

**Фрагмент лекции на тему:**  
**«Дискретные динамические системы на плоскости»**

**1. Основные понятия и критерий локальной устойчивости**

Рассмотрим сообщество двух взаимодействующих популяций различных видов, имеющих одинаковый характерный период жизнедеятельности. Будем рассматривать экосистему в моменты времени, кратные указанному периоду, а численности популяций в  $t$ -й момент времени обозначать соответственно  $x_t$  и  $y_t$ .

Будем считать, что приспособленности видов  $\frac{x_{t+1}}{x_t}$ ,  $\frac{y_{t+1}}{y_t}$  зависят только от численностей в  $t$ -й момент времени, т. е. другие условия существования неизменны или их колебания несущественно влияют на приспособленность. Тогда связь между численностями популяций в смежные моменты времени описывается следующей дискретной динамической системой:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_t f(x_t, y_t), \\ y_{t+1} = y_t g(x_t, y_t). \end{cases} \quad (1.1)$$

По смыслу функции  $f$  и  $g$  – положительные неотрицательных аргументов. Будем предполагать, что они непрерывно дифференцируемы.

В зависимости от характера связи видов функции  $f$  и  $g$  обладают следующими свойствами:

Вид связи	Свойства функций
Конкуренция	$f(x, y)$ и $g(x, y)$ убывают по обоим аргументам, $f(0, 0) > 1$ , $g(0, 0) > 1$
Хищничество, паразитизм	$f(x, y)$ убывает по обоим аргументам, $g(x, y)$ возрастает по $x$ и убывает по $y$ , $f(0, 0) > 1$ , $g(0, 0) \leq 1$ . Предполагается, что $x_t$ – численность жертвы (хозяина), $y_t$ – численность хищника (паразита)

Решение системы (1.1) вида  $(x_t, y_t) = (x^*, y^*) \quad \forall t \geq 0$  называют *стационарным*, а точку  $(x^*, y^*)$  – *положением равновесия*. Очевидно, что все положения равновесия (стационарные точки) системы (1.1) определяются условиями

$$\begin{cases} x = x \cdot f(x, y), \\ y = y \cdot g(x, y). \end{cases} \quad (1.2)$$

Построив в окрестности произвольного положения равновесия  $P^* = (x^*, y^*)$  соответствующую (1.1) линеаризованную систему

$$\begin{cases} \xi_{t+1} = (f(P^*) + x^* f'_x(P^*))\xi_t + x^* f'_y(P^*)\eta_t, \\ \eta_{t+1} = y^* g'_x(P^*)\xi_t + (g(P^*) + y^* g'_y(P^*))\eta_t, \end{cases} \quad (1.3)$$

можно выяснить характер устойчивости положения равновесия с помощью теоремы [1].

**Теорема 2.1.** 1. Если все собственные значения матрицы  $A$  системы (1.3)

$$A = \begin{pmatrix} f(P^*) + x^* f'_x(P^*) & x^* f'_y(P^*) \\ y^* g'_x(P^*) & g(P^*) + y^* g'_y(P^*) \end{pmatrix}$$

по модулю меньше 1, то положение равновесия  $P^*$  системы (1.1) асимптотически устойчиво.

2. Если хотя бы одно собственное значение матрицы  $A$  по модулю больше 1, то положение равновесия  $P^*$  системы (1.1) неустойчиво.

## 2. Экспоненциальная модель системы «хищник – жертва»

### 2.1 Описание модели

Рассмотрим динамическую систему, описывающую развитие сообщества двух видов – жертвы и хищника [2]:

$$\begin{cases} X_{t+1} = A \cdot X_t \cdot e^{-\alpha X_t - \beta Y_t}, \\ Y_{t+1} = B \cdot Y_t \cdot e^{\gamma X_t - \delta Y_t}, \\ t = 0, 1, 2, \dots \end{cases} \quad (2.1)$$

Здесь  $X_t$  – численность популяции жертвы;  $Y_t$  – численность популяции хищника;  $A, B$  – постоянные коэффициенты прироста без учета взаимодействия видов, причем  $A > 1$  и  $0 < B < 1$ . Параметры модели  $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ , учитывающие взаимодействие двух видов, являются положительными константами. Уменьшим размерность области параметров, выполнив замену:

$$X_t = \frac{1}{\alpha} x_t, \quad Y_t = \frac{1}{\delta} y_t.$$

При этом система (2.1) примет вид

$$\begin{cases} x_{t+1} = A \cdot x_t \cdot e^{-x_t - by_t}, \\ y_{t+1} = B \cdot y_t \cdot e^{ax_t - y_t}, \\ t = 0, 1, 2, \dots, \end{cases} \quad (2.2)$$

