



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования  
**«Дальневосточный федеральный университет»**  
(ДВФУ)

---

**ИНСТИТУТ МАТЕМАТИКИ И КОМПЬЮТЕРНЫХ ТЕХНОЛОГИЙ**  
**(ШКОЛА)**

**Департамент математического и компьютерного моделирования**

Держапольский Юрий Витальевич

**МОДЕЛИРОВАНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СЕТЕЙ**  
(Особенности динамики видов в трофических цепях)

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА**  
по образовательной программе подготовки бакалавров  
по направлению 01.03.02 «Прикладная математика и информатика»

**г. Владивосток**

**2025**

Автор работы \_\_\_\_\_  
(подпись)

« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2025 г.

Консультант (если имеется)

\_\_\_\_\_  
(Ф.И.О.) (подпись)  
« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2025 г.

Руководитель ВКР проф. д.ф.-м.н.  
(должность, учёное звание)

Абакумов А. И.  
\_\_\_\_\_  
(Ф.И.О.) (подпись)  
« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2025 г.

Защищена с оценкой: \_\_\_\_\_

Секретарь

\_\_\_\_\_  
(Ф.И.О.) (подпись)  
« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2025 г.

3

4  
\_\_\_\_\_  
(Ф.И.О.) (подпись)

# Оглавление

|          |  |           |
|----------|--|-----------|
| <b>1</b> | <b>Введение</b>                                    | <b>4</b>  |
| <b>2</b> | <b>Математические модели</b>                       | <b>5</b>  |
| <b>3</b> | <b>Анализ моделей</b>                              | <b>8</b>  |
| 3.1      | Качественная устойчивость . . . . .                | 8         |
| 3.1.1    | Необходимые условия . . . . .                      | 10        |
| 3.1.2    | Достаточные условия . . . . .                      | 13        |
| 3.2      | Незамкнутая трофическая цепь . . . . .             | 17        |
| 3.2.1    | Равновесные состояния . . . . .                    | 17        |
| 3.2.2    | Условия существования цепи фиксированной длины . . | 20        |
| 3.3      | Замкнутая трофическая цепь . . . . .               | 23        |
| 3.3.1    | Равновесные состояния . . . . .                    | 23        |
| 3.3.2    | Условия существования цепи фиксированной длины . . | 26        |
| <b>4</b> | <b>Заключение</b>                                  | <b>29</b> |
| <b>5</b> | <b>Список литературы</b>                           | <b>30</b> |

# 1. Введение

Есть такие структуры сообществ с переносом энергии, которые называются трофическими цепями. Незамкнутые и замкнутые. Энергия лимитируется каким-то фактором.

Исследуется поведение трофической цепи при изменении лимитирующего фактора. Обычная устойчивость и знак-устойчивость.

## 2. Математические модели

«Ресурс» в реальных экосистемах можно разделить на два вида:

- Энергия, например, солнечный свет. Тогда экосистема с данным ресурсом является незамкнутой, и энергия «протекает» через систему, в ходе этого рассеиваясь в виде тепла.
- Биологические вещества, например, углерод, азот, фосфор. В этом случае экосистема является замкнутой по отношению к ресурсам. Достигается это деятельностью так называемых «разлагателей», которые разлагают мёртвую органику до необходимых минеральных компонентов, необходимых первичным уровням трофической цепи.

Соответственно будем рассматривать два типа трофической цепей: незамкнутые («проточные») и замкнутые («циклы»).

Рост и развитие экосистем во многих системах лимитируется каким-либо фактором (*принцип Либиха*). Опять же, например, солнечный свет — это невозобновимый ресурс и цепь является незамкнутой, а химические вещества за счёт разлагателей снова вовлекаются в деятельность замкнутой экосистемы.

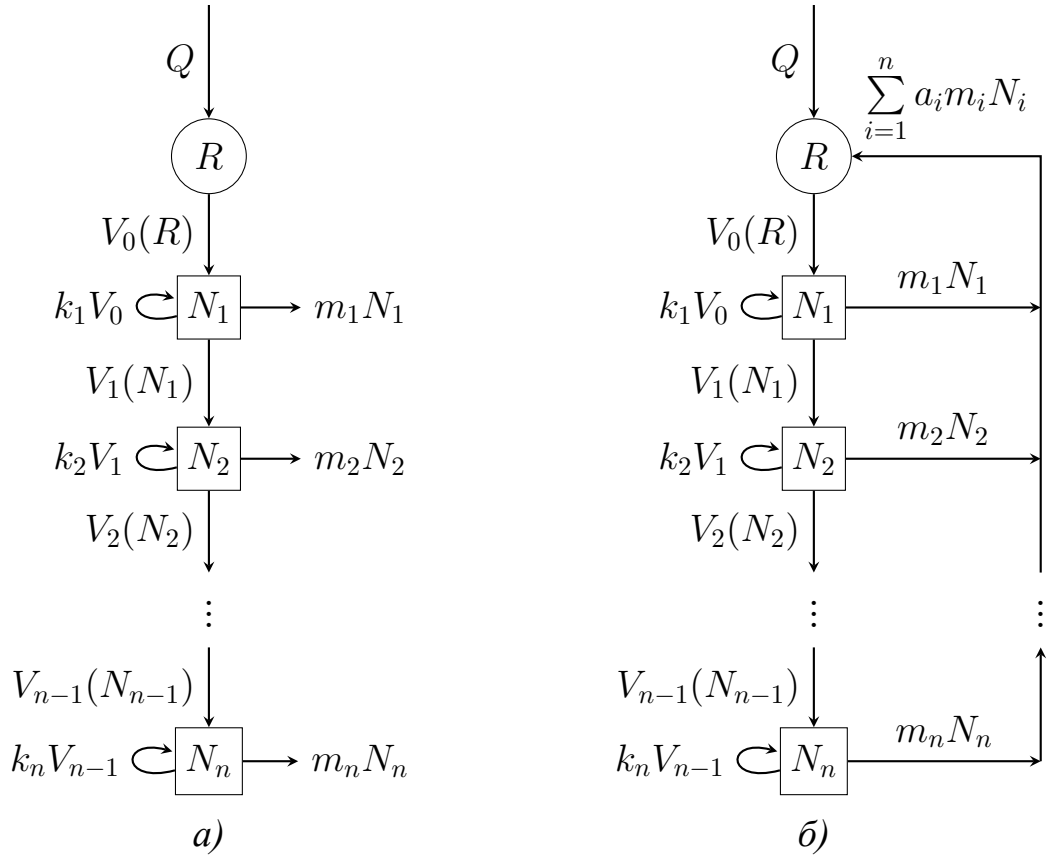


Рис. 1: Описание

а) Незамкнутая цепь:

$$\begin{aligned}
 \frac{dR}{dt} &= Q - V_0(R)N_1, \\
 \frac{dN_1}{dt} &= -m_1N_1 + k_1V_0(R)N_1 - V_1(N_1)N_2, \\
 &\dots \\
 \frac{dN_i}{dt} &= -m_iN_i + k_iV_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1}, \quad i = \overline{2, n-1}, \\
 &\dots \\
 \frac{dN_n}{dt} &= -m_nN_n + k_nV_{n-1}(N_{n-1})N_n.
 \end{aligned} \tag{1}$$

