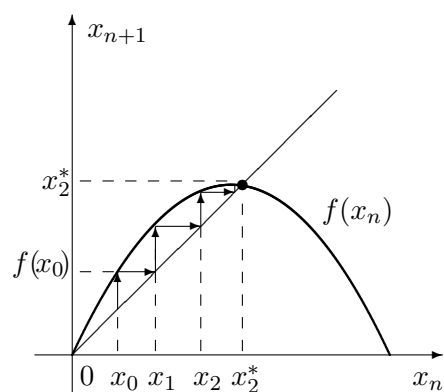


Л. И. Родина, Н. А. Соловьева, Д. Л. Федоров

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ
В БИОЛОГИИ:
ТЕОРИЯ, ПРИМЕРЫ, ЗАДАЧИ.



Ижевск 2018

ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»

Кафедра математического анализа

Л. И. Родина, Н. А. Соловьева, Д. Л. Федоров

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ
В БИОЛОГИИ:
ТЕОРИЯ, ПРИМЕРЫ, ЗАДАЧИ.**

Учебное пособие

Издательство «Удмуртский университет»
Ижевск 2018

ББК 22.161.61я73+28я73
УДК 517.91(075.8)+57(075.8)
Р 604

Рекомендовано к изданию Учебно-методическим советом УдГУ

Рецензент доктор технических наук, профессор, член-корреспондент РАН И. Г. Русяк

Л. И. Родина, Н. А. Соловьева, Д. Л. Федоров

Р 604 Математическое моделирование в биологии: теория, примеры, задачи. Учебное пособие. — Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2018. — 76 с.

В учебном пособии рассматривается моделирование динамики биологических процессов, основанное на применении математического аппарата дифференциальных уравнений. Разобраны типичные примеры и приведено достаточное количество задач для самостоятельной работы.

Учебное пособие предназначено для студентов вузов, обучающихся по направлению «Биология», а также другим математическим и естественнонаучным направлениям и специальностям.

ББК 22.161.61я73+28я73
УДК 517.91(075.8)+57(075.8)

© Л. И. Родина, Н. А. Соловьева, Д. Л. Федоров, 2018
© ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», 2018

Содержание

Предисловие	4
§ 1. Модели биологических систем, заданные одним дифференциальным уравнением	5
§ 2. Модели, заданные системами двух дифференциальных уравнений	11
§ 3. Модели биологических систем, состоящих из двух видов	27
§ 4. Дискретные модели динамики популяций	56
§ 5. Матричные модели динамики популяций	34
Ответы и указания к задачам	69
Список литературы	73

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебное пособие разработано в рамках курса «Математические методы в биологии». В пособии изложены основные принципы построения математических моделей биологических процессов и методы их исследования. Математические модели можно условно разделить на конечномерные с непрерывным временем (системы обыкновенных дифференциальных уравнений) и на конечномерные с дискретным временем (разностные уравнения). Приведен краткий теоретический материал и практические методы исследования нелинейных динамических систем, возникающие при математическом моделировании биологических процессов. В конце каждой главы содержание подкрепляется упражнениями.

Дисциплина входит в Базовую часть программы магистратуры и предназначена для студентов, обучающихся по направлению «Биология» (направленности «Прикладная биохимия и биотехнология», «Иммунобиотехнология», «Биология клетки», «Биоэкология», «Нейробиология»). Основные задачи при изучении данного курса : раскрыть содержание базовых понятий, предмета, методов и принципов моделирования; дать представление о видах моделирования и основных подходах к построению математических моделей систем. Изучение дисциплины «Математические методы в биологии» позволит сформировать следующие компетенции обучающегося:

- способность самостоятельно анализировать имеющуюся информацию, выявлять фундаментальные проблемы, ставить задачу и выполнять полевые, лабораторные биологические исследования при решении конкретных задач с использованием современной аппаратуры и вычислительных средств, нести ответственность за качество работ и научную достоверность результатов;

- готовностью творчески применять современные компьютерные технологии при сборе, хранении, обработке, анализе и передаче биологической информации для решения профессиональных задач.

§ 1. МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ, ЗАДАННЫЕ ОДНИМ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫМ УРАВНЕНИЕМ

Рассмотрим простейшие непрерывные модели, заданные автономным дифференциальным уравнением

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}. \quad (1.1)$$

Решением уравнения (1.1) называется функция $x = x(t)$, определенная на некотором интервале (или отрезке) и удовлетворяющая этому уравнению, то есть при подстановке ее в уравнение обращающая его в тождество на этом интервале. Таких функций, вообще говоря, бесконечно много. Если же в задаче, которая привела к дифференциальному уравнению, ищется единственное решение, то должно быть задано начальное условие x_0 , то есть значение искомой функции при некотором значении $t = t_0$. Решение, удовлетворяющее начальному условию $x(t_0) = x_0$, будем обозначать $x(t, x_0)$. В биологических моделях, заданных дифференциальными уравнениями, x_0 может являться начальным размером некоторой популяции или начальной концентрацией вещества, поэтому начальное условие удовлетворяет неравенству $x_0 \geq 0$.

Модель неограниченного роста (модель Мальтуса).

Пусть за промежуток времени Δt прирост численности популяции равен $\Delta x = R - S$, где R — число родившихся и S — число умерших за время Δt особей, пропорциональные этому промежутку времени:

$$R = R(x)\Delta t, \quad S = S(x)\Delta t,$$

тогда $\Delta x = (R(x) - S(x))\Delta t$. Разделив это равенство на Δt и перейдя к пределу при $\Delta t \rightarrow 0$, получим дифференциальное уравнение:

$$\dot{x} = R(x) - S(x).$$

Рассмотрим случай, когда рождаемость и смертность пропорциональны численности популяции, то есть $R(x) = \alpha x$, $S(x) = \beta x$. Пусть

$r = \alpha - \beta > 0$, тогда получим модель неограниченного роста или модель Мальтуса в непрерывном случае:

$$\frac{dx}{dt} = rx. \quad (1.2)$$

Уравнение (1.2) является уравнением с разделяющимися переменными, найдем его решение:

$$\frac{dx}{x} = rdt, \quad \int \frac{dx}{x} = \int rdt, \quad \ln x = rt + C,$$

следовательно, $x(t) = e^{rt+C} = e^C e^{rt}$. Учитывая начальное условие $x(0) = x_0$, получаем $e^C = x_0$, поэтому $x(t) = x_0 e^{rt}$.

Эта модель описывает изолированную популяцию, которая развивается в условиях неограниченных ресурсов. Такие условия в природе встречаются крайне редко. Примером может служить размножение видов, завезенных в места, где имеется много пищи, отсутствуют конкурирующие виды и хищники (кролики в Австралии).

Модель ограниченного роста. Впервые эту модель описал Ферхюльст в 1838 г. в уравнении логистического роста:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad K > 0, \quad r > 0. \quad (1.3)$$

Логистическое уравнение обладает следующими важными свойствами — при малых значениях переменной x размер популяции возрастает экспоненциально, как и в модели неограниченного роста; при больших — приближается к пределу K (рис. 1.1). Величина K называется *емкостью экологической ниши популяции* и определяется ограниченностью пищевых ресурсов, мест для проживания и многими другими факторами, которые могут быть разными для разных видов.

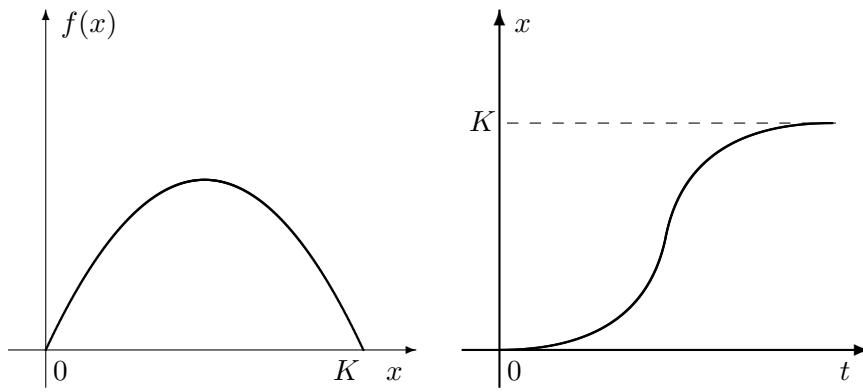


Рис. 1.1. Ограниченный рост. Зависимость величины скорости роста от численности (слева) и численности от времени (справа)

Найдем решение уравнения (1.3). Отметим сначала, что решениями являются прямые $x = 0$ и $x = K$. Если $x \neq 0$ и $x \neq K$, разделим обе части уравнения (1.3) на $x\left(1 - \frac{x}{K}\right)$ и домножим на dt :

$$\frac{Kdx}{x(K-x)} = rdt. \quad (1.4)$$

Представим дробь в левой части в виде суммы двух слагаемых

$$\frac{K}{x(K-x)} = \frac{(K-x) + x}{x(K-x)} = \frac{1}{x} + \frac{1}{K-x}$$

и проинтегрируем обе части уравнения (1.4):

$$\ln x - \ln(K-x) = rt + \ln C.$$

Переходя от логарифмов к переменным, получим:

$$\frac{x}{K-x} = Ce^{rt}.$$

Здесь $C > 0$ — произвольная постоянная, которая определяется начальным значением $x(0) = x_0$. Значение постоянной C можно найти

из последнего уравнения, подставляя туда $t = 0$, тогда $C = \frac{x_0}{K - x_0}$. Следовательно,

$$\frac{x}{K - x} = \frac{x_0}{K - x_0} e^{rt}.$$

Выражая переменную x из этого уравнения, находим:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 K e^{rt}}. \quad (1.5)$$

В случае, когда для начального размера популяции x_0 выполнено неравенство $x_0 < \frac{K}{2}$, кривая $y = x(t)$ имеет точку перегиба с координатами $\left(\frac{1}{r} \ln \frac{K - x_0}{x_0}\right)$.

Устойчивость неподвижных точек. При изучении более сложных уравнений не всегда возможно найти решение $x(t)$ в явном виде, поэтому будем исследовать устойчивость их неподвижных точек. Приведем необходимые определения.

Решение уравнения (1.1) вида $x(t) = x^*$ для всех $t \geq t_0$ называется *стационарным*. Точку x^* на фазовой прямой называют *положением равновесия или неподвижной точкой* для уравнения (1.1). Все неподвижные точки являются корнями уравнения $f(x) = 0$.

Определение 1.1. Положение равновесия x^* уравнения (1.1) называется *устойчивым по Ляпунову*, если для любого $\varepsilon > 0$ существует $\delta > 0$ такое, что если $|x(t_0) - x^*| < \delta$, то $|x(t, x_0) - x^*| < \varepsilon$ для всех $t \geq t_0$.

Другими словами, положение равновесия устойчиво, если малые отклонения от положения равновесия не выводят траекторию решения $x(t, x_0)$ из его малой окрестности.

Определение 1.2. Положение равновесия x^* уравнения (1.1) называется *асимптотически устойчивым*, если оно устойчиво по Ляпунову и найдется такое $\Delta > 0$, что $\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t_0) - x^*) = 0$, если $|x(t_0) - x^*| < \Delta$, то есть малые отклонения затухают с течением времени.

Устойчивость положения равновесия x^* определяется по знаку производной функции $f(x)$ в точке x^* . Если $f(x^*) < 0$, то x^* — асимптотически устойчиво, если $f(x^*) \geq 0$, то x^* — неустойчиво.

Пример 1.1. Найдите положения равновесия для уравнения (1.3) и исследуйте их на устойчивость.

Решение. Здесь $f(x) = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$, поэтому неподвижными точками являются решения уравнения $f(x) = 0$, то есть точки $x_1^* = 0$ и $x_2^* = K$. Найдем производную функции $f(x)$:

$$f'(x) = r - \frac{2rx}{K},$$

тогда $f'(0) = r > 0$, $f'(K) = -r < 0$, поэтому положение равновесия $x_1^* = 0$ неустойчиво, а $x_2^* = K$ — устойчиво.

Модель популяции с наименьшей критической численностью. В рассмотренных выше моделях прирост численности (биомассы) популяции представлен выражением rx , пропорциональным численности x . Заметим, что это соответствует только тем популяциям, размножение которых происходит путем деления или самооплодотворения (микроорганизмы). Если же в основе размножения лежит скрещивание, предполагающее встречи между особями разных полов, то прирост популяции будет тем выше, чем больше количество встреч между особями, которое пропорционально x^2 . Таким образом, для разнородной популяции в условиях неограниченных ресурсов получаем уравнение

$$\dot{x} = rx^2, \quad r > 0.$$

Данное уравнение хорошо описывает тот факт, что при низких плотностях популяции скорость размножения резко падает, так как вероятность встречи двух особей разных полов уменьшается. Однако при больших плотностях популяций скорость размножения ограничена уже не числом встреч особей противоположного пола, а числом самок в популяции. Уравнение, учитывающее оба эти эффекта, имеет вид

$$\dot{x} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + cx}.$$

Кроме того, в последнее уравнение нужно ввести слагаемое, пропорциональное размеру популяции и описывающее смертность, тогда

$$\dot{x} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + cx} - dx. \quad (1.6)$$

Положения равновесия уравнения (1.6) — это точки $x_1^* = 0$ и $x_2^* = \frac{d\beta}{\alpha\beta - cd} = L$. Для исследования на устойчивость найдем производную функции $f(x) = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + cx} - dx$:

$$f'(x) = \alpha\beta \frac{2x(\beta + cx) - cx^2}{(\beta + cx)^2} - d = \alpha\beta \frac{x(2\beta + cx)}{(\beta + cx)^2} - d.$$

Поскольку $f'(0) = -d < 0$, то положение равновесия $x_1^* = 0$ устойчиво. Далее, $f'(L) = \frac{d(\alpha\beta - cd)}{\alpha\beta} > 0$, поэтому $x_2^* = L$ неустойчиво.

Величина нижней критической плотности L различна для разных видов. По наблюдениям биологов, для ондатр это всего лишь одна пара особей на тысячу квадратных километров, а для американского голубя — сотни тысяч особей.

Наиболее общее уравнение, учитывающее как нижнюю границу численности, так и внутривидовую конкуренцию, имеет вид:

$$\dot{x} = a \frac{\beta x^2}{\beta + cx} - dx - \delta x^2. \quad (1.7)$$

ЗАДАЧИ.

1.1. Из эксперимента известно, что скорость размножения бактерий при достаточно малом запасе пищи пропорциональна их количеству. За какое время количество бактерий увеличится в m раз по сравнению с их начальным количеством?

1.2. Найдите решение уравнения

$$\dot{x} = rx^2, \quad r > 0,$$

удовлетворяющее начальному условию $x(0) = x_0 \geq 0$. Постройте интегральные кривые данного уравнения. Найдите положение равновесия и исследуйте его на устойчивость.

1.3. Найдите решение уравнения

$$\dot{x} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + cx},$$

удовлетворяющее начальному условию $x(0) = x_0 \geq 0$. Найдите положение равновесия и исследуйте его на устойчивость.

1.4. Найдите решение уравнения Гомпертца (1825 г.)

$$\dot{x} = -\frac{\varepsilon x}{\ln K} \ln \frac{x}{K}, \quad \varepsilon > 0, K > 1,$$

удовлетворяющее начальному условию $x(0) = x_0 > 0$. Найдите положение равновесия и исследуйте их на устойчивость.

1.5. Пусть динамика популяции задана уравнением

$$\dot{x} = \frac{ax}{K}(x - L)(K - x), \quad a > 0, K > L > 0, \quad (1.8)$$

где L — нижняя критическая плотность популяции (при начальном размере популяции $x_0 < L$ популяция обречена на вымирание), K — стационарная плотность, аналогичная емкости среды в логистической модели. Исследуйте устойчивость положений равновесия уравнения (1.8) и постройте интегральные кривые.

§ 2. МОДЕЛИ, ЗАДАННЫЕ СИСТЕМАМИ ДВУХ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ

Рассматриваются модели, заданные системой двух автономных дифференциальных уравнений общего вида:

$$\frac{dx}{dt} = P(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = Q(x, y). \quad (2.1)$$

Здесь $P(x, y)$, $Q(x, y)$ — непрерывные функции, определенные в некоторой области G евклидовой плоскости $\mathbb{R}^2$ и имеющие в этой плоскости непрерывные производные не ниже первого порядка.

Область G может быть как ограниченной, так и неограниченной. Если переменные x и y имеют биологический смысл (численность популяций, концентрация веществ), то чаще всего область G является положительным квадрантом евклидовой плоскости, то есть

$$G = \mathbb{R}_+^2 \doteq \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \geq 0, y \geq 0\}.$$

Размеры популяций и концентрации веществ также могут быть ограничены сверху площадью ареала обитания или объемом сосуда, тогда область значений переменных является прямоугольником:

$$G = \mathbb{R}_+^2 \doteq \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \in [0, x_0], y \in [0, y_0]\}.$$

Множество G в $\mathbb{R}^2$, на котором определены координаты (x, y) и задана автономная система (2.1), называется фазовой плоскостью данной системы. Каждое решение $x = x(t)$, $y = y(t)$ системы (2.1) определяет на фазовой плоскости линию (или точку, если функции $x(t)$ и $y(t)$ постоянны). Эта линия или точка называется траекторией или фазовой траекторией системы. Точка $x = x_0$, $y = y_0$ является траекторией тогда и только тогда, когда $P(x^*, y^*) = 0$ и $Q(x^*, y^*) = 0$. Такая точка называется *особой (стационарной)* или *положением равновесия*.

