Братусь А.С. Новожилов А.С. Платонов А.П.

# Динамические системы и модели биологии



УДК 517.938, 574.34 ББК 22.161, 28.080.30 Б 87

Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П. **Динамические системы и модели в биологии.** — М.: ФИЗМАТЛИТ, 2009. — 400 с. — ISBN 978-5-9221-1192-8.

В этой книге дается изложение теории динамических систем и рассматриваются ее приложения к биологии. Наряду с классическими математическими моделями биологии, такими как хищник-жертва Лотка-Вольтерры и Гаузе, конкуренции видов, распространения эпидемий Кермака-Маккендрика и др. в книге рассматривается большое число моделей, которые были предложены совсем недавно: модели эволюции семейств генов, распространения эпидемий в неоднородных популяциях, взаимодействия загрязнения с окружающей средой, распределенного гиперцикла. Излагаются как теоретические, так и практические методы исследования нелинейных динамических систем, возникающих при математическом моделировании биологических и иных методологически родственных процессов. Текст снабжен многочисленными иллюстрациями, большая часть которых получена в результате численных расчетов.

Книга предназначена студентам, аспирантам и специалистам в области создания математических моделей.

Научное издание

БРАТУСЬ Александр Сергеевич НОВОЖИЛОВ Артем Сергеевич ПЛАТОНОВ Андрей Петрович

#### ДИНАМИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ И МОДЕЛИ В БИОЛОГИИ

Редактор Ю.А. Тюрина Оригинал-макет: Автор

Подписано в печать 18.12.09. Формат 70×100/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 32,5. Уч.-изд. л. 35. Тираж экз. Заказ №

Издательская фирма «Физико-математическая литература» МАИК «Наука/Интерпериодика» 117997, Москва, ул. Профсоюзная, 90 E-mail: fizmat@maik.ru, fmlsale@maik.ru; http://www.fml.ru

Неизвестная типография

···· ····



ISBN 978-5-9221-1192-8

ФИЗМАТЛИТ, 2009
 А.С. Братусь, А.С. Новожилов, А.П. Платонов, 2009

## Оглавление

Введение				
1	Математические модели в биологии			
	1.1	Понятие динамической системы. Примеры	10	
	1.2	Качественный анализ дифференциального уравнения	18	
	1.3	Модели роста численности изолированной популяции	27	
	1.4	Математическая модель популяционной вспышки насекомых	32	
	1.5	Математические модели рыболовства	35	
	1.6	Модели качественные и количественные	37	
	1.7	Переход к безразмерным переменным	41	
	1.8	Упражнения	43	
<b>2</b>	При	иложения линейных динамических систем	46	
	2.1	Анализ устойчивости положения равновесия	46	
	2.2	Законы роста организма. Модель размножения клеток	51	
	2.3	Степенной закон эволюции семейств белковых доменов	54	
	2.4	Упражнения	61	
3	Одн	номерные динамические системы с дискретным временем	63	
	3.1	Простейшие дискретные модели роста популяции	64	
	3.2	Графическая процедура построения решения	67	
	3.3	Примеры анализа систем, заданных качественным образом	70	
	3.4	Устойчивость неподвижных точек	76	
	3.5	Периодические решения. Хаос	80	
	3.6	Показатель Ляпунова в одномерном случае	86	
	3.7	Некоторые распространенные модели популяционной динамики	88	
	3.8	Упражнения	90	
<b>4</b>	Элементы анализа систем с непрерывным временем 94			
	4.1	Свойства решений систем дифференциальных уравнений	94	
	4.2	Классификация положений равновесия	97	
	4.3	Первые интегралы. Функция Ляпунова	101	
	4.4	Предельные множества	105	
	4.5	Одномерное движение частицы в потенциальном поле1	107	

	4.6	Упражнения	. 109	
5	Элементы теории межпопуляционных отношений			
	5.1	Классификация межвидовых отношений	. 112	
	5.2	Система Лотки–Вольтерры «хищник–жертва»	. 114	
	5.3	Система «хищник-жертва» с учетом внутривидовой конкуренции	. 119	
	5.4	Модели конкуренции. Принцип конкурентного исключения Гаузе	. 121	
	5.5	Модели мутуализма	. 125	
	5.6	Учет дополнительных факторов при записи математической модели	. 127	
	5.7	Модель взаимодействия загрязнения с окружающей средой	. 130	
	5.8	Математическая модель очистки сточных вод	. 135	
	5.9	Математическая модель воздействия на растущую опухоль	. 138	
	5.10	Упражнения	. 142	
6	Mar	тематические модели распространения эпидемий	145	
	6.1	SIR модель и основное репродуктивное число	. 145	
	6.2	SIR модель с учетом демографических процессов	. 152	
	6.3	Вычисление $R_0$ в общем случае	.155	
	6.4	Функция передачи инфекции и трофические функции	. 160	
	6.5	Упражнения	. 164	
7	Биологические осцилляторы			
	7.1	Периодические решения непрерывных систем	. 168	
	7.2	Анализ модели Гаузе	. 172	
	7.3	Бифуркация рождения цикла	. 176	
	7.4	Системы, находящиееся под внешним воздействием	.184	
	7.5	Упражнения	. 190	
8	Многомерные модели с непрерывным временем			
	8.1	Понятие экологической устойчивости	. 192	
	8.2	Модель пищевой цепи	. 198	
	8.3	Модель циклической конкуренции	. 200	
	8.4	Модель экологической системы с тремя трофическими уровнями	. 203	
	8.5	Пример хаотического поведения биологической системы	.207	
	8.6	Мультилокальные модели Тьюринга	. 211	
	8.7	Упражнения	. 213	
9	Многомерные модели с дискретным временем 22			
	9.1	Основные определения	.215	
	9.2	Линейные системы. Теорема Фробениуса–Перрона	. 217	
	9.3	Динамика возрастного состава популяции. Модель Лесли	. 219	
	9.4	Дискретные модели с учетом эффекта запаздывания	. 224	
	9.5	Устойчивость неподвижных точек. Инвариантные множества	. 228	
	9.6	Рождение замкнутой инвариантной кривой	. 231	
	9.7	Примеры моделей «хозяин-паразит» с дискретным временем	. 235	
	9.8	Система Лотки-Вольтерры в случае дискретного времени	. 240	

9.9 Многомерные показатели Ляпунова. Хаотические аттракторы	. 242
9.10 Падение и взлет численности жука Tribolium	. 246
9.11 Области притяжения аттракторов динамических систем	. 248
9.12 Упражнения	. 250
10 Модели предбиологической эволюции	253
10.1 Первые шаги жизни на Земле	. 253
10.2 Принцип выживания сильнейших в безошибочной репликации	. 256
10.3 Независимая репликация с ошибками. Квазивиды	. 259
10.4 Порог катастроф и пределы эволюции	. 263
10.5 Закон параболического роста	. 266
10.6 Гиперциклическая репликация	. 269
10.7 Открытая модель гиперциклической репликации	. 275
10.8 Упражнения	. 279
11 Динамика неоднородных популяций	282
11.1 Предварительные соображения	. 282
11.2 Основные теоремы	. 285
11.3 Модели глобальной демографии	. 289
11.4 Неоднородные модели распространения эпидемий	. 293
11.5 Упражнения	. 301
12 Пространственно неоднородные модели. Волновые решения	303
12.1 Вывод уравнения Фишера–Колмогорова	. 303
12.2 Волновые решения уравнения Фишера-Колмогорова	. 305
12.3 Волновые решения в распределенной системе «хищник-жертва»	. 309
12.4 Учет таксиса в математических моделях	. 313
13 Системы «реакция–диффузия» в ограниченной области	318
13.1 Устойчивость пространственно однородных стационарных решений.	. 318
13.2 Стабилизирующее и дестабилизирующее влияние диффузии	. 321
13.3 Пространственно неоднородные решения уравнения Фишера	. 324
13.4 Упражнения	. 331
14 Распределенная модель предбиологической эволюции	333
14.1 Постановка задачи	. 334
14.2 Модель независимого воспроизведения	. 335
14.3 Автокаталитическая и гиперциклическая репликации	. 338
14.4 Пространственно неоднородные решения	. 342
14.5 Предельное поведение траекторий распределенных систем	. 345
15 Пространственно неоднородная модель «загрязнение–природа»	352
15.1 Постановка задачи	. 352
15.2 Задача идентификации параметров системы	. 355
15.3 Анализ полученных результатов моделирования	. 359
16 Вместо заключения: что читать дальше?	362

А Приложения			365	
	A.1	Понятие топологической эквивалентности динамических систем	365	
	A.2	Бифуркации в одномерных непрерывных системах	367	
	A.3	О степенном законе эволюции белковых доменов	369	
	A.4	Бифуркации в одномерных дискретных системах	372	
	A.5	Анализ модели мутуализма	374	
	A.6	Анализ негиперболического положения равновесия	377	
	A.7	Бифуркация рождения цикла в системах размерности $n>2$	385	
	A.8	Анализ бифуркации Неймарка–Сакера	388	
π				
Литература			390	

### Литература

## Введение

Книга, которую читатель держит в руках, появилась в результате многолетнего интереса авторов к *математической биологии* (междисциплинарной области науки, изучающей биологические системы с помощью математических моделей). Курс лекций, который один из авторов читал в течение ряда лет на факультетах вычислительной математики и кибернетики, биоинженерии и биоматематики МГУ имени М.В. Ломоносова, был первоначально записан и издан небольшим тиражом в виде двух пособий [9, 10].

Положительные отзывы и конструктивная критика этих изданий показали, что существует потребность в систематизированном изложении основ применения математических методов в биологии для более широкой аудитории, что и явилось побудительным мотивом для написания данной книги. Несмотря на то, что *математическая биология* прочно вошла в мир научных исследований, имеется лишь небольшое число русскоязычных учебников и монографий на эту тему. Это особенно заметно в сравнении с количеством соответствующих изданий (в том числе и периодических), выпущенных за последние 10–15 лет за рубежом.

Применение математики в биологии имеет долгую историю, и взаимоотношение этих дисциплин заслуживает отдельного внимания. Существует расхожее мнение, что, в отличие от физики и механики, нет ни одного фундаментального достижения в биологии, которое было получено с помощью математической теории (возможно, исключение составляет закон Харди–Вайнберга).

Другая точка зрения заключается в том, что роль математиков, которые знают биологию лишь поверхностно, заключается не в открытии и предсказании новых биологических законов, а в интерпретации существующих явлений с помощью анализа адекватных математических моделей, позволяющих проводить как качественные, так и количественные оценки.

Важно отметить, что биологическая основа явилась побудительной мотивацией к созданию новых математических теорий, которые обогатили саму математику. Упомянем ветвящиеся процессы, предложенные Гальтоном, процессы рождения и гибели, диффузионные процессы, метод бегущих волн, системы с кросс-диффузией в уравнениях с частными производными, новые типы краевых задач для уравнения переноса, эволюционную теорию игр и системы репликаторных уравнений. Основы современной статистики были заложены Р. Фишером, который также изучал биологические проблемы.