б) *Замкнутая цепь:*

$$\begin{aligned}
\frac{dR}{dt} &= Q - V_0(R)N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \\
\frac{dN_1}{dt} &= -m_1 N_1 + k_1 V_0(R)N_1 - V_1(N_1)N_2, \\
&\dots \\
\frac{dN_i}{dt} &= -m_i N_i + k_i V_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1}, \quad i = \overline{2, n-1}, \\
&\dots \\
\frac{dN_n}{dt} &= -m_n N_n + k_n V_{n-1}(N_{n-1})N_n.
\end{aligned} \tag{2}$$

По биологическому смыслу параметры  $k_i$  и  $a_i$  удовлетворяют ограничениям  $0 \leq k_i, a_i \leq 1$ .

Если считать, что ни один вид не имеет в избытке трофического ресурса, т.е. трофические связи «напряжены», то в этом случае

$$V_0(R) = \alpha_0 R, \quad V_i(N_i) = \alpha_i N_i \quad (i = \overline{1, n}) \tag{3}$$

и уравнения (1) и (2) переходят в уравнения вольтерровского типа, за исключением первых уравнений, содержащих слагаемое  $Q$ . Тогда, формально полагая  $R \equiv N_0$  и  $N_{n+1} \equiv 0$ , получим две системы, которые описывают динамику двух трофических цепей.

а) *Незамкнутая цепь:*

$$\begin{aligned}
\frac{dN_0}{dt} &= Q - \alpha_0 N_0 N_1, \\
\frac{dN_i}{dt} &= N_i(-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = \overline{1, n}.
\end{aligned} \tag{4}$$

б) *Замкнутая цепь:*

$$\begin{aligned}
\frac{dN_0}{dt} &= Q - \alpha_0 N_0 N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \\
\frac{dN_i}{dt} &= N_i(-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = \overline{1, n}.
\end{aligned} \tag{5}$$

Исследуем равновесия и их устойчивость при изменении параметра  $Q$ .

### 3. Анализ моделей

#### 3.1. Качественная устойчивость

Для дальнейшего анализа устойчивости трофических цепей понадобится определение такого свойства сообществ, как *качественная устойчивость*.

*Вольтерровская* модель сообществ  $n$  видов имеет систему вида

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left( \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j \right), \quad i = \overline{1, n}, \quad (6)$$

где  $\varepsilon_i$  – скорость естественного прироста или смертности  $i$ -го вида в отсутствие всех остальных видов, а знак и абсолютная величина  $\gamma_{ij} (i \neq j)$  отражают соответственно характер и интенсивность влияния  $j$ -го вида на  $i$ -вид.  $\gamma_{ii}$  – показатель внутривидового взаимодействия для  $i$ -го вида. Матрицу  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$ , отражающую структуру связей сообщества называют *матрицей сообщества*.

Для описания только характера связей введём *знаковую матрицу*  $S$ . Тогда она связана с матрицей сообщества соотношением

$$S = -\text{sign } \Gamma = \|\text{sign } \gamma_{ij}\|$$

**Определение 1.** *Качественная устойчивость сообщества* – сохранение устойчивости при любых количественных значениях элементов матрицы  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$ , сохраняющих лишь тип взаимодействия между каждой парой видов.

Иными словами, качественная устойчивость означает, что сообщество остаётся устойчивым при любых интенсивностях всех существующих в нем взаимодействий.

Пусть динамика сообщества  $n$  видов описывается системой уравнений общего вида

$$\frac{dN_i}{dt} = f_i(N), \quad i = \overline{1, n}, \quad (7)$$



с функциями  $f_i(N_i)$  допускающими существование равновесия  $N^* > 0$  и линеаризацию в этой точке, то структура соотношений в сообществе может быть определена по матрице системы (7), линеаризованной в точке  $N^*$ :

$$A = \left\| \left. \frac{\partial f_i(N)}{\partial N_j} \right|_{N^*} \right\|. \quad (8)$$

Эта матрица является *матрицей сообщества*. Она описывает характер и интенсивность взаимодействий между видами. Знаковая матрица  $S$  будет равна

$$S = \text{sign } A = \left\| \text{sign} \frac{\partial f_i(N)}{\partial N_j} \right\|. \quad (9)$$

Очевидно, что качественная устойчивость является лишь свойством знаковой структуры  $S$  матрицы сообщества  $A$  и на основании (9) может быть сформулирована на языке матриц.

**Определение 2.** *Качественной устойчивостью матрицы  $A$  (или знак-устойчивостью) называется устойчивость матрицы  $A$  при любых значениях абсолютных величин её ненулевых элементов.*

Иными словами,  $A$  сохраняет устойчивость при любых численных изменениях её элементов, не нарушающих знаковую структуру  $S = \text{sign } A$ .

Если  $A$  не обладает знак-устойчивостью, то в рамках заданной структуры при некотором наборе  $a_{ij}$  в спектре  $A$  обнаружатся  $\text{Re } \lambda_i \geq 0$ , при этом может существовать такой набор, что матрица окажется устойчивой.

Знаковым матрицам  $S$  можно поставить взаимно однозначное соответствие *знаковый ориентированный граф* (далее для краткости ЗОГ). Этого можно добиться, если проводить ориентированные рёбра и приписывать им знаки  $+$  или  $-$  по правилу: если вид  $j$  влияет каким-либо образом на вид  $i$ , то проводится ребро  $j \rightarrow i$  и ему приписывается знак этого влияния.

Таким образом, условия качественной устойчивости могут формулироваться как в терминах матриц, так и в терминах соответствующих ЗОГ.