где  $a = \frac{\gamma}{\alpha}$ ,  $b = \frac{\beta}{\delta}$ . Допустимые значения параметров модели описывают условия:

$$A > 1, \quad 0 < B < 1, \quad a > 0, \quad b > 0. \quad (2.3)$$

## 2.2 Существование и устойчивость положений равновесия

Найдем положения равновесия системы (2.1), решая систему уравнений:

$$\begin{cases} x = Ax e^{-x-by}, \\ y = By e^{ax-y}, \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} x(1 - A \cdot e^{-x-by}) = 0, \\ y(1 - B \cdot e^{ax-y}) = 0. \end{cases} \quad (2.4)$$

Очевидно, решения системы (2.4)

$$x = 0, \quad y = 0 \quad \text{и} \quad x = \ln A, \quad y = 0$$

удовлетворяют условию неотрицательности и, следовательно, определяют положения равновесия  $P_0(0; 0)$  и  $P_1(\ln A; 0)$  системы (2.2). Решение  $x = 0, y = \ln B$  системы (2.4) не является положением равновесия, так как при  $0 < B < 1$  имеем  $\ln B < 0$ . Еще одно решение системы (2.4)

$$x^* = \frac{\ln A - b \ln B}{\Delta}, \quad y^* = \frac{a \ln A + \ln B}{\Delta}, \quad \text{где } \Delta = 1 + ab,$$

определяет положение равновесия  $P_2(x^*; y^*)$ , которое имеет смысл, если

$$a \ln A + \ln B \geq 0.$$

Заметим, что если  $a \ln A + \ln B = 0$ , то точки  $P_1$  и  $P_2$  совпадают.

**Вывод 1.** Система (2.2) имеет два положения равновесия  $P_0$  и  $P_1$ , если  $a \ln A + \ln B \leq 0$ , иначе – три:  $P_0, P_1, P_2$ . Условие

$$a \ln A + \ln B > 0 \quad (2.5)$$

– условие существования точки  $P_2$ .

Чтобы выяснить характер устойчивости найденных положений равновесия, для системы (2.2) в окрестности произвольного положения равновесия  $P(x^*; y^*)$  построим соответствующую линеаризованную систему:

$$\begin{cases} \xi_{t+1} = A(1 - x^*)e^{-x^* - by^*} \xi_t - Abx^*e^{-x^* - by^*} \eta_t, \\ \eta_{t+1} = Bay^*e^{ax^* - y^*} \xi_t + B(1 - y^*)e^{ax^* - y^*} \eta_t. \end{cases} \quad (2.6)$$

Для точки  $P_0$  система (2.6) принимает вид

$$\begin{cases} \xi_{t+1} = A\xi_t, \\ \eta_{t+1} = B\eta_t. \end{cases}$$

Для собственных значений матрицы системы имеем

$$\lambda_1 = A > 1, \quad \lambda_2 = B < 1.$$

Следовательно, положение равновесия  $P_0$  неустойчиво при любых допустимых значениях параметров системы (2.2).

Для точки  $P_1$  система (2.6) принимает вид

$$\begin{cases} \xi_{t+1} = (1 - \ln A)\xi_t - (b \ln A)\eta_t, \\ \eta_{t+1} = B \cdot A^a \eta_t. \end{cases}$$

Собственные значения матрицы системы равны

$$\lambda_1 = 1 - \ln A, \quad \lambda_2 = B \cdot A^a.$$

Положение равновесия  $P_1$  будет асимптотически устойчиво, если параметры  $A$ ,  $B$  и  $a$  удовлетворяют условиям

$$\begin{cases} |1 - \ln A| < 1, \\ B \cdot A^a < 1, \end{cases} \quad \Leftrightarrow \quad \begin{cases} 1 < A < e^2, \\ \ln B + a \ln A < 0. \end{cases} \quad (2.7)$$

Заметим, что если положение равновесия асимптотически устойчиво, то нарушается условие существования (2.5) для точки  $P_2$ .

