



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.

3

4

(Ф.И.О.) (подпись)

Защищена с оценкой: _____

Секретарь

(Ф.И.О.) (подпись)
« ____ » _____ 2025 г.

Оглавление

1	Введение	4
2	Математические модели	5
3	Качественная устойчивость	8
3.1	Необходимые условия	9
3.2	Достаточные условия	13
4	Анализ незамкнутой трофической цепи	19
4.1	Равновесные состояния	19
4.2	Условия существования цепи фиксированной длины	22
5	Численные эксперименты незамкнутой цепи	25
6	Анализ замкнутой трофической цепи	28
6.1	Равновесные состояния	28
6.2	Условия существования цепи фиксированной длины	31
7	Заключение	35
8	Список литературы	36

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.

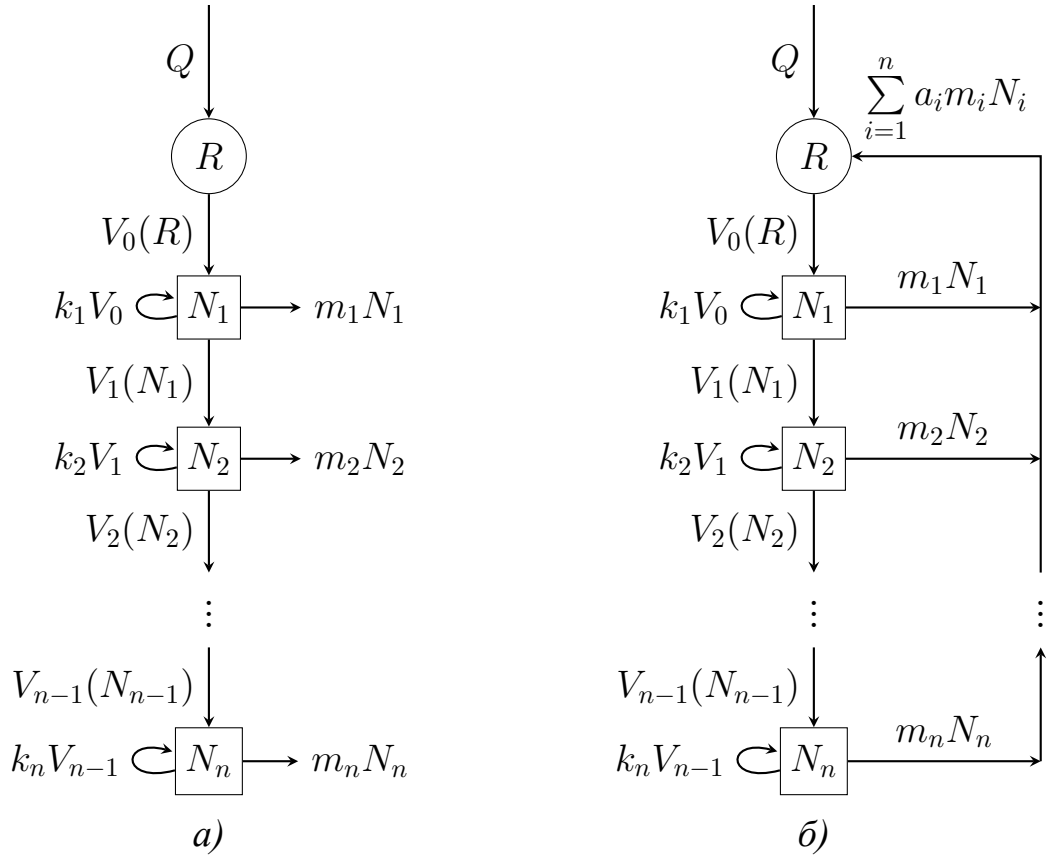


Рис. 1: Описание

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. 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 ε_i – скорость естественного прироста или смертности i -го вида в отсутствие всех остальных видов, а знак и абсолютная величина γ_{ij} ($i \neq j$) отражают соответственно характер и интенсивность влияния j -го вида на i -вид. γ_{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. 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 σ 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.

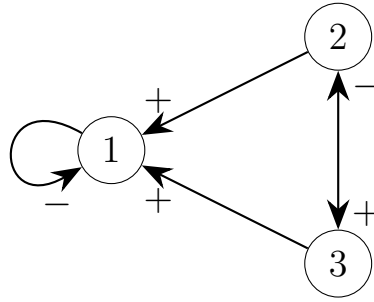


Рис. 2: Самолимитируемый вид-комменсал 1 (питается другим видом без вреда) связан с парой хищник–жертва 3–2.

