

# Динамические системы и модели биологии

Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П.

Драфт

*Посвящается нашим родителям*

# Оглавление

<b>Введение</b>	<b>7</b>
<b>1 Математические модели биологии</b>	<b>10</b>
1.1 Понятие динамической системы. Примеры . . . . .	10
1.2 Качественный анализ дифференциального уравнения . . . . .	18
1.3 Модели роста численности изолированной популяции . . . . .	28
1.4 Математическая модель популяционной вспышки насекомых . . . . .	34
1.5 Математические модели рыболовства . . . . .	37
1.6 Модели качественные и количественные . . . . .	39
1.7 Переход к безразмерным переменным . . . . .	44
1.8 Упражнения . . . . .	46
<b>2 Приложения линейных динамических систем</b>	<b>50</b>
2.1 Анализ устойчивости положения равновесия . . . . .	50
2.2 Законы роста организма. Модель размножения клеток . . . . .	55
2.3 Степенной закон эволюции семейств белковых доменов . . . . .	59
2.4 Упражнения . . . . .	66
<b>3 Одномерные динамические системы с дискретным временем</b>	<b>68</b>
3.1 Простейшие дискретные модели роста популяции . . . . .	69
3.2 Графическая процедура построения решения . . . . .	72
3.3 Примеры анализа систем, заданных качественным образом . . . . .	75
3.4 Устойчивость неподвижных точек . . . . .	82
3.5 Периодические решения. Хаос . . . . .	87
3.6 Показатель Ляпунова в одномерном случае . . . . .	93
3.7 Некоторые распространенные модели популяционной динамики . . . . .	96
3.8 Упражнения . . . . .	98
<b>4 Элементы анализа систем с непрерывным временем</b>	<b>102</b>
4.1 Свойства решений систем дифференциальных уравнений . . . . .	102
4.2 Классификация положений равновесия . . . . .	105
4.3 Первые интегралы. Функция Ляпунова . . . . .	110
4.4 Предельные множества . . . . .	113
4.5 Одномерное движение частицы в потенциальном поле . . . . .	116

4.6	Упражнения . . . . .	117
<b>5</b>	<b>Элементы теории межпопуляционных отношений</b>	<b>121</b>
5.1	Классификация межвидовых отношений . . . . .	121
5.2	Система Лотки–Вольтерры «хищник–жертва» . . . . .	123
5.3	Система «хищник–жертва» с учетом внутривидовой конкуренции . . .	128
5.4	Модели конкуренции. Принцип конкурентного исключения Гаузе . . .	131
5.5	Модели мутуализма . . . . .	135
5.6	Учет дополнительных факторов при записи математической модели . .	137
5.7	Модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой . . . . .	141
5.8	Математическая модель очистки сточных вод . . . . .	146
5.9	Математическая модель воздействия на растущую опухоль . . . . .	149
5.10	Упражнения . . . . .	154
<b>6</b>	<b>Математические модели распространения эпидемий</b>	<b>157</b>
6.1	SIR модель и основное репродуктивное число . . . . .	157
6.2	SIR модель с учетом демографических процессов . . . . .	164
6.3	Вычисление $R_0$ в общем случае . . . . .	168
6.4	Функция передачи инфекции и трофические функции . . . . .	174
6.5	Упражнения . . . . .	177
<b>7</b>	<b>Биологические осцилляторы</b>	<b>182</b>
7.1	Периодические решения непрерывных систем . . . . .	182
7.2	Анализ модели Гаузе . . . . .	187
7.3	Бифуркация рождения цикла . . . . .	191
7.4	Системы, находящиеся под внешним воздействием . . . . .	200
7.5	Упражнения . . . . .	206
<b>8</b>	<b>Многомерные модели с непрерывным временем</b>	<b>208</b>
8.1	Понятие экологической устойчивости . . . . .	208
8.2	Модель пищевой цепи . . . . .	214
8.3	Модель циклической конкуренции . . . . .	216
8.4	Модель экологической системы с тремя трофическими уровнями . . . .	220
8.5	Пример хаотического поведения биологической системы . . . . .	224
8.6	Мультилокальные модели Тьюринга . . . . .	228
8.7	Упражнения . . . . .	231
<b>9</b>	<b>Многомерные модели с дискретным временем</b>	<b>234</b>
9.1	Основные определения . . . . .	234
9.2	Линейные системы. Теорема Фробениуса–Перрона . . . . .	236
9.3	Динамика возрастного состава популяции. Модель Лесли . . . . .	238

---

9.4	Дискретные модели с учетом эффекта запаздывания . . . . .	243
9.5	Устойчивость неподвижных точек. Инвариантные множества . . . . .	247
9.6	Рождение замкнутой инвариантной кривой . . . . .	251
9.7	Примеры моделей «хозяин–паразит» с дискретным временем . . . . .	255
9.8	Система Лотки–Вольтерры в случае дискретного времени . . . . .	261
9.9	Многомерные показатели Ляпунова. Хаотические аттракторы . . . . .	263
9.10	Падение и взлет численности жука <i>Tribolium</i> . . . . .	267
9.11	Области притяжения аттракторов динамических систем . . . . .	269
9.12	Упражнения . . . . .	272
<b>10</b>	<b>Модели предбиологической эволюции</b>	<b>275</b>
10.1	Первые шаги жизни на Земле . . . . .	275
10.2	Принцип выживания сильнейших в безошибочной репликации . . . . .	278
10.3	Независимая репликация с ошибками. Квазивиды . . . . .	282
10.4	Порог катастроф и пределы эволюции . . . . .	286
10.5	Закон параболического роста . . . . .	289
10.6	Гиперциклическая репликация . . . . .	292
10.7	Открытая модель гиперциклической репликации . . . . .	299
10.8	Упражнения . . . . .	303
<b>11</b>	<b>Динамика неоднородных популяций</b>	<b>306</b>
11.1	Предварительные соображения . . . . .	306
11.2	Основные теоремы . . . . .	310
11.3	Модели глобальной демографии . . . . .	313
11.4	Неоднородные модели распространения эпидемий . . . . .	318
11.5	Упражнения . . . . .	327
<b>12</b>	<b>Пространственно неоднородные модели. Волновые решения</b>	<b>329</b>
12.1	Вывод уравнения Фишера–Колмогорова . . . . .	329
12.2	Волновые решения уравнения Фишера–Колмогорова . . . . .	331
12.3	Волновые решения в распределенной системе «хищник–жертва» . . . . .	336
12.4	Учет таксиса в математических моделях . . . . .	340
<b>13</b>	<b>Системы «реакция–диффузия» в ограниченной области</b>	<b>346</b>
13.1	Устойчивость пространственно однородных стационарных решений . . . . .	346
13.2	Стабилизирующее и дестабилизирующее влияние диффузии . . . . .	349
13.3	Пространственно неоднородные решения уравнения Фишера . . . . .	353
13.4	Упражнения . . . . .	361

<b>14</b>	<b>Распределенная модель предбиологической эволюции</b>	<b>362</b>
14.1	Постановка задачи . . . . .	363
14.2	Модель независимого воспроизведения . . . . .	364
14.3	Автокаталитическая и гиперциклическая репликации . . . . .	368
14.4	Пространственно неоднородные решения . . . . .	371
14.5	Предельное поведение траекторий распределенных систем . . . . .	376
<b>15</b>	<b>Пространственно неоднородная модель «загрязнение–природа»</b>	<b>382</b>
15.1	Постановка задачи . . . . .	382
15.2	Задача идентификации параметров системы . . . . .	385
15.3	Анализ полученных результатов моделирования . . . . .	389
<b>16</b>	<b>Вместо заключения: что читать дальше?</b>	<b>393</b>
<b>A</b>	<b>Приложения</b>	<b>396</b>
A.1	Понятие топологической эквивалентности динамических систем . . . . .	396
A.2	Бифуркации в одномерных непрерывных системах . . . . .	398
A.3	О степенном законе эволюции белковых доменов . . . . .	400
A.4	Бифуркации в одномерных дискретных системах . . . . .	404
A.5	Анализ модели мутуализма . . . . .	406
A.6	Анализ негиперболического положения равновесия . . . . .	409
A.7	Бифуркация рождения цикла в системах размерности $n > 2$ . . . . .	418
A.8	Анализ бифуркации Неймарка–Сакера . . . . .	421
	<b>Литература</b>	<b>424</b>

## Введение

Книга, которую читатель держит в руках, появилась в результате многолетнего интереса авторов к *математической биологии* (междисциплинарной области науки, изучающей биологические системы с помощью математических моделей). Курс лекций, который один из авторов читал в течение ряда лет на факультетах вычислительной математики и кибернетики, биоинженерии и биоинформатики МГУ имени М.В. Ломоносова, был первоначально записан и издан небольшим тиражом в виде двух пособий [9, 10].

Положительные отзывы и конструктивная критика этих изданий показали, что существует потребность в систематизированном изложении основ применения математических методов в биологии для более широкой аудитории, что и явилось побудительным мотивом для написания данной книги. Несмотря на то, что *математическая биология* прочно вошла в мир научных исследований, имеется лишь небольшое число русскоязычных учебников и монографий на эту тему. Это особенно заметно в сравнении с количеством соответствующих изданий (в том числе и периодических), выпущенных за последние 10–15 лет за рубежом.

Применение математики в биологии имеет долгую историю, и взаимоотношение этих дисциплин заслуживает отдельного внимания. Существует расхожее мнение, что, в отличие от физики и механики, нет ни одного фундаментального достижения в биологии, которое было получено с помощью математической теории (возможно, исключение составляет закон Харди–Вайнберга).

Другая точка зрения заключается в том, что роль математиков, которые знают биологию лишь поверхностно, заключается не в открытии и предсказании новых биологических законов, а в интерпретации существующих явлений с помощью анализа адекватных математических моделей, позволяющих проводить как качественные, так и количественные оценки.

Важно отметить, что биологическая основа явилась побудительной мотивацией к созданию новых математических теорий, которые обогатили саму математику. Упомянем ветвящиеся процессы, предложенные Гальтоном, процессы рождения и гибели, диффузионные процессы, метод бегущих волн, системы с кросс-диффузией в уравнениях с частными производными, новые типы краевых задач для уравнения переноса, эволюционную теорию игр и системы репликаторных уравнений. Основы современной статистики были заложены Р. Фишером, который также изучал биологические проблемы.

С другой стороны, применение математических методов способствовало более глубокому пониманию многих биологических процессов. В тексте книги приведе-

ны многочисленные примеры, подтверждающие это утверждение. Отметим свойства циклических колебаний численности популяции, принцип конкурентного исключения Гаузе для конкурирующих видов, пороговую теорему в математической эпидемиологии как фундаментальные утверждения, для формализации которых необходимо привлекать математические методы.

При написании этой книги авторы руководствовались двумя взаимосвязанными задачами. Первая — показать разнообразие математических моделей, описывающих биологические сообщества. Вторая — описать основные математические методы качественного анализа нелинейных систем. По мере возможности авторы стремились сочетать строгое изложение математической теории с конкретными приложениями.

Математические модели, рассмотренные в книге, можно грубо классифицировать на конечномерные с дискретным временем (разностные уравнения), конечномерные с непрерывным временем (системы обыкновенных дифференциальных уравнений) и бесконечномерные (уравнения в частных производных и интегро-дифференциальные уравнения). Все это — классы, отражающие последовательные стадии точного отображения биологической реальности. При этом за рамками исследований остались модели, описываемые с помощью методов теории вероятностей и методов имитационного моделирования.

Первая часть книги, по существу, представляет собой учебник по курсу математических моделей в биологии. В конце каждой главы содержание подкрепляется упражнениями, часть из которых представляет самостоятельный научный интерес.

Здесь рассматриваются классические математические модели, вошедшие в золотой фонд математической биологии (например, модель Лотки–Вольтерры, модель Гаузе, модель распространения эпидемий Кермака–Маккендрика и многие другие). С другой стороны, в книге содержится большое число моделей, которые описаны лишь в специальных журнальных публикациях, и моделей, которые были предложены совсем недавно (например, модель эволюции семейств генов, модель распространения эпидемий в неоднородных популяциях, модель распределенного гиперцикла).

Как правило, биологические системы описываются нелинейными соотношениями и содержат параметры, значения которых либо неизвестны, либо их определение сопряжено со значительными трудностями. Особенно важным оказывается исследование поведения системы вблизи тех значений параметров, при которых возникают перестройки (возможно, и катастрофические) в поведении биологических сообществ. Поэтому часть материала книги посвящена изложению основ теории бифуркаций, которая систематически изучает такие перестройки.

Качественные методы анализа нелинейных динамических систем излагаются достаточно подробно и иллюстрируются многочисленными примерами, однако доказательства многих утверждений и теорем опущены. Для полноценного изучения математических методов, изложенных в книге, мы отсылаем читателя к специальной литературе. Для удобства читателей ряд более специальных утверждений и часть математических выкладок вынесены в приложения.



Процесс построения математических моделей не поддается алгоритмизации; в большой степени это ремесло, которое сродни искусству. При этом важной проблемой остается адекватность модели изучаемому явлению. Здесь исследователь находится между Сциллой точного отображения природы путем ее детального описания и Харибдой невозможности исследования математической модели в силу ее трудности. Мы надеемся, что предлагаемая книга может помочь в постижении приемов и методов математического моделирования биологических сообществ.

В процессе подготовки книги были использованы советы многих специалистов.

Мы выражаем благодарности А.Б. Куржанскому, по инициативе и при поддержке которого написана эта книга; А.Д. Мышкису, Э.Э. Шнолю, которые в разные моменты времени читали и комментировали части рукописи книги. Многие из этих замечаний приняты во внимание в окончательной редакции. Мы также благодарны нашим коллегам Ф.С. Березовской и Г.П. Кареву за плодотворное сотрудничество и полезные советы. А.С. Новожилов благодарит Национальные институты здоровья США (National Institutes of Health, USA) и лично руководителя научной группы Е. Кунина за возможность работать на протяжении ряда лет в творческой и стимулирующей обстановке.

Последние годы А.С. Братусь и А.С. Новожилов работали по разные стороны Атлантического океана. А.П. Платонов выступил связующим звеном и со временем стал полноценным соавтором книги.

Мы будем благодарны за замеченные ошибки, опечатки, комментарии и предложения, которые можно присылать по следующим электронным адресам

[anovozhilov@gmail.com](mailto:anovozhilov@gmail.com) (Артему Новожилову)

[applemath1miit@yandex.ru](mailto:applemath1miit@yandex.ru) (Александр Сергеевичу Братусю).

Александр Сергеевич Братусь  
Артем Новожилов  
18 февраля 2010

## Математические модели биологии и динамические системы: общие положения и примеры анализа

В этой главе вводится фундаментальное математическое понятие *динамической системы*. С помощью этого понятия можно строить отображения сложных биологических систем в формальные конструкции — математические модели, анализ которых и составляет предмет данной книги. Рассматриваются методы анализа простейших динамических систем, заданных обыкновенными дифференциальными уравнениями первого порядка, и анализируются математические модели роста изолированных популяций. Исторически такие модели были одной из первых попыток описать внутренние законы, управляющие ростом популяции.

### 1.1 Понятие динамической системы. Примеры математических моделей биологических систем

Первоначально термин «динамическая система» применялся в основном к механическим системам, движение которых описывается дифференциальными уравнениями. Основные результаты о динамических системах были получены А.М. Ляпуновым и А. Пуанкаре в конце девятнадцатого века. Позднее стало очевидно, что понятие динамических систем полезно для анализа различных эволюционных процессов, изучаемых во многих науках. Определение динамической системы является математической формализацией общей научной концепции *детерминированного процесса*. Процесс называется детерминированным, если весь его будущий ход и все его прошлое однозначно определяются состоянием в настоящее время. Иногда рассматриваются *полудетерминированные* (необратимые) процессы, для которых настоящее состояние определяет только будущее, но не прошлое.

Будущее состояние многих физических, химических, биологических, экологических, экономических и даже общественных систем может быть предсказано в некоторых пределах, если известно настоящее состояние и закон, управляющий их эволюцией. При условии, что этот закон не изменяется со временем, поведение таких систем может рассматриваться как полностью определенное их начальным состоянием. Таким образом, определение динамической системы включает *множество воз-*

*возможных состояний* системы (пространство состояний или фазовое пространство) и *закон эволюции системы во времени*.

Все возможные состояния характеризуются точками определенного множества  $X$ . Это множество называется *пространством состояний* или, следуя традициям классической механики, *фазовым пространством*. Задание точки  $x \in X$  должно быть достаточным для определения будущей эволюции системы.

**Пример 1.1** (Динамика численности изолированной популяции). Рассмотрим изолированную популяцию, находящуюся в неизменных условиях и не подвергающуюся внешнему воздействию. Если нас интересует только временная динамика, то состояние системы можно полностью описать единственным числом — например, численностью популяции  $N$ . Модели, не учитывающие пространственную организацию популяции, называются *локальными* или с полным перемешиванием. В терминах популяционной биологии это означает два факта: во-первых, каждая особь популяции имеет одинаковый доступ к ресурсам, во-вторых, вероятность встретить (и таким образом конкурировать) другую особь постоянна и одинакова для всех пар популяции. Отметим, что для локальных моделей понятия численности и плотности часто являются взаимозаменяемыми. Иногда, впрочем, они не тождественны. В качестве примера можно привести популяцию морских котиков. Вне зависимости от численности популяции плотность морских котиков на лежбищах (т.е. число особей на единицу площади) остается постоянной. Таким образом, при записи и анализе математических моделей с самого начала нужно хорошо понимать о каких единицах измерения идет речь.

Так как численность не может быть отрицательной, то пространство состояний в данном примере  $X = \mathbb{R}_+$ , где  $\mathbb{R}_+ = \{N \in \mathbb{R} : N \geq 0\}$ . Здесь следует отметить, что если рассматривать численность как функцию времени, то очевидно, что эта функция целочисленна, т.е.  $N(t) \in \{N \in \mathbb{Z} : N \geq 0\}$ . Величина

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t}$$

описывает среднюю скорость роста в интервале времени  $(t, t + \Delta t]$ . Если численность популяции велика, то скачки, вызванные рождением и смертью отдельных индивидуумов, выглядят пренебрежимо малыми на графике функции  $N(t)$ . Поэтому мы постулируем существование производной по времени

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t}.$$

Здесь и далее будем обозначать производную по времени точкой над переменной:

$$\frac{dN(t)}{dt} \equiv \dot{N}.$$

Величина  $\dot{N}/N$  показывает средний вклад одного индивидуума в популяционный рост.

**Пример 1.2** (Экологическая система). Состояние экологического сообщества в пределах определенной области  $\Omega$  может быть описано вектором с неотрицательными компонентами

$$N = (N_1, N_2, \dots, N_n) \in \mathbb{R}_+^n,$$

где  $N_i$  — численность или плотность  $i$ -го вида. Здесь, очевидно,

$$\mathbb{R}_+^n = \{N \in \mathbb{R}^n : N \geq 0\},$$

где запись  $N \geq 0$  для вектора  $N$  обозначает, что  $N_i \geq 0$  для всех  $i$ .

**Пример 1.3** (Система «загрязнение–окружающая среда»). Пусть рассматривается замкнутая система загрязнение–природа. В первом приближении состояние этой системы можно описать парой чисел  $P$  и  $E$ , где  $P$  — характеристика общего уровня загрязнения в рассматриваемой области, а  $E$  — характеристика состояния окружающей среды (например, плотность биомассы). Таким образом, фазовое пространство в этом примере  $X = \mathbb{R}_+^2$ .

Известно, что пространственные характеристики загрязнения и состояния окружающей среды обладают свойством неоднородности. Поэтому естественно рассмотреть пространство вектор-функций  $(P(x, t), E(x, t))$ , где  $x \in \Omega \subset \mathbb{R}^2$ , если рассматривается процесс на плоскости, или  $x \in \Omega \subset \mathbb{R}^3$ , если рассмотрение происходит в пространстве. В этом случае фазовое пространство становится бесконечномерным, как и любое пространство функций.

**Пример 1.4** (Распространение эпидемий). Пусть в некоторой популяции численности  $N$  распространяется инфекционное заболевание. Абстрагируясь от множества деталей, в первом приближении мы можем разбить популяцию на три непересекающиеся группы: тех, кто здоров, но потенциально может быть инфицирован (обозначим как  $S$ ), тех, кто является переносчиком инфекции,  $I$ , и тех, кто приобрел иммунитет,  $R$ . Тогда пространство состояний  $X$  — тройка чисел  $(S, I, R)$ , причем очевидно, что в любой момент времени должно выполняться  $S + I + R = N$ , если наша система замкнута, т.е., отсутствуют демографические процессы и процессы миграции. Отметим, что так как на состояние системы наложено дополнительное ограничение типа равенства, то фазовое пространство двумерно.

В ряде случаев для более точного описания процессов, протекающих в системе, необходимо учитывать пространственное распределение численностей  $S = S(x, t)$  и  $I = I(x, t)$ , т.е. заменить локальную модель, где все процессы пространственно однородны, на распределенную (пространственно неоднородную) модель. При этом двумерное фазовое пространство заменяется бесконечномерным функциональным пространством.

**Пример 1.5** (Неоднородные популяции). В случае примера 1.1, если ограничиться рассмотрением локальной модели, то все особи популяции предполагаются идентичными, что, очевидно, является сильным упрощением реальности. Особи популяции могут отличаться возрастом, репродуктивной способностью, восприимчивостью к внешним воздействиям, способностью сопротивляться данной болезни и т.д. Таким образом, для более точного описания популяции в каждый момент времени необходимо знать не только общую численность популяции, но и распределение особей данной популяции по тому или иному (или нескольким) признаку. В отличие от примера 1.4, где популяция делится на три дискретных класса, часто более естественно предположить, что распределение по признаку непрерывно (скажем, если признак — вес индивидуума или его возраст). Если обозначить пространство признаков как  $\Gamma$ , то состояние системы описывается функцией  $N(\gamma, t)$ ,  $\gamma \in \Gamma$ .

Отметим, что существуют два класса признаков, задающих неоднородность популяции: во-первых, это структурные признаки, такие как пространство и возраст, которые для данной особи популяции меняются со временем, а также неизменные признаки, такие как, например, генетическая предрасположенность к некоторой болезни, которые неизменны для данной особи в течение всей ее жизни. Далее, в главе 11, будут рассмотрены примеры неоднородных моделей с неизменными признаками неоднородности; изучению моделей с пространственной неоднородностью посвящены главы 12–15.

Как показывают приведенные примеры, существенным признаком динамической системы является размерность пространства состояний. В соответствии с размерностью пространства состояний  $X$  динамические системы называются *конечномерными* или *бесконечномерными*.

Эволюция динамической системы означает изменение состояния системы со временем  $t \in T$ , где  $T$  — упорядоченное множество. В математической биологии применяются два типа динамических систем: с непрерывным временем  $T = \mathbb{R}$  и с дискретным (целочисленным) временем  $T = \mathbb{Z}$ . Динамические системы первого типа называются *непрерывными*, второго — *дискретными*. В этой главе мы ограничимся рассмотрением динамических систем с непрерывным временем, в главе 3 рассматриваются простейшие системы с дискретным временем.

Основным компонентом любой динамической системы является закон эволюции, который определяет состояние системы  $x_t$  в момент времени  $t$ , при условии, что начальное состояние  $x_0$  известно. Самый общий способ описать закон эволюции — предположить, что для любого  $t$  задано отображение  $X$  на  $X$  (т.е. со временем наша система меняет свое положение, блуждая некоторым заданным образом по пространству состояний):

$$\varphi^t: X \rightarrow X,$$

которое переводит начальное состояние в некоторое другое:  $x_t = \varphi^t x_0$ . Отображение  $\varphi^t$  часто называют *эволюционным оператором* динамической системы. Иногда

это отображение известно в явном виде, но чаще задается косвенно и может быть вычислено только приближенно. В непрерывном случае однопараметрическое семейство отображений  $\{\varphi^t\}_{t \in T}$  называется *поток*.

Эволюционный оператор имеет два естественных свойства, которые отражают детерминированный характер поведения динамической системы. Во-первых,

$$\varphi^0 = \text{Id}, \quad (1.1)$$

где  $\text{Id}$  — тождественное отображение на  $X$ ,  $\text{Id } x = x$  для всех  $x \in X$ . Свойство (1.1) означает, что динамическая система не изменяет своего состояния «спонтанно».

Во-вторых,

$$\varphi^{t+s} = \varphi^t \circ \varphi^s, \quad (1.2)$$

которое означает, что  $\varphi^{t+s}x = \varphi^t(\varphi^s x)$  для любых  $x \in X$  и  $t, s \in T$ . Другими словами, результат эволюции системы в течение  $t + s$  единиц времени тот же самый, как если бы сначала зафиксировать изменение системы за  $s$  единиц времени и затем получить состояние измененной системы еще через  $t$  единиц времени. Свойство (1.2) означает, что закон эволюции динамической системы не изменяется во времени. В этом случае говорят, что система «автономна».

**Определение 1.1.** *Динамической системой называется пара  $\{X, \varphi^t\}$ , где  $X$  — пространство состояний,  $\varphi^t$  — однопараметрическое семейство эволюционных операторов, удовлетворяющее свойствам (1.1) и (1.2).*

Самый простой способ задать динамическую систему — указать эволюционный оператор в явном виде. Например, можно положить  $\varphi^1 = f(N) = 2N$ . То есть, за каждую единицу времени численность популяции увеличивается в 2 раза. Таким образом обычно задаются динамические системы с дискретным временем. Необходимо отметить с самого начала (систематическое изучение подобных систем будет проведено в главе 3), что, несмотря на то, что для таких динамических систем эволюционный оператор известен в явном виде, полное исследование моделей с дискретным временем — достаточно сложная задача.

Другой общий способ задания динамической системы — описать закон эволюции с помощью дифференциальных уравнений.

Предположим, что пространство состояний динамической системы есть подмножество  $X = U \subseteq \mathbb{R}^n$  с координатами  $u = (u_1, u_2, \dots, u_n)$ . Закон эволюции задается неявно, в терминах скоростей изменения координат:

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in U \subseteq \mathbb{R}^n, \quad f: U \rightarrow \mathbb{R}^n, \quad (1.3)$$

или, в покоординатной форме записи,

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= f_1(u_1, u_2, \dots, u_n), \\ \dot{u}_2 &= f_2(u_1, u_2, \dots, u_n), \\ &\dots \\ \dot{u}_n &= f_n(u_1, u_2, \dots, u_n). \end{aligned}$$

Уравнения (1.3) представляют собой систему *автономных обыкновенных дифференциальных уравнений*. Правая часть задачи (1.3) задает *векторное поле* в  $U$ , т.е. ставит в соответствие каждой точке  $u \in U$  вектор с координатами  $f(u)$ .

Если задано начальное условие  $u(0) = u_0 \in U$ , то, при условии, что выполнены требования теоремы существования и единственности решения задачи Коши (дифференциальное уравнение плюс начальное условие), эволюционный оператор имеет вид

$$\varphi^t u_0 = u(t; u_0).$$

Здесь и далее  $u(t; u_0)$  — решение задачи (1.3) с начальным условием  $u(0) = u_0$ . В главе 4 будет доказано, что система (1.3) действительно задает динамическую систему.

На практике эволюционный оператор динамической системы (1.3) всегда может быть найден путем вычислений в пределах требуемой точности (с помощью численных методов решения систем обыкновенных дифференциальных уравнений). Как правило, поведение системы зависит от параметров, точные значения которых часто неизвестны. Решить задачу численно для всех возможных значений параметров принципиально невозможно. Поэтому необходимы методы, которые позволяют анализировать поведение решений динамических систем без применения компьютера. Наиболее полезная сторона качественной теории динамических систем состоит в том, что многие важные свойства решений можно предсказать заранее, не имея решений уравнений в явном виде.

**Пример** (продолжение примера 1.1). Пусть скорость роста изолированной популяции пропорциональна численности этой популяции. В этом случае динамику рассматриваемой системы можно описать дифференциальным уравнением

$$\dot{N} = aN,$$

где  $a$  — параметр задачи, темп роста популяции. В математической биологии это простое уравнение часто называют моделью Мальтуса [26] в честь Томаса Мальтуса, который применил ее для описания численности населения Земли.

Для динамической системы с дискретным временем эту же модель можно записать в виде:

$$N_{t+1} = mN_t,$$

где  $m$  — константа пропорциональности. (Если обе модели в данном примере описывают одну и ту же популяцию, как связаны  $a$  и  $m$ ?)

**Пример** (продолжение примера 1.2). Исторически одной из первых математических моделей взаимодействующих популяций (хищников и жертв) была система двух нелинейных дифференциальных уравнений, предложенная Альфредом Лоткой [130] и Вито Вольтеррой [168] в середине 20-х годов прошлого века:

$$\begin{aligned}\dot{N} &= aN - bNP, \\ \dot{P} &= -cP + dNP,\end{aligned}$$

где  $N$  и  $P$  — численности жертв и хищников соответственно (например, карасей и щук),  $a > 0$  — скорость роста популяции жертв,  $c > 0$  — смертность популяции хищников,  $b > 0$  и  $d > 0$  — параметры, описывающие эффективность потребления жертв хищниками. Подробное исследование этой системы приведено в пункте 5.2.

Примерно в те же годы австралийские ученые Николсон и Бейли записали модель «хищник–жертва» с дискретным временем. Их система выглядит так [143]:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_t \exp\{-aP_t\} \\ P_{t+1} &= qN_t(1 - \exp\{-aP_t\}), \end{aligned}$$

где  $r, a, q$  — положительные параметры.

**Пример** (продолжение примера 1.3). Предположим, что имеется постоянный источник загрязнения. Загрязнение отрицательно влияет на окружающую среду. Пусть окружающая среда способна перерабатывать загрязнение до определенного предела. Тогда динамика системы загрязнение–окружающая среда можно описать следующей системой обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{P} &= a - bP - f(E, P), \\ \dot{E} &= g(E) - h(E, P), \end{aligned}$$

где  $a$  — мощность источника загрязнения за единицу времени,  $b$  — коэффициент линейного «мертвого» уничтожения загрязнения (естественная диссипация),  $f(E, P) \geq 0$  — функциональный член, описывающий абсорбирование и переработку загрязнения окружающей средой,  $g(E)$  — член, описывающий динамику состояния окружающей среды в отсутствие загрязнения,  $h(E, P) \geq 0$  — член, описывающий деструктивное влияние загрязнения на окружающую среду [8].

**Пример** (продолжение примера 1.4). Чтобы записать математическую модель распространения эпидемий, предположим, что все контакты равновероятны, скорость перехода инфицированных в класс получивших иммунитет есть заданная величина  $\gamma$ . Тогда распространение эпидемии может быть описано следующей системой:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= -\beta SI, \\ \dot{I} &= \beta SI - \gamma I, \\ \dot{R} &= \gamma I, \end{aligned}$$

где  $\beta, \gamma$  — положительные параметры. Эта система — классическая модель распространения эпидемий Кермака–Маккендрика (так называемая SIR модель, произносится «эс-ай-ар модель») [116]. Подробно модели распространения эпидемий рассматриваются в главе 6.



**Пример 1.6** (Уравнение диффузии [149]). Рассмотрим процесс размножения популяции, происходящий в соответствии с законом Мальтуса с учетом пространственно неоднородного распределения особей на прямой. Пусть  $N(x, t)$  — количество особей в точке  $x$  в момент времени  $t$ . Предполагается, что между функцией потока  $\Phi(x, t)$

$$\Phi(x, t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{N(x, t + \Delta t) - N(x, t)}{\Delta t}$$

и плотностью  $u(x, t)$

$$u(x, t) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{N(x + \Delta x, t) - N(x, t)}{\Delta x}$$

имеет место соотношение (это так называемый закон Фика [149]):

$$\Phi(x, t) = -d \frac{\partial u}{\partial x}(x, t), \quad d = \text{const} > 0.$$

Тогда, предполагая, что скорость изменения популяции в точке  $x$  имеет стандартный вид

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) - \frac{\partial \Phi}{\partial x},$$

где первое слагаемое в правой части равенства описывает процесс размножения популяции в данной точке, а второе — процесс миграции по градиенту потока, окончательно получаем для функции плотности:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + d \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad r, d = \text{const} > 0.$$

Для решения этой задачи необходимо задать начальное распределение плотности особей

$$u(x, 0) = \varphi(x).$$

Если  $x \in (a, b)$ , то в дополнение к этому условию необходимо задать краевые условия на концах интервала. Например, в случае замкнутой (изолированной) системы, краевые условия имеют вид

$$\frac{\partial u}{\partial x}(a, t) = \frac{\partial u}{\partial x}(b, t) = 0.$$

Фазовое пространство этой задачи бесконечномерно. В качестве допустимого множества решений можно, например, рассмотреть множество функций, имеющих непрерывную производную по переменной  $t$  и дважды дифференцируемых по переменной  $x$ .

Аналізу пространственно неоднородных моделей посвящены четыре заключительные главы книги.

Прежде чем завершить введение, еще раз кратко поясним принятую в книге идеологию о записи математических моделей сложных биологических систем. Любая модель — это идеализация реальности, обычно довольно значительная. Реальные популяции — это множества дискретных объектов, каждый из которых обладает своими собственными чертами, имеет свои собственные пространственные координаты и возраст. Мы заменяем такие множества дискретных объектов полностью детерминированными динамическими системами (системами уравнений). Далее проводится анализ решения этих систем при всех возможных значениях входящих в систему параметров. Полученная информация интерпретируется в терминах исходной биологической системы. Подчеркнем, что в дальнейшем о реальных процессах говорится так, как если бы они точно совпадали с идеализированными математическими моделями.

Детерминированные динамические системы — это не единственно возможная идеализация биологических систем. Например, более точного описания биологических систем можно добиться с помощью стохастических (вероятностных) процессов, которые учитывают дискретность и целочисленность реальных популяций, а также случайные факторы. Однако анализ стохастических моделей намного сложнее, чем анализ их детерминированных аналогов, поэтому мы сознательно игнорируем элемент случайности для того, чтобы использовать достаточно простые методы анализа. Следует помнить, что при анализе области применения модели случайные факторы могут играть существенную роль (например, в относительно малых популяциях).

Естественный вопрос — как соотносятся математические модели и реальные системы? Насколько точно можно описать сложные биологические системы с помощью простых (или не очень) математических соотношений? Однозначного ответа на эти вопросы не существует. Построение математической модели — это поиск компромисса между учетом как можно большего числа факторов реального процесса и возможностью последующего анализа полученной математической модели.

С другой стороны, более чем столетнее успешное применение детерминированных математических моделей в таких областях науки, как популяционная экология, эпидемиология, эволюционная биология, генетика указывает на важность рассматриваемых моделей и является более чем достаточным основанием для их изучения.

## 1.2 Качественный анализ дифференциального уравнения, зависящего от параметра

Необходимый математический аппарат включает в себя обыкновенные дифференциальные уравнения (ОДУ), и прежде чем переходить к рассмотрению математических моделей, мы кратко изложим элементарные понятия и методы анализа ОДУ, необходимые в дальнейшем. Предполагается, что читатель имеет некоторые начальные знания об ОДУ (формулировка теоремы существования и единственности, методы решения уравнений с разделяющимися переменными). Большинство из рассматри-

ваемых понятий можно сформулировать в терминах эволюционного оператора динамической системы. С другой стороны, так как понятие эволюционного оператора достаточно абстрактно, то для удобства основные понятия и определения для каждого класса динамических систем рассматриваются отдельно. Внимательный читатель увидит сходство многих определений.

Рассмотрим автономную систему ОДУ (1.3).

**Определение 1.2.** *Множество всевозможных состояний  $u = (u_1, \dots, u_n)$  называется пространством состояний или фазовым пространством системы (1.3).*

В силу экологической интерпретации рассматриваемых математических моделей фазовое пространство динамической системы (1.3) включено в множество  $\mathbb{R}_+^n = \{u: u \geq 0\}$ .

Напомним, что вектор-функция  $u = u(t): I \rightarrow \mathbb{R}^n$  называется решением задачи (1.3), если она дифференцируема и обращает систему (1.3) в тождество на множестве  $I \subseteq \mathbb{R}$ . Для выделения единственного решения задачи (1.3) необходимо поставить начальные условия

$$u(0) = u_0, \quad u_0 \in U \subseteq \mathbb{R}^n. \quad (1.4)$$

Как уже отмечалось ранее, решение задачи (1.3), (1.4) будем обозначать через вектор-функцию  $u = u(t; u_0)$  или, в покомпонентной записи,

$$u_i = u_i(t; u_0), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (1.5)$$

Решения (1.5) задают в параметрической форме (где  $t$  — параметр) некоторую кривую  $\gamma(u_0)$  в фазовом пространстве  $u_1, u_2, \dots, u_n$ .

**Определение 1.3.** *Кривая  $\gamma(u_0)$  называется фазовой кривой, траекторией, или орбитой системы (1.3). Интегральной кривой системы (1.3) называется график функции  $u_i = u_i(t; u_0)$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  в пространстве  $(u_1, u_2, \dots, u_n, t)$ .*

**Пример 1.7.** Рассмотрим одномерную динамическую систему, заданную так называемым логистическим уравнением (рис. 1.1) (подробнее о логистическом уравнении см. пункт 1.3)

$$\dot{N} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad r > 0, \quad K > 0. \quad (1.6)$$

На рис. 1.1 в плоскости  $(t, N)$  показаны графики интегральных кривых для различных значений  $N_0$ . Стрелками отмечено направление движения фазового потока на оси  $N$  при росте времени  $t$ . Фазовое пространство в этом случае одномерно. Фазовые траектории системы представляют собой отрезки прямой  $N$ , движение по которым происходит в направлении точки с координатой  $K$ .

**Пример 1.8.** Рассмотрим систему

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_2, \\ \dot{u}_2 &= -u_1.\end{aligned}$$

Общее решение имеет вид  $u_1(t) = C \sin(t + \alpha_0)$ ,  $u_2(t) = C \cos(t + \alpha_0)$ , где  $C$  и  $\alpha_0$  — постоянные, определяемые начальными условиями. Интегральная кривая представляет собой винтовую линию, намотанную на цилиндр  $u_1^2 + u_2^2 = C^2$  в пространстве  $(u_1, u_2, t)$ . Фазовые кривые системы являются окружностями  $u_1^2 + u_2^2 = C^2$  в фазовом пространстве  $(u_1, u_2)$ . Фазовые траектории есть проекции интегральных кривых на фазовую плоскость (рис. 1.2).

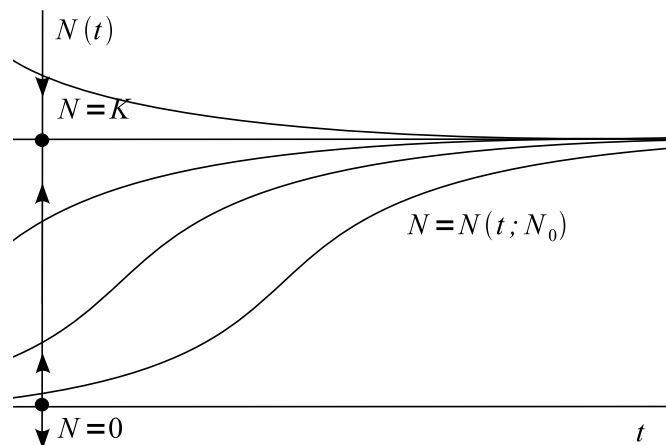
Таким образом, траектории динамических систем с непрерывным временем, которые описываются системами автономных ОДУ, представляют собой кривые в фазовом пространстве, параметризованные временем  $t$  и ориентированные в направлении его возрастания. Простейшими траекториями являются положения равновесия.

**Определение 1.4.** *Положениями равновесия системы (1.3) называются такие точки фазового пространства  $u^*$ , что  $f(u^*) = 0$ .*

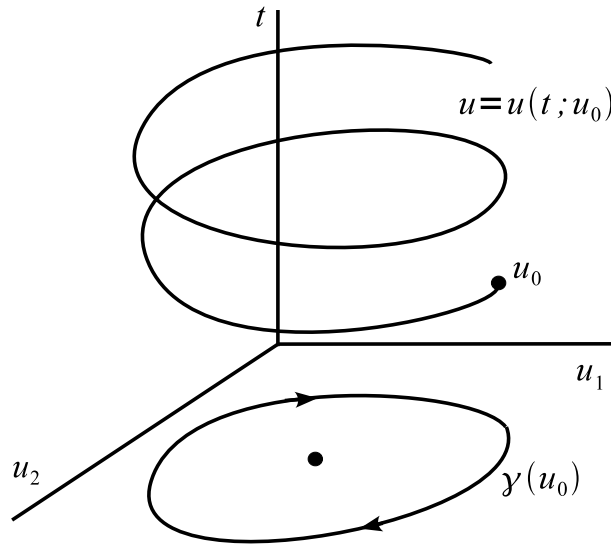
Очевидно, что  $u^*$  — решение, так как  $\dot{u}^* = 0$ .

Положения равновесия изображаются точками в фазовом пространстве. Интегральная кривая, отвечающая положению равновесия, представляет собой прямую в пространстве  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ , параллельную оси времени. Например, на рис. 1.1 положения равновесия — это точки с координатами  $N^* = 0$  и  $N^* = K$ .

Другим относительно простым типом траекторий динамической системы (1.3) является цикл.



**Рис. 1.1.** Интегральные кривые уравнения (1.6). На оси  $N$  также изображены положения равновесия (жирные точки) и направления фазового потока.



**Рис. 1.2.** Интегральная кривая в пространстве  $(u_1, u_2, t)$  для примера 1.8. На плоскости  $(u_1, u_2)$  изображена фазовая кривая (цикл), и указано направление фазового потока.

**Определение 1.5.** Циклом называется периодическая траектория, а именно траектория  $\gamma_0(u_0)$ , не являющаяся положением равновесия, каждая точка которой удовлетворяет условию  $u(t + T_0; u_0) = u(t; u_0)$  для некоторого  $T_0 > 0$  и всех  $t \in \mathbb{R}$ .

В случае динамической системы (1.3) цикл  $\gamma_0(u_0)$  представляет собой замкнутую кривую в фазовом пространстве. Пример цикла приведен на рис. 1.2. Цикл — замкнутая кривая на фазовой плоскости. Далее будет доказано, что почти все фазовые траектории системы «хищник–жертва» Лотки–Вольтерры (пример 1.2) являются циклами.

Возможные траектории динамических систем можно грубо классифицировать как положения равновесия, циклы и «все остальные».

**Определение 1.6.** Разбиение фазового пространства на траектории называется фазовым портретом.

Фазовый портрет содержит значительную информацию о поведении решений динамической системы. Имея в распоряжении фазовый портрет, можно определить число и характер асимптотических состояний системы, к которым стремятся решения при  $t \rightarrow \pm\infty$ . Разумеется, изобразить все траектории на рисунке невозможно. На практике изображаются только ключевые траектории, чтобы представить фазовый портрет схематически. Фазовый портрет динамической системы с непрерывным временем (1.3) часто интерпретируется как изображение потока некоторой жидкости. Тогда траектории показывают пути частиц жидкости, обусловленные течением.

Скорости же движения частиц задаются вектором  $f$  правой части системы (1.3). Понятно, что наглядный фазовый портрет можно изобразить только на плоскости (размерность фазового пространства равна двум) или в некоторых случаях — в пространстве (размерность равна трем). Важность этого понятия обуславливается тем фактом, что очень многие классические математические модели математической биологии имеют размерность пространства состояний равную двум. Далее в книге приведены многочисленные примеры фазовых портретов.

Положение равновесия — это такое состояние динамической системы, которое не меняется со временем. Никакая реальная система не может находиться все время в одном и том же состоянии, так как помимо всего прочего подвержена внешним воздействиям. Что произойдет, если немного возмутить состояние системы так, что ее состояние окажется в некоторой окрестности положения равновесия? Траектории могут покинуть эту окрестность, остаться в этой окрестности, или приблизиться к положению равновесия. Естественно назвать положение равновесия неустойчивым в первом случае и устойчивым в двух других. Чтобы формализовать обсуждаемое понятие устойчивости, введем следующее определение.

**Определение 1.7.** *Положение равновесия  $u^*$  динамической системы (1.3) называется устойчивым по Ляпунову, если для любого  $\varepsilon > 0$  существует  $\delta > 0$  такое, что для любого  $u_0$ ,  $\|u_0 - u^*\| < \varepsilon$  выполняется неравенство  $\|u(t, u_0) - u^*\| < \delta$  для всех  $t > 0$ . Если, кроме того,  $\|u(t; u_0) - u^*\| \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , то положение равновесия  $u^*$  называется асимптотически устойчивым.*

Определение 1.7 в строгой математической форме отражает ситуацию, смысл которой достаточно прост. Если начальные данные системы  $u^0 = (u_1^0, u_2^0, \dots, u_n^0)$  достаточно близки к устойчивой неподвижной точке  $u^* = (u_1^*, u_2^*, \dots, u_n^*)$ , то и вся орбита, выходящая из точки  $u^0$ , остается близка к орбите  $u = u^*$  при всех значениях  $t > 0$ . В случае асимптотической устойчивости при больших значениях времени  $t$  орбита, порожденная точкой  $u_0$ , сколь угодно мало отличается от орбиты  $u = u^*$ .

В определении 1.7  $\|u\|$  — стандартная норма, порожденная скалярным произведением,  $\|u\|^2 = \langle u, u \rangle$ ,  $\langle u, v \rangle = \sum u_i v_i$ . Здесь и далее, если у значка суммы  $\sum$  отсутствуют пределы суммирования, то подразумевается, что суммирование производится по всем возможным индексам.

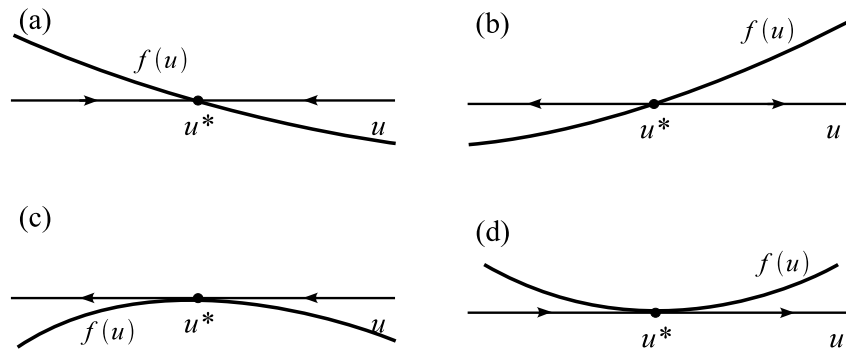
Если положение равновесия не является устойчивым, то говорят, что оно *неустойчиво*.

Рассмотрим теперь скалярное дифференциальное уравнение

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in U \subseteq \mathbb{R}, \quad f: U \rightarrow \mathbb{R}. \quad (1.7)$$

Положения равновесия уравнения (1.7) — нули функции  $f(u)$ .

Одномерные системы допускают простую физическую интерпретацию: функция  $f(u)$  задает скорость изменения состояния переменной  $u(t)$ . В неподвижной точке



**Рис. 1.3.** Типы устойчивости положения равновесия скалярного дифференциального уравнения (1.7). (а) Устойчивое положение равновесия (аттрактор); (б) неустойчивое положение равновесия (репеллер); (с), (д) полуустойчивые положения равновесия.

$u = u^*$  эта скорость равна нулю. Если при этом происходит изменение скорости со знака плюс на знак минус, то это означает, что при  $u > u^*$  решения убывают, а при  $u < u^*$  возрастают, что соответствует фазовому портрету на рис. 1.3а. Этот случай соответствует асимптотически устойчивому положению равновесия, а положение равновесия  $u = u^*$  является частным случаем общего понятия теории динамических систем — аттрактора (от английского слова «attract» — «притягивать»). Все остальные случаи (рис. 1.3б, с, д) соответствуют неустойчивому положению равновесия, причем случай (б) является частным случаем понятия репеллера («repel» — «отталкивать»), которое является противоположным понятию аттрактора (аттрактор превращается в репеллер при замене времени  $t$  на  $-t$ , покажите, что при такой замене асимптотически устойчивое положение равновесия становится неустойчивым), а случаи (с) и (д) — седлами. В книге мы еще не раз будем сталкиваться с примерами аттракторов различных динамических систем.

Очевидно, достаточным условием асимптотической устойчивости положения равновесия  $u^*$  является выполнение неравенства  $f'(u^*) < 0$ . Здесь  $f'(u^*)$  — производная функции  $f(u)$ , вычисленная в точке  $u^*$ . Если же  $f'(u^*) > 0$ , то положение равновесия неустойчиво. Например, для уравнения (1.6) имеем два положения равновесия:  $N_1^* = 0$  и  $N_2^* = K$ . Так как  $f'(N) = r - 2rN/K$ , то  $f'(N_1^*) = r > 0$ , и, следовательно,  $N_1^*$  — неустойчивое положение равновесия, а  $f'(N_2^*) = -r < 0$ , и  $N_2^*$  — устойчивое положение равновесия (см. также рис. 1.1). Случай  $f'(u^*) = 0$  является особым и требует дополнительного исследования. Положение равновесия, для которого  $f'(u^*) = 0$ , может быть устойчивым, неустойчивым или полуустойчивым. В последнем случае часть траекторий из окрестности  $u^*$  стремится к  $u^*$ , а часть покидает эту окрестность (случаи (с) и (д) на рис. 1.3).

Более формально, пусть  $u^*$  — положение равновесия уравнения (1.7). Сделаем замену переменных  $v(t) = u(t) - u^*$ ,  $|v(t)| \ll 1$ . Получим  $\dot{v} = f(v + u^*) = v f'(u^*) + O(v^2) \approx v f'(u^*)$ , откуда следует, что устойчивость положения равновесия определяется про-

изводной  $f(u)$ , вычисленной в точке  $u^*$ . Здесь обозначение  $g_1(x) = O(g_2(x))$  означает, что  $|g_1(x)| \leq Cg_2(x)$ , когда  $x \rightarrow x_0$ , где  $C$  — некоторая константа, словами: функции  $g_1(x)$  и  $g_2(x)$  одного порядка малости, когда  $x$  стремится к  $x_0$ . Таким образом в формуле  $O(v^2)$  означает члены одного порядка с  $v^2$ , когда  $v \rightarrow 0$ . Отбрасывание членов выше первого порядка в ряде Тейлора называется *линеаризацией*, а величина  $f'(u^*)$  — *собственным числом* положения равновесия.

Поведение решений уравнения (1.7) достаточно просто. Чтобы показать это, докажем следующее утверждение.

**Утверждение 1.1.** *Все решения уравнения (1.7) являются монотонными функциями  $t$ .*

*Доказательство.* Пусть для фиксированного начального условия  $u_0$ , такого, что  $f(u_0) \neq 0$ , график решения  $u(t; u_0)$  в момент времени  $t^*$  имеет локальный максимум или минимум, равный  $u^*$ . Следовательно,  $u'(t^*) = f(u^*) = 0$ . Это значит, что  $u^*$  — положение равновесия, другими словами, уравнение (1.7) имеет решение, тождественно равное  $u^*$ . Но это противоречит теореме существования и единственности решения.  $\square$

Приведенное утверждение показывает, что в случае одномерных динамических систем с непрерывным временем невозможно существование, например, периодических решений. Фазовый портрет таких систем представляет собой совокупность ориентированных отрезков прямых, которые стремятся к положению равновесия или уходят на бесконечность. Если траектория одномерной динамической системы ограничена, то ее асимптотическими состояниями (т.е. состояниями при  $t \rightarrow \infty$ ) являются только положения равновесия.

Динамические системы вида (1.7), рассматриваемые как математические модели экологических систем, обычно зависят от ряда параметров, которые описывают скорости роста, смертности и т.д. Обычно точные значения входящих в модель параметров неизвестны, поэтому необходимо исследовать системы при всех возможных значениях параметров.

Рассмотрим зависящее от параметра автономное дифференциальное уравнение

$$\dot{u} = f(u; a), \quad u \in \mathbb{R}, \quad a \in \mathbb{R}. \quad (1.8)$$

При изменении величины параметра возможно появление новых положений равновесия, исчезновение старых и изменение типа устойчивости равновесия. Другими словами, характер изучаемой динамической системы становится качественно иным. Поэтому важно научиться сравнивать две различные системы. Сравнение любых объектов основано на отношении эквивалентности, которое позволяет определять классы эквивалентных объектов и изучать отношения между этими классами. Необходимо точно определить, какие динамические системы вида (1.8) считать качественно похожими или топологически эквивалентными.



В случае одномерных динамических систем, таких, что в неподвижных точках выполняется условие  $f'(u^*) \neq 0$ , топологическая эквивалентность устанавливается достаточно просто.

**Определение 1.8.** *Две системы*

$$\begin{aligned} \dot{u} &= f(u), & u &\in \mathbb{R}, \\ \dot{v} &= g(v), & v &\in \mathbb{R}, \end{aligned}$$

*топологически эквивалентны, если они имеют равное количество неподвижных точек одинакового характера, расположенных в одинаковом порядке на фазовой прямой.*

Фазовые портреты топологически эквивалентных систем также называются топологически эквивалентными.

Например, системы  $\dot{u} = u - a$  и  $\dot{u} = e^u - 1$  качественно эквивалентны, а системы  $\dot{u} = e^u$  и  $\dot{u} = \operatorname{sh} u - 1$  не эквивалентны.

Определение 1.8 введено для того, чтобы упростить общую ситуацию и иметь простой критерий эквивалентности в случае одномерных динамических систем с непрерывным временем. На самом деле, топологическую эквивалентность одномерных систем с одинаковым числом положений равновесия одинакового характера, расположенных в одинаковом порядке на фазовой кривой, можно доказать, используя общее определение топологической эквивалентности, которое вынесено вместе с кратким обсуждением в приложение А.1.

Используя понятие топологической эквивалентности, можно дать важное определение.

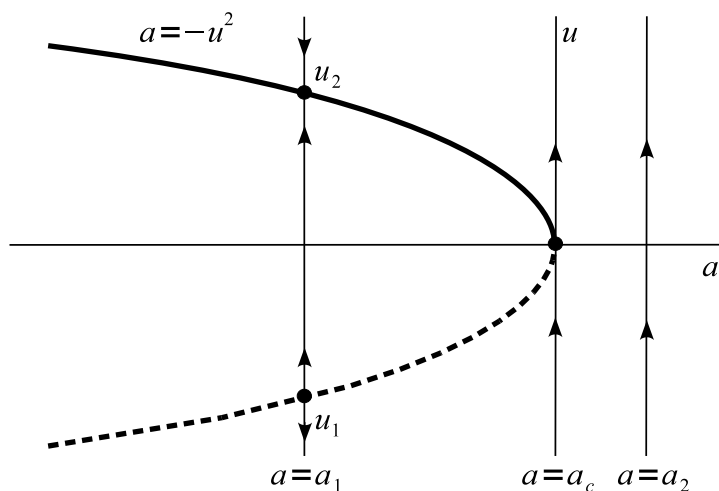
**Определение 1.9.** *Появление топологически неэквивалентных фазовых портретов при изменении параметров динамической системы называется бифуркацией.*

Таким образом, бифуркация — это изменение топологического типа системы, когда ее параметры проходят через некоторые *бифуркационные (критические)* значения.

Для одномерной динамической системы (1.8) важно изучить те случаи, когда при некотором значении параметра  $a_c$  устойчивость положений равновесия нельзя определить с помощью производной правой части, т.е. когда  $f_u(u^*; a_c) = 0$ . Только в этом случае при малых изменениях величины параметра возможно появление топологически неэквивалентных фазовых портретов, так как, согласно определению 1.8, топологическая эквивалентность (или неэквивалентность) устанавливается достаточно просто, когда  $f'(u^*; a_c) \neq 0$ .

**Пример 1.9** (Бифуркация седло-узел). Рассмотрим зависящую от параметра динамическую систему

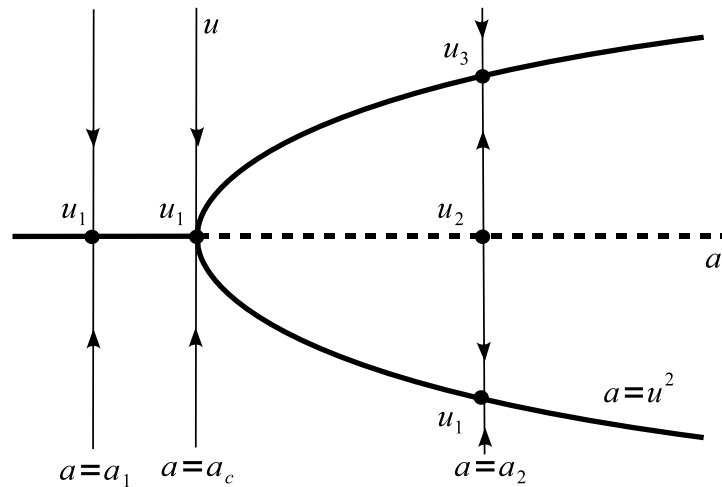
$$\dot{u} = a + u^2 = f(u; a). \quad (1.9)$$



**Рис. 1.4.** Бифуркационная диаграмма в фазово-параметрическом пространстве динамической системы (1.9). Жирная линия обозначает многообразие положений равновесия, причем сплошная линия отвечает устойчивому положению равновесия, а пунктирная — неустойчивому. Жирные точки обозначают положения равновесия. Приведены три фазовых портрета, как сечения бифуркационной диаграммы, для значений параметра  $a_1$ ,  $a_c$ ,  $a_2$ .

При  $a = 0$  это уравнение имеет положение равновесия  $u^* = 0$ , причем  $\lambda = f_u(0; 0) = 0$  ( $f_u$  обозначает производную функции  $f$  по переменной  $u$ ). При остальных значениях параметра поведение динамической системы также ясно (изобразите схематически график функции  $u = f(u; a)$  для  $a < 0$ ,  $a = 0$ ,  $a > 0$ ). Если  $a < 0$ , то существуют два положения равновесия  $u_{1,2}(a) = \pm\sqrt{-a}$ , из которых левое устойчиво, а правое — неустойчиво. При  $a > 0$  положений равновесия в системе нет. При возрастании параметра  $a$  в направлении от отрицательных значений к положительным, две неподвижные точки «сталкиваются» и исчезают. Можно изобразить эту бифуркацию графически на плоскости  $(a; u)$  (прямое произведение фазового пространства и пространства параметра (рис. 1.4)). Уравнение  $f(u; a) = 0$  определяет множество положений равновесия (в данном случае это парабола  $a = -u^2$ ). Проектирование этого множества на ось параметра имеет особенность в точке  $(0, 0)$ , в которой происходит бифуркация. Данная бифуркация называется *касательной бифуркацией* или бифуркацией *седло-узла*.

Зафиксируем некоторое значение вектора параметров  $a = a_0$  и рассмотрим в пространстве параметров максимальное связное множество, содержащее  $a_0$ , такое, что во всех его точках система (1.8) топологически эквивалентна этой же системе при  $a = a_0$ . Рассматривая такие множества в пространстве параметров, получим так называемый *параметрический портрет* системы (1.8). Параметрический портрет вместе с характерными для каждого множества параметров фазовыми портретами



**Рис. 1.5.** Бифуркационная диаграмма в фазово-параметрическом пространстве динамической системы (1.10). Обозначения как на рис. 1.4.

составляют бифуркационную диаграмму.

**Определение 1.10.** Бифуркационной диаграммой динамической системы называется разбиение пространства параметров на максимальные связанные подмножества, которые определяются соотношениями топологической эквивалентности и рассматриваются вместе с фазовыми портретами для каждого элемента разбиения.

При качественном анализе динамической системы желательно получить ее бифуркационную диаграмму, так как в ней в сжатом виде содержатся все возможные модели поведения данной системы.

Бифуркационная диаграмма одномерной динамической системы с одним параметром может быть представлена на плоскости  $(a, u)$ . Фазовые портреты в данном случае — это сечения бифуркационной диаграммы при  $a = \text{const}$ . Примером такой бифуркационной диаграммы является рис. 1.4.

**Пример 1.10** (Бифуркация типа вилки). Рассмотрим динамическую систему

$$\dot{u} = au - u^3, \quad a \in \mathbb{R}. \quad (1.10)$$

Если  $a < 0$ , то имеется единственное устойчивое положение равновесия  $u = 0$ . Если же  $a > 0$ , то возникают два устойчивых положения равновесия  $u_{1,2} = \pm\sqrt{a}$ , при этом положение равновесия  $u = 0$  становится неустойчивым.

Такая бифуркация называется бифуркацией *типа вилки*. Бифуркационная диаграмма приведена на рис. 1.5.

**Пример 1.11** (Транскритическая бифуркация). Наконец, рассмотрим динамическую систему

$$\dot{u} = au - u^2, \quad a \in \mathbb{R}. \quad (1.11)$$

Анализ бифуркации в данной системе остается в качестве упражнения. Отметим только, что бифуркация в системе (1.11) называется *транскритической* или *сменой устойчивости*.

Казалось бы, список возможных бифуркаций в простом скалярном уравнении (1.8) можно продолжать до бесконечности. Замечательный факт, однако, состоит в том, что приведенные три бифуркации практически исчерпывают список возможных перестроек фазовых портретов в одномерных динамических системах с непрерывным временем, встречающихся на практике. Для всех трех бифуркаций справедливо равенство  $f_u(0; 0) = 0$ , определить тип бифуркации можно либо анализом положений в окрестности бифуркационного значения параметра, либо с помощью проверки дополнительных условий невырожденности, которые в точном виде приведены в приложении А.2, где также более подробно обсуждаются математические результаты, касающиеся простейших бифуркаций для скалярных ОДУ.

В общем случае бифуркационные диаграммы могут быть чрезвычайно сложными. В системах размерности  $\geq 3$  бифуркационные значения могут плотно заполнять некоторое множество в пространстве параметров (подробнее см. [3, 16]). Очевидно, что полное исследование таких систем практически невозможно. К счастью, бифуркационные диаграммы во многих практически важных случаях достаточно просты, а универсальность многих бифуркаций облегчает построение параметрического портрета.

### 1.3 Модели роста численности изолированной популяции

Пусть  $N(t)$  — численность изолированной популяции в момент времени  $t$ . Скорость ее изменения может быть представлена в следующем виде:

$$\dot{N} = \text{рождаемость} - \text{смертность} + \text{миграция}. \quad (1.12)$$

Вид различных членов в правой части уравнения (1.12) зависит от конкретных условий существования популяции и присущих ей свойств. В простейшем случае предполагается отсутствие миграции, а члены рождаемости и смертности пропорциональны общей численности популяции  $N$ :

$$\dot{N} = bN - cN, \quad \Rightarrow \quad \dot{N} = aN, \quad a = b - c. \quad (1.13)$$

Модель (1.13) — известная модель Томаса Мальтуса (Thomas Malthus, 1766–1834), английского экономиста и священника. Интегрируя уравнение (1.13), получим

$$N(t) = N_0 e^{a(t-t_0)},$$

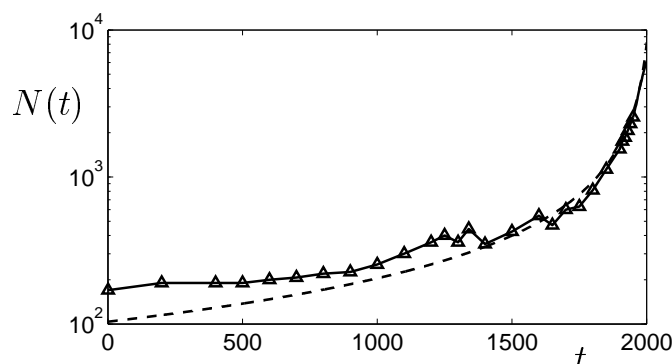
где  $N_0$  — численность популяции в начальный момент времени  $t_0$ . Если  $a > 0$ , то популяция растёт с экспоненциальным ростом, если  $a < 0$ , то популяция вымирает. Интерпретируя решения уравнения (1.13), Мальтус утверждал, что в человеческом обществе существует абсолютный закон безграничного размножения особей. При этом рост населения идет в геометрической прогрессии, в то время как средства существования увеличиваются лишь в арифметической. «Человек, появившийся на свет, уже занятый другими людьми, если он не получил от родителей средств к существованию, если общество не нуждается в его труде, не имеет никакого права требовать для себя пропитания, ибо он совершенно лишний на этом свете. На великом пиршестве природы для него нет прибора. Природа приказывает ему удалиться, и если он не может прибегнуть к состраданию кого-либо из пирующих, она сама принимает меры к тому, чтобы ее приказание было приведено в исполнение» [26].

Здесь следует отметить, что, абсолютизируя роль биологических факторов в воспроизводстве населения, Мальтус, основываясь на интерпретации экспоненциального роста решений задачи (1.13), не оценил должным образом ее адекватности, соответствия реальности. Например, если предположить, что рост народонаселения всегда происходил с тем же коэффициентом размножения, что и в настоящее время (удвоение за 40 лет), то получится, что человечество существует всего лишь 32 поколения, т.е. около 1300 лет. Замечательный факт состоит в том, что модель Мальтуса все же оказалась применима на определенных этапах к широкому классу динамических процессов, которые в основном наблюдались в лабораторных условиях (см., например, [44]).

Интересно, что более точно реальный рост народонаселения можно описать не экспоненциальной, а гиперболической кривой [20, 91], если брать достаточно надежные оценки численности населения Земли в промежутке от 1500 до 2000 годов (см. также рис. 1.6), которая задается выражением

$$N(t) = \frac{C}{(T-t)^k}, \quad (1.14)$$

где  $C \approx 2 \cdot 10^{11}$ ,  $T \approx 2026$ ,  $k \approx 1$ . Как показывает статистика, формула (1.14) с достаточно высокой точностью описывает рост населения Земли в течение последних 500 лет. Сам факт гиперболического роста достаточно удивителен, так как он означает, что с ростом населения скорость роста увеличивается, а не уменьшается, как было бы естественно предположить. Действительно, для большинства видов на Земле наблюдается отрицательная корреляция между численностью популяции и скоростью роста. *Homo sapiens* — единственный известный вид, для которого на длительных



**Рис. 1.6.** Численность населения Земли (▲) (доступные оценки взяты по адресу: <http://www.census.gov/ipc/www/worldhis.html>) и гиперболический закон роста (1.14) (—). Обратите внимание на логарифмический масштаб по оси ординат, если бы гипотеза об экспоненциальном росте была справедлива, то кривая численности выглядела бы как прямая линия. Ось абсцисс — годы от рождения христовы, ось ординат — численность, млн. человек.

промежутках времени корреляция между скоростью роста и численностью является положительной.

Формуле (1.14) соответствует квадратичный закон роста

$$\dot{N} = \frac{N^2}{C}. \quad (1.15)$$

Формула (1.14) становится неприменимой при  $t$ , стремящемся к «критической дате» демографического взрыва, — 2026 году. Неприменима она и при  $t \rightarrow -\infty$ , поскольку оказывается, что во времена возникновения Вселенной уже существовало примерно 10 человек. Современные прогнозы, основанные на более точных моделях (которые, однако, включают в себя как составную часть модель гиперболического роста), показывают, что численность человечества в обозримом будущем стабилизируется на уровне  $N_\infty = 12 \cdot 10^9$  (см., например, [20]). Такой же прогноз дается ООН.

В модели Мальтуса численности роста изолированной популяции при неравных коэффициентах смертности и рождаемости имеются лишь две альтернативы: либо бесконечный рост, либо вырождение. Если же эти коэффициенты равны, то система становится неустойчивой к внешним воздействиям, так как любая точка  $N^* \geq 0$  является положением равновесия. Поскольку в действительности наблюдаются стабильные популяции, то необходимо рассматривать математические модели, в которых плотность популяции играет регулируемую роль. Очевидно, что коэффициент размножения в такой модели должен быть не постоянным, а зависящим от численности или плотности. Более точно, математическая модель роста замкнутой популяции

имеет вид:

$$\dot{N} = NF(N),$$

где  $F(N)$  — коэффициент скорости роста популяции. Разложим  $F(N)$  в ряд Тейлора в окрестности нуля и отбросим все члены, кроме двух первых. Получим

$$\dot{N} = N(a + bN),$$

где  $a, b$  — некоторые постоянные, причем естественно предположить, что  $a > 0$ ,  $b < 0$ . Именно таким образом Альфред Лотка (Alfred Lotka, 1880–1949, один из создателей математической биологии) пришел к уравнению, которое стало известно как *логистическое* уравнение [130]. Вводя очевидные переобозначения, логистическое уравнение можно записать в виде

$$\dot{N} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right), \quad (1.16)$$

в котором оно наиболее часто встречается в литературе. Здесь  $r$  и  $K$  — положительные параметры. Когда  $N(t)$  мало, то  $\dot{N} \approx rN$ , и  $N$  растет экспоненциально. Параметр  $K$  интерпретируется как *потенциальная емкость экологической системы*, которая определяется доступным наличным количеством ресурсов. Величина  $K$  определяет предельное значение численности популяции. Это можно видеть, если выписать явное решение уравнения (1.16) для заданного начального условия  $N(0) = N_0$ :

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}} \rightarrow K \quad \text{при} \quad t \rightarrow \infty.$$

Это решение для  $0 < N_0 < K$  представляет собой сигмоидальную кривую (см. рис. 1.1), которая также часто называют *логистической кривой*.

Главным адвокатом универсальности логистического роста популяций был Раймонд Пирл<sup>1</sup> (Raymond Pearl, 1879–1940), еще один из отцов-основателей математической биологии (см., например, [118]), который считал, что логистическая кривая не просто хорошо описывает рост многих популяций, а является неким фундаментальным биологическим законом роста, подобно законам термодинамики в физике.

<sup>1</sup>Передача иностранных имен средствами русского языка часто приводит к неоднозначным прочтениям. Именно таким образом появились доктор Ватсон в известном художественном фильме, и доктор Уотсон в классическом черном десятитомнике Артура Конан-Дойля. Фамилия Пирл из той же категории. Дело в том, что ранее имена на русский язык транслитерировались (что вижу, то пишу), в последнее время (20–30 лет) появилась тенденция к транскрипции (что слышу, то пишу). Таким образом в русскоязычной научной литературе появился Пирл, фамилия которого произносится как Пёрл, или автор знаменитого учебника по математической биологии Марри [141], который на самом деле Мюррей (Murray). Мы не решились в основном тексте приводить верную транскрипцию иностранных имен, для которых уже есть устоявшиеся (хотя и не верные с нашей точки зрения) варианты прочтения, однако считаем своим долгом указать верное прочтение некоторых фамилий.

Долгое время Пирл не мог предложить элементарного вывода этого закона, однако существование дифференциального уравнения (1.16) с параметрами, у которых простой и ясный биологический смысл, придало легитимности его утверждениям. Интересно также, что задолго до Пирла Пьер-Франсуа Ферхюльст (Pierre-François Verhulst, 1804–1849) использовал логистическую кривую, чтобы описывать рост численности различных популяций [166]. Поэтому данное уравнение часто называют уравнением Ферхюльста, или уравнением Ферхюльста–Пирла. (Название «логистической» дал этой кривой именно Ферхюльст, и конечно же никакого отношения к логистике оно не имеет. Дело в том, что хотя французское слово «logistique» с 1840 года имеет то же значение, что и «логистика», до этого у него существовало другое значение, а именно — «искусство вычислять». По поводу истории логистического уравнения см. замечательную статью [117].)

У логистического уравнения много недостатков. В частности, точка перегиба логистической кривой всегда имеет координату  $K/2$ , что, как было известно еще Пирлу, не соответствует наблюдениям. В некоторых случаях для описания роста численности популяции используется обобщенное логистическое уравнение

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\alpha \right), \quad N(0) = N_0 > 0, \quad \alpha > 0. \quad (1.17)$$

Решение этого уравнения задается формулой

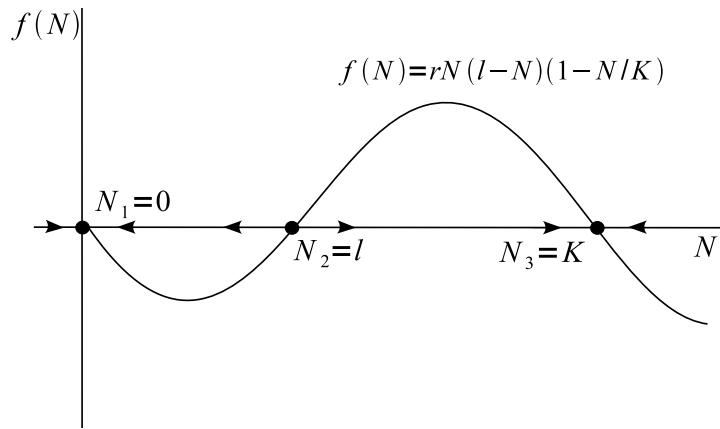
$$N(t) = K \left( \frac{N_0^\alpha}{N_0^\alpha + (K^\alpha - N_0^\alpha)e^{-rat}} \right) \rightarrow K \quad \text{при} \quad t \rightarrow +\infty.$$

В целом, характер развития популяции точно такой же, как и в предыдущем случае. Параметр  $r$  можно интерпретировать как скорость, с которой достигается предельное состояние  $N(t) = K$ : замена переменных  $t = r\tau$  позволяет избавиться от этого параметра при условии выбора другой временной шкалы. Таким образом, величина  $1/r$  представляет собой характерный масштаб времени реакции системы на любые изменения численности популяции.

Качественный анализ поведения решений уравнения (1.17) аналогичен приведенному в примере 1.7 и остается в качестве упражнения.

Очевидно, что логистическое уравнение (1.16), как и модель Мальтуса (1.13), не следует воспринимать буквально как уравнение, управляющее популяционной динамикой реальных систем (например, критику логистического закона роста можно найти в статье автора классического учебника по теории вероятностей В. Феллера [89]). Наиболее правильным представляется использование логистического уравнения как самой простой и удобной формы описания популяции, численность которой стремится к некоторой конечной фиксированной величине. Логистическое уравнение — это первое приближение к описанию численности популяции с плотностно-зависимым





**Рис. 1.7.** График правой части динамической системы, учитывающей эффект Олли.

регуляторным механизмом, на динамику которой влияют эффекты перенаселения и ограниченности ресурсов. Существенным недостатком модели (1.16) является тот факт, что предельная численность популяции вводится в качестве известного параметра, в то время как отыскание этой величины нередко является основной задачей исследования.

Таким же недостатком обладает логистическая модель с учетом так называемого *эффекта Олли* [54] (назван так в честь американского эколога Уордера Олли (Warder Allee, 1885–1955), который первым описал этот эффект, фамилия произносится как «Элли», с ударением на последний слог). Эффект Олли заключается в немонотонном характере функции  $F(N)$  в уравнении роста  $\dot{N} = NF(N)$ . Строго говоря, необходимо различать сильный и слабый эффекты Олли. В случае слабого эффекта Олли  $F(N) > 0$  для всех  $0 < N < K$ , при этом точка максимума  $F(N)$  достигается при некотором  $N_m$ , отличном от нуля. В случае сильного эффекта Олли существует нижняя предельная численность, такая, что если популяция оказывается ниже этой численности, то скорость роста становится отрицательной, популяция вымирает (этот эффект можно интерпретировать как настолько низкую численность популяции, при которой репродуктивные особи не находят друг друга в брачный сезон). Типичная форма учета сильного эффекта Олли в логистическом уравнении имеет вид

$$\dot{N} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - l), \quad 0 < l < K, \quad r > 0.$$

Система имеет три положения равновесия  $N_1 = 0$ ,  $N_2 = l$ ,  $N_3 = K$ . График правой части этого уравнения и фазовый портрет представлены на рис. 1.7. Точка  $N_3 = K$  по-прежнему является аттрактором, но аттрактором будет и точка  $N_1 = 0$ , в то время как точка  $N_2 = l$  — репеллер. Если начальные условия популяции таковы, что  $N(0) = N_0 < l$ , то популяция вымирает.

## 1.4 Математическая модель популяционной вспышки насекомых

Известно, что для многих популяций насекомых существует явление резкого возрастания численности, которое называется вспышкой. Рассмотрим математическую модель, которая описывает такое явление [131, 141]. Пусть популяционная динамика канадского почкоеда определяется уравнением

$$\dot{N} = r_B N \left( 1 - \frac{N}{K_B} \right) - p(N).$$

Здесь  $r_B$  — линейная скорость роста,  $K_B$  — потенциальная емкость экологической системы, определяемая плотностью листового покрова на деревьях. Таким образом для популяционной динамики мы использовали логистическое уравнение. Член  $p(N)$  описывает истребление насекомых хищниками, в основном птицами. Понятно, что из самых общих соображений качественно функция  $p(N)$  должна отражать явление насыщения. Если численность насекомых мала, то птицы предпочитают искать пищу в других местах, т.е.  $p(N)$  уменьшается при  $N \rightarrow 0$  быстрее, чем линейная функция от  $N$ . Если же численность насекомых велика, то хищники могут съесть только определенное количество,  $p(N) \rightarrow B$ , когда  $N \rightarrow \infty$ . В качестве аналитического выражения для  $p(N)$  возьмем  $BN^2/(A^2 + N^2)$ , где  $A$  и  $B$  положительные константы. Тогда динамика численности  $N(t)$  определяется уравнением

$$\dot{N} = r_B N \left( 1 - \frac{N}{K_B} \right) - \frac{BN^2}{A^2 + N^2}. \quad (1.18)$$

Сделаем замену переменных

$$u = \frac{N}{A}, \quad r = \frac{Ar_B}{B}, \quad q = \frac{K_B}{A}, \quad \tau = \frac{Bt}{A},$$

которая уменьшает число параметров до двух. В новых безразмерных переменных уравнение (1.18) принимает вид

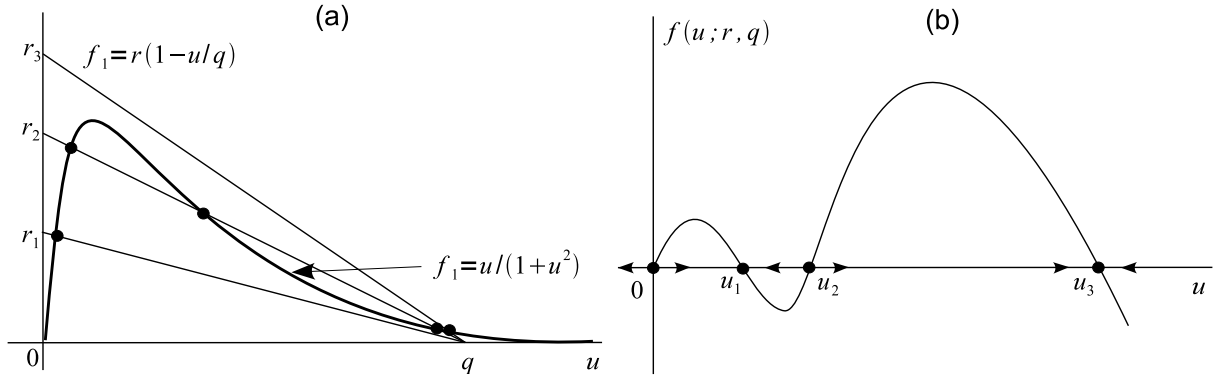
$$\dot{u} = ru \left( 1 - \frac{u}{q} \right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = f(u; r, q). \quad (1.19)$$

Положения равновесия уравнения (1.19) находятся как корни уравнения

$$f(u; r, q) = 0.$$

Очевидно, что  $u = 0$  — решение, которое существует при любых значениях параметров. Это положение равновесия всегда неустойчиво. Остальные решения, если они существуют, удовлетворяют уравнению

$$r \left( 1 - \frac{u}{q} \right) = \frac{u}{1 + u^2}.$$



**Рис. 1.8.** Возможное расположение состояний равновесия в модели (1.19). (а) Положительные положения равновесия являются пересечением графиков функций  $r(1 - u/q)$  и  $u/(1 + u^2)$ . (б) Три нетривиальных положения равновесия в модели (1.19).

Это кубическое уравнение, и, хотя и возможно выписать его решения в явном виде, они будут труднообозримыми для дальнейшего анализа. Графически видно, что, в зависимости от значений параметров, возможно одно или три решения этого уравнения (рис. 1.8а). Пусть параметр  $q$  зафиксирован. При малых значениях  $r$  существует единственное нетривиальное (т.е. отличное от нуля) положение равновесия уравнения (1.19). Переход от одного нетривиального положения равновесия к трем возникает при таком значении параметра  $r$ , при котором прямая  $r(1 - u/q)$  касается кривой  $u/(1 + u^2)$ . В этом случае производные, вычисленные в точке касания для прямой и кривой, будут равны. Если величина параметра  $r$  увеличивается, то прямая пересекает кривую в трех точках, т.е. появляются три нетривиальных положения равновесия (рис. 1.8), причем равновесия  $u_1, u_3$  устойчивы, а положение  $u_2$  неустойчиво. Если  $r$  продолжает возрастать, то в итоге вновь останется единственное нетривиальное положение равновесия.

Значения параметров  $r, q$ , при которых происходит появление или исчезновение трех нетривиальных положений равновесия в уравнении (1.19), являются бифуркационными. Их можно найти, решая следующую систему уравнений:

$$\begin{aligned} f(u; r, q) &= ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = 0, \\ \frac{\partial f(u; r, q)}{\partial u} &= r \left(1 - \frac{2u}{q}\right) - \frac{2u}{(1 + u^2)^2} = 0. \end{aligned}$$

Здесь первое уравнение — условие положений равновесия, второе — условие касания прямой и кривой. Отсюда следует, что

$$q = \frac{2u^3}{u^2 - 1}, \quad r = \frac{2u^3}{(1 + u^2)^2}.$$

Последние равенства задают в параметрической форме уравнение бифуркационной границы в пространстве параметров (рис. 1.9).

Модель (1.19) демонстрирует явление *гистерезиса*. Пусть снова параметр  $q$  фиксирован, а  $r$  увеличивается от нуля вдоль пути  $ABCD$  на рис. 1.9. Тогда (см. также рис. 1.8а) координата  $u_1$ -равновесия монотонно растет вместе с  $r$  пока не достигается точка  $C$  на рис. 1.9. Для бóльших значений  $r$  это состояние равновесия исчезает, и равновесное значение численности популяции «перескакивает» в  $u_3$ . Если величина  $r$  уменьшается вдоль того же пути, то популяция находится в точке  $u_3$  до тех пор пока не достигается точка  $B$  на рис. 1.9. Другими словами, в популяции возможен резкий скачок численности при малом изменении параметра  $r$ . Если изобразить множество нетривиальных состояний равновесия как функцию параметров, то получим пример особенности гладкой поверхности, которая называется складкой Уитни [2] (рис. 1.10).

Явление гистерезиса, которое демонстрирует рассматриваемая модель, заключается в неоднозначности положения устойчивого равновесия при заданных значениях параметров, причем выбор этого положения зависит от предыстории процесса.

Наблюдения показывают, что реальные значения параметров таковы, что возможно существование двух устойчивых положений равновесия.  $u_1$ -равновесие — это так называемое равновесие заповедника,  $u_3$ -равновесие — равновесие популяционной вспышки. С точки зрения контроля за насекомыми-вредителями необходимо сохранять численность популяции насекомых в точке  $u_1$ . Анализируя соотношения действительных и безразмерных параметров, оказалось возможным предложить несколько стратегий по сохранению леса (подробнее см. [131]). Отметим, что данная модель адекватна реальности только на коротких промежутках времени, соотносящихся с продолжительностью популяционной вспышки (порядка 4 лет

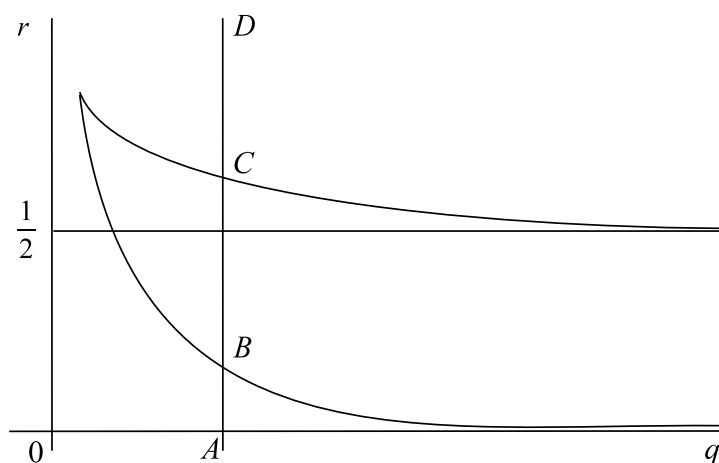
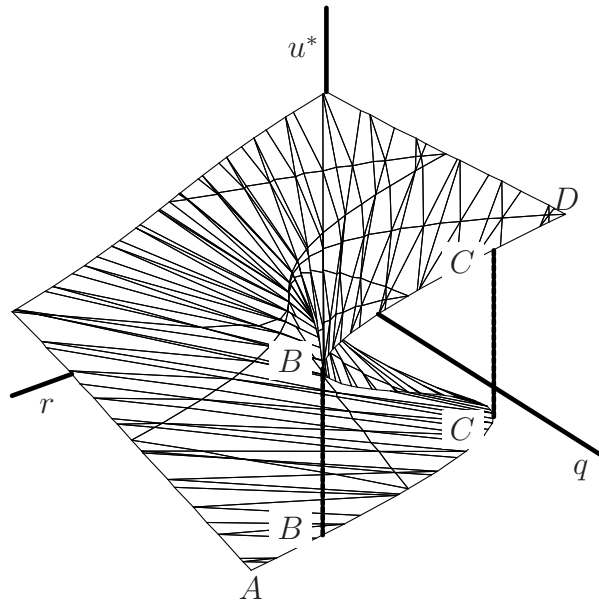


Рис. 1.9. Бифуркационная кривая в пространстве параметров задачи (1.19).



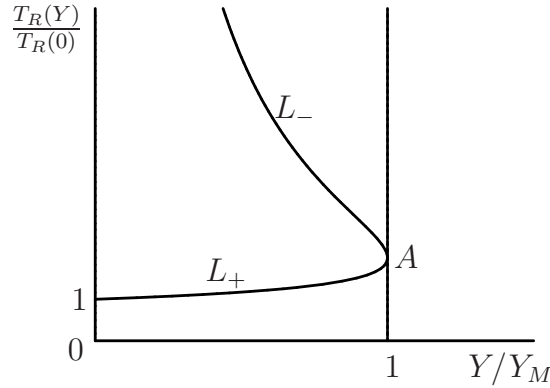
**Рис. 1.10.** Складка Уитни.  $u^*$  — координаты положений равновесия при заданных значениях параметра.

для канадского почкоеда). Более полная модель должна учитывать динамику роста деревьев, характерные промежутки времени которой составляют несколько десятков лет.

В заключение отметим, что рассмотренное уравнение дает хороший пример модели, в которой одновременно существует несколько устойчивых положений равновесия (притягивающих режимов). Понятие устойчивости положения равновесия по Ляпунову существенно локальное, поэтому устойчивые положения равновесия могут быть неустойчивы к возмущениям конечной величины (при резком воздействии возможен скачок с одного притягивающего режима на другой).

## 1.5 Математические модели рыболовства

Предположим, что динамика популяции некоторого вида рыб определяется логистическим уравнением (1.16). В точке  $N(t) = K$  рождаемость и смертность примерно одинаковы. Отлов рыбы влияет на коэффициент смертности. Если добыча рыбы не чрезмерна, то численность популяции устанавливается в новом положении равновесия  $N_h < K$ . С помощью анализа математической модели попробуем ответить на вопрос: каким образом можно максимизировать длительный улов, сохраняя популяцию в точке наибольшего роста численности [141].



**Рис. 1.11.** Отношение времен восстановления как функция дохода для математической модели (1.20), доход в которой пропорционален приложенным усилиям (затратам).

Рассмотрим следующее уравнение:

$$\dot{N} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - EN, \quad (1.20)$$

где  $r$ ,  $K$  и  $E$  положительные постоянные, член  $EN$  описывает добычу рыбы за единицу времени,  $E$  — мера приложенных усилий (затраты). Нетривиальное положение равновесия дается выражением

$$N_h(E) = K \left( 1 - \frac{E}{r} \right) > 0, \quad \text{если} \quad E < r.$$

Следовательно, добыча равна  $Y(E) = EN_h(E) = EK(1 - E/r)$ , а максимум ее достигается при  $E = r/2$  и равен  $Y_M = rK/4$ . В точке максимального вылова нетривиальное положение равновесия  $N_h = K/2$ .

Рассмотрим теперь динамические аспекты анализируемого процесса, определяя времена восстановления популяции после добычи. Если  $E = 0$ , то время восстановления  $T_R(0) = 1/r$  (время восстановления обычно определяется как время, необходимое для уменьшения отклонения от положения равновесия на множитель  $e$ ). Если производится отлов, то  $T_R(E) = 1/(r - E)$  (это следует из линеаризации уравнения (1.20) в окрестности положения равновесия  $N_h$ ). Так как обычно известен улов (доход), то, разрешая уравнение для  $Y(E)$  относительно  $E$ , получим выражение

$$\frac{T_R(Y)}{T_R(0)} = \frac{2}{1 \pm \left( 1 - \frac{Y}{Y_M} \right)^{\frac{1}{2}}},$$

график которого приведен на рис. 1.11. На рис. 1.11 ветви  $L_+$  и  $L_-$  обозначают знак, который берется в выражении для  $T_R(Y)/T_R(0)$ .

Предположим, что отлов рыбы происходит с малым вложением сил. Тогда  $N_h > K/2$ , что соответствует ветви  $L_+$ . Если увеличивать  $E$ , то достигается точка  $A$ , в которой доход максимальный, а  $T_R(Y)/T_R(0) = 2$ . Если результат лова характеризуется ветвью  $L_-$ , то время восстановления увеличивается, а суммарный доход при затрачиваемых усилиях уменьшается. Из приведенных рассуждений следует, что оптимальная стратегия отлова для данной математической модели заключается в приложении таких затрат для отлова рыбы, которые позволяли бы сохранять положение равновесия популяции в точке  $N_h > K/2$ , по возможности наиболее близкой к  $K/2$ .

Альтернативная стратегия добычи описывается следующим дифференциальным уравнением

$$\dot{N} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - Y_0,$$

где  $Y_0$  — постоянный доход за единицу времени. В этом случае должно вылавливаться определенное количество рыбы (задан план отлова). Если  $Y_0 < rK/4$ , то существуют два нетривиальных положения равновесия, левое из которых неустойчиво, а правое устойчиво. Максимально возможный доход в этой модели такой же, что и в предыдущей, а именно  $Y_M = rK/4$ . Однако это значение параметра является бифуркационным, в точке  $Y_M = rK/4$  происходит бифуркация седло-узел с исчезновением двух положений равновесия (аккуратно проверьте это, воспользовавшись теоремой А.1 приложения А.2).

Вычислим отношение времени восстановления для фиксированной добычи ко времени восстановления с  $Y_0 = 0$ . Так как время восстановления  $T_R(Y_0)$  существует только для устойчивого положения равновесия, то получим

$$\frac{T_R(Y_0)}{T_R(0)} = \frac{1}{\left(1 - \frac{Y_0}{Y_M}\right)^{\frac{1}{2}}}.$$

Это выражение показывает, что  $T_R(Y_0)/T_R(0) \rightarrow \infty$  если  $Y_0 \rightarrow Y_M$ . Таким образом, данная модель оказывается значительно более чувствительной к внешнему воздействию и, рассматриваемая как стратегия отлова рыбы, не очень хороша.

Основной вывод заключается в том, что постоянные затраты, в отличие от стратегии постоянного дохода, оказываются менее катастрофическими для динамики промысловой популяции. С точки зрения математики, модель (1.20) более устойчива к изменению параметров, так как в ней учитывается обратная связь, которая обычно является стабилизирующим механизмом в динамических системах.

## 1.6 Модели качественные и количественные

При формулировке тех или иных систем уравнений, моделирующих эволюцию некоторой реальной экологической системы, возможны различные подходы к записи

функциональных членов, входящих в задачу. Здесь проявляется существенное отличие моделирования таких систем от, скажем, физических. В физике необходимые для построения модели количественные соотношения даются в виде законов, имеющих точную математическую формулировку. Законы физики, полученные индуктивным путем, опираются на опыт наблюдений и эксперимент. В экологии наблюдения практически всегда сопровождаются значительной погрешностью, а эксперимент не может в принципе воссоздать условий, характерных для той или иной экосистемы.

Отметим все же, что в экологии существуют формализованные принципы построения математических моделей, справедливость которых подтверждается многочисленными наблюдениями. Перечислим основные принципы:

1. *Составление балансовых соотношений* (обычно в форме законов сохранения) — один из основных методов моделирования. В динамических моделях балансовые соотношения обычно записываются в виде системы дифференциальных уравнений, связывающих скорости протекания процессов. Часто это осуществляется в соответствии со следующим принципом.
2. *Принцип лимитирующих факторов Либиха* утверждает, что интенсивность выходного процесса в каждый момент времени определяется «минимальной» компонентой входного процесса, т.е. компонентой, которая препятствует прочим произвести их эффект. Кратко поясним этот принцип. Количество факторов, влияющих на жизнедеятельность экологической системы, чрезвычайно велико, и при построении модели необходимо выбрать основные. Обычно при этом привлекают принцип лимитирующих факторов Либиха. Например, развитие фитопланктона в морях и озерах никогда не ограничивается содержанием в воде углерода, но очень часто тормозится из-за недостатка азота или фосфора, поэтому в модели необходимо учесть в первую очередь динамику концентрации азота или фосфора, а про концентрацию углерода (во всяком случае на первых стадиях формулировки модели) просто «забыть».
3. *Принцип аллометрии*, согласно которому подобие, как соотношение между различными частями моделируемого объекта, в ходе роста сохраняется и выражается степенной зависимостью

$$y = ax^b.$$

Например, такие соотношения существуют между массой тела, его площадью поверхности и объемом. Использование аллометрических соотношений позволяет резко уменьшить количество независимых переменных модели. Принцип аллометрии является частным (но весьма наглядным) применением методов теории размерности и подобия.

Разумеется, список общих принципов моделирования гораздо шире, чем приведенный. Однако он является типичным для большого числа задач математической биологии.



Зачастую в распоряжении исследователя имеется только качественная информация относительно характера поведения моделируемой системы. Например, очевидно, что загрязнение отрицательно влияет на окружающую среду, однако точный характер зависимости неизвестен. В ряде случаев данные наблюдений позволяют строить искомые зависимости. Тем не менее иногда разумнее ограничиться самыми общими сведениями и их на основе формулировать и проводить анализ математической модели.

Таким образом, существует два крайних подхода (и множество промежуточных) для построения математической модели экологической системы. Первый заключается в описании реальной системы в терминах «возрастает», «убывает» и т.п., второй — в предложении в явном виде аналитических зависимостей, отражающих в «разумной» форме имеющуюся в наличии информацию.

Оба указанных подхода имеют свои достоинства и недостатки. В случае качественного подхода, при условии адекватности математической модели, мы можем определить и предсказать существенные черты исследуемого процесса в самой общей форме. Если соотношения в модели заданы явно, то представляется возможность получить количественные характеристики эволюции системы. Заметим, что выбор таких соотношений часто субъективен и преследует единственную цель — сделать анализ математической модели по возможности доступным для аналитического исследования и обозримым.

Проиллюстрируем вышесказанное двумя примерами. Первый является количественной моделью (рост дерева), а второй — качественной моделью работы сердца.

**Пример 1.12** (Почему деревья не растут до неба? [35]). Действительно, почему даже в самых благоприятных условиях высота дерева не превышает определенного предела, характерного для каждого вида? Почему деревья всех видов растут в начале быстро, а затем их рост замедляется до тех пор, пока не прекратится совсем?

Источником роста дерева является энергия фотосинтеза; по мере роста дерева и соответственно кроны приток энергии увеличивается, но увеличиваются и расходы энергии на рост, основной обмен и транспортировку питательных веществ на необходимую высоту. При моделировании динамики роста свободно растущего дерева предполагалось, что:

1. свободную энергию дерево получает только за счет фотосинтеза;
2. энергия расходуется на рост и подъем раствора из почвы (транспорт);
3. зрелое растение в процессе роста сохраняет геометрическое подобие (т.е. с ростом не меняются отношения геометрических размеров, например, высоты к диаметру).

Модель представляет собой балансовое соотношение между продуктивностью фотосинтеза и расходами питательных веществ на рост, дыхание (пропорциональное

фонду питательных веществ) и активный транспорт (пропорциональный произведению объема питательных веществ на высоту подъема). Дерево характеризуется единственной переменной — высотой  $H$ . В соответствии с предположением о геометрическом подобии, используются аллометрические соотношения, связывающие массу и поверхность кроны дерева с его высотой (символ  $\cong$  означает пропорциональность):

$$M \cong H^3, \quad S \cong H^2.$$

Балансовое соотношение, на котором основана модель, можно записать в виде «закона сохранения энергии»

$$E = a_1 \dot{M} + a_2 B + a_3 MH, \quad (1.21)$$

где первое слагаемое в правой части — расходы на рост (увеличение биомассы), второе — на дыхание (основной обмен), третье — на транспорт. При выполнении аллометрических соотношений  $\dot{M} \cong SH$  можно считать, что расходы на основной обмен  $B \cong E$ . Тогда из (1.21) получим

$$S\dot{H} = aE - bH^4.$$

Обозначим  $P = E/S$ , где  $P$  — относительная интенсивность фотосинтеза. Тогда

$$\dot{H} = aP - bH^2.$$

Для свободно растущего дерева можно предположить, что продуктивность фотосинтеза пропорциональна поверхности кроны дерева  $S$ , следовательно, скорость поступления энергии  $E = aH^2$ , а  $P = \text{const} = 1$ . Отсюда получаем окончательную модель в виде уравнения

$$\dot{H} = a - bH^2, \quad (1.22)$$

где  $a, b$  — постоянные, определяющие породу дерева. Решение уравнения (1.22) имеет вид

$$H(t) = \sqrt{\frac{a}{b}} \operatorname{arctgh} \left( \sqrt{ab}(t - t_0) \right).$$

Полученная формула показывает удовлетворительное совпадение с экспериментальными данными (таблицами хода роста древостоев). Кроме того,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} H(t) = \sqrt{\frac{a}{b}} = H_{\max},$$

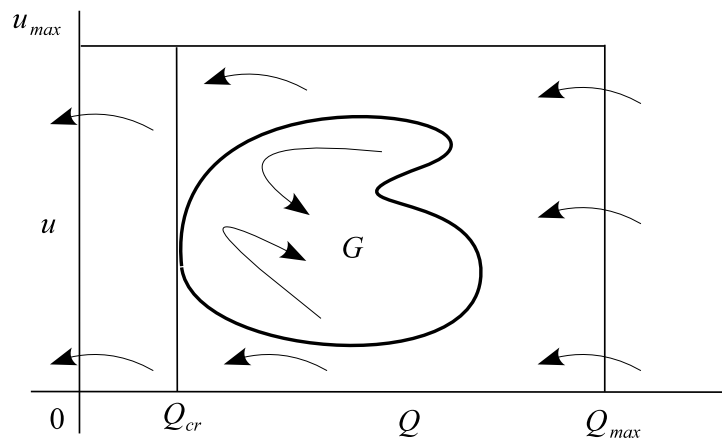
следовательно,  $H_{\max}$  и есть та предельная высота, которая может быть достигнута деревом данного вида в рамках приведенной модели.

**Пример 1.13** (Энергетическая модель сердца [30]). Сердце перегоняет кровь в теле человека по двум путям. Кровь из сердца поступает в легкие, где обогащается кислородом и снова попадает в сердце (малый круг кровообращения). Насыщенная кислородом кровь из сердца питает мышцы тела и вновь возвращается в сердце (большой круг кровообращения). Интенсивность перегона крови определяется с помощью нервной системы. Введем две переменные:  $u(t)$  — интенсивность управления сердцем,  $Q(t)$  — текущий энергетический запас сердца. Естественно предположить, что на плоскости  $(u, Q)$  имеется прямоугольник  $R$  возможных состояний системы  $0 \leq u(t) \leq u_{\max}$ ,  $0 \leq Q(t) \leq Q_{\max}$  (рис. 1.12).

Предположим, что энергетический запас сердца расходуется на поддержание собственной работоспособности и на перекачку крови. Кроме того, так как кислород превращается в энергию мышц, имеется некоторое поступление энергии. Учитывая сделанные предположения, скорость изменения энергетического запаса можно описать уравнением

$$\dot{Q} = -a - f(u, Q) + g(u, Q) = P(u, Q),$$

где  $a > 0$  — расход энергии на поддержание работоспособности сердца,  $f(u, Q)$  — расход энергии при заданной интенсивности управления на перекачку крови,  $g(u, Q)$  — поступление энергии. Если  $u = 0$ , то, очевидно,  $f(0, Q) = 0$ ,  $g(0, Q) = 0$ . Те же равенства выполняются, если  $Q = 0$ . Следовательно, на границах прямоугольника  $R$ , где  $u = 0$ ,  $Q = 0$ , должно выполняться  $\dot{Q} < 0$ . В силу непрерывной зависимости решений от начальных условий,  $\dot{Q} < 0$  в некоторой окрестности указанной границы. Естественно предположить, что если  $u = u_{\max}$ , то  $\dot{Q} < 0$ , так как при максимальной интенсивности управления сердце истощается. Если  $Q = Q_{\max}$ , то  $\dot{Q} \leq 0$  — система останется в этом состоянии или запас энергии может только уменьшиться. Но так как мы существуем, невозможно, чтобы во всех точках прямоугольника  $R$  выполнялось



**Рис. 1.12.** Опасные и безопасные области в энергетической модели сердца. Стрелки показывают направление фазового потока при заданных  $Q$  и  $u$ .

условие  $\dot{Q} < 0$ . Следовательно, существует область  $G \subset R$ , в которой  $P(u, Q) > 0$  (рис. 1.12). В силу проведенного анализа, область  $G$  не может совпадать со всем пространством состояний  $R$ , имеются опасные и безопасные области. В частности, существует такое значение  $Q = Q_{cr}$ , что, если  $Q < Q_{cr}$ , то организм не в состоянии выйти своими силами из критического состояния. Кроме того, существуют еще две критических области: над  $G$  и под  $G$ .

Если в силу некоторых причин сосуды сужаются, то величина функции  $g(u, Q)$  уменьшается, что приводит к уменьшению размеров безопасной области  $G$ . Тот же сценарий происходит при уменьшении КПД сердца (возрастает функция  $f(u, Q)$ ).

## 1.7 Переход к безразмерным переменным

Практически все математические модели биологических систем содержат параметры. При формулировке математической модели необходимо четко представлять смысл входящих в модель параметров и их размерности. Существенной составляющей анализа модели является приведение системы уравнений к безразмерному виду, что было показано на примере анализа популяционной вспышки насекомых (см. пункт 1.4). Рассмотрим технику приведения математической модели к безразмерному виду на примере системы хищник–жертва.

**Пример** (продолжение примера 1.2). Модель Вольтерры «хищник–жертва»

$$\dot{N} = aN - bNP, \quad \dot{P} = -cP + dNP$$

содержит четыре положительных параметра. Сделаем замену переменных

$$N(t) = Au(\tau), \quad P(t) = Bv(\tau), \quad t = T\tau,$$

где  $A, B, T$  — некоторые постоянные. Получим (здесь уже точка обозначает производную по  $\tau$ )

$$\dot{u} = a\Gamma u - bB\Gamma uv, \quad \dot{v} = -c\Gamma v + dA\Gamma uv,$$

так как

$$\frac{du}{dt} = \frac{du}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} = \frac{du}{d\tau} \frac{1}{T}.$$

Разрешив уравнения

$$a\Gamma = 1, \quad bB\Gamma = 1, \quad dA\Gamma = 1$$

относительно неизвестных постоянных, мы можем выписать замену переменных в явном виде:

$$u(\tau) = \frac{dN(t)}{a}, \quad v(\tau) = \frac{bP(t)}{a}, \quad \tau = at, \quad \alpha = \frac{c}{a}.$$

В новых безразмерных переменных имеем систему

$$\dot{u} = u - uv, \quad \dot{v} = -\alpha v + uv,$$

которая содержит единственный параметр  $\alpha$ . Очевидно, что анализ такой системы проще, чем исходной, и в то же время ее решения отражают все свойства решений первоначальной задачи, так как замена переменных сводится к сжатию и растяжению переменных состояния и времени. Отметим, что для количественного анализа системы и сопоставления с данными наблюдений необходимо возвращаться к исходным переменным.

Возможны различные варианты введения безразмерных переменных. Если, например, сделать замену переменных

$$u(\tau) = \frac{dN(t)}{c}, \quad v(\tau) = \frac{bP(t)}{a}, \quad \tau = at, \quad \gamma = \frac{c}{a}$$

в модели Вольтерры, то получим

$$\dot{u} = u - uv, \quad \dot{v} = \gamma v(u - 1).$$

Выбор надлежащей замены переменных определяется возможным упрощением последующего анализа системы.

Еще одним из достоинств верно выбранной замены переменных является появление параметров, которые естественно рассматривать как «малые». Для анализа таких систем имеет смысл применять все богатство методов асимптотического анализа дифференциальных уравнений (см., например, замечательное введение в асимптотический анализ [29]).

Аналогичный подход применяется и в случае, когда модель описывается уравнением в частных производных. Так, например, в случае известного уравнения Фишера–Колмогорова

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ru \left(1 - \frac{u}{k}\right) + d \frac{\partial^2 u}{\partial x^2},$$

замена переменных

$$v(x, t) = ku(x, t), \quad \tau = rt, \quad y = x \sqrt{\frac{r}{d}}$$

приводит уравнение к виду, не содержащему параметров

$$\frac{\partial v}{\partial \tau} = v(1 - v) + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2}.$$

## 1.8 Упражнения

**Упражнение 1.1.** Проверьте, что в модели популяционной вспышки насекомых происходит бифуркация седло-узел во всех точках бифуркационной кривой, кроме одной (для аккуратного математического анализа необходимо воспользоваться соответствующей теоремой в приложении А.2).

**Упражнение 1.2.** Проанализируйте бифуркацию в модели рыболовства с постоянной добычей за единицу времени

$$\dot{N} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - Y_0, \quad r, K, Y_0 = \text{const} > 0.$$

**Упражнение 1.3.** Модель роста Гомперца (Benjamin Gompertz, 1779–1865, — английский математик-самоучка, известный прежде всего законом роста, названным его именем [94]) имеет вид

$$\dot{N} = rN \left(1 - \frac{\ln N}{K}\right),$$

где  $r, K$  — положительные параметры.

1. Проведите качественный анализ поведения решений. Найдите неподвижные точки и исследуйте их устойчивость по линейному приближению.
2. Найдите решение уравнения Гомперца для заданного начального условия  $N_0$ . Изобразите несколько интегральных кривых этого уравнения. Согласуются ли результаты с анализом предыдущего пункта?
3. Решение модели Гомперца для некоторых начальных условий  $N_0$  имеет точку перегиба. Найдите ее. Как она соотносится с предельной численностью популяции? Аналогичным образом можно определить точку перегиба в логистическом уравнении. Знание точки перегиба и закона, управляющего динамикой популяции, иногда используется для определения потенциальной емкости экосистемы.

**Упражнение 1.4** (Вывод уравнения Гомперца). В предыдущем упражнении рассматривалось уравнение Гомперца, функциональная форма которого трудно мотивируема с точки зрения биологии. В этом упражнении приводится естественная схема, в результате которой получается искомое уравнение.

Уравнение Гомперца часто применяется к росту раковых опухолей. Пусть  $u(t)$  — объем опухоли в момент времени  $t$ , тогда рост опухоли можно описать в самом общем виде как

$$\dot{u} = a(t)u,$$

где  $a(t)$  — скорость деления клеток, которая, как известно из наблюдений, со временем (когда опухоль становится больше) уменьшается. Предположим, что уменьшение этой скорости происходит по экспоненциальному закону:

$$\dot{a} = -\alpha a,$$

где  $\alpha$  — некоторый коэффициент пропорциональности.

1. Получите решение для  $u(t)$ .
2. В решении для  $u(t)$  подставьте  $a(t)$  и разрешите полученное уравнение в виде  $a(u(t)) = f(u(t))$ . Должно получиться уравнение Гомперца.
3. Изучите возможные стратегии отлова рыбы в популяции, численность которой регулируется уравнением Гомперца.

**Упражнение 1.5** (Обобщенное логистическое уравнение). В тексте мы уже приводили более общее уравнение, чем логистическая модель. Легко сделать еще один шаг к обобщению и рассмотреть

$$\dot{N} = rN^\alpha \left[ 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\beta \right]^\gamma,$$

где все параметры неотрицательны. Эта модель является обобщением дюжины различных моделей, встречающихся в литературе [159]. В частности, при  $\alpha = 1$ ,  $\beta \rightarrow 0$ ,  $\gamma = 1$  получите уравнение

$$\dot{N} = rN \ln \frac{K}{N},$$

которое также часто называют уравнением Гомперца. Проанализируйте поведение решений этого уравнения.

**Упражнение 1.6** (Модели глобальной демографии [163]). Формулу (1.14) и уравнение (1.15) часто считают эквивалентными. Если это так, то необходимо объяснить появление второй степени скорости роста популяции. Предположим существование ускоряющей функции роста  $J(t)$ , такой, что  $\dot{N} = kJN$ . Возможны различные варианты выбора  $J(t)$ . Рассмотрите случай, когда производная  $\dot{J} = kJ(t)N(t)$ , и случай, когда производная  $\dot{J}$  не зависит от размера популяции (т.е. ускоряющая функция сама растет по экспоненциальному закону  $\dot{J} = k_0J$ ). Покажите, что первый случай — это просто другая формулировка квадратичного закона роста, и найдите точное решение во втором случае. Вы должны получить гиперэкспоненциальный закон роста (вида  $N(t) = N_0 \exp\{A \exp\{Bt\}\}$ ).

**Упражнение 1.7.** Если воздействие хищников на популяцию быстро растет с ростом численности популяции, то подходящей моделью будет следующее уравнение:

$$\dot{N} = RN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - P \left( 1 - \exp \left\{ -\frac{N^2}{\varepsilon A^2} \right\} \right), \quad 0 < \varepsilon \ll 1,$$

где  $R, K, P, A$  — положительные параметры.

1. С помощью подходящей замены переменных покажите, что это уравнение эквивалентно

$$\dot{u} = ru \left( 1 - \frac{1}{q} \right) - \left( 1 - \exp \left\{ -\frac{u^2}{\varepsilon} \right\} \right),$$

где  $r, q$  — положительные параметры.

2. Покажите, что в этой модели возможно существование трех нетривиальных положений равновесия и найдите приближенно область в пространстве параметров, где существует три нетривиальных положения равновесия.
3. Может ли в этой модели происходить гистерезис?

**Упражнение 1.8.** Предположим, что математическая модель взаимодействия травоядного животного ( $H$ ) и растительности ( $P$ ) имеет вид:

$$\begin{aligned} \dot{P} &= rP \left( (K - P) - \frac{BH}{C + P} \right), \\ \dot{H} &= DH \left( \frac{P}{C + P} - AH \right), \end{aligned}$$

где  $r, K, B, C, D, A$  — положительные параметры. Подходящей заменой переменных приведите эту систему к безразмерному виду. Приведите несколько возможных замен переменных.

**Упражнение 1.9.** Математическую модель лекарственного воздействия на зараженные вирусом клетки можно представить в виде

$$\dot{m} = rm \left( 1 - \frac{m}{k} \right) - \gamma m f(h), \quad m(0) = m_0.$$

Здесь  $m$  — количество зараженных клеток,  $f(h)$  — функция терапии, зависящая от параметра  $h$ , характеризующего эффективность лекарственного воздействия,  $r, m, k, \gamma$  — положительные постоянные.

1. Подходящей заменой параметра приведите эту систему к безразмерному виду.



2. Исследовать динамику системы при различных значениях параметра  $h$  в случае, когда  $f(h) = h$ .

3. То же самое при

$$f(h) = \frac{h}{1 + \delta h}, \quad \delta = \text{const} > 0.$$

4. То же самое при

$$f(h) = he^{-\delta h}, \quad \delta = \text{const} > 0.$$

Покажите, что в этом случае функция терапии имеет пороговое значение  $h = 1/\delta$ , при превышении которого интенсивность лекарственного воздействия падает.

**Упражнение 1.10** (Творческое задание). Предложите количественную модель работы сердца, подобрав подходящие явные выражения для  $f(u, Q)$ ,  $g(u, Q)$  в примере 1.13. Кроме параметра  $u$  включите в модель параметр, описывающий КПД сердца.

## 2

### Приложения линейных динамических систем к некоторым задачам биологии

Одним из немногих классов многомерных динамических систем, допускающих полное исследование, являются линейные системы с постоянными коэффициентами. Область применения линейных моделей ограничена, тем не менее, такие модели используются, например, при описании динамики системы на тех стадиях развития, когда взаимодействием между элементами системы можно пренебречь. Кроме того, изучение линейных систем является необходимым этапом при исследовании локального поведения нелинейных систем (линеаризация системы в окрестности положения равновесия).

#### 2.1 Анализ устойчивости положения равновесия линейных автономных систем

Линейные автономные системы широко применяются в задачах математического моделирования и как самостоятельный инструмент моделирования, и как вспомогательный инструмент при анализе поведения нелинейных систем.

Пусть  $A$  — невырожденная  $(n \times n)$  матрица с элементами  $a_{ij} \in \mathbb{R}$ .

Рассмотрим линейную однородную систему

$$\frac{du(t)}{dt} = Au, \quad u(0) = u^0. \quad (2.1)$$

Здесь  $u(t) = (u_1(t), u_2(t), \dots, u_n(t))$  — вектор-функция,  $u^0 = (u_1^0, u_2^0, \dots, u_n^0)$  — заданный вектор. Очевидно, что  $u = 0$  — единственное положение равновесия системы (2.1) (по предположению, матрица  $A$  невырожденная, поэтому неизолированных положений равновесия быть не может).

Рассмотрим задачу на собственное значение для матрицы  $A$ :

$$Aw = \lambda w. \quad (2.2)$$

Через  $T_s$ ,  $T_u$  и  $T_0$  обозначим линейную оболочку (подпространство) множества собственных векторов задачи (2.2), отвечающих собственным числам с отрицательной

вещественной частью, положительной вещественной частью и нулевой вещественной частью соответственно.

Если все собственные числа матрицы различны, то прямое произведение линейных подпространств  $T_s$ ,  $T_u$  и  $T_0$  представляет все пространство, поскольку в этом случае система собственных векторов образует базис в  $\mathbb{R}^n$  [15].

Следует отметить, что аналогичное свойство может выполняться и в случае, когда имеются кратные собственные значения, при условии, что каждому кратному собственному значению соответствует система линейно независимых собственных векторов, число которых равно кратности этого собственного значения. Таким свойством всегда обладают симметрические матрицы ( $a_{ij} = a_{ji}$ ,  $i, j = 1, 2, \dots, n$ ). К тому же все собственные значения симметрических матриц всегда вещественны [15].

Важным свойством подпространств  $T_s$ ,  $T_u$  и  $T_0$  является свойство *инвариантности*, которое заключается в следующем: если начальное положение системы (2.1) (вектор  $u^0$ ) принадлежит одному из подпространств  $T_s$ ,  $T_u$  или  $T_0$ , то решение  $u(t)$  при каждом фиксированном  $t$  также принадлежит этому подпространству.

Пусть например  $u^0 \in T_s$ . Тогда вектор  $u^0$  может быть представлен в виде линейной комбинации собственных векторов  $w_s^i$ ,  $i = 1, 2, \dots, k$  ( $k \leq n$ ) задачи (2.2), причем каждому собственному вектору  $w_s^i$  отвечает собственное значение  $\lambda_i$ , такое что  $\operatorname{Re} \lambda_i < 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, k$ :

$$u^0 = \sum_{i=1}^k c^i w_s^i.$$

Рассмотрим вектор-функцию

$$u(t) = \sum_{i=1}^k c^i e^{\lambda_i t} w_s^i.$$

Непосредственно проверяется, что вектор-функция  $u(t)$  является единственным решением системы (2.1)

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \sum_{i=1}^k c_s^i \lambda_i e^{\lambda_i t} w_s^i, \\ Au(t) &= \sum_{i=1}^k c_s^i e^{\lambda_i t} A w_s^i = \sum_{i=1}^k c_s^i e^{\lambda_i t} \lambda_i w_s^i, \\ u(0) &= u^0. \end{aligned}$$

С другой стороны, при каждом  $t$  вектор  $u(t) \in T_s$ . Из этого свойства вытекает следующее

**Утверждение 2.1.** *Если прямое произведение подпространств  $T_s$ ,  $T_u$  и  $T_0$  совпадает со всем пространством  $\mathbb{R}^n$ , то необходимым и достаточным условием устойчивости положения равновесия  $u = 0$  системы (2.1) является условие  $T_u = 0$ .*

Необходимое и достаточное условие асимптотической устойчивости этого положения равновесия задается равенствами  $T_u = 0$ ,  $T_0 = 0$ .

**Пример.** Рассмотрим систему

$$\dot{u}_1 = u_2, \quad \dot{u}_2 = -u_1, \quad \dot{u}_3 = -u_3.$$

Система имеет два чисто мнимых собственных значения и одно отрицательное. Следовательно, положение равновесия  $u = 0$  будет устойчивым, но не асимптотически устойчивым.

Как уже отмечалось ранее, условие  $T_s \times T_u \times T_0 = \mathbb{R}^n$  выполняется не для всех матриц. Если у матрицы имеются кратные собственные значения, но при этом число линейно независимых собственных векторов, отвечающих этому собственному значению, меньше, чем кратность этого значения, то упомянутое выше условие будет не выполнено.

Например, рассмотрим матрицу

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (2.3)$$

Матрица имеет собственное значение  $\lambda = 0$  кратности три. Однако, этому собственному значению отвечает лишь один собственный вектор  $w = (1, 0, 0)$ .

Класс матриц, обладающих указанным свойством, будем называть жордановыми матрицами. Следует отметить, что этот класс не отвечает условию случая общего положения в том смысле, что сколь угодно малые изменения элементов таких матриц могут приводить к матрицам, которые не относятся к этому классу. Это связано с тем, что малое изменение элементов матрицы приводит к изменениям коэффициентов соответствующего характеристического уравнения, при этом кратное собственное значение (корень характеристического уравнения) расщепляется на различные значения, число которых равно кратности исходного.

Например, сколь угодно малое возмущение одного элемента матрицы (2.3)

$$A_\varepsilon = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ \varepsilon^3 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

приводит к появлению трех различных собственных значений

$$\lambda_1 = \varepsilon, \quad \lambda_{2,3} = \varepsilon \left( -\frac{1}{2} \pm i \frac{\sqrt{3}}{2} \right),$$

которые при  $\varepsilon \rightarrow 0$  сливаются в трехкратное значение  $\lambda = 0$ .

В частности, при численных расчетах пользователь никогда не сталкивается со случаем жордановых матриц, поскольку вычисление всех величин производится с некоторой заданной точностью, что почти всегда достаточно для расщепления кратных собственных значений на простые.

В действительности, элементы матрицы  $A$ , как правило, зависят от ряда параметров и полное исследование системы необходимо проводить, делая различные предположения о возможных значениях этих параметров. В этом случае часто возникает ситуация, когда при изменении параметра или группы параметров элементы матрицы неотвратимо попадают на множество элементов, соответствующее жордановой матрице. В физических моделях такими значениями параметра может быть скорость, сила. В задачах популяции — параметры, характеризующие рождаемость, смертность и т.д. Все это приводит к необходимости изучать поведение линейных систем с жордановыми матрицами.

Справедливо следующее замечательное утверждение.

**Утверждение 2.2** (О приведении матрицы к почти диагональному виду). *Всякую  $(n \times n)$  матрицу  $A$  можно привести к почти диагональному виду, т.е. существует матрица  $T_\varepsilon$ , такая что*

$$T_\varepsilon^{-1}AT_\varepsilon = \Lambda + B_\varepsilon.$$

Здесь  $\Lambda$  — диагональная матрица, элементы которой являются все собственные значения матрицы  $A$ , а для элементов  $b_{jk}$  матрицы  $B_\varepsilon$  имеет место оценка  $|b_{jk}| \leq \varepsilon$ , где  $\varepsilon > 0$  может быть выбрано сколь угодно малым.

Доказательство приведенного утверждения можно найти в [45]. Проиллюстрируем утверждение на примере  $(3 \times 3)$  не диагональной матрицы  $A$ .

Существует такое невырожденное преобразование  $P$ , что

$$P^{-1}AP = J,$$

причем матрица  $J$  может быть одного из четырех типов

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \lambda & 1 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_1 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \lambda & 1 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & \lambda \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \lambda & 1 & 0 \\ 0 & \lambda & 1 \\ 0 & 0 & \lambda \end{pmatrix}.$$

Рассмотрим последний случай. Введем в рассмотрение диагональную матрицу

$$R_\alpha = \begin{pmatrix} \alpha_1 & 0 & 0 \\ 0 & \alpha_2 & 0 \\ 0 & 0 & \alpha_3 \end{pmatrix}$$

где  $\alpha_i \neq 0$ .

Легко видеть, что

$$R_\alpha^{-1}JR_\alpha = \begin{pmatrix} \lambda & \alpha_2\alpha_1^{-1} & 0 \\ 0 & \lambda & \alpha_3\alpha_2^{-1} \\ 0 & 0 & \lambda \end{pmatrix}.$$

Положим  $\alpha_2\alpha_1^{-1} = \alpha_3\alpha_2^{-1} = \varepsilon$ , т.е.  $\alpha_2 = \alpha_1\varepsilon$ ,  $\alpha_3 = \alpha_1\varepsilon$ . Тогда

$$R_\alpha^{-1}JR_\alpha = \Lambda + B_\varepsilon.$$

В качестве матрицы  $T_\varepsilon$  рассмотрим матрицу  $T_\varepsilon = PR_\alpha$ . Имеем

$$T_\varepsilon^{-1}AT_\varepsilon = (PR_\alpha)^{-1}A(PR_\alpha) = R_\alpha^{-1}(P^{-1}AP)R_\alpha = R_\alpha^{-1}JR_\alpha = \Lambda + B_\varepsilon.$$

Из утверждения 2.2 вытекает

**Теорема 2.1.** *Положение равновесия  $u = 0$  системы (2.1) асимптотически устойчиво тогда и только тогда, когда вещественные части всех собственных значений матрицы  $A$  отрицательны.*

Доказательство этой теоремы можно, например, найти в [45].

В качестве иллюстративного примера рассмотрим случай, когда  $(3 \times 3)$  матрица  $A$  имеет жорданову форму ( $\operatorname{Re} \lambda < 0$ )

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & 1 & 0 \\ 0 & \lambda & 1 \\ 0 & 0 & \lambda \end{pmatrix}.$$

Сделаем подстановку  $u(t) = T_\varepsilon v(t)$ . Тогда из утверждения 2.2 следует, что исходная система (2.1) приводится к виду

$$\frac{dv(t)}{dt} = (\Lambda + B_\varepsilon)v,$$

или, в покоординатной записи,

$$\begin{aligned} \frac{dv_1}{dt} &= \lambda v_1(t) + \varepsilon v_2(t), & v_1(0) &= v_1^0 \\ \frac{dv_2}{dt} &= \lambda v_2(t) + \varepsilon v_3(t), & v_2(0) &= v_2^0 \\ \frac{dv_3}{dt} &= \lambda v_3(t), & v_3(0) &= v_3^0 \end{aligned}$$

Следовательно,  $v_3(t) = v_3^0 \exp(\lambda t)$ ,  $v_3(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , поскольку  $\operatorname{Re} \lambda < 0$ . Подставляя функцию  $v_3(t)$  во второе уравнение, получим линейное неоднородное уравнение первого порядка, решение которого имеет вид  $v_2(t) = \exp(\lambda t)(v_2^0 + t v_3^0)$ . Следовательно

$v_2(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ . Аналогично доказывается, что  $v_1(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ . Заметим, что при  $\lambda = 0$  положение равновесия  $u = 0$  будет неустойчиво.

В заключение, приведем критерий, с помощью которого можно определять устойчивость положения равновесия системы (2.1). Так как собственные числа являются корнями многочленов степени  $n$ , то уже при  $n \geq 3$  сложно выписывать эти корни в явном виде. Поэтому часто удобнее делать вывод об отрицательности действительных частей этих корней по виду коэффициентов характеристического многочлена. Существует множество критериев такого рода (подробнее см. [18]). По-видимому, наиболее полезным из них является критерий Раусса–Гурвица.

Рассмотрим уравнение

$$|A - \lambda I| = \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0.$$

Здесь  $I$  — единичная матрица. Для того, чтобы все корни этого характеристического уравнения имели отрицательные вещественные части, необходимо и достаточно, чтобы все определители из последовательности

$$h_1 = |a_1|, \quad h_2 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix}, \quad h_3 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ a_5 & a_4 & a_3 \end{vmatrix} \quad \dots$$

были положительны.

## 2.2 Законы роста организма. Модель размножения клеток

Рост и развитие организма или популяции не укладываются в какую-либо одну простую модель, однако поиски таких моделей предпринимались издавна и не прекратились до настоящего времени. Простейшими моделями, предназначенными для описания динамики численности популяции, являются рассмотренные в пункте 1.3 модель Мальтуса и логистическое уравнение (модель Ферхюльста). Эти же модели (особенно последняя) могут быть применены для описания роста организма, органа или культуры тканей, однако при этом часто наблюдаются качественные расхождения между результатами наблюдений и предсказанием модели.

В 1935 г. Шмальгаузен (Иван Иванович Шмальгаузен, 1884–1963, — советский биолог) предложил «обобщенную формулу роста»

$$W = W_0 \left( \frac{t}{t_0} \right)^a, \quad (2.4)$$

где  $W$  — измеряемый параметр организма или органа (вес, объем, длина),  $t$  — время,  $W_0$  — значение  $W$  в начальный момент времени  $t_0$ ,  $a$  — неотрицательная константа.

Формула (2.4) качественно соответствует многочисленным наблюдениям. В двойной логарифмической шкале график функции (2.4) представляет собой прямую линию:

$$\ln W = c + a \ln t,$$

где  $c = \ln W_0$  при  $t_0 = 1$ . Дифференциальное уравнение, решением которого является (2.4), имеет вид

$$\dot{W} = \frac{aW}{t}. \quad (2.5)$$

Таким образом, уравнение (2.5), соответствующее формуле Шмальгаузена, оказывается неавтономным, поскольку правая часть явно зависит от времени. Разумеется, в приложении к биологическому объекту речь должна идти не об абсолютном времени, а о возрасте, т.е. коэффициент размножения (роста) в этой модели оказывается обратно пропорциональным возрасту.

В эксперименте было обнаружено, что уравнение (2.4) хорошо описывает лишь отдельные стадии развития организма; различным стадиям развития соответствуют различные значения постоянной  $a$ . Более точная формула имеет вид:

$$\ln W_i = c_i + a_i \ln t, \quad \text{если} \quad T_{i-1} < t < T_i, \quad (2.6)$$

или

$$\dot{W}_i = \frac{a_i W_i}{t}.$$

График роста  $W(t)$  в двойной логарифмической шкале выглядит как ломаная линия, состоящая из отрезков прямых. Схематический график ситуации, когда развитие организма укладывается в три стадии, изображен на рис. 2.1.

В работе [34] Полетаев (Игорь Андреевич Полетаев, 1915–1983, известный советский инженер, специалист по математическому моделированию, эколог; пример 1.12

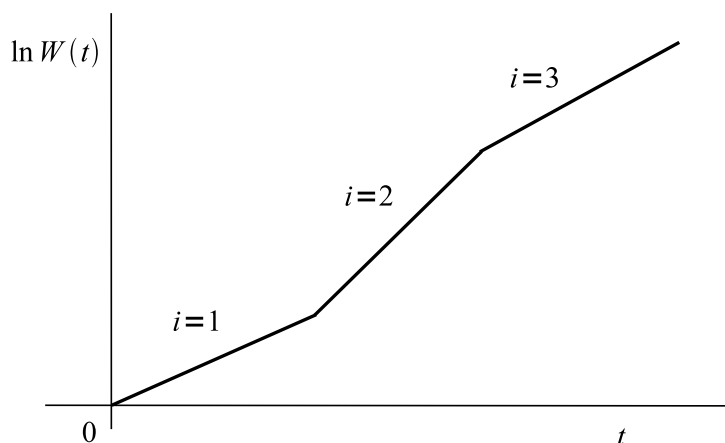
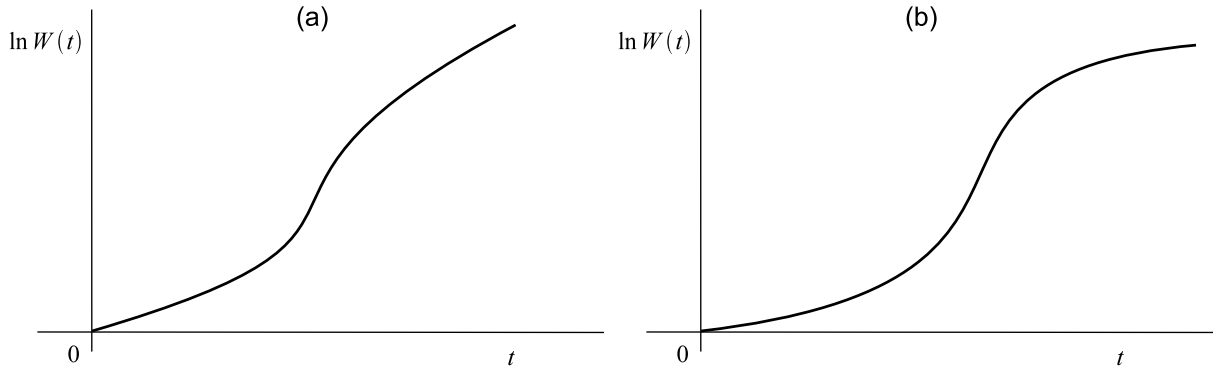


Рис. 2.1. График функции роста (2.6).





**Рис. 2.2.** Общая биомасса клеток в модели роста Полетаева (2.7). (а) Клетки последнего поколения «бессмертны». (б) Клетки последнего поколения подчинены уравнению (2.9).

— другая его работа) построил модель, которая дает зависимость функции  $W$  от  $t$ , весьма сходную с зависимостью (2.6). Модель сформулирована автором на примере роста стебля высшего растения. В ее основе лежит предположение о том, что клетки могут делиться лишь конечное число раз, и каждая клетка принадлежит определенному поколению.

Предполагается, что колеоптиль (клетки «нулевого» поколения) содержит постоянное число клеток  $m_0 = \text{const}$ . Клетки колеоптиля делятся со скоростью  $a_0$  и при каждом делении дают одну клетку «первого поколения», оставаясь сами неизменными. Клетки  $k$ -го поколения,  $k = 1, \dots, n$ , делятся со скоростью  $a_k$  и при каждом делении дают две клетки поколения с номером  $k + 1$ . Клетки последнего поколения не делятся. Пусть  $m_k$  — масса клеток  $k$ -го поколения. Система дифференциальных уравнений, описывающая такой процесс развития, имеет вид

$$\begin{aligned}
 \dot{m}_0 &= 0, \\
 \dot{m}_1 &= a_0 m_0 - a_1 m_1, \\
 \dot{m}_2 &= 2a_1 m_1 - a_2 m_2, \\
 &\dots \\
 \dot{m}_k &= 2a_{k-1} m_{k-1} - a_k m_k, \\
 &\dots \\
 \dot{m}_n &= 2a_{n-1} m_{n-1}.
 \end{aligned} \tag{2.7}$$

Система (2.7) линейна, и, следовательно, ее решение можно представить в явном аналитическом виде, хотя в общем случае оно выглядит весьма громоздко. Наиболее интересен случай, когда в начальный момент времени существуют только клетки «нулевого поколения», т.е.  $m_0(0) = M$ ,  $m_k(0) = 0$  для всех  $k > 0$ . Положим для простоты  $a_i = a$  для всех  $i$ . Решения первого и второго уравнения системы (2.7)

имеют вид

$$m_0(t) = M, \quad m_1(t) = M(1 - e^{-at}).$$

Далее, так как уравнение

$$\dot{m}_k = 2am_{k-1} - am_k$$

имеет решение

$$m_k(t) = 2ae^{-at} \int_0^t e^{a\tau} m_{k-1}(\tau) d\tau,$$

с помощью математической индукции можно показать (остается в качестве упражнения), что

$$m_k(t) = 2^{k-1} M \left( 1 - e^{-at} \sum_{i=0}^{k-1} \frac{(at)^i}{i!} \right). \quad (2.8)$$

Наконец, из последнего уравнения (2.7) и формулы (2.8) найдем  $m_n(t)$ :

$$m_n(t) = 2a \int_0^t m_{n-1}(\tau) d\tau.$$

График выражения для общей биомассы

$$W(t) = \sum_{i=0}^n m_i(t)$$

приведен на рис. 2.2а.

В вычислительном отношении гораздо удобнее непосредственно интегрировать систему (2.7). Отметим, что в рассматриваемой модели клетки последнего поколения «бессмертны». Более реалистична модель, в которой последнее уравнение системы (2.7) заменено на уравнение

$$\dot{m}_n = 2a_{n-1}m_{n-1} - c_n m_n. \quad (2.9)$$

График общей массы клеток, динамика которых описывается моделью (2.7) с учетом (2.9), приведен на рис. 2.2b.

**Замечание.** Деление клеток в каждом поколении можно рассматривать как процесс, который переходит из одного состояния в другое состояние в случайные моменты времени. Для описания таких процессов в ряде случаев может быть с успехом применена схема марковского процесса с дискретными состояниями и непрерывным временем. Зная размеченный граф состояний и вероятности перехода из одного состояния в другое, можно получить систему линейных дифференциальных уравнений (уравнения Колмогорова), описывающую вероятности пребывания системы в каждом состоянии. Подробное описание этой теории можно найти в [46].

### 2.3 Степенной закон эволюции семейств белковых доменов

Наследственная информация практически всех живых существ на Земле хранится в макромолекулах дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). ДНК состоит из последовательности нуклеотидов (всего четыре различных нуклеотида используются в построении ДНК), в которых закодирована не только наследственная информация, но и «документы эволюционной истории». Сегмент ДНК, который отвечает за выполнение некоторой существенной функции (например, кодирование определенного белка), называется *геном*, а совокупность всех генов организма — *геномом*. С помощью внутренних механизмов в каждом организме происходит перевод четырехбуквенного генетического кода в код аминокислот, из которых состоят белки. Поскольку последовательность белков часто получить проще, чем последовательность ДНК, то во многих случаях сравнительный анализ геномов проводят, используя белковые последовательности (сравнивают не геномы, а *протеомы* — полные комплекты белков). Такой анализ во многих случаях осуществляется на структурных элементах белков, которые называются доменами, а не на самих белках (более точно, *домен* — вполне определенный регион белка, который либо выполняет специфическую функцию, либо представляет собой устойчивый компактный структурный элемент, который легко отличить от остальных частей белка).

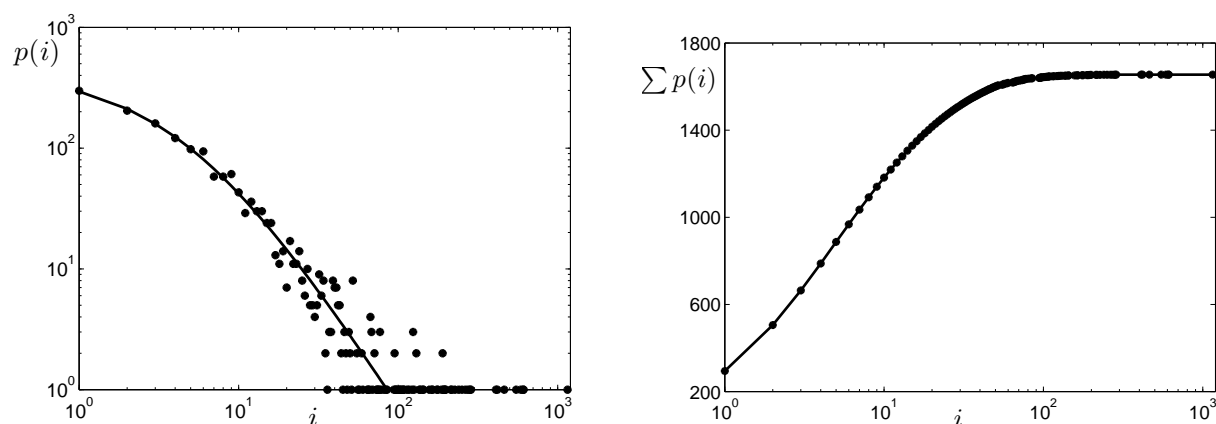
Один из основных механизмов эволюции генома — *дупликация*, которую можно определить как появление двух копий последовательности ДНК в геноме. Если некоторой последовательности ДНК отвечал определенный домен белка, то после дупликации этот домен также удваивается. Таким образом, один из основных эволюционных механизмов может быть распознан как на уровне ДНК последовательности (генома), так и на уровне последовательности аминокислот (доменов белков). Более того, процесс дупликации может продолжаться далее, в результате чего образуются семейства доменов, содержащие до нескольких сотен родственных элементов.

Ряд исследований показал, что распределение частот семейств доменов в различных биологических видах хорошо аппроксимируется степенным законом (см., например, [106]):

$$p(i) = ci^{-\gamma},$$

где  $p(i)$  — частота семейств доменов, содержащих ровно  $i$  членов,  $c$  — константа,  $\gamma$  — параметр, который обычно принимает значения в промежутке от 1 до 3 (на рис. 2.3 приведены данные для *Homo sapiens*). Очевидно, что в двойной логарифмической шкале график функции  $p(i)$  является прямой линией с наклоном  $-\gamma$ . Строго говоря, распределение частот доменов имеет асимптотически степенное распределение, так как для малых  $i$  возможны значительные отклонения.

Степенной закон появляется в различных биологических, физических, социальных и других контекстах, которые на первый взгляд кажутся фундаментально различными. Например, число линков между документами в интернете, население го-



**Рис. 2.3.** Распределение частот семейств доменов *Homo Sapiens* (жирные точки на рисунке). Сплошная кривая — аппроксимация распределения с помощью закона Парето:  $p(i) = c(i+a)^{-\gamma}$ , показатель степени равен  $-2.54$ . На правой панели приведена функция распределения.

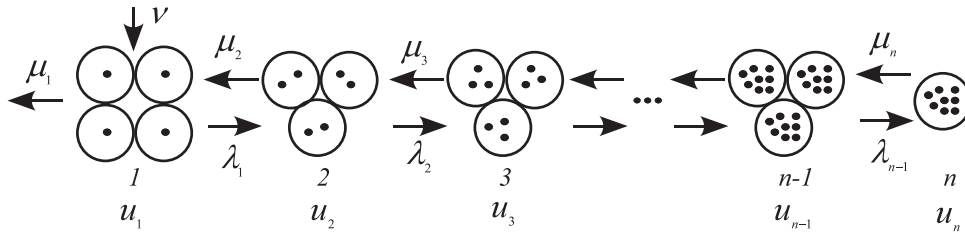
родов или число видов, вымирающих ежегодно, все имеют степенное распределение. Знаменитый закон Парето в экономике, который описывает распределение людей в зависимости от дохода, и закон Ципфа в лингвистике, описывающий частоту слов в текстах, принадлежат к той же самой категории. Естественным образом возникает вопрос о причинах появления степенного закона в различных системах. Универсальность степенного закона позволяет высказать предположение о сродни универсальности нормального закона, появление которого гарантируется центральной предельной теоремой. Для более полного обсуждения степенного закона мы отсылаем интересующегося читателя к обзорной статье [139].

Ниже мы, следуя работе [111], формулируем математическую модель, объясняющую появление степенного закона в терминах молекулярной биологии, но подчеркиваем, что аналогичный модельный подход возможен и в других ситуациях.

Отметим, что более тщательный анализ доступных данных позволяет утверждать, что во многих случаях распределения различных биологических величин (в частности, частота семейств доменов) лучше описываются так называемой обобщенной функцией Парето:  $p(i) = c(i+a)^{-\gamma}$ , где  $a$  — дополнительный параметр. Очевидно, что если  $i \gg a$ , то обобщенное распределение Парето становится неотличимым от степенного. Однако при малых  $i$  различия между этими двумя распределениями существенны, а величина отклонения зависит от  $a$ .

Сформулируем основные определения и предположения.

Последовательность всех структурных элементов ДНК, каждый из которых отвечает за кодирование некоторого белкового домена, трактуется как геном. Считается, что каждый домен является членом некоторого семейства (включая семейства с единственным представителем). Рассматриваются три типа элементарных эволю-



**Рис. 2.4.** Схематическое изображение элементарных процессов в модели эволюции генома. Жирные точки изображают домены, окружности — семейства доменов. См. текст для дальнейших пояснений.

ционных событий:

1. *рождение* домена, которое порождает нового члена в пределах данного семейства; основной механизм рождения — дупликация последовательности ДНК, которая кодирует данный домен;
2. *уничтожение* домена, которое является результатом инактивации домена (под инактивацией мы понимаем такое изменение (мутацию) в последовательности ДНК, после которой эта последовательность становится не функциональной) и/или его удаления (в процессе синтеза новых ДНК возможно как удаление некоторых последовательностей нуклеотидов, так и добавление новых последовательностей, последнее также может привести к уничтожению домена, так как нарушается структура кодирующей последовательности);
3. *инновация* домена, которая порождает новое семейство с единственным членом. Инновация может происходить в результате эволюции доменов из некодирующей последовательности генома. Другой сценарий инновации — появление в результате дупликации последовательности ДНК, которой отвечает домен, настолько отличающийся от других доменов данного семейства, что мы выделяем его в отдельное семейство (этот процесс формально состоит из рождения, уничтожения и инновации домена, но рассматривается как единичное событие). Третья возможность инновации — горизонтальный перенос генов, — явление, которое получило пристальное внимание в последние годы. Под горизонтальным переносом генов понимается перенос генетической информации от одного генома к другому, в особенности между различными видами. Интенсивность инновации, которую обозначим как  $\nu$ , считается постоянной для данного генома.