Совокупность всех траекторий при различных начальных значениях переменных называется *фазовым портретом* системы. Построение фазового портрета позволяет сделать вывод о характере изменений переменных x , y без знания аналитических решений этой системы. Для изображения фазового портрета необходимо построить *векторное поле*, то есть совокупность векторов $v(x, y) = (P(x, y), Q(x, y))$ в каждой точке (x, y) фазовой плоскости. Траектории системы (2.1) во всех точках, где $v(x, y) \neq (0, 0)$, касаются векторов этого поля.

Векторное поле помогает построить *метод изоклин*. Изоклиной (линией равного наклона) для системы (2.1) называется геометрическое место точек, где $f(x, y) = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)} = k$, $k = \text{const}$. Для

нескольких k из множества значений функции $f(x, y)$ строим изоклины $f(x, y) = k$, затем через многие точки каждой изоклины проводим короткие отрезки под углом α ($\operatorname{tg} \alpha = k$) к оси Ox . По данному векторному полю строим траектории системы, которые в точках пересечения с каждой изоклиной должны иметь касательные, параллельные отрезкам, построенным на этой изоклине. Особое внимание уделяем построению *главных изоклин*: $k = 0$ или $P(x, y) = 0$ — изоклина вертикальных касательных, $k = \infty$ или $Q(x, y) = 0$ — изоклина горизонтальных касательных. Отметим, что при пересечении главных изоклин получим точку (x^*, y^*) , координаты которой удовлетворяют условиям $P(x^*, y^*) = 0$ и $Q(x^*, y^*) = 0$, то есть особую точку системы.

Для большого класса систем, которые называются *грубыми* системами (это означает, что характер поведения системы не меняется при малом изменении вида уравнения) информацию о типе поведения вблизи особой точки можно получить, исследуя не исходную систему, а систему линейного приближения.

Особые точки линейных систем. Изучается поведение траекторий линейной системы

$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy \quad (2.2)$$

в окрестности особой точки $(0, 0)$. Для исследования системы сначала нужно найти собственные значения λ_1, λ_2 и собственные векторы матрицы

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}.$$

Определение 2.1. *Собственным вектором* матрицы A называется такой ненулевой вектор $h \in \mathbb{R}^k$, что для некоторого числа λ выполнено равенство

$$Ah = \lambda h.$$

Число λ называется *собственным значением* матрицы A , соответствующим собственному вектору h .

Для нахождения собственных значений нужно решить *характеристическое уравнение*

$$\det(A - \lambda E) = 0,$$

где E — единичная матрица k -го порядка, $\det(A - \lambda E)$ — определитель матрицы $A - \lambda E$.

Возможны следующие случаи:

1. Собственные значения λ_1, λ_2 вещественны, различны и одного знака. Из курса линейной алгебры известно, что в этом случае систему (2.2) при помощи линейного преобразования

$$\xi = \alpha x + \beta y, \quad \eta = \gamma x + \delta y$$

можно привести к каноническому виду

$$\dot{\xi} = \lambda_1 \xi, \quad \dot{\eta} = \lambda_2 \eta. \quad (2.3)$$

Система (2.3) имеет общее решение $\xi(t) = C_1 e^{\lambda_1 t}$, $\eta(t) = C_2 e^{\lambda_2 t}$, где C_1 и C_2 — произвольные постоянные. Исключая t , получаем уравнение траекторий:

$$\eta = C_2 \left(\frac{\xi}{C_1} \right)^{\frac{\lambda_2}{\lambda_1}} \quad \text{при } \lambda_1 \neq 0 \quad (2.4)$$

и $\eta = 0$ при $\lambda_1 = 0$. Если $|\lambda_2| > |\lambda_1|$, то траектории похожи на дуги парабол, касающихся оси $O\xi$, если $|\lambda_2| < |\lambda_1|$, то траектории касаются оси $O\eta$. Координатные полуоси также являются траекториями. Особая точка называется *узлом* (рис.2.1).

Если $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 < 0$, то по каждой траектории происходит движение к точке $(0, 0)$ (устойчивый узел); если $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0$, то по каждой траектории точка $(\xi(t), \eta(t))$ удаляется от начала координат (неустойчивый узел). Направление движения указывается стрелками на траекториях.

2. Собственные значения λ_1, λ_2 вещественны и разных знаков. В этом случае в формуле (2.4) степень $\frac{\lambda_2}{\lambda_1}$ отрицательная, поэтому траектории (кроме идущих по координатным полуосям) похожи на гиперболы. Особая точка называется *седлом* (рис.

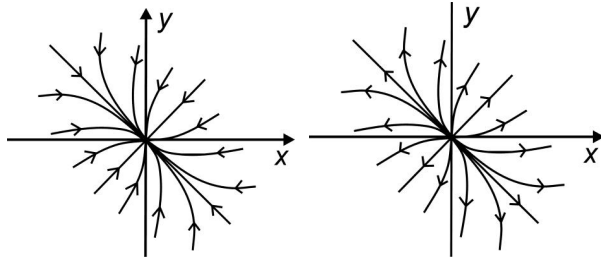


Рис. 2.1. Устойчивый и неустойчивый узел

2.2). Седло всегда неустойчиво, так как одно из собственных значений $\lambda_i > 0$. Если $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 > 0$, то $\xi(t) = C_1 e^{\lambda_1 t} \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, поэтому по обеим половинам оси $O\xi$ движение направлено к началу координат. Далее, $\eta(t) = C_2 e^{\lambda_2 t} \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$, значит по обеим половинам оси $O\eta$ движение направлено от начала координат.

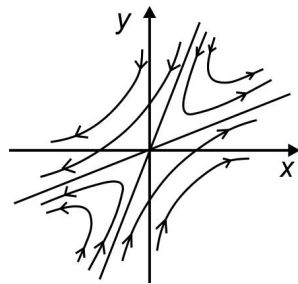


Рис. 2.2. Седлю

3. Собственные значения $\lambda_1 = \lambda_2 \neq 0$. Если матрица A имеет два линейно-независимых собственных вектора (то есть два вектора h_1, h_2 таких, что $h_1 \neq Ch_2$), то система (2.2) приводится к каноническому виду (2.3). В этом случае из формулы (2.4) получаем, что $\eta = C\xi$, то есть траекториями системы являются полупрямые с концом в начале координат (если $\lambda_1 = \lambda_2 < 0$). Если $\lambda_1 = \lambda_2 > 0$, движение по полупрямым удаляется от начала координат. Особая

точка называется *дикритическим узлом* (рис. 2.3).

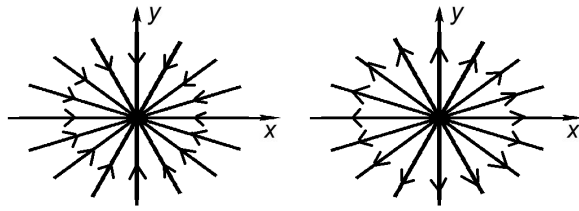


Рис. 2.3. Дикритический узел

Если же матрица A имеет только один собственный вектор, то система (2.2) приводится к виду

$$\dot{\xi} = \lambda\xi + \eta, \quad \dot{\eta} = \lambda\eta. \quad (2.5)$$

Общее решение $y_2 = C_2 e^{\lambda t}$, $y_1 = C_1 e^{\lambda t} + C_2 t e^{\lambda t}$. Уравнение траекторий

$$y_1 = \frac{C_1}{C_2} y_2 + \frac{1}{\lambda} y_2 \ln y_2 C_2, \quad y_2 = 0.$$

Особая точка называется *вырожденным узлом* (рис. 2.4). Узлы двух последних типов являются устойчивыми, если $\lambda_1 = \lambda_2 < 0$ и неустойчивыми, если $\lambda_1 = \lambda_2 > 0$.

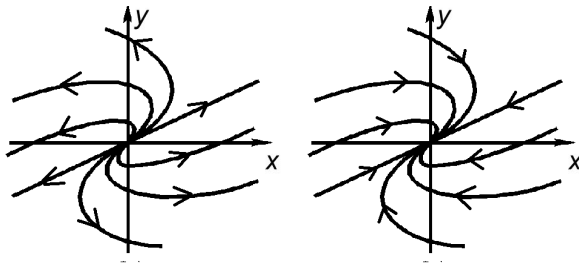


Рис. 2.4. Вырожденный устойчивый и вырожденный неустойчивый узел

4. Собственные значения λ_1, λ_2 — комплексно-сопряженные.

Пусть $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$, $\beta \neq 0$. Можно показать (см. [9], [14]), что систему (2.2) можно привести к следующему уравнению в полярной системе координат (r, φ) : $\frac{dr}{d\varphi} = \frac{\alpha r}{\beta}$. Последнее уравнение имеет решение

$$r = Ce^{\frac{\alpha}{\beta}\varphi}, \quad (2.6)$$

где C — произвольная постоянная.

В случае $\alpha = 0$, то есть $\lambda_{1,2} = \pm i\beta$ из (2.6) следует, что траекториями системы являются окружности с центром в начале координат $r = \text{const}$. Особая точка называется *центром* (рис. 2.5).

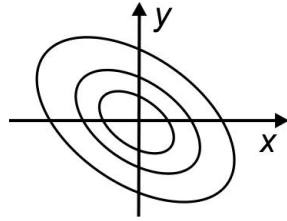


Рис. 2.5. Центр

Если $\alpha \neq 0$, то траектории системы (2.8) являются логарифмическими спиралями, которые делают бесконечно много оборотов вокруг начала координат. Особая точка называется *фокусом* (рис. 2.6). Если $\alpha < 0$, фокус устойчивый и если $\alpha > 0$, то неустойчивый.

5. Матрица A имеет одно или два собственных значения, равных нулю. В этом случае у системы бесконечно много особых точек и систему с такой матрицей легко решить. Различные типы всех точек описаны в [8]. Здесь мы не приводим это описание, поскольку данная система не является грубой, то есть добавление в систему слагаемых, малых по сравнению с линейными, приводит к резкому изменению картины траекторий.

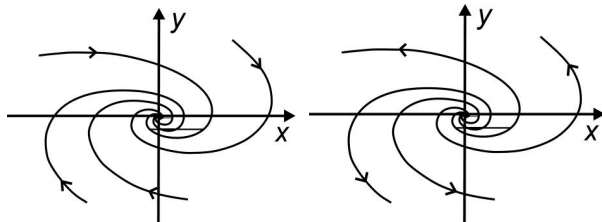


Рис. 2.6. Устойчивый и неустойчивый фокус

Отметим, что состояние равновесия центр также является негрубым. При малом изменении параметров правой части системы он переходит в устойчивый или неустойчивый фокус. Всего существует пять типов грубых состояний равновесия: устойчивый узел, неустойчивый узел, устойчивый фокус, неустойчивый фокус и седло.

Чтобы выяснить расположение траекторий в исходных координатах (x, y) , не нужно находить линейное преобразование, связывающее эти координаты с новыми координатами (ξ, η) . Тип особой точки и ее устойчивость или неустойчивость определяются по собственным значениям матрицы A . Для узла и седла прямолинейные траектории всегда располагаются по направлениям собственных векторов. В случае узла с $\lambda_1 \neq \lambda_2$ кривые касаются в точке $(0, 0)$ того собственного вектора, у которого модуль собственного значения меньше. Для построения фокуса нужно в точке $x = 1, y = 0$ (или в точке $x = 0, y = 1$) построить вектор скорости $(\dot{x}, \dot{y})$, тогда траектория системы, проходящая через данную точку, касается в этой точке построенного вектора. Далее она делает обороты вокруг особой точки, приближаясь к ней в случае устойчивости и удаляясь в случае неустойчивости.

Пример 2.1. Определить тип особой точки и построить траектории системы

$$\frac{dx}{dt} = 2x + y, \quad \frac{dy}{dt} = 3x + 4y. \quad (2.7)$$

Решение. Составим характеристическое уравнение:

$$\det(A - \lambda E) = \begin{vmatrix} 2 - \lambda & 1 \\ 3 & 4 - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

$$(2 - \lambda)(4 - \lambda) - 3 = 0, \quad \lambda^2 - 6\lambda + 5 = 0.$$

Корнями уравнения являются $\lambda_1 = 1$ и $\lambda_2 = 5$, то есть собственные значения вещественные, различные и одного знака. Поэтому особая точка — узел. Найдем собственный вектор, отвечающий собственному значению $\lambda_1 = 1$ — это вектор $h_1 = (1, -1)^*$, собственному значению $\lambda_2 = 5$ отвечает собственный вектор $h_2 = (1, 3)^*$. На плоскости (x, y) строим прямые, направленные вдоль этих векторов и после этого строим траектории системы, касающиеся в начале координат первой из этих прямых, так как $|\lambda_1| < |\lambda_2|$. Так как $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0$, то по каждой траектории точка $(x(t), y(t))$ удаляется от начала координат, то есть узел неустойчивый.

Пример 2.2. Определить тип особой точки и построить траектории системы

$$\frac{dx}{dt} = x - 4y, \quad \frac{dy}{dt} = 2y - 3x. \quad (2.8)$$

Решение. Составим характеристическое уравнение:

$$\det(A - \lambda E) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & -4 \\ -3 & 2 - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

$$(1 - \lambda)(2 - \lambda) - 12 = 0, \quad \lambda^2 - 3\lambda - 10 = 0.$$

Решениями уравнения являются числа $\lambda_1 = -2$ и $\lambda_2 = 5$, то есть собственные значения вещественные, различные и разных знаков. Особая точка — седло. Собственному значению $\lambda_1 = -2$ отвечает собственный вектор $h_1 = (4, 3)^*$, а значению $\lambda_2 = 5$ — собственный вектор $h_2 = (1, -1)^*$. На плоскости (x, y) построим прямые, направленные вдоль этих векторов — это прямые $y = \frac{3}{4}x$ и $y = -x$. Так как

собственное значение $\lambda_1 = -2$ отрицательное, то движение по прямой $y = \frac{3}{4}x$ направлено к началу координат, движение по прямой $y = -x$ — от начала координат.

Метод линеаризации системы в окрестности стационарного состояния.

Вернемся к рассмотрению биологических моделей, заданных системой двух автономных дифференциальных уравнений общего вида (2.1).

Так же, как и для линейных систем, координаты особых точек определяются из уравнений

$$P(x^*, y^*) = 0, \quad Q(x^*, y^*) = 0.$$

Поведение траекторий системы (2.1) на фазовой плоскости исследовано в работах французского математика Анри Пуанкаре (1854–1912 гг.) и русского математика и механика Александра Михайловича Ляпунова (1857–1918 гг.).

А. М. Ляпунов показал, что в большинстве случаев анализ устойчивости стационарных состояний нелинейной системы можно заменить анализом устойчивости системы линейного приближения, то есть линейной системы с матрицей $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$, где

$$a = P'_x(x^*, y^*), \quad b = P'_y(x^*, y^*), \quad c = Q'_x(x^*, y^*), \quad d = Q'_y(x^*, y^*).$$

Если для матрицы A оба собственных значения имеют отличные от нуля вещественные части, то есть $\operatorname{Re} \lambda_1 \neq 0$, $\operatorname{Re} \lambda_2 \neq 0$, то систему (2.1) называют *грубой системой*.

Теорема. Если система (2.1) грубая и $\lambda_1 \neq \lambda_2$, то особая точка (x^*, y^*) системы (2.1) имеет тот же тип, что и для линейной системы (2.2) с матрицей A . При этом сохраняются направления подхода траекторий к особой точке (но прямолинейные траектории могут замениться кривыми), направления закручивания и устойчивость.

Если $\lambda_1 = \lambda_2$, то, чтобы теорема была верна, нужно дополнительно потребовать, чтобы функции $P(x, y)$ и $Q(x, y)$ имели в области G непрерывные производные не ниже второго порядка.

Следствие. 1. Если *оба собственных значения имеют отрицательную вещественную часть*, то состояние равновесия (x^*, y^*) системы (2.1) *устойчиво*.

2. Если *хотя бы одно собственное значение имеет положительную вещественную часть*, то состояние равновесия (x^*, y^*) системы (2.1) *неустойчиво*.

Пример 4.3. Найти и исследовать особые точки данных систем. Нарисовать приблизительное расположение интегральных кривых на плоскости (x, y) .

$$\dot{x} = x^2 + y^2 - 2, \quad \dot{y} = x - y. \quad (2.9)$$

Решение. Чтобы найти особые точки системы (2.9), решим систему алгебраических уравнений:

$$x^2 + y^2 - 2 = 0, \quad x - y = 0.$$

Из второго уравнения выразим y и подставим в первое: $2x^2 - 2 = 0$. Следовательно, $x = y = \pm 1$. Получили две особые точки системы: $M_1 = (1, 1)$, $M_2 = (-1, -1)$.

