

## ЛЕКЦИЯ 1

### МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ, ОПИСЫВАЕМЫЕ ОДНИМ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫМ УРАВНЕНИЕМ ПЕРВОГО ПОРЯДКА

Модели, приводящие к одному дифференциальному уравнению. Понятие решения одного автономного дифференциального уравнения. Стационарное состояние (состояние равновесия). Устойчивость состояния равновесия.

Методы оценки устойчивости. Решение линейного дифференциального уравнения. Примеры: экспоненциальный рост, логистический рост. Изучение математических моделей биологических систем начнем с систем первого порядка, которым соответствует одно дифференциальное уравнение первого порядка:

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t).$$

Если система автономная, то правая часть уравнений не зависит явно от времени и уравнение имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (2.1)$$

Состояние таких систем в каждый момент времени характеризуется одной единственной величиной — значением переменной  $x$  в данный момент времени  $t$ .

Рассмотрим плоскость  $t, x$ . Решениями уравнения (2.1):  $x(t)$  являются кривые на плоскости  $t, x$ , называемые интегральными кривыми (рис. 2.1). Пусть заданы начальные условия  $x = x_0$  при  $t=0$  или, иначе, пусть на плоскости  $t, x$  задана точка с координатами  $(t_0, x_0)$ . Если для уравнения (2.1) выполнены условия теоремы Коши, то имеется единственное решение уравнения (2.1), удовлетворяющее этим начальным условиям, и через точку  $(t_0, x_0)$  проходит одна единственная интегральная кривая  $x(t)$ .

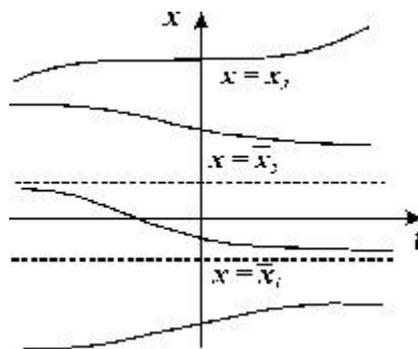


Рис. 2.1. Интегральные кривые  $x(t)$ ; — решения

## уравнения $f(x) = 0$

Интегральные кривые уравнения (2.1) не могут пересекаться. Решения уравнения (2.1) не могут быть периодическими, они монотонны. Поведение интегральных кривых на плоскости  $t, x$  можно установить, не решая в явном виде дифференциального уравнения (2.1), если известен характер движения изображающей точки на фазовой прямой. Рассмотрим плоскость  $t, x$ , причем фазовую прямую совместим с осью  $x$ . Построим на плоскости  $t, x$  точку с абсциссой  $t$  и с ординатой, равной смещению изображающей точки по оси  $x$  в данный момент времени  $t$ . С течением времени в соответствии с уравнением (2.1) изображающая точка будет двигаться по фазовой прямой (рис. 2.2), а на плоскости  $t, x$  описывать некую кривую. Это будет интегральная кривая уравнения (2.1). Решения одного автономного дифференциального уравнения либо уходят в бесконечность (чего не бывает в реальных системах), либо асимптотически приближаются к стационарному состоянию.

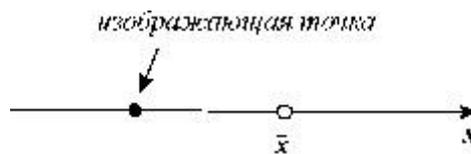


Рис. 2.2. Фазовая прямая

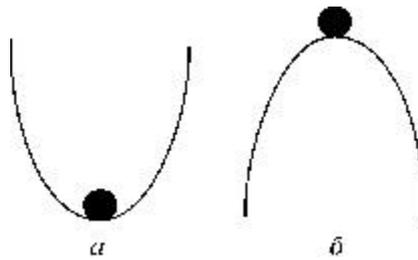
Стационарное состояние (точка покоя, особая точка, состояние равновесия) В стационарном состоянии значения переменных в системе не меняются со временем. На языке дифференциальных уравнений это означает:

$$\frac{dx}{dt} = 0. \quad (2.2)$$

Если левая часть уравнения равна нулю, значит равна нулю и его правая часть:

$$f(x) = 0. \quad (2.3)$$

Корни алгебраического уравнения (2.3):  $\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n$  суть стационарные состояния дифференциального уравнения (2.1). На плоскости  $(t, x)$  прямые  $x = \bar{x}_i$  — асимптоты, к которым приближаются интегральные кривые. На фазовой прямой (рис. 2.2) стационарное состояние — точка, к которой стремится величина  $x$ . Реальные биологические системы испытывают многочисленные флуктуации, переменные при малых отклонениях возвращаются к своим стационарным значениям. Поэтому при построении модели важно знать, устойчивы ли стационарные состояния модели.



**Рис. 2.3. К понятию устойчивости состояния равновесия**

### Устойчивость состояния равновесия

Каждый имеет интуитивное представление об устойчивости. На рис. 2.3. в обоих положениях (а и б) шарик находится в равновесии, т.к. сумма сил, действующих на него, равна нулю. Попробуйте ответить на вопрос: «Какое из этих состояний равновесия устойчиво?»

Скорее всего, Вы дали правильный ответ. Сказать, как Вы догадались? Вы дали шарiku малое отклонение от состояния равновесия. В случае (а) шарик вернулся. В случае (б) покинул состояние равновесия навсегда. Устойчивое состояние равновесия можно определить так: если при достаточно малом отклонении от положения равновесия система никогда не уйдет далеко от особой точки, то особая точка будет устойчивым состоянием равновесия, что соответствует устойчивому режиму функционирования системы.

Строгое математическое определение устойчивости состояния равновесия уравнения  $dx/dt = f(x)$  выглядит следующим образом : Состояние равновесия устойчиво по Ляпунову, если задав сколь угодно малое положительное  $\varepsilon$ , всегда можно найти такое  $\delta$ , что

$$|x(t) - \bar{x}| < \varepsilon \text{ для } t_0 \leq t < +\infty \text{ если } |x(t_0) - \bar{x}| < \delta$$

Иначе говоря, для устойчивого состояния равновесия справедливо утверждение: если в момент времени  $t_0$  отклонение от состояния равновесия мало ( $|x(t_0) - \bar{x}| < \delta$ ), то в любой последующий момент времени  $t > t_0$  отклонение решения системы от состояния равновесия будет также мало:  $|x(t) - \bar{x}| < \varepsilon$ .

Другими словами: стационарное состояние называется устойчивым, если малые отклонения не выводят систему слишком далеко из окрестности этого стационарного состояния. Пример — шарик в ямке (с трением или без трения).

Стационарное состояние называется асимптотически устойчивым, если малые отклонения от него со временем затухают. Пример — шарик в ямке в вязкой среде.

Стационарное состояние называется неустойчивым, если малые отклонения

со временем увеличиваются. Пример: шарик на горке. Устойчивое стационарное состояние представляет собой простейший тип аттрактора.

Аттрактором называется множество, к которому стремится изображающая точка системы с течением времени (притягивающее множество). В нашем курсе мы рассмотрим следующие типы аттракторов:

- устойчивая точка покоя;
- предельный цикл — режим колебаний с постоянными периодом и амплитудой (начиная с размерности системы 2);
- Области с квазистохастическим поведением траекторий в области аттрактора, например, «странный аттрактор» (начиная с размерности 3).

**Аналитический метод исследования устойчивости  
стационарного состояния (метод Ляпунова).  
Линеаризация системы в окрестности стационарного  
состояния.**

Метод Ляпунова приложим к широкому классу систем различной размерности, точечным системам, которые описываются обыкновенными дифференциальными уравнениями, и распределенным системам, описываемым уравнениями в частных производных, непрерывным и дискретным.

Рассмотрим метод линеаризации Ляпунова для одного автономного дифференциального уравнения первого порядка. Пусть  $\bar{x}$  — стационарное решение уравнения:

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (2.1)$$

Пусть система, первоначально находившаяся в стационарном состоянии, отклонилась от него и перешла в близкую точку с координатой:  $x = \bar{x} + \xi$ , причем  $\xi / \bar{x} \ll 1$ .

Перейдем в уравнении (2.1) от переменной  $x$  к переменной  $\xi$ , т.е. новой переменной будет отклонение системы от стационарного состояния. Получим:

$$\frac{d(\bar{x} + \xi)}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(\bar{x} + \xi)$$

Учтем, что  $\left. \frac{dx}{dt} \right|_{x=\bar{x}} = 0$  по определению стационарного состояния. Правую часть разложим в ряд Тейлора в точке  $\bar{x}$ :

$$\frac{d\xi}{dt} = f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\xi + \frac{1}{2}f''(\bar{x})\xi^2 + \dots$$

$$\text{или } \frac{d\xi}{dt} = a_1\xi + a_2\xi^2 + \dots, \text{ где } a_1 = f'(\bar{x}); a_2 = \frac{1}{2}f''(\bar{x}), \dots$$

Отбросим члены порядка 2 и выше. Останется линейное уравнение:

$$d\xi/dt = a_1\xi, \quad (2.4)$$

которое носит название линеаризованного уравнения или уравнения первого приближения. Интеграл этого уравнения для находится сразу:

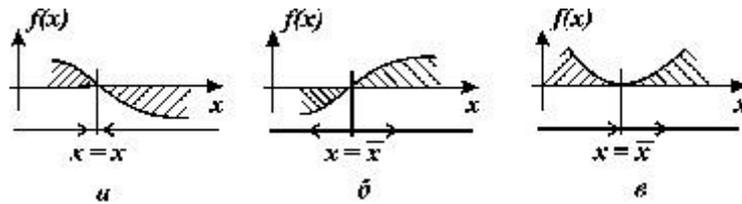
$$\xi(t) = c \cdot \exp(\lambda t) \quad (2.5)$$

где  $\lambda = a_1 = f'(\bar{x})$ ,  $c$  — произвольная постоянная. Если  $\lambda < 0$ , то при  $t \rightarrow \infty$   $\xi \rightarrow 0$  и, следовательно, первоначальное отклонение  $\xi$  от состояния равновесия со временем затухает. Это означает, по определению, что состояние равновесия устойчиво. Если же  $\lambda > 0$ , то при  $t \rightarrow \infty$   $\xi \rightarrow \infty$ , и исходное состояние равновесия неустойчиво.