С другой стороны, применение математических методов способствовало более глубокому пониманию многих биологических процессов. В тексте книги приведены

многочисленные примеры, подтверждающие это утверждение. Отметим свойства циклических колебаний численности популяции, принцип конкурентного исключения Гаузе для конкурирующих видов, пороговую теорему в математической эпидемиологии как фундаментальные утверждения, для формализации которых необходимо привлекать математические методы.

При написании этой книги авторы руководствовались двумя взаимосвязанными задачами. Первая — показать разнообразие математических моделей, описывающих биологические сообщества. Вторая — описать основные математические методы качественного анализа нелинейных систем. По мере возможности авторы стремились сочетать строгое изложение математической теории с конкретными приложениями.

Математические модели, рассмотренные в книге, можно грубо классифицировать на конечномерные с дискретным временем (разностные уравнения), конечномерные с непрерывным временем (системы обыкновенных дифференциальных уравнений) и бесконечномерные (уравнения в частных производных и интегродифференциальные уравнения). Все это — классы, отражающие последовательные стадии точного отображения биологической реальности. При этом за рамками исследований остались модели, описываемые с помощью методов теории вероятностей и методов имитационного моделирования.

Первая часть книги, по существу, представляет собой учебник по курсу математических моделей в биологии. В конце каждой главы содержание подкрепляется упражнениями, часть из которых представляет самостоятельный научный интерес.

Здесь рассматриваются классические математические модели, вошедшие в золотой фонд математической биологии (например, модель Лотки–Вольтерры, модель Гаузе, модель распространения эпидемий Кермака–Маккендрика и многие другие). С другой стороны, в книге содержится большое число моделей, которые описаны лишь в специальных журнальных публикациях, и моделей, которые были предложены совсем недавно (например, модель эволюции семейств генов, модель распространения эпидемий в неоднородных популяциях, модель распределенного гиперцикла).

Как правило, биологические системы описываются нелинейными соотношениями и содержат параметры, значения которых либо неизвестны, либо их определение сопряжено со значительными трудностями. Особенно важным оказывается исследование поведения системы вблизи тех значений параметров, при которых возникают перестройки (возможно, и катастрофические) в поведении биологических сообществ. Поэтому часть материала книги посвящена изложению основ теории бифуркаций, которая систематически изучает такие перестройки.

Качественные методы анализа нелинейных динамических систем излагаются достаточно подробно и иллюстрируются многочисленными примерами, однако доказательства многих утверждений и теорем опущены. Для полноценного изучения математических методов, изложенных в книге, мы отсылаем читателя к специальной литературе. Для удобства читателей ряд более специальных утверждений и часть математических выкладок вынесены в приложения.

Процесс построения математических моделей не поддается алгоритмизации; в большой степени это ремесло, которое сродни искусству. При этом важной проблемой остается адекватность модели изучаемому явлению. Здесь исследователь находится между Сциллой точного отображения природы путем ее детального описания

и Харибдой невозможности исследования математической модели в силу ее трудности. Мы надеемся, что предлагаемая книга может помочь в постижении приемов и методов математического моделирования биологических сообществ.

В процессе подготовки книги были использованы советы многих специалистов.

Мы выражаем благодарности А.Б. Куржанскому, по инициативе и при поддержке которого написана эта книга; А.Д. Мышкису, Э.Э. Шнолю, которые в разные моменты времени читали и комментировали части рукописи книги. Многие из этих замечаний приняты во внимание в окончательной редакции. Мы также благодарны нашим коллегам Ф.С. Березовской и Г.П. Кареву за плодотворное сотрудничество и полезные советы. А.С. Новожилов благодарит Национальные институты здоровья США (National Institutes of Health, USA) и лично руководителя научной группы Е. Кунина за возможность работать на протяжении ряда лет в творческой и стимулирующей обстановке.

Последние годы А.С. Братусь и А.С. Новожилов работали по разные стороны Атлантического океана. А.П. Платонов выступил связующим звеном и со временем стал полноценным соавтором книги.

Мы будем благодарны за замеченные ошибки, опечатки, комментарии и предложения, которые можно присылать по следующим электронным адресам

anovozhilov@gmail.com (Артему Новожилову)

applemath1miit@yandex.ru (Александру Сергеевичу Братусю).

Александр Сергеевич Братусь Артем Новожилов 18 февраля 2010

### Глава 1

# Математические модели в биологии и динамические системы: общие положения и примеры анализа

В этой главе вводится фундаментальное математическое понятие *динамической системы*. С помощью этого понятия можно строить отображения сложных биологических систем в формальные конструкции — математические модели, анализ которых и составляет предмет данной книги. Рассматриваются методы анализа простейших динамических систем, заданных обыкновенными дифференциальными уравнениями первого порядка, и анализируются математические модели роста изолированных популяций. Исторически такие модели были одной из первых попыток описать внутренние законы, управляющие ростом популяции.

# 1.1 Понятие динамической системы. Примеры математических моделей биологических систем

Первоначально термин «динамическая система» применялся в основном к механическим системам, движение которых описывается дифференциальными уравнениями. Основные результаты о динамических системах были получены А.М. Ляпуновым и А. Пуанкаре в конце девятнадцатого века. Позднее стало очевидно, что понятие динамических систем полезно для анализа различных эволюционных процессов, изучаемых во многих науках. Определение динамической системы является математической формализацией общей научной концепции *детерминированного процесса*. Процесс называется детерминированным, если весь его будущий ход и все его прошлое однозначно определяются состоянием в настоящее время. Иногда рассматриваются *полудетерминированные* (необратимые) процессы, для которых настоящее состояние определяет только будущее, но не прошлое.

Будущее состояние многих физических, химических, биологических, экологических, экономических и даже общественных систем может быть предсказано в некоторых пределах, если известно настоящее состояние и закон, управляющий их эволюцией. При условии, что этот закон не изменяется со временем, поведение таких систем может рассматриваться как полностью определенное их начальным состоянием. Таким образом, определение динамической системы включает *множсествоо возможных состояний* системы (пространство состояний или фазовое пространство) и *закон эболюции системы во времени*.

Все возможные состояния характеризуются точками определенного множества X. Это множество называется пространством состояний или, следуя традициям классической механики, фазовым пространством. Задание точки  $x \in X$  должно быть достаточным для определения будущей эволюции системы.

Пример 1.1 (Динамика численности изолированной популяции). Рассмотрим изолированную популяцию, находящуюся в неизменных условиях и не подвергающуюся внешнему воздействию. Если нас интересует только временная динамика, то состояние системы можно полностью описать единственным числом — например, численностью популяции N. Модели, не учитывающие пространственную организацию популяции, называются локальными или с полным перемешиванием. В терминах популяционной биологии это означает два факта: во-первых, каждая особь популяции имеет одинаковый доступ к ресурсам, во-вторых, вероятность встретить (и таким образом конкурировать) другую особь постоянна и одинакова для всех пар популяции. Отметим, что для локальных моделей понятия численности и плотности часто являются взаимозаменяемыми. Иногда, впрочем, они не тождественны. В качестве примера можно привести популяцию морских котиков. Вне зависимости от численности популяции плотность морских котиков на лежбищах (т.е. число особей на единицу площади) остается постоянной. Таким образом, при записи и анализе математических моделей с самого начала нужно хорошо понимать о каких единицах измерения идет речь.

Так как численность не может быть отрицательной, то пространство состояний в данном примере  $X = \mathbb{R}_+$ , где  $\mathbb{R}_+ = \{N \in \mathbb{R} : N \ge 0\}$ . Здесь следует отметить, что если рассматривать численность как функцию времени, то очевидно, что эта функция целочисленна, т.е.  $N(t) \in \{N \in \mathbb{Z} : N \ge 0\}$ . Величина

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t}$$

описывает среднюю скорость роста в интервале времени  $(t, t + \Delta t]$ . Если численность популяции велика, то скачки, вызванные рождением и смертью отдельных индивидуумов, выглядят пренебрежимо малыми на графике функции N(t). Поэтому мы постулируем существование производной по времени

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t}$$

Здесь и далее будем обозначать производную по времени точкой над переменной:

$$\frac{dN(t)}{dt} \equiv \dot{N}.$$

Величина  $\dot{N}/N$  показывает средний вклад одного индивидуума в популяционный рост.

**Пример 1.2** (Экологическая система). Состояние экологического сообщества в пределах определенной области  $\Omega$  может быть описано вектором с неотрицательными компонентами

$$N = (N_1, N_2, \dots, N_n) \in \mathbb{R}^n_+,$$

где  $N_i$  — численность или плотность *i*-го вида. Здесь, очевидно,

$$\mathbb{R}^n_+ = \{ N \in \mathbb{R}^n \colon N \ge 0 \}$$

где запись  $N \ge 0$  для вектора N обозначает, что  $N_i \ge 0$  для всех i.

**Пример 1.3** (Система «загрязнение–окружающая среда»). Пусть рассматривается замкнутая система загрязнение–природа. В первом приближении состояние этой системы можно описать парой чисел P и E, где P — характеристика общего уровня загрязнения в рассматриваемой области, а E — характеристика состояния окружающей среды (например, плотность биомассы). Таким образом, фазовое пространство в этом примере  $X = \mathbb{R}^2_+$ .

Известно, что пространственные характеристики загрязнения и состояния окружающей среды обладают свойством неоднородности. Поэтому естественно рассмотреть пространство вектор-функций (P(x,t), E(x,t)), где  $x \in \Omega \subset \mathbb{R}^2$ , если рассматривается процесс на плоскости, или  $x \in \Omega \subset \mathbb{R}^3$ , если рассмотрение происходит в пространстве. В этом случае фазовое пространство становится бесконечномерным, как и любое пространство функций.

Пример 1.4 (Распространение эпидемий). Пусть в некоторой популяции численности N распространяется инфекционное заболевание. Абстрагируясь от множества деталей, в первом приближении мы можем разбить популяцию на три непересекающиеся группы: тех, кто здоров, но потенциально может быть инфицирован (обозначим как S), тех, кто является переносчиком инфекции, I, и тех, кто приобрел иммунитет, R. Тогда пространство состояний X — тройка чисел (S, I, R), причем очевидно, что в любой момент времени должно выполняться S + I + R = N, если наша система замкнута, т.е., отсутствуют демографические процессы и процессы миграции. Отметим, что так как на состояние системы наложено дополнительное ограничение типа равенства, то фазовое пространство двумерно.

В ряде случаев для более точного описания процессов, протекающих в системе, необходимо учитывать пространственное распределение численностей S = S(x, t)и I = I(x, t), т.е. заменить локальную модель, где все процессы пространственно однородны, на распределенную (пространственно неоднородную) модель. При этом двумерное фазовое пространство заменяется бесконечномерным функциональным пространством. Пример 1.5 (Неоднородные популяции). В случае примера 1.1, если ограничиться рассмотрением локальной модели, то все особи популяции предполагаются идентичными, что, очевидно, является сильным упрощением реальности. Особи популяции могут отличаться возрастом, репродуктивной способностью, восприимчивостью к внешним воздействиям, способностью сопротивляться данной болезни и т.д. Таким образом, для более точного описания популяции в каждый момент времени необходимо знать не только общую численность популяции, но и распределение особей данной популяции по тому или иному (или нескольким) признаку. В отличие от примера 1.4, где популяция делится на три дискретных класса, часто более естественно предположить, что распределение по признаку непрерывно (скажем, если признак — вес индивидуума или его возраст). Если обозначить пространство признаков как  $\Gamma$ , то состояние системы описывается функцией  $N(\gamma, t), \gamma \in \Gamma$ .