Найдем производные функций

$$P(x, y) = x^2 + y^2 - 2 \quad \text{и} \quad Q(x, y) = x - y$$

по переменным x и y (при дифференцировании по x считаем, что y — фиксированная постоянная и наоборот):

$$P'_x(x, y) = 2x, \quad P'_y(x, y) = 2y, \quad Q'_x(x, y) = 1, \quad Q'_y(x, y) = -1.$$

Найдем значения этих производных в точке $M_1 = (1, 1)$ составим из них матрицу A_1 :

$$A_1 = \begin{pmatrix} 2 & 2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}.$$

Собственные значения A_1 находим из характеристического уравнения

$$\det(A_1 - \lambda E) = \begin{vmatrix} 2 - \lambda & 2 \\ 1 & -1 - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

$$(2 - \lambda)(-1 - \lambda) - 2 = 0, \quad \lambda^2 - \lambda - 4 = 0.$$

Следовательно, собственные значения $\lambda_{1,2} = \frac{1 \pm \sqrt{17}}{2}$ вещественны и разных знаков, поэтому особая точка $M_1 = (1, 1)$ — седло. Собственные векторы, отвечающие этим значениям, равны $h_1 = (1, \frac{-3 + \sqrt{17}}{4})$ и $h_2 = (1, \frac{-3 - \sqrt{17}}{4})$.

Матрицу A_2 составим из производных функций $P(x, y)$ и $Q(x, y)$ в точке $M_2 = (-1, -1)$:

$$A_2 = \begin{pmatrix} -2 & -2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}.$$

Тогда

$$\det(A_2 - \lambda E) = \begin{vmatrix} -2 - \lambda & -2 \\ 1 & -1 - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

$$(-2 - \lambda)(-1 - \lambda) + 2 = 0, \quad \lambda^2 + 3\lambda + 4 = 0.$$

Находим $\lambda_{1,2} = \frac{-3 \pm \sqrt{7}i}{2}$, то есть собственные значения — комплексно-сопряженные, поэтому особая точка $M_2 = (-1, -1)$ — фокус. Вещественная часть $\operatorname{Re} \lambda_{1,2} = -\frac{3}{2} < 0$, поэтому фокус устойчивый.

Ответ: В точке $M_1 = (1, 1)$ — седло, в точке $M_2 = (-1, -1)$ — фокус.

Модель Лотки–Вольтерра. Рассмотрим классическую модель взаимодействия видов «хищник–жертва», которую независимо друг от друга предложили американский математик и демограф Альфред джеймс Лотка (1925 г.) и итальянский математик и механик Вито Вольтерра (1926 г.).

Пусть в некотором замкнутом районе живут хищники и жертвы, например, зайцы и волки. Зайцы могут питаться только растительной пищей, которая имеется всегда в достаточном количестве. Волки могут питаться только зайцами. Обозначим число зайцев через x и число волков через y . У зайцев количество пищи неограничено, поэтому можно предположить, что они размножаются со скоростью, пропорциональной их количеству, то есть со скоростью αx . Будем предполагать, что рождаемость зайцев превышает их смертность, тогда $\alpha > 0$. Также предполагаем, что убыль зайцев пропорционально количеству встреч зайцев и волков, то есть произведению xy . В свою очередь, число волков растет тем быстрее, чем чаще происходят их встречи с зайцами, то есть оно также пропорционально xy . Также имеет место процесс естественной смертности волков со скоростью, пропорциональной их количеству. Таким образом, получаем систему уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = (\alpha - \beta y)x, \quad \frac{dy}{dt} = (-\gamma + \delta x)y. \quad (2.10)$$

Приравнивая правые части уравнений (2.10) к нулю, найдем координаты неподвижных точек системы: $M_1 = (0, 0)$, $M_2 = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$. Поскольку все коэффициенты системы предполагаются положительными, точка M_2 расположена в положительном квадранте фазовой плоскости. Составим матрицу A из частных производных функций

$$P(x, y) = (\alpha - \beta y)x, \quad Q(x, y) = (-\gamma + \delta x)y :$$

$$A = \begin{pmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \delta y & -\gamma + \delta x \end{pmatrix}.$$

В точке $M_1 = (0, 0)$ матрица A диагональна и имеет вид

$$A_1 = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix}.$$

Собственные значения A_1 равны $\lambda_1 = \alpha > 0$ и $\lambda_2 = -\gamma < 0$ — вещественны и разных знаков, поэтому особая точка $M_1 = (0, 0)$ — седло. Собственные векторы $h_1 = (1, 0)^*$, $h_2 = (0, 1)^*$.

Найдем матрицу из частных производных в точке $M_2 = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$:

$$A_2 = \begin{pmatrix} 0 & -\beta\frac{\gamma}{\delta} \\ \delta\frac{\alpha}{\beta} & 0 \end{pmatrix}.$$

Характеристическое уравнение для матрицы A_2 имеет вид

$$\lambda^2 + \alpha\gamma = 0,$$

его корни $\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{\alpha\gamma}i$ имеют нулевую вещественную часть, поэтому особая точка — центр.

Недостатком рассмотренной модели является неустойчивость решений по отношению к малым случайным воздействиям. Следующая модификация данной системы лишена этого недостатка.

Модель «хищник–жертва», учитывающая самоограничение в росте обеих популяций. Рассмотрим систему

$$\frac{dx}{dt} = (\alpha - \beta y - cx)x, \quad \frac{dy}{dt} = (-\gamma + \delta x - dy)y, \quad (2.11)$$

которая отличается от системы (2.10) наличием в правой части слагаемых $-cx^2$, $-dy^2$. Такие слагаемые появляются в силу того, что популяция жертв не может расти неограниченно даже при отсутствии хищников из-за ограниченности пищевых ресурсов и ареала существования. Подобные «самоограничения» накладываются и на популяцию хищников.

Пример 2.4. Исследовать особые точки системы, задающей модель отбора одного из двух равноправных видов

$$\frac{dx}{dt} = ax - \gamma xy, \quad \frac{dy}{dt} = ay - \gamma xy. \quad (2.12)$$

Здесь a — коэффициент репродукции, γ — вероятность гибели в результате встречи. Нарисовать фазовый портрет системы и показать, что стационарные решения зависят не только от параметров, но и от начальных условий системы.

Решение. Чтобы найти особые точки системы (2.12), приравняем к нулю правые части:

$$ax - \gamma xy = 0, \quad ay - \gamma xy = 0.$$

Имеем две особые точки: $M_1 = (0, 0)$ и $M_2 = (a/\gamma, a/\gamma)$.

Характеристическое уравнение системы (2.12) в точке $M_1 = (0, 0)$ имеет вид

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & 0 \\ 0 & a - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

следовательно, $\lambda_1 = \lambda_2 = a$ и особая точка $M_1 = (0, 0)$ — неустойчивый узел. Для $M_2 = (a/\gamma, a/\gamma)$ имеем характеристическое уравнение

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -a \\ -a & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 - a^2 = 0.$$

Следовательно, $\lambda_{1,2} = \pm a$ (корни вещественны и разных знаков) и особая точка M_2 — седло.

ЗАДАЧИ.

2.1. Методом изоклин начертить на плоскости (x, y) траектории данных систем вблизи точки $(0, 0)$ и по чертежу выяснить, устойчиво ли нулевое решение.

- 1) $\dot{x} = -x, \dot{y} = -2y$.
- 2) $\dot{x} = x, \dot{y} = 2y$.
- 3) $\dot{x} = -x, \dot{y} = y$.
- 4) $\dot{x} = -y, \dot{y} = 2x^3$.
- 5) $\dot{x} = y, \dot{y} = x^3(1 + y^2)$.

В задачах 2.2 – 2.7 исследовать особые точки систем. Дать чертеж расположения интегральных кривых на плоскости (x, y) .

- 2.2.** $\dot{x} = 3x, \dot{y} = 2x + y$.
- 2.3.** $\dot{x} = 2x - y, \dot{y} = x$.
- 2.4.** $\dot{x} = x + 3y, \dot{y} = -6x - 5y$.
- 2.5.** $\dot{x} = x, \dot{y} = 2x - y$.
- 2.6.** $\dot{x} = -2x - 5y, \dot{y} = 2x + 2y$.

2.7. $\dot{x} = 3x + y, \dot{y} = y - x.$

В задачах 2.8 – 2.12 найти и исследовать особые точки данных систем. Нарисовать приблизительное расположение интегральных кривых на плоскости (x, y) .

2.8. $\dot{x} = 4y^2 - x^2, \dot{y} = 2xy - 4y - 8.$

2.9. $\dot{x} = 2y, \dot{y} = x^2 - y^2 - 1.$

2.10. $\dot{x} = y + \sqrt{1 + 2x^2}, \dot{y} = x + y + 1.$

2.11. $\dot{x} = x^2 - y, \dot{y} = \ln(1 - x + x^2) - \ln 3.$

2.12. $\dot{x} = (2x - y)(x - 2), \dot{y} = xy - 2.$

2.13. Нарисовать фазовый портрет системы «хищник–жертва»

$$\frac{dx}{dt} = (4 - 0,5y)x, \quad \frac{dy}{dt} = (-1 + x)y.$$

2.14. Показать, что система (2.11) имеет два состояния равновесия — нулевое и ненулевое, причем нулевое состояние представляет собой неустойчивый узел. Доказать, что при выполнении неравенства

$$\left(\alpha d(c - d) + \gamma c(\beta + d)\right)^2 < 4\beta\delta(\alpha d + \gamma\beta)(\alpha\delta - \gamma d)$$

система имеет ненулевую особую точку — устойчивый фокус, а при изменении знака неравенства на обратный точка становится устойчивым узлом.

2.15. Найти и исследовать особые точки системы

$$\frac{dx}{dt} = (2 - y - x)x, \quad \frac{dy}{dt} = (-3 + x - y)y.$$

Нарисовать фазовый портрет.

2.16. Исследовать особые точки триггерной системы, описывающей явление конкуренции между двумя одинаковыми видами

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 - x_1x_2 - ax_1^2, \quad \frac{dx_2}{dt} = x_2 - x_1x_2 - ax_2^2 \quad (a > 0).$$

Нарисовать фазовый портрет системы и показать, что стационарные решения зависят не только от параметров, но и от начальных условий системы.

§ 3. МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ, СОСТОЯЩИХ ИЗ ДВУХ ВИДОВ

Основателем математической теории взаимодействия биологических сообществ является итальянский математик Вито Вольтерра. В основу уравнений, описывающих взаимодействия нескольких видов, положены следующие предположения.

Гипотезы Вольтерра. 1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени регламентировано.

2. В единицу времени погибает постоянная доля особей каждого вида.

3. Хищные виды поедают жертв, причем количество жертв, съеденных в единицу времени, пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, то есть произведению количества хищников на количество жертв.

4. Если пища имеется в ограниченном количестве, то доля пищи, потребляемой одним из видов в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида.

5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, то прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида.

6. Если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, то есть за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи.

Тогда изменение численностей x_1 и x_2 двух видов могут быть описаны уравнениями:

$$\frac{dx_1}{dt} = a_1x_1 + b_{12}x_1x_2 - c_1x_1^2, \quad \frac{dx_2}{dt} = a_2x_2 + b_{21}x_1x_2 - c_2x_2^2. \quad (3.1)$$

Здесь a_1, a_2 — постоянные собственной скорости роста видов, c_1, c_2 — постоянные самоограничения численности (внутривидовой конкуренции), b_{12}, b_{21} — постоянные взаимодействия видов. Знаки параметров b_{12}, b_{21} определяют тип взаимодействия видов.

Е. Одумом предложена классификация взаимодействия видов по результатам этих взаимодействий. Согласно его классификации оценивать взаимоотношения следует как положительные, отрицательные или нейтральные в зависимости от того, возрастает, убывает или остается неизменной численность одного вида в присутствии другого. Тогда основные типы взаимодействия следующие:

1. Симбиоз — взаимно благоприятное взаимоотношение между организмами — наблюдается при $b_{12} > 0$, $b_{21} > 0$ (грибы и деревья, рак отшельник и актиния, пьювка и омар).

2. Комменсализм — симбиотическое взаимоотношение между двумя видами, когда один вид питается за счет другого, не нанося ему никакого ущерба — наблюдается при $b_{12} > 0$, $b_{21} = 0$ (рыба-прилипала и акула, уسونгие рачки и киты, береза и молодая ель).

3. Хищник–жертва — основной тип вертикальных взаимоотношений между организмами, при которых по пищевым цепям передаются вещество и энергия — $b_{12} > 0$, $b_{21} < 0$ (волки и зайцы, лисы и полевки, караси и щуки).

4. Аменсализм — тип межвидовых взаимоотношений, при которых один из совместно обитающих видов угнетает другой, не получая от этого ни вреда, ни пользы — $b_{12} = 0$, $b_{21} < 0$ (деревья и трава).

5. Конкуренция — антагонистические отношения, связанные с борьбой за существование, за доминирование, за пищу и другие ресурсы — $b_{12} < 0$, $b_{21} < 0$ (сосемтно проживающие близкородственные или сходные экологические виды).

6. Нейтрализм — тип межвидовых взаимоотношений, при которых оба вида не оказывают никакого воздействия друг на друга — $b_{12} = 0$, $b_{21} = 0$ (белка и лось, заяц и дождевой червь, дятлы и дрозды).

Уравнения конкуренции .

$$\dot{x}_1 = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1), \quad (3.2)$$

$$\dot{x}_2 = x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2). \quad (3.3)$$

Система имеет четыре стационарные точки: $M_1 = (0, 0)$ — неустойчивый узел; $M_2 = (0, a_2/c_2)$ — седло при $a_1 > b_{12}a_2/c_2$ и устойчивый

узел при $a_1 < b_{12}a_2/c_2$. Данное неравенство означает, что вид вымирает, если его собственная скорость роста меньше некоторой критической величины. Далее, $M_3 = (a_1/c_1, 0)$ — седло при $a_2 > b_{21}a_1/c_1$ и устойчивый узел при $a_2 < b_{21}a_1/c_1$. $M_4 = (x_1^*, x_2^*)$, где

$$x_1^* = \frac{a_1c_2 - a_2b_{12}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}, \quad x_2^* = \frac{a_2c_1 - a_1b_{21}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}.$$

Если $\frac{a_2b_{12}}{c_2} < a_1 < \frac{a_2c_1}{b_{21}}$, то M_4 — устойчивый узел. Из последнего неравенства следует неравенство $b_{21}b_{12} < c_1c_2$, позволяющее сформулировать условие сосуществования видов:

Произведение коэффициентов межпопуляционного взаимодействия меньше произведения коэффициентов внутривидового взаимодействия. Если же $b_{21}b_{12} > c_1c_2$, то особая точка M_4 — седло.

Модель «хищник-жертва» .

$$\dot{x}_1 = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1), \quad (3.4)$$

$$\dot{x}_2 = x_2(a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2). \quad (3.5)$$

Здесь x_1 — жертва, x_2 — хищник. Предполагается, что, кроме рассматриваемого вида жертв хищник x_2 имеет и дополнительные источники питания, поэтому $a_2 > 0$, в отличие от моделей предыдущего параграфа.

Система имеет четыре стационарные точки: $M_1 = (0, 0)$ — неустойчивый узел при любых значениях параметров. $M_2 = (0, a_2/c_2)$ — седло при $a_1c_2 > b_{12}a_2$ и устойчивый узел при $a_1c_2 < b_{12}a_2$. Устойчивость положения равновесия M_2 означает, что хищники могут существовать за счет других источников питания даже, если популяция жертв полностью вымерла. Далее, $M_3 = (a_1/c_1, 0)$ — седло при любых значениях параметров.

$M_4 = (x_1^*, x_2^*)$, где

$$x_1^* = \frac{a_1c_2 + a_2b_{12}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}, \quad x_2^* = \frac{a_2c_1 - a_1b_{21}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}.$$

Если $x_2^* > 0$, то M_4 может быть устойчивым узлом или устойчивым фокусом.

Модель изолированной системы, состоящей из двух видов стволовых клеток (подробное описание модели см. в работе [2]). Рассматривается математическая модель, позволяющая исследовать процессы взаимодействия популяции нормальных клеток и клеток с хромосомными мутациями (аномальных клеток). Если аномальных клеток в культуре будет достаточно много, то имеется риск возникновения рака у пациента. Необходимость разработки таких моделей появилась в связи с интенсивным развитием клеточной трансплантологии и возможностью размножения стволовых клеток в лабораторных условиях.

Рассмотрим изолированную клеточную популяционную систему, состоящую из стволовых клеток человека, культивируемых в лабораторных условиях. Обозначим через $x(t)$ и $y(t)$ размеры популяций соответственно нормальных и аномальных клеток в момент времени t . Аномальными клетками будем называть клетки, имеющие численные аномалии в хромосомном наборе, все остальные клетки будем считать нормальными.

Для одной клетки основной временной характеристикой является клеточный цикл, то есть промежуток времени от момента «рождения» клетки в результате деления материнской клетки до момента ее собственного деления. Длительность клеточного цикла сильно варьируется, поэтому при рассмотрении клеточных популяций будем ориентироваться на среднюю продолжительность клеточного цикла. Пусть τ_1 — средняя продолжительность клеточного цикла в популяции нормальных клеток, τ_2 — средняя продолжительность цикла для аномальных клеток. Отметим, что τ_1 и τ_2 в общем случае разные.

В течении одного клеточного цикла для нормальной клетки может реализоваться один из четырех вариантов развития: клетка может разделиться либо на пару нормальных клеток, либо на пару аномальных клеток, также она может, не разделившись, остаться живой или погибнуть. Для аномальной клетки в течении ее клеточного цикла может реализоваться один из трех вариантов развития: клетка может разделиться на пару аномальных клеток, она может, не разделившись, остаться живой или погибнуть. Обозначим через

a_1 долю клеток в популяции нормальных клеток, погибающих на интервале τ_1 , через a_2 — долю клеток в популяции аномальных клеток, погибающих на интервале τ_2 .

