

*Моїм чарівним дружині Наталії,  
донькам Анастасії і Ксенії присвячую*

## Зміст

Вступ . . . . .	7
Розділ 1. Екологія і математичне моделювання . . . . .	13
1.1. Екологічний вступ . . . . .	13
1.2. Основні поняття математичного моделювання . . . . .	15
1.2.1. Поняття моделі. Призначення моделей . . . . .	17
1.2.2. Класифікація моделей . . . . .	19
1.2.3. Адекватність та ефективність моделей . . . . .	22
1.2.4. Поняття математичної моделі . . . . .	24
1.2.5. Ідентифікація моделей . . . . .	28
1.2.6. Агрегування та декомпозиція моделей . . . . .	29
1.3. Особливості математичного моделювання екологічних систем . . . . .	32
1.4. Роль диференціальних рівнянь у математичній екології . . . . .	36
1.5. Комп'ютерне моделювання. Програмні засоби . . . . .	41
1.6. Імітаційні системи та моделі . . . . .	43
Розділ 2. Моделі росту чисельності ізольованих популяцій . . . . .	47
2.1. Модель Мальтуса . . . . .	47
2.2. Логістичне рівняння . . . . .	50
2.3. Узагальнення логістичного рівняння . . . . .	54
2.4. Логістичне рівняння з фактором запізнення. Модель Хатчинсона . . . . .	57
2.5. Інші моделі динаміки ізольованих популяцій . . . . .	61
2.5.1. Модель росту Гомпертца . . . . .	61
2.5.2. Популяції з критичними значеннями чисельності . . . . .	63
2.5.3. Популяції з обмеженим ресурсом . . . . .	65
2.5.4. Популяції з ефектом Оллі . . . . .	67
2.6. Раціональне використання природних популяцій. Збір урожаю . . . . .	72
2.7. Задачі для самостійної роботи . . . . .	77
Розділ 3. Аналіз двовимірних моделей динаміки чисельності популяцій . . . . .	82
3.1. Класифікація типу взаємодій між популяціями . . . . .	82
3.2. Система Лотки–Вольтерри ”хижак–жертва” . . . . .	83

3.3.	Модель "хижак–жертва" з конкуренцією серед жертв . . . . .	91
3.4.	Модель Колмогорова . . . . .	95
3.5.	Окремі випадки моделі Колмогорова . . . . .	102
3.6.	Про граничні цикли в системі "хижак–жертва" . . . . .	112
3.7.	Моделі збору урожаю в системі "хижак–жертва" . . . . .	118
3.8.	Моделі конкуренції . . . . .	120
3.8.1.	Модель Вольтерри для двох конкурентів . . . . .	120
3.8.2.	Узагальнення моделі конкуренції . . . . .	122
3.9.	Моделі симбіозу . . . . .	126
3.9.1.	Протокооперація . . . . .	126
3.9.2.	Мутуалізм . . . . .	129
3.10.	Модель взаємодії забруднення і природи . . . . .	132
3.11.	Стохастичні моделі популяційної динаміки . . . . .	138
3.12.	Задачі для самостійної роботи . . . . .	144
Розділ 4.	Динаміка багатовидових систем . . . . .	154
4.1.	Вступ . . . . .	154
4.2.	Системи трьох популяцій . . . . .	156
4.2.1.	Загальні положення . . . . .	156
4.2.2.	Система один хижак – дві жертви . . . . .	158
4.2.3.	Вплив хижака на конкуренцію . . . . .	163
4.2.4.	Система трьох трофічних рівнів . . . . .	165
4.2.5.	Динаміка трьох конкурентів . . . . .	171
4.3.	Аналіз моделі Лотки–Вольтерри для $n$ видів . . . . .	176
4.3.1.	Консервативні та дисипативні біологічні угруповання . . . . .	176
4.3.2.	Стійкість у вольтерровських моделях . . . . .	178
4.4.	Задачі для самостійної роботи . . . . .	189
Розділ 5.	Дискретні моделі популяцій . . . . .	191
5.1.	Вступ . . . . .	191
5.2.	Загальна модель дискретних популяцій . . . . .	192
5.3.	Дискретна логістична модель . . . . .	199
5.4.	Модель Рікера . . . . .	205
5.5.	Дискретна модель з ефектом Оллі . . . . .	209
5.6.	Дискретна модель вікової структури. Модель Леслі . . . . .	211
5.7.	Дискретні моделі росту взаємодіючих популяцій . . . . .	217
5.8.	Дискретні моделі з запізненням . . . . .	223
5.9.	Задачі для самостійної роботи . . . . .	226
Розділ 6.	Математичні моделі динаміки вікової структури ізольованих популяцій . . . . .	232
6.1.	Лінійна модель динаміки вікової структури . . . . .	232

6.1.1.	Побудова математичної моделі динаміки вікової структури . . . . .	233
6.1.2.	Динаміка вікового складу в стаціонарному середовищі . . . . .	238
6.1.3.	Властивості розв'язків стаціонарної задачі . . . . .	247
6.1.4.	Модельний приклад . . . . .	253
6.2.	Логістична модель динаміки вікової структури . . . . .	256
6.3.	Модель динаміки вікової структури з урахуванням внутрішньовидової конкуренції . . . . .	264
6.3.1.	Формулювання моделі . . . . .	264
6.3.2.	Існування та єдиність стаціонарних розв'язків . . . . .	265
6.4.	Задачі для самостійної роботи . . . . .	268
Розділ 7.	Математичне моделювання процесів відбору . . . . .	270
7.1.	Системи на стандартному симплексі . . . . .	270
7.2.	Системи з постійною сумою фазових координат . . . . .	272
7.3.	Методи зведення до систем на стандартному симплексі . . . . .	277
7.4.	Системи строгого та нестроого відборів . . . . .	281
7.5.	Пристосовність біологічних видів . . . . .	287
7.6.	Процеси відбору в моделях із віковою структурою . . . . .	290
7.7.	Задачі для самостійної роботи . . . . .	301
Розділ 8.	Динамічні моделі просторово розподілених екосистем . . . . .	304
8.1.	Побудова математичних моделей динаміки популяцій із розподіленими параметрами . . . . .	304
8.1.1.	Виведення рівняння дифузії . . . . .	304
8.1.2.	Узагальнення рівняння дифузії. Рівняння реакції з дифузиею . . . . .	309
8.2.	Одновимірні просторово неоднорідні моделі розподілу біомаси організмів . . . . .	313
8.2.1.	Стаціонарна модель без зовнішніх джерел . . . . .	313
8.2.2.	Нестаціонарний розподіл мікроорганізмів . . . . .	314
8.2.3.	Нестаціонарна дифузія з процесами перетворення речовин . . . . .	316
8.2.4.	Одновимірні моделі розповсюдження речовини в рухомому середовищі . . . . .	317
8.3.	Простіші моделі поширення хвиль в екології . . . . .	318
8.3.1.	Хвилі в системах з дифузиею . . . . .	318
8.3.2.	Хвильові розв'язки рівняння Фішера–Колмогорова . . . . .	320
8.3.3.	Асимптотична форма і стійкість хвильових розв'язків рівняння Фішера . . . . .	327
8.4.	Огляд деяких інших моделей системи "реакція–дифузія" . . . . .	331

8.4.1.	Хвилі в узагальненій логістичній популяції . . . . .	331
8.4.2.	Хвиля в логістичній популяції з таксисом . . . . .	333
8.4.3.	Хвильові розв'язки в розподіленій системі "хижак–жертва" . . . . .	335
8.4.4.	Приклади інших моделей реакції з дифузєю . . . . .	336
8.5.	Задачі для самостійної роботи . . . . .	340
Розділ 9.	Математичне моделювання еколого-економічних систем .	342
9.1.	Основні елементи еколого-економічних систем . . . . .	342
9.1.1.	Екологічні проблеми, зумовлені антропогенною дією	342
9.1.2.	Поняття еколого-економічної системи . . . . .	343
9.1.3.	Концепція стійкого розвитку . . . . .	344
9.1.4.	Проблеми математичного моделювання еколого-економічних систем . . . . .	345
9.2.	Міжгалузеві еколого-економічні балансові моделі . . . . .	348
9.2.1.	Міжгалузеві балансові моделі . . . . .	348
9.2.2.	Модель еколого-економічної взаємодії. Модель Леонт'єва–Форда . . . . .	352
9.3.	Математичне моделювання глобальних процесів . . . . .	358
9.3.1.	Модель Форрестера "Світова динаміка" . . . . .	358
9.3.2.	Модифікації моделі Форрестера . . . . .	362
	Список літератури . . . . .	367

*Науковий світогляд, проникнутий  
природознавством і математикою, є величез-  
ною силою не тільки сучасного, а й майбутнього.*

Володимир Вернадський

## Вступ

У процесі пізнання та практичної діяльності людство широко застосовує різноманітні моделі. Моделювання – це універсальний метод наукового пізнання, що базується на побудові, дослідженні та використанні моделей об'єктів і явищ. Найбільш важливим різновидом моделювання є математичні моделі. Математичне моделювання – потужний інструмент розв'язування технологічних, інженерних і наукових проблем, що ґрунтується на використанні математичних моделей. Застосування методів математичного моделювання як методології наукової та практичної діяльності неодноразово доводило достатньо високу ефективність. В останні роки, внаслідок широкого впровадження обчислювальної техніки й відповідного програмного забезпечення, а особливо персональних комп'ютерів, методи математичного моделювання набули нового розвитку і стали широко використовуватися в повсякденній практиці. Особливо прагнення до математичної формалізації виявляється в тих сферах знання, де прямий експеримент, що дозволяє зібрати повну інформацію про об'єкт, практично неможливий. Зокрема, математичне моделювання екологічних процесів і систем є одним із сучасних підходів для аналізу розвитку біоценозів [7, 17, 49, 92, 118]. Поряд із традиційними областями використання математики, до сфери її застосування залучаються все нові й нові дисципліни. З'являється дедалі більше наукових праць, в яких математики вивчають явища й процеси, які раніше не належали до сфери математичних застосувань, математичні моделі стали фундаментом досліджень. Сучасні досягнення у фізиці, хімії, біології, економіці стали можливими саме завдяки широкому використанню математичного апарату й інформатики.

Математичне моделювання опирається на знання практично всіх розділів математики і вимагає доброї підготовки з математичного аналізу, диференціальних та різницевих рівнянь, алгебри,

геометрії, теорії функцій, математичної фізики, теоретичної механіки, теорії управління, теорії стійкості, дискретної математики, обчислювальних методів та ін. Окрім цього, математичне моделювання потребує вміння програмувати на ЕОМ, активно використовувати знання з природничо-наукових дисциплін і поєднувати їх із застосуванням у різних галузях людської діяльності для одержання нових знань.

Математична екологія – досить обширна галузь, що застосовує методологію математичного моделювання до великої кількості екологічних об'єктів і розв'язує різноманітні екологічні задачі.

Найбільш глибоко математичні методи проникли в дослідження динаміки чисельності біологічних популяцій. Ці задачі займають центральне місце в екології. Спроби математичного опису динаміки популяцій і угруповань, що складаються з багатьох взаємодіючих популяцій, мають давню історію. Одна з перших моделей динаміки росту популяції належить Т. Мальтусу. Вона описує експоненціальний ріст народонаселення, що не спостерігається в природі. Перша модель, яка враховує той факт, що в умовах обмеженого ресурсу популяція може досягати лише деякого граничного значення, запропонована Б. Гомпертцем [120] в 1825 р. У 1938 р. з'явилася логістична модель Ферхюльста [141], яка досить добре описує динаміку багатьох природних популяцій. Нині існує багато різноманітних моделей, які описують динаміку популяцій.

Що стосується моделей взаємодіючих популяцій, то в 1925 р. А. Лотка випускає книгу "Елементи фізичної біології" [130], в якій виписує систему диференціальних рівнянь, що описують динаміку двох взаємодіючих біологічних популяцій. В залежності від вибору знаків коефіцієнтів моделі ця модель описує або конкуренцію за один ресурс, або взаємодію типу "хижак–жертва". Лотка також розглядав моделі більш складних тривидових систем (дві жертви–один хижак).

Ще глибше динаміку популяцій на основі математичного моделювання вивчав В. Вольтерра. Він провів дослідження систем диференціальних й інтегро-диференціальних рівнянь [18] і отримав важливі екологічні висновки. Після появи монографії В. Вольтерри почали узальнюватись та розвиватися його ідеї. В працях Гаузе [19, 20] перевіряється ступінь адекватності воль-

терових моделей і динаміки реальних угруповань, проаналізовані як сильні, так і слабкі сторони моделей Вольтерри. У 1936 р. появилася стаття Колмогорова, в якій для системи "хижак–жертва" запропонована досить загальна модель, яку можна досліджувати тільки якісними методами [34]. Значного розвитку набули моделі Вольтерри в книзі В. А. Костіцина "Математична біологія" [125], що вийшла в 1937 р. з передмовою В. Вольтерри.

В біологію, екологію та інші описові науки математика прийшла по-справжньому тільки в другій половині ХХ ст.

Математичне моделювання для екологів стає додатковим інструментом дослідження, воно демонструє принцип дії того чи іншого процесу і передбачає його наслідки, сприяє пізнанню базових механізмів, що лежать в основі біологічних процесів та більш глибокому розумінню суті процесу. Математичні моделі екологічних процесів необхідні екологам для вивчення наслідків зміни різних параметрів, що визначають процес. Моделі можуть показати наскільки чутлива динаміка популяції до зміни параметрів навколишнього середовища. Конкретні приклади демонструють, як математика сприяє плануванню й інтерпретації результатів експерименту. У тексті книги наведено багато прикладів, що підтверджують сказане. Розгляд проблем починається з біологічних фактів, потім ідуть етапи математичного моделювання, математичного дослідження моделі, комп'ютерних розрахунків, наприкінці дається екологічна інтерпретація отриманих результатів.

У біологічних науках можуть використовуватися всі розділи математичного аналізу. В даному посібнику в основному представлені детерміністичні моделі, що базуються на різницевих, диференціальних рівняннях та рівняннях з частинними похідними, хоча є приклади рівнянь з випадковими процесами. Як правило, біологічні системи описуються нелінійними співвідношеннями, тому для їх дослідження застосовуються якісні методи аналізу нелінійних динамічних систем. Крім цього, нелінійні системи містять параметри, значення яких невідомі, тому важливе дослідження систем в околі тих значень параметрів, при яких відбувається перебудова поведінки біологічних систем.

Для математиків біологія відкриває нові можливості, здійснює постановки нових математичних задач, мотивує створення нових

математичних теорій. Математична біологія і зокрема математична екологія нині – це швидко зростаюча галузь науки, тому існує потреба в систематизованому викладі основ застосування математичних методів у біології.

Головна задача посібника полягає в тому щоб розкрити можливості та значення математичного моделювання в екології, продемонструвати базові екологічні моделі, показати, що математичні моделі сприяють розв'язуванню екологічних проблем, дозволяють пізнавати реальність і зрозуміти суть процесу. Розділи цієї книги використовуються в Чернівецькому національному університеті при читанні курсів для спеціальностей "Прикладна математика", "Біологія", "Екологія".

Пропонований посібник складається з 9 розділів. У них викладено загальні принципи побудови математичних моделей, особливості моделювання живих систем та основні типи моделей математичної екології.

Перший розділ вступний. Тут наведені основні екологічні поняття, даються основні положення математичного моделювання, розглядаються особливості моделювання екологічних систем, описуються методи математичного моделювання та засоби комп'ютерного та імітаційного моделювання.

У розділі 2 розглядаються математичні моделі ізольованих популяцій. Серед них – модель Мальтуса, логістичне рівняння, модель Хатчинсона, моделі з критичним значенням чисельності, моделі збору урожаю та інші.

Розділ 3 присвячений аналізу математичних моделей двовидових систем. Детально вивчаються моделі Лотки–Вольтерри та Колмогорова для системи "хижак–жертва", а також моделі конкуренції і симбіозу. Розглядаються моделі, що враховують вплив випадкових процесів.

Відомо, що видове різноманіття в екосистемах приводить до її стійкості та стабільності, тому в розділі 4 вивчаються моделі багатовидових систем. Найбільша увага приділяється тривидовим системам, зокрема моделі трьох конкурентів, один хижак–два конкуренти та моделі з вертикальною взаємодією. Для більшості з них проілюстровані результати комп'ютерних експериментів.



Розділ 5 присвячений вивченню дискретних моделей динаміки популяцій. Значна увага приділяється аналізу стаціонарних станів, Т-циклів та їх стійкості. Розглядаються також дискретні моделі із запізненням, модель Леслі та дискретні моделі двовидових систем.

Оскільки урахування неоднорідностей особин у популяції приводить до суттєво нових результатів, то в розділі 6 вивчаються математичні моделі динаміки вікової структури біологічних популяцій. Розглядаються лінійна, логістична моделі та модель з урахуванням внутрішньовидової конкуренції, зроблено огляд інших неперервних моделей динаміки вікової структури. Основні питання – це існування та стійкість стаціонарних станів, знаходження критичних значень системних параметрів, що визначають динаміку популяцій.

Розділ 7 присвячений моделям відбору як у системах із зосередженими, так і розподіленими параметрами. Процеси відбору широко розповсюджені в навколишньому середовищі.

У розділі 8 розглядаються динамічні моделі просторово-розподілених систем, зокрема модель Фішера–Колмогорова.

Характерною рисою інноваційного розвитку в сучасних умовах є екологізація економіки. Цей факт повинен відображатися в математичних моделях економічних систем, тому в розділі 9 вивчаються моделі еколого-економічної взаємодії. Прикладом такої моделі є статична модель Леонтьєва–Форда. Тут же розглядається модель Форрестера для світової динаміки.

Оволодіння методологією математичного моделювання можливе лише при поєднанні вивчення теорії і розв'язування прикладних задач. У зв'язку із цим, для поглибленого засвоєння методів математичного моделювання в кінці кожного розділу наводиться список практичних завдань для самостійного дослідження та комп'ютерного моделювання. Це буде сприяти кращому розумінню і більш глибокому засвоєнню теоретичних знань, а також розвитку в студентів творчого мислення.

Автор має надію, що посібник буде корисним не тільки студентам, а й широкому колу спеціалістів із прикладної математики, які спеціалізуються в галузі математичного і комп'ютерного моделювання екологічних систем.

Вивчення наведених тут матеріалів варто розглядати як початкові кроки в математичному моделюванні екологічних систем. Водночас викладеного матеріалу достатньо, щоби зрозуміти можливості математичного моделювання в пізнанні й дослідженні реальності. Наведений список літератури та посилання дозволять значно поглибити знання з математичного моделювання в екології.

Автор висловлює подяку співробітникам кафедри прикладної математики та інформаційних технологій Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича за допомогу в підготовці матеріалу. Добрих слів заслуговує робота Н.В. Романенко з підготовки комп'ютерного варіанта даного посібника.

Побажання і пропозиції щодо поліпшення структури та змісту навчального посібника надсилайте за адресою [vgmatsenko@gmail.com](mailto:vgmatsenko@gmail.com).

*Природа написана математичною мовою,  
вивчати її та пізнавати її закони  
краще може той, хто добре знає  
математичні закони.*  
Галілео Галілей

## **Розділ 1. Екологія і математичне моделювання**

### **1.1. Екологічний вступ**

Термін «екологія» (від грецького ойкос – оселя, середовище) запропонував у 1886 р. відомий німецький біолог Ернст Геккель для визначення науки про зв'язок організмів із довкіллям та про відносини організмів між собою, що населяють деяку територію. В останні роки цей термін використовується для позначення всіх форм взаємозв'язку людини й навколишнього середовища. Екологію почали трактувати як науку про охорону й раціональне використання природи. Коло проблем, якими займається екологія, дуже широке. Причому екологічні проблеми посідають чимраз важливіше місце в системі світових пріоритетів [21, 73, 105].

Сучасна екологія прагне не тільки описати явище, але й пояснити його. Основи сучасної екології закладені в 20-ті та 40-ві роки ХХ ст. Виділяють два основні підходи до опису екологічних об'єктів: популяційний і екосистемний [21].

Популяційний підхід концентрує свою увагу на вивченні окремих видів (популяцій). Жоден живий організм будь-якого виду не існує окремо від інших – всі вони утворюють групи, які називають популяціями. Популяція – це довільна група організмів одного виду, що існує в певному просторі і часі та функціонує як частина біологічної спільноти. Всередині популяції мають місце досить складні взаємодії, але по відношенню до інших популяцій, як і до довкілля, популяції виступають цілісною структурою. Тому найнижчий рівень організації живої матерії, що розглядається в екології, – це популяційний рівень. Популяційна біологія в основному має справу з емерджентними властивостями сукупностей особин.

Популяція характеризується рядом ознак, і носієм цих ознак є група в цілому, а не окрема особина групи. Основна характеристика популяції – її загальна кількість або щільність (чисельність на одиницю простору, який займає популяція). Вона виражається або в кількості особин, або в їх біомасі. Чисельність популяції визначає її розмір. Характерно те, що в природі існують нижні та верхні межі для розміру популяцій. При популяційному підході найбільш часто виникають питання росту чисельності популяцій. До інших ознак можна віднести вікову структуру, біотичний потенціал, розподіл популяції у просторі та ін. Динаміка зміни загальної кількості визначається двома процесами – народжуваністю і смертністю. Народжуваність пов'язана зі збільшенням популяції в реальних умовах. Вона залежить як від розміру і складу популяції, так і від фізичних умов середовища проживання. Смертність характеризує процес зменшення кількості популяції.

Якщо розглядається деяка популяція і припускається, що інші популяції на неї не впливають, причому досить засобів живлення, то таку популяцію можна вважати ізольованою. Для ізольованої популяції показники народжуваності та смертності – узагальнені параметри, що характеризують взаємодію популяції з довкіллям.

Популяції знаходяться в деякому просторі, який називається ареалом. Популяція може бути локальною (розміщеною в одній точці простору) або розподіленою в просторі. Для опису розподілених популяцій, окрім змінної  $t$  (часу), враховують залежність від координати простору.

Сьогодні основною рисою екології є системний підхід, тобто основним об'єктом екології постають системи в цілому. Системний підхід – це якісно вищий метод наукового пізнання, оскільки він базується на вивченні загального. У межах екосистемного підходу вивчають склад, структуру, функціонування екосистем, еволюцію процесів, що відбуваються в екосистемах. Для екосистем основний акцент робиться на аналізі сукупності популяцій, які, як правило, знаходяться на різних трофічних рівнях.

Під екосистемою розуміють сукупність різних організмів, що живуть разом на деякій території (біоценоз), а також фізичних і хімічних компонент довкілля, які необхідні для їх існування або є продуктами їх життєдіяльності. Вважається, що в екосистему по-

ряд з поживними компонентами входять рослини (продуценти), тварини (консументи), бактерії і гриби (редуценти), які знаходяться в постійній взаємодії [21, 73, 105].

Екосистеми складні. Прикладом екосистеми може бути деяке озеро. Екосистема невеликого озера налічує 50 видів планктону, 350 видів зоопланктону, 50 видів риб.

Ріст і розвиток екосистем, як правило, лімітується якимось фактором (принцип Лібіха). Зокрема, це може бути сонячне світло або якийсь хімічний елемент.

Екологія є системною наукою і для розв'язування своїх задач сучасна екологія використовує різноманітні методи дослідження. Серед них: 1) польові спостереження, 2) експерименти, 3) моделювання. Неможливість експериментальної перевірки, з якою часто стикаються екологи, спонукає їх описувати спостережувані факти мовою математики. Методи математичного моделювання ніні широко застосовують для розв'язування екологічних проблем. Математичний метод аналізу може бути дуже корисним, оскільки дозволяє описати явища, що спостерігаються в природі, а це створює основу для вивчення складних комплексів цих явищ.

## **1.2. Основні поняття математичного моделювання**

Математичне моделювання – це технологія дослідження реальних процесів і явищ на їх математичних моделях. Сутність цієї методології полягає в заміні досліджуваного об'єкта його образом (деяким еквівалентом) – математичною моделлю – і подальшому вивченні моделі як методами математичного аналізу (аналітично), так і за допомогою обчислювально-логічних алгоритмів, які реалізуються на електронних обчислювальних машинах. Робота не із самим об'єктом (явищем, процесом), а з його моделлю дає можливість ґрунтовно, відносно швидко й без суттєвих затрат вивчати його властивості, поведінку в будь-яких ситуаціях.

Математичне моделювання – найвища форма моделювання, найбільш універсальний, найбільш застосовний, найефективніший, економічний і потужний засіб пізнання процесів та явищ, тому що цей шлях моделювання опирається на могутні методи математики й можливості комп'ютерів.

Математичне моделювання – це галузь знань, де плідно поєднуються фундаментальні напрацювання математики, інформатики із застосуванням в інших науках.

Математичне моделювання зародилося й розвинулося у фізиці. В останні роки внаслідок широкого впровадження обчислювальної техніки й відповідного програмного забезпечення, а особливо персональних комп'ютерів, методи математичного моделювання набули нового розвитку і стали використовуватися в повсякденній практиці. Нині неможливо уявити сучасну науку без математичного моделювання.

До традиційного використання математики активно залучаються все нові й нові дисципліни. З'являється дедалі більше наукових праць, в яких математики вивчають явища й процеси, які раніше не належали до сфери математичних застосувань, математичні моделі стали фундаментом наукових досліджень.

Математичне моделювання відіграє визначну роль у сучасному природознавстві, є потужним засобом дослідження складних об'єктів та процесів, зокрема біологічних, екологічних та соціально-економічних систем, які характеризуються нелінійністю, складністю й багатогранністю зв'язків між елементами системи.

Значних успіхів у біології, хімії, екології останнім часом досягнуто значною мірою завдяки розробці й дослідженням математичних моделей. Математика підняла на новий рівень ці науки. З'явилася можливість на науковій основі підходити до багатьох екологічних, соціальних, медичних проблем, як-от прогнозування епідемій, розробки планів ліквідації великих катастроф. Так, математичне моделювання наслідків ядерної війни довело, що в результаті запорошення атмосфери можливе значне глобальне похолодання („ядерна зима”) і, як наслідок, вимирання всього живого.

Сучасні досягнення науки і техніки були б неможливими без побудови ефективних математичних моделей. Технічні, екологічні, економічні та інші системи, які вивчаються сучасною наукою, більше не піддаються дослідженню (з потрібною повнотою й точністю) звичайними теоретичними методами. Натурні експерименти теж не завжди можуть бути здійснені.

Розумно керувати складними процесами в наш час теж неможливо без використання адекватних математичних моделей. Ми

живемо в епоху відповідальних рішень, які необхідно приймати не інтуїтивно, а на науковій основі з використанням математичних моделей.

Практична реалізація можливостей математичного моделювання й обчислювального експерименту істотно підвищує ефективність науково-технічних розробок, що дозволяє скоротити затрати часу та матеріальних ресурсів. Математичне моделювання разом із застосуванням ЕОМ зумовило бурхливий розвиток сучасного інформаційного суспільства.

### 1.2.1. Поняття моделі. Призначення моделей

Термін „модель” (від латинського *modulus* – міра, взірць, норма) широко використовується в науці та в повсякденному спілкуванні. Протягом усього життя людина постійно має справу з моделями, обдумуючи свої вчинки, подумки прокручуючи наслідки того чи іншого рішення. Сьогодні з поняттям моделі пов’язане широке коло об’єктів.

У природничих науках моделями називають деякі допоміжні об’єкти дослідження, що застосовуються для аналізу вихідних реальних об’єктів-оригіналів. Тобто *модель* – це такий матеріальний або ідеальний об’єкт, який замінює об’єкт-оригінал з метою його дослідження, зберігаючи деякі важливі для даного дослідження властивості оригіналу. Модель забезпечує вивчення властивостей оригіналу, які цікавлять дослідника. Будь-які моделі – це лише відображення реального світу, і вони можуть лише наближено описувати реальність.

Модель, за визначенням, є лише подібністю до об’єкта оригіналу, в інформаційному плані модель бідніша – тому не може існувати поняття точної моделі. Модель – не дійсність, вона лише відображає дійсність. Ми можемо підвищувати точність моделі, наприклад, збільшуючи кількість і складність рівнянь, але все одно не досягнемо абсолютної точності.

Методи моделювання мають наділяти модель здатністю відображати основні риси реального об’єкта, тобто встановлювати взаємооднозначну відповідність між моделлю й оригіналом.

Як властивість моделі можна розглядати її потенційність (від лат. potential – сила). Модель – це засіб для отримання нових знань про об’єкт дослідження. Ця властивість фігурує у визначенні моделі М. М. Моїсєєва: „Під моделлю ми будемо розуміти спрощене, якщо хочете, упаковане знання, яке дає досить визначену інформацію про предмет (явище). Модель можна розглядати як спеціальну форму кодування інформації. На відміну від звичайного кодування, коли відома вся вихідна інформація, а ми лише переводимо її на іншу мову, – модель... кодує і ту інформацію, якої люди ще не знали. Можна сказати, що модель містить у собі потенційне знання, яке людина може ... використовувати у своїх практичних життєвих потребах” [65].

Найважливішим і найбільш розповсюдженим призначенням моделей є їх застосування для вивчення й дослідження складних систем та процесів. Головне їх завдання полягає в тому, щоб виявити найсуттєвіші фактори, які формують ті чи інші властивості реального об’єкта, його структуру, оскільки сама модель відображає лише деякі основні характеристики вихідного об’єкта.

Моделі, які описують форму об’єкта моделювання, його структуру, складові частини, зв’язки між ними, називають *структурними*, а моделі, які відображають процеси, що відбуваються в об’єкті й описують механізм функціонування об’єкта моделювання, – *функціональними*.

Метою моделювання є опис поведінки системи, побудова теорій та перевірка різних припущень і гіпотез для з’ясування принципів функціонування системи, використання моделей для передбачення майбутнього системи.

Деякі об’єкти та явища взагалі не можуть бути вивчені безпосередніми натурними експериментами. Неприпустимі, наприклад, експерименти з економікою країни, з екологічними системами, з технологічними процесами, шкідливими для людини, фізичними процесами на інших планетах тощо.

Багато експериментів нездійсненні через свою дороговизну або ризик для людини. Як правило, в наш час дослідження на моделях передують проведенню складних експериментів. Більше того, експерименти на моделях із застосуванням ЕОМ дозволяють розробити план натурних експериментів, з’ясувати терміни прове-



дення спостережень та моменти проведення вимірювань, оцінити вартість експерименту, дослідити гіпотетичні об'єкти або реальні об'єкти в гіпотетичних умовах. Моделювання дає виграш у часі, скорочуючи в багато разів терміни проведення натурних експериментів. Натурні експерименти, що тривають місяцями, на ЕОМ проводяться за кілька хвилин. Не менш важливе призначенням моделей – те, що за їх допомогою вчаться правильно керувати об'єктом шляхом апробації різних варіантів управління на моделі цього об'єкта (використовувати для цього реальний об'єкт часто буває недоцільно, важко або нереально, тобто коли існує ризик привести об'єкт до небажаного стану).

Якщо властивості об'єкта з часом змінюються, то особливо-го значення набуває завдання прогнозування стану цього об'єкта під дією різних факторів. Наприклад, при експлуатації складної екологічної системи важливо вміти прогнозувати процес функціонування як усїєї системи, так і окремих її підсистем.

### 1.2.2. Класифікація моделей

Класифікацію методів моделювання й моделей можна здійснювати за різними ознаками: за сферою застосування, за характером об'єктів, за формою подання інформації, за засобами моделювання. Будь-яка така класифікація умовна, оскільки вона відображає тільки деяку сторону процесу моделювання. Оскільки нас цікавить роль математичних моделей у дослідженні систем, то класифікацію моделей подамо за засобами моделювання.

За засобами моделювання методи моделювання поділяються на дві великі групи: методи *ідеального (розумового, теоретичного) моделювання* та *методи матеріального моделювання* [60].

Ідеальне моделювання первинне щодо матеріального (спочатку у свідомості людини формується ідеальна модель, а потім на її основі будується матеріальна модель). Знайомство з видами моделювання почнемо з матеріального, оскільки воно більш наочне і простіше для розуміння. Моделі в цьому випадку або будуються дослідниками, або відбираються з навколишнього світу.

Моделювання називається матеріальним тоді, коли дослідження об'єкта здійснюються на матеріальних аналогах, зв'язок яких з

оригінальними об'єктами має матеріальний характер. Основними різновидами матеріального моделювання є натурне (фізичне) й аналогове моделювання.

Фізичне моделювання – це таке моделювання, при якому реальному об'єктові ставиться у відповідність його збільшений або зменшений матеріальний аналог однієї й тієї ж самої природи, що передбачає дослідження (як правило, в лабораторних умовах) за допомогою подальшого перенесення властивостей процесів і явищ з моделі на реальний об'єкт на основі теорії подібності. У наш час методи натурального (фізичного) моделювання знаходять широке застосування для вивчення динаміки різних процесів.

В останній чверті XIX ст. виникло аналогове моделювання. *Аналоговими* є моделі, в яких певні властивості реального об'єкта передаються властивостями об'єкта, що має іншу фізичну природу. Аналогове моделювання можливе внаслідок однаковості деяких закономірностей для величин різної природи.

У процесі математизації природничих наук стало очевидним, що цілий ряд явищ різної природи описується однаковими (аналогічними) за формою математичними моделями. Такі моделі, які задовольняють одне й те ж математичне співвідношення (наприклад, диференціальному рівнянню) незалежно від фізичної природи системи об'єктів, вважаються *аналоговими*. Числові значення коефіцієнтів диференціальних рівнянь, крайові умови, праві частини в кожному конкретному випадку свої, жорстко пов'язані з властивостями реальної системи, але динамічні властивості таких систем аналогічні.

Багато явищ у природі мають одні й ті ж математичні моделі, тому на основі досвіду математичного моделювання, банку обчислювальних алгоритмів і програм, можна швидко та ефективно розв'язувати нові задачі моделювання.

У XIX ст. одночасно з матеріальним моделюванням інтенсивно розвивалося й ідеальне моделювання. Ідеальне моделювання базується не на матеріальній аналогії між моделлю і об'єктом, а на ідеальній, розумовій, і завжди має творчий характер.

Ідеальні моделі є абстрактними конструкціями, які побудовані засобами мислення, свідомості, тобто це моделі, створені засобами мови. При ідеальному моделюванні використовуються симво-

ли, слова, терміни, поняття. Прикладами таких моделей можуть служити літературні описи природи. Такі описи володіють усіма властивостями моделей – вони спрощують дійсність, але передають подібні людські відчуття, переживання. При цьому для більш точного опису моделей створюються спеціалізовані мови. Зауважимо, що в поняття моделі не входять усі побудовані абстракції, поки вони не будуть інтерпретовані до матеріальних або інформаційних об'єктів реальності.

Методи ідеального моделювання можна умовно розбити на два основних типи: неформалізоване (інтуїтивне) та формалізоване (наукове).

Наукове моделювання – це завжди логічно обґрунтоване моделювання, яке використовує деякі припущення про об'єкт, що прийняті як гіпотези, на основі спостережень за об'єктом моделювання та здогадок про причинно-наслідкові зв'язки.

При формалізованому моделюванні моделями служать системи знаків і образів, разом з якими визначаються й правила їх інтерпретації. Якщо як моделі використовуються системи знаків, то таке моделювання називається знаковим – це можуть бути рисунки, графіки, креслення, ієрогліфи, набори символів. Важливим видом знакового моделювання є математичне моделювання. При використанні математичного моделювання модель записується у вигляді сукупностей математичних співвідношень, перетворення яких здійснюється на основі правил математики. Математична модель – це наближений опис класу явищ за допомогою математичної символіки.

Інтуїтивне (неформалізоване) моделювання – це моделювання, що ґрунтується на інтуїтивному уявленні про об'єкт дослідження і не піддається формалізації.

Найбільш яскраво вираженим прикладом інтуїтивної моделі навколишнього світу можна вважати життєвий досвід людини, її вміння і знання. Довільне емпіричне знання (отримане з експерименту або зі спостереження) без пояснення причин і механізмів спостережуваного явища теж інтуїтивне.

Підкреслимо важливу роль інтуїції, інтуїтивних моделей у науці. Нове знання не можна одержати тільки методами формальної логіки. Народження принципово нових наукових ідей не може бу-

ти зведено до процесів формально-логічного виведення висновків із множини вже відкритих фактів, гіпотез, теорій.

Нерідко прийняття рішень в економічних системах здійснюється на основі деяких уявлень, на інтуїції (якщо не застосовувалося математичне моделювання). Але такий підхід до прийняття рішень може призвести до помилок, не всі здогадки та ідеї витримують перевірку експериментами й методами формальної логіки. Водночас інтуїтивне й наукове моделювання в жодному разі не слід протиставляти одне одному, вони добре доповнюють одне одного. Тому проводяться роботи по створенню людино-машинних систем, в яких творчий потенціал неформального мислення, досвід людини поєднується з точними розрахунками на ЕОМ на основі математичних моделей.

У цих діалогових людино-машинних системах людина приймає рішення, а обчислювальна система забезпечує необхідну інформацію, зіставляє варіанти, відшукує оптимуми, взагалі виконує всі формальні операції й процедури. Такі людино-машинні системи називають *імітаційними*, або *евристично-алгоритмічними*. При імітаційному моделюванні математична модель являє собою алгоритм функціонування об'єкта, реалізований у вигляді програмного комплексу для ЕОМ, тобто на комп'ютері відбувається імітація реального процесу. Імітаційні системи виявилися найбільш ефективним засобом розв'язування великих системних задач (із недостатньою інформацією про об'єкт). Ці задачі складні, оскільки містять тисячі змінних, а з іншого боку, характеризуються невизначеністю, слабким вивченням внутрішніх механізмів (так звані слабоструктуровані задачі).

### **1.2.3. Адекватність та ефективність моделей**

Опис (лінгвістичний чи математичний) якого-небудь процесу можливий тільки до певного рівня деталізації, тому будь-яке дослідження реального об'єкта зводиться до побудови моделі цього об'єкта. Модель повинна правильно, з необхідною повнотою й достовірністю відображати вихідний об'єкт, – від цього залежить успіх модельного дослідження. Питання про відповідність моделі об'єкта оригіналу належить до числа важливих у сфері модельної

методології. Жодна, навіть найбільш довершена модель (в тому числі й математична) не може бути тотожною реальності. Природа значно багатша, ніж будь-які моделі. Модель, за допомогою якої вдається вивчити властивості реального об'єкта, називається *адекватною об'єкту*. Адекватність означає, що вимоги точності, правильності, істинності моделі виконані лише тією мірою, яка необхідна для розв'язання даної задачі. Найбільш природним шляхом установлення адекватності моделей є їх практична експлуатація, тобто верифікацію моделей реальних процесів або явищ можна здійснити тільки шляхом порівняння результатів, які дає модель із реальними даними, а ступінь збігу цих результатів і визначає точність моделі. Адекватні моделі є, як правило, значним науковим досягненням.

Процес моделювання здійснюється в умовах діалектичної взаємодії двох протилежних сторін. З одного боку, потрібно більш повно й точно відтворювати в моделі властивості й характеристики об'єкта, тому слід враховувати максимум факторів, щоб не опустити суттєве. Наслідком такого підходу є зростання складності моделі – збільшується кількість змінних, кількість зв'язків, обсяг вихідних даних. Велика кількість змінних зменшує ступінь розуміння явища.

З іншого боку, модель повинна бути зручною для дослідження, тобто ефективною (економічною). Практика показує, що ефективність моделі знаходиться в оберненій залежності від її складності. Кожну додаткову змінну, кожен додатковий параметр у математичному описі об'єкта потрібно оплачувати високою ціною, тому деколи доводиться огрубляти модель, навіть за рахунок нехтування деякою точністю. Найкраща якість моделей досягається як компроміс між близькістю моделі до оригіналу (адекватністю) та простотою, тобто зручністю її використання (ефективністю).

Надмірна точність моделей на практиці не менш шкідлива, ніж її неповнота. Оптимальне співвідношення точності й простоти моделі визначається багатьма факторами, серед яких домінує зміст задачі.

Математичним способом визначити співвідношення повноти та простоти не вдається через неможливість формалізувати ці фактори, тут важливу роль відіграють неформальні методи. Вибір

кількості параметрів моделі є неформальним актом і ґрунтується на досвіді й інтуїції дослідника.

У випадку математичного моделювання визначальним фактором ефективності моделі є обраний математичний апарат. Прикладна математика надає досліднику широкий вибір математичних конструкцій, що можуть бути використані при побудові та дослідженні моделей. Але якість результатів залежить від того, наскільки вдало здійснено цей вибір.

Отже, основним етапом прикладного математичного дослідження є правильно вибрана математична модель, достатньо адекватна й ефективна водночас. Надто прості моделі можуть стати причиною серйозних проблем. Недооцінювання значимості окремих малих параметрів може викликати неправильність висновків моделювання. Корисні лише такі математичні моделі, які релевантні, наприклад із позицій біології. Тому при вивченні складних біологічних систем з метою більш адекватного їх вивчення математики повинні працювати разом із біологами.

#### **1.2.4. Поняття математичної моделі**

Основним поняттям математичного моделювання є поняття математичної моделі. Поняття математичної моделі, як і ряд інших понять, використовуваних у математичному моделюванні, не мають строгого формального визначення. В це поняття вкладають конкретний зміст, з яким пов'язаний наближений опис якогонебудь явища або процесу навколишнього світу за допомогою математичної символіки.

Математична модель – це абстракція реальності, в якій відношення між елементами реальності, які цікавлять дослідника, замінені відповідними відношеннями між математичними категоріями. Ці відношення, як правило, подаються у формі рівнянь, нерівностей між змінними, що характеризують функціонування реальної системи. Математичні моделі дозволяють проникнути в суть досліджуваного явища, а також здійснювати його прогнозування й управління.

У достатньо загальному випадку, об'єкт моделювання можна охарактеризувати векторами зовнішніх, внутрішніх і вихідних

параметрів. Довільна математична модель дозволяє за заданими вхідними даними визначити значення вихідних параметрів об'єкта або явища. В основі математичних моделей лежить припущення про те, що всі параметри, величини, початкові дані можна кількісно виміряти й описати математичними співвідношеннями.

Тому правомірно припустити, що суть будь-якої математичної моделі – це відображення множини  $\Omega_x$  значень вхідних параметрів  $X$  і внутрішніх параметрів  $G \in \Omega_g$  на множину значень  $\Omega_y$  вихідних параметрів  $Y$ . Отже, математичну модель можна розглядати як певний зв'язок між причиною і наслідком.

Під математичною моделлю будемо розуміти деяке операторне співвідношення  $Y = A(X, G)$ , яке дозволяє за відповідними значеннями вхідних параметрів  $X$  і внутрішніх параметрів  $G$  встановити вихідні значення параметрів  $Y$  об'єкта моделювання. Тобто оператор моделі  $A$  відображає множини  $X, G$  в  $Y$ ,  $X \in \Omega_x, G \in \Omega_g, Y \in \Omega_y$ , де  $\Omega_x, \Omega_g, \Omega_y$  – множини допустимих значень вхідних внутрішніх та вихідних параметрів модельованого об'єкта [60].

Залежно від природи модельованого об'єкта множинами  $\Omega_x, \Omega_g, \Omega_y$  можуть бути довільні математичні об'єкти (числа, вектори, тензори, функції, множини тощо). Поняття оператора  $A$  у визначенні трактується широко. Це може бути як деяка функція, що зв'язує вхідні й вихідні дані, так і системи алгебраїчних, диференціальних, інтегро-диференціальних або інтегральних рівнянь. Це може бути алгоритм, сукупність правил, таблиць тощо. Побудова математичної моделі конкретного явища – найбільш істотний і складний етап наукового дослідження, що являє собою типову обернену задачу: за деякими непрямими проявами явища необхідно вгадати тип операторного рівняння. І цей аспект цілком неформальний – тут надто багато залежить від інтуїції та досвіду дослідника.

У кожному конкретному випадку якість математичної моделі залежить від дослідника – необхідно зрозуміти фізичну суть явища та створити адекватний математичний опис. Різні дослідники, описуючи один і той самий процес з однією й тією ж метою, можуть прийти до різних математичних моделей. Побудова моделей – процедура неформальна й сильно залежить від досвіду та таланту дослідника.

Суб'єкту моделювання необхідно, з одного боку, добре уявляти задачу, глибоко вивчити об'єкт моделювання. Процеси, що протікають в об'єкті моделювання, потрібно не тільки добре знати, але й відчувати. З іншого боку, досліднику, який будує модель, необхідно володіти величезним апаратом прикладної математики, активно використовувати ЕОМ і алгоритми, писати програми для ЕОМ. Ще одна група вимог пов'язана з неформальними елементами моделювання: творчістю, винахідливістю, професійною інтуїцією.

Процес побудови моделей не можна повністю формалізувати, на етапі побудови моделей визначальну роль відіграють неформальні евристичні здібності людського інтелекту.

Принципово важливо те, що математичне моделювання дозволило об'єднати формальне й неформальне мислення, тобто здатність ЕОМ у багато разів швидше, точніше і краще від людини здійснювати формальні операції з властивостями людського інтелекту (інтуїції, здогадки тощо).

Стрімкий розвиток методів математичного моделювання і багатогранність галузей їх використання привели до появи великої кількості моделей різного типу. Тому виникає необхідність у класифікації математичних моделей. Класифікацію математичних моделей можна здійснювати за різними ознаками. Подамо лише класифікацію моделей у залежності від параметрів, оскільки в подальшому ми будемо оперувати цими визначеннями.

Усі фактори моделі повинні бути описані (в якісному або кількісному відношенні), тоді вони набувають статусу змінних моделі. Прийняття необхідних факторів і відкидання другорядних факторів – відповідальний момент при побудові будь-якої моделі.

Кількість параметрів усіх типів у математичних моделях скінченна. При цьому кожний із параметрів може мати різну математичну природу (бути постійною величиною або функцією, бути скаляром чи вектором). Незалежними змінними часто є координати точок тривимірного простору та час.

У цілому оператор моделі  $A$  перетворює екзогенні (вхідні) параметри в ендогенні (вихідні)  $A : \{X, E, G\} \rightarrow Y$ . В залежності від типу множин параметрів моделі класифікуються й самі моделі [60]. Така класифікація дається в нижченаведеній таблиці.



## Класифікація моделей залежно від параметрів

Статичні моделі	Динамічні моделі
Дискретні моделі	Неперервні моделі
Стаціонарні моделі	Нестаціонарні моделі
Детерміновані моделі	Стохастичні моделі

За своєю природою характеристики об'єктів можуть бути як *кількісними*, так і *якісними*. Для кількісної характеристики вводяться числа. Кількісні значення параметра можуть виражатися дискретними або неперервними величинами. Модель називається *дискретною*, якщо стан її виходів і входів змінюється лише в дискретні моменти часу; якщо ж вхідні та вихідні змінні змінюються неперервно, то модель називається *неперервною*.

За характером зміни параметри можуть бути детермінованими й стохастичними. Для *детермінованих величин* кожному параметру відповідає конкретне число або відповідна функція. Тобто детерміновані параметри повністю визначені, вони дають можливість однозначно знаходити стан системи. *Стохастичні параметри* мають своїми значеннями випадкові величини, задані густиною ймовірності. Для аналізу стохастичних моделей застосовують методи теорії ймовірності, випадкових процесів і математичної статистики.

Поділ параметрів на *стаціонарні* й *нестаціонарні* використовується для моделей, в яких одним із незалежних аргументів може бути *час*. Для стаціонарних систем параметри не змінюються в часі. Стаціонарні математичні моделі описують явища, в яких протікають сталі процеси. До сталих процесів належать і періодичні процеси, для яких деякі параметри залишаються незмінними, а інші змінюються коливаючись. Якщо одним з істотних незалежних параметрів виступає *час*, то модель називається *нестаціонарною*. Такі моделі, як правило, складніші за стаціонарні. Нестаціонарні математичні моделі деяких об'єктів часто можна звести до нелінійного диференціального рівняння або системи вигляду

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(t, x(t)), t > 0$$

з початковою умовою  $x(t) = x_0$  при  $t = t_0$ .

Модель називається *динамічною*, якщо поведінка вихідного сигналу залежить не тільки від вхідного сигналу в поточний момент часу, але й від попередніх значень входу. Символічно це можна записати так:  $y = F(x(s), s \leq t)$ , де  $F$  – оператор моделі. Це означає, що модель володіє пам'яттю (інерційністю). У протилежному разі – модель *статична*, тобто статична модель не враховує зміни в часі. Статична математична модель може бути окремим рівнянням або системою рівнянь.

Поділ моделей на *одновимірні*, *двовимірні*, *тривимірні* застосовується до моделей, серед параметрів яких є просторові координати. Як правило, збільшення розмірності моделі приводить до збільшення кількості математичних співвідношень. Особливо складні в реалізації тривимірні моделі, які вимагають високопродуктивних ЕОМ. При реалізації тривимірних моделей потрібно розв'язувати системи великої розмірності, наприклад 10 тис. рівнянь і більше (“прокляття розмірності” за Белманом). Реалізація таких моделей стала можливою лише з появою ЕОМ і спеціальних обчислювальних методів.

Класифікація моделей за іншими ознаками наведена в [60].

### 1.2.5. Ідентифікація моделей

Важливим етапом моделювання є ідентифікація моделей. Термін “ідентифікація” походить від латинського слова *identifico*, що в перекладі означає “ототожнюю”, “розпізнаю”. Ідентифікація означає ототожнення моделі об'єкту-оригіналу.

Мета ідентифікації – це побудова ефективної моделі, яка буде адекватною реальній дійсності. Методи ідентифікації – це процедури побудови адекватної (в деякому розумінні) моделі системи на основі експериментальних даних.

Для практичного використання модель повинна бути ідентифікована на основі експериментальних даних. Ідентифіковані моделі використовуються в подальшому для аналізу й оптимізації процесів поведінки реальних систем, планування його розвитку. Тому дослідники мають уміти будувати адекватні математичні моделі систем так, щоб адекватність забезпечувалася для найбільш характерних умов функціонування даної системи.

*Задача ідентифікації формулюється так: нехай у результаті експериментів над деяким об'єктом заміряні вхідні  $X_1, X_2, \dots, X_n$  та вихідні  $Y_1, Y_2, \dots, Y_m$  змінні. Потрібно визначити вид (структуру) і значення параметрів оператора  $A$ , який ставить у відповідність змінним  $X$  змінні  $Y$ .*

У зв'язку із цим у теорії ідентифікації прийнято розрізняти дві задачі: задачу ідентифікації в широкому розумінні (структурна ідентифікація) і задачу ідентифікації у вузькому розумінні (параметрична ідентифікація).

У першому випадку вважається невідомою структура й параметри оператора  $A$ , в другому – лише параметри цього оператора.

*Задача структурної ідентифікації* полягає у виборі структури (класу) моделі за спостереженнями об'єкта, тобто у виборі вигляду й характеру математичних співвідношень, які утворюють математичну модель. Оскільки під моделлю розуміють співвідношення  $Y = A(X)$ , де  $X$  – вхідні,  $Y$  – вихідні параметри, то задача структурної ідентифікації полягає в побудові (синтезі) модельного оператора  $A$ .

Якщо структура оператора  $A$  вже відома, то потрібно ще на основі експериментальних даних знайти значення параметрів цієї структури, позаяк структура моделі – це ще не сама модель.

*Задача параметричної ідентифікації* полягає у визначенні параметрів оператора  $A$  (коефіцієнтів рівнянь) при обраній його структурі.

Практика показує, що для належної ідентифікації моделі складного процесу потрібно докласти на порядок більше зусиль, ніж на розробку самої моделі. Інколи інформації, необхідної для ідентифікації, немає, деколи для ідентифікації треба здійснити спеціальні дослідження, експерименти.

### **1.2.6. Агрегування та декомпозиція моделей**

У даний час математичне й імітаційне моделювання стало одним із найбільш розповсюджених і ефективних методів дослідження складних реальних явищ та процесів.

При моделюванні дослідник має справу, як правило, зі складними об'єктами, які характеризуються величезною кількістю

змінних і параметрів, точна кількість яких невідома. Крім того, часто відсутні або неповні експериментальні дані про параметри, без яких модель не може бути адекватною.

Уже на етапі вибору параметрів моделі виникає питання, які саме змінні системи необхідно включити в модель, скільки їх має бути. Очевидно, що включення в модель усіх елементів надзвичайно ускладнило б її, утруднило б роботу з нею, її розуміння та інтерпретацію одержаних результатів, зумовило б вимоги до експериментальної інформації. Тому вже на етапі моделювання виникає проблема агрегування моделі. При агрегуванні параметри спрощеної моделі подають як агрегати величин вихідної моделі у вигляді нових змінних. Агрегування здійснюється так, щоб одержана більш проста математична модель описувала тільки головні риси реального об'єкта. Інколи агреговані моделі будуються для вивчення топологічних властивостей вихідної системи, наприклад, коли необхідно визначити, чи система стійка в цілому.

Під агрегуванням компонент системи будемо розуміти процедуру об'єднання однорідних за якимись ознаками компонент у блоки (агрегати), кожний з яких є компонентою нової моделі, більш ефективної для дослідження.

Часто агреговані змінні вводяться як суми деяких компонент вихідних невідомих величин, в інших випадках беруться зважені суми, агреговані змінні можуть бути введені також штучним способом.

Якість агрегування перевіряється шляхом зіставлення результатів відтворення однієї й тієї ж ситуації на двох моделях. При агрегуванні висуваються різні гіпотези відносно принципів його реалізації. Перевірка гіпотез здійснюється шляхом проведення обчислювальних експериментів на моделях.

Проблема агрегування досить актуальна при моделюванні різних систем. Нею займаються хіміки для опису багатокомпонентних реакцій, економісти – для моделювання складних економічних систем, у теорії автоматичного управління – при дослідженні динаміки складних систем, у теоретичній фізиці, екології тощо. Ідея агрегування основна при побудові систем імітації.

Проблема агрегування в математичному моделюванні екологічних систем розв'язується за кількома напрямками.

1. Розділити екосистему на види. Такий поділ екосистеми може привести до появи в моделі 100, 1000 змінних і зробити її незручною для дослідження.

2. В екології зазвичай системи мають ієрархічну (вертикальну) структуру, тому тут можливе агрегування, при якому кожна група змінних одного трофічного рівня об'єднується в одну змінну так, що агреговані змінні конструюються з деякої множини початкових змінних, які належать одному рівню, тобто як агреговані змінні розглядають або сумарні біомаси, або загальну кількість усіх видів одного трофічного рівня. Але такі моделі мало придатні для розв'язування практичних задач і можуть мати лише теоретичний інтерес. Окрім цього, неоднозначно може бути визначене поняття трофічного рівня.

3. Поділ системи за трофічними характеристиками. Але і цей поділ важко здійснити, оскільки в різних видів одні характеристики можуть збігатися, а інші – ні. За цих умов представники одного виду можуть належати до різних груп. Так, деякі види зоопланктона можуть кормитися як фітопланктоном, так і зоопланктоном, і внаслідок цього розділені на різні групи, хоча рештою характеристик вони не розрізняються між собою.

4. Агрегування шляхом заміни змінних, так щоб праві частини агрегованих моделей можна подати в агрегованих змінних.

В екології проблема агрегування ще ускладнюється істотною нелінійністю систем. Нелінійність ускладнює пошук математичного опису агрегованої системи. Крім цього, у підході, що базується на агрегуванні, виникають проблеми по відновленню інформації про вихідні змінні за агрегатами.

Інколи при розв'язуванні задач великої розмірності розв'язок можна одержати, використовуючи декомпозицію, тобто зведення вихідної задачі до сукупності простіших задач меншої розмірності, причому сукупність більш простих задач еквівалентна вихідній задачі. Для декомпозиції математичних моделей використовують методи розділення змінних, методи розділення рухів за темпами їх зміни, методи малого параметра тощо. На основі методів декомпозиції будуються числові алгоритми з організацією паралельних обчислень. Декомпозиція й агрегування – основні методи дослідження складних систем.

### 1.3. Особливості математичного моделювання екологічних систем

Будь-яка модель – це ідеалізація реальності. Реальні популяції, що складаються з окремих особин зі своїми параметрами, ми замінюємо системами рівнянь. Далі результати аналізу рівнянь інтерпретуємо в термінах екології. Цілком природне питання – наскільки точно можна описати складні екологічні системи за допомогою математичних співвідношень. Однозначної відповіді на це питання не існує. Але більш ніж столітнє застосування математичних моделей в екології, епідеміології, генетиці вказує на важливість і правомірність такого підходу.

Метою моделювання екологічних систем є з'ясування механізмів взаємодії елементів системи, прогноз поведінки системи при різних зовнішніх впливах і різних способах управління, ідентифікація і верифікація параметрів моделі за експериментальними даними, оцінка стійкості системи, оптимальне керування системою відповідно до вибраного критерію оптимальності.

Найпершим об'єктом математичної екології були ізольовані популяції. Для них математичними методами вивчались питання популяційної динаміки. Далі відбулося узагальнення на групи популяцій і біологічні спільноти, тепер математична екологія має своїм об'єктом цілі екосистеми й еколого-економічні системи.

Усі біологічні системи складні багатокomпонентні, структуровані за деякою ознакою. При моделюванні таких систем можливі два підходи. Перший підхід – феноменологічний (агрегований). Згідно з цим підходом визначаються загальні характеристики системи (наприклад, загальна кількість видів) і вивчаються якісні властивості цих величин у часі. Аналітичний підхід дозволяє одержати якісну картину поведінки системи в цілому, не загромаджуючи її множиною окремих подробиць, що є основою для побудови теоретичної екології. Такий підхід широко використовується в динамічній теорії популяцій.

Другий підхід пов'язаний з імітаційним моделюванням, яке може дати добрий кількісний прогноз поведінки складної системи при різних навантаженнях. Для опису екологічних систем, що включають багато різних факторів, імітаційне моделювання останнім

часом стало особливо привабливим. Завдяки можливостям ставити обчислювальні експерименти можна програвати різні сценарії поведінки системи і тим самим вибрати керування для оптимальної стратегії експлуатації природних систем.

Особливість моделювання екологічних систем полягає в тому, що, попри їх складність, закони розвитку таких систем вивчаються на простих моделях, а результати моделювання інтерпретуються у вигляді деяких якісних висновків і потім розповсюджуються на реальні системи. Перевірити результати моделювання можна шляхом зіставлення з даними реальних спостережень тільки на рівні якісних висновків. Пряме експериментальне дослідження екологічних систем з метою перевірки результатів моделювання часто практично неможливе.

Більшість математичних моделей екологічних систем формуються так, щоб досягти компромісу між простотою аналізу моделі та її адекватністю реальній системі. Але чим більше факторів враховується в математичних моделях, тим менша ймовірність виконати повний аналіз моделі. З іншого боку, очевидно, що абстрагування від більшості факторів і гонитва за простотою моделі призводять до неадекватних моделей. Урахування додаткових факторів викликає збільшення параметрів моделі. Відомо, що задачі вивчення динамічних систем з кількістю параметрів більше трьох громіздкі. Тому особливого значення набуває задача виділення ключових факторів, необхідних для адекватності моделі.

Для опису екосистем застосовують методи з різних областей математичного аналізу. Методами моделювання часто служать методи теорії динамічних систем. Це диференціальні й різницеві рівняння, методи якісної теорії диференціальних рівнянь. Диференціальні та різницеві рівняння описують причинно-наслідкові зв'язки в екосистемі й дозволяють вивчати динаміку процесів у режимі реального часу. Такі моделі називаються описовими або дескриптивними (від лат. *descriptio* – опис). При цьому принципіальна складність полягає в тому, що не існує правил виведення самих рівнянь – процес побудови математичних моделей не піддається алгоритмізації. Процедури їх побудови базуються на напівемпіричних закономірностях, припущеннях, аналогіях, досвіді й інтуїції.

Формулювання більшості екологічних задач мовою математики складне. Це пояснюється тим, що екологічні процеси значно важче піддаються формалізації, ніж фізичні та хімічні процеси. Тому надійна інформація може бути отримана лише про якісну поведінку параметрів моделі.

Технічні труднощі, що виникають при моделюванні, пов'язані з розмірністю задач, оскільки для біологічних угруповань, що використовують численні ресурси, потрібен підбір сотень параметрів і аналіз систем з десятків рівнянь. Але практика показує, що надто детальний опис багатокомпонентних систем часто спричинює одержання неправдоподібних результатів через використання великої кількості неточно визначених параметрів. Тому часто застосовують прийоми зменшення кількості змінних – їх агрегування або в модель уводять тільки домінуючі фактори. Такий підхід дозволяє вивчати біологічні системи лише в якісному плані, тобто дає можливість зрозуміти динамічні ефекти в поведінці системи. Такі моделі називаються *якісними моделями*. На цей факт указував Ю. Одум, коли підкреслював, що “для побудови задовільних моделей динаміки популяцій не потрібно багато інформації про велику кількість змінних. Моделі не повинні бути копіями реального світу – це спрощення, які дозволяють виявити ключові процеси, необхідні для передбачення поведінки системи” [73].

Інколи на практиці застосовується метод декомпозиції систем, який полягає у зведенні вихідної складної задачі до кількох окремих простіших задач.

В екології використовують детерміновані, стохастичні й статистичні моделі. Детерміновані моделі широко розповсюджені, досить корисні для теоретичної і практичної екології. Детерміновані моделі дозволяють передбачити майбутнє екологічних систем, якщо відомі нинішній стан системи і закон, що визначає їх еволюцію. Детерміновані динамічні системи – не єдино можлива ідеалізація біологічних систем.

Більш точного опису динамічних систем можна досягти за допомогою стохастичних моделей, що враховують випадкові фактори. Методами стохастичного моделювання, що базуються на інструменті теорії випадкових процесів, теорії ймовірності й математичної статистики, можна реалізувати дескриптивні моделі,



які дозволяють одержати інформацію про зв'язки між найбільш важливими змінними, що описують екосистеми. Серед статистичних методів використовують ті, що не враховують час як змінну (проста, множинна, лінійна і нелінійна кореляція, регресія, дисперсійний та факторний аналізи), і динамічні методи, що враховують часову змінну (аналіз Фур'є, кореляційний і спектральний аналізи). Статистичні моделі використовують емпіричну інформацію для побудови функціональних залежностей між вхідними й вихідними змінними.

Для практичних цілей застосовують імітаційні моделі складних систем. Вони дозволяють враховувати всю наявну інформацію і тим самим прогнозувати поведінку системи або розв'язувати оптимізаційні задачі експлуатації популяцій. Програмна реалізація за допомогою послідовності обчислювальних експериментів імітує процес функціонування реальної системи на ЕОМ.

Принципіально інший метод моделювання, що базується на застосуванні екстремальних принципів, згідно з якими в природі реалізуються лише ті стани системи, які надають екстремального значення функції (функціоналу), що визначає розвиток системи й називається *цільовою* функцією.

Найвідоміший варіаційний принцип – це принцип Гамільтона, відповідно до якого кожна механічна система поводить себе так, щоб функціонал дії (інтеграл за часом від функції Лагранжа) був мінімальним. В екології є спроби використання цього варіаційного методу, а також багатьох інших. Серед них принцип максимуму мальтузіанського параметра, принцип оптимальної конструкції, принцип виживання та ін.

Серед методів математичного моделювання, що застосовуються в екології, варто виділити методи клітинних автоматів. Вони застосовуються для моделювання рослинного покриву та нерівномірного розподілу популяції по території.

*Клітинні автомати* – це динамічні моделі з дискретним часом, простором і станами. Простий клітинний автомат визначається сіткою  $L$ , простором станів  $Q$ , шаблоном сусідніх кліток і функцією переходів. Кожна клітка із сітки  $L$  може знаходитися в стані з простору  $Q$ . Клітки можуть з'єднуватися різними способами, в найпростішому випадку вони утворюють квадратну сітку.

Клітки можуть одночасно змінювати свій стан у дискретні моменти часу. Наступний стан клітки залежить від станів оточуючих її сусідів і функції переходу. Функція переходу має вигляд

$$a_{t+1}^s = f(a_t^u),$$

де  $a_t^s$  – стан клітки в момент часу  $t$ ;  $U$  – множина кліток, сусідніх із кліткою  $s$ ;  $f$  – функція переходу.

В останнє десятиліття широкого розповсюдження для хімічних, медичних, медико-біологічних, екологічних досліджень набули методи нейронних мереж. В екології вони застосовуються для моделювання динаміки риб, процесу відтворення фітопланктону тощо.

#### 1.4. Роль диференціальних рівнянь у математичній екології

У багатьох задачах природознавства виникають математичні моделі у вигляді автономних систем звичайних диференціальних рівнянь. Такі рівняння описують залежність швидкості зміни деяких величин, які називаються фазовими змінними, від значень цих самих величин. Звичайні диференціальні рівняння маємо тоді, коли незалежною змінною є лише час. Наявність кількох неперервних незалежних змінних приводить до рівнянь більш складного вигляду.

Підхід, що базується на апараті диференціальних рівнянь, найбільш широко застосовується і в математичній екології. За допомогою диференціальних рівнянь і систем можна створити математичну модель екологічного процесу. Багато математичних моделей екології описуються системами диференціальних рівнянь. Диференціальні рівняння дозволяють описувати динаміку чисельності (біомаси) популяцій, що входять у систему. Розв'язування цих рівнянь (хоча б наближено) уможливило передбачення властивостей досліджуваного явища і здійснення прогнозу.

Перша спроба використати диференціальні рівняння для опису динаміки чисельності популяції належить Мальтусу. Вона була запропонована для визначення росту народонаселення, звідки він отримав закон експоненціального росту в необмеженому середовищі. Модель добре описує ріст популяції клітин при відсутності

будь-якого лімітування. На практиці модель Мальтуса застосовна на певних етапах для широкого класу динамічних процесів, які в основному спостерігаються в лабораторних умовах.

Класичним прикладом математичної моделі взаємодії двох популяцій є система “хижак–жертва”. Модель такої популяції описується системою

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \alpha(x)x - V(x)y, \\ \dot{y} &= c(y)y - kV(x)y,\end{aligned}$$

де  $x$  – чисельність популяції жертви;  $y$  – чисельність популяції хижака;  $\alpha(x)$  – питома швидкість росту ізольованої популяції жертви;  $V(x)$  – трофічна функція хижака;  $c(y)$  – питома швидкість вимирання ізольованої популяції жертви,  $k = \text{const}$ . При сталих параметрах цієї системи і лінійній трофічній функції одержуємо модель Лотки–Вольтерри, яка допускає періодичні розв’язки.

Як правило, екологічні системи описуються нелінійними співвідношеннями і містять параметри, значення яких невідомі або їх визначення пов’язано зі значними труднощами. Унаслідок нелінійності проявляється відсутність принципу суперпозиції, властивого лінійним задачам. У багатьох нелінійних задачах при певних значеннях параметрів виникає біфуркація (буквально – роздвоєння). В екологічних і біологічних моделях таке явище зустрічається досить часто. Особливо важливе дослідження поведінки системи поблизу тих значень параметрів, при яких виникають перебудови в поведінці біологічних угруповань. Для дослідження нелінійних моделей потрібно багато знань із різних розділів математичного аналізу, теорії диференціальних рівнянь зі звичайними і частинними похідними, алгебри, теорії коливань, числових методів тощо.

Для аналізу нелінійних динамічних систем часто використовуються якісні методи. Якісна теорія динамічних систем якраз і полягає в тому, що важливі властивості розв’язків можна встановити, не маючи самих розв’язків.

Нехай множина станів деякої динамічної системи є підмножиною  $X \in \mathbb{R}^n$  з координатами  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$  і динаміка чисельності взаємодіючих популяцій описується системою рівнянь

$$\dot{x}_i = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n), \quad i = \overline{1, n}. \quad (1.4.1)$$

Якщо задана початкова умова й виконується теорема існування та єдиності розв'язку задачі Коші, то можна знайти розв'язок рівняння (1.4.1) (частіше за все на ЕОМ за допомогою числових методів), тобто фазові змінні  $x_1(t)$ ,  $x_2(t)$ , ... і тим самим передбачити хід процесу з часом. Але оскільки праві частини (1.4.1), окрім фазових змінних, містять ще параметри, точне значення яких часто невідоме, то розв'язати задачу чисельно для всіх можливих значень параметрів принципово неможливо. Тому потрібні методи, які дозволяють аналізувати поведінку розв'язків динамічних систем без їх розв'язування. Якісне дослідження для двовимірних систем дозволяє здійснити метод фазової площини.

Розв'язки системи диференціальних рівнянь зручно подавати у вигляді траєкторій – кривих, які зображаються точкою  $x_1(t)$ ,  $x_2(t)$ , ...,  $x_n(t)$  у фазовому просторі  $x_1$ ,  $x_2$ , ...,  $x_n$ . Сукупність фазових траєкторій складають фазовий портрет системи. При цьому фазові траєкторії, що відповідають різним початковим умовам, не перетинаються.

Диференціальні моделі, що використовуються в екології, як правило, якісні: вони покликані описувати принципові якісні властивості досліджуваних процесів, а не їх детальні характеристики (для цього краще підходять статистичні методи). Тому важливо при дослідженні екологічних систем вивчати питання якісного характеру, тобто нас цікавитиме не окрема траєкторія системи, а поведінка системи в цілому (сукупність траєкторій) і залежність властивостей цієї сукупності від параметрів моделі.

При якісному дослідженні диференціальних моделей виникають питання двох типів. Питання першого типу стосуються визначення поведінки системи при фіксованих значеннях параметрів, тобто побудова фазового портрета, тобто фазових траєкторій.

Серед цих траєкторій є основні, які визначають якісну поведінку системи. Це, перш за все, точки рівноваги, що відповідають стаціонарним режимам системи, і замкнені траєкторії (цикли), що відповідають періодичним розв'язкам системи.

В екології досить актуальна проблема стійкості систем в околі станів рівноваги. Чи будуть ці режими стійкими, можна визначити з поведінки сусідніх траєкторій: стійка рівновага або цикл приймає всі близькі траєкторії, нестійка – відштовхує їх. Стійкість

екосистем можна інтерпретувати на рівні математичної моделі як стійкості розв'язку за Ляпуновим. Цю інформацію в багатьох випадках можна одержати з лінеаризації систем. Лінеаризація й дослідження розв'язків лінійних моделей – необхідні елементи аналізу нелінійних математичних моделей.

Питання другого типу стосуються змін стану системи при зміні значень параметрів. Поступова зміна параметрів може привести до того, що при переході через певні значення, які називаються критичними, якісно змінюються режими, в яких перебуває система. При цьому змінюється і фазовий портрет системи. Якісна перебудова фазового портрета називається біфуркацією, тобто біфуркація – це зміна топологічного типу системи, коли її параметри проходять через деякі біфуркаційні (критичні) значення.

Задача якісного дослідження системи, що містить параметри, полягає в тому, щоб описати всі можливі в ній біфуркації, знайти біфуркаційні значення параметрів, що розбивають простір параметрів на області з різними типами фазових портретів, і зобразити для кожної області її фазовий портрет.

Тому виникає задача розбиття простору параметрів на області з якісно різними типами динамічної поведінки, тобто побудови параметричного портрета системи. Параметричний портрет разом із фазовим портретом дають вичерпну інформацію про можливі динамічні режими в системі і складають біфуркаційну діаграму, яка містить можливі моделі поведінки системи.

Але потрібно враховувати той факт, що точність оцінки параметрів системи (1.4.1), як правило, невелика. Тому доцільно розглядати системи, які будуть неістотно змінювати свою якісну поведінку при малій зміні параметрів системи. Системи, не чутливі до малих збурень, називаються грубими системами. Основна властивість грубих систем – це властивість збереження структури фазового портрета при малих збуреннях правої частини системи (1.4.1). Якщо змінювати параметри системи, то її фазовий портрет буде змінюватися, але його топологічна структура в деякому діапазоні значень параметрів буде залишатися постійною. При досягненні критичних значень параметрів відбуватиметься біфуркація – зміна топологічної структури фазового портрета.

Дамо розуміння топологічної еквівалентності динамічних систем. У випадку багатовимірних систем

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

топологічна еквівалентність має місце тоді, коли існує гомеоморфізм  $h: U \rightarrow V$ ,  $h(u) = v$  такий, що  $h$  переводить траєкторії першої системи з області  $U$  в траєкторії другої системи в області  $V$ , зберігаючи напрям руху. *Гомеоморфізмом* називається взаємоднозначне відображення, при якому саме відображення й обернене до нього неперервні. Фазові портрети топологічно еквівалентних систем теж називаються топологічно еквівалентними.

Така властивість систем особливо важлива тоді, коли вони застосовуються до розв'язування екологічних проблем. Якщо малі зміни параметрів приводять до зміни топологічної структури динамічної системи (система негруба), то топологічна структура системи не зможе правильно відобразити динаміку системи.

Розглянемо детальніше якісну структуру фазового портрета системи двох диференціальних рівнянь. Ця структура визначається типом і взаємним розміщенням положень рівноваги, граничних циклів та сепаратрис.

Положення рівноваги системи (1.4.1) – це точка  $x^*$  фазової площини, для якої права частина системи перетворюється в нуль, тобто  $f(x^*) = 0$ . Положення рівноваги відповідають стаціонарним режимам і можуть мати різну структуру фазового портрета в його околі. Існують три основних типи положень рівноваги: стійкий вузол, або фокус, нестійкий вузол, або фокус і сідло.

Стійкий вузол і стійкий фокус притягує всі близькі траєкторії. В цьому випадку маємо стійкий стаціонарний режим. Нестійкий вузол і фокус відштовхує всі близькі траєкторії. Для положення “сідло” існують дві траєкторії, які притягуються до сідла і називаються вхідними сепаратрисами, та дві траєкторії, що виходять із вузла, – вихідні сепаратриси. Всі інші траєкторії підходять до сідла, а потім віддаляються від нього (положення рівноваги типу сідло – нестійке).

Граничний цикл – це замкнена траєкторія на фазовій площині. Граничні цикли відповідають періодичним коливанням. Для

системи на площині розрізняють два основних типи граничних циклів: стійкий і нестійкий. В першому випадку всі близькі фазові траєкторії прямують до граничного циклу, накручуючись на нього, у другому випадку віддаляються від нього.

### **1.5. Комп'ютерне моделювання. Програмні засоби**

Застосування технології математичного моделювання передбачає застосування обчислювальних методів і комп'ютерної техніки. Вдосконалення комп'ютерної техніки зумовило появу сучасних ЕОМ із великим обсягом пам'яті й високою швидкістю виконання арифметичних операцій.

У результаті виникла матеріальна база для становлення і швидкого розвитку математичного моделювання, з'явилися реальні можливості використання обчислювального експерименту не тільки з існуючими об'єктами, але й при проектуванні нових складних систем. Комп'ютерне моделювання та обчислювальний експеримент широко використовуються в математичному моделюванні процесів і явищ. Математичне моделювання разом із сучасною обчислювальною технікою робить реальним обчислювальний експеримент.

Тобто, склавши програму за алгоритмом функціонування об'єкта, на ЕОМ можна проводити серію обчислювальних експериментів – тим самим досліджувати властивості об'єкта, аналізувати альтернативи, перевіряти припущення, програвати різноманітні сценарії, знаходити оптимальні параметри й режими роботи, прогнозувати поведінку об'єкта тощо. Обчислювальний експеримент став основою наукових відкриттів.

За допомогою модельних експериментів можна вивчати такі об'єкти, для яких натурні експерименти неможливі. Обчислювальні експерименти проводять не з реальними об'єктами, а з математичними моделями. Завдяки обчислювальним експериментам скорочуються терміни дослідження, знижуються матеріальні затрати, появляється можливість модифікації моделі та моделювання обернених процесів. Застосування комп'ютерних технологій дозволяє врахувати в моделі більше факторів за рахунок використання швидких алгоритмів. Комп'ютерні моделі застосо-

вуються для розв'язування найскладніших проблем, наприклад, керований термоядерний синтез, моделювання еволюції Всесвіту, розв'язування соціально-економічних задач.

Найбільш цікаві, але складні глобальні математичні моделі еколого-економічних систем, які дозволяють досліджувати світові тенденції, виявляють перспективи розвитку та проблеми, що ведуть до кризи. Першим спробував створити глобальні моделі Дж. Форрестер, на основі методу системної динаміки, що дозволяє досліджувати поведінку складних структур. Комп'ютерне моделювання за моделлю світової динаміки показало наявність криз у майбутньому. Спроби глобального моделювання були продовжені іншими вченими.

Отже, під комп'ютерною моделлю розуміють програму, яка може інтерпретуватися комп'ютером і відтворювати на комп'ютері процес або явище відповідно до математичного опису. Програмна реалізація математичної моделі може бути доповнена службовими програмами.

Для успішного розв'язування задач моделювання необхідне відповідне математичне забезпечення. При реалізації комп'ютерної моделі важливим моментом є вибір інструментальних програмних засобів. Нині існує багато програмних засобів, які дозволяють реалізувати задачі математичного та імітаційного моделювання. Це мови програмування різного рівня, універсальні математичні пакети (MathCad, Matlab, Mathematica, Maple та ін.), спеціалізовані засоби візуального моделювання (Vissim, Powersim, AnyLogic та ін.). При цьому необхідно мати на увазі, що можуть виникати проблеми, розв'язування яких не завжди можна довіряти універсальним математичним пакетам.

До переваг математичних пакетів варто віднести простий і зручний інтерфейс, широку бібліотеку вбудованих функцій і числових методів, можливість символічних обчислень, графічні засоби подання результатів, а також можливість інтеграції з програмними засобами візуального моделювання. Математичні пакети є інструментальними засобами, які дозволяють реалізувати як аналітичне, так і імітаційне моделювання різних систем.

Одна з найважливіших проблем при реалізації математичного моделювання в середовищі універсальних пакетів – підготовка мо-



делі. Модель подається у формі графічного або табличного опису. При цьому об'єкт потрібно подати у вигляді окремих компонентів, далі необхідно передбачити зв'язки між компонентами та встановити їх параметри. При запуску моделі на виконання автоматично створюється система рівнянь, що описує об'єкт, і здійснюється виведення результатів.

## 1.6. Імітаційні системи та моделі

Як уже відзначалося, будь-яка математична модель є формальною схемою реального явища, з якої за допомогою формальної логіки можна отримувати нові знання про реальне явище. Природно, існує практичне обмеження на складність цих схем. Ці обмеження залежать від тих засобів, якими ми володіємо у сфері математики. Як би сильно не були розвинуті інструменти дослідження формальних схем, завжди існують процеси, що не піддаються вивченню математичними методами, тобто ускладнення задач випереджують можливості математичного моделювання. Але це не означає, що ці процеси не можна пізнати.

З появою ЕОМ істотно зріс рівень складності математичних моделей, за допомогою яких можна правильно передбачити поведінку системи та її властивості, тобто з'явилися математичні моделі, які різко відрізняються від „домашинних”. Коли явища в складних системах настільки складні, що аналітична модель є досить грубим наближенням дійсності, то, крім математичних моделей, використовуються моделі, які відтворюють на ЕОМ поведінку тієї чи іншої складної системи протягом деякого часу. Ці моделі одержали широке застосування і стали називатися *імітаційними моделями*. Імітація відбувається шляхом відтворення процесу на ЕОМ, тобто процес функціонування складної системи зображається у вигляді алгоритму, який реалізується на ЕОМ. Комп'ютер дозволяє будувати імітаційні моделі складних систем, програвати сценарії, робити прогнози. Імітаційні моделі застосовуються для прогнозування динаміки реальних біологічних систем.

Наведемо визначення самого терміна „імітація” (англійською мовою – simulation). Найбільш вдале трактування сформулював Р. Шеннон, визначивши її як „процес конструювання моделі ре-

альної системи й постановки експериментів на цій моделі з метою зрозуміти поведінку системи або оцінити (в рамках обмежень, що накладаються деяким критерієм або сукупністю критеріїв) різні стратегії, що забезпечують функціонування даної системи”. Аналогічне тлумачення дає Т. Нейлор: „Імітація – це числовий метод проведення на цифрових обчислювальних машинах експериментів із математичними моделями, що описують поведінку складних систем протягом довгих періодів часу”.

В імітаційних моделях поєднуються математичні методи та методи гуманітарних дисциплін – такі ж необхідні методи вивчення реальності, як і математичні. Математика, схематизуючи явище, позбавляє його при цьому індивідуальності, неповторних рис. Гуманітарні науки й мистецтво, навпаки, виділяють в явищах неповторне, індивідуальне, властиве лише цьому явищу. Ці способи вивчення реальності взаємопов’язані й доповнюють один одного.

Гуманітарними методами можна вивчати явища різної складності. Математичні методи доцільно задіювати лише при вивченні тих явищ, складність яких відповідає засобам формального аналізу. Але математика постійно “відвойовує” в гуманітарних методах чимраз нові сфери, оскільки постійно розвиваються методи формального аналізу.

Моделі, які використовують математичні та гуманітарні методи, формують новий клас моделей, які стали називатися *імітаційними* моделями. Імітаційні моделі – немовби проміжна ланка між реальністю та математичними моделями, тобто з кожною імітаційною моделлю пов’язана сукупність більш простих моделей окремих сторін процесу (як математичних, так і гуманітарних). Як правило, імітаційні моделі складні, мають чималу розмірність, характеризуються наявністю великої кількості екзогенних факторів, частина яких є випадковими функціями часу. Творці імітаційних систем намагаються максимально повно використати наявну інформацію про об’єкт моделювання, досить обширно вибирати параметри та змінні моделі.

Імітація відбувається шляхом відтворення реального процесу на ЕОМ за допомогою математичної моделі при кількох варіантах управління, що призначаються експертами з подальшим аналізом отриманих результатів. В імітаційний процес може втрути-

тися людина в залежності від обставин. Кожен акт відтворення протікання процесу за допомогою імітаційної моделі називається *імітаційним експериментом*, який відбувається в режимі діалогу між людиною і машиною (комплексом програм). Найбільше експериментів виникає в тих випадках, коли метою моделювання є вибір раціональних способів управління складним процесом.

Імітаційне моделювання означає, що ми маємо справу з такими моделями, за допомогою яких результат неможливо передбачити, якщо не провести експеримент (імітацію) на комп'ютері при заданих вихідних даних.

Отже, імітаційна модель означає математичну модель, яка не передбачає аналітичного дослідження, а призначена для досліджень у режимі імітації, тобто це програма, яка дозволяє імітувати на ЕОМ поведінку реальної системи в різних умовах. Імітаційна модель – це лабораторна версія реальної системи.

При імітаційному моделюванні складних процесів не обов'язково будувати математичні моделі у вигляді систем рівнянь. Можливий інший підхід, коли на ЕОМ описується саме явище у вигляді деякої послідовності операцій, що є випадковими процесами й підпорядковуються ймовірнісним законам. Машинна імітація дозволяє дослідити модель як в окремі моменти часу, так і протягом деякого періоду часу. Для знаходження стійких розв'язків при числовому статистичному моделюванні вимагається його багатократне відтворення з наступною статистичною обробкою. При цьому можна проводити імітацію дії випадкових факторів на різні елементи моделі.

Досить часто в рамках імітаційної моделі неможливо поставити оптимізаційні задачі через їх складність та проблематичність формулювання єдиного критерію якості. Водночас існують і моделі, які, з одного боку, оптимізаційні (тобто в рамках моделі розв'язуються оптимізаційні задачі), а з іншого – імітаційні (тобто в рамках моделі проводять імітаційні експерименти).

Якщо на досліджуваній процес можуть впливати за допомогою своїх управлінь кілька груп осіб, то імітаційні експерименти набувають характеру імітаційних ігор, наприклад, тоді, коли відтворювані процеси мають конфліктний характер.

Результати імітаційного моделювання легше пояснити людям,

які приймають рішення, тим більше, що ці люди самі можуть проводити імітаційні експерименти.

Перевага імітаційного моделювання – це широкий клас об'єктів моделювання та різноманітність задач, які можуть розв'язуватися за допомогою імітаційних моделей. Імітаційне моделювання має системний характер дослідження. Імітаційні моделі дозволяють вивчати такі складні системи, з якими неможливо проводити натурні експерименти. Особливо результативне застосування імітаційних моделей для дослідження екологічних систем – надзвичайно складних утворень, що включають багато факторів. Зокрема, в Обчислювальному центрі Академії наук СРСР на початку 80-х років була створена імітаційна модель глобальних екологічних змін біосфери. Нині розробляються глобальні моделі, які дозволяють розрахувати парниковий ефект, інші глобальні процеси. А на порядку денному – розв'язування таких важливих проблем сучасності, як раціональне використання природних ресурсів та досягнення симбіозу виробництва і природи, цих неузгоджених у наш час компонентів біосфери та соціосфери.

Однак імітація має ряд недоліків. Це складність організації імітаційної моделі, відносно висока вартість проведення імітаційних експериментів, можливість продивитися й порівняти лише невелику кількість відібраних варіантів управління, складності, пов'язані з інформаційним забезпеченням.

*Отже, суть імітаційного підходу в моделюванні полягає в тому, що процес функціонування складної системи зображається у вигляді алгоритму, який реалізується на ЕОМ із подальшим проведенням обчислювальних експериментів. Імітаційний підхід використовують тоді, коли потрібно визначити реальну поведінку складної системи в практичних цілях.*

Література: [1, 2, 7, 8, 17, 20, 21, 31–33, 43, 44, 48, 49, 60, 65, 67, 69, 72, 73, 76, 86, 87, 92, 95, 100–102, 105, 107, 110, 125].

*Учення про природу буде містити  
власне науку лише настільки,  
наскільки в ній може бути  
застосована математика.*

Імануїл Кант

## Розділ 2. Моделі росту чисельності ізолюваних популяцій

Усі популяції дуже мінливі. Екологів найбільше цікавить характер зміни їх чисельності. Чисельність популяції в часі може змінюватися по-різному: зростати, спадати, здійснювати коливання. Розглянемо основні моделі росту популяцій та проведемо їх математичний аналіз.

### 2.1. Модель Мальтуса

Нехай маємо деякий біологічний вид, для якого існує необмежений запас використовуваних ресурсів. Позначимо чисельність популяції в момент часу  $t$  через  $N(t)$ , тоді швидкість її зміни може бути подана як

$\dot{N}$  = народжуваність – смертність + міграція.

Народжуваність визначається як кількість особин, що народилася в популяції за деякий проміжок часу  $\Delta t$  (її розмірність – це "одиниця часу"<sup>-1</sup>). Смертність – це величина, протилежна до народжуваності, і визначається як кількість особин, що помирають за час  $\Delta t$ . Розмірність її така сама, як і народжуваності.

У простішому випадку розглядається відсутність міграції та припускається, що народжуваність і смертність відбувається пропорційно загальній чисельності, тоді

$$\dot{N} = bN - dN \quad \text{або} \quad \dot{N} = aN, \quad a = b - d, \quad (2.1.1)$$

де  $b$  – коефіцієнт народжуваності,  $d$  – коефіцієнт смертності,  $a$  – коефіцієнт швидкості розмноження популяції.

Модель (2.1.1) була запропонована в 1798 р. англійським економістом Томасом Мальтусом (Malthus, 1766–1834).

Розв'язком рівняння (2.1.1) при  $a = \text{const}$  є експоненціальна функція

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

де  $N_0 = N(t_0)$  – чисельність популяції в початковий момент часу  $t = t_0$ .

Якщо  $a > 0$ , то популяція росте за експоненціальним законом росту ( $N(t) \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ ); якщо  $a < 0$ , то популяція експоненціально вимирає ( $N(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ) (рис. 2.1).

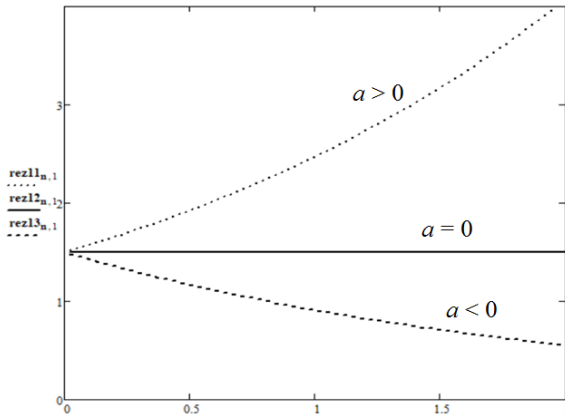


Рис. 2.1. Поведінка чисельності популяції  $N(t)$  у моделі (2.1.1) в залежності від значень параметра  $a$

Величину  $a$  називають *біологічним потенціалом* популяції або *мальтузіанським параметром* популяції.

Експоненціальний ріст характеризує потенціальні можливості росту популяції (причому якісно), тому модель Мальтуса використовується для їх оцінки. Експоненціальний характер зростання чисельності популяції часто проявляється за природних умов у короткі періоди, коли є достатньо їжі, немає скупченості, відсутні хижаки вороги, і ніщо не обмежує їх ріст. Приклади експоненціального росту природних популяцій можна знайти в [21, 69].

У лабораторії теж можна створити умови для експоненціального росту, якщо забезпечувати культивовані організми надлишком ресурсів, що лімітують їх розвиток і підтримувати відповідні параметри життєдіяльності. Модель Мальтуса може бути

застосовна на певних етапах (на обмежених часових інтервалах) до широкого класу динамічних процесів, які, насамперед, спостерігаються у лабораторних умовах: ріст мікробів, дріжджів, бактерій при наявності достатньої кількості поживних ресурсів у середовищі.

Крім цього, експоненціальний характер зміни деякої величини спостерігається для багатьох відомих процесів і явищ природи, таких як поглинання світла, мономолекулярні хімічні реакції, радіоактивний розпад речовини, остигання чи нагрів тіла, зростання складних відсотків тощо. Модель Мальтуса використовували також до опису розвитку науки в період приблизно з 1700 р. до 1950 р., що засвідчує кількість опублікованих статей.

Помилка Мальтуса полягає в тому, що він це рівняння, яке справедливе для певного класу популяцій, вважав універсальним законом не тільки для всієї природи, але й для суспільства людей. Інтерпретуючи розв'язки рівняння (2.1.1), Мальтус стверджував, що в суспільстві людей має місце закон безмежного розмноження населення і цей ріст відбувається в геометричній прогресії, а засоби існування збільшуються лише в арифметичній прогресії. Звідси Мальтус прогнозував різні катастрофи для неконтрольованого росту народонаселення. Але абсолютизуючи лише біологічні фактори у відтворенні населення, Мальтус не оцінив належно адекватності моделі до реальності. Наприклад, якщо припустити, що ріст народонаселення мав завжди таку ж швидкість, що й тепер (подвоєння кількості за 40 років), то отримуємо висновок, що людство існує лише 32 покоління (близько 1300 років).

Цікаво, що точніший опис росту народонаселення дає не експоненціальна, а гіперболічна крива, якій відповідає квадратичний закон росту

$$\frac{dN}{dt} = \frac{N^2}{c}. \quad (2.1.2)$$

Цій моделі можна дати таке біологічне обґрунтування: якщо загальна чисельність популяції  $N(t)$ , то можна вважати, що  $N/2$  – це чисельність особин чоловічої статі й  $N/2$  – чисельність особин жіночої статі. Припустимо, що швидкість розмноження популяції залежить від кількості зустрічей осіб чоловічої та жіночої статей, яка, і собі, пропорційна добутку цих чисельностей, тобто  $N^2/4$ .

Таке припущення називається "гіпотезою ефективних зустрічей", а сама модель описує ріст популяції з урахуванням статевого розмноження.

Розв'язок рівняння (2.1.2)  $N(t) = \frac{c}{T-t}$  при  $c \approx 2 \cdot 10^{11}$ ,  $T \approx 2026$ , як показує статистика, з достатньо високою точністю описує ріст населення Землі протягом останніх 500 років. Але ця формула стає незастосовною при  $t = 2026$ . Сучасні прогнози базуються на точніших моделях, які містять у собі як складову модель гіперболічного росту. Вони показують, що чисельність населення Землі з часом стабілізується на рівні  $N^* = 12 \cdot 10^9$ . Нині населення Землі наближається до 6 млрд. Сам факт гіперболічного росту вказує на те, що з ростом населення швидкість росту теж збільшується, а не зменшується, як це природно було б припустити. Дійсно, для більшості видів на Землі спостерігається від'ємна кореляція між чисельністю популяції та швидкістю росту. Номо sapiens – єдиний відомий вид, для якого до цього часу кореляція між швидкістю росту і чисельністю позитивна [50].

## 2.2. Логістичне рівняння

Модель Мальтуса розглядалася у випадку, коли для розмноження популяції створені найсприятливіші умови і відсутні лімітуючі фактори. У цій моделі для чисельності особин в ізолюваній популяції при нерівних коефіцієнтах народжуваності та смертності існують лише дві альтернативи: або нескінченний ріст, або виведення. Якщо коефіцієнти розмноження  $b$  і смертності  $d$  однакові, тобто  $a = 0$ , то будь-яка точка  $N^* \geq 0$  є станом рівноваги.

Проте сприятливі для розмноження умови не можуть довго існувати через вплив навколишнього середовища, наявність ворогів та інших несприятливих факторів, що значно зменшує швидкість зростання її чисельності. Зокрема, учені підраховали, що за сприятливих неконтрольованих умов потомство однієї пари мух через кілька років важило би більше за земну кулю. Але, оскільки мухи не покривають Землю, то в природі експоненціальний ріст відсутній або відбувається протягом короткого проміжку часу. Потім спостерігається або спад чисельності, або вихід на плато (стаціонарний рівень).



Оскільки в реальній дійсності відбувається стабілізація чисельності популяції на деякому рівні, то необхідно розглядати математичні моделі, в яких густина популяції відіграє важливу роль, тобто коефіцієнт розмноження в такій моделі не постійний, а залежить від чисельності особин у популяції. Отже, точніша математична модель має вигляд

$$\frac{dN}{dt} = F(N)N, \quad (2.2.1)$$

де  $F(N)$  – коефіцієнт швидкості відтворення популяції.

Розкладаючи функцію  $F(N)$  у ряд Тейлора в околі нуля та залишаючи тільки лінійні члени, прийдемо до рівняння

$$\frac{dN}{dt} = (a + bN)N,$$

де  $a$  і  $b$  – сталі, причому природно припустити, що  $a > 0$  і  $b < 0$ .

Бельгійський математик Ферхюльст (Verhulst, 1804–1849) в 1838 р. висунув ідею, що при великих чисельностях повинні включатися механізми саморегуляції, і для опису росту народонаселення запропонував модель [141]

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right)N, \quad (2.2.2)$$

де  $r$ ,  $K$  – додатні константи:  $r$  задає коефіцієнт природного відтворення – мальтузіанський параметр;  $K$  інтерпретується як потенціальна ємність екологічного середовища, яка визначається доступною кількістю ресурсів. Тобто ця модель уже враховує внутрішньовидову конкуренцію та дію лімітуючих факторів (нестача їжі, площі, світла). В цій моделі кількість новонароджених на душу населення дорівнює  $r \left(1 - \frac{N}{K}\right)$ , тобто залежить від  $N$ . До такої моделі прийшов і Альфред Лотка (Alfred Lotka, 1880–1949) – американський математик, один із творців математичної біології.

Згодом у 1920 р. ця модель була перевідкрита заново американським дослідником Пірлем (Pearl, 1879–1940). Тому це рівняння в літературі називають рівнянням Ферхюльста–Пірла. Пірл припускав, що логістична крива добре описує ріст народонаселення до 1920 р. Дійсно, використовуючи дані чисельності народонаселення (одержані в результаті перепису населення) для кількох

країн, він спостерігав збіг результатів моделювання з реальними даними з 1790 р. до приблизно 1910 р. Але, як пізніше стало зрозуміло, динаміка населення, яка на той час відповідала логістичній моделі, не могла бути основою для прогнозу подальшого росту народонаселення.

В основі логістичної моделі лежить просте припущення: питома швидкість росту (величина  $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ ) є лінійно спадною функцією при зростанні чисельності популяції  $N(t)$  (рис. 2.2).

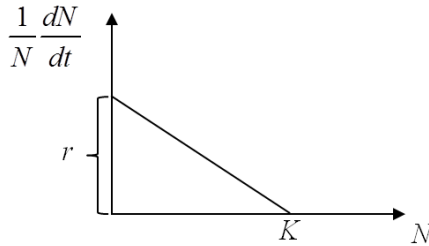


Рис. 2.2. Залежність питомої швидкості росту від чисельності популяції  $N(t)$

Розв'язок рівняння (2.2.2) при початковій умові  $N(0) = N_0$  має вигляд

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}. \quad (2.2.3)$$

Це і є інтегральна форма логістичного росту. З (2.2.3) видно, що  $N(t) \rightarrow K$  при  $t \rightarrow \infty$  для будь-яких  $N_0 > 0$ , тобто критична точка  $N = K$  автономного рівняння асимптотично стійка, тоді як критична точка  $N = 0$  – нестійка. Параметр  $K$  визначає граничне значення чисельності популяції (чисельність не зростає безмежно, а обмежена зверху). Як впливає з (2.2.2), якщо  $N_0 < K$ , то  $N(t)$  монотонно зростає до  $K$ , якщо  $N_0 > K$ , то спадає, тобто при  $N_0 > K$  кількість новонароджень менша за кількість смертей.

Зауважимо, що асимптотичну стійкість стаціонарного стану рівняння (2.2.2) можна показати ще й за допомогою функції Ляпунова  $V(N) = \left(1 - \frac{N}{K}\right)^2$ .

Дійсно,  $V(N) \geq 0$ ,  $V(K) = 0$ . Похідна функції  $V(N)$  унаслідок рівняння (2.2.2)

$$\frac{dV}{dt} = -\frac{2r}{K}N\left(1 - \frac{N}{K}\right)^2 \leq 0, \quad \frac{dV(K)}{dt} = 0.$$

Крім цього, крива  $N(t)$  має різну якісну поведінку в залежності від того,  $N_0 > \frac{K}{2}$  чи  $N_0 < \frac{K}{2}$  (рис. 2.3).

Розв'язок (2.2.3) при  $0 < N_0 < K/2$  має вигляд  $S$ -подібної кривої, яку часто називають *логістичною кривою*, саме рівняння (2.2.2) в літературі іменують ще *логістичним рівнянням*. Термін "логістична крива" запропонований Ферхюльстом без будь-яких пояснень. На той час термін "logistique" французькою мовою означав "мистецтво обчислень". Очевидно, Ферхюльст хотів підкреслити можливість визначення чисельності популяції за допомогою формули. На практиці часто спостерігаються логістичні криві росту.

Аналіз розв'язку (2.2.3) показує, що при  $N_0 \ll K$  і малих значеннях  $t$  (підстановка  $N_0 = 0$  в знаменник) справедливе наближене співвідношення  $N(t) = N_0 e^{rt}$ , яке свідчить, що за вказаних умов на початковій стадії процес має експоненціальний характер.

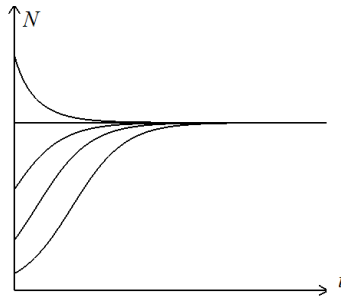


Рис. 2.3. Поведінка логістичних кривих

Логістична модель має три параметри  $N$ ,  $K$  і  $r$ , які можна визначити з реальних даних. Тому логістичні криві на практиці часто використовуються для опису результатів лабораторних дослідів при культивуванні організмів в обмеженому просторі та при обмеженому ресурсі.