Отметим, что существуют два класса признаков, задающих неоднородность популяции: во-первых, это структурные признаки, такие как пространство и возраст, которые для данной особи популяции меняются со временем, а также неизменные признаки, такие как, например, генетическая предрасположенность к некоторой болезни, которые неизменны для данной особи в течение всей ее жизни. Далее, в главе 11, будут рассмотрены примеры неоднородных моделей с неизменными признаками неоднородности; изучению моделей с пространственной неоднородностью посвящены главы 12–15.

Как показывают приведенные примеры, существенным признаком динамической системы является размерность пространства состояний. В соответствии с размерностью пространства состояний X динамические системы называются конечномерными или бесконечномерными.

Эволюция динамической системы означает изменение состояния системы со временем  $t \in T$ , где T — упорядоченное множество. В математической биологии применяются два типа динамических систем: с непрерывным временем  $T = \mathbb{R}$  и с дискретным (целочисленным) временем  $T = \mathbb{Z}$ . Динамические системы первого типа называются *непрерывными*, второго — *дискретными*. В этой главе мы ограничимся рассмотрением динамических систем с непрерывным временем, в главе 3 рассматриваются простейшие системы с дискретным временем.

Основным компонентом любой динамической системы является закон эволюции, который определяет состояние системы  $x_t$  в момент времени t, при условии, что начальное состояние  $x_0$  известно. Самый общий способ описать закон эволюции предположить, что для любого t задано отображение X на X (т.е. со временем наша система меняет свое положение, блуждая некоторым заданным образом по пространству состояний):

$$\varphi^t \colon X \to X,$$

которое переводит начальное состояние в некоторое другое:  $x_t = \varphi^t x_0$ . Отображение  $\varphi^t$  часто называют эволюционным оператором динамической системы. Иногда это отображение известно в явном виде, но чаще задается косвенно и может быть вычислено только приближенно. В непрерывном случае однопараметрическое семейство отображений  $\{\varphi^t\}_{t\in T}$  называется потоком.

Эволюционный оператор имеет два естественных свойства, которые отражают

детерминированный характер поведения динамической системы. Во-первых,

$$\varphi^0 = \mathrm{Id},\tag{1.1}$$

где Id — тождественное отображение на X, Id x = x для всех  $x \in X$ . Свойство (1.1) означает, что динамическая система не изменяет своего состояния «спонтанно».

Во-вторых,

$$\varphi^{t+s} = \varphi^t \circ \varphi^s, \tag{1.2}$$

которое означает, что  $\varphi^{t+s}x = \varphi^t(\varphi^s x)$  для любых  $x \in X$  и  $t, s \in T$ . Другими словами, результат эволюции системы в течение t+s единиц времени тот же самый, как если бы сначала зафиксировать изменение системы за s единиц времени и затем получить состояние измененной системы еще через t единиц времени. Свойство (1.2) означает, что закон эволюции динамической системы не изменяется во времени. В этом случае говорят, что система «автономна».

Определение 1.1. Динамической системой называется пара  $\{X, \varphi^t\}$ , где X – пространство состояний,  $\varphi^t$  – однопараметрическое семейство эволюционных операторов, удовлетворяющее свойствам (1.1) и (1.2).

Самый простой способ задать динамическую систему — указать эволюционный оператор в явном виде. Например, можно положить  $\varphi^1 = f(N) = 2N$ . То есть, за каждую единицу времени численность популяции увеличивается в 2 раза. Таким образом обычно задаются динамические системы с дискретным временем. Необходимо отметить с самого начала (систематическое изучение подобных систем будет проведено в главе 3), что, несмотря на то, что для таких динамических систем эволюционный оператор известен в явном виде, полное исследование моделей с дискретным временем — достаточно сложная задача.

Другой общий способ задания динамической системы — описать закон эволюции с помощью дифференциальных уравнений.

Предположим, что пространство состояний динамической системы есть подмножество  $X = U \subseteq \mathbb{R}^n$  с координатами  $u = (u_1, u_2, \ldots, u_n)$ . Закон эволюции задается неявно, в терминах скоростей изменения координат:

$$\dot{u} = f(u), \qquad u \in U \subseteq \mathbb{R}^n, \qquad f \colon U \to \mathbb{R}^n, \tag{1.3}$$

или, в покоординатной форме записи,

$$\dot{u}_1 = f_1(u_1, u_2, \dots, u_n),$$
  

$$\dot{u}_2 = f_2(u_1, u_2, \dots, u_n),$$
  

$$\dots$$
  

$$\dot{u}_n = f_n(u_1, u_2, \dots, u_n).$$

Уравнения (1.3) представляют собой систему автономных обыкновенных дифференциальных уравнений. Правая часть задачи (1.3) задает векторное поле в U, т.е. ставит в соответствие каждой точке  $u \in U$  вектор с координатами f(u).

Если задано начальное условие  $u(0) = u_0 \in U$ , то, при условии, что выполнены требования теоремы существования и единственности решения задачи Коши (дифференциальное уравнение плюс начальное условие), эволюционный оператор имеет вид

$$\varphi^t u_0 = u(t; u_0).$$

Здесь и далее  $u(t; u_0)$  — решение задачи (1.3) с начальным условием  $u(0) = u_0$ . В главе 4 будет доказано, что система (1.3) действительно задает динамическую систему.

На практике эволюционный оператор динамической системы (1.3) всегда может быть найден путем вычислений в пределах требуемой точности (с помощью численных методов решения систем обыкновенных дифференциальных уравнений). Как правило, поведение системы зависит от параметров, точные значения которых часто неизвестны. Решить задачу численно для всех возможных значений параметров принципиально невозможно. Поэтому необходимы методы, которые позволяют анализировать поведение решений динамических систем без применения компьютера. Наиболее полезная сторона качественной теории динамических систем состоит в том, что многие важные свойства решений можно предсказать заранее, не имея решений уравнений в явном виде.

**Пример** (продолжение примера 1.1). Пусть скорость роста изолированной популяции пропорциональна численности этой популяции. В этом случае динамику рассматриваемой системы можно описать дифференциальным уравнением

$$\dot{N} = aN,$$

где *a* — параметр задачи, темп роста популяции. В математической биологии это простое уравнение часто называют моделью Мальтуса [26] в честь Томаса Мальтуса, который применил ее для описания численности населения Земли.

Для динамической системы с дискретным временем эту же модель можно записать в виде:

$$N_{t+1} = mN_t,$$

где *m* — константа пропорциональности. (Если обе модели в данном примере описывают одну и ту же популяцию, как связаны *a* и *m*?)

**Пример** (продолжение примера 1.2). Исторически одной из первых математических моделей взаимодействующих популяций (хищников и жертв) была система двух нелинейных дифференциальных уравнений, предложенная Альфредом Лоткой [130] и Вито Вольтеррой [168] в середине 20-х годов прошлого века:

$$\dot{N} = aN - bNP,$$
  
 $\dot{P} = -cP + dNP,$ 

где N и P — численности жертв и хищников соответственно (например, карасей и щук), a > 0 — скорость роста популяции жертв, c > 0 — смертность популяции хищников, b > 0 и d > 0 — параметры, описывающие эффективность потребления жертв хищниками. Подробное исследование этой системы приведено в пункте 5.2.

Примерно в те же годы австралийские ученые Николсон и Бейли записали модель «хищник-жертва» с дискретным временем. Их система выглядит так [143]:

$$\begin{split} N_{t+1} &= rN_t \exp\{-aP_t\}\\ P_{t+1} &= qN_t(1-\exp\{-aP_t\}) \end{split}$$

где *r*, *a*, *q* — положительные параметры.

**Пример** (продолжение примера 1.3). Предположим, что имеется постоянный источник загрязнения. Загрязнение отрицательно влияет на окружающую среду. Пусть окружающая среда способна перерабатывать загрязнение до определенного предела. Тогда динамика системы загрязнение–окружающая среда можно описать следующей системой обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\dot{P} = a - bP - f(E, P),$$
  
$$\dot{E} = g(E) - h(E, P),$$

где a — мощность источника загрязнения за единицу времени, b — коэффициент линейного «мертвого» уничтожения загрязнения (естественная диссипация),  $f(E, P) \ge 0$  — функциональный член, описывающий абсорбирование и переработку загрязнения окружающей средой, g(E) — член, описывающий динамику состояния окружающей среды в отсутствие загрязнения,  $h(E, P) \ge 0$  — член, описывающий деструктивное влияние загрязнения на окружающую среду [8].

**Пример** (продолжение примера 1.4). Чтобы записать математическую модель распространения эпидемий, предположим, что все контакты равновероятны, скорость перехода инфицированных в класс получивших иммунитет есть заданная величина  $\gamma$ . Тогда распространение эпидемии может быть описано следующей системой:

$$\dot{S} = -\beta SI,$$
  
 $\dot{I} = \beta SI - \gamma I$   
 $\dot{R} = \gamma I,$ 

где  $\beta$ ,  $\gamma$  — положительные параметры. Эта система — классическая модель распространения эпидемий Кермака–Маккендрика (так называемая SIR модель, про-износится «эс-ай-ар модель») [116]. Подробно модели распространения эпидемий рассматриваются в главе 6.

**Пример 1.6** (Уравнение диффузии [149]). Рассмотрим процесс размножения популяции, происходящий в соответствии с законом Мальтуса с учетом пространственно неоднородного распределения особей на прямой. Пусть N(x, t) — количество особей в точке x в момент времени t. Предполагается, что между функцией потока  $\Phi(x, t)$ 

$$\Phi(x, t) = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{N(x, t + \Delta t) - N(x, t)}{\Delta t}$$

и плотностью u(x, t)

$$u(x, t) = \lim_{\Delta x \to 0} \frac{N(x + \Delta x, t) - N(x, t)}{\Delta x}$$

имеет место соотношение (это так называемый закон Фика [149]):

$$\Phi(x,t) = -d\frac{\partial u}{\partial x}(x,t), \qquad d = \text{const} > 0.$$

Тогда, предполагая, что скорость изменения популяции в точке x имеет стандартный вид

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) - \frac{\partial \Phi}{\partial x},$$

где первое слагаемое в правой части равенства описывает процесс размножения популяции в данной точке, а второе — процесс миграции по градиенту потока, окончательно получаем для функции плотности:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + d \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \qquad r, d = \text{const} > 0.$$

Для решения этой задачи необходимо задать начальное распределение плотности особей

$$u(x, 0) = \varphi(x).$$

Если  $x \in (a, b)$ , то в дополнение к этому условию необходимо задать краевые условия на концах интервала. Например, в случае замкнутой (изолированной) системы, краевые условия имеют вид

$$\frac{\partial u}{\partial x}(a,t) = \frac{\partial u}{\partial x}(b,t) = 0.$$

Фазовое пространство этой задачи бесконечномерно. В качестве допустимого множества решений можно, например, рассмотреть множество функций, имеющих непрерывную производную по переменной t и дважды дифференцируемых по переменной x.

Анализу пространственно неоднородных моделей посвящены четыре заключительные главы книги.