Пусть b_1 — доля клеток в популяции нормальных клеток, разделившихся на интервале времени длиной τ_1 , b_2 — доля клеток в популяции аномальных клеток, разделившихся на интервале длиной τ_2 , c_1 — доля нормальных клеток, переходящих на интервале времени длиной τ_1 в процессе деления в аномальные клетки. Предполагаем, что

$$a_1 \in (0, 1), \quad a_2 \in (0, 1), \quad b_1 \in (0, 1), \quad b_2 \in (0, 1), \quad c_1 \in (0, 1).$$

Из определения данных коэффициентов также следует, что

$$0 < a_1 + b_1 + c_1 < 1, \quad 0 < a_2 + b_2 < 1.$$

Рассмотрим процессы, которые за время τ_1 приводят к изменению численности $x(t)$ нормальных клеток к моменту $x(t + \tau_1)$. За время τ_1 эта популяция уменьшится на количество клеток, которые погибли, равное $Q_1 = a_1 x(t)$, а также на количество клеток, которые выжили и разделились на пару аномальных клеток, равное $Q_2 = c_1 x(t)$. Оставшиеся в популяции клетки можно разделить на две группы: клетки, которые не погибли и разделились на пару нормальных клеток, в количестве $Q_3 = b_1 x(t)$ и клетки, которые не погибли и не разделились за указанный период, их количество равно $d_1 x(t)$. Отметим, что половина новых клеток, появившаяся в результате деления, компенсирует уменьшение численности популяции на величину Q_3 . Таким образом, средняя скорость изменения размера популяции нормальных клеток равна

$$V_1 = \frac{-Q_1 - Q_2 + Q_3}{\tau_1} = \frac{(-a_1 - c_1 + b_1)x(t)}{\tau_1} = q_{11}x(t),$$

где $q_{11} = \frac{-a_1 - c_1 + b_1}{\tau_1}$. Поэтому дифференциальное уравнение, задающее изменение численности популяции нормальных клеток, имеет вид:

$$\dot{x} = q_{11}x. \quad (3.6)$$

Проанализируем изменения в популяции аномальных клеток за время τ_2 . За это время погибло количество клеток $Q_4 = a_2 y(t)$, но за счет разделившихся аномальных клеток к популяции добавляются аномальные клетки в количестве $Q_5 = b_2 y(t)$. Также к популяции добавляются аномальные клетки, появившиеся при делении нормальных, их количество равно $2Q_2 = 2c_1 x(t)$. Поэтому скорость изменения численности популяции аномальных клеток равна

$$V_2 = \frac{-Q_4 + Q_5 + 2Q_2}{\tau_2} = \frac{(-a_2 + b_2)y(t) + 2c_1 x(t)}{\tau_2} = q_{12}x(t) + q_{22}y(t),$$

где

$$q_{12} = \frac{2c_1}{\tau_2}, \quad q_{22} = \frac{-a_2 + b_2}{\tau_2}.$$

Получаем дифференциальное уравнение, задающее изменение численности аномальных клеток:

$$\dot{y} = q_{12}x + q_{22}y. \quad (3.7)$$

Так как средние продолжительности клеточных циклов и все параметры a_1, a_2, b_1, b_2, c_1 постоянные, получили линейную систему с постоянными коэффициентами (3.6), (3.7).

ЗАДАЧИ.

В задачах **3.1-3.3** исследуйте особые точки модели, описывающей конкуренцию двух видов. Нарисуйте фазовый портрет системы и дайте ему интерпретацию в терминах поведения видов.

3.1.

$$\frac{dx}{dt} = (2 - x - 2y)x, \quad \frac{dy}{dt} = (2 - 2x - y)y.$$

3.2.

$$\frac{dx}{dt} = (2 - x - 2y)x, \quad \frac{dy}{dt} = (2 - 3x - y)y.$$

3.3.

$$\frac{dx}{dt} = (1 - 2x - 3y)x, \quad \frac{dy}{dt} = (1 - x - y)y.$$

3.4. Исследуйте особые точки модели, описывающей конкуренцию видов

$$\frac{dx}{dt} = (1 - x - y)x, \quad \frac{dy}{dt} = (a - 4a^2x - y)y$$

при различных значениях $a > 0$. Покажите, что число и тип особых точек меняются при $a = \frac{1}{4}$ и $a = 1$. Нарисуйте типичные фазовые портреты системы при $a = 1/8$, $a = 1/2$, $a = 2$.

3.5. Исследуйте особые точки системы, описывающей модель «хищник-жертва»

$$\frac{dx}{dt} = (3 - x - 5y)x, \quad \frac{dy}{dt} = (1 + 3x - y)y.$$

Нарисуйте фазовый портрет системы и дайте ему интерпретацию в терминах поведения видов.

3.6. Исследуйте особые точки системы, описывающей модель «хищник-жертва»

$$\frac{dx}{dt} = (5 - 3x - y)x, \quad \frac{dy}{dt} = (2 + 3x - y)y.$$

Нарисуйте фазовый портрет системы и дайте ему интерпретацию в терминах поведения видов.

3.7. Исследуйте особые точки системы, описывающей модель комменсализма

$$\frac{dx}{dt} = x + xy - x^2, \quad \frac{dy}{dt} = 2y - y^2.$$

3.8. 1) Покажите, что для системы (3.6), (3.7) выполнено условие квазиположительности.

2) Найдите собственные значения матрицы системы (3.6), (3.7). Покажите, что эта система имеет одну особую точку $(0, 0)$, которая может являться либо устойчивым узлом, либо неустойчивым узлом, либо седлом.

Пусть $\tau_1 = 2$, $\tau_2 = 1$. Нарисуйте фазовый портрет системы при различных значениях параметров:

- 3) $a_1 = 0.3$, $a_2 = 0.3$, $b_1 = 0.5$, $b_2 = 0.6$, $c_1 = 0.1$;
- 4) $a_1 = 0.4$, $a_2 = 0.5$, $b_1 = 0.4$, $b_2 = 0.3$, $c_1 = 0.1$;
- 5) $a_1 = 0.2$, $a_2 = 0.6$, $b_1 = 0.4$, $b_2 = 0.3$, $c_1 = 0.1$.

§ 4. ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Рассмотрим динамические режимы для дискретных моделей изменения численности некоторой популяции [9, с. 45]. Предположим, что размер популяции x_n в момент времени n зависит от численности популяции в некоторые предшествующие моменты времени. Тогда для описания динамики численности популяции можно применить аппарат разностных уравнений. Если при этом внешние и внутренние факторы, определяющие развитие популяции, остаются неизменными по времени, то размер популяции в момент n определяется разностным уравнением:

$$x_n = F(x_{n-1}, x_{n-2}, \dots, x_{n-k}), \quad n = 0, 1, \dots \quad (4.1)$$

Здесь функция F зависит от численности популяции в k предшествующие моменты времени.

Разностное уравнение выглядит особенно просто в случае, когда размер каждого следующего поколения в популяции x_{n+1} зависит только от размера предыдущего поколения x_n . Это справедливо для некоторых видов насекомых, рыб, зоопланктона, однолетних растений. Про эти виды можно сказать, что поколения в них не перекрываются во времени и уравнение (4.1) может быть записано в виде

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad n = 0, 1, \dots, \quad (4.2)$$

где функция f отображает отрезок $[a, b] \subset [0, \infty)$ или интервал $[0, \infty)$ в себя. Предполагаем, что функция f непрерывно-дифференцируемая

(или кусочно-дифференцируемая). В зависимости от поведения данной функции в системе могут возникать различные динамические режимы: монотонное или колебательное приближение к равновесию, циклы различной длины и квазистокхастическое поведение — хаос. Приведем основные определения.

Решением уравнения (4.2) называется любая последовательность $\{x_n\}_{n=0}^{\infty}$, удовлетворяющая данному разностному уравнению при любом $n = 0, 1, 2, \dots$. Разным начальным значениям x_0 соответствуют разные решения.

Модель роста по закону геометрической прогрессии. Закон Мальтуса.

Томас Роберт Мальтус (1766–1834) — английский священник и ученый, демограф и экономист, автор теории, согласно которой неконтролируемый рост населения должен привести к голоду на земле.

Предположим, что численность некоторой популяции в следующем поколении (или в другой момент времени) прямо пропорциональна размеру популяции в текущем поколении (в данный момент времени), то есть

$$x_{n+1} = ax_n, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где a — коэффициент пропорциональности, который определяет темпы роста. Тогда, если мы знаем размер популяции x_0 в начальный момент времени, то можем вычислить последовательно:

$$\begin{aligned} x_1 &= ax_0, & x_2 &= ax_1 = a^2x_0, & x_3 &= ax_2 = a^3x_0, \dots, \\ x_n &= ax_{n-1} = a^n x_0, \end{aligned}$$

то есть популяция размножается по закону геометрической прогрессии.

Пусть $x_0 > 0$. Если $a > 1$, то размер популяции неограниченно увеличивается, так как

$$\lim_{n \rightarrow \infty} a^n = \infty.$$

Если $a < 1$, то популяция вымирает, поскольку $\lim_{n \rightarrow \infty} a^n = 0$. Наконец, если $a = 1$, то размер популяции не изменяется, потому что $x_n = x_0$.

Эта модель хорошо работает для небольших популяций в крупных средах и мы должны изменить эту модель для ограниченной среды.

Модель ограниченного роста (дискретная логистическая модель)

Предположим, что существует максимальный уровень K размера популяции такой, что при его достижении в следующий момент произойдет исчезновение популяции. Параметр K называют параметром аннигиляции или емкостью среды.

Модель, которая отражает это предположение, может быть записана в виде

$$x_{n+1} = ax_n \left(1 - \frac{x_n}{K}\right).$$

Отметим, что если x_n близко к нулю, то значение $1 - \frac{x_n}{K}$ близко к 1 и популяция размножается приблизительно по геометрической прогрессии $x_{n+1} \approx \lambda x_n$. Если же $x_n \geq K$, то $x_{n+1} \leq 0$, то есть размер популяции неположительный. Это означает, что популяция исчезает.

Для удобства в дальнейшем будем предполагать, что величина x_n представляет долю от размера всей популяции, принимая максимальное значение $K = 1$ и полагая, что $x_n \in [0, 1]$. Таким образом, мы приходим к модели, задаваемой уравнением

$$x_{n+1} = ax_n(1 - x_n), \quad n = 0, 1, \dots \quad (4.3)$$

которое называется *дискретным логистическим уравнением*. Параметр $a \in (0, 4]$ зависит от специфики вида популяции и отвечает за темпы роста. Отметим, что при $a \in (0, 4]$ функция $f(x) = ax(1 - x)$ переводит отрезок $[0, 1]$ в отрезок $[0, \frac{a}{4}] \subseteq [0, 1]$.

Определение 4.1. Точка x^* называется *положением равновесия (неподвижной точкой)* уравнения (4.2), если $f(x^*) = x^*$.

Чтобы найти неподвижные точки логистического уравнения, решим уравнение $ax(1-x) = x$:

$$ax - ax^2 - x = 0, \quad x(a - ax - 1) = 0,$$

следовательно, $x_1^* = 0$ и $x_2^* = \frac{a-1}{a}$. Вторая точка x_2^* положительная, если $a > 1$.

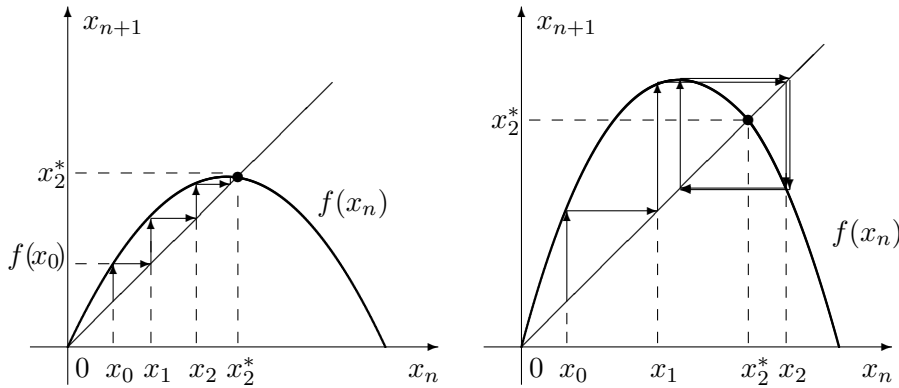


Рис. 4.1. Различные типы поведения решений дискретного логистического уравнения. На рисунке слева решение приближается к равновесному состоянию x_2^* , на правом рисунке решение приближается к циклу длины два

Неподвижные точки также можно найти графически. Для этого нарисуете график функции $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ и найдем его точки пересечения с биссектрисой первого координатного угла $x_{n+1} = x_n$. Отметим, что графиком $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ является парабола, ветви которой направлены вниз, эта парабола пересекает ось Ox_n в точках $x_n = 0$, $x_n = 1$ и имеет вершину в точке $(\frac{1}{2}, \frac{a}{4})$.

На рисунке 4.1 также показано, как находить значения x_n в последовательные моменты времени. Пусть начальный размер популяции равен $x_0 > 0$, тогда $x_1 = f(x_0)$ задает значение численности

этой популяции в момент времени $n = 1$. Следующее значения численности популяции x_2 находится из равенства $x_2 = f(x_1)$, то есть величина x_1 из значения функции $f(x_0)$ должна стать аргументом функции. Чтобы показать это на графике, проведем перпендикуляр от точки $(x_0, f(x_0))$ до пересечения с биссектрисой — получим точку на биссектрисе (x_1, x_1) . По величине x_1 находим значение $x_2 = f(x_1)$, проводим перпендикуляр от точки $(x_1, f(x_1))$ до пересечения с биссектрисой — точки (x_2, x_2) и так далее.

На рисунке слева изображен случай, когда траектория решения сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания, на рисунке справа решение приближается к циклу длины два. Описанный здесь графический метод построения траектории решения называют лестницей Ламерея.

Модель Морана–Риккера

Говорят, что логистическое уравнение биологически некорректно, поскольку, если $x_0 > 1$, то значение x_1 отрицательно. Чтобы исправить положение, в дискретном логистическом уравнении, в качестве $f(x)$ нужно взять функцию, стремящуюся к нулю при $x \rightarrow +\infty$. Такая зависимость была предложена Мораном в 1950 г. для численности насекомых и Риккером в 1952 г. для рыбных популяций:

$$x_{n+1} = x_n \exp \left\{ r \left(1 - \frac{x_n}{K} \right) \right\}. \quad (4.4)$$

Несложно проверить, что в данной модели неподвижными точками являются $x_1^* = 0$ и $x_2^* = K$. По рисунку 4.2 видно, что траектория любого решения, выходящая из точки $x_0 > 0$, с течением времени приближается к неподвижной точке $x_2^* = K$ (такое поведение решений будет в случае, когда уравнение не имеет периодических точек).

Кроме перечисленных выше моделей, **к наиболее известным дискретным моделям** можно отнести следующие (см. [6]):

1) Модель Костицына — модель, заданная разностным уравнением $x_{n+1} = \frac{ax_n}{1 + bx_n}$;

2) Модель Скеллама — модель, заданная разностным уравнением $x_{n+1} = a(1 - e^{-bx_n})$;

3) Модель Морриса–Варли–Градуэлла — модель, заданная разностным уравнением $x_{n+1} = ax_n^{1-b}$.

В данных моделях параметры a и b положительные.

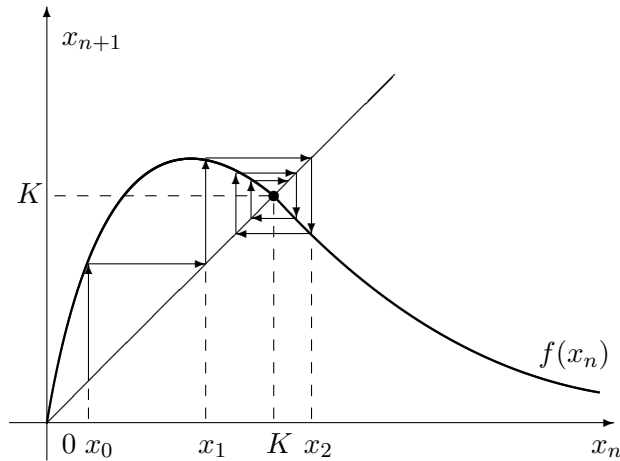


Рис. 4.2. Определение равновесного состояния в дискретной модели Морана–Риккера и лестница Ламерея

Определение 4.2. Положение равновесия x^* называется *устойчивым по Ляпунову*, если для любого $\varepsilon > 0$ найдется $\delta > 0$ такое, что для всех $|x_0 - x^*| < \delta$ неравенство $|x_n - x^*| < \varepsilon$ выполнено при любых $n = 0, 1, \dots$

Если, кроме того, найдется такое $\Delta > 0$, что $\lim_{n \rightarrow \infty} (x_n - x^*) = 0$ для всех $|x_0 - x^*| < \Delta$, то положение равновесия x^* называется *асимптотически устойчивым*.

Обозначим через $O_\Delta(x^*) = (x^* - \Delta, x^* + \Delta)$ окрестность точки x^* радиусом $\Delta > 0$.