Американський біолог Раймонд Пірл вважав, що логістична крива не просто добре описує ріст багатьох популяцій, а є деяким фундаментальним біологічним законом росту, подібним до законів термодинаміки у фізиці. Багато різних процесів не тільки в біології, але й в економіці, соціології описуються логістичним рівнянням.

Але цілком очевидно, що логістичне рівняння (2.2.2), як і модель Мальтуса (2.1.1), не варто сприймати як рівняння, яке точно описує популяційну динаміку реальних систем. Найточніше логістичне рівняння описує динаміку лабораторних популяцій, чисельність яких прямує до деякого фіксованого значення.

Логістичне рівняння можна розглядати як перше наближення для опису динаміки чисельності популяцій, у яких регуляторні механізми є функціями самої чисельності.

Зазначимо, що регуляторні механізми можуть бути викликані різними факторами. Це може бути отруєння середовища продуктами життєдіяльності, зростання інтенсивності канібалізму при великих чисельностях тощо.

Іноді зручно в рівнянні (2.2.2) перейти до безрозмірної величини  $x = \frac{N(t)}{K}$  та зміненого часу  $\tau = rt$ . Тоді логістичне рівняння (2.2.2) набуває вигляду

$$\frac{dx}{d\tau} = x(1 - x),$$

розв'язком якого є  $x(\tau) = \frac{1}{1 - Ce^{-\tau}}$ ,  $C = \text{const}$ . При  $\tau \rightarrow \infty$  маємо, що  $x \rightarrow 1$ . Такий вигляд рівнянь та їх розв'язків має переваги, оскільки в нього не входять параметри. До того ж безрозмірне рівняння зберігає всі властивості та особливості вихідного рівняння (топологічно еквівалентне).

### 2.3. Узагальнення логістичного рівняння

У логістичного рівняння (2.2.2) багато недоліків. Зокрема, точка перегину кривої  $N(t)$ , що задається формулою (2.2.3), завжди має координату  $\frac{K}{2}$ , що не відповідає натурним спостереженням.

Припущення про лінійну залежність питомої швидкості росту популяції неодноразово перевірялося експериментально на лабораторних популяціях. Будуючи за експериментальними даними графік цієї залежності, одержували увігнуті криві, а не прямі лінії. Зниження швидкості зростання популяції при зростанні її чисельності може бути викликане різними механізмами. Тому існують різні узагальнення моделі Ферхюльста-Пірла.

У деяких випадках для опису динаміки чисельності популяцій використовують рівняння

$$\frac{dN}{dt} = r \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\alpha \right) N, \quad N(0) = N_0 > 0, \alpha > 0, \quad (2.3.1)$$

або загальніше

$$\frac{dN}{dt} = r \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\alpha \right)^\gamma N^\beta, \quad (2.3.2)$$

де всі параметри невід'ємні.

Для моделювання процесів різкого збільшення чисельності (властиве комахам), яке називається спалахом, використовують рівняння вигляду

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - p(N), \quad (2.3.3)$$

де член  $p(N)$  описує винищення комах птахами. Очевидно, із загальних міркувань, що функція  $p(N)$  повинна мати характер насичення (рис. 2.4). Цю функцію в екології називають трофічною функцією. Зокрема, часто для аналітичного виразу  $p(N)$  беруть функцію Хассела  $p(N) = bN^2/(a^2 + N^2)$ , де  $a$  і  $b$  – додатні константи.

Тоді динаміка чисельності визначається рівнянням

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{bN^2}{a^2 + N^2}. \quad (2.3.4)$$

Якщо виконати заміну змінних

$$x = \frac{N}{a}, \quad r' = \frac{ar}{b}, \quad K' = \frac{K}{a}, \quad \tau = \frac{bt}{a},$$

то в нових безрозмірних змінних рівняння (2.3.4) набуде вигляду

$$\dot{x} = r'x \left( 1 - \frac{x}{K'} \right) - \frac{x^2}{1 + x^2}. \quad (2.3.5)$$

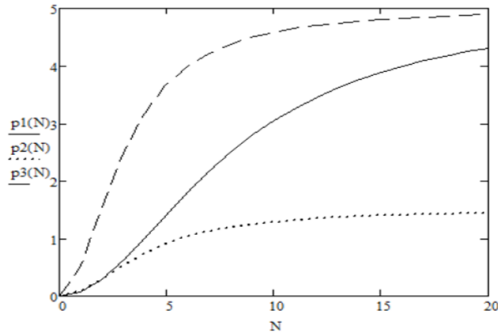


Рис. 2.4. Графік функції Хассела  $p(N)$  при різних значеннях параметрів  $a, b$  :  $p1(N) - a = 8, b = 5$ ;  $p2(N) - a = 4, b = 1, 5$ ;  $p3(N) - a = 3, b = 5$

Опускаючи позначення зі штрихом, праву частину рівняння (2.3.5) позначимо через  $F(x; r, K)$ . Стаціонарні стани рівняння (2.3.5) визначаються з рівняння

$$F(x; r, K) = 0 \Rightarrow rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{x^2}{1 + x^2} = 0. \quad (2.3.6)$$

Один з розв'язків рівняння (2.3.6)  $x = 0$ , інші задовольняють рівняння

$$r \left(1 - \frac{x}{K}\right) = \frac{x}{1 + x^2}. \quad (2.3.7)$$

Рівняння (2.3.7) кубічне, тому зручно визначати наявність коренів не аналітично, а графічно. Побудуємо пряму лінію, ліву частину (2.3.7) та графік функції правої частини. Аналітичні вирази для коренів не мають такого значення, як факти наявності одного чи трьох коренів при зміні  $r$  для фіксованого  $K$  (рис. 2.5) або наявності такого ж результату при фіксованому  $r$  при зміні  $K$ .

Коли  $r$  знаходиться в певному діапазоні, який залежить від  $K$ , зазвичай існують три ненульових стани рівноваги. Нехай це будуть  $x_1 < x_2 < x_3$ .

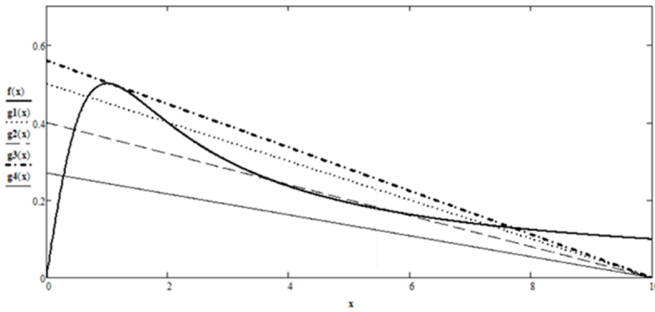


Рис. 2.5. Ілюстрація існування коренів рівняння (2.3.7). Графіки прямих ліній виводяться при  $r = 0,5$  ( $g_1(x)$ ), при  $r = 0,4$  ( $g_2(x)$ ), при  $r = 0,56$  ( $g_3(x)$ ), при  $r = 0,27$  ( $g_4(x)$ ),  $K = 10$ ,  $x \in [0, 10]$

Фазова діаграма рівняння (2.3.5) зображена на рис. 2.6 Аналіз розв'язків показує, що стани  $x = 0$  і  $x = x_2$  – лінійно нестійкі, тоді як  $x_1, x_3$  – стійкі стаціонарні стани. Метод дослідження стійкості стаціонарних точок описаний у загальному вигляді в п. 2.5.4.

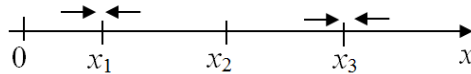


Рис. 2.6. Фазова діаграма рівняння (2.3.5)

## 2.4. Логістичне рівняння з фактором запізнення. Модель Хатчинсона

Недоліком логістичної моделі є використання миттєвих значень народжуваності та смертності, тобто в логістичній моделі припускається, що реакція організмів на зростання щільності популяції, яка проявляється через зміну народжуваності і смертності, повинна бути практично миттєвою. Але жоден реальний вид організмів такими властивостями не володіє. Насправді народжуваність залежить від чисельності популяції в попередні моменти часу, тому що, наприклад, існує проміжок часу  $\tau$  між моментами зачаття і народжування. Час статевого дозрівання теж зумовлює фактор запізнення. Смертність більшою мірою залежить від стану популяції в певний момент часу. Якщо ввести в логістичну модель ефект запізнення (або, як ще кажуть, лаг-ефект), то її можна

зробити реалістичнішою. Тоді логістичне рівняння переходить у рівняння із запізнюючим аргументом вигляду [124]

$$\frac{dN}{dt} = r \left( 1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right) N(t), \quad t \geq 0, \quad (2.4.1)$$

яке називається рівнянням Хатчинсона (Hutchinson, 1948). Тут  $r > 0$  – коефіцієнт лінійного росту,  $K > 0$  – середня чисельність у популяції,  $\tau > 0$  – запізнення,  $N(t - \tau)$  – чисельність популяції, яка була за час  $\tau$  до моменту часу  $t$ . Ця модель є розширенням логістичної моделі росту (2.3.1) і свідчить про те, що регуляторний ефект залежить, перш за все, не від чисельності популяції в момент часу  $t$ , а від чисельності популяції в більш ранній момент часу, тобто від  $t - \tau$ .

Рівняння (2.4.1) можна одержати ще й із таких міркувань. У реальній екосистемі ресурси самовідновлюються. Тому реальний рівень ресурсів, доступних у момент часу  $t$ , залежатиме від щільності виду в момент  $t - \tau$ , де  $\tau$  – час розвитку виду, який служить ресурсом.

Для того, щоб знайти розв'язок рівняння (2.4.1), потрібно знати  $N(t)$  для всіх  $-\tau \leq t \leq 0$ , тобто для замикання рівняння (2.4.1) необхідно задати початкову умову

$$N(t) = \varphi(t), \quad t \in [-\tau, 0], \quad (2.4.2)$$

де  $\varphi(t) \geq 0$  – неперервна функція.

Розв'язок такої задачі існує, причому єдиний [51, 69, 92], але знайти розв'язок зазвичай вдається лише числовими методами.

Здійснимо в (2.4.1) заміну змінних

$$s = \frac{t}{\tau}, \quad N(t) = \frac{K}{r\tau} x(s),$$

тоді отримаємо

$$\frac{dx}{ds} = (a_1 - x(s - 1))x(s), \quad (2.4.3)$$

де  $a_1 = r\tau$ . Нетривіальний стаціонарний розв'язок рівняння (2.4.3) має вигляд  $x^* = a_1$ . Для дослідження стійкості вважатимемо, що  $x(s) - a_1 = z(s)$ .



Відносно  $z(s)$  одержуємо рівняння

$$\frac{dz}{ds} = -z(s-1)(z(s) + a_1).$$

Лінеаризуючи останнє рівняння, отримаємо

$$\frac{dz}{ds} + a_1 z(s-1) = 0. \quad (2.4.4)$$

Розв'язок цього рівняння шукаємо у вигляді

$$z(s) = e^{\lambda s}, \quad \lambda = \alpha + i\beta, \quad i = \sqrt{-1}.$$

Для показника  $\lambda$  маємо характеристичне рівняння

$$\lambda e^\lambda + a_1 = 0. \quad (2.4.5)$$

Аналітично розв'язати це рівняння досить непросто. Повне його дослідження можна знайти в [51, 92]. При цьому показано, що рівновага  $x^*$  буде стійкою (асимптотично) тоді й тільки тоді, коли корені характеристичного рівняння мають від'ємні дійсні частини. В [69, 92] встановлено, що при  $0 < a_1 < \frac{\pi}{2}$  нетривіальна рівновага в рівнянні із запізненням стійка (як і без запізнення), а якщо  $a_1 > \frac{\pi}{2}$ , то існують розв'язки, які не прямують до  $x^*$  при  $t \rightarrow \infty$ . Але вони залишаються обмеженими й коливаються навколо значення  $x = x^*$ .

В дійсності рівняння (2.4.4) може володіти періодичними розв'язками типу стійкого граничного циклу для широкого діапазону значень  $a_1$ .

На підтвердження цього факту можна навести такі евристичні міркування. Припустимо, що в деякий момент часу  $t_1$  виконується нерівність  $N(t_1) \leq K$  і для деякого  $t < t_1$  правильна нерівність  $N(t - \tau) < K$ . Тоді, відповідно до рівняння (2.3.5), оскільки  $1 - N(t - \tau)/K > 0$ , то  $\frac{dN}{dt} > 0$  і  $N(t)$  при  $t = t_1$  є зростаючою функцією. Коли  $t = t_1 + \tau$ , значення  $N(t - \tau) = N(t_1) = K \Rightarrow \frac{dN}{dt} = 0$ . Для  $t_1 + \tau < t < t_2$  виконується нерівність  $N(t - \tau) > K$  і  $\frac{dN}{dt} < 0$ , а отже,  $N(t)$  спадає доти, поки  $t = t_2 + \tau$ . Потім

знову  $\frac{dN}{dt} = 0$ , оскільки  $N(t_2 + \tau - \tau) = N(t_2) = K$ . Тому існує можливість коливного характеру динаміки чисельності популяції.

Наприклад, у простому лінійному рівнянні із запізненням

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{\pi}{2\tau}N(t - \tau) \Rightarrow N(t) = C \cos \frac{\pi t}{2\tau},$$

де  $C$  – стала, розв'язок періодичний.

На основі цих міркувань можна зробити висновок, що період стійкого граничного циклу повинен бути порядку  $4\tau$ .

Отже, уведення запізнення в логістичне рівняння приводить до виникнення значно ширшої якісної характеристики динаміки чисельності популяції.

Ця проста модель із запізненням (2.4.1) була використана в багатьох практичних ситуаціях. Приклади її використання можна знайти, зокрема, в [51, 69].

Зауважимо, що моделі росту популяцій, які складаються з одного звичайного диференціального рівняння, тобто моделі (2.2.1), не містять розв'язків типу граничних циклів. Це можна зрозуміти з наступних міркувань. Припустимо, що задача (2.2.1) має періодичний розв'язок з періодом  $T$ , тобто  $N(t + T) = N(t)$ . Домножимо рівняння (2.2.1) на  $\frac{dN}{dt}$  та проінтегруємо від  $t$  до  $t+T$ , одержимо

$$\int_t^{t+T} \left(\frac{dN}{dt}\right)^2 dt = \int_t^{t+T} F(N)N \frac{dN}{dt} dt = \int_{N(t)}^{N(t+T)} F(N)N dN = 0$$

але інтеграл в лівій частині додатний, оскільки  $\frac{dN}{dt}$  не може тожно дорівнювати нулю, що дає протиріччя. Тому рівняння з однієї змінною не може мати періодичних розв'язків.

Якщо в рівнянні (2.4.1) урахувати конкуренцію, то це рівняння набуде вигляду

$$\frac{dN}{dt} = r \left( 1 - \frac{N(t)}{K} - \frac{N(t - \tau)}{K} \right) N(t), \quad N(t) = \varphi(t), \quad t \in [-\tau, 0]. \quad (2.4.6)$$

Для розв'язання таких рівнянь при  $t \geq 0$  застосовують метод кроків. На відрізку  $t \in [0, \tau]$  величина  $N(t - \tau) = \varphi(t - \tau)$  відома, тому вихідне рівняння є рівнянням Бернуллі. Його розв'язок може бути знайдений аналітично або чисельно.

Далі розглядається відрізок часу  $t \in [\tau, 2\tau]$ , для якого функція  $N(t - \tau)$  також уже відома, і знову можна знайти його розв'язок для  $t \in [\tau, 2\tau]$ . Продовжуючи цей процес, знайдемо розв'язок на відрізку  $[0, T]$ .

Часто виявляється, що поведінка системи в момент часу  $t$  залежить не лише від моменту  $t - \tau$ , а й від усіх станів, що мали місце впродовж деякого попереднього періоду часу. Щоб врахувати цей факт, В. Вольтерра запропонував точнішу модель динаміки популяцій у вигляді інтегро-диференціального рівняння типу згортки

$$\frac{dN}{dt} = r \left( K - N(t) - \int_0^t \omega(t - \xi) N(\xi) d\xi \right) N(t), \quad (2.4.7)$$

де інтегральний член описує зменшення швидкості росту популяції внаслідок забруднення середовища, тобто враховує передісторію розвитку популяції,  $\omega(t)$  – ваговий коефіцієнт, який показує наскільки чисельність популяції в попередні роки важлива для  $N(t)$ . На практиці  $\omega(t)$  прямує до нуля при великих і малих  $t$  і досягає максимуму при деякому репрезентативному  $\tau$ .

Математичні моделі біологічних явищ, які враховують ефект запізнення, можна знайти в доповненні до книги [6] "Математичні моделі в біології, які пов'язані з урахуванням післядії".

## 2.5. Інші моделі динаміки ізольованих популяцій

### 2.5.1. Модель росту Гомпертца

При виведенні логістичного рівняння ми виходили з припущення, що темп росту чисельності популяції визначається поживним ресурсом середовища, тобто коефіцієнтом приросту

$$a = r \left( 1 - \frac{N}{K} \right).$$

Гомпертц (Gompertz, 1779–1865, англійський математик-самоучка, відомий, передусім, законом росту, який названий його іменем) виходив із припущення, що коефіцієнт приросту є величиною постійною для всіх  $N$ , але зменшується з часом, до того ж цей спад являє собою динаміку першого порядку, тобто має експоненціальний характер. Причиною спаду може бути деградація, старіння або ускладнення організму.

Формалізація наведених вище припущень приводить до рівняння

$$\frac{dN}{dt} = a(t)N, \quad (2.5.1)$$

причому коефіцієнт приросту вже не постійний, а змінюється за законом

$$\frac{da}{dt} = -\mu a, \quad (2.5.2)$$

де  $\mu$  – додатний параметр, що характеризує зменшення  $a(t)$ .

Інтегруючи рівняння (2.5.2), одержуємо

$$a(t) = a_0 e^{-\mu t},$$

де  $a_0$  – значення параметра  $a$  при  $t = 0$ .

Підставляючи  $a(t)$  в (2.5.1), маємо

$$\frac{dN}{dt} = a_0 e^{-\mu t} N.$$

Відокремлюючи змінні та інтегруючи, дістанемо

$$N(t) = N_0 \exp[a_0(1 - e^{-\mu t})/\mu], \quad (2.5.3)$$

де  $N_0 = N(0)$ .

З (2.5.3) маємо  $N(t) \rightarrow N_0 e^{a_0/\mu}$  при  $t \rightarrow \infty$ . При малих значеннях  $t$  вираз  $e^{-\mu t} \approx 1 - \mu t$ , тому  $N(t) \approx N_0 \exp a_0 t$ , тобто при малих  $t$  маємо експоненціальний закон росту.

Рівняння Гомпертца часто застосовують до моделювання росту ракових пухлин.

### 2.5.2. Популяції з критичними значеннями чисельності

Динаміка чисельності популяції визначається двома процесами: розмноженням і вимиранням особин. Тоді рівняння динаміки мають вигляд

$$\frac{dN}{dt} = B(N) - D(N), \quad (2.5.4)$$

або, як випливає з (2.2.1),

$$\frac{dN}{dt} = N (b(N) - d(N)), \quad (2.5.5)$$

де  $B(N)$ ,  $D(N)$  – абсолютні швидкості народжування та смертності,  $b(N)$ ,  $d(N)$  – відповідно питомі швидкості.

При дослідженні вільних популяцій (нічим не обмежених) прийнято вважати, що смертність  $d(N)$  не залежить від чисельності популяції, причому в деяких ідеалізованих випадках розглядають граничний ідеалізований випадок  $d(N) \equiv d = 0$ .

У тому випадку, коли народжуваність  $b(N)$ , як і смертність  $d(N)$ , не залежать від чисельності  $N$  приходимо до рівняння Мальтуса (2.1.1).

Для популяції, що розмножується статевим способом, абсолютна швидкість розмноження  $B(N)$  пропорційна частоті контактів між особинами, яка пропорційна квадрату чисельності популяції, тобто

$$B(N) = kN^2. \quad (2.5.6)$$

Звідси, при припущенні малої смертності, одержуємо модель (2.1.2).

Врахування природної смертності (пропорційної чисельності) при збереженні закону розмноження (2.5.6), приводить до наступного рівняння динаміки чисельності популяцій

$$\frac{dN}{dt} = kN^2 - d(N) = N(kN - d). \quad (2.5.7)$$

При великих значеннях чисельності  $N(t)$  динаміка популяції не відрізняється від динаміки популяції, що описується рівнянням (2.1.2): чисельність популяції за скінченний час перевищує будь-яку як завгодно велику величину. При малих чисельностях маємо

динаміку, яка відрізняється від раніше розглянутих моделей. Очевидно, що при  $N < \frac{d}{k}$ ,  $\dot{N} < 0$  і  $\dot{N} > 0$  при  $N > \frac{d}{k}$ . Це означає, що поведінка популяції істотно залежить від початкових умов: якщо чисельність популяції в початковий момент часу більша за деяку критичну чисельність  $L = \frac{d}{k}$ , то популяція необмежено зростає, в протилежному випадку популяція вимирає (рис. 2.7).

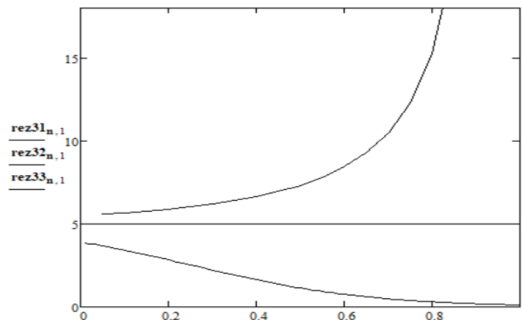


Рис. 2.7. Динаміка розв'язків рівняння (2.5.7) при  $k = 1$ ,  $d = 5$ ,  $N_0 = 3,9$  (*rez31*),  $N_0 = 5$  (*rez32*),  $N_0 = 5,5$  (*rez33*)

Поняття критичної чисельності популяції допускає біологічну інтерпретацію: якщо кількість популяції нижче критичної, то популяція не здатна себе відновити.

У моделі Мальтуса питома швидкість народжування  $b(N) = b$ , в моделі (2.5.7)  $b(N) = bN$ . Можна розглянути компроміс між цими залежностями [7], а саме

$$b(N) = \frac{bN}{K + N}, \quad (2.5.8)$$

де  $K$  – деяка константа.

Тоді у випадку малої смертності маємо модель

$$\dot{N} = \frac{bN^2}{K + N}. \quad (2.5.9)$$

Динаміка такої моделі мало відрізняється від експоненціальної.

Якщо в моделі зберегти закон народжування (2.5.8) і врахувати смертність, то замість рівняння (2.5.9) матимемо рівняння

$$\dot{N} = \frac{bN^2}{K + N} - dN. \quad (2.5.10)$$

Якщо ввести позначення  $b - d = a$ ,  $\frac{dK}{b - d} = L$ , то рівняння (2.5.10) можна переписати у вигляді

$$\dot{N} = aN(N - L)/(K + N). \quad (2.5.11)$$

Динаміка чисельності популяції, що описується рівнянням (2.5.11) характеризується такими особливостями: існує критичне значення чисельності  $N = L$ . Якщо чисельність популяції менше критичної, то популяція вимирає (рис. 2.8).

Якщо початкова чисельність більша критичної, то популяція необмежено зростає за законом, близьким до експоненціального.

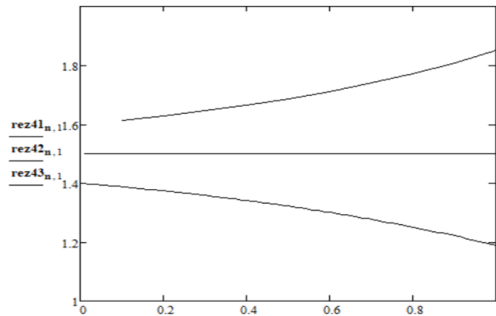


Рис. 2.8. Динаміка розв'язків рівнянь (2.5.10) та (2.5.11) при  $K = 1$ ,  $d = 3$ ,  $b = 5$ ,  $L = 1,5$

### 2.5.3. Популяції з обмеженим ресурсом

Очевидно, що необмежене зростання популяцій, що мало місце в попередніх моделях, неможливе через обмеженість зовнішніх ресурсів популяції. Обмеженість зовнішніх ресурсів приводить до внутрішньовидової конкуренції, яка проявляється в залежності народжуваності та смертності від чисельності популяції.

Внаслідок внутрішньовидової конкуренції народжуваність з ростом чисельності спадає, а смертність зростає. Тому для обмеженої ресурсами популяції можна вважати, що

$$b(N) = b_0(N) - \varepsilon_1 N,$$

$$d(N) = d_0(N) + \varepsilon_2 N,$$

де  $\varepsilon_1, \varepsilon_2$  – коефіцієнти пропорційності, що характеризують вплив конкуренції на народжуваність та смертність.

При цих припущеннях загальне рівняння для динаміки чисельності обмеженої ресурсами популяції має вигляд

$$\dot{N} = N(b_0(N) - d_0(N) - \varepsilon N) = F_0(N) - \varepsilon N^2, \quad (2.5.12)$$

де  $b_0(N), d_0(N)$  – параметри народжуваності і смертності вільної популяції.

Тоді модель Мальтуса (2.1.1) при врахуванні обмеженості ресурсів переходить в логістичне рівняння Ферхюльста–Пірла

$$\dot{N} = aN - \varepsilon N^2,$$

розв'язки якого з часом монотонно прямують до значення  $K = \frac{a}{\varepsilon}$ .

Рівняння (2.1.2) після урахування обмеженості ресурсів не змінює свого вигляду й описує гіперболічний ріст чисельності популяції.

Рівняння (2.5.9) з урахуванням внутрішньовидової конкуренції набуває вигляду

$$\dot{N} = \frac{b_0 N^2}{K + N} - \varepsilon N^2 = \frac{b N^2}{K + N} \frac{P - N}{P}, \quad (2.5.13)$$

де  $b = b_0 - \varepsilon K, P = \frac{b_0}{\varepsilon} - K$ .

Якісно динаміка чисельності популяції, що описується рівнянням (2.5.13), така, як і в логістичному рівнянні (рис. 2.2).

Різниця має тільки кількісний характер: популяція повільніше росте при малих чисельностях.



Якщо в моделі (2.5.10) врахувати внутрішньовидову конкуренцію, то одержимо рівняння

$$\dot{N} = \frac{b_0 N^2}{K + N} - d_0 N - \varepsilon N^2 = \frac{\varepsilon N(N - L)(P - N)}{(K + N)}, \quad (2.5.14)$$

де  $L$  і  $P$  – корені рівняння

$$N^2 - \left( \frac{(b_0 - d_0)}{\varepsilon} - K \right) N + \frac{d_0 K}{\varepsilon} = 0.$$

Графіки розв’язків  $N(t)$  рівняння (2.5.14) наведені на рис. 2.9.

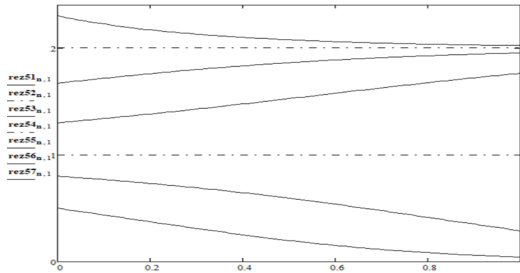


Рис. 2.9. Динаміка чисельності популяції, що описується рівнянням (2.5.14) ( $L = 1$ ,  $P = 2$ )

З рис. 2.9 видно, що існують два нетривіальних стаціонарних стани:  $N = L$  і  $N = P$  ( $L < P$ ). Якщо початкова чисельність  $N_0 > L$ , то чисельність популяції монотонно зростає і прямує до значення  $N = P$ . Якщо ж  $N_0 < L$ , то популяція вимирає. Стан  $N = P$  – стійкий,  $N = L$  – нестійкий. Якщо в результаті відлову особин популяції її чисельність знижується до рівня, меншого за  $L$ , то популяція приречена на вимирання. Нестійка рівновага  $N = L$  – це приклад небезпечної межі дії на популяцію.

#### 2.5.4. Популяції з ефектом Оллі

З рівняння (2.2.1) бачимо, що питомий темп приросту (коефіцієнт приросту)  $F(N) = \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$  є, як правило, нелінійною функцією від  $N$ . Ця залежність може бути двоякою. На рис. 2.10 наведені

прикладі монотонно спадних залежностей: залежності 2 відповідують риби, равлики, жолуді дуба та інші; залежності 3 відповідають великі тварини; пряма 1 відповідає логістичній моделі.

Достовірна від'ємна кореляція між  $F$  і  $N$ , перевірена численними експериментами, завжди спостерігається в популяціях, що є компонентами стабільних екосистем.

На рис. 2.11 наведені немонотонні залежності, які зустрічаються в популяціях з яскраво вираженою груповою поведінкою і взаємодопомогою, наприклад, у колоніях птахів і тварин, у яких існують групові форми захисту від нападів хижаків, сумісне вирощування потомства тощо. Тут при деяких значеннях  $N$  (коли виявляється ефект групи)  $F(N)$  починає зростати, а далі через недостатність ресурсів величина  $F(N)$  спадає. Такий тип залежностей називається кривими Оллі (Allee, 1885–1955).

Найпростішу залежність Оллі можна задати кубічною параболою

$$F(N) = N^3 + pN^2 + qN + r,$$

де  $p, q, r$  – сталі, які можна визначити за трьома значеннями  $F$  у довільних точках.

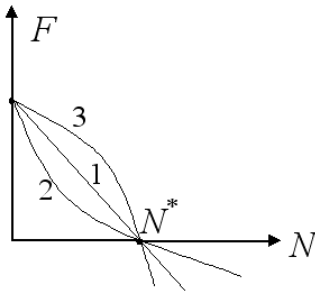


Рис. 2.10. Монотонна залежність

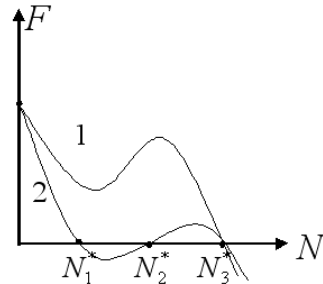


Рис. 2.11. Немонотонна залежність типу Оллі

У разі монотонної залежності, крім нульової стаціонарної точки рівняння (2.2.1), існує ще одна нетривіальна стаціонарна точка  $N = N^*$  (рис. 2.10), причому нетривіальний стаціонарний стан стійкий, оскільки  $\frac{dN}{dt} > 0$  при  $N < N^*$  і  $\frac{dN}{dt} < 0$  при  $N > N^*$ .

У разі залежності типу Оллі можливе існування декількох стаціонарних станів – розв’язків рівняння  $F(N) = 0$ . Їх кількість залежить від вигляду функції  $F(N)$ . Для кривої Оллі 2 з рис. 2.11 існує три нетривіальних стаціонарних стани, причому  $N_1^*$ ,  $N_3^*$  (із найменшою і найбільшою чисельністю) стійкі, а  $N_2^*$  (із проміжним значенням чисельності) – нестійкий. Нульова стаціонарна точка у цих двох випадках нестійка.

Тобто залежність типу Оллі призводить до виникнення нового ефекту, наприклад кількох стійких стаціонарних станів, що може бути інтерпретовано як виникнення деякої нової форми адаптації до навколишнього середовища.

Для аналізу нелінійної стійкості стаціонарних розв’язків користуються ще методом фазових діаграм – графіками залежності  $\frac{dN}{dt}$  від  $N$ .

На рис. 2.12 побудовані фазові діаграми для монотонних і немонотонних залежностей із кількома стаціонарними точками. Як бачимо, стійкість пов’язана зі знаком похідної  $\frac{d}{dN}(F(N)N)$  у стаціонарній точці.

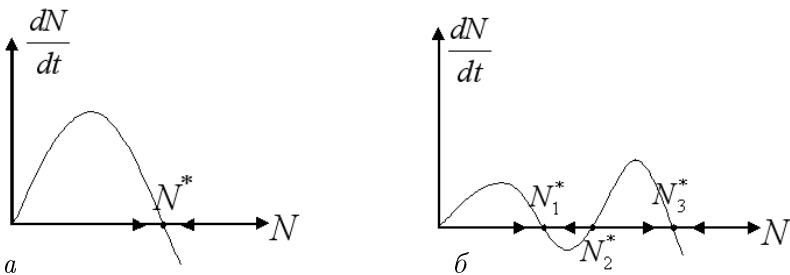


Рис. 2.12. Фазові діаграми: *a* – монотонних; *б* – немонотонних залежностей

Оскільки

$$\frac{d}{dN}(F(N)N) = \frac{dF}{dN}N + F(N) = \frac{dF}{dN}N + \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$$

і  $\frac{dN}{dt} = 0$  у стаціонарній точці  $N^*$ , то рівновага  $N^*$  асимптотично стійка, якщо в ній  $\frac{dF(N^*)}{dN} < 0$ , і нестійка, якщо  $\frac{dF(N^*)}{dN} > 0$ , тобто градієнт  $\frac{dF(N^*)}{dN}$  визначає лінійну стійкість положення  $N^*$ .

Проілюструємо ще процес лінеаризації рівняння (2.2.1). Покладемо  $N(t) = N^* + n(t)$ ,  $|n(t)| \ll 1$ , тоді (2.2.1) набуває вигляду

$$\frac{dn}{dt} = F(N^* + n)(N^* + n) = (F(N^*) + F'(N^*)n + \dots)(N^* + n),$$

що з точністю до першого порядку по  $n(t)$  дає

$$\frac{dn}{dt} = F'(N^*)N^*n.$$

Отже,  $n(t)$ , а тому й і  $N(t)$  зростає чи спадає в залежності від того,  $F'(N^*) > 0$  чи  $F'(N^*) < 0$ .

Для функції  $F(N)$ , що зображена на рис. 2.12 б, градієнти  $F'(N^*)$  для  $N = 0$ ,  $N = N_2^*$  додатні, тому ці положення рівноваги нестійкі. Натомість  $F'(N_1^*) < 0$ ,  $F'(N_3^*) < 0$ , тому  $N = N_1^*$ ,  $N = N_3^*$  – стійкі для малих збурень. Стрілки вказують на стійкість або нестійкість положень рівноваги. Якщо, наприклад, збурити популяцію з чисельності  $N = N_1^*$  так, щоб  $N(t) \in (N_2, N_3)$ , то  $N(t) \rightarrow N_3^*$  при  $t \rightarrow \infty$  і не повернеться в положення  $N_1^*$ . Якісно це означає, що існують допустимі збурення, такі, що стаціонарні стани залишаються стійкими. Наприклад, для  $N_1^*$  допустиме збурення дорівнює  $N_2^* - N_1^*$ .

Зауважимо, що в екології розрізняють слабкий та сильний ефекти Оллі. У разі слабого ефекту Оллі  $F(N) > 0$  при  $0 < N < N_1^*$  (крива 2 на рис. 2.11). У разі сильного ефекту Оллі  $F(N) < 0$  при  $0 < N < N_1^*$ , тобто якщо  $N$  стає меншим від граничної чисельності  $N_1^*$ , то швидкість росту  $\frac{dN}{dt}$  стає від'ємною і популяція вимирає. Цей ефект можна інтерпретувати як недостатню чисельність популяції, за якої репродуктивні особини не знаходять одні одних.

Типова форма врахування сильного ефекту Оллі в логістичному рівнянні така:

$$\frac{dN}{dr} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) (N - L), \quad L < K, r > 0. \quad (2.5.15)$$

Ця модель враховує природну смертність, внутрішньовидову конкуренцію й нижню межу чисельності. Фазова діаграма та поведінка розв'язків у цьому випадку має вигляд, зображений на рис. 2.13.

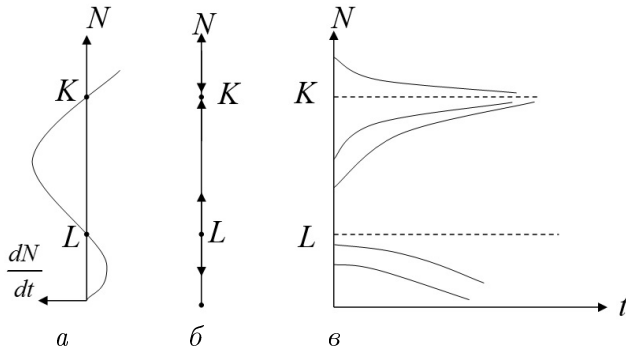


Рис. 2.13. Фазова діаграма та поведінка розв'язків у випадку сильного ефекту Оллі: *a* – графік зміни швидкості розмноження; *б* – фазова пряма; *в* – поведінка розв'язків рівняння (2.5.15)

Стационарні точки  $N = 0$  і  $N = K$  стійкі, а  $N = L$  – нестійка, тобто якщо початкові умови популяції такі, що  $N(0) = N_0 < L$ , то популяція з часом вимирає, тобто  $L$  задає нижню межу виродження популяції. Ця біологічна характеристика конкретного виду різна для різних популяцій. Спостереження біологів показали, що для ондатр це лише пара особин на тисячу  $\text{км}^2$ , а для американського голуба – це вже сотні тисяч особин (заздалегідь важко передбачити, що такий численний вид приречений на вимирання). Для блакитних китів критична границя чисельності дорівнює десяткам сотень. Хижацьке винищення китів призвело до зменшення їх кількості у світовому океані. І хоча полювання на них заборонено, надії на відновлення популяції блакитних китів практично немає. Такі критичні стани важливо знати для планування процесів відбору особин у популяції при промисловому значенні біологічного виду.

Отже, враховуючи на етапі концептуальної постановки задачі все більше й більше факторів, які впливають на чисельність популяції, ми приходимо до ієрархії математичних моделей, для яких одержати розв'язок в аналітичній формі уже, як правило, не вдається. Але деякі властивості розв'язків можна вивчити шляхом якісного дослідження диференціальних рівнянь. Для того, щоб одержати кількісні характеристики, необхідно перейти до числових алгоритмів.

## 2.6. Раціональне використання природних популяцій. Збір урожаю

У своїй діяльності людина використовує різні природні ресурси. Мета такої діяльності полягає в тому, щоб за деякий час зібрати максимально гарантований урожай корисної біомаси і при цьому не знищити біологічну популяцію. Урожай – це та кількість біомаси, яка забирається з даної популяції за певний проміжок часу. Тому надзвичайно важливий екологічно обґрунтований підхід до раціонального використання будь-якого відновлюваного ресурсу.

Нехай з деякої популяції регулярно відловлюється певна кількість особин, при цьому вважатимемо, що інтенсивність промислу не залежить від часу. В цьому випадку рівняння для зміни чисельності популяції має вигляд

$$\dot{N} = F(N) - S(N, \alpha), \quad (2.6.1)$$

де  $F(N)$  – функція, що описує динаміку популяції у випадку відсутності промисла,  $S(N, \alpha)$  – швидкість відбору особин з популяції, параметр  $\alpha$  характеризує інтенсивність промисла. Задача моделювання полягає в тому, щоб збільшити обсяг гарантованого урожаю, причому встановити таку швидкість збору урожаю, яка буде підтримувати популяцію в стані максимального приросту.

Розглянемо модель збору урожаю для однорідної популяції, динаміка чисельності якої за відсутності промислу описується базовим логістичним рівнянням: рівнянням Ферхюльста–Пірла. Однорідність означає, що всі особини популяції однакові, тобто не враховується поділ особин популяції за якимись ознаками (наприклад, за віковим складом).

Як відомо з п. 2.2, логістичне рівняння має вигляд

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N - \beta N^2, \quad N(t_0) = N_0, \quad (2.6.2)$$

де  $N(t)$  – загальна чисельність популяції (кількість біомаси) в момент часу  $t$ ;  $\alpha$  – коефіцієнт природного приросту;  $\beta$  – коефіцієнт внутріпопуляційної конкуренції.

Здійснимо вибір системи одиниць  $N$  і  $t$ , або запровадимо заміну змінних  $x = \frac{\beta}{\alpha}N$ ,  $t' = \alpha t$ . Тоді рівняння (2.6.2) можна звести до безрозмірної форми вигляду

$$\dot{x} = x - x^2. \quad (2.6.3)$$

Зобразимо зліва на рис. 2.14 графік функції  $y(x) = x - x^2$  (це парабола, гілки якої направлені в сторону від'ємних значень функції  $y(x)$ ).

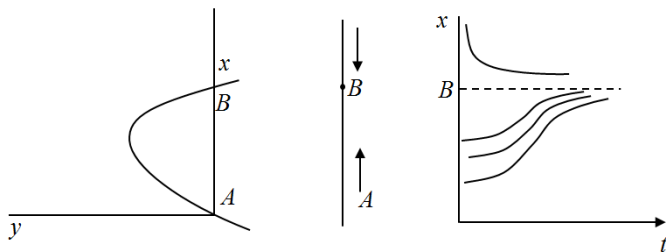


Рис. 2.14. Фазова діаграма та розв'язки рівняння (2.6.3)

Графік функції  $y = x - x^2$  між точками  $A$  і  $B$  знаходиться в області додатних значень  $y$ , а це означає, що  $\dot{x} > 0$  і  $x(t)$  – зростаюча функція. За точкою  $B$   $\dot{x} < 0$ , а  $x(t)$  спадає ( $x - x^2 < 0$ ).

У центрі рис. 2.14 зображене векторне поле, яке вказує напрямки зміни величини  $x(t)$ . В точках  $A$  і  $B$  швидкість зміни чисельності  $x(t)$  дорівнює нулю: це стаціонарні стани.

Справа на рис. 2.14 наведена залежність чисельності популяції від часу при різних початкових умовах. Зауважимо, що такі висновки залишаються правильними і для більш широкого класу моделей  $\dot{x} = k(x)x$ , де  $k(x)$  – спадна функція.

Такі моделі показують, що з ростом часу встановлюється стаціонарний режим  $B$ , який є стійким. Чисельність популяції прямує до деякого рівня  $B$ : великі чисельності зменшуються, малі – збільшуються.

Розглянемо тепер модель раціонального використання популяції, тобто модель зі збором урожаю. При цьому, вивчимо вплив на

динаміку такої популяції двох режимів відбору особин з популяції, а саме відбір постійної кількості особин за певну одиницю часу (стратегія 1) та відбір постійної частки популяції (стратегія 2).

Визначимо спочатку, як позначиться на щільності популяції збір урожаю з постійною інтенсивністю. Модель стратегії 1 збору постійного урожаю має вигляд

$$\dot{x} = x - x^2 - c. \quad (2.6.4)$$

Такі моделі називаються жорсткими [4], оскільки інтенсивність збору урожаю строго фіксована.

Для аналізу залежності динаміки популяції від інтенсивності вилову  $c$  можна використати аналітичний підхід, але особливості поведінки системи при зміні одного параметра  $c$  зручніше побачити, якщо скористатися графічним прийомом.

Хід еволюції чисельності особин з часом залежно від значень параметра  $c$  наведений на рис. 2.15.

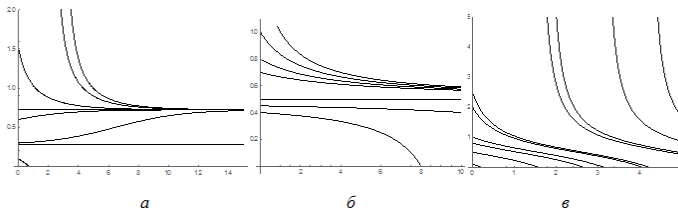


Рис. 2.15. Поведінка розв'язків рівняння (2.6.4) при різних значеннях  $c$ :  $a - c = 0, 1$ ;  $b - c = 0, 25$ ;  $c - c = 0, 5$

При малих значеннях  $c$  ( $c < \frac{1}{4}$ ) система має два стани рівноваги  $A$  та  $B$ . Стан  $B$ , що відповідає більшій чисельності, стійкий, тому така популяція відновлюється при малих відхиленнях від положення  $B$ . Стан  $A$  нестійкий: якщо внаслідок деяких причин (наприклад, бракон'єрства) розмір популяції впаде нижче рівня  $A$ , то надалі популяція буде повністю знищена (рис. 2.15  $a$ ). Причому чисельність  $N \rightarrow 0$  за скінченний час, оскільки при малих  $x$  рівняння (2.6.4) трансформується в рівняння  $\dot{x} = -c$  і тоді для будь-якого початкового  $x_0$  в момент  $t_0$   $x(t) = x_0 - c(t - t_0)$  і  $x(t) = 0$ , якщо  $t = t_0 + \frac{x_0}{c} < \infty$ .



При великих квотах  $c$  вилову популяції ( $c > \frac{1}{4}$ ) станів рівноваги взагалі не існує. Популяція, при будь-яких початкових умовах, приречена на вимирання за скінченний час, не зважаючи на те, що в початковий момент часу вона може бути численною (рис. 2.15 в).

Значення  $c = \frac{1}{4}$  критичне. Якщо б не була початкова чисельність  $x(t_0) > \frac{1}{2}$ , з часом популяція вийде на стаціонарний режим  $A = B = \frac{1}{2}$  (рис. 2.15 б). Однак цей стаціонарний режим напівстійкий. Практично він нестійкий, оскільки невелике випадкове зменшення чисельності  $x$  призведе до повного знищення популяції за скінченний час.

Цікаво зауважити, що при збільшенні значення  $c$  від 0 до  $\frac{1}{4}$ , стан рівноваги чисельності популяції монотонно зменшується від 1 до  $\frac{1}{2}$  і, досягнувши критичного значення  $\frac{1}{2}$  (при  $c = \frac{1}{4}$ ), далі стрибком перетворюється в нуль.

Отже, збільшення збору постійного урожаю  $c$  може привести (і часто приводить) до повного винищення біологічної популяції внаслідок нестійкості, яка виникає через оптимізацію вилову.

З наведених вище міркувань видно, що вибір параметра  $c$  – надзвичайно важливий елемент керування експлуатацією популяції. Прагнучи збільшити квоту вилову  $c$ , важливо не перейти критичний рівень  $c = \frac{1}{4}$ .

Розглянемо тепер випадок м'якої моделі (стратегія 2), коли величина вилову визначається не директивною ( $c = \text{const}$ ), а в залежності від стану системи. Урожай при цьому визначається величиною, пропорційною  $x$ , тобто  $c = kx$ . Отже, жорстке планування замінюємо системою з оберненим зв'язком.

У цьому випадку модель має вигляд

$$\dot{x} = x - x^2 - kx, \quad (2.6.5)$$

де  $k > 0$  – міра активності промислу, визначає частку популяції, яку можна відловити за одиницю часу. Параметр  $k$  потрібно підібрати так, щоб у процесі експлуатації відновлювалася стійкість

біологічної системи.

Новий ненульовий стаціонарний розв'язок рівняння (2.6.5) визначається співвідношенням

$$x = 1 - k, \quad k < 1$$

(оскільки  $\dot{x} = 0$ ).

При  $k < 1$  стаціонарний стан  $B$  стійкий (рис. 2.16) і при зростанні  $k$  рівноважна чисельність монотонно зменшується до нуля. При цьому урожай  $c = kx = k(1 - k)$  досягає свого максимального значення при  $k = \frac{1}{2}$  (максимальний урожай маємо тоді, коли пряма  $y = kx$  проходить через вершину параболи  $y = x - x^2$ ) і становить  $c = \frac{1}{4}$ , як і при жорсткому плануванні. Але, на відміну від жорсткого планування, система з оберненим зв'язком стійка і при максимальному зборі урожаю  $c = \frac{1}{4}$ .

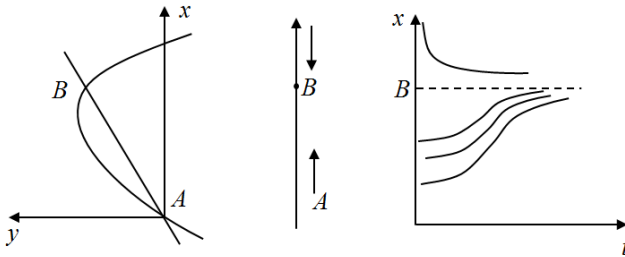


Рис. 2.16. Стани рівноваги рівняння (2.6.5) та їх стійкість

Невеликі випадкові відхилення по відношенню до стаціонарного рівня  $x = B$  приводять до автоматичного відновлення цього стаціонарного стану силами самої системи.

Більше того, незначне відхилення інтенсивності вилову  $c$  від значення  $\frac{1}{4}$  (або те ж саме, що значення  $\frac{1}{2}$  коефіцієнта  $k$ ) зумовлює не самознищення системи (як це було при жорсткому плануванні), а лише неістотне зменшення доходу, тобто модель з оберненим зв'язком більш стійка до зміни параметрів.

Отже, введення оберненого зв'язку (тобто залежності прийнятих рішень від реального стану справ, а не тільки від планів)

стабілізує систему, яка без оберненого зв'язку зруйнувалася при оптимізації параметрів збору урожаю. Обернений зв'язок, як правило, є стабілізуючим механізмом у динамічних системах. Режим, при якому відловлюється частина популяції, прийнятніший.

Ця модель дозволяє виявити суттєві екологічні проблеми, які повинні розглядатися в більш реалістичних моделях. Попри явну простоту розглядуваної моделі, можна зробити цікаві й важливі висновки, які повинні бути враховані в більш складних моделях.

Головний висновок, який можна зробити з цієї моделі збору урожаю, полягає в тому, що стратегію при зборі урожаю повинен визначати постійний рівень активності промислу, а не постійний об'єм урожаю. Розглянутий приклад показує, як незнання об'єму максимально гарантованого урожаю може легко обернутися катастрофою. Але, на жаль, політичні та економічні інтереси не завжди сприяють втіленню наукових прогнозів у життя.

У 90-х роках ХХ ст. ми стали свідками скорочення чисельності багатьох популяцій (і навіть їх знищення), які раніше вважалися стійкими.

## 2.7. Задачі для самостійної роботи

**2.1.** Показати, що рівняння (2.2.2) має розв'язок, який задається формулою (2.2.3). Знайти розв'язок узагальненого логістичного рівняння (2.3.1), зробити його якісний аналіз.

**2.2.** Виконати якісний аналіз поведінки розв'язків рівняння (2.3.5). Знайти нерухомі точки та дослідити їх на стійкість за першим наближенням. Знайти значення параметрів  $r'$ ,  $K'$ , за яких відбувається поява або зникнення нетривіальних станів рівноваги, що є точками біфуркації.

**2.3.** Розглянути математичну модель (2.3.3) для вилову риби (полювання):

а) у випадку лінійної інтенсивності вилову риби, тобто  $p(N) = \alpha N$ , де  $\alpha > 0$  – постійні затрати;

б) у випадку постійного доходу за одиницю часу, тобто  $p(N) = A$ , де  $A > 0$  задає вилов риби за одиницю часу (швидкість вилову).

Знайти розв'язки цих рівнянь та побудувати якісну картину розв'язків. Дати відповідь на питання, яка з цих двох стратегій

катастрофічніша для динаміки промислової популяції. Для другого випадку знайти точки біфуркації і побудувати фазові портрети.

**2.4.** Для диференціального рівняння

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K_1}\right) \left(1 - \frac{N}{K_2}\right) \left(\frac{N}{K_3} - 1\right)$$

із критичними точками  $K_1, K_2, K_3$  ( $K_1 > K_2 > K_3$ ) побудувати фазову діаграму, визначити стійкість цих точок та зобразити якісну картину поведінки розв'язків  $N(t)$ . Розглянути різні варіанти збігу критичних точок.

**2.5.** Для рівняння Хатчинсона (2.4.1) при  $N(t) = N_0, t \in [-\tau, 0]$  проілюструвати метод кроків. Розглянути три кроки: 1)  $t \in [0, \tau]$ ; 2)  $t \in [\tau, 2\tau]$ ; 3)  $t \in [2\tau, 3\tau]$ .

**2.6.** Розглянути нестационарне логістичне рівняння

$$\frac{dN}{dt} = N(r(t) - \gamma(t)N).$$

Записати розв'язок цього рівняння з початковою умовою  $N(0) = N_0$  (це рівняння Бернуллі, яке за допомогою заміни змінних  $N(t) = \frac{1}{x(t)}$  зводиться до лінійного рівняння відносно  $x(t)$ ). Побудувати розв'язок у випадку, коли  $r(t) = \text{const}$ , а  $\gamma(t)$  – періодично змінюється біля деякого сталого рівня  $q$  так, що  $\gamma(t) = q + \beta \sin \omega t$ , де  $\omega$  – частота зовнішнього збурення,  $\beta$  – амплітуда збурення.

**2.7.** Розглянути популяцію з узагальненим гіперболічним законом росту

$$\frac{dN}{dt} = rN^2 \left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Виконати якісний аналіз поведінки розв'язків.

**2.8.** Показати, що для величини  $N(t)$  у моделі Гомпертца можна отримати рівняння

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

де  $r$  і  $K$  – додатні параметри.

Виконати якісний аналіз поведінки розв'язків цього рівняння. Знайти нерухомі точки і дослідити їх на стійкість за першим наближенням. Знайти точний аналітичний розв'язок та порівняти з

попередніми результатами. Знайти точку перегину розв'язку рівняння Гомпертца.

**2.9.** Гібрид рівняння Гомпертца та логістичного рівняння дає рівняння Чантера (Chantler, 1976), яке має вигляд

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{\ln N}{K}\right) e^{-\mu t}, \quad N(0) = N_0,$$

де  $r$ ,  $K$ ,  $\mu$  – додатні параметри.

Знайти розв'язок рівняння Чантера та дослідити його властивості. Порівняти розв'язок рівняння Чантера з розв'язками логістичного рівняння та рівняння Гомпертца.

**2.10.** Для опису росту організму використовують неавтономну модель

$$\dot{W} = \frac{aW}{t}, \quad W(t_0) = W_0,$$

де  $W$  – вимірюваний параметр організму (вага, довжина, об'єм),  $t$  – час (вік організму);  $W_0$  – значення  $W$  у початковий момент часу  $t_0$ ;  $a$  – невід'ємна константа. Необхідно:

а) виписати явний розв'язок цієї моделі, детально проаналізувати поведінку траєкторій;

б) в експерименті було виявлено, що ця модель добре описує ріст організмів лише на окремих стадіях. Різним стадіям відповідають різні значення  $a$ . Записати точнішу модель з урахуванням стадійного розвитку і зобразити графік росту в звичайній та логарифмічній шкалах.

**2.11.** Для різностатевих популяцій в умовах необмеженого ресурсу динаміку чисельності добре описує модель

$$\frac{dN}{dt} = rN^2.$$

Однак за умови великої щільності особин у популяції швидкість розмноження лімітує вже не кількість зустрічей протилежної статі, а кількість самок у популяції. Модель, яка враховує цей факт, має вигляд

$$\frac{dN}{dt} = a \frac{\beta N^2}{\beta + \nu N}, \quad N(t_0) = N_0,$$

де  $a, b, \nu$  – додатні константи. Побудувати графіки розв’язків цього рівняння.

**2.12.** Нехай  $p$  – стала швидкість утворення  $CO_2$  в тілі людини, тоді динаміку рівня  $CO_2$  можна описати таким рівнянням [17, 69]

$$\frac{dc}{dt} = p - V_{max}c(t) \frac{c^m(t - \tau)}{a^m + c^m(t - \tau)},$$

де  $c(t)$  – рівень  $CO_2$  в артеріальній крові;  $V_{max}, a$  – додатні параметри;  $\tau$  – час запізнення.

Увівши безрозмірні величини

$$x = \frac{c}{a}, \quad t^* = \frac{pt}{a}, \quad \tau^* = \frac{p\tau}{a}, \quad \alpha = \frac{aV_{max}}{p},$$

можна звести рівняння до вигляду

$$\frac{dx}{dt} = 1 - \alpha x(t) \frac{x^m(t - \tau)}{1 + x^m(t - \tau)},$$

де для простоти опущені зірочки для  $t$  і  $\tau$ . Показати, що існує єдиний стаціонарний розв’язок  $x$  цього рівняння, і провести лінійний аналіз стійкості стаціонарного стану  $x_0$ .

**2.13.** Біологи встановили, що деякі бактерії розмножуються зі швидкістю, пропорційною їх наявній кількості, але одночасно утворюють отруту, що знищує їх зі швидкістю, пропорційною з коефіцієнтом  $b$  кількості отрути та кількості бактерій. Припустимо, що швидкість утворення отрути пропорційна наявній кількості бактерій. Установити закон розмноження бактерій. Якого найбільшого значення може досягти чисельність бактерій? Як зв’язані між собою чисельність популяції бактерій і кількість отрути? Побудувати графіки цих залежностей.

**2.14.** Побудувати математичну модель росту дерева. Провести дослідження моделі. Зобразити графік кривої росту дерева залежно від часу.

**Вказівка.** При моделюванні динамічного росту дерева врахувати, що: 1) вільну енергію дерево отримує тільки за рахунок фотосинтезу (продуктивність фотосинтезу пропорційна площі крони

дерева); 2) енергія витрачається на ріст (збільшення біомаси), дихання (основний обмін) і транспортування поживних речовин із ґрунту на необхідну висоту.

**2.15.** Простіша математична модель динаміки вікового складу популяції має вигляд:

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -\mu(\tau)x, \quad \tau, t > 0,$$
$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t)d\tau, \quad t \geq 0,$$
$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau > 0,$$

де  $x(\tau, t)$  – густина популяції особин віку  $\tau$  у момент часу  $t$ ;  $b(\tau)$ ,  $\mu(\tau)$  – функції народжуваності та смертності;  $\varphi(\tau)$  – початковий розподіл вікового складу. З’ясувати, як функції  $b(\tau)$ ,  $\mu(\tau)$  впливають на динаміку чисельності популяції з ростом часу.

**Вказівка.** Розв’язок задачі шукається у вигляді  $x(\tau, t) = e^{\gamma t}r(\tau)$ . Побудувати рівняння для  $\gamma$  і знайти умови від’ємності  $\gamma$ .

Література: [2, 5–7, 15, 17, 49, 84, 86, 87, 92, 100, 101, 105, 118, 120, 124, 125, 130, 141].

*Ніякої достовірності нема  
в науках там, де не можна застосувати  
жодну з математичних наук, і в тому,  
що немає зв'язку з математикою.*

Леонардо да Вінчі

## **Розділ 3. Аналіз двовимірних моделей динаміки чисельності популяцій**

### **3.1. Класифікація типу взаємодій між популяціями**

Різні види популяцій взаємодіють між собою по-різному. Серед величезного розмаїття взаємовідносин живих істот можна виділити певні типи відносин, які найчастіше зустрічаються в сервовищі популяцій і біоценозів. Знання цих типів взаємовідносин дозволяє вивчати динаміку популяцій за допомогою математичного моделювання.

Характер впливу одного виду на інший можна зобразити одним зі знаків: "+" (стимулюючий), "-" (пригнічений), "0" (нейтральний). Тоді класифікацію взаємодій двох видів можна здійснити за композицією з цих символів. Ця класифікація проводиться на рівні повного популяційного агрегування, оскільки вона здійснюється тільки в термінах загальної чисельності взаємодіючих популяцій та швидкостей їх зміни.

Розглянемо можливі типи парних взаємодій між популяціями.

1. Нейтралізм  $(0, 0)$ . При такій взаємодії жодна популяція безпосередньо не впливає на іншу. Формально це виражається в тому, що рівняння динаміки незалежні.

2. Аменсалізм  $(-, 0)$ . При такій взаємодії другий вид пригнічує ріст першого (аменсала), а сам не відчуває суттєвого впливу з його боку. Формально у разі такої взаємодії коефіцієнт приросту першого виду тим менший, чим більша чисельність другого виду, а коефіцієнт приросту другого виду не залежить від чисельності першого. Такий тип взаємодії спостерігається між рослинами і тваринами, рослинами і мікроорганізмами, тваринами і мікроорганізмами.

3. Коменсалізм  $(+, 0)$ . Популяція першого виду (коменсал) має вигоду від популяції другого виду і тим самим забезпечує собі



існування, тобто другий вид позитивно впливає на перший, хоча перший вид на другий ніяк не впливає. Найбільш розповсюджена форма коменсалізму полягає в тому, що коменсал отримує від другого виду харчі і тим самим забезпечує своє існування. Наприклад, у лева існує ціла низка коменсалів: гієни, шакали, птахи.

4. Хижак–жертва (+, -). Це такі відношення між популяціями, при яких збільшення / зменшення чисельності популяції жертви приводить до збільшення / зменшення чисельності хижака, а збільшення / зменшення хижака спричинює зменшення / збільшення чисельності жертви. Прикладами такої взаємодії є рослини і травоядні тварини. Зауважимо, що через широке розповсюдження такої взаємодії вона привертає найбільшу увагу дослідників.

5. Конкуренція (-, -). Пряме пригнічення двох видів. Міжвидова конкуренція може бути різною: за простір, за їжу, за інші ресурси. У моделях конкуренції коефіцієнти приросту чисельності цих видів є монотонно спадними функціями.

6. Мутуалізм (+, +). Це відношення вигідного впливу на швидкості зростання обох видів. Без такої взаємодії кожна з популяцій окремо існувати не може. Якщо популяція вимирає за відсутності іншої, її називають гетеротрофом.

7. Протокооперація (+, +). Вигода обом, але популяції можуть існувати окремо. Якщо популяція за відсутності іншої здатна існувати, то її називають автотрофом.

Трофічні відносини +/- або взаємодії "хижак–жертва" найбільш істотні для функціонування екосистеми. Тому спочатку розглянемо саме такі моделі.

### 3.2. Система Лотки–Вольтерри "хижак–жертва"

Одна з перших моделей, що описує динаміку чисельності двох популяцій, що взаємодіють за принципом "хижак–жертва", була запропонована Віто Вольтеррою (V. Volterra, 1860–1940, італійський фізик, математик) у праці [18]. Вона історично виникла під час спроби пояснити коливання вилову риби в Адріатичному морі. Така система була дещо раніше запропонована А. Лоткою (A. Lotka, 1880–1949, один із творців математичної біології), але Вольтерра здійснив повніший аналіз цієї системи.

Уведемо до розгляду величини  $x(t)$ ,  $y(t)$ , що описують кількість особин жертви та хижака відповідно. Припустимо, що у випадку, коли популяції знаходяться ізольовано одна від одної, їхній розвиток відбувається згідно з принципом Мальтуса: за відсутності хижака популяція жертви експоненціально зростає, а за відсутності жертви популяція хижака експоненціально вимирає.

Позначимо коефіцієнти природного приросту хижака та жертви через  $\varepsilon_1$  та  $-\varepsilon_2$ , тоді рівняння росту в разі цих припущень матимуть вигляд

$$\dot{x} = \varepsilon_1 x, \quad \dot{y} = -\varepsilon_2 y.$$

Якщо такі види існують в обмеженому середовищі, то сумарна кількість жертв, що споживається хижакіом, лінійно залежить від густини популяції жертви і від густини популяції хижака. При цьому коефіцієнт природного приросту жертви зменшується на величину, пропорційну чисельності хижаків, а для хижака цей коефіцієнт відповідно збільшується. Це припущення В. Вольтерра зробив на основі гіпотези "ефективних зустрічей", яка базується на законі взаємодіючих мас із кінетичної хімії. Припускається також, що додаткові фактори, які впливають на динаміку популяцій у системі, відсутні.

Тоді математична модель системи "хижак-жертва" описується рівняннями [18, 92]

$$\dot{x} = \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy, \quad \dot{y} = -\varepsilon_2 y + \gamma_2 xy, \quad (3.2.1)$$

де  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$ ,  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$  – додатні параметри. Цю систему називають рівняннями Лотки-Вольтерри.

Фазовим простором цієї системи природно вважати множину  $\mathbb{R}_+^2 = \{x, y : x \geq 0, y \geq 0\}$ , яка є інваріантною, оскільки фазові траєкторії не можуть перетнути лінії  $x = 0$ ,  $y = 0$ , які теж є фазовими кривими.

Система (3.2.1) в фазовій площині  $x, y$  має дві точки спокою:  $O(0; 0)$  – нульовий стан рівноваги (повна відсутність життя) і нетривіальний стан рівноваги  $P(x^*, y^*)$ , де  $x^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$ ,  $y^* = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$ . Їх ще називають точками рівноваги або особливими точками.

Аналіз системи двох диференціальних рівнянь першого порядку за допомогою фазової площини є важливим методом їх дослід-

дження. Лінеаризуючи систему (3.2.1) в околі точки  $(0, 0)$ , одержимо систему

$$\frac{d\xi_1}{dt} = \varepsilon_1 \xi_1, \quad \frac{d\xi_2}{dt} = -\varepsilon_2 \xi_2.$$

Характеристичне рівняння цієї системи має корені  $\lambda_1 = \varepsilon_1$ ,  $\lambda_2 = -\varepsilon_2$ . Оскільки характеристичне рівняння цієї системи має дійсні корені різних знаків, то особлива точка  $(0, 0)$  – сідло.

Для лінеаризації системи (3.2.1) в околі точки  $(x^*, y^*)$  вважаємо, що  $x = x^* + \xi_1$ ,  $y = y^* + \xi_2$ , тоді для поправок  $\xi_1$ ,  $\xi_2$  із точністю до величин першого порядку маємо

$$\frac{d\xi_1}{dt} = -\frac{\gamma_1 \varepsilon_2}{\gamma_2} \xi_2, \quad \frac{d\xi_2}{dt} = \frac{\gamma_2 \varepsilon_1}{\gamma_1} \xi_1. \quad (3.2.2)$$

Матриця системи має характеристичні корені  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}$ .

Суто уявні корені для лінеаризованої системи визначають тип "центр" для особливої точки  $(x^*, y^*)$ , фазові траєкторії оточують центр і є замкненими (їх називають ще циклами). Але при цьому не можна сказати, що точка  $(x^*, y^*)$  буде центром для нелінійної системи (3.2.1). Лінійний аналіз в цьому випадку не дозволяє зробити висновок про стійкість стану рівноваги нелінійної системи. Для аналізу стійкості потрібно провести додаткові дослідження.

Для системи (3.2.1) легко знайти перший інтеграл. Для цього перше рівняння помножимо на  $\gamma_2$ , а друге – на  $\gamma_1$  і додамо. Дістанемо

$$\gamma_2 \frac{dx}{dt} + \gamma_1 \frac{dy}{dt} = \gamma_2 \varepsilon_1 x - \gamma_1 \varepsilon_2 y.$$

Далі помножимо перше рівняння системи (3.2.1) на  $\frac{\varepsilon_2}{x}$ , а друге – на  $\frac{\varepsilon_1}{y}$  і теж додамо їх:

$$\frac{\varepsilon_2}{x} \frac{dx}{dt} + \frac{\varepsilon_1}{y} \frac{dy}{dt} = -\varepsilon_2 \gamma_1 y + \varepsilon_1 \gamma_2 x.$$

Оскільки праві частини одержаних рівнянь збігаються, то, прирівнявши ліві частини, будемо мати рівняння

$$\gamma_2 \frac{dx}{dt} + \gamma_1 \frac{dy}{dt} = \varepsilon_2 \frac{d \ln x}{dt} + \varepsilon_1 \frac{d \ln y}{dt},$$

інтегруючи яке, одержуємо перший інтеграл системи (3.2.1):

$$x^{\varepsilon_2} \cdot y^{\varepsilon_1} = C e^{\gamma_2 x + \gamma_1 y}, \quad (3.2.3)$$

де константу  $C$  можна знайти з початкових умов.

В. Вольтерра показав, що співвідношення (3.2.3) дає сім'ю замкнених кривих із центром у точці  $(x^*, y^*) = \left(\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}\right)$  (рис. 3.1), тобто розв'язки  $x(t)$ ,  $y(t)$  мають періодичний характер. Напрямок руху по орбітах визначається рівняннями (3.2.1). Для цього потрібно знайти знак похідної  $\frac{dx}{dt} = \gamma_1 x \left(\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} - y\right)$  або  $\frac{dy}{dt} = \gamma_2 y \left(-\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} + x\right)$  в будь-якій точці.

У цій моделі конкретний періодичний розв'язок залежить безпосередньо від початкових даних, при малих збуреннях фазових координат буде змінюватися цикл, за яким відбуваються коливання в системі і спостерігається стрибок з однієї траєкторії на іншу, що вказує на невідповідність моделі вимогам практики. Конкретні розв'язки системи (3.2.1) можна знайти числовими методами, або використовуючи відповідні функції математичних пакетів.

Отже, основна властивість системи Вольтерри, завдяки якій вона стала класичною і еталонною для розробки багатьох наступних математичних моделей екології, полягає в тому, що на основі сильно спрощених припущень про характер взаємодії, що описують поведінку системи суто математичними засобами, було одержано висновок про якісну поведінку цієї системи: про наявність у системі коливань чисельності популяції. Без побудови математичної моделі та її дослідження такої висновку зробити не можна.

Основний недолік системи (3.2.1) як математичної моделі екологічної системи полягає в її структурній нестійкості (негрубості): мала зміна правих частин приводить до якісної зміни поведінки розв'язків, до зміни характеру особливих точок і фазових траєкторій, тобто в моделі "хижак-жертва" відсутні механізми збереження стійкості нетривіального стану рівноваги.

Було зроблено багато спроб застосувати модель Лотки-Вольтерри до реальних коливань чисельності популяцій. З точки зору кількісного аналізу ці спроби не давали результату через структурну нестійкість системи. Але ця модель дозволяє зробити

нетривіальні якісні висновки, підтверджені натурними спостереженнями.

Система рівнянь (3.2.1) має чотири параметри. Під час аналізу моделі слід чітко зрозуміти зміст усіх параметрів моделі та їх розмірності. За рахунок уведення заміни змінних у системі (3.2.1) можна перейти до безрозмірних змінних і водночас зменшити кількість параметрів. А це зумовлює додаткові зручності при дослідженні системи.

У системі (3.2.1) зробимо заміну змінних:

$$x(t) = au(\tau), \quad y(t) = bv(\tau), \quad t = q\tau, \quad (3.2.4)$$

де  $a, b, q$  – деякі сталі. Одержимо (тут уже точка позначає похідну по  $\tau$ ):

$$\dot{u} = \varepsilon_1 qu - \gamma_1 qbv, \quad \dot{v} = -\varepsilon_2 qv + \gamma_2 aqv. \quad (3.2.5)$$

Для знаходження параметрів  $a, b, q$  запишемо рівняння:

$$\varepsilon_1 q = 1, \quad \gamma_1 qb = 1, \quad \gamma_2 aq = 1.$$

Звідси

$$q = \frac{1}{\varepsilon_1}, \quad b = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}, \quad a = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_2}.$$

Тоді, як випливає з (3.2.4), заміна змінних в явному вигляді задається співвідношеннями

$$x = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_2} u, \quad y = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} v, \quad t = \frac{\tau}{\varepsilon_1}$$

і система рівнянь (3.2.5) набуває вигляду

$$\dot{u} = u - uv, \quad \dot{v} = -\alpha v + uv, \quad (3.2.6)$$

де  $\alpha = \varepsilon_2/\varepsilon_1$ . Ця система і є системою "хижак–жертва" в нових безрозмірних змінних, яка містить єдиний параметр  $\alpha$ . Очевидно, що аналіз такої системи простіший за аналіз системи (3.2.1) і водночас всі її розв'язки передають властивості розв'язків вихідної системи. Фазовий портрет системи (3.2.6) при  $\alpha = 3$  зображений на рис. 3.1.

$$\alpha \equiv 3$$

$$x \equiv \begin{pmatrix} 3 \\ 4 \end{pmatrix} \quad x1 \equiv \begin{pmatrix} 4 \\ 5 \end{pmatrix} \quad x2 \equiv \begin{pmatrix} 5 \\ 6 \end{pmatrix}$$

$$D(t, x) := \begin{pmatrix} x_0 - x_0 x_1 \\ -\alpha x_1 + x_0 x_1 \end{pmatrix}$$

z := rkfixed(x, 0, 20, 1000, D)    z1 := rkfixed(x1, 0, 20, 1000, D)    z2 := rkfixed(x2, 0, 20, 1000, D)  
n := 0..1000

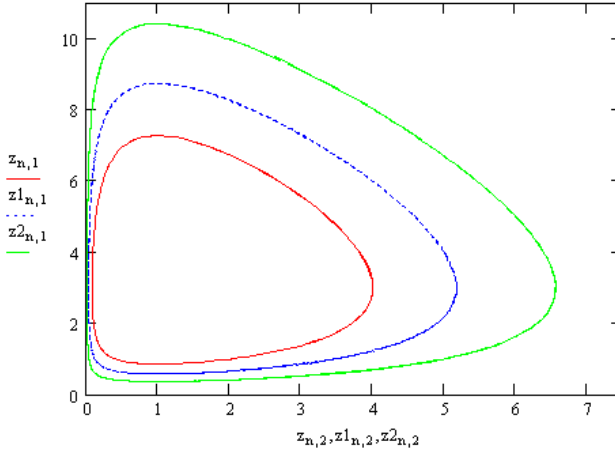


Рис. 3.1. Фазовий портрет системи (3.2.6)

Одержимо ще деякі властивості моделі (3.2.1). Важливу властивість періодичності розв'язків  $x(t)$ ,  $y(t)$  системи (3.2.1) проілюструємо ще й в інший спосіб.

Нехай  $x(t)$ ,  $y(t)$  – періодичні розв'язки системи (3.2.1) з періодом  $T$ . Перепишемо (3.2.1) у вигляді

$$\frac{d \ln x}{dt} = \varepsilon_1 - \gamma_1 y, \quad -\frac{d \ln y}{dt} = \varepsilon_2 - \gamma_2 x.$$

Проінтегрувавши ці рівняння по  $t$  на проміжку  $[t_0, t_0+T]$ , довжина якого дорівнює періоду  $T$ , одержимо

$$0 = \varepsilon_1 T - \gamma_1 \int_{t_0}^{t_0+T} y(t) dt, \quad 0 = \varepsilon_2 T - \gamma_2 \int_{t_0}^{t_0+T} x(t) dt,$$

оскільки  $x(T) = x(0)$ ,  $y(T) = y(0)$ . Звідси

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} y(t) dt = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} = y^*, \quad \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} x(t) dt = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} = x^*, \quad (3.2.7)$$

що дозволяє зробити висновок про те, що середні значення чисельності особин на періоді  $T$  залишаються постійними і не залежать від початкових умов. Координати нетривіальної рівноваги  $y^*$ ,  $x^*$  є середніми значеннями  $x(t)$ ,  $y(t)$  впродовж періоду  $T$ , хоча період  $T$  залежить від початкових умов.

Використаємо рівняння (3.2.2) для дослідження малих флуктуацій. Проінтегруємо (3.2.2). Для цього перше рівняння подамо у вигляді

$$\frac{d^2 \xi_1}{dt^2} = -\frac{\gamma_1}{\gamma_2} \varepsilon_2 \frac{d\xi_2}{dt} \Rightarrow \frac{d^2 \xi_1}{dt^2} = -\varepsilon_1 \varepsilon_2 \xi_1.$$

Звідси знайдемо  $\xi_1$ , а підставивши  $\xi_1$  в перше рівняння, – і  $\xi_2$ . Одержимо

$$\xi_1 = A \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha), \quad \xi_2 = A \frac{\gamma_2}{\gamma_1} \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}} \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha).$$

Тоді

$$x(t) = x^* + A \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha), \quad y(t) = y^* + A \frac{\gamma_2}{\gamma_1} \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}} \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha).$$

Ці рівняння описують еліпси із центром у точці  $(x^*, y^*)$  і півосями  $A$  та  $A \frac{\gamma_1}{\gamma_1} \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}}$ . Період коливань малих флуктуацій  $T = 2\pi/\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}$  залежить тільки від коефіцієнтів приростів популяцій, а відношення амплітуд коливань дорівнює  $\frac{\gamma_1}{\gamma_2} \sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}}$  і залежить від усіх чотирьох параметрів.

Припустимо, що два види існують ізольовано, тоді з рівнянь  $\dot{x} = \varepsilon_1 x$ ,  $\dot{y} = -\varepsilon_1 y$  знайдемо

$$x(t) = C_1 e^{\varepsilon_1 t}, \quad y(t) = C_2 e^{-\varepsilon_2 t}.$$

Нехай  $t_1$  – відрізок часу, який потрібний жертвам для того, щоб їх чисельність подвоїлася, а  $t_2$  – це відрізок часу, потрібний хижакам для зменшення чисельності вдвічі, тоді  $e^{\varepsilon_1 t_1} = 2$ ,  $e^{-\varepsilon_2 t_2} = \frac{1}{2}$ . Звідки  $t_1 = \frac{\ln 2}{\varepsilon_1}$ ,  $t_2 = -\frac{\ln \frac{1}{2}}{\varepsilon_2} = \frac{\ln 2}{\varepsilon_2}$  і період  $T$  малих флуктуацій  $T = \sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} = \frac{2\pi}{\ln 2} \sqrt{t_1 t_2}$ . Тобто період малих флуктуацій пропорційний середньому геометричному часів  $t_1$  і  $t_2$ , потрібних двом окремо існуючим видам: одному (жертвам), щоб подвоїтися, другому (хижаку), щоб зменшитися вдвоє. До речі, малі флуктуації дозволяють експериментально знайти значення чотирьох коефіцієнтів  $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ .

Сформулюємо ще закон зміни середніх, який у літературі називають принципом Вольтерри. Припустимо, що відбувається рівномірне в часі і пропорційне чисельностям винищенням особин кожного виду, тобто відповідно змінюються  $\varepsilon_1, \varepsilon_2$  при незмінних значеннях параметрів  $\gamma_1, \gamma_2$ . І поставимо питання: як зміниться середня кількість видів.

**Принцип Вольтерри** [17, 18, 92]. Якщо в системі "хижак–жертва", що описується моделлю (3.2.1), обидва види знищуються рівномірно і пропорційно кількості особин, то середня кількість жертв зростає, а середня кількість хижаків – спадає.

Для доведення цього факту вважатимемо, що у випадку коли обидва види винищуються рівномірно і пропорційно кількості особин, то у жертв зменшується коефіцієнт народжуваності  $\varepsilon_1$ , який набуває значення  $\varepsilon_1 - \alpha$ , а у хижаків збільшується коефіцієнт смертності, який стає рівним  $\varepsilon_2 + \beta$ . Ми припускаємо що  $\alpha, \beta > 0$  і  $\varepsilon_1 - \alpha > 0$  ( $\alpha$  є достатньо малим) так, щоб у системі "хижак–жертва" мали місце флуктуації.

Тоді замість системи (3.2.1) матимемо систему

$$\begin{aligned}\dot{x} &= (\varepsilon_1 - \alpha - \gamma_1 y)x, \\ \dot{y} &= -(\varepsilon_2 + \beta) + \gamma_2 x)y\end{aligned}$$

і за формулами (3.2.7) отримаємо

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} x(t) dt = \frac{\varepsilon_2 + \beta}{\gamma_2} = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} + \frac{\beta}{\gamma_2} > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2},$$



$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} y(t) dt = \frac{\varepsilon_1 - \alpha}{\gamma_1} = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} - \frac{\alpha}{\gamma_1} < \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}.$$

Ці нерівності і доводять закон зміни середніх.

Якщо винищуються тільки хижаки ( $\alpha = 0, \beta \neq 0$ ), то їх середня кількість не змінюється, а у жертв – збільшується. Якщо винищуються тільки жертви ( $\alpha \neq 0, \beta = 0$ ), то їх середнє число не змінюється, а у хижаків – спадає.

Наведені дослідження показують, що у випадку знищення тільки хижаків немає необхідності накладати обмеження на інтенсивність їх винищення.

Принцип Вольтерри вперше теоретично показав, що в екосистемі "хижак–жертва" популяція хижаків більш чутлива до процесу пропорціонального винищення особин у популяції.

Можна зробити ще один висновок – про період та амплітуду коливань. Період малих флуктуацій зменшується, коли знищуються жертви, і збільшується, коли знищуються хижаки, але в обох випадках відношення амплітуд коливань збільшується.

Наведемо приклади екологічного трактування принципу Вольтерри. Наприклад, у часи Першої світової війни вилов риби в Адріатичному морі був сильно зменшений, що, на подив біологів, привело до збільшення кількості хижаків і зменшення кількості жертв.

Крім цього, принцип Вольтерри показує двоїстий характер застосування пестицидів для збереження врожаю на полях. Майже всі такі хімічні речовини діють не тільки на шкідників, але і на їх природних хижаків (наприклад, птахів, що харчуються цими шкідниками), а це, згідно з принципом Вольтерри, призводить до збільшення кількості шкідників і зменшення кількості птахів.

### 3.3. Модель "хижак–жертва" з конкуренцією серед жертв

Модель Лотки–Вольтерри має деякі недоліки, зокрема, при відсутності хижака чисельність жертви необмежено зростає. На практиці цього не спостерігається через внутрішньовидову конкуренцію та обмеженість ресурсу. Природно змінити модель (3.2.1)

так, щоб обмежити ріст жертв. Для цього скористаємося логістичним рівнянням (2.2.2).

Модель системи "хижак–жертва" з урахуванням конкуренції серед жертв має вигляд [17, 92]

$$\dot{x} = (\varepsilon_1 - \beta x - \gamma_1 y)x, \quad \dot{y} = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x)y, \quad (3.3.1)$$

де  $x(t)$ ,  $y(t)$  – чисельність популяції жертви та хижака,  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$ ,  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$ ,  $\beta$  – додатні параметри.

Для системи (3.3.1) не можна знайти загальний розв'язок або загальний інтеграл. Застосуємо якісні методи дослідження цієї системи. Для автономних систем (так називається система рівнянь, права частина якої не залежить від часу) особливий інтерес викликає вивчення стійкості стаціонарних розв'язків. Стаціонарні розв'язки системи (3.3.1) знайдемо з такої системи рівнянь:

$$(\varepsilon_1 - \gamma_1 y - \beta x)x = 0, \quad (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x)y = 0. \quad (3.3.2)$$

В області  $R_2^+$  система (3.3.1) має три точки рівноваги:

$$M_1(0; 0), \quad M_2\left(\frac{\varepsilon_1}{\beta}; 0\right), \quad M_3\left(\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}; \frac{\varepsilon_1 \gamma_2 - \beta \varepsilon_2}{\gamma_1 \gamma_2}\right),$$

причому  $M_3 \in R_2^+$ , якщо  $\varepsilon_1 \gamma_2 > \beta \varepsilon_2$ .

В околі точки  $M_1$  матриця системи першого наближення має вигляд

$$A_1 = \begin{pmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{pmatrix}.$$

Власні значення цієї матриці  $\lambda_1 = \varepsilon_1$ ,  $\lambda_2 = -\varepsilon_2$  – дійсні різних знаків, тому точка  $M_1$  є особливою точкою типу сідло (рис. 3.2).

Лінеаризуючи систему (3.3.1) в околі точки  $M_2$ , одержимо систему

$$\frac{d\xi_1}{dt} = -\varepsilon_1 \xi_1 - \frac{\varepsilon_1 \gamma_1}{\beta} \xi_2, \quad \frac{d\xi_2}{dt} = \left(\gamma_2 \frac{\varepsilon_1}{\beta} - \varepsilon_2\right) \xi_2.$$

Матриця цієї системи має власне значення  $\lambda_1 = -\varepsilon_1 < 0$ . За умови  $\varepsilon_1 \gamma_2 > \beta \varepsilon_2$  (умова існування точки  $M_3$  із додатними координатами) характеристичний корінь  $\lambda_2 > 0$ . Тому точка  $M_2$  – сідло (рис. 3.2, а). За умови  $\varepsilon_1 \gamma_2 < \beta \varepsilon_2$  характеристичний корінь  $\lambda_2 < 0$ , тому точка  $M_2$  є стійким вузлом (рис. 3.2, б).

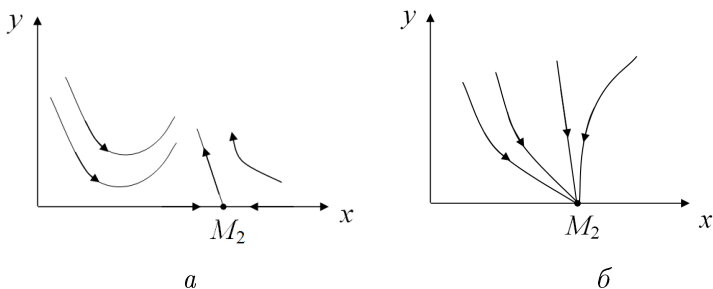


Рис. 3.2. Фазовий портрет системи (3.3.1) в околі точки  $M_2$

Тепер дослідимо систему в околі точки  $M_3$ . Позначимо

$$x^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \quad y^* = \frac{\varepsilon_1 \gamma_2 - \beta \varepsilon_2}{\gamma_1 \gamma_2}.$$

Зауважимо, що додатне значення  $y^*$  існує за умови  $\varepsilon_1 \gamma_2 - \beta \varepsilon_2 > 0$ . Лінеаризовані рівняння для приростів  $\xi_1(t)$ ,  $\xi_2(t)$  в околі точки  $(x^*, y^*)$  мають вигляд

$$\frac{d\xi_1}{dt} = -\beta x^* \xi_1 - \gamma_1 x^* \xi_2, \quad \frac{d\xi_2}{dt} = \gamma_2 y^* \xi_1.$$

Для знаходження  $\lambda$  одержуємо характеристичне рівняння

$$\begin{vmatrix} -\beta x^* - \lambda & -\gamma_1 x^* \\ \gamma_2 y^* & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

або

$$\lambda^2 + \beta x^* \lambda + \gamma_1 \gamma_2 x^* y^* = 0.$$

Оскільки  $\lambda_1 \lambda_2 = \gamma_1 \gamma_2 x^* y^* > 0$ , а  $\lambda_1 + \lambda_2 = -\beta x^* < 0$ , то стаціонарна точка  $M_3$  при  $D < 0$  є стійким фокусом, а при  $D > 0$  – стійким вузлом, де дискримінант

$$D = (\beta x^*)^2 - 4\gamma_1 \gamma_2 x^* y^*.$$

Покладемо для числового інтегрування системи (3.3.1) значення  $\varepsilon_2 = 2$ ,  $\gamma_1 = 0, 1$ ,  $\gamma_2 = 0, 3$ ,  $\beta = 0, 1$ . Фазові портрети при різних значеннях  $\varepsilon_1$  наведені на рис. 3.3.

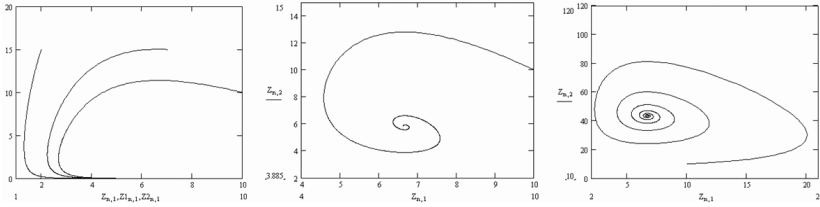


Рис. 3.3. Фазові портрети системи (3.3.1)

Але виникає питання: чи існує всередині першого квадранта стійкий граничний цикл. Покажемо, що такого граничного циклу не існує і будь-яка траєкторія, яка починається всередині першого квадранта, з часом приходить у точку  $(x^*, y^*)$ , тобто точка асимптотично стійка всередині першого квадранта. Для цього скористаємося прямим методом Ляпунова.

У нашому випадку функція Ляпунова має вигляд

$$L(x, y) = \frac{x^*}{\gamma_1} \left( \frac{x}{x^*} - \ln \frac{x}{x^*} - 1 \right) + \frac{y^*}{\gamma_2} \left( \frac{y}{y^*} - \ln \frac{y}{y^*} - 1 \right).$$

Оскільки для довільних  $z$  маємо  $z - 1 \geq \ln z$  (рівність можлива лише при  $z = 1$ ), то  $L(x, y) \geq 0$  і  $L(x^*, y^*) = 0$ .

Знайдемо  $\frac{dL}{dt}$  на траєкторіях системи (3.3.1). Одержимо

$$\frac{dL}{dt} = \frac{1}{\gamma_1} \left( \dot{x} - \frac{x^*}{x} \dot{x} \right) + \frac{1}{\gamma_2} \left( \dot{y} - \frac{y^*}{y} \dot{y} \right) = -\frac{\beta}{\gamma_1} (x - x^*)^2 \leq 0.$$

Оскільки  $\frac{dL}{dt} < 0$  скрізь, за винятком прямої  $x = x^*$ , то точка  $(x^*, y^*)$  асимптотично стійка, причому область стійкості збігається з додатним квадрантом площини  $x, y$ . Отже, всередині першого квадранта не існує граничних циклів.

Якщо виконана умова  $D = (\beta x^*)^2 - 4\gamma_1\gamma_2 x^* y^* < 0$ , то при будь-яких початкових умовах у системі (3.3.1) виникають затухаючі коливання чисельностей популяцій, які стягуються в точку  $(x^*, y^*)$ .

Якщо значення  $\beta = 0$ , то  $\frac{dL}{dt} = 0$  і за теоремою Ляпунова точка  $(x^*, y^*)$  – стійка, але не асимптотично, причому область стійкості теж збігається з додатним квадрантом.

Отже, система (3.3.1) допускає існування двох топологічно нееквівалентних фазових портретів. Якщо  $\varepsilon_1\gamma_2 < \beta\varepsilon_2$ , то глобальним аттрактором є точка  $M_2$  (хижаки вимирають, а популяція жертв знаходиться в стані рівноваги). Якщо  $\varepsilon_1\gamma_2 > \beta\varepsilon_2$ , то з'являється асимптотично стійке положення рівноваги  $M_3$  (співіснування хижаків та жертв), а точка  $M_2$  стає нестійкою (сідлом).

### 3.4. Модель Колмогорова

Вище розглядалися моделі взаємодії двох видів, відомі як рівняння Лотки–Вольтерри. У 1935 р. радянський математик А.М. Колмогоров (1903-1987) для системи "хижак–жертва" запропонував модель досить загального характеру [34].

Нехай, як і раніше,  $x(t)$  – чисельність жертв,  $y(t)$  – чисельність хижаків. Тоді модель Колмогорова має вигляд

$$\dot{x} = \alpha(x)x - V(x)y, \quad \dot{y} = K(x)y, \quad (3.4.1)$$

де  $\alpha(x)$  – коефіцієнт природного приросту жертви;  $V(x)$  – трофічна функція, що характеризує кількість жертв, які виїдає один хижак за одиницю часу (швидкість виїдання);  $K(x)$  – коефіцієнт природного приросту хижаків. Трофічні функції вводяться для того, щоб математично формалізувати явище насичення хижака, яке часто зустрічаються в природі.

Функції  $\alpha(x)$ ,  $K(x)$ ,  $V(x)$  задовольняють такі умови:

1.  $\alpha(x)$  є монотонно спадною функцією ( $\alpha'(x) < 0$ ), що вказує на наявність внутрішньовидової конкуренції, до того ж існує  $\bar{x} < \infty$ , таке, що  $\alpha(\bar{x}) = 0$ . Це означає, що за відсутності хижака сама популяція жертв не може зростати безмежно. Очевидно також, що  $\alpha(0) > 0$ ,  $\alpha(\infty) < 0$  (рис. 3.4, а).

2. Коефіцієнт природного приросту хижаків  $K(x)$  – зростаюча функція ( $K'(x) > 0$ ) і така, що змінює знак із мінуса на плюс у точці  $x = x^*$  ( $K(x^*) = 0$ ) (рис. 3.4, б), тобто при малих значеннях  $x$  це означає, що для хижака недостатньо їжі та не може відбутися його відтворення.

3. Трофічна функція  $V(x)$  є монотонно зростаючою ( $V'(x) > 0$ ), причому  $V(0) = 0$ ,  $V(x) > 0$  при  $x > 0$ ,  $V(\infty) < \infty$ . Дійсно, цілком природно припустити, що в системі "хижак–жертва" при постійній щільності популяції хижаків виїдання

жертв повинно прямувати до деякої скінченної границі, оскільки хижак виїдає стільки жертви, скільки йому потрібно для підтримки життя.

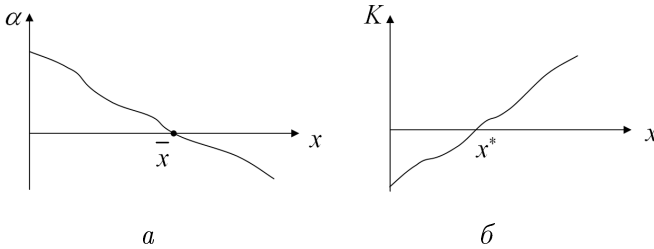


Рис. 3.4. Вид графіків функцій: а –  $\alpha(x)$ , б –  $K(x)$

Екологічні експерименти показують, що трофічна функція належить до одного з трьох типів:

I.  $V(x)$  є опуклою вверх для всіх  $x \in [0, \infty)$ , тобто перша похідна монотонно повільно спадає (рис. 3.5, а).

II.  $V(x)$  має S-подібний характер. Опуклість вниз змінюється на опуклість вверх із подальшим насиченням (рис. 3.5, б). Такий тип кривої можна інтерпретувати як наявність альтернативного джерела їжі або існування деякої кількості недоступних хижаку сховищ для жертви.

III.  $V(x)$  – кусково-лінійна з різким порогом насичення (рис. 3.5, в). Така крива характерна для хижаків-фільтратив.

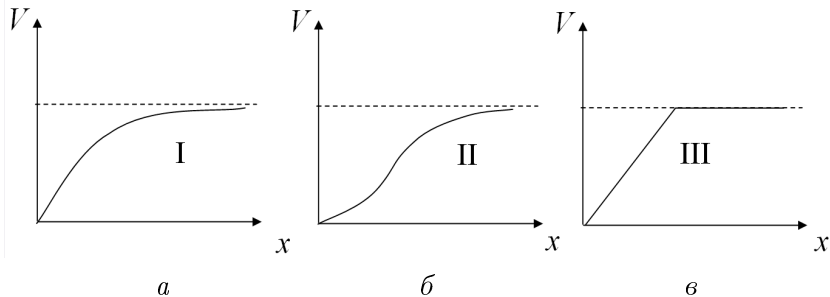


Рис. 3.5. Три типи трофічної функції  $V(x)$

Математичні моделі функції  $V(x)$  можуть задаватися нижченаведеними аналітичними формулами.

Для типу I:

$$V(x) = \frac{Kx}{L+x} - \text{формула Моно};$$

$$V(x) = K(1 - e^{-\alpha x}) - \text{формула Івлєва, де } K, L, \alpha > 0.$$

Для типу II:

$$V(x) = \frac{Kx^2}{L+x^2} - \text{функція Хассела};$$

$$V(x) = \frac{Kx^p}{L+x^p} \quad (p > 1);$$

$$V(x) = K(1 - e^{-\alpha x^\beta}), \text{ де } K, L, \alpha, \beta = \text{const} > 0.$$

Для системи (3.4.1) знайдемо простіші траєкторії  $x, y = \text{const}$  в області  $\mathbb{R}_2^+$ . Такі траєкторії визначаються з умов

$$\alpha(x)x - V(x)y = 0, \quad K(x)y = 0$$

і називаються точками спокою, або положенням рівноваги, або особливими, або критичними точками системи (3.4.1).

Розв'язком такої системи рівнянь можуть бути дві або три точки:  $(0, 0)$ ,  $(\bar{x}, 0)$ ,  $(x^*, y^*)$ , де  $\bar{x}$ :  $\alpha(\bar{x}) = 0$ ,  $x^*$ :  $K(x^*) = 0$ ,  $y^* = \frac{\alpha(x^*)x^*}{V(x^*)}$ . Звідси видно, що  $y^* > 0$  існує, коли  $\alpha(x^*) > 0$ , тобто при  $x^* < \bar{x}$ .

Дослідимо поведінку траєкторій в околі трьох точок спокою. Для цього введемо поправки  $\xi_1, \xi_2$  за формулами:  $x = \tilde{x} + \xi_1$ ,  $y = \tilde{y} + \xi_2$ , де  $(\tilde{x}, \tilde{y})$  – одна зі стаціонарних точок. Нелінійні функції  $\alpha(x)$ ,  $K(x)$ ,  $V(x)$  розкладатимемо в ряд Тейлора в околі точки  $\tilde{x}$ , зокрема

$$V(x) = V(\tilde{x} + \xi_1) = V(\tilde{x}) + \frac{dV(\tilde{x})}{dx}\xi_1 + o(\xi_1)^2.$$

1. У точці  $\tilde{x} = 0, \tilde{y} = 0$  одержуємо таку лінеаризовану систему:

$$\dot{\xi}_1 = \alpha(0)\xi_1, \quad \dot{\xi}_2 = K(0)\xi_2.$$

Характеристичне рівняння  $(\alpha(0) - \lambda)(K(0) - \lambda) = 0$  має два дійсні різні корені  $\lambda_1 = \alpha(0) > 0$ ,  $\lambda_2 = K(0) < 0$ . Тому особлива точка  $(0, 0)$  є сідлом. Осі координат – сепаратрис. При  $\lambda_1 > 0$  сепаратриса (вісь  $Ox$ ) виходить із сідла, при  $\lambda_2 < 0$  сепаратриса (вісь  $Oy$ ) входить у сідло.

2. В околі точки  $(\bar{x}, 0)$  лінеаризовані рівняння мають вигляд

$$\dot{\xi}_1 = \alpha'(\bar{x})\bar{x}\xi_1 - V(\bar{x})\xi_2, \quad \dot{\xi}_2 = K(\bar{x})\xi_2.$$

Характеристичне рівняння

$$(\alpha'(\bar{x})\bar{x} - \lambda)(K(\bar{x}) - \lambda) = 0$$

має корені  $\lambda_1 = \alpha'(\bar{x})\bar{x}$ ,  $\lambda_2 = K(\bar{x})$ .

Оскільки  $\alpha'(\bar{x}) < 0$ , то  $\lambda_1 < 0$ . Якщо  $K(\bar{x}) < 0$  ( $x^* > \bar{x}$ ), то  $\lambda_2 < 0$  і точка  $(\bar{x}, 0)$  є стійким вузлом; якщо  $K(\bar{x}) > 0$  ( $x^* < \bar{x}$ ), то  $\lambda_2 > 0$  і точка  $(\bar{x}, 0)$  є сідлом.

Кутові коефіцієнти сепаратрис  $k_1 = 0$ ,  $k_2 = \frac{\alpha(\bar{x}) - K(\bar{x})}{V(\bar{x})} < 0$ .

3. У точці  $(x^*, y^*)$  лінеаризовані рівняння мають вигляд

$$\dot{\xi}_1 = \sigma\xi_1 - V(x^*)\xi_2, \quad \dot{\xi}_2 = K'(x^*)y^*\xi_1,$$

де  $\sigma = \alpha(x^*) + \alpha'(x^*)x^* - V'(x^*)y^*$ .

Характеристичне рівняння

$$\lambda^2 - \sigma\lambda + V(x^*)K'(x^*)y^* = 0$$

може мати корені різного характеру.

