

## З М І С Т

1. Про моделі екологічних та соціальних явищ.....	3
2.Одновидові моделі ізольованих популяцій.....	7
3. Конкуруючі популяції з необмеженим ресурсом.....	14
4. Моделі суспільних особин.....	20
5. Задача про альтернативи.....	21
6. Порогові явища.....	22
7. Тривидові популяції.....	28
Література.....	32
Додатки.....	33

## 1. Про моделі екологічних та соціальних явищ

Спрощені версії реального явища називаються *моделями*. Модель, як правило, включає в себе простір і час, в яких вона побудована, і основні компоненти, які вважаються істотними для її загального функціонування. Після того, як правильно визначено екосистему, екологічну ситуацію чи соціальну проблему і встановлено її межі, ми висуваємо доступну для перевірки гіпотезу чи серію гіпотез. Далі аналізуються і вивчаються запропоновані гіпотези.

Перше застосування комп'ютерного моделювання в соціальних науках датується початком 60-х років минулого століття. Це було моделювання дискретних подій або моделювання, що ґрунтується на системній динаміці

Математичні описання екологічних систем можна розділити на дві групи: описання, які робляться для практичних цілей, і описання, які мають суто теоретичне значення. Описання для практичних цілей називають *імітаціями*. Цінність імітацій очевидна, але їх можна використовувати головним чином для аналізу окремих випадків. Чим краще якась імітація задовольняє ті конкретні цілі, заради яких вона створена, тим важче узагальнити її висновки на інші види екосистем. Тому для виявлення загальних закономірностей доводиться вдаватися до іншої групи математичних описань, які часто називають *якісними моделями*.

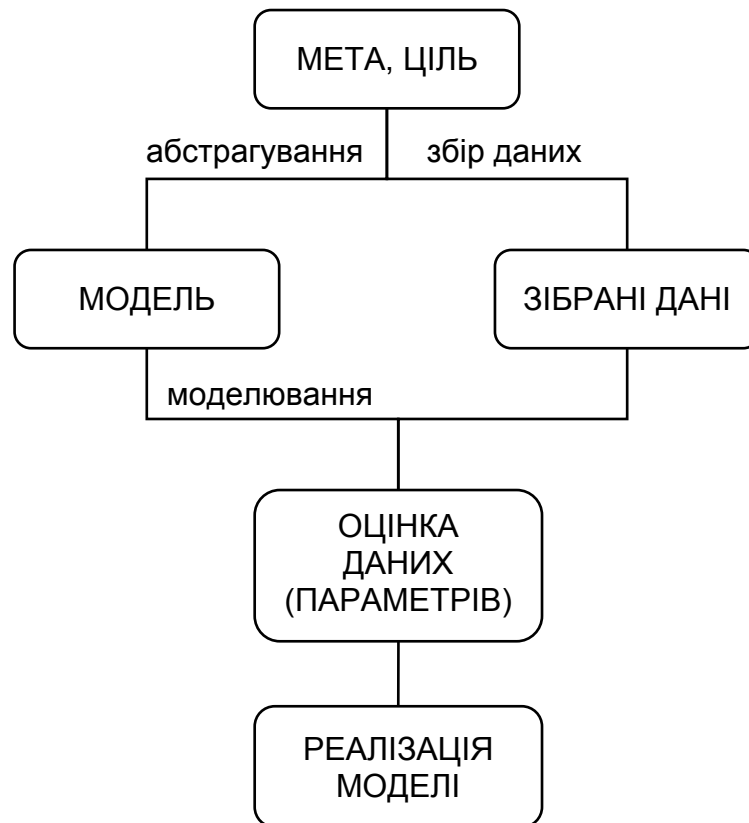
Якісні моделі дають відповідь на питання про можливість того чи іншого *явища*. При зміні якогось параметра (фактора системи) в рівняннях виникне певне явище. Такі питання мають свою цінність. Деякі питання якісного характеру в екології вдається розв'язати без математичних моделей. Але застосування моделей дає більш чітку і змістовну форму; виникають нові ефекти, які не можна було помітити і на які не звертають увагу.

Зауважимо, що екологи і біологи часто застосовують також «екологічні моделі» (в техніці – «натурні»), тобто моделі, які створені в лабораторіях із справжніх організмів.

Оскільки в екологічних моделях тісно переплітаються питання фізики,

хімії і біології, то застосування математики вкрай необхідне. Математика виступає як метод кількісних розрахунків і як метод якісного мислення.

Загальна схема моделювання (як методу) може бути подана у такому вигляді:



Створення математичних моделей об'єктів пов'язано з формалізацією їх описань, із виділенням суттєвих рис емпіричної ситуації, яка розглядається.

Математичні моделі дають уявлення про зв'язок деяких явищ соціального або біологічного характеру із законами механіки, термодинаміки, теорії коливань, теорії керування (регулювання). Методи дослідження таких моделей частково запозичені з інших дисциплін, наприклад, із хімічної кінетики, теорії керування, якісної теорії диференціальних рівнянь, термодинаміки, теорії коливань.

Фізичні закони залишаються істинними і в екології, і в соціології, але діють вони у специфічних умовах, які рідко зустрічаються у неживій природі. Плинність багатьох фізичних процесів в екології виявляється нестійкою. І це явище в екології відіграє важливу роль. У фізиці нестійкість процесу

розглядається як паразитне, небажане явище. У живих системах явище нестійкості використовується цілеспрямовано; більш того, нестійкість – одна з найважливіших рушійних сил еволюції. Математичні моделі тільки тоді правильно описують поведінку реального екологічного об'єкта, коли вони «стійкі» відносно малих змін параметрів диференціальних рівнянь, які відображають малі зміни системи. Саме такі системи за термінологією Андронова [1] називають *грубими*.

Зауважимо, що в екології використовуються деякі методи (наприклад, методи керування), що не мають аналогів у техніці. Ця теорія ще не досить розвинена.

Розрахунки, які базуються на моделюванні соціальних процесів з урахуванням комплексу екологічних, економічних, соціальних проблем, показують, що забезпечення екологічної рівноваги можливе лише на шляху переходу виробництва на маловідходні технології при стабілізації чисельності населення і здійснення режиму економії в споживанні ресурсів.

Зауважимо, що всяка екологічна і соціальна система знаходиться у певний час в деякому просторі, тому з точки зору другого закону термодинаміки така система є відкритою. У моделях таких систем треба враховувати речовину і енергію на вході і виході. Але у багатьох випадках розглядають так звані *ізолювані системи*. Моделі таких систем є досить наближеним описом природних явищ. У цьому випадку для складання відповідних рівнянь використовують лише перший закон термодинаміки – закон збереження енергії. Після того, як отримані певні математичні рівняння або залежності, застосовуємо відомий математичний апарат.

Моделі можуть бути макро- або мікрорівневі. Об'єднання мікрорівневих моделей складає макрорівневу модель. Ясно, що для отримання макрорівневої моделі повинні враховуватися певні зв'язки між мікрорівнями.

Насамкінець наведемо коротку класифікацію моделей.

Час у моделях може бути як неперервним, так і дискретним. Відповідно

до цього моделі називаються неперервними або дискретними. Характеристики моделі можуть бути детермінованими або мати випадковий характер. Від того, якими є функціональні залежності між визначальними величинами моделі, розглядають лінійні та нелінійні моделі. Моделі можуть бути статичними або динамічними. Динамічні моделі діляться на диференціальні та різницеві. Очевидно, що різницеві моделі належать до дискретних.

## 2. Моделі одновидових ізольованих популяцій

Найпростіша модель росту мікроорганізмів, запропонована Д.Бернуллі (1760), має вигляд [5] :

$$\dot{x} = \mu x, \quad x(0) = x_0, \quad (1)$$

де  $x$  – кількісна характеристика популяції,  $\mu$  – коефіцієнт пропорційності в розрахунку на одну особину,  $i$  є різницею між коефіцієнтами народжуваності  $B$  і смертності  $D$ :  $\mu = B - D$ .

Розв'язок рівняння (1) при  $\mu = const$ , рівний

$$x(t) = x_0 e^{\mu t}, \quad (2)$$

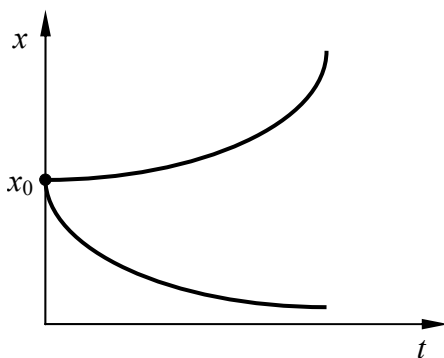


Рис. 1

відомий як закон експоненціального росту чисельності популяції (народонаселення) в необмеженому щодо ресурсу середовищі, або закон Мальтуса (1795). Цей закон пояснює спонтанний ріст вірусів, мікроорганізмів, личинок колорадського жука тощо.

Він має місце на обмежених проміжках часу. Поведінка кривої (2) при  $\mu \geq 0$  показана на рис. 1. При  $\mu > 0$  маємо так звану  $j$ -криву. З рисунка видно, що при  $\mu = const$  популяція або вмирає, або необмежено зростає. В цій моделі не враховано внутрішні лімітуючі фактори. Такими факторами можуть бути харч, світло, простір, інші організми тощо.