Прежде чем завершить введение, еще раз кратко поясним принятую в книге идеологию о записи математических моделей сложных биологических систем. Любая модель — это идеализация реальности, обычно довольно значительная. Реальные популяции — это множества дискретных объектов, каждый из который обладает своими собственными чертами, имеет свои собственные пространственные координаты и возраст. Мы заменяем такие множества дискретных объектов полностью детерминированными динамическими системами (системами уравнений). Далее проводится анализ решения этих систем при всех возможных значениях входящих в систему параметров. Полученная информация интерпретируется в терминах исходной биологической системы. Подчеркнем, что в дальнейшем о реальных процессах говорится так, как если бы они точно совпадали с идеализированными математическими моделями.

Детерминированные динамические системы — это не единственно возможная идеализация биологических систем. Например, более точного описания биологических систем можно добиться с помощью стохастических (вероятностных) процессов,

которые учитывают дискретность и целочисленность реальных популяций, а также случайные факторы. Однако анализ стохастических моделей намного сложнее, чем анализ их детерминированных аналогов, поэтому мы сознательно игнорируем элемент случайности для того, чтобы использовать достаточно простые методы анализа. Следует помнить, что при анализе области применения модели случайные факторы могут играть существенную роль (например, в относительно малых популяциях).

Естественный вопрос — как соотносятся математические модели и реальные системы? Насколько точно можно описать сложные биологические системы с помощью простых (или не очень) математических соотношений? Однозначного ответа на эти вопросы не существует. Построение математической модели — это поиск компромисса между учетом как можно большего числа факторов реального процесса и возможностью последующего анализа полученной математической модели.

С другой стороны, более чем столетнее успешное применение детерминированных математических моделей в таких областях науки, как популяционная экология, эпидемиология, эволюционная биология, генетика указывает на важность рассматриваемых моделей и является более чем достаточным основанием для их изучения.

### 1.2 Качественный анализ дифференциального уравнения, зависящего от параметра

Необходимый математический аппарат включает в себя обыкновенные дифференциальные уравнения (ОДУ), и прежде чем переходить к рассмотрению математических моделей, мы кратко изложим элементарные понятия и методы анализа ОДУ, необходимые в дальнейшем. Предполагается, что читатель имеет некоторые начальные знания об ОДУ (формулировка теоремы существования и единственности, методы решения уравнений с разделяющимися переменными). Большинство из рассматриваемых понятий можно сформулировать в терминах эволюционного оператора динамической системы. С другой стороны, так как понятие эволюционного оператора достаточно абстрактно, то для удобства основные понятия и определения для каждого класса динамических систем рассматриваются отдельно. Внимательный читатель увидит сходство многих определений.

Рассмотрим автономную систему ОДУ (1.3).

Определение 1.2. Множество всевозможных состояний  $u = (u_1, ..., u_n)$  называется пространством состояний или фазовым пространством системы (1.3).

В силу экологической интерпретации рассматриваемых математических моделей фазовое пространство динамической системы (1.3) включено в множество  $\mathbb{R}^{n}_{+} = \{u : u \ge 0\}.$ 

Напомним, что вектор-функция  $u = u(t): I \to \mathbb{R}^n$  называется решением задачи (1.3), если она дифференцируема и обращает систему (1.3) в тождество на множестве  $I \subseteq \mathbb{R}$ . Для выделения единственного решения задачи (1.3) необходимо поставить начальные условия

$$u(0) = u_0, \qquad u_0 \in U \subseteq \mathbb{R}^n. \tag{1.4}$$



**Рис. 1.1.** Интегральные кривые уравнения (1.6). На оси *N* также изображены положения равновесия (жирные точки) и направления фазового потока.

Как уже отмечалось ранее, решение задачи (1.3), (1.4) будем обозначать через вектор-функцию  $u = u(t; u_0)$  или, в покоординатной записи,

$$u_i = u_i(t; u_0), \qquad i = 1, 2, \dots, n.$$
 (1.5)

Решения (1.5) задают в параметрической форме (где t – параметр) некоторую кривую  $\gamma(u_0)$  в фазовом пространстве  $u_1, u_2, \ldots, u_n$ .

Определение 1.3. Кривая  $\gamma(u_0)$  называется фазовой кривой, траекторией, или орбитой системы (1.3). Интегральной кривой системы (1.3) называется график функции  $u_i = u_i(t; u_0), i = 1, 2, ..., n$  в пространстве  $(u_1, u_2, ..., u_n, t)$ .

**Пример 1.7.** Рассмотрим одномерную динамическую систему, заданную так называемым логистическим уравнением (рис. 1.1) (подробнее о логистическом уравнении см. пункт 1.3)

$$\dot{N} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right), \qquad r > 0, \quad K > 0.$$
(1.6)

На рис. 1.1 в плоскости (t, N) показаны графики интегральных кривых для различных значений  $N_0$ . Стрелками отмечено направление движения фазового потока на оси N при росте времени t. Фазовое пространство в этом случае одномерно. Фазовые траектории системы представляют собой отрезки прямой N, движение по которым происходит в направлении точки с координатой K.

Пример 1.8. Рассмотрим систему

$$\dot{u}_1 = u_2,$$
  
$$\dot{u}_2 = -u_1.$$

Общее решение имеет вид  $u_1(t) = C \sin(t + \alpha_0), u_2(t) = C \cos(t + \alpha_0),$  где C и  $\alpha_0$  — постоянные, определяемые начальными условиями. Интегральная кривая представляет собой винтовую линию, намотанную на цилиндр  $u_1^2 + u_2^2 = C^2$  в пространстве



**Рис. 1.2.** Интегральная кривая в пространстве  $(u_1, u_2, t)$  для примера 1.8. На плоскости  $(u_1, u_2)$  изображена фазовая кривая (цикл), и указано направление фазового потока.

 $(u_1, u_2, t)$ . Фазовые кривые системы являются окружностями  $u_1^2 + u_2^2 = C^2$  в фазовом пространстве  $(u_1, u_2)$ . Фазовые траектории есть проекции интегральных кривых на фазовую плоскость (рис. 1.2).

Таким образом, траектории динамических систем с непрерывным временем, которые описываются системами автономных ОДУ, представляют собой кривые в фазовом пространстве, параметризованные временем t и ориентированные в направлении его возрастания. Простейшими траекториями являются положения равновесия.

Определение 1.4. Положениями равновесия системы (1.3) называются такие точки фазового пространства  $u^*$ , что  $f(u^*) = 0$ .

Очевидно, что  $u^*$  — решение, так как  $\dot{u}^* = 0$ .

Положения равновесия изображаются точками в фазовом пространстве. Интегральная кривая, отвечающая положению равновесия, представляет собой прямую в пространстве  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ , параллельную оси времени. Например, на рис. 1.1 положения равновесия — это точки с координатами  $N^* = 0$  и  $N^* = K$ .

Другим относительно простым типом траекторий динамической системы (1.3) является цикл.

**Определение 1.5.** Циклом называется периодическая траектория, а именно траектория  $\gamma_0(u_0)$ , не являющаяся положением равновесия, каждая точка которой удовлетворяет условию  $u(t + T_0; u_0) = u(t; u_0)$  для некоторого  $T_0 > 0$  и всех  $t \in \mathbb{R}$ .

В случае динамической системы (1.3) цикл  $\gamma_0(u_0)$  представляет собой замкнутую кривую в фазовом пространстве. Пример цикла приведен на рис. 1.2. Цикл —

замкнутая кривая на фазовой плоскости. Далее будет доказано, что почти все фазовые траектории системы «хищник-жертва» Лотки-Вольтерры (пример 1.2) являются циклами.

Возможные траектории динамических систем можно грубо классифицировать как положения равновесия, циклы и «все остальные».

## **Определение 1.6.** *Разбиение фазового пространства на траектории называется фазовым портретом.*

Фазовый портрет содержит значительную информацию о поведении решений динамической системы. Имея в распоряжении фазовый портрет, можно определить число и характер асимптотических состояний системы, к которым стремятся решения при  $t \to \pm \infty$ . Разумеется, изобразить все траектории на рисунке невозможно. На практике изображаются только ключевые траектории, чтобы представить фазовый потрет схематически. Фазовый портрет динамической системы с непрерывным временем (1.3) часто интерпретируется как изображение потока некоторой жидкости. Тогда траектории показывают пути частиц жидкости, обусловленные течением. Скорости же движения частиц задаются вектором f правой части системы (1.3). Понятно, что наглядный фазовый портрет можно изобразить только на плоскости (размерность фазового пространства равна двум) или в некоторых случаях — в пространстве (размерность равна трем). Важность этого понятия обуславливается тем фактом, что очень многие классические математические модели математической биологии имеет размерность пространства состояний равную двум. Далее в книге приведены многочисленные примеры фазовых портретов.

Положение равновесия — это такое состояние динамической системы, которое не меняется со временем. Никакая реальная система не может находиться все время в одном и том же состоянии, так как помимо всего прочего подвержена внешним воздействиям. Что произойдет, если немного возмутить состояние системы так, что ее состояние окажется в некоторой окрестности положения равновесия? Траектории могут покинуть эту окрестность, остаться в этой окрестности, или приблизиться к положению равновесия. Естественно назвать положение равновесия неустойчивым в первом случае и устойчивым в двух других. Чтобы формализовать обсуждаемое понятие устойчивости, введем следующее определение.

Определение 1.7. Положение равновесия  $u^*$  динамической системы (1.3) называется устойчивым по Ляпунову, если для любого  $\varepsilon > 0$  существует  $\delta > 0$  такое, что для любого  $u_0$ ,  $||u_0 - u^*|| < \varepsilon$  выполняется неравенство  $||u(t, u_0) - u^*|| < \delta$ для всех t > 0. Если, кроме того,  $||u(t; u_0) - u^*|| \to 0$  при  $t \to \infty$ , то положение равновесия  $u^*$  называется асимптотически устойчивым.

Определение 1.7 в строгой математической форме отражает ситуацию, смысл которой достаточно прост. Если начальные данные системы  $u^0 = (u_1^0, u_2^0, \ldots, u_n^0)$  достаточно близки к устойчивой неподвижной точке  $u^* = (u_1^*, u_2^*, \ldots, u_n^*)$ , то и вся орбита, выходящая из точки  $u^0$ , остается близка к орбите  $u = u^*$  при всех значениях t > 0. В случае асимптотической устойчивости при больших значениях времени t орбита, порожденная точкой  $u_0$ , сколь угодно мало отличается от орбиты  $u = u^*$ .

В определении 1.7 ||u|| — стандартная норма, порожденная скалярным произведением,  $||u||^2 = \langle u, u \rangle$ ,  $\langle u, v \rangle = \sum u_i v_i$ . Здесь и далее, если у значка суммы  $\sum$ 



**Рис. 1.3.** Типы устойчивости положения равновесия скалярного дифференциального уравнения (1.7). (a) Устойчивое положение равновесия (аттрактор); (b) неустойчивое положение равновесия (репеллер); (c),(d) полуустойчивые положения равновесия.

отсутствуют пределы суммирования, то подразумевается, что суммирование производится по всем возможным индексам.

Если положение равновесия не является устойчивым, то говорят, что оно неустойчиво.