Интенсивности элементарных событий в рассматриваемой модели не зависят от времени и природы (структуры, биологических функций и т.д.) отдельных семейств.

Так как любой геном конечен, максимальное число доменов в любом семействе не может превышать общего числа возможных доменов (и в действительности это

число значительно меньше общего числа доменов). Обозначим через  $n$  максимально возможное число доменов в одном семействе. Рассмотрим классы семейств доменов, которые имеют только одну общую черту, а именно — число членов в семействе. Пусть  $u_i$  — число семейств в  $i$ -м классе, т.е. семейств, которые представлены ровно  $i$  доменами в данном геноме,  $i = 1, \dots, n$ . В результате рождения домена в семействе класса  $i$ , это семейство переходит в класс  $i + 1$  (уменьшение  $u_i$  и увеличение  $u_{i+1}$  на единицу). Соответственно, уничтожение домена в семействе класса  $i$  заключается в переходе этого семейства в класс  $i - 1$ . Уничтожение домена класса 1 соответствует исчезновению семейства в рассматриваемом геноме. Схематически элементарные процессы представлены на рис. 2.4. Время в модели считается непрерывным, и предполагается, что в течение достаточно короткого интервала времени возможно только одно элементарное событие. Формально, вероятность того, что более чем одно элементарное событие произошло в течение  $\Delta t$ , равна  $o(\Delta t)$ . Здесь вводится второе обозначение для символов порядка (напомним, что мы уже обсуждали обозначения для функций одного порядка):  $g_1(x) = o(g_2(x))$  означает, что  $g_1(x)/g_2(x) \rightarrow 0$ , когда  $x \rightarrow x_0$ , когда величина  $x_0$  не указывается явно, как в нашем примере, предполагается, что  $x_0 = 0$ .

Естественно предположить, что элементарные события независимы. Это означает, что интенсивности рождения доменов ( $\lambda$ ) и уничтожения доменов ( $\mu$ ) не зависят от числа доменов в семействе. Тогда интенсивности скачков семейств в граничные классы пропорциональны числу доменов в этих семействах  $i$ , и следующая простейшая линейная модель описывает эволюцию системы:

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= -(\lambda + \mu)u_1 + 2\mu u_2 + \nu, \\ \dot{u}_i &= (i - 1)\lambda u_{i-1} - i(\lambda + \mu)u_i + (i + 1)\mu u_{i+1}, \quad i = 2, \dots, n - 1, \\ \dot{u}_n &= (n - 1)\lambda u_{n-1} - n\mu u_n. \end{aligned} \quad (2.10)$$

Чтобы понять, каким образом была записана система (2.10), рассмотрим, к примеру, первое уравнение. Изменение числа семейств, состоящих ровно из одного домена, может произойти, если одно из семейств инактивируется (член  $-\mu u_1$ ), произойдет дупликация и семейство перейдет в следующий класс (член  $-\lambda u_1$ ), в одном из семейств с двумя доменами произойдет инактивация домена (член  $2\mu u_2$ , множитель 2 появляется, так как каждое семейство следующего класса содержит два домена, а инактивация доменов независима), и наконец если произойдет инновация (член  $\nu$ ). Остальные уравнения могут быть разобраны сходным образом. Система (2.10) — это неоднородная система линейных обыкновенных дифференциальных уравнений, в которой нас в основном интересует асимптотическое решение, а точнее, распределение частот семейств доменов, когда  $t \rightarrow \infty$ .

Ниже будет показано, что решения системы (2.10) сходятся к единственному положению равновесия с координатами  $u_i = \nu/\lambda(\lambda/\mu)^i i^{-1}$ ,  $i = 1, \dots, n$ . В частности, если  $\lambda = \mu$ , то  $u_i = (\nu/\lambda)i^{-1}$ . Таким образом, в модели (2.10) частота классов обратно пропорциональна размеру семейств в данном классе (и в частном случае  $\lambda = \mu$  мы

получаем степенной закон со степенью  $\gamma = -1$ ). Если наблюдения не укладываются в указанный сценарий, то необходимо рассматривать более общие модели.

В общем случае естественно отказаться от предположения о независимости элементарных событий. Предположим, что интенсивности рождения и уничтожения семейств, принадлежащих  $i$ -му классу, не обязательно пропорциональны числу доменов в этих семействах  $i$ . Обозначим эти интенсивности  $\lambda_i$  и  $\mu_i$ . Тогда получим следующую общую модель:

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= -(\lambda_1 + \mu_1)u_1 + \mu_2 u_2 + \nu, \\ \dot{u}_i &= \lambda_{i-1}u_{i-1} - (\lambda_i + \mu_i)u_i + \mu_{i+1}u_{i+1}, \quad i = 2, \dots, n-1, \\ \dot{u}_n &= \lambda_{n-1}u_{n-1} - \mu_n u_n. \end{aligned} \quad (2.11)$$

Система (2.10) получается из (2.11), если положить  $\lambda_i = \lambda i$ ,  $\mu_i = \mu i$ .

Пусть  $N(t) = \sum_{i=1}^n u_i(t)$  — общее число семейств доменов в момент времени  $t$ , тогда из (2.11) следует, что

$$\dot{N} = \nu - \mu_1 u_1. \quad (2.12)$$

Уравнение (2.12) имеет положение равновесия, которое обозначим  $N_{eq}$ . В положении равновесия  $\nu = \mu u_1$ , т.е. процессы инновации и уничтожения семейств первого класса (семейств, состоящих из единственного представителя) сбалансированы. Подчеркнем, что общая модель (2.11) не приписывает изначально значение  $N_{eq}$ , эта величина должна вычисляться в зависимости от величин параметров модели. Кроме того, если  $N(t) = N_{eq}$ , то это не означает, что общая система (2.11) находится в равновесии, так как частоты отдельных семейств могут изменяться, хотя общее число семейств остается постоянным.

Систему (2.11) запишем в виде

$$\dot{u} = Au + b, \quad (2.13)$$

где матрица  $A$  имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} -(\lambda_1 + \mu_1) & \mu_2 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \lambda_1 & -(\lambda_2 + \mu_2) & \mu_3 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & -(\lambda_3 + \mu_3) & \mu_4 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \dots & 0 & \lambda_{n-2} & -(\lambda_{n-1} + \mu_{n-1}) & \mu_n \\ 0 & \dots & 0 & 0 & \lambda_{n-1} & -(\lambda_n + \mu_n) \end{pmatrix},$$

а  $b$  — вектор-столбец,  $b = (\nu, 0, \dots, 0)^T$ . Система (2.13) — неоднородная система линейных обыкновенных дифференциальных уравнений. Она отличается от рассмотренных ранее наличием слагаемого  $b$  в правой части. Положение равновесия задачи (2.13) — решение линейной системы уравнений

$$Au = -b.$$

которая имеет единственное решение, если  $\det A \neq 0$ . Легко проверить, что в рассматриваемом случае  $\det A = (-1)^n \prod_{i=1}^n \mu_i \neq 0$ , если все  $\mu_i \neq 0$ . Устойчивость этого положения равновесия определяется собственными числами матрицы  $A$ , так как заменой  $u = v - A^{-1}b$  система (2.13) приводится к однородному виду  $v = Av$ .

**Теорема 2.2.** *Математическая модель (2.11) имеет единственное положение равновесия  $u = (u_1, u_2, \dots, u_n)$ ,*

$$u_i = \frac{\nu \prod_{j=1}^{i-1} \lambda_j}{\prod_{j=1}^i \mu_j}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.14)$$

*Положение равновесия (2.14) глобально асимптотически устойчиво (все траектории системы (2.11) экспоненциально сходятся к положению равновесия (2.14)).*

Доказательство этой теоремы приведено в приложении А.3.

Пользуясь доказанной теоремой, можно полностью изучить решения простейшей модели (2.10). Введем параметр  $\theta = \lambda/\mu$ . Координаты положения равновесия системы (2.10) задаются равенствами

$$u_i = \frac{\nu \theta^{i-1}}{\mu i} = \frac{\nu \theta^i}{\lambda i}.$$

Общее число семейств  $N_{eq} = \sum_{i=1}^n u_i$  равно

$$N_{eq} = \frac{\nu}{\mu} \sum_{i=1}^n \frac{\theta^{i-1}}{i}.$$

Если интенсивность рождения доменов равна интенсивности их уничтожения, то  $\theta = 1$ , и

$$u_i = \frac{\nu}{\mu i}, \quad N_{eq} = \frac{\nu}{\mu} \sum_{i=1}^n \frac{1}{i}.$$

Таким образом, простейшая модель может иметь стационарное распределение только следующего вида:

$$p_i = \frac{u_i}{N_{eq}} = C \frac{\theta^i}{i},$$

где  $C = \text{const}$ . В частности, стационарное распределение частот семейств в случае  $\lambda = \mu$  является степенным со степенью  $-1$ . Если наблюдения показывают, что действительное распределение имеет степень, отличную от  $-1$ , то динамика такой системы не может быть описана простейшей моделью (2.10). В этом случае необходимо рассматривать более общие модели, такие как (2.11).

Далее мы приведем только ключевой результат, дополнительное обсуждение и доказательства вынесены в приложение А.3.



Оказывается, что асимптотическое поведение решений системы (2.11) полностью определяются асимптотическим соотношением между  $\lambda_i$  и  $\mu_i$ . Более точно, определим функцию  $\chi(i) = \lambda_{i-1}/\mu_i$  и предположим, что имеет место следующее общее разложение:

$$\chi(i) = \frac{\lambda_{i-1}}{\mu_i} = \theta i^s \left( 1 + \frac{a}{i} + O(i^{-2}) \right), \quad (2.15)$$

где  $s, a$  — действительные числа,  $\theta > 0$ .

**Утверждение 2.3.** *Распределение равновесных частот семейств в модели (2.11) асимптотически сходится к степенному закону с показателем  $-a$  тогда и только тогда, когда в разложении (2.15)  $\theta = 1, s = 0, a \neq 0$ .*

Доказательство этого утверждения также приведено в приложении А.3.

В качестве частного случая общей задачи (2.11) рассмотрим модель с интенсивностями рождения и уничтожения семейств доменов в виде  $\lambda_i = \lambda(i + a), \mu_i = \mu(1 + b)$ , где  $a, b$  — константы. Параметры  $a, b$  отвечают, в простейшей возможной форме, отклонениям интенсивностей рождения и уничтожения семейств от соответствующих интенсивностей в модели (2.10). Более точно, средняя интенсивность рождения домена в семействе размера  $i$  равна  $\lambda_i/i = \lambda + \lambda a/i$ . Поэтому для малых  $i$  средняя интенсивность рождения близка к  $\lambda + \lambda a$ , в то время как для больших  $i$  она стремится к  $\lambda$ . Аналогичным образом, средняя интенсивность уничтожения доменов изменяется от  $\mu + \mu b$  в малых семействах до предельного значения  $\mu$  в больших семействах. Таким образом, если  $a$  и  $b$  положительны (что подтверждается доступными данными), средние интенсивности рождения и уничтожения в пересчете на один домен уменьшаются с увеличением номера класса (размера соответствующего семейства); если  $a$  и  $b$  отрицательны, эти интенсивности растут с ростом номера класса.

Так как

$$\frac{\lambda_{i-1}}{\mu_i} = \frac{\lambda(i-1+a)}{\mu(1+b)} = \frac{\lambda}{\mu} \left( 1 + \frac{a-b-1}{i} + O(i^{-2}) \right),$$

то для модели с линейными интенсивностями рождения и уничтожения семейств появление степенного закона возможно тогда и только тогда, когда  $\lambda = \mu$ , равновесное распределение частот семейств в этом случае асимптотически сходится к степенному:  $u_i \sim i^{a-b-1}$ .

Более того, в данном случае стационарное положение равновесия выписывается в явном виде и может быть использовано для оценки параметров  $\nu, a, b, \theta$ :

$$u_i = \frac{\nu \Gamma(1+b) \theta^{i-1} \Gamma(i+a)}{\mu \Gamma(1+a) \Gamma(i+b+1)} = C \frac{\theta^{i-1} \Gamma(i+a)}{\Gamma(i+b+1)}, \quad \theta = \frac{\lambda}{\mu}, \quad i = 1, \dots, n.$$

Здесь  $\Gamma(z)$  — гамма-функция, определение которой дано в приложении А.3.

Таким образом доказано, что степенной закон эволюции может быть следствием простейшего процесса рождения и гибели с учетом постоянных инноваций (подробнее см. [111]).

## 2.4 Упражнения

**Упражнение 2.1** (Классификация двумерных систем). Постройте фазовые портреты двумерных линейных систем вида

$$\dot{u} = Au, \quad u \in \mathbb{R}^2,$$

где матрица  $A$  имеет вид:

$$A_1 = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}, \quad A_2 = \begin{pmatrix} a & -b \\ b & a \end{pmatrix}.$$

Рассмотрите случаи  $\lambda_1 < \lambda_2 < 0$  (устойчивый узел),  $\lambda_1 > \lambda_2 > 0$  (неустойчивый узел),  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$  (седло),  $a < 0, b < 0$  (устойчивый фокус),  $a > 0, b > 0$  (неустойчивый фокус),  $a = 0, b \neq 0$  (центр).

*Указание:* фазовые кривые системы являются интегральными кривыми дифференциального уравнения

$$\frac{du_1}{du_2} = \frac{a_{11}u_1 + a_{12}u_2}{a_{21}u_1 + a_{22}u_2},$$

которое может быть решено в явном виде (для  $A_2$  удобнее перейти к полярным координатам).

Поскольку любая невырожденная матрица без кратных собственных значений с помощью невырожденного преобразования может быть приведена к одному из указанных видов, то данное упражнение показывает, какие типы тривиального положения равновесия в линейной системе на плоскости встречаются в случае общего положения.

**Упражнение 2.2** (Модель Ланчестера [121]). Примерно в то же время, когда пионеры математической биологии начали рассматривать первые математические модели взаимодействующих популяций в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений, сходная идеология была использована Фредериком Ланчестером (Frederick Lanchester, 1868–1945, английский эрудит и инженер) для описания динамики военных сражений.

Предположим, что  $B(t)$  обозначает численность армии «синих» в момент времени  $t$ , а  $R(t)$  — численность армии «красных». Пусть  $b, r$  — средние эффективности выстрелов «синих» и «красных» соответственно в пересчете на выстрел, так что общая эффективность всех выстрелов «синих» дается  $bB$ , и, соответственно,  $rR$  для «красных». Предполагая, что непрерывная аппроксимация достаточно хороша и то, что скорость изменения численности войск пропорциональна эффективности выстрелов противной стороны, мы получаем следующую линейную систему:

$$\dot{R} = -bB, \quad \dot{B} = -rR.$$

1. Выпишите явное решение этой модели. Детально проанализируйте поведение траекторий в  $\mathbb{R}_+^2$ . Покажите, что в зависимости от эффективности орудий, более малочисленная в начальный момент времени армия может выиграть сражение (как это не раз случалось в истории).
2. Для начальных условий  $B(0) = B_0$ ,  $R(0) = R_0$  найдите уравнения траекторий на плоскости. Получите *закон Ланчестера*: в патовой ситуации (т.е. когда в сражении не выявляется победителя, математически это означает, что  $R(t)$ ,  $B(t) \rightarrow 0$  одновременно) имеем

$$B_0 = \sqrt{\frac{r}{b}} R_0.$$

Из последнего равенства следует, что, чтобы поставить противника, имеющего трехкратный перевес в численности, в патовую ситуацию, необходимо иметь в девять раз более эффективное оружие.

Интересно отметить, что эта модель, которая в мировой литературе известна как модель Ланчестера, одновременно была предложена офицером царской армии России М. Осиповым в 1915 году [33]. Поэтому более правильно именовать эту модель моделью Ланчестера–Осипова. В русскоязычной литературе более подробно узнать об этой и других моделях сражений можно в книге [14].

### 3

## Одномерные динамические системы с дискретным временем

В этой главе изучается класс динамических систем, которые активно используются для моделирования биологических процессов — дискретные отображения. Кроме практической значимости таких моделей, одномерные дискретные отображения являются простейшими системами, решения которых могут демонстрировать хаотические режимы.

Многие биологические популяции не обладают свойством непрерывного измерения численности, рост численности последовательных поколений происходит в дискретные моменты времени. Для примитивных организмов промежутки между этими моментами времени могут быть достаточно короткими, и в этом случае непрерывная по времени модель может быть подходящей идеализацией реального процесса. Однако, в зависимости от конкретного биологического вида, длина шага времени может сильно варьироваться.

В основном, свойство неперекрывающихся поколений относится к различным видам насекомых (стандартный жизненный цикл: личинка, куколка, взрослое насекомое, которое успевает умереть до того, как потомство повзрослеет) или рыб. Математические модели, таким образом, должны выражать численность популяции в момент времени  $t + 1$ , которую обозначим как  $N_{t+1}$ , через численность в предыдущий момент времени  $t$ , которую обозначим как  $N_t$  (т.е. численность популяции через заданную единицу времени полностью определяется настоящим моментом времени). Это приводит к необходимости изучения динамических систем с дискретным временем в форме

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad N_t \in \mathbb{R}, \quad f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}, \quad (3.1)$$

или, в других обозначениях,

$$N \mapsto f(N), \quad N \in \mathbb{R}, \quad (3.1')$$

где  $f$  — заданное отображение, обычно зависящее от ряда параметров.

Например, дискретное логистическое уравнение (отображение Ферхюльста) является частным случаем динамической системы вида (3.1), (3.1'):

$$N_{t+1} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right), \quad r, K > 0.$$

Здесь  $r, K$  — положительные параметры,  $f(N) = rN(1 - N/K)$ .

Отличительной чертой скалярных дискретных динамических систем вида (3.1), (3.1') является возможность их простого итерирования при задании некоторого начального условия (начальной численности популяции)  $N_0$ . Однако даже такое простое итерирование может оказаться чрезвычайно полезным, что отмечал один из создателей современной биоматематики, теоретический биолог Роберт Мэй (Robert May, род. 1936). Еще в 1976 году он писал: «Поэтому я настоятельно советую, чтобы люди знакомились, скажем, с отображением Ферхюльста на раннем этапе своего обучения математике. Это уравнение можно изучать феноменологически, итерируя его на калькуляторе или даже вручную. Его изучение не требует всего множества сложных понятий, которые используются в элементарном анализе. Такое изучение очень обогащало бы интуитивные представления учащегося о нелинейных системах. Для всех нас было бы лучше, если бы не только в научной работе, но и в повседневной политической и экономической жизни как можно больше людей поняло, что простые нелинейные системы не всегда обладают простыми динамическими свойствами.» [134]

### 3.1 Простейшие дискретные модели роста популяции

**Пример 3.1** (Экспоненциальный рост). Рассмотрим следующую задачу. Пусть  $N_0$  — начальная численность популяции,  $N_t$  — ее численность через  $t$  лет. Коэффициентом прироста называется относительное изменение численности за год:

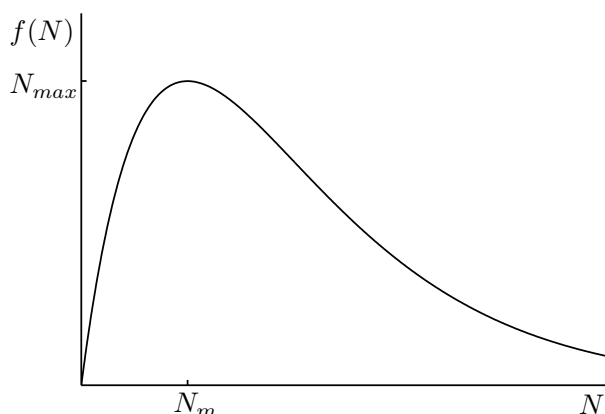
$$r(t) = \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t}.$$

Если эта величина постоянна, т.е.  $r(t) = r = \text{const}$ , то закон, управляющий динамикой численности, имеет вид

$$N_{t+1} = (1 + r)N_t. \quad (3.2)$$

Уравнение (3.2) линейно и легко решается. Через  $t$  лет численность популяции равна  $N_t = (1 + r)^t N_0$ . В зависимости от знака параметра численность неограниченно возрастает в геометрической прогрессии, если  $r > 0$ , стремится к нулю, если  $-1 < r < 0$ , и остается неизменной, если  $r = 0$ . (Отметим, что та же формула используется при подсчете сложных индексированных процентов. В этом случае  $r$  — процентная ставка за некоторый фиксированный промежуток времени,  $N_0$  — величина начального вклада.)

Экспоненциальный рост численности популяции не может продолжаться бесконечно. Рассмотрим, например, модель деления клетки. Предположим, что все клетки делятся одновременно, и каждая порождает  $a$  дочерних клеток. Если  $N_t$  — число клеток в  $t$ -м поколении, то уравнение динамики такой популяции имеет знакомый вид



**Рис. 3.1.** Типичный вид графика функции  $f(N)$  в одномерной модели роста численности популяции  $N_{t+1} = f(N_t)$ .

$N_{t+1} = aN_t$ , а его решение  $N_t = a^t N_0$ , где  $N_0$  — начальное число клеток. Если предположить, что  $a = 2$ , т.е. при каждом делении появляется две новых клетки из одной старой, а начальная численность равна одной единственной одноклеточной бактерии (для определенности *E.coli*, среднее время деления которой равно 12 минутам), то всего через сутки численность популяции бактерий будет равна  $10^{36}$ , для такого количества бактерий просто не хватит места на планете Земля.

В общем случае, учитывая эффекты перенаселения, ограниченности ресурсов и саморегуляции, естественно предположить, что существует некоторая максимально допустимая при неизменных внешних условиях численность популяции  $N_{max}$ , причем при  $N < N_m$ , где  $N_m = f^{-1}(N_{max})$ , график функции  $f(N)$  возрастает и убывает при  $N > N_m$  (рис. 3.1). Другими словами, коэффициент прироста популяции оказывается величиной не постоянной, а зависящей от текущей численности  $N_t$ . Формально можно учесть такую зависимость в следующем виде:  $N_{t+1} = (1 + r(N_t))N_t$ .

**Пример 3.2** (Дискретное логистическое уравнение). Чтобы не допустить экспоненциального роста численности популяции, описываемого уравнением (3.2), была предложена модель (так называемое *дискретное логистическое уравнение*), в которой коэффициент прироста непостоянен:

$$N_{t+1} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right). \quad (3.3)$$

В литературе уравнение (3.3) также называют уравнением Ферхюльста с дискретным временем.

Отметим, впрочем, что в контексте моделей с дискретным временем имя Ферхюльста часто ассоциируется с другим отображением, в особенности в англоязычной литературе. Причина данного разночтения состоит в следующем. Уравнение (3.3)

можно получить, используя явную схему дискретизации для логистического уравнения (1.6), т.е. заменяя производную по времени на разность  $\dot{N} = \Delta N/\Delta t$ , где  $\Delta N = N(t + \Delta t) - N(t)$ . Если мы положим  $\Delta t = 1$ , то получим из (1.6), что

$$N(t + 1) = N(t) + rN(t)(1 - N(t)/K),$$

от которого с помощью очевидных переобозначений можно перейти к (3.3), которое вполне естественно назвать дискретным логистическим уравнением.

С другой стороны, рассмотрим дискретное отображение в виде

$$N_{t+1} = \frac{R_0 N_t}{1 + N_t/M}, \quad (3.4)$$

где  $R_0, M$  — неотрицательные параметры, причем  $K = (R_0 - 1)M$  дает потенциальную емкость экологической системы. Уравнение (3.4) можно решить в явном виде (заметьте, что это уравнение линейно, если в качестве переменной взять  $1/N_t$ ), причем решение выглядит следующим образом (проверьте)

$$N_t = \frac{K N_0}{N_0 + (K - N_0)R_0^{-t}}.$$

Сравнивая это решение с явным решением логистического уравнения (1.16), легко увидеть, что это одно и то же выражение. Таким образом модель (3.4) обладает ровно тем же набором динамических поведений, что и логистическое уравнение с непрерывным временем, поэтому его также логично назвать в честь более известного уравнения. Уравнение (3.4) часто называют моделью Бевертон–Холта, а любую модель в виде  $N_{t+1} = AN_t/(1 + BN_t)$  — дискретным уравнением Ферхюльста. Такой же терминологии будем придерживаться и мы, называя (3.3) дискретным логистическим уравнением, а модели вида (3.4) — дискретным уравнением Ферхюльста.

Возвращаясь к (3.3). Очевидный недостаток уравнения (3.3) заключается в том, что если  $N_t > K$ , то  $N_{t+1} < 0$ , что вступает в противоречие с экологической интерпретацией модели, так как численность популяции не может быть отрицательной. У модели (3.4), очевидно, такого недостатка нет.

Другим примером известной модели, в которой численность не может стать отрицательной ни при каких  $N_t$ , является следующее уравнение.

**Пример 3.3** (отображение Рикера [154]). Модель, или отображение, Рикера, имеет следующий вид:

$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}, \quad r > 0, \quad K > 0.$$

Здесь  $N_t > 0$  для всех  $t$ , если  $N_0 > 0$ .

В заключение приведем еще один пример, который порождает динамическую систему с дискретным временем:

**Пример 3.4.** Одной из наиболее старых задач популяционной динамики является задача о росте числа кроликов, «природа которых такова, что через месяц пара кроликов производит на свет другую пару, а рожают кролики со второго месяца после своего рождения». Эта задача была опубликована в 1202 году в «Трактате о счете» итальянского математика Леонардо Пизанского, более известного как Фибоначчи, а ее решением является знаменитый ряд Фибоначчи. Математическая формулировка задачи имеет вид

$$N_{t+1} = N_t + N_{t-1}, \quad (3.5)$$

где  $N_t$  — число пар кроликов в  $t$ -ый месяц. Отметим, что в этой задаче кролики наделены бессмертием. Для начального состояния  $N_0 = 0$ ,  $N_1 = 1$  ответ хорошо известен: числа Фибоначчи.

Отметим, что само уравнение (3.5) не задает динамическую систему с дискретным временем, так как в явном виде не указан эволюционный оператор, а величина  $N_{t+1}$  определяется через две переменных  $N_t$  и  $N_{t-1}$ . Вводя новую переменную  $M_t = N_{t-1}$ , задачу (3.5) можно переписать в виде

$$M_{t+1} = N_t, \quad N_{t+1} = N_t + M_t,$$

которое задает двумерную динамическую систему с дискретным временем.

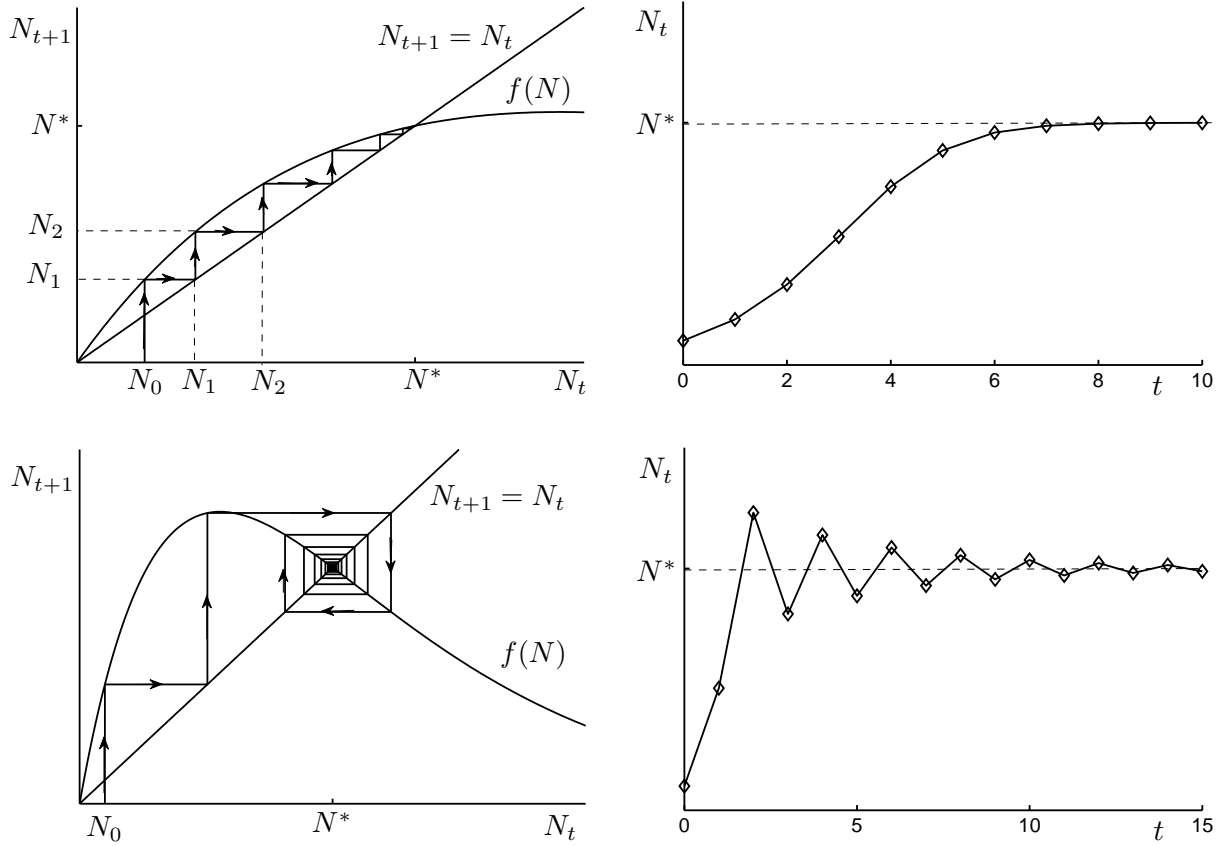
Решение данного примера дано в упражнении 3.4.

## 3.2 Графическая процедура построения решения

Существует простой и наглядный способ построения решения задачи (3.1). Прежде всего отметим, что среди всех решений задачи (3.1) некоторые играют особую роль. Например, это те решения, которые не меняются с изменением  $t$ . Такие решения называются *неподвижными точками* отображения (3.1). Очевидно, что неподвижные точки определяются как решения уравнения  $N = f(N)$ . Часто функцию  $f(N)$  записывают в виде  $f(N) = NF(N)$ , чтобы подчеркнуть существование тривиальной неподвижной точки  $N^* = 0$ ; в этом случае остальные неподвижные точки — решения уравнения  $F(N) = 1$  (функцию  $F(N)$  можно интерпретировать как среднее число потомков одной особи популяции). Графически неподвижные точки — это точки пересечения графика функции  $f(N)$  и биссектрисы первого координатного угла  $N_{t+1} = N_t$  (напомним, что нас интересуют только неотрицательные решения).

Эволюция системы может быть получена следующим образом. Пусть  $N_0$  — начальная точка, тогда  $N_1 = f(N_0)$  — точка пересечения вертикальной прямой, выходящей из  $N_0$ , с графиком функции  $f(N)$ . Используем прямую  $N_{t+1} = N_t$ , чтобы найти точку на оси абсцисс, координата которой равна величине  $N_1$ . Полученную



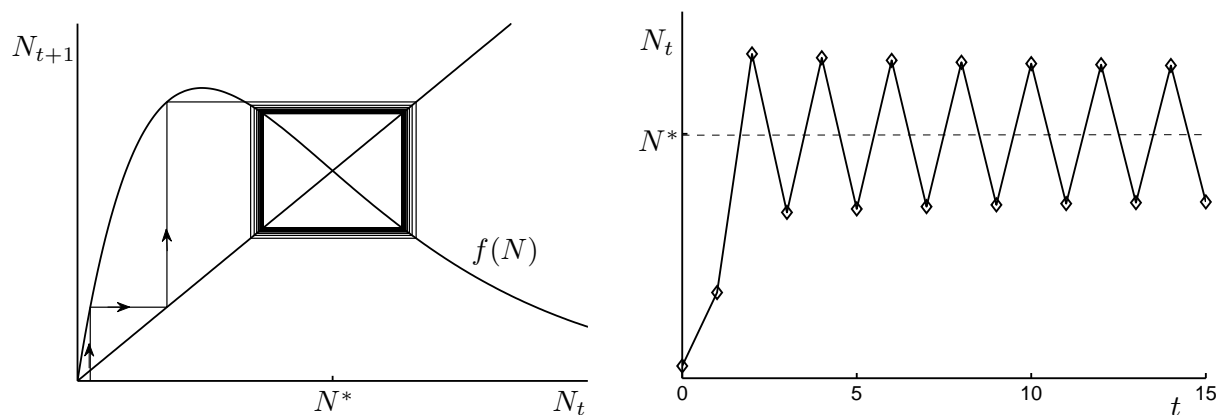


**Рис. 3.2.** Графическая процедура построения решения задачи (3.1). Верхние рисунки — случай монотонно устойчивой неподвижной точки  $N^*$ . Нижние — случай осциллирующе устойчивой неподвижной точки  $N^*$ . На правых графиках приведена эволюция системы в зависимости от времени  $t$  для некоторого заданного начального условия  $N_0$ .

точку  $(N_1, 0)$  возьмем в качестве новой начальной точки. Затем аналогичным образом получим  $N_2 = f(N_1)$ , и т.д. (см. рис. 3.2). Суммарный путь есть просто серия отражений от прямой  $N_{t+1} = N_t$ . Описанный процесс часто называют *диаграммой* или *лесенкой Ламерея*.

На рис. 3.2 можно видеть, что  $N_t \rightarrow N^*$  при  $t \rightarrow \infty$ , причем последовательность точек стремится к положению равновесия монотонно (верхняя панель). Этот факт не зависит от выбора начальной точки (рассмотрите различные значения  $N_0$ ), т.е.  $N^*$  — точка притяжения для любых траекторий.

Если график функции  $f(N)$  имеет вид, изображенный на рис. 3.2 (нижняя панель), то неподвижная точка  $N^*$  также обладает свойством притягивать решения уравнения (3.1), но сходимость к этой точке не монотонная, а колебательная. Если различные решения задачи (3.1) стремятся к неподвижной точке, как в случаях, приведенных на рис. 3.2, то говорят, что неподвижная точка *асимптотически устойчи-*

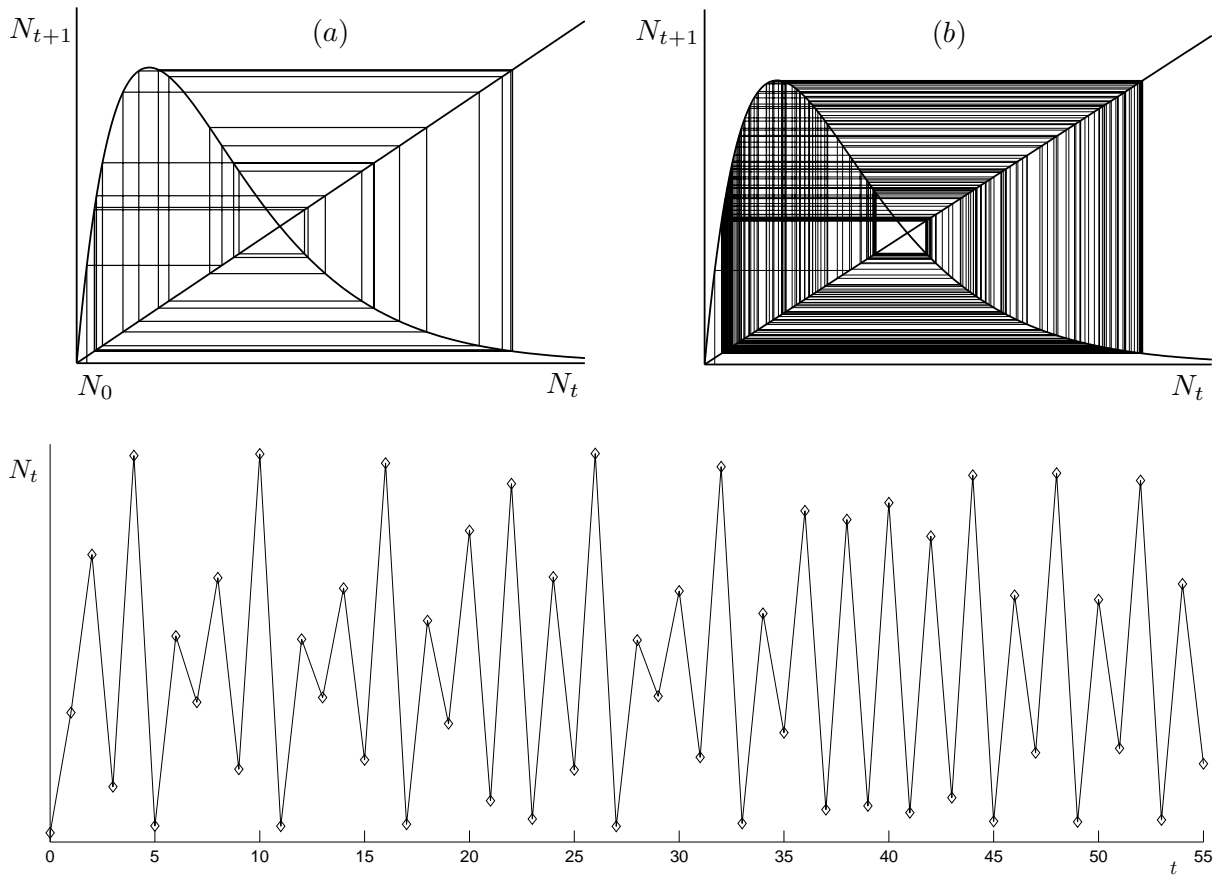


**Рис. 3.3.** Пример периодического решения (цикла длины два) одномерной динамической системы с дискретным временем (3.1).

ва. (Понятно, что понятия неподвижной точки, устойчивости и т.д. для дискретных динамических систем аналогичны рассмотренным выше понятиям для ОДУ. Точные определения будут приведены ниже.)

С помощью описанной процедуры построения решения задачи (3.1) несложно предсказать многие важные свойства одномерных отображений. Рассмотрим график функции  $f(N)$ , приведенный на рис. 3.3. Как показывает графический анализ, решения задачи не стремятся к положению равновесия, а образуют цикл длины два, т.е. существуют такие значения  $N_1$  и  $N_2$ , что  $N_2 = f(N_1)$ ,  $N_1 = f(N_2)$ . Таким образом, динамические системы вида (3.1) допускают существование *периодических решений*. Неподвижная точка  $N^*$  в данном случае является неустойчивой, так как для сколь угодно близких к  $N^*$  начальных условий  $N_0$  последовательность  $\{N_t\}_{t=0}^{\infty}$  с ростом  $t$  покинет окрестность  $N^*$  (проверьте это на рисунке).

В общем случае динамические системы вида (3.1) могут обладать периодически-ми решениями бóльших периодов. Более того, иногда можно наблюдать чрезвычайно сложное динамическое поведение решений. Рассмотрим функцию  $f(N)$ , график которой представлен на рис. 3.4. Имеется две неустойчивые неподвижные точки (начало координат и точка пересечения графика  $f(N)$  с биссектрисой). Последовательность точек  $\{N_t\}_{t=0}^{\infty}$ , в силу вида графика функции  $f(N)$ , ограничена для любого  $t$ . Решение блуждает некоторым образом, причем последовательность  $\{N_t\}$  кажется случайной. Такие решения обычно называют *хаотическими*. Мы можем более точно пояснить, что имеется в виду, когда мы говорим “кажется случайной”. Если разбить множество возможных значений  $N$  координатой неподвижной точки на два интервала  $(0, N^*)$  и  $(N^*, N_{max})$ , и отмечать попадание траектории в эти интервалы нулем или единицей, то получим последовательность вида 00111010... Подбрасывая монету и отмечая нулем или единицей орел или решку соответственно, получим аналогичную последовательность. Замечательный факт состоит в том, что никакими статистическим ме-



**Рис. 3.4.** Нерегулярное, хаотическое поведение решений задачи  $N_{t+1} = f(N_t)$ . (a) Диаграмма Ламерея при сравнительно небольших  $t$ , (b) диаграмма Ламерея при  $t_{max} = 350$ . Нижний график — последовательность  $\{N_t\}_{t=0}^{\infty}$  в зависимости от  $t$ .

тодами нельзя определить, какая из последовательностей порождена экспериментом со случайными исходами (подбрасывание монеты), или итерированием полностью детерминированного уравнения.

Таким образом мы показали, что набор возможных асимптотических (т.е. при  $t \rightarrow \infty$ ) состояний системы (3.1) весьма богат, так как он включает в себя неподвижные точки (рис. 3.2), периодические решения (рис. 3.3) и нерегулярное хаотическое поведение (рис. 3.4).

### 3.3 Примеры анализа дискретных динамических систем, заданных качественным образом

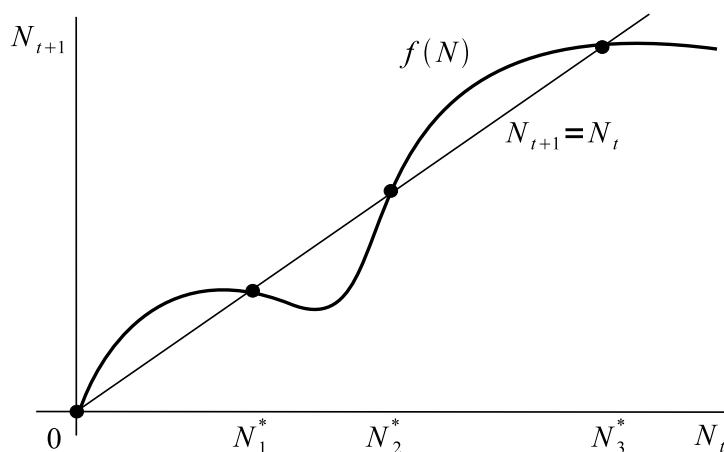
Во всех рассмотренных выше примерах подразумевалось, что вид отображения известен точно (в виде формулы). Во многих случаях, впрочем, в распоряжении имеется

только качественная картина исследуемого отображения. Несмотря на это иногда удается проанализировать возможную эволюцию отображения при вариации параметров и получить нетривиальные выводы о динамике анализируемой биологической системы.

**Пример 3.5** (Динамика численности жука-вредителя [47]). Пусть динамика исследуемой популяции описывается математической моделью 3.1, причем кривая  $f(N)$  задана в виде графика, изображенного на рис. 3.5. С помощью графического анализа, изложенного в пункте 3.2, легко устанавливается, что неподвижные точки  $N_1^*$  и  $N_3^*$  являются устойчивыми, а  $N_2^*$  — неустойчивой.

Участок графика  $(0, N_1^*)$  можно считать благоприятным для жизни, поскольку любая популяция, находящаяся на этом участке, будет расти до состояния устойчивого равновесия  $N_1^*$ , а затем останется в этом состоянии (с небольшими отклонениями, обусловленными различными случайными воздействиями). Участок  $(N_1^*, N_2^*)$  неблагоприятен, численность популяции убывает, но не до нуля, а до устойчивого равновесия  $N_1^*$ . Участок  $(N_2^*, N_3^*)$  снова благоприятен и приводит к устойчивому равновесию  $N_3^*$ .

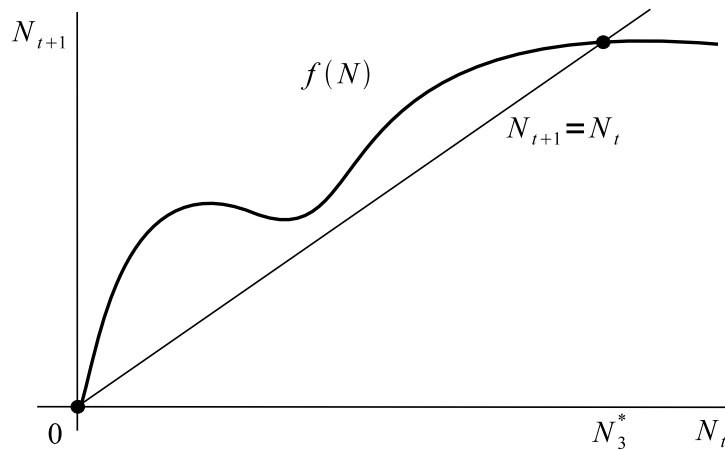
Кривая, изображенная на рис. 3.5, отражает образ жизни реальной популяции, а именно лесного вредителя черного усача в молодых лесах или лесах, расположенных в нижней части склонов близ границы со степью. В таких лесах усач нападает на слабые или больные деревья, откладывая в них яйца. Сильные деревья он не трогает, потому что они защищаются, заливая яйца смолой. Равновесие  $N_1^*$  соответствует устойчивой популяции насекомых в лесу с постоянной долей ослабленных деревьев, служащих им пищей и местом размножения. Здесь имеет место экологическое равновесие между лесом и насекомыми.



**Рис. 3.5.** Качественный вид графика функции  $f(N)$  в модели о жуке-вредителе, отражающий существование трех нетривиальных положений равновесия.

Выше, на склонах гор, условия в лесу меняются, поскольку там прохладнее и больше влаги. Участок  $(N_2^*, N_3^*)$  соответствует другому режиму питания, осуществляющемуся в этих условиях: те насекомые-усачи, которым при возросшей плотности популяции не хватает ослабленных деревьев, начинают нападать на здоровые. Этот способ питания, в отличие от описанного выше, уже угрожает самому существованию леса.

Для того, чтобы участок  $(N_2^*, N_3^*)$  «использовался» насекомыми, их численность должна достигнуть некоторого минимального уровня — точки  $N_2^*$ . В обычных условиях рост популяции на участке  $(N_1^*, N_2^*)$  невозможен, так как при начальных численностях, соответствующих этому участку, аттрактором является точка  $N_1^*$ , в окрестности которой популяция остается. Однако, при заносе насекомых извне возникают «ненормальные» условия: численность популяции возрастает, и как только число насекомых превысит  $N_2^*$ , динамика описывается кривой на участке  $(N_2^*, N_3^*)$ . При этом численность популяции возрастает до точки нового устойчивого равновесия  $N_3^*$ , возникает явление, которое называется «вспышкой массового размножения». Отметим, что число насекомых в период вспышки для усача может увеличиться примерно в десять раз, а для других насекомых — в десятки тысяч.



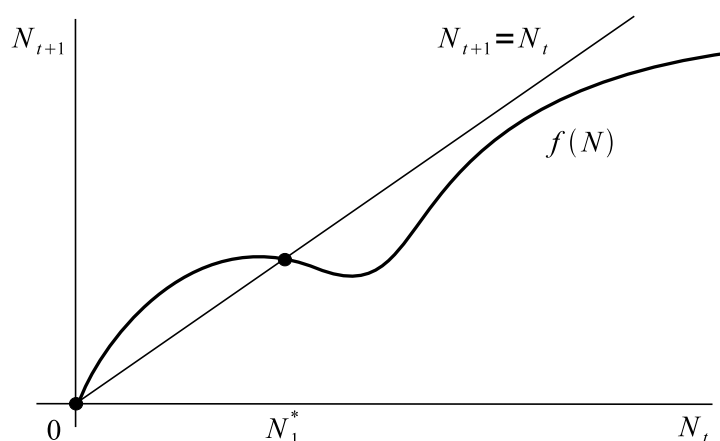
**Рис. 3.6.** Качественный вид функции  $f(N)$  в модели о жуке-вредителе в «спелом» лесу.

Наконец, близ вершин не слишком высоких гор существуют особенно благоприятные условия для леса и, как следствие, для размножения насекомых на поздних стадиях развития леса. В «спелом» лесу, выросшем в этих местах, кривая  $f(N)$  имеет вид, отличный от изображенного на рис. 3.5. Эта кривая получается из прежней сдвигом вверх, причем неподвижные точки  $N_1^*$  и  $N_2^*$  исчезают, и остается только равновесие  $N_3^*$  (рис. 3.6). Насекомые в этом случае будут размножаться безостановочно до численности  $N_3^*$ , и популяционная вспышка становится неизбежной. Как только плотность популяции достигнет определенного критического значения, насекомые

начинают нападать на «спелый» лес, и этот режим питания сохраняется, пока весь лес не погибнет. Тогда популяция насекомых начинает спускаться по склону горы, инициируя динамику на участке  $(N_2^*, N_3^*)$ , присущую этой области (рис. 3.5). Теперь и в лесу, растущем на склоне, начинается истребляющая его вспышка размножения, скатывающаяся, как волна, сверху вниз. Наконец, вспышка достигает нижней зоны леса, где изменение численности вредителя характеризуется кривой, изображенной на рис. 3.7, излишнее число залетевших насекомых вымирает, и вспышка прекращается. Так как насекомые не трогают молодых деревьев, то после угасания вспышки лес обычно восстанавливается, начиная расти с возраста, привлекающего насекомых. Поэтому на вершинах гор и на склонах со временем вырастает спелый лес, примерно однородный по возрасту, и снова начинается вспышка.

Периодическое повторение вспышек действует аналогично лесным пожарам, также опустошающим сразу весь лес. Отличие состоит в том, что после пожара лес может вовсе не восстановиться, что после популяционной вспышки встречается реже. В таких случаях горы покрываются травой или лесом другого типа. Вследствие периодических экологических катастроф в верхней зоне гор не наблюдается «переспелый» лес с участками деревьев разного возраста: на аэрокосмических снимках чаще всего можно увидеть вершины гор, покрытые молодым лесом.

Вмешательство человека может изменить вид кривой  $f(N)$ , обычно в неблагоприятную сторону. Так, «подъем» кривой, изображенный на рис. 3.6, может происходить по причине ослабляющих лес вырубок или промышленных загрязнений воздуха, которые облегчают насекомым использование леса и провоцируют вспышки массового размножения. С другой стороны, человек может также уменьшить вероятность вспышек или вовсе прекратить их, прибегнув к биологическому уничтожению насекомых-вредителей, при этом кривая может опуститься, как изображено на рис. 3.7.



**Рис. 3.7.** Качественный вид функции  $f(N)$  в модели о жуке-вредителе для нижней зоны леса.

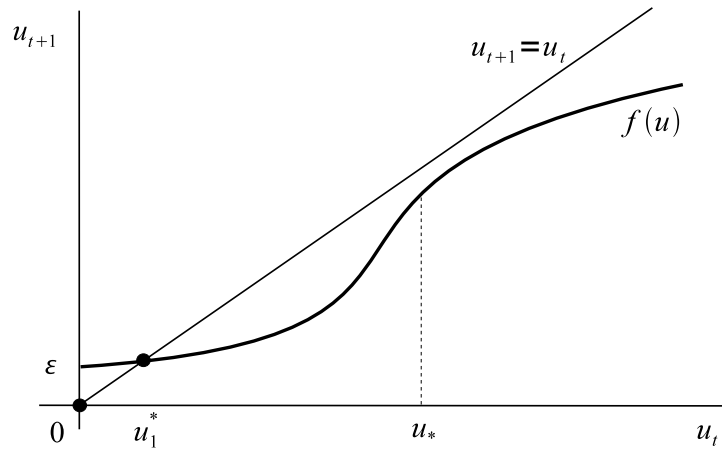


Рис. 3.8. Кривая деструкции.

**Пример 3.6** (Модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой [31, 47]). Предположим, что имеется точечный источник загрязнения, окруженный некоторой однородной окружающей средой. В начальный момент времени происходит выброс загрязнения в окружающую среду концентрации  $u_0$ . Через фиксированный промежуток времени  $T$  концентрация загрязнения уменьшится, так как происходит естественная диссипация загрязнения и, кроме того, окружающая среда абсорбирует и поглощает загрязнение. Таким образом, мы имеем рекуррентное уравнение

$$u_1 = f(u_0, T), \quad u_1 < u_0,$$

или, для произвольного момента времени,

$$u_{t+1} = f(u_t, T).$$

Данная функциональная зависимость получена экологами экспериментально и имеет вид, представленный на рис. 3.8. Экологи называют эту зависимость кривой деструкции. Вид кривой деструкции обусловлен тем, что до некоторого значения концентрации загрязнения  $u_*$  окружающая среда активно вступает в реакцию с загрязнением, затем происходит насыщение, имеет место пороговый эффект. Величина  $\varepsilon$  обозначает постоянный фон загрязнения, который всегда существует.

Понятно, что вид кривой деструкции сильно зависит от выбранного промежутка времени между измерениями концентраций  $T$ . Если взять  $T$  очень маленьким, то кривая деструкции будет просто биссектрисой первого координатного угла (сколько выбросили — столько осталось), если взять  $T$  достаточно значительным, то как бы ни была велика начальная концентрация загрязнения, загрязнение после  $T$  единиц времени будет мало — кривая деструкции будет стремиться к оси абсцисс. Поэтому величина  $T$  выбирается из соображений наглядности, так, чтобы отразить основные

качественные черты кривой деструкции. Далее мы не будем указывать явно, что отображение зависит от  $T$ .

Прежде чем переходить к математическому анализу модели взаимодействия загрязнения с окружающей средой, сделаем несколько замечаний. Во-первых, кривая деструкции в общем виде может быть получена экспериментально при чрезвычайно значительных выбросах загрязнения. Во-вторых, понятно, что наблюдения не ложатся в точности на изображенную на рис. 3.8 кривую, образуя некоторое облако значений, окружающее кривую деструкции, которая получается только как аппроксимация измеренных величин. В-третьих, термины «загрязнение» и «окружающая среда» могут быть интерпретированы в каждом конкретном случае по-своему. Например, под загрязнением можно понимать выбросы промышленного предприятия, заболачивание, вырубку лесов и многое другое. Основное требование к «окружающей среде» состоит в том, что она должна быть достаточно однородной во времени, чтобы рассматриваемая модель оказалась применимой. Приведенные замечания необходимы для проверки вопроса применимости предложенной модели (кривой деструкции) к различным экологическим системам.

Кривая деструкции является одномерной дискретной динамической системой, которая имеет единственную устойчивую неподвижную точку  $u_1^*$ , так как из вида кривой следует, что  $0 < f'(u_1^*) < 1$ . Точнее,  $u_1^*$  — аттрактор для рассматриваемой динамической системы, причем любая орбита будет сходиться к этому положению равновесия (положение равновесия глобально устойчиво).

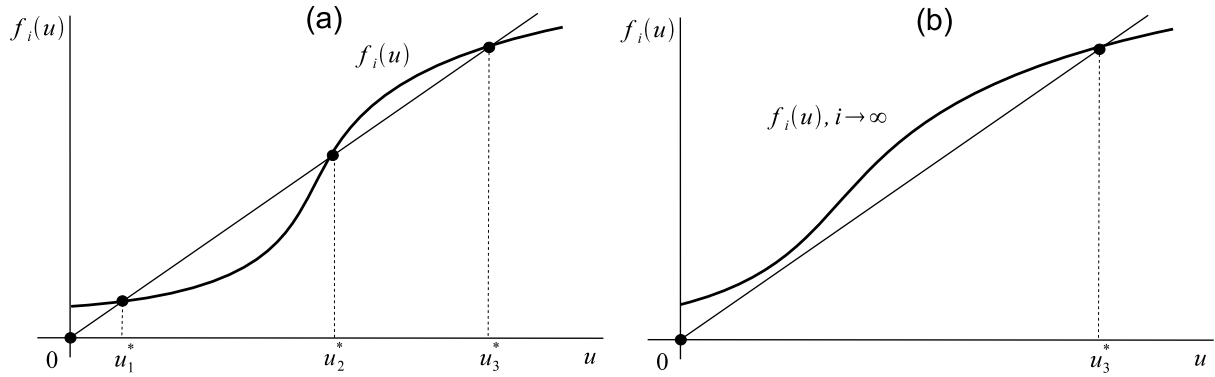
Пусть теперь выбросы загрязнения происходят через равные промежутки времени. Имеет место следующий итеративный процесс. Пусть  $f(u)$  обозначает зависимость между выброшенной и оставшейся концентрацией загрязнения на  $i$ -м шаге. Тогда мы получаем последовательность функций

$$\begin{aligned} f_1(u) &= f(u), \\ f_2(u) &= f(u + f_1(u)), \\ &\dots \\ f_n(u) &= f(u + f_{n-1}(u)), \\ &\dots \end{aligned} \tag{3.6}$$

Можно доказать, что при многократном выбросе зависимость между выброшенной и оставшейся концентрацией загрязнения на  $i$ -м шаге качественно эквивалентна кривой деструкции в том смысле, что она монотонна и имеет единственную точку перегиба.

**Утверждение 3.1.** *При многократном выбросе (3.6) графики последовательности функций  $\{f_i(u)\}$  сдвигаются влево нелинейным образом и ограничены верхним пределом.*





**Рис. 3.9.** Изменение положения графиков функций  $\{f_i(u)\}$  при итеративном процессе (3.6).

*Доказательство.* Так как функция  $f(u)$  монотонно возрастающая и  $f(0) = \varepsilon$ , то  $f_i(u) \geq f_{i-1}(u)$  для любого  $i$ .

Исходя из вида кривой деструкции, для  $f(u)$  можно записать ограничение  $f(u) \leq au + b$ , где  $a < 1$ ,  $b > \varepsilon$ . Тогда

$$\begin{aligned} f_1(u) &\leq au + b, \\ f_2(u) &\leq a(u + au + b) + b = (au + b)(a + 1), \\ f_3(u) &\leq a(u + (au + b)(a + 1)) + b = (au + b)(a^2 + a + 1), \\ &\dots \\ f_i(u) &\leq a(u + f_{i-1}(u)) + b = (au + b)(a^{i-1} + a^{i-2} + \dots + a + 1). \end{aligned}$$

Если  $i \rightarrow \infty$ , то при  $a < 1$  для  $f_i(u)$  получаем оценку:

$$f_i(u) \leq (au + b) \frac{1}{1 - a}.$$

Что и требовалось доказать. □

Утверждение 3.1 позволяет провести исчерпывающий анализ возможных динамических режимов в системе загрязнение–окружающая среда.

Множественный выброс можно рассматривать как одномерное дискретное отображение, зависящее от параметра — количества выбросов. При изменении этого параметра возможны перестройки фазового портрета изучаемой системы — бифуркации. Кривая, описывающая множественный выброс, имеет только одну точку перегиба, а в силу утверждения 3.1 она сдвигается влево, стремясь к некоторому пределу.

В начале кривая на рис. 3.8 находится под биссектрисой, сохраняя единственную устойчивую неподвижную точку. Однако, от итерации к итерации, с увеличением числа выбросов, кривая на рис. 3.8 сначала коснется, а затем пересечет биссектрису

в двух местах (рис. 3.9а). В результате этой бифуркации (которая является примером бифуркации седло-узел) получим три неподвижные точки. Первая, как и ранее, устойчива, и соответствует состоянию устойчивого очищения, вторая — неустойчивая неподвижная точка, третья соответствует устойчивому состоянию, которое назовем состоянием устойчивого загрязнения. При дальнейшем увеличении числа выбросов кривая многократного выброса под действием нелинейного смещения влево может занять положение, изображенное на рис. 3.9b. В этом случае имеется единственная неподвижная точка, соответствующая состоянию устойчивого загрязнения. Таким образом, процесс взаимодействия загрязнения с окружающей средой можно разбить на три этапа: устойчивое очищение (рис. 3.8), бистабильная ситуация (рис. 3.9а), устойчивое загрязнение (рис. 3.9b).

Важно понимать, что в действительности может быть реализован только один из указанных этапов, например состояние устойчивого очищения. Это зависит от конкретного вида кривой деструкции и положения предельной функции многократного выброса, которая может оказаться также ниже биссектрисы. Существенным в приведенном анализе является то, что модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой в принципе допускает три неэквивалентных сценария поведения. Кроме того, бистабильная ситуация (которая иногда наблюдается в действительности) указывает на возможные опасные последствия в ближайшем будущем.

### 3.4 Устойчивость неподвижных точек

Рассмотрим дискретную динамическую систему, определяемую отображением  $f$ :

$$u \mapsto f(u) = f(u; r), \quad u \in U \subset X, \quad r \in \mathbb{R}, \quad f: U \rightarrow U, \quad (3.7)$$

где множество  $X \subset \mathbb{R}^n$ . В полной аналогии с непрерывными динамическими системами, мы можем дать следующие определения. Множество всевозможных состояний  $u_t$  называется *пространством состояний* (или фазовым пространством) системы (3.7). Множество точек  $u_t, t = 0, 1, \dots$  называется *траекторией* (или орбитой) системы (3.7), порожденной отображением  $f$ . *Неподвижными точками* отображения (3.7) называются такие точки пространства состояний  $u^*$ , что  $f(u^*) = u^*$ . Кроме термина «неподвижная точка» используют иногда термины «стационарная точка» или «положение равновесия». Отметим однако, что существует тенденция употреблять термин «положение равновесия» для систем с непрерывным временем, а термин «неподвижная точка» — для систем с дискретным временем.

Определение устойчивости по Ляпунову практически дословно переносится на системы с дискретным временем. Неподвижная точка  $u^*$  отображения (3.7) называется *устойчивой по Ляпунову*, если для любого  $\varepsilon > 0$  существует такое  $\delta > 0$ , что для любых начальных данных  $u_0$  из  $\delta$ -окрестности точки  $u^*$  вся траектория системы  $u_t, t = 0, 1, 2, \dots$  содержится в  $\varepsilon$ -окрестности точки  $u^*$ .

Если, кроме того,  $\lim_{t \rightarrow \infty} f(u_t) = u^*$ , то точка  $u^*$  называется *асимптотически устойчивой*. Примеры асимптотически устойчивых неподвижных точек приведены на рис. 3.2. Асимптотически устойчивые неподвижные точки иногда называют *аттракторами*; неустойчивые неподвижные точки иногда называют *репеллерами*.

Условия устойчивости и неустойчивости неподвижной точки дискретной динамической системы определяются значением модуля производной функции  $f$  в неподвижной точке. Точнее, справедливо следующее

**Утверждение 3.2.** Пусть  $u^*$  — неподвижная точка отображения (3.7), т.е.  $u^* = f(u^*)$ , и пусть  $f$  обратима в малой окрестности  $u^*$ . Тогда  $u^*$  асимптотически устойчива, если  $|f_u(u^*)| < 1$ , и неустойчива, если  $|f_u(u^*)| > 1$ .

*Доказательство.* Пусть  $|f_u(u^*)| < 1$  и пусть  $u$  принадлежит малой окрестности  $u^*$ . Так как

$$\lim_{u \rightarrow u^*} \frac{|f(u) - f(u^*)|}{|u - u^*|} = |f_u(u^*)|,$$

поэтому существует такая окрестность  $u^*$ , что

$$\frac{|f(u) - f(u^*)|}{|u - u^*|} \leq a$$

для всех  $u$  из этой окрестности; здесь  $a$  — некоторое число, такое что  $|f_u(u^*)| \leq a < 1$ . Таким образом,  $f(u)$  остается в той же окрестности, что и  $u$ , и, кроме того, ближе к неподвижной точке  $u^*$ , по крайней мере, на множитель  $a$ . Отсюда следует, что

$$|f(f(u)) - f(f(u^*))| \leq a|f(u) - f(u^*)| \leq a^2|u - u^*|,$$

или, по индукции,

$$|f^k(u) - u^*| \leq a^k|u - u^*|,$$

где  $f^k$  обозначает  $k$ -ую суперпозицию отображения  $f$ . Таким образом мы доказали, что последовательность  $f^k(u)$  будет сходиться к  $u^*$ , то есть является асимптотически устойчивой. Вторая часть утверждения доказывается сходным образом.  $\square$

Случай  $|f_u(u^*)| = 1$  является особым и требует дополнительного анализа.

Величину  $f_u(u^*)$  называют *собственным значением* или *мультипликатором* неподвижной точки одномерной динамической системы с дискретным временем.

Отметим, что устойчивые неподвижные точки отображения (3.7) можно классифицировать в зависимости от знака  $f_u(u^*)$ . Если  $0 < f_u(u^*) < 1$ , то неподвижная точка устойчива монотонно (см. рис. 3.2, верхняя пара), если  $-1 < f_u(u^*) < 0$ , то орбиты сходятся к неподвижной точке колебательным образом (рис. 3.2, нижняя пара).

**Пример** (продолжение примера 3.2). Рассмотрим логистическое уравнение (3.3). Единственным параметром, который определяет поведение траекторий уравнения (3.3), является параметр  $r$ . Действительно, заменой переменной  $N_t = Ku_t$  уравнение (3.3) приводится к виду:

$$u_{t+1} = ru_t(1 - u_t), \quad r > 0, \quad 0 \leq u_t \leq 1. \quad (3.8)$$

Неподвижные точки отображения (3.8) легко находятся:  $u_1^* = 0$ ,  $u_2^* = (r - 1)/r$ . Так как нас интересуют только неотрицательные решения, то вторая неподвижная точка существует лишь в случае  $r > 1$ . Далее имеем,  $f_u(u) = r - 2ru$ ,  $f_u(u_1^*) = r$ , следовательно, точка  $u_1^*$  асимптотически устойчива, если  $0 < r < 1$ , и неустойчива, если  $r > 1$ . Если  $r = 1$ , то  $f_u(u_1^*) = 1$ . Пусть  $r > 1$ , тогда существует вторая неподвижная точка, мультипликатор которой равен  $f_u(u_2^*) = 2 - r$ . Следовательно, точка  $u_2^*$  устойчива, если  $1 < r < 3$ , и неустойчива, если  $r > 3$ . Если  $r = 3$ , то  $f_u(u_2^*) = -1$ .

Также как и для обыкновенных дифференциальных уравнений, для отображений вводится понятие топологической эквивалентности и бифуркации, как изменения топологического типа системы (подробнее см. приложение А.4). В силу утверждения об устойчивости неподвижных точек, бифуркационными значениями параметров дискретных динамических систем будут те параметры, при которых мультипликатор, вычисленный в неподвижной точке, равен по модулю 1, причем необходимо различать два типа:  $f_u(u^*) = 1$ , который вполне аналогичен случаю в непрерывных системах, когда  $f_u(u^*) = 0$ , и случай  $f_u(u^*) = -1$ , которому нет аналогов в непрерывных системах. В начале мы кратко коснемся первого случая.

Мы рассматриваем отображения вида

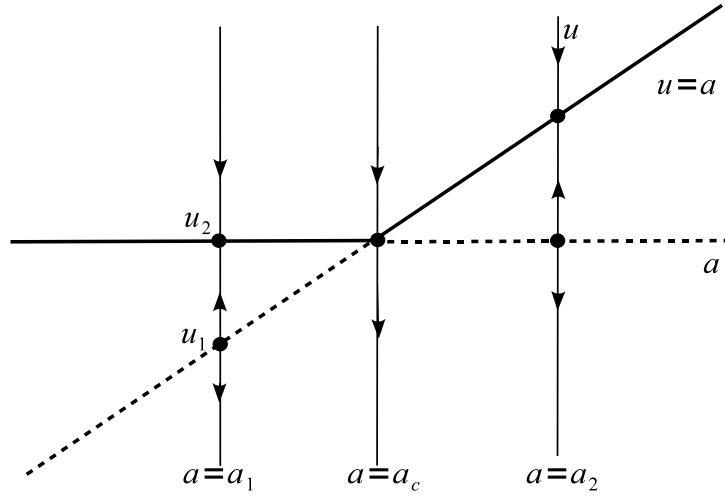
$$u \mapsto f(u; a), \quad u \in \mathbb{R}, \quad a \in \mathbb{R}, \quad (3.9)$$

предполагая, что  $f(0; 0) = 0$  (ноль — положение равновесия), и  $f_u(0; 0) = 1$ , т.е. нельзя выяснить устойчивость этого положения равновесия по линейному приближению.

**Пример 3.7** (Бифуркация седло-узел). Рассмотрим отображение

$$u \mapsto a + u + u^2 = f(u; a). \quad (3.10)$$

Эта система имеет неподвижную точку  $u^* = 0$  при  $a = 0$ , причем  $f_u(0; 0) = 1$ . Множество неподвижных точек — парабола  $u - f(u; a) = 0 \Rightarrow a = -u^2$ . Если  $a < 0$ , то существуют две неподвижные точки  $\pm\sqrt{-a}$ , одна из которых устойчива, другая неустойчива. Если  $a > 0$ , неподвижные точки отсутствуют. Когда  $a$  пересекает нулевое значение при движении от отрицательных к положительным значениям, неподвижные точки «сталкиваются» и затем исчезают. Бифуркационная диаграмма полностью повторяет бифуркационную диаграмму на рис. 1.4. Система  $u \mapsto a + u - u^2 = f(u; a)$  может быть рассмотрена аналогичным образом. Отличие лишь в том, что при  $a > 0$  появляются две неподвижные точки, одна из которых устойчива, а вторая неустойчива (постройте бифуркационную диаграмму).



**Рис. 3.10.** Бифуркационная диаграмма в фазово-параметрическом пространстве системы (3.11). Обозначения как на рис. 1.4.

**Пример 3.8** (Транскритическая бифуркация). Рассмотрим отображение

$$u \mapsto u + au - u^2 = f(u; a). \quad (3.11)$$

Очевидно, что условия неподвижной точки и бифуркации, когда  $a = 0$ , выполнены. Всегда (кроме случая  $a = 0$ ) существуют две неподвижные точки,  $u_1^* = 0$  и  $u_2^* = a$ , причем легко видеть, что  $u_1^*$  устойчива, когда  $a < 0$ , и неустойчива в противном случае. Для второй неподвижной точки верно противоположное. Бифуркационная диаграмма отображения 3.11 приведена на рис. 3.10. В качестве упражнения мы предлагаем построить бифуркационную диаграмму системы

$$u \mapsto u + au + u^2.$$

**Пример 3.9** (Бифуркация типа вилки). Рассмотрим отображение

$$u \mapsto u + au \pm u^3 = f(u; a). \quad (3.12)$$

Бифуркация в этой системе называется бифуркацией типа вилки, бифуркационная диаграмма повторяет рис. 1.5 и остается в качестве упражнения.

Также как и для динамических систем с непрерывным временем, приведенные три типа простейших бифуркаций в системах, когда мультипликатор равен 1, практически исчерпывают случаи, встречающиеся на практике. Все три случая отвечают  $f_u(u^*) = 1$ , однако отличаются условиями невырожденности бифуркаций, которые более подробно приведены в приложении А.4. На практике тип бифуркации обычно легко определить по изменению количества неподвижных точек в окрестности бифуркационного значения.

Рассмотрим теперь случай  $f_u(u^*) = -1$ .

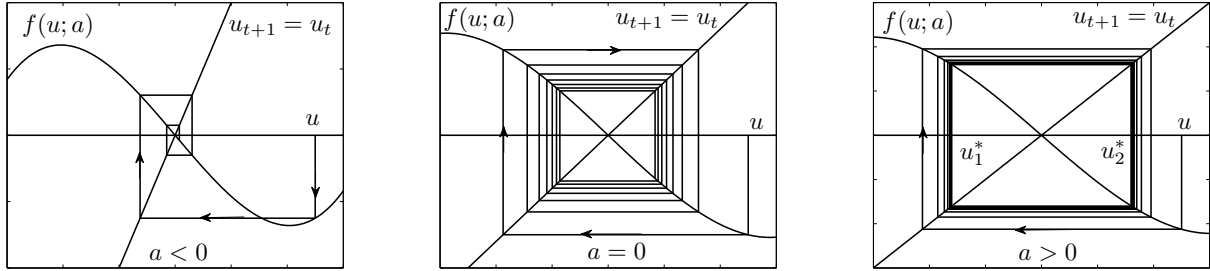


Рис. 3.11. Бифуркация удвоения периода (появление устойчивого цикла длины два).

**Пример 3.10** (Бифуркация удвоения периода). Рассмотрим следующую одномерную дискретную динамическую систему:

$$u \mapsto -(1+a)u + u^3 = f(u; a). \quad (3.13)$$

Отображение (3.13) обратимо для малых значений  $|a|$  в окрестности начала координат. Система (3.13) имеет неподвижную точку  $u^* = 0$  для всех значений  $a$  с собственным числом  $\mu = -(1+a)$ . Эта точка устойчива при малых  $a < 0$  и неустойчива, если  $a > 0$ . Если  $a = 0$ , то  $\mu = -1$ , поэтому в этом случае линейный анализ недостаточен для изучения устойчивости.

Вторая итерация отображения (3.13) имеет вид

$$\begin{aligned} f^2(u; a) &= f(f(u; a)) = -(1+a)[-(1+a)u + u^3] + [-(1+a)u + u^3]^3 \\ &= (1+a)^2u - (1+a)u^3 - (1+a)^3u^3 + o(u^3) \\ &= (1+a)^2u - (2+4a+3a^2+a^3)u^3 + o(u^3). \end{aligned}$$

Отображение  $f^2(u; a)$ , очевидно, имеет тривиальную неподвижную точку  $u^* = 0$ . Кроме того, оно имеет еще две неподвижные точки при малых значениях параметра  $a > 0$ :  $u_{1,2}^* = \sqrt{a} + o(\sqrt{a})$ . Последнее означает, что  $u_2^* = f(u_1^*; a)$ ,  $u_1^* = f(u_2^*; a)$ , причем  $u_1^* \neq u_2^*$ . Пользуясь уже обсужденными понятиями, нетрудно показать, что во второй итерации отображения  $f(u; a)$  происходит бифуркация типа вилки.

Две неподвижные точки, появляющиеся в  $f^2(u; a)$  при  $a > 0$ , устойчивы и образуют, очевидно, цикл длины два для исходного отображения  $f(u; a)$ , так как  $f(u_1^*; a) = u_2^*$  и  $f(u_2^*; a) = u_1^*$ . (рис. 3.11). Такая бифуркация в исходной системе (3.13) называется *бифуркацией удвоения периода*.

Если параметр  $a$  изменяется в направлении от положительных значений к отрицательным, то амплитуда цикла уменьшается (в том смысле, что  $u_1^*$  и  $u_2^*$  стремятся друг к другу), затем цикл исчезает. На рис. 3.11 показано появление устойчивого цикла длины 2 в системе (3.13). Случай  $u \mapsto -(1+a)u - u^3 = f(u; a)$  может быть рассмотрен аналогичным образом (остается в качестве упражнения).

**Пример** (продолжение примера 3.3). В уравнении Рикера (3.15) для критического значения параметра  $r_1 = e^2$  в точке  $u_2^* = \ln r$  имеем  $\mu = -1$ . Таким образом, в этой точке происходит бифуркация удвоения периода. Следующая такая бифуркация происходит при  $r_4 \approx 14.24$  и  $r_8 \approx 14.65$  и т.д.

Точная формулировка теоремы о бифуркации удвоения периода в дискретных отображениях приведена в приложении А.4.

### 3.5 Периодические решения. Хаос

Даже простой графический анализ показывает, что, несмотря на кажущуюся простоту, одномерные дискретные динамические системы могут иметь достаточно сложное поведение. В частности, как это уже демонстрировалось на примерах и было доказано в примере 3.10, скалярные динамические системы с дискретным временем могут иметь решения в виде *циклов*.

**Определение 3.1.** *Циклом длины  $k$  дискретной динамической системы*

$$u_{t+1} = f(u_t), \quad u_t \in \mathbb{R},$$

*называется множество различных точек  $u_1, u_2, \dots, u_k$  таких, что*

$$u_2 = f(u_1), \dots, u_k = f(u_{k-1}), u_1 = f(u_k).$$

В силу определения цикла, каждая из точек  $u_i, i = 1, 2, \dots, k$ , является неподвижной точкой  $k$ -ой итерации отображения

$$f^k(u) = f\left(f\left(\dots f(u)\right)\right) = \underbrace{f \circ \dots \circ f}_k.$$

Действительно, для точки  $u_1$  цикла длины  $k$  имеем

$$u_1 = f(u_k) = f^2(u_{k-1}) = f^3(u_{k-2}) = \dots = f^k(u_1).$$

Аналогично доказывается, что все остальные точки цикла также являются неподвижными точками отображения  $f^k$ . Таким образом, вопрос об устойчивости цикла сводится к вопросу об устойчивости неподвижных точек отображения  $f^k$ , которые составляют цикл длины  $k$ .

Докажем, что величина собственного значения, описывающая устойчивость цикла, не зависит от выбора неподвижной точки. Для этого вычислим  $\mu_i = df^k(u_i)/du$ ,  $i = 1, 2, \dots, k$ . По правилу дифференцирования сложной функции имеем

$$\mu_i = \frac{df^k(u_i)}{du} = \frac{df(f^{k-1}(u_i))}{du} = f'(u_{i-1}) \frac{df^{k-1}(u_i)}{du} = \dots = f'(u_{i-1}) f'(u_{i-2}) \dots f'(u_i),$$

поскольку  $f^{k-1}(u_i) = u_{i-1}$ . Таким образом, условие устойчивости цикла длины  $k$  принимает вид  $|f'(u_1) \dots f'(u_k)| < 1$ . При противоположном неравенстве цикл является неустойчивым.

Отметим, что неподвижные точки самого отображения  $f$  также являются неподвижными точками отображения  $f^k$ . Действительно, если  $f(u^*) = u^*$ , то  $f^2(u^*) = f(f(u^*)) = f(u^*) = u^*$  и т.д. Аналогично доказывается, что неподвижные точки отображения  $f^k$  являются неподвижными точками отображения  $f^{mk}$ , где  $m$  — целое число.

Если  $f$  — гладкая монотонно возрастающая функция, то отображение не может иметь циклов. Действительно, предположим, что такое отображение имеет цикл длины два. Тогда существуют такие  $u_1$  и  $u_2$ ,  $u_1 \neq u_2$ , что  $f(u_1) = u_2$ ,  $f(u_2) = u_1$ . Если  $u_2 > u_1$ , то из монотонности следует, что  $f(u_2) = u_1 > f(u_1) = u_2$ , что противоречит предположению. Если же  $f$  — гладкая монотонно убывающая функция, то вполне могут существовать такие  $u_1$  и  $u_2$ ,  $u_1 \neq u_2$ , что  $f(u_1) = u_2$ ,  $f(u_2) = u_1$ , поэтому для монотонно убывающих функций возможно появление периодических решений.

**Пример** (продолжение примера 3.2). Рассмотрим вновь логистическое уравнение (3.8). При  $r = 3$  собственное значение, вычисленное в неподвижной точке  $u_2^* = (r - 1)/r$ , равно минус единице, происходит бифуркация удвоения периода.

Так как уравнение (3.8) полиномиально, то для него в явном виде можно провести анализ второй итерации. Рассмотрим вторую итерацию уравнения (3.8):

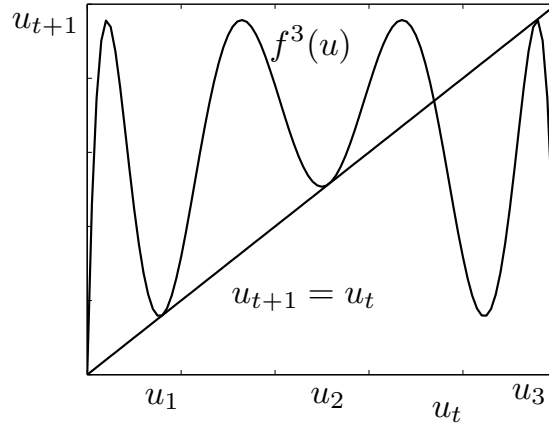
$$f^2(u) = r^2 u(1 - u)[1 - ru(1 - u)].$$

Это отображение имеет четыре неподвижные точки:  $u_1 = 0$ ,  $u_2 = (r - 1)/r$ ,  $u_{3,4} = (r + 1 \pm \sqrt{r^2 - 2r - 3}) / (2r)$ . Две последние точки существуют, если  $r > 3$ . Собственные значения  $\mu = df^2(u^*)/du$  отображения  $f^2$  в точках  $u_{3,4}$  одинаковы и равны  $\mu = 4 + 2r - r^2$ . Эти точки линейно устойчивы для  $3 < r < 1 + \sqrt{6}$ . Если же  $r = 1 + \sqrt{6}$ , то  $\mu = -1$ . Можно доказать, что при этом значении параметра снова происходит удвоение периода, рождается устойчивый цикл длины четыре.

В общем случае немонотонные отображения и их различные суперпозиции могут иметь множество неподвижных точек, что приводит к сложной нерегулярной динамике. Вопрос о существовании циклов различной длины в задаче (3.1) впервые был решен в классических работах [50, 128]. Для формулировки основного результата введем упорядочивание всех натуральных чисел:

$$\begin{aligned} 3 \succ 5 \succ 7 \succ \dots \succ & \text{все нечетные числа, кроме } 1 \\ \succ 2 \cdot 3 \succ 2 \cdot 5 \succ 2 \cdot 7 \succ \dots \succ & \text{все нечетные числа, умноженные на } 2, \text{ кроме } 1 \\ \succ 2^2 \cdot 3 \succ 2^2 \cdot 5 \succ 2^2 \cdot 7 \succ \dots \succ & \text{все нечетные числа, умноженные на } 2^2, \text{ кроме } 1 \\ \succ 2^3 \cdot 3 \succ 2^3 \cdot 5 \succ 2^3 \cdot 7 \succ \dots \succ & \text{все нечетные числа, умноженные на } 2^3, \text{ кроме } 1 \\ \succ \dots \succ & \\ \succ 2^3 \succ 2^2 \succ 2 \succ 1. & \end{aligned}$$





**Рис. 3.12.** Касание графика функции  $f^3(u; r)$  биссектрисы первого координатного угла.

**Теорема 3.1** (Шарковский [50]). Пусть  $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  — непрерывное отображение, и пусть  $f$  имеет цикл длины  $k$ . Тогда  $f$  имеет цикл длины  $t$  для всех таких  $t$ , что  $k \succ t$  в указанном выше порядке.

Из этой теоремы следует, что если отображение не имеет циклов длины два, то оно вообще не имеет никаких циклов. Если отображение имеет цикл длиной три, то оно имеет циклы всех возможных длин. Ли и Йорк независимо получили более общий результат, который был опубликован в их работе, озаглавленной «период три рождает хаос» [128]. Основной результат состоит в следующем: рассмотрим непрерывное отображение действительной оси в себя, которое имеет цикл длины три, тогда существуют циклы длины  $n$  для всех  $n \in \mathbb{N}$  и, кроме того, существует несчетное множество непериодических траекторий.

Отметим, что в теореме Шарковского ничего не говорится об устойчивости циклов.

**Пример** (продолжение примера 3.2). Вновь обратимся к уравнению (3.8). Было показано, что при  $r_1 = 3$  происходит рождение устойчивого цикла длины два. Кроме того, при  $r_2 = 1 + \sqrt{6}$  устойчивый цикл длины два перестает существовать. Уравнение (3.8) допускает существование циклов и других длин. Покажем, что существует цикл длины три, и, следовательно, по теореме Шарковского, циклы всех возможных длин. Для существования цикла длины три необходимо, чтобы существовали три неподвижные точки третьей итерации отображения (3.8), такие, что  $f(u_1) = u_2$ ,  $f(u_2) = u_3$ ,  $f(u_3) = u_1$ . Найдем значение параметра  $r$ , при котором происходит рождение цикла длины три. Для этого необходимо найти решение задачи

$$f^3(u) = u. \quad (3.14)$$

Эту задачу можно решить численно, заметив, что график функции  $f^3(u; r)$  при  $r \approx 3.8284$  касается биссектрисы первого координатного угла в трех точках, см. рис. 3.12 (точное значение параметра, при котором появляется цикл длины три,  $r = 1 + \sqrt{8}$ ; можете ли вы объяснить, каким образом можно найти это значение параметра?). При больших значениях параметра  $r$  появляется уже восемь точек пересечения.

В точках касания графика имеет место равенство

$$\frac{df^3(u, r)}{du} = 1.$$

Последнее уравнение вместе с уравнением (3.14) образуют систему, содержащую две неизвестные: величину  $u$  и значение параметра  $r$ . Решение этой системы можно найти, применяя, например, метод Ньютона. При этом

$$u_1 \approx 0.1599, \quad u_2 \approx 0.5144, \quad u_3 \approx 0.9563.$$

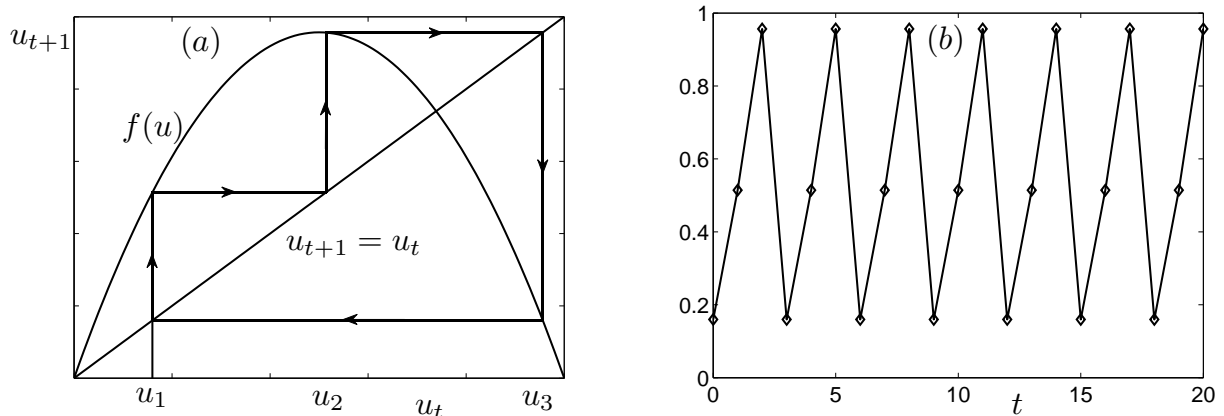
Цикл длины три приведен на рис. 3.13.

**Пример** (продолжение примера 3.3). Рассмотрим отображение Рикера:

$$u_{t+1} = ru_t e^{-u_t}, \quad (3.15)$$

где  $u_t$  — безразмерная плотность популяции в момент времени  $t$ ,  $r > 0$  — коэффициент роста.

Правая часть уравнения (3.15) отражает отрицательную роль внутривидовой конкуренции на динамику роста при высокой плотности популяции. При всех значениях параметра  $r$  динамическая система (3.15) имеет неподвижную точку  $u_1^* = 0$ . Если  $r > 1$ , то появляется нетривиальная неподвижная точка  $u_2^* = \ln r$ .



**Рис. 3.13.** Устойчивый цикл длины три в уравнении (3.3).

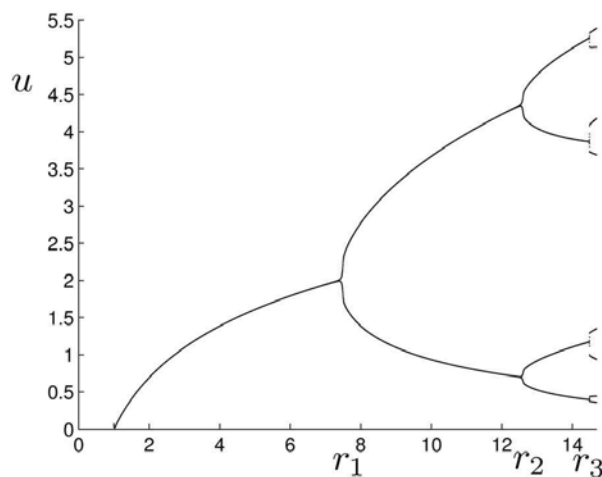
Для отображения (3.15) собственное значение (мультипликатор) задается выражением  $\mu = 1 - \ln r$ . Таким образом, точка  $u_2^*$  устойчива, если  $1 < r < r_1$ , и неустойчива, если  $r > r_1$ , где  $r_1 = e^2$ . Для критического значения параметра  $r = r_1$ , имеем  $\mu = -1$ . При этом значении параметра  $r$  возникает устойчивый цикл длины 2.

Эволюцию этого цикла можно проследить дальше. Численно проверяется, что при  $r_2 \approx 12.51$  цикл теряет устойчивость и рождается устойчивый цикл длины четыре. Следующая бифуркация происходит при  $r_4 \approx 14.24$ , когда появляется устойчивый цикл длины восемь, который, в свою очередь, теряет устойчивость при  $r_8 \approx 14.65$  и т.д. На рис. 3.14 этот процесс изображен графически.

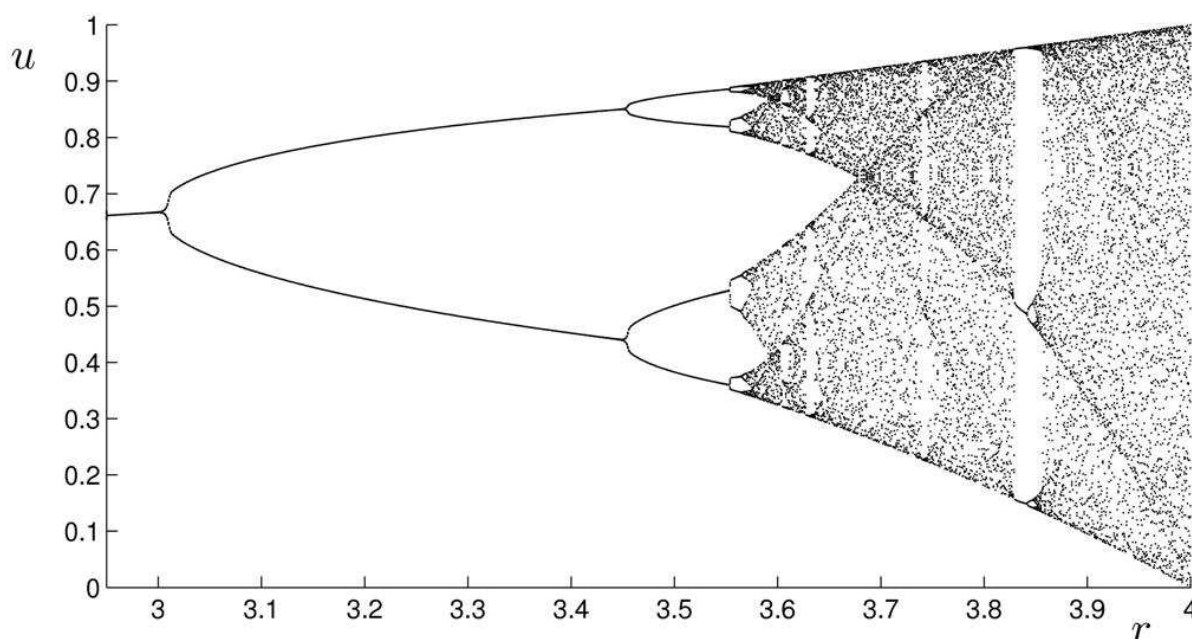
Естественно предположить, что существует бесконечная последовательность бифуркационных значений  $r_{2^k}$ ,  $k = 1, 2, \dots$ . Более того, можно проверить, что по крайней мере несколько первых членов этой последовательности напоминают геометрическую прогрессию. На самом деле, отношение

$$\frac{r_{2^k} - r_{2^{k-1}}}{r_{2^{k+1}} - r_{2^k}}$$

стремится к  $\mu_F = 4.6692\dots$  при увеличении  $k$ . Это явление было обнаружено Фейгенбаумом [88]. Оно получило название каскада удвоения периода, а число  $\mu_F$  — постоянной Фейгенбаума, который первым указал на ее универсальность. Наиболее удивительный факт состоит в том, что это число появляется во многих различных процессах, в которых наблюдается каскад удвоения периода. Например, это выполняется для рассмотренного выше логистического уравнения (пример 3.2, каскад удво-



**Рис. 3.14.** Каскад удвоения периода в уравнении Рикера (3.15). По оси абсцисс отложены значения параметров, по оси ординат — координаты точек, в которые орбиты попадают бесконечное число раз.



**Рис. 3.15.** Каскад удвоения периода в дискретном логистическом уравнении (3.8)  $u_{t+1} = ru_t(1 - u_t)$ . По оси абсцисс отложены значения параметра, а по оси ординат — те точки фазового пространства, которые посещаются орбитами бесконечное число раз.

ения периода в дискретном логистическом уравнении приведен на рис. 3.15). Постоянная Фейгенбаума является такой же характеристикой сценария удвоения периода, как число  $\pi$  для отношения длины окружности к ее диаметру.

Если в системе наблюдается каскад удвоения периода, интервалы между последующими бифуркационными значениями быстро уменьшаются, сами значения стремятся к некоторому предельному значению  $r_\infty$  (объяснение причин этого для некоторого класса одномерных отображений см. [3, 120]). При величинах параметра  $r > r_\infty$  траектории динамической системы часто называются хаотическими, а каскад удвоения периода — сценарием перехода к хаосу по Фейгенбауму. Отметим, что при использовании термина «хаотический» необходимо быть достаточно осторожным. В данной книге под понятием хаотический мы будем понимать чувствительность процесса к малым изменениям начальных условий и расхожимость близких траекторий (точнее см. следующий пункт).

В случае логистического уравнения (3.8)  $r_\infty = 3.5699\dots$  На рис. 3.15 изображены последовательные бифуркации, происходящие в системе (3.8), которые получены с помощью компьютерного итерирования отображения (3.8).

Практически полезный способ доказательства существования периодических траекторий любого периода состоит в следующем. Если для некоторого  $u_t$  и произволь-

ной  $f(u_t)$  существует нечетное целое число  $n$ , такое что

$$f^n(u_t) < u_t < f(u_t),$$

то существуют циклы нечетной длины, что и означает в конечном итоге существование периодических траекторий произвольного периода.

### 3.6 Показатель Ляпунова в одномерном случае

В этом пункте мы дадим определение хаотической траектории. Это определение — не единственно возможное, поэтому при чтении специальной литературы необходимо точно понимать, что именно имеется ввиду под термином «хаос».

Рассмотрим гладкое отображение

$$u_{t+1} = f(u_t).$$

Пусть  $u_1$  и  $\bar{u}_1$  — две достаточно близкие начальные точки этого отображения. Рассмотрим орбиты, порожденные этими двумя точками:

$$u_1, u_2, \dots, u_k, \dots; \quad \bar{u}_1, \bar{u}_2, \dots, \bar{u}_k, \dots$$

Возникает вопрос, как измерить расстояние между этими двумя орбитами. Ясно, что возможно большое число вариантов поведения орбит, выпущенных из близких точек: они могут сходиться к одной точке, расходиться, или то и другое может возникать попеременно. Кроме того, поведение близких орбит может сильно зависеть от параметра системы. Так, например, в логистическом уравнении при значении параметра  $0 < r < 1$  все орбиты сходятся к точке  $u_1^* = 0$ , тогда как, если  $r > 1 + \sqrt{6}$ , то орбиты, порожденные близкими начальными условиями, будут не обязательно близкими.

Рассмотрим сначала, насколько близки точки  $u_2$  и  $\bar{u}_2$ . Для этого построим разность

$$u_2 - \bar{u}_2 = f(u_1) - f(\bar{u}_1) = f'(u_1)(u_1 - \bar{u}_1) + o(|u_1 - \bar{u}_1|).$$

Если  $|f'(u_1)| < 1$ , то в линейном приближении расстояние между точками  $u_2$  и  $\bar{u}_2$  будет меньше, чем расстояние между начальными точками  $u_1$  и  $\bar{u}_1$ . В противном случае, это расстояние увеличится по сравнению с первоначальным состоянием между точками  $u_1$  и  $\bar{u}_1$ . Аналогично рассуждая на втором, третьем и  $k$ -ом шаге, получим, что если  $|f'(u_{k-1})| < 1$  ( $> 1$ ), то, в указанном смысле, расстояние между точками  $u_k$  и  $\bar{u}_k$  будет уменьшаться (увеличиваться). Поскольку величина производной в точке  $u_t$  функции  $f(u)$  может быть как больше единицы, так и меньше единицы в зависимости от значения  $t = 1, 2, \dots$ , то естественно в качестве меры близости орбит взять некоторую среднюю величину, вычисленную по всем возможным значениям  $t$ . Такая величина называется числом или показателем Ляпунова.

**Определение 3.2.** Пусть  $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  — гладкое отображение. Числом Ляпунова траектории  $u_1, u_2, \dots, u_n, \dots$  называется величина

$$l(u_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} \left( |f'(u_1)| \cdot |f'(u_2)| \cdot \dots \cdot |f'(u_n)| \right)^{\frac{1}{n}},$$

если этот предел существует.

**Определение 3.3.** Показателем Ляпунова траектории  $u_1, u_2, \dots, u_n, \dots$  называется величина

$$h(u_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\ln |f'(u_1)| + \ln |f'(u_2)| + \dots + \ln |f'(u_n)|}{n},$$

если этот предел существует.

Как уже отмечалось, число и показатель Ляпунова характеризуют поведение близких траекторий при изменении дискретной величины  $t$ . Например, Ляпуновское число 2 для траектории, начинающейся в точке  $u_1$ , означает, что расстояние между точками траектории, порожденной начальной точкой  $u_1$  и любой траекторией, порожденной любой точкой  $u$  близкой к  $u_1$ , будет в среднем увеличиваться вдвое на каждой итерации. Если же это число меньше единицы, то это расстояние будет в среднем уменьшаться на каждой итерации, и траектории, выходящие из  $u_1$  и  $u$ , становятся бесконечно близки. Если существует устойчивое замкнутое подмножество пространства состояний, к которому стремятся траектории из произвольной начальной точки (например, устойчивая неподвижная точка или устойчивый цикл), то значение  $h(u_1)$  не зависит от выбора начального значения для почти всех начальных значений [56].

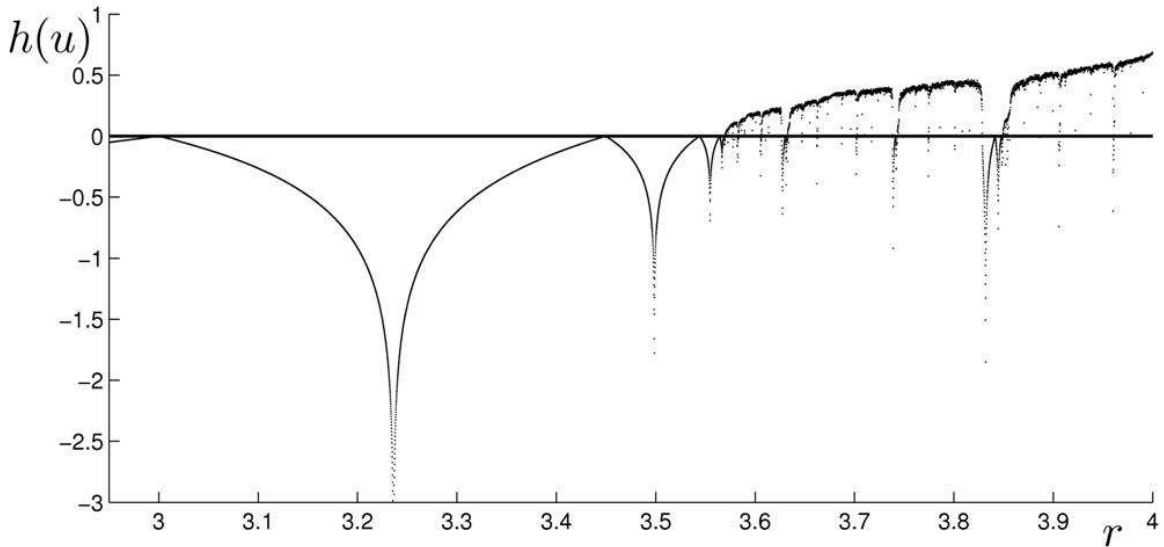
Из определения 3.2 следует, что число Ляпунова равно нулю, если  $u_i$  — такая точка траектории, что  $f'(u_i) = 0$ . Показатель Ляпунова в этом случае формально не определен, хотя его можно считать равным  $-\infty$ . Из правила дифференцирования сложной функции следует, что если  $l$  — число Ляпунова для отображения  $g$  для траектории, порожденной точкой  $u_1$ , то число Ляпунова траектории, порожденной той же точкой отображения  $f^m$ , будет равно  $l^m$ . Действительно, так как

$$(f^m(u_i))' = \frac{df^m(u_i)}{du} = \frac{df(u_i)}{du} \cdot \frac{df(u_{i+1})}{du} \cdot \dots \cdot \frac{df(u_{i+m-1})}{du}, \quad i = 1, 2, \dots$$

то

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \left( |f^m(u_1)|' \cdot |f^m(u_2)|' \cdot \dots \cdot |f^m(u_n)|' \right)^{\frac{1}{n}} = l^m.$$

Показатель Ляпунова является легко вычислимым признаком хаотического поведения траекторий. Если  $h(u)$  положителен, то близкие траектории разбегаются, и в системе может наблюдаться хаотическое поведение. Точнее



**Рис. 3.16.** Зависимость показателя Ляпунова от параметра  $r$  для логистического уравнения (3.8).

**Определение 3.4.** Орбиту  $\{u_i\}_{i=1}^{\infty}$  дискретной системы  $u_{t+1} = f(u_t)$  мы будем называть хаотической, если эта орбита ограничена, не стремится к периодической траектории и ее число Ляпунова  $l(u_1)$  строго больше одного (показатель Ляпунова  $h(u_1)$  больше нуля).

Обычно характер зависимости показателя Ляпунова от параметра достаточно сложен. На рис. 3.16 представлен пример такой зависимости, полученной численным путем для логистического уравнения с  $n = 10^4$  для каждой из 1000 равномерно расположенных по значению параметра  $r$  точек для траектории с начальным значением  $u_0 = 2/5$  (по горизонтальной оси отложены значения параметра  $r$ , по вертикальной оси — величина показателя Ляпунова  $h(u)$ ). Ясно видны относительно широкие интервалы по  $r$  с  $h(u) < 0$ , которые отвечают периодическим движениям с небольшим периодом. Для движений с большим периодом соответствующие им интервалы по  $r$  меньше расстояния между точками на рисунке и поэтому не видны. Полезно сравнить рис. 3.16 с рис. 3.15, на котором показан каскад удвоения периодов для того же логистического уравнения.

### 3.7 Некоторые распространенные модели популяционной динамики

Как отмечалось выше, основным объектом, к которому применимы дискретные модели вида (3.1), (3.1'), являются популяции насекомых, для которых характерны неперекрывающиеся поколения. С тех же позиций можно рассматривать популяции некоторых видов рыб [49, 133, 134, 141, 165]. Для моделирования динамики численности обычно используются следующие типы функциональных зависимостей:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t e^{1-N_t/K}, \\ N_{t+1} &= N_t \frac{\lambda}{(1+N_t)^\alpha}, \\ N_{t+1} &= \frac{N_t}{1+e^{-\alpha(1-N_t/K)}}, \\ N_{t+1} &= \begin{cases} rN_t, & N_t < N_s, \\ rN_t^{1-\beta}, & N_t > N_s \end{cases}. \end{aligned}$$

Указанные модели имеют похожие свойства. Правые части всех приведенных уравнений имеют вид, представленный на рис. 3.1. Начало координат в каждой из моделей — неподвижная точка, кроме того, все они имеют единственный максимум, поэтому возможно существование только одной нетривиальной неподвижной точки.

Траектории дискретных систем, описываемых функциями  $f(N)$ , качественный вид которых изображен на рис. 3.1, всегда ограничены сверху и снизу некоторыми значениями  $N_{max}$  и  $N_{min}$  соответственно. Отметим, что несколько первых итераций могут находиться ниже  $N_{min}$ , если начальное условие  $N_0$  выбрано достаточно малым. Величины  $N_{max}$  и  $N_{min}$  находятся из условий:

$$N_{max} = f(N_m), \quad \text{где } N_m \text{ — решение уравнения } \frac{df(N)}{dN} = 0,$$

$$N_{min} = f(N_{max}) = f(f(N_m)) = f^2(N_m).$$

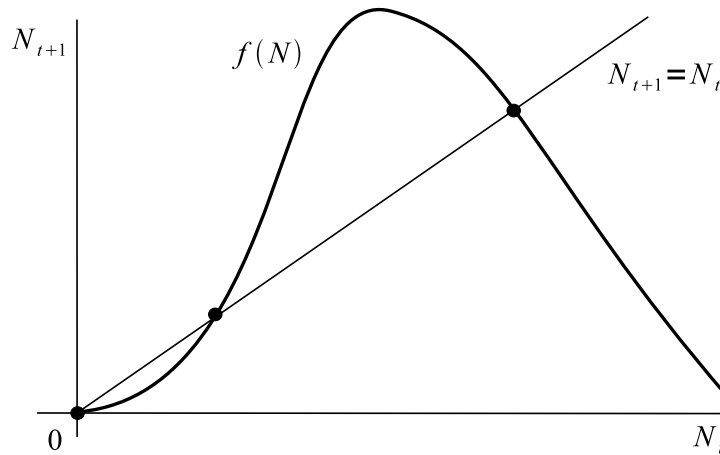
Например, для первой из приведенных в этом пункте моделей:

$$f'(N) = 0, \quad \Rightarrow \quad N_m = \frac{K}{r},$$

$$N_{max} = f(N_m) = \frac{K}{r} e^{r-1}, \quad N_{min} = f^2(N_m) = \frac{K}{r} e^{2r-1-e^{r-1}}.$$

Если кривая  $f(N)$  достаточно быстро убывает после  $N = N_m$ , то возникает возможность резкого уменьшения численности популяции до величины  $N = N_{min}$ . В данном случае может возникнуть вопрос о вымирании популяции. Если популяция





**Рис. 3.17.** Вид графика функции  $f(N)$  в популяционной модели, учитывающей эффект Олли.

уменьшается до размеров  $N_t < 1$ , то, очевидно, вид вымирает. На самом деле, вымирание практически неизбежно, если  $N_t$  резко уменьшается до малых значений. Простейшее условие вымирания популяции в терминах введенной величины  $N_{min}$ :

$$N_{min} = f^2(N_m) \leq 1.$$

В рассмотренном примере, если  $r = 3.5$  и  $K < 1600$ , то популяция обязательно вымирает.

Как и для непрерывных моделей, в дискретном случае иногда полезно учесть эффект Олли (см. пункт 1.3). Типичная форма функциональной зависимости  $f(N)$  для отображения (3.1), учитывающего эффект Олли, приведена на рис. 3.17. Напомним, что в случае сильного эффекта Олли, если начальная численность популяции  $N_0$  такова, что  $f^2(N_0) < N_c$  ( $N_c$  — некоторое пороговое значение численности популяции), то  $N_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ . Популяционные модели такого рода обычно возникают в результате учета неблагоприятных внешних воздействий (например, хищников).

**Пример 3.11** (Дискретная модель с учетом эффекта Олли). Предположим, что численность некоторой популяции, подверженной определенному воздействию хищников, моделируется следующим отображением:

$$N_{t+1} = f(N_t) = \frac{aN_t^2}{b^2 + N_t^2}, \quad a > 0.$$

Всегда существует неподвижная точка  $N_0^* = 0$ . Кроме того, если  $a^2 > 4b^2$ , то существуют еще две неотрицательные неподвижные точки  $N_{1,2}^* = (a \pm \sqrt{a^2 - 4b^2})/2$ .

Устойчивость неподвижных точек определяется величиной соответствующего собственного значения:

$$\frac{df(N)}{dN} = \frac{2ab^2N}{(b^2 + N^2)^2},$$

$$\frac{df(N_{1,2}^*)}{dN} = \frac{4b^2}{a(a \pm \sqrt{a^2 - 4b^2})}.$$

Анализ полученного выражения для собственных значений, учитывая, что  $a^2 > 4b^2$ , показывает, что  $0 < f'(N_1^*) < 1$ . То есть,  $N_1^*$  — устойчивая неподвижная точка. В свою очередь, так как  $1 < f'(N_2^*)$ ,  $N_2^*$  является неустойчивой.

Таким образом, в рассматриваемой модели существует нижняя численность  $N_c = (a - \sqrt{a^2 - 4b^2})/2$ . Если для некоторого целого  $m$  и начального условия  $N_0$  будет выполнено соотношение  $f^m(N_0) < N_c$ , то популяция необратимо вымирает.

Отметим, что в примере 3.11 невозможно существование периодических решений, так как  $f(N)$  является монотонно возрастающей функцией для  $N > 0$ . Однако в общем виде модели, обладающие эффектом Олли, демонстрируют более сложное поведение, чем модели, рассмотренные ранее, так как наряду с колебательным и хаотическим поведением учитывают возможность вымирания популяции, если для некоторого целого  $m$   $m$ -ая итерация отображения удовлетворяет условию  $f^m(N_t) < N_c$ .

### 3.8 Упражнения

**Упражнение 3.1.** В следующих динамических системах с дискретным временем, которые использовались в качестве математических моделей реальной популяционной динамики, найти неотрицательные положения равновесия, исследовать их устойчивость и найти первые бифуркационные значения параметров (величины всех параметров неотрицательны):

$$1. N_{t+1} = N_t \left[ 1 + r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right],$$

$$2. N_{t+1} = \begin{cases} rN_t^{1-b}, & N_t > K, \\ rN_t, & N_t < K, \end{cases}$$

$$3. N_{t+1} = \frac{rN_t}{(1 + aN_t)^b},$$

$$4. N_{t+1} = \frac{(1+r)N_t}{1+rN_t}.$$

Определить, где возможно, максимальное и минимальное значение и обсудить глобальное поведение решений.

**Упражнение 3.2** (Контроль численности популяции). Для контроля численности насекомых была предложена стратегия внесения извне стерильных насекомых в общую популяцию, причем численность стерильных насекомых поддерживается на постоянном уровне. Одна из математических моделей, описывающих получающуюся в результате популяционную динамику, имеет следующий вид:

$$N_{t+1} = \frac{RN_t^2}{(R-1)N_t^2/M + N_t + S},$$

где  $R > 1$ ,  $M > 0$  — параметры задачи,  $S$  — постоянная популяция стерильных насекомых. Найти неподвижные точки и исследовать их устойчивость. Изучить возможные бифуркации. Найти критическое значение численности стерильных насекомых  $S_c$ , такое, что если  $S > S_c$ , то популяция подавляется. Определить возможное поведение решений, если  $0 < S < S_c$ .

**Упражнение 3.3** (Модель динамики популяций натурального планктона «ротиферы» [61]). Для моделирования динамики популяции одной из разновидностей зоопланктона была предложена феноменологическая модель, основанная на временных рядах:

$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ \frac{b}{N_t} - \frac{c}{N_t^2} - a \right\},$$

где  $a, b > 0$ ,  $c$  — параметры задачи. Параметры  $b, c$  характеризуют вид зоопланктона, параметр  $a$  отражает роль окружающей среды, в частности, может быть использован для описания влияния токсикантов, с ростом величины  $a$  среднее число потомков уменьшается.

Провести полное исследование модели:

1. масштабной заменой переменных уменьшить число параметров на единицу;
2. определить возможное количество неотрицательных неподвижных точек в зависимости от значений параметров;
3. исследовать устойчивость неподвижных точек;
4. в пространстве параметров найти линию бифуркаций удвоения периода и проверить условия невырожденности (см. приложение А.4);
5. построить численно в пространстве параметров линию, на которой происходит рождение цикла длины три;

6. построить параметрический портрет динамической системы и привести примеры возможных решений для каждой области параметрического портрета.
7. Для некоторых видов зоопланктона были получены оценки значений параметров, которые приведены в следующей таблице:

Вид	a	b	c
<i>Filinia pejleri</i>	0.367	0.092	-0.031
<i>B. angularis</i>	1.687	3.538	-0.799
<i>Monostilla bulla</i>	1.865	1.422	-0.109
<i>B. rotundiformis</i>	1.552	0.44	0.011
<i>B. budapestinensis</i>	1.925	3.533	0.789
<i>B. lyratus</i>	1.425	1.12	0.095
<i>B. dichotomus</i>	1.359	1.344	0.225
<i>Asplancha girodi</i>	0.305	0.081	0.001
<i>Keratella tropica</i>	0.547	0.511	0.05

Для каждого из видов найти точку в пространстве параметров и описать динамику. Описать для каждого из видов поведение численности популяции (характер вымирания) при увеличении параметра  $a$  (уровня токсичности).

**Упражнение 3.4** (Решение задачи о числе кроликов, пример 3.4). Перепишем еще раз уравнение:

$$N_{t+1} = N_t + N_{t-1}.$$

Пусть начальные условия таковы, что  $N_0 = 0$ ,  $N_1 = 1$ . Простое применение рекуррентной формулы дает решение  $0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, \dots$  — ряд Фибоначчи.

1. Предположите, что решение задачи о кроликах имеет вид  $N_t = \mu^t$ . Подставьте это решение в уравнение и получите квадратное уравнение для неизвестной  $\mu$ . Найдите корни  $\mu_1, \mu_2$ .
2. Покажите, что если  $N_t^1$  и  $N_t^2$  — решения, то  $C_1 N_t^1 + C_2 N_t^2$  — также решение задачи о кроликах, где  $C_1, C_2$  — произвольные постоянные.
3. Используя первые два пункта, запишите решение в общем виде как  $C_1 \mu_1^t + C_2 \mu_2^t$ .
4. Используя начальные условия, определите постоянные  $C_1$  и  $C_2$ .
5. Сколько десятичных разрядов содержит сотое число  $N_{100}$  в ряде Фибоначчи?

**Упражнение 3.5** (Размножение однолетних растений). Однолетние растения производят семена в конце лета и умирают. Весной из определенной части этих семян прорастают новые растения. Некоторые семена могут оставаться в спячке на протяжении года или больше, другие могут погибнуть. Предположим, что  $\gamma$  — число семян, произведенных одним растением;  $\alpha$  — часть однолетних семян, которые прорастают весной;  $\beta$  — часть двухлетних семян, которые прорастают весной;  $\sigma$  — часть семян, не погибших в течение данной зимы (предполагается, что семена старше двух лет не прорастают). Покажите, что если  $N_t$  — число растений в  $t$ -м поколении, то динамика численности описывается следующим уравнением:

$$N_{t+1} = \alpha\beta\gamma N_t + \beta\sigma^2(1 - \alpha)\gamma N_{t-1}.$$

Покажите, что популяция растений не вымирает, если

$$\gamma > \frac{1}{\alpha\sigma + \beta\sigma^2(1 - \alpha)}.$$

*Указание:* необходимо найти общее решение приведенного уравнения (воспользовавшись алгоритмом из предыдущего упражнения) и проанализировать, при каких условиях это решение не стремится к нулю.

## Элементы качественного анализа динамических систем с непрерывным временем

В главе приводится необходимый минимум сведений, необходимый для анализа автономных динамических систем с непрерывным временем. Подробное и строгое математическое изложение приведенных сведений можно найти во многих монографиях и учебниках (например, мы рекомендуем учебники [1, 45]). С позиции общей теории динамических систем рассматриваемые ниже понятия анализируются в учебнике [56].

### 4.1 Свойства решений систем автономных дифференциальных уравнений

Рассмотрим систему автономных обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in U \subseteq \mathbb{R}^n, \quad f: U \rightarrow \mathbb{R}^n. \quad (4.1)$$

Здесь и далее предполагается, что  $f$  — непрерывно дифференцируемая функция. Напомним, что множество  $U$  возможных состояний  $u$  называется пространством состояний или фазовым пространством системы (4.1). Решение системы (4.1) с начальным условием  $u(0) = u_0$  обозначим  $u = u(t; u_0)$ . Множество точек  $\{t, u(t; u_0)\}$  называется интегральной кривой системы (4.1), множество точек  $\{u(t; u_0)\}$  — фазовой кривой системы (4.1). Фазовые кривые не дают полной информации о поведении решений (4.1) (полную информацию дают интегральные кривые, проекциями которых на пространство состояний являются фазовые кривые), но в большинстве случаев достаточно изучить фазовые кривые. В этом пункте мы перечислим основные свойства решений и фазовых траекторий системы (4.1).

**Свойство 1.** Пусть  $u = u(t)$  — решение задачи (4.1). Тогда  $u = u(t + c)$ , где  $c$  — любая постоянная, — также решение задачи (4.1).

Доказательство следует из следующей цепочки равенств:

$$\frac{du(t + c)}{dt} = \frac{du(t + c)}{d(t + c)} = f(u(t + c)).$$

**Свойство 2.** Две фазовые траектории либо не имеют общих точек, либо совпадают. Это свойство означает, что фазовое пространство расслаивается на непересекающиеся траектории. Отметим, что формально это свойство не следует из теоремы существования и единственности решения задачи Коши для системы (4.1), поскольку этот результат относится к поведению интегральных кривых, в то время как здесь речь идет о фазовых траекториях системы, которые являются проекциями интегральных кривых на фазовую плоскость. Тем не менее, это свойство является лишь следствием предыдущего свойства и теоремы существования и единственности решения задачи Коши.

Пусть  $u^0 \in \mathbb{R}^n$  — такая точка фазовой плоскости, что через нее проходят две фазовые кривые. Это означает, что существуют такие решения  $u_1 = \varphi(t; x_0)$  и  $u_2 = \psi(t; x_0)$  и такие  $t_1$  и  $t_2$ , что  $\varphi(t_1; x_0) = \psi(t_2; x_0)$ . Действительно, в этом случае интегральные кривые  $u_1(t)$  и  $u_2(t)$  проектируются на фазовую плоскость таким образом, что фазовые траектории пересекаются в точке  $u_0$ . Положим  $\chi(t; x_0) = \varphi(t + (t_1 - t_2); x_0)$ . Из первого свойства следует, что  $u = \chi(t; x_0)$  есть решение системы (4.1).

С другой стороны,  $\chi(t_2; x_0) = \varphi(t_1; x_0) = \psi(t_2; x_0)$ . Следовательно, две интегральные кривые  $\chi$  и  $\psi$  проходят через одну и ту же точку  $u^0$  в момент времени  $t_2$ . Из теоремы существования и единственности следует, что эти кривые совпадают. Но фазовая траектория, соответствующая интегральной кривой  $\chi$ , та же самая, что и соответствующая интегральной кривой  $\varphi$ . Следовательно, фазовые траектории  $\varphi$  и  $\psi$  совпадают. Что и требовалось доказать.

**Свойство 3.** Если точка  $u^*$  — положение равновесия (4.1), то точка  $u = u^*$  есть фазовая траектория. Доказательство следует из того, что  $\dot{u}^* = 0$  и  $f(u^*) = 0$ .

**Свойство 4.** Фазовая траектория, отличная от точки, есть гладкая кривая (в каждой точке имеется ненулевой касательный вектор, непрерывно зависящий от длины дуги). Доказательство следует из предыдущего пункта.

**Свойство 5.** Всякая фазовая траектория принадлежит одному из трех типов: гладкая кривая без самопересечений; замкнутая гладкая кривая (цикл); точка.

Если фазовая траектория не есть точка, то она, в силу предыдущего пункта, является гладкой кривой, гладкая кривая либо замкнута, либо незамкнута. Отметим, что если фазовая траектория, отвечающая решению  $u = u(t; u_0)$  — гладкая замкнутая кривая, то это решение — периодическая функция  $t$ .

**Свойство 6.** Групповое свойство решений:

$$u(t_1 + t_2; u_0) = u(t_2; u(t_1; u_0)) = u(t_1; u(t_2; u_0)).$$

Для доказательства рассмотрим вектор-функции

$$\varphi_1(t) = u(t; u(t_1; u_0)), \quad \varphi_2(t) = u(t + t_1; u_0),$$

которые, в силу свойства 1, являются решениями (4.1), если  $u(t; u_0)$  — решение. При  $t = 0$  получаем, что  $\varphi_1(0) = \varphi_2(0)$ . По теореме единственности  $\varphi_1(t) = \varphi_2(t)$  для всех  $t$ , откуда следует первое из доказываемых равенств. Аналогично доказывается второе равенство.

Из этого свойства сразу вытекает, что  $u(-t; u(t; u_0)) = u_0$ .

Из приведенных свойств следует, что система уравнений (4.1) является динамической системой с эволюционным оператором  $\varphi^t u_0 = u(t; u_0)$ , для которого выполнены свойства (1.1) и (1.2) (см. пункт 1.1).

**Свойство 7.** О выпрямлении векторного поля в окрестности неособой точки.

Пусть точка  $\tilde{u}$  не является положением равновесия системы (4.1). Тогда в малой окрестности точки  $\tilde{u}$  систему (4.1) с помощью гладкой замены переменных (дiffeоморфизма) можно привести к виду:

$$\dot{v}_1 = 0, \quad \dot{v}_2 = 0, \quad \dots, \quad \dot{v}_{n-1} = 0, \quad \dot{v}_n = 1.$$

Доказательство см. в [45]. Таким образом, структура фазовых траекторий системы (4.1) в окрестности любой точки, отличной от положения равновесия, тривиальна: при подходящем выборе координат фазовые кривые представляют собой пучок параллельных прямых.

**Свойство 8.** Теорема Лиувилля о скорости изменения фазового объема.

Рассмотрим множество  $D_0$  возможных начальных значений динамической системы, имеющее объем  $V_0$  ( $D_0 \subseteq U \subset \mathbb{R}^n$ ). В процессе эволюции это множество трансформируется во множество  $D_t = \varphi^t D_0$  с объемом  $V_t$  (см. рис. 4.1).

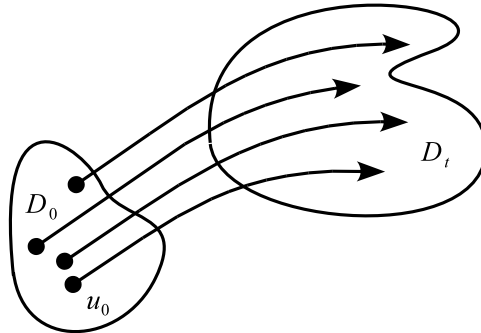


Рис. 4.1. Эволюция множества  $D_0$  во множество  $D_t$  под действием фазового потока.



Справедливо следующее утверждение (теорема Лиувилля): скорость изменения фазового объема  $V_t$  множества  $D_t$  удовлетворяет равенству

$$\frac{dV_t}{dt} = \int_{D_t} \operatorname{div} f(u) du, \quad (4.2)$$

где

$$\operatorname{div} f(u) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial f_i}{\partial u_i}.$$

Доказательство этого утверждения имеется в учебниках (см. например [45]). Из равенства (4.2) следует достаточное условие сохранения фазового объема

$$\operatorname{div} f(u) = 0.$$

Отметим, что для линейной системы  $\dot{u} = Au$ , где  $A = (a_{ij})_{i,j=1,2,\dots,n}$  — матрица с постоянными элементами, имеем

$$\operatorname{div} f(u) = \operatorname{tr} A = \sum_{i=1}^n a_{ii}.$$

Следовательно

$$\frac{dV_t}{dt} = V(t) \operatorname{tr} A, \quad V(0) = V_0 \quad \Rightarrow \quad V_t = V_0 \exp\{\operatorname{tr} A t\}.$$

Отсюда, в частности, следует, что если  $\operatorname{tr} A = 0$ , то фазовый объем сохраняется. Если же  $\operatorname{tr} A > 0$  ( $< 0$ ), то фазовый объем соответственно увеличивается (уменьшается).

Отметим, что подавляющее большинство математических моделей экологических систем относится к классу *диссипативных систем*. Система называется диссипативной, если в процессе эволюции фазовый объем в среднем уменьшается (достаточное условие  $\operatorname{div} f(u) < 0$ , однако оно редко выполняется сразу для всех  $u$  из фазового пространства).

## 4.2 Классификация положений равновесия

Рассмотрим динамическую систему с непрерывным временем

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in U \subseteq \mathbb{R}^n, \quad f: U \rightarrow \mathbb{R}^n. \quad (4.3)$$

Пусть  $u^*$  — положение равновесия (4.3) (т.е.  $f(u^*) = 0$ ). Обозначим через  $J(u^*)$  матрицу Якоби вектор-функции  $f(u)$ , вычисленную в точке  $u^*$ , т.е.

$$J(u) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(u)}{\partial u_1} & \frac{\partial f_1(u)}{\partial u_2} & \cdots & \frac{\partial f_1(u)}{\partial u_n} \\ \frac{\partial f_2(u)}{\partial u_1} & \frac{\partial f_2(u)}{\partial u_2} & \cdots & \frac{\partial f_2(u)}{\partial u_n} \\ \frac{\partial f_3(u)}{\partial u_1} & \frac{\partial f_3(u)}{\partial u_2} & \cdots & \frac{\partial f_3(u)}{\partial u_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n(u)}{\partial u_1} & \frac{\partial f_n(u)}{\partial u_2} & \cdots & \frac{\partial f_n(u)}{\partial u_n} \end{pmatrix}.$$

Пусть  $n_+$ ,  $n_0$ ,  $n_-$  — число собственных значений  $J(u^*)$  (с учетом их кратности) с положительной, равной нулю и отрицательной вещественной частью соответственно.

**Определение 4.1.** *Положение равновесия динамической системы (4.3) называется гиперболическим, если  $n_0 = 0$ , т.е. не существует собственных чисел, расположенных на мнимой оси. Гиперболическое положение равновесия называется гиперболическим седлом, если  $n_+n_- \neq 0$ .*

Отсутствие собственных значений с нулевой действительной частью является *случаем общего положения*. Это означает, что при малом изменении параметров задачи или ее правых частей знаки действительных частей собственных значений не изменятся, а это в свою очередь означает, что в случае возмущения исходной системы мы получим топологически эквивалентную систему (см. приложение А.1). Если же есть собственные числа с нулевой действительной частью, то сколь угодно малым изменением элементов матрицы Якоби можно добиться того, что действительные части собственных значений станут ненулевыми (подробнее мы говорили об этом в пункте 2.1). Негиперболические положения равновесия естественно рассматривать, если матрица Якоби зависит от параметров, т.е., строго говоря, когда рассматривается некоторое семейство матриц. Действительно, в этом случае может возникнуть ситуация, когда при естественном изменении параметра (или группы параметров) системы действительная часть одного из собственных чисел матрицы неотвратимо проходит через нулевое значение. В физических системах таким критическим значением параметра может быть скорость, сила и т.п. В задачах популяции — параметры, характеризующие рождаемость, смертность, интенсивности взаимодействия видов.

Пусть  $u^*$  — гиперболическое положение равновесия системы (4.3). Делая замену переменных  $v = u - u^*$  и раскладывая правую часть в ряд Тейлора, получим равенство

$$\dot{v} = J(u^*)v + O(\|v\|^2).$$

Справедливо следующее утверждение

**Теорема 4.1** (А.М. Ляпунов, А. Пуанкаре). Пусть  $u^*$  — гиперболическое положение равновесия (4.3). Пусть  $n_+$ ,  $n_-$  — число собственных значений  $J(u^*)$  с положительной и отрицательной вещественной частью соответственно. Тогда, если  $n_+ = 0$ , то положение равновесия  $u^*$  асимптотически устойчиво, если  $n_+ > 0$ , то неустойчиво.

Теорема (4.1) позволяет при анализе устойчивости отбросить члены порядка  $O(\|v\|^2)$ . Устойчивость гиперболического положения равновесия определяется собственными числами матрицы Якоби, вычисленными в точке  $u^*$ .

В случае, когда вещественная часть одного или нескольких собственных значений равна нулю, необходимы дополнительные исследования.

Важным следствием является условие, при выполнении которого происходит изменение топологического типа фазового портрета при вариации вектора параметров  $a = (a_1, a_2, \dots, a_n)$  (необходимое условие бифуркаций положения равновесия  $u^*$ ). Это условие принимает следующий вид:

$$\prod_{i=1}^n \operatorname{Re} \lambda_i(a) = 0,$$

где  $\lambda_i(a)$  — собственные числа матрицы Якоби, зависящие от вектора параметров  $a$ . Отметим, что бифуркации положений равновесия далеко не исчерпывают список бифуркаций, возможных в непрерывных динамических системах.

**Пример 4.1** (Гиперболические положения равновесия в одномерных системах). В одномерных системах  $\dot{u} = f(u)$ ,  $u \in \mathbb{R}$  положения равновесия имеют единственное собственное значение  $\lambda = f'(u^*)$ . Если  $\lambda < 0$ , то положение равновесия асимптотически устойчиво, если  $\lambda > 0$ , то положение равновесия неустойчиво. Подробнее см. пункт 1.2.

**Пример 4.2** (Гиперболические положения равновесия на плоскости). Рассмотрим двумерную динамическую систему

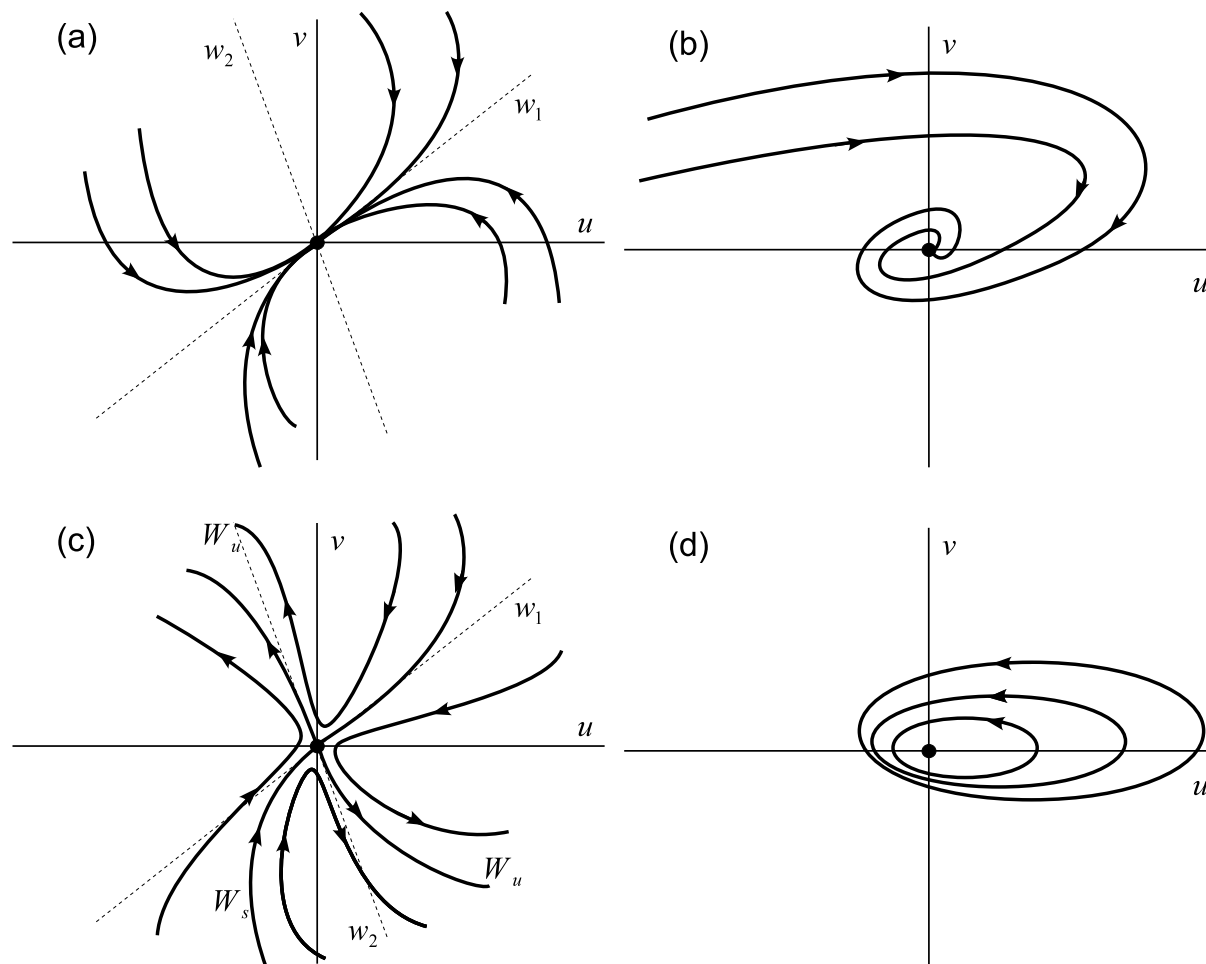
$$\begin{aligned} \dot{u} &= f(u, v), \\ \dot{v} &= g(u, v), \end{aligned} \tag{4.4}$$

где  $u, v \in \mathbb{R}$ . Пусть  $(u, v) = (0, 0)$  — положение равновесия задачи (4.4). Матрица Якоби имеет вид

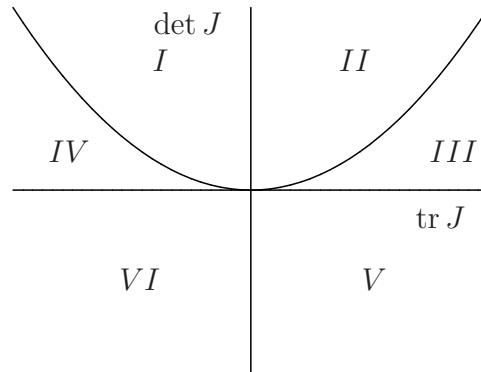
$$J(u, v) = \begin{pmatrix} f_u(u, v) & f_v(u, v) \\ g_u(u, v) & g_v(u, v) \end{pmatrix}.$$

Соответственно, есть два собственных числа  $\lambda_1, \lambda_2$ , которые являются корнями характеристического уравнения

$$\lambda^2 - \lambda \operatorname{tr} J + \det J = 0,$$



**Рис. 4.2.** Гиперболические положения равновесия систем на плоскости. (a) Устойчивый узел. Собственные числа  $\lambda_1 < \lambda_2 < 0$ . Направление  $w_1$  отвечает собственному вектору, соответствующему  $\lambda_1$ . (b) Устойчивый фокус. Собственные числа комплексно сопряженные,  $\text{Re } \lambda < 0$ . (c) Седло. Собственные числа  $\lambda_1 > 0 > \lambda_2$ . Направление  $w_1$  отвечает собственному вектору, соответствующему  $\lambda_1 > 0$ , направление  $w_2$  отвечает собственному вектору, соответствующему  $\lambda_2 < 0$ . Множество  $W_s$  обозначает устойчивое множество седловой точки,  $W_u$  — неустойчивое множество седловой точки. (d) Пример негиперболического положения равновесия, для которого  $\lambda_1 = \bar{\lambda}_2$ . Чтобы иметь такое положение равновесия, динамическая система должна быть либо линейной, либо обладать специальной структурой (пример: система Лотки–Вольтерры, которую мы подробно рассмотрим в следующей главе.) Неустойчивые узел и фокус получаются из (a) и (b), если изменить направление времени на противоположное.



**Рис. 4.3.** Устойчивость положений равновесия в зависимости от величин  $\text{tr } J$  и  $\det J$ . Линия на рисунке  $(\text{tr } J)^2 = 4 \det J$ . Область I — устойчивые фокусы; II — неустойчивые фокусы; III — неустойчивые узлы; IV — устойчивые узлы; V, VI — седла.

в явном виде

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr } J \pm \sqrt{(\text{tr } J)^2 - 4 \det J}}{2}.$$

Существуют три топологических класса гиперболических положений равновесия на плоскости: устойчивые узлы (фокусы), седла, неустойчивые узлы (фокусы). Первый класс положений равновесия асимптотически устойчив (положения равновесия являются частным случаем более общего понятия аттрактор), седла неустойчивы, неустойчивы узлы (фокусы), которые также являются частными случаями репеллеров. Узлы и фокусы (одинаковой устойчивости) топологически эквивалентны, но могут быть определены по мнимой части собственного значения (примеры приведены на рис. 4.2).

Подчеркнем, что у неустойчивой точки седлового типа существует устойчивое множество, касательное к собственному вектору матрицы Якоби, отвечающему отрицательному собственному числу. На рис. 4.2с устойчивое и неустойчивое множества линеаризованной системы совпадают с направлениями  $w_1$  и  $w_2$ . Устойчивое и неустойчивое множества седловой точки иногда называют *сепаратрисами* (также их часто называют *устойчивым и неустойчивым многообразиями* положения равновесия).

Суммарная информация о характере положения равновесия в зависимости от величин  $\text{tr } J$  и  $\det J$  приведена на рис. 4.3. На координатных осях и кривой, задаваемой уравнением  $(\text{tr } J)^2 = 4 \det J$ , гиперболичность положения равновесия нарушается.

Если размерность фазового пространства  $n > 2$ , то классификация гиперболических положений равновесия становится громоздкой. В этом случае все множество гиперболических положений равновесия разбивают на притягивающие или стоки (размерность устойчивого многообразия совпадает с размерностью пространства состояний,  $n_+ = n$ ), отталкивающие или истоки (размерность неустойчивого множества

совпадает с размерностью пространства состояний,  $n_- = n$ ) и положения равновесия седлового типа, когда одновременно существуют устойчивое и неустойчивое многообразия. Отметим, что в ряде случаев данная классификация оказывается слишком грубой и дополнительно учитывается число вещественных и мнимых собственных чисел матрицы Якоби.

### 4.3 Первые интегралы. Функция Ляпунова

Пусть задана динамическая система

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in \mathbb{R}^n, \quad f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n \quad (4.5)$$

и дифференцируемая функция  $V: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ . Напомним, что в каждой точке  $u$  фазового пространства вектор  $f$  задает направление, касательное к фазовым траекториям, если  $f(u) \neq 0$ . Рассмотрим скорость изменения функции  $V(u)$  в направлении вектора  $f$  (производная в направлении  $f$ ). По определению производной в направлении вектора  $f$  имеем:

$$\frac{\partial V}{\partial f} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial u_i} f_i(u) = \langle \text{grad } V, f \rangle.$$

Здесь  $\text{grad } V$  — это вектор, состоящий из частных производных функции  $V(u)$ , часто градиент также обозначают  $\nabla V$ .

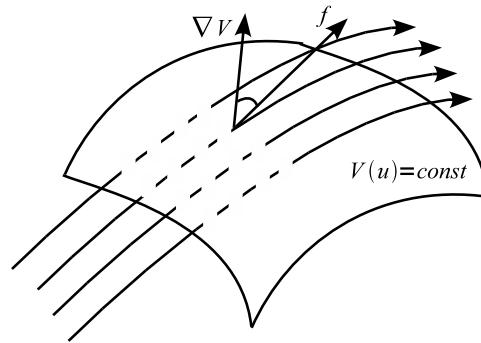
**Определение 4.2.** Производной  $L_t V$  или производной вдоль траекторий системы (4.5) называется выражение

$$L_t V = \langle \text{grad } V, \dot{u} \rangle = \sum \frac{\partial V}{\partial u_i} \dot{u}_i = \sum \frac{\partial V}{\partial u_i} f_i(u) = \langle \text{grad } V, f \rangle.$$

Пусть  $L_t V(u)$  — производная вдоль траекторий системы (4.5). Если  $L_t V(u) \geq 0$  ( $L_t V(u) \leq 0$ ) в некоторой области  $D$ , то функция  $V(u)$  не убывает (не возрастает) вдоль любой фазовой траектории системы (4.5), лежащей в области  $D$ .

Поясним этот результат следующим рассуждением. Пусть  $S$  — часть гиперплоскости  $V(u) = \text{const}$ , лежащая в области  $D$ . Тогда в каждой точке  $u \in S$  вектор  $\text{grad } V(u)$  задает направление нормали к гиперплоскости (см. рис. 4.4). Вектор  $f$  образует с нормалью некоторый угол. Если  $L_t V(u) \geq 0$ , то этот угол острый. Следовательно, движение по фазовой траектории осуществляется в ту часть фазового пространства, в которую направлен вектор  $\text{grad } V(u)$ . Поскольку вектор градиента указывает направление, в котором происходит рост функции  $V(u)$ , то функция  $V$  не убывает в этом направлении. Аналогично рассматривается случай, когда  $L_t V \leq 0$ .

Если же  $L_t V = 0$ , то  $\langle \text{grad } V(u), f(u) \rangle = 0$  и, следовательно, вектор  $f$  лежит в касательной плоскости к гиперповерхности  $S$  в точке  $u$ . В этом случае функция  $V(u)$



**Рис. 4.4.** Если  $L_t V(u) \geq 0$  в некоторой области  $D$ , то функция  $V(u)$  не убывает вдоль любой фазовой траектории системы (4.5), лежащей в области  $D$ .

называется *первым интегралом* системы (4.5). Причем фазовые траектории системы лежат в гиперплоскости  $V(u) = \text{const}$ . Если  $u$  не является неподвижной точкой системы, то можно доказать, что в достаточно малой окрестности этой точки существует  $n - 1$  независимых первых интегралов [1, 45]. Этот результат, по существу, является следствием свойства о выпрямлении векторного поля в окрестности неподвижной точки. Действительно, если система приведена к виду

$$\dot{v}_1 = 0, \quad \dot{v}_2 = 0, \quad \dots \quad \dot{v}_{n-1} = 0, \quad \dot{v}_n = 1,$$

то первыми интегралами будут функции  $v_1, v_2, \dots, v_{n-1}$  соответственно. Отыскание первых интегралов системы является важной задачей, поскольку знание каждого первого интеграла позволяет сократить размерность системы на единицу. В случае двух уравнений

$$\frac{du_1}{dt} = f_1(u), \quad \frac{du_2}{dt} = f_2(u)$$

первый интеграл системы может быть найден аналитически, если удастся найти общее решение дифференциального уравнения

$$\frac{du_1}{du_2} = \frac{f_1(u)}{f_2(u)}$$

в форме  $\Phi(u_1, u_2) = \text{const}$ .

При каждом значении параметра  $c$  последняя формула задает в плоскости  $u_1, u_2$  фазовую траекторию, т.е. первым интегралом является функция  $\Phi(u_1, u_2)$ . Непосредственно проверяется, что  $L_t \Phi = 0$ .

В общем случае, если, например,  $f_n(u) \neq 0$ , то для отыскания первых интегралов необходимо найти общее решение системы из  $n - 1$  дифференциального уравнения

$$\frac{du_1}{du_n} = \frac{f_1(u)}{f_n(u)}, \quad \dots, \quad \frac{du_{n-1}}{du_n} = \frac{f_{n-1}(u)}{f_n(u)}.$$

Для этой системы справедливы условия теоремы существования и единственности решения, поэтому интегральные кривые (фазовые траектории) не пересекаются. Особенности возникают, когда  $f_1(u^*) = f_2(u^*) = \dots = f_n(u^*) = 0$ , т.е. когда  $u^*$  — положение равновесия.

Отметим, что в физических системах первые интегралы обычно задают некоторые законы сохранения (энергии, массы и т.д.).