Обозначим через $f^k(x) = f(f(f(\dots f(x)))) \dots$ суперпозицию функции $f(x)$, берущуюся k раз. Например, если $f(x) = x^3$, то

$$\begin{aligned} f^2(x) &= f(f(x)) = f(x^3) = (x^3)^3 = x^9, \\ f^3(x) &= f(f(f(x))) = f(x^9) = (x^9)^3 = x^{18}. \end{aligned}$$

Определение 4.3. Положение равновесия x^* называется *неустойчивым*, если существует $\Delta > 0$ такое, что каждая точка из $O_\Delta(x^*) \setminus \{x^*\}$ покидает данную Δ -окрестность за конечное время, то есть для каждого $x \in O_\Delta(x^*) \setminus \{x^*\}$ найдется номер $N = N(x)$, при котором $f^N(x) \notin O_\Delta(x^*)$.

Все остальные положения равновесия, которые не являются ни устойчивыми, ни неустойчивыми, будем называть *полуустойчивыми* (полуустойчивое положение равновесия изображено на рисунке 4.6). Отметим, что мы рассмотрели одну из простейших классификаций неподвижных точек, другая классификация приведена в [15, с. 107-110].

Теорема 4.1. Если $|f'(x^*)| < 1$, то x^* — асимптотически устойчивое положение равновесия; причем, если $0 < f'(x^*) < 1$, то отклонения от положения равновесия монотонно затухают, а если $-1 < f'(x^*) < 0$, то отклонения затухают и траектория совершает затухающие колебания.

Если $|f'(x^*)| > 1$, то x^* — неустойчиво; причем, если $f'(x^*) > 1$, то отклонения монотонно нарастают, а если $f'(x^*) < -1$, то траектория совершает колебания с нарастающей амплитудой.

Если $|f'(x^*)| = 1$, то положение равновесия может быть как устойчивым, так и неустойчивым и требуется дополнительное исследование для определения устойчивости. В этом случае положение равновесия может быть также полуустойчивым (см. рисунок 4.6 и пример 4.7).

Пример 4.1. Найти неподвижные точки уравнения

$$x_{n+1} = x_n^3, \quad n = 0, 1, \dots, \quad (4.5)$$

и исследовать их на устойчивость.

Решение. Здесь $f(x) = x^3$ и неподвижные точки являются решениями уравнения $x^3 = x$, то есть это точки

$$x_1^* = 0, \quad x_2^* = 1, \quad x_3^* = -1.$$

Производная функции $f(x)$ равна $f'(x) = 3x^2$. Найдем значения производной в неподвижных точках:

$$f'(0) = 0, \quad f'(1) = f'(-1) = 3.$$

По теореме 4.1 точка $x_1^* = 0$ устойчива, точки $x_2^* = 1$ и $x_3^* = -1$ неустойчивы, причем для траекторий, выходящих из окрестности точки x_2^* или x_3^* , отклонения от положения равновесия монотонно нарастают.

Периодические точки разностного уравнения и сосуществование циклов различной длины

Определение 4.4. Точка $\beta_0 \in I$ называется *периодической точкой периода* $k \in \mathbb{N}$ для уравнения (4.2), если

$$f^k(\beta_0) = \beta_0 \quad \text{и} \quad f^m(\beta_0) \neq \beta_0 \quad \text{при} \quad m = 1, \dots, k-1.$$

Если $k \geq 2$, то каждая из точек $\beta_m = f^m(\beta_0)$, также является периодической точкой периода k , то есть точки $\beta_0, \dots, \beta_{k-1}$ образуют периодическую траекторию или *цикл* $B = \{\beta_0, \dots, \beta_{k-1}\}$ периода k . Отметим, что положение равновесия x^* образует цикл периода $k = 1$.

Пример 4.2. Найти неподвижные точки уравнения

$$x_{n+1} = x_n^2 - 2, \quad n = 0, 1, \dots,$$

и точки, периодические с периодом 2.

Решение. Неподвижные точки можно найти аналитическим или графическим способом. Чтобы найти эти точки графическим способом, нарисуем график функции $f(x) = x^2 - 2$ и найдем его точки пересечения с биссектрисой первого координатного угла. При пересечении получились точки $x_1^* = -1$, $x_2^* = 2$.

Чтобы найти неподвижные точки аналитическим способом, решим уравнение $f(x) = x$, то есть $x^2 - 2 = x$. Это квадратное уравнение, оно имеет решения $x_1^* = -1$ и $x_2^* = 2$. Для нахождения точек периода два решим уравнение $f^2(x) = x$, где $f(x) = x^2 - 2$. Найдем

$$f^2(x) = (x^2 - 2)^2 - 2 = x^4 - 4x^2 + 2$$

и решим уравнение $x^4 - 4x^2 + 2 = x$, которое сводится к уравнению $x^4 - 4x^2 - x + 2 = 0$. Мы уже знаем два решения этого уравнения ($x_1 = -1$, $x_2 = 2$), так как неподвижные точки обязательно являются точками периода два (и любого другого периода). Чтобы найти остальные корни уравнения, разложим многочлен $x^4 - 4x^2 - x + 2$ на множители:

$$\begin{aligned} x^4 - 4x^2 - x + 2 &= x^2(x^2 - 4) - (x - 2) = \\ &= x^2(x - 2)(x + 2) - (x - 2) = (x - 2)(x^2(x + 2) - 1) = \\ &= (x - 2)(x^3 + 2x^2 - 1) = (x - 2)(x^3 + x^2 + x^2 - 1) = \\ &= (x - 2)(x^2(x + 1) + (x + 1)(x - 1)) = (x - 2)(x + 1)(x^2 + x - 1). \end{aligned}$$

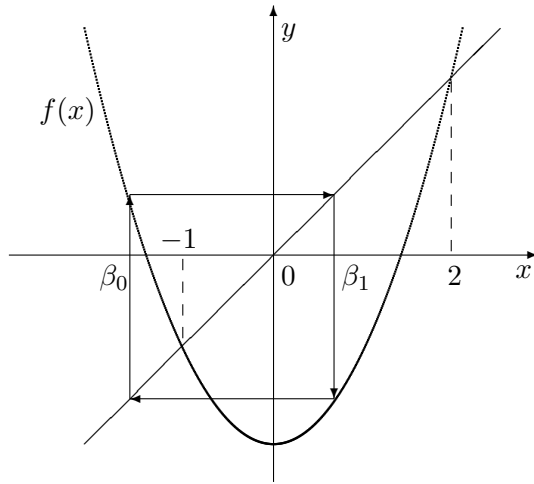


Рис. 4.3. Неподвижные точки $x_1^* = -1$, $x_2^* = 2$ и цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ длины два

Уравнение $x^2 + x - 1 = 0$ имеет корни

$$\beta_0 = \frac{-1 - \sqrt{5}}{2}, \quad \beta_1 = \frac{-1 + \sqrt{5}}{2}.$$

Проверим, что эти точки образуют цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ периода два:

$$f(\beta_0) = \left(\frac{-1 - \sqrt{5}}{2}\right)^2 - 2 = \frac{-1 + \sqrt{5}}{2} = \beta_1,$$

$$f^2(\beta_0) = f(f(\beta_0)) = f(\beta_1) = \left(\frac{-1 + \sqrt{5}}{2}\right)^2 - 2 = \frac{-1 - \sqrt{5}}{2} = \beta_0.$$

Вопрос о *существовании циклов различного периода* для разностного уравнения (4.2) впервые решен в работе А. Н. Шарковского [13]. Чтобы сформулировать основной результат, введем упорядочение натуральных чисел, которое называют *порядком Шарковского*:

$$\begin{aligned} & 3 \succ 5 \succ 7 \succ \dots \succ \\ & \succ 2 \cdot 3 \succ 2 \cdot 5 \succ 2 \cdot 7 \succ \dots \succ \\ & \succ 2^2 \cdot 3 \succ 2^2 \cdot 5 \succ 2^2 \cdot 7 \succ \dots \succ \\ & \succ 2^3 \cdot 3 \succ 2^3 \cdot 5 \succ 2^3 \cdot 7 \succ \dots \succ \\ & \quad \quad \quad \succ \dots \succ \\ & \succ \dots \succ 2^5 \succ 2^4 \succ 2^3 \succ 2^2 \succ 2 \succ 1. \end{aligned} \tag{4.6}$$

Здесь в первой строке выписаны в порядке возрастания все нечетные числа, кроме единицы, во второй строке — произведения нечетных чисел (кроме 1) на 2, в k -й строке сверху записаны произведения нечетных чисел на 2^{k-1} , а в нижней строке представлены только степени двойки в порядке убывания.

Теорема (А. Н. Шарковский [13]). *Пусть $f : I \mapsto I$ — непрерывная функция и пусть уравнение (4.2) имеет цикл длины k . Тогда уравнение (4.2) имеет цикл длины t для всех таких t , что $k \succ t$ в указанном выше порядке (4.6).*

Из теоремы А. Н. Шарковского следует, что если уравнение (4.2) не имеет циклов длины два, то оно не имеет никаких циклов (кроме цикла длины один); а если это уравнение имеет цикл длины три, то оно имеет цикл любой длины.

Утверждение 4.1. *Пусть функция $f(x)$, задающая уравнение*

(4.2), возрастает на интервале (a, b) . Тогда уравнение (4.2) не имеет ни одного цикла длины $k \geq 2$.

Нашей целью также является разобраться в ситуации, когда поведение решения очень нерегулярно. Один из основных результатов (см. [17]) говорит о том, что если существует периодическая точка периода три, то существует несчетное подмножество точек $x \in I$, которые даже не являются «асимптотически периодическими». Эти точки называются хаотическими точками отображения f .

Определение 4.5. Точка x_0 называется *аперидической* точкой отображения $f : I \rightarrow I$, если решение $x_n(x_0)$ уравнения (4.2) ограничено и для каждого натурального k предел $\lim_{n \rightarrow \infty} x_{nk}(\sigma, x_0)$ не существует. Траектория, порожденная аперидической точкой отображения $f : I \rightarrow I$, называется *хаотической*.

Пример 4.3. Пусть

$$f(x) = \begin{cases} ax, & \text{если } x \in [0, 1/2], \\ a(1-x), & \text{если } x \in (1/2, 1], \end{cases}$$

где $a \in (0, 2]$. Доказать, что уравнение (4.2) имеет цикл длины 2, если $a > 1$ и цикл длины 3, если $a > \frac{1+\sqrt{5}}{2}$. Найти неподвижные точки и циклы длины 2 и 3. Построить график функции $f(x)$ при $a = 2$, изобразить на нем цикл длины 3 и решение с начальным условием $x_0 = \frac{\sqrt{2}}{2} \approx 0.707$.

Сначала найдем неподвижные точки разностного уравнения (4.2) с заданной функцией $f(x)$. При $a < 1$ отрезок прямой $y = ax$, $x \in [0, 1/2]$, а следовательно, и весь график функции $y = f(x)$, находится ниже биссектрисы первого координатного угла и имеет с ней только одну общую точку $x_1^* = 0$. Поэтому, если $a < 1$, уравнение (4.2) имеет неподвижную точку $x_1^* = 0$. Если $a = 1$, то отрезок $y = x$, $x \in [0, 1/2]$ полностью лежит на биссектрисе, поэтому неподвижными точками являются все точки этого отрезка.

График функции $y = f(x)$ при $a = 2$ изображен на рисунке 4.4, примерно такой же график будет при всех $a > 1$, то есть (кроме точки $x_1^* = 0$) этот график пересекает биссектрису по отрезку прямой $y = a(1 - x)$, $x \in [1/2, 1]$. Следовательно, неподвижную точку будем находить из уравнения

$$a(1 - x) = x, \quad x \in [1/2, 1].$$

Решая это уравнение, получаем $x_2^* = \frac{a}{a+1}$.

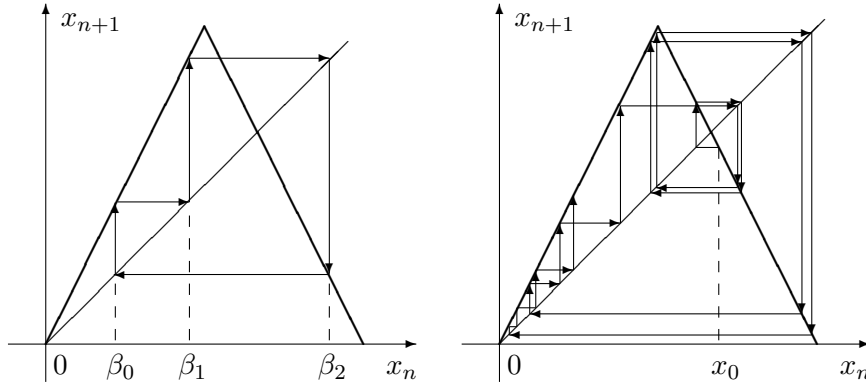


Рис. 4.4. Слева изображен цикл $B = \{\beta_0, \beta_1, \beta_2\} = \{\frac{2}{9}, \frac{4}{9}, \frac{8}{9}\}$ длины три; справа — решение с начальным условием $x_0 = \sqrt{2}/2$, это решение хаотическое

Если $a \leq 1$, то $f(x) \leq \frac{a}{2} \leq \frac{1}{2}$, поэтому

$$f^2(x) = af(x) = \begin{cases} a^2x, & \text{если } x \in [0, 1/2], \\ a^2(1-x), & \text{если } x \in (1/2, 1]. \end{cases}$$

Уравнение $f^2(x) = x$ имеет решения $x_1^* = 0$ при $a < 1$ и $x^* \in [0, 1/2]$, если $a = 1$, которые являются неподвижными точками функции

$f(x)$, поэтому не могут быть точками цикла длины два (и любой длины больше 2).

Найдем цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ длины два при $a > 1$. Пусть $\beta_0 < \beta_1$ и $\beta_0 \in [0, 1/2]$, тогда $\beta_1 = f(\beta_0) = a\beta_0$. Если $\beta_1 \leq 1/2$, то

$$\beta_2 = f(\beta_1) = a^2\beta_0 > \beta_0;$$

в этом случае равенство $\beta_2 = \beta_0$ не может быть выполнено, то есть цикла длины два не существует. Пусть теперь $\beta_0 \in [0, 1/2]$, $\beta_1 > 1/2$, тогда

$$\beta_2 = f(\beta_1) = a(1 - \beta_1) = a(1 - a\beta_0).$$

Уравнение $f^2(\beta_0) = \beta_0$ имеет вид $a(1 - a\beta_0) = \beta_0$, его решение

$$\beta_0 = \frac{a}{a^2 + 1}.$$

Тогда $\beta_1 = a\beta_0 = \frac{a^2}{1 + a^2}$ и $B = \left\{ \frac{a}{1 + a^2}, \frac{a^2}{1 + a^2} \right\}$. Если $1/2 < \beta_0 < \beta_1$, то

$$f^2(\beta_0) = f(\beta_1) = f(a(1 - \beta_0)) = a(1 - a(1 - \beta_0)).$$

Уравнение $f^2(\beta_0) = \beta_0$ имеет решение $\beta_0 = \frac{a}{a + 1}$, которое совпадает с неподвижной точкой функции $f(x)$, поэтому не является точкой цикла длины два.

Цикл $B = \{\beta_0, \beta_1, \beta_2\}$ длины три при $a > 1$ будет при $\beta_0 < \beta_1 < \frac{1}{2}$, $\beta_2 > \frac{1}{2}$ (см. рис. 4.4). При этом, $\beta_1 = a\beta_0$, $\beta_2 = a\beta_1 = a^2\beta_0$ и $\beta_0 = a(1 - \beta_2)$, тогда

$$\beta_0 = a(1 - a^2\beta_0).$$

Из последнего уравнения получаем $\beta_0 = \frac{a}{1 + a^3}$. Следовательно, цикл длины три имеет вид

$$B = \left\{ \frac{a}{1 + a^3}, \frac{a^2}{1 + a^3}, \frac{a^3}{1 + a^3} \right\}.$$

Решая неравенства $\beta_1 < \frac{1}{2}$, $\beta_2 > \frac{1}{2}$ (которые равносильны неравенствам $a^3 - 2a^2 + 1 > 0$ и $a > 1$), получаем, что цикл длины три существует, если $a > \frac{1 + \sqrt{5}}{2}$.

Из результатов работы математиков Т. Ли и Дж. Йорка [17] следует, что если существует цикл длины три, то существует несчетное подмножество точек $x \in [0, 1]$, которые являются хаотическими точками отображения f . Траектория хаотического решения изображена на рисунке 4.4 справа.

Притягивающий и отталкивающий циклы разностного уравнения

Определение 4.6. Цикл $B = \{\beta_0, \dots, \beta_{k-1}\}$ уравнения (4.2) называется *притягивающим*, если существует окрестность U этого цикла такая, что $f(U) \subset U$ и $\bigcap_{n \geq 0} f^n(U) = B$.

В этом случае для каждой точки $x_0 \in U$ траектория $\{f^n(x_0)\}_{n=0}^{\infty}$ распадается на k подпоследовательностей, сходящихся к точкам $\beta_0, \dots, \beta_{k-1}$ соответственно.

Определение 4.7. Цикл B называется *отталкивающим*, если существует его окрестность U , которую каждая точка из множества $U \setminus B$ покидает за конечное время, то есть для каждого $x \in U \setminus B$ найдется номер $N = N(x)$, при котором $f^N(x) \notin U$.

Если отображение f дифференцируемо, существуют простые достаточные условия для различения притягивающих и отталкивающих циклов. Для этого нужно вычислить величину

$$\lambda(B) = f'(\beta_0) \cdot \dots \cdot f'(\beta_{k-1}),$$

называемую *мультипликатором* цикла B .