### 3.1.1. Необходимые условия

Рассмотрим необходимые условия знак-устойчивости матрицы  $A$  [2]:

1.  $a_{ij}a_{ji} \leq 0 \quad \forall i \neq j$ ;
2. для любой последовательности индексов  $i_1 \neq i_2 \neq i_3 \neq \dots i_m, m > 2$  неравенства  $a_{i_1 i_2} \neq 0, a_{i_2 i_3} \neq 0, \dots, a_{i_{m-1} i_m} \neq 0$  влекут  $a_{i_m i_1} = 0$ ;
3.  $a_{ii} \leq 0 \quad \forall i, \quad \exists i_0 : a_{i_0 i_0} < 0$ ;
4. существует ненулевой член в разложении  $\det A$ .
5. матрица  $A$  является действительной и неразложимой;

С биологической точки зрения эти условия интерпретируются так: (1) означает, что в сообществе не должно быть отношений конкуренции или симбиоза. (3) означает, что не должно быть самовозрастающих видов и по крайней мере один вид обладает самодемпфированием. Условие (2) означает, что ЗОГ сообщества не содержит ориентированных циклов длиной более 2.

Условие (4) формально означает, что есть такая перестановка  $\sigma$  индексов  $1, 2, \dots, n$  такая, что произведение элементов  $s_{ij}$  знаковой матрицы  $S = \text{sign } A$  ненулевое:

$$s_{1,\sigma(1)} s_{2,\sigma(2)} \cdots s_{n,\sigma(n)} \neq 0. \quad (10)$$

Известно, что любая перестановка может быть представлена в виде композиции непересекающихся циклов

$$\sigma = c_1 \cdots c_p$$

с циклами  $c_j$  длины  $l_j$  такой, что

$$1 \leq l_j \leq n, \quad \sum_{j=1}^p l_j = n.$$

Каждому циклу  $c = (i_1, i_2, \dots, i_l)$  длины  $l$  соответствует группа ненулевых сомножителей произведения (10):

$$a_{i_1 i_2} \neq 0, a_{i_2 i_3} \neq 0, \dots, a_{i_{l-1} i_l} \neq 0, a_{i_l i_1} \neq 0.$$

Это соответствует тому, что в ЗОГ вершины  $i_1, \dots, i_l$  соединены в ориентированный цикл. В итоге, условие (4) означает, что существует хотя бы одно разбиение ЗОГ на непересекающиеся циклы, сумма длин которых равна  $n$ .

Можно отметить, что учитывая условие (2), запрещающее циклы длиннее 2, и (1), в ЗОГ качественно устойчивого сообщества можно выделить  $k$   $\left(0 \leq k \leq \frac{n}{2}\right)$  пар видов хищник-жертва так, чтобы остальные  $n - 2k$  видов были самодемпфируемыми (являясь циклами длины 1).

Существенным моментом является условие (5), которое требует *неразложимость* матрицы.

**Определение 3.** Матрица  $A$  называется *разложимой*, если некоторой перестановкой её рядов (строк и соответствующих столбцов) она может быть приведена к виду

$$A = \begin{pmatrix} B & 0 \\ C & D \end{pmatrix}, \quad (11)$$

где  $B$  и  $D$  – квадратные матрицы порядков  $p$  и  $q$  ( $p + q = n$ ).

Для сообщества неразложимость означает, что в нём нельзя выделить группу  $p$  ( $1 \leq p \leq n$ ) видов так, чтобы они не испытывали никакого влияния со стороны остальных  $n - p$  видов. На языке графов это означает, что невозможно выбрать  $p$  вершин так, чтобы ни одна из них не служила концом стрелок, идущих от каких-либо из остальных  $n - p$  вершин. Для матриц это условие требует, чтобы в каждой строке и каждом столбце должен быть хотя бы один ненулевой недиагональный элемент.

Для примера существенности неразложимости возьмём граф на рис. 2, который соответствует разложимой матрице

$$\begin{pmatrix} -a & b & c \\ 0 & 0 & -d \\ 0 & e & 0 \end{pmatrix}, \quad a, b, c, d, e > 0. \quad (12)$$

Для этого ЗОГ выполняются условия (1)–(4), но он имеет в спектре пару мнимых чисел  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{de}$  ( $\lambda_3 = -a$ ), т.е. не является устойчивой.

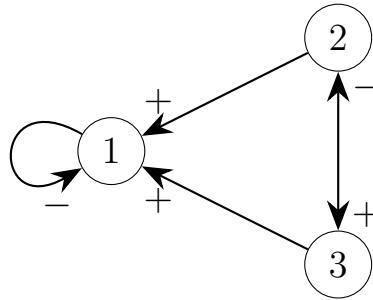


Рис. 2: Самолимитируемый вид-комменсал 1 (питается другим видом без вреда) связан с парой хищник–жертва 3–2.

Условие неразложимости ещё более сужает разнообразие видовых соотношений. Этот факт вытекает из нижеследующей леммы. Для этого введём понятия: матрица  $A$  обладает *симметричной структурой*, если  $\forall i \neq j : a_{ij} \neq 0 \Rightarrow a_{ji} \neq 0$ , и *асимметричной структурой*, если  $\exists i \neq j : a_{ij} = 0, a_{ji} \neq 0$ .

**Лемма 1.** Если  $A$  удовлетворяет условию (2) и обладает асимметричной структурой, то  $A$  разложима. [1]

Из этой леммы и условия (1) следует, что симметричные ненулевые элементы неразложимой знак-устойчивой матрицы  $A$  должны иметь противоположные знаки, т.е. единственным типом межвидовых отношений в качественно устойчивом сообществе с неразложимой матрицей могут быть лишь отношения хищник–жертва.

Рассмотрим сообщество из 5 видов, ЗОГ которого изображён на рис. 3, а матрица выглядит так:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & -1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & -1 & 0 \end{pmatrix}. \quad (13)$$

Как легко убедиться, матрица  $A$  удовлетворяет всем условиям (1)–(4), и, как показывает граф на рисунке 3, является неразложимой (5).

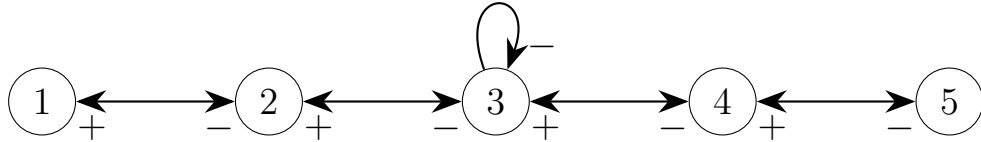


Рис. 3: ЗОГ сообщества 5 видов:  $i$ -й питается  $(i + 1)$ -м ( $i = \overline{1, 4}$ ), при этом 3 вид самолимитируется.

Однако, спектр  $A$  состоит из чисел  $\lambda_1 \approx -0.36$ ,  $\lambda_{2,3} \approx -0.32 \pm 1.63i$ ,  $\lambda_{4,5} = \pm i$ , т.е. содержит чисто мнимые числа. Этот пример показывает, что условия (1)–(5) являются лишь необходимыми, но не достаточными условиями знак-устойчивости.

