

Федеральное агентство по образованию  
Государственное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
Математический факультет  
Кафедра математического моделирования систем управления

---

## Математические методы в экологии

### Сборник задач и упражнений

Составители:

канд. физ.-мат. наук, доцент кафедры математического  
моделирования систем управления *Е. Е. Семенова*,  
магистрант кафедры математического моделирования систем  
управления *Е. В. Кудрявцева*

Петрозаводск  
Издательство ПетрГУ  
2005

УДК 519.87  
ББК 22.1  
М34

Рецензенты:

*В. В. Мазалов* – д-р физ.-мат. наук, профессор, директор Института прикладных математических исследований КарНЦ РАН.

*А. С. Фомин* – канд. физ.-мат. наук, доцент кафедры алгебры и теории вероятностей ПетрГУ

*Печатается по решению редакционно-издательского совета  
Петрозаводского государственного университета*

**М34 Математические методы в экологии:** Сборник задач и упражнений / Е. Е. Семенова, Е. В. Кудрявцева. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2005. 130 с.

Сборник содержит задачи и упражнения по дисциплине «Математические методы в экологии», изучаемой студентами математического факультета ПетрГУ. Задачи сборника распределены по темам, к каждой из которых дается необходимый теоретический материал.

Сборник предназначен для проведения практических занятий и организации самостоятельной работы студентов при написании курсовых и дипломных работ.

**УДК 519.87**  
**ББК 22.1**

**ISBN 5-8021-0445-7**

© Е. Е. Семенова,  
Е. В. Кудрявцева,  
составление, 2005

© Петрозаводский государственный университет, 2005

## Тема 1

### Простейшие математические модели в естествознании и популяционной динамике

#### 1.1. Дифференциальные уравнения в естествознании

**1.** Из эксперимента известно, что скорость размножения бактерий при достаточном запасе пищи пропорциональна их количеству. За какое время количество бактерий увеличится в  $m$  раз по сравнению с их начальным количеством?

**2.** Поглощение светового потока тонким слоем воды пропорционально толщине слоя и потоку, падающему на его поверхность. При прохождении через слой толщиной 1 м поглощается  $\frac{1}{4}$  первоначального светового потока. Какая часть светового потока дойдет до глубины  $h$ ?

**3.** Скорость увеличения площади молодого листа виктории-регии<sup>1</sup>, имеющего форму круга, пропорциональна радиусу листа  $R$  и количеству солнечного света  $Q$ , падающего на него. Количество солнечного света пропорционально площади листа и косинусу угла между направлением лучей и вертикалью к листу.

Найдите зависимость между площадью листа  $S$  и временем  $t$ , если в 6 ч утра эта площадь составляла  $1600 \text{ см}^2$ , а в 18 ч того же дня  $2500 \text{ см}^2$ . Принять, что угол  $\alpha$  между направлением луча Солнца и вертикалью в 6 ч утра и в 18 ч равен  $90^\circ$ , а в полдень —  $0^\circ$ .

**4.** Допустим, что при постоянной температуре скорость растворения твердого вещества в жидкости пропорциональна количеству этого вещества, которое еще может раствориться в жидкости до ее насыщения (предполагается, что вещества, входящие в раствор, химически не взаимодействуют и раствор еще далек от насыщения, так как в противном

---

<sup>1</sup> 1 января 1837 года немецкий ботаник Рихард Шомбургк вместе со старшим братом Робертом, известным путешественником, обследовавший по заданию Лондонского географического общества Британскую Гвиану (ныне Республика Гайана), в заводях бассейна Амазонки обнаружил гигантскую кувшинку. В честь взойшедшей полгода спустя на британский престол королевы Виктории она была названа викторией-регией (в переводе с латыни — «Виктория царственная»). Круглые с бортами листья кувшинки достигают в диаметре 2 м и не тонут под грузом 50 кг.

случае линейный закон для скорости раствора неприемлем). Установите зависимость количества растворившегося вещества в растворе от времени и постройте график этой зависимости.

**5.** В результате химической реакции между веществами  $A$  и  $B$  образуется вещество  $C$ . Установите зависимость количества вещества  $C$  от времени, если в момент вступления в реакцию количества веществ  $A$  и  $B$  были равны соответственно  $a$  и  $b$ . Скорость реакции пропорциональна произведению реагирующих масс.

**6.** Вещество  $\gamma$  образуется в результате химической реакции между веществами  $\alpha$  и  $\beta$ . В этой реакции один грамм вещества  $\gamma$  возникает при соединении  $p$  граммов вещества  $\alpha$  и  $q$  граммов вещества  $\beta$  ( $p = 1 - q$ ). Скорость образования вещества  $\gamma$  в любой момент времени  $t$  равна произведению масс веществ  $\alpha$  и  $\beta$ , не вступивших в реакцию.

Какому дифференциальному уравнению будет удовлетворять количество  $x(t)$  вещества  $\gamma$  при  $t > 0$ , если в начальный момент времени  $t = 0$  соединить  $a$  граммов вещества  $\alpha$  и  $b$  граммов вещества  $\beta$ ?

В предположении, что  $\frac{a}{p} > \frac{b}{q}$ , постройте интегральные кривые уравнения. Какое наибольшее количество вещества  $\gamma$  может возникнуть в результате этого эксперимента [52]?

## 1.2. Модель загрязнения воды органическими отходами

Рассматривается система, состоящая из воды и растворенных в ней кислорода и органических отходов [23, 34]. Концентрации растворенного кислорода и органических отходов связаны. Отходы разлагаются под воздействием бактерий, вызывающих реакцию, которая протекает с потреблением кислорода. Концентрация отходов может быть измерена так называемой биохимической потребностью кислорода (БПК), которая представляет собой количество кислорода на единицу объема воды, необходимое для разложения отходов. БПК может измеряться в тех же единицах, что и концентрация кислорода (например, в мг/л).

Обозначим через  $L(t)$  концентрацию отходов (БПК) в момент времени  $t$ . Будем предполагать, что скорость разложения отходов пропорциональна их концентрации при условии, что в воде присутствует достаточное количество кислорода для поддержания процесса. Тогда изменение

концентрации отходов  $L(t)$  описывается уравнением

$$\frac{dL}{dt} = -k_1 L, \quad (1.1)$$

где  $k_1$  – коэффициент потребления кислорода,  $\frac{1}{\text{день}}$ .

Обозначим через  $C_0$  равновесную концентрацию кислорода в воде, которая имеет место при отсутствии отходов, через  $C(t)$  – фактическую концентрацию кислорода в воде. Разность

$$D(t) = C_0 - C(t)$$

определяет дефицит кислорода в воде. Величина дефицита  $D(t)$  может возрастать со временем  $t$  за счет расхода кислорода на окисление отходов. Однако в природе наблюдается и противоположная тенденция уменьшения дефицита за счет поглощения кислорода поверхностью воды. Такой процесс называют *реаэрацией*. Динамика дефицита кислорода описывается уравнением

$$\frac{dD}{dt} = k_1 L - k_2 D, \quad (1.2)$$

где  $k_2$  – коэффициент реаэрации,  $\frac{1}{\text{день}}$ .

К уравнениям (1.1) и (1.2) добавим условия:

$$D(0) = D_0, \quad L(0) = L_0, \quad (1.3)$$

задающие соответственно дефицит кислорода и концентрацию отходов в начальный момент времени  $t = 0$ .

## Задачи и упражнения

**7.** Докажите, что функция  $D(t)$  определяется следующим образом:

$$D(t) = \frac{k_1 L_0}{k_2 - k_1} (e^{-k_1 t} - e^{-k_2 t}) + D_0 e^{-k_2 t}. \quad (1.4)$$

**8.** Пусть  $D_{max}$  – максимальный дефицит кислорода. Покажите, что он равен

$$D_{max} = L_0 \frac{k_1}{k_2} \left[ \frac{k_2}{k_1} \left( 1 - \frac{D_0(k_2 - k_1)}{k_1 L_0} \right) \right]^{\frac{k_1}{k_1 - k_2}}.$$

**9.** Предположим, что по течению реки находится промышленное предприятие, которое загрязняет воду отходами, осуществляя их выброс

в объеме  $L_0$ . Если скорость течения реки равна  $v$ , то легко связать расстояние от предприятия вниз по реке  $x$  со временем  $t$ , прошедшим с момента поступления отходов в реку, поскольку  $x = tv$ . Тогда очевидно, что с помощью формулы (1.4) можно получить зависимость дефицита кислорода в воде от расстояния  $x$  при условии, что ниже по течению реки нет других источников отходов и сохраняются неизменными условия среды и параметры модели  $k_1$  и  $k_2$ .

Если установлено, что максимальный дефицит кислорода в воде не должен превышать некоторого заданного уровня  $D_{lim}$ , то как можно найти предельную величину сброса отходов в реку предприятием?

**10.** Пусть течение реки имеет постоянную реаэрации, равную  $0,4 \frac{1}{\text{день}}$ , а постоянную потребления кислорода  $-0,25 \frac{1}{\text{день}}$ . Какой должна быть максимально допустимая величина БПК в зоне загрязнения, чтобы в любом месте течения дефицит кислорода не превышал  $5 \text{ мг/л}$ ? (Предполагается, что источники загрязнения в верхнем течении реки отсутствуют.)

### 1.3. Простейшие модели популяционной динамики

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

$$\frac{dN}{dt} = f(N) \quad (1.6)$$

с начальным условием

$$N(t_0) = N_0.$$

Решение уравнения (1.6) вида  $N(t) = N^* = const$  для  $\forall t \geq t_0$  называется *стационарным*.

Точку  $N^*$  на фазовой прямой называют *точкой покоя* (или *положением равновесия, стационарным состоянием*). Все точки покоя уравнения (1.6) являются корнями уравнения

$$f(N) = 0. \quad (1.7)$$

**Определение 1.1.** Положение равновесия  $N^*$  уравнения (1.6) *устойчиво по Ляпунову*, если для  $\forall \epsilon > 0$  существует  $\delta > 0$ , такое, что если

$|N(t_0) - N^*| < \delta$ , то  $|N(t) - N^*| < \epsilon$  для  $\forall t \in [t_0; +\infty)$ .

Иначе говоря, положение равновесия устойчиво, если малые отклонения от положения равновесия не выводят систему из его малой окрестности.

**Определение 1.2.** Стационарное состояние  $N^*$  системы (1.6) называется *асимптотически устойчивым*, если оно устойчиво по Ляпунову и  $\lim_{t \rightarrow +\infty} (N(t) - N^*) = 0$ , когда  $|N(t_0) - N^*| < \delta$ , т. е. малые отклонения затухают с течением времени.

Если функция  $f(N)$  непрерывно дифференцируема в точке  $N^*$ , то характер устойчивости точки покоя можно выяснить, построив в ее окрестности соответствующее линеаризованное уравнение. Для этого функцию  $f(N)$  разлагают в ряд Тейлора и оставляют только линейные слагаемые. Линеаризованное уравнение имеет вид

$$\frac{d\xi}{dt} = f'(N^*)\xi,$$

где  $\xi(t) = N(t) - N^*$  – отклонение от положения равновесия в момент времени  $t$ . Устойчивость стационарного состояния  $N^*$  уравнения (1.6) определяется по знаку производной правой части уравнения в точке покоя:

- 1) если  $f'(N^*) < 0$ , то  $N^*$  – асимптотически устойчиво;
- 2) если  $f'(N^*) \geq 0$ , то  $N^*$  – неустойчиво.

Анализируя поведение малых отклонений от положения равновесия, делают вывод о его *локальной устойчивости*. О глобальной устойчивости точки покоя можно говорить лишь в том случае, когда уравнение (1.6) имеет только одну точку покоя и любое его решение через конечный промежуток времени окажется в окрестности точки покоя.

## Задачи и упражнения

---

**11.** Как, зная график функции  $f(N)$ , построить интегральные кривые уравнения (1.6)? Дайте обоснование метода построения.

**12.** Найдите решение уравнения Ферхюльста–Пирла (1838 г., логистическая модель)

$$\frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \alpha N)N, \quad \varepsilon, \alpha - const > 0, \quad (1.8)$$

удовлетворяющее условию

$$N(0) = N_0. \quad (1.9)$$

Постройте интегральные кривые уравнения (1.8). Дайте биологическую интерпретацию модели (1.8)–(1.9). Зная начальную плотность  $N_0$ , причем  $N_0 < \frac{K}{2}$  ( $K = \frac{\epsilon}{\alpha}$  – емкость среды), выясните, в какой момент времени будет наблюдаться максимальный прирост численности популяции.

**Замечание.** Пусть параметр  $K$  – емкость среды, тогда уравнение (1.8) можно записать в виде

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\epsilon N}{K} (K - N). \quad (1.8')$$

**13.** Для некоторой группы населения установлено, что вероятность рождения в единицу времени выражается формулой

$$(0,2 + 0,01N), \quad c^{-1},$$

а вероятность смерти в единицу времени равна

$$0,02N, \quad c^{-1}.$$

Приняв начальную численность населения  $N_0$  равной 5, постройте график решения детерминистического уравнения. Определите установившееся решение.

**14.** Найдите решение уравнения Гомпертца (1825 г.)

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{\epsilon N}{\ln K} \ln \frac{N}{K}, \quad \epsilon > 0, \quad K > 1, \quad (1.10)$$

удовлетворяющее условию (1.9). Постройте интегральные кривые уравнения (1.10) и сравните их поведение с поведением интегральных кривых логистического уравнения (1.8'). Зная начальную плотность  $N_0$ , причем  $N_0 < \frac{K}{e}$  ( $e$  – основание натурального логарифма), выясните, в какой момент времени будет наблюдаться максимальный прирост численности популяции.

**15.** Для заданных значений параметров  $\epsilon$  и  $K$  и при начальном условии  $N(0) = N_0 < \frac{K}{2}$  постройте соответствующие интегральные кривые для уравнений Ферхюльста–Пирла (1.8') и Гомпертца (1.10). Выясните, в каком случае будет наблюдаться более быстрое насыщение в популяции.



**16.** Пусть динамика популяции описывается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = aN(N - L)\frac{K - N}{K}, \quad a > 0, \quad K > L > 0, \quad (1.11)$$

где  $L$  – нижняя критическая плотность популяции (при начальном значении  $N(0) < L$  популяция обречена на вымирание),  $K$  – стационарная плотность, аналогичная емкости среды в логистической модели. Постройте интегральные кривые уравнения (1.11), характеризующие динамику численности популяции.

**17.** Выполните анализ модели динамики численности популяции, которая учитывает два фактора – нижнюю критическую границу численности и самоограничение (самолимитирование) при больших плотностях (модель А. Д. Базыкина [3]):

$$\frac{dN}{dt} = a \cdot \frac{\beta N^2}{\beta + \tau N} - \gamma N - \sigma N^2, \quad a, \beta, \tau, \gamma, \sigma - const > 0.$$

С помощью какого преобразования можно уменьшить размерность области параметров?

#### 1.4. Динамика численности популяции в периодической среде

**18.** Рассмотрим модель Мальтуса, учитывающую нестационарность среды:

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon(t)N(t), \quad N(0) = N_0. \quad (1.12)$$

Пусть коэффициент прироста  $\varepsilon(t)$  является периодической функцией с периодом, равным  $T$  ( $T > 0$ ), т. е.

$$\varepsilon(t + T) = \varepsilon(t), \quad \forall t > 0.$$

Обозначим через  $\bar{\varepsilon}$  среднее значение коэффициента прироста  $\varepsilon(t)$  на промежутке времени длиной  $T$ :

$$\bar{\varepsilon} = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} \varepsilon(\tau) d\tau. \quad (1.13)$$

1) Покажите, что функция

$$\varphi(t) = e^{\int_0^t (\varepsilon(\tau) - \bar{\varepsilon}) d\tau} \quad (1.14)$$

является периодической с периодом  $T$ .

- 2) Выясните, обладает ли решение  $N = N(t)$  уравнения (1.12) свойством периодичности.
- 3) Пусть  $\bar{\varepsilon} = 0$ . Будет ли верным равенство  $\bar{N} = N_0$ , где  $\bar{N}$  – среднее значение численности популяции на промежутке времени длиной  $T$ ?

**19.** Рассмотрим логистическое уравнение

$$\frac{dN}{dt} = (\varepsilon(t) - \alpha(t)N)N \quad (1.15)$$

в случае, когда  $\varepsilon(t)$  и  $\alpha(t)$  – непрерывные положительные функции и

$$\varepsilon(t) = \varepsilon(t + T), \quad \alpha(t) = \alpha(t + T) \quad \text{для } \forall t > 0.$$

- 1) Постройте решение уравнения (1.15), удовлетворяющее начальному условию  $N(0) = N_0$ .
- 2) Запишите полученное решение с помощью функции  $\varphi(t)$ , определяемой выражением (1.14).
- 3) Покажите, что с течением времени кривая численности популяции стремится к некоторой периодической кривой с периодом  $T$ , т. е.

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N(t + T)}{N(t)} = 1.$$

**Указание.** Преобразование выражений можно выполнять, введя вспомогательную функцию

$$\psi(t) = \int_0^t \alpha(\tau) e^{\bar{\varepsilon}\tau} \varphi(\tau) d\tau.$$

### 1.5. Модели эксплуатируемых популяций

**20.** (Задача о «ловле карасей».)<sup>1</sup> Пусть динамика карасей в пруду в отсутствие антропогенного вмешательства описывается с помощью логистического уравнения

$$\frac{dx}{dt} = (1 - x)x,$$

<sup>1</sup> Арнольд В. И. Эволюционные процессы и обыкновенные дифференциальные уравнения // Квант. 1986. № 2. С. 13–20.

где  $x = x(t)$  – численность популяции в пруду в момент времени  $t$  (в условных единицах). Предположим, что идет вылов карасей (например, рыболовецкий кооператив снабжает местный рыбный магазин живой рыбой).

1. Допустим, что скорость отлова постоянна и равна  $c$ . Запишите уравнение отлова. Выполните анализ динамики популяции в зависимости от скорости отлова.
2. Фиксируем вместо абсолютной скорости отлова относительную, т. е. фиксируем отлавливаемую за единицу времени долю  $p$  наличной популяции. Запишите уравнение отлова и выясните, существуют ли значения параметра  $p$ , при которых будет иметь место отлов, обеспечивающий устойчивое получение улова со скоростью  $c = \frac{1}{4}$ .

**21.** Пусть свободное (без эксплуатации) развитие популяции описывается уравнением Ферхюльста–Пирла (1.8'). Если из популяции в дискретные моменты времени (внешнее импульсное воздействие) извлекается некоторое количество биомассы, то динамика эксплуатируемой популяции может быть описана с помощью дифференциального уравнения с импульсами [54]:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\epsilon}{K} N(K - N), \quad \forall t > 0, t \neq \tau_i, \quad (1.17)$$

$$\Delta N(t)|_{t=\tau_i} = N(\tau_i + 0) - N(\tau_i) = I_i, \quad i = 1, 2, \dots, \quad (1.18)$$

где  $\tau_1, \tau_2, \dots (0 < \tau_1 < \tau_2 < \dots)$  – моменты времени, в которые осуществляется мгновенное изъятие (моменты импульсного воздействия), и  $I_i$  – величины извлекаемой биомассы ( $I_i > 0, i = 1, 2, \dots$ ).

Пусть запланировано извлечь из популяции заданное количество биомассы  $I$  путем нескольких последовательных дискретных внешних воздействий. Естественно предположить, что величины биомассы, извлекаемые в каждый момент времени, ограничены снизу, т. е.  $I_0 \leq I_i, i = 1, 2, \dots$ , причем  $0 < I_0 < K$ .

1. Докажите, что точка перегиба графика функции  $N = N(t)$ , которая является решением уравнения (1.8'), удовлетворяющим начальному условию (1.9), когда  $N_0 < \frac{K}{2}$ , имеет координаты

$$\left( \frac{1}{\epsilon} \ln \left( \frac{K}{N_0} - 1 \right); \frac{K}{2} \right).$$

2. Покажите, что время, необходимое на увеличение биомассы с начального значения  $N_0$  до некоторого значения  $N < K$ , равно

$$t(N) = \frac{1}{\epsilon} \ln \left( \frac{K/N_0 - 1}{K/N - 1} \right) \quad \text{для } \forall N \in [N_0; K).$$

3. Покажите, что время на увеличение биомассы на величину  $I \in (0; K)$  равно

$$\psi(N) = \frac{1}{\epsilon} \ln \left( \frac{\frac{K}{N} - 1}{\frac{K}{N+I} - 1} \right) \quad \text{для } \forall N \in (0; K - I).$$

4. Докажите следующие утверждения:

А. Если  $0 < I_1 < K$ ,  $0 < I_2 < K$ , то

$$\frac{(K + I_1)(K + I_2)}{(K - I_1)(K - I_2)} \geq \left( \frac{K + \frac{1}{2}(I_1 + I_2)}{K - \frac{1}{2}(I_1 + I_2)} \right)^2. \quad (1.19)$$

В. Если  $I_i > 0$ ,  $i = \overline{1, n}$  и  $I_1 + I_2 + \dots + I_n < K$ , то

$$\frac{K + I_1 + I_2 + \dots + I_n}{K - I_1 - I_2 - \dots - I_n} \geq \frac{(K + I_1)(K + I_2) \dots (K + I_n)}{(K - I_1)(K - I_2) \dots (K - I_n)}. \quad (1.20)$$

С. Если  $0 < I < mK$  и  $1 \leq m < n$ , то

$$\left( \frac{K + I/m}{K - I/m} \right)^m > \left( \frac{K + I/n}{K - I/n} \right)^n. \quad (1.21)$$

Д. Пусть функция  $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ , такая, что для  $\forall I_1, I_2 \in \mathbb{R}$ :

$$f(I_1) + f(I_2) \geq 2f\left(\frac{I_1 + I_2}{2}\right),$$

тогда для любых натуральных  $n \geq 2$  справедливо неравенство

$$f(I_1) + f(I_2) + \dots + f(I_n) \geq n f\left(\frac{I_1 + I_2 + \dots + I_n}{n}\right), \quad (1.22)$$

где  $I_1, I_2, \dots, I_n \in \mathbb{R}$ .

5. Используя неравенства (1.19)–(1.22), докажите следующие утверждения:

А. Если  $0 \leq I < K$  и  $0 < N < K - I$ , то  $\psi\left(\frac{K-I}{2}\right) \leq \psi(N)$ .

