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

Изучение математических моделей биологических систем начнем с систем первого порядка, которым соответствует одно дифференциальное уравнение первого порядка:

dx/dt = f(x, t).

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

dx/dt = f(x).

Состояние таких систем в каждый момент времени характеризуется одной единственной величиной – значением переменной х в данный момент времени t. Решениями уравнения x(t) являются кривые на плоскости t, х, называемые интегральными кривыми. Пусть заданы начальные условия х = хо при t = to. Если для уравнения выполнены условия теоремы Коши, то имеется единственное решение, удовлетворяющее этим начальным условиям, и через точку (to, xo) проходит одна единственная интегральная кривая x(t). Интегральные кривые не могут пересекаться. Решения одного автономного дифференциального уравнения либо уходят в бесконечность (чего не бывает в реальных системах), либо асимптотически приближаются к стационарному состоянию.

**1. Логистическое уравнение**

Рассмотрим пример, который относится к классическим моделям математической экологии. Логистическое уравнение было предложено Ферхюльстом в 1838 г. Оно имеет вид: dx/dt = r·x·(1 – x/K). Это уравнения более реально, чем уравнение Мальтуса, так как учитывает ограниченность ресурсов, не позволяющее виду размножаться неограниченно. Уравнение Ферхюльста обладает двумя важными свойствами. При малых х численность вида возрастает, при больших – приближается к определенному пределу К. Данное уравнение можно решить аналитически. Ход решения следующий. Произведем разделение переменных: K·dx/[x·(K – x)] = r·dt. Представим левую часть в виде суммы и проинтегрируем: [1/x + 1/(K – x)]·dx = r·dt; ln(x) – ln(K – x) = r·t + ln(C). Переходя от логарифмов к переменным, получим: x/(K – x) = C·exp(r·t). Здесь С – произвольная постоянная, которая определяется начальным значением; при x(0) = xo получим решение – зависимость численности от времени: x(t) = xo·K·exp(r·t)/(K – xo + xo·exp(r·t)). Если начальное значение xo < К/2, кривая роста имеет точку перегиба. Если xo > К, численность со временем убывает. В приведенном примере в правой части уравнения стоит полином второй степени. Если в правой части – более сложная нелинейная функция, алгебраическое уравнение для стационарных значений может иметь несколько корней. Какое из этих решений реализуется в этом случае, будет зависеть от начальных условий. В дальнейшем мы, как правило, не будем искать аналитическое решение для наших моделей. Для более сложных нелинейных уравнений это и невозможно. Однако важные заключения относительно свойств моделей можно сделать и на основании качественного их исследования, в первую очередь, путем исследования устойчивости стационарных состояний и типов поведения системы вблизи этих состояний. При этом следует иметь в виду, что с помощью одного автономного дифференциального уравнения могут быть описаны только монотонные изменения переменной, и, следовательно, ни периодические, ни хаотические процессы не могут быть описаны. Для описания более сложного поведения необходимо либо переходить к системам большей размерности (2, 3 порядка и выше), либо вводить время в явном виде в правую часть уравнения. Динамика численности в логистической модели при разных начальных значениях.

**2. МОДЕЛИ РОСТА ПОПУЛЯЦИИ**

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

1. Уравнения экспоненциального роста.

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

*An*1  *qAn*

или экспонента, – в непрерывном

*dx*  *rx*. *dt*

Модель предложена Мальтусом в 1798 г. в его классическом труде «О законе роста народонаселения». Томас Роберт Мальтус (1766-1834) – известный английский демограф и экономист, обратил внимание на тот факт, что численность популяции растет по экспоненте (в геометрической прогрессии), в то время как производство питания растет со временем линейно (в арифметической прогрессии). Исходя из этого он сделал справедливый вывод, что рано или поздно экспонента обязательно «обгонит» линейную функцию, и наступит голод. На основании этих выводов Мальтус говорит о необходимости ввести ограничения на рождаемость, в особенности для беднейших слоев общества.

Обсуждению важности вывода Мальтуса для популяционной динамики великий Дарвин посвятил несколько страниц своего дневника, указывая, что поскольку ни одна популяция не размножается до бесконечности, должны существовать факторы, препятствующие такому неограниченному размножению. Среди этих факторов может быть нехватка ресурса (продовольствия), вызывающая конкуренцию внутри популяции за ресурс, хищничество, конкуренция с другими видами. Результатом является

замедление скорости роста популяции и выход ее численности на стационарный уровень.