Рассмотрим теперь скалярное дифференциальное уравнение

$$\dot{u} = f(u), \qquad u \in U \subseteq \mathbb{R}, \qquad f: U \to \mathbb{R}.$$
 (1.7)

Положения равновесия уравнения (1.7) — нули функции f(u).

Одномерные системы допускают простую физическую интерпретацию: функция f(u) задает скорость изменения состояния переменной u(t). В неподвижной точке  $u = u^*$  эта скорость равна нулю. Если при этом происходит изменение скорости со знака плюс на знак минус, то это означает, что при  $u > u^*$  решения убывают, а при  $u < u^*$  возрастают, что соответствует фазовому портрету на рис. 1.3а. Этот случай соответствует асимптотически устойчивому положению равновесия, а положение равновесия  $u = u^*$  является частным случаем общего понятия теории динамических систем — аттрактора (от английского слова «attract» — «притягивать»). Все остальные случай (b) является частным случаем понятия репеллера («repel» — «отталкивать»), которое является противоположным понятию аттрактора (аттрактор превращается в репеллер при замене времени t на -t, покажите, что при такой замене асимптотически устойчивое положение равновесия становится неустойчивое положение равновесия становится неустойчивое положение равновесия становится неустойчивое положение равновесия становится в репеллер при замене времени t на -t, покажите, что при такой замене асимптотически устойчивое положение равновесия становится неустойчивое положение равновесия становится неустойчивое положение равновесия становится неустойчивое положение равновесия становится неустойчивое с примерами аттракторов различных динамических систем.

Очевидно, достаточным условием асимптотической устойчивости положения равновесия  $u^*$  является выполнение неравенства  $f'(u^*) < 0$ . Здесь  $f'(u^*) -$  производная функции f(u), вычисленная в точке  $u^*$ . Если же  $f'(u^*) > 0$ , то положение равновесия неустойчиво. Например, для уравнения (1.6) имеем два положения равновесия:  $N_1^* = 0$  и  $N_2^* = K$ . Так как f'(N) = r - 2rN/K, то  $f'(N_1^*) = r > 0$ , и, следовательно,  $N_1^*$  — неустойчивое положение равновесия, а  $f'(N_2^*) = -r < 0$ , и  $N_2^*$  — устойчивое положение равновесия (см. также рис. 1.1). Случай  $f'(u^*) = 0$  является особым и требует дополнительного исследования. Положение равновесия, для которого  $f'(u^*) = 0$ , может быть устойчивым, неустойчивым или полуустойчивым. В последнем случае часть траекторий из окрестности  $u^*$  стремится к  $u^*$ , а часть покидает эту окрестность (случаи (с) и (d) на рис. 1.3).

Более формально, пусть  $u^*$  — положение равновесия уравнения (1.7). Сделаем замену переменных  $v(t) = u(t) - u^*$ ,  $|v(t)| \ll 1$ . Получим  $\dot{v} = f(v + u^*) = vf'(u^*) + O(v^2) \approx vf'(u^*)$ , откуда следует, что устойчивость положения равновесия определяется производной f(u), вычисленной в точке  $u^*$ . Здесь обозначение  $g_1(x) = O(g_2(x))$  означает, что  $|g_1(x)| \leq Cg_2(x)$ , когда  $x \to x_0$ , где C — некоторая константа, словами: функции  $g_1(x)$  и  $g_2(x)$  одного порядка малости, когда xстремится к  $x_0$ . Таким образом в формуле  $O(v^2)$  означает члены одного порядка с  $v^2$ , когда  $v \to 0$ . Отбрасывание членов выше первого порядка в ряде Тейлора называется линеаризацией, а величина  $f'(u^*)$  — собственным числом положения равновесия.

Поведение решений уравнения (1.7) достаточно просто. Чтобы показать это, докажем следующее утверждение.

**Утверждение 1.1.** Все решения уравнения (1.7) являются монотонными функциями t.

Доказательство. Пусть для фиксированного начального условия  $u_0$ , такого, что  $f(u_0) \neq 0$ , график решения  $u(t; u_0)$  в момент времени  $t^*$  имеет локальный максимум или минимум, равный  $u^*$ . Следовательно,  $u'(t^*) = f(u^*) = 0$ . Это значит, что  $u^*$  — положение равновесия, другими словами, уравнение (1.7) имеет решение, тождественно равное  $u^*$ . Но это противоречит теореме существования и единственности решения.

Приведенное утверждение показывает, что в случае одномерных динамических систем с непрерывным временем невозможно существование, например, периодических решений. Фазовый портрет таких систем представляет собой совокупность ориентированных отрезков прямых, которые стремятся к положению равновесия или уходят на бесконечность. Если траектория одномерной динамической системы ограничена, то ее асимптотическими состояниями (т.е. состояниями при  $t \to \infty$ ) являются только положения равновесия.

Динамические системы вида (1.7), рассматриваемые как математические модели экологических систем, обычно зависят от ряда параметров, которые описывают скорости роста, смертности и т.д. Обычно точные значения входящих в модель параметров неизвестны, поэтому необходимо исследовать системы при всех возможных значениях параметров.

Рассмотрим зависящее от параметра автономное дифференциальное уравнение

$$\dot{u} = f(u; a), \qquad u \in \mathbb{R}, \quad a \in \mathbb{R}.$$
 (1.8)

При изменении величины параметра возможно появление новых положений равновесия, исчезновение старых и изменение типа устойчивости равновесия. Другими словами, характер изучаемой динамической системы становится качественно иным. Поэтому важно научиться сравнивать две различные системы. Сравнение любых объектов основано на отношении эквивалентности, которое позволяет определять классы эквивалентных объектов и изучать отношения между этими классами. Необходимо точно определить, какие динамические системы вида (1.8) считать качественно похожими или топологически эквивалентными.

В случае одномерных динамических систем, таких, что в неподвижных точках выполняется условие  $f'(u^*) \neq 0$ , топологическая эквивалентность устанавливается достаточно просто.

#### Определение 1.8. Две системы

$$\begin{aligned} \dot{u} &= f(u), \qquad u \in \mathbb{R}, \\ \dot{v} &= g(v), \qquad v \in \mathbb{R}, \end{aligned}$$

топологически эквивалентны, если они имеют равное количество неподвижных точек одинакового характера, расположенных в одинаковом порядке на фазовой прямой.

Фазовые портреты топологически эквивалентных систем также называются топологически эквивалентными.

Например, системы  $\dot{u} = u - a$  <br/>и $\dot{u} = e^u - 1$  качественно эквивалентны, а системы<br/>  $\dot{u} = e^u$  и  $\dot{u} = ch u - 1$  не эквивалентны.

Определение 1.8 введено для того, чтобы упростить общую ситуацию и иметь простой критерий эквивалентности в случае одномерных динамических систем с непрерывным временем. На самом деле, топологическую эквивалентность одномерных систем с одинаковым числом положений равновесия одинакового характера, расположенных в одинаковом порядке на фазовой кривой, можно доказать, используя общее определение топологической эквивалентности, которое вынесено вместе с кратким обсуждением в приложение A.1.

Используя понятие топологической эквивалентности, можно дать важное определение.

Определение 1.9. Появление топологически неэквивалентных фазовых портретов при изменении параметров динамической системы называется бифуркацией.

Таким образом, бифуркация — это изменение топологического типа системы, когда ее параметры проходят через некоторые *бифуркационные* (*критические*) значения.

Для одномерной динамической системы (1.8) важно изучить те случаи, когда при некотором значении параметра  $a_c$  устойчивость положений равновесия нельзя определить с помощью производной правой части, т.е. когда  $f_u(u^*; a_c) = 0$ . Только в этом случае при малых изменениях величины параметра возможно появление топологически неэквивалентных фазовых портретов, так как, согласно определению 1.8, топологическая эквивалентность (или неэквивалентность) устанавливается достаточно просто, когда  $f'(u^*; a_c) \neq 0$ .

**Пример 1.9** (Бифуркация седло-узел). Рассмотрим зависящую от параметра динамическую систему

$$\dot{u} = a + u^2 = f(u; a). \tag{1.9}$$



**Рис. 1.4.** Бифуркационная диаграмма в фазово-параметрическом пространстве динамической системы (1.9). Жирная линия обозначает многообразие положений равновесия, причем сплошная линия отвечает устойчивому положению равновесия, а пунктирная — неустойчивому. Жирные точки обозначают положения равновесия. Приведены три фазовых портрета, как сечения бифуркационной диаграммы, для значений параметра  $a_1, a_c, a_2$ .

При a = 0 это уравнение имеет положение равновесия  $u^* = 0$ , причем  $\lambda = f_u(0; 0) = 0$  ( $f_u$  обозначает производную функции f по переменной u). При остальных значениях параметра поведение динамической системы также ясно (изобразите схематически график функции u = f(u; a) для a < 0, a = 0, a > 0). Если a < 0, то существуют два положения равновесия  $u_{1,2}(a) = \pm \sqrt{-a}$ , из которых левое устойчиво, а правое — неустойчиво. При a > 0 положений равновесия в системе нет. При возрастании параметра a в направлении от отрицательных значений к положительным, две неподвижные точки «сталкиваются» и исчезают. Можно изобразить эту бифуркацию графически на плоскости (a; u) (прямое произведение фазового пространства и пространства параметра (рис. 1.4)). Уравнение f(u; a) = 0 определяет множество положений равновесия (в данном случае это парабола  $a = -u^2$ ). Проектирование этого множества на ось параметра имеет особенность в точке (0, 0), в которой происходит бифуркация. Данная бифуркация называется *касательной* бифуркацией или бифуркацией *седло-узел*.

Зафиксируем некоторое значение вектора параметров  $a = a_0$  и рассмотрим в пространстве параметров максимальное связное множество, содержащее  $a_0$ , такое, что во всех его точках система (1.8) топологически эквивалентна этой же системе при  $a = a_0$ . Рассматривая такие множества в пространстве параметров, получим так называемый *параметрический портрет* системы (1.8). Параметрический портрет вместе с характерными для каждого множества параметров фазовыми портретами составляют бифуркационную диаграмму.

Определение 1.10. Бифуркационной диаграммой динамической системы называется разбиение пространства параметров на максимальные связные подмножества, которые определяются соотношениями топологической эквивалентности и рассматриваются вместе с фазовыми портретами для каждого элемента разбиения.

При качественном анализе динамической системы желательно получить ее бифуркационную диаграмму, так как в ней в сжатом виде содержатся все возможные модели поведения данной системы.

Бифуркационная диаграмма одномерной динамической системы с одним параметром может быть представлена на плоскости (a, u). Фазовые портреты в данном случае — это сечения бифуркационной диаграммы при a = const. Примером такой бифуркационной диаграммы является рис. 1.4.

Пример 1.10 (Бифуркация типа вилки). Рассмотрим динамическую систему

$$\dot{u} = au - u^3, \qquad a \in \mathbb{R}. \tag{1.10}$$

Если a < 0, то имеется единственное устойчивое положение равновесия u = 0. Если же a > 0, то возникают два устойчивых положения равновесия  $u_{1,2} = \pm \sqrt{a}$ , при этом положение равновесия u = 0 становится неустойчивым.

Такая бифуркация называется бифуркацией *типа вилки*. Бифуркационная диаграмма приведена на рис. 1.5.