В. Если  $I_i > 0$ ,  $i = \overline{1, n}$  и  $\sum_{i=1}^n I_i = I < K$ , то

$$\psi(N) \geq \sum_{i=1}^n \psi\left(\frac{K - I_i}{2}\right) \quad \text{для } \forall N \in (0; K - I).$$

С. Если  $0 < I_1 < K$  и  $0 < I_2 < K$ , то

$$\psi\left(\frac{K - I_1}{2}\right) + \psi\left(\frac{K - I_2}{2}\right) \geq 2\psi\left(\frac{K - \frac{1}{2}(I_1 + I_2)}{2}\right).$$

Д. Если  $0 < I_0 \leq I_i < K$ ,  $0 < N_i < K - I_i$ ,  $i = \overline{1, m}$

и  $nI_0 \leq I < (n+1)I_0$ , где  $I = \sum_{i=1}^m I_i$ ,  $n \in \mathbb{N}$ , то

$$\sum_{i=1}^m [t(N_i + I_i) - t(N_i)] \geq n \left[ t\left(\frac{K + I/n}{2}\right) - t\left(\frac{K - I/n}{2}\right) \right].$$

6. Пусть выполнены следующие условия:

a)  $0 < I_0 \leq I_i < K$ ,  $i = 1, 2, \dots$ ;

b)  $\sum_i I_i = I$ ,  $I_0 < I$ ;

c)  $nI_0 \leq I < (n+1)I_0$ ,  $n \in \mathbb{Z}^+$ ;

d)  $0 < N_0 < \frac{K}{2}$ .

Докажите, что время на восстановление удаленной биомассы  $I$  путем дискретных изъятий будет минимальным в том случае, когда в моменты времени

$$\tau_i = \frac{1}{\epsilon} \ln \left( \frac{K - N_0}{N_0} \left( \frac{nK + I}{nK - I} \right)^{2i-1} \right), \quad i = \overline{1, n},$$

производится изъятие биомассы в объеме  $\frac{I}{n}$ , где  $n$  – наибольшее целое, меньшее или равное  $\frac{I}{I_0}$ . Покажите, что это время будет равно

$$T = \frac{2n}{\epsilon} \ln \left( \frac{nK + I}{nK - I} \right).$$

**Замечание.** Время на восстановление удаленной биомассы будет равно

$$T = n\Delta\tau, \quad \Delta\tau = t \left( \frac{K + I/n}{2} \right) - t \left( \frac{K - I/n}{2} \right) = \frac{1}{\epsilon} \ln \left( \frac{nK + I}{nK - I} \right)^2.$$

**22.** Рассматривается популяция, свободное развитие которой описывается законом Ферхюльста – Пирла. Коэффициент естественного прироста популяции  $\epsilon = 0,03$ . Емкость среды  $K = 100$ . Начальный объем биомассы  $N_0 = 15$ . Запланировано извлечь из популяции количество биомассы  $I = 50$  путем нескольких последовательных дискретных изъятий в объеме не менее величины  $I_0 = 15$ . Найдите моменты импульсных изъятий и величины изымаемой биомассы в эти моменты времени так, чтобы суммарное время восстановления извлеченной биомассы было минимальным. Постройте график, который описывает изменение численности популяции при найденном режиме эксплуатации.

### 1.6. Модель рыбной популяции. Оптимальный режим эксплуатации

Пусть  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ ,  $\lambda x(t)$  – численность нерестового стада,  $\lambda = const$ ,  $0 \leq \lambda \leq 1$ . Известно, что ежегодный прирост популяции за счет естественного воспроизводства зависит от фонда отложенной на нерестилище икры и вычисляется по формуле Риккера [24]:

$$\alpha \lambda x e^{-\beta x}, \quad \alpha, \beta - const > 0,$$

где  $\alpha e^{-\beta x}$  – плотностно зависимый коэффициент рождаемости.

Будем предполагать, что естественная смертность пропорциональна численности популяции, обозначив через  $c = const > 0$  коэффициент смертности.

При сформулированных предположениях свободное (без эксплуатации) развитие популяции описывается уравнением

$$\frac{dx}{dt} = \alpha \lambda x e^{-\beta x} - cx. \quad (1.23)$$

Пусть численность нерестового стада  $\lambda x$  распределяется с долями  $v$  и  $1 - v$  соответственно для инкубации икры на рыбозаводе и нереста в естественных условиях ( $0 \leq v \leq 1$ ).

Прирост популяции за счет искусственного воспроизводства описывается линейной зависимостью  $\gamma\lambda xv$ , где  $\gamma = \text{const} > 0$  – коэффициент рождаемости в искусственных условиях. Тогда уравнение, описывающее развитие популяции, примет вид

$$\frac{dx}{dt} = \alpha\lambda x(1-v)e^{-\beta x} + \gamma\lambda xv - \lambda xv - cx. \quad (1.24)$$

### Задачи и упражнения

---

**23.** Дайте анализ решений уравнения (1.23) в зависимости от значений параметров модели  $\alpha$ ,  $\lambda$ ,  $\beta$ ,  $c$ , выяснив возможность существования стационарных режимов и характер их устойчивости.

**24.** Выполните анализ решений уравнения (1.24) в зависимости от значений параметров модели  $\alpha$ ,  $\lambda$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $c$ ,  $v$ .

**25.** Будем считать параметр  $v$  функцией времени, т. е.  $v = v(t)$ . Пусть популяция подвергается промыслу с интенсивностью  $u = u(t)$ . С учетом промысла развитие популяции описывается с помощью уравнения

$$\frac{dx}{dt} = \alpha\lambda x(1-v)e^{-\beta x} + \gamma\lambda xv - \lambda xv - cx - u.$$

Требуется среди допустимых управлений:

$$0 \leq v(t) \leq 1, \quad u(t) \geq 0,$$

найти оптимальные в смысле максимума функционала

$$\int_0^T (pu + g\lambda xv) dt,$$

имеющего смысл прибыли.

## Тема 2

### Непрерывная модель динамики возрастной структуры популяции

Рассматривается модель динамики возрастной структуры популяции следующего вида:

$$\frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} + m(\tau, t, N)x(\tau, t) = 0, \quad t > 0, \quad 0 < \tau < \bar{\tau}, \quad (2.1)$$

$$x(0, t) = B(t) = \int_0^{\bar{\tau}} b(\tau, t, N)x(\tau, t) d\tau, \quad t > 0, \quad (2.2)$$

$$N(t) = \int_0^{\bar{\tau}} x(\tau, t) d\tau, \quad t > 0, \quad (2.3)$$

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau), \quad 0 < \tau < \bar{\tau}, \quad (2.4)$$

$$x(\tau, t) = 0 \quad \tau \geq \bar{\tau}, \quad t > 0,$$

где  $x(\tau, t)$  – плотность возрастного распределения, т. е. численность особей возраста  $\tau$  в момент времени  $t$ ;  $b(\tau, t, N)$ ,  $m(\tau, t, N)$  – соответственно коэффициенты рождаемости и смертности;  $B(t)$  – функция полной рождаемости в момент времени  $t$ ;  $N(t)$  – общая численность популяции в момент времени  $t$ ; функция  $\varphi(\tau)$  задает начальное возрастное распределение. Значение  $\bar{\tau}$  задает предельный возраст популяции. Иногда из математических соображений удобнее считать возраст  $\tau$  переменной, изменяющейся от 0 до  $+\infty$ . Это допустимо при соответствующих ограничениях на функции рождаемости и смертности.

#### Задачи и упражнения

**26.** Для случая стационарной среды [13, гл. 8], когда  $m(\tau, t, N) = m(\tau)$  и  $b(\tau, t, N) = b(\tau)$ , считая  $\bar{\tau} = +\infty$ , выполните следующие задания:

1) Покажите, что функцию  $x(\tau, t)$  можно представить в виде

$$x(\tau, t) = \begin{cases} \varphi(\tau - t)e^{-\int_0^t m(\tau-t+\eta) d\eta}, & \tau \geq t; \\ B(t - \tau)e^{-\int_0^\tau m(\eta) d\eta}, & \tau < t. \end{cases}$$



- 2) Покажите, что функция полной рождаемости  $B(t)$  удовлетворяет интегральному уравнению

$$B(t) = \int_0^t K(\tau)B(t - \tau) d\tau + F(t), \quad (2.5)$$

где функции  $K(\tau)$  и  $F(t)$  определяются следующим образом:

$$K(\tau) = b(\tau) \cdot e^{-\int_0^\tau m(\eta) d\eta},$$

$$F(t) = \int_t^\infty b(\tau) \cdot e^{-\int_0^t m(\tau - t + \eta) d\eta} \cdot \varphi(\tau - t) d\tau.$$

- 3) Докажите, что для интегрального уравнения (2.5) соответствующее ему характеристическое уравнение

$$1 - K^*(p) = 0, \quad (2.6)$$

где  $K^*(p)$  – изображение Лапласа функции  $K(\tau)$ , имеет единственный вещественный корень  $p^*$ , а все остальные его корни  $p_k$  комплексные и удовлетворяют условию  $Re p_k < p^*$ . Установите, решением какой системы уравнений являются вещественная и мнимая части комплексных корней характеристического уравнения.

Можно ли утверждать, что если  $p = \alpha + i\beta$  ( $\beta \neq 0$ ) – комплексный корень уравнения (2.6), то и  $p = \alpha - i\beta$  также является корнем уравнения (2.6)?

- 4) Докажите справедливость следующих утверждений:

А. Если  $\int_0^{+\infty} K(\tau) d\tau > 1$ , то  $p^* > 0$ .

В. Если  $\int_0^{+\infty} K(\tau) d\tau = 1$ , то  $p^* = 0$ .

С. Если  $\int_0^{+\infty} K(\tau) d\tau < 1$ , то  $p^* < 0$ .

Зная, что функция  $K(\tau)$  характеризует репродуктивные свойства популяции, дайте интерпретацию утверждений.

- 5) Пусть  $c = \operatorname{res}_{p=p^*} B^*(p)$ , где  $B^*(p) = \frac{F^*(p)}{1-K^*(p)}$ , а  $F^*(p)$  – изображение Лапласа функции  $F(t)$ . Докажите, что  $c > 0$ .
- 6) Постройте решение уравнения (2.5).
- 7) Постройте предельную возрастную функцию, которая описывает возрастное распределение популяции при больших значениях  $t$ .

**27.** Найдите решение  $x(\tau, t)$  задачи (2.1)–(2.4) в случае, когда  $b(\tau) = b = \text{const} > 0$ ,  $m(\tau) = m = \text{const} > 0$ ,  $\varphi(\tau) = \delta(\tau - A)$ , где  $\delta(t)$  – функция Дирака,  $A = \text{const} > 0$ . Каков смысл функции  $\varphi(\tau)$ ? Дайте интерпретацию начального условия. Установите предельную возрастную структуру.

**28.** Определите вид функции  $x(\tau, t)$  в случае, когда смертность в популяции не зависит от возраста и постоянна, а  $b(\tau) = b_0\delta(\tau - \tau_0)$ , где  $b_0, \tau_0$  – положительные константы. Дайте содержательную интерпретацию выражения, задающего функцию  $b(\tau)$ .

**29.** Определите вид функции  $x(\tau, t)$ , если  $m(\tau) = m = \text{const} > 0$ , а

$$b(\tau) = \begin{cases} b_0, & \tau \in [\tau_1, \tau_2]; \\ 0, & \text{иначе.} \end{cases}$$

Как можно интерпретировать выражение, задающее функцию  $b(\tau)$ ?

**30.** Предположим, что функция смертности зависит только от общей численности, т. е.  $m = m(N)$ . Пусть функция  $x(\tau, t)$  является решением задачи (2.1)–(2.4), и пусть  $g(\tau)$  достаточно гладкая функция возраста  $\tau$ , такая, что

$$g(\tau)x(\tau, t) \rightarrow 0 \quad \text{при } \tau \rightarrow +\infty.$$

Докажите, что функционалы

$$G(t) = \int_0^{+\infty} g(\tau)x(\tau, t) d\tau \quad \text{и} \quad H(t) = \int_0^{+\infty} g'(\tau)x(\tau, t) d\tau$$

удовлетворяют дифференциальному уравнению [57]:

$$\frac{dG}{dt} + m(N)G(t) - g(0)B(t) = H(t).$$

**31.** Установите характер поведения функции  $N(t)$  при  $t \rightarrow \infty$  в случае, когда  $b(\tau, t, N) = b_0$  и  $m(\tau, t, N) = m_0 + cN$ , где  $b_0, m_0, c$  – положительные константы.

**32.** Пусть  $b(\tau, t, N) = b_0 \cdot e^{-\alpha\tau}$ ,  $b_0, \alpha - const > 0$ , а  $m(\tau, t, N) = m(N)$ . Докажите, что если  $B(0) = (b_0 - \alpha)N(0)$ , то  $B(t) = (b_0 - \alpha)N(t)$  для любого  $t > 0$ .

**33.** Найдите выражения для функций  $N(t)$ ,  $B(t)$  и  $x(\tau, t)$  для случая, когда  $b(\tau, t, N) = b_0 \cdot e^{-\alpha\tau}$  и  $m(\tau, t, N) = m_0$ , где  $b_0, \alpha, m_0$  – положительные постоянные.

**34.** Пусть  $b(\tau, t, N) = b_0\tau e^{-\alpha\tau}$  и  $m(\tau, t, N) = m_0$ , где  $b_0, \alpha, m_0$  – положительные постоянные. При каком соотношении параметров модели будет наблюдаться рост популяции?

**35.** Постройте систему обыкновенных дифференциальных уравнений, которой удовлетворяют функции полной рождаемости  $B(t)$  и общей численности  $N(t)$  для случая, когда  $b(\tau, t, N) = b_0\tau e^{-\alpha\tau}$  и  $m(\tau, t, N) = m(N)$ .

**36.** Найдите равновесное значение общей численности популяции в случае, когда  $b(\tau, t, N) = b_0 e^{-\alpha\tau}$  и  $m(\tau, t, N) = m_0 + cN$ . Является ли оно устойчивым?

**37.** Пусть  $m(\tau, t, N) = m(N)$ ,  $b(\tau, t, N) = b_0 e^{-\alpha\tau}$ . Покажите, что отношение  $\frac{N(t)}{B(t)}$  не зависит от вида функции  $m(N)$ . Чему оно равно?

**38.** Постройте модель динамики возрастной структуры популяции в нестационарной среде, если в каждый момент времени из популяции извлекается «урожай» особей возраста  $\tau > \tau_1$ , пропорциональный численности особей этого возраста. Для построенной модели выполните следующие задания [42]:

- 1) Постройте уравнение для функции полной рождаемости  $B(t)$ . Какой вид оно будет иметь в случае, когда  $b(\tau, t) = b(\tau)$ ,  $m(\tau, t) = m(\tau)$  и  $t > \tau_1$ ?
- 2) Постройте характеристическое уравнение для случая, когда  $b(\tau) = b_0$ ,  $m(\tau) = m_0$ ,  $\varphi(\tau) = \delta(\tau)$  и  $t > \tau_1$ .

**39.** Постройте модель динамики возрастной структуры с учетом миграции. Определите вид функции  $x(\tau, t)$  в случае, когда  $b(\tau, t) = b(\tau)$  и  $m(\tau, t) = m(\tau)$ .

### Тема 3

## Понятие устойчивого многочлена. Критерий Рауса – Гурвица

Вопрос об устойчивости положения равновесия динамической системы сводится (при весьма общих предположениях) к вопросам о корнях характеристического уравнения линеаризованной системы:

- 1) Лежат ли все корни в левой полуплоскости комплексной плоскости?
- 2) Лежат ли все корни внутри круга единичного радиуса?

Рассматриваемое при этом характеристическое уравнение имеет вид

$$a_0\lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + \dots + a_{n-1}\lambda + a_n = 0. \quad (3.1)$$

Ответ на первый вопрос связан с понятием устойчивого многочлена.

**Определение 3.1.** Многочлен с вещественными коэффициентами  $a_i$ :

$$P_n(\lambda) = a_0\lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + \dots + a_{n-1}\lambda + a_n, \quad a_0 > 0, \quad (3.2)$$

называется *устойчивым*, если все его нули  $\lambda_j$  лежат в левой полуплоскости комплексной плоскости  $\lambda$ , т. е.  $\operatorname{Re}\lambda_j < 0$ ,  $j = \overline{1, n}$ .

Положительность (при  $a_0 > 0$ ) всех коэффициентов многочлена (3.2) является необходимым условием устойчивости многочлена.

**Теорема Стодолы** [32]. *Если многочлен (3.2) с вещественными коэффициентами устойчив, то (при  $a_0 > 0$ ) все его коэффициенты положительны.*

Для многочленов первой и второй степени необходимое условие устойчивости является и достаточным.

**Теорема.** *Многочлен первой и второй степени (с вещественными коэффициентами и при  $a_0 > 0$ ) тогда и только тогда устойчив, когда все его коэффициенты положительны* [32].

Необходимое и достаточное условия отрицательности вещественных частей корней уравнения (3.1) дали Раус и независимо от него Гурвиц.

**Критерий Рауса–Гурвица.** *Для того чтобы все корни уравнения (3.1) имели отрицательные вещественные части, необходимо и*

достаточно, чтобы все главные диагональные миноры матрицы Гурвица

$$G = \begin{pmatrix} a_1 & a_0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & a_0 & \dots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & a_n \end{pmatrix}$$

были положительными.

Матрица Гурвица имеет размерность  $n \times n$  и составляется следующим образом. По главной диагонали располагаются коэффициенты многочлена (3.2) начиная с  $a_1$  до  $a_n$ . Столбцы с нечетными номерами состоят из коэффициентов  $a_i$  с нечетными индексами, столбцы с четными номерами состоят из элементов  $a_i$  с четными индексами, включая  $a_0$ . Все недостающие элементы заполняются нулями.

Главные диагональные миноры матрицы Гурвица вычисляются так:

$$\Delta_1 = a_1, \quad \Delta_2 = \begin{vmatrix} a_1 & a_0 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix}, \quad \Delta_3 = \begin{vmatrix} a_1 & a_0 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ a_5 & a_4 & a_3 \end{vmatrix}, \dots,$$

$$\Delta_n = \begin{vmatrix} a_1 & a_0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & a_0 & \dots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & a_n \end{vmatrix}.$$

Таким образом, условия Рауса – Гурвица принимают вид:

$$\Delta_1 > 0, \quad \Delta_2 > 0, \quad \dots, \quad \Delta_n > 0.$$

Методы исследования многочленов на устойчивость подробно рассматриваются в работах [32, 47].

Известно, что комплексная функция

$$\lambda = \frac{w + 1}{w - 1}$$

отображает внутренность единичного круга плоскости  $\lambda$  на левую полуплоскость плоскости  $w$ . Корням характеристического уравнения (3.1), лежащим внутри единичного круга  $|\lambda| < 1$  (т. е. по модулю меньшим единицы), будут соответствовать корни преобразованного уравнения

$$a_0(w+1)^n + a_1(w+1)^{n-1}(w-1) + \dots + a_n(w-1)^n = 0$$

или

$$b_0w^n + b_1w^{n-1} + \dots + b_n = 0, \quad (3.3)$$

лежащие в левой полуплоскости плоскости  $w$ . Вопрос о расположении корней уравнения (3.3) может быть решен с помощью, например, критерия Рауса–Гурвица.

### Задачи и упражнения

**40.** Исследуйте на устойчивость следующие многочлены:

- 1)  $\lambda^4 + 2\lambda^3 + 3\lambda^2 + 2\lambda + 1$ ;
- 2)  $\lambda^5 + \lambda^4 + 7\lambda^3 + 4\lambda^2 + 10\lambda + 3$ ;
- 3)  $\lambda^5 + 2\lambda^4 + 3\lambda^3 + 2\lambda^2 + \lambda + 1$ .

**41.** При каких значениях  $\alpha \in R$  многочлены будут устойчивыми?

- 1)  $\lambda^3 + \alpha\lambda^2 + 2\lambda + 1$ ;
- 2)  $\lambda^4 + 2\lambda^3 + \lambda^2 + \alpha\lambda + 3$ ;
- 3)  $\lambda^4 + 3\lambda^3 + \alpha\lambda^2 + 2\lambda + 1$ .

**42.** При каких значениях  $\alpha \in R$ ,  $\beta \in R$  будут устойчивыми многочлены?

- 1)  $\lambda^3 + \alpha\lambda^2 + 2\lambda + \beta$ ;
- 2)  $\lambda^3 + \alpha\lambda^2 + \beta\lambda + 3$ ;
- 3)  $\lambda^4 + \alpha\lambda^3 + 2\lambda^2 + \beta\lambda + 1$ .

**43.** Какой вид примут условия Рауса–Гурвица для уравнений с вещественными коэффициентами?

- 1)  $\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0$ ;
- 2)  $\lambda^4 + p\lambda^3 + q\lambda^2 + p\lambda + 1 = 0$ .

**44.** Найдите необходимое и достаточное условие для того, чтобы корни уравнения  $\lambda^2 + a_1\lambda + a_2 = 0$  находились в единичном круге  $|\lambda| < 1$ .

**45.** Выясните, будут ли все корни следующих уравнений находиться в единичном круге  $|\lambda| < 1$ :

- 1)  $11\lambda^4 - 8\lambda^3 + 8\lambda^2 - 4\lambda + 1 = 0$ ;
- 2)  $\lambda^4 + \lambda^3 + \lambda = 0$ ;
- 3)  $7\lambda^4 - 4\lambda^3 + 30\lambda^2 - 4\lambda + 3 = 0$ ;
- 4)  $\lambda^5 - \lambda^2 - 1 = 0$ .

## Тема 4

### Дискретные модели популяционной динамики

#### 4.1. Задача о кроликах. Ряд Фибоначчи. Линейные разностные уравнения с постоянными коэффициентами

Первая дошедшая до нас математическая модель динамики популяции приводится в книге «Трактат о счете» («Liber abaci», 1202 г.), написанной крупнейшим итальянским ученым Леонардо Фибоначчи – Леонардо из Пизы. В этой книге рассматривается следующая задача: «Некто выращивает кроликов в пространстве, со всех сторон обнесенном высокой стеной. Сколько пар кроликов рождается в один год от одной пары, если через месяц пара кроликов производит на свет другую пару, а рожают кролики начиная со 2-го месяца после своего рождения?» Решением задачи является ряд чисел:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, \dots$$

Этот ряд вошел в историю как ряд Фибоначчи, а его члены – как числа Фибоначчи. Ряд описывает численность поколений без учета смертности.

Рекуррентная формула для членов ряда Фибоначчи была записана французским математиком Альбертом Гирером в 1634 году:

$$U_{n+2} = U_{n+1} + U_n, \quad (4.1)$$

где  $n$  – номер члена ряда.

В 1753 г. математик из Глазго Роберт Симпсон заметил, что при увеличении порядкового номера членов ряда отношение последующего члена к предыдущему приближается к числу  $\tau$ , называемому «золотым сечением», равному  $\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \approx 1,6180\dots$

Рекуррентное соотношение (4.1) можно рассматривать и как линейное разностное уравнение 2-го порядка.