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

1. Модель ограниченного роста.

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

*dx*  *rx*(1  *dt*

*x* ).

*K*

Логистическое уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых зачениях *x* численность возрастает экспоненциально (как в уравнении ), при больших – приближается к определенному пределу *K* . Эта величина, называемая емкостью экологической ниши популяции, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, мест для гнездования, многими другими факторами, которые могут быть различными для разных видов. Таким образом, емкость экологической ниши представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания.

Уравнение можно также переписать в виде:

*dx*  *rx*  *x*2 .

*dt*

Здесь  ***-*** коэффициент внутривидовой конкуренции (за пищевой ресурс, убежища и т. п.) Аналитическое решение уравнения будет иметь вид:

*x*(*t*) 

*x*0 *K* exp(*rt*) .

*K*  *x*0  *x*0 exp(*rt*)

Полученная формула описывает кинетическую кривую, то есть зависимость численности популяции от времени.

Проведем такое исследование уравнения. Легко видеть, что уравнение имеет два стационарных состояния:

*dx*  0  *x*  0, *x*

 *K*.

*dt* 1 2

Считая, что величина *r* – коэффициент естественной скорости роста

популяции положительная; получаем, что

*x*1  0

– неустойчивая особая

точка. стационарное решение уравнения

*x*  *K*

соответствует устойчивому

стационарному режиму существования популяции в ограниченной среде. Форма кривой скорости роста меняется в зависимости от вида популяции, однако во всех случаях наблюдается колоколообразная кривая, форма которой отражает общую природу зависимых от плотности изменений рождаемости и смертности всякий раз, когда возникает внутривидовая конкуренция.

1. Модель популяции с наименьшей критической численностью.

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

*dx*  *rx*2 .

*dt*

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

*dx* 

*dt*

*x*2

*a*   *x* .

#### В действительности плотность популяции не должна опускаться ниже некоторой критической величины. При падении плотности популяции ниже критической среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение, становится больше времени жизни отдельной особи, точнее времени, в течение которого особь способна к размножению. В этом случае популяция вымирает. Этот эффект может быть учтен, если в формулу ввести член, пропорциональный численности и описывающий смертность. Зависимость скорости роста популяции от ее численности при этом примет вид

*dx* 

*dt*

*x*2

*a*   *x*

* *dx*.

здесь *dx* описывает смертность,

,

- некоторые масштабные

коэффициенты,  - параметр, определяющий влияние соотношения самок и

самцов Уравнение имеет два стационарных решения:

*x*  0 и

*x*  *d*(  *d*)  *L .* При начальных численностях

*x*0  *L*

популяция

вырождается, причем тем быстрее, чем меньше

*x*0

Величина нижней критической плотности *L* различна для разных видов. Наблюдения биологов показали, что это всего лишь одна пара особей на тысячу квадратных километров в случае ондатр и сотни тысяч особей для американского странствующего голубя. Заранее трудно было предугадать

что столь многочисленный вид перешел через критическую границу своей численности и обречен на вырождение. Однако это произошло, несмотря на все усилия по охране этих птиц.

Для голубых китов критическая граница общей численности оказалась равной десяткам – сотням. Хищническое истребление этих гигантских животных привело к тому, что их осталось слишком мало в Мировом океане. И хотя охота на них запрещена, надежд на восстановление популяции голубых китов практически нет.

Наиболее общая формула, учитывающая как нижнюю границу численности, так и внутривидовую конкуренцию, имеет вид

*dx* 

*dt*

*x*2

*a*   *x*

* *dx*  *x*2

При любых промыслах особый интерес представляет величина нижней критической границы, при переходе через которую популяция уже не сможет восстановиться. Модель позволяет дать некий методический рецепт определения не самой критической границы, но степени близости к ней численности вида.

1. Матричные модели популяций.

Пусть ресурсы питания не ограничены. Размножение происходит в

определенные моменты времени

*t*1 ,*t*2 ,..,*tn* . Пусть популяция содержит *n*

возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени

(например, *t*0 ) популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом

*X* (*t*0 ) 

*x*1 (*t*0 )

*x*2 (*t*0 )

...