**Пример 1.11** (Транскритическая бифуркация). Наконец, рассмотрим динамическую систему

$$\dot{u} = au - u^2, \qquad a \in \mathbb{R}. \tag{1.11}$$

Анализ бифуркации в данной системе остается в качестве упражнения. Отметим только, что бифуркация в системе (1.11) называется *транскритической* или *сменой устойчивости*.

Казалось бы, список возможных бифуркаций в простом скалярном уравнении (1.8) можно продолжать до бесконечности. Замечательный факт, однако, состоит в



**Рис. 1.5.** Бифуркационная диаграмма в фазово-параметрическом пространстве динамической системы (1.10). Обозначения как на рис. 1.4.

том, что приведенные три бифуркации практически исчерпывают список возможных перестроек фазовых портретов в одномерных динамических системах с непрерывным временем, встречающихся на практике. Для всех трех бифуркаций справедливо равенство  $f_u(0; 0) = 0$ , определить тип бифуркации можно либо анализом положений в окрестности бифуркационного значения параметра, либо с помощью проверки дополнительных условий невырожденности, которые в точном виде приведены в приложении А.2, где также более подробно обсуждаются математические результаты, касающиеся простейших бифуркаций для скалярных ОДУ.

В общем случае бифуркационные диаграммы могут быть чрезвычайно сложными. В системах размерности  $\geq 3$  бифуркационные значения могут плотно заполнять некоторое множество в пространстве параметров (подробнее см. [3, 16]). Очевидно, что полное исследование таких систем практически невозможно. К счастью, бифуркационные диаграммы во многих практически важных случаях достаточно просты, а универсальность многих бифуркаций облегчает построение параметрического портрета.

# 1.3 Модели роста численности изолированной популяции

Пусть N(t) — численность изолированной популяции в момент времени t. Скорость ее изменения может быть представлена в следующем виде:

$$N =$$
рождаемость – смертность + миграция. (1.12)

Вид различных членов в правой части уравнения (1.12) зависит от конкретных условий существования популяции и присущих ей свойств. В простейшем случае предполагается отсутствие миграции, а члены рождаемости и смертности пропорциональны общей численности популяции N:

$$\dot{N} = bN - cN, \qquad \Rightarrow \qquad \dot{N} = aN, \quad a = b - c.$$
 (1.13)

Модель (1.13) — известная модель Томаса Мальтуса (Thomas Malthus, 1766–1834), английского экономиста и священника. Интегрируя уравнение (1.13), получим

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

где  $N_0$  — численность популяции в начальный момент времени  $t_0$ . Если a > 0, то популяция растет с экспоненциальным ростом, если a < 0, то популяция вымирает. Интерпретируя решения уравнения (1.13), Мальтус утверждал, что в человеческом обществе существует абсолютный закон безграничного размножения особей. При этом рост населения идет в геометрической прогрессии, в то время как средства существования увеличиваются лишь в арифметической. «Человек, появившийся на свет, уже занятый другими людьми, если он не получил от родителей средств к существованию, если общество не нуждается в его труде, не имеет никакого права требовать для себя пропитания, ибо он совершенно лишний на этом свете. На великом пиршестве природы для него нет прибора. Природа приказывает ему удалиться,



Рис. 1.6. Численность населения Земли (▲) (доступные оценки взяты по адресу: http://www.census.gov/ipc/www/worldhis.html) и гиперболический закон роста (1.14) (–). Обратите внимание на логарифмический масштаб по оси ординат, если бы гипотеза об экспоненциальном росте была справедлива, то кривая численности выглядела бы как прямая линия. Ось абсцисс — годы от рождества христова, ось ординат — численность, млн. человек

и если он не может прибегнуть к состраданию кого-либо из пирующих, она сама принимает меры к тому, чтобы ее приказание было приведено в исполнение» [26].

Здесь следует отметить, что, абсолютизируя роль биологических факторов в воспроизводстве населения, Мальтус, основываясь на интерпретации экспоненциального роста решений задачи (1.13), не оценил должным образом ее адекватности, соответствия реальности. Например, если предположить, что рост народонаселения всегда происходил с тем же коэффициентом размножения, что и в настоящее время (удвоение за 40 лет), то получится, что человечество существует всего лишь 32 поколения, т.е. около 1300 лет. Замечательный факт состоит в том, что модель Мальтуса все же оказалась применима на определенных этапах к широкому классу динамических процессов, которые в основном наблюдались в лабораторных условиях (см., например, [44]).

Интересно, что более точно реальный рост народонаселения можно описать не экспоненциальной, а гиперболической кривой [20, 91], если брать достаточно надежные оценки численности населения Земли в промежутке от 1500 до 2000 годов (см. также рис. 1.6), которая задается выражением

$$N(t) = \frac{C}{(T-t)^k},$$
(1.14)

где  $C \approx 2 \cdot 10^{11}$ ,  $T \approx 2026$ ,  $k \approx 1$ . Как показывает статистика, формула (1.14) с достаточно высокой точностью описывает рост населения Земли в течение последних 500 лет. Сам факт гиперболического роста достаточно удивителен, так как он означает, что с ростом населения скорость роста увеличивается, а не уменьшается, как было бы естественно предположить. Действительно, для большинства видов на Земле наблюдается отрицательная корреляция между численностью популяции и скоростью роста. *Ното sapience* — единственный известный вид, для которого на длительных промежутках времени корреляция между скоростью роста и численностью является положительной.

Формуле (1.14) соответствует квадратичный закон роста

$$\dot{N} = \frac{N^2}{C}.$$
(1.15)

Формула (1.14) становится неприменимой при t, стремящемся к «критической дате» демографического взрыва, — 2026 году. Неприменима она и при  $t \to -\infty$ , поскольку оказывается, что во времена возникновения Вселенной уже существовало примерно 10 человек. Современные прогнозы, основанные на более точных моделях (которые, однако, включают в себя как составную часть модель гиперболического роста), показывают, что численность человечества в обозримом будущем стабилизируется на уровне  $N_{\infty} = 12 \cdot 10^9$  (см., например, [20]). Такой же прогноз дается ООН.

В модели Мальтуса численности роста изолированной популяции при неравных коэффициентах смертности и рождаемости имеются липь две альтернативы: либо бесконечный рост, либо вырождение. Если же эти коэффициенты равны, то система становится неустойчивой к внешнем воздействиям, так как любая точка  $N^* \ge 0$  является положением равновесия. Поскольку в действительности наблюдаются стабильные популяции, то необходимо рассматривать математические модели, в которых плотность популяции играет регулирующую роль. Очевидно, что коэффициент размножения в такой модели должен быть не постоянным, а зависящим от численности или плотности. Более точно, математическая модель роста замкнутой популяции имеет вид:

$$\dot{N} = NF(N),$$

где F(N) — коэффициент скорости роста популяции. Разложим F(N) в ряд Тейлора в окрестности нуля и отбросим все члены, кроме двух первых. Получим

$$N = N(a + bN),$$

где a, b — некоторые постоянные, причем естественно предположить, что a > 0, b < 0. Именно таким образом Альфред Лотка (Alfred Lotka, 1880–1949, один из создателей математической биологии) пришел к уравнению, которое стало известно как логистическое уравнение [130]. Вводя очевидные переобозначения, логистическое уравнение можно записать в виде

$$\dot{N} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right),\tag{1.16}$$

в котором оно наиболее часто встречается в литературе. Здесь r и K — положительные параметры. Когда N(t) мало́, то  $\dot{N} \approx rN$ , и N растет экспоненциально. Параметр K интерпретируется как потенциальная емкость экологической системы, которая определяется доступным наличным количеством ресурсов. Величина K определяет предельное значение численности популяции. Это можно видеть, если выписать явное решение уравнения (1.16) для заданного начального условия  $N(0) = N_0$ :

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}} \to K \qquad \text{при} \qquad t \to \infty.$$

Это решение для 0 < N<sub>0</sub> < K представляет собой сигмоидальную кривую (см. рис. 1.1), которая также часто называют логистической кривой.

Главным адвокатом универсальности логистического роста популяций был Раймонд Пирл<sup>1</sup> (Raymond Pearl, 1879–1940), еще один из отцов-основателей математической биологии (см., например, [118]), который считал, что логистическая кривая не просто хорошо описывает рост многих популяций, а является неким фундаментальным биологическим законом роста, подобно законам термодинамики в физике. Долгое время Пирл не мог предложить элементарного вывода этого закона, однако существование дифференциального уравнения (1.16) с параметрами, у которых простой и ясный биологический смысл, придало легитимности его утверждениям. Интересно также, что задолго до Пирла Пьер-Франсуа Ферхюльст (Pierre-François Verhulst, 1804–1849) использовал логистическую кривую, чтобы описывать рост численности различных популяций [166]. Поэтому данное уравнение часто называют уравнением Ферхюльста, или уравнением Ферхюльста-Пирла. (Название «логистической» дал этой кривой именно Ферхюльст, и конечно же никакого отношения к логистике оно не имеет. Дело в том, что хотя французское слово «logistique» с 1840 года имеет то же значение, что и «логистика», до этого у него существовало другое значение, а именно — «искусство вычислять». По поводу истории логистического уравнения см. замечательную статью [117].)

У логистического уравнения много недостатков. В частности, точка перегиба логистической кривой всегда имеет координату K/2, что, как было известно еще Пирлу, не соответствует наблюдениям. В некоторых случаях для описания роста численности популяции используется обобщенное логистическое уравнение

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \left(\frac{N}{K}\right)^{\alpha}\right), \qquad N(0) = N_0 > 0, \qquad \alpha > 0.$$
(1.17)

Решение этого уравнения задается формулой

$$N(t) = K \left( \frac{N_0^{\alpha}}{N_0^{\alpha} + (K^{\alpha} - N_0^{\alpha})e^{-r\alpha t}} \right) \to K$$
 при  $t \to +\infty.$ 

В целом, характер развития популяции точно такой же, как и в предыдущем случае. Параметр r можно интерпретировать как скорость, с которой достигается предельное состояние N(t) = K: замена переменных  $t = r\tau$  позволяет избавиться от этого параметра при условии выбора другой временной шкалы. Таким образом,

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>Передача иностранных имен средствами русского языка часто приводит к неоднозначным прочтениям. Именно таким образом появились доктор Ватсон в известном художественном фильме, и доктор Уотсон в классическом черном десятитомнике Артура Конан-Дойля. Фамилия Пирл из той же категории. Дело в том, что ранее имена на русский язык транслитерировались (что вижу, то пишу), в последнее время (20–30 лет) появилась тенденция к транскрипции (что слышу, то пишу). Таким образом в русскоязычной научной литературе появился Пирл, фамилия которого произносится как Пёрл, или автор знаменитого учебника по математической биологии Марри [141], который на самом деле Мюррей (Murray). Мы не решились в основном тексте приводить верную транскрипцию иностранных имен, для которых уже есть устоявшиеся (хотя и не верные с нашей точки зрения) варианты прочтения, однако считаем своим долгом указать верное прочтение некоторых фамилий.



Рис. 1.7. График правой части динамической системы, учитывающей эффект Олли

величина 1/r представляет собой характерный масштаб времени реакции системы на любые изменения численности популяции.