Цього недоліку позбавлена модель, запропонована Верхюльстом (1838):

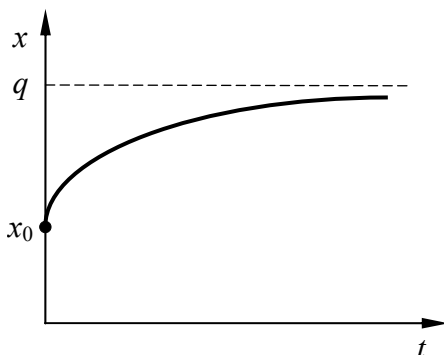


Рис. 2

$$\dot{x} = rx \left( 1 - \frac{x}{q} \right) = x(r - \gamma x), \quad (3)$$

яка має границю насичення. Модель за пропозицією самого автора називають *логістичною* моделлю. В ній  $r$  – мальтузіанський коефіцієнт,  $\gamma$  – коефіцієнт, що враховує внутрішньовидову конкуренцію

(самообмеження) популяції,  $q = r/\gamma$  – ємність середовища. Розв’язок рівняння

(3) має вигляд:

$$x(t) = \frac{rx_0 e^{rt}}{\gamma x_0 (e^{rt} - 1) + r}, \quad (4)$$

причому  $x(t) \rightarrow q$  при  $t \rightarrow \infty$ . Такий розв’язок дає криву з насиченням, поведінка якої показана на рис. 2. Відповідна крива має назву *s-кривої*.

До кривої з насиченням приводить також лінійна модель виду

$$\dot{x} = -\mu(x - q), \quad x(0) = x_0, \quad (5)$$

з розв’язком

$$x(t) = q + (x_0 - q)e^{-\mu t}, \quad (6)$$

де  $\mu$  і  $q$  – сталі.

Якщо в рівнянні (1) покласти  $\mu(x) = r - \gamma x$ , отримаємо рівняння (3). При апроксимації величини  $\mu(x)$  в (1) *s*-функцією прийдемо до рівняння типу Оллі [5, 7].

Інші узагальнення рівняння (1): коефіцієнти  $r$  и  $\gamma$  є функціями часу. Тоді таке рівняння (рівняння Бернуллі) матиме розв’язок:

$$x(t) = \frac{x_0 \exp\left(\int_0^t r(\eta) d\eta\right)}{1 + x_0 \int_0^t \gamma(\xi) \left[ \exp \int_0^\xi r(\eta) d\eta \right] d\xi}. \quad (7)$$

У випадку  $r = const$

$$x(t) = \frac{x_0 e^{rt}}{1 + x_0 \int_0^t \gamma(\xi) e^{r\xi} d\xi}. \quad (8)$$

Якщо величина  $\gamma(t)$  періодично коливається біля деякого сталого значення  $q_1$  таким чином, що

$$\gamma(t) = q_1 + \beta \sin \omega t, \quad (9)$$

де  $\omega$  – частота зовнішнього збурення,  $\beta$  – амплітуда, тоді величина  $x(t)$  при

досить великих  $t$  має вигляд:

$$x(t) = \frac{r}{q_1 \left( 1 + \beta \frac{r \sin \omega t - \omega \cos \omega t}{r^2 + \omega^2} \right)}. \quad (10)$$

У загальному випадку модель одновидової популяції має вигляд

$$\dot{x} = \mu(x)x, \quad x(0) = x_0, \quad (11)$$

де  $\mu(x)$  – мальтузіанська функція. Якщо  $\mu(x)$  неоднозначна функція, тоді в такій моделі можливі так звані *коливання релаксаційного типу* [8].

Якщо швидкість росту популяції залежить від чисельності попередніх поколінь, то найпростіша модель, що побудована при використанні рівняння (1) та запропонована Хатчінсоном (Hutchinson G.E., 1948), запишеться у вигляді:

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= rx(t)[1 - \gamma_1 x(t - \tau)], \quad t > 0, \\ x(t) &= f(t), \quad t \in (-\tau, 0), \end{aligned} \quad (12)$$

де  $\tau$  – час запізнення (часовий лаг); ним може бути, наприклад, середня тривалість життя одного покоління. З (12), очевидно, впливає, що особини попередніх поколінь негативно впливають на коефіцієнт природного приросту.

Узагальненням рівняння Верхюльста (3) з урахуванням запізнення є рівняння Браддока (Braddoc, 1980):

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= rx(t)[1 - \gamma x(t) - \gamma_1 x(t - \tau)]; \\ x(t) &= f(t), \quad t \in (-\tau, 0). \end{aligned} \quad (13)$$

В рівняннях типу (12), (13) можна врахувати кілька запізнень. Запізнення може бути джерелом цікавих математичних явищ, яких не було в моделях без запізнення, наприклад, граничних циклів, монотонних або періодичних розв'язків, нестійкості розв'язків тощо.

Розглянуті вище моделі передбачають, що такі популяції існують ізольовано в необмеженому щодо харчу просторі. Далі покажемо, як вони узагальнюються на випадок існування двох антагоністичних популяцій.



### Задачі для практичних занять

**Приклад 1 (з розв'язком).** Припустимо, що популяція алігаторів нараховує 100 особин, показник смертності популяції  $\delta = 0$ . Нехай коефіцієнт народжуваності  $\beta = 0,0005P$ . Таким чином, популяція зростає. Що станеться з популяцією в майбутньому?

**Розв'язання.** Враховуючи загальне рівняння чисельності популяції

$$\frac{dP}{dt} = (\beta - \delta)P,$$

отримуємо таке рівняння для чисельності крокодилів:

$$\frac{dP}{dt} = 0,0005P^2, \quad P(0) = 100,$$

( $t$  вимірюється в роках). Тоді після розділення змінних отримуємо

$$\int \frac{1}{P^2} dP = \int 0,0005 dt;$$

$$-\frac{1}{P} = 0,0005t + C.$$

Підстановка  $t = 0$ ,  $P = 100$  дає  $C = -1/100$ . Отже,

$$P(t) = \frac{2000}{20 - t}.$$

Нехай, наприклад,  $P(10) = 200$ , так що через 10 років чисельність крокодилів подвоюється. При  $t \rightarrow 20$  значення  $P(t) \rightarrow +\infty$ . Це означає, що через 20 років маємо реальний демографічний вибух.

**Приклад 2.** Швидкість зміни чисельності популяції кролів  $N(t)$  пропорційна квадратному кореню  $N$ . В момент часу  $t = 0$  (місяці) популяція кролів має 100 особин і збільшується із швидкістю 20 кролів на місяць. Скільки кролів буде за рік?

**Приклад 3.** Швидкість зміни чисельності популяції кролів  $N(t)$  пропорційна квадратному кореню  $N$ . В момент часу  $t = 0$  (місяці) популяція кролів має 400 особин і збільшується із швидкістю 20 кролів на місяць. Скільки кролів буде за рік?

**Приклад 4.** Припустимо, що популяція риб чисельністю  $N(t)$  в ставку атакована хворобою в момент часу  $t = 0$ , таким чином відтворення риб припиняється (коефіцієнт народжуваності дорівнює нулю), а показник смертності (кількість смертей за тиждень на одну особину)  $\delta$  стає пропорційним  $\frac{1}{\sqrt{N}}$ . Початково у ставку було 900 рибин, а через 6 тижнів залишилася 441 рибина. Через який час вимре вся риба в ставку?

**Приклад 5.** Припустимо, що популяція риб чисельністю  $N(t)$  в ставку атакована хворобою в момент часу  $t=0$ , таким чином відтворення риб припиняється (коефіцієнт народжуваності дорівнює нулю), а показник смертності (кількість смертей за тиждень на одну особину)  $\delta$  стає пропорційним  $\frac{1}{\sqrt{N}}$ . Початково у ставку було 1225 рибин, а через 6 тижнів залишилася 625 рибина. Через який час вимре вся риба в ставку?

**Приклад 6.** Швидкість зміни чисельності  $N(t)$  популяції алігаторів в болоті пропорційна квадрату  $N$ . У 1988 р. у болоті була дюжина алігаторів, а в 1998 р. – дві дюжини. Коли в болоті буде 4 дюжини алігаторів? Що станеться після цього?

**Приклад 7.** Швидкість зміни чисельності  $N(t)$  популяції алігаторів в болоті пропорційна квадрату  $N$ . У 1988 р. у болоті була дюжина алігаторів, а в 1998 р. – три дюжини. Коли в болоті буде 6 дюжин алігаторів? Що станеться після цього?

### Завдання для лабораторних робіт

**Приклад 1.** Припустимо, що кількість кролів  $P(t)$  ( $t$  виражається в місяцях) у заповіднику задовольняє диференціальне рівняння

$$\frac{dP}{dt} = 0,0004P(t)(150 - P(t)).$$

Нехай спочатку в заповіднику нараховується 20 кролів. Розв'яжіть це диференціальне рівняння та визначте, що станеться з популяцією в майбутньому. Що станеться з популяцією кролів, якщо початкова чисельність тварин становитиме 300 особин?

Визначити чисельність популяції в обох випадках в момент часу  $t = 40$ .

Побудувати графіки чисельності популяцій для двох випадків.

*Розв'язок прикладу в середовищі MAPLE дивись у додатку 1 [9].*

**Приклад 2.** Припустимо, що кількість кролів  $P(t)$  ( $t$  виражається в місяцях) в заповіднику задовольняє диференціальне рівняння

$$\frac{dP}{dt} = 0,0004P(t)(P(t) - 150).$$

Нехай спочатку в заповіднику нараховується 200 кролів. Розв'яжіть це диференціальне рівняння та визначте, що станеться з популяцією в майбутньому.