*Линейным однородным разностным* уравнением  $n$ -го порядка с постоянными коэффициентами называется уравнение вида

$$a_0 f(t+n) + a_1 f(t+n-1) + a_2 f(t+n-2) + \dots + a_{n-1} f(t+1) + a_n f(t) = 0, \quad (4.2)$$

где  $f(t)$  – неизвестная функция,  $t = 0, 1, 2, \dots$ , и  $a_i$  – действительные коэффициенты,  $i = \overline{0, n}$ .

Если соответствующее характеристическое уравнение

$$a_0 \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + a_2 \lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0 \quad (4.3)$$

имеет простые корни (кратность корней равна единице), то общее решение уравнения (4.2) имеет следующий вид:

$$f(t) = c_1 \lambda_1^t + c_2 \lambda_2^t + \dots + c_n \lambda_n^t, \quad (4.4)$$

где  $\lambda_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  – корни уравнения (4.3),  $c_i$  – произвольные постоянные, которые определяются по заданным условиям:

$$f(0) = f_0, f(1) = f_1, \dots, f(n-1) = f_{n-1}. \quad (4.5)$$

Если среди корней уравнения (4.3) есть кратные корни, то общее решение уравнения (4.2) кроме слагаемых вида  $\lambda^t$ , соответствующих простым корням, содержит слагаемые вида

$$(c_{m,1} + c_{m,2}t + \dots + c_{m,k_m}t^{k_m-1})\lambda_m^t,$$

где  $\lambda_m$  – корень кратности  $k_m$ .

Решение  $f^*(t)$  разностного уравнения (4.2), удовлетворяющее начальным условиям:  $f^*(0) = f_0^*$ ,  $f^*(1) = f_1^*$ ,  $\dots$ ,  $f^*(n-1) = f_{n-1}^*$ , называется *устойчивым*, если для  $\forall \epsilon > 0$  существует  $\delta(\epsilon) > 0$ , такое, что для любого решения  $f(t)$  уравнения (4.2), удовлетворяющего условиям (4.5), если

$$|f_i - f_i^*| < \delta \quad \forall i = 0, 1, \dots, n-1,$$

то

$$|f(t) - f^*(t)| < \epsilon \quad \forall t = 0, 1, \dots \quad (4.6)$$

Если кроме выполнения условия (4.6) выполняется также условие

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} |f(t) - f^*(t)| = 0,$$

то решение  $f^*(t)$  называется *асимптотически устойчивым*.

Для исследования на устойчивость нулевого решения  $f(t) \equiv 0$  уравнения (4.2) применяются следующие правила:



1. Если все корни характеристического уравнения (4.3) по модулю меньше единицы, то решение  $f(t) \equiv 0$  уравнения (4.2) – асимптотически устойчиво.
2. Если хотя бы один корень характеристического уравнения (4.3) по модулю больше единицы, то решение  $f(t) \equiv 0$  неустойчиво.
3. Если характеристическое уравнение имеет простые корни с модулями, равными единице, а остальные корни, если они есть, по модулю меньше единицы, то решение  $f(t) \equiv 0$  устойчиво, но не асимптотически.
4. Если характеристическое уравнение имеет хотя бы один кратный корень с модулем, равным единице, то решение  $f(t) \equiv 0$  неустойчиво.

### Задачи и упражнения

---

**46.** Постройте формулу для чисел Фибоначчи, найдя решение разностного уравнения, удовлетворяющего заданным условиям:

$$N(t+2) = N(t+1) + N(t), \quad t \in \mathbb{Z}^+, \quad (4.7)$$

$$N(0) = 0, \quad N(1) = 1.$$

**47.** Докажите, что решение уравнения (4.7) обладает следующим свойством:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{N(t+1)}{N(t)} = \tau,$$

где  $\tau$  – «золотое сечение».

**48.** Внесите в модель (4.7) уточнение, касающееся смертности, считая, что продолжительность жизни кролика:

- 1) 5 лет;
- 2)  $m$  лет,  $m \in \mathbb{N}$ .

Вычислите количество пар кроликов, которое будет иметься через  $n$  лет,  $n \in \mathbb{N}$ .

**49.** Исследуйте на устойчивость нулевое решение уравнений:

- 1)  $f(t+2) - 2f(t+1) + 5f(t) = 0$ ;
- 2)  $f(t+4) + f(t+3) + f(t) = 0$ ;
- 3)  $7f(t+4) - 4f(t+3) + 30f(t+2) - 4f(t+1) + 3f(t) = 0$ .

**50.** Найдите необходимое и достаточное условие асимптотической устойчивости нулевого решения разностных уравнений:

- 1)  $a_0 f(t+3) + a_1 f(t+2) + a_2 f(t+1) + a_3 f(t) = 0$ ;
- 2)  $f(t+4) + p f(t+3) + q f(t) = 0$ ;
- 3)  $f(t+5) + p f(t) = 0$ .

**51.** Пусть  $m, n \in \mathbb{N}$  и  $m \leq p$ . Установите условия, при выполнении которых существует устойчивое решение вида  $z(t) = c = const$  для  $\forall t > 0$  уравнения

$$z(t+1) = (\gamma + 1)z(t) + (\delta - \gamma)z(t-m) - \delta z(t-p),$$

где  $\gamma, \delta$  – положительные постоянные.

#### 4.2. Модели популяций с неперекрывающимися поколениями

Рассмотрим популяцию, в которой взрослые особи, оставляющие потомство в данном году, редко доживают или никогда не доживают до того, чтобы размножиться в будущем году, как, например, у однолетних растений, мелких грызунов, многих насекомых. Это оказывает влияние на динамику численности такой популяции. При этом мы имеем систему с дискретным временем, и ее динамику естественно описывать разностным уравнением

$$N_{t+1} = F(N_t), \tag{4.8}$$

где  $N_t$  – численность популяции в году  $t$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$ , а функция  $F(N)$  удовлетворяет следующим свойствам:

- 1)  $F(N) > 0$  для  $\forall N > 0$ ;
- 2)  $F(0) = 0$ ;
- 3)  $F(N)$  возрастает в малой окрестности точки  $N = 0$ ;
- 4)  $F(N) \rightarrow k = const \geq 0$  при  $t \rightarrow +\infty$ .

Решением уравнения (4.8) называется числовая последовательность  $\{N_t\}_{t=0,1,2,\dots}$ , члены которой удовлетворяют уравнению (4.8).

Решение уравнения (4.8) вида  $N_t = N^* = const$  для  $\forall t = 0, 1, 2, \dots$  называется *стационарным*, а точка  $N^*$  – *точкой покоя* (или *положением равновесия, стационарной точкой*).

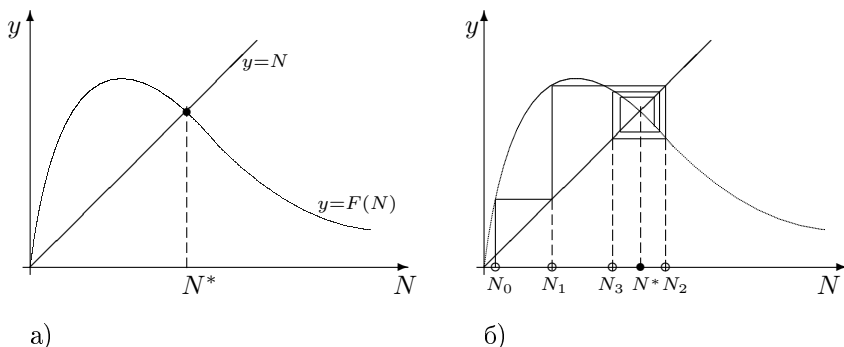


Рис. 4.1. Диаграммы Ламерея:

а) определение положений равновесия; б) определение значений численности популяции в последовательные моменты времени (лестница Ламерея)

Все стационарные точки находятся так, как корни уравнения

$$N = F(N). \quad (4.9)$$

Если функция  $N_t$  является неотрицательной, то имеют смысл только неотрицательные корни уравнения (4.9).

Решение уравнения (4.8) можно наглядно продемонстрировать с помощью диаграммы и лестницы Ламерея (рис. 4.1). Абсциссы точек пересечения биссектрисы первой четверти координатной плоскости  $(N, y)$  определяют равновесные состояния. На рис. 4.1а показан способ нахождения значений  $N_t$  в последовательные моменты времени. Пусть в начальный момент  $t = 0$  имеем  $N = N_0$ , тогда  $F(N_0) = N_1$  задает значение  $N$  в момент времени  $t = 1$ . Величина  $N_1$ , в свою очередь, определяет значение  $F(N_1) = N_2$ . И так далее. На рис. 4.1б приведен пример, когда числовая последовательность – траектория развития популяции – сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания.

Стационарное решение  $N_t = N^*$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$ , называется *устойчивым*, если для  $\forall \epsilon > 0$  существует  $\delta > 0$ , такое, что

$$|N_t - N^*| < \epsilon \text{ для } \forall t \geq 0, \text{ если } |N_0 - N^*| < \delta.$$

Если  $\lim_{t \rightarrow +\infty} (N_t - N^*) = 0$ , когда  $|N_0 - N^*| < \delta$ , то решение  $N_t = N^*$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$ , называют *асимптотически устойчивым*.

В случае когда функция  $F(N)$  является непрерывно дифференцируемой, построив соответствующее линеаризованное уравнение

$$\xi_{t+1} = F'(N^*)\xi_t,$$

где  $\xi_t = N_t - N^*$  – отклонение от положения равновесия в момент времени  $t$ , можно сделать вывод об устойчивости положения равновесия.

Если  $|F'(N^*)| < 1$ , то  $N^*$  – асимптотически устойчивое положение равновесия, причем если  $0 < F'(N^*) < 1$ , то отклонения монотонно затухают, если  $-1 < F'(N^*) < 0$ , то отклонения затухают, а траектория совершает затухающие колебания.

Если  $|F'(N^*)| > 1$ , то  $N^*$  – неустойчиво, причем имеет место монотонное нарастание отклонений, когда  $F'(N^*) > 1$ ; если же  $F'(N^*) < -1$ , то траектория совершает колебания с нарастающей амплитудой.

Если  $|F'(N^*)| = 1$  или  $F'(N^*) = 0$ , то по поведению решения соответствующего линеаризованного уравнения нельзя сделать вывод об устойчивости положения равновесия и требуются дополнительные исследования.

При анализе уравнения (4.8) кроме исследования стационарных решений выясняют наличие и характер устойчивости периодических решений (циклов).

Решение  $\{N_t^*\}_{t=0,1,2,\dots}$  уравнения (4.8), состоящее из конечного набора  $T$  ( $T > 1$ ) значений, повторяющихся в строгой последовательности, т. е. когда:

- 1)  $N_t^* = N_{t+T}^*$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$ ,
- 2)  $N_{t+j}^* \neq N_t^*$ ,  $j = 1, 2, \dots, T - 1$ ,

называют *циклом длины  $T$*  (или  $T$ -точечным циклом, или просто  $T$ -циклом).

Цикл длины  $T$  будем записывать следующим образом:

$$(N_1^{<T>}, N_2^{<T>}, \dots, N_T^{<T>}).$$

Точки  $N_i^{<T>}$ ,  $i = \overline{1, T}$ , образующие цикл, являются решением следую-



2.  $N_{t+1} = \frac{mN_t^2}{N_t^2 + b}$ ,  $m, n - const > 0$ , где параметр  $m$  характеризует воспроизводительную способность вида, а параметр  $b$  определяет внутривидовую конкуренцию при малых численностях.
3.  $N_{t+1} = (1 - \sigma + \mu e^{-cN_t})N_t$ , где  $\sigma - const$ , коэффициент смертности ( $0 < \sigma < 1$ ); параметр  $c$  характеризует экологическую емкость среды ( $c = const > 0$ );  $\mu - const$ , коэффициент рождаемости,  $\mu > 0$ . Численность пополнения, приходящегося на одну взрослую особь, выражается функцией  $\Phi(N, \mu) = \mu e^{-cN}$ .

**53.** Рассматривается модель роста популяции в виде логистического уравнения (параболический закон):

$$N(t+1) = 4AN(t)(1 - N(t)), \quad \text{где } A \in [0; 1].$$

- 1) Определите положения равновесия и исследуйте их на устойчивость.
- 2) Существуют ли среди решений уравнения циклы длины 2?

**54.** Исследуйте на устойчивость положения равновесия уравнения

$$N_{t+1} = \alpha N_t (1 + \delta N_t)^{-\beta}, \quad \alpha, \beta, \delta - const > 0,$$

описывающего динамику численности популяции [36]. На плоскости параметров  $(\alpha, \beta)$  при фиксированном значении параметра  $\delta$  постройте области значений параметров  $\alpha$  и  $\beta$ , при которых наблюдается:

1. гибель популяции;
2. монотонное стремление к ненулевому положению равновесия;
3. затухающие колебания относительно ненулевого положения равновесия.

**55.** Докажите, что в модели Риккера

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{\epsilon(1 - \frac{N_t}{K})}, \quad (4.10)$$

где  $\epsilon, K$  – положительные постоянные, цикл длины 2 существует и является притягивающим, если

$$2 < \epsilon < \epsilon_0 \approx 2,5266\dots$$

**56.** Выясните, при каких значениях параметра  $\epsilon$  в модели Риккера (4.10) существуют трехточечные циклы.

**57.** Выполните анализ модели Морана–Риккера [27]:

$$x_{t+1} = \frac{ax_t}{1 + \gamma x_t} e^{-\frac{bx_t}{1 + \gamma x_t}}, \quad a, b, \gamma - \text{const} > 0. \quad (4.11)$$

При  $\gamma = 0$  уравнение (4.11) – модель Риккера. Установите связь между параметрами уравнений (4.10) и (4.11) при  $\gamma = 0$ .

### 4.3. Классическая модель Лесли

Пусть в популяции выделено  $n$  возрастных групп и вектор-столбец  $X(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))'$  характеризует возрастную структуру популяции в дискретные моменты времени  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Функция  $x_i(t)$  определяет численность особей возраста  $i$  ( $i = \overline{1, n}$ ) в момент времени  $t$ . Модель Лесли, которая описывает динамику возрастной структуры популяции, имеет вид

$$X(t+1) = LX(t), \quad (4.12)$$

где матрица  $L$  – матрица Лесли, имеющая такую структуру:

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Элементы матрицы  $L$  имеют следующий смысл:  $b_i$  – коэффициент рождаемости  $i$ -й возрастной группы,  $b_i \geq 0, i = \overline{1, n}$ ;  $s_i$  – коэффициент выживаемости  $i$ -й возрастной группы,  $0 < s_i \leq 1, i = \overline{1, n-1}, s_n = 0$ .

Возрастное состояние популяции в произвольный момент времени  $t$  определяется следующим образом:

$$X(t) = L^t X(0),$$

где вектор  $X(0)$  характеризует начальное возрастное распределение.

Матрица Лесли является неотрицательной и, если  $b_n \neq 0$ , невырожденной и неразложимой.

Характеристическое уравнение для матрицы Лесли имеет вид

$$\lambda^n - b_1 \lambda^{n-1} - b_2 s_1 \lambda^{n-2} - \dots - b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1} = 0. \quad (4.13)$$

Если матрица  $L$  имеет простую структуру (имеет ровно  $n$  линейно-независимых собственных векторов) и  $n$  различных собственных значений, то общее решение уравнения (4.12) можно записать в виде

$$X(t) = \sum_{i=1}^n c_i \lambda_i^t a^i, \quad (4.14)$$

где  $\lambda_i$  – собственные значения матрицы  $L$ ;  $a^i$  – собственный вектор-столбец, соответствующий собственному значению  $\lambda_i$ ;  $c_i$  – произвольные постоянные, значения которых зависят от начального распределения  $X(0)$ :

$$c = (c_1, c_2, \dots, c_n)' = A^{-1}X(0),$$

где  $A^{-1}$  – матрица, обратная для матрицы  $A = (a^1, a^2, \dots, a^n)$ .

Так как строки обратной матрицы  $A^{-1}$  являются собственными вектор-строками матрицы  $L$ , то

$$c_i = y^i X(0), \quad (4.15)$$

где  $y^i$  – собственный вектор-строка матрицы  $L$ , соответствующий собственному значению  $\lambda_i$ , и такой, что скалярное произведение  $y^i a^i = 1$ .

**Теорема Перрона–Фробениуса** [11]. *Неразложимая неотрицательная матрица  $A$  всегда имеет положительное характеристическое число  $r$ , которое является простым корнем характеристического уравнения. Модули всех других характеристических чисел не превосходят числа  $r$ . «Максимальному» характеристическому числу  $r$  соответствует собственный вектор  $z$  с положительными координатами.*

*Если при этом  $A$  имеет  $h$  характеристических чисел  $\lambda_1 = r, \lambda_2, \dots, \lambda_h$ , по модулю равных  $r$ , то эти числа все различны между собой и являются корнями уравнения  $\lambda^h - r^h = 0$ .*

Матрица  $L$  имеет единственное положительное собственное значение  $\lambda_1 = \lambda_{max}$ . Если остальные собственные значения матрицы  $L$  удовлетворяют строгому неравенству  $|\lambda_i| < \lambda_{max}$  для  $\forall i = \overline{2, n}$ , то матрица  $L$  является *примитивной*.

Решению уравнения (4.12), удовлетворяющему начальному условию  $X(0) = X_0$ , ставится в соответствие *предельная возрастная функция*, которая в случае примитивной матрицы Лесли  $L$  имеет вид

$$\mathcal{L}(t, X_0) = c_1 \lambda_{max}^t a^1 = y^1 X_0 \lambda_{max}^t a^1,$$



а в случае непримитивной матрицы  $L$  – такой:

$$\mathcal{L}(t, X_0) = \sum_{i=1}^k c_i \lambda_i^t a^i = \sum_{i=1}^k y^i X_0 \lambda_i^t a^i,$$

где  $|\lambda_i| = \lambda_{max}$ ,  $i = \overline{1, k}$ .

**Критерий примитивности матрицы** [11]. Матрица  $B = \|b_{i,j}\|_{i,j=\overline{1,n}}$  является примитивной, если наибольший общий делитель чисел

$$n - n_1, n_1 - n_2, \dots, n_{q-1} - n_q$$

равен единице, т. е.

$$\text{НОД}(n - n_1, n_1 - n_2, \dots, n_{q-1} - n_q) = 1,$$

где  $n > n_1 > n_2 > \dots > n_q$  – степени всех ненулевых членов характеристического многочлена матрицы  $B$ .

При больших значениях  $t$  имеет место следующее приближенное равенство:

$$X(t) \approx \mathcal{L}(t, X_0).$$

Асимптотическое поведение решения уравнения (4.12) зависит от  $\lambda_{max}$ :

$$X(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} \begin{cases} +\infty, & \text{если } \lambda_{max} > 1, \\ \mathbf{0}, & \text{если } \lambda_{max} < 1. \end{cases}$$

Если матрица  $L$  – примитивная и  $\lambda_{max} = 1$ , то

$$X(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} c_1 a^1.$$

Если  $L$  – непримитивная матрица и  $\lambda_{max} = 1$ , то уравнение (4.12) имеет периодические решения (циклы) с периодом, равным  $k$ .

Если  $\lambda_{max} = 1$ , то уравнение (4.12) имеет ненулевое стационарное решение

$$X^* = c_1 a^1 = y^1 X(0) a^1,$$

которое описывает равновесное возрастное распределение.

## Задачи и упражнения

**58.** Докажите, что характеристическое уравнение матрицы Лесли имеет вид

$$\lambda^n - b_1 \lambda^{n-1} - b_2 s_1 \lambda^{n-2} - b_3 s_1 s_2 \lambda^{n-3} - \dots - b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1} = 0.$$

**59.** Докажите, что матрица  $L$  является невырожденной и неразложимой, если  $b_n \neq 0$ .

**60.** Докажите, что если матрица Лесли имеет простую структуру, то все ее собственные значения различны.

**61.** Покажите, что собственный вектор-столбец матрицы  $L$ , соответствующий собственному вектору  $\lambda_i$ , может быть найден следующим образом:

$$a^i = \left( 1, \frac{s_1}{\lambda_i}, \frac{s_1 s_2}{\lambda_i^2}, \dots, \frac{s_1 s_2 \dots s_{n-1}}{\lambda_i^{n-1}} \right)'$$

**62.** Докажите, что матрица Лесли  $L$  имеет единственное положительное собственное значение  $\lambda_1 = \lambda_{max}$ , а для всех остальных собственных значений справедливо неравенство  $|\lambda_i| \leq \lambda_{max}$ ,  $i = \overline{2, n}$ .

**63.** Докажите следующее утверждение:

$$R = b_1 + b_2 s_1 + \dots + b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1} < 1 \quad \Rightarrow \quad \lambda_{max} < 1;$$

$$R = 1 \quad \Rightarrow \quad \lambda_{max} = 1;$$

$$R > 1 \quad \Rightarrow \quad \lambda_{max} > 1.$$

**64.** Докажите, что матрица  $L$  является примитивной тогда и только тогда, когда

$$\text{НОД}(n_1, n_2, \dots, n_{k-1}, n_k) = 1,$$

где  $n_i$  ( $i = 1, 2, \dots, k$ ) – номера тех возрастных групп, которые оставляют потомство, т. е.  $b_{n_i} \neq 0$ .

**65.** Докажите, что если матрица  $L$  непримитивная и  $\lambda_{max} = 1$ , то предельная возрастная функция  $\mathcal{L}(t, X_0)$  является периодической с периодом  $k$ , где  $k$  – количество собственных значений матрицы  $L$ , по модулю совпадающих с  $\lambda_{max}$ .

**66.** Обозначим через  $A$  матрицу, составленную из собственных вектор-столбцов матрицы Лесли  $L$ . Докажите, что строки обратной матрицы  $A^{-1}$  являются собственными вектор-строками матрицы  $L$ .

**67.** Докажите, что, зная начальное возрастное распределение  $X(0)$ , коэффициенты  $c_i$  в общем решении (4.14) уравнения (4.12) могут быть найдены по формуле

$$c_i = y^i X(0),$$

где  $y^i$  – собственный вектор-строка, соответствующий собственному значению  $\lambda_i$  матрицы  $L$ , и такой, что  $y^i a^i = 1$ .

**68.** Можно ли утверждать, что в растущей или стационарной популяции численности возрастных групп не возрастают с ростом номера группы, а если же популяция гибнет достаточно быстро, то возможно обратное – численность последующей возрастной группы превосходит численность предыдущей?