Качественный анализ поведения решений уравнения (1.17) аналогичен приведенному в примере 1.7 и остается в качестве упражнения.

Очевидно, что логистическое уравнение (1.16), как и модель Мальтуса (1.13), не следует воспринимать буквально как уравнение, управляющее популяционной динамикой реальных систем (например, критику логистического закона роста можно найти в статье автора классического учебника по теории вероятностей В. Феллера [89]). Наиболее правильным представляется использование логистического уравнения как самой простой и удобной формы описания популяции, численность которой стремится к некоторой конечной фиксированной величине. Логистическое уравнение — это первое приближение к описанию численности популяции с плотностнозависимым регуляторным механизмом, на динамику которой влияют эффекты перенаселения и ограниченности ресурсов. Существенным недостатком модели (1.16) является тот факт, что предельная численность популяции вводится в качестве известного параметра, в то время как отыскание этой величины нередко является основной задачей исследования.

Таким же недостатком обладает логистическая модель с учетом так называемого эффекта Олли [54] (назван так в честь американского эколога Уордера Олли (Warder Allee, 1885–1955), который первым описал этот эффект, фамилия произносится как «Элли», с ударением на последний слог). Эффект Олли заключается в немонотонном характере функции F(N) в уравнении роста  $\dot{N} = NF(N)$ . Строго говоря, необходимо различать сильный и слабый эффекты Олли. В случае слабого эффекта Олли F(N) > 0 для всех 0 < N < K, при этом точка максимума F(N) достигается при некотором  $N_m$ , отличном от нуля. В случае сильного эффекта Олли существует нижняя предельная численность, такая, что если популяция оказывается ниже этой численности, то скорость роста становится отрицательной, популяция вымирает (этот эффект можно интерпретировать как настолько низкую численность популяции, при которой репродуктивные особи не находят друг друга в брачный сезон). Типичная форма учета сильного эффекта Олли в логистическом уравнении имеет вид

$$\dot{N} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)(N-l), \qquad 0 < l < K, \qquad r > 0.$$

Система имеет три положения равновесия  $N_1 = 0$ ,  $N_2 = l$ ,  $N_3 = K$ . График правой части этого уравнения и фазовый портрет представлены на рис. 1.7. Точка  $N_3 = K$  по-прежнему является аттрактором, но аттрактором будет и точка  $N_1 = 0$ , в то время как точка  $N_2 = l$  — репеллер. Если начальные условия популяции таковы, что  $N(0) = N_0 < l$ , то популяция вымирает.

# 1.4 Математическая модель популяционной вспышки насекомых

Известно, что для многих популяций насекомых существует явление резкого возрастания численности, которое называется вспышкой. Рассмотрим математическую модель, которая описывает такое явление [131, 141]. Пусть популяционная динамика канадского почкоеда определяется уравнением

$$\dot{N} = r_B N \left( 1 - \frac{N}{K_B} \right) - p(N).$$

Здесь  $r_B$  — линейная скорость роста,  $K_B$  — потенциальная емкость экологической системы, определяемая плотностью лиственного покрова на деревьях. Таким образом для популяционной динамики мы использовали логистическое уравнение. Член p(N) описывает истребление насекомых хищниками, в основном птицами. Понятно, что из самых общих соображений качественно функция p(N) должна отражать явление насыщения. Если численность насекомых мала, то птицы предпочитают искать пищу в других местах, т.е. p(N) уменьшается при  $N \to 0$  быстрее, чем линейная функция от N. Если же численность насекомых велика, то хищники могут съесть только определенное количество,  $p(N) \to B$ , когда  $N \to \infty$ . В качестве аналитического выражения для p(N) возьмем  $BN^2/(A^2 + N^2)$ , где A и B положительные константы. Тогда динамика численности N(t) определяется уравнением

$$\dot{N} = r_B N \left( 1 - \frac{N}{K_B} \right) - \frac{BN^2}{A^2 + N^2} \,.$$
 (1.18)

Сделаем замену переменных

$$u = \frac{N}{A}, \qquad r = \frac{Ar_B}{B}, \qquad q = \frac{K_B}{A}, \qquad \tau = \frac{Bt}{A},$$

которая уменьшает число параметров до двух. В новых безразмерных переменных уравнение (1.18) принимает вид

$$\dot{u} = ru\left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = f(u; r, q).$$
(1.19)



**Рис. 1.8.** Возможное расположение состояний равновесия в модели (1.19). (a) Положительные положения равновесия являются пересечением графиков функций r(1-u/q) и  $u/(1+u^2)$ . (b) Три нетривиальных положения равновесия в модели (1.19)

Положения равновесия уравнения (1.19) находятся как корни уравнения

$$f(u; r, q) = 0.$$

Очевидно, что u = 0 — решение, которое существует при любых значениях параметров. Это положение равновесия всегда неустойчиво. Остальные решения, если они существуют, удовлетворяют уравнению

$$r\left(1-\frac{u}{q}\right) = \frac{u}{1+u^2}\,.$$

Это кубическое уравнение, и, хотя и возможно выписать его решения в явном виде, они будут труднообозримыми для дальнейшего анализа. Графически видно, что, в зависимости от значений параметров, возможно одно или три решения этого уравнения (рис. 1.8а). Пусть параметр q зафиксирован. При малых значениях r существует единственное нетривиальное (т.е. отличное от нуля) положение равновесия уравнения (1.19). Переход от одного нетривиального положения равновесия к трем возникает при таком значении параметра r, при котором прямая r(1 - u/q)касается кривой  $u/(1 + u^2)$ . В этом случае производные, вычисленные в точке касания для прямой и кривой, будут равны. Если величина параметра r увеличивается, то прямая пересекает кривую в трех точках, т.е. появляются три нетривиальных положения равновесия (рис. 1.8), причем равновесия  $u_1, u_3$  устойчивы, а положение  $u_2$  неустойчиво. Если r продолжает возрастать, то в итоге вновь останется единственное нетривиальное положение равновесия.

Значения параметров r, q, при которых происходит появление или исчезновение трех нетривиальных положений равновесия в уравнении (1.19), являются бифуркационными. Их можно найти, решая следующую систему уравнений:

$$f(u; r, q) = ru\left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = 0,$$
  
$$\frac{\partial f(u; r, q)}{\partial u} = r\left(1 - \frac{2u}{q}\right) - \frac{2u}{(1 + u^2)^2} = 0.$$

Здесь первое уравнение — условие положений равновесия, второе — условие касания прямой и кривой. Отсюда следует, что

$$q = \frac{2u^3}{u^2 - 1}, \qquad r = \frac{2u^3}{(1 + u^2)^2}.$$

Последние равенства задают в параметрической форме уравнение бифуркационной границы в пространстве параметров (рис. 1.9).

Модель (1.19) демонстрирует явление *гистерезиса*. Пусть снова параметр q фиксирован, а r увеличивается от нуля вдоль пути ABCD на рис. 1.9. Тогда (см. также рис. 1.8а) координата  $u_1$ -равновесия монотонно растет вместе с r пока не достигается точка C на рис. 1.9. Для бо́льших значений r это состояние равновесия исчезает, и равновесное значение численности популяции «перескакивает» в  $u_3$ . Если величина r уменьшается вдоль того же пути, то популяция находится в точке  $u_3$  до тех пор пока не достигается точка B на рис. 1.9. Другими словами, в популяции возможен резкий скачок численности при малом изменении параметра r. Если изобразить множество нетривиальных состояний равновесия как функцию параметров, то получим пример особенности гладкой поверхности, которая называется складкой Уитни [2] (рис. 1.10).

Явление гистерезиса, которое демонстрирует рассматриваемая модель, заключается в неоднозначности положения устойчивого равновесия при заданных значениях параметров, причем выбор этого положения зависит от предыстории процесса.

Наблюдения показывают, что реальные значения параметров таковы, что возможно существование двух устойчивых положений равновесия.  $u_1$ -равновесие — это так называемое равновесие заповедника,  $u_3$ -равновесие — равновесие популяционной вспышки. С точки зрения контроля за насекомыми-вредителями необходимо сохранять численность популяции насекомых в точке  $u_1$ . Анализируя соотношения действительных и безразмерных параметров, оказалось возможным предложить несколько стратегий по сохранению леса (подробнее см. [131]). Отметим, что данная модель адекватна реальности только на коротких промежутках времени, соотносящихся с продолжительностью популяционной вспышки (порядка 4 лет для



Рис. 1.9. Бифуркационная кривая в пространстве параметров задачи (1.19)



**Рис. 1.10.** Складка Уитни.  $u^*$  — координаты положений равновесия при заданных значениях параметра

канадского почкоеда). Более полная модель должна учитывать динамику роста деревьев, характерные промежутки времени которой составляют несколько десятков лет.

В заключение отметим, что рассмотренное уравнение дает хороший пример модели, в которой одновременно существует несколько устойчивых положений равновесия (притягивающих режимов). Понятие устойчивости положения равновесия по Ляпунову существенно локальное, поэтому устойчивые положения равновесия могут быть неустойчивы к возмущениям конечной величины (при резком воздействии возможен скачок с одного притягивающего режима на другой).

### 1.5 Математические модели рыболовства

Предположим, что динамика популяции некоторого вида рыб определяется логистическим уравнением (1.16). В точке N(t) = K рождаемость и смертность примерно одинаковы. Отлов рыбы влияет на коэффициент смертности. Если добыча рыбы не чрезмерна, то численность популяции устанавливается в новом положении равновесия  $N_h < K$ . С помощью анализа математической модели попробуем ответить на вопрос: каким образом можно максимизировать длительный улов, сохраняя популяцию в точке наибольшего роста численности [141].

Рассмотрим следующее уравнение:

$$\dot{N} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - EN,\tag{1.20}$$

где r, K и E положительные постоянные, член EN описывает добычу рыбы за единицу времени, E — мера приложенных усилий (затраты). Нетривиальное положение



**Рис. 1.11.** Отношение времен восстановления как функция дохода для математической модели (1.20), доход в которой пропорционален приложенным усилиям (затратам)

равновесия дается выражением

$$N_h(E) = K\left(1 - \frac{E}{r}\right) > 0,$$
 если  $E < r.$ 

Следовательно, добыча равна  $Y(E) = EN_h(E) = EK(1 - E/r)$ , а максимум ее достигается при E = r/2 и равен  $Y_M = rK/4$ . В точке максимального вылова нетривиальное положение равновесия  $N_h = K/2$ .

Рассмотрим теперь динамические аспекты анализируемого процесса, определяя времена восстановления популяции после добычи. Если E = 0, то время восстановления  $T_R(0) = 1/r$  (время восстановления обычно определяется как время, необходимое для уменьшения отклонения от положения равновесия на множитель e). Если производится отлов, то  $T_R(E) = 1/(r - E)$  (это следует из линеаризации уравнения (1.20) в окрестности положения равновесия  $N_h$ ). Так как обычно известен улов (доход), то, разрешая уравнение для Y(E) относительно E, получим выражение

$$\frac{T_R(Y)}{T_R(0)} = \frac{2}{1 \pm \left(1 - \frac{Y}{Y_M}\right)^{\frac{1}{2}}},$$

график которого приведен на рис. 1.11. На рис. 1.11 ветви  $L_+$  и  $L_-$  обозначают знак, который берется в выражении для  $T_R(Y)/T_R(0)$ .