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).

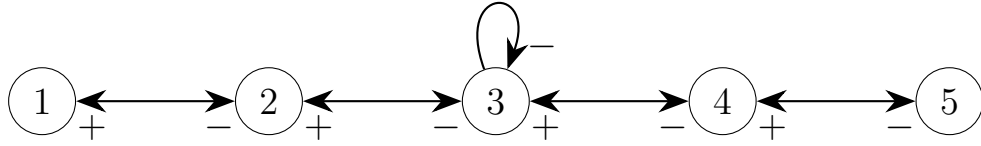


Рис. 3: ЗОГ сообщества 5 видов: i -й питается $(i+1)$ -м ($i = \overline{1, 4}$), при этом 3 вид самолимитируется.

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.

3.2. 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 нетривиаль-

ное $\{2, 3\}$.

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,

$$\det \|A - \lambda I\| = \det \|\tilde{A} - \lambda I\|.$$

□

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 1. *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

$$\frac{dx}{dt} = \tilde{A}x. \quad (14)$$

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

$$\alpha_j a_{ji} = -\alpha_i a_{ij}, \quad i \neq j, \quad (15)$$

тогда для видов, связанных с 1-м, имеем

$$\alpha_i = -\frac{a_{1i}}{a_{i1}} > 0 \quad (16)$$

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

$$V(x_1, \dots, x_m) = \sum_{i=1}^m \alpha_i x_i^2, \quad (17)$$

где действительный m -вектор x является решением системы (14). Очевидно, что данная квадратичная форма положительно определена. Найдём её производную на траекториях системы:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\partial V}{\partial x} \frac{dx}{dt} = \nabla V \cdot \tilde{A}x = (2\alpha_i x_i) \cdot \left(\sum_{j=1}^m a_{ij} x_j \right) = 2 \sum_{i=1}^m \left(\alpha_i x_i \sum_{j=1}^m a_{ij} x_j \right). \quad (18)$$

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 (15) они являются противоположными и исчезнут, оставляя только диагональные элементы. Поэтому получаем

$$\frac{dV}{dt} = 2 \sum_{i=1}^m \alpha_i a_{ii} x_i^2 \leq 0, \quad (19)$$

поскольку $a_{ii} \leq 0$.

Функция V является функцией Ляпунова для нулевого решения системы (14) 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, по теореме Ляпунова об устойчивости точки равновесия, нулевое решение локально устойчиво. Поэтому $\operatorname{Re} \lambda(\tilde{A}) \leq 0$. \square

Таким образом, теорема 1 оставляет лишь два возможности для спектра \tilde{A} : либо все $\operatorname{Re} \lambda(\tilde{A}) < 0$, и нулевое решение асимптотически устойчиво, либо некоторые собственные числа кратности не более 1 имеют нулевые вещественные части – такую ситуацию иногда называют *нейтральной устойчивостью*. Определим условия, которые отделят эти две ситуации.

При $\det \tilde{A} \neq 0$ в ситуации нейтральной устойчивости спектр \tilde{A} содержит пары чисто мнимых чисел, которым соответствуют синусоидальные (с постоянной амплитудой) слагаемые в общем решении системы (14). Будем называть компоненты решения $x_i(t)$, содержащие такие слагаемые, *осциллирующими*.

В структуре хищного сообщества \tilde{A} осциллирующие и неосциллирующие виды должны быть расположены специальным образом.

- Виды x_k с самолимитированием ($a_{kk} < 0$) не могут быть осциллирующими. Это вытекает из того, что периодическому решению системы (14) соответствует конечная замкнутая траектория в фазовом пространстве и на ней $\frac{dV}{dt} \equiv 0$. С учётом (16) и (19) имеем, что $x_k \equiv 0$ всюду вдоль периодического решения.
- Рассмотрим какой-либо осциллирующий вид x_i . Строка системы (14) этого вида имеет вид

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^m a_{ij}x_j.$$

В этой строке есть хотя бы один недиагональный ненулевой элемент, который соответствует влиянию другого осциллирующего вида x_j . То есть, осциллирующий вид должен быть связан хотя бы с одним другим осциллирующим видом.

- Если неосциллирующий вид связан с некоторым осциллирующим видом, то он с необходимостью имеет связь и с каким-либо другим осциллирующим видом. (?)