Що станеться з популяцією кролів, якщо початкова чисельність тварин становитиме 100 особин?

Визначити чисельність популяції в обох випадках в момент часу  $t = 20$ .

Побудувати графіки чисельності популяцій для двох випадків.

**Приклад 3.** Припустимо, що кількість мишей  $P(t)$  ( $t$  виражається в місяцях) в дослідницькому інституті задовольняє диференціальне рівняння

$$\frac{dP}{dt} = 0,0008P(t)(P(t) - 100).$$

Нехай дослідницький інститут придбав 110 мишенят. Розв'яжіть це диференціальне рівняння та визначте, що станеться з популяцією в майбутньому.

Що станеться з популяцією мишей, якщо початкова чисельність тварин становитиме 95 особин?

Визначити чисельність популяції в обох випадках в момент часу  $t = 25$ .

Побудувати графіки чисельності популяцій для двох випадків.

**Приклад 4.** Припустимо, що кількість мишей  $P(t)$  ( $t$  виражається в місяцях) в дослідницькому інституті задовольняє диференціальне рівняння

$$\frac{dP}{dt} = 0,008P(t)(100 - P(t)).$$

Нехай дослідницький інститут придбав 20 мишенят. Розв'яжіть це диференціальне рівняння та визначте, що станеться з популяцією в майбутньому.

Що станеться з популяцією мишей, якщо початкова чисельність тварин становитиме 180 особин?

Визначити чисельність популяції в обох випадках в момент часу  $t = 6$ .

Побудувати графіки чисельності популяцій для двох випадків.

**Приклад 5.** Припустимо, що кількість алігаторів  $P(t)$  ( $t$  виражається в місяцях) в болоті задовольняє диференціальне рівняння

$$\frac{dP}{dt} = 0,15P(t) - 0,001P^2(t).$$

Нехай спочатку в болоті нараховується 20 алігаторів. Розв'яжіть це диференціальне рівняння та визначте, що станеться з популяцією в майбутньому.

Що станеться з популяцією алігаторів, якщо початкова чисельність тварин становитиме 180 особин?

Визначити чисельність популяції в обох випадках в момент часу  $t = 30$ .

Побудувати графіки чисельності популяцій для двох випадків.

**Приклад 6.** Припустимо, що кількість алігаторів  $P(t)$  ( $t$  виражається в місяцях) в болоті задовольняє диференціальне рівняння

$$\frac{dP}{dt} = 0,0001P^2(t) - 0,01P(t).$$

Нехай спочатку в болоті нараховується 25 алігаторів. Розв'яжіть це диференціальне рівняння та визначте, що станеться з популяцією в майбутньому.

Що станеться з популяцією алігаторів, якщо початкова чисельність тварин становитиме 150 особин?

Визначити чисельність популяції в обох випадках в момент часу  $t = 50$ .

Побудувати графіки чисельності популяцій для двох випадків.

**Приклад 7.** Два зоопарки вирішили вирощувати хом'яків на продаж. Кількість хом'яків  $P(t)$  ( $t$  виражається в місяцях) задовольняє диференціальне рівняння

$$\frac{dP}{dt} = 0,001P(t)[125 - P(t)].$$

Перший зоопарк закупив 175 хом'яків, другий – 100.

Розв'яжіть диференціальне рівняння та визначте, що станеться з популяцією хом'яків через 20 місяців. Який зоопарк вчинив раціональніше з точки зору витрат на придбання першої партії хом'яків?

Побудувати графіки зміни чисельності популяцій для двох зоопарків.

**Приклад 8.** Два зоопарки вирішили вирощувати декоративних пацючків на продаж. Кількість пацючків  $P(t)$  ( $t$  виражається в місяцях) задовольняє диференціальне рівняння

$$\frac{dP}{dt} = 0,0008P(t)[P(t) - 160].$$

Перший зоопарк закупив 200 пацючків, другий – 100.

Розв'яжіть диференціальне рівняння та визначте, що станеться з популяцією пацючків через рік.

Побудувати графіки зміни чисельності популяцій для двох зоопарків.

### 3. Конкуруючі популяції з необмеженим ресурсом

Для двох конкуруючих популяцій типу «хижак–жертва» з кількісними характеристиками жертви  $x$  і хижака  $y$  модель, що базується на використанні рівняння Бернуллі (1), записується у вигляді *рівнянь В. Вольтерра* (1931) [3]:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(\mu_1 - \gamma_{12}y), \\ \dot{y} &= -y(\mu_2 - \gamma_{21}x), \\ x(0) &= x_0, \quad y(0) = y_0, \end{aligned} \quad (14)$$

де  $\mu_i > 0, \gamma_{ij} > 0$  – деякі сталі величини, доданок  $xu$  враховує вплив однієї популяції на іншу – так звану *міжвидову конкуренцію*. Система рівнянь має дві точки рівноваги  $(0; 0)$  і  $\left(q_1 = \frac{\mu_2}{\gamma_{21}}; q_2 = \frac{\mu_1}{\gamma_{12}}\right)$ .

Лінеаризовані рівняння Вольтерра в околі точки  $(0; 0)$  мають вигляд:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \mu_1 x, \\ \dot{y} &= -\mu_2 y. \end{aligned}$$

Характеристичні числа  $\lambda_1 = \mu_1 > 0, \lambda_2 = -\mu_2 < 0$ . Особлива точка – сідло – нестійка особлива точка.

В околі точки  $(q_1; q_2)$  лінеаризована система рівнянь має вигляд:

$$\dot{u} = -\mu_1 \gamma_{12} v, \quad \dot{v} = \mu_2 \gamma_{21} u,$$

де  $u$  і  $v$  – збурення величин  $x$  і  $y$  в околі точки рівноваги. Характеристичні числа, які визначаються із рівняння

$$\lambda^2 + \mu_1 \mu_2 \gamma_{12} \gamma_{21} = 0,$$

будуть комплексними. Особлива точка – центр. Центр – стійка особлива точка, але асимптотично – нестійка (система рівнянь «груба»). Інтегральні криві – замкнуті криві, в першому наближенні – еліпси Вольтерра [3]. Сама система рівнянь за термінологією Андронова *груба* [1]. Це означає, що як тільки одну піввісь еліпса змінимо на деяку величину, то зображуючи точка у фазовому просторі перейде на іншу замкнуту траєкторію, яка також буде стійкою, але не асимптотично.

Як видно із (14), при відсутності хижака  $y$  жертва зростає до

нескінченості. Щоб позбутися такого недоліку, Гаузе [5] підправив модель (14), ввівши у перше рівняння внутрішньовидову конкуренцію жертв  $x$ :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(\mu_1 - \gamma_{12}y - \gamma_{11}x), \\ \dot{y} &= -y(\mu_2 - \gamma_{21}x).\end{aligned}$$

При відсутності хижака перше рівняння рівносильне рівнянню Верхюльста (3): популяція жертв має межу насичення. Запропонована *система рівнянь* отримала назву *Лоткі–Вольтерра*. Ця модель має три точки рівноваги  $(0; 0)$ ,  $\left(\frac{\mu_1}{\gamma_{11}}; 0\right)$ ,  $\left(\frac{\mu_2}{\gamma_{21}}; \frac{\mu_1\gamma_{12} - \mu_2\gamma_{21}}{\gamma_{12}\gamma_{21}}\right)$ . Остання точка є стійкою точкою рівноваги.

Узагальненням логістичної популяції (3) на систему «хижак–жертва» є *повна система рівнянь Лоткі–Вольтерра (1925)*:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(\mu_1 - \gamma_{11}x - \gamma_{12}y), \\ \dot{y} &= -y(\mu_2 - \gamma_{21}x + \gamma_{22}y), \\ x(0) &= x_0, \quad y(0) = y_0.\end{aligned}\tag{15}$$

Ця система може мати уже чотири точки рівноваги. Наслідки конкурентної боротьби залежать від співвідношення коефіцієнтів  $\mu_i$  та  $\gamma_{ij}$ .

Були й інші узагальнення логістичного рівняння для двовидових популяцій. Так, А. Д. Базикін [2] провів дослідження моделі

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x\left(\mu_1 - \gamma_{11}x - \frac{\gamma_{12}y}{1 + \beta x}\right), \\ \dot{y} &= -y\left(\mu_2 + \gamma_{22}y - \frac{\gamma_{21}x}{1 + \beta x}\right).\end{aligned}\tag{16}$$

У цій моделі функція взаємодії популяцій задається у вигляді гіперболи відносно змінної  $x$ . Дана система може мати до п'яти точок рівноваги. Все залежить від співвідношень між параметрами системи  $\mu$ ,  $\gamma_{ij}$ ,  $\beta$ . Збільшується й різноманітність фазових портретів. Одна із стаціонарних точок може бути нестійким фокусом, який обмежений стійким граничним циклом.

Дослідження задачі про взаємодію двох антагоністичних видів типу хижак–жертва у загальному випадку проведено А.М. Колмогоровим [4]. Ця

модель має вигляд:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \alpha_1(x)x - v(x)y, \\ \dot{y} &= \alpha_2(x)y, \\ x(0) &= x_0, \quad y(0) = y_0.\end{aligned}\tag{17}$$

де  $\alpha_1(x)$ ,  $\alpha_2(x)$  – коефіцієнти природного приросту жертви і хижака відповідно,  $v(x)$  – трофічна функція. Кожна із цих функцій наділена певними властивостями [5].

