конц., %	1	2	4	6	8	10	12	14	16	18	21
10	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	0	1,342	1,623	4,838	-	-	-	-	-	-	-
3	0	0,235	0,339	0,682	1,217	1,431	1,951	2,199	2,641	3,728	3,728
1	0	0	0,046	0,186	0,311	0,311	0,339	0,621	0,682	0,731	0,81
0,1	0	0	0	0	0	0,09	0,09	0,115	0,419	0,621	0,621
0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Контроль	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

ция смертности возрастает при увеличении как времени t, так и концентрации токсичного вещества S, ведь его действие накапливается со временем.

При обработке информации на компьютере выбор вида уравнения регрессии осуществлялся экспериментальным методом, т. е. путем сравнения величины корреляции, рассчитанной при разных моделях.

Была применена множественная регрессия, и она дала хороший результат при моделировании.

Ставилась задача построить уравнение множественной регрессии

$$y = f(x_1, x_2, \ldots, x_m),$$

где y — зависимая переменная (результативный признак, значение смертности), x_i — независимые, или объясняющие, переменные (признаки-факторы). В нашем случае факторов два: время t и концентрация токсичного вещества S.

Для табл. 5 после перебора многих вариантов на компьютере мы остановились на следующем виде функции смертности:

$$f_1(t, S) = C_1\,(t-1)^3\,S^{18} + C_2\,(t-1)\,S^{0,6}.$$

Методом наименьших квадратов получены следующие коэффициенты: $C_1 = 0,964$, $C_2 = 5,902 \cdot 10^{23}$. Подставляя их, получаем функцию:

$$f_1(t, S) = 5,902 \cdot 10^{23}\,(t-1)^3\,S^{18} + 0,964\,(t-1)\,S^{0,6}.$$

Таким образом, смертность возрастает со временем по закону кубов (t^3) и еще более резко возрастает при увеличении концентрации ядовитого вещества (S^{18}).

Применяя полученную формулу, получая расчетные значения и затем возвращаясь к процентной численности дафний, получаем табл. 6.

Таблица 6

Выживаемость дафний (%), предсказанная моделью, при воздействии вытяжки виноградных косточек диметилсульфоксидом

Конц., %	1	2	4	6	8	10	12	14	16	18	21
10	100	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	100	91,38	46,9	5,59	0	-	-	-	-	-	-
3	100	94,28	83,57	73,47	63,71	54,2	45	36,22	28,15	21	12,36
1	100	97	91,28	85,9	80,82	76	71,6	67,34	63,37	59,6	54,43
0,1	100	99,24	97,73	96,25	94,79	93,4	91,9	90,55	89,17	87,8	85,83
0,01	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Контроль	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Как мы видим, модель очень хорошо согласуется с экспериментальными данными табл. 1. Для табл. 2 получаем следующую модель, также очень хорошо коррелирующую с экспериментальными данными:

$$f_2(t, S) = 1,243 \cdot 10^{20}\,(t-1)^{3,6}\,S^{16} + 3,697 \cdot 10^{-3}\,(t-1)^2\,S^{0,5}.$$

Для табл. 3 и 4 соответствие также хорошее, но уже не настолько, как для табл. 1 и 2. При этом для табл. 3 получаем следующий вид функции смертности:

$$f_3(t, S) = 1,281 \cdot 10^{12}\,(t-1)^7\,S^{12,2} + 2,483\,(t-1)^{1,7}\,S^{0,8}.$$

Для табл. 4:

$$f_4(t, S) = 2,837 \cdot 10^{-9}\,(t-1)^{22}\,S^{10} + 3,411\,(t-1)^{1,7}\,S^{0,9}.$$

Последние две функции сильнее возрастают с течением времени, но не столь сильно при увеличении концентрации растворенного вещества, как $f_1(t, S)$ и $f_2(t, S)$.

Можно сделать следующий вывод: вытяжки гранатовых косточек действуют на дафний быстрее, чем вытяжки виноградных косточек, но при этом их концентрация действует на дафний менее сильно, чем концентрация вытяжек виноградных косточек.

Литература

[1] Пулькина Л.С. Нелокальная задача с интегральными условиями для квазилинейного гиперболического уравнения // Математические заметки. 2001. Т. 70. Вып. 1. С. 88–95.

[2] Нахушев А.М. Уравнения математической биологии. М.: Высшая школа, 1995. 301 с.

[3] О размножении дафний в растворах экстракта биомассы спирулины, шрота косточек винограда и их композиции в соотношении 1:1 и о решении интегродифференциального уравнения / О.Н. Павлова [и др.] // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11. № 1/2. С. 114–118.

[4] Tchuenche J.M. An age-structured model with delay mortality // BioSystems. 81 (2005). P. 255–260.

[5] Skakauskas Vladas. On the stability of separable solutions of a sexual age-structured population dynamics model // Math. Biosci. 191 (2004). P. 41–67.

[6] Ладыженская О.А. Краевые задачи математической физики. М.: Наука, 1973. 408 с.

[7] Строганов Н.С. Методика определения токсичности водной среды // Методики биологических исследований по водной токсикологии / под ред. Н.С. Строганова. М.: Наука, 1971. С. 14–60.

[8] Строганов Н.С., Колосова Л.В. Ведение лабораторной культуры и определение плодовитости дафний в ряду поколений // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М.: Наука, 1971. С. 210–216.

Поступила в редакцию 28/X/2010;
в окончательном варианте — 28/X/2010.

PROBLEMS FOR McKENDRICK — VON FOERSTER'S EQUATION AND THEIR APPLICATION TO THE POPULATION DYNAMICS OF DAPHNIDS: RESEARCH OF TOXICITY

 V.B. Dmitriev[3] Yu.L. Gerasimov[4]

In the given work non-local problem with non-linear integral condition for the McKendrick — von Foerster's equation is studied. Estimation of the generalized solution is proved. Also toxicity of grape stones extraction and pomegranate stones extraction is considered by N.S. Stroganov's standart technique and the decision of the McKendrick — von Foerster's equation describing of Daphnids population is showed. The results of the experiments were used for constructing the mortality function, which specify the model for a certain population, and their software simulations were presented. Coefficients of nonlinear multiple regression is computed.

Key words: nonlocal problem, nonlinear conditions, a priori estimate, generalised solution, grape stones extraction, pomegranate stones extraction, density of Daphnids population.

Paper received 28/X/2010.
Paper accepted 28/X/2010.

[3]Dmitriev Viktor Borisovich (dmitriev_v.b@mail.ru), training center "Knowledge Plus", Samara, 443081, Russian Federation.
[4]Gerasimov Yuriy Leonidovich (yuger55@list.ru), the Dept. of Zoology, Samara State University, Samara, 443011, Russian Federation.