Оскільки добуток  $\lambda_1\lambda_2 = V(x^*)K'(x^*)y^* > 0$ , то точка  $(x^*, y^*)$  або вузол при  $D = \sigma^2 - 4V(x^*)K'(x^*)y^* > 0$ , або фокус при  $D < 0$ . При  $\sigma > 0$  стаціонарна точка нестійка, при  $\sigma < 0$  – стійка. Третя точка  $(x^*, y^*)$  існує за умови, що  $x^* < \bar{x}$ , тобто коли друга точка  $(\bar{x}, 0)$  є сідлом.

Сепаратриси, що виходять з точки  $(\bar{x}, 0)$ , можуть входити в точку  $(x^*, y^*)$  – це буде у випадку, коли точка  $(x^*, y^*)$  стійка. У разі нестійкості точки  $(x^*, y^*)$  сепаратриса буде намотуватися на граничний цикл.

Отже, маємо таку класифікацію особливих точок (фазові портрети показано на рис. 3.6):

а) точка  $(0, 0)$  завжди є сідлом;

б) якщо  $\bar{x} < x^*$ , то точка  $(\bar{x}, 0)$  є стійким вузлом і не існує третьої стаціонарної точки;

в) якщо  $\bar{x} > x^*$ , то  $(\bar{x}, 0)$  є сідлом і існує третя стаціонарна точка  $(x^*, y^*)$ ;



г) точка  $(x^*, y^*)$  при  $\sigma > 0$  є нестійким фокусом, якщо  $D < 0$ , і нестійким вузлом, якщо  $D > 0$ ;

д) при  $\sigma < 0$  точка  $(x^*, y^*)$  – стійкий фокус, якщо  $D < 0$ , і стійкий вузол, якщо  $D > 0$ . В цьому випадку існує хоча б один граничний цикл, який розводить ці траєкторії. Поведінка траєкторій усередині циклу може бути достатньо складною.

Вище показано, як із простих та природних припущень про характер міжвидових і внутрішньовидових взаємодій виникає досить складна поведінка системи "хижак–жертва". Найцікавіше те, що в системі можливе існування граничного циклу, до того ж їх може бути декілька.

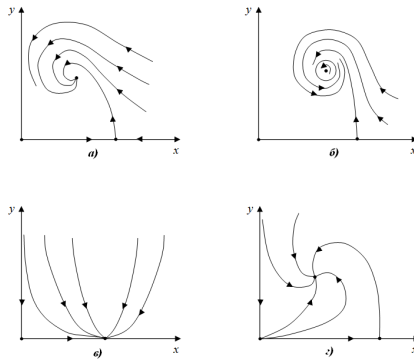


Рис. 3.6. Фазові портрети системи (3.4.1)

Розглянемо окремий випадок системи (3.4.1):

$$\dot{x} = \alpha x - V(x)y, \quad \dot{y} = (-m + kV(x))y, \quad (\alpha, m, k = \text{const} > 0). \quad (3.4.2)$$

Аналіз цієї математичної моделі дає змогу одержати відповідь на питання, чи може хижак стабілізувати систему "хижак–жертва" [92]. Без математичного моделювання обґрунтувати відповідь на це питання неможливо.

У моделі Колмогорова зроблено припущення, що  $\alpha'(x) < 0$  і  $\alpha(\bar{x}) = 0$ . Це означає, що в популяції жертв уже існує механізм внутрішньої регуляції за відсутності хижака. Тому в моделі (3.4.2) вважатимемо, що  $\alpha(x) = \alpha = \text{const}$ .

Природно, що розв'язки системи (3.4.2) залежать від виду трофічної функції  $V(x)$ , яка, в свою чергу, визначається характером

хижацтва. Функція  $V(x)$  задовольняє ті ж умови, що й раніше:

$$V(x) > 0, \quad V(0) = 0, \quad V'(x) \geq 0, \quad V(\infty) < \infty.$$

Система (3.4.2), крім тривіальної, має ще одну нетривіальну стаціонарну точку  $(x^*, y^*)$ , де

$$y^* = \frac{\alpha k}{m} x^*, \quad V(x^*) = \frac{m}{k},$$

за умови, що  $V(\infty) > \frac{m}{k}$ .

Характеристичне рівняння для точки  $(x^*, y^*)$  має вигляд

$$\lambda^2 - \lambda\alpha[1 - f(x^*)] + \alpha m f(x^*) = 0,$$

де

$$f(x) = \frac{V'(x)}{V(x)/x}.$$

При

$$D = [1 - f(x^*)]^2 - \frac{4m}{\alpha} f(x^*) < 0$$

стаціонарна точка  $(x^*, y^*)$  – фокус, при  $D > 0$  – вузол.

Стійкість цього стану визначається умовою  $f(x^*) > 1$ , або

$$V'(x^*) > \frac{V(x^*)}{x^*},$$

і залежить тільки від поведінки функції  $V(x)$ . Останню нерівність можна переписати у вигляді

$$\left(\frac{V(x)}{x}\right)'_{x=x^*} > 0. \quad (3.4.3)$$

Співвідношення (3.4.3) можна трактувати так: для стійкості нетривіальної рівноваги системи (3.4.1), тобто для існування системи "хижак–жертва" достатньо, щоб в околі стаціонарного стану відносна частка спожитих хижаком жертв зростала зі зростанням чисельності жертв.

При неперервності функції  $V'(x)$  умова (3.4.3) виконується в деякому околі точки  $x = x^*$ , тобто якщо  $x_1 < x^* < x_2$ , то

$$\frac{V(x_1)}{x_1} < \frac{V(x^*)}{x^*} < \frac{V(x_2)}{x_2}, \quad (3.4.4)$$

де  $x_1, x_2$  точки з околу точки  $x^*$ .

Нехай тепер трофічна функція є функцією типу I (рис. 3.5, а). Нерівність (3.4.4) не виконується для всіх значень  $x$ , оскільки  $V(x)$  опукла вверх (обґрунтування цього факту показано на рис. 3.7, а).

Це означає, що в системі "хижак–жертва" з таким типом трофічної функції не існує стійкого нетривіального стану рівноваги. Тут можливі такі варіанти: або чисельність хижака та жертви необмежено зростає, або при проходженні траєкторії поблизу однієї з координатних осей унаслідок випадковостей чисельність жертви або хижака перетвориться в нуль. При вимиранні жертви згодом вимре й хижак, при вимиранні хижака чисельність жертви почне зростати. Третій варіант – виникнення стійкого граничного циклу – неможливий. Дійсно, вираз

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{1}{xy} (\alpha x - V(x)y) \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left( \frac{1}{xy} (kV(x) - m) \right) = \\ = \frac{V(x) - V'(x)x}{x^2} = \frac{1}{x} \left( \frac{V(x)}{x} - V'(x) \right) \end{aligned}$$

завжди додатний у першій чверті для функції  $V(x)$  типу I. Тоді, згідно з критерієм Дюлака, в першій чверті відсутні замкнені траєкторії і стійкого граничного циклу не існує.

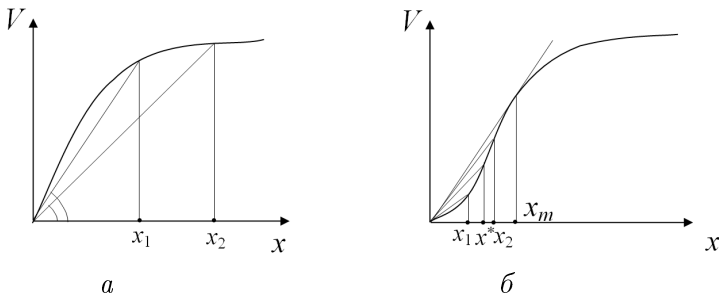


Рис. 3.7. Обґрунтування умови (3.4.4)

Тому правомірний висновок, що у випадку трофічної функції типу I хижак не може бути регулятором, що забезпечує стабільність усієї системи. При такому типі трофічної функції система може бути стійкою тільки в тому випадку, коли в популяції жертви існують власні внутрішні регуляторні механізми, наприклад внутрішньовидова конкуренція.

Для трофічної функції типу II можливе існування стійкого нетривіального стану рівноваги. Дійсно, нехай  $x_m$  – точка дотику прямої, проведеної з початку координат, до кривої  $V(x)$ . У цій точці функція  $\frac{V(x)}{x}$  досягає свого максимального значення. Візьмемо тепер  $x^* < x_m$ , тоді очевидно, що існують  $x_1, x_2$ , такі, що  $x_1 < x^* < x_2 < x_m$  і виконується умова (3.4.4). Доведення цього факту показано на рис. 3.7, б. Отже, нетривіальний стан рівноваги, для якого  $x^* < x_m$ , асимптотично стійкий. Тобто у випадку трофічної функції типу II хижак може робити систему стійкою. Це властиво системі "хижак–жертва", в якій хижаки здатні навчатися, а жертви здатні знаходити сховища.

### 3.5. Окремі випадки моделі Колмогорова

#### Приклад 3.1. Насичення хижака

Розглянемо перший тип трофічної функції  $V(x) = \frac{Kx}{L+x}$ . Ураховування цього фактору приводить до системи [7, 8]

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \varepsilon_1 x - \frac{\gamma_1 xy}{1 + Ax}, \\ \dot{y} &= -\varepsilon_2 y + \frac{\gamma_2 xy}{1 + Ax}, \end{aligned} \quad (3.5.1)$$

яка заміною змінних  $t = \frac{\tau}{\varepsilon_1}$ ,  $x = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_2} u$ ,  $y = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} v$  зводиться до системи

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u - \frac{uv}{1 + \alpha u}, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{uv}{1 + \alpha u}, \end{aligned} \quad (3.5.2)$$

де  $\gamma = \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$ ,  $\alpha = \frac{\varepsilon_1 A}{\gamma_2}$ . Рівновага системи (3.5.2) знаходиться з рівнянь

$$\begin{aligned} u \left( 1 - \frac{v}{1 + \alpha u} \right) &= 0, \\ v \left( -\gamma + \frac{u}{1 + \alpha u} \right) &= 0. \end{aligned} \tag{3.5.3}$$

Розв'язуючи (3.5.3), знаходимо  $v_1^* = 0$ ,  $u_1^* = 0$ ;  $u_2^* = \frac{\gamma}{1 - \alpha\gamma}$ ,  $v_2^* = \frac{1}{1 - \alpha\gamma}$ .

Ненульовий стаціонарний розв'язок усередині першого квадранта існує лише тоді, коли  $\alpha\gamma < 1$ . Дійсно, якщо  $\alpha\gamma > 1$ , то  $\dot{v} < 0$ , а отже,  $\dot{u} < 0$ , тобто популяція хижака приречена на вимирання.

Якобіан системи (3.5.2) – це матриця

$$A = \begin{pmatrix} 1 - \frac{v}{(1 + \alpha u)^2} & -\frac{u}{1 + \alpha u} \\ \frac{v}{(1 + \alpha u)^2} & -\gamma + \frac{u}{1 + \alpha u} \end{pmatrix}.$$

У нульовій точці рівноваги ( $u_1^* = 0$ ,  $v_1^* = 0$ ) матриця  $A$  набуває вигляду

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix},$$

для якої власні значення  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = -\gamma$  дійсні різних знаків. Отже, особлива точка  $(0, 0)$  – сідло.

Для стаціонарного значення  $u_2^*$ ,  $v_2^*$  матриця

$$A = \begin{pmatrix} \alpha\gamma & -\gamma \\ 1 - \alpha\gamma & 0 \end{pmatrix}.$$

Корені характеристичного рівняння

$$\lambda^2 - \alpha\gamma\lambda + \gamma(1 - \alpha\gamma) = 0$$

додатні або мають додатні дійсні частини.

Отже, при  $\alpha\gamma < 1$  рівновага всередині першого квадранта існує і завжди нестійка. Фазовий портрет системи (3.5.1) при  $\gamma = 0,5$ ,  $\alpha = 0,4$  поданий на рис. 3.8.

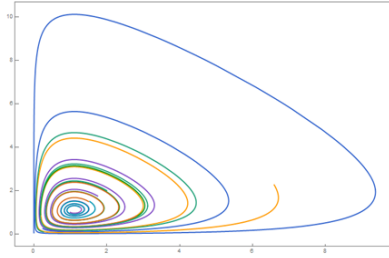


Рис. 3.8. Фазовий портрет системи (3.5.2) при  $\gamma = 0,5$ ,  $\alpha = 0,4$

Це означає, що в системі відбуваються коливання чисельності популяції жертви і хижака зі зростаючою амплітудою.

### Приклад 3.2. Конкуренція жертв і насичення хижака

Розглянемо випадок, коли в моделі Колмогорова  $\alpha(x) = a \frac{K-x}{K}$ , а трофічна функція  $V(x) = \frac{bxy}{1+Ax}$ . Логістичний вигляд функції  $\alpha(x)$  закладає в модель конкуренцію серед жертв, що унеможливорює безмежне зростання популяції жертв. Урахування цих факторів приводить до системи вигляду [7, 8]

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax \frac{K-x}{K} - \frac{bxy}{1+Ax}, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dxy}{1+Ax}. \end{aligned} \quad (3.5.4)$$

Заміна  $t = \frac{\tau}{a}$ ,  $x = \frac{c}{d}u$ ,  $y = \frac{a}{b}v$  переводить систему (3.5.4) в систему

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u - \varepsilon u^2 - \frac{uv}{1+\alpha u}, \\ \dot{v} &= -\gamma v \left( 1 - \frac{u}{1+\alpha u} \right), \end{aligned} \quad (3.5.5)$$

де  $\alpha = A \frac{c}{d}$ ,  $\varepsilon = \frac{c}{Kd}$ ,  $\gamma = \frac{c}{a}$ .

Для визначення стаціонарних точок маємо співвідношення

$$\begin{aligned} u \left( 1 - \varepsilon u - \frac{v}{1+\alpha u} \right) &= 0, \\ -\gamma v \left( 1 - \frac{u}{1+\alpha u} \right) &= 0. \end{aligned}$$

Якщо  $v = 0$ , то  $u = 0$ , або  $u = \frac{1}{\varepsilon}$ . Якщо  $u = \frac{1}{1-\alpha}$ , то  $v = (1 + \alpha u)(1 - \varepsilon u)$ .

Графіки цих функцій перетинаються в першому квадранті (умова існування нетривіальної рівноваги), якщо  $\frac{1}{1-\alpha} < \frac{1}{\varepsilon}$  або  $\alpha + \varepsilon < 1$  (рис. 3.9).

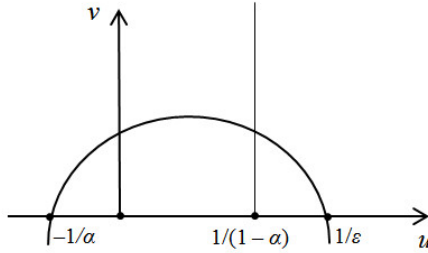


Рис. 3.9. Варіанти розміщення нуль-ізоклін

Отже, при умові  $\alpha + \varepsilon < 1$  в системі існує три стаціонарних точки:  $u_1^* = 0, v_1^* = 0$ ;  $u_2^* = \frac{1}{\varepsilon}, v_2^* = 0$ ;  $u_3^* = \frac{1}{1-\alpha}, v_3^* = (1 - \varepsilon u_3^*)(1 + \alpha u_3^*) = \frac{1 - (\alpha + \varepsilon)}{(1 - \alpha)^2}$ .

При умові  $\alpha + \varepsilon > 1$  в системі існує лише перших два стаціонарних стани.

Матриця Якобі системи (3.5.5) має вигляд

$$A = \begin{pmatrix} 1 - 2\varepsilon u - \frac{v}{(1 + \alpha u)^2} & -\frac{u}{1 + \alpha u} \\ \frac{\gamma v}{(1 + \alpha u)^2} & -\gamma \left( 1 - \frac{u}{1 + \alpha u} \right) \end{pmatrix}.$$

У тривіальній точці рівноваги матриця  $A$  набуває вигляду

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix}$$

і має дійсні власні значення різних знаків. Тому точка  $(0, 0)$  – сідло.

У стаціонарній точці  $\left(\frac{1}{\varepsilon}, 0\right)$  матриця  $A$  має вигляд

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{\alpha + \varepsilon} \\ 0 & -\gamma \left(1 - \frac{1}{\varepsilon + \alpha}\right) \end{pmatrix}.$$

Власні значення цієї матриці  $\lambda_1 = -1 < 0$ ,  $\lambda_2 = -\gamma \frac{\varepsilon + \alpha - 1}{\varepsilon + \alpha}$ .

При умові  $\varepsilon + \alpha < 1$  (існує третя стаціонарна точка)  $\lambda_2 > 0$  і точка  $\left(\frac{1}{\varepsilon}, 0\right)$  – сідло.

При умові  $\varepsilon + \alpha > 1$  (існують лише дві стаціонарних точки)  $\lambda_2 < 0$  і точка  $\left(\frac{1}{\varepsilon}, 0\right)$  – стійкий вузол.

Для третьої стаціонарної точки  $(u_3^*, v_3^*)$  матриця  $A$  має вигляд

$$A = \begin{pmatrix} \frac{-\varepsilon}{1 - \alpha} & -1 \\ \gamma(1 - (\alpha + \varepsilon)) & 0 \end{pmatrix}.$$

Характеристичне рівняння

$$\lambda^2 + \frac{\varepsilon}{1 - \alpha} \lambda + \gamma(1 - (\alpha + \varepsilon)) = 0$$

має корені з від'ємними дійсними частинами. Отже, точка  $(u_3^*, v_3^*)$  стійка.

Фазовий портрет системи (3.5.5) в цьому випадку має вигляд, зображений на рис. 3.10.

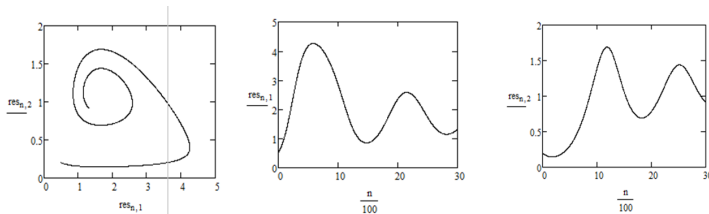


Рис. 3.10. Фазовий портрет і розв'язки системи (3.5.5) при  $\alpha = 0, 4$ ;  $\gamma = 0, 6$ ;  $\varepsilon = 0, 24$ ;  $u(0) = 0, 5$ ;  $v(0) = 0, 2$



Наступним кроком може бути модель з урахуванням конкуренції серед хижаків (навіть при необмеженому зростанні популяції жертв популяція хижака не може рости необмежено). Це модель О.Д. Базикіна [7]. Така система враховує складніший характер внутрішньовидової і міжвидової взаємодії та набуває вигляду

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax \frac{k_1 - x}{k_1} - \frac{bxy}{1 + Ax}, \\ \dot{y} &= -cy \frac{k_2 + y}{k_2} + \frac{dxy}{1 + Ax}.\end{aligned}$$

У цій системі можливі не тільки стійка рівновага та стійкий граничний цикл, а й інші варіанти поведінки. Більш детальний аналіз даної моделі можна провести шляхом числових експериментів.

Для повного якісного дослідження необхідно побудувати фазові діаграми при різних комбінаціях параметрів.

**Приклад 3.3.** Розглянемо систему "хижак-жертва" з трофічною функцією другого типу (функцією Хассела), тобто

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - \frac{bx^2y}{1 + Ax^2}, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dx^2y}{1 + Ax^2}.\end{aligned}\tag{3.5.6}$$

Після заміни  $t = \frac{\tau}{a}$ ,  $x = \frac{b}{d}u$ ,  $y = \frac{ad}{b^2}v$  одержимо

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{u^2v}{1 + au^2}, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{u^2v}{1 + au^2},\end{aligned}\tag{3.5.7}$$

де  $\gamma = \frac{c}{a}$ ,  $a = \frac{Ab}{d^2}$ .

Система (3.5.7) має, при умові  $a\gamma < 1$ , дві особливі точки  $(0, 0)$  і  $(u^*, v^*)$ , де  $u^* = \sqrt{\frac{\gamma}{1 - \gamma a}}$ ,  $v^* = \frac{1}{\sqrt{\gamma(1 - \gamma a)}}$ .

При  $a\gamma > 1$  нетривіальних станів рівноваги не існує.

Матриця Якобі  $A$  системи (3.5.7) має вигляд

$$A = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2uv}{(1+au^2)^2} & -\frac{u^2}{(1+au^2)^2} \\ \frac{2uv}{(1+au^2)^2} & -\gamma + \frac{u^2}{(1+au^2)^2} \end{pmatrix}.$$

Для нульової точки спокою

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix} \Rightarrow \lambda_1 = 1, \lambda_2 = -\gamma \Rightarrow (0, 0) - \text{сідло.}$$

Для нетривіальної точки рівноваги  $(u^*, v^*)$

$$A = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2}{1 + \frac{1}{2} au^{*2}} & -\gamma \\ \frac{2}{1 + au^{*2}} & 0 \end{pmatrix}.$$

Характеристичне рівняння цієї матриці

$$\lambda^2 - \left(1 - \frac{2}{1 + au^{*2}}\right) \lambda + \frac{2\gamma}{1 + au^{*2}} = 0$$

має корені  $\lambda_1, \lambda_2$  з дійсними частинами  $\text{Re}\lambda_1 < 0, \text{Re}\lambda_2 < 0$ , якщо  $u^* < \sqrt{\frac{1}{a}}$ , і  $\text{Re}\lambda_1 > 0, \text{Re}\lambda_2 > 0$ , якщо  $u^* > \sqrt{\frac{1}{a}}$ , оскільки  $\lambda_1 \lambda_2 = \frac{2\gamma}{1 + au^{*2}} > 0$ .

Отже, рівновага  $(u^*, v^*)$  локально стійка при  $u^* < \sqrt{\frac{1}{a}}$  і нестійка, якщо  $u^* > \sqrt{\frac{1}{a}}$ . Причому в роботі [9] побудована функція Дюлака, яка показує, що в системі (3.5.7) відсутні граничні цикли. Отже, стаціонарний  $(u^*, v^*)$  або глобально стійкий, або глобально нестійкий.

При переході параметра  $u^*$  через критичне значення  $\sqrt{\frac{1}{a}}$  в системі відбувається глобальна перебудова фазового портрета (біфуркація). Це можна назвати жортким збудженням із глобально стійкої рівноваги автоколивачів нескінченно великої амплітуди (рис. 3.11).

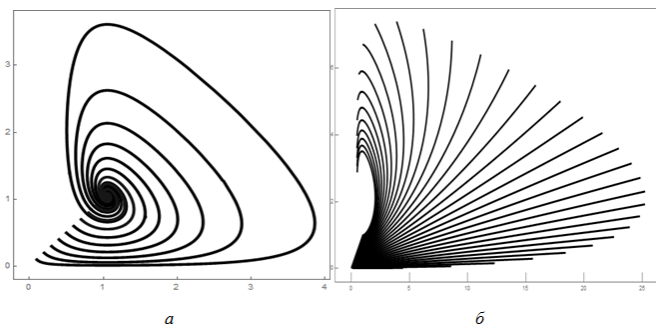


Рис. 3.11. Фазовий портрет системи (3.5.7)

$$a - u^* < \sqrt{\frac{1}{a}} \qquad b - u^* > \sqrt{\frac{1}{a}}.$$

Дамо екологічну інтерпретацію одержаних результатів. Система (3.5.7) описує динаміку системи "хижак–жертва" при другому типі функціональної реакції хижака на жертву. Цей тип реакції враховує одночасно два фактори: один із них – квадратична залежність швидкості виїдання від щільності жертви, що є стабілізуючим фактором, і другий – насичення хижака, що є дестабілізуючим. Перевага того чи іншого фактора приводить до глобальної стабілізації або дестабілізації положення рівноваги.

**Приклад 3.4.** Розглянемо модель Колмогорова з експоненціальною трофічною функцією  $V(x) = \gamma(1 - e^{-ax})$ :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(\alpha - \beta x) - \gamma_1(1 - e^{-ax})y, \\ \frac{dy}{dt} &= y(-\varepsilon + \gamma_2(1 - e^{-ax})), \end{aligned} \tag{3.5.8}$$

де  $x(t)$ ,  $y(t)$  – чисельність жертви та хижака, коефіцієнт природного приросту жертви  $\alpha(x) = \alpha - \beta x$ , коефіцієнт природного приросту хижаків  $K(x) = -\varepsilon + \gamma_2(1 - e^{-ax})$ .

Стаціонарні стани системи (3.5.8) знайдемо з рівнянь

$$\begin{aligned} x(\alpha - \beta x) - \gamma_1(1 - e^{-ax})y &= 0, \\ y(-\varepsilon + \gamma_2(1 - e^{-ax})) &= 0. \end{aligned} \tag{3.5.9}$$

Розв'язком системи (3.5.9) можуть бути дві або три точки  $(0, 0)$ ,  $(\bar{x}, 0)$ ,  $(x^*, y^*)$ , де  $\bar{x}$ :  $\alpha(\bar{x}) = 0$ ,  $\bar{x} = \frac{\alpha}{\beta}$ ;  $x^*$ :  $k(x^*) = 0$ ,  
 $x^* = -\frac{1}{a} \ln \left( 1 - \frac{\varepsilon}{\gamma_2} \right)$ ,  $y^* = \frac{x^* \alpha(x^*)}{\gamma_1 \varepsilon} \gamma_2$ .

Третя особлива точка існує, якщо  $\gamma_2 > \varepsilon$  і  $\alpha(x^*) > 0$ .

1. У точці  $(0, 0)$  одержуємо лінеаризовану систему

$$\frac{d\xi_1}{dt} = \alpha \xi_1, \quad \frac{d\xi_2}{dt} = -\varepsilon \xi_2.$$

Характеристичне рівняння має два дійсних корені різних знаків:  $\lambda_1 = \alpha$ ,  $\lambda_2 = -\varepsilon$ . Тому точка  $(0, 0)$  – це сідло із сепаратрисами, що є осями координат.

2. Для особливої точки  $(\bar{x}, 0)$  лінеаризована система має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{d\xi_1}{dt} &= -\beta \bar{x} \xi_1 - \gamma_1 (1 - e^{-a\bar{x}}) \xi_2, \\ \frac{d\xi_2}{dt} &= (-\varepsilon + \gamma_2 (1 - e^{-a\bar{x}})) \xi_2. \end{aligned}$$

Характеристичне рівняння цієї системи має корені

$$\lambda_1 = -\beta \bar{x}, \quad \lambda_2 = -\varepsilon + \gamma_2 (1 - e^{-a\bar{x}}) = K(\bar{x}).$$

У випадку, коли існує третій стаціонарний стан ( $\alpha(x^*) > 0$ ), має виконуватись умова  $x^* < \bar{x}$  і внаслідок монотонності маємо  $K(\bar{x}) > 0$ , тому  $\lambda_1, \lambda_2$  – дійсні різних знаків і особлива точки  $(\bar{x}, 0)$  – сідло.

3. Для третьої стаціонарної точки  $(x^*, y^*)$  одержуємо лінеаризовані рівняння вигляду

$$\begin{aligned} \frac{d\xi_1}{dt} &= \left( \alpha - 2\beta x^* - a\gamma_1 \left( 1 - \frac{\varepsilon}{\gamma_2} \right) y^* \right) \xi_1 - \frac{\gamma_1 \varepsilon}{\gamma_2} \xi_2, \\ \frac{d\xi_2}{dt} &= a\gamma_2 \left( 1 - \frac{\varepsilon}{\gamma_2} \right) y^* \xi_1, \end{aligned}$$

для якої характеристичне рівняння має вигляд

$$\lambda^2 - \lambda \text{tr} A + \det A = 0,$$

де  $\text{tr}A = \alpha - 2\beta x^* - \frac{a\gamma_1}{\gamma_2}(\gamma_2 - \varepsilon)y^*$ ,  $\det A = \frac{a\gamma_1\varepsilon}{\gamma_2}(\gamma_2 - \varepsilon)y^* > 0$ .

Оскільки  $\lambda_1 \cdot \lambda_2 = \det A > 0$ , то це означає, що  $\text{Re}\lambda_1$  і  $\text{Re}\lambda_2$  мають однакові знаки, причому додатні, коли  $\text{tr}A > 0$  і від'ємні, коли  $\text{tr}A < 0$  ( $\text{tr}A$  може бути і більшим і меншим за нуль).

У випадку  $\text{tr}A < 0$  точка  $(x^*, y^*)$  стійка, а якщо  $\text{tr}A > 0$ , то  $(x^*, y^*)$  нестійка і в системі виникає граничний цикл.

Дослідимо поведінку системи (3.5.8), що моделює динаміку угруповання "хижак–жертва" в залежності від параметрів  $\varepsilon$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$ ,  $a$ . При зміні параметрів якісна поведінка розв'язків може змінитися. Розглянемо ситуацію, коли змінюється лише один параметр  $\alpha$ , а решта фіксовані. Тоді умова

$$\alpha < 2\beta x^* + \frac{a\gamma_1}{\gamma_2}(\gamma_2 - \varepsilon)y^* \equiv \alpha_{\text{кр}} \quad (3.5.10)$$

визначає область параметрів, які відповідають стійкості стану  $(x^*, y^*)$ .

При значеннях  $\alpha > \alpha_{\text{кр}}$  точка  $(x^*, y^*)$  нестійка.

Отже, при переході  $\alpha$  через значення  $\alpha_{\text{кр}}$  в системі (3.5.8) відбувається біфуркація розв'язків, тобто якісна зміна фазового портрета. Стан рівноваги змінює характер стійкості: зі стійкого стає нестійким і на фазовій площині виникає стійкий граничний цикл, розміри якого збільшуються при збільшенні значення параметра  $\alpha$ .

Підберемо числові значення параметрів системи, і із формули (3.5.10) визначимо  $\alpha_{\text{кр}}$  та проведемо обчислювальні експерименти.

Вважатимемо, що  $\varepsilon = 0,5$ ,  $\beta = 0,2$ ,  $\gamma_1 = 1$ ,  $\gamma_2 = 2$ ,  $a = 1$ . Тоді

$$x^* = -\frac{1}{a} \ln \left( 1 - \frac{\varepsilon}{\gamma_2} \right) = -\ln \frac{3}{4} = 0,287682;$$

$$y^* = \frac{x^* \alpha(x^*) \gamma_2}{\gamma_1 \varepsilon} = 4x^*(\alpha - 0,2x^*) = 1,150728(\alpha - 0,0575364).$$

З формули (3.5.10) знайдемо  $\alpha_{\text{кр}}$ .

$$\alpha_{\text{кр}} = 0,1150728 + 0,863046(\alpha_{\text{кр}} - 0,0575364) \Rightarrow \alpha_{\text{кр}} = 0,477651,$$

а отже,  $y^* = 0,483438$ .

Фазовий портрет системи при  $\alpha > \alpha_{\text{кр}}$  наведений на рис. 3.12, а відповідні йому розв'язки – на рис. 3.13.

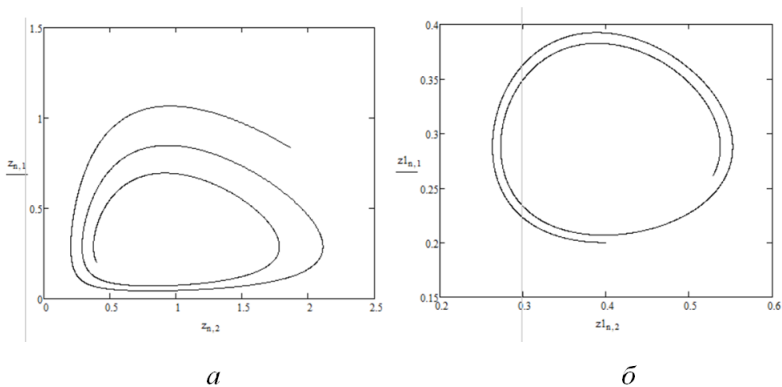


Рис. 3.12. Фазовий портрет системи (3.5.8) при  $a - 0,8 = \alpha > \alpha_{кр}$ ,  $b - 0,4 = \alpha < \alpha_{кр}$

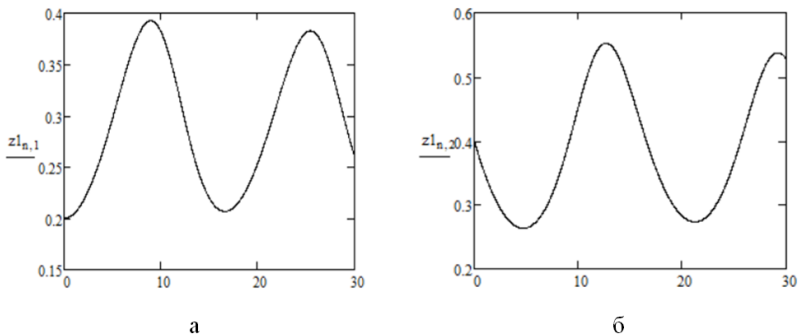


Рис. 3.13. Розв'язки системи (3.5.8) при  $0,8 = \alpha > \alpha_{кр}$ ,  $a - x(t)$ ,  $b - y(t)$

### 3.6. Про граничні цикли в системі "хижак-жертва"

Для практики важливо, щоб висновки, одержані шляхом математичного моделювання, не змінювалися при малій зміні параметрів і функцій, що описують модель, тобто диференціальні системи мають бути грубими.

Прикладом моделі, яка не володіє цією властивістю, є відома модель Лотки-Вольтерри "хижак-жертва"

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy, \\ \dot{y} &= -\varepsilon_2 y + \gamma_2 xy. \end{aligned} \quad (3.6.1)$$

У цій моделі  $x$  – кількість жертв,  $y$  – кількість хижаків. Коефіцієнт  $\varepsilon_1$  задає швидкість природного приросту жертв,  $\varepsilon_2$  – природне вимирання хижаків за відсутності жертв. Коефіцієнти  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$ , описують процеси взаємодії хижака та жертви.

Математичний аналіз цієї жорсткої моделі, що проведений в п. 3.2, показує, що в системі існує стаціонарний стан, а інші початкові дані приводять до періодичної зміни кількостей  $x(t)$ ,  $y(t)$ . При малій зміні моделі

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy + \varepsilon f(x, y), \\ \dot{y} &= -\varepsilon_2 y + \gamma_2 xy + \varepsilon g(x, y), \quad 0 < \varepsilon \ll 1 \end{aligned} \quad (3.6.2)$$

до правих частин додаються малі члени і тоді висновок про періодичність розв'язків, який є правильним для жорсткої системи, втрачає свою силу. Тепер, в залежності від вигляду функцій  $f(x, y)$ ,  $g(x, y)$ , можливі сценарії, які є уже структурно стійкими (рис. 3.14).

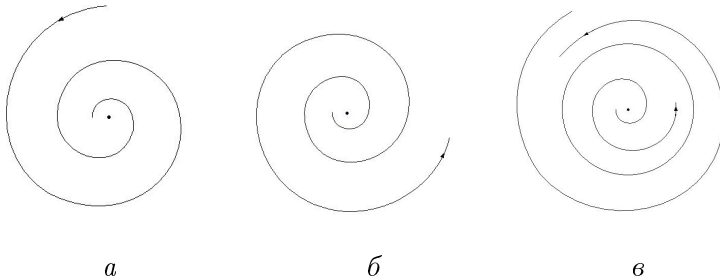


Рис. 3.14. Фазові портрети системи (3.6.2)

У випадку *a* стаціонарний стан  $A$  стійкий. При будь-яких початкових умовах система прагне наблизитися до положення  $A$ .

У випадку *б* стаціонарний стан нестійкий (система з часом буде зруйнована). Система з часом потрапляє в область або великих, або малих значень  $x$ ,  $y$  так, що модель перестає бути застосовною.

У випадку *в* система має нестійкий стаціонарний стан і з часом установлюється періодичний режим. Але, на відміну від жорсткої моделі Лотки–Вольтерри, в цій моделі періодичний режим не залежить від початкових умов. У системі можливі й інші структурно стійкі сценарії.

Отже, жорсткі моделі потрібно завжди досліджувати на структурну стійкість по відношенню до малих змін моделі. Жорсткі моделі можуть приводити до якісно помилкових прогнозів. Довіряти висновкам, одержаним на основі моделі, можна лише тоді, коли моделі володіють структурною стійкістю.

Проведемо більш детальне дослідження граничних циклів. Це вдається зробити для систем, близьких, в певному розумінні, до класичної моделі Лотки–Вольтерри [92].

Для цього розглядатимемо систему вигляду

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - V(x)y, \\ \frac{dy}{dt} &= y(kV(x) - m).\end{aligned}\tag{3.6.3}$$

Нині, навіть для відносно простої системи (3.6.3), не існує загального методу знаходження граничних циклів, тому припустимо, що (3.6.3) близька до системи Вольтерри. В системі (3.6.3) зробимо заміну змінних

$$\tau = at, \quad \xi = \ln \frac{x}{x^*}, \quad \eta = \ln \frac{y}{y^*},$$

де  $x^*$ ,  $y^*$  – нетривіальні стаціонарні розв’язки системи (3.6.3), тобто  $V(x^*) = \frac{k}{m} < V(\infty)$ ,  $y^* = \frac{\alpha k}{m} x^*$ .

Уведемо до розгляду функцію

$$\omega(\xi) = \frac{V(x(\xi))}{x(\xi)} \cdot \frac{x^*}{V(x^*)}.$$

Для класичної моделі Вольтерри (3.6.3)  $V(x) = \gamma_1 x$  і  $\omega(\xi) \equiv 1$ . Припущення про близькість моделі (3.6.3) до вольтеррової моделі означає, що  $\omega(\xi)$  можна подати у вигляді

$$\omega(\xi) = 1 + \varepsilon \varphi(\xi),$$

де  $\varepsilon$  – малий параметр, а  $\varphi(\xi)$  обмежена.

Зобразимо графічно функцію  $\omega(\xi)$ . Для цього розглянемо трофічну функцію  $V(x)$  другого типу та функцію  $W(x) = \frac{V(x)}{x}$ .



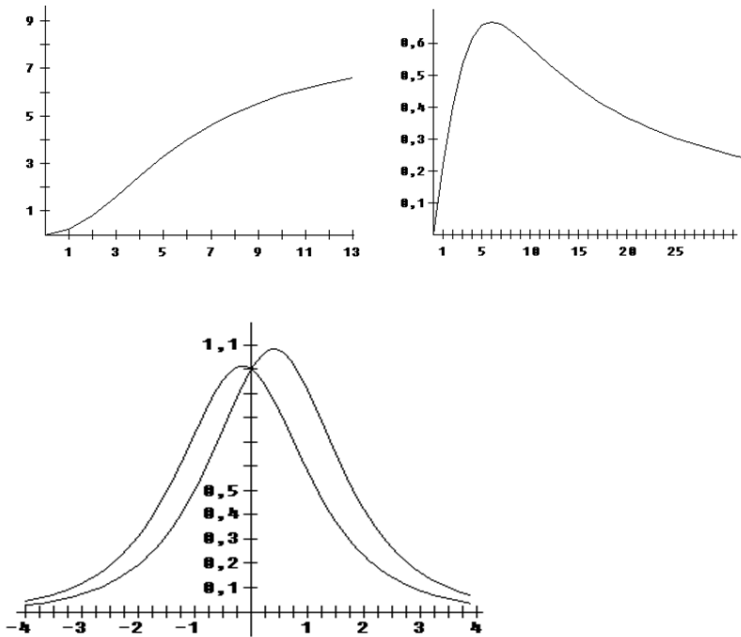


Рис. 3.15. Графіки функцій  $V(x)$ ,  $\frac{V(x)}{x}$ ,  $\omega(\xi)$

Перехід від  $V(x)$  до  $W(x)$ , а потім до  $\omega(\xi)$  істотно залежить від стаціонарної точки  $x^*$ . Тому на рис. 3.15 зображені дві функції  $\omega(\xi)$ , що відповідають одній функції  $V(x)$ , але двом різним стаціонарним значенням  $x^*$ :  $x_1^*$ ,  $x_2^*$  ( $x_1^* < x^* < x_2^*$ ). Тоді  $\xi_1 = \ln \frac{x}{x_1^*}$ ,  $\xi_2 = \ln \frac{x}{x_2^*}$ .

Максимуми функцій  $\omega(\xi_1)$  і  $\omega(\xi_2)$  визначають максимальне відхилення  $\omega(\xi)$  від 1 і параметр  $\varepsilon$  можна оцінити як

$$\varepsilon \sim \max_{\xi} \omega(\xi) - 1.$$

Якщо параметр  $\varepsilon$  достатньо малий, то моделі (3.6.3) та (3.6.1) вважаються близькими.

Переходячи в системі (3.6.3) до нових змінних, одержуємо

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{d\tau} &= 1 - \omega(\xi)e^\eta, \\ \frac{d\eta}{d\tau} &= \delta(\omega(\xi)e^\xi - 1), \quad \delta = \frac{m}{\alpha}.\end{aligned}\tag{3.6.4}$$

При  $\varepsilon \rightarrow 0$  маємо  $\omega(\xi) \rightarrow 1$  і система (3.6.4) набуває вигляду

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{d\tau} &= 1 - e^\eta, \\ \frac{d\eta}{d\tau} &= \delta(e^\xi - 1).\end{aligned}\tag{3.6.5}$$

Поділивши перше рівняння на друге і проінтегрувавши, одержимо загальний інтеграл

$$H(\xi, \eta) = \delta(e^\xi - \xi) + (e^\eta - \eta) = h = \text{const.}$$

Ці криві в системі координат  $\xi, \eta$  є замкненими лініями.

Використовуючи вираз для  $H(\xi, \eta)$ , систему (3.6.4) можемо переписати так:

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{d\tau} &= -\frac{\partial H}{\partial \eta} - \varepsilon\varphi(\xi)e^\eta, \\ \frac{d\eta}{d\tau} &= \frac{\partial H}{\partial \xi} + \varepsilon\varphi(\xi)e^\xi.\end{aligned}\tag{3.6.6}$$

При достатньо малих  $\varepsilon$  система (3.6.6) близька до гамільтонової системи, для якої криві  $H(\xi, \eta) = h$  замкнені з центром у точці  $(0, 0)$ . Для цього випадку Л.С. Понтрягін (1908–1988, один із найвидатніших математиків ХХ ст.) довів теорему про існування граничних циклів.

Для формулювання теореми розглядається криволінійний інтеграл

$$\Psi(h) = - \oint_{H(\xi, \eta)=h} \varphi(\xi)e^\eta d\eta + \delta\varphi(\xi)e^\xi d\xi,$$

який залежить тільки від величини  $h$  ( $1 + \delta < h < \infty$ ).

Тоді, згідно з теоремою Понтрягіна, якщо існує таке  $h = h^*$ , що  $\Psi(h^*) = 0$  і  $\Psi'_h(h^*) \neq 0$ , то існують такі числа  $\mu$  і  $\delta$ , що

а) для будь-якого  $\varepsilon$  ( $|\varepsilon| < \delta$ ) система (3.6.6) має в  $\mu$  околі кривої  $H = h^*$  граничний цикл, який стягується до цієї кривої при  $\varepsilon \rightarrow 0$ ;

б) цей граничний цикл грубий і стійкий, якщо  $\varepsilon \Psi'_h(h^*) < 0$ , і нестійкий, якщо  $\varepsilon \Psi'_h(h^*) > 0$ .

Для того, щоб знайти якусь екологічну інтерпретацію цього факту, замість криволінійного інтеграла розглянемо подвійний інтеграл в області  $S_h$ , що обмежуються замкненою кривою  $H(\xi, \eta) = h$ , тоді

$$\Psi(h) = \iint_{S_h} \varphi'_\xi(\xi) \varepsilon^n d\xi d\eta,$$

або в змінних  $x, y$

$$\Psi(c) = -\frac{1}{\alpha} \iint_{S_c} \left( \frac{V(x)}{x} \right)' dx dy,$$

де  $S_c$  – це область, обмежена циклами (3.2.3) із центром у точці  $x^*y^*$ .

Очевидно, що для виконання умови  $\Psi(c) = 0$  необхідно, щоб похідна функції  $W(x) = \frac{V(x)}{x}$  змінювала знак на відрізку  $[x_1, x_2]$ , де  $x_1, x_2$  – крайні точки циклу (3.2.3).

Щоб зрозуміти, для яких трофічних функцій виконується ця умова, побудуємо графіки функції  $W' = \left( \frac{V(x)}{x} \right)'$  для різних трофічних функцій (рис. 3.16).

З рис 3.16 видно, що тільки для трофічної функції другого типу функція  $W'_x$  змінює знак, тобто необхідна умова існування граничного циклу виконана лише для трофічної функції типу II.

Відсутність граничного циклу в системі (3.6.3) для трофічної функції типу I та III у п. 3.4 встановлена за допомогою критерію Дюлака.

Теорема Понтрягіна встановлює лише факт існування таких  $\varepsilon$ , при яких система (3.6.3) має граничний цикл, але не дає можливості знайти цей цикл.

Сам процес знаходження рівняння циклу та аналіз його стійкості в припущенні, що граничний цикл лежить у достатньо малому околі стаціонарної точки, описаний у [92].

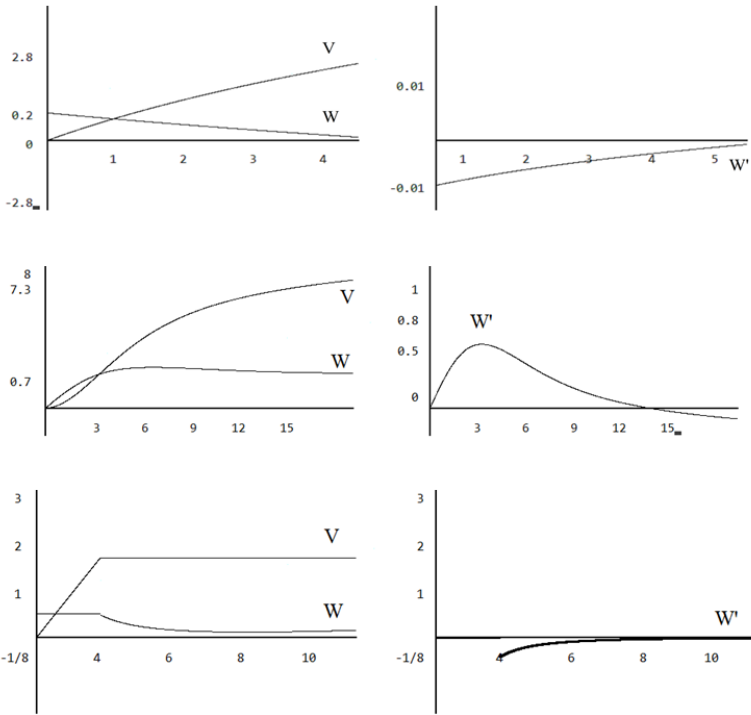


Рис. 3.16. Три типи трофічних функцій і відповідні їм графіки функцій  $W$  і  $W'$

### 3.7. Моделі збору урожаю в системі "хижак-жертва"

Нині часто розглядаються популяційні моделі, в яких враховуються економічні фактори з елементами відбору частини популяції у вигляді збору врожаю.

Знання основ одержання стабільного урожаю відновлювальних ресурсів має велике значення для раціонального ведення господарської діяльності людини, наприклад, при вилові риби, заготовці лісу чи відборі іншого відновлювального ресурсу. Незнання об'єму максимально гарантованого урожаю може легко обернутися катастрофою.

Навіть найпростіші моделі можуть виявити істотні екологічні й економічні проблеми, які повинні бути розглянуті більш складними та реалістичними моделями.

Розглянемо модель збору урожаю в системі "хижак-жертва". Візьмемо систему "хижак-жертва" в безрозмірних змінних (3.2.6) і вважатимемо, що збір урожаю відбувається в популяції жертви з інтенсивністю  $c$ . Тим самим прийдемо до моделі [118]

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x - xy - c, \\ \dot{y} &= -\alpha y + xy,\end{aligned}\tag{3.7.1}$$

де  $x(t)$  – чисельність жертви;  $y(t)$  – чисельність хижака;  $\alpha$  – числовий параметр.

Для системи (3.7.1) не можна знайти загальний розв'язок або загальний інтеграл, тому застосуємо якісні методи дослідження цієї системи. Стаціонарні розв'язки (3.7.1) знайдемо з такої системи рівнянь

$$\begin{aligned}x - xy - c &= 0, \\ -\alpha y + xy &= 0.\end{aligned}\tag{3.7.2}$$

З другого рівняння системи (3.7.2) маємо або  $y = 0$  або  $x = \alpha$ . Тоді з першого рівняння системи (3.7.2) при  $y = 0$  маємо  $x = c$ , а при  $x = \alpha$  одержуємо  $y = 1 - \frac{c}{\alpha}$ .

Отже, у випадку  $c > \alpha$  система в першому квадранті має єдину стаціонарну точку  $(c, 0)$ , а при  $c < \alpha$  – ще один стаціонарний стан  $(\alpha, 1 - \frac{c}{\alpha})$ .

Підставимо в системі (3.7.1)  $x = x^* + \xi$ ,  $y = y^* + \eta$ , де  $(x^*, y^*)$  – стаціонарна точка. Тоді, лінеаризуючи систему (3.7.1) в околі  $(x^*, y^*)$ , одержимо

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= (1 - y^*)\xi - x^*\eta, \\ \frac{d\eta}{dt} &= y^*\xi + (x^* - \alpha)\eta.\end{aligned}$$

Характеристичне рівняння цієї системи

$$\begin{vmatrix} 1 - y^* - \lambda & -x^* \\ y^* & x^* - \alpha - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

має вигляд

$$\lambda^2 - (1 - y^* + x^* - \alpha)\lambda + x^* + \alpha(y^* - 1) = 0.\tag{3.7.3}$$

Для стаціонарної точки  $x^* = c$ ,  $y^* = 0$  рівняння (3.7.3) має вигляд

$$\lambda^2 - (1 + c - \alpha)\lambda + c - \alpha = 0. \quad (3.7.4)$$

Рівняння (3.7.4) має два дійсних додатних корені  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$ . Отже, точка  $(c, 0)$  при  $c > \alpha$  є нестійким вузлом.

При  $c < \alpha$  рівняння (3.7.4) має корені різних знаків, оскільки добуток коренів  $\lambda_1 \cdot \lambda_2 = c - \alpha < 0$ , тому точка  $(c, 0)$  є сідлом.

Для стаціонарної точки  $x^* = \alpha$ ,  $y^* = 1 - \frac{c}{\alpha}$  рівняння (3.7.3) набуває вигляду

$$\lambda^2 - \frac{c}{\alpha}\lambda + \alpha - c = 0, \quad c < \alpha.$$

Таке рівняння має або дійсні додатні корені, або уявні корені з дійсними додатними частинами. Тобто точка  $(\alpha, 1 - \frac{c}{\alpha})$  є або нестійким вузлом, або нестійким фокусом. Це означає, що у випадку  $c < \alpha$  система має принаймні один періодичний стійкий розв'язок. Фазовий портрет при  $c = 0, 1$ ,  $\alpha = 3$  має такий вигляд (рис. 3.17).

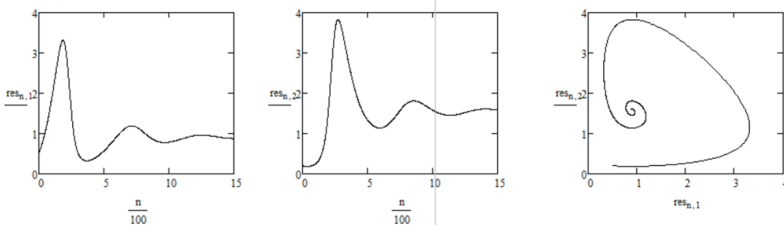


Рис. 3.17. Розв'язки та фазовий портрет системи (3.7.1) при  $c = 0, 5$ ,  $\alpha = 0, 9$ ,  $x_0 = 0, 5$ ,  $y_0 = 0, 2$

### 3.8. Моделі конкуренції

#### 3.8.1. Модель Вольтерри для двох конкурентів

В. Вольтерра для опису динаміки двох видів, які живуть на одній території і конкурують за загальний ресурс, запропонував таку модель [18]:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\varepsilon_1 - \gamma_1(x + y))x, \\ \frac{dy}{dt} &= (\varepsilon_2 - \gamma_2(x + y))y, \end{aligned} \quad (3.8.1)$$

де  $x(t)$ ,  $y(t)$  – чисельність двох конкурентів; додатні числа  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$  – інтенсивності народжуваності;  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$  – інтенсивності вимирання.

Заміною змінних

$$x = \varepsilon_1/\gamma_1 u, \quad y = \varepsilon_1/\gamma_1 v, \quad t = \tau/\varepsilon_1$$

система (3.8.1) зводиться до системи вигляду

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u(1 - (u + v)), \\ \dot{v} &= \gamma v(1 - \varepsilon(u + v)), \end{aligned} \quad (3.8.2)$$

де  $\gamma = \varepsilon_2/\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon = \varepsilon_1\gamma_2/(\varepsilon_2\gamma_1)$ .

Стационарні точки системи (3.8.2) знайдемо із системи

$$\begin{aligned} u(1 - (u + v)) &= 0, \\ \gamma v(1 - \varepsilon(u + v)) &= 0. \end{aligned} \quad (3.8.3)$$

Якщо  $\varepsilon \neq 1$ , то система (3.8.3) має три розв'язки

$$O(u = 0, v = 0), \quad P(u = 0, v = 1/\varepsilon), \quad Q(u = 1, v = 0).$$

Якобіан системи (3.8.2) – це матриця

$$A = \begin{pmatrix} 1 - (2u + v) & -u \\ -\gamma\varepsilon v & \gamma(1 - \varepsilon(u + 2v)) \end{pmatrix}.$$

У точках рівноваги матриця  $A$  набуває вигляду

$$\begin{aligned} A_1 = A(O) &= \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}, \quad A_2 = A(P) = \begin{pmatrix} 1 - 1/\varepsilon & 0 \\ -\gamma & -\gamma \end{pmatrix}, \\ A_3 = A(Q) &= \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 0 & \gamma(1 - \varepsilon) \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Для матриці  $A_1$  власні значення  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = \gamma$ , тому точка  $O(0, 0)$  є нестійким вузлом.

Матриця  $A_2$  має власні значення  $\lambda_1 = 1 - \frac{1}{\varepsilon}$ ,  $\lambda_2 = -\gamma$ . За умови, що  $\varepsilon < 1$   $\lambda_1$  має від'ємне значення, точка  $P$  є стійким вузлом, при  $\varepsilon > 1$  точка  $P$  є сідлом.

Матриця  $A_3$  має власні значення  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = \gamma(1 - \varepsilon)$ . При  $\varepsilon < 1$  значення  $\lambda_2 > 0$  і точка  $Q$  – сідло, при  $\varepsilon > 1$  точка  $Q$  – стійкий вузол.

Відповідні фазові портрети моделі (3.8.2) наведені на рис. 3.18.

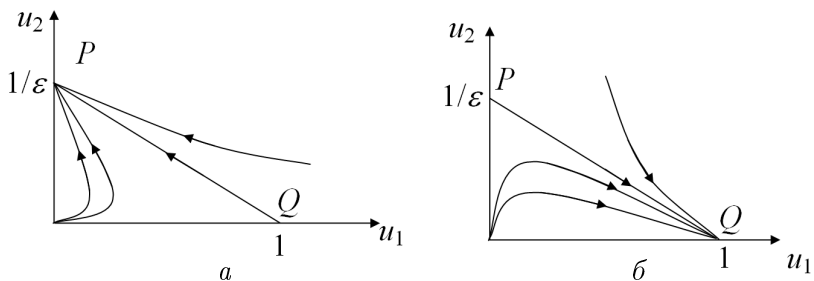


Рис. 3.18. Фазовий портрет системи (3.8.2):  $a - \varepsilon < 1$ ;  $b - \varepsilon > 1$

Дамо екологічну інтерпретацію одержаних результатів. В екологічних моделях відношення  $\varepsilon/\gamma$  називається коефіцієнтом пристосування. Якщо  $\varepsilon > 1$  ( $\frac{\varepsilon_1\gamma_2}{\varepsilon_2\gamma_1} > 1 \Rightarrow \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$ ), то перший вид більш пристосований, ніж другий. Якщо  $\varepsilon < 1$ , то, навпаки, другий вид більш пристосований. Тому проведені дослідження дозволяють стверджувати, що при  $\varepsilon \neq 1$  виживає вид із більшою пристосованістю, а інший – вмирає. Це і є принцип конкурентного виключення, відкритий Г. Гаузе (1910–1986, радянський біолог).

Згідно із законом Гаузе, два види, що займають екологічну нішу, не можуть стійко існувати поряд один з одним. Цей принцип Гаузе математично точно сформулював у своїй праці "Боротьба за існування" [20]. Його книга вважається однією з найвизначніших наукових праць в історії світової науки, виконаних ученим, молодшим за 25 років. Свій закон Гаузе підтвердив і експериментально в 1932 р. Праці Гаузе ще більш доказово підтвердили, що міжвидова конкуренція відіграє надзвичайно важливу роль у процесах утворення видів. Закон Гаузе як математичне твердження сформульовано та доведено в роботі [19].

У разі, коли  $\varepsilon = 1$  (коефіцієнт пристосовності однаковий), система (3.8.2) не дає відповіді про асимптотичну поведінку конкурентів, оскільки вона має безліч розв'язків  $u + v = 1$ , серед яких є точки  $P, Q$ , тобто  $P, Q$  – неізолювані стаціонарні точки.

### 3.8.2. Узагальнення моделі конкуренції

Розглянемо математичну модель конкуренції між двома видами. Нехай обидва види є автотрофами, тобто здатні розмно-



жуватися незалежно один від одного. Припустимо, що в ізоляції динаміка популяцій двох видів підпорядковується логістичному закону, тобто в популяціях існує внутрішньовидова боротьба (самообмеження). Взаємодію двох конкурентів опишемо згідно з гіпотезою "ефективних зустрічей". Математичною моделлю описаної системи є сукупність рівнянь вигляду [105]

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - \gamma_1 xy, \\ \dot{y} &= r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - \gamma_2 xy,\end{aligned}\tag{3.8.4}$$

де  $x(t)$ ,  $y(t)$  – чисельності двох конкурентів,  $r_1$ ,  $r_2$ ,  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2 = \text{const} > 0$ .

Застосуємо для аналізу системи (3.8.4) метод ізоклін. Для цього поділимо друге рівняння на перше:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\left(r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - \gamma_2 x\right)y}{\left(r_1 \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - \gamma_1 y\right)x}.\tag{3.8.5}$$

Виходячи з геометричного змісту похідної  $y' = \text{tg } \alpha$  ( $\alpha$  – кут нахилу дотичної до осі  $Ox$ ), бачимо, що рівняння (3.8.5) визначає поле напрямків, яке виділяє інтегральні криві рівняння (3.8.5). Крива, в кожній точці якої нахил поля один і той самий, тобто  $\text{tg } \alpha = \text{const}$ , називається ізокліною рівняння (3.8.5).

Знайдемо спочатку рівняння нуль-ізоклін. Якщо  $\frac{dy}{dx} = 0$ , то  $r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - \gamma_2 x = 0$ , або  $y = K_2 \left(1 - \frac{\gamma_2}{r_2} x\right)$ . Це лінія на площині, яку фазові траєкторії будуть перетинати горизонтально. Позначимо цю ізокліну цифрою 1. Якщо  $r_1 \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - \gamma_1 y = 0$ , або  $y = \frac{r_1}{\gamma_1} \left(1 - \frac{x}{K_1}\right)$ , то в цих точках поле напрямків вертикальне. Цю ізокліну позначимо цифрою 2. Точка перетину цих ліній (якщо вона існує) визначає стаціонарну точку, в протилежному разі – точку спокою або рівноваги.

Враховуючи рівняння (3.8.4), можна виставити напрями змінних  $x(t)$ ,  $y(t)$  поза лініями 1 та 2 (рис. 3.19). Наприклад, під лінією 1 маємо, що  $r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - \gamma_2 x > 0$ , а отже,  $\frac{dy}{dt} > 0$  і  $y(t)$  зростає.

Лінії 1 та 2 можуть бути розміщені на площині чотирма різними способами. Ці лінії поділять площину на кілька областей. Визначаючи в кожній області поле напрямків, ми зможемо провести фазові траєкторії. Різні наслідки конкурентної боротьби між популяціями залежно від коефіцієнтів системи наведені на рис. 3.20 (осциляційні режими відсутні).

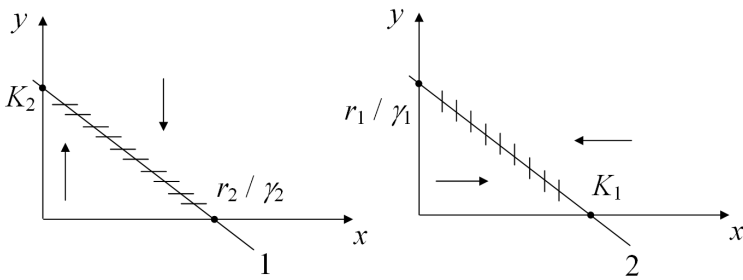


Рис. 3.19. Напрями зміни фазових змінних  $x(t)$ ,  $y(t)$

Наприклад, перший вид повністю витісняє другий, якщо  $r_1/\gamma_1 > K_2$  і  $K_1 > \frac{r_2}{\gamma_2}$  (рис. 3.20, а). Рис. 3.20, в показує, що два конкуренти можуть співіснувати за умови  $\frac{r_1}{\gamma_1} > K_2$ ,  $\frac{r_2}{\gamma_2} > K_1$ . Якщо будуть виконані протилежні умови, то знову виживає лише один вид, і яка популяція витісняє іншу залежить від початкових умов (рис. 3.20, г). Тут положення рівноваги є вже нестійкою сідловою точкою.

Схожі режими реалізуються і в інших моделях системи двох конкурентів.

Незважаючи на простоту, модель конкуренції (3.8.4) має практичне застосування. В [17] описано факт застосування моделі (3.8.4) для аналізу конкурентної боротьби між двома видами комарів у Північній Америці.

Ця модель може застосовуватися не тільки для опису конкуренції між двома біологічними угрупованнями, а й для дослідження конкуренції комерційних компаній, боротьби партій за фінансові ресурси тощо.

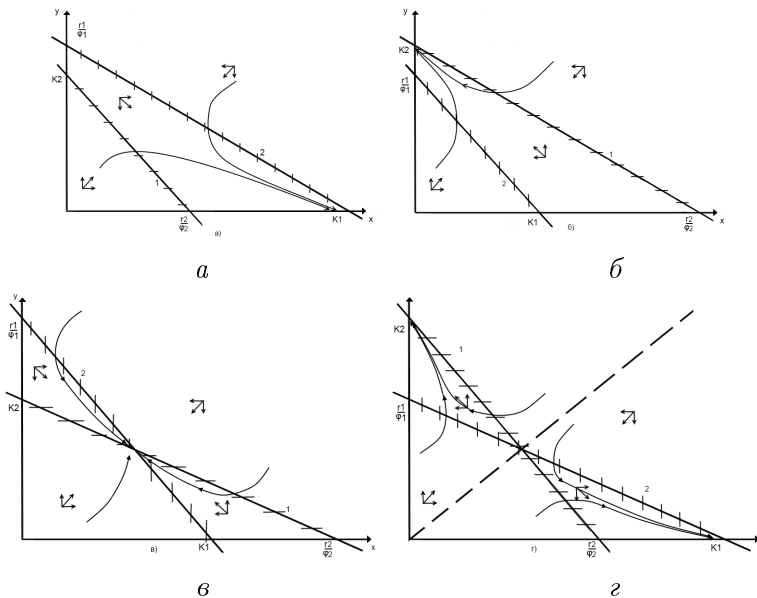


Рис. 3.20. Фазові портрети системи (3.8.4)

Для проведення аналізу системи (3.8.4) методом лінеаризації доцільно перейти до безрозмірних змінних і записати систему у вигляді

$$\dot{u} = u(1 - u - \alpha v), \quad \dot{v} = v(\gamma - u - \beta v). \quad (3.8.6)$$

Заміну змінних і аналіз системи (3.8.6) за першим наближенням виконайте самостійно. Побудуйте параметричний портрет системи (3.8.6) та її фазові портрети.

Зауважимо, що можна будувати точніші математичні моделі взаємодії популяцій, які враховуватимуть складні картини взаємодії як за часом, так і в просторі, нерівномірність розподілу чисельності популяцій на займаній території, неоднорідність властивостей особин, зовнішні дії тощо. Для пошуку розв'язків таких задач необхідно використовувати числові методи, при цьому, як показали наведені вище приклади, потрібно обов'язково виконувати якісний аналіз моделей. Цю інформацію можна використати не тільки для екологічної інтерпретації, але й при тестуванні числових прикладів.

### 3.9. Моделі симбіозу

Розрізняють симбіотичні відношення двох типів:

- 1) протокооперація, при якій взаємодія вигідна обом видам, але не є обов'язковою, і кожна популяція може існувати окремо;
- 2) мутуалізм, при якому міжпопуляційні взаємодії обов'язкові, бо без такої взаємодії кожний вид вимирає.

#### 3.9.1. Протокооперація

Припустимо, що динаміка чисельності двох популяцій без взаємодії (при відсутності іншого виду) описуються логістичним рівнянням, коефіцієнти якого різні для двох популяцій. Відношення протокооперації за гіпотезою про ефективні зустрічі опишемо, як і в моделі хижак–жертва, білінійними доданками зі знаком плюс. Тоді математична модель, що описує протокооперацію, має вигляд [7, 8]

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= r_1 x \frac{K_1 - x}{K_1} + \gamma_1 xy, \\ \frac{dy}{dt} &= r_2 y \frac{K_2 - y}{K_2} + \gamma_2 xy.\end{aligned}\quad (3.9.1)$$

Заміна змінних  $t = \tau/r_1$ ,  $x = K_1 u$ ,  $y = K_2 v$  переводить (3.9.1) в

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= u(1 - u + p_1 v), \\ \frac{dv}{dt} &= \gamma v(1 - v + p_2 u),\end{aligned}\quad (3.9.2)$$

де  $\gamma = r_2/r_1$ ,  $p_1 = \gamma_1 K_1 K_2/r_1$ ,  $p_2 = \gamma_2 K_1 K_2/r_2$ .

Система рівнянь нуль-ізоклін дає можливість знайти точки рівноваги системи (3.9.2).

$$\begin{aligned}u(1 - u + p_1 v) &= 0, \\ \gamma v(1 - v + p_2 u) &= 0.\end{aligned}\quad (3.9.3)$$

Ця система у випадку  $p_1 p_2 < 1$  має чотири розв'язки:

$$O(0, 0), A_1(1, 0), A_2(0, 1), A_3\left(\frac{1 + p_1}{1 - p_1 p_2}, \frac{1 + p_2}{1 - p_1 p_2}\right).$$

Якщо  $p_1 p_2 > 1$ , то система має лише три перших стани рівноваги.

Позначимо через  $(u^*, v^*)$  стаціонарну точку, тоді якобіан в околі цієї точки має вигляд

$$A = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* + p_1 v^* & p_1 u^* \\ \gamma p_2 v^* & \gamma(1 + p_2 u^*) - 2\gamma v^* \end{pmatrix}.$$

Розглянемо матрицю  $A$  в околі всіх стаціонарних точок і за характеристичними коренями визначимо тип особливої точки.

Для точки  $O(0, 0)$  матриця  $A$  має вигляд

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

Для неї характеристичні значення  $\lambda_1 = \gamma > 0$ ,  $\lambda_2 = 1 > 0$ . Отже, точка  $(0, 0)$  – нестійкий вузол.

Для точки  $A_1(1, 0)$ ,  $A_2(0, 1)$  якобіани мають відповідно вигляди

$$A = \begin{pmatrix} -1 & p_1 \\ 0 & \gamma(1 + p_2) \end{pmatrix}, \quad A = \begin{pmatrix} p_1 & 0 \\ \gamma p_2 & -\gamma \end{pmatrix}.$$

Характеристичні корені цих матриць дійсні різні, тому точки  $A_1$  і  $A_2$  є сідлом.

Для точки  $A_3$  матриця Якобі набуває вигляду

$$A = \begin{pmatrix} -\frac{1+p_1}{1-p_1 p_2} & p_1 \frac{1+p_1}{1-p_1 p_2} \\ \gamma p_2 \frac{1+p_2}{1-p_1 p_2} & -\gamma \frac{1+p_2}{1-p_1 p_2} \end{pmatrix}.$$

Характеристичні корені знаходяться з рівняння

$$\lambda^2 - \text{tr}(A) \cdot \lambda + \det A = 0,$$

де

$$\begin{aligned} \text{tr}(A) &= -\left( \frac{1+p_1}{1-p_1 p_2} + \gamma \frac{1+p_2}{1-p_1 p_2} \right) < 0, \\ \det A &= \gamma \frac{(1+p_1)(1+p_2)}{1-p_1 p_2} (1-p_1 p_2) > 0. \end{aligned}$$

Тому, за теоремою Вієта, маємо  $\lambda_1 < 0$ ,  $\lambda_2 < 0$  і точка  $A_3$  є стійким вузлом.

Фазові портрети системи (3.9.2) подані на рис. 3.21.

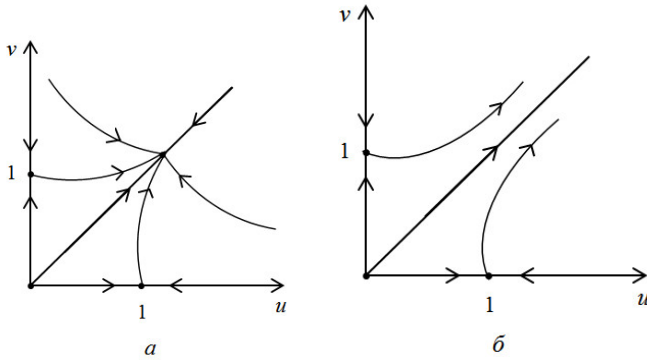


Рис. 3.21. Фазові портрети системи (3.9.2)  
 $a - p_1p_2 < 1$ ;  $b - p_1p_2 > 1$

Дамо екологічну інтерпретацію одержаних результатів. При  $p_1p_2 < 1$  існує єдиний нетривіальний стан стійкої рівноваги (рис. 3.20,  $a$ ), що відповідає співіснуванню двох видів. При цьому стаціонарне значення двох популяцій більше за стан рівноваги при відсутності взаємодії. В цьому і проявляється позитивний для двох популяцій характер взаємодії типу протокооперація.

При  $p_1p_2 > 1$  стійкої рівноваги не існує і дві популяції при будь-яких початкових умовах необмежено зростають, незважаючи на наявність внутрішньовидової конкуренції в кожній популяції за логістичним законом.

Вплив кооперації в рамках моделі (3.9.1) показує, що позитивний ефект протокооперації може домінувати над від'ємним ефектом внутрішньовидової конкуренції. Це свідчить про обмежену область застосування моделі (3.9.1).

Для більш реалістичних моделей за аналогією з моделлю хижак–жертва потрібно враховувати ефект насичення. Тоді система, що описує динаміку взаємодіючих популяцій за типом протокооперацій, з урахуванням ефекту насичення має вигляд [7, 8]

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= r_1x \frac{K_1 - x}{K_1} + \frac{\gamma_1xy}{1 + a_1y}, \\ \frac{dy}{dt} &= r_2y \frac{K_2 - y}{K_2} + \frac{\gamma_2xy}{1 + a_2x}, \end{aligned} \quad (3.9.4)$$

де додатково  $a_1, a_2$  – коефіцієнти насичення.

Такий вид моделі враховує той факт, що при необмеженому зростанні чисельності популяції, наприклад другого виду, питома швидкість зростання першого виду зростає, але обмежена.

Взаємне розміщення нуль-ізоклін якісно збігається з їх розміщенням для системи (3.9.2), а фазовий портрет має вигляд, зображений на рис. 3.20, *a*. Тобто існує нетривіальний глобальний стійкий стан рівноваги, що відповідає співіснуванню видів.

### 3.9.2. Мутуалізм

Динаміку популяцій, що взаємодіють за типом мутуалізму, можна в першому наближенні описати системою

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\varepsilon_1 x + \gamma_1 xy, \\ \frac{dy}{dt} &= -\varepsilon_2 y + \gamma_2 xy. \end{aligned} \quad (3.9.5)$$

У цій системі зроблено припущення, що кожний із видів без взаємодії експоненціально вимирає. Система (3.9.5) має два стаціонарних стани  $O(0, 0)$ ,  $C\left(\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}\right)$ . Перший із них стійкий вузол, а точка  $C$  є сідлом. Фазовий портрет системи (3.9.5) зображений на рис. 3.22.

Фазовий простір системи сепаратрисою точки  $C$  ділиться на дві області.

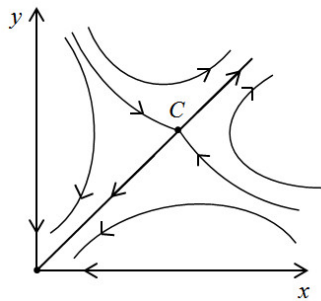


Рис. 3.22. Фазовий портрет системи (3.9.5)

В області, що прилягає до початку координат, фазові траєкторії прямують до нуля (обидві популяції вимирають) при будь-яких початкових умовах, що належать цій області.

Якщо початкові умови достатньо великі (потрапляють в іншу область), то популяції необмежено зростають.

Для більш реалістичного опису динаміки двох мутуалістичних популяцій у систему (3.9.5) вводять фактор внутрішньовидової конкуренції і враховують ефект насичення популяцій. Тим самим приходимо до системи

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -\varepsilon_1 x - \beta_1 x^2 + \frac{\gamma_1 xy}{1 + a_1 y}, \\ \frac{dy}{dt} &= -\varepsilon_2 y - \beta_2 y^2 + \frac{\gamma_2 xy}{1 + a_2 x}.\end{aligned}\quad (3.9.6)$$

Стаціонарні стани системи (3.9.6) знаходяться із системи рівнянь

$$\begin{aligned}x \left( -\varepsilon_1 - \beta_1 x + \frac{\gamma_1 y}{1 + a_1 y} \right) &= 0, \\ y \left( -\varepsilon_2 - \beta_2 y + \frac{\gamma_2 x}{1 + a_2 x} \right) &= 0.\end{aligned}\quad (3.9.7)$$

Очевидно, що ця система має нульовий стаціонарний стан і він стійкий. У цьому випадку обидві популяції вимирають при будь-яких початкових умовах.

Як видно з графічного зображення функцій (рис. 3.23)

$$y(x) = \frac{1}{\beta_2} \left( -\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2 x}{1 + a_2 x} \right), \quad x(y) = \frac{1}{\beta_1} \left( -\varepsilon_1 + \frac{\gamma_1 y}{1 + a_1 y} \right),$$

система (3.9.7) може не мати нетривіальних стаціонарних станів, або мати два таких стани, які можуть зливатися в один.

У випадку існування двох стаціонарних станів фазовий портрет системи (3.9.6) має вигляд, зображений на рис. 3.24.

Як видно з рис. 3.24, при малих початкових значеннях, які лежать нижче сепаратриси  $C$ , популяції приречені на вимирання.

Для початкових значень, що знаходяться вище сепаратриси точки  $C$ , встановлюється стан стійкого співіснування обидвох популяцій.



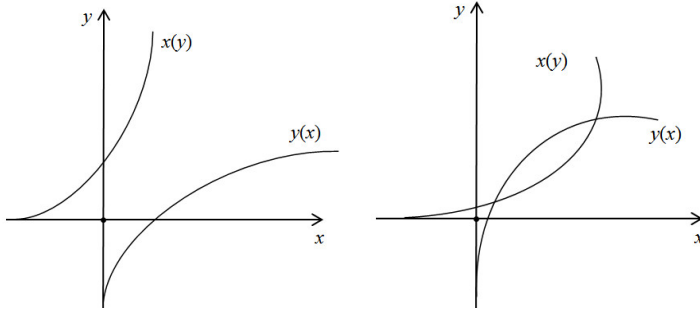


Рис. 3.23. Графіки функцій  $x(y)$  та  $y(x)$

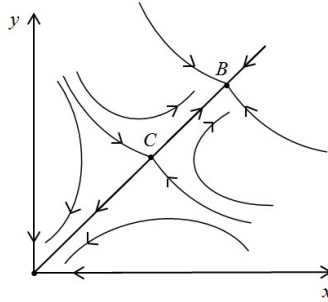


Рис. 3.24. Фазовий портрет системи (3.9.6)

З наведених досліджень видно, що симбіотичні взаємозв'язки викликають стійке співіснування популяцій.

Розглянемо більш загальний випадок системи популяційної динаміки

$$\dot{x} = x f_1(x, y), \quad \dot{y} = y f_2(x, y), \quad x, y \in \mathbb{R}_2^+. \quad (3.9.8)$$

Для того, щоб система (3.9.8) описувала відношення симбіозу, необхідно, щоб

$$\frac{\partial f_1}{\partial y} \geq 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial x} \geq 0,$$

тобто швидкість росту кожної з популяцій збільшується при зростанні другої популяції.

Такі системи в літературі називаються кооперативними [84]. Для кооперативних систем правильне наступне твердження.

**Теорема 3.1.** *Траєкторії двовимірної кооперативної системи або збігаються до положення рівноваги, або прямують до нескінченності.*

**Доведення.** Позначимо перший квадрант через  $\mathbb{R}_2^+$ . Якщо  $\dot{x}(t_0), \dot{y}(t_0) \in \mathbb{R}_2^+$  для деякого  $t_0 \in \mathbb{R}$ , то  $\dot{x}(t), \dot{y}(t) \in \mathbb{R}_2^+$  для всіх  $t > t_0$ ; якщо, наприклад,  $\dot{x}(t) = 0$ , а  $\dot{y}(t) \geq 0$ , то

$$\ddot{x} = \frac{\partial f_1}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial f_1}{\partial y} \dot{y} \geq 0,$$

а отже,  $\dot{x}$  не може стати від'ємною, тому компоненти  $x(t)$ ,  $y(t)$  монотонні та збігаються до стану рівноваги або прямують до нескінченності.

Загальний вигляд системи Лотки–Вольтерри на площині має вигляд

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(r_1 + a_{11}x + a_{12}y), \\ \dot{y} &= y(r_2 + a_{21}x + a_{22}y). \end{aligned} \quad (3.9.9)$$

Щоб система (3.9.9) описувала відношення симбіозу, необхідно, щоб  $a_{12} > 0$ ,  $a_{21} > 0$ . Тоді, згідно з теоремою 3.1, система (3.9.9) має два топологічно нееквівалентних портрети: всі розв'язки системи (3.9.9), що починаються в  $\mathbb{R}_2^+$ , необмежено зростають, якщо  $a_{12}a_{21} > a_{11}a_{22}$ , в протилежному випадку ( $a_{12}a_{21} < a_{11}a_{22}$ ) існує стан рівноваги  $(x^*, y^*)$ , який є глобально асимптотично стійкий (довести самостійно).

### 3.10. Модель взаємодії забруднення і природи

Припустимо, що існує джерело забруднення природного середовища. Від джерела забруднення відбувається викид забруднення в довкілля. З іншого боку, концентрація забруднення зменшується, оскільки відбувається дисипація забруднення й довкілля абсорбує і поглинає його.

Припустимо, що загальний фон забруднення і стан довкілля можна охарактеризувати числовими величинами, а саме концентрацією забруднення  $x(t)$  і густиною біомаси  $y(t)$ . Припустимо, що існує постійне джерело забруднення, тоді процес емісії забруднення можна описати диференціальним рівнянням

$$\dot{x} = a - bx,$$

де  $a$  – потужність джерела забруднення за одиницю часу,  $b$  – коефіцієнт лінійної ліквідації забруднення.

Припустимо, що забруднення знаходиться в постійній взаємодії з навколишнім середовищем, результатом якої є очищення від бруду. Тоді процес взаємодії "забруднення–природа" описується системою диференціальних рівнянь [17]:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= a - bx - f(x, y), \\ \dot{y} &= g(y) - h(x, y),\end{aligned}\tag{3.10.1}$$

де  $f(x, y) \geq 0$  – функція, що описує абсорбування і переробку бруду самою природою;  $g(y)$  – член, що описує динаміку стану навколишнього середовища при відсутності забруднення;  $h(x, y)$  – функція, що описує деструктивні дії забруднення на природу.

Поведінку природи при відсутності забруднення опишемо логістичним рівнянням, а для функціональних залежностей взаємодії забруднення і природи візьмемо білінійні співвідношення:

$$f(x, y) = cxy, \quad h(x, y) = dxy.$$

При зроблених припущеннях модель взаємодії забруднення набуває вигляду

$$\dot{x}a - bx - cxy, \quad \dot{y} = ry \left(1 - \frac{y}{K}\right) - dxy.$$

Зробимо заміну змінних

$$x = \frac{bu}{d}, \quad y = \frac{bv}{c}, \quad t = b\tau, \quad \alpha = \frac{ad}{b^2}, \quad u_0 = \frac{r}{b}, \quad p = \frac{r}{cK}$$

і перейдемо до безрозмірних змінних.

Одержимо простішу модель взаємодії забруднення з природним середовищем:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \alpha - u - uv, \\ \dot{v} &= v(u_0 - u) - pv^2,\end{aligned}\tag{3.10.2}$$

де  $\alpha$  – параметр, що характеризує потужність джерела забруднення;  $u_0$  – гранично допустима концентрація забруднення для даної

екосистеми (якщо  $u > u_0$ , то  $\dot{v} < 0$  і природа вимирає);  $p$  – коефіцієнт внутрішньовидової конкуренції.

Фактично система (3.10.2) є системою "хижак–жертва", де жертвою виступає забруднення (не біологічний об'єкт), а хижаком – біологічно активне природне середовище.

Простором станів системи (3.10.2) логічно вважати множину  $\mathbb{R}_+^2$ , яка є додатно інваріантна. Пряма  $v = 0$  є фазовою траєкторією.

Система (3.10.2) має три точки рівноваги:

$$\begin{aligned} A_1 &= (\alpha, 0), \\ A_2 &= \left( \frac{u_0 + p + Q}{2}, \frac{u_0 - p - Q}{2p} \right), \\ A_3 &= \left( \frac{u_0 + p - Q}{2}, \frac{u_0 - p + Q}{2p} \right), \end{aligned}$$

де  $Q = \sqrt{(u_0 + p)^2 - 4\alpha p}$ . Положення рівноваги  $A_2, A_3$  існують, якщо  $(u_0 + p)^2 - 4\alpha p > 0$ . Матриця Якобі системи (3.10.2) має вигляд

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} -1 - v & -u \\ -v & u_0 - u - 2pv \end{pmatrix}.$$

Для точки  $A_1(\alpha)$  яacobіан

$$J(A_1) = \begin{pmatrix} -1 & -\alpha \\ 0 & u_0 - \alpha \end{pmatrix}.$$

Отже, якщо  $u_0 > \alpha$ , то  $A_1$  – сідло, в протилежному випадку ( $u_0 < \alpha$ )  $A_1$  – стійкий вузол.

Для аналізу решти положень рівноваги побудуємо параметричний портрет системи (3.10.2). Для цього на площині зафіксуємо один із параметрів, а саме  $u_0$ , тоді область допустимих значень параметрів  $\alpha$  і  $p$  лініями  $\alpha = u_0$  і  $\alpha = \frac{(u_0 + p)^2}{4p}$  розбивається на 4 множини (рис. 3.25). Рівняння другої лінії взято з умови існування точок рівноваги  $A_2$  і  $A_3$ , тобто з умови  $Q \geq 0$ .

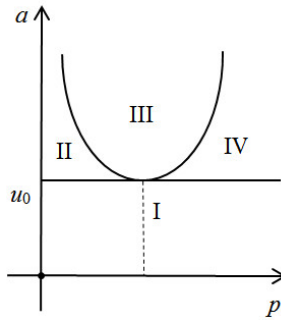


Рис. 3.25. Параметричний портрет системи (3.10.2)

В області III існує тільки стаціонарна точка  $A_1$  і, оскільки для неї маємо виконання умови  $\alpha > u_0$ , то  $A_1$  – стійкий вузол. Область III задається нерівністю  $\alpha > \frac{(u_0 + p)^2}{4p}$ .

В області I точка  $A_1$  – сідло,  $A_3 \in \mathbb{R}_2^+$  – стійкий вузол,  $A_2 \notin \mathbb{R}_2^+$ .

В області II  $A_1$  – стійкий вузол,  $A_2$  – сідло,  $A_3$  – стійкий вузол.

В області IV  $A_1$  – стійкий вузол,  $A_2, A_3 \notin \mathbb{R}_2^+$ .

Доведемо, наприклад, твердження про область II (для інших областей дослідження провести самостійно). Область II задається нерівностями

$$p < u_0, \quad \alpha > u_0, \quad \alpha < \frac{(u_0 + p)^2}{4p}. \quad (3.10.3)$$

Із системи (3.10.2) знайдемо  $\frac{dv}{du}$ :

$$\frac{dv}{du} = \frac{v(u_0 - u) - pv^2}{\alpha - u - uv} = \frac{v(u_0 - u - pv)}{\alpha - u - uv}. \quad (3.10.4)$$

Нуль-ізокліни системи (3.10.2) визначаються з рівнянь

$$L_1 = \left\{ (uv) : v = \frac{\alpha}{u} - 1 \right\}, \quad L_2 = \left\{ (uv) : v = \frac{u_0 - u}{p} \right\},$$

$$L_3 = \{ (uv) : v = 0 \}.$$

Точки перетину лінії  $L_1$  з  $L_2$  чи з  $L_3$  визначають точки рівноваги. Області, на які розбивають ізокліни першу чверть у просторі  $u, v$ , характеризуються постійністю похідних  $\dot{u}, \dot{v}$ .

Нехай параметри  $\alpha, p$  належать області II, тобто виконуються нерівності (3.10.3), тоді лінії  $L_1, L_2, L_3$  мають вигляд, зображений на рис. 3.26.

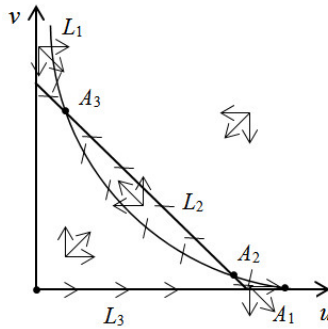


Рис. 3.26. Напрями зміни фазових змінних  $u, v$

Вище лінії  $L_1$   $\dot{u} < 0 \Rightarrow u(t)$  – спадає, нижче лінії  $L_1$   $\dot{u} > 0 \Rightarrow u(t)$  – зростає.

Вище лінії  $L_2$   $\dot{v} < 0 \Rightarrow v(t)$  – спадає, нижче лінії  $L_2$   $\dot{v} > 0 \Rightarrow v(t)$  – зростає.

На основі напрямів побудуємо фазові траєкторії системи (3.10.2) для параметрів  $\alpha, u_0$ , що належать області II (рис. 3.27).

Аналогічно можна побудувати фазові портрети системи (3.10.2) для параметрів  $\alpha, p$  з областей I, III, IV (рис. 3.28).

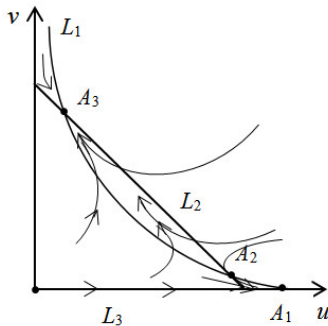


Рис. 3.27. Фазові траєкторії системи (3.10.2) у випадку, коли параметри  $\alpha, p$  належать області II.  $A_3$  – стійкий вузол,  $A_2$  – сідло,  $A_1$  – стійкий вузол

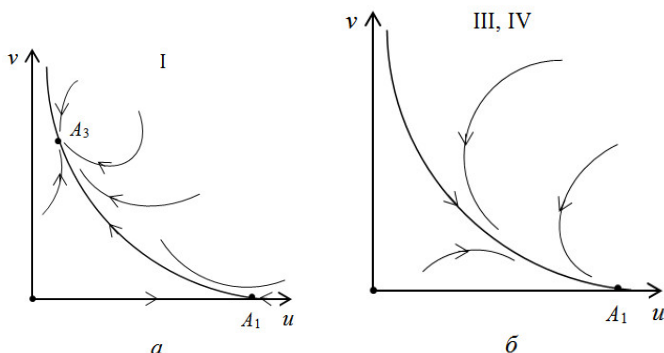


Рис. 3.28. Фазові портрети системи (3.10.2) у випадку, коли параметри  $(\alpha, p) \in$  області IV – а і  $(\alpha, p) \in$  області III – б

Якщо параметри  $\alpha, p$  системи (3.10.2) належать області I, то всі траєкторії, які починаються в  $\mathbb{R}_2^+$  (за винятком точки  $A_1$ ), прямують до  $A_3$  при  $t \rightarrow \infty$  (рис. 3.28, а). В областях III, IV параметрів  $\alpha, p$  існує єдиний атрактор  $A_1$  (рис. 3.28, б).

Отже, запропонована модель взаємодії забруднення з довкіллям, що описується рівняннями (3.10.2), відображає три варіанти взаємодії: або між концентрацією забруднення і біомасою встановлюється рівновага  $A_3$ , або рівновага  $A_1$  (природа знищена), або рівновага  $A_3$  чи  $A_1$  в залежності від початкових умов задачі (3.10.2).

Як модель впливу довкілля на забруднення було запропоновано білінійний вираз  $f(E, P) = cEP$ . Але із загальних міркувань зрозуміло, що така залежність далека від реальності (чим вища забрудненість, тим більше переробляє природа, що неправильно). Тому необхідно модифікувати модель так, щоб врахувати цей факт. Для цього можна використати одну з трофічних функцій, що описує процес насичення, наприклад

$$f(E, P) = cEP/(A + P).$$

Тоді, якщо (3.10.2) привести до безрозмірних змінних, одержимо

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \alpha - u - \frac{uv}{\lambda + u}, \\ \dot{v} &= v(u_0 - u) - pv^2, \end{aligned}$$

де  $\lambda > 0$  описує вплив природи на забруднення: чим  $\lambda$  більше, тим менше забруднень поглинає природа і навпаки.

Аналізуючи розміщення нуль-ізоклін, можна показати, що існує одне або три положення рівноваги, і дослідити їх стійкість (виконати самостійно).

### 3.11. Стохастичні моделі популяційної динаміки

Функціонування біологічних угруповань, як правило, супроводжується випадковими збуреннями. Врахування випадкових збурень приводить до необхідності використовувати математичний апарат теорії ймовірності та теорії випадкових процесів.

Процес вивчення динаміки популяцій може починатися з дослідження ідеальної моделі без урахування випадкових факторів. На наступному кроці включають до розгляду додаткові ефекти, які виникають при врахуванні випадкових флуктуацій, і оцінюють вплив випадкових процесів на динаміку популяції. У багатьох випадках випадкові збурення якісно змінюють картину.

Насамперед дослідників популяційної динаміки цікавлять стохастичні атрактори систем із випадковими збуреннями. Під дією стохастичних збурень випадкові траєкторії покидають атрактор детермінованої системи і формують навколо нього деякий пучок. Завдяки стійкості атрактора густина розподілу ймовірності випадкових станів у цьому пучку стабілізується. Стаціонарний імовірнісний розподіл, що встановлюється, визначає стохастичний атрактор.

Розглянемо детерміновану нелінійну систему диференціальних рівнянь вигляду

$$dx = f(x)dt, \quad x, f \in \mathbb{R}^n, \quad (3.11.1)$$

де  $f(x)$  – досить гладка вектор-функція.

Нехай система (3.11.1) має атрактор  $M \subset \mathbb{R}^n$ .  $M$  – інваріантна множина для (3.11.1), обмежена й замкнута.

Припустимо, що  $M$  – експоненціально стійка. Це означає, що для малого околу  $U$  множини  $M$  знайдуться константи  $K > 0$ ,  $l > 0$ , такі, що для довільного розв'язку  $x(t)$  системи (3.11.1) з початковою умовою  $x(0) = x_0 \in U$  при всіх  $t \geq 0$  виконується



нерівність

$$\|\Delta(x(t))\| \leq Ke^{-lt}\|\Delta(x_0)\|,$$

де  $\Delta x = x - \gamma(x)$ ,  $\gamma(x) = \arg \min_{y \in M} \|x - y\|$ ,  $\|\cdot\|$  – евклідова норма;  $\gamma(x)$  – найближча до  $x$  точка атрактора  $M$ ;  $\Delta x$  – вектор відхилення  $x$  від  $M$ .

Поряд із (3.11.1) розглянемо відповідну стохастичну систему рівнянь Іто

$$dx = f(x)dt + \varepsilon\sigma(x)dw(t), \quad (3.11.2)$$

де  $w(t)$  –  $n$ -вимірний стандартний вінерівський процес;  $\sigma(x)$  – достатньо гладка  $n \times n$ -матрична функція, що задає залежність випадкових збурень від стану системи;  $\varepsilon$  – параметр інтенсивності збурень.

Функція  $w(t)$  називається  $n$ -вимірним стандартним вінерівським процесом, якщо її прирости  $\Delta w_i = w(t_{i+1}) - w(t_i)$  для неперетинних часових відрізків незалежні й розподілені за нормальним законом

$$E\Delta w_i = 0, \quad E\Delta w_i \Delta w_i^T = |t_{i+1} - t_i|I,$$

де  $I$  – одинична матриця.

У результаті дії невироджених шумів ( $\sigma(x)|_M \neq 0$ ) випадкові траєкторії системи (3.11.2) покидають детермінований аттрактор  $M$  і формують навколо нього деякий пучок.

Як приклад розглянемо модель динаміки ізольованої популяції

$$\dot{x} = \alpha x - \beta x - \gamma x^2.$$

При  $\alpha > \beta$ ,  $\gamma > 0$  існує стійкий стан рівноваги  $\bar{x} = \frac{\alpha - \beta}{\gamma}$ . При  $\alpha = 2$ ,  $\beta = 1$ ,  $\gamma = 1$   $\bar{x} = 1$ .

Якщо врахувати випадкові фактори, що впливають на поведінку популяції, то динаміка популяції визначатиметься з рівняння [23]

$$\dot{x} = \alpha x - \beta x - \gamma x^2 + \sigma \dot{w}(t), \quad (3.11.3)$$

де  $w(t)$  – одновимірний вінерівський процес.

Розв'язки цього рівняння при  $\alpha = 2$ ,  $\beta = 1$ ,  $\gamma = 1$  з початковою умовою  $x_0 = 0,5$  ( $x_0 = 1$  збігається з точкою рівноваги  $\bar{x} = 1$ ) при збуреннях різної інтенсивності наведені на рис. 3.29.

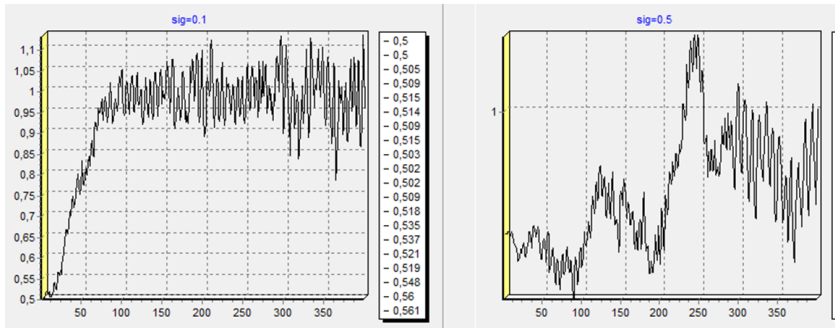


Рис. 3.29. Динаміка розв'язків рівняння (3.11.3)

Складніший приклад – це двовимірна система "хижак-жертва" з обмеженістю ресурсів для жертви. Ця система має вигляд

$$\dot{x} = \alpha x - xy - x^2, \quad \dot{y} = -y + xy, \quad \alpha > 0.$$

При  $\alpha > 1$  система має нетривіальний стан рівноваги  $\bar{x} = 1$ ,  $\bar{y} = \alpha - 1$ , який при  $1 < \alpha < 1,25$  є стійким вузлом, а при  $\alpha > 1,25$  – стійким фокусом.

Якщо врахувати зовнішні випадкові збурення, то така система задається рівняннями [11]

$$\dot{x} = \alpha x - xy - x^2 + \sigma \dot{w}_1, \quad \dot{y} = -y + xy + \sigma \dot{w}_2, \quad \alpha > 0, \quad (3.11.4)$$

де  $w_1(t)$ ,  $w_2(t)$  – незалежні вінерівські процеси.

На рис. 3.30 показані траєкторії системи (3.11.4) при  $x_0 = 1$ ,  $y_0 = 1$ , які при  $\alpha = 2$  збігаються з положенням рівноваги.

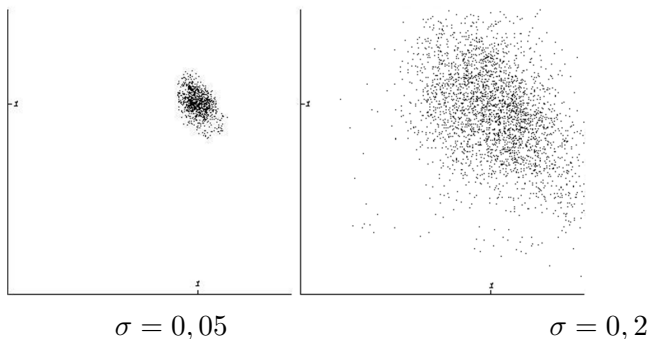


Рис. 3.30. Динаміка розв'язків системи (3.11.4)

Розглянемо тепер вплив випадкових збурень на систему "хижак–жертва" з насиченням хижака. Детермінована модель має вигляд

$$\dot{x} = x - \frac{x}{1+x}y - \gamma x^2, \quad \dot{y} = -y + 2\frac{x}{1+x}y.$$

Відомо, що при  $0 < \gamma < \frac{1}{3}$  ця система має нестійку точку спокою  $(1, 2 - 2\gamma)$ . Траєкторії, що відходять від неї, намотуються на граничний цикл. Незалежно від початкових значень, система з часом переходить у режим коливань постійної частоти.

Внесемо в цю систему випадкові збурення. Тоді динаміка популяції буде визначатися рівняннями [11]

$$\dot{x} = x - \frac{x}{1+x}y - \gamma x^2 + \sigma \dot{w}_1, \quad \dot{y} = -y + 2\frac{x}{1+x}y + \sigma \dot{w}_2, \quad (3.11.5)$$

де  $w_1(t)$ ,  $w_2(t)$  – незалежні вінерівські процеси.

На рис. 3.31 зображені стохастичні траєкторії цієї системи при  $\gamma = 0,3$  із початковими даними на граничному циклі для збурень різної інтенсивності.

Завдяки стійкості граничного циклу випадкова траєкторія хоча й покидає його, але продовжує рухатися в його околі, формуючи пучок. Розкид траєкторій залежить від інтенсивності збурення.

Дослідження впливу стохастичних збурень шляхом числового моделювання випадкових траєкторій вимагає значних комп'ютерних ресурсів, особливо коли необхідно одержати репрезентативні вибірки.