Іноді до двовидових популяцій відносять популяцію з обмеженою кількістю ресурсу, який змінюється при вживанні його популяцією. Загальний вигляд математичної моделі такої популяції може бути поданий у вигляді:

$$\begin{aligned}\dot{R} &= Q - V(R, x)x, \\ \dot{x} &= -\mu x + \gamma V(R, x)x, \\ x(0) &= x_0, \quad R(0) = R_0.\end{aligned}$$

де  $R$  – кількість ресурсу,  $x$  – кількісна характеристика популяції,  $V(R, x)$  – трофічна функція, швидкість споживання ресурсу однією особиною популяції,  $\gamma$  – частина ресурсу, що йде на відновлення потомства,  $\mu$  – коефіцієнт смертності,  $Q$  – швидкість надходження ресурсу в систему.

Трофічна функція в більшості випадків має такі властивості:  $V = V(R)$ ,  $V(0) = 0$ ,  $V(R) > 0$ ; функція  $V(R)$  має асимптоту. Наявність асимптоти вказує на те, що при великому достатку харчу швидкість його реалізації обмежена. Всі різновиди трофічних функцій можна розбити на два класи [8]: а) опуклі вгору («дурний хижак») і б)  $s$ -подібні («розумний хижак»).

Моделі двовидових популяцій, які борються за спільну їжу, кількість якої обмежена, записуються у вигляді [3, 5]:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(\varepsilon_1 - \gamma_1 F(x, y)), \\ \dot{y} &= y(\varepsilon_2 - \gamma_2 F(x, y)), \\ x(0) &= x^0, \quad y(0) = y^0,\end{aligned}$$

де  $\varepsilon_i > 0$  – коефіцієнт приросту популяцій,  $\gamma_i$  – характеристика потреби в їжі популяції,  $F(x, y)$  – функція, що виражає швидкість споживання їжі, причому

$$F(0,0) = 0; F'_x > 0, F'_y > 0.$$

Остання система має перший інтеграл:

$$\frac{x^{\gamma_2}}{y^{\gamma_1}} = Ce^{\omega t}, \quad C = \frac{(x^0)^{\gamma_2}}{(y^0)^{\gamma_1}}, \quad \omega = \varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\gamma_1.$$

При  $\omega > 0$  і  $t \rightarrow \infty$  маємо  $\frac{x^{\gamma_2}}{y^{\gamma_1}} \rightarrow \infty$ . При обмежених популяціях це можливо лише при  $y = 0$ . Звідси маємо: із двох біологічних видів, що борються за спільну їжу, вид, у якого відношення  $\frac{\varepsilon}{\gamma}$  є меншим, вимирає.

### Задачі для практичних занять

**Приклад 1 (з розв'язком).** Дослідити та визначити всі стани рівноваги системи

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(x + y - 2), \\ \frac{dy}{dt} = y(1 - x). \end{cases} \quad (3.1)$$

*Розв'язання:* Спочатку знайдемо стаціонарні точки

$$\begin{cases} x(x + y - 2) = 0, \\ y(1 - x) = 0. \end{cases} \Rightarrow \text{отримали три точки} \begin{cases} 1) x_0 = 0, y_0 = 0 & (A), \\ 2) x_0 = 1, y_0 = 1 & (B), \\ 3) x_0 = 2, y_0 = 0 & (C). \end{cases}$$

Для дослідження ліанеризуємо систему (3.1) в околі точки  $(x_0; y_0)$ :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (2x_0 + y_0 - 2)(x - x_0) + x_0(y - y_0), \\ \frac{dy}{dt} = -y_0(x - x_0) + (1 - x_0)(y - y_0). \end{cases}$$

Характеристичне рівняння:

$$\begin{vmatrix} 2x_0 + y_0 - 2 - \lambda & x_0 \\ -y_0 & 1 - x_0 - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

$$\text{Отже, } \lambda^2 - (x_0 + y_0 - 1)\lambda + (4x_0 - 2x_0^2 + y_0 - 2) = 0.$$

Для точки A отримаємо:  $\lambda^2 + \lambda - 2 = 0$ , звідки  $\lambda_1 = -2$ ;  $\lambda_2 = 1$  – особлива точка типу сідло.

Для знаходження сепаратрис обчислимо власні вектори для власних значень.



Для  $\lambda_1 = -2$  маємо  $\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = 0$ ,  $3y = 0 \Rightarrow y = 0$  – вісь  $OX$ .

Для  $\lambda_2 = 1$  маємо  $\begin{pmatrix} -3 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = 0$ ,  $-3x = 0 \Rightarrow x = 0$  – вісь  $OY$ .

Для точки  $B$  отримаємо:  $\lambda^2 - \lambda + 1 = 0$ , звідки  $\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \pm i\frac{\sqrt{3}}{2}$  – особлива точка типу фокус, причому нестійкий, бо  $\operatorname{Re} \lambda > 0$ .

Для точки  $C$  отримаємо:  $\lambda^2 - \lambda - 2 = 0$ , звідки  $\lambda_1 = 2$ ;  $\lambda_2 = -1$  – особлива точка типу сідло.

Для знаходження сепаратрис обчислимо власні вектори для власних значень.

Для  $\lambda_1 = 2$  маємо  $\begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 0 & -2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = 0$ ,  $2v = 0 \Rightarrow v = 0$  – вісь  $OU$ .

Для  $\lambda_2 = -1$  маємо  $\begin{pmatrix} 3 & 2 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = 0$ ,  $3u + 2v = 0 \Rightarrow v = -\frac{3}{2}u$ .

При побудові загального фазового портрету потрібно визначити напрям руху вздовж цих кривих.

**Приклад 2.** Дослідити та визначити всі стани рівноваги системи

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -2xy, \\ \frac{dy}{dt} = x^2 + y^2 - 1. \end{cases} \quad (3.2)$$

### Приклад завдання для лабораторної роботи

Маємо такі системи диференціальних рівнянь, що описують взаємодію двох популяцій типу «хижак–жертва»:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (0,2)x - (0,005)xy, \\ \frac{dy}{dt} = -(0,5)y + (0,01)xy. \end{cases} \quad (3.3)$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (0,2)x - (0,005)xy - (0,0035)x^2, \\ \frac{dy}{dt} = -(0,5)y + (0,01)xy. \end{cases} \quad (3.4)$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (0,2)x - (0,005)xy - (0,0035)x^2, \\ \frac{dy}{dt} = -(0,5)y + (0,01)xy - (0,002)y^2. \end{cases} \quad (3.5)$$

Знайти точки рівноваги, побудувати фазовий портрет в додатних осях  $(x, y)$  та зобразити періодичні коливання чисельності популяції хижака та жертви в осях  $(t, x)$  та  $(t, y)$  на одному графіку.

*Розв'язок прикладу в середовищі MAPLE дивись у додатку 2 [9].*

#### 4. Моделі суспільних особин

На основі логістичної моделі можна пояснити стратегію дій суспільних комах. Нехай сім'я мурашок має одне джерело харчу. Поведінку такої сім'ї можна описати рівнянням (3). Відомо, що деяка частина мурашок не приносить їжу, а шукає нові джерела харчу, нові дороги тощо. У рівнянні (3) необхідно врахувати цю частину комах-розвідників у вигляді доданка  $(-\beta x)$ . Модель матиме вигляд [6]:

$$\dot{x} = rx(1 - \gamma x) - \beta x, \quad x(0) = x_0. \quad (18)$$

Це також логістичне рівняння з мальтузіанським коефіцієнтом  $r - \beta$  і з коефіцієнтом конкуренції  $\gamma$ . У цьому випадку границя насичення буде іншою:

$$q = \frac{r - \beta}{r\gamma}.$$

Нехай на однаковій відстані від розміщення сім'ї мурашок з  $N$  особин знаходяться  $n$  джерел харчу. Тоді комахи діляться на групи  $x_i$ , які доставляють харч із джерела  $i$ . У процесі роботи дії мурашок перерозподіляються. Нехай  $\gamma_{ij}$  – коефіцієнт швидкості комах групи  $i$ , які добувають їжу із джерела  $j$ . Математична модель дії особин сім'ї з урахуванням членів  $(-\beta_i x_i)$ , які знаходяться у пошуках нових джерел їжі та нових шляхів, має вигляд:

$$\dot{x}_i = (N - x_1 - x_2 - \dots - x_n) \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j - \beta_i x_i \quad (i = 1, \dots, n). \quad (19)$$

Це одна з найпростіших моделей поведінки суспільних комах. У монографії [6] досліджено систему рівнянь (19) при різних кількостях джерел харчу. Обчислено час повного поїдання деякої кількості харчу при різних коефіцієнтах  $\gamma_{ij}$  і різних кількостях джерел харчу.

### 5. Задача про альтернативи

Нехай група із  $N$  особин має дві альтернативи, причому ступінь привабливості кожної з них дорівнює  $\alpha_i$ . Позначимо через  $x$  – число особин, що вибрали альтернативу 1, через  $y$  – ті, що вибрали альтернативу 2. Однак «все тече, все змінюється». Через деякий час число особин альтернативи 1 змінюють свій вибір на альтернативу 2, пропорційно числу  $x$  і відносній привабливості вибору 2, яка дорівнює  $\frac{\alpha_2}{\alpha_1 + \alpha_2}$ . Аналогічно для особин, що змінюють альтернативу 2 на 1.