Утверждение 4.2. Если $|\lambda(B)| < 1$, то цикл B притягивающий, а если $|\lambda(B)| > 1$, то цикл B отталкивающий.

В случае $|\lambda(B)| = 1$ цикл может быть как притягивающим, так и отталкивающим, может иметь место и более сложное поведение траекторий в его окрестности.

Пример 4.4. Для уравнения

$$x_{n+1} = x_n^2 - 1, \quad n = 0, 1, \dots \quad (4.7)$$

найти точки, периодические с периодом два и исследовать их на устойчивость.

Решение. Рассмотрим функцию $f(x) = x^2 - 1$, определяющую данное уравнение. Сначала найдем неподвижные точки уравнения (4.7) — это корни уравнения $x^2 - 1 = x$, то есть точки

$$x_{1,2}^* = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}.$$

Чтобы найти точки, периодические с периодом два, решим уравнение $f^2(x) = x$, то есть $(x^2 - 1)^2 - 1 = x$. Последнее уравнение равносильно уравнению четвертой степени

$$x^4 - 2x^2 - x = 0,$$

которое можно решить, разложив на множители многочлен в левой части:

$$\begin{aligned} x(x^3 - 2x - 1) &= 0, \\ x(x^3 - x - x - 1) &= 0, \\ x(x(x^2 - 1) - (x + 1)) &= 0, \\ x(x(x + 1)(x - 1) - (x + 1)) &= 0, \\ x(x + 1)(x(x - 1) - 1) &= 0, \\ x(x + 1)(x^2 - x - 1) &= 0. \end{aligned}$$

Следовательно, решениями уравнения являются числа

$$x_{1,2} = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}, \quad x_3 = 0, \quad x_4 = -1.$$

Так как точки $x_{1,2}$ совпадают с неподвижными точками $x_{1,2}^*$, то цикл длины два содержит точки x_3 и x_4 , то есть $B = \{0, -1\}$.

Производная функции $f(x) = x^2 - 1$ равна $f'(x) = 2x$, поэтому мультипликатор цикла

$$\lambda(B) = f'(0) \cdot f'(-1) = 0.$$

Так как $|\lambda(B)| < 1$, то цикл B притягивающий.

Пример 4.5. Для логистического уравнения

$$x_{n+1} = ax_n(1 - x_n), \quad a \in (0, 4], \quad n = 0, 1, \dots \quad (4.8)$$

найти периодические точки периодов 1 и 2 и исследовать их на устойчивость.

Решение. Правая часть уравнения задается функцией

$$f(x) = ax(1 - x) = ax - ax^2,$$

производная которой $f'(x) = a(1 - 2x)$.

Пусть $a \in [0, 1]$, тогда единственной периодической точкой периода один (положением равновесия) является точка $x^* = 0$, в которой $f'(0) = a \leq 1$, поэтому из теоремы 4.1 следует, что это положение равновесия асимптотически устойчиво при $a \in [0, 1)$. Отметим, что при $a = 1$ данная теорема не дает ответа на вопрос об устойчивости, положительный ответ здесь можно получить графическим способом так же, как в примере 4.5 при $\beta = 1$.

При $a \in (1, 3]$ существуют две периодические точки периода 1, это точки $x_1^* = 0$ и $x_2^* = 1 - a^{-1}$. Найдем производную функции $f(x)$ в этих точках:

$$\begin{aligned} f'(x_1^*) &= a, \\ f'(x_2^*) &= a - 2a(1 - a^{-1}) = -a + 2. \end{aligned}$$

Так как $|f'(x_1^*)| > 1$ при $a \in (1, 3]$, то положение равновесия $x_1^* = 0$ неустойчиво. Далее, $|f'(x_2^*)| < 1$ при $a \in (1, 3)$, то есть x_2^* асимптотически устойчиво. При $a = 3$ положение равновесия x_2^* также асимптотически устойчиво, это можно показать графическим способом.

При $a \in (3, 4]$, кроме точек периода один, есть еще две периодические точки периода два. Чтобы найти их, решим уравнение

$$f^2(x) = x :$$

$$\begin{aligned} a^2x(1-x)(1-ax(1-x)) &= x, \\ x(a^2(1-x)(1-ax(1-x)) - 1) &= 0, \\ x(ax - a + 1)(a^2x^2 - a^2x - ax + a + 1) &= 0. \end{aligned}$$

Последнее уравнение имеет решения $x_1^* = 0$ и $x_2^* = 1 - a^{-1}$, которые являются неподвижными точками, а также решения

$$\beta_0 = \frac{a+1-\sqrt{a^2-2a-3}}{2a}, \quad \beta_1 = \frac{a+1+\sqrt{a^2-2a-3}}{2a},$$

образующие цикл $B = \{\beta_0, \beta_1\}$ длины два. Чтобы исследовать этот цикл на устойчивость, найдем мультипликатор цикла:

$$\begin{aligned} \lambda(B) &= f'(\beta_0) \cdot f'(\beta_1) = \\ &= a^2 \left(1 - \frac{a+1-\sqrt{a^2-2a-3}}{a} \right) \left(1 - \frac{a+1+\sqrt{a^2-2a-3}}{a} \right) = \\ &= (-1 + \sqrt{a^2-2a-3})(-1 - \sqrt{a^2-2a-3}) = -a^2 + 2a + 4. \end{aligned}$$

При $a \in (3, 1+\sqrt{6})$ выполнено неравенство $|-a^2+2a+4| < 1$, поэтому цикл B притягивающий, при $a \in (1+\sqrt{6}, 4]$ цикл B отталкивающий.

Пример 4.6. Провести исследование динамики популяции, заданной моделью Костицына

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{1+bx_n}, \quad n = 0, 1, \dots \quad (4.9)$$

где $a > 0$, $b > 0$ — постоянные. Доказать, что среди решений уравнения нет циклических решений.

Решение. Правая часть разностного уравнения (4.9) задается функцией

$$f(x) = \frac{ax}{1+bx}.$$

Найдем неподвижные точки данного уравнения, то есть решения уравнения $f(x) = x$ — это точки

$$x_1^* = 0 \quad \text{и} \quad x_2^* = \frac{a-1}{b}.$$

Заметим, что при $a < 1$ значение x_2^* отрицательно, то есть лежит в «небиологической области», поэтому если $a \leq 1$, то уравнение $f(x) = x$ имеет одно решение $x_1^* = 0$. Если $a > 1$, это уравнение имеет два решения.

Найдем производную функции $f(x)$ как производную частного:

$$f'(x) = \frac{a}{(1+bx)^2},$$

тогда $f'(x_1^*) = a$, $f'(x_2^*) = a^{-1}$. Следовательно, по теореме 4.1, если $a < 1$, то для данной популяции существует одно устойчивое положение равновесия $x_1^* = 0$. Если $a > 1$, то положений равновесия два: $x_1^* = 0$ — неустойчивое и $x_2^* = \frac{a-1}{b}$ — устойчивое.

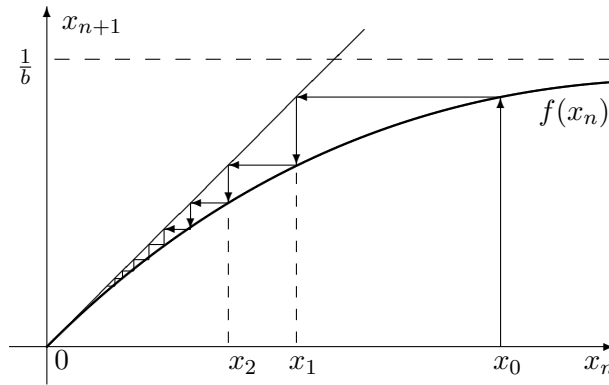


Рис. 4.5. Исследование устойчивости положения равновесия $x_1^* = 0$ при $a = 1$

При $a = 1$ производная $f'(x_1^*) = 1$, поэтому теорема 4.1 не дает ответа на вопрос об устойчивости положения равновесия $x_1^* = 0$.

Нарисуем график функции $f(x)$ при $a = 1$. При построении графика учитываем следующие свойства (см. рисунок 4.5):

- 1) $f(0) = 0$;
- 2) график касается биссектрисы первого координатного угла в точке $x_1^* = 0$ (так как $f'(0) = 1$);
- 3) функция $f(x)$ возрастающая (так как $f'(x) > 0$ для всех $x > 0$);
- 4) предел данной функции при $x \rightarrow \infty$ равен $1/b$.

На графике нарисует лестницу Ламерея, выходящую из любой точки $x_0 > 0$. Из построения видно, что последовательность $\{x_n\}_{n=0}^{\infty}$ стремится к $x_1^* = 0$ при $n \rightarrow \infty$, то есть положение равновесия $x_1^* = 0$ устойчивое.

Устойчивость положения равновесия $x_1^* = 0$ при $a = 1$ можно исследовать также аналитическим способом. Для этого рассмотрим последовательность $\{x_n\}_{n=0}^{\infty}$, заданную рекуррентным способом:

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{1 + bx_n}, \quad n = 0, 1, 2, \dots$$

Несложно проверить, что $x_{n+1} < x_n$ для всех $n = 0, 1, 2, \dots$, то есть последовательность $\{x_n\}_{n=0}^{\infty}$ убывает. Кроме того, она ограничена снизу нулем, поэтому имеет предел. Переходя к пределу при $n \rightarrow \infty$ в равенстве $x_{n+1} = \frac{ax_n}{1 + bx_n}$, получаем, что $x_n \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$, то есть положение равновесия $x_1^* = 0$ устойчивое.

Отметим, что производная функции $f(x)$ положительная, поэтому функция $f(x)$ возрастающая. Согласно утверждению 4.1, уравнение (4.9) не имеет ни одного цикла длины $k \geq 2$.

Пример 4.7. Провести исследование динамики популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = \frac{4x_n^2}{(1 + x_n)^2}, \quad n = 0, 1, \dots \quad (4.10)$$

Решение. Правая часть уравнения (4.10) задается функцией

$$f(x) = \frac{4x^2}{(1 + x)^2}.$$

Неподвижными точками данного уравнения являются точки $x_1^* = 0$ и $x_2^* = 1$. Производная функции $f(x)$ равна

$$f'(x) = \frac{8x}{(1+x)^3},$$

поэтому $f'(0) = 0$, $f'(1) = 1$. По теореме 4.1 точка $x_1^* = 0$ устойчива, но из этой теоремы нельзя сделать вывод об устойчивости или неустойчивости положения равновесия $x_2^* = 1$. Нарисуем график функции $f(x)$, учитывая то, что в точке $x_1^* = 0$ график касается оси Ox (потому что $f(0) = 0$ и $f'(0) = 0$), а в точке $x_2^* = 1$ график касается биссектрисы первого координатного угла (так как $f(1) = 1$ и $f'(1) = 1$).

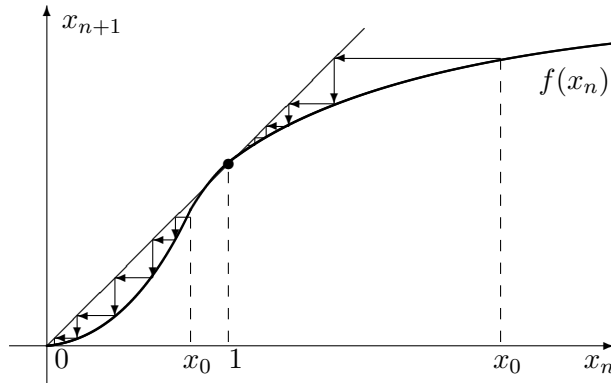


Рис. 4.6. Положение равновесия $x_1^* = 0$ устойчивое, а $x_1^* = 1$ — полуустойчивое

На графике нарисую лестницу Ламерея, выходящую сначала из любой точки $x_0 \in (0, 1)$; тогда последовательность $\{x_n(x_0)\}_{n=0}^{\infty}$ стремится к $x_1^* = 0$ при $n \rightarrow \infty$. Если же нарисовать лестницу Ламерея, выходящую из точки $x_0 > 1$, то $x_n(x_0) \rightarrow x_2^*$ при $n \rightarrow \infty$. Таким образом, в окрестности точки $x_2^* = 1$ найдутся точки x_0 такие, что $x_n(x_0) \rightarrow 0$, а также точки x_0 такие, что $x_n(x_0) \rightarrow 1$ при $n \rightarrow \infty$. Это означает, что положение равновесия $x_2^* = 1$ не является устойчивым и не является неустойчивым, то есть оно полуустойчиво.

ЗАДАЧИ.

4.1. Пусть $x_0 = 0,5$. Рассмотреть решения логистического уравнения (4.3) при значениях параметра роста $a = 0,5; 1,5; 2,3; 3,5; 3,9$ и описать особенности поведения этих решений.

4.2. Найти положения равновесия уравнения

$$x_{n+1} = x_n^2, \quad n = 0, 1, \dots$$

и исследовать их на устойчивость. Доказать, что это уравнение не имеет циклов периода $k \geq 2$.

4.3. Найти положения равновесия уравнения

$$x_{n+1} = \frac{4x_n - x_n^3}{3}, \quad n = 0, 1, \dots$$

и исследовать их на устойчивость. Нарисовать график функции, задающей данное уравнение и лестницу Ламерея, выходящую из точек $x_0 = 0,2$, $x_0 = 2,2$, $x_0 = 3$. Показать по графику, что точки периода два существуют.

4.4. Привести пример уравнения (4.2), которое имеет одну неподвижную точку и бесконечно много точек периода два. Каким свойством обладают графики функций $f(x)$, задающих данное уравнение?

4.5. Пусть в уравнении (4.2) функция $f : [0, 4] \rightarrow [0, 4]$ такая, что $f(0) = 2$, $f(1) = 4$, $f(2) = 3$, $f(3) = 1$, $f(4) = 0$ и на каждом отрезке $[n, n+1]$, $0 \leq n \leq 3$ функция f линейна. Доказать, что f имеет точки периода 5, а точек периода 3 не имеет.

4.6. Доказать, что в модели Риккера (4.4) цикл длины два существует, если $r > 2$.

4.7. Исследовать динамику популяции, заданной моделью Скеллама

$$x_{n+1} = a(1 - e^{-bx_n}), \quad n = 0, 1, \dots,$$

где $a > 0$, $b > 0$ — постоянные. При каких условиях положение равновесия $x^* = 0$ устойчиво? Доказать, что если $x^* = 0$ неустойчиво, то существует устойчивое положение равновесия $x_2^* > 0$.

4.8. Провести исследование динамики популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = \frac{mx_n^2}{x_n^2 + b}, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где параметр $m > 0$ характеризует воспроизводительную способность вида, $b > 0$ определяет внутривидовую конкуренцию при малых численностях.

Рассмотреть общий случай и случаи $m = 4, b = 3$; $m = 3, b = 4$.

4.9. Провести исследование динамики плотности популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = (1 - \sigma + \mu e^{-cx_n})x_n, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где постоянная $\sigma \in (0, 1)$ является коэффициентом смертности; параметр $c > 0$ характеризует экологическую емкость среды; постоянная $\mu > 0$ — коэффициент рождаемости. Предполагается, что численность пополнения, приходящегося на одну взрослую особь, выражается функцией $h(x, \mu) = \mu e^{-cx}$.

4.10. Провести исследование динамики плотности популяции, заданной уравнением

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{(1 + bx_n)^\beta}, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где постоянные a, b, β положительные. Данное уравнение хорошо описывает динамику численности 28 видов сезонно размножающихся насекомых с перекрывающимися поколениями.

4.11. Для контроля численности насекомых существует стратегия добавления стерильных насекомых в общую популяцию, при этом число стерильных насекомых должно поддерживаться на постоянном уровне. В результате получается следующая математическая модель, отображающая динамику данной популяции:

$$x_{n+1} = \frac{rx_n^2}{\frac{r-1}{m}x_n^2 + x_n + S}, \quad n = 0, 1, \dots,$$

где $r > 1$, $m > 0$, постоянная $S > 0$ — размер популяции стерильных насекомых. Найти положения равновесия и исследовать их на устойчивость. Найти критическое значение S_c численности стерильных насекомых такое, что если $S > S_c$, то популяция вымирает.

§ 5. МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Линейные однородные системы разностных уравнений k -го порядка

Линейной однородной стационарной системой разностных уравнений порядка k называется система вида

$$x(n+1) = Ax(n), \quad n = 0, 1, \dots, \quad (5.1)$$

где A — заданная квадратная невырожденная матрица порядка k , $x(n) = (x_1(n), \dots, x_k(n))^*$ — неизвестная вектор-функция с k компонентами, знак $*$ означает, что $x(n) \in \mathbb{R}^k$ является вектор-столбцом, то есть

$$x(n) = (x_1(n), \dots, x_k(n))^* = \begin{pmatrix} x_1(n) \\ x_2(n) \\ \dots \\ x_k(n) \end{pmatrix}.$$

Система (5.1) всегда имеет тривиальное решение

$$x(n) = 0, \quad n = 0, 1, \dots$$

Чтобы найти нетривиальные решения системы, нужно сначала найти собственные значения и собственные векторы матрицы A .

Напомним, что *базисом* в пространстве $\mathbb{R}^k$ называется такой набор векторов, что любой вектор этого пространства может быть единственным образом представлен в виде линейной комбинации векторов из этого набора.