Предположим, что отлов рыбы происходит с малым вложением сил. Тогда  $N_h > K/2$ , что соответствует ветви  $L_+$ . Если увеличивать E, то достигается точка A, в которой доход максимальный, а  $T_R(Y)/T_R(0) = 2$ . Если результат лова характеризуется ветвью  $L_-$ , то время восстановления увеличивается, а суммарный доход при затрачиваемых усилиях уменьшается. Из приведенных рассуждений следует, что оптимальная стратегия отлова для данной математической модели заключается в приложении таких затрат для отлова рыбы, которые позволяли бы сохранять положение равновесия популяции в точке  $N_h > K/2$ , по возможности наиболее близкой к K/2.

Альтернативная стратегия добычи описывается следующим дифференциальным уравнением

$$\dot{N} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - Y_0,$$

где  $Y_0$  — постоянный доход за единицу времени. В этом случае должно вылавливаться определенное количество рыбы (задан план отлова). Если  $Y_0 < rK/4$ , то существуют два нетривиальных положения равновесия, левое из которых неустойчиво, а правое устойчиво. Максимально возможный доход в этой модели такой же, что и в предыдущей, а именно  $Y_M = rK/4$ . Однако это значение параметра является бифуркационным, в точке  $Y_M = rK/4$  происходит бифуркация седло-узел с исчезновением двух положений равновесия (аккуратно проверьте это, воспользовавшись теоремой А.1 приложения А.2).

Вычислим отношение времени восстановления для фиксированной добычи ко времени восстановления с  $Y_0 = 0$ . Так как время восстановления  $T_R(Y_0)$  существенно только для устойчивого положения равновесия, то получим

$$\frac{T_R(Y_0)}{T_R(0)} = \frac{1}{\left(1 - \frac{Y_0}{Y_M}\right)^{\frac{1}{2}}}.$$

Это выражение показывает, что  $T_R(Y_0)/T_R(0) \to \infty$  если  $Y_0 \to Y_M$ . Таким образом, данная модель оказывается значительно более чувствительной к внешнему воздействию и, рассматриваемая как стратегия отлова рыбы, не очень хороша.

Основной вывод заключается в том, что постоянные затраты, в отличие от стратегии постоянного дохода, оказываются менее катастрофическими для динамики промысловой популяции. С точки зрения математики, модель (1.20) более устойчива к изменению параметров, так как в ней учитывается обратная связь, которая обычно является стабилизирующим механизмом в динамических системах.

### 1.6 Модели качественные и количественные

При формулировке тех или иных систем уравнений, моделирующих эволюцию некоторой реальной экологической системы, возможны различные подходы к записи функциональных членов, входящих в задачу. Здесь проявляется существенное отличие моделирования таких систем от, скажем, физических. В физике необходимые для построения модели количественные соотношения даются в виде законов, имеющих точную математическую формулировку. Законы физики, полученные индуктивным путем, опираются на опыт наблюдений и эксперимент. В экологии наблюдения практически всегда сопровождаются значительной погрешностью, а эксперимент не может в принципе воссоздать условий, характерных для той или иной экосистемы.

Отметим все же, что в экологии существуют формализованные принципы построения математических моделей, справедливость которых подтверждается многочисленными наблюдениями. Перечислим основные принципы:

1. Составление балансовых соотношений (обычно в форме законов сохранения) — один из основных методов моделирования. В динамических моделях

балансовые соотношения обычно записываются в виде системы дифференциальных уравнений, связывающих скорости протекания процессов. Часто это осуществляется в соответствии со следующим принципом.

- 2. Принцип лимитирующих факторов Либиха утверждает, что интенсивность выходного процесса в каждый момент времени определяется «минимальной» компонентой входного процесса, т.е. компонентой, которая препятствует прочим произвести их эффект. Кратко поясним этот принцип. Количество факторов, влияющих на жизнедеятельность экологической системы, чрезвычайно велико, и при построении модели необходимо выбрать основные. Обычно при этом привлекают принцип лимитирующих факторов Либиха. Например, развитие фитопланктона в морях и озерах никогда не ограничивается содержанием в воде углерода, но очень часто тормозится из-за недостатка азота или фосфора, поэтому в модели необходимо учесть в первую очередь динамику концентрации азота или фосфора, а про концентрацию углерода (во всяком случае на первых стадиях формулировки модели) просто «забыть».
- 3. *Принцип аллометрии*, согласно которому подобие, как соотношение между различными частями моделируемого объекта, в ходе роста сохраняется и выражается степенной зависимостью

$$y = ax^b$$
.

Например, такие соотношения существуют между массой тела, его площадью поверхности и объемом. Использование аллометрических соотношений позволяет резко уменьшить количество независимых переменных модели. Принцип аллометрии является частным (но весьма наглядным) применением методов теории размерности и подобия.

Разумеется, список общих принципов моделирования гораздо шире, чем приведенный. Однако он является типичным для большого числа задач математической биологии.

Зачастую в распоряжении исследователя имеется только качественная информация относительно характера поведения моделируемой системы. Например, очевидно, что загрязнение отрицательно влияет на окружающую среду, однако точный характер зависимости неизвестен. В ряде случаев данные наблюдений позволяют строить искомые зависимости. Тем не менее иногда разумнее ограничиться самыми общими сведениями и их на основе формулировать и проводить анализ математической модели.

Таким образом, существует два крайних подхода (и множество промежуточных) для построения математической модели экологической системы. Первый заключается в описании реальной системы в терминах «возрастает», «убывает» и т.п., второй — в предложении в явном виде аналитических зависимостей, отражающих в «разумной» форме имеющуюся в наличии информацию.

Оба указанных подхода имеют свои достоинства и недостатки. В случае качественного подхода, при условии адекватности математической модели, мы можем определить и предсказать существенные черты исследуемого процесса в самой общей форме. Если соотношения в модели заданы явно, то представляется возможность получить количественные характеристики эволюции системы. Заметим, что выбор таких соотношений часто субъективен и преследует единственную цель сделать анализ математической модели по возможности доступным для аналитического исследования и обозримым.

Проиллюстрируем вышесказанное двумя примерами. Первый является количественной моделью (рост дерева), а второй — качественной моделью работы сердца.

**Пример 1.12** (Почему деревья не растут до неба? [35]). Действительно, почему даже в самых благоприятных условиях высота дерева не превышает определенного предела, характерного для каждого вида? Почему деревья всех видов растут в начале быстро, а затем их рост замедляется до тех пор, пока не прекратится совсем?

Источником роста дерева является энергия фотосинтеза; по мере роста дерева и соответственно кроны приток энергии увеличивается, но увеличиваются и расходы энергии на рост, основной обмен и транспортировку питательных веществ на необходимую высоту. При моделировании динамики роста свободно растущего дерева предполагалось, что:

- 1. свободную энергию дерево получает только за счет фотосинтеза;
- 2. энергия расходуется на рост и подъем раствора из почвы (транспорт);
- зрелое растение в процессе роста сохраняет геометрическое подобие (т.е. с ростом не меняются отношения геометрических размеров, например, высоты к диаметру).

Модель представляет собой балансовое соотношение между продуктивностью фотосинтеза и расходами питательных веществ на рост, дыхание (пропорциональное фонду питательных веществ) и активный транспорт (пропорциональный произведению объема питательных веществ на высоту подъема). Дерево характеризуется единственной переменной — высотой H. В соответствии с предположением о геометрическом подобии, используются аллометрические соотношения, связывающие массу и поверхность кроны дерева с его высотой (символ  $\cong$  означает пропорциональность):

$$M \cong H^3, \qquad S \cong H^2.$$

Балансовое соотношение, на котором основана модель, можно записать в виде «закона сохранения энергии»

$$E = a_1 \dot{M} + a_2 B + a_3 M H, \tag{1.21}$$

где первое слагаемое в правой части — расходы на рост (увеличение биомассы), второе — на дыхание (основной обмен), третье — на транспорт. При выполнении аллометрических соотношений  $\dot{M} \cong S\dot{H}$  можно считать, что расходы на основной обмен  $B \cong E$ . Тогда из (1.21) получим

$$S\dot{H} = aE - bH^4.$$

Обозначим P = E/S, где P — относительная интенсивность фотосинтеза. Тогда

$$\dot{H} = aP - bH^2.$$

Для свободно растущего дерева можно предположить, что продуктивность фотосинтеза пропорциональна поверхности кроны дерева S, следовательно, скорость поступления энергии  $E = aH^2$ , а P = const = 1. Отсюда получаем окончательную модель в виде уравнения

$$\dot{H} = a - bH^2, \tag{1.22}$$

где a, b — постоянные, определяющие породу дерева. Решение уравнения (1.22) имеет вид

$$H(t) = \sqrt{\frac{a}{b}} \operatorname{arctgh} \left( \sqrt{ab} (t - t_0) \right).$$

Полученная формула показывает удовлетворительное совпадение с экспериментальными данными (таблицами хода роста древостоев). Кроме того,

$$\lim_{t \to \infty} H(t) = \sqrt{\frac{a}{b}} = H_{\max},$$

следовательно,  $H_{\text{max}}$  и есть та предельная высота, которая может быть достигнута деревом данного вида в рамках приведенной модели.

Пример 1.13 (Энергетическая модель сердца [30]). Сердце перегоняет кровь в теле человека по двум путям. Кровь из сердца поступает в легкие, где обогащается кислородом и снова попадает в сердце (малый круг кровообращения). Насыщенная кислородом кровь из сердца питает мышцы тела и вновь возвращается в сердце (большой круг кровообращения). Интенсивность перегона крови определяется с помощью нервной системы. Введем две переменные: u(t) — интенсивность управления сердцем, Q(t) — текущий энергетический запас сердца. Естественно предположить, что на плоскости (u, Q) имеется прямоугольник R возможных состояний системы  $0 \leq u(t) \leq u_{\text{max}}$ ,  $0 \leq Q(t) \leq Q_{\text{max}}$  (рис. 1.12).

Предположим, что энергетический запас сердца расходуется на поддержание собственной работоспособности и на перекачку крови. Кроме того, так как кислород превращается в энергию мышц, имеется некоторое поступление энергии. Учитывая сделанные предположения, скорость изменения энергетического запаса можно описать уравнением

$$Q = -a - f(u, Q) + g(u, Q) = P(u, Q),$$

где a > 0 — расход энергии на поддержание работоспособности сердца, f(u, Q) — расход энергии при заданной интенсивности управления на перекачку крови, g(u, Q) — поступление энергии. Если u = 0, то, очевидно, f(0, Q) = 0, g(0, Q) = 0. Те же равенства выполняются, если Q = 0. Следовательно, на границах прямоугольника R, где u = 0, Q = 0, должно выполняться  $\dot{Q} < 0$ . В силу непрерывной зависимости решений от начальных условий,  $\dot{Q} < 0$  в некоторой окрестности указанной границы. Естественно предположить, что если  $u = u_{\text{max}}$ , то  $\dot{Q} < 0$ , так как при максимальной интенсивности управления сердце истощается. Если  $Q = Q_{\text{max}}$ , то  $\dot{Q} \leqslant 0$  — система останется в этом состоянии или запас энергии может только