А.М. Ляпунов одним из первых заметил, что производную вдоль траекторий системы можно использовать для исследования устойчивости положений равновесия динамических систем. Действительно, пусть  $u^*$  — неподвижная точка системы (4.5), а  $V(u)$  — положительно определенная функция в окрестности точки  $u^*$ , такая, что  $V(u^*) = 0$ . Если  $L_t V(u) \leq 0$  для любых точек  $u$  из окрестности точки  $u^*$ , то функция  $V(u)$  не возрастает вдоль любых фазовых траекторий. Следовательно, фазовая траектория системы не покидает окрестности точки  $u^*$ . Это нестрогое рассуждение лежит в основе следующего важного определения.

**Определение 4.3.** *Непрерывная функция  $V: U(u^*) \rightarrow \mathbb{R}$ , где  $U(u^*)$  — некоторая окрестность  $u^*$ , называется функцией Ляпунова, если выполнены следующие условия:*

1.  $V(u^*) = 0$ ,  $V(u) > 0$  для всех  $u \neq u^*$  в  $U(u^*)$ ;
2.  $V(u(t_0; u_0)) \geq V(u(t_1; u_0))$  при  $t_0 < t_1$  для любого решения  $u(t, u_0) \in U(u^*) \setminus \{u^*\}$ .

Если во втором условии потребовать выполнение строгого неравенства, то  $V(u)$  называется строгой функцией Ляпунова.

Прежде всего заметим, что обычно функция Ляпунова предполагается дифференцируемой, поэтому условие 2 переписывается в виде:

$$L_t V(u) \leq 0, \quad u \in U(u^*)$$

для функции Ляпунова и

$$L_t V(u) < 0, \quad u \neq u^*, \quad u \in U(u^*)$$

для строгой функции Ляпунова.

Анализ устойчивости положений равновесия с помощью функций Ляпунова основывается на следующей теореме Ляпунова (доказательство, см., например, в [45]).

**Теорема 4.2.** *Пусть  $u^*$  — положение равновесия системы (4.5). Если в некоторой окрестности точки  $u^*$  существует функция Ляпунова, то положение равновесия  $u^*$  устойчиво. Если  $L_t V(u) < 0$ ,  $u \neq u^*$ ,  $u \in U(u^*)$ , то положение равновесия асимптотически устойчиво.*



Отметим, что для отыскания функции Ляпунова не существует регулярных методов. В каждом конкретном случае необходимо специальное исследование. Часто в качестве функций Ляпунова удобно брать положительно определенные квадратичные формы от  $(u - u^*)$ . Следует также отметить, что с помощью функции Ляпунова можно получить результаты, касающиеся не только локального поведения траекторий.

Если для положения равновесия  $u^*$  существует строгая функция Ляпунова (другими словами, функция  $V(u)$  является строго убывающей вдоль траекторий системы (4.5)), то множества  $W_c = \{u \in W: V(u) \leq c\}$  могут помочь в исследовании множества начальных условий, для которых траектории сходятся к асимптотически устойчивому положению равновесия. Эта задача значительно сложнее, чем анализ устойчивости положения равновесия. Для более строгого описания введем ряд важных определений.

**Определение 4.4.** Пусть  $u^*$  — асимптотически устойчивое положение равновесия динамической системы  $\dot{u} = f(u)$ . Областью (или бассейном) притяжения положения равновесия  $u^*$  называется множество начальных условий  $u_0$  таких, что  $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t; u_0) = u^*$ . Если область притяжения положения равновесия  $u^*$  совпадает с пространством состояний динамической системы  $\dot{u} = f(u)$  (для почти всех начальных условий), то положение равновесия  $u^*$  называется глобально асимптотически устойчивым (глобальным аттрактором).

Заметим, что любое множество  $W$ , на котором  $V(u)$  — строгая функция Ляпунова, является подмножеством области притяжения положения равновесия  $u^*$ .

**Определение 4.5.** Множество  $U$  называется положительно инвариантным множеством динамической системы (4.5), если для любого  $u_0 \in U$  положительная полуорбита  $\{u(t; u_0): t \geq 0\}$  содержится в  $U$ . Ограниченное положительно инвариантное множество называется областью захвата.

Если  $V(u)$  — функция Ляпунова для  $u^*$ , заданная на множестве  $W$ , а  $c$  — положительное действительное число, то множества  $W_c = \{u \in W: V(u) \leq c\}$  являются положительно инвариантными. Если, кроме того,  $V(u) \rightarrow \infty$  при  $\|u\| \rightarrow \infty$ , то множество  $W_c$  — область захвата.

Во многих задачах можно найти область захвата в явной форме. Для этого достаточно показать, что векторное поле во всех точках границы этой области направлено внутрь. Соответствующие примеры приведены ниже.

## 4.4 Предельные множества

При анализе динамических систем с непрерывным временем нас чаще всего интересуют возможные асимптотические состояния системы, к которым стремятся орбиты

с течением времени. Информация о таких асимптотических состояниях заключена в предельных множествах.

Рассмотрим динамическую систему

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in U \subset \mathbb{R}^n, \quad f: U \rightarrow \mathbb{R}^n. \quad (4.6)$$

**Определение 4.6.** Точка  $v$  называется положительной (отрицательной) предельной точкой траектории, соответствующей решению  $u(t; u_0)$ , если существует последовательность  $\{t_k\}$ ,  $t_k \rightarrow \infty$  ( $t_k \rightarrow -\infty$ ) таких, что  $u(t_k; u_0) \rightarrow v$ .

**Определение 4.7.** Множество всех положительных (отрицательных) предельных точек траектории, отвечающей  $u(t; u_0)$ , называется омега-предельным (альфа-предельным) множеством и обозначается  $\omega(u_0)$  ( $\alpha(u_0)$ ).

Отметим, что величины  $\{u_k = u(t_k; u_0)\}$  образуют сходящуюся последовательность только при выборе соответствующей подпоследовательности  $\{t_k\}$  (см. рис. 4.5).

Если точка  $u_0$  — положение равновесия, то  $\omega(u_0) = \alpha(u_0) = u_0$ . Кроме того, для всех таких точек  $u_0$  альфа-предельное множество системы (4.6) совпадает с омега-предельным множеством системы  $\dot{u} = -f(u)$ . Далее не будем различать множества  $\omega(u_0)$  и  $\alpha(u_0)$ , называя их предельным множеством.

Основные свойства предельных множеств описываются следующей теоремой (доказательство см., например, в [45, 56]).

**Теорема 4.3.** Множества  $\omega(u_0)$  и  $\alpha(u_0)$  замкнуты и инвариантны. Кроме того, если решение  $u(t; u_0)$  ограничено при  $t \rightarrow \infty$ , то предельное множество связно и не пусто.

Чтобы получить представление о предельном множестве, нет необходимости искать решение системы (4.6). Для этого воспользуемся функциями ляпуновского типа, которые являются монотонными вдоль траекторий системы (4.6). Точнее говоря, справедлива следующая теорема [102].

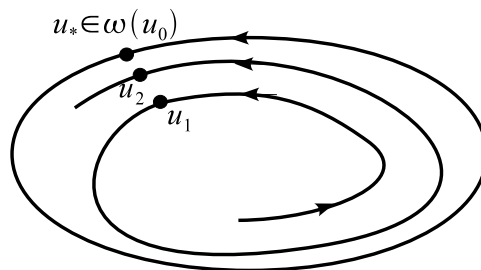


Рис. 4.5. Сходящаяся подпоследовательность точек.

**Теорема 4.4.** Пусть система (4.6) определена на некотором множестве  $U \subseteq \mathbb{R}^n$ . Пусть функция  $V: U \rightarrow \mathbb{R}$  непрерывно дифференцируема. Если для некоторого решения  $u(t; u_0)$ , принадлежащего  $U$  для всех  $t \geq 0$  ( $t \leq 0$ ), производная в силу системы  $L_t V$  удовлетворяет неравенству  $L_t V \leq 0$  (или  $L_t V \geq 0$ ), то  $\omega(u_0) \cap U$  ( $\alpha(u_0) \cap U$ ) содержится во множестве  $\{u \in U: L_t V = 0\}$ .

*Доказательство.* Пусть  $v \in U \cap \omega(u_0)$ . Следовательно, существует последовательность  $\{t_k\}$ ,  $t_k \rightarrow \infty$  такая, что  $u(t_k; u_0) \rightarrow v$ . Предположим, что  $L_t V \geq 0$  вдоль траекторий  $u(t; u_0)$ . Следовательно, в силу непрерывности функции  $V$ , имеем  $L_t V(v) \geq 0$ . Если  $L_t V(v) = 0$ , то все доказано. Пусть  $L_t V(v) > 0$ . Это означает, что для траектории, выходящей из точки  $v$ , выполняется неравенство

$$V(u(t; v)) > V(v)$$

для всех достаточно малых  $t > 0$ .

Функция  $V(u(t; u_0))$  — монотонно неубывающая, поэтому

$$V(u(t; u_0)) \leq V(v) \quad (4.7)$$

для всех  $t \in \mathbb{R}$ .

Рассмотрим траекторию  $u(t + t_k; u_0)$ , которая является решением (4.6). В силу свойств решения  $u(t + t_k; u_0) = u(t; u(t_k; u_0))$ , и, следовательно,

$$V(u(t; u(t_k; u_0))) > V(v)$$

по предположению. Но это противоречит (4.7).  $\square$

Применение теоремы 4.4 основывается на двух идеях. В первом случае возможно указать положительно инвариантную ограниченную область, в которой по теореме 4.3 предельное множество не пусто. Тогда, построив соответствующую функцию  $V$ , можно получить информацию об этом множестве. Во втором случае удастся доказать, например, асимптотическую устойчивость положения равновесия  $u^*$ . Тогда точка  $u^*$  является предельной для траекторий, начинающихся в некоторой окрестности  $U$  равновесия  $u^*$ . Функция  $V$ , заданная на множестве  $W \supset U$ , позволяет определить, возможны ли другие асимптотические состояния системы. Если множество нулей  $L_t V$  состоит из единственной точки  $u^*$ , то вся область  $U$  включена в бассейн притяжения  $u^*$ .

Достаточно часто множество нулей  $L_t V$  состоит более чем из одной точки, тогда информацию о притягивающем множестве можно получить с помощью следующего утверждения [56].

**Теорема 4.5** (Ласалль). Рассмотрим динамическую систему

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in U, \quad f: U \rightarrow \mathbb{R}^n.$$

Пусть область  $K \subset U$  положительно инвариантна, и пусть существует такая функция  $V: U \rightarrow \mathbb{R}$ , что  $L_t V(u) \leq 0$  (или  $L_t V(u) \geq 0$ ) для всех  $u \in K$ . Обозначим  $\tilde{K} = \{u \in K: L_t V(u) = 0\}$ . Тогда траектории динамической системы стремятся к максимальному инвариантному подмножеству множества  $\tilde{K}$ .

## 4.5 Одномерное движение частицы в потенциальном поле

Рассмотрим одномерное уравнение Ньютона

$$m\ddot{x} = F(x), \quad x(0) = x_0, \quad \dot{x}(0) = p_0.$$

Это уравнение эквивалентно системе

$$\begin{aligned} \dot{x} &= p, \\ \dot{p} &= f(x), \quad f(x) = \frac{1}{m}F(x). \end{aligned} \tag{4.8}$$

Функция  $U(x)$  называется потенциалом системы, если  $U'(x) = -f(x)$ . Далее предположим, что  $f$  — непрерывная функция. Потенциал определяется с точностью до произвольной постоянной. Первый интеграл системы (4.8) называется гамильтонианом и определяется равенством

$$H(x, p) = \frac{p^2}{2} + U(x) = \text{const} = C. \tag{4.9}$$

Действительно, непосредственно проверяется, что

$$L_t H(x, p) = \frac{\partial H}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial H}{\partial p} \dot{p} = -f(x)p + pf(x) \equiv 0.$$

Гамильтониан задает полную энергию системы (4.8), которая остается неизменной в течение всего времени эволюции системы. Для того, чтобы отыскать значение постоянной  $C$ , которая отвечает движению с начальными данными  $x(0) = x_0$ ,  $p(0) = p_0$  достаточно вычислить

$$H(x_0, p_0) = \frac{p_0^2}{2} + U(x_0). \tag{4.10}$$

Положения равновесия системы представляют пары чисел  $(x^*, 0)$ , таких, что  $f(x^*) = -U'(x^*) = 0$ , т.е.  $x^*$  является критической точкой потенциала  $U(x)$ . Если задан потенциал системы, то фазовые траектории системы могут быть получены непосредственно из равенства (4.9). Действительно, пусть  $x$  не является положением равновесия системы, т.е.  $U'(x) \neq 0$ . Из теоремы о неявной функции следует, что в окрестности точки  $(x, p)$  равенство (4.9) может быть разрешено относительно переменной  $x$  в форме  $x = \varphi(p)$ , где  $\varphi$  — гладкая дифференцируемая функция переменной  $p$ .

С другой стороны, из четности функции  $H$  по переменной  $p$  следует, что если точка  $(x, p)$  принадлежит фазовой кривой, то и точка  $(x, -p)$  будет также принадлежать фазовой кривой.

Таким образом, везде, кроме положений равновесия  $(x^*, 0)$ , фазовые траектории системы представляют собой гладкие кривые, симметричные относительно оси  $x$ .

Равенство (4.9) позволяет интегрировать систему

$$\dot{p} = \pm \sqrt{2(H_0 - U(x))}, \quad \pm \int_{x_0}^x \frac{dx}{\sqrt{2(H_0 - U(x))}} = t. \quad (4.11)$$

Здесь величина  $H_0$  определена равенством (4.10).

Пусть потенциальная энергия системы  $U(x)$  имеет вид, изображенный на рис. 4.6. Предположим, что  $U(x)$  — дважды непрерывно дифференцируемая функция и имеет две точки, в которых  $U'(x_i^*) = 0$ ,  $i = 1, 2$ ,  $U(-\infty) = +\infty$ ,  $U(+\infty) = 0$ . В этом случае имеется два положения равновесия  $(x_1^*, 0)$  и  $(x_2^*, 0)$ . Из (4.11) следует, что  $U(x) \leq H_0$ , поэтому движение может происходить только в тех областях, где выполняется это равенство.

В данном примере это интервалы  $(x_1, x_2)$  и  $(x_3, +\infty)$ . В точках, где  $U(x) = H_0$ , имеем  $p = 0$ , т.е. скорость частицы обращается в нуль. Легко также заметить, что если разность  $H_0 - U(x)$  увеличивается, то скорость частицы возрастает и наоборот. В итоге получаем фазовую траекторию движения системы, соответствующую заданным начальным условиям и, соответственно, значению уровня полной энергии  $H_0$ . Продолжая таким образом построение фазовых кривых, соответствующих другим уровням энергии, получим фазовый портрет системы.

Следует заметить, что пользуясь второй формулой (4.11), можно вычислить время, необходимое для движения из точки  $\bar{x}_1$  в точку  $\bar{x}_2$ , если только эти точки не совпадают с положением равновесия. Действительно пусть, например, точка  $\bar{x}_2$  совпадает с точкой  $x_2^*$ . В окрестности этой точки имеет место равенство

$$U(x) = U(x_2^*) + U'(x_2^*)(x - x_2^*) + 0(|x - x_2^*|^n), \quad n \geq 2.$$

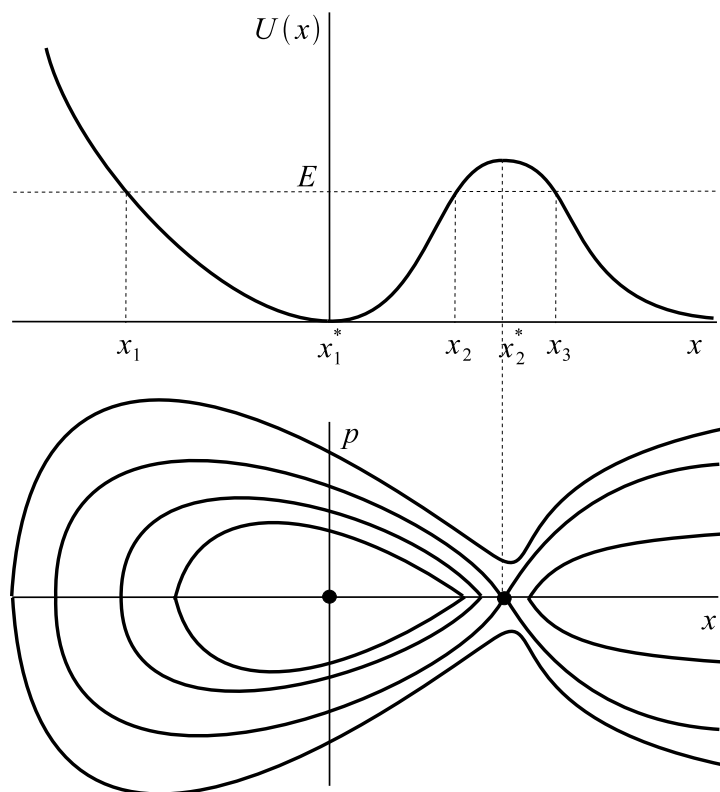
Так как  $U(x_2^*) = H_0$ ,  $U'(x_2^*) = 0$ , то в окрестности точки  $x_2^*$  имеем

$$H_0 - U(x) = 0(|x - x_2^*|^n), \quad n \geq 2.$$

Следовательно, интеграл (4.11) расходится.

## 4.6 Упражнения

**Упражнение 4.1.** Определить характер фазовых траекторий линейной системы  $\dot{x} = Ax$ ,  $x \in \mathbb{R}^4$ , если



**Рис. 4.6.** Построение фазовых кривых гамильтоновой системы с использованием функции потенциала. Пояснения см. в тексте.

1.

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & 1 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 1 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda & 1 \\ 0 & 0 & 0 & \lambda \end{pmatrix}$$

2.

$$A = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta & 0 & 0 \\ \beta & \alpha & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda & 1 \\ 0 & 0 & 0 & \lambda \end{pmatrix}$$

3.

$$A = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta & 0 & 0 \\ \beta & \alpha & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \gamma & -\delta \\ 0 & 0 & \delta & \gamma \end{pmatrix}$$

**Упражнение 4.2.** Применить теорему 4.1 о линеаризации и провести классификацию неподвижных точек систем

1.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_2^2 - 3x_1 + 2 \\ \dot{x}_2 &= x_1^2 - x_2^2\end{aligned}$$

2.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 - x_2 - e^{x_1} \\ \dot{x}_2 &= x_1 - x_2 - 1\end{aligned}$$

3.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_2 \\ \dot{x}_2 &= -x_1 + x_1^3\end{aligned}$$

4.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 - x_2 + x_1x_2 \\ \dot{x}_2 &= x_1 - x_2 - x_2^2\end{aligned}$$

**Упражнение 4.3.** С помощью функции Ляпунова  $V = ax_1^2 + bx_1x_2 + cx_2^2$ ,  $a > 0$ ,  $ac > b^2$  исследовать устойчивость положение равновесия  $(0, 0)$  следующих систем

1.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -x_1^3 - x_2 \\ \dot{x}_2 &= x_1 - x_2^3\end{aligned}$$

2.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -x_1^3 + x_2 \sin x_1 \\ \dot{x}_2 &= -x_2 - x_1^2x_2 - x_1 \sin x_1\end{aligned}$$

3.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -x_2 + x_1(x_1^2 + x_2^2) \sin \sqrt{x_1^2 + x_2^2} \\ \dot{x}_2 &= -x_1 + x_2(x_1^2 + x_2^2) \sin \sqrt{x_1^2 + x_2^2}\end{aligned}$$

4.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \alpha x_1 + x_2^n \\ \dot{x}_2 &= \alpha x_2 - x_1^n,\end{aligned}\quad \alpha \in \mathbb{R}, \quad n \in \mathbb{N}.$$

**Упражнение 4.4.** При каких условиях на функцию  $f(x_1, x_2)$  следующая система имеет устойчивое положение равновесия в точке  $(0, 0)$ ?

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -x_2 + f(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2 &= \sin x_1\end{aligned}$$

**Упражнение 4.5.** Исследовать устойчивость неподвижных точек системы. Найти бассейн притяжения для системы

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \mu_1 x_1 - x_1(x_1^2 + x_2^2) - x_1 x_2^2 \\ \dot{x}_2 &= \mu_2 x_2 - x_2(x_1^2 + x_2^2) - x_2 x_1^2.\end{aligned}$$

**Упражнение 4.6.** Доказать, что положение равновесия системы

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= 2x_2(x_3 - 1) \\ \dot{x}_2 &= -x_1(x_3 - 1) \\ \dot{x}_3 &= x_1 x_2\end{aligned}$$

устойчиво. Будет ли оно асимптотически устойчиво?

**Упражнение 4.7.** Найти гамильтониан частицы, движущейся по закону

$$\ddot{x} = -x + \alpha x^2, \quad \alpha > 0.$$

**Упражнение 4.8.** Изучить предельные множества системы

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \frac{\partial E}{\partial y} + \lambda E \frac{\partial E}{\partial x} \\ \dot{y} &= -\frac{\partial E}{\partial x} + \lambda E \frac{\partial E}{\partial y},\end{aligned}\quad \lambda \in \mathbb{R}, \quad E = y^2 - 2x^2 + x^4.$$



## Элементы математической теории межпопуляционных отношений. Анализ двумерных моделей

Одно из центральных мест в книге занимают исследования математических моделей взаимодействующих популяций. Следуя работе [44], приводятся общие сведения по терминологии межвидовых отношений. Кроме того, рассматриваются математические модели процессов, которые формально не укладываются в рамки моделей взаимодействующих популяций, однако аналогичны им по форме записи и методам анализа.

### 5.1 Классификация межвидовых отношений

Опишем формально динамическую систему с непрерывным временем, моделирующую динамику численностей взаимодействующих популяций. Пусть динамика численности изолированной популяции определяется дифференциальным уравнением  $\dot{u} = uf(u)$ . Здесь  $u(t)$  — численность популяции в момент времени  $t$ ,  $f(u)$  — коэффициент прироста, который зависит от текущей численности. Если имеется несколько взаимодействующих популяций, то коэффициент прироста каждой из популяций в самой общей ситуации зависит от численностей всех рассматриваемых популяций, и мы получаем систему дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1 f_1(u_1, u_2, \dots, u_n), \\ \dot{u}_2 &= u_2 f_2(u_1, u_2, \dots, u_n), \\ &\dots \\ \dot{u}_n &= u_n f_n(u_1, u_2, \dots, u_n), \end{aligned} \tag{5.1}$$

где  $u = (u_1, u_2, \dots, u_n)$  — вектор численностей (или плотностей) взаимодействующих популяций,  $f(u)$  — вектор-функция,  $f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ , каждая компонента которой представляет собой коэффициент прироста соответствующего вида. Динамическую систему (5.1) будем называть *системой популяционной динамики*. Систему (5.1) часто называют *популяционной моделью Колмогорова*.

Для классификации взаимодействия между видами каждой паре видов рассматриваемого сообщества сопоставляется комбинация из двух символов, каждый из которых может быть плюсом («+»), нулем («0») или минусом («-»), в зависимости от направления влияния численности одного на скорость роста другого вида. Подчеркнем, что эта классификация относится именно к случаю описания популяций на уровне полного популяционного агрегирования, так как проводится только в терминах численностей (плотностей) взаимодействующих популяций и их скоростей изменения (коэффициентов прироста).

Рассмотрим последовательно все возможные типы межпопуляционных взаимодействий.

1. *Нейтрализм* («0»–«0»). Популяции двух видов связаны отношением нейтрализма, если они не оказывают непосредственного влияния друг на друга. Формально это выражается тем фактом, что скорости прироста каждого из видов, связанного отношением нейтрализма, не зависят от численностей этих видов. Отметим, что косвенное влияние таких видов друг на друга может быть весьма существенно.
2. *Аменсализм* («-»–«0»). К этому типу относятся межвидовые отношения самой различной природы, проявляющиеся в том, что один из видов взаимодействующей пары оказывает отрицательное воздействие на рост другого, хотя сам не испытывает существенного влияния с его стороны. Односторонние отрицательные взаимодействия известны между растениями, между микроорганизмами, а также между парами видов, представляющих различные царства органического мира, например, между растениями и животными, растениями и микроорганизмами и, наконец, животными и микроорганизмами. Понятно, что формально данное отношение описывается таким образом, что коэффициент прироста первого из видов тем меньше, чем больше численность второго, тогда как коэффициент прироста второго не зависит от численности первого.
3. *Комменсализм* («+»–«0»). К этой категории относятся разнообразные случаи отношений между двумя видами, когда первый вид, называемый «хозяином», положительно воздействует на второй, называемый «комменсалом», хотя последний никак не влияет на хозяина. Наиболее распространенная форма комменсализма состоит в том, что комменсал тем или иным способом получает от хозяина пищу, обеспечивая тем самым свое существование. Например, у льва имеется целый ряд комменсалов: гиены, шакалы, птицы-падальщики, питающиеся объедками, которые оставляет этот хищник.
4. *Конкуренция* («-»–«-»). Конкуренцией называется любое взаимно отрицательное отношение между видами. Ее частными случаями являются: конкуренция (в узком смысле слова) за тот или иной ограниченный ресурс (соперничество), взаимное ингибирование (антагонизм) и непосредственная борьба

между представителями разных видов (агрессия). В модели (5.1) конкуренция описывается включением в коэффициенты прироста взаимодействующих видов численностей этих видов, причем соответствующие функции монотонно убывающие в зависимости от численности.

5. Отношения типа «жертва–эксплуататор» («+»–«-»). К этой категории отношений принадлежат любые отношения между двумя видами, при которых увеличение (уменьшение) численности популяции первого («жертвы») влечет за собой увеличение (уменьшение) численности популяции второго («эксплуататора»), тогда как увеличение (уменьшение) численности второго вызывает уменьшение (увеличение) численности первого. Наиболее важными примерами такого рода являются: растения и травоядное животное, жертва и хищник (в узком смысле этих терминов), паразит и хозяин. Отметим, что в силу своего широкого распространения и очевидности для наблюдателя, именно этот тип межвидовых отношений привлекал наибольшее внимание исследований (начиная с «Истории животных» Аристотеля).
6. *Мутуализм* («+»–«+»). Отношением мутуализма между двумя видами называется взаимно положительное влияние, которое они оказывают на скорости роста друг друга. Иногда в качестве синонима этого термина рассматривают понятие «симбиоза» двух видов.

С помощью приведенной классификации представляется возможным описывать популяционные взаимоотношения многовидовых систем.

Рассматривая взаимодействующие популяции как составные части моделируемой экосистемы, будем относить различные виды к одному из двух классов. Если популяция способна существовать в рамках данной модели в отсутствие других популяций, то такой вид назовем *автотрофом*, в противном случае, если популяция вымирает в отсутствие других, — *гетеротрофом*. Подчеркнем, что данные термины будут использоваться только в рамках той или иной идеализированной математической модели (точный смысл см. [44]). Например, рассматривая систему двух взаимодействующих видов «хищник–жертва», естественно считать жертву автотрофом. С другой стороны, если учитывать наличные ресурсы, необходимые для существования жертвы (например, растительность), то в такой модели жертва будет гетеротрофом.

## 5.2 Система Лотки–Вольтерры «хищник–жертва»

Одной из первых математических моделей взаимодействующих популяций является система обыкновенных дифференциальных уравнений, предложенная Вольтеррой [168] (Вито Вольтэрра, Vito Volterra, 1860–1940, итальянский математик и физик), которая исторически возникла в связи с попыткой объяснить колебания улова рыбы в Адриатическом море. Та же система была предложена Лоткой [130]

несколько ранее (Вольтерра значительно более полно провел анализ этой системы, однако Лотка каждый раз старался подчеркнуть свой приоритет в записи этой модели). Модель Лотки–Вольтерры<sup>1</sup> описывает взаимодействие двух видов, один из которых является хищником, а другой — жертвой (например, экологическая система караси–щуки или рыси–зайцы).

Если  $N(t)$  — численность жертв,  $P(t)$  — численность хищников в момент времени  $t$ , тогда модель Лотки–Вольтерры имеет вид

$$\dot{N} = aN - bNP, \quad \dot{P} = -dP + cNP, \quad (5.2)$$

где  $a, b, c, d$  — положительные постоянные.

Основные предположения, положенные в основу системы (5.2) характеризуются следующими гипотезами: в отсутствии хищников жертвы размножаются неограниченно ( $\dot{N} = aN$ ); хищники в отсутствии жертв вымирают ( $\dot{P} = -dP$ ); слагаемые, пропорциональные члену  $NP$ , рассматриваются как превращение энергии одного источника в энергию другого (эффект влияния популяции хищников на популяцию жертв заключается в уменьшении относительной скорости прироста численности жертв на величину, пропорциональную численности хищников).

Рассматривая систему (5.2) в качестве математической модели взаимодействующих популяций, естественно считать фазовым пространством множество  $\mathbb{R}_+^2 = \{N, P: N \geq 0, P \geq 0\}$ , которое является инвариантным, так как любая траектория, начинающаяся в  $\mathbb{R}_+^2$ , не может пересечь линии  $N = 0$  и  $P = 0$ , являющиеся фазовыми кривыми.

Как уже доказывалось ранее в пункте 1.7, в безразмерных переменных система (5.2) принимает вид

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u(1 - v), \\ \dot{v} &= \gamma v(u - 1), \end{aligned} \quad (5.3)$$

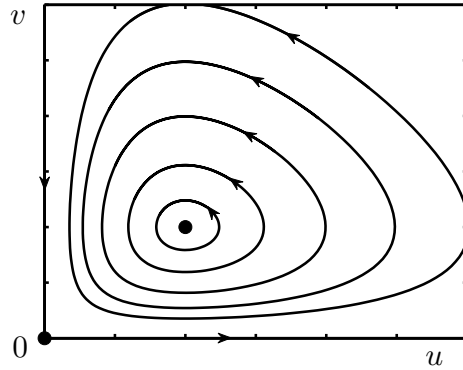
где

$$u(\tau) = \frac{d}{c}N(t), \quad v(\tau) = \frac{bP(t)}{a}, \quad \tau = at, \quad \gamma = \frac{c}{a}.$$

Система (5.3) имеет две неподвижные точки:  $(0, 0)$ ,  $(1, 1)$ . Стандартный линейный анализ показывает, что точка  $(0, 0)$  — седло. Для точки  $(1, 1)$  матрица Якоби имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \gamma & 0 \end{pmatrix},$$

<sup>1</sup>Название этой модели в русскоязычной литературе неоднозначно. Иногда (например, в [5]) не склоняются оба имени. Чаще, однако, имя Лотки склоняется, а Вольтерры — нет (например, в [37]). Правила русского языка (см. например, Розенталь Д.Э., Теленкова М.А., «Словарь трудностей русского языка», 3-е изд., доп. М., Русский язык, 1984) однозначно указывают, что в данном случае должны склоняться оба имени.



**Рис. 5.1.** Фазовый портрет системы «хищник–жертва» (5.3). Пространство состояний  $\mathbb{R}_+^2$  заполнено замкнутыми траекториями, которым отвечают периодические решения  $u(\tau)$ ,  $v(\tau)$ . Здесь и всюду далее по тексту жирными точками показаны положения равновесия, а стрелками — направление фазового потока.

ее собственные значения  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\gamma}$ . Другими словами, положение равновесия  $(1, 1)$  — негиперболическое, и линейный анализ не позволяет сделать вывод о его устойчивости.

Фазовые кривые системы (5.3) являются интегральными кривыми уравнения

$$\frac{dv}{du} = \gamma \frac{v(u-1)}{u(1-v)},$$

решение которого

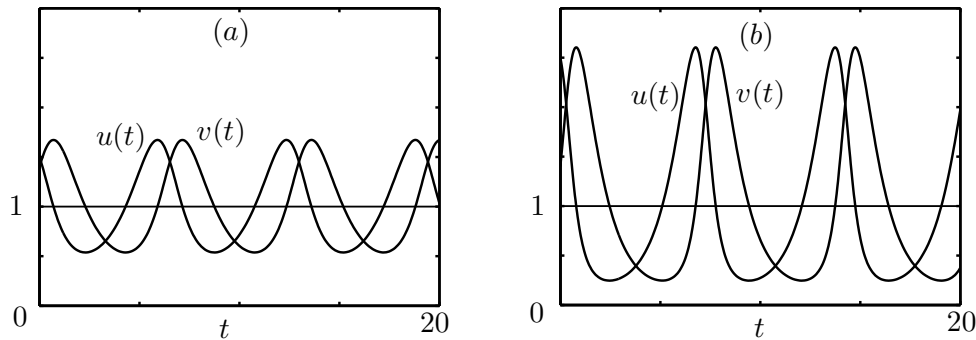
$$\gamma u + v - \ln u^\gamma v = H, \quad (5.4)$$

где  $H > H_{\min} = 1 + \gamma$ , где  $H_{\min}$  — минимум функции  $H(u, v)$ , который достигается в точке  $u = 1$ ,  $v = 1$ . Действительно,  $H_u(1, 1) = 0$ ,  $H_v(1, 1) = 0$  и  $H_{uu}(1, 1) < 0$ ,  $H_{uv}(1, 1) = 0$ ,  $H_{vv}(1, 1) < 0$ . Легко проверить, что  $L_t H(u, v) = 0$  и, следовательно, функция  $H(u, v)$  задает первый интеграл системы (5.3). Анализируя линии уровня функции  $H(u, v)$ , можно показать, что для любых  $H > H_{\min}$  они являются замкнутыми кривыми (см. рис. 5.1). В общем случае анализ линий уровня функции  $H(u, v)$  достаточно сложен. Если разложить в окрестности точки  $(1, 1)$  функцию  $H(u, v)$  в ряд Тейлора, то получим

$$H(u, v) = 1 + \gamma + \gamma \frac{(u-1)^2}{2} + \gamma \frac{(v-1)^2}{2} + o((u-1)^2) + o((v-1)^2).$$

Последнее равенство означает, что в окрестности точки  $(1, 1)$  существует обратимая дифференцируемая замена переменных, которая переводит  $H(u, v)$  в функцию

$$G(x, y) = 1 + \gamma + \frac{(x-1)^2}{2} + \frac{(y-1)^2}{2},$$



**Рис. 5.2.** Решения системы (5.3). В случае (a) начальные условия взяты близко к положению равновесия. В случае (b) — дальше от положения равновесия. Обратите внимание, что максимумы численности жертв опережают ближайшие максимумы численности хищников.

линии уровня которой — окружности. Следовательно, по крайней мере в окрестности точки  $(1, 1)$  линии уровня исходной функции  $H(u, v)$  представляют собой замкнутые кривые. Замкнутые фазовые траектории на плоскости  $u, v$  отвечают периодическим решениям системы (5.3). Начальные условия  $u(0) = u_0, v(0) = v_0$  определяют константу  $H$  в выражении (5.4). Типичные решения системы (5.3) приведены на рис. 5.2.

Основной недостаток системы (5.3) как математической модели экологической системы заключается в ее *структурной неустойчивости*: малое изменение правых частей (5.3) в метрике соответствующего пространства функций может приводить к качественному изменению поведения решений.

Отметим, что долгое время считалось, что математическая модель обязательно должна обладать свойством структурной устойчивости (так называемый *постулат устойчивости*). Подробное обсуждение этого вопроса, как и понятия структурной устойчивости, см. в [3].

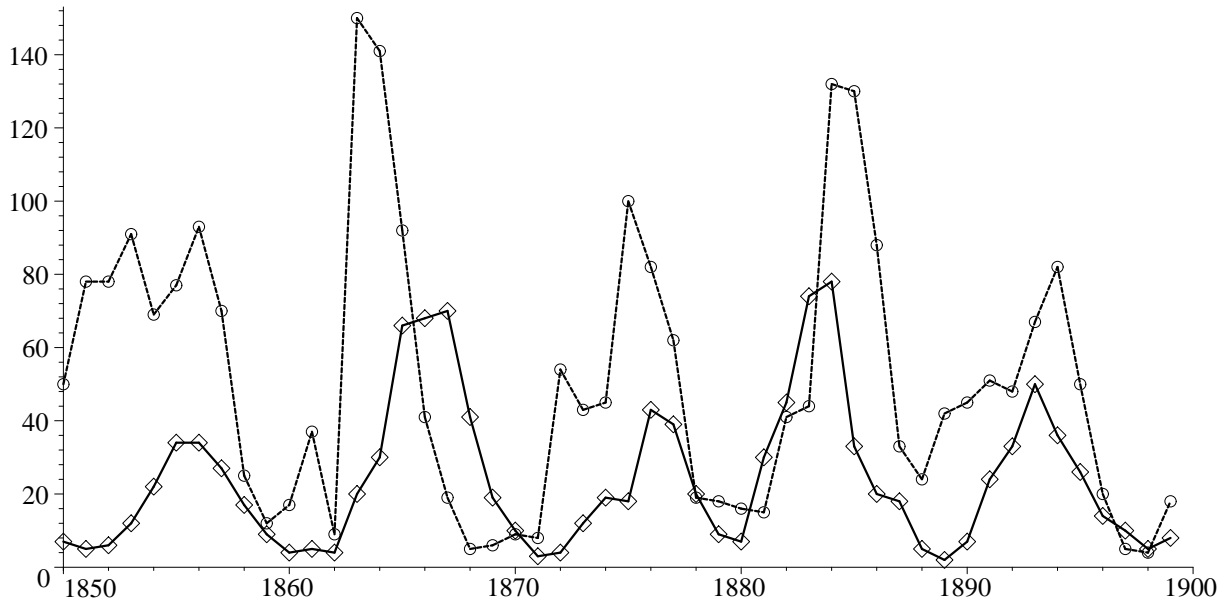
Одна из причин того, что система (5.3) является структурно неустойчивой, заключается в существовании первого интеграла. Системы, обладающие первым интегралом, называются *консервативными*. Первые интегралы консервативных систем, как правило, описывают некоторые «законы сохранения». Отметим, что в силу структурной неустойчивости такие системы редко используются в качестве математических моделей взаимодействующих популяций.

Понятие консервативности динамической системы тесно связано со свойством сохранения фазового объема. Любая консервативная система сохраняет фазовый объем (быть может после умножения правых частей на общий скалярный множитель).

Сделав замену переменных  $u = \ln N, v = \ln P$  в системе (5.2), получим

$$\dot{u} = a - be^v, \quad \dot{v} = -d + ce^u.$$

Непосредственно проверяется, что для правых частей системы выполняется условие



**Рис. 5.3.** Данные промысла зайца (○) и рыси (◇) в тыс. штук в Гудзонском заливе в течение второй половины XIX века [113].

$\operatorname{div} f = 0$ , т.е. система Лотки–Вольтерры сохраняет фазовый объем в  $\mathbb{R}_+^2$ .

Было сделано много попыток применить модель Лотки–Вольтерры к наблюдаемым колебаниям численности различных популяций (один из наиболее ярких примеров статистических данных приведен на рис. 5.3). С точки зрения количественного анализа эти попытки имели мало практической пользы в силу структурной неустойчивости системы (5.2) (обсуждение ряда других недостатков модели (5.2) см. в [141]). С другой стороны, система (5.2) позволяет сделать нетривиальные качественные выводы, подтверждаемые многочисленными наблюдениями.

**Утверждение 5.1** (Принцип Вольтерры). *Если в системе хищник–жертва, описываемой моделью (5.2), оба вида истребляются равномерно и пропорционально числу их индивидуумов, то среднее число жертв возрастает, а среднее число хищников убывает.*

*Доказательство.* Пусть  $N(t)$ ,  $P(t)$  — периодические решения системы (5.2) с периодом  $T$ . Из (5.2) следует, что

$$\frac{d}{dt} \ln N = a - bP, \quad \frac{d}{dt} \ln P = -d + cN.$$

Интегрируя последние равенства по  $t$  в промежутке от 0 до  $T$ , получим

$$\frac{1}{T} \int_0^T P(t) dt = \frac{a}{b}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T N(t) dt = \frac{d}{c},$$

так как  $N(T) = N(0)$ ,  $P(T) = P(0)$ . Т.е. среднее число жертв и хищников остается постоянным и равным координатам нетривиального положения равновесия (5.2).

Если оба вида истребляются равномерно и пропорционально числу их индивидуумов, то у жертв уменьшается коэффициент рождаемости  $a$ , который становится равным  $a - \delta_2$ , а у хищников увеличивается коэффициент смертности  $d$ , который становится равен  $d + \delta_1$ , другими словами, среднее число жертв равно  $(d + \delta_1)/c$ , а среднее число хищников —  $(a - \delta_2)/b$ .  $\square$

Описанный выше эффект наблюдается в природе. Например, во время первой мировой войны лов рыбы в Адриатическом море был сильно сокращен, что, к удивлению биологов, привело к увеличению числа хищников и уменьшению числа жертв (указанный факт стал одним из побудительных мотивов записать и проанализировать модель (5.2)). Кроме всего прочего, принцип Вольтерры показывает двойственный характер применения средств от насекомых (инсектицидов) для сохранения урожая на полях. Почти все такие химические вещества действуют не только на вредителей, но и на их естественных врагов, что зачастую приводит к увеличению числа вредителей и уменьшению, например, числа птиц, питающихся этими вредителями. Отметим также, что принцип Вольтерры впервые теоретически показал, что в экосистеме «хищник–жертва» популяция жертв более чувствительна к процессу пропорционального уменьшения особей в популяции.

### 5.3 Система «хищник–жертва» с учетом внутривидовой конкуренции

Если отсутствуют хищники, то в математической модели (5.2) популяция жертв экспоненциально растет. Естественно изменить модель (5.2) таким образом, чтобы ограничить рост жертв. Для этого воспользуемся логистическим уравнением (1.6). Кроме того, хотя это и менее критично в рассматриваемой модели, введем член, ограничивающий рост популяции хищников. Получим:

$$\begin{aligned}\dot{N} &= aN \left(1 - \frac{N}{K_1}\right) - bNP, \\ \dot{P} &= -cP \left(1 + \frac{P}{K_2}\right) + dNP,\end{aligned}$$

или, в безразмерных переменных,

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - \alpha u - v), \\ \dot{v} &= v(-\gamma - \beta v + u),\end{aligned}\tag{5.5}$$

где

$$N(t) = \frac{a}{d}u(\tau), \quad P(t) = \frac{av(\tau)}{b}, \quad \tau = at, \quad \gamma = \frac{c}{a}, \quad \alpha = \frac{a}{dK_1}, \quad \beta = \frac{c}{aK_2}.$$



Система (5.5) называется системой «хищник–жертва» с учетом внутривидовой конкуренции.

В области  $\mathbb{R}_+^2$  система (5.5) имеет три положения равновесия:

$$A_1 = (0, 0), \quad A_2 = \left(\frac{1}{\alpha}, 0\right), \quad A_3 = \left(\frac{\gamma + \beta}{1 + \alpha\beta}, \frac{1 - \gamma\alpha}{1 + \alpha\beta}\right),$$

причем  $A_3 \in \mathbb{R}_+^2$ , если  $\gamma\alpha < 1$ . Матрица Якоби системы (5.5) имеет вид

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - v - 2\alpha u & -u \\ v & -\gamma - 2\beta v + u \end{pmatrix}.$$

Анализ величин собственных значений матрицы Якоби показывает, что  $A_1$  — седло при любых значениях параметров,  $A_2$  — седло, если  $\alpha\gamma < 1$  и устойчивый узел, если  $\alpha\gamma > 1$ .

Пусть  $\alpha\gamma < 1$ . Обозначим решения системы

$$\alpha u + v = 1, \quad u - \beta v = \gamma$$

как  $u^*$ ,  $v^*$ . Тогда  $\operatorname{tr} J(u^*, v^*) = -\alpha u^* - \beta v^* < 0$ ,  $\det J(u^*, v^*) = u^* v^* (1 + \alpha\beta) > 0$ . Следовательно, положение равновесия  $A_3$  асимптотически устойчиво (устойчивый узел или устойчивый фокус).

В отличие от классической модели Лотки–Вольтерры, переменные в уравнении для траекторий не разделяются, поэтому для глобального анализа фазового потока применим метод нуль-изоклин (линий, где одна из компонент векторного поля равна нулю). Ключевая идея состоит в том, чтобы разделить множество  $\mathbb{R}_+^2$  на области, в которых  $\dot{u}$  и  $\dot{v}$  имеют определенный знак, и использовать следующее элементарное утверждение (доказательство которого остается в качестве упражнения).

**Утверждение 5.2.** Пусть  $\varphi(t) = (u(t), v(t))$  — решение непрерывной динамической системы на плоскости. Предположим, что  $U$  — открытая область, а ее замыкание  $\bar{U}$  компактно. Если  $u(t)$ ,  $v(t)$  строго монотонны в  $U$ , то или  $\varphi(t)$  достигает границы области  $U$  за некоторое конечное время  $t = t_0$ , или  $\varphi(t)$  сходится к положению равновесия  $(u^*, v^*) \in \bar{U}$ .

Возвращаясь к нашей задаче, рассмотрим сначала случай  $\alpha\gamma > 1$ . Области, в которых  $\dot{u}$  и  $\dot{v}$  имеют определенный знак, разделены прямыми

$$L_1 = \{(u, v) : v = 1 - \alpha u\}, \quad L_2 = \{(u, v) : \beta v = u - \gamma\}.$$

Типичная ситуация изображена на рис. 5.4а. Обозначим области, на которые множество  $\mathbb{R}_+^2$  разбивается прямыми  $L_1$  и  $L_2$ , как  $U_1$ ,  $U_2$ ,  $U_3$  (слева направо). Предположим, что траектория начинается в точке  $(u_0, v_0) \in U_3$ . Тогда, чтобы сделать вывод, что траектории обязательно попадают в область  $U_2$  через  $L_2$ , добавим ограничение  $u < u_0$ .

Траектории, начинающиеся в  $U_2$ , сходятся к положению равновесия  $(\alpha^{-1}, 0)$  или, пересекая  $L_1$ , попадают в  $U_1$ . Наконец, если траектория начинается в  $U_1$ , то единственной возможностью является стремление к  $(\alpha^{-1}, 0)$ . Таким образом, доказано, что любая траектория, начинающаяся в  $\text{int } \mathbb{R}_+^2 = \{(u, v) : u > 0, v > 0\}$ , сходится к положению равновесия  $(\alpha^{-1}, 0)$ .

Пусть теперь  $\alpha\gamma > 1$ . Тогда равновесие  $(\alpha^{-1}, 0)$  — гиперболическое седло, точка  $A_3 \in \mathbb{R}_+^2$  — асимптотически устойчивое положение равновесия. Прямые  $L_1$  и  $L_2$  разбивают пространство состояний на четыре области. Как и ранее, можно доказать, что траектории проходят через эти области в следующем порядке:  $U_4 \rightarrow U_3 \rightarrow U_2 \rightarrow U_1 \rightarrow U_4$ , если только орбиты не сходятся к положению равновесия. Основное отличие от предыдущего случая состоит в возможности (принципиальной) существования периодических траекторий, так как орбита, начинающаяся в  $U_4$ , вновь может попасть в эту область.

Чтобы доказать отсутствие периодических траекторий системы (5.5), рассмотрим функцию

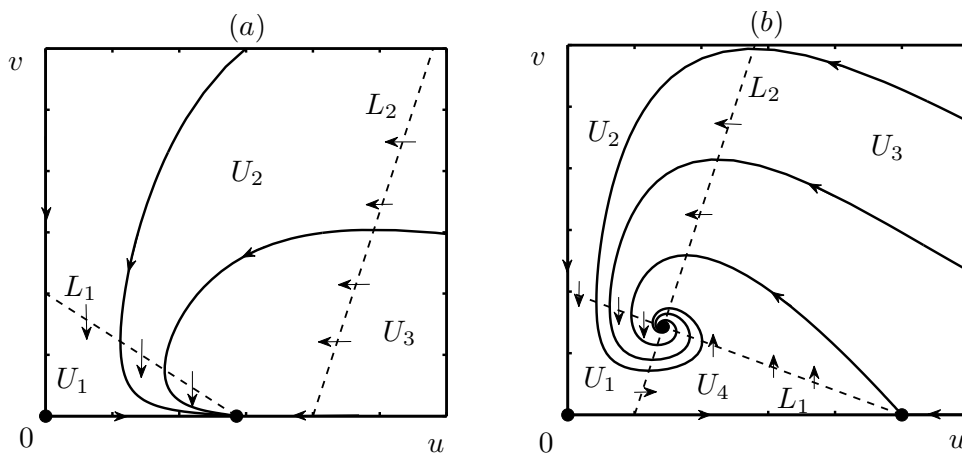
$$V(u, v) = u^* \ln u - u + v^* \ln v - v,$$

где  $u^*, v^*$  — координаты  $A_3$ . Производная  $L_t V(u, v)$  вдоль траекторий системы (5.5) имеет вид

$$L_t V = (u^* - u)(1 - \alpha u - v) + (v^* - v)(-\gamma - \beta v + u) = \alpha(u^* - u)^2 + \beta(v^* - v)^2.$$

Это выражение неотрицательно, обращается в ноль только при  $u = u^*, v = v^*$ . Применяя результат теоремы 4.4, получим, что точка  $(u^*, v^*)$  является единственной предельной точкой для системы (5.5).

Таким образом, система (5.5) допускает существование двух топологически не эквивалентных фазовых портретов. Если  $\alpha\gamma > 1$ , то глобальным аттрактором являет-



**Рис. 5.4.** Топологически не эквивалентные фазовые портреты системы (5.5). (a) случай  $\alpha\gamma > 1$ , (b) случай  $\alpha\gamma < 1$ . Пунктирными линиями изображены нуль-изоклины.

ся  $A_2$  (хищники вымирают, а популяция жертв находится в равновесном состоянии). Если  $\alpha\gamma < 1$ , то появляется асимптотически устойчивое положение равновесия  $A_3$  (равновесное сосуществование хищников и жертв). Фазовые портреты приведены на рис. 5.4.

#### 5.4 Модели конкуренции. Принцип конкурентного исключения Гаузе

Рассмотрим межпопуляционное отношение конкуренции между двумя видами. Предполагается, что оба вида являются автотрофами, т.е. способны размножаться независимо друг от друга. В предыдущем пункте такой способностью обладали лишь жертвы, а способность к размножению хищников была связана с наличием жертв. С самого начала полагаем, что в изоляции динамика популяции обоих видов подчиняется логистическому уравнению (в биологических терминах — в популяциях существует внутривидовая конкуренция), а взаимно отрицательное влияние пропорционально численности видов. Математической моделью описанной ситуации является следующая система:

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - a N_1 N_2, \\ \dot{N}_2 &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - b N_1 N_2,\end{aligned}$$

или, в безразмерных переменных (выпишите замену в явном виде),

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - v - \alpha u), \\ \dot{v} &= v(\gamma - u - \beta v).\end{aligned}\tag{5.6}$$

В области  $\mathbb{R}_+^2$  всегда существуют положения равновесия

$$A_1 = (0, 0), A_2 = (\alpha^{-1}, 0), A_3 = (0, \gamma\beta^{-1}).$$

Кроме того, если  $\alpha\beta > 1$ ,  $\alpha\gamma > 1$ ,  $\beta > \gamma$  или  $\alpha\beta < 1$ ,  $\alpha\gamma < 1$ ,  $\beta < \gamma$ , то в  $\mathbb{R}_+^2$  существует положение равновесия

$$A_4 = (u^*, v^*) = ((\beta - \gamma)(\alpha\beta - 1)^{-1}, (\alpha\gamma - 1)(\alpha\beta - 1)^{-1}).$$

Матрица Якоби системы (5.6) имеет вид

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2\alpha u - v & -u \\ -v & \gamma - u - 2\beta v \end{pmatrix}.$$

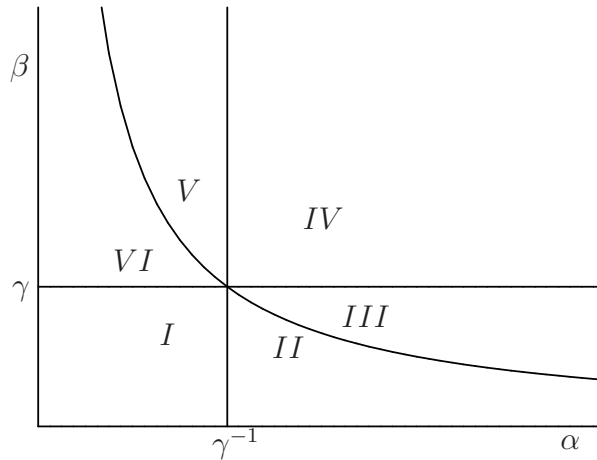


Рис. 5.5. Параметрический портрет системы (5.6).

Положение равновесия  $A_1$  — неустойчивый узел (собственные числа равны 1 и  $\gamma$ );  $A_2$  — седло, если  $\alpha\gamma > 1$  и устойчивый узел, если  $\alpha\gamma < 1$ ;  $A_3$  — седло, если  $\beta > \gamma$  и устойчивый узел, если  $\beta < \gamma$ . Наконец, если  $A_4 \in \mathbb{R}_+^2$ , то

$$\operatorname{tr} J(u^*, v^*) = -(\alpha u^* + \beta v^*) < 0, \det J(u^*, v^*) = (\alpha\beta - 1)u^*v^*.$$

Удобно изобразить линии, на которых происходит смена устойчивости положений равновесия, на параметрическом портрете (рис. 5.5). В областях  $II$  и  $III$  фазовые портреты топологически эквивалентны, все траектории стремятся к асимптотически устойчивому положению равновесия  $A_3$  (рис. 5.6b). Ситуация аналогична для областей  $V$  и  $VI$ , отличие в том, что орбиты системы (5.6) стремятся к  $A_2$ . Оба этих случая, являясь полярными, по существу представляются однотипными. Они характеризуются доминированием одного из конкурирующих видов и неизбежным вымиранием второго.

В области  $I$  реализуется *бистабильная* ситуация (рис. 5.6a). Положение равновесия  $A_4 \in \mathbb{R}_+^2$  неустойчиво (седловая точка), а  $A_2$  и  $A_3$  — устойчивые узлы. В зависимости от начальных условий может доминировать как первый вид, так и второй. Во всех указанных выше случаях один из видов в процессе эволюции вымирает. Ситуация становится принципиально иной в области  $IV$ . Положение равновесия  $A_4 \in \mathbb{R}_+^2$  в этой области асимптотически устойчиво (устойчивый узел), остальные положения равновесия неустойчивы (рис. 5.6c).

Несмотря на простоту, рассмотренная модель конкуренции может иметь и практический интерес.

В течение последних нескольких десятков лет между двумя видами комаров в Северной Америке происходила очевидная конкуренция за общие для этих видов ресурсы. Комар *Aedes albopictus*, основной ареал распространения которого находится

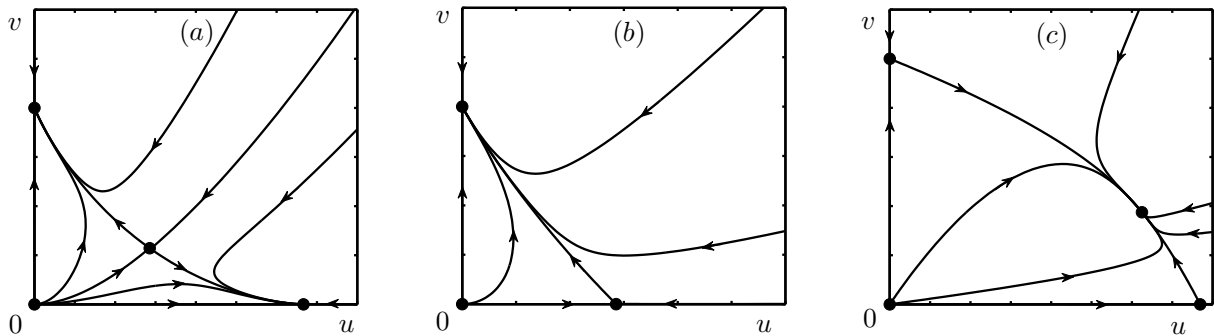


Рис. 5.6. Топологически не эквивалентные фазовые портреты системы (5.6).

в Азии, в 1985 году был обнаружен в США, очевидно в результате импорта использованных автомобильных покрышек. Его появление вызвало тревогу, так как этот комар является переносчиком тяжелой формы лихорадки. Основной вопрос заключался в приспособленности *Aedes albopictus* к конкуренции с видами, присущими данной местности. В экспериментах использовался *Aedes triseriatus*. В лабораторных условиях были созданы условия, отвечающие месту распространения комаров, а именно заполненные стоялой водой поры в деревьях и отслужившие автомобильные покрышки [125].

Для комаров основная конкуренция происходит в личиночной стадии. Вид, который является лучше приспособленным в борьбе за ресурсы в этот период развития, получает дальнейшее превосходство в конкуренции. В результате экспериментов оценивались величины параметров модели (5.6). В эксперименте А (стоялая вода из пор клена) имеется асимптотически устойчивое положение равновесия (рис. 5.6с), эта точка соответствует устойчивому сосуществованию двух видов. В эксперименте В (стоялая вода из автопокрышек) устойчивое положение равновесия находится на оси координат вида-интервента *Aedes albopictus* (рис. 5.6b), вид-абориген вымирал.

Справедливость сделанного прогноза в дальнейшем полностью подтвердилась. Комар *Aedes albopictus* распространился по Северной Америке до широты Чикаго. Кроме того, наблюдения показывают, что в лесном ареале этот вид является одним из двух доминантных, в то время как в сильно урбанизированной местности он вытеснил практически всех конкурентов за ресурсы.

Как показывает рис. 5.5, из шести областей значений параметров модели (5.6) только в одной происходит сосуществование конкурирующих видов. Многочисленные наблюдения и исследования показывают, что данная ситуация оказывается общей — практически всегда один из конкурирующих видов подавляет другой. Одним из первых математически точно сформулировал этот принцип (*закон конкурентного исключения*) Г. Гаузе в своей работе «Борьба за существование» [92] (Георгий Францевич Гаузе, 1910—1986, знаменитый советский биолог; его книга [92] считается одной из самых значительных научных работ в истории мировой науки, выполненной

ученым моложе 25 лет). Согласно закону Гаузе, два вида, занимающие одну экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать друг с другом. После работ Гаузе мало у кого остались сомнения в том, что межвидовая конкуренция играет чрезвычайно важную роль в процессах видообразования и расхождения экологических ниш близких видов. Докажем закон Гаузе как математическое утверждение в рамках предложенной математической модели.

**Утверждение 5.3.** *Если  $n$  популяций зависят линейно от  $m$  ресурсов, причем  $m < n$ , то по крайней мере одна из популяций вымирает.*

*Доказательство.* Предположение о линейной зависимости от ресурсов критично для приведенного утверждения. Оно означает, что коэффициент скорости роста  $i$ -ой популяции имеет вид

$$\frac{\dot{u}_i}{u_i} = b_{i1}R_1 + \dots + b_{im}R_m - \alpha_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (5.7)$$

Постоянные  $\alpha_i$  показывают скорость вымирания в отсутствие ресурсов.  $R_k$  — это изобилие  $k$ -го ресурса, а коэффициенты  $b_{ik}$  описывают эффективность  $i$ -го вида в использовании  $k$ -го ресурса. Изобилие  $k$ -го ресурса зависит от плотностей популяций. Если эта зависимость линейна, то в качестве выражений для  $R_k$  можно взять

$$R_k = \bar{R}_k - \sum u_i a_{ki}$$

с положительными постоянными  $\bar{R}_k$  и  $a_{ki}$ . Последнее предположение задает систему дифференциальных уравнений в явном виде, но для доказательства не потребуется. Достаточно допустить, что ресурсы могут быть исчерпаны. Другими словами, плотности  $u_i$  не могут расти до бесконечности.

Так как  $n > m$ , система уравнений

$$\sum_{i=1}^n c_i b_{ij} = 0, \quad j = 1, \dots, m$$

имеет нетривиальное решение  $(c_1, \dots, c_n)$ . Пусть

$$\alpha = \sum_{i=1}^n c_i \alpha_i \neq 0$$

(этого всегда можно добиться, если  $n > m + 1$ ).

Рассмотрим общий случай  $\alpha > 0$ . Так как наряду с решением  $(c_1, \dots, c_n)$  пригодно решение  $(-c_1, \dots, -c_n)$ , мы можем считать, что  $\alpha > 0$ . Из (5.7) получим

$$\sum c_i \frac{d \ln u_i}{dt} = \sum c_i \frac{\dot{u}_i}{u_i} = -\alpha.$$

Интегрируя от 0 до  $T$ , получим

$$\prod_{i=1}^n (u_i(T))^{c_i} = C e^{-\alpha T}$$

для некоторой постоянной  $C$ . Если  $T \rightarrow \infty$ , правая часть последнего выражения сходится к нулю. Так как все  $u_i$  ограничены, должен существовать по крайней мере один индекс  $i$  такой, что  $\liminf_{T \rightarrow \infty} u_i(T) = 0$ , что и означает вымирание соответствующего вида.  $\square$

Еще раз подчеркнем, что слово «закон» в применении к экологическим системам не должно трактоваться в точном математическом смысле. Хотя закон конкурентного исключения в настоящее время является общепринятым, все же существуют ситуации, когда его необходимо корректировать. Например, в верхних слоях водной толщи нередко сосуществуют несколько десятков видов планктонных водорослей, а число факторов, ограничивающих рост их популяций, очень невелико, что противоречит закону Гаузе. Объяснение этого феномена было предложено Хатчинсоном (George Evelyn Hutchinson, 1903–1991, американский зоолог и иммунолог, известный также многочисленными применениями математических моделей в биологии), который предположил, что планктонное сообщество находится в неравновесном состоянии: одни виды не вытесняют другие окончательно, так как постоянно меняются внешние условия, а в новых условиях преимущество получают совсем другие виды.

## 5.5 Модели мутуализма

Отношения мутуализма (симбиоза) менее распространены в природе (точнее, результат этих отношений менее очевиден для наблюдателя, так как взаимно положительное влияние обычно не может привести к наиболее драматическому исходу — вымиранию одного из видов). Для математического описания отношения мутуализма мы введем несколько общих понятий, не концентрируя внимание на сообществе из двух популяций [102].

**Определение 5.1.** *Динамическая система  $\dot{u} = f(u)$ , определенная на  $U \subseteq \mathbb{R}^n$ , называется кооперативной, если*

$$\frac{\partial f_i(u)}{\partial u_j} \geq 0$$

для всех  $u \in U$  и  $i \neq j$ .

Приведенное определение означает, что скорость роста каждой из популяций в кооперативной системе увеличивается при росте другой популяции. Кооперативные системы, очевидно, описывают межпопуляционное отношение мутуализма. Справедливо следующее утверждение.

**Утверждение 5.4.** *Траектории двумерной кооперативной системы сходятся либо к положению равновесия, либо к бесконечности.*

*Доказательство.* Обозначим квадранты  $\mathbb{R}^2$  как  $C_1, C_2, C_3, C_4$ . Если  $\dot{u}(t_0) \in C_1$  для некоторого  $t_0 \in \mathbb{R}$ , то  $\dot{u}(t) \in C_1$  для всех  $t > t_0$ : если, например,  $\dot{u}_1(t) = 0$ , но  $\dot{u}_2(t) \geq 0$ , то

$$\ddot{u}_1 = \frac{\partial f_1}{\partial u_1} \dot{u}_1 + \frac{\partial f_1}{\partial u_2} \dot{u}_2 \geq 0.$$

Следовательно, величина  $\dot{u}_1$  не может стать отрицательной. Те же самые аргументы показывают, что если  $\dot{u}(t_0) \in C_3$ , то  $\dot{u}(t) \in C_3$  для всех  $t > t_0$ . Если  $\dot{u}(t_0) \in C_2$  то либо  $\dot{u}(t)$  попадет в  $C_1$  или в  $C_3$  в некоторый момент времени, либо  $\dot{u}(t) \in C_2$  для всех  $t > t_0$ ; сходное рассуждение верно для  $C_4$ . В любом случае компоненты  $u_1(t)$  и  $u_2(t)$  являются монотонными и сходятся к пределу или бесконечности.  $\square$

Аналогичный результат справедлив для конкурентных систем, которые определяются неравенством

$$\frac{\partial f_i(u)}{\partial u_j} \leq 0$$

для всех  $u \in U$  и  $i \neq j$ .

Рассмотрим двумерную систему популяционной динамики

$$\dot{u}_1 = u_1 f_1(u_1, u_2), \quad \dot{u}_2 = u_2 f_2(u_1, u_2),$$

$u = (u_1, u_2) \in \mathbb{R}_+^2$ . Для того чтобы эта система описывала отношение мутуализма, необходимо

$$\frac{\partial f_1}{\partial u_2} \geq 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial u_1} \geq 0.$$

В этом случае исходная система является кооперативной, и, следовательно, ее орбиты сходятся к положению равновесия или бесконечности.

Общая система Лотки–Вольтерры на плоскости имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(r_1 + a_{11}u_1 + a_{12}u_2), \\ \dot{u}_2 &= u_2(r_2 + a_{21}u_1 + a_{22}u_2). \end{aligned} \tag{5.8}$$

Чтобы система (5.8) описывала отношение мутуализма, необходимо потребовать, чтобы

$$a_{12} > 0, \quad a_{21} > 0.$$

Легко проверить, что система (5.8) имеет два топологически не эквивалентных портрета. Точнее, если  $a_{12}a_{21} > a_{11}a_{22}$ , то все решения системы (5.8), начинающиеся в  $\text{int } \mathbb{R}_+^2 = \{u \in \mathbb{R}^2: u > 0\}$ , неограниченно растут, в противном случае существует положение равновесия  $u^* \in \text{int } \mathbb{R}_+^2$ , которое глобально асимптотически устойчиво (проверка утверждений данного абзаца остается в качестве упражнения). Более того, подобная дихотомия справедлива и для систем большей размерности; подробные формулировки и доказательства вынесены в приложение А.5.



## 5.6 Учет дополнительных факторов при записи математической модели

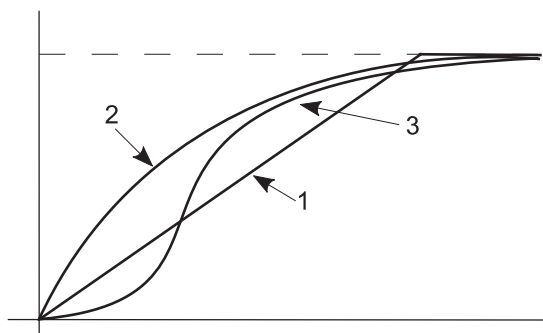
Практически все математические модели экологических систем формулируются таким образом, чтобы достичь компромисса между простотой анализа модели и ее адекватностью моделируемой системе. Чем большее количество факторов учитывается при записи уравнений, тем выше вероятность того, что получить более или менее полный анализ окажется невозможным. Более того, изощренные математические модели, где каждый из индивидуумов популяции наделяется своими собственными характеристиками, часто, в силу сложности, находятся вне пределов математических исследований, и их изучение целиком и полностью основывается на имитационном моделировании. С другой стороны очевидно, что абстрагирование от большинства факторов и погоня за простотой и обозримостью анализа модели не должны являться самоцелью.

Модели Лотки–Вольтерры, рассмотренные в предыдущих пунктах, характеризуются линейностью коэффициентов скорости роста каждой популяции в зависимости от численностей взаимодействующих популяций. Следующим шагом при корректировке моделей является учет возможных нелинейных выражений для этих коэффициентов. Действительно, если имеется система «хищник–жертва», то естественно предположить, что при постоянной плотности популяции хищников выедание жертв должно стремиться к конечному пределу (при увеличении плотности, хищник убивает ровно столько, сколько ему необходимо для поддержания жизни). Подобные рассуждения уже приводились при записи моделей популяционной вспышки насекомых (пункт 1.4). Чтобы математически формализовать часто встречающееся в природе явление насыщения, введем понятие трофических функций. Рассмотрим их на примере модели «хищник–жертва», которая является обобщением классической модели Лотки–Вольтерры.

Следуя А.Д. Базыкину [5] (Анатолий Дмитриевич Базыкин, 1940–1994, советский эколог, известный применением математических методов к экологическим проблемам, подробнее о нем и его научной деятельности можно прочитать в предисловии к монографии [5]), модель «хищник–жертва» опишем системой

$$\dot{u} = A(u) - B(u, v), \quad \dot{v} = -C(v) + D(u, v), \quad (5.9)$$

где  $u, v$  — численности жертв и хищников соответственно,  $A(u)$  — функция, описывающая размножение жертв при отсутствии хищников,  $C(v)$  — функция, описывающая вымирание хищников при отсутствии жертв, функция  $B(u, v)$  описывает выедание жертв хищниками,  $D(u, v)$  — эффективность потребления жертв хищниками. В качестве аналитических выражений для  $A(u)$  и  $C(v)$  естественно брать модель Мальтуса (как в модели (5.2)) или логистическое уравнение, которое учитывает внутривидовую конкуренцию жертв и конкуренцию хищников за отличные от жертв ресурсы.



**Рис. 5.7.** Три типа трофических функций по Холлингу.

Кроме того, для некоторых популяций жертв необходимо учитывать нелинейность размножения при малой численности популяции (отсутствие достаточного количества брачных пар), аналитически:

$$A(u) = \frac{au^2}{N + u},$$

где  $a$ ,  $N$  — положительные постоянные. Обычно считается, что функции  $B(u, v)$ ,  $D(u, v)$  можно представить в виде

$$B(u, v) = B_1(u)B_2(v), \quad D(u, v) = D_1(u)D_2(v).$$

Функция  $B_1(u)$  называется *трофической функцией хищника*. В модели (5.2) эта функция линейна:  $B_1(u) = bu$ . Следуя Холлингу [103], выделим три типа трофических функций хищника (рис. 5.7).

Первый тип — это линейная функция (в работах Холлинга рассматривалась кусочно-линейная функция, горизонтальная при больших  $u$ , но в математических моделях проще использовать гладкие функции, обладающие аналогичным поведением).

Второй тип — это трофическая функция, отражающая явление насыщения хищника:  $\lim_{u \rightarrow \infty} B_1(u) = b$ , где  $b > 0$  — некоторая константа. Наиболее распространенный аналитический вид такой функции

$$B_1(u) = \frac{bu}{1 + \alpha u}.$$

Эту формулу обычно связывают с именем Моно [140], который предложил ее для описания зависимости скорости потребления микроорганизмом субстрата от его концентрации. Качественно эквивалентная зависимость имеет вид:

$$B_1(u) = b(1 - e^{-\alpha u}).$$

Третий тип трофической функции по Холлингу отличается от линейной не только при больших  $u$  (за счет эффекта насыщения), но и при малых плотностях популяции жертв. Функция убывает быстрее, чем линейная, что можно интерпретировать как наличие альтернативного источника питания или существование некоторого количества недоступных хищнику убежищ у жертвы. Такая функция хорошо описывается зависимостью

$$B_1(u) = \frac{bu^2}{1 + \alpha u^2},$$

или, в более общей форме,

$$B_1(u) = \frac{bu^2}{1 + \alpha_1 u + \alpha_2 u^2}.$$

Отметим, что третий тип трофической функции учитывает два дополнительных фактора: насыщение хищника и нелинейный характер выедания хищником жертв при малой плотности популяции последних.

Функция  $B_2(v)$  описывает зависимость скорости выедания жертвы от плотности популяции хищника. В исходной модели Лотки–Вольтерры эта функция линейна  $B_2(v) = bv$ . В большинстве работ по математическим моделям экологии принимается точка зрения, что функция  $B_2(v)$  является линейной функцией  $v$ , следовательно

$$B(u, v) = vB_1(u).$$

Можно объяснить такой вид зависимости исключением из рассмотрения конкуренции хищников за жертв. Естественно предположить, что отсутствие конкуренции означает малую плотность популяции хищников. При неограниченно растущей плотности конкуренция становится предельно острой. Если конкуренция хищников является лимитирующим фактором в модели, то его можно учесть зависимостью

$$B_2(v) = \frac{bv}{1 + \beta v}.$$

Таким образом, учитывая, что  $B(u, v) = B_1(u)B_2(v)$ , получаем шесть различных функциональных зависимостей (очевидно, что это число легко может быть увеличено).

Чтобы задать явно  $D(u, v)$ , вспомним, что в модели (5.2) принято предположение о постоянном коэффициенте переработки хищником пищи в собственную биомассу, поэтому считаем, что  $D_1(u) = B_1(u)$ ,  $D_2(v) = dv$ , т.е.

$$D(u, v) = dvB_1(u),$$

кроме случая, когда существенным является учет фактора нелинейности размножения хищника при малых плотностях популяции (нехватка потенциальных брачных

партнеров). Тогда естественно считать, что  $D_2(v) = dv/(N_v + v)$ , и

$$D(u, v) = \frac{dv}{N_v + v} B_1(u).$$

Кратко перечислим *элементарные* факторы внутри- и межпопуляционных отношений, которые обсуждались выше:

1. Нелинейность зависимости скорости размножения популяции жертв от плотности при малых значениях плотности ( $A(u) = au^2/(N + u)$ ).
2. Внутривидовая конкуренция жертв ( $A(u) = au(1 - u/K)$ ).
3. Насыщение хищников ( $B_1(u) = bu/(1 + \alpha u)$ ).
4. Нелинейный характер выедания жертв хищниками ( $B_1(u) = bu^2/(1 + \alpha u)$ ).
5. Конкуренция хищников за жертв ( $B_2(v) = bv/(1 + \beta v)$ ).
6. Конкуренция хищников за отличные от жертв ресурсы ( $C(v) = v(1 + v/K_1)$ ).
7. Нелинейный характер зависимости скорости размножения хищника от плотности популяции при малых значениях плотности ( $D_2(v) = dv/(N_v + v)$ ).

Например, модель, учитывающая конкуренцию жертв, насыщение хищника и конкуренцию хищника за жертв имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{u} &= au \left(1 - \frac{u}{K}\right) - \frac{buv}{(1 + \beta v)(1 + \alpha u)}, \\ \dot{v} &= -cv + \frac{duv}{1 + \alpha u}. \end{aligned}$$

Приведенная модель содержит 7 параметров. С помощью введения новых переменных число параметров можно уменьшить до 4. Учет каждого дополнительного фактора приводит к однопараметрическому возмущению исходной системы Лотки–Вольтерры, которая содержит один безразмерный параметр. Известно, что задачи изучения динамических систем с числом параметров большим трех становятся громоздкими, а результаты практически недоступными для интерпретации. Поэтому особое значение при записи модели приобретает задача выделения ключевых факторов, необходимых для адекватности модели. В неоднократно цитированной работе [5] рассматриваются и анализируются модели с числом факторов не более трех (большинство моделей изучается, когда число дополнительных факторов равно двум), при этом уже для двухфакторных задач многие результаты можно получить только с помощью численных методов.

Аналогичные рассуждения применимы в случае других межпопуляционных отношений (конкуренции и мутуализма).

## 5.7 Модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой

В этом и следующих пунктах этой главы изучение моделей взаимодействующих популяций прерывается в строгом смысле этих слов. С другой стороны, должно быть понятно, что общая идеология рассмотренных моделей может быть применима и к различным другим ситуациям. В частности к ситуации загрязнение–природа, которую можно трактовать как частный случай системы «хищник–жертва» (природа — жертва, а загрязнение — хищник).

В основе построения качественной модели взаимодействия загрязнения с окружающей средой лежит *концептуальная* модель взаимодействия, предложенная в пункте 3.3 (пример 3.6) (здесь *концептуальной* моделью называется модель, которая описывает основные характерные черты и свойства системы). Напомним, что основное предположение данной модели состоит в том, что окружающая среда активно поглощает и перерабатывает загрязнение вплоть до некоторого предела. Математический анализ этой модели показывает, что в системе окружающая среда–загрязнение возможно три качественно различных сценария [8, 31]. Во-первых, при малых выбросах загрязнения наблюдается устойчивая ситуация, когда загрязнение полностью перерабатывается окружающей средой. При увеличении мощности выбросов загрязнения устанавливается так называемая бистабильная ситуация: в зависимости от внешних условий и случайных причин природа может находиться в удовлетворительном состоянии, но может и погибнуть (наблюдения показывают, что бистабильная ситуация иногда реализуется на практике, в окрестности некоторых предприятий растительный покров остается только местами, что может служить критерием (очевидно, во многом запоздалым) для принятия экстренных мер по спасению природы). Третья ситуация — полное вымирание природы, экологическая катастрофа.

Предположим, что общий фон загрязнения и состояние окружающей среды можно охарактеризовать числовыми величинами, которые назовем концентрацией загрязнения ( $P$ ) и плотностью биомассы ( $E$ ) соответственно. Предполагая, что имеется постоянно действующий источник загрязнения, опишем процесс эмиссии загрязнения дифференциальным уравнением

$$\dot{P} = a - bP,$$

где  $a$  — мощность источника загрязнения за единицу времени,  $b$  — коэффициент линейного «мертвого» уничтожения загрязнения (естественная диссипация). Решение этого уравнения с заданным начальным условием  $P(0) = P_0$  имеет вид

$$P(t) = \frac{a}{b} + (P_0 - \frac{a}{b})e^{-bt} \rightarrow \frac{a}{b}.$$

Предположим, что загрязнение находится в постоянном взаимодействии с окружающей средой; окружающая среда оказывает очищающий эффект на загрязнение;

система загрязнение–окружающая среда рассматривается как замкнутая. Тогда процесс взаимодействия описывается следующей системой:

$$\begin{aligned}\dot{P} &= a - bP - f(E, P), \\ \dot{E} &= g(E) - h(E, P),\end{aligned}$$

где  $f(E, P) \geq 0$  — функциональный член, описывающий абсорбирование и переработку загрязнения окружающей средой,  $g(E)$  — член, описывающий динамику состояния окружающей среды в отсутствии загрязнения,  $h(E, P) \geq 0$  — член, описывающий деструктивное влияние загрязнения на окружающую среду.

Поведение природы в отсутствие загрязнения опишем логистическим уравнением, в качестве функциональных моделей взаимодействия загрязнения и живой природы возьмем билинейные соотношения:  $f(E, P) = cEP$ ,  $h(E, P) = dEP$ . Учитывая сделанные предположения, получим

$$\begin{aligned}\dot{P} &= a - bP - cEP, \\ \dot{E} &= rE \left(1 - \frac{E}{K}\right) - dEP.\end{aligned}$$

Переходя к безразмерным переменным с помощью замены переменных и переобозначений

$$P = \frac{bu}{d}, \quad E = \frac{bv}{c}, \quad t = b\tau, \quad \alpha = \frac{ad}{b^2}, \quad u_0 = \frac{r}{b}, \quad p = \frac{r}{cK},$$

получаем простейшую математическую модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \alpha - u - uv, \\ \dot{v} &= v(u_0 - u) - pv^2.\end{aligned}\tag{5.10}$$

По существу система (5.10) представляет собой систему «хищник–жертва», где в качестве жертвы выступает загрязнение (не биологический объект), а в качестве хищника — биологически активная окружающая среда.

Пространством состояний системы (5.10) естественно считать множество  $\mathbb{R}_+^2$ , которое является положительно инвариантным: прямая  $v = 0$  является фазовой траекторией. Более того, в  $\mathbb{R}_+^2$  существует область захвата, так как при достаточно больших значениях  $u$ ,  $v$  получим, что  $\dot{u} < 0$ ,  $\dot{v} < 0$ . В данном примере этот факт очевиден. Чтобы доказать существование области захвата для системы  $\dot{u} = f(u)$ ,  $u \in \mathbb{R}^n$  в общем случае необходимо построить ограниченное множество  $B$ , такое, что внешняя нормаль к этому множеству  $n$  должна удовлетворять в каждой точке границы условию  $\langle n, f \rangle \leq 0$ . Многочисленные примеры построения таких областей для динамических систем с непрерывным временем можно найти в [141].

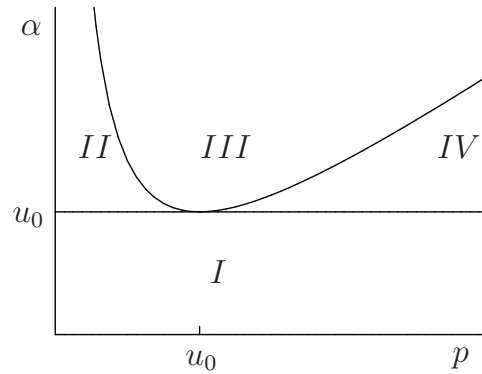


Рис. 5.8. Параметрический портрет системы (5.10).

Исходя из вида уравнений, входящих в (5.10), параметр  $\alpha$  трактуется как обобщенная мощность источника загрязнения,  $u_0$  — предельно допустимая концентрация загрязнения для данной экосистемы (если  $u > u_0$  то  $\dot{v} < 0$ , природа вымирает),  $p$  — коэффициент внутривидовой конкуренции природы, характеристика экосистемы.

Положения равновесия системы (5.10) легко выписываются:

$$A_1 = (\alpha, 0),$$

$$A_2 = \left( \frac{u_0 + p + Q}{2}, \frac{u_0 - p - Q}{2p} \right),$$

$$A_3 = \left( \frac{u_0 + p - Q}{2}, \frac{u_0 - p + Q}{2p} \right),$$

где  $Q = \sqrt{(u_0 + p)^2 - 4\alpha p}$ . Второе и третье положения равновесия существуют, если  $(u_0 + p)^2 - 4\alpha p > 0$ .

Матрица Якоби системы (5.10) имеет вид:

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} -1 - v & -u \\ -v & u_0 - u - 2pv \end{pmatrix}, \quad J(A_1) = \begin{pmatrix} -1 & -\alpha \\ 0 & u_0 - \alpha \end{pmatrix}.$$

Таким образом, если  $u_0 > \alpha$ , то  $A_1$  — седло, в противном случае  $A_1$  — устойчивый узел. Для анализа остальных положений равновесия построим параметрический портрет системы (5.10). Множествами бифуркаций в данном случае будут поверхности, на которых происходит смена устойчивости первого положения равновесия и рождение двух новых положений равновесия:

$$\alpha = u_0,$$

$$\alpha = \frac{(u_0 + p)^2}{4p}.$$

Зафиксируем один из параметров, например,  $u_0$ . Тогда вся область допустимых значений параметров разбивается на четыре множества (рис. 5.8).

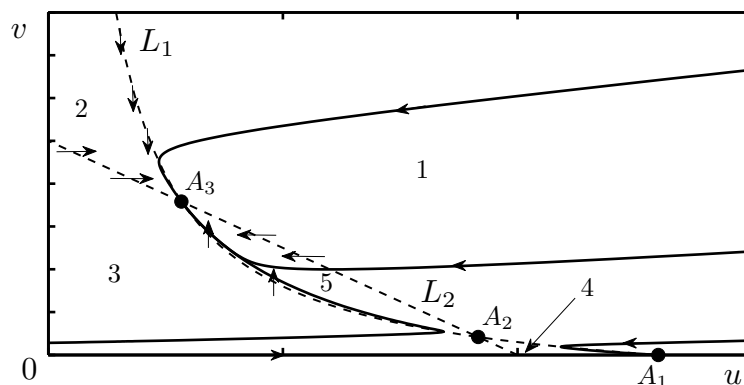
В области  $I$   $A_1$  — седло, кроме того,  $A_3 \in \mathbb{R}_+^2$  — устойчивый узел,  $A_2 \notin \mathbb{R}_+^2$ . В области  $II$   $A_1$  — устойчивый узел,  $A_2$  — седло,  $A_3$  — устойчивый узел. В области  $III$  существует единственное положение равновесия  $A_1$  — устойчивый узел. Область  $IV$  эквивалентна предыдущей, так как вычисления показывают, что  $A_2, A_3 \notin \mathbb{R}_+^2$ .

Нуль-изоклины системы (5.10) определяются уравнениями

$$L_1 = \{(u, v) : v = \alpha/u - 1\}, \quad L_2 = \{(u, v) : v = (u_0 - u)/p\}, \quad L_3 = \{(u, v) : v = 0\}.$$

Точки пересечения  $L_1$  с  $L_2$  или  $L_3$  соответствуют положениям равновесия. Области, на которые нуль-изоклины разбивают плоскость, характеризуются постоянством знака производных  $u$  и  $v$ .

Рассмотрим только один случай взаимного расположения нуль-изоклин (остальные остаются в качестве упражнения) (рис. 5.9). Пусть параметры принадлежат области  $II$  на рис. 5.8. Тогда  $\mathbb{R}_+^2$  разбивается на пять областей, удовлетворяющих условиям утверждения 5.2 (определите знаки  $\dot{u}$  и  $\dot{v}$  в каждой из областей). Предположим, что начальные условия принадлежат первой области. Тогда траектория может либо пересечь границы с областями 2, 4, 5, либо стремиться к одному из двух устойчивых положений равновесия. Если траектория попадает в область 2, то единственное асимптотическое состояние — устойчивый узел  $A_3$ , так как в силу направления векторного поля траектория не может приблизиться к границе области. Аналогичные рассуждения показывают, что траектории из четвертой и пятой областей сходятся к (различным) положениям равновесия. Картина не меняется, если считать, что начальные условия принадлежат третьей области. Таким образом, положения равновесия  $A_1$  и  $A_3$  являются единственно возможными асимптотическими



**Рис. 5.9.** Нуль-изоклины системы (5.10) при величинах параметров, принадлежащих области  $II$  на рис. 5.8 (пунктирные линии). Сплошными линиями изображены несколько фазовых траекторий системы. Жирными точками показаны положения равновесия.



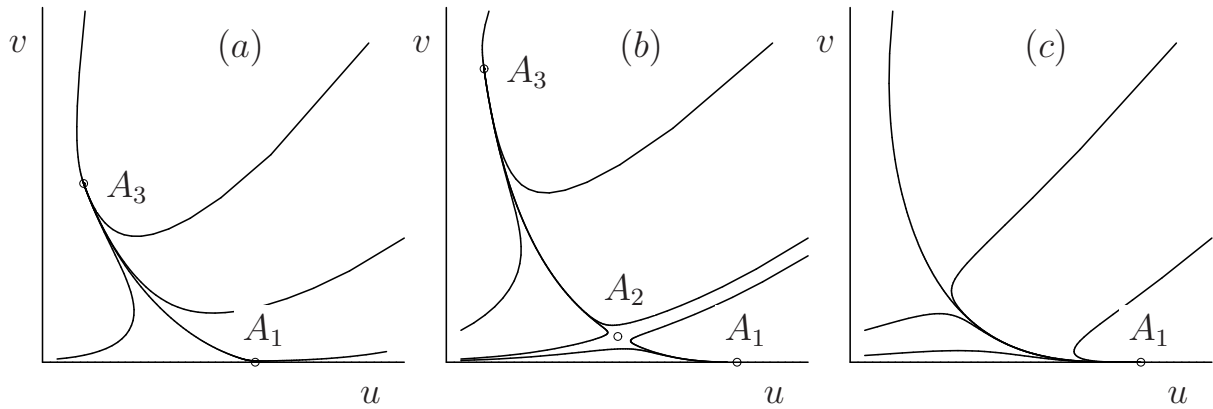


Рис. 5.10. Фазовые портреты системы (5.10).

состояниями системы при данных величинах параметров. Отметим, что при анализе взаимного расположения нуль-изоклин удобно изображать направление векторного поля на этих кривых.

Если параметры принадлежат области  $IV$ , то все траектории, начинающиеся в  $\mathbb{R}_+^2$ , за исключением устойчивого многообразия равновесия  $A_1$ , стремятся к  $A_3$  при  $t \rightarrow \infty$  (рис. 5.10а). Фазовый портрет области  $II$  приведен на рис. 5.10b. В области  $III$  существует единственный глобальный аттрактор  $A_1$  (рис. 5.10с). Таким образом, предложенная математическая модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой, описываемая системой дифференциальных уравнений (5.10), отражает три возможных ситуации концептуальной модели взаимодействия.

В качестве модели влияния окружающей среды на загрязнения было предложено билинейное выражение. Из самых общих соображений понятно, что данная зависимость далека от реальности (чем выше концентрация загрязнения, тем больше поглощает природа, что, очевидно, неверно). Более того, так как в концептуальной модели присутствует некоторая пороговая величина загрязнения, которое способна переработать природа, то необходимо модифицировать модель таким образом, чтобы учесть данный эффект. Для этого можно использовать одну из трофических функций, описывающих процесс насыщения. Возьмем, например, следующую наиболее распространенную функцию:

$$f(E, P) = \frac{cEP}{A + P}.$$

При малой концентрации загрязнения  $f(E, P) \approx cPE$ , при высокой концентрации  $f(E, P) \approx cE$ , что более реалистично, чем первоначальное выражение.

После приведения системы уравнений к безразмерному виду и переобозначений

получим

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \alpha - u - \frac{uv}{\lambda + u}, \\ \dot{v} &= v(u_0 - u) - pv^2, \end{aligned} \quad (5.11)$$

где  $\lambda > 0$  описывает степень влияния природы на загрязнение: чем больше его величина, тем меньше степень поглощения загрязнения живой природой и наоборот. В некотором смысле параметр  $\lambda$  можно считать количественной характеристикой восприимчивости рассматриваемой экосистемы к выбросам загрязнения.

Анализируя расположение нуль-изоклин системы (5.11), легко видеть, что в области  $\mathbb{R}_+^2$  возможно одно, два или три положения равновесия такого же характера, как и для системы (5.10). Следовательно, система (5.11) также может рассматриваться в качестве модели взаимодействия загрязнения с окружающей средой, причем априорные предположения относительно выбора тех или иных функциональных зависимостей этой модели в большей степени адекватны реальности.

## 5.8 Математическая модель очистки сточных вод

В промышленных условиях биологическая очистка сточной воды производится в специальных реакторах — аэротехах [53]. Основное значение аэротеха состоит в том, чтобы путем направленного воздействия на поступающую в него сточную воду добиться на его выходе концентрации органических загрязнений, которая не превышает заранее установленных значений. Биохимические процессы, протекающие в аэротехе, отличаются значительной сложностью и их теоретическое изучение до сих пор нельзя считать завершенным.

Рассмотрим математическую модель процесса очистки сточных вод, основанную на следующих простых представлениях. Процесс биохимического окисления загрязнителя будем трактовать как «поедание» его микроорганизмами активного ила, при этом загрязнитель рассматривается как «жертва», а биологически активный ил как «хищник». Предположим, что имеется постоянный источник загрязнения. Пусть также активный ил способен перерабатывать загрязнение до определенного предела. Допустим, что изменение концентрации активного ила в чистой воде убывает по экспоненциальному закону. Тогда динамику системы биологической очистки сточных вод можно описать уравнениями

$$\begin{aligned} \dot{P} &= a - bD(P) - cf(P, E), \\ \dot{E} &= -dE + eh(P, E). \end{aligned}$$

Здесь  $P(t)$  — концентрация загрязнения воды,  $E(t)$  — плотность биомассы активного ила,  $D(P)$  — функция диссипации, характеризующая естественный распад загрязнения,  $f(P, E)$  и  $h(P, E)$  — трофические функции, характеризующие процесс очистки

загрязнителя биологически активным илом,  $a > 0$  — мощность источника загрязнения,  $d > 0$  — постоянная, характеризующая скорость убывания массы активного ила в чистой воде,  $c$  и  $e$  — положительные постоянные.

Предположим, что  $D(P) = P$ , а трофические функции «хищника» и «жертвы» одинаковы и имеют вид

$$f(P, E) = h(P, E) = \frac{PE}{r + P}, \quad r = \text{const} > 0.$$

Тогда система примет вид

$$\begin{aligned} \dot{P} &= a - bP - \frac{cPE}{r + P}, \\ \dot{E} &= -dE + \frac{ePE}{r + P}. \end{aligned} \quad (5.12)$$

Введем новые безразмерные переменные

$$\tau = dt, \quad P = ru(\tau), \quad E = \frac{rd}{c}v(\tau).$$

Система (5.12) преобразуется к виду

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \alpha - \beta u - \frac{uv}{1 + u}, \\ \dot{v} &= -v + \frac{\gamma uv}{1 + u}. \end{aligned} \quad (5.13)$$

где  $\alpha = a/(rd)$ ,  $\beta = b/d$ ,  $\gamma = e/d$ .

Неподвижные точки этой системы  $A_1(u_1, v_1) = (\alpha/\beta, 0)$  и

$$A_2(u_2, v_2) = (1/(\gamma - 1), (\alpha(\gamma - 1) - \beta)\gamma/(\gamma - 1)).$$

Если выполняются условия  $\gamma > 1$ ,  $\beta < \alpha(\gamma - 1)$ , то обе неподвижные точки находятся в первой четверти. При  $\beta = \alpha(\gamma - 1)$  обе неподвижные точки сливаются в одну.

Линейный анализ в точке  $(u_1, v_1)$  показывает, что эта точка является седловой при  $\beta < \alpha(\gamma - 1)$  и устойчивым узлом при  $\beta > \alpha(\gamma - 1)$ .

Если  $\beta = \alpha(\gamma - 1)$ , то полагая  $w(t) = u(t) - \alpha/\beta$ , получим

$$\begin{aligned} \dot{w} &= -\beta w - \frac{\beta w v + \alpha v}{\beta + \alpha + \beta w}, \\ \dot{v} &= \frac{\alpha(\gamma - 1)^2 w v}{\beta + \alpha + \beta w}. \end{aligned}$$

Отсюда следует, что в этом случае точка  $(u_1, v_1) = (u_2, v_2)$  является неустойчивой.

Матрица Якоби системы (5.13) в точке  $(u_1, v_1)$  при  $\beta < \alpha(\gamma - 1)$  имеет отрицательный след и положительный определитель. Поэтому точка  $(u_1, v_1)$  является устойчивой. Непосредственно проверяется, что эта точка — устойчивый узел при всех  $\gamma > 1$  и  $\beta < \alpha(\gamma - 1)$ .

Построение фазовых портретов системы при  $\beta < \alpha(\gamma - 1)$  и  $\beta > \alpha(\gamma - 1)$  остается в качестве упражнения.

Если зафиксировать значения параметров  $\beta$  и  $\gamma - 1$  и последовательно увеличивать значения параметра  $\alpha$ , что соответствует увеличению интенсивности источника загрязнения, то возникает устойчивое нетривиальное положение равновесия — точка  $(u_2, v_2)$ . Если же интенсивность загрязнения (параметр  $\alpha$ ) достаточно мала, то масса биологически активного ила стремится к нулю. Такая картина является следствием того, что в представленной модели загрязнитель является «пищей» для биологически активного ила. При недостаточной интенсивности загрязнителя биологически активный ил исчезает.

Представляется, что более реалистическая ситуация должна заключаться в существовании некоторого порогового значения концентрации загрязнения  $P^*$ , при превышении которого очищающая способность ила уменьшается. Для этого можно рассмотреть трофические функции вида

$$f(P, E) = EPe^{-rP}, \quad r = \text{const} > 0.$$

В этом случае величина порогового значения загрязнения  $P^* = 1/r$ .

В действительности процесс взаимодействия биологически активного ила и загрязнителя имеет еще одну важную компоненту. Это процесс аэрации — насыщения ила кислородом, который значительно повышает способность переработки биологически активным илом загрязнителя.

С учетом этого обстоятельства математическая модель процесса очистки может быть представлена в следующем виде

$$\begin{aligned} \dot{P} &= a - bP - cf(P, E), \\ \dot{E} &= -dE + ef(P, E)Q(t), \\ \dot{Q} &= -hQ + R, \quad a, b, c, d, e = \text{const} > 0. \end{aligned}$$

Здесь  $Q(t)$  — концентрация кислорода, а постоянная  $R > 0$  определяет величину притока кислорода в систему в единицу времени.

Положим  $f(P, E) = Pg(E)$ , где  $g(E)$  — гладкая монотонно возрастающая неотрицательная функция, причем  $g(0) = 0$ . Тогда в новых безразмерных переменных система имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{u}(t) &= p - u - vg(u), \\ \dot{v}(t) &= -qv + vg(u)w, \\ \dot{w}(t) &= R - rw, \quad p, q, R = \text{const} > 0. \end{aligned}$$

Рассмотрим значение переменной  $u^*$ , удовлетворяющей уравнению  $g(u^*) = (qr)/R$ , при условии, что  $u^* < p$  при достаточно больших значениях параметра  $R$ . Последнее уравнение всегда имеет единственное решение в силу условий, наложенных на функцию  $g(u)$ . Тогда система имеет нетривиальную неподвижную точку  $A(u^*, R(p - u^*)/(qr), R/r)$ . Линейный анализ показывает, что эта точка всегда устойчива. Также же как и в предыдущем случае, система имеет еще одну неустойчивую неподвижную точку  $B(u^*, 0, R/r)$ ,  $u^* < p$ , причем  $A = B$  при  $u^* = p$ .

Таким образом при достаточно больших значениях параметра  $R$ , определяющего количество поступающего в систему кислорода, всегда можно добиться стабилизации системы. Отметим, что в этом случае уместно рассмотреть задачу оптимального управления, считая что  $R(t)$  — управляющая функция, на значения которой наложены соответствующие ограничения.

## 5.9 Математическая модель лекарственного воздействия на растущую опухоль

Раковые заболевания являются одной из основных причин преждевременной смертности во всем мире. К настоящему времени предложены многочисленные математические модели, которые описывают процесс роста злокачественных опухолей. Математический аппарат этих моделей разнообразен, часть моделей построена на базе обыкновенных дифференциальных уравнений и уравнений в частных производных (см., например, [58, 153]).

Рассмотрим модель роста однородной твердой опухоли, которая основана на обобщенном логистическом уравнении. Пусть  $m(t)$  — количество клеток опухоли в момент времени  $t$ . Тогда без учета внешних воздействий рост клеток опухоли зададим уравнением:

$$\begin{aligned} \frac{dm}{dt} &= rm \left[ 1 - \left( \frac{m}{Q} \right)^\beta \right], \quad r, Q, \beta > 0, \\ m(0) &= m_0 > 0. \end{aligned} \quad (5.14)$$

Решение этого уравнения задается формулой

$$m(t) = Q \left[ \frac{m_0^\beta}{m_0^\beta - (Q^\beta - m_0^\beta) e^{-r\beta t}} \right]^{1/\beta}.$$

Если  $t \rightarrow \infty$ , то  $m \rightarrow Q$ . Таким образом, величина  $Q$  задает предельное число раковых клеток опухоли. График функции  $m(t)$  аналогичен графику логистической кривой.

Достоинством этой модели является довольно точное качественное описание характера роста опухоли: в начале процесса происходит экспоненциальный рост, который затем замедляется, и, наконец, выходит на плато  $m = Q$ . Естественно, что возникает вопрос об адекватности такого характера роста. Отметим, что кривые роста числа раковых клеток, полученные экспериментально (см., например, [97]) показывают, что характер роста числа клеток в модели (5.14) близок к реальному. Отметим, что для каждого вида опухоли определение параметров  $r$ ,  $Q$  и  $\beta$  модели представляет самостоятельную экспериментальную задачу.

К недостаткам модели (5.14) следует отнести пренебрежение внутренней пространственной структурой опухоли (наличие некротического ядра), а также многих других внешних и внутренних факторов.

Предположим, что на опухоль осуществляется лекарственное воздействие, подавляющее ее рост (процесс химиотерапии). Пусть  $h(t)$  — количество лекарства в опухоли в момент времени  $t$ . С учетом динамики роста, процесс взаимодействия клеток опухоли и лекарства можно описать следующим уравнением:

$$\frac{dm}{dt} = rm \left( 1 - \left( \frac{m}{Q} \right)^\beta \right) - \gamma m f(h), \quad \gamma > 0. \quad (5.15)$$

Здесь  $f(h)$  — функция, определяющая терапевтическое воздействие лекарства (функция терапии).

Рассмотрим два варианта выбора функции терапии.

**1. Монотонная функция терапии** ( $f(h) > 0$ ,  $h > 0$ ;  $f(0) = 0$ ;  $f'(h) > 0$ ,  $h > 0$ ). Например,  $f(h) = h$ . Такой вид взаимодействия принят в моделях Лотки–Вольтерры «хищник–жертва». Другим примером является функция

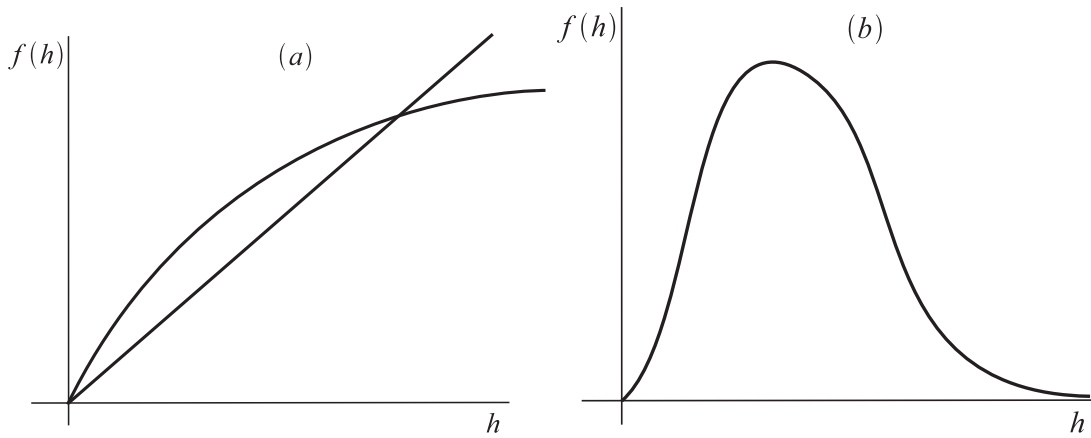
$$f(h) = h/(k + h),$$

где  $k > 0$ . Эта функция описывает взаимодействие по закону Михаэлиса–Ментен [141], и, также, использовалась в моделях, рассмотренных ранее. При малых значениях  $h(t)$  взаимодействие соответствует закону, близкому к закону Лотки–Вольтерры. Однако при больших значениях  $h(t)$  функция терапии стремится к единице. Т.е. интенсивность терапии при больших дозах лекарства имеет предельное значение.

**2. Немонотонная (пороговая) функция терапии.** Такие функции описываются следующими условиями:  $f(h) > 0$ ,  $h > 0$ ;  $f(0) = 0$ ;  $f'(h) > 0$ ,  $0 < h < H$ ,  $f'(H) = 0$ ,  $f'(h) < 0$ ,  $h > H$ . Например

$$f(h) = h^\alpha e^{-\beta h}, \quad \alpha \geq 1, \quad \beta > 0,$$

$$f(h) = \frac{h}{A + Bh + Ch^2}, \quad A, C > 0, \quad B^2 - 4AC < 0.$$



**Рис. 5.11.** Типичные графики монотонных (а) и немонотонных (б) функций терапии.

Немонотонность такой функции означает, что интенсивность лекарственного воздействия имеет максимальную (пороговую) величину, которая достигается при  $h = H$ , после чего интенсивность воздействия падает.

На рис. 5.11 представлены типичные графики монотонной и немонотонной функции терапии.

Предположим, что поступление лекарства описывается следующим уравнением

$$\frac{dh}{dt} = -\alpha h + u(t), \quad h(0) = 0, \quad u(t) \geq 0, \quad t \in [0, T]. \quad (5.16)$$

Здесь  $u(t)$  — измеримая ограниченная функция, играющая роль управления процессом,  $\alpha$  — коэффициент, характеризующий диссипацию (деструкцию). Величину  $u(t)$  можно трактовать как количество лекарства, вводимое в опухоль в момент времени  $t$ . Естественно, что величина  $u(t)$  должна быть ограничена, поэтому  $0 \leq u(t) \leq Q_0$ ,  $Q_0 = \text{const} > 0$ .

Ставится задача синтеза оптимального управления: найти такой закон поступления лекарства (функцию  $u$ ), при котором число раковых клеток к фиксированному моменту времени  $t = T$  будет минимальным.

Решение поставленной задачи можно получить с помощью метода динамического программирования [14]. Оказывается, что если функция терапии монотонна, то оптимальное управление  $u = Q_0$  — постоянная величина. Если же функция терапии носит пороговый характер, то оптимальное управление является функцией с большим числом «переключений» от значения ноль до максимального значения  $Q_0$ . Причем моменты времени «переключений» определяются в результате достаточно сложной численной процедуры и связаны с решением нелинейного уравнения с частными производными (уравнение Гамильтона–Якоби–Беллмана).

Покажем, что анализ динамики системы (5.15), (5.16) дает возможность предложить достаточно простой и эффективный способ управления системой (5.15), (5.16).

Пусть  $u$  — постоянная величина  $0 \leq u \leq Q_0$ . Дополнительно к ранее введенным ограничениям предположим, что функция  $f(h)$  — выпукла, т.е.  $f''(h) < 0$ . Единственное положение равновесия  $(m^*, h^*)$  системы определяется равенством  $h^* = u/\alpha$  и уравнением

$$r(1 - (m^*/Q)^\beta) = \gamma f(u/\alpha).$$

Если

$$\max_{0 \leq u \leq Q_0} f(u/\alpha) < r/\gamma,$$

то последнее уравнение имеет неотрицательное решение

$$m^* = \theta \left(1 - \gamma/r f(u/\alpha)\right)^{1/\beta}.$$

Если

$$\max_{0 \leq u \leq Q_0} f(u/\alpha) \geq r/\gamma,$$

то всегда возможно выбрать такое значение параметра  $u^*$ ,  $0 \leq u^* \leq Q_0$ , что будет выполняться равенство:  $\gamma f(u^*/\alpha) = r$  и тогда  $m^* = 0$ .

Проведем анализ устойчивости единственного положения равновесия  $(m^*, h^*)$  при  $0 \leq u^* \leq Q_0$ . Матрица Якоби в произвольной точке  $(m, h)$  равна

$$J(m, h) = \begin{pmatrix} r - \gamma f(h) - (\beta + 1)r \left(\frac{m}{\theta}\right)^\beta & -\gamma m f'(h) \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix}.$$

Для  $(m^*, h^* = u^*/\alpha)$  при условии, что  $f(u^*/\alpha) < r/\gamma$  ( $m^* > 0$ ), матрица Якоби имеет вид

$$J(m^*, h^*) = \begin{pmatrix} -\beta \left(r - \gamma f\left(\frac{u^*}{\alpha}\right)\right) & -\gamma m^* f'\left(\frac{u^*}{\alpha}\right) \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix},$$

а ее собственные значения равны

$$\lambda_1 = -\beta \left(r - \gamma f\left(\frac{u^*}{\alpha}\right)\right) < 0, \quad \lambda_2 = -\alpha < 0.$$

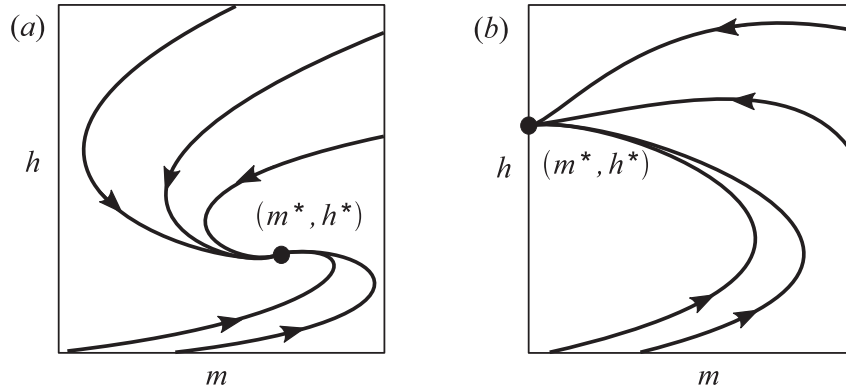
Откуда следует, что точка  $(m^*, h^*)$  является устойчивым узлом, если  $m^* > 0$ . Если же  $m^* = 0$ , то соответствующая матрица Якоби имеет одно нулевое собственное значение:

$$J\left(0, \frac{u^*}{\alpha}\right) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix}, \quad \lambda_1 = 0, \quad \lambda_2 = -\alpha.$$

Рассмотрим функцию  $V(m, h) = \alpha \ln m - \gamma f(h)$ . Вычисляя производную вдоль траектории системы, получим

$$L_t V(m, h) = -\alpha r \left(\frac{m}{\theta}\right)^\beta + \Phi(h),$$





**Рис. 5.12.** Фазовые портреты системы (5.15), (5.16). (a) Неподвижная точка  $(m^*, h^*)$  в случае  $m^* > 0$ . (b) Неподвижная точка  $(m^*, h^*)$  в случае  $m^* = 0$ .

$$\Phi(h) = \alpha r - \alpha \gamma f(h) + \alpha \gamma f'(h)h - \gamma f'(h)u^*.$$

Непосредственной проверкой устанавливается, что

$$\Phi(u^*/\alpha) = 0,$$

$$\Phi'(h) = \alpha \gamma f''(h)(h - u^*/\alpha).$$

Отсюда следует, что  $h^* = u^*/\alpha$  является точкой глобального максимума функции  $\Phi(h)$ . В итоге  $L_t V(m, h) \leq 0$ ,  $m \geq 0$ ,  $h \geq 0$  и обращается в ноль в единственной точке  $m = 0$ ,  $h = u^*/\alpha$ . Из теоремы 4.4 следует, что положение равновесия  $(0, u^*/\alpha)$  является предельной точкой системы. Таким образом, анализ поведения системы (5.15), (5.16) как системы, зависящей от параметра  $u$ , доказывает возможность приведения ее при  $t \rightarrow \infty$  в положение равновесия  $(m^*, u^*/\alpha)$ , причем в некоторых случаях величина  $m^* = 0$ . На рис. 5.12 построены фазовые портреты системы (5.15), (5.16).

Проведенный анализ позволяет предложить следующий альтернативный (не оптимальный) способ управления. На первом этапе для  $0 \leq t \leq t_1$  применим некоторое управление  $u = u_1(t)$ . При этом функция  $u_1(t)$  и величина  $t_1$  подбираются таким образом, чтобы при решении уравнения (5.16) величина  $h_0 = h_1(t)$  удовлетворяла неравенству

$$1 - \frac{\gamma}{r} f(h_0) \leq 0. \quad (5.17)$$

Ясно, что выбор такой функции может быть осуществлен не единственным образом. На втором этапе при  $t_1 \leq t \leq T$  положим

$$u(t) = \alpha h(t).$$

Тогда при  $t_1 \leq t \leq T$  уравнение (5.16) примет вид  $dh/dt = 0$ , откуда следует, что  $h(t) = h_0$ ,  $t_1 \leq t \leq T$ . Если выполняется неравенство (5.17), то, как было показано ранее, точка  $m^* = 0$  является глобальным аттрактором. Если же выполняется

неравенство, противоположное неравенству (5.17), то аттрактором является точка

$$m^* = \theta \left( 1 - r^{-1} \gamma f(h_0) \right)^{1/\beta}.$$

Аналогичный способ управления применим и в случае немонотонной функции терапии. При этом в качестве значения  $h_0$  необходимо выбрать  $h_0 = H$ , где  $H$  — значение, при котором немонотонная функция терапии принимает максимальное значение.

Сравнение альтернативного и оптимального способа управления при  $r = 0.18$ ,  $\theta = 10^9$ ,  $\beta = 0.5$ ,  $m_0 = 2 \cdot 10^8$ ,  $Q_0 = 0.15$ ,  $T = 30$ ,  $f(h) = h/(1+h)$  показывает, что относительное отличие значения  $m(T)$  при оптимальном и альтернативном управлении составляет 5–8 процентов (подробнее см. [12]).

## 5.10 Упражнения

**Упражнение 5.1.** Проанализируйте двумерную систему Лотки–Вольтерры, описывающую отношение мутуализма, в виде

$$\dot{N}_1 = N_1(r_1 - a_{11}N_1 + a_{12}N_2), \quad \dot{N}_2 = N_2(r_2 + a_{21}N_1 - a_{22}N_2),$$

где все параметры предполагаются неотрицательными.

**Упражнение 5.2.** Какой тип взаимодействия описывает следующая модель:

$$\begin{aligned} \dot{N}_1 &= r_1 N_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1 + b_1 N_2} \right), \\ \dot{N}_2 &= r_2 N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 + b_2 N_1} \right)? \end{aligned}$$

Введите безразмерные переменные и попытайтесь по возможности полно исследовать динамические режимы, описываемые этой моделью.

**Упражнение 5.3.** Рассмотрим потенциальный метод контроля численности насекомых, который заключается в помещении некоторого числа стерильных насекомых в популяцию. Если в популяции поддерживается постоянное количество стерильных насекомых, то подходящая модель имеет вид

$$\dot{N} = N \left[ \frac{aN}{N+n} - b \right] - kN(N+n),$$

где  $N(t)$  — число насекомых-вредителей,  $n$  — число стерильных насекомых, параметры  $a > b > 0$  и  $k > 0$ .

Определите критическое число стерильных насекомых  $n_c$ , которое достаточно для подавления популяции, и покажите, что оно меньше, чем четвертая часть потенциальной емкости экологической системы.

Запишите модель, в которой учтен фактор смертности стерильных насекомых с тем же коэффициентом смертности (добавьте второе уравнение). Покажите, что в этом случае недостаточно только один раз помещать стерильных насекомых в систему.

Если предположить, что часть  $\gamma$  появившихся на свет насекомых стерильна, то следует добавить уравнение

$$\dot{n} = \gamma N - bn.$$

Определите условия, которые необходимо наложить на  $\gamma$ , чтобы популяция вырождадалась.

**Упражнение 5.4.** Проанализируйте модель конкуренции двух видов, когда каждая из популяций которых имеет нижнюю численность:

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= r_1 N_1 (N_1 - L_1) (K_1 - N_1) - a_1 N_1 N_2, \\ \dot{N}_2 &= r_2 N_2 (N_2 - L_2) (K_2 - N_2) - a_2 N_1 N_2.\end{aligned}$$

Постройте бифуркационную диаграмму этой системы (параметрический и фазовые портреты), рассмотрев возможное взаимное расположение нуль-изоклин.

Тот же вопрос для системы симбиоза двух видов:

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= r_1 N_1 (N_1 - L_1) (K_1 - N_1) + a_1 N_1 N_2, \\ \dot{N}_2 &= r_2 N_2 (N_2 - L_2) (K_2 - N_2) + a_2 N_1 N_2.\end{aligned}$$

**Упражнение 5.5.** Рассмотреть вариант модели взаимодействия загрязнения с окружающей средой с учетом эффекта Олли

$$\begin{aligned}\dot{P} &= a - bP - cPN, \\ \dot{N} &= dN \left(1 - \frac{N}{e}\right) (f - N) - gPN.\end{aligned}$$

Все постоянные  $a, b, c, d, e, f, g$  — неотрицательны,  $0 < f < e$ .

Введите безразмерные переменные и попытайтесь по возможности полно исследовать динамические решения этой модели. В чем существенное отличие этой модели от моделей, рассмотренных в пункте 5.8?

**Упражнение 5.6.** Рассмотреть модель очистки сточных вод с пороговым эффектом

$$\begin{aligned}\dot{P} &= a - bP - cPN, \\ \dot{N} &= -dN + fPNe^{-P}.\end{aligned}$$

Все постоянные  $a, b, c, d, e, f$  — неотрицательны. Пороговый эффект заключается в том, что при величине концентрации загрязнения  $p > p^* = 1$  оно начинает оказывать дополнительное негативное воздействие, которое увеличивается с дальнейшим увеличением концентрации загрязнения. Ввести безразмерные переменные и исследовать динамику этой модели взаимодействия.

**Упражнение 5.7.** Рассмотрите модель (в безразмерных переменных) «один хищник—две жертвы»

$$\begin{aligned}\dot{v} &= -\gamma_2 v(1 - u_1 - u_2), \\ \dot{u}_1 &= u_1(1 - v), \\ \dot{u}_2 &= \gamma_1 u_2(\alpha - v),\end{aligned}$$

где  $\gamma_1, \gamma_2, \alpha$  — положительные параметры.

Найдите возможные положения равновесия и попытайтесь выяснить их устойчивость. Для определения глобального поведения траекторий зафиксируйте  $\gamma_1 = 1$  и перейдите к цилиндрической системе координат:  $u_1 = r \cos \varphi$ ,  $u_2 = r \sin \varphi$ ,  $v = v$ .

**Упражнение 5.8.** Пусть  $x$  — число не инфицированных вирусом клеток,  $y$  — число инфицированных клеток,  $v$  — число свободных вирусов. Изучить поведение основной модели вирусной динамики (решение приведено в [148]).

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \lambda - dx - \beta xy, \\ \dot{y} &= \beta xy - \alpha y, \\ \dot{v} &= kv - \gamma v,\end{aligned}$$

где  $\lambda, d, \beta, \alpha, \gamma \geq 0$ .

## Математические модели распространения эпидемий

В этой главе формулируются и анализируются основные модели распространения инфекционных популяций. Главное внимание уделяется адекватному описанию динамики процесса и связанных с ним важных концептуальных понятиях. С более подробным анализом современных математических моделей эпидемиологии можно ознакомиться в книгах [57, 78, 112]).

Прежде всего отметим, что речь идет о заболеваниях, вызываемых микропаразитами т.е., когда единичная инфекция вызывает процесс заболевания, которое протекает приблизительно одинаковым образом у всех инфицированных. В этом случае нет необходимости следить за динамикой паразитов, вызывающих инфекции, в отличие от случая макропаразитов. Достаточно лишь располагать знаниями о динамике здоровых и заболевших особей популяции.

### 6.1 SIR модель и основное репродуктивное число

Предположим, что особи популяции могут находиться в трех различных состояниях: здоровые особи, которые находятся в группе риска и могут подхватить инфекцию, заразившиеся переносчики болезни, и те, кто выздоровел и перестал распространять болезнь (в эту категорию относят, например, приобретших иммунитет или даже умерших). Обозначим эти группы в соответствии с долгой исторической традицией как  $S(t)$ ,  $I(t)$  и  $R(t)$ . Типичная эволюция особи популяции описывается следующей диаграммой:

$$S \rightarrow I \rightarrow R.$$

Такие модели часто называются «ящичными» моделями, поскольку каждую особь можно отнести к одному из нескольких «ящичков», в пределах же этих «ящичков» особи неразличимы. Число различных ячеек-ящичков в данных моделях может варьироваться, а, скажем, в некоторых ситуациях, особи из последней ячейки,  $R(t)$ , могут перемещаться в первую. Соответствующие примеры приведены ниже. Сокращенно модели указанного типа называют с помощью обозначений различных классов. Например, на диаграмме выше приведена SIR модель (произносится как «эс-ай-ар» модель, а не «сир»).

Для формулировки стандартной SIR модели мы воспользуемся достаточно общим и абстрактным подходом. Рассмотрим так называемую *функцию инфективности*

$A(\tau)$ , которая включает в себя информацию об уровне инфективности индивидуума, который был заражен  $\tau$  единиц времени назад (т.е. о вероятности передачи инфекции при контакте) и о количестве контактов за все время, пока этот индивидуум был заразным. Формально,  $A(\tau)$  — это средняя инфективность индивидуума, зараженного  $\tau$  единиц времени назад, по отношению к здоровой особи популяции. Например, если предположить, что вероятность заразиться при контакте постоянна и равна  $p$ , среднее число контактов в единицу времени постоянно и равно  $c$ , и индивидуум является заразным в промежутке времени с  $T_1$  до  $T_2$ , тогда:

$$A(\tau) = \begin{cases} cp, & \text{если } T_1 \leq \tau \leq T_2, \\ 0, & \text{иначе.} \end{cases} \quad (6.1)$$

Введем следующее обозначение:  $i(t)$  — число новых заболевших в момент времени  $t$ . Очевидно, что справедливо равенство  $i(t) = -\dot{S}(t)$  (здесь мы предполагаем, что популяция замкнута, численность класса  $S$  не может расти). Кроме того, учитывая определение функции  $A(\tau)$ , получим

$$i(t) = \frac{S(t)}{N} \int_0^\infty A(\tau) i(t - \tau) d\tau. \quad (6.2)$$

Чтобы понять, что уравнение (6.2) справедливо, заметим, что интеграл, стоящий в правой части, описывает среднее количество «удачных» (т.е. приведших к передаче инфекции) контактов всеми заболевшими и все еще заразными в момент времени  $t$ . Учитывая, что контакты случайны, только  $S(t)/N$  часть из них будет со здоровыми индивидами, и в результате это дает общее число новых случаев в момент времени  $t$ .

Уравнение (6.2) перепишем в виде

$$\dot{S}(t) = \frac{S(t)}{N} \int_0^\infty A(\tau) \dot{S}(t - \tau) d\tau. \quad (6.3)$$

Уравнение (6.3) называется моделью Кермака–Маккендрика. Здесь стоит сделать одно существенное терминологическое замечание. Важная работа Кермака и Маккендрика 1927 года [116] (Anderson Gray McKendrick, 1876–1943, известный шотландский эпидемиолог и William Ogilvy Kermack, 1898–1970, шотландский биохимик и эпидемиолог, по праву считаются, вместе со своим учителем Ronald Ross, 1857–1932, создателями математической эпидемиологии) часто рассматривается как краеугольный камень математической эпидемиологии, несмотря на то, что и до нее появлялись публикации по данному предмету. Более того, в большинстве случаев при ссылке на работу Кермака и Маккендрика имеется в виду система обыкновенных дифференциальных уравнений, которая будет приведена далее. Это не так. Уже в 1927 году Кермак и Маккендрик работали с общим уравнением (6.2), для совершенно общей функции  $A(\tau)$ , а система ОДУ является всего лишь частным случаем, хотя и наиболее наглядным.

Рассмотрим ядро уравнения (6.3) в следующем виде:  $A(\tau) = \beta N e^{-\gamma\tau}$ . Здесь величина  $\beta N$  указывает на число контактов в единицу времени (отметим, что она растет как линейная функция постоянного размера популяции  $N$ , что очень удобно для анализа уравнений, но не совсем верно отражает действительность), а  $e^{-\gamma\tau}$  указывает на тот факт, что промежуток времени, когда заболевший может заразить других индивидуумов, распределен экспоненциально со средним  $1/\gamma$ .

Вводя обозначения

$$I(t) = -\frac{1}{\beta} \int_0^\infty A(\tau) \dot{S}(t-\tau) d\tau = -\frac{1}{\beta} \int_{-\infty}^t A(t-\tau) \dot{S}(\tau) d\tau$$

и дифференцируя последнее равенство, после несложных преобразований получим:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= -\beta SI, \\ \dot{I} &= \beta SI - \gamma I, \\ \dot{R} &= \gamma I, \end{aligned} \tag{6.4}$$

где мы добавили третье уравнение для выздоровевших особей, чтобы замкнуть систему:

$$\dot{S} + \dot{I} + \dot{R} = 0 \quad \Rightarrow \quad S(t) + I(t) + R(t) = N.$$

Система уравнений (6.4) очень часто называется системой Кермака–Маккендрика. В действительности система (6.4) — это частный случай более общей системы (6.2), (6.3), в котором предполагается, что продолжительность болезни распределена по экспоненциальному закону со средним временем болезни  $1/\gamma$ . Последнее предположение очень удобно математически, поскольку приводит к обыкновенным дифференциальным уравнениям, однако в общем случае малореалистично. Одно из основных свойств экспоненциального распределения — это «отсутствие памяти», в общих словах, вероятность того, что зараженный будет продолжать болеть промежуток времени  $\Delta t$  не зависит от того в какой момент мы обследуем зараженного, в самом начале болезни или ее конце. Очевидно, что последнее свойство — это сильная идеализация по отношению к реальным системам.

К системе уравнений (6.4) можно придти и другим способом, рассуждая феноменологически. Отправной точкой будут следующие предположения: популяция замкнута и постоянного размера  $N$ , промежуток времени, когда заболевший остается опасен для окружающих, распределен по экспоненциальному закону со средним  $1/\gamma$ , контакты случайны и равновозможны (однородное перемешивание). Тогда

$$\begin{aligned} \dot{S} &= -\lambda S, \\ \dot{I} &= \lambda I - \gamma I, \\ \dot{R} &= \gamma I, \end{aligned} \tag{6.5}$$

где  $\lambda$  — это так называемая *сила инфекции*, которая в данном случае равна произведению количества контактов в единицу времени, сделанных одним здоровым (обозначим это количество как  $cN$ ), вероятности передать инфекцию при контакте  $p$  и вероятности встретить заболевшего  $I(t)/N$ . Обозначив  $\beta = cp$ , получим (6.4).

Здесь уместно подчеркнуть, что пока рассматриваются задачи, в которых число контактов в единицу времени растет как линейная функция от численности популяции. Это предположение следует из несколько наигранной аналогии контактов в хорошо перемешанной популяции с *законом действующих масс* в химической кинетике. Закон действующих масс гласит, что скорость протекания реакции пропорциональна произведению концентраций реагентов. Сходным образом предполагается, что скорость изменения численности популяции здоровых пропорциональна произведению плотностей (или численностей) популяций здоровых и зараженных. Это сильно идеализированное представление о количестве контактов, которое исторически было предложено в первых исследованиях и до сих пор используется как первое приближение к реальности.

Для ряда заболеваний аналогия с законом действующих масс может быть оправдана, в большинстве же случаев следует рассматривать более реалистичные модели. В частности, второй крайний случай — это фиксированное число контактов в единицу времени, независимо от общего размера популяции. Например, для человеческой популяции и заболеваний, передающихся половым путем, такое предположение вполне реалистично. Чтобы описывать динамику с постоянным числом контактов вне зависимости от размера популяции, в (6.5) следует положить  $\lambda = \beta S/N$ . Формально, для популяции постоянного размера, разница между законом действующих масс (функция передачи инфекции задана как  $\beta SI$ ) и фиксированным числом контактов в единицу времени (функция передачи инфекции задана как  $\beta SI/N$ , часто употребляют термин «пропорциональное перемешивание») сводится к очевидным переобозначениям, однако выбор «верной» функции может иметь серьезные последствия (см. пункт 6.4).

С точки зрения стороннего наблюдателя, наиболее важными и существенными вопросами являются: условия возникновения эпидемии, временная эволюция болезни, финальный размер эпидемии или число здоровых индивидуумов, избежавших инфекции. Попробуем ответить на эти вопросы в рамках модели (6.4).

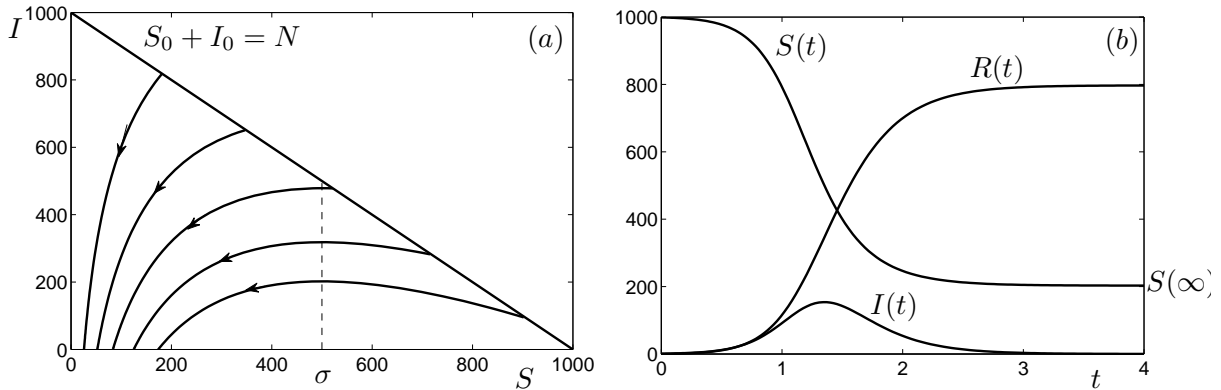
Прежде всего отметим, что третье уравнение в (6.4) избыточно, и поскольку  $\dot{S}(t) \leq 0$ , то естественно считать фазовым пространством задачи треугольник, заданный  $S(t) + I(t) \leq N$ . Из первого и второго уравнений системы (6.4) имеем

$$\frac{dI}{dS} = -\frac{(\beta S - \gamma)I}{\beta SI} = -1 + \frac{\sigma}{S} \quad (I \neq 0).$$

Откуда, учитывая начальные условия  $S(0) = S_0$ ,  $I(0) = I_0$ ,

$$I + S - \sigma \ln S = I_0 + S_0 - \sigma \ln S_0,$$





**Рис. 6.1.** (a) Фазовый портрет SIR модели на плоскости  $(S, I)$ ; (b) Временная эволюция численностей здоровых, заболевших и перенесших болезнь для SIR модели. Параметры  $\sigma = 500$ ,  $R_0 = 2$ ,  $N = 1000$ ,  $\gamma = 5$ .

здесь и далее введено обозначение  $\sigma = \gamma/\beta$ . Последнее выражение представляет собой первый интеграл системы (6.4), и с его помощью можно построить фазовые кривые на плоскости  $(S, I)$  (рис. 6.1). Из второго уравнения системы (6.4) следует, что число зараженных сначала растет, если  $S_0\sigma^{-1} > 1$ , и достигает максимального значения  $I_{max} = N - \sigma + \sigma \ln(\sigma/S_0)$  (эта величина достигается, когда  $S = \sigma$ ). Если же  $S_0/\sigma < 1$ , то число заболевших монотонно уменьшается до нуля (см. рис. 6.1).

Типичная зависимость эволюции болезни (т.е., график числа здоровых и заболевших) приведена на рис. 6.1. Отметим, что во многих случаях удается подобрать параметры задачи (6.4) так, что теоретические кривые, приведенные на рис. 6.1, достаточно точным образом отображают реальную динамику болезни. Первый такой пример приведен в [116], где кривые на рис. 6.1 сравнивают с данными по эпидемии чумы в Бомбее 1906 года.

Из первого и третьего уравнения системы (6.4) следует, что

$$\frac{dS}{dR} = -\frac{S}{\sigma} \quad \Rightarrow \quad S = S_0 \exp\left\{-\frac{R}{\sigma}\right\}.$$

Так как  $I(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  (докажите строго), то  $R(\infty) = N - S(\infty)$  и для нахождения числа здоровых, которые избежали болезни,  $S(\infty)$ , получим трансцендентное уравнение

$$S(\infty) = S_0 \exp\left\{-\frac{N - S(\infty)}{\sigma}\right\}.$$

Последнее уравнение всегда имеет решение в промежутке  $(0, \sigma)$  (докажите).

Формально эволюция болезни описана в рамках модели (6.4), однако выводы относительно величины  $S(\infty)$  делать нельзя, поскольку изучаемая модель является детерминированной, в реальности же детерминированное описание оправдано только

тогда, когда фракция заболевших уже достаточно велика, в случае же единственного заболевшего это не так. В уравнении для величины  $S(\infty)$  от абсолютных величин перейдем к относительным, а именно рассмотрим величину  $z = S(\infty)/N$ , предполагая, что в начальный момент времени  $S_0 = N$ . Получим

$$z = e^{-R_0(1-z)}, \quad (6.6)$$

где  $R_0 = N\sigma^{-1}$ . Уравнение (6.6) — это стандартное уравнение для финального размера эпидемии, которое справедливо не только для весьма частной модели (6.4), но и во множестве других случаев [132]. В это уравнение входит величина  $R_0$ , которая называется *основным репродуктивным числом*, это понятие занимает центральное место в математической эпидемиологии. Смысл этой безразмерной величины достаточно прост:  $R_0$  описывает среднее число зараженных одним заболевшим, помещенным в полностью здоровую популяцию. Например, для модели (6.4)  $R_0 = \beta N \cdot 1/\gamma$ , то есть среднее число «успешных» контактов в единицу времени, умноженное на среднюю продолжительность болезни (предполагается неявно, что все контакты с разными индивидуумами). Для более общего уравнения (6.2) мы получим, что

$$R_0 = \int_0^{\infty} A(\tau) d\tau,$$

так как  $R_0 = i(t)$ , если  $i(t - \tau) = 1$  для любого  $t$  и  $\tau$ . Кроме того, если перенести функцию  $S(t)$  в левую часть уравнения (6.3) и проинтегрировать его от  $-\infty$  до  $\infty$  по  $t$ , предполагая, что  $S(-\infty) = N$ , то получим в точности уравнение (6.6).

Уравнение (6.6) всегда обладает корнем  $z = 1$ , нас же интересует корень в промежутке от нуля до одного. Элементарный анализ показывает, что корень  $z^* \in (0, 1)$  существует тогда и только тогда, когда  $R_0 > 1$  (проверьте). Таким образом получен один из самых важных и существенных результатов математической эпидемиологии (так называемая *пороговая теорема*):

**Теорема 6.1.** Пусть процесс распространения болезни в популяции описывается математической моделью (6.2). Тогда вспышка эпидемии в популяции происходит тогда и только тогда, когда основное репродуктивное число  $R_0$  больше единицы. В противном случае, занесенная в популяцию инфекция не превращается в эпидемию и быстро исчезает.

Если  $R_0 > 1$ , то размер популяции здоровых, которые избежали заражения в процессе эпидемии, дается как решение уравнения (6.6), принадлежащее отрезку  $(0, 1)$ .

Если предположить дополнительно, что справедлива модель (6.4), то число инфицированных в единицу времени представляет собой унимодальную функцию времени, а максимум числа инфицированных находится в явном виде.

Подчеркнем, что основное утверждение Теоремы 6.1 (важность основного репродуктивного числа как *пороговой* характеристики) справедливо для очень широкого класса моделей (6.2), а не только для частного случая (6.4). В частности, для справедливости этой теоремы не надо привлекать дополнительные соображения о законе распределения продолжительности инфекции, теорема справедлива для любого распределения!

Из уравнения (6.6) можно оценить  $R_0$  для различных болезней, если известна часть популяции, которая осталась здоровой:

$$R_0 = \frac{\ln z^*}{z^* - 1}.$$

Например, для краснухи  $R_0 = 6.4$ , для гриппа  $R_0 = 1.44$ , для азиатского гриппа 1957 года  $R_0 = 1.33$  (оценки взяты из [57]).

Если известна оценка основного репродуктивного числа, то при вакцинации популяции нет необходимости делать прививки всем особям, чтобы избежать возможной эпидемии. Необходимо привить иммунитет такой фракции  $P$  популяции, чтобы  $R_0$  стало меньше одного. Точнее,

$$\frac{(1 - P)N}{\sigma} < 1 \quad \Rightarrow \quad P > 1 - \frac{\sigma}{N} = 1 - \frac{1}{R_0}.$$

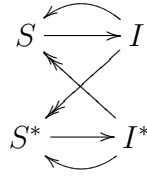
Таким образом, для исключения возможности эпидемии (так называемый «иммунитет толпы») надо подвергнуть вакцинации только часть популяции (например, для оспы — 70–80%, для кори 90–95% [57]).

В заключение этого пункта рассмотрим простую модель, которая включает один из основных элементов моделирования распространения венерических болезней [141]. Для простоты предположим, что возможны только гетеросексуальные контакты, а популяция состоит из двух взаимодействующих классов — мужчин и женщин. Таким образом, основное отличие данной модели от (6.4) заключается в предположении о двух популяциях, которые вступают в контакты только с особями противоположной популяции.

Далее, обозначим здоровых и больных мужчин и женщин как  $S$ ,  $I$  и  $S^*$ ,  $I^*$  соответственно. Для большинства венерических болезней переболевший не приобретает иммунитет, поэтому необходимо учитывать переход переболевших снова в класс здоровых. Считаем, что  $I^*$  ( $S^*$ ) передает болезнь  $S$  (соответственно  $I$ ). Схема направления передачи инфекции и эволюции заболевшего представлена на следующей диаграмме:

Такая модель называется перекрестной SIS моделью. Система обыкновенных дифференциальных уравнений SIS модели имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{S} &= -\beta SI^* + \gamma I, & \dot{S}^* &= -\beta^* S^* I + \gamma^* I^*, \\ \dot{I} &= \gamma SI^* - \gamma I, & \dot{I}^* &= \beta^* S^* I - \gamma^* I^*, \end{aligned} \tag{6.7}$$



где  $\beta, \beta^*, \gamma, \gamma^*$  — положительные параметры, смысл которых должен быть понятен из предыдущего обсуждения. Предполагается, очевидно, что общая численность мужчин и женщин остается постоянной:

$$N = S + I, \quad N^* = S^* + I^*.$$

Используя последние соотношения, мы можем записать систему второго порядка для  $I, I^*$ :

$$\begin{aligned} \dot{I} &= \beta(N - I)I^* - \gamma I, \\ \dot{I}^* &= \beta^*(N^* - I^*)I - \gamma^* I^*. \end{aligned} \quad (6.8)$$

Не анализируя систему (6.8), получим выражение для  $R_0$  в данной модели. В соответствии с предположениями модели (6.7), один мужчина в среднем заражает  $N\beta/\gamma$  женщин, каждая из которых, в свою очередь, заражает  $N^*\beta^*/\gamma^*$  мужчин (мы считаем, что все мужчины здоровы, игнорируя возможность повторных контактов и единственного инфицированного мужчину). Таким образом, для мужчин получаем  $N\beta/\gamma \cdot N^*\beta^*/\gamma^*$ . Такое же точно выражение справедливо для женщин. Предполагая, что первый заболевший может быть любого пола с равной вероятностью, окончательно имеем

$$R_0 = \sqrt{\frac{N\beta}{\gamma} \cdot \frac{N^*\beta^*}{\gamma^*}}.$$

В выражение для  $R_0$  учитывается квадратный корень, так как рассматривается «два» поколения. В качестве упражнения мы рекомендуем проверить, что условие  $R_0 = 1$  действительно является пороговым (бифуркационным) в модели (6.7).

Отметим, что на основе модели (6.7) были оценены следующие величины:  $(N\beta/\gamma) \approx 0.98$ , и  $(N^*\beta^*/\gamma^*) \approx 1.15$ . С помощью этих оценок можно найти координаты нетривиального положения равновесия в модели (6.7) и вычислить процент популяции мужчин и женщин, которые являются переносчиком заболевания. Последнее утверждение остается в качестве упражнения.

## 6.2 SIR модель с учетом демографических процессов и условие эндемичности заболевания

В предыдущем пункте всюду предполагалось, что популяция является замкнутой, т.е. отсутствуют процессы миграции и демографии. Для некоторых болезней такое

предположение вполне справедливо, если среднее время продолжительности болезни в популяции (не путайте со средним временем инфективности одного индивидуума) достаточно мало по сравнению со средним временем смены поколений. Однако, многие заболевания продолжают циркулировать в популяции в течение многих лет, поэтому необходимо также рассмотреть модели, где бы демографические процессы учитывались в явном виде. В дополнение к предположениям, которые были сделаны для вывода модели (6.4), предположим, что смертность в популяции полностью уравновешивает рождаемость, а все рожденные индивидуумы появляются на свет абсолютно здоровыми. Получим

$$\begin{aligned}\dot{S} &= \mu N - \beta SI - \mu S, \\ \dot{I} &= \beta SI - \gamma I - \mu I, \\ \dot{R} &= \gamma I - \mu R,\end{aligned}\tag{6.9}$$

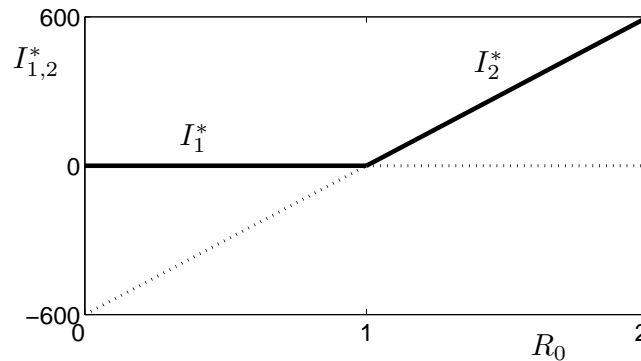
где  $\mu$  — это константа, которая равна коэффициенту смертности и рождаемости. Таким образом мы получаем, что любой индивидуум популяции проводит в среднем  $1/\mu$  единиц времени в каждом из классов популяции. Отметим, что модель записана так, что  $N = S(t) + I(t) + R(t) = \text{const}$  для любого  $t$ , и, следовательно, третье уравнение избыточно, так как для любого  $t$  мы можем найти число выздоровевших  $R(t) = N - S(t) - I(t)$ .

Во-первых, вычислим величину  $R_0$  для модели (6.9). Если поместить одного инфицированного в популяцию здоровых, то, в соответствии с законом действующих масс, инфицированный будет делать  $\beta N$  «успешных» контактов в единицу времени. Инфицированный будет заражать здоровых пока либо не перейдет в класс  $R$  (среднее время инфективности  $1/\gamma$ ), либо не умрет раньше (среднее время продолжительности жизни  $1/\mu$ ). В обоих случаях время распределено по экспоненциальному закону. Элементарные выкладки из теории вероятности показывают, что случайная величина  $X_{\min} = \min\{X_1, X_2\}$ , где  $X_1$  и  $X_2$  распределены по экспоненциальному закону с параметрами  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$ , имеет также экспоненциальное распределение с параметром  $\lambda_1 + \lambda_2$ . Таким образом, окончательно мы получаем, что основное репродуктивное число для модели (6.9) имеет вид

$$R_0 = \frac{\beta N}{\gamma + \mu}.\tag{6.10}$$

Справедлива следующая теорема:

**Теорема 6.2.** *Предположим, что процесс распространения болезни в популяции описывается математической моделью (6.9). Тогда, если основное репродуктивное число  $R_0$ , определенное с помощью соотношения (6.10), меньше или равно единице, то болезнь со временем затухает, и вся популяция в пределе  $t \rightarrow \infty$  состоит из здоровых. Если же  $R_0 > 1$ , то заболевание становится эндемическим.*



**Рис. 6.2.** Бифуркационная диаграмма транскритической бифуркации в системе (6.9) в зависимости от величины  $R_0$ . По оси ординат показаны координаты  $I^*$  положений равновесия системы (6.9). Жирным выделены устойчивые положения равновесия, пунктиром — неустойчивые.

Напомним, что заболевание называется эндемическим или эндемией, если постоянно часть населения является переносчиком инфекции, болезнь «самоподдерживается» в популяции.