Теорема 5.1. Если в пространстве $\mathbb{R}^k$ существует базис из собственных векторов $h_1, \dots, h_k$ матрицы A и $\lambda_1, \dots, \lambda_k$ — соответствующие им собственные значения, то общее решение системы (5.1) имеет вид

$$x(n) = C_1 \lambda_1^n h_1 + \dots + C_k \lambda_k^n h_k, \quad (5.2)$$

где $C_1, \dots, C_k$ — произвольные постоянные.

Следствие 5.1. Если все собственные значения $\lambda_1, \dots, \lambda_k$ матрицы A различны, то общее решение системы (5.1) имеет вид (5.2).

Отметим, что в биологических моделях случай, когда собственные значения разные, является более распространенным. Действительно, если матрица A имеет одинаковые собственные значения, то небольшим изменением ее коэффициентов (которые вычисляются приближенно) можно добиться того, что все собственные значения будут различными.

В случае, когда среди собственных значений системы имеются одинаковые, формула для общего решения приведена в [11, с. 59].

Чтобы найти решение системы (5.1), удовлетворяющее начальному условию $x(0)$, положим $n = 0$ в равенстве (5.2):

$$x(0) = C_1 h_1 + \dots + C_k h_k = HC,$$

где $H = (h_1, \dots, h_k)$ — матрица, составленная из собственных векторов, $C = (C_1, \dots, C_k)^*$ — вектор, координатами которого являются постоянные $C_1, \dots, C_k$. Получаем, что $C = H^{-1}x(0)$.

Асимптотическое поведение решений линейной однородной системы

Определение 5.1.

Отметим, что система (5.1) всегда имеет положение равновесия $x^* = 0$. Это положение равновесия единственно, если 1 не является собственным значением матрицы A .

Теорема 5.2. 1. Если $|\lambda_i| < 1$ для всех $i = 1, \dots, k$, то $x(n) \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$.

2. Если существует хотя бы одно собственное значение λ_i матрицы A такое, что $|\lambda_i| > 1$, то в любой окрестности точки $x^* = 0$ найдется точка $x(0)$ такая, что $x(n) \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$.

Классическая модель Лесли

Предположим, что все особи некоторой популяции разделены на k возрастных групп и вектор-столбец $x(n) = (x_1(n), \dots, x_k(n))^*$ характеризует возрастную структуру популяции в моменты времени $n = 0, 1, 2, \dots$. Функция $x_i(n)$ определяет количество особей возраста i , $i = 1, \dots, k$ в момент времени n . Возрастная структура популяции в следующий момент $n + 1$ задается уравнением

$$x(n+1) = Lx(n), \quad n = 0, 1, \dots, \quad (5.3)$$

где L — матрица Лесли, имеющая следующую структуру:

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{k-1} & b_k \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{k-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Здесь b_i — коэффициент рождаемости i -ой возрастной группы, $b_i \geq 0$, $i = 1, \dots, k$, s_i — коэффициент выживаемости i -ой возрастной группы, $s_i \in (0, 1]$, $i = 1, \dots, k - 1$. Предполагается, что за единицу времени особи i -ой группы переходят в группу $i + 1$, от некоторых групп появляются потомки и часть особей от каждой группы погибает.

Потомство, которое появляется за единицу времени от всех групп, поступает в первую группу, тогда

$$x_1(n+1) = \sum_{i=1}^k b_i x_i(n).$$

Количество особей во второй группе $x_2(n+1)$ получается с учетом двух процессов. Первый процесс — переход особей $x_1(n)$ во вторую группу, второй — возможная гибель части этих особей. Поэтому $x_2(n+1) = s_1 x_1(n)$. Аналогично, $x_3(n+1) = s_2 x_2(n)$ и так далее.

Найдем $x(1) = Lx(0)$, тогда $x(2) = Lx(1) = L^2x(0)$ и

$$x(n) = L^n x(0), \quad n = 1, 2, \dots$$

Если матрица L имеет простую структуру, то есть имеет k различных собственных значений, то общее решение системы (5.3) можно записать в виде (5.2).

По теореме Перрона–Фробениуса, матрица L имеет единственное положительное собственное значение $\lambda_1 = \lambda_{\max}$, от которого зависит асимптотическое поведение решения системы (5.3). Если для остальных собственных значений матрицы L выполнено неравенство $|\lambda_i| < \lambda_{\max}$, $i = 2, \dots, k$, то матрица L является примитивной.

Теорема 5.3. Пусть $\lambda_{\max}$ — положительное собственное значение матрицы L .

1. Если $\lambda_{\max} < 1$, то $x(n) \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$.
2. Если $\lambda_{\max} > 1$, то $x(n) \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$.
3. Если $\lambda_{\max} = 1$ и матрица L примитивная, то $x(n) \rightarrow C_1 h_1$ при $n \rightarrow \infty$.

Если $\lambda_{\max} = 1$ и матрица L непримитивная, то уравнение (5.3) имеет периодические решения (циклы).

Критерий примитивности матрицы. Пусть

$$k > k_1 > k_2 > \dots > k_q \geq 0$$

степени всех ненулевых членов характеристического многочлена матрицы L . Матрица L является примитивной, если наибольший общий делитель чисел $k - k_1, k_1 - k_2, \dots, k_{q-1} - k_q$ равен единице.

Например, пусть характеристический многочлен матрицы L равен $\lambda^3 + \lambda^2 - 4$, тогда $k = 3$, $k_1 = 2$, $k_2 = 0$. Наибольший общий делитель чисел $k - k_1 = 1$, $k_1 - k_2 = 2$ равен единице, поэтому матрица L примитивная.

Пример 5.1. Найти решение уравнения (5.3) для популяции из трех возрастных групп с матрицей Лесли

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 14 & 18 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix},$$

если исходная популяция состоит из одной самки старшего возраста. Каждое животное старшего возраста успевает произвести в среднем 18 потомков, любое животное среднего возраста, прежде чем перейти в следующий класс (с вероятностью $2/3$), производит в среднем 14 потомков. Молодые животные не производят потомства и с вероятностью $1/2$ попадают в среднюю группу.

Решение. Найдем *характеристический многочлен* матрицы L , то есть определитель матрицы $L - \lambda E$, где E — единичная матрица:

$$\det(L - \lambda E) = \begin{vmatrix} -\lambda & 14 & 18 \\ 1/2 & -\lambda & 0 \\ 0 & 2/3 & -\lambda \end{vmatrix} = -\lambda^3 + 7\lambda + 6.$$

Тогда собственные значения этой матрицы (корни характеристического многочлена $-\lambda^3 + 7\lambda + 6$) равны $\lambda_1 = 3$, $\lambda_2 = -2$, $\lambda_3 = -1$.

Собственный вектор h_1 , отвечающий собственному значению $\lambda_1 = 3$, найдем из равенства $Ah_1 = 3h_1$. Поскольку достаточно найти один из бесконечного множества собственных векторов, будем искать h_1 в виде $h_1 = (x, y, 1)^*$ (обычно ищут собственный вектор $h_1 = (1, y, z)^*$, но из-за специфики матрицы Лесли предпочтительнее первый вариант). Тогда уравнение $Ah_1 = 3h_1$ или эквивалентное ему $(A - 3E)h_1 = 0$ имеет вид

$$\begin{cases} -3x + 14y + 18 = 0, \\ x/2 - 3y = 0, \\ 2y/3 - 3 = 0. \end{cases}$$

Решениями системы являются $x = 27$ и $y = 4.5$, поэтому $h_1 = (27, 4.5, 1)^*$.

Найдем собственный вектор h_2 , отвечающий собственному значению $\lambda_2 = -2$, из равенства $Ah_1 = -2h_1$. Вектор h_2 также будем искать в виде $h_1 = (x, y, 1)^*$, поэтому

$$\begin{cases} 2x + 14y + 18 = 0, \\ x/2 + 2y = 0, \\ 2y/3 + 2 = 0. \end{cases}$$

Решая систему, находим $x = 12$, $y = -3$, $h_2 = (12, -3, 1)^*$. Для нахождения собственного вектора $h_3 = (x, y, 1)^*$, отвечающего $\lambda_3 = -1$, найдем решение системы:

$$\begin{cases} x + 14y + 18 = 0, \\ x/2 + y = 0, \\ 2y/3 + 1 = 0. \end{cases}$$

Следовательно, $h_3 = (3, -1.5, 1)^*$.

По формуле (5.2) найдем общее решение уравнения (5.3):

$$x(n) = \sum_{i=1}^k C_i \lambda_i^n h_i = C_1 3^n \begin{pmatrix} 27 \\ 4.5 \\ 1 \end{pmatrix} + C_2 (-2)^n \begin{pmatrix} 12 \\ -3 \\ 1 \end{pmatrix} + C_3 (-1)^n \begin{pmatrix} 3 \\ -1.5 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Так как исходная популяция состоит из одной самки старшего возраста, то $x(0) = (0, 0, 1)^*$. Подставляя $n = 0$ в последнее равенство, получаем систему уравнений относительно неизвестных C_1, C_2, C_3 :

$$\begin{cases} 27C_1 + 12C_2 + 3C_3 = 0, \\ 4.5C_1 - 3C_2 - 1.5C_3 = 0, \\ C_1 + C_2 + C_3 = 1. \end{cases}$$

Решениями системы являются $C_1 = 0.1$, $C_2 = -0.6$, $C_3 = 1.5$. Подставляя эти значения в общее решение, получаем

$$x(n) = 3^n \begin{pmatrix} 2.7 \\ 0.45 \\ 0.1 \end{pmatrix} + (-2)^n \begin{pmatrix} -7.2 \\ 1.8 \\ -0.6 \end{pmatrix} + (-1)^n \begin{pmatrix} 4.5 \\ -2.25 \\ 1.5 \end{pmatrix}.$$

Пример 5.2. Исследовать асимптотическое поведение решений уравнения (5.3) для популяции из трех возрастных групп с матрицей Лесли

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 4 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix}$$

(не находя решение в явном виде). Показать, что матрица L примитивная.

Решение. Найдем характеристический многочлен матрицы L :

$$\det(L - \lambda E) = \begin{vmatrix} -\lambda & 2 & 4 \\ 1/3 & -\lambda & 0 \\ 0 & 1/4 & -\lambda \end{vmatrix} = -\lambda^3 + \frac{2}{3}\lambda + \frac{1}{3}.$$

Собственные значения матрицы L равны

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = \frac{-3 - \sqrt{3}i}{6}, \quad \lambda_3 = \frac{-3 + \sqrt{3}i}{6}.$$

Отметим, что данная матрица примитивная, так как

$$|\lambda_2| = |\lambda_3| = \frac{1}{6} \sqrt{(-3)^2 + (\sqrt{3}i)^2} = \frac{1}{\sqrt{6}} < \lambda_{\max} = 1,$$

Это также следует из того, что степени всех ненулевых членов характеристического многочлена

$$\det(L - \lambda E) = -\lambda^3 + \frac{2}{3}\lambda + \frac{1}{3}$$

равны $k = 3$, $k_1 = 1$, $k_2 = 0$; поэтому наибольший общий делитель чисел $k - k_1 = 2$, $k_1 - k_2 = 1$ равен единице.

Собственный вектор $h_1 = (x, y, 1)^*$, отвечающий собственному значению $\lambda_1 = 1$, найдем из системы уравнений

$$\begin{cases} -x + 2y + 4 = 0, \\ x/3 - y = 0, \\ y/4 - 1 = 0. \end{cases}$$

Следовательно, $h_1 = (12, 4, 1)^*$. Таким образом,

$$x(n) \rightarrow C_1 \begin{pmatrix} 12 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \text{при } n \rightarrow +\infty.$$

Репродуктивный потенциал — величина, которая по заданным значениям параметров b_i и s_i , $i = 1, \dots, k$ позволяет исследовать асимптотическое поведение системы без вычисления наибольшего собственного значения $\lambda_{\max}$:

$$R = b_1 + b_2 s_1 + b_3 s_1 s_2 + \dots + b_k s_1 s_2 \dots s_{k-1}.$$

Величина R является обобщенным параметром скорости воспроизводства всей популяции.

Лемма 5.1. Если $R < 1$, то $\lambda_{\max} < 1$; если $R > 1$, то $\lambda_{\max} > 1$; если $R = 1$, то $\lambda_{\max} = 1$.

Пример 5.3. С помощью репродуктивного потенциала исследовать устойчивость положения равновесия для популяции из трех возрастных групп с матрицей Лесли из примера 4.1:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 14 & 18 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix}.$$

Решение. В данной матрице $b_1 = 0$, $b_2 = 14$, $b_3 = 18$, $s_1 = \frac{1}{2}$, $s_2 = \frac{2}{3}$, поэтому

$$R = b_1 + b_2 s_1 + b_3 s_1 s_2 = 0 + 14 \cdot \frac{1}{2} + 18 \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{2}{3} = 13.$$

По лемме 5.1, если $R > 1$, то $\lambda_{\max} > 1$. Следовательно, $X(n) \rightarrow \infty$ при $n \rightarrow \infty$, то есть положение равновесия $x_* = 0$ неустойчиво.

Модель Лефковича

Постулаты классической модели Лесли существенно ограничивают сферу ее применения. Это связано с тем, что на практике наблюдению и регистрации поддается часто не возраст особи, а лишь стадия развития организма, причем длительность стадий может быть разной. Рассмотрим модель динамики популяции организмов, жизненный цикл которых разбит на конечное число стадий развития, на примере пашенного червя [4]. После спаривания у червей происходят процессы образования и сбрасывания кокона, внутри которого начинается развитие червей. Из кокона выходят ювенильные особи, которые через некоторое время становятся половозрелыми и производят коконы несколько раз в течение своего жизненного цикла. У зрелых особей выделяются четыре последовательные стадии, которые обозначим a_1, a_2, a_3, a_4 . Пусть $c(n), d(n), a_1(n), a_2(n), a_3(n), a_4(n)$ — число коконов, ювенилов и зрелых особей на стадиях a_1, a_2, a_3, a_4 в момент времени $n = 0, 1, 2, \dots$. Эти 6 компонент образуют вектор $X(n)$ численности популяции в момент n .

Определим параметры $0 \leq b_i \leq 1, i = 1, 2, 3, 4$ и $0 < s_j \leq 1, j = c, d, a_1, a_2, a_3, a_4$ следующим образом. Коэффициент b_i показывает, какая доля червей, находящихся в стадии $a_i, i = 1, 2, 3, 4$ отложила коконы. Коэффициент s_j равен доле числа особей стадии j , перешедших в следующую стадию за 1 шаг по времени. Предполагается, что за 1 шаг особь может «повзрослеть», но остаться в той же стадии. Это учитывается в модели при помощи дополнительных коэффициентов задержки r_j ($r_j \geq 0, r_j + s_j \leq 1$).

Число коконов в момент времени $n + 1$ зависит от того, какая доля половозрелых особей отложила коконы за единицу времени во всех зрелых стадиях:

$$c(n + 1) = b_1 a_1(n) + b_2 a_2(n) + b_3 a_3(n) + b_4 a_4(n).$$

Ювенилов будет столько, сколько их выйдет из коконов, плюс те, кто задержался в ювенильной стадии: $d(n + 1) = s_c c(n) + r_d d(n)$. Половозрелыми особями в стадиях a_1, a_2, a_3, a_4 считаются те, кто перешел из d, a_1, a_2, a_3 или задержался в a_1, a_2, a_3, a_4 :

$$a_1(n + 1) = s_d d(n) + r_{a_1} a_1(n),$$

$$a_i(n+1) = s_{a_{i-1}} a_{i-1}(n) + r_{a_i} a_i(n), \quad i = 2, 3, 4.$$

Таким образом, получили уравнение в векторно-матричной форме

$$X(n+1) = AX(n), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (5.4)$$

где A — матрица Лефковича:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_1 & b_2 & b_3 & b_4 \\ s_c & r_d & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_d & r_{a_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_{a_1} & r_{a_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_{a_2} & r_{a_3} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{a_3} & r_{a_4} \end{pmatrix}.$$

Эта матрица сводится к классической матрице Лесли, если все коэффициенты r нулевые, то есть переход из стадии в стадию происходит без задержек.

Асимптотическое поведение траекторий системы (5.4) повторяет поведение системы с матрицей Лесли. Если $\lambda_{\max} > 1$, то $X(n) \rightarrow +\infty$ при $n \rightarrow +\infty$, если $\lambda_{\max} < 1$, то $X(n) \rightarrow 0$ при $n \rightarrow +\infty$. Если $\lambda_{\max} = 1$ и матрица L примитивная, то $X(n) \rightarrow C_1 h_1$ при $n \rightarrow +\infty$. Для матрицы Лефковича также можно определить репродуктивный потенциал, то есть такую величину R , которая по заданным значениям демографических параметров позволяет установить, какой из перечисленных выше случаев имеет место, не прибегая к вычислению $\lambda_{\max} > 1$. Рассмотрим матрицу Лефковича в общем виде:

$$A = \begin{pmatrix} r_1 + b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{k-1} & b_k \\ s_1 & r_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & r_3 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & r_{k-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & s_{k-1} & r_k \end{pmatrix}.$$

Пусть $p(\lambda)$ — характеристический многочлен матрицы A с коэффициентом 1 при старшей степени $p(\lambda)$. Аналогично модели Лесли,

определим

$$R(A) = 1 - p(1).$$

Вычисляя $p(1)$, получим явное выражение репродуктивного потенциала через параметры популяции:

$$R(A) = 1 - \prod_{j=1}^n (1 - r_j) + \sum_{i=1}^k \ell_i b_i \prod_{j=i+1}^{k+1} (1 - r_j),$$

где $\ell_i = s_1 \dots s_{i-1}$, $r_{k+1} = 0$.