*xn* (*t*0 )

Вектор

*X* (*t*1 ) , характеризующий популяцию в следующий момент времени,

например, через год, связан с вектором

*X* (*t*0 )

через матрицу перехода *L* :

*X* (*t*1 )  *LX* (*t*0 )

Установим вид этой матрицы. Из всех возрастных групп выделим те,

которые производят потомство. Пусть их номера будут

*k*, *k*  1,.., *k*  *p*.

Предположим, что за единичный промежуток времени особи *i* -й группы

переходят в группу

*i*  1, от групп

*k*, *k*  1,.., *k*  *p*

появляется потомство, а

часть особей от каждой группы погибает. Потомство, которое появилось за единицу времени от всех групп, поступает в группу 1.

*k*  *p*

*x*(*t*1 )  *ai xi* (*t*0 )  *ak xk* (*t*0 )  *ak* 1 *xk* 1 (*t*0 )  ...  *ak*  *p xk*  *p* (*t*0 )

*i**k*

Вторая компонента получается с учетом двух процессов. Первый – переход

особей, находившихся в момент *t*0

в первой группе, во вторую. Второй

процесс - возможная гибель части из этих особей. Поэтому вторая

компонента

*x*2 (*t*1 )  1 *x*1 (*t*0 ) ,

0  1  1. Аналогично получаются третья

компонента 2 *x*2 (*t*0 )

и все остальные.

Предположим, что все особи, находившиеся в момент времени *t*0 в

последней возрастной группе к моменту

*t*1 погибнут. Поэтому последняя

компонента вектора *X* (*t*1 )

составляется лишь из тех особей, которые перешли

из предыдущей возрастной группы.

*xn* (*t*)  *n*1 *xn*1 (*t*),0  *n*  1.

Коэффициенты для каждой группы имеют следующий смысл: *a* - коэффициент рождаемости,  - коэффициент выживания. Вектор численностей возрастных групп в момент времени *t*1 представим в виде:

*x*1 (*t*1 )

*k*  *p*

 *ai xi* (*t*0 )

*k*

*X* (*t* ) 

*x*2 (*t*2 )

  *x* (*t* )

Тогда

*X* (*t*1 )  *LX* (*t*0 );

*X* (*t* )  *LX* (*t* )  *LLX* (*t* )  *L*2 *X* (*t* );

2 1 0 0

*X* (*t* )  *LX* (*t* )  *Lk X* (*t* )

*k k* 1 0

Таким образом,

*–* можно прогнозировать состояние популяции в

любой наперед заданный момент времени.

Этот пример страдает тем же недостатком, что и модель Мальтуса экспоненциального роста: популяция может неограниченно расти.

1. Модель с использованием уравнения с запаздыванием.

В реальных системах всегда имеется некоторое запаздывание в регуляции численности, вызванное несколькими причинами. Развитие любой взрослой особи из оплодотворенного яйца требует определенного времени. Поэтому если какое-нибудь изменение внешних факторов, например, увеличение ресурсов, вызовет повышение продуктивности взрослых особей,

то соответствующее изменение численности произойдет лишь по прошествии времени *T* . Это означает, что уравнение

*dx* 

*dt*

*f* (*x*)

где *x* - число взрослых особей в момент времени *t* следует заменить уравнением

*dx* 

*dt*

*f* (*x*[*t*  *T* ]).

Логистическое уравнение с запаздыванием может быть записано в виде:

*dN*  *rN* (*t*)[1  *N* (*t*  *T* )].

*dt K*

Уравнение с запаздыванием приводит к появлению колебательных режимов, неустойчивости в зависимости от параметров задачи. При этом даже небольшие запаздывания могут оказывать существенное влияние.

#### Модели биологических систем, описываемые двумя дифференциальными уравнениями. Модели взаимодействия двух видов

Наиболее интересные результаты по качественному моделированию свойств биологических систем получены на моделях из двух дифференциальных уравнений, которые допускают качественное исследование с помощью метода фазовой плоскости. Рассмотрим систему двух автономных обыкновенных дифференциальных уравнений общего вида

*dx*  *P*(*x*, *y*),

*dt*

*dy*  *Q*(*x*, *y*). *dt*

*P*(*x*, *y*),*Q*(*x*, *y*) - непрерывные функции, определенные в некоторой области

*G* евклидовой плоскости ( *x*, *y* - декартовы координаты) и имеющие в этой

области непрерывные производные порядка не ниже первого. Область *G*

может быть как неограниченной, так и ограниченной. Если переменные *x , y* имеют конкретный биологический смысл (концентрации веществ, численности видов) чаще всего область *G* представляет собой

положительный квадрант правой полуплоскости. Переменные *x*, *y* во

времени изменяются в соответствии с системой уравнений, так что каждому состоянию системы соответствует пара значений переменных ( *x*, *y* )*.* Обратно, каждой паре переменных ( *x*, *y* ) соответствует определенное

состояние системы.