Для точки  $P_2$  система (2.6) принимает вид

$$\begin{cases} \xi_{t+1} = (1 - x^*)\xi_t - by^*\eta_t, \\ \eta_{t+1} = ay^*\xi_t + (1 - y^*)\eta_t. \end{cases}$$

Собственные значения матрицы системы будут корнями уравнения

$$\lambda^2 - (2 - x^* - y^*)\lambda + 1 - x^* - y^* + \Delta x^* y^* = 0.$$

Положение равновесия  $P_2$  будет асимптотически устойчивым, если его координаты удовлетворяют условиям

$$\begin{cases} \Delta y^* x^* - x^* - y^* < 0, \\ 4 - 2(x^* + y^*) + \Delta x^* y^* > 0. \end{cases} \quad (2.8)$$

На плоскости  $Ox^*y^*$  можно построить решение системы неравенств (2.8), которое определяет область устойчивости ненулевого положения равновесия  $P_2$  (рис. 2.1).

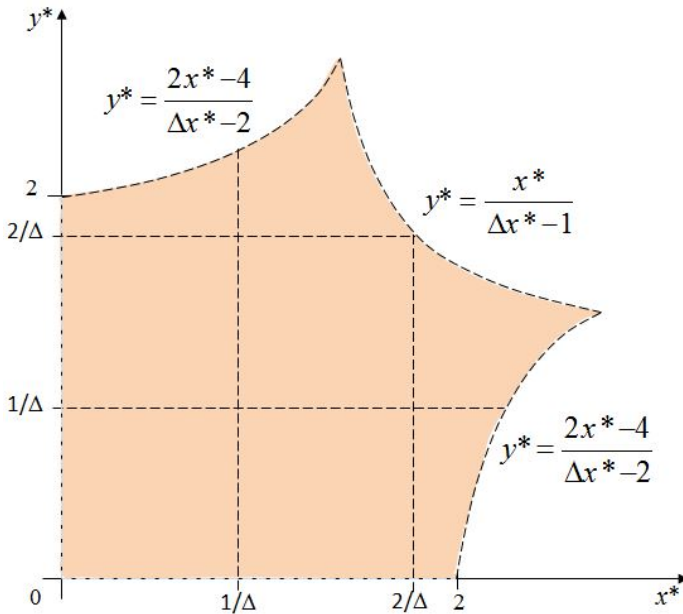


Рис. 2.1. Область устойчивости положения равновесия  $P_2$

**Вывод 2.** Если параметры системы (2.2) удовлетворяют условию (2.7), то она имеет два положения равновесия  $P_0$  и  $P_1$ , из которых второе асимптотически устойчиво (аттрактор). Если выполнено условие (2.5), то система (2.2) имеет три положения равновесия  $P_0$ ,  $P_1$ ,  $P_2$ , из которых  $P_2$  является асимптотически устойчивым, если только его координаты удовлетворяют условиям (2.8).

### 2.3 Динамика численности «жертвы» в отсутствие «хищника»

В отсутствие «хищника» ( $y_t = 0 \forall t \geq 0$ ) динамика численности «жертвы» описывается моделью Риккера

$$x_{t+1} = A \cdot x_t e^{-x_t}, \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (2.10)$$

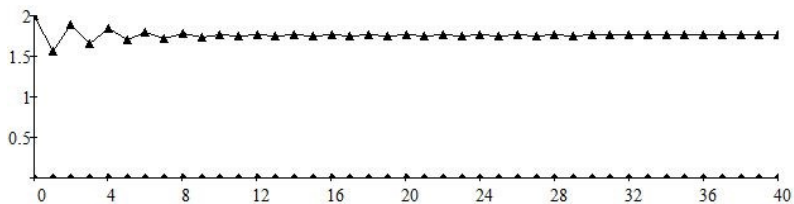
При этом существуют два положения равновесия  $P_0(0)$  и  $P_1(\ln A)$ . Если  $1 < A < e^2$ , то точка  $P_1$  является аттрактором. То есть при любой ненулевой начальной численности «жертвы» будет наблюдаться стабилизация ее численности на равновесном уровне  $\ln A$  (рис. 2.2а).

Если  $e^2 < A \leq e^{\varepsilon^*}$ , где  $\varepsilon^* \approx 2,526$ , в системе есть притягивающий цикл длины 2. То есть при любой начальной численности «жертвы», отличной от равновесной  $\ln A$ , с течением времени будет устанавливаться режим периодических колебаний численности с шагом по времени, равным 2 (рис. 2.2б).