### 3.1.2. Достаточные условия

Для получения достаточных условий можно усилить условие (3), описывающее самолимитирующие виды.

Для этого определим понятие «хищного сообщества». В ЗОГ заданного сообщества рассмотрим какую-нибудь вершину, включенную в цикл длины 2 (2-цикл), одна из стрелок которого имеет знак  $+$ , а другая  $-$ . Объединим все вершины, которые связаны с данной вершиной такими 2-циклами. Для новых вершин повторяем процедуру объединения с вершинами, связанными с ними теми

же 2-циклами. Иными словами, объединим в одно множество все виды, образующие некоторую структуру связей хищник – жертва. Максимальное множество таких видов будем называть **хищным сообществом**, содержащим первый вид. Если какой-то вид не связан соотношением  $+$   $-$  ни с какими другими видами, то будем называть его *тривиальным* хищным сообществом.

ЗОГ на рис. 3 содержит лишь одно хищное сообщество, включающее все виды. ЗОГ на рис. 2 содержит два сообщества: тривиальное  $\{1\}$  и нетривиальное  $\{2, 3\}$ .

Разбиению ЗОГ с матрицей  $A = \|a_{ij}\|$  на хищные сообщества можно поставить в соответствие матрицу  $\tilde{A} = \|\tilde{a}_{ij}\|$  по следующему правилу:  $\tilde{a}_{ij} = a_{ij}$ , если ребро  $a_{ij}$  принадлежит некоторому циклу, и  $\tilde{a}_{ij} = 0$  иначе. Для ЗОГ и матриц, удовлетворяющих условиям (1) и (2), это означает стирание всех стрелок, связывающих хищные сообщества, а матрица  $A$  приобретает блочно-диагональный вид с блоками, соответствующими отдельным хищным сообществам. Например, для ЗОГ на рис. 2 это означает стирание рёбер  $2 \rightarrow 1$  и  $3 \rightarrow 1$ , а матрица  $\tilde{A}$  принимает вид

$$\tilde{A} = \left\| \begin{array}{c|cc} -a & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & -d \\ 0 & e & 0 \end{array} \right\|.$$

**Лемма 2.** Все собственные числа  $A$  и  $\tilde{A}$  совпадают.

*Доказательство.* Пусть элементу  $a_{rs} \neq 0$  соответствует стрелка графа, не принадлежащая никакому циклу (длины больше 1). Это эквивалентно тому, что любое произведение вида

$$a_{rs}a_{sr}, \quad a_{ir}a_{rs}a_{si}, \quad a_{ij}a_{jr}a_{rs}a_{si}, \quad \dots,$$

где  $r, s, i, j, dots$  – различные индексы, обращается в 0 (следует из (2)). Рассмотрим характеристическую матрицу  $\|A - \lambda I\| = \|a_{ij} - \delta_{ij}\lambda\|$ . При её разложении, все члены, содержащие сомножитель  $(a_{rs} - \delta_{rs}\lambda)$ , исчезнут. То есть, если

положить  $a_{rs} = 0$ , то значение определителя не изменится. Таким образом,

$$\det \|A - \lambda I\| = \det \|\tilde{A} - \lambda I\|. \quad (14)$$

□

Значит по устойчивости хищного сообщества можно судить по устойчивости исходного графа. Очевидно, что для устойчивости должно соблюдаться требование

$$0 \neq \det A = \det \tilde{A},$$

означающее, что все тривиальные хищные сообщества должны обладать самолимитированием.

**Теорема 3.** *Если  $A$  удовлетворяет условиям (1)–(4), то  $\operatorname{Re} \lambda(\tilde{A}) \leq 0$ , причём кратность значений с нулевой вещественной частью не превосходит 1.*

*Доказательство.* Рассмотрим отдельное хищное сообщество, включающее  $m$  видов, и соответствующую  $(m \times m)$ -матрицу  $\tilde{A}$ . Воспользуемся методом Ляпунова для определения устойчивости линейной системы дифференциальных уравнений

$$\frac{dx}{dt} = \tilde{A}x. \quad (15)$$

Нужно построить функцию Ляпунова и определить знак её производной по  $t$ . Для этого определим  $m$  положительных чисел  $\alpha_i$  следующим образом. Положим  $\alpha_1 = 1$ . Для каждого  $j$ -го вида, связанного в  $\tilde{A}$  с  $i$ -м определим соотношение

$$\alpha_j a_{ji} = -\alpha_i a_{ij}, \quad i \neq j, \quad (16)$$

тогда для видов, связанных с 1-м, имеем

$$\alpha_i = -\frac{a_{1i}}{a_{i1}} > 0 \quad (17)$$

по условию (1) и построению хищного сообщества. Поскольку в графе нет замкнутых петель длины больше 2, получим все числа  $\alpha_1, \dots, \alpha_m$ .

Определим функцию

$$V(x_1, \dots, x_m) = \sum_{i=1}^m \alpha_i x_i^2, \quad (18)$$

где действительный  $m$ -вектор  $x$  является решением системы (15). Очевидно, что данная квадратичная форма положительно определена. Найдём её производную на траекториях системы:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\partial V}{\partial x} \frac{dx}{dt} = \nabla V \cdot \tilde{A}x = (2\alpha_i x_i) \cdot \left( \sum_{j=1}^m a_{ij} x_j \right) = 2 \sum_{i=1}^m \left( \alpha_i x_i \sum_{j=1}^m a_{ij} x_j \right). \quad (19)$$

Для каждого слагаемого вида  $\alpha_i a_{ij} x_i x_j$  имеем симметричное  $\alpha_j a_{ji} x_j x_i$  и в силу соотношения (16) они являются противоположными и исчезнут, оставляя только диагональные элементы. Поэтому получаем

$$\frac{dV}{dt} = 2 \sum_{i=1}^m \alpha_i a_{ii} x_i^2 \leq 0, \quad (20)$$

поскольку  $a_{ii} \leq 0$ .

Функция  $V$  является функцией Ляпунова для нулевого решения системы (15) поскольку она:

1. непрерывная вместе с частными производными на  $\mathbb{R}^m$ .
2.  $V(0, \dots, 0) = 0$ ;
3.  $V(x) > 0, x \neq 0$ .

Следовательно, нулевое решение локально устойчиво. Поэтому  $\operatorname{Re} \lambda(\tilde{A}) \leq 0$ .

□



## 3.2. Незамкнутая трофическая цепь

### 3.2.1. Равновесные состояния

Поскольку единственное положительное слагаемое, которое описывает вносимое количество биомассы, в каждой строке зависит от количества биомассы предыдущего вида, то можно сделать вывод, что если в каком-то состоянии равновесия будет вид с нулевой биомассой, то и все последующие виды так же окажутся вымершими.