*Доказательство.* Доказательство сводится к стандартному анализу поведения траекторий системы (6.9) на фазовой плоскости  $(S, I)$ , а точнее в положительно инвариантном треугольнике  $S \geq 0, I \geq 0, S + I \leq N$ . У системы (6.9) может быть два положения равновесия:

$$A_1 = (N, 0),$$

и

$$A_2 = \left( \frac{\mu + \gamma}{\beta}, \frac{\mu}{\beta} (\beta N (\mu + \gamma)^{-1} - 1) \right) = \left( \frac{N}{R_0}, \frac{\mu}{\beta} (R_0 - 1) \right).$$

Отметим, что  $A_2 \in \mathbb{R}_2^+$  только при  $R_0 > 1$ .

Матрица Якоби системы (6.9) имеет вид

$$J(S, I) = \begin{pmatrix} -\beta I - \mu & -\beta S \\ \beta I & \beta S - \gamma - \mu \end{pmatrix}.$$

Линейный анализ показывает, что  $A_1$  асимптотически устойчиво тогда и только тогда, когда  $R_0 < 1$ . Если  $R_0 = 1$ , то происходит транскритическая бифуркация (см. рис. 6.2). Положение равновесия  $A_2$  сталкивается с  $A_1$ , происходит смена устойчивости. При  $R_0 > 1$   $A_1$  неустойчиво,  $A_2$  становится асимптотически устойчивым (если  $R_0 > 1$ , то  $\text{tr } J(A_2) = -\mu R_0$ ,  $\det J(A_1) = \mu(\mu + \gamma)^{-1}(R_0 - 1)$ ) и теперь принадлежит положительному ортанту (фазовые портреты приведены на рис. 6.3).

Формально, чтобы завершить доказательство теоремы, необходимо показать, что в системе не может существовать периодических решений (более подробно см. главу

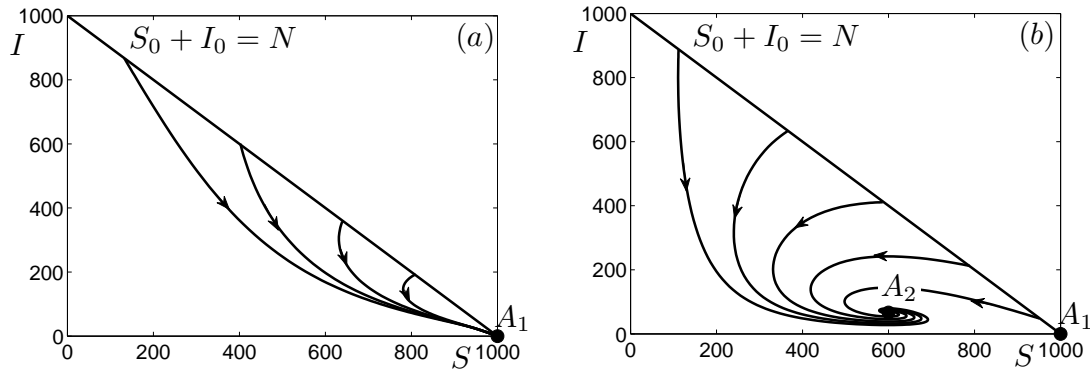


Рис. 6.3. Фазовые портреты системы (6.9). (a) Случай  $R_0 < 1$ ; (b) случай  $R_0 > 1$ .

7). Это можно проделать с помощью функции Дюлака  $D(S, I) = 1/(SI)$ . Применяя критерий Дюлака, получим

$$\frac{\partial}{\partial S}(f_1(S, I)D(S, I)) + \frac{\partial}{\partial I}(f_2(S, I)D(S, I)) = -\frac{\mu N}{S^2 I} < 0$$

для любых  $S, I > 0$ . □

Таким образом, мы получили второй пороговый результат: величина  $R_0$  определяет, сможет ли болезнь, занесенная в популяцию извне, охватить значительную часть популяции и превратиться в эндемию. Строго говоря, доказанный результат справедлив только для весьма упрощенной и частной модели (6.9). Важность основного репродуктивного числа определяется тем, что аналогичные результаты справедливы во многих других более сложных и приближенных к реальности моделях (см. [78] и пункт 6.3).

Сделаем еще несколько замечаний относительно модели (6.9). Во-первых, отметим, что положение равновесия  $A_2$ , если оно асимптотически устойчиво, является фокусом, сходимость к этому равновесию носит колебательный характер (рис. 6.3b). Предположим, что в силу некоторых внешних условий, число инфицированных резко увеличилось, (произошла вспышка заболевания). Тогда сторонний наблюдатель сначала увидит, что численность инфицированных уменьшается, а число здоровых растёт до некоторого момента времени, а затем возникает обратный процесс и происходит повторная вспышка заболевания. Данный сценарий, который неоднократно наблюдался на практике, также описывается моделью (6.9).

Координата числа здоровых в эндемическом положении равновесия может быть записана в виде

$$\frac{S_2^*}{N} \cdot R_0 = 1,$$

или, словами, среднее число зараженных одним инфицированным в положении равновесия равно одному — результат, который можно было интуитивно предвидеть.

Отметим, что последнее равенство может быть использовано для оценки  $R_0$  с помощью данных наблюдений.

### 6.3 Вычисление $R_0$ в общем случае

Возникает вопрос, каким образом вычислять величину репродуктивного числа  $R_0$  в различных моделях, большинство из которых гораздо сложнее, чем рассмотренная ранее модель (6.9). В большинстве случаев усложнение модели следует из более точного описания рассматриваемой системы, когда существенная неоднородность популяций принимается во внимание. Существует эффективная процедура вычисления основного репродуктивного числа для математических моделей эпидемиологии, заданных в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений. Более того, указанный подход может быть использован в качестве определения  $R_0$ . Сформулируем данный подход и проиллюстрируем его на примерах. Необходимые доказательства могут быть найдены в [162].

Рассмотрим неоднородную популяцию, индивидуумы которой отличаются возрастом, поведением, пространственными координатами и стадиями развития болезни, но могут быть собраны в  $n$  групп («ящиков»), в пределах которых они неразличимы. Введем обозначения  $x_i \geq 0$  для численностей отдельных групп,  $i = 1, \dots, n$ ,  $x = (x_1, \dots, x_n)$ . Для определенности мы считаем, что первые  $m$  групп соответствуют зараженным индивидуумам. Подчеркнем, что это задача создателя модели — определить какие из групп являются зараженными, поскольку структура модели часто позволяет делать неоднозначные выводы. Определим величину  $X_s$  как множество всех состояний рассматриваемой системы, в которых болезнь отсутствует:  $X_s = \{x \geq 0 : x_i = 0, i = 1, \dots, m\}$ . Введем обозначения для скорости появления новых зараженных в группе  $i$ ,  $\mathcal{F}_i(x)$ , скорости перехода зараженных в класс  $i$ ,  $\mathcal{V}_i^+(x)$ , и скорости перехода зараженных из класса  $i$ ,  $\mathcal{V}_i^-(x)$ . Тогда наша модель описывается системой следующего вида

$$\dot{x}_i = f_i(x) = \mathcal{F}_i(x) - \mathcal{V}_i(x), \quad \mathcal{V}_i(x) = \mathcal{V}_i^-(x) - \mathcal{V}_i^+(x), \quad i = 1, \dots, n. \quad (6.11)$$

Введенные функции скоростей переходов удовлетворяют нескольким естественным условиям:

1. Если  $x \geq 0$ , то  $\mathcal{F}_i(x), \mathcal{V}_i^+(x), \mathcal{V}_i^-(x) \geq 0$ ,  $i = 1, \dots, n$ .
2. Если  $x_i = 0$ , то  $\mathcal{V}_i^-(x) = 0$ . В частности, если  $x \in X_s$  то  $\mathcal{V}_i^-(x) = 0$ ,  $i = 1, \dots, m$ .
3.  $\mathcal{F}_i(x) = 0$  если  $i > m$ .
4. Если  $x \in X_s$ , то  $\mathcal{F}_i(x) = 0$  и  $\mathcal{V}_i^+(x) = 0$  для всех  $i = 1, \dots, m$ .



Смысл этих условий должен быть понятен из определения функций  $\mathcal{F}_i(x)$ ,  $\mathcal{V}_i(x)$ .

Введем также обозначение для положения равновесия нашей системы при отсутствии болезни —  $x_0$ , и дополнительно предположим, что  $x_0$  — это асимптотически устойчивое положение системы (6.11), рассматриваемой на фазовом пространстве  $X_s$  (если инфекции нет в популяции, то  $x_0$  асимптотически устойчиво). Отметим, что такое положение равновесия может быть не единственным. Формально это означает, что линеаризация системы (6.11) в окрестности  $x_0$  представляется в виде:

$$\dot{x}_i = Df(x_0)(x - x_0), \quad x \in X_s, \quad (6.12)$$

и все действительные части собственных чисел матрицы Якоби  $Df(x_0)$  отрицательны.

Из свойств 1–4 и устойчивости положения равновесия  $x_0$  следует (это утверждение неочевидно, доказательство см. [162]), что матрицы Якоби  $D\mathcal{F}(x_0)$  и  $D\mathcal{V}(x_0)$  могут быть представлены в следующем виде:

$$D\mathcal{F}(x_0) = \begin{pmatrix} F & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad D\mathcal{V}(x_0) = \begin{pmatrix} V & 0 \\ J_3 & J_4 \end{pmatrix},$$

где  $F$ ,  $V$  —  $m \times m$  матрицы, определенные как

$$F = \left[ \frac{\partial \mathcal{F}_i}{\partial x_j}(x_0) \right], \quad V = \left[ \frac{\partial \mathcal{V}_i}{\partial x_j}(x_0) \right], \quad 1 \leq i, j \leq m.$$

$F$  — неотрицательная матрица,  $V$  — невырожденная, а все собственные числа  $J_4$  имеют положительные действительные части.

В силу определения основного репродуктивного числа,  $R_0$  — это среднее число зараженных одним типичным больным, помещенным в полностью здоровую популяцию. Чтобы определить судьбу такого типичного больного в наших обозначениях, рассмотрим динамику линеаризованной системы (6.12), когда возникновение новых больных «отключено»:

$$\dot{x} = -D\mathcal{V}(x_0)(x - x_0). \quad (6.13)$$

По предположению  $x_0$  устойчиво в этой системе, и система (6.13) может быть использована, чтобы проследить судьбу небольшого числа зараженных, помещенных в полностью здоровую популяцию. Предположим, что  $\varphi_i(0)$  — это начальное число зараженных в классе  $i$ , а  $\varphi(t) = (\varphi_1(t), \dots, \varphi_m(t))$  — оставшееся число зараженных в момент времени  $t$ . Таким образом, вектор  $\varphi(t)$  — это  $m$  первых компонент решения системы (6.13). Разбиение матрицы  $D\mathcal{V}(x_0)$  означает, что  $\varphi(t) = \exp\{-Vt\}\varphi(0)$ . Умножив  $\varphi(t)$  на матрицу  $F$  и интегрируя по  $t$  от нуля до бесконечности, формально получаем число зараженных, которые получили инфекцию от  $\varphi(0)$ :  $FV^{-1}\varphi(0)$ .

Поясним смысл величин, входящих в вектор  $FV^{-1}\varphi(0)$ . Пусть зараженный индивидум помещен в начальный момент в класс  $k$ . Тогда элементы  $(j, k)$  матрицы

$V^{-1}$  показывают среднее время нахождения этого индивидуума в классе  $j$ . С другой стороны, элемент  $(i, j)$  матрицы  $F$  можно интерпретировать как скорость передачи инфекции индивидуумам в классе  $i$  одним зараженным, который находится в классе  $j$ . Таким образом элемент  $(i, k)$  матрицы  $FV^{-1}$  — это среднее число зараженных в классе  $i$  одним больным, который изначально находился к классу  $k$ . Используя матрицу  $FV^{-1}$ , мы можем дать точное определение  $R_0$ :

**Определение 6.1.**

$$R_0 = \rho(FV^{-1}), \quad (6.14)$$

где  $\rho(A)$  обозначает спектральный радиус матрицы  $A$ .

Следующая теорема дает точное описание смысла порогового эффекта основного репродуктивного числа.

**Теорема 6.3.** *Рассмотрим математическую модель распространения заболевания (6.11), где  $f(x)$  удовлетворяет условиям 1–4. Если  $x_0$  — это определенное выше положение равновесия без болезни, то положение равновесия  $x_0$  асимптотически устойчиво в полной системе (с учетом инфицируемых), если  $R_0 < 1$ , и неустойчиво, если  $R_0 > 1$ , где величина  $R_0$  определена с помощью выражения (6.14).*

Таким образом, величина  $R_0$  указывает, может ли болезнь повлиять на динамику рассматриваемой системы и превратить устойчивое положение равновесия в неустойчивое (формально, мы возмущаем систему и помещаем ее состояние рядом с положением равновесия  $x_0$ ). Или, другими словами, может ли занесенная извне инфекция вызвать серьезное заболевание (часто говорят о «захвате» популяции).

Рассмотрим несколько примеров (другие примеры даны в упражнениях).

**Пример 6.1.** Рассмотрим модель распространения туберкулеза, в которой учтено, что часть заразившихся получает медицинское обслуживание и выздоравливает. Популяция разделена на 4 класса: здоровые  $S$ , заразившееся, но еще не инфекционные  $E$ , заразные  $I$ , и больные, которые получили медицинское обслуживание,  $T$ . Модель учитывает демографические процессы. Здоровые и вылеченные индивидуумы становятся зараженными со скоростями  $\beta_1 I/N$  и  $\beta_2 I/N$  соответственно, где  $N = E + I + S + T$ ; зараженные становятся заразными со скоростью  $\gamma$ . Все новорожденные рождаются здоровыми, и все индивидуумы умирают со скоростью  $d$ . Скорости выздоровления, когда применяется лечение, равны  $r_1$  для зараженных и  $r_2$  для заразных, однако, только часть  $q$  заразных, кто получил медицинскую помощь, вылечивается; после неудачного лечения часть  $p = (1 - q)$  снова переходит в класс зараженных. Собирая все предположения вместе, получим

$$\begin{aligned} \dot{E} &= \beta_1 SI/N + \beta_2 TI/N - (d + \gamma + r_1)E + pr_2I, \\ \dot{I} &= \gamma E - (d + r_2)I, \\ \dot{S} &= b(N) - dS - \beta_1 SI/N, \\ \dot{T} &= -dT + r_1E + qr_2I - \beta_2 TI/N. \end{aligned} \quad (6.15)$$

В данной модели имеются два класса переносчиков болезни ( $m = 2$ ) и два класса здоровых. Новые больные возникают только в классе  $E$ , поскольку переход из  $E$  в  $I$  или неудачное лечение не продуцируют новых зараженных, поэтому имеем

$$\mathcal{F} = \begin{pmatrix} \beta_1 SI/N + \beta_2 TI/N \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \mathcal{V} = \begin{pmatrix} (d + \gamma + r_1)E - pr_2 I \\ -\gamma E + (d + r_2)I \\ -b(N) + dS + \beta_1 SI/N \\ dT - r_1 E - qr_2 I + \beta_2 TI/N \end{pmatrix}. \quad (6.16)$$

Положение равновесия без болезни имеет форму  $x_0 = (0, 0, S_0, 0)$ , где  $S_0$  — любое положительное решение уравнения  $b(S_0) = dS_0$ . Это положение будет асимптотически устойчиво на  $X_s$ , если  $b'(S_0) < d$ . Без потери общности предположим, что  $S_0 = N$ . Тогда

$$F = \begin{pmatrix} 0 & \beta_1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad V = \begin{pmatrix} d + \gamma + r_1 & -pr_2 \\ -\gamma & d + r_2 \end{pmatrix},$$

что в результате дает (проверьте)

$$R_0 = \frac{\beta_1 \gamma}{(d + \gamma + r_1)(d + r_2) - \gamma pr_2}.$$

Модель без учета лечения получается, если  $r_1 = r_2 = 0$ . Это стандартная SEI модель с  $R_0 = \beta_1 \gamma / (d(d + \gamma))$ . (Можно ли получить выражение для  $R_0$  из общих соображений, исходя из биологического смысла параметров?)

**Пример 6.2.** Рассмотрим простую модель, которая описывает процесс распространения инфекции вместе с явной динамикой переносчиков болезни (типичный пример — малярия и учет в модели популяции комаров). Простейшая модель включает здоровых ( $S$ ) и инфицированных ( $I$ ) индивидуумов и зараженных ( $V$ ) и незараженных ( $M$ ) переносчиков. Модель имеет вид:

$$\begin{aligned} \dot{I} &= \beta_s SV - (b + \gamma)I, \\ \dot{V} &= \beta_m MI - cV, \\ \dot{S} &= b - bS + \gamma I - \beta_s SV, \\ \dot{M} &= c - cM - \beta_m MI. \end{aligned} \quad (6.17)$$

Положение равновесия без болезни можно записать в виде  $x_0 = (0, 0, N_s, N_m)$ ,

$$F = \begin{pmatrix} 0 & \beta_s N_s \\ \beta_m N_m & 0 \end{pmatrix}, \quad V = \begin{pmatrix} b + \gamma & 0 \\ 0 & c \end{pmatrix},$$

и окончательно мы получаем, что

$$R_0 = \sqrt{\frac{\beta_s N_s \beta_m N_m}{c(b + \gamma)}}.$$

Чтобы получить выражение для  $R_0$  из общих соображений, заметим, что в соответствии с моделью (6.17) один инфекционный заражает  $\beta_m N_m / (b + \gamma)$  переносчиков болезни, каждый из которых, в свою очередь, передает инфекцию в среднем  $\beta_s N_s / c$  здоровым особям. Квадратный корень появляется из-за того, что мы формально рассматриваем «два поколения».

Обсудив достаточно подробно значение величины  $R_0$  и установив, что основное репродуктивное число описывает принципиальную возможность захвата полностью здоровой популяции внешней инфекцией, необходимо также рассмотреть несколько более подробно условия возникновения эндемического положения равновесия. Типичные вопросы, на которые необходимо найти ответы, могут быть сформулированы в следующем виде: возможно ли поддержание эндемического положения равновесия, если  $R_0 < 1$ ? Всегда ли появляется эндемическое положение равновесия в малой окрестности положения равновесия без болезни при пересечении  $R_0$  бифуркационного значения? Если  $R_0 < 1$ , то насколько положение равновесия без болезни устойчиво к возмущениям конечной величины?

Данные вопросы вызваны, очевидно, анализом модели (6.9), для которой глобальное поведение системы легко анализируется. В данном случае положение равновесия без болезни,  $x_0$ , глобально устойчиво (то есть не важно, каков процент зараженных в популяции, со временем система вернется к полностью здоровому составу), если  $R_0 < 1$ , при  $R_0 > 1$  появляется эндемическое положение равновесия в малой окрестности  $x_0$ , и если удастся изменить  $R_0$  так, что  $R_0$  снова меньше одного, то мы снова вернемся в  $x_0$ . Более того, для модели (6.9) эндемическое положение равновесия не может существовать, если  $R_0 < 1$ . Оказывается, что во многих случаях типичное поведение эпидемиологических моделей сходно с поведением модели (6.9) в окрестности множества  $R_0 = 1$ . Математически это означает, что бифуркационная диаграмма во многих случаях выглядит эквивалентно рис. 6.2. С другой стороны, данное поведение — не единственно возможное, существует еще один случай общего положения.

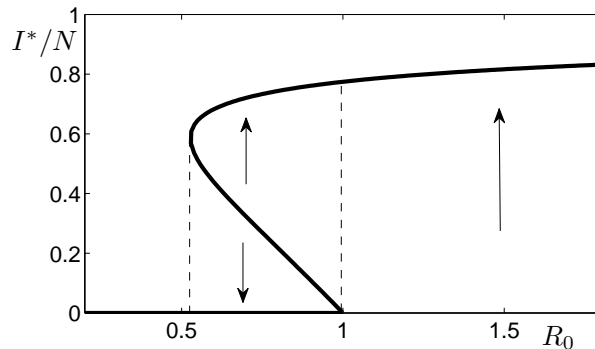
Чтобы проиллюстрировать вторую возможность, рассмотрим следующий пример:

$$\begin{aligned}\dot{S} &= -\lambda S + \gamma_1 I_1 + \gamma_2 I_2, \\ \dot{I}_1 &= \lambda(1 - g(\lambda))S - \gamma_1 I_1, \\ \dot{I}_2 &= \lambda g(\lambda)S - \gamma_2 I_2.\end{aligned}\tag{6.18}$$

Здесь  $S$  — популяция здоровых,  $I_1, I_2$  — два класса инфицированных,  $\lambda = \beta_1 I_1 + \beta_2 I_2$ ,  $g(\lambda)$  — пропорция зараженных, которая попадает в класс  $I_2$ . Если предположить, что положение равновесия без болезни  $x_0 = (N, 0, 0)$ , то нетрудно проверить, что  $R_0$  для модели (6.18) дается выражением

$$R_0 = R_1(1 - \hat{g}) + R_2 \hat{g},$$

где  $R_1 = \beta_1 N / \gamma_1$ ,  $R_2 = \beta_2 N / \gamma_2$ ,  $\hat{g} = g(0)$ . Зададим в явном виде выражение  $g(\lambda) = 1 - \exp\{-\delta\lambda\}$ . Рассмотрим такие значения параметров, что  $R_2 = 20R_1$ ,



**Рис. 6.4.** Субкритическая бифуркация в модели (6.18). Стрелками указано направление фазового потока.

$(R_2 - 1)\gamma_1\delta > 2$ . В этом случае бифуркационная диаграмма для модели (6.18) приведена на рис. 6.4. По оси ординат отложена величина  $I^*/N = (I_1^* + I_2^*)/N$ , где  $I_1^*$ ,  $I_2^*$  — координаты положения равновесия. Бифуркационная диаграмма, изображенная на рис. 6.4, — это второй случай общего положения бифуркаций в эпидемиологических моделях, когда  $R_0$  пересекает единицу. Бифуркация, изображенная на рис. 6.2, является суперкритической, а бифуркация, изображенная на рис. 6.4 — субкритической (подробнее об этих видах бифуркации будет рассказано в следующей главе).

Второй случай значительно более драматичен, чем первый. Субкритическая бифуркация означает, что в случае  $R_0 < 1$  достаточно близко от устойчивого положения равновесия без болезни существует неустойчивое положение равновесия. Отсюда следует, что должно существовать еще одно положение равновесия, в котором популяции больных отличны от нуля. Таким образом, эндемическое состояние равновесия может существовать в популяции, в которой  $R_0 < 1$ . Вторым моментом, который необходимо отметить, — это принципиальная возможность сдвинуть популяцию из бассейна притяжения устойчивого положения равновесия в случае  $R_0 < 1$  конечным возмущением. И наконец, в момент когда  $R_0 > 1$ , популяция резко перескакивает из положения равновесия без больных в положение равновесия, где значительная часть популяции заражена (данная модель также показывает описанное ранее явление гистерезиса).

В обеих ситуациях (рис. 6.3, 6.4) происходит транскритическая бифуркация, нормальная форма которой имеет следующий вид:

$$\dot{u} = au^2 + bu(R_0 - 1),$$

где величина  $b > 0$ ,  $R_0$  — бифуркационный параметр, а знак величины  $a$  определяет суб- или суперкритическую бифуркацию. Можно показать, что для модели вида (6.11) справедлива следующая формула:

$$a = \frac{v}{2} D_{xx}f(x_0)w^2,$$

где  $v$ ,  $w$  — соответственно левый и правый собственные вектора, отвечающие простому собственному числу, равному нулю, которые всегда можно выбрать так, что  $\langle v, w \rangle = 1$ , а параметры таковы, что  $R_0 = 1$ . Вывод этой формулы приведен в [162].

## 6.4 Функция передачи инфекции и трофические функции

Выше уже обсуждалось, что выбор функции передачи инфекции серьезным образом влияет на динамику модели. Существует значительное сходство между трофическими функциями в моделях «хищник–жертва» и функциональным выражением, описывающим скорость передачи инфекции. Исторически оба выражения впервые описывались с помощью закона действующих масс, однако со временем стало понятно, что более точные уравнения необходимы, чтобы модель аппроксимировала реальность не только на качественном, но и на количественном уровне.

В частности мы уже рассмотрели часто встречающееся выражение для передачи инфекции в форме

$$\beta \frac{SI}{N}, \quad (6.19)$$

где  $N$  — общая численность популяции. В частности, если вся популяция разбита только на 2 класса, здоровых и больных, то выражение (6.19) принимает вид  $SI/(S + I)$ . Как уже отмечалось ранее, если значение  $N$  постоянно, то выражение (6.19) эквивалентно с точностью до переобозначений выражению, отвечающему закону действующих масс. Есть однако очень глубокое различие. Основное репродуктивное число в модели (6.4) с законом действующих масс равно  $R_0 = \beta N/\gamma$ , тогда как, если учесть выражение (6.19), то величина  $R_0 = \beta/\gamma$ , то есть не зависит от размера популяции! В этом случае, очевидно, условия возникновения эпидемии не могут быть изменены вакцинацией части населения, как это обсуждалось ранее.

Второе существенное различие возникает, если мы рассматриваем модель с переменным размером популяции. В этом случае выражение (6.19) становится неопределенным, когда  $N = 0$ . Подобные задачи достаточно часто возникают при анализе популяционных и эпидемиологических моделей, поэтому мы рассмотрим методы анализа таких моделей довольно подробно. Точнее говоря, мы рассмотрим анализ негиперболического положения равновесия  $O(0, 0)$  на плоскости следующей системы (напомним, что положение равновесия называется негиперболическим, если линеаризация в окрестности этого равновесия не позволяет сделать вывод о его устойчивости или неустойчивости)

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= P_2(x, y) + P^*(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= Q_2(x, y) + Q^*(x, y), \end{aligned} \quad (6.20)$$

где  $P_2(x, y)$ ,  $Q_2(x, y)$  — однородные полиномы второго порядка

$$\begin{aligned} P_2(x, y) &= p_{2,1}x^2 + p_{1,2}xy + p_{0,3}y^2, \\ Q_2(x, y) &= q_{3,0}x^2 + q_{2,1}xy + q_{1,2}y^2, \end{aligned}$$

и  $P^*(x, y) = O(|(x, y)|^3)$ ,  $Q^*(x, y) = O(|(x, y)|^3)$ , т.е. разложения этих функций в ряды Тейлора начинаются с третьей степени. Чтобы мотивировать изучение системы (6.20), рассмотрим несколько примеров.

Модель «хищник–жертва» может быть записана в общем виде как

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= F(N) - g(N, P)P, \\ \frac{dP}{dt} &= eg(N, P)P - qP, \end{aligned} \tag{6.21}$$

где  $N$  и  $P$  — плотности жертв и хищников соответственно. Функция  $F(N)$  описывает динамику жертв в отсутствие хищников, а  $g(N, P)$  — функциональный отклик или трофическая функция (число жертв, съеденных одним хищником за единицу времени). Константа  $e$  описывает эффективность переработки биомассы жертв, и предполагается, что коэффициент смертности хищников постоянен и равен  $q$ .

Ранее уже рассматривались различные выражения, предлагаемые для описания функции  $g(N, P)$ . Часто используют трофические функции Холлинга (например,  $g(N, P) = \alpha N/(1 + \alpha hN)$ , сходное выражение использовалось и в эпидемиологических моделях). Большинство из этих функций, которые мы рассматривали, зависят только от  $N$ . Ардити и Гинзбург [59] предположили, что существенные черты зависимости от плотности популяции хищников могут быть отображены с помощью так называемых рациональных функциональных откликов, которые зависят от одной переменной в виде  $N/P$ . Учитывая это предположение, систему (6.21) можно переписать в виде

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= F(N) - g(N/P)P, \\ \frac{dP}{dt} &= eg(N/P)P - qP. \end{aligned} \tag{6.22}$$

Рациональные трофические функции — чисто феноменологическая модель (для функций типа Холлинга можно предоставить механистический вывод), которая, однако, достаточно точно отображает действительность.

**Пример 6.3.** Одна частная модель, которая анализировалась в дюжине различных публикаций (см. [60] и ссылки в статье), имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\alpha NP}{P + \alpha hN}, \\ \frac{dP}{dt} &= e \frac{\alpha NP}{P + \alpha hN} - qP, \end{aligned} \tag{6.23}$$

где использовалась трофическая функция Холлинга второго типа:

$$g(z) = \alpha z / (1 + \alpha h z), \quad z = N/P$$

Нас интересует поведение решений системы (6.22) в  $\mathbb{R}_2^+ = \{(N, P) : N, P \geq 0\}$ . Масштабированием переменной времени  $dt \rightarrow (P + \alpha h N) dt$  (формально, мы просто умножаем правые части на положительные функции и рассматриваем топологически эквивалентную систему) в системе (6.23) мы получим

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN(1 - N/K)(P + \alpha h N) - \alpha NP, \\ \frac{dP}{dt} &= \epsilon \alpha NP - qP(P + \alpha h N). \end{aligned} \quad (6.24)$$

Система (6.24) уже определена в  $O(0, 0)$ , которая является негиперболической. Очевидно, модель (6.24) принадлежит к классу систем (6.20).

**Пример 6.4.** В качестве другого примера рассмотрим математическую модель болезни Чага [70], которая имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= (b - r - v) + (b_1(1 - q) + c)I - \beta \frac{SI}{S + I}, \\ \frac{dI}{dt} &= (b_1q - r_1 - c)I + vS + \beta \frac{SI}{S + I}, \end{aligned} \quad (6.25)$$

где  $b, b_1, r, r_1, c, q$  обозначают, соответственно, скорости рождения здоровых и больных, их коэффициенты смертности, скорость выздоровления и вероятность вертикальной передачи инфекции;  $v$  — это скорость заражения здоровых в результате укуса комара. В отличие от предыдущих моделей распространения инфекции, здесь учитывается, что ребенок от зараженной женщины с некоторой долей вероятности может родиться уже больным.

Из системы (6.25) имеем

$$\frac{d}{dt}(S + I) = (b - r)S + (b_1 - r_1)I,$$

следовательно, общий размер популяции может возрастать или убывать.

Обычный способ анализировать модели вида (6.25) — это сделать замену переменных  $x = S/(S + I)$ ,  $y = I/(S + I)$ . После такой замены, и используя равенство  $x + y = 1$ , обычно несложно получить анализ в координатах  $x, y$ . Однако часть информации о переменных  $S$  и  $I$  может быть потеряна. Например, в переменных  $x$  и  $y$  трудно увидеть, что начало координат может быть одновременно отталкивающим и притягивающим положением равновесия.



**Пример 6.5.** Другой пример — модель из [104], которая имеет вид:

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= a(S + I) - a(1 - \theta)I - cS(S + I) - (d + m)S - \beta\frac{SI}{S + I}, \\ \frac{dI}{dt} &= -(d + \alpha)I - cI(S + I) + \beta\frac{SI}{S + I},\end{aligned}\tag{6.26}$$

где  $a, c, d, m, \alpha$  — неотрицательные параметры, и  $0 \leq \theta \leq 1$ .

Системы (6.23), (6.25) и (6.26) можно превратить в полиномиальные системы с помощью замены переменных  $dt \rightarrow (S + I)dt$ , и мы снова получаем системы в виде (6.20), где начало координат — негиперболическое положение равновесия. Примеры анализа таких систем даны в приложении А.6 и в упражнениях.

Исследование поведения систем (6.23), (6.25) и (6.26) связано с анализом негиперболического положения равновесия на плоскости системы (6.20). Оказывается, что для такого положения равновесия можно привести эффективные алгоритмы анализа. Основное отличие от гиперболического случая состоит в возможности существования траекторий, для которых начало координат является одновременно притягивающим и отталкивающим (в этом случае на плоскости существует так называемый *эллиптический сектор*). Подробное изложение методов анализа негиперболического положения равновесия на плоскости и примеры применения этих методов даны в приложении А.6.

В заключение этого пункта отметим, что изучение моделей с переменной численностью позволяет отвечать на ряд вопросов, которые бессмысленно задавать, изучая системы с постоянной численностью. В частности, один из таких вопросов — это задача регулирования численности популяции с помощью сознательного внесения паразитов извне. Как показано в Приложении А.6, в моделях «хищник–жертва» с рациональной трофической функцией, и в моделях эпидемиологии с пропорциональным перемешиванием и фиксированным числом контактов, существуют режимы, приводящие к полному вымиранию популяции, которые принципиально невозможно в моделях, где передача инфекции моделируется с помощью закона действующих масс.

## 6.5 Упражнения

**Упражнение 6.1** (Анализ SIRS модели). Для многих болезней более естественно предположить, что переболевший индивидуум со временем снова оказывается полностью здоровым и может снова подхватить инфекцию. Схематически

$$S \rightarrow I \rightarrow R \rightarrow S.$$

Запишите систему ОДУ для данной модели, следуя схеме, предложенной для системы (6.5). Дополнительно предположите, что любой индивидуум остается в группе,

приобретшей иммунитет, в течение экспоненциально распределенного промежутка времени со средним  $1/\gamma_1$ .

Продумайте тот факт, что  $R_0$  для данной модели дается тем же выражением, что и для модели (6.4). Изучите динамику полученной системы и сформулируйте пороговую теорему в данном случае.

**Упражнение 6.2** (SEIR модель). Многие болезни обладают инкубационным периодом, т.е. индивидуум, подхвативший инфекцию, становится распространителем инфекции только через какое-то время. Данный эффект можно учесть в математической модели введением специального класса для заразившихся, но еще не инфекционных индивидуумов:

$$\begin{aligned}\dot{S} &= -\beta SI, \\ \dot{E} &= \beta SI - \theta E, \\ \dot{I} &= \theta E - \gamma I, \\ \dot{R} &= \gamma I.\end{aligned}$$

Каково среднее время нахождения в классе заразившихся и заразных?

Чему равно  $R_0$  для данной модели?

Получите приведенную модель как следствие модели (6.2), где

$$A(\tau) = N\beta \frac{\theta}{\gamma - \theta} (e^{-\theta\tau} - e^{-\alpha\tau}).$$

**Упражнение 6.3.** Продумайте следующее утверждение: для модели (6.4) безразлично как мы интерпретируем класс  $R$ . Это могут быть и приобретшие иммунитет индивидуумы (они все еще принимают участие в контактах), и умершие (которые, конечно же, в контактах более не участвуют). В последнем случае формально мы рассматриваем модель с непостоянным размером популяции. Рассмотрите те же две интерпретации для модели (6.5) с  $\lambda = \beta I/N$ .

**Упражнение 6.4.** Рассмотрим модель следующего вида [79]

$$\begin{aligned}\dot{S} &= -\beta SI/N, \\ \dot{I} &= \beta SI/N - \gamma I, \\ \dot{R} &= f\gamma I,\end{aligned}$$

где  $f$  — это вероятность выздороветь. Получите уравнение для общего размера популяции.

Покажите, что  $R_0$  в данной модели равно  $\beta/\gamma$  и не зависит от общего размера популяции!

Выведите равенство

$$\frac{S(t)}{S(\tau)} = \left( \frac{N(t)}{N(\tau)} \right)^{\frac{R_0}{1-f}},$$

где  $-\infty < \tau < t < \infty$ .

Получите

$$N(\infty) - N(-\infty) = (1-f)(S(\infty) - S(-\infty)).$$

Если предположить, что  $N(-\infty) = S(-\infty) = N$  и обозначить

$$n(\infty) = N(\infty)/N, \quad s(\infty) = S(\infty)/N,$$

то докажете справедливость

$$n(\infty) = s(\infty)^{\frac{1-f}{R_0}}.$$

Если известны  $n(\infty)$  и  $s(\infty)$ , то как найти  $f$  и  $R_0$ ?

**Упражнение 6.5.** Рассмотрим модель распространения инфекции в популяции следующего вида:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= -S \sum_{i=1}^n \beta_i I_i, \\ \dot{I}_1 &= S \sum_{i=1}^n \beta_i I_i - \gamma_1 I_1, \\ \dot{I}_i &= \gamma_{i-1} I_{i-1} - \gamma_i I_i, \quad i = 2 \dots n, \\ \dot{R} &= \gamma_n I_n. \end{aligned}$$

Здесь подразумевается, что общий период инфективности разбит на  $n$  стадий, каждая из которых характеризуется своим собственным значением параметра  $\beta$ . Докажите, что если определить  $R_0 = \sum_{i=1}^n \frac{\beta_i}{\gamma_i}$  (докажите!), то уравнение для финального размера эпидемии (6.6) остается неизменным.

**Упражнение 6.6.** Рассмотрим модель в виде

$$\begin{aligned} \dot{S} &= b - bS + \gamma_1 I_1 + \gamma_2 I_2 - S(\beta_1 I_1 + \beta_2 I_2), \\ \dot{I}_1 &= \beta_1 S I_1 - (b + \gamma_1) I_1 + \nu I_1 I_2, \\ \dot{I}_2 &= \beta_2 S I_2 - (b + \gamma_2) I_2 - \nu I_1 I_2, \end{aligned}$$

где  $S$  — здоровые, а  $I_1$  и  $I_2$  — зараженные, например, двумя различными штаммами вируса. Параметр  $\nu$  описывает так называемую супер-инфекцию, то есть возможность заразиться штаммом, характерным для  $I_1$ , если сам являешься переносчиком штамма  $I_2$ .

Найдите  $R_0$  для данной модели, предположив, что и  $I_1$  и  $I_2$  являются зараженными. Альтернативная интерпретация для этой модели — что только класс  $I_1$  является зараженным. Найдите  $R_0$  в данном случае.

**Упражнение 6.7.** Докажите, что в модели (6.23) существует эллиптический сектор (см. приложение А.6). При каких значениях параметров? Можете ли вы привести полный анализ данной модели? (Решение приведено в [60]).

**Упражнение 6.8** (Моделирование лечения рака с помощью вирусов). Известно, что некоторые вирусы обладают способностью заражать и уничтожать раковые клетки [145]. Предположим, что размер популяции вируса пропорционален количеству зараженных клеток, и пусть  $X$  — раковые клетки, не зараженные вирусом, а  $Y$  — раковые клетки, в которые вирус уже попал. Процесс роста опухоли и одновременно распространения вируса опишем следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= r_1 X(1 - (X + Y)/K) - b \frac{XY}{X + Y}, \\ \frac{dY}{dt} &= r_2 Y(1 - (X + Y)/K) + b \frac{XY}{x + y} - aY.\end{aligned}$$

Подчеркнем, что мы в явном виде не учитываем динамику вируса. Здесь предполагается, что опухоль в отсутствие вируса растет по логистическому закону, параметр  $b$  кроме всего прочего учитывает скорость репликации вирусов, а  $a$  отвечает ядовитости вируса для клеток опухоли.

Приведите эту систему к безразмерному виду

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(1 - (x + y)) - \beta \frac{xy}{x + y}, \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma y(1 - (x + y)) + \beta \frac{xy}{x + y} - \delta y.\end{aligned}$$

Покажите, что в этой системе может существовать эллиптический сектор (см. приложение А.6). Таким образом, данная модель учитывает принципиальную возможность полного излечения от рака с помощью вирусов (факт, подтвержденный лабораторными наблюдениями).

Постройте полный параметрический портрет рассматриваемой системы (подробное решение приведено в [145]).

**Упражнение 6.9** (Степенное выражение для функции передачи инфекции). В качестве функции передачи инфекции, наряду с рассмотренными  $\beta SI$  и  $\beta SI/N$ , часто используется так называемое степенное выражение  $\beta S^p I^q$ , где  $p$  и  $q$  — неотрицательные параметры. Известно, что во многих случаях модели с данным выражением

точнее описывают данные наблюдений. Рассмотрите SEIRS модель в форме:

$$\begin{aligned}\dot{S} &= -\beta S^p I^q + \mu N - \mu S + \delta R, \\ \dot{E} &= \beta S^p I^q - (\theta + \mu)E, \\ \dot{I} &= \theta E - (\gamma + \mu)I, \\ \dot{R} &= \gamma I - (\delta + \mu).\end{aligned}$$

Получите как можно более полный анализ данной модели (это непростое упражнение, решение дано в [126, 127]). В частности, найдите такие значения параметров, для которых в системе существует предельный цикл — явление, которое для значений параметров  $p = q = 1$  невозможно. Можно показать, что цикл рождается через бифуркацию Андронова–Хопфа (см. главу 7).

**Упражнение 6.10.** Рассмотрим модифицированную SIR модель развития эпидемии заражения компьютеров вирусом. Пусть  $S$  — число компьютеров, которые подвергаются заражению вирусом,  $I$  — часть компьютеров, зараженная вирусом и не имеющая антивирусного программного обеспечения,  $R$  — часть компьютеров, имеющих должную антивирусную защиту (иммунитет).

$$\begin{aligned}\dot{S} &= -aSI, \\ \dot{I} &= aSI - bI, \\ \dot{R} &= bI.\end{aligned}$$

Основной идеей модификации этой классической модели является введение элемента цикличности, т.е. регулирующее добавление новых подверженных эпидемии компьютеров. В каждый новый отрезок времени число инфицированных компьютеров вычисляется на основе количества инфицированных компьютеров, оставшихся от предыдущего момента, а число подверженных эпидемии компьютеров разыгрывается, как случайная величина по закону Пуассона с распределением

$$P_m = \frac{\lambda^m}{m!} e^{-\lambda}, \quad m = 1, 2, \dots$$

Построить график функции  $I(t)$ , численно решая систему с начальными условиями  $S(0) = 100$ ,  $I(0) = 1$ ,  $R(0) = 0$ ,  $\lambda = 10$ ,  $a = 0.23$ ,  $b = 0.5$ . Добавление новых элементов производить при  $t_k = k$ ,  $k = 1, 2, \dots, 100$

## 7

### Биологические осцилляторы

Многие биологические системы характеризуются переменными, которые периодичны по времени. В главе 3 было показано, что дискретные динамические системы обладают периодическими решениями. В данной главе рассматривается вопрос о существовании периодических решений в случае динамических систем с непрерывным временем.

#### 7.1 Периодические решения динамических систем с непрерывным временем

Рассмотрим динамическую систему

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in U \subseteq \mathbb{R}^n, \quad f: U \rightarrow \mathbb{R}^n. \quad (7.1)$$

Решение  $u(t)$  задачи (7.1) называется *периодическим* с периодом  $T > 0$ , если  $u(t + T) = u(t)$  для любого  $t$ , *период*  $T$  — наименьшее из таких чисел, для которых выполняется последнее равенство. Периодическое решение, очевидно, соответствует замкнутой кривой в фазовом пространстве. Обратное также верно: если в фазовом пространстве есть замкнутая кривая, то ей отвечает периодическое решение. Если положения равновесия являются простейшим типом траекторий (7.1), то замкнутые кривые можно считать следующим по сложности (и важности) типом орбит. Замкнутые траектории уже встречались при анализе модели Лотки–Вольтерры (5.2). Было показано, что такие траектории заполняют пространство состояний системы «хищник–жертва».

Наибольший интерес с точки зрения приложений представляют изолированные замкнутые кривые, которые называются предельными циклами.

**Определение 7.1.** *Замкнутую траекторию  $\gamma(u_0)$  системы (7.1) мы будем называть предельным циклом, если в окрестности этой траектории нет других замкнутых орбит.*

Рассмотрим простейший пример динамической системы, которая имеет предельный цикл. Если  $r$  и  $\varphi$  — полярные координаты на плоскости, то система

$$\dot{r} = r(1 - r^2), \quad \dot{\varphi} = 1 \quad (7.2)$$

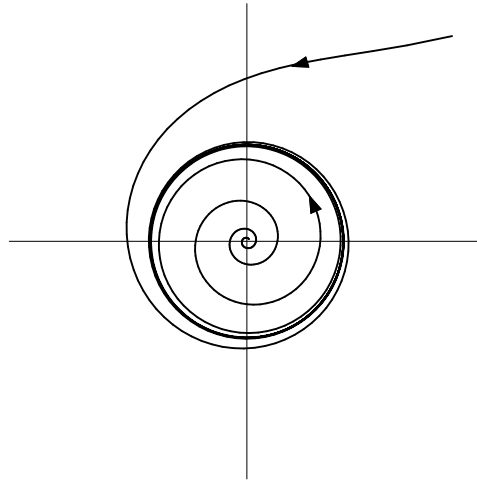


Рис. 7.1. Предельный цикл.

имеет предельный цикл  $r = 1$ . Если рассмотреть первое уравнение системы (7.2) для  $r \geq 0$ , то равновесие  $r = 1$  глобально асимптотически устойчиво. Все траектории с начальными условиями  $r(0) = r_0 > 0$  стремятся к этому положению равновесия. Если рассматривать картину на плоскости, то орбиты накручиваются на предельный цикл  $u^2 + v^2 = 1$  в направлении против часовой стрелки. Естественно назвать такое периодическое решение (предельный цикл) асимптотически устойчивым. Пример асимптотически устойчивого предельного цикла приведен на рис. 7.1.

В общем случае, для того чтобы определить устойчивость периодических решений, применяется понятие *отображения Пуанкаре*. Рассмотрим уравнение (7.1) с периодическим решением  $u(t)$ , соответствующим замкнутой кривой в  $n$ -мерном фазовом пространстве. Построим  $(n - 1)$ -мерную гиперплоскость  $\Sigma$ , трансверсальную к замкнутой орбите. Трансверсальность означает, что замкнутая орбита пересекает  $\Sigma$  в точке  $a$  под ненулевым углом и нигде не касается  $\Sigma$ . Рассмотрим теперь орбиту  $\gamma(u_0)$ , начинающуюся в  $u_0 \in \Sigma$ . Если выбрать  $u_0$  достаточно близко к точке  $a$ , т.е.  $u_0 \in \Sigma_h = \{u \in \Sigma : \|u - a\| < h\}$ , где  $h$  достаточно мало, то, в силу непрерывной зависимости решения от начальных условий, мы вновь вернемся на  $\Sigma$  в некоторой точке  $u_1$  (см. рис. 7.2). Таким образом возникает отображение, которое носит имя Пуанкаре

$$P_\Sigma: \Sigma_h \rightarrow \Sigma, \quad (7.3)$$

для которого  $P_\Sigma(u_0) = u_1$ , при этом точка  $a$  является неподвижной точкой этого отображения ( $P_\Sigma(a) = a$ ). Условие устойчивости периодического решения можно выразить в терминах устойчивости неподвижной точки дискретного отображения  $P_\Sigma$ . В нашем случае это определение имеет следующую форму.

**Определение 7.2.** *Периодическое решение системы (7.1) называется устойчивым,*

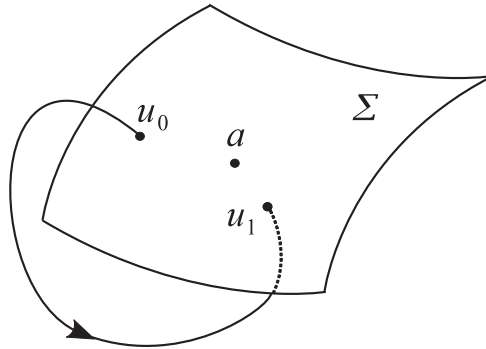


Рис. 7.2. Отображение Пуанкаре.

если для любого  $\varepsilon > 0$  существует  $\delta > 0$  такое, что для всех  $u_0 \in \Sigma_\delta$  выполняется  $P_\Sigma^n(u_0) \in \Sigma_\varepsilon$  для всех  $n \in \mathbb{N}$ . Если, кроме того,  $\lim_{n \rightarrow \infty} P_\Sigma^n(u_0) = a$ , то периодическое решение называется асимптотически устойчивым.

Здесь под  $P_\Sigma^n$  понимается суперпозиция  $n$  отображений  $P_\Sigma \circ \dots \circ P_\Sigma$ .

Так же как для положений равновесия динамических систем с непрерывным временем, для неподвижных точек дискретных отображений можно определить условия асимптотической устойчивости. Эти условия накладываются на мультипликаторы (собственные числа матрицы Якоби, вычисленной в неподвижной точке) дискретного отображения и имеют следующий вид: если все мультипликаторы лежат внутри единичного круга на комплексной плоскости, то точка  $a$  асимптотически устойчива, если снаружи единичного круга —  $a$  неустойчива. Случай  $|\mu| = 1$  является особым и требует дополнительного исследования (подробное обсуждение устойчивости многомерных дискретных динамических систем см. в главе 9). Периодические решения, все мультипликаторы которых не равны по модулю единице, называются *гиперболическими*.

В общем случае не существует регулярных методов, которые позволяют решать задачу об отыскании замкнутых траекторий. В случае размерности пространства состояний  $n = 2$  можно привести несколько полезных критериев отсутствия существования периодических решений. Причина этого заключается в том, что на плоскости замкнутая кривая, не имеющая самопересечений, разделяет плоскость на две части — внутреннюю и внешнюю (теорема Жордана).

Для решения вопроса об отсутствии замкнутых траекторий полезны следующие критерии (подробнее см., например, [7]).

**Утверждение 7.1** (Критерий Бендиксона). *Если в некоторой односвязной области  $U \subseteq \mathbb{R}^2$  выражение  $\operatorname{div} f$  не меняет знака, то в этой области система (7.1) не может иметь предельных циклов.*

*Доказательство.* Предположим противное. Пусть  $\gamma \in U$  — предельный цикл,  $G$  —



площадь, ограниченная  $\gamma$ . Применим формулу Грина

$$\iint_G \operatorname{div} f \, d\sigma = \oint_{\gamma} f_1 \, du_2 - f_2 \, du_1 = \oint_{\gamma} \left( f_1 \frac{du_2}{ds} - f_2 \frac{du_1}{ds} \right) ds.$$

Последний интеграл в силу (7.1) равен нулю, следовательно,  $\operatorname{div} f$  меняет знак или тождественно равна нулю. Но в последнем случае система (7.1) сохраняет фазовый объем, следовательно она консервативна и потому не может иметь предельных циклов (в этом случае существует бесконечное число замкнутых траекторий, плотно заполняющих некоторую окрестность цикла  $\gamma$ ).  $\square$

Обобщением критерия Бендиксона является критерий Дюлака.

**Утверждение 7.2** (Критерий Дюлака). Пусть  $\mu(u_1, u_2)$  — однозначная дифференцируемая функция, и пусть выражение

$$\frac{\partial}{\partial u_1} \mu(u_1, u_2) f_1(u) + \frac{\partial}{\partial u_2} \mu(u_1, u_2) f_2(u)$$

не меняет знака и не равно нулю тождественно в области  $U$ . Тогда

1. Если  $U$  — односвязная область, то в  $U$  не существует замкнутых контуров, составленных из траекторий (нет предельных циклов).
2. Если  $U$  — двусвязная кольцевая область, то в  $U$  не может быть более одного предельного цикла.

Воспользуемся критерием Дюлака, чтобы доказать, что общая система Лотки–Вольтерры на плоскости не может иметь предельных циклов. Для этого нам требуется следующее утверждение: если система на плоскости имеет замкнутую траекторию, то внутри этой траектории существует по крайней мере одно изолированное положение равновесия (доказательство см. [7]).

**Утверждение 7.3.** Система Лотки–Вольтерры на плоскости

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u(r_1 + a_{11}u + a_{12}v), \\ \dot{v} &= v(r_2 + a_{21}u + a_{22}v) \end{aligned} \tag{7.4}$$

не может иметь предельных циклов в  $\mathbb{R}_+^2$ .

*Доказательство.* Предположим противное. Пусть в  $\mathbb{R}_+^2$  (7.4) имеет предельный цикл. Тогда существует положение равновесия внутри предельного цикла. Поэтому определитель  $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$  отличен от нуля. В качестве  $\mu(u, v)$  возьмем функцию  $u^{\alpha-1}v^{\beta-1}$ . Тогда

$$\operatorname{div} \mu f = \mu(u, v) [(\alpha a_{11} + \beta a_{21} + a_{11})u + (\alpha a_{12} + \beta a_{22} + a_{22})v + \alpha r_1 + \beta r_2].$$

Подберем постоянные  $\alpha$  и  $\beta$  так, чтобы

$$\alpha a_{11} + \beta a_{21} + a_{11} = 0, \quad \alpha a_{12} + \beta a_{22} + a_{22} = 0.$$

Это всегда можно сделать, так как по предположению определитель этой системы отличен от нуля. Но тогда

$$\operatorname{div} \mu f = \mu(\alpha r_1 + \beta r_2),$$

и условия критерия Дюлака выполнены. В случае если  $\alpha r_1 + \beta r_2 = 0$  функция  $\mu(u, v)$  является интегрирующим множителем и система (7.4) допускает существование первого интеграла. Тогда замкнутая кривая оказывается неизолированной.  $\square$

В случае одномерной динамической системы с непрерывным временем предельные множества ограниченных траекторий состоят лишь из положений равновесия. В случае  $n = 2$  все возможные предельные множества также могут быть классифицированы с помощью следующей теоремы (доказательство приведено в, например, [16]).

**Теорема 7.1** (Бендиксон–Пуанкаре). *Рассмотрим динамическую систему  $\dot{u} = f(u)$ , у которой положения равновесия изолированы. Если положительная траектория  $u(t; u_0)$ ,  $t \geq 0$  ограничена, то предельное множество  $\omega(u_0)$  этой траектории является или положением равновесия, или периодической орбитой, или выполняется следующее свойство: для любого  $v \in \omega(u_0)$  соответствующее предельное множество  $\omega(v)$  есть положение равновесия.*

Третий случай учитывает возможность существования замкнутых контуров на плоскости, составленных из траекторий, соединяющих положения равновесия (такие траектории называются *гетероклиническими*). Теорема Бендиксона–Пуанкаре позволяет доказывать существование замкнутых траекторий. Действительно, если мы можем указать положительно инвариантное множество  $U \in \mathbb{R}^2$ , которое не содержит положений равновесия, то по теореме Бендиксона–Пуанкаре оно должно содержать периодическую орбиту.

Отметим, что часто теорема Бендиксона–Пуанкаре формулируется следующим образом: *если замкнутая ограниченная область  $D$  является положительно инвариантной и не содержит положений равновесия, то в  $D$  существует по крайней мере одна замкнутая траектория.* Напомним, что множество  $D$  положительно инвариантно относительно системы, если любая фазовая траектория системы с начальными данными  $x_0 \in D$  не покидает эту область для любых  $t > 0$ .

Системы на плоскости изучены гораздо лучше, чем системы в пространствах более высокой размерности, полное изложение методов анализа непрерывных динамических систем на плоскости дано в замечательном справочнике [7].

## 7.2 Анализ модели Гаузе

Рассмотрим модель «хищник–жертва», предложенную в 1934 году Гаузе [92]. Пусть  $u$  и  $v$  — плотности (или численности) популяций жертв и хищников соответственно. Процесс взаимодействия видов описывается следующей системой обыкновенных дифференциальных уравнений второго порядка:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= ug(u) - vp(u), \\ \dot{v} &= v(-d + q(u)), \end{aligned} \quad (7.5)$$

где  $d > 0$  — параметр, характеризующий скорость вымирания хищников в отсутствие жертв;  $g(u)$ ,  $p(u)$ ,  $q(u)$  — гладкие функции  $u$ , на которые наложен ряд ограничений:  $g(u) > 0$ , если  $0 < u < K$ ,  $g(K) = 0$ ,  $g(u) < 0$ , если  $u > K$ ;  $p(0) = 0$ ,  $p(u) > 0$ , если  $u > 0$ ;  $q(0) = 0$ ,  $q(u) > 0$ ,  $\dot{q} > 0$ , если  $u > 0$ .

Поясним смысл функций, входящих в (7.5). Функция  $g(u)$  описывает относительный коэффициент скорости роста популяции жертв в отсутствие хищников, если  $v = 0$ , то устойчивым положением равновесия является точка  $u = K$ . Типичным примером такой функции является рассмотренное выше логистическое уравнение:  $ug(u) = ru(1 - u/K)$ . Функция  $p(u)$  имеет смысл числа жертв, убитых одним хищником (трофическая функция хищника). Естественно предположить, что

$$\lim_{u \rightarrow \infty} p(u) = A,$$

поскольку при сколь угодно большом числе жертв хищник может убить ограниченное количество жертв. Функция  $q(u)$  описывает эффективность потребления жертв хищниками и подчиняется тем же ограничениям, что и трофическая функция хищников. Система (7.5) рассматривается в  $\mathbb{R}_+^2$ .

Выпишем нуль-изоклины системы (7.5). Нуль-изоклины уравнения для хищников имеют вид

$$v = 0, \quad u = u^*, \quad q(u^*) = d, \quad (7.6)$$

причем из сделанных предположений следует, что точка  $u^*$  единственная. Нуль-изоклины уравнения для жертв имеют вид

$$u = 0, \quad v = \frac{ug(u)}{p(u)}. \quad (7.7)$$

Возможны два случая. Прямая  $u = u^*$  пересекает кривую  $ug(u)/p(u)$ , причем  $u^* < K$ . Во втором случае такого пересечения нет. В первом случае в фазовом пространстве есть три положения равновесия

$$A_1 = (0, 0), \quad A_2 = (K, 0), \quad A_3 = (u^*, v^*),$$

где  $v^* = u^*g(u^*)/p(u^*)$ . Во втором случае остается только два первых положения равновесия.

Вычислим матрицу Якоби системы (7.5):

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} g(u) + ug'(u) - vp'(u) & -p(u) \\ vq'(u) & -d + q(u) \end{pmatrix}.$$

Точка  $A_1$  — седло, так как

$$J(A_1) = \begin{pmatrix} g(0) & 0 \\ 0 & -d + q(0) \end{pmatrix}.$$

Устойчивое многообразие точки  $A_1$  совпадает с прямой  $u = 0$ , а неустойчивое находится на прямой  $v = 0$ .

Положение равновесия  $A_2$  может быть устойчивым или неустойчивым. Действительно, имеем

$$J(A_2) = \begin{pmatrix} Kg'(K) & -p(K) \\ 0 & -d + q(K) \end{pmatrix}.$$

Если  $g'(K) < 0$ , то устойчивость равновесия  $A_2$  определяется знаком выражения  $-d + q(K)$ . Если  $K > u^*$ , то  $-d + q(K) > 0$ , и точка  $A_2$  — седло, устойчивое многообразие которого находится на оси  $v = 0$ , а неустойчивое выходит под прямым углом к этой оси. В противном случае точка  $A_2$  — устойчивый узел, что соответствует вымиранию хищников и равновесному существованию жертв в точке  $u = K$ .

Если  $A_2$  — седло, то в  $\mathbb{R}_+^2$  имеется положение равновесия  $A_3$ , которое может быть как устойчивым, так и неустойчивым. Рассмотрим матрицу Якоби, вычисленную в точке  $A_3$ :

$$J(A_3) = \begin{pmatrix} g(u^*) + u^*g'(u^*) - v^*p'(u^*) & -p(u^*) \\ v^*q'(u^*) & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mu(u^*) & -p(u^*) \\ v^*q'(u^*) & 0 \end{pmatrix},$$

где

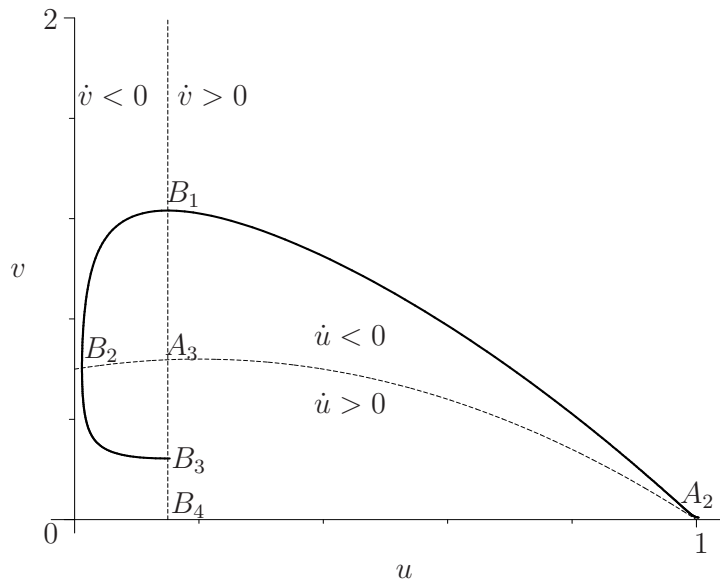
$$\mu(u^*) = p(u^*) \left( \frac{ug(u)}{p(u)} \right)' \Big|_{u=u^*}.$$

Для того чтобы сделать вывод об устойчивости равновесия  $A_3$ , выпишем след и определитель матрицы Якоби:

$$\text{tr } J(A_3) = \mu(u^*), \quad \det J(A_3) = v^*q'(u^*)p(u^*) > 0.$$

Знак  $\mu(u^*)$  определяется тангенсом угла наклона касательной к кривой, заданной вторым уравнением (7.7). При условии, что эта величина отрицательна, точка  $A_3$  — устойчивый узел или фокус. Если тангенс угла наклона касательной положителен, то точка  $A_3$  — неустойчивый узел или фокус. Последнее зависит от знака выражения

$$\mu(u^*)^2 - 4v^*q'(u^*)p(u^*).$$



**Рис. 7.3.** Положительно инвариантное множество в модели Гаузе (подробнее см. в тексте).

Для определенности будем считать, что это выражение отрицательно, и точка  $A_3$  — неустойчивый фокус. Тогда существует достаточно малая окрестность  $U(A_3)$  положения равновесия  $A_3$ , такая, что она является отрицательно инвариантной (траектории покидают эту окрестность с ростом  $t$ ), рис. 7.3.

Рассмотрим неустойчивое многообразие равновесия  $A_2$ . Оно начинается в области на плоскости, где  $\dot{u} < 0$ ,  $\dot{v} > 0$ , следовательно, траектория обязательно попадет на прямую  $u = u^*$  (например, в точке  $B_1$ ). После пересечения прямой  $u = u^*$  производная  $v$  изменит знак,  $\dot{v} < 0$ , и траектория пересечет вторую нуль-изоклину жертв (7.7) (в точке  $B_2$ ). После чего производная  $\dot{u}$  поменяет знак,  $\dot{u} > 0$ , и траектория снова окажется на прямой  $u = u^*$  (в точке  $B_3$ ). Обозначим точку с координатами  $(u^*, 0)$  через  $B_4$ . Рассмотрим область пространства состояний, которая ограничена следующим контуром  $A_2, B_1, B_2, B_3, B_4, A_2$ . Выбросим из этой области множество  $U(A_3)$ . Полученное таким образом множество положительно инвариантно. Действительно, кривая  $A_2, B_1, B_2, B_3$  — часть траектории, и другие орбиты не могут ее пересечь, на участке  $B_3, B_4$  фазовый поток направлен слева направо, а участок  $B_4, A_2$  является частью устойчивого многообразия  $A_2$ . В указанной области нет положений равновесия и по теореме Бендиксона–Пуанкаре она содержит замкнутую траекторию, которой отвечает периодическое решение.

Подчеркнем, что теорема Бендиксона–Пуанкаре позволяет доказывать существование периодических решений, но ничего не говорит об их числе и устойчивости. Доказательство единственности замкнутой траектории обычно представляет более сложную задачу, в этом случае можно попробовать найти кольцевую положитель-

но инвариантную область, в которой нет положений равновесия, и воспользоваться критерием Дюлака. В случае модели Гаузе очевидно, что замкнутая кривая является предельным множеством неустойчивого многообразия  $A_2$ . Для решения вопроса о единственности этой кривой необходимо привлекать дополнительные соображения.

Проследим изменение фазового портрета системы при изменении положения точки  $u^* < K$ . Если точка  $u^*$  такова, что тангенс угла наклона касательной к кривой (7.7) в ней отрицательный, то равновесие  $A_3$  — устойчивый фокус. В положении, когда касательная параллельна оси  $u$ , след матрицы  $J(A_3)$  равен нулю, и возникают два чисто мнимых собственных значения  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{v^*q'(u^*)p(u^*)}$ , т.е. точка  $A_3$  в линейном приближении является центром. Известно, что в этом случае положение равновесия может быть как устойчивым, так и неустойчивым, в зависимости от влияния членов более высокого порядка. Наконец, при движении положения равновесия влево возникает неустойчивый фокус и появляется предельный цикл. Описанная ситуация является типичной во многих задачах механики, физики и математической биологии. Напомним, что изменение характера положений равновесия системы и соответствующей перестройки фазового портрета в зависимости от изменения одного или нескольких параметров системы называется бифуркацией. Описанная выше бифуркация положения равновесия называется бифуркацией Андронова–Хопфа или бифуркацией рождения цикла (подробнее см. пункт 7.3).

**Пример 7.1** (Модель «хищник–жертва» Холлинга [103]). В качестве примера системы Гаузе рассмотрим следующую модель:

$$\begin{aligned} \dot{N} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{CNP}{A + N}, \\ \dot{P} &= P \left(-d + \frac{BN}{A + N}\right), \end{aligned} \quad (7.8)$$

где переменные  $N$ ,  $P$  — численности жертв и хищников соответственно, а все параметры предполагаются неотрицательными. Здесь учтены дополнительные факторы насыщения хищников и внутривидовой конкуренции жертв. Очевидно, что модель (7.8) попадает в класс моделей Гаузе:

$$g(N) = 1 - N/K, \quad p(N) = \frac{CN}{A + N}, \quad q(N) = \frac{BN}{A + N}.$$

Если  $0 < N^* < K$  (это условие выполняется при  $B > d$ ), то существует нетривиальное положение равновесия  $A_3 = (N^*, P^*)$ , где  $P^* = (K - N^*)(A + N^*)/(CK)$ . Так как  $P'_N(N) = (-2N + K - A)/(CK)$ , то условие существования замкнутой траектории приобретает вид

$$N^* < \frac{K + A}{2}.$$

Если  $N^* > (K + A)/2$ , то  $A_3$  асимптотически устойчиво (топологически не эквивалентные фазовые портреты системы (7.8) приведены на рис. 7.4).

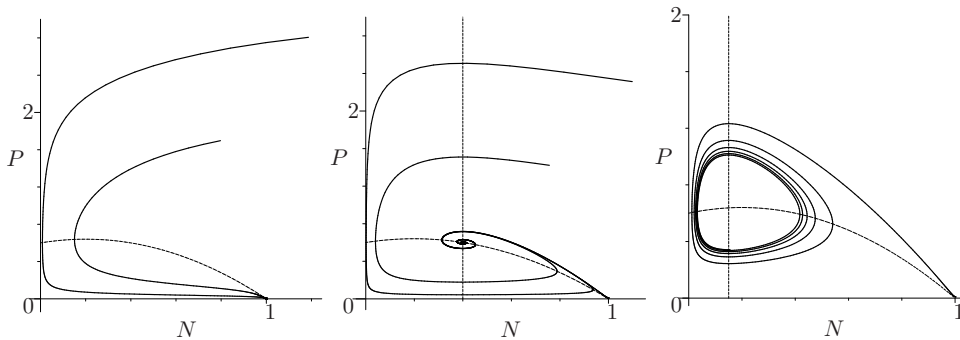


Рис. 7.4. Фазовые портреты системы (7.8).

### 7.3 Бифуркация рождения цикла

В различных динамических системах могут происходить одни и те же бифуркации. Естественно возникает вопрос о классификации возможных бифуркаций. Одной из характеристик является так называемая *коразмерность* бифуркаций.

В силу определения бифуркации, перестройки фазовых портретов происходят на границах областей, составляющих параметрический портрет системы. В простейших случаях (и наиболее часто встречающихся в приложениях), если пространство параметров системы  $m$ -мерно, то бифуркационные границы представляют собой гладкие подмножества в  $\mathbb{R}^m$ . Бифуркационная граница определяется указанием фазового объекта (положение равновесия, цикл и т.д.) и типом бифуркации (касательная, суперкритическая, типа вилки и т.д.). Например, касательная бифуркация положения равновесия определяется условием  $\lambda = 0$ .

**Определение 7.3.** *Коразмерностью бифуркации называется разность размерности фазового пространства и размерности соответствующей бифуркационной границы.*

Эквивалентно, коразмерность — число независимых условий (типа равенств), определяющих бифуркацию. Это наиболее практичное определение коразмерности. Другое возможное определение: коразмерность — число параметров системы, для которого данная бифуркация является типичной. В главе 1 рассматривались бифуркации в непрерывных динамических системах коразмерности 1, так как для их реализации достаточно единственного параметра (бифуркационные границы в пространстве параметров имеют размерность  $m - 1$ ). Существует еще одна бифуркация положения равновесия коразмерности 1 в динамических системах с непрерывным временем.

Если рассмотреть динамическую систему на плоскости, зависящую от параметра, то изменением этого параметра можно добиться появления двух комплексно сопряженных собственных чисел матрицы Якоби, вычисленной в положении равновесия,

так что  $\operatorname{Re} \lambda_{1,2} = 0$ . В этом случае положение равновесия негиперболическое, система структурно неустойчива, и при шевелении параметра может происходить перестройка фазового портрета.

**Определение 7.4.** Бифуркация положения равновесия, соответствующая появлению собственных чисел  $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$ ,  $\omega_0 > 0$ , называется бифуркацией Пуанкаре–Андрона–Хопфа или бифуркацией рождения цикла.

Отметим, что наименьшая размерность фазового пространства, необходимая для появления бифуркации Пуанкаре–Андрона–Хопфа, равна двум (название этой бифуркации мы часто будем сокращать просто как бифуркация Хопфа).

Рассмотрим следующую динамическую систему, зависящую от одного параметра:

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= \alpha u_1 - u_2 - u_1(u_1^2 + u_2^2), \\ \dot{u}_2 &= u_1 + \alpha u_2 - u_2(u_1^2 + u_2^2). \end{aligned} \quad (7.9)$$

Эта система имеет положение равновесия  $u_1 = u_2 = 0$  для всех значений параметра  $\alpha$ . Матрица Якоби системы (7.9) имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} \alpha & -1 \\ 1 & \alpha \end{pmatrix}.$$

Собственные числа матрицы  $A$  равны  $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i$ . Вводя комплексную переменную  $z = u_1 + iu_2$ , можно переписать систему (7.9) в комплексной форме:

$$\dot{z} = (\alpha + i)z - z|z|^2.$$

Используя представление  $z = re^{i\varphi}$ , запишем систему (7.9) в полярной форме:

$$\dot{r} = r(\alpha - r^2), \quad \dot{\varphi} = 1.$$

Эта система легко поддается анализу, так как уравнения несвязанны. Первое уравнение (которое рассматривается только для  $r \geq 0$ ), имеет положение равновесия  $r = 0$  для всех значений  $\alpha$ . Это положение равновесия асимптотически устойчиво по линейному приближению, если  $\alpha < 0$  и остается устойчивым при  $\alpha = 0$ , но *нелинейно* (вывод об устойчивости нельзя сделать на основе линеаризации в окрестности положения равновесия, скорость сходимости решений к положению равновесия не экспоненциальная, как в линейном случае); если  $\alpha > 0$ , точка  $r = 0$  неустойчива, но появляется новое устойчивое положение равновесия  $r = \sqrt{\alpha}$ . Второе уравнение описывает вращение с постоянной скоростью. С помощью суперпозиции движений, определяемых уравнениями в полярной форме, получаем бифуркационную диаграмму системы (7.9) (рис. 7.5). Система всегда имеет положение равновесия в нуле, которое является устойчивым фокусом, если  $\alpha < 0$  и неустойчивым фокусом, если



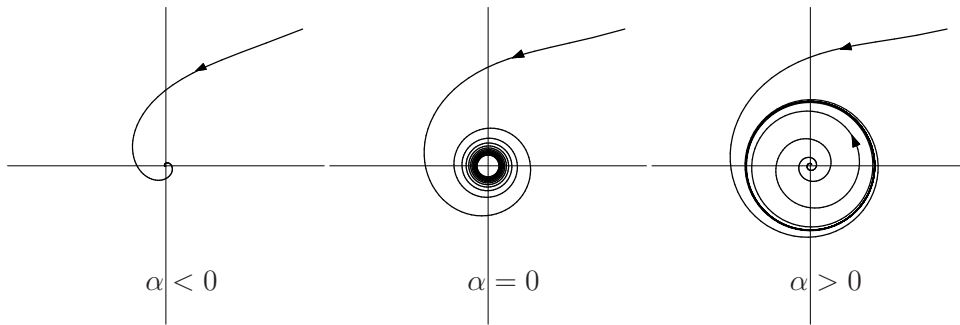


Рис. 7.5. Суперкритическая бифуркация Андронова–Хопфа в системе (7.9).

$\alpha > 0$ . При критическом значении параметра положение равновесия устойчиво и топологически эквивалентно фокусу (иногда такие положения равновесия называют слабо притягивающим фокусом). При  $\alpha > 0$  это положение равновесия окружено единственной изолированной замкнутой орбитой (предельным циклом), которая устойчива. Все орбиты, начинающиеся внутри или снаружи этого предельного цикла (за исключением начала координат), стремятся к циклу при  $t \rightarrow \infty$ . Описанная ситуация представляет типичный случай бифуркаций Хопфа.

Систему

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= \alpha u_1 - u_2 + u_1(u_1^2 + u_2^2), \\ \dot{u}_2 &= u_1 + \alpha u_2 + u_2(u_1^2 + u_2^2), \end{aligned} \quad (7.10)$$

можно проанализировать аналогичным образом. Эта система также испытывает бифуркацию Андронова–Хопфа при  $\alpha = 0$  (рис. 7.6). В отличие от предыдущего случая, система (7.10) имеет неустойчивый предельный цикл при  $\alpha < 0$ , который исчезает при пересечении параметром нуля в направлении от отрицательных к положительным значениям. Нулевое положение равновесия имеет тот же характер устойчивости, что и в случае системы (7.9), если  $\alpha \neq 0$ . Если  $\alpha = 0$ , то тривиальное положение равновесия неустойчиво (*нелинейно*).

Бифуркация в системе (7.9) часто называется *суперкритической*, так как предельный цикл существует для положительных значений параметра («после» бифуркации). Бифуркация в системе (7.10) называется *субкритической* (цикл существует «до» бифуркации). В обоих случаях происходит потеря устойчивости тривиального положения равновесия при увеличении значения параметра. В первом случае устойчивое положение равновесия заменяется устойчивым предельным циклом малой амплитуды ( $\sqrt{\alpha}$ ), поэтому система остается в окрестности начала координат. Это так называемая *мягкая* или *некатастрофическая* потеря устойчивости. Во втором случае бассейн притяжения нулевого положения равновесия ограничен неустойчивым циклом, который уменьшается при приближении параметра к нулю. При этом система «выбрасывается» из окрестности начала координат. Это так называемая *жест-*

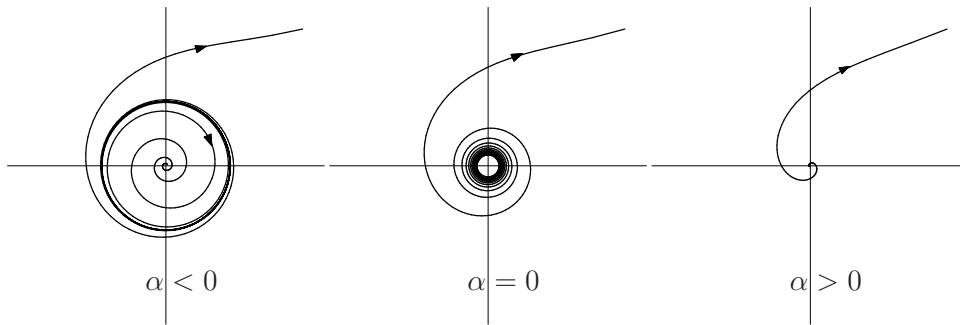


Рис. 7.6. Субкритическая бифуркация Хопфа в системе (7.10).

кая или катастрофическая потеря устойчивости. Если система теряет устойчивость мягким образом, она контролируема: придав параметру отрицательное значение, мы можем вернуть систему точно в начало координат. С другой стороны, если потеря устойчивости жесткая, то присваивание параметру отрицательных значений может не вернуть систему в положение равновесия, так как возможно, что она уже покинула область притяжения. Отметим, что тип бифуркации Андронова–Хопфа определяется устойчивостью положения равновесия при бифуркационном значении параметра.

Данная ситуация типична для многих систем, у которых матрица Якоби в положении равновесия при некотором значении параметра имеет комплексно сопряженные собственные числа с нулевой действительной частью. Так как бифуркация Хопфа — один из основных способов нахождения периодических решений, мы решили привести в основном тексте достаточно полное изложение технических подробностей, необходимых при анализе этой бифуркации.

Рассмотрим систему

$$\dot{u} = f(u; \alpha), \quad u \in \mathbb{R}^2, \quad \alpha \in \mathbb{R},$$

которая при  $\alpha = 0$  имеет положение равновесия  $u = 0$  с собственными числами  $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$ ,  $\omega_0 > 0$ . Без потери общности предположим, что система имеет положение равновесия  $u = 0$  при малых  $|\alpha|$ . Тогда можно представить систему в виде

$$\dot{u} = A(\alpha)u + F(u; \alpha), \quad (7.11)$$

где  $F$  — вектор-функция, имеющая разложение в ряд Тейлора, начинающееся по крайней мере с квадратичных членов. По предположению, матрица  $A(\alpha)$  имеет собственные числа  $\lambda_{1,2}(\alpha) = \mu(\alpha) \pm i\omega(\alpha)$ ,  $\mu(0) = 0$ ,  $\omega(0) = \omega_0 > 0$ . Обозначим  $\lambda(\alpha) = \lambda_1(\alpha) = \overline{\lambda_2(\alpha)}$ .

**Утверждение 7.4.** *С помощью невырожденной замены переменных систему (7.11) для достаточно малых  $\alpha$  можно привести к уравнению относительно комплексной переменной  $z$ :*

$$\dot{z} = \lambda(\alpha)z + g(z, \bar{z}; \alpha), \quad (7.12)$$

где  $g(z, \bar{z}; \alpha) = O(|z|^2)$ .

*Доказательство.* Пусть  $q(\alpha) \in \mathbb{C}^2$  — собственный вектор  $A(\alpha)$ , отвечающий собственному числу  $\lambda(\alpha)$ ,  $p(\alpha) \in \mathbb{C}^2$  — собственный вектор  $A^T(\alpha)$ , отвечающий собственному числу  $\bar{\lambda}(\alpha)$ . Всегда возможно нормализовать эти векторы так, что  $\langle p(\alpha), q(\alpha) \rangle = 1$ . Здесь  $\langle p, q \rangle = \bar{p}_1 q_1 + \bar{p}_2 q_2$ . Любой вектор  $u \in \mathbb{R}^2$  единственным образом может быть представлен в виде

$$u = zq(\alpha) + \bar{z}\bar{q}(\alpha). \quad (7.13)$$

Действительно, из (7.13) следует явная формула для  $z$ :  $z = \langle p(\alpha), u \rangle$ . Для проверки этого равенства, которое является результатом скалярного произведения обеих частей (7.13) на  $p(\alpha)$ , необходимо показать, что  $\langle p(\alpha), \bar{q}(\alpha) \rangle = 0$ . Это следует из цепочки равенств

$$\langle p, \bar{q} \rangle = \langle p, \frac{1}{\lambda} A \bar{q} \rangle = \frac{1}{\lambda} \langle A^T p, \bar{q} \rangle = \frac{\lambda}{\lambda} \langle p, \bar{q} \rangle.$$

Комплексная переменная  $z$  удовлетворяет уравнению

$$\dot{z} = \lambda(\alpha)z + \langle p(\alpha), F(zq(\alpha) + \bar{z}\bar{q}(\alpha)) \rangle,$$

которое имеет требуемый вид. □

Формально функцию  $g$  можно разложить в ряд Тейлора по переменным  $z, \bar{z}$ :

$$g(z, \bar{z}, \alpha) = \sum_{k+l \geq 2} \frac{1}{k!l!} g_{kl}(\alpha) z^k \bar{z}^l.$$

Коэффициенты этого разложения определяются равенствами

$$g_{kl}(\alpha) = \frac{\partial^{k+l}}{\partial z^k \partial \bar{z}^l} \langle p(\alpha), F(zq(\alpha) + \bar{z}\bar{q}(\alpha)) \rangle \Big|_{z=\bar{z}=0}.$$

**Теорема 7.2.** Любая двумерная однопараметрическая система  $\dot{u} = f(u; \alpha)$ , имеющая при достаточно малых  $|\alpha|$  положение равновесия  $u = 0$  с собственными числами  $\lambda_{1,2}(\alpha) = \mu(\alpha) \pm i\omega(\alpha)$ ,  $\mu(0) = 0$ ,  $\omega(0) = \omega_0 > 0$  и удовлетворяющая условиям невырожденности

$$\frac{d}{d\alpha} \mu(\alpha) \Big|_{\alpha=0} \neq 0, \quad (7.14)$$

$$l_1(0) \neq 0, \quad (7.15)$$

где

$$l_1(0) = \frac{1}{2\omega_0} \operatorname{Re}(ig_{20}(0)g_{11}(0) + \omega_0 g_{21}(0)),$$

в окрестности начала координат локально топологически эквивалентна одной из двух динамических систем

$$\begin{aligned}\dot{v}_1 &= \alpha v_1 - v_2 + \operatorname{sign} l_1(0) v_1 (v_1^2 + v_2^2), \\ \dot{v}_2 &= v_1 + \alpha v_2 + \operatorname{sign} l_1(0) v_2 (v_1^2 + v_2^2).\end{aligned}$$

Полное доказательство этой теоремы см. [120].

**Замечания.** 1. В формулировке теоремы и предварительном обсуждении бифуркации Андронова–Хопфа требовалось, чтобы положение равновесия находилось в начале координат, а критическое значение параметра равнялось нулю. При анализе бифуркации Андронова–Хопфа всегда приходится выполнять сдвиг координат, чтобы удовлетворить первому требованию, тогда как второе необязательно — вычисления можно проводить без замены параметра, например, первое из условий невырожденности переписывается тогда в виде  $\mu'(\alpha_c) \neq 0$ .

2. Проверка условий бифуркации рождения цикла проста за исключением проверки условия (7.15). Величина  $l_1(0)$  называется *первой ляпуновской величиной* и определяет тип бифуркации — супер- или субкритической. Напомним, что тип бифуркации также определяется устойчивостью положения равновесия при критическом значении параметра. Отметим, что иногда удается выяснить его устойчивость без вычисления величины  $l_1(0)$ , например, построив строгую функцию Ляпунова.

3. Для отыскания величины  $l_1(0)$  требуется знать выражения для трех коэффициентов ряда Тейлора функции  $g(z, \bar{z}; \alpha)$  из уравнения (7.12). Представим функцию  $F(u; 0)$  из (7.11) в виде

$$F(u; 0) = \frac{1}{2}B(u, u) + \frac{1}{6}C(u, u, u) + O(\|u\|^4),$$

где  $B(u, u)$ ,  $C(u, u, u)$  — симметричные мультилинейные вектор-функции переменной  $u \in R^2$ . В покоординатной записи

$$\begin{aligned}B_i(x, y) &= \sum_{j,k=1}^2 \frac{\partial^2 F_i(\xi; 0)}{\partial \xi_j \partial \xi_k} \Big|_{\xi=0} x_j y_k, & i = 1, 2, \\ C_i(x, y, z) &= \sum_{j,k,l=1}^2 \frac{\partial^3 F_i(\xi; 0)}{\partial \xi_j \partial \xi_k \partial \xi_l} \Big|_{\xi=0} x_j y_k z_l, & i = 1, 2.\end{aligned}$$

Тогда (проверьте)

$$g_{20} = \langle p, B(q, q) \rangle, \quad g_{11} = \langle p, B(q, \bar{q}) \rangle, \quad g_{21} = \langle p, C(q, q, \bar{q}) \rangle,$$

где  $p = p(0)$ ,  $q = q(0)$ .

Другой способ вычисления необходимых коэффициентов (который может быть проще, если использовать системы компьютерной алгебры) — это определить комплекснозначную функцию

$$G(z, w) = \langle p, F(zq_1 + w\bar{q}_1, zq_2 + w\bar{q}_2) \rangle$$

и формально вычислить частные производные по  $z, w$  при  $z = w = 0$ :

$$g_{20} = G_{zz}, \quad g_{11} = G_{zw}, \quad g_{21} = G_{zzw}.$$

В этом случае нет необходимости находить мультилинейные функции.

**Пример 7.2.** Рассмотрим систему «хищник–жертва», в которой у жертв существует такое критическое значение (эффект Олли, подробнее см. пункт 1.3):

$$\begin{aligned} \dot{N} &= rN \left( \frac{N}{l_p} - 1 \right) \left( 1 - \frac{N}{K_p} \right) - aNP, \\ \dot{P} &= -cP + dNP, \end{aligned}$$

где все параметры предполагаются положительными, причем  $l_p < K_p$ . После перехода к безразмерным переменным получим

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u(u - l)(K - u) - uv, \\ \dot{P} &= -\gamma v + uv, \end{aligned} \tag{7.16}$$

где  $l < K$ .

Отметим, что хотя эта система не попадает в класс моделей Гаузе, тем не менее можно показать, что для некоторых значений параметров существует положительно инвариантная область, не содержащая положений равновесия, и, следовательно, существует замкнутая траектория. Докажем, что у этой системы появляется единственный устойчивый предельный цикл и продемонстрируем применение бифуркационной теоремы Андронова–Хопфа.

Положения равновесия (7.16) легко находятся:

$$A_1 = (0, 0), \quad A_2 = (l, 0), \quad A_3 = (K, 0), \quad A_4 = (\gamma, (\gamma - l)(K - \gamma)).$$

Как и прежде, нас интересуют только неотрицательные решения, поэтому равновесие  $A_4$  существует, если  $l < \gamma < K$ . Матрица Якоби системы (7.16) имеет вид

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} (2u - l)(K - u) - u(u - l) - v & -u \\ v & u - \gamma \end{pmatrix}.$$

Анализируя собственные числа матрицы Якоби, получаем, что точка  $A_1$  — устойчивый узел при всех значениях параметров, точка  $A_2$  — неустойчивый узел, если

$l > \gamma$ , в противном случае — седло, причем неустойчивые многообразия располагаются на оси  $v = 0$ , точка  $A_3$  — устойчивый узел, если  $K < \gamma$ , в противном случае — седло, устойчивые многообразия которого находятся на оси  $v = 0$ . Матрица Якоби, вычисленная в точке  $A_4$ , имеет вид

$$J(A_4) = \begin{pmatrix} \gamma(K+l-2\gamma) & -\gamma \\ \gamma(K+l-\gamma) - Kl & 0 \end{pmatrix}.$$

Отсюда  $\text{tr } J = \gamma(K - 2\gamma + l)$ ,  $\det J = \gamma(\gamma(K - \gamma + l) - lK) > 0$ , если  $l < \gamma < K$ . Таким образом, если  $\gamma > (l + K)/2$ , то равновесие  $A_4$  асимптотически устойчиво. Если  $\gamma = (l + K)/2 = \gamma_{cr}$ , то  $\text{tr } J = 0$ ,  $\det J = (K + l)(K - l)^2/8$  — выполняются условия бифуркации Андронова–Хопфа. Во-первых, проверим первое из условий невырожденности:

$$\frac{d}{d\gamma}\mu(\gamma) = \frac{1}{2} \frac{d}{d\gamma} \text{tr } J \Big|_{\gamma=\gamma_{cr}} = -K - l \neq 0.$$

Для того чтобы вычислить первую ляпуновскую величину, зафиксируем значение параметра  $\gamma = \gamma_{cr}$ . При этом положение равновесия  $A_4$  имеет координаты  $((K + l)/2, (K - l)^2/4)$ . Выполним сдвиг координат с помощью введения новых переменных

$$u = u_1 + \frac{K+l}{2}, \quad v = v_1 + \frac{(K-l)^2}{4}.$$

Отбрасывая индексы для упрощения записи, в новых координатах получим

$$\begin{aligned} \dot{u} &= -\frac{K+l}{2}v - \frac{K+l}{2}u^2 - uv - u^3, \\ \dot{v} &= \frac{(K-l)^2}{4}u + uv. \end{aligned}$$

Эта система записана в требуемом виде (7.11). Выпишем мультилинейные вектор-функции:

$$B(x, y) = \begin{pmatrix} -(K+l)x_1y_1 - x_1y_2 - x_2y_1 \\ x_1y_2 + x_2y_1 \end{pmatrix}, \quad C(x, y, z) = \begin{pmatrix} -6x_1y_1z_1 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Матрица Якоби имеет вид

$$J = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{K+l}{2} \\ \frac{(K-l)^2}{4} & 0 \end{pmatrix}.$$

Легко проверить, что комплексные векторы

$$q = \begin{pmatrix} \frac{i}{K-l} \\ \frac{\sqrt{2}}{2\sqrt{K+l}} \end{pmatrix}, \quad p = \begin{pmatrix} \frac{i(K-l)}{2} \\ \frac{\sqrt{2}\sqrt{K+l}}{2} \end{pmatrix}$$

являются собственными векторами матрицы  $J$  с необходимой нормировкой.

Вычислим коэффициенты  $g_{20}$ ,  $g_{11}$ ,  $g_{21}$ :

$$g_{20} = \langle p, B(q, q) \rangle = \frac{i(\sqrt{K+l}K + \sqrt{K+l}l - i\sqrt{2}K + i\sqrt{2}l - 2\sqrt{K+l})}{2(-K+l)\sqrt{K+l}},$$

$$g_{11} = \langle p, B(q, \bar{q}) \rangle = \frac{i(K+l)}{2(K-l)}, \quad g_{21} = \langle p, C(q, q, \bar{q}) \rangle = -\frac{3}{(K-l)^2}.$$

Отметим, что  $\omega_0^2 = \det J$ . Получаем следующее выражение для величины  $l_1(0)$ :

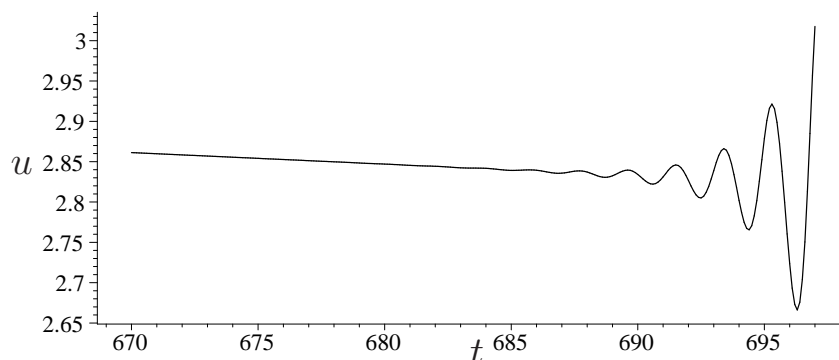
$$l_1(0) = \frac{1}{2\omega_0} \operatorname{Re}(ig_{20}g_{11} + \omega_0g_{21}) = -\frac{1}{2\omega_0} \frac{\sqrt{2}\sqrt{K+l}}{2(K-l)}.$$

Это выражение отрицательно, следовательно, бифуркация суперкритическая (мягкая), с рождением единственного устойчивого предельного цикла.

Опираясь на рассмотренный пример, сделаем одно важное замечание. При каждом достаточно малом фиксированном значении параметра  $\gamma < \gamma_{cr}$  существует устойчивый предельный цикл малой амплитуды (порядка  $\sqrt{\varepsilon}$ , если  $\gamma$   $\varepsilon$ -близко к  $\gamma_{cr}$ ). Если рассматривать параметр  $\gamma$  как медленно меняющуюся переменную, т.е. добавить в систему уравнение  $\dot{\gamma} = -\varepsilon\gamma$ , то колебания начнутся не тогда, когда  $\gamma$  достигнет критического значения, а несколько позже, при этом амплитуда периодических решений растёт скачком. Другими словами, даже если бифуркация Андронова–Хопфа мягкая, при плавном изменении параметра наблюдается «некоторая степень жесткости» рождения колебаний.

Поясним рассуждения примером. Если параметры задачи  $K = 5$ ,  $l = 1$ ,  $\varepsilon = 0.0005$ , начальное условие  $\gamma(0) = 4$ , то критическое значение параметра  $\gamma = 3$  достигается в момент времени  $t = 575$ . Как показывают численные расчеты (рис. 7.7), колебания в системе возникают лишь при  $t > 685$ .

В заключение отметим, что бифуркационная теорема Андронова–Хопфа является чрезвычайно полезным аппаратом для доказательства существования предельных циклов. Бифуркации Андронова–Хопфа в различных динамических системах (рассмотрение которых выходит далеко за рамки предлагаемого текста) посвящены многочисленные статьи и монографии. Для более полного изучения этой бифуркации мы рекомендуем книгу [120]. Монография [48] посвящена численным алгоритмам анализа бифуркации рождения цикла, там же приведены разнообразные интересные примеры. Сборник статей [27] посвящен в основном теоретическим аспектам исследования бифуркации рождения цикла.



**Рис. 7.7.** Запаздывание в появлении автоколебаний при бифуркации Андронова–Хопфа на примере задачи (7.16).

#### 7.4 Биологические осцилляторы, находящиеся под внешним воздействием, и эффект черных дыр

Биологические осцилляторы являются широко изучаемым объектом математического моделирования (упомянем классическую модель «хищник–жертва» Лотки–Вольтерры; математические модели взаимодействующих популяций, демонстрирующие явление автоколебаний (устойчивый предельный цикл); биение сердца; сезонные колебания и многие другие феномены). Поэтому естественно возникает вопрос о том, какой результат может оказать внешнее воздействие на последующие колебания осцилляторной системы.

Представим математический маятник без трения, колеблющийся с периодом  $\omega$ . Считаем, что нулевая фаза или момент времени  $t = 0$  соответствуют положению маятника в точке  $S$ , его верхнем положении справа. Тогда каждый момент времени  $t = n\omega$  для всех целых  $n$  маятник вновь оказывается в положении  $S$ . Если во время колебаний мы окажем воздействие на маятник, очевидно, что регулярный ход колебаний разрушится. После воздействия маятник вновь демонстрирует гармоническое движение, но грузик оказывается в точке  $S$  не в моменты времени  $t = n\omega$ , а, скажем, в моменты  $t = t_s + n\omega$ , где  $t_s$  — некоторая константа. Другими словами, *фаза колебаний срывается*, т.е. изменяется. Если импульс прикладывается к грузику маятника, когда он находится точно в нижней точке колебаний, то, при верно выбранной величине воздействия, его можно полностью остановить — это *точка сингулярности в воздействие–фаза–ответ пространстве*. Таким образом, необходимо дать математическое описание двум важным явлениям: срыву фазы и возникновению точки сингулярности.

Результаты идеального эксперимента, описанного выше, оказываются универсальными для различных экологических систем, обладающих колебательным поведением. Одним из первых на это явление обратил внимание А. Уинфри (Arthur Taylor



Winfree, 1942–2002, теоретический биолог, который посвятил свою жизнь изучению и моделированию периодических биологических явлений, основные результаты его исследований собраны в [171]).

Приведем краткое описание опыта Уинфри, посвященного изучению появления из куколок фруктовых мух *Drosophila melanogaster*. Если наблюдать процесс появления взрослых мух из куколок в природе (естественный режим смены дня и ночи), то взрослые мухи появляются порциями в течение 6–8 часов каждые 24 часа, а весь процесс занимает примерно 9 суток. Если куколки помещаются в полную темноту, процесс практически не изменяется. Если же куколки, помещенные в темноту, подвергаются коротким импульсам света, то время (или фаза) периодического появления мух сдвигается (описанное выше явление срыва фазы). Сдвиг фазы зависит как от момента включения света ( $T$ ), так и его продолжительности (точнее, энергии на единицу площади  $D$ ). Как показали многочисленные эксперименты, существует критическое значение  $D^*$ , применение которого в определенный момент  $T^*$  приводит к исчезновению периодичности появления мух; мухи начинают вылупляться непрерывно. Это точка сингулярности в воздействие–фаза–ответ пространстве.

Рассмотрим простейшую динамическую систему, которая имеет устойчивый предельный цикл:

$$\begin{aligned} \dot{r} &= r(1 - r), \\ \dot{\theta} &= 1, \end{aligned} \tag{7.17}$$

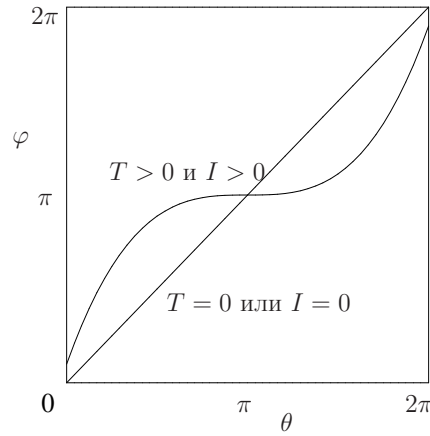
где  $r, \theta$  — полярные координаты на плоскости. Предположим, что внешнее воздействие оказывается только на угловую переменную, другими словами, уравнения приобретают вид

$$r = 1, \quad \dot{\theta} = 1 + v(\theta, I), \tag{7.18}$$

где  $v(\theta, I)$  представляет собой величину воздействия, оказываемого на угловую скорость,  $I$  — параметр, величина импульса.

Рассмотрим следующее выражение для  $v(\theta, I)$ :  $v(\theta, I) = 1 + I \cos 2\theta$ . Если импульс прилагается в момент времени  $t = 0$  и поддерживается в течение времени  $T$ , то, интегрируя (7.18), получим новую фазу  $\varphi$  в терминах старой фазы  $\theta$ :

$$\int_{\theta}^{\varphi} (1 + I \cos 2s)^{-1} ds = \int_0^T dt = T.$$



**Рис. 7.8.** Тип 1 кривой срыва фазы. Диагональ соответствует нулевому воздействию ( $I = 0$  или  $T = 0$ ). Если  $I$  или  $T$  растут, получаем вторую кривую, которая показывает, что при  $0 < \theta < \pi$  новая фаза «опережает» старую, а при  $\pi < \theta < 2\pi$  «запаздывает».

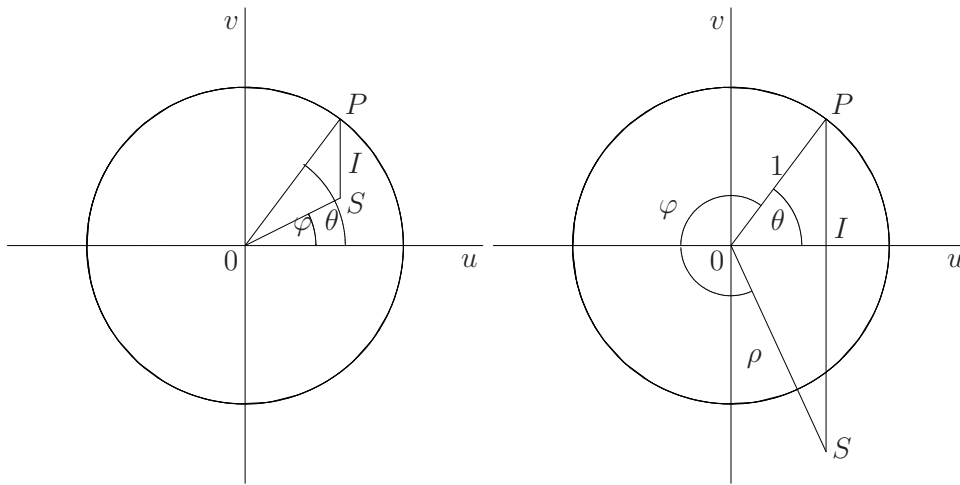
В явном виде имеем

$$\begin{aligned}
 |I| < 1 : \operatorname{tg} \varphi &= \left[ \frac{1+I}{1-I} \right]^{1/2} \operatorname{tg} \left[ T(1-I^2)^{1/2} + \operatorname{arctg} \left( \left[ \frac{1-I}{1+I} \right]^{1/2} \operatorname{tg} \theta \right) \right], \\
 I = 1 : \operatorname{tg} \varphi &= 2T + \operatorname{tg} \theta, \\
 I = -1 : \operatorname{tg} \varphi &= \frac{\operatorname{tg} \theta}{1 - 2T \operatorname{tg} \theta}, \\
 |I| > 1 : \operatorname{tg} \varphi &= \left[ \frac{I+1}{I-1} \right]^{1/2} \operatorname{tanh} \left[ T(I^2-1)^{1/2} + \operatorname{arctgh} \left( \left[ \frac{I-1}{I+1} \right]^{1/2} \operatorname{tg} \theta \right) \right].
 \end{aligned} \tag{7.19}$$

Выражения (7.19) дают новую фазу как функцию старой фазы, величины приложенного импульса  $I$  и продолжительности воздействия  $T$ . Для  $t > T$  получаем вновь уравнение  $\dot{\theta} = 1$ . Так как происходит сдвиг фазы, то график функции периодических колебаний относительно времени в результате внешнего воздействия сдвигается.

Основной интерес вызывает график кривой срыва фазы: зависимость  $\varphi$  от  $\theta$ , которая, очевидно, зависит от величин  $I$  и  $T$ . Прежде всего заметим, что  $d\varphi/d\theta > 0$  для любых  $\theta$ ,  $I$ ,  $T$  (это следует сразу из соотношений (7.19), если их продифференцировать по переменной  $\theta$ ). Для данных  $I$ ,  $T$  новая фаза  $\varphi$  единственным образом определяется старой фазой  $\theta$ . В данном случае зависимость  $\varphi$  от  $\theta$  называется *кривой срыва фазы типа 1* и схематически изображена на рис. 7.8. Отметим, что зависимость строилась таким образом, чтобы получить непрерывную кривую.

При  $I > 1$  угловая скорость может стать отрицательной. Это означает, что в течении времени воздействия существуют фазовый аттрактор и фазовый репеллер, где  $\dot{\theta} = 0$  и  $d[d\theta/dt]/dt$  отрицательно и положительно соответственно. Воздействие



**Рис. 7.9.** Импульс  $I$  мгновенно перемещает точку  $P$  ( $r = 1, \theta$ ) в точку  $S$  ( $r = \rho, \varphi$ ). В первом случае  $0 < I < 1$ , во втором —  $1 < I$ .

не поддерживается все время, поэтому осциллятор возобновляет периодические колебания после того, как воздействие прекращается, но с другой фазой, определяемой равенствами (7.19).

Рассмотрим предельный цикл, задаваемый системой (7.17), и применим воздействие  $I$ , которое меняет координаты решения (сдвинем решение с предельного цикла  $r = 1$ ). Более точно, возьмем в качестве  $I$  импульс, параллельный оси  $v$  (рис. 7.9).

Пусть  $I > 0$  соответствует смещению, изображенному на рисунке. Если выполняется условие  $0 < \theta < \pi/2$ , то новая фаза  $\varphi$  меньше, чем  $\theta$ , и новое положение в общей ситуации  $r = \rho \neq 1$ . Из рис. 7.9 имеем

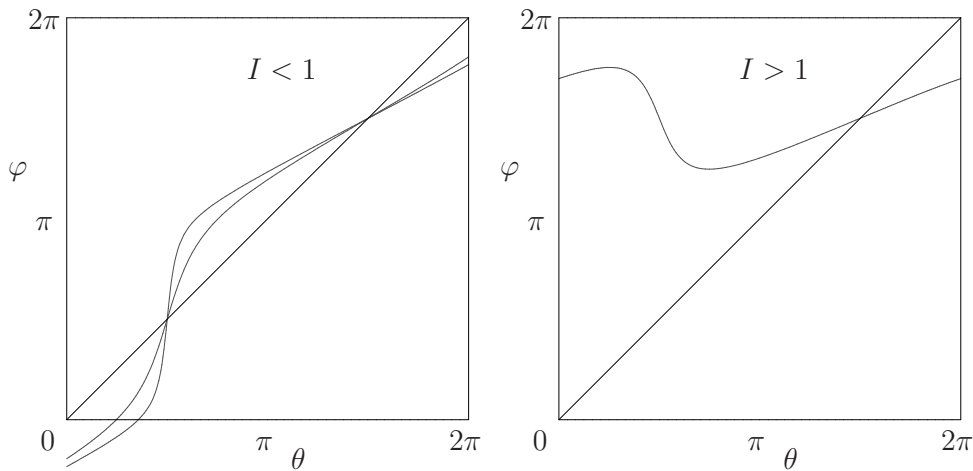
$$\rho \cos \varphi = \cos \theta, \quad \rho \sin \varphi + I = \sin \theta,$$

или, исключая переменную  $\rho$ ,

$$\operatorname{tg} \varphi = \operatorname{tg} \theta - \frac{I}{\cos \theta}. \quad (7.20)$$

Последнее выражение неявно задает  $\varphi$  как функцию от  $I, \theta$ . Предположим, что  $0 < I < 1$ . Тогда качественно ясно (рис. 7.9), что, если  $0 < \theta < \pi/2$  и  $3\pi/2 < \theta < 2\pi$ , то  $\varphi < \theta$ , тогда как при  $\pi/2 < \theta < 3\pi/2$ ,  $\varphi > \theta$ . Схематически кривая срыва фазы изображена на рис. 7.10, она пересекает диагональ, отвечающую нулевому воздействию в точках  $\theta = \pi/2, 3\pi/2$ . Указанная кривая топологически эквивалентна кривой на рис. 7.8, в том смысле, что она монотонно возрастает. Действительно, дифференцируя (7.20) по  $\theta$ , имеем

$$(1 + \operatorname{tg}^2 \varphi) \frac{d\varphi}{d\theta} = 1 + \operatorname{tg}^2 \theta - \frac{I \sin \theta}{\cos^2 \theta} = \frac{1 - I \sin \theta}{\cos^2 \theta}.$$



**Рис. 7.10.** Кривые срыва фазы при воздействии на положение фазовой координаты. Случай  $0 < I < 1$ : тип 1;  $I > 1$ : тип 0.

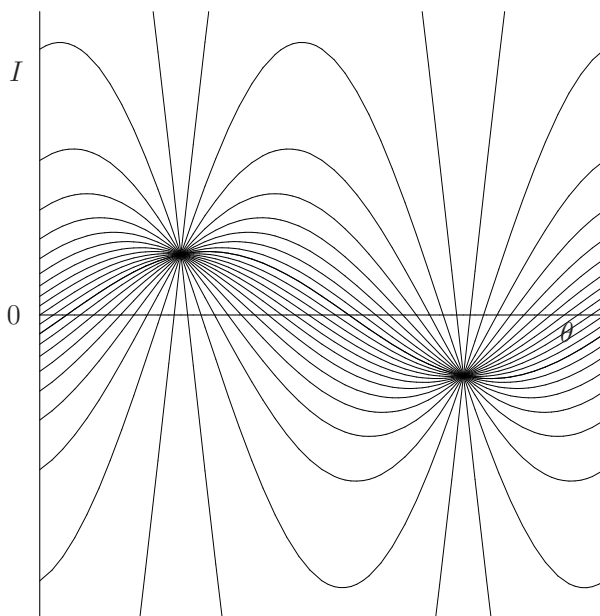
Это выражение строго больше нуля, если  $I < 1$  (кривая срыва фазы типа 1 на рис. 7.10), и может быть отрицательно для  $\theta$  таких, что  $\sin \theta > 1/I$  в случае  $I > 1$  (кривая срыва фазы типа 0 на рис. 7.10). Из рис. 7.9 ясно, что  $\varphi$  не может принадлежать промежутку  $(0, \pi)$ , схематически кривая срыва фазы приведена на рис. 7.10. В данном случае кривая срыва фазы называется кривой типа 0 и качественно отлична от кривой типа 1.

Таким образом, если величина воздействия изменяется, то существует точка бифуркации кривой срыва фазы  $I = 1$ . Рассмотрим проекцию поверхности (7.20) на плоскость  $(I, \theta)$  для различных  $\varphi$ :

$$I = \sin \theta - \cos \theta \operatorname{tg} \varphi.$$

Предположим, что  $\varphi \neq \pi/2, 3\pi/2$ . Независимо от величины  $\varphi$  кривые линий уровня поверхности (7.20) проходят через точки  $S_1 = (\pi/2, 1)$  и  $S_2 = (3\pi/2, -1)$  (рис. 7.11).

Предположим, что оказывается воздействие на некоторую систему, обладающую периодическим поведением. Если  $|I| < 1$ , то несложные вычисления дают новую фазу в зависимости от старой фазы и величины воздействия. Более того, результат единственный. Если  $|I| > 1$ , то новая фаза также определяется единственным образом, но одно и то же значение  $\varphi$  отвечает двум различным значениям  $\theta$  при данном  $I$ . В первом случае мы имеем кривую срыва фазы типа 1, во втором — кривую срыва фазы типа 0. Придавая воздействие  $I = 1$  в момент времени  $\theta = \pi/2$ , мы оказываемся в точке сингулярности  $S_1$ , для которой новая фаза формально заполняет промежуток  $0 \leq \varphi \leq 2\pi$ . Другими словами, определенное воздействие при определенной фазе дает *недетерминированный* результат. Точки сингулярности  $S_1$  и  $S_2$  называются *черными дырами* в пространстве фаза–воздействие. Если импульс  $I$



**Рис. 7.11.** Кривые линий уровня поверхности  $\varphi = \Phi(I, \theta)$  уравнения (7.20). Точки сгущения кривых — черные дыры в пространстве фаза–воздействие.

равен единице с некоторой малой погрешностью, результат все еще не вполне определенный, так как все возможные новые фазы проходят через точку сингулярности. С практической точки зрения результат такого воздействия на биологический осциллятор непредсказуем. Математически это означает, что если воздействие  $I = 1$  прилагается при  $\theta = \pi/2$ , то новая фаза отсутствует. Это в точности соответствует ситуации, когда верный импульс придается маятнику, находящемуся в нижнем положении. На практике остановить колебания, очевидно, достаточно трудно, и даже если мы могли бы точно вычислить математические условия точки сингулярности в реальных системах, получившаяся в результате новая фаза может оказаться далекой от ожидаемой.

Ясно, что проанализированные выше явления применимы к любым эндогенным осцилляторам, и результаты и следствия достаточно общи. Основная черта биологических осцилляторов с типами 0 и 1 кривых срыва фазы, заключается в возможности существования черных дыр (точек сингулярности), когда с одной стороны существует вероятность уничтожения колебаний внешним воздействием, а с другой присутствует принципиальная (обусловленная свойствами полностью детерминированной системы) недетерминированность результатов такого воздействия.

В заключение отметим, что существуют экспериментальные подтверждения существования черных дыр и двух типов кривых срыва фазы [171].

## 7.5 Упражнения

**Упражнение 7.1.** Рассмотрите модель системы «хищник–жертва» [141]:

$$\begin{aligned}\dot{N} &= N \left[ r \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{kP}{N+D} \right], \\ \dot{P} &= sP \left( 1 - \frac{hP}{N} \right),\end{aligned}$$

где  $r, K, k, D, s, h$  — положительные параметры.

Подходящей заменой переменных приведите эту систему к безразмерному виду. Покажите, что всегда существует нетривиальное положение равновесия, которое может быть устойчиво или неустойчиво в зависимости от величин параметров. Найдите области устойчивости и неустойчивости в трехмерном пространстве параметров. Покажите, что существует область захвата, целиком принадлежащая  $\text{int } \mathbb{R}_+^2$ , при любых значениях параметров. Примените теорему Бендиксона–Пуанкаре для доказательства существования замкнутых траекторий. Промоделируйте систему численно.

**Упражнение 7.2.** Пусть дана динамическая система в виде

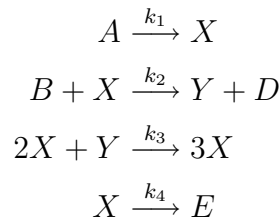
$$\dot{u} = -\omega v + f(u, v), \quad \dot{v} = \omega u + g(u, v), \quad u, v \in \mathbb{R},$$

где  $\omega > 0$ , функции  $f(u, v)$  и  $g(u, v)$  имеют разложение в ряд Тейлора, начинающееся по крайней мере с квадратичных членов.

Вычислите  $l_1(0)$  в терминах производных  $f$  и  $g$ . Указание: приведите систему к одному комплексному уравнению и вычисляйте только те коэффициенты, которые необходимы. Решение см. [16]. Чтобы применять полученную формулу при анализе бифуркации, необходимо привести систему к каноническому виду.

**Упражнение 7.3.** В системе (7.8) происходит бифуркация Андронова–Хопфа. Определите тип бифуркации, вычислив первую ляпуновскую величину. Указание: для упрощения выкладок систему надо привести к безразмерному виду и домножить на некоторую положительную функцию, выбранную так, что после умножения получим полиномиальную систему, которая орбитально эквивалентна исходной.

**Упражнение 7.4.** В качестве примера гипотетической химической системы рассмотрим *брюсселятор* [122]. Эта система состоит из субстанций, реакции которых описываются схематически следующим образом:



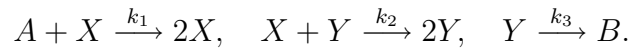
Здесь заглавные буквы обозначают реагенты, постоянные  $k_i$  указывают скорости реакций. Вещества  $D$  и  $E$  не принимают участия в реакциях, являясь побочным продуктом, а концентрации  $A$  и  $B$  предполагаются постоянными. В соответствии с *законом действующих масс*, который гласит, что скорость реакции пропорциональна произведению концентраций реагентов, получим систему

$$\begin{aligned}\frac{d[X]}{dt} &= k_1[A] - k_2[B][X] - k_4[X] + k_3[X]^2[Y], \\ \frac{d[Y]}{dt} &= k_2[B][X] - k_3[X]^2[Y],\end{aligned}$$

где  $[X]$ ,  $[Y]$  — концентрации реагентов.

Приведите эту систему к безразмерному виду и покажите, что в ней возможна бифуркация Хопфа. Определите тип бифуркации, вычислив  $l_1(0)$ .

Получите систему Лотки–Вольтерры, применив закон действующих масс к системе



**Упражнение 7.5.** Рассмотрите простейшую систему с предельным циклом (7.17), к которой прилагается импульс  $I$ , параллельный оси  $x$ . Постройте получающиеся в результате воздействия кривые срыва фазы. Возможно ли существование черных дыр?

## Многомерные модели взаимодействующих популяций с непрерывным временем

В главе продолжено изучение математических моделей взаимодействующих популяций, числом больше чем два. Показано, что динамика поведения таких популяций отличается большей сложностью, чем в случае фазового пространства размерностью два или один. В частности, в таких системах возможно существование хаотических режимов.

### 8.1 Общее уравнение популяционной динамики. Понятие экологической устойчивости

Пусть имеется  $n$  взаимодействующих популяций, причем средний вклад каждой особи  $i$ -ой популяции ( $\dot{u}_i/u$ ) является линейной функцией плотностей (или численностей) всех популяций. Такие системы называются моделями Лотки–Вольтерры для  $n$  взаимодействующих популяций. В общем виде имеем

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1(r_1 + a_{11}u_1 + a_{12}u_2 + \dots + a_{1n}u_n), \\ \dot{u}_2 &= u_2(r_2 + a_{21}u_1 + a_{22}u_2 + \dots + a_{2n}u_n), \\ &\dots \\ \dot{u}_n &= u_n(r_n + a_{n1}u_1 + a_{n2}u_2 + \dots + a_{nn}u_n).\end{aligned}\tag{8.1}$$

Здесь  $u_i$  — плотность  $i$ -го вида;  $r_i$  — собственная скорость роста (или вымирания, если  $r_i < 0$ );  $a_{ij}$  — коэффициенты, описывающие эффект воздействия  $j$ -ой популяции на  $i$ -ю, если  $i = j$ , то коэффициент  $a_{ij}$  описывает внутривидовую конкуренцию. Матрица  $A = (a_{ij})$  называется *матрицей взаимодействий*.

Более общий класс систем, которые иногда называются популяционными системами Колмогорова, задается системой

$$\dot{u}_i = u_i f_i(u_1, u_2, \dots, u_n), \quad i = 1, 2, \dots, n.\tag{8.2}$$

Здесь  $f_i$  — гладкие функции переменных  $u_1, u_2, \dots, u_n$ .

Пространство состояний системы (8.1) — положительный ортант

$$\mathbb{R}_+^n = \{u \in \mathbb{R}^n : u_i \geq 0 \quad \forall i\}.$$



Введем обозначения  $\text{int } \mathbb{R}_+^n = \{u \in \mathbb{R}^n : u_i > 0 \quad \forall i\}$  и  $\text{bd } \mathbb{R}_+^n = \mathbb{R}_+^n \setminus \text{int } \mathbb{R}_+^n$ . Граничные точки  $\mathbb{R}_+^n$  лежат на координатных плоскостях  $u_i = 0$ , что соответствует вымиранию (отсутствию)  $i$ -го вида. Эти координатные плоскости инвариантны, так как  $u_i = 0$  является единственным решением  $i$ -го уравнения, удовлетворяющего условию  $u_i(0) = 0$ .

При высокой размерности пространства состояний и сложности выражений, входящих в систему (8.2), обычно не удается полностью описать асимптотическое поведение траекторий (указать все возможные притягивающие множества или аттракторы системы). Отметим, что для обыкновенных дифференциальных уравнений пока рассматривались лишь аттракторы, которые состоят из единственной точки — асимптотически устойчивые положения равновесия или из замкнутой траектории — асимптотически устойчивые предельные циклы. Далее будет показано, что в системе (8.2) возможно существование других аттракторов. С другой стороны, иногда основная задача заключается не в выяснении асимптотического поведения системы, а в установлении того факта, что траектории, начинающиеся в  $\text{int } \mathbb{R}_+^n$ , останутся с течением времени в некотором замкнутом ограниченном множестве  $U \subset \text{int } \mathbb{R}_+^n$ . Другими словами, в процессе взаимодействия численности популяций не стремятся к нулю (ни одна из рассматриваемых популяций не вымирает) и не растут до бесконечности. Условие отсутствия неограниченного роста математически выражается требованием равномерной ограниченности траекторий. Введем следующие определения:

**Определение 8.1.** Совокупность траекторий  $u(t; u_0)$ ,  $u_0 \in \text{int } \mathbb{R}_+^n$ , динамической системы  $\dot{u} = f(u)$  называется равномерно ограниченной, если для любого  $i$  существует такое число  $D > 0$ , не зависящее от начальных условий, что

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} u_i(t; u_0) \leq D.$$

**Определение 8.2.** Систему (8.2) назовем экологически устойчивой, если все траектории системы (8.2) равномерно ограничены, и, кроме того, существует  $\delta > 0$  такое, что  $\liminf_{t \rightarrow \infty} u_i(t; u_0) > \delta$  для всех  $i$  и любых начальных условий  $u_0 \in \text{int } \mathbb{R}_+^n$ .

Подчеркнем, что величина  $\delta$  не зависит от начальных условий. Для любой сколь угодно малой, но отличной от нуля величины  $\delta$ , для популяции не существует угроза вымирания.

Исследование равномерной ограниченности траекторий системы (8.2) удобно проводить, анализируя направление векторного поля динамической системы при больших  $u$ . Иногда достаточно просто удается установить, что векторное поле направлено в сторону уменьшения всех координат  $u$ , что гарантирует равномерную ограниченность. Для того, чтобы система была экологически устойчивой, необходимо также исследовать поведение траекторий на границе фазового пространства, в окрестности гиперплоскостей  $u_i = 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

Приведем несколько необходимых условий экологической устойчивости популяционной системы Колмогорова

$$\dot{u}_i = u_i f_i(u_1, u_2, \dots, u_n), \quad i = 1, 2, \dots, n$$

и ее частного случая — системы Лотки–Вольтерры (8.1).

Прежде всего заметим, что орбиты системы (8.2) в  $\text{int } \mathbb{R}_+^n$ , такие, что для некоторого  $k \lim_{t \rightarrow \infty} u_k(t) = 0$ , существуют лишь тогда, когда на гиперповерхности  $u_k = 0$  имеется положение равновесия системы:  $p^k = (p_1, \dots, p_{k-1}, 0, p_{k+1}, \dots, p_n)$ . Действительно, если точка  $p^k$  не положение равновесия, то в силу теоремы существования и единственности имеется единственная траектория, которая проходит через эту точку. В силу инвариантности координатной плоскости  $u_k = 0$ , эта траектория не может покинуть эту гиперплоскость при любых  $t \geq 0$ .

Пусть  $p^k = (p_1, \dots, p_{k-1}, 0, p_{k+1}, \dots, p_n)$  — положение равновесия системы (8.2). Тогда

$$\frac{\partial \dot{u}_i}{\partial u_j} = \delta_{ij} f_i(u) + u_i \frac{\partial f_i(u)}{\partial u_j},$$

где  $\delta_{ij}$  — символ Кронекера. Если  $k \neq i$ ,

$$\left. \frac{\partial \dot{u}_i}{\partial u_j} \right|_{u=p^k} = p_i^k \left. \frac{\partial f_i(u)}{\partial u_j} \right|_{u=p^k},$$

так как  $f_i(p^k) = 0$  для всех  $i \neq k$ . Если  $k = i$ , то

$$\left. \frac{\partial \dot{u}_k}{\partial u_j} \right|_{u=p^k} = \delta_{kj} f_k(p^k).$$

Матрица Якоби, вычисленная в точке  $p^k$ , имеет вид

$$J(p^k) = \begin{pmatrix} p_1^k \frac{\partial f_1(p^k)}{\partial u_1} & \dots & p_1^k \frac{\partial f_1(p^k)}{\partial u_{k-1}} & 0 & p_1^k \frac{\partial f_1(p^k)}{\partial u_{k+1}} & \dots & p_1^k \frac{\partial f_1(p^k)}{\partial u_n} \\ \dots & & & & & & \\ 0 & \dots & 0 & f_k(p^k) & 0 & \dots & 0 \\ \dots & & & & & & \\ p_n^k \frac{\partial f_n(p^k)}{\partial u_1} & \dots & p_n^k \frac{\partial f_n(p^k)}{\partial u_{k-1}} & 0 & p_n^k \frac{\partial f_n(p^k)}{\partial u_{k+1}} & \dots & p_n^k \frac{\partial f_n(p^k)}{\partial u_n} \end{pmatrix}.$$

Матрица имеет собственное значение  $\lambda_k = f_k(p^k)$ . Предположим, что  $f_k(p^k) \neq 0$ . Собственному значению  $\lambda_k$  соответствует собственный вектор

$$v^k = (v_1^k, \dots, v_{k-1}^k, 1, v_{k+1}^k, \dots, v_n^k),$$

который определяет направление, под которым орбита входит (или выходит) в точку  $p^k$ . Если  $\lambda_k = f_k(p^k) < 0$ , то орбита стремится к положению равновесия, в противном случае окрестность положения равновесия отталкивает орбиты системы.

**Определение 8.3.** Положения равновесия (8.2) вида  $p^k$  называются поглощающими, если  $f_k(p^k) < 0$ .

Суммируя вышесказанное, получим

**Утверждение 8.1.** Если динамическая система (8.2) экологически устойчива, то у нее не существует поглощающих положений равновесия.

**Пример 8.1.** Рассмотрим модель двух конкурирующих видов (5.6) из пункта 5.4:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - v - \alpha u), \\ \dot{v} &= v(\gamma - u - \beta v).\end{aligned}$$

На границе  $\mathbb{R}_+^2$  у нее два положения равновесия:  $p^1 = (0, \gamma\beta^{-1})$  и  $p^2 = (\alpha^{-1}, 0)$ ,  $f_1(u, v) = 1 - v - \alpha u$ ,  $f_2(u, v) = \gamma - u - \beta v$ . Тогда

$$f_1(p^1) = \frac{\beta - \gamma}{\beta}, \quad f_2(p^2) = \frac{\gamma\alpha - 1}{\alpha}.$$

Чтобы обе точки не были поглощающими, необходимо, чтобы  $\beta > \gamma$ ,  $\gamma\alpha > 1$ . Действительно, как показывает анализ системы (5.6), при выполнении этих условий в  $\text{int } \mathbb{R}_+^2$  существует глобально асимптотически устойчивое положение равновесия. Если хотя бы одно из приведенных условий нарушено, то один из видов неизбежно исчезает.

К определению поглощающей точки можно прийти и другим образом. Рассмотрим функцию  $p(u) = u_k$ . Производная в силу системы равна  $L_t p(u) = u_k f_k(u)$ . Если  $u \rightarrow p^k$ , то необходимо, чтобы  $p(u) \rightarrow 0$ . Но для этого необходимо, чтобы было  $L_t p(u) < 0$  или, в пределе,  $f_k(p^k) < 0$ .

В следующей теореме обобщается принцип Вольтерры (пункт 5.1) на системы произвольной размерности.

Рассмотрим систему уравнений Лотки–Вольтерры:

$$\dot{u}_i = u_i(r_i + \sum a_{ij}u_j), \quad i = 1, \dots, n. \quad (8.3)$$

**Теорема 8.1.** Если система Лотки–Вольтерры (8.3) экологически устойчива, то у нее существует единственное положение равновесия  $p \in \text{int } \mathbb{R}_+^n$ . Кроме того, для любой траектории  $u(t) = u(t; u_0)$ ,  $u_0 \in \text{int } \mathbb{R}_+^n$ , справедливо равенство

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T u_i(t) dt = p_i.$$

*Доказательство.* Утверждение о наличии единственного положения равновесия системы (8.3) эквивалентно существованию единственного положительного решения системы линейных уравнений

$$r_i + \sum a_{ij}u_j = 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (8.4)$$

Поэтому, если указанное утверждение не выполнено, то возможны два случая: система (8.4) имеет бесконечно много решений или не имеет положительных решений. В первом случае ранг матрицы  $A$  строго меньше  $n$ , множество решений (8.4) образует гиперплоскость  $\Gamma$  в  $\mathbb{R}^n$  размерности  $n - \text{rang } A$ , причем каждая точка гиперплоскости  $\Gamma$  является положением равновесия системы (8.3). Возможны два случая: гиперплоскость  $\Gamma$  не содержит точек из  $\mathbb{R}_+^n$ ; гиперплоскость  $\Gamma$  содержит точки  $\mathbb{R}_+^n$ . В первом случае система не имеет положительных решений, во втором — гиперплоскость  $\Gamma$  обязательно пересечет какую-либо из координатных плоскостей, например  $u_k = 0$ . При этом для точек гиперплоскости  $\Gamma$  сколь угодно близких к точкам координатной плоскости  $u_k = 0$  условия биологической устойчивости не выполняются. Действительно, в этом случае не существует такого  $\delta > 0$ , что для любых начальных условий  $u(0) = u_0$  выполнялось бы условие  $u(t; u_0) > \delta$  при  $t \rightarrow \infty$ , поскольку можно выбрать точки на  $\Gamma$  со сколь угодно малыми компонентами  $u_k(0)$ , и все эти точки являются решением системы (8.3).

Пусть система (8.4) не имеет решений в  $\text{int } \mathbb{R}_+^n$ . Рассмотрим отображение

$$L: u \rightarrow y, \quad y_i = r_i + \sum a_{ij}u_j.$$

Так как система уравнений (8.4) не имеет решений в  $\text{int } \mathbb{R}_+^n$ , то выпуклое множество  $K = L(\text{int } \mathbb{R}_+^n)$  отлично от нуля. По теореме об отделимости, существует гиперплоскость  $H$ , которая отделяет  $K$  от нуля. Это означает, что существует вектор  $c = (c_1, \dots, c_n)$ , такой, что  $\langle c, y \rangle > 0$ , для любого  $y \in K$ .

Рассмотрим функцию, определенную на  $\text{int } \mathbb{R}_+^n$ ,

$$V(u) = \sum_{i=1}^n c_i \ln u_i.$$

Тогда

$$L_t V = \sum_{i=1}^n c_i \frac{\dot{u}_i}{u_i} = \langle c, y \rangle > 0,$$

т.е.  $V(u)$  растет вдоль любой траектории системы (8.3), никакая внутренняя точка не может быть предельной точкой, что противоречит условию экологической устойчивости. Мы доказали существование единственной внутренней точки покоя системы (8.3).

Система (8.3) может быть переписана в виде

$$\frac{d}{dt} \ln u_i = r_i + \sum a_{ij} u_j.$$

Отсюда, интегрируя от нуля до  $T$ , получим

$$\frac{\ln u_i(T) - \ln u_i(0)}{T} = r_i + \sum a_{ij} \frac{1}{T} \int_0^T u_i(t) dt = r_i + \sum a_{ij} z_i(T).$$

Причем, так как система экологически устойчива, то существуют такие положительные постоянные  $a$ ,  $A$ , что  $a \leq u_i(t) \leq A$  для всех  $i$  и  $t > 0$ . Отсюда

$$a \leq z_i(T) \leq A.$$

Рассмотрим последовательность  $T_k \rightarrow \infty$ . Так как  $z_i(T_k)$  ограничена, то из нее можно выбрать сходящуюся подпоследовательность, предел которой обозначим  $\tilde{z}_i$ . Переходя к пределу, имеем

$$0 = r_i + \sum a_{ij} \tilde{z}_i.$$

Другими словами,  $\tilde{z}$  — положительное положение равновесия, но по условию оно единственно, следовательно  $\tilde{z} = p$ .  $\square$

Проверка условия равномерной ограниченности системы (8.2) представляет довольно сложную задачу. Приведем пример необходимых условий равномерной ограниченности для системы (8.3). Сделаем замену переменных

$$v_i = \frac{u_i}{R}, \quad i = 1, \dots, n, \quad v_{n+1} = \frac{1}{R}, \quad R = 1 + \sum_{i=1}^n u_i.$$

Эта замена переменных отображает  $\mathbb{R}_+^n$  на симплекс  $S_{n+1}$ , который задается уравнением  $v_1 + \dots + v_{n+1} = 1$  в пространстве  $\mathbb{R}_+^{n+1}$ . При этом траектории системы (8.3), для которых  $\sum u_i(t) \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ , переходят в траектории на  $S_{n+1}$ , для которых  $v_{n+1}(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ . Обратная замена переменных имеет вид

$$u_i = \frac{v_i}{v_{n+1}}, \quad i = 1, \dots, n.$$

Запишем систему (8.3) в новых координатах:

$$u_i = Rv_i, \quad \dot{u}_i = \dot{R}v_i + R\dot{v}_i, \quad i = 1, \dots, n.$$

Отсюда

$$\begin{aligned} R\dot{v}_i &= u_i(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}u_j) - v_i \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left[ u_j(r_j + \sum_{k=1}^n a_{jk}u_k) \right] \\ &= v_i \left\{ r_i v_{n+1} + \sum_{j=1}^n a_{ij}v_j - \sum_{j=1}^n \left[ v_j(r_j v_{n+1} + \sum_{k=1}^n \sum_{j=1}^n a_{jk}v_k) \right] \right\} R^2, \end{aligned}$$

если  $i = 1, \dots, n$ , и

$$\dot{v}_{n+1} = -\frac{\dot{R}}{R^2} = -\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n v_i (r_i v_{n+1} + \sum_{j=1}^n a_{ij} v_j).$$

Перепишем полученные выражения в виде

$$\begin{aligned} \dot{v}_i &= v_i (r_i v_{n+1} + \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n a_{ij} v_j - A(v)) R, \quad i = 1, \dots, n, \\ \dot{v}_{n+1} &= -A(v) v_{n+1} R, \end{aligned}$$

где  $A(v) = v_{n+1} \sum_{i=1}^n r_i v_i + \sum_{i,j=1}^n a_{ij} v_i v_j$ . Так как  $R > 0$ , то последняя система орбитально эквивалентна системе

$$\begin{aligned} \dot{v}_i &= v_i (r_i v_{n+1} + \sum_{j=1}^n a_{ij} v_j - A(v)), \quad i = 1, \dots, n, \\ \dot{v}_{n+1} &= -A(v) v_{n+1}. \end{aligned} \tag{8.5}$$

Нетрудно показать, что симплекс  $S_{n+1}$  является инвариантным (проверьте). Таким образом доказано, что существует дифференцируемая обратимая замена переменных, переводящая траектории системы (8.3) из пространства  $\mathbb{R}_+^n$  в траектории динамической системы на симплексе  $S_{n+1}$ . Системы (8.3) и (8.5) являются *орбитально топологически эквивалентными* (первая из них диффеоморфна системе, которая орбитально эквивалентна второй).

Если у системы (8.3) траектории равномерно ограничены, то, в силу утверждения 8.1, на гиперплоскости  $v_{n+1} = 0$  не должно быть поглощающих точек, и, как следствие, получим

**Утверждение 8.2.** *Если решения системы (8.3) равномерно ограничены, то необходимо, чтобы для положений равновесия задачи (8.5) вида  $v^* = (v_1^*, \dots, v_n^*, 0)$  выполнялось условие  $A(v^*) < 0$ .*

Ряд других необходимых и достаточных условий экологической устойчивости приведен в [102]. Более подробно об экологической устойчивости с минимумом технических подробностей можно прочитать в книге [137].

## 8.2 Модель пищевой цепи

Если число взаимодействующих популяций больше двух, то анализ моделей Лотки–Вольтерры становится труднообозримым. В этом и следующем пунктах ограничимся

ситуацией, когда модель имеет некоторый специальный вид, который облегчает анализ.

Рассмотрим экологическую систему, состоящую из  $n$  популяций. Первая популяция (вид-автотроф) является жертвой для второй (вид-гетеротроф), которая в свою очередь жертва для третьей и т.д., вплоть до  $n$ -ой популяции, которая является хищником по отношению к  $(n - 1)$ -у виду. Потoki вещества схематически представлены на следующей диаграмме:

$$S_1 \longrightarrow S_2 \longrightarrow \dots \longrightarrow S_n$$

Такие экологические сообщества называются *пищевыми цепями* (известно, что в природе существуют пищевые цепи, содержащие до шести видов).

Принимая во внимание внутривидовую конкуренцию, получим следующую систему:

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(r_1 - a_{11}u_1 - a_{12}u_2), \\ &\dots \\ \dot{u}_i &= u_i(-r_i + a_{i,i-1}u_{i-1} - a_{ii}u_i - a_{i,i+1}u_{i+1}), \quad i = 2, \dots, n-1, \\ &\dots \\ \dot{u}_n &= u_n(-r_n + a_{n,n-1}u_{n-1} - a_{nn}u_n), \end{aligned} \quad (8.6)$$

где все  $r_i, a_{ij} > 0$ . Случай  $n = 2$  представляет собой модель хищник–жертва с учетом внутривидовой конкуренции (5.5) (анализ приведен в пункте 5.3).

**Теорема 8.2.** *Если система (8.6) имеет положение равновесия  $p \in \text{int } \mathbb{R}_+^n$ , то  $p$  глобально асимптотически устойчиво. Если  $a_{ii} = 0$  (отсутствует внутривидовая конкуренция), то положение равновесия  $p$  устойчиво по Ляпунову.*

*Доказательство.* Запишем систему (8.6) в виде  $\dot{u}_i = u_i w_i$  и рассмотрим функцию

$$V(u) = \sum_{i=1}^n c_i(u_i - p_i \ln u_i),$$

где  $c_i$  — неотрицательные постоянные, которые будут определены позднее. Вычислим производную  $L_t V$  вдоль траекторий системы (8.6):

$$L_t V = \sum_{i=1}^n c_i(\dot{u}_i - p_i \frac{\dot{u}_i}{u_i}) = \sum_{i=1}^n c_i(u_i - p_i)w_i.$$

Так как  $p$  — положение равновесия ( $Ap = r$ , где  $A$  — матрица взаимодействий задачи (8.6)), то

$$w_i = a_{i,i-1}(u_{i-1} - p_{i-1}) - a_{ii}(u_i - p_i) - a_{i,i+1}(u_{i+1} - p_{i+1}).$$

Введем обозначение  $v_i = u_i - p_i$ . Тогда

$$L_t V = - \sum_{i=1}^n c_i a_{ii} v_i^2 + \sum_{i=1}^{n-1} v_i v_{i+1} (-c_i a_{i,i+1} + c_{i+1} a_{i+1,i}).$$

Поскольку имеется свобода в выборе неотрицательных постоянных  $c_i$ , потребуем выполнения следующего равенства:

$$-c_i a_{i,i+1} + c_{i+1} a_{i+1,i} = 0.$$

Отметим, что все постоянные  $c_i > 0$ .

Следовательно,  $L_t V = - \sum c_i a_{ii} (u_i - p_i)^2 \leq 0$ , причем  $L_t V = 0$  только в точке  $p$ .

Исследуем функцию  $V(u)$ . Положение равновесия  $p$  — единственная критическая точка функции  $V(u)$ , причем

$$\left. \frac{\partial V}{\partial u_i} \right|_{u=p} = 0, \quad \left. \frac{\partial^2 V}{\partial u_i^2} \right|_{u=p} > 0, \quad \left. \frac{\partial^2 V}{\partial u_i \partial u_j} \right|_{u=p} = 0, \quad i \neq j.$$

Другими словами, функция  $V(u)$  выпуклая, с единственной точкой минимума  $p$ . По теореме Ляпунова 4.2 положение равновесия  $p$  асимптотически устойчиво и, по крайней мере, представляет собой  $\omega$ -предельное множество для начальных условий из некоторой окрестности  $p$ . С другой стороны функция  $V(u)$  определена на всем множестве  $\text{int } \mathbb{R}_+^n$ , множество нулей  $L_t V$  состоит из единственной точки  $p$ , что означает, что  $p$  глобально асимптотически устойчива, и все орбиты из  $\text{int } \mathbb{R}_+^n$  к ней сходятся.

Если все  $a_{ii} = 0$ , то  $V(u)$  — первый интеграл системы (8.6). Так как траектории системы принадлежат поверхностям уровня  $V(u)$ , то в окрестности  $p$  они лежат на ограниченных поверхностях  $V(u) = \text{const}$ , что и означает устойчивость по Ляпунову.  $\square$

### 8.3 Модель циклической конкуренции

Наличие внутреннего положения равновесия не всегда обеспечивает глобальную устойчивость системы, как это имело место в моделях, рассмотренных выше.

В качестве такого нетривиального примера поведения системы из трех видов рассмотрим модель конкурирующих видов [136]. Система уравнений имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(1 - u_1 - \alpha u_2 - \beta u_3), \\ \dot{u}_2 &= u_2(1 - \beta u_1 - u_2 - \alpha u_3), \\ \dot{u}_3 &= u_3(1 - \alpha u_1 - \beta u_2 - u_3), \end{aligned} \tag{8.7}$$

где  $0 < \beta < 1 < \alpha$  и  $\alpha + \beta > 2$ . Разумеется, такие предположения, как и сам вид системы (8.7), довольно искусственны, и практически нет надежды найти реальную



систему с такими свойствами, но они очень упрощают анализ и демонстрируют явления, которые могут встретиться в значительно более общих ситуациях.

Предположение о симметричности системы заключается в циклическом взаимодействии видов: если заменить 1 на 2, 2 на 3, 3 на 1, то система (8.7) не изменится.

Модель (8.7) имеет единственное внутреннее положение равновесия  $p$ :

$$p = (u_1, u_2, u_3), \quad u_1 = u_2 = u_3 = \frac{1}{1 + \alpha + \beta} \quad (8.8)$$

при условии, что  $1 + \alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha\beta \neq 0$ .

Вычислим матрицу Якоби системы (8.7) в точке  $p$ :

$$J(p) = -\frac{1}{1 + \alpha + \beta} \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \alpha & \beta & 1 \end{pmatrix}. \quad (8.9)$$

Для вычисления собственных значений этой матрицы рассмотрим более общий случай матриц вида:

$$C = \begin{pmatrix} c_0 & c_1 & c_2 & \dots & c_{n-1} \\ c_{n-1} & c_0 & c_1 & \dots & c_{n-2} \\ c_{n-2} & c_{n-1} & c_0 & \dots & c_{n-3} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_1 & c_2 & c_3 & \dots & c_0 \end{pmatrix}$$

Каждая следующая строка матрицы  $C$  получается из предыдущей сдвигом на один шаг вправо, причем на первое место переходит последний элемент предыдущей строки. Такие матрицы называют *циркулянтами*. Справедлив следующий результат:

**Утверждение 8.3.** Пусть  $r_i$  —  $i$ -ый корень уравнения  $r^n = 1$ . Тогда собственные числа матрицы циркулянта имеют следующий вид:

$$\lambda_i = c_0 + c_1 r_i + c_2 r_i^2 + \dots + c_{n-1} r_i^{n-1},$$

а соответствующие им собственные векторы:

$$v_i = (1, r_i, \dots, r_i^{n-1}).$$

*Доказательство.* Рассмотрим следующие равенства, каждое из которых получается из предыдущего умножением на  $r_i$ :

$$\begin{aligned} c_0 + c_1 r_i + \dots + c_{n-1} r_i^{n-1} &= q, \\ c_{n-1} + c_0 r_i + \dots + c_{n-2} r_i^{n-1} &= q r_i, \\ \dots & \\ c_1 + c_2 r_i \dots + c_0 r_i^{n-1} &= q r_i^{n-1}. \end{aligned}$$

В матричном виде эти равенства могут быть записаны в виде

$$Cv_i = qv_i.$$

Следовательно,  $v_i$  — собственный вектор, а  $q = \lambda_i$  — соответствующее собственное значение.  $\square$

Применяя этот результат к матрице (8.9), имеем

$$\lambda_1 = -1, \lambda_{2,3} = \frac{1}{1 + \alpha + \beta} \left( -1 + \frac{\alpha + \beta}{2} - i(\alpha \pm \beta)\sqrt{3} \right).$$

По предположению  $\alpha + \beta > 2$ , следовательно,  $p$  — гиперболическое седло (здесь  $i$  — мнимая единица).

Кроме точки  $p$  имеется еще четыре положения равновесия, которые располагаются на границе  $\mathbb{R}_+^3$ . А именно, — начало координат, которое неустойчиво, и равновесия  $p_1, p_2, p_3$ .