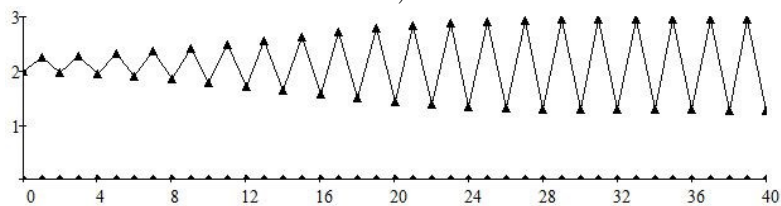
Если  $A > e^{\varepsilon^*}$ , то среди решений уравнения (2.10) есть цикл длины 4, для которого существует критическое значение  $A^*$  параметра  $A$ , такое, что при  $A < A^*$  цикл будет устойчивым. А значит, возможны периодические колебания численности «жертвы» с шагом по времени, равным 4 (рис. 2.2в).

При дальнейшем возрастании значений параметра  $A$  встречаются устойчивые циклы длиной 8, 16, ...,  $2^k$  ( $k$  – любое натуральное число), трехточечные циклы, а значит, согласно теореме 1.3, циклы любой длины и «хаотические» траектории (рис. 2.2г).

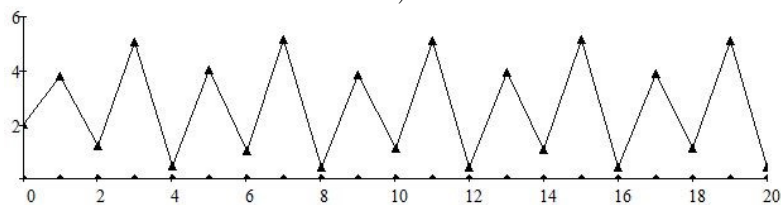
На рис. 2.3 приведены бифуркационные диаграммы, которые демонстрируют, как с изменением параметра  $A$  (горизонтальная ось диаграммы) происходят качественные изменения в динамике популяции «жертвы». На диаграммах четко видны области значений параметра  $A$ , когда аттрактором является трехточечный цикл и когда происходит бифуркация с удвоением длины цикла. На нижней диаграмме (рис. 2.3) можно видеть, как с ростом  $A$  уменьшается ширина области существования трехточечного цикла.



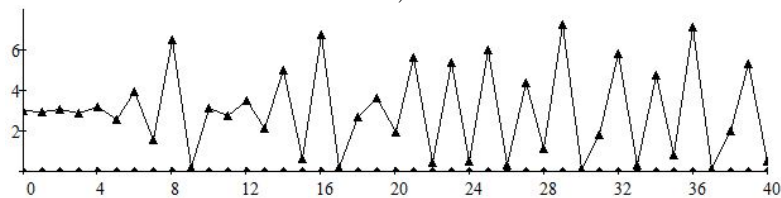
а)



б)



в)



г)

Рис. 2.2. Динамика численности «жертвы» в отсутствие «хищника»:

а)  $A = 5, 8$ ; б)  $A = 8, 3$ ; в)  $A = 14$ ; г)  $A = 20$

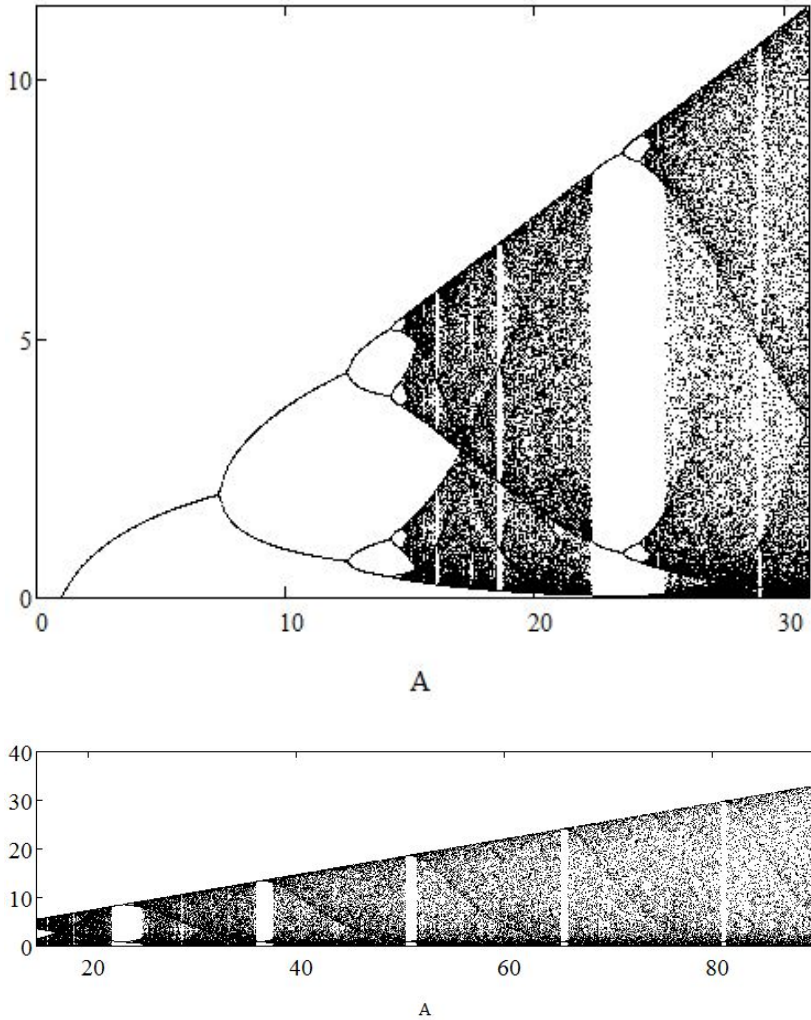


Рис. 2.3. Бифуркационная диаграмма динамики численности «жертвы» в отсутствие «хищника»



## 2.4 Результаты численных экспериментов с моделью (2.2)

**Эксперимент 1.** На рис. 2.4 представлены бифуркационные диаграммы, которые дают информацию о динамике «жертвы» (рис. 2.4а) и «хищника» (рис. 2.4б) при изменении начальной численности «жертвы». Диаграммы построены при следующих значениях параметров модели и начальной численности «хищника»:

$$A = 15; \quad B = 0,7; \quad a = 0,6; \quad b = 0,8; \quad y_0 = 8.$$

При этом асимптотически устойчивым является положение равновесия  $P_2(2,023; 0,857)$ . На приведенных диаграммах видно, что можно выделить области значений начальной численности «жертвы», когда аттрактором является либо неподвижная точка  $P_2$  (например, см. траектории на рис. 2.4в, построенные при  $x_0 = 1$ ), либо трехточечный цикл (например, см. траектории на рис. 2.4г, построенные при  $x_0 = 3$ ).

**Эксперимент 2.** На рис. 2.5 представлены бифуркационные диаграммы, которые дают информацию о динамике «жертвы» (рис. 2.5а) и «хищника» (рис. 2.5б) при изменении начальной численности «хищника». Диаграммы построены при следующих значениях параметров модели и начальной численности «жертвы»:

$$A = 15; \quad B = 0,7; \quad a = 0,6; \quad b = 0,8; \quad x_0 = 3.$$

На приведенных диаграммах видно, что можно выделить области значений начальной численности «хищника», когда аттрактором является либо неподвижная точка  $P_2(2,023; 0,857)$  (например, см. траектории на рис. 2.5г, построенные при  $y_0 = 5$ ), либо трехточечный цикл (например, см. траектории на рис. 2.5в, построенные при  $y_0 = 2$ ).

**Эксперимент 3.** На рис. 2.6 представлены бифуркационные диаграммы, которые дают информацию о динамике «жертвы» (рис. 2.6а) и «хищника» (рис. 2.6б) при изменении параметра  $A$ . Диаграммы построены при следующих значениях параметров модели и начальных численностей «жертвы» и «хищника»:

$$B = 0,5; \quad a = 0,4; \quad b = 0,6; \quad x_0 = 3; \quad y_0 = 2.$$

Сравнивая две диаграммы, можно сделать вывод, что с ростом значений параметра  $A$  происходят одинаковые типы бифуркаций в динамике обоих видов.