Эти требования к структуре нейтрально устойчивого сообщества могут быть формализованы с помощью понятия «чёрно-белого теста». Будем говорить, что хищное сообщество *удовлетворяет чёрно-белому тесту*, если каждая вершина его графа может окрашена в чёрный или белый цвет, что:

- а) все вершины с самолимитированием – чёрные;
- б) найдётся хотя бы одна белая вершина;
- в) каждая белая вершина связана по крайней мере с одной другой белой вершиной;

г) каждая чёрная вершина, связанная с белой, связана хотя бы с одной другой белой вершиной.

Например, хищное сообщество $\{1\}$ ЗОГ рис. 2 нарушает требование (б), а $\{2, 3\}$ полностью удовлетворяет тесту. ЗОГ рис. 3 удовлетворяет тесту, но если переместить самолимитирование в любую другую вершину, тест перестанет выполняться.

Если хищное сообщество нарушает чёрно-белый тест, то оно не может быть нейтрально устойчивым, и, следовательно, по теореме 1, оно асимптотически устойчиво. Таким образом, если все хищные сообщества исходного ЗОГ с матрицей A не удовлетворяют чёрно-белому тесту, то все $\operatorname{Re} \lambda(\tilde{A}) < 0$ и по лемме 2 матрица A устойчива.

В итоге получаем, что для знак-устойчивости любой действительной матрицы A достаточно выполнения совокупности условий (1), (2), (3'), (4), (5), где (3') требует, чтобы виды с самолимитированием были расположены таким образом, что все его хищные сообщества нарушают чёрно-белый тест (а)–(г).

4. Анализ незамкнутой трофической цепи

4.1. 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

$$\frac{dN}{dt} = 0 \Rightarrow \begin{cases} N_1 = \frac{Q}{\alpha_0 N_0}, \\ \alpha_i N_{i+1} = k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - m_i, \quad i = \overline{1, q} \end{cases} \quad (20)$$

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

$$N_{q-1} = \frac{m_q}{\alpha_{q-1} k_q}. \quad (21)$$

Отметим, что в уравнениях (20) есть связь только между $(i + 1)$ и $(i - 1)$ уравнениями (кроме 0 и 1), поэтому формулы вычисления будут зависеть от чётности q .

Введём обозначения:

$$\begin{aligned} g_i &= \frac{k_i \alpha_{i-1}}{\alpha_i}, \quad \mu_i = \frac{m_i}{\alpha_i}, \quad H_{2s-1} = g_1 g_3 \cdots g_{2s-1}, \quad H_{2s} = g_2 g_4 \cdots g_{2s}, \\ f_{2s-1} &= \frac{\mu_1}{H_1} + \frac{\mu_3}{H_3} + \cdots + \frac{\mu_{2s-1}}{H_{2s-1}}, \quad f_{2s} = \frac{\mu_2}{H_2} + \frac{\mu_4}{H_4} + \cdots + \frac{\mu_{2s}}{H_{2s}}. \end{aligned} \quad (22)$$

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

$$\begin{aligned}
N_{2s} &= (g_{2s-1}g_{2s-3}\cdots g_1)N_0 - (g_{2s-1}\cdots g_3)\mu_1 - (g_{2s-1}\cdots g_5)\mu_3 - \cdots - \\
&- g_{2s-1}\mu_{2s-3} - \mu_{2s-1} = g_{2s-1}\cdots g_1 \left(N_0 - \frac{\mu_1}{g_1} - \cdots - \frac{\mu_{2s-1}}{g_1\cdots g_{2s-1}} \right) = \\
&= H_{2s-1} \left(N_0 - \frac{\mu_1}{H_1} - \cdots - \frac{\mu_{2s-1}}{H_{2s-1}} \right) = H_{2s-1} (N_0 - f_{2s-1}).
\end{aligned} \tag{23}$$

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

$$N_{2s+1} = H_{2s}(N_1 - f_{2s}). \tag{24}$$

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 (20), 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 (23) и (24).