Поэтому в системе (4) при  $Q > 0$  могут существовать  $n$  равновесных состояний типа  $[N_0, N_1, \dots, N_q, 0, \dots, 0]$ , которые можно определить из уравнений

$$\frac{dN}{dt} = 0 \Rightarrow \begin{cases} N_1 = \frac{Q}{\alpha_0 N_0}, \\ \alpha_i N_{i+1} = k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - m_i, \quad i = \overline{1, q} \end{cases} \quad (21)$$

Из условия  $N_{q+1} = 0$  вытекает, что

$$N_{q-1} = \frac{m_q}{\alpha_{q-1} k_q}. \quad (22)$$

Отметим, что в уравнениях (21) есть связь только между  $(i + 1)$  и  $(i - 1)$  уравнениями (кроме 0 и 1), поэтому формулы вычисления будут зависеть от чётности  $q$ .

Введём обозначения:

$$\begin{aligned} g_i &= \frac{k_i \alpha_{i-1}}{\alpha_i}, \quad \mu_i = \frac{m_i}{\alpha_i}, \quad H_{2s-1} = g_1 g_3 \cdots g_{2s-1}, \quad H_{2s} = g_2 g_4 \cdots g_{2s}, \\ f_{2s-1} &= \frac{\mu_1}{H_1} + \frac{\mu_3}{H_3} + \cdots + \frac{\mu_{2s-1}}{H_{2s-1}}, \quad f_{2s} = \frac{\mu_2}{H_2} + \frac{\mu_4}{H_4} + \cdots + \frac{\mu_{2s}}{H_{2s}}. \end{aligned} \quad (23)$$

Последовательно выражая значения  $N_i$  имеем

$$\begin{aligned} N_i &= \frac{k_{i-1} \alpha_{i-2}}{\alpha_{i-1}} N_{i-2} - \frac{m_{i-1}}{\alpha_{i-1}} = g_{i-1} N_{i-2} - \mu_{i-1} = \\ &= g_{i-1} (g_{i-3} N_{i-4} - \mu_{i-3}) - \mu_{i-1} = g_{i-1} g_{i-3} N_{i-4} - g_{i-1} \mu_{i-3} - \mu_{i-1} = \dots; \end{aligned}$$

Пусть  $i = 2s$ , тогда

$$\begin{aligned}
N_{2s} &= (g_{2s-1}g_{2s-3}\cdots g_1)N_0 - (g_{2s-1}\cdots g_3)\mu_1 - (g_{2s-1}\cdots g_5)\mu_3 - \cdots - \\
&- g_{2s-1}\mu_{2s-3} - \mu_{2s-1} = g_{2s-1}\cdots g_1 \left( N_0 - \frac{\mu_1}{g_1} - \cdots - \frac{\mu_{2s-1}}{g_1\cdots g_{2s-1}} \right) = \\
&= H_{2s-1} \left( N_0 - \frac{\mu_1}{H_1} - \cdots - \frac{\mu_{2s-1}}{H_{2s-1}} \right) = H_{2s-1} (N_0 - f_{2s-1}).
\end{aligned} \tag{24}$$

Аналогично получаются значения при  $i = 2s + 1$ :

$$N_{2s+1} = H_{2s}(N_1 - f_{2s}). \tag{25}$$

Здесь  $s = 1, 2, \dots$

Для вычисления всех значений не хватает формулы для  $N_0$  или  $N_1$ . Отдельно рассмотрим два случая чётности.

1. Пусть  $q = 2s$  – чётное. Тогда

$$N_{q-1} = N_{2s-1} = \frac{m_{2s}}{\alpha_{2s-1}k_{2s}} \frac{\alpha_{2s}}{\alpha_{2s}} = \frac{\mu_{2s}}{g_{2s}}, \quad N_{2s-1} = H_{2s-2}(N_1 - f_{2s-2}).$$

Откуда получаем

$$N_1 = \frac{\mu_{2s}}{g_{2s}H_{2s-2}} + f_{2s-2} = \frac{\mu_{2s}}{H_{2s}} + f_{2s-2} = f_{2s}.$$

Используя первое уравнение в (21), будем иметь

$$N_0 = \frac{Q}{\alpha_0 N_1} = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}}.$$

2. Пусть  $q = 2s + 1$  – нечётное. Аналогично предыдущему получаем

$$N_{q-1} = N_{2s} = \frac{m_{2s+1}}{\alpha_{2s}k_{2s+1}} \frac{\alpha_{2s+1}}{\alpha_{2s+1}} = \frac{\mu_{2s+1}}{g_{2s+1}}, \quad N_{2s} = H_{2s-1}(N_0 - f_{2s-1}).$$

откуда

$$N_0 = \frac{\mu_{2s+1}}{g_{2s+1}H_{2s-1}} + f_{2s-1} = f_{2s+1}, \quad N_1 = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s+1}}.$$

Теперь легко можно получить явные выражения  $N_i$ , подставив  $N_0$  и  $N_1$  в (24) и (25).

Очевидно, что стационарные значения численностей  $N_i$  имеют смысл, только когда они положительные.

**Утверждение 4.** Если в незамкнутой трофической цепи длины  $q$  численность  $N_q > 0$ , то  $N_i > 0$  ( $i = \overline{1, q-1}$ ).

*Доказательство.* Для начала заметим, что  $f_{2s}$  и  $f_{2s+1}$  положительны и монотонно возрастают с увеличением  $s$ . Величины  $N_0$  и  $N_1$  также положительны и зависят от параметра  $q$  – длины трофической цепи. Поскольку все параметры положительные, то численность  $N_{q-1} > 0$ .

Из условия  $N_q > 0$  и (24, 25) получим неравенство

$$Q > \alpha_0 f_{q-1} f_q \quad (26)$$

Предположим противное:  $\exists p < q : N_p \leq 0$ . Возможны 4 варианта:  $p$  и  $q$  одинаковой чётности и разной чётности.

1. Пусть  $q = 2s$  и  $N_0 = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}}, N_1 = f_{2s}$ .

(a)  $p = 2u$  ( $u < s$ ), тогда из (24) следует, что  $N_p = N_{2u} \leq 0$ , если  $N_0 \leq f_{2u-1}$ . Значит  $Q \leq \alpha_0 f_{2u-1} f_{2s}$ . Сравнивая с (26) получаем

$$\alpha_0 f_{2s-1} f_{2s} < Q \leq \alpha_0 f_{2u-1} f_{2s} \Rightarrow f_{2s-1} < f_{2u-1}.$$

Это невозможно, поскольку  $f_{2s-1}$  монотонно возрастает с ростом  $s$ .