Рассмотрим плоскость с осями координат, на которых отложены

значения переменных *x*, *y* . Каждая точка *M* этой плоскости соответствует

определенному состоянию системы. Такая плоскость носит название *фазовой плоскости* и изображает совокупность всех состояний системы. Точка

*M* (*x*, *y*) называется изображающей или представляющей точкой. Пусть в

начальный момент времени

*t*  *t*0

координаты изображающей точки

*M* 0 (*x*(*t*0 ), *y*(*t*0 )) *.* В каждый следующий момент времени *t* изображающая точка будет смещаться в соответствии с изменениями значений переменных

*x*(*t*), *y*(*t*) *.* Совокупность точек

*M* (*x*(*t*), *y*(*t* ))

на фазовой плоскости, положение

которых соответствует состояниям системы в процессе изменения во

времени переменных

*x*(*t*), *y*(*t*)

согласно уравнениям (34.1), называется

*фазовой траекторией.* Совокупность фазовых траекторий при различных начальных значениях переменных дает легко обозримый "портрет" системы. Построение *фазового портрета* позволяет сделать выводы о характере

изменений переменных

*x*, *y*

без знания аналитических решений исходной

системы уравнений .

В задаче построения фазовых траекторий полезно изучить

*dy*  *Q*(*x*, *y*)

*dx P*(*x*, *y*)

Оно получается при делении первого уравнения на второе. Решение

этого уравнения

*y*  *y*(*x*,*c*) *,* где *c* – постоянная интегрирования, дает

семейство интегральных кривых, которые являются фазовыми траекториями

системы на плоскости *x*, *y* .

Для построения фазового портрета пользуются *методом изоклин.* На фазовой плоскости наносят линии, которые пересекают интегральные кривые под одним определенным углом. Уравнение изоклин имеет вид

*A*  *Q*(*x*, *y*)

*P*(*x*, *y*)

где *A* – определенная постоянная величина. Значение *A* представляет собой тангенс угла наклона касательной к фазовой траектории и может принимать

значения от

*  до

  .

Особый интерес представляют главные изоклины

*dy*  0, *P*(*x*, *y*)  0

*dx*

*dy*  ,*Q*(*x*, *y*)  0

*dx*

* изоклина горизонтальной касательной,
* изоклина горизонтальной касательной

Построив главные изоклины и найдя точку их пересечения

координаты которой удовлетворяют условиям:

*P*(*x*, *y*)  0,*Q*(*x*, *y*)  0.

(*x*, *y*) ,

В результате находится точка пересечения всех изоклин фазовой плоскости, в которой направление касательных к фазовым траекториям неопределенно. Это – *особая точка*, которая соответствует *стационарному состоянию системы*.

Система обладает столькими стационарными состояниями, сколько точек пересечения главных изоклин имеется на фазовой плоскости. Рассмотрим систему двух линейных уравнений:

*dx*  *ax*  *by*,

*dt*

*dy*  *cx*  *dy*. *dt*

Здесь

*a*, *b*,*c*, *d*

* + некоторые константы,

*x*, *y*

* + декартовы координаты на

фазовой плоскости.

Общее решение будем искать в виде:

*x*  *A*exp(*t*), *y*  *B* exp(*t*).

Подставим эти выражения в исследуемое уравнение и сократим на В результате получим

exp(*t*) .

*A*  *aA*  *bB*,

*B*  *cA*  *dB*.

Эта алгебраическая система уравнений с неизвестными

*A*, *B*

имеет ненулевое

решение лишь в том случае, если ее определитель, составленный из коэффициентов при неизвестных, равен нулю:

*a*  

*c*

*b*

*d*  

 0.

Раскрывая этот определитель, получим характеристическое уравнение системы:

2  (*a*  *d* )  (*ad*  *bc*)  0.

Решение этого уравнения дает значения показателя

 , при которых

возможны ненулевые для *A* и *B* решения. Эти значения суть

1, 2

1, 2



 *a*  *d*  .