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

Утверждение 1. 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 (23, 24) получим неравенство

$$Q > \alpha_0 f_{q-1} f_q \quad (25)$$

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 (23) 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 (25) 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 (24) 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 (25) 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 1. Из (25) следует, что если длина трофической цепи равна q , то скорость поступления ресурса Q должна превосходить критическое значение

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

4.2. 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

$$J = \begin{vmatrix} A_q & 0 \\ 0 & D_{n-q} \end{vmatrix}, \quad (26)$$

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:

$$A_q = \begin{vmatrix} -b_0 & -d_0 & & 0 \\ b_1 & -h_1 & -d_1 & \\ & \ddots & \ddots & \ddots \\ & & b_{q-1} & -h_{q-1} & -d_{q-1} \\ & 0 & & b_q & -h_q \end{vmatrix} \quad (27)$$

В нашем случае

$$\begin{aligned} b_0 &= \alpha_0 N_1, & d_0 &= \alpha_0, \\ b_i &= k_i \alpha_{i-1} N_i, & d_i &= \alpha_i N_i, & h_i &= 0, & i &= \overline{1, q}. \end{aligned} \quad (28)$$

Значения h_i следуют из уравнений (20).

Собственные значения J равны

$$\lambda_i = \begin{cases} \lambda_i(A_q), & i = \overline{1, q}, \\ k_{q+1}\alpha_q N_q - m_{q+1}, & i = q + 1, \\ -m_i, & i = \overline{q + 2, n}. \end{cases} \quad (29)$$

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

$$N_q < \frac{m_{q+1}}{\alpha_q k_{q+1}}. \quad (30)$$

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

ЗОГ, соответствующий A_q , имеет вид, изображённый на рис. 4. Для определения устойчивости матрицы A_q проверим выполнение достаточных условий знак-устойчивости (3.2):

1. все противоположно направленные рёбра имеют противоположные знаки ($a_{ij}a_{ji} < 0$);
2. отсутствуют ориентированные циклы длиной более 2;
3. все вершины составляют одно хищное сообщество, нарушающее чёрно-белый тест.
4. разбиение на циклы, соответствующее ненулевому члену $\det A_q$ задаётся вершинами:
 - $\{0\}; \{1, 2\}; \dots; \{q - 1, q\}$, когда q чётное;
 - $\{0, 1\}; \{2, 3\}; \dots; \{q - 1, q\}$, когда q нечётное;
5. никакие вершины не являются концами стрелок, что значит матрица A_q является неразложимой.

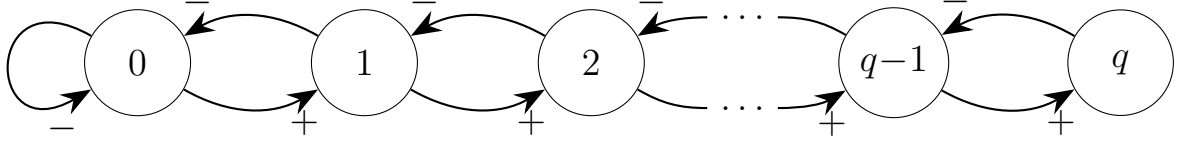


Рис. 4: ЗОГ, соответствующий матрице A_q со значениями (28).

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 (30) получим:

1. При $q = 2s$:

$$\begin{aligned}
 N_{2s} &= H_{2s-1} \left(\frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}} - f_{2s-1} \right) < \frac{m_{2s+1}}{\alpha_{2s} k_{2s+1}} \Rightarrow \\
 &\Rightarrow \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}} - f_{2s-1} < \frac{m_{2s+1}}{\alpha_{2s} k_{2s+1}} \frac{\alpha_{2s+1}}{\alpha_{2s+1}} \frac{1}{H_{2s-1}} = \frac{\mu_{2s+1}}{g_{2s+1} H_{2s-1}} = \frac{\mu_{2s+1}}{H_{2s+1}} \Rightarrow (31) \\
 Q &< \alpha_0 f_{2s} \left(f_{2s-1} + \frac{\mu_{2s+1}}{H_{2s+1}} \right) = \alpha_0 f_{2s} f_{2s+1},
 \end{aligned}$$

2. При $q = 2s + 1$:

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

объединяя получим

$$Q < \alpha_0 f_q f_{q+1} = Q^*(q+1). \quad (33)$$

Следствие 2. Необходимым и достаточным условием существования устойчивой незамкнутой трофической цепи длины q является ограничение (сверху и снизу) скорости поступления внешнего ресурса в экосистему:

$$Q^*(q) < Q < Q^*(q+1). \quad (34)$$

5. Численные эксперименты незамкнутой цепи

Рассмотрим систему (4) при $n = 3$ со следующими коэффициентами:

$$\alpha_0 = 20, \quad \alpha_1 = 16, \quad \alpha_2 = 12, \quad \alpha_3 = 8;$$

$$k_1 = 0.3, \quad k_1 = 0.2, \quad k_1 = 0.1;$$

$$m_1 = 4, \quad m_1 = 3, \quad m_1 = 2.$$

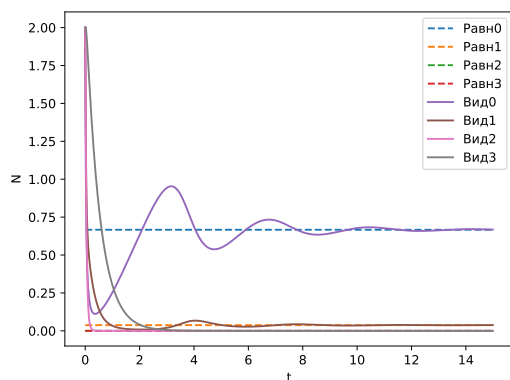
Имеем трофические цепи длиной от $q = 1$ до $q = 3$. При заданных значениях параметров имеем данные интервалы, ограничивающие поступление внешнего ресурса Q :

1. $0 < Q < 12.5$;
2. $12.5 < Q < 95.83 \dots$;
3. $95.83 \dots < Q$.

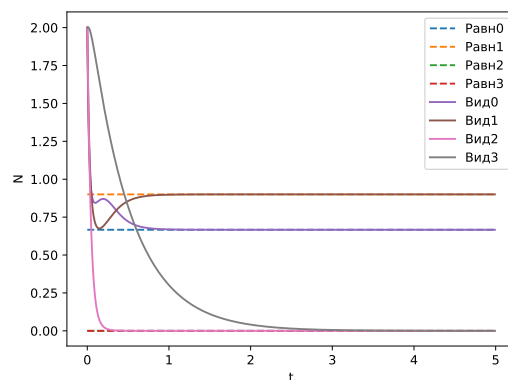
Варьируем значение Q и получаем графики численностей в равновесии.

Для численного решения используем метод Рунге-Кутты 4-порядка с шагом $h = 0.01$. Начальные значения численностей равно 2.

Обозначения: «Равн $\{i\}$ » – значение точки равновесия, которой соответствует «Вид $\{i\}$ ».

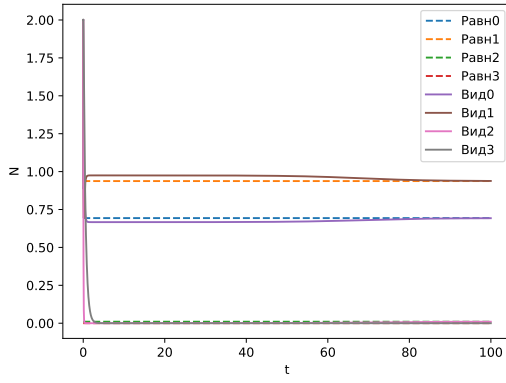


(a) $Q = 0.5$

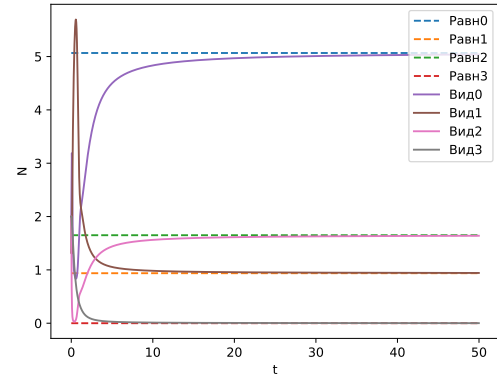


(b) $Q = 12$

Рис. 5: Численности видов системы, при Q близко к концам первого интервала.