(b)  $p = 2u + 1$  ( $2u < 2s - 1$ ), тогда из (25) следует, что  $N_p = N_{2u+1} \leq 0$  при  $N_1 \leq f_{2u}$ , т.е.  $f_{2s} \leq f_{2u}$ . Что также невозможно из-за монотонного возрастания  $f_{2s}$  с ростом  $s$ .

2. Пусть  $q = 2s + 1$  и  $N_0 = f_{2s+1}, N_1 = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s+1}}$ .

(a)  $p = 2u$  ( $2u - 1 < 2s$ ), тогда  $N_p = N_{2u} \leq 0$  при  $N_0 \leq f_{2u-1}$ . Значит  $f_{2s+1} < f_{2u-1}$ .

Это невозможно, поскольку  $f_{2s-1}$  монотонно возрастает с ростом  $s$ .

(b)  $p = 2u + 1$  ( $u < s$ ), тогда  $N_p = N_{2u+1} \leq 0$  при  $N_1 \leq f_{2u}$ , т.е.  $Q \leq \alpha f_{2u} f_{2s+1}$ . Сравнивая с (26) получаем

$$\alpha_0 f_{2s} f_{2s+1} < Q \leq \alpha f_{2u} f_{2s+1} \Rightarrow f_{2s} < f_{2u}.$$

Что также невозможно из-за монотонного возрастания  $f_{2s}$  с ростом  $s$ .

□

**Следствие 5.** Из (26) следует, что если длина трофической цепи равна  $q$ , то скорость поступления ресурса  $Q$  должна превосходить критическое значение

$$Q^*(q) = \alpha_0 f_{q-1} f_q.$$

### 3.2.2. Условия существования цепи фиксированной длины

Для определения устойчивости равновесного состояния трофической цепи длины  $q$ :  $N^* = [N_0, N_1, \dots, N_q, 0, \dots, 0]$  будем исследовать собственные значения матрицы системы (4), линеаризованной в окрестности этого состояния.

Найдём матрицу якоби этой системы и подставим равновесную точку:  $\left. \frac{\partial f}{\partial N} \right|_{N^*}$  ( $f$  – правая часть системы). Получим матрицу

$$J = \begin{pmatrix} A_q & 0 \\ 0 & D_{n-q} \end{pmatrix}, \quad (27)$$

где  $D_{n-q} = \text{diag} \{ -m_{q+1} + k_{q+1}\alpha_q N_q, -m_{q+2}, \dots, -m_n \}$  и  $A_q$  матрица вида:

$$A_q = \begin{pmatrix} -b_0 & -d_0 & & 0 \\ b_1 & -h_1 & -d_1 & \\ & \ddots & \ddots & \ddots \\ & & b_{q-1} & -h_{q-1} & -d_{q-1} \\ & 0 & & b_q & -h_q \end{pmatrix} \quad (28)$$

В нашем случае

$$\begin{aligned} b_0 &= \alpha_0 N_1, & d_0 &= \alpha_0, \\ b_i &= k_i \alpha_{i-1} N_i, & d_i &= \alpha_i N_i, & h_i &= 0, & i &= \overline{1, q}. \end{aligned} \quad (29)$$

Значение  $h_i$  следует из уравнений (21).

Собственные значения  $J$  равны

$$\lambda_i = \begin{cases} \lambda_i(A_q), & i = \overline{1, q}, \\ k_{q+1}\alpha_q N_q - m_{q+1}, & i = q + 1, \\ -m_i, & i = \overline{q + 2, n}. \end{cases} \quad (30)$$

Очевидно, что при  $i = \overline{q + 2, n}$  выполняется условие  $\lambda = -m_i < 0$ . Для  $\lambda_{q+1}$  все переменные положительные и достаточно выполнения неравенства

$$N_q < \frac{m_{q+1}}{\alpha_q k_{q+1}}. \quad (31)$$

Это условие становится излишним, при  $q = n$ , поскольку тогда устойчивость определяется собственными значениями матрицы  $A_q$ .

Для определения устойчивости матрицы  $A_q$  воспользуемся достаточными условиями знак-устойчивости.

**Нужно добавить часть со знак-устойчивостью и др. уст. из главы 4. ...**

Таким образом матрица  $A_q$  удовлетворяет достаточным условием знак-устойчивости и поэтому устойчива при любых значениях заданных параметров.

А это значит, что равновесие  $N^*$  асимптотически устойчиво.

Находя явное значение  $N_q$  для чётного и нечётного  $q$  и используя (31) получим:

1. При  $q = 2s$ :

$$\begin{aligned} N_{2s} &= H_{2s-1} \left( \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}} - f_{2s-1} \right) < \frac{m_{2s+1}}{\alpha_{2s} k_{2s+1}} \Rightarrow \\ &\Rightarrow \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}} - f_{2s-1} < \frac{m_{2s+1}}{\alpha_{2s} k_{2s+1}} \frac{\alpha_{2s+1}}{\alpha_{2s+1}} \frac{1}{H_{2s-1}} = \frac{\mu_{2s+1}}{g_{2s+1} H_{2s-1}} = \frac{\mu_{2s+1}}{H_{2s+1}} \Rightarrow (32) \\ Q &< \alpha_0 f_{2s} \left( f_{2s-1} + \frac{\mu_{2s+1}}{H_{2s+1}} \right) = \alpha_0 f_{2s} f_{2s+1}, \end{aligned}$$

2. При  $q = 2s + 1$ :

$$\begin{aligned}
N_{2s+1} &= H_{2s} \left( \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s+1}} - f_{2s+1} \right) < \frac{m_{2s+2}}{\alpha_{2s+1} k_{2s+2}} \Rightarrow \\
&\Rightarrow \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s+1}} - f_{2s} < \frac{m_{2s+2}}{\alpha_{2s+1} k_{2s+2}} \frac{\alpha_{2s+2}}{\alpha_{2s+2}} \frac{1}{H_{2s}} = \frac{\mu_{2s+2}}{g_{2s+2} H_{2s}} = \frac{\mu_{2s+2}}{H_{2s+2}} \Rightarrow (33) \\
Q &< \alpha_0 f_{2s+1} \left( f_{2s} + \frac{\mu_{2s+2}}{H_{2s+2}} \right) = \alpha_0 f_{2s+1} f_{2s+2},
\end{aligned}$$

объединяя получим

$$Q < \alpha_0 f_q f_{q+1} = Q^*(q + 1). \quad (34)$$

**Следствие 6.** *Необходимым и достаточным условием существования устойчивой незамкнутой трофической цепи длины  $q$  является ограничение (сверху и снизу) скорости поступления внешнего ресурса в экосистему:*

$$Q^*(q) < Q < Q^*(q + 1). \quad (35)$$

.