**69.** Выполните исследование динамики возрастной структуры популяции, описываемой системой разностных уравнений (модель Лесли). Определите вид вектор-функции  $X(t)$ . Установите предельную возрастную структуру популяции.

$$1) \quad \begin{cases} x_1(t+1) = 1,8 \cdot x_1(t) + x_2(t), \\ x_2(t+1) = 0,4 \cdot x_1(t), \end{cases} \quad X(0) = (10, 10)';$$

$$2) \quad \begin{cases} x_1(t+1) = x_2(t) + 2x_3(t), \\ x_2(t+1) = 0,125 \cdot x_1(t), \\ x_3(t+1) = 0,25 \cdot x_2(t); \end{cases} \quad X = (10, 10, 1)';$$

$$3) \quad \begin{cases} x_1(t+1) = x_2(t) + 4x_3(t), \\ x_2(t+1) = 0,5 \cdot x_1(t), \\ x_3(t+1) = 0,25 \cdot x_2(t), \end{cases} \quad X(0) = (10, 10, 1)'$$

**70.** Предположим, что особи популяции живут три года и оставляют потомство только на второй год жизни. Половина особей первой возрастной группы и треть особей-двухлеток через год переходят в следующую возрастную группу. Особи-двухлетки производят за год 12 новых. Требуется установить предельную возрастную структуру популяции.

**71.** Пусть свободное развитие популяции описывается моделью Лесли с матрицей

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix}.$$

Возможно ли эксплуатировать популяцию на стационарном уровне, выполняя пострепродуктивное изъятие некоторой доли особей только из второй возрастной группы.

**72.** Пусть свободное развитие популяции описывается моделью Лесли

с матрицей

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Определите, какой процент особей каждой возрастной группы можно извлекать после ее репродукции, обеспечивая при этом максимальную стоимость урожая. Стоимость извлекаемых особей из каждой возрастной группы задается вектором  $C$ . Рассмотрите случаи, когда  $C = (1, 1, 1)'$  и  $C = (1, 10, 100)'$ . Сделайте выводы.

**73.** Пусть свободное развитие популяции описывается моделью Лесли с матрицей

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 2 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Предполагается стационарный режим эксплуатации популяции путем пострепродуктивного изъятия некоторой доли особей только из второй и третьей возрастных групп. Стоимости изымаемых особей для этих возрастных групп равны соответственно 6 и 4 условным единицам. Определите величины изъятия, обеспечивающие максимальную стоимость урожая.

#### 4.5. Обобщенная модель Лесли

Классическая модель Лесли (4.12) предполагает постоянство коэффициентов рождаемости и выживаемости независимо от плотности популяции или численности отдельных возрастных групп. Такой подход не всегда оправдан. Гораздо более частой является ситуация, когда внутривозрастные связи существенно зависят от размеров возрастных групп. Рассмотрим обобщенную модель Лесли, которую в матричном виде можно записать так:

$$X(t+1) = L(X(t)) \cdot X(t), \quad (4.16)$$

где элементы матрицы  $L$  являются функциями вектора численностей

$X(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))'$ :

$$L(X) = \begin{pmatrix} b_1(X) & b_2(X) & \dots & b_{n-1}(X) & b_n(X) \\ s_1(X) & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2(X) & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{n-1}(X) & 0 \end{pmatrix}.$$

Будем предполагать, что функции  $b_i(X)$  и  $s_i(X)$  – непрерывно дифференцируемые и

$$b_i(X) \geq 0, \quad i = \overline{1, n}, \quad 0 < s_i(X) \leq 1, \quad i = \overline{1, n-1}, \quad s_n(X) = 0.$$

Решение уравнения (4.16) вида  $X(t) = X^* = const \forall t$  называется *стационарным* или *равновесием*. Равновесия  $X^*$  в модели (4.16) определяются решениями уравнения

$$X^* = L(X^*)X^*. \quad (4.17)$$

Уравнение (4.17) имеет ненулевое решение, если существует неотрицательный вектор  $X^*$ , такой, что

$$\begin{aligned} & b_1(X^*) + b_2(X^*)s_1(X^*) + b_3(X^*)s_1(X^*)s_2(X^*) + \dots \\ & \dots + b_n(X^*)s_1(X^*) \dots s_{n-1}(X^*) = 1. \end{aligned} \quad (4.18)$$

Уравнение (4.18) может иметь и не одно решение. Так как функции  $b_i$  и  $s_i$  предполагаются непрерывно дифференцируемыми, то для анализа устойчивости положения равновесия можно применить метод линеаризации. Функции, составляющие вектор правой части уравнения (4.16), разлагаются в окрестности исследуемого положения равновесия  $X^*$  в ряд Тейлора, сохраняя только линейные слагаемые. Линеаризованное уравнение имеет вид

$$\epsilon(t+1) = \tilde{L} \cdot \epsilon(t), \quad (4.19)$$

где  $\epsilon(t) = X(t) - X^*$ , а элементы матрицы  $\tilde{L}$  вычисляются следующим образом:

$$\tilde{L}_{ij} = \frac{\partial}{\partial x_j} \left( \sum_{k=1}^n L_{ij}(X) x_k(t) \right) \Big|_{X=X^*}.$$

Решение уравнения (4.19) можно записать в виде

$$\epsilon(t) = \tilde{L}^t \cdot \epsilon(0),$$

где  $\epsilon(0)$  – вектор-столбец, который характеризует начальное отклонение от равновесия  $X^*$ .

Об устойчивости равновесия  $X^*$  можно судить по спектру собственных значений матрицы  $\tilde{L}$ . Если все собственные значения матрицы  $\tilde{L}$  по модулю меньше единицы, то положение равновесия  $X^*$  будет асимптотически устойчивым.

Методы исследования на устойчивость решений систем разностных уравнений рассмотрены в работе [47].

### Задачи и упражнения

**74.** Покажите, что если элементы матрицы Лесли зависят от общей численности популяции  $N(t) = \sum_{i=1}^n x_i(t)$ , т. е.  $L = L(N)$ , то в обобщенной модели Лесли вида

$$X(t+1) = L(N)X(t)$$

существуют ненулевые положения равновесия  $X^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)'$ , если уравнение

$$b_1(N) + b_2(N)s_1(N) + b_3(N)s_1(N)s_2(N) + \dots + b_n(N)s_1(N) \dots s_{n-1}(N) = 1$$

имеет неотрицательные корни  $N = N^*$ , каждый из которых определяет равновесную общую численность в популяции

$$N^* = \sum_{i=1}^n x_i^*.$$

Как, зная  $N^*$ , найти координаты положения равновесия  $X^*$ ?

**75.** Исследуйте на устойчивость равновесное возрастное распределение популяции, динамика которой описывается с помощью обобщенной модели Лесли

$$\begin{cases} x_1(t+1) = 2e^{-\frac{1}{2}N(t)} \cdot (x_2(t) + 2x_3(t)), \\ x_2(t+1) = \frac{1}{2}e^{-\frac{1}{4}N(t)} \cdot x_1(t), \\ x_3(t+1) = \frac{1}{4}e^{-\frac{1}{4}N(t)} \cdot x_2(t). \end{cases}$$

**76.** Пусть динамика возрастной структуры популяции с плотностнозависимыми коэффициентами рождаемости и выживаемости описывается

обобщенной моделью Лесли вида

$$\begin{aligned}x_1(t+1) &= \sum_{i=1}^n b_i e^{-\alpha N(t)} x_i(t), \\x_i(t+1) &= s_{i-1} e^{-\alpha N(t)} x_{i-1}(t), \quad i = 2, 3, \dots, n; \\N(t) &= \sum_{i=1}^n x_i(t), \\b_i \geq 0, i &= 1, 2, \dots, n, \quad 0 < s_i \leq 1, \quad i = 1, 2, \dots, n-1.\end{aligned}$$

1. При каком условии популяция имеет ненулевое положение равновесия? Найдите его координаты.
2. Пусть  $X^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)'$  – вектор, описывающий равновесное возрастное распределение,  $N^* = \sum_{i=1}^n x_i^*$  – равновесная общая численность.

Докажите, что  $N^* = \frac{\ln \lambda^*}{\alpha}$ , где  $\lambda^*$  – максимальное собственное значение матрицы  $L$ :

$$\begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

#### 4.5. Модели динамики численности многовозрастной популяции

Если для описания динамики возрастной структуры популяции используются нелинейные разностные уравнения, то модель в общем виде можно записать следующим образом:

$$X(t+1) = F(X(t)), \quad (4.20)$$

где  $F(X) = (f_1(X), f_2(X), \dots, f_n(X))'$  – вектор-функция, функция  $f_i(X(t))$  определяет численность  $i$ -й возрастной группы в момент времени  $t+1$  по возрастному распределению  $X(t)$  в момент времени  $t$ ,  $i = \overline{1, n}$ . Предполагается, что в популяции выделено  $n$  возрастных групп.

Положения равновесия  $X^*$  в модели (4.20) можно найти, решив уравнение

$$X^* = F(X^*).$$

Если функции  $f_i(X)$  являются непрерывно дифференцируемыми, то анализ устойчивости найденных положений равновесия  $X^* \geq 0$  можно провести с помощью метода линеаризации, так же как и для обобщенной модели Лесли.

### Задачи и упражнения

**77.** Рассмотрим популяцию, в которой выделено три возрастные группы. Численности этих групп в  $t$ -м году обозначим соответственно через  $x(t)$ ,  $y(t)$ ,  $z(t)$ . Пусть динамика численности популяции описывается системой [43]:

$$\begin{cases} x(t+1) = \alpha_1 y(t) + \alpha_2 z(t), \\ y(t+1) = \beta_1(x(t) - \gamma x^2(t)), \\ z(t+1) = \beta_2 y(t) + \beta_3 z(t), \end{cases} \quad (4.21)$$

где  $\beta_1$  – коэффициент выживаемости особей первой возрастной группы в случае малой ее численности;  $\beta_2$  – коэффициент выживаемости особей второй возрастной группы до перехода их в третью;  $\beta_3$  – коэффициент выживаемости особей третьей возрастной группы;  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  – коэффициенты, характеризующие воспроизводительную способность второй и третьей возрастных групп соответственно. Предполагается, что все параметры модели являются постоянными и принимают положительные значения. Естественным является ограничение на множество значений параметров  $\beta_i$ :

$$0 \leq \beta_i \leq 1, \quad i = \overline{1, 3}.$$

Будем считать, что если хотя бы для одной из возрастных групп модели численность обращается в нуль или становится отрицательной, то система вырождается.

Выполните следующие задания:

1. Найдите положения равновесия системы (4.21).
2. Установите условия невырождения системы (4.21) (условия неустойчивости нулевого положения равновесия) для случаев, когда:
  - а)  $\alpha_1 = 0$ ,
  - б)  $\alpha_2 = 0$ .

**78.** Рассмотрим популяцию каннибалов, в которой выделены две возрастные группы. Введем следующие обозначения:  $x(t)$  – численность



старшей возрастной группы в  $t$ -м году;  $y(t)$  – численность младшей возрастной группы (пища для старших) в  $t$ -м году.

Динамика развития популяции описывается системой разностных уравнений [48]:

$$\begin{cases} x(t+1) = x(t)(\alpha + \beta y(t)) + \gamma y(t), \\ y(t+1) = f(x(t)) - x(t)(\rho + \sigma y(t)) + \delta y(t), \end{cases} \quad (4.22)$$

где  $\alpha + \beta x(t)$  – коэффициент выживаемости для старшей возрастной группы;  $\gamma$  – доля особей младшей возрастной группы, переходящих в старшую;  $y(t)(\rho + \sigma y(t))$  – количество особей младшей группы, изъятых хищником в качестве пищи;  $\delta$  – доля младших особей, остающихся младшими на следующий год;  $f(x)$  – функция воспроизводства, связывающая численность родителей и численность потомства, например:  $f(x) = Axe^{-bx}$  или  $f(x) = Ax(b - x)$ .

Предполагается, что параметры в системе (4.22) являются постоянными и удовлетворяют следующим условиям:

$$\alpha, \gamma, \delta > 0, \quad \gamma + \delta < 1,$$

а для функции  $f(x)$  справедливо равенство  $f(0) = 0$ .

Выполните следующие задания:

1. Найдите положения равновесия системы (4.22).
2. Установите условия невырождения популяции (т. е. определите, при каких значениях параметров системы (4.22) нулевое положение равновесия не является устойчивым).

## Тема 5

### Непрерывные модели многовидовых экосистем

Рассмотрим модели многовидовых экосистем в виде автономной системы дифференциальных уравнений:

$$\frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, N_2, \dots, N_n), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (5.1)$$

или в векторной записи

$$\frac{dN}{dt} = f(N), \quad N = (N_1, N_2, \dots, N_n). \quad (5.2)$$

Пусть  $f_i$  и  $\frac{\partial f_i}{\partial N_k}$  непрерывны для  $\forall t \in [t_0; +\infty)$ ,  $i, k = 1, 2, \dots, n$ .

Решение  $N = \tilde{N}(t)$  системы (5.2) называется *устойчивым по Ляпунову*, если для любого  $\epsilon > 0$  существует такое  $\delta > 0$ , что для всякого решения  $N(t)$  системы (5.2), начальное значение которого удовлетворяет неравенству

$$\|N(t_0) - \tilde{N}(t_0)\| < \delta, \quad (5.3)$$

при всех  $t \geq t_0$  выполняется неравенство

$$\|N(t) - \tilde{N}(t)\| < \epsilon.$$

Решение  $\tilde{N}(t)$  называется *асимптотически устойчивым*, если оно устойчиво по Ляпунову и, кроме того, все решения с достаточно близкими начальными условиями неограниченно приближаются к  $\tilde{N}(t)$  при  $t \rightarrow +\infty$ , т. е. из неравенства (5.3) следует  $\|N(t) - \tilde{N}(t)\| \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow +\infty$ .

Вопрос об устойчивости данного решения  $N = \tilde{N}(t)$  системы (5.2) сводится к вопросу об устойчивости нулевого решения  $x(t) \equiv 0$  другой системы, получаемой из уравнения (5.2) заменой искомой функции  $N(t) - \tilde{N}(t) = x(t)$ :

$$\frac{dx}{dt} = F(x), \quad (5.4)$$

где  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ ,  $F(x) = (F_1(x), \dots, F_n(x))$ ,  $F(x) = f(x(t) + \tilde{N}(t)) - f(\tilde{N}(t))$ .

**Исследование на устойчивость по первому приближению.**

Пусть  $x_i(t) \equiv 0$  ( $i = \overline{1, n}$ ) – решение системы (5.4). Чтобы исследовать его на устойчивость, надо выделить из функций  $F_i(x)$  линейную часть вблизи точки  $x_1 = x_2 = \dots = x_n = 0$ , например, по формуле Тейлора. В результате будет построена система

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^n \frac{\partial F_i(x)}{\partial x_j} \Big|_{x=0} x_j + \psi_i(x), \quad i = \overline{1, n}, \quad (5.5)$$

которую при выполнении некоторых условий относительно функций в правой части системы (5.4) можно изучить с помощью следующей теоремы.

**Теорема Ляпунова.** *Рассмотрим систему*

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j + \psi_i(x), \quad i = \overline{1, n}, \quad (5.6)$$

где  $a_{i,j}$  – постоянные, а  $\psi_i$  – бесконечно малые выше первого порядка, точнее, при  $|x| < \epsilon_0$

$$|\psi_i(x)| \leq \gamma(x)|x|, \quad i = \overline{1, n}, \quad \gamma(x) \rightarrow 0 \text{ при } |x| \rightarrow 0,$$

где  $|x| = \sqrt{|x_1|^2 + \dots + |x_n|^2}$ .

Тогда если все собственные значения матрицы  $(a_{ij})$ ,  $i, j = \overline{1, n}$ , имеют отрицательные вещественные части, то нулевое решение системы асимптотически устойчиво, если же хоть одно собственное значение имеет положительную вещественную часть, то нулевое решение неустойчиво.

Систему вида

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^n \frac{\partial F_i(x)}{\partial x_j} \Big|_{x=0} x_j, \quad i = \overline{1, n}, \quad (5.7)$$

по отношению к системе (5.4) будем называть соответствующей *линеаризованной*.

При исследовании динамических систем большой интерес представляют стационарные решения, которым в фазовом пространстве соответствуют положения равновесия. Система (5.1) имеет стационарные решения  $N(t) = N^* = (N_1^*, \dots, N_n^*) = \text{const}$ , если существуют решения системы уравнений

$$f_i(N) = 0, \quad i = \overline{1, n}. \quad (5.8)$$

Для исследования на устойчивость найденных положений равновесия можно применить метод линеаризации, построив соответствующую линеаризованную систему в окрестности положения равновесия  $N^*$ :

$$\frac{d\xi_i}{dt} = \sum_{j=1}^n \left. \frac{\partial f_i(N)}{\partial N_j} \right|_{N=N^*} \xi_j, \quad i = \overline{1, n}, \quad (5.9)$$

где  $\xi_i = N_i - N_i^*$ ,  $i = \overline{1, n}$  – отклонение от положения равновесия. В случае когда функции  $f_i(N)$  непрерывно дифференцируемы, условия теоремы Ляпунова относительно функций в правой части системы выполнены и, следовательно, устойчивость положения равновесия определяется знаком вещественных частей собственных чисел матрицы системы (5.9).

О понятиях фазового пространства и фазовой плоскости, о классификации точек покоя (положений равновесия) и приемах построения фазового портрета автономной системы (5.1) см. следующие работы: [31, гл. 4], [45, гл. 5], [51, гл. 4], [8, гл. 6], [21, гл. 2], [52].

### 5.1. Модели конкурентного взаимодействия двух видов

Рассмотрим сообщество двух видов, конкурирующих за общий ресурс. Под конкурентным сообществом будем понимать такое сообщество, в котором увеличение численности одного вида приводит к уменьшению численности другого. Пусть функции  $N_1(t)$  и  $N_2(t)$  характеризуют численность первого и второго вида соответственно. В общем виде модель, которая описывает динамику такого сообщества, можно записать следующим образом:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = F_1(N_1, N_2) \cdot N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} = F_2(N_1, N_2) \cdot N_2, \end{cases} \quad (5.10)$$

где функции  $F_1(N_1, N_2)$  и  $F_2(N_1, N_2)$  – коэффициенты прироста первого вида и второго вида соответственно, такие, что

$$\frac{\partial F_1(N_1, N_2)}{\partial N_2} < 0 \quad \text{и} \quad \frac{\partial F_2(N_1, N_2)}{\partial N_1} < 0. \quad (5.11)$$

Если в модели (5.10) учитывается и внутривидовая конкуренция, то функции  $F_1$  и  $F_2$ , кроме того, удовлетворяют условиям:

$$\frac{\partial F_1(N_1, N_2)}{\partial N_1} < 0 \quad \text{и} \quad \frac{\partial F_2(N_1, N_2)}{\partial N_2} < 0. \quad (5.12)$$

## Задачи и упражнения

**79.** Исследуйте характер неподвижных точек модели, описывающей конкуренцию видов:

$$\frac{dN_1}{dt} = (2 - N_1 - 2N_2)N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = (2 - 2N_1 - N_2)N_2.$$

Укажите их положение, найдите изоклины  $\frac{dN_1}{dt} = 0$ ,  $\frac{dN_2}{dt} = 0$  на плоскости  $N_1, N_2$ . Найдите главные направления в неподвижных точках. Нарисуйте фазовый портрет системы и дайте ему интерпретацию в терминах поведения видов.

**80.** Исследуйте поведение особых точек системы, описывающей конкуренцию видов:

$$\frac{dN_1}{dt} = (1 - N_1 - N_2)N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = (\nu - N_2 - 4\nu^2 N_1)x_2,$$

при изменении параметра  $\nu$  для всех  $\nu > 0$ . Покажите, что число и характер неподвижных точек меняются при  $\nu = \frac{1}{4}$  и  $\nu = 1$ . Нарисуйте типичные фазовые портреты для  $\nu$  в интервалах  $(0; \frac{1}{4})$ ,  $(\frac{1}{4}; 1)$  и  $(1; +\infty)$ .

**81.** Рассмотрим сообщество, состоящее из двух конкурирующих видов-близнецов (видов, совершенно равноправных в конкурирующем сообществе). Введем следующие обозначения:

- $x(t)$  – численность 1-го вида;
- $y(t)$  – численность 2-го вида;
- $\epsilon$  – коэффициент воспроизводства;
- $\alpha$  – коэффициент внутривидовой конкуренции;
- $\beta$  – коэффициент межвидовой конкуренции;
- $\epsilon, \alpha, \beta$  – const  $> 0$ .

Динамика такого сообщества описывается системой [46]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \epsilon x - \alpha x^2 - \beta xy, \\ \frac{dy}{dt} = \epsilon y - \alpha y^2 - \beta xy. \end{cases}$$

Исследуйте положения равновесия системы на устойчивость. Постройте параметрический и фазовые портреты системы.

**82.** Рассмотрим сообщество, состоящее из двух конкурирующих видов. Введем следующие обозначения:

- $x(t)$  – численность 1-го вида;  
 $y(t)$  – численность 2-го вида;  
 $\epsilon_1, \epsilon_2$  – коэффициенты воспроизводства видов;  
 $\alpha_1, \alpha_2$  – коэффициенты внутривидовой конкуренции;  
 $\beta_1, \beta_2$  – коэффициенты межвидовой конкуренции;  
 $\epsilon_i, \alpha_i, \beta_i$  –  $\text{const} > 0, i = 1, 2$ .

Пусть динамика сообщества описывается системой [36]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \epsilon_1 x - \alpha_1 x^2 - \beta_1 xy, \\ \frac{dy}{dt} = \epsilon_2 y - \alpha_2 y^2 - \beta_2 xy. \end{cases}$$

Выполните следующие задания:

1. С помощью какого преобразования можно уменьшить размерность области параметров?
2. Найдите все положения равновесия системы и исследуйте их на устойчивость.
3. Постройте фазовые портреты системы.

## 5.2. Модели «хищник – жертва»

Рассмотрим сообщество, состоящее из двух видов, один из которых является жертвой, второй – хищником, питающимся только жертвой. Пусть  $N_1(1), N_2(t)$  – численности популяций жертвы и хищника соответственно. В самом общем виде дифференциальную модель, которая описывает динамику сообщества «хищник – жертва», можно записать так же, как и модель конкурентного сообщества (5.10). Но в ней коэффициент прироста жертвы  $F_1(N_1, N_2)$  убывает с возрастанием численности хищника, а коэффициент прироста хищника, наоборот, растет с ростом числа жертв, меняя свой знак с отрицательных значений (когда нечем питаться) на положительные, т. е.

$$\frac{\partial F_1}{\partial N_2} < 0, \quad \frac{\partial F_2}{\partial N_1} > 0, \quad F_2(0, N_2) < 0 < F_2(+\infty, N_2).$$

Если в модели учитывается внутривидовая конкуренция, то коэффициенты прироста  $F_1$  и  $F_2$  удовлетворяют условиям (5.12).