**Эксперимент 4.** На рис. 2.7 представлены бифуркационные диаграммы, которые дают информацию о динамике «жертвы» (рис. 2.7а) и «хищника» (рис. 2.7б) при изменении параметра  $B$ . Диаграммы

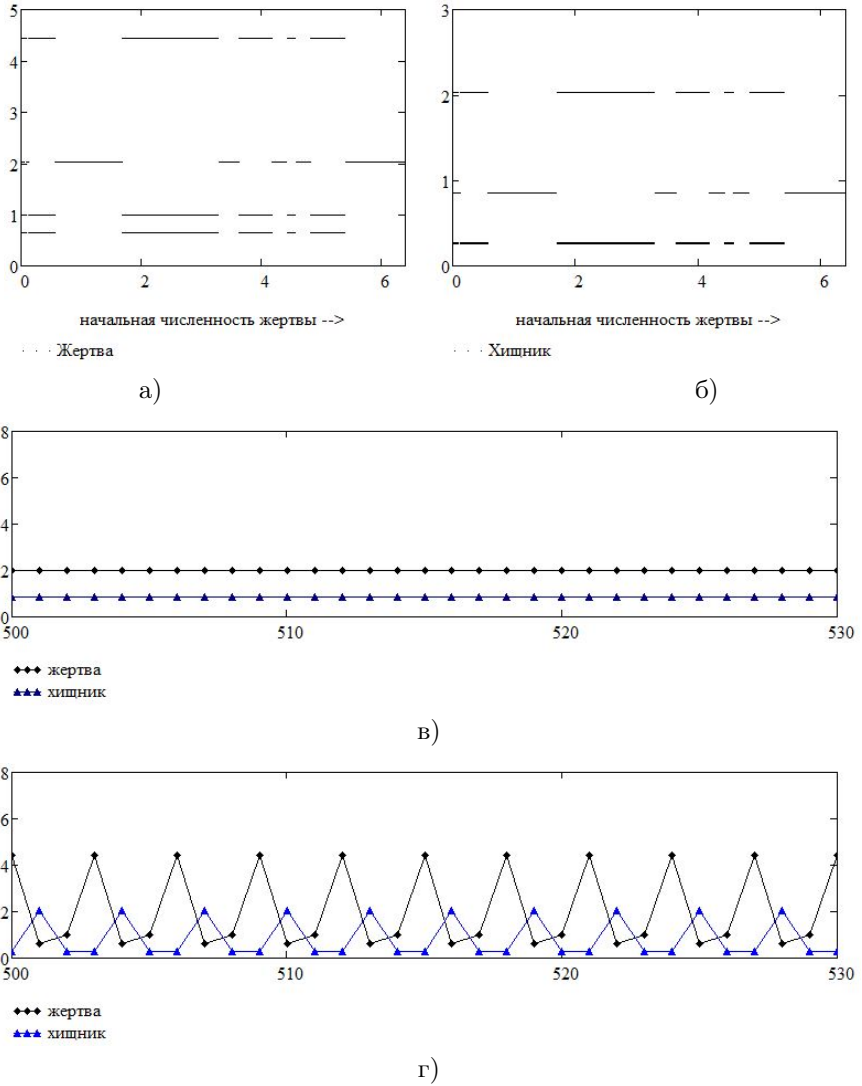


Рис. 2.4. Бифуркационные диаграммы динамики численности «жертвы» и «хищника» при изменении начальной численности «жертвы».