ЗАДАЧИ.

5.1. Провести исследование динамики возрастной структуры популяции, заданной следующими матрицами Лесли и начальным распределением $X(0)$:

$$1) \quad L = \begin{pmatrix} 1,6 & 0,9 \\ 0,4 & 0 \end{pmatrix}, \quad X(0) = (10, 10).$$

$$2) \quad L = \begin{pmatrix} 1/4 & 5/2 & 2 \\ 1/4 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix}, \quad X(0) = (15, 15, 0).$$

$$3) \quad L = \begin{pmatrix} 5/4 & 11/4 & 4 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/8 & 0 \end{pmatrix}, \quad X(0) = (45, 15, 0).$$

$$4) \quad L = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 0,125 & 0 & 0 \\ 0 & 0,25 & 0 \end{pmatrix}, \quad X(0) = (10, 10, 1).$$

Найти репродуктивный потенциал и установить предельную возрастную структуру популяции.

5.2. Предположим, что особи популяции живут три года и оставляют потомство только на второй год жизни. Половина особей первой возрастной группы и третья часть особей второй группы через год

переходят в следующую возрастную группу. Особи-двулетки производят за год 12 новых. Установить предельную возрастную структуру популяции.

5.3. Доказать, что собственный вектор матрицы Лесли, соответствующий собственному значению λ_i , может быть найден следующим образом:

$$h_i = \left(1, \frac{s_1}{\lambda_i}, \frac{s_1 s_2}{\lambda_i^2}, \dots, \frac{s_1 s_2 \dots s_{n-1}}{\lambda_i^{n-1}} \right).$$

5.4. С помощью репродуктивного потенциала исследовать предельное поведение $X(k)$ при $k \rightarrow \infty$ для уравнения (5.4) с матрицей Лефковича

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 2 & 4 & 4 & 3 \\ 0,5 & 0,2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,6 & 0,3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,5 & 0,4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,5 & 0,2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,4 & 0,3 \end{pmatrix}.$$

5.5. Рассмотрим математическую модель популяции мучного жука *Tribolium*. Насекомое повреждает в основном муку, а также рис, пшеницу, кукурузу, горох, фасоль, арахис, сухофрукты. Жук *Tribolium* имеет три стадии развития — личинки, куколки и взрослые насекомые. Только что отложенная личинка проводит около двух недель до вступления в фазу куколки, которая имеет примерно ту же продолжительность. Поэтому в следующей модели естественно принять 2 недели за единицу времени. Получаем уравнение (5.4) с матрицей

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & r_3 \end{pmatrix}.$$

Здесь b_3 — коэффициент рождаемости, то есть среднее количество личинок, отложенных одним взрослым насекомым за единицу времени, коэффициенты s_1 и s_2 равны доле числа личинок и куколок,

перешедших в следующую стадию за 1 шаг по времени. Доля взрослых насекомых, не погибших за 2 недели, равна коэффициенту r_3 . Отметим, что данная модель хорошо описывает динамику популяции жука только при небольших размерах данной популяции. Численность популяции жуков ограничивается их каннибализмом, когда жуки и личинки поедают яйца и куколок собственного вида. Причем каннибализм усиливается с увеличением плотности популяции насекомых.

Найти репродуктивный потенциал матрицы A . Исследовать предельное поведение $X(k)$ при $k \rightarrow \infty$, если $b_3 = 60$, $s_1 = 0.25$, $s_2 = 0.4$, $r_3 = 0.5$.

Ответы и указания к задачам

1.2. $x(t) = \frac{x_0}{1 - rx_0 t}$, $x^* = 0$ — неустойчиво. **1.3.** $-\frac{1}{x} + c \ln |x| = \alpha\beta t - \frac{1}{x_0} + c \ln |x_0|$, $x^* = 0$ — неустойчиво. **1.4.** $x(t) = K(\frac{x_0}{K})e^{-K\frac{t}{\ln K}}$, $x^* = K$ — устойчиво. **1.5.** $x_1^* = 0$ — устойчиво, $x_2^* = L$ — неустойчиво, $x_3^* = K$ — устойчиво.

2.1. 1) асимптотически устойчиво, 2) неустойчиво, 3) неустойчиво, 4) устойчиво, 5) неустойчиво. **2.2.** Узел. **2.3.** Вырожденный узел. **2.4.** Фокус. **2.5.** Седло. **2.6.** Центр. **2.7.** Вырожденный узел. **2.8.** (4;2) — узел, (-2;-1) — фокус. **2.9.** (1;0) — дикритический узел, (-1;0) — седло. **2.10.** (0;-1) — вырожденный узел, (2;-3) — седло. **2.11.** (2;4) — узел, (-1;1) — седло. **2.12.** (2;1) — узел, (1;2) — седло, (-1;-2) — фокус. **2.13.** (0;0) — седло, (1;8) — центр. **2.15.** (0;0) — седло, (0;-3) — узел, (2;0) — узел, (2.5;-0.5) — седло. **2.17.** $M_1 = (0;0)$ — неустойчивый узел, $M_2 = (1/1 + a; 1/1 + a)$ — седло, $M_3 = (1/a; 0)$ и $M_4 = (0; 1/a)$ — устойчивые узлы.

3.1. (0;0) — неустойчивый узел, (2;0) и (0;2) — устойчивые вырожденные узлы, (2/3; 2/3) — седло. **3.2.** (0;0) — неустойчивый дикритический узел, (0;2) — устойчивый вырожденный узел, (2;0) — устойчивый узел, (2/5; 4/5) — седло. **3.3.** (0;0) — неустойчивый дикритический узел, (0;1) — устойчивый узел, (1/2;0) — седло. **3.4.** (0;0) — неустойчивый узел, (1;0) — при $a = 1/4$ параллельные полупрямые, при $a = 1$ устойчивый узел, (1;a) — при $a = 1/4$ неустойчивый узел, при $a = 1$ параллельные полупрямые, $(\frac{1-a}{1-4a^2}; \frac{a-4a^2}{1-4a^2})$ — параллельные полупрямые при $a \neq 1/2$. **3.5.** (0;0) — неустойчивый узел и (3;0) — седло, (0;1) — устойчивый узел. **3.6.** (0;0) — неустойчивый узел, (5/3;0) и (0;2) — седло, (0.5; 3.5) — устойчивый фокус. **3.7.** (0;0) — неустойчивый узел, (1;0) и (0;2) — седло, (3;2) — устойчивый узел. **3.8.** 3) неустойчивый узел, 4) устойчивый узел, 5) седло.

4.1. Указание. Найдите последовательно значения $x_1, x_2, \dots$ из равенства $x_{n+1} = ax_n(1 - x_n)$, $n = 0, 1, \dots$. Например, если $x_0 = 0,5$,

$a = 0,5$, то $x_1 = 0,5^3 = 0,125$, $x_2 = 0,5 \cdot 0,125 \cdot 0,875 = 0,0546875$, решение стремится к нулю при $n \rightarrow \infty$. **4.2.** Уравнение имеет два положения равновесия $x_1^* = 0$ (устойчивое) и $x_2^* = 1$ (неустойчивое). *Указание.* Чтобы доказать, что уравнение не имеет циклов периода два, решим уравнение $f^2(x) = x$, которое равносильно уравнению $x^4 = x$ и имеет решения $x_1 = 0$, $x_2 = 1$. Эти решения совпадают с неподвижными точками, поэтому цикл периода два не существует. По теореме А. Н. Шарковского, уравнение не имеет циклов никакого периода, кроме периода один. **4.3.** Уравнение имеет три положения равновесия $x_1^* = 0$ (неустойчивое), $x_2^* = 1$, $x_3^* = -1$ (устойчивые). **4.4.** Уравнение (4.2), например, может быть задано функцией $f(x) = \frac{1}{x}$, $x > 0$ или $f(x) = C - x$, $x \in [0, C]$, где $C > 0$ — постоянная. Графики функций, задающих данное уравнение, должны быть симметричными относительно биссектрисы первого координатного угла или содержать бесконечно много пар точек, симметричных относительно этой биссектрисы. **4.5.** *Указание.* Найдем последовательно $f^5(0)$: $f(0) = 2$, $f^2(0) = f(2) = 3$, $f^3(0) = f(3) = 1$, $f^4(0) = f(1) = 4$, $f^5(0) = f(4) = 0$, поэтому точка 0 является периодической с периодом пять. Точки 1, 2, 3, 4 также периодические с периодом пять. Чтобы показать, что функция f точек периода 3 не имеет, нужно нарисовать графики функций $f(x)$ и $f^3(x)$ и показать, что $f^3(x)$ имеет только одну неподвижную точку $x = 7/3$, которая является неподвижной точкой функции $f(x)$. **4.6.** *Указание.* Докажите, что цикл длины два существует, если для производной функции $f^2(x)$ выполнены неравенства $(f^2(0))' > 1$, $(f^2(K))' > 1$. Так как $(f^2(0))' = e^{2r}$, $(f^2(K))' = (1-r)^2$, то цикл длины два существует при $r > 2$. **4.7.** Положение равновесия $x^* = 0$ устойчиво, если $ab \leq 1$. **4.8.** Если $m^2 < 4b$, то уравнение имеет одно положение равновесия $x^* = 0$, которое является асимптотически устойчивым. Если $m^2 > 4b$, то существует три положения равновесия:

$$x_1^* = 0, \quad x_2^* = \frac{m - \sqrt{m^2 - 4b}}{2}, \quad x_3^* = \frac{m + \sqrt{m^2 - 4b}}{2},$$

причем x_1^* и x_3^* — устойчивые и x_2^* — неустойчивое. Если $m^2 = 4b$,

то уравнение имеет два положения равновесия $x^* = 0$ (устойчивое) и $x_2^* = m/2$ (полуустойчивое). При $m = 4$, $b = 3$ уравнение имеет три положения равновесия $x_1^* = 0$, $x_2^* = 1$, $x_3^* = 3$; при $m = 3$, $b = 4$ — одно положение равновесия $x^* = 0$. **4.9.** Уравнение имеет одно положение равновесия $x_1^* = 0$, если $\mu \leq \sigma$ и два положения равновесия $x_1^* = 0$, $x_2^* = \frac{\ln \mu \sigma}{c}$, если $\mu > \sigma$. Если $\mu \leq \sigma$, то положение равновесия $x_1^* = 0$ асимптотически устойчиво; отсюда следует, что $x_n \rightarrow 0$ при $n \rightarrow \infty$, то есть популяция вымирает. Если $\sigma < \mu \leq \sigma e^{1/\sigma}$, наблюдается монотонный рост до устойчивого стационарного состояния x_2^* . Если $\sigma e^{1/\sigma} < \mu \leq \sigma e^{2/\sigma}$, то происходят затухающие колебания относительно стационарного состояния. Если $\mu > \sigma e^{2/\sigma}$, стационарное состояние становится неустойчивым и тип динамики зависит не только от μ , но и от начального размера популяции. **4.10.** Если $a \leq 1$, то уравнение имеет одно устойчивое положение равновесия — $x_1^* = 0$. Если $a > 1$, существует два положения равновесия — $x_1^* = 0$ (неустойчивое) и $x_2^* = \frac{a^{\frac{1}{\beta}} - 1}{b}$ (устойчивое).

4.11. Если $S > \frac{m(r-1)}{4}$, то существует одно устойчивое положение равновесия — $x_1^* = 0$. Если $S = \frac{m(r-1)}{4}$, то положений равновесия два — $x_1^* = 0$ (устойчивое) и $x_2^* = m/2$ (полуустойчивое). Если $S < \frac{m(r-1)}{4}$, существует три положения равновесия — $x_1^* = 0$ (устойчивое), $x_2^* = \frac{m}{2} - \frac{m\sqrt{D}}{2(r-1)}$ (неустойчивое), $x_3^* = \frac{m}{2} + \frac{m\sqrt{D}}{2(r-1)}$ (устойчивое), $D = (r-1)^2 - \frac{4S(r-1)}{m}$. $S_c = \frac{m(r-1)}{4}$.

5.1. 1) $X(k) = 3(1.8)^k h_1 + 7(-0.2)^{-k} h_2$, где $h_1 = (4.5, 1)^*$, $h_2 = (-0.5, 1)^*$, $L(k) = 3(1.8)^k h_1$. 2) $X(k) = 2h_1 - 5(-2)^{-k} h_2 + 3(-4)^{-k} h_3$, где $h_1 = (16, 4, 1)^*$, $h_2 = (4, 6, 1)^*$, $h_3 = (1, -1, 1)^*$, $L(k) = (32, 8, 2)^*$. 3) $X(k) = \frac{3}{4} 2^k h_1 - \frac{3}{4} (-2)^{-k} h_2$, где $h_1 = (64, 16, 1)^*$, $h_2 = (4, -4, 1)^*$, $L(k) = \frac{3}{4} 2^k h_1$. 4) $X(k) = C_1 \lambda_1^k h_1 + C_2 \lambda_2^k h_2 + C_3 \lambda_3^k h_3$, где $\lambda_1 = \frac{1}{2}$,

$$\lambda_2 = \frac{-1+i}{4}, \lambda_3 = \frac{-1-i}{4}, h_1 = (8, 2, 1)^*, h_2 = (4, -1-i, i)^*, h_3 = (4, -1+i, -i)^*.$$

$$L(k) = C_1 \lambda_1^k h_1. \quad \mathbf{5.4.} \quad X(k) \rightarrow +\infty \quad \mathbf{5.5.} \quad \lambda_{max} = 2,$$

$$X(k) \approx C_1 (\lambda_{max})^k h_1, \quad h_1 = (1, \frac{1}{8}, \frac{1}{30}).$$

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Братусь, А.С. Дискретные динамические системы и математические модели в экологии. Учебное пособие / А.С. Братусь, А.С. Новожилов, Е.В. Родина. — М.: МИИТ, 2005. — 139 с.
2. Виноградова, М.С. Динамическая модель клеточной популяционной системы / М.С. Виноградова // Наука и образование. МГТУ им. Н.Э. Баумана. Электрон. журн. — 2013. — № 12. — С. 175-192.
3. Дыхта, В.А. Оптимальное импульсное управление с приложениями / В.А. Дыхта, О.Н. Самсонок — М.: Физматлит, 2000. — 256 с.
4. Логофет, Д.О. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы/ Д.О. Логофет, И.Н. Клочкова // Математическое моделирование. — 2002. — Т. 14, № 10. — С. 116–126.
5. Недорезов, Л.В. Курс лекций по математической экологии / Л.В. Недорезов — Новосибирск: Сибирский хронограф, 1997. — 161 с.
6. Недорезов, Л.В. Анализ динамики численности сосновой пяденицы с помощью дискретных математических моделей / Л.В. Недорезов // Математическая биология и биоинформатика. — 2010. — Т. 5, № 2. — С. 114–123.
7. Недорезов, Л.В. Дискретно-непрерывная модель динамики численности двуполой популяции / Л.В. Недорезов, Ю.В. Утюпин // Сибирский математический журнал. — 2003. — Т. 44, № 3. — С. 650–659.
8. Понтрягин, Л.С. Обыкновенные дифференциальные уравнения (4-е изд.) / Л.С. Понтрягин. — М.: Наука, 1974. — 331 с.
9. Ризниченко, Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. Часть 1 / Г.Ю. Ризниченко. — Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2002. — 232 с.
10. Родина, Л.И. О некоторых вероятностных моделях динамики роста популяций / Л.И. Родина// Вестник Удмуртского университета. Математика. Механика. Компьютерные науки. — 2013. — Вып. 4. — С. 109–124.
11. Романко, В.К. Курс разностных уравнений / В.К. Романко. — М.: Физматлит, 2012. — 200 с.
12. Свирежев, Ю.М. Устойчивость биологических сообществ / Ю.М. Свирежев, Д.О. Логофет — М.: Наука, 1978. 352 с.
13. Шарковский, А.Н. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя / А.Н. Шарковский // Украинский математический журнал. — 1964. — Т. 16, № 1. — С. 61–71.

14. Филиппов, А.Ф. Сборник задач по дифференциальным уравнениям / А.Ф. Филиппов. — Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2000. — 176 с.
15. Шарковский, А.Н. Аттракторы траекторий и их бассейны / А.Н. Шарковский. — Киев: «Наукова думка», 2013. — 320 с.
16. Bainov, D.D. Population dynamics control in regard to minimizing the time necessary for the regeneration of a biomass taken away from the population/ D.D. Bainov // Applied Mathematics and Computation. — 1990. — Vol. 39, № 1. — P. 37–48.
17. Tien-Yien Li and James A. Yorke. Period three implies chaos. Am. Math. Monthly. — December 1975. — P. 985–992.

Учебное издание

Родина Людмила Ивановна
Соловьева Надежда Александровна
Федоров Дмитрий Леонидович

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ
В БИОЛОГИИ: ТЕОРИЯ, ПРИМЕРЫ, ЗАДАЧИ.**

Учебное пособие

*Компьютерный набор и верстка
Л.И. Родиной, Н.А. Соловьевой
Авторская редакция*

Подписано в печать ???. Формат $60 \times 84 \frac{1}{16}$.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 4,42.
Тираж 50 экз. Заказ №

Издательство «Удмуртский университет»
426034, г. Ижевск, ул. Университетская, д. 1, корп. 4.
Тел./факс: +7 (3412) 500-295 E-mail: editorial@udsu.ru