Нужно добавить картинки с численными эксп. с линейной моделью и моделью в общем случае.

### 3.3. Замкнутая трофическая цепь

#### 3.3.1. Равновесные состояния

Аналогично незамкнутой системе, в системе с частичным восстановлением ресурса (5) при  $Q > 0$  могут существовать  $n$  равновесных состояний типа  $[N_0, N_1, \dots, N_q, 0, \dots, 0]$ , которые могут быть найдены из уравнений

$$\frac{dN}{dt} = 0 \Rightarrow \begin{cases} Q + \sum_{i=1}^q a_i m_i N_i = \alpha_0 N_0 N_1, \\ \alpha_i N_{i+1} = k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - m_i, \quad i = \overline{1, q} \end{cases} \quad (36)$$

Поскольку связь  $N_{i-1}$  и  $N_{i+1}$  точно такая же, что и у незамкнутой модели, то значения  $N_i$  также могут быть определены по формулам (24, 25). Остаётся найти явные выражения для  $N_0$  и  $N_1$ .

Используем обозначения (23) и введём новые:

$$\begin{aligned} \varphi_s &= \sum_{j=1}^s a_{2j} m_{2j} H_{2s-1}, & \psi_s &= \sum_{j=1}^s a_{2j-1} m_{2j-1} H_{2s-2}, \\ \sigma_i &= \sum_{j=1}^i a_j m_j f_{j-1} H_{j-1} \quad (H_0 = 1, f_0 = 0). \end{aligned} \quad (37)$$

1. Пусть  $q = 2s$  – чётное. Тогда аналогично шагам для незамкнутой цепи получаем  $N_1 = f_{2s}$ . Используя первое уравнение в (36), будем иметь

$$\begin{aligned} Q + \sum_{i=1}^s a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} (N_1 - f_{2i-2}) + \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} (N_0 - f_{2i-1}) &= \alpha_0 N_0 N_1, \\ Q + \sum_{i=1}^s a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} (f_{2s} - f_{2i-2}) &= \alpha_0 N_0 N_1 - \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} (N_0 - f_{2i-1}), \\ Q + f_{2s} \sum_{i=1}^s a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} - \sum_{i=1}^s a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} f_{2i-2} &= \\ = N_0 \left( \alpha_0 f_{2s} - \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} \right) + \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} f_{2i-1}, \\ Q + f_{2s} \psi_s - \sigma_{2s} &= N_0 (\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s), \\ N_0 &= \frac{Q + f_{2s} \psi_s - \sigma_{2s}}{\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s}. \end{aligned}$$

2. Пусть  $q = 2s + 1$  – нечётное. Тогда  $N_1 = f_{2s+1}$  и

$$\begin{aligned}
Q + \sum_{i=1}^{s+1} a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} (N_1 - f_{2i-2}) + \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} (N_0 - f_{2i-1}) &= \alpha_0 N_0 N_1, \\
Q + \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} (f_{2s+1} - f_{2i-1}) &= \alpha_0 N_0 N_1 - \sum_{i=1}^{s+1} a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} (N_1 - f_{2i-2}), \\
Q + f_{2s+1} \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} - \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} f_{2i-1} &= \\
= N_1 \left( \alpha_0 f_{2s+1} - \sum_{i=1}^{s+1} a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} \right) + \sum_{i=1}^{s+1} a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} f_{2i-2}, \\
Q + f_{2s+1} \varphi_s - \sigma_{2s+1} &= N_1 (\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}), \\
N_0 &= \frac{Q + f_{2s+1} \varphi_s - \sigma_{2s+1}}{\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}}.
\end{aligned}$$

В итоге имеем:

1.  $q = 2s$ :

$$N_1 = f_{2s}, \quad N_0 = \frac{Q + f_{2s} \psi_s - \sigma_{2s}}{\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s} \quad (38)$$

2.  $q = 2s + 1$ :

$$N_0 = f_{2s+1}, \quad N_1 = \frac{Q + f_{2s+1} \varphi_s - \sigma_{2s+1}}{\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}} \quad (39)$$

**Утверждение 7.** Если в замкнутой трофической цепи длины  $q$  численность  $N_q > 0$ , то  $N_i > 0$  ( $i = \overline{1, q-1}$ ).

*Доказательство.* Из условия  $N_q > 0$  и (38, 39) получим неравенства, ограничивающие скорость поступления внешнего ресурса в систему.

1.  $q = 2s$

$$\begin{aligned}
N_q = N_{2s} = H_{2s-1} (N_0 - f_{2s-1}) &> 0, \quad \frac{Q + f_{2s} \psi_s - \sigma_{2s}}{\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s} > f_{2s-1}, \\
Q &> \alpha_0 f_{2s-1} f_{2s} - (\varphi_s f_{2s-1} + f_{2s} \psi_s - \sigma_{2s}) = \tilde{Q}^*(q).
\end{aligned} \quad (40)$$



2.  $q = 2s + 1$

$$N_q = N_{2s+1} = H_{2s}(N_1 - f_{2s}) > 0, \quad \frac{Q + f_{2s+1}\varphi_s - \sigma_{2s+1}}{\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}} > f_{2s}, \quad (41)$$

$$Q > \alpha_0 f_{2s+1} f_{2s} - (\psi_{s+1} f_{2s} + f_{2s+1} \varphi_s - \sigma_{2s+1}) = \tilde{Q}^*(q).$$

Предположим противное:  $\exists p < q : N_p \leq 0$ . Возможны 4 варианта:  $p$  и  $q$  одинаковой чётности и разной чётности.

1. Пусть  $q = 2s$  и  $N_0 = \frac{Q + f_{2s}\psi_s - \sigma_{2s}}{\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s}$ ,  $N_1 = f_{2s}$ .

(a)  $p = 2u$  ( $u < s$ ), тогда из (24) следует, что  $N_p = N_{2u} \leq 0$ , если  $N_0 \leq f_{2u-1}$ . Значит

$$Q \leq f_{2u-1}(\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s) - (f_{2s}\psi_s - \sigma_{2s}).$$

Сравнивая с (40) получаем

$$f_{2s-1}(\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s) - f_{2s}\psi_s + \sigma_{2s} < Q \leq f_{2u-1}(\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s) - f_{2s}\psi_s + \sigma_{2s},$$

$$f_{2s-1} < f_{2u-1}$$

Это невозможно, поскольку  $f_{2s-1}$  монотонно возрастает с ростом  $s$ .