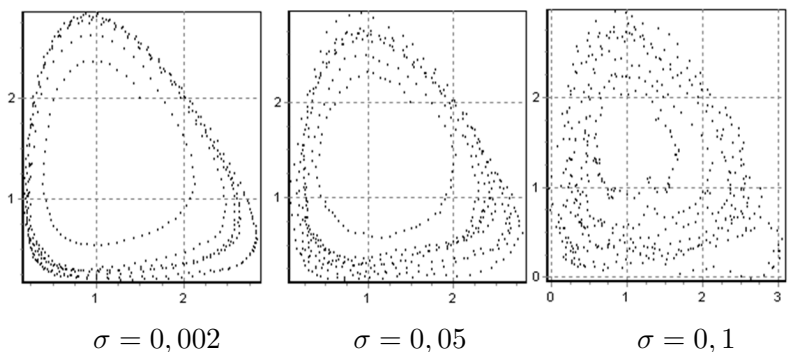


Рис. 3.31. Динаміка розв'язків системи (3.11.5)

Для вивчення ймовірнісних розподілів траєкторій у пучку можна застосовувати й аналітичні методи. Повний імовірносний опис випадкових траєкторій у термінах густини ймовірності дається рівнянням Фокера–Планка–Колмогорова (ФПК). Якщо нас не цікавить характер перехідного процесу, а основний інтерес маємо до режимів, що встановилися, то можна обмежитися вивченням стаціонарної густини розподілу  $\rho(x, \varepsilon)$ , яка визначається зі стаціонарного рівняння ФПК

$$\frac{\varepsilon^2}{2} \sum_{ij=1}^n \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} (a_{ij} \rho) - \sum_{i=1}^n \frac{\partial}{\partial x_i} (f_i \rho) = 0, \quad a_{ij} = [\sigma \sigma^T]_{ij}.$$

Безпосереднє використання цього рівняння навіть у простіших ситуаціях (наприклад, коли розглядається стаціонарний розподіл стану автоколивної системи з одним ступенем вільності) є достатньо громіздкою задачею, оскільки при вивченні малих збурень (що важливо для практики) приводить до аналізу рівнянь із малим коефіцієнтом при старших похідних. Тому до вивчення малих збурень існують й інші підходи.

Розглянемо систему Хопфа при дії випадкових збурень

$$\begin{cases} \dot{x} = \mu x - y - x(x^2 + y^2) + \varepsilon \dot{w}_1(t), \\ \dot{y} = x + \mu y - y(x^2 + y^2) + \varepsilon \dot{w}_2(t), \end{cases}$$

де  $w_1(t)$ ,  $w_2(t)$  – стандартні вінерівські процеси.

Детермінована система Хопфа ілюструє біфуркацію переходу від стійкої рівноваги до граничного циклу. При переході параметра  $\mu$  через біфуркаційне значення  $\mu_* = 0$  точка рівноваги  $(0, 0)$  втрачає свою стійкість і з'являється граничний цикл (коло  $x^2 + y^2 = \mu$ ).

У разі дії випадкових збурень ( $\varepsilon \neq 0$ ) траєкторія покидає детермінований аттрактор і формує навколо нього деякий пучок.

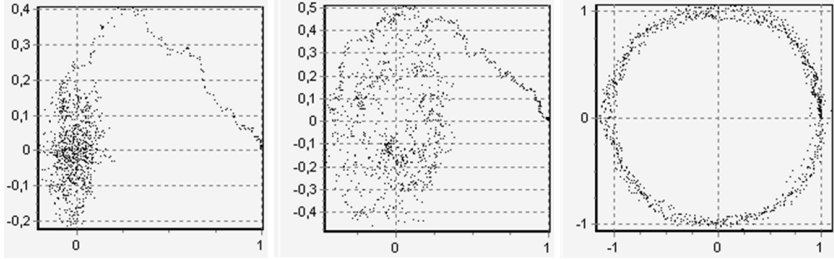
На рис. 3.32 для різних значень  $\mu$  зображено стани цієї системи, що одержані в числовому експерименті.

Математичною моделлю стохастичного аттрактора є стаціонарний розподіл імовірності, до якого збігаються всі інші розподіли. Для системи Хопфа рівняння ФПК для стаціонарної густини роз-

поділу  $\rho(x, y)$  має вигляд

$$\frac{\varepsilon^2}{2} \left( \frac{\partial^2 \varphi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \varphi}{\partial y^2} \right) - \frac{\partial}{\partial x} ((\mu x - y - x(x^2 + y^2))\rho) -$$

$$- \frac{\partial}{\partial y} ((x + \mu y - y(x^2 + y^2))\rho) = 0.$$



$\mu = -1$

$\mu = 0$

$\mu = 1$

Рис. 3.32. Стани випадкової системи Хопфа

Розв'язки цього рівняння знаходяться аналітично:

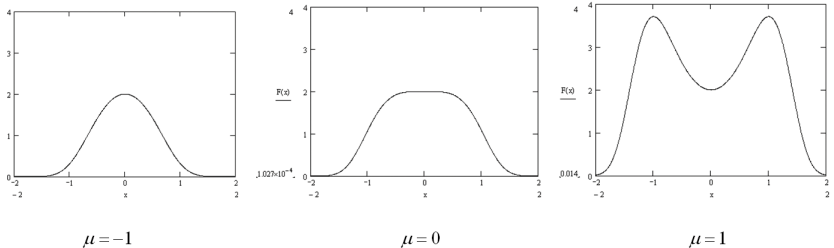
$$\rho(x, y) = K \exp \left( \frac{2\mu(x^2 + y^2) - (x^2 + y^2)^2}{2\varepsilon^2} \right),$$

де  $K > 0$  – константа нормування  $\rho$ .

При  $\mu \leq 0$  функція  $\rho(x, y)$  має єдиний максимум у точці  $(0, 0)$ . Випадкові траєкторії концентруються в околі точки  $(0, 0)$ .

При  $\mu > 0$  максимумами  $\rho(x, y)$  розміщені на детермінованому циклі  $x^2 + y^2 = \mu$ , а єдиний мінімум знаходиться в точці  $(0, 0)$ .

Графіки функції  $\rho(x, y)$  за фіксованого  $y = 0$  при різних значеннях параметра  $\mu$  наведені на рис. 3.33.



$\mu = -1$

$\mu = 0$

$\mu = 1$

Рис. 3.33. Графіки функцій  $\rho(x, 0)$

Покажемо ще, як можна здійснити комп'ютерне моделювання стохастичних траєкторій.

Розглянемо систему з випадковими збуреннями

$$\dot{x} = f(x, y) + \sigma_1(x, y)\dot{w}_1, \quad \dot{y} = g(x, y) + \sigma_2(x, y)\dot{w}_2.$$

Розрахунок наближених значень розв'язків можна здійснити на основі методу Ейлера за формулами

$$x_{m+1} = x_m + hf(x_m, y_m) + \sigma_1(x_m, y_m)\Delta w_{1,m},$$

$$y_{m+1} = y_m + hg(x_m, y_m) + \sigma_2(x_m, y_m)\Delta w_{2,m},$$

де  $\Delta w_{1,m}$ ,  $\Delta w_{2,m}$  – приріст вінерівських процесів. Їх можна одержати за формулами

$$\Delta w_{1,m} = \sqrt{-2h \ln(r_{1,m})} \sin(2\pi r_{2,m}),$$

$$\Delta w_{2,m} = \sqrt{-2h \ln(r_{1,m})} \cos(2\pi r_{2,m}).$$

Тут  $r_{1,m}$ ,  $r_{2,m}$  – незалежні випадкові величини, рівномірно розподілені на проміжку  $[0, 1]$ .

### 3.12. Задачі для самостійної роботи

**3.1.** Для системи (3.8.6) знайти стаціонарні точки, дослідити їх на стійкість. Побудувати параметричний портрет системи, її фазові портрети. Показати асимптотичну стійкість системи при  $0 < \alpha, \beta < 1$  за допомогою функції Ляпунова вигляду

$$L(u, v) = (u - u^*) + (v - v^*) - u^* \ln \frac{u}{u^*} - v^* \ln \frac{v}{v^*}.$$

**3.2.** Узагальнити модель В. Вольтерри для системи "хижак-жертва", врахувавши внутрішньовидову конкуренцію серед жертв та хижаків. З метою зменшення кількості параметрів перейти до безрозмірних змінних. Знайти точки рівноваги, дослідити їх на стійкість. Довести відсутність періодичних розв'язків. Дати екологічну інтерпретацію отриманих результатів.

**3.3.** Математична модель системи "хижак–жертва" з урахуванням самообмеження обох популяцій у випадку, коли трофічна функція задається формулою Міхаеліса–Ментен, має вигляд:

$$\dot{x} = x(\varepsilon_1 - \gamma_1 x) - \frac{\gamma_1 xy}{1 + \beta x}, \quad \dot{y} = y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 y) - \frac{\gamma_2 xy}{1 + \beta xy}.$$

Залежно від співвідношень параметрів системи одержати можливе розмаїття фазових портретів. Показати, що одна з точок спокою може бути нестійким фокусом, обмеженим стійким граничним циклом.

**3.4.** Модель Холлінга–Теннера для системи "хижак–жертва" має вигляд

$$\dot{x} = x(r(1 - \frac{x}{K})) - \frac{ny}{D + x}, \quad \dot{y} = sy(1 - \frac{hy}{x}),$$

де  $r, K, D, s, n, h$  – додатні параметри.

Ця модель враховує багато реальних факторів, зокрема ефект насичення хижака  $V(x) = \frac{\gamma_1 x}{1 + \beta x}$ . Швидкість зростання хижака

$sy(1 - \frac{hy}{x})$  вибрана з таких міркувань: коли їжі багато ( $x \approx \infty$ ), то популяція хижаків росте за правилом Мальтуса з показником  $s$ . Зі зменшенням кількості жертви швидкість росту популяції хижака спадає і при  $x < hy$  стає від'ємною.

Відповідною заміною змінних звести систему до безрозмірного вигляду. Показати, що завжди існує нетривіальний стан рівноваги, який може бути стійким або нестійким, залежно від величини параметрів. Знайти області стійкості та нестійкості у двовимірному просторі параметрів. З'ясувати, чи існують замкнені траєкторії. Змодельовати систему числовими методами.

**3.5.** В 1934 р. Гаузе запропонував математичну модель системи "хижак–жертва" у вигляді

$$\dot{u} = \alpha(u)u - V(u)v, \quad \dot{v} = (-d + q(u))x.$$

Функції  $\alpha(u)$ ,  $V(u)$  мають таку ж поведінку, як у моделі Колмогорова, а  $q(u)$  завжди задовольняє умови:  $q(0) = 0$ ,  $q'(u) > 0$ ,  $q(u) > 0$  при  $u > 0$ ,  $q(\infty) < \infty$ .

Знайти точки рівноваги, виписати матрицю Якобі. Дослідити точки рівноваги на стійкість. Побудувати фазові портрети. З'ясувати, чи в системі може існувати граничний цикл.

**3.6.** Нехай  $x(t), y(t)$  – періодичні (періоду  $T$ ) розв’язки системи Лотки–Вольтерри. Середньою чисельністю популяції хижака та жертви називаються величини

$$x_c = \frac{1}{T} \int_0^T x(s) ds, \quad y_c = \frac{1}{T} \int_0^T y(s) ds.$$

Знайти  $x_c, y_c$ . З’ясувати, як зміняться значення  $x_c, y_c$ , якщо здійснювати відлов особин з інтенсивністю, пропорційною їх кількості.

**3.7.** Дослідити модель ”хижак–жертва” з кубічною обмеженістю. Така система має вигляд

$$\dot{x} = (a + bx - x^2)x - xy, \quad \dot{y} = -my + xy.$$

Знайти точки спокою. Дослідити їх на стійкість. Побудувати параметричний портрет системи при фіксованому параметрі  $m$ . Побудувати фазовий портрет.

**3.8.** Математична модель системи ”хижак–жертва” з конкуренцією серед жертв і з насиченням хижака має вигляд

$$\dot{x} = x - \alpha \frac{1}{1+x} y - \gamma x^2, \quad \dot{y} = -y + \beta \frac{1}{1+x} y.$$

Знайти стаціонарні точки системи, побудувати лінеаризовані рівняння. Дослідити тип особливих точок у залежності від параметрів системи. Вважаючи, що  $\alpha = 1, \beta = 2$ , побудувати графіки залежності  $\lambda(\gamma)$ , де  $\lambda$  – власні значення лінеаризованої матриці. Обґрунтувати можливість появи граничного циклу в цій системі.

**3.9.** Узагальнити математичну модель Вольтерри на випадок нелінійного розмноження в популяції жертв. Для цього можна взяти параметр  $\varepsilon_1 = \frac{ax}{N+x}$ . Заміною змінних звести її до безрозмірного вигляду. Побудувати фазовий портрет системи. Показати нестійкість нетривіального стаціонарного стану.

**3.10.** Розв’язати задачу 8.9 у випадку нелінійного розмноження популяції хижака (вважати  $\gamma_2 = \frac{dy}{N+y}$ ).

**3.11.** Модель ”хижак–жертва” з насиченням хижака й логістичним законом розвитку популяції жертви при відсутності хижака



має вигляд

$$\dot{x} = ax \frac{K-x}{K} - \frac{bxy}{1+Ax}, \quad \dot{y} = -cy + \frac{dxy}{1+Ax},$$

де  $a, b, c, K, A$  – додатні параметри. Заміною змінних перейти до системи з трьома параметрами. Методом ізоклін побудувати фазовий портрет системи. Знайти умови існування нетривіальної рівноваги. Побудувати області структурної стійкості на площині двох параметрів.

**3.12.** Модель системи "хижак–жертва" з конкуренцією серед хижаків має вигляд

$$\dot{x} = \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy, \quad \dot{y} = -\varepsilon_2 + \gamma_2 xy - hy^2.$$

Виконати якісне дослідження моделі. Побудувати фазовий портрет. Зробити відповідні екологічні висновки.

**3.13.** Провести аналіз математичної моделі "хижак–жертва" у випадку нелінійного виїдання хижаком жертви. Така модель має вигляд

$$\dot{x} = ax - \frac{bx^2y}{1+Ax^2}, \quad \dot{y} = -cy + \frac{dxy}{1+Ax^2}.$$

Відповідною заміною змінних звести систему до системи з двома параметрами. За допомогою критерію Дюлака довести відсутність граничних циклів. Знайти точки рівноваги, дослідити їх стійкість. Зобразити фазовий і параметричний портрети системи.

**3.14.** Розглянути систему "хижак–жертва" з конкуренцією серед жертв і нелінійністю розмноження хижака, що має вигляд

$$\dot{x} = ax \frac{K-x}{K} - bxy, \quad \dot{y} = -cy + dxy \frac{y}{N+y}.$$

Заміною змінних перейти до системи з безрозмірними змінними. Знайти особливі точки, дослідити їх на стійкість за першим наближенням. Побудувати фазовий портрет. Дослідити можливість біфуркацій при зміні параметрів.

**3.15.** Математична модель системи "хижак–жертва" з конкуренцією серед жертв із нижньою критичною густиною має вигляд

$$\dot{x} = ax(K-x)(x-L) - bxy, \quad \dot{y} = -cy + dxy.$$

Виконати максимально повний аналіз цієї системи.

**3.16.** Який тип взаємодії описує модель:

$$\dot{x} = r_1x \left(1 - \frac{x}{K_1 + \alpha_1 y}\right), \quad \dot{y} = r_2y \left(1 - \frac{y}{K_2 + \alpha_2 x}\right)?$$

Уведіть безрозмірні змінні та виконайте повний аналіз цієї системи.

**3.17.** Припустимо, що в системі з двох конкурентів одна з популяцій володіє нижньою критичною чисельністю, тоді динаміка такого угруповання описується системою

$$\dot{x} = a_1x(K_1 - x)(x - L_1) - \alpha_1xy, \quad \dot{y} = ay(K_2 - y) - \alpha_2xy.$$

Побудувати біфуркаційну діаграму цієї системи (параметричні та фазові портрети). Розглянути різні варіанти розміщення нуль-ізоклін.

**3.18.** Розв'язати задачу 3.17 у випадку двох конкурентів, коли кожний із них володіє нижньою критичною чисельністю.

**3.19.** Розглянути задачу 3.18 для системи симбіозу двох видів.

**3.20.** Нехай при відсутності взаємодії динаміка окремої популяції описується логістичним рівнянням і між популяціями існують відношення протокооперації. При врахуванні впливу на динаміку чисельності при відношеннях протокооперації в першому наближенні можемо припустити, що вони будуть описані аналогічно відношенням "хижак–жертва", тобто білінійними членами. Система диференціальних рівнянь, що описує таку динаміку чисельності, має вигляд

$$\dot{x} = a_1x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) + d_1xy, \quad \dot{y} = a_2y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) + d_2xy.$$

Здійснивши заміну змінних, перейти до системи з трьома параметрами. При фіксованому одному з параметрів зобразити параметричний портрет системи й відповідні йому фазові портрети. Дослідження провести методом лінеаризації та методом ізоклін.

**3.21.** При моделюванні динаміки чисельності популяцій у культиваторах широко використовуються моделі системи ресурс–споживач. Простіша модель системи ресурс–споживач має вигляд

$$\frac{dP}{dt} = Q - a(P)x, \quad \frac{dx}{dt} = x(ka(P) - b(x)), \quad k = \text{const} > 0, \quad (3.12.1)$$

де  $P(t)$  – кількість придатного для поїдання корму;  $Q(t)$  – швидкість надходження корму в систему;  $a(P)$  – швидкість виїдання ресурсу однією особиною;  $xb(x)$  – швидкість вимирання особин. Функції  $Q$ ,  $a$ ,  $b$  задовольняють природні умови

$$Q = Q(P), \quad \frac{dQ}{dP} < 0, \quad \frac{da}{dP} < 0, \quad \frac{db}{dx} > 0, \quad a(0) = 0, \quad b(0) > 0.$$

Показати, що в  $\mathbb{R}_+^2$  немає замкнених граничних циклів, а лише існує не більше однієї стаціонарної точки, тобто в рамках моделі (3.12.1) корм відіграє роль стабілізуючого фактору.

**3.22.** Якщо в рамках задачі 8.21 врахувати характер швидкості надходження корму в систему, то одержимо модифікацію (3.12.1) у вигляді

$$\frac{dP}{dt} = Q(x) - s(x, P), \quad \frac{dx}{dt} = x(a(P) - b(x)), \quad (3.12.2)$$

де  $a$ ,  $b$  мають такий самий зміст, що й у моделі (3.12.1),  $s(x, P)$  – швидкість відтоку корму із системи. Накладемо на ці функції природні обмеження:

$$0 < K_1 \leq Q(x) \leq K_2 < \infty, \quad a(0) = 0, \quad \frac{da}{dP} > 0, \quad \exists K_3 : \quad a(P) \leq K_3 = \text{const},$$

$$\begin{aligned} b(0) > 0, \quad b(\infty) = \infty, \quad \frac{db}{dx} > 0, \quad s(x, 0) = 0, \\ s(\infty, P) = s(x, \infty) = 0, \quad \frac{\partial S}{\partial x} > 0, \quad \frac{\partial s}{\partial P} > 0. \end{aligned} \quad (3.12.3)$$

Відносно  $Q(x)$  можливі такі ситуації:

- 1)  $Q' < 0$ , коли особини знищують кормову базу;
- 2)  $Q' = 0$ , для видів, які не впливають на кормову базу;
- 3)  $Q' > 0$ , особини розвивають кормову базу.

Показати, що в моделі (8.7.2) при умові 2) і обмеженнях (3.12.3) немає замкнених граничних циклів (за критерієм Дюлака з допоміжною функцією  $\frac{1}{x}$ ). Довести, що в системі у випадку 1), 2) може реалізуватися виродження популяцій або відбутися стабілізація значень змінних на одному рівні, а у випадку 3) має

місце тригерний режим: стабілізація на одному з двох рівнів у залежності від початкових значень.

**3.23.** Розглянемо модель взаємодії забруднення з навколишнім середовищем [29]. Припустимо, що загальне забруднення й стан довкілля можна охарактеризувати числовими значенням, які назовемо концентрацією забруднення ( $P$ ) і густиною біомаси  $E$ . Припустимо, що існує постійне джерело забруднення з інтенсивністю  $a$ . Нехай забруднення самознищується (розпадається) пропорційно кількості забруднення з коефіцієнтом пропорційності  $b$ . Тоді процес емісії забруднення описується рівнянням

$$\dot{P} = a - bP.$$

Припустимо, що забруднення знаходиться в постійній взаємодії з навколишнім середовищем: природа адсорбує й переробляє забруднення, тому цю систему можна розглядати як окремий випадок системи "хижак–жертва" (природа – жертва, забруднення – хижак). Поведінку природи у відсутності забруднення опишемо логістичним рівнянням, тоді математична модель матиме вигляд

$$\dot{P} = a - bP - cEP, \quad \dot{E} = rE\left(1 - \frac{E}{K}\right) - dEP.$$

Побудувати систему в безрозмірних змінних і показати, що в цій системі можливі три якісно різних сценарії, які залежать від інтенсивності викиду забруднення. Знайти положення рівноваги, дослідити їх на стійкість і побудувати фазові портрети.

**3.24.** Природа не може переробляти забруднення пропорційно його кількості. Існує деяке порогове значення забруднення, яке може переробити природа. Щоб врахувати цей факт, використовують трофічну функцію і модель "природа–забруднення" набуває вигляду

$$\dot{P} = a - bP - \frac{cEP}{A + P}, \quad \dot{E} = rE\left(1 - \frac{E}{K}\right) - dEP.$$

Розв'язати задачу 8.23 для цієї моделі.

**3.25.** У промислових умовах біологічна очистка стічних вод відбувається в спеціальних реакторах-аеротеках, де забруднення "поїдається" мікроорганізмами біологічно активного мулу в результаті реакції біохімічного окислення.

Математичну модель очищення стічних вод можна задати рівняннями [29]

$$\dot{P} = a - bD(P) - cf(P, E), \quad \dot{E} = -dE + eh(P, E),$$

де  $P(t)$  – концентрація забруднення води;  $E(t)$  – густина біомаси активного мулу;  $D(P)$  – функція дисипації, що описує природний розпад забруднення;  $f(P, E)$ ,  $h(P, E)$  – трофічні функції, що характеризують процес очищення забруднення біологічно активним мулом;  $a > 0$  – інтенсивність джерела забруднення;  $d > 0$  – стала, що задає швидкість зменшення маси активного мулу в чистій воді;  $c$  і  $e$  – додатні константи.

Припустимо, що  $D(P) = P$ , а трофічні функції однакові й мають вигляд

$$f(P, E) = h(P, E) = \frac{PE}{K + P}.$$

Необхідно побудувати систему в безрозмірних змінних. Знайти нерухомі точки й виконати лінійний аналіз. Побудувати фазовий портрет системи. Дати біологічне трактування одержаних результатів.

**3.26.** Розглянути модель "один хижак–дві жертви" в безрозмірних змінних

$$\begin{aligned} \dot{v} &= -\gamma_2 v(1 - u_1 - u_2), \\ \dot{u}_1 &= u_1(1 - v), \\ \dot{u}_2 &= \gamma_1 u_2(\alpha - v), \end{aligned}$$

де  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$ ,  $\alpha$  – додатні параметри. Знайти можливі стани рівноваги і з'ясувати їх стійкість. Зафіксувати параметр  $\gamma_1 = 1$  і від змінних  $v$ ,  $u_1$ ,  $u_2$  перейти до циліндричних координат:  $u_1 = \rho \cos \varphi$ ,  $u_2 = \rho \sin \varphi$ ,  $v = z$ . З'ясувати, яка поведінка системи в циліндричних координатах.

**3.27.** Розглянути модель екосистеми, що складається з чотирьох популяцій, де  $x_1$  може знищувати  $x_2$ ,  $x_3$  (тобто виступає в ролі хижака по відношенню до  $x_2$ ,  $x_3$ ), в свою чергу,  $x_2$  є хижаком по відношенню до  $x_3$ ,  $x_4$ . Елементи  $x_3$ ,  $x_4$  виступають у ролі жертви. Знайти стаціонарні розв'язки системи, дослідити їх на стійкість, оснастивши параметри моделі числовими значеннями, виконати числове моделювання поведінки розв'язків системи.

**3.28.** Дослідити стохастичну динаміку розв'язків системи за допомогою прямого комп'ютерного моделювання, задавши пара-

метрам системи деяких числових значень. Скрізь  $w_1(t)$ ,  $w_2(t)$  – стандартні вінерівські процеси.

а) модель Лотки–Вольтерри

$$\dot{x} = \alpha x - \beta xy + \sigma_1 \dot{w}_1, \quad \dot{y} = -\gamma y + \delta xy + \sigma_2 \dot{w}_2;$$

б) модель з обмеженістю ресурсу для жертви

$$\dot{x} = x(1 - \alpha y) - \gamma x^2 + \sigma_1 \dot{w}_1, \quad \dot{y} = y(\beta x - 1) + \sigma_2 \dot{w}_2;$$

в) модель із насиченістю хижака

$$\dot{x} = x - \frac{\alpha x}{1+x} - \gamma x^2 + \sigma_1 \dot{w}_1, \quad \dot{y} = -y + \frac{\beta x}{1+x} y + \sigma_2 \dot{w}_2;$$

г) модель Холлінга–Теннера

$$\dot{x} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - \frac{nx y}{D + x} + \sigma_1 \dot{w}_1, \quad \dot{y} = s \left(1 - \frac{by}{x}\right) y + \sigma_2 \dot{w}_2.$$

**3.29.** Метод використання стерильних комах для регулювання чисельності шкідників шляхом впровадження їх у популяцію можна обґрунтувати математичною моделлю. Якщо в популяції підтримується певна кількість  $n(t)$  стерильних комах, то модель популяції фертильних комах  $N(t)$  має вигляд

$$\frac{dN}{dt} = \left( \frac{aN}{N+n} - b \right) N - kN(N+n),$$

де  $a > b > 0$ ,  $k > 0$  – сталі параметри.

Визначити критичну кількість стерильних комах  $n_k$ , потрібну для знищення шкідників.

Припустимо, що стерильних комах випустили однократно і рівень їх смертності збігається з рівнем смертності фертильних комах. Напишіть модельну систему для  $N(t)$  і  $n(t)$  і покажіть, що неможливо знищити комах-шкідників шляхом однократного випуску стерильних комах.

Розглянути випадок, коли частка  $\gamma$  комах, що народилися, стерильні. Модель тоді така:

$$\frac{dN}{dt} = \left( \frac{aN}{N+n} - b \right) N - kN(N+n), \quad \frac{dn}{dt} = \gamma N - bn.$$

Визначити значення параметра  $\gamma$ , при якому стає можливим знищення комах-шкідників.

**3.30.** Модель "хижак-жертва" для системи "травоїдні тварини ( $H$ )-планктон ( $P$ )" має вигляд

$$\frac{dP}{dt} = rP \left( (K - P) - \frac{BH}{C + P} \right), \quad \frac{dH}{dt} = DH \left( \frac{P}{C + P} - AH \right),$$

де  $r, K, A, B, C$  – сталі. Опишіть припущення, зроблені для побудови моделі. Звести систему до безрозмірного вигляду

$$\frac{dp}{d\tau} = p \left( (k - p) - \frac{h}{1 + p} \right), \quad \frac{dh}{d\tau} = dh \left( \frac{p}{1 + p} - ah \right).$$

Показати, що існує додатний стаціонарний розв'язок  $p^*, h^*$  для всіх  $a > 0, k > 0$ . Записавши матрицю Якобі в стаціонарній точці, визначити умови стійкості стаціонарного стану. Покажіть, що при  $k < 1$  стаціонарний стан стійкий, а при  $k > 1$  і достатньо малих  $a$  стаціонарний стан може бути стійким або нестійким.

Література: [1, 2, 7, 8, 16–18, 20–22, 25, 26, 34, 43, 49, 69, 71, 77, 84–87, 92, 94, 95, 99, 100, 101, 104, 105, 118, 130, 132, 139].

*Жодна інша наука не навчає  
так ясно розуміти гармонію природи,  
як математика.*

Пол Карус

## Розділ 4. Динаміка багатовидових систем

### 4.1. Вступ

У третьому розділі ми розглядали різні моделі двовидових систем із різною формою парних взаємодій. Була дана класифікація факторів, які необхідно враховувати при моделюванні сумісної динаміки видів, і зроблений якісний аналіз динамічних наслідків при врахуванні тих чи інших факторів.

Розглянемо біологічне угруповання із  $n$  видів, динаміка якого визначається системою звичайних диференціальних рівнянь загального вигляду

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n, t), \quad (4.1.1)$$

$$x_i(t_0) = x_{i0}, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

де  $x_i(t)$  – чисельність  $i$ -го виду в момент часу  $t$ , а набір функцій  $f_1, \dots, f_n$  визначається структурою міжвидових взаємодій.

Система рівнянь (4.1.1) (модель угруповання), яка дозволить здійснити теоретичний аналіз динаміки угруповання  $n$  видів, повинна мати біологічно коректні розв'язки, тобто розв'язки, які належатимуть додатному органту  $n$ -вимірному евклідового простору

$$\mathbb{R}_n^+ = \{x, x_1 \geq 0, x_2 \geq 0, \dots, x_n \geq 0\}.$$

Між різними видами угруповання, що відповідають можливим парам  $(i, j)$  при  $i, j = 1, \dots, n$ , можуть реалізовуватися різні форми парних взаємодій, що визначаються парою частинних похідних  $\left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}, \frac{\partial f_j}{\partial x_i}\right)$ .

Нагадаємо, що характер взаємодії між видами можна зобразити одним зі знаків: + (стимулюючий), - (пригнічуючий), 0 (нейтральний). При цьому маємо шість різних типів парних взаємодій:



- ++ мутуалізм чи симбіоз;
- + - хижак–жертва;
- +0 коменсалізм;
- - конкуренція;
- 0 аменсалізм;
- 00 нейтралізм.

Повна структура всіх парних взаємодій угруповання із  $n$  видів може бути зображена за допомогою функціональної матриці  $C = (c_{ij})$ , де

$$c_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}.$$

Елементи структурної матриці характеризують лише миттєві взаємодії між видами. Види  $i$  та  $j$ , для яких  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} = \frac{\partial f_j}{\partial x_i} \equiv 0$ , теж можуть впливати один на одного через опосередковані зв'язки. Такі міжвидові взаємодії називаються трансбіотичними і приклади такої взаємодії наводяться в екологічній літературі. За рахунок спеціального вибору функцій  $f_i(\dots)$  із системи (4.1.1) можна відтворити широкий спектр трансбіотичних відношень в угрупованні.

Якщо в рівнянні (4.1.1) природний приріст або смертність описувати лінійними, а самолімітування і взаємодію видів – квадратичними членами, що не залежать явно від  $t$ , то прийдемо до таких моделей динаміки угруповання  $n$  видів:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (4.1.2)$$

де  $\varepsilon_i$  – швидкість природного приросту чи смертності  $i$ -того виду при відсутності інших, а знак і величина  $\gamma_{ij} (i \neq j)$  відображають характер та інтенсивність впливу  $j$ -того виду на  $i$ -тий,  $\gamma_{ii}$  – показник внутрішньовидової взаємодії (коефіцієнт самолімітування).

Матриця  $\Gamma = (\gamma_{ij})$  – відображає структуру зв'язків і називається матрицею угруповання.

Системи типу (4.1.2) в сучасній екологічній літературі називають моделями Вольтерри (або Лотки–Вольтерри) для угруповання  $n$  видів. Система (4.1.2) одержана Віто Вольтеррою [18] з таких

міркувань: динаміка  $i$ -того виду за відсутності інших описується відомим логістичним рівнянням (як правило,  $\gamma_{ii} > 0$ , що указує на ефект самолімітування та внутрішньовидову конкуренцію), а вплив  $i$ -того виду на  $j$ -тий виражається членом пропорціональним добутку  $x_i x_j$  згідно з гіпотезою зустрічей. Ця гіпотеза передбачає, що зміна чисельності  $i$ -того виду (жертви) внаслідок поїдання його  $j$ -тим видом (хижаком) відбувається в результаті зустрічей між особинами цих видів (звідси і виникає добуток  $x_i x_j$ ).

Почнемо з аналізу динаміки деяких тривидових систем.

## 4.2. Системи трьох популяцій

### 4.2.1. Загальні положення

Дослідження модельних екосистем, що складаються з трьох і більше популяцій, – значно важче завдання порівняно з дво-видовими системами. Причиною цього є значно більша кількість модельних систем навіть уже з трьох видів і той факт, що якісна теорія диференціальних рівнянь, яка в певному розумінні завершена для систем другого порядку, далека від такого стану для систем третього і більш високих порядків.

Крім цього, такі системи містять велику кількість параметрів. Тому в цьому розділі будемо вивчати лише деякі моделі екологічних систем трьох взаємодіючих популяцій.

В екологічній літературі трофічні структури прийнято зображати графами. При цьому популяції позначаються точками, а трофічні відношення між ними – стрілками, які вказують на напрям потоку енергії харчів, що відбувається при поїданні одних організмів іншими (рис. 4.1).

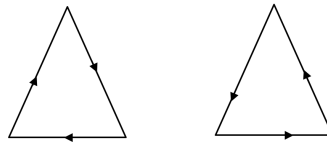


Рис. 4.1. Приклади трофічних зв'язків у системі з трьох популяцій

Ці графи задають міжпопуляційні відношення в системі. Щоб уявити функціонування системи потрібно знати поведінку кожної популяції, що входить в екосистему, коли вони функціонують окремо.

Іншими словами, потрібно знати, які популяції є автотрофними, а які – гетеротрофними, тобто які популяції при окремому існуванні розмножуються, а які вимирають.

Автотрофність на графі зображається стрілкою, що входить у вершину графа, а гетеротрофність – стрілкою, що виходить з вершини графа.

Наприклад, трофічні структури можуть бути такими, що зображені на рис. 4.2.

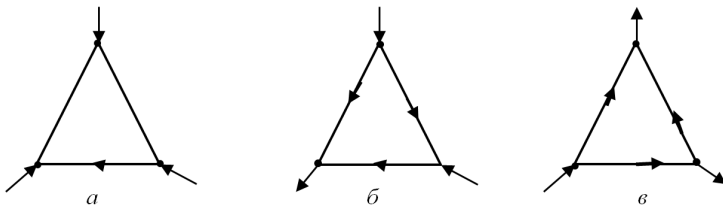


Рис. 4.2. Приклади трофічних структур

Граф *a*) описує модельну екосистему трьох автотрофів (кожна популяція при окремому існуванні необмежено розвивається).

Граф *б*) відповідає ситуації два автотрофи – один гетеротроф, причому один з автотрофів є хижаком для іншого.

Граф *в*) відповідає ситуації один автотроф – два гетеротрофи, причому один із гетеротрофів є хижаком по відношенню до іншого.

Класифікацію можливих трофічних структур у системі трьох видів (12 різних типів) можна знайти в [5].

Тепер кожна така трофічна структура зіставляється із системою Вольтерри третього порядку, так що вхідні і вихідні стрілки відповідають лінійним членам, а стрілки, що зв'язують пари популяцій, – білінійним членам.

Наприклад, графу *a*) (рис. 4.2) відповідає система

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= a_1x - b_{12}xy - b_{13}xz, \\ \frac{dy}{dt} &= a_2y + d_{12}xy + d_{23}yz, \\ \frac{dz}{dt} &= a_3z - b_{23}yz + d_{13}xz.\end{aligned}$$

Крім випадку систем, в яких реалізовані можливі трофічні зв'язки між популяціями (трофічні графи повні), розглядаються системи, в яких деякі трофічні зв'язки відсутні (трофічні графи неповні). Неповні трофічні структури є окремим випадком повних трофічних структур при відсутності одного трофічного зв'язку. Таких трофічних структур є три типи: *a* – один хижак – дві жертви; *б* – два хижаки – одна жертва; *в* – система з вертикальною взаємодією (продуцент – консумент – хижак) (рис. 4.3).

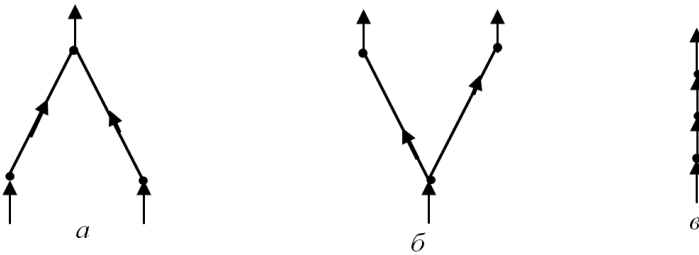


Рис. 4.3. Три типи вироджених трофічних структур (відсутній один трофічний зв'язок)

Перші два типи описуються однаковими системами диференціальних рівнянь при зміні напрямку часу. З аналізу цих окремих випадків почнемо аналіз математичних моделей.

#### 4.2.2. Система один хижак – дві жертви

Розглянемо систему диференціальних рівнянь, що описує угруповання з трьох популяцій відповідно до графа, зображеного на рис. 4.3, *a*.

При цьому трофічні відношення між популяціями описуються білінійними членами (згідно зі схемою Вольтерри) і припускається, що відсутні конкурентні відношення всередині популяції.

Тоді матимемо систему диференціальних рівнянь

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= a_1x_1 - b_1x_1y, \\ \dot{x}_2 &= a_2x_2 - b_2x_2y, \\ \dot{y} &= -cy + d_1x_1y + d_2x_2y, \end{aligned} \quad (4.2.1)$$

яка заміною змінних

$$t = \frac{\tau}{a_1}, \quad x_1 = \frac{a_1}{d_1}u_1, \quad x_2 = \frac{a_2}{d_2}u_2, \quad y = \frac{a_1}{b_1}v$$

зводиться до системи

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(1 - v), \\ \dot{u}_2 &= \gamma_1u_2(n - v), \\ \dot{v} &= -\gamma_2v(1 - u_1 - u_2), \end{aligned} \quad (4.2.2)$$

де  $\gamma_1 = \frac{b_2}{b_1}$ ,  $\gamma_2 = \frac{c}{a_1}$ ,  $n = \frac{a_2b_1}{a_1b_2}$ .

Знайдемо точки рівноваги системи (4.2.2). Для цього маємо систему алгебраїчних рівнянь

$$\begin{aligned} u_1(1 - v) &= 0, \\ u_2(n - v) &= 0, \\ v(1 - u_1 - u_2) &= 0. \end{aligned}$$

Звідси одержуємо, що при  $n \neq 1$ , крім початку координат  $u_1 = u_2 = v = 0$ , існують ще два стани рівноваги:

$$A_1(u_1 = 1, u_2 = 0, v = 1),$$

$$A_2(u_1 = 0, u_2 = 1, v = n).$$

На координатних площинах  $\{u_1, v\}$  і  $\{u_2, v\}$  точки  $A_1$ ,  $A_2$  є центрами (траєкторії утворюють сім'ю замкнених ліній), оскільки при  $u_2 = 0$  і  $u_1 = 0$  система (4.2.2) перетворюється в систему хижак–жертва.

Виписуючи лінеаризовані системи в околі точок  $A_1$ ,  $A_2$ , одержуємо, що при  $n > 1$  точка  $A_1$  нестійка (траєкторія з точки  $A_1$  виходить усередину першого фазового октанта) і, навпаки, точка  $A_2$  стійка (траєкторія входить в  $A_2$  з першого октанта) (рис. 4.4).

При  $n < 1$  маємо протилежну ситуацію.

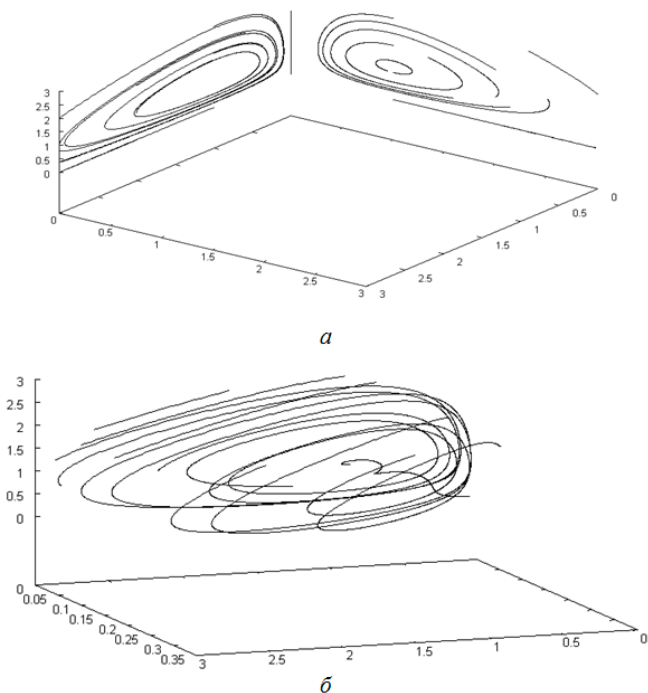


Рис. 4.4. Фазовий портрет системи (4.2.2) при значеннях параметрів  $\gamma_1 = 0,5$ ,  $\gamma_2 = 0,6$ ,  $n = 1, 2$ , та початкових умовах

$$\begin{aligned}
 a - (U_1, U_2 = 0, V), (U_1 = 0, U_2, V), \left[ \begin{array}{l} (U_1, U_2 = 0, V), \\ (U_1 = 0, U_2, V) \end{array} \right], \\
 б - (U_1 > 0, U_2 > 0, V > 0)
 \end{aligned}$$

Якщо в системі (4.2.2) зробити заміну  $u_1 = \rho \cos \varphi$ ,  $u_2 = \rho \sin \varphi$ , тобто перейти в циліндричну систему координат, то при  $\gamma_1 = 1$  одержимо систему

$$\begin{aligned}
 \dot{\rho} &= \rho(1 - v + (n + 1) \sin^2 \varphi), \\
 \dot{\varphi} &= \frac{1}{2}(n - 1) \sin 2\varphi, \\
 \dot{v} &= -\gamma v(1 - \rho(\sin \varphi + \cos \varphi)).
 \end{aligned} \tag{4.2.3}$$

Аналізуючи друге рівняння системи (4.2.3), яке є окремим рівнянням для  $\varphi$ , маємо, що положення  $\varphi = 0$  нестійке, а  $\varphi = \frac{\pi}{2}$  - стійке. Це означає, що координатна площина  $\{u_1, v\}$  ( $\varphi = 0$ ) при

$n > 1$  у цілому відштовхуюча, а площина  $\{u_2, v\}$  ( $\varphi = \frac{\pi}{2}$ ) – притягуюча.

Тепер можна уявити структуру фазового простору в цілому. Траєкторії, що виходять із точки  $A_1$  всередину першого октанта, притягуються до деякої замкненої траєкторії на координатній площині  $\{u_2, v\}$ . Це, зокрема, означає, що траєкторії, що починаються на довільній замкненій траєкторії площини  $\{u_1, v\}$ , змотуються всередину октанта, а потім намотуються не на цілком визначену замкнену траєкторію площини  $\{u_2, v\}$ , а на множину замкнених траєкторій. Тобто всередині октанта відбувається ніби перемішування траєкторій.

Біологічна інтерпретація результатів дослідження системи (4.2.2) така: одна з популяцій жертви повністю витісняє іншу – це залежить від значення біологічного потенціалу  $n$  ( $n$  більше або менше за одиницю). Амплітуда коливань у системі в процесі витіснення однієї з популяцій жертв може як зменшуватися, так і збільшуватися.

Результати комп'ютерного моделювання системи (4.2.2) наведені на рис. 4.5 (друга жертва вимирає, оскільки  $n = 0,3 < 1$ ).

Система два хижаки – жертва, що описується диференціальними рівняннями

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax - b_1xy_1 - b_2xy_2, \\ \dot{y}_1 &= -c_1y_1 + d_1xy_1, \\ \dot{y}_2 &= -c_2y_2 + d_2xy_2, \end{aligned} \quad (4.2.4)$$

має аналогічну поведінку розв'язків: одна з популяцій хижака завжди витісняє іншу (оскільки система (4.2.4) переходить у систему (4.2.1)) зміною напрямку часу.

Система, що описує динаміку угруповання два хижаки – жертва з урахуванням конкуренції жертв, має вигляд

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax - b_1xy_1 - b_2xy_2 - ex^2, \\ \dot{y}_1 &= -c_1y_1 + d_1xy_1, \\ \dot{y}_2 &= -c_2y_2 + d_2xy_2. \end{aligned} \quad (4.2.5)$$

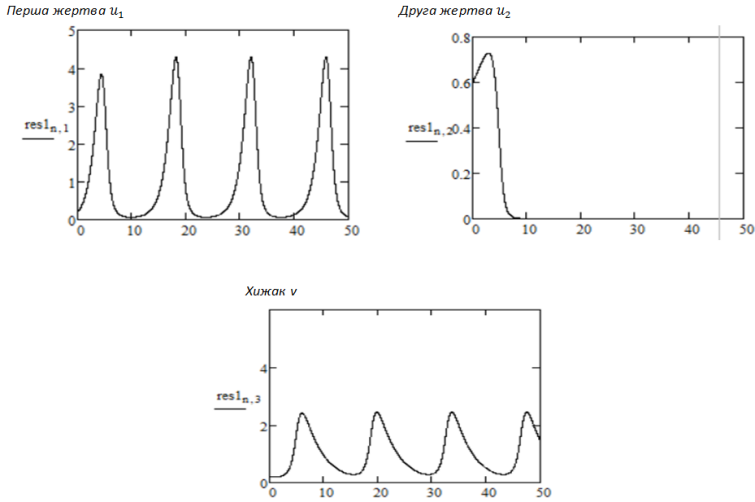


Рис. 4.5. Графіки розв'язків системи (4.2.2) з параметрами  $\gamma_1 = 0,8$ ,  $\gamma_2 = 0,3$ ,  $n = 0,3$ ,  $t \in (0, 50)$ ,  $u_1(0) = 0,2$ ,  $u_2(0) = 0,6$ ,  $v(0) = 0,1$

Заміною змінних  $t = \frac{\tau}{a}$ ,  $x = \frac{a}{e}u$ ,  $y_1 = \frac{a}{b_1}v_1$ ,  $y_2 = \frac{a}{b_2}v_2$  система (4.2.5) зводиться до

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u(1 - v_1 - v_2 - u), \\ \dot{v}_1 &= -\gamma_1 v_1(\alpha - u), \\ \dot{v}_2 &= -\gamma_2 v_2(\beta - u), \end{aligned} \quad (4.2.6)$$

де  $\gamma_1 = d_1 \frac{a}{e}$ ,  $\gamma_2 = d_2 \frac{a}{e}$ ,  $\alpha_1 = \frac{c_1 e}{a d_1}$ ,  $\beta_1 = \frac{c_2 e}{a d_2}$ .

Система (4.2.6) має такі стани рівноваги:

$$\begin{aligned} O(u = v_1 = v_2 = 0); \\ A_1(u = 1, v_1 = v_2 = 0); \\ A_2(u = \alpha, v_1 = 1 - \alpha, v_2 = 0); \\ A_3(u = \beta, v_1 = 0, v_2 = 1 - \beta). \end{aligned}$$

Точки  $A_2$  і  $A_3$  знаходяться в координатних площинах першого квадранта, при цьому в координатних площинах є стійкими вузлами або фокусами (довести самостійно).



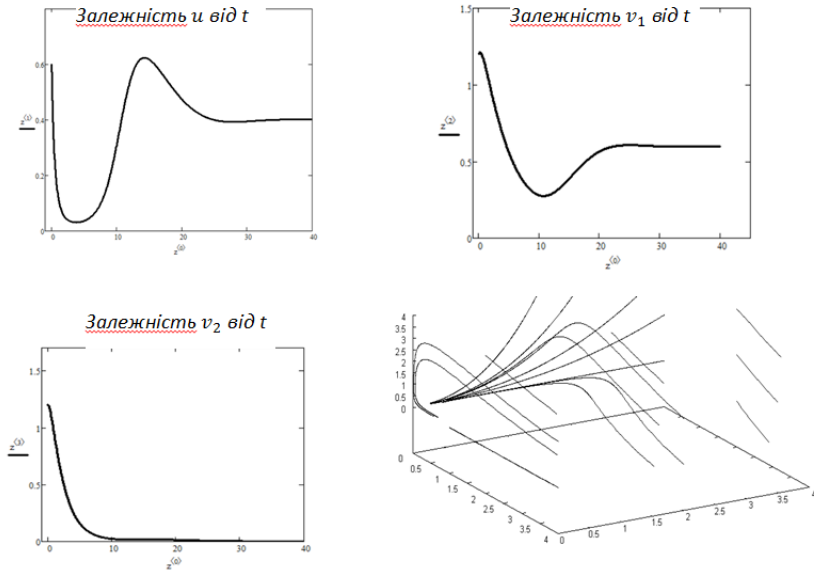


Рис. 4.6. Числове розв'язування системи (4.2.6)

### 4.2.3. Вплив хижака на конкуренцію

Зі спостережень в природі відомо, що хижак, який харчується кількома видами жертв, може попереджувати їх конкурентне виключення, яке можливе за відсутності хижака.

Для моделювання дії хижака ( $y$ ) на двох конкурентів ( $x_1$  і  $x_2$ ), враховуючи схему Вольтерри взаємодії між видами, запишемо систему диференціальних рівнянь

$$\begin{aligned}
 \frac{dx_1}{dt} &= (r_1 - b_{11}x_1 - b_{12}x_2 - b_{13}y)x_1, \\
 \frac{dx_2}{dt} &= (r_2 - b_{21}x_1 - b_{22}x_2 - b_{23}y)x_2, \\
 \frac{dy}{dt} &= (-a + b_{31}x_1 + b_{32}x_2)y,
 \end{aligned}
 \tag{4.2.7}$$

де  $r_1, r_2$  – біологічні потенціали першого і другого видів;  $a$  – питома швидкість вимирання хижака за відсутності харчів;  $b_{11}$  і  $b_{22}$

– коефіцієнти самообмеження;  $b_{12}$  і  $b_{21}$  – коефіцієнти міжвидової конкуренції для першого і другого видів;  $b_{13}$  і  $b_{23}$  – коефіцієнти використання їжі хижаком першого і другого видів.

Зауважимо, що в моделі не використовується самообмеження в популяції хижака.

Стационарні стани системи (4.2.7) знаходяться із системи

$$\begin{aligned} x_1(r_1 - b_{11}x_1 - b_{12}x_2 - b_{13}y) &= 0, \\ x_2(r_2 - b_{21}x_1 - b_{22}x_2 - b_{23}y) &= 0, \\ y(-a + b_{31}x_1 + b_{32}x_2) &= 0. \end{aligned} \quad (4.2.8)$$

Система (4.2.8) допускає нетривіальний розв'язок  $x_i \neq 0$ , якщо  $b_{22} + b_{11} - (b_{12} + b_{21}) \neq 0$ .

Матриця Якобі системи (4.2.7) має вигляд

$$A = \begin{pmatrix} -b_{11}x_1^* & -b_{12}x_1^* & -b_{13}x_1^* \\ -b_{21}x_2^* & -b_{22}x_2^* & -b_{23}x_2^* \\ b_{31}y^* & b_{32}y^* & 0 \end{pmatrix}.$$

Характеристичні корені матриці  $A$  задовольняють рівняння

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0,$$

де

$$\begin{aligned} a_1 &= b_{11}x_1^* + b_{22}x_2^*, \\ a_2 &= (b_{11}b_{22} - b_{21}b_{12})x_1^*x_2^* + (b_{13}b_{31}x_1^* + b_{32}b_{23}x_2^*)y^*, \\ a_3 &= (b_{13}b_{31}b_{22} + b_{32}b_{23}b_{11} - b_{21}b_{13}b_{32} - b_{12}b_{23}b_{31})x_1^*x_2^*y^*. \end{aligned}$$

Розглянемо випадок невибагливого хижака, тобто  $b_{13} = b_{23}$  і  $b_{31} = b_{32}$ . Застосовуючи критерій Раussa–Гурвіца, одержимо необхідні і достатні умови стійкості додатного стаціонарного стану  $x_1^*$ ,  $x_2^*$ ,  $y^*$  (якщо він існує) у вигляді нерівності

$$\begin{aligned} &(b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21})(b_{11}x_1^* + b_{22}x_2^*)x_1^*x_2^* + \\ &+ b_{13}b_{31}x_1^*[b_{11}(x_1^*)^2 + b_{22}(x_2^*)^2 + (b_{12} + b_{21})x_1^*x_2^*] > 0. \end{aligned}$$

Досліджуючи систему (4.2.7), Н. Крамер і Р. Мей встановили, що в разі невибагливого хижака для стійкого співіснування трьох видів необхідно, щоб виконувалась умова

$$b_{11} + b_{22} > b_{12} + b_{21}. \quad (4.2.9)$$

Водночас за відсутності хижака ( $y = 0$ ) умовою існування двох конкуруючих видів є виконання нерівності

$$b_{11}b_{22} > b_{12}b_{21}. \quad (4.2.10)$$

Неважко підібрати значення параметрів  $b_{11}$ ,  $b_{22}$ ,  $b_{12}$ ,  $b_{21}$  так, щоб умова (4.2.9) виконувалась, а (4.2.10) не виконувалась (наприклад,  $b_{11} = 0, 1$ ,  $b_{22} = 0, 9$ ,  $b_{12} = 0, 4$ ,  $b_{21} = 0, 4$ ).

Це означає, що при наявності хижака в рамках даної моделі система з двох конкурентів буде співіснувати. В той же час, при відсутності хижака один з конкурентів може бути витіснений з системи. Цей факт проілюстровано на рис. 4.7.

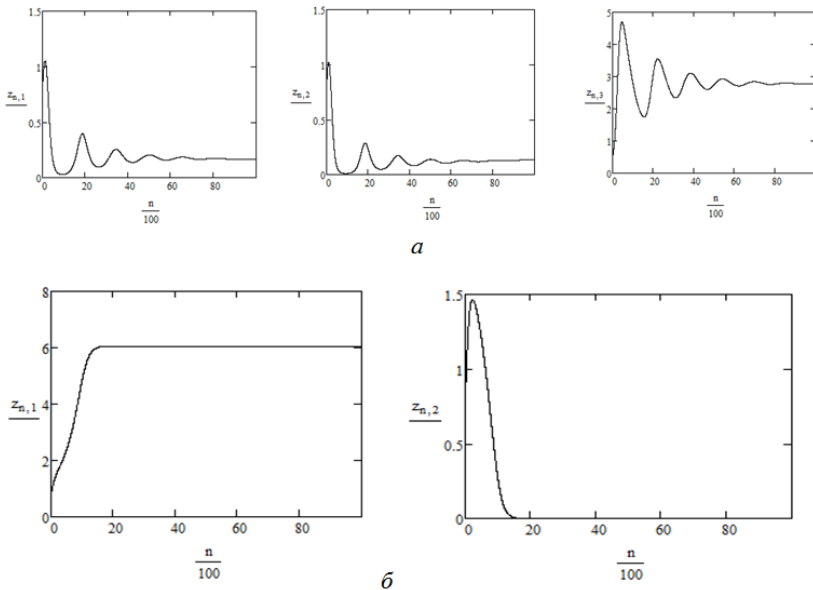


Рис. 4.7. *а* – поведінка чисельності системи хижак – два конкуренти; *б* – конкурентне виключення одного з конкурентів за відсутності хижака

#### 4.2.4. Система трьох трофічних рівнів

Трофічному графу  $b$  (рис. 4.3) відповідає екологічна система продуцент ( $x_1$ ) – консумент ( $x_2$ ) – хижак ( $x_3$ ) (наприклад, ро-

слини, тварини-фітофаги, хижаки). Припускається, що перший вид автотроф за відсутності інших розмножується експоненціально з біологічним потенціалом  $r_1$ . Решта видів є гетеротрофами і за відсутності інших експоненціально вимирають із питомою швидкістю  $r_2, r_3$ . Трофічні взаємодії жертв із хижаками здійснюються за схемою Лотки–Вольтерри, тобто пропорціонально добутку чисельності.

У цьому випадку без урахування членів, що задають самообмеження в популяціях, математичною моделлю системи з вертикальною взаємодією є диференціальні рівняння вигляду

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(r_1 - b_{12}x_2), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(-r_2 + b_{21}x_1 - b_{23}x_3), \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3(-r_3 + b_{32}x_2). \end{aligned} \quad (4.2.11)$$

Як бачимо,  $x_2(t)$ , починаючи з деякого моменту часу  $t$ , не буде меншим ніж  $\min\left(\frac{r_1}{b_{12}}, \frac{r_3}{b_{32}}\right)$ . Якби це було так, то  $r_1 - b_{12}x_2 > 0$ ,  $-r_3 + b_{32}x_2 < 0$  і, починаючи з деякого моменту часу, розв'язок  $x_1(t)$  необмежено зростає би,  $x_3(t)$  спадає би, прямує до нуля.

Тоді з другого рівняння (4.2.11) можна заключити, що  $\frac{1}{x_2} \frac{dx_2}{dt}$  стане більшим від деякого додатного числа. А це означає, що  $x_2(t) \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$  і одержуємо протиріччя. Аналогічно можна міркувати і про те, що  $x_1(t)$ :  $x_1(t)$  не може бути меншим, ніж  $\frac{r_2}{b_{21}}$ .

Отже, неможливо, щоб одна із функцій  $-x_2(t)$ ,  $x_1(t)$  чи обидві одночасно – прямували до нуля при  $t \rightarrow \infty$ , тобто жоден із цих двох видів не зникає.

Можна додати, що  $x_2(t)$  не може залишатися більшим за деяке число, що перебільшує  $\frac{r_1}{b_{12}}$ . В протилежному випадку, згідно з першим рівнянням,  $x_1(t)$  повинно прямувати до нуля і, згідно з другим рівнянням системи (4.2.11),  $x_2(t)$  повинно прямувати до нуля – протиріччя.

Для подальшого дослідження одержимо перший інтеграл. Для цього перше рівняння домножимо на  $b_{32}$ , а третє рівняння – на  $b_{12}$

і, додаючи, одержимо

$$b_{32} \frac{1}{x_1} \frac{dx_1}{dt} + b_{12} \frac{1}{x_3} \frac{dx_3}{dt} = b_{32}r_1 - b_{12}r_3.$$

Інтегруючи останнє співвідношення, одержимо перший інтеграл

$$(x_1(t))^{b_{32}} \cdot (x_3(t))^{b_{12}} = C \cdot e^{(b_{32}r_1 - b_{12}r_3)t}.$$

Виключимо з розгляду малоімовірний випадок, коли  $b_{32}r_1 - b_{12}r_3 = 0$ .

У припущенні, що  $b_{32}r_1 - b_{12}r_3 > 0$ , інтегральні функції задовольняють співвідношення

$$(x_1(t))^{b_{32}} \cdot (x_3(t))^{b_{12}} \rightarrow \infty, \quad t \rightarrow \infty,$$

так, що вони не можуть бути одночасно обмеженими. Крім цього,  $x_1(t)$  не може залишатись обмеженим, інакше  $x_3(t)$  прямуватиме до  $\infty$ . Тоді згідно з другим рівнянням  $x_2(t) \rightarrow 0$ , а згідно з першим рівнянням  $-x_2(t) \rightarrow \infty$ . Звідси одержуємо протиріччя.

Оскільки  $x_1(t)$  повинно набувати необмежених значень, то рівняння не відповідають біологічним умовам існування видів у скінченній області, тому доцільно змінити модель (що буде зроблено згодом).

Якщо  $b_{32}r_1 - b_{12}r_3 < 0$ , то

$$(x_1(t))^{b_{32}} \cdot (x_3(t))^{b_{12}} \rightarrow 0, \quad t \rightarrow \infty.$$

Оскільки  $x_1(t)$  не прямує до нуля, то  $x_3(t)$  прямуватиме до нуля.

Для побудови фазового портрета системи (4.2.11) перейдемо до нормованих змінних

$$t = \frac{\tau}{r_1}, \quad x_1 = \frac{r_2}{b_{21}}u, \quad x_2 = \frac{r_1}{b_{12}}v, \quad x_3 = \frac{r_2}{b_{23}}w.$$

Одержимо систему

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u(1 - v), \\ \dot{v} &= -\gamma_1 v(1 - u + w), \\ \dot{w} &= -\gamma_2 w(\alpha - v), \end{aligned} \tag{4.2.12}$$

де  $\gamma_1 = \frac{r_2}{r_1}$ ,  $\gamma_2 = \frac{b_{12}}{b_{32}}$ ,  $\alpha = \frac{r_3}{r_1} \cdot \frac{b_{12}}{b_{32}}$ .

Особливими точками системи (4.2.12) є початок координат  $O(0, 0, 0)$  і точка  $A(u = 1; v = 1; w = 0)$ . У площині  $w = 0$  система (4.2.12) перетворюється в систему хижак–жертва, тому фазовими траєкторіями в координатній площині  $w = 0$  є замкнені траєкторії.

Лінеаризація системи в околі початку координат показує, що точка  $O$  – тривимірний сідло-вузол. Точка  $A$  в площині  $\{u, v\}$  є центром. Її стійкість за напрямом  $w$  визначається знаком величини  $\left. \frac{\dot{w}}{w} \right|_A = -\gamma_2(\alpha - 1)$ . Тому при  $\alpha > 1$  точка  $A$  – стійка, при  $\alpha < 1$  – нестійка, при  $\alpha = 1$  система має пряму неізолюваних нерухомих точок  $v = 1$ ,  $u = 1 + w$ .

Фазові портрети системи (4.2.12) зображені на рис. 4.8.

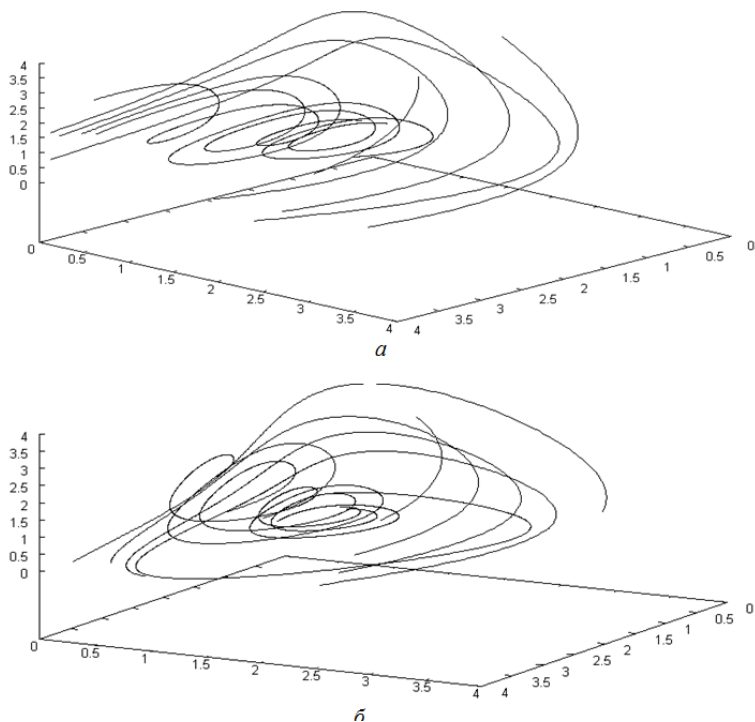


Рис. 4.8. Фазові портрети системи (4.2.12):  $a - \alpha > 1$ ,  $b - \alpha < 1$

Біологічна інтерпретація одержаних результатів така: якщо стаціонарне значення щільності популяції консумента ( $v = 1$ ) при відсутності хижака ( $w = 0$ ) менше щільності популяції консумента, що забезпечує стаціонарне існування хижака ( $v = \alpha$ ), тобто  $\alpha > 1$ , то хижак приречений на вимирання, а популяції консумента і продуцента взаємно контролюють чисельність один одного.

В протилежному випадку ( $\alpha < 1$ ) хижак настільки подавляє чисельність консумента, що популяція продуцента виходить з-під контролю останнього й необмежено розмножується. Необмежено розмножується також популяція хижака.

Некоректність моделі (4.2.11), що проявляється через можливість необмеженого росту чисельності популяції жертви, пов'язана з припущенням експоненціального росту чисельності популяції продуцента за відсутності консумента.

Тому для побудови більш реальних моделей доцільно ввести в систему (4.2.11) явища самообмеження. Наприклад, якщо ввести в систему (4.2.11) самообмеження продуцента, то одержимо математичну модель вигляду

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(r_1 - b_{11}x_1 - b_{12}x_2), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(-r_2 + b_{21}x_1 - b_{23}x_3), \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3(-r_3 + b_{32}x_2), \end{aligned} \quad (4.2.13)$$

де  $b_{11} > 0$  – коефіцієнт самообмеження продуцента. Ця система, при певних обмеженнях на параметри, уже має стійкий додатний стаціонарний стан (дослідження провести самостійно)

$$\begin{aligned} x_1^* &= \frac{r_1 b_{32} - r_3 b_{12}}{b_{11} b_{22}}, \\ x_2^* &= \frac{r_3}{b_{32}}, \\ x_3^* &= \frac{r_1 b_{21} b_{32} - r_2 b_{11} b_{32} - r_3 b_{12} b_{21}}{b_{11} b_{23} b_{32}}. \end{aligned}$$

Більш детальний аналіз системи (4.2.13) наведений у [18]. Зокрема показано, що при виконанні умов  $r_1 b_{32} - r_3 b_{12} > 0$ ,

$r_1 b_{21} b_{32} - r_2 b_{11} b_{32} - r_3 b_{12} b_{21} > 0$  існує додатний стаціонарний стан  $x_1^*, x_2^*, x_3^* > 0$ , який при певних умовах стійкий.

Інший спосіб модифікації системи (4.2.11) полягає у введенні самолімітування в популяції хижака. Математична модель такого угруповання має вигляд

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(r_1 - b_{12}x_2), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(-r_2 + b_{21}x_1 - b_{23}x_3), \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3(-r_3 + b_{32}x_2 - b_{33}x_3), \end{aligned} \quad (4.2.14)$$

де  $b_{33} > 0$  – коефіцієнт самообмеження третього виду (верховного хижака).

Ця система при цьому дозволяє продемонструвати ефект стабілізуючого впливу хижака на динаміку нижчих трофічних рівнів.

Стаціонарні точки системи (4.2.14) мають вигляд

$$\begin{aligned} x_1^* &= \frac{r_2}{b_{21}} + \frac{(r_1 b_{32} - r_3 b_{12}) b_{23}}{b_{12} b_{21} b_{33}}, \\ x_2^* &= \frac{r_1}{b_{13}}, \\ x_3^* &= \frac{r_1 b_{32} - r_3 b_{12}}{b_{12} b_{33}}. \end{aligned} \quad (4.2.15)$$

Дослідження стійкості стаціонарного стану провести самостійно. Зауважимо, що при  $x_3 = 0$  система перетворюється в модель Вольтерри хижак–жертва, яка має стаціонарну точку з координатами  $\tilde{x}_1^* = \frac{r_2}{b_{21}}$ ,  $\tilde{x}_2^* = \frac{r_1}{b_{12}}$  і фазові траєкторії, які зображаються у площині  $\{x_1 x_2\}$  у вигляді замкнених прямих, що охоплюють точку  $(\tilde{x}_1^*, \tilde{x}_2^*)$ .

Після введення третього виду – хижака – система отримує стійку стаціонарну точку (4.2.15), а коливний режим двовидової системи переходить у стаціонарний стан системи трьох видів. Зауважимо, що після введення хижака стаціонарна чисельність  $x_1^*$  жертви збільшилася порівняно з величиною  $\tilde{x}_1^*$  у двовидовій си-



стемі на величину  $x_1^* - \tilde{x}_1^* = \frac{r_1 b_{32} - r_3 b_{12}}{b_{12} b_{33}} \frac{b_{23}}{b_{21}} = x_3^* \frac{b_{23}}{b_{21}}$ , яка є додатною при  $x_3^* > 0$ , і тим більша, чим більший коефіцієнт вищання другого виду третім  $b_{23}$ .

Для трофічного ланцюга із сільськогосподарських рослин, шкідників-фітофагів і його хижаків цей ефект виражає збереження врожаю внаслідок подавлення його шкідника – в чому й полягає біологічний метод боротьби зі шкідниками.

#### 4.2.5. Динаміка трьох конкурентів

Для системи трьох конкурентів з моделі (4.1.2) одержуємо таку систему диференціальних рівнянь

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( r_i - \sum_{j=1}^3 b_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, 3, \quad (4.2.16)$$

де координати  $b_{ij} \geq 0$  задають дію  $j$ -того на  $i$ -тий вид,  $b_{ii}$  – коефіцієнт самолімітування  $i$ -того виду.

Стаціонарні стани системи (4.2.16) є розв'язками системи лінійних алгебраїчних рівнянь

$$\sum_{j=1}^3 b_{ij} x_j = r_i; \quad i = 1, 2, 3. \quad (4.2.17)$$

Якщо в конкурентній системі, що описується рівняннями (4.2.16), існує стаціонарний стан із додатними координатами, то він єдиний. При цьому особливо важливе значення має питання його стійкості.

Для виведення умов локальної стійкості додатного стаціонарного стану  $(x_1^*, x_2^*, x_3^*)$  запишемо матрицю Якобі системи (4.2.16)

$$A = \begin{pmatrix} -b_{11}x_1^* & -b_{12}x_1^* & -b_{13}x_1^* \\ -b_{21}x_2^* & -b_{22}x_2^* & -b_{23}x_2^* \\ -b_{31}x_3^* & -b_{32}x_3^* & -b_{33}x_3^* \end{pmatrix}. \quad (4.2.18)$$

Характеристичне рівняння для матриці  $A$  з (4.2.18) має вигляд

$$\lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0, \quad (4.2.19)$$

де

$$\begin{aligned}
 a_1 &= x_1^* b_{11} + x_2^* b_{22} + x_3^* b_{33}, \\
 a_2 &= x_1^* x_2^* \begin{vmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{vmatrix} + x_1^* x_3^* \begin{vmatrix} b_{11} & b_{13} \\ b_{31} & b_{33} \end{vmatrix} + x_2^* x_3^* \begin{vmatrix} b_{22} & b_{23} \\ b_{32} & b_{33} \end{vmatrix}, \\
 a_3 &= x_1^* x_2^* x_3^* \begin{vmatrix} b_{11} & b_{12} & b_{13} \\ b_{21} & b_{22} & b_{23} \\ b_{31} & b_{32} & b_{33} \end{vmatrix}.
 \end{aligned} \tag{4.2.20}$$

Для того, щоб корені  $\lambda_i$  рівняння (4.2.19) мали від'ємні дійсні частини (необхідна і достатня умова локальної стійкості стаціонарних розв'язків  $x_1^*$ ,  $x_2^*$ ,  $x_3^*$ ) згідно з критерієм Гурвіца необхідно і достатньо, щоб головні мінори матриці Гурвіца

$$\begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ 0 & 0 & a_3 \end{pmatrix}$$

були додатними ( $a_1$ ,  $a_3$  додатні для додатних  $x_1^*$ ,  $x_2^*$ ,  $x_3^*$   $> 0$ ).

Для додатності мінора другого порядку маємо умову

$$a_1 a_2 - a_3 > 0.$$

На відміну від випадку конкуренції двох видів (див. п. 3.8), де умови стійкого стаціонарного стану формулювалися тільки в коефіцієнтній формі, умова стійкого конкурентного стану трьох видів включає й самі значення стаціонарних розв'язків. Це ускладнює аналіз стійкості стаціонарного стану системи з трьох видів.

Наприклад, для гіпотетичної конкурентної системи з коефіцієнтами конкуренції

$$b_{ij} = \begin{pmatrix} \frac{1}{3} & \frac{2}{3} & \frac{4}{3} \\ \frac{1}{18} & \frac{1}{6} & \frac{1}{3} \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & 1 \end{pmatrix}$$

і біологічними потенціалами  $r_1 = \frac{19}{3}$ ,  $r_2 = \frac{3}{2}$ ,  $r_3 = 4$  для знаходження точок спокою одержуємо систему алгебраїчних рівнянь

$$\begin{aligned}
 x_1 + 2x_2 + 4x_3 &= 19, \\
 x_1 + 3x_2 + 6x_3 &= 27, \\
 x_1 + x_2 + 3x_3 &= 12,
 \end{aligned}$$

яка має розв'язок  $x_1^* = 3$ ,  $x_2^* = 6$ ,  $x_3^* = 1$ .

Обчислюючи значення  $a_1$ ,  $a_2$ ,  $a_3$  за формулами (4.2.20), маємо  $a_1 = 3$ ,  $a_2 = \frac{1}{3}$ ,  $a_3 = \frac{1}{9}$ .

Умова стійкості стаціонарного стану  $a_1 \cdot a_2 - a_3 = \frac{8}{9} > 0$  виконується, тому стаціонарний стан стійкий для малих збурень (локально стійкий).

Графіки розв'язків системи (4.2.16) зі значеннями параметрів, що наведені в прикладі, зображені на рис. 4.9.

Порівняно з конкуренцією двох видів конкурентні угруповання при  $n \geq 3$  мають нову особливість: при певних значеннях параметрів вони можуть мати циклічні коливні режими, тоді як конкурентній двовидовій системі виникнення коливань неможливі. Цей факт встановив Р. Мей у [135].

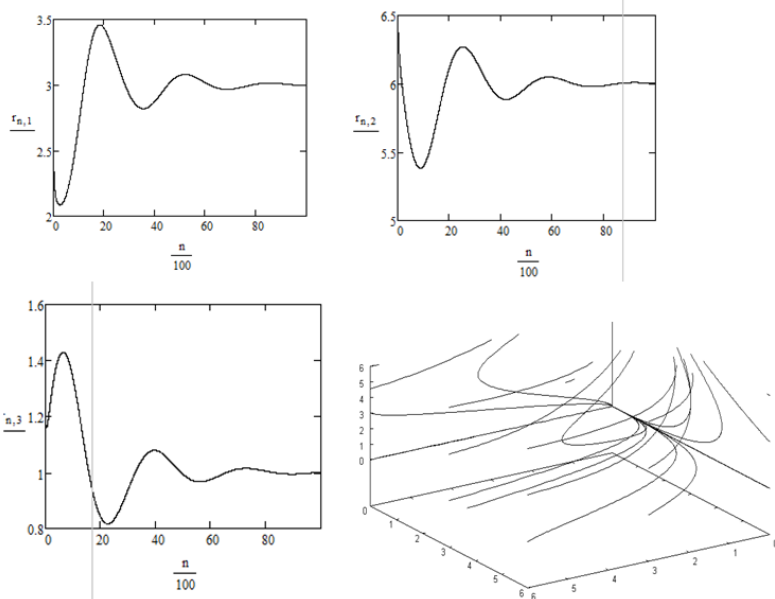


Рис. 4.9. Фазовий портрет і графіки розв'язків системи (4.2.16) (початкові умови:  $x_1(0) = 2, 5$ ;  $x_2(0) = 6, 5$ ;  $x_3(0) = 1, 2$ ) та її фазовий портрет із параметрами, заданими в прикладі

**Приклад Мея.** Нехай конкурентне тривидове угруповання описується системою (4.2.16), де  $r_1 = r_2 = r_3 = 1$ , а матриця коефіцієнтів конкуренції має вигляд

$$b_{ij} = \begin{pmatrix} 1 & b & a \\ a & 1 & b \\ b & a & 1 \end{pmatrix}, \quad a < 1, b > 1,$$

тобто маємо систему Мея

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(1 - x_1 - bx_2 - ax_3), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(1 - ax_1 - x_2 - bx_3), \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3(1 - bx_1 - ax_2 - x_3). \end{aligned} \quad (4.2.21)$$

Для знаходження стаціонарних станів виписуємо систему лінійних алгебраїчних рівнянь

$$\begin{aligned} x_1 + bx_2 + ax_3 &= 1, \\ ax_1 + x_2 + bx_3 &= 1, \\ bx_1 + ax_2 + x_3 &= 1. \end{aligned}$$

Додаючи ці рівняння, знаходимо

$$x_1 + x_2 + x_3 = \frac{3}{1 + a + b}.$$

При циклічній зміні змінних  $x_1 \rightarrow x_2, x_2 \rightarrow x_3, x_3 \rightarrow x_1$  одержуємо таку ж систему, тому вона має симетричний розв'язок

$$x_1^* = x_2^* = x_3^* = \frac{1}{1 + a + b}.$$

У [135] показано, що при  $a + b < 2$  точка  $x_1^* = x_2^* = x_3^*$  є станом конкурентної рівноваги (рис. 4.10, *a*).

Якщо  $a + b = 2$ , то система Мея шляхом додавання всіх рівнянь системи (4.2.21) може бути зведена до одного рівняння вигляду

$$\frac{dy}{dt} = y - y^2,$$

де  $y(t) = x_1(t) + x_2(t) + x_3(t)$ .

Одержане рівняння при початковій умові  $y|_{t=t_0} = 1$  має розв'язок  $y(t) = 1$ , а це означає, що розв'язки системи Мея при умові  $a + b = 2$  належать площині (симплексу)  $x_1 + x_2 + x_3 = 1$ , як тільки початкові умови  $x_1(t_0) + x_2(t_0) + x_3(t_0) = 1$  (тобто початкові умови належать цьому ж симплексу). Серед траєкторій системи на симплексі існує граничний цикл. Всі інші траєкторії системи (4.2.21) збігаються до цього граничного циклу, що лежить у площині  $x_1 + x_2 + x_3 = 1$  (рис. 4.10, б).

При  $a + b > 2$  траєкторії системи теж наближаються до площини і все більше і більше затримуються в околі точок  $(1, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0)$ ,  $(0, 0, 1)$  (рис. 4.10, в). При цьому виникають коливання постійної амплітуди і зростаючого періоду коливань.

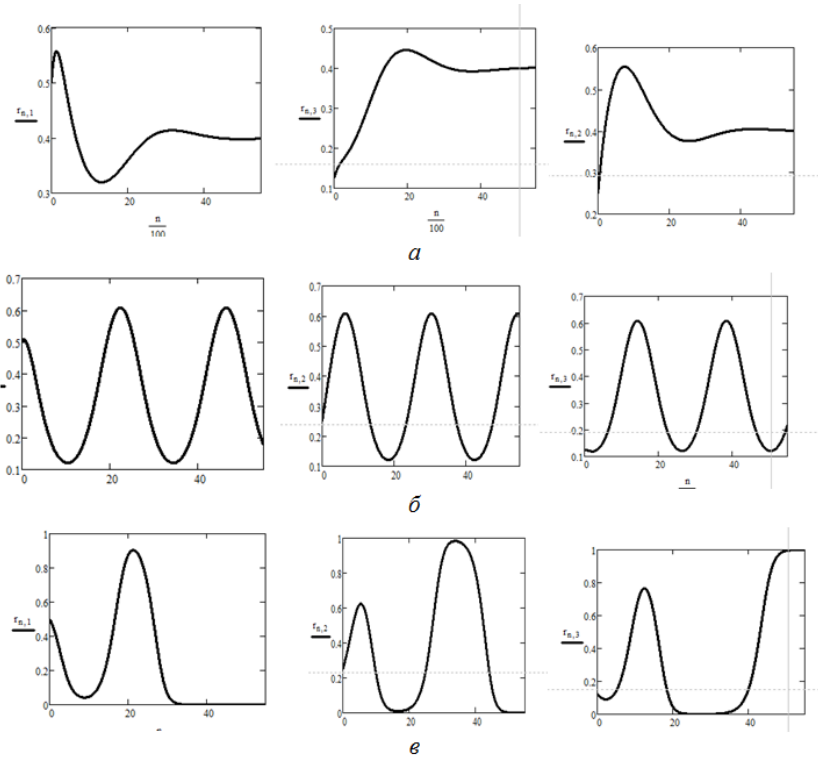


Рис. 4.10. Графіки розв'язків системи (4.2.21) при а -  $a + b < 2$ , б -  $a + b = 2$ , в -  $a + b > 2$

Окрім випадків стійкого співіснування конкурентних видів (наявність стаціонарної точки, граничного циклу), значний інтерес викликає явище конкурентного виключення, коли в результаті конкурентної взаємодії відбувається елімінація деяких конкурентів. Такі ситуації можуть виникати, коли система рівнянь для стаціонарних точок має розв'язок  $x_1^*$ ,  $x_2^*$ ,  $x_3^*$ , деякі координати якого дорівнюють нулю. При цьому, якщо такий розв'язок стійкий, то відбувається конкурентне витіснення видів, для яких  $x_i^* = 0$ .

### 4.3. Аналіз моделі Лотки–Вольтерри для $n$ видів

#### 4.3.1. Консервативні та дисипативні біологічні угруповання

У цьому пункті розглядатимемо моделі типу (4.1.2). В. Вольтерра для таких систем встановив деякі загальні факти. При дослідженні систем типу (4.1.2) В. Вольтерра розглядає два класи таких систем – консервативні та дисипативні.

Система (4.1.2) називається консервативною (за В. Вольтеррою), якщо існує такий набір додатних чисел  $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$  ( $\alpha_i > 0$ ), що квадратична форма

$$F(N_1, N_2, \dots, N_n) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \alpha_i \gamma_{ij} N_i N_j \equiv 0. \quad (4.3.1)$$

Якщо квадратична форма додатно визначена, то система (4.1.2) називається дисипативною.

Біологічний зміст цих означень такий: якщо величинами  $\alpha_i$  позначити середню біомасу особин кожного виду, то функція

$$V(N_1, N_2, \dots, N_n) = \alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_2 + \dots + \alpha_n N_n \quad (4.3.2)$$

визначає біомасу біологічного угруповання. Тоді, враховуючи рівняння (4.1.2), знаходимо швидкість зміни всієї біомаси

$$\frac{dV}{dt} = \sum_{i=1}^n \alpha_i \varepsilon_i N_i - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \alpha_i \gamma_{ij} N_i N_j. \quad (4.3.3)$$

Перший доданок правої частини співвідношення (4.3.3) задає вплив постійного приросту чи вимирання видів на зміну загальної біомаси, другий доданок – вплив взаємодії видів.

Оскільки для консервативних систем виконується співвідношення (4.3.1), то взаємодія видів не впливає на зміну загальної біомаси угруповання, а дисипативні системи володіють тією властивістю, що взаємодія сповільнює приріст загальної біомаси (біомаса  $\sum_{i=1}^n \alpha_i N_i$  зменшується).

Для консервативних систем, очевидно, виконується співвідношення

$$\gamma_{ii} = 0, \quad \alpha_i \gamma_{ij} + \alpha_j \gamma_{ji} = 0, \quad i, j = 1, 2, \dots, n, \quad (4.3.4)$$

тобто  $\gamma_{ij}$  та  $\gamma_{ji}$  мають бути протилежні за знаком, тому консервативними можуть бути лише угруповання, в яких єдиним типом міжвидових відношень, крім нейтралізму ( $\gamma_{ij} = \gamma_{ji} = 0$ ), є відношення хижак–жертва ( $\gamma_{ij} \cdot \gamma_{ji} < 0$ ) і самолімітування видів відсутнє ( $\gamma_{ii} = 0$ ).

Умови консервативності для випадку двох видів мають вигляд

$$\gamma_{11} = \gamma_{22} = 0, \quad \gamma_{12} \cdot \gamma_{21} < 0 \quad (\text{або} \quad \gamma_{12} = \gamma_{21} = 0).$$

Як бачимо з (4.3.4), для консервативних систем повинно виконуватися певне співвідношення у вигляді рівності між параметрами системи, а це викликає малу ймовірність властивості консервативності для реальних систем. Реальні угруповання дисипативні.

Консервативні системи в математичній екології – це така ж ідеалізація, як системи без тертя в механіці. Аналогічно тому, як в механіці нерідко нехтують тертям, в екології для деяких систем правомірна гіпотеза про їх консервативність.

В. Вольтерра показав, що необхідними і достатніми умовами консервативності системи (4.1.2) є вимоги: 1)  $\gamma_{ii} = 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ ; 2) при  $i \neq j$  або  $\gamma_{ij} = \gamma_{ji} = 0$ , або  $\gamma_{ij} \gamma_{ji} < 0$ ; 3) для будь-якої вибірки  $m$  різних цілих чисел  $i_1, i_2, \dots, i_m$  із сукупності  $\{1, 2, \dots, n\}$  виконується співвідношення

$$\gamma_{i_1 i_2} \gamma_{i_2 i_3} \dots \gamma_{i_{m-1} i_m} \gamma_{i_m i_1} =$$

$$= (-1)^m \gamma_{i_2 i_1} \gamma_{i_3 i_2} \cdots \gamma_{i_m i_{m-1}} \gamma_{i_1 i_m}.$$

Останні умови у випадку  $\gamma_{ij} \neq 0$  при  $i \neq j$  можуть бути скорочені й зведені до умов із трьома індексами:

$$\gamma_{i_1 i_2} \gamma_{i_2 i_3} \gamma_{i_3 i_1} = -\gamma_{i_2 i_1} \gamma_{i_3 i_2} \gamma_{i_1 i_3}.$$

Для дисипативних систем виконується необхідна умова

$$\gamma_{ii} > 0, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

тобто всі види володіють властивістю самообмеження.

Наступна необхідна умова дисипативності полягає в тому, що  $\det \Gamma \neq 0$ , де  $\Gamma = (\gamma_{ij})_{i,j=1}^n$ . Звідси випливає існування єдиного стаціонарного стану системи (4.1.2). Крім мінора  $n$ -го порядку, всі головні мінори матриці  $\Gamma$  повинні бути додатними.

### 4.3.2. Стійкість у вольтерровських моделях

Для консервативних систем В. Вольтерра одержав загальні результати для будь-якої системи додатних розв'язків в інтервалі  $(t_0, \infty)$ . Якщо в (4.3.4) підставити

$$\alpha_i \gamma_{ij} = a_{ij}, \quad \alpha_i > 0,$$

то  $a_{ij} = -a_{ji}$ ,  $\gamma_{ij} = a_{ij}/\alpha_i$ , і рівняння (4.1.2) можна переписати у вигляді

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \frac{a_{ij}}{\alpha_i} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

або

$$\alpha_i \frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \varepsilon_i \alpha_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (4.3.5)$$

де  $a_{ij} = -a_{ji}$ .

Очевидно, що  $x_i = 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ , є стаціонарним розв'язком системи (4.1.2) і (4.3.5).

Наведемо тепер загальні властивості розв'язків системи (4.3.5).



**Твердження 4.1.** *Перш за все обґрунтуємо, що якщо всі коефіцієнти приросту  $\varepsilon_i$  від'ємні, то всі види щезнуть (тривіальний розв'язок системи (4.3.5) асимптотично стійкий).*

Додаючи рівняння (4.3.5) і враховуючи, що для консервативних систем  $a_{ij} = -a_{ji}$ ,  $a_{ii} = 0$ , одержуємо

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i \frac{x_i}{dt} = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i \alpha_i x_i. \quad (4.3.6)$$

Якщо  $\varepsilon < 0$  – від'ємне число, що обмежує всі  $\varepsilon_i < 0$  зверху (наприклад,  $\varepsilon = \max_i \varepsilon_i$ ), то

$$\frac{\frac{d}{dt} \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i}{\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i} < -\varepsilon. \quad (4.3.7)$$

Інтегруючи (4.3.7), дістанемо, що для  $t > t_0$

$$\ln \frac{\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t)}{\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t_0)} < -\varepsilon(t - t_0)$$

або

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t) < \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t_0) \cdot e^{\varepsilon(t-t_0)}.$$

Звідси одержуємо, що  $x_i(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  для всіх  $i = 1, 2, \dots, n$ , тобто тривіальний стан асимптотично стійкий.

**Твердження 4.2.** *Навпаки, якщо всі коефіцієнти приросту  $\varepsilon_i$  додатні, то сумарна чисельність особин усіх видів прямує до нескінченності.*

Припустимо, що  $\varepsilon > 0$  – число, яке обмежує всі  $\varepsilon_i > 0$  знизу (наприклад,  $\varepsilon = \min_i \varepsilon_i$ ), тоді, згідно з (4.3.6), маємо

$$\frac{\frac{d}{dt} \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i}{\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i} > \varepsilon.$$

Звідки

$$\ln \frac{\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t)}{\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t_0)} > \varepsilon(t - t_0), \quad t > t_0$$

або

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t) > \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t_0) \cdot e^{\varepsilon(t-t_0)}, \quad t > t_0.$$

Звідси, якщо взяти  $\alpha > \alpha_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ , то

$$\sum_{i=1}^n x_i(t) > \frac{\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t_0)}{\alpha} e^{\varepsilon(t-t_0)}.$$

Це ілюструє той факт, що  $\sum_{i=1}^n x_i(t) \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ . Твердження 4.2 доведене.

**Твердження 4.3.** *Якщо один із коефіцієнтів приросту  $\varepsilon_i$  додатний, то всі види не можуть зникнути.*

Для доведення цього факту припустимо, що всі  $x_i(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , тоді  $\sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , тобто існує  $T$ , таке, що при  $t > T$   $\sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j(t) < \frac{\varepsilon_i}{2}$ .

Тоді, починаючи з моменту часу  $t = T$ ,

$$\frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt} > \frac{\varepsilon_i}{2},$$

що несумісно зі зникненням  $i$ -того виду.

Отже, якщо всі  $\varepsilon_i > 0$  одного знака, то неможливо, щоб усі види зберігалися, залишаючись обмеженими.

**Твердження 4.4.** *Якщо всі  $\varepsilon_i$  дорівнюють нулю, то загальна чисельність  $\sum_{i=1}^n x_i(t)$  обмежена знизу і зверху двома додатними числами.*

Дійсно, з (4.3.6) маємо

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i \frac{dx_i}{dt} = 0, \quad \text{або} \quad \frac{d}{dt} \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i = 0.$$

Звідси  $\sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t) = \text{const}$ , що й доводить правильність твердження 4.4.

### Стабільне функціонування консервативних систем.

Розглянемо тепер питання існування додатних стаціонарних розв'язків.

Нетривіальний стаціонарний розв'язок знаходиться з алгебраїчної системи

$$\Gamma x^* = \varepsilon, \quad (4.3.8)$$

де  $\Gamma = (\gamma_{ij})_{i,j=1}^n$ ,  $\varepsilon = (\varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n)$ .

Припустимо, що вектор  $\varepsilon$  такий, що всі компоненти вектора  $x^*$  додатні, тобто  $x^*$  належить додатному ортанту  $n$ -вимірного простору  $R^n$ .

Займемося вивченням стійкості додатного стаціонарного розв'язку. Під стійкістю будемо розуміти стійкість  $x^*$  за Ляпуновим.

Основна властивість консервативних систем (4.1.2) – це існування першого інтеграла на траєкторіях, що лежать у першому додатному ортанті, якщо матриця  $\Gamma$  невідроджена (при парних  $n$ ).

Оскільки  $a_{ij} = -a_{ji}$ , то визначник системи

$$\sum_{j=1}^n a_{ij} x_j = \varepsilon_i \alpha_i, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (4.3.9)$$

косиметричний, тобто

$$D = \begin{vmatrix} 0 & a_{12} & a_{13} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & 0 & a_{23} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & a_{n2} & a_{n3} & \dots & 0 \end{vmatrix}. \quad (4.3.10)$$

Як відомо, при парних  $n$   $D$  є квадратами многочленів своїх елементів  $a_{ij}$ . Якщо нехтувати малоймовірним випадком, коли  $D = 0$ , то наступні викладки проведемо для випадку  $D > 0$ .

З рівняння (4.3.5) маємо

$$\alpha_i \frac{d \ln x_i}{dt} - \varepsilon_i \alpha_i = \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Розв'язуючи одержані рівняння відносно  $x_j$  за методом Крамера, одержуємо

$$x_j = \frac{1}{D} \sum_{i=1}^n A_{ji} \left( \alpha_i \frac{d \ln x_i}{dt} - \varepsilon_i \beta_i \right), \quad j = 1, 2, \dots, n. \quad (4.3.11)$$

З (4.3.11), домножаючи рівняння на  $\varepsilon_j \alpha_j$  і підсумовуючи по  $j$ , дістанемо

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^n \varepsilon_j \alpha_j x_j &= \frac{1}{D} \sum_{j=1}^n \varepsilon_j \alpha_j \sum_{i=1}^n A_{ji} \left( \alpha_i \frac{d \ln x_i}{dt} - \varepsilon_i \alpha_i \right) = \\ &= \frac{1}{D} \left( \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n A_{ji} \varepsilon_j \alpha_j \alpha_i \frac{d \ln x_i}{dt} - \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n A_{ji} \varepsilon_j \alpha_j \varepsilon_i \alpha_i \right). \end{aligned}$$

Оскільки  $A_{ji} = -A_{ij}$  (визначник косиметричний), то остання сума

$$\sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n A_{ji} \varepsilon_j \alpha_j \varepsilon_i \alpha_i = 0,$$

а перша сума

$$\sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n A_{ji} \varepsilon_j \alpha_j \alpha_i \frac{d \ln x_i}{dt} = \sum_{i=1}^n \left( \frac{d \ln x_i}{dt} \cdot \alpha_i \sum_{j=1}^n A_{ji} \varepsilon_j \alpha_j \right).$$

Позначимо через  $x_i^*$  розв'язки системи (4.3.9) так, що

$$x_i^* = -\frac{1}{D} \sum_{j=1}^n A_{ij} \varepsilon_j \alpha_j = \frac{1}{D} \sum_{j=1}^n A_{ji} \varepsilon_j \alpha_j.$$

Тоді попередня сума набуває вигляду

$$D \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i^* \frac{d \ln x_i}{dt},$$

а отже,

$$\sum_{j=1}^n \varepsilon_j \alpha_j x_j = \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i^* \frac{d \ln x_i}{dt}.$$

Порівнюючи одержане співвідношення з (4.3.6), дістаємо співвідношення

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i \left( \frac{dx_i}{dt} - x_i^* \frac{d \ln x_i}{dt} \right) = 0.$$

Звідси

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i (x_i - x_i^* \ln x_i) = C = \text{const}$$

або

$$\left( \frac{e^{x_1}}{x_1^*} \right)^{\alpha_1} \cdot \left( \frac{e^{x_2}}{x_2^*} \right)^{\alpha_2} \cdot \dots \cdot \left( \frac{e^{x_n}}{x_n^*} \right)^{\alpha_n} = C. \quad (4.3.12)$$

Отже, якщо в першому ортанті є розв'язки системи (4.3.5), то вони задовольняють співвідношення (4.3.12), тобто існує перший інтеграл на траєкторіях із першого ортанту.

Припустимо, що існує додатний стаціонарний розв'язок  $x_i^* > 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

Якщо ввести позначення  $n_i = \frac{x_i(t)}{x_i^*}$ , то (4.3.12) зводиться до форми вигляду

$$\left( \frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{\alpha_1 x_1^*} \cdot \left( \frac{e^{n_2}}{n_2} \right)^{\alpha_2 x_2^*} \cdot \dots \cdot \left( \frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{\alpha_n x_n^*} = C. \quad (4.3.13)$$

Вивчаючи поведінку функції  $\frac{e^x}{x}$  з (4.3.13) В. Вольтерра зазначає [18], що при  $x_i^* > 0$  для всіх  $i$  всі види обмежені зверху і знизу деякими додатними константами і ці константи залежать від початкових умов  $x_i(t_0)$  і параметрів  $\varepsilon_i, \alpha_i$ .

Отже, при  $t \in [t_0, \infty)$  існує і єдиний розв'язок системи (4.3.5), що відповідає додатним початковим умовам  $x_i(t_0) > 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  і обмежений зверху і знизу, тобто всі види будуть співіснувати і кількість їх особин буде змінюватися між двома додатними числами.

З рівнянь (4.3.13) можна зробити ще один важливий висновок: якщо  $x_i(t_0)$  наближається до  $x_i^*$ , то і  $x_i(t)$  наближатиметься до  $x_i^*$ , тобто  $x_i(t)$  будуть відрізнятися від  $x_i^*$  на як завгодно малі числа. Іншими словами, стаціонарний стан  $x_i^*$  для консервативної системи (4.3.5) стійкий.

Крім цього, В. Вольтерра показав [18], що у випадку, коли види мають обмежені зміни ( $x_i(t)$  обмежені знизу й зверху додатними числами) і якщо початковий стан системи  $x_i(t_0) \neq x_i^* > 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ , то принаймні один із видів має незатухаючі коливання (флуктуації) чисельності.

Поведінку траєкторій системи (4.3.5) можна вивчати з позицій прямого методу Ляпунова для аналізу стійкості рівноваги  $x_i^*$ .

Для цього введемо в розгляд функцію

$$G(x) = \sum_{i=1}^n \alpha_i (x_i - x_i^* \ln x_i). \quad (4.3.14)$$

Очевидно, що функція  $G(x)$  є функцією Ляпунова для точки  $x^*$  ( $G(x) > 0$ ,  $x \in R_+^n$ ,  $x \neq x^*$ ,  $G(x^*) = 0$ ). Похідна  $\frac{dG(x)}{dt}$  вздовж траєкторій дорівнює нулю всюди в  $R_+^n$ . Отже, рівновага стійка за Ляпуновим (але не асимптотично).

Застосуємо тепер метод Ляпунова, що базується на лінеаризації системи (4.3.5) в точці рівноваги  $x_i^*$  і аналізі спектра матриці Якобі. Вважаючи, що  $\xi_i = x_i - x_i^*$ , з (4.3.5) одержуємо лінійну систему

$$\alpha_i \frac{d\xi_i}{dt} = -x_i^* \sum_j a_{ij} \xi_j,$$

або

$$\dot{\xi} = -diag(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) \Gamma \xi, \quad (4.3.15)$$

де  $\xi = (\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)$ ,  $\Gamma$  – матриця введена вище. Якщо відхилення ввести у формі

$$\nu_i = \frac{x_i}{x_i^*} - 1,$$

то лінеаризація (4.3.5) має вигляд

$$\dot{\nu} = -\Gamma diag(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) \nu. \quad (4.3.16)$$

Оскільки лінійна заміна змінних не змінює спектра матриці лінійної системи (матриці Якобі), то матриці системи (4.3.15) і (4.3.16) мають одинаковий спектр. Можна показати [92], що при  $x^* > 0$  цей спектр складається з чисто уявних коренів.

Дійсно, якщо  $\lambda = a + ib$  – власне значення матриці  $\text{Gdiag}(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$  з власним вектором  $z = u + i\omega$ , то  $\bar{\lambda} = a - ib$  теж є власним значенням з власним вектором  $\bar{z} = u - i\omega$ . Тоді, за означенням власного вектора,

$$\sum_{l=1}^n x_l^* \gamma_{kl} z_l = (a + ib) z_k, \quad (4.3.17)$$

$$\sum_{l=1}^n x_l^* \gamma_{kl} \bar{z}_l = (a - ib) \bar{z}_k, \quad k = 1, 2, \dots, n.$$

Покажемо, що з цих співвідношень випливає, що  $a = 0$ , тобто власні значення  $\lambda = b_i$  – чисто уявні. Для цього перше рівняння (4.3.17) домножимо на  $\alpha_k x_k^* \bar{z}_k$  і підсумуємо по  $k$ , а друге рівняння домножимо на  $\alpha_k x_k^* z_k$  і теж просумуємо по  $k$ . Дістанемо

$$(a + ib) \sum_{k=1}^n \alpha_k x_k^* z_k \bar{z}_k = \sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n \alpha_k \gamma_{kl} x_l^* x_k^* z_l \bar{z}_k,$$

$$(a - ib) \sum_{k=1}^n \alpha_k x_k^* \bar{z}_k z_k = \sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n \alpha_k \gamma_{kl} x_l^* x_k^* \bar{z}_l z_k.$$

Якщо поміняти порядок підсумовування в правій частині другого рівняння і додати ці рівності, то одержимо співвідношення

$$2a \sum_{k=1}^n \alpha_k x_k^* |z_k|^2 = \sum_k \sum_l (\alpha_k \gamma_{kl} + \alpha_l \gamma_{lk}) x_k^* x_l^* \bar{z}_k z_l.$$

Оскільки права частина для консервативних систем (виконується умова (4.3.4)) перетворюється в нуль, то при  $\alpha_k > 0$ ,  $x_k^* > 0$ ,  $|z_k| \neq 0$  для деяких  $k$  маємо  $a = 0$ , що й потрібно було довести.