### Задачи и упражнения

**83.** Пусть  $(N_1(t), N_2(t))$  – периодическое решение уравнений типа «хищник – жертва» (модель Лотки – Вольтерры):

$$\frac{dN_1}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2)N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = (-\epsilon_2 + \gamma_2 N_1)N_2,$$

где  $\epsilon_i, \gamma_i$  – положительные постоянные,  $i = 1, 2$ . Определим среднее значение  $\bar{N}_i$  функции  $N_i(t)$  как

$$\bar{N}_i = \frac{1}{T} \int_0^T N_i(t) dt,$$

где  $T$  – период колебаний. Покажите, что

$$\bar{N}_1 = \frac{\epsilon_2}{\gamma_2}, \quad \bar{N}_2 = \frac{\epsilon_1}{\gamma_1}.$$

Предположим, что динамические уравнения модифицированы, т. е. добавлены члены  $-\alpha_i N_i$ , ( $\alpha_i > 0$ ), соответствующие изъятию части популяции («сбору урожая»):

$$\frac{dN_1}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2)N_1 - \alpha_1 N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = (-\epsilon_2 + \gamma_2 N_1)N_2 - \alpha_2 N_2.$$

Такая модификация возникает, например, при описании влияния рыболовства на популяции рыб или инсектицидов при изучении популяции насекомых.

Какое влияние добавленные в уравнения члены оказывают на средние значения  $\bar{N}_1$  и  $\bar{N}_2$ ?

**84.** Покажите, что период колебаний  $T$  может быть найден по формуле [20]:

$$T = \int_0^{2\pi} \frac{d\varphi}{\gamma_2 \cos^2 \varphi \left( \frac{\epsilon_1}{\gamma_1} + \rho \sin \varphi \right) + \gamma_1 \sin^2 \varphi \left( \frac{\epsilon_2}{\gamma_2} + \rho \cos \varphi \right)},$$

где  $\rho, \varphi$  – полярные координаты точки траектории при условии, что начало системы координат совмещено с ненулевым положением равновесия  $\left( \frac{\epsilon_2}{\gamma_2}, \frac{\epsilon_1}{\gamma_1} \right)$ .

**85.** Установите приближенную форму фазовых траекторий классической модели Лотки–Вольтерры и период колебаний вблизи ненулевого положения равновесия.

**86.** Экологическая система «хищник–жертва» находится в равновесии при численности хищников, равной 100 000, и жертв, равной 75 000. Предположим, что необходимо произвести отстрел хищников для заготовок продуктов питания и, кроме того, желательно обеспечить максимальные поставки продуктов питания. Для этого немедленно производится отстрел 50 000 хищников без изменения численности жертв. Через некоторое время обнаруживается, что численность хищников и жертв возросла до 80 000 и 112 500 соответственно. Какое максимальное число жертв можно ожидать, если известно, что свободное развитие системы описывается моделью Лотки–Вольтерры? Если бы возникла необходимость в кратчайший срок увеличить численность хищников до  $10^6$ , то как следовало бы поступить при равновесных численностях [34]?

**87.** Рассмотрим математическую модель «хищник–жертва» вида

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\epsilon_1 - \alpha_1 N_1 - \gamma_1 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\epsilon_2 + \gamma_2 N_1), \end{cases} \quad (5.13)$$

которая описывает динамику сообщества «хищник–жертва» с саморегуляцией в популяции жертвы [20], где  $N_1(t)$  – численность жертвы,  $N_2(t)$  – численность хищника;  $\epsilon_1$  – коэффициент естественного прироста жертвы при малой ее численности в отсутствие хищника;  $\epsilon_2$  – коэффициент смертности хищника в отсутствие жертвы;  $\alpha_1$  – коэффициент внутривидовой борьбы в популяции жертвы;  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$  – коэффициенты истребления и переработки хищником биомассы жертвы. Предполагается, что все параметры модели являются постоянными и принимают положительные значения.

С помощью замены

$$N_1 = k_1 x, \quad N_2 = k_2 y, \quad t = k_3 \tau \quad (5.14)$$

система (5.13) может быть приведена к виду

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = x(E - A \cdot x - y), \\ \frac{dy}{d\tau} = y(-1 + x). \end{cases} \quad (5.15)$$

Выполните следующие задания:



1. Найдите коэффициенты  $k_i$ ,  $i = \overline{1, 3}$ , преобразования (5.14).
  2. Установите связь параметров  $A$  и  $E$  системы (5.15) с параметрами системы (5.13).
  3. Найдите положения равновесия системы (5.15).
  4. Исследуйте на устойчивость положения равновесия системы (5.15).
  5. Постройте параметрический портрет системы (5.15) на плоскости параметров  $(A, E)$  и соответствующие фазовые портреты.
- 88.** Для модели «хищник – жертва» с «логистической поправкой»:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(1 - x_2 - \alpha x_1), \quad \frac{dx_2}{dt} = -x_2(1 - x_1 + \alpha x_2), \quad 0 \leq \alpha < 1,$$

покажите, что нетривиальная неподвижная точка, которая является центром при  $\alpha = 0$ , при  $0 < \alpha < 1$  переходит в устойчивый фокус. Нарисуйте фазовый портрет системы.

**89.** (Модель Костицына.) Исследуйте на устойчивость положения равновесия модели «хищник – жертва» вида:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\epsilon_1 - \alpha_1 N_1 - \delta_1 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\epsilon_2 - \alpha_2 N_2 + \delta_2 N_1), \end{cases}$$

где  $N_1(t)$  и  $N_2(t)$  – численности жертвы и хищника соответственно. Параметры модели  $\epsilon_i, \alpha_i, \delta_i - const > 0$ ,  $i = 1, 2$ . Возможно ли уменьшение размерности области значений параметров?

**90.** Рассмотрим модель биологического сообщества «хищник – жертва», учитывающую существование нижней критической плотности популяции жертвы, вида [4]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax(x - L)\frac{K - x}{K} - \gamma xy, \\ \frac{dy}{dt} = -\epsilon y + k\gamma xy, \end{cases} \quad (5.16)$$

где  $x(t)$  – плотность популяции жертвы;  $y(t)$  – плотность популяции хищника;  $K, L$  – верхняя и нижняя критические плотности популяции жертвы соответственно ( $K, L - const$  и  $K > L > 0$ );  $k$  ( $k < 1$ ) – коэффициент переработки биомассы жертвы в биомассу хищника. Параметры модели  $a, \gamma, \epsilon$  являются положительными постоянными.

1. Найдите коэффициенты линейного преобразования переменных:

$$x = k_1 u, \quad y = k_2 v, \quad t = k_3 \tau,$$

с помощью которого система (5.16) может быть приведена к виду

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(u-l)(1-u) - uv, \\ \frac{dv}{d\tau} = -A(m-u)v. \end{cases} \quad (5.17)$$

2. Постройте интегральные кривые (траектории), описывающие динамику плотности популяции жертвы в отсутствие хищника.
3. Исследуйте на устойчивость положения равновесия системы (5.17).
4. Постройте параметрический и фазовые портреты системы.

**91.** Рассмотрим математическую модель «хищник – жертва» вида [28]:

$$\begin{cases} \frac{N_1}{dt} = \epsilon_1 N_1 - \alpha_1 N_1^2 - \frac{\gamma_1 N_1 N_2}{1 + \rho N_1}, \\ \frac{dN_2}{dt} = m - \frac{b N_2}{1 + \lambda N_1}, \end{cases} \quad (5.18)$$

учитывающую эффекты насыщения и миграции в популяции хищника, где  $N_1(t), N_2(t)$  – численности популяции жертвы и хищника соответственно. При условии, что

$$\rho = \lambda, \quad b = 1,$$

выполните следующие задания:

1. С помощью какой замены переменных  $N_1 \rightarrow x$ ,  $N_2 \rightarrow y$  можно систему (5.18) привести к виду

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \epsilon_1 x - A \cdot x^2 - \frac{\gamma xy}{1+x}, \\ \frac{dy}{dt} = 1 - \frac{y}{1+x}. \end{cases} \quad (5.19)$$

2. Найдите положения равновесия системы (5.19) и исследуйте их на устойчивость.

3. Постройте интегральные кривые (траектории), описывающие динамику плотности популяции жертвы в отсутствие хищника.

**92.** При создании заповедников, национальных парков и в ряде других ситуаций важно учесть влияние на динамику экологических сообществ наличия убежищ (части ареала жертвы, недоступной для хищника).

Пусть территория, на которой обитает жертва, разбита на две части, одна из которых недоступна для хищничества. Обмен особями между этими частями считается пропорциональным разности плотностей популяций. На территории, недоступной для хищника, размножение жертвы описывается законом Ферхюльста (задача №12), а на остальном ареале учитывается эффект Олли (задача №16). Так что модель рассматриваемого сообщества имеет вид [9]:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 N_1)N_1 - d(N_1 - N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = \epsilon_2 N_2 (N_2 - L) \frac{K - N_2}{K} - \alpha N_2 N_3 + d(N_1 - N_2), \\ \frac{dN_3}{dt} = -\epsilon_3 N_3 + k\alpha N_2 N_3, \end{cases}$$

где  $N_1(t)$ ,  $N_2(t)$  – плотности жертвы соответственно в убежищах и вне их;  $N_3(t)$  – плотность популяции хищника. Коэффициент  $d$  характеризует интенсивность обмена между частями ареала.

Найдите положения равновесия в системе и выясните характер их устойчивости.

### 5.3. Модели взаимодействия $n$ видов

Рассмотрим динамическую систему

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left( \epsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j \right), \quad i = \overline{1, n}. \quad (5.20)$$

Коэффициент  $\epsilon_i$  характеризует скорость естественного прироста ( $\epsilon_i > 0$ ) или смертности ( $\epsilon_i < 0$ )  $i$ -го вида при отсутствии остальных видов,  $i = \overline{1, n}$ . Коэффициенты  $\gamma_{ij}$  отражают характер взаимодействия видов  $i$  и  $j$  ( $i \neq j$ );  $\gamma_{ii}$  – показатели внутривидового взаимодействия,

$i = \overline{1, n}$ . Коэффициент  $\gamma_{ii}$  влияет на коэффициент естественного прироста численности  $i$ -го вида при отсутствии других видов. Если  $\gamma_{ii} > 0$ , то говорят о внутривидовой конкуренции.

Матрицу  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$ , отражающую структуру связей сообщества, часто называют *матрицей сообщества* или *матрицей взаимодействия*, а систему (5.20) – *вольтерровской* моделью сообщества  $n$  видов.

Положительное стационарное решение  $N^*$  системы (5.20) (положение равновесия) должно удовлетворять системе

$$\Gamma N^* = \epsilon, \quad (5.21)$$

где  $\epsilon = (\epsilon_1, \epsilon_2, \dots, \epsilon_n)'$ .

При исследовании систем типа (5.20) В. Вольтерра рассматривал два больших класса таких систем – *консервативные* и *диссипативные*. Система (5.20) называется *консервативной* (по В. Вольтерра), если существует такой набор положительных чисел  $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ , что

$$F(N_1, N_2, \dots, N_n) = \sum_{i,j=1}^n \alpha_i \gamma_{ij} N_i N_j \equiv 0; \quad (5.22)$$

если же квадратичная форма  $F(N_1, N_2, \dots, N_n)$  положительно определена, система (5.20) называется *диссипативной* [41].

Биологический смысл этих определений состоит в следующем. Если величины  $\alpha_i$  отождествить со средними значениями биомассы особей каждого вида, то выражение

$$V(N_1, N_2, \dots, N_n) = \alpha_1 N_1 + \dots + \alpha_n N_n$$

будет показывать общую биомассу сообщества. Из уравнения (5.22) непосредственно вытекает, что скорость изменения общей биомассы есть

$$\frac{dV}{dt} = \sum_{i=1}^n \alpha_i \epsilon_i N_i - F(N_1, \dots, N_n). \quad (5.24)$$

Первое слагаемое в правой части (5.24) отражает влияние причин (в данном случае постоянных) прироста или убыли видов, а второе слагаемое – влияние взаимоотношений видов. Таким образом, консервативные сообщества характеризуются тем, что взаимодействие видов не влияет на изменение общей биомассы сообщества, а диссипативные системы – тем, что это взаимодействие замедляет прирост общей биомассы.

### Задачи и упражнения

- 93.** Выясните, сколько положений равновесия имеет система (5.20).
- 94.** Установите, при каком соотношении параметров модели (5.20) будет наблюдаться вырождение сообщества.
- 95.** При каком соотношении параметров модели (5.20) выживает только один из видов в сообществе, например  $i$ -й?
- 96.** Докажите, что необходимым и достаточным условием консервативности системы (5.20) являются следующие требования к элементам матрицы  $\Gamma$ :
- 1)  $\gamma_{ii} = 0, \quad i = \overline{1, n}$ ;
  - 2) для  $i \neq j$  либо  $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$ , либо  $\gamma_{ij}\gamma_{ji} < 0$ ;
  - 3) для любой выборки  $m$  различных целых чисел  $k_1, k_2, \dots, k_m$  из совокупности  $\{1, 2, \dots, n\}$  выполняется соотношение

$$\gamma_{k_1 k_2} \gamma_{k_2 k_3} \cdots \gamma_{k_{m-1} k_m} \gamma_{k_m k_1} = (-1)^m \gamma_{k_2 k_1} \gamma_{k_3 k_2} \cdots \gamma_{k_m k_{m-1}} \gamma_{k_1 k_m}.$$

- 97.** Покажите, что для консервативной системы

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 N_1^*} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{\alpha_2 N_2^*} \cdots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n N_n^*} = const,$$

где  $n_i = \frac{N_i}{N_i^*}$ ,  $N^* = (N_1^*, N_2^*, \dots, N_n^*)'$  – положительное решение уравнения (5.21).

## Тема 6

### Модели распространения эпидемии, иммунных реакций и социальных процессов

#### 6.1. Анализ распространения безыммунной эпидемии

Рассмотрим простейшую модель, описывающую распространение безыммунной эпидемии, в следующей постановке [39]. Пусть популяция размера  $N = \text{const}$  состоит из двух групп: здоровых особей и больных, – численности которых в момент времени  $t$  обозначим соответственно  $N_1(t)$  и  $N_2(t)$ . Если  $V(N_1, N_2)$  и  $W(N_1, N_2)$  – скорости заражения и выздоровления соответственно, то балансовые уравнения можно записать в виде:

$$\frac{dN_1}{dt} = -V + W, \quad \frac{dN_2}{dt} = V - W. \quad (6.1)$$

**Скорость заражения**  $V(N_1, N_2)$ . Предположим, что заражение происходит при контакте здоровой и больной особей с единичной вероятностью. Будем считать, что все больные разбиты на две подгруппы – больных, но невыявленных, и выявленных и изолированных, т. е. недопускаемых к контакту. Среднее время изоляции особи, равное  $T$ , в дальнейшем для простоты принимаем за единицу времени (пусть  $T \sim 1$  месяц). В качестве модели контактов рассмотрим простейшую урновую схему выборки по два с возвращениями. Выбор может производиться среди всех неизолированных особей. Это означает, что, вступая в случайные контакты, здоровая особь может заразиться с вероятностью, пропорциональной доле заболевших среди всех, допущенных к контакту. Таким образом, считаем, что

$$V(N_1, N_2) = \alpha \cdot \frac{(1 - \beta)N_1N_2}{N_1 + (1 - \beta)N_2}, \quad (6.2)$$

где  $\beta$  – доля больных, выявляемых органами здравоохранения за единицу времени;  $\alpha$  – «частота контактов» в расчете на особь.

**Скорость выздоровления**  $W(N_1, N_2)$ . Очевидно, что скорость выздоровления зависит не только от среднего времени излечения, но и от стратегии обнаружения заболевших. Предположим, что относительно этой стратегии выполнены следующие гипотезы:

1. Имеется определенная доля заболевших  $\gamma$ , которая самостоятельно обращается за медицинской помощью.
2. Органами здравоохранения производится тотальная выборочная проверка населения на предмет выявления заболевания. Так, если за единицу времени обследуется  $A$  особей, то считаем, что число обнаруженных среди них больных равно  $\frac{A \cdot N_2}{N}$ .
3. Допускаются механизмы типа проверки контактов больного. Будем предполагать, что такие механизмы позволяют увеличивать число выявляемых больных в фиксированное число раз  $C$  (например, в два раза, если каждый из выявленных указал еще одного партнера (больного)).

Наиболее простой из функций  $W$ , удовлетворяющих перечисленным гипотезам, является функция

$$W(N_1, N_2) = C(\gamma N_2 + \frac{AN_2}{N}), \quad (6.3)$$

где коэффициент  $C$  характеризует эффективность стратегии обследования. Заметим, что для функции  $\beta$  имеем

$$\beta = \frac{W}{N_2}. \quad (6.4)$$

В простейшем случае при фиксированном  $N$  можно считать  $\beta = const$ .

### Задачи и упражнения

---

**98.** Покажите, что для функции  $p(t) = \frac{N_2(t)}{N}$ , имеющей смысл доли больных, можно построить уравнение

$$\frac{dp}{dt} = p(f(p) - \beta). \quad (6.5)$$

Установите вид функции  $f(p)$ .

**99.** Выполните исследование на устойчивость положений равновесия уравнения (6.5). Дайте биологическую интерпретацию устойчивости нулевого положения равновесия.

**100.** Если  $\alpha = 8,5$ , то при каком  $\beta$  эпидемии не возникнет?

**101.** Пусть  $\alpha = 8,5$ . Если в течение месяца 30 % заболевших обращаются к врачу, то сколько процентов популяции необходимо обследовать за месяц для предотвращения эпидемии при условии, что каждый выявленный назовет хотя бы одного больного?

**102.** Найдите первый интеграл для общей модели эпидемии [52]:

$$\frac{dx}{dt} = -2xy, \quad \frac{dy}{dt} = 2xy - y,$$

где  $x(t)$  – число восприимчивых к болезни, а  $y(t)$  – число заболевших, в соответствующих масштабах. Нарисуйте фазовый портрет для области  $x, y \geq 0$ . Покажите, что число заболевших достигает максимума, равного  $c_0 - \frac{1}{2}(1 + \ln 2)$  при  $x = \frac{1}{2}$ , где  $c_0$  – общее число больных и восприимчивых к болезни при  $x = 1$ . Как развивается эпидемия?

**103.** Пусть число восприимчивых к болезни растет с постоянной скоростью, так что

$$\frac{dx}{dt} = -2xy + 1, \quad \frac{dy}{dt} = 2xy - y.$$

Покажите, что эта новая система имеет неподвижную точку в области  $x, y > 0$ . Как добавочный член влияет на развитие эпидемии?

**104.** Модель популяции, в которой могут возникать эпидемии, можно построить следующим образом [52]. Первоначально популяция развивается в соответствии с уравнением

$$\frac{dN}{dt} = (a - bN)N, \quad a, b - const > 0, \quad (6.6)$$

и ее численность растет до величины  $Q < \frac{a}{b}$ . Когда популяция достигает такого размера, в ней возникает эпидемия, и развитие популяции происходит согласно другому уравнению:

$$\frac{dN}{dt} = (A - B \cdot N)N, \quad A, B - const > 0, \quad (6.7)$$

причем  $Q > \frac{A}{B}$ . Численность популяции уменьшается до уровня  $q$ , где  $\frac{A}{B} < q < \frac{a}{b}$ ; при достижении этого уровня эпидемия прекращается, рост популяции снова управляется уравнением (6.6) и т. д. Нарисуйте график функции  $N = N(t)$ , иллюстрирующий колебания численности популяции в зависимости от времени. Покажите, что время  $T$ , за которое



популяция возрастает от  $q$  до  $Q$ , задается формулой

$$T_1 = \frac{1}{a} \ln \left[ \frac{Q(a - bq)}{q(a - bQ)} \right].$$

Найдите время  $T_2$ , которое необходимо, чтобы численность популяции сократилась от  $Q$  до  $q$  под действием уравнения (6.7). Найдите период цикла изменения численности популяции.

## 6.2. Модели развития эпидемии, учитывающие приобретение иммунитета

**105.** Пусть  $S, I$  и  $R$  – доли популяции, которые соответственно здоровы, но подвержены инфекции, заражены и обладают иммунитетом. Система

$$\frac{dS}{dt} = -rIS, \quad \frac{dI}{dt} = rIS - \gamma I, \quad \frac{dR}{dt} = 1 - S - I$$

( $r, \gamma > 0$ ) описывает, как в некоторой популяции распространяется болезнь, оставляющая после себя стойкий иммунитет [52]. Пусть  $\sigma = r/\gamma$ , и предположим, что  $S = S_0, I = I_0$  и  $R = 0$  при  $t = 0$ . Докажите, что:

1. если  $\sigma S_0 \leq 1$ , то  $I(t)$  убывает и стремится к нулю;
2. если  $\sigma S_0 > 1$ , то  $I(t)$  возрастает до максимального значения  $1 - \frac{1}{\sigma}(1 + \ln(\sigma S_0))$ , а затем убывает до нуля.

Покажите, что в обоих случаях количество неболевших  $S(t)$  стремится к значению  $S_L$ , где  $S_L$  – единственный корень уравнения

$$S_L = \frac{1}{\sigma} \ln \frac{S_L}{S_0} + 1$$

на интервале  $(0; \frac{1}{\sigma})$ .

**106.** Пусть  $N_1$  – число восприимчивых;  $N_2$  – число скрыто инфицированных;  $N_3$  – число больных;  $N_4$  – число выздоровевших, т. е. тех, кто приобрел временный иммунитет;  $v$  – вирулентность (активность) эпидемического варианта возбудителя,  $\bar{v}$  – минимальное значение ее в начале периода распространения. Предположим, что латентно инфицированные появляются путем контактного механизма передачи инфекции (прямой и косвенный контакт).

Пусть  $v_1 = v - \bar{v}$ . Тогда заражение через прямой контакт здоровых с больными будет выражаться слагаемым  $\alpha v_1 N_1 N_3$ , а заражение от факторов передачи инфекции можно записать в виде  $b v_1 N_1$ , где  $\alpha$  – активность механизма передачи возбудителя от источника, а  $b$  – от факторов передачи. Предполагается, что общая численность рассматриваемых групп населения постоянна (примем ее за единицу). Модель развития эпидемии имеет вид [17]:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\alpha v_1 N_1 N_3 - b v_1 N_1 + q N_4, \\ \frac{dN_2}{dt} = \alpha v_1 N_1 N_3 + b v_1 N_1 - \beta N_2, \\ \frac{dN_3}{dt} = \beta N_2 - p N_3, \\ \frac{dN_4}{dt} = p N_3 - q N_4, \\ \frac{dv}{dt} = (c N_2 - m N_4) v, \\ N_1 + N_2 + N_3 + N_4 = 1. \end{cases}$$

Здесь коэффициенты  $\alpha, \beta, p, q, c, m$  – положительные, а  $b, v_1$  – неотрицательные постоянные.

Найдите положение равновесия системы. При каком условии оно будет асимптотически устойчивым? Какова будет динамика системы, если  $v = v_0 = \text{const}$ ?