Рівняння балансу для змінної  $x$  має вигляд:

$$\dot{x} = r_1 x \left( \frac{\alpha_1}{\alpha_1 + \alpha_2} x - \frac{\alpha_2}{\alpha_1 + \alpha_2} y \right). \quad (20)$$

Замінивши в цьому рівнянні  $y$  на  $N - x$  і ввівши позначення  $\gamma_1 = \frac{\alpha_2 N}{\alpha_1}$ , приходимо до логістичного рівняння (3), розв'язок якого при  $t \rightarrow \infty$  прямує до величини  $q = r_1 / \gamma_1$ . Аналогічно дістаємо результати для величини  $y$ .

Запропонована методика узагальнюється на  $K$  альтернатив [2]:

$$x_i = r_i x_i (1 - \gamma_i x_i),$$

$$\gamma_i = \sum_{j=1}^K \frac{\alpha_{ij} N_j}{\alpha_{1j} + \alpha_{2j} + \dots + \alpha_{kj}}, \quad N = \sum_{j=1}^K N_j, \quad i = \overline{1, K}, \quad (21)$$

де  $N_j$  – субпопуляції популяції  $N$ ,  $\alpha_{ij}$  – коефіцієнти привабливості,  $x_i$  характеризує миттєвий стан популяції. Величини  $N_j$  задовольняють рівняння типу (21). Поведінка системи рівнянь залежить від характеру співвідношень  $\alpha_{ij}$  та  $x_i$ .

## 6. Порогові явища

Порогові явища зустрічаються в механіці суцільних середовищ, радіотехніці, біології та екології. Дослідимо біологічну модель імунної системи, якій властиве вказане явище [5, 6].

Розглянемо основні властивості клітин-убивць. Імунна система хребетних тварин поставляє організму засоби протидії чужорідним хвороботворним речовинам. Вони поступають в організм, виробляють у кістковому мозку недиференційовані вихідні зародкові клітини. В результаті подальшої диференціації ці клітини перетворюються в  $B$ - або  $T$ -лімфоцити<sup>1</sup>. Зустрічаючись з чужорідною речовиною (антигеном)  $B$ -клітини піддаються подальшій диференціації у більші клітини, які проліферують і виділяють хімічні речовини, що здатні нейтралізувати антиген. Їх називають антитілами.

З іншого боку,  $T$ -клітини після подальшої диференціації, яка проходить в тимусі<sup>2</sup>, регулюють дію  $B$ -клітин, підсилюючи або пригнічуючи їх діяльність. Крім того, вони беруть участь в імунних відповідях, які викликані безпосередньо клітинами, особливо раковими або чужорідними, як це буває, наприклад, при пересадці тканин або органів. Інші клітинні різноманітності імунної системи типу макрофагів мають подібну функцію, яку називають цитотоксичною активністю (цито від грецького – клітина). Макрофаг – це клітини з'єднувальної тканини в організмі, які здатні захоплювати і перетворювати сторонні організму частинки.

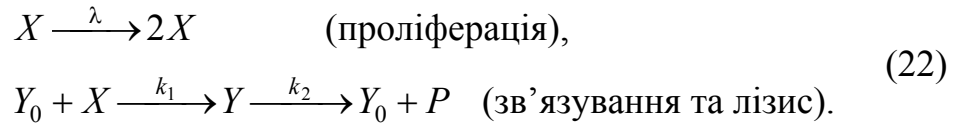
Нехай  $X$  – густина популяції проліферуючих клітин (наприклад, злоякісної пухлини),  $Y_0$  – густина вільних цитотоксичних клітин. Згідно з експериментальними даними клітини  $Y_0$  розпізнають клітини  $X$ , фіксують їх у вигляді комплексу  $Y_0X$  і надалі здійснюють лізис<sup>3</sup> при дисоціації<sup>4</sup> комплексу

<sup>1</sup> Лімфоцити – одна з форм лейкоцитів, білих кров'яних тілець людини або хребетних тварин; вони виконують в організмі захисну функцію.

<sup>2</sup> Центральний орган імунної системи хребетних. Бере участь у формуванні імунітету (виробляє  $T$ -лімфоцити).

<sup>3</sup> Лізис – повільне, поступове послаблення проявів хвороби, зниження температури до нормальної, розчинення клітин під впливом кислот, ферментів, основ, солей.

$Y$ . Таку послідовність стадій фізико-хімічних перетворень можна записати у вигляді [6]:



Прийmemo, що під час процесу конкуренції між  $Y_0$  і  $X$ , який розглядається, стан імунної системи можна вважати стаціонарним практично у всіх відношеннях. Це означає, що повна густина  $Y_p$  популяції вільних і зв'язаних імунних клітин ( $Y_p = Y_0 + Y$ ) залишається сталою за часом. Далі прийmemo спрощений опис, згідно з яким кінетика обох стадій в другому із рівнянь (22) може вважатись некооперативною (тобто без зворотних зв'язків), принаймні в області параметрів, які розглядаються (хоча від цієї умови можна відмовитись).

При перерахованих умовах рівняння балансу мають вигляд [6]:

$$\begin{aligned} \dot{X} &= \lambda X \left(1 - \frac{X}{q}\right) - k_1 Y_0 X, \\ \dot{Y}_0 &= -k_1 Y_0 X + k_2 Y, \end{aligned} \quad (23)$$

де  $\lambda, k_1, k_2$  – коефіцієнти системи,  $q$  – ємність середовища, в якому проходить конкурентна боротьба. При  $Y_0 = 0$  відносно змінної  $X$  маємо логістичне рівняння, в якому  $q$  – верхня межа значень  $X$ . Доданок  $k_1 Y_0 X$  показує зменшення швидкості утворення проліферуючих клітин при наявності вільних цитотоксичних клітин. Отже, в першому рівнянні враховано внутрішньовидову та міжвидову конкуренцію.

Оскільки лізис повинен протікати значно швидше інших стадій, для рівнянь (23) можна скористатись квазістаціонарним наближенням. Поклавши  $\dot{Y}_0 = 0, Y_p = const$ , знаходимо

---

<sup>4</sup> Дисоціація (лат. – роз'єдную) – розпад молекул на кілька простих молекул, атомів, радикалів або іонів.

$$Y_0 = \frac{Y_p}{1 + \frac{k_1}{k_2} X}. \quad (24)$$

Підстановка значення  $Y_0$  в перше рівняння (23) дає відносно змінної  $X$  рівняння

$$\dot{X} = \lambda X \left(1 - \frac{X}{q}\right) - \frac{k_1 Y_p X}{1 + \frac{k_1}{k_2} X}. \quad (25)$$

Введемо нові величини

$$z = \frac{k_1}{k_2} X, \quad \alpha = \frac{k_2}{k_1 q}, \quad \beta = \frac{k_1 Y_p}{\lambda}, \quad \tau = \lambda t. \quad (26)$$

Рівняння (25) в цих безрозмірних величинах має вигляд:

$$\frac{dz}{d\tau} = z(1 - \alpha z) - \frac{\beta z}{1 + z}. \quad (27)$$

Останній доданок в цьому рівнянні є відомою формулою Міхаеліса-Ментен; при  $\beta = 0$  маємо логістичне рівняння.

Дослідимо точки рівноваги рівняння (27). Очевидно, що рівняння має стаціонарний розв'язок  $z = 0$ . Лінеаризоване рівняння (27) в околі точки  $z = 0$

$$\frac{dz}{d\tau} = (1 - \beta)z$$

не залежить від параметра  $\alpha$ . Таким чином, при довільних значеннях  $\alpha$  розв'язок рівняння стійкий при  $1 - \beta < 0$  і нестійкий при  $1 - \beta > 0$ .

Існування ненульових стаціонарних розв'язків відповідає пухлинному стану тканини (органу). Із рівняння

$$1 - \alpha z - \frac{\beta}{1 + z} = 0 \quad (28)$$

знаходимо ненульові точки рівноваги:

$$z_{1,2} = \frac{1}{2\alpha} (1 - \alpha \pm \sqrt{D}), \quad (29)$$

$$D = (1 + \alpha)^2 - 4\alpha\beta = 4\alpha(\beta_c - \beta), \quad \beta_c = \frac{(1 + \alpha)^2}{4\alpha}.$$

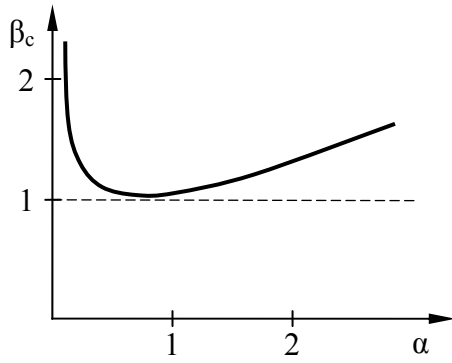


Рис. 3

Значення  $z_{1,2}$  мають сенс при  $D \geq 0$ , тобто при  $\beta \leq \beta_c$ , де  $\beta_c$  – порогове значення величини  $\beta$ . Залежність величини  $\beta_c$  від параметра  $\alpha$  показано на рис. 3. З біологічної точки зору треба розглядати лише значення  $z_i \geq 0$ . Аналіз коренів (29) показує, що не при всяких значеннях параметрів  $\alpha$  і  $\beta$  існують точки

рівноваги  $z_i \geq 0$ . Так, при  $0 < \alpha < 1$  корінь  $z_1$  існує при  $\beta_c \geq \beta$ , якщо  $\alpha > 1$ , то при  $\beta > 1$ . При  $\alpha \rightarrow 0$  величина  $z_1 \rightarrow \infty$ . Корінь  $z_2$  має біологічний смисл лише при  $\alpha > 1, \beta > 1$ .