Если  $\lambda = 0$ , то уравнение первого приближения не может дать ответа на вопрос об устойчивости состояния равновесия системы. Необходимо рассматривать члены более высокого порядка в разложении в ряд Тейлора. Такие случаи мы рассмотрим в лекции 6. Аналогичные рассуждения проводятся при рассмотрении устойчивости стационарных состояний более сложных динамических систем.

Итак, устойчивость стационарного состояния  $\bar{x}$  уравнения  $dx/dt=f(x)$  определяется знаком производной правой части в стационарной точке.

В случае одного уравнения вопрос об устойчивости состояния равновесия нетрудно решить, рассматривая график функции  $f(x)$ . По определению в стационарной точке правая часть уравнения (2.1) ? функция  $f(x)$  обращается в нуль. Здесь возможны три случая (рис. 2.4 а, б, в). 1. Вблизи состояния равновесия функция  $f(x)$  меняет знак с плюса на минус при возрастании  $x$  (рис.2.4 а). Отклоним изображающую точку системы в сторону  $x < \bar{x}$ . В этой области скорость изменения  $x$   $dx/dt = f(x)$  положительна. Следовательно,  $x$  увеличивается, т.е. возвращается к  $\bar{x}$ . При  $x > \bar{x}$  скорость изменения величины  $x$  уменьшается, т.к. функция  $f(x) < 0$ . Следовательно, здесь  $x$  уменьшается и опять стремится к  $\bar{x}$ . Таким образом, отклонения от стационарного состояния в обе стороны затухают. Стационарное состояние устойчиво.



**Рис. 2.4. Определение устойчивости стационарного состояния по графику функции  $f(x)$**   
**а — стационарное состояние  $\bar{x}$  устойчиво;**  
**б, в ? стационарное состояние  $\bar{x}$  неустойчиво**

2. Вблизи состояния равновесия функция  $f(x)$  меняет знак с минуса на плюс при возрастании  $x$  (рис. 2.4 б). Проведите рассуждения, аналогичные случаю 1. Поместите изображающую точку в область  $x < \bar{x}$ . Теперь в область  $x > \bar{x}$ . В обоих случаях изображающая точка удаляется от состояния равновесия. Стационарное состояние неустойчиво.
3. Вблизи состояния равновесия функции  $f(x)$  не меняет знак (рис 2.4 в). Поскольку  $f(\bar{x}) = 0$ , это означает, что изображающая точка, помещенная достаточно близко к состоянию равновесия с одной стороны, будет приближаться к нему, помещенная с другой стороны — удаляться. Вопрос. Является ли состояние равновесия в случае 3 устойчивым? Ответ. Нет. По определению устойчивости.

## Примеры

### 1. Рост колонии микроорганизмов

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

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

В дискретной форме:

$$\Delta x = [R(x) - S(x)]\Delta t$$

Разделив на  $\Delta t$  и переходя к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$ , получим дифференциальное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = R(x) - S(x) \quad (2.6)$$

В простейшем случае, когда рождаемость и смертность пропорциональны численности:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x, \quad \alpha - \beta = r \quad \frac{dx}{dt} = rx. \quad (2.7)$$

Разделим переменные и проинтегрируем:

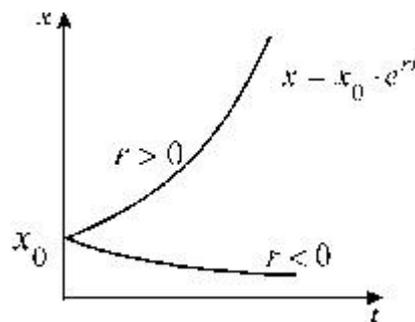
$$\frac{dx}{rx} = dt,$$

$$\ln x = rt + C.$$

Переходя от логарифмов к значениям переменной  $x$  и определяя произвольную постоянную  $C$  из начальных условий, получим экспоненциальную форму динамики роста.

$$x = x_0 e^{rt}; \quad x_0 = x(t=0). \quad (2.8)$$

График функции (2.8) при положительных (размножение) и отрицательных (вымирание) значениях константы скорости роста представлен на рис. 2.5. Роль этой модели в развитии математической биологии и экологии мы обсудим в Лекции 3.



**Рис. 2.5. Экспоненциальная форма динамики роста численности колонии микроорганизмов в соответствии с системой**

## 2. Вещество переходит в раствор

Пусть количество вещества, переходящего в раствор, пропорционально интервалу времени и разности между максимально возможной концентрацией  $P$  и концентрацией  $x$  в данный момент времени:  $\Delta x = (P - x)\Delta t$ . В форме дифференциального уравнения этот закон выглядит в следующем виде:

$$\frac{dx}{dt} = k(P - x) \quad (2.9)$$

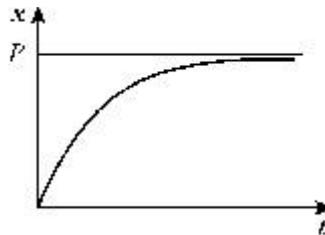
Разделим в этом уравнении переменные, и проинтегрируем:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{k(P-x)} &= dt; \\ -\ln(P-x) &= kt + C; \\ x &= P - C_1 e^{-kt} \end{aligned} \quad (2.10)$$

Здесь  $C_1$  — произвольная постоянная. Если  $x(0) = 0$ ,

$$C_1 = P, \quad x = P(1 - e^{-kt}).$$

График этой функции представлен на рис. 2.6. — он представляет собой кривую с насыщением.



**Рис. 2.6. Концентрация вещества  $x$  в зависимости от времени. График уравнения 2.9.**

Какие дифференциальные уравнения можно решать аналитически? Лишь для ограниченных классов дифференциальных уравнений разработаны аналитические методы решения. Подробно они изучаются в курсах дифференциальных уравнений. Отметим основные из них/

1. Уравнения с разделяющимися переменными решаются в интегралах. К ним относятся оба приведенные выше примера.
2. Линейные дифференциальные уравнения (не обязательно автономные).
3. Некоторые специальные виды уравнений.

### Решение линейного уравнения

Линейным дифференциальным уравнением 1-го порядка называют уравнение, линейное относительно искомой функции и ее производной. Оно имеет вид:

$$A \frac{dx}{dt} + Bx + C = 0 \quad (2.11)$$

Здесь  $A$ ,  $B$ ,  $C$  — заданные непрерывные функции от  $t$ . Пусть в некотором интервале изменения  $t$   $A \neq 0$ . Тогда на него можно разделить все члены уравнения. При этом получим

$$\frac{dx}{dt} + P x = Q \quad (2.12)$$

Если  $Q=0$ , уравнение (2.12) называется однородным, если  $Q \neq 0$  — неоднородным.

Решим сначала однородное уравнение.

$$\frac{dx}{x} = P dt, \ln x = P dt + \ln C$$

Общее решение линейного однородного уравнения имеет вид:

$$x = C \exp(-P dt) \quad (2.13)$$

Чтобы найти решение неоднородного уравнения применим метод вариации постоянной. Будем считать  $C$  неизвестной функцией  $t$ . Подставляя правую часть выражения (2.13) в уравнение (2.12), имеем:

$$\begin{aligned} \frac{dC}{dt} e^{-P dt} - C P e^{-P dt} + C P e^{-P dt} &= Q, \\ \frac{dC}{dt} &= Q e^{P dt} \end{aligned}$$

Теперь  $C$  находим интегрированием:  $C = Q e^{P dt} dt + C_1$ . Здесь  $C_1$  — произвольная постоянная.

Итак, общее решение линейного неоднородного уравнения первого порядка:

$$x = e^{-P dt} (C_1 + Q e^{P dt} dt) \quad (2.14)$$

Таким образом, решение уравнения (2.12) представляет собой сумму двух слагаемых:

- 1) общее решение однородного уравнения (2.13) и
- 2) частное решение неоднородного уравнения, которое получается из общего решения, если  $C_1 = 0$ .

### Уравнение Ферхюльста

Рассмотрим еще один пример, который относится к классическим моделям математической экологии. Логистическое уравнение было предложено Ферхюльстом в 1838 г. Оно имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (2.15)$$

Это уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых  $x$  численность  $x$  возрастает, при больших — приближается к определенному пределу  $K$ .

Уравнение (2.15) можно решить аналитически. Ход решения следующий. Произведем разделение переменных:

$$\frac{K dt}{x(K-x)} = r dt \quad (2.16)$$

Представим левую часть в виде суммы и проинтегрируем

$$\left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x}\right) dx = r dt$$

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

Переходя от логарифмов к переменным, получим:

$$\frac{x}{K-x} = Ce^{rt} \quad (2.17)$$

Здесь  $C$  — произвольная постоянная, которая определяется начальным значением численности  $x_0$  :

$$x(t=0) = x_0 \quad C = \frac{x_0}{K-x_0}$$

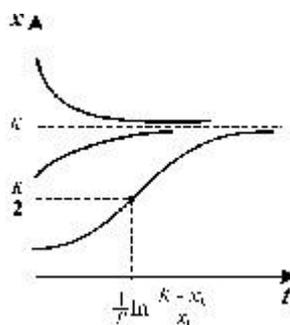
Подставим это значение  $C$  в формулу (2.17):

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

Отсюда получим решение — зависимость численности от времени:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} \quad (2.18)$$

График функции (2.18) при разных начальных значениях численности популяции представлен на рис. 2.7.