**Указание.** Разделите пятое уравнение системы на  $v$  и введите новую переменную  $u = \ln(v)$ .

### 6.3. Математическая модель динамики иммунных реакций

Рассмотрим простую математическую модель динамики иммунных реакций, описывающую такие явления, как:

- 1) неинфекционный иммунитет (полное выздоровление);
- 2) инфекционный иммунитет (хроническая форма болезни);
- 3) периодическое течение болезни (малярия, лихорадка).

Модель имеет вид [7]:

$$\begin{cases} \frac{dz}{dt} = k_z(g - z), \\ \frac{dg}{dt} = (\beta - a)g, \\ \frac{da}{dt} = k_a(\sigma z - ag - a). \end{cases} \quad (6.8)$$

Здесь

- $z(t)$  – относительная концентрация зрелых плазматитов;  
 $g(t)$  – относительная концентрация антигена;  
 $a(t)$  – относительная концентрация антител;  
 $\beta$  – параметр, характеризующий скорость размножения антигена;  
 $\sigma$  – параметр, характеризующий силу иммунного ответа;  
 $k_z, k_a$  – положительные постоянные естественной гибели зрелых плазматитов и антител соответственно.

Очевидно, что функции  $z(t)$ ,  $g(t)$  и  $a(t)$  являются неотрицательными. Неинфекционному иммунитету соответствует устойчивое нулевое состояние равновесия системы (6.8). Инфекционному иммунитету – устойчивое ненулевое состояние равновесия. Периодическому течению болезни – устойчивый предельный цикл.

### Задачи и упражнения

**107.** При каких значениях параметров модели  $\beta, \sigma, k_a, k_z$  нулевое положение равновесия системы (6.8) является устойчивым?

**108.** Найдите ненулевое положение равновесия, условия его существования и устойчивости.

## 6.4. Математические модели в вирусологии

**109.** (Математическая модель изменчивости вируса гриппа А.) Предположим, что существует пять подтипов вируса гриппа А, которые поочередно сменяют друг друга.

Пусть  $A_i$  – антигенная активность  $i$ -го вида (подтипа) вируса, а  $I_i$  – коллективный иммунитет к нему;  $A^*$  – константа, ограничивающая мутационные изменения в пределах подтипа, ( $A^* > 0$ );  $m$  – удельная скорость потери иммунитета (смертность),  $m > 0$ ;  $c$  – постоянная восстановления антигенных свойств возбудителя,  $c > 0$ ;  $(k_i A_i)$  – положительная обратная связь, стимулирующая рост коллективного иммунитета,  $k_i > 0$ ;  $(-p_i I_i)$  – отрицательная обратная связь, характеризующая коллективный иммунитет,  $p_i > 0$ .

В результате получим следующую модель [15]:

$$\begin{cases} \frac{dI_i}{dt} = (k_i A_i - m) I_i, \\ \frac{dA_i}{dt} = (c - p_i I_i)(A^* - A_i) A_i. \end{cases}$$

Найдите все положения равновесия. Выясните поведение функций в окрестности этих точек. Определите тип точек равновесия и исследуйте их на устойчивость.

**110.** (Модель предэпидемической циркуляции.) Пусть  $N$  – число восприимчивых к заболеванию;  $N_1$  – число транзиторных носителей вируса, тогда  $\alpha N N_1$  – интенсивность заражения первых в контакте со вторыми;  $a N_1$  – интенсивность освобождения от возбудителя;  $n$  – число циркулирующих вирусов;  $V$  – их активность;  $c$  – интенсивность генерации новых вариантов возбудителя;  $c_1$  – интенсивность обменных процессов, способствующих росту активности вирусов;  $m_1 V$  и  $pn$  – связи, обеспечивающие самоограничение роста  $n$  и  $V$ ;  $mV$  и  $p_1 n$  – гипотетические связи. Предполагается, что  $c$  и  $c_1$  пропорциональны числу восприимчивых, величина линейно зависит от вирулентности:  $A = \alpha K V$ ,  $K = const$ . Учитывая все эти предположения, получим следующую математическую модель [19]:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -\alpha K V N N_1 + a N_1, \\ \frac{dN_1}{dt} = \alpha K V N N_1 - a N_1, \\ \frac{dn}{dt} = (cN - mV - pn)n, \\ \frac{dV}{dt} = (c_1 N - m_1 V - p_1 n)V, \\ N + N_1 = H = const. \end{cases}$$

Коэффициенты  $\alpha$ ,  $a$ ,  $m$ ,  $m_1$ ,  $p$ ,  $p_1$  – положительны,  $c$ ,  $c_1$  – неотрицательны.

Найдите все положения равновесия системы. Исследуйте на устойчивость любые два положения равновесия.

**Указание.** Уменьшите количество переменных, используя последнее уравнение системы.

**111.** (Динамика разнообразия вирусов и их активности.) Пусть  $n$  – число циркулирующих вирусов;  $V$  – их активность;  $C$  – интенсивность генерации новых вариантов возбудителя;  $C_1$  – интенсивность обменных

процессов, способствующих росту активности;  $m_1V$  и  $pn$  – связи, обеспечивающие самоограничение роста  $n$  и  $V$ ;  $mV$  и  $p_1n$  – гипотетические связи;  $N$  – число восприимчивых к вирусу,  $N = const$ .

Учитывая все эти предположения, получим следующую математическую модель [19]:

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = (CN - mV - pn)n, \\ \frac{dV}{dt} = (C_1N - m_1V - p_1n)V. \end{cases}$$

Коэффициенты  $m$ ,  $m_1$ ,  $p$ ,  $p_1$  – положительны,  $C$ ,  $C_1$  – неотрицательны.

Найдите состояния равновесия системы. Определите тип нулевого положения равновесия и выясните характер его устойчивости.

### 6.5. Математическая модель эпидемии с плотностнозависимым коэффициентом смертности

Рассмотрим модель эпидемии с плотностнозависимым коэффициентом смертности [56]:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = rN - \beta XY - f(N)X, \\ \frac{dY}{dt} = \beta XY - f(N)Y - (\gamma + \alpha)Y, \\ \frac{dZ}{dt} = \gamma Y - f(N)Z, \\ \frac{dN}{dt} = rN - f(N)N - \alpha Y, \end{cases} \quad (6.9)$$

где

- $X(t)$  – число здоровых людей в момент времени  $t$ , потенциально подверженных заболеванию;
- $Y(t)$  – число больных людей;
- $Z(t)$  – число людей, приобретших иммунитет;
- $N(t)$  – число людей,  $N(t) = X + Y + Z$ ;
- $r$  – коэффициент рождаемости,  $r = const > 0$ ;
- $\beta$  – коэффициент передачи инфекции,  $\beta = const > 0$ ;
- $f(N)$  – коэффициент смертности, не связанной с заболеванием;
- $\alpha$  – коэффициент смертности, вызванной заболеванием,  $\alpha = const \geq 0$ ;
- $\gamma$  – коэффициент приобретения иммунитета,  $\gamma = const > 0$ .

Обозначим через  $P(X^*, Y^*, Z^*)$  положение равновесия, которому соответствует равновесная общая численность  $N^* = X^* + Y^* + Z^*$ .

### Задачи и упражнения

**112.** Для случая, когда  $f(N) = \mu = \text{const} > 0$ ,  $\alpha > 0$ , докажите следующие утверждения:

- 1) Если  $r = \mu$ , то в системе (6.9) существует единственное положение равновесия  $P_1(0, 0, 0)$ , которое является устойчивым.
- 2) Если  $r = \mu$ , то любое решение системы (6.9) вида  $X^* = N^* = N_0$ ,  $Y^* = Z^* = 0$ , где  $N_0 = \text{const} > 0$ , определяет положение равновесия, которое является локально устойчивым, когда  $\beta N_0 \leq \mu + \gamma + \alpha$ , и неустойчивым – иначе.
- 3) Если  $\mu < r < \frac{\mu(\mu + \gamma + \alpha)}{\mu + \gamma}$ , то система (6.9) имеет два положения равновесия:
  - а) неустойчивое положение равновесия  $P_1(0, 0, 0)$ ,  $N^* = 0$ ;
  - б) локально устойчивое положение равновесия  $P_2(X^*, Y^*, Z^*)$ , которому соответствует равновесная общая численность

$$N^* = \frac{\mu\alpha(\mu + \gamma + \alpha)}{\beta(\mu(\mu + \gamma + \alpha) - r(\mu + \gamma))}.$$

- 4) Если  $r > \frac{\mu(\mu + \gamma + \alpha)}{\mu + \gamma}$ , то наблюдается неограниченный рост численности популяции.

**113.** Для случая, когда  $f(N) = kN$ ,  $k = \text{const} > 0$ , докажите следующие утверждения:

- 1) Если  $\alpha + \gamma + r \geq \frac{\beta r}{k}$ , то система (6.9) имеет два положения равновесия:
  - а) неустойчивое положение равновесия  $P_1(0, 0, 0)$ ,  $N^* = 0$ ;
  - б) локально устойчивое положение равновесия  $P_2(\frac{r}{k}, 0, 0)$ ,  $N^* = \frac{r}{k}$ .
- 2) Если  $\alpha + \gamma + r < \frac{\beta r}{k}$ , то система (6.9) имеет два неустойчивых положения равновесия,  $P_1(0, 0, 0)$  и  $P_2(\frac{r}{k}, 0, 0)$ , и одно локально устойчивое положение равновесия  $P_3(X^*, Y^*, Z^*)$ , для которого  $N^*$  – положительный корень уравнения

$$\frac{k^2\beta}{\alpha}N^2 + ((\alpha + \gamma - r)\frac{\beta k}{\alpha} - k^2)N - (\frac{\gamma r\beta}{\alpha} + k(\alpha + \gamma)) = 0.$$

**114.** Для случая, когда  $f(N) = \mu + kN$ ,  $\mu, k = \text{const} > 0$ , докажите следующие утверждения:

- 1) Если  $r \leq \mu$ , то в системе (6.9) существует одно положение равновесия  $P_1(0, 0, 0)$ , которое является локально устойчивым.
- 2) Если  $\alpha + \gamma + r \geq \frac{\beta a}{k}$ , где  $a = r - \mu > 0$ , то система (6.9) имеет неустойчивое положение равновесия  $P_1(0, 0, 0)$  и локально устойчивое положение равновесия  $P_2(\frac{a}{k}, 0, 0)$ ,  $N^* = \frac{a}{k}$ .
- 3) Если  $\alpha + \gamma + r < \frac{\beta a}{k}$ , где  $a = r - \mu > 0$ , то система (6.9) имеет два неустойчивых положения равновесия,  $P_1(0, 0, 0)$  и  $P_2(\frac{a}{k}, 0, 0)$ , и одно локально устойчивое  $P_3(X^*, Y^*, Z^*)$ , для которого  $N^*$  – положительный корень уравнения

$$a_0 N^3 + a_1 N^2 + a_2 N + a_3 = 0,$$

где

$$\begin{aligned} a_0 &= \beta k^2, \\ a_1 &= \beta k(2\mu + \gamma + \alpha) - ak^2 - \beta r, \\ a_2 &= \beta \mu(\mu + \gamma + \alpha) - \beta r(\mu + \gamma) - \alpha k(\gamma + \alpha), \\ a_3 &= \alpha \mu(\mu + \gamma + \alpha). \end{aligned}$$

**115.** Для случая, когда функция  $f(N)$  является непрерывной и монотонно возрастающей, докажите следующие утверждения:

- 1) Если  $r \leq f(0)$ , то система (6.9) имеет одно положение равновесия  $P_1(0, 0, 0)$ , которое является локально устойчивым.
- 2) Если  $f\left(\frac{\alpha + \gamma + r}{\beta}\right) \geq r > f(0)$ , то система (6.9) имеет неустойчивое положение равновесия  $P_1(0, 0, 0)$  и локально устойчивое положение равновесия  $P_2(f^{-1}(r), 0, 0)$ ,  $N^* = f^{-1}(r)$ , где  $f^{-1}(N)$  – обратная функции  $f(N)$ .
- 3) Если  $\left(\frac{\alpha + \gamma + r}{\beta}\right) < r < f(+\infty)$ , то система (6.9) имеет два неустойчивых положения равновесия,  $P_1(0, 0, 0)$  и  $P_2(f^{-1}(r), 0, 0)$ , и одно локально устойчивое  $P_3(X^*, Y^*, Z^*)$ , для которого  $N^*$  – это единственный положительный корень уравнения

$$\frac{\beta N}{\alpha} = \frac{f(N)(\alpha + \gamma + f(N))}{(f(N))^2 + (\alpha + \gamma - r)f(N) - \gamma r}.$$

### 5.4. Модели социальных процессов

**116.** (Модель формирования внутриэтнических отношений.) Пусть  $N_1$  – численность восприимчивых к новой трактовке этнокультуры;  $N_2$  – численность активно поддерживающих эту трактовку;  $N_3$  – численность разочаровавшихся в ней. Последовательное прохождение стадий идет в следующем порядке:  $N_1 \rightarrow N_2 \rightarrow N_3 \rightarrow N_1$ .

Будем предполагать также, что  $N_1 + N_2 + N_3 = \bar{N} = \text{const}$ , т. е. общая численность участников внутриэтнического процесса постоянна.

Слагаемое  $\alpha K v^* N_1 N_2$  описывает «заражение» восприимчивых при встрече со сторонниками этноцентризма,  $\beta N_2$  – скорость обратного потока несогласных с этноцентризмом.

Пусть  $v^*$  – уровень этноцентризма. Динамика этноцентризма определяется исходя из следующих соображений:

1. увеличение числа восприимчивых  $N_1$  способствует усилению этноцентричного образа (росту  $v^*$ );
2. увеличение числа активных сторонников этноцентризма и разочарованных в нем ( $N_2 + N_3$ ) способствует ослаблению этноцентричного образа (первые – снижают к себе интерес, когда их много, а вторые – охлаждают его доводами, вынесенными из личного опыта);
3. воспроизводство этноцентричной трактовки осуществляется при сдерживающем влиянии этнического самосознания и сознания особенностей аутгруппы  $c_0$ .

Получим следующую систему дифференциальных уравнений [16]:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\alpha K v^* N_1 N_2 + \beta N_2 + q N_3, \\ \frac{dN_2}{dt} = \alpha K v^* N_1 N_2 - (b + \beta) N_2, \\ \frac{dN_3}{dt} = b N_2 - q N_3, \\ \frac{dv^*}{dt} = (c_0 + c_1 K N_1 - m(N_2 + N_3)) v^*, \\ N_1 + N_2 + N_3 = \bar{N}. \end{cases}$$

Коэффициенты  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $q$ ,  $b$ ,  $c_1$ ,  $m$  положительны,  $c_0$  – неотрицательный. Начальные условия:

$$T_0 = 0, \quad v^*(0) = v_0^*, \quad N_1(0) = N_1^0, \quad N_2(0) = N_2^0, \quad N_3(0) = N_3^0.$$



Найдите все положения равновесия системы. Определите тип точек равновесия и исследуйте их на устойчивость. Докажите, что ненулевое положение равновесия асимптотически устойчиво при условии, что  $c_0 + c_1 \bar{N} \neq 0$ .

**Указание.** Перейти к системе из трех дифференциальных уравнений путем выражения одной из переменных (например,  $N_1$ ) через другие. Для этого нужно воспользоваться последним уравнением системы.

**117.** (Моделирование феномена субкультуры.) Рассмотрим систему «миф – массовое сознание». Пусть  $N_1$  – число восприимчивых к нормам и ценностям данной субкультуры;  $N_2$  – число испытывающих интерес к ней;  $N_3$  – число сторонников данной субкультуры и разочаровавшихся в ней (выходящих из-под ее влияния);  $N_4$  – число охладевших к данной субкультуре и приобретших «иммунитет» к ней;  $V$  – яркость мифа. Тогда математическую модель можно записать в виде [18]:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\alpha K V N_1 N_3 + \delta K N_2 - b V N_1 + q N_4, \\ \frac{dN_2}{dt} = \alpha K V N_1 N_3 - \delta K N_2 - \beta N_2 + b V N_1 - d V N_2, \\ \frac{dN_3}{dt} = \beta N_2 - p N_3 + d V N_2, \\ \frac{dN_4}{dt} = p N_3 - q N_4, \\ \frac{dV}{dt} = (c_0 + c K N_1 - m N_3) V, \\ N_1 + N_2 + N_3 + N_4 = H = const. \end{cases}$$

Коэффициенты  $\alpha, \beta, \delta, p, q, c, m$  – положительны,  $b, d, c_0$  – неотрицательны,  $H \gg 1$ . Слагаемое  $\alpha K V N_1 N_3$  описывает передачу мифа в контакте восприимчивых с его носителями, а  $b V N_1, d V N_2$  – действие средств массовой информации.  $K$  – передаваемость мифа (постоянна),  $c_0$  – постоянная восстановления иллюзорных представлений.

Найдите положения равновесия системы при дополнительных предположениях:  $b = b_1 = 0, K = 1$ . Исследуйте на устойчивость нулевое положение равновесия.

**Указание.** Уменьшите количество переменных, используя последнее уравнение системы.

## Тема 7

### Исследование экологических систем

**118.** Пусть имеется открытая система, где последовательная цепь превращений протекает по схеме



где  $A, B$  – внешние резервуары, а превращение вещества  $x$  в вещество  $y$  протекает по реакции второго порядка. Если приток из внешнего резервуара происходит с постоянной скоростью  $V_0$ , а отток  $y$  наружу описывается уравнением первого порядка, то открытой системе (7.1) соответствует система дифференциальных уравнений [35]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = V_0 - k_1xy, \\ \frac{dy}{dt} = k_1xy - k_2y, \end{cases}$$

где  $k_1, k_2$  – постоянные скоростей.

Имеет ли система устойчивое равновесное состояние?

**119.** Рассмотрим модель, описывающую изменение во времени численностей двух возрастных классов одновидового фитоценоза – «молодых» и «старых» деревьев [2]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha y - \beta x - \mu(y)x, \\ \frac{dy}{dt} = \beta x - \delta y, \end{cases} \quad (7.2)$$

где  $x(t), y(t)$  – соответственно число «молодых» и «старых» деревьев на единице площади. Параметры модели  $\alpha, \beta, \delta$  – положительные константы. Функция  $\mu(y)$ , описывающая угнетающее воздействие «старых» деревьев на «молодые», задана следующим образом:

$$\mu(y) = a(y - b)^2 + c, \quad a, b, c - const > 0.$$

С помощью замены переменных

$$x = k_1X, \quad y = k_2Y, \quad t = k_3\tau \quad (7.3)$$

система (7.2) может быть приведена к виду

$$\begin{cases} \dot{X} = R \cdot Y - (Y - 1)^2 \cdot X - S \cdot X, \\ \dot{Y} = X - H \cdot Y. \end{cases} \quad (7.4)$$

Выполните следующие задания:

1. Найдите коэффициенты преобразования (7.3)  $k_1, k_2, k_3$  и выражения для параметров  $R, S, H$  модели в новых переменных.
2. Найдите положения равновесия системы (7.4) и исследуйте их на устойчивость.
3. Постройте параметрический портрет системы (7.4) на плоскости параметров  $R, H$  при фиксированном значении параметра  $S$  и соответствующие им фазовые портреты.

**120.** Некоторая популяция клеток содержит клетки с двумя и четырьмя хромосомами. Динамика этой популяции моделируется уравнениями [52]:

$$\frac{dD}{dt} = (\lambda - \mu)D, \quad \frac{dU}{dt} = \mu D + \nu U,$$

где  $D(t)$  и  $U(t)$  – количества клеток с двумя и четырьмя хромосомами соответственно. Пусть  $D(0) = D_0$  и  $U(0) = U_0$ . Найдите долю двуххромосомных клеток в популяции как функцию времени. Покажите, что при  $t \rightarrow +\infty$  эта доля стремится к некоторому уровню насыщения, не зависящему от  $D_0$  и  $U_0$ , если  $\lambda > \mu + \nu$ .

**121.** Простейшая модель управления молекулярными процессами в клетке описывает изменение количества транспортной рибонуклеиновой кислоты  $X(t)$  и количество соответствующего фермента  $Y(t)$ . Динамические уравнения имеют вид [52]:

$$\frac{dX}{dt} = \frac{a}{A + kY} - b, \quad \frac{dY}{dt} = \alpha X - \beta, \quad a > bA,$$

где  $A, k, a, b, \alpha, \beta$  – положительные постоянные. Докажите, что обе величины,  $X$  и  $Y$ , испытывают незатухающие колебания, зависящие от времени.

**122.** (Восстановление популяции с помощью убежищ.) Рассматривается система дифференциальных уравнений, описывающая развитие популяции на охраняемой территории и вне ее [22]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x + d(y - x) - a, \\ \frac{dy}{dt} = by + d(x - y) - cy^2, \end{cases}$$

где  $x$ ,  $y$  – численности популяций вне убежища и в убежище соответственно;  $d$  – коэффициент обмена между убежищем и остальным ареалом обитания; коэффициент  $a$  учитывает промысел на неохраняемой территории. Все коэффициенты постоянны и положительны. Выясните, существуют ли в системе равновесные режимы и каков характер их устойчивости?

**123.** Рассмотрим простейшую модель взаимодействия нормальных и злокачественных кроветворных клеток при остром лейкозе [25, 26]:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \frac{m_1 N}{1 + a_1(N + L)} - b_1 N, \\ \frac{dL}{dt} = \frac{m_2 L}{1 + a_2(N + L)} - b_2 L, \end{cases}$$

где функции  $N(t)$ ,  $L(t)$  характеризуют количество нормальных и лейкозных клеток, а параметры  $m_1, m_2, a_1, a_2, b_1, b_2$  являются положительными константами и характеризуют нормальную и лейкозную популяцию соответственно. Исследуйте на устойчивость положения равновесия системы и постройте ее фазовый портрет.

## Тема 8

### Трофические графы и вольтерровские трофические цепи

#### 8.1. Трофические графы. Знаковые орграфы

Для описания взаимодействующих популяций строится *трофический граф*, в котором вершины обозначают виды, входящие в экосистему, а ориентированные ребра – трофические связи, существующие между этими видами. Направление ребер показывает, кто кого (или что) ест. Ребра (дуги орграфа) направлены от пищи к едоку, т. е. показывают пути движения вещества (энергии) в экосистеме.

*Трофическими уровнями* называют группы видов, между которыми невозможны прямые связи. Виды одного уровня находятся либо в состоянии конкуренции за жизненные ресурсы, либо в коалиции по использованию ресурсов.

Трофические графы отражают отношения «хищник – жертва», но не описывают взаимодействия между видами одного уровня. На рис. 8.1 приведен пример трофического графа для описания части экосистемы озера [23].