Лінеризуємо рівняння (27) в околі ненульових стаціонарних точок  $z_i$ . Оскільки

$$\frac{dF}{dz} = \frac{d}{dz} \left( z - \alpha z^2 - \frac{\beta z}{1+z} \right) = 1 - 2\alpha z - \frac{\beta}{(1+z)^2},$$

то лінеаризоване рівняння в околі стаціонарної точки  $z_i$  ( $i = 1, 2$ ) має вигляд:

$$\frac{du}{d\tau} = \left( 1 - 2\alpha z_i - \frac{\beta}{(1+z_i)^2} \right) u, \quad (30)$$

де  $u = z - z_i$ ,  $i = 1, 2$ .

Стійкість або нестійкість розв'язків рівняння (30) визначається знаком величини  $F'(z_i)$ : при  $F'(z_i) < 0$  стан рівноваги  $z_i$  стійкий, при  $F'(z_i) > 0$  – нестійкий. Умова переходу від стійкого до нестійкого станів визначається з рівності  $F'(z_i) = 0$ .

Так, при  $\alpha = 0,45$ ,  $\beta = 1,1$  маємо два додатні корені  $z_1 = 1$  (стійкий),  $z_2 = 0,22$  (нестійкий) і нульовий корінь  $z_3 = 0$  (стійкий).

Існування ненульового стаціонарного розв'язку для  $z$  відповідає наявності пухлинного стану тканини. Щоб такий стан ліквідувати, необхідно, щоб стаціонарна точка була нестійкою.



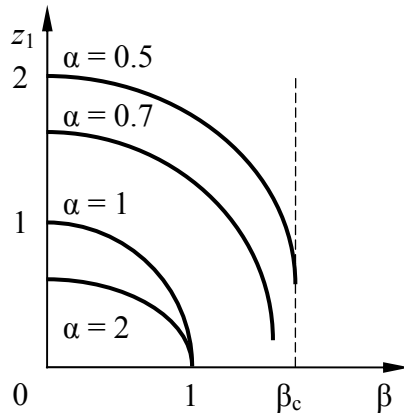


Рис. 4

Таким чином, підтверджена реальна можливість існування двох стійких станів тригерної системи. В залежності від значень параметра  $\alpha$  можуть виникати дві якісно різні ситуації, які показані на рис. 4.

В точці  $z_1 = 1$  залежність між параметрами  $\alpha$  і  $\beta$  має вигляд:

$$\beta = 2(1 - \alpha), \quad (31)$$

причому  $\alpha \leq 1$ . Умова нестійкості в цій точці –

$$1 - 2\alpha - \beta/4 > 0, \quad (32)$$

дає нерівність  $\beta < 4(1 - 2\alpha)$  або  $\beta > 4/3$ . Наприклад, пара величин  $\alpha = 1/4$ ,  $\beta > 3/2$  задовольняє як рівність (31), так і нерівність (32). В цьому випадку також маємо два розв'язки:  $z_1 = 1$  і  $z_3 = 0$ . Умова повного знищення (пригнічення) пухлини зводиться до того, що в процесі імунної відповіді величина  $\beta$  повинна перевищувати одиницю. При  $\alpha < 1$  перехід між пухлинним і не пухлинним станами зв'язані з явищем *бістабільності*, яке має місце в тригерних системах. Вище ми показали, що в області  $1 < \beta < \beta_c$  існують одночасно два стійких стани ( $z = 0$ ,  $z = 1$ ). Мабуть, перехід між цими станами зв'язаний з процесами нуклеації (nucleus лат. – ядро), тобто з процесами, зв'язаними з поділом ядер і обміном речовин. При  $\alpha > 1$  пухлина існує лише при  $\beta < 1$ .

Якщо початковий стан відповідає пухлині, то її пригнічення при зростанні  $\beta$  можливе лише за умови  $\beta > \beta_c$ . Як видно із співвідношень (26), параметр  $\beta$  по суті описує ефективність імунної системи. Тому для даного етапу в області  $\alpha < 1$ ,  $1 < \beta < \beta_c$  в залежності від передісторії тканини можлива як нормальна, так і патологічна ситуація.

Методи дослідження траєкторій диференціальних рівнянь досить повно описані. Чисельні експерименти показують, що величина  $z(\tau)$  при різних

значеннях  $z(0)$  і  $\beta = 2$ ,  $\alpha = 2$  прямує до  $z = 0$  при  $\tau \rightarrow \infty$  (рис.5а). Вже при  $\beta = 1,1$ ;  $\alpha = 0,45$  таке явище можливе не при всяких  $z(0)$  (рис. 5.б).

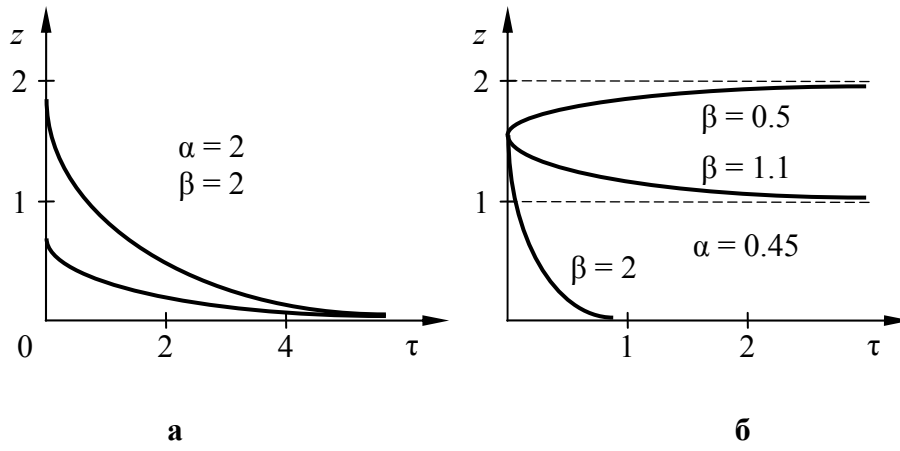


Рис. 5

## 7. Тривидові популяції

У моделях, розглянутих вище, вважалось, що наявність ресурсу є в достатній кількості. Далі розглянемо модель з урахуванням витрат і оновлення основного ресурсу, наприклад, запасів їжі (харчу, корму) для жертв. Будемо будувати моделі тривидових популяцій, виходячи із моделей Мальтуса і Верхюльста.

А. Система рівнянь, що ґрунтується на моделі Мальтуса, має вигляд:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(\mu_1 - \gamma_{12}y) - \gamma_{13}R, \\ \dot{y} &= -y(\mu_2 - \gamma_{21}x), \\ \dot{R} &= \mu_3R - \gamma_{31}x.\end{aligned}\quad (33)$$

В рівняннях, як і раніше  $x$  – кількісна характеристика жертви,  $y$  – хижака,  $R$  – ресурсу,  $\mu_i$  – мальтузіанські коефіцієнти росту виду  $i$ ,  $\gamma_{ij}$  – коефіцієнт взаємного впливу виду  $i$  на вид  $j, i \neq j$ .

Не важко переконатися, що тривидові антагоністичні популяції мають місце і в природі.

Точки рівноваги системи рівнянь (33):  $A(0;0;0)$  і  $B\left(\frac{\mu_2}{\gamma_2}; \frac{1}{\mu_3\gamma_{12}}(\mu_1\mu_3 - \gamma_{13}\gamma_{31}); \frac{\gamma_{31} \cdot \mu_2}{\gamma_{12} \mu_3}\right)$ .

Один особливий напрямок в околі точки  $A$   $\lambda_1 = -\mu_2 < 0$ , інші два визначаються з рівняння

$$\lambda^2 - (\mu_1 + \mu_3)\lambda + (\mu_1\mu_3 - \gamma_{31}\gamma_{13}) = 0$$

і відповідно дорівнюють

$$\lambda_{2,3} = \frac{1}{2} \left[ (\mu_1 + \mu_3) \pm \sqrt{(\mu_1 - \mu_3)^2 + 4\gamma_{31}\gamma_{13}} \right]. \quad (34)$$

Звідси видно, що  $\lambda_2, \lambda_3$  дійсні, але можуть мати різні знаки. Так,  $\lambda_2 > 0$ ,  $\lambda_3 > 0$  при  $\mu_1\mu_3 > \gamma_{13}\gamma_{31}$ .

Особлива точка  $A$  може бути нестійким вузлом ( $\lambda_i$  – одного знака) або сідлом [5].

Проведемо дослідження інтегральних кривих в особливій точці  $B$ . Спочатку знаходимо рівняння для збурень. Далі досліджуємо лінеаризовані збурені рівняння. Тобто, покладемо

$$\begin{aligned}x &= u_0 + u, \\y &= v_0 + v, \\R &= r_0 + r,\end{aligned}\tag{35}$$

де  $u_0, v_0, r_0$  – значення величин в точці рівноваги, підставимо в рівняння (33) і, врахувавши умови рівноваги, відкидаємо нелінійні члени. Лінеаризована система матиме вигляд:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \mu_1 u - \gamma_{12}(u_0 v + v_0 u) - \gamma_{13} r, \\ \dot{v} &= -\mu_2 v + \gamma_{21}(u_0 v + v_0 u), \\ \dot{r} &= \mu_3 r - \gamma_{31} u.\end{aligned}\tag{36}$$

Для визначення власних чисел системи (36) отримаємо рівняння (застосовуючи метод Ейлера з диференціальних рівнянь для лінійної системи):

$$\begin{vmatrix}\mu_1 - \gamma_{12}v_0 - \lambda & -\gamma_{12}u_0 & -\gamma_{13} \\ \gamma_{21}v_0 & \gamma_{21}u_0 - \mu_2 - \lambda & 0 \\ -\gamma_{31} & 0 & \mu_3 - \lambda\end{vmatrix} = 0.\tag{37}$$

Маємо кубічне рівняння відносно  $\lambda$ . Далі треба провести дослідження кубічного рівняння при різних параметрах системи. Очевидно, що наявність параметрів (наприклад, їх кількість в двовидовій моделі дорівнює 6) приводить до великих труднощів. Частково зменшити їхню кількість можна введенням інших масштабів і шляхом задавання деяких параметрів конкретними величинами. Далі встановлюємо тип точок рівноваги при тих або інших параметрах і робимо відповідні висновки про поведінку системи.