(b)  $p = 2u + 1$  ( $2u < 2s - 1$ ), тогда из (25) следует, что  $N_p = N_{2u+1} \leq 0$  при  $N_1 \leq f_{2u}$ , т.е.  $f_{2s} \leq f_{2u}$ . Что также невозможно из-за монотонного возрастания  $f_{2s}$  с ростом  $s$ .

2. Пусть  $q = 2s + 1$  и  $N_0 = f_{2s+1}$ ,  $N_1 = \frac{Q + f_{2s+1}\varphi_s - \sigma_{2s+1}}{\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}}$ .

(a)  $p = 2u$  ( $2u - 1 < 2s$ ), тогда  $N_p = N_{2u} \leq 0$  при  $N_0 \leq f_{2u-1}$ . Значит  $f_{2s+1} < f_{2u-1}$ .

Это невозможно, поскольку  $f_{2s-1}$  монотонно возрастает с ростом  $s$ .

(b)  $p = 2u + 1$  ( $u < s$ ), тогда  $N_p = N_{2u+1} \leq 0$  при  $N_1 \leq f_{2u}$ , т.е.

$$Q \leq f_{2u}(\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}) - f_{2s+1}\varphi_s + \sigma_{2s+1}$$

Сравнивая с (41) получаем

$$\begin{cases} f_{2s}(\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}) - f_{2s+1}\varphi_s + \sigma_{2s+1} < Q, \\ Q \leq f_{2u}(\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}) - f_{2s+1}\varphi_s + \sigma_{2s+1}, \\ f_{2s} < f_{2u}. \end{cases}$$

Что также невозможно.

□

### 3.3.2. Условия существования цепи фиксированной длины

Линеаризуем систему (5) для определения устойчивости в окрестности состояния  $N^* = [N_0, N_1, \dots, N_q, 0, \dots, 0]$ .

Получим матрицу, похожую на (27), вида

$$J = \begin{pmatrix} A_q^1 & C \\ 0 & D_{n-q} \end{pmatrix}, \quad (42)$$

где

$$A_q^1 = \begin{pmatrix} -b_0 & c_1 - d_0 & c_2 & \dots & c_q \\ b_1 & 0 & -d_1 & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & b_{q-1} & 0 & -d_{q-1} \\ & 0 & & b_q & 0 \end{pmatrix}, C = \begin{pmatrix} c_{q+1} & c_{q+2} & \dots & c_n \\ & 0 & & \end{pmatrix}, \quad (43)$$

$c_i = a_i m_i, i = \overline{1, n}$ , а остальные обозначения соответствуют (29).

Аналогично из (30) имеем асимптотическую устойчивость системы при

$$N_q < \frac{m_{q+1}}{\alpha_q k_{q+1}}. \quad (44)$$

и устойчивости матрицы  $A_1^q$ .

Матрица  $A_q^1$  не является якобиевой (трёхдиагональной), поэтому определять её устойчивость нужно определять методами обычной устойчивости, например с помощью характеристического многочлена.

$$P_q(\lambda) = \det(A_q^1 - \lambda I) = \begin{vmatrix} -b_0 - \lambda & c_1 - d_0 & c_2 & \dots & c_q \\ b_1 & -\lambda & -d_1 & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & b_{q-1} & -\lambda & -d_{q-1} \\ & 0 & & b_q & -\lambda \end{vmatrix}$$

Раскладывая определитель сначала по нижней строке, а потом по последнему столбцу получим:

$$\begin{aligned} P_q(\lambda) &= -\lambda P_{q-1}(\lambda) - b_q \begin{vmatrix} -b_0 - \lambda & c_1 - d_0 & c_2 & \dots & c_{q-2} & c_q \\ b_1 & -\lambda & -d_1 & & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \ddots & & \\ & & b_{q-3} & -\lambda & -d_{q-3} & \\ & & & b_{q-2} & -\lambda & \\ & 0 & & & b_{q-1} & -d_{q-1} \end{vmatrix} = \\ &= -\lambda P_{q-1}(\lambda) - b_q(-d_{q-1})P_{q-2}(\lambda) - b_q(-1)^q c_q \begin{vmatrix} b_1 & -\lambda & -d_1 & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & b_{q-3} & -\lambda & -d_{q-3} \\ & 0 & & b_{q-2} & -\lambda \\ & & & & b_{q-1} \end{vmatrix} = \\ &= -\lambda P_{q-1}(\lambda) + b_q d_{q-1} P_{q-2}(\lambda) - (-1)^q c_q \prod_{i=1}^q b_i. \end{aligned}$$

Учитывая начальные значения характеристического многочлена получаем рекуррентную формулу:

$$\begin{aligned} P_q(\lambda) &= -\lambda P_{q-1}(\lambda) + b_q d_{q-1} P_{q-2}(\lambda) - (-1)^q c_q b_1 \dots b_q, \\ P_0(\lambda) &= -b_0 - \lambda, \\ P_1(\lambda) &= \lambda^2 + b_0 \lambda + b_1(d_0 - c_1). \end{aligned} \tag{45}$$

Если характеристическое уравнение  $P_q(\lambda) = 0$  записано в виде

$$\lambda^{q+1} + e_q(\lambda) \lambda^q + e_{q-1}(\lambda) \lambda^{q-1} + \dots + e_1(\lambda) \lambda + e_0(q) = 0,$$

тогда, используя (45), можно выписать рекуррентные соотношения для коэффициентов  $e_i(q)$ :

$$e_i(q) = \begin{cases} b_q d_{q-1} e_0(q-2) - (-1)^q c_q b_1 \cdots b_q, & i = 0, \\ e_{i-1}(q-1) + b_q d_{q-1} e_i(q-1), & i = \overline{1, q}, \\ 1, & i = q+1, \\ 0, & i = q+2, \dots, \end{cases} \quad (46)$$

$$e_1(1) = b_0,$$

$$e_0(0) = b_0,$$

$$e_0(1) = b_1(d_0 - c_1).$$

Всё с примерами и только 1-замкнутой?

...

**Следствие 8.** *Необходимым условием существования замкнутой трофической цепи длины  $q$  является ограничение (сверху и снизу) скорости поступления внешнего ресурса в экосистему:*

$$\tilde{Q}^*(q) < Q < \tilde{Q}^*(q+1). \quad (47)$$

.

## 4. Заключение

Вот так влияет изменение  $Q$  на модель.

## 5. Список литературы

- [1] Свирежев, Ю. М. Устойчивость биологических сообществ // Ю. М. Свирежев, Д. О. Логофет – М.: Наука, 1978.
- [2] Quirk J. P., Rupert. R Qualitative Economics and the Stability of Equilibrium. – Rev. Econ. Studies, 1965, 32, №92, p.311-326