С помощью ориентированного графа можно описать экосистему с различными типами взаимодействий между отдельными видами и внутри одного вида. Если к каждой дуге орграфа добавить знак, то получим *знаковый орграф*. Дуга  $(u, v)$  имеет знак плюс, если вид  $u$  оказывает положительное влияние на вид  $v$ , и знак минус в противном случае. На рис. 8.2 представлен знаковый орграф, который иллюстрирует загрязнение озера двумя веществами – нитратами **N** и фосфатами **P**. Зеленые водоросли **G** потребляют **N** и **P**, сине-зеленые водоросли **BG** потребляют **P**, но выделяют **N**. Зеленые водоросли чувствительны к токсинам, выделяемым сине-зелеными водорослями [37].

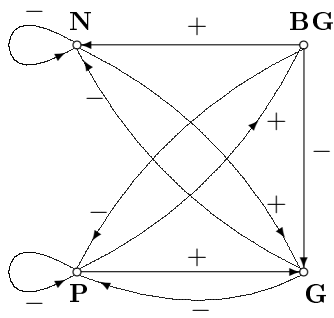


Рис. 8.2

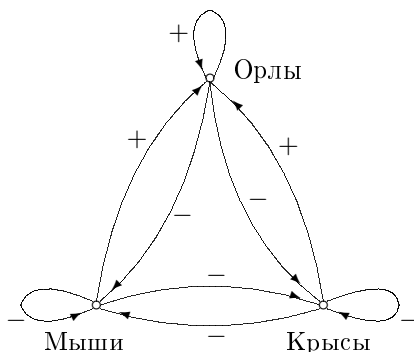


Рис. 8.3

### Задачи и упражнения

**124.** Рассмотрим экосистему, состоящую из кроликов и лисиц. Допустим, что имеются неограниченные запасы пищи, подходящей для кроликов, и что лисицы питаются только кроликами. Рост числа кроликов увеличивает число лисиц, поскольку тогда они имеют больше пищи. К тому же за счет размножения увеличивается и число кроликов. Рост числа лисиц приводит к уменьшению числа кроликов, так как лисы питаются кроликами, и к уменьшению затем числа лисиц, конкурирующих между собой в поисках пищи и частично погибающих. Постройте знаковый оргграф, выражающий отношения между лисицами и кроликами.

**125.** Рассмотрим экосистему, состоящую из трех видов: растения, травоядные и плотоядные животные с ограниченным количеством питательных веществ для растений. Плотоядные уничтожают травоядных, а те, в свою очередь, – растения. По мере роста числа растений между ними начинается борьба за питательные вещества и некоторые из растений гибнут. Постройте знаковый оргграф, описывающий отношения в экосистеме.

**126.** На рис. 8.3 представлен знаковый оргграф для простейшей экосистемы из трех видов – мышей, крыс и орлов. Опишите отношения между видами.

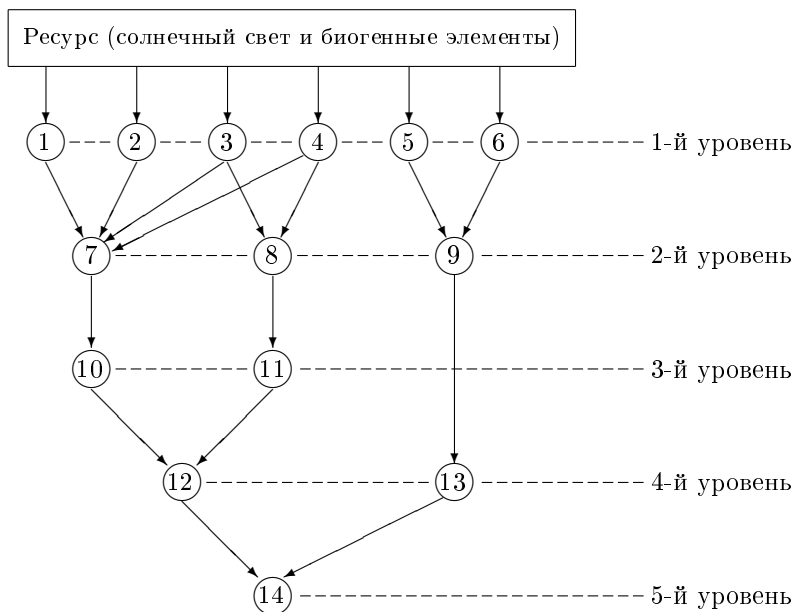


Рис. 8.1. Пример графа для части экосистемы озера:

- 1-4 – зеленые, сине-зеленые и диатомовые водоросли;
- 5-6 – зеленые водоросли;
- 7-9 – растительный зоопланктон;
- 10-11 – хищный зоопланктон;
- 12 – рыбы, питающиеся хищным зоопланктоном;
- 13 – рыбы, питающиеся растительным планктоном;
- 14 – хищные рыбы

## 8.2. Вольтерровские трофические цепи

Трофический граф, в котором на каждом уровне имеется лишь один вид, называется *трофической цепью*. Условно можно считать, что в трофической цепи единственный вид на каждом уровне представляет собой некоторый «обобщенный» вид, описывающий свойства всех реальных видов соответствующего уровня.

Структуру такого сообщества можно описать с помощью диаграммы, представленной на рис. 8.4 [41]. Здесь  $R$  – ресурс, потребляемый первым видом с биомассой  $N_1$ . Удельная скорость потребления  $V_0(R)$  – это количество ресурса, потребляемое единицей биомассы (одной особью) первого вида. Из общего количества потребляемого ресурса  $V_0(R)$  лишь  $k_1$ -я доля его идет на производство новой биомассы первого вида (КПД переработки ресурса). Кроме того, биомасса первого вида отмирает с постоянной скоростью  $m_1$ , второй вид использует уже в качестве ресурса биомассу первого вида, потребляя его с удельной скоростью  $V_1(N_1)$ , и отмирает со скоростью  $m_2$ , третий вид использует биомассу второго вида и т. д. Цепочка заканчивается на  $n$ -м виде, биомассу которого уже никто не потребляет.

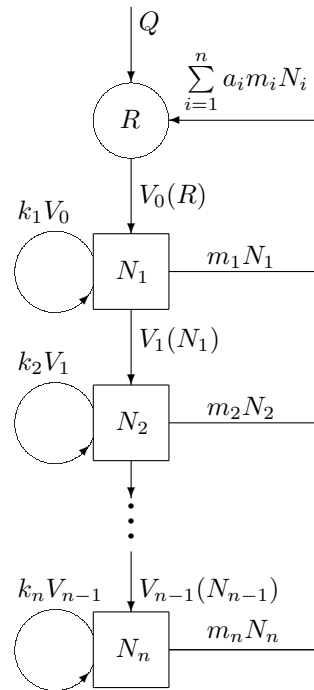


Рис. 8.4

Ресурс поступает в систему со скоростью  $Q$ . Однако существует еще один вид-разлагатель, который в качестве ресурса использует мертвую биомассу первых  $n$  видов и в результате своей жизнедеятельности частично восполняет убыль ресурса  $R$ . Будем предполагать, что разложение мертвой биомассы происходит быстро, а скорость роста вида-разлагателя столь велика, что он практически мгновенно может утилизировать любое количество мертвой биомассы. При этих предположени-



ях можно не рассматривать биомассу вида-разлагателя как отдельную фазовую переменную – можно считать, что вся отмершая масса (или ее часть, если учитывать потери) сразу же возвращается в блок ресурса. По рис. 8.2 достаточно просто выписать балансовые уравнения для биомасс видов, составляющих трофическую цепь ( $R(t) = N_0(t)$ ):

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = Q - V_0(N_0)N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \\ \frac{dN_i}{dt} = k_i V_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1} - m_i N_i, \quad i = \overline{1, n-1}, \\ \frac{dN_n}{dt} = k_n V_{n-1}(N_{n-1})N_n - m_n N_n. \end{array} \right. \quad (8.1)$$

Коэффициенты  $a_i$  задают доли отмершей биомассы, возвращающейся в биологический круговорот. Если  $a_i \equiv 0$ ,  $i = \overline{1, n}$ , то говорят о *незамкнутой (открытой)* трофической цепи, если некоторые  $a_i > 0$ , то о *замкнутой* или *частично замкнутой* цепи.

*Полностью замкнутыми* по веществу трофическими цепями называют системы, описываемые уравнениями (8.1), в которых  $k_i = a_i = 1$  для всех  $i = 1, 2, \dots, n$  и  $Q = 0$ . Тогда система (8.1) имеет интеграл

$$C = \sum_{i=1}^n N_i = \text{const}, \quad (8.2)$$

смысл которого состоит в том, что в такой системе суммарное количество вещества остается постоянным. При этом систему (8.1) можно записать в виде

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_i}{dt} = N_i[-m_i + V_{i-1}(N_{i-1}) - \frac{V_i(N_i)}{N_i}N_{i+1}], \quad i = \overline{1, n}, \\ N_n \equiv 0. \end{array} \right. \quad (8.3)$$

Здесь  $V_0(N_0) = V_0(C - \sum_{i=1}^n N_i)$ .

Самое простое предположение о виде трофических функций  $V_i$  – это предположение об их линейности:  $V_i = \alpha_i N_i$ ,  $i = \overline{0, n}$ . Цепи такого вида называют *вольтерровскими*:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = N_1[-m_1 + \alpha_0(C - \sum_{i=1}^n N_i) - \alpha_1 N_2], \\ \frac{dN_i}{dt} = N_i[-m_i + \alpha_{i-1}N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}], \quad i = \overline{2, n}, \\ N_{n+1} \equiv 0. \end{array} \right. \quad (8.4)$$

Стационарные точки (положения равновесия) системы (8.4) имеют вид

$$N^* = (N_1^*, N_2^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0),$$

где  $q = 0, 1, \dots, n$  и  $N_i^* > 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, q$ .

Устойчивое равновесие, в котором численности первых  $q$  видов ( $1 \leq q \leq n$ ) отличны от нуля, а численности следующих видов – нулевые, называется *трофической цепью длины  $q$* .

### Задачи и упражнения

**127.** (Трофическая цепь длины 2.) Рассмотрим модельную экосистему двух трофических уровней «растительность – травоядные животные», в которую поступает внешний ресурс со скоростью  $Q$ . Пусть  $N_i$  – биомассы (или численности) соответствующих уровней,  $i = \overline{0, 2}$  (так,  $N_0$  – масса внешнего ресурса). Предположим, что состояние модельной системы описывается с помощью системы уравнений

$$\begin{cases} \dot{N}_0 = Q - \alpha_0 N_0 N_1, \\ \dot{N}_1 = N_1 \cdot (k_0 \alpha_0 N_0 - \alpha_1 N_2 - m_1), \\ \dot{N}_2 = N_2 \cdot (k_1 \alpha_1 N_1 - m_2). \end{cases} \quad (8.5)$$

1. Какой вид примет система (8.5) при следующей замене переменных:

$$N_0 = \frac{1}{k_0 \alpha_0} x, \quad N_1 = \frac{1}{\alpha_0} y, \quad N_2 = \frac{1}{\alpha_1} z?$$

2. Найдите положения равновесия полученной системы и исследуйте их на устойчивость.

**128.** (Трофическая цепь длины 3.) Рассмотрим вольтерровскую трофическую цепь длины 3, описываемую системой уравнений

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = N_1(-m_1 + \alpha_0(C - N) - \alpha_1 N_2), \\ \dot{N}_2 = N_2(-m_2 + \alpha_1 N_1 - \alpha_2 N_3), \\ \dot{N}_3 = N_3(-m_3 + \alpha_2 N_2), \\ N(t) = \sum_{i=1}^3 N_i(t), \end{cases}$$

где  $C$  – суммарное количество вещества в замкнутой экосистеме;  $m_i$  – коэффициент смертности  $i$ -го вида;  $m_i = \text{const} > 0$ ,  $i = \overline{1, 3}$ ;  $\alpha_i$  – коэффициент потребления и переработки биомассы,  $\alpha_i = \text{const} > 0$ ,  $i = \overline{0, 2}$ .

Найдите положения равновесия системы и исследуйте их на устойчивость.

**129.** (Задача охраны редкого вида.) Рассмотрим модельную экосистему трех трофических уровней «растительность – травоядные животные – хищники», в которую поступает внешний ресурс со скоростью  $Q$  [53]. Пусть  $N_i$ ,  $i = \overline{0, 3}$ , – биомассы (или численности) соответствующих уровней ( $N_0$  – масса внешнего ресурса). Предполагаем, что состояние модельной системы описывается с помощью системы уравнений

$$\begin{cases} \frac{dN_0}{dt} = Q - \alpha_0 N_0 N_1, \\ \frac{dN_1}{dt} = N_1 (k_0 \alpha_0 N_0 - \alpha_1 N_2 - m_1), \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2 (k_1 \alpha_1 N_1 - \alpha_2 N_3 - m_2), \\ \frac{dN_3}{dt} = N_3 (k_2 \alpha_2 N_2 - \alpha_3 N_3 - m_3). \end{cases}$$

Под *стационарной задачей охраны популяции* будем понимать следующую задачу. Предполагается, что модельная экосистема находится в равновесном режиме. Задаются желаемые диапазоны изменения численности редкого вида, а для остальных требуется найти границы изменения их численностей так, чтобы численность популяции редкого вида находилась в этих желаемых диапазонах.

Решите стационарную задачу охраны популяции в случаях, когда ценным (редким) видом является: а) популяция хищников, б) популяция травоядных животных, в) растительность.

**130.** Рассмотрим трехкомпонентное биологическое сообщество. Пусть связь между компонентами имеет вид

$$N_1 \rightarrow N_2 \rightarrow N_3,$$

где  $N_1(t)$  – биомасса 1-го вида – жертвы по отношению ко второй компоненте;  $N_2(t)$  – биомасса 2-го вида – хищника по отношению к компоненте с биомассой  $N_1$  и жертвы к третьей компоненте с биомассой  $N_3(t)$ .

В рамках вольтерровской схемы модель данного сообщества можно представить в виде следующей системы дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \epsilon_1 N_1 - \gamma_1 N_1 N_2, \\ \frac{dN_2}{dt} = -\epsilon_2 N_2 + \gamma_{21} N_1 N_2 - \gamma_{23} N_2 N_3, \\ \frac{dN_3}{dt} = -\epsilon_3 N_3 + \gamma_3 N_2 N_3 - \alpha_3 N_3^2. \end{cases} \quad (8.6)$$

Здесь параметры модели  $\epsilon_1, \epsilon_2, \epsilon_3, \gamma_1, \gamma_{23}, \gamma_{32}, \alpha_3$  – положительные константы.

Система (8.6) содержит восемь параметров. С помощью замены

$$N_1 = k_1 x, \quad N_2 = k_2 y, \quad N_3 = k_3 z$$

система может быть приведена к виду

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (\epsilon_1 - y)x, \\ \frac{dy}{dt} = (-C + x - Ez)y, \\ \frac{dz}{dt} = (-F + y - z)z. \end{cases} \quad (8.7)$$

Выполните следующие задания:

1. Найдите коэффициенты  $k_i, \quad i = \overline{1,3}$ .
2. Установите связь параметров системы (8.7)  $C, E, F$  и  $G$  с параметрами системы (8.6).
3. Найдите положения равновесия системы (8.7).
4. Исследуйте на устойчивость положения равновесия системы (8.7), используя критерий Рауса – Гурвица.

**131.** Предположим, что в озерной экосистеме с трофической цепью длины 3 (фитопланктон, зоопланктон, планктоноядные рыбы) предпринимается попытка развести хищных рыб [23]. До какого уровня надо увеличить поток ресурса  $Q$  в экосистему, чтобы обеспечить устойчивость трофической цепи длины 4?

**132.** В океанической экосистеме из 5 уровней (фитопланктон, зоопланктон, планктоноядные рыбы, морские животные и птицы) возникла необходимость эксплуатации, при которой из нее будет изыматься часть биомассы зоопланктона [23]. Однако при этом экосистема должна быть сохранена. Какую долю биомассы второго уровня можно изымать без разрушения экосистемы, т. е. без уменьшения длины трофической цепи?

## Тема 9

## Дискретные модели многовидовых экосистем

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:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_t f(x_t, y_t), \\ y_{t+1} = y_t g(x_t, y_t). \end{cases} \quad (9.1)$$

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:

- |                               |   |
|-------------------------------|---|
| 1. Конкуренция                | $f(x, y)$ и $g(x, y)$ убывают по обоим аргументам,<br>$f(0, 0) > 1$ , $g(0, 0) > 1$   |
| 2. Хищничество,<br>паразитизм | $f(x, y)$ убывает по обоим аргументам,<br>$g(x, y)$ возрастает по $x$ и убывает по $y$ ,<br>$f(0, 0) > 1$ , $g(0, 0) \leq 1$ .<br>Предполагается, что $x_t$ – численность жертвы<br>(хозяина), $y_t$ – численность хищника (паразита) |

Положения равновесия (стационарные точки) определяются из системы уравнений

$$\begin{cases} x = x f(x, y), \\ y = y g(x, y). \end{cases} \quad (9.2)$$

Построив в окрестности произвольного положения равновесия  $P^* = (x^*, y^*)$  соответствующую (9.1) линеаризованную систему

$$\begin{cases} \xi_{t+1} = (f(P^*) + x^* f'_x(P^*))\xi_t + x^* f'_y(P^*)\eta_t, \\ \eta_{t+1} = y^* g'_x(P^*)\xi_t + (g(P^*) + y^* g'_y(P^*))\eta_t, \end{cases} \quad (9.3)$$

можно выяснить характер устойчивости положения равновесия. Положение равновесия  $P^*$  асимптотически устойчиво, если все собственные числа матрицы системы (9.3) по модулю меньше единицы.

### Задачи и упражнения

**133.** После очередной прополки поля суммарные биомассы полезных растений и сорняков составляют соответственно  $M_0$  и  $S_0$  ( $S_0 \ll M_0$ ). В дальнейшем биомассы  $M_i$  полезных растений и  $S_i$  сорняков в произвольный  $i$ -й момент времени  $t = i\Delta t$  периода интенсивного роста растений определяются уравнениями:

$$\frac{M_{i+1} - M_i}{\Delta t} = M_i \cdot \left(k_1 - \frac{k_2}{\sigma} S_i\right), \quad \frac{S_{i+1} - S_i}{\Delta t} = S_i \cdot \left(k_3 - \frac{k_4}{\sigma} M_i\right),$$

где  $i = 0, 1, 2, \dots, n$ ;  $\Delta t$  – малый интервал времени;  $\sigma$  – площадь поля;  $k_i$ ,  $i = 1, 4$  – коэффициенты, характеризующие скорость роста растений. Установите равновесные биомассы полезных растений и сорняков и исследуйте их на устойчивость.

**134.** (Экспоненциальная модель конкуренции двух видов.) Рассмотрим динамическую систему, описывающую развитие сообщества двух конкурирующих видов [49]:

$$\begin{cases} x(t+1) = A \cdot x(t) \cdot e^{-\alpha x(t) - \beta y(t)}, \\ y(t+1) = B \cdot y(t) \cdot e^{-\epsilon x(t) - \delta y(t)}, \end{cases}$$

где  $x(t)$ ,  $y(t)$  – численности конкурирующих видов;  $A, B$  – постоянные коэффициенты, учитывающие прирост вида, не связанный с конкуренцией ( $A, B > 1$ ). Параметры модели  $\alpha, \beta, \epsilon, \delta$ , учитывающие конкуренцию двух видов, являются положительными константами.

1. Сколько положений равновесия имеет система?
2. Установите условия устойчивости ненулевого положения равновесия.

3. На плоскости  $Oxy$  постройте область устойчивости ненулевого положения равновесия.

**135.** (Экспоненциальная модель системы «хищник – жертва».) Рассмотрим динамическую систему, описывающую развитие сообщества двух видов – жертвы и хищника [49]:

$$\begin{cases} x(t+1) = A \cdot x(t) \cdot e^{-\alpha x(t) - \beta y(t)}, \\ y(t+1) = B \cdot y(t) \cdot e^{\epsilon x(t) - \delta y(t)}. \end{cases}$$

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  $\alpha, \beta, \epsilon, \delta$ , учитывающие взаимодействие двух видов, являются положительными константами.

1. Сколько положений равновесия имеет система?
2. Установите условия существования устойчивости ненулевого положения равновесия.
3. На плоскости  $Oxy$  постройте область устойчивости ненулевого положения равновесия.

**136.** (Дискретная модель взаимодействия «паразит – хозяин» в стационарной среде.) Рассмотрим динамическую систему [44]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot (1 - f(x_n, y_n)) \cdot y_n, \\ y_{n+1} = k \cdot f(x_n, y_n) y_n, \end{cases}$$

где  $x_n, y_n$  – численности соответственно паразитов и хозяев в  $n$ -й год; параметр  $k$  ( $k > 1$ ) характеризует смертность и размножение популяции хозяев (жертвы); параметр  $a$  ( $0 < a < 1$ ) характеризует смертность паразитов, не связанную со взаимодействием между видами; функция  $f(x, y)$  имеет смысл доли непораженных паразитами хозяев (не уничтоженных хищниками жертв),  $0 \leq f(x, y) \leq 1$ . По биологическому смыслу функция  $f(x, y)$  обладает следующими свойствами:

- a)  $f'_x(x, y) < 0$ , т. е. доля непораженных хозяев при увеличении числа паразитов и данной численности хозяев уменьшается;

- b)  $f'_y(x, y) > 0$ , т. е. доля непораженных хозяев не убывает при увеличении числа хозяев при данной численности паразитов;
- с)  $\frac{df(\lambda x, \lambda y)}{d\lambda} < 0$ , т. е. пропорциональное увеличение численности паразитов и хозяев приводит к тому, что доля непораженных хозяев убывает.

Выполните следующие задания:

1. Найдите положения равновесия системы.
2. Постройте характеристический многочлен матрицы линеаризованной системы в окрестности ненулевого положения равновесия. Докажите, что его корни по модулю одновременно оба больше или оба меньше единицы.
3. Получите условия устойчивости положения равновесия.
4. Исследуйте на устойчивость ненулевое положение равновесия дискретной системы

$$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot (1 - e^{-\gamma x_n}) \cdot y_n, \\ y_{n+1} = k \cdot e^{-\gamma x_n} \cdot y_n. \end{cases}$$



## Тема 10

Нормирование выбросов вредных веществ.  
Теоретико-игровой подход

## 10.1. Нормирование выбросов вредных веществ. Модель I

Пусть в промышленном районе расположено  $n$  предприятий, каждое из которых имеет один источник, выбрасывающий в атмосферу вредную примесь. В районе имеется экологически значимая зона  $\Omega$ , уровень загрязнения в которой не должен превышать предельно допустимого значения. Усредненное по времени и области  $\Omega$  значение концентрации можно рассчитать по формуле

$$q = \sum_{i=1}^n c_i x_i, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad 0 \leq x_i \leq a_i, \quad (10.1)$$

где  $c_i > 0$  – постоянные, зависящие от параметров процесса атмосферного переноса, местонахождения и технических характеристик источников выбросов. Пусть  $\Theta < \sum_{i=1}^n c_i a_i$  – значение предельно допустимой концентрации (ПДК) вредной примеси.