**В.** Узагальнення моделі (33). Замість величин  $\gamma_{13}R$ ,  $\gamma_{31}R$  можна ввести доданки  $\gamma_{13}xR$ ,  $\gamma_{31}xR$ , відповідно, як це зроблено в моделі Вольтерра. Тобто, використовується гіпотеза зустрічей та еквівалентів [3]. Модель матиме вигляд:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(\mu_1 - \gamma_{12}y - \gamma_{13}R), \\ \dot{y} &= -y(\mu_2 - \gamma_{21}x), \\ \dot{R} &= R(\mu_3 - \gamma_{31}x).\end{aligned}\tag{38}$$

Точки рівноваги системи рівнянь  $(0; 0; 0)$ ,  $\left(\frac{\mu_3}{\gamma_{31}}; 0; \frac{\mu_1}{\gamma_{13}}\right)$ ,  $\left(\frac{\mu_2}{\gamma_{21}}; \frac{\mu_1}{\gamma_{12}}; 0\right)$ . При відсутності популяції  $x$ , ресурс буде необмежено зростати. Щоб цього не сталося, можна третє рівняння в (38) подати у вигляді:

$$\dot{R} = R(\mu_3 - \gamma_{31}x) + q,$$

де  $q$  – границя насичення.

С. Врахування внутрішньовидової і міжвидової конкуренції (узагальнення моделі Верхюльста). Як вказувалося вище, модель Верхюльста враховує, крім міжвидової, ще й внутрішньовидову конкуренцію. Така модель може мати вигляд:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(\mu_1 - \gamma_{11}x - \gamma_{12}y - \gamma_{13}R), \\ \dot{y} &= -y(\mu_2 - \gamma_{21}x + \gamma_{22}y), \\ \dot{R} &= R(\mu_3 - \gamma_{31}x - \gamma_{33}R).\end{aligned}\tag{39}$$

Замість третього рівняння можна використати рівняння типу

$$\dot{R} = R\mu_3 + q - \gamma_{31}Rx,\tag{40}$$

яке при відсутності жертви ( $x = 0$ ) має границю насичення  $q$ . Початкова умова для ресурсу  $R$ :  $R(0) = R_0$ .

Запас ресурсу може бути сталим  $R = Q = const$ . Тоді в першому рівнянні системи треба виключити ресурс.

Дослідження точок рівноваги проводиться як і у випадку двох рівнянь. Правда, у зв'язку з більшою кількістю параметрів та більшим порядком диференціальних рівнянь, дослідження їх має великі труднощі.

Поведінку розв'язків рівнянь можна дослідити знаходженням чисельних розв'язків диференціальних рівнянь.

Таким чином, двовидові популяції з ресурсом можна подати у вигляді:

$$\begin{aligned}\dot{R} &= Q - V_1(x, y, R)x, \\ \dot{x} &= \gamma_1 V_1(x, y, R)x - V_2(x, y, R)y + \mu_1 x, \\ \dot{y} &= \gamma_2 V_2(x, y, R)x - \mu_2 y,\end{aligned}\tag{41}$$

де  $Q$  – потік ресурсу за певний період часу (наприклад, за рік),  $V_i$  – трофічні функції,  $\mu_i$  – мальтузіанські коефіцієнти. Під  $R$  можна розуміти зростання рослинності (продуцентів),  $x$  – розвиток тварин-фітофагів,  $y$  – хижаків. Запис моделі у вигляді (41) наглядно показує існування трофічних (харчових) ланцюгів.

## Література

1. Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.Э. Теория колебаний. – М.:Наука, 1981. – 568 с.
2. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985. – 181 с.
3. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. – 286 с.
4. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей популяций. //Проблемы кибернетики. – М.: Наука, 1972. – Вып. 25. – С. 100-106.
5. Ляшенко І.М., Мукоєд А.П. Моделі біологічних та екологічних процесів. – К.: Вид-во КНУ, 2002.– 450 с.
6. Николис Г., Пригожин И. Познание сложного. Введение.– М.: Мир, 1990.– 344 с.
7. Самойленко А.М., Перестюк М.О., Парасюк І.О. Диференціальні рівняння. – Київ: Либідь, 1994. – 360 с.
8. Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные системы и катастрофы в экологии. – М.: Наука, 1987. – 368 с.
9. Эдвардс Ч.Г., Пенни Д.Э. Дифференциальные уравнения и краевые задачи: моделирование и вычисление с помощью Mathematica, Maple и MATLAB.– М.: ООО «И.Д.Вильямс», 2008.– 1104 с.

## Додаток 1

$$ode := \text{diff}(P(t), t) = 0.0004 \cdot P(t) \cdot (150 - P(t))$$

$$\frac{d}{dt} P(t) = 0.00040 P(t) (150 - P(t))$$

$$\text{dsolve}(\{ode, P(0) = 20\}, P(t))$$

$$P(t) = \frac{300}{2 + 13 e^{-\frac{3}{50} t}}$$

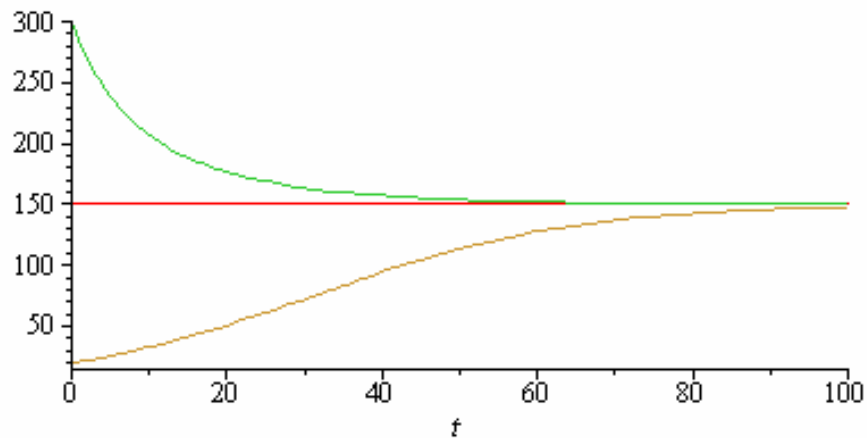
$$\text{dsolve}(\{ode, P(0) = 300\}, P(t))$$

$$P(t) = -\frac{300}{-2 + e^{-\frac{3}{50} t}}$$

$$\text{solve}(0.0004 \cdot P(t) \cdot (150 - P(t)) = 0, P(t))$$

0., 150.

$$\text{plot}\left(\left[\frac{300}{2 + 13 e^{-\frac{3}{50} t}}, -\frac{300}{-2 + e^{-\frac{3}{50} t}}, 150\right], t = 0..100\right)$$



$$t := 40$$

40

$$\text{evalf}\left(\frac{300}{2 + 13 e^{-\frac{3}{50} t}}\right)$$

94.35940271

$$\text{evalf}\left(-\frac{300}{-2 + e^{-\frac{3}{50} t}}\right)$$

157.1271250



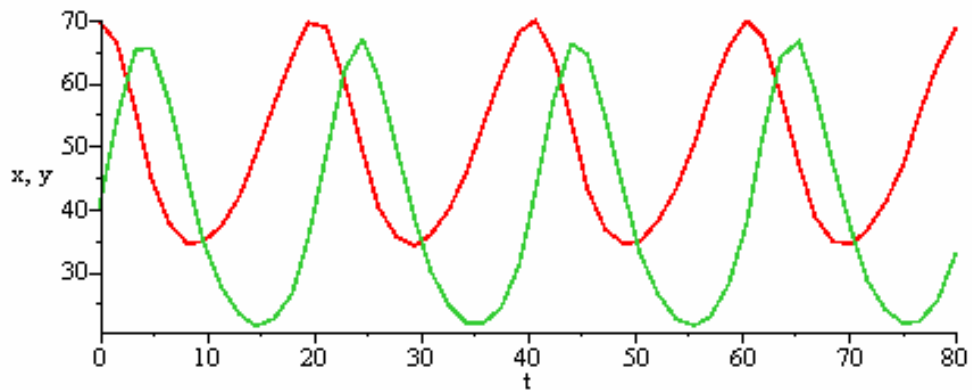
### > Модель Вольтерра

```
F := dsolve({diff(x(t), t) = 0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t), diff(y(t), t)
  = -0.5·y(t) + 0.01·x(t)·y(t), x(0) = 70, y(0) = 40}, {x(t),
  y(t)}, numeric, method = rkf45)
```

```
proc(x_rkf45) ... end proc
```