Оскільки характеристичні корені чисто уявні, то пряма лінеаризація не дає відповіді про стійкість чи нестійкість стаціонарного

розв'язку  $x^*$ . Але стійкість стаціонарного розв'язку була установлена вище за допомогою функцій Ляпунова. Позаяк лінеаризовані системи мають чисто уявні корені, можемо стверджувати, що лінійні наближення траєкторій в околі рівноваги – це суперпозиція  $\frac{n}{2}$  синусоїд із загалом різними періодами. Якщо знехтувати малоймовірним випадком, що періоди співмірні між собою, то висуємо, що не існує строгої періодичності розв'язків.

**Закон збереження середніх.** Встановимо ще узагальнення закону збереження середніх, одержаний раніше у випадку двох видів.

Проінтегрувавши від  $t_0$  до  $t$  обидві частини основних рівнянь

$$\alpha_i \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt} = \varepsilon_i \alpha_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j,$$

одержимо

$$\alpha_i \ln \frac{x_i(t)}{x_i(t_0)} = \varepsilon_i \alpha_i (t - t_0) + \sum_{j=1}^n a_{ij} \int_{t_0}^t x_j(t) dt.$$

Уведемо до розгляду середнє значення функції  $x_j(t)$  на інтервалі  $(t_0, t)$  за формулою

$$\bar{X}_i = \frac{1}{t - t_0} \int_{t_0}^t x_i(t) dt.$$

Тоді останнє співвідношення перепишемо у вигляді

$$\frac{\alpha_i}{t - t_0} \ln \frac{x_i(t)}{x_i(t_0)} = \varepsilon_i \alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{X}_j, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Розв'яжемо ці рівняння відносно  $\bar{X}_j$ . Одержимо

$$D \cdot \bar{X}_j = \sum_{i=1}^n A_{ji} \left( \frac{\alpha_i}{t - t_0} \ln \frac{x_i(t)}{x_i(t_0)} - \varepsilon_i \alpha_i \right).$$



Звідси видно, що при  $t \rightarrow \infty$   $\bar{X}_j(t)$  має границю, що дорівнює

$$-\frac{1}{D} \sum_{i=1}^n A_{ji} \varepsilon_i \alpha_i, \quad (4.3.18)$$

оскільки  $x_i(t)$ , а отже, і  $\ln \frac{x_i(t)}{x_i(t_0)}$  обмежені.

Вираз, що фігурує в (4.3.18), задає розв'язки системи (4.3.9), тобто стаціонарні значення  $x_i^*$ .

Як бачимо, середні значення  $\frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t X_i(t) dt$  мають границю

при  $t \rightarrow \infty$ , яку називають асимптотичними середніми чисельностями особин різних видів.

Звідси одержуємо результат, який є узагальненням закону збереження середніх при  $n = 2$ : асимптотичні середні величини  $x_i(t)$  збігаються з їхніми стаціонарними значеннями, а отже, не залежать від початкових умов  $x_i(t_0)$ .

Аналогічно випадку  $n = 2$ , можна узагальнити і третій закон зміни асимптотичних середніх.

**Випадок непарної кількості видів.** Вище ми розглянули динаміку угруповання з  $n$  видів, якщо  $n$  парне. Аналогічно можна вивчати подібні питання і для  $n$  непарного (для непарних порядків кососиметричний визначник дорівнює нулю).

У [18] встановлено, що у випадку непарного  $n$ , коли не всі головні мінори (серед них є визначники парного порядку) кососиметричного визначника перетворюються в нуль, неможливо, щоб всі види співіснували з обмеженими змінами, тобто щоб розв'язки системи (4.3.5) були обмежені знизу й зверху двома додатними числами. Серед цих розв'язків є такі, що прямують до  $+\infty$ , або до нуля, коли  $t \rightarrow \infty$ .

**Дисипативні угруповання.** Із означення дисипативної системи випливає необхідна умова

$$\gamma_{ii} > 0, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

тобто всі види володіють властивістю самолімітування (у консервативних систем усі  $\gamma_{ii} = 0$ ).

Дисипативні системи можна записати у формі

$$\alpha_i \frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \varepsilon_i \alpha_i - \sum_j a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

де

$$a_{ij} = -a_{ji} \quad (j \neq i), \quad a_{ii} > 0. \quad (4.3.19)$$

Для дисипативних систем, як і для консервативних, правильними залишаються твердження 4.1, 4.3, 4.4, тобто якщо всі  $\varepsilon_i$  від'ємні, то всі види зчезають ( $x_i(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ); якщо хоча б одне з  $\varepsilon_i$  додатне, то не можуть зникнути всі види; якщо всі  $\varepsilon_i$  дорівнюють нулю, то  $x_i(t)$  – обмежені.

Для дисипативної системи (4.3.19), аналогічно (4.3.13) у випадку  $x^* > 0$ , В. Вольтерра одержав співвідношення

$$\begin{aligned} & \left( \frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{\alpha_1 x_1^*} \cdot \left( \frac{e^{n_2}}{n_2} \right)^{\alpha_2 x_2^*} \cdot \dots \cdot \left( \frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{\alpha_n x_n^*} = \\ & = C \exp \left\{ - \int_{t_0}^t \sum_{l=1}^n a_{ll} (x_l^*)^2 (1 - n_l)^2 dt \right\}, \end{aligned} \quad (4.3.20)$$

де  $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ ,  $x_i^* > 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ , – додатний стаціонарний розв'язок системи (4.1.2)  $n_l(t) = x_l(t)/x_l^*$ ,  $C = \text{const} > 0$ .

Використовуючи (4.3.20), В. Вольтерра показав, що для додатних початкових значень  $n_i(t_0) > 0$  існують розв'язки системи (4.3.19), обмежені двома додатними числами. Отже, якщо стаціонарний стан  $x^* > 0$  можливий для всіх видів, то він стійкий.

Оскільки зі співвідношення (4.3.20) можна встановити, що  $n_l(t) \rightarrow 1$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $l = 1, 2, \dots, n$ , то стаціонарний стан  $x^* > 0$  граничний при  $t \rightarrow \infty$  для всіх траєкторій дисипативної системи (4.3.19) з додатними початковими умовами.

Як і для консервативних систем, дослідження поведінки траєкторій в околі точки  $x^*$  у лінійному наближенні базується на обчисленні спектра матриці  $\text{diag}(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)\Gamma$  (або  $\Gamma \text{diag}(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ ). Аналогічно зробленому вище, можна показати, що всі власні числа мають від'ємні дійсні частини. А це

означає, що стаціонарний розв'язок  $x^* > 0$  локально асимптотично стійкий. Для доведення глобальної асимптотичної стійкості в додатному ортанті в [92] побудована функція Ляпунова  $G(x)$ .

У випадку, коли не всі  $x_i^*$  додатні, в [18] встановлено зчезання видів. Якщо від'ємний корінь лише один, то відповідний вид зчезає. Якщо таких коренів декілька, то серед відповідних видів принаймні один повинен зникати.

Таким чином, для дисипативних систем, як і для консервативних, існування стійкої рівноваги  $x^* > 0$  є необхідною і достатньою умовою стабільного функціонування біологічного угруповання. Види будуть існувати з обмеженими варіаціями.

#### 4.4. Задачі для самостійної роботи

**4.1.** Динаміка системи два хижаки – одна жертва описується диференціальними рівняннями (4.2.4)

Виконавши заміну змінних  $t = \frac{\tau}{a}$ ,  $x = \frac{a}{e}u$ ,  $y_1 = \frac{a}{b_1}v_1$ ,  $y_2 = \frac{a}{b_2}v_2$ , звести систему (4.2.4) до безрозмірної форми. Знайти стаціонарні точки та дослідити їх на стійкість. Надаючи параметрам моделі числових значень, знайти числові розв'язки (4.2.4). Дати біологічну інтерпретацію результатам числового дослідження.

**4.2.** Для системи (4.2.13), що описує вертикальну взаємодію із самообмеженням продуцента, встановити умови існування та стійкості додатного стаціонарного стану. Виконати обчислювальні експерименти над системою (4.2.13) і побудувати фазові портрети.

**4.3.** Задачу 4.2 розв'язати для моделі (4.2.14), що враховує самолімітування в популяції хижака.

**4.4.** Узагальнити модель динаміки трьох конкурентів (4.2.16) на випадок збору урожаю (жорстка стратегія). Застосовуючи числові методи, побудувати графіки розв'язків та дати біологічну інтерпретацію одержаним результатам.

**4.5.** Дослідити, які динамічні ефекти виникають у системі

$$\dot{x} = ax(x - L)(K - x) - b_1xy,$$

$$\dot{y} = -c_1y + d_1xy - b_2yz,$$

$$\dot{z} = -c_2z + d_2yz,$$

що описує динаміку угруповання продуцент–консумент–хижак з нижньою критичною чисельністю продуцента.

Виконавши заміну  $x = Ku$ ,  $y = \frac{aK}{b_1}v$ ,  $z = \frac{d_1K}{b_2}w$ ,  $t = \frac{\tau}{aK}$ , звести систему до безрозмірної форми. Знайти координати особливих точок і дослідити їх на стійкість. Надаючи параметрам моделі числових значень, числовими методами знайти розв'язки задачі та дати їм біологічну інтерпретацію.

**4.6.** Узагальнення системи (4.2.4) на випадок, коли вона описує динаміку угруповання два хижаки–одна жертва з урахуванням конкуренції серед жертв, має вигляд

$$\dot{x} = ax - b_1xy_1 - b_2xy_2 - ex_2,$$

$$\dot{y}_1 = -c_1y + d_1xy_1,$$

$$\dot{y}_2 = -c_2y + d_2xy_2.$$

Заміною  $t = \frac{\tau}{a}$ ,  $x = \frac{a}{e}u$ ,  $y_1 = \frac{a}{b_1}v_1$ ,  $y_2 = \frac{a}{b_2}v_2$  звести цю модель до безрозмірної форми. Знайти точки рівноваги системи. Точки, що потрапляють у перший квадрант, дослідити на стійкість. Виконати обчислювальні експерименти з моделлю та дати числовим результатам біологічну інтерпретацію.

Література: [2, 7, 8, 17, 18, 25, 26, 28, 43, 49, 70, 71, 87, 92, 105, 117, 118].

*Весь попередній досвід переконує  
нас у тому, що природа являє собою  
реалізацію найпростіших математично  
мислених елементів.*  
Альберт Ейнштейн

## Розділ 5. Дискретні моделі популяцій

### 5.1. Вступ

У попередніх розділах моделями динаміки популяцій виступали диференціальні рівняння або їх системи. Диференціальні рівняння виникають тоді, коли моделюється динаміка чисельності популяції з перекривними поколіннями. Використання таких моделей можливе лише за деяких припущень. Зокрема, популяція повинна бути численною, щоб її можна було апроксимувати неперервною функцією. Крім цього, зміна чисельності популяцій у диференціальних рівняннях залежить лише від чисельності в даний момент часу, а для більшості реальних популяцій її стан у момент часу  $t$  залежить від стану в попередні моменти часу.

Проте в багатьох біологічних видів послідовні покоління ніяк не перекриваються і ріст чисельності популяції відбувається з дискретним кроком за часом. В залежності від виду цей часовий крок може бути різним. Як правило, це рік, хоча може бути день, декілька годин і ще менше. Для наших моделей часовий крок дорівнює одиниці. Для популяцій із неперекривними поколіннями ріст чисельності відбувається в дискретні моменти часу.

У випадку популяцій із неперекривними поколіннями моделі повинні пов'язувати чисельність популяції  $N_{t+1}$  у момент часу  $t + 1$  із чисельністю в попередні моменти часу. Це приводить до розгляду різницевих рівнянь або дискретних моделей вигляду

$$N_{t+1} = F(N_t, N_{t-1}, \dots, N_{t-k}, t), \quad t = k, k + 1, \dots, \quad (5.1.1)$$

де  $N_t$  – чисельність популяції в момент часу  $t$ .

Як правило, подібні рівняння не можна розв'язати аналітично, але і без цього ми можемо одержати багато інформації про динаміку популяцій. Моделі, що описуються різницевиими рівняннями, широко застосовуються в біомедичних дослідженнях, біології

клітин, генетиці, екології тощо. Дослідження різницевих рівнянь дають багато різних неочікуваних результатів. Зауважимо, що не існує простого зв'язку між моделями, що описуються різницевиими рівняннями та їх аналогами у вигляді диференціальних рівнянь.

Обмежимося випадком, коли чисельність кожного наступного покоління  $N_{t+1}$  залежить від чисельності лише попереднього покоління  $N_t$ . Ця ситуація має місце для популяцій із неперекривними поколіннями без довгих ділауз у життєвому циклі. До таких популяцій можна віднести, зокрема, багато видів комах. Їх дорослі особини живуть недовго, відкладають яйця і до моменту появи на світ нового покоління припиняють своє існування.

## 5.2. Загальна модель дискретних популяцій

Для неперекривних популяцій, при постійності основних факторів середовища, рівняння (5.1.1) перетворюється на рівняння першого порядку вигляду

$$N_{t+1} = F(N_t), N_t \in \mathbb{R}^+, F: \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+, \mathbb{R}^+ = [0, \infty), \quad (5.2.1)$$

де  $F$  – гладка дійсна функція дійсного аргументу.

Простішим прикладом різницевого рівняння (5.2.1) є дискретна модель Мальтуса, коли чисельність популяції в момент часу  $t + 1$  пропорційна  $N_t$ , тобто

$$N_{t+1} = rN_t, \quad r > 0 \Rightarrow N_t = r^t N_0.$$

Тут чисельність популяції  $N_t$  зростає або спадає в геометричній прогресії залежно від того чи  $r > 1$ , чи  $r < 1$ . Параметр  $r$  характеризує загальну народжуваність. Ця модель не є реалістичною для більшості популяцій і для довгих проміжків часу. Її можна використовувати лише для моделювання ранніх стадій розмноження певних видів бактерій. З практичної точки зору, якщо відомий вигляд функції  $F(N_t)$ , то визначення чисельності наступних поколінь полягає в послідовному використанні (5.2.1), тобто шляхом ітерування. Для моделювання динаміки потрібно знайти функцію  $F(N_t)$ , яка б відображала відомі властивості популяції. Математична задача полягає в побудові відображення і знаходженні траєкторій нелінійних відображень при заданих  $N_0 > 0$ .

Із природних міркувань на функцію  $F$  накладають такі умови:

- $F(N) \geq 0$  при  $N \geq 0$ ,  $F(0) = 0$ ;
- при малих  $N$  функція  $F(N)$  зростає;
- $F(N) \rightarrow 0$  при  $N \rightarrow \infty$ , оскільки реальний ресурс популяції обмежений. У реалістичних моделях потрібно, щоб при великих  $N_t$  швидкість зростання зменшувалася і чисельність  $N_{t+1}$  залишалася невід'ємною.

Типовий графік функції  $F(N)$  наведений на рис. 5.1, а.

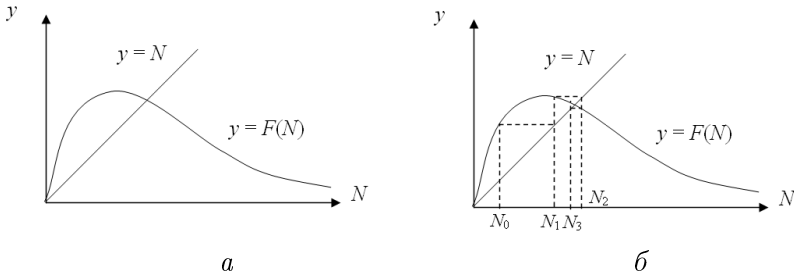


Рис. 5.1. Графік функції  $F(N)$ : а – існування точок рівноваги; б – сходінки Ламерея

**Визначення 5.1.** Розв'язком (або траєкторією) рівняння (5.2.1) називають послідовність значень  $\{N_t\}$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$ , що задовольняє різницеве співвідношення (5.2.1) при кожному  $t$ . Таку послідовність називають ще орбітою точки  $N_0$ .

Стійкість розв'язків рівняння (5.2.1) можна визначити дослівно, як визначається стійкість за Ляпуновим розв'язків диференціального рівняння.

**Визначення 5.2.** Розв'язок  $N_t^*$  рівняння (5.2.1) називається стійким, якщо для будь-якого як завгодно малого  $\varepsilon > 0$  знайдеться  $\delta(\varepsilon) > 0$ , таке, що для будь-якого іншого розв'язку  $N_t$  із нерівності  $|N_0 - N_0^*| < \delta$  впливає нерівність  $|N_t - N_t^*| < \varepsilon$  для всіх  $t = 1, 2, \dots$ .

Якщо, крім цього,  $|N_t - N_t^*| \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , то  $N_t^*$  називається асимптотично стійким.

**Визначення 5.3.** Множина  $M$ , на якій визначена функція  $F$ , називається інваріантом рівняння (5.2.1), якщо  $F(M) \subset M$ .

Простішим прикладом інваріантної множини для рівняння (5.2.1) є стаціонарні точки (точки рівноваги)

$$N_t = N^* = \text{const},$$

які знаходяться з рівняння

$$N^* = F(N^*). \quad (5.2.2)$$

Тобто  $N^*$  є нерухомою точкою відображення  $F$ . Рівновага можлива, якщо рівняння (5.2.2) має хоча б один корінь, тобто перетинаються графіки функцій  $y = F(N)$  та  $y = N$  (рис. 5.1, *a*). Графічно знайти розв'язки задачі (5.2.1) і встановити існування рівноваги можна й за діаграмою Ламерея (рис. 5.1, *б*). Послідовність значень  $N_1, N_2, \dots$  має назву "сходинок Ламерея". Вона складається з направленою ланцюжка вертикальних та горизонтальних відрізків, які з'єднують відповідні точки графіка  $y = F(N)$  і точки бісектриси першого координатного кута, причому горизонтальні напрямки йдуть від точок графіка до точок бісектриси. Дійсно, оскільки  $N_1 = F(N_0)$ ,  $N_2 = F(N_1)$ , то для того, щоб  $N_1$  зробити аргументом, потрібно відобразити значення  $F(N_0)$  відносно бісектриси симетрично на вісь  $N$ .

Продовжуючи будувати сходинок Ламерея, одержимо послідовність чисельності  $\{N_t\}$ ,  $t = 0, 1, \dots$ , яка дає можливість наочного зображення динамічних режимів, що можуть реалізовуватися в рамках моделі (5.2.1). Характер цієї послідовності може бути монотонним, циклічним, коливним та хаотичним, і це визначається формою кривої  $F(N)$ .

Щоб аналітично дослідити поведінку траєкторії в околі рівноваги  $N^*$ , підставимо в (5.2.1)  $N_t = N^* + x_t$  і лінеаризуємо одержане рівняння. Для цього розкладемо функцію  $F(N^* + x_t)$  у ряд Тейлора в околі точки  $N^*$  і внаслідок (5.2.2) отримаємо

$$x_{t+1} = \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} x_t + o(x_t^2). \quad (5.2.3)$$

Тоді лінеаризація рівняння (5.2.3) має вигляд

$$x_{t+1} = \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} x_t. \quad (5.2.4)$$



Величина  $\lambda = \left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*}$  є важливим параметром, його називають власним значенням рівняння (5.2.1) або мультиплікатором нерухомої точки динамічної системи з дискретним часом.

Для розв'язку  $x_t$  рівняння (5.2.4) маємо  $x_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , якщо:

$$\left| \left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} \right| < 1. \quad (5.2.5)$$

Це є умовою стійкості (асимптотичної) стаціонарного розв'язку  $N^*$  рівняння (5.2.1).

За умови

$$\left| \left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} \right| > 1 \quad (5.2.6)$$

стаціонарний розв'язок  $N^*$  нестійкий.

Стійкі нерухомі точки відображення (5.2.1) можна класифікувати залежно від знака  $\lambda = \left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*}$ . Якщо  $0 < \lambda < 1$ , то нерухомі точки стійкі монотонно, якщо  $-1 < \lambda < 0$ , то орбіти збігаються до нерухомої точки коливним чином.

Зауважимо, що, як і для диференціальних рівнянь, для дискретних відображень (5.2.1), вводиться поняття біфуркації як зміни топологічного типу динамічної системи при зміні параметрів. Як впливає з формул (5.2.5), (5.2.6), біфуркаційними значеннями параметрів дискретних динамічних систем будуть ті значення параметрів, при яких мультиплікатор, обчислений у стаціонарній точці, дорівнює одиниці. Причому випадок  $\lambda = 1$  аналогічний випадку  $\left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} = 0$  для неперервних систем, а випадок  $\lambda = -1$  немає аналогів у неперервних системах. Наприклад, при  $\lambda = -1$  може відбуватися біфуркація подвоєння періоду.

Якщо  $\left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} = 0$ , то в умовах стійкості (5.2.5) та нестійкості (5.2.6) першу похідну необхідно замінити на  $\left(\frac{d^2F}{dN^2}\right)_{N^*}$  і т.д.

Випадок  $\left| \left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} \right| = 1$  теж вимагає дослідження членів більш високого порядку в розкладі (5.2.3).

Окрім стаціонарних розв'язків, важливі ще періодичні розв'язки рівняння (5.2.1).

**Визначення 5.4.** *Розв'язок  $N_t$  називається періодичним із періодом  $T$  (часто ще називають циклом довжиною  $T$  або просто  $T$ -циклом), якщо  $N_{t+T} = N_t$  для всіх  $t = 0, 1, \dots$  і  $N_{t+j} \neq N_t$  при  $j = 1, 2, \dots, T - 1$ .*

Отже, цикл довжиною  $T$  дискретної динамічної системи (5.2.1) складається з множини різних точок  $N_0, N_1, \dots, N_{T-1}$ , таких, що

$$N_1 = F(N_0), N_2 = F(N_1), \dots, N_{T-1} = F(N_{T-2}), F(N_{T-1}) = N_0.$$

Щоб з'ясувати, чи існують серед розв'язків рівняння (5.2.1) цикли довжиною  $T = 2$  і знайти їх, випишемо значення  $N_{t+2}$  згідно з (5.2.1)

$$N_{t+2} = F(N_{t+1}) = F(F(N_t)) \equiv F^{(2)}(N_t)$$

і  $N_{t+2}$  прирівняємо до  $N_t$ . Одержимо рівняння  $N_t = F^{(2)}(N_t)$ .

Якщо розглядати послідовність  $N_t$  із кроком 2, то рівняння

$$N_{t+2} = F^{(2)}(N_t) \tag{5.2.7}$$

теж є різницевим рівнянням. Для нього можна застосувати наведені вище факти.

Цикл довжиною 2 можливий, якщо існують різні додатні корені системи

$$N_2 = F(N_1), \quad N_1 = F(N_2),$$

або те саме, що такі корені дає рівняння

$$N = F^{(2)}(N).$$

Позначимо ці корені через  $N_1^*, N_2^*$ . Лінеаризуючи рівняння (5.2.7), наприклад, в околі точки  $N_1^*$  за аналогією з (5.2.5), одержуємо умову стійкості періодичного розв'язку з періодом два:

$$\left| \left( \frac{dF^{(2)}(N)}{dN} \right)_{N_1^*} \right| < 1.$$

Використовуючи правило диференціювання складеної функції, останню умову можна переписати у вигляді

$$\left| \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_1^*} \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_2^*} \right| < 1. \quad (5.2.8)$$

Аналогічно умова нестійкості періодичного розв'язку  $\{N_1^*, N_2^*\}$  має вигляд

$$\left| \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_1^*} \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_2^*} \right| > 1.$$

Число  $\left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_1^*} \cdot \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_2^*}$  називають власним значенням циклу довжиною 2.

Узагалі власне значення  $m$ -циклу – це число  $\lambda = \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_1^*} \cdot \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_2^*} \cdot \dots \cdot \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_m^*}$ .

Для знаходження циклів довжиною 3 (для них виконується умова  $N_{t+3} = N_t$ ) маємо систему

$$N_t = F(N_{t+2}), \quad N_{t+2} = F(N_{t+1}), \quad N_{t+1} = F(N_t),$$

або рівняння

$$N_t = F^{(3)}(N_t), \quad \text{де } F^{(3)}(N_t) = F(F(F(N_t))).$$

Цикли довжиною 3 мають особливий характер, оскільки з їхнього існування випливає теорема "Період три породжує хаос" (Лі, Йорке, 1975) та теорема українського математика А.Н. Шарковського (1964).

Для формулювання теореми Шарковського введемо позначення  $m \succ j$ , яке означає, що з існування циклу довжиною  $m$  випливає існування циклу довжиною  $j$ .

**Теорема Шарковського.** *Нехай задано відображення  $N_{t+1} = F(N_t)$ , в якому функція  $F$  неперервна, тоді справедлива така послідовність співвідношень:*

$$3 \succ 5 \succ 7 \succ \dots \succ (2k + 1) \succ \dots,$$

$$2 \cdot 3 \succ 2 \cdot 5 \succ \dots \succ 2(2k+1) \succ \dots$$

$$2^2 \cdot 3 \succ 2^2 \cdot 5 \succ \dots \succ 2^2(2k+1) \succ \dots \succ 2^3 \succ 2^2 \succ 2^1 \succ 1.$$

З цієї теореми випливає, що якщо відображення не має циклів довжиною 2, то воно не має взагалі жодних циклів; якщо відображення має цикл довжиною 3, то воно має цикли всіх можливих довжин. У теоремі Шарковського нічого не сказано про стійкість циклів.

Зауважимо, що у випадку, коли  $F$  – гладка, монотонно зростаюча функція, відображення (5.2.1) не може мати циклів. Дійсно, припустимо, що відображення має цикл довжиною 2, тоді існують такі  $N_t$  і  $N_{t+1}$ ,  $N_t \neq N_{t+1}$ , що  $F(N_t) = N_{t+1}$ ,  $F(N_{t+1}) = N_t$ . Якщо  $N_{t+1} > N_t$ , то з монотонності випливає, що  $F(N_{t+1}) = N_t > F(N_t) = N_{t+1}$ , що суперечить припущенню. Якщо  $F$  – гладка монотонно спадна функція, то можуть існувати такі  $N_t$  і  $N_{t+1}$ ,  $N_t = N_{t+1}$ , що  $F(N_t) = N_{t+1}$ ,  $F(N_{t+1}) = N_t$ . Тому для монотонно спадних функцій можлива поява періодичних розв'язків.

Окрім цього, варто відзначити, що траєкторії дискретних систем, які описуються функціями  $F(N)$ , якісна поведінка яких має вигляд, зображений на рис. 5.1, *a*, завжди обмежені зверху та знизу деякими значеннями  $N_{\max}$ ,  $N_{\min}$ . Хоча кілька перших ітерацій можуть знаходитися нижче за  $N_{\min}$ , якщо початкова умова  $N_0$  вибрана досить малою.

Величини  $N_{\max}$ ,  $N_{\min}$  знаходяться з умов:  $N_{\max} = F(N_m)$ , де  $N_m$  – розв'язок рівняння  $\frac{dF}{dN} = 0$ ,  $N_{\min} = F(N_{\max})$ . Обґрунтування цього факту дивись на рис. 5.1, *б*.

У багатьох випадках функція  $F(N)$  у відображенні (5.2.1) невідома, а відома лише її якісна поведінка. Незважаючи на це, вдається проаналізувати можливу еволюцію відображення й отримати нетривіальні висновки про динаміку популяцій.

Нехай динаміка чисельності популяції описується математичною моделлю (5.2.1), причому крива  $F(N)$  задана у вигляді графіка, наведеного на рис. 5.2. За допомогою графічного аналізу, описаного вище, бачимо, що стаціонарні значення  $N_1^*$  і  $N_3^*$  – стійкі, а  $N_2^*$  – нестійке.

Це означає, що значення  $N_t \in (0, N_1^*)$  будуть зростати до стану стійкої рівноваги  $N_1^*$  і надалі залишатимуться в цьому стані. Діа-

пазон чисельності  $(N_1^*, N_2^*)$  несприятливий – чисельність популяції спадатиме до  $N_1^*$ . Ділянка  $(N_2^*, N_3^*)$  – сприятлива і приводить до стійкої рівноваги  $N_3^*$ . Виявляється, що такий тип кривої  $F(N)$  відображає динаміку реальної популяції чорного усача, який є лісовим шкідником [17].

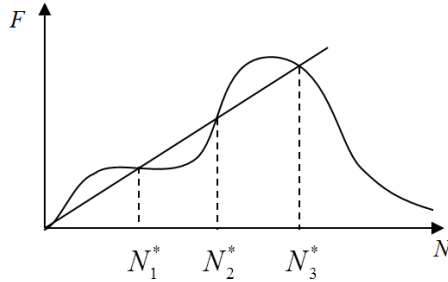


Рис. 5.2. Якісний вигляд графіка функції  $F(N)$

Для  $F(N)$  пропонується широкий набір функцій. Ми розглянемо два конкретні приклади динамічних систем (5.2.1), які найчастіше використовуються на практиці.

### 5.3. Дискретна логістична модель

Щоб не допустити експоненціального росту чисельності популяції, що описується різницевим рівнянням  $N_{t+1} = rN_t$ , було запропоновано дискретне логістичне рівняння.

Логістичне рівняння популяції, як відомо, має вигляд

$$\frac{dP}{dt} = aP - bP^2, \quad a, b > 0.$$

Метод Ейлера для логістичного рівняння полягає в обчисленні значень  $P_1, P_2, \dots$  за формулою

$$P_{k+1} = P_k + (aP_k - bP_k^2)h, \quad k = 0, 1, 2, \dots,$$

або

$$P_{k+1} = rP_k - sP_k^2,$$

де  $r = 1 + ah$ ,  $s = bh$ ,  $h$  – крок інтегрування.

Здійснюючи підстановку  $P_k = \frac{r}{s}N_t$ , одержуємо рівняння

$$N_{t+1} = rN_t(1 - N_t), \quad (5.3.1)$$

де припускаємо, що  $N_0 \in [0, 1]$ ,  $r > 0$ . Отже, маємо рівняння вигляду (5.2.1), де  $F(N_t) = rN_t(1 - N_t)$ .

Це рівняння описує не тільки динаміку популяцій, але й багато інших явищ у природі та суспільстві. Відомі приклади застосування рівняння (5.3.1) для визначення динаміки популяції опухолевих клітин [69]. Цю модель запропонував американський біолог Р. Мей (R. May, 1936 р.н.) – один із творців сучасної біоматематики. Це рівняння в літературі називають дискретним логістичним рівнянням або рівнянням Ферхюльста з дискретним часом. До речі, Р. Мей рекомендував людям знайомитися з відображенням Ферхюльста на ранньому етапі вивчення математики, оскільки таке вивчення збагачувало б інтуїтивні знання про нелінійні системи.

Очевидним недоліком рівняння (5.3.1) є те, що при  $N_t > 1$  маємо  $N_{t+1} < 0$ , що суперечить екологічній інтерпретації моделі, оскільки чисельність популяції не може бути від'ємною. Тому (5.3.1) розглядаємо лише при  $0 < N_t < 1$ ,  $0 < r \leq 4$ .

Для рівняння (5.3.1) рівновага  $N = N^*$  шукається зі співвідношення

$$N = rN(1 - N),$$

звідки знаходимо стаціонарні розв'язки:  $N = 0$  і  $N = N^* = \frac{r-1}{r}$ .

З умови (5.2.5) знаходимо значення  $r$ , які забезпечують стійкість цих стаціонарних розв'язків:

$$\begin{aligned} \left| \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N=0} \right| &= \left| \left( \frac{d(rN(1-N))}{dN} \right)_{N=0} \right| = |r| < 1 \Rightarrow r \in (0, 1), \\ \left| \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N=N^*} \right| &= \left| \left( \frac{d(rN(1-N))}{dN} \right)_{N=N^*} \right| = \\ &= |r(1-2N)|_{N=r-1/r} = |2-r| < 1 \Rightarrow r \in (1, 3). \end{aligned}$$

Як бачимо, значення параметра  $r$  визначають поведінку траєкторій  $N_t$ . Задаючи різні значення параметра  $r$ , можна одержати якісно різні типи поведінки  $N_t$ . Для повнішої картини розглянемо

динаміку відображення (5.3.1) при зростанні параметра  $r$ . Ці дослідження наведені в наступних пунктах.

1.  $0 < r < 1$ . Рівняння (5.3.1) має тривіальний стаціонарний розв'язок  $N = 0$  для всіх  $r \in (0, 4]$ , але умова стійкості (5.2.5) виконується лише при  $0 < r < 1$ .

2.  $1 < r < 3$ . При  $r > 1$  з'являється нетривіальний стаціонарний розв'язок  $N^* = 1 - \frac{1}{r}$ , оскільки графік параболи  $y = F(N) = rN(1 - N)$  перетинається з бісектрисою в двох точках (рис. 5.3, а). Мультіплікатор нерухокої точки  $N^*$  дорівнює  $\left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} = 2 - r$ , тому точка  $N^*$  стійка лише за умови  $|2 - r| < 1$ , тобто при  $1 < r < 3$ . Нерухома точка  $N = 0$  при  $r > 1$  втрачає стійкість. Отже, при  $r = 1$  відбувається перша біфуркація (якісна зміна динаміки розв'язку), оскільки нульовий розв'язок стає нестійким. При  $r = 1$  мультіплікатор  $\left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} = 2 - r = 1$ .

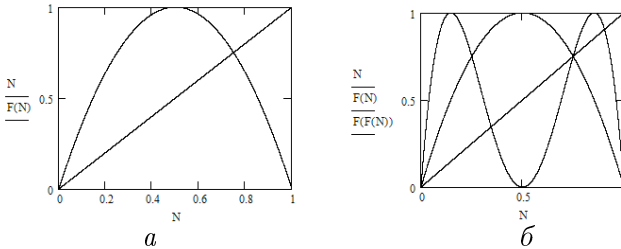


Рис. 5.3. Графіки функцій: а -  $y = F(N)$ ; б -  $y = F(F(N))$

3.  $3 < r < 1 + \sqrt{6}$ . Друга біфуркація відбувається при  $r = 3$ , оскільки мультіплікатор  $\lambda = \left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} = (2 - r)|_{r=3} = -1$ . Це біфуркація подвоєння циклу. При  $r > 3$  нерухома точка  $N^*$  втрачає стійкість, замість неї з'являється стійкий цикл довжиною 2. Позначимо його через  $\{N_1^*, N_2^*\}$ . Точки, що складають цей цикл, визначаються з рівняння (5.2.7). Вони є нерухомими точками цього відображення й у випадку (5.3.1) знаходяться з рівняння (рис. 5.3, б)

$$N - r^2 N(1 - N)(1 - rN(1 - N)) = 0,$$

два корені якого вже відомі:  $N = 0$ ,  $N = 1 - \frac{1}{r}$ . Якщо ліву частину

цього рівняння розділити на  $N$  і на  $N - \left(1 - \frac{1}{r}\right)$ , то одержимо рівняння

$$rN^2 - (r+1)N + \frac{r+1}{r} = 0,$$

коренями якого є

$$N_{1,2}^* = (r+1 \pm \sqrt{r^2 - 2r - 3})/(2r).$$

Додатні  $N_{1,2}^*$  існують при  $r > 3$ , але стійкі лише при  $3 < r < 1 + \sqrt{6}$ .

4.  $1 + \sqrt{6} < r < r_\infty = 3,56999\dots$ . При  $r > 1 + \sqrt{6}$  з'являється стійкий цикл довжиною 4, а цикл довжиною 2 перестає бути стійким. Тому  $r = 1 + \sqrt{6}$  – це біфуркаційне значення, що приводить до появи циклу довжиною 4. При подальшому зростанні параметра  $r$  у цьому діапазоні послідовно відбувається біфуркація подвоєння довжини циклу, тобто виникають нові стійкі цикли довжиною  $2^m$  ( $m \geq 2$ ) і при цьому втрачається стійкість періодичного циклу довжиною  $2^{m-1}$ . Хоча цикли, які втрачають стійкість, продовжують існувати, але в динамічних режимах не реалізуються через нестійкість.

Біфуркація подвоєння циклу (поява  $2^m$ -циклу з циклів довжиною  $2^{m-1}$ ) відбувається при тих значеннях  $r$ , коли власне значення періодичного розв'язку довжиною  $2^{m-1}$  проходить через  $-1$ .

Біфуркацію подвоєння циклу при зміні параметра  $r$  зручно подавати за допомогою біфуркаційної діаграми (рис. 5.4), при цьому по вертикальній осі відкладаються нерухомі точки відображення, що утворюють стійкий цикл. Коли  $r$  проходить через біфуркаційне значення, попередній стан стає нестійким.

Відстані між біфуркаціями робляться все меншими і меншими; ця ситуація евристично зрозуміла, оскільки чим вищий порядок ітерації, тим більша кількість горбів у кривій  $F(F(\dots(N))\dots)$  (рис. 5.3, б) і всі вони знаходяться на проміжку  $(0, 1)$ .

Позначимо через  $r_m$  значення параметра  $r$ , при якому виникають стійкі цикли довжиною  $2^m$ . Виявляється, що послідовність значень  $r_m$  задовольняє співвідношення

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \frac{r_m - r_{m-1}}{r_{m+1} - r_m} = \mu_F = 4,6692\dots$$



Цей факт установлений Фейгенбаумом (американський фізик) у 1978 р., тому число  $\mu_F$  називається універсальною сталою Фейгенбаума.

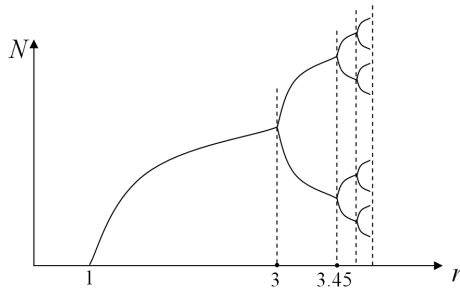


Рис. 5.4. Біфуркаційна діаграма подвоєння циклу. Послідовність стійких розв'язків має періоди  $2, 2^2, 2^3, \dots$

При  $r = r_\infty$  виникає цикл нескінченної довжини, а всі цикли довжиною  $2^m$  будуть нестійкими.

5.  $r > r_\infty$ . У цьому діапазоні зміни  $r$  виникають цикли довжиною 3 і тим самим за теоремою Шарковського відображення (5.3.1) має цикли всіх можливих довжин. Їх поведінка досить складна. Можна показати, що цикл довжиною 3 виникає при  $r > 1 + \sqrt{8} = 3,828427\dots$

Для знаходження циклів довжиною 3 необхідно обчислити корені рівняння

$$N = F(F(F(N))), \quad \text{де } F(N) = rN(1 - N).$$

Цю задачу можна розв'язати вже тільки числовими методами.

Згідно з теоремою про хаос, після втрати стійкості 3-циклу при досить великих значеннях  $r$  настає нерегулярний хаотичний режим, коли в послідовності  $\{N_t\}_{t=0}^\infty$  немає жодних закономірностей. Такий режим називають ще квазістохастичним, оскільки він імітує стохастичний процес, хоча сама модель детермінована.

Щоб пояснити хаотичний характер ітерацій при досить великих  $r$ , візьмемо в рівнянні (5.3.1) початкове значення  $N_0 = \sin^2 \pi q$ , де  $q$  – ірраціональне число, а параметр  $r = 4$ . Тоді

$$N_1 = 4 \sin^2 \pi q (1 - \sin^2 \pi q) = \sin^2 2\pi q,$$

$$N_2 = 4 \sin^2 2\pi q (1 - \sin^2 2\pi q) = \sin^2 4\pi q,$$

.....

$$N_t = \sin^2 2^t \pi q.$$

Комп'ютерне моделювання цих величин показує, що  $N_t$  поводить ся хаотично, заповнюючи відрізок  $[0, 1]$  (рис. 5.5).

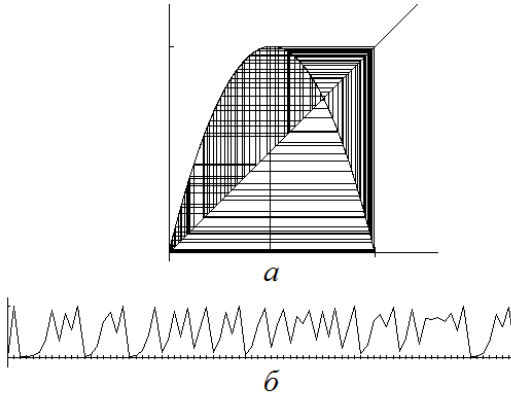


Рис. 5.5. *a* – діаграма Ламерея для рівняння (5.3.1); *б* – його розв'язок при  $r = 4$ ,  $N_0 = 0,49$

Отже, ми показали, що набір можливих асимптотичних (тобто при  $t \rightarrow \infty$ ) станів рівняння (5.3.1), а отже, і (5.2.1) досить широкий; він включає в себе нерухомі точки, періодичні розв'язки з різними періодами і нерегулярну хаотичну поведінку.

На рис. 5.6 наведені графіки залежності розв'язків  $N_t$  від дискретного значення часу при різних значеннях  $r$  ( $N_0 = 0,2$ ). Для значення  $r = 0,5$   $N_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , при  $r = 2,4$   $N_t \rightarrow 0,5833$  при  $t \rightarrow \infty$ , при  $r = 3,33$  виникає цикл із періодом 2. При подальшому зростанні параметра  $r$  динаміка  $N_t$  ускладнюється.

Аналогічна поведінка властива моделям, що описуються різнцевим рівнянням (5.2.1). Усі такі моделі демонструють біфуркації, що приводять до розв'язків, що мають більший період, і врешті до хаосу.

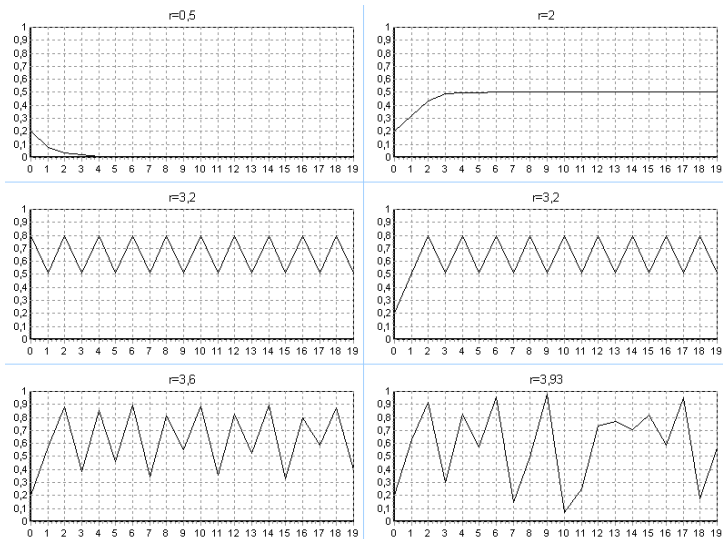


Рис. 5.6. Графіки розв'язків рівняння (5.3.1) при різних значеннях  $r$

## 5.4. Модель Рікера

Відображення Рікера (W. Ricker) задається різницевим рівнянням

$$N_{t+1} = N_t \exp \left( r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right). \quad (5.4.1)$$

Рівновага в цьому випадку шукається як розв'язок рівняння

$$N^* \exp \left( r \left( 1 - \frac{N^*}{K} \right) \right) = N^*.$$

Звідси маємо, що  $N_1^* = 0$ ,  $N_2^* = K > 0$  – точки рівноваги  $\forall r$ .

З'ясуємо тепер питання про існування циклів довжиною 2. Для цього з рівняння (5.4.1) дістанемо

$$\begin{aligned} N_{t+2} &= N_{t+1} \exp \left( r \left( 1 - \frac{N_{t+1}}{K} \right) \right) = N_t \exp \left( r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right) \times \\ &\quad \times \exp \left( r \left( 1 - \frac{N_t \exp \left( r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right)}{K} \right) \right) = \\ &= N_t \exp \left( r \left( 2 - \frac{N_t}{K} \left( \exp \left( r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right) + 1 \right) \right) \right). \end{aligned}$$

Оскільки  $N_{t+2} = N_t$ , то маємо рівняння

$$\frac{N_t}{K} \left( \exp \left( r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right) + 1 \right) = 2,$$

яке заміною змінних  $N_t = K(1 + x)$  зводиться до вигляду

$$x = \operatorname{th} \left( \frac{1}{2} r x \right), \quad (5.4.2)$$

де  $\operatorname{th} x = (e^x - e^{-x}) / (e^x + e^{-x})$ .

Кількість коренів трансцендентного рівняння (5.4.2) з'ясується графічним аналізом. При  $r < 2$  існує лише один корінь  $x = 0$  (тобто  $N^* = K$ ), який відповідає точці рівноваги, знайденій раніше.

При  $r > 2$  існує вже три точки перетину прямої  $y = x$  і кривої  $y = \operatorname{th} \left( \frac{r}{2} x \right)$ , а саме  $x = 0$ ,  $x = \pm \bar{x}$ , де  $\bar{x} \in (0, 1)$  (рис. 5.7). Наприклад, при  $r = 2,4$   $\bar{x} = 0,6586$ . Це означає, що при  $r > 2$  з'являється цикл довжиною 2, який складають значення  $N_1^* = K(1 + \bar{x})$  і  $N_2^* = K(1 - \bar{x})$ . При цьому рівновага  $N^* = K$  перестає бути стійкою. Отже, періодичний розв'язок появляється біфуркаційно зі стаціонарного значення  $N^* = K$ , коли  $r$  проходить біфуркаційне значення  $r = 2$ .

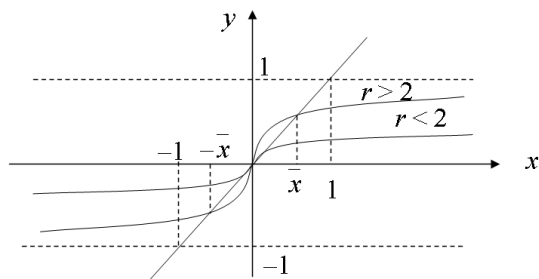


Рис. 5.7. Графічне розв'язування рівняння (5.4.2)

Дослідимо знайдені розв'язки на стійкість. Відповідно до формули (5.2.5) потрібно знайти значення похідної функції  $F$  у цих точках і порівняти їх за абсолютною величиною з одиницею.

Похідна функції дорівнює

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

Для  $N_1^* = 0$  маємо  $\left(\frac{dF}{dN}\right)_{N_1^*} = e^r > 1$ , а це означає, що стаціонарна рівновага  $N_1^* = 0$  нестійка для будь-якого  $r > 0$ . Для  $N_2^* = K$  маємо  $\left(\frac{dF}{dN}\right)_{N_2^*} = 1 - r$  і умова стійкості (5.2.5) виконується при  $0 < r < 2$ . До того ж при  $0 < r < 1$  маємо монотонне наближення, а при  $1 < r < 2$  розв'язки мають коливний згасаючий характер навколо стану рівноваги.

Як переконуємося, при  $0 < r < 2$  нетривіальний розв'язок  $N_2^* = K$  стійкий, при  $r > 2$  – нестійкий.

Отже,  $r = 2$  – перше біфуркаційне значення.

Для з'ясування стійкості циклу довжиною 2 перевіримо умову (5.2.8) для рівняння (5.4.1). Ця перевірка показує, що точки  $N_1^*$ ,  $N_2^*$  утворюють притягуючий цикл, коли

$$0 < r(2 - r(1 - \bar{x})) < 2.$$

Остання умова й задає інтервал значень  $2 < r < r_2 = 2,526\dots$  для існування стійких циклів довжиною 2.

Для моделі Рікера (5.4.1) наступна біфуркація, яка приводить до існування циклу довжиною 4, відбувається при  $r = r_4 = 2,45$ , а з хаотичною поведінкою – при  $r > 2,57$ . В цій моделі послідовні значення  $r$ , при яких відбувається біфуркаційне подвоєння періоду, знаходиться ще ближче, ніж у логістичній моделі. Тобто в цій моделі чутливість зміни характеру розв'язку до невеликих змін параметра  $r$  при  $r > 2$  велика. Графіки розв'язків рівняння (5.4.1) при різних значеннях параметра  $r$  наведені на рис. 5.8.

Цикл довжиною 3 для рівняння (5.4.1) шукаємо у вигляді

$$N_t = aK, \quad N_{t+1} = bK, \quad N_{t+2} = cK, \quad a, b, c > 0.$$

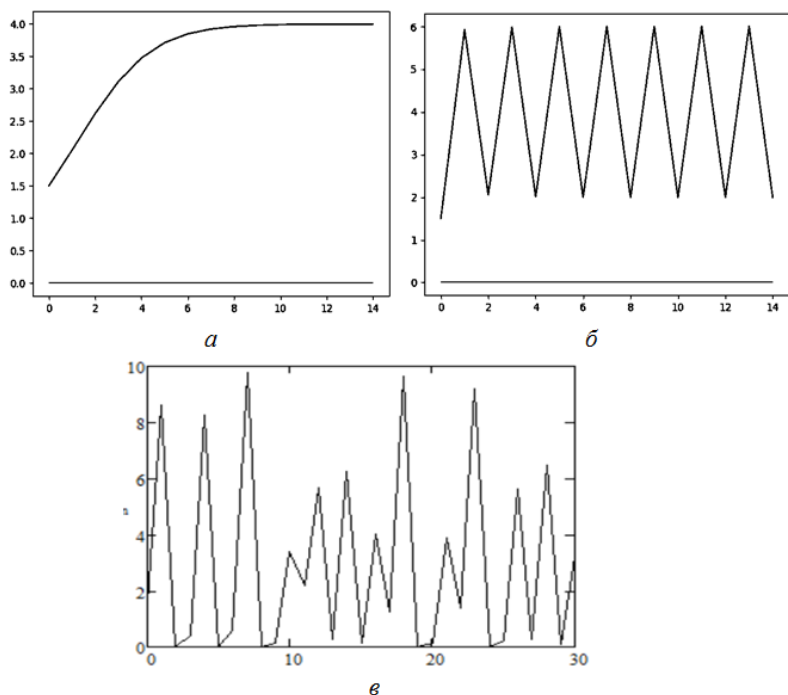


Рис. 5.8. Динаміка чисельності  $N_t$  у моделі Рікера (5.4.1) при значеннях параметрів  $N_0 = 1, 5$ ,  $K = 4$ ,  $a - r = 0,5$ ;  $b - r = 2, 2$ ;  $c - r = 3, 5$

Числа  $a, b, c$  задовольняють систему рівнянь

$$\begin{aligned}
 b &= a \exp(r(1 - a)), \\
 c &= b \exp(r(1 - b)), \\
 a &= c \exp(r(1 - c)).
 \end{aligned}
 \tag{5.4.3}$$

Прологарифмуємо кожне з рівнянь (5.4.3) і додамо їх, тоді одержимо

$$a + b + c = 3.$$

Використовуючи цю умову, із системи (5.4.3) одержуємо рівняння для знаходження значення  $a$  вигляду

$$\ln\left(\frac{3}{a} - 1 - \exp(r(1 - a))\right) = r(2 - a - a \exp(r(1 - a))). \tag{5.4.4}$$

Графічний аналіз рівняння (5.4.4) показує, що при  $r > r_3 \approx 3,102$  модель Рікера має два різні триточкові цикли, а при  $r < r_3$  таких циклів немає.

З існування циклів довжиною 3 випливає існування циклів будь-якої довжини  $i$ , крім цього, існує незчисленна множина початкових значень  $N_0$ , при яких розв'язки поводять себе хаотично, тобто обмежені й не прямують до жодного притягуючого розв'язку.

Підсумовуючи сказане, відмітимо, що біфуркація відбувається при таких параметрах  $r_0$ , при яких відбувається якісна зміна динаміки розв'язку – при переході від  $r < r_0$  до  $r > r_0$ ; у наших дослідженнях відбувається зміна одного періодичного розв'язку на інший з новим періодом. Обчислення власних значень  $m$ -циклу дозволить знаходити біфуркаційні значення параметрів.

Використовуючи програми комп'ютерної математики, що виконують алгебраїчні перетворення, легко обчислити власні значення  $\lambda$  для кожного члена ітерації й у такий спосіб отримати послідовність біфуркаційних значення параметрів моделі.

Наведемо ще деяку аналогію моделі Рікера з логістичною моделлю. У (5.4.1) виконаємо масштабування, замінивши  $N_t/K = u_t$ . Тоді одержимо

$$u_{t+1} = u_t \exp(r(1 - u_t)), r > 0. \quad (5.4.5)$$

При малих  $|1 - u_t|$  це рівняння з точністю до величини другого порядку малості набуде вигляду

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

Якщо тепер зробити заміну  $U_t = \frac{ru_t}{1+r}$ , то отримаємо рівність

$$U_{t+1} = (1+r)U_t(1 - U_t),$$

яка є дискретною логістичною моделлю типу (5.3.1), тільки з коефіцієнтом  $r+1$  замість  $r$ .

## 5.5. Дискретна модель з ефектом Оллі

Як і для неперервних моделей, у дискретному випадку використовують моделі, які враховують ефект Оллі (W. Alee, 1885–1955,

американський еколог). Типова форма залежності  $F(N)$  для відображення (5.2.1), що враховує ефект Оллі, наведена на рис. 5.9.

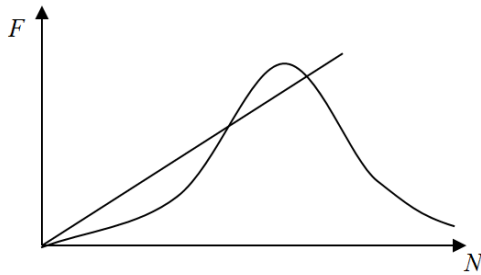


Рис. 5.9. Вигляд графіка функції  $F(N)$ , що враховує ефект Оллі

Нагадаємо, що у випадку сильного ефекту Оллі існує межа, така, що роз'язки, які потрапляють в область нижче цієї межі, прямують до нуля. Для дискретної моделі (5.2.1) це означає, що для початкової чисельності  $N_0$ , для якої  $F^{(k)}(N_0) < N_c$  для деякого  $k$  ( $N_c$  – деяке порогове значення чисельності популяції),  $N_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ . Тут  $F^{(k)}(N)$  –  $k$ -та ітерація функції  $F(N)$ .

Моделі такого типу виникають тоді, коли на популяцію впливають несприятливі дії. Припустимо, що динаміка деякої популяції під дією хижака описується рівнянням вигляду

$$N_{t+1} = F(N_t), F(N_t) = \frac{aN_t^2}{b^2 + N_t^2}. \quad (5.5.1)$$

Стаціонарні точки цього відображення знаходяться з рівняння

$$N \left( 1 - \frac{aN}{b^2 + N^2} \right) = 0,$$

розв'язками якого є значення

$$N_0^* = 0, \quad N_{1,2}^* = a \pm \sqrt{a^2 - 4b^2}/2, \quad a^2 > 4b^2.$$

Стійкість цих стаціонарних точок визначається відповідним власним значенням відображення (5.5.1)

$$\lambda = \frac{dF(N^*)}{dN},$$



$$\text{де } \frac{dF(N)}{dN} = \frac{2ab^2N}{(b^2 + N^2)^2}.$$

Для  $N_{1,2}^*$  маємо

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

Аналіз одержаного виразу показує, що  $0 < \frac{dF(N_1^*)}{dN} < 1$ , а  $\frac{dF(N_2^*)}{dN} > 1$ , тому  $N_1^*$  – стійка нерухома точка, а  $N_2^*$  – нестійка. Отже, в дискретній моделі (5.5.1) існує нижня чисельність популяції  $N_c = N_2^* = (a - \sqrt{a^2 - 4b^2})/2$ . Якщо для деякого  $k$  буде виконано співвідношення  $F^{(k)}(N_0) < N_c$ , то популяція приречена на вимирання.

Зауважимо, що модель (5.5.1) не має періодичних розв'язків, оскільки функція  $F(N)$  монотонно зростає. Проте в загальному випадку, моделі, що враховують ефект Оллі, демонструють складнішу поведінку.

## 5.6. Дискретна модель вікової структури. Модель Леслі

При дослідженні багатьох популяцій важливо враховувати популяційні структури, наприклад, той факт, що популяція природно розпадається на дискретні вікові групи. При цьому задача описання динаміки вікового складу приводить до аналізу дискретної, у цьому випадку матричної, системи.

Розглядаючи деяку популяцію, будемо вважати, що вона розпадається на  $n$  вікових груп. Чисельність  $i$ -ої вікової групи позначатимемо через  $x_i(t)$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

Якщо для популяції суттєвий поділ на статі, то вважатимемо, що  $x_i(t)$  – чисельність самок  $i$ -ої групи.

При моделюванні динаміки вікового складу популяцій візьмемо до уваги процеси народжування, вимирання та старіння. Будемо вважати, що перша вікова група складається з нащадків усіх вікових груп, які з'явилися в проміжку часу  $(t, t + 1)$ , а кількість нащадків вікової групи пропорційна чисельності цієї групи, тоді

$$x_1(t + 1) = b_1x_1(t) + b_2x_2(t) + \dots + b_nx_n(t). \quad (5.6.1)$$

Коефіцієнти  $b_i \geq 0$  називаються коефіцієнтами народжуваності. Нехай  $b_n \neq 0$ . Через одиницю часу в  $i + 1$ -у вікову групу перейде деяка частина  $i$ -ї групи, тобто маємо рівняння

$$x_{i+1}(t+1) = a_i x_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, n-1, \quad (5.6.2)$$

де  $a_i$  ( $0 < a_i \leq 1$ ) – частка осіб  $i$ -го віку, що доживають до  $i + 1$ -го віку.

Модель (5.6.1), (5.6.2), що враховує віковий ценз, називається моделлю Леслі (Leslie P.H., 1900–1974, фізіолог, математик).

Вона може бути записана в матричній формі

$$X(t+1) = LX(t), \quad (5.6.3)$$

де  $X(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))^T$  – вектор чисельності популяції у виділених вікових групах,

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_n \\ a_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & a_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & a_{n-1} & 0 \end{pmatrix}. \quad (5.6.4)$$

Матрицю  $L$  називають матрицею Леслі. Основні результати Леслі викладені в [126, 127].

Дослідимо асимптотичну поведінку послідовності  $X(t)$  при  $t \rightarrow \infty$ . Якщо задати початковий розподіл  $X(0)$ , то для дискретного часу  $t$  маємо рівняння

$$X(t) = L^t X(0), \quad (5.6.5)$$

яке визначає вектор  $X(t)$  у залежності від початкових умов і значень  $L^t$ . Поведінка матриці  $L^t$  визначається характеристичними коренями матриці  $L$ .

Матриця Леслі подібна до своєї жорданової нормальної форми й може бути зображена у вигляді

$$L = P \text{diag}(J_1, \dots, J_m) P^{-1},$$

де  $J_i$  – жорданові клітки, що відповідають різним власним значенням  $\lambda_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, m$ , а стовпці матриці  $P$  складають жорданів базис.

Кожна клітка  $J_1, J_2, \dots, J_m$  має вигляд

$$\tilde{J} = \begin{pmatrix} \lambda & 1 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda \end{pmatrix},$$

де  $\lambda$  – одне з власних чисел  $\lambda_1, \dots, \lambda_m$ , а порядок  $\tilde{J}$  дорівнює алгебраїчній кратності  $k$  числа  $\lambda$ .

Як відомо, для того, щоб обчислити деяку функцію від матриці  $L$ , потрібно цією функцією подіяти на жорданову нормальну форму, зокрема

$$L^t = P \text{diag} (J_1^t, J_2^t, \dots, J_m^t) P^{-1}.$$

Визначимо характер власних значень матриці  $L$ , для цього запишемо характеристичне рівняння

$$\det(\lambda E - L) = \begin{vmatrix} \lambda - b_1 & -b_2 & \dots & -b_{n-1} & -b_n \\ -s_1 & \lambda & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & -s_{n-1} & \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Розкриваючи визначник за елементами першого рядка, маємо

$$\Delta(\lambda) \equiv \lambda^n - b_1 \lambda^{n-1} - b_2 a_1 \lambda^{n-2} - \dots - b_n a_1 \dots a_{n-1} = 0. \quad (5.6.6)$$

Унаслідок зроблених припущень вільний член відмінний від нуля, тому серед коренів немає нульових, а згідно з теоремою Декарта, кількість додатних коренів многочлена дорівнює кількості змін знаків у послідовності його коефіцієнтів або на парну кількість менша. Оскільки многочлен  $\Delta(\lambda)$  має одну знакозміну в послідовності коефіцієнтів і  $\Delta(0) < 0$ ,  $\Delta(\infty) = \infty$ , то існує єдиний дійсний корінь  $\lambda_1 > 0$  характеристичного рівняння (5.6.6).

За теоремою Фробеніуса, для власних значень  $\lambda_i$  невід'ємної матриці  $L$  виконується нерівність  $|\lambda_i| \leq \lambda_1$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

Якщо  $|\lambda_i| = \lambda_1$  при  $i = 1, 2, \dots, h$ , то матриця  $L$  при  $h > 1$  називається імпримітивною, а число  $h$  – індексом імпримітивності матриці. При  $h = 1$  матриця  $L$  примітивна ( $|\lambda_i| < \lambda_1, i \neq 1$ ).

Примітивність матриці Леслі можна встановити, не знаходячи власних чисел. Нехай  $b_{n_1}, b_{n_2}, \dots, b_{n_j}, b_n$  – коефіцієнти народжуваності, відмінні від нуля ( $> 0$ ). Матриця  $L$  буде примітивною тоді й тільки тоді, коли найбільший спільний дільник цілих чисел  $n - n_j, n_j - n_{j-1}, \dots, n_2 - n_1$  дорівнює 1. Доведення цього факту можна знайти в книгах з теорії матриць. Зокрема, матриця Леслі примітивна, якщо в моделі існують два суміжних класи з ненульовою народжуваністю. У випадку  $b_n > 0$  матриця  $L$  ще й незвідна. Для невід’ємної незвідної і примітивної матриці  $A$  теорема Фробеніуса–Перрона стверджує, що в матриці  $A$  існує просте додатне і строго домінантне власне число з додатним лівим і правим власними векторами.

Для примітивної матриці

$$L^t = P \operatorname{diag}(\lambda_1^t, J_2^t, \dots, J_m^t) P^{-1}.$$

Для досить великих  $t$

$$\tilde{J}^t = \begin{pmatrix} \lambda^t & \frac{t}{1!} \lambda^{t-1} & \dots & \frac{t(t-1) \dots (t-k+2)}{(k-1)!} \lambda^{t-k+1} \\ 0 & \lambda^t & \dots & \frac{t(t-1) \dots (t-k+3)}{(k-2)!} \lambda^{t-k+2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda^t \end{pmatrix}.$$

Оскільки при  $|\lambda| < \lambda_1$  (для примітивної матриці  $L$ )  $\lim_{t \rightarrow \infty} \left(\frac{\tilde{J}}{\lambda_1}\right)^t = 0$ , то асимптотику розв’язку (5.6.5) при  $t \rightarrow \infty$  можна задати формулою

$$X(t) \approx c_1 \lambda_1^t y_1, \quad (5.6.7)$$

де  $y_1 > 0$  – власний вектор, що відповідає власному значенню  $\lambda_1 > 0$ . Тобто гранична вікова структура популяції визначається компонентами власного вектора домінантного власного числа  $\lambda_1$ .

З формули (5.6.7) випливає важливий якісний висновок: при  $\lambda_1 < 1$  популяція вимирає ( $\lim_{t \rightarrow \infty} |X(t)| = 0$ ), де  $|X(t)| = \sum_{i=1}^n x_i(t)$ ,

при  $\lambda_1 > 1$  популяція необмежено зростає ( $\lim_{t \rightarrow \infty} |X(t)| = \infty$ ), так що існує границя послідовності  $\left\{ \frac{L^t X(0)}{\lambda_1^t} \right\}_{t=0}^{\infty}$ , при  $\lambda_1 = 1$  існує нетривіальна границя  $X(t)$  при  $t \rightarrow \infty$ . Отже, доміантне власне значення  $\lambda_1$  відіграє роль, аналогічну мальтузіанському параметрові.

Для того, щоб дізнатися, яка зі стратегій буде реалізована, необов'язково знаходити максимальне значення  $\lambda_1$  (технічно це може бути складною задачею), а досить лише з'ясувати:  $\lambda_1$  більше чи менше за одиницю. Це можна здійснити так. Поділимо (5.6.6) на  $\lambda^n$  і позначимо  $\mu = \frac{1}{\lambda}$ , тоді для  $\mu$  одержимо рівняння

$$P(\mu) \equiv b_1\mu + b_2a_1\mu^2 + \dots + b_na_1 + \dots + a_{n-1}\mu^n = 1. \quad (5.6.8)$$

Поліном  $P(\mu)$  є монотонно зростаючою функцією дійсного аргументу  $\mu$ , оскільки всі його коефіцієнти додатні, й, крім того,  $P(0) = 0$ . Тому, якщо  $P(1) > 1$ , то корінь рівняння (5.6.8)  $\mu^* < 1$  (рис. 5.10, а), а це означає, що  $\lambda_1 > 1$  (популяція виживає).

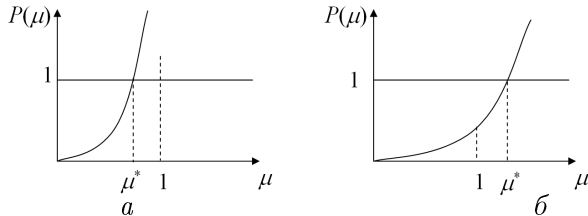


Рис. 5.10. Існування та характер коренів рівняння  $P(\mu) = 1$

Якщо  $P(1) < 1$ , то корінь  $\mu^* > 1$  (рис. 5.10, б), тобто  $\lambda_1 < 1$  (популяція вимирає), якщо  $P(1) = 1$ , то  $\mu^* = 1$ , а отже,  $\lambda_1 = 1$ .

Для імпримітивної матриці  $L$  гранична вікова структура має складнішу поведінку [92].

**Приклад 5.1.** При вивченні динаміки населення деякої країни всю популяцію розбили на 3 групи – по 20 років кожна, так що перша вікова група включає особин віком від 0 до 19 років, друга – від 20 до 39 років і третя – від 40 до 59 років.

Матриця Леслі для динаміки цих трьох класів має вигляд

$$L = \begin{pmatrix} 0,42 & 0,84 & 0,12 \\ 0,99 & 0 & 0 \\ 0 & 0,98 & 0 \end{pmatrix}.$$

Результати дослідження цієї моделі наведені на рис. 5.11.

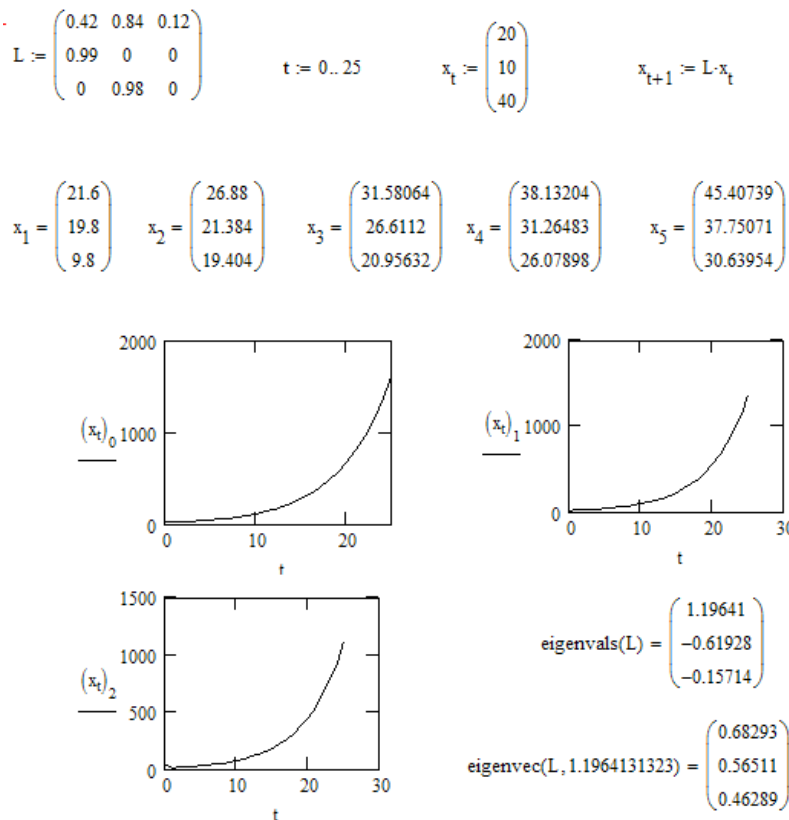


Рис. 5.11. Аналіз моделі Леслі. Лістинг програми на Mathcad

Власні значення матриці  $L$ :  $\lambda_1 = 1,1964 > 0$ ,  $\lambda_2 = -0,6193$ ,  $\lambda_3 = -0,1571$ . Нормалізований власний вектор  $y_1$ , що відповідає власному значенню  $\lambda_1$ , має вигляд  $y_1 = (0,6829; 0,5651; 0,4629)^T > 0$ . Тому населення цих трьох вікових

груп збільшується так, що в асимптотиці вектор  $X(t)$  на кожному кроці множиться на  $\lambda_1$  і  $\frac{X(t)}{\lambda_1^t}$  має скінченну границю при  $t \rightarrow \infty$ , яка залежить від власного вектора  $y_1$  і початкового вектора  $X(0)$ . ▲

### 5.7. Дискретні моделі росту взаємодіючих популяцій

Розглянемо два взаємодіючих між собою види, кожен з яких має неперекривні покоління і впливає на популяційну динаміку іншого. Як і в моделях із неперервним ростом для ізольованих популяцій, так само можна розглядати дискретні моделі взаємодії "хижак–жертва", конкуренції та симбіозу.

Розглянемо дискретну модель системи "хижак–жертва". В ній швидкість росту хижака збільшується за рахунок іншого виду.

Прикладом таких угруповань є популяції комах, їх життєві цикли успішно моделюються дискретними моделями.

Вважатимемо, що взаємодія жертви  $N$  і хижака  $P$  описується дискретною системою вигляду

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_t f(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= N_t g(N_t, P_t), \end{aligned} \quad (5.7.1)$$

де  $r > 0$  – коефіцієнт росту чисельності жертви, а функції  $f$  і  $g$  – це функції, які задають репродуктивну ефективність жертви і ефективність пошуку жертви хижаком.

Спочатку розглянемо просту модель, в якій хижак має необмежені можливості поїдання жертви. Модель має вигляд

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_t \exp(-aP_t), \quad a > 0, \\ P_{t+1} &= N_t(1 - \exp(-aP_t)), \end{aligned} \quad (5.7.2)$$

де  $N_t$  – чисельність популяції жертв, а  $P_t$  – чисельність хижака в момент часу  $t$ . Цю модель в екологічній літературі називають моделлю Ніколсона–Бейлі.

Зауважимо, що за відсутності хижаків ( $P_t = 0$ ),  $N_{t+1} = rN_t$  і при  $r > 1$  відбувається збільшення чисельності жертв у геометричній прогресії, що є простою моделлю Мальтуса. З іншого

боку, при відсутності жертв, популяція хижака вимирає за одне покоління, оскільки при  $N_t = 0$  маємо  $P_{t+1} = 0$ . В загальному випадку наявність хижака зменшує на кожному часовому кроці популяцію жертв в  $\exp(-aP_t)$  разів, що в свою чергу відбивається на чисельності хижаків на наступному часовому кроці (друге рівняння системи).

Відображення, що задається системою (5.7.2), має дві нерухомі точки

$$N_1^* = 0, P_1^* = 0$$

і

$$N_2^* = \frac{r \ln r}{a(r-1)}, P_2^* = \frac{\ln r}{a}, r > 1.$$

Стійкість стаціонарного стану за першим наближенням встановлюється звичайним способом. У системі (5.7.2) робиться заміна

$$N_t = N^* + n_t, \quad P_t = P^* + p_t, \quad \left| \frac{n_t}{N^*} \right| \ll 1, \quad \left| \frac{p_t}{P^*} \right| \ll 1,$$

і зберігаються тільки лінійні члени.

Для стаціонарного стану  $(0, 0)$  лінеаризована система має вигляд

$$n_{t+1} = rn_t, \quad p_{t+1} = 0,$$

а отже, тривіальне значення рівноваги стійке при  $r < 1$ , оскільки  $N_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , і нестійке при  $r > 1$ , тобто для тих  $r$ , при яких існує додатний стаціонарний розв'язок.

Для додатного стаціонарного розв'язку  $(N^*, P^*)$  маємо лінійну систему рівнянь

$$\begin{aligned} n_{t+1} &= n_t - N^* a p_t, \\ p_{t+1} &= n_t \left(1 - \frac{1}{r}\right) + \frac{N^* a}{r} p_t. \end{aligned} \quad (5.7.3)$$

Для розв'язування цієї системи здійснимо ітерацію першого рівняння і далі використаємо друге рівняння, щоб отримати рівняння відносно  $n_t$ , тобто

$$\begin{aligned} n_{t+2} &= n_{t+1} - N^* a p_{t+1} = n_{t+1} - N^* a \left[ n_t \left(1 - \frac{1}{r}\right) + \frac{N^* a}{r} p_t \right] = \\ &= n_{t+1} - N^* a \left[ \left(1 - \frac{1}{r}\right) n_t + \frac{1}{r} (n_t - n_{t+1}) \right]. \end{aligned}$$



Остаточню

$$n_{t+2} - \left(1 - \frac{N^*a}{r}\right)n_{t+1} + N^*an_t = 0. \quad (5.7.4)$$

Розв'язок рівняння (5.7.4) шукаємо у вигляді  $n_t = A\mu^t$ , тоді для значень  $\mu$  маємо характеристичне рівняння:

$$\mu^2 - \left(1 - \frac{N^*a}{r}\right)\mu + N^*a = 0. \quad (5.7.5)$$

Унаслідок підстановки значення  $N_2^*$  в (5.7.5), характеристичне рівняння набуває вигляду

$$\mu^2 - \left(1 + \frac{1}{r-1} \ln r\right)\mu + \frac{r}{r-1} \ln r = 0, \quad r > 1. \quad (5.7.6)$$

Коренями (5.7.6) є числа

$$\mu_{1,2} = \frac{1}{2} \left[ \left(1 + \frac{\ln r}{r-1}\right) \pm \left( \left(1 + \frac{\ln r}{r-1}\right)^2 - 4\frac{r \ln r}{r-1} \right)^{1/2} \right].$$

Загальний розв'язок (5.7.4) записується у вигляді

$$n_t = A_1\mu_1^t + A_2\mu_2^t,$$

де  $A_1, A_2$  – довільні сталі. Аналогічно для  $p_t$  одержуємо:

$$p_t = B_1\mu_1^t + B_2\mu_2^t,$$

де  $B_1, B_2$  – довільні сталі.

Оскільки  $\ln r < r - 1$ ,  $r \ln r > r - 1$  при  $r > 1$ , то дискримінант рівняння (5.7.5) від'ємний і корені  $\mu_1, \mu_2$  комплексно спряжені, їх добуток дорівнює

$$\mu_1\mu_2 = \frac{r \ln r}{r-1} > 1, \quad r > 1,$$

а отже,  $n_t \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ .

Тому стаціонарний стан  $N_2^*, P_2^*$  нестійкий.

Зауважимо, що для дослідження на стійкість розв'язку  $N_2^*, P_2^*$  можна побудувати якобіан і знайти власні значення матриці.

Матриця Якобі має вигляд

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} re^{-aP} & -arNe^{-aP} \\ 1 - e^{-aP} & aNe^{-aP} \end{pmatrix},$$

а в точці  $(N_2^*, P_2^*)$  –

$$J(N_2^*, P_2^*) = \begin{pmatrix} 1 & -aN_2^* \\ \frac{r-1}{r} & \frac{a}{r}N_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & \frac{r \ln r}{1-r} \\ \frac{r-1}{r} & \frac{1}{r-1} \end{pmatrix}.$$

Характеристичне рівняння для  $J(N_2^*, P_2^*)$  має вигляд (5.7.6).

Числове розв'язування системи (5.7.2) показує, що фазові координати  $N_t$ ,  $P_t$  необмежено зростають, при цьому відбувається коливання чисельностей (рис. 5.12), оскільки корені  $\mu_1$ ,  $\mu_2$  – комплексно спряжені.

Отже, ця модель занадто проста для практичних застосувань, тому розглянемо більш реалістичну модель для опису взаємодії системи "хижак–жертва".

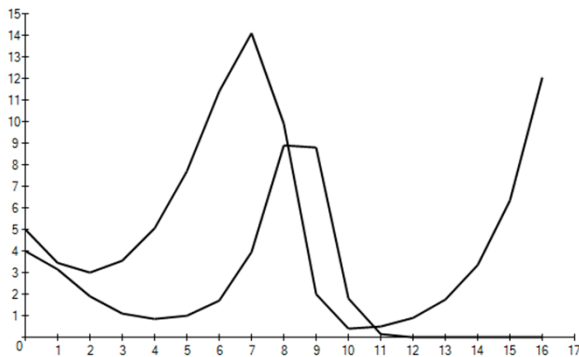


Рис. 5.12. Динаміка розв'язків системи (5.7.2) при значенні параметрів  $a = 0,25$ ;  $r = 1,9$ ;  $N_0 = 5$ ;  $P_0 = 4$

Аналізуючи (5.7.6), можна зробити висновок, що кількість зустрічей хижака та жертви необмежено зростає при зростанні чисельності жертви, що неймовірно, оскільки апетити хижака не безмежні.

Тому систему (5.7.2) змінимо так, щоб додати ефект для насичення популяції жертви, тобто зробити модель з обмеженням здобичі.

Отримаємо більш реалістичну модель вигляду

$$N_{t+1} = N_t \exp(-aP_t + r(1 - \frac{N_t}{K})),$$

$$P_{t+1} = N_t(1 - \exp(-aP_t)). \quad (5.7.7)$$

Якщо в (5.7.7) підставити  $P_t = 0$ , то ця система зводиться до рівняння (5.4.1), яке має додатну стійку стаціонарну точку  $N^* = K$  при  $0 < r < 2$  і коливні та періодичні розв'язки при  $r > 2$ .

Нетривіальні стаціонарні стани є розв'язками системи рівнянь

$$1 = \exp\left(r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right) - aP^*\right),$$

$$P^* = N^*\left(1 - \exp(-aP^*)\right). \quad (5.7.8)$$

З першого рівняння системи (5.7.8) маємо

$$P^* = \frac{r}{a}\left(1 - \frac{N^*}{K}\right).$$

Підставляючи  $P^*$  в друге рівняння системи (5.7.8), одержуємо трансцендентне рівняння для знаходження  $N^*$  вигляду

$$\frac{r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)}{aN^*} = 1 - \exp\left(-r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)\right). \quad (5.7.9)$$

Очевидно, що  $N^* = K$ ,  $P^* = 0$  є розв'язком (5.7.8)

Графічно можна показати, що, крім  $N_1^* = K$ , рівняння (5.7.9) має ще один розв'язок  $N_2^* < K$  (рис. 5.13). Цей розв'язок залежить від параметрів  $r$ ,  $a$ ,  $K$  і його можна знайти числовими методами. Якщо  $N_2^*$  визначено, то з (5.7.8) можна знайти  $P_2^*$ .

Умови лінійної стійкості стану рівноваги  $N_2^*$ ,  $P_2^*$  можна отримати так само, як і для моделі (5.7.2), але це вже можна зробити числовими методами.

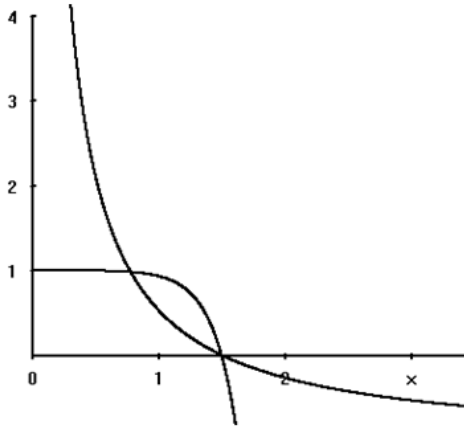


Рис. 5.13. Графічний аналіз розв'язків рівняння (5.7.9) при  $r = 8$ ;  $a = 5$ ;  $k = 1, 5$

Детальний аналіз цієї моделі можна знайти в статті [116]. В цій праці показано, що при деяких  $r > 0$  рівновага стійка, а при великих  $r$  вона демонструє бифуркацію. Тут також визначені межі стійкості в параметричному просторі  $r$ ,  $N_2^*/K$ , де відбувається бифуркаційний перехід від стійкості до нестійкості і де існують періодичні розв'язки, які переходять у хаос. Зауважимо, що аналіз стійкості двовидових моделей часто доводиться виконувати в числовому вигляді (рис. 5.14).

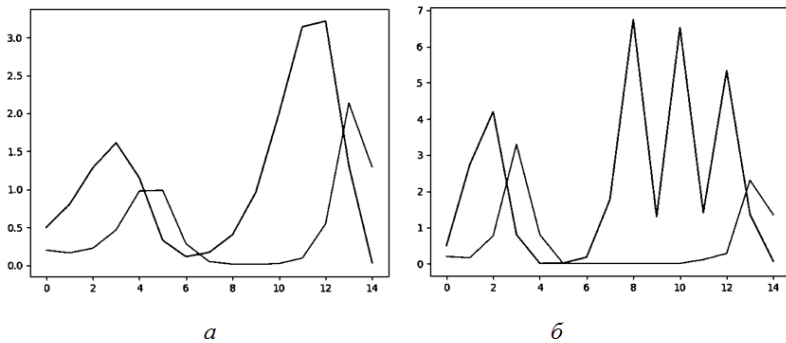


Рис. 5.14. Динаміка розв'язків системи (5.7.7):  $P_0 = 0, 2$ ;  $N_0 = 0, 5$ ;  $a = 2$ ;  $K = 4$ ;  $a - r = 1$ ;  $б - r = 2, 4$

Аналіз двовидових дискретних моделей на практиці може бути використаний для біологічного регулювання чисельності шкідників. Сенс використання хижаків для регулювання чисельності шкідників полягає в тому, щоб зменшити кількість шкідників, збільшуючи чисельність хижаків. Хоча більшість моделей з реальними хижаками і реальними жертвами грубі по відношенню до стійкості, зустрічаються й негрубі моделі. Ось чому аналіз моделей у край важливий.

У проаналізованих моделях основна увага зверталась на побудову моделей, існування та дослідження стійкості стаціонарних станів і періодичних розв'язків. Цікаві задачі визначення впливу початкових умов на динаміку популяцій, а також дослідження систем, де часові кроки для хижака та жертви неоднакові.

### 5.8. Дискретні моделі з запізненням

Усі розглянуті вище дискретні моделі базувалися на припущенні, що чисельність популяції  $N_{t+1}$  визначалася на основі  $N_t$ , тобто розглядалися моделі вигляду (5.2.1). Це має місце для популяцій комах. Але для деяких груп тварин для досягнення статевої зрілості потрібний значний час. Це означає, що модель популяційної динаміки повинна включати запізнення. Якщо це запізнення для досягнення статевої зрілості складає  $T$  часових кроків, то потрібно розглядати різницеві моделі вигляду

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

де  $u_t$  – масштабована чисельність.

Для того, щоб зрозуміти вплив запізнення, розглянемо просту модель, яка має і практичне значення

$$u_{t+1} = u_t \exp(r(1 - u_{t-1})), \quad r > 0. \quad (5.8.1)$$

Це версія моделі (5.4.1) із запізненням.

Рівняння (5.8.1) має два стаціонарних стани:  $u^* = 0$ ,  $u^* = 1$ . Стаціонарний стан  $u^* = 0$  – нестійкий, оскільки лінеаризація  $u_t = v_t$  в околі  $u^* = 0$  дає  $v_{t+1} = e^r v_t$ .

Для лінеаризації в околі  $u^* = 1$  підставимо в (5.8.1)

$$u_t = 1 + v_t, \quad |v_t| \ll 1.$$

Тоді одержимо

$$1 + v_{t+1} = (1 + v_t) \exp(-rv_{t-1}) \approx (1 + v_t)(1 - rv_{t-1}),$$

або

$$v_{t+1} - v_t + rv_{t-1} = 0. \quad (5.8.2)$$

Розв'язки цього рівняння шукаємо у вигляді

$$v_t = \mu^t.$$

Для  $\mu$  маємо рівняння

$$\mu^2 - \mu + r = 0,$$

звідки

$$\mu_{1,2} = \frac{1}{2}(1 \pm \sqrt{1 - 4r}), \quad r < 1/4,$$

$$\mu_{1,2} = \rho e^{\pm i\varphi}, \quad r > 1/4,$$

де

$$\rho = r^{1/2}, \quad \operatorname{tg} \varphi = \sqrt{4r - 1}.$$

Розв'язком рівняння (5.8.2) є функція

$$v_t = A\mu_1^t + B\mu_2^t, \quad (5.8.3)$$

де  $A, B$  – довільні сталі.

Якщо  $r < 1/4$ , то  $\mu_1, \mu_2$  – дійсні числа, причому  $0 < \mu_1 < 1$  і  $0 < \mu_2 < 1$ . Тоді з (5.8.3) маємо, що  $v_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , а отже,  $u^* = 1$  є стійким стаціонарним розв'язком. Більше того, інші розв'язки наближаються до стаціонарного стану монотонно.

Якщо  $r > \frac{1}{4}$ , то  $\mu_1, \mu_2$  – комплексні числа, причому спряжені:  $\mu_2 = \bar{\mu}_1$  і  $\mu_1\mu_2 = \rho^2 = r$ . Тому при  $1/4 < r < 1$  маємо  $|\mu_1||\mu_2| < 1$ .

У цьому випадку розв'язком (5.8.2) є вираз  $v_t = A\mu_1^t + B\mu_1^{-t}$  і, оскільки  $v_t$  має бути дійсним, то  $B = \bar{A}$  і

$$v_t = 2|A|\rho^t \cos(t\varphi + \gamma), \quad \gamma = \arg A, \varphi = \operatorname{arctg} \sqrt{4r - 1}.$$

Коли  $r$  переходить через критичне значення  $r = 1$ , то  $|\mu_1| > 1$ . Тоді  $v_t$  зростає необмежено при  $t \rightarrow \infty$  і  $u^* = 1$  є нестійким.

Якщо  $r \rightarrow 1$ , то  $\varphi \rightarrow \arctg \sqrt{3} = \pi/3$  і, оскільки  $\varphi = \frac{\pi}{3}$  при  $r \approx 1$ , то  $v_t \approx 2|A| \cos\left(t\frac{\pi}{3} + \gamma\right)$  періодична функція з періодом, що дорівнює 6. Можна очікувати, що для  $r$  чуть більше за одиницю розв'язок рівняння (5.8.1) теж періодичний із періодом 6.

Рис. 5.15 ілюструє числові розв'язки (5.8.1) при різних значеннях  $r > 1$ .

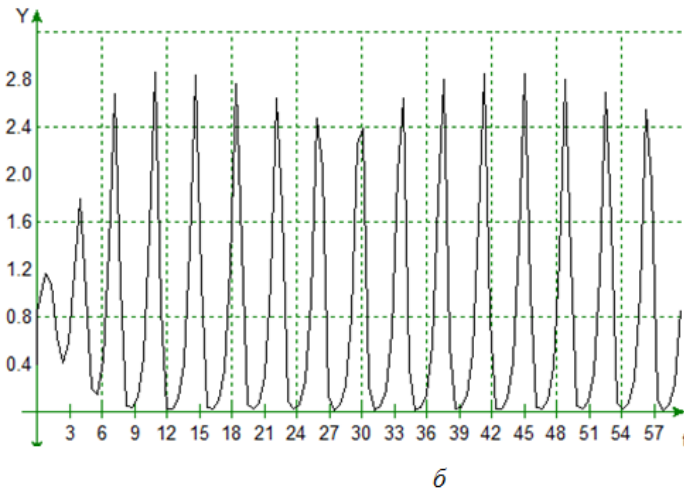
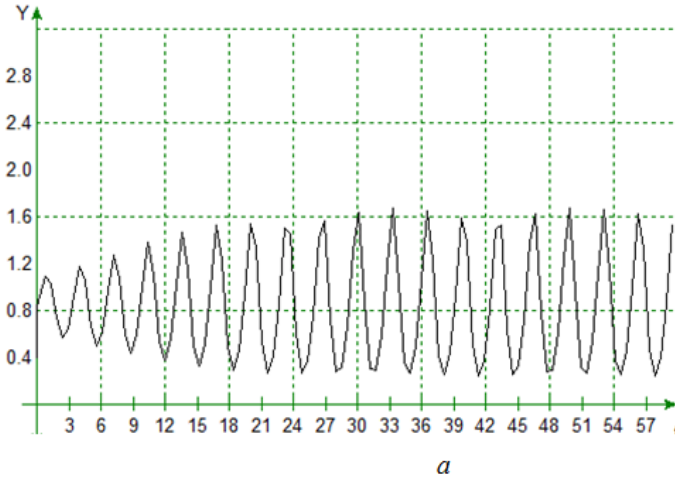


Рис. 5.15. Розв'язки різницевого рівняння (5.8.1) для двох значень  $r > 1$ ,  $a - r = 1, 1$ ,  $b - r = 1, 4$ ,  $u_0 = 0, 8$ ,  $u_1 = 1, 05$

З досліджень дискретних рівнянь із запізненням можна побачити, що запізнення приводить до дестабілізації і чим більше запізнення, тим більший дестабілізуючий ефект.

Різницеве рівняння (5.4.1) без запізнення при  $r = 2$  переходить до стійкого циклу довжиною 2, а рівняння (5.8.1) при критичному значенні  $r = 1$  – до циклу з порядком 6.

Насамкінець відзначимо, що Міжнародна комісія з китобійного промислу синіх китів для розуміння динаміки популяції китів використовує модель охорони китів, що базується на дискретному рівнянні із запізненням вигляду

$$N_{t+1} = (1 - \mu)N_t + R(N_{t-T}).$$

Тут  $N_t$  – чисельність дорослих китів;  $(1 - \mu)N_t$  – частина китів, які будуть живими через рік;  $R(N_{t-T})$  – поповнення популяції дорослих китів, які народилися  $T$  років тому ( $T$  – час дорослішання новонароджених китів,  $T = 5-10$  років).

## 5.9. Задачі для самостійної роботи

### 5.1. Для моделі Скеллама

$$N_{t+1} = aN_t/(1 + bN_t), \quad a, b = \text{const} > 0$$

знайти стаціонарні точки, дослідити їх на стійкість. Довести, що це відображення немає жодних циклів.

### 5.2. Дискретна модель з урахуванням ефекту Оллі має вигляд

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

Вивчити питання існування нерухомих точок і знайти умови їх стійкості. На основі цього показати, що при  $a^2 > 4b^2$  існує нижнє критичне значення чисельності, перейшовши яке популяція приречена на вимирання. Довести відсутність періодичних розв'язків. Провести числове моделювання розв'язків.

### 5.3. Для динамічної системи з дискретним часом

$$N_{t+1} = rN_t/(1 + aN_t)^b, \quad b > 0, a > 0,$$



знайти положення рівноваги, дослідити їх стійкість і обчислити перші біфуркаційні значення параметрів.

**5.4.** Для математичної моделі популяційної динаміки

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

знайти невід'ємні стани рівноваги та дослідити їх на стійкість. Знайти перші біфуркаційні значення параметрів та з'ясувати чи існують цикли в цьому рівнянні. Провести обчислювальні експерименти.

**5.5.** Дискретна модель динаміки популяції має вигляд

$$N_{t+1} = rN_t / (1 + bN_t^2), \quad r, b > 0.$$

Знайти стаціонарні розв'язки і провести дослідження їх стійкості. Показати, що  $r = 1$  є біфуркаційним значенням. Довести, що при будь-якому  $r$  популяція вимирає, якщо  $b > 4$ . З'ясувати, якими величинами буде обмежена чисельність популяції  $N_t$ .

**5.6.** Розглянути задачу 5.4. для моделі із запізненням

$$N_{t+1} = \frac{rN_t}{1 + bN_{t-1}^2}, \quad r, b > 0.$$

Показати, що  $r = 2$  є біфуркаційним значенням.

**5.7.** Однорічні рослини дають насіння і в кінці літа вимирають. Весною з певної частини насіння виростають нові рослини. Деяка частина насіння може зійти через рік, решта насіння пропадає. Припустимо, що одна рослина дає  $\gamma$  насінин;  $\alpha$  – частина насіння, що сходить весною;  $\beta$  – частина насіння, що зійде через рік (вважається, що насіння через 2 роки не сходить).

Показати, що динаміка кількості рослин  $N_t$  у рік  $t$  задовольняє рівняння

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

Довести, що умова виживання популяції рослин має вигляд

$$\gamma > 1/(\alpha + \beta(1 - \alpha)).$$

Побудувати загальний розв'язок і проаналізувати умови, за яких він не прямує до нуля. **Вказівка.** Розв'язок рівняння необхідно знаходити у формі  $N_t = \mu^t$ .

**5.8.** Для контролю кількості комах використовують стратегію зовнішнього введення в популяцію стерильних комах, причому їхня кількість підтримується на одному рівні. Одна з математичних моделей, що описує динаміку чисельності комах  $N_t$ , має вигляд

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

де  $R > 1$ ,  $M > 0$ ,  $S > 0$  – кількість стерильних комах.

Знайти нерухомі точки рівняння і дослідити їх на стійкість. Вивчити можливі біфуркації. Знайти критичне значення чисельності  $S = S_{\text{кр}}$ , таке, що при  $S > S_{\text{кр}}$  популяція подавляється. Визначити можливі поведінки розв'язків при  $S < S_{\text{кр}}$ .

**5.9.** Для рівняння  $N_{t+1} = N_t^3 + 0.1$ :

- довести існування трьох точок спокою  $N_1^* < N_2^* < N_3^*$ ;
- довести, що тільки  $N_2^*$  стійка;
- знайти інваріантний інтервал, що містить  $N_2^*$ .

**5.10.** Для моделі  $N_{t+1} = rN_t(1 - N_t^2)$  знайти точки спокою і дослідити їх на стійкість. З'ясувати, чи існують періодичні розв'язки.

**5.11.** Для моделі  $N_{t+1} = \alpha N_t + \beta$ ,  $\alpha > 0$ ,  $\beta \in (-\infty, +\infty)$ :

- знайти стаціонарну точку й дослідити її на стійкість;
- знайти значення параметрів, при яких існує цикл довжиною 2, і з'ясувати, чи буде він стійким.

Розглянути випадки  $\beta > 0$  (постійний приток особин) та  $\beta < 0$  (постійний відтік особин).

**5.12.** Показати, що ітераційний процес

$$N_{t+1} = r \sin \pi N_t, \quad t = 0, 1, 2,$$

володіє властивістю подвоєння періоду при зміні параметра  $r$ . Знайти універсальну сталу Фейгенбаума. Дослідити стійкість стаціонарних точок.

**5.13.** Розглянути відображення Рікера

$$N_{t+1} = rN_t \exp(-bN_t),$$

де  $r$  – максимальний коефіцієнт розмноження;  $b$  – коефіцієнт, що відображає вплив саморегуляторних механізмів. Знайти значення

$r$ , при якому з'являється нетривіальна нерухома точка, та діапазон значень  $r$  її стійкості. При яких  $r$  виникає стійкий цикл довжиною 2? Чисельно встановити значення  $r$ , коли цикл довжиною 2 втрачає свою стійкість і з'являється цикл довжиною 4.

**5.14.** Для моделювання динаміки чисельності деяких видів риби використовують функціональну залежність вигляду

$$N_{t+1} = \frac{N_t}{1 - e^{-\alpha(1-N_t/K)}}.$$

Визначити невід'ємні нерухомі точки залежно від параметрів моделі, дослідити їх на стійкість. З'ясувати, чи можливі цикли в цьому рівнянні.

**5.15.** Дослідити динаміку популяцій, що задається дискретною моделлю

$$N_{t+1} = \lambda N_t (1 - N_t)^{-\beta}, \quad \beta \geq 1.$$

Побудувати біфуркаційну діаграму.

**5.16.** Побудувати біфуркаційну діаграму для відображення

$$x_{t+1} = \frac{ax_t}{1+x_t} \exp \left\{ -\frac{bx_t}{1+x_t} \right\}.$$

Вважати  $b = 2$ ,  $a \in [0, 100]$ . Знайти стаціонарні розв'язки. З'ясувати умови їх стійкості. Вдаючись до числових методів, переконатися, що при  $a, b \approx 35$  в моделі спостерігається стійкий цикл довжиною 3.

**5.17.** Провести аналітичне та числове моделювання відображення

$$x_{n+1} = rx_n \left( 1 - \frac{x_n + Kx_n^2}{1 + K} \right), \quad k = 0, 1, 2, \dots, 10.$$

Знайти область значень  $[r_0, r_\infty]$  параметра  $r$ , при яких відрізок  $[0, 1]$  відображається в себе. Аналітично знайти ненульову нерухома точку відображення й визначити область її стійкості – інтервал  $[r_1, r_2]$ . Аналітично або числовими методами знайти стійкий цикл періоду 2. Чисельно знайти цикл періоду 3 та значення параметра  $r$ , при якому цикл перестає бути стійким. Побудувати біфуркаційну діаграму.

**5.18.** Провести дослідження дискретної логістичної моделі з запізненням

$$x_{t+1} = rx_t(1 - x_{t-1}).$$

Знайти стаціонарні розв'язки, дослідити їх стійкість за лінійним наближенням.

**5.19.** Нехай чисельність популяції описується дискретним рівнянням Рікера із запізненням:

$$N_{t+1} = N_t \exp\{r(1 - N_{t-1})\},$$

де  $N_t$  – відносна чисельність популяції. Знайти стаціонарні точки, дослідити їх на стійкість. Показати, що при  $r = 1$  виникає біфуркація стійкості.

**5.20.** Розглянути дискретну модель конкуренції двох видів

$$x_{t+1} = x_t + a_1x_t - b_1x_t y_t, \quad y_{t+1} = y_t + a_2y_t - b_2x_t y_t.$$

Знайти стаціонарні розв'язки, дослідити їх на стійкість. Провести числові експерименти при  $a_1 = 0,01$ ,  $a_2 = 0,02$ ,  $b_1 = 0,002$ ,  $b_2 = 0,001$ .