**Рис.2.7.** Динамика численности в логистической модели 2.18 при разных начальных значениях

## численности

Если начальное значение  $x_0 < K/2$ , кривая роста имеет точку перегиба. Если  $x_0 > K$ , численность со временем убывает. В приведенных примерах в правой части уравнений стоят полиномы первой и второй степени. Если в правой части ? более сложная нелинейная функция, алгебраическое уравнение для стационарных значений может иметь несколько корней. Какое из этих решений реализуется в этом случае, будет зависеть от начальных условий. В дальнейшем мы, как правило, не будем искать аналитическое решение для наших моделей. Для более сложных нелинейных уравнений это и невозможно. Однако важные заключения относительно свойств моделей можно сделать и на основании качественного их исследования, в первую очередь путем исследования устойчивости стационарных состояний и типов поведения системы вблизи этих состояний. При этом следует иметь в виду, что с помощью одного автономного дифференциального уравнения могут быть описаны только монотонные изменения переменной, и, следовательно, ни периодические, ни хаотические процессы не могут быть описаны. Для описания более сложного поведения необходимо либо переходить к системам большей размерности (2, 3 порядка и выше), либо вводить время в явном виде в правую часть уравнения. В Лекции 3 мы увидим, что дискретные уравнения и уравнения с запаздыванием могут описать и колебания, и динамический хаос.

## ЛЕКЦИЯ 2 МОДЕЛИ РОСТА ПОПУЛЯЦИЙ

Непрерывные модели: экспоненциальный рост, логистический рост, модели с наименьшей критической численностью. Модели с неперекрывающимися поколениями. Дискретное логистическое уравнение. Диаграмма и лестница Ламерея. Типы решений при разных значениях параметра: монотонные и затухающие решения, циклы, квазистохастическое поведение, вспышки численности. Матричные модели популяций. Влияние запаздывания.

Численность популяции может меняться во времени различным образом: расти, совершать колебания, падать (рис. 3.1), и причины этого могут быть различны. Здесь мы рассмотрим модели роста популяций и математический аппарат, позволяющий описывать динамику численности разных популяций.

### Уравнение экспоненциального роста.

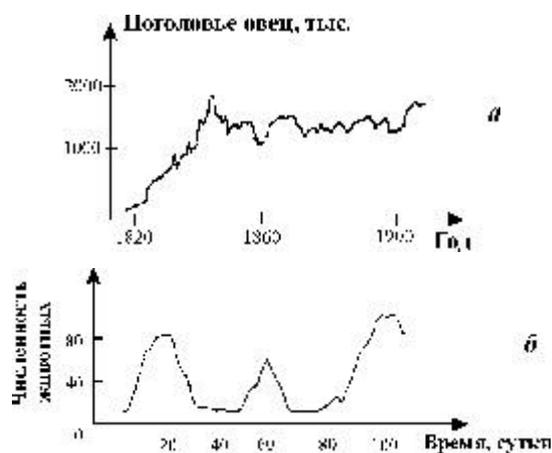
Всемирно известной математической моделью, в основу которой положена задача о динамике численности популяции, является классическая модель неограниченного роста — геометрическая прогрессия в дискретном представлении,

$$A_{n+1} = qA_n \quad (3.1)$$

или экспонента, — в непрерывном

$$\frac{dx}{dt} = rx \quad (3.2)$$

Модель предложена Мальтусом в 1798 г. в его классическом труде «О законе роста народонаселения». Томас Роберт Мальтус (1766-1834) — известный английский демограф и экономист, обратил внимание на тот факт, что численность популяции растет по экспоненте (в геометрической прогрессии), в то время как производство





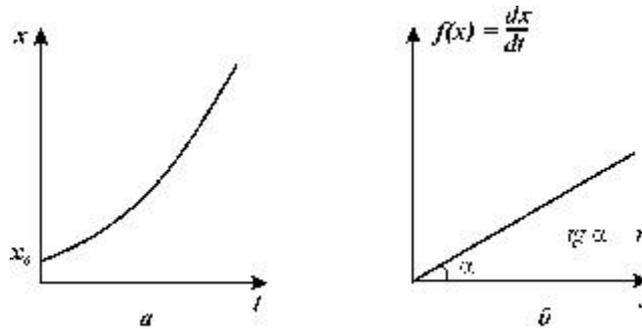
**Рис. 3.1.** Примеры динамики численности популяций а — численность поголовья овец на острове Тасмания (Davidson, 1938); б — изменение численности *Daphnia magna* (Frall, 1943); в — Динамика численности трех видов китов в Антарктике (приведена по изменению «индекса численности» убитых китов на 1 тыс. судов — тонно — суток, Gulland, 1971)

питания растет со временем линейно (в арифметической прогрессии), из чего сделал справедливый вывод, что рано или поздно экспонента обязательно «обгонит» линейную функцию, и наступит голод. На основании этих выводов Мальтус говорит о необходимости ввести ограничения на рождаемость, в особенности для беднейших слоев общества. «Экономический пессимизм», следующий из прогнозов предложенной им модели, в основу которой положен анализ эмпирических данных, Мальтус противопоставлял модным в начале XIX века оптимистическим идеям гуманистов: Жана — Жака Руссо, Уильяма Годвина и других, предсказывающих человечеству грядущее счастье и процветание. Можно говорить о том, что Мальтус был первым ученым — «алармистом», который на основании результатов моделирования «бил тревогу» и предупреждал человечество об опасности следования развитию по используемым ранее сценариям прогресса. Во второй половине XX века такую «алармистскую» роль сыграли работы Римского клуба, и в первую очередь «модель глобального роста» Дж. Форрестера (см. Лекция 1).

Обсуждению важности вывода Мальтуса для популяционной динамики великий Дарвин посвятил несколько страниц своего дневника, указывая, что поскольку ни одна популяция не размножается до бесконечности, должны существовать факторы, препятствующие такому неограниченному размножению. Среди этих факторов может быть нехватка ресурса (продовольствия), вызывающая конкуренцию внутри популяции за ресурс, хищничество, конкуренция с другими видами. Результатом является замедление скорости роста популяции и выход ее численности на стационарный уровень. Модели ограниченного роста мы рассмотрим ниже. Что касается отбора, то в нем большое значение наряду с конкуренцией близких по своим потребностям особей играет территориальная изоляция,

которая ведет к вымиранию близких форм и обеспечивает процесс дивергенции. Модели отбора мы рассмотрим в Лекции 7.

Вывод уравнения (3.2) рассмотрен нами в Лекции 2. График зависимости численности от времени в соответствии с законом экспоненциального роста изображен на рис. 3.2 а. На рис. 3.2 б. представлена зависимость скорости роста популяции (правая часть уравнения 3.2) от ее численности.



**Рис. 3.2. Экспоненциальный рост. Зависимость скорости роста от численности (а) и численности от времени (б)**

В соответствии с экспоненциальным законом изолированная популяция развивалась бы в условиях неограниченных ресурсов. В природе такие условия встречаются крайне редко. Примером может служить размножение видов, завезенных в места, где имеется много пищи и отсутствуют конкурирующие виды и хищники (кролики в Австралии).

### Ограниченный рост

Впервые системный фактор, ограничивающий рост популяции, описал Ферхюльст в уравнении логистического роста

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (3.3)$$

**Рис. 3.3. К определению величины K — емкости экологической ниши популяции**

Логистическое уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых значениях  $x$  численность возрастает экспоненциально (как в уравнении 3.2) при больших — приближается к определенному пределу  $K$ .

Эта величина, называемая емкостью экологической ниши популяции, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, мест для гнездования, многими другими факторами, которые могут быть различными для разных

видов. Таким образом, емкость экологической ниши представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания.

Уравнение (3.3) можно также переписать в виде:

$$\frac{dx}{dt} = rx - d x^2. \quad (3.4)$$

Здесь  $d$  — коэффициент внутривидовой конкуренции (за пищевой ресурс, убежища и т. п.) Аналитическое решение уравнения (3.3) мы получили в лекции 2:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} \quad (3.5)$$

Формула (3.5) описывает кинетическую кривую, то есть зависимость численности популяции от времени. Ход кинетических кривых для разных начальных условий представлен на рис. 3.5.

В случае, если начальная численность меньше половины максимальной, кривая  $x(t)$  имеет точку перегиба с координатами

$$\left( \frac{1}{r} \ln \frac{K - x_0}{x_0}, \frac{K}{2} \right)$$

Ордината точки перегиба представляет собой половину максимальной численности, а абсцисса зависит как от емкости популяции  $K$ , так и от константы собственной скорости роста  $r$ ? чем выше генетические возможности популяции, тем скорее наступает перегиб на кривой численности.

Примеры экспериментально наблюдаемой динамики популяций, развивающихся по логистическому закону, приведены на рис. 3.4 а, б. На рис. 3.4 а сплошной линией представлен график функции (3.5), при малых начальных численностях он имеет S-образный характер. При изучении более сложных систем мы не будем искать решение для  $x(t)$  в явном виде, а ограничимся исследованием устойчивости их стационарных состояний. Проведем такое исследование и для логистического уравнения. Легко видеть, что уравнение стационарных состояний  $f(\bar{x}) = 0$  в данном случае имеет два корня:

$$\bar{x}_1 = 0, \quad \bar{x}_2 = K.$$

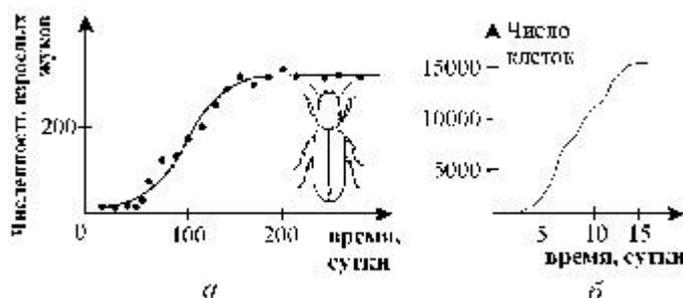
Посмотрим, будут ли эти корни устойчивыми. Для этого вначале воспользуемся аналитическим методом Ляпунова. Введем новую переменную  $x$ , обозначающую отклонение переменной  $x$  от ее стационарного

значения:

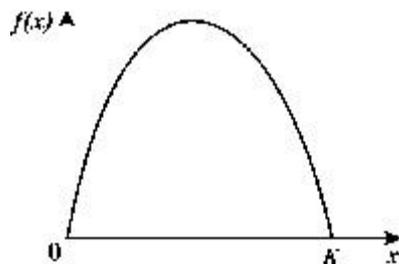
Запишем  $\frac{dx}{dt} = ax$ , где  $a = f'(x)|_{x=\bar{x}}$ , линейризованное уравнение для (3.4):  
 Напомним, что знак величины  $a(\bar{x}_1)$  определяет устойчивость соответствующей особой точки  $(\bar{x}_1)$ :

$$f'(x)|_{x=\bar{x}} = r \frac{2r\bar{x}}{K} \quad (3.5)$$

Подставив в выражение (3.5) значение первого корня  $\bar{x}_1 = 0$ , мы получим  $a(\bar{x}_1) = r$ . Будем считать, что величина  $r$  — коэффициент естественной скорости роста популяции положительная  $\bar{x}_1 = 0$ ; — неустойчивая особая точка. Если же мы подставим в выражение (3.5)  $\bar{x}_1 = K$ , то получим  $a(\bar{x}_1) = -r$  — отрицательную величину. Это дает нам право утверждать, что стационарное решение уравнения  $\bar{x}_1 = K$  соответствует устойчивому стационарному режиму существования популяции в ограниченной среде. Проведем теперь исследование устойчивости стационарных решений этого уравнения, исходя из графика функции правой части.