При  $u_3 = 0$  мы имеем уже рассмотренный ранее случай соревнования двух видов (см. пункт 5.4)

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(1 - u_1 - \alpha u_2), \\ \dot{u}_2 &= u_2(1 - \beta u_1 - u_2). \end{aligned}$$

В отсутствие третьего вида вид 2 вытеснит вид 1. Это означает, что область притяжения положения равновесия  $p_2$  на плоскости  $(u_1, u_2)$  — двумерное множество  $\{(u_1, u_2, u_3): u_1 \geq 0, u_2 > 0, u_3 = 0\}$ , а неустойчивое многообразие положения равновесия  $p_1$  одномерно и состоит из единственной траектории  $\gamma_2$ , которая соединяет  $p_1$  и  $p_2$  (сепаратриса седла  $p_1$ ). Траектории, соединяющие два положения равновесия динамической системы, называются *гетероклиническими*. На других координатных плоскостях ситуация аналогична: на плоскости  $u_1 = 0$  существует траектория  $\gamma_3$ , альфа-предельное множество которой  $p_2$ , а омега-предельное —  $p_3$ ; на плоскости  $u_2 = 0$  существует траектория  $\gamma_1$ , которая идет из  $p_3$  в  $p_1$ . Обозначим множество, состоящее из трех седловых точек  $p_1, p_2, p_3$  и трех траекторий  $\gamma_1, \gamma_2, \gamma_3$ , их соединяющих, через  $F$ . Таким образом, существует единственная траектория, проходящая через точки  $p_1, p_2, p_3$ .

Для того чтобы исследовать предельное поведение траекторий системы (8.7), рассмотрим функции  $S = u_1 + u_2 + u_3$  и  $Q = u_1 u_2 u_3$ . Легко проверить, что

$$\begin{aligned} L_t S &= u_1 + u_2 + u_3 - (u_1^2 + u_2^2 + u_3^2 + (\alpha + \beta)(u_1 u_2 + u_2 u_3 + u_3 u_1)), \\ L_t Q &= Q(3 - (1 + \alpha + \beta)S). \end{aligned}$$

Отсюда при  $\alpha + \beta > 2$  имеем  $L_t S > S(1 - S)$  и  $L_t Q < 3(1 - S)Q$ .

Рассмотрим функцию

$$V(u) = \frac{Q}{S^3}.$$

Производная в силу системы функции  $V(u)$  имеет вид

$$L_t V = S^{-4} Q (1 - (\alpha + \beta)/2) ((u_1 - u_2)^2 + (u_2 - u_3)^2 + (u_3 - u_1)^2) \leq 0.$$

Воспользуемся теоремой 4.4. Множество нулей  $M = \{u : L_t V = 0\}$  распадается на два множества. Во-первых, это множество  $u_1 = u_2 = u_3$  — диагональ фазового пространства, которая инвариантна и состоит из устойчивого многообразия точки  $p$ , а поскольку  $p$  — седло, то она не может быть омега-предельной. Во-вторых, — множество  $Q = 0$ . Так как орбиты (8.7) ограничены (докажите это, построив область захвата), то предельное множество должно располагаться на границе  $\mathbb{R}_+^n$ . Поскольку предельное множество инвариантно (состоит из целых траекторий), то единственный кандидат на предельное множество — контур  $F$ , соединяющий три положения равновесия  $p_1, p_2, p_3$ .

В итоге, система из трех видов, динамика численностей популяций которых описывается системой (8.7), имеет следующее поведение. В течении некоторого времени наблюдателю кажется, что имеется единственный доминирующий вид, предположим  $u_1$ , затем неожиданно его плотность начинает уменьшаться, вид 2 вытесняет его и захватывает экосистему, и наблюдатель уверен, что вид 2 выиграл конкурентную борьбу. Но спустя некоторое время численность вида 2 в свою очередь резко падает, и доминантным становится третий вид (см. рис. 8.1). Виды замещают один другого в процессе конкурентной борьбы циклическим образом, причем время доминирования (нахождения в окрестности положения равновесия  $p_i$ ) становится больше и больше с каждым новым витком.

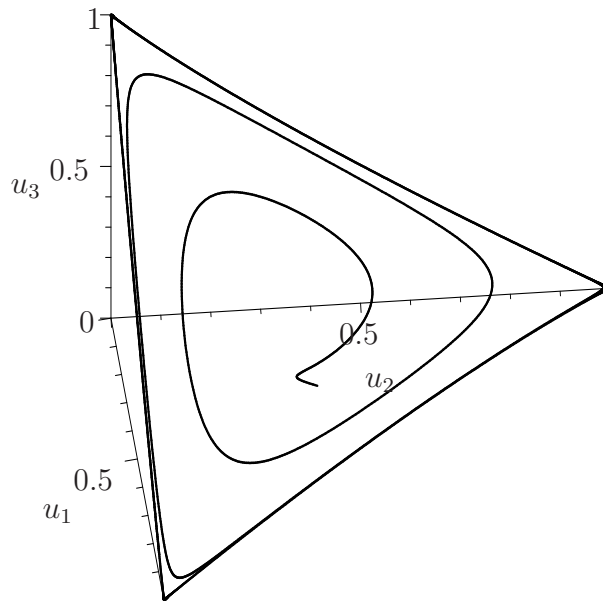
Очевидно, что такое предельное множество не встречается в природе, поскольку  $\liminf_{t \rightarrow \infty} u_i(t) = 0$ , тот или иной вид рано или поздно исчезнет, и затем один из оставшихся превзойдет другого в конкурентной борьбе. И все же эта модель имеет экологический интерес, так как она предлагает неожиданный механизм для резких изменений в экологических сообществах.

Сделаем еще несколько замечаний относительно системы (8.7). Если  $\alpha + \beta < 2$ , то положение равновесия  $p$  устойчиво, поскольку  $\operatorname{Re} \lambda_i < 0$ ,  $i = 1, 2, 3$ . Можно показать, что в этом случае точка  $p$  — глобальный аттрактор системы. Наконец, при  $\alpha + \beta = 2$  имеем:

$$\dot{S} = S(1 - S), \quad \dot{Q} = 3(1 - S),$$

откуда следует, что множества  $S = u_1 + u_2 + u_3 = 1$  и  $Q = u_1 u_2 u_3 = 0$  являются предельными. Т.е. при  $\alpha + \beta = 2$  предельное множество расположено на ребрах симплекса  $u_1 + u_2 + u_3 = 1$ .

Существует значительное количество других примеров анализа многомерных систем Лотки–Вольтерры, когда матрица взаимодействий имеет некоторые специальные свойства (симметричность, антисимметричность, матрицы-циркулянты и т.д.).



**Рис. 8.1.** Предельное множество в системе, описывающей циклическую конкуренцию.

Хотя такие модели не нашли большого практического применения, поскольку в природе редко удастся встретить системы с заданными свойствами симметрии, но «их изучение позволяет задавать верные вопросы и помогает в постижении реального мира» [141].

#### 8.4 Модель экологической системы с тремя трофическими уровнями

Одним из недостатков рассмотренных выше популяционных моделей является зависимость коэффициента скорости роста популяции от численности популяции в *тот же самый* момент времени. Более естественным является учет запаздывания между взаимодействиями. Можно учесть такие запаздывания, рассматривая *дифференциальные уравнения с запаздыванием* в форме

$$\dot{N} = f(N(t), N(t - T)), \quad (8.10)$$

где  $T > 0$  — параметр, представляющий величину запаздывания. Например, для рыб это запаздывание соответствует интервалу между откладыванием икры и достижением потомством репродукционной зрелости. Постоянный временной сдвиг также описывает интервал между воздействием и реакцией на него.

Одним из примеров уравнений в форме (8.10) является модель Хатчинсона [105]

$$\dot{N} = rN \left( 1 - \frac{N(t - T)}{K} \right), \quad (8.11)$$

где  $r, K, T$  — положительные параметры. Это уравнение в свою очередь является модельным для эффекта запаздывания, который должен быть усреднен по предыдущим поколениям (скорость роста в данный момент времени зависит от средневзвешенной численности популяции за всю предысторию). Таким образом, более точная модель имеет вид

$$\dot{N} = rN \left[ 1 - K^{-1} \int_{-\infty}^0 N(t+s)Q(-s) ds \right], \quad (8.12)$$

которая является примером *интегро-дифференциального уравнения*. Функция  $Q(t)$  называется ядром уравнения и описывает эффект, который оказывают предыдущие поколения популяции на скорость роста в данный момент времени. (В предельном случае, когда  $Q(t) = \delta(t - T)$ , где  $\delta(t)$  — дельта-функция Дирака, мы получим уравнение (8.11)).

Вообще говоря, уравнения вида (8.10) или (8.12) представляют собой более сложный математический объект, чем обыкновенные дифференциальные уравнения. Эти уравнения определяют *бесконечномерные* динамические системы (начальные условия задач — функции) и для их анализа разработаны специальные методы. Но все же в ряде случаев удается исследовать такие задачи методами, характерными для теории обыкновенных дифференциальных уравнений.

В математических моделях «хищник–жертва» (см. главу 7) автоматически возникают колебания численностей. Результаты анализа таких моделей заставили экологов искать примеры, подтверждающие реальность существования автоколебаний в природе. Один из первых примеров статистических данных приведен на рис. 5.3. Но настоящую проверку ученые смогли провести, только когда появились компьютеры. Оказалось, что модели плохо соответствуют реальным данным. Численность рысей следует за изменением численности зайцев, но периодически повторяющиеся уменьшения численности зайцев нельзя объяснить только хищным прессом рысей. Это означает, что в некоторые годы зайцы гибнут от каких-то других причин, более важных для всей популяции. После тщательного анализа имеющейся информации оказалось, что периодические колебания численности зайцев наблюдаются только в районах Северной Америки и Евразии, где довольно долго лежит сплошной снежный покров. В это время единственный доступный корм для зайцев — это торчащие из-под снега ветки кустарников и молодых деревьев. Если зайцев много, то они съедают практически все, что торчит из-под снега. Голод ослабляет зверей, и они гибнут от болезней, паразитов и хищников. Зайцев становится меньше, кустарники в течение нескольких лет восстанавливаются, что снова влечет рост численности зайцев.

Таким образом, в рассматриваемую модель необходимо включить лимитирующий фактор наличия достаточного количества корма для жертв, т.е. рассматривать систему с тремя трофическими уровнями: первый из которых — пища для жертв, второй — пища для хищников, и третий — популяция хищников.

Рассмотрим предложенную Мэйем [135] математическую модель экологической системы с тремя трофическими уровнями: хищниками ( $P$ ), жертвами ( $N$ ) и растительностью. Система уравнений имеет вид

$$\begin{aligned}\dot{N} &= rN \left[ 1 - \int_{-\infty}^0 N(t+s)Q(-s) ds \right] - \alpha NP, \\ \dot{P} &= -bP + \beta PN,\end{aligned}$$

где  $r, b, \beta$  — положительные параметры и

$$Q(t) = \frac{t}{T^2} e^{-t/T}, \quad T > 0.$$

Функция  $Q(t)$  описывает вызревание пищи, параметр  $T$  — это среднее время восстановления растительности после выедания. Если устремить  $T$  к нулю, то в пределе получим классическую модель Вольтерры «хищник–жертва» (см. пункт 5.2).

Сделаем замену переменных

$$N(t) = u(\tau), \quad P(t) = \frac{bv(\tau)}{\alpha}, \quad t = \frac{\tau}{b}.$$

При этом число параметров уменьшится на два, и исходная система примет вид

$$\begin{aligned}\dot{u} &= ru \left[ 1 - \int_{-\infty}^0 u(\tau+s)Q(-s) ds \right] - uv, \\ \dot{v} &= -v + \beta uv.\end{aligned}\tag{8.13}$$

Модель (8.13) фактически конечномерна. Если ввести переменные

$$y_1 = \int_{-\infty}^0 u(\tau+s)Q(-s) ds, \quad \dot{y}_1 = y_2,$$

то получим систему из четырех дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned}\dot{u} &= ru(1 - y_1) - uv, \\ \dot{v} &= -v + \beta uv, \\ \dot{y}_1 &= y_2, \\ \dot{y}_2 &= \frac{N}{T^2} - 2\frac{y_2}{T} + \frac{y_1}{T^2}.\end{aligned}\tag{8.14}$$

Здесь использован тот факт, что ядро  $Q(t)$  указанного вида удовлетворяет дифференциальному уравнению

$$\ddot{Q} + \frac{2}{T}\dot{Q} + \frac{Q}{T^2} = 0.$$

Этот прием широко распространен, подробнее см. [48] и ссылки в указанной монографии.

В общем случае, если задана система интегро-дифференциальных уравнений, в которой все интегралы имеют вид

$$\int_{-\infty}^0 u(t+s)Q(-s) ds,$$

и  $Q(t)$  удовлетворяет скалярному дифференциальному уравнению порядка  $n$ , то, вводя для каждого такого интеграла  $n$  новых переменных  $y_i$ ,  $i = 1, \dots, n$ ,

$$y_i = \int_{-\infty}^0 u(t+s) \frac{d^{i-1}}{ds^{i-1}} Q(-s) ds,$$

ее можно переписать в виде системы большего числа обыкновенных дифференциальных уравнений.

Нетривиальное положение равновесия системы (8.14)  $p$  на плоскости  $(u, v)$  имеет координаты  $u^* = \beta^{-1}$ ,  $v^* = r(1 - u^*)$ ,  $y_1^* = u^*$ ,  $y_2^* = 0$ . Для того чтобы координаты этого положения равновесия были неотрицательны, положим  $\beta > 1$ .

Матрица Якоби системы (8.14), вычисленная в точке  $p$ , имеет вид

$$J = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{\beta} & -\frac{r}{\beta} & 0 \\ r(\beta - 1) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ \frac{1}{T^2} & 0 & -\frac{1}{T^2} & -\frac{2}{T} \end{pmatrix}.$$

Характеристический многочлен матрицы Якоби имеет вид

$$T^2\lambda^4 + 2T\lambda^3 + (1 + rT^2(1 - \beta^{-1}))\lambda^2 + (2rT(1 - \beta^{-1}) + r\beta^{-1})\lambda + r(1 - \beta^{-1}) = 0. \quad (8.15)$$

Для выяснения вопроса об устойчивости  $p$  воспользуемся критерием Раussa–Гурвица (см. пункт 2.1). Получим следующие неравенства, одновременное выполнение которых гарантирует асимптотическую устойчивость:

$$\begin{aligned} 0 &< 1 + 2T(\beta - 1), \\ 0 &< (T^2(\beta - 1) + 2T^3(\beta - 1)^2) r + \beta, \\ 0 &< 2\beta - rT(1 + 2T(\beta - 1)). \end{aligned} \quad (8.16)$$

В силу наложенных ограничений на величину  $\beta$ , первые два неравенства (8.16) выполняются автоматически. Следовательно, границей, на которой положение равновесия теряет устойчивость, является поверхность, уравнение которой задается равенством

$$r_c = \frac{2\beta}{T + 2T^2(\beta - 1)}.$$

При  $r = r_c$  характеристический многочлен (8.15) имеет корни

$$\lambda_1(r_c) = \frac{i}{T}, \quad \lambda_2(r_c) = -\frac{i}{T}, \quad \lambda_{3,4}(r_c) = -\frac{1}{T} [1 \pm (2T(\beta - 1) + 1)^{-1/2}].$$

Таким образом, при  $r = r_c$  имеем два чисто мнимых сопряженных собственных числа, тогда как два других имеют отрицательную действительную часть. Мы знаем, что если в двумерной системе появляются комплексно-сопряженные собственные значения, то возможно появление предельного цикла (бифуркация Андронова–Хопфа, которая подробно обсуждалась в пункте 7.3). Оказывается, что в многомерной системе, когда у матрицы Якоби появляются комплексно сопряженные собственные числа, а остальные собственные числа отрицательны, ситуация аналогична — появление (или исчезновение) предельного цикла происходит на двумерном многообразии (которое называется центральным многообразием), а направление бифуркации определяется первой ляпуновской величиной, для которой существует замкнутое выражение (см. приложение А.7). Обычно применение этого выражения к практическим задачам достаточно громоздко, однако, в случае использования пакетов компьютерной алгебры, иногда приводит к важным результатам. В нашем случае, подробный анализ модели с тремя трофическими уровнями (8.13) в существующей литературе ограничивается численным анализом первой ляпуновской величины (подробнее в [48]), в приложении А.7 дано аналитическое выражение для этой величины, которое показывает, что  $l_1(0) < 0$ , т.е. бифуркация суперкритическая, с рождением единственного асимптотически устойчивого предельного цикла. Для полноты анализа проверим остальные условия бифуркации Андронова–Хопфа. Производную  $\lambda(r)$  при  $r = r_c$  найдем как производную неявной функции уравнения (8.15):

$$\left. \frac{d}{dr} \operatorname{Re} \lambda(r) \right|_{r=r_c} = \frac{2\beta}{(1 + 2T(\beta - 1))^2} \neq 0.$$

Таким образом при  $r > r_c$  рождается единственное устойчивое периодическое решение, бифуркация Андронова–Хопфа суперкритическая (рис. 8.2).

Таким образом доказано, что математическая модель (8.13) с тремя трофическими уровнями также обладает автоколебательным поведением.

## 8.5 Пример хаотического поведения биологической системы

В случае размерности пространства состояний  $n = 1, 2$  асимптотическое поведение траекторий динамических систем достаточно просто, если эти траектории остаются в ограниченной области: орбиты стремятся или к положению равновесия, или к замкнутой траектории, которой отвечает периодическое решение, или к контуру, составленному из положений равновесия и гетероклинических траекторий их соединяющих. В течение долгого времени считалось, что первые два типа поведения явля-



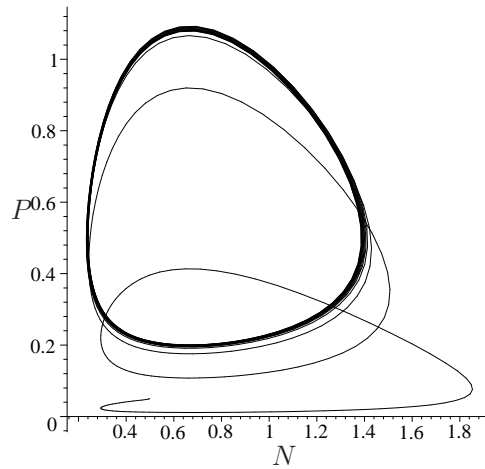


Рис. 8.2. Периодическое решение в модели с тремя трофическими уровнями (8.13).

ются основными, а при размерности фазового пространства  $n > 2$  дополнительно может появиться только квазипериодическое поведение траекторий (которому отвечает движение, например, по тору). После работ Пуанкаре в начале 20-го века, и особенно после работы Лоренца [129] стало ясно, что существует еще один тип поведения орбит динамических систем, который характеризуется экспоненциальной неустойчивостью траекторий, остающихся в ограниченной области фазового пространства. Этот тип поведения получил название *хаотического*. Прежде чем давать строгие определения, рассмотрим следующую модель взаимодействующих популяций (две жертвы–хищник), которая является частным случаем общей системы Лотки–Вольтерры при  $n = 3$ .

В безразмерных переменных система имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(\alpha_1 - \beta_1 v - u_1 - \varepsilon_1 u_2), \\ \dot{u}_2 &= u_2(\alpha_2 - \beta_2 v - u_2 - \varepsilon_2 u_1), \\ \dot{v} &= -v(1 - \delta_1 u_1 - \delta_2 u_2 + v). \end{aligned} \quad (8.17)$$

Система (8.17) изучалась в ряде работ, полный анализ приведен в [5]. Зафиксируем значения параметров:

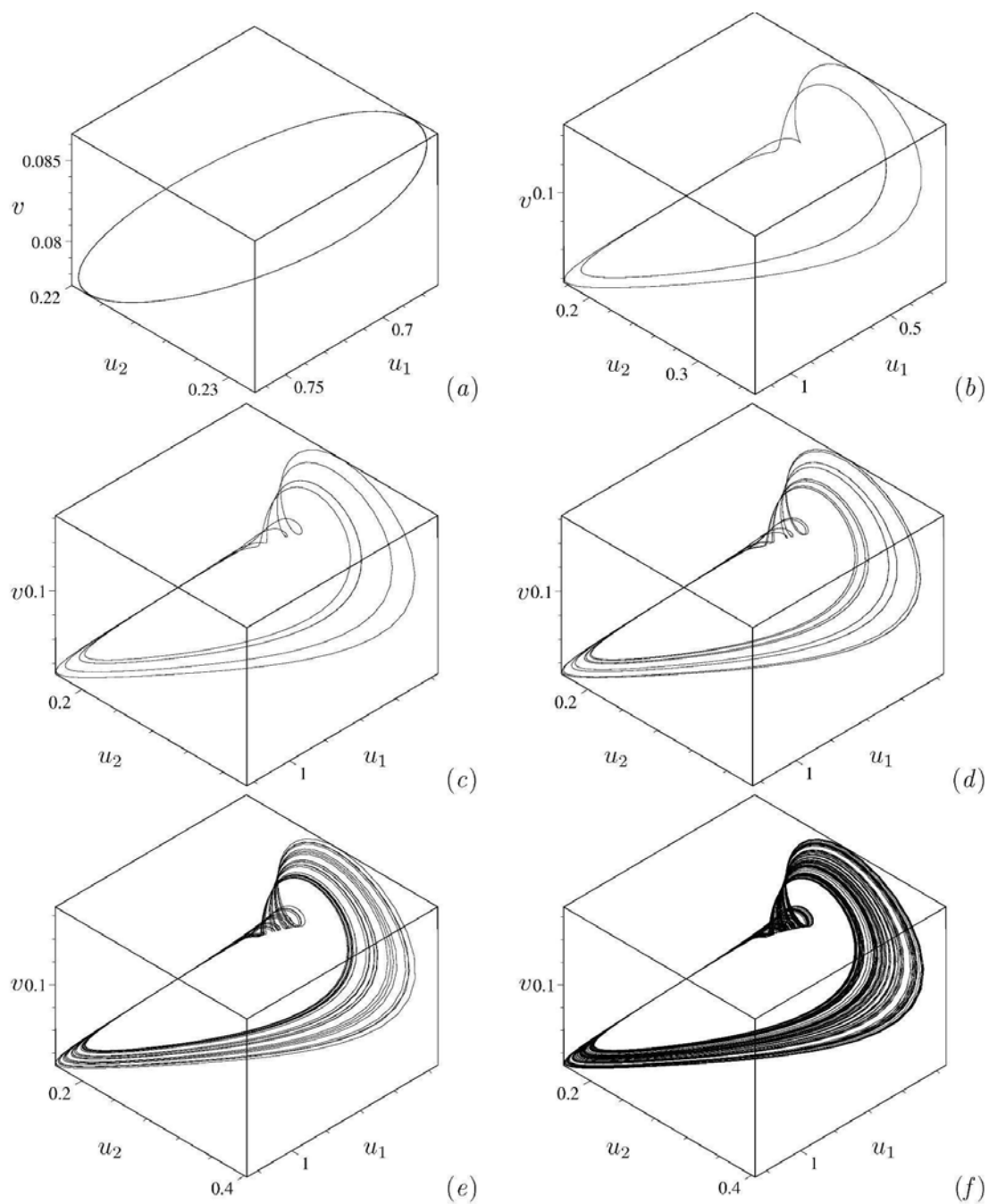
$$\alpha_1 = 2.4, \quad \beta_1 = 4, \quad \beta_2 = 10, \quad \varepsilon_1 = 6, \quad \varepsilon_2 = 1, \quad \delta_1 = 0.25, \quad \delta_2 = 4.$$

Тогда в промежутке значений параметра  $1.6 < \alpha_2 < 1.9272$  в  $\text{int } \mathbb{R}_+^3$  существует нетривиальное положение равновесия. Если  $1.7639 < \alpha_2 < 1.9272$ , это положение равновесия асимптотически устойчиво, при  $\alpha_2 = 1.7639$  два собственных числа матрицы Якоби становятся чисто мнимыми, происходит бифуркация Андронова–Хопфа с рождением устойчивой периодической траектории (рис. 8.3а).

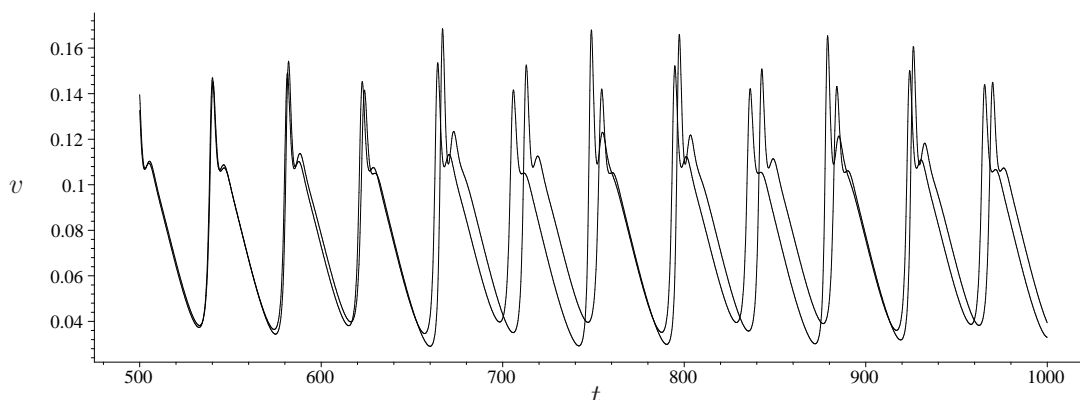
Прежде чем переходить к рассмотрению дальнейших бифуркаций, происходящих в системе (8.17), сделаем одно существенное замечание. Если считать, что численность хищников равна нулю, то мы получим систему конкуренции двух видов, которая анализировалась в пункте 5.4. Причем значения параметров таковы ( $\varepsilon_1 \varepsilon_2 > 1$ ), что в системе реализуется бистабильная ситуация: один из видов в процессе эволюции вымирает. Введение в систему вида-хищника позволяет стабилизировать динамику: вид-гетеротроф обеспечивает устойчивое сосуществование, невозможное в отсутствие хищника. Этот вывод подтверждается теоретическими наблюдениями, что, по-видимому, указывает на адекватность модели (8.17).

Пусть теперь параметр  $\alpha_2$  уменьшается. При величине параметра  $\alpha_2 \approx 1.75352$  происходит бифуркация, которая, в отличие от рассмотренных ранее, является глобальной. Это бифуркация предельного цикла. Чтобы понять, что происходит в системе, рассмотрим отображение Пуанкаре (см. пункт 7.1), которое в данном случае двумерно. Устойчивый предельный цикл отвечает устойчивой неподвижной точке отображения Пуанкаре. Таким образом возникает бифуркация в дискретном отображении плоскости на плоскость. Можно показать, что эта бифуркация связана с появлением мультипликатора, равного минус единице — бифуркация удвоения периода, которая подробно рассматривалась в примере 3.10 главы 3. Предельный цикл, появляющийся в результате этой бифуркации, приведен на рис. 8.3b. При  $\alpha_2 \approx 1.75322$  происходит следующая бифуркация удвоения периода, появляется цикл периода 4 (рис. 8.3c). При дальнейшем уменьшении бифуркационного параметра происходят все новые бифуркации удвоения периода (цикл длины 8 приведен на рис. 8.3d). В целом происходит каскад удвоений периода (см. пункт 3.5), который в конечном счете ведет к появлению хаотических траекторий. Промежутки между последовательными бифуркационными значениями быстро уменьшаются, при этом сами значения стремятся к некоторой предельной величине  $\alpha_2^\infty$ , поведение системы при значениях параметра, близких к  $\alpha_2^\infty$ , практически неотличимо от случайного, при этом траектории динамической системы заполняют некоторую область фазового пространства, стремясь к притягивающему множеству с размерностью, отличной от нуля (рис. 8.3e, f). На рис. 8.3e показана эволюция системы на относительно небольшом промежутке времени, на рис. 8.3f — при  $t \rightarrow \infty$ . Объект, изображенный на рис. 8.3f, является примером *хаотического аттрактора*.

Мы уже сталкивались с частными случаями аттракторов, такими как устойчивое положение равновесия или устойчивый предельный цикл. В общем виде *аттрактор* — это некоторое множество в фазовом пространстве, которое обладает двумя важными свойствами: 1) это множество обладает некоторым бассейном притяжения и притягивает орбиты, начинающиеся в некоторой окрестности множества (отсюда — аттрактор); 2) обладает свойством «минимальности» — любая точка этого множества является омега-предельной для начальных условий из бассейна притяжения аттрактора. Точное определение можно найти в, например, [4]. Хаотический аттрактор — это такой аттрактор, который сочетает в себе два свойства: притягивает близлежа-



**Рис. 8.3.** Сценарий перехода к хаотическому движению по Фейгенбауму в системе (8.17) (каскад удвоения периода).



**Рис. 8.4.** Чувствительная зависимость хаотических траекторий от начальных условий.

щие траектории и одновременно характеризуется разбеганием близких траекторий на самом аттракторе. Понятие разбегания близких траекторий можно строго формализовать, если определить показатели и числа Ляпунова для траекторий на аттракторе, как это было сделано для одномерных дискретных отображений (подробнее см. [56]). Иллюстрация разбегания близких траекторий приведена на рис. 8.4, где начальные условия отличались только для переменной  $u_1$ , причем  $\Delta u_1 = 0.005$ .

Обнаружение существования хаотических аттракторов имело важные последствия, в частности, для прогноза поведения динамических систем. При моделировании популяционной динамики с помощью непрерывных динамических систем неявно предполагается, что если точно известно векторное поле  $f(u)$  и состояние системы в конкретный момент времени, то можно получить точное состояние (точнее, с требуемой точностью) системы через любой промежуток времени — дать прогноз (напомним, что динамическая система — это математическая идеализация полностью детерминированного процесса). Однако прогноз на длительный промежуток времени невозможен, если система находится на хаотическом аттракторе, так как начальные данные всегда известны с некоторой погрешностью, которая возрастает с каждой итерацией, становясь сколь угодно большой на длительных промежутках времени. Именно поэтому, например, задача давать долгосрочный точный прогноз погоды принципиально нерешаема.

## 8.6 Мультилокальные модели взаимодействия биологических систем Тьюринга

Завершая эту главу, сформулируем большой класс моделей, которые можно рассматривать как первое приближение к учету пространственной структуры, которая, очевидно, влияет на поведение биологической системы.

Предположим, что имеется несколько биологических систем, которые локализо-

ваны в ограниченных областях  $D_1, D_2, \dots, D_m$  на плоскости или в пространстве, имеющих общую границу. Пусть функционирование каждой такой системы описывается однотипными уравнениями

$$\frac{du}{dt} = f(u), \quad u = (u_1, u_2, \dots, u_n), \quad u(0) = u_0. \quad (8.18)$$

Здесь  $u_i$  — плотность концентрации  $i$ -го ингредиента системы. Если начальные условия систем, локализованных в каждой из областей  $D_k$ , различны, то в один и тот же момент времени  $t$  плотности ингредиентов систем будут тоже различными. Пусть, например, области  $D_k$  и  $D_s$  имеют общую границу  $\Gamma_{ks}$ . Предположим, что ингредиенты, имеющие большую концентрацию в системе, локализованной в области  $D_k$ , диффундируют через границу  $\Gamma_{ks}$  в систему, локализованную в области  $D_s$ . И наоборот, ингредиенты с большей концентрацией из  $D_s$  переходят в  $D_k$ . Причем скорость диффузии ингредиентов пропорциональна разности их концентраций в области  $D_k$  и области  $D_s$  (см. рис. 8.5).

Из описания этого процесса, с учетом сделанных предположений, следует система уравнений, впервые предложенная А. Тьюрингом [161]

$$\frac{du^k}{dt} = f(u^k) + \sum_{s, k \in I_k} d_{sk}(u^s - u^k), \quad k = 1, 2, \dots, m, \quad d_{sk} = \text{const} > 0. \quad (8.19)$$

Здесь суммирование ведется по множеству  $I_k$  областей, примыкающих к области  $D_k$ .

Первый член этой системы описывает однотипную кинетику биологических систем, второй описывает диффузионные процессы, происходящие между соседними подсистемами.

Предположим, что вектор-функция  $f(u)$  такова, что система (8.18) имеет единственное состояние равновесия  $u^*$ , такое, что любое решение системы (8.18) стремится к этому положению при  $t \rightarrow \infty$ .

Возникает вопрос о том, каково будет поведение интегрированной системы (8.19). Наиболее интересным представляется случай, когда интегрированная система будет иметь колебательный характер, в то время, как каждая изолированная подсистема

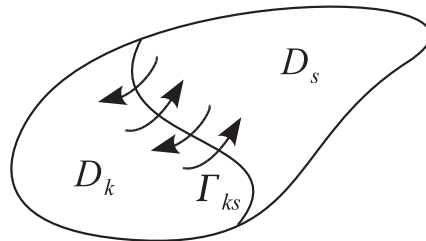


Рис. 8.5. Схематическое изображение областей  $D_k$  и  $D_s$ , имеющих общую границу  $\Gamma_{ks}$ .

представляет почти стационарный процесс. Возможность возникновения такого поведения интегрированной системы в случае двух подсистем была доказана С. Смейлом [41] для случая, когда размерность каждой из подсистем равна четырем.

Результат Смейла представляется удивительным, поскольку из двух стационарных систем (мертвых с точки зрения динамики), связанных диффузионным процессом, который сам по себе имеет тенденцию выравнивать концентрации, возникает осциллятор, который бесконечно пульсирует.

Отметим, что вопрос о минимальной размерности уравнений (8.18), при котором возникал бы аналогичный эффект, остается открытым.

А. Тьюринг предложил уравнения (8.19), основываясь на математической модели взаимодействия клеток. В этом случае величины  $u_i$  — концентрации  $i$ -тых ферментов клетки. Однако подобный подход справедлив и в случае взаимодействия популяций одного и того же вида, локализованных в различных областях. Пусть, например, имеется пара взаимодействующих популяций, локализованных в области  $D_1$  и  $D_2$  с общей границей, которая описывается системой

$$\frac{du}{dt} = f(u, v), \quad \frac{dv}{dt} = g(u, v). \quad (8.20)$$

Так же как и ранее предположим, что через границу может происходить миграция вида, если его численность в областях  $D_1$  и  $D_2$  различна.

Пусть  $u_i, v_i$  численности видов в областях  $D_i$ ,  $i = 1, 2$ . Тогда имеет место следующая билокальная система

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= f(u_1, v_1) + d_1(u_2 - u_1) & \dot{v}_1 &= g(u_1, v_1) + d_2(v_2 - v_1) \\ \dot{u}_2 &= f(u_2, v_2) + d_1(u_1 - u_2) & \dot{v}_2 &= g(u_2, v_2) + d_2(v_1 - v_2). \end{aligned} \quad (8.21)$$

Здесь коэффициенты  $d_1$  и  $d_2$  описывают интенсивность миграции между сообществами видов в области  $D_1$  и  $D_2$  для первого и второго вида соответственно. Эти величины имеют смысл коэффициентов диффузии в распределенных системах.

Исследование билокальных систем представляет значительные трудности прежде всего в силу их многомерности, поэтому имеется сравнительно небольшое число работ, посвященных решению этих задач. Отметим работу [5], в которой изучено поведение билокальной системы «хищник–жертва» в предположении, что коэффициент миграции хищников значительно выше коэффициента миграции жертв. В качестве функций  $f$  и  $g$  рассматривались функции

$$f = u^2(1 - u) - uv, \quad g = -\gamma v(\alpha - u + \delta v).$$

Динамика изолированной популяции характеризуется двумя типичными фазовыми портретами. В первом случае нетривиальное положение равновесия — устойчивый фокус, во втором случае возникает бифуркация Андронова–Хопфа и образуется

устойчивый предельный цикл. Поведение интегрированной системы (8.21) оказывается значительно разнообразней поведения локальной системы (8.20). В частности, существуют области значений параметров, при которых система имеет пять предельных циклов, три из которых являются устойчивыми.

## 8.7 Упражнения

**Упражнение 8.1.** В математической модели (8.13) при  $u^* \rightarrow 1$  имеем  $v^* \rightarrow 0$ , и тогда (8.13) сводится к одному уравнению

$$\dot{u} = ru \left[ 1 - \int_{-\infty}^0 u(t+s)Q(-s) ds \right].$$

Проанализируйте это уравнение. Сведением к эквивалентной системе обыкновенных дифференциальных уравнений докажите, что в этом уравнении при определенных значениях параметров возможна мягкая бифуркация Хопфа. Является ли центральное многообразие притягивающим?

**Упражнение 8.2.** Дифференциальные уравнения с запаздывающим аргументом.

1. Рассмотрите линейное дифференциальное уравнение с запаздыванием

$$\dot{N} = -\frac{\pi}{2T}N(t-T).$$

Догадайтесь, какое точное решение имеет это уравнение и, следовательно, покажите, что скалярное дифференциальное уравнение с запаздывающим аргументом может иметь периодические решения.

2. Рассмотрите уравнение с запаздыванием

$$\dot{N} = rN \left( 1 - \frac{N(t-T)}{K} \right).$$

Подходящей заменой переменных приведите его к виду

$$\dot{u} = u(1 - u(t - T^*))$$

и проанализируйте устойчивость положений равновесия, линеаризуя задачу в малой окрестности точек покоя. При анализе положения равновесия  $u^* = 1$  решение линейного уравнения с запаздыванием ищется в виде  $u(t) = ce^{\lambda t}$ . Для собственных чисел получите трансцендентное уравнение  $\lambda = -e^{-\lambda T^*}$  и найдите условия, которые необходимо наложить на  $T^*$ , чтобы положение равновесия  $u^* = 1$  было асимптотически устойчивым (необходимое и достаточное условие асимптотической устойчивости: для всех  $\lambda$  выполняется  $\operatorname{Re} \lambda < 0$ ).

3. [48] Другая возможная замена переменных в уравнении

$$\dot{N} = rN(1 - N(t - T)/K)$$

имеет вид  $t = T\tau$ ,  $u(\tau) = (N(t) - K)/K$ . Получим

$$\dot{u} = -au(\tau - 1)[1 + u(\tau)].$$

Введем

$$Q(\tau) = \frac{n^{n+1}}{n!} \tau^n e^{-n\tau}.$$

Покажите, что если  $u(\tau)$  — ограниченная функция, то для любого фиксированного  $\tau$

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \int_{-\infty}^0 Q_n(\tau - s)u(s) ds = u(\tau - 1).$$

Это означает, что исходное уравнение может быть аппроксимировано интегро-дифференциальным уравнением

$$\dot{u} = -a(1 + u(\tau)) \int_{-\infty}^0 Q_n(\tau - s)u(s) ds.$$

Покажите, что последнее уравнение эквивалентно  $(n+2)$ -мерной системе обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \dot{y}_1 &= -ay_2(1 + y_1), \\ \dot{y}_i &= y_{i+1}, \quad 2 \leq i \leq n+1, \\ \dot{y}_{n+2} &= \sum_{j=1}^{n+2} q_j y_j, \end{aligned}$$

где

$$q_1 = n^{n+1}, \quad q_j = -C_{n+2}^{j-2} n^{n+3-j}, \quad 2 \leq j \leq n+2.$$

Здесь  $C_n^k$  — биномиальные коэффициенты. Воспользуйтесь тем, что  $Q_n$  удовлетворяет дифференциальному уравнению

$$\left( \frac{d}{d\tau} + n \right)^{n+1} Q_n(\tau) = 0.$$

Для  $n = 1, 2, 3$  проверьте, что происходит рождение единственного устойчивого периодического решения исходной задачи.



**Упражнение 8.3.** Рассмотрите модель Лоренца:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -\sigma x + \sigma y, \\ \dot{y} &= -xz + rx - y, \\ \dot{z} &= xy - bz.\end{aligned}$$

Здесь  $\sigma$ ,  $r$ ,  $b$  — положительные параметры. Если  $\sigma = 10$ ,  $b = 8/3$ ,  $r > 24.74$ , то поведение траекторий становится хаотическим. Постройте хаотический аттрактор в системе Лоренца численно. Как можно более полно исследуйте эту систему (подробный анализ системы Лоренца см., например, в [16]).

## 9

# Математические модели биологии, описываемые многомерными динамическими системами с дискретным временем

В этой главе продолжается исследование динамических систем с дискретным временем, начатое в главе 3.

### 9.1 Основные определения

Ранее были рассмотрены дискретные отображения вида

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad N_t \in \mathbb{R}, \quad f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R},$$

для которых были сформулированы определения орбиты, неподвижной точки, цикла и хаотической траектории. Были также изучены простейшие бифуркации положений равновесия. Эти определения обобщаются на случай пространства состояний размерности  $n \geq 2$ . Сделаем одно замечание относительно обозначений. В одномерном случае зависимость от дискретного времени  $t = 0, 1, 2, \dots$  обычно обозначалась в виде индекса. В многомерном случае индексы используются для обозначения координат  $n$ -мерного вектора, зависимость от времени обозначается также как функциональная зависимость, при этом предполагается, что  $t \in \mathbb{Z} = \{1, 2, 3, \dots\}$ . Таким образом основным объектом изучения являются системы

$$u(t+1) = f(u(t)), \quad u(t) = (u_1(t), \dots, u_n(t))^T, \quad f = (f_1, \dots, f_n)^T: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n. \quad (9.1)$$

Последнее эквивалентно следующей записи:

$$u \mapsto f(u), \quad u \in \mathbb{R}^n, \quad f \in \mathbb{R}^n: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n. \quad (9.2)$$

В случае двух взаимодействующих популяций будем использовать стандартные обозначения:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= f(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= g(N_t, P_t), \end{aligned}$$

где  $N_t, P_t \in \mathbb{R}$  обозначают численности (или плотности) отдельных видов, которые могут находиться в отношении конкуренции, «хищник–жертва», или мутуализма.

Множество всевозможных состояний  $u(t)$  системы (9.1) называется *пространством состояний* или *фазовым пространством* системы (9.1). В соответствии с биологической интерпретацией переменных, входящих в систему, полагаем, что фазовое пространство — это пространство

$$\mathbb{R}_+^n = \{u_1, u_2, u_3, \dots, u_n : u_1 \geq 0, u_2 \geq 0, u_3 \geq 0, \dots, u_n \geq 0\}.$$

Множество точек  $\{u(0), u(1), u(2), \dots\}$ , где  $u(t) = f(u(t-1)) = f^2(u(t-2)) \dots = f^t(u(0))$ , называется *траекторией*, или *орбитой*, системы (9.1), порожденной отображением  $f$  (здесь, как и в главе 3,  $f^k$  обозначает  $k$ -ую композицию отображения  $f$ ). *Неподвижными точками* системы (9.1) называются такие точки пространства состояний  $u^*$ , что  $f(u^*) = u^*$ . В качестве расстояния между двумя элементами пространства состояний используется  $\|u - v\|$ ,  $\|u\| = \sqrt{\langle u, u \rangle}$ .

Понятие асимптотической устойчивости и устойчивости по Ляпунову неподвижной точки переносится дословно на многомерный случай. Точнее, неподвижная точка  $u^*$  называется *устойчивой по Ляпунову*, если любая траектория из малой окрестности этой точки останется вблизи этой точки при  $t \rightarrow \infty$ ; *устойчивой асимптотически*, если любая траектория из малой окрестности этой точки сходится к самой точке, и неустойчивой в другом случае.

В системах вида (9.1) возможно существование периодических решений. *Циклом длины  $k$*  динамической системы (9.1) называется множество различных точек  $u(1), u(2), \dots, u(k)$  таких, что

$$u(2) = f(u(1)), u(3) = f(u(2)), \dots, u(k) = f(u(k-1)), u(1) = f(u(k)).$$

Так же как и для одномерных систем доказывается, что каждая из точек цикла является неподвижной точкой  $k$ -ой итерации отображения  $f$ :

$$u(i) = f^k(u(i)) = f(f(\dots f(u(i)) \dots)), \quad i = 1, \dots, k.$$

В главе 3 отмечалось, что, в основном, дискретные модели применяются к популяциям, для которых характерны неперекрывающиеся поколения. Очевидно, что предположение о том, что есть две или более взаимодействующих популяций с одним и тем же характерным промежутком времени между моментами размножения, достаточно ограничительно. Впрочем, исторически именно системы с дискретным временем первоначально использовались для моделирования системы «паразит–хозяин». Главной областью применения дискретных динамических систем с многомерным фазовым пространством являются задачи теоретической генетики (см., например, [39, 87]), а также задачи, в которых необходимо учитывать возрастную структуру популяции.

Принимая во внимание непростой характер поведения решений одномерных динамических систем с дискретным временем (см. главу 3), естественно ожидать, что многомерные системы (9.1) демонстрируют еще более сложное поведение. Отметим, что часто невозможно получить более или менее полноценного аналитического исследования возможных режимов поведения орбит системы (9.1). Особую ценность в этом случае приобретает даже частная информация, полученная в результате применения качественных методов.

## 9.2 Элементы общей теории линейных систем. Теорема Фробениуса–Перрона

Простейшим классом динамических систем с дискретным временем являются автономные линейные системы. Линейные системы допускают полное исследование, их анализ по существу сводится к анализу собственных чисел и собственных векторов матрицы системы. Линейные системы применяются при анализе локального поведения сложной системы в окрестности положения равновесия, кроме того, некоторые содержательные задачи приводят к необходимости анализа линейных систем.

Линейная динамическая система с дискретным временем с  $n$  переменными задается системой уравнений  $n$ -го порядка

$$u(t+1) = Au(t), \quad u(t) = (u_1(t), \dots, u_n(t))^T \in \mathbb{R}^n. \quad (9.3)$$

Здесь  $A$  — постоянная матрица  $n \times n$ ,  $t$  — момент времени,  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Очевидно, что решение задачи (9.3) можно записать в виде

$$u(t) = A^t u(0),$$

где  $A^t$  —  $t$ -ая степень матрицы  $A$ . (Уточним все же, что система (9.3) является *автономной однородной* линейной системой, *неавтономная неоднородная* линейная система имеет вид  $u(t+1) = A(t)u(t) + g(t)$ , где матрица  $A(t)$  в явном виде зависит от переменной  $t$ , а  $g: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  заданная вектор-функция.) Очевидно, что для невырожденной матрицы  $A$  в системе (9.3) существует только одна неподвижная точка — начало координат.

Исследование систем вида (9.3) сводится к исследованию свойств матрицы  $A$ . Решение системы (9.3) полностью определяется собственными числами и собственными векторами матрицы  $A$ . Ограничимся случаем, когда матрица  $A$  не имеет кратных собственных чисел. Заметим, что отсутствие кратных собственных чисел является случаем «общего положения»: если матрица имеет кратные собственные числа, то малым изменением ее коэффициентов можно добиться того, что все собственные значения будут однократными. Если учесть, что реальные значения коэффициентов матрицы, описывающие смертность, выживание и т.п., измеряются приближенно,

то можно заключить, что случай матрицы с кратными собственными значениями в линейной модели (9.3) имеет смысл рассматривать, только если система зависит от параметров. В этом случае может оказаться, что непрерывное изменение величин параметров приводит к такому изменению элементов матрицы, для которого у матрицы неизбежно возникают кратные собственные числа.

Итак, пусть все собственные значения матрицы  $A$  различны. Чтобы найти их, нужно решить характеристическое уравнение

$$\det(A - \mu I) = 0, \quad (9.4)$$

где  $I$  — единичная матрица  $n$ -го порядка, а  $\mu$  — скалярный параметр.

**Утверждение 9.1.** Пусть  $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_n$  — различные корни характеристического уравнения (9.4), а  $\nu_1, \nu_2, \dots, \nu_n$  — соответствующие им линейно независимые правые собственные векторы, так что  $A\nu_i = \mu_i\nu_i$  при всех  $i$ . Тогда общее решение системы (9.3) записывается в виде

$$u(t) = C_1(\mu_1)^t\nu_1 + \dots + C_n(\mu_n)^t\nu_n, \quad (9.5)$$

где  $C_k$  — произвольные постоянные.

*Доказательство.* Любой начальный вектор  $u(0)$  может быть представлен в виде линейной комбинации собственных векторов матрицы  $A$ , т.е.

$$u(0) = C_1\nu_1 + \dots + C_n\nu_n.$$

Умножая обе части равенства на матрицу  $A^t$ , получим (9.5). Что и требовалось доказать.  $\square$

Заметим, что хотя в общем решении входят корни, которые могут быть комплексными, решение всегда действительно, так как если  $\mu_i$  — корень (9.4), то  $\bar{\mu}_i$  — также корень.

Формула (9.5) позволяет оценить асимптотику решения системы (9.3) при  $t \rightarrow \infty$ . Асимптотическое поведение определяется величиной модуля собственных чисел матрицы  $A$ . В частности, если для всех собственных чисел матрицы  $A$  выполняется условие  $|\mu| < 1$ , то  $u(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ . Если же существует такое собственное число, что  $|\mu_i| > 1$ , то  $|u(t)| \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ . Отметим, что это утверждение остается верным и в случае существования кратных собственных чисел. Доказательство опирается на приведение матрицы  $A$  к жордановой форме.

Таким образом, можно сформулировать следующее утверждение:

**Утверждение 9.2.** Тривиальная неподвижная точка линейной динамической системы с дискретным временем (9.3) асимптотически устойчива, если все корни характеристического многочлена (9.4) лежат внутри единичной окружности на

комплексной плоскости, и неустойчива, если по крайней мере один корень характеристического многочлена лежит за пределами единичной окружности на комплексной плоскости.

Для ряда интересных, с точки зрения приложений, задач существенным оказывается лишь величина максимального по модулю собственного числа; часто такое собственное число называется *доминантным*. Тогда  $u(t) \approx C_{\max}(\mu_{\max})^t \nu_{\max}$ , где  $\nu_{\max}$  — собственный вектор, отвечающий максимальному по модулю собственному числу  $\mu_{\max}$ .

Во многих задачах математической биологии матрица  $A$  неотрицательна. Матрица  $A$  называется *положительной*, если для всех элементов этой матрицы выполняется соотношение  $a_{ij} > 0$  и *неотрицательной*, если  $a_{ij} \geq 0$ . Знаменитая теорема Перрона утверждает, что положительная матрица имеет положительное, алгебраически простое строго доминантное собственное число, и этому собственному числу отвечают положительные левый и правый собственные векторы. Теорема Фробениуса уточняет теорему Перрона на случай *неприводимых* неотрицательных матриц. Матрица называется *неприводимой*, если перестановкой строк и соответствующих столбцов этой матрицы ее нельзя привести к блочно-диагональной форме

$$\begin{pmatrix} A_{11} & 0 \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix}.$$

Если максимальное собственное число *строго* доминантное (т.е. модули всех остальных собственных чисел строго меньше), то матрица называется *примитивной*. Необходимое и достаточное условие, чтобы неотрицательная матрица  $A \geq 0$  была примитивной, заключается в том, что существует такое положительное число  $j$ , что  $A^j > 0$  (где  $A^j$  —  $j$ -ая степень матрицы  $A$ ). Доказательства всех утверждений этого пункта могут быть найдены в [15].

**Теорема 9.1** (Фробениус–Перрон). *Если неотрицательная матрица  $A$  неприводима и примитивна, то у нее есть положительное, алгебраически простое, строго доминантное собственное число, которому соответствуют положительные правый и левый собственные векторы. Кроме того, у матрицы  $A$  не может быть двух линейно независимых неотрицательных правых или левых собственных векторов.*

### 9.3 Общая структурированная модель. Динамика возрастного состава популяции. Модель Лесли

Математические модели с дискретным временем очень удобны, чтобы ввести в популяцию дискретную структуру.

Предположим, что индивидуумы популяции разбиты на конечное число классов (например по возрасту, размеру тела, биомассе или любой другой переменной,

которая может служить для разбиения целой популяции на непересекающиеся множества). Обозначим  $u_i(t)$ ,  $i = 1, \dots, n$  численности (или плотности) индивидуумов в  $i$ -м классе в момент времени  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Пусть  $p_{ij}$  обозначает часть  $j$ -го класса, которая выживает к следующему моменту времени и переходит в  $i$ -ый класс. Тогда в момент времени  $t + 1$  численность индивидуумов в  $i$ -м классе, которые уже присутствовали в популяции в момент времени  $t$ , можно найти как

$$\sum_j p_{ij} x_j(t).$$

По смыслу задачи имеем, что  $0 \leq \sum_i p_{ij} \leq 1$ .

Введем в нашу модель процесс рождаемости. Обозначим через  $f_{ij}$  число потомков  $j$ -го класса, которые принадлежат классу  $i$  и при этом доживают до следующего момента времени. Тогда общее число новорожденных в классе  $i$  дается как

$$\sum_j f_{ij} u_j(t).$$

Объединяя процессы перехода из класса в класс (и возможную смертность) с процессом рождаемости, имеем

$$u_i(t + 1) = \sum_j p_{ij} x_j(t) + \sum_j f_{ij} u_j(t), \quad i = 1, \dots, n. \quad (9.6)$$

Более компактно систему (9.6) можно записать в виде

$$u(t + 1) = Au(t),$$

где  $A = P + F$ , где матрица  $P = (p_{ij})$  — матрица переходов, а  $F = (f_{ij})$  — матрица рождаемости. Матрицы переходов и рождаемости в общем случае могут зависеть от текущих численностей классов и момента времени  $t$ , и тогда мы имеем дело с нелинейной задачей. В простейшем случае эти матрицы постоянны, и тогда матрица  $A$  неотрицательна.

Матричные уравнения вида (9.6) исторически впервые были использованы для описания динамики популяции, в которой структурная переменная (то есть переменная, на основании которой популяция разбивается на дискретные классы) — возраст. Такие уравнения с учетом возрастной структуры называются *моделями Лесли*. (В честь физиолога по образованию и математика-самоучки Патрика Холта Лесли, Patrick Holt Leslie. По общему мнению, именно он впервые познакомил биологов и демографов с матричной алгеброй. Основные результаты Лесли изложены в [123, 124]).

В модели Лесли предполагается, что матрица переходов имеет следующий вид:

$$P = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ p_{21} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_{32} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & p_{n,n-1} & 0 \end{pmatrix}, \quad 0 < p_{i,i-1} \leq 1.$$

Так как все потомки должны попадать в первый класс, то матрица рождаемости

$$F = \begin{pmatrix} f_{11} & f_{12} & \cdots & f_{1,n-1} & f_{1,n} \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad 0 \leq f_{1,i}.$$

И окончательно получаем, что

$$A = \begin{pmatrix} f_{11} & f_{12} & \cdots & f_{1,n-1} & f_{1,n} \\ p_{21} & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_{32} & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & p_{n,n-1} & 0 \end{pmatrix}, \quad 0 < p_{i,i-1} \leq 1, \quad 0 \leq f_{1,i}.$$

Матрицы подобного вида называют *матрицами Лесли*. Если в модели есть  $k$  подростковых классов, тогда  $f_{11} = \dots = f_{1,k} = 0$ . Очевидно, что если  $f_{1,n} > 0$ , то матрица Лесли неприводима. Когда матрица Лесли является примитивной? Пусть  $f_{1,n_1}, f_{1,n_2}, \dots, f_{1,n_j}, f_{1,n}$  — коэффициенты рождаемости, отличные от нуля, и пусть  $n_i \neq n$ . Тогда матрица  $A$  будет примитивной тогда и только тогда, когда наибольший общий делитель целых чисел вида  $n - n_j, n_j - n_{j-1}, \dots, n_2 - n_1$  равен единице. В частности, матрица Лесли примитивна, если в модели есть два смежных класса, оба с ненулевой рождаемостью. Доказательства см. в [15].

Обобщением моделей Лесли являются матрицы вида

$$A = \begin{pmatrix} p_{11} + f_{11} & f_{12} & \cdots & f_{1,n-1} & f_{1,n} \\ p_{21} & p_{22} & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_{32} & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & p_{n,n-1} & p_{nn} \end{pmatrix}, \quad 0 < p_{i,i-1} + p_{i-1,i-1} \leq 1, \quad 0 \leq f_{1,i},$$

которые называются матрицами Ушера. Диагональные элементы  $p_{ii}$  обозначают вероятность выжить единицу времени и при этом остаться в классе  $i$ , будучи изначально в классе  $i$ , отсюда ограничение на величины элементов этой матрицы.

Большинство матриц, встречающихся в приложениях, неприводимы и примитивны. В качестве примера неприводимой и примитивной матрицы Лесли можно рассмотреть

$$A = \begin{pmatrix} 0 & f_{12} \\ p_{21} & 0 \end{pmatrix}.$$

Возвращаясь снова к общей системе (9.1), предположим, что матрица  $A$  неотрицательна, неприводима и примитивна. Пусть также все собственные числа матрицы



$A$  различны и алгебраически просты (это предположение необязательно, но существенно упрощает выкладки). Тогда, по теореме Фробениуса–Перрона, у матрицы  $A$  есть простое, положительное и строго доминантное собственное число, которое обозначим как  $\mu$  с положительными правым и левым собственными векторами  $\nu$  и  $\omega$  соответственно. Пусть  $\nu_1, \dots, \nu_n$  — базис из правых собственных векторов,  $\omega_1, \dots, \omega_n$  — базис из левых собственных векторов,  $\nu = \nu_1$  и  $\omega = \omega_1$ . Запишем

$$u(0) = C\nu + \sum_{i=2}^n C_i \nu_i.$$

Так как  $\langle \omega, \nu_i \rangle = 0$  для  $i \neq 1$ , отсюда следует, что  $C = \langle \omega, u(0) \rangle / \langle \omega, \nu \rangle \geq 0$  и если  $x(0) \neq 0$ , то  $C > 0$ . Обозначим  $|u(t)| = \sum_{i=1}^n u_i(t)$ ; очевидно, величина  $|u(t)|$  показывает общий размер популяции. Имеем

$$\frac{u(t)}{|u(t)|} = \frac{C\nu + \sum_{i=2}^n C_i (\mu_i/\mu)^t \nu_i}{|C\nu + \sum_{i=2}^n C_i (\mu_i/\mu)^t \nu_i|},$$

откуда следует, что

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{u(t)}{|u(t)|} = \frac{\nu}{|\nu|}. \quad (9.7)$$

Нормированный собственный вектор  $\nu/|\nu|$  называется *устойчивым распределением* в структурированных моделях, а сходимость предела (9.7) — свойством *эргодичности*. Аналогичный результат справедлив и для недиагонализируемых матриц  $A$ .

Рассмотрим динамику общей численности популяции:

$$|u(t+1)| = \left| A \frac{u(t)}{|u(t)|} \right| |u(t)|. \quad (9.8)$$

Из (9.7) следует, что  $Au(t)/|u(t)| \rightarrow \mu$ , откуда асимптотическое поведение общей численности популяции определяется с помощью элементарного скалярного линейного уравнения

$$q(t+1) = \mu q(t), \quad (9.9)$$

решение которого, очевидно, стремится к нулю, если  $\mu < 1$ , экспоненциально растет, если  $\mu > 1$  и остается постоянным, если  $\mu = 1$ . Можно строго доказать, что тот же самый результат остается верным и для общей численности популяции (см., например, [77]). Суммируя полученные результаты, имеем

**Теорема 9.2** (Фундаментальная теорема демографии). Пусть неотрицательная матрица  $A$  неприводима и примитивна. Пусть  $\mu$  — строго доминантное собственное число матрицы  $A$ , а  $\nu$  — соответствующий правый собственный вектор. Пусть  $u(t)$  — решение задачи  $u(t+1) = Au(t)$  с начальным условием  $u(0) \geq 0$  и пусть  $|u(t)| = \sum_i u_i(t)$ . Тогда

1. Справедлив предел (9.7);
2.  $\lim_{t \rightarrow \infty} |u(t)| = 0$  если  $\mu < 1$  и  $\lim_{t \rightarrow \infty} |u(t)| = \infty$  если  $\mu > 1$ .

Уравнение (9.9) — это пример того, как динамику структурированной популяции удается вложить в одномерное отображение. Все параметры матрицы  $A$ , учитывающие вероятности переходов из одного класса в другой и процесс рождаемости, оказываются инкапсулированными в одно единственное число — доминантное собственное число матрицы  $A$ . Доминантное собственное число  $\mu$  таким образом является коэффициентом роста популяции, как в элементарной модели Мальтуса с дискретным временем, величина которого определяет судьбу всей популяции.

В случае модели Лесли можно сказать несколько больше. Характеристическое уравнение для матрицы Лесли  $A$  имеет вид

$$P(\mu) = \mu^n - f_{11}\mu^{n-1} - f_{12}p_{21}\mu^{n-2} - \dots - f_{1n}p_{21}p_{32} \dots p_{n,n-1} = 0. \quad (9.10)$$

Предполагая, что  $f_{1n} \neq 0$ , получим, что среди корней нет равных нулю. Так как в многочлене  $P(\mu)$  (9.10) существует лишь одна переменная знака коэффициентов, то уравнение (9.10) имеет не более одного положительного корня. В этом можно убедиться, если положить  $\xi = 1/\mu$  (см. далее формулу (9.11)). Компоненты собственного вектора  $\nu$  находятся из системы уравнений

$$(A - \mu I)\nu = 0,$$

в покомпонентной записи, обозначая элементы вектора  $\nu$  как  $\nu_i$ ,

$$\begin{aligned} (f_{11} - \mu)\nu_1 + f_{12}\nu_2 + \dots + f_{1n}\nu_n &= 0, \\ p_{21}\nu_1 - \mu\nu_2 &= 0, \\ p_{32}\nu_2 - \mu\nu_3 &= 0, \\ &\dots \\ p_{n,n-1}\nu_{n-1} - \mu\nu_n &= 0 \end{aligned}$$

Решение последней системы определяется с точностью до постоянного множителя. Поэтому, полагая  $\nu_1 = 1$ , получим выражение для компонентов вектора  $\nu$ :

$$\nu = \left( 1, \frac{p_{21}}{\mu}, \frac{p_{21}p_{32}}{\mu^2}, \dots, \frac{p_{21}p_{32} \dots p_{n,n-1}}{\mu^{n-1}} \right).$$

Отсюда с помощью соотношения (9.7) получим точный вид асимптотического возрастного состава популяции. Отметим, что стационарное распределение не зависит от коэффициентов рождаемости. В случае экспоненциального роста популяции имеем  $\mu > 1$ , и поэтому выполняется соотношение  $\nu_{i-1} < \nu_i$  для компонент собственного вектора  $\nu$ . Данное выражение можно использовать для оценки параметров задачи по демографическим данным.

Отыскание величины  $\mu$  может быть технически сложной задачей. Однако можно весьма просто выяснить, будет ли  $\mu$  больше или меньше единицы. Разделим характеристическое уравнение (9.10) на  $\mu^n$  и обозначим  $\xi = 1/\mu$ . Тогда для  $\xi$  получаем

уравнение

$$P(\xi) = f_{11}\xi + f_{12}p_{21}\xi^2 + \dots + f_{1,n}p_{21}p_{32} \dots p_{n,n-1}\xi^n = 1. \quad (9.11)$$

Полином  $P(\xi)$  является монотонно возрастающей функцией при  $\xi > 0$ , так как все его коэффициенты неотрицательны. Поэтому действительный положительный корень уравнения (9.11) будет больше единицы тогда и только тогда, когда  $P(1) < 1$ ; это значит, что  $\mu < 1$  тогда и только тогда, когда  $P(1) < 1$ . Аналогично, действительный корень уравнения (9.11) меньше единицы, когда  $P(1) > 1$ , и, следовательно,  $\mu > 1$  тогда и только тогда, когда  $P(1) > 1$  (полезно изобразить график  $P(\xi)$  и его точку пересечения с прямой  $y = 1$ ).

Основным недостатком модели Лесли, и более обще, модели с произвольной неотрицательной матрицей  $A$ , является тот факт, что общая численность популяции либо неограниченно возрастает, либо популяция вымирает, ее численность стремится к нулю. Чтобы обойти это ограничение, в модель необходимо вводить плотностно-зависимые эффекты. Например, в качестве матрицы Лесли можно взять матрицу вида

$$\tilde{A} = \frac{1}{1 + \alpha|u(t)|} \begin{pmatrix} f_{11} & f_{12} & \dots & f_{1,n-1} & f_{1,n} \\ p_{21} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_{32} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & p_{n,n-1} & 0 \end{pmatrix}, \quad 0 < p_{i,i-1} \leq 1, \quad 0 \leq f_{1,i},$$

где  $\alpha$  — положительный параметр. Модели с возрастной структурой с подобной матрицей рассматривал сам Лесли [123, 124]. Можно показать, что в данном случае распределение по возрастным категориям сходится к нормированному правому собственному вектору, отвечающему доминантному собственному числу матрицы  $A$ . См. также пункт 9.10 для примера модели с возрастной структурой и учетом плотностно-зависимых эффектов.

#### 9.4 Дискретные модели с учетом эффекта запаздывания

Реальной областью применения многих моделей с дискретным временем являются ситуации, когда в динамике изучаемого объекта существуют определенные регулярные этапы. Например, жизненные циклы многих биологических видов имеют ясно выраженную периодичность, часто приуроченную к сезонной периодичности климата. Примерами являются многие виды насекомых, у которых каждая популяция представляет собой один возрастной класс, и смежные поколения не перекрываются. Это обусловлено тем, что за время развития очередного поколения предыдущее поколение не доживает до начала следующего периода размножения. Кроме того, некоторые биологические виды имеют четко выделенный период размножения, так что

каждая популяция представляет собой совокупность дискретных возрастных классов. Во многих случаях численность каждого из них определяется только численностями предшествующих возрастных классов. Примерами являются некоторые виды рыб (лососи и др.), у которых смена поколений происходит через равные промежутки времени. В этом случае численность популяции зависит не от общей численности популяции, а от численности непересекающихся возрастных классов, описать которые можно моделями с дискретным временем с учетом эффекта запаздывания:

$$N_{t+1} = f(N_t, N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-T}), \quad N_t \in \mathbb{R}^1, \quad (9.12)$$

где  $T$  — целое положительное число,  $T \geq 1$ . В пункте 8.4 и в упражнении 8.2 мы очень кратко коснулись моделей с запаздыванием с непрерывным временем, так как учет эффекта запаздывания приводит как правило к значительно более сложным математически задачам. В случае дискретного времени, учет запаздывания приводит к увеличению размерности фазового пространства.

Например, модель численности популяции, используемая Международной комиссией по охране китов (IWC), представляет собой отображение

$$N_{t+1} = (1 - p)N_t + R(N_{t-T}).$$

Здесь  $N_t$  — численность взрослых китов,  $(1 - p)N_t$ ,  $0 < p < 1$  — часть китов, которые будут живы и годом позже,  $RN_{t-T}$  — прибавление ко взрослой популяции части китов, рожденных  $T$  годами раньше,  $T$  — время взросления новорожденного кита (обычно порядка 5 — 10 лет). Главный вопрос в рассматриваемой модели — выбор функции  $R(N)$ , которая с достаточной степенью точности отражала бы реальную динамику популяции [141].

Сразу заметим, что модель (9.12) не задает динамическую систему, так как отображение  $f$  переводит элемент пространства с размерностью  $n > 1$  в одномерное пространство. Однако нетрудно переписать уравнение с запаздыванием в виде динамической системы размерности  $T + 1$ . Введем обозначения

$$u_1(t) = N_t, u_2(t) = N_{t-1}, \dots, u_{T+1}(t) = N_{t-T}.$$

Тогда мы имеем

$$\begin{aligned} u_1(t+1) &= f(u_1(t), u_2(t), \dots, u_{T+1}(t)), \\ u_2(t+1) &= u_1(t), \\ &\dots \\ u_{T+1}(t+1) &= u_T(t). \end{aligned} \quad (9.13)$$

Например, система

$$N_{t+1} = N_t e^{r(1-N_{t-1})},$$

которая является обобщением системы Рикера (пример 3.3), может быть записана в виде

$$\begin{aligned} u_1(t+1) &= u_1(t)e^{r(1-u_2(t))}, \\ u_2(t+1) &= u_1(t). \end{aligned}$$

Таким образом дискретные системы с запаздыванием являются частным случаем многомерных дискретных систем. Для их исследования удобно применить специальный метод.

Неподвижные точки системы (9.6) являются решениями уравнения

$$N^* = f(N^*, N^*, \dots, N^*) = f(u^*),$$

где  $N^* \in \mathbb{R}^1$ .

Для исследования устойчивости неподвижной точки положим

$$N_t = N^* + \Delta N_t, \quad N_{t-1} = N^* + \Delta N_{t-1}, \dots, \quad N_{t-T} = N^* + \Delta N_{t-T}, \quad N_{t+1} = N^* + \Delta N_{t+1}.$$

Раскладывая функцию  $f(N)$  в ряд Тейлора, получим

$$\Delta N_{t+1} = \frac{\partial f(N^*)}{\partial N_t} \Delta N_t + \frac{\partial f(N^*)}{\partial N_{t-1}} \Delta N_{t-1} + \dots + \frac{\partial f(N^*)}{\partial N_{t-T}} \Delta N_{t-T} + o(\Delta N).$$

Здесь  $\Delta N = (\Delta N_t^2 + \Delta N_{t-1}^2 + \dots + \Delta N_{t-T}^2)^{\frac{1}{2}}$ . Обозначим

$$\frac{\partial f(N^*)}{\partial N_{t-i}} = a_i, \quad i = 0, 1, \dots, T.$$

Тогда, с точностью до членов порядка  $o(\Delta N)$ , получим линейное разностное однородное уравнение:

$$\Delta N_{t+1} - \sum_{i=0}^T a_i \Delta N_{t-i} = 0.$$

Это уравнение можно записать в эквивалентной форме как  $(T+1)$ -мерную линейную автономную систему с матрицей

$$A = \begin{pmatrix} a_0 & a_1 & \dots & a_{T-1} & a_T \\ 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \vdots & 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Общее решение задачи  $u(t+1) = Au(t)$  в соответствии с утверждением 9.1 записывается с помощью собственных чисел характеристического многочлена, который в данном случае (проверьте) принимает вид

$$\mu^{T+1} - \sum_{i=0}^T a_i \mu^{T-i} = 0.$$

Таким образом, неподвижная точка  $N^*$  будет асимптотически устойчивой, если  $\Delta N_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ . Следовательно, для этого необходимо, чтобы

$$\left| \sum_{i=1}^{T+1} C_i (\mu_i)^t \right| \rightarrow 0,$$

где  $C_i$  — произвольные постоянные, а  $\mu_i$  — корни характеристического многочлена. Последнее означает, что все корни характеристического уравнения должны удовлетворять условию  $|\mu_i| < 1$ . Отметим также, что возможен случай, при котором  $\Delta N_t$  не стремится к нулю, однако выполнено соотношение  $|\Delta N_t| \leq R$ ,  $R > 0$  для любых  $t$ . Тогда относительно неподвижной точки  $N^*$  возникают колебания с амплитудой, не превосходящей величину  $R$ .

**Пример 9.1.** Пусть численность (в рассматриваемом случае относительная, т.е. действительная численность, деленная на максимально возможную для данной экологической системы) популяции определяется уравнением Рикера с запаздыванием:

$$N_{t+1} = N_t e^{r(1-N_{t-1})}, \quad r > 0. \quad (9.14)$$

Неподвижные точки соответствующей динамической системы удовлетворяют уравнению

$$(1 - e^{r(1-N^*)})N^* = 0,$$

т.е.  $N_1^* = 0$ ,  $N_2^* = 1$ . Для первой неподвижной точки уравнения, используя предыдущие общие рассуждения, получим  $\Delta N_{t+1} = \Delta N_t e^r + o(\Delta N)$ . Отсюда следует, что в линейном приближении  $\Delta N_{t+1}/\Delta N_t = e^r > 1$  при  $r > 0$ . Следовательно, неподвижная точка  $N_1^*$  неустойчива при всех значениях параметра.

Для  $N_2^* = 1$  имеем

$$\Delta N_{t+1} - \Delta N_t + r \Delta N_{t-1} = 0.$$

Полагая  $\Delta N_t = \mu^t$ , получим квадратное уравнение  $\mu^2 - \mu + r = 0$ , которое имеет решения:

$$\mu_{1,2} = (1 \pm \sqrt{1-4r})/2, \quad r \leq \frac{1}{4},$$

$$\mu_{1,2} = \rho e^{\pm i\theta}, \quad \rho = \sqrt{r}, \quad \theta = \arctg \sqrt{4r-1}, \quad r > \frac{1}{4}.$$

Здесь  $i$  — мнимая единица.

Общее решение линеаризованного уравнения выражается формулой

$$N_t = C_1(\mu_1)^t + C_2(\mu_2)^t.$$

Если  $0 < r < 1/4$ , тогда оба корня характеристического уравнения действительны и по абсолютной величине меньше единицы. Следовательно, в этом случае  $\Delta N_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , неподвижная точка  $N_2^*$  является аттрактором.

Если  $r > 1/4$ , то  $\mu_{1,2}$  — комплексно сопряженные, причем  $\mu_1\mu_2 = |\mu_1|^2 = \rho^2 = r$ . Следовательно, если  $1/4 < r < 1$ , то  $|\mu_1| < 1$ ,  $|\mu_2| < 1$  — неподвижная точка остается устойчивой. Тогда

$$\Delta N_t = \rho^t (C_1 \cos(\theta t) + C_2 \sin(\theta t)) = \rho^t C \cos(\theta t + \phi),$$

где  $C$ ,  $\phi$  — новые постоянные, зависящие от  $C_1$  и  $C_2$ . Если  $r \rightarrow 1$ , то  $\theta \rightarrow \arctg\sqrt{3}\frac{\pi}{3}$ . При этом

$$\Delta N_t \approx C \cos\left(\frac{\pi}{3}t + \phi\right),$$

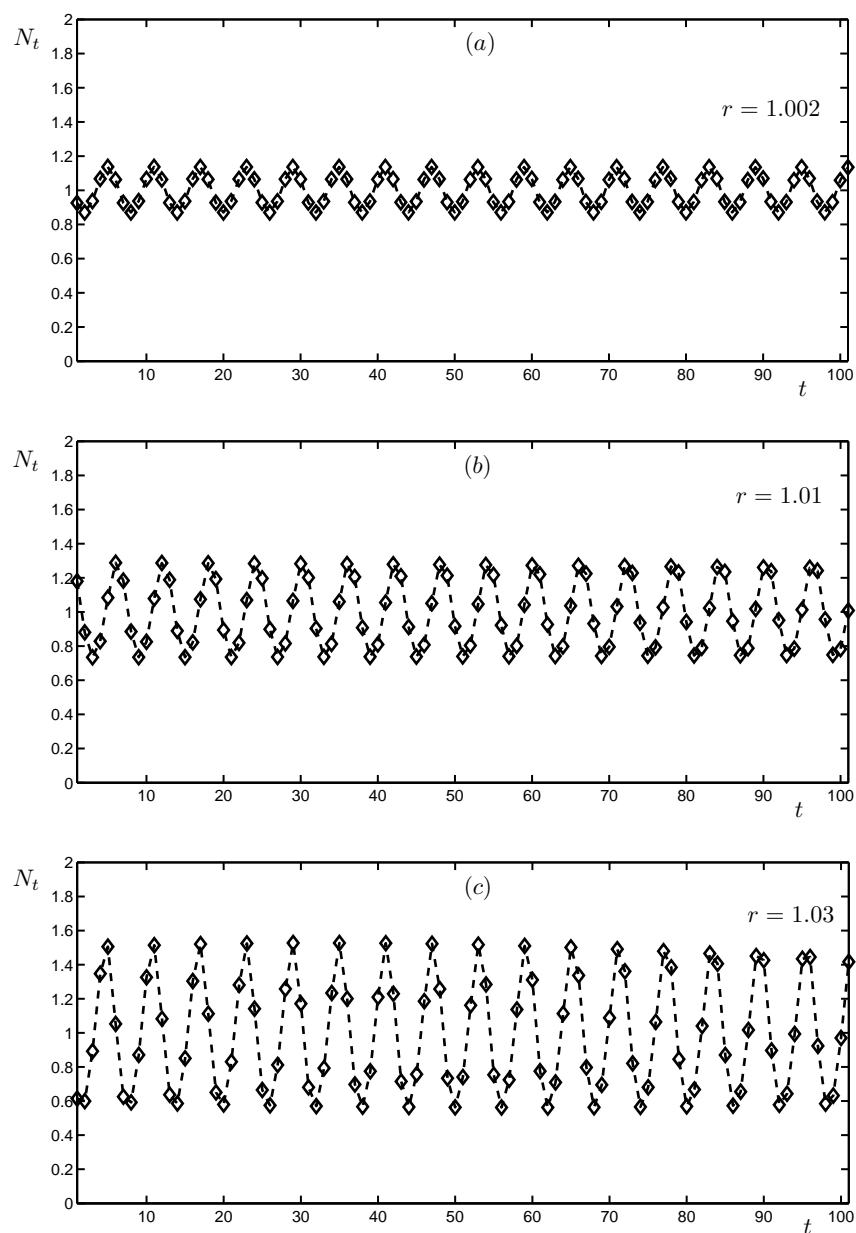
то есть возникают колебания с периодом 6. При  $r > 1$  неподвижная точка  $N_2^*$  становится линейно неустойчивой, однако система продолжает оставаться в окрестности этой неподвижной точки — возникает осцилляторное поведение.

На рис 9.1 приведены траектории системы (9.14) при  $r > 1$ . Следует понимать, что в системе (9.14) не существует в точности периодических траекторий периода 6; однако, если изобразить поведение орбит системы (9.14) на плоскости  $(N_t, N_{t+1})$ , то можно увидеть, что на этой плоскости существует некоторая кривая, к которой стремятся траектории системы (9.14) при  $r = 1 + \Delta r$ , где  $\Delta r > 0$  достаточно мало. Причем фазовая траектория обходит эту кривую приблизительно за шесть итераций. Появление такой кривой при изменении параметра  $r$  является частным случаем бифуркации Неймарка–Сакера.

Подчеркнем, что математические рассуждения, касающиеся появления колебательных решений, носили неформальный характер. Точные формулировки приводятся ниже.

## 9.5 Устойчивость неподвижных точек. Инвариантные множества

Устойчивость неподвижных точек в линейной системе и в нелинейной системе с запаздыванием определялась с помощью собственных чисел линеаризованной в окрестности положения равновесия системы. В общем случае, для системы (9.1), справедлива следующая общая теорема, доказательство которой может быть найдено в, например, [56].



**Рис. 9.1.** Решение уравнения с запаздыванием с дискретным временем (9.14) для различных значений параметра.

**Теорема 9.3.** Пусть задана динамическая система с дискретным временем (9.2):

$$u \mapsto f(u), \quad u \in \mathbb{R}^n,$$

где  $f$  — гладкое отображение из  $\mathbb{R}^n$  в  $\mathbb{R}^n$ . Предположим, что отображение имеет неподвижную точку  $u^*$ :  $f(u^*) = u^*$ . Тогда неподвижная точка  $u^*$  устойчи-



ва (асимптотически), если все собственные значения  $\mu_1, \dots, \mu_n$  матрицы Якоби вектор-функции  $f(u)$ , вычисленной в точке  $u^*$ , удовлетворяют условию  $|\mu_i| < 1$ . Если же хоть одно собственное значение удовлетворяет условию  $|\mu_i| > 1$ , то положение равновесия  $u^*$  неустойчиво.

Если матрица Якоби, вычисленная в неподвижной точке  $u^*$ , не имеет собственных чисел по модулю равных единице, то можно доказать более общий факт, что динамическая система с дискретным временем (9.2) локально топологически эквивалентна линеаризованной динамической системе  $u_{t+1} = Au_t$ , где  $A$  — соответствующая матрица Якоби.

Теорема 9.3 может быть применена для исследования устойчивости цикла. Устойчивость цикла длины  $k$  определяется собственными значениями матрицы Якоби  $k$ -ой итерации отображения (9.2). Используя правило дифференцирования сложной функции, можно показать, что

$$\left(\frac{\partial f^k}{\partial u}\right)(u(1)) = \left(\frac{\partial f}{\partial u}\right)(u(1)) \cdot \left(\frac{\partial f}{\partial u}\right)(u(2)) \cdot \dots \cdot \left(\frac{\partial f}{\partial u}\right)(u(k)).$$

Здесь  $\left(\frac{\partial f^k}{\partial u}\right)(u(1))$  — матрица Якоби отображения  $f^k(u)$  в точке  $u(1)$ ,  $\left(\frac{\partial f}{\partial u}\right)(u(i))$  — матрица Якоби отображения  $f(u)$  в точках  $u(i)$ ,  $i = 1, 2, \dots, k$ , которые составляют цикл длины  $k$ .

Часто собственные значения  $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_n$  матрицы Якоби также называют *мультипликаторами* неподвижной точки.

Если обозначить через  $n_-, n_0, n_+$  число мультипликаторов неподвижной точки  $u^*$ , лежащих внутри, на и снаружи единичной окружности  $\{\mu \in \mathbb{C} : |\mu| = 1\}$  соответственно, то, аналогично случаю с непрерывным временем (см. главу 4), можно дать следующие определения. Неподвижная точка  $u^*$  называется *гиперболической*, если среди всех мультипликаторов нет равных по модулю единице. Гиперболическая неподвижная точка называется *седловой* (или гиперболическим седлом), если  $n_+n_- \neq 0$ .

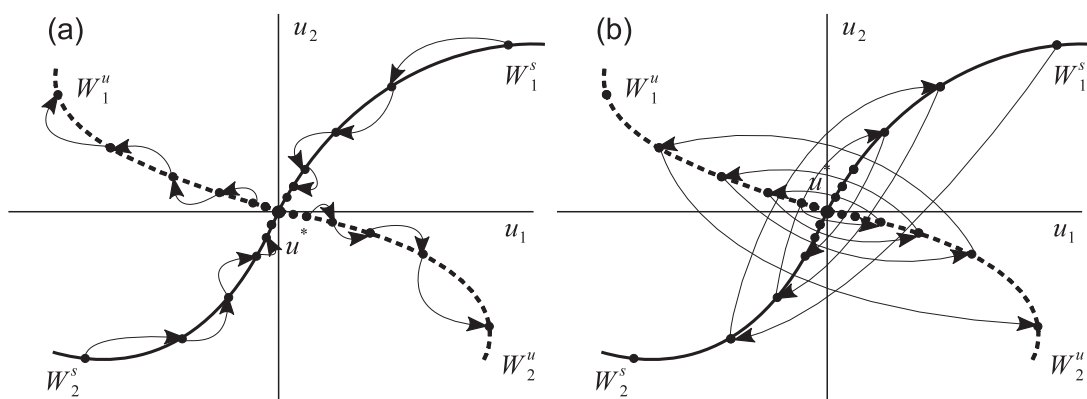
Отметим, что гиперболичность, как и для систем с непрерывным временем, является типичным свойством, негиперболические случаи важно рассматривать только когда система зависит от параметров. В этом случае непрерывное изменение параметра приводит к непрерывному изменению абсолютных величин мультипликаторов, которые в результате этой эволюции часто попадают на единичную окружность.

Для неподвижной точки  $u^*$  рассмотрим следующие множества, предполагая, что наша система обратима в окрестности неподвижной точки:

$$W^s(u^*) = \{u : f^k(u) \rightarrow u^*, k \rightarrow +\infty\},$$

$$W^u(u^*) = \{u : f^k(u) \rightarrow u^*, k \rightarrow -\infty\}.$$

Множество  $W^s(u^*)$  называется *устойчивым множеством* неподвижной точки  $u^*$ , а множество  $W^u(u^*)$ , соответственно, — *неустойчивым множеством* неподвижной точки  $u^*$ .



**Рис. 9.2.** Примеры седловых точек дискретных динамических систем на плоскости. (а) Случай вещественных положительных мультипликаторов  $0 < \mu_1 < 1 < \mu_2$ ; (б) случай вещественных отрицательных мультипликаторов  $\mu_2 < -1 < \mu_1 < 0$ .

Напомним, что множество  $U$  динамической системы называется *положительно инвариантным*, если орбита, начинающаяся в этом множестве, не выходит за его пределы при  $t \rightarrow \infty$ ; множество *инвариантно*, если то же самое справедливо для  $t \rightarrow \pm\infty$ . Неподвижные точки и циклы являются простейшими *замкнутыми* инвариантными множествами. Введенные множества  $W^s$  и  $W^u$  также являются инвариантными множествами. Можно показать, что размерность  $W^s$  совпадает с числом мультипликаторов, лежащих внутри единичного круга на комплексной плоскости, а размерность  $W^u$  — с числом мультипликаторов, лежащих за пределами единичного круга на комплексной плоскости.

Чтобы проиллюстрировать введенные определения и подчеркнуть отличия от случая с непрерывным временем, рассмотрим два примера гиперболического седла на плоскости (рис. 9.2). В случае (а) мультипликаторы  $0 < \mu_1 < 1 < \mu_2$ , и траектория, стартующая в точке на множестве  $W^s(u^*)$  сходится к точке  $u^*$  монотонно. Таким образом, устойчивое множество  $W^s(u^*)$  представляет собой объединение двух инвариантных ветвей  $W_{1,2}^s(u^*)$ , разделенных точкой  $u^*$ . То же самое может быть сказано о множестве  $W^u(u^*)$ , если заменить отображение  $f$  его обратным. Если мультипликаторы отрицательны (случай (б) на рис. 9.2),  $\mu_1 < -1 < \mu_2 < 0$ , то траектории на множествах «прыгают» между двумя компонентами множеств  $W_{1,2}^{s,u}(u^*)$ , которые разделены неподвижной точкой. Отметим, что ветви  $W_{1,2}^{s,u}(u^*)$  инвариантны по отношению ко второй итерации отображения  $f^2$ . Геометрически устойчивое и неустойчивое множества неподвижной точки  $u^*$  представляют собой гладкие кривые, то есть их размерность в рассматриваемом примере равна одному.

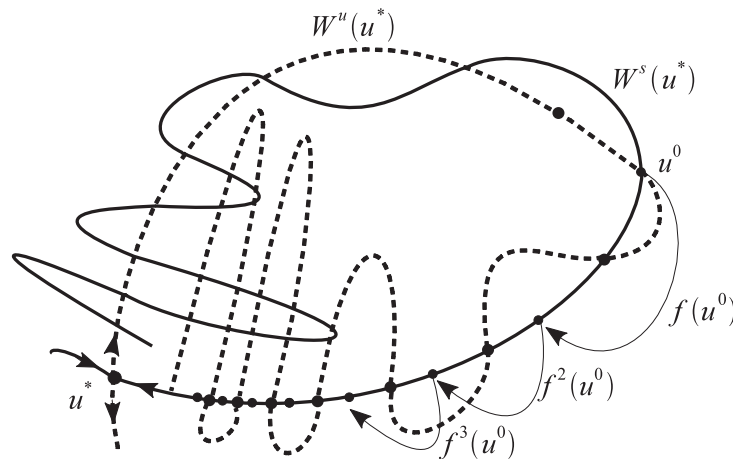
Устойчивые и неустойчивые множества  $W_{1,2}^{s,u}(u^*)$  являются примерами инвариантных кривых — если точка  $u$  принадлежит такой кривой, то любая итерация отображения  $f^k(u)$  также принадлежит этой кривой. Отметим, что инвариантная кривая

не является траекторией.

Глобальное поведение устойчивого и неустойчивого множеств  $W^{s,u}(u^*)$  может быть чрезвычайно сложным. Рассмотрим двумерный случай. Пусть  $u^*$  — неподвижная точка седлового типа с положительными мультипликаторами. Предположим, что множества  $W^s(u^*)$  и  $W^u(u^*)$  пересекаются в точке  $u^0$  под ненулевым углом. Тогда единственная точка пересечения влечет за собой бесконечное число таких пересечений. Действительно, пусть  $u^0$  — точка пересечения  $W^s(u^*)$  и  $W^u(u^*)$ . По определению, она принадлежит обоим инвариантным кривым. Поэтому траектория, начинающаяся в этой точке, сходится к седловой точке  $u^*$ :  $f^k(u^0) \rightarrow u^*$ ,  $k \rightarrow \pm\infty$ . Каждая точка такой траектории — точка пересечения  $W^s(u^*)$  и  $W^u(u^*)$ . Бесконечное число пересечений заставляет инвариантные множества «изгибаться» сложным образом около  $u^*$  (рис. 9.3), так как одновременно орбита должна приближаться к точке  $u^*$  и в случае  $t \rightarrow \infty$  и в случае  $t \rightarrow -\infty$ . Получающаяся в результате «сеть» называется гомоклинической структурой Пуанкаре. Динамические последствия появления гомоклинической структуры также драматичны: около гомоклинической орбиты появляется бесконечное число периодических орбит произвольных периодов [16, 56].

## 9.6 Бифуркация Неймарка–Сакера. Рождение замкнутой инвариантной кривой.

Анализ бифуркации Неймарка–Сакера во многом аналогичен анализу бифуркации Хопфа в системах с непрерывным временем (см. пункт 7.3), поэтому большинство технических деталей вынесено в приложение А.8.



**Рис. 9.3.** Гомоклиническая структура Пуанкаре. Жирная сплошная кривая — устойчивое множество неподвижной точки  $u^*$ , жирная пунктирная кривая — неустойчивое множество.

Возвращаясь к понятию коразмерности бифуркации как наименьшего числа параметров, для которых эта бифуркация возможна, нетрудно проверить, что кроме рассмотренных в главе 3 бифуркаций коразмерности 1, которые характеризуются появлением действительного мультипликатора  $|\mu| = 1$ , в многомерных системах возможен еще один тип бифуркации, для которого достаточно одного параметра. В системах размерности больше одного возможно появление комплексно сопряженных мультипликаторов. Гладким изменением параметра системы часто можно добиться, что пара таких комплексно сопряженных мультипликаторов окажется на единичной окружности на комплексной плоскости. Минимальная размерность системы, в которой возможно такое событие, равна двум.

Рассмотрим двумерную динамическую систему с дискретным временем

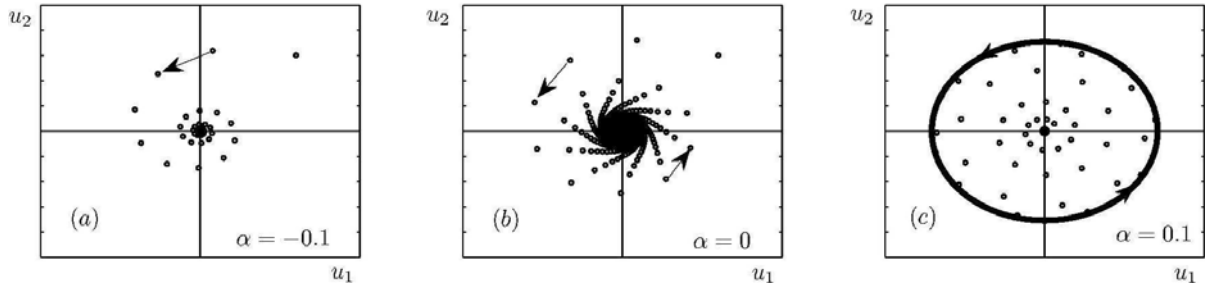
$$u \mapsto f(u, \alpha), \quad u = (u_1, u_2) \in \mathbb{R}^2, \quad \alpha \in \mathbb{R}. \quad (9.15)$$

**Определение 9.1.** *Бифуркация положения равновесия в системе (9.15), соответствующая появлению мультипликаторов  $|\mu_1| = |\mu_2| = 1$ ,  $\mu_1 = \bar{\mu}_2$ , называется бифуркацией Неймарка–Сакера или дискретной бифуркацией Хопфа.*

Для дальнейшего обсуждения будем считать, что положение равновесия находится в начале координат, а критическое значение параметра равно нулю. При прохождении параметром  $\alpha$  бифуркационного значения, очевидно, происходит смена устойчивости неподвижной точки. Из неустойчивой эта точка становится устойчивой или наоборот. В тот момент, когда значение параметра в точности равно бифуркационному значению, неподвижная точка может быть как устойчива, так и неустойчива.

Пусть, например, начало координат устойчиво при  $\alpha = 0$  (линейный анализ в данном случае не дает ответа о характере устойчивости, собственные числа матрицы Якоби равны по модулю единице, однако траектории из малой окрестности начала координат сходятся к точке  $(0, 0)$ ), устойчиво при  $\alpha < 0$  и неустойчиво, если  $\alpha > 0$ . В этом случае при прохождении параметром нулевого значения в малой окрестности начала координат происходит рождение замкнутой инвариантной кривой (точнее, для того чтобы последнее утверждение было справедливым, необходимо проверить некоторые условия невырожденности, сформулированные в приложении А.8). Эта замкнутая инвариантная кривая устойчива (так называемая суперкритическая бифуркация Неймарка–Сакера, рис. 9.4).

Если же при  $\alpha = 0$  неподвижная точка неустойчива, при  $\alpha < 0$  — устойчива, а при  $\alpha > 0$  — неустойчива, то при малых  $\alpha < 0$  гарантированно (опять-таки при выполнении некоторых дополнительных условий невырожденности) появление неустойчивой замкнутой инвариантной кривой. В этом случае бифуркацию называют субкритической. Также как и для бифуркации Андронова–Хопфа, для бифуркации Неймарка–Сакера рассматривают «мягкую» и «жесткую» потери устойчивости, которые мы подробно обсуждали в пункте 7.3.



**Рис. 9.4.** Субкритическая бифуркация Неймарка–Сакера («мягкая» потеря устойчивости).

Замкнутая инвариантная кривая не является траекторией. Ее структура зависит от того, рационально ли отношение величины поворота на каждой итерации и  $2\pi$ . Если отношение рационально, все орбиты на кривой периодичны. В случае иррационального отношения (которое обычно и реализуется) периодических траекторий нет, все траектории плотно заполняют кривую.

**Пример** (продолжение примера 9.1). Рассмотрим вновь уравнение Рикера с запаздыванием:

$$N_{t+1} = N_t e^{r(1-N_{t-1})}. \quad (9.16)$$

Перепишем его в виде двумерной системы, вводя обозначения  $v_t = N_{t-1}$ ,  $u_t = N_t$ .

$$\begin{aligned} u_{t+1} &= u_t e^{r(1-v_t)}, \\ v_{t+1} &= u_t. \end{aligned} \quad (9.17)$$

Ранее было показано, что мультипликаторы матрицы Якоби в точке  $(1, 1)$  находятся как корни квадратного уравнения

$$\mu^2 - \mu + r = 0.$$

При  $r = 1$  имеем

$$\mu_{1,2} = e^{i\frac{\pi}{3}}.$$

Если  $r < 1$ , то неподвижная точка  $(1, 1)$  устойчива, если  $r > 1$  — неустойчива, если  $r = 1$ , то мультипликаторы комплексно сопряженные и по модулю равные одному. Это условие бифуркации Неймарка–Сакера. Действительно, несложно проверить, что и остальные условия невырожденности, приведенные в приложении А.8, выполняются в данном случае, а первая ляпуновская величина отрицательна ( $l_1 = -1/12$ ). Таким образом, в системе (9.17) происходит рождение единственной замкнутой устойчивой инвариантной кривой при  $r > 1$ . Фазовые портреты системы (9.17) приведены на рис 9.5.

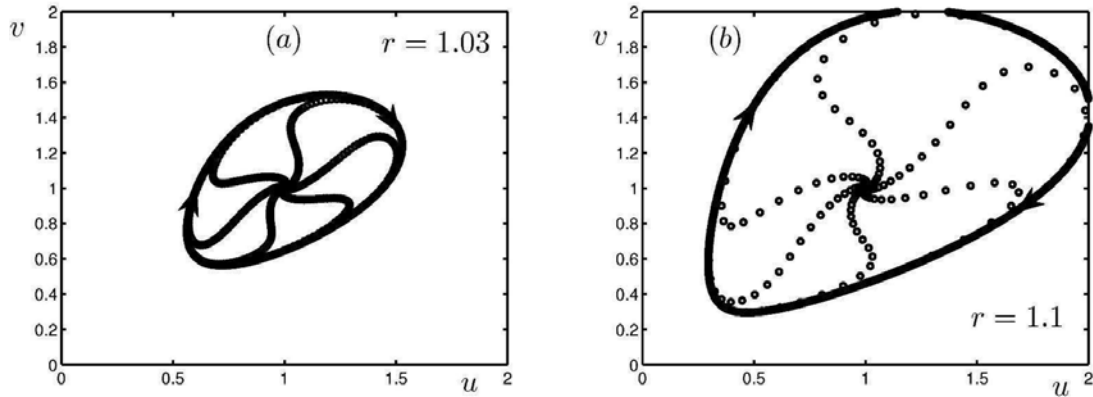


Рис. 9.5. Устойчивая замкнутая инвариантная кривая, появляющаяся в системе (9.17).

**Пример 9.2.** Рассмотрим динамическую систему

$$u_i(t+1) = u_i(t)(k_i u_{i-1}(t) - f(t)), \quad i = 1, 2, 3, \quad u_0(t) \equiv u_3(t) \quad (9.18)$$

Здесь переменные  $u_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$ , такие, что при любых  $t = 1, 2, \dots$  выполнены следующие условия постоянства:

$$u_1(t) + u_2(t) + u_3(t) = 1. \quad (9.19)$$

Система (9.18) представляет дискретный вариант системы гиперциклической репликации (подробнее такие системы с непрерывным временем обсуждаются в главе 10). Из условия (9.19) и уравнений (9.18) следует, что

$$f(t) = k_1 u_1(t) u_3(t) + k_2 u_2(t) u_1(t) + k_3 u_3(t) u_2(t).$$

Так как точка  $(0, 0, 0)$  не удовлетворяет ограничению (9.19), то неподвижные точки системы  $(u_1^*, u_2^*, u_3^*)$  определяются равенствами

$$k_1 u_3^* = k_2 u_1^* = k_3 u_2^*.$$

Введем обозначение

$$c = \left( \frac{1}{k_1} + \frac{1}{k_2} + \frac{1}{k_3} \right)^{-1},$$

тогда

$$u_{i-1}^* = \frac{c}{k_i}, \quad i = 1, 2, 3.$$

При этом

$$f(t) = f^* = c.$$

Матрица Якоби в неподвижной точке имеет вид:

$$J(u^*) = -\frac{1}{c^2} \begin{pmatrix} \frac{1}{k_2} + \frac{1}{k_3} & \frac{1}{k_2} + \frac{k_3}{k_2 k_1} & -\frac{k_1}{k_2 k_3} \\ -\frac{k_2}{k_1 k_3} & \frac{1}{k_1} + \frac{1}{k_3} & \frac{1}{k_3} + \frac{k_1}{k_3 k_2} \\ \frac{1}{k_1} + \frac{k_2}{k_3 k_1} & -\frac{k_3}{k_2 k_1} & \frac{1}{k_1} + \frac{1}{k_2} \end{pmatrix}.$$

Характеристический многочлен имеет вид

$$\mu^3 + 2c\mu^2 + 2c^2\mu + c^3 = 0,$$

откуда следует, что  $\mu_1 = -c$ ,  $\mu_{2,3} = -c(\frac{1}{2} \pm i\frac{\sqrt{3}}{2})$ . Таким образом, неподвижная точка системы (9.18) асимптотически устойчива, если  $c < 1$ .

В случае незначительного превышения параметром  $c$  области устойчивости  $0 < c < 1$ , характер поведения системы меняется и наблюдается бифуркация рождения инвариантной кривой, которая представляет собой устойчивый цикл длины 6 (число  $\frac{\pi}{3}$  кратно  $2\pi$ ). В области существования устойчивого цикла величина  $f_t$  осциллирует между фиксированными пределами.

## 9.7 Примеры моделей «хозяин–паразит» с дискретным временем

Приведем ряд примеров математических моделей, описывающих взаимодействие типа «хозяин–паразит» («хищник–жертва»). Общий вид математической модели с дискретным временем задается системой [98]

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_t f(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= N_t(1 - f(N_t, P_t)), \end{aligned} \quad (9.20)$$

где  $N_t, P_t$  — численности жертв и хищников соответственно. Здесь  $f(N, P)$  — нелинейная функция, такая, что  $0 < f(N, P) < 1$ , монотонно возрастающая по  $N$  при фиксированном  $P$  и монотонно убывающая по  $P$  при фиксированном  $N$ . Можно показать (см. упражнения), что устойчивость неподвижных точек этого отображения  $(N^*, P^*)$  определяется величинами собственных значений, которые удовлетворяют квадратному уравнению

$$\mu^2 - \mu(1 - rN^* f'_N(N^*, P^*) - N^* f'_P(N^*, P^*)) - rN^* f'_P(N^*, P^*) = 0.$$

Система (9.20) была предложена энтомологами, чтобы понять, каким образом популяция паразитов может контролировать численность насекомых. Первым применил ее Уильям Томпсон [158], который в качестве функции  $f(N, P)$  взял выражение  $\exp(-aP/N)$ . Несколько позже аналогичная модель была проанализирована Николсоном и Бейли [143], которые рассмотрели зависимость  $f(N, P) = Ne^{-aP}$ .

**Пример 9.3** (Модель Николсона–Бейли). Пусть  $N_t$  — численность популяции некоторого вида (жертв) в момент времени  $t$ , который представляет собой пищу для паразитов (хищника), численность которого обозначим как  $P_t$ . Рассмотрим следующую модель:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_t e^{-aP_t} \\ P_{t+1} &= N_t(1 - e^{-aP_t}) \end{aligned} \quad (9.21)$$

Предполагается, что  $a > 0$ ,  $r > 1$ . В отсутствии хищников ( $P_t = 0$ ),  $N_{t+1} = rN_t$ , происходит увеличение численности жертв в геометрической прогрессии с показателем  $r > 1$ . С другой стороны, при отсутствии жертв популяция хищников вымирает за одно поколение, так как верна логическая цепочка  $N_t = 0 \Rightarrow P_{t+1} = 0$ . В общем случае наличие хищников уменьшает на каждом временном шаге популяцию жертв в  $e^{-aP_t}$  раз, что, в свою очередь, также отражается на численности хищников на следующем временном шаге и описывается вторым уравнением системы (9.21).

Отображение, задаваемое системой (9.21), имеет две неподвижные точки:

$$N_1^* = P_1^* = 0 \quad \text{и} \quad N_2^* = \frac{r \ln r}{a(r-1)}, \quad P_2^* = \frac{\ln r}{a}.$$

Матрица Якоби отображения (9.21)

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} r e^{-aP} & -arN e^{-aP} \\ 1 - e^{-aP} & aN e^{-aP} \end{pmatrix}.$$

Так как собственные значения матрицы Якоби  $J(0, 0)$  равны  $\mu_1 = 0$ ,  $\mu_2 = r$ , то, если  $r > 1$ , то положение равновесия  $(0, 0)$  неустойчиво. Для второй неподвижной точки

$$J(N_2^*, P_2^*) = \begin{pmatrix} 1 & -aN_2^* \\ \frac{r-1}{r} & \frac{a}{r}N_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & \frac{r \ln r}{1-r} \\ \frac{r-1}{r} & \frac{\ln r}{r-1} \end{pmatrix}.$$

Устойчивость этой неподвижной точки определяется величинами собственных значений, которые удовлетворяют характеристическому уравнению:

$$\mu^2 - \mu\left(1 + \frac{\ln r}{r-1}\right) + \frac{r \ln r}{r-1} = 0.$$

Так как  $\ln r < r - 1$  при  $r > 1$ , то дискриминант этого уравнения меньше нуля, корни уравнения комплексно сопряженные, а их произведение равно

$$\mu_1 \mu_2 = |\mu_1|^2 = \frac{r \ln r}{r-1}.$$

Последнее выражение больше единицы при  $r > 1$ . Следовательно, положение равновесия  $(N_2^*, P_2^*)$  также неустойчиво. Численные решения системы (9.21) показывают, что фазовые координаты  $(N_t, P_t)$  неограниченно растут, при этом происходят колебания численностей насекомых и паразитов.



**Пример 9.4.** Для более реалистического описания взаимодействия хищников и жертв введем в модель эффект насыщения численности популяции жертв, отражающий тот факт, что численность реальной популяции всегда ограничена. Например, более реалистичной моделью будет следующая система:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t \exp(r(1 - \frac{N_t}{K}) - aP_t) \\ P_{t+1} &= N_t(1 - \exp(-aP_t)) \end{aligned} \quad (9.22)$$

Отметим, что не все параметры значимы, так как заменой переменных  $u = N/K$ ,  $v = P/K$ ,  $b = aK$  можно уменьшить число параметров на единицу:

$$\begin{aligned} u_{t+1} &= u_t \exp(r(1 - u_t) - bv_t) \\ v_{t+1} &= u_t(1 - \exp(-bv_t)) \end{aligned} \quad (9.23)$$

Нетривиальные положения равновесия системы (9.23) являются решениями системы уравнений

$$\begin{cases} 1 = \exp(r(1 - u^*) - bv^*) \\ v^* = u^*(1 - \exp(-bv^*)) \end{cases}$$

Из первого уравнения  $v^* = r(1 - u^*)/b$  и, следовательно,  $u^*$  — решения трансцендентного уравнения

$$\frac{r(1 - u^*)}{bu^*} = 1 - \exp(-r(1 - u^*)).$$

Одно решение этого уравнения очевидно:  $u^* = 1$ , и  $v^* = 0$ . Графический анализ показывает, что существует еще одно решение, находящееся между 0 и 1. Это решение теряет устойчивость через бифуркацию Неймарка-Сакера с появлением устойчивой инвариантной кривой.

**Пример 9.5.** Рассмотрим следующую динамическую систему с дискретным временем, также описывающую тип взаимодействия «хищник–жертва»:

$$\begin{aligned} u_{t+1} &= au_t(1 - u_t) - u_tv_t, \\ v_{t+1} &= \frac{1}{b}u_tv_t. \end{aligned} \quad (9.24)$$

Здесь  $u_t$  — относительная численность жертв в момент времени  $t$  (под относительной численностью понимается отношение действительной численности популяции к максимально возможной, которая определяется потенциальной емкостью экосистемы),  $v_t$  — относительная численность хищников в момент времени  $t$ ,  $a, b > 0$  — параметры модели,  $a$  — скорость роста популяции жертв при отсутствии внешних ограничений,  $b$  — параметр, обратно пропорциональный выгоде хищников. При формулировке модели (9.24) предполагалось следующее: в отсутствие хищника динамика численности жертв описывается логистическим уравнением (1.7), отрицательное влияние хищников есть просто билинейная функция, в отсутствие жертв хищники вымирают за

одно поколение. Так как нас интересуют только неотрицательные траектории задачи (9.24), то должны выполняться следующие неравенства:

$$\begin{aligned} 0 < u_t < 1, \\ 0 < v_t < au_t(1 - u_t)/u_t. \end{aligned} \quad (9.25)$$

Кроме того, принимая во внимание анализ дискретного логистического уравнения, рассмотренного в главе 3, мы должны потребовать, чтобы  $0 < a < 4$ .

Для системы (9.24) неподвижные точки — решения системы уравнений

$$\begin{cases} au(1 - u) - uv = u \\ \frac{1}{b}uv = v \end{cases} \Rightarrow A_1 = (0, 0), A_2 = \left(\frac{a-1}{a}, 0\right), A_3 = (b, a(1-b) - 1).$$

Таким образом, может быть три неподвижных точки. Так как мы интересуемся только неотрицательными решениями, то  $A_1$  существует при всех значениях параметров,  $A_2$  существует, если  $a > 1$ ,  $A_3$  существует, если  $b < (a-1)/a$ . Матрица Якоби отображения, задаваемого системой уравнений (9.24), имеет вид

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} a - au - v & -u \\ \frac{1}{b}v & \frac{1}{b}u \end{pmatrix}$$

Определим характер неподвижных точек. Матрица Якоби, вычисленная в первой неподвижной точке, имеет вид

$$J(A_1) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Ее собственные значения —  $\mu_1 = a$ ,  $\mu_2 = 0$ . Из анализа логистического уравнения вытекает, что точка  $A_1$  устойчива при  $0 < a < 1$  и неустойчива при  $a > 1$  (это естественно, так как условие  $0 < a < 1$  обеспечивает вымирание жертв даже в отсутствии хищников).

Для второй неподвижной точки

$$J(A_2) = \begin{pmatrix} 2 - a & \frac{a-1}{ab} \\ 0 & \frac{a-1}{ab} \end{pmatrix}$$

мультипликаторы точки  $A_2$  равны  $\mu_1 = 2 - a$ ,  $\mu_2 = (a-1)/(ab)$ . Следовательно  $A_2$  устойчива при одновременном выполнении условий  $1 < a < 3$  и  $b > (a-1)/a$ . Невыполнение первого из условий влечет появление мультипликатора, равного  $-1$ . Линия  $a = 3$  состоит из точек бифуркаций удвоения периода, вторая кривая бифуркаций коразмерности один —  $b = (a-1)/a$ .

Для третьей неподвижной точки

$$J(A_3) = \begin{pmatrix} 1 - ab & -b \\ \frac{a(1-b)-1}{b} & 1 \end{pmatrix}.$$

Собственные значения будут равны

$$\mu_{1,2} = \frac{1}{2}(2 - ab \pm \sqrt{a^2b^2 + 4a(b-1) + 4}).$$

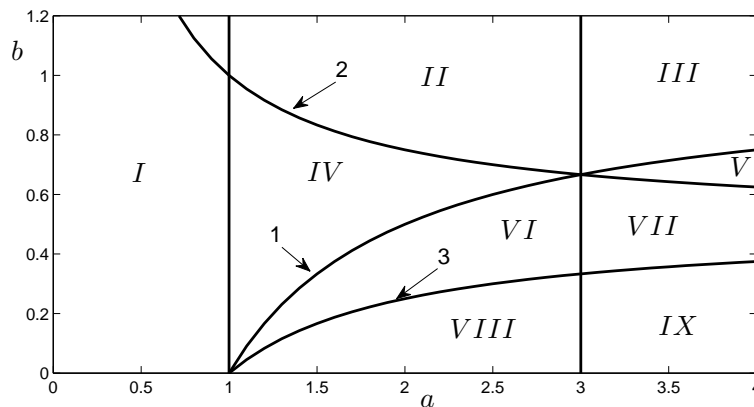
Используя условие  $|\mu_1\mu_2| > 1$ , можно указать области, в которой  $A_3$  будет неустойчива. Так как  $\mu_1\mu_2 = a - 2ab$ , то искомыми областями будут множества  $b > (a + 1)/2a$  и  $b < (a - 1)/2a$ . Если положить  $b = (a - 1)/2a$ , то собственные числа

$$\mu_{1,2} = \frac{1}{4}(5 - a \pm \sqrt{(a - 1)(a - 9)})$$

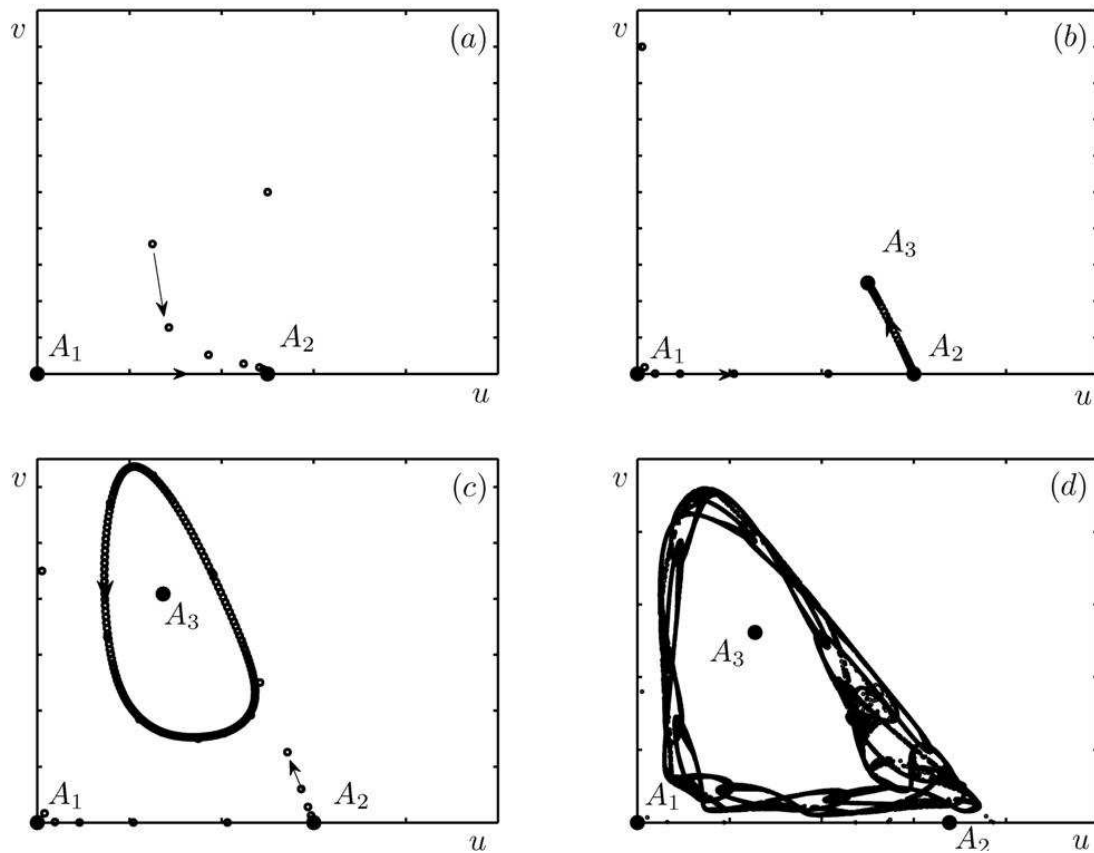
будут комплексно сопряженными и по модулю равными единице при  $1 < a < 9$ , что соответствует бифуркации Неймарка–Сакера. Для определения характера бифуркации необходимо вычислить первое ляпуновское число  $l_1$ . Непосредственное вычисление по формулам, приведенным в приложении А.8, показывает, что  $l_1 = a/(a - 9)$ . Отсюда следует, что если  $1 < a < 9$ , то  $l_1 < 0$ , т.е. появляется устойчивая замкнутая инвариантная кривая.

Всю полученную информацию отобразим на параметрическом портрете, изображенном на рис. 9.6, и проиллюстрируем фазовыми портретами (напомним, что параметрический портрет вместе с характерными для каждой области параметров фазовыми портретами составляют бифуркационную диаграмму).

В области *I* все траектории, удовлетворяющие ограничениям (9.25), стремятся к началу координат, и происходит вымирание обеих популяций. Области *II* и *IV* эквивалентны — кроме неустойчивой неподвижной точки  $A_1$  появляется устойчивая неподвижная точка  $A_2$ , то есть происходит вымирание хищников, в то время как популяция жертв приходит в стационарное состояние (рис. 9.7а).



**Рис. 9.6.** Параметрический портрет системы (9.24). Кривые на графике: 1 :  $(a - 1)/a$ , 2 :  $(a + 1)/(2a)$ , 3 :  $(a - 1)/(2a)$ .



**Рис. 9.7.** Фазовые портреты системы (9.24) для различных областей параметрического портрета, приведенного на рис. 9.6. (a) Фазовый портрет системы (9.24) в областях *I* и *IV* на рис. 9.6; (b) Фазовый портрет системы (9.24) в области *VI* на рис. 9.6; (c) Фазовый портрет системы (9.24) в областях *VIII* и *IX* на рис. 9.6; (d) Фазовый портрет системы (9.24), величины параметров  $a = 3.1$ ,  $b = 0.25555$ .

Если переходить из области *II* в область *III*, то будет происходить бифуркация удвоения периода — фазовый портрет будет схож с рис. 9.7a, однако численность жертв будет стремиться не к неподвижной точке  $A_2$ , которая в области *III* неустойчива, а к устойчивому циклу длины два, который располагается на прямой  $v = 0$ . Если продолжать увеличивать значения параметра  $a$ , то в итоге мы получим хаотическое поведение численности жертв, описываемое дискретным логистическим уравнением. То же поведение справедливо для области *V*, где существует третья неподвижная точка, однако она является неустойчивой. Таким образом, в этих областях происходит вымирание хищников.

При пересечении кривой 1 из области *IV* в область *VI* точка  $A_2$  теряет устойчивость, одновременно с этим появляется устойчивая неподвижная точка  $A_3$  (рис. 9.7b). Аналогичная картина реализуется для области *VII* — существует устойчивая непо-

движная точка  $A_3$ , которая является аттрактором для траекторий системы (9.24) для всех допустимых начальных точек. Для этих областей взаимодействующие популяции приходят в равновесное состояние, наблюдается устойчивый баланс между хищниками и жертвами.

При пересечении кривой 3 из областей  $VI$  и  $VII$  в области  $VIII$  и  $IX$  происходит бифуркация Неймарка-Сакера с рождением устойчивой инвариантной кривой (рис. 9.7с) — численность жертв и хищников изменяется колебательным образом, оставаясь в окрестности неустойчивой неподвижной точки  $A_3$ . Если продолжать удаляться от бифуркационной кривой 3, то амплитуда колебаний увеличивается, и при некоторых значениях параметров численности жертв выйдут за ограничения (9.25), в этом случае система (9.24) не может считаться математической моделью взаимодействия двух видов. Отметим, что возможность описания колебательных режимов должна быть присуща моделям типа (9.20), так как в природе действительно часто наблюдаются устойчивые колебания численности различных взаимодействующих видов.

Дальнейшее поведение решений в областях  $VIII$  и  $IX$  при уменьшении значений  $a$ , как показывает численное моделирование, различно. Дело в том, что анализ эволюции замкнутой инвариантной кривой при изменении параметра чрезвычайно сложен. Возможно последовательное превращение этой кривой в циклы увеличивающихся периодов с дальнейшим переходом к сложному, нерегулярному поведению. Это замечание объясняет некоторую условность параметрического портрета (рис. 9.6). В области  $VIII$  происходит разрушение замкнутой инвариантной кривой, в некоторый момент времени значения фазовых переменных становятся отрицательными, и динамическая система (9.24) не может рассматриваться в качестве математической модели. В области  $IX$  замкнутая инвариантная кривая превращается в сложное множество, к которому стремятся все траектории для допустимых начальных значений (рис. 9.7с), поведение решений становится нерегулярным.

## 9.8 Система Лотки–Вольтерры в случае дискретного времени

Выбор типа математической модели часто осуществляется так, чтобы сделать последующий анализ модели наиболее простым. Во многих случаях вполне уместно применять и системы с непрерывным временем и системы с дискретным временем, а многие утверждения справедливы для обоих случаев.

По аналогии с многомерными системами Лотки–Вольтерры для динамических систем, описываемыми автономными дифференциальными уравнениями, рассмотрим дискретную систему

$$u_i(t+1) = u_i(t) \exp \left( r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j(t) \right), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (9.26)$$

Здесь  $r_i$  — положительные постоянные,  $u_i(t) \geq 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ . Величина и знак

постоянных  $a_{ij}$  определяют эффект воздействия  $j$ -того вида на  $i$ -тый. Если  $a_{ij} \geq 0$  для любых  $i, j$ , то модель описывает взаимодействие  $n$  конкурирующих видов. В общем случае, если  $a_{ij} > 0$ , то вид с номером  $j$  оказывает негативное влияние на вид с номером  $i$  (конкуренция за ресурс пищи, паразит на хозяина, и так далее). Если же  $a_{ij} < 0$ , то влияние  $j$ -того вида позитивно (жертва для хищника, влияние одного вида на другой в случае симбиоза).

Система (9.26) всегда имеет неподвижную точку в начале координат. Другие возможные неподвижные точки — это решение системы линейных алгебраических уравнений:

$$\begin{aligned} r_1 &= \sum_{j=1}^n a_{1j} u_j, \\ &\dots \\ r_n &= \sum_{j=1}^n a_{nj} u_j, \end{aligned} \tag{9.27}$$

которая может иметь как единственное решение, так и бесконечное множество решений или ни одного решения. Полное аналитическое исследование возможных динамических режимов системы (9.26) чрезвычайно затруднительно, однако при довольно сильных дополнительных предположениях можно доказать следующую теорему.

**Теорема 9.4.** Пусть выполнены следующие условия:

- система (9.26) имеет единственное решение;
- траектории системы с начальными условиями лежат в ограниченном множестве в  $\mathbb{R}_+$  для любого  $t > 0$  из ограниченного множества  $U_0 \subset \mathbb{R}_+^n$ ;
- ни одна из координат траектории не стремится к нулю, то есть  $u_i(t) > 0$  для любых  $i$  и  $t > 0$ .

Тогда существует среднее значение численности  $i$ -того вида, определенное равенством

$$\bar{u}_i = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \sum_{t=0}^N u_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Причем  $\bar{u} = (\bar{u}_1, \dots, \bar{u}_n)$  — единственное решение системы (9.26).

*Доказательство.* Уравнение для  $i$ -го вида

$$u_i(t+1) = u_i(t) \exp\left(r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j(t)\right)$$

можно переписать в виде:

$$\frac{u_i(t+1)}{u_i(t)} = \exp\left(r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j(t)\right).$$

Логарифмируя это уравнение ( $u_i(t) > 0$ ), получим

$$\ln u_i(t+1) - \ln u_i(t) = r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j(t).$$

Просуммируем левую и правую часть по  $t$  от нуля до  $N$  и разделим на  $N$ :

$$\frac{\ln u_i(N+1) - \ln u_i(0)}{N} = r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} \frac{\sum_{t=0}^N u_j(t)}{N}.$$

В силу сделанных предположений, левая часть этого равенства стремится к нулю, так как  $u_i(t)$  ограничены при любом  $t$ . Переходя к пределу, получим:

$$0 = r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{u}_j,$$

что и требовалось доказать. □

Доказанное утверждение является обобщением на многомерный случай для дискретных динамических систем принципа постоянства средних Вольтерры (см. теорему 8.1). Это утверждение показывает, что даже в случае сложного динамического поведения траекторий системы (9.26) координаты внутренней неподвижной точки  $\bar{u} = (\bar{u}_1, \dots, \bar{u}_n)$  являются важной характеристикой временного изменения численности популяций.

## 9.9 Многомерные показатели Ляпунова. Хаотические аттракторы

Кроме простых замкнутых инвариантных множеств дискретных динамических систем, таких как положение равновесия, цикл конечной длины, замкнутая инвариантная кривая, возможно существование более сложных замкнутых инвариантных множеств, один из примеров которых приведен на рис. 9.7d. Это так называемые хаотические аттракторы, неформальное обсуждение которых в контексте непрерывных динамических систем приведено в пункте 8.5. Здесь мы дадим точное определение.

**Определение 9.2.** *Асимптотически устойчивое замкнутое инвариантное множество, которое содержит всюду плотную в себе орбиту, называется аттрактором динамической системы.*

Отметим, что это определение справедливо не только для дискретных динамических систем, но и в других случаях (в том числе, для случая непрерывных динамических систем). Как видно из приведенных примеров, аттракторами могут быть множества весьма сложной структуры (см., например, рис. 9.7d). Значительную информацию о таких сложных инвариантных множествах дают показатели и числа Ляпунова многомерных динамических систем.

Пусть  $U$  — сфера в  $\mathbb{R}^n$  единичного радиуса. Рассмотрим гладкое отображение  $f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ , и пусть  $A$  — матрица Якоби, через  $A_m(u)$  обозначим матрицу Якоби отображения  $f^m$ .  $A(u)$  отображает сферу  $U$  в некоторый эллипсоид в  $\mathbb{R}^n$  с ортогональными осями. Действительно, уравнение окружности единичного радиуса можно записать в форме

$$\langle u, u \rangle = \sum_{i=1}^n u_i^2 = 1.$$

Здесь  $\langle u, u \rangle$  — скалярное произведение вектора  $u \in \mathbb{R}^n$  на самого себя.

Пусть  $v = Au$ , тогда в случае невырожденной матрицы  $A$  имеем  $u = Bv$ ,  $B = A^{-1}$ . При этом имеет место равенство:

$$\langle u, u \rangle = \langle Bv, Bv \rangle = \langle B^T Bv, v \rangle = 1.$$

Матрица  $B^T B$  симметрическая и положительно определенная. Ее собственные значения вещественны, положительны и вычисляются по формуле

$$\mu_i = \frac{1}{|\lambda_i|^2},$$

где  $\lambda_i$  — собственные значения матрицы  $A$ . Квадратичную форму  $\langle B^T Bv, v \rangle$  ортогональным преобразованием  $v = Uw$  можно привести к каноническому виду

$$\langle B^T Bv, v \rangle = \sum_{i=1}^n \mu_i w_i^2 = 1.$$

В силу положительности чисел  $\mu_i$  последнее выражение представляет собой эллипсоид в  $\mathbb{R}^n$  с осями, равными  $|\lambda_i|$ ,  $i = 1, \dots, n$ . Все сказанное остается справедливым и в случае отображения  $A_m(u)$ .

Показатели и числа Ляпунова характеризуют наличие растягивающих и сжимающих направлений при анализе близких траекторий динамических систем.

**Определение 9.3.** Пусть  $f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  — гладкое отображение и  $A(u)$  — его матрица Якоби. Через  $r_k^m$ ,  $k = 1, \dots, n$ , обозначим длину  $k$ -ой величины (в порядке убывания) ортогональной оси эллипсоида  $A_m(U)$ ,  $U = \{u: |u_1 - u| \leq 1\}$ .  $k$ -ым числом Ляпунова траектории, начинающейся в  $u_1$ , называется величина

$$l_k(u_1) = \lim_{m \rightarrow \infty} (r_k^m)^{\frac{1}{m}},$$



если этот предел существует.  $k$ -ым показателем Ляпунова траектории, начинающейся в  $u_1$ , называется величина

$$h_k(u_1) = \ln(l_k(u_1)).$$

Из определения следует, что  $l_1 \geq l_2 \geq \dots \geq l_n$  и  $h_1 \geq h_2 \geq \dots \geq h_n$ .

В приведенном определении ляпуновские числа и показатели характеризуют отдельную траекторию. Однако, согласно результатам [56], набор ляпуновских показателей характеризует почти все траектории на аттракторе. Это означает, что числа и показатели Ляпунова одни и те же для почти всех траекторий, начинающихся в области притяжения аттрактора.

Обычно важно только старшее число Ляпунова (или, что эквивалентно, старший показатель Ляпунова). Используя понятие чисел Ляпунова, можно точно определить, что такое *хаотический аттрактор*.

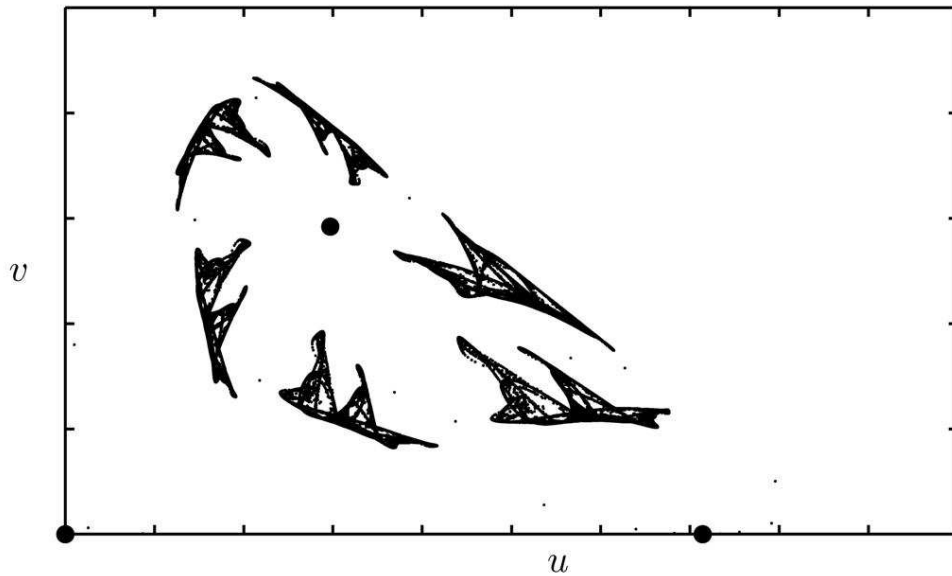
**Определение 9.4.** *Аттрактор называется хаотическим, если старшее число Ляпунова для траектории, всюду плотной в аттракторе, строго больше единицы (старший показатель Ляпунова положителен).*

В силу определения хаотический аттрактор характеризуется разбеганием близких траекторий (в среднем в  $e^{h_1}$  раз за одну итерацию). Другими словами, устойчивость хаотического аттрактора (притяжение близких траекторий) сочетается с неустойчивостью траекторий на самом аттракторе.

**Пример** (продолжение примера 9.5). Снова рассмотрим систему (9.24). При значениях параметров  $a = 3.5$ ,  $b = 2.297$  и типичных начальных условиях траектории системы стремятся к некоторому подмножеству фазового пространства (аттрактору), который имеет причудливую структуру (рис. 9.8). Любая траектория, находящаяся на этом аттракторе, не покинет его и блуждает случайным образом в его пределах.

Отметим, что переход к хаотическому поведению — сложное явление, поэтому параметрический портрет системы (9.24) (рис. 9.6) является очень приблизительным. Он показывает только кривые, на которых происходят простейшие бифуркации и практически ничего не говорит о том, когда в системе (9.24) наблюдаются хаотические аттракторы.

Для вычисления показателей Ляпунова используется следующий алгоритм [56]. Рассматривается  $n$ -мерная динамическая система с дискретным временем  $u \mapsto f(u)$ ,  $u \in \mathbb{R}^n$  и предполагается, что начальные значения  $u_0$  принадлежат аттрактору (для этого достаточно задать произвольные начальные условия из области притяжения аттрактора и проитерировать отображение достаточное число раз).



**Рис. 9.8.** Хаотический аттрактор отображения (9.24). Значения параметров  $a = 3.5$ ,  $b = 2.297$ .

#### Алгоритм вычисления показателей Ляпунова:

1. Задаем  $n$  ортонормированных векторов  $\nu_0^i$ ,  $i = 1, \dots, n$ , присваиваем  $\sigma_0^i = 0$ ,  $t = 0$ .
2. Находим  $u_{t+1} = f(u_t)$ ,  $\nu_i(t+1) = f_u(u_t)\nu_i(t)$ .
3. Ортогонализуя систему векторов  $\nu_i(t+1)$ , получаем векторы  $\tilde{\nu}_i(t+1)$ .
4. Вычисляем  $\sigma_{t+1}^i = \sigma_t^i + \ln \|\tilde{\nu}_i(t+1)\|$ ,  $i = 1, \dots, n$ .
5. Нормируя систему векторов  $\tilde{\nu}_i(t+1)$ , получаем ортонормированный базис на следующем шаге:  $\nu_i(t+1) = \frac{\tilde{\nu}_i(t+1)}{\|\tilde{\nu}_i(t+1)\|}$ ,  $i = 1, \dots, n$ .
6. Увеличиваем время:  $t = t + 1$ .
7. Повторяем пункты 2-6 нужное число  $N$  раз.
8. Получаем окончательную оценку показателей Ляпунова  $h_i \approx \frac{\sigma_N^i}{N}$ ,  $i = 1, \dots, n$ .

**Пример** (продолжение примера 9.5). Получим оценки показателей Ляпунова для различных областей параметров системы (9.24). В областях параметров  $II$ ,  $IV$  и  $VI$  (рис. 9.6) показатели Ляпунова отрицательны  $h_2 < h_1 < 0$  (в этих областях

существует единственная устойчивая неподвижная точка). В областях *VIII* и *IX*, там, где существует устойчивая инвариантная кривая, старший показатель Ляпунова равен нулю, а  $h_2$  отрицателен (этот факт показывает, что траектории стремятся к инвариантной кривой, а на самой кривой расстояние между близкими траекториями остается постоянным). Для многих точек области *IX* выполняется соотношение  $h_2 < 0 < h_1$  — притягивающее множество хаотично. Для некоторых точек из той же области  $0 < h_2 < h_1$ , то есть наблюдается разбегание траекторий, которое происходит в двух направлениях. Отметим, что данная ситуация не совсем типична, так как для хаотических аттракторов двумерных систем обычно один из показателей Ляпунова больше нуля, другой — меньше.

Существование хаотических аттракторов накладывает ограничения на возможность прогноза на длительный промежуток времени. Начальные данные всегда известны с некоторой погрешностью, которая будет возрастать с каждой итерацией в  $h_1$  раз, становясь сколь угодно большой на длительных промежутках времени. Можно провести несложный компьютерный эксперимент, задав сколь угодно близкие начальные значения для траекторий на хаотическом аттракторе и проследить эволюцию этих траекторий (может быть, даже более наглядным примером будет взять два компьютера с различной разрядной сеткой и задать одинаковые начальные значения).

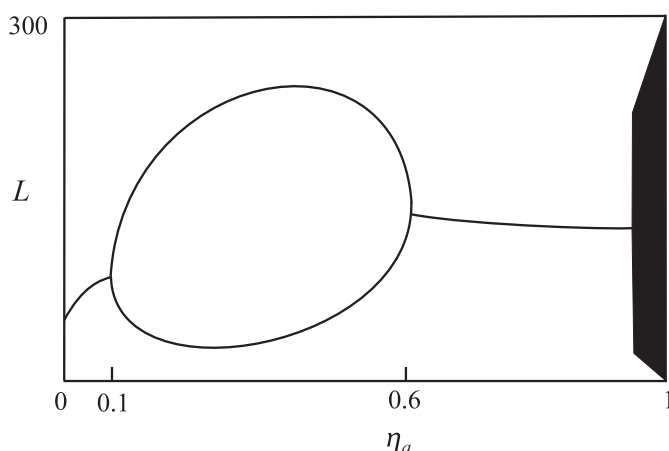
### 9.10 Падение и взлет численности в математической модели популяции жука *Tribolium*

Группа исследователей предложила математическую модель популяции мучного жука *Tribolium* [74]. Понимание причин, оказывающих влияние на изменение численности этого вида насекомых (как, в прочем, и многих других) очень важно, так как предложение стратегий по регулированию численности популяции может дать серьезный экономический эффект.

Жук *Tribolium* имеет три стадии развития: личинки ( $L$ ), куколки ( $P$ ) и непосредственно взрослого насекомого ( $A$ ). Только что отложенная личинка питается около двух недель до вступления в фазу куколки приблизительно той же продолжительности. Модель динамики численности жука, в которой естественно принять за единицу времени две недели, имеет вид (ср. с моделью Лесли):

$$\begin{cases} L_{t+1} = bA_t \\ P_{t+1} = (1 - \eta_l)L_t \\ A_{t+1} = (1 - \eta_p)P_t + (1 - \eta_a)A_t \end{cases}, \quad (9.28)$$

где  $b$  — коэффициент рождаемости (количество личинок, отложенных одним взрослым насекомым за единицу времени),  $\eta_l$ ,  $\eta_p$ ,  $\eta_a$  — коэффициенты смертности личи-



**Рис. 9.9.** Схематическое изображение бифуркационной диаграммы модели (9.29). Бифуркационный параметр — коэффициент смертности взрослых особей.

нок, куколок и взрослых особей соответственно (отношение числа умерших особей за единицу времени к общему числу).

Система (9.28) линейна. Единственная неподвижная точка — начало координат — неустойчива, если  $b > 1$ . Однако, в реальности динамика популяции жука *Tribolium* имеет особенность, которая вносит существенные изменения в предложенную модель. Дело в том, что когда популяция жуков достигает некоторой плотности, взрослые особи начинают поедать куколок и отложенные яйца (будущие личинки), сами личинки также поедают яйца. С учетом этих обстоятельств исходная модель (9.28) приобретает вид

$$\begin{cases} L_{t+1} = bA_t \exp(-c_{ea}A_t - c_{el}L_t) \\ P_{t+1} = (1 - \eta_l)L_t \\ A_{t+1} = (1 - \eta_p)P_t \exp(-c_{pa}A_t) + (1 - \eta_a)A_t \end{cases}, \quad (9.29)$$

где параметры  $c_{ea}$ ,  $c_{el}$ ,  $c_{pa}$  описывают эффект каннибализма. В ходе популяционных экспериментов и наблюдений были найдены значения параметров

$$c_{el} = 0.012, c_{ea} = 0.009, c_{pa} = 0.004, \eta_l = 0.267, \eta_p = 0, \eta_a = 0.0036, b = 7.48.$$

Эффект разрушения естественной динамики может быть вызван искусственным изменением одного из параметров, в данном случае наиболее удобно оперировать коэффициентом смертности взрослых особей  $\eta_a$ . На рис. 9.9 приведена бифуркационная диаграмма системы (9.29), где показана зависимость асимптотической численности личинок от величины коэффициента смертности взрослых особей.

Для относительно низких коэффициентов смертности численность личинок приходит в стационарное состояние (неподвижную точку). При  $\eta_a > 0.1$  существует устойчивый цикл периода два, когда численность личинок колеблется между двумя

существенно различными величинами. Это явление широко известно в популяционной биологии и носит название всплеск численности. Низкая численность приводит к избытку пищи и значительному росту популяции на следующей стадии. В этой точке появляются ограничения роста (для рассматриваемой системы — каннибализм) с последующим уменьшением популяции. При  $\eta_a > 0.6$  цикл исчезает, остается единственная устойчивая неподвижная точка. Для очень высоких значений коэффициента смертности решение имеет сложное непериодическое поведение.

После того как математическая модель построена, начинается этап проверки ее адекватности. В случае системы (9.29), рассматриваемой в качестве модели динамики популяции жука *Tribolium*, сравнение результатов моделирования и экспериментов показывает прекрасное соответствие для всей области значений бифуркационного параметра, включая промежуток сложного, нерегулярного поведения [74].

Вычисление показателей Ляпунова показывает, что старший показатель достаточно близок к нулю, что соответствует существованию замкнутой инвариантной кривой. Результат компьютерных экспериментов, приведенный на рис. 9.10, подтверждает этот вывод.

### 9.11 Области притяжения аттракторов динамических систем

При анализе дискретных динамических систем вида (9.1) кроме выяснения числа и характера различных аттракторов важно знать *области притяжений* этих аттракторов, то есть такие подмножества пространства состояний, что если траектория начинается в этом подмножестве, то со временем она оказывается на аттракторе. Если область притяжения аттрактора совпадает со всем фазовым пространством, то такой аттрактор называется *глобальным*. Уже в случае одномерных отображений области притяжений аттракторов могут быть устроены весьма сложно. Рассмотрим следующий

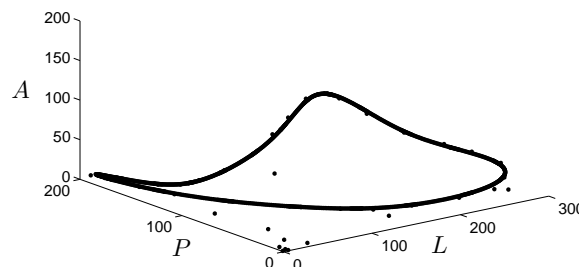


Рис. 9.10. Инвариантная кривая в модели динамики популяции жука *Tribolium* (9.29).

**Пример 9.6.** Задано одномерное отображение

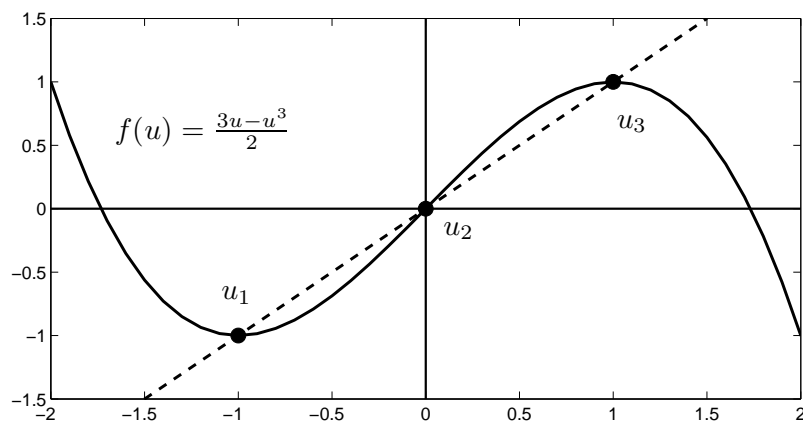
$$u \mapsto f(u) = \frac{3u - u^3}{2},$$

которое имеет три неподвижные точки  $u_1^* = -1$ ,  $u_2^* = 0$ ,  $u_3^* = 1$ , причем первая и третья неподвижные точки устойчивы, вторая — неустойчива.

Рассмотрим область притяжения, например, точки  $u_3^*$ . С помощью графического анализа (рис. 9.11) можно видеть, что интервал  $I_1 = (0, \sqrt{3})$  принадлежит области притяжения  $u_3^*$  (отметим, что  $f(\sqrt{3}) = 0$ ). Начальные условия, принадлежащие интервалу  $I_2 = (-2, -\sqrt{3})$ , отображаются на интервал  $(0, 1)$ , следовательно,  $I_2$  также принадлежит области притяжения точки  $u_3^*$ . Рис. 9.11 показывает, что существует интервал  $I_3$ , точки которого отображаются в  $I_2$ , и т.д. до бесконечности. Следовательно, область притяжения  $u_3^*$  представляет собой объединение бесконечной последовательности неперекрывающихся интервалов  $I_1 \cup I_2 \cup I_3 \cup \dots$ , длины которых быстро убывают.

В двумерном случае границы областей притяжения могут быть устроены еще более сложно.

**Пример 9.7.** (Модель линейно-иерархической конкуренции). Роль внутри- и межвидовой конкуренции являлась и остается предметом непрерывных исследований в экологии и популяционной биологии. Основным вопросом в данной области можно сформулировать следующим образом: что происходит с популяцией двух или более взаимодействующих видов, которые имеют доступ к одному и тому же множеству ресурсов?



**Рис. 9.11.** Отображение  $f(u)$  примера (9.6), иллюстрирующее сложную структуру области притяжения аттракторов.

Будем считать, что, кроме внешнего воздействия конкурентов, каждый из взаимодействующих видов подвержен внутривидовой конкуренции. Отметим, что существует две крайние формы внутривидовой конкуренции. В первом случае (назовем его «тип 1») популяция пытается поддержать всех индивидуумов, следовательно, ресурсы делятся поровну между всеми особями. Типичные примеры первого типа конкуренции — логистическое уравнение или модель Рикера. Конкуренция первого типа может привести к нехватке ресурсов в некоторый момент времени и, как следствие, падению общей численности. Другими словами, в системе возможно колебательное поведение. Во втором случае («тип 2» внутривидовой конкуренции) лишь некоторые особи получают достаточное количество ресурса, колебания численности невозможны. Типичным примером модели, описывающей второй тип конкуренции, является динамическая система  $u_{t+1} = au_t/(1 + bu_t)$ .

Конкуренция часто бывает сильно асимметричной, и, соответственно, ее последствия не одинаковы для всех взаимодействующих видов. Крайним случаем асимметричной конкуренции является межвидовое отношение аменсализма.