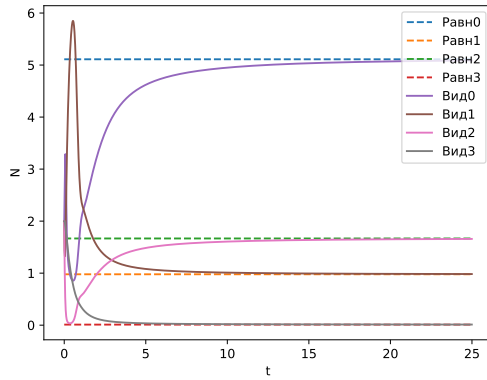


(a) $Q = 13$

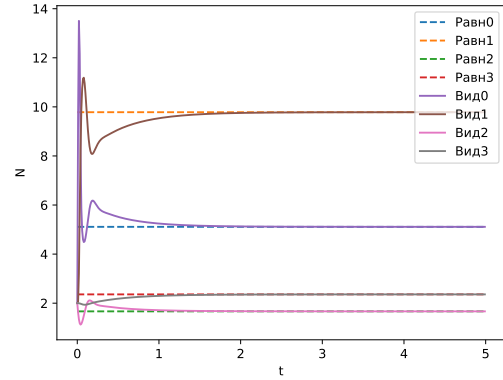


(b) $Q = 95$

Рис. 6: Численности видов системы, при Q близко к концам второго интервала.



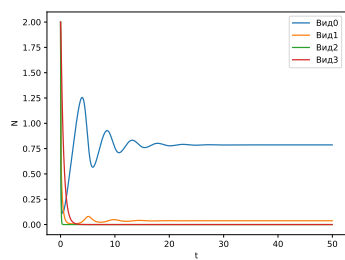
(a) $Q = 100$, $N_3 \approx 0.0108 \dots$



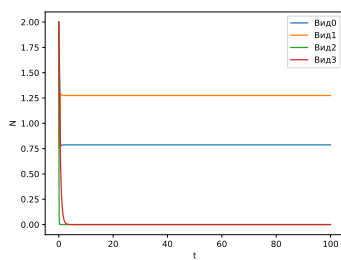
(b) $Q = 1000$

Рис. 7: Численности видов системы, при Q близко к началу третьего интервала и на некотором отдалении.

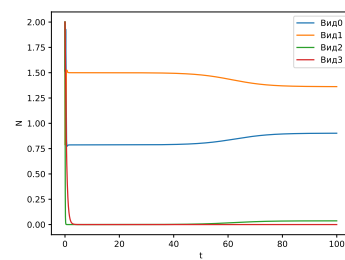
Для сравнения поведения системы при «напряжённых» трофических связях, возьмём систему (1) при трофических функциях $V_i(x) = \alpha_i \arctan x$. Т.е. виды могут насыщаться и не все его жертвы будут становиться добычей.



(a) $Q = 0.5$

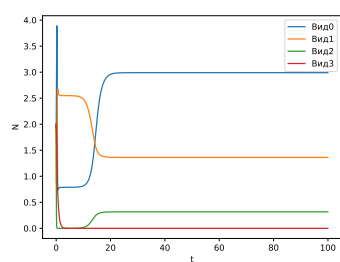


(b) $Q = 17$

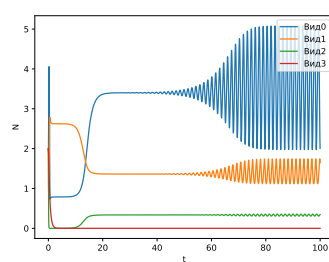


(c) $Q = 20$

Рис. 8: Численности видов системы.

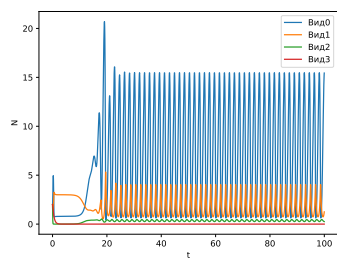


(a) $Q = 34$

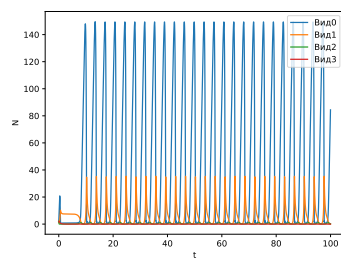


(b) $Q = 35$

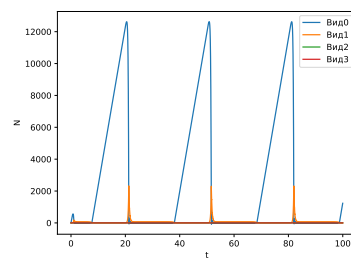
Рис. 9: Численности видов системы.



(a) $Q = 40$



(b) $Q = 100$



(c) $Q = 1000$

Рис. 10: Численности видов системы.

6. Анализ замкнутой трофической цепи

6.1. 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

$$\frac{dN}{dt} = 0 \Rightarrow \begin{cases} Q + \sum_{i=1}^q a_i m_i N_i = \alpha_0 N_0 N_1, \\ \alpha_i N_{i+1} = k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - m_i, \quad i = \overline{1, q} \end{cases} \quad (35)$$

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 (23, 24). Остаётся найти явные выражения для N_0 и N_1 .