**Рис. 3.4.** Примеры ограниченного роста популяции. а — жук *Rhizoretha dominica* в 10-граммовой порции пшеничных зерен, пополняемых каждую неделю (Scrombie, 1945). б ? Водоросль *Chlorella* в культуре (Pearsall, Bengry, 1940)



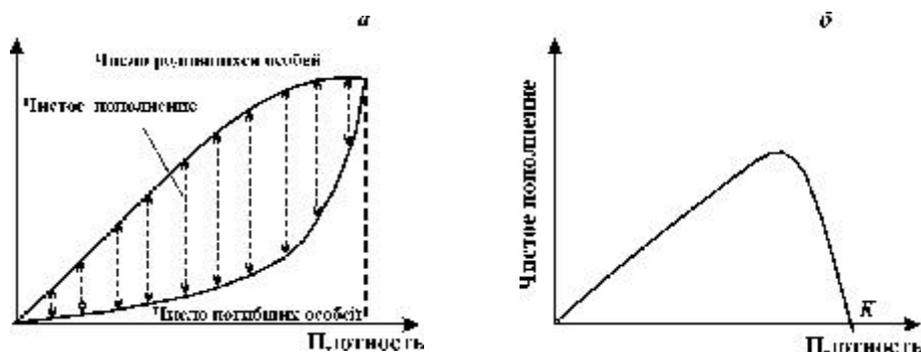
**Рис. 3.5.** Логистический рост. Зависимость функции правой части  $f(x)$  — скорости роста от численности — для уравнения (3.3).

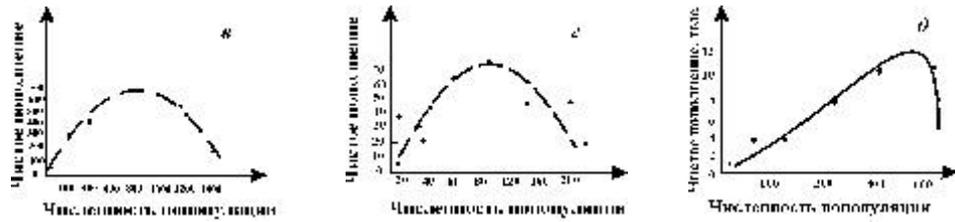
На рисунке 3.5 видно, что при переходе от отрицательных к положительным значениям  $x$  в точке  $x_1 = 0$  функция  $f(x)$  меняет знак с минуса на плюс, т.е. особая точка неустойчива. Наоборот, в точке  $x_2 = K$  имеет место изменение знака  $f(x)$  с роста  $x$  с плюса на минус, следовательно, эта особая точка устойчивая.

Несмотря на схематичность положенных в ее основу представлений, логистическая кривая оказалась очень хорошим приближением для описания кривых роста численности многих популяций. В природе внутривидовая конкуренция не удерживает естественные популяции на строго неизменном уровне, но действует в широком диапазоне начальных значений плотности и приводит их к гораздо более узкому диапазону конечных значений, определяя, таким образом, тенденцию к поддержанию плотности в определенных пределах.

На рис. 3.6 показана схема расчета экспериментальных кривых пополнения. Разность между двумя кривыми (число рожденных минус число погибших) представляет собой число особей, на которое изменяется численность популяции в течение какой-либо стадии развития или за какой-нибудь промежуток времени. Пополнение популяции невелико при самых низких значениях плотности, возрастает по мере ее увеличения, снова снижается при достижении предельной плотности насыщения и становится отрицательным (смертность превышает рождаемость), когда начальная плотность превышает  $K$ .

Конкретный вид связи между скоростью пополнения популяции и ее плотностью меняется в зависимости от биологии вида (например, фазаны, мухи и киты на рис. 3.6 в, г, д). Поскольку скорость пополнения зависит от множества факторов, эмпирические точки никогда не ложатся точно на определенную кривую. Однако во всех случаях наблюдается колоколообразная кривая, форма которой отражает общую природу зависимых от плотности изменений рождаемости и смертности всякий раз, когда возникает внутривидовая конкуренция.





**Рис. 3.6.** Кривые пополнения, соответствующие в модели кривым зависимости скорости роста от численности популяции. а, б. — схема расчета кривых пополнения, в, г, д — кривые пополнения для разных видов: в — численность обыкновенного фазана на о. Протекши — Айленд после его интродукции в 1937 г. (Einarsen, 1945); г — экспериментальная популяция плодовой мушки *Drosophyla melanogaster* (Pearl, 1927); д — оценка численности арктического финвала (Allen, 1972)

### Модель популяции с наименьшей критической численностью

В рассмотренных моделях прирост численности (биомассы) популяции представлен линейным членом, пропорциональным численности. Строго говоря, это соответствует лишь тем популяциям, размножение которых происходит путем самооплодотворения (микроорганизмы). Если же в основе размножения лежит скрещивание, предполагающее встречи между особями разных полов одного и того же вида, то прирост будет тем выше, чем больше количество встреч между особями, а последнее пропорционально второй степени  $x$ . Таким образом, для разнополой популяции в условиях неограниченных ресурсов можно записать

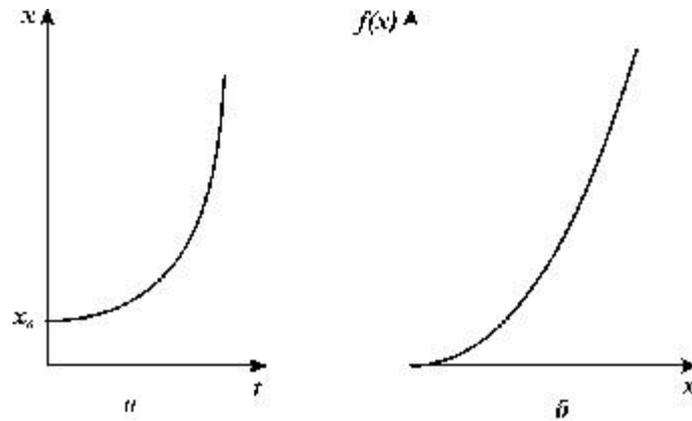
$$\frac{dx}{dt} = rx^2 \quad (3.6)$$

Уравнение (3.6) хорошо описывает тот факт, что при низких плотностях популяций скорость размножения резко падает, так как вероятность встречи двух особей разных полов уменьшается при понижении плотности популяции пропорционально квадрату плотности. Однако при больших плотностях популяций скорость размножения лимитирует уже не число встреч особей противоположного пола, а число самок в популяции, формула, учитывающая эти оба эффекта, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} \quad (3.7)$$

Графики численности в зависимости от времени (рис. 3.7 а) и скорости размножения как функции численности (рис. 3.7 б) для уравнения (3.7.) представлены на рис. 3.7. В действительности плотность популяции не должна опускаться ниже

некоторой критической величины. При падении плотности популяции ниже критической среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение, становится больше времени жизни отдельной особи, точнее времени, в течение которого особь способна к размножению. В этом случае популяция вымирает.

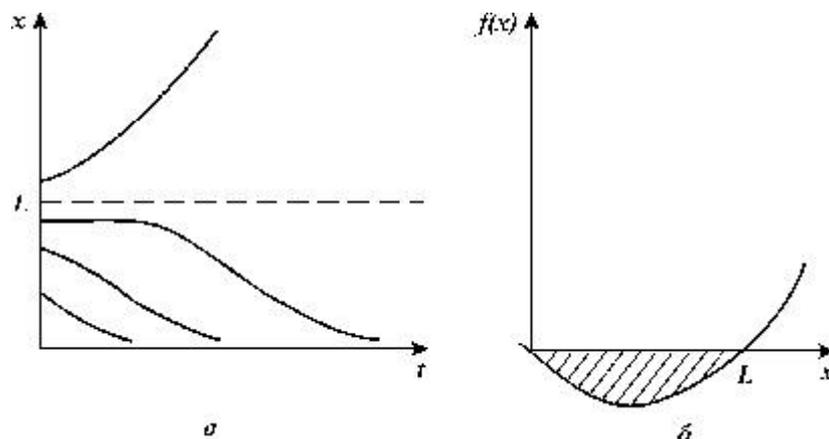


**Рис. 3.7.** а — график зависимости численности от времени и б — скорости размножения как функции численности для уравнения 3.7

Этот эффект может быть учтен, если в формулу (3.7) ввести член, пропорциональный численности и описывающий смертность. Зависимость скорости роста популяции от ее численности при этом примет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx \quad (3.8)$$

Уравнение (3.8) имеет два стационарных решения:  $\bar{x}=0$  и  $\bar{x} = db (ab - dt) = L$ . Соответствующие графики  $x(t)$  и  $f(x)$  даны на рис. 3.8, а, б. Из графика 3.8, б видно, что решение  $\bar{x}=0$  устойчивое, а  $\bar{x} = L$  - неустойчивое. При начальных численностях  $x_{нач} < L$  популяция вырождается,  $x \rightarrow 0$ , причем тем быстрее, чем меньше  $x_{нач}$ . Кривые  $x(t)$  при разных  $x_{нач}$  даны на рис. 3.8 а. При  $x_{нач} > L$  в соответствии с уравнением (3.8) популяция неограниченно размножается.