Считая предприятия игроками, построим игру, моделирующую конфликтную ситуацию загрязнения атмосферы [29]. Предположим, что каждое предприятие  $i$  может снижать свои эксплуатационные расходы посредством увеличения выброса  $x_i$ , однако, если в зоне  $\Omega$  уровень загрязнения превышает ПДК, на предприятие накладывается штраф  $s_i > 0$ .

Пусть игрок (предприятие)  $i$  имеет возможность выбирать значения  $x_i$  из множества  $X_i = [0, a_i]$ . Функции выигрыша игроков (предприятий) имеют вид

$$H_i(x_1, x_2, \dots, x_n) = \begin{cases} h_i(x_1, x_2, \dots, x_n), & q \leq \Theta, \\ h_i(x_1, x_2, \dots, x_n) - s_i, & q > \Theta, \end{cases} \quad (10.2)$$

где  $h_i(x_1, x_2, \dots, x_n)$  – непрерывные и возрастающие по аргументу  $x_i$  функции.

В качестве принципа оптимальности в этой игре рассмотрим равновесие по Нэшу.

**Определение.** Набор стратегий  $x_1, x_2, \dots, x_n$  называется *ситуацией равновесия по Нэшу*, если ни один из игроков не может получить выгоду при одностороннем изменении своей стратегии.

Будем рассматривать только ситуацию равновесия в чистых стратегиях. В силу монотонности каждой из функций выигрыша  $h_i(x_1, x_2, \dots, x_n)$  по аргументу  $x_i$  ситуации равновесия находятся на гиперплоскости  $\sum_{i=1}^n c_i x_i = \Theta$ .

Будем называть ситуацию равновесия  $x$  *допустимой*, если  $\sum_{i=1}^n c_i x_i \leq \Theta$ , а *оптимальным решением* – множество допустимых ситуаций равновесия.

Таким образом, получили бескоалиционную игру

$$\Gamma_1 = \langle I, \{X_i\}_{i \in I}, \{H_i\}_{i \in I} \rangle,$$

в которой функции выигрыша заданы в виде

$$H_i(x_1, x_2, \dots, x_n) = \begin{cases} h_i q, & q \leq \Theta, \\ h_i q - s_i, & q > \Theta, \end{cases} \quad q = \sum_{i=1}^n c_i x_i, \quad (10.4)$$

где  $h_i q$  – непрерывны и возрастают.

Пусть  $q_{max} = \sum_{i \in I} c_i a_i$ , а  $K \subseteq I$  – множество игроков, для которых существуют  $q_j \in (\Theta, \Theta + c_j a_j)$ ,  $j \in K$ , такие, что  $h_j(\Theta) = h_j q_j - s_j$ ,  $j \in K$ .

**Теорема 1.** *Множество решений системы*

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^n c_i x_i = \Theta, & 0 \leq x_i \leq a_i, \\ q_i - \sum_{i \in I, i \neq j} c_i x_i \geq c_j a_j, & j \in K, \quad c_j > 0, \end{cases} \quad (10.5)$$

*совпадает с множеством допустимых ситуаций равновесия в игре  $\Gamma_1$ .*

Перепишем систему (10.5) в виде

$$\begin{cases} \sum_{i \in I} c_i x_i = \Theta, & 0 \leq x_i \leq a_i, \\ q_j \geq \sum_{i=1}^n c_i x_i - c_j x_j + c_j a_j, & j \in K, \end{cases}$$

или

$$\sum_{i \in I} c_i x_i = \Theta, \quad x_j \geq a_j - \frac{1}{c_j}(q_j - \Theta), \quad j \in K, \quad (10.6)$$

$$0 \leq x_i \leq a_i, \quad i \in I.$$

**Теорема 2.** Если  $\sum_{j \in K} c_j a_j \geq \Theta$ , то, для того чтобы система имела решение, необходимо и достаточно, чтобы выполнялось условие

$$\sum_{j \in K} (q_j - c_j a_j) \geq \Theta(|K| - 1). \quad (10.7)$$

**Замечание 1.** Если  $\sum_{j \in K} c_j a_j < \Theta$ , то решение системы (10.6) существует всегда и вычисляется по формулам:

$$x_j = a_j, \quad j \in K, \quad x_i = a_i \frac{\Theta - \sum_{j \in K} c_j a_j}{\sum_{p \in I \setminus K} c_p a_p}, \quad i \in I \setminus K.$$

**Замечание 2.** Если справедливо неравенство (10.7), то решение системы (10.6) можно найти по формулам:

$$x_j = a_j - \frac{(q_j - \Theta)}{c_j} + \epsilon_j, \quad j \in K, \quad x_j = 0, \quad j \in I \setminus K,$$

где  $\epsilon_j$  удовлетворяет неравенствам  $0 \leq \epsilon_j \leq \frac{(q_j - \Theta)}{c_j}$ ,  $j \in K$ . В частности,  $\epsilon_j$  можно выбрать следующим образом:

$$\epsilon_j = \frac{q_j - \Theta}{c_j} \cdot \frac{\sum_{j \in K} (q_j - c_j a_j) - \Theta(|K| - 1)}{\sum_{j \in K} (q_j - \Theta)}.$$

**Теорема 3.** Пусть  $K \neq \emptyset$  и  $\sum_{j \in K} c_j a_j \geq \Theta$ ,  $c_j > 0$ , тогда для того, чтобы в игре  $\Gamma_1$  существовала допустимая ситуация равновесия по Нэшу, необходимо и достаточно, чтобы выполнялось неравенство

$$\Theta(|K| - 1) \leq \sum_{j \in K} (q_j - c_j a_j). \quad (10.8)$$

**Теорема 4.** *Допустимая ситуация равновесия в игре  $\Gamma_1$  единственна, если выполнены условия:*

1.  $\sum_{j \in K} q_j = (|K| - 1)\Theta + \sum_{j \in K} c_j a_j$ ,
2.  $\sum_{j \in K} c_j a_j \geq \Theta$ .

### Задачи и упражнения

**137.** Выясните, существует ли ситуация равновесия в игре  $\Gamma_1$  при указанных ниже значениях параметров. Если существует, то найдите оптимальные значения выбросов каждого предприятия так, чтобы минимизировать потери.

- 1)  $n = 2$ ,  $\Theta = 6$ ,  $q = x_1 + x_2$ ,  $s_1 = 2$ ,  $s_2 = 1,5$ ,  $a_1 = 4$ ,  $a_2 = 5$ .

Функции выигрыша игроков:

$$H_1(x_1, x_2) = \begin{cases} x_1 + x_2, & q \leq \Theta, \\ x_1 + x_2 - s_1, & q > \Theta; \end{cases}$$

$$H_2(x_1, x_2) = \begin{cases} 3(x_1 + x_2), & q \leq \Theta, \\ 3(x_1 + x_2) - s_2, & q > \Theta. \end{cases}$$

- 2)  $n = 2$ ,  $\Theta = 6$ ,  $q = x_1 + x_2$ ,  $s_1 = \frac{4}{3}$ ,  $s_2 = 5$ ,  $a_1 = 4$ ,  $a_2 = 5$ .

Функции выигрыша игроков:

$$H_1(x_1, x_2) = \begin{cases} x_1 + x_2, & q \leq \Theta, \\ x_1 + x_2 - s_1, & q > \Theta; \end{cases}$$

$$H_2(x_1, x_2) = \begin{cases} 3(x_1 + x_2), & q \leq \Theta, \\ 3(x_1 + x_2) - s_2, & q > \Theta. \end{cases}$$

- 3)  $n = 3$ ,  $\Theta = 11$ ,  $q = 3x_1 + 2x_2 + x_3$ ,  $s_1 = 4$ ,  $s_2 = 3$ ,  $s_3 = 2$ ,  $a_1 = a_2 = 5$ ,  $a_3 = 3$ .

Функции выигрыша игроков ( $i = 1, 2, 3$ ) имеют вид

$$H_i(x_1, x_2, x_3) = \begin{cases} b_i q, & q \leq \Theta, \\ b_i q - s_i, & q > \Theta, \end{cases}$$

где  $b = (2, 1, 3)$ .

4)  $n = 3$ ,  $\Theta = 6$ ,  $q = x_1 + x_2 + 3x_3$ ,  $s_1 = 4$ ,  $s_2 = 3$ ,  $s_3 = 5$ ,  
 $a_1 = a_2 = 3$ ,  $a_3 = 2$ .

Функции выигрыша игроков ( $i = 1, 2, 3$ ) имеют вид

$$H_i(x_1, x_2, x_3) = \begin{cases} b_i q, & q \leq \Theta, \\ b_i q - s_i, & q > \Theta, \end{cases}$$

где  $b = (2, 6, \frac{1}{2})$ .

## 10.2. Нормирование выбросов вредных веществ. Модель II

Предположим, что потери предприятия  $i$  складываются из расходов на переработку отходов и налога на загрязнение. Функция  $f_i(a_i - x_i)$  – непрерывная убывающая, характеризует величину расходов на переработку отходов, где  $x_i$  – выброс  $i$ -го предприятия ( $0 \leq x_i \leq a_i$ ), а  $a_i > 0$  – максимально возможный выброс предприятия  $i$ . Налог на загрязнение определим в виде  $k_i \sum_{i=1}^n c_i x_i$ , где  $k_i > 0$ . Величину  $k_i > 0$  будем называть *ценой загрязнения* для предприятия  $i$ .

Обозначим  $h_i(x_i) = -f_i(a_i - x_i)$ , тогда

$$H_i(x_1, x_2, \dots, x_n) = \begin{cases} h_i(x_i) - k_i \sum_{i=1}^n c_i x_i, & q \leq \Theta, \\ h_i(x_i) - k_i \sum_{i=1}^n c_i x_i - s_i, & q > \Theta, \end{cases} \quad (10.9)$$

$$q = \sum_{i=1}^n c_i x_i, \quad c_i > 0, \quad s_i > 0.$$

Рассмотрим бескоалиционную игру  $n$  лиц  $\Gamma_2 = \langle I, \{X_i\}_{i \in I}, \{H_i\}_{i \in I} \rangle$ , где  $H_i(x_1, \dots, x_n)$  имеют вид (10.9),  $X_i = [0, a_i]$  [29]. Обозначим через  $N$  множество игроков, для которых выполнено неравенство

$$h_j(0) > h_j(a_j) - k_j c_j a_j - s_j, \quad j \in N.$$

**Теорема 5.** *Множество решений системы*

$$\sum_{i=1}^n c_i x_i = \Theta, \quad 0 \leq x_i \leq a_i, \quad (10.10)$$

$$h_j(x_j) - k_j c_j a_j \geq h_j(a_j) - k_j c_j a_j - s_j, \quad j \in N$$

совпадает с множеством допустимых ситуаций равновесия в игре  $\Gamma_2$ .

**Теорема 6.** Для того чтобы в игре  $\Gamma_2$  существовала допустимая ситуация равновесия, необходимо и достаточно, чтобы

$$\sum_{j \in N} c_j x_j^0 \leq \Theta. \quad (10.11)$$

**Следствие.** Если в условиях теоремы выполняется неравенство  $\sum_{j \in N} c_j a_j \geq \Theta$ , то решение системы (10.10) можно записать в виде

$$x_j = x_j^0 + \epsilon_j, \quad j \in N,$$

$$x_j = 0, \quad j \in I \setminus N,$$

где

$$\epsilon_j = (a_j - x_j^0) \frac{\Theta - \sum_{j \in N} c_j x_j^0}{\sum_{j \in N} (c_j a_j - c_j x_j^0)}.$$

Если в условиях теоремы выполняется неравенство  $\sum_{j \in N} c_j a_j < \Theta$ , то решением системы (10.10) будет вектор  $x$ , компоненты которого равны:

$$x_j = a_j, \quad j \in N,$$

$$x_i = a_i \frac{\Theta - \sum_{j \in N} c_j a_j}{\sum_{i \in I \setminus N} c_i a_i}.$$

**Теорема 7.** Пусть  $\sum_{j \in N} c_j a_j \geq \Theta$ . Для того чтобы допустимая ситуация равновесия в игре  $\Gamma_2$  была единственной, необходимо и достаточно, чтобы

$$\sum_{j \in N} c_j x_j^0 = \Theta.$$

### Задачи и упражнения

**138.** Для приведенных ниже значений параметров найдите величину штрафов  $s_i$  таким образом, чтобы существовала допустимая ситуация равновесия по Нэшу в игре  $\Gamma_2$ , и найдите эту равновесную ситуацию:

1)  $n = 3$ ,  $\Theta = 10$ ,  $q = 2x_1 + 3x_2 + 4x_3$ ,  $a_1 = a_3 = 2$ ,  $a_2 = 3$ . Функции выигрыша игроков определяются по формулам:

$$H_i(x_1, x_2, x_3) = \begin{cases} h_i(x_i) - k_i q, & q \leq \Theta, \quad i = \overline{1, 3}, \\ h_i(x_i) - k_i q - s_i, & q > \Theta, \quad i = \overline{1, 3}, \end{cases}$$

где  $h_1(x_1) = 3x_1$ ,  $h_2(x_2) = 4x_2$ ,  $h_3(x_3) = 5x_3$ ;  $k_i$  – цены загрязнения, установлены для каждого из игроков в размере единицы.

2)  $n = 2$ ,  $\Theta = 15$ ,  $q = 5x_1 + 2x_2$ ,  $a_1 = 1$ ,  $a_2 = 3$ . Функции выигрыша игроков определяются по формулам:

$$H_i(x_1, x_2) = \begin{cases} h_i(x_i) - k_i q, & q \leq \Theta, \quad i = 1, 2, \\ h_i(x_i) - k_i q - s_i, & q > \Theta, \quad i = 1, 2, \end{cases}$$

где  $h_1(x_1) = 2x_1$ ,  $h_2(x_2) = x_2$ ;  $k_i$  – цены загрязнения, установлены для каждого из игроков в размере единицы.

3)  $n = 4$ ,  $\Theta = 21$ ,  $q = 2x_1 + 3x_2 + 2x_3 + 4x_4$ ,  $a_2 = a_4 = 2$ ,  $a_1 = 1$ ,  $a_3 = 3$ . Функции выигрыша игроков определяются по формулам:

$$H_i(x_1, x_2, x_3, x_4) = \begin{cases} h_i(x_i) - q, & q \leq \Theta, \quad i = \overline{1, 4}, \\ h_i(x_i) - q - s_i, & q > \Theta, \quad i = \overline{1, 4}, \end{cases}$$

где  $h_1(x_1) = 3x_1$ ,  $h_2(x_2) = x_2$ ,  $h_3(x_3) = 4x_3$ ,  $h_4(x_4) = x_4$ .

**139.** При заданных ниже значениях параметров установите цену загрязнения  $k_i$  для каждого из предприятий в игре  $\Gamma_2$  таким образом, чтобы существовала допустимая ситуация равновесия по Нэшу. Найдите эту равновесную ситуацию.

1)  $n = 2$ ,  $\Theta = 5$ ,  $q = x_1 + 2x_2$ ,  $s_1 = 1$ ,  $s_2 = 2$ ,  $a_1 = 2$ ,  $a_2 = 3$ . Функции выигрыша игроков определяются по формулам:

$$H_i(x_1, x_2) = \begin{cases} h_i(x_i) - k_i q, & q \leq \Theta, \quad i = 1, 2, \\ h_i(x_i) - k_i q - s_i, & q > \Theta, \quad i = 1, 2, \end{cases}$$

где  $h_1(x_1) = 2x_1$ ,  $h_2(x_2) = 4x_2$ ;  $k_i$  – цены загрязнения,  $k_1 + k_2 = 2$ .

2)  $n = 3$ ,  $\Theta = 10$ ,  $q = 2x_1 + 3x_2 + 4x_3$ ,  $s_1 = s_2 = s_3 = 1$ ,  $a_1 = 2$ ,  $a_2 = 3$ ,  $a_3 = 2$ . Функции выигрыша игроков определяются по формулам:

$$H_i(x_1, x_2, x_3) = \begin{cases} h_i(x_i) - k_i q, & q \leq \Theta, \quad i = \overline{1, 3}, \\ h_i(x_i) - k_i q - s_i, & q > \Theta, \quad i = \overline{1, 3}, \end{cases}$$

где  $h_1(x_1) = 3x_1$ ,  $h_2(x_2) = 4x_2$ ,  $h_3(x_3) = 5x_3$ ;  $k_i$  — цены загрязнения,  $k_1 + k_2 + k_3 = 3$ .

3)  $n = 5$ ,  $\Theta = 12$ ,  $q = x_1 + 2x_2 + 3x_3 + 2x_4 + x_5$ ,  $s_1 = 2$ ,  $s_2 = 1$ ,  $s_3 = 1$ ,  $s_4 = 2$ ,  $s_5 = 3$ ,  $a_1 = a_5 = 3$ ,  $a_2 = a_3 = a_4 = 2$ . Функции выигрыша игроков определяются по формулам:

$$H_i(x_1, x_2, x_3, x_4, x_5) = \begin{cases} h_i(x_i) - k_i q, & q \leq \Theta, \quad i = \overline{1, 5}, \\ h_i(x_i) - k_i q - s_i, & q > \Theta, \quad i = \overline{1, 5}, \end{cases}$$

где  $h_1(x_1) = 2x_1$ ,  $h_2(x_2) = 2x_2$ ,  $h_3(x_3) = x_3$ ,  $h_4(x_4) = 2x_4$ ,  $h_5(x_5) = 2x_5$ ;  $k_i$  — цены загрязнения,  $k_1 + 2k_2 + k_3 + 2k_4 + k_5 = 3$ .

### 10.3. Сильно равновесные ситуации

Определим сильно равновесную ситуацию как набор  $n$  стратегий, таких, что не существует коалиции  $S \subseteq N$ , которая односторонним изменением стратегий входящих в нее игроков может увеличить выигрыши своих членов, если остальные игроки не изменяют стратегии.

**Определение.** Ситуация  $x^*$  в игре  $\Gamma$  является *сильно равновесной*, если не существует  $S \subseteq I$  и  $x_S = \{x_j\}_{j \in S}$ , таких, что  $0 \geq x_j \geq a_j$  и  $H_j(x^* \| x_S) \geq H_j(x^*)$  для всех  $j \in S$ .

Рассмотрим в качестве принципа оптимальности сильное равновесие. Будем называть ситуацию допустимой, если  $\sum_{i=1}^n c_i x_i \leq \Theta$ . Оптимальным решением будем называть множество допустимых сильно равновесных ситуаций [29].

Рассматриваем игру  $\Gamma_1$ . Для любой сильно равновесной ситуации  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$  справедливо равенство  $\sum_{i \in I} c_i x_i = \Theta$ . Множество  $K \subseteq I$  определим как множество игроков, для которых существуют значения  $q_j \in (\Theta, \sum_{i \in I} c_i a_i)$ , такие, что  $h_j(q_j) - s_j = h_j(\Theta)$ ,  $j \in K$ .

Введем вспомогательные игры  $\Gamma_S$  ( $S \subseteq K$ ). Множество игроков в игре  $\Gamma_S$  состоит из игроков множества  $I$ , не принадлежащих  $S$ , и



коалиции  $S$ , которая действует как один игрок  $j_S$ . Множество стратегий игрока  $j_S$  определим следующим образом:

$$X_{j_S} = \{x_{j_S} : 0 \leq x_{j_S} \leq a_{j_S}\},$$

где  $a_{j_S} = \sum_{k \in S} c_k a_k$ .

Обозначим  $q_{j_S} = \max_{k \in S} q_k$ . Пусть  $k_S \in S$  – игрок, для которого значение  $q_{k_S}$  является наибольшим из всех  $q_j$  для  $j \in S$ . Функции выигрыша игрока  $j_S$  выберем в виде

$$H_{j_S}(x) = H_{k_S}(x) = \begin{cases} h_{k_S}(q), & q \leq \Theta, \\ h_{k_S}(q) - s_{k_S}, & q > \Theta, \end{cases}$$

где  $q = \sum_{j \in I \setminus S} c_j x_j + x_{j_S}$ . Функции выигрыша остальных игроков определяются так же, как в игре  $\Gamma_1$ .

**Утверждение 1.** *Множество допустимых ситуаций равновесия в игре  $\Gamma_S$  совпадает с множеством решений системы уравнений и неравенств*

$$\sum_{i \in I \setminus S} c_i x_i + x_{j_S} = \Theta,$$

$$0 \leq x_i \leq a_i, \quad 0 \leq x_{j_S} \leq a_{j_S}, \quad x_j \geq a_j - \frac{q_j - \Theta}{c_j}, \quad j \in K_S,$$

$$x_{j_S} \geq a_{j_S} - q_{j_S} + \Theta,$$

если  $q_{j_S} < a_{j_S} + \Theta$ , и системы

$$\sum_{i \in I \setminus S} c_i x_i + x_{j_S} = \Theta,$$

$$0 \leq x_i \leq a_i, \quad 0 \leq x_{j_S} \leq a_{j_S}, \quad x_j \geq a_j - \frac{q_j - \Theta}{c_j},$$

$$j \in K_S \setminus S,$$

если  $q_{j_S} \geq a_{j_S} + \Theta$ . Здесь  $K_S = \{j : j \in K \setminus S, q_j < \Theta + c_j a_j\}$ .

**Утверждение 2.** *Множество сильно равновесных ситуаций в игре*

$\Gamma_1$  совпадает с пересечением множеств  $X_S$  по всем  $S \subseteq K$  и, следовательно, описывается системой уравнений и неравенств

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^n c_i x_i &= \Theta, \quad 0 \leq x_i \leq a_i, \quad i = 1, 2, \dots, n, \\ \sum_{j \in S} c_j x_j &\geq \sum_{j \in S} c_j a_j - q_{jS} + \Theta, \quad S \subseteq K. \end{aligned}$$

Если  $q_{jS} < \Theta + a_{jS}$ , то необходимое и достаточное условие существования в игре  $\Gamma_1$  допустимой ситуации равновесия можно записать в виде

$$\sum_{j \in K_S} (q_j - c_j a_j) + q_{jS} - a_{jS} \geq \Theta(|K_S| - 1).$$

Если  $q_{jS} \geq \Theta + a_{jS}$ , то это условие примет вид

$$\sum_{j \in K_S} (q_j - c_j a_j) \geq \Theta(|K_S| - 1).$$

**Теорема. (Необходимое и достаточное условие существования допустимой сильно равновесной ситуации в игре  $\Gamma_1$ .)** Если  $q_{jS} < \Theta + a_{