**5.21.** Показати, що явищем біфуркації володіє двовимірний процес Хеннона:

$$N_{t+1} = 1 - aN_t^2 + M_t, \quad M_{t+1} = bN_t.$$

При фіксованому  $b$  знайти критичні значення параметра  $a$ , при яких відбувається якісна зміна поведінки системи.

**5.22.** Розглянемо популяцію, яка складається з двох вікових класів: молодшого (статеві незрілих особин) і старшого (ті, що беруть участь у розмноженні). Таку дискретну модель двовікової популяції можна подати у вигляді

$$x_{t+1} = by_t, \quad y_{t+1} = cy_t + x_t(1 - x_t),$$

де  $b$  – коефіцієнт виживання і народжуваності приплоду на першому році життя;  $c$  – коефіцієнт виживання дорослих особин;  $x_t$  – чисельність молодших особин у момент часу  $t$ ;  $y_t$  – чисельність репродуктивного покоління. Знайти стаціонарні розв'язки, дослідити їх на стійкість.

**5.23.** Записати та виконати повне дослідження моделі Леслі для трьох вікових груп. Розглянути числовий приклад із матрицею Леслі

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0,33 & 3,16 \\ 0,44 & 0 & 0 \\ 0 & 0,18 & 0 \end{pmatrix}.$$

**5.24.** Моделі системи комахи–хижаки ( $P$ ), жертва ( $N$ ) мають загальний вигляд

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_t f(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= N_t(1 - f(N_t, P_t)), \end{aligned}$$

де  $f$  – нелінійна функція, що описує ефект пошуку хижаком жертви;  $r > 0$  – швидкість росту популяції жертви. Масштабування таке, що  $0 < f < 1$ . Тут функція  $f$  зростає разом зі збільшенням  $N_t$  і спадає зі зменшенням  $P_t$ , наприклад,  $f(N_t, P_t) = \exp\left(-\frac{aP_t}{N_t}\right)$ .

Визначити умови, при яких існують стаціонарні стани, і показати, що лінійна стійкість стаціонарних станів має місце тоді, коли корені рівняння

$$\mu^2 - \left(1 + rN^* \frac{\partial f}{\partial N_t} - N^* \frac{\partial f}{\partial P_t}\right)\mu - FN^* \frac{\partial f}{\partial P_t} = 0$$

задовольняють умову  $|\mu| < 1$ , де  $\frac{\partial f}{\partial N_t}$ ,  $\frac{\partial f}{\partial P_t}$  визначаються в точці  $(N^*, P^*)$ . Запишіть умову стійкості.

Розглянути випадок, коли  $f(N, P) = \left(1 + \frac{aP}{N}\right)^{-k}$ ,  $a, k > 0$ .

Література: [26, 29, 33, 56, 60 88, 104].

## **Розділ 6. Математичні моделі динаміки вікової структури ізолюваних популяцій**

### **6.1. Лінійна модель динаміки вікової структури**

Упродовж тривалого періоду в математичній екології мали справу з математичними моделями динаміки популяцій із зосередженими параметрами, при цьому популяції описувалися тільки загальною чисельністю, тобто не розглядалася неоднорідність властивостей особин. Водночас важливим фактором, що визначає динаміку популяцій, є розподіл особин за деякими ознаками. Ці ознаки викликають як теоретичний, так і практичний інтерес і мають, як правило, неперервний характер. До таких ознак належить вік особин, вага, ріст та багато інших. На необхідність врахування неоднорідності вікової структури указував ще В. Вольфгерра. Інтерес до моделей динаміки вікової структури популяцій зумовлений тим, що вікова неоднорідність особин є одним із важливих внутріпопуляційних факторів.

При описі структури популяцій за неперервними ознаками логічно характеризувати стан популяції вже не загальною кількістю або скінченим набором чисельностей окремих груп популяції, а неперервною щільністю розподілу чисельності за цими ознаками. Математично це означає перехід від звичайних диференціальних рівнянь до інтегродиференціальних рівнянь у частинних похідних із нелокальною крайовою умовою.

Неперервні моделі з розподіленими параметрами дозволяють розв'язати ряд нових задач теоретичної та практичної екології, які принципово не можуть бути розв'язані з використанням моделей із зосередженими параметрами. Це, зокрема, дослідження властивостей показника зростання популяції або коливання вікової структури.

### 6.1.1. Побудова математичної моделі динаміки вікової структури

Основною характеристикою вікового складу вважатимемо вікову щільність її чисельності, яка, в наших дослідженнях є функцією віку  $\tau$  і часу  $t$ , тобто функцією  $x(\tau, t)$ . У кожній популяції величина віку існування особин реально змінюється в деяких скінченних межах. Але, щоб не виникало потреби визначення цих меж, припустимо, що вік  $\tau$  і час  $t$  змінюються від нуля до нескінченності (так склалося й історично).

Функція  $x(\tau, t)$  є такою, що для двох віків  $\tau_1 \leq \tau_2$  чисельність особин віку від  $\tau_1$  до  $\tau_2$  в момент часу  $t$  визначається виразом

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} x(\tau, t) d\tau.$$

З іншого боку, якщо  $X(\tau, t)$  – кількість особин віку від нуля до  $\tau$ , то вікову густину  $x(\tau, t)$  можна визначити за формулою

$$x(\tau, t) = \frac{\partial}{\partial \tau} X(\tau, t).$$

Основними факторами, які приводять до зміни чисельності популяції, є процеси народжування та вимирання. Визначимо тепер основні характеристики цих процесів – щільність народжування та щільність смертності.

Щільністю народжуваності  $B(\tau, t, x)$  будемо називати таку функцію трьох змінних  $\tau, t, x$ , що для будь-яких віків  $\tau_1, \tau_2$ ,  $\tau_1 \leq \tau_2$  і моментів часу  $t_1, t_2$ ,  $t_1 \leq t_2$  величина

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} B(\tau, t, x) d\tau dt$$

дає кількість новонароджених особин від батьків віку  $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$  за час  $t \in [t_1, t_2]$ .

Аналогічно вводимо і щільність смертності  $D(\tau, t, x)$ . Це означає, що кількість особин віку  $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$ , які вмирають за час

$t \in [t_1, t_2]$ , дорівнює

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} D(\tau, t, x) d\tau dt.$$

Перейдемо до побудови математичної моделі динаміки вікової структури, яка являє собою систему двох рівнянь.

Зафіксуємо деякий момент часу  $t + \Delta t$  і розглянемо віковий діапазон  $[\tau, \tau + \Delta\tau]$ . Тоді загальна чисельність особин із такою ознакою становить

$$\int_{\tau}^{\tau + \Delta\tau} x(\tau, t + \Delta t) d\tau,$$

або з точністю до величин другого порядку малості при малих  $\Delta\tau$  ця кількість дорівнює  $x(\tau, t + \Delta t)\Delta\tau$ . Аналогічно в момент часу  $t$  для цієї частини популяції матимемо кількість  $x(\tau - \Delta t, t)\Delta\tau$ .

При малих  $\Delta\tau, \Delta t$ , виходячи з визначення функції виживання, зазначимо, що за час  $\Delta t$  відбулася зміна цієї кількості особин на величину  $D(\tau, t, x)\Delta\tau\Delta t$ .

Припустимо, що чисельність особин, що потрапляють у вікову групу від  $\tau$  до  $\tau + \Delta\tau$  у момент часу  $t + \Delta t$ , дорівнює чисельності особин віку  $\tau - \Delta t$  до  $\tau - \Delta t + \Delta\tau$  (на  $\Delta t$  молодші) в момент часу  $t$  за мінусом тих, які вибули із цієї вікової групи за час  $\Delta t$  (рис. 6.1).

Тому при малих  $\Delta\tau, \Delta t$  з точністю до величин другого порядку малості правильне співвідношення

$$x(\tau, t + \Delta t)\Delta\tau - x(\tau - \Delta t, t)\Delta\tau = -D(\tau, t, x)\Delta\tau\Delta t. \quad (6.1.1)$$

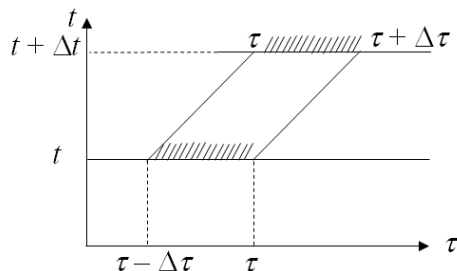


Рис. 6.1. Зміна вікового діапазону особин за час  $\Delta t$



Знак "мінус" у правій частині вказує на зменшення чисельності за рахунок вимирання.

Додамо і віднімемо в лівій частині (6.1.1) величину  $x(\tau, t)\Delta\tau$  і поділимо одержане співвідношення на  $\Delta\tau\Delta t$ . Отримаємо

$$\frac{x(\tau, t + \Delta t) - x(\tau, t)}{\Delta t} + \frac{x(\tau, t) - x(\tau - \Delta t, t)}{\Delta t} = -D(\tau, t, x). \quad (6.1.2)$$

У рівнянні (6.1.2) перейдемо до границі при  $\Delta t \rightarrow 0$ , в результаті чого воно набуде вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} = -D(\tau, t, x). \quad (6.1.3)$$

Рівняння (6.1.3) в екологічній літературі часто називається рівнянням Фон Фоерстера. Це рівняння використовується в різних дисциплінах і в багатьох розділах теоретичної біології, наприклад, у моделях росту клітин, де важливий їх вік. Це рівняння будемо називати рівнянням виживання. Воно досить добре описує динаміку замкненої популяції, коли на її поведінку не впливають взаємодії особин інших популяцій.

Побудуємо рівняння народжуваності. В момент часу  $t$  чисельність новонароджених ( $\tau = 0$ ), з одного боку, дорівнює  $x(0, t)$ , а з іншого –

$$\int_0^{\infty} B(\tau, t, x) d\tau,$$

тому приходимо до рівняння, що задає граничну умову

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} B(\tau, t, x) d\tau. \quad (6.1.4)$$

Це і є рівнянням народжуваності. Для математичної простоти верхню межу інтеграла вважатимемо нескінченність. Народжуваність впливає тільки на  $x(0, t)$ . Ці рівняння доповнюються початковою умовою  $x(\tau, 0) = \varphi(\tau)$ .

Рівняння (6.1.3), (6.1.4) разом з початковою умовою в літературі називають моделлю Мак-Кендріка (McKendrick) фон Фоерстера (Von Foerster H.).

Вибором функцій  $D(\tau, t, x)$ ,  $B(\tau, t, x)$  визначається множина найрізноманітніших розв'язків задачі динаміки вікової структури біологічних популяцій. Рівняння (6.1.3), (6.1.4) разом із початковою умовою  $x(\tau, 0) = \varphi(\tau)$  дозволяють визначити часову еволюцію щільності вікового складу (функцію  $x(\tau, t)$ ) за заданим початковим розподілом  $\varphi(\tau)$ , якщо відомі щільність народжування та вживання, тобто функції  $B(\tau, t, x)$  і  $D(\tau, t, x)$ .

Модель популяційної динаміки вивчалася при різних конкретних функціях  $D(\tau, t, x)$ ,  $B(\tau, t, x)$ . Смертність  $D(\cdot)$  і народжуваність  $B(\cdot)$  складно залежать від щільності  $x(\tau, t)$ , що приводить до різноманітних структур розв'язків. Рівняння при цьому настільки складні, що їх аналітичне розв'язування неможливе.

Спочатку розглянемо простіші випадки, коли величини щільності народжування й вимирання – пропорційні щільності чисельності популяції  $x(\tau, t)$ , тобто

$$B(\tau, t, x) = b(\tau, t)x(\tau, t),$$

$$D(\tau, t, x) = d(\tau, t)x(\tau, t),$$

де  $b(\tau, t)$ ,  $d(\tau, t)$  – відповідно коефіцієнти народжуваності та смертності в популяції.

При таких припущеннях остаточно запишемо систему рівнянь (6.1.3), (6.1.4) у вигляді

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d(\tau, t)x, \quad \tau, t > 0 \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0 \end{aligned} \tag{6.1.5}$$

при початковій умові

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0, \tag{6.1.6}$$

де  $\varphi(\tau)$  – початковий розподіл чисельності популяції,  $\varphi(\tau) \in C[0, \infty]$ . Ідея презентувати модель динаміки вікової структури біологічних популяцій у вигляді диференціальних рівнянь у частинних похідних першого порядку належить МакКендріку [136]. Ця

модель у 1959 р. була асоційована фон Фоерстером [117] для вивчення процесів у клітинній біології. Модель МакКендріка фон Фоестера узагальнює модель Мальтуса на випадок вікової структури. Загальну нелінійну модель для опису динаміки вікової структури запропонував Гуртін МакКаму в [121]. Основне питання, на яке ми повинні отримати відповідь за допомогою моделі (6.1.5), (6.1.6), полягає в тому, щоб дізнатися, як народжуваність  $b(\tau, t)$  і смертність  $d(\tau, t)$  впливають на динаміку популяції зі зміною часу, зокрема, буде чисельність популяції збільшуватися чи зменшуватися.

Перше рівняння системи (6.1.5) (рівняння виживання) досить добре описує динаміку вікової структури у випадку відсутності взаємодій між особинами різних віків. Моделі із взаємодіями розглядатимуться нижче.

Друге рівняння (рівняння народжуваності) можна розглядати як граничну умову для першого рівняння в частинних похідних.

Будемо вважати, що функція початкового розподілу узгоджена з рівнянням народжування, тобто

$$x(0, 0) = \varphi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau, 0)\varphi(\tau)d\tau. \quad (6.1.7)$$

Інакше функція  $x(\tau, t)$  була б розривною вздовж характеристики  $t = \tau$ .

Отже, ми прийшли до нелокальної задачі, яка є модельною для широкого класу різних популяційних задач.

Завдання полягає в тому, щоб знайти регулярний всюду в області  $\Omega = \{(\tau, t) : 0 < t < T, T > 0, 0 < \tau < \infty\}$ , за винятком, можливо, характеристики  $t = \tau$ , розв'язок  $x(\tau, t)$  рівняння (6.1.5)<sub>1</sub>, який неперервний у  $\bar{\Omega}$  і задовольняє умови (6.1.5)<sub>2</sub> і (6.1.6). Цю задачу будемо розглядати при умовах  $d(\tau, t) \in C(\bar{\Omega})$ ,  $b(\tau, t) \in C(\bar{\Omega})$ ,  $\varphi(\tau) \in C[0, \infty)$  і називатимемо популяційною задачею.

### 6.1.2. Динаміка вікового складу в стаціонарному середовищі

Стаціонарність середовища означає, що коефіцієнти народжуваності й смертності  $b(\tau, t)$ ,  $d(\tau, t)$  не залежать від часу, тобто

$$b(\tau, t) = b(\tau), \quad d(\tau, t) = d(\tau).$$

Типовий вигляд функцій народжуваності  $b(\tau)$  та смертності  $d(\tau)$  наведений на рис. 6.2.

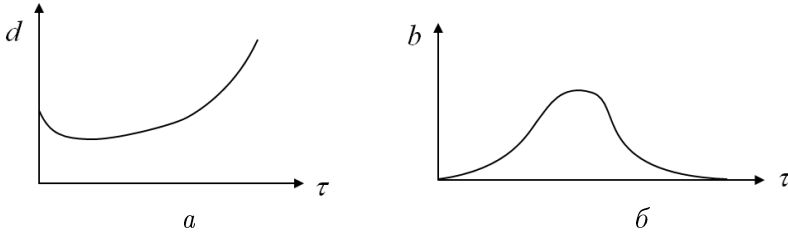


Рис. 6.2. Типова поведінка функцій  $b(\tau)$  та  $d(\tau)$

Смертність  $d(\tau)$  із часом після народження стабілізується на деякому низькому рівні й починає зростати лише при великих  $\tau$  (рис. 6.2, а). У подальшому вважатимемо, що  $\int_0^{\infty} d(\tau) d\tau = \infty$ .

Народжуваність  $b(\tau)$  досягає свого максимального значення лише після деякого періоду (після початку фази зрілості), для великих  $\tau$  знову знижується (рис. 6.2, б).

Тоді стаціонарна модель, яку необхідно дослідити, набуває вигляду

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d(\tau)x(\tau, t), \tau, t > 0, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t) d\tau, t > 0, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau), \tau \geq 0. \end{aligned} \quad (6.1.8)$$

Для системи (6.1.8) легко можна знайти стаціонарні розв'язки, які не змінюються з часом. Позначимо стаціонарні розв'язки через

$\bar{x}(\tau)$ , тоді для визначення  $\bar{x}(\tau)$  маємо систему

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = -d(\tau)\bar{x}(\tau),$$

$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{x}(\tau)d\tau.$$

З першого рівняння цієї системи знаходимо

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}(0)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi},$$

а друге рівняння дає умову існування стаціонарних розподілів вікового складу у вигляді

$$1 = \int_0^{\infty} b(\tau)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} d\tau.$$

При цій умові існує безліч стаціонарних розв'язків  $\bar{x}(\tau)$ . Однак який з них буде реалізовано, залежить від початкової умови  $\varphi(\tau)$  й визначається умовою

$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\varphi(\tau)d\tau.$$

Для повного розв'язання системи (6.1.8) застосуємо метод відокремлення змінних. Розв'язок  $x(\tau, t)$  задачі (6.1.8) шукатимемо у вигляді

$$x(\tau, t) = X(\tau) \cdot T(t). \quad (6.1.9)$$

Підставляючи (6.1.9) в перше рівняння системи (6.1.8), отримуємо

$$\frac{dX}{d\tau} \cdot T + X \cdot \frac{dT}{dt} = -d(\tau)X \cdot T. \quad (6.1.10)$$

Поділивши (6.1.10) на добуток  $XT$  і відокремивши змінні, одержимо

$$\frac{1}{X} \cdot \frac{dX}{d\tau} + d(\tau) = -\frac{1}{T} \cdot \frac{dT}{dt} = -\lambda.$$

Звідси знаходимо, що

$$T(t) = T(0)e^{\lambda t}, \quad X(\tau) = X(0)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} e^{-\lambda\tau},$$

або

$$x(\tau, t) = T(0)X(0)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} e^{\lambda(t-\tau)},$$

тобто загальний розв'язок рівняння виживання можна записати у вигляді

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi}, \quad (6.1.11)$$

де  $\Omega$  – невідома функція, що має біологічний зміст. Дійсно, з (6.1.11) знаходимо

$$x(0, t) = \Omega(t),$$

тобто  $\Omega(t)$  – це щільність новонароджених особин у момент часу  $t$ .

Підставивши тепер (6.1.11) в рівняння народжуваності системи (6.1.8) і в початкову умову, матимемо співвідношення

$$\Omega(t) = \int_0^{\infty} b(\tau)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} \Omega(t - \tau)d\tau,$$

$$\Omega(-\tau) = \varphi(\tau)e^{\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi}.$$

Уведемо позначення

$$K(\tau) = b(\tau)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi}, \quad \bar{\varphi}(\tau) = \varphi(\tau)e^{\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi}, \quad (6.1.12)$$

тоді це співвідношення перепишемо у вигляді

$$\Omega(t) = \int_0^{\infty} K(\tau)\Omega(t - \tau)d\tau, \quad \Omega(-\tau) = \bar{\varphi}(\tau). \quad (6.1.13)$$

Функція  $K(\tau)$  відіграє у подальших дослідженнях важливу роль. Як буде показано нижче, вона характеризує репродуктивні

властивості популяції в цілому, поєднуючи в собі як характеристики народжування, так і характеристики виживання. Багато суттєвих рис динаміки вікової структури популяції будуть визначатися не розподілами  $b(\tau)$  і  $d(\tau)$  окремо, а системною функцією  $K(\tau)$ . Вираз  $\exp\left(-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi\right)$  у позначенні для  $K(\tau)$  можемо інтерпретувати як імовірність того, що індивідуум доживе до віку  $\tau$ .

Подамо інтеграл у (6.1.13) у вигляді  $\int_0^{\infty} = \int_0^t + \int_t^{\infty}$ . Оскільки при  $t < \tau < \infty$ ,  $t - \tau < 0$ , то з урахуванням (6.1.13) маємо

$$\int_t^{\infty} K(\tau)\Omega(t-\tau)d\tau = \int_t^{\infty} K(\tau)\bar{\varphi}(\tau-t)d\tau = \int_0^{\infty} K(\tau+t)\bar{\varphi}(\tau)d\tau \equiv G(t). \quad (6.1.14)$$

Тоді з (6.1.13), враховуючи (6.1.14), одержуємо інтегральне рівняння вигляду

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau)\Omega(t-\tau)d\tau + G(t), \quad (6.1.15)$$

яке є рівнянням відновлення й за умови, що функції  $b(\tau)$ ,  $d(\tau) \in C[0, \infty)$  і  $b(\tau)$ ,  $d(\tau) \geq 0$  при  $\tau \in [0, \infty)$  має неперервний невід'ємний розв'язок  $\Omega(t) \in C[0, T]$ ,  $T > 0$ .

Застосуємо до рівняння (6.1.15) перетворення Лапласа. Позначимо зображення за Лапласом функцій  $\Omega(t)$ ,  $K(t)$ ,  $G(t)$  через  $\Omega^*$ ,  $K^*$ ,  $G^*$ . Тоді, згідно з теоремою про згортку,

$$\Omega^* = K^*\Omega^* + G^*.$$

Звідси зображення за Лапласом  $\Omega^*$  має вигляд

$$\Omega^* = \frac{G^*}{1 - K^*}.$$

Оскільки  $\Omega^*$  – мероморфна функція, то її оригінал, згідно з

теоремою про розклад, визначається за формулою

$$\Omega(t) = \sum_{j=1}^{\infty} c_j e^{\lambda_j t}, \quad (6.1.16)$$

де  $\lambda_j$  – полюси функції комплексного змінного  $\Omega^*(\lambda)$ , а  $c_j$  – лишки функції  $\Omega^*(\lambda)$  у відповідних полюсах

$$c_i = \operatorname{res}_{\lambda_j} \Omega^*(\lambda).$$

Тоді загальний розв'язок системи (6.1.8), як випливає з (6.1.11), з урахуванням (6.1.16), набуде вигляду

$$x(\tau, t) = e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} \sum_{j=1}^{\infty} c_j e^{\lambda_j(t-\tau)}, \quad (6.1.17)$$

де  $\lambda_j$  – корені рівняння

$$1 - K^*(\lambda) = 0,$$

тобто рівняння

$$1 - \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\lambda\tau} d\tau = 0. \quad (6.1.18)$$

За біологічним змістом функція  $K(\tau)$  – невід'ємна і дорівнює нулю поза межами скінченного інтервала, так що інтеграл в (6.1.18) існує. Функція  $F(\lambda) = 1 - K^*(\lambda)$  має нескінченну кількість коренів, як ціла функція надстепеневого порядку зростання.

Підставимо в (6.1.18)  $\lambda_j = \alpha_j + i\beta_j$ . Тоді для дійсної та уявної частин (6.1.18) одержимо рівняння

$$\begin{aligned} \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha_j \tau} \cos \beta_j \tau d\tau &= 1, \\ \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha_j \tau} \sin \beta_j \tau d\tau &= 0. \end{aligned} \quad (6.1.19)$$



При заміні  $\beta_j$  на  $-\beta_j$  рівняння (6.1.19) не змінюються. Це означає, що кожному кореню  $\lambda_j$  рівняння (6.1.18) відповідає спряжений йому корінь  $\bar{\lambda}_j$ . Отже, вираз (6.1.17) дійсний.

Оскільки  $F'(\lambda) = \int_0^{\infty} \tau K(\tau) e^{-\lambda\tau} d\tau > 0$ , то функція  $F(\lambda)$  є монотонно зростаючою як функція дійсної змінної  $\lambda$  і змінюється від  $-\infty$  до 1, серед коренів  $\lambda_j$  рівняння (6.1.18) наявний єдиний дійсний корінь  $\lambda_{\max}$ . Він залежить від функцій народжування  $b(\tau)$  та смертності  $d(\tau)$ . Покажемо, що дійсні частини решти коренів  $\lambda_j$  менші за  $\lambda_{\max}$ .

У першому рівнянні (6.1.19) проведемо оцінку

$$\int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha_j\tau} \cos \beta_j\tau d\tau < \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha_j\tau} d\tau. \quad (6.1.20)$$

Віднімаючи перше рівняння (6.1.19) і нерівність (6.1.20), одержуємо

$$1 - \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha_j\tau} d\tau < 0.$$

Оскільки

$$1 - \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\lambda_{\max}\tau} d\tau = 0,$$

то, внаслідок монотонності функції  $F(\lambda)$  на дійсній осі, маємо

$$\alpha_j < \lambda_{\max}, \quad j = 2, 3, \dots \quad (6.1.21)$$

Згідно з умовою (6.1.21), в розв'язку (6.1.17) при великих значеннях  $t$  можна нехтувати всіма членами суми, крім головного члена  $ce^{\lambda_{\max}(t-\tau)}$ . Отже, асимптотична поведінка розв'язку  $x(\tau, t)$  при  $t \rightarrow \infty$  має вигляд

$$x(\tau, t) \approx ce^{\lambda_{\max}t} e^{-\lambda_{\max}\tau} e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}. \quad (6.1.22)$$

Щоб остання формула мала біологічний зміст потрібно показати, що коефіцієнт  $c$  у доданку з  $e^{\lambda_{\max} t}$  у розкладі (6.1.17) додатний. Дійсно, коефіцієнт  $c = \operatorname{res}_{\lambda_{\max}} \Omega^*(\lambda)$ .

Оскільки це простий полюс, то

$$c = \operatorname{res}_{\lambda_{\max}} \Omega^*(\lambda) = \frac{G^*(\lambda_{\max})}{-\left. \frac{dK^*}{d\lambda} \right|_{\lambda=\lambda_{\max}}}.$$

Через те, що  $G^*(\lambda_{\max}) = \int_0^{\infty} e^{-\lambda_{\max} t} G(t) dt > 0$ , а

$$\left. \frac{dK^*}{d\lambda} \right|_{\lambda=\lambda_{\max}} = - \int_0^{\infty} \tau K(\tau) e^{-\lambda_{\max} \tau} d\tau < 0,$$

маємо, що  $c > 0$ .

Знак  $\lambda_{\max}$ , як видно з (6.1.22), визначає динаміку популяції. Значення  $\lambda_{\max} = 0$ , що рівнозначне умові  $\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau = 1$ , відповідає асимптотично зрівноваженій чисельності

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(\tau, t) = ce^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi},$$

тобто віковий розподіл прямує до деякого стаціонарного розподілу. Знак  $\lambda_{\max}$  залежить від величини  $\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau = H$ .

Якщо  $F(0) = 1 - \int_0^{\infty} K(\tau) d\tau < 0$ , тобто  $\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau > 1$ , то  $\lambda_{\max} > 0$ , а це означає, що домінують процеси відтворення і популяція зростає ( $x(\tau, t) \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ ). Якщо ж  $\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau < 1$  ( $\lambda_{\max} < 0$ ), то відтворення занадто слабке і при  $t \rightarrow \infty$   $x(\tau, t) \rightarrow 0$ , тобто при всіх  $\tau$  вид вмирає.

При  $H = 1$  процеси народжування і виживання знаходяться в рівновазі. Тоді існує нескінченна кількість стаціонарних станів, і який з них реалізується, залежить від  $\varphi(\tau)$ .

При  $H > 1$ ,  $H < 1$  якісна поведінка розв'язків не залежить від  $\varphi(\tau)$ . Отже, в залежності від значення  $H$  маємо три якісно різних поведінки розв'язків.

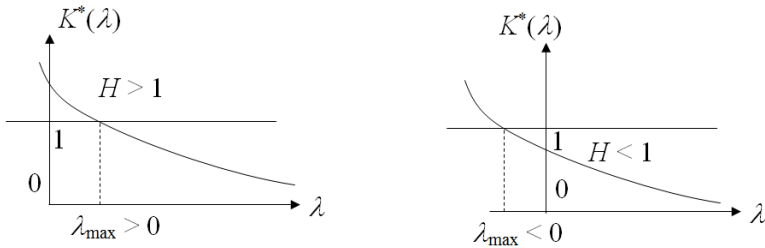


Рис. 6.3. Існування дійсних коренів рівняння (6.1.18)

Тому величина  $\lambda_{\max}$ , а отже, і значення виразу  $H = \int_0^{\infty} K(\tau) d\tau$  є важливою характеристикою популяції. Характер коренів  $\lambda_{\max}$  рівняння (6.1.18), залежно від значення  $H$ , показаний на рис. 6.3.  $\lambda_{\max}$  – це показник експоненти процесу розмноження–вимирання. Величина  $H$ , яка вбирає в себе параметри народжуваності й вимирання, називається біологічним потенціалом і показує середню кількість нащадків, які народжені однією особиною за все її життя. Вона може бути використана для визначення наслідків зміни показників народжування і вимирання.

Значення  $H = 1$  критичне, оскільки при  $H < 1$  популяція стає приреченою на вимирання незалежно від початкового розподілу  $\varphi(\tau)$ . Біфуркаційна картина має вигляд, зображений на рис. 6.4.

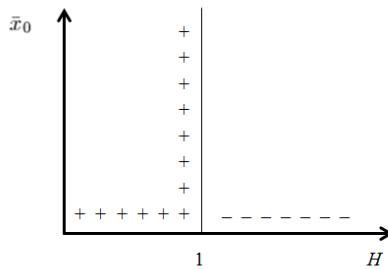


Рис. 6.4. Біфуркація розв'язків системи (6.1.8). "+" означає стійкість, "-" – нестійкість

Наведемо ще результати обчислень розв'язків задачі (6.1.8) методом різницевих схем. Для цього візьмемо  $d(\tau) = 1$ ,  $\varphi(\tau) = e^{-\tau}$  і різні значення коефіцієнта народжуваності  $b(\tau)$ . Щільність новонароджених  $x(0, t)$  показана на рис. 6.5, 6.6.

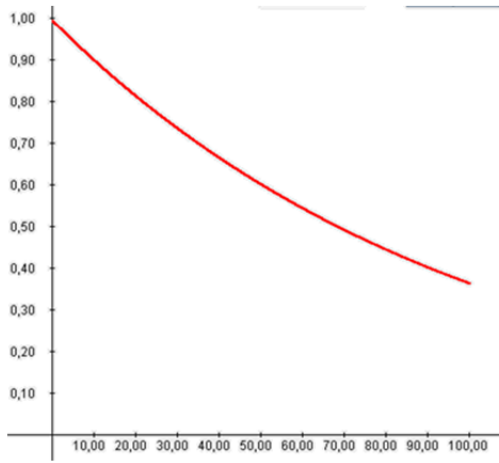


Рис. 6.5. Динаміка новонароджених  $x(0, t)$  при  $b(\tau) = 1$ ,  $\tau \in [0, 5]$  ( $H = 0,9933$ )

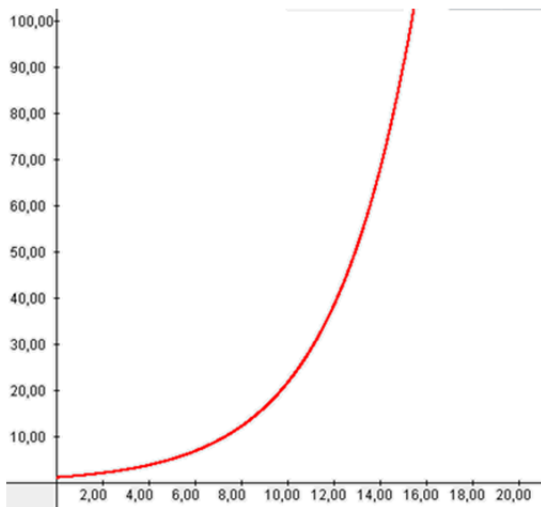


Рис. 6.6. Динаміка новонароджених  $x(0, t)$  при  $b(\tau) = 1, 3$ ,  $\tau \in [0, 5]$  ( $H = 1,2912$ )

Віковий розподіл для  $d(\tau) = 1$ ,  $b(\tau) = 1$ ,  $\tau \in [0, 5]$  при  $t = 0$  та  $t = 2$  наведений на рис. 6.7.

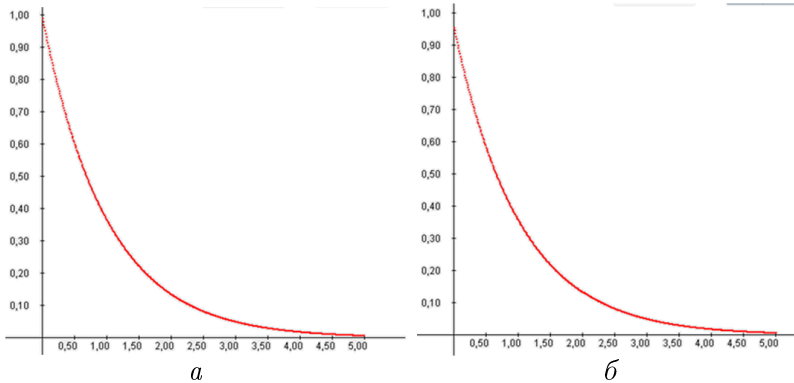


Рис. 6.7. Віковий розподіл  $x(\tau, t)$ :  $a - t = 0$ ,  $b - t = 2$

Нині, коли антропогенному навантаженню піддаються цілі екосистеми, коли забруднення навколишнього середовища є важливим лімітуючим фактором, дослідження критичних точок набуває особливої актуальності. Наближення до критичних точок викликає зростання навантаження на біологічні системи й перебудову її якісної поведінки.

Установлення критичних точок біологічних систем – необхідний крок у пізнанні законів екологічної рівноваги.

Труднощі експериментального вивчення критичних точок біологічних систем зумовлюють необхідність застосування засобів математичного та імітаційного моделювання для розв’язування таких задач.

### 6.1.3. Властивості розв’язків стаціонарної задачі

Покажемо, що нерівномірною віковою структурою можуть бути викликані коливання чисельності популяції.

Подано загальний розв’язок (6.1.17) системи (6.1.8) у вигляді

$$x(\tau, t) = e^{-\int_0^\tau d(\xi) d\xi} \left[ ce^{\lambda_{\max}(t-\tau)} + \sum_{j=2}^{\infty} c_j e^{\alpha_j(t-\tau)} \cos \beta_j(t-\tau) \right], \quad (6.1.23)$$

де  $\alpha_j, \beta_j, j = 2, \dots$ , – корені системи (6.1.19).

Коефіцієнти  $c_j$  визначаються з початкової умови. Дійсно, з (6.1.8) маємо

$$x(\tau, 0) = e^{-\int_0^\tau d(\xi)d\xi} \left[ ce^{-\lambda_{\max}\tau} + \sum_{j=2}^{\infty} c_j e^{-\alpha_j\tau} \cos \beta_j\tau \right] = \varphi(\tau). \quad (6.1.24)$$

Це означає, що коефіцієнти  $c, c_2, \dots$  є коефіцієнтами розкладу функції  $\varphi(\tau)e^{\int_0^\tau d(\xi)d\xi}$  в ряд по експонентах із показниками  $\lambda_{\max}, \lambda_2, \lambda_3, \dots$ . Якщо початковий розподіл збігається з асимптотичним, тобто

$$\varphi(\tau) = ce^{-\lambda_{\max}\tau - \int_0^\tau d(\xi)d\xi}, \quad (6.1.25)$$

то в розкладі (6.1.24) всі коефіцієнти  $c_2, c_3, \dots$  перетворюються в нуль, а отже, маємо чисто експоненціальну зміну всього вікового складу з показником  $\lambda_{\max}$ .

Оскільки в цьому випадку загальна чисельність популяції

$$\begin{aligned} N(t) &= \int_0^\infty x(\tau, t) dt = \int_0^\infty ce^{-\int_0^\tau d(\xi)d\xi} e^{\lambda_{\max}(t-\tau)} d\tau = \int_0^\infty \varphi(\tau) d\tau e^{\lambda_{\max}t} = \\ &= N(0)e^{\lambda_{\max}t}, \quad \text{де } N(0) = \int_0^\infty \varphi(\tau) d\tau, \end{aligned}$$

то маємо експоненціальну зміну і загальної чисельності популяції, яка спостерігалася в моделі Мальтуса.

Отже, при віковому розподілі, що відповідає стану рівноваги, загальна чисельність популяції описується тією ж залежністю, що й без урахування вікової структури.

Якщо початковий розподіл  $\varphi(\tau)$  відмінний від стану рівноваги, то для загальної чисельності популяції, як впливає з (6.1.23), правильне співвідношення

$$N(t) = \bar{c}e^{\lambda_{\max}t} + \sum_{i=2}^{\infty} \bar{c}_i e^{\alpha_i t},$$

де

$$\bar{c} = c \int_0^{\infty} e^{-\lambda_{\max}\tau} e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} d\tau,$$

$$\bar{c}_j = c_j \int_0^{\infty} e^{-\alpha_j\tau} e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi} \cos \beta_j(t - \tau) d\tau.$$

Набір чисел  $\beta_j$ , що є коренями системи (6.1.19), – це спектр можливих частот коливань вікового складу і загальної чисельності популяції. Періоди цих коливань вочевидь визначаються за формулою

$$T_j = \frac{2\pi}{\beta_j}, \quad j = 2, 3, \dots$$

Великі частоти (малі періоди) не мають біологічного змісту. Найбільш важливі коливання з великими періодами. Наведемо оцінку максимально можливого періоду коливань. Для цього припустимо, що носій функції  $K(\tau)$  є відрізком  $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$ ,  $\tau_1 < \tau_2$ . Тут  $\tau_1$  – вік статевої зрілості, а  $\tau_2$  – верхня межа репродуктивного віку.

Тоді з другого рівняння системи (6.1.19) отримаємо

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} K(\tau) e^{-\alpha_j\tau} \sin \beta_j\tau d\tau = 0.$$

Оскільки  $K(\tau) \geq 0$  на проміжку  $[\tau_1, \tau_2]$ , то, для рівності інтеграла нулю,  $\sin \beta_j\tau$  повинен хоча б один раз змінити знак на цьому проміжку. З цієї вимоги одержуємо оцінку максимального періоду коливань

$$T_{\max} \leq 2\tau_2.$$

Якщо відомий явний вигляд функції  $K(\tau)$ , то цю оцінку можна уточнювати.

Дослідження, проведені в цьому пункті, дозволяють стверджувати, що в багатьох випадках коливання чисельності популяції можуть обґрунтовуватися віковою структурою популяції, що відрізняється від (6.1.25). Водночас коливання чисельності популяції можуть бути викликані іншими механізмами. Насправді

природа коливань чисельності популяції значно складніша, ніж це впливає з побудованої моделі динаміки вікової структури.

Існує обширна біологічна література, присвячена коливним процесам у динаміці чисельності популяції. Розроблено ряд математичних моделей, що виявляють суть міжвидових і внутрішньовидових механізмів, які приводять до коливань чисельності популяції з часом. Серед них – моделі коливання чисельності через періодичну зміну параметрів середовища проживання, моделі коливань чисельності внаслідок міжвидових взаємодій.

Можна стверджувати, що реальні коливання зумовлюються сукупною дією різних факторів. Тому особливий інтерес викликає вивчення моделей, що враховують кілька відомих причин виникнення коливань, наприклад, моделі взаємодії популяцій хижака та жертви з урахуванням їх вікової структури.

Вище було показано, що динаміка вікового складу популяції визначається характером коренів рівняння (6.1.18), а саме знаком  $\lambda_{\max}$ .

Якщо припустити, що величини коефіцієнтів народжуваності  $b(\tau)$  і виживання  $d(\tau)$  сталі (тобто  $b(\tau) = b = \text{const}$ ,  $d(\tau) = d = \text{const}$ ), то рівняння (6.1.18) набуває вигляду

$$\int_0^{\infty} b e^{-d\tau} e^{-\lambda\tau} d\tau = 1,$$

або

$$\frac{b}{d + \lambda} = 1.$$

Звідки  $\lambda = b - d$ .

При постійних  $b(\tau)$  і  $d(\tau)$  систему (6.1.8) можна переписати у вигляді

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -d \cdot x, \\ x(0, t) &= b \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau). \end{aligned} \tag{6.1.26}$$



Якщо проінтегрувати перше рівняння по  $\tau$  у межах від 0 до  $\infty$ , припустивши, що  $x(\infty, t) = 0$ , то одержимо

$$\frac{d}{dt} \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau - x(0, t) = -d \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau.$$

Увівши до розгляду величину

$$N(t) = \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau,$$

останнє рівняння, враховуючи друге та третє рівняння системи (6.1.26), запишемо як

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N$$

з початковою умовою

$$N(0) = \int_0^{\infty} \varphi(\tau) d\tau.$$

Звідси  $\lambda = b - d = \frac{dN}{Ndt}$ ,  $N(t) = N(0)e^{\lambda t}$ .

Величину  $\lambda$  можна трактувати як показник експоненціальної зміни чисельності популяції,  $\lambda$  характеризує відносну швидкість приросту чисельності при стаціонарній віковій структурі.

Більш складний випадок, коли народжуваність зосереджена на скінченному інтервалі  $[\tau_1, \tau_2]$  (репродуктивний вік), тобто величина коефіцієнта народжуваності задається функцією

$$b(\tau) = \begin{cases} 0, & 0 \leq \tau < \tau_1, \\ b, & \tau_1 \leq \tau \leq \tau_2, \\ 0, & \tau_2 < \tau < \infty. \end{cases}$$

Будемо вважати коефіцієнт смертності сталим, тобто  $d(\tau) = d = \text{const}$ . Тоді рівняння (6.1.18) має вигляд

$$b \int_{\tau_1}^{\tau_2} e^{-(d+\lambda)\tau} d\tau = 1.$$

Тут  $\lambda_{\max} = \lambda_{\max}(\tau_1, \tau_2)$ . Визначимо вплив значень  $\tau_1, \tau_2$  на зміну  $\lambda_{\max}$ . Якщо продиференціювати останнє рівняння по  $\tau_1$ , то одержимо

$$-e^{-(d+\lambda_{\max})\tau_1} - \int_{\tau_1}^{\tau_2} e^{-(d+\lambda_{\max})\tau} \cdot \tau d\tau \frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}.$$

Звідси

$$\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1} = \frac{-e^{-(d+\lambda_{\max})\tau_1}}{\int_{\tau_1}^{\tau_2} \tau e^{-(d+\lambda_{\max})\tau} d\tau},$$

аналогічно

$$\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2} = \frac{e^{-(d+\lambda_{\max})\tau_2}}{\int_{\tau_1}^{\tau_2} \tau e^{-(d+\lambda_{\max})\tau} d\tau}.$$

Оцінюючи знаки одержаних виразів, бачимо, що при зменшенні  $\tau_1$  і збільшенні  $\tau_2$  величина  $\lambda_{\max}$  збільшується, тобто при розширенні репродуктивного проміжку  $\lambda_{\max}$  збільшується, а при його звуженні  $\lambda_{\max}$  зменшується. Причому зміна віку  $\tau_1$ , тобто початку репродуктивного віку, має більший вплив на величину  $\lambda_{\max}$ , ніж зміна віку  $\tau_2$  (закінчення репродуктивного віку), оскільки

$$\left| \frac{\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}}{\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2}} \right| = e^{(d+\lambda_{\max})(\tau_2-\tau_1)} > 1,$$

а саме відношення похідних  $\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}$  і  $\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2}$  експоненціально зростає при зростанні довжини репродуктивного проміжку. Очевидно, що це має місце при  $d + \lambda_{\max} > 0$ .

Проілюструємо вплив параметра  $\tau_1$  на зміну величини біологічного потенціалу  $H$ , де  $H = \int_0^{\infty} K(\tau) d\tau$ ,  $K(\tau) = b(\tau) \exp\left(-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi\right)$ . Для цього візьмемо  $d(\tau) = 1$ ,  $\tau \in [0, \infty)$ ,

$$b(\tau) = \begin{cases} 0, & \tau < \tau_1, \\ -(\tau - \tau_1)(\tau - 3), & \tau \in [\tau_1, 3], \\ 0, & \tau > 3. \end{cases}$$

Результати обчислень величини  $H$  при різних значеннях  $\tau_1$  оформимо у вигляді такої таблиці:

$\tau_1$	1	0,5	0
$H$	0,1991	0,5273	1,2489

Як видно з таблиці, зсув початку репродуктивного віку в сторону молодших особин сприяє збільшенню біологічного потенціалу, а отже, виживанню популяції. Графік функції  $b(\tau)$ ,  $K(\tau)$  зображений на рис. 6.8.

З наведених розрахунків зрозуміло, наскільки важливе значення в демографічній політиці держав мають закони, які обмежують мінімальний допустимий вік вступу в шлюбні відносини, а також інші заходи, що матеріально заохочують народження дітей тільки в певному віці.

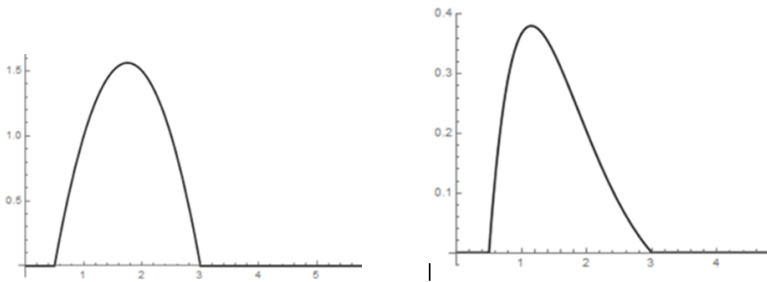


Рис. 6.8. Графіки функцій  $b(\tau)$ ,  $K(\tau)$

#### 6.1.4. Модельний приклад

В області  $D = \{(\tau, t) : 0 < \tau < 1, 0 < t < 1\}$  розглянемо модель динаміки вікової структури гіпотетичної популяції вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -\alpha x, \quad (6.1.27)$$

$$x(0, t) = c \int_0^1 x(\tau, t) d\tau, \quad (6.1.28)$$

$$x(\tau, 0) = b, \quad (6.1.29)$$

де  $\alpha$ ,  $b$ ,  $c$  – невід’ємні сталі, причому  $\alpha, c \in (0, 1)$ .

В області  $\tau > t$  розв’язок рівняння (6.1.27) має вигляд

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau)e^{-\alpha\tau}, \quad (6.1.30)$$

де  $\Omega(\tau) = x(0, t)$  – кількість новонароджених у момент часу  $t$ .

Розв’язок рівняння (6.1.27) в області  $\tau \geq t$ , використовуючи інтегрування вздовж характеристик  $\tau = t + q$ ,  $q > 0$ , знаходимо у вигляді

$$x(\tau, t) = be^{-\alpha t}, \quad \tau \geq t. \quad (6.1.31)$$

Використовуючи умову (6.1.28) і враховуючи вирази (6.1.30), (6.1.31), для  $\Omega(t)$  одержуємо рівняння

$$\Omega(t) = c \int_0^t \Omega(t - \tau)e^{-\alpha t} d\tau + c \int_t^1 be^{-\alpha t} d\tau,$$

або

$$\Omega(t) = c \int_0^t \Omega(t) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau + cbe^{-\alpha t}(1 - t). \quad (6.1.32)$$

Для розв’язування рівняння (6.1.32) використаємо метод послідовних наближень. Для цього вважатимемо, що  $\Omega_0(t) = cbe^{-\alpha t}(1 - t)$  і організуємо ітераційний процес

$$\Omega_{k+1}(t) = c \int_0^t \Omega_k(\tau) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau.$$

Послідовно знаходимо

$$\Omega_1(t) = c \int_0^t \Omega_0(\tau) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau = c \int_0^t cbe^{-\alpha\tau}(1 - \tau) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau =$$

$$\begin{aligned}
&= c^2 b e^{-\alpha t} \left( t - \frac{t^2}{2} \right), \\
\Omega_2(t) &= c \int_0^t \Omega_1(\tau) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau = c \int_0^t c^2 b e^{-\alpha\tau} \left( \tau - \frac{\tau^2}{2} \right) e^{-\alpha(t-\tau)} d\tau = \\
&= c^3 b e^{-\alpha t} \left( \frac{t^2}{2} - \frac{t^3}{2 \cdot 3} \right), \\
&\dots\dots\dots
\end{aligned}$$

Оскільки ряд  $\Omega(t) = \sum_{k=0}^{\infty} \Omega_k(t)$  є розв'язком інтегрального рівняння (6.1.32), то

$$\begin{aligned}
\Omega(t) &= \Omega_0(t) + \Omega_1(t) + \Omega_2(t) + \dots = \\
&= c b e^{-\alpha t} (1 - t) + c^2 b e^{-\alpha t} \left( t - \frac{t^2}{2} \right) + c^3 b e^{-\alpha t} \left( \frac{t^2}{2} - \frac{t^3}{2 \cdot 3} \right) + \dots,
\end{aligned}$$

або

$$\begin{aligned}
\Omega(t) &= c b e^{-\alpha t} \left( 1 + ct + \frac{c^2 t^2}{2} + \dots + -t \left( 1 + \frac{ct}{2} + \frac{c^2 t^2}{2 \cdot 3} + \dots \right) \right) = \\
&= c b e^{-\alpha t} \left( e^{ct} - t \frac{-1 + 1 + ct + \frac{c^2 t^2}{2} + \frac{c^2 t^3}{2 \cdot 3} + \dots}{ct} \right) = \\
&= c b e^{-\alpha t} \left( e^{ct} - \frac{e^{ct} - 1}{c} \right) = b e^{-\alpha t} (1 + e^{ct} (c - 1)).
\end{aligned}$$

Тепер, виходячи із формул (6.1.30), можемо записати розв'язок  $x(\tau, t)$  в області  $t > \tau$

$$\begin{aligned}
x(\tau, t) &= \Omega(t - \tau) e^{-\alpha\tau} = b e^{-\alpha(t-\tau)} (1 + e^{c(t-\tau)} (c - 1)) e^{-\alpha\tau} = \\
&= b e^{-\alpha t} (1 + (c - 1) e^{c(t-\tau)}) = b e^{-\alpha t} + (c - 1) b e^{-\alpha t} \cdot e^{c(t-\tau)} = \\
&= b e^{-\alpha t} + b (c - 1) e^{c(t-\alpha)t} \cdot e^{-c\tau}.
\end{aligned}$$

Отже, розв'язок задачі (6.1.27)–(6.1.29) в області  $D$  має вигляд

$$x(\tau, t) = \begin{cases} b e^{-\alpha t}, & \tau \geq t, \\ b(c - 1) e^{(c-\alpha)t} e^{-c\tau} + b e^{-\alpha t}, & \tau < t. \end{cases}$$

## 6.2. Логістична модель динаміки вікової структури

Вище розглянута лінійна модель динаміки вікової структури у випадку, коли коефіцієнт виживання  $d(\tau, t, x)$  не залежав від щільності  $x$ . Більш реалістичі випадки, коли коефіцієнт смертності є функцією щільності вікового розподілу. За аналогією з моделлю Ферхюльста–Пірла, що описує динаміку загальної чисельності популяції, вважатимемо цю функцію лінійною. Тобто замість рівнянь (6.1.5), (6.1.6) розглядатимемо систему рівнянь, яка описує динаміку вікового складу при наявності лімітуючих факторів, а саме за умов міжвікової конкуренції:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} &= -(d(\tau, t) + p(\tau, t)x) x, \quad \tau, t > 0, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0. \end{aligned} \tag{6.2.1}$$

Параметри  $d(\tau, t)$ ,  $b(\tau, t)$ , як і вище, – функції природної смертності і народжування;  $\varphi(\tau)$  – початковий розподіл вікового складу популяції;  $p(\tau, t)$  – коефіцієнт лімітування всередині групи особин віку  $\tau$  в момент часу  $t$ .

Рівняння (6.2.1) є узагальненням логістичної моделі динаміки популяції на випадок урахування вікового розподілу особин. Ця модель вивчалася в праці [62].

Параметри системи (6.2.1), виходячи з біологічних міркувань, задовольняють умови:

- 1)  $d(\tau, t), p(\tau, t) \in C(R^+, R^+)$ ,  $R^+ = [0, \infty)$ ;
- 2)  $b(\tau, t)$  неперервна по  $t$ , інтегрована і кусково-неперервна по  $\tau$  в області  $R^* \times R^+$ ;
- 3)  $\varphi(\tau)$  інтегрована і неперервна на  $R^+$ ;
- 4)  $d(\tau, t), p(\tau, t), b(\tau, t) \geq 0$ ,  $\varphi(\tau) \geq 0$ ,  $\tau, t \in R^+$ .

Ліву частину в (6.2.1) будемо розуміти як похідну по напрямку  $t = \tau$ , оскільки час і вік особин змінюються на однакову величину.

Для коректності використання побудованих моделей необхідно переконатися в тому, що наведені рівняння володіють рядом властивостей, які дозволяють застосувати їх для опису динаміки

популяції. До таких властивостей належать існування, єдиність і невід'ємність розв'язків.

Розглянемо модель динаміки вікового складу з лімітуючими факторами в стаціонарному середовищі. Маємо

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -[d(\tau) + p(\tau)x]x, \quad \tau, t > 0,$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \quad (6.2.2)$$

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0.$$

Тут  $b(\tau)$ ,  $d(\tau)$  – коефіцієнти народжування та виживання;  $p(\tau)$  – параметр, що описує ефект міжвікової взаємодії.

Стаціонарний розподіл вікового складу  $\bar{x}(\tau)$  вочевидь є розв'язком задачі

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = -[d(\tau) + p(\tau)\bar{x}(\tau)]\bar{x}(\tau),$$

$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{x}(\tau)d\tau. \quad (6.2.3)$$

Уведемо позначення

$$\Lambda(\tau) = \exp\left(-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi\right),$$

$$P(\tau) = \int_0^{\tau} p(\xi)\Lambda(\xi)d\xi, \quad K(\tau) = b(\tau)\Lambda(\tau). \quad (6.2.4)$$

З першого рівняння (6.2.3) знаходимо

$$\bar{x}(\tau) = \frac{\bar{x}_0\Lambda(\tau)}{1 + \bar{x}_0P(\tau)}, \quad (6.2.5)$$

де  $\bar{x}_0 = \bar{x}(0)$ .

Отже, наведено теорема правильна.

**Теорема 6.1.** *Нехай виконуються умови:*

а)  $d(\tau), p(\tau) \in C(R^+)$ ;

б)  $b(\tau)$  – інтегрована і кусково-неперервна на  $R^+$ ;

в) або  $p(0) \neq 0$ , або  $p(\tau) \equiv 0$  на відрізку  $[0, \alpha]$ , причому

$\int_0^\alpha K(\tau) d\tau < 1$  та існує таке  $\varepsilon$ , що на відрізку  $(\alpha; \alpha + \varepsilon)$   $p(\tau) \neq 0$ ;

г)  $b(\tau), d(\tau), p(\tau) \geq 0, \tau \in R^+$ .

Тоді для існування додатного стаціонарного розв'язку  $\bar{x}(\tau)$  необхідно і досить, щоб

$$\int_0^\infty K(\tau) d\tau > 1, \quad (6.2.6)$$

причому цей розв'язок єдиний.

**Достатність.** Підставимо (6.2.5) у друге рівняння системи (6.2.2). Для знаходження величини  $\bar{x}_0$  одержуємо рівняння

$$\Phi(\bar{x}_0) = 1, \quad (6.2.7)$$

де

$$\Phi(x) = \int_0^\infty \frac{K(\tau)}{1 + xP(\tau)} d\tau. \quad (6.2.8)$$

Зауважимо, що інтеграл в (6.2.8) існує при припущеннях, зроблених у теоремі, і збігається рівномірно відносно  $x \in R^+$ , а отже, є неперервним по параметру  $x$  в області існування.

За теоремою про граничний перехід під знаком невластного інтеграла, що залежить від параметра, при  $x \rightarrow \infty$  маємо або  $\Phi(x) \rightarrow 0$ , або

$$\Phi(x) \rightarrow \int_0^\alpha K(\tau) d\tau$$

монотонно, оскільки похідна  $\Phi'(x) < 0$ .



Звідси, враховуючи, що

$$\Phi(0) = \int_0^{\infty} K(\tau) d\tau > 1,$$

маємо існування єдиного додатного кореня  $\bar{x}_0$  рівняння (6.2.7). Отже, існування єдиного додатного стаціонарного розв'язку (6.2.5) доведено.

**Необхідність.** Доведення проведемо від протилежного. Нехай виконана одна з двох умов

$$\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau = 1, \quad (6.2.9)$$

$$\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau < 1. \quad (6.2.10)$$

У випадку (6.2.9) стаціонарний розв'язок тривіальний, оскільки рівняння (6.2.7) має лише єдиний корінь  $\bar{x}_0 = 0$ .

Цікавий випадок (6.2.10), оскільки рівняння (6.2.7) має тільки від'ємні корені  $\bar{x}_0$ . Водночас розв'язок  $\bar{x}(\tau)$  з формули (6.2.5) може набувати і додатних значень. У [62] показано, що такого бути не може.

У разі невиконання умови в) теореми 1.3.3 правильна така теорема.

**Теорема 6.2.** *Нехай виконуються умови а), б), г) теореми 6.1, а  $\alpha$  – максимальна точка, така, що  $p(\tau) = 0$ ,  $\tau \leq \alpha$ ; тоді, якщо*

$$\int_0^{\alpha} K(\tau) d\tau = 1, \quad b(\tau) = 0, \quad \tau > \alpha,$$

*то існує нескінченна кількість стаціонарних розв'язків вигляду (6.2.5); якщо  $\int_0^{\alpha} K(\tau) d\tau > 1$ , або  $\int_0^{\alpha} K(\tau) d\tau = 1$ , і правіше відрізка*

$[0, \alpha]$  наявна множина ненульової міри, де  $b(\tau) \neq 0$ , то ненульових стаціонарних розв'язків не існує.

Доведення цієї теореми аналогічно доведенню теореми 6.1.

Вивчимо тепер питання стійкості отриманих стаціонарних розв'язків. Дослідження стійкості стаціонарних станів екосистем є однією з основних задач популяційної екології, оскільки стійкість стаціонарних розв'язків по відношенню до малих збурень може служити ознакою реалізації відповідного режиму в реальних біологічних угрупованнях.

**Визначення 6.1.** *Стаціонарний розв'язок  $\bar{x}(\tau)$  системи (6.2.1) називається стійким за Ляпуновим, якщо  $\forall \varepsilon > 0$  знайдеться  $\delta_\varepsilon > 0$ , таке, що для всіх  $\delta \in (0, \delta_\varepsilon)$  з умови  $|\varphi(\tau) - \bar{x}(\tau)| < \delta$ ,  $\tau \in R^+$  випливає нерівність  $|x(\tau, t, \varphi) - \bar{x}(\tau)| < \varepsilon \forall t > 0, \tau \in R^+$ .*

Для цього введемо в розгляд величину відхилення вікового складу популяції від стаціонарного розподілу

$$\xi(\tau, t) = x(\tau, t) - \bar{x}(\tau).$$

З точністю до нескінченно малих другого порядку маємо

$$\frac{\partial \xi}{\partial \tau} + \frac{\partial \xi}{\partial t} = -[d(\tau) + 2p(\tau)\bar{x}(\tau)]\xi, \quad \tau, t > 0,$$

$$\xi(0, t) = \int_0^\infty b(\tau)\xi(\tau, t)d\tau, \quad t > 0. \quad (6.2.11)$$

Використовуючи метод відокремлення змінних у (6.2.11), одержимо  $\xi(\tau, t) = x(\tau)e^{zt}$ . При цьому

$$x(\tau) = x(0) \frac{\Lambda(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} e^{-z\tau}, \quad (6.2.12)$$

а показники  $z$  є коренями трансцендентного рівняння

$$F(z) = 1, \quad (6.2.13)$$

де

$$F(z) = \int_0^\infty \frac{K(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} e^{-z\tau} d\tau.$$

При умовах теореми 6.2.1 інтеграл (6.2.13) існує для  $z$ , для яких виконується умова

$$\operatorname{Re} z \tau \geq - \int_0^{\tau} d(\xi) d\xi \quad (6.2.14)$$

при достатньо великих  $\tau$ .

Зауважимо, що, якщо  $d(\tau) \rightarrow \infty$  при  $\tau \rightarrow \infty$  або

$$\tau^{-1} \int_0^{\tau} d(\xi) d\xi \rightarrow \infty \text{ при } \tau \rightarrow \infty, \quad (6.2.15)$$

то умова (6.2.14) виконана для  $\operatorname{Re} z \in (-\infty, \infty)$ .

Наведемо теореми про стійкість стаціонарних розв'язків.

**Теорема 6.3.** *Якщо виконуються умови теореми 6.1 і умова (6.2.15), то додатний стаціонарний розв'язок асимптотично стійкий.*

**Доведення.** Визначимо характер коренів рівняння (6.2.13), для чого спочатку функцію  $F(z)$  розглянемо як функцію дійсного аргументу  $z$ . Аналогічно властивостям функції  $\Phi(x)$  з (6.2.8) маємо неперервність функції  $F(z)$  в області її визначення і прямування  $F(z)$  до нуля при  $z \rightarrow \infty$ , причому монотонно, оскільки  $F'(z) < 0$ . За умови (6.2.15)  $F(z) \rightarrow \infty$  при  $z \rightarrow -\infty$ .

Враховуючи (6.2.13) і (6.2.7), одержуємо

$$F(0) = \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} d\tau < \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{1 + \bar{x}_0 P(\tau)} d\tau = 1,$$

а це означає, що рівняння  $F(z) = 1$  має єдиний дійсний від'ємний корінь  $z^* < 0$  (рис. 6.9).

Оскільки функція  $1 - F(z)$  є цілою функцією надстепеневого порядку росту, то вона має нескінченну кількість комплексних коренів, причому спряжених. Для будь-якого кореня  $z = \alpha + i\beta$

$$F(z) = 1 = \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} e^{-\alpha\tau} \cos \beta\tau d\tau <$$

$$\langle \int_0^{\infty} \frac{K(\tau)}{1 + \bar{x}_0 P(\tau)} e^{-\alpha\tau} d\tau = F(\alpha).$$

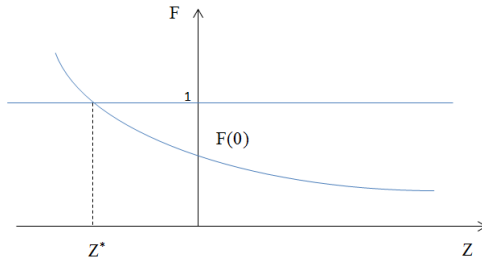


Рис. 6.9. Існування дійсних коренів рівняння (6.2.13)

При цьому внаслідок монотонності функції  $F(z)$  дійсного аргументу маємо  $\alpha < z^*$ , тому головний член асимптотики  $\xi(\tau, t)$  має вигляд

$$\xi(\tau, t) = x^*(\tau)e^{z^*t},$$

де  $x^*(\tau)$  – розв’язок (6.2.12), що відповідає  $z = z^*$ .

Отже, теорема про стійкість ненульового стаціонарного розв’язку доведена.

**Теорема 6.4.** *Тривіальний розв’язок при умовах (6.2.9), (6.2.10), (6.2.15) асимптотично стійкий, а при умові (6.2.6) – нестійкий.*

Доведення цієї теореми аналогічне доведенню теореми 6.3, при цьому рівняння для характеристичних показників має вигляд

$$\int_0^{\infty} K(\tau)e^{-z\tau} d\tau = 1.$$

Зауважимо, що якщо носій функції  $b(\tau)$  знаходиться на відрізку  $[\tau_1, \tau_2]$ , тоді максимальний період коливань  $T < 2\tau_2$ , оскільки з (6.2.13) маємо

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \frac{K(\tau)}{[1 + \bar{x}_0 P(\tau)]^2} e^{-\alpha\tau} \sin \beta\tau d\tau = 0.$$

Застосуємо метод різницевих схем для знаходження розв'язку  $x(\tau, t)$  задачі (6.2.2) в області  $(\tau, t) \in [0, \tau_2] \times [0, T]$ . Різницєва схема береться у вигляді

$$x_j^{i+1} = x_j^i - h(d_j + p_j x_j^i) x_j^i,$$

$$x_0^{i+1} = h \sum_j b_j x_j^i,$$

$$x_j^0 = \varphi_j,$$

де  $x_j^i = x(jh, ih)$ ,  $d_j = d(jh)$ ,  $b_j = b(jh)$ ,  $p_j = p(jh)$ ,  $\varphi_j = \varphi(jh)$ ,  $j = 0, 1, \dots, n_2$ ,  $n_2 = \tau_2/h$ ,  $i = 0, 1, \dots, n_1$ ,  $n_1 = T/h$ ,  $h = 0,01$  – крок дискретизації.

На рис. 6.10 наведено графік новонароджених  $x(0, t)$  у випадку, коли  $d(\tau) = 1$ ,  $b(\tau) = 1, 3$ ,  $p(\tau) = \frac{5\tau}{10 + \tau}$ ,  $\tau \in [0, 10]$ .

Як видно з рис. 6.10, наявність члена  $p(\tau)x^2$  у рівнянні народжування при  $H > 1$  сприяє тому, що при великих значеннях  $x$  смертність зростає і система стабілізується на деякому рівні, що залежить від  $d(\tau)$  і  $p(\tau)$ .

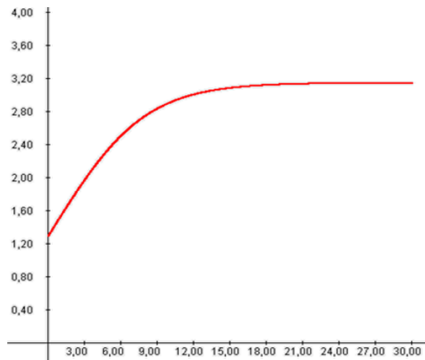


Рис. 6.10. Графік новонароджених  $x(0, t)$ . Біологічний потенціал  $H = 1, 2912 > 1$

На рис. 6.11 наведено графік новонароджених при тих же даних, але  $b(\tau) = 1$ . При цьому  $H = 0, 9933 < 1$  і популяція вимирає, навіть за відсутності доданка  $p(\tau)x^2$ . При наявності цього доданка віковий розподіл наблизиться до нульового ще швидше.

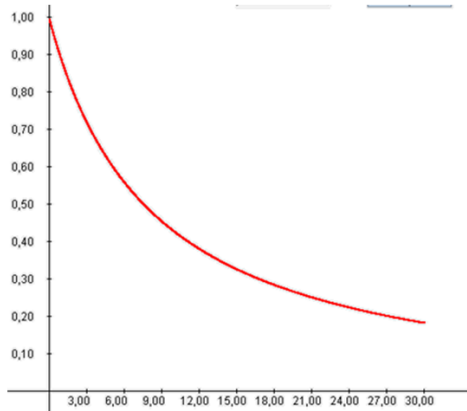


Рис. 6.11. Динаміка новонароджених  $x(0, t)$  при  $H < 1$

### 6.3. Модель динаміки вікової структури з урахуванням внутрішньовидової конкуренції

У п. 6.1 розглянута лінійна модель динаміки вікової структури. Більш реальні моделі враховують вплив конкуренції між особинами, яка виникає за умов нестачі ресурсів для процесів народжування та виживання. Тоді функції народжування та виживання залежать не тільки від параметра  $\tau$ , а й від фазової змінної  $x$ . Це приводить до квазілінійних диференціальних рівнянь із частинними похідними першого порядку.

Модель, що враховує міжвікову конкуренцію, вивчалася в п. 6.2. У цьому пункті досліджується модель динаміки вікової структури біологічних, що враховує внутрішньовидову конкуренцію.

#### 6.3.1. Формулювання моделі

Модель, що враховує наявність внутрішньовидової конкуренції [57, 58], має вигляд

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = - \left[ d(\tau, t) + \int_0^{\infty} a(\tau, s, t) x(s, t) ds \right] x, \tau, t > 0, \quad (6.3.1)$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \quad (6.3.2)$$

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0. \quad (6.3.3)$$

У цій моделі основною характеристикою вікової структури є густина чисельності популяції  $x(\tau, t)$  (або щільність біомаси) так, що  $\int_0^{\infty} x(\tau, t)d\tau = N(t)$  визначає загальну кількість особин популяції в момент часу  $t$ . Параметри  $d(\tau, t)$ ,  $b(\tau, t)$  – це функції, що визначають природну смертність та народжуваність особин віку  $\tau$  у момент часу  $t$ , функція  $a(\tau, s, t)$  описує ефект конкуренції між особинами віків  $\tau$  та  $s$  у момент часу  $t$  так, що вираз  $\int_0^{\infty} a(\tau, s, t)x(s, t)ds$  задає швидкість зменшення чисельності особин віку  $\tau$  унаслідок конкуренції з усіма особинами біологічного угруповання.

### 6.3.2. Існування та єдиність стаціонарних розв'язків

При моделюванні динаміки поведінки біологічних угруповань особливу роль відіграють стаціонарні режими, оскільки саме ці режими найчастіше реалізуються в природі. Тому їх дослідження має конкретне практичне значення як істотний крок на шляху розуміння природних процесів.

Розглянемо модель (6.3.1) – (6.3.3) в стаціонарному середовищі. Вона має вигляд

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = - \left[ d(\tau) + \int_0^{\infty} a(\tau, s)x(s, t)ds \right] x, \quad \tau, t > 0, \quad (6.3.4)$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)x(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \quad (6.3.5)$$

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0.$$

Функції  $d(\tau)$ ,  $b(\tau)$  характеризують процеси виживання та народжування,  $\varphi(\tau)$  задає початковий розподіл вікового складу при  $t = 0$ .

Виконаємо дослідження існування стаціонарних станів і їх стійкості.

Стаціонарні розв'язки  $\bar{x}(\tau)$  рівнянь (6.3.4), (6.3.5) визначаються з системи

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = -\left[d(\tau) + \int_0^{\infty} a(\tau, s)\bar{x}(s)ds\right]\bar{x}, \quad (6.3.6)$$

$$\bar{x}(0) = \int_0^{\infty} b(\tau)\bar{x}(\tau)d\tau. \quad (6.3.7)$$

Для спрощення викладок припустимо, що  $a(\tau, s) = \gamma(\tau)p(s)$ , тоді (6.3.6) набуде вигляду

$$\frac{d\bar{x}}{d\tau} = -[d(\tau) + \gamma(\tau)\bar{S}]\bar{x}, \quad (6.3.8)$$

де

$$\bar{S} = \int_0^{\infty} p(s)\bar{x}(s)ds. \quad (6.3.9)$$

Розв'язком рівняння (6.3.8) є функція

$$\bar{x}(\tau) = \bar{x}(0)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi - \bar{S}\int_0^{\tau} \gamma(\xi)d\xi}. \quad (6.3.10)$$

Підставляючи (6.3.10) в (6.3.7), одержимо, що, крім нульового розв'язку, існує ще нетривіальний стаціонарний розв'язок  $\bar{x}(\tau)$ . Для його знаходження маємо рівняння

$$1 = \Phi(\bar{S}), \quad (6.3.11)$$

де

$$\Phi(\bar{S}) = \int_0^{\infty} b(\tau)e^{-\int_0^{\tau} d(\xi)d\xi - \bar{S}\int_0^{\tau} \gamma(\xi)d\xi} d\tau.$$



Оскільки  $\Phi'(\bar{S}) < 0$  при  $\bar{S} \geq 0$  і  $\Phi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} d\tau$ , то

рівняння (6.3.11) має єдиний корінь  $\bar{S}^* > 0$  при умові, що  $\Phi(0) > 1$  (рис. 6.12).

Використовуючи позначення (6.3.9), для значення  $\bar{x}(0)$ , що фігурує в розв'язку (6.3.10), маємо

$$\bar{x}(0) = \frac{\bar{S}^*}{\int_0^{\infty} p(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} \frac{-\bar{S}^* \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi}{e^{-\bar{S}^* \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi}} d\tau},$$

тобто ненульовий стаціонарний розв'язок задачі (6.3.11), (6.3.7) набуває вигляду

$$\bar{x}(\tau) = \bar{S}^* \frac{e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} e^{-\bar{S}^* \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi}}{\int_0^{\infty} p(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} \frac{-\bar{S}^* \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi}{e^{-\bar{S}^* \int_0^{\tau} \gamma(\xi) d\xi}} d\tau}.$$

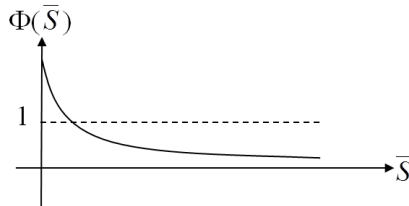


Рис. 6.12. Існування додатного кореня рівняння (6.3.11)

Стаціонарний розв'язок існує при умові, що біологічний потенціал

$$H = \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} d\tau > 1.$$

Зауважимо, що величину  $H$  називають біологічним потенціалом. Він вбирає в себе параметри, що характеризують процеси природного виживання і народжування. Саме значення параметра  $H$  визначає поведінку динаміки чисельності популяції.

Як приклад розглянемо систему вигляду

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = - \left[ \left( \alpha - \frac{1}{\alpha} \right) + \int_0^{\infty} x(s, t) ds \right] x(\tau, t),$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} \alpha x(\tau, t) d\tau,$$

де  $\alpha$  – деяка константа, що задовольняє умову  $\alpha > 1$ .

Безпосередньою перевіркою переконуємося, що це рівняння має стаціонарний розв'язок  $\bar{x}(\tau) = e^{-\alpha\tau}$ .

Біологічний потенціал при цьому  $H = \frac{\alpha^2}{\alpha^2 - 1} > 1$ .

#### 6.4. Задачі для самостійної роботи

**6.1.** Розглянути модель динаміки вікового складу в нестационарному середовищі

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -d(\tau, t)x, \quad \tau, t > 0,$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau, \quad t \geq 0,$$

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0.$$

Встановити оцінку розв'язку задачі  $x(\tau, t)$ , якщо відомі оцінки коефіцієнтів народжуваності  $b(\tau, t)$  та смертності  $d(\tau, t)$ , тобто мають місце нерівності

$$\begin{aligned} b_1(\tau) &\leq b(\tau, t) \leq b_2(\tau), \\ d_2(\tau) &\leq d(\tau, t) \leq d_1(\tau). \end{aligned}$$

**6.2.** Розглянути модель збору урожаю та міграції для лінійної системи динаміки вікової структури у вигляді

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -d(\tau)x + m(\tau), \quad \tau, t > 0,$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t)d\tau, \quad t \geq 0,$$

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad \tau \geq 0.$$

Знайти розв'язок цієї системи, виконати його аналіз та дати біологічне трактування.

**6.3.** Знайти стаціонарний розв'язок та дослідити його на стійкість для модельного прикладу

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} + \frac{\partial x}{\partial t} = -\mu(\tau)x, \quad \tau, t > 0,$$

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau)e^{-\alpha s}x(\tau, t)d\tau, \quad t \geq 0,$$

де

$$\alpha > 0, S = \int_0^{\infty} \gamma(\tau)x(\tau, t)d\tau, \gamma(\tau) > 0, \mu(\tau) \geq 0, \quad \tau \in [0, \infty).$$

Література: [53, 57, 62, 64, 81, 119, 121, 131, 136].

*Задача будь-якого виду зводиться  
до математичної задачі.*

Рене Декарт

## Розділ 7. Математичне моделювання процесів відбору

### 7.1. Системи на стандартному симплексі

Нехай задані система диференціальних рівнянь у нормальній формі

$$\dot{x}_i = F_i(t, x_1, \dots, x_n), \quad i = \overline{1, n} \quad (7.1.1)$$

відносно функцій  $x_1(t), \dots, x_n(t)$ , або у векторній формі

$$\dot{x} = F(t, x), \quad (7.1.2)$$

де  $x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$ ,  $F(t, x) = (F_1(t, x), \dots, F_n(t, x))$ , і початкові умови

$$x(t_0) = x_0, \quad x_0 = (x_1^0, \dots, x_n^0). \quad (7.1.3)$$

Часто постановка задачі вимагає, щоб фазові змінні  $x_1, \dots, x_n$  набували лише невід'ємні значення. Так, в екологічних системах невід'ємні чисельності особин різних видів, у хімічних – концентрації і кількості реагуючих речовин тощо.

Фазовим простором таких систем є підмножина евклідового простору  $R^n$ , яка складається з точок із невід'ємними координатами (така множина називається додатним  $n$ -вимірним ортантом).

Будемо вважати, що задача Коші (7.1.1), (7.1.3) має невід'ємні розв'язки  $x(t)$ , якщо компоненти  $x_1(t), \dots, x_n(t)$  невід'ємні при будь-яких  $t > t_0$  і невід'ємних початкових умовах  $(x_1(t_0) \geq 0, \dots, x_n(t_0) \geq 0)$ .

Природно виникає питання, які умови потрібно накласти на праві частини системи рівнянь (7.1.1), щоб її розв'язок був невід'ємним при невід'ємних початкових умовах.

Для системи (7.1.1) відповідь на це питання дає наступна теорема [41].

**Теорема 7.1.** Для того, щоб розв'язок системи (7.1.1) при будь-яких невід'ємних початкових умовах був невід'ємним, необхідно і досить, щоб функції  $F_i$  задовольняли умови:

$$F_i(t, x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_n) \geq 0, \quad i = \overline{1, n} \quad (7.1.4)$$

при будь-яких невід'ємних значеннях  $x_j$ ,  $j \neq i$ .

Іншими словами, теорема 7.1 говорить про те, що фазова траєкторія системи, яка починається в додатному  $n$ -вимірному ортанті, ніколи його не покине, тобто додатний ортант є інваріантним відносно перетворення, що визначається рівнянням (7.1.1).

**Зауваження 7.1.** Якщо в рамках теореми 7.1 умова (7.1.4) виконується лише при деяких індексах  $i$ , тоді при будь-яких початкових умовах  $x(t_0)$  з невід'ємною  $i$ -тою координатою  $x_i(t_0) \geq 0$ , розв'язок системи (7.1.1) буде мати відповідну невід'ємну компоненту  $x_i(t) \geq 0$ ,  $t \geq t_0$ .

Якщо для правої частини  $i$ -того рівняння системи (7.1.1) умова (7.1.4) виконується у вигляді рівності

$$F_i(t, x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_n) = 0 \quad (7.1.5)$$

при будь-яких невід'ємних значеннях  $x_j$ ,  $j \neq i$  і  $x_i(t_0) = 0$ , то для всіх  $t > t_0$  правильною є рівність  $x_i(t) = 0$ .

Якщо для системи (7.1.1) виконується умова (7.1.5) і  $x_i(t_0) > 0$ , то  $x_i(t) > 0$  для всіх  $t > t_0$ .

Доведення цих фактів наведено в [41].

**Приклад 7.1.** Розглянемо  $n$  біологічних видів, які існують у спільному середовищі з чисельностями  $x_1(t), \dots, x_n(t)$ .

У випадку, коли життєво необхідні ресурси (харчі, вода, повітря, простір) обмежені і між особинами існує конкуренція, динаміку чисельностей описують рівняннями Лотки-Вольтерри [17, 18, 92]

$$\dot{x}_i = a_i x_i - x_i \sum_{j=1}^n p_{ij} x_j, \quad i = \overline{1, n}. \quad (7.1.6)$$

Права частина системи рівнянь

$$F_i = a_i x_i - x_i \sum_{j=1}^n p_{ij} x_j, \quad i = \overline{1, n}$$

задовольняє умови (7.1.4). Дійсно як тільки  $x_i = 0$ , то  $F_i = 0$  для всіх  $i = \overline{1, n}$ . Тоді, згідно з теоремою 7.1, при будь-яких невід'ємних початкових умовах розв'язок системи (7.1.6) буде невід'ємним, що відповідає змісту змінних.

Згідно із зауваженнями до теореми 7.1 нульовим координатам в початкових умовах будуть відповідати нульові компоненти розв'язку, а додатним координатам в початкових умовах будуть відповідати додатні компоненти в розв'язку.

**Приклад 7.2.** Розглянемо систему "хижак–жертва" вигляду

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \varepsilon_1 x_1 - \gamma_1 x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= -\varepsilon_2 x_2 + \gamma_2 x_1 x_2, \end{aligned} \quad (7.1.7)$$

де  $\varepsilon_1, \gamma_1, \varepsilon_2, \gamma_2$  – додатні константи.

Праві частини системи (7.1.7)

$$F_1(x_1, x_2) = \varepsilon_1 x_1 - \gamma_1 x_1 x_2, \quad F_1(0, x_2) = 0,$$

$$F_2(x_1, x_2) = -\varepsilon_2 x_2 + \gamma_2 x_1 x_2, \quad F_2(x_1, 0) = 0,$$

задовольняють умови теореми 7.1, тому невід'ємним початковим умовам будуть відповідати невід'ємні розв'язки, а нульовим – нульові.

## 7.2. Системи з постійною сумою фазових координат

Важливим випадком систем (7.1.1) є системи, для яких протягом усього процесу зберігається постійною сума значень невід'ємних фазових координат

$$\sum_{j=1}^n x_j(t) = C = \text{const}, \quad x_i \geq 0, t \geq t_0, i = \overline{1, n}. \quad (7.2.1)$$

У хімії, наприклад, рівняння (7.2.1) виражає закон Лавуаз'є збереження речовин, в екології – збереження ємності середовища проживання.

Геометрично ця умова означає, що всі траєкторії лежать на поверхні, яка перетинає додатний  $n$ -вимірний ортант (додатний

конус) при  $x_i = c$ . Ейген М. і Шустер П. називають таку симетричну поверхню, що утворює в цьому випадку простір станів, симплексом.

Нормуючи фазові змінні, дослідження системи (7.1.1), фазові координати якої задовольняють співвідношення (7.2.1), можна звести до дослідження системи (7.1.1), фазовим простором якої є стандартний симплекс:

$$S = \left\{ (x_1, \dots, x_n), x_i \geq 0, i = \overline{1, n}, \sum_{i=1}^n x_i = 1 \right\}.$$

Систему (7.1.1), розв'язок якої в будь-який момент часу належить множині  $S$  при будь-яких початкових умовах із  $S$ , називають системою на стандартному симплексі. Стандартні симплекси зображені на рис. 7.1.

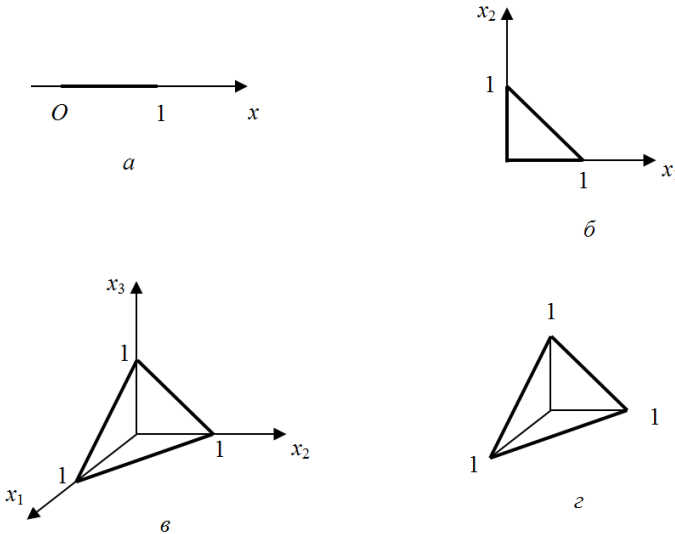


Рис. 7.1. Приклади стандартних симплексів у просторі  
 $a - R^1$ ,  $б - R^2$ ,  $в - R^3$ ,  $z - R^4$

Критерій збереження суми фазових координат системи (7.1.1) дається наступною теоремою [41]:

**Теорема 7.2.** Для того, щоб розв'язок системи (7.1.1) задовольняв умові

$$\sum_{i=1}^n x_i(t) \equiv 1, \quad t \geq t_0, \quad (7.2.2)$$

при будь-яких початкових умовах  $x(t_0)$ , що належать стандартному симплексу  $S$ , необхідно і досить, щоб виконувалась рівність

$$\sum_{i=1}^n F_i(t, x) = 0, \quad (7.2.3)$$

у точках  $x$ , для яких  $\sum_{i=1}^n x_i = 1$ .

**Необхідність.** Диференціюючи (7.2.2), одержимо  $\sum_{i=1}^n \dot{x}(t) \equiv 0$ . Звідси, враховуючи (7.1.1), отримуємо (7.2.3).

**Достатність.** Уведемо в розгляд нову змінну  $y = 1 - \sum_{i=1}^n x_i(t)$ .

У початковий момент часу

$$y(t_0) = 1 - \sum_{i=1}^n x_i(t_0) = 0.$$

Очевидно, що

$$\dot{y} = - \sum_{i=1}^n F_i(t, x).$$

Позначимо  $G(t, x, y) = - \sum_{i=1}^n F_i(t, x)$  і розглянемо систему

$$\begin{aligned} \dot{x} &= F_i(t, x), \quad i = \overline{1, n}, \\ \dot{y} &= G(t, x, y). \end{aligned} \quad (7.2.4)$$

Оскільки, за умови (7.2.2)  $y = 0$  і  $G(t, x, 0) = 0$ , то, згідно з зауваженням до теореми 7.1,  $y(t) = 0$  для всіх  $t \geq t_0$ , а отже,

$\sum_{i=1}^n x_i(t) = 1$ , що й потрібно довести.



**Зауваження 7.2.** Сукупність критеріїв невід'ємності розв'язків системи диференціальних рівнянь (7.1.1) (теорема 7.1) і збереження суми фазових координат (теорема 7.2) дає необхідні і достатні умови належності розв'язків системи диференціальних рівнянь (7.1.1) стандартному симплексу  $S$ .

У багатьох моделях біофізики [41, 83] зустрічаються системи рівнянь вигляду

$$\dot{x}_i = \Phi_i(t, x) - x_i \sum_{j=1}^n \Phi_j(t, x), \quad i = \overline{1, n}. \quad (7.2.5)$$

На основі теореми 7.2 можна показати, що при певних умовах такі системи є системами на стандартному симплексі.

**Теорема 7.3.** *Нехай функції  $\Phi_i(t, x)$ ,  $i = \overline{1, n}$  неперервні за сукупністю змінних, задовольняють умову Ліпшиця за змінною  $x$  на симплексі  $S$  і виконуються умови*

$$\Phi_i(t, x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_n) \geq 0, \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.2.6)$$

при будь-яких  $x_j \geq 0$ ,  $j \neq i$ . Тоді система (7.2.5) є системою на стандартному симплексі, причому її праві частини неперервні і задовольняють умову Ліпшиця за змінними  $x$  на симплексі  $S$ .

**Доведемо** частину твердження. Очевидно, що при умові (7.2.6) праві частини рівнянь (7.2.5) – функції  $F_i(t, x) = \Phi_i(t, x) - x_i \sum_{j=1}^n \Phi_j(t, x)$ ,  $i = \overline{1, n}$  – володіють властивістю (7.1.4). Причому сума функцій

$$\sum_{i=1}^n F_i = \sum_{i=1}^n \Phi_i - \sum_{i=1}^n x_i \sum_{j=1}^n \Phi_j$$

дорівнює нулю, якщо рівність  $\sum_{i=1}^n x_i = 1$  правильна.

Тобто виконані всі умови теореми 7.2 і система (7.2.5) є системою на стандартному симплексі.

**Зауваження 7.3.** Можна довести, що у випадку, коли праві частини системи рівнянь

$$\dot{x}_i = \varphi(\alpha_i, x_i) \sum_{j=1}^n \psi(x_j) - \psi(x_i) \sum_{j=1}^n \varphi(\alpha_j, x_j), \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.2.7)$$

задовольняють умову (7.1.4), то система (7.2.7) є системою на стандартному симплексі. Тут функції  $\psi(x_i)$ ,  $\varphi(\alpha_i, x_i)$ ,  $i = \overline{1, n}$ , де  $\alpha_i$  – сталі або неперервні функції часу, є неперервними за змінними  $x$  і задовольняють умову Ліпшиця за аргументами  $x$  на симплексі  $S$ .

**Приклад 7.3.** Розглянемо окремий випадок моделі Лотки-Вольтерри (7.1.6) вигляду

$$\dot{x}_i = a_i x_i - x_i \sum_{j=1}^n a_j x_j, \quad i = \overline{1, n}. \quad (7.2.8)$$

Змінні  $x_i$  виражають питому вагу  $i$ -того виду серед загальної кількості особин. Очевидно, що система (7.2.8) задовольняє умови теореми 7.2, а отже, є системою на стандартному симплексі.

**Приклад 7.4.** Розглянемо модель росту популяції в умовах конкуренції з урахуванням статевого розмноження.

Нехай  $z_i$  – чисельність популяції  $i$ -того виду. Припускаючи, що швидкість приросту популяції (розмноження) пропорційна кількості зустрічей осіб чоловічої та жіночої статей, у розділі 3 одержана математична модель вигляду

$$\dot{z}_i = k_i \frac{z_i^2}{4}.$$

Але, якщо існують фактори лімітування, то з'являється додаткова смертність і рівняння динаміки чисельності набувають вигляду

$$\dot{z}_i = k_i \frac{z_i^2}{4} - p_i z_i, \quad i = \overline{1, n}. \quad (7.2.9)$$

Припустимо, що коефіцієнт  $p_i$  додаткової смертності  $i$ -того виду пропорційний сукупному приросту і обернено пропорційний ємності середовища, тобто

$$p_i = \frac{\sum_{j=1}^n \frac{k_j z_j^2}{4}}{\Omega},$$

де  $\Omega$  – загальна кількість особин усіх видів, які можуть співіснувати в даному середовищі.

Якщо зробити заміну  $x_i = \frac{z_i}{\Omega}$ ,  $a_i = \frac{k_i}{4}\Omega$ , то рівняння (7.2.9) можна переписати у вигляді

$$\dot{x}_i = a_i x_i^2 - x_i \sum_{j=1}^n a_j x_j^2, \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.2.10)$$

де  $x_i$  – питома чисельність особин  $i$ -того виду. Очевидно, що система (7.2.10) задовольняє теореми 7.1, 7.2 і є системою на стандартному симплексі.

### 7.3. Методи зведення до систем на стандартному симплексі

Довільна система диференціальних рівнянь (7.1.1) не завжди є системою на стандартному симплексі, якщо, наприклад, не виконується умова (7.2.3). Але за допомогою відповідних перетворень систему (7.1.1) можна в деяких випадках звести до системи на стандартному симплексі або виділити в системі підсистему на стандартному симплексі  $S$ . Так, у прикладі 7.4 систему на стандартному симплексі було одержано після заміни  $x_i = \frac{z_i}{\Omega}$ . Серед усіх методів такого перетворення відзначимо методи лінійної заміни, нормуючої заміни, степеневі заміни, проектування симплекса.

**Метод лінійної заміни змінних.** Це найбільш простий метод зведення системи до системи на стандартному симплексі  $S$ .

Нехай задана система диференціальних рівнянь

$$\dot{z}_i = F_i(t, z), \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.3.1)$$

де  $z$  –  $n$ -вимірний вектор  $z = (z_1, \dots, z_n)^T$ .

Якщо функції  $F_i$  задовольняють умови (7.1.4) і виконується рівність

$$\sum_{i=1}^n c_i F_i(t, z) = 0, \text{ як тільки } \sum_{i=1}^n c_i z_i = \Omega,$$

то можна показати [41], що при певних умовах задача Коші для системи (7.3.1) з початковими умовами  $z_i(t_0) = z_i^0$ , які задоволь-

НЯЮТЬ ВИМОГИ

$$z_i^0 \geq 0, \quad i = \overline{1, n}, \quad \sum_{i=1}^n c_i z_i^0 = \Omega,$$

має розв'язок  $z_i(t) \geq 0, t \geq t_0, \sum_{i=1}^n c_i z_i(t) = \Omega$ . Тут  $\Omega$  і  $c_i, i = \overline{1, n}$ , – деякі невід'ємні сталі. Крім цього, система (7.3.1) за допомогою лінійної заміни змінних

$$x_i = \frac{c_i z_i}{\Omega}, \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.3.2)$$

може бути перетворена в систему (7.1.1), яка є системою на стандартному симплексі.

**Приклад 7.5.** Розглянемо модель Лотки–Вольтерри

$$\dot{z}_i = a_i z_i - z_i \sum_{j=1}^n p_{ij} z_j, \quad i = \overline{1, n}. \quad (7.3.3)$$

Зробимо в системі (7.3.3) заміну змінних  $x_i = \frac{c_i z_i}{\Omega}, i = \overline{1, n}$ . Одержимо систему вигляду

$$\dot{x}_i = a_i x_i - x_i \sum_{j=1}^n p_{ij} \frac{\Omega}{c_j} x_j, \quad i = \overline{1, n}. \quad (7.3.4)$$

Щоб система (7.3.4) була системою на стандартному симплексі, повинна виконуватись умова

$$\sum_{i=1}^n a_i x_i - \sum_{i=1}^n x_i \sum_{j=1}^n p_{ij} \frac{\Omega}{c_j} x_j = 0, \quad \text{як тільки} \quad \sum_{i=1}^n x_i = 1.$$

У випадку, коли  $p_{ij}$  не залежить від індексу  $i$ , тобто  $p_{ij} = p_j$ , рівність виконується, коли  $a_j = p_j \frac{\Omega}{c_j}$ .

Отже, рівняння Лотки–Вольтерри (7.3.3) зводяться за допомогою лінійної заміни до системи на стандартному симплексі при умові, що  $p_{ij} = p_j, i = \overline{1, n}, j = \overline{1, n}$ .

**Метод нормуючої заміни.** Другим розповсюдженим методом перетворення вихідної системи до системи на стандартному симплексі є перехід від вихідних фазових змінних до їх питомої ваги. Цей перехід здійснюється за допомогою нормуючої заміни. Наведемо умови, при яких таке перетворення можливе.

**Визначення 7.1.** *Функцію  $\Phi(t, z, y)$ , де  $z = (z_1, \dots, z_n)^T$ ,  $y = (y_1, \dots, y_m)^T$ , називатимемо додатно однорідною за змінною  $z$ , якщо правильна рівність*

$$\Phi(t, \lambda z, y) = \lambda \Phi(t, z, y)$$

для будь-якої додатної константи  $\lambda$ .

Нехай задана система диференціальних рівнянь

$$\begin{aligned} \dot{z}_i &= \Phi_i(t, z, y), \quad i = \overline{1, n}, \\ \dot{y}_j &= R_j(t, z, y), \quad j = \overline{1, m}, \end{aligned} \quad (7.3.5)$$

де функції  $\Phi_i$ ,  $R_j$  – неперервні за сукупністю змінних і задовольняють умову Ліпшиця за змінними  $z$ .

Нехай задані початкові умови

$$z_i(t_0) = z_i^0, \quad i = \overline{1, n}, \quad y_j(t_0) = y_j^0, \quad j = \overline{1, m}. \quad (7.3.6)$$

Розв'язок задачі Коші (7.3.5), (7.3.6) називається невід'ємним за змінними  $z$ , якщо при будь-якому  $t > t_0$  виконуються умови  $z(t) \geq 0$  при  $z(t_0) \geq 0$ ,  $i = \overline{1, n}$ .

З теореми 7.1 випливає, що у випадку, коли функції  $\Phi_i(t, z, y)$  задовольняють умови (7.1.4) за змінними  $z$ , а початкові умови  $z(t_0) \geq 0$ , то розв'язок задачі Коші (7.3.5), (7.3.6) для змінних  $z$  невід'ємний.

Якщо при будь-яких початкових умовах (7.3.6), що задовольняють рівність  $\sum_{i=1}^n z_i^0 = 1$ , в наступні моменти часу  $t > t_0$  виконується рівність  $\sum_{i=1}^n z_i(t) = 1$ , то кажуть, що корені  $n$  рівнянь утворюють підсистему на стандартному симплексі.

Правильна наступна теорема [41].

**Теорема 7.4.** Нехай у системі (7.3.5) функції  $\Phi_i$  задовольняють умови (7.1.4) за змінними  $z$ , додатньо однорідні за змінними  $z$ , крім цього, при будь-яких нетривіальних і невід'ємних по  $z$  початкових умовах (7.3.6) розв'язок задачі Коші (7.3.5), (7.3.6) нетривіальний за змінними  $z$ .

Тоді, за допомогою нормуючої заміни

$$\omega = \sum_{k=1}^n z_k, \quad x_i = \frac{z_i}{\omega}, \quad i = \overline{1, n},$$

вихідна система (7.3.5) зводиться до вигляду

$$\dot{x}_i = \Phi_i(t, x, y) - x_i \sum_{k=1}^n \Phi_k(t, x, y), \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.3.7)$$

$$\dot{y}_j = R_j(t, \omega x, y), \quad j = \overline{1, m}, \quad (7.3.8)$$

$$\dot{\omega} = \omega \sum_{k=1}^n \Phi_k(t, x, y), \quad (7.3.9)$$

де рівняння (7.3.7) утворюють підсистему на стандартному симплексі.

**Приклад 7.6.** Узагальнена модель Вольтерри "один хижак –  $n$  жертв" має вигляд

$$\begin{aligned} \dot{z}_i &= a_i z_i - k y z_i, \quad i = \overline{1, n}, \\ \dot{y} &= b \sum_{i=1}^n z_i y - s y, \end{aligned} \quad (7.3.10)$$

де  $a_i, k, b, s$  – додатні константи.

Оскільки для функцій  $\Phi_i(t, z_1, \dots, z_n, y) = a_i z_i - k y z_i$  виконується умова

$$\Phi_i(t, z_1, \dots, z_{i-1}, 0, z_{i+1}, \dots, z_n) \equiv 0, \quad i = \overline{1, n},$$

то при будь-яких нетривіальних і невід'ємних по  $z$  початкових умовах ( $z_i^0 \geq 0$ ) розв'язок задачі Коші для системи (7.3.10) нетривіальний і невід'ємний по  $z$ . Оскільки праві частини  $\Phi_i(t, z, y)$  додатно однорідні за змінними  $z$ , то виконуються всі умови теореми 7.4.

Виконуємо нормуючу заміну

$$\omega = \sum_{k=1}^n z_k, \quad x_i = \frac{z_i}{\omega}, \quad i = \overline{1, n}.$$

Одержимо

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= \frac{\dot{z}_i \omega - z_i \dot{\omega}}{\omega^2} = \frac{a_i z_i - k y z_i}{\omega} - \frac{z_i}{\omega} \sum_{j=1}^n \frac{a_j z_j - k y z_j}{\omega} = \\ &= a x_i - k y x_i - x_i \sum_{j=1}^n a_j x_j + x_i \sum_{j=1}^n k y x_j, \quad i = \overline{1, n}, \\ \dot{y} &= b \sum_{i=1}^n \omega x_i y - s y, \quad \dot{\omega} = \sum_{i=1}^n (a_i \omega x_i - k \omega x_i y). \end{aligned}$$

Враховуючи те, що  $\sum_{i=1}^n x_i = 1$  маємо систему

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= a_i x_i - x_i \sum_{j=1}^n a_j x_j, \quad i = \overline{1, n}, \\ \dot{y} &= b \omega y - s y, \\ \dot{\omega} &= \omega \sum_{j=1}^n a_j x_j - k \omega y, \end{aligned}$$

в якій перші  $n$  рівнянь утворюють систему на стандартному симплексі.