Рассмотрим  $n$  взаимодействующих видов. Рассматривая систему (9.30)

$$\begin{cases} u_1(t+1) = u_1(t)f_1\left(\sum_{j=1}^n a_{1j}u_j(t)\right) \\ \dots \\ u_n(t+1) = u_n(t)f_n\left(\sum_{j=1}^n a_{nj}u_j(t)\right) \end{cases} \quad (9.30)$$

в качестве математической модели анализируемой ситуации, будем предполагать, что все  $a_{ij} = 0$  для  $j > i$ . Это предположение редуцирует систему (9.30) к следующей линейно-иерархической модели с дискретным временем:

$$\begin{cases} u_1(t+1) = u_1(t)f_1(u_1(t)) \\ u_2(t+1) = u_2(t)f_2(a_{21}u_1(t) + u_2(t)) \\ u_3(t+1) = u_3(t)f_3(a_{31}u_1(t) + a_{32}u_2(t) + u_3(t)) \\ \dots \\ u_n(t+1) = u_n(t)f_n\left(\sum_{j=1}^{n-1} a_{nj}u_j(t) + u_n(t)\right) \end{cases} \quad (9.31)$$

Каждый из взаимодействующих видов подвержен внутривидовой конкуренции первого или второго типа. На динамику популяции первого вида не влияют остальные, следовательно, в рассматриваемой модели вид 1 — сильнейший конкурент. Вид 2, кроме внутривидовой конкуренции, подвержен отрицательному влиянию первого вида, но не остальных, и т.д. Соответственно,  $n$ -ый вид является наихудшим конкурентом. Подобные цепи достаточно большой длины наблюдаются в природе. Многочисленные аналитические и численные результаты анализа математических

моделей вида (9.31) приведены в работе [65]. В частности, там даны критерии подавления одного вида другим или совместного сосуществования всех видов для различных случаев внутривидовой конкуренции. Для наших целей достаточно рассмотреть математическую модель иерархической конкуренции двух видов, причем мы изначально зададим явный вид коэффициентов прироста:

$$\begin{cases} u_{t+1} = u_t \exp \{r_1 - u_t\} \\ v_{t+1} = v_t \exp \{r_2 - v_t - au_t\} \end{cases} \quad (9.32)$$

В системе (9.32)  $u_t, v_t$  — плотности популяций первого и второго вида,  $a$  — параметр, описывающий степень отрицательного влияния первого вида на второй. Отметим, что первое уравнение системы (9.32) является уравнением Рикера. Положим  $r_1 = r_2 = 2.6$ ,  $a = 0.001$ . Можно показать, что в данном случае в области  $\mathbb{R}_+^2$  существует четыре устойчивых предельных цикла, которые определяют асимптотическое поведение решений задачи (9.32). Естественно, что для разных начальных точек эволюция будет различной, так как каждый из этих циклов обладает своим собственным бассейном притяжения. Области притяжения всех четырех аттракторов системы (9.32) при указанных значениях параметров приведены на рис. 9.12.

Основной результат приведенных примеров состоит в том, что если динамическая система вида (9.1) допускает существование более чем одного аттрактора (несколько устойчивых неподвижных точек, циклов или замкнутых инвариантных кривых), в такой системе при малом случайном воздействии на данное состояние возможен скачок в область притяжения другого аттрактора. Кроме того, для ряда начальных условий (которые всегда известны приблизительно), практически равновозможны несколько окончательных исходов (так называемый эффект «черных дыр»), и мы опять сталкиваемся с принципиальной невозможностью получения точного прогноза с помощью полностью детерминированных динамических систем.

## 9.12 Упражнения

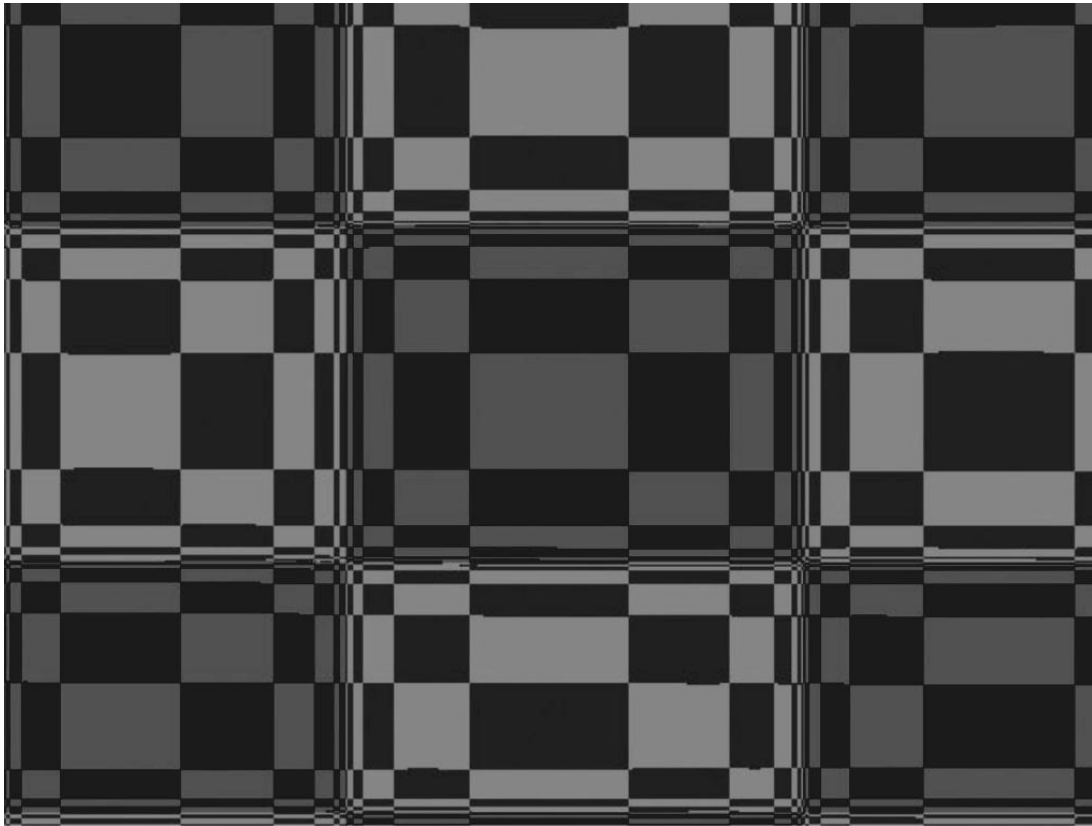
**Упражнение 9.1.** Задана дискретная динамическая система в форме

$$\begin{cases} N_{t+1} = rN_t f(N_t, P_t) \\ P_{t+1} = N_t (1 - f(N_t, P_t)) \end{cases} \quad .$$

Здесь  $f(N, P)$  — нелинейная функция, такая, что  $0 < f(N, P) < 1$ , монотонно возрастающая по  $N$  при фиксированном  $P$  и монотонно убывающая по  $P$  при фиксированном  $N$ . Показать, что положительное положение равновесия  $(N^*, P^*)$  может существовать, и привести необходимые ограничения на параметр  $r$ . Показать, что линейная устойчивость этого положения равновесия гарантируется, если корни уравнения

$$\mu^2 - \mu (1 + rN^* f'_N(N^*, P^*) - N^* f'_P(N^*, P^*)) - rN^* f'_P(N^*, P^*) = 0$$





**Рис. 9.12.** Области притяжения четырех аттракторов системы (9.32) (циклов длины четыре), существующих при  $r_1 = r_2 = 2.6$ ,  $a = 0.001$ . Области притяжения различных аттракторов изображены разным цветом (оттенки серого). На рисунке по оси абсцисс отложены значения величины  $u$ , которые меняются в пределах от 0 до 8, по оси ординат —  $v$  в тех же пределах.

по абсолютной величине меньше одного.

Рассмотреть случай

$$f(N, P) = \left(1 + \frac{aP}{k}\right)^{-k},$$

для которого провести полное исследование системы.

**Упражнение 9.2.** Написать программу для вычисления многомерных показателей Ляпунова. Проверить правильность вычислений, сравнив получаемые результаты со значениями показателей Ляпунова для отображения (9.24) (например, для значений параметров  $a = 3.5$ ,  $b = 2.297$ ,  $h_1 = 0.033$ ,  $h_2 = -0.044$ ).

**Упражнение 9.3** (Модель линейно-иерархической конкуренции). Для модели (9.31) доказать возможность сосуществования всех видов.

1. Сформулировать условие, которое необходимо наложить на величины параметров  $a_{ij}$ , чтобы в системе (9.31) существовала внутренняя неподвижная точка  $\bar{u}$  (т.е. все  $\bar{u}_i > 0$ ). В этом случае говорят, что система (9.31) подвержена *слабой межвидовой конкуренции*.
2. Найти условие, при котором в системе со слабой межвидовой конкуренцией возможно сосуществование всех взаимодействующих видов.

**Упражнение 9.4.** Провести по возможности полное аналитическое исследование системы (9.32). Найти возможные периодические решения малых периодов. Показать, что при значении параметров  $r_1 = r_2 = 2.1$ ,  $a = 0.0121$  в системе существуют два устойчивых цикла и один неустойчивый, найти эти циклы. Построить бассейны притяжения двух аттракторов в указанном случае.

## Модели предбиологической эволюции

Большинство рассмотренных ранее математических моделей можно определить как модели математической экологии. Нас в основном интересовали экологические аспекты динамики той или иной популяции: например, как изменяется численность популяции при точно сформулированных предположениях на плотностнозависимый коэффициент роста, каковы асимптотические численности конкурирующих популяций, при каких условиях система «хищник–жертва» демонстрирует периодические колебания. Предлагаемые в этой главе модели описывают эволюционные процессы — то есть изучают изменение структуры популяции. В частности, в главе подробно рассматривается математическая модель предбиологической эволюции, предложенная Манфредом Эйгеном для того, чтобы представить возможный сценарий происхождения жизни на Земле.

### 10.1 Первые шаги жизни на Земле

Жизнь зародилась на Земле около 4 миллиардов лет тому назад. В результате многих лет эволюции появились (и исчезли) миллионы различных биологических видов, от простейших вирусов до высших млекопитающих, поражающие нас своим разнообразием, непохожестью друг на друга и приспособленностью к существованию в условиях изменчивой окружающей среды. Основные причины и движущие силы биологической эволюции, которые объясняют многообразие живых форм и их уникальную способность выживать, были сформулированы Чарльзом Дарвином в середине 19 века [17]. Общепризнанные принципы биологической эволюции могут быть кратко представлены в следующем виде.

1. *Наследственность*. Элементы биологической системы должны обладать способностью самовоспроизводиться, причем потомки должны быть похожи на родителей.

2. *Изменчивость*. Воспроизведение элементов биологической системы (мы будем также использовать термин «репликация») должно сопровождаться ошибками в передаче информации от родителя к потомкам, чтобы биологическая система не была однородной.

3. *Естественный отбор* или выживают наиболее приспособленные. Количественно понятие естественного отбора обычно описывается в терминах «приспособленно-



**Рис. 10.1.** (a) Основная догма молекулярной биологии: передача информации во всех живых существах на Земле происходит от молекул ДНК к протеинам через промежуточное звено РНК; (b) Основной постулат РНК мира: молекулы РНК являются одновременно и самовоспроизводящимися элементами системы, и катализаторами.

сти» — среднего числа потомков, достигающих репродуктивного возраста или средней скорости производства таких потомков. В силу пункта 2 приспособленность варьируется в пределах данной биологической системы, и на этом многообразии различных коэффициентов приспособленности действует естественный отбор.

Данные принципы считаются универсальными (с многочисленными дополнениями и уточнениями, но нас интересуют только самые общие принципы). Благодаря этим принципам на Земле эволюционировали и существуют в сегодняшнем виде и одноклеточные бактерии и вид *homo sapiens*.

С другой стороны, все живые существа на Земле, несмотря на их внешнюю непохожесть, объединяет способ передачи информации от родителей к потомкам. Центральная догма молекулярной биологии утверждает, что в биологических системах информация передается от ДНК к протеинам через промежуточное звено РНК (доказано также, что существует передача информации от РНК к ДНК) (рис. 10.1a).

Сделаем несколько пояснений, отметив, что эти пояснения служат для уточнения сути вопроса, не претендуя на какую-либо полноту. Макромолекулы ДНК — это молекулы, в которых хранится вся информация об организме. Данные молекулы могут быть описаны как линейные последовательности нуклеотидов. Всего таких нуклеотидов, использующихся в построении ДНК, четыре. Таким образом, алфавит ДНК — это четыре буквы  $\{T, C, A, G\}$ , где каждая буква отвечает определенному нуклеотиду. Молекулы ДНК обладают способностью производить свои копии, для этого им необходимы вспомогательные элементы — катализаторы, которые обеспечивают высокую точность и стабильность копирования. Такими катализаторами служат белки, информация о структуре которых также записана в ДНК. Белки в самом первом приближении — это линейные последовательности, состоящие из 20 аминокислот. Таким образом, чтобы произвести копию (оставить потомка), ДНК необходимо сначала отправить инструкции по генерации белков, которые затем катализируют процесс репликации. Передача таких инструкций происходит с помощью еще одного вида макромолекул, который также построен из четырех нуклеотидов, — РНК.

Описанный выше алгоритм неизменен практически для всех живых существ на

Земле, более того, генетический код (т.е. правила перевода четырехбуквенной последовательности РНК в 20-ти буквенную последовательность белков) также универсален. Отсюда следует несколько выводов. Один из основных — это существование общего предка у всех живых существ на Земле. С другой стороны, достаточно очевидно, что такой общий предок, который бы уже обладал системой передачи информации от ДНК к РНК к белкам слишком сложен, чтобы возникнуть в результате некоего случайного явления, другими словами, он также должен быть продуктом эволюции некоторых более простых систем. Перефразируя вопрос: что было раньше, ДНК или белки? Чтобы строить белки, необходимо откуда-то брать информацию, план их построения. Для этого необходима ДНК. Чтобы ДНК могла воспроизводиться, необходимы катализаторы, которыми служат белки. Таким образом мы получаем знаменитую проблемы курицы и яйца.

Решение этой проблемы было предложено в шестидесятых годах прошлого века. Не курица и не яйцо, а то, что посередине! То есть, — макромолекулы РНК (рис. 10.1b). Главное свойство, которое позволяет выдвигать РНК как кандидата на центральное место в проблеме происхождения жизни, — это способность РНК катализировать собственное воспроизводство. Другими словами, РНК обладает способностью хранить информацию (как ДНК), и катализировать химические реакции, ведущие к воспроизводству (как белок). С начала 80-х годов прошлого века широкое распространение получил термин «РНК мир», с помощью которого описывается гипотетическая стадия в эволюции жизни на Земле (данная гипотеза является на сегодня практически универсально признаваемой) [93].

Суммируя, мы имеем идеального кандидата для предбиологической эволюции — линейные последовательности молекул РНК, состоящие из конечного набора букв (мы используем термин «предбиологической», считая, что биологическая эволюция началась с момента использования белков как катализаторов). Данный кандидат отвечает первому пункту принципов эволюции Дарвина, т.е. способен к самовоспроизведению. Самовоспроизведение таких последовательностей может быть описано в терминах химической кинетики, где скорости реакций для молекул разных видов (разного назначения) представляют собой «приспособленность» этих молекул. Репликации не являются безошибочными, и таким образом вносится разнообразие элементов в систему, позволяя естественному отбору выбирать сильнейших. Другими словами, мы имеем систему, в которой возможна эволюция. Ход этой эволюции является нелинейным процессом, для изучения которого необходимо воспользоваться математическими моделями.

Широкое распространение получила модель Манфреда Эйгена (Manfred Eigen, род. 1927, немецкий биофизик, обладатель Нобелевской премии по химии 1967 года) с соавторами [51, 84, 85, 86], которая является объектом исследования в этой главе.

## 10.2 Принцип выживания сильнейших в безошибочной репликации

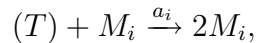
Пусть мы имеем несколько различных видов макромолекул  $M_1, M_2, \dots, M_n$ . Каждая макромолекула может быть представлена в виде последовательности цифр из конечного алфавита:

$$M_i = (s_1^{(i)}, \dots, s_l^{(i)}),$$

где  $s_j^{(i)} \in \{U, C, A, G\}$  для молекул РНК, или  $s_j^{(i)} \in \{0, 1\}$  для двоичных последовательностей. Понятно, что общее число макромолекул заданной длины астрономически велико даже для не очень длинных последовательностей —  $4^l$  или  $2^l$  для РНК и для бинарных последовательностей соответственно, где  $l$  — заданная длина последовательности.

Рассмотрим в начале случай, когда химические реакции протекают без ошибок. В данном пункте мы ограничимся двумя случаями: независимая репликация и автокаталитическая репликация.

В случае независимой репликации мы имеем следующую химическую реакцию:



где  $T$  — это необходимые для синтеза нуклеотиды, а  $a_i$  — скорость реакции. Обозначив через  $y_i$  концентрации соответствующих молекул  $[M_i]$  и применяя закон действующих масс, мы получаем систему несвязанных дифференциальных уравнений в форме

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = a_i, \quad i = 1, \dots, n.$$

Выражение  $\dot{y}_i/y_i$  дает средний вклад  $i$ -ой молекулы в общий рост популяции. Решениями очевидно являются экспоненциальные функции, которые неограниченно возрастают с ходом времени. Чтобы избавиться от данного ограничения, можно воспользоваться двумя эквивалентными подходами: от абсолютных концентраций перейти к относительным  $x_i = y_i / \sum_i y_i$ , либо предположить, что существует некоторый поток, который выводит излишки концентраций так, что общая концентрация  $\sum_i y_i$  остается неизменной и равной одному. Последний случай означает, что скорость роста  $\dot{y}_i/y_i$  уменьшается на величину  $\bar{f}$ , которая не зависит от индекса  $i$ , однако очевидно зависит от времени. Получим

$$\dot{y}_i = y_i(a_i - \bar{f}). \quad (10.1)$$

Используя условие постоянства суммы концентраций, имеем

$$\bar{f} = \sum a_i y_i.$$

Отметим, что  $\bar{f}$  — это средняя приспособленность популяции молекул в момент времени  $t$ . (Проверьте, что уравнение (10.1) получается, если от абсолютных концентраций перейти к относительным.) Далее мы обозначим относительные концентрации через  $x_i$ .

Окончательно получаем, что для независимой репликации система (10.1) принимает вид

$$\dot{x}_i = x_i(a_i - \sum a_j x_j).$$

Естественное фазовое пространство в данном случае — симплекс

$$S_n = \{x_i \in \mathbb{R}_+^n : x_i \geq 0, \sum x_i = 1\},$$

который инвариантен, так как для переменной  $S_n = \sum_i x_i$  и системы (10.1) следует, что

$$\dot{S}_n = (1 - S_n)\bar{f}.$$

Выберем максимальное значение  $a_k = \max_i \{a_1, \dots, a_n\}$ . Тогда

$$\frac{d}{dt} \left( \frac{x_k}{x_i} \right) = \frac{\dot{x}_k x_i - x_k \dot{x}_i}{x_i^2} = (a_k - a_i) \frac{x_k}{x_i},$$

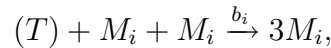
откуда

$$x_k = C e^{(a_k - a_i)t} x_i.$$

Следовательно, для всех  $i \neq k$  имеем  $x_k \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ , что невозможно в силу того, что  $x_1 + \dots + x_n = 1$  и инвариантности симплекса. Поэтому  $x_i \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  и  $i \neq k$ . Кроме того, получим, что  $x_k \rightarrow 1$ , и притягивающим множеством системы является  $k$ -ая вершина симплекса  $(0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$ .

Или, словами, в системе молекул с независимой репликацией и различными скоростями реакций все молекулы, кроме той, что имеет наибольшую скорость реакции, вымирают. Побеждает наиболее приспособленная молекула. На этом эволюция заканчивается.

В случае автокаталитической репликации элементарные химические реакции принимают вид



а соответствующие дифференциальные уравнения —

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = b_i y_i, \quad i = 1, \dots, n.$$

Или, переходя к относительным концентрациям,

$$\dot{x}_i = x_i(b_i x_i - \sum b_j x_j^2).$$

Координаты положения равновесия, находящегося внутри симплекса  $S_n$ , являются решениями системы алгебраических уравнений

$$b_1x_1 = \dots = b_nx_n = \bar{f} = \sum b_jx_j^2, \quad \sum x_i = 1.$$

Отсюда

$$x_i = \frac{1}{b_i \sum b_j^{-1}}.$$

Введем барицентрические переменные, которые переводят это положение равновесия в точку с координатами  $(n^{-1}, \dots, n^{-1})$ :

$$z_i = \frac{b_ix_i}{R}, \quad i = 1, \dots, n, \quad R = \sum b_jx_j, \quad \sum z_i = 1.$$

Эта замена переменных дифференцируема, обратное преобразование

$$x_i = \frac{b_i^{-1}z_i}{R_1}, \quad i = 1, \dots, n, \quad R_1 = \sum b_j^{-1}z_j.$$

В новых переменных получим

$$\begin{aligned} \dot{z}_i &= \frac{b_i\dot{x}_i}{R} - \frac{b_ix_i}{R^2}\dot{R} = \frac{1}{R}b_ix_i(b_ix_iR - \sum b_jx_j^2) \\ &= \frac{1}{R^2}z_iR(z_iR^2 - \sum z_jR^2) = Rz_i(z_i - \sum z_j^2), \end{aligned}$$

где  $R = (\sum b_jz_j)^{-1} > 0$ .

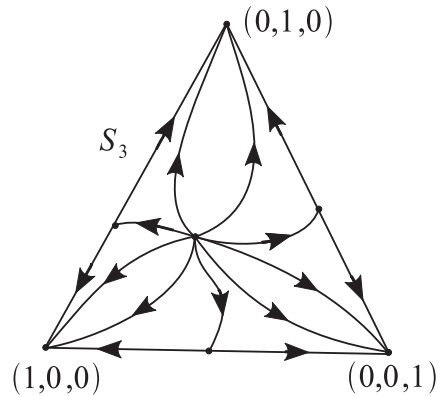
Рассмотрим орбитально эквивалентную систему

$$\dot{z}_i = z_i(z_i - \sum z_j^2). \quad (10.2)$$

Кроме внутреннего положения равновесия  $p = (n^{-1}, \dots, n^{-1}) \in \text{int } S_n$ , система (10.2) имеет положения равновесия, лежащие на границе симплекса  $S_n$ , которая представляет собой симплекс меньшей размерности  $S_{n-1}$ , и т.д. В итоге получим последовательность точек  $p_j^1 = ((n-1)^{-1}, \dots, 0, \dots, (n-1)^{-1})$  (ноль на  $j$ -м месте),  $p_{ij}^2 = ((n-2)^{-1}, \dots, 0, (n-2)^{-1}, \dots, 0, \dots, (n-2)^{-1})$  (ноль на  $i$ -м и  $j$ -м месте) и т.д. Вершины симплекса  $Q_j = (0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$  (единица на  $j$ -м месте) — также положения равновесия системы (10.2). Матрица Якоби, вычисленная в  $p$ , имеет вид

$$J(p) = \frac{1}{n^2} \begin{pmatrix} n-2 & -2 & \dots & -2 \\ -2 & n-2 & \dots & -2 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ -2 & -2 & \dots & n-2 \end{pmatrix}.$$





**Рис. 10.2.** Фазовый портрет системы (10.2) характеризуется траекториями, выходящими из центра симплекса  $S_n$  и идущими в центры граничных симплексов  $S_{n-1}$ .

Непосредственно проверяется, что  $\lambda_1 = n^{-1}$  — собственное число этой матрицы кратности  $n - 1$ . Соответствующие собственные векторы равны  $e_1 = (1, -1, 0, \dots, 0)$ ,  $e_2 = (1, 0, -1, \dots, 0)$ ,  $e_{n-1} = (1, 0, \dots, 0, -1)$ . Собственный вектор  $e_n = (1, 1, \dots, 1)$ , отвечающий собственному числу  $\lambda_2 = -n^{-1}$ , ортогонален всем векторам, лежащим в симплексе  $S_n$  (этот вектор является нормалью к гиперплоскости  $z_1 + \dots + z_n = 1$ ), поэтому это собственное число можно не принимать во внимание при анализе устойчивости  $p$ . Суммируя все вышесказанное, получаем, что  $p$  — неустойчивое положение равновесия (неустойчивый узел, если ограничиваться рассмотрением  $S_n$ ).

Рассмотрим положения равновесия  $p_j^1$ . Данные точки являются внутренними для симплекса  $S_{n-1}$ , и анализ их устойчивости аналогичен проведенному ранее, матрица Якоби имеет собственные числа  $\lambda_1 = (n - 1)^{-1}$  кратности  $n - 2$  и  $\lambda_2 = -(n - 1)^{-1}$ . В отличие от предыдущего случая последнему собственному числу отвечает собственный вектор, который лежит в симплексе  $S_n$ , и, следовательно, все  $p_j^1$  — седла в  $S_n$ , имеющие одномерные устойчивые многообразия. Аналогично устанавливается, что седлами будут центры симплексов  $S_{n-2}$ , и т.д.

В вершинах симплекса  $S_n$  имеем

$$J(Q_j) = \begin{pmatrix} -1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -1 & \dots & 0 \\ \dots & & & \\ 0 & 0 & \dots & -1 \end{pmatrix},$$

следовательно, все  $Q_j$  — устойчивые узлы.

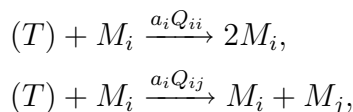
Фазовый портрет системы (10.2) характеризуется траекториями, выходящими из центра симплекса  $S_n$  и идущими в центры граничных симплексов  $S_{n-1}$  (устойчивые многообразия  $p_j^1$ ), в свою очередь, на граничных симплексах существуют устойчивые многообразия  $p_{ij}^2$  и т.д. Все траектории, стартующие в  $S_n$ , за исключением начинающихся на устойчивых многообразиях, попадают в одну из вершин симплекса  $S_n$ .

Предельное поведение системы характеризуется свойством мультистабильности и зависит от начальных условий. Как и в случае независимой репликации, один из видов макромолекул выигрывает борьбу за существование у других, однако отбор определяется не только величинами коэффициентов  $b_i$ , но и начальными концентрациями: типы молекул, которые присутствуют в малых количествах, обречены на вымирание. Схематически фазовый поток системы изображен на рис 10.2.

Принципиальный вывод о результате конкуренции в случае автокаталитической репликации остается тем же, что и в случае независимой репликации — все молекулы, кроме одной, вымирают.

### 10.3 Независимая репликация с ошибками. Квазивиды

Рассмотрим теперь популяцию молекул одинаковой длины  $l$ , при независимой репликации которых возможны ошибки. Система химических реакций в данном случае принимает следующий вид:



где  $Q_{ij}$  — вероятность того, что при репликации молекулы  $M_i$  продуктом реакции будет молекула  $M_j$ . Соответственно,  $Q_{ii} = 1 - \sum_j Q_{ij}$ , или, словами,  $Q_{ii}$  — вероятность события, что репликация прошла без ошибок. Соответствующие дифференциальные уравнения для абсолютных концентраций могут быть записаны в виде

$$\dot{y}_i = a_i Q_{ii} y_i + \sum_{j \neq i} a_j Q_{ji} y_j - \bar{f}(t) y_i,$$

где снова  $\bar{f}(t)$  — излишки концентраций, которые в каждый момент удаляются из системы. Используя условие постоянства суммы концентраций, легко показать, что  $\bar{f}(t) = \sum a_i y_i$  (докажите это). Тот же результат можно получить, если переходить от абсолютных к относительным концентрациям  $x_i$ , и окончательно мы получаем

$$\dot{x}_i = (a_i Q_{ii} - \bar{f}(t)) x_i + \sum_{j \neq i} a_j Q_{ji} x_j = \sum_j a_j Q_{ji} x_j - \bar{f}(t) x_i, \quad i = 1, \dots, 2^l, \quad (10.3)$$

где считаем для простоты, что рассматриваются бинарные последовательности, общая длина которых постоянна и равна  $l$ . Например, если  $l = 3$ , то молекулы, относительные концентрации которых моделируются с помощью уравнения (10.3), могут

быть восьми видов:

$$\begin{aligned} & [0, 0, 0] \\ & [0, 0, 1] \\ & [0, 1, 0] \\ & [1, 0, 0] \\ & [0, 1, 1] \\ & [1, 1, 0] \\ & [1, 0, 1] \\ & [1, 1, 1] \end{aligned}$$

В уравнении (10.3) мы в явном виде подчеркнули зависимость средней приспособленности системы  $\bar{f}(t)$  от времени.

Уравнение (10.3) может быть записано в матричной форме

$$\dot{x} = (W - \bar{f}(t)I)x, \quad (10.4)$$

где  $W = QA$ , матрица  $A$  — это диагональная матрица, с элементами по диагонали  $a_i$ , матрица  $Q$  описана выше, явная ее форма будет приведена ниже, а  $I$  — единичная матрица.

Пусть матрица  $W$  является диагонализируемой, т.е., существует такая матрица  $T$ , что  $\Lambda = TWT^{-1}$ , где  $\Lambda$  — диагональная матрица, где по диагонали стоят собственные числа матрицы  $W$ . Делая замену переменных  $z = Tx$  в (10.4), получим:

$$\dot{z}_i = (\lambda_i - \bar{f}(t))z_i, \quad (10.5)$$

где формально  $\bar{f}(t)$  осталась неизменной, так как  $T^{-1}\bar{f}(t)IT = \bar{f}(t)I$ , а с другой стороны, в силу постоянства концентраций  $z_i$ ,  $\bar{f}(t) = \sum_i \lambda_i z_i$ .

Уравнение (10.4) — это в точности уравнение (10.1) безошибочной независимой репликации. Мы получаем, что асимптотически все  $z_i$  обречены на вымирание, кроме одной переменной, обозначим ее как  $z_1$ , которой отвечает наибольшее собственное число (такое число всегда существует в силу теоремы Фробениуса–Перрона и неотрицательности матрицы  $W$ ). Однако теперь,  $z_i$  — это не отдельные виды молекул, а линейная комбинация концентраций  $x_i$ . Такое облако различных концентраций молекул было названо Эйгеном и Шустером *квазивидом*. Таким образом, в модели репликации с ошибками (10.3) конкуренция происходит не между отдельными молекулами, а между квазивидами, объект отбора в системе не единичная последовательность, а набор последовательностей.

Самый приспособленный квазивид легко найти, если сделать замену переменных  $y = \exp\{\int_0^t \bar{f}(\tau) d\tau\}x$ , после которой система (10.4) приводится к линейной системе

$$\dot{y} = Wy,$$

решение которой выписывается в явном виде. Перейти обратно к координатам  $x$  можно с помощью замены переменных  $x = y / \sum_i y_i$ . Общее решение линейной системы представимо в виде

$$y = \sum C_i \exp\{\lambda_i t\} v_i,$$

где  $C_i$  — произвольные постоянные, а  $v_i$  — собственные векторы, отвечающие собственным числам  $\lambda_i$ . Отсюда следует, что если считать, что  $\lambda_1$  — это наибольшее собственное число, то при  $t \rightarrow \infty$   $x(t) \rightarrow v_1$ , т.е. наиболее приспособленный квазивид может быть найден как собственный вектор, отвечающий наибольшему собственному числу (такой вектор всегда неотрицателен в силу теоремы Фробениуса–Перрона).

Выше мы использовали матрицу  $Q$  в общем виде. Естественно считать, что  $Q_{ij}$  зависит от числа разных элементов алфавита в последовательностях  $i$  и  $j$ . Такая зависимость дается расстоянием Хамминга  $d(i, j)$ , которое для бинарных последовательностей записывается в особенно простом виде:

$$d(i, j) = \sum_{k=1}^{2^l} |M_k^{(i)} - M_k^{(j)}|.$$

Например,  $d([0, 0, 1], [1, 0, 1]) = 1$ , а  $d([0, 1, 1], [1, 0, 0]) = 3$ .

В целях дальнейшего упрощения можно также предположить, что вероятность безошибочного копирования данной буквы последовательности постоянна и не зависит от местоположения. Обозначим эту вероятность как  $q$ . Тогда, очевидно, вероятность безошибочного копирования всей последовательности равна  $q^l$  (считается, что ошибки происходят независимо), а вероятность ошибки  $Q_{ij}$  копирования молекул  $i$  и  $j$  дается выражением

$$Q_{ij} = q^{l-d(i,j)}(1-q)^{d(i,j)},$$

где  $d(i, j)$  — расстояние Хамминга между молекулами  $i$  и  $j$ .

Задав матрицы  $A$  и  $Q$  теоретически, мы всегда можем найти наиболее приспособленный квазивид, однако на практике нахождение собственных чисел и векторов матрицы  $QA$  невыполнимо уже для достаточно скромных  $l$  (напомним, что размерность этой матрицы  $2^l \times 2^l$ ).

Одно из возможных упрощений, когда численно можно находить квазивиды в модели Эйгена, следует из следующего предположения. Пусть последовательность из всех нулей имеет наибольшую приспособленность  $a_0$ , назовем эту последовательность классом 0. Предположим, что все последовательности, которые отличаются от класса 0 одним элементом, имеют одинаковую приспособленность  $a_1$ , назовем их класс 1. Очевидно, что всего таких последовательностей  $l$  штук. Далее, все последовательности, отличающиеся от класса 0 на два элемента, назовем классом 2, их приспособленность  $a_2$ , всего их  $C_l^2$  — число сочетаний из  $l$  по 2. И так далее. Таким образом, мы, упрощая возможные величины коэффициентов приспособленности, заменяем задачу размерности  $2^l \times 2^l$  на задачу размерности  $(l+1) \times (l+1)$ . Матрица  $Q'$

может быть построена с помощью анализа исходной матрицы  $Q$ . Теперь нам нужно найти вероятности мутаций класс в класс. Отметим, что в отличие от матрицы  $Q$ , матрица  $Q'$  уже не будет симметрической (почему?).

Стоит заметить, что часто распределение коэффициентов приспособленности по различным видам в системе называют *ландшафтом приспособленности*.

В качестве примера опять рассмотрим бинарные последовательности длины  $l = 3$ . Всего возможно восемь различных последовательностей, зададим приспособленности в виде  $a_1 = 2$ ,  $a_i = 1$ ,  $i = 2, \dots, 8$ , надежность копирования  $q = 0.9$ . Матрица  $Q$  имеет размерность  $8 \times 8$ , а матрица  $Q' - 4 \times 4$ . Несложно проверить, что для обеих матриц  $W = QA$  и  $W' = Q'A'$  старшее собственное число будет одинаковым и равным 1.5153, а собственные векторы, отвечающие этому собственному числу, выглядят как (с точностью до 4 знаков после запятой)

$$v_1 = (0.5153, 0.1171, 0.1171, 0.1171, 0.0387, 0.0387, 0.0387, 0.0173)$$

для  $W$ , и

$$v'_1 = (0.5153, 0.3512, 0.1162, 0.0173)$$

для  $W'$ . Таким образом, при определенных предположениях относительно ландшафта приспособленности, выводы можно делать на основе матрицы  $W'$ .

Существует множество работ, посвященных вычислению наиболее приспособленного квазивида в зависимости от ландшафта приспособленности (см., например, [155, 169, 170]). Мы рассмотрели наиболее простой случай (которому, впрочем, в литературе уделено наибольшее внимание), когда ландшафт приспособленности имеет единственный пик, а приспособленности остальных молекул одинаковы. Понятно, что выбор возможного ландшафта приспособленности чрезвычайно велик, и мы не будем останавливаться на анализе различных частных случаев.

Подводя итог, отметим, что анализ модели Эйгена (10.3) показывает, что элементом биологической системы под действием естественного отбора является не отдельная определенная молекула, а облако мутантов вокруг этой молекулы, которое Эйген и последователи назвали квазивидом. Согласно динамике системы (10.3), наиболее приспособленный квазивид находится как собственный вектор матрицы  $W$ , отвечающий старшему собственному числу. В результате конкуренции все квазивиды, кроме наиболее приспособленного, вымирают.

Отметим, что распределение концентраций квазивида сильно зависит от точности репликации. Если мы положим  $q = 0.99$  в примере, рассмотренном выше, то квазивид определяется как

$$v'_1 = (0.9412, 0.0571, 0.0017, 0),$$

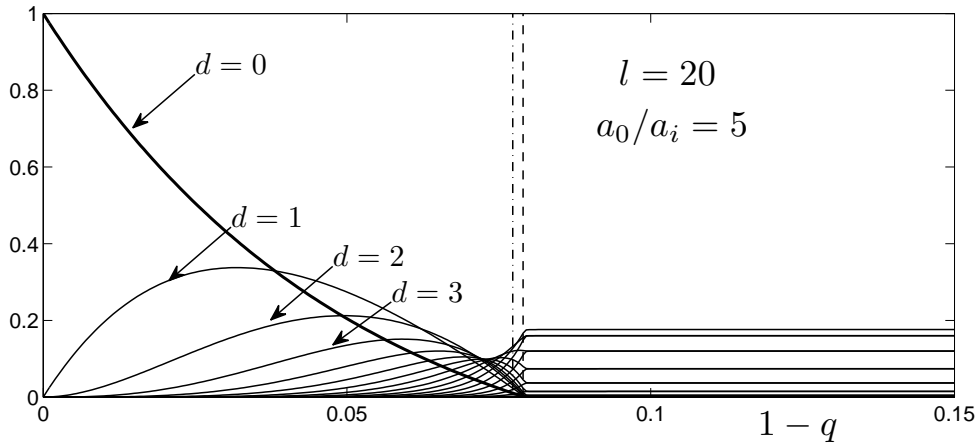
то есть практически вся популяция состоит из молекул, имеющих наибольшую приспособленность. Если же  $q$  мало, то облако мутантов начинает «расплываться». При дальнейшем уменьшении  $q$  происходит явление, которое называется *порог катастроф*.

## 10.4 Порог катастроф и пределы эволюции

Сразу отметим, что мы не будем пытаться давать точное определение порога катастроф, однако предостережем читателя, что при чтении научной литературы вполне возможны различные трактовки данного понятия.

Рассмотрим рис. 10.3. На нем приведены распределения концентраций классов наиболее приспособленных квазивидов в зависимости от надежности копирования (для простоты мы используем описанную выше схему, в которой молекулы разбиваются на классы в соответствии с количеством различий с молекулой, состоящей из нулей). Точнее, по оси абсцисс мы отложили вероятность сделать ошибку при копировании одного элемента  $p = 1 - q$ . При малых  $p$  мы имеем, что наиболее приспособленный класс доминирует в популяции. При  $p \approx 0.045$  концентрация молекул первого класса (то есть таких молекул, которые отличаются от нулевого класса, молекулы, составленной из всех нулей, только одним элементом) становится равной концентрации нулевого класса. Отметим, что индивидуально концентрация молекулы, составленной из нулей, все еще доминирует в популяции, так как в класс 1 входят 20 различных молекул. При  $p \approx 0.05$  концентрация молекул второго класса сравнивается с концентрацией нулевого класса и так далее. Облако мутантов, первоначально сконцентрированное вокруг наиболее приспособленной молекулы, начинает расплываться в пространстве всех возможных последовательностей, пока не происходит порог катастроф. Сам Эйген определяет порог катастроф как «переход между живой химической системой в которой, качественно, наследственность достаточно сильна, чтобы передавать информацию последующим поколениям и неживой системой, в которой стационарное распределение квазивида не несет никакой информации» [85].

Чтобы пояснить определение Эйгена, совсем коротко отметим 2 факта. Во-первых, из рис. 10.3 очевидно, что существует критическая величина  $p_c = 1 - q_c$ , при превышении которой распределение концентраций различных молекул в квазивиде становится равномерным и не меняется при изменении  $q$ . Подчеркнем, что мы говорим о распределении концентраций различных молекул, а не классов. То есть концентрация каждой из  $2^{20} \approx 10^6$  видов молекул в нашем примере одинакова (концентрации классов, очевидно, будут различными, так как некоторые классы содержат множество различных молекул, а некоторые, как например нулевой класс, — только одну). Во вторых, определяя количество информации некоторого дискретного распределения  $\{p_i\}$  с помощью энтропии Шенона  $E = -\sum_i p_i \log p_i$ , можно показать, что равномерное распределение — это распределение с наименьшим количеством информации. Таким образом, стационарный квазивид после порога катастроф не несет никакой информации о наиболее приспособленной молекуле и таким образом не может быть подвержен естественному отбору. Эволюция после порога катастроф заканчивается. Отметим, что порог катастроф в данной системе хорошо знаком физикам как «фазовый переход». Например, фазовый переход происходит, когда вода превра-



**Рис. 10.3.** Порог катастроф в модели Эйгена (10.3). Длина последовательности  $l = 20$ , ландшафт приспособленности имеет единственный пик с высотой  $a = 5$ , остальные коэффициенты  $a_i = 1$ . Показаны распределения нескольких классов в зависимости от надежности копирования, например  $d = 2$  означает класс, который отличается от наиболее приспособленной молекулы на 2 элемента.

щается в пар, — пример фазового перехода от упорядоченного к неупорядоченному состоянию системы.

Как находить порог катастроф? Часто применяется следующий феноменологический критерий: порог катастроф в системе (10.3) отвечает критическому значению  $q$ , при котором происходит исчезновение наиболее приспособленной последовательности (будем считать, что это молекула с индексом 1) в модифицированной модели, где все мутации из молекул с индексами  $2, \dots, 2^l$  в молекулу с индексом 1 положены равными нулю (кратко, обратные мутации в наиболее приспособленный класс запрещены). Первое уравнение в системе (10.3) превратится в

$$\dot{x}_1 = (a_1 Q_{11} - \bar{f}(t)) x_1.$$

В стационарном состоянии, очевидно,  $\bar{f}(\infty) = a_1 Q_{11}$ . Введем обозначение

$$\bar{f}_{i \neq 1}(t) = \frac{\sum_{i \neq 1} a_i x_i}{\sum_{i \neq 1} x_i} = \frac{\bar{f}(t) - a_1 x_1}{1 - x_1}.$$

Отсюда мы получим, что

$$x_1 = \frac{\bar{f}(t) - \bar{f}_{i \neq 1}}{a_1 - \bar{f}_{i \neq 1}},$$

или, в пределе,

$$x_1 = \frac{a_1 Q_{11} - \bar{f}_{i \neq 1}}{a_1 - \bar{f}_{i \neq 1}}.$$

Концентрация  $x_1$  станет равной нулю, когда

$$a_1 Q_{11} - \bar{f}_{i \neq 1} = 0.$$

Вспоминая, что  $Q_{11} = q^l$  и вводя обозначение  $\sigma = \bar{f}_{i \neq 1}/a_1$ , мы получим

$$l_c = \frac{\ln \sigma}{\ln q}.$$

Если предположить, что все  $a_i = a$ , кроме  $a_1$ , то мы получим окончательно

$$l_c = \frac{\ln a/a_1}{\ln q} \approx \frac{s}{1-q} = \frac{s}{p}, \quad (10.6)$$

где  $s = -\ln a/a_1$  (преимущество в естественном отборе молекулы с индексом 1).

Уравнение (10.6) очень часто используют в качестве определения и пояснения порога катастроф для последовательности данной длины с заданной вероятностью ошибки. В общем случае это неверно. Уравнение (10.6) — это достаточно приближительная аппроксимация, выведенная на основе эвристических предположений, используя ландшафт приспособленности, в котором есть единственный пик (порог катастроф, найденный с помощью уравнения (10.6), приведен на рис. 10.3 в виде штрих-пунктирной линии; очевидно, что он отличается от величины параметра, при которой происходит резкое изменение распределения частот на однородное, пунктирная линия на рис. 10.3). Нужно хорошо понимать, что порог катастроф зависит от ландшафта приспособленности (для некоторых ландшафтов он может вообще не существовать [170]).

С другой стороны, уравнение (10.6) накладывает ограничения на размер последовательности, которая может являться объектом эволюции и естественного отбора при заданной вероятности мутации одного элемента последовательности. Отметим, что произведение  $p \cdot l$  дает среднее число мутаций при копировании одной молекулы длины  $l$  в популяции. Следовательно, учитывая, что обычно  $s < 1$ , условие принципиальной возможности эволюции можно определить как в среднем не более чем одна мутация при копировании одной молекулы.

Данный анализ, вкупе с довольно очевидным утверждением, что во время предбиологической эволюции вероятность мутации была достаточно велика (для сравнения приведем вероятности ошибок в современных вирусах,  $p \approx 10^{-4}$ – $10^{-5}$ , обычная длина вирусов —  $10^4$  нуклеотидов, у *Homo sapiens*  $p \approx 10^{-9}$ ), позволяет утверждать, что длина макромолекул была сильно ограничена. Короткая макромолекула не может выполнять много различных функций, поэтому естественно предположить, что первоначально существовали сообщества макромолекул, которые со временем эволюционировали в доисторические клетки. Однако существование таких сообществ (точнее, сообществ различных квазивидов) невозможно в силу того, что в конкуренции побеждает только один квазивид. И мы снова приходим к парадоксу: чтобы увеличить число выполняемых функций (например, увеличить точность копирования),



необходимы длинные последовательности. Чтобы получить длинную последовательность, необходимо увеличить точность копирования.

Чтобы решить эту проблему, Эйген предложил рассмотреть модель сосуществования молекул, которую он назвал гиперциклом.

## 10.5 Закон параболического роста

Прежде чем переходить к рассмотрению модели гиперциклов, предложим другое возможное решение проблемы невозможности сосуществования различных типов макромолекул. Рассмотрим следующую систему:

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = k_i y_i^\alpha - g(N), \quad i = 1, \dots, n, \quad (10.7)$$

где  $k_i > 0$ ,  $\alpha > -1$ , а  $g(N)$  обозначает функцию, которая регулирует скорость роста популяции и зависит только от общей концентрации  $N = \sum_i y_i$ . Перейдем от абсолютных концентраций  $y_i$  к относительным  $x_i = y_i/N$ :

$$\dot{x}_i = \frac{d}{dt} \left( \frac{y_i}{N} \right) = \frac{\dot{y}_i}{N} - x_i \frac{\dot{N}}{N}.$$

Так как  $\dot{N} = \sum k_i y_i^{\alpha+1} - N g(N)$ , то мы получаем

$$\dot{x}_i = N^\alpha x_i (k_i x_i^\alpha - \sum k_i x_i^{\alpha+1}).$$

Введем новую шкалу времени  $t \rightarrow N^\alpha t$ . Окончательно получим систему для динамики относительных концентраций макромолекул в виде

$$\dot{x}_i = x_i (k_i x_i^\alpha - \sum k_i x_i^{\alpha+1}), \quad i = 1, \dots, n. \quad (10.8)$$

Отметим, что системы для независимой и автокаталитической репликаций являются частным случаем уравнения (10.8). В первом случае  $\alpha = 0$ , во втором  $\alpha = 1$ . Также подчеркнем, что для вывода системы (10.8) нам не понадобилось делать предположений о постоянстве суммы концентраций. Единственное предположение — член, отвечающий за регулирование скоростей роста, зависит от общей концентрации макромолекул. Этот член в результате замены переменных сократился.

Мы уже знаем, что в случае  $\alpha = 0$  конкуренцию выигрывает вид (или, точнее, квазивид, мы игнорируем мутации в записи системы уравнений, но формально считаем, что каждая переменная — это некоторый квазивид) с максимальным  $k_i$ , в случае  $\alpha = 1$  — вид, у которого максимально произведение скорости роста и начального условия  $x_i(0)k_i$ . Что происходит в системе (10.8), когда  $\alpha < 0$ ? Рассмотрим сначала эвристические аргументы. Из (10.8) следует, что

$$\frac{d}{dt} \left( \frac{x_i}{x_j} \right) = \frac{x_i}{x_j} (k_i x_i^\alpha - k_j x_j^\alpha).$$

Предположим, что начальные условия таковы, что  $k_i x_i^\alpha(0) - k_j x_j^\alpha(0) > 0$ . Это эквивалентно условию  $k_i/k_j > (x_i(0)/x_j(0))^{-\alpha}$ . Первоначально  $x_i(t)/x_j(t)$  будет расти, однако в некоторый момент мы получим  $k_i/k_j = (x_i(t)/x_j(t))^{-\alpha}$  и рост прекратится. Другими словами  $x_i(t)/x_j(t) \rightarrow \text{const}$ , и в системе (10.8) возможно сосуществование всех видов макромолекул одновременно.

Докажем это утверждение строго, следуя [164]. Во-первых, естественно считать, что пространство состояний системы (10.8) — симплекс  $S_n$ . Далее, у системы (10.8) всегда, кроме случая  $\alpha = 0$ , существует единственное внутреннее положение равновесия  $\hat{x} \in \text{int } S_n$ , которое задается в следующем виде (проверьте):

$$\hat{x}_i = \frac{k_i^{-1/\alpha}}{\sum_j k_j^{-1/\alpha}}.$$

Введем новые координаты так, что  $\hat{x}$  окажется в середине симплекса:

$$z_i = \frac{k_i^{1/\alpha} x_i}{R}, \quad R = \sum_j k_j^{1/\alpha} x_j.$$

Эта замена переменных дифференцируема, а обратная дается выражениями

$$x_i = \frac{z_i}{k_i^{1/\alpha}} R^*, \quad R^* = \frac{1}{\sum_j k_j^{-1/\alpha} z_j}.$$

Получим

$$\dot{R} = \sum_j k_j^{1/\alpha} x_j (k_j x_j^\alpha - \bar{f}) = \sum_j k_j^{(1+\alpha)/\alpha} x_j^{1+\alpha} - R \bar{f},$$

где  $\bar{f} = \sum_j k_j x_j^{\alpha+1}$ . Далее,

$$\begin{aligned} \dot{z}_i &= \frac{k_i^{1/\alpha} \dot{x}_i}{R} - \frac{\dot{R}}{R^2} k_i^{1/\alpha} x_i \\ &= \frac{k_i^{1/\alpha}}{R} x_i (k_i x_i^\alpha - \bar{f} - \frac{\dot{R}}{R}) \\ &= \frac{k_i^{1/\alpha}}{R} x_i (k_i x_i^\alpha - \bar{f} - \frac{\sum_j k_j^{(1+\alpha)/\alpha} x_j^{1+\alpha}}{R} + \bar{f}) \\ &= z_i R^\alpha (z_i^\alpha - \sum_j z_j^{1+\alpha}). \end{aligned}$$

Введем новую шкалу времени  $t \rightarrow R^\alpha t$ . Окончательно получим

$$\dot{z}_i = (z_i^\alpha - \sum_j z_j^{1+\alpha}), \quad i = 1, \dots, n. \quad (10.9)$$

Система (10.9) имеет единственное положение равновесия, которое принадлежит  $\text{int } S_n$ , с координатами  $\hat{z} = (n^{-1}, \dots, n^{-1})$ .

**Теорема 10.1.** *Положение равновесия  $\hat{z} \in \text{int } S_n$  системы (10.9) (а следовательно и равновесие  $\hat{x}$  системы (10.8)) глобально асимптотически устойчиво.*

*Доказательство.* Рассмотрим функцию Ляпунова в виде  $V(z) = \bar{f}(\hat{z}) - \bar{f}(z)$ , где  $\bar{f}(z) = \sum_i z_i^{\alpha+1}$ . Очевидно, что  $V(\hat{z}) = 0$ . Чтобы доказать, что  $V(z) > 0$  для всех  $z \neq \hat{z}$ , вспомним неравенство Гёльдера ([24]):

$$\langle a, b \rangle \leq \left( \sum_j a_j^r \right)^{1/r} \left( \sum_j b_j^s \right)^{1/s},$$

которое справедливо для векторов  $a, b > 0$ , постоянных  $r, s > 0$  таких, что  $1/r + 1/s = 1$ . Если мы возьмем в качестве  $a$  вектор, состоящий из одних единиц, а в качестве  $b = (z_1^s, \dots, z_n^s)$ , где  $s = 1/(\alpha + 1)$  и, соответственно,  $r = -\alpha$ , то получим

$$\bar{f}(z) \leq \frac{1}{n^\alpha} = \bar{f}(\hat{z}).$$

Доказательство того факта, что равенство выполняется тогда и только тогда, когда  $z = \hat{z}$ , остается в качестве упражнения. Заметим, что данное доказательство справедливо только для  $-1 < \alpha < 0$ .

Рассмотрим производную в силу системы:

$$L_t V(z) = -(\alpha + 1) \left( \sum_i z_i^{2\alpha+1} - \left( \sum_i z_i^{\alpha+1} \right)^2 \right).$$

Доказательство отрицательности последнего выражения следует из следующей

цепочки неравенств, справедливой для всех  $z \in \text{int } S_n$ ,  $z \neq \hat{z}$ :

$$\begin{aligned}
0 &< \sum_{i,j=1, i<j}^n \frac{(z_i^{\alpha+1} z_j - z_i z_j^{\alpha+1})^2}{z_i z_j} \\
&= \sum_{i,j=1, i<j}^n (z_i^{2\alpha+1} z_j + z_j^{2\alpha+1} z_i - 2z_i^{\alpha+1} z_j^{\alpha+1}) \\
&= \sum_j \left[ \sum_{i \neq j} (z_j^{2\alpha+1} z_i - z_i^{\alpha+1} z_j^{\alpha+1}) \right] \\
&= \sum_j \left[ z_j^{2\alpha+1} \sum_{i \neq j} z_i - \sum_{i \neq j} z_i^{\alpha+1} z_j^{\alpha+1} \right] \\
&= \sum_j \left[ z_j^{2\alpha+1} (1 - z_j) - \sum_{i \neq j} z_i^{\alpha+1} z_j^{\alpha+1} \right] \\
&= \sum_j \left[ z_j^{2\alpha+1} - z_j^{2\alpha+2} - \sum_{i \neq j} z_i^{\alpha+1} z_j^{\alpha+1} \right] \\
&= \sum_j z_j^{2\alpha+1} - \sum_{i,j} z_i^{\alpha+1} z_j^{\alpha+1} \\
&= \sum_j z_j^{2\alpha+1} - \left( \sum_i z_i^{\alpha+1} \right)^2.
\end{aligned}$$

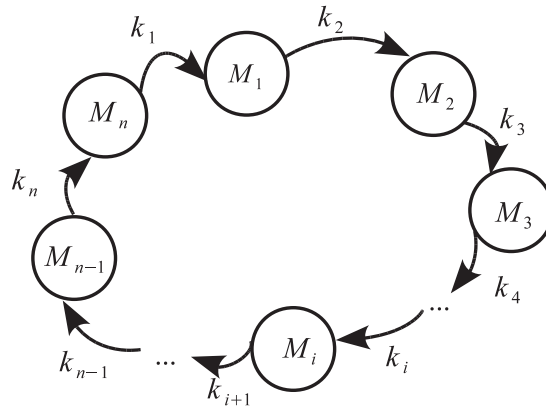
□

Таким образом, доказано, что в системе (10.8) возможно сосуществование всех видов молекул. Насколько такая модель с  $-1 < \alpha < 0$  реалистична? Ведь при выводе уравнений независимой и автокаталитической репликации мы пользовались однозначными уравнениями химической кинетики. Оказывается, существуют реакции, которые приводят к закону роста, описываемому с помощью системы (10.8) [157].

В заключение этого пункта отметим, что закон роста с  $\alpha = 0$  называется экспоненциальным, с  $\alpha = 1$  — гиперболическим, а с  $-1 < \alpha < 0$  — параболическим.

## 10.6 Гиперциклическая репликация

В случае гиперциклической репликации макромолекулы вида  $M_1$  являются катализаторами молекул  $M_2$ , молекулы вида  $M_2$  — катализаторами  $M_3$  и т.д. (точнее говоря, мы снова исключаем из рассмотрения мутации, формально предполагая, что макромолекула  $i$ -го вида представляет собой соответствующий квазивид). На последнем



**Рис. 10.4.** Замкнутый цикл, в котором скорость роста  $M_i$  зависит от концентрации его предшественника  $M_{i-1}$ .

шаге  $M_n$  является катализатором  $M_1$ , и мы получаем замкнутый цикл, в котором скорость роста  $M_i$  зависит от концентрации его предшественника  $M_{i-1}$  (здесь и далее мы считаем что индекс 0 — то же самое, что и индекс  $n$ ,  $M_0 = M_n$ ). Такой *гиперцикл* впервые был предложен Эйгеном [86]. Он представляет собой простейшую форму взаимной помощи: каждый тип молекул, прямо или косвенно, извлекает пользу из всех других, находящихся в гиперцикле.

В качестве аналитического закона для гиперциклической репликации возьмем уравнения

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = k_i y_{i-1}, \quad i = 1, \dots, n.$$

Здесь и далее понимается, что  $0 \equiv n$  в том смысле, что, например,  $y_0 \equiv y_n$ .

Предполагая, что существует постоянный поток, выводящий излишки молекул за пределы системы, найдем, что  $\dot{f} = \sum k_j x_j x_{j-1}$ , и окончательно получим, что система для относительных концентраций макромолекул (квазивидов) принимает вид

$$\dot{x}_i = x_i (k_i x_{i-1} - \sum k_j x_j x_{j-1}). \quad (10.10)$$

Положение равновесия  $p \in \text{int } S_n$  имеет координаты

$$p_i = \frac{k_{i+1}^{-1}}{\sum_{j=0}^{n-1} k_{j+1}^{-1}}, \quad i = 1, \dots, n.$$

С помощью обратимой дифференцируемой замены переменных

$$z_i = \frac{k_{i+1} x_i}{R}, \quad i = 1, \dots, n, \quad R = \sum_{j=0}^{n-1} k_{j+1} x_j$$

переместим положение равновесия  $p$  в центр симплекса  $S_n$ . При этом система (10.10) принимает вид

$$\dot{z}_i = z_i(z_{i-1} - \sum z_j z_{j-1})N(z),$$

где

$$N(z) = \left[ \sum_{j=0}^{n-1} k_{j+1}^{-1} y_j \right]^{-1} > 0.$$

Система

$$\dot{z}_i = z_i(z_{i-1} - \sum z_j z_{j-1}) \quad (10.11)$$

топологически орбитально эквивалентна системе (10.10) (она орбитально эквивалентна системе, которая диффеоморфна (10.10), что и означает топологически орбитальную эквивалентность).

**Теорема 10.2.** *Собственные числа матрицы Якоби гиперциклического уравнения (10.11) в положении равновесия  $p = (n^{-1}, \dots, n^{-1}) \in \text{int } S_n$  даются выражением*

$$\lambda_j = \frac{1}{n} e^{2\pi i j/n}, \quad j = 1, \dots, n-1.$$

(Здесь  $i$  — мнимая единица).

*Доказательство.* Вычислим матрицу Якоби системы (10.11) в точке

$$p = (n^{-1}, \dots, n^{-1}).$$

Так как

$$\left. \frac{\partial \dot{z}_i}{\partial z_j} \right|_{z=p} = -\frac{2}{n^2},$$

если  $j \neq i-1$ , и

$$\left. \frac{\partial \dot{z}_i}{\partial z_j} \right|_{z=p} = \frac{n-2}{n^2},$$

если  $j = i-1$ , то получим

$$J(p) = \frac{1}{n^2} \begin{pmatrix} -2 & -2 & \dots & -2 & n-2 \\ n-2 & -2 & \dots & -2 & -2 \\ \dots & & & & \\ -2 & -2 & \dots & n-2 & -2 \end{pmatrix}.$$

Матрица  $J(p)$  — циркулянт, и ее собственные числа легко находятся. Во-первых, имеется собственное число  $\lambda_n = -n^{-1}$ , которому отвечает вектор  $(1, \dots, 1)$ . Этот вектор

ортогонален симплексу  $S_n$ , и  $\lambda_n$  исключается из анализа устойчивости положения равновесия  $p$ . Для остальных собственных чисел и  $j = 1, \dots, n-1$  имеем

$$\lambda_j = -\frac{2}{n^2} \sum_{k=0}^{n-1} \gamma^{kj} + \frac{1}{n} \gamma^{(n-1)j} = \frac{\gamma^{-j}}{n},$$

где  $\gamma = e^{2\pi i/n}$ . □

Для  $n = 2$  и  $n = 3$  эти собственные числа имеют отрицательную действительную часть, положение равновесия  $p$  — устойчивый узел или фокус. Для  $n = 4$   $\lambda_{1,2} = \pm i/4$ ,  $\lambda_3 = -1/4$ , и однозначного ответа об устойчивости равновесия  $p$  по линейному приближению сделать нельзя. При  $n \geq 5$  положение равновесия  $p$  всегда неустойчиво, так как имеются собственные числа с  $\operatorname{Re} \lambda_j > 0$ .

Проанализируем глобальное поведение траекторий для «коротких» ( $n = 2, 3, 4$ ) гиперциклов. Рассмотрим функцию  $P(z) = -\ln z_1 z_2 \dots z_n$ . Эта функция достигает минимума в точке  $p$ , в остальных точках  $\operatorname{int} S_n$  она строго больше величины  $P(p)$ . Производная  $P(z)$  в силу системы (10.11) имеет вид

$$L_t P(z) = -\sum \frac{\dot{z}_i}{z_i} = -\sum (z_i - \bar{f}) = -\Phi(z),$$

где

$$\Phi(z) = (z_1 + \dots + z_n)^2 - n \sum z_j z_{j-1}$$

(здесь использовано равенство  $z_1 + \dots + z_n = 1$  на  $S_n$ ).

Для  $n = 2$

$$\Phi(z) = (z_1 + z_2)^2 - 2(z_1 z_2 + z_2 z_1) = (z_1 - z_2)^2.$$

Следовательно,  $L_t P(z) \leq 0$ , причем  $L_t P(z) = 0$  только если  $z_1 = z_2$ , т.е.  $z = p$ . По теореме Ляпунова положение равновесия глобально асимптотически устойчиво.

Для  $n = 3$

$$\begin{aligned} \Phi(z) &= (z_1 + z_2 + z_3)^2 - 3(z_1 z_3 + z_2 z_1 + z_3 z_2) \\ &= z_1^2 + z_2^2 + z_3^2 - (z_1 z_3 + z_2 z_1 + z_3 z_2) \\ &= \frac{1}{2} ((z_1 - z_2)^2 + (z_2 - z_3)^2 + (z_3 - z_1)^2). \end{aligned}$$

Аналогичные рассуждения показывают, что  $p$  — глобальный аттрактор.

В случае  $n = 4$  ситуация становится более сложной.

$$\begin{aligned} \Phi(z) &= (z_1 + z_2 + z_3 + z_4)^2 - 4(z_1 z_4 + z_2 z_1 + z_3 z_2 + z_4 z_3) \\ &= [(z_1 + z_3) - (z_2 + z_4)]^2. \end{aligned}$$

Снова  $L_t P(z) \leq 0$ , но в данном случае множество нулей производной вдоль траекторий системы

$$Q = \{z \in S_4: z_1 + z_3 = z_2 + z_4\}$$

не сводится к положению равновесия  $p$ .

По теореме Ласалля (см. пункт 4.5) любая траектория в симплексе  $S_4$  сходится к максимальному инвариантному подмножеству  $M$  множества  $Q$ . Любая точка в  $M$  должна дополнительно удовлетворять равенству

$$\frac{d}{dt}(z_1 + z_3) = \frac{d}{dt}(z_2 + z_4),$$

т.е.

$$z_1 z_4 + z_3 z_2 - (z_1 + z_3) \bar{f} = z_2 z_1 + z_4 z_3 - (z_2 + z_4) \bar{f},$$

или

$$(z_1 - z_3)(z_4 - z_2) = 0.$$

Таким образом,  $M$  содержится в множестве, где  $z_1 = z_3$  или  $z_2 = z_4$ . Инвариантность  $M$  означает, что, если  $z_1 = z_3$ , то  $\dot{z}_1 = \dot{z}_3$ , т.е.  $z_4 - \bar{f} = z_2 - \bar{f}$  или  $z_2 = z_4$ . Аналогично, если  $z_2 = z_4$ , то  $z_1 = z_3$ . Следовательно, множество  $M$  содержит только положение равновесия  $p$ , которое глобально асимптотически устойчиво.

Для  $n \geq 5$  внутреннее положение равновесия всегда неустойчиво. Важно отметить, что на самом деле нас интересует не конечное асимптотическое поведение концентраций, а информация о том, что ни один из видов макромолекул, содержащихся в гиперцикле, не исчезнет (информация, хранящаяся в макромолекулах, должна сохраняться в процессе эволюции).

Напомним, что динамическая система, описывающая экологическую систему, называется экологически устойчивой, если ее траектории равномерно ограничены, и, кроме того, существует такая положительная постоянная  $\delta$ , не зависящая от начальных условий, что с течением времени фазовые координаты остаются больше  $\delta$ . Очевидно, что требование равномерной ограниченности траекторий для модели гиперциклов, рассматриваемой на ограниченном симплексе  $S_n$ , является излишним.

Справедлива следующая теорема.

**Теорема 10.3.** *Модель гиперциклической репликации (10.11) экологически устойчива.*

Строгое доказательство сформулированной теоремы достаточно сложно и может быть найдено в [102].

Предположим теперь, что эволюционный реактор содержит  $n$  типов  $M_1, \dots, M_n$  самовоспроизводящихся молекул, упорядоченных в несколько несвязанных гиперциклов. Это может быть описано перестановкой  $\pi$  множества  $\{1, \dots, n\}$ . Каждая



перестановка разлагается на элементарные циклы  $\Gamma_1, \dots, \Gamma_s$ , которые соответствуют рассмотренному выше гиперциклу. Динамика системы описывается уравнением

$$\dot{x}_i = x_i(k_i x_{\pi(i)} - \bar{f}),$$

где  $k_i > 0$  для всех  $i = 1, \dots, n$ .

Если  $\pi$  состоит из единственного цикла, то с точностью до переопределения индексов получим исходное уравнение гиперциклической репликации. Если элементарный цикл  $\Gamma_j$  состоит из единственного элемента  $i$  (неподвижная точка перестановки  $\pi$ ), то  $M_i$  — молекула автокаталитического типа.

Как и прежде, можно провести замену переменных

$$y_i = \frac{k_{\tau(i)} x_i}{\sum k_{\tau(j)} x_j},$$

где  $\tau = \pi^{-1}$ . В итоге получим систему

$$\dot{y}_i = y_i(y_{\pi(i)} - \bar{f}),$$

положительное положение равновесия которой находится в центре симплекса  $S_n$ .

Предположим, что  $\Gamma_k$  содержит  $m$  индексов  $1, \dots, m$  ( $m \leq 4$ ). Множество

$$Z = \{y \in S_n : y_1 = \dots = y_m\}$$

инвариантно. Рассмотрим функцию  $V = PS^{-m}$ , где  $P = y_1 \dots y_m$  и  $S = y_1 + \dots + y_m$ . Производная в силу системы этой функции равна

$$L_t V = P\Phi(y)S^{-(m+1)},$$

где выражение для  $\Phi(y)$  приведено выше с заменой  $n$  на  $m$ . Как и прежде, это означает, что любая орбита сходится к множеству  $Z$ , и, следовательно,  $y_i/y_j \rightarrow 1$ , если  $i$  и  $j$  принадлежат одному циклу  $\Gamma_k$ .

Если эволюционный реактор содержит только короткие гиперциклы, то все орбиты в  $S_n$  стремятся к множеству

$$W = \{y \in S_n : y_i = y_j \text{ тогда и только когда } i \text{ и } j \text{ принадлежат одному циклу}\}.$$

$W$  — это симплекс с  $s$  краями, который инвариантен. Если ввести координаты

$$z_j = \sum_{i \in \Gamma_j} y_i, \quad j = 1, \dots, s,$$

то получим сужение исходной динамической системы на  $W$ :

$$\dot{z}_j = z_j \left( \frac{1}{|\Gamma_j|} z_j - \bar{f} \right).$$

Это уравнение автокаталитического типа, и, следовательно, все типы макромолекул, кроме одного, исчезают. Следовательно, в точности тот же сценарий справедлив для коротких гиперциклов: исчезают все кроме одного. Какой из гиперциклов окажется лучшим конкурентом, зависит от начальных условий [101].

Опишем эволюцию гиперциклов в эволюционном реакторе. Различные типы самовоспроизводящихся молекул появляются в дискретные промежутки времени через случайные мутации. Первоначально ни один из гиперциклов не замкнут. На этой стадии система содержит одну или более открытых каталитических цепей и экологически неустойчива, так как типы молекул без предшественников, очевидно, исчезают. Если в результате мутации появляется недостающий тип молекул, то начинает действовать петля гиперцикла с обратной связью. Пусть первый из появившихся гиперциклов  $\Gamma_1$ . Если гиперцикл  $\Gamma_1$  короткий, он стремится к положению равновесия. Если это не так, то происходит пульсация (доказано, что для  $n > 4$  в симплексе  $S_n$  появляется замкнутая траектория). В любом случае концентрация каждого типа макромолекул, принадлежащего  $\Gamma_1$ , ограничена снизу положительной константой, и совместная молекулярная информация защищена от малых случайных возмущений.

Из этого следует, что концентрации других типов макромолекул, не принадлежащих  $\Gamma_1$ , стремятся к нулю. Даже если в результате случайной мутации появится другой гиперцикл, то он обречен на исчезновение, так как очевидно, что концентрации молекул в  $\Gamma_1$  изначально имеют превосходство над концентрациями вновь появившегося цикла  $\Gamma_2$  (пространство состояний  $A$ , следовательно,  $y_i \rightarrow 0$ , если  $y_i \in \Gamma_2$ ).

На первый взгляд может показаться, что эволюция гиперциклов отсутствует: первый гиперцикл доминирует. Однако это не так. До сих пор предполагалось, что гиперциклы несвязанны. Если они имеют несколько общих типов макромолекул  $M$ , то получаем иной исход. Пусть  $M_1$  — наследник  $M$  в  $\Gamma_1$ ,  $M_2$  — наследник  $M$  в  $\Gamma_2$ . Если  $y$  обозначает концентрацию  $M$ , то

$$\dot{y}_1 = y_1(k_1 y - \bar{f}), \quad \dot{y}_2 = y_2(k_2 y - \bar{f}),$$

или

$$\frac{d}{dt} \left( \frac{y_1}{y_2} \right) = \frac{y_1}{y_2} (k_1 - k_2) y.$$

Случай  $k_1 = k_2$  маловероятен, поэтому исключим его из рассмотрения. Тогда или  $M_1$  или  $M_2$  преобладает, в зависимости от величин постоянных  $k_1, k_2$ . В частности, если  $k_2 > k_1$ , то  $\Gamma_2$  выигрывает конкуренцию у  $\Gamma_1$ .

Разумеется, описанная модель эволюции гиперциклов достаточно идеализированная. Однако она приводит к правдоподобному сценарию: два отдельных гиперцикла не могут сосуществовать, но один гиперцикл может быть преемником другого, при этом он унаследует некоторые черты предшественника. Такая эволюция соответствует родословной, в которой нет ответвлений, и находится в согласии с рассуждениями о предбиологической эволюции наиболее древнего общего предка, в пределах кото-

рой развился и эволюционировал чрезвычайно сложный и присущий всему живому на Земле аппарат передачи информации от ДНК к протеинам через РНК.

## 10.7 Открытая модель гиперциклической репликации

Условие постоянства сумм концентраций макромолекул во все моменты времени означает, что гипотетический реактор, в котором происходит взаимодействие макромолекул, является замкнутой системой. Однако это условие не является обязательным для образования гиперцикла. Рассмотрим следующую математическую модель гиперциклической репликации

$$\dot{u}_i = k_i u_i(t) u_{i-1}(t) e^{-f(t)} - \delta_i u_i, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad u_0(t) = u_n(t). \quad (10.12)$$

Здесь  $f(t) = \sum_{i=1}^n u_i(t)$ ,  $k_i, \delta_i$  — положительные постоянные, которые характеризуют интенсивности взаимодействия и диссипацию (деструкцию) макромолекул соответственно.

Система (10.12) рассматривается в области  $\mathbb{R}_+^n = \{x_i : x_i \geq 0, i = 1, 2, \dots, n\}$ . На значение функции  $f(t)$  не накладывается никаких ограничений. Начало координат является неподвижной точкой. Легко проверить, что это устойчивый узел.

Для отыскания остальных неподвижных точек системы (10.12) выразим их координаты через величину  $f$ :

$$u_i = \frac{\delta_{i+1}}{k_{i+1}} e^f, \quad i = 0, 1, 2, \dots, n-1, \quad u_0 = u_n. \quad (10.13)$$

Из равенства (10.13) для функции  $f$  получим, что

$$f = \gamma e^f, \quad \gamma = \sum_{i=0}^n \frac{\delta_{i+1}}{k_{i+1}}. \quad (10.14)$$

В зависимости от значения параметра  $\gamma$ , уравнение (10.14) может иметь одно, два или ни одного решения. Случай одного решения соответствует касанию кривой  $y = \gamma e^f$  и прямой  $y = f$ , что реализуется при  $f = -\ln \gamma$ . Подставляя это значение величины  $f$  в уравнение (10.14) получим, что  $\gamma = e^{-1}$ . Если  $\gamma < e^{-1}$ , то возникают две точки пересечения:  $f = f_1$  и  $f = f_2$ . В этом случае система (10.12) имеет соответственно две неподвижные точки, вычисляемые по формулам (10.13).

Рассмотрим случай  $n = 2$ . Матрица Якоби в неподвижных точках имеет вид

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{\delta_1 \delta_2}{k_2} e^f & \frac{k_1 \delta_2}{k_2} - \frac{\delta_1 \delta_2}{k_2} e^f \\ \frac{k_2 \delta_1}{k_1} - \frac{\delta_1 \delta_2}{k_1} e^f & -\frac{\delta_1 \delta_2}{k_1} e^f \end{pmatrix}$$

Характер неподвижных точек, соответствующих значениям  $f = f_1$  и  $f = f_2$ , задается знаком определителя матрицы

$$\det J = \delta_1 \delta_2 (\gamma e^f - 1), \quad \gamma = \frac{\delta_1}{k_1} + \frac{\delta_2}{k_2}.$$

Если определитель положителен, то неподвижная точка будет устойчивым узлом, в противоположном случае — седловой точкой.

Так как  $f_2 > -\ln \gamma$ , то неподвижная точка, отвечающая этому значению величины  $f$ , является устойчивым узлом, в то время как неподвижная точка, отвечающая значению  $f = f_1$ , будет седловой. Таким образом в двумерном случае поведение системы характеризуется бистабильной ситуацией. В зависимости от начальных данных траектории системы стремятся либо к началу координат, либо к неподвижной точке, соответствующей значению  $f = f_2$ .

Исследование характера неподвижных точек системы при  $n = 3$  связано с отысканием собственных значений матрицы третьего порядка, зависящей от шести параметров, что является причиной известных трудностей. Поэтому сделаем следующее упрощающее предположение о том, что  $\delta_i = \delta$ ,  $k_i = k + \varepsilon \tau_i$ ,  $i = 1, 2, 3$ . Здесь  $\varepsilon > 0$  — достаточно малое число (малый параметр), а  $\tau_i$  — величины, такие что  $|\tau| = (\sum_{i=1}^n \tau_i^2)^{1/2} \leq 1$ . Т.е. рассмотрим однопараметрическое возмущение параметров системы  $k_i$  при одинаковых значениях параметров  $\delta_i = \delta$ . Если  $\varepsilon = 0$ , то  $k_i = k$ ,  $i = 1, 2, 3$ .

В этом случае матрица Якоби имеет достаточно простую структуру

$$J_0 = -\frac{\delta^2}{k} e^f \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 - \frac{k}{\delta} e^f \\ 1 - \frac{k}{\delta} e^f & 1 & 1 \\ 1 & 1 - \frac{k}{\delta} e^f & 1 \end{pmatrix}.$$

Эта матрица является циркулянтном (см. пункт 8.3). Для вычисления собственных векторов и собственных значений таких матриц достаточно знать лишь первую строку матрицы. Если  $\varepsilon \neq 0$ , то собственные значения и собственные вектора можно представить в виде разложения по степеням малого параметра  $\varepsilon$ . Важно отметить, что при  $\varepsilon \neq 0$  собственные значения и собственные вектора возмущенной матрицы являются гладкими дифференцируемыми функциями параметра  $\varepsilon$  и мало отличаются от соответствующих значений матрицы при  $\varepsilon = 0$ .

Собственные значения матрицы  $J_0$  имеют вид

$$\lambda_1 = \frac{\delta^2}{k} \left( \frac{1}{\gamma} - e^f \right), \quad \gamma = \frac{3\delta}{k},$$

$$\lambda_{2,3} = -\delta \left( \frac{1}{2} \pm i \frac{\sqrt{3}}{2} \right).$$

Отсюда следует, что неподвижная точка, соответствующая значению  $f = f_2$ , будет устойчива, а неподвижная точка, соответствующая значению  $f = f_1$ , неустойчива. Однако характер поведения системы становится значительно сложнее.

Вблизи устойчивого положения равновесия ( $f = f_2$ ) орбита системы поступательно приближается к неподвижной точке в направлении собственного вектора  $U^1$ , отвечающего собственному значению  $\lambda_1$ . Это поступательное движение сочетается с вращательным движением в плоскости, перпендикулярной вектору  $U^1$ , которое имеет характер устойчивого фокуса. Вблизи неустойчивого положения равновесия ( $f = f_1$ ) характер поведения системы такой же, с той разницей, что орбита поступательно удаляется от положения равновесия в направлении вектора  $U^1$ .

Аналогичный анализ матрицы Якоби в случае  $n = 4$  также позволяет вычислить собственные значения матрицы Якоби:

$$\lambda_1 = \frac{\delta^2}{k} \left( \frac{1}{\gamma} - e^f \right), \quad \lambda_{2,3} = \pm i\delta, \quad \lambda_4 = -\delta.$$

Наличие чисто мнимых собственных значений не позволяет с помощью линейного анализа дать ответ об устойчивости положения равновесия, соответствующего значению  $f = f_2$ . Впрочем, случай  $n = 4$  для замкнутых систем гиперциклической репликации приводит к тем же затруднениям.

Рассмотрим множество

$$Q = \alpha u \in \mathbb{R}_+^n, \quad u_1 + u_3 = u_2 + u_4.$$

Воспользуемся равенством, приведенным в предыдущем пункте:

$$u_1 u_4 + u_2 u_1 + u_3 u_2 + u_4 u_1 = \frac{1}{4} [(u_1 + u_2 + u_3 + u_4)^2 - ((u_1 + u_3) - (u_2 + u_4))^2].$$

Тогда на множестве  $Q$  имеем

$$\frac{df}{dt} = kf \left( fe^{-f} - \frac{4\delta}{k} \right), \quad f = \sum_{i=1}^n u_i(t). \quad (10.15)$$

Так как справедливо, что  $4\delta/k < e^{-1}$ , то система (10.15) имеет три неподвижные точки  $f = 0$ ,  $f = f_1$  ( $0 < f_1 < 1$ ) и  $f = f_2$  ( $f_2 > 1$ ), из которых лишь точка  $f = f_2$  является устойчивой с бассейном притяжения, задаваемым равенством  $f > f_1$ .

Используя те же рассуждения, что и в пункте 10.6 при анализе аналогичного случая в системе гиперцикла, получим, что максимальное множество  $M \subset Q$  содержит только то положение равновесия системы (10.12), которое соответствует значению  $f = f_2$ . Это положение равновесия является асимптотически устойчивым.

При  $n \geq 5$  ( $\varepsilon = 0$ ) положения равновесия системы (10.12), отличные от начала координат, являются неустойчивыми как при  $f = f_1$ , так и при  $f = f_2$ , поскольку

собственные значения матрицы Якоби будут обязательно содержать значения, для которых  $\operatorname{Re} \lambda > 0$ .

С другой стороны, если выполнено условие

$$e^{-n} < \min_i \left\{ \frac{\delta_i}{k_i} \right\} < \gamma < e^{-1}, \quad n \geq 2,$$

то в области  $D = \{u \in \mathbb{R}_+^n : u_i > 1, i = 1, 2, \dots, n\}$  для функции  $\rho = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n u_i^2$  имеем

$$\begin{aligned} L_t \rho = \rho' &= \sum_{i=1}^n u_i^2 k_i \left( (u_{i-1} e^{-u_{i-1}}) e^{-\sum_{j \neq i-1} u_j} - \frac{\delta_i}{k_i} \right) < \\ &< \sum_{i=1}^n u_i^2 k_i \left( e^{-1} e^{-(n-1)} - \frac{\delta_i}{k_i} \right) < 0. \end{aligned}$$

Последнее означает, что при  $t \rightarrow \infty$  орбиты системы (10.12), начинающиеся в области  $D$ , не уходят на бесконечность.

Рассмотрим систему автокаталитической репликации, которая возникает в задаче о естественном отборе среди множества не связанных между собой гиперциклов, участвующих в процессе эволюции.

$$\dot{u}_i(t) = k_i u_i^2 e^{-f(t)} - g_i v_i \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad f = \sum_{i=1}^n v_i. \quad (10.16)$$

Система (10.16) имеет  $2^{n+1} - 1$  неподвижных точек. Перечислим эти точки.

Прежде всего это начало координат, которое является устойчивым узлом и точки  $Q^s = (u_1, u_2, \dots, u_n)$ , где  $u_i e^{-f} = g_i/k_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ . Величина  $f$  определяется из неравенства

$$f e^{-f} = \sum_{i=1}^n \frac{g_i}{k_i} = \gamma.$$

Также как и в предыдущем случае, при  $\gamma < e^{-1}$  существует пара решений последнего уравнения  $f = f^1 (0 < f^1 < 1)$  и  $f = f^2 (f^2 > 1)$ .

Точки  $Q_r^s = (u_1^s, u_2^s, \dots, 0, \dots, u_n^s)$  — ноль на  $r$ -ом месте,  $r = 1, 2, \dots, n$ .

$$u_i^s e^{-f^s} = \frac{g_i}{k_i}, \quad i \neq r, \quad f^s = \sum_{j \neq r} u_j^s, \quad s = 1, 2.$$

Точки  $Q_{r,m}^s = (u_1^s, u_2^s, \dots, 0, \dots, u_n^s)$  — нули на  $m$ -ом и  $r$ -ом месте.

$$u_i^s e^{-f^s} = \frac{g_i}{k_i}, \quad i \neq m, r, \quad f^s = \sum_{j \neq m, j \neq r} u_j^s, \quad m, r = 1, 2, \dots, n, \quad s = 1, 2.$$

И так далее вплоть до точек

$$u_m^s e^{-f^s} = \frac{g_m}{k_m}, \quad f^s = u_m^s, \quad m = 1, 2, \dots, n, \quad s = 1, 2.$$

Матрица Якоби системы (10.16) является симметрической

$$\alpha_{ii} = 2k_i u_i e^{-f} - k_i e^{-f} u_i^2 - g_i, \quad i = 1, 2, \dots, \quad \alpha_{ij} = -k_i u_i^2 e^{-f}.$$

Также как и в случае гиперцикла, рассмотрим однопараметрическое возмущение системы (10.16). Это позволит вычислить все собственные значения матрицы Якоби во всех неподвижных точках.

Собственные значения в неподвижной точке  $Q^s$ :

$$\lambda_1 = g \text{ кратности } n - 1, \quad \lambda_2^s = g - n \frac{g^2}{k} e^{f^s}, \quad s = 1, 2.$$

В точках  $Q_r^s$ ,  $r = 1, 2, \dots, n$  имеем:

$$\lambda_1 = g \text{ кратности } n - 1, \quad \lambda_2 = g - (n - 1) \frac{g^2}{k} e^{f^s}, \quad \lambda_3 = -g, \quad s = 1, 2.$$

В точках  $Q_{rm}^s$ ,  $r, m = 1, 2, \dots, n$ :

$$\lambda_1 = g \text{ кратности } n - 3, \quad \lambda_2 = g - (n - 2) \frac{g^2}{k} e^{f^s}, \quad \lambda_3 = -g \text{ кратности } 2, \quad s = 1, 2.$$

И так далее вплоть до точек  $P_m^s$ ,  $m = 1, 2, \dots, n$ , где  $\lambda_1 = g - \frac{g^2}{k} e^{f^s}$ ,  $\lambda_2 = -g$  кратности  $n - 1$ ,  $s = 1, 2$ .

Непосредственно проверяется, что все перечисленные системы (10.16) являются неустойчивыми, кроме точек  $P_m^2$  и начала координат. Действительно, в этом случае

$$\lambda_1 = g(1 - u_m^2), \quad u_m^2 e^{-u_m^2} = \frac{g}{k}.$$

Так как  $u_m^2 = f^2 > 1$ , то все собственные значения матрицы Якоби в точках  $P_m^2$  отрицательны и эти точки являются устойчивыми узлами. Важно отметить, что при достаточно малых возмущениях параметров характер устойчивости неподвижных точек системы (10.16) не меняется, так как собственные значения симметрических матриц являются непрерывными функциями малого параметра  $\varepsilon$ .

Отметим, что при  $t \rightarrow \infty$  орбиты системы (10.16), начинающиеся в области  $D = u \in \mathbb{R}_+^n$ ,  $u_i > 1$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ , не уходят на бесконечность. Доказательство этого факта проводится так же, как и в случае системы (10.12).

В итоге траектории системы (10.16) в зависимости от начальных условий стремятся к одной из точек  $P_2^m$ ,  $m = 1, 2, \dots, n$ , при этом имеем, что  $\lim_{t \rightarrow \infty} u_i^2 = 0$ , если  $i \neq m$ , и  $\lim_{t \rightarrow \infty} u_m^2 = l_m > 1$ , либо траектории стремятся к началу координат.

## 10.8 Упражнения

**Упражнение 10.1.** Докажите, что внутреннее положение системы (10.8) локально асимптотически устойчиво, если  $-1 < \alpha < 0$ , анализируя собственные числа матрицы Якоби.

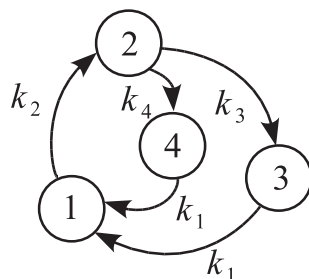


Рис. 10.5

**Упражнение 10.2.** Рассмотреть гиперциклическую репликацию, граф которой представлен на рис. 10.5. Доказать, что если  $k_3 > k_4$ , то «выживает» цикл  $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 1$ , а если  $k_4 > k_3$ , то — цикл  $1 \rightarrow 2 \rightarrow 4 \rightarrow 1$ . Что будет, если  $k_4 = k_3$ ?

**Упражнение 10.3.** Исследовать гиперциклическую репликацию, граф которой представлен на рис. 10.6.

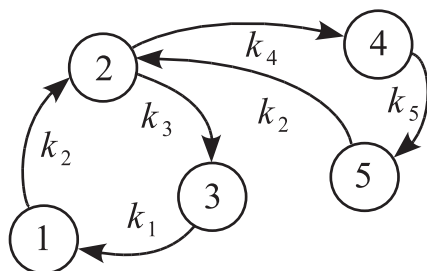


Рис. 10.6

**Упражнение 10.4.** Возможна ли гиперциклическая репликация, граф которой представлен на рис. 10.7.

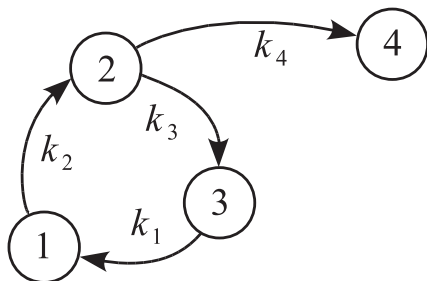


Рис. 10.7



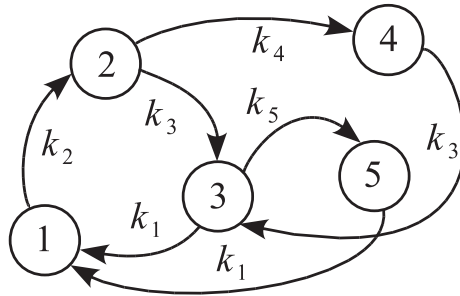


Рис. 10.8

**Упражнение 10.5.** Что можно сказать о возможности гиперциклической репликации, граф которой представлен на рис. 10.8?

**Упражнение 10.6.** Имеются два коротких гиперцикла длины два:

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{dt} &= u_1(k_1u_2 - f), & \frac{dv_1}{dt} &= u_1(k_2v_2 - f), \\ \frac{du_2}{dt} &= u_2(k_1u_1 - f), & \frac{dv_2}{dt} &= v_2(k_2v_1 - f), \\ u_1 + u_2 + v_1 + v_2 &= 1, & f &= 2k_1u_1u_2 + 2k_2v_1v_2. \end{aligned}$$

Доказать, что всегда «выживает» лишь один из гиперциклов ( $k_1 \neq k_2$ ). Обобщить полученный результат на случай гиперциклов длины 3. Что произойдет при длине цикла  $n \geq 4$ ?

**Упражнение 10.7.** Рассмотреть модель открытой гиперциклической репликации [66]

$$\frac{du_i}{dt} = -\delta u_i + (1 - f(t))(\rho + k u_i)u_{i-1} \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Здесь  $f(t) = \sum_{i=1}^n u_i(t)$ ,  $\delta > \rho > 0$ ,  $k > 0$ . В случаях  $n = 2, 3$  найти и исследовать характер неподвижных точек системы. Построить параметрический и фазовый портрет системы. Что можно сказать о поведении этой системы при  $n \geq 4$ ?

**Упражнение 10.8.** Провести то же самое исследование, что и в предыдущей задаче, для следующей открытой системы гиперциклической репликации

$$\begin{aligned} \frac{du_i}{dt} &= k_i u_i e^{-f(t)} - \rho_i u_i, & i &= 1, 2, \dots, n \\ f(t) &= \sum_{i=1}^n u_i(t), & \rho_i, k_i &> 0. \end{aligned}$$

## Динамика неоднородных популяций

В этой главе мы продолжим изучать эволюционные модели, добавив в явном виде динамику численности популяции. Математические модели экологических процессов обычно содержат параметры, которые в конечном итоге можно интерпретировать как коэффициенты роста (рождаемости) или убывания (смертности) численности популяции. Во всех без исключения моделях, которые мы анализировали, величины этих параметров считались одинаковыми для всех особей популяции, гетерогенность (неоднородность) популяций игнорировалась. В данном пункте мы попытаемся учесть присущую любой биологической популяции разнородность, и таким образом будем рассматривать не только экологические процессы, но и эволюционные процессы — т.е. следить не только за общими численностями, но и за изменением структуры популяции.

### 11.1 Предварительные соображения

Для облегчения понимания общих теорем, начнем этот пункт с элементарного примера, который показывает существо дела.

Рассмотрим популяцию неограниченно размножающихся бактерий. Математической моделью роста в данном случае будет, очевидно, уравнение Мальтуса

$$\dot{N} = aN, \quad N(0) = N_0,$$

которое имеет решение  $N(t) = N_0 \exp\{at\}$ . Здесь параметр  $a$  — это среднее число размножений (удвоений) одной бактерии в единицу времени. Теперь предположим, что популяция бактерий разбита на две части. Первая часть характеризуется неким гипотетическим геном, отсутствующим у второй части, который повышает среднее число удвоений; другими словами, первая часть популяции размножается быстрее, чем вторая. Пусть коэффициент размножения бактерий первого типа равен  $a_1$ , второго типа —  $a_2 < a_1$ . Общая численность бактерий первого типа задается выражением  $N_1(t) = N_0^1 \exp\{a_1 t\}$ , второго —  $N_2(t) = N_0^2 \exp\{a_2 t\}$ , где  $N_0 = N_0^1 + N_0^2$ , сумма двух начальных условий. Предположим, что нас интересует только общая численность бактерий,  $N(t) = N_1(t) + N_2(t)$ . Можно ли продолжать пользоваться моделью Мальтуса в данном случае, выбрав некоторое усредненное значение параметра  $a$  в зависимости от величин  $a_1, a_2, N_0, N_0^1, N_0^2$ ?

Естественный выбор — положить  $a = E[X]$ , где  $E[X]$  — это математическое ожидание случайной величины  $X$ , которая принимает значение  $a_1$  с вероятностью  $p_1 = N_0^1/N_0$ , и значение  $a_2$  с вероятностью  $p_2 = N_0^2/N_0$ , т.е.  $E[X] = a_1p_1 + a_2p_2$ . В данном случае мы сможем вычислить  $N(t)$  с помощью одного решения уравнения Мальтуса, а не суммы двух. Но это решение не будет точным, и такая аппроксимация быстро станет непригодной при росте  $t$  (проверьте это утверждение на простых примерах). Причина заключается в том, что распределение случайной величины  $X$  также зависит от времени.

Уточним, что имеется в виду. Итак, вместо модели Мальтуса мы имеем систему

$$\dot{N}_1 = a_1N_1, \quad \dot{N}_2 = a_2N_2$$

с соответствующими начальными условиями. Если нам необходимо знать  $N(t)$ , то мы получим, складывая два уравнения,

$$\begin{aligned} \dot{N}(t) &= a_1N_1(t) + a_2N_2(t) = \left[ a_1 \frac{N_1(t)}{N(t)} + a_2 \frac{N_2(t)}{N(t)} \right] N(t) \\ &= [a_1p_1(t) + a_2p_2(t)]N(t) = E_t[X]N(t), \end{aligned}$$

где мы в явном виде подчеркнули зависимость от времени. Таким образом, общее решение дается выражением

$$N(t) = N_0 \exp\left\{ \int_0^t E_\tau[X] d\tau \right\},$$

которое зависит от неизвестной функции  $E_t[X]$ , которая в свою очередь нетривиальным образом зависит от времени, так как *структура популяции* (частоты первого и второго типа бактерий) изменяется некоторым нелинейным образом; причем в данном случае очевидно, что со временем удельный вес первой части популяции бактерий будет выше, чем второй части, вне зависимости от того, насколько мала доля первого типа бактерий в начальный момент времени.

Наша основная задача в данной главе — привести математические методы, позволяющие эффективно вычислять функцию  $E_t[X]$  при условии полного знания о начальных условиях (о структуре популяции в начальный момент времени).

Здесь уместно сделать замечание технического толка. При обсуждении математических моделей неоднородных популяций мы широко используем вероятностную терминологию: математическое ожидание, дисперсия, распределение случайной величины и т.д. Это связано отчасти со структурой решения таких моделей, а основная причина заключается в том, что гетерогенность, структура популяции обычно описывается в терминах некоторого распределения безотносительно к общей численности популяции. Динамика такого распределения составляет предмет *эволюционных* моделей, а динамика общей численности — *экологических* моделей. Должно быть

понятно из рассмотренного примера, что, несмотря на применение вероятностной терминологии, мы продолжаем рассматривать детерминированные модели. Никаких дополнительных знаний, кроме самых элементарных формул, из теории вероятностей не требуется, все необходимые определения приводятся ниже по тексту.

Усложним нашу модель. Естественно предположить, что вся популяция бактерий разбивается не на две, а на  $n$  субпопуляций, каждая из которых характеризуется своим собственным коэффициентом размножения  $a_i$ ,  $i = 1, \dots, n$ . Таким образом, мы получаем  $n$ -мерную динамическую систему в виде

$$\dot{N}_i = a_i N_i, \quad i = 1, \dots, n.$$

Несложно заметить, что решение для общей численности  $N(t) = \sum_i N_i(t)$  будет иметь ровно такую же форму, что и для двух субпопуляций, а именно

$$N(t) = N_0 \exp\left\{\int_0^t E_\tau[X] d\tau\right\},$$

с очевидным изменением явного вида функции  $E_t[X]$ .

Разбиение популяции на субпопуляции, каждая из которых имеет свои собственные величины некоторых параметров, которые определяют коэффициенты роста и убывания — это наиболее широко распространенный прием введения неоднородности в популяцию. В данном случае мы говорим о дискретных (обычно конечных) распределениях величин параметров по особям популяции. На самом деле мы уже сталкивались с этим приемом при рассмотрении некоторых математических моделей распространения инфекционных заболеваний. Сильная сторона этого приема заключается в том, что мы остаемся в рамках конечномерных динамических систем, хотя и увеличиваем, иногда значительно, размерность таких систем. Основной недостаток указанного приема — полностью игнорируется неоднородность внутри каждой субпопуляции. Естественно перейти к пределу при  $n \rightarrow \infty$  так, что величины параметров будут принимать несчетное число возможных значений, и соответственно характеризовать исходную популяцию не дискретным распределением, а плотностью распределения величин параметра по особям популяции.

Формально, исходная модель Мальтуса заменяется динамической системой следующего вида:

$$\frac{\partial}{\partial t} n(t, \omega) = a(\omega) n(t, \omega). \quad (11.1)$$

Поясним, что именно входит в систему (11.1). Параметр  $\omega$  описывает некоторый наследственный признак (в самом общем виде можно считать, что  $\omega$  описывает генотип индивидуума). Данный наследственный признак неизменен в течение жизни одного индивидуума и в неизменном виде передается по наследству, но в каждый фиксированный момент времени меняется от одной особи популяции к другой, задавая распределение признака по особям (аналог наследуемого признака в

дискретных моделях выше — индекс  $i$ ). Величина  $n(t, \omega)$  описывает плотность субпопуляции с заданной величиной признака  $\omega$ : пусть, например,  $\omega$  может принимать значения из некоторого множества  $\Omega$ , тогда общая численность популяции задается как  $N(t) = \int_{\Omega} n(t, \omega) d\omega$ , а, например, численность субпопуляции со значениями параметров  $\omega \in \Omega_1 \subseteq \Omega$  вычисляется в виде  $\int_{\Omega_1} n(t, \omega) d\omega$ . Параметр  $\omega$  (наследственный признак) определяет коэффициент размножения индивидуумов с фиксированным значением параметра: для любого  $\omega \in \Omega$  задана функция рождаемости  $a(\omega)$ . Структура популяции в каждый момент времени задается распределением значения параметра по особям

$$p(t, \omega) = \frac{n(t, \omega)}{\int_{\Omega} n(t, \omega) d\omega},$$

где мы ввели нормировку, чтобы  $\int_{\Omega} p(t, \omega) d\omega = 1$ .

Проинтегрировав уравнение (11.1) по  $\omega$ , получим снова решение для общей численности

$$N(t) = N_0 \exp\left\{\int_0^t E_{\tau}[a(X)] d\tau\right\},$$

где случайная величина  $X$  имеет плотность распределения  $p(t, \omega)$  в каждый момент  $t$ . В дальнейшем для обозначения средней величины функции некоторой случайной величины мы будем использовать более компактное обозначение в виде  $\bar{a}(t) = E_t[a(X)]$ , когда ясно по какому именно параметру происходит усреднение.

Сделаем следующее замечание. Далее практически всегда будем использовать обозначения для непрерывного распределения параметра, как и в случае (11.1). Поскольку любое непрерывное распределение в отношении дискретных индивидуумов некоторой популяции является аппроксимацией, можно спорить, что точнее (дискретное, с конечным числом состояний, или непрерывное с бесконечным несчетным числом состояний) описывает реальность (истина лежит где-то посередине). Мы будем использовать непрерывное описание, поскольку оно удобно с математической точки зрения. При этом отметим, что предложенный подход полностью применим и в случае дискретного распределения параметра, если соответствующие интегралы понимать в смысле Стильтьеса. Другими словами, например, для обозначения математического ожидания дискретной случайной величины  $E[X] = \sum_i p_i x_i$ , и для непрерывной случайной величины  $E[Y] = \int yp(y) dy$  мы используем только одно обозначение, с интегралом.

Математическая модель вида (11.1) является частным случаем абстрактных уравнений с наследственностью, изучение которых началось в конце 70-х — начале 80-х годов прошлого столетия. Для таких абстрактных уравнений получены несколько замечательных и исключительно общих результатов, частные случаи которых мы приведем в следующих пунктах. Для общего обзора результатов по абстрактным системам с наследственностью мы рекомендуем [95]. Менее абстрактные модели начали активно анализироваться в конце 90-х годов. В работах Г.П. Карева было показано,

что возможно сведение бесконечномерной динамической системы вида (11.1) к системе обыкновенных дифференциальных уравнений невысокой размерности [21, 107]. Данного подхода мы будем придерживаться в этой главе.

## 11.2 Основные теоремы

Основная задача данного пункта — привести алгоритм сведения неоднородных моделей к системам обыкновенных дифференциальных уравнений. Мы не стремимся охватить все возможные случаи, концентрируясь на теории, которая применима к содержательным моделям, рассмотренным ниже. Отметим, что более общие случаи могут быть проанализированы сходным образом [107].

Во-первых, совсем необязательно считать, что рассматривается случай только одной популяции (см., например, [144]). Предположим, что есть две взаимодействующих популяции, динамика общей численности и взаимодействия которых зависит от величин признаков  $\omega_1$  и  $\omega_2$  соответственно. Плотности этих популяций обозначим  $n_1(t, \omega_1)$  и  $n_2(t, \omega_2)$ , общий размер популяций задается выражениями  $N_1(t) = \int_{\Omega_1} n_1(t, \omega) d\omega_1$  и  $N_2(t) = \int_{\Omega_2} n_2(t, \omega) d\omega_2$ . Очевидно, что более чем две популяции могут быть рассмотрены, и некоторые из этих популяций могут быть однородными. Мы выбрали две популяции, зависящие от несвязанных признаков, чтобы упростить обозначения. В общем виде динамика рассматриваемой системы определяется уравнениями

$$\frac{\partial}{\partial t} n_1(t, \omega_1) = F_1 \cdot n_1(t, \omega_1), \quad \frac{\partial}{\partial t} n_2(t, \omega_2) = F_2 \cdot n_2(t, \omega_2),$$

где  $F_1$  и  $F_2$  — скорости роста первой и второй популяции соответственно, которые могут зависеть от времени, величин параметров, плотностей популяций, общих численностей популяций. Ключевое предположение состоит в том, что эти функции не могут зависеть от плотностей популяций в явном виде, и имеют специальную форму, которая ясна из следующей системы:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} n_1(t, \omega_1) &= n_1(t, \omega_1) [f_1(N_1, N_2, \bar{\varphi}_2(t)) + \varphi_1(\omega_1) g_1(N_1, N_2, \bar{\varphi}_2(t))], \\ \frac{\partial}{\partial t} n_2(t, \omega_2) &= n_2(t, \omega_2) [f_2(N_1, N_2, \bar{\varphi}_1(t)) + \varphi_2(\omega_2) g_2(N_1, N_2, \bar{\varphi}_1(t))], \end{aligned} \quad (11.2)$$

где  $\varphi_i(\omega_i)$  — некоторые заданные функции,  $\bar{\varphi}_i(t) = \int_{\Omega_i} \varphi_i(\omega_i) p_i(t, \omega_i) d\omega_i$  — средние значения функций от величин параметров  $\varphi_i(\omega_i)$ , а  $p_i(t, \omega_i) = n_i(t, \omega_i) / N_i(t)$  — соответствующие плотности распределений,  $i = 1, 2$ . Мы также предположим для простоты, что функции  $\varphi_i(\omega_i)$ , рассматриваемые как функции случайных величин, независимы. Система (11.2) плюс начальные условия

$$n_i(0, \omega_i) = N_i(0) p_i(0, \omega_i), \quad i = 1, 2, \quad (11.3)$$

определяет, в общем случае, сложное преобразование плотностей  $n_i(t, \omega_i)$ .

Напомним следующее определение [46].

**Определение 11.1.** Если  $p(\omega)$  — некоторая плотность распределения вероятностей, то функция

$$M(\lambda) = \int_{\Gamma} e^{\lambda\omega} p(\omega) d\omega$$

при  $\lambda > 0$  называется производящей функцией моментов (ПФМ) распределения  $p(\omega)$ .

Производящая функция моментов (если она существует) взаимно однозначно соответствует своему распределению вероятностей. Очевидно, что если известна ПФМ, то все начальные моменты распределения находятся элементарным дифференцированием ПФМ. Например, первый момент — математическое ожидание, есть

$$E[X] = \left. \frac{dM(\lambda)}{d\lambda} \right|_{\lambda=0}.$$

Введем обозначения

$$M_i(t, \lambda) = \int_{\Omega_i} e^{\lambda\varphi_i(\omega_i)} p_i(t, \omega_i) d\omega_i, \quad i = 1, 2,$$

для ПФМ функций  $\varphi_i(\omega_i)$ ,  $M_i(0, \lambda)$  — ПФМ начальных распределений, которые предполагаются известными.

Введем вспомогательные переменные  $q_i(t)$  как решения обыкновенных дифференциальных уравнений

$$dq_i(t)/dt = g_i(N_1, N_2, \bar{\varphi}_{i+1}(t)), \quad q_i(0) = 0, \quad i = 1, 2, \quad (11.4)$$

где  $\bar{\varphi}_3(t) \equiv \bar{\varphi}_1(t)$ .

Справедлива следующая основная теорема.

**Теорема 11.1.** Предположим, что  $t \in [0, T)$ , где  $T$  — максимальное значение  $t$  такое, что система (11.2)-(11.3) имеет единственное решение. Тогда

(i) Текущие средние значения функций  $\varphi_i(\omega_i)$ ,  $i = 1, 2$ , определяются по формулам

$$\bar{\varphi}_i(t) = \left. \frac{dM_i(0, \lambda)}{d\lambda} \right|_{\lambda=q_i(t)} \frac{1}{M_i(0, q_i(t))}, \quad (11.5)$$

и удовлетворяют уравнениям

$$\frac{d}{dt} \bar{\varphi}_i(t) = g_i(N_1, N_2, \bar{\varphi}_{i+1}(t)) \sigma_i^2(t), \quad (11.6)$$

где  $\sigma_i^2(t)$  — текущие дисперсии функций  $\varphi_i(t, \omega_i)$ ,  $i = 1, 2$ .

(ii) Текущие общие размеры популяций  $N_1(t)$  и  $N_2(t)$  удовлетворяют системе

$$\frac{d}{dt}N_i(t) = N_i(t)[f_i(N_1, N_2, \bar{\varphi}_{i+1}(t)) + \bar{\varphi}_i(t)g_i(N_1, N_2, \bar{\varphi}_{i+1}(t))], \quad i = 1, 2, \quad (11.7)$$

где  $\bar{\varphi}_3(t) \equiv \bar{\varphi}_1(t)$ .

Из теоремы 11.1 можно извлечь полное описание динамических характеристик модели (11.2)-(11.3), таких как общая численность, среднее и дисперсия параметра и т.д. в любой момент времени. Анализ модели (11.2)-(11.3) сводится к анализу системы обыкновенных дифференциальных уравнений (11.4), (11.5), (11.7). Единственное условие такого сведения — это знание ПФМ начальных распределений. Отметим, что такой подход также позволяет исследовать и эволюцию распределений [107]. Полное доказательство эквивалентности бесконечномерной динамической системы и системы ОДЕ можно найти в [110], мы же приведем только схему сведения исходной модели к системе ОДЕ.

*Доказательство теоремы 11.1.* Введем вспомогательные функции  $s_i(t)$ ,  $i = 1, 2$  как решения обыкновенных дифференциальных уравнений

$$ds_i(t)/dt = s_i(t)f_i(N_1, N_2, \bar{\varphi}_{i+1}(t)), \quad s_i(0) = 1, \quad i = 1, 2. \quad (11.8)$$

Тогда, используя (11.4) и (11.8), решения системы (11.2) формально могут быть записаны в виде

$$n_i(t, \omega_i) = n_i(0, \omega_i)s_i(t) \exp\{q_i(t)\varphi_i(\omega_i)\}. \quad (11.9)$$

Рассмотрим

$$N_i(t) = \int_{\Omega_i} n_i(t, \omega_i) d\omega_i = s_i(t) \int_{\Omega_i} e^{\varphi_i(\omega_i)q_i(t)} n_i(0, \omega) d\omega_i = N_0 s_i(t) M_i(0, q_i(t)).$$

Далее заметим, что

$$\begin{aligned} M_i(t, \lambda) &= \int_{\Omega_i} e^{\lambda\varphi_i(\omega_i)} p_i(t, \omega_i) d\omega_i = \frac{1}{N_i(t)} \int_{\Omega_i} e^{\lambda\varphi_i(\omega_i)} n_i(t, \omega_i) d\omega_i \\ &= \frac{s_i(t)}{N_i(t)} \int_{\Omega_i} e^{(\lambda+q_i(t))\varphi_i(\omega_i)} n_i(0, \omega_i) d\omega_i \\ &= \frac{s_i(t)N_i(0)}{N_i(t)} M_i(0, \lambda + q_i(t)) \\ &= \frac{M_i(0, \lambda + q_i(t))}{M_i(0, q_i(t))}. \end{aligned} \quad (11.10)$$

Равенство (11.10) имеет фундаментальное значение для всей теории. Оно показывает, что ПФМ в любой момент времени может быть представлена как отношение



ПФМ-ов в начальный момент времени, когда значение параметра определяется некоторым дифференциальным уравнением.

Далее, проинтегрируем уравнения в системе (11.2) по соответствующим параметрам, получим систему (11.7). Выражение (11.5) получается дифференцированием равенства (11.10). Наконец, формула (11.6) получается, если продифференцировать по  $t$  выражение

$$\bar{\varphi}_i(t) = \left( \int_{\Omega_i} \varphi_i(\omega_i) n_i(t, \omega_i) d\omega_i \right) / N_i(t).$$

□

Из доказанной теоремы и формулы (11.9) сразу вытекает

**Следствие 11.1.**

$$\frac{n_i(t, \hat{\omega}_i)}{n_i(t, \check{\omega}_i)} = \frac{n_i(0, \hat{\omega}_i)}{n_i(0, \check{\omega}_i)} \exp\{q_i(t)(\varphi_i(\hat{\omega}_i) - \varphi_i(\check{\omega}_i))\}.$$

Поэтому, если величина  $q_2(t)$  стремится к бесконечности, что как правило имеет место при положительной функции  $g_i$ , то

$$\frac{n_i(t, \hat{\omega}_i)}{n_i(t, \check{\omega}_i)} \rightarrow 0,$$

если  $\varphi_i(\hat{\omega}_i) < \varphi_i(\check{\omega}_i)$ . Это означает, что состав популяции меняется со временем таким образом, что особи с меньшим значением функции от параметра вытесняются особями с большим значением функции от параметра, сколь бы малой ни была доля последних в начальном распределении популяции.

**Следствие 11.2.** *Плотность распределения параметра задается равенством:*

$$p_i(t, \omega_i) = e^{\varphi_i(\omega_i)q_i(t)} p_i(0, \omega_i) / M_i(0, q_2(t)), \quad i = 1, 2.$$

**Следствие 11.3.** *В случае, если  $g_i > 0$ , что как правило имеет место в эволюционных моделях, как следствие уравнения (11.9) мы получаем частный случай фундаментальной теоремы Фишера о естественном отборе: среднее значение функций  $\varphi_i(\omega_i)$  не уменьшается, а скорость их изменения пропорциональна дисперсии.*

Более подробно о фундаментальной теореме Фишера можно прочитать в [87].

### 11.3 Модели глобальной демографии

В этом пункте рассмотрим применение неоднородных моделей к задаче моделирования роста численности населения Земли. Мы следуем, в основном, работе [108].

Рост народонаселения Земли вплоть до настоящего времени, по мнению ряда авторов, лучше всего описывается гиперболической кривой

$$N(t) = \frac{C}{(T-t)^k}, \quad (11.11)$$

где  $k = 0.99$ ,  $T = 2026$  ([91]) или  $k = 1$ ,  $T = 2025$ ,  $C \approx 2 \cdot 10^{11}$ .

При  $k = 1$  формула (11.11) является решением квадратичной модели роста

$$\dot{N} = \frac{N^2}{C}, \quad (11.12)$$

в которой скорость роста пропорциональна количеству парных контактов человечества в целом, что качественно отличает (11.12) от законов роста других биологических популяций (отметим, что подобные уравнения достаточно часто встречаются в моделях химической кинетики и отвечают цепной реакции). Формулу (11.12) трудно интерпретировать с точки зрения элементарных процессов, и по всей видимости она неверна даже для небольших популяций. Существует гипотеза, объясняющая динамику уравнения (11.12), в которой указывается на отличие человека от других биологических видов в том, что у человечества развито накопление, передача и распространение информации от поколения к поколению (так называемая *информационная гипотеза роста*). Уравнение (11.12) (как и его следствие (11.11)) предсказывает демографический взрыв в момент времени  $T = 2025$ .

Рассмотрим математическую модель роста населения Земли, учитывающую неоднородность человечества. Эта модель, оправданная по своей элементарной структуре, хорошо согласуется со статистическими данными и не нуждается в привлечении дополнительных соображений для ее интерпретации.

Пусть рост народонаселения подчиняется уравнению Мальтуса, но не с фиксированным, а с распределенным параметром (естественное предположение о том, что человечество не является однородным, а состоит из большого числа групп с различными коэффициентами размножения). Формально мы вновь рассматриваем задачу (11.1), однако считая, что коэффициент роста и есть тот самый наследственный признак, который распределен по особям популяции. Получим задачу (сравните с (11.1))

$$\frac{\partial}{\partial t} n(t, a) = an(t, a), \quad N(t) = \int_A n(t, a) da, \quad (11.13)$$

для заданного начального распределения параметра  $n_0(a)$ . В соответствии с теоремой 11.1 задача (11.13) эквивалентна следующему дифференциальному уравнению

$$\dot{N} = \bar{a}(t)N, \quad N(0) = N_0, \quad (11.14)$$

где  $\bar{a}(t)$  — математическое ожидание параметра  $a$ . Используя соотношение (11.8), получим, что явное решение задачи (11.14) имеет вид

$$N(t) = N_0 M_0(t),$$

так как в рассматриваемом случае вспомогательные функции определяются равенствами  $s_1(t) = 1$ ,  $q_1(t) = t$ . Здесь  $M_0(t)$  — производящая функция моментов начального распределения параметра.

Пусть начальное распределение параметра является экспоненциальным, с параметрами  $b$  и  $\mu$ :

$$p_0(a) = \begin{cases} 0, & a < b, \\ \mu \exp\{-(a-b)\mu\}, & a \geq b, \end{cases}$$

причем  $b > 0$ ,  $\mu > 0$ . Если  $b = 0$ , то получим стандартное показательное распределение. Тогда

$$M_0(\lambda) = \frac{\mu e^{\lambda b}}{\mu - \lambda}, \quad \bar{a}(t) = b + \frac{1}{\mu - t}, \quad \sigma(t) = \frac{1}{\mu - t}.$$

Подчеркнем, что экспоненциальное распределение параметра теряет смысл при значениях времени  $t \geq \mu$ .

Используя последние формулы и решение уравнения (11.14), получим

$$N(t) = \frac{\mu N_0 e^{tb}}{\mu - t}.$$

Если  $b = 0$ , то мы в точности получаем формулу (11.11). Таким образом, гиперболический закон роста является не только следствием квадратичного закона роста (11.12), но и решением модели Мальтуса с экспоненциально распределенным параметром роста. Начальное математическое ожидание и среднеквадратическое отклонение равны  $1/2025$  с начальным условием  $N_0 \approx 10^8$ . Отсюда следует, что момент демографического взрыва определяется начальным среднеквадратическим отклонением  $\sigma(0)$  и равен  $T = 1/\sigma(0)$ .

Несмотря на одно и то же решение, между задачами (11.12) и (11.14) существует принципиальное отличие. Предположим, что рост населения Земли подчиняется уравнению (11.14). Если величины параметров экспоненциального распределения  $\mu$  и  $b$  возможно изменять (например, с помощью направленной демографической политики), то дата демографического взрыва может быть отнесена сколь угодно далеко без уменьшения среднего репродукционного коэффициента. Необходимо только уменьшить дисперсию. Этот вывод противоречит общепринятым взглядам на проблему. Он означает, что основные усилия должны быть приложены не к уменьшению рождаемости в беднейших регионах, а к выравниванию условий жизни и, как следствие, уменьшению дисперсии.

С другой стороны, модель (11.13) с экспоненциально распределенным параметром обладает критическими режимами (решение уходит на бесконечность за конечное время). Причина этого кроется в заведомо нереалистичном предположении о наличии бесконечно больших коэффициентов размножения (пусть и с исчезающе малыми вероятностями). Чтобы исключить это явление, рассмотрим модель (11.12)

с усеченным экспоненциальным распределением:

$$p_0(a) = \begin{cases} 0, & a < 0, \\ K\mu \exp\{-a\mu\}, & 0 \leq a \leq c, \\ 0 & a > c, \end{cases}$$

где  $0 \leq a \leq c$ ,  $c = \text{const}$ ,  $K = \mu/(1 - \exp\{-c\mu\})$  — нормирующий коэффициент.

Тогда

$$M_0(\lambda) = \frac{\mu(1 - \exp\{-c(\mu - \lambda)\})}{(\mu - \lambda)(1 - \exp\{-c\mu\})},$$

$$\bar{a}(t) = \frac{1}{\mu - t} + \frac{c}{1 - \exp\{c(\mu - t)\}}.$$

Основное следствие учета усеченного экспоненциального распределения заключается в том, что модель (11.14), решение которой

$$N(t) = N_0 \frac{\mu(1 - \exp\{-c(\mu - t)\})}{(\mu - t)(1 - \exp\{-c\mu\})},$$

не теряет смысла при  $t \rightarrow \mu$ . Действительно, можно проверить, что

$$\lim_{t \rightarrow \mu} N(t) = \frac{N_0 \mu c}{1 - \exp\{-\mu c\}}, \quad \lim_{t \rightarrow \mu} \bar{a}(t) = \frac{c}{2}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \bar{a}(t) = c.$$

Поэтому модель (11.14) имеет смысл при любом значении  $t$ , что отличает ее от модели (11.12) и (11.14) с экспоненциально распределенным параметром. Ясно, что явление демографического взрыва — это следствие нереалистичного предположения о том, что коэффициент роста может иметь бесконечно большие значения (это предположение было явно учтено в модели (11.14) с экспоненциально распределенным параметром и неявно в уравнении (11.12)). Чтобы получить хорошее приближение к демографическим данным за последние несколько тысяч лет (ошибка менее 10%), необходимо взять  $c = 0.148$  и  $\mu = 2025$ .

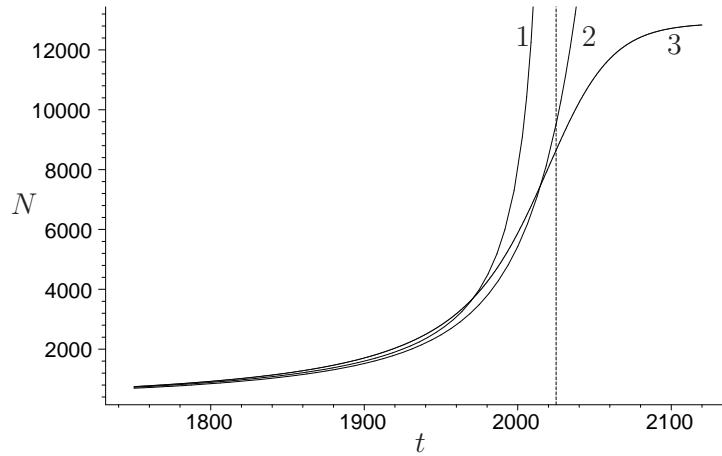
Хотя модель с усеченным распределением существенно более адекватна реальности, она предсказывает неограниченный рост популяции при  $t \rightarrow \infty$ . Рассмотрим уравнение логистического типа

$$\dot{N} = aN \left[ 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^r \right].$$

Снова предположим, что параметр  $a$  распределен по особям популяции. Тогда задача принимает вид

$$\frac{\partial}{\partial t} n(t, a) = an(t, a) \left[ 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^r \right],$$

$$N(t) = \int_A n(t, a) da, \quad n(0, a) = n_0(a). \quad (11.15)$$



**Рис. 11.1.** Решения моделей роста народонаселения Земли. Ось абсцисс  $t$ , годы; ось ординат  $N$ , млн. человек. 1 — решение задач (11.12) и (11.14) с экспоненциально распределенным параметром,  $\mu = 2025$ . 2 — решение задачи (11.14) с усеченным распределением параметра,  $c = 0.05$ ,  $\mu = 2025$ . 3 — решение задачи (11.15) с усеченным экспоненциальным распределением параметра,  $c = 0.114$ ,  $\mu = 1976$ ,  $r = 1.08$ ,  $K = 12900$ . Для всех задач  $N_0 = 94$ . Вертикальная пунктирная линия —  $t = 2025$ .

В данном случае вспомогательные функции имеют вид  $s_1(t) = 1$  и

$$\frac{dq_1(t)}{dt} = 1 - \left(\frac{N}{K}\right)^r, \quad q_1(0) = 0,$$

что не позволяет выписать решение в явном виде. Предположим, что начальное распределение параметра усеченное экспоненциальное на отрезке  $a \in [0, c]$ . Проиллюстрируем решения задачи (11.15) графически и сравним с решениями предыдущих моделей (рис. 11.1).

Интересно отметить, что кривая 3 на рис. 11.1 достаточно точно совпадает не только с имеющимися в наличии демографическими данными, но и с прогнозом международной организации IIASA (International Institute for Applied Systems Analysis). Точка перегиба решения приходится на 1976 год, что хорошо укладывается в рамки прогнозов IIASA и U.S. Census Bureau, но противоречит модели гиперболического роста и прогнозам ООН ( $T=2025$  год).

## 11.4 Неоднородные модели распространения эпидемий

В этом пункте мы следуем в основном работам [146, 147].

### Постановка задачи

Предположим, что каждый индивидuum некоторой популяции имеет свое собственное значение некоторого наследуемого признака (который может быть восприимчивостью к некоторой болезни, социальным поведением, инфекционностью и т.д.) который описывает неизменные качества этого индивидуума и влияет существенным образом на историю болезни. Другими словами, ключевые параметры, которые описывают, вместе с математической моделью, эволюцию болезни в популяции зависят от этого признака. Любые изменения статистических характеристик признака вызываются только изменениями в структуре популяции. Далее мы будем пользоваться обозначениями, которые близки к тем, что использовались в главе 6, когда мы рассматривали математические модели распространения инфекционных заболеваний.

Предположим, что здоровые особи популяции отличаются степенью восприимчивости к некоторой болезни, и обозначим через  $s(t, \omega)$  плотность здоровых индивидуумов в момент времени  $t$  со значением признака  $\omega$  (т.е., размер субпопуляции здоровых индивидуумов, которые имеют значения признака в разбросе от  $\omega$  до  $\omega + d\omega$ , примерно равно  $s(t, \omega)d\omega$ , и, как и ранее, общий размер здоровых определяется равенством  $S(t) = \int_{\Omega} s(t, \omega)d\omega$ , где  $\Omega$  — множество всех возможных значений признака). Предполагая, что множество заболевших однородно в нашей модели и что скорость передачи инфекции определяется параметром трансмиссии, который есть функция признака  $\omega$ , мы можем записать:

$$\frac{\partial}{\partial t} s(t, \omega) = -\beta(\omega)s(t, \omega)I(t), \quad (11.16)$$

где  $I(t)$  — размер популяции заболевших, а функция  $\beta(\omega)$  включает информацию о вероятности передачи инфекции при контакте здорового с переносчиком болезни. Отметим, что мы используем простейшую функцию передачи инфекции, и предполагаем что контакты происходят в соответствии с законом действующих масс.

Изменение в субпопуляции заболевших, если продолжительность инфекции распределена экспоненциально со средним  $1/\gamma$ , описывается уравнением

$$\frac{d}{dt} I(t) = I(t) \int_{\Omega} \beta(\omega)s(t, \omega) d\omega - \gamma I(t) = \bar{\beta}(t)S(t)I(t) - \gamma I(t), \quad (11.17)$$

где использовались следующие обозначения:

$$\bar{\beta}(t) = \int_{\Omega} \beta(\omega)p_s(t, \omega) d\omega, \quad p_s(t, \omega) = \frac{s(t, \omega)}{S(t)}.$$

Следовательно,  $\bar{\beta}(t)$  — среднее значение функции  $\beta(\omega)$ , и  $\omega$  имеет плотность распределения  $p_s(t, \omega)$  в любой момент времени  $t$ . Начальные условия для модели (11.16)-(11.17) имеют вид

$$s(0, \omega) = s_0(\omega) = S_0 p_s(0, \omega), \quad I(0) = I_0, \quad R(0) = 0. \quad (11.18)$$

Здесь  $S_0$  и  $I_0$  — начальные размеры популяций здоровых и заболевших соответственно, а  $p_s(0, \omega)$  — заданное начальное распределение признака.

Также можно предположить, что популяция переносчиков болезни является неоднородной. Пусть теперь  $\beta(\omega)$  описывает инфекционность индивидуума со значением признака  $\omega$ , и пусть  $i(t, \omega)$  — плотность зараженных в момент времени  $t$ ,  $I(t) = \int_{\Omega} i(t, \omega) d\omega$ . Для простоты мы предположим, что теперь популяция здоровых однородна. Сложность данной ситуации заключается в том, что теперь нам необходимо, кроме всего прочего, задать закон, по которому присваиваются величины признака только что инфицированной особи:

$$\frac{\partial}{\partial t} i(t, \omega) = S(t) \int_{\Omega} \psi(\omega, \omega') \beta(\omega') i(t, \omega') d\omega' - \gamma i(t, \omega). \quad (11.19)$$

Здесь  $\psi(\omega, \omega')$  — вероятность того, что только что зараженный индивидуум получает значение признака  $\omega$ , если он был заражен индивидуумом со значением признака  $\omega'$ . Изменение в популяции здоровых дается уравнением

$$\frac{d}{dt} S(t) = -\bar{\beta}(t) S(t) I(t), \quad (11.20)$$

где в данном случае  $\bar{\beta}(t) = \int_{\Omega} \beta(\omega) p_i(t, \omega) d\omega$ , и  $p_i(t, \omega) = i(t, \omega)/I(t)$ .

Возможно несколько вариантов для выбора функции  $\psi(\omega, \omega')$ , но нас особенно интересует следующая функция:

$$\psi(\omega, \omega') = \delta(\omega' - \omega),$$

где  $\delta(\omega)$  — это дельта-функция Дирака. Интерпретация в данном случае следующая: вновь инфицированный индивидуум получает то же самое значение признака  $\omega$ , что и у индивидуума, который его заразил (проводя аналогии с демографическим процессом: значение признака передается по наследству от родителя к потомку, если родителем считать заразившего, а потомком — заразившегося). Тогда уравнение (11.19) упрощается к виду

$$\frac{\partial}{\partial t} i(t, \omega) = \beta(\omega) S(t) i(t, \omega) - \gamma i(t, \omega). \quad (11.21)$$

Модель (11.20)-(11.21) — другой пример простой математической модели распространения инфекционного заболевания в замкнутой неоднородной популяции. Список возможных моделей легко продолжить. Например, очевидно, что можно предположить, что параметр  $\gamma$  не постоянен, а распределен по особям популяции. В этом

случае уравнение для заразившихся принимает вид

$$\frac{\partial}{\partial t} i(t, \omega) = \beta S(t) i(t, \omega) - \gamma(\omega) i(t, \omega),$$

где считаем  $\beta$  постоянной. Другое очевидное обобщение — предположить, что несколько параметров в модели распределены.

Мы будем рассматривать в основном модель (11.16)-(11.17). Один из основных вопросов при рассмотрении неоднородных моделей — каким образом неоднородность популяции изменяет эволюцию системы по сравнению с исходной однородной моделью. Однако прежде чем ответить на этот вопрос, мы покажем, что на самом деле модель (11.16)-(11.17) эквивалентна некоторой системе обыкновенных дифференциальных уравнений, которая имеет форму стандартной SIR модели, но с нелинейной функцией передачи инфекции.

#### Эквивалентная система ОДЕ

В соответствии с теоремой 11.1 мы можем переписать уравнение (11.16) в форме

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} S(t) &= -\bar{\beta}(t) S(t) I(t), \quad S(0) = S_0, \\ &\dots \\ \frac{d}{dt} q(t) &= -I(t), \quad q(0) = 0, \\ \bar{\beta}(t) &= \left. \frac{dM(0, \lambda)}{d\lambda} \right|_{\lambda=q(t)} \frac{1}{M(0, q(t))}, \end{aligned} \tag{11.22}$$

где многоточие обозначает уравнения, которые управляют динамикой остальных субпопуляций, например, уравнения для заразившихся и приобретших иммунитет.  $M(0, \lambda)$  — заданная ПФМ  $p_s(0, \omega)$ .

**Утверждение 11.1.** Модель (11.22) эквивалентна следующей системе

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} S(t) &= -h(S(t)) I(t), \\ &\dots \end{aligned} \tag{11.23}$$

где многоточие обозначает то же самое, что и в системе (11.22),

$$h(S) = S_0 \left[ \left. \frac{dM^{-1}(0, \xi)}{d\xi} \right|_{\xi=S/S_0} \right]^{-1}, \tag{11.24}$$

и  $M^{-1}(0, \xi)$  — функция, обратная к  $M(0, \lambda)$ .



*Доказательство.* Первое уравнение в (11.22) может быть переписано в виде

$$\frac{1}{S(t)} \frac{d}{dt} S(t) = \bar{\beta}(t) \frac{d}{dt} q(t).$$

Из (11.5) функция  $\bar{\beta}(t)$  может быть представлена как  $\bar{\beta}(t) = \left. \frac{d \ln M(0, \lambda)}{d \lambda} \right|_{\lambda=q(t)}$ . Объединяя, получим

$$\frac{d \ln S(t)}{dt} = \frac{d}{dt} \ln M(0, q(t)),$$

или, используя начальные условия  $S(0) = S_0$ ,  $q(0) = 0$ ,

$$S(t)/S_0 = M(0, q(t)). \quad (11.25)$$

Другими словами, выражение (11.25) — первый интеграл системы (11.22), что позволяет уменьшить порядок системы на один. Так как  $M(0, \lambda)$  — монотонная функция в случае  $\beta(\omega) \geq 0$ , то

$$q(t) = M^{-1}(0, S(t)/S_0), \quad (11.26)$$

где  $M^{-1}(0, M(0, \lambda)) = \lambda$  для любого  $\lambda$ .

Подставляя (11.26) в (11.22), получим

$$\frac{d}{dt} S(t) = \left. \frac{dM(0, \lambda)}{d\lambda} \right|_{\lambda=M^{-1}(0, S(t)/S_0)} S_0 I(t),$$

или, по теореме о неявной функции, (11.23) с (11.24).  $\square$

Простые свойства нелинейной функции передачи инфекции  $h(S)$ :

$$h(0) = 0, \quad h(S_0) = S_0 \bar{\beta}(0), \quad h'(S) > 0.$$

Рассмотрим важный пример. Мы предположим, что  $\beta(\omega) = \omega$ , т.е., коэффициент трансмиссии принимает значения  $\omega$  с частотой (вероятностью)  $p_s(t, \omega)$ .

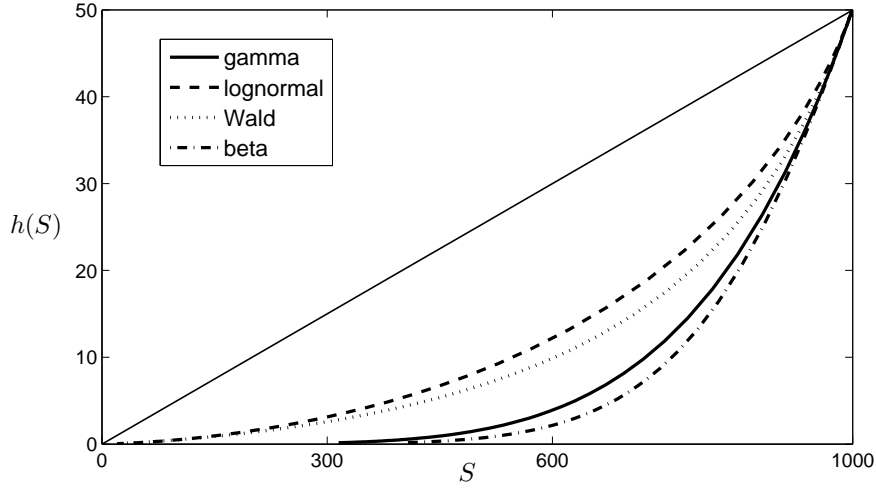
Напомним, что случайная величина имеет гамма-распределение с параметрами  $k$  и  $\nu$ , если плотность распределения вероятности имеет вид

$$p(0, \omega) = \frac{\nu^k}{\Gamma(k)} \omega^{k-1} e^{-\nu\omega}, \quad \omega \geq 0, \quad k > 0, \quad \nu > 0. \quad (11.27)$$

ПФМ гамма-распределения имеет вид  $M(0, \lambda) = (1 - \lambda/\nu)^{-k}$ .

Из уравнения (11.10) следует, что для  $t > 0$  распределение не изменяет своей формы. Т.е., для любого  $t$  это снова будет гамма-распределение с параметрами  $k$  и  $s - q(t)$ . Математическое ожидание и дисперсия задаются выражениями

$$\bar{\beta}(t) = \frac{k}{s - q(t)}, \quad \sigma^2(t) = \frac{k}{(s - q(t))^2}.$$



**Рис. 11.2.** Функция  $h(S)$ , заданная уравнением (11.24) для четырех различных распределений с одинаковыми матожиданием и дисперсией (рассматривались гамма-распределение, логнормальное распределение, распределение Вальда и бета-распределение, соответствующие определения можно найти в, например, [46]). Диагональ показывает ту же функцию для однородной модели,  $h(S) = \beta S$ .

Отметим, что для любого момента времени коэффициент вариации постоянен:

$$cv = \sigma(t)/\bar{\beta}(t) = 1/\sqrt{k}.$$

Для гамма-распределения получим

$$h(S) = \frac{kS}{\nu} \left[ \frac{S}{S_0} \right]^{1/k}. \quad (11.28)$$

Если  $k = 1$  (т.е., начальное распределение экспоненциальное, со средним  $1/\nu$ ), то  $h(S) = S^2/(\nu S_0)$ . Подобным образом могут быть рассмотрены и другие начальные распределения.

#### Степенная функция передачи инфекции

Как уже обсуждалось в пункте 6.4, функция передачи инфекции часто задается как билинейная функция зараженных и здоровых:  $\propto SI$ . Однако, для более точного описания процесса распространения эпидемии, часто использовались различные обобщения нелинейной функции. Наиболее часто использовалась степенная функция в форме

$$\beta S^p I^q, \quad p, q > 0. \quad (11.29)$$

Впервые функция в форме (11.29) использовалась в работе [156], с очевидным ограничением  $p, q > 0$ , другие примеры применения степенной функции даны в [100, 119, 127]. Интересно отметить, что показатели степени  $p, q$  в (11.29) были названы «параметрами гетерогенности», но сама модель считалась феноменологической, для которой не существовало механистического вывода [138].

Специальный случай выражения (11.29) задается равенством  $q = 1$ ; значения параметра  $p$  рассматривались для  $p > 1$ . Сравнение модели (11.29) с ОДЕ (11.23), в случае когда начальное распределение восприимчивости здоровых индивидуумов к инфекции распределено как гамма-распределение позволяет нам сформулировать следующее следствие.

**Следствие 11.4.** *Степенная функция передачи инфекции (11.29) в SIR модели в случае  $q = 1, p > 1$  может быть получена как следствие неоднородной модели (11.16)-(11.18), когда начальное распределение восприимчивости задается гамма-распределением.*

Предположим теперь, что не только восприимчивость распределена по особям популяции, но и популяция зараженных неоднородна, и рассмотрим простейшую возможную SI модель. Обозначим  $s(t, \omega_1)$  и  $i(t, \omega_2)$  плотности здоровых и зараженных популяций соответственно. Также предположим, что рассматриваемые признаки независимы, т.е.,  $\beta(\omega_1, \omega_2) = \beta_1(\omega_1)\beta_2(\omega_2)$ . Число здоровых со значением признака  $\omega_1$ , которых заразили инфицированные со значением признака  $\omega_2$ , дается выражением  $\beta_1(\omega_1)s(t, \omega_1)\beta_2(\omega_2)i(t, \omega_2)$ . Общее изменение для плотности зараженных со значением признака  $\omega_2$  можно записать как

$$\beta_2(\omega_2)i(t, \omega_2) \int_{\Omega_1} \beta_1(\omega_1)s(t, \omega_1) d\omega_1.$$

Аналогичное выражение справедливо для изменения в популяции здоровых. Объединяя предположения, мы получаем следующую задачу:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} s(t, \omega_1) &= -\beta_1(\omega_1)s(t, \omega_1) \int_{\Omega_2} \beta_2(\omega_2)i(t, \omega_2) d\omega_2 = -\beta_1(\omega_1)s(t, \omega_1)\bar{\beta}_2(t)I(t) \\ \frac{\partial}{\partial t} i(t, \omega_2) &= \beta_2(\omega_2)i(t, \omega_2) \int_{\Omega_1} \beta_1(\omega_1)s(t, \omega_1) d\omega_1 = \beta_2(\omega_2)i(t, \omega_2)\bar{\beta}_1(t)S(t). \end{aligned} \quad (11.30)$$

Начальные условия  $s(0, \omega_1) = S_0 p_s(0, \omega_1)$ ,  $i(0, \omega_2) = I_0 p_i(0, \omega_2)$ . В системе (11.30) предполагается, что если индивидуум, имеющий значение  $\omega_1$ , был заражен индивидуумом со значением признака  $\omega_2$ , то он становится переносчиком болезни со значением признака  $\omega_2$ . Глобальное поведение системы (11.30) достаточно просто и аналогично простейшей однородной SI модели.

В соответствии с теоремой 11.1 система (11.30) может быть сведена к четырехмерной системе ОДЕ. Рассуждая в точности как в доказательстве утверждения 11.1, получим

**Утверждение 11.2.** Модель (11.30) эквивалентна модели

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}S(t) &= -h_1(S)h_2(I), \\ \frac{d}{dt}I(t) &= h_1(S)h_2(I),\end{aligned}$$

где  $h_i(x)$  даются выражением (11.24).

Объединяя утверждение 11.2 с уравнением (11.28), мы имеем

**Следствие 11.5.** Степенная функция передачи инфекции (11.29) в  $SI$  модели в случае  $q > 1$ ,  $p > 1$  может быть получена как следствие неоднородной модели (11.30), когда начальные распределения признаков в популяциях здоровых и зараженных задаются гамма-распределениями.

Следовательно, по крайней мере для значений параметров  $p, q \geq 1$ , для степенной функции передачи инфекции может быть дан механистический вывод, основанный на законе действующих масс с учетом неоднородности при передаче инфекции.

*Влияние неоднородности на эволюцию болезни в замкнутой популяции*

Здесь мы ограничиваем наше внимание задачами (11.16)-(11.18) и изучаем глобальное поведение решений. Справедливо почти очевидное утверждение:

**Утверждение 11.3.** Пусть  $S_1(t) = \int_{\Omega} s_1(t, \omega) d\omega$  — решение задачи (11.16)-(11.18) с начальным условием  $s_1(0, \omega) = S_0 p_1(0, \omega)$ , а  $S_2(t) = \int_{\Omega} s_2(t, \omega) d\omega$  — решение задачи (11.16)-(11.18) с начальным условием  $s_2(0, \omega) = S_0 p_2(0, \omega)$ , такие что  $\bar{\beta}_1(0) = \bar{\beta}_2(0)$  и  $\sigma_1^2(0) > \sigma_2^2(0)$ , где  $\bar{\beta}_i(0) = \int_{\Omega} \beta(\omega) p_i(0, \omega) d\omega$  и  $\sigma_i^2(0) = \int_{\Omega} (\beta(\omega) - \bar{\beta}_i(0))^2 p_i(0, \omega) d\omega$ ,  $i = 1, 2$ . Тогда существует  $\varepsilon > 0$  такое что  $S_1(t) > S_2(t)$  для всех  $t \in (0, \varepsilon)$ .

Идея данного утверждения весьма проста: чем более неоднородна популяция здоровых особей, тем менее жестока эпидемия в популяции в начальный момент времени (в модели (11.16)-(11.18)).

*Доказательство.* Дифференцируя первое уравнение задачи (11.22) и используя (11.6), мы получим

$$S''(t) = I^2 S(\sigma^2(t) + \bar{\beta}(t)) - \bar{\beta}(t) I' S,$$

или, в начальный момент,  $S_1''(0) > S_2''(0)$ . Так как  $S(t)$  непрерывна, то отсюда следует утверждение.  $\square$

Для модели (11.19)-(11.20) справедливо противоположное утверждение (сформулируйте его и докажите).

Утверждение 11.3 описывает эволюцию болезни в начальный момент времени. Нас же наиболее часто интересует поведение системы при значительных  $t$ . Например, одна из основных характеристик SIR модели — число здоровых, которые избежали инфекции. Для однородной модели эта величина может быть найдена как решение трансцендентного уравнения (6.6).

Напомним, что  $M(0, \lambda)$  — ПФМ начального распределения параметра. Для модели (11.16)-(11.18) справедлива следующая теорема.

**Теорема 11.2.** *Число здоровых, которые избежали инфекции в ходе болезни, дается как решение уравнения*

$$S(\infty) = S_0 M(0, (S(\infty) - N)\gamma^{-1}), \quad (11.31)$$

которое удовлетворяет условию  $0 < S(\infty) < S_0$ .