**Рис.3.8.** Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения (3.8).

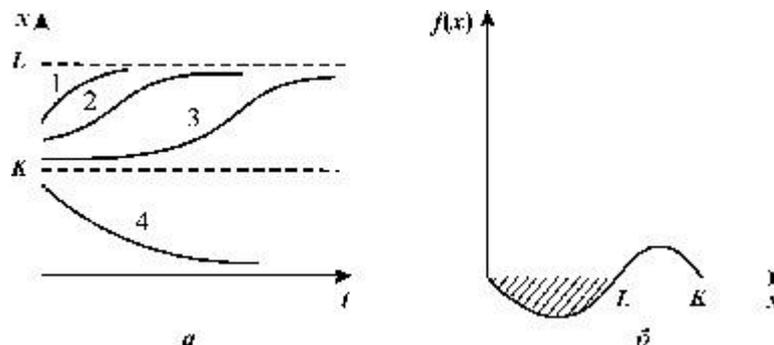
Штриховкой обозначена область вырождения популяции.

Величина нижней критической плотности  $L$  различна для разных видов. Наблюдения биологов показали, что это всего лишь одна пара особей на тысячу квадратных километров в случае ондатр и сотни тысяч особей для американского странствующего голубя. Заранее трудно было предугадать, что столь многочисленный вид перешел через критическую границу своей численности и обречен на вырождение. Однако это произошло, несмотря на все усилия по охране этих птиц.

Для голубых китов критическая граница общей численности оказалась равной десяткам — сотням. Хищническое истребление этих гигантских животных привело к тому, что их осталось слишком мало в Мировом океане. И хотя охота на них запрещена, надежд на восстановление популяции голубых китов практически нет. Наиболее общая формула, учитывающая как нижнюю границу численности, так и внутривидовую конкуренцию, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx - \delta x^2 \quad (3.9)$$

Зависимости численности от времени и скорости прироста от численности представлены на рис.3.9 а, б.  $\bar{x}=0$  и  $\bar{x}=K$  — устойчивые стационарные состояния,  $\bar{x}=L$  — неустойчивое, разделяющее области притяжения устойчивых состояний равновесия. Величины  $L$  и  $K$  различны для разных популяций и могут быть определены только из наблюдений и экспериментов. Ясно, что их определение представляет значительные трудности. Кривые 1, 2, 3, 4 на рис. 3.9 а соответствуют различным начальным значениям численности популяции.



**Рис. 3.9.** Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения 3.9.

Штриховкой обозначена область вырождения популяции.

При любых промыслах особый интерес представляет величина нижней критической границы, при переходе через которую популяция уже не сможет

восстановиться. Модель позволяет дать некий методический рецепт определения не самой критической границы, но степени близости к ней численности вида.

Обратимся к рис. 3.9 а. Пусть численность вида в начальный момент времени была близка к максимально возможной. При  $t = 0$  происходит однократное выбивание популяции. Если численность осталась значительно больше критической, восстановление происходит сначала быстро, а затем с монотонным замедлением (кривая 1). Если же оставшаяся популяция близка к критической точке, восстановление происходит сначала очень медленно, численность популяции надолго «застревает» вблизи критической точки, а затем уже, «набрав силы», более быстро приближается к стационарному уровню (кривая 3). Кривая 2 представляет промежуточный случай. Таким образом, наблюдая реакцию системы на возмущение, можно предсказать приближение ее к опасным границам.

## ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ

Численность популяции не изменяется непрерывно, а представляет собой дискретную величину, что соответствует экспериментальным данным по переписи реальных популяций. Если предположить, что численность  $N$  зависит от численностей в некоторые предшествующие моменты времени, то для описания динамики численности популяций можно применить аппарат разностных уравнений (отображений). Если при этом внешние и внутренние факторы, определяющие развитие популяции, остаются во времени неизменными, то численность популяции в момент времени  $t$  может быть описана при помощи разностного уравнения в виде:

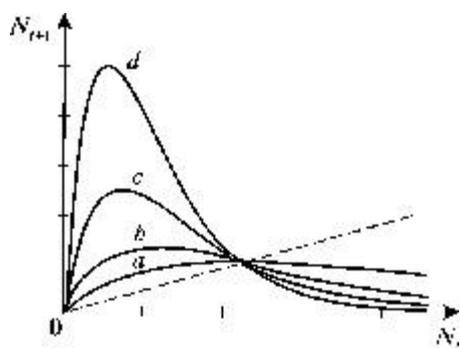
$$N_t = F_t(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-k}). \quad (3.10)$$

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

Особенно просто выглядит разностное уравнение в случае, когда численность каждого следующего поколения в популяции  $N_{t+1}$  зависит лишь от предыдущего поколения  $N_t$ . Это справедливо для многих видов насекомых. Их взрослые особи живут непродолжительное время, достаточное для откладывания яиц, и к моменту появления на свет нового поколения (на стадии взрослой особи) предшествующее поколение прекращает свое существование. То же имеет место для некоторых видов зоопланктона, рыб, птиц. Про эти виды можно сказать, что поколения в них не перекрываются во времени, и уравнение (3.10) может быть записано в виде:

$$N_{t+1} = F(N_t). \quad (3.11)$$

Опыт показывает, что в таких системах при малых численностях  $N$  растет от одной генерации к другой, а при высоких — падает. Это свойство в экономике проявляется как закон «бумов» и «спадов».



**Рис. 3.10.** Вид одноэкстремальной функции  $N_{t+1}=f(N_t)$ .

В таких случаях функция  $N$  — одноэкстремальная функция (рис. 3.10) В зависимости от крутизны графика  $F(N_t)$  в системе могут возникать различные режимы: монотонное и колебательное приближение к равновесию, колебательные изменения — циклы разной длины и квазистохастическое поведение хаос.

Модели вида (3.11) являются простейшими детерминированными объектами, демонстрирующими хаотическое поведение. Если поколения перекрываются — появляются дискретные возрастные группы (стадии развития). Для их описания обычно используются тоже дискретные, но более сложные матричные модели.

### Дискретное логистическое уравнение

Вспомним логистическое уравнение, которое описывает развитие популяции в непрерывном времени.

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Заменим  $dN/dt$  на  $*N/Dt$ .

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

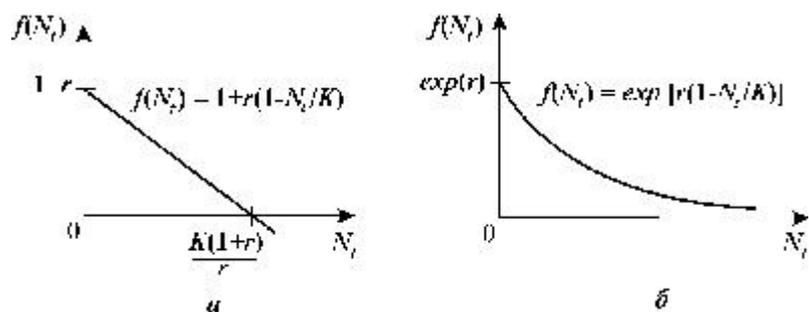
Получим:

$$N_{t+1} = N_t \left[1 + r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right] \quad (3.12)$$

или  $N_{t+1} = N_t * f(N_t)$ .

Однако, уравнение (3.12) биологически некорректно. Если в какой-то момент времени значение численности становится больше определенной величины:  $N_t > K(1+r)/r$ ,

то уравнение (3.12) дает отрицательное значение  $N_{t+1}$ . Это связано с видом функции  $f(N_t)$  (рис. 3.11 а).



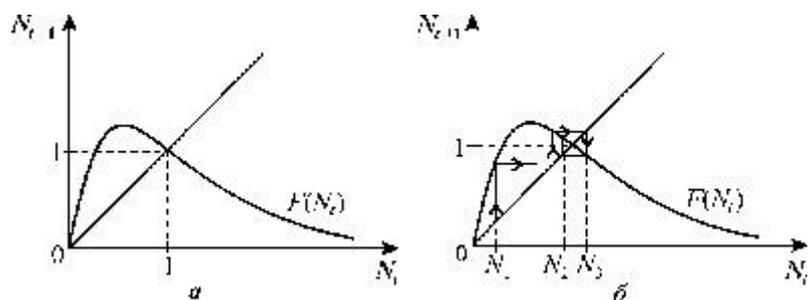
**Рис. 3.11.** Вид функции для дискретного аналога логистического уравнения: (а) —  $f(Nt)=1+r(1-Nt/K)$ , (б) —  $f(Nt)=\exp\{r(1-Nt/K)\}$

Этот недостаток отсутствует у непрерывного логистического уравнения. Чтобы исправить положение в дискретном уравнении, в качестве  $f(Nt)$  следует взять функцию, асимптотически стремящуюся к нулю при  $Nt \rightarrow \infty$ . Вид такой функции изображен на рис. 3.11 б. Экспоненциальная форма такой зависимости была предложена Мораном (1950) для численности насекомых и Рикером (1952) для рыбных популяций:

$$N_{t+1} = N_t \exp\left\{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right\} \quad (3.13)$$

Ход решения можно наглядно продемонстрировать графически с помощью диаграммы и лестницы Ламерея. Точка пересечения биссектрисы первого координатного угла  $N_{t+1}=N_t$  и функции  $F(N_t)$  определяет равновесное состояние системы, аналогичное стационарному состоянию дифференциального уравнения.

На рис. 3.12 б показан способ нахождения значений  $N_t$  в последовательные моменты времени. Пусть в начальный момент времени  $N=N_0$ .  $F(N_0)=N_1$  задает значение численности в последующий момент времени  $t=1$ . Величина  $N_1$  в свою очередь определяет значение  $F(N_1)=N_2$ . И так далее. На рис. 3.12 б изображен случай, когда траектория сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания.