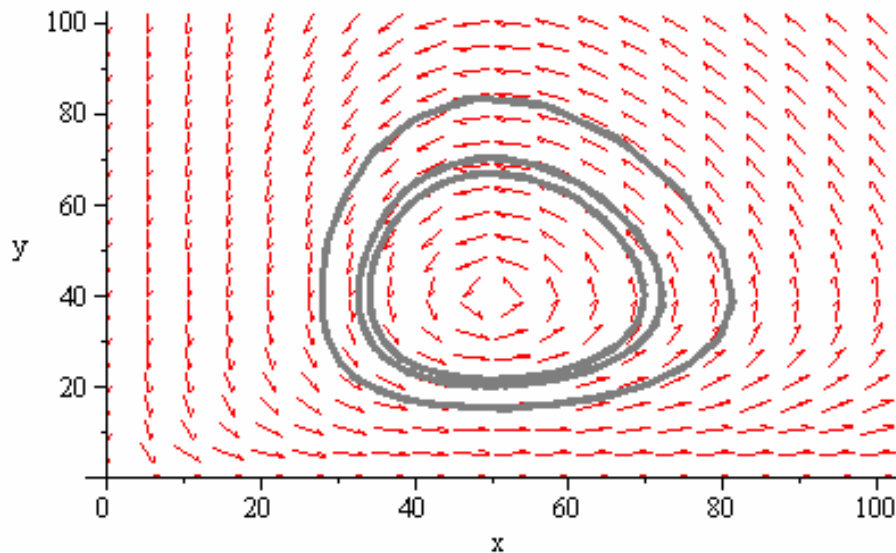
with(plots) :

```
odeplot(F, [[t, x(t)], [t, y(t)]], t = 0 .. 80)
```



> with(DEtools) :

```
DEplot([diff(x(t), t) = 0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t), diff(y(t), t) =
  -0.5·y(t) + 0.01·x(t)·y(t)], [x(t), y(t)], t = -20 .. 20, [[x(0)
  = 70, y(0) = 40], [x(0) = 80, y(0) = 50], [x(0) = 50, y(0) = 20]],
  x = 0 .. 100, y = 0 .. 100)
```



```
solve({0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t) = 0, -0.5·y(t) + 0.01·x(t)·y(t)
  = 0}, {x(t), y(t)})
```

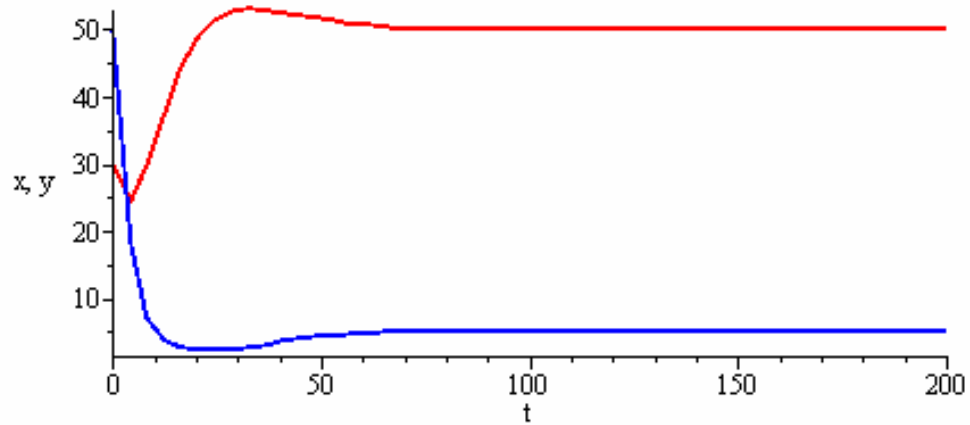
```
{x(t) = 0., y(t) = 0.}, {x(t) = 50., y(t) = 40.}
```

### > Модель Лоткі Вольтерра

```
F := dsolve({diff(x(t), t) = 0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t) - 0.0035
·x(t)·x(t), diff(y(t), t) = -0.5·y(t) + 0.01·x(t)·y(t), x(0) = 30,
y(0) = 50}, {x(t), y(t)}, numeric, method = rkf45)
```

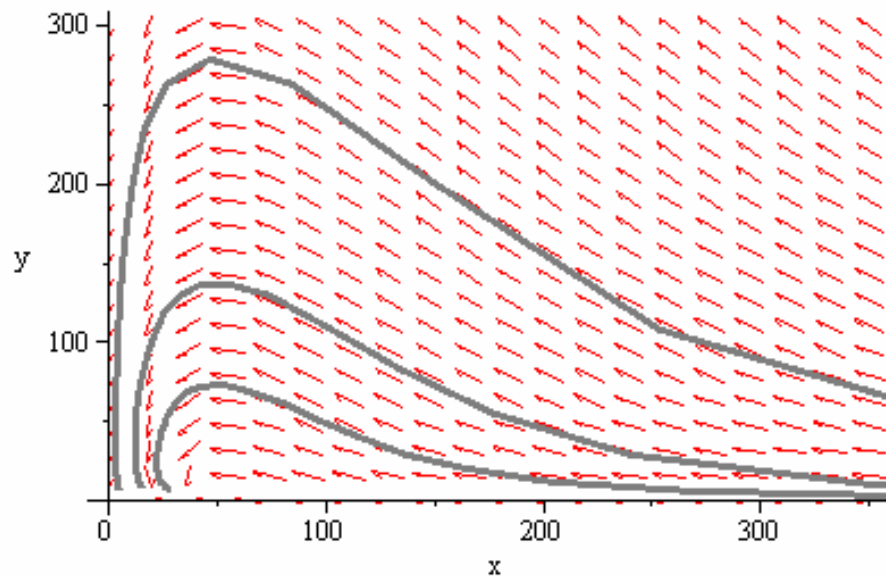
```
proc(x_rkf45) ... end proc
```

```
odeplot(F, [[t, x(t)], [t, y(t)]], t = 0 .. 200)
```



> with(DEtools) :

```
> DEplot([diff(x(t), t) = 0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t) - 0.0035·x(t)
·x(t), diff(y(t), t) = -0.5·y(t) + 0.01·x(t)·y(t)], [x(t), y(t)], t =
-10..10, [[x(0) = 40, y(0) = 70], [x(0) = 100, y(0) = 110], [x(0)
= 150, y(0) = 200]], x = 0..350, y = 0..300)
```



```
solve({0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t) - 0.0035·x(t)·x(t) = 0, -0.5·y(t)
+ 0.01·x(t)·y(t) = 0}, {x(t), y(t)})
```

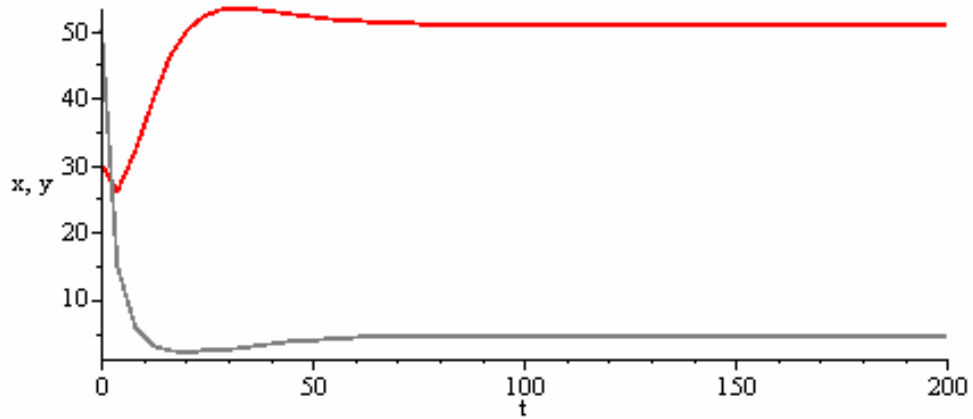
```
{x(t) = 0., y(t) = 0.}, {x(t) = 57.14285714, y(t) = 0.}, {x(t) = 50., y(t)
= 5.}
```

### > Повна система Лоткі Вольтерра

```
F2 := dsolve({diff(x(t), t) = 0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t) - 0.0035
·x(t)·x(t), diff(y(t), t) = -0.5·y(t) + 0.01·x(t)·y(t) - 0.002
·y(t)·y(t), x(0) = 30, y(0) = 50}, {x(t), y(t)}, numeric, method
= rkf45)
```

```
proc(x_rkf45) ... end proc
```

```
odeplot(F2, [[t, x(t)], [t, y(t)]], t = 0 .. 200)
```



```
solve({0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t) - 0.0035·x(t)·x(t) = 0, -0.5·y(t)
+ 0.01·x(t)·y(t) - 0.002·y(t)·y(t) = 0}, {x(t), y(t)})
```

```
{x(t) = 0., y(t) = 0.}, {x(t) = 57.143, y(t) = 0.}, {x(t) = 0., y(t) =
-250.}, {x(t) = 50.877, y(t) = 4.3860}
```

```
> DEplot([diff(x(t), t) = 0.2·x(t) - 0.005·x(t)·y(t) - 0.0035·x(t)
·x(t), diff(y(t), t) = -0.5·y(t) + 0.01·x(t)·y(t) - 0.002·y(t)
·y(t)], [x(t), y(t)], t = -10 .. 10, [[x(0) = 40, y(0) = 70], [x(0)
= 200, y(0) = 110], [x(0) = 200, y(0) = 200], [x(0) = 100, y(0) =
-100], [x(0) = 150, y(0) = -80], [x(0) = 120, y(0) = -50]], x = 0
.. 400, y = 0 .. 300)
```