Используем обозначения (22) и введём новые:

$$\begin{aligned} \varphi_s &= \sum_{j=1}^s a_{2j} m_{2j} H_{2s-1}, & \psi_s &= \sum_{j=1}^s a_{2j-1} m_{2j-1} H_{2s-2}, \\ \sigma_i &= \sum_{j=1}^i a_j m_j f_{j-1} H_{j-1} \quad (H_0 = 1, f_0 = 0). \end{aligned} \quad (36)$$

1. Пусть $q = 2s - \text{чётное}$. Тогда аналогично шагам для незамкнутой цепи

получаем $N_1 = f_{2s}$. Используя первое уравнение в (35), 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. $q = 2s$:

$$N_1 = f_{2s}, \quad N_0 = \frac{Q + f_{2s} \psi_s - \sigma_{2s}}{\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s} \quad (37)$$

2. $q = 2s + 1$:

$$N_0 = f_{2s+1}, \quad N_1 = \frac{Q + f_{2s+1}\varphi_s - \sigma_{2s+1}}{\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}} \quad (38)$$

Утверждение 2. 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 (37, 38) получим неравенства, ограничивающие скорость поступления внешнего ресурса в систему.

1. $q = 2s$

$$N_q = N_{2s} = H_{2s-1}(N_0 - f_{2s-1}) > 0, \quad \frac{Q + f_{2s}\psi_s - \sigma_{2s}}{\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s} > f_{2s-1}, \quad (39)$$

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

2. $q = 2s + 1$

$$N_q = N_{2s+1} = H_{2s}(N_1 - f_{2s}) > 0, \quad \frac{Q + f_{2s+1}\varphi_s - \sigma_{2s+1}}{\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}} > f_{2s}, \quad (40)$$

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

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

(а) $p = 2u$ ($u < s$), тогда из (23) 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 (39) 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 (24) 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 (40) 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.

□

6.2. 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 (26), вида

$$J = \begin{pmatrix} A_q^1 & C \\ 0 & D_{n-q} \end{pmatrix}, \quad (41)$$

где

$$A_q^1 = \begin{vmatrix} -b_0 & c_1 - d_0 & c_2 & \dots & c_q \\ b_1 & 0 & -d_1 & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & b_{q-1} & 0 & -d_{q-1} \\ & 0 & & b_q & 0 \end{vmatrix}, C = \begin{vmatrix} c_{q+1} & c_{q+2} & \dots & c_n \\ & 0 & & \end{vmatrix}, \quad (42)$$

$c_i = a_i m_i, i = \overline{1, n}$, а остальные обозначения соответствуют (28).

Аналогично из (29) имеем асимптотическую устойчивость системы при

$$N_q < \frac{m_{q+1}}{\alpha_q k_{q+1}}. \quad (43)$$

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:

$$\begin{aligned}
P_q(\lambda) &= -\lambda P_{q-1}(\lambda) + b_q d_{q-1} P_{q-2}(\lambda) - (-1)^q c_q b_1 \dots b_q, \\
P_0(\lambda) &= -b_0 - \lambda, \\
P_1(\lambda) &= \lambda^2 + b_0 \lambda + b_1(d_0 - c_1).
\end{aligned} \tag{44}$$

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 (44), можно выписать рекуррентные соотношения для коэф-

фициентов $e_i(q)$:

$$e_i(q) = \begin{cases} b_q d_{q-1} e_0(q-2) - (-1)^q c_q b_1 \cdots b_q, & i = 0, \\ e_{i-1}(q-1) + b_q d_{q-1} e_i(q-1), & i = \overline{1, q}, \\ 1, & i = q+1, \\ 0, & i = q+2, \dots, \end{cases} \quad (45)$$

$$e_1(1) = b_0,$$

$$e_0(0) = b_0,$$

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

Всё с примерами и только 1-замкнутой?

...

Следствие 3. *Необходимым условием существования замкнутой трофической цепи длины q является ограничение (сверху и снизу) скорости поступления внешнего ресурса в экосистему:*

$$\tilde{Q}^*(q) < Q < \tilde{Q}^*(q+1). \quad (46)$$

.

7. Заключение

Вот так влияет изменение Q на модель.

8. 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