**Рис. 3.12.** Определение равновесного состояния в дискретной модели популяции с неперекрывающимися поколениями диаграмма (а) и лестница Ламерея (б)

Введем для разностных уравнений (отображений) некоторые понятия, соответствующие основным понятиям теории дифференциальных уравнений.

Решение — (траектория) — любая последовательность значений  $\{N_t\}$ , ( $t=0,1,\dots$ ), удовлетворяющая данному разностному уравнению при любом  $t$ . Разным начальным значениям соответствуют разные решения. Равновесием называется решение вида:  $N_t = \text{const} = N^*$ , удовлетворяющее соотношению  $N^* = F(N^*)$

Как и в случае дифференциальных уравнений для исследования устойчивости применим линейный анализ. Положим:

$$N_t = N^* + x_t$$

Линеаризуем уравнение (3.11), разлагая  $F$  в ряд по степеням  $x_t$  и отбрасывая члены порядка и выше. Получим:

$$x_{t+1} = \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} x_t + O(x_t^2)$$

Из условий сходимости геометрической прогрессии следует, что  $x_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , если

$$\left| \frac{dF}{dN} \right|_{N^*} < 1 \quad (3.14)$$

и  $x_t \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ , если

$$\left| \frac{dF}{dN} \right|_{N^*} > 1 \quad (3.15)$$

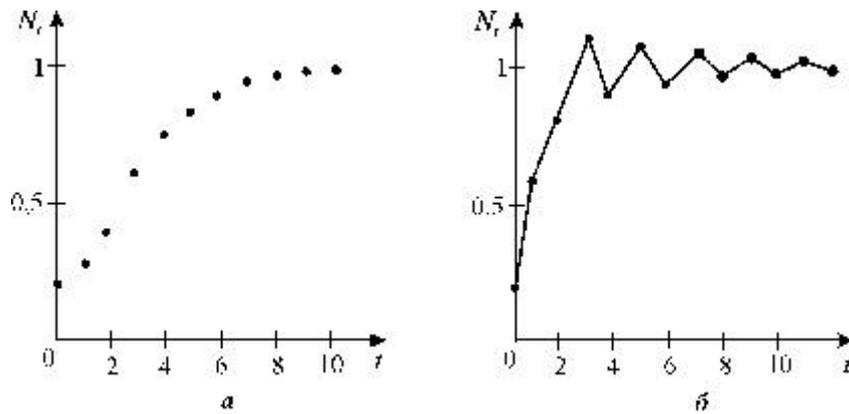
Случаи  $\left| \frac{dF}{dN} \right|_{N^*} = 1$  и  $\left| \frac{dF}{dN} \right|_{N^*} = 0$  требуют дополнительного исследования членов более высокого порядка в разложении.

Обозначим

В случае устойчивого равновесия: при  $0 < A < 1$  ? отклонения от равновесия исчезают монотонно, при  $-1 < A < 0$  ? затухающие колебания вокруг  $N^*$ .

Графики монотонного и немонотонного стремления численности к равновесному состоянию в модели (3.13) представлены на рис. 3.13

В случае неустойчивого равновесия:  $A > 1$  ? отклонение от равновесия монотонно растет,  $A < -1$  ? отклонение от равновесия в виде нарастающих колебаний.



**Рис. 3.13.** Графики численности популяции, вычисленные по формуле (3.13) при выполнении условия (3.14).

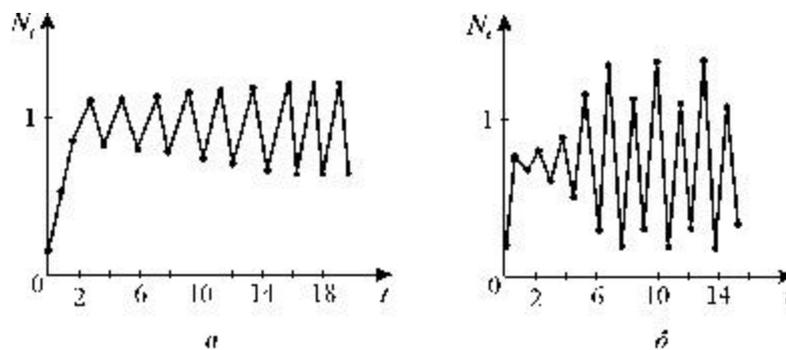
Для уравнения (3.13) равновесие находится из выражения  $\exp\left\{r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)\right\} = 1$ . Единственное равновесное значение  $N^* = K > 0$  существует при любом  $r$ . Равновесие устойчиво, если  $0 < r < 2$ , решение монотонно при  $0 < r < 1$  и представляет собой затухающие колебания при  $1 < r < 2$ . В уравнении 3.13 возможны и более сложные решения? циклы, являющиеся аналогом предельных циклов для систем дифференциальных уравнений (см. лекция 8).

Решение называется циклом длины  $T$ , если

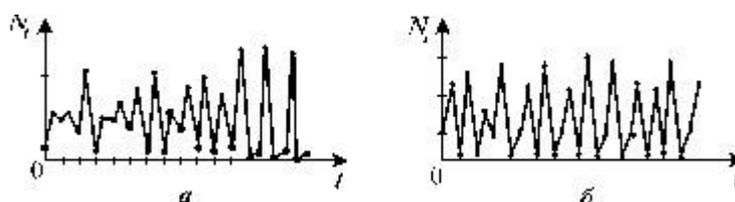
$$N_t^* = N_{t+r}^*, \quad t = 0, 1, 2, \dots;$$

$$N_{t,j}^* \neq N_t^*, \quad j = 1, 2, \dots, T-1$$

В уравнении (3.14) циклы (колебательное поведение переменных) наблюдается при следующих значениях параметра: при  $2 < r = r_2 < 2,526$  — двухточечные циклы при  $r_2 < r < r_3$  появляются циклы длины  $4, 8, 16, \dots, 2k$ . При  $r > r_3 = 3,102$  решение зависит от начальных условий. Существуют трехточечные циклы и квазистохастические решения.



**Рис. 3.14.** Циклическое поведение решения уравнения 3.13 а — двухточечный цикл, б — четырехточечный цикл.

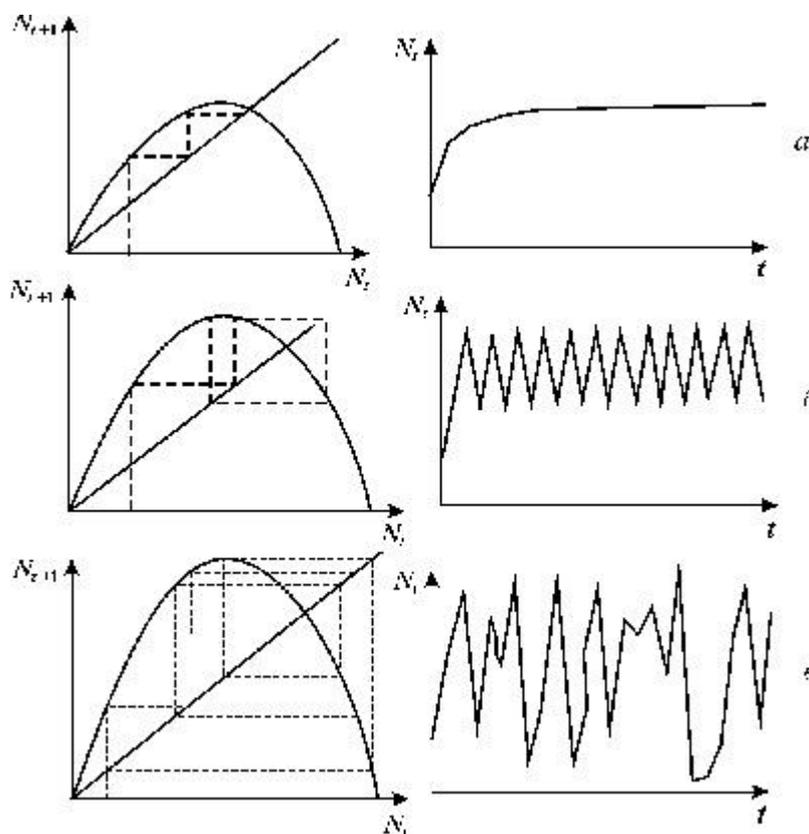


**Рис. 3.15.** Примеры хаотических решений для уравнения 3.13

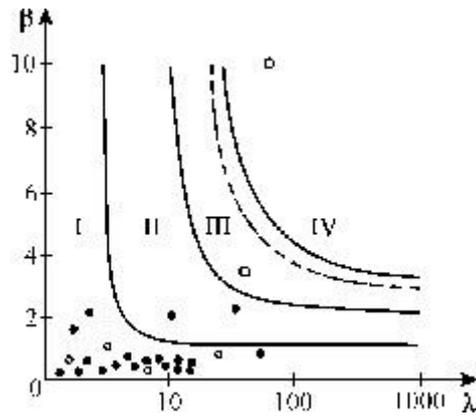
Иногда в качестве дискретного аналога используется более простая формула, в которой численность выражена в безразмерном виде. При  $Nt > 1$  численность принимается равной нулю.

$$N_{t+1} = aN_t(1-N_t) \quad (3.16)$$

На рис. 3.16 показаны диаграммы Ламерея и динамика численности во времени для разных значений параметра  $a$  в уравнении 3.16.



**Рис. 3.16.** Диаграммы Ламерея и динамика численности во времени для разных значений параметра  $a$  в уравнении 3.16. а — монотонный рост; б — двухточечный цикл; в — квазистохастическое поведение



**Рис. 3.17.** Области значений параметров для уравнения 3.17 с различным характером поведения. Точками указаны значения параметров для реальных

Аналогичными свойствами обладает уравнение

$$N_{t+1} = \lambda_t N_t (1 + aN_t)^{-\beta} \quad (3.17)$$

которое хорошо описывает динамику численности 28 видов сезонно размножающихся насекомых с неперекрывающимися поколениями (Hassel, 1976).

На рис. 3.17 показаны области параметров, где реализуются различные типы поведения. Видно, что в стохастическую область попала лишь одна популяция. Большинство популяций демонстрирует монотонный переход к состоянию равновесия. Эти результаты наблюдений подтверждают правомерность использования в большом числе случаев для описания динамики численности непрерывного логистического уравнения.