Примеры траекторий

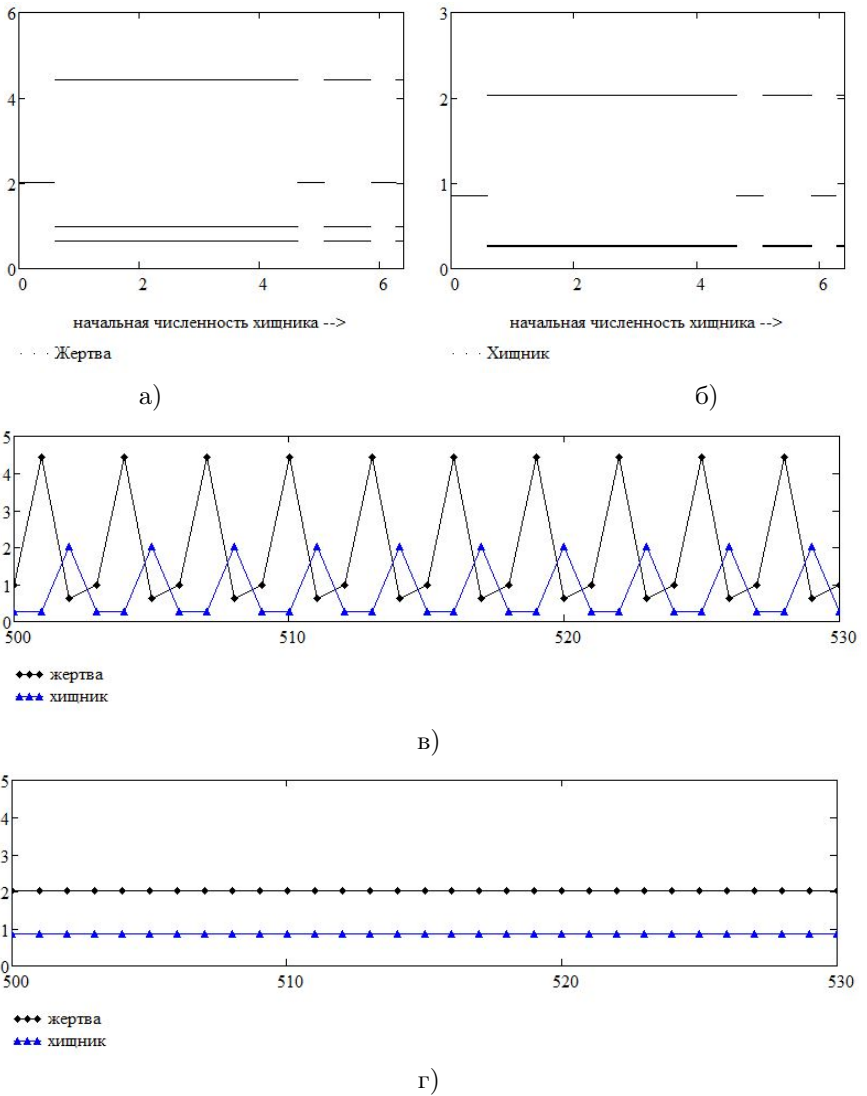


Рис. 2.5. Бифуркационные диаграммы динамики численности «жертвы» и «хищника» при изменении начальной численности «хищника».

Примеры траекторий

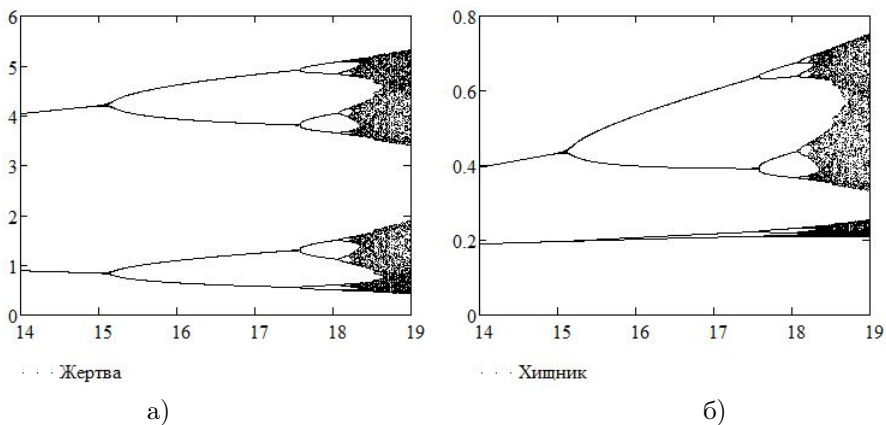


Рис. 2.6. Бифуркационные диаграммы динамики численности «жертвы» и «хищника» при изменении параметра  $A$

построены при следующих значениях параметров модели и начальных численностей «жертвы» и «хищника»:

$$A = 16; \quad a = 0,4; \quad b = 0,6; \quad x_0 = 4; \quad y_0 = 2.$$

**Эксперимент 5.** На рис. 2.8 представлены бифуркационные диаграммы, которые дают информацию о динамике «жертвы» (рис. 2.8а) и «хищника» (рис. 2.8б) при изменении параметра  $b$ . Диаграммы построены при следующих значениях параметров модели и начальных численностей «жертвы» и «хищника»:

$$A = 16; \quad B = 0,8; \quad a = 0,4; \quad x_0 = 4; \quad y_0 = 2.$$

**Эксперимент 6.** На рис. 2.9 представлены бифуркационные диаграммы, которые дают информацию о динамике «жертвы» (рис. 2.9а) и «хищника» (рис. 2.9б) при изменении параметра  $a$ . Диаграммы построены при следующих значениях параметров модели и начальных численностей «жертвы» и «хищника»:

$$A = 19; \quad B = 0,5; \quad b = 0,6; \quad x_0 = 4; \quad y_0 = 2.$$

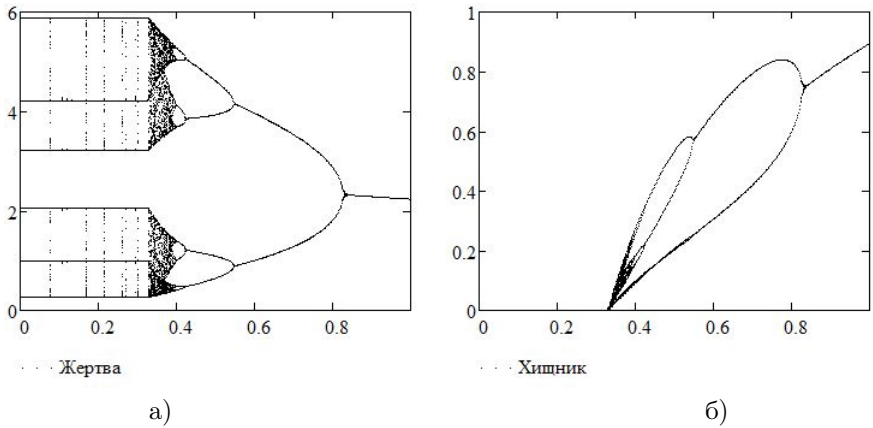


Рис. 2.7. Бифуркационные диаграммы динамики численности «жертвы» и «хищника» при изменении параметра  $B$

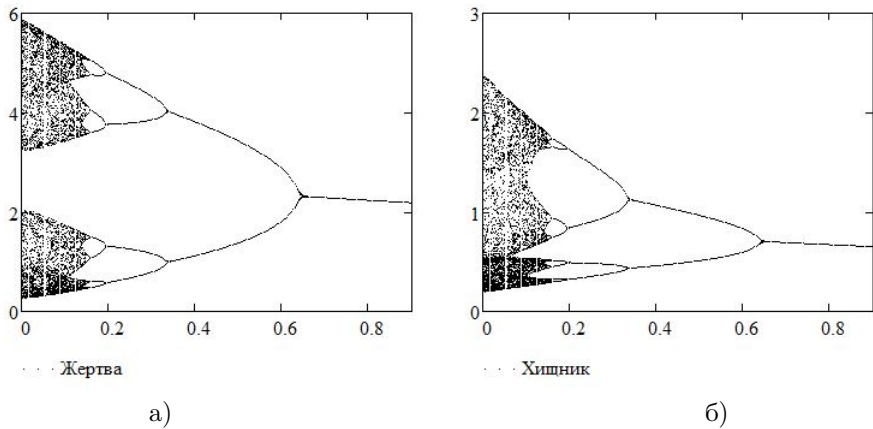


Рис. 2.8. Бифуркационные диаграммы динамики численности «жертвы» и «хищника» при изменении параметра  $b$

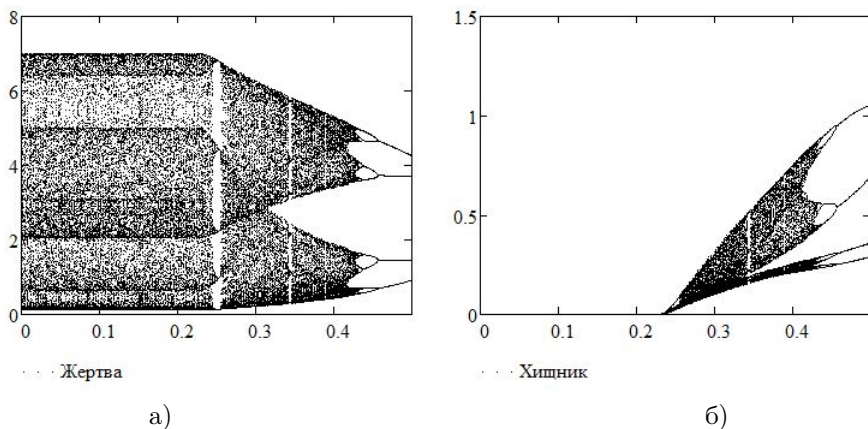


Рис. 2.9. Бифуркационные диаграммы динамики численности «жертвы» и «хищника» при изменении параметра  $a$

## Литература

1. Романко В. К. Курс разностных уравнений. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2012. 200 с.
2. Шапиро А. П., Лушпов С. П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 133 с.