2

(*a*  *d* )2  4(*ad*  *bc*)

4

В зависимости от

1, 2

 может наблюдаться 6 типов фазовых траекторий.

1. Корни

 ,

* действительны и одного знака.

Состояние равновесия типа узел при

1

2

 ,  0

устойчиво по Ляпунову, так

как изображающая точка по всем интегральным кривым движется по

1

2

направлению к началу координат. Это *устойчивый узел*. Если же

 ,

* 0 ,

изображающая точка удаляется от начала координат. В этом случае особая точка – *неустойчивый узел*.

1

1

2

2

1. Корни

 ,

* действительны и разных знаков.

В этом случае особая точка носит название *«седло».* Линии уровня вблизи горной седловины ведут себя подобно фазовым траекториям в окрестности седла. *Особая точка типа седла всегда неустойчива*.

1. Корни λ1, λ2 – комплексные сопряженные.

В этом случае особая точка, которая является асимптотической точкой всех интегральных кривых, имеющих вид спиралей, вложенных друг в друга, называется *фокусом*.

1

2

Пусть

Re( ,

)  0 . Изображающая точка тогда непрерывно

приближается к началу координат, не достигая его в конечное время. Это означает, что фазовые траектории представляют собой скручивающиеся спирали и соответствуют затухающим колебаниям переменных. Это – *устойчивый фокус***.**

1

2

Если

Re( ,

)  0 ., то изображающая точка удаляется от начала

координат, и мы имеем дело с *неустойчивым фокусом.*

Рассмотрим теперь случай, когда

Re( ,

)  0 . Таким образом через

особую точку не проходит ни одна интегральная кривая. *Такая изолированная особая точка, вблизи которой интегральные кривые представляют собой замкнутые кривые, в частности, эллипсы, вложенные друг в друга и охватывающие особую точку, называется центром.*

1

2

Структуру фазовых траекторий можно определить на бифуркационной диаграмме. Введем обозначения:

  (*a*  *d* );  *a b* .

*c d*

Тогда характеристическое уравнение запишется в виде:

2      0.

Рассмотрим плоскость с прямоугольными декартовыми координатами  ,  и

отметим на ней области, соответствующие тому или иному типу состояния равновесия, который определяется характером корней характеристического уравнения

1, 2



    .

2

 2  4

Условием устойчивости состояния равновесия будет наличие

отрицательной действительной части у

1

 и  . Необходимое и достаточное

условие этого – выполнение неравенств

2

  0,   0 . этому

условию соответствуют точки, расположенные в первой четверти плоскости

параметров. Особая точка будет фокусом, если

 и  комплексные. Этому

условию соответствуют те точки плоскости, для которых

1

2

 2  4  0 ***,*** т.е.

точки между двумя ветвями параболы. Точки полуоси

  0,   0

соответствуют состояниям равновесия типа центр. Аналогично,  и  -

1

2

действительны, но разных знаков, т.е. особая точка будет седлом, если и т.д. В итоге мы получим диаграмму разбиения плоскости параметров на области, соответствующие различным типам состояния равновесия.

  0

 , 

Если коэффициенты линейной системы

*a*, *b*,*c*, *d*

зависят от некоторого

параметра, то при изменении этого параметра будут меняться и величины

 ,  . При переходе через границы характер фазового портрета качественно меняется. Поэтому такие границы называются бифуркационными – по разные стороны от границы система имеет два топологически различных фазовых портрета и, соответственно два разных типа поведения.

На рисунке видно, как могут проходить такие изменения. Если исключить особые случаи – начало координат, – то легко видеть, что седло может переходить в узел, устойчивый или неустойчивый при пересечении оси ординат. Устойчивый узел может перейти либо в седло, либо в устойчивый фокус, и т.д. Отметим, что переходы устойчивый узел – устойчивый фокус и неустойчивый узел – неустойчивый фокус не являются бифуркационными, так как топология фазового пространства при этом не меняется.

В качестве примера рассмотрим систему линейных химических реакций. Вещество *X* притекает извне с постоянной скоростью, превращается в вещество *Y* и со скоростью, пропорциональной концентрации вещества *Y* , выводится из сферы реакции. Все реакции имеют первый порядок, за исключением притока вещества извне, имеющего нулевой порядок. Схема реакций описывается системой уравнений:

*dx*  *k*

* *k x*,

*dt* 1 2

*dy*  *k dt* 2

*x*  *k*3 *y*.