*Доказательство.* Мы можем свести задачу (11.16)-(11.18) к системе

$$\begin{aligned} dS(t)/dt &= -h(S(t))I(t), \\ dI(t)/dt &= h(S(t))I(t) - \gamma I(t), \\ dR(t)/dt &= \gamma I(t). \end{aligned} \quad (11.32)$$

Используя (11.24) и деля первое уравнение в (11.32) на третье, получим

$$\left. \frac{dM^{-1}(0, \xi)}{d\xi} \right|_{\xi=S/S_0} \frac{dS}{S_0} = -\gamma^{-1} dR.$$

Интегрирование от 0 до  $\infty$  дает

$$\int_1^{S(\infty)/S_0} dM_0^{-1}(\xi) = -\frac{R(\infty)}{\gamma}.$$

Используя равенства  $R(\infty) = N - S(\infty)$  (так как  $I(\infty) = 0$ ) и  $M^{-1}(0, 1) = 0$ , получим

$$M_0^{-1}(S(\infty)/S_0) = -\frac{N - S(\infty)}{\gamma},$$

откуда следует (11.31). Так как  $M(0, \lambda)$  — монотонно возрастающая функция, решение задачи (11.31), удовлетворяющее условию  $0 < S(\infty) < S_0$ , единственно.  $\square$

**Замечание.** Если мы рассмотрим нераспределенный параметр (формально, мы можем положить  $\beta(\omega) = \beta = \text{const}$ , или, эквивалентно,  $s(0, \omega) = S_0 \delta(\omega - \bar{\omega})$ ,  $\beta(\bar{\omega}) = \text{const}$ , где  $\delta(\omega)$  — дельта-функция), стандартное уравнение (6.6) для финального размера эпидемии следует из (11.31).

Предполагая, что изначально вся популяция является здоровой (для нашей модели,  $S(-\infty) = N$ ,  $q(-\infty) = 0$ ), уравнение для пропорции здоровых, которые не заражаются в ходе болезни, следует:

$$z = M(0, -N(1 - z)/\gamma). \quad (11.33)$$

Здесь  $z = S(\infty)/N$ . Уравнение (11.33) всегда имеет корень  $z = 1$ . Если основное репродуктивное число (см. главу 6), определенное здесь как

$$R_0 = \frac{\bar{\beta}(0)N}{\gamma}, \quad (11.34)$$

удовлетворяет условию  $R_0 > 1$ , то тогда существует еще один корень уравнения (11.33) в интервале  $0 < z < 1$  (докажите).

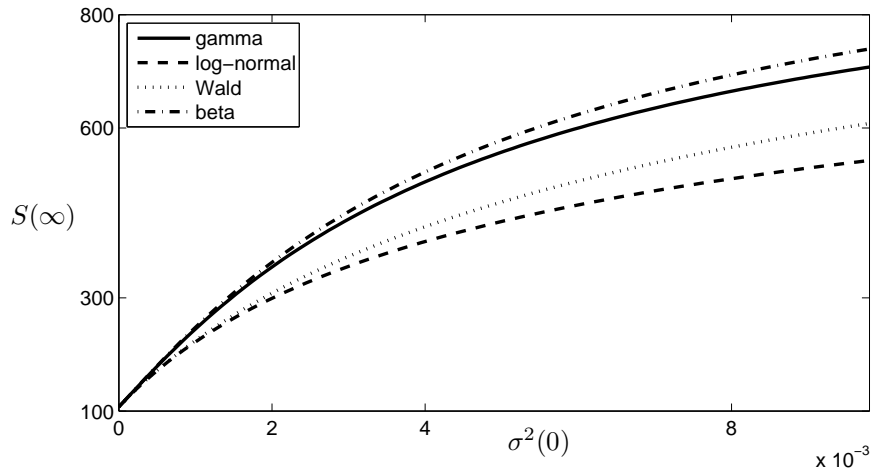
Проиллюстрируем этот результат, предполагая, что начальное распределение экспоненциальное, с параметром  $\nu$ . В этом случае уравнение для  $z$  квадратное:  $R_0 z^2 - (1 + R_0)z + 1 = 0$ , где  $R_0 = N/(\gamma\nu)$ . Это уравнение имеет корни 1 и  $1/R_0$ . Если  $R_0 > 1$ , то искомое решение  $1/R_0$ .

Сравнивая результаты, полученные для неоднородной SIR модели (11.16)-(11.18), с известными результатами для однородной SIR модели, мы можем заключить, что вопрос о начале эпидемии может быть изучен в рамках однородной модели, так как гетерогенность популяции не меняет основное репродуктивное число (данное утверждение справедливо только для рассмотренной модели, его нельзя обобщать на все возможные случаи). С другой стороны, неоднородность популяции напрямую влияет на финальный размер эпидемии, так как уравнение (11.33) зависит от начального распределения.

На рис. 11.3 показано как меняется финальный размер эпидемии в зависимости от разных начальных дисперсий распределений для различных начальных распределений с одним и тем же средним. Из рис. 11.3 следует, что чем более неоднородна популяция здоровых, тем больше здоровых избегает болезни для одного и того же начального распределения. С другой стороны, полезно подчеркнуть, что условия  $\bar{\beta}_1(0) = \bar{\beta}_2(0)$ ,  $\sigma_1^2(0) > \sigma_2^2(0)$  для двух различных начальных распределений не влекут условие  $z_1 > z_2$ , где  $z_i$  — решения уравнения (11.33). Простой контрпример: возьмем гамма-распределение с параметрами  $k = 2$ ,  $\nu = 4$  и однородное распределение на интервале  $[0, 1]$  с другими параметрами  $N/\gamma = 20$ . Используя формулу (11.33), получим, что  $z_1 = 0.093 < z_2 = 0.112$ , в то время как  $\sigma_1(0) = 1/8 > \sigma_2(0) = 1/12$ .

Если же мы сравниваем два распределения одного семейства, то иногда неформальное «неоднородность противостоит болезни» можно сформулировать как точное утверждение. Например,

**Утверждение 11.4.** *Предположим, что мы имеем модель (11.16)-(11.18) с двумя начальными гамма-распределениями с параметрами  $k_1, \nu_1$  и  $k_2, \nu_2$  такими что*



**Рис. 11.3.** Финальный размер эпидемии  $S(\infty)$  изображен как функция начальной дисперсии распределения параметра  $\sigma^2(0)$  для различных начальных распределений,  $\bar{\beta}(0)$  одно и то же во всех случаях. Величины параметров  $S(0) = 999$ ,  $I(0) = 1$ ,  $\gamma = 20$ ,  $\bar{\beta}(0) = 0.05$ .

$\bar{\beta}_1(0) = \bar{\beta}_2(0)$  и  $\sigma_1^2(0) > \sigma_2^2(0)$ . Предположим также, что  $R_0 > 1$ . Тогда решения уравнения (11.33), которые принадлежат интервалу  $(0, 1)$ , всегда удовлетворяют условию  $z_1 > z_2$ .

Доказательство утверждения предлагается получить самостоятельно в качестве упражнения.

## 11.5 Упражнения

**Упражнение 11.1.** Назовем класс распределений признаков  $S$  устойчивым относительно неоднородной модели вида (11.2), если из того факта, что начальное распределение принадлежит  $S$  следует, что для любого  $t$  распределение также принадлежит  $S$ . Например, как было показано выше, гамма-распределение устойчиво.

Рассмотрите однородное распределение, экспоненциальное распределение, распределение Пуассона, нормальное, и выясните, какие из них являются устойчивыми.

**Упражнение 11.2** (Модели неоднородных популяций с дискретным временем [109]). Рассмотрим задачу

$$n_{t+1}(\omega) = \varphi(\omega)n_t(\omega)g(N_t), \quad N_t = \int_{\Omega} n_t(\omega) d\omega$$

с заданным начальным распределением  $n_0(\omega)$ .

Доказать, что среднее значение функции от распределенного признака в любой момент времени  $t$  можно найти через средние значения в начальный момент времени:

$$E_t[\varphi(X)] = \frac{E_0[\varphi^{t+1}(X)]}{E_0[\varphi^t(X)]}.$$



## Пространственно неоднородные модели. Волновые решения

Рассмотренные ранее математические модели взаимодействующих популяций учитывали только демографические процессы, т.е. рождаемость и смертность. При этом предполагалось, что в рассматриваемом ареале происходит «бесконечно быстрое» перемешивание особей и игнорировалась пространственная составляющая. Такие модели называются «точечными» или сосредоточенными. Изучение таких моделей оправдано, если моделируемый процесс происходит в достаточно малом ареале обитания по сравнению с возможным пространственным радиусом индивидуальной активности особей. При нарушении этого условия необходимо учитывать пространственную миграцию. Самым простым и широко используемым в настоящее время предположением является гипотеза о случайности «блуждания» особей по пространству.

Это предположение позволяет обосновать в качестве инструмента моделирования уравнение типа «реакция–диффузия», где описание динамики (реакция) использует соответствующие правые части сосредоточенных («точечных») моделей, а коэффициенты диффузии при вторых пространственных переменных полагаются постоянными величинами.

### 12.1 Вывод уравнения Фишера–Колмогорова

Одним из простейших уравнений типа «реакция–диффузия» является уравнение вида

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ku(1 - u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (12.1)$$

где  $k, D$  — положительные постоянные. Здесь скалярная функция  $u(x, t)$  удовлетворяет заданным начальным и граничным условиям. Уравнение (12.1) было предложено Фишером [90] в качестве детерминированной версии стохастической модели динамики гена в популяции, который обладает селективным преимуществом. Классическая работа А.Н. Колмогорова, И.Г. Петровского и Н.С. Пискунова [25], появившаяся почти одновременно с работой Фишера, положила основу для строгого математического подхода к изучению общего класса задач вида

$$\frac{\partial u}{\partial t} = F(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2},$$

где  $F(u)$  — заданная скалярная функция переменной  $u$ .

Первоначальный вывод уравнения (12.1) основывался на вероятностном подходе. Рассмотрим вывод уравнения (12.1), основанный на рассмотрении движения потока частиц [19, 149]. Пусть вдоль оси  $x$  движется поток частиц. Через  $u(x, t)$  обозначим плотность частиц, т.е. количество частиц на единицу длины в момент времени  $t$  в точке с координатой  $x$ . Через  $\Phi(x, t)$  обозначим величину потока — количество частиц, проходящее через точку с координатой  $x$  в единицу времени в момент  $t$ . Если внутри отрезка  $[x, x + \Delta x]$  не происходит рождения (или исчезновения) частиц, то количество частиц, находящееся внутри отрезка  $[x, x + \Delta x]$  за время  $\Delta t$ , можно посчитать по следующей формуле

$$\begin{aligned} N &= - \int_x^{x+\Delta x} u(x, t) dx + \int_x^{x+\Delta x} u(x, t + \Delta t) dx = \\ &= \int_x^{x+\Delta x} (u(x, t + \Delta t) - u(x, t)) dx. \end{aligned} \quad (12.2)$$

Первая часть этой формулы представляет число частиц, которые находились внутри отрезка  $[x, x + \Delta x]$  в момент времени  $t$ , вторая часть — число частиц в отрезке в момент времени  $t + \Delta t$ .

То же самое число частиц с помощью функции потока  $\Phi(x, t)$  можно записать в виде

$$\begin{aligned} N &= - \int_t^{t+\Delta t} \Phi(x + \Delta x, t) dt + \int_t^{t+\Delta t} \Phi(x, t) dt = \\ &= - \int_t^{t+\Delta t} (\Phi(x + \Delta x, t) - \Phi(x, t)) dt. \end{aligned} \quad (12.3)$$

Здесь первое выражение в правой части представляет количество покинувших отрезок частиц за время  $\Delta t$  в точке  $x + \Delta x$ , вторая — количество частиц, пришедших в отрезок за время  $\Delta t$  в точке  $x$ .

Подинтегральную часть в (12.2) и (12.3) можно соответственно представить как  $\frac{\partial u}{\partial t}(x, \tau)\Delta\tau$  и  $\frac{\partial \Phi}{\partial x}(\xi, t)\Delta x$ , где  $\tau \in [t, t + \Delta t]$  и  $\xi \in [x, x + \Delta x]$ . Устремляя  $\Delta x$  и  $\Delta t$  к нулю, получим уравнение, которое выражает закон сохранения потока:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} + \frac{\partial \Phi(x, t)}{\partial x} = 0. \quad (12.4)$$

Если же внутри отрезка  $[x, x + \Delta x]$  имеется источник рождения (или исчезновения) частиц, зависящий от плотности потока, который характеризуется функцией  $F(u(x, t))$ , то для учета баланса частиц необходимо добавить выражение

$$\int_t^{t+\Delta t} \int_x^{x+\Delta x} F(u(x, t)) dx dt.$$

При этом закон сохранения (12.4) примет вид

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} + \frac{\partial \Phi(x, t)}{\partial x} = F(u).$$

Предположим, что между функцией потока и плотностью имеет место соотношение (закон Фика [149])

$$\Phi(x, t) = -c(u) \frac{\partial u}{\partial x}, \quad (12.5)$$

где  $c(u)$  — некоторая неотрицательная функция. Тогда уравнение (12.5) примет вид

$$\frac{\partial u}{\partial t} = F(u) + \frac{\partial}{\partial x} \left( c(u) \frac{\partial u}{\partial x} \right). \quad (12.6)$$

В частном случае, когда  $c(u) = D = \text{const}$  и  $F(u) = ku(1 - u)$  из (12.6) следует уравнение Фишера–Колмогорова (12.1).

Соотношение (12.5) означает, что направление потока противоположно величине скорости изменения плотности вдоль оси  $x$ , т.е. движение происходит по направлению от точек с большей величиной плотности к областям, в которых плотность имеет меньшее значение. Вид функции  $c(u)$  зависит от конкретных условий. Так, например, если  $c(u) = u$ , то получим уравнение

$$\frac{\partial u}{\partial t} = F(u) + \frac{\partial}{\partial x} \left( u \frac{\partial u}{\partial x} \right).$$

В этом случае коэффициент диффузии пропорционален плотности популяции.

Все приведенные рассуждения обобщаются и на многомерный случай  $x \in \mathbb{R}^n$ . В этом случае уравнение потока (неразрывности в пространстве) имеет вид

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} + \text{div } \Phi(x, t) = F(u), \quad \text{div } \Phi(x, t) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial \Phi_i(x, t)}{\partial x_i}.$$

Здесь  $\Phi(x, t) = (\Phi_1(x, t), \Phi_2(x, t), \dots, \Phi_n(x, t))$  — вектор потока. Если

$$\Phi(x, t) = -d \nabla u(x, t), \quad d = \text{const} > 0,$$

то получим многомерное уравнение Фишера–Колмогорова.

## 12.2 Волновые решения уравнения Фишера–Колмогорова

Введем новые безразмерные переменные  $x \rightarrow \sqrt{k/D}x$ ,  $t \rightarrow kt$ . Уравнение (12.1) примет вид

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (12.7)$$

Сосредоточенный (точечный) вариант этого уравнения — не что иное, как логистическое уравнение  $\dot{u} = u(1 - u)$ . В этом случае неподвижная точка  $u = 1$  является аттрактором, т.е. для любых начальных данных  $u(0) > 0$  при  $t \rightarrow \infty$  решение асимптотически стремится к значению  $u = 1$ . Естественно предположить, что наличие однородной диффузии, которое обуславливается случайным блужданием особей по прямой, не должно сильно исказить динамику развития популяции.

Важное свойство этого уравнения заключается в существовании переменной  $z = x \pm ct$ ,  $c = \text{const}$  (автомодельная переменная), которая сводит уравнение (12.7) к обыкновенному дифференциальному уравнению второго порядка. Действительно, если решение уравнения (12.7) представляется в виде  $u(x, t) = U(z)$ , где  $U$  — некоторая функция одного переменного, то функция  $U(z)$  удовлетворяет дифференциальному уравнению

$$\pm cU'(z) = U(z)(1 - U(z)) + U''(z). \quad (12.8)$$

Отметим, что такого вида переменные возникают при решении задачи Коши для уравнения, описывающего распространение линейных волн

$$\frac{\partial u}{\partial t} \pm c \frac{\partial u}{\partial x} = 0.$$

Здесь величина  $c$  имеет смысл скорости распространения линейной волны. Все это дает основание называть решения уравнения (12.8) волновыми решениями, а величину  $c$  трактовать как скорость распространения волны. Так как уравнение (12.7) инвариантно относительно замены  $x$  на  $-x$ , то скорость волны  $c$  может быть как положительной, так и отрицательной. Таким образом, решение уравнения (12.8) (если оно существует) индуцирует возникновение сразу двух волн, которые одновременно двигаются как в направлении оси  $x$ , так и в противоположном направлении.

Далее для определенности считаем, что  $c > 0$ . Пусть  $t \rightarrow +\infty$ . Будем искать решение уравнения (12.8), обладающее свойствами логистического уравнения. Тогда следует ожидать, что

$$\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = 1. \quad (12.9)$$

Из тех же соображений

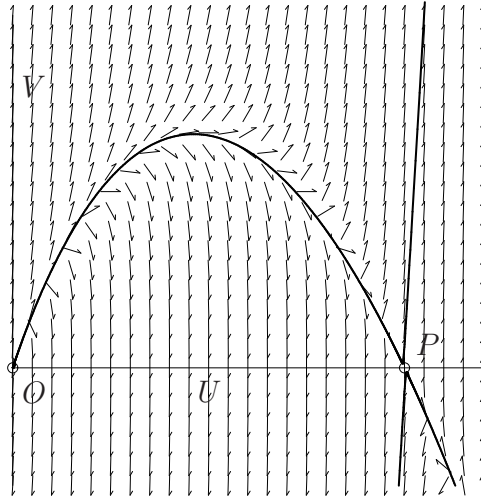
$$\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 0. \quad (12.10)$$

Кроме этого, решение уравнения (12.8) должно быть неотрицательной функцией переменной  $z$ .

Положим  $U'(z) = V(z)$ , тогда уравнение (12.8) можно записать в виде системы

$$\begin{aligned} U'(z) &= V(z), \\ V'(z) &= cV(z) - U(z)(1 - U(z)), \end{aligned} \quad (12.11)$$

которая имеет две неподвижные точки  $O = (0, 0)$  и  $P = (1, 0)$ .



**Рис. 12.1.** Фазовый портрет системы (12.11). На рисунке приведено векторное поле и выделена сепаратриса, идущая из начала координат в точку  $P$ .

Собственные числа матрицы Якоби в точке  $O$  определяются по формуле

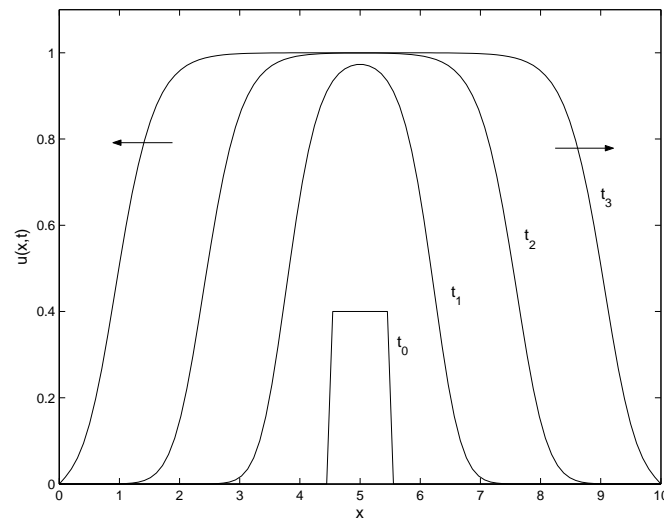
$$\lambda_{1,2} = \frac{c \pm \sqrt{c^2 - 4}}{2},$$

При  $c \geq 2$  эта точка является неустойчивым узлом, а при  $0 < c < 2$  — неустойчивым фокусом. Последний случай противоречит предположению о неотрицательности функции  $U(z)$ , так как при движении вокруг начала координат по траектории неустойчивого фокуса, фазовая точка плоскости  $(U, V)$  неизбежно окажется в области, где  $U(z) < 0$ . Поэтому остается лишь вариант, при котором  $c \geq 2$ .

Анализ матрицы Якоби в точке  $P = (1, 0)$  показывает, что эта неподвижная точка является седлом при любых значениях  $c$ . Напомним, что в соответствии с (12.9) и (12.10) на фазовой плоскости  $(U, V)$  разыскивается такая фазовая траектория системы (12.11), вдоль которой  $0 \leq U(z) \leq 1$ . Анализ фазового портрета системы показывает, что существует единственная траектория, обладающая этим свойством, — сепаратриса седла точки  $P$ , идущая из неустойчивого узла  $O$ . Все остальные фазовые траектории системы (12.11) не ограничены по переменной  $U$  (см. рис. 12.1). Таким образом при  $c \geq 2$  существует единственная фазовая траектория, начинающаяся в точке  $O = (0, 0)$  и движущаяся к точке  $P = (1, 0)$  в полосе  $0 \leq U(z) \leq 1$ , причем  $V > 0$ , за исключением точек  $O$  и  $P$ .

В силу сделанного ранее замечания об инвариантности уравнения Фишера относительно изменения знака  $x$ , имеется единственное решение  $u(x, t) = U(x - ct)$ ,  $c = \text{const} > 0$ , представляющее волну, бегущую направо, причем

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} U(x - ct) = 0, \quad \lim_{t \rightarrow -\infty} U(x - ct) = 1.$$



**Рис. 12.2.** Решения уравнения (12.7) для различных моментов времени.  $t_0 < t_1 < t_2 < t_3$ .

Отметим, что приведенные рассуждения не дают ответа на вопрос о скорости движения волн, к тому же при отыскании волновых решений не принималось в учет задание начальных данных при  $t = 0$ . А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский и Н.С. Пискунов доказали [25], что для любых начальных данных вида

$$u(x, 0) = \begin{cases} 1, & x \leq x_1, \\ h(x), & x_1 < x < x_2, \\ 0, & x \geq x_2, \end{cases}$$

где  $x_1$  и  $x_2$  конечны, а функция  $h(x)$  непрерывная, уравнение (12.7) имеет единственное решение, и это решение развивается в решение уравнения (12.8) вида монотонной бегущей волны, удовлетворяющее условиям (12.9) и (12.10) и обладающее скоростью  $c_{\min} = 2$ .

Как уже отмечалось, наряду с волной,двигающейся в направлении оси  $x$ , возникает волна,двигающаяся в противоположном направлении. Развитие во времени типичного решения уравнения Фишера, соединяющего обе волны, имеет вид, представленный на рис. 12.2. Изображение решения в плоскости  $(x, t)$  приведено на рис. 12.3. Устойчивость волнового решения уравнения Фишера–Колмогорова относительно любых малых возмущений в конечной области доказана в [72].

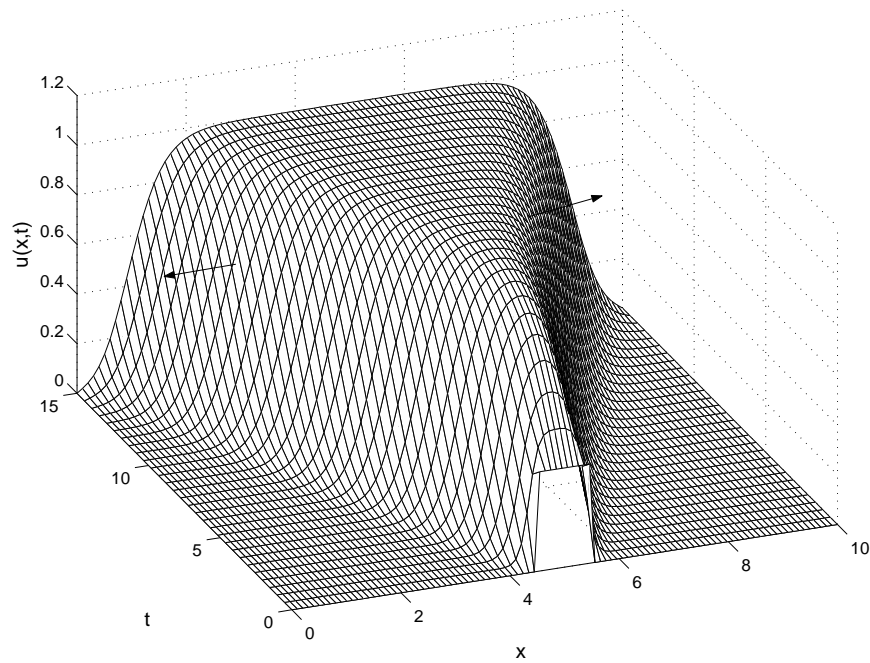


Рис. 12.3. Решения уравнения Фишера (12.7) в плоскости  $(x, t)$ .

### 12.3 Волновые решения в распределенной системе «хищник–жертва»

Следуя результатам работ [81, 82], изучим волновые решения, возникающие в распределенной системе «хищник–жертва» с учетом внутривидовой конкуренции жертв

$$\begin{aligned} u_t &= au\left(1 - \frac{u}{k}\right) - buv + d_1 u_{xx}, \\ v_t &= cuv - dv + d_2 v_{xx}. \end{aligned} \quad (12.12)$$

Здесь  $u(x, t)$  ( $v(x, t)$ ) — плотность популяции жертв (хищников) в точке с координатой  $x$  в момент времени  $t$ ,  $x \in \mathbb{R}$ ,  $t > 0$ ,  $d_1, d_2$  — величины коэффициентов диффузии жертв и хищников соответственно.

Если ввести новые переменные

$$u^* = \frac{u}{k}, \quad v^* = \frac{bv}{a}, \quad t^* = at, \quad x^* = \sqrt{\frac{a}{d_2}} x$$

и обозначения

$$D = \frac{d_1}{d_2}, \quad \alpha = \frac{ck}{a}, \quad \beta = \frac{d}{ck},$$

то система (12.12) примет вид (для упрощения записи мы отбрасываем звездочки)

$$\begin{aligned} u_t &= u(1 - u - v) + Du_{xx}, \\ v_t &= \alpha v(u - \beta) + v_{xx}. \end{aligned} \quad (12.13)$$

Соответствующий анализ локальной системы показывает, что существуют три положения равновесия  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$  и  $(\beta, 1 - \beta)$ . Совместное сосуществование хищников и жертв возможно лишь при  $\beta < 1$ . Точки  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$  — седла, точка  $(\beta, 1 - \beta)$  — устойчивый узел, если  $4\alpha < \beta(1 - \beta)^{-1}$  и устойчивый фокус, если  $4\alpha > \beta(1 - \beta)^{-1}$ . Как показано в пункте 5.3, положение равновесия  $(\beta, 1 - \beta)$  является глобальным аттрактором системы.

Предположим, что решения системы (12.13) представляются в виде  $U(z) = u(x, t)$ ,  $V(z) = v(x, t)$ ,  $z = x + ct$ ,  $c > 0$ . Тогда система (12.13) переходит в систему обыкновенных дифференциальных уравнений второго порядка

$$\begin{aligned} cU' &= U(1 - U - V) + DU'', \\ cV' &= \alpha V(U - \beta) + V'', \end{aligned} \quad (12.14)$$

где штрих обозначает дифференцирование по  $z$ . Система (12.14) разворачивается в четыре уравнения первого порядка. Упростим задачу, полагая, что  $D = d_1/d_2 = 0$ , т.е. считаем, что коэффициент диффузии хищников много больше, чем коэффициент диффузии жертв.



При сделанных предположениях из (12.14) следует, что

$$\begin{aligned} cU' &= U(1 - U - V), \\ V' &= W, \\ W' &= cW - \alpha V(U - \beta). \end{aligned} \quad (12.15)$$

В фазовом пространстве  $(U, V, W)$  имеются три положения равновесия системы (12.15):  $(0, 0, 0)$ ,  $(1, 0, 0)$  и  $(\beta, 1 - \beta, 0)$ . Первые два неустойчивые, а третье устойчиво, если  $\beta < 1$ . Из анализа волновых решений уравнения Фишера–Колмогорова можно ожидать появление волн перепадов из точки  $(1, 0, 0)$  в точку  $(\beta, 1 - \beta, 0)$ , или из точки  $(0, 0, 0)$  в точку  $(\beta, 1 - \beta, 0)$ . Это соответствует предельным условиям при  $z = \pm\infty$

$$U(-\infty) = 1, \quad V(-\infty) = 0, \quad U(+\infty) = \beta, \quad V(+\infty) = 1 - \beta, \quad (12.16)$$

или

$$U(-\infty) = 0, \quad V(-\infty) = 0, \quad U(+\infty) = \beta, \quad V(+\infty) = 1 - \beta. \quad (12.17)$$

Рассмотрим случай (12.16). Матрица Якоби системы (12.15) в точке  $(1, 0, 0)$  имеет следующие собственные значения:

$$\lambda_1 = -\frac{1}{c}, \quad \lambda_{2,3} = \frac{1}{2} \left( c \pm (c^2 - 4\alpha(1 - \beta))^{\frac{1}{2}} \right).$$

Вещественные части собственных значений положительны при  $c > 0$ . Если выполнено неравенство  $c^2 < 4\alpha(1 - \beta)$ , то возникают неустойчивые периодические колебания системы относительно точки  $(1, 0, 0)$ . Так как по смыслу задачи функции  $U, V$  неотрицательны, то этот случай необходимо исключить из рассмотрения. При  $c^2 > 4\alpha(1 - \beta)$  точка  $(1, 0, 0)$  имеет одномерное устойчивое и двумерное неустойчивое многообразие, все собственные числа действительны.

Собственные значения матрицы Якоби в точке  $(\beta, 1 - \beta, 0)$  удовлетворяют характеристическому уравнению

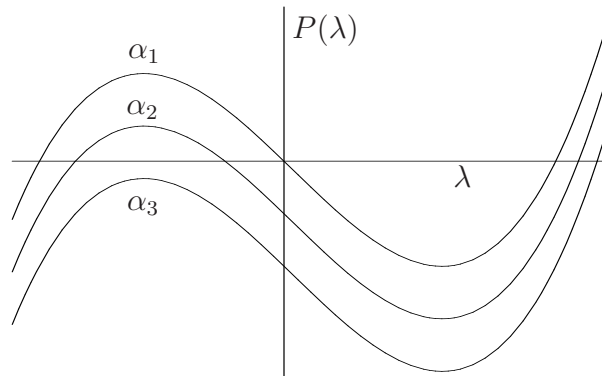
$$P(\lambda) = \lambda^3 - \lambda^2(c - \beta c^{-1}) - \lambda\beta - \alpha\beta(1 - \beta)c^{-1} = 0. \quad (12.18)$$

Рассмотрим график функции  $P(\lambda)$ . Точки локального максимума  $\lambda_M$  и локального минимума  $\lambda_m$  определяются по формуле

$$\lambda_{M,m} = \frac{1}{3} \left( c - \beta c^{-1} \pm [c^2 + b + b^2 c^{-2}]^{\frac{1}{2}} \right).$$

Эти величины не зависят от значений параметра  $\alpha$ . При  $\alpha = 0$  корни уравнения (12.18) имеют вид

$$\lambda_0 = 0, \quad \lambda_1 = c, \quad \lambda_2 = -bc^{-1}.$$



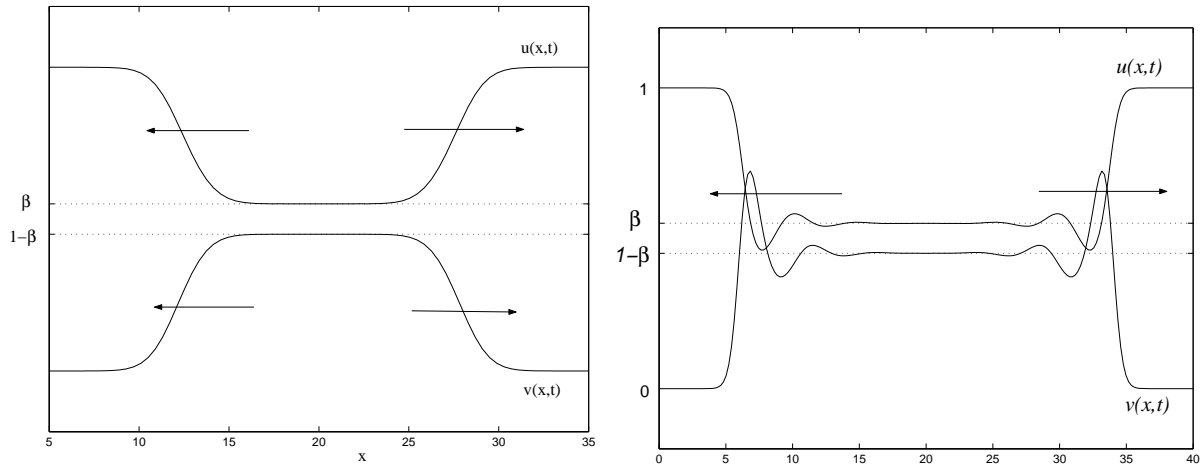
**Рис. 12.4.** График функции  $P(\lambda)$  (12.18) для различных  $\alpha$ ,  $\alpha_1 = 0$ ,  $\alpha_1 < \alpha_2 < \alpha_3$ .

При увеличении параметра  $\alpha > 0$ , график функции  $P(\lambda)$ , отвечающий  $\alpha = 0$ , смещается вдоль оси  $P$  вниз (рис. 12.4). Поскольку максимальное и минимальное значения  $P(\lambda)$  не зависят от  $\alpha$ , то существует такое значение  $\alpha^*$ , при котором уравнение (12.18) имеет только один отрицательный корень кратности 2. Если  $\alpha > \alpha^*$ , то появляются два комплексно сопряженных корня с отрицательной действительной частью.

Полученные результаты означают, что при  $\alpha > 0$  существует гетероклиническая траектория, которая соединяет точку  $(1, 0, 0)$  с точкой  $(\beta, 1 - \beta, 0)$ . При  $\alpha > \alpha^*$  эта траектория спиралевидно приближается к точке  $(\beta, 1 - \beta, 0)$ , если  $\alpha < \alpha^*$ , то траектория стремится к положению равновесия монотонным образом. Эта гетероклиническая траектория отвечает волновому решению системы (12.13). Строгие доказательства сформулированных утверждений приведены в [81, 82]. Можно показать, что найденные волновые решения являются устойчивыми к малым возмущениям. Кроме того, существует волновое решение с  $c < 0$ , т.е. как и в случае уравнения Фишера возникают две волны, разбегающиеся в разные стороны.

Проиллюстрируем полученные результаты графически. Пусть  $0 < \alpha < \alpha^*$ . Волновые решения приведены на рис. 12.5, слева. Здесь профиль волны является монотонным, что отвечает действительным собственным числам положения равновесия системы (12.15). На рис. 12.5, правая панель изображены волновые решения системы (12.13) в случае  $\alpha > \alpha^*$ . Здесь профиль волнового решения не является монотонным. Принимая во внимание антагонистический характер взаимодействия хищников и жертв, такие волновые решения получили название волн преследования и уклонения. Для популяции жертв иллюстрация в пространстве  $(x, t)$  приведена на рис. 12.6.

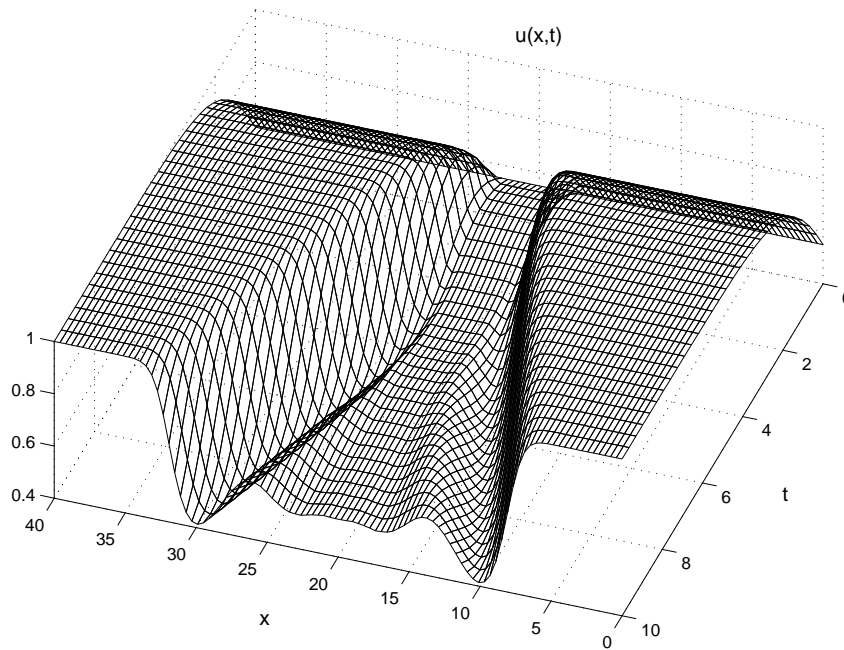
Интересно отметить, что сходные волновые решения обнаружены в распределенной модели распространения эпидемий [141]. В указанной ситуации такие колебательные решения интерпретируются как повторные вспышки эпидемий. В заключение отметим, что отысканию волновых решений распределенных систем посвящена обширная литература. Многочисленные примеры анализа математических моделей экологических систем, обладающих волновыми решениями, можно также найти



**Рис. 12.5.** Волновые решения системы (12.13). Левый рисунок — случай  $\alpha < \alpha^*$ , правый рисунок — случай  $\alpha > \alpha^*$ .

в [40, 141].

Даже в случае системы двух уравнений, отвечающая ей система обыкновенных дифференциальных уравнений имеет четвертый порядок, и для отыскания волновых решений необходимо искать гомо- или гетероклинические траектории в четырехмерном фазовом пространстве, что представляет сложную задачу. Ясно, что при



**Рис. 12.6.** Решение задачи (12.13) в пространстве  $(x, t)$ . Случай  $\alpha > \alpha^*$ .

увеличении порядка системы задача становится практически не поддающейся анализу и решается только в исключительных случаях. Следует отметить, что анализ фазового пространства системы обыкновенных дифференциальных уравнений, соответствующей некоторой системе уравнений в частных производных, является не единственным способом отыскания волновых решений. Более подробно с этим и многими другими вопросами, касающимися волновых решений, можно ознакомиться в монографии [167].

При рассмотрении волновых решений распределенных систем нами не затрагивались важные вопросы о скорости распространения найденных волн и их устойчивости. Ответы на эти вопросы достаточно сложны. Методы их решения можно найти в цитированной выше литературе. Отметим, что волновые решения уравнения Фишера–Колмогорова являются устойчивыми.

## 12.4 Учет таксиса в математических моделях

Модели реакции–диффузии описывают пространственную эволюцию одной или нескольких популяций при предположении, что пространственное движение индивидуумов популяции абсолютно случайно (любое направление равновероятно, броуновское движение). Понятно, что во многих случаях такое предположение нереалистично. Тигр в брачный период, почувствовав запах самки, будет двигаться по направлению к ней в надежде на продолжение рода; тот же тигр, учуяв запах самца, постарается покинуть не свою территорию, если только он не предрасположен к захвату чужой. Хищники гонятся за жертвами, в то время как жертвы стараются убежать от хищников. Другими словами, индивидуумы популяции часто реагируют на некий сигнал, и направление их перемещения в пространстве зависит от этого сигнала. Такое движение под воздействием внешнего сигнала называется *таксисом* (от греческого слова taxis — строй, порядок, расположение по порядку). Обычно термин таксис не употребляется без префикса, который обозначает природу сигнала, под воздействием которого происходит движение (например, геотаксис — движение под воздействием гравитационной силы; аэротаксис — перемещение бактерий в поисках кислорода; фототаксис — движение в сторону света). В этом пункте мы будем говорить о хемотаксисе — движении под воздействием химического сигнала, однако должно быть понятно, что наши абстрактные математические модели одинаково пригодны и для описания других видов таксиса.

Возвращаясь к примеру с тигром, отметим, что возможно движение как *по направлению* к источнику химического сигнала, так и *от* источника химического сигнала. В первом случае используют термин *положительный хемотаксис*, а источник сигнала называется *хемоаттрактант*, во втором случае — *отрицательный хемотаксис* и *хеморепеллент* соответственно.

Учет таксиса в математических моделях мы рассмотрим на примере модели

Келлера–Сегеля [114, 115]. (Интересно, что на самом деле, Клиффорд Патлак [151] впервые вывел уравнение, которое сейчас называют «классическим уравнением Келлера–Сегеля», примерно на 20 лет раньше Келлера и Сегеля.)

Предположим, что мы рассматриваем популяцию бактерий  $u(x, t)$  в некоторой области  $\Omega$ ,  $t \in \mathbb{R}$ ,  $x \in \Omega$ , которые кроме диффузии еще характеризуются способностью двигаться в направлении некоторого химического сигнала  $v(x, t)$ . Точнее, модель Келлера и Сегеля была мотивирована изучением движения одноклеточных организмов, известных под названием «слизивики» (*Dictiostelium discoideum*). Если пищи имеется в достатке, то слизивики практически не двигаются, поедая необходимые им бактерии. Если же запас пищи начинает истощаться, то популяция растекается в доступных направлениях. Как только один из слизивиков находит пищу, он испускает химический сигнал, который привлекает других. Классический эксперимент можно описать следующим образом. Разместим равномерно популяцию слизивиков на плоскости (на тарелке) и поместим в центр популяции трубку, стенки которой покрыты питательным раствором. С течением времени мы будем наблюдать, как слизивики, окружающие трубку, соберутся в некий кластер с высокой концентрацией, и этот кластер начнет подниматься по трубке — появится волна, которая движется с постоянной скоростью вверх по стенкам трубки.

Исходной точкой для математической модели служит опять следствие закона сохранения:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\nabla \cdot \Phi + f,$$

где  $\Phi$  — соответствующий поток, а  $f$  описывает смертность и рождаемость индивидуумов. Делая предположение, что движение слизивиков определяется как суперпозиция диффузии и движения *по направлению* к хемоттрактанту, мы можем записать

$$\Phi = -\mu \nabla u + \chi \nabla v,$$

где  $\mu \geq 0$  — коэффициент диффузии, а  $\chi \geq 0$  называется иногда коэффициентом хемотаксической чувствительности. Оба этих коэффициента могут зависеть от пространственной переменной и плотностей  $u$ ,  $v$ . Мы подчеркиваем, что перед неотрицательным коэффициентом  $\chi$  стоит знак «плюс», поэтому популяция  $u$  движется по направлению к химическому сигналу. Если бы было необходимо моделировать движение от сигнала, то необходимо было бы поставить знак «минус».

Дополняя полученные выражения уравнением, которое описывает изменение концентрации химического сигнала, получаем классическую модель Келлера–Сегеля:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \nabla \cdot (\mu \nabla u - \chi \nabla v) + f(u, v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= g(u, v) + D \Delta v. \end{aligned} \tag{12.19}$$

Математическая модель (12.19) — это система с кросс-диффузией (иногда говорят «с перекрестной диффузией»), так как скорость изменения переменной  $u$  зависит от второй производной переменной  $v$ .

В дальнейшем мы предположим, что  $f(u, v) = 0$ ,  $D = 0$ ,  $\mu = \text{const}$ ; это означает, что мы рассматриваем такие промежутки времени, в которых численность популяции  $u(x, t)$  не изменяется, коэффициент диффузии слизивиков постоянен, а диффузия источника химического сигнала пренебрежимо мала. Необходимо выбрать вид функциональных зависимостей  $\chi$  и  $g$ . Для популяции источника химического сигнала (на самом деле в модели мы неявно рассматриваем три переменных: популяцию слизивиков, пищу и силу химического сигнала, однако силу химического сигнала в явном виде можно не учитывать, предположив, что она пропорциональна наличию пищи и слизивиков в данной точке) естественно предположить, что  $g(u, v) = -ku$ , где  $k$  — некоторая постоянная.

Для  $\chi(u, v)$  мы запишем равенство  $\chi(u, v) = u\chi_0(v)$ , где  $\chi_0(v)$  — коэффициент хемотаксиса. Келлер и Сегель выбрали  $\chi_0$  в виде  $\chi_0 = \delta v^\alpha$ , где  $\alpha \leq -1$ . Данный выбор можно оправдать с помощью наблюдений, известных как закон Уэбера–Фечнера (хотя слово «закон» здесь может быть и не слишком уместно), который утверждает, что абсолютное изменение в восприятии  $dp$  пропорционально относительному изменению сигнала  $dS/S$ , который воспринимается организмом, или математически

$$dp = \kappa \frac{dS}{S},$$

который совпадает с формой, выбранной Келлером и Сегелем, в случае  $\alpha = -1$  (микроскопический вывод дифференциальных уравнений, описывающих движение с таксисом, можно найти, например, в [150]). Окончательно, рассматривая одномерное пространство, мы получаем

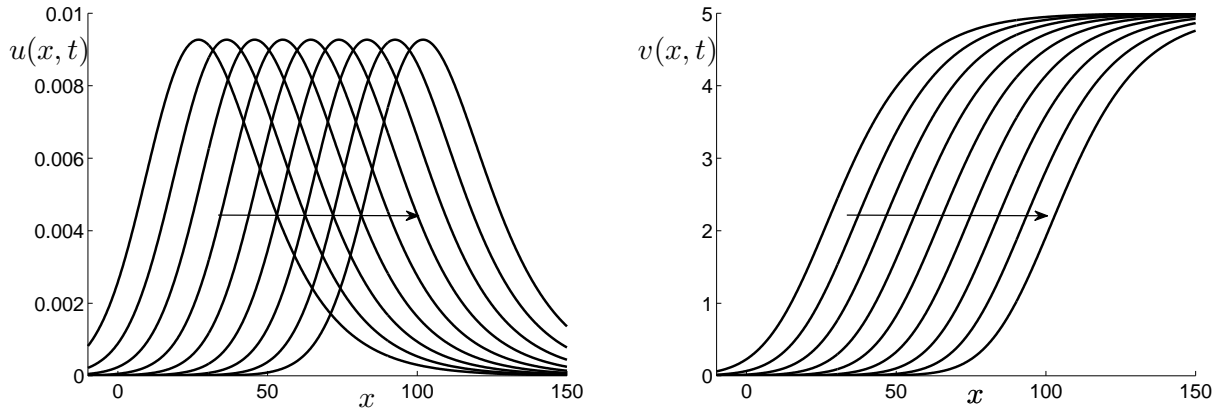
$$\begin{aligned} u_t &= (\mu u_x - \frac{\delta u}{v} v_x)_x, \\ v_t &= -ku. \end{aligned} \tag{12.20}$$

Если наши предположения относительно вида модели (12.20) верны, то модель должна обладать волновыми решениями. Это действительно так. Более того, модель (12.20) — одна из немногих содержательных моделей, где волновые решения можно выписать в явном виде.

После стандартной замены переменных  $U(z) = u(x - ct)$ ,  $V(z) = v(x - ct)$  мы получим

$$cV' = kU, \quad cU' = (\delta UV^{-1}V')' - \mu U'', \tag{12.21}$$

где штрих обозначает дифференцирование. Естественные граничные условия принимают вид  $U \rightarrow 0$ ,  $U' \rightarrow 0$ ,  $V \rightarrow V_\infty$  когда  $z \rightarrow \infty$ , т.е., на границе популяция



**Рис. 12.7.** Волновые решения модели Келлера–Сегеля (12.20). Кривые построены для разных моментов времени  $t = 0, 50, 100, \dots$  по формулам (12.22).

слизиков отсутствует, а пицца присутствует в постоянном количестве. После интегрирования второго уравнения в последней системе, имеем

$$cU = \delta UV^{-1}V' - \mu U' + \text{const}.$$

Принимая во внимание граничные условия получаем, что константа должна быть равна нулю. Из последнего уравнения, после интегрирования

$$U = \text{const} \cdot V^{\delta/\mu} e^{-cz/\mu}.$$

Подставив последнее выражение в первое уравнение системы (12.21) и снова интегрируя, получим

$$V = (\text{const} \cdot kc^{-2}(\delta - \mu)e^{-cz/\mu} + V_{\infty}^{(\mu-\delta)/\mu})^{-\mu/(\delta-\mu)}.$$

Предполагая, что  $V_{\infty}^{(\mu-\delta)/\mu} = \text{const} \cdot kc^{-2}(\delta - \mu)$ , окончательно имеем

$$\begin{aligned} \frac{V(z)}{V_{\infty}} &= (1 - e^{cz/\mu})^{-\mu/(\delta-\mu)}, \\ \frac{U(z)}{c^2 V_{\infty} (\mu k)^{-1}} &= \frac{1}{(\delta/\mu) - 1} e^{-cz/\mu} (1 - e^{-cz/\mu})^{-\delta/(\delta-\mu)}. \end{aligned} \quad (12.22)$$

Так как нас интересуют ограниченные решения, то в дальнейшем предполагаем, что  $\delta > \mu$ . Вид решений приведен на рис. 12.7. Волна для популяции слизиков имеет вид волны-импульса, в то время как волна для пиццы — волны-перепада. Таким образом, математическая модель (12.20) описывает моделируемое явление, так как среди его решений существуют волновые решения, которые, по крайней мере на качественном уровне, соответствуют реально наблюдаемым движениям небольших популяций слизиков вверх по трубке в описанном выше эксперименте.

Полезно также рассмотреть анализ фазовой плоскости волновой системы. Подчеркнем, что в данном случае волновая система имеет ту же размерность, что и исходная система дифференциальных уравнений с частными производными (для уравнения Фишера–Колмогорова, например, волновая система двумерна, хотя мы имеем дело всего с одним уравнением).

Итак, волновая система имеет вид:

$$U' = cU - \delta k \frac{U^2}{cV}, \quad V' = -kU/c, \quad (12.23)$$

и после замены времени  $dz \rightarrow cV dz$  превращается в

$$U' = c^2UV - \delta kU^2, \quad V' = -kUV. \quad (12.24)$$

Система (12.24) имеет линию неизоллированных особых точек  $(0, v)$ , и также существует дополнительное вырождение в  $(0, 0)$ . Последнее утверждение следует из того факта, что следующая замена  $dz \rightarrow U dz$  сводит систему (12.24) к системе

$$U' = c^2V - \delta kU, \quad V' = -kV, \quad (12.25)$$

для которой начало координат — топологический узел с собственными значениями  $\lambda_1 = -k\delta$  and  $\lambda_2 = -k$ . На рис. 12.8 показано как репараметризация времени изменяет направление на фазовых кривых. Анализ фазового портрета показывает (см. также рис. 12.8a), что для любых значений параметров существует *бесконечное число* волновых решений (любое решение в положительном ортанте, которое стремится к нулю при  $z \rightarrow \infty$  и к линии неизоллированных особых точек  $u = 0$  при  $z \rightarrow -\infty$  — представляет собой волновое решение). Такая ситуация типична для систем с кросс-диффузией (см. [63, 64]).

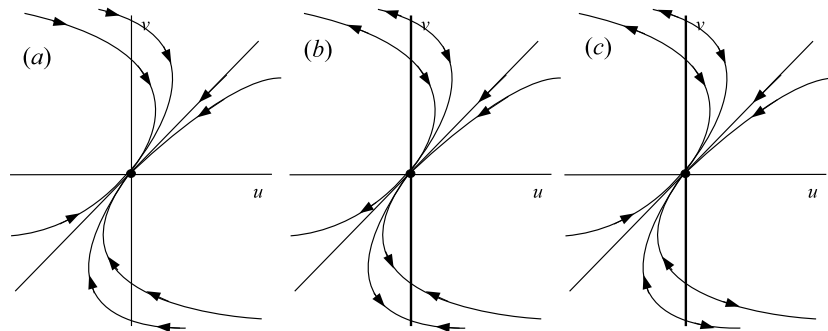
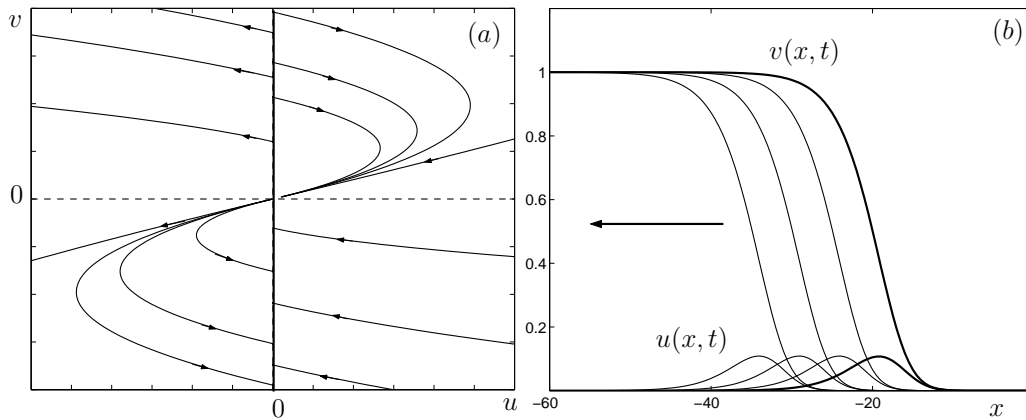


Рис. 12.8. Фазовая плоскость систем (12.25) (a), (12.24) (b) и (12.23) (c).





**Рис. 12.9.** (a) Фазовая плоскость системы (12.23); (b) Численные решения системы Келлера–Сегеля.

В заключение коротко обсудим устойчивость найденного волнового решения. Определить устойчивость волновых решений — достаточно сложная проблема, которая к тому же зависит от выбора допустимых начальных данных и класса возмущений. Например, доказано, что волновое решение в модели Келлера–Сегеля устойчиво по отношению к возмущениям на компактном множестве [96]. Однако, если рассматривать возмущения волновых решений на всей прямой,  $-\infty < z < \infty$ , то оказывается, что волновое решение неустойчиво [142] (что, в принципе, достаточно очевидно из рис. 12.7а, где ясно, что любое сколь угодно малое шевеление волнового решения при  $z \rightarrow -\infty$  приведет к другому решению).

В численных экспериментах волновое решение задачи (12.20) легко наблюдается (рис. 12.9b), что косвенно свидетельствует о его устойчивости.

Мы обсудили только одну, самую простейшую модель, которая описывает явление таксиса. С помощью систем кросс-диффузионных уравнений моделируются также и многие другие феномены — поведение популяций хищника и жертвы с положительным и отрицательным таксисом соответственно, движение границы леса, образование внеклеточного матрикса вокруг опухоли и многие другие. Для последующего изучения вопроса и важных ссылок на литературу мы рекомендуем обзор [160].

## 13

### Системы «реакция–диффузия» в ограниченной области

Метод бегущих волн дает возможность находить решения систем уравнений типа «реакция–диффузия» в неограниченной области изменения пространственной переменной  $x \in \mathbb{R}$ . Если реакция с диффузией происходит в ограниченной области, то естественным образом возникает необходимость задавать краевые условия. Далее будем рассматривать замкнутые системы, в том смысле, что потоки реагирующих компонент через границу области отсутствуют.

#### 13.1 Устойчивость пространственно однородных стационарных решений

Пусть в ограниченной области  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$  задана система вида

$$u_t = f(u) + D\Delta u. \quad (13.1)$$

Здесь  $u(x, t) = (u_1(x, t), \dots, u_n(x, t))$ ,  $x \in \Omega$ ,  $t \in (0, \infty)$ ,  $F(u)$  — вектор-функция, определяющая реакцию компонент  $u_i(x, t)$ ,  $F(u) = (f_1(u), \dots, f_n(u))$ ,  $D = (d_{ij})_{i,j=1\dots n}$  — матрица диффузии, элементы которой — постоянные неотрицательные величины. В момент  $t = 0$  заданы начальные условия (данные Коши)

$$u(x, 0) = \varphi(x) = (\varphi_1(x), \dots, \varphi_n(x)). \quad (13.2)$$

В случае замкнутой системы на границе  $\Gamma$  области  $\Omega$  выполняются однородные условия Неймана

$$\left. \frac{\partial u}{\partial \mathbf{n}} \right|_{x \in \Gamma} = 0 \quad \Leftrightarrow \quad \left. \frac{\partial u_i}{\partial \mathbf{n}} \right|_{x \in \Gamma} = 0, \quad i = 1, \dots, n, \quad (13.3)$$

где  $\mathbf{n}$  — внешняя нормаль к границе  $\Gamma$ .

Задача (13.1)–(13.3) называется начально-краевой задачей для системы полулинейных уравнений параболического типа. Решение задачи (13.1)–(13.3) будем искать среди множества вектор-функций, которые при каждом фиксированном значении  $t$

являются элементами пространства Соболева  $H^1(\Omega)$  с нормой

$$\|u\|_{H^1(\Omega)} = \left( \int_{\Omega} \left( \sum_{i=1}^n \left[ u_i^2 + \sum_{k=1}^n \left( \frac{\partial u_i}{\partial x_k} \right)^2 \right] \right) dx \right)^{\frac{1}{2}}.$$

**Определение 13.1.** Вектор-функции  $v(x) \in H^1(\Omega)$ , являющиеся решениями задачи

$$f(v) + D\Delta v = 0, \quad \frac{\partial v}{\partial l} \Big|_{x \in \Gamma} = 0, \quad (13.4)$$

называются положениями равновесия динамической системы (13.1).

**Определение 13.2.** Положение равновесия  $v(x)$  динамической системы (13.1) называется устойчивым, если для сколь угодно малых  $\varepsilon > 0$  существует такое  $\delta > 0$ , что для любых решений системы (13.1)  $\tilde{u}(x, t)$  с начальными условиями  $\tilde{\varphi}(x)$ , такими, что  $\|v(x) - \tilde{\varphi}(x)\|_{H^1(\Omega)} < \delta$  выполняется  $\|v(x) - \tilde{u}(x, t)\|_{H^1(\Omega)} < \varepsilon$  для всех  $t > 0$ . Если, кроме того, выполняется условие  $\tilde{u}(x, t) \rightarrow v(x)$  в  $H^1(\Omega)$  при  $t \rightarrow \infty$ , то положение равновесия  $v(x)$  называется асимптотически устойчивым.

Отметим, что решение  $\tilde{u}(x, t)$  системы (13.1) с начальными данными  $\tilde{\varphi}(x)$  должно удовлетворять краевому условию (13.3).

Исследование устойчивости положений равновесия может осуществляться с помощью теоремы, являющейся аналогом теоремы Ляпунова об устойчивости по первому приближению для конечномерных динамических систем.

Пусть  $v(x)$  — положение равновесия системы (13.1). Если  $v(x) \neq \text{const}$ , то будем называть такое положение равновесия *пространственно неоднородным*. Рассмотрим матрицу Якоби системы (13.1), вычисленную в положении равновесия,

$$A(x) = \left( \frac{\partial f}{\partial u} \right) \Big|_{u=v(x)}$$

и соответствующую краевую задачу на собственные значения

$$A(x)z(x) + D\Delta z(x) = \lambda z(x), \quad \frac{\partial z}{\partial \mathbf{n}} \Big|_{x \in \Gamma} = 0, \quad z \in H^1(\Omega). \quad (13.5)$$

Если  $\text{Re } z < 0$  для всех собственных значений, то пространственно неоднородное положение равновесия является асимптотически устойчивым. Точные формулировки этой теоремы можно найти в [99].

В силу нелинейности функции  $f(u)$ , задача (13.4) об отыскании пространственно неоднородных положений равновесия системы (13.1) не более проста, чем исходная проблема и допускает аналитическое решение лишь в исключительных случаях.

Ситуация существенно упрощается, если рассматривать пространственно однородные положения равновесия, т.е. решения алгебраической системы  $f(v) = 0$ . Другими словами, это те положения равновесия, которые являются положениями равновесия точечной (сосредоточенной) динамической системы

$$\dot{u} = f(u). \quad (13.6)$$

Так как пространственно однородные положения равновесия не зависят от переменной  $x$ , то выполняется

$$\Delta v = 0, \quad \left. \frac{\partial v}{\partial \mathbf{n}} \right|_{x \in \Gamma} = 0,$$

поэтому эти положения равновесия будут также положениями равновесия задачи (13.1). Ясно, что множество пространственно однородных положений равновесия не исчерпывает все множество положений равновесия. Однако во многих случаях результаты исследования пространственно однородных положений равновесия являются достаточно полезными.

Пусть  $u^*$  — положение равновесия системы (13.6), тогда матрица Якоби  $A$  является матрицей с постоянными элементами. Прежде чем исследовать решения задачи на собственные значения (13.5), сделаем линейное преобразование

$$z(x) = Cw(x), \quad (13.7)$$

где  $C$  — матрица, такая что  $C^{-1}DC = \Lambda$ ,  $\Lambda$  — диагональная матрица с элементами  $d_1, \dots, d_n$ ,  $d_i \geq 0$ . Здесь  $d_i$  — собственные значения задачи

$$Dq^i = d_i q^i, \quad q^i \in \mathbb{R}^n, \quad i = 1, \dots, n.$$

Отметим, что такое приведение матрицы  $D$  к диагональной форме возможно лишь в случае, когда матрица  $D$  не является жордановой. Случай, когда матрица  $D$  содержит жордановы клетки, необходимо рассматривать особо.

С учетом замены (13.7) система (13.4) примет вид

$$Bw(x) + \Lambda \Delta w(x) = \lambda w(x), \quad \left. \frac{\partial w}{\partial \mathbf{n}} \right|_{x \in \Gamma} = 0, \quad (13.8)$$

где  $B = C^{-1}AC$ .

Будем искать решения задачи (13.8) в виде

$$w^k(x) = w^{0k} \psi_k(x), \quad k = 1, 2, \dots,$$

где  $w^{0k}$  — некоторый вектор в  $\mathbb{R}^n$ , а  $\psi_k(x)$  — собственные функции краевой задачи

$$\Delta \psi_k(x) = -\mu_k \psi_k(x), \quad \left. \frac{\partial \psi_k}{\partial \mathbf{n}} \right|_{x \in \Gamma} = 0. \quad (13.9)$$

Известно [28], что задача (13.9) имеет систему собственных функций  $\{\psi_k(x)\}_{k=1}^{\infty}$ , которые образуют полную систему в  $H_1^1(\Omega)$ . Собственные функции  $\psi_k(x)$  образуют ортонормированную систему в  $L_2(\Omega)$ , т.е.

$$\langle \psi_i(x), \psi_j(x) \rangle = \int_{\Omega} \psi_i(x) \psi_j(x) dx = \delta_{ij}, \quad (13.10)$$

где  $\delta_{ij}$  — символ Кронекера, т.е.,  $\delta_{ii} = 1$  и  $\delta_{ij} = 0$  когда  $i \neq j$ .

Соответствующие собственные числа образуют неубывающую последовательность

$$0 \leq \mu_1 \leq \mu_2 \leq \dots \leq \mu_n \leq \dots, \quad \mu_n \rightarrow \infty, \quad n \rightarrow \infty.$$

С учетом равенств (13.9) задача (13.8) примет вид

$$(B - \mu_k \Lambda) w^{0k} \psi_k(x) = \lambda_k w^{0k} \psi_k(x).$$

Умножая скалярно это равенство на функцию  $\psi_i(x)$ ,  $i = 1, 2, \dots$  и учитывая (13.10) получим

$$(B - \mu_k \Lambda) w^{0k} = \lambda_k w^{0k}, \quad k = 1, 2, \dots \quad (13.11)$$

В итоге задача об отыскании собственных значений (13.8) сводится к алгебраической задаче о собственных значениях матриц

$$A^k = B - \mu_k \Lambda. \quad (13.12)$$

Если для всех собственных значений задачи (13.11) выполняется условие  $\text{Re } \lambda_k < 0$ , то положение равновесия  $u^*$  системы (13.1) является устойчивым. Если же хотя бы для одного значения  $k$  последнее условие выполняется как противоположное, то положение равновесия  $u^*$  неустойчиво [99].

## 13.2 Стабилизирующее и дестабилизирующее влияние диффузии

Рассмотрим систему уравнений реакция-диффузия (13.1) и соответствующую точечную (сосредоточенную) систему (13.6). Пусть  $u^*$  — пространственно неоднородное положение равновесия системы (13.6) и, следовательно, положение равновесия задачи (13.1). Естественно сравнить характер (устойчивый, неустойчивый) этих положений равновесия в системе без диффузии и в системе с диффузией. Иными словами: может ли диффузия изменить характер пространственно неоднородного положения равновесия из устойчивого в неустойчивый и наоборот. Остановимся на конкретных примерах.

Рассмотрим замкнутую систему «хищник–жертва» Гаузе на отрезке  $(0, l)$  с учетом диффузионных членов

$$\begin{aligned} u_t &= ug(u) - vp(u) + d_1 u_{xx}, \\ v_t &= v(-\gamma v + u) + d_2 v_{xx}, \end{aligned} \quad (13.13)$$

с краевыми условиями  $u_x(0, t) = u_x(l, t) = 0$ ,  $v_x(0, t) = v_x(l, t) = 0$ . Здесь  $g(u)$ ,  $p(u)$  — функции, свойства которых описаны в пункте 7.2.

Однородное по пространству положение равновесия  $(u^*, v^*)$  системы (13.13) определяется уравнениями нуль-изоклин

$$v^* = \frac{u^*}{\gamma}, \quad v^* = \frac{u^* g(u^*)}{p(u^*)}.$$

Через  $r_0$  обозначим величину

$$r_0 = p(u^*) \left( \frac{ug(u)}{p(u)} \right)' \Big|_{u=u^*}.$$

Матрица Якоби системы без диффузии в точке  $(u^*, v^*)$  имеет вид

$$B = \begin{pmatrix} r_0 & -p(u^*) \\ v^* & -\gamma v^* \end{pmatrix}. \quad (13.14)$$

Условие устойчивости точки  $(u^*, v^*)$  определяется системой неравенств

$$r_0 - \gamma v^* < 0, \quad v^* p(u^*) - \gamma r_0 v^* > 0. \quad (13.15)$$

Вычислим собственные значения задачи (13.8). Собственные числа  $\mu_k$  и собственные функции  $\psi_k(x)$  дифференциального оператора  $\frac{\partial^2}{\partial x^2}$  с заданными краевыми условиями на отрезке  $(0, l)$  определяются равенствами [23]

$$\mu_k = \left( \frac{\pi k}{l} \right)^2, \quad \psi_k(x) = \sqrt{\frac{2}{l}} \cos \frac{k\pi}{l} x, \quad k = 0, 1, 2, \dots$$

Вычисление собственных значений задачи (13.8) сводится к вычислению собственных чисел матрицы

$$A_k = \begin{pmatrix} r_0 - d_1 \mu_k & -p(u^*) \\ v^* & -\gamma v^* - d_2 \mu_k \end{pmatrix}.$$

Условие устойчивости  $\operatorname{Re} \lambda_k < 0$ ,  $k = 0, 1, 2, \dots$  приводит к неравенствам

$$\begin{aligned} r_0 - \gamma v^* - \mu_k (d_1 + d_2) &< 0, \\ v^* p(u^*) - \gamma r_0 v^* + [\mu_k^2 d_1 d_2 + \mu_k (\gamma d_1 v^* - d_2 r_0)] &> 0. \end{aligned} \quad (13.16)$$

Предположим, что величина  $r_0$  строго положительна. Это означает, что пересечение прямой  $v = \gamma^{-1}u$  и кривой  $v = ug(u)p(u)^{-1}$  происходит в точке, в которой тангенс угла наклона к последней кривой положителен. Если выполняется условие (13.15), то первое из условий (13.16) заведомо выполнено, поскольку  $d_1, d_2 > 0$ . С другой стороны, второе из условий (13.16) может быть нарушено, если  $\gamma d_1 v^* < d_2 r_0$ . Из (13.15) следует, что  $r_0 < \gamma v^*$ , поэтому  $d_1 < d_2$ . Последнее означает, что при неравных коэффициентах диффузии возможно выполнение второго неравенства (13.16) с противоположным знаком. Следовательно, положение равновесия  $(u^*, v^*)$  неустойчиво. Причем, как бы ни мала была величина коэффициента  $d_1 > 0$ , в спектре  $\mu_k$  существует конечный диапазон значений  $k$  (отметим, что член  $\mu_k^2 d_1 d_2$  является доминирующим), который делает отрицательным выражение, стоящее в (13.16) в квадратных скобках. Такое явление называют *диффузионной неустойчивостью*.

Если же  $r_0 < 0$ , то диффузионной неустойчивости не наблюдается. Более того, в этом случае отрицательные части собственных значений становятся больше по абсолютной величине, чем соответствующие части собственных значений без диффузии. В таких случаях принято говорить, что запас устойчивости ( $|\operatorname{Re} \lambda|$ ) системы с диффузией больше, чем запас устойчивости системы без диффузии.

Таким образом, в зависимости от вида однородных по пространству положений равновесия и специфики задачи, диффузия может оказывать как дестабилизирующее, так и стабилизирующее влияние на систему.

Далее исследуем влияние диффузии на поведение решений замкнутой системы «реакция–диффузия» при  $t \rightarrow \infty$ . Остановимся на случае  $n = 2$ . Рассмотрим систему «реакция–диффузия» вида

$$\begin{aligned} u_t &= f(u, v) + d_1 u_{xx}, \\ v_t &= g(u, v) + d_2 v_{xx} \end{aligned} \quad (13.17)$$

с начальными и краевыми условиями

$$\begin{aligned} u_x(0, t) = u_x(l, t) = 0, \quad v_x(0, t) = v_x(l, t) = 0, \\ u(x, 0) = u_0(x), \quad v(x, 0) = v_0(x). \end{aligned} \quad (13.18)$$

Для анализа поведения решений задачи (13.17)–(13.18) при достаточно больших  $t$  воспользуемся энергетическим методом [75]. Рассмотрим функцию времени

$$E(t) = \frac{1}{2} \int_0^l (u_x^2 + v_x^2) dx,$$

которая играет в наших рассуждениях роль энергии системы (аналогично сумме кинетической и потенциальной энергии в теории поперечных колебаний струн и продольных колебаний стержня). Легко видеть, что

$$E'(t) = \int_0^l (u_x u_{xt} + v_x v_{xt}) dx.$$

Воспользуемся уравнениями (13.17) и вычислим  $u_{xt}$  и  $v_{xt}$ , подставив их в последнее выражение. Тогда

$$E'(t) = \int_0^l [u_x(d_1 u_{xx})_x + u_x(f_u u_x + f_v v_x) + v_x(d_2 v_{xx})_x + v_x(g_u u_x + g_v v_x)] dx.$$

После интегрирования по частям, с учетом краевых условий (13.18), получим

$$E'(t) = - \int_0^l (d_1 u_{xx}^2 + d_2 v_{xx}^2) dx + \int_0^l (f_u u_x^2 + g_v v_x^2 + (f_v + g_u) u_x v_x) dx.$$

Введем обозначения  $d = \min_{0 \leq x \leq l} (d_1, d_2)$  и

$$m = \max_{u,v} (|f_u| + 2|f_v| + 2|g_u|, |g_v| + 2|f_v| + 2|g_u|). \quad (13.19)$$

Тогда

$$E'(t) \leq -d \int_0^l (u_{xx}^2 + v_{xx}^2) dx + m \int_0^l (u_x^2 + v_x^2) dx. \quad (13.20)$$

Докажем, что для функций  $w(x)$ , удовлетворяющих условиям  $w_x(0) = w_x(l) = 0$  выполняется неравенство Фридрихса [28]

$$\int_0^l w_{xx}^2 dx \geq \frac{2}{l^2} \int_0^l w_x^2 dx. \quad (13.21)$$

Действительно, имеем

$$w_x(x) = \int_0^x w_{xx} dx.$$

Отсюда, используя неравенство Коши–Буняковского, получим

$$|w_x|^2 \leq \left( \int_0^l |w_{xx} dx| \right)^2 \leq \int_0^x dx \int_0^x w_{xx}^2 dx \leq x \int_0^l w_{xx}^2 dx.$$

Интегрируя последнее неравенство, имеем

$$\int_0^l w_x^2 dx \leq \frac{l^2}{2} \int_0^l w_{xx}^2 dx,$$

что доказывает необходимое неравенство. Отметим, что возможно более точное вычисление постоянной в правой части неравенства (13.21), а именно вместо постоянной  $2/l^2$  можно взять постоянную  $(\pi/l)^2$  [36].

Используя (13.20) и (13.21), получим

$$E'(t) \leq \left( m - \frac{2d}{l^2} \right) E(t).$$



Если  $m < 2dl^{-2}$ , то  $E'(t) < 0$ . Поскольку  $E(t) \geq 0$ , то  $\lim_{t \rightarrow \infty} E(t) = 0$ , поэтому  $u_x(x, t) \rightarrow 0$  и  $v_x(x, t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ .

Таким образом, при достаточно больших значениях коэффициентов диффузии решение задачи (13.17), (13.18) становится пространственно однородным, т. е. стремится к некоторой постоянной величине не зависящей от  $x$ . Полученный результат не всегда удается использовать в конкретных случаях, так как вычисление постоянной  $m$  зависит от априорных знаний о возможных значениях величин  $u(x, t)$  и  $v(x, t)$  и их производных.

Аналогичный результат справедлив для систем с произвольным числом уравнений.

### 13.3 Пространственно неоднородные решения уравнения Фишера–Колмогорова

Рассмотрим уравнение (12.1) на интервале  $x \in (0, l)$ . Пусть на концах интервала  $(0, l)$  заданы либо однородные условия Дирихле, либо однородные условия Неймана.

Нашей целью является отыскание стационарных пространственно неоднородных решений задачи (12.1), или, иначе, таких функций  $\bar{u}(x) \geq 0$ , что выполняется уравнение

$$d \frac{d^2 \bar{u}(x)}{dx^2} + F(\bar{u}) = 0, \quad d = \text{const} > 0, \quad 0 < x < l \quad (13.22)$$

и выполнены краевые условия Дирихле

$$\bar{u}(0) = \bar{u}(l) = 0, \quad (13.23)$$

либо краевые условия Неймана

$$\bar{u}'(0) = \bar{u}'(l) = 0. \quad (13.24)$$

Запишем уравнение (13.22) в форме системы дифференциальных уравнений первого порядка

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{u}}{dx} &= \bar{v}(x), \\ \frac{d\bar{v}}{dx} &= -\frac{1}{d}F(\bar{u}). \end{aligned} \quad (13.25)$$

Если трактовать пространственную переменную  $x$  как время, то система (13.25) является гамильтоновой (см. пункт 4.5)

$$H = \frac{\bar{v}_j^2}{2} + U(\bar{u}), \quad U(\bar{u}) = \frac{1}{\alpha} \int_0^{\bar{u}} F(\xi) d\xi.$$

Фазовые траектории системы (13.25) на плоскости  $(\bar{u}, \bar{v})$  можно построить из соотношения

$$\bar{v}_j = \pm \sqrt{2(E_0 - U(\bar{u}))}.$$

Здесь  $E_0$  — постоянная, определяемая начальными условиями системы.

$$E_0 = \frac{1}{2}((\bar{v}_0)^2 + U(\bar{u})), \quad \bar{u}(0) = \bar{u}_0, \quad \bar{v}(0) = \bar{v}_0.$$

Из вида фазовых траекторий системы часто удается увидеть существуют ли такие траектории системы, что для некоторых подходящих значений «времени»  $x_1$  и  $x_2$ , таких что  $|x_1 - x_2| = l$ , будут выполняться либо условие  $\bar{u}(x_1) = \bar{u}(x_2) = 0$ , либо условие  $\bar{v}(x_1) = \bar{v}(x_2) = 0$ . Это траектории, которые либо начинаются и заканчиваются на оси  $\bar{u} = 0$ , либо на оси  $\bar{v} = 0$ . Отметим, также что вдоль таких траекторий должны быть выполнены условия ограниченности и неотрицательности фазовой переменной  $\bar{u}$ . Рассмотрим следующие примеры.

**Пример 13.1.** Пусть  $F(\bar{u}) = \bar{u}(1 - \bar{u})$ . В этом случае

$$U(\bar{u}) = \frac{\bar{u}^2}{3} \left( \frac{3}{2} - \bar{u} \right).$$

Фазовые траектории системы и график потенциала  $U(\bar{u})$  изображены на рис. 13.1.

Анализ фазовых траекторий системы показывает, что существуют траектории, вдоль которых выполняется  $0 \leq \bar{u} \leq 1$ . Это траектории, находящиеся внутри области, ограниченной инфинитной траекторией, проходящей через неподвижную точку  $(1, 0)$ . Например траектория, проходящая через точки  $a$  и  $\bar{a}$ .

Пусть  $x_1$  — момент «времени», в который фазовая траектория проходит через точку  $a$ ,  $x_2$  — момент времени, соответствующий положению системы в точке  $\bar{a}$ . Тогда

$$\bar{u}(x_1) = \bar{u}(x_2) = 0.$$

Не умаляя общности будем считать что  $x_1 = 0$  если  $x_2 = l$ , то это означает, что существует решение уравнения (13.22), удовлетворяющее краевым условиям (13.23). Из (13.25) следует, что скорость движения точки по фазовой траектории обратно пропорциональна величине  $\sqrt{d}$  ( $d$  — коэффициент диффузии). Поэтому с уменьшением этой величины скорость движения фазовой точки вдоль траекторий системы будет лишь возрастать. Следовательно, будет существовать такое значение  $d = d^*$ , при котором фазовая траектория успеет пройти путь от точки  $a$  до точки  $\bar{a}$  за «время», равное  $l$ . Точные значения величины  $d^*$  можно найти, если представить решение уравнения (13.22) в параметрическом виде. Действительно, положим  $p(\bar{u}) = d\bar{u}/dx$ . Тогда

$$\frac{d^2\bar{u}}{dx^2} = \frac{dp}{d\bar{u}}p = -\frac{1}{d^*}F(\bar{u}) \quad \Rightarrow \quad dp^2 = -\frac{2}{d^*}F(\bar{u})d\bar{u}.$$

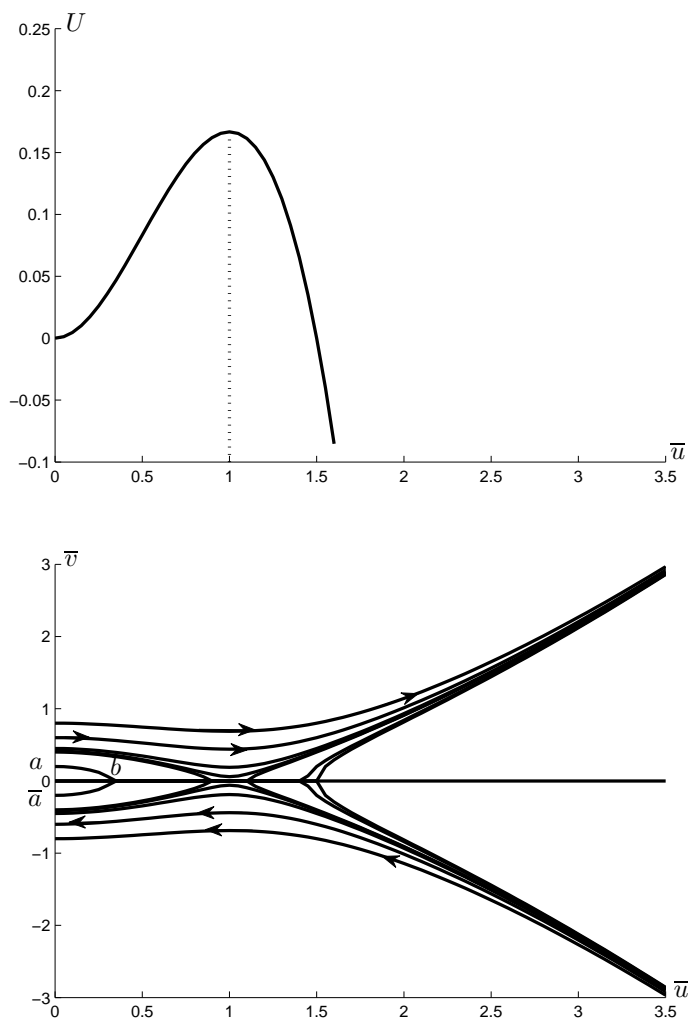


Рис. 13.1. Фазовые траектории модельной системы примера 13.1.

Отсюда

$$\frac{d\bar{u}}{dx} = \pm \sqrt{\frac{2}{d^*} (C_1 - U(\bar{u}))}.$$

Параметрическая форма решения уравнения (13.22) имеет вид

$$x = \pm \sqrt{\frac{d^*}{2}} \int_{\tau_0}^{\tau} \frac{dt}{\sqrt{C_1 - U(t)}} + C_2, \quad u = \pm \tau, \quad \tau \geq 0. \quad (13.26)$$

В рассматриваемом случае  $U(t) = \frac{t^2}{3} \left( \frac{3}{2} - t \right)$  и соответствующая параметрическая

форма записи решения представляется равенствами

$$\begin{aligned} \bar{u} = \tau, \quad x &= \sqrt{\frac{d}{2}} \int_{\tau_0}^{\tau} \frac{dt}{\sqrt{P(t)}} + C_2, & 0 \leq \tau \leq \tau_0 \\ \bar{u} = -\tau, \quad x &= -\sqrt{\frac{d}{2}} \int_{\tau_0}^{\tau} \frac{dt}{\sqrt{C_1 - U(t)}} + C_2, & -\tau_0 \leq \tau \leq 0. \end{aligned} \quad (13.27)$$

Здесь  $P(t) = C_1 - \left(\frac{t^2}{2} - \frac{t^3}{3}\right)$ . Для того, чтобы решение (13.27) было вещественной функцией, необходимо, чтобы существовала такая постоянная  $C_1$ , что  $P(t) \geq 0$ ,  $t \in [0, \tau_0]$ , что возможно при  $C_1 \geq -\frac{1}{6}$ . Кроме этого, интегралы в (13.27) должны сходиться на этом интервале значений параметра  $\tau$ . Функция  $P(t)$  имеет два простых положительных корня  $t_1$  и  $t_2$  при  $C_1 \in (-\frac{1}{6}, 0)$ , причем  $t_1 \in (0, 1)$ ,  $t_2 \in (1, \frac{3}{2})$ . Следовательно, при указанных значениях постоянной  $C_1$  интегралы в (13.27) будут сходиться на интервале  $(0, t_1)$ ,  $t_1 \in (0, 1)$ , т.е. при  $\tau_0 = t_1$ . Решение (13.27) в параметрическом виде задает фазовые траектории системы, находящиеся внутри области, ограниченной инфинитной траекторией, проходящей через неподвижную точку  $(1, 0)$ . Первая часть формулы задает траектории, лежащие в области  $\bar{v} > 0$  (например, траекторию, соединяющую точки  $a$  и  $b$ ). Вторая часть формулы (13.27) задает соответствующие траектории, лежащие в области  $\bar{v} < 0$  (например, траекторию, соединяющую точки  $b$  и  $\bar{a}$ ).

Пусть  $ab\bar{a}$  — фазовая траектория системы, такая что  $\bar{u}(0) = \bar{u}(l) = 0$ . Рассмотрим сначала первую часть решения (13.27). Значению параметра  $\tau = 0$  должно соответствовать значение  $x = 0$ . Тогда

$$0 = \sqrt{\frac{d}{2}} \int_{\tau_0}^t \frac{dt}{\sqrt{P(t)}} + C_2 \quad \Rightarrow \quad C_2 = \sqrt{\frac{d}{2}} \int_0^{\tau_0} \frac{dt}{\sqrt{P(t)}}. \quad (13.28)$$

При  $\tau = \tau_0$  обе части решения (13.27) совпадают. Как уже отмечалось, вторая часть решения (13.27) задает движение в обратном направлении от точки  $b$  до точки  $\bar{a}$ . При этом параметр  $\tau$  меняется в попятном направлении от значения  $\tau_0$ , которому соответствует положение фазовой точки  $b$ , до значения  $\tau = 0$ , которому должно соответствовать значение  $x = l$ . Следовательно

$$l = -\sqrt{\frac{d}{2}} \int_{\tau_0}^0 \frac{dt}{\sqrt{P(t)}} + C_2.$$

Используя равенство (13.28), получим условия существования фазовой траектории системы, для которой  $\bar{u}(0) = \bar{u}(l) = 0$ :

$$\frac{l}{2} = \sqrt{\frac{d}{2}} \int_0^{\tau_0} \frac{dt}{\sqrt{P(t)}}. \quad (13.29)$$

Таким образом, если существует такое значение  $C_1 \in (-\frac{1}{6}, 0)$ , что выполняется равенство (13.27), то поставленная задача имеет стационарное пространственно неоднородное положение равновесия  $\bar{u}(x)$ . Напомним, что здесь  $\tau_0 = t_1$  — наименьший простой положительный корень уравнения  $P(t) = 0$ . Если считать, что параметр  $d$  (коэффициент диффузии) является свободным, то при любом значении  $l$  равенство (13.29) можно удовлетворить за счет выбора величины  $d$ .

**Пример 13.2.** Пусть  $F(\bar{u}) = \bar{u}^2 - \bar{A}\bar{u}$ ,  $\bar{A} = \text{const} > 0$ . В этом случае потенциал имеет вид  $U(\bar{u}) = \frac{1}{3d}\bar{u}^2(\bar{u} - \frac{3}{2}\bar{A})$ . Не умаляя общности, положим  $l = 1$ . Фазовые траектории системы и график потенциала представлены на рис. 13.2.

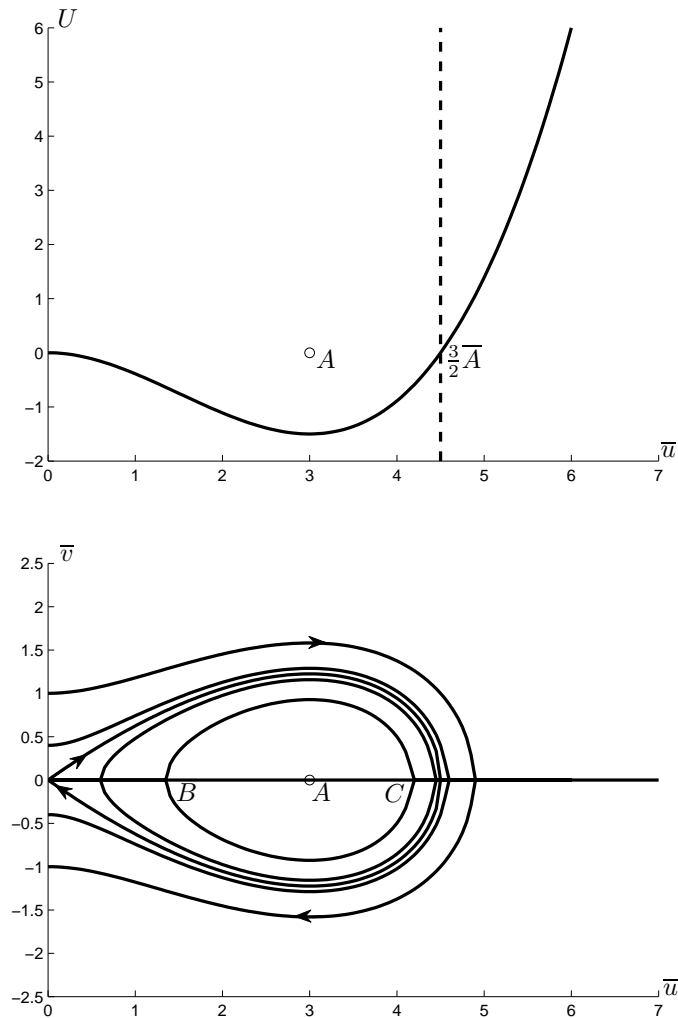


Рис. 13.2. Фазовые траектории модельной системы примера 13.2.

Из вида фазовых траекторий ясно, что существуют такие траектории системы, что  $\bar{v}(x_1) = \bar{v}(x_2) = 0$ , что соответствует выполнению краевых условий Неймана (13.24). Это замкнутые траектории относительно центра точки  $\bar{A}$ , по которым фазовая точка совершает движение из точки  $B$  в точку  $C$  и наоборот (рис. 13.2).

Соответствующая запись решения в параметрическом виде представляется формулами

$$\begin{aligned} \bar{u} &= 1.5\bar{A}\tau, & \tau \geq 0, & \quad x = \sqrt{\frac{d}{\bar{A}}} \int_{\tau_0}^{\tau} \frac{dt}{\sqrt{P_1(t)}} + C_2, \\ \bar{u} &= -1.5\bar{A}\tau, & \tau \leq 0, & \quad x = -\sqrt{\frac{d}{\bar{A}}} \int_{\tau_0}^{\tau} \frac{dt}{\sqrt{P_1(t)}} + C_2. \end{aligned} \quad (13.30)$$

Здесь  $P_1(t) = C_1 + t^2 - t^3$ .

Так как выполняются краевые условия (13.24), то выражение

$$\frac{d\bar{u}}{dx} = \frac{d\bar{u}}{d\tau} \frac{d\tau}{dx} = \pm 1.5 \sqrt{\frac{\bar{A}}{d}} \sqrt{P_1(\tau)}$$

должно обращаться в нуль при некоторых значениях  $\tau_1$  и  $\tau_2$ , которые соответствуют значениям  $x = 0$  и  $x = l$ . Это означает, что уравнение  $P_1(\tau) = 0$  должно иметь, по крайней мере, два простых вещественных корня. Анализ показывает, что при  $C_1 \in (-\frac{4}{27}, 0)$  это уравнение имеет три простых вещественных корня, из которых два корня  $\tau_1$  и  $\tau_2$  положительны:  $0 < \tau_1 < \frac{2}{3}$ ,  $\frac{2}{3} < \tau_2 < 1$  и один отрицательный  $-\frac{1}{3} < \tau_3 < 0$ .

Тогда для значений  $x = 0$  и  $x = 1$  имеем соответственно

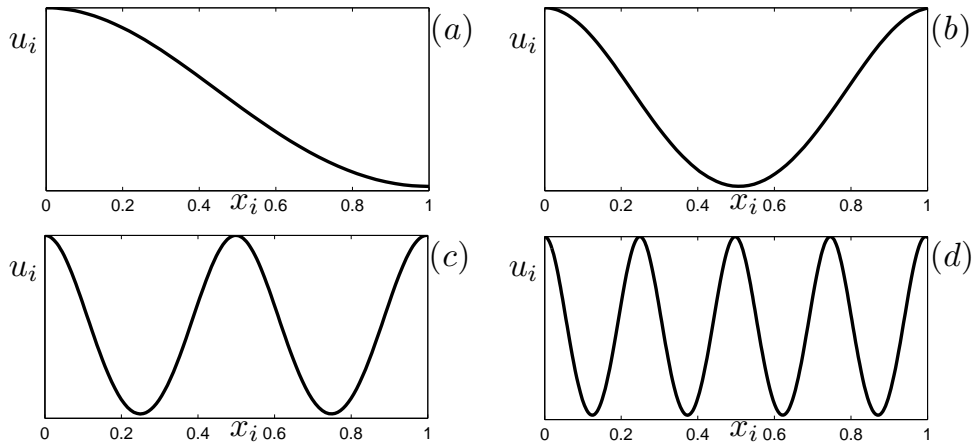
$$\sqrt{\frac{d}{\bar{A}}} \int_{\tau_0}^{\tau_1} \frac{dt}{\sqrt{P_1(t)}} + C_2 = 0, \quad \sqrt{\frac{d}{\bar{A}}} \int_{\tau_0}^{\tau_2} \frac{dt}{\sqrt{P_1(t)}} + C_2 = 1.$$

Полагая  $\tau_0 = \tau_1$ , получим  $C_2 = 0$ , при этом должно выполняться условие

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \frac{dt}{\sqrt{P_1(t)}} = \sqrt{\frac{\bar{A}}{d}}. \quad (13.31)$$

Таким образом, при выполнении этого условия существует решение задачи примера 13.2. Это решение не единственно, поскольку, в силу симметрии, всегда будет существовать второе решение, отвечающее второй части формулы (13.30) и соответствующей фазовой траектории, по которой фазовая точка движется в обратном направлении (из точки  $C$  в точку  $B$ ). Графики этих решений представляют собой так называемые волны-перепады, которые уже встречались в пункте 12.1, когда решение уравнения Фишера–Колмогорова искалось на всей числовой прямой.

Пусть при  $d = d^*$  существует пара решений в виде волн-перепадов. Как уже отмечалось ранее, скорость движения фазовой точки возрастает обратно пропорционально величине  $\sqrt{d}$ . Поэтому, если величину  $\sqrt{d^*}$  уменьшить в два раза, то запаса



**Рис. 13.3.** Стационарные пространственно неоднородные решения уравнения, которые удовлетворяют условию  $|x_i^1 - x_i^2| = 1$  и граничному условию  $u'(x_i^1) = u'(x_i^2) = 0$ . Случай (а) соответствует движению вдоль половины цикла, представленного на рисунке 13.2 (волна-перепад). Случай (b) — полному циклу; (c) — двум полным циклам; (d) — четырем полным циклам. Уменьшение коэффициента диффузии приводит к увеличению скорости движения вдоль фазовых кривых и появлению решений с произвольным числом полных циклов.

времени будет хватать для того, чтобы совершить полный оборот, т.е. для существования цикла. Уменьшение величины  $\sqrt{d^*}$  в четыре раза означает существование двукратного цикла и т.д. Таким образом, при достаточно малых величинах коэффициента диффузии система имеет периодические решения в виде кратных циклов любой длины. Примеры таких решений представлены на рис. 13.3.

**Пример 13.3.** В рассмотренных примерах реализовывались пространственно неоднородные решения уравнения (13.22), которые либо удовлетворяли условиям Дирихле (пример 13.1), либо условиям Неймана (пример 13.2). Однако реальна ситуация, когда оба вида пространственно неоднородных решений могут существовать одновременно.

Рассмотрим пространственно неоднородные стационарные решения уравнения, описывающего распределенную модель популяционной вспышки (см. пункт 1.4). В этом случае

$$F(\bar{u}) = r\bar{u}\left(1 - \frac{\bar{u}}{q}\right) - \frac{\bar{u}^2}{1 + \bar{u}^2}, \quad r, q > 0.$$

Тогда

$$U(\bar{u}) = \frac{r\bar{u}^2}{2} - \frac{3\bar{u}^3}{3q} - \bar{u} - \arctg \bar{u}.$$

На рис. 13.4 представлен график функции  $U(\bar{u}) - C_1$  при  $r = 0.4$ ,  $q = 11$  и  $C_1 = 0.281$  вместе с фазовым портретом системы.

Из вида фазовых траекторий следует, что в этом случае могут существовать как решения уравнения (13.22), удовлетворяющие условиям (13.23), так и решения, которые удовлетворяют условиям (13.24). Это фазовые траектории, находящиеся внутри инфинитной траектории, проходящей через неподвижную точку  $\bar{u}_1$ , и траектории вокруг центра — неподвижной точки  $\bar{u}_2$ . Так же как и ранее, можно получить достаточные условия существования таких траекторий в виде равенств, аналогичных равенствам (13.29) и (13.31) соответственно.

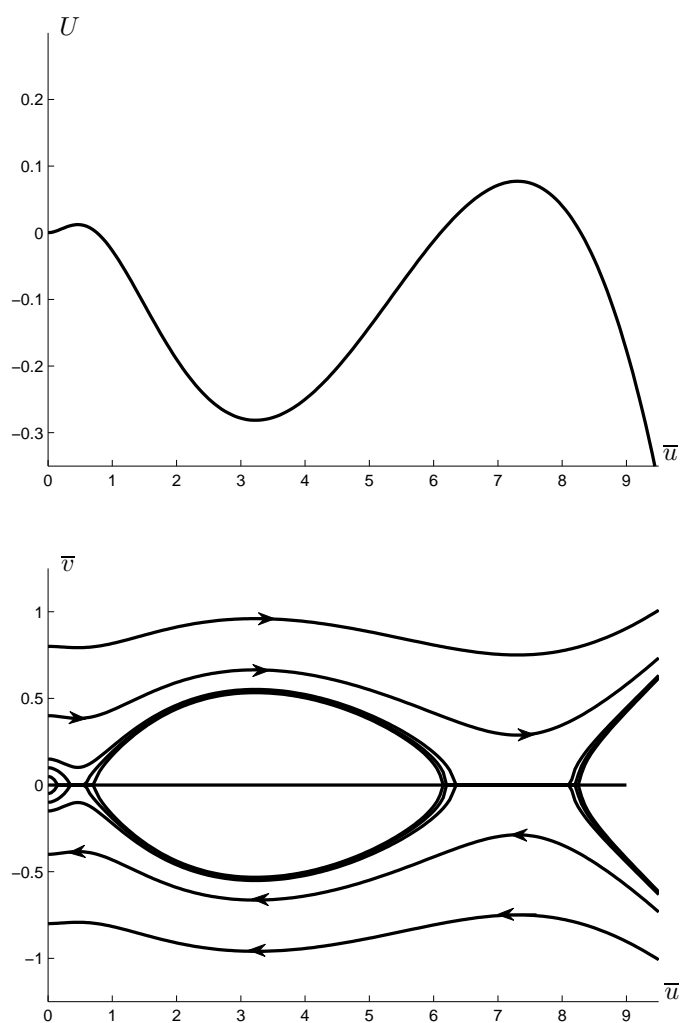


Рис. 13.4. Фазовые траектории модельной системы примера 13.3.



### 13.4 Упражнения

**Упражнение 13.1.** Рассмотреть замкнутую распределенную систему «хищник–жертва» Холлинга [112] на отрезке  $[0, 1]$ .

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= ru\left(1 - \frac{u}{K}\right) - \frac{cuv}{A+u} + d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad t > 0, x \in [0, 1], u(x, 0) = u_0(x), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= v\left(-d + \frac{bu}{A+u}\right) + d_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \quad t > 0, x \in [0, 1], v(x, 0) = v_0(x), \\ \frac{\partial u}{\partial x}(0) &= \frac{\partial u}{\partial x}(1) = \frac{\partial v}{\partial x}(0) = \frac{\partial v}{\partial x}(1) = 0.\end{aligned}$$

Исследовать устойчивость пространственно однородного положения равновесия  $u^* = Ad/(b-d)$ ,  $b > d$ ,  $v^* = r/c(1 - u^*/K)(u^* + A)$  в случае, когда  $0 < u^* < (K + A)/2$ . Как изменится уравнение и характер исследования, если систему рассмотреть в области  $0 < x < 1$ ,  $0 < y < 1$ ?

**Упражнение 13.2.** Рассмотреть пространственно неоднородные стационарные решения уравнения, описывающего распределенную на отрезке  $[0, 1]$  динамику популяции с учетом эффекта Олли

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ru(K - u)(u - l) + d \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad l < K, t > 0, 0 < x < 1$$

полагая не фиксированным значение коэффициента диффузии  $d > 0$ . Существуют ли такие значения параметра  $d$ , при которых возможно существование соответствующих пространственно неоднородных стационарных решений, удовлетворяющих либо краевому условию

$$\bar{u}(0) = \bar{u}(1) = 0,$$

либо условию

$$\frac{d\bar{u}}{dt}(0) = \frac{d\bar{u}}{dt}(1) = 0?$$

## Распределенная модель предбиологической эволюции

Рассмотрим обобщение моделей предбиологической эволюции, изученных ранее в главе 10, с учетом явления однородной диффузии на отрезке  $[0, l]$ . В этом случае концентрации  $u_i(t, x)$  являются функциями как времени, так и пространственной переменной  $x \in [0, l]$ .

Прежде всего возникает вопрос о том, как учесть условие постоянства суммы концентраций макромолекул, которые обеспечивают регуляцию всего процесса. Имеются две альтернативы: учитывать это условие в каждой точке пространства (локальная регуляция) или принять интегральный вариант этого условия (глобальная регуляция). Последнее условие математически означает, что выполняется следующее равенство

$$\sum_{i=1}^n \int_0^l u_i(t, x) dx = 1.$$

Дальнейшее исследование будем проводить с учетом этого условия.

Известно, что воздействие однородной диффузии может оказывать дестабилизирующее влияние на систему (см. пункт 13.2). Поэтому представляет интерес проверить устойчивость неподвижных точек систем предбиологической эволюции, которые одновременно являются стационарными пространственно однородными решениями соответствующих распределенных систем. Кроме этого, (см. пункт 13.3) при определенных значениях коэффициентов диффузии, у распределенных систем могут возникать стационарные пространственно неоднородные решения. Оценка этих значений коэффициентов является одной из целей этой главы.

Исследуется динамика поведения распределенных систем при  $t \rightarrow \infty$ . Доказано, что в этом случае также справедлив принцип исключения для разъединенных гиперциклов [101].

### 14.1 Постановка задачи

Будем полагать, что система замкнута, т.е. на концах отрезка  $[0, l]$  заданы краевые условия Неймана

$$\frac{\partial u_i(t, 0)}{\partial x} = \frac{\partial u_i(t, l)}{\partial x} = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (14.1)$$

В соответствии с тремя типами динамики (независимая репликация, автокаталитическое воспроизведение, гиперцикл) уравнения вида реакция–диффузия, описывающие эти виды динамики, имеют вид

#### 1. Независимая репликация

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_i}{\partial t} &= u_i(a_i - \bar{f}_1(t)) + d_i \frac{\partial^2 u_i}{\partial x^2}, \quad i = 1, 2, \dots, n, \\ u_i(0, t) &= \varphi_i(x) \end{aligned} \quad (14.2)$$

#### 2. Автокаталитическое воспроизведение

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_i}{\partial t} &= u_i(u_i - \bar{f}_2(t)) + d_i \frac{\partial^2 u_i}{\partial x^2}, \quad i = 1, 2, \dots, n, \\ u_i(0, t) &= \varphi_i(x) \end{aligned} \quad (14.3)$$

#### 3. Гиперцикл

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_i}{\partial t} &= u_i(u_{i-1} - \bar{f}_3(t)) + d_i \frac{\partial^2 u_i}{\partial x^2}, \quad i = 1, 2, \dots, n, \\ u_0 &= u_n, \quad u_i(0, t) = \varphi_i(x) \end{aligned} \quad (14.4)$$

где  $d_i = \text{const}$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

Как уже отмечалось ранее, условие постоянства суммарного числа концентраций  $u_i$ , примет вид

$$\sum_{i=1}^n \int_0^l u_i(t, x) dx = 1. \quad (14.5)$$

Из условия (14.5) и тождества

$$\sum_{i=1}^n \int_0^l \frac{\partial u_i}{\partial t}(t, x) dx = 0$$

можно найти выражения для функций  $\bar{f}_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$ , которые аналогичны приведенным ранее в главе 10 в случае сосредоточенной динамической системы:

$$\bar{f}_1(t) = \sum_{i=1}^n a_i \int_0^l u_i(t, x) dx, \quad (14.6)$$

$$\bar{f}_2(t) = \sum_{i=1}^n \int_0^l u_i^2(t, x) dx, \quad (14.7)$$

$$\bar{f}_3(t) = \sum_{i=1}^n \int_0^l u_i(t, x) u_{i-1}(t, x) dx \quad (u_0 = u_n). \quad (14.8)$$

Заметим, что на самом деле, функции  $\bar{f}_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$  являются функционалами, зависящими от решения системы. В итоге, получим начально-краевую задачу для систем полулинейных параболических уравнений (14.2)–(14.4) с некоторыми начальными условиями

$$u_i(0, x) = u_i^0(x), \quad x \in [0, l].$$

Будем искать решение этих задач в классе функций  $u(x, t)$ , которые при каждом фиксированном  $x$  являются непрерывно дифференцируемыми функциями переменной  $t$  и при каждом фиксированном  $t \in [0, \infty)$  представляют функцию, принадлежащую пространству Соболева  $H_1(0, l)$  функций, суммируемых с квадратом вместе со своими производными первого порядка. Норма в этом пространстве задается равенством

$$\|u\|_1^2 = \int_0^l \left( u^2 + \left( \frac{du}{dx} \right)^2 \right) dx.$$

## 14.2 Модель независимого воспроизведения

Неподвижные точки соответствующей системы без диффузии (см. главу 10) представляют собой вершины симплекса  $Q_1 = (1, 0, 0, \dots, 0)$ ,  $Q_2 = (0, 1, 0, \dots, 0)$ ,  $\dots$ ,  $Q_n = (0, 0, 0, \dots, 1)$ . В системе (14.1), (14.2) с функцией  $\bar{f}_1(x)$ , заданной равенством (14.6), могут появиться новые стационарные пространственно неоднородные решения  $\bar{u}_i(x) \in H_1(0, l)$ , которые являются решениями следующих краевых задач:

$$\bar{u}_i(x) \left( a_i - \sum_{j=1}^n \int_0^l a_j \bar{u}_j(x) dx \right) + d_i \frac{d\bar{u}_i}{dx^2} = 0, \quad (14.9)$$

$$\frac{d\bar{u}_i}{dx}(0) = \frac{d\bar{u}_i}{dx}(l) = 0. \quad (14.10)$$

Положим

$$\sum_{j=1}^n \int_0^l a_j \bar{u}_j(x) dx = A = \text{const} > 0. \quad (14.11)$$

Тогда уравнения (14.9) можно представить в виде

$$d_i \bar{u}_i''(x) + (a_i - A) \bar{u}_i(x) = 0.$$

Каждое из этих уравнений имеет нетривиальное решение, удовлетворяющее краевым условиям (14.10) тогда и только тогда, когда  $a_i - A \geq 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ . Если  $a_i - A > 0$ , то решения, обладающие свойством (14.10), возможны лишь тогда, когда

$$a_i - A = \sigma_k^2 = \left( \frac{\pi k}{l} \right)^2$$

для некоторого значения  $k = 1, 2, \dots$ . В этом случае

$$\bar{u}_{i,k}(x) = \bar{u}_{i,k}^0 \cos \sigma_k x, \quad \bar{u}_{i,k}^0 = \text{const}.$$

Но такие решения не удовлетворяют условию постоянства суммарного числа концентраций  $\bar{u}_i$  (14.5), поскольку

$$\int_0^l \cos \sigma_k x dx = 0.$$

Следовательно возможен лишь случай, когда  $a_i - A = 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ . В этом случае решения задачи (14.9), (14.10) являются постоянными величинами  $\bar{u}_i(x) = \bar{u}_i^0 = \text{const}$ .

Из равенства (14.11) получим, что

$$a_i = \sum_{j=1}^n \bar{u}_j^0 a_j. \quad (14.12)$$

Из условия постоянства концентраций (14.5) следует

$$\sum_{j=1}^n \bar{u}_j^0 = 1. \quad (14.13)$$

Система (14.12), (14.13) имеет единственное решение ( $a_i \neq a_j$ ,  $i \neq j$ ) в виде вершин симплекса  $Q_i = (0, 0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$  (единица на  $i$ -ом месте). Это означает, что распределенная модель независимой репликации не имеет пространственно неоднородных стационарных решений.

Исследуем устойчивость стационарных решений  $Q_i$  в распределенной системе. Не умаляя общности положим, что  $a_1 = \max_{1 \leq i \leq n} \{a_i\}$ ,  $a_1 \neq a_j$ ,  $j = 2, 3, \dots, n$ . Будем

искать решение системы (14.2) с краевыми условиями (14.1) в окрестности точки  $Q_i$  в виде

$$u_j(t, x) = \bar{u}_j^0 + \varepsilon \psi_j(t, x), \quad j = 1, 2, \dots, n. \quad (14.14)$$

Здесь  $\bar{u}_j^0$  —  $j$ -тая координата неподвижной точки  $Q_i$ ,  $\varepsilon$  — малый параметр, а  $\psi_j(t, x)$  — функция, принадлежащая пространству  $H_1$  при каждом фиксированном значении  $t$ . Подставим (14.14) в (14.2). Собирая члены первого порядка малости по  $\varepsilon$  и учитывая равенство (14.6) и равенства

$$\bar{u}_j^0 \left( a_j - \sum_{k=1}^n a_k \bar{u}_k^0 \right) = 0, \quad a_i = \sum_{j=1}^n \bar{u}_j^0 a_j,$$

которые выполняются для координат точки  $Q_i$ , получим систему уравнений для функции  $\psi_j(t, x)$

$$\frac{\partial \psi_j}{\partial t} = \psi_j(a_j - a_i) - \bar{u}_j^0 \sum_{k=1}^n \int_0^l a_k \psi_k(t, x) dx + d_j \frac{\partial^2 \psi_j}{\partial x^2}. \quad (14.15)$$

Кроме этого, функции  $\psi_j(t, x)$  должны удовлетворять краевым условиям (14.1).

Решение системы (14.15) будем искать в форме

$$\psi_j(t, x) = \sum_{k=1}^{\infty} c_k^j(t) \cos \sigma_k x, \quad \sigma_k = \frac{k\pi}{l}. \quad (14.16)$$

Это возможно, поскольку система  $\{\cos \sigma_k x\}_{k=1}^{\infty}$  является полной в  $H_1(0, 1)$ .

Подставляя равенство (14.16) в (14.15) и приравнявая коэффициенты при  $\cos \sigma_k x$ , получим

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{c}_0(t)}{dt} &= A\bar{c}_0(t), \quad \bar{c}_0(t) = (\bar{c}_0^1(t), \dots, \bar{c}_0^n(t)) \\ \frac{d\bar{c}_k^j(t)}{dt} &= (a_j - a_i - d_j \sigma_k^2) c_k^j, \quad k = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (14.17)$$

Матрица  $A$  имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} a_1 - a_i & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & a_2 - a_i & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ -a_1 & -a_2 & -a_3 & \dots & -a_n \\ 0 & 0 & 0 & \dots & a_n - a_1 \end{pmatrix}$$

Здесь  $(-a_1, -a_2, \dots, -a_n)$  —  $i$ -ая строка матрицы  $A$ . Собственные числа матрицы  $\lambda_m^i = a_m - a_i$ ,  $i \neq m$ ,  $\lambda_m^m = -a_i$ . Так как  $a_1$  — максимальное из всех значений  $\{a_1, a_2, \dots, a_n\}$ , то все собственные числа матрицы  $A$  отрицательны для точки

$Q_1(1, 0, \dots, 0)$  и среди собственных чисел матрицы в точках  $Q_i(0, 0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$ , ( $i \neq 1$ ) всегда содержится хотя бы одно положительное собственное значение.

Из второй группы уравнений (14.17) следует, что

$$\bar{c}_k^j(t) = \bar{c}_k^j(0) \exp(((a_j - a_i) - d_j \sigma_k^2)t), \quad k = 1, 2, \dots$$

В точке  $Q_1$  выражение, стоящее в показателе, будет заведомо отрицательно, поэтому  $\lim_{t \rightarrow \infty} \bar{c}_k^j(t) = 0$ . В итоге справедливо следующее

**Утверждение 14.1.** *Распределенная система независимой репликации с диффузией (14.2) не имеет стационарных пространственно неоднородных решений. При любых неотрицательных значениях коэффициентов диффузии  $d_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  стационарное положение равновесия  $Q_1(1, 0, \dots, 0)$  системы является устойчивым. Остальные стационарные положения равновесия  $Q_i$ ,  $i = 2, 3, \dots, n$  являются неустойчивыми.*

Этот результат можно распространить на случай произвольной ограниченной области  $\Omega \subset \mathbb{R}^m$  с гладкой границей  $\Gamma$ .

В этом случае уравнение (14.2) имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_i}{\partial t} &= \left( a_i - \sum_{j=1}^n \int_{\mathcal{D}} a_j u_j(t, x) dx \right) + d_i \Delta u_i, \\ \frac{\partial u_i}{\partial \mathbf{n}} \Big|_{x \in \Gamma} &= 0, \quad u_i(0, x) = u_i^0(x), \quad x \in \Omega, \\ \Delta u_i &= \sum_{k=1}^n \frac{\partial^2 u_i}{\partial x_k^2}, \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned}$$

В качестве базисных функций рассмотрим решения краевой задачи на собственное значение

$$\Delta u = -\mu u, \quad x \in \Omega, \quad \frac{\partial u_i}{\partial \mathbf{n}} \Big|_{x \in \Gamma} = 0. \quad (14.18)$$

Эта задача имеет счетное число решений (собственных функций)  $\{\psi_k(x)\}_{k=1}^{\infty}$  и соответствующее число собственных значений [28]

$$0 = \mu_0 \leq \mu_1 \leq \mu_2 \leq \dots \leq \mu_k \leq \dots, \quad \mu_k \rightarrow \infty, \quad k \rightarrow \infty.$$

Система функций  $\{\psi_k(x)\}_{k=1}^{\infty}$  образует полную ортогональную систему в пространстве  $H_1(\Omega)$  и может быть выбрана так, что

$$\int_U \psi_k(x) \psi_s(x) dx = \delta_{ks}.$$

Здесь  $\delta_{ks}$  – символ Кронекера.

В итоге, вне зависимости от размерности области, в которой происходит независимое воспроизведение макромолекул, такая система всегда остается вырожденной, поскольку в результате эволюции остается лишь один тип молекул.

### 14.3 Автокаталитическая и гиперциклическая репликации

В этом случае процесс описывается системой (14.3) с условием (14.1) с функцией  $\bar{f}_2(t)$ , заданной равенством (14.7). Изучим возможность появления стационарных пространственно неоднородных решений. Стационарное решение  $\bar{u}_j(x)$  системы (14.3) удовлетворяет краевому условию

$$\frac{d\bar{u}_i}{dx}(0) = \frac{d\bar{u}_i}{dx}(l) = 0 \quad (14.19)$$

и уравнению

$$d_i \frac{d^2 \bar{u}_i}{dx^2} - \bar{A} \bar{u}_i + \bar{u}_i^2 = 0. \quad (14.20)$$

Здесь  $\bar{A}$  — постоянная, такая, что

$$\bar{A} = \sum_{j=1}^n \int_0^l \bar{u}_j^2(x) dx, \quad \sum_{j=1}^n \int_0^l \bar{u}_j(x) dx = 1.$$

Изучим теперь влияние диффузии на устойчивость стационарных однородных положений равновесия  $P = (n^{-1}, \dots, n^{-1})$ ,  $Q_i = ((n-1)^{-1}, \dots, 0, \dots, (n-1)^{-1})$  — ноль на  $i$ -м месте,  $Q_{ij}$  — ноль на  $i$ -м и  $j$ -м местах, остальные элементы  $(n-2)^{-1}$  и так далее, включая вершины симплекса  $R_i = (0, \dots, 1, \dots, 0)$  — единица на  $i$ -м месте,  $i = 1, \dots, n$ .

Напомним, что в системе без диффузии все положения равновесия, кроме точек  $R_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ , были неустойчивы. Покажем, что в распределенной системе это свойство положений равновесия сохраняется. Для этого будем искать решение системы (14.3) с краевыми условиями (14.3) в следующем виде:

$$u_j(t, x) = \bar{u}_j^0 + \varepsilon \psi_j(t, x), \quad j = 1, 2, \dots, n.$$

Здесь  $\bar{u}_j^0$  —  $j$ -ая координата неподвижной точки,  $\varepsilon$  — малый параметр, а  $\psi_j(t, x)$  — функция, принадлежащая пространству  $H_1$  при каждом фиксированном значении  $t$ . Собирая вместе члены, содержащие  $\varepsilon$  в первой степени, для точки  $P(1/n, \dots, 1/n)$  получим уравнения

$$\frac{\partial \psi_j}{\partial t} = \frac{1}{n} \psi_i + d_i \frac{\partial^2 \psi_i}{\partial x^2}, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$



Если искать функцию  $\psi_i$  в виде ряда  $\sum_{k=1}^{\infty} c_k^i(t) \cos \sigma_k x$  по собственным функциям  $\cos \sigma_k x$ ,  $\sigma_k = k\pi$ , то из последнего уравнения следует, что

$$\psi_i(t, x) = e^{\frac{t}{n}} c_0^i(0) + \sum_{k=1}^{\infty} e^{(\frac{1}{n} - d_i \sigma_k^2)t} \cos \sigma_k x.$$

Отсюда  $\psi_i(t, x) \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ , что доказывает неустойчивость точки  $P$ .

Рассмотрим точки  $Q_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ . Повторяя предыдущие рассуждения для вектора  $\bar{c}_0(t) = (c_0^1(t), \dots, c_0^n(t))$ , получим систему обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\frac{d\bar{c}_0}{dt}(t) = A\bar{c}_0(t),$$

где матрица  $A$  имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} -\frac{1}{n-1} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{n-3}{(n-1)^2} & \dots & -\frac{2}{(n-1)^2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & -\frac{2}{(n-1)^2} & \dots & \frac{n-3}{(n-1)^2} \end{pmatrix}$$

Собственные значения этой матрицы  $\lambda_i = 1/(n-1)$ ,  $i = 1, 2, \dots, n-2$  и  $\lambda_k = -1/(n-1)$ ,  $k = n-1, n$ . Поэтому точки  $Q_i$  будут также неустойчивы. Далее, пользуясь индукцией, можно показать, что и другие особые точки  $Q_{ij}$  и т.д. также являются неустойчивыми.

Рассмотрим точки  $R_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ . В этом случае справедливы равенства

$$\begin{aligned} \frac{dc_0^i}{dt} &= -c_0^i(t), \\ \frac{dc_k^i}{dt} &= \left( 2m_i - \sum_{j=1}^n m_j^2 - d_j \sigma_k^2 \right) c_k^i(t), \quad k = 1, 2, \dots \end{aligned} \quad (14.21)$$

Здесь  $m_i$  —  $i$ -ая координата точки  $P_i$ . Для устойчивости точек  $P_i$  достаточно, чтобы коэффициенты при  $c_k^i(t)$  в правой части уравнений (14.21) были отрицательны. Для этого достаточно, чтобы  $d_i > 1/\pi^2$ , если  $m_i = 1$ . Если же  $m_j = 0$ ,  $j \neq i$ , то имеем  $c_k^j(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  для любых  $d_j > 0$ . В итоге, если  $j \neq i$ , то вне зависимости от величин коэффициентов диффузии,  $u_j(t, x) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ . Объединяя полученные результаты, можно сформулировать следующее утверждение.

**Утверждение 14.2.** *Стационарные однородные решения  $R_i = (0, 0, \dots, 1, \dots, 0)$  (единица на  $i$ -ом месте) системы (14.3) устойчивы, если коэффициенты диффузии удовлетворяют условию  $d_i > 1/\pi^2$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .*

Также как и в случае независимой репликации результат утверждения 14.2 обобщается на многомерный случай

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = \left( u_i(x) - \sum_{j=1}^n \int_D u_j^2(x) dx \right) u_i(x) + d_i \Delta u_i,$$

$$\left. \frac{\partial u_i}{\partial \mathbf{n}} \right|_{x \in \Gamma} = 0, \quad u_i(x, 0) = u_i^0(x), \quad x \in \Omega, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

В этом случае условие устойчивости однородных решений  $R_i$  системы имеет вид  $\alpha_i < 1/\mu_1$ . Здесь  $\mu_1$  — первое ненулевое собственное значение краевой задачи на собственное значение (14.18).

Система (14.4) с условиями (14.5) и (14.8) имеет единственное пространственно однородное положение равновесия  $P = (1/n, \dots, 1/n)$ . Также как и ранее, для исследования устойчивости этого решения воспользуемся представлением

$$u_i(t, x) = \frac{1}{n} + \varepsilon \psi_i(t, x), \quad \varepsilon > 0.$$

Подставляя это выражение в уравнение (14.4) и используя условие (14.5), получим задачу

$$\begin{aligned} \frac{\partial \psi_i}{\partial t} &= \frac{1}{n} \psi_{i-1} + d_i \frac{\partial^2 \psi_i}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial \psi_i}{\partial x}(0, t) &= \frac{\partial \psi_i}{\partial x}(1, t) = 0, \\ \psi_i(x, 0) &= \psi_i^0(x). \end{aligned} \tag{14.22}$$

Будем искать решение задачи (14.22) в виде ряда по собственным функциям

$$\psi_i(x, t) = \sum_{k=0}^{\infty} c_k^i(t) \cos(\sigma_k x), \quad \sigma_k = k\pi.$$

Подставляя этот ряд в уравнение (14.22), получим систему дифференциальных уравнений относительно коэффициентов  $c_k^i(t)$

$$\begin{aligned} \frac{dc_0^i}{dt} &= \frac{1}{n} c_0^{i-1}(t), \\ \frac{dc_k^i}{dt} &= \frac{1}{n} c_k^{i-1}(t) - d_i \sigma_k^2 c_k^i(t), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad k = 1, 2, \dots \end{aligned} \tag{14.23}$$

Из условия (14.5) вытекает равенство

$$\sum_{i=1}^n c_0^i(t) = 0. \tag{14.24}$$

Матрица системы (14.23) является циркулянтном и ее собственные значения определяются равенствами  $\lambda_i = (\rho_i)^{n-1}/n$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ . Здесь  $\rho_i$  —  $i$ -ый корень уравнения  $\rho^n = 1$ . Координаты собственного вектора  $U^1 = (1, 1, \dots, 1)$ , отвечающего собственному значению  $\lambda_1 = 1/n$ , не удовлетворяют условию (14.24). Также как и в случае системы без диффузии, система (14.23) будет устойчива лишь для «коротких» циклов, когда  $n = 2, 3, 4$ . Эти условия можно получить, используя критерий Раусса–Гурвица

**Утверждение 14.3.** *Стационарное однородное решение  $P = (1/n, \dots, 1/n)$  системы гиперциклической репликации (14.4) устойчиво тогда и только тогда, когда коэффициенты диффузии удовлетворяют условию*

$$\left( \prod_{i=1}^n d_i \right)^{\frac{1}{n}} > \frac{1}{n\pi^2}, \quad n = 2, 3, 4.$$

Отметим, что если

$$d = \sum_{i=1}^n d_i < \frac{1}{\pi^2},$$

то из неравенства между средним арифметическим и средним геометрическим следует, что

$$\left( \prod_{i=1}^n d_i \right)^{\frac{1}{n}} < \frac{1}{n\pi^2}.$$

Поэтому условие  $d < 1/\pi^2$  является достаточным условием неустойчивости положения равновесия  $p$ .

#### 14.4 Пространственно неоднородные решения

Пространственно неоднородные решения в системе автокаталитической репликации являются решениями следующей краевой задачи для системы нелинейных дифференциальных уравнений

$$d_i \bar{u}_i''(x) + \bar{u}_i(x)(\bar{u}_i(x) - \bar{A}) = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (14.25)$$

$$\bar{u}_i'(0) = \bar{u}_i'(1) = 0. \quad (14.26)$$

Здесь  $\bar{A}$  — положительная постоянная (см. (14.7))

$$\bar{A} = \sum_{i=1}^n \int_0^1 \bar{u}_i^2(x) dx. \quad (14.27)$$

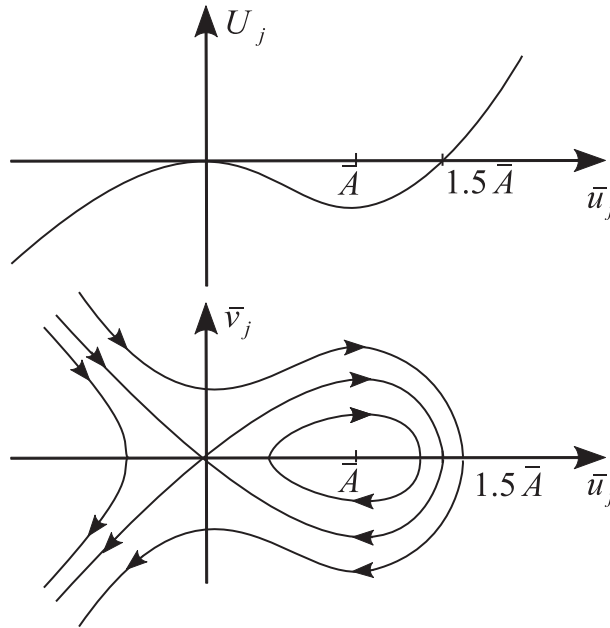


Рис. 14.1. График потенциала и фазовый портрет гамильтоновой системы.

Условие постоянства суммарного числа концентраций (14.5) примет вид интегрального инварианта

$$\sum_{i=1}^n \int_0^1 \bar{u}_i(x) dx = 1. \quad (14.28)$$

Прежде всего отметим, что в системе (14.25) связь между различными функциями  $\bar{u}_i(x)$  осуществляется лишь посредством интегрального инварианта (14.28).

Для отыскания решений системы (14.25)–(14.26) используем результаты пункта 13.3. Для этого каждое из уравнений (14.25) запишем в форме

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{u}_i}{dx} &= \bar{v}_i(x), \\ \frac{d\bar{v}_i}{dx} &= -\frac{1}{d} F_i(\bar{u}). \end{aligned}$$

Здесь  $F_i(\bar{u}) = \bar{u}_i^2 - \bar{A}\bar{u}_i$ . График потенциала  $U_j$  и фазовый портрет системы представлены на рис. 14.1.

Применим результаты примера 13.2. Тогда из (13.30) следует, что

$$\begin{aligned} \bar{u}_i(x) &= 1,5\bar{A}\tau, \quad \tau \geq 0, \quad x_i = \sqrt{\frac{d_i}{A}} \int_{\tau_0}^t \frac{dt}{\sqrt{P_i(t)}} + c_2^i, \\ \bar{u}_i(x) &= -1,5\bar{A}\tau, \quad \tau \leq 0, \quad x_i = -\sqrt{\frac{d_i}{A}} \int_{\tau_0}^t \frac{dt}{\sqrt{P_i(t)}} + c_2^i. \end{aligned}$$

Также как и в случае примера 13.2, из краевых условий (14.26) доказывается, что  $c_2 = 0$ . Причем должны выполняться условия

$$\int_{\tau_1^i}^{\tau_2^i} \frac{dt}{\sqrt{P_i(t)}} = \sqrt{\frac{\bar{A}}{d_i}} \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (14.29)$$

Эти условия являются аналогами условия (13.31) (см. пример 13.2). Здесь  $\tau_1^i$  и  $\tau_2^i$  — положительные корни уравнения  $P_i(t) = 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

Как уже отмечалось ранее (пример 13.2), это уравнение имеет при  $c_1^i \in (-\frac{4}{27}, 0)$  три простых вещественных корня, из которых два корня  $\tau_1^i$  и  $\tau_2^i$  положительны (рис. 14.2).

Из равенств (13.30) и условия суммарного постоянства концентраций (14.28) следует условие

$$\frac{3}{2} \sum_{i=1}^n (\bar{A}d_i)^{1/2} \int_{\tau_1^i}^{\tau_2^i} \frac{tdt}{\sqrt{P_i(t)}} = 1. \quad (14.30)$$

Если выразить постоянную  $\bar{A}$  из равенства (14.30) и подставить в равенство (14.29), то получим

$$1.5 \sum_{i=1}^n d_i \left( \int_{\tau_1^i}^{\tau_2^i} \frac{tdt}{\sqrt{c_1^i + t^2 - t^3}} \right) \left( \int_{\tau_1^i}^{\tau_2^i} \frac{dt}{\sqrt{c_1^i + t^2 - t^3}} \right) = 1. \quad (14.31)$$

В [11] доказано, что произведение интегралов, стоящих в (14.31) (с учетом множителя  $3/2$ , стоящего перед суммой), ограничивается снизу значением  $\pi^2$ . Следовательно, справедливо

**Утверждение 14.4.** Если коэффициенты диффузии системы (14.3) удовлетворяют условию

$$\sum_{i=1}^n d_i < \frac{1}{\pi^2}, \quad (14.32)$$

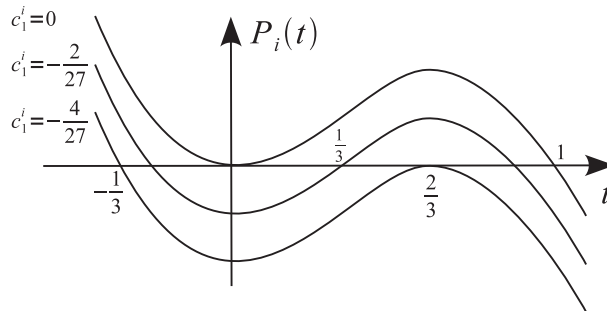


Рис. 14.2. Графики многочлена  $P_i(t)$

то в замкнутой распределенной системе автокаталитической репликации (14.3) существуют пространственно неоднородные стационарные решения.

Введем параметр  $d = \sum_{i=1}^n d_i$ . Из утверждения 14.2 следует, что если  $d > \frac{1}{\pi^2}$ , то все пространственно однородные решения системы неустойчивы. При уменьшении величины  $d$ , удовлетворяющей условию (14.32), в системе возникают пространственно неоднородные решения. Таким образом, параметр  $d$  играет роль бифуркационного параметра. Отметим, что с уменьшением величины  $d$  в системе возникают пространственно неоднородные решения в виде временных циклов любой длины (см. пример (13.2)).

Перейдем к рассмотрению уравнения, определяющего стационарные пространственно неоднородные решения в системе гиперциклической репликации

$$d_i u_i'' + u_i(u_{i-1} - \bar{A}_1) = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad 0 < x < 1. \quad (14.33)$$

Здесь  $\bar{A}_1$  — положительная постоянная

$$\bar{A}_1 = \sum_{i=1}^n \int_0^1 u_i(x) u_{i-1}(x), \quad u_0(x) = u_n(x). \quad (14.34)$$

Функции  $u_i(x)$  удовлетворяют краевым условиям

$$u_i'(0) = u_i'(1), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (14.35)$$

Отметим, что уравнение (14.33) и равенство (14.34) следуют из уравнения (14.4) и равенства (14.8) соответственно. Запишем систему уравнений (14.33) в следующем виде

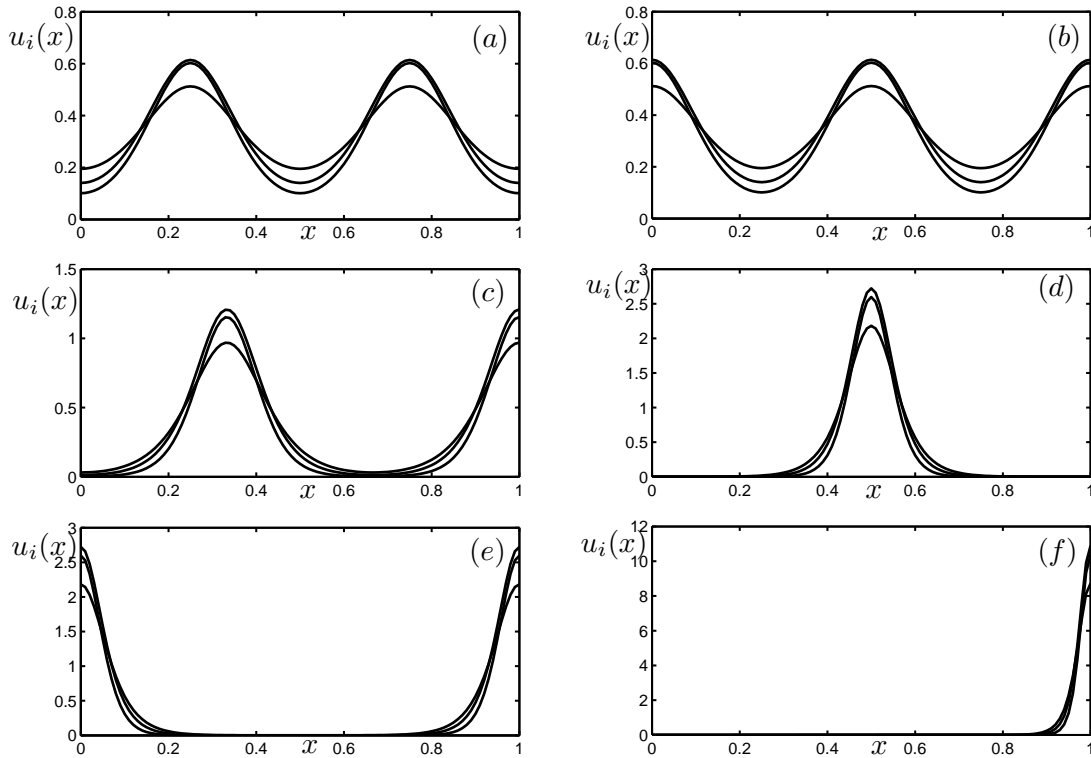
$$d_i u_i'' + u_i(u_i - \bar{A}_1) = u_i(u_i - u_{i-1}) + (\bar{A} - \bar{A}_1)u_i, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (14.36)$$

Здесь  $\bar{A}$  — постоянная, заданная равенством (14.28) для случая автокаталитической репликации. Пусть  $d = d_0 + \varepsilon k_i$ ,  $k_i = \text{const}$ ,  $\varepsilon > 0$  — малый параметр. Если  $\varepsilon = 0$ , то  $d_1 = d_2 = \dots = d_n = d_0$ . Система имеет решение  $u_1(x) = u_2(x) = \dots = u_n(x) = u(x)$ , которое удовлетворяет уравнению

$$d_0 u'' + u^2 - \bar{A}_1 u = 0, \quad \bar{A} = \bar{A}_1. \quad (14.37)$$

Это решение можно представить в параметрической форме (14.29). Как следует из утверждения 14.4, такое решение будет существовать, если  $d_0 < 1/\pi^2$ . С помощью формул (14.29) можно оценить правую часть уравнения (14.35) и показать, что она имеет порядок  $O(\varepsilon)$  при  $\varepsilon \rightarrow 0$ . В итоге, при достаточно малых  $\varepsilon \rightarrow 0$  имеем систему

$$d_0 u_i'' + u_i^2 - \bar{A} u_i = \varepsilon \psi_i(x), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (14.38)$$



**Рис. 14.3.** Пространственно неоднородные решения стационарной системы гиперцикла (14.33), найденные численно для  $n = 3$ ,  $k_1 = k_2 = k_3 = 1$  при различных значениях коэффициента диффузии.

Здесь  $\psi_i(x)$  — ограниченные функции  $x \in [0, 1]$ .

Все это позволяет рассматривать систему (14.38) как результат соответствующего возмущения гамильтоновой системы (14.38) и применить метод возмущения плоских орбит для гамильтоновых систем [16]. Отсюда следует, что локальные устойчивые и неустойчивые многообразия для возмущенной периодической орбиты будут ближе к соответствующим многообразиям невозмущенной системы, а соответствующие орбиты допускают равномерные оценки.

На рис. 14.3 показаны графики стационарных пространственно неоднородных решений гиперциклической системы (14.33)–(14.34) при различных значениях коэффициентов диффузии. В зависимости от величины этих коэффициентов решения могут представлять как простые волны-перепады, так и циклы.

## 14.5 Предельное поведение траекторий распределенных систем

В предыдущих пунктах мы говорили о существовании пространственно неоднородных решений, но не о их устойчивости. Напомним, что для локальной автокаталитической модели справедлив принцип конкурентного исключения — выживает только один вид макромолекул, тогда как для гиперцикла возможно сосуществование всех молекул. В этом пункте мы покажем, что аналогичные результаты справедливы для пространственно распределенных систем.

Введем следующее определение

**Определение 14.1.** Будем говорить, что начальные условия системы (14.3) и сосредоточенной автокаталитической системы

$$\begin{aligned} \frac{dv_i}{dt} &= v_i(t)(v_i(t) - \bar{f}(t)), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad v_i(0) = v_i^0, \\ \bar{f}(t) &= \sum_{i=1}^n v_i^2(t), \quad \sum_{i=1}^n v_i(t) = 1 \end{aligned} \quad (14.39)$$

согласованы, если

$$v_i^0 = \bar{\varphi}_i = \int_0^1 \varphi_i(x) dx, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (14.40)$$

**Утверждение 14.5** (Принцип исключения для распределенных систем). Для почти всех начальных условий  $\varphi_i(x)$  системы (14.3) таких, что  $\sum_{i=1}^n \bar{\varphi}_i = 1$ , существует такое целое положительное число  $j$ ,  $1 \leq j \leq n$  (зависящее от функций  $\varphi_i(x)$ ), что решение задачи (14.3) обладает следующим свойством

$$v_i(x, t) \rightarrow 0, \quad i \neq j, \quad t \rightarrow \infty$$

и, следовательно

$$\int_0^l v_j(x, t) dx \rightarrow 1, \quad t \rightarrow \infty.$$

*Доказательство.* Пусть системы (14.3) и (14.38) имеют согласованные начальные данные, тогда имеет место следующая оценка

$$\frac{1}{n} \leq \bar{f}(t) \leq \bar{f}_2(t).$$

Левая часть этого неравенства следует из неравенства Коши–Буняковского

$$1 = \sum_{i=1}^n v_i(t) \leq \left( \sum_{i=1}^n 1 \right)^{1/2} \left( \sum_{i=1}^n v_i^2(t) \right)^{1/2} = \sqrt{n} (\bar{f}(t))^{1/2}.$$



Для доказательства правой части этого неравенства проинтегрируем уравнение (14.3) по переменной  $x$  и используем неравенство

$$\int_0^1 u_i(x, t) dx \leq \left( \int_0^1 u_i^2(x, t) dx \right)^{1/2}.$$

Тогда для функций  $\bar{u}_i(t) = \int_0^1 u_i(x, t) dx$  получим дифференциальные неравенства

$$\frac{d\bar{u}_i(t)}{dt} \geq \bar{u}_i^2 - \bar{u}_i \bar{f}_2(t), \quad \bar{u}_i(0) = \bar{\varphi}_i = \int_0^1 \varphi_i(x) dx. \quad (14.41)$$

Заметим, что

$$\sum_{i=1}^n \bar{u}_i(t) = \sum_{i=1}^n \int_0^1 u_i(x, t) dx = 1.$$

Предположим, что существует такое  $t^* \geq 0$ , что  $\bar{f}_2(t^*) < \bar{f}(t^*)$ . При значениях  $t \geq t^*$  рассмотрим системы (14.38) и (14.3) с согласованными начальными условиями

$$v_i(t^*) = v_i^0 = \bar{\varphi}_i = \int_0^1 \varphi_i(x) dx, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

В силу непрерывности функций  $\bar{f}_2$  и  $\bar{f}$  по переменной  $t$ , существует такая окрестность  $U_\delta$  точки  $t^*$ :  $U_\delta = \{t: 0 \leq t - t^* < \delta\}$ , в которой будет выполнено неравенство  $\bar{f}_2(t) < \bar{f}(t)$ .

Тогда из последнего неравенства следует, что

$$\frac{d\bar{u}_i(t)}{dt} > \bar{u}_i^2 - \bar{u}_i \bar{f}(t), \quad \bar{u}_i(t^*) = \bar{\varphi}_i, \quad t \in U_\delta.$$

Так как начальные условия согласованы, то из последнего неравенства следует, что

$$\bar{u}_i(t) > v_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (14.42)$$

где  $v_i(t)$  — решения системы (14.36).

С другой стороны

$$\sum_{i=1}^n \bar{u}_i(t) = 1, \quad \sum_{i=1}^n v_i(t) = 1,$$

что противоречит неравенствам (14.42). □

Рассмотрим следующее представление функций  $\varphi_i(x)$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ :

$$\varphi_i(x) = \bar{c}_i^0 + z_i(x), \quad z_i(x) = \sum_{s=1}^{\infty} \bar{c}_i^s \cos \sigma_s x, \quad \sigma_s = \pi s.$$

Пусть  $v_i(t)$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  — решение системы (14.38), причем начальные данные распределенной системы (14.3) и системы (14.38) согласованы в смысле определения 14.1, т.е. выполнены условия (14.40).

Будем искать решение системы (14.3) в следующем виде

$$\begin{aligned} u_i(x, t) &= v_i(t) + z_i(x, t), & z_i(x) &= \sum_{s=1}^{\infty} \bar{c}_i^s \cos \sigma_s x, \\ v_i(0) &= \bar{\varphi}_i = \bar{c}_i^0, & c_i^s(0) &= \bar{c}_i^s. \end{aligned} \quad (14.43)$$

Подставляя представление (14.43) в уравнение (14.3), получим следующие равенства

$$\frac{dv_i(t)}{dt} + \frac{\partial z_i(x, t)}{\partial t} = u_i^2(x, t) - \bar{f}_2(t)(v_i + z_i(x, t)) + d_i \frac{\partial^2 z_i(x, t)}{\partial x^2}.$$

Интегрируя последнее равенство по  $x$  и используя равенства

$$\int_0^1 \frac{\partial z_i(x, t)}{\partial t} dx = \int_0^1 z_i(x, t) dx = \int_0^1 \frac{\partial^2 z_i(x, t)}{\partial x^2} dx = 0,$$

получим, что

$$\frac{dv_i(t)}{dt} = \int_0^1 u_i^2(x, t) dx - \bar{f}_2(t)v_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Функция  $v_i(t)$  является решением системы (14.39), поэтому имеет место равенство

$$\int_0^1 u_i^2(x, t) dx = (\bar{f}_2(t) - \bar{f}(t))v_i(t) + v_i^2(t). \quad (14.44)$$

Так как  $\bar{f}(t) \leq \bar{f}_2(t)$ , то, в частности, выполняется неравенство

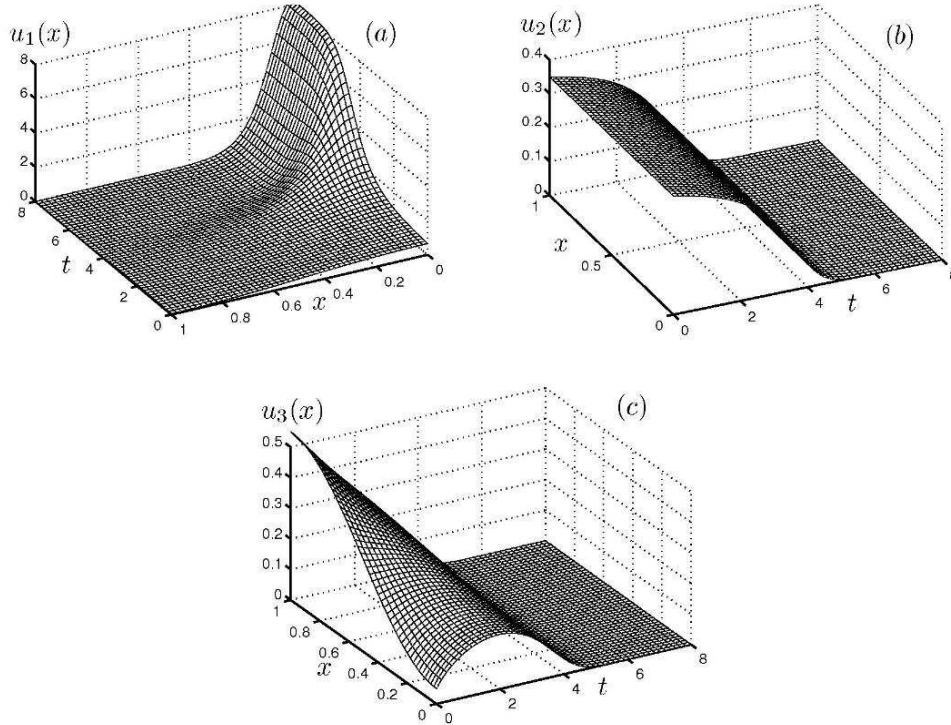
$$\int_0^1 u_i^2(x, t) dx \geq v_i^2(t).$$

В главе 10 было доказано, что для почти всех начальных условий существует такое положительное число  $1 \leq j \leq n$ , что  $v_i(t) \rightarrow 0$ ,  $t \rightarrow \infty$  для всех  $i \neq j$ . Тогда из равенства (14.44) следует, что

$$\int_0^1 u_i^2(x, t) dx \rightarrow 0, \quad t \rightarrow \infty, i \neq j.$$

Что и требовалось доказать.