## ЛЕКЦИЯ 3. КАЧЕСТВЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТАРНОЙ МОДЕЛИ «ХИЩНИК-ЖЕРТВА»

### 3.1 Модель трофического взаимодействия по типу «хищник—жертва»

Рассмотрим модель трофического взаимодействия по типу «хищник—жертва», построенную В. Вольтерром. Пусть имеется система, состоящая из двух видов, из которых один поедает другой.

Рассмотрим случай, когда один из видов является хищником, а другой — жертвой, и будем считать, что хищник питается только жертвой. Примем следующую простую гипотезу:

$\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2$  — коэффициент прироста жертвы;

$\gamma_2 N_1 - \varepsilon_2$  — коэффициент прироста хищника;

$N_1$  — численность популяции жертвы;

$N_2$  — численность популяции хищника;

$\varepsilon_1$  — коэффициент естественного прироста жертвы;

$\gamma_1$  — скорость потребления жертвы хищником;

$\varepsilon_2$  — коэффициент смертности хищника в отсутствие жертвы;

$\gamma_2$  — коэффициент «переработки» хищником биомассы жертвы в собственную биомассу.

Тогда динамика численности популяций в системе хищник — жертва будет описываться системой дифференциальных уравнений (2.1):

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1) \end{cases} \quad (2.1)$$

где все коэффициенты положительные и постоянные.

Модель имеет равновесное решение (2.2):

$$\begin{cases} N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \\ N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \end{cases} \quad (2.2)$$

По модели (2.1) доля хищников в общей массе животных выражается формулой (2.3):

$$\frac{N_2}{N_1 + N_2} = \frac{\varepsilon_1 / \gamma_1}{\varepsilon_1 + \varepsilon_2 \gamma_1 / \gamma_2} \quad (2.3)$$

Анализ устойчивости состояния равновесия по отношению к малым возмущениям показал, что особая точка (2.2) является «нейтрально» устойчивой (типа «центр»), т. е. любые отклонения от равновесия не затухают, но переводят систему в колебательный режим с амплитудой, зависящей от величины возмущения. Траектории системы на фазовой

плоскости  $(N_1, N_2)$  имеют вид замкнутых кривых, расположенных на различных расстояниях от точки равновесия (рис. 1).

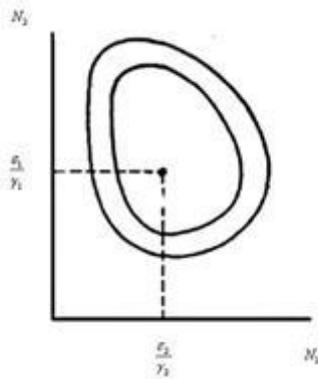


Рис. 1 – Фазовый «портрет» классической вольтерровой системы «хищник-жертва»

Разделив первое уравнение системы (2.1) на второе, получим дифференциальное уравнение (2.4) для кривой на фазовой

$$\text{плоскости } (N_1, N_2). \quad \frac{dN_1}{dN_2} = \frac{N_1}{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1} \frac{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2}{N_2} \quad (2.4)$$

Интегрируя данное уравнение получим:

$$N_1^{-\varepsilon_2} N_2^{-\varepsilon_1} e^{\gamma_2 N_1} e^{\gamma_1 N_2} = C \quad (2.5)$$

$$C = \frac{N_1^{-\varepsilon_2} e^{\gamma_2 N_1}}{N_2^{\varepsilon_1} e^{-\gamma_1 N_2}}$$

где  $C$  - постоянная интегрирования, где

Несложно показать, что движение точки по фазовой плоскости будет происходить только в одну сторону. Для этого удобно сделать замену функций  $N_1$  и  $N_2$ , перенеся начало координат на плоскости  $(N_1, N_2)$  в стационарную точку (2.2) и введя затем полярные координаты:

$$\begin{cases} N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} (1 + \rho \cos \varphi) > 0 \\ N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} (1 + \rho \sin \varphi) > 0 \end{cases} \quad (2.6)$$

В таком случае, подставив значения системы (2.6) в систему (2.1), будем иметь:

$$\begin{cases} \frac{d\rho}{dt} \cos \varphi - \frac{d\varphi}{dt} (\sin \varphi) \rho = -\varepsilon_1 \rho \sin \varphi - \varepsilon_1 \rho^2 \sin \varphi \cos \varphi \\ \frac{d\rho}{dt} \sin \varphi + \frac{d\varphi}{dt} (\cos \varphi) \rho = \varepsilon_2 \rho \cos \varphi + \varepsilon_2 \rho^2 \sin \varphi \cos \varphi \end{cases} \quad (2.7)$$

Умножив первое уравнение на  $\sin \varphi$ , а второе — на  $\cos \varphi$  и сложив их, получим:

$$\frac{d\varphi}{dt} = \varepsilon_2 \cos^2 \varphi (1 + \rho \sin \varphi) + \varepsilon_1 \sin^2 \varphi (1 + \rho \cos \varphi) \quad (2.8)$$

После аналогичных алгебраических преобразований получим уравнение для  $\rho$ :

$$\frac{d\rho}{dt} = \sin \varphi (\cos \varphi) \rho (\varepsilon_2 - \varepsilon_1) - \rho^2 \sin^2 \varphi (\varepsilon_1 \cos \varphi - \varepsilon_2 \sin \varphi) \quad (2.9)$$

Величина  $\frac{d\varphi}{dt}$ , как видно из (4.9), всегда больше нуля. Таким образом,  $\frac{d\varphi}{dt}$  не меняет знака, и вращение все время идет в одну сторону.

Интегрируя (2.9) найдем период:

$$T = \int_0^{2\pi} \frac{d\varphi}{\varepsilon_2 \cos^2 \varphi (1 + \rho \sin \varphi) + \varepsilon_1 \sin^2 \varphi (1 + \rho \cos \varphi)} \quad (2.10)$$

Когда  $\rho$  мало, то уравнения (2.8) и (2.9) переходят в уравнения эллипса. Период обращения в этом случае равен:

$$T = \int_0^{2\pi} \frac{d\varphi}{\varepsilon_2 \cos^2 \varphi + \varepsilon_1 \sin^2 \varphi} = \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}} \quad (2.11)$$

Исходя из периодичности решений уравнений (2.1), можно получить некоторые следствия. Представим для этого (2.1) в виде:

$$\begin{cases} \frac{d \lg N_1}{dt} = \varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 \\ \frac{d \lg N_2}{dt} = -\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1 \end{cases} \quad (2.12)$$

и проинтегрируем по периоду:

$$\begin{cases} d \lg N_1 \Big|_{t_0}^{t_0+T} = \varepsilon_1 T - \gamma_1 \int_{t_0}^{t_0+T} N_2 dt \\ d \lg N_2 \Big|_{t_0}^{t_0+T} = -\varepsilon_2 T + \gamma_2 \int_{t_0}^{t_0+T} N_1 dt \end{cases} \quad (2.13)$$

Так как подстановки от  $\lg N_1$  и  $\lg N_2$  в силу периодичности обращаются в нуль, средние по периоду оказываются равными стационарным состояниям (2.14):

$$\begin{cases} \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_2 dt = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \\ \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_1 dt = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \end{cases} \quad (2.14)$$

Простейшие уравнения модели «хищник—жертва» (2.1) обладают рядом существенных недостатков. Так, в них предполагается неограниченность

пищевых ресурсов для жертвы и неограниченный рост хищника, что противоречит экспериментальным данным. Кроме того, как видно из рис. 1, ни одна из фазовых кривых не выделена с точки зрения устойчивости. При наличии даже небольших возмущающих воздействий траектория системы будет все дальше уходить от положения равновесия, амплитуда колебаний расти, и система достаточно быстро разрушится.

Несмотря на недостатки модели (2.1), представления о принципиально колебательном характере динамики системы «хищник— жертва» получили широкое распространение в экологии. Взаимодействиями «хищник— жертва» объясняли такие явления, как колебания численности хищных и мирных животных в промысловых зонах, колебания в популяциях рыб, насекомых и т. д. На самом деле колебания численности могут быть обусловлены и другими причинами.

Предположим, что в системе хищник — жертва происходит искусственное уничтожение особей обоих видов, и рассмотрим вопрос о том, каким образом уничтожение особей влияет на средние значения их численности, если осуществляется пропорционально этой численности с коэффициентами пропорциональности  $\alpha_1$  и  $\alpha_2$  соответственно для жертвы и хищника. С учетом сделанных предположений систему уравнений (2.1) перепишем в виде:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \alpha_1 - \gamma_1 N_2) & \alpha_1 > 0 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon_2 - \alpha_2 + \gamma_2 N_1) & \alpha_2 > 0 \end{cases} \quad (2.15)$$

Предположим, что  $\alpha_1 < \varepsilon_1$ , т. е. коэффициент истребления жертвы меньше коэффициента ее естественного прироста. В этом случае также будут наблюдаться периодические колебания численности. Вычислим средние значения численностей:

$$\begin{cases} \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_2(t) dt = \frac{\varepsilon_1 - \alpha_1}{\gamma_1} \\ \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_1(t) dt = \frac{\varepsilon_2 + \alpha_2}{\gamma_2} \end{cases} \quad (2.16)$$

Таким образом, если  $\alpha_1 < \varepsilon_1$ , то средняя численность популяций жертвы возрастает, а хищника — убывает.

Рассмотрим случай, когда коэффициент истребления жертвы больше коэффициента ее естественного прироста, т. е.  $\alpha_1 > \varepsilon_1$ . В этом случае  $\varepsilon_1 - \alpha_1 - \gamma_1 N_2 < 0$  при любых  $N_2 > 0$ , и, следовательно, решение первого уравнения (2.15) ограничено сверху экспоненциально убывающей функцией  $N_1(t) \leq N_1 e^{(\varepsilon_1 - \alpha_1)t}$ , т. е.  $N_1(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ .

Начиная с некоторого момента времени  $t$ , при котором  $\gamma_2 N_1(t) - \varepsilon_2 - \alpha_2 = 0$ , решение второго уравнения (2.15) также начинает убывать и при  $t \rightarrow \infty$  стремится к нулю. Таким образом, в случае  $\alpha_1 > \varepsilon_1$  оба вида исчезают.

### 2.1 Обобщенные модели Вольтерра типа «хищник-жертва»

Первые модели В. Вольтерра, естественно, не могли отражать все стороны взаимодействия в системе хищник — жертва, поскольку они были в значительной мере упрощены относительно реальных условий. Например, если численность хищника  $N_2$  равна нулю, то из уравнений (1.4) следует, что численность жертвы неограниченно возрастает, что не соответствует действительности. Однако ценность этих моделей состоит именно в том, что они были основой, на которой быстрыми темпами начала развиваться математическая экология.

Появилось большое число исследований различных модификаций системы хищник — жертва, где были построены более общие модели, учитывающие в той или иной степени реальную ситуацию в природе.

В 1936 г. А.Н. Колмогоров предложил использовать для описания динамики системы хищник — жертва следующую систему уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1 g_1(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2 g_2(N_1, N_2) \end{cases}, \quad (2.17)$$

где  $g_1$  убывает с возрастанием численности хищников, а  $g_2$  возрастает с увеличением численности жертвы.

Эта система дифференциальных уравнений в силу ее достаточной общности позволяет хорошо учитывать реальное поведение популяций и вместе с тем проводить качественный анализ ее решений.

Позднее в своей работе, Колмогоров исследовал подробно менее общую модель:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = g_1(N_1)N_1 - L(N_1)N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = g_2(N_1, N_2) \end{cases} \quad (2.18)$$

Различные частные случаи системы дифференциальных уравнений (2.18) исследовались многими авторами. В таблице приведены различные частные случаи функций  $g(N_1)$ ,  $L(N_1)$ ,  $g_2(N_1, N_2)$ .

Таблица 1 - Различные модели сообщества «хищник-жертва»

$g(N_1)$	$L(N_1)$	$g_2(N_1, N_2)$	Авторы
$\varepsilon_1$	$a_{12}N_1$	$-\varepsilon_2 + a_{21}N_1$	Вольтерра-Лотка
$\varepsilon_1 - \alpha_1 N_1$	$a_{12}N_1$	$\varepsilon_2(1 - e^{-\alpha_1 N_1})$	Гаузе

$\varepsilon_1$	$a_{12}N_1$	$\varepsilon_2 - a_{21} \frac{N_2}{N_1}$	Пислоу
$\varepsilon_1$	$\frac{\alpha N_1}{1 + \alpha h N_1}$	$\varepsilon_2 - a_{21} \frac{N_2}{N_1}$	Холинг
$\varepsilon_1$	$b(1 - e^{-\mu N_1})$	$\varepsilon_2 - a_{21} \frac{N_2}{N_1}$	Ивлев
$\varepsilon_1$	$\frac{\alpha(N_1)N_1}{1 + \alpha(N_1)hN_1}$	$\varepsilon_2 - a_{21} \frac{N_2}{N_1}$	Рояма
$\varepsilon_1 - \frac{N_1}{K_1}$	$\frac{\alpha N_1}{1 + \alpha h N_1}$	$1 - \frac{N_2}{K_1} N_1$	Шимазу
$\varepsilon_1 - \alpha_1 N_1$	$a_{12}(1 - e^{-\mu N_1})$	$\varepsilon_2(1 - a_{21} e^{-\mu N_1})$	Мэй

математическое моделирование хищник жертва

### 3. ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИ ХИЩНИК-ЖЕРТВА

Рассмотрим математическую модель совместного существования двух биологических видов (популяций) типа "хищник - жертва", называемую моделью Вольтерра - Лотки.

Пусть два биологических вида совместно обитают в изолированной среде. Среда стационарна и обеспечивает в неограниченном количестве всем необходимым для жизни один из видов, который будем называть жертвой. Другой вид - хищник также находится в стационарных условиях, но питается лишь особями первого вида. Это могут быть караси и щуки, зайцы и волки, мыши и лисы, микробы и антитела и т. д. Будем для определенности называть их карасями и щуками.

Заданы следующие начальные показатели:

Наименование показателя	Щуки	Караси
$N(t_0)$ — начальная численность популяции	10000	800
$\varepsilon$ — коэффициент естественного прироста/смертности	1,1	0,00 1
$\gamma$ — коэффициенты межвидового взаимодействия	0,00 01	0,00 01

Со временем число карасей и щук меняется, но так как рыбы в пруду много, то не будем различать 1020 карасей или 1021 и поэтому будем считать  $N_{\varepsilon}$  и  $N_{\dot{\varepsilon}}$  непрерывными функциями времени  $t$ . Будем называть пару чисел  $(N_{\varepsilon}, N_{\dot{\varepsilon}})$  состоянием модели.

Очевидно, что характер изменения состояния  $(N_{\varepsilon}, N_{\dot{\varepsilon}})$  определяется значениями параметров. Изменяя параметры и решая систему уравнений модели, можно исследовать закономерности изменения состояния экологической системы во времени.

В экосистеме скорость изменения численности каждого вида также будем считать пропорциональной его численности, но только с коэффициентом, который зависит от численности особей другого вида. Так, для карасей этот

коэффициент уменьшается с увеличением числа щук, а для щук увеличивается с увеличением числа карасей. Будем считать эту зависимость также линейной. Тогда получим систему из двух дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dN_{\dot{\epsilon}}}{dt} = N_{\dot{\epsilon}} (\varepsilon_{\dot{\epsilon}} - \gamma_{\dot{\epsilon}} N_{\dot{\iota}}) \\ \frac{dN_{\dot{\iota}}}{dt} = N_{\dot{\iota}} (\gamma_{\dot{\iota}} N_{\dot{\epsilon}} - \varepsilon_{\dot{\iota}}) \end{cases}$$

Эта система уравнений и называется моделью Вольтерра-Лотки. Числовые коэффициенты  $\varepsilon_{\dot{\epsilon}}, \varepsilon_{\dot{\iota}}, \gamma_{\dot{\epsilon}}, \gamma_{\dot{\iota}}$  - называются параметрами модели. Очевидно, что характер изменения состояния  $(N_{\dot{\epsilon}}, N_{\dot{\iota}})$  определяется значениями параметров. Изменяя эти параметры и решая систему уравнений модели, можно исследовать закономерности изменения состояния экологической системы.

Проинтегрируем оба уравнения систему по  $t$ , которое будет изменяться от  $t_0$  - начального момента времени, до  $t_0 + T$ , где  $T$  - период, за который происходят изменения в экосистеме. Пусть в нашем случае период равен 1 году. Тогда система принимает следующий вид:

$$\begin{cases} \int_{t_0}^{t_0+1} \frac{dN_{\dot{\epsilon}}(t)}{dt} dt = \int_{t_0}^{t_0+1} N_{\dot{\epsilon}} (\varepsilon_{\dot{\epsilon}} - \gamma_{\dot{\epsilon}} N_{\dot{\iota}}) dt \\ \int_{t_0}^{t_0+1} \frac{dN_{\dot{\iota}}(t)}{dt} dt = \int_{t_0}^{t_0+1} N_{\dot{\iota}} (\gamma_{\dot{\iota}} N_{\dot{\epsilon}} - \varepsilon_{\dot{\iota}}) dt \end{cases} ;$$

$$\begin{cases} N_{\dot{\epsilon}}(t)|_{t_0}^{t_0+1} = N_{\dot{\epsilon}} (\varepsilon_{\dot{\epsilon}} - \gamma_{\dot{\epsilon}} N_{\dot{\iota}}) t|_{t_0}^{t_0+1} \\ N_{\dot{\iota}}(t)|_{t_0}^{t_0+1} = N_{\dot{\iota}} (\gamma_{\dot{\iota}} N_{\dot{\epsilon}} - \varepsilon_{\dot{\iota}}) t|_{t_0}^{t_0+1} \end{cases} ;$$

Принимая  $N_{\dot{\epsilon}} = N_{\dot{\epsilon}}(t_0)$  и  $N_{\dot{\iota}} = N_{\dot{\iota}}(t_0)$  приведем подобные слагаемые, получим систему, состоящую из двух уравнений:

$$\begin{cases} N_{\dot{\epsilon}}(t_0 + 1) = N_{\dot{\epsilon}}(t_0) + N_{\dot{\epsilon}} (\varepsilon_{\dot{\epsilon}} - \gamma_{\dot{\epsilon}} N_{\dot{\iota}}) \\ N_{\dot{\iota}}(t_0 + 1) = N_{\dot{\iota}}(t_0) + N_{\dot{\iota}} (\gamma_{\dot{\iota}} N_{\dot{\epsilon}} - \varepsilon_{\dot{\iota}}) \end{cases}$$

Подставив в полученную систему исходные данные получим популяцию щук и карасей в озере спустя год:

$$\begin{cases} N_{\dot{\epsilon}}(t_0 + 1) = 10000 + 10000 (0,001 - 0,0001 * 800) \\ N_{\dot{\iota}}(t_0 + 1) = 800 + 800 (0,0001 * 10000 - 1,1) \\ N_{\dot{\epsilon}}(t_0 + 1) = 10000 + 10000 (0,001 - 0,0001 * 800) \\ N_{\dot{\iota}}(t_0 + 1) = 800 + 800 (0,0001 * 10000 - 1,1) \end{cases}$$

$$\begin{cases} N_{\hat{e}}(t_0 + 1) = 9210 \\ N_{\hat{u}}(t_0 + 1) = 720 \end{cases}$$

Год	Щуки	Караси
1	800	10000
2	720	9210
3	591,12	8556,09
4	446,6556	8058,878
5	315,2688	7706,983
6	211,4636	7471,698
7	136,8529	7321,17
8	86,50702	7228,299
9	53,87916	7172,997
10	33,25959	7141,523
11	20,42645	7124,912
12	12,51102	7117,483
13	7,653597	7115,696
14	4,680707	7117,366
15	2,86336	7121,151