Стационарные концентрации получим, приравняв правые части нулю:

*x*  *k*1 , *y*  *k*1 .

*k*2 *k*3

Рассмотрим фазовый портрет системы. Разделим второе уравнение системы на первое. Получим:

*dy*  *k*2 *x*  *k*3 *y* .

*dx k*1  *k*2 *x*

Полученное уравнение определяет поведение переменных на фазовой плоскости. Построим фазовый портрет этой системы. Сначала нарисуем главные изоклины на фазовой плоскости.

*dy*  , *x*  *k*1

* изоклины вертикальных касательных,

*dx k*2

*dy*  0, *x*  *k*2 *x*

* изоклины горизонтальных касательных

*dx k*3

Особая точка (стационарное состояние) лежит на пересечении главных изоклин.

Характер устойчивости особой точки установим, пользуясь методом Ляпунова. Характеристический определитель системы имеет вид:

 *k*2  

0  0.

*k*2  *k*3  

Раскрывая определитель, получим характеристическое уравнение системы:

2  (*k*  *k* )  *k k*  0.

2 3 2 3

Корни этого уравнения

(*k*  *k* )2  4*k k*

2 3

2 3



1, 2



 1  (*k* 2 2

 *k*3 )  ,

оба действительны, так как дискриминант

*D*  (*k*  *k* ) 2

2 3

положителен при любых значениях параметров.

всегда меньше, чем

*D*

*k*2  *k*3 , т.е. корни характеристического уравнения оба отрицательны. Следовательно, стационарное состояние системы представляет собой устойчивый узел. При этом концентрация вещества *X* стремится к стационарному состоянию всегда монотонно, концентрация вещества *Y* может проходить через min или max . Колебательные режимы в такой системе невозможны.

*Обобщенные модели взаимодействия двух видов*

Было предложено большое число моделей, описывающих взаимодействие видов, правые части уравнений которых представляли собой функции численностей взаимодействующих популяций. Решался вопрос о выработке общих критериев, позволяющих установить, какого вида функции могут описать особенности поведения временного численности популяции, в том числе устойчивые колебания. Наиболее известные из этих моделей принадлежат Колмогорову и Розенцвейгу.

А.Н.Колмогоров рассмотрел обобщенную модель взаимодействия биологических видов типа хищник - жертва или паразит - хозяин. Модель представляет собой систему двух уравнений общего вида

*dx*  *k* (*x*)*x*  *L*(*x*) *y*,

*dt* 1

*dy*  *k dt* 2

1. *y*.

В модель заложены следующие предположения:

* 1. Хищники не взаимодействуют друг с другом, т.е. коэффициент

размножения хищников *k*2

и число жертв *L* , истребляемых в единицу

времени одним хищником, не зависит от *y.*

* 1. Прирост числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Функции

*k*1 (*x*), *k*2 (*x*), *L*(*x*) *x*, *y*  0 .

- непрерывны и определены на положительной полуоси

* 1. *dk*1  0 *.* Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие

*dx*

хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.

* 1. *dk*2

*dx*

* 0, *k*2

(0)  0 . С ростом численности жертв коэффициент размножения

хищников монотонно убывает с возрастанием численности жертв, переходя от отрицательных значений, (когда нечего есть) к положительным.

* 1. Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени

*L*(0)  0 .

*L*(*x*)  0 ;

Стационарные решения (их два или три) имеют следующие координаты:

* + 1. *x*  0, *y*  0 - седло;
    2. (2)

*x*  *A*, *y*  0

- жертва без хищника,

*A* определяется из уравнения:

*k*1 ( *A*)  0.

Стационарное решение (2) – зависит от *B* , которое определяется из уравнения

*k*2 (*B*)  0.

Если

*B*  *A* , то решение (2) - устойчивый узел, если

*B*  *A*

- седло. Кроме

того, существует еще случай равновесия

* + 1. *x*  *B*, *y*  *C*.

Этот случай соответствует гибели хищника и выживанию жертвы.

Величина С определяется из уравнений:

*k*2 (*B*)  0, *k*1 (*B*)*B*  *L*(*B*)*C*  0.

Решение (3) – фокус или узел, устойчивость которых зависит от знака величины 

  *k*1 (*B*)  *k*1 (*B*)*B*  *L*(*B*)*C*.