**Следствие 14.1.** Почти все стационарные пространственно неоднородные решения системы автокаталитической репликации (14.25)–(14.26) являются неустойчивыми.



**Рис. 14.4.** Графическая иллюстрация принципа исключения. Система автокаталитической репликации (14.3) решалась для  $n = 3$ ,  $d_1 = 0.02$ ,  $d_2 = 0.05$ ,  $d_3 = 0.08$ ,  $k_1 = k_2 = k_3 = 1$ . Начальные условия:  $u_1(x, 0) = 0.35 + 0.3 \cos(\pi x)$ ,  $u_2(x, 0) = 0.35$ ,  $u_3(x, 0) = 0.3 - 0.25 \cos(\pi x)$ . Ориентация осей для случая (а) и случаев (б), (с) различна. Только один тип макромолекул  $u_1$  выживает.

*Доказательство.* Рассмотрим систему (14.3) с начальными условиями

$$u_i(x, 0) = \bar{u}_i(x) + \beta_i(x), \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Здесь  $\bar{u}_i(x)$  — пространственно однородное стационарное решение системы (14.25)–(14.26),  $\beta_i(x)$  — функции из пространства  $H^1$ , такие что  $\|\beta\|_{H^1} < \delta$  ( $\delta$  — достаточно малое положительное число). Из принципа исключения следует, что существует такое положительное целое число  $j$ ,  $1 \leq j \leq n$ , что  $u_i(x, t) \rightarrow 0$  для всех  $i \neq j$ . Следовательно, почти все решения  $\bar{u}_i(x)$  являются неустойчивыми стационарными решениями системы (14.3).  $\square$

Численная иллюстрация доказанного следствия приведена на рис. 14.4.

Рассмотрим теперь предельное поведение траекторий системы гиперциклической репликации.

**Определение 14.2.** Будем говорить, что стационарное, пространственно неоднородное решение  $U^*(x) = (u_1^*(x), u_2^*(x), \dots, u_n^*(x))$  системы гиперцикла (14.33) устойчиво в смысле среднего интегрального значения, если для любого  $\varepsilon > 0$  существует такое  $\delta > 0$ , что для начальных условий, удовлетворяющих неравенству

$$|\bar{\varphi}_i - \bar{u}_i^*| < \delta, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

следует, что

$$|\bar{u}_i(t) - \bar{u}_i^*| < \varepsilon, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad \forall t > 0.$$

Здесь  $u_i(x, t)$  — решение системы (14.4),

$$\bar{\varphi}_i(x) = \int_0^1 \varphi(x) dx, \quad \bar{u}_i(t) = \int_0^1 u_i(x, t) dx, \quad \bar{u}_i^* = \int_0^1 u_i^*(x) dx, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Ясно, что свойство устойчивости в смысле среднего интегрального значения является более слабым, чем устойчивость в классическом смысле Ляпунова. Например, рассмотрим функцию

$$g(x, t) = C_0(t) + \sum_{k=1}^{\infty} C_k(t) \cos(k\pi x): \quad \sum_{k=0}^{\infty} C_k^2(t) \leq C^2, \quad \forall t > 0, \quad C = \text{const.}$$

Если  $C_0(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , то  $\bar{g}(t) \rightarrow 0$ , в то же время выражение  $\|g(x, t)\|^2 = \frac{1}{2} \sum_{k=0}^{\infty} C_k^2(t)$  может не сходиться к нулю.

**Утверждение 14.6.** Пусть  $U^*(x) = (u_1^*(x), u_2^*(x), \dots, u_n^*(x))$  — стационарное пространственно однородное решение системы гиперцикла (14.4), причем

$$\bar{u}_i^* = \int_0^1 u_i^*(x) dx = \frac{1}{n}.$$

Тогда решение  $U^*(x)$  является устойчивым в смысле среднего интегрального значения.

*Доказательство.* Проинтегрируем систему (14.4) по переменной  $x$ .

$$\frac{d\bar{u}_i(t)}{dt} = \langle u_i(x, t), u_{i-1}(x, t) \rangle - f_3(t) \bar{u}_i(t) \quad (14.45)$$

$$\bar{u}_i(t) = \int_0^1 u_i(x, t) dx, \quad \langle u_i, u_{i-1} \rangle = \int_0^1 u_i(x, t) u_{i-1}(x, t) dx.$$

Рассмотрим следующую функцию Ляпунова

$$V(\bar{u}_1, \bar{u}_2, \dots, \bar{u}_n) = -\ln(\bar{u}_1 \cdot \bar{u}_2 \cdot \dots \cdot \bar{u}_n) = -n \ln n.$$

Легко видеть, что  $V(1/n, \dots, 1/n) = 0$  и  $V(\bar{u}_1, \bar{u}_2, \dots, \bar{u}_n) > 0$  в окрестности точки  $P(1/n, \dots, 1/n)$ .

Вычислим  $L_t V$  вдоль траекторий динамической системы (14.45). Имеем

$$\begin{aligned} L_t V &= - \sum_{i=1}^n \frac{\dot{\bar{u}}_i}{\bar{u}_i} = - \sum_{i=1}^n \left( \frac{\langle u_i, u_{i-1} \rangle}{\bar{u}_i} - f_3 \right) = - \sum_{i=1}^n \frac{\langle u_i, u_{i-1} \rangle}{\bar{u}_i} + n f_3 = \\ &= - \sum_{i=1}^n \langle u_i, u_{i-1} \rangle \left( \frac{1}{\bar{u}_i} - n \right). \end{aligned}$$

Здесь использовано равенство

$$f_3(t) = \sum_{i=1}^n \langle u_i, u_{i-1} \rangle.$$

Обозначим через

$$\mu = \min_{1 \leq i \leq n} \inf_{t > 0} \langle u_i, u_{i-1} \rangle \geq 0.$$

Тогда имеет место равенство

$$L_t V = -\mu \left( \sum_{i=1}^n \frac{1}{\bar{u}_i} - n^2 \right).$$

С другой стороны, из неравенства между средним арифметическим и средним геометрическим следует, что

$$\sum_{i=1}^n \frac{1}{\bar{u}_i} \geq \frac{n}{\sqrt[n]{\prod_{i=1}^n \bar{u}_i}}.$$

Так как  $\sum_{i=1}^n \bar{u}_i = 1$ ,  $\bar{u}_i \geq 0$ , то функция  $\prod_{i=1}^n \bar{u}_i$  достигает своего максимума в точке  $P(1/n, \dots, 1/n)$ . Поэтому

$$\frac{n}{\sqrt[n]{\prod_{i=1}^n \bar{u}_i}} \geq n^2.$$

Отсюда следует, что  $L_t V(\bar{u}_1, \bar{u}_2, \dots, \bar{u}_n) \leq 0$ . Что и требовалось доказать.  $\square$

В заключение отметим, что результаты утверждений 14.5 и 14.6 обобщаются на случай  $m$  пространственных переменных (более общая задача подробно рассмотрена в [68]).

## Распределенная математическая модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой

В пункте 5.7 подробно анализировалась математическая модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой в предположении, что степень загрязнения и восстановления окружающей среды являются функциями, зависящими лишь от времени. Было показано, что в зависимости от величин параметров, характеризующих мощность источника загрязнения и состояние окружающей среды, возможны три неэквивалентных сценария эволюции взаимодействия. Этот качественный вывод находится в полном согласии с концептуальной моделью взаимодействия, рассматриваемой в пункте 3.3.

Естественно считать, что в реальности пространственное распределение концентрации загрязнения и состояния окружающей среды неоднородно и меняется в зависимости от положения. Используя изученную ранее модель (см. пункт 5.7), в этой главе мы сформулируем математическую модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой с учетом конвективных и диффузионных процессов распространения загрязнения. В отличие от предыдущих глав, значительное внимание уделяется обсуждению данных наблюдений и сравнению результатов моделирования с реальной динамикой экосистем (более подробно см. [31, 32, 67]).

### 15.1 Постановка задачи

Пусть  $u(t, x, y)$  ( $v(t, x, y)$ ) — концентрация загрязнения (плотность биомассы соответственно) в момент времени  $t$  в точке с координатами  $x, y$ . Тогда процесс взаимодействия опишем следующей системой на плоскости (неявно предполагается, что концентрация загрязнения усредняется по третьей координате):

$$\begin{aligned} u_t &= \alpha f(x - x_0, y - y_0) - gu - \frac{Auv}{B + u} + k_x u_x + k_y u_y + D(u_{xx} + v_{yy}), \\ v_t &= rv \left(1 - \frac{v}{K}\right) - Cuv. \end{aligned} \tag{15.1}$$

Здесь  $\alpha$  — мощность источника загрязнения;  $f(x - x_0, y - y_0)$  — функция, характеризующая источник загрязнения, координаты которого  $(x_0, y_0)$ , формально в качестве

такой функции можно взять дельта-функцию Дирака;  $gu$  — член, описывающий распад и химические превращения загрязнения;  $Auv/(B+u)$  — функция влияния окружающей среды на загрязнение;  $Cuv$  — функция влияния загрязнения на природу;  $r, K$  — параметры логистического уравнения, описывающего динамику биомассы в отсутствие загрязнения;  $(k_x, k_y)$  — вектор среднегодового ветра;  $D$  — коэффициент диффузии загрязнения. Все параметры задачи (15.1) предполагаются постоянными и, за исключением коэффициентов вектора  $(k_x, k_y)$ , неотрицательными.

Для системы (15.1) необходимо поставить начальные и граничные условия. Если решение задачи (15.1) рассматривается в области  $\Omega$  с границей  $\Gamma_\Omega$ , тогда

$$\begin{aligned} u(0, x, y) &= \varphi(x, y), & (x, y) &\in \Omega, \\ v(0, x, y) &= \psi(x, y), & (x, y) &\in \Omega, \\ u(t, x, y) &= \tilde{u}(x, y), & (x, y) &\in \Gamma_\Omega, t \geq 0, \\ v(t, x, y) &= \tilde{v}(x, y), & (x, y) &\in \Gamma_\Omega, t \geq 0, \end{aligned} \quad (15.2)$$

где  $\varphi(x, y), \psi(x, y), \tilde{u}(x, y), \tilde{v}(x, y)$  — заданные функции.

Задача (15.1)–(15.2) достаточно сложна для какого-либо аналитического исследования. Рассмотрим численные решения этой задачи, полученные с помощью метода конечных разностей (рис. 15.1). На рисунке видно постепенное угнетение природы (три прямоугольника) в доминирующем направлении распространения загрязнения. При достаточно долгом моделировании процесс стабилизируется.

Рассмотрим ряд задач. 1. Возможно ли подобрать параметры математической модели (15.1)–(15.2) таким образом, чтобы решение этой задачи было в некотором смысле близко к данным экологического мониторинга? 2. Если ответ на первый вопрос положителен, то имеют ли найденные числовые оценки параметров смысл с точки зрения экологической интерпретации модели? 3. Верен ли данный в пункте 5.7 физический смысл параметров, постулируемый на основе вида функциональных зависимостей?

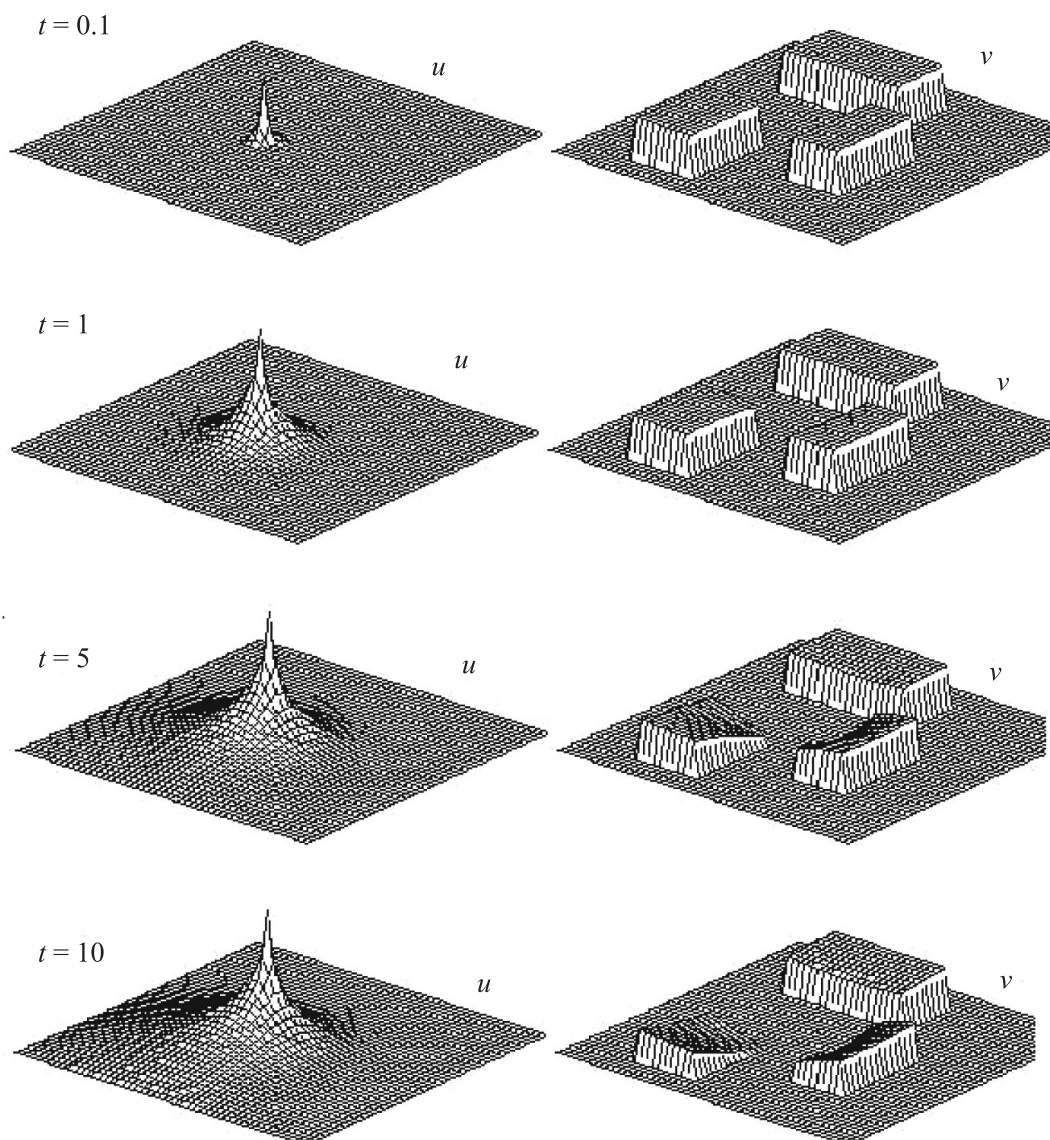
Прежде всего сделаем замену переменных

$$u^* = \frac{u}{C}, v^* = \frac{v}{AC}, a = \alpha C, u_0 = r, \lambda = BC, p = \frac{r}{KAC}.$$

Для упрощения записи отбрасывая звездочки, получим

$$\begin{aligned} u_t &= af(x - x_0, y - y_0) - gu - \frac{uv}{\lambda + u} + k_x u_x + k_y u_y + D(u_{xx} + v_{yy}), \\ v_t &= v(u_0 - u) - pu^2 = u_0 v \left( 1 - \frac{v}{u_0/p} \right) - uv. \end{aligned} \quad (15.3)$$

Здесь  $a$  — обобщенная мощность источника загрязнения;  $u_0$  — предельное значение концентрации загрязнения (если  $u > u_0$ , то  $v_t < 0$ );  $\lambda$  — параметр, описывающий степень влияния окружающей среды на загрязнение;  $p$  — коэффициент межвидовой



**Рис. 15.1.** Численное решение задачи (15.1)–(15.2) для различных моментов времени. Величины параметров:  $\alpha = 15$ ,  $r = 0.5$ ,  $K = 1$ ,  $k_x = 0.5$ ,  $k_y = -1$ ,  $g = 1$ ,  $D = 3$ ,  $A = 1$ ,  $B = 2.2$ ,  $C = 1$ . Начальные условия  $\varphi(x, y) = 0$ ,  $\psi(x, y) = 1$  или  $\psi(x, y) = 0$  в зависимости от координат. Краевые условия нулевые. Решение получено с помощью метода конечных разностей на сетке  $50 \times 50$ . Имитационное моделирование показывает постепенную деградацию природы в направлении конвективных потоков загрязнения.



конкуренции;  $u_0/p$  — предельное состояние окружающей среды, потенциальная емкость биологической системы. Поскольку необходимо, чтобы единицами измерения задачи (15.3) были реальные годы и километры, по пространственным и временной координатам замена переменных не проводилась.

Кратко поясним выбор года в качестве единицы времени. При построении математической модели первым и одним из наиболее важных шагов является априорное установление масштаба времени, так как данный параметр сильно влияет на вид входящих в модель функциональных зависимостей (вспомните закон Либиха). Характерные интервалы изменчивости для большинства природных процессов хорошо известны. Например, для процессов осаждения это часы; формирования продукции растений — дни, месяцы; изменения в сообществах растений и животных — месяцы, годы; формирования почвы — годы, столетия. Эффект воздействия загрязнения на окружающую среду проявляется на интервалах, которые измеряются годами, поэтому априорная единица масштаба времени в рассматриваемой ниже математической модели — годы. Определение шкалы времени часто позволяет отсеять лишние детали в структуре модели.

## 15.2 Задача идентификации параметров системы

Для решения задачи *идентификации* (получения числовых оценок) параметров задачи (15.3) необходимо сравнивать результаты моделирования с данными экологического мониторинга.

Данные наблюдений были получены группой экологов Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов в результате комплексных и систематических исследований районов Кольского полуострова — комбинат «Североникель» (см. рис. 15.2), и районов Южного Урала — Карабашский медеплавильный комбинат [43, 42]. Отличительной чертой этих исследований является их методическое единство: все результаты получены на одних и тех же пробных площадях, а ежегодные повторные измерения проводились в одни и те же сжатые фенологические сроки. Близость комбинатов Кольского полуострова к границе Норвегии определила заинтересованность иностранных экологов в изучении данных районов.

Для дальнейшего применения модели (15.3) необходимо точно определить, что именно понимается под терминами «концентрация загрязнения» и «плотность биомассы» (состояние окружающей среды). Для этого используем, с небольшими модификациями, методику, предложенную в [43].

В общем плане вся сумма антропогенного химического воздействия на природные экосистемы может быть подразделена на воздействия тяжелых металлов, радионуклидов, макроэлементов и хлорорганических соединений на воздух, воды, почву и биологические объекты. В нашем конкретном случае ограничимся лишь учетом воздействия тяжелых металлов и сернистых соединений. В качестве дозы примем



Рис. 15.2. Картограмма района исследований Кольского полуострова.

измерения тяжелых металлов в снежном покрове и экстраполируем их на весь год. Выбросы в атмосферу тяжелых металлов и сернистых соединений выбираются из всей суммы антропогенного воздействия, так как в окрестности металлургических комбинатов остальные воздействия значительно менее существенны.

Отметим, что модель не учитывает содержание токсикантов внутри самой экосистемы. Выбор снега как индикатора загрязнения определяется тем, что уровень содержания токсикантов не только остается неизменным до начала снеготаяния, но и автоматически осредняется за весь зимний период.

В качестве эффекта от воздействия токсикантов необходимо зарегистрировать показатели, характеризующие всю экосистему. Измерения экологов на пробных площадях проводились для множества параметров, таких как средний возраст деревьев, площадь поперечного сечения, запас древесины, жизненное состояние, наземная фитомасса, общее проективное покрытие, число видов, мощность подстилки, биомасса почвенной мезофауны, групповое разнообразие, обилие почвенной альгофлоры и некоторых других.

Однако, как справедливо замечают сами экологи, чем более полно мы учитываем компоненты экосистемы, тем меньше радиус и площадь зоны деградации. Это говорит о том, что для природы воздействие выбросов комбината не столь существенно, как для человека. Для нас потеря высших растений является очевидной экологической катастрофой в данном районе, но это не означает полную гибель экосистемы. Нас же интересует порог токсического воздействия комбинатов на экосистемы, который, по словам экологов [43], наиболее четко проявляется при исследовании древесного и напочвенного яруса. Поэтому выбирались следующие параметры, характеризующие состояние экосистемы: площадь поперечного сечения стволов, запас древесины, число видов, наземная фитомасса, общее проективное покрытие.

Замеры различных тяжелых металлов и параметров состояния экосистемы производились на пробных площадях, которые для комбината «Североникель» указаны на рис. 15.2. Выбранные направления измерений определялись рельефом местности, доминирующим направлением ветров, характером растительного покрова. Наименование пробных площадей на рисунке (черные треугольники) состоит из первой буквы стороны света и расстояния до комбината, например Ю-10 — юг, 10 км.

Таким образом, в окрестности комбината «Североникель» имеется 9 воздействующих факторов (тяжелых металлов) и 5 показателей экосистемы. Рассматривать действие каждого показателя в отдельности было бы неправильно. Например, тяжелые металлы действуют на окружающую среду совместно, поэтому осреднение дозы воздействия необходимо не только с точки зрения сокращения объема информации, но и по сути дела.

Более точно, пусть имеется  $m$  точек (пробных площадей), в каждой точке измерены концентрации загрязнения для каждого из металлов и показатели экосистемы. Тогда

$$\Sigma_j = \sum_{i=1}^{n_1} \frac{A_{ij}}{A_{ik}}, \quad IC_j = \sum_{i=1}^{n_2} \frac{B_{ij}}{B_{ik}}, \quad j = 1, \dots, m,$$

где  $A_{ij}$  ( $B_{ij}$ ) — значение  $i$ -го показателя по загрязнению (окружающей природы),  $A_{ik}$  ( $B_{ik}$ ) — максимальное значение того же параметра в выборке,  $j$  — номера пробных площадей,  $n_1$ ,  $n_2$  — количество показателей. Таким образом получаем единые коэффициенты (в пределах от нуля до единицы), описывающие суммарные уровни концентрации загрязнения ( $\Sigma$ ) и плотности биомассы ( $IC$ ) на каждой из пробных площадей. Отметим, что для описания плотности биомассы кроме пробных площа-

дей, расположенных вокруг комбинатов, рассматривались также площади, характерные для данной экосистемы и мало подверженные негативному воздействию загрязнения.

Решая задачу (15.3) численно с помощью конечно-разностной схемы, в каждый момент времени имеем два массива — функции, значения которых заданы в узлах сетки на плоскости. Данные наблюдений, полученные экологами, привязаны к координатам пробных площадей и представляют собой массивы данных. Представляется предпочтительным производить сравнение в одном классе функций. Для этого необходимо решить задачу аппроксимации данных наблюдений функциями двух переменных. Наиболее простой подход для решения поставленной задачи — использование метода наименьших квадратов. Пусть  $U(x, y)$  — функция, аппроксимирующая данные по загрязнению;  $V(x, y)$  — функция, аппроксимирующая данные по плотности биомассы.

Решение задачи (15.3) рассматриваем на плоскости в области  $\Omega$  с границей  $\Gamma_\Omega$ . В дальнейшем будем считать, что выбранная область достаточно велика, поэтому загрязнение не достигает ее границы (как показывают наблюдения, загрязнение промышленного завода достаточно большой мощности оказывает влияние на области радиусом до 20–30 км, так как основными составляющими загрязнения являются тяжелые металлы, которые осаждаются в относительно небольшой области). Тогда, учитывая, что в начальный момент времени состояние природы идеально (равно 1 в соответствии с  $IC$ ), можно записать:

$$\begin{aligned} u(0, x, y) &= 0, & (x, y) \in \Omega, \\ v(0, x, y) &= 1, & (x, y) \in \Omega, \\ u(t, x, y) &= 0, & (x, y) \in \Gamma_\Omega, t \geq 0, \\ v(t, x, y) &= 1, & (x, y) \in \Gamma_\Omega, t \geq 0, \end{aligned} \quad (15.4)$$

Здесь предполагается, что в начальный момент времени загрязнение отсутствует.

Задача (15.3)–(15.4) содержит еще один параметр — время моделирования  $T$ . В соответствии со сроками интенсификации производства и дате проведения экологического мониторинга для комбината «Североникель» положим  $T = 13$ , для Карабашского медеплавильного комбината  $T = 22$ . Кроме того, так как в силу второго уравнения системы (15.3) величина  $u_0/p$  есть потенциальная емкость экосистемы (в соответствии с  $IC$  равная 1), то, следовательно,  $u_0 = p$ . В результате математическая модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой (15.3)–(15.4) содержит 7 неизвестных параметров:  $P = (a, g, u_0, \lambda, k_x, k_y, D)$ . Наша задача: получить числовые оценки вектора параметров  $P$ , сравнивая результаты имитационного моделирования с функциями  $U(x, y)$ ,  $V(x, y)$ , аппроксимируемыми по данным наблюдений.

Пусть  $u(T, x, y)$ ,  $v(T, x, y)$  — решения задачи (15.3)–(15.4) в момент времени  $T$ . Рассмотрим следующую задачу:

$$F(P) = \|u(T, x, y) - U(x, y)\| + \|v(T, x, y) - V(x, y)\| \rightarrow \min_P. \quad (15.5)$$

В качестве нормы сеточной функции можно взять, например, выражение

$$\|\varphi\| = \left[ \sum_{i=1}^M \sum_{j=1}^N \varphi_{ij}^2 \Delta x \Delta y \right]^{\frac{1}{2}},$$

где  $\Delta x$ ,  $\Delta y$  — шаги сетки,  $M$ ,  $N$  — количество точек разбиения.

Для нахождения минимума (15.5) можно воспользоваться методом покоординатного спуска [13], сущность которого состоит в циклическом переборе переменных.

В результате вычислений получены следующие оценки вектора параметров [32]: для комбината «Североникель»

$$a = 5.19, g = 0.01, u_0 = 0.61, \lambda = 2.1, k_x = 0.47, k_y = -1.51, D = 1.32,$$

для Карабашского медеплавильного комбината

$$a = 4.46, g = 0.01, u_0 = 0.49, \lambda = 0.415, k_x = -0.82, k_y = -0.03, D = 1.49.$$

### 15.3 Анализ полученных результатов моделирования

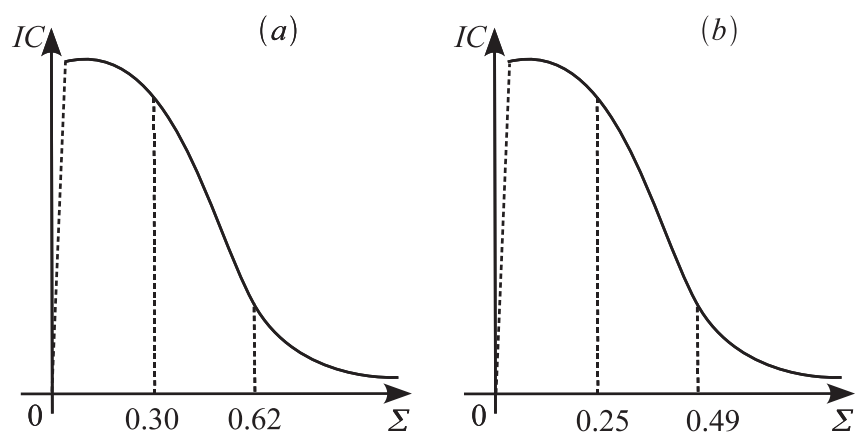
Полученные результаты позволяют сделать ряд выводов.

Подход, основанный на поиске решений задачи (15.3)–(15.4), наиболее близких к поверхностям, аппроксимирующим данные наблюдений, позволяет получить искомым вектор параметров задачи. Для разных начальных значений вектора параметров  $P$  точка минимума функционала (15.5), получаемая при использовании метода покоординатного спуска, одна и та же.

Для подтверждения значимости полученных численных результатов можно указать тот факт, что отношение числовых оценок компонент среднегодового ветра для комбината «Североникель» равно приблизительно трем, что соответствует многолетним измерениям среднего ветра в рассматриваемом регионе.

В процессе минимизации функционала (15.5) методом покоординатного спуска все параметры, за исключением компонент среднегодового ветра, считались положительными величинами. Однако, для параметра  $g$ , который описывает степень линейного «мертвого» уничтожения загрязнения, начиная с некоторой итерации получались значения меньше нуля. Отрицательные значения параметра  $g$  соответствуют наличию трансграничного переноса загрязнения в рассматриваемые регионы.

Рассматриваемые регионы принадлежат различным географическим зонам. Естественно ожидать, что более богатые лесами районы Южного Урала оказывают большее влияние на загрязнение, что подтверждается результатами моделирования: для Южного Урала параметр  $\lambda$ , описывающий степень влияния природы на загрязнение, значительно меньше. Отметим также, что в обоих случаях данный параметр достаточно мал. Это свидетельствует о том, что предложенная математическая модель активно использует очищающее воздействие природы на загрязнение.

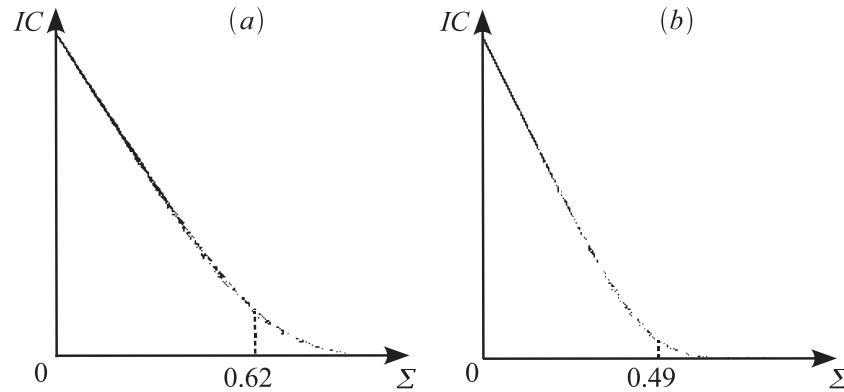


**Рис. 15.3.** Схематическое изображение зависимости «доза–эффект»; (а) комбинат «Североникель» [43]; (б) Карабашский медеплавильный комбинат [42].

Рассмотрим более подробно оценки для параметра  $u_0$ . Как указывалось выше, исходя из общего вида уравнения для динамики плотности биомассы, этому параметру был придан смысл порогового значения загрязнения.

Проблема экологического нормирования выбросов промышленных предприятий представляет собой сложную задачу. В настоящее время мы располагаем только санитарно-гигиеническими нормами в виде системы предельно допустимых концентраций (ПДК), непосредственно защищающих человека. Экологических норм воздействия промышленных выбросов на окружающие природные экосистемы нет ни у нас в стране, ни за рубежом. Монографии [43, 42] ставили своей задачей установление экологических предельно допустимых концентраций (ЭПДК) на основе статистического анализа зависимости «доза–эффект» (т.е. зависимости общего состояния природы  $IC$  от интегрального коэффициента воздействия загрязнения  $\Sigma$ ). Рассмотрим полученные экологами зависимости «доза–эффект» для исследуемых регионов (рис. 15.3). Левые прямые на рис. 15.3, изображенные пунктиром, проведены из теоретических соображений — если концентрация химических элементов равна нулю, то органическая жизнь невозможна. Кривые на рис. 15.3 носят универсальный характер, поскольку подтверждено, что при малых концентрациях многие тяжелые металлы (например, свинец) являются катализаторами роста [43].

На основе полученных зависимостей устанавливается предельная концентрация загрязнения для комбината «Североникель» — 0.3, для Карабашского медеплавильного комбината — 0.25. В процессе минимизации функционала (15.5) были получены оценки параметра  $u_0$  соответственно 0.62 и 0.49. Эти значения соответствуют таким значениям  $\Sigma$ , при которых состояние окружающей среды несколько стабилизируется, хотя и на более низком, чем нормальный, уровне. Экосистема, рассматриваемая во взаимодействии с загрязнением как сложная система, приспособляется к воздействию промышленных выбросов, хотя для человека такое состояние природы являет-



**Рис. 15.4.** Зависимости «доза–эффект», полученные с помощью моделирования взаимодействия загрязнения с окружающей средой в задаче (15.3)–(15.4); (а) комбинат «Североникель», (б) Карабашский медеплавильный комбинат.

ся экологической катастрофой (величина  $IC \approx 0.3$  соответствует гибели практически всех высших растений). Поэтому можно утверждать, что параметр  $u_0$  математической модели (15.3)–(15.4) действительно следует интерпретировать как предельный уровень загрязнения для идеального (единичного в модели (15.3)–(15.4)) состояния природы.

Приведем зависимости «доза–эффект», полученные как результат имитационного моделирования задачи (15.3)–(15.4) при наилучшем в смысле (15.5) векторе параметров (рис. 15.4).

Как видно на рис. 15.4, оценки предельных концентраций загрязнения для исследуемых регионов соответствуют уровню состояния природы, близкому к нулевому. Следовательно, можно считать, что для математической модели (15.3)–(15.4) нулевой уровень плотности биомассы есть то квазистабильное состояние реальной экосистемы, наличие которого отражают зависимости «доза–эффект» на рис. 15.3.

Отметим, что качественно кривые рис. 15.4 соответствуют кривым, полученным экологами (например, более крутой характер зависимости «доза–эффект» для Южного Урала). Однако, сравнение рис. 15.3 и 15.4 показывает один из недостатков модели (15.3)–(15.4) — неверное описание динамики плотности биомассы при малых концентрациях загрязнения. Это следствие упрощенной функциональной модели воздействия загрязнения на природу (билинейная функция).

При записи математической модели взаимодействия загрязнения с окружающей средой (15.3)–(15.4) мы стремились найти компромисс между идеализацией реальной экосистемы и достаточной адекватностью уравнений, которые должны отражать существенные черты системы загрязнение–окружающая среда. Приведенная модель ни в коем случае не является окончательной или безусловно верной. Более детали-

зированные модели должны учитывать зависимость ветра от времени (по крайней мере, сезонные изменения направления потоков ветра), рельеф местности, высоту источника загрязнения и многое другое.

Подчеркнем в заключение, что возможность подогнать модель под данные мониторинга не является доказательством верности модели, но часто подтверждает правильность выбранного подхода.



## Вместо заключения: что читать дальше?

Здесь мы приводим краткие рекомендации по литературе для дальнейшего чтения.

**Стандартные учебники.** В качестве более подробного введения в математическую биологию мы рекомендуем ставший уже классическим учебник [83]. Книга Марри [141] замечательна охватом различного материала (в последнем издании эта книга превратилась в объемный двухтомник). В частности, очень подробно рассматриваются волновые решения, задача морфогенеза, которой мы даже не касались в тексте, математическое моделирование заживления ран и рака мозга. Также мы рекомендуем книгу [40], в особенности для изучения математических методов анализа бегущих волн. В качестве доступного введения в стохастические модели в биологии мы рекомендуем книгу Линды Аллен [55].

**История математической биологии.** В любой науке полезно знать не только последние достижения, но и истоки. Про золотой век математической биологии можно прочитать в замечательной книге [118], статья того же автора [117] рассказывает об истории логистического уравнения. Сборник статей [76] рассматривает многие важные вопросы с философской точки зрения, в частности очень интересны статьи о соотношении однородных и неоднородных моделей, и статья об истории применения закона действующих масс в эпидемиологии.

**Теоретическая популяционная экология.** Изучению математических моделей взаимодействующих популяций посвящено множество публикаций. В частности отметим книгу Базыкина [5], которую вполне можно было бы озаглавить «За пределами моделей Лотки–Вольтерры». Фундаментальное понятие устойчивости и его разные смыслы в применении к математическим моделям биологии подробно рассматриваются в книге Свирежева и Логофета [38], в книге Хофбауера и Зигмунда [102], и в замечательной книге Мэя [137]. Существуют различные монографии, в которых решения математических моделей сравниваются с данными наблюдений, в частности анализ моделей с дискретным временем в применении к моделированию динамики насекомых см. [98].

**Математическая эпидемиология.** Значительно более полно структура математических моделей в эпидемиологии рассматривается в книге [78]. Монументальный труд Андерсона и Мэя, недавно переведенный на русский язык, особое внимание уделяет сравнению результатов моделирования с реальными данными [57], монография [112] достаточно полно описывает современные методы построения и анализа эпидемиологических моделей.

**Структурированные модели.** Более подробно про анализ модели Лесли можно прочитать в [38]. Для систематического изучения моделей с возрастной структурой мы советуем книгу [77]. Модели, сходные по своей структуре с неоднородными моделями, рассмотренными в главе 11, изучаются, в другом контексте, в книге [152]. Последняя книга также замечательна многочисленными примерами анализа уравнений в частных производных (и в частности транспортного уравнения), возникающих в биологических задачах.

**Модели с явной пространственной структурой.** Более подробно о методах анализа нелинейных уравнений типа «реакция–диффузия» можно прочитать в учебнике [69]. Модели в замкнутой области анализируются подробно в книге [73]. Уже упоминавшаяся книга Марри [141] предлагает множество примеров применения уравнений в частных производных к биологии. Книга Окубо [149] является классическим введением в область моделирования процессов, протекающих в пространстве.

**Модели предбиологической эволюции.** Основные труды Эйгена и соавторов переведены на русский язык [84, 86]. С точки зрения практического применения модель Эйгена интересна прежде всего тем, что она описывает, по мнению многих, эволюцию вирусов, понимание которой очень важно для человечества. О последнем прогрессе в этой области можно прочитать в [80]. Отметим, что модель Эйгена квазивидов эквивалентна классической модели селекции–мутации в теоретической популяционной генетике, которая полностью осталась вне рамок данной книги. Современное введение в математическую генетику может быть найдено в [87] и, несколько устаревшее, в книге [39]. Также многие аспекты детерминированных математических моделей генетики анализируются в [102].

Кроме многочисленных монографий и учебников по математической биологии, издается несколько специализированных журналов. В частности, мы советуем интересующемуся читателю обратить внимание на следующие журналы:

1. Journal of Mathematical Biology, Springer;
2. Bulletin of Mathematical Biology, Springer;
3. Journal of Theoretical Biology, Elsevier;

4. Journal of Theoretical Population Biology, Elsevier;
5. Mathematical Biosciences, Elsevier;
6. Proceedings of the Royal Society B: Biological sciences;
7. Interface, Royal Society.

## Приложение А

### А.1 Понятие топологической эквивалентности динамических систем

Поскольку понятие бифуркации играет ключевую роль при анализе многих динамических систем, мы посчитали необходимым в этом приложении сформулировать точное определение топологической эквивалентности, которое используется в определении бифуркации как изменении топологического типа системы.

Рассмотрим две динамические системы (не обязательно одномерные) с непрерывным временем:

$$\dot{u} = f(u), \quad u \in \mathbb{R}^n \quad (\text{A.1})$$

$$\dot{v} = g(v), \quad v \in \mathbb{R}^n. \quad (\text{A.2})$$

Пусть  $U$  и  $V$  — два подмножества фазового пространства с координатами  $u$  и  $v$  соответственно.

**Определение А.1.** *Динамическая система (А.1) называется топологически эквивалентной в области  $U \subset \mathbb{R}^n$  динамической системе (А.2) в области  $V \subset \mathbb{R}^n$ , если существует гомеоморфизм фазового пространства  $h: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $h(U) = V$ , такой, что  $h$  переводит траектории первой системы в  $U$  на траектории второй системы в  $V$ , сохраняя направление времени.*

Гомеоморфизмом называется взаимно однозначное отображение, такое, что само отображение и обратное к нему непрерывны. Фазовые портреты топологически эквивалентных систем также называются топологически эквивалентными. Отметим, что в определении участвуют области  $U$  и  $V$  из  $\mathbb{R}^n$ . Такая топологическая эквивалентность называется *локальной*. Единственное требование, накладываемое на эти области, заключается в том, что они не могут неограниченно уменьшаться.

К сожалению, не существует простого соотношения между правыми частями систем (А.1) и (А.2) в случае их топологической эквивалентности. Однако можно указать два частных случая топологической эквивалентности, когда такое отношение выражается аналитически.

Предположим, что  $h: U \rightarrow V$  — диффеоморфизм (дифференцируемое взаимно однозначное отображение, обратное к которому также дифференцируемо). Пусть для всех  $u \in U$

$$f(u) = J^{-1}(u)g(h(u)), \quad (\text{A.3})$$

где  $J(u)$  — матрица Якоби функции  $h(u)$ , вычисленная в точке  $u$ . Тогда системы (А.1) и (А.2) топологически эквивалентны. Действительно, одна из них получается из другой с помощью обратимой замены координат. Такие динамические системы называются *диффеоморфными* или *гладко эквивалентными*. Диффеоморфные системы практически идентичны. Например, собственные значения соответствующих положений равновесия одни и те же. Действительно, пусть  $u_0$  и  $v_0 = h(u_0)$  такие положения равновесия, и пусть  $A(u_0)$  и  $B(v_0)$  — соответствующие им матрицы Якоби правых частей систем (А.1) и (А.2). Дифференцируя равенство (А.3), получим

$$A(u_0) = J^{-1}(u_0)B(v_0)J(u_0).$$

Следовательно, характеристические многочлены матриц  $A(u_0)$  и  $B(v_0)$  совпадают.

Предположим, что  $\mu(u)$  — гладкая положительная скалярная функция. Пусть правые части систем (А.1) и (А.2) связаны соотношением

$$f(u) = \mu(u)g(u)$$

для всех  $u \in U$ . Тогда системы (А.1) и (А.2) топологически эквивалентны в области  $U$ , так как их траектории отличаются только скоростью движения вдоль траекторий. Таким образом, гомеоморфизм  $h$  — тождественное отображение  $h(u) = u$ . Динамические системы, для которых выполнено такое соотношение, называются *орбитально эквивалентными*.

Любые диффеоморфные или орбитально эквивалентные системы являются топологически эквивалентными, в то время как обратное неверно.

Аналогичным образом можно определить топологическую эквивалентность динамических систем с дискретным временем.

Рассмотрим две дискретные динамические системы, не обязательно одномерные, определенные на некотором одном и том же множестве  $X$ , подмножестве евклидова пространства:

$$u \mapsto f(u), \tag{А.4}$$

$$v \mapsto g(v). \tag{А.5}$$

**Определение А.2.** *Динамическая система (А.4) называется топологически эквивалентной в области  $U \subseteq X$  динамической системе (А.5) в области  $V \subseteq X$ , если существует гомеоморфизм  $h: X \rightarrow X$ ,  $h(U) = V$ , отображающий орбиты первой системы в  $U$  на орбиты второй системы в  $V$ , сохраняя ориентацию времени.*

Фазовые портреты топологически эквивалентных систем также называются топологически эквивалентными.

Для динамических систем с дискретным временем можно выписать в явном виде связь правых частей, при наличии гомеоморфизма  $h$ . Точнее, топологическая эквивалентность означает, что если  $v = h(u)$ , где  $h$  — гомеоморфизм, то должны выполняться соотношения  $g(v) = h(f(u))$  или  $g(h(u)) = h(f(u))$ , что может быть переписано

в виде  $f(u) = h^{-1}(g(h(u)))$ , либо  $f = h^{-1} \circ g \circ h$ . Два отображения, для которых выполнено последнее соотношение для некоторого гомеоморфизма  $h$ , называются *сопряженными*.

В случае, когда динамические системы зависят от параметров, определение топологической эквивалентности усложняется, так как кроме существования гомеоморфизма, отображающего орбиты одной динамической системы на орбиты другой, необходимо потребовать существования гомеоморфизма, отображающего область в пространстве параметров одной системы на область в пространстве параметров другой.

Подробнее о понятии топологической эквивалентности динамических систем см. [16, 120].

## А.2 Бифуркации положений равновесия в одномерных непрерывных динамических системах

При анализе бифуркации в примере 1.9 рассматривалась сколь угодно малая окрестность значений параметра  $\alpha = 0$ . Такие бифуркации называются локальными. Существуют глобальные бифуркации, которые не могут быть обнаружены в малой окрестности положения равновесия системы.

В случае локальных бифуркаций используется техника нормальных форм, предложенная А. Пуанкаре. Основная идея заключается в отыскании наиболее простой формы, к которой можно привести дифференциальное уравнение в окрестности положения равновесия, используя при этом ряды по степеням отклонения от этого положения. Этот метод является основным при исследовании бифуркаций систем, зависящих от параметра.

Рассмотрим пример применения метода нормальных форм в случае дифференциального уравнения первого порядка, зависящего от одного вещественного параметра.

**Теорема А.1.** *Любое дифференциальное уравнение*

$$\dot{u} = f(u, \alpha), \quad \alpha \in \mathbb{R}, \quad (\text{А.6})$$

*имеющее при  $\alpha = 0$  положение равновесия  $u = 0$ , такое, что*

$$\begin{aligned} \lambda &= \frac{\partial f}{\partial u}(0, 0) = 0, \\ f_{uu}(0, 0) &= \frac{\partial^2 f}{\partial u^2}(0, 0) \neq 0, \\ f_{\alpha}(0, 0) &= \frac{\partial f}{\partial \alpha}(0, 0) \neq 0 \end{aligned} \quad (\text{А.7})$$

*с помощью обратимых замен переменных и параметра может быть приведено к виду*

$$\dot{v} = b + sv^2 + o(v^3), \quad s = \text{sign} [f_{uu}(0, 0)]. \quad (\text{А.8})$$

Кроме того, уравнение (А.8) локально топологически эквивалентно в окрестности начала координат одной из следующих нормальных форм:

$$\dot{v} = b \pm v^2. \quad (\text{А.9})$$

Локальная бифуркация уравнения (А.6), нормальная форма которой имеет вид (А.9), называется бифуркацией седло-узел или касательной бифуркацией.

Таким образом, достаточно лишь проверить выполнение условий (А.7) для того, чтобы выяснить характер бифуркации, происходящей в системе (А.6).

Доказательство этого утверждения имеется, например, в [120]. Следует отметить, что

1. Требования о том, что положение равновесия находится в начале координат и бифуркационное значение параметра равняется нулю, несущественны, так как подходящей заменой переменных всегда можно добиться их выполнения.
2. Бифуркационная диаграмма одной из приведенных в формулировке теоремы нормальных форм изображена на рис. 1.4. Вторая строится аналогичным образом.
3. Если при всех значениях параметра  $\alpha$  выполняется условие  $f(0, \alpha) = 0$ , то второе из условий (А.7) не выполняется. Если заменить это условие на условие  $f_{\alpha u}(0, 0) \neq 0$ , то возникает нормальная форма транскритической бифуркации

$$\dot{v} = bv + sv^2, \quad s = \text{sign} [f_{uu}(0, 0)].$$

4. Если дифференциальное уравнение (А.6) симметрично по отношению к переменной  $u$ :  $-f(-u, \alpha) = f(u, \alpha)$ , т.е. функция  $f(u, \alpha)$  является нечетной по переменной  $u$ , то для таких систем также не выполняется второе условие (А.7). Если заменить это условие на условие  $f_{uuu}(0, 0) \neq 0$ , то получим нормальную форму

$$\dot{v} = bv + sv^3, \quad s = \text{sign} [f_{uuu}(0, 0)].$$

Соответствующая этой нормальной форме бифуркация называется бифуркацией типа вилки.

Бифуркационная диаграмма бифуркации типа вилки приведена на рис. 1.5. Рисунок объясняет название.

Перечисленные типы бифуркаций не исчерпывают списка всех возможных бифуркаций, происходящих в однопараметрических семействах скалярных дифференциальных уравнений. Но этого достаточно для анализа подавляющего большинства динамических систем, встречающихся в приложениях.

Отметим, что для бифуркаций седло-узел знак в нормальной форме определяет направление бифуркаций. Случаи «+» или «-» вполне аналогичны. Для бифуркации типа вилки это не так. Если в нормальной форме стоит знак «-», то при прохождении параметром нулевого значения происходит рождение двух устойчивых положений равновесия, тривиальное положение равновесия становится неустойчивым (рис. 1.5). Такая бифуркация называется *суперкритической*. Если же взять знак «+», то происходит рождение двух неустойчивых положений равновесия (покажите это), бифуркация *субкритическая*.

Для более полного ознакомления с теорией бифуркаций мы рекомендуем обзор [6]. Для читателей, интересующихся точными математическими формулировками и доказательствами, полезными будут книги [4, 120].

### А.3 О степенном законе эволюции белковых доменов

Здесь мы более подробно проанализируем математическую модель эволюции белковых доменов из пункта 2.3. Начнем с доказательства теоремы 2.2, формулировку которой не повторяем, однако для удобства вновь приведем основную систему уравнений, на которую неоднократно ссылаемся в этом приложении.

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= -(\lambda_1 + \mu_1)u_1 + \mu_2 u_2 + \nu, \\ \dot{u}_i &= \lambda_{i-1}u_{i-1} - (\lambda_i + \mu_i)u_i + \mu_{i+1}u_{i+1}, \quad i = 2, \dots, n-1, \\ \dot{u}_n &= \lambda_{n-1}u_{n-1} - \mu_n u_n. \end{aligned} \quad (2.11)$$

*Доказательство теоремы 2.2.* Не умаляя общности, здесь и далее полагаем, что  $\prod_{j=1}^n \lambda_j = 1$ .

Положение равновесия системы (2.11) — решение линейной системы  $Au = -b$ , которое единственно, так как  $\det A \neq 0$ . Если сложить все уравнения, то получим

$$-\mu_1 u_1 + \nu = 0 \quad \Rightarrow \quad u_1 = \frac{\nu}{\mu_1}.$$

Подставив это выражение в первое уравнение системы  $Au = -b$ , найдем  $u_2$ :

$$u_2 = \frac{\nu \lambda_1}{\mu_1 \mu_2}.$$

Из второго уравнения найдем  $u_3$  и т.д., последняя координата  $u_n$  находится из  $(n-1)$ -го уравнения. Приведенные рассуждения доказывают равенство (2.14).



Чтобы доказать асимптотическую устойчивость, введем вспомогательные матрицы

$$B_k = \begin{pmatrix} -(\lambda_1 + \mu_1) & \mu_2 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \lambda_1 & -(\lambda_2 + \mu_2) & \mu_3 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & -(\lambda_3 + \mu_3) & \mu_4 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \dots & 0 & \lambda_{k-2} & -(\lambda_{k-1} + \mu_{k-1}) & \mu_k \\ 0 & \dots & 0 & 0 & \lambda_{k-1} & -(\lambda_k + \mu_k) \end{pmatrix}$$

и  $A_k$ , которая получается из  $B_k$  заменой элемента  $-(\lambda_k + \mu_k)$  на  $-\mu_k$ . Матрицы  $B_k$  представляют собой угловые подматрицы матрицы  $A$ ,  $A_n = A$ . Для того, чтобы положение равновесия (2.14) было асимптотически устойчиво, необходимо, чтобы действительная часть всех собственных чисел матрицы  $A$  была меньше нуля.

Следующее утверждение дает необходимый критерий [15]: действительная часть всех собственных чисел действительной матрицы  $A$  с неотрицательными недиагональными элементами отрицательна тогда и только тогда, когда  $(-1)^k M_k > 0$ , для всех  $k = 1, \dots, n$ , где  $M_k$  — угловой минор матрицы  $A$   $k$ -го порядка (в приложении А.5 приводится доказательство этого утверждения).

В наших обозначениях  $M_k = \det B_k$ ,  $M_n = \det A$ ,  $M_1 = -(\lambda_1 + \mu_1) < 0$ , кроме того  $\det A_k = (-1)^k \prod_{j=1}^k \mu_j$ . Раскладывая  $M_k$  по последней строке, получим

$$M_k = \det A_k - \lambda_k M_{k-1} = (-1)^k \prod_{j=1}^k \mu_j - \lambda_k M_{k-1}.$$

Последнее уравнение — неоднородное линейное разностное уравнение первого порядка, для которого легко выписать явное решение (остается в качестве упражнения):

$$M_k = (-1)^k \prod_{j=2}^k \lambda_j \left( \sum_{j=2}^k \frac{\det A_j}{(-1)^j \prod_{i=2}^j \lambda_i} - M_1 \right) = (-1)^k C,$$

где  $C > 0$ . Откуда  $(-1)^k M_k > 0$  для всех  $k$ , что и требовалось доказать. □

Для дальнейшего анализа модели (2.11) введем

**Определение А.3.** Пусть  $\{q_i\}$  и  $\{s_i\}$  — последовательности действительных чисел; мы будем обозначать  $q_i \sim s_i$ , если  $\lim_{i \rightarrow \infty} q_i/s_i = c = \text{const}$ ,  $0 < c < \infty$ . Мы также будем использовать это обозначение для конечных, но достаточно длинных последовательностей.

Оказывается, что асимптотическое поведение решений системы (2.11) полностью определяется асимптотическим соотношением между  $\lambda_i$  и  $\mu_i$ . Более точно, определим

функцию  $\chi(i) = \lambda_{i-1}/\mu_i$ ; мы рассматриваем только функции, которые описываются степенной зависимостью, т.е.  $\chi(i) \sim i^s$ , когда  $i \rightarrow \infty$ . В действительности, это не очень строгое ограничение, так как наиболее реалистичная ситуация соответствует случаю  $s = 0$ . Предположим, что справедливо следующее разложение

$$\chi(i) = \frac{\lambda_{i-1}}{\mu_i} = \theta i^s \left( 1 + \frac{a}{i} + O(i^{-2}) \right), \quad (\text{A.10})$$

где  $s, a$  — действительные числа,  $\theta > 0$ . Очевидно, что если  $s \neq 0$ , функция  $\chi(i)$  стремится либо к 0 (если  $s < 0$ ), либо к  $\infty$  (если  $s > 0$ ) с ростом  $i$ .

**Определение А.4.** Назовем математическую модель (2.11), (A.10)

- несбалансированной, если  $s \neq 0$ ;
- сбалансированной первого порядка, если  $s = 0, \theta \neq 0$ ;
- сбалансированной второго порядка, если  $s = 0, \theta = 1, a \neq 0$ ;
- сбалансированной высшего порядка, если  $s = 0, \theta = 1, a = 0$ .

Для доказательства следующей теоремы напомним, что гамма-функция  $\Gamma(z)$  определяется как

$$\Gamma(z) = \int_0^{\infty} e^{-t} t^{z-1} dt,$$

если действительная часть комплексной переменной  $z$  положительна. Нетрудно показать, что гамма-функция удовлетворяет разностному уравнению  $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$ . Если  $n \in \mathbb{N}$ , то  $\Gamma(n+1) = n!$ . Таким образом, гамма-функция расширяет определение факториала на комплексную плоскость.

**Теорема А.2.** Стационарные частоты (т.е. частоты семейств доменов в положении равновесия) математической модели (2.11) асимптотически равны

- $p_i \sim \Gamma(i+1)^s \theta^i i^a$ , если модель несбалансирована;
- $p_i \sim \theta^i i^a$ , если модель сбалансирована первого порядка;
- $p_i \sim i^a$ , если модель сбалансирована второго порядка;
- $p_i \sim 1$ , если модель сбалансирована высшего порядка;

*Доказательство.* Условие (A.10) перепишем в виде

$$\chi(i) = i^s \theta \left( 1 + \frac{a}{i} \right) (1 + O(i^{-2})).$$

Из формулы (2.14) следует, что

$$\begin{aligned} u_i &= \frac{\nu}{\mu_1} \prod_{j=2}^i \frac{\lambda_{j-1}}{\mu_j} = \frac{\nu}{\mu_1} \prod_{j=2}^i j^s \theta \left(1 + \frac{a}{j}\right) (1 + O(j^{-2})) = \\ &= \frac{\nu}{\mu_1} \Gamma(i+1)^s \theta^{i-1} \prod_{j=2}^i \left(1 + \frac{a}{j}\right) \prod_{j=2}^i (1 + O(j^{-2})) = \\ &= \frac{\nu}{\mu_1 \theta \Gamma(2+a)} \Gamma(i+1)^s \theta^i \frac{\Gamma(i+1+a)}{\Gamma(i+1)} \prod_{j=2}^i (1 + O(j^{-2})) \sim \\ &\sim \Gamma(i+1)^s \theta^i i^a. \end{aligned}$$

Здесь мы воспользовались основным асимптотическим свойством гамма-функции, а именно

$$\frac{\Gamma(i+c)}{\Gamma(i)} \sim i^c$$

для любых  $c$  и тем фактом, что  $\prod_{j=2}^{\infty} (1 + O(j^{-2}))$  сходится (докажите). Так как  $p_i = u_i/N_{eq}$ , теорема доказана.  $\square$

Из доказанной теоремы следует, что если общая модель несбалансирована, то равновесные частоты  $p_i$  (и равновесный размер семейств  $u_i$ ) растут или уменьшаются с ростом  $i$  исключительно быстро (гиперэкспоненциально). Если же модель сбалансирована, наблюдается асимптотическое поведение.

Основные выводы из теоремы А.2 можно сформулировать в виде нескольких следствий.

**Следствие А.1.** *Если математическая модель (2.11) несбалансирована, а величины параметров равны  $s = -1$ ,  $a = 0$ , то распределение частот  $p_i = u_i/N_{eq}$  семейств в положении равновесия является асимптотически пуассоновым с параметром  $\theta$ , т.е.*

$$p_i \sim \frac{\theta^i}{i!}.$$

**Следствие А.2.** *Если математическая модель (2.11) имеет первый порядок сбалансированности, а величины параметров  $s = 0$ ,  $a > -1$ , то распределение частот семейств в положении равновесия  $p_i = u_i/N_{eq}$  асимптотически приближается к отрицательному биномиальному распределению с параметрами  $(a+1, \theta)$ . Если же  $a = 0$ , то стационарное распределение асимптотически приближается к геометрическому распределению с параметром  $\theta$ .*

Напомним, что случайная целочисленная величина  $X$  распределена по закону Пуассона с параметром  $a > 0$ , если

$$P\{X = i\} = \frac{i^a}{i!} e^{-a}.$$

Случайная целочисленная величина  $X$  имеет отрицательное биномиальное распределение с параметрами  $(r, q)$ ,  $r > 0$ ,  $0 < q < 1$ , если

$$P\{X = i\} = \frac{\Gamma(r + i)}{\Gamma(r)\Gamma(1 + i)}(1 - q)^r q^i.$$

Случайная целочисленная величина  $X$  имеет геометрическое распределение с параметром  $0 < q < 1$ , если

$$P\{X = i\} = q^{i-1}(1 - q).$$

Следующие следствия теоремы А.2 являются центральными в приводимом анализе (в основном тексте мы приводим эквивалентное утверждение 2.3).

**Следствие А.3.** *Распределение равновесных частот семейств в модели (2.11) асимптотически сходится к степенному закону тогда и только тогда, когда модель имеет второй порядок сбалансированности.*

**Следствие А.4.** *Для математической модели (2.11), когда отношение интенсивностей рождения и уничтожения семейств доменов имеет порядок сбалансированности выше второго, единственно возможное асимптотическое распределение равновесных частот является однородным:  $p_i = \text{const}$ .*

Более подробно данная задача рассматривается в [111].

## А.4 Бифуркации положений равновесия в одномерных дискретных системах

Для анализа локальных бифуркаций одномерных дискретных систем, зависящих от вещественного параметра, используются те же идеи, что и при анализе локальных бифуркаций дифференциального уравнения — приведение к нормальному виду с помощью невырожденных преобразований (так, чтобы после каждого преобразования получалась топологически эквивалентная система).

Приведем точные формулировки теорем для случаев бифуркаций седло-узел и удвоение цикла.

**Теорема А.3.** *Пусть одномерная дискретная динамическая система*

$$u \mapsto f(u; a), \quad u \in \mathbb{R}, \quad a \in \mathbb{R} \quad (\text{А.11})$$

*имеет при  $a = 0$  неподвижную точку  $u^* = 0$ , и пусть  $f_u(0; 0) = 1$ . Пусть также выполнены следующие условия:*

$$f_{uu}(0; 0) \neq 0, \quad f_a(0; 0) \neq 0.$$

Тогда существует гладкая обратимая замена переменных, которая переводит уравнение (А.11) в малой окрестности неподвижной точки в уравнение

$$v \mapsto b + v + sv^2 + o(v^2) \quad (\text{А.12})$$

где  $s = \text{sign } f_{uu}(0; 0)$ . Кроме того, динамическая система (А.12) локально топологически эквивалентна системе

$$v \mapsto b + v + sv^2,$$

которая является нормальной формой для бифуркации седло-узел в динамических системах с дискретным временем.

**Замечания.** 1. Как уже отмечалось, в общем случае всегда можно сдвинуть координаты положения равновесия и бифуркационного значения параметра в начало координат с помощью линейной замены.

2. В случае  $f_a(0; 0) = 0$  происходят другие бифуркации. В частности, если

$$f_a(0; 0) = 0, \quad f_{ua}(0; 0) \neq 0, \quad f_{uu}(0; 0) \neq 0,$$

то в системе (А.11) происходит транскритическая бифуркация.

3. Если

$$f_a(0; 0) = 0, \quad f_{uu}(0; 0) = 0, \quad f_{ua}(0; 0) \neq 0, \quad f_{uuu}(0; 0) \neq 0,$$

то в системе (А.11) происходит бифуркация типа вилки.

Теперь рассмотрим случай мультипликатора, равного  $-1$ .

**Теорема А.4.** Пусть одномерная дискретная система (А.11) имеет при  $a = 0$  неподвижную точку  $u^* = 0$ , и пусть  $f_u(0, 0) = -1$ . Пусть также выполнены следующие условия

$$\frac{1}{2}(f_{uu}(0, 0))^2 + \frac{1}{3}f_{uuu}(0, 0) \neq 0, \quad f_{uu}(0, 0) \neq 0.$$

Тогда в малой окрестности неподвижной точки существует гладкая обратимая замена переменных, которая переводит уравнение (А.11) в малой окрестности неподвижной точки в систему

$$v \mapsto -(1 + b)v + sv^3 + o(v^3), \quad (\text{А.13})$$

где  $s = \text{sign} \left[ \frac{1}{2}(f_{uu}(0, 0))^2 + \frac{1}{3}f_{uuu}(0, 0) \right]$ . Кроме того, система (А.13) локально топологически эквивалентна системе

$$v \mapsto -(1 + b)v + sv^3,$$

которая является нормальной формой для бифуркации удвоения периода в дискретных динамических системах.

Отметим, что для вычисления величины  $s$  удобно пользоваться эквивалентной формулой, выражающей ее через вторую итерацию отображения:

$$s = \text{sign} \left[ -\frac{1}{12} \frac{\partial^3}{\partial u^3} f^2(0, 0) \right].$$

Подробнее указанные вопросы обсуждаются в [16, 120].

## А.5 Анализ математической модели мутуализма в случае размерности $n > 2$

Рассмотрим систему Лотки–Вольтерры в случае  $n > 2$ :

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(r_1 + a_{11}u_1 + a_{12}u_2 + \dots + a_{1n}u_n), \\ \dot{u}_2 &= u_2(r_2 + a_{21}u_1 + a_{22}u_2 + \dots + a_{2n}u_n), \\ &\dots \\ \dot{u}_n &= u_n(r_n + a_{n1}u_1 + a_{n2}u_2 + \dots + a_{nn}u_n). \end{aligned} \tag{A.14}$$

Здесь  $u_i$  — плотность  $i$ -го вида;  $r_i$  — собственная скорость роста (или вымирания, если  $r_i < 0$ );  $a_{ij}$  — коэффициенты, описывающие эффект воздействия  $j$ -ой популяции на  $i$ -ю, если  $i = j$ , то коэффициент  $a_{ij}$  описывает внутривидовую конкуренцию. Матрица  $A = (a_{ij})$  называется *матрицей взаимодействий*.

Пространство состояний системы (A.14) — положительный ортант

$$\mathbb{R}_+^n = \{u \in \mathbb{R}^n : u_i \geq 0 \quad \forall i\}.$$

Введем обозначения  $\text{int } \mathbb{R}_+^n = \{u \in \mathbb{R}^n : u_i > 0 \quad \forall i\}$  и  $\text{bd } \mathbb{R}_+^n = \mathbb{R}_+^n \setminus \text{int } \mathbb{R}_+^n$ . Граничные точки  $\mathbb{R}_+^n$  лежат на координатных плоскостях  $u_i = 0$ , что соответствует отсутствию  $i$ -го вида. Эти координатные плоскости инвариантны, так как  $u_i = 0$  является единственным решением  $i$ -го уравнения, удовлетворяющего  $u_i(0) = 0$ .

Общая система Лотки–Вольтерры на плоскости имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(r_1 + a_{11}u_1 + a_{12}u_2), \\ \dot{u}_2 &= u_2(r_2 + a_{21}u_1 + a_{22}u_2). \end{aligned} \tag{A.15}$$

Экологические уравнения первых пунктов главы 5 являются частными случаями системы (A.15). Все возможные двумерные случаи могут быть классифицированы. Если  $n \geq 3$ , то остается много нерешенных вопросов (видимо, полное исследование системы (A.14) не может быть проведено в принципе). Здесь мы рассмотрим только случай мутуализма, для которого, очевидно, необходимо потребовать, чтобы  $a_{ij} > 0$  для  $i \neq j$ . Для дальнейшего обсуждения отношения мутуализма нам потребуется следующее определение.

**Определение А.5.** Совокупность траекторий  $u(t; u_0)$  динамической системы  $\dot{u} = f(u)$  называется равномерно ограниченной, если для любого  $i$  существует такое число  $D$ , не зависящее от начальных условий, что

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} u_i(t; u_0) \leq D.$$

**Утверждение А.1.** Если матрица взаимодействий  $A$  системы (А.14) имеет левый собственный вектор  $v \geq 0$  с собственным числом  $\lambda > 0$ , то (А.14) имеет неограниченные решения, начинающиеся в  $\text{int } \mathbb{R}_+^n$ .

*Доказательство.* Всегда можно потребовать, чтобы  $\sum v_i = 1$ . Рассмотрим функцию

$$P(u) = \prod_{i=1}^n u_i^{v_i}$$

и множества  $W_c = \{u \in \mathbb{R}_+^n : P(u) > c\}$ . Вычислим производную в силу системы (А.14) функции  $P(u)$ :

$$\frac{L_t P}{P} = \langle v, r + Au \rangle = \langle v, r \rangle + \lambda \langle v, u \rangle \geq \langle v, r \rangle + \lambda c,$$

так как  $P(u) \leq \langle v, u \rangle$  (докажите). Если  $c$  достаточно велико, то  $L_t P > 0$ , множества  $W_c$  положительно инвариантны, все траектории в  $W_c$  стремятся к бесконечности, что доказывает утверждение.  $\square$

Заметим, что приведенное утверждение справедливо для произвольной системы Лотки–Вольтерры, не обязательно описывающей отношение мутуализма.

Чтобы обобщить результаты анализа двумерной (дихотомию поведения, решения могут либо уходить на бесконечность, либо стремиться к единственному глобально устойчивому положению равновесия) симбиотической системы (А.15), докажем следующую теорему.

**Теорема А.5.** Рассмотрим задачу (А.14), считая, что  $a_{ij} \geq 0$  для всех  $i \neq j$  и предположим, что существует положение равновесия  $u^* \in \text{int } \mathbb{R}_+^n$ . Тогда следующие утверждения эквивалентны:

- (M1) Совокупность траекторий в  $\mathbb{R}_+^n$  равномерно ограничена;
- (M2) Все собственные числа матрицы  $A$  имеют отрицательную действительную часть (матрица  $A$  устойчива);
- (M3) Знаки угловых миноров матрицы  $A$  чередуются:

$$(-1)^k \det(a_{ij})_{1 \leq i, j \leq k} > 0;$$

- (M4) Для любого вектора  $v > 0$  существует вектор  $u > 0$  такой, что

$$Au + v = 0;$$

(М5) Существует такой вектор  $u > 0$ , что  $Au < 0$ ;

(М6) Положение равновесия  $u^*$  глобально асимптотически устойчиво, и совокупность всех орбит, принадлежащих  $\text{bd } \mathbb{R}_+^n$ , равномерно ограничена.

*Доказательство.* (М1) $\Rightarrow$ (М2). По предположению теоремы мы можем представить матрицу  $A$  в виде

$$A = B - cI,$$

где  $c > 0$  и  $B$  — неотрицательная матрица. Теорема Фробениуса–Перрона (см. пункт 9.2) утверждает, что существует доминантное собственное число  $\rho \geq 0$  матрицы  $B$  с неотрицательными левым и правым собственными векторами  $u, v$ . Очевидно, что  $u, v$  также являются собственными векторами матрицы  $A$  с собственным числом  $\lambda = \rho - c$ . Утверждение А.1 вместе с (М1) показывает, что  $\lambda \leq 0$ . Если  $\lambda = 0$ , то  $Au = 0$ . Линия  $u^* + tu, t \in \mathbb{R}$  является многообразием положений равновесия (А.14). Это противоречит (М1). Следовательно,  $\lambda < 0$ . Но ни одно собственное число  $A$  не имеет действительной части, большей чем  $\lambda$ , значит,  $A$  устойчива.

(М2) $\Rightarrow$ (М3). Так как  $A$  устойчива, то  $\det A$  имеет знак  $(-1)^n$ . То же самое верно для любой главной подматрицы матрицы  $A$ . Действительно, для любого множества  $M \subseteq \{1, \dots, n\}$  главная подматрица  $B_M = (b_{ij})_{i,j \in M}$  имеет ведущее собственное число  $\rho(M)$ , следовательно, подматрица  $A_M$  устойчива, что доказывает (М3).

(М3) $\Rightarrow$ (М4). Применим индукцию по  $n$ . Исключим переменную  $u_1$  из системы  $Au + v = 0$ , умножив первое уравнение на  $a_{i1}/a_{11}$  и вычитая его из  $i$ -го (напомним, что  $a_{11} < 0$ ). Получим систему из  $n - 1$  уравнения:

$$\sum_{k=2}^n \tilde{a}_{ik} u_k + \tilde{v}_i = 0, \quad (\text{A.16})$$

где

$$\tilde{a}_{ik} = a_{ik} - a_{1k} \frac{a_{i1}}{a_{11}}, \quad \tilde{v}_i = v_i - v_1 \frac{a_{i1}}{a_{11}} \geq v_i > 0.$$

Если мы применим соответствующие операции к главным минорам, получим

$$\det(a_{ij})_{1 \leq i, j \leq k} = a_{11} \det(\tilde{a}_{ij})_{1 \leq i, j \leq k}.$$

Следовательно,  $(n - 1) \times (n - 1)$  матрица  $\tilde{A}$  удовлетворяет (М3). По предположению индукции (А.16) имеет положительное решение  $u_2, \dots, u_n$ . Это означает, что исходная система  $Au + v = 0$  имеет положительное решение  $u_1, u_2, \dots, u_n$ , так как  $u_1 > 0$  — простое следствие (А.16).

(М4) $\Rightarrow$ (М5). Тривиально.

(М5) $\Rightarrow$ (М6). Для системы, описывающей отношение мутуализма, (М5) означает, что  $A$  имеет отрицательную доминантную диагональ, т. е.

$$\exists d_i > 0: a_{ii} d_i + \sum_{i \neq j} |a_{ij}| d_j < 0.$$



Рассмотрим функцию

$$V(u) = \max_i \frac{|u_i - u_i^*|}{d_i}.$$

Функция  $V(u) \geq 0$ , причем равенство достигается только когда  $u = u^*$ . Поверхности уровня  $V(u)$  — это параллелепеды со стороной  $2d_i$ , центры которых находятся в точке  $u^*$ . Все такие параллелепеды положительно инвариантны. Действительно, пусть  $i$  — индекс, для которого  $|u_i - u_i^*|/d_i$  максимально. Тогда

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}|u_i - u_i^*| &= \dot{u}_i \operatorname{sign}(u_i - u_i^*) \\ &= u_i(a_{ii}(u_i - u_i^*) + \sum_{i \neq j} a_{ij}(u_j - u_j^*)) \operatorname{sign}(u_i - u_i^*) \\ &\leq u_i(a_{ii}|u_i - u_i^*| + \sum_{i \neq j} a_{ij}|u_j - u_j^*|) \\ &\leq u_i V(u)(a_{ii}d_i + \sum_{i \neq j} a_{ij}d_j) < 0 \end{aligned}$$

для всех  $u \neq u^*$ , принадлежащих  $\operatorname{int} \mathbb{R}_+^n$ . Таким образом,  $V(u)$  — строгая функция Ляпунова в  $\operatorname{int} \mathbb{R}_+^n$ , что доказывает, что  $u^*$  глобально асимптотически устойчиво. Те же аргументы показывают, что любая граничная орбита равномерно ограничена.

(M6)  $\Rightarrow$  (M1). Очевидно.

Что и требовалось доказать. □

Таким образом, существование положения равновесия, принадлежащего  $\operatorname{int} \mathbb{R}_+^n$ , в общей системе Лотки–Вольтерры (A.14), описывающей отношение мутуализма, гарантирует глобальную асимптотическую устойчивость этого равновесия. Интересующегося читателя для дальнейшего изучения предмета мы отсылаем к [102].

## А.6 Анализ негиперболического положения равновесия на плоскости

Рассмотрим изолированное положение равновесия  $O(0, 0)$  системы

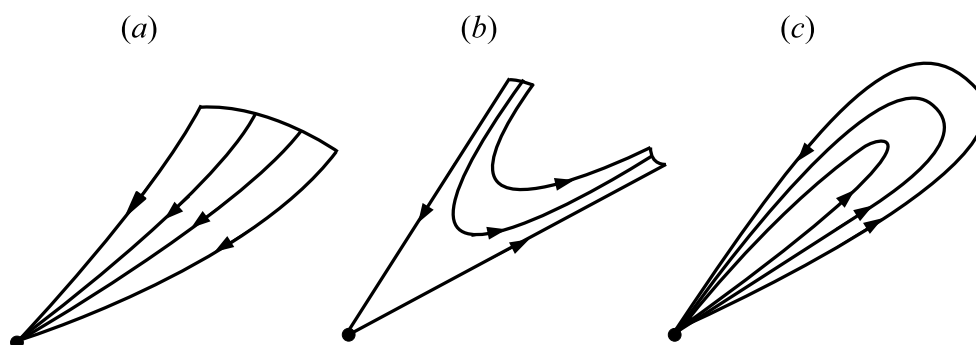
$$\frac{dx}{dt} = P(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = Q(x, y). \tag{A.17}$$

Здесь

$$P(x, y) = P_n(x, y) + P^*(x, y), \quad Q(x, y) = Q_n(x, y) + Q^*(x, y),$$

где  $P_n(x, y)$ ,  $Q_n(x, y)$  — однородные полиномы  $n$ -го порядка:

$$\begin{aligned} P_n(x, y) &= p_{n,1}x^n + p_{n-1,2}x^{n-1}y + \dots + p_{0,n+1}y^n, \\ Q_n(x, y) &= q_{n+1,0}x^n + q_{n,1}x^{n-1}y + \dots + q_{1,n}y^n, \end{aligned}$$



**Рис. А.1.** Сектора Брауэра. (а) Параболический сектор; (б) гиперболический сектор; (с) эллиптический сектор.

и  $P^*(x, y) = O(|(x, y)|^{n+1})$ ,  $Q^*(x, y) = O(|(x, y)|^{n+1})$ .

Известно (например, см. [7]), что точка  $O(0, 0)$  может быть либо монодромной (то есть фокусом или центром), либо все орбиты системы (А.17), которые стремятся к началу координат при  $t \rightarrow \infty$  или  $t \rightarrow -\infty$  (мы будем называть такие орбиты *О-орбитами*), приближаются к  $O$  вдоль *характеристических направлений*. Число таких направлений в случае общего положения конечно. Достаточно малая окрестность  $\Omega$  изолированного положения равновесия разбивается *О-орбитами* на *сектора*. Эти сектора могут быть только трех типов: *параболические*, *гиперболические* и *эллиптические*; все вместе эти сектора иногда называются *секторами Брауэра*. Сектора Брауэра представлены на рис. А.1, а точные определения даны, например, в [7]. В случае  $n = 1$

$$P_1(x, y) = p_{11}x + p_{02}y, \quad Q_1(x, y) = q_{20}x + q_{11}y.$$

Положение равновесия  $O(0, 0)$  системы (А.17) с  $n = 1$  является гиперболическим, если  $D = p_{11}q_{11} + p_{02}q_{20} \neq 0$  и  $\text{tr} = p_{11} + q_{11} \neq 0$  в случае  $D > 0$ . Точка  $O(0, 0)$  имеет *О-орбиты* с характеристическими направлениями тогда и только тогда, когда  $\text{tr}^2 - 4D \geq 0$ . Если последнее условие выполнено и дополнительно  $D \neq 0$ , то  $O(0, 0)$  является седлом, а окрестность  $\Omega$  содержит четыре гиперболических сектора, либо  $O(0, 0)$  — узел, окрестность которого содержит только параболические сектора. В общем случае, топологическая структура положения равновесия системы (А.17) в случае  $n = 1$  определяется с помощью вычисления собственных чисел матрицы Якоби.

В случае  $n \geq 2$  ситуация становится более сложной, так как все собственные числа матрицы Якоби равны нулю. Мы приведем без доказательства описание всех возможных топологически неэквивалентных структур  $O(0, 0)$  и простой алгоритм, позволяющий строить бифуркационные диаграммы.

Введем обозначение

$$F(x, y) = xQ_n(x, y) - yP_n(x, y).$$

**Определение А.6.** Мы будем называть систему (А.17) невырожденной в окрестности  $\Omega$  изолированного положения равновесия  $O(0, 0)$ , если

(С1) многочлены  $P_n(x, y)$ ,  $Q_n(x, y)$  не имеют общих множителей в форме  $ax + by$ , где по крайней мере одна из констант  $a$ ,  $b$  не равна нулю;

(С2) многочлен  $F(x, y)$  не имеет множителей в форме  $(ax + by)^k$ , где  $k > 1$ .

Коэффициенты многочленов  $P_2(x, y)$  и  $Q_2(x, y)$  могут рассматриваться как параметры системы, все пространство параметров разбивается на области, где поведение системы топологически эквивалентно. Каждая из таких областей может быть только одного из четырех приведенных на рис. А.2 вида.

**Теорема А.6.** Пусть система (А.17) с  $n = 2$  невырождена. Тогда взаимное расположение секторов Брауэра может быть только следующего вида:

- (i) шесть гиперболических секторов (рис. А.2а);
- (ii) два гиперболических сектора, разделенных двумя параболическими секторами (рис. А.2б);
- (iii) два гиперболических сектора (рис. А.2с);
- (iv) два эллиптических сектора, разделенных двумя параболическими секторами (рис. А.2д).

**Замечания к Теореме А.6.** 1. В рассматриваемом случае начало координат не может быть фокусом или центром.

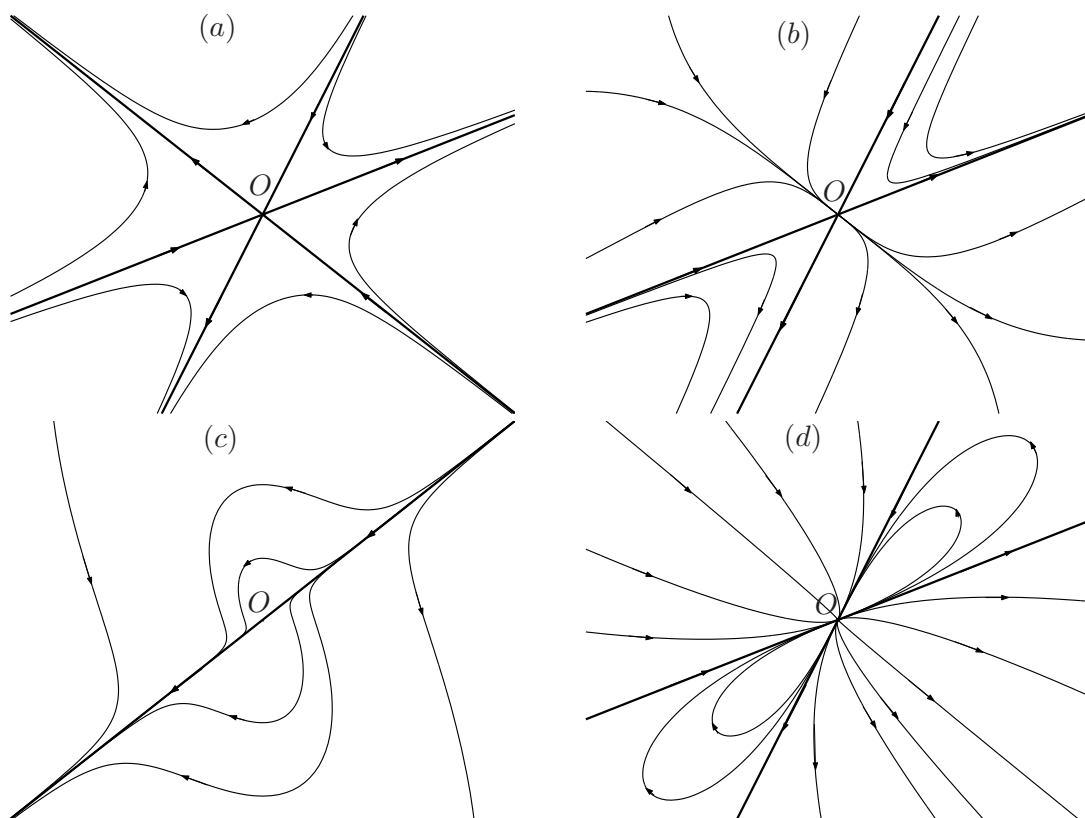
2. Границы областей в пространстве параметров задаются нарушением условий (С1) и (С2).

3. Доказательство Теоремы А.6 несложно и приведено в [62].

Теорема А.6 описывает, что можно ожидать в окрестности негиперболического равновесия системы (6.20). Чтобы анализировать каждый конкретный случай, можно воспользоваться следующим алгоритмом. Этот алгоритм следует из доказательства Теоремы А.6, которое опирается на две замены переменных:  $(x, y) \rightarrow (x, y/x)$  и  $(x, y) \rightarrow (x/y, y)$ . С помощью таких замен переменных негиперболическое положение равновесия сначала «размазывается» по осям, полученная система анализируется, и результаты «склеиваются».

Пусть  $F(x, y) = xQ_2(x, y) - yP_2(x, y)$ . Необходимо рассмотреть два многочлена:

$$(i) \quad P_2(1, u), \quad F_1(u) = F(1, u),$$



**Рис. А.2.** Четыре различных типа топологической структуры окрестности  $\Omega$  положения равновесия  $O(0,0)$  системы (А.17) с  $n = 2$ .

и

$$(ii) \quad Q_2(v, 1), \quad F_2(v) = -F(v, 1).$$

Анализ опирается на нахождение корней многочленов  $F_1(u)$  и  $F_2(v)$ . Всего возможно пять различных случаев:

- (i)  $F_1(u)$  имеет три действительных корня  $\hat{u}_i, i = 1, 2, 3$ ;
- (ii)  $F_1(u)$  имеет два действительных корня  $\hat{u}_i \neq 0, i = 1, 2$ , ноль — корень  $F_2(v)$ ;
- (iii)  $F_1(u)$  имеет два действительных корня  $\hat{u}_1 = 0, \hat{u}_2 \neq 0$ , и ноль — корень многочлена  $F_2(v)$ ;
- (iv)  $F_1(u)$  имеет один действительный корень;
- (v)  $F_1(u)$  не имеет действительных корней, и ноль — корень многочлена  $F_2(v)$ .

Прямые  $y = \hat{u}_i x$  и, если ноль — корень многочлена  $F_2(v)$ ,  $x = 0$  разбивают окрестность  $\Omega$  равновесия  $O(0, 0)$  на шесть (случаи (i)-(iii)) или два (случаи (iv)-(v)) секторов с шестью или двумя границами. Каждая прямая состоит из двух ветвей, разделенных в точке  $O(0, 0)$ .

Введем следующие обозначения: для ветвей прямой  $y = \hat{u}_i x$  мы рассмотрим

$$\lambda_1^u(\hat{u}_i) = P_2(1, \hat{u}_i), \quad \lambda_2^u(\hat{u}_i) = F_1'(\hat{u}_i),$$

для ветвей прямой  $x = \hat{v} = 0$  —

$$\lambda_1^v(\hat{v}) = Q_2(\hat{v}, 1), \quad \lambda_2^v(\hat{v}) = F_2'(\hat{v}).$$

Отметим, что выражения  $F_2(v)$  и  $Q_2(v, 1)$  используются только в случаях (ii), (iii) и (v).

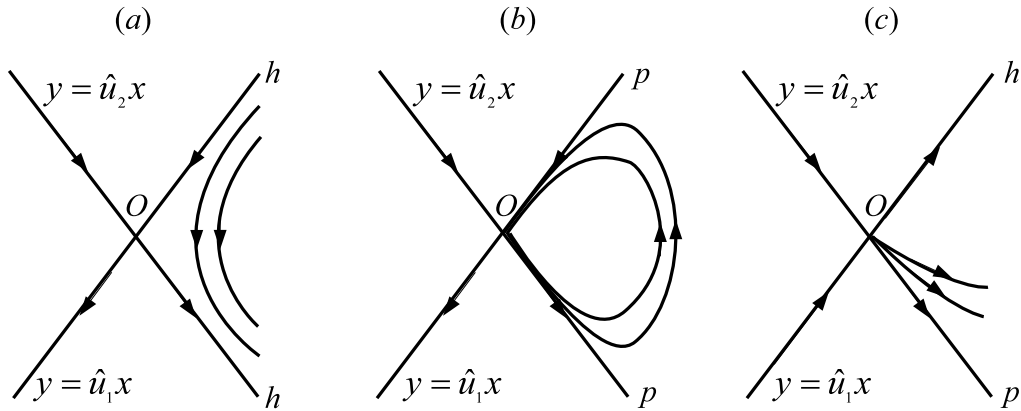
Мы будем называть числа  $\lambda_1^u, \lambda_2^u, \lambda_1^v$  и  $\lambda_2^v$  характеристиками ветвей.

**Определение А.7.** Граница сектора (одна из ветвей) в пространстве  $(x, y)$  системы (6.20) называется гиперболической, если  $\lambda_1^u \lambda_2^u < 0$  (или  $\lambda_1^v \lambda_2^v < 0$ ), и параболической, если  $\lambda_1^u \lambda_2^u > 0$  (или  $\lambda_1^v \lambda_2^v > 0$ ), где  $\lambda_1^u, \lambda_2^u$  (или  $\lambda_1^v, \lambda_2^v$ ) — характеристики ветвей.

Обозначим через  $V$  сектор системы (6.20) с вершиной в  $O(0, 0)$  и границами  $y = \hat{u}_1 x$  и  $y = \hat{u}_2 x$  (одна из границ также может быть вида  $x = 0$ ), и  $V_\Omega = V \cap \Omega$ . Справедливо следующее утверждение

**Утверждение А.2.**  $V_\Omega$  содержит

- (i) гиперболический сектор, если обе его ветви гиперболические (Рис. А.3а);
- (ii) эллиптический сектор, если обе его ветви параболические (Рис. А.3б);
- (iii) параболический сектор (или его часть), если одна из ветвей гиперболическая, а вторая — параболическая (Рис. А.3с).



**Рис. А.3.** Секторы Брауэра в зависимости от типа граничных ветвей ( $h$  – гиперболическая ветвь,  $p$  – параболическая ветвь).

Направление фазового потока на ветвях определяется в зависимости от знака  $\lambda_1$ . Если  $\lambda_1^u(\hat{u}_i) < 0$ , то фазовый поток стремится к  $O(0,0)$  для  $x > 0$  и от  $O(0,0)$ , если  $x < 0$  (смотри, например, прямую  $y = \hat{u}_1x$  на рис. А.3а); если  $\lambda_1^u(\hat{u}_i) > 0$ , то фазовый поток направлен от  $O(0,0)$ , если  $x > 0$ , и к  $O(0,0)$ , если  $x < 0$  (прямая  $y = \hat{u}_2x$  на рис. А.3а). Эквивалентно, если  $\lambda_1^v(0) < 0$ , то направление к  $O(0,0)$ , если  $y > 0$ , и от  $O(0,0)$ , если  $y < 0$ ; если  $\lambda_1^v(0) > 0$ , то направление от  $O(0,0)$  для  $y > 0$  и к  $O(0,0)$  для  $y < 0$ .

Условия, которые определяют границы топологически неэквивалентных областей в пространстве параметров, теперь могут быть переписаны в форме, наиболее приспособленной для анализа различных систем:

$$\lambda_1^u(\hat{u}_i)\lambda_2^u(\hat{u}_i) = 0$$

и, если  $0$  – корень  $F_2(v)$ ,

$$\lambda_1^v(0)\lambda_2^v(0) = 0.$$

Применим рассмотренный алгоритм к математическим моделям, записанным в пункте 6.4.

После перехода к безразмерным параметрам, модель (6.26), можно записать в форме

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x + y - (1 - \theta)y - x(x + y) - \delta x - s \frac{xy}{x + y}, \\ \frac{dy}{dt} &= -(\delta + r)y - y(x + y) + s \frac{xy}{x + y}, \end{aligned} \quad (\text{A.18})$$

где все параметры неотрицательны, а также  $0 \leq \theta \leq 1$ . Решения системы (А.18) рассматриваются в  $\mathbb{R}_+^2$ .

После замены переменных  $dt \rightarrow (x + y)dt$  получим

$$\begin{aligned} P_2(x, y) &= (1 - \delta)x^2 + (1 - \delta - s + \theta)xy + \theta y^2, \\ Q_2(x, y) &= (s - \delta - r)xy - (\delta + r)y^2, \\ F_1(u) &= (-r + s - 1)u + (-r - 1 + s - \theta)u^2 - \theta u^3. \end{aligned}$$

Многочлен  $F_1(u)$  имеет три корня

$$\hat{u}_1 = 0, \quad \hat{u}_2 = -1, \quad \hat{u}_3 = (s - r - 1)/\theta,$$

если  $\hat{u}_3 \neq 0, -1$  (случай (i)).

Отметим, что если  $\delta > 1$ , то из системы (А.18) следует, что  $\frac{d}{dt}(x + y) < 0$ . Таким образом, имеет смысл рассматривать только случай  $0 < \delta < 1$ .

Фазовое пространство  $\mathbb{R}_+^2$  может содержать два сектора, и нам необходимы характеристики всех ветвей  $y = \hat{u}_i x$ . Получим

$$\lambda_1^u(\hat{u}_1) = 1 - \delta, \quad \lambda_2^u(\hat{u}_1) = s - r - 1, \quad \lambda_1^u(\hat{u}_2) = s, \quad \lambda_2^u(\hat{u}_2) = -(s - r - 1 + \theta),$$

и

$$\lambda_1^u(\hat{u}_3) = -(\delta + r)A + s, \quad \lambda_2^u(\hat{u}_3) = -(s - r - 1)A,$$

где  $A = (s - r - 1)/\theta + 1$ .

Используя  $\lambda_2^u(\hat{u}_1) = 0$  и  $\lambda_1^u(\hat{u}_3) = 0$  в качестве бифуркационных кривых, мы получаем параметрический портрет области  $\Omega_+ = \Omega \cap \mathbb{R}_+^2$  (рис. А.4).

Суммируем результаты анализа:

**Теорема А.7.** Пусть  $0 < \delta < 1$ . Существует три топологически неэквивалентных фазовых портрета окрестности  $\Omega_+$  равновесия  $O(0, 0)$  системы (А.18):

(i) Эллиптический сектор и часть притягивающего параболического сектора для значений параметров  $\lambda_1^u(\hat{u}_3) > 0$  (область I на рис. А.4).

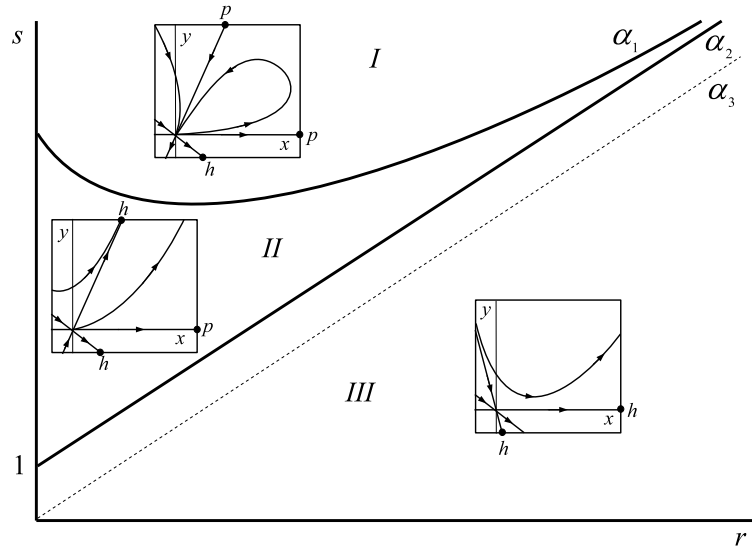
(ii) Часть гиперболического сектора и отталкивающий параболический сектор для значений параметров  $\lambda_1^u(\hat{u}_3) < 0$  и  $\lambda_2^u(\hat{u}_1) > 0$  (область II на рис. А.4).

(iii) Часть гиперболического сектора для значений параметров  $\lambda_2^u(\hat{u}_1) < 0$  (область III на рис. А.4).

**Замечание к Теореме А.7.** На рис. А.4 также приведена прямая  $\lambda_2^u(\hat{u}_2) = 0$  (обозначение  $\alpha_3$ ). Анализ взаимного расположения секторов Брауэра показывает, что структура  $\Omega_+$  не меняется, когда мы пересекаем эту прямую.

Модель (6.25) запишем, несколько изменив обозначения:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (b - r - v)x + (b_1(1 - q) + c)y - \beta \frac{xy}{x + y}, \\ \frac{dy}{dt} &= (b_1q - r_1 - c)y + vx + \beta \frac{xy}{x + y}, \end{aligned} \tag{А.19}$$



**Рис. А.4.** Фазово-параметрический портрет системы (А.18) для фиксированных произвольных  $0 < \theta < 1$  и  $0 < \delta < 1$ . Бифуркационные границы:  $\alpha_1: \lambda_1^u(\hat{u}_3) = 0$  и  $\alpha_2: \lambda_2^u(\hat{u}_1) = 0$ .

где все параметры неотрицательны, и  $0 \leq q \leq 1$ . Предположим, что  $b - r > 0$  и  $\alpha = b - b_1 + r_1 - r > 0$ .

Многочлен

$$F_1(u) = (u + 1)(-b_1(1 - q)u^2 + (k + v - \alpha - b_1(1 - q))u + v)$$

имеет три корня

$$\hat{u}_1 = -1, \quad \hat{u}_{\pm} = \frac{A \pm \sqrt{A^2 + 4vb_1(1 - q)}}{2b_1(1 - q)},$$

где  $A = k + v - \alpha - b_1(1 - q)$ . Мы имеем  $\hat{u}_- < 0$  и  $\hat{u}_+ > 0$ , если  $v > 0$ . Так же, как и в предыдущем примере, область  $\mathbb{R}_+^2$  может содержать два сектора, поэтому необходимо рассматривать характеристики ветвей во всех случаях:

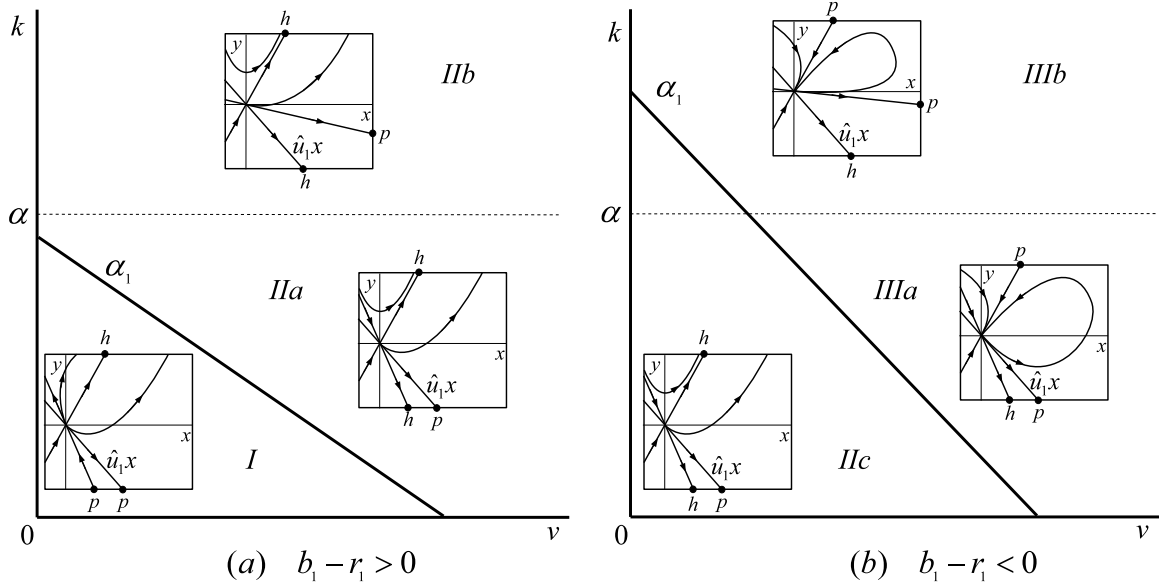
$$\lambda_1^u(\hat{u}_1) = k, \quad \lambda_2^u(\hat{u}_1) = \alpha - k,$$

и

$$\lambda_1^u(\hat{u}_{\pm}) = (b_1 - r_1)(\hat{u}_{\pm} + 1) + \alpha.$$

Мы не записываем в явном виде  $\lambda_2^u(\hat{u}_{\pm})$ , так как нам необходимо знать только их знак. Дано, что  $F_1(u)$  — многочлен третьего порядка,  $F_1(\infty) = -\infty$ , и  $F_1(u)$  имеет один положительный и два отрицательных корня. Это означает, что  $\lambda_2^u(\hat{u}_+) = F_1'(\hat{u}_+) < 0$  для любых значений параметров. Знак  $\lambda_2^u(\hat{u}_-)$  может быть как положительным, так





**Рис. А.5.** Фазово-параметрический портрет системы (А.19) (а)  $b_1 - r_1 > 0$  и (б)  $b_1 - r_1 < 0$ . Бифуркационные границы задаются выражениями  $\alpha_1 = \{(b, b_1, r, r_1, k, v, q): k = -(\alpha v)/(b - r) + (b_1 q - r_1)\alpha/(b_1 - r_1)\}$ .

и отрицательным, в зависимости от знака выражения  $\lambda_2^u(\hat{u}_1)$  (знаки всегда противоположные).

Суммируем анализ в следующей теореме:

**Теорема А.8.** *Существует три топологически неэквивалентных типа области  $\Omega_+$  системы (А.19):*

- (i) *Часть отталкивающего параболического сектора для значений параметров  $b_1 - r_1 > 0$  и  $\lambda_1^u(\hat{u}_-) < 0$  (область I на рис. А.5);*
- (ii) *Часть гиперболического и часть отталкивающего параболического сектора для значений параметров  $b_1 - r_1 > 0$  и  $\lambda_1^u(\hat{u}_-) > 0$ , или  $b_1 - r_1 < 0$  и  $\lambda_1^u(\hat{u}_+) > 0$  (область II на рис. А.5);*
- (iii) *Часть эллиптического и часть притягивающего параболического сектора для значений параметров  $b_1 - r_1 < 0$  и  $\lambda_1^u(\hat{u}_+) < 0$  (область III на рис. А.5).*

Таким образом мы доказали, что в рассматриваемой модели вымирание популяции может происходить, если область  $\mathbb{R}_+^2$  содержит часть эллиптического сектора. В зависимости от значений параметров, эллиптический сектор практически полностью может находиться в  $\mathbb{R}_+^2$  (область IIIb на рис. А.5). Другими словами, вымирание популяции может быть существенно немонотонным, и общий размер популяции может вначале достичь больших величин, и только затем начать уменьшаться.

Бифуркационная кривая  $\alpha_1$  соответствует наличию прямой неизолированных положений равновесий в форме  $(x^*, y^* = -(b - r)/(b_1 - r_1)x^*)$ . В случае  $b_1 - r_1 < 0$  эта прямая принадлежит  $\mathbb{R}_2^+$ , и поведение системы существенным образом меняется при пересечении  $\alpha_1$ . Стоит отметить, что приведенный локальный анализ на самом деле описывает глобальное поведение системы (А.19). В силу Теоремы А.6 мы можем прибавить любые члены порядка 2 и выше к правым частям системы (А.19). В этом случае параметрический портрет области  $\Omega_+$  не изменяется. Например, вполне разумно прибавить логистическое регулирование популяции, чтобы общий размер популяции не стремился к бесконечности.

## А.7 Бифуркация Пуанкаре–Андронов–Хопфа в системах размерности больше двух

Бифуркации положений равновесия в основном тексте книги анализируются при наименьшей возможной размерности пространства состояний, в то время как многие реальные системы имеют размерность существенно больше одного или двух. Важный факт состоит в том, что многие бифуркации в многомерных фазовых пространствах по существу аналогичны рассмотренным нами бифуркациям в пространствах размерности один и два. Для объяснения причин этого рассмотрим следующую двумерную систему

$$\dot{u} = a + u^2, \quad \dot{v} = -v.$$

Очевидно, что для изучения бифуркации второе уравнение несущественно и его можно не рассматривать, понизив порядок системы. Оказывается, что в окрестности точки бифуркации эта ситуация типична. Для негиперболических неподвижных точек оказываются несущественными все те размерности, которые отвечают собственным числам, удовлетворяющим условиям гиперболичности. Основная задача заключается в том, чтобы найти эти существенные размерности. Мы не будем приводить технические детали, их можно найти в [120].

Анализ бифуркаций коразмерности 1 в системах с непрерывным временем, связанных с появлением собственного числа  $\lambda = 0$ , достаточно прост и в случае  $n$ -мерных систем. Сложности возникают при анализе бифуркации Андрон–Хопфа (вычислении первой ляпуновской величины). Мы приведем здесь только формулу, которая, по-видимому, наиболее удобна в приложениях (доказательство см. в [120]).

Пусть при бифуркационном значении параметра мы имеем динамическую систему в виде

$$\dot{x} = Ax + F(x), \quad x \in \mathbb{R}^n,$$

где матрица  $A$  имеет два собственных числа  $\lambda_{1,2} = \pm i\omega$ , остальные собственные числа не лежат на мнимой оси, а разложение в ряд Тейлора вектор-функции  $F(x)$  в окрестности нуля начинается по крайней мере с квадратичных членов. Обозначим

через  $q \in \mathbb{C}^n$  собственный вектор матрицы  $A$ , отвечающий собственному числу  $\lambda_1$ , и через  $p \in \mathbb{C}^n$  — собственный вектор сопряженной матрицы  $A^T$ , отвечающий собственному числу  $\bar{\lambda}_1$ . Всегда можно нормализовать эти вектора так, что  $\langle p, q \rangle = 1$  (напомним, что здесь рассматривается скалярное произведение в  $\mathbb{C}^n$ ).

Представим  $F(x)$  в виде

$$F(x) = \frac{1}{2}B(x, x) + \frac{1}{6}C(x, x, x) + o(\|x\|^3),$$

где

$$B_i(x, y) = \sum_{j,k=1}^n \left. \frac{\partial^2 F_i(\xi; 0)}{\partial \xi_j \partial \xi_k} \right|_{\xi=0} x_j y_k, \quad i = 1, \dots, n,$$

$$C_i(x, y, z) = \sum_{j,k,l=1}^n \left. \frac{\partial^3 F_i(\xi; 0)}{\partial \xi_j \partial \xi_k \partial \xi_l} \right|_{\xi=0} x_j y_k z_l, \quad i = 1, \dots, n.$$

Тогда величину  $l_1(0)$  можно вычислить с помощью следующей формулы:

$$l_1(0) = \frac{1}{2\omega} \operatorname{Re} (\langle p, C(q, q, \bar{q}) \rangle - 2\langle p, B(q, A^{-1}B(q, \bar{q})) \rangle + \langle p, B(\bar{q}, (2i\omega I - A)^{-1}B(q, q)) \rangle). \quad (\text{A.20})$$

Эта формула кажется наиболее удобной для аналитического анализа бифуркации Хопфа, так как выражает первую ляпуновскую величину через линейные, квадратичные и кубические члены исходной системы. Для ее применения важно только знать собственные векторы матриц  $A$  и  $A^T$ . Применение формулы (A.20) рассмотрим на примере задачи о модели с тремя трофическими уровнями (8.14) (все вычисления проводились с помощью пакета компьютерной алгебры).

Для вычисления величины  $l_1(0)$  системы (8.14) зафиксируем значение бифуркационного параметра  $r = r_c$  и сделаем замену переменных, переводящую положение равновесия в начало координат:

$$u = \tilde{u} + \beta^{-1}, \quad v = \tilde{v} + 2 \frac{\beta - 1}{T(1 + 2T\beta - 2T)}, \quad y_1 = \tilde{y}_1 + \beta^{-1}, \quad y_2 = \tilde{y}_2.$$

Получим систему в виде

$$\dot{x} = Ax + \frac{1}{2}B(x, x) + \frac{1}{6}C(x, x, x) + O(\|x\|^4),$$

где

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -\beta^{-1} & \frac{-2}{T(1+2T\beta-2T)} & 0 \\ \frac{2\beta(\beta-1)}{T(1+2T\beta-2T)} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ T^{-2} & 0 & -T^{-2} & -2T^{-1} \end{pmatrix},$$

а симметричные мультилинейные вектор-функции имеют вид

$$B(x, y) = \begin{pmatrix} -x_1 y_2 - \frac{2\beta x_1 y_3}{T(1+2T\beta-2T)} - x_2 y_1 - \frac{2\beta x_3 y_1}{T(1+2T\beta-2T)} \\ \beta x_1 y_2 + \beta x_2 y_1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix},$$

и  $C(x, y, z) = 0$ .

Собственные векторы могут быть выбраны, например, в следующем виде:

$$q = \begin{pmatrix} 2T \\ \frac{-4iT\beta(\beta-1)}{1+2T\beta-2T} \\ -iT \\ 1 \end{pmatrix}, \quad p = \frac{1}{K} \begin{pmatrix} iT(1+2T\beta-2T) \\ \frac{T^2(1+2T\beta-2T)}{\beta} \\ \frac{2-i}{T} \\ 1 \end{pmatrix},$$

где  $K = -4i - 8iT\beta + 8iT$  — нормирующий множитель.

Прежде всего отметим, что выражения  $C(q, q, q)$  и  $B(q, \bar{q})$  равны нулю, что значительно упрощает выкладки. Аккуратные вычисления дают

$$B(q, q) = \begin{pmatrix} 8iT\beta \\ \frac{-16i\beta^2 T^2(\beta-1)}{1+2T\beta-2T} \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Выражения  $h = (2i\omega_0 I - A)^{-1} B(q, q)$  и  $d = B(\bar{q}, h)$  определяются равенствами

$$h = \begin{pmatrix} \frac{(-\frac{32}{3} - 8i)(-1-2T\beta+2T+iT^2\beta-iT^2)\beta T^2}{2+2i+3iT\beta-3iT+4T\beta-4T} \\ \frac{-8\beta^2(\beta-1)T^2(-6T\beta+12T-3+4i+8iT\beta-2iT+16T^2\beta+12iT^2\beta-16T^2-12iT^2)}{3(1+2T\beta-2T)(2+2i+3iT\beta-3iT+4T\beta-4T)} \\ \frac{-8T^2\beta(i+2iT\beta-2iT+T^2\beta-T^2)}{3(2+2i+3iT\beta-3iT+4T\beta-4T)} \\ \frac{-16T\beta(-1-2T\beta+2T+iT^2\beta-iT^2)}{3(2+2i+3iT\beta-3iT+4T\beta-4T)} \end{pmatrix},$$

$$d = \begin{pmatrix} \frac{16(4T^2\beta+3iT^2\beta+3T\beta-4iT\beta-4T^2-3iT^2-3T+4iT+3-2i)T^2\beta^2}{3(2+2i+3iT\beta-3iT+4T\beta-4T)} \\ \frac{-16\beta^3 T^3(\beta-1)(6T\beta+3-4i-8iT\beta+14iT+8T^2\beta+6iT^2\beta-8T^2-6iT^2)}{3(1+2T\beta-2T)(2+2i+3iT\beta-3iT+4T\beta-4T)} \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Все подготовительные вычисления выполнены. Окончательно получаем, что  $l_1(0) = \frac{1}{2\omega} \operatorname{Re}(\langle p, d \rangle)$ :

$$l_1(0) = -\frac{4T^4\beta^2 [2 + 14\gamma^3T^5 + 22\gamma^2T^4 + \gamma(6\gamma^2 + 8)T^3 + 13\gamma^2T^2 + 9\gamma T]}{(8 + 25\gamma^2T^2 + 28\gamma T)(5 + 16\gamma^2T^2 + 16\gamma T)},$$

где  $\gamma = \beta - 1$ . Таким образом, для всех допустимых значений параметров  $l_1(0) < 0$ , бифуркация Хопфа суперкритическая, с рождением единственного асимптотически устойчивого предельного цикла.

## А.8 Анализ бифуркации Неймарка–Сакера

Анализ бифуркации Неймарка–Сакера (пункт 9.6) основывается на следующей теореме.

**Теорема А.9.** *Предположим, что двумерная динамическая система с дискретным временем*

$$u \mapsto f(u, \alpha), \quad \alpha \in \mathbb{R}, \quad u \in \mathbb{R}^2 \quad (\text{A.21})$$

*имеет для малых значений параметра  $|\alpha|$  неподвижную точку  $u^* = (0, 0)$  с мультипликаторами  $\mu_{1,2} = \rho(\alpha)e^{\pm\theta(\alpha)}$ ,  $\rho(0) = 1$ ,  $\theta(0) = \theta_0$ ,  $0 < \theta_0 < \pi$ . Пусть выполняются следующие условия*

$$\frac{d\rho}{d\alpha}(0) \neq 0, \quad e^{ik\theta_0} \neq 1, \quad k = 1, 2, 3, 4, \quad (\text{A.22})$$

*и, кроме того, справедливо следующее условие невырожденности*

$$l_1(0) \neq 0, \quad (\text{A.23})$$

*где выражение для  $l_1(0)$  приведено ниже.*

*Тогда существует окрестность неподвижной точки, в которой рождается единственная замкнутая инвариантная кривая при прохождении параметром  $\alpha$  нулевого значения.*

Устойчивость инвариантной кривой зависит от вида правых частей системы (А.21) и определяется коэффициентом  $l_1 \neq 0$ , который называется первой Ляпуновской величиной.

Способ вычисления коэффициента  $l_1$  приведен ниже. Доказательство теоремы может быть найдено в [27, 120]. Сделаем несколько замечаний.

1. Условия невырожденности (А.22) существенны. При нарушении одного из этих условий возможно как отсутствие инвариантной кривой, так и появление нескольких кривых.

2. На практике тип бифуркации может быть определен с помощью компьютерного моделирования при критическом значении параметра. В ряде случаев удается использовать точные формулы для вычисления величины  $l_1$ .

Для вычисления  $l_1$  приведем систему (А.21) к виду

$$u \mapsto A(\alpha)u + F(u, \alpha). \quad (\text{А.24})$$

Здесь  $F$  — вектор-функция, компоненты которой имеют представление в виде ряда Тейлора по переменной  $u$ , начинающиеся, по крайней мере, с квадратичных членов.  $A(\alpha)$  — матрица, которая имеет два мультипликатора  $\mu_{1,2} = \rho(\alpha)e^{\pm\theta(\alpha)}$ , причем  $\rho(0) = 1$ ,  $\theta(0) = \theta_0$ ,  $0 < \theta_0 < \pi$ . Обозначим через  $\mu = \mu_1 = \bar{\mu}_2$ .

Пусть  $q \in \mathbb{C}^2$  — собственный вектор матрицы  $A$ , отвечающий собственному числу  $\mu$ :  $Aq = \mu q$ . Через  $p \in \mathbb{C}^2$  обозначим собственный вектор транспонированной матрицы  $A^T$ , отвечающий собственному числу  $\bar{\mu}$ :  $A^T p = \bar{\mu} p$ . Всегда возможно нормализовать вектор  $p$  по отношению к вектору  $q$  так, что  $\langle p, q \rangle = 1$ . Здесь  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  — скалярное произведение в  $\mathbb{C}^2$ :  $\langle p, q \rangle = \bar{p}_1 q_1 + \bar{p}_2 q_2$ .

Любой вектор  $u \in \mathbb{R}^2$  может единственным образом быть представлен в виде.

$$u = zq + \bar{z}\bar{p}, \quad z \in \mathbb{C}. \quad (\text{А.25})$$

Явная формула для определения числа  $z$  имеет вид

$$z = \langle p, u \rangle. \quad (\text{А.26})$$

Чтобы проверить формулу (А.26), докажем, что  $\langle p, \bar{q} \rangle = 0$ . Действительно, имеем

$$\langle p, \bar{q} \rangle = \langle p, \frac{1}{\bar{\mu}} A \bar{q} \rangle = \frac{1}{\bar{\mu}} \langle A^T p, \bar{q} \rangle = \frac{\mu}{\bar{\mu}} \langle p, \bar{q} \rangle,$$

следовательно

$$(1 - \frac{\mu}{\bar{\mu}}) \langle p, \bar{q} \rangle = 0.$$

Так как  $\mu \neq \bar{\mu}$ , то  $\langle p, \bar{q} \rangle = 0$ . Поэтому равенство (А.26) вытекает из последнего равенства, если скалярно умножить обе части равенства (А.25) на вектор  $p$ .

Подставим равенство (А.25) в уравнение (А.24) и рассмотрим динамическую систему

$$\begin{aligned} z \mapsto \left\langle p, A(\alpha)(zq + \bar{z}\bar{q}) \right\rangle + \left\langle p, F(zq + \bar{z}\bar{q}; \alpha) \right\rangle = \\ = \mu z + g(z, \bar{z}; \alpha), \quad z \in \mathbb{C}. \end{aligned} \quad (\text{А.27})$$

Отметим, что разложение функции  $g(z, \bar{z}; \alpha)$  в ряд по степеням  $z$  и  $\bar{z}$  начинается, по крайней мере, с квадратичных членов. Запишем выражение (А.27) в следующем виде

$$z \mapsto \mu z + \frac{g_{20}}{2} z^2 + g_{11} z \bar{z} + \frac{g_{02}}{2} \bar{z}^2 + \frac{g_{21}}{2} z^2 \bar{z} + O(|z^3|).$$

Тогда первая Ляпуновская величина  $l_1$  вычисляется по следующей формуле:

$$l_1 = \operatorname{Re} \left( \frac{e^{-i\theta_0} g_{21}}{2} \right) - \operatorname{Re} \left( \frac{(1 - 2e^{i\theta_0})e^{-2i\theta_0}}{2(1 - e^{i\theta_0})} g_{20}g_{11} \right) - \frac{1}{2}|g_{11}|^2 - \frac{1}{4}|g_{20}|^2.$$

Здесь  $g_{ij} = g_{ij}(0, 0)$ .

Если  $l_1 < 0$ , то рождающаяся инвариантная кривая устойчива. При  $l_1 > 0$  — неустойчива. Отметим, что вычисление первой Ляпуновской величины  $l_1$  представляет достаточно трудоемкую задачу и для ее решения целесообразно воспользоваться одним из распространенных пакетов символьной компьютерной алгебры.

## Литература

- [1] Арнольд В.И. *Обыкновенные дифференциальные уравнения*, М.: Наука, 1971.
- [2] Арнольд В.И. *Теория катастроф*, М.: Наука, 1990.
- [3] Арнольд В.И. *Геометрические методы в теории обыкновенных дифференциальных уравнений*, Ижевск: Ижевская республиканская типография, 2000.
- [4] Арнольд В.И., Афраймович В.С., Ильяшенко Ю.С., Шильников Л.П. Теория бифуркаций. В книге: *Динамические системы – V*, ВИНТИ, 1986, 5–218.
- [5] Базыкин А.Д. *Нелинейная динамика взаимодействующих популяций*, Ижевск: Институт Компьютерных Исследований, 2003.
- [6] Базыкин А.Д., Кузнецов Ю.А., Хибник А.И. *Портреты бифуркаций (Бифуркационные диаграммы динамических систем на плоскости)*, серия «Новое в жизни, науке, технике. Математика, кибернетика», М.: Знание, 1989. 48 с. (Перепечатано в книге [5], 261–342.)
- [7] Баутин Н.Н., Леонтович Е.А. *Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости*, М.: Наука, 1986.
- [8] Братусь А.С., Мещерин А.С., Новожилов А.С. Математические модели взаимодействия загрязнения с окружающей средой, *Вестник МГУ, серия Вычислительная математика и кибернетика*, **6**, 2001, 140–148.
- [9] Братусь А.С., Новожилов А.С. *Математические модели экологии и динамические системы с дискретным временем*, М.: МГУ, 2003.
- [10] Братусь А.С., Новожилов А.С. *Математические модели экологии и динамические системы с непрерывным временем*, М.: МГУ, 2004.
- [11] Братусь А.С., Посвянский В.П. Стационарные решения в замкнутой распределенной системе эволюции Эйгена–Шустера, *Дифференциальные Уравнения*, 46(12) 2006, 1686–1698.
- [12] Братусь А.С., Чумерина Е.С. Синтез оптимального управления в задаче выбора лекарственного воздействия на растущую опухоль, *Вычислительная Математика и Математическая Физика*, **6**, 2008, 946–966.



- [13] Васильев Ф.П. *Численные методы решения экстремальных задач*, М.: Наука, 1988.
- [14] Вентцель Е.С. *Введение в исследование операций*, М: Советское радио, 1972.
- [15] Гантмахер Ф.Р. *Теория матриц*, М.: Наука, 1966.
- [16] Гукенхаймер Дж., Холмс Ф. *Нелинейные колебания, динамические системы и бифуркации векторных полей*, Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2002.
- [17] Дарвин Ч. *Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь*, Санкт-Петербург: Наука, 1991. Текст есть в открытом доступе по адресу <http://charles-darwin.narod.ru/origin-content.html>
- [18] Демидович Б.П. *Лекции по математической теории устойчивости*, М.: Наука, 1967.
- [19] Зельдович Я.Б., Мышкис А.Д. *Элементы математической физики*, М.: Наука, 1973.
- [20] Капица С. Феноменологическая теория роста народонаселения, *Успехи Физических Наук*, **1**(39), 1996, 39–57.
- [21] Карев Г.П. Эффекты неоднородности в популяционных моделях, *Доклады Академии Наук*, **62**(1), 2000, 141–144.
- [22] Карев Г.П., Березовская Ф.С. *Дифференциальные уравнения в математических моделях*, М.: МИЭМ, 2000.
- [23] Коллатц Л. *Задачи на собственные значения*, М.: Наука, 1968.
- [24] Колмогоров А.Н., Фомин С.В. *Элементы теории функций и функционального анализа*, М.: Наука, 1989.
- [25] Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества и его применение к одной биологической проблеме, *Бюллетень МГУ, серия А Математика и механика*, **16**, 1937, 1–16. (Перепечатано в *Вопросы кибернетики*, Москва, 1975, 3–30.)
- [26] Мальтус Т. *Опыт закона о народонаселении*, Петрозаводск: Петроком, 1993. Существует электронный вариант перевода И.А. Вернера, изданного в 1895 году: <http://demoscope.ru/weekly/knigi/maltus/maltus.html>

- [27] Марсден Д., Мак-Кракен М. *Бифуркация рождения цикла и ее приложения*, М.: Мир, 1980.
- [28] Михлин С.Г. *Вариационные методы в математической физике*, М.: Наука, 1970.
- [29] Найфе А. *Введение в методы возмущений*, М.: Мир, 1984.
- [30] Неймарк Ю.И. *Математические модели естествознания и механики. Цикл лекций*, Нижний Новгород: НГУ, 1994.
- [31] Новожилов А.С. *Математические модели взаимодействия загрязнения с окружающей средой*, Диссертация на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук, М: МИИТ, 2002, 84с.
- [32] Новожилов А.С. Идентификация параметров одной динамической системы, моделирующей взаимодействие загрязнения с окружающей средой, *Известия РАН, серия Теория и Системы Управления*, **3**, 2002, 102–105.
- [33] Осипов М.О. О влиянии численности вступающих в бой сил на их потери, *Военный сборник*, Июнь–Октябрь, 1915.
- [34] Полетаев И.А. О формуле развития Шмальгаузена, *Известия СО АН СССР, серия Биология*, **5**(1), Наука, 1980.
- [35] Полетаев И.А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах, В книге *Проблемы кибернетики*, М., **16**, 1966, 171–190.
- [36] Ректорис К. *Вариационные методы в математической физике и технике*, М.: Мир, 1985.
- [37] Ризниченко Г.Ю. *Лекции по математическим моделям в биологии*, Москва–Ижевск: Регулярная и Хаотическая Динамика, 2002.
- [38] Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*, М.: Наука, 1978.
- [39] Свирижев Ю.М., Пасеков В.П. *Основы математической генетики*, М.: Наука, 1982.
- [40] Свирижев Ю.М. *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии*, М: Наука, 1987.
- [41] Смейл С. Математическая модель взаимодействия двух клеток, использующая уравнение Тьюринга, в книге [27], 274–283.

- [42] Степанов А.М. (редактор) *Комплексная оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги*, М.:ЦЕПЛ, 1992.
- [43] Сычев В.В. (редактор) *Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова*, Санкт-Петербург: Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов, 1995.
- [44] Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. *Экология*, М.: МГУ, 1980.
- [45] Федорюк М.В. *Обыкновенные дифференциальные уравнения*, М.: Наука, 1985.
- [46] Феллер В. *Введение в теорию вероятностей и ее приложения*, т. 1, М.: Мир, 1984.
- [47] Хлебопрос Р.Г., Фет А.И. *Принятие решений в экономике, экологии, политике. Модели катастроф*, Новосибирск: Сибирский хронограф, 1999.
- [48] Хэссард Б., Казаринов Н., Вэн И. *Теория и приложения бифуркации рождения цикла*, М.: Мир, 1985.
- [49] Шапиро А.П., Лупшов С.П. *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии*, М.: Наука, 1983.
- [50] Шарковский А.Н. Существование циклов непрерывного преобразования прямой в себя, *Украинский математический журнал*, **16**(1), 1964, 61–65.
- [51] Шноль С.Э. *Физико-химические факторы биологической эволюции*, М.: Наука, 1979.
- [52] Шустер Г. *Детерминированный хаос. Введение*, М.: Мир, 1988.
- [53] Яковлев С.В. (редактор) *Биологическая очистка производственных сточных вод: процессы, аппараты и сооружения*, М: Стройиздат, 1985.
- [54] Allee W. C., *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*, Chicago, The University of Chicago Press, 1931, reprinted from the original edition by AMS Press, New York, 1978.
- [55] Allen, L., *An Introduction to Stochastic Processes with Biology Applications*, Prentice Hall, 2003.
- [56] Alligood K.T., Sauer T.D., and Yorke J.A. *Chaos. An introduction to dynamical systems*, New York, Springer-Verlag, 1996.

- [57] Anderson, R. and May, R., *Infection Diseases of Humans: Dynamics and Control*, New York, Oxford University Press, 1991. Перевод: Андерсон Р., Мэй Р. *Инфекционные болезни человека. Динамика и контроль*, М.: Мир, «Научный мир», 2004.
- [58] Aranjó R.P. and McElwain D.L. A history of the study of solid tumour growth: The contribution of mathematical modeling, *Bulletin of Mathematical Biology*, **66**, 2004, 1039–1091.
- [59] Arditi R. and Ginzburg L.R. Coupling in predator–prey dynamics: Ratio-dependence? *Journal of Theoretical Biology*, **139**(3), 1989, 311–326.
- [60] Berezovskaya F., Karev G., and Arditi R. Parametric analysis of the ratio-dependent predator–prey model, *Journal of Mathematical Biology*, **43**(3), 2001, 221–246.
- [61] Berezovskaya F., Karev G., and Shell T. Modeling the dynamics of natural rotifer populations: phase-parametric analysis, *Ecological Complexity*, **2**, 2005, 395.
- [62] Berezovskaya F., Novozhilov A. and Karev G. Population models with singular equilibrium, *Mathematical Biosciences*, **208**(1), 2007, 270–299.
- [63] Berezovskaya F.S., Novozhilov A.S., and Karev G.P. Traveling fronts, impulses and trains in some taxis models, *Neural, Parallel and Scientific Computations*, **15**(4), 2007, 561–571.
- [64] Berezovskaya F.S., Novozhilov A.S., and Karev G.P. Families of traveling impulses and fronts in some models with cross-diffusion, *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, **9**(5), 2008, 1866–1881.
- [65] Best, J., Castillo-Chavez, C., and Yakubu, A.A. Hierarchical competition in discrete time models with dispersal, in: *Dynamical Systems and Their Applications in Biology*, Ruan. S., Wolkowicz, G., and J. Wu (editors), 2003, 59–87.
- [66] Boerlijst M.C. and Hogeweg P. Spiral wave structure in pre-biotic evolution: hypercycles stable against parasites, *Physica D*, **48**, 1991, 17–28.
- [67] Bratus A., Mescherin A., and Novozhilov A. Mathematical Models of Interaction between Pollutant and Environment, *Proceedings of «Control of Oscillations and Chaos»*, St. Petersburg, **3**, 2000, 569–572.
- [68] Bratus A., Posvyanskii V., and Novozhilov A. Existence and stability of stationary solutions to spatially extended autocatalytic and hypercyclic systems under global regulation and with nonlinear growth rates, *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, in press, doi:10.1016/j.nonrwa.2009.04.013

- [69] Britton N.F. *Reaction–diffusion Equations and Their Applications to Biology*, Academic Press, 1986.
- [70] Busenberg S.N. and Cooke K.L. *Vertically transmitted diseases: models and dynamics*, Springer-Verlag, 1993.
- [71] Byrne H.M. Using mathematics to study solid tumour growth, in proceedings of the 9th general meeting of European women in mathematics, 1999, p. 81–107.
- [72] Canosa J. On Nonlinear Diffusion Equation Describing Population Growth, *IBM Journal of Research and Development*, **17**, 1973, 307–313.
- [73] Cantrell R.S. and Cosner C. *Spatial Ecology via Reaction–Diffusion Equations*, John Wiley and Sons, 2003.
- [74] Constantino R.F., Cushing J.M., Dennis B., and Desharnais R.A. Experimentally induced transitions in the dynamic behavior of insect population, *Nature*, **375**, 1995, 227–230.
- [75] Conway E., Hoff D., and Smoller J.A. Large Time Behavior of Systems of Nonlinear Diffusion Equations, *SIAM Journal of Applied Mathematics*, **35**, 1978, 1–16.
- [76] Cuddington K. and Beisner B. (editors) *Ecological paradigms lost: Routs of theory change*, Elsevier, 2005.
- [77] Cushing J.M. *An Introduction to Structured Population Dynamics*, SIAM, 1998.
- [78] Diekmann O. and Heesterbeek J.A.P. *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases: Model Building, Analysis and Interpretation*, John Wiley and Sons, 2000.
- [79] De Koeijer, A., Diekmann, O., and Reijnders, P. Modelling the spread of phocine distemper virus among harbour seals, *Bulletin of Mathematical Biology*, **60**(3), 1998, 585–596.
- [80] Domingo E. *Quasispecies: Concepts and Implications for Virology*, Springer, 2006.
- [81] Dunbar S.R. Travelling Wave Solutions of Diffusive Lotka-Volterra Equations, *Journal of Mathematical Biology*, **17**, 1983, 11–32.
- [82] Dunbar S.R. Travelling Wave Solutions of Diffusive Lotka-Volterra Equations. A Geteroclinic Connection in  $\mathbb{R}^4$ , *Transactions of American Mathematical Society*, **286**, 1984, 557–594.
- [83] Edelstein-Keshet, L. *Mathematical models in biology*, Berkhauser Mathematical Series, New York, Random House, 1988.

- [84] Eigen M. Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules, *Naturwissenschaften*, **58**(10), 1971, 465–523. (Перевод: Эйген М. *Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул*, М.: Мир, 1973.)
- [85] Eigen M., McCaskill J., and Schuster P.. Molecular quasi-species, *Journal of Physical Chemistry*, **92**(24), 1988, 1881–6891.
- [86] Eigen M., and Schuster P., *The hypercycle: A principle of natural selforganisation*, Berlin-Heidelberg, Springer, 1979. (Перевод Эйген М., Шустер П. *Гиперцикл. Принципы самоорганизации молекул*, Мир, 1982.)
- [87] Ewens W.J. *Mathematical Population Genetics*, Springer, 2004.
- [88] Feigenbaum M. Quantitative universality for a class of nonlinear transformations, *Statistical Physics*, **19**, 1978, 25–52.
- [89] Feller W. On the Logistic Law of Growth and Its Empirical Verification in Biology, *Acta Biotheoretica*, **5**, 1940, 51–65.
- [90] Fisher R.A. The Wave of Advance of Advantageous genes, *Eugenics*, **7**, 1937, 355–369.
- [91] Forster von H. et al. Doomsday: Friday, 13 November, A.D. 2026, *Science*, **132**, 1960, 1291–99.
- [92] Gause G.F. *The Struggle for Existence*, Baltimor, Williams and Wilkins, 1934. Перевод доступен в интернете по адресу <http://www.ggause.com/titpagru.htm>
- [93] Gilbert W. The RNA world, *Nature*, **319**(6055), 1986, 618.
- [94] Gompertz B. On the Nature of the Function Expressive of the Law of Human Mortality, and on a New Mode of Determining the Value of Life Contingencies, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **115**, 1825, 513–585.
- [95] Gorban A.N. Selection Theorem for Systems with Inheritance, *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, **2**, 2007, 1–45.
- [96] Gueron S. and Liron N. A model of herd grazing as a traveling wave, chemotaxis and stability, *Journal of Mathematical Biology*, **27**(5), 1989, 595–608.
- [97] Guiot C., Degiorgis P.G., Delsanto P.P., Gabriele P., and Deisboek T.S. Does tumor growth follow a «universal law»? *Journal of Theoretical Biology*, **225**, 2003, 147–151.
- [98] Hassell M.P. *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*, Oxford University Press, 2000.

- [99] Henri, D. *Geometric Theory of Semilinear Parabolic Equations*, New York, Springer-Verlag, 1981. (Перевод: Хенри Д. *Геометрическая теория полулинейных параболических уравнений*, М.: Мир, 1985.)
- [100] Hochberg M.E. Non-linear transmission rates and the dynamics of infectious disease, *Journal of Theoretical Biology*, **153**(3), 1991, 301–321.
- [101] Hofbauer J. Competitive Exclusion of Disjoint Hypercycles, *Jornal of Physical Chemistry*, **216**, 2002, 35–39.
- [102] Hofbauer, J. and Sigmund, K. *The Theory of Evolution and Dynamical Systems*, New York, Cambridge University Press, 1988. Второе переработанное издание: Hofbauer, J. and Sigmund, K. *Evolutionary games and population dynamics*, Cambridge University Press, 1998.
- [103] Holling C.S. The Functional Response of Predator to Prey Density and its Role in Mimicry and Population Regulation, *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **45**, 1965, 1–60.
- [104] Hwang T.W. and Kuang Y. Deterministic extinction effect of parasites on host populations, *Jornal of Mathematical Biology*, **46**(1), 2003, 17–30.
- [105] Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology, *Annals of the New York Academy of Sciences*, **50**, 1948, 221–246.
- [106] Huynen M.A. The frequency distribution of gene family sizes in complete genomes, *Molecular Biology and Evolution*, **15**(5), 1998, 583–589.
- [107] Karev G.P. Dynamics of heterogeneous populations and communities and evolution of distributions, *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, Supplementary Volume, 2005, 487–496.
- [108] Karev G.P. Dynamics of inhomogeneous populations and global demography models. *Journal of Biological Systems*, **13**(1), 2005, 83–104.
- [109] Karev G.P., Novozhilov A.S., and Berezovskaya F.S. Modeling the dynamics of inhomogeneous natural rotifer populations under toxicant exposure. *Ecological Modelling*, **212**(1-2), 2008, 80–85.
- [110] Karev G.P., Novozhilov A.S., and Koonin E.V. Mathematical modeling of tumor therapy with oncolytic viruses: Effects of parametric heterogeneity on cell dynamics, *Biology Direct*, **1**(30), 2006.

- [111] Karev G.P., Wolf Y.I., Rzhetsky A.Y., Berezovskaya F.S., and Koonin E.V. Birth and death of protein domains: A simple model of evolution explains power law behavior, *BMC Evolutionary Biology*, **2**(18), 2002.
- [112] Keeling M.J. and Rohani P. *Modeling Infectious Diseases in Humans and Animals*, Princeton University Press, 2007.
- [113] Keith L.B. *Wildlife's Ten-Year Cycle*, Madison, University of Wisconsin Press, 1963.
- [114] Keller E.F. and Segel L.A. Model for chemotaxis. *Journal of Theoretical Biology*, **30**(2), 1971, 225–234.
- [115] Keller E.F. and Segel L.A. Traveling bands of chemotactic bacteria – theoretical analysis. *Journal of Theoretical Biology*, **30**(2), 1971, 235–248.
- [116] Kermack W.O. and McKendrick A.G. Contribution to the Mathematical Theory of Epidemics, *Proceedings of the Royal Statistical Society A*, **115**, 1927, 700–721.
- [117] Kingsland S.E. The Refractory Model: The Logistic curve and the History of Population Ecology, *The Quarterly Review of Biology*, **57**, 1982, 29–52.
- [118] Kingsland S.E. *Modeling Nature*, The University of Chicago Press, 1995.
- [119] Knell R.J., Begon M., and Thompson D.J. Transmission dynamics of bacillus thuringiensis infecting plodia interpunctella: a test of the mass action assumption with an insect pathogen. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, **263**(1366), 1996, 75–81.
- [120] Kuznetsov Y.A. *Elements of Applied Bifurcation Theory*, New York, Springer-Verlag, 2004, 3d edition.
- [121] Lanchester F.W. *Aircraft in Warfare: The Dawn of the Fourth Arm*, London, Constable, 1916.
- [122] Lefever R. and Prigogin I. Symmetry-breaking Instabilities in Dissipative Systems (II), *Journal of Chemical Physics*, **48**, 1968, 1695–1700.
- [123] Leslie P.H. On the Use of Matrices in Certain Population Dynamics, *Biometrika*, **33**(3), 1945, 183–212.
- [124] Leslie P.H. Some Further Notes on the Use of Matrices in Population Mathematics, *Biometrika*, **35**, 1948, 213–245.
- [125] Livdahl T.P. and Willey M.S. Prospects for an Invasion: Competition between *Aedes albopictus* and Native *Aedes triseriarius*, *Science*, **253**, 1991, 189–191.



- [126] Liu W.M., Hethcote H.W., and Levin S.A. Dynamical behavior of epidemiological models with nonlinear incidence rates, *Journal of Mathematical Biology*, **25**(4), 1987, 359–380.
- [127] Liu W.M., Levin S.A., and Iwasa Y. Influence of nonlinear incidence rates upon the behavior of SIRS epidemiological models, *Journal of Mathematical Biology*, **23**(2), 1986, 187–204.
- [128] Li T.Y. and Yorke J.A. Period three implies chaos, *American Mathematical Monthly*, **82**, 1975, 985–992.
- [129] Lorenz E. Deterministic Nonperiodic Flow, *Journal of Atmospheric Science*, **20**, 1963, 130–141.
- [130] Lotka A.J. *Elements of Physical Biology*, 1924. Reprinted by Dover in 1956 as *Elements of Mathematical Biology*.
- [131] Ludwig D., Jones D.D., and Holling C.S. Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest, *Journal of Animal Ecology*, **47**, 1978, 315–332.
- [132] Ma J. and Earn D.J.D. Generality of the final size formula for an epidemic of a newly invading infectious disease, *Bulletin of Mathematical Biology*, **68**(3), 2006, 679–702.
- [133] May R.M. Biological populations obeying difference equations: Stable points, stable cycles and chaos, *Journal of Theoretical Biology*, **51**, 1975, 511–524.
- [134] May R.M. Simple mathematical models with very complicated dynamics, *Nature*, **261**, 1976, 459–467.
- [135] May R.M. Time-delay Versus Stability in Population Models with Two and Three Trophic Levels, *Ecology*, **54**, 1973, 315–325.
- [136] May R.M. and Leonard W. Nonlinear Aspects of Competition between Three Species, *SIAM Journal of Applied Mathematics*, **29**, 1975, 243–253.
- [137] May R.M. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, 1973. Reprinted in the Princeton Landmarks in Biology series, 2000.
- [138] McCallum H., Barlow N., and Hone J. How should pathogen transmission be modelled? *Trends in Ecology & Evolution*, **16**(6), 2001, 295–300.
- [139] Mitzenmacher M. A Brief History of Generative Models for Power Law and Lognormal Distributions, *Internet Mathematics*, **1**(2), 2004.

- [140] Monod I. *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes*, Paris, Hermann, 1942.
- [141] Murry J.D. *Mathematical Biology*, New York, Springer-Verlag, 3d edition, vol. I, 2007, vol. II, 2008. На русском языке есть перевод лекций: Марри Дж. *Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях*, М.: Мир, 1983, под ред. Мышкиса А.Д., которые со временем выросли в классический учебник в двух томах.
- [142] Nagai T. and Ikeda T. Traveling waves in a chemotactic model. *Journal of Mathematical Biology*, **30**(2), 1991, 169–184.
- [143] Nicholson A.J. and Bailey V.A. The balance of animal populations, *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1**, 1935, 551–598.
- [144] Novozhilov A.S. Analysis of a generalized population predator–prey model with a parameter distributed normally over the individuals in the predator population. *Journal of Computer and System Sciences International*, **43**(3), 2004, 378–382.
- [145] Novozhilov A.S., Berezovskaya F.S., Koonin E.V. and Karev, G.P. Mathematical modeling of tumor therapy with oncolytic viruses: Regimes with complete tumor elimination within the framework of deterministic models, *Biology Direct*, **1**(6), 2006.
- [146] Novozhilov A.S. On the spread of epidemics in a closed heterogeneous population, *Mathematical Biosciences*, **215**(2), 2008, 177–185.
- [147] Novozhilov A.S. Heterogeneous Susceptibles–Infectives model: Mechanistic derivation of the power law transmission function, *DCDIS*, Supplemental, 2009, 83–87.
- [148] Nowak M.A. and May R.M. Mathematical biology of HIV infections: antigenic variation and diversity threshold, *Mathematical Biosciences*, **106**, 1991, 1–21.
- [149] Okubo A. and Levin S.A. *Diffusion and Ecological Problems*, Springer, 2002, 2nd edition.
- [150] Othmer H.G. and Stevens A. Aggregation, blowup, and collapse: The ABC’s of taxis in reinforced random walks. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **57**(4), 1997, 1044–1081.
- [151] Patlak C.S. Random walk with persistence and external bias, *Bulletin of Mathematical Biology*, **15**(3), 1953, 311–338.
- [152] Perthame B. *Transport Equations in Biology*, Springer, 2007.

- [153] Preziosi L.(editor) *Cancer Modelling and Simulation*, CRC, 2003.
- [154] Ricker W.E. Stock and Recruitment, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **11**, 1954, 559–663.
- [155] Saakian D.B. and Hu C.K. Exact solution of the Eigen model with general fitness functions and degradation rates, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **103**(13), 2006, 4935–4939.
- [156] Severo N.C. Generalizations of some stochastic epidemic models, *Mathematical Biosciences*, **4**, 1969, 395–402.
- [157] Szathmáry E. and Maynard Smith J. From replicators to reproducers: the first major transitions leading to life, *Journal of Theoretical Biology*, **187**(4), 1997, 555–571.
- [158] Thompson W.R. La theorie mathematique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard, *Annales de la Faculte des Sciences Marseille*, 1924.
- [159] Tsoularis A. and Wallace J. Analysis of logistic growth models, *Mathematical Biosciences*, **179**, 2002, 21–55.
- [160] Tsyganov M.A., Biktashev V.N., Brindley J., Holden A.V., and Ivanitsky G.R. Waves in systems with cross-diffusion as a new class of nonlinear waves. *Uspekhi Fizicheskikh Nauk*, **177**(3), 2007, 275–300.
- [161] Turing A.M. The chemical basis of morphogenesis, *Philosophical Transactions of the Roayl Society of London B*, **237**, 1952, 37–72.
- [162] van den Driessche P. and Watmough J. Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartmental models of disease transmission. *Mathematical Biosciences*, **180**, 2002, 29–48.
- [163] Varfolomeyev S. and Gurevich K. The hyperexponential growth of the human population on a macrohistorical scale, *Journal of Theoretical Biology*, **212**, 2001, 367–372.
- [164] Varga Z. and Szathmáry E. An extremum principle for parabolic competition, *Bulletin of Mathematical Biology*, **59**(6), 1997, 1145–1154.
- [165] Varley G., Gradwell G., and Hassel M. *Insect Population Ecology*, Berkeley, University of California Press, 1973.
- [166] Verhulst P.F. Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement, *Correspondences des Mathématiques et Physiques*, **10**, 1838, 113–121.

- 
- [167] Volpert A., Volpert V., and Volpert V. *Travelling Wave Solutions of Parabolic Systems*, Providence, AMS, 1994.
- [168] Volterra V. *Leçons sur la theori mathematique de la lutte pour la vie*, Paris: Gauthier-Villars, 1931. Перевод Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*, М.: Наука, 1976 с дополнением.
- [169] Wiehe T. Model dependency of error thresholds: the role of fitness functions and contrasts between the finite and infinite sites models, *Genetical Research*, **69**(2), 1997, 127–136.
- [170] Wilke C.O. Quasispecies theory in the context of population genetics, *BMC Evolutionary Biology*, **5**(44), 2005.
- [171] Winfree A.T. *The Geometry of Biological Time*, Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2001, 2d edition.