#### 7.4. Системи строгого та нестроого відборів

Розглянемо біологічні види, які займають на певній території одну екологічну нішу. При появі нового виду, який істотно краще використовує ту ж нішу, настає фаза переходу від існування до повного винищення вихідних видів (або принаймні одного з існуючих видів), тобто відбувається відбір.

Відбір зводиться до виживання одних видів і вимирання інших. Відбір – це особлива форма поведінки підсистем складної

системи. Вона зустрічається в тому випадку, коли в результаті конкуренції між здатними до існування підсистемами виникає процес, який призводить до зникнення хоча б однієї з підсистем або класу підсистем.

Якщо ми хочемо дати відповідь про можливість відбору в системах, що описуються диференціальними рівняннями (7.1.1), то необхідно, щоб деякі  $x_i(t)$  при  $t \rightarrow \infty$  перетворювалися в нуль.

Вивчати процеси відбору найбільш доцільно в системах, де зберігається загальна чисельність елементів, оскільки зникнення виду можливе за рахунок збільшення чисельності інших видів, а не за рахунок зменшення загальної чисельності. Розглянемо систему (7.1.1), для якої існує єдиний розв'язок задачі Коші.

**Визначення 7.2.** Систему (7.1.1) на стандартному симплексі  $S$  називатимемо системою нестрогого відбору, якщо знайдуться номери  $i, j$ , такі, що при будь-яких початкових умовах, що належать симплексу, для яких  $x_j(t_0) \neq 0$ ,  $i$ -та компонента розв'язку прямує до нуля при  $t \rightarrow \infty$ .

**Визначення 7.3.** Систему (7.1.1) на стандартному симплексі  $S$  називатимемо системою строгого відбору, якщо знайдеться такий номер  $j$ , що незалежно від початкових умов, що належать симплексу з ненульовою  $j$ -ою координатою ( $x_j(t_0) \neq 0$ ) відповідна  $j$ -та компонента розв'язку  $x_j(t) \rightarrow 1$  при  $t \rightarrow \infty$ , тоді як решта компонент прямують до нуля.

Зауважимо, що коли система на стандартному симплексі є системою строгого відбору, то можна вважати, що  $j = 1$ , інакше можна перепозначити змінні. При цьому

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = 1, \quad \text{якщо } x_1(0) \neq 0.$$

Очевидно, що система строгого відбору є також системою нестрогого відбору. Навпаки не так. У випадку  $n = 2$  поняття строгого і нестрогого відборів збігаються.

Зауважимо, що для системи (7.1.1), якщо виконуються умови (7.1.4) і  $x_i(t_0) = 0$ , то  $x_i(t) \equiv 0$  при  $t > t_0$ , а отже, умови нестрогого відбору потрібно перевіряти лише при  $x_i(t_0) \neq 0$ . Тобто потрібно розглядати початкові умови, в яких усі компоненти строго більші за нуль.



Наведемо декілька теорем про умови відбору для неавтономних і автономних систем [41].

**Теорема 7.5.** *Для того, щоб система (7.2.5), (7.2.6) була системою нестрогого відбору, досить, щоб існували номери  $i$  та  $j$ , такі, що вздовж будь-якої фазової траєкторії системи (7.2.5), що відповідає початковим умовам*

$$x_i(t_0) = x_i^0, \quad x_i^0 \geq 0, \quad i = \overline{1, n}, \quad \sum_{i=1}^n x_i^0 = 1, \quad (7.4.1)$$

для яких  $0 < x_i^0 < 1$ ,  $0 < x_j^0 < 1$ , виконувалася умова

$$\int_{t_0}^{\infty} \left( \frac{\Phi_j(t, x(t))}{x_j(t)} - \frac{\Phi_i(t, x(t))}{x_i(t)} \right) dt = \infty. \quad (7.4.2)$$

Зауважимо, що в теоремі 7.5 умову (7.4.2) можна замінити на вимогу того, щоб границя

$$q = \lim_{t \rightarrow +\infty} \left( \frac{\Phi_j(t, x(t))}{x_j(t)} - \frac{\Phi_i(t, x(t))}{x_i(t)} \right)$$

існувала і була строго більшою за нуль або дорівнювала  $+\infty$ .

**Теорема 7.6.** (Інтегральний критерій строгого відбору). *Для того, щоб система (7.2.5) при умовах (7.2.6) була системою строгого відбору, необхідно й досить, щоб уздовж будь-якої фазової траєкторії системи (7.2.5), що відповідає початковим умовам (7.4.1), для яких  $0 < x_i^0 < 1$ ,  $i = \overline{1, n}$ , виконувалася рівність*

$$\int_{t_0}^{\infty} \left( \frac{\Phi_1(t, x(t))}{x_1(t)} - \frac{\Phi_i(t, x(t))}{x_i(t)} \right) dt = \infty, \quad i = \overline{2, n}.$$

**Приклад 7.7.** Розглянемо систему рівнянь на стандартному симплексі вигляду

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 x_2 - x_1(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_3 + x_1 x_3^2), \\ \dot{x}_2 &= x_2 x_3 + x_3 - x_2(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_3 + x_1 x_3^2), \\ \dot{x}_3 &= x_1 x_3^2 - x_3(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_3 + x_1 x_3^2), \end{aligned}$$

яка є окремим випадком моделі (7.2.5).

$$\text{Тут } \Phi_1 = x_1x_2, \Phi_2 = x_2x_3 + x_3, \Phi_3 = x_1x_3^2,$$

$$\frac{\Phi_1}{x_1} = x_2, \quad \frac{\Phi_2}{x_2} = x_3 + \frac{x_3}{x_2}, \quad \frac{\Phi_3}{x_3} = x_3x_1.$$

Оскільки  $0 < x_1 < 1$  і  $\frac{x_3}{x_2} \geq 0$ , то  $x_3x_1 < x_3$  і

$$\frac{\Phi_2}{x_2} > \frac{\Phi_3}{x_3}. \quad (7.4.3)$$

Якщо  $x_2^0 \neq 0$ , то

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left( \frac{x_3}{x_2} \right) &= \frac{\dot{x}_3x_2 - \dot{x}_2x_3}{x_2^2} = \\ &= \frac{x_2(\Phi_3(x) - x_3 \sum_{k=1}^3 \Phi_k(x)) - x_3(\Phi_2 - x_2 \sum_{k=1}^3 \Phi_k(x))}{x_2^2} = \\ &= \frac{x_2\Phi_3(x) - x_3\Phi_2(x)}{x_2^2} = \frac{x_3}{x_2} \left( \frac{\Phi_3(x)}{x_3} - \frac{\Phi_2(x)}{x_2} \right). \end{aligned} \quad (7.4.4)$$

Розв'язуючи диференціальне рівняння (7.4.4), одержуємо

$$\frac{x_3(t)}{x_2(t)} = \frac{x_3^0}{x_2^0} \exp \left( \int_0^t \left( \frac{\Phi_3(x)}{x_3} - \frac{\Phi_2(x)}{x_2} \right) dt \right).$$

Враховуючи (7.4.3), висновуємо, що  $\frac{x_3(t)}{x_2(t)}$  монотонно спадає, а отже, існує скінченна границя

$$a = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{x_3(t)}{x_2(t)}, \quad a \geq 0.$$

Якщо  $a > 0$ , то

$$\frac{\Phi_3(x)}{x_3} - \frac{\Phi_2(x)}{x_2} < -a, \int_0^t \left( \frac{\Phi_3(x)}{x_3} - \frac{\Phi_2(x)}{x_2} \right) dt < -\infty, \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x_3(t)}{x_2(t)} = 0,$$

що суперечить припущенню. Отже,  $a$  може мати лише нульове значення і  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_3(t) = 0$ .

Аналогічно при  $x_1^0 \neq 0$  можна показати, що

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x_2(t)}{x_1(t)} = 0 \quad i \quad \lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = 0.$$

Тому система диференціальних рівнянь є системою строго відбору.

Наведемо ще критерії умов строгого і нестроого відбору для автономних систем [41].

**Теорема 7.7.** *Розглянемо систему двох автономних рівнянь на стандартному симплексі*

$$\dot{x}_1 = F_1(x_1, x_2), \quad \dot{x}_2 = F_2(x_1, x_2). \quad (7.4.5)$$

Тут  $F_1(x_1, x_2) + F_2(x_1, x_2) = 0$ ,  $F_1(0, x_2) \geq 0$ ,  $F_2(x_1, 0) \geq 0$ . Для того, щоб система (7.4.5) була системою відбору (строогого і нестроогого), необхідно й достатньо, щоб для всіх  $0 < x_1 < 1$  виконувалася нерівність

$$F_1(x_1, 1 - x_1) > 0.$$

**Теорема 7.8.** *Для того, щоб система*

$$\dot{x}_i = F_i(x), \quad i = \overline{1, n},$$

на стандартному симплексі задовольняла умову строгого відбору ( $\lim x_1(t) = 1$ ,  $x_1(0) \neq 0$ ), необхідно й достатньо, щоб всюди на симплексі  $S$ , за винятком точок із координатами  $x_1 = 0$  і  $x_1 = 1$  виконувалася нерівність  $F_1(x) > 0$ .

Розглянемо автономну систему на стандартному симплексі у вигляді

$$\dot{x}_i = \Phi_i(x) - x_i \sum_{j=1}^n \Phi_j(x), \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.4.6)$$

де функції  $\Phi_i(x)$  задовольняють умови (7.2.6) і є додатно однорідними ( $\Phi_i(\lambda x) = \lambda \Phi_i(x)$ ,  $\lambda > 0$ ).

Правильні наступні теореми.

**Теорема 7.9.** Для того, щоб система (7.4.6) була системою строгого відбору, достатньо, щоб всюди на симплексі  $S$  виконувалися нерівності

$$\frac{\Phi_1(x)}{x_1} > \frac{\Phi_i(x)}{x_i}, \quad i = \overline{2, n},$$

як тільки  $x_1 \neq 0$ ,  $x_i \neq 0$ .

**Теорема 7.10.** Для того, щоб система (7.4.6) була системою відбору (строгого чи нестрогого), необхідно, щоб система рівнянь

$$\frac{\Phi_1(x)}{x_1} = \frac{\Phi_2(x)}{x_2} = \dots = \frac{\Phi_n(x)}{x_n}$$

не мала розв'язків на симплексі  $S$ .

**Приклад 7.8.** Розглянемо систему диференціальних рівнянь

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1x_2 - x_1(x_1x_2 + x_2x_3 + x_3x_1), \\ \dot{x}_2 &= x_2x_3 - x_2(x_1x_2 + x_2x_3 + x_3x_1), \\ \dot{x}_3 &= x_3x_1 - x_3(x_1x_2 + x_2x_3 + x_3x_1). \end{aligned} \quad (7.4.7)$$

Ця система є окремим випадком системи (7.4.6).

Тут  $\Phi_1 = x_1x_2$ ,  $\Phi_2 = x_2x_3$ ,  $\Phi_3 = x_3x_1$ ,

$$\frac{\Phi_1}{x_1} = x_2, \quad \frac{\Phi_2}{x_2} = x_3, \quad \frac{\Phi_3}{x_3} = x_1.$$

Розглянемо систему рівнянь

$$\frac{\Phi_1}{x_1} = \frac{\Phi_2}{x_2} = \frac{\Phi_3}{x_3}$$

або  $x_1 = x_2 = x_3$ , що те саме.

На стандартному симплексі ця система має розв'язок  $x_1 = x_2 = x_3 = \frac{1}{3}$ , а отже, за теоремою 7.10 дана система не є системою відбору (ні строгого, ні нестрогого).

При  $x_3 = 0$  система (7.4.7) набуває вигляду

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1x_2 - x_1(x_1x_2), \\ \dot{x}_2 &= -x_2(x_1x_2). \end{aligned}$$

Ця система теж є системою типу (7.4.6), для якої  $\frac{\Phi_1}{x_1} = x_2$ ,  $\frac{\Phi_2}{x_2} = 0$ ,  $\frac{\Phi_1}{x_1} > \frac{\Phi_2}{x_2}$ , а отже, за теоремою 7.9, дана система є системою строгого відбору,  $x_1(t) \rightarrow 1$ ,  $x_2(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $x_1^0 \neq 0$ , тобто перший вид витісняє другий за відсутності третього.

Аналогічно при  $x_1 = 0$  система (7.4.7) перетворюється в систему

$$\begin{aligned}\dot{x}_2 &= x_2 x_3 - x_2(x_2 x_3), \\ \dot{x}_3 &= -x_3(x_2 x_3)\end{aligned}$$

яка теж є системою строгого відбору. Тут  $x_2(t) \rightarrow 1$ ,  $x_3(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $x_2^0 \neq 0$ , тобто другий вид витісняє третій за відсутності першого.

При  $x_2 = 0$  мають місце співвідношення  $x_3(t) \rightarrow 1$ ,  $x_1(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $x_3^0 \neq 0$ .

Розв'язки системи (7.4.7) на симплексі зображені на рис. 7.2. При  $t \rightarrow \infty$  вони прямують до центра симплекса  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ . Уздовж траєкторій усередині симплекса відбір відсутній, але спостерігається вздовж траєкторій, що лежать на межі симплекса.

## 7.5. Пристосовність біологічних видів

Прикладом використання теорії відбору може бути визначення міри пристосованості біологічних видів.

Чарлз Дарвін сформулював принцип відбору і продемонстрував його значення для еволюції і біології. За Дарвіним, природний відбір – це виживання найбільш пристосованого. Але поняття "найбільш пристосований", його математичне визначення і можливість кількісного виміру на практиці досі до кінця не з'ясовані і є предметом обговорення, особливо серед біологів. А для того, щоб розв'язувати практичні проблеми або ставити комп'ютерні експерименти, потрібно мати математичне визначення відбору.

У загальному випадку відбір полягає в тому, щоб після обчислення повністю визначеного функціонала пристосованості  $\Phi$  для кожного з сортів до реплікації допускалася тільки підмножина сортів із максимальним значенням  $\Phi$ , тобто відбір – це послідовне заміщення сортів іншими сортами, які володіють більшою присто-

сованістю в конкуренції за виживання. Екстремальні принципи мають особливе значення в теорії процесів відбору її еволюції.

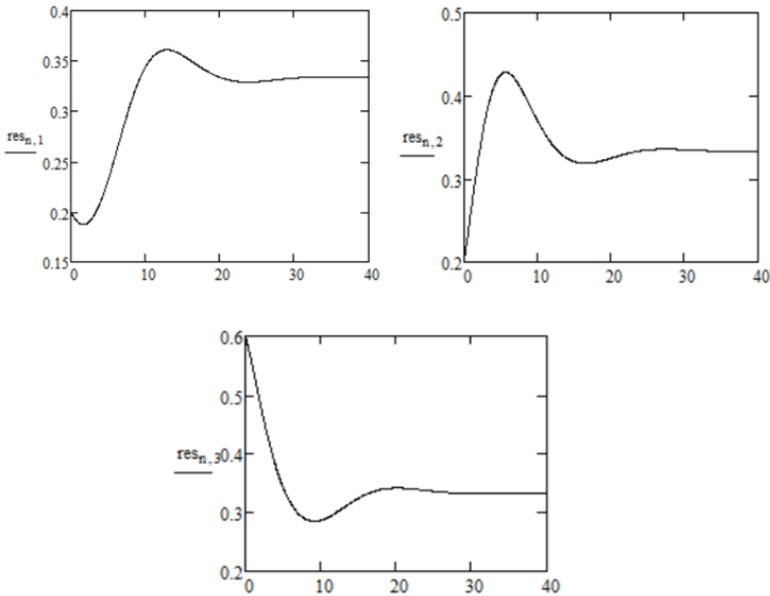


Рис 7.2. Фазові траєкторії системи (7.4.7) на стандартному симплексі

Відбір є основним принципом самоорганізації, він зіграв важливу роль у процесі еволюції життя на Землі. І дарвінівський принцип еволюції – виживання найбільш пристосованого – може бути інтерпретований як задача оптимізації: при заданих екологічних умовах визначити той вид (чи сімейство видів), який реалізує максимальну частоту самовідтворення.

Нехай у стаціонарному середовищі співіснують  $n$  біологічних видів, для яких  $\sum_{i=1}^n x_i(t) = C$ .

Чисельність особин  $i$ -го виду в момент часу  $t \geq 0$  дорівнює  $x_i(t)$ ,  $i = \overline{1, n}$ , тоді динаміка чисельностей при цьому описується рівнянням

$$\dot{x}_i = G_i(t, x)x_i - \frac{x_i}{C} \sum_{j=1}^n G_j(t, x)x_j, \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.5.1)$$

де  $G_i$  – коефіцієнт розмноження  $i$ -го виду.

У рамках цієї моделі в роботі [41] визначений показник пристосованості

$$J(i) = \langle G_i \rangle,$$

де  $\langle G_i \rangle$  – часові середні функції  $G_i(t, x)$ , тобто  $\langle G_i \rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{0}{T} \int_0^T G_i(t, x(t)) dt$ . Згідно з критерієм порівняння видів, найбільш пристосованим буде вид, у якого величина  $J(i)$  буде найбільшою.

З часом виживають ті організми, у яких коефіцієнт розмноження більший і в результаті його можна розглядати як міру пристосованості.

Розглянемо випадок, коли коефіцієнти  $G_i$  лінійно залежать від  $x$ , а саме  $G_i = \lambda_i x_i$ , тоді міра пристосованості  $J(i) = \lambda_i$ .

У цьому випадку система (7.5.1) набуває вигляду

$$\dot{x}_i = \lambda_i x_i - \frac{x_i}{C} \sum_{j=1}^n \lambda_j x_j, \quad i = \overline{1, n}, \quad (7.5.2)$$

де  $\sum_{i=1}^n x_i(t) = 1$ ,  $\sum_{i=1}^n x_i(0) = C$ .

Рівняння (7.5.2) в літературі називають рівнянням Фішера-Ейгена [113].

Співвідношення  $\sum_{i=1}^n x_i(t) = C$  можна інтерпретувати як можливість протікання в замкненій системі тільки процесів перетворення  $x_i \leftrightarrow x_j$ .

Система (7.5.2) може бути проінтегрована аналітично:

$$x_i(t) = C \frac{x_i(0) \exp(\lambda_i t)}{\sum_{j=1}^n x_j(0) \exp(\lambda_j t)}.$$

Вона допускає  $n$  різних стаціонарних станів вигляду

$$x_1^{(s)} = \dots = x_{s-1}^{(s)} = x_{s+1}^{(s)} = \dots = x_n^{(s)} = 0, \quad x_s^{(s)} = C, \quad s = \overline{1, n}.$$

Але з усіх стаціонарних станів асимптотично стійкий лише той, який відповідає найбільшому значенню  $\lambda_s$ :  $\lambda_s > \lambda_i, \forall i \neq s$ . Отже, розглянута система володіє тільки одним-єдиним стійким стаціонарним станом, що розміщений в одній із вершин симплекса. Траєкторії системи при  $t \rightarrow \infty$  асимптотично прямують до цього стійкого стану, тобто

$$x_1(t), \dots, x_{s-1}(t), x_{s+1}(t), \dots, x_n(t) \rightarrow 0 \text{ при } t \rightarrow \infty, \\ x_s(t) \rightarrow C \text{ при } t \rightarrow \infty.$$

Розглянемо систему рівнянь (7.5.2) при  $n = 3$ :

$$\lambda_1 = 0, 15; \lambda_2 = 0, 1; \lambda_3 = -0, 1; x_0(0) = 45; x_2(0) = 100; x_3(0) = 165.$$

Поведінка розв'язків цієї системи наведена на рис. 7.2. Як видно з графіка,  $x_1(t) \rightarrow x_1(0) + x_2(0) + x_3(0) = 300$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $x_2(t), x_3(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ .

Отже, виживає перший вид, у якого коефіцієнт розмноження максимальний ( $\lambda_1 > \lambda_2 > \lambda_3$ ).

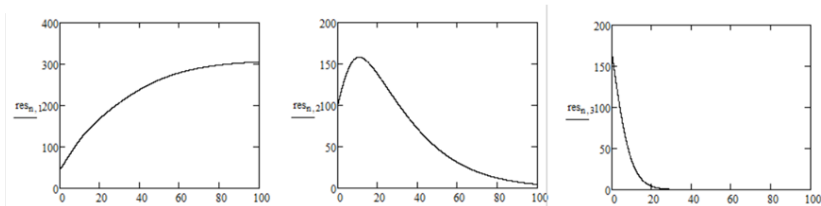


Рис. 7.3. Графіки розв'язків системи (7.5.2)

## 7.6. Процеси відбору в моделях із віковою структурою

У розділі 6 ми розглянули математичні моделі динаміки вікової структури, вона описує кількість особин віку  $\tau$ , що існують у момент часу  $t$ . Модель являла собою систему диференціальних рівнянь у частинних похідних, що описує функцію вікової щільності  $x(\tau, t)$ .



Було встановлено існування системного параметра  $P$  (біологічного потенціалу), значення якого визначають три якісно різних випадки. При  $P > 1$  кількість новонароджених за одиницю часу більша за кількість померлих, тобто домінують процеси відтворення і при всіх  $\tau$   $x(\tau, t) \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \infty$ . Навпаки, при  $P < 1$   $x(\tau, t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , вид вмирає. При  $P = 1$  обидва процеси (народжуваність і смертність) перебувають у рівновазі й існує нескінченно багато стаціонарних станів. Таким чином, ми одержали якісну характеристику динаміку особин усередині окремого виду в припущенні, що народжуваність і смертність є лінійними функціями від щільності вікового розподілу  $x(\tau, t)$ .

Розглянемо тепер модифікації у випадку, коли  $n$  видів розвиваються відповідно до моделі вікової структури і, крім того, взаємодіють через процеси відбору.

Перш за все систему  $n$  видів, які не взаємодіють один з одним, опишемо рівняннями

$$\frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} = -d_i(\tau)x_i(\tau, t), \quad \tau, t > 0,$$

$$x_i(0, t) = \int_0^{\infty} b_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \quad (7.6.1)$$

$$x_i(\tau, 0) = \varphi_i(\tau), \quad \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n.$$

Нехай параметри системи задовольняють такі умови:

а)  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$  – неперервні, невід’ємні функції на  $[0, \infty)$  і

$$\int_0^{\infty} d_i(\xi)d\xi = \infty;$$

б)  $\varphi_i(\tau) \in C^1[0, \infty) \cap L^1[0, \infty)$ ,  $\varphi_i(\tau) \geq 0$ ,  $\tau \in [0, \infty)$ ;

в)  $\varphi_i(0) = \int_0^{\infty} b_i(\tau)\varphi_i(\tau)d\tau$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ .

При цих умовах існує єдиний додатний розв’язок системи (7.6.1). Крім цього, будемо вважати, що біологічні потенціали всіх популяцій

$$P_i = \int_0^{\infty} b_i(\tau) \exp\left(-\int_0^{\tau} d_i(\xi) d\xi\right) d\tau > 1, \quad (7.6.2)$$

$$i = 1, 2, \dots, n,$$

тобто кожний із видів, існуючи окремо (без конкуренції), виживає.

Простим методом уведення процесів відбору в систему (7.6.1), за аналогією з моделлю Ейгена [114], є вимога постійності загальної кількості особин в екосистемі, тобто

$$\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t) d\tau = C = \text{const}. \quad (7.6.3)$$

Модифікуємо систему (7.6.1) так, щоб для неї виконувалась умова (7.6.3). Це можна зробити різними способами. Такий результат досягається за рахунок модифікації або функції виживання, або функції народжування окремо. Але більший інтерес становить випадок, коли регулювання системи відбувається через процеси народжування й виживання одночасно.

Для цього в системі (7.6.1) замість функцій  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$  підставимо  $d_i(\tau) + D(x_1, \dots, x_n)$ ,  $b_i(\tau) + B(x_1, \dots, x_n)$  відповідно, тобто шукаю систему побудуємо у вигляді

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} &= -[d_i(\tau) + D(x_1, \dots, x_n)]x_i(\tau, t), \\ x_i(0, t) &= \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + B(x_1, \dots, x_n))x_i(\tau, t) d\tau, \\ x_i(\tau, 0) &= \varphi_i(\tau), \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (7.6.4)$$

Знайдемо вирази для  $D(x_1, \dots, x_n)$  та  $B(x_1, \dots, x_n)$ .

Продиференціювавши (7.6.3) за часом  $t$  і врахувавши (7.6.4), одержимо

$$0 = \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \frac{\partial x_i}{\partial t} d\tau = - \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \left( \frac{\partial x_i}{\partial \tau} + d_i(\tau)x_i + \right.$$

$$\begin{aligned}
& +D(x_1, \dots, x_n)x_i \Big) d\tau = - \sum_{i=1}^n \left( x_i(0, t) + \right. \\
& \quad \left. + \int_0^{\infty} d_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau + D(x_1, \dots, x_n) \times \right. \\
& \quad \left. \times \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau \right) = \sum_{i=1}^n \left( \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau))x_i(\tau, t)d\tau + \right. \\
& \quad \left. + (B(x_1, \dots, x_n) - D(x_1, \dots, x_n)) \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau \right).
\end{aligned}$$

Звідси маємо

$$B(x_1, \dots, x_n) \equiv \langle b \rangle, \quad D(x_1, \dots, x_n) \equiv \langle d \rangle,$$

де, за визначенням,

$$\langle b \rangle = \frac{\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} b_i(\tau)x_i(\tau, t)d\tau}{\sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau}. \quad (7.6.5)$$

Отже, об'єктом нашого дослідження є система вигляду

$$\frac{\partial x_i}{\partial \tau} + \frac{\partial x_i}{\partial t} = -[d_i(\tau) + \langle b \rangle]x_i(\tau, t), \quad \tau, t > 0,$$

$$x_i(0, t) = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + \langle d \rangle)x_i(\tau, t)d\tau, \quad t > 0, \quad (7.6.6)$$

$$x_i(\tau, 0) = \varphi_i(\tau), \tau \geq 0, i = 1, 2, \dots, n.$$

**Аналіз моделі.** Оскільки рівняння в системі (7.6.6) зв'язані нелінійними виразами, що визначаються в (7.6.5), то систему (7.6.6) в загальному випадку не можна розв'язати в явній аналітичній формі, можливий лише її якісний аналіз.

**Теорема 7.11.** *Нехай виконуються умови а) – в) та (7.6.2), тоді розв'язки системи (7.6.6)  $x_i(\tau, t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $i \neq m$ ,  $x_m(\tau, t) \rightarrow C\rho_m^0(\tau) \neq 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , де  $m$  – індекс, такий, що  $c_m = \max_i c_i$ , де  $c_i > 0$  і визначаються з рівняння*

$$1 = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + d_i(\tau)) \exp\left(-\int_0^{\tau} d_i(\xi)d\xi - c_i\tau\right) d\tau, \quad (7.6.7)$$

$$i = 1, 2, \dots, n.$$

**Доведення.** Умови а), б), в) забезпечують існування єдиного додатного розв'язку  $x_i(\tau, t)$  системи (7.6.6).

Далі введемо заміну

$$x_i(\tau, t) = n_i(t)\rho_i(\tau, t), \quad (7.6.8)$$

де  $n_i(t) = \int_0^{\infty} x_i(\tau, t)d\tau$ , а  $\rho_i(\tau, t)$  – нормована вікова структура:

$$\int_0^{\infty} \rho_i(\tau, t)d\tau = 1.$$

З умови

$$\frac{d}{dt}n_i(t) = \int_0^{\infty} \frac{\partial x_i(\tau, t)}{\partial t}d\tau,$$

враховуючи (7.6.6), одержуємо

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = \left[ \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau))\rho_i(\tau, t)d\tau - \langle b - d \rangle \right] n_i(t), \quad (7.6.9)$$

$$n_i(0) = \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau)d\tau.$$

Диференціюючи (7.6.8) і враховуючи (7.6.6) та (7.6.9), маємо

$$\frac{\partial \rho_i}{\partial \tau} + \frac{\partial \rho_i}{\partial t} = - \left[ d_i(\tau) + \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau + \langle d \rangle \right] \rho_i,$$

$$\rho_i(0, t) = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) + d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau, \quad (7.6.10)$$

$$\rho_i(\tau, 0) = \varphi_i(\tau) / \int_0^{\infty} \varphi_i(\tau) d\tau, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Вважатимемо, що

$$\lambda_i = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i(\tau, t) d\tau, \quad (7.6.11)$$

і розглянемо рівняння (7.6.9) на стаціонарних розв'язках  $\rho_i^0(\tau)$  системи (7.6.10). Тоді рівняння (7.6.9) переписеться у вигляді

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = [\lambda_i - \langle \lambda \rangle] n_i(t), \quad (7.6.12)$$

де  $\langle \lambda \rangle = \sum_{i=1}^n \lambda_i n_i(t) / \sum_{i=1}^n n_i(t)$ .

(7.6.12) є рівнянням типу Ейлера-Фішера і, як відомо [113, 114],  $n_i(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ,  $i \neq m$ ,  $n_m(t) \rightarrow C = \sum_{i=1}^n n_i(t)$ , де  $m$  – індекс того виду, для якого  $\lambda_m = \max_i \lambda_i$ . Отже, стаціонарний розв'язок

$$(0, 0, \dots, n_m^0, \dots, 0) \quad (7.6.13)$$

системи (7.6.9) асимптотично стійкий.

Далі знайдемо стаціонарні розв'язки  $\rho_i^0(\tau)$  системи (7.6.10). На підставі (7.6.13) рівняння для  $\rho_i^0(\tau)$ ,  $i \neq m$ , не викликають інтересу, а рівняння для  $\rho_m^0(\tau)$  замикається й набуває вигляду

$$\frac{d\rho_m^0(\tau)}{d\tau} = \left[ d_m(\tau) + \int_0^{\infty} b_m(\tau) \rho_m^0(\tau) d\tau \right] \rho_m^0(\tau), \quad (7.6.14)$$

$$\rho_m^0(0) = \int_0^{\infty} (b_m(\tau) + d_m(\tau)) \rho_m^0(\tau) d\tau. \quad (7.6.15)$$

Нехай

$$c_m = \int_0^{\infty} b_m(\tau) \rho_m^0(\tau) d\tau. \quad (7.6.16)$$

Тоді з (7.6.14) знаходимо

$$\rho_m^0(\tau) = \rho_m^0(0) \exp\left(-\int_0^{\tau} d_m(\xi) d\xi - c_m \tau\right). \quad (7.6.17)$$

Підставляючи (7.6.17) в (7.6.15), одержуємо рівняння для  $c_m$

$$1 = \int_0^{\infty} (b_m(\tau) + d_m(\tau)) \exp\left(-\int_0^{\tau} d_m(\xi) d\xi - c_m \tau\right) d\tau. \quad (7.6.18)$$

Це рівняння при умові (7.6.2) має єдиний розв'язок  $c_m > 0$ .

З умови  $\int_0^{\infty} \rho_m^0(\tau) d\tau = 1$  знаходимо

$$\rho_m^0(0) = \left[ \int_0^{\infty} \exp\left(-\int_0^{\tau} d_m(\xi) d\xi - c_m \tau\right) d\tau \right]^{-1}, \quad (7.6.19)$$

а це означає, що  $\rho_m^0(\tau)$  за формулою (7.6.17) визначається однозначно. Отже, вид із номером  $m$ , для якого

$$\lambda_m^0 = \max_i \lambda_i^0, \quad \lambda_i^0 = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i^0(\tau) d\tau, \quad (7.6.20)$$

виживає, тобто

$$x_m(\tau, t) \rightarrow C \rho_m^0(\tau) \quad \text{при} \quad t \rightarrow \infty,$$

$$x_i(\tau, t) \rightarrow 0 \quad \text{при} \quad t \rightarrow \infty, i \neq m.$$

Умова виживання  $m$ -го виду (7.6.20) формулюється через відомі функції  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$ .

Таким чином, для системи конкуруючих видів із віковою структурою, що описується рівняннями (7.6.6) на основі заданих, залежних від віку швидкостей народжування та виживання, стає можливим визначити, який із видів виживає в процесі відбору.

Враховуючи співвідношення (7.6.16) – (7.6.18), для  $\lambda_i^0$  знаходимо

$$\lambda_i^0 = \int_0^{\infty} (b_i(\tau) - d_i(\tau)) \rho_i^0(\tau) d\tau = 2c_i - \rho_i^0(0).$$

Нескладно показати, що  $\frac{d\lambda_i^0}{dc_i} > 0$  при  $\lambda_i^0 > 0$ . Отже, знайдено зручні умови для визначення виживання видів у процесах відбору. Якщо обмежитися видами з  $\lambda_i^0 > 0$ , тобто такими, які за відсутності відбору самі не вимирають, то максимум величини  $\lambda_i^0$  досягається для того виду  $m$ , для якого величина  $c_m$  теж максимальна. Теорема доведена.

На завершення продемонструємо важливість внутрішньовидової структури для процесів відбору на двох простих модельних прикладах.

**Приклад 7.9.** Розглянемо два гіпотетичних види з такими значеннями параметрів:  $d_i(\tau)$ ,  $b_i(\tau)$ ,  $i = 1, 2$ :

1)  $b_1(\tau) = 2b_0$ ,  $0 \leq \tau \leq \tau_0$ ,  $d(\tau) = d_0$ ,  $\tau \in [0, \infty)$ ;

2)  $b_2(\tau) = b_0$ ,  $0 \leq \tau \leq \tau_0$ ,  $d(\tau) = d_0/2$ ,  $\tau \in [0, \infty)$

і з'ясуємо, який із видів виживає в процесі відбору. Для цього необхідно дослідити, який із коренів  $-c_1$  чи  $c_2$ , – що визначаються з рівняння (7.6.7), більший.

У випадку 1) рівняння (7.6.7) має вигляд

$$1 = \int_0^{\tau_0} 2b_0 \exp\left(-(d_0 + c_1)\tau\right) d\tau + \int_0^{\infty} d_0 \exp\left(-(d_0 + c_1)\tau\right) d\tau,$$

або

$$c_1 = 2b_0(1 - \exp(-(d_0 + c_1)\tau_0)).$$

Останнє рівняння запишемо так:

$$\exp(-(d_0 + c_1)\tau_0) = 1 - \frac{1}{2b_0}c_1. \quad (7.6.21)$$

Аналогічно у випадку 2) одержуємо

$$\exp\left(-\left(\frac{d_0}{2} + c_2\right)\tau_0\right) = 1 - \frac{1}{b_0}c_2. \quad (7.6.22)$$

Тепер порівняємо між собою корені рівнянь (7.6.21), (7.6.22). Графічне розв'язування цих рівнянь показано на рис. 7.4. Графіки функцій, що фігурують у рівнянні (7.6.21), позначатимемо 1), а ті, що фігурують у рівнянні (7.6.22), - 2).

Як видно з рис. 7.4,  $c_1 = \max(c_1, c_2)$ . Це дає підставу стверджувати, що перший вид виживає, а другий вимирає, тобто на виживання має більше шансів той вид, у якого народжуваність більша, хоча і вища смертність. Вид, у якого менша народжуваність і менша смертність, вимирає.

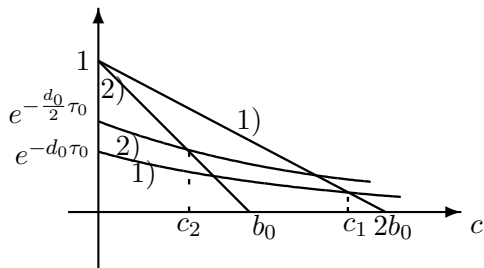


Рис. 7.4. Графічне розв'язування рівнянь (7.6.21) та (7.6.22)

**Приклад 7.10.** Продемонструємо важливість врахування внутрішньовидової вікової структури для процесів відбору ще на одному простому прикладі, що описується системою (7.6.6).

Розглянемо три види з постійною смертністю

$$d_i(\tau) = d_0, \quad i = 1, 2, 3$$

та з різною народжуваністю

$$b_1(\tau) = \begin{cases} b_0 + \Delta, & \tau \in \left[0, \frac{\tau_0}{2}\right), \\ b_0 - \Delta, & \tau \in \left[\frac{\tau_0}{2}, \tau_0\right], \\ 0, & \tau > \tau_0; \end{cases}$$



$$b_2(\tau) = \begin{cases} b_0 - \Delta, & \tau \in \left[0, \frac{\tau_0}{2}\right), \\ b_0 + \Delta, & \tau \in \left[\frac{\tau_0}{2}, \tau_0\right], \\ 0, & \tau > \tau_0; \end{cases}$$

$$b_3(\tau) = b_0, \quad \tau \in [0, \tau_0].$$

Графіки цих функцій зображені на рис. 7.5.

Для того, щоб з'ясувати, який із видів виживає в процесі відбору, необхідно дослідити, який корінь рівняння (7.6.7) найбільший.

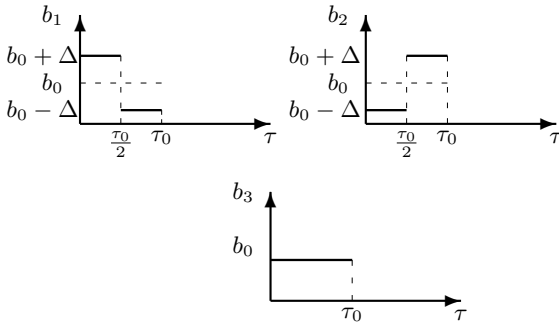


Рис. 7.5. Графіки функцій народжуваності

У нашому випадку рівняння (7.6.7) має вигляд

$$1 = \int_0^{\tau_0} b_i(\tau) \exp(-d_0\tau - c_i\tau) d\tau + \int_0^{\infty} d_0 \exp(-d_0\tau - c_i\tau) d\tau,$$

або

$$c_i = (c_i + d_0) \int_0^{\tau_0} b_i(\tau) \exp(-d_0\tau - c_i\tau) d\tau. \quad (7.6.23)$$

Враховуючи вирази для функцій  $b_i(\tau)$ , побудуємо рівняння при  $i = 1, 2$ .

При  $i = 1$  маємо

$$c_1 = (c_1 + d_0) \int_0^{\tau_0/2} (b_0 + \Delta) \exp(-d_0\tau - c_0\tau) d\tau +$$

$$+ \int_{\tau_0/2}^{\tau_0} (b_0 - \Delta) \exp(-d_0\tau - c_1\tau) d\tau$$

або

$$c_1 = b_0(1 - \exp(-(c_1 + d_0)\tau_0)) + \\ + \Delta \left( 1 + \exp(-(c_1 + d_0)\tau_0) - 2 \exp\left(- (c_1 + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) \right).$$

Аналогічно при  $i = 2$

$$c_2 = b_0(1 - \exp(-(c_2 + d_0)\tau_0)) - \\ - \Delta \left( 1 + \exp(-(c_2 + d_0)\tau_0) - 2 \exp\left(- (c_2 + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) \right).$$

При  $i = 3$

$$c_3 = b_0(1 - \exp(-(c_3 + d_0)\tau_0)).$$

Зробимо підстановку

$$\exp\left(- (c_i + d_0) \frac{\tau_0}{2}\right) = p_i, \quad i = 1, 2, 3. \quad (7.6.24)$$

Тоді прийдемо до системи

$$-\frac{2}{\tau_0} \ln p_1 - d_0 + b_0(p_1^2 - 1) = \Delta(1 - p_1^2), \\ -\frac{2}{\tau_0} \ln p_2 - d_0 + b_0(p_2^2 - 1) = -\Delta(1 - p_2^2), \quad (7.6.25) \\ -\frac{2}{\tau_0} \ln p_3 - d_0 + b_0(p_3^2 - 1) = 0.$$

Графічне розв'язування системи (7.6.25) подано на рис.7.6.

Поведінка кривих, які фігурують у правій і лівій частинах системи (7.6.25), показує, що

$$p_1 < p_3 < p_2.$$

Оскільки заміна (7.6.24) є монотонно спадною функцією аргументу  $c$ , приходимо до нерівності

$$c_1 > c_3 > c_2. \quad (7.6.26)$$

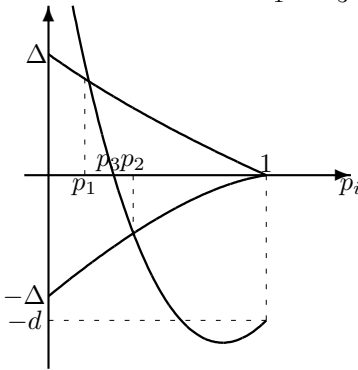


Рис. 7.6. Графічне розв'язування системи (7.6.25)

Нерівність (7.6.26) демонструє, що в процесі відбору перемагає перший вид, в якого швидкість народжування більша в молодшому віці. Перевага другого виду за швидкістю народжування в старшому віці перед першим і третім видами не може збільшити шанси на його виживання.

Без урахування вікової структури, тобто у випадку динаміки Ейгена, усі три види характеризуються однаковим параметром виживання

$$\lambda_i = b_0 - d_0, \quad i = 1, 2, 3.$$

Тому ніякого відбору би не відбулося і висновки, які одержуються з моделі Ейгена, показали б, що всі три види будуть співіснувати.

## 7.7. Задачі для самостійної роботи

**7.1.** Перевірити, чи виконуються необхідні та достатні умови невід'ємності розв'язків для системи рівнянь Лоренца

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \sigma y - \sigma x, \\ \dot{y} &= r x - y - xz, \\ \dot{z} &= xy - bz \end{aligned}$$

а) за всіма координатами; б) за частиною координат.

**7.2.** Перевірити, чи виконуються необхідні та достатні умови невід'ємності розв'язків для моделі появи мутацій

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - kx, \\ \dot{y} &= bx - ky + ay, \\ \dot{z} &= by - kz,\end{aligned}$$

де  $a$  – коефіцієнт народжуваності,  $b$  – коефіцієнт появи мутації,  $k$  – коефіцієнт смертності ( $a, b, k \geq 0$ ).

**7.3.** Перевірити, чи є дана система системою на стандартному симплексі

$$\text{а) } \dot{x}_i = a_i x_i - x_i \sum_{j=1}^n a_j x_j, \quad i = \overline{1, n};$$

$$\text{б) } \dot{x}_i = a_i x_i^2 - x_i \sum_{j=1}^n a_j x_j^2, \quad i = \overline{1, n};$$

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -xy + z^2, \\ \text{в) } \dot{y} &= -xy + z^2, \\ \dot{z} &= 2xy - 2z^2.\end{aligned}$$

**7.4.** За допомогою заміни змінних  $x_i = z_i^3$  звести систему

$$\dot{z}_i = a_i z_i - z_i \sum_{j=1}^n a_j z_j^3, \quad i = \overline{1, n},$$

до системи на стандартному симплексі.

**7.5.** З'ясувати, чи можна систему

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -x_1 x_2^3 + 2x_3^2, \\ \dot{x}_2 &= -3x_1 x_2^3 + 6x_3, \\ \dot{x}_3 &= 2x_1 x_2^3 - 4x_3^2,\end{aligned}$$

звести до системи на стандартному симплексі.

**7.6.** Прорітегрувати систему на стандартному симплексі

$$\dot{x}_i = a_i x_i^2 \sum_{j=1}^2 x_j^2 - x_i^2 \sum_{j=1}^2 a_j x_j^2, \quad i = \overline{1, 2}.$$

Побудувати фазовий портрет.

**7.7.** З'ясувати, чи є система на стандартному симплексі системою відбору

а)  $\dot{x}_i = a_i x_i^3 - x_i \sum_{j=1}^n a_j x_j^2, i = \overline{1, n}, a_1 > a_2 > \dots > a_n > 0;$

б)

$$\dot{x}_1 = x_1 x_2 - x_1(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_1 x_3),$$

$$\dot{x}_2 = x_2 x_3 - x_2(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_1 x_3),$$

$$\dot{x}_3 = x_1 x_3 - x_3(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_1 x_3);$$

в)  $\dot{x}_i = a_i(t) - x_i \sum_{j=1}^3 a_j(t) x_j, i = \overline{1, 3},$  де  $a_1(t) = \sin t + 1, a_2(t) =$

$$2 \cos t + e^{-t^2}, a_3(t) = \frac{\sin 2t}{1+t}.$$

Література: [41, 42, 52, 54, 64].

*Серед усіх наук, що відкривають людству  
шлях до пізнання законів природи,  
наймогутніша, найвеличніша наука – математика.*

Софія Ковалевська

## **Розділ 8. Динамічні моделі просторово розподілених екосистем**

### **8.1. Побудова математичних моделей динаміки популяцій із розподіленими параметрами**

При побудові математичних моделей деяких процесів допустимо обмежитися розглядом локальної точкової системи. Це можна зробити в тому випадку, коли процеси в усіх точках простору протікають однаково. Побудова локальної моделі – необхідний етап при моделюванні будь-якої системи. Урахування зв'язків між окремими точками простору, наприклад дифузійних потоків різних речовин, можуть приводити до того, що система в цілому набуде нових властивостей. Тому потрібно проводити моделювання просторово-неоднорідних систем. Просторово-часові структури виникають у системах різної природи: фізичних, хімічних, біологічних. Реальні системи зазвичай неоднорідні в просторі. Біологічні процеси теж відбуваються в просторі та часі.

#### **8.1.1. Виведення рівняння дифузії**

У більшості фізіологічних процесів дифузія відіграє основну роль, наприклад забезпечує внутрішньоклітинний транспорт субстратів через мембрани клітин.

Перерозподіл речовин у людському організмі відбувається не тільки за рахунок біохімічних реакцій, але і за рахунок переміщення маси речовини із зовнішнього простору в клітини і навпаки. Таке переміщення речовин пов'язане з різними концентраціями речовини в різних частинах організму, причому молекули з більшою ймовірністю виходять з області підвищеної концентрації, ніж заходять у цю область, за рахунок чого вирівнюється концентрація у всій області. Цей процес називається дифузією. Дифузія має місце в будь-яких речовинах: газі, рідині тощо.

Для зручності спочатку розглянемо простий випадок одновимірної дифузії. Нехай рідина розміщена в трубці з постійним перерізом. Припустимо, що на одному кінці трубки концентрація речовини вища, ніж на другому, тоді концентрація речовини буде різною для кожного поперечного перерізу трубки і буде змінюватися з часом. Вважатимемо, що для всіх точок поперечного перерізу концентрація в даний момент часу постійна. Розглянемо два перерізи трубки  $x = x_1$ ,  $x = x_2$  по осі  $x$  (рис. 8.1).

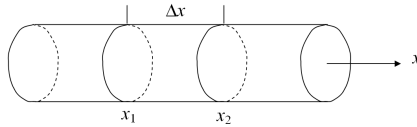


Рис. 8.1. Одновимірна дифузія

Тоді маса молекул, що вийдуть із перерізу  $x_1$  і пройдуть через переріз  $x_2$ , буде пропорційною концентрації речовини в перерізі  $x_1$ , тобто  $C_1$ . Аналогічно потік речовини з перерізу  $x_2$  в переріз  $x_1$  пропорційний концентрації  $C_2$ . Обидва потоки пропорційні площі  $S$  перерізу трубки. Будемо вважати, що рідина однорідна, тобто переміщення молекул відбувається з однаковою ймовірністю в обидва напрямки осі  $Ox$ .

Тоді зміну маси речовини в часі й в просторі можна записати у вигляді такого балансового співвідношення:

$$\frac{\Delta m}{\Delta t} = \alpha S(C_1 - C_2) = -\alpha S \Delta C,$$

де  $\alpha$  – коефіцієнт, що характеризує ймовірність проходження молекул через обидва перерізи.

Зрозуміло, що параметр  $\alpha$  тим більший, чим ближче між собою розміщені перерізи  $x_1$ ,  $x_2$ , тобто чим менша різниця  $\Delta x = x_2 - x_1$ . Як правило, вважають, що  $\alpha = \frac{D}{\Delta x}$ , де  $D$  – деяка стала. Тоді з останнього рівняння маємо

$$\frac{\Delta m}{\Delta t} = -DS \frac{\Delta C}{\Delta x},$$

або, перейшовши до границі при  $\Delta t \rightarrow 0$  і  $\Delta x \rightarrow 0$ , одержуємо

$$\frac{\partial m}{\partial t} = -DS \frac{\partial C}{\partial x}, \quad (8.1.1)$$

де  $\frac{\partial m}{\partial t}$  – кількість речовини, що дифундує в одиницю часу через площу  $S$ . Це означає, що потік речовини, яка може бути клітинами, деякою кількістю реагента, чисельністю особин у популяції, пропорційний градієнту концентрації цієї речовини, взятого з оберненим знаком. Знак мінус показує, що дифузійний потік направлений у сторону зменшення концентрації (закон Фіка).

Рівняння (8.1.1) в частинних похідних описує процес однорідної дифузії, тобто динаміку концентрації  $C(t, x)$  в залежності від часу  $t$  та координати  $x$ , і називається рівнянням дифузії Фіка, а стала  $D$  – коефіцієнтом дифузії.

Рівняння (8.1.1) – просте й наочне. Проте для експериментального визначення коефіцієнта дифузії  $D$  воно не годиться, оскільки важко створити такі умови експерименту, при яких можна було б виміряти кількість дифундуючої речовини.

Значно легше виміряти розподіл концентрації вздовж напрямку дифузії через деякий час після початку досліду або з'ясувати зміну концентрації з часом у певній точці дифундуючого простору. Тому необхідно мати рівняння, яке встановлює зв'язок між концентрацією  $C$ , координатою  $x$  і часом  $t$ .

Для виведення цього рівняння розглянемо елемент об'єму  $\Delta V = S\Delta x$ , що розміщений у точці  $x$  дифузійного простору, і рівняння (8.1.1) перепишемо відносно зміни концентрації речовини в об'ємі  $\Delta V$ . Ця зміна визначається різницею потоку молекул, що входять в об'єм через переріз  $x_1$ , і потоку, що виходить з об'єму через переріз  $x_2$ :

$$\Delta \left( \frac{\partial m}{\partial t} \right) = SD \left( \frac{\partial C_2}{\partial x} - \frac{\partial C_1}{\partial x} \right).$$

Враховуючи, що  $\Delta m = C\Delta V = CS\Delta x$ , останнє рівняння можна переписати так:

$$\Delta x \frac{\partial C}{\partial t} = D \left( \frac{\partial C_2}{\partial x} - \frac{\partial C_1}{\partial x} \right).$$



Розділимо це співвідношення на  $\Delta x$  і перейдемо до границі при  $\Delta x \rightarrow 0$ , одержимо

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}. \quad (8.1.2)$$

Це і є класичне рівняння одновимірної дифузії. Воно справедливе за умови, що для даного об'єму виконується закон збереження маси і не відбувається жодних хімічних реакцій за участю дифундуючої речовини.

Дифузійні моделі дають добру умову для вивчення просторового розподілу і заселення нових територій популяціями комах і тварин. При врахуванні реакцій переходять до неоднорідного рівняння дифузії:

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + q, \quad (8.1.3)$$

де  $q$  характеризує швидкість утворення або зв'язування молекул речовини в даній області.

Щоб використати (8.1.2), (8.1.3) для розв'язування конкретних дифузійних задач, слід задати граничні та початкові умови.

Проілюструємо характер розв'язків рівняння дифузії в одному окремому випадку. Припустимо, що ми помістили  $Q$  частин у точку  $x = 0$  в момент часу  $t = 0$ , тобто

$$C(x, 0) = Q\delta(x),$$

де  $\delta(x)$  – дельта-функція Дірака. Тоді фундаментальний розв'язок одержаного рівняння (8.1.2) має вигляд [43, 103]

$$C(x, t) = \frac{Q}{2(\pi Dt)^{1/2}} e^{-x^2/4Dt}, \quad t > 0. \quad (8.1.4)$$

На рис. 8.2 показано якісну поведінку концентрації  $C(x, t)$  як функції від  $x$  при різних моментах часу  $t$ .

В одновимірному випадку при  $Q = 1$   $C(x, t)$  з (8.1.4) можна інтерпретувати як щільність імовірності того, що одна частина, яка в початковий момент часу знаходилася у вихідному положенні, за час  $t$  перейде в пункт із координатою  $x$ .

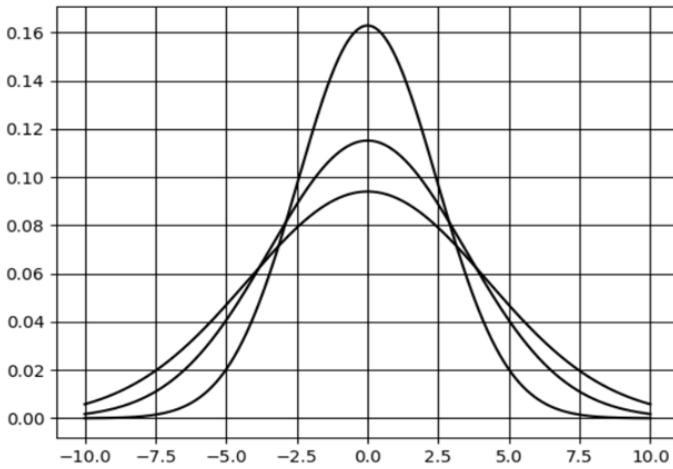


Рис. 8.2. Розподіл концентрації частин (дифузія відбувається згідно з рівнянням (8.1.4)). Параметри:  $t_1 = 1$ ;  $t_2 = 2$ ;  $t_3 = 3$ ;  $D = 3$ ;  $Q = 1$ ;  $x \in (-10; 10)$

У випадку довільного початкового розподілу  $C(x, 0)$  загальний розв'язок рівняння дифузії подається в інтегральному вигляді як згортка

$$C(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} C(x', 0) \frac{1}{2\sqrt{\pi Dt}} e\left(-\frac{(x-x')^2}{4Dt}\right) dx'.$$

Якщо коефіцієнт дифузії  $D$  є функцією концентрації, то (8.1.2) запишеться у вигляді

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( D(C) \frac{\partial C}{\partial x} \right). \quad (8.1.5)$$

У тому разі, коли дифузія відбувається вздовж усіх трьох осей координат, (8.1.5) перетворюється в рівняння

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( D_x \frac{\partial C}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left( D_y \frac{\partial C}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left( D_z \frac{\partial C}{\partial z} \right). \quad (8.1.6)$$

де  $C(x, y, z, t)$  – концентрація речовини, що дифундує в просторі, або концентрація біомаси певного виду популяції, або угруповання, що переміщується в деякому середовищі.

(8.1.1) – (8.1.6) – це рівняння дифузії в нерухомому середовищі. Якщо розповсюдження речовини відбувається в рухомому середовищі, то дифузія описується рівнянням вигляду

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \left( \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} \right) - \frac{\partial}{\partial x}(V_x C) - \frac{\partial}{\partial y}(V_y C) - \frac{\partial}{\partial z}(V_z C), \quad (8.1.7)$$

де  $V_x, V_y, V_z$  – складові швидкості переміщення середовища, в якому знаходиться речовина або організми. Рівняння (8.1.2), (8.1.5)–(8.1.7) описують зміну в просторі і часі концентрації речовин, коли в системі відбувається єдиний процес – дифузія.

### 8.1.2. Узагальнення рівняння дифузії. Рівняння реакції з дифузією

Біологічні та хімічні системи характерні тим, що в них, окрім дифузії, відбуваються ще й інші процеси. Наприклад, в одновимірному випадку можлива наявність у деяких місцях трубки джерел або витоків речовини. Це приводить до появи нових членів у частинах рівнянь (8.1.2) – (8.1.7).

Якщо в середовищі, де відбувається дифузія, є джерела дифундуючої речовини і відома швидкість хімічних реакцій, то в одновимірному випадку приходять до неоднорідного рівняння вигляду

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + F(C, x, t), \quad (8.1.8)$$

де  $C(x, t)$  – концентрація речовини або щільність популяції, функція  $F(C, x, t)$  характеризує дію джерела речовини, – це швидкість утворення або зв'язування молекул,  $x$  – просторова змінна,  $t$  – час. З точки зору екології, доданок  $F$  може описувати процеси народжуваності і смертності. При цьому функція  $F$  часто нелінійно залежить від концентрації  $C$  і явно не залежить від часу  $t$ .

Це рівняння називають рівнянням реакції–дифузії. Моделі типу реакція–дифузія набули широкого застосування в математичній екології взаємодіючих популяцій.

Якщо дифузія не залежить від координати простору або відсутня, то приходимо до локального рівняння  $\frac{dC}{dt} = F(C)$ . Таке рівняння ще називають рівнянням точкової системи.

При логістичному рості чисельності  $F(N) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$ , де  $N$  – загальна чисельність популяції,  $r$  – лінійна швидкість відтворення популяції,  $K$  – ємність екологічної ніші. З рівняння (8.1.8), одержуємо рівняння вигляду

$$\frac{\partial N}{\partial t} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) + D\frac{\partial^2 N}{\partial x^2}. \quad (8.1.9)$$

Це рівняння є природним розширенням моделі Ферхюльста логістичного росту популяції на випадок, коли популяція розповсюджується за допомогою лінійної дифузії.

Рівняння (8.1.9) – простіша дифузійна модель для логістичної моделі росту популяції, в якій з'являються розв'язки типу біжучих хвиль. Це рівняння Фішера–Колмогорова. Воно названо на честь Фішера, який запропонував одновимірну версію для моделі розповсюдження корисного гена в популяції, і Колмогорова, який детально вивчав це рівняння й отримав аналітичні результати.

Рівняння Фішера–Колмогорова – одне з простіших нелінійних рівнянь із дифузією, в якому виникає цікавий тип хвиль. Основний метод дослідження цього рівняння полягає у визначенні впливу дифузії на розповсюдження хвиль, що спостерігаються у відсутності дифузії. Це важливе з історичної і педагогічної точок зору рівняння вивчимо детально.

Класична робота А.М. Колмогорова, І.Г. Петровського, М.С. Піскунова [35] стала основою для більш строгого аналітичного підходу до рівняння Фішера. Пізніше був розглянутий широкій клас рівнянь (8.1.8), де функція  $F(C)$  належала до деякого класу функцій [49, 93].

Але найбільш реалістичні та цікаві з точки зору біології моделі включають у себе більше ніж одну просторову змінну і більше однієї залежної змінної, хоча існують багатокomпонентні системи, що враховують основні властивості реальних об'єктів моделювання, які можна звести до одновимірного однокомпонентного випадку.

Якщо реагент дифундує в усі сторони з коефіцієнтом  $D$  ( $D = \text{const}$ ) і всередині об'єму  $V \in \mathbb{R}^3$ , де проходить реакція, є джерела дифундуючої речовини, то рівняння дифузії запишеться у формі

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D\nabla^2 C + F(C, x, t), \quad (8.1.10)$$

де  $F(C, x, t)$  – дія джерела, яка залежить від просторових координат  $X = (x_1, x_2, x_3)$ , часу  $t$ , концентрації  $C$ ;  $\nabla^2$  – оператор Лапласа, причому

$$\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2}{\partial x_2^2} + \frac{\partial^2}{\partial x_3^2}.$$

Якщо екологічна система містить кілька видів, що взаємодіють, то загальна модель дифузійного процесу в екологічній системі на одновимірному просторі має вигляд [43]

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \sum_{j=1}^n d_{ij}(u, x) \frac{\partial u_j}{\partial x} + F_i(u, x), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (8.1.11)$$

де  $u = (u_1, u_2, \dots, u_n)$  – вектор чисельності видів;  $x$  – просторова змінна;  $t$  – час;  $d_{ii}$  – коефіцієнти дифузії;  $d_{ij}$  ( $i \neq j$ ) – коефіцієнти взаємної дифузії.

У багатьох випадках величини  $d_{ij} = \text{const}$  та  $F_i$  явно не залежать від координати  $x$ , тоді маємо рівняння вигляду

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = \sum_{j=1}^n d_{ij} \frac{\partial^2 u_j}{\partial x^2} + F_i(u), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (8.1.12)$$

Рівняння

$$\frac{du_i}{dt} = F_i(u), \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

називають рівнянням точкової системи (інша назва – локальні рівняння). З рівнянь  $F_i(u) = 0$  можна знайти особливі точки  $\bar{u}$  і, вважаючи, що  $u(x, t) = \bar{u} + v(x, t)$ , для малих збурень одержувати лінеаризовану систему, яка при  $d_{ii} = d_i$ ,  $d_{ij} = 0$  ( $i \neq j$ ) має вигляд

$$\frac{\partial v_i}{\partial t} = \sum_{j=1}^n a_{ij} v_j + d_i \frac{\partial^2 v_i}{\partial x^2}, \quad a_{ij} = \left. \frac{\partial F_i}{\partial u_j} \right|_{u=\bar{u}}, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Розв'язок лінеаризованої системи знаходять у вигляді суперпозиції хвиль і тим самим вивчають стійкість стаціонарних розв'язків  $\bar{u}$ .

Щоб одержати ще більш загальний вигляд рівнянь (8.1.12), розглянемо ситуацію, коли система складається з кількох взаємодіючих видів або хімічних сполук. У цьому випадку маємо вектор концентрацій  $u(x, t) = (u_1(x, t), u_2(x, t), \dots, u_n(x, t))$ . Кожна

з компонент дифундує зі своїм коефіцієнтом дифузії. Тоді в області  $\Omega \in \mathbb{R}^n$  рівняння реакції–дифузії має вигляд

$$\frac{\partial u}{\partial t} = F(u) + D\nabla^2 u, \quad (8.1.13)$$

де  $F(u)$  – вектор-функція, що визначає реакцію компонент,  $F(u) = (f_1(u), f_2(u), \dots, f_n(u))$ ;  $D = (d_{ij})_{ij=1}^n$  – матриця дифузії, елементи якої сталі невід’ємні величини (найчастіше  $D$  – діагональна);  $\nabla^2$  – оператор Лапласа.

У скалярній формі рівняння (8.1.13) має вигляд

$$\frac{\partial u_l}{\partial t} = \sum_{ij=1}^n d_{ij} \frac{\partial^2 u_l}{\partial x_j^2} + F_l(u_1, u_2, \dots, u_n), \quad l = 1, 2, \dots, n. \quad (8.1.14)$$

Такі системи рівнянь можуть описувати різні типи поведінки розподілених систем, зокрема біжучі хвилі, стоячі хвилі, синхронні автоколивання, квазістохастичні хвилі, стаціонарні неоднорідні розподіли.

Для повного опису процесу дифузії необхідно задати в момент часу  $t = 0$  початковий розподіл дифундуючої речовини (дані Коші)

$$u(x, 0) = \varphi(x) = (\varphi_1(x), \varphi_2(x), \dots, \varphi_n(x)).$$

Крім цього, потрібно задати режим на межі середовища (граничні умови).

Найчастіше граничні умови для обмеженого середовища ставляться в таких формах:

1. На межі  $S$  обмеженої області  $\Omega$  підтримується задана кількість речовини  $u_0$ , тоді  $u|_S = u_0$ . Це граничні умови першого роду – умови Діріхле.

2. На  $S$  підтримується заданий сталий потік речовини, тоді

$$\left. \frac{\partial u}{\partial n} \right|_S = -k.$$

Це граничні умови другого роду – умови Неймана,  $n$  – нормаль до поверхні середовища, що розглядається.

У випадку замкненої системи на межі  $S$  області  $\Omega$  виконуються однорідні умови Неймана (умови непроникнення)

$$\frac{\partial u}{\partial n} \Big|_S = 0.$$

3. Розглядають і граничні умови третього роду – змішані умови вигляду

$$\left(u + \frac{\partial u}{\partial n}\right) \Big|_S = f.$$

## 8.2. Одновимірні просторово неоднорідні моделі розподілу біомаси організмів

У випадку одновимірного процесу розповсюдження організмів у нерухомому середовищі (або розповсюдження забруднення) маємо математичну модель

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + F(C, x, t), \quad (8.2.1)$$

де  $C(x, t)$  – концентрація речовини або густина організмів, що розповсюджуються в середовищі;  $D$  – коефіцієнт дифузії;  $F(C, x, t)$  – функція, що описує інтенсивність джерела забруднень, або швидкість біологічного чи хімічного перетворення речовини;  $x, t$  – просторова й часова координати.

Розглянемо спочатку найбільш прості моделі, що описуються рівняннями типу (8.2.1).

### 8.2.1. Стаціонарна модель без зовнішніх джерел

Якщо мікроорганізми розповсюджуються в нерухомому середовищі, то стаціонарна модель цього процесу  $\left(\frac{\partial C}{\partial t} = 0\right)$  за відсутності в системі зовнішніх джерел описується рівнянням

$$\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} = 0. \quad (8.2.2)$$

Даний процес розглядається на відрізку  $[x_1, x_2]$ . Для знаходження однозначного розв'язку (8.2.2) допишемо ще додаткові умови

$$C(x_1) = C_1, \quad C(x_2) = C_2. \quad (8.2.3)$$

Інтегруючи (8.2.2), знайдемо загальний розв'язок

$$C(x) = Ax + B,$$

де  $A, B$  – невідомі параметри.

Використовуючи (8.2.3), знаходимо

$$A = \frac{C_2 - C_1}{x_1 - x_1}, \quad B = \frac{C_1 x_2 - C_2 x_1}{x_1 - x_1}.$$

Якщо вважати, що  $x_1 = 0, x_2 = l$ , то

$$C(x) = \frac{C_2 - C_1}{l}x + C_1. \quad (8.2.4)$$

Лінійна функція (8.2.4) є шуканою математичною моделлю стаціонарного процесу розподілу мікроорганізмів (забруднень).

Рівняння реакції з дифузією у стаціонарного випадку має вигляд

$$D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} = F(C, x).$$

Розв'язок цього рівняння задає стан рівноваги.

### 8.2.2. Нестационарний розподіл мікроорганізмів

Нестационарний процес розповсюдження мікроорганізмів (або забруднень) у нерухомому середовищі за відсутності зовнішніх джерел (консервативні речовини) описується нестационарним рівнянням дифузії

$$D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} = \frac{\partial C}{\partial t}, \quad (8.2.5)$$

де  $D$  – коефіцієнт дифузії.

Розв'язок рівняння (8.2.5) визначається однозначно за додаткових умов, які зазвичай задаються на межі області, в якій відбувається цей процес.

Додаткові умови візьмемо у такому вигляді: задані значення концентрації мікроорганізмів в точці  $x = 0$  і точці  $x = l$

$$C(0, t) = C_1, \quad C(l, t) = C_2, \quad (8.2.6)$$



тобто на межі середовища підтримується задана кількість речовини. Це умови першого роду – умови Діріхле.

Крім граничних умов (8.2.6), потрібно ще задати початковий стан концентрації при  $t = 0$ , тобто

$$C(x, 0) = C_0(x). \quad (8.2.7)$$

Для знаходження  $C(x, t)$  потрібно розв'язати крайову задачу (8.2.5) – (8.2.7), тобто необхідно знайти функцію  $C(x, t)$ , яка задовольнятиме рівняння (8.2.5), граничні умови (8.2.6) та початкову умову (8.2.7).

Розв'язок задачі (8.2.5) – (8.2.7) шукатимемо у вигляді

$$C(x, t) = u(x) + w(x, t), \quad (8.2.8)$$

де  $u(x)$  – це розв'язок стаціонарної крайової задачі

$$\frac{d^2 u}{dx^2} = 0, \quad u(0) = C_1, \quad \frac{du(0)}{dt} = C_2,$$

а функція  $w(x, t)$  є розв'язком крайової задачі з нульовими граничними умовами

$$D \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} = \frac{\partial w}{\partial t}, \quad (8.2.9)$$

$$w(0, t) = 0, \quad w(l, t) = 0,$$

$$w(x, 0) = C(x, 0) - u(x) = C_0(x) - u(x),$$

розв'язок якої знаходиться методом Фур'є, або за перетворенням Лапласа, або методом функцій Гріна. Розв'язування крайової задачі (8.2.9) можна знайти, наприклад, у [43, 103].

Шуканий розв'язок (8.2.8) записується у вигляді

$$C(x, t) = C_1 + \frac{C_2 - C_1}{l} x + \\ + 2 \sum_{n=1}^{\infty} \frac{C_0 - C_1 - (C_2 - C_0)}{n\pi} (-1)^n \sin \frac{n\pi x}{l} e^{-\frac{n^2 \pi^2 D}{l^2} t}. \quad (8.2.10)$$

При  $t \rightarrow \infty$  з (8.2.10) одержимо стаціонарний розв'язок (8.2.4).

### 8.2.3. Нестационарна дифузія з процесами перетворення речовин

Математична модель розповсюдження мікроорганізмів (речовини) у випадку, коли кінетика розкладу речовини описується лінійною функцією, є крайовою задачею:

$$D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} - \gamma C = \frac{\partial C}{\partial t}, \quad \gamma > 0, \quad (8.2.11)$$

$$C(0, t) = C_1, \quad C(l, t) = C_2,$$

$$C(x, 0) = C_0,$$

де  $C_1$  – концентрація забруднень, що розповсюджуються у водному або повітряному середовищі;  $C_2$  – концентрація забруднень на відстані  $l$  від джерела забруднень;  $C_0$  – концентрація забруднень у початковий момент часу  $t = 0$ .

Розв'язок крайової задачі (8.2.11) шукають у вигляді суми

$$C(x, t) = u(x) + w(x, t),$$

де  $u(x)$  – розв'язок відповідної стаціонарної крайової задачі

$$D \frac{d^2 u}{dx^2} - \gamma u = 0, \quad (8.2.12)$$

$$u(0) = C_1, \quad u(l) = C_2.$$

а  $w(x, t)$  – розв'язок крайової задачі з однорідними граничними умовами, а саме

$$D \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} - \gamma w = \frac{\partial w}{\partial t} \quad (\gamma > 0), \quad (8.2.13)$$

$$w(0, t) = 0, \quad w(l, t) = 0,$$

$$w(x, 0) = C(x, 0) - u(x) = C_0 - u(x).$$

Розв'язування задач (8.2.12) і (8.2.13) можна знайти в [103].

#### 8.2.4. Одновимірні моделі розповсюдження речовини в рухомому середовищі

Якщо речовина або угруповання організмів розповсюджується в рухомому середовищі, то в одновимірному випадку маємо математичну модель цього процесу у вигляді

$$D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} - V_x \frac{\partial C}{\partial x} + F(C, x, t) = \frac{\partial C}{\partial t}, \quad (8.2.14)$$

де  $C(x, t)$  – концентрація речовин або організмів, що розповсюджуються в рухомому середовищі;  $D$  – коефіцієнт дифузії;  $V_x$  – швидкість переміщення середовища;  $F(C, x, t)$  – функція, що описує інтенсивність джерел забруднень, або швидкість біологічного перетворення;  $x, t$  – просторова та часова координати.

Найбільш загальний випадок, коли відбувається розповсюдження речовин або організмів у рухомому середовищі за наявності біологічних перетворень, які можуть моделювати народження і смертність організмів, описується математичною моделлю, що одержується з (8.2.14) і задається крайовою задачею вигляду

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} - V_x \frac{\partial C}{\partial x} - \gamma C, \quad (8.2.15)$$

$$C(0, t) = C_1, \quad \frac{\partial C(l, t)}{\partial x} = -K,$$

$$C(x, 0) = C_0(x),$$

де  $C_1$  – концентрація забруднень, що розповсюджується в середовищі;  $K$  – значення градієнта концентрації в кінці ділянки, на яку розповсюджується забруднення ( $K = 0$  відповідає відсутності потоку мікроорганізмів через межу середовища  $x = l$ );  $C_0(x)$  – концентрація забруднень у початковий момент часу.

Розв'язок задачі (8.2.15) шукається у вигляді

$$C(x, t) = u(x) + w(x, t), \quad (8.2.16)$$

де  $u(x)$  – розв'язок відповідної стаціонарної крайової задачі

$$D \frac{d^2 u}{dx^2} - V_x \frac{du}{dx} - \gamma u = 0, \quad (8.2.17)$$

$$u(0) = C_1, \frac{du(l)}{dx} = -K,$$

а  $w(x, t)$  – розв’язок крайової задачі з відповідними крайовими умовами, а саме

$$D \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} - V_x \frac{\partial w}{\partial x} - \gamma w = \frac{\partial w}{\partial t}, \quad (8.2.18)$$

$$w(0, t) = 0, \frac{\partial w(l, t)}{\partial x} = 0,$$

$$w(x, 0) = C(x, 0) - u(x) = C_0 - u(x).$$

(8.2.17) – крайова задача для диференціального рівняння другого порядку зі сталими коефіцієнтами. Задача (8.2.18) розв’язується методом Фур’є, як і відповідні задачі, що наведені вище. Детальніше ознайомитися з розв’язуванням цих задач можна в [43, 103]. Тут у вигляді явної функціональної залежності вписана математична модель для чисельності організмів  $C(x, t)$ , що розповсюджуються в рухомому середовищі.

## 8.3. Простіші моделі поширення хвиль в екології

### 8.3.1. Хвилі в системах з дифузією

Хвилі відіграють значну роль у різних науках, зокрема в екології. В біології виникають явища, основою розвитку яких є поява біжучих хвиль. Аналіз розповсюдження комах показав, що мають місце хвильові процеси. Хвильові процеси можуть бути описані математично. Кількість математичної літератури про хвильову природу екологічних процесів надзвичайно широка. Відомо, що рівняння реакцій з дифузією має розв’язки типу періодичної послідовності біжучих хвиль.

Пояснимо деякі терміни, які будуть зустрічатися при вивченні хвильових рухів.

Функція, що задається формулою

$$y = a \cos \xi, \quad \xi = kx - \omega t + \alpha, \quad (8.3.1)$$

виражає хвильову зміну деякої величини  $y(x, t)$ . Тут  $a$  – задана амплітуда коливань;  $k$  – хвильове число, що пов’язане з довжи-

ною хвилі  $\lambda$  співвідношенням  $k = 2\pi/\lambda$ ;  $\omega$  – кругова частота;  $\alpha$  – початкова фаза;  $x$  – просторова координата;  $t$  – час.

Частота  $\Theta$ , з якою повз нерухомого спостерігача пробігають гребені хвилі, дорівнює

$$\Theta = \frac{v}{\lambda},$$

де  $v$  – швидкість руху хвилі.

Для спостерігача, що рухається зі швидкістю  $v$  у напрямку руху хвилі, хвиля буде нерухомою. Тому  $\xi = \text{const}$ , а звідси  $v = \frac{dx}{dt} = \frac{\omega}{k}$ . Швидкість  $v$  називають фазовою швидкістю, вона визначає швидкість руху хвилі (гребеня хвилі). Хвиля, що описується формулою (8.3.1), називається гармонійною.

На рис. 8.1 зображені хвилі, в яких змінюється форма і швидкість розповсюдження хвилі.

З'ясуємо, що означає "біжуча хвиля". Традиційно під біжучою хвилею розуміють хвилю, яка рухається без зміни форми. Тобто якщо розв'язок  $u(x, t)$  є біжучою хвилею, то форма розв'язку буде однаковою для будь-якого моменту часу  $t$ , а швидкість розповсюдження  $\lambda$  цієї форми буде сталою.

Опишемо біжучі хвилі математично. Нехай задано рівняння

$$F(x, t, u, u', u'_x, u'_t, u''_{xx}, u''_{tt}, u''_{xt}) = 0, \quad (8.3.2)$$

де  $u(x, t)$  – невідома функція;  $x$  – просторова змінна;  $t$  – час.

Розв'язком рівняння з частинними похідними типу біжучої хвилі (8.3.2) називається розв'язок

$$u(t, x) = y(\xi), \quad \xi = x - \lambda t, \quad (8.3.3)$$

де параметр  $\lambda$  відіграє роль швидкості розповсюдження хвилі. Такі розв'язки характерні тим, що їхні профілі в різні моменти часу одержуються шляхом зсуву.

Поширення величини  $u(t, x)$  в просторі й часі часто називають "хвилею". При  $\lambda > 0$  хвиля рухається вздовж  $Ox$  вправо, при  $\lambda < 0$  – вліво. Значення  $\lambda = 0$  відповідає стаціонарному розв'язку. Тому можна ввести декартову систему координат, що рухається зі сталою швидкістю, в якій профіль розв'язку не буде змінюватися.

Пошук розв'язків типу біжучої хвилі здійснюється шляхом підстановки (8.3.3) в (8.3.2) з урахуванням того, що

$$\frac{\partial u}{\partial x} = y', \quad \frac{\partial u}{\partial t} = -\lambda y',$$

де штрих означає похідну по  $\xi$ .

При цьому рівняння з частинними похідними стають звичайними диференціальними рівняннями відносно  $y(\xi)$ . Для того, щоб розв'язок  $y(\xi) = u(x, t)$  мав фізичний зміст,  $y(\xi)$  повинно бути обмеженим  $\forall \xi$ , невід'ємним і кількісно відповідати тим об'єктам, які ми розглядаємо (хімічні речовини, популяції, бактерії).

Рівняння дифузії (8.2.5) не має розв'язків із біжучою хвилею, що мають фізичний зміст.

Припустимо, що ми шукаємо розв'язок (8.2.5) у формі біжучої хвилі  $C(x, t) = y(\xi)$ ,  $\xi = x - \lambda t$ . Тоді (8.2.5) набуде вигляду

$$D \frac{d^2 y}{d\xi^2} + \lambda \frac{dy}{d\xi} = 0,$$

розв'язком якого є функція

$$y(\xi) = A + B e^{-\lambda \xi / D}.$$

Оскільки  $y(\xi)$  повинно бути обмеженим для всіх  $\xi$ , то  $B$  має дорівнювати нулю. Інакше експонента буде необмеженою. Тоді функція  $y(\xi) = A$  стала і не є хвильовим розв'язком.

На відміну від цього, параболічне рівняння (8.2.1) може мати розв'язки з біжучими хвилями, що залежать від функції реакції – взаємодії  $F(C)$ . Із пошуку таких розв'язків і почалася розробка математичної теорії реакцій з дифузією.

### 8.3.2. Хвильові розв'язки рівняння Фішера–Колмогорова

Одне з простіших нелінійних рівнянь типу "реакція–дифузія" в одновимірному просторі, в якому виникають хвилі, – це класичне рівняння Фішера–Колмогорова

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ku(1 - u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (8.3.4)$$

де  $k, D$  – додатні сталі;  $u(x, t)$  – концентрація дифундуючої речовини.

Це рівняння – простіша дифузійна модель для логістичної моделі росту популяції (моделі Ферхюльста), яку ми вивчали в розділі 2. (8.3.4) – це окремий випадок (8.1.8) (тут  $F = ku(1 - u)$ ). Логістичне рівняння дає  $S$ -подібні розв'язки (хвилі).

Щоб пояснити хвильову природу логістичного рівняння, розглянемо логістичне рівняння у вигляді

$$\frac{du}{dt} = u(1 - u)$$

з початковими умовами, що мають нерівномірний просторовий розподіл

$$u(0, x) = \frac{1}{1 + e^{-\rho x}},$$

де  $\rho$  – додатна стала, а  $x$  – просторова змінна, яка розглядається як параметр.

Розв'язок логістичного рівняння має вигляд

$$u(t, x) = \frac{1}{1 + e^{-z}}, \quad z = \rho x + t,$$

і являє собою хвилю, яка рухається вліво зі сталою швидкістю  $v = \frac{1}{\rho}$  (рис. 8.3), оскільки точка  $x = 0, u = \frac{1}{2}$  рухається так, що  $\rho x + t = 0$ , тобто  $\frac{dx}{dt} = -\frac{1}{\rho}$ . В системі відліку, що рухається вліво зі швидкістю  $v = \frac{1}{\rho}, z = 0$  завжди є початком координат і розв'язки якісно подібні (рис. 8.3). Такі хвильові розв'язки структурно нестійкі, їх форма і швидкість залежать від початкових даних.

Хоча такі розглядувані хвилі структурно нестійкі, існування стійких хвильових явищ є фізичною реальністю. Тому необхідно знайти механізми, що їх породжують.

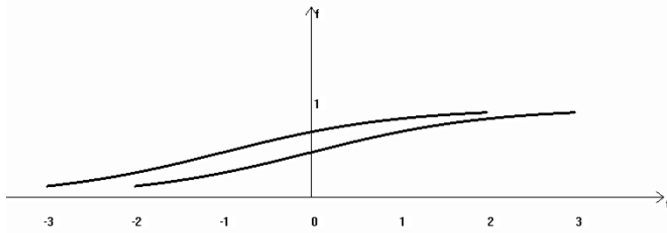


Рис. 8.3. Типовий розв'язок рівняння у вигляді біжучої хвилі: 1 – при  $x = 0$ ; 2 – при  $x = \frac{1}{\rho}$

Відомо, що дифузія часто має стабілізуючу дію, далі побачимо підтвердження цієї ідеї. Тому основна мета дослідження рівняння (8.3.4) – визначити вплив дифузії на розв'язки, що спостерігаються в логістичному рівнянні без дифузії.

Існування незатухаючих біжучих хвиль як розв'язків рівняння з дифузією (8.3.4) вперше показано англійським математиком Р. Фішером. Класична робота А.М. Колмогорова, І.Г. Петровського, М.С. Піскунова [35], яка з'явилася майже одночасно з роботою Фішера, заклала основу для вивчення загального класу задач вигляду (рівнянь реакції з дифузією)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + F(u), \quad (8.3.5)$$

де  $F(u)$  – задана скалярна функція змінної  $u$ .

Ці роботи зумовили велику кількість досліджень із нелінійних хвиль у системах із дифузією в різних галузях науки, зокрема в математичній екології.

Ми детально вивчимо модельне рівняння (8.3.4), оскільки воно само по собі має широке застосування і є прототипом усіх рівнянь із розв'язками типу біжучих хвиль.

Якщо в рівнянні (8.3.4) ввести нові безрозмірні змінні  $x \rightarrow \sqrt{\frac{k}{D}}x$ ,  $t \rightarrow kt$ , то воно набуде вигляду

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (8.3.6)$$



Зосереджений аналог цього рівняння – це логістичне рівняння  $\frac{du}{dt} = u(1 - u)$ . Для цього рівняння нерухома площина  $u = 1$  є атрактором, тобто стійка (для будь-яких даних  $u(0) > 0$   $u(t) \rightarrow 1$ ) при  $t \rightarrow \infty$ .

Природно припустити, що наявність однорідної дифузії, яка зумовлена випадковим переміщенням особин уздовж прямої, не повинна сильно змінити динаміку популяції. Отже, ми хочемо дослідити існування і форму розв'язків рівняння (8.3.6) типу біжучої хвилі, для яких  $0 \leq u \leq 1$ , і знайти швидкість розповсюдження таких хвиль.

Якщо розв'язок рівняння (8.3.4) типу біжучої хвилі існує, то він може бути записаний у формі

$$u(x, t) = y(\xi), \quad \xi = x + \lambda t. \quad (8.3.7)$$

Змінна  $\xi$  (автомодельна змінна) зводить рівняння (8.3.6) до звичайного диференціального рівняння другого порядку. Дійсно функція  $y(\xi)$  задовольняє диференціальне рівняння вигляду

$$\lambda y'(\xi) = y(\xi)(1 - y(\xi)) + y''(\xi). \quad (8.3.8)$$

Оскільки рівняння (8.3.6) інваріатне відносно заміни  $x$  на  $-x$ , то швидкість розповсюдження хвилі може бути як додатною, так і від'ємною. Тому розв'язок рівняння (8.3.8) (якщо він існує) є хвилями, які рухаються як у додатному напрямку осі  $Ox$ , так і в протилежному напрямку.

Далі для визначеності вважатимемо, що  $\lambda > 0$ . Будемо тепер шукати розв'язки рівняння (8.3.8), які при  $t \rightarrow \infty$  володіють властивістю логістичного рівняння, а саме

$$\lim_{\xi \rightarrow \infty} y(\xi) = 1, \quad \lim_{\xi \rightarrow -\infty} y(\xi) = 0. \quad (8.3.9)$$

Крім цього, розв'язки рівняння (8.3.8) повинні бути невід'ємною функцією змінної  $\xi$ . Фішер встановив, що рівняння (8.3.6) має нескінченну кількість розв'язків типу біжучої хвилі, для яких  $0 \leq u(x, t) \leq 1$  зі швидкостями хвилі  $\lambda \geq \lambda_{\min} = 2$ .

Для рівняння (8.3.4) ця умова має вигляд  $\lambda \geq \lambda_{\min} = 2\sqrt{kD}$ . Щоб показати, що при  $\lambda \geq \lambda_{\min}$  існують хвильові розв'язки у

формі (8.3.7), використаємо для аналізу рівняння (8.3.8) метод фазової площини. При цьому шукатимемо умови, при яких існує неперервний розв'язок  $y(\xi)$  такий, що  $0 \leq y \leq 1$  і виконуються умови (8.3.9).

Покладаючи  $y'(\xi) = z(\xi)$ , запишемо рівняння (8.3.8) у вигляді системи

$$\begin{aligned} y'(\xi) &= z(\xi), \\ z'(\xi) &= \lambda z(\xi) - y(\xi)(1 - y(\xi)), \end{aligned} \quad (8.3.10)$$

тоді фазові траєкторії – це розв'язки рівняння

$$\frac{dz}{dy} = \frac{\lambda z - y(1 - y)}{z}. \quad (8.3.11)$$

Система (8.3.10) має дві нерухомі точки  $O(0, 0)$  і  $P(1, 0)$ .

Матриця Якобі системи (8.3.10) в околі точки  $O(0, 0)$  має вигляд

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

Власні числа матриці  $A$  визначаються за формулою

$$\mu_{1,2} = \frac{\lambda \pm \sqrt{\lambda^2 - 4}}{2}.$$

При  $\lambda \geq 2$  ця точка – нестійкий вузол, а при  $0 < \lambda < 2$  – нестійкий фокус. Останній випадок суперечить припущенню про невід'ємність функції  $y(\xi)$ , оскільки при русі навколо початку координат по траєкторії фокуса фазова точка обов'язково потраплятиме в область, де  $y(\xi) < 0$ . Тому залишається лише варіант, при якому  $\lambda \geq 2$ .

При  $\lambda < 2$  існують хвильові розв'язки, але вони не мають фізичного змісту, оскільки початок координат є фокусом.

Аналіз матриці Якобі в точці  $P(1, 0)$  показує, що ця нерухоміа точка є сідлом при будь-яких значеннях  $\lambda \geq 0$ . Траєкторії в фазовій площині  $(y, z)$  якісно зображені на рис. 8.4.

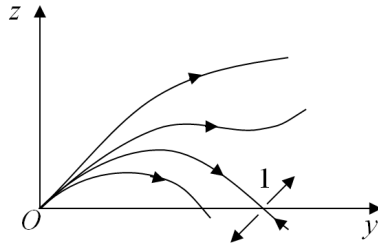


Рис. 8.4. Траєкторії розв'язків рівняння (8.3.11) (теж саме, що рівняння (8.3.8)) у фазовій площині  $(y, z)$  при  $\lambda > 2$

Нагадаємо, що, згідно з умовою (8.3.9), на фазовій площині  $(y, z)$  шукається така фазова траєкторія системи (8.3.10) (або рівняння (8.3.11)), вздовж якої  $0 \leq y(\xi) \leq 1$ .

Аналіз фазового портрета системи (8.3.10) показує, що існує єдина траєкторія, що володіє цією властивістю – це сепаратриса сідла точки  $P$ , що виходить з нестійкого вузла  $O$ . Всі інші фазові траєкторії необмежені за змінною  $y$  (рис. 8.4). Отже, при  $\lambda \geq 2$  існує єдина фазова траєкторія, що починається в точці  $O(0, 0)$  і рухається до точки  $P(1, 0)$  в смузі  $0 \leq y(\xi) \leq 1$ , причому  $y > 0$ , за винятком точок  $O$  і  $P$ . Це означає, що рівняння (8.3.6) має єдиний розв'язок  $u(x, t) = y(x + \lambda t)$ ,  $\lambda > 0$ ,  $\lambda = \text{const}$ , що є хвилею, яка біжить вліво, причому

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y(x + \lambda t) = 1, \quad \lim_{t \rightarrow -\infty} y(x + \lambda t) = 0.$$

На рис. 8.5 показано типовий вигляд біжучої хвилі (розв'язку  $y(\xi)$ ,  $\xi = x + \lambda t$ ,  $\lambda > 2$ ).

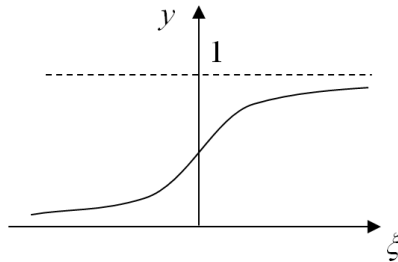


Рис. 8.5. Розв'язок рівняння Фішера–Колмогорова (8.3.6) типу біжучої хвилі  $(y(x + \lambda t))$ ,  $\lambda > 2$

Оскільки рівняння Фішера–Колмогорова у цьому випадку є інваріантним відносно зміни знака  $x$ , то поряд із хвилею, що рухається вліво, виникає хвиля, що рухається вправо ( $u(x, t) = y(x - \lambda t)$ ,  $\lambda > 0$ ,  $y(\infty) = 0$ ,  $y(-\infty) = 1$ ).

Для хвильового розв'язку  $y(x - \lambda t)$  рівняння (8.3.8) має вигляд

$$y'' + \lambda y' + y(1 - y) = 0,$$

а траєкторії на фазовій площині  $y, z = y'$  визначаються з рівняння

$$\frac{dz}{dy} = \frac{-\lambda z - y(1 - y)}{z}. \quad (8.3.12)$$

При цьому існує траєкторія, що йде від точки  $(1, 0)$  до точки  $(0, 0)$  і лежить в області  $y \geq 0$ ,  $y' \leq 0$ ,  $0 \leq y \leq 1 \forall \lambda \geq 2$  (рис. 8.6, *a*). На рис. 8.6, *б* зображено хвильовий розв'язок рівняння Фішера–Колмогорова

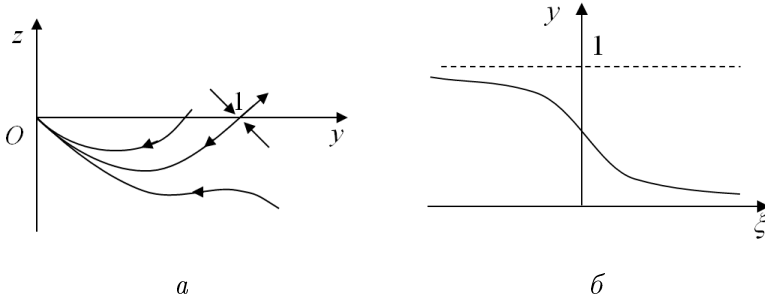


Рис. 8.6. Фазові траєкторії рівняння (8.3.11) для розв'язків типу біжучої хвилі

Розв'язок у часі типового рівняння Фішера–Колмогорова, що поєднує обидві хвилі, має вигляд, поданий на рис. 8.7.

Тобто якщо ми починаємо з початкових умов  $u(x, 0)$ , які дорівнюють нулю поза скінченною областю, то розв'язок  $u(x, t)$  стане двома біжучими фронтами, один з яких буде рухатися вліво, а інший – вправо і обидва зі швидкістю  $\lambda = 2$ . Зауважимо, що якщо  $u(x, 0) < 1$ , то вираз  $u(1 - u)$  приводить до того, що розв'язок збільшується до одиниці. Очевидно, що для будь-яких  $x$   $u(x, t) \rightarrow 1$  при  $t \rightarrow \infty$ .

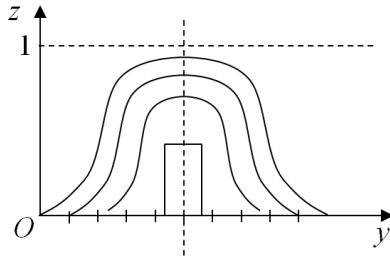


Рис. 8.7. Розв'язок рівняння (8.3.6) для різних моментів часу  $t_0 < t_1 < t_2 < t_3$

А.М. Колмогоров, І.Г. Петровський, М.С. Піскунов довели, що при

$$u(x, 0) = \begin{cases} 0, & x < 0, \\ 1, & x > 0, \end{cases} \quad u(x, 0) = \begin{cases} 1, & x \leq x_1, \\ h(x), & x_1 < x < x_2, \\ 0, & x \geq x_2, \end{cases} \quad (8.3.13)$$

де  $x_1, x_2$  – скінченні, а функція  $h(x)$  неперервна. Рівняння (8.3.6) має єдиний розв'язок, і цей розв'язок розвивається в розв'язок рівняння (8.3.8) типу біжучої хвилі зі швидкістю  $\lambda = \lambda_{\min}$ .

### 8.3.3. Асимптотична форма і стійкість хвильових розв'язків рівняння Фішера

Еволюція в часі відповідного початкового профілю  $u(x, 0)$  для рівняння (8.3.6) у розв'язок типу біжучої хвилі істотно залежить від початкових даних. Якщо вибрати  $u(x, 0)$  згідно з (8.3.13), то результатом еволюції буде хвиля зі швидкістю  $\lambda_{\min}$ .

Розглянемо рівняння (8.3.11) для фазових траєкторій. Позначимо

$$\varepsilon = \frac{1}{\lambda^2}, \quad \varphi = \lambda z \quad (8.3.14)$$

і, оскільки  $\lambda \geq \lambda_{\min} = 2$ , то  $\varepsilon \leq \varepsilon_{\max} = 0,25$ .

Рівняння (8.3.11) фазової площини в нових змінних набуде вигляду

$$\varepsilon \frac{d\varphi}{dy} = \frac{\varphi - y(1 - y)}{\varphi}. \quad (8.3.15)$$

Будемо шукати розв'язок рівняння (8.3.15) у формі

$$\varphi(y, \varepsilon) = g_0(y) + \varepsilon g_1(y) + \dots \quad (8.3.16)$$

Після підстановки (8.3.16) в (8.3.15) і прирівнювання членів при однакових степенях  $\varepsilon$  маємо:

$$\begin{aligned} \varepsilon^0 : \quad g_0(y) &= y(1 - y), \\ \varepsilon^1 : \quad g_1(y) &= g_0 \frac{dg_0}{dy} = y(1 - y)(1 - 2y), \\ \varepsilon^2 : \quad g_2(y) &= \frac{dg_0}{dy} g_1 + \frac{dg_1}{dy} g_0 = \frac{d}{dy}(y^2(1 - y)^2(1 - 2y)), \\ \dots & \dots \dots \end{aligned}$$

Звідси видно, що кожне наближення задовольняє граничні умови  $\forall \varepsilon$ . Тому ця задача не належить до задачі сингулярного збурення, хоча й маємо малий параметр  $\varepsilon$  при старшій похідній.

Тепер на основі (8.3.14), (8.3.16) можемо записати асимптотичний розклад для  $0 < \varepsilon \ll 1$  в термінах  $z$  і  $y$

$$\begin{aligned} z(y, \varepsilon) &= \varepsilon^{1/2} y(1 - y) + \varepsilon^{3/2} y(1 - y)(1 - 2y) + \quad (8.3.17) \\ &+ \varepsilon^{5/2} \frac{d}{dy}(y^2(1 - y)^2(1 - 2y)) + O(\varepsilon^{7/2}). \end{aligned}$$

Щоб одержати асимптотичний профіль хвилі при малих  $\varepsilon$ , піддамо розтягу окіл фронту хвилі. Для цього введемо змінні

$$y(\xi) = h(\eta), \quad \eta = \frac{\xi}{\lambda} = \varepsilon^{1/2} \xi, \quad \varepsilon = \frac{1}{\lambda^2}. \quad (8.3.18)$$

Оскільки множина розв'язків інваріантна відносно будь-якого зсуву вздовж осі  $\xi$ , то для визначеності вважатимемо, що  $y(\xi) \Big|_{\xi=0} = \frac{1}{2}$ . В нових змінних  $h, \eta$  рівняння (8.3.8) при  $\lambda > 0$  і граничні умови (8.3.9) запишуться у вигляді

$$\varepsilon \frac{d^2 h}{d\eta^2} - \frac{dh}{d\eta} + h(1 - h) = 0, \quad (8.3.19)$$

$$h(-\infty) = 0, \quad h(+\infty) = 1, \quad 0 < \varepsilon \leq \frac{1}{\lambda_{\min}^2} = 0,25.$$

Хоча  $\varepsilon$  є множником при старшій похідній, задача (8.3.19), як і задача (8.3.15), при  $\varepsilon \rightarrow 0$  не є задачею сингулярного збурення, оскільки розв'язок  $h(\eta)$ , що буде отриманий далі, істинний для всіх  $\eta$ .

Як і вище, розв'язок задачі (8.3.19) шукаємо у вигляді ряду за степенями  $\varepsilon$

$$h(\eta, \varepsilon) = h_0(\eta) + \varepsilon h_1(\eta) + \dots \quad (8.3.20)$$

Підставляючи (8.3.20) в (8.3.19) і прирівнюючи члени при однакових степенях  $\varepsilon$ , отримуємо:

$$\varepsilon^0 : \frac{dh_0}{d\eta} = h_0(1 - h_0), h_0(0) = \frac{1}{2} \Rightarrow h_0(\eta) = \left(1 + e^{-\eta}\right)^{-1},$$

$$\varepsilon^1 : \frac{dh_1}{d\eta} = (1 - 2h_0)h_1 = \frac{d^2 h_0}{d\eta^2}, h_1(0) = 0 \Rightarrow$$

$$h_1(\eta) = \frac{1}{e^\eta(1+e^{-\eta})^2} \ln \frac{4e^{-\eta}}{(1+e^{-\eta})^2}.$$

Асимптотичний розв'язок

$$y(\xi, \varepsilon) = \frac{1}{1 + e^{-\xi/\lambda}} \left[ 1 + \frac{1}{\lambda^2} \frac{e^{-\xi/\lambda}}{(1 + e^{-\xi/\lambda})^2} \ln \frac{4e^{-\xi/\lambda}}{(1 + e^{-\xi/\lambda})^2} \right] + O\left(\frac{1}{\lambda^4}\right). \quad (8.3.21)$$

Як видно з (8.3.21), асимптотична форма найменш точна при  $\lambda = \lambda_{\min} = 2$ , але розв'язок (8.3.21) збігається з розв'язком, що одержаний Фішером в [122], з точністю до декількох відсотків.

**Стійкість розв'язків типу біжучих хвиль.** Далі необхідно розглянути важливе питання про стійкість біжучих хвиль, оскільки хвиля є перехідним процесом від деякого початкового просторового розподілу популяційної густини до стійкого кінцевого результату. В деяких випадках цю задачу можна розглядати в лінійній постановці, провівши лінеаризацію вихідного рівняння з частинними похідними в околі автономного розв'язку, і далі вивчати поведінку розв'язку лінійної задачі при  $t \rightarrow \infty$ .

Вивчимо питання стійкості розв'язків рівняння (8.3.6) вигляду  $u(x, t) = y(x + \lambda t)$  з  $\lambda > \lambda_{\min} = 2$ , що задовольняють умови (8.3.9).

Відомо [51], що асимптотика за часом розв'язків рівняння Фішера дуже чутлива до поведінки початкових даних  $u(x, 0)$  при  $|x| \rightarrow \infty$ . Це означає, що розв'язки типу біжучих хвиль нестійкі

до малих збурень при  $|\xi| \rightarrow \infty$ . Але оскільки для практики важливі властивості розв'язків, що відбуваються в скінченних областях, то розглянемо стійкість хвиль у випадках, коли збурення дорівнюють нулю, зовні скінченної області, що включає в себе хвильовий фронт. Для цього класу збурень покажемо аналітично, що хвильові розв'язки стійкі. Цей факт важливий для моделювання хвиль на ЕОМ, оскільки при застосуванні числових методів беруть скінченні відрізки зміни незалежної змінної.

Численні приклади аналізу математичних моделей екологічних систем, що володіють хвильовими розв'язками, можна знайти в [17, 51, 69, 93].

Рівняння (8.3.6) в незалежних змінних  $\xi = x + \lambda t$  і  $t$  має вигляд

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) - \lambda \frac{\partial u}{\partial \xi} + \frac{\partial^2 u}{\partial \xi^2}. \quad (8.3.22)$$

Розглянемо  $\lambda \geq \lambda_{\min} = 2$  і позначимо через  $y_\lambda(\xi)$  – хвильовий розв'язок, що задовольняє (8.3.8) з граничними умовами (8.3.9).

Уведемо до розгляду мале збурення розв'язку  $y_\lambda(\xi)$ , тобто

$$u(\xi, t) = y_\lambda(\xi) + \varepsilon v(\xi, t), \quad 0 < \varepsilon \ll 1. \quad (8.3.23)$$

Підставивши (8.3.23) в (8.3.22) і прирівнявши члени першого порядку по  $\varepsilon$ , одержимо рівняння для  $v(\xi, t)$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = (1 - 2y_\lambda(\xi))v - \lambda \frac{\partial v}{\partial \xi} + \frac{\partial^2 v}{\partial \xi^2}. \quad (8.3.24)$$

Розв'язок  $y_\lambda(\xi)$  стійкий, якщо для  $v$  виконуються умови

$$\lim_{t \rightarrow \infty} v(\xi, t) = 0, \quad \text{або} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} v(\xi, t) = \text{const} \frac{dy_\lambda(\xi)}{d\xi}.$$

Стандартно шукаємо розв'язки рівняння (8.3.24) у вигляді

$$v(\xi, t) = g(\xi)e^{-\mu t}. \quad (8.3.25)$$

Підставляючи (8.3.25) у (8.3.24), одержуємо рівняння для  $g(\xi)$ :

$$g'' - \lambda g' + [\mu + 1 - 2y_\lambda(\xi)]g = 0. \quad (8.3.26)$$



Оскільки ми ввели обмеження, що  $v(\xi, t)$  відмінне від нуля тільки в скінченній області, то задача на власні значення для  $g(\xi)$  має граничні умови вигляду

$$g(L) = g(-L) = 0, \quad L > 0.$$

Уведемо до розгляду функцію  $h(\xi)$  за допомогою заміни

$$g(\xi) = h(\xi)e^{\frac{\lambda\xi}{2}},$$

при цьому одержимо задачу на власні значення

$$h'' + \left[ \mu - \left( 2y_\lambda(\xi) + \frac{\lambda^2}{4} - 1 \right) \right] h = 0, \quad h(\pm L) = 0, \quad (8.3.27)$$

де

$$2y_\lambda(\xi) + \frac{\lambda^2}{4} - 1 \geq 2y_\lambda(\xi) > 0,$$

оскільки  $\lambda \geq 2$   $y_\lambda(\xi) > 0$  у скінченній області  $-L \leq \xi \leq L$ .

Як відомо, в такому випадку всі власні числа  $\mu$  задачі (8.3.27) дійсні та додатні, тому  $v(\xi, t)$  в (8.3.25) при  $t \rightarrow \infty$  прямує до нуля.

Отже, хвильовий розв'язок  $y_\lambda(\xi)$  стійкий тільки відносно малих збурень у скінченній області, але для практичних задач цього достатньо.

Той факт, що хвилі стійкі до збурень у скінченній області, дає змогу зрозуміти, чому типовий експеримент із числового моделювання рівняння Фішера–Колмогорова приводить до стійкого хвильового фронту зі швидкістю  $\lambda = 2$ .

## 8.4. Огляд деяких інших моделей системи "реакція–дифузія"

### 8.4.1. Хвилі в узагальненій логістичній популяції

Узагальненою логістичною називають популяцію, в якій закон росту описується рівнянням

$$\frac{dN}{dt} = F(N),$$

де  $F(N)$  задовольняє умови  $F(0) = F(K) = 0$ ,  $F'(0) = \mu > 0$ ,  $F'(N) < F'(0) \forall N$ .

Поширення хвилі в узагальненій логістичній популяції описується рівнянням

$$\frac{\partial N}{\partial t} = F(N) + \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \quad (8.4.1)$$

де функція  $F(N)$  може бути узагальненою логістичною або типу Оллі.

Якщо ввести позначення

$$\frac{N}{K} = u, \quad \frac{x}{\sqrt{D}} = x', \quad F(N) = F(Ku) = \varphi(u),$$

то в позначеннях без штрихів (8.4.1) набуде вигляду

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \varphi(u). \quad (8.4.2)$$

Розв'язок (8.4.2) шукаємо у вигляді автотельної хвилі, що поширюються зі сталою швидкістю  $v$  справа наліво і не змінює своєї форми

$$u(x, t) = u(x + vt) = y(\xi), \quad \xi = x + vt,$$

тоді для  $y(\xi)$  з рівняння (8.4.2) маємо звичайне диференціальне рівняння

$$v \frac{dy}{d\xi} = \frac{d^2 y}{d\xi^2} + \varphi(y) \quad (8.4.3)$$

з граничними умовами

$$y(-\infty) = 0, \quad y(+\infty) = 1. \quad (8.4.4)$$

Рівняння (8.4.3) можна переписати у вигляді системи рівнянь першого порядку

$$\begin{aligned} \frac{dy}{d\xi} &= p, \\ \frac{dp}{d\xi} &= vp - \varphi(y). \end{aligned} \quad (8.4.5)$$

Точки рівноваги системи (8.4.5) – це  $O(0, 0)$ ,  $P(1, 0)$ . Лінеаризовані рівняння в околі точки рівноваги  $(y^*, 0)$ , де  $y^* = 0$ , або

$y^* = 1$  мають вигляд

$$\begin{aligned}\frac{dy}{d\xi} &= p, \\ \frac{dp}{d\xi} &= vp - \varphi'(y^*)y.\end{aligned}\tag{8.4.6}$$

Характеристичне рівняння системи (8.4.6)

$$\mu^2 - v\mu + \varphi'(y^*) = 0$$

має корені

$$\mu_{1,2} = \frac{1}{2} \left( v \pm \sqrt{D} \right), \quad D = v^2 - 4\varphi'(y^*).$$

Тому точка  $O(0, 0)$  при  $D > 0$ ,  $v > 0$  – нестійкий вузол, а при  $D < 0$ ,  $v > 0$  – нестійкий фокус. Але точка рівноваги  $O(0, 0)$  не може бути фокусом, бо тоді спіралі будуть заходити у від’ємну область значень  $N$  чи  $u$ . Таким чином, точка  $O(0, 0)$  – вузол і  $v > 2\sqrt{\varphi'(0)}$ .

Точка  $P$ , оскільки  $y^* = 1$  і  $\mu_1 \cdot \mu_2 = \varphi'(1) < 0$  є сідловою. Через сідлову точку проходить лише дві траєкторії (сепаратриси). І, як показано в [49], лише одна з них проходить через точку  $O$  (рис. 8.4).

Отже, для  $v > 2\sqrt{\varphi'(0)}$  існує єдина траєкторія, яка виходить з точки  $O(0, 0)$  і входить у точку  $P(1, 0)$ . Відповідний їй розв’язок описує хвилю  $u(x + vt)$ , що поширюється справа наліво зі швидкістю  $v$ .

Розв’язок  $y(\xi) = u(x + vt)$  єдиний із точністю до перетворення зсуву: якщо  $y(\xi)$  – розв’язок, то розв’язком буде і  $y(\xi + \xi_0)$ , де  $\xi_0 = \text{const}$ .

#### 8.4.2. Хвиля в логістичній популяції з таксисом

Моделі реакції–дифузії описують просторову еволюцію популяцій у припущенні, що рух у просторі абсолютно випадковий (будь-який напрям руху рівноймовірний, броунівський рух). Але в деяких випадках таке припущення нереалістичне. Часто індивідууми популяції реагують на деякий сигнал і напрям їх переміщення в просторі залежить від цього сигналу. Такий рух, що

викликаний дією зовнішнього сигналу, називається таксисом (від грецького *taxis* – порядок, розміщення за порядком). Якщо напрямок руху моделюється під дією хімічних речовин, то цей процес називається хемотаксисом. Варто зауважити, що, на відміну від дифузії, хемотаксис виключає рух вгору по градієнту концентрації. Це може бути, наприклад, напрямом збільшення концентрації їжі, або напрямом зменшення шкідливої речовини.

Хемотаксис важливий не тільки в екології комах і тварин, він відіграє значну роль у біологічних процесах. Наприклад, при потрапленні бактерії в організм, її атакують клітини, що рухаються до джерела зараження за рахунок хемотаксису. Лейкоцити рухаються в крові в напрямках джерела запалення. Багато прикладів з таксисом можна знайти в [17, 49, 51].

Припустимо, що особини в деякому ареалі переміщуються в певному напрямку зі швидкістю  $w$  і напрямком збігається з напрямком руху хвилі (зліва направо, тобто  $w < 0$ ), тоді рівняння динаміки популяції має вигляд [49]

$$\frac{\partial N}{\partial t} - w \frac{\partial N}{\partial x} = D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + F(N), \quad (8.4.7)$$

де  $F(N)$  – функція локального росту узагальненої логістичної популяції. Якщо виконати заміни змінних

$$\frac{N}{K} = u, \quad \varphi(u) = \frac{F(Ku)}{D}, \quad \nu = \frac{\lambda}{D}, \quad \theta = \frac{\omega}{D}, \quad \xi = x + \lambda t,$$

то рівняння (8.4.7) можна звести до системи

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\xi} &= p, \\ \frac{dp}{d\xi} &= (\nu - \theta)p - \varphi(u). \end{aligned} \quad (8.4.8)$$

Систему (8.4.8) можна вивчати методом фазової площини аналогічно системі (8.3.10) (більш детальне ознайомлення із цими дослідженнями є в [49]).

### 8.4.3. Хвильові розв'язки в розподіленій системі "хижак–жертва"

Розглянемо просторову модель хижак–жертва з урахуванням внутрішньовидової конкуренції жертв

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= au \left(1 - \frac{u}{k}\right) - buv + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= cvv - dv + D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2},\end{aligned}\tag{8.4.9}$$

де  $u(x, t)$ ,  $v(x, t)$  – щільність популяції жертв та хижаків у точці з координатою  $x$  у момент часу  $t$ ,  $x \in R$ ,  $t > 0$ ,  $D_1$ ,  $D_2$  – величини коефіцієнтів дифузії жертв і хижаків відповідно.

Якщо ввести нові змінні

$$u' = \frac{u}{k}, \quad v' = \frac{bv}{a}, \quad t' = at, \quad x' = \sqrt{\frac{a}{D_2}}x$$

і позначення

$$D = \frac{D_1}{D_2}, \quad \alpha = \frac{ck}{a}, \quad \beta = \frac{D}{ck},$$

то система (8.4.9) набуде вигляду

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= u(1 - u - v) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \alpha v(u - \beta) + \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}.\end{aligned}\tag{8.4.10}$$

Будемо розшукувати розв'язки системи (8.4.10) у вигляді біжучих хвиль. Для цього вважатимемо, що  $u(x, t) = U(\xi)$ ,  $v(x, t) = V(\xi)$ ,  $\xi = x + \lambda t$ ,  $\lambda > 0$ . Тоді система (8.4.10) перейде в систему звичайних диференціальних рівнянь вигляду

$$\begin{aligned}\frac{dU}{d\xi} &= U(1 - U - V) + D \frac{d^2 U}{d\xi^2}, \\ c \frac{dV}{d\xi} &= \alpha V(U - \beta) + \frac{d^2 V}{d\xi^2}.\end{aligned}\tag{8.4.11}$$

Система (8.4.11) зводиться до системи чотирьох рівнянь першого порядку, яку знову можна вивчати методом фазової площини. Більш детальне вивчення цієї системи наведено в [17].

Відповідна локальна система вивчалася в розділі 3.

#### 8.4.4. Приклади інших моделей реакції з дифузією

У підручнику з математичної біології [51], а також у монографії [93] розглядаються моделі реакція-дифузія у випадку, коли коефіцієнт дифузії  $D$  залежить від чисельності популяції  $u$ .

В одновимірному випадку такі моделі мають вигляд

$$\frac{\partial u}{\partial t} = F(u) + \frac{\partial}{\partial x} \left( D(u) \frac{\partial u}{\partial x} \right), \quad (8.4.12)$$

де, як правило,  $D(u) = D_0 u^m$ ,  $D_0, m = \text{const}$ . Функція  $F(u)$  має два нульових стани:  $u = 0$ ,  $u = 1$ , наприклад  $F(u) = ku^p(1 - u^q)$ , де  $p, q$  – додатні сталі. Тобто розглядаються рівняння

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u^p(1 - u^q) + \frac{\partial}{\partial x} \left( u^m \frac{\partial u}{\partial x} \right). \quad (8.4.13)$$

Припустивши, що  $m = 0$ ,  $p = 1$  (в цьому випадку можна знайти точний розв'язок), одержуємо рівняння

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u^q) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad q > 0, \quad (8.4.14)$$

розв'язок якого відшукується у вигляді біжучої хвилі у формі

$$u(x, t) = y(\xi), \quad \xi = x - \lambda t, \quad y = (-\infty) = 1, \quad y(\infty) = 0,$$

де  $\lambda > 0$  – швидкість хвилі, яку ми повинні визначити.

Для  $y(\xi)$  одержуємо диференціальне рівняння

$$L(y) \equiv y'' + \lambda y' + y(1 - y^q) = 0,$$

розв'язок якого відшукують у вигляді

$$y(\xi) = \frac{1}{(1 + ae^{b\xi})^s}, \quad \xi = x - \lambda t.$$

У [51] встановлено, що розв'язок, який задовольняє умови  $y(-\infty) = 1$ ,  $y(\infty) = 0$ , одержується при

$$s = \frac{2}{q}, \quad b = \frac{q}{(2(q+2))^{\frac{1}{2}}}, \quad \lambda = \frac{q+4}{(2(q+2))^{\frac{1}{2}}}.$$

Інший клас точних розв'язків рівняння (8.4.13) можна знайти при  $m = 0$ ,  $p = q + 1$  і  $q > 0$ , тобто для рівняння [51]

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u^{q+1}(1 - u^q) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

Більш цікавий випадок рівняння (8.4.13) маємо тоді, коли  $p = q = 1$ ,  $m = 1$ . При цьому рівняння (8.4.13) набуває вигляду

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + \frac{\partial}{\partial x} \left( u \frac{\partial u}{\partial x} \right). \quad (8.4.15)$$

Це нетривіальний приклад росту популяції з дифузиею, що залежить від щільності. Фізичний зміст полягає в тому, що популяція при збільшенні чисельності швидше розповсюджується в області з більш низькою щільністю.

Розв'язок (8.4.15) відшуковують у вигляді біжучої хвилі  $u(x, t) = y(\xi)$ ,  $\xi = x - \lambda t$ . Для  $y(\xi)$  одержуємо диференціальне рівняння вигляду

$$(yy')' + \lambda y' + y(1 - y) = 0.$$

На фазовій площині  $y, y'$  маємо систему

$$\begin{aligned} y' &= z, \\ yz' &= -\lambda z - z^2 - y(1 - y). \end{aligned}$$

Нас цікавлять хвильові розв'язки, для яких  $y(-\infty) = 1$ ,  $y(\infty) = 0$  (припускаємо, що  $y'(\xi) < 0$ ). Для другого рівняння в точці  $y = 0$  маємо сингулярність. Щоб позбутися її, введемо нову змінну  $\eta$ .

$$y \frac{d}{d\xi} = \frac{d}{d\eta} \Rightarrow \frac{dy}{d\eta} = yz, \quad \frac{dz}{d\eta} = -cz - z^2 - y(1 - y). \quad (8.4.16)$$

Тепер сингулярності немає і систему (8.4.16) можна вивчати методами фазової площини.

Стаціонарними точками на площині  $y, z = y'$  є точка  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, -\lambda)$ . Лінійний аналіз в околі  $(1, 0)$ ,  $(0, -\lambda)$  показує, що ці особливі точки мають тип сідло, тоді як точка  $(0, 0)$  – стійкий вузол.

Більш детальний аналіз сепаратрис і фазових траєкторій [49, 51, 93] показує, що біжучі хвилі існують при  $\lambda \geq \lambda_{\min} = \frac{1}{\sqrt{2}}$ .

Фазові траєкторії та біжучі хвилі зображені на рис. 8.8. Біжучі хвилі при  $\lambda = \lambda_{\min}$  та  $\lambda > \lambda_{\min}$  мають різні властивості.

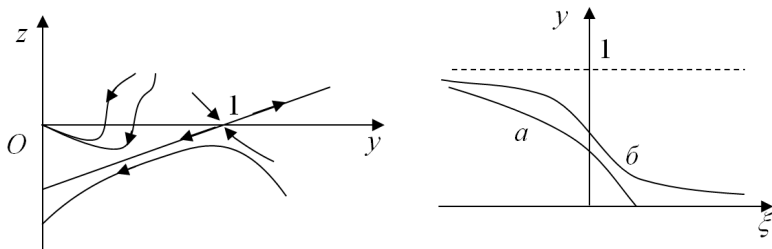


Рис. 8.8. Якісна поведінка фазових траєкторій рівняння (8.4.16)  
 $a - \lambda = \lambda_{\min}$ ,  $b - \lambda > \lambda_{\min}$  та відповідні їм біжучі хвилі

Розглянемо ще рівняння реакція–дифузія (8.3.5) для популяції типу Оллі.

Досі функції  $F(u)$  мали лише дві точки рівноваги. Але функції  $F(u)$  часто мають три і більше точок рівноваги. На рис. 8.9 наведено приклад функції  $F(u)$ , для якої рівняння (8.4.16) має чотири стаціонарних стани. Хвильові явища, зв'язані з такими  $F(u)$ , значно відрізняються від розглянутих вище.

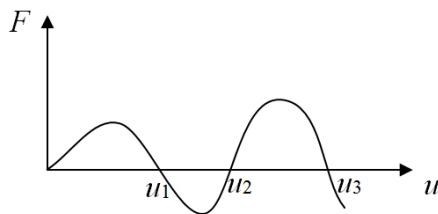


Рис. 8.9. Графік функції  $F(u)$ , для якої рівняння (8.4.16) має чотири стаціонарних стани.

Будемо шукати хвильові розв'язки звичним способом: задамо  $u(x, t) = y(\xi)$ ,  $\xi = x - \lambda t$ . Тоді для  $y(\xi)$  маємо рівняння

$$y'' + \lambda y' + F(y) = 0.$$



На фазовій площині  $(y, y')$  отримуємо систему

$$\begin{aligned} y' &= z, \\ z' &= -\lambda z - F(y), \end{aligned}$$

яка має чотири особливих точки:  $(0, 0)$ ,  $(u_1, 0)$ ,  $(u_2, 0)$ ,  $(u_3, 0)$ .

Лінеаризація в околі точок спокою  $(u_i, 0)$  дає систему

$$\begin{aligned} \frac{d(y - u_i)}{dt} &= z, \\ \frac{dz}{dt} &= -\lambda z - F'(u_i)(y - u_i). \end{aligned}$$

Звідси одержуємо класифікацію особливих точок

$$\begin{aligned} (0, 0) : F(0) > 0 &\Rightarrow \text{стійкий} \begin{cases} \text{фокус, } \lambda^2 < 4F'(0), \lambda > 0, \\ \text{вузол, } \lambda^2 > 4F'(0), \lambda > 0, \end{cases} \\ (u_2, 0) : F'(u_2) > 0 &\Rightarrow \text{стійкий} \begin{cases} \text{фокус, } \lambda^2 < 4F'(u_2), \lambda > 0, \\ \text{вузол, } \lambda^2 > 4F'(u_2), \lambda > 0, \end{cases} \\ (u_i, 0) : F'(u_i) < 0 &\Rightarrow \text{сідло для всіх } \lambda, i = 1, 3. \end{aligned}$$

Якщо  $\lambda < 0$ , то точки  $(0, 0)$  і  $(u_2, 0)$  нестійкі, тип особливих точок той самий.

Повний аналіз існування розв'язків типу біжучих хвиль для різних  $\lambda$  громіздкий. Ми лише зауважимо, що якщо розглянути  $0 \leq u \leq u_1$ , то ця область при  $\lambda^2 \geq 4 \max(F'(0), F'(u_2))$  включає в себе стійкий вузол на початку координат і сідло в точці  $y = u_1$  (див. рис. 8.4). Тому логічно припустити, що існує хвиля, яка іде від  $y(-\infty) = u_1$  до  $y(\infty) = 0$ , і швидкість хвилі  $\lambda \geq 2\sqrt{F'(0)}$ . Аналогічно в областях  $u_1 \leq y \leq u_2$ ,  $u_2 \leq y \leq u_3$  існують інші розв'язки типу біжучої хвилі (рис. 8.10). При зміні  $\lambda$  з'являються й інші можливі зв'язки між особливими точками.

Більш детально із хвильовими ефектами в популяціях типу Оллі можна ознайомитися в [49, 93].

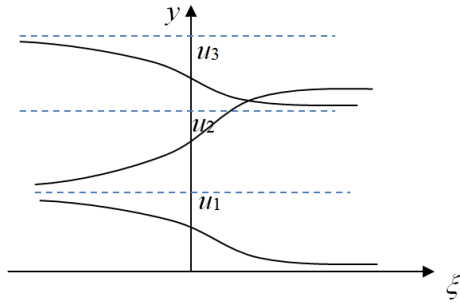


Рис. 8.10. Можливі хвильові фронти в областях  $0 < y < u_1$ ,  
 $u_1 < y < u_2$ ,  $u_2 < y < u_3$

Поза нашим розглядом залишаються системи реакція–дифузія в обмеженій області. Метод біжучих хвиль дає можливість знаходити розв’язки рівнянь реакція–дифузія в необмежених областях зміни просторової змінної  $x$ . Якщо реакція–дифузія відбувається в обмеженій області, то необхідно задавати крайові умови і займатися розв’язуванням крайових задач. Часто для таких задач відшукують просторово однорідні та просторово неоднорідні стаціонарні розв’язки і вивчають їх стійкість. Приклади таких задач можна знайти в [17].

## 8.5. Задачі для самостійної роботи

### 8.1. Розглянути безрозмірне рівняння реакції з дифузією

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u^2(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

Отримати звичайне диференціальне рівняння для знаходження розв’язків типу біжучої хвилі, враховуючи те, що  $u(x, t) = y(\xi)$ ,  $\xi = x - \lambda t$ .

Звести це рівняння до системи рівнянь на фазовій площині  $(y, z)$  де  $z = y'$ . Побудувати фазовий портрет.

Увівши змінні  $y(\xi) = h(\eta)$ ,  $\eta = \frac{\xi}{\lambda} k \sqrt{\varepsilon} \xi$ , отримати асимптотичний розклад для  $h(\eta)$ .

### 8.2. Показати, що для рівняння реакція–дифузія

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u^{q+1}(1 - u^q) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2},$$

де  $q > 0$ , існує точний хвильовий розв'язок. Для цього відшукайте розв'язок у вигляді

$$u(x, t) = y(\xi) = \frac{1}{(1 + ae^{b\xi})^s}, \quad \xi = x - \lambda t,$$

де  $\lambda$  – швидкість хвилі;  $a, b, s$  – додатні сталі.

**8.3.** Знайти розв'язок типу біжучої хвилі для нелінійного рівняння

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( u \frac{\partial u}{\partial x} \right).$$

**8.4.** Рівняння реакція–дифузія з урахуванням впливу нелінійної конвенції має вигляд

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial h(u)}{\partial x} = F(u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2},$$

де  $h(u)$  – задана функція,  $F(u)$  – логістична функція.

В простому випадку, коли  $h(u) = ku$ ,  $k < 0$ , рівняння набуває вигляду

$$\frac{\partial u}{\partial t} + ku \frac{\partial u}{\partial x} = u(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

Для цього рівняння знайти розв'язки типу біжучої хвилі, а саме  $u(x, t) = y(\xi)$ ,  $\xi = x - \lambda t$ .

Побудувати звичайне диференціальне рівняння з початковими умовами

$$\lim_{\xi \rightarrow \infty} y(\xi) = 0, \quad \lim_{\xi \rightarrow -\infty} y(\xi) = 1.$$

Виконати лінійний аналіз методом фазової площини, показати, що при  $\lambda \geq 2$  існують розв'язки з біжучою хвилею.

**8.5.** Розглянути задачу поширення біжучої хвилі в логістичній популяції, в якій функція локального росту має вигляд

$$F(N) = rN \left( 1 - \left( \frac{N}{k} \right)^\gamma \right), \quad \gamma > 0.$$

Знайти форму хвилі  $u(\xi)$ ,  $\xi = x + \lambda t$ , де  $u(-\infty) = 0$ ,  $u(+\infty) = 1$ . Розмістити хвилю так, щоб  $u(x) = \frac{1}{2}$  при  $x = 0$ . Побудувати залежність  $u(x)$  при різних  $\gamma$ .

Література: [17, 35, 49, 51, 69, 70, 78, 84, 93, 97, 103].

*З кожним десятиліттям методи,  
які використовують математику,  
дедалі частіше й ефективніше будуть  
застосовуватися для вивчення явищ  
та процесів, що відбуваються  
в людському суспільстві.*

Микита Моїсєєв

## **Розділ 9. Математичне моделювання еколого-економічних систем**

### **9.1. Основні елементи еколого-економічних систем**

#### **9.1.1. Екологічні проблеми, зумовлені антропогенною дією**

Економічний розвиток людства до середини ХХ ст. повністю ігнорував закони біосфери. Економіка виходила з умови необмеженості природних ресурсів і не враховувала екологізацію факторів. Але таке існування було можливим, поки економічне зростання через ще не високі обсяги виробництва і можливості саморегуляції біосфери не викликали глобальних економічних змін.

Практично до початку ХХ ст. біосфера відновлювала навколишнє середовище за своїми показниками. Але після другої світової війни помітно збільшився антропогенний вплив на природні екосистеми в результаті колосального розвитку виробничих сил, зростання виробництва (за 1950-2000 рр. приблизно в 6 разів). Цивілізація перевищила допустимі екологічні межі дії на природу. Ці процеси привели до того, що нині система природи й суспільства стала крихкою і балансує на грані, за якою неминуча катастрофа. Оскільки зміни стали глобальними, то від характеру взаємодії суспільства й природи стала залежати доля всього людства. Тільки в останні роки прийшло усвідомлення того, що без адаптації економічного розвитку до природних закономірностей людство очікує катастрофа. Саме сьогодні, як ніколи раніше, людство потребує захисту від глобальної екологічної кризи, яка загрожує існуванню самого життя на Землі.

Одним із перших усвідомив цю нову реальність великий вчений В. І. Вернадський. Він підкреслював, що людство стало потужною геологічною силою, здатною здійснити глобальні зміни на планеті. Серед цих змін найбільш актуальні: зміна клімату, забруднення повітряного басейну, руйнування озонового шару, виснаження запасів прісної води, забруднення гідросфери суші та вод світового океану, забруднення та ерозія ґрунтів, виснаження природних ресурсів, знищення лісів, зубожіння біологічного різноманіття, техногенні катастрофи, стихійні біди та ін.

У зв'язку із цим біосфера як область існування перетворюється в ноосферу, сферу Розуму. Ноосфера, за Вернадським, – це такий стан біосфери, в якій повинен проявлятися розум і спрямована діяльність людини. З теорії ноосфери Вернадського випливає важливий принцип сумісної коеволуції суспільства й природи, необхідність гармонічного розвитку людства й біосфери.

### **9.1.2. Поняття еколого-економічної системи**

Тривалий період у новітній історії науки про виробничі процеси та природні системи (економіка й екологія) розвивались незалежно одна від одної, розробляючи свій апарат дослідження. У 70-х роках стало зрозумілим, що не можна розглядати економіку окремо від екології, а необхідно забезпечити екологічно орієнтований ріст економіки. Для переходу до нової економіки потрібно економічну систему замінити еколого-економічною.

Взаємодія людського суспільства і природного середовища повинна вивчатись у рамках єдиної еколого-економічної системи. Виникла необхідність досліджувати економічну та екологічну системи як цілісну еколого-економічну систему, оскільки вона володіє новими емерджентними властивостями, що не зводяться до суми властивостей елементів системи.

Під *еколого-економічною системою* розуміють інтеграцію економіки й екології, що являє собою взаємопов'язане спільне функціонування економічної й екологічної систем. Еколого-економічна система – це процес діалектичної взаємодії двох підсистем, економічної та екологічної, з метою збереження і відтворення природи, забезпечення економічного потенціалу.

Основна властивість еколого-економічної системи – зрівноваженість, збалансованість її природної і виробничої систем. Головною функцією еколого-економічної системи є взаємопідтримка структури і функцій цих підсистем, тобто дотримання таких рівнів обміну, при яких забезпечується нормальне відтворення всіх елементів системи. Еколого-економічна система сприяє раціональному використанню природного ресурсного потенціалу з метою збереження та розвитку екосистем у процесі виробничо-господарської діяльності. Розв'язування задач раціонального використання природних ресурсів привело до необхідності розробки методів управління еколого-економічними системами.

Гуманізація економіки через зрівноваження її з природою і збереження оптимальних умов існування робить еколого-економічну систему головною формою розвитку суспільства. Розвиток еколого-економічної системи вимагає ефективного управління, при якому всі елементи системи розвиваються збалансовано. Розвиток економіки та економічне зростання має відбуватися в межах допустимих можливостей природного середовища.

### **9.1.3. Концепція стійкого розвитку**

Усвідомлення втрати біосферою її стійкості та пов'язана із цим загроза існування людства зумовили розробку у 80-х роках концепції стійкого (сталого) розвитку. Термін «стійкий розвиток» уведений в 1992 р. екологами. Нині ця концепція прийнята як стратегія світового розвитку. Сстійкий розвиток став відповіддю на глобальні виклики, що виникли в результаті виснаження ресурсного потенціалу планети і забруднення навколишнього середовища. Сстійкий розвиток продемонстрував необхідність формування нової економічної системи, основною рисою якої повинно бути врахування екологічних факторів. Розвиток економіки має відбуватися в межах допустимих можливостей природного середовища.

*Сстійкий розвиток* – це такий стан еколого-економічної системи при якому всі елементи збалансовані й розвиваються без шкоди один для одного, тобто забезпечується відповідність характеру розвитку суспільства і стану природного середовища. Сстій-

кість еколого-економічної системи проявляється як її здатність до самозбереження в результаті розвитку.

Згідно з екологічним підходом, стійкий розвиток – це такий розвиток, який не виводить глобальну цивілізацію за межі біологічної ємкості біосфери і не викликає в біосфері процесів руйнування й деградації. Продовження деградації біосфери неминуче призведе до екологічної катастрофи.

Термін "стійкий розвиток" необхідно трактувати як розробку і реалізацію стратегії суспільства для досягнення стану рівноваги. *Стійкий розвиток* – це нова модель взаємодії людей із природою, новий спосіб життя, мислення, культури. Для виживання Homo sapiens потрібна нова філософія, політика, моральні імперативи. Концепція стійкого розвитку є одним з яскравих прикладів системного підходу до розробки теорій розвитку цивілізації.

У розвитку еколого-економічної системи (як і в інших) можна простежити існування множини траєкторій поведінки, які зумовлені наслідками прийнятих рішень, а також рядом зовнішніх об'єктивних умов. З можливих варіантів на практиці реалізується тільки один.

Основна задача еколого-економічного дослідження – реалізація й розробка механізму забезпечення стратегії стійкого розвитку. Одним з основних принципів концепції екологічної стійкості економіки є поєднання соціально-економічного і екологічного розвитку суспільства при умові раціонального використання природних ресурсів.

#### **9.1.4. Проблеми математичного моделювання еколого-економічних систем**

Ясно, що здійснити кількісний аналіз наслідків антропогенної діяльності неможливо без використання математичних моделей і комп'ютерів (натурний експеримент може бути надто дорогим, небезпечним або взагалі неможливим). Тому чимраз більшої актуальності набувають економічні моделі, що враховують екологічний фактор. Щоб координувати економічну активність для збереження умов життя на планеті, потрібно створювати нові класи моделей.

Складність математичного моделювання еколого-економічних систем пояснюється складністю об'єктів моделювання, який включає цілий ряд природних виробничих і біологічних процесів. Важливим завданням аналізу еколого-економічних систем є визначення взаємозв'язків між параметрами виробничих процесів і змінами в навколишньому середовищі.

Принциповою проблемою еколого-економічного моделювання є проблема інформаційного забезпечення. Ця проблема приводить до створення систем моніторингу – систем спостереження та контролю за навколишнім середовищем. Труднощі, що виникають окремо при моделюванні економічних і екологічних систем багатократно зростають у випадку побудови еколого-економічних систем. У зв'язку з цим реалізується поетапний перехід від моделей математичної економіки та математичної екології до еколого-економічних моделей.

Тому на сьогодні маємо два основних напрямки побудови математичних моделей еколого-економічних систем:

- врахування екологічного фактору в економіко-математичних моделях,
- врахування виробничого фактору в моделях екосистем.

Прикладом моделі еколого-економічної системи першого напрямку є модель В. Леонт'єва і Дж. Форда, модифікація статичної моделі міжгалузевого балансу. За допомогою цієї моделі можна описати потік забруднень у навколишньому середовищі, властивий кожному виду виробництва. В цю схему включені потоки забруднення речовин різних типів, що виникають у виробничих галузях. Описана методика дозволяє провести аналіз прямої й непрямої дії галузей і об'єктів топливно-енергетичних комплексів на навколишнє середовище. Прикладами моделей другого напрямку є моделі “збору врожаю”, які розглядалися в розділах 2,3.

Розрізняють еколого-економічні моделі трьох типів: балансові, оптимізаційні та імітаційні. Модель Леонт'єва–Форда належить до балансових моделей, модель оптимального збору врожаю – до оптимізаційних, модель Дж. Форрестера світової динаміки – до імітаційних.

Модель Форрестера була першою глобальною моделлю, що дозволяє досліджувати поведінку складних структур взаємо-



пов'язаних змінних, світові тенденції, виявляти перспективи розвитку та проблеми, що ведуть до кризи.

Модель складається з 5-ти рівнів: народонаселення, промислове виробництво, сільськогосподарське виробництво, природний ресурс, стан природного середовища – і являє собою систему диференціальних рівнянь.

Для вивчення природного середовища потрібний такий метод моделювання, який би давав можливість врахувати величезну кількість взаємопов'язаних змінних і дозволив би об'єднати дані багатьох різних дисциплін. Окрім цього, треба вивчати не окремі елементи, а їх взаємодію.

Одними з визнаних методів пізнання закономірностей розвитку суспільства й природи є системний підхід. Системний підхід – це якісно більш високий, порівняно з вузько направленим, метод наукового пізнання, оскільки він базується на пізнанні загального. Основи системного аналізу процесів взаємодії суспільства й природи закладені В. Вернадським. Найбільші дослідження, зроблені Вернадським у галузі природничих наук, опирались на методологію системного підходу при вивченні еволюції розвитку природи й суспільства. Поняття еколого-економічної системи дає можливість здійснити системний підхід при дослідженні проблеми взаємодії виробничої діяльності з навколишнім середовищем.

Якщо для обробки математичних об'єктів, представлення результатів використовується комп'ютер, то моделювання називається комп'ютерним, або комп'ютерно-орієнтованим. Комп'ютерне моделювання широко використовується в математичному моделюванні процесів і явищ.

Для вивчення еколого-економічних систем потрібний такий метод моделювання, який би давав можливість урахувати величезну кількість взаємопов'язаних змінних і об'єднати різноманітні дані. До того ж потрібно вивчати не окремі елементи, а їх взаємодію. Комп'ютерні технології дозволяють це здійснити.

Математичне моделювання разом із сучасною обчислювальною технікою робить реальним обчислювальний експеримент, який дозволяє проводити серію обчислювальних експериментів – тим самим досліджувати властивості об'єкта, перевіряти припущення, програвати різноманітні сценарії, прогнозувати поведінку

об'єкта, отримувати кількісний прогноз наслідків прийняття різних альтернативних рішень. Вивчення поведінки моделі допомагає знайти шляхи досягнення оптимального результату на моделі.

Отже, актуальність еколого-економічного моделювання вимагає математичних досліджень, оскільки абстрагування від реальних еколого-економічних систем до їх математичних моделей і, навпаки, перехід від якісного аналізу моделей до висновків про реальні еколого-економічні системи – один з найбільш ефективних методів вивчення еколого-економічних процесів. Створення засобів моделювання та аналізу еколого-економічної взаємодії і сталого розвитку є однією з найголовніших задач сьогодення.

Очевидно, що модельний аналіз має не тільки наукову, а й значну практичну цінність. Наприклад, користуючись моделями еколого-економічного балансу, можна впроваджувати ринкові механізми екологізації виробництва, виробляти правильну еколого-економічну політику для забезпечення сталого розвитку. Створення засобів моделювання та аналізу процесів еколого-економічних систем є однією з найголовніших задач.

Підсумовуючи сказане, можна резюмувати, що основне завдання еколого-економічного моделювання полягає в тому, щоб навчитись описувати динаміку екосистем в умовах антропогенного впливу за допомогою методів математичного моделювання.

## **9.2. Міжгалузеві еколого-економічні балансові моделі**

### **9.2.1. Міжгалузеві балансові моделі**

Ефективне функціонування економіки передбачає наявність балансу між окремими галузями. Кожна галузь при цьому виступає двояко: з одного боку, як виробник продукції, з іншого – як споживач продукції, виробленої іншими галузями.

Розробка моделей міжгалузевих балансу належить одному з найвидатніших учених ХХ ст., лауреату Нобелівської премії за 1972 р. Василю Леонт'єву. В працях Леонт'єва модель міжгалузевих балансу з'явилася в 1936 р. Вона будується за таких припущень:

- економічна система (економіка країни) представлена сукупністю  $n$  галузей і в кожній галузі існує єдина технологія výro-

бництва. Такі галузі називаються "чистими" (наприклад, чистими галузями є машинобудування, енергетика, сільське господарство, тощо);

- кожна галузь виробляє єдиний однорідний продукт і не допускається заміщення у виробництві одних видів продукції іншими;
- вся вироблена валова продукція поділяється на проміжну та кінцеву;
- норми виробничих затрат не залежать від обсягу виготовленої продукції.

Міжгалузеві баланси, залежно від одиниць вимірювання економічних показників, можна будувати в натуральній ( $m^3$ , тони, штуки тощо), натурально-вартісній та вартісній формах. Розглянемо міжгалузевий баланс у вартісній формі.

Розподіл продукції кожного економічного агента в міжгалузевому балансі країни можна описати рівнянням

$$x_i = \sum_{j=1}^n x_{ij} + y_i, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (9.2.1)$$

де  $x_i$  – валова продукція, вироблена  $i$ -ю галуззю;  $x_{ij}$  – кількість продукції  $i$ -ї галузі, яка споживається  $j$ -ю галуззю за певний період часу (наприклад, за рік), тобто рядок  $x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{in}$  описує поставки  $i$ -ї галузі всім галузям економіки, так що  $\sum_{j=1}^n x_{ij}$  – це продукція виробничого споживання (проміжна продукція);  $y_i$  – кінцева продукція  $i$ -ї галузі, тобто продукція невиробничого споживання, яка включає в себе приріст запасів, особисте споживання населення, витрати на утримання державного апарату, оборону, освіту тощо.

Аналізуючи балансові таблиці, Леонт'єв показав, що коли не змінюється технологія виробництва, то можна так розбити виробників продукції на галузі, що відношення

$$\frac{x_{ij}}{x_j} = a_{ij}, \quad i = 1, 2, \dots, n, j = 1, 2, \dots, n, \quad (9.2.2)$$

можуть бути оцінені статистично і з достатньою точністю залишаються постійними (слабко залежать від часу), незважаючи на те, що самі величини  $x_{ij}$ ,  $x_j$  можуть по-різному змінюватися в часі.

Варто зауважити, що сталість коефіцієнтів  $a_{ij}$  зберігається лише при грубій класифікації галузей. У США після другої світової війни під керівництвом Леонтьєва була складена балансова таблиця, що містить 400 галузей економіки. Практика показує, що коли кількість галузей у балансі перевищує тисячу, то співвідношення (9.2.2) перестають бути стійкими. Причина такого явища ще невідома.

Значення  $a_{ij}$  називаються *коефіцієнтами прямих матеріальних витрат*, вони показують витрати продукції  $i$ -ї галузі на виробництво одиниці продукції  $j$ -ї галузі, інакше це *норми витрат*.

З (9.2.2) маємо, що  $x_{ij} = a_{ij}x_j$ , тоді співвідношення (9.2.1) набувають вигляду

$$x_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j + y_i, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (9.2.3)$$

або в матричній формі

$$x = Ax + y, \quad (9.2.4)$$

де  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)^T$  – вектор валової продукції;  $y = (y_1, y_2, \dots, y_n)^T$  – вектор кінцевої продукції;  $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$  – матриця коефіцієнтів прямих матеріальних витрат (матриця Леонтьєва).

Отже, вектори валових та кінцевих випусків продукції пов'язані лінійним співвідношенням (9.2.4), яке в економічно-математичній літературі прийнято називати *моделлю міжгалузевого балансу* (інша назва – модель Леонтьєва, або модель "затрати–випуск").

Такі моделі годяться за умов стабільної економіки, коли економічна система еволюціонує поволі. Для опису кризових процесів, коли великі зміни в економіці відбуваються за малі проміжки часу, вони непридатні. Динаміку системи в цьому випадку описують інші моделі.

Найголовнішою частиною роботи при створенні моделі (9.2.4), як відзначає сам Леонтьєв, є трудомісткий збір даних та побудова матриці  $A$ . Вона будується в процесі довготривалого кропіткого

аналізу господарських зв'язків у сфері виробництва, розподілу й споживання продукції.

Для формули (9.2.4) можна один раз розрахувати елементи матриці  $A$  й далі користуватися нею для встановлення зв'язків між валовим випуском  $x$  і кінцевою продукцією  $y$ .

Оскільки матрицю  $A$  вважаємо відомою, то в рамках співвідношення (9.2.4) можна розглядати дві задачі: 1) вектор  $x$  – відомий і потрібно знайти вектор  $y$  (це задача звітного балансу); 2) вектор  $y$  – фіксований, а необхідно розрахувати вектор  $x$  (це задача планового балансу). Будемо розглядати лише задачу побудови планового балансу. Вона полягає в знаходженні невід'ємного вектора валової продукції  $x$ , що здатний забезпечити наперед заданий вектор кінцевої продукції  $y$ , який, за визначенням, невід'ємний.

Виникає задача обґрунтування моделі планового балансу.

**Визначення 9.1.** Матриця  $A \geq 0$  (всі елементи якої невід'ємні) називається *продуктивною*, якщо для будь-якого вектора  $y \geq 0$  існує розв'язок рівняння (9.2.4)  $x \geq 0$ .

Якщо  $A$  – продуктивна, то модель Леонтьєва теж називається продуктивною. Продуктивна модель Леонтьєва – це модель економіки, яка може існувати самостійно (виробнича система сама буде працювати).

З математичної точки зору, проблема існування розв'язку системи лінійних алгебраїчних рівнянь (9.2.4) повністю визначається існуванням матриці  $(E - A)^{-1}$ , де  $E$  – одинична  $n \times n$  матриця. Однак тільки існування матриці  $(E - A)^{-1}$  не гарантує для будь-якого невід'ємного вектора  $y$  невід'ємність вектора  $x$ , де

$$x = (E - A)^{-1}y. \quad (9.2.5)$$

Зі співвідношення (9.2.5) видно, що умова продуктивності матриці еквівалентна існуванню невід'ємної матриці  $B = (E - A)^{-1}$ , тобто має виконуватися умова  $(E - A)^{-1} \geq 0$ .

Матрицю  $B$  при цьому називають матрицею *повних матеріальних витрат*. Елемент  $b_{ij}$  – це кількість валової продукції  $i$ -ї галузі, яка необхідна для випуску одиниці кінцевої продукції  $j$ -ї галузі з урахуванням як прямих, так і непрямих (опосередкованих) витрат.

Математичний аналіз моделі Леонт'єва пов'язаний з теорією невід'ємних матриць. Невід'ємні матриці поділяються на два класи: розкладні та нерозкладні.

**Визначення 9.2.** *Невід'ємна матриця  $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$  називається розкладною, якщо матрицю  $A$  одночасною перестановкою рядків і стовпчиків можна звести до вигляду*

$$A = \begin{pmatrix} A_{11} & 0 \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix},$$

де  $A_{11}$ ,  $A_{22}$  – квадратні матриці.

Усі інші невід'ємні матриці називаються нерозкладними. Сформулюємо необхідні та достатні умови продуктивності моделі Леонт'єва.

**Теорема 9.1.** Критерій продуктивності моделі Леонт'єва. *Для продуктивності моделі Леонт'єва з невід'ємною нерозкладною матрицею  $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$  необхідно й достатньо, щоб матриця  $A$  мала дійсне власне значення  $\lambda_A$ , таке, що  $0 < \lambda_A < 1$ ,  $\lambda_A > |\lambda_k|$ ,  $k = \overline{1, m}$ .*

### 9.2.2. Модель еколого-економічної взаємодії. Модель Леонт'єва–Форда

Оскільки основним джерелом забруднення є виробництво, то цей факт обов'язково повинен бути відображений у моделях виробничо-економічних систем, зокрема у балансових міжгалузевих моделях. Однією з таких моделей є модель Леонт'єва–Форда.

Ця модель описує одночасно два процеси: процес виробництва матеріальних благ, тобто основне виробництво, та процес знищення забруднювачів, що виникають при цьому – допоміжне виробництво.

Рівняння цієї моделі утворюють систему

$$\begin{aligned} x &= A_{11}x + A_{12}y + c, \\ y &= A_{21}x + A_{22}y - d, \end{aligned} \tag{9.2.6}$$

де  $x \in \mathbb{R}_+^n$  – вектор валового (основного) виробництва; вектор  $y \in \mathbb{R}_+^m$  – вектор знищуваних забруднювачів, що виникають в

основному і допоміжному виробництвах;  $c \in \mathbb{R}_+^n$  – вектор кінцевої продукції;  $d \in \mathbb{R}_+^m$  – вектор незнищуваних забруднювачів.

$A_{11} = (a_{ij}^{11})_{i,j=1}^{n,n}$  – технологічна квадратична матриця затрат продукції  $i$  на випуск одиниці продукції  $j$ ;  $A_{12} = (a_{is}^{12})_{i,s=1}^{n,m}$  – матриця, що визначає частку продукції  $i$  на знищення одиниці забруднювача  $s$ ;  $A_{21} = (a_{lj}^{21})_{l,j=1}^{m,n}$  – прямокутна матриця випуску забруднювача  $l$  під час випуску одиниці продукції  $j$ ;  $A_{22} = (a_{ls}^{22})_{l,s=1}^{m,m}$  – квадратна матриця випуску забруднювача  $l$  під час знищення одиниці забруднювача  $s$ .

З реального змісту моделі (9.2.6) випливає, що всі компоненти векторів  $x$ ,  $y$ ,  $c$ ,  $d$  та елементів матриць невід’ємні. Кожна з рівностей системи (9.2.6) має очевидний зміст. Перше рівняння є узагальненням моделі Леонт’єва – воно відображає розподіл продукції матеріального виробництва на затрати в основному та допоміжному виробництвах і продукції не виробничого споживання. Друге рівняння системи (9.2.6) означає, що все знищене забруднення є різницею між виробленим забрудненням  $A_{21}x + A_{22}y$  в основному та допоміжному виробництвах і незнищеним забрудненням  $d$ .

Система рівнянь (9.2.6) статична, оскільки всі величини, що входять до неї, осереднені на деякому проміжку часу, наприклад за рік.

Якщо ввести до розгляду блок-матрицю

$$A = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix}$$

і вектори  $z = (x, y)^T$ ,  $\omega = (c, -d)^T$ , то система (9.2.6) запишеться у вигляді одного лінійного рівняння (символ  $T$  означає транспонування):

$$z = Az + \omega. \quad (9.2.7)$$

Це рівняння за виглядом не відрізняється від основного рівняння моделі Леонт’єва (9.2.4), але при цьому основна відмінність полягає в тому, що тепер вектор  $\omega$  не є невід’ємним – частина його

координат, що відповідає виробництву благ, невід'ємна, а частина, що відповідає забруднювачам – недодатна. Вектор  $z$  повинен бути невід'ємним.

При дослідженні моделі Леонтьєва знаходять умови на матрицю  $A$ , при яких система (9.2.4) мала невід'ємні розв'язки при будь-якій правій частині, іншими словами, визначають, для яких матриць  $A$  можна забезпечити будь-який кінцевий продукт.

Для моделі Леонтьєва–Форда вивчають існування невід'ємного розв'язку, вважаючи, що матриця  $A$  та вектори  $c$ ,  $d$  задані, тобто задаються технології виробництва, плановий вектор кінцевої продукції та допустимий вектор незнищеного забруднення. Максимально допустимі значення компонент вектора  $d$  можуть вважатися стандартами якості довкілля або визначатися з реальних техніко-економічних можливостей.

Інколи в моделі Леонтьєва–Форда розглядають таку задачу: для яких матриць  $A$  система (9.2.6) для будь-якого невід'ємного вектора  $c$  буде мати невід'ємні розв'язки при найменшому невід'ємному векторі  $d$ . Така задача недовизначена, тому її необхідно довизначати.

Дослідження моделі (9.2.6) принципово відрізняються від дослідження класичної моделі Леонтьєва, оскільки вектор  $\omega = (c, -d)^T$  має від'ємні компоненти. Тому продуктивність матриці  $A$  (існування матриці  $(E - A)^{-1}$ , що складається з невід'ємних елементів), ще не гарантує існування невід'ємного розв'язку  $z$  задачі (9.2.7).

**Визначення 9.3.** Модель Леонтьєва–Форда з матрицею  $A \geq 0$  (або сама матриця) називається продуктивною, якщо система (9.2.6) має хоча б один невід'ємний розв'язок  $(x, y, d)$  для будь-якого невід'ємного вектора  $c$ .

В роботі [29] доведена наступна теорема.

**Теорема 9.2.** *Нехай  $A \in \mathbb{R}^{(m+n) \times (m+n)}$  – невід'ємна матриця моделі Леонтьєва–Форда. Тоді ця модель продуктивна тоді й тільки тоді, коли  $\rho(A_{11}) < 1$ , де  $\rho(\cdot)$  – спектральний радіус матриці.*

**Доведення.** Нехай  $\rho(A_{11}) < 1$ , тоді існує невід'ємна  $(E - A_{11})^{-1}$ .

Для того, щоб з'ясувати умови існування невід'ємних



розв'язків системи (9.2.6), попередньо розв'яжемо цю систему формально.

З першого рівняння системи (9.2.6) знаходимо:

$$x = (E - A_{11})^{-1}A_{11}y + (E - A_1)^{-1}c. \quad (9.2.8)$$

Підставляючи цей вираз для змінної  $x$  в друге рівняння системи (9.2.6), одержуємо

$$y = A_1y + A_2c - d,$$

де  $A_1 = A_{21}(E - A_{11})^{-1}A_{12} + A_{22}$ ,  $A_2 = A_{21}(E - A_{11})^{-1}$  – невід'ємні матриці.

Одержане співвідношення виконується, зокрема, при  $y = 0$ ,  $d = A_2c$ , тоді  $x = (E - A_{11})^{-1}c \geq 0$ .

Навпаки, припустимо, що модель Леонтьєва–Форда продуктивна. Нехай  $c > 0$  – вектор з  $R_+^m$ ,  $(x, y, d)$  – невід'ємний розв'язок системи (9.2.6). Розглянемо знову перше рівняння системи (9.2.6). З нього, перш за все, випливає, що  $x > 0$ , оскільки  $y \geq 0$  і матриця  $A_{12}$  невід'ємна і вектор  $A_{12}y + c$  строго додатний. Це означає, що виконується нерівність  $A_{11}x \leq x$ . З цієї нерівності маємо  $\rho(A_{11}) < 1$ . ■

За допомогою моделі Леонтьєва–Форда може бути розв'язана задача визначення валових випусків продукції багатогалузевої економіки з урахуванням затрат на часткову ліквідацію забруднень.

Використання методу обернених матриць для розв'язування системи (9.2.7) можливе лише у випадку невеликих розмірностей  $m$  і  $n$ . Для великих  $m$  і  $n$  цей метод може призвести до спотворення результатів і внаслідок накопичених похибок (наприклад, при великій кількості обчислень, коли матриця  $E - A_1$  близька до виродженої).

Для розв'язування системи (9.2.7) більш виправданий метод послідовних наближень.

Наближення розв'язку  $z$  обчислюються за рекурентною формулою

$$z_{k+1} = Az_k + \omega, \quad k = 0, 1, 2, \dots \quad (9.2.9)$$

В курсі алгебри доведена теорема: якщо будь-яка норма  $\|A\|$  матриці  $A$  менша за одиницю, то рівняння (9.2.7) для будь-якого

вектора  $\omega \in E^{n+m}$  має єдиний невід'ємний розв'язок  $z = z^*$ .

До цього розв'язку збігається за відповідною нормою і метод послідовних наближень (9.2.9). При будь-якому початковому наближенні  $z_0$  має місце апіорна оцінка

$$\|z_{k+1} - z^*\| \leq \frac{\|A\|^k}{1 - \|A\|} \|z_1 - z_0\|. \quad (9.2.10)$$

З формули оцінки похибки розв'язку (9.2.10) можна визначити кількість ітерацій, які потрібно провести для обчислення розв'язку з точністю  $\varepsilon$

$$\frac{\|A\|^N}{1 - \|A\|} \|z_1 - z_0\| = \varepsilon.$$

Звідси знаходимо оцінку необхідної кількості ітерацій

$$N = \ln \left( \frac{\varepsilon(1 - \|A\|)}{\|z_1 - z_0\|} \right) \frac{1}{\ln \|A\|}. \quad (9.2.11)$$

З формули для кількості ітерацій  $N$  бачимо, що якщо норма  $\|A\|$  близька до одиниці, то для досягнення необхідної точності потрібно провести велику кількість ітерацій. Але якщо вдало вибрати  $z_0$ , то кількість  $N$  можна зменшити. Чим більше число  $N$ , тим більший об'єм обчислювальної роботи, який різко зростає з ростом розміру матриць, що в свою чергу може викликати накопичення обчислювальної похибки і спотворення розв'язку  $z^*$ .

Детальний розрахунок для економіки з великою кількістю галузей і видів забруднень недоцільний, оскільки такі моделі вимагають великої обчислювальної роботи і в них не враховані супутні еколого-економічні фактори, що знижують значимість одержаних результатів.

Тому нині ці моделі використовують для одержання деяких агрегованих оцінок, усвідомлюючи те, що ці оцінки отримані на основі великих обсягів даних.

**Приклад 9.1.** Нехай апіорі задані матриці для розрахунків за моделлю Леонтьєва-Форда:

$$A_{11} = \begin{pmatrix} 0,3 & 0,3 & 0,2 \\ 0,2 & 0,2 & 0,2 \\ 0,1 & 0,2 & 0,1 \end{pmatrix}, A_{12} = \begin{pmatrix} 0,09 & 0,06 \\ 0,07 & 0,07 \\ 0,08 & 0,06 \end{pmatrix},$$

$$A_{21} = \begin{pmatrix} 0,04 & 0,03 & 0,043 \\ 0,07 & 0,08 & 0,08 \end{pmatrix}, A_{22} = \begin{pmatrix} 0,08 & 0,09 \\ 0,1 & 0,08 \end{pmatrix},$$

$$c^T = (80 \ 85 \ 70), d^T = (20 \ 15).$$

Потрібно знайти ітераційним методом вектори  $x$  та  $y$ .

**Розв'язування.** За допустиму похибку обчислень візьмемо число  $\varepsilon = 0,001$ . Використаємо ітераційну схему (9.2.9) з оцінкою похибки (9.2.10) і евклідовою формою матриці

$$\|A\| = \left( \sum_{i,j} a_{ij}^2 \right)^{1/2}.$$

У нашому випадку  $\|A\| = 0,69 < 1$ .

За нульове наближення приймемо вектор  $z_0^T = (0 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0)$ . Тоді перша ітерація має вигляд  $z_1 = Az_0 + \omega =$

$$= \begin{pmatrix} 0,3 & 0,3 & 0,2 & 0,09 & 0,06 \\ 0,2 & 0,2 & 0,2 & 0,07 & 0,07 \\ 0,1 & 0,2 & 0,1 & 0,08 & 0,06 \\ 0,04 & 0,03 & 0,043 & 0,08 & 0,09 \\ 0,07 & 0,08 & 0,05 & 0,1 & 0,08 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 80 \\ 85 \\ 70 \\ 20 \\ 15 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 80 \\ 85 \\ 70 \\ 20 \\ 15 \end{pmatrix}.$$

Норма вектора  $\|z_1 - z_0\| = 138,4$ , тоді з (9.2.11) можна визначити, на якій ітерації буде досягнута точність  $\varepsilon$ . При  $N = 35$  маємо  $\|z_{35} - z^*\| < \varepsilon$ .

Запишемо знайдені результати цієї ітерації

$$z_{35}^T = (273, 671 \ 228, 099 \ 168, 697 \ 56, 061 \ 72, 590).$$

Отже, шуканий розв'язок має наступний вигляд:

$$x^* = \begin{pmatrix} 273,671 \\ 228,099 \\ 168,697 \end{pmatrix}, \quad y^* = \begin{pmatrix} 56,061 \\ 72,590 \end{pmatrix}.$$

Якщо перейти до моделі Леонт'єва, тобто покласти

$$A_{11} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, A_{11} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, A_{11} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

то розв'язок досягається на 27 ітерації і дорівнює

$$x^T = (245, 280\ 205, 229\ 150, 637).$$

Як видно, значення елементів вектора  $x$  є дещо меншими ніж в моделі Леонтьєва-Форда, тобто при зниженні забруднень валовий випуск галузей економіки зростає.

Економічна інтерпретація одержаного розв'язку така: вихідні дані задачі, що описують технології з певним рівнем відходів показують, що потрібно заборонити відповідні ресурси та їх ліквідацію. Такі розрахунки можуть бути використані для оцінки екологічної безпеки інвестиційних проектів.

### **9.3. Математичне моделювання глобальних процесів**

#### **9.3.1. Модель Форрестера "Світова динаміка"**

У 70-х рр. ХХ ст. стало зрозумілим, що економічні проблеми не можна розв'язувати без урахування впливу господарської діяльності людини на довкілля. Не можна розглядати економіку окремо від екології. Тому в економіці виникають проблеми нового плану – це забезпечення життєдіяльності людей, зниження рівня забруднення, зменшення техногенного навантаження на природу.

Для розв'язування проблем розвитку цивілізації в умовах обмеженості земних ресурсів у цей час у країнах Заходу виникає низка організацій. Важливу роль серед них на той час відіграв Римський клуб (неурядова, некомерційна організація), який об'єднав політиків з економічно розвинутих країн і був створений для досліджень глобальних проблем людства.

Члени клубу зрозуміли, що суто економічний підхід не може забезпечити кількісний аналіз перспектив економічного розвитку, не дає можливості розв'язувати складні проблеми взаємодії людства і навколишнього середовища, а найкращою формою вивчення цих проблем є використання математичного моделювання. Тому виникла необхідність розробки математичних моделей економічного розвитку в умовах раціонального природокористування.

У 1970 р. на черговій сесії Римського клубу професорові Массачусетського технологічного університету Дж. Форрестеру

(одному з провідних спеціалістів у галузі управління) запропонували розробити глобальну модель розвитку світу.

На основі теорії систем, апарату диференціальних рівнянь і комп'ютерного моделювання ним були створені моделі світової динаміки "Світ-1" та "Світ-2" (1971–1972 рр.), які започаткували процеси глобального моделювання.

Опис моделі, аналіз отриманих результатів і висновки опубліковані Дж. Форрестером у книзі "Світова динаміка" [106], що вийшла у світ 1971 року. У ній автор уперше спробував описати основні процеси економіки, демографії, росту забруднення в планетарному масштабі на основі математичної моделі.

У концептуальній моделі Форрестер виокремлює найбільш істотні світові процеси:

- 1) зростання народонаселення;
- 2) промислове зростання;
- 3) нестача продуктів харчування;
- 4) зростання відходів виробництва;
- 5) нестача природних ресурсів.

Відповідно до цих факторів, математична модель включає п'ять основних глобальних змінних, що залежать від часу:

$P(t)$  – кількість людей на Землі в момент часу  $t$ ;

$K(t)$  – капіталовкладення в промисловість і сільське господарство;

$X(t)$  – частка інвестицій у сільське господарство;

$R(t)$  – невідновлювані природні ресурси;

$Z(t)$  – загальна кількість забруднень.

За одиницю часу береться один рік, за одиницю капіталу  $K(t)$  – капітал, що припадав на душу населення в 1970 р. Одиниця забруднення – це кількість забруднення, що припадала на одну людину в 1970 р. Одиницею ресурсів вважається річне використання ресурсів на одну людину в 1970 р. Тобто змінні  $K(t)$ ,  $R(t)$ ,  $Z(t)$  – нормовані за величинами опорного 1970 р.  $X(t) \in [0; 1]$  – безрозмірна величина.

Взаємодія природи і виробництва описується диференціальними рівняннями такого типу:

$$\frac{dy}{dt} = y^+ - y^-,$$

де  $y^+$  – додатний темп зростання величини  $y$ , що включає в себе всі фактори, які викликають ріст змінної  $y$ ;  $y^-$  – показує від’ємний темп швидкості зміни  $y$ , що включає всі фактори, які викликають спадання змінної  $y$ .

Математичну модель світової динаміки складають п’ять диференціальних рівнянь вигляду

$$\frac{dP}{dt} = BR(t) - DR(t), \quad (9.3.1)$$

$$\frac{dR}{dt} = -NR(t), \quad (9.3.2)$$

$$\frac{dK}{dt} = K^+(t) - K^-(t), \quad (9.3.3)$$

$$\frac{dZ}{dt} = Z^+(t) - Z^-(t), \quad (9.3.4)$$

$$\frac{dX}{dt} = X^+(t) - X^-(t), \quad (9.3.5)$$

де  $BR(t)$  – кількість людей, які народилися за рік  $t$ ;  $DR(t)$  – кількість людей, які померли за рік  $t$ ;  $NR(t)$  – зменшення кількості природних ресурсів за одиницю часу (в рік  $t$ ) унаслідок використання їх для потреб виробництва;  $K^+(t)$  – кількість нових виробничих фондів, які створені за одиницю часу (в рік  $t$ ) унаслідок інвестицій;  $K^-(t)$  – зменшення кількості виробничих фондів за одиницю часу через амортизацію;  $Z^+(t)$  – кількість антропогенних викидів забруднювачів у навколишнє середовище за одиницю часу (в рік  $t$ );  $Z^-(t)$  – зменшення кількості забруднювачів за одиницю часу в результаті переробки забруднювачів та їх самоочищення;  $X^+(t)$  – приріст частки сільськогосподарського капіталу;  $X^-(t)$  – зменшення частки сільськогосподарського капіталу за одиницю часу (в рік  $t$ ).

Усі перераховані характеристики, що фігурують у правій частині співвідношень (9.3.1) – (9.3.5), є функціями п’яти змінних, а також багатьох зовнішніх параметрів. Для проведення обчислювальних експериментів із моделлю ці функції необхідно конкретизувати. Для їх конкретизації до розгляду вводять ряд допоміжних характеристик.

Наприклад, співвідношення, що визначає швидкість (темп) народжуваності  $BR(t)$ , має вигляд

$$BR(t) = P(t) \cdot BRF(t) \cdot BRM(t) \cdot BRC(t) \cdot BRZ(t) \cdot BRN,$$

де  $BRF(t)$  – параметр, що враховує темп народжуваності від відносного рівня харчування  $FR(t)$ , який дорівнює реальній кількості продуктів харчування на душу населення  $FPC(t)$ , яка теж залежить від кількості фондів у сільському господарстві  $X(t)$ , а також коефіцієнтів, що описують зменшення виробництва продуктів унаслідок забруднення  $FPM(Z(t))$  та збільшення густини населення  $FCM(P(t))$ , тобто  $FR(t) = FPC(t) \cdot FPM(t) \cdot FCM(t)$ ;

$BRM(t)$  – залежність темпу народжуваності від матеріального рівня життя  $MS(t)$ , який теж залежить від кількості виробничих фондів на душу населення в промисловості і сільському господарстві, від частки фондів у сільському господарстві від коефіцієнта  $NR(t)$ , що враховує зменшення ефективності фондів у промисловому виробництві через зменшення кількості природних ресурсів і збільшення трудозатрат на їх видобування, тобто

$$MS(t) = \frac{K(t)}{P(t)} \frac{1 - X(t)}{1 - X(1970)} NR(t);$$

$BRC(t)$  – коефіцієнт, що описує залежність темпу народжуваності від відносної густини населення  $P_t/P(1970)$  ( $P(1970) = 3,6 \cdot 10^9$ ), тобто це густина населення в частках густини, що мала місце в 1970 р.;

$BRZ(t)$  – залежність темпу народжуваності від відносного рівня забруднення  $ZR(t)$ , де  $ZR(t) = \frac{Z(t)}{Z(1970)}$ . Значення  $Z(1970)$  вважається таким, що дорівнює кількості населення в 1970 р., тобто  $3,6 \cdot 10^9$ , оскільки рівень забруднення на одну людину в 1970 р. береться за одиницю;

$BRN = 0,04$  – коефіцієнт народжуваності в 1970 р.

Подібним способом визначаються інші залежності, що фігурують у правих частинах моделі.

Розрахунки по моделі проводилися з 1900 по 2100 рр. 1970 р. був взятий за опорний. Дані статистики за 1900–1970 рр. використовувалися для ідентифікації моделі.

Даними розрахунків за 1900–1970 рр. послуговувалися для верифікації моделі (вони зіставлялися з наявною статистикою) і зна-

ходження мало відомих параметрів, тобто відтворення інформації, якої не вистачало. Параметри моделі й початкові значення підбиралися так, щоб розрахункові дані не надто відрізнялися від реальних даних на інтервалі 1900–1970 рр. (тому доводилося задати розв'язувати вперед до 1970 р. і назад до 1900 р.).

Розрахунки по моделі з 1970 по 2100 рр. використовувалися для прогнозу. Основні висновки з прогнозу Форрестера полягають у такому. За умови збереження сучасних тенденцій розвитку суспільства (70-ті р. ХХ ст.) неминуча серйозна криза у взаємодії людини і середовища в ХХІ ст. Цю кризу автор пояснив суперечністю між обмеженістю природних ресурсів і ростом капіталу, що вкладається в промисловість і сільське господарство. Ріст капіталу призводить до розтрачування ресурсів. Виснаження природних ресурсів відбудеться до 2100 р., хоча в 1970 р. запас ресурсів становив 95 % від рівня 1900 р.

Саме цей ріст разом із ростом населення призводить до природного забруднення середовища (забруднення до 2050 р. зросте в 33 рази порівняно з 1900 р.) і, як наслідок, зростання смертності населення (зростання чисельності населення зменшиться задовго до 2100 р. і досягне в 2100 р. 1,44 млрд людей).

Незважаючи на те, що було розглянуто багато різних сценаріїв прогнозу, які відрізнялися вихідними даними, ростом урожайності, контролем народжуваності, прогноз для життєдіяльності людини без контролю над забрудненням був песимістичним.

Прогноз за цими сценаріями свідчить, що внаслідок накопичення забруднень і зменшення ресурсного потенціалу неминуче настане криза за всіма економічними й екологічними показниками – загроза катастрофи не може бути відсунута за 2100 р.

Для відтермінування світової катастрофи необхідно вжити заходи для екологічної й економічної стабільності, наслідком якої повинна стати глобальна рівновага, коли змінні системи вийдуть на стаціонарні значення.

### **9.3.2. Модифікації моделі Форрестера**

Одразу після опублікування моделі Форрестера різними авторами були зроблені спроби модифікації моделі з метою виявлення



можливих перспектив еволюції людства й пошуку шляхів, що дозволять уникнути глобальної кризи.

Однією з модифікацій є модель Медоуза (учня Форрестера) "Світ-3". Остання версія моделі (1992 р.) уже включає в себе 10 взаємозв'язаних секторів. У моделі "Світ-3" було введено приблизно в 4 рази більше взаємозв'язків (279 рівнянь), ніж у моделі "Світ-2" (82 рівняння).

Розрахунки за моделлю "Світ-3" показали, що їх прогнози якісно близькі до висновків моделі "Світ-2": тут теж прогнозується неминуча катастрофа через зменшення ресурсів і зростання кількості забруднень. Було показано, що при збереженні сучасних тенденцій неминуче настане глобальна криза.

Аналіз результатів, що одержані за моделями "Світ-2", "Світ-3", змусили громадськість замислитися над можливими глобальними кризами. Ці моделі дали потужний поштовх для подальших досліджень у галузі системної динаміки. Сьогодні завдяки розробці об'єкто-зорієнтованих мов програмування стало можливим створення великих моделей, що включають тисячі змінних, які можуть достатньо детально описувати динаміку складних систем.

Із сучасних системно-динамічних моделей варто відзначити модифікації моделі "Світ-3": модель МДУ, модель Єгорова, модель Махова та ін.

У моделі МДУ ускладнюються рівняння моделі світової динаміки, наприклад, для природних ресурсів пропонується вже 4 диференціальних рівняння першого порядку з урахуванням основних балансових складових ресурсної бази: потенційно використуваних ресурсів, нових ресурсів, відновлювальних ресурсів, витрачених ресурсів.

Модель Єгорова відкрила новий напрям у галузі системного моделювання – моделювання з управлінням. У моделі Єгорова з метою запобігання глобальній кризі вводяться управляючі параметри. До того ж припускається можливість впливу на матеріальний рівень життя, відносне забруднення, рівень харчування шляхом розподілу капіталовкладень. Перевага такої моделі полягає в тому, що з'являється можливість управління в часі з метою поліпшення глобальної ситуації. Було показано, що відповідним підбором критерію оптимальності можна одержати таку динамі-

чну модель, в якій криза не настане до кінця XXI ст.

Практичні рекомендації цієї моделі полягають у необхідності створити потужну індустрію відновлення ресурсів, очищення забруднень і проведення рекультивації земель. Саме для визначення відрахувань у ці технології і розв'язувалася задача оптимального управління.

У модифікації моделі Махова робляться припущення, які дозволяють подолати процеси вичерпання невідновлювальних ресурсів і забруднення довкілля. Вважається, що розвиток технологій дозволить поступово знижувати використання ресурсів і виробничі відходи на 20-40 % кожні 20–30 років. Припускається, що в недалекому майбутньому з'явиться можливість швидкого очищення забруднень через створення потужної промислової галузі з утилізації відходів. Тобто апріорі задається деякий гіпотетичний сценарій розвитку. Результати модельних розрахунків показали, що в такій системі можна досягти виходу змінних на деякий квазістаціонарний режим, причому вихід розв'язків на стаціонар відбудеться не раніше 2050 р. Початком управління передбачалося обрати 2000 р., оскільки відтермінування управління в часі відсуває вихід розв'язків на стаціонар і навіть може мати негативні наслідки. У випадку, коли управління почнеться з 2030 р., система не встигне стабілізуватися й настане системна криза: матеріальний рівень життя впаде, кількість населення зменшиться, хоча при цьому природні ресурси не виснажаться.

В Обчислювальному центрі РАН для аналізу глобальних процесів був запропонований підхід, що базувався на принципі, за яким людина і вся її діяльність – це складова частина загальних процесів у біосфері. Глобальна модель біосфери – це спроба сумісно описати зміни деяких характеристик біосфери при різних варіантах соціально-економічного розвитку, а основне – це відшукування тих шляхів, критеріїв і принципів, які б могли забезпечити можливість стабільного розвитку людства й біосфери.

При описі біосфери виділялися три блоки: атмосфера, океан і регіони суші. Стан кожного блоку описано набором деяких змінних, які в сукупності складають вектор фазових змінних моделі. Наприклад, фазові змінні блоку "регіони суші": населення, забруднення, трав'яна рослинність, сільськогосподарська рослинність,

тварини, гумус, мінеральні ресурси, енергетичні ресурси.

Модель описується задачею Коші для системи звичайних диференціальних рівнянь, що відображають зв'язки між компонентами біосфери. В моделі приблизно 400 коефіцієнтів, що вимагають кількісного визначення і близько 200 зв'язків, які потрібно описати математично.

З моделлю можна проводити обчислювальні експерименти. У першому з них було поставлено питання, як будуть змінюватися параметри біосфери в разі збереження сучасних тенденцій розвитку світу. Результати моделювання показали, що забрудненість атмосфери різко зростатиме і до 2115 р. збільшиться в 4 рази, при цьому середня температура за 200 років не вийде за межі 13-17°. Сукупність дії забруднення оточуючого середовища і зменшення білкової компоненти раціону призведе до різкого спаду кількості населення. Ця модель корисна для вивчення різних гіпотетичних ситуацій, оскільки провести прямі експерименти над біосферою або над її підсистемою неможливо. Наприклад, з обчислювальних експериментів одержали, що параметри біосфери можуть залишатися в діапазоні, придатному для життя людини, якщо збільшити капіталовкладення у відновлення природних ресурсів у 2 рази, а в боротьбу із забрудненням з 2000 р. – у 10 разів.

В 1983 р. був проведений обчислювальний експеримент для оцінки глобальних кліматичних наслідків ядерної війни при обміні ядерними ударами загальною потужністю 5000 мегатонн. Результати показали, що сотні мільйонів тонн пилу, піднятого в атмосферу, попіл, сажа від згорілих міст і лісів через 1,5–2 місяці утворять суцільну хмару, скрізь яку не зможе проникати світло. На Землі настане "ядерна зима" незалежно від того, в якій географічній точці станеться вибух, почнеться похолодання, замерзнуть усі джерела прісної води, екологічні зв'язки будуть розірвані, відбудеться повне вимирання наземної біоти, на переважній частині території інтенсивність радіації перевищуватиме максимально допустимий рівень, радіація доповниться рентгенівським випромінюванням Сонця, оскільки шар озону буде знищений. Біосфера, яка виникне після ядерної війни, буде мало придатною для життя людини.

Тут ми розглянули моделі глобальних процесів на основі си-

стемного підходу й побачили, що задача подібних моделей – давати оцінки зміні тенденцій розвитку в результаті тих чи інших прийнятих рішень, виявляти можливість небезпечних екологічних ситуацій. Зауважимо, що такі дослідження вимагають тісного співробітництва спеціалістів різних галузей науки: фізиків, математиків, біологів, кліматологів, економістів, програмістів, тобто міждисциплінарного підходу.

Література: [23, 29, 37, 40, 45, 60, 65, 67, 82, 102, 106].

## Список літератури

1. Абакумов А.И. Математическая экология / А.И. Абакумов. – Владивосток : Изд-во Дальневосточного ун-та, 1994. – 117 с.
2. Александров А.Ю. Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ / А.Ю. Александров, А.В. Платонов, В.Н. Старков, Н.А. Степаненко. – СПб. : Лань, 2016. – 272 с.
3. Алексеев В.В. Физическое и математическое моделирование экосистем / В.В. Алексеев, И.И. Крышев, И.И. Сазыкина. – СПб : Гидрометеоиздат, 1992. – 366 с.
4. Арнольд В.И. "Жесткие" и "мягкие" математические модели / В.И. Арнольд. – М. : Изд-во МУНМО, 2011. – 32 с.
5. Арнольд В.И. Обыкновенные дифференциальные уравнения / В.И. Арнольд. – М. : Наука, 1971. – 239 с.
6. Бабский В.Г. Математические модели в биологии, связанные с учетом последствия / В.Г. Бабский, А.Д. Мышкис // Марри Д. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. – М. : Мир, 1983. Доп. – С. 383-390.
7. Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций / А.Д. Базыкин. – М. : Ин-т комп. исследований, 2003. – 368 с.
8. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций / А.Д. Базыкин. – М. : Наука, 1985. – 181 с.
9. Базыкин А.Д. Мягкое и жесткое возбуждение колебаний в системе хищник -жертва / А.Д. Базыкин, А.И. Хибник // Математические модели клеточных популяций / Межвуз. сб. Горький : Горьковский ун-т, 1981. – С. 53-69.
10. Баутин Н.Н. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости / Н.Н. Баутин, Е.А. Леонтович. – М. : Наука, 1976. – 496 с.
11. Башкирцева И.А. Компьютерное моделирование популяционной динамики / И.А. Башкирцева. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2009. – 88 с.
12. Бігун Я.Й. Математичне моделювання екологічних, економічних і соціальних процесів : навч. посібник / Я.Й. Бігун. – Чернівці : Рута, 2005. – 80 с.

13. Білоскурський Р.Р. Імітаційне моделювання / Р.Р. Білоскурський, О.Я. Савко, І.Г. Вінничук. – Чернівці : ДрукАрт, 2014. – 55 с.
14. Бейли Н. Математика в биологии и медицине / Н. Бейли. – М. : Мир, 1970. – 327 с.
15. Березовская Ф.С. Дифференциальные уравнения в математических моделях / Ф.С. Березовская, Г.П. Карев. – М. : Изд-во МГИР, 2000. – 136 с.
16. Бобырев С.В. Математическое и компьютерное моделирование в экологии / С.В. Бобырев. – Саратов : Изд-во СГТУ, 2014. – 92 с.
17. Братусь А.С. Динамические системы и модели в биологии / А.С. Братусь, А.С. Новожилов, А.П. Платонов. – М. : Наука, Физматлит, 2010. – 400 с.
18. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование / В. Вольтерра. – М. : Наука, 1976. – 268 с.
19. Гаузе Г.Ф. Математический подход к проблемам борьбы за существование / Г.Ф. Гаузе // Зоол. журн. – 1933. – Т. 12, № 3. – С. 170-177.
20. Гаузе Г.Ф. Борьба за существование / Г.Ф. Гаузе. Москва – Ижевск : Ин-т комп. исследований, 2002. – 160 с.
21. Гиляров А.М. Популяционная экология / А.М. Гиляров. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 190 с.
22. Гинсбург Л.Р. Математическая модель взаимодействия двух популяций / Л.Р. Гинсбург, Н.Ю. Коновалов, Г.С. Эпельман // Журнал общей биологии. – 1974. – 35, №4. – С. 613-617.
23. Горстко А.Б. Введение в моделирование эколого-экономических систем / А.Б. Горстко, Г.А. Угольницкий. – Ростов на Дону : Изд-во Ростовского ун-та, 1990. – 110 с.
24. Григорків В.С. Моделювання еколого-економічної взаємодії / В.С. Григорків. – Чернівці : Рута, 2007. – 84 с.
25. Гринин А.С. Математическое моделирование в экологии / А.С. Гринин, Н.А. Орехов. – М. : ЮНИТИ, 2003. – 269 с.
26. Дерканосова Н.М. Математическое моделирование динамики биологических систем / Н.М. Дерканосова. – Воронеж : Кварта, 2003. – 159 с.

27. Джефферс Д. Введение в системный анализ: применение в экологии / Д. Джефферс. – М. : Мир, 1981. – 256 с.
28. Долгоносов Б.М. Нелинейная динамика экологических процессов / Б.М. Долгоносов. – М. : URSS, 2009. – 438 с.
29. Забрейко П.П. Открытая модель Леонтьева-Форда / П.П. Забрейко // Национальная академия наук Беларуси. Труды института математики. – 2007. – 15, №2. – С. 15-26.
30. Заславский Б.Г. Управление экологическими системами / Б.Г. Заславский, Р.А. Полуэктов. – М. : Наука, 1988. – 294 с.
31. Зубов В.И. Моделирование биологических процессов при помощи дифференциальных уравнений / В.И. Зубов // Вопросы кибернетики. – Вып. 25. – 1972. – С. 3-9.
32. Кайгермазов А.А. Уравнения математической биологии : учеб. пос. / А.А. Кайгермазов. – Нальчик : КБГУ, 1996. – 53 с.
33. Кобелев Н.Б. Имитационное моделирование / Н.Б. Кобелев, В.А. Половников, В.В. Девятков. – М. : Инфра, 2013. – 360 с.
34. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций / А.Н. Колмогоров // Проблемы кибернетики. – Вып. 25. – М. : Наука, 1972. – С. 100-106
35. Колмогоров А.Н. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме / А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский, Н.С. Пискунов // Бюлл. МГУ, сер. А. – Т. 1, Вып. 6. – М., 1937. – С. 1-26.
36. Компьютеры, модели, вычислительный эксперимент. Введение в информатику с позиций математического моделирования / Под ред. А.А. Самарского. М. : Наука, 1988. – 176 с.
37. Крапивин В.Ф. Математическое моделирование глобальных биосферных процессов / В.Ф. Крапивин, Ю.М. Свирижев, А.М. Тарко. – М. : Наука, 1982. – 272 с.
38. Краснов М.Л. Интегральные уравнения / М.Л. Краснов. – М. : Наука, 1975. – 301 с.
39. Краснощеков П.С. Принципы построения моделей / П.С. Краснощеков, А.А. Петров. – М. : Фазис, 2000. – 412 с.

40. Красс М.С. Моделирование эколого-экономических систем : учеб. пособие / М.С. Красс. – М. : Инфра, 2010. – 272 с.
41. Кузенков О.А. Математическое моделирование процессов отбора : учеб. пособие / О.А. Кузенков, Е.А. Рябова. – Нижний Новгород : Изд-во Нижегородского гос. ун-та, 2007. – 324 с.
42. Кузенков О.А. Практикум по курсу "Математические модели процессов отбора": практикум / О.А. Кузенков, К.Р. Круподерова. – Нижний Новгород : Изд-во Нижегородского гос. ун-та, 2009. – 80 с.
43. Лаврик В.І. Методи математичного моделювання в екології / В.І. Лаврик. – К. : КМ Академія, 2002. – 203 с.
44. Левич А.П. Понятие устойчивости в биологии. Математические аспекты / А.П. Левич // Человек и биосфера. – Вып. 1. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1976. – С. 138-174.
45. Лейбин Б.М. "Модели мира" и образ человека: критический анализ идей Римского клуба / Б.М. Лейбин. М. : Наука, 1982. – 255 с.
46. Леонтьев В.В. Межотраслевой анализ влияния структуры экономики на окружающую среду / В.В. Леонтьев, Д. Форд // Экономико-матем. методы. – 1972. – 8, №3. – С. 370-399.
47. Логофет Д.О. Что такое математическая экология / Д.О. Логофет // Математические модели в экологии и генетики. – М. : Наука, 1981. – С. 8-17.
48. Ляпунов А.А. О методологических вопросах математической биологии / А.А. Ляпунов, Г.П. Багриновская // Математическое моделирование биологии. – М. : Наука, 1975. – С. 5-18.
49. Ляшенко І.М. Моделювання біологічних та екологічних процесів : навч. посібник / І.М. Ляшенко, А.П. Мукоєд. – К. : Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет 2002. – 340 с.
50. Ляшенко І.М. Моделювання економічних, екологічних і соціальних процесів / І.М. Ляшенко, М.В. Коробова, І.А. Горіцина. – К. : Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет 2010. – 319 с.



51. Марри Дж. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях : пер с англ. / Дж. Марри. – М. : Мир, 1983. – 397 с.
52. Маценко В.Г. Моделі відбору в популяціях з віковою структурою / В.Г. Маценко // Наук. вісник Чернівецького ун-ту: Збірник наукових праць. Вип. 228. Математика. – Чернівці : Рута, 2004. – С. 70-73.
53. Маценко В.Г. Анализ некоторых непрерывных моделей динамики возрастной структуры популяций / В.Г. Маценко. – М. : ВЦ АН СССР, 1981. – 72 с.
54. Маценко В.Г. Аналіз математичної моделі відбору в екосистемах з віковою структурою / В.Г. Маценко // Наук. вісник Чернівецького ун-ту: Збірник наукових праць. Вип. 314-315. Математика. – Чернівці : Рута, 2006. – С. 129-133.
55. Маценко В.Г. Аналіз моделей динаміки вікової структури біологічних популяцій з нелінійними процесами народжування / В.Г. Маценко // Буковинський математичний журнал. – Чернівці : Чернівецький нац. ун-т. – 2016. – 4, № 3-4. – С. 115-118.
56. Маценко В.Г. Аналіз моделей динаміки зважених за віком чисельностей біологічних популяцій / В.Г. Маценко // Наук. вісник Чернівецького ун-ту: Збірник наукових праць. Вип. 269. Математика. – Чернівці : Рута, 2005. – С. 76-78.
57. Маценко В.Г. Аналіз стійкості стаціонарних розв'язків у моделях динаміки вікової структури популяцій з внутрішньовидовою конкуренцією / В.Г. Маценко // Буковинський математичний журнал. – Чернівці : Чернівецький нац. ун-т. – 2016. – 4, №1-2. – С. 117-121.
58. Маценко В.Г. Існування та єдність в задачах динаміки вікової структури біологічних популяцій з внутрішньовидовою конкуренцією / В.Г. Маценко // Буковинський математичний журнал. – Чернівці : Чернівецький нац. ун-т. – 2014. – 2, №1. – С. 167-172.
59. Маценко В.Г. Математична модель динаміки вікового складу біологічної популяції з врахуванням статевого розподілу / В.Г. Маценко, Е.Г. Дамм // Конструктивні методи дослідже-

- ння диференціальних рівнянь : Зб. наук. праць АН України. – К. : Ін-т математики, 1993. – С. 44-50.
60. Маценко В.Г. Математичне моделювання : навч. посібник / В.Г. Маценко. – Чернівці : Чернівецький нац. ун-т, 2014. – 519 с.
  61. Маценко В.Г. Моделювання процесів відбору в системах з віковою структурою / В.Г. Маценко // Науковий вісник Ужгородського університету. Сер. матем. і інформ. / – Ужгород : УжНУ, 2010. – Вип. 20. – С. 90-97.
  62. Маценко В.Г. Об одном классе уравнений математической физики, возникающих в динамике биологических макросистем / В.Г. Маценко // Журнал вычисл. матем. и матем. физ. – 1981. – 21, №1. – С. 69-79.
  63. Маценко В.Г. Применение прямого метода Ляпунова для анализа динамики возрастной структуры биопопуляций / В.Г. Маценко, В.Н. Рубановский // Журнал вычисл. матем. и матем. физ. – 1983. – 23, №2. – С. 326-332.
  64. Маценко В.Г. Математичне моделювання динаміки вікової структури біологічних популяцій / В.Г. Маценко. – Чернівці : ЧНУ, 2018. – 191 с.
  65. Моисеев Н.Н. Математика ставит эксперимент / Н.Н. Моисеев. – М. : Наука, 1979. – 233 с.
  66. Моисеев Н.Н. Математические задачи системного анализа / Н.Н. Моисеев. – М. : Наука, 1981. – 488 с.
  67. Моисеев Н.Н. Экология человечества глазами математика / Н.Н. Моисеев. – М. : Молодая гвардия, 1988. – 254 с.
  68. Молчанов А.М. Математические модели в экологии. Роль критических режимов / А.М. Молчанов // Математическое моделирование в биологии. – М. : Наука, 1975. – С. 133-141.
  69. Мюррей Д. Математическая биология. Т.1. Введение / Д. Мюррей. – Ижевск : НИЦ "Регулярная и хаотическая динамика 2009. – 776 с.
  70. Нахушев В.А. Уравнения математической биологии / В.А. Нахушев. – М. : Высшая школа, 1995. – 301 с.

71. Недорезов Л.В. Лекции по математической экологии / Л.В. Недорезов. – Новосибирск : Сибирский хронограф, 1997. – 161 с.
72. Неймарк Ю.И. Математическое моделирование как наука и искусство / Ю.И. Неймарк. – Нижний Новгород : Изд-во Нижегородского университета, 2010. – 420 с.
73. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
74. Охорзин В.А. Прикладная математика в системе MATHCAD / В.А. Охорзин. – Спб. : Лань, 2008. – 348 с.
75. Пасічник В.А. Математичне моделювання екологічних та соціальних процесів. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2015. – 67 с.
76. Петросян Л.А. Введение в математическую экологию / Л.А. Петросян, В.В. Захаров. – Ленинград : Изд-во Ленинградского ун-та, 1986. – 221 с.
77. Петросян Л.А. Математическое моделирование в экологии / Л.А. Петросян. – Спб. : Изд-во СПбГУ, 1997. – 256 с.
78. Пирс Дж. Почти все о волнах / Дж. Пирс. – М. : Мир, 1976. – 176 с.
79. Полуэктов Р.А. Динамическая теория биологических популяций / Р.А. Полуэктов, А.А. Гиммельфарб, Л.Р. Гинсбург, Ю.А. Пых, В.А. Ратнер. – М. : Наука, 1974. – 456 с.
80. Полетаев И.А. Модели Вольтерра хищник-жертва и некоторые их обобщения с использованием принципа Либиха / И.А. Полетаев // Журн. общ. биол. – 1973. – 44, №1. – С. 43-57.
81. Полуэктов Р.А. Динамические модели биологических систем / Р.А. Полуэктов, Ю.А. Пых, И.А. Швытов. – Ленинград : Гидрометеоиздат, 1980. – 288 с.
82. Притула М.М. Моделювання та прогнозування економіко-екологічних процесів / М.М. Притула. – Львів : ЛНУ, 2013. – 250 с.
83. Пых Ю.А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики / Ю.А. Пых. – М. : Наука, 1983 – 182 с.
84. Разжевайкин В.Н. Анализ моделей динамики популяций : уч. пос. / В.Н. Разжевайкин. – М. : МФТИ, 2010. – 176 с.

85. Расторгуев В.В. Моделирование экологических систем. – Спб. : Изд-во СпбГУ, 2012. – 78 с.
86. Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. Часть 1 / Г.Ю. Ризниченко. – Ижевск : НИЦ "Регулярная и хаотическая динамика 2002. – 232 с.
87. Романов М.Ф. Математические модели в экологии / М.Ф. Романов, М.П. Федоров. – Спб. : Изд-во СпбГТУ, 2001. – 232 с.
88. Романовский Ю.М. Математическая биофизика / Ю.М. Романовский, Н.В. Степанова, Д.С. Чернавский. – М. : Наука. 1984. – 304 с.
89. Самарский А.А. Математическое моделирование и вычислительный эксперимент / А.А. Самарский // Вестник АН СССР. – 1979. – №5. С. 38-49.
90. Самарский А.А. Математическое моделирование: Идеи. Методы. Примеры / А.А. Самарский, А.П. Михайлов. – М. : Наука, Физматлит, 2001. – 320 с.
91. Самойленко А.М. Математичне моделювання : підручник / А.М. Самойленко, К.К. Кенжебаєв, О.М. Станжицький, Є.Ю. Таран. – Київ : Наукова думка, 2015. – 328 с.
92. Свирижев Ю.М. Устойчивость биологических сообществ / Ю.М. Свирижев, Д.О. Логофет. – М. : Наука, 1978. – 352 с.
93. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные системы и катастрофы в экологии / Ю.М. Свирижев. – М. : Наука, 1987. – 366 с.
94. Свирижев Ю.М. Математические модели в экологии / Ю.М. Свирижев // Число и мысль. – Вып. 5. – М. : Знание, 1982. – С. 16-55.
95. Свирижев Ю.М. Вито Вольтерра и современная математическая экология / Ю.М. Свирижев // Послесловие : В. Вольтерра. Математическая теория борьбы за существование. – М. : Наука, 1976. – С. 245-283.
96. Свирижев Ю.М. Математическое моделирование биологических сообществ / Ю.М. Свирижев, Е.Я. Елизаров // Проблемы космической биологии. – М. : Наука, 1972. – 159 с.

97. Сиразетдинов Т.К. Устойчивость систем с распределенными параметрами / Т.К. Сиразетдинов. – Казань : Изд-во Казан. авиац. ин-та, 1971. – 216 с.
98. Скалецкая Е.И. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла / Е.И. Скалецкая, Е.Я. Фрисман, А.П. Шапиро. – М. : Наука, 1979. – 165 с.
99. Смит Д. Математические идеи в биологии / Д. Смит. – М. : Мир, 1970. – 180 с.
100. Смит Д. Модели в экологии / Д. Смит. – М. : Мир, 1976. – 184 с.
101. Солбриг О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М. : Мир, 1982. – 488 с.
102. Тимофеев-Ресовский В.В. Популяции, биоценозы и биосфера Земли / В.В. Тимофеев-Ресовский // Математическое моделирование в биологии. – М. : Наука, 1975. – С. 19-29.
103. Тихонов А.Н. Уравнения математической физики / А.Н. Тихонов, А.А. Самарский. – М. : Наука, 1972. – 736 с.
104. Уильямсон М. Анализ биологических популяций / М. Уильямсон. – М. : Мир, 1975. – 271 с.
105. Федоров В.Д. Экология / В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.
106. Форрестер Дж. Мировая динамика / Дж. Форрестер. М. : Наука, 1977. – 197 с.
107. Фролов Ю.П. Введение в математическое моделирование биологических процессов. Организмы и популяции / Ю.П. Фролов. – Самара : Изд-во Самарского унт-та, 1994. – 426 с.
108. Шапиро А.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии / А.П. Шапиро, С.П. Луппов. – М. : Наука, 1983. – 134 с.
109. Шарковский А.Н. Существование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // Украинский математический журнал. – 1964. – XVI, №1. – С. 61-70.
110. Шеннон Р. Имитационное моделирование систем. Искусство и наука / Р. Шеннон. – М. : Мир, 1978. – 417 с.
111. Шустер Г. Детерминированный хаос. Введение. – М. : Мир, 1988. – 240 с.

112. Щепетова В.А. Основы математического моделирования в экологии / В.А. Щепетова. – Пенза : ПГУАС, 2015. – 121 с.
113. Эбелинг В. Физика процессов эволюции : пер. с нем. / В. Эбелинг, А. Энгель, Р. Файстель. – М. : Эдиториал УРСС, 2001. – 328 с.
114. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул / М. Эйген. – М. : Мир, 1973. – 216 с.
115. Эйген М. Гиперцикл. Принципы самоорганизации молекул / М. Эйген, Г. Шустер. М. : Мир, 1982. – 266 с.
116. Beddington J.R. Dynamics complexity in predator-prey models framed in difference equation / J.R.Beddington, C.A. Frae, J.H. Lawton // Nature. – 1975. – V. 255. – P. 58-70.
117. Berry J.S. Mathematical modelling courses / J.S. Berry. – Horwood : Wiley, 1987. – 281 p.
118. Brauer F. Mathematical models in population biology and epidemiology / F. Brauer, C. Castillo-Chaves. – Berlin : Springer, 2012. – 508 p.
119. Ebeling W. Modelling of selection processes width age-dependent birth and death rates / W. Ebeling, A.Engel, V.G. Mazenko // Biosystems. – 1986. – V. 19. – P. 213-221.
120. Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of hyman mortality. / B. Gompertz // Phil. Trans. – 1825. – V. 115. – P. 513-585.
121. Gurtin M.E. Nonlinear age-dependent population dynamics / M.E. Gurtin, R.C. MacCamy // Arch. Ration Mech. and Anal. – 1974. – V. 54, №3. – P. 281-300.
122. Fisher R.A. The wave of advance of advantageous genes / R.A. Fisher // Eugenics. – 1937. – V. 7. – P. 355-369.
123. Freedman H.J. Graphical stability, enrichment and pest control by a natural enemy / H.J. Freedmann // Math. Biosci. – 1976. – V. 31, №3-4. – P.207-225.
124. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology / G.E. Hutchinson // Annals of the New York Academy of Scienses. – 1948. – V. 50. – P. 221-246.
125. Kostitzin V.A. La biologie mathematique / V.A. Kostitzin. – Paris : A. Colin, 1937.

126. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population dynamics / P.H. Leslie // *Biometrika*. – 1945. – V. 33, №3. – P. 183-212.
127. Leslie P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics / P.H. Leslie // *Biometrika*. – 1948. – V. 35, №3-4. – P. 213-245.
128. Li T.Y. Period tree implies chaos / T.Y. Li, J.A. Yorke // *American Mathematical Monthly*. – 1975. – V. 82. – P.985-992.
129. Lotka A.J. The stability of the normal age distribution / A.J. Lotka // *Proc. Nat. Acad. Science*. – 1922. – V. 54. – P. 339-345.
130. Lotka A.J. *Elements of Physical Biology* / A.J. Lotka. – Baltimore : William and Wilkins, 1924. – 460 p.
131. Matsenko V.H. Nonlinear model of age-dependent population dynamics / V.H. Matsenko // *Nonlinear Oscillations*. – 2003. – V. 6, № 3. – P. 350-360.
132. May R.M. Limit cycles in predator-prey communities / R.M. May // *Science*. – 1972. V. 177, № 4052. – P. 900-902.
133. May R.M. Time-delay versus stability in population models with dth and tree trophic levels / R.M. May // *Ecology*. – 1973. – V. 54, №2. – P. 315-325.
134. May R.M. Biological population obeying difference equation: Stable points, stable cycles and chaos / R.M. May // *J. Theor. Biol.* – 1978. – V. 51. – P. 511-524.
135. May R.M. Nonlinear aspects of competition between three species / R.M. May, W.J. Leonard // *SIAM J. Appl. Math.* – 1975. – V.29, № 2. – P. 243-253.
136. McKendrick A.G. Application of mathematics to medical problems / A.G. McKendrick // *Proc. Edinburgh Math. Soc.* – 1926. – V. 40. – P. 98-130.
137. Milner F.A. Rapidly converging numerical algorithms for model of population dynamics / F.A.Milner, G Rabbio // *J Math. Biol.* – 1992. – V. 30. – P. 733-753.
138. Pearl R. The growth of population / R. Pearl // *Quart. Rev. Biol.* – 1927. – V. 2. – P. 532.
139. Pielou E.C. *An introduction to mathematical ecology* / E.C. Pielou. – New York : Willey Interscience, 1969. – 286 p.

140. Ricker W.E. Stock and recruitment / W.E. Ricker // J. of the fisheries research board of Canada. – 1954. – V. 11. – P. 559-663.
141. Verchulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement / P.F. Verchulst // Corresp. Math. Et Phys. – 1838. – V.10. – P. 113-121.
142. Von Foester H. Some remarks on changing populations / H. Von Foerster // Kinetics of Cellular Proliferation. – New York : Grune and Stratton, 1959. – P. 382-407.
143. Webb G.F. Theory of nonlinear age-dependent population dynamics / G.F. Webb. – New York, 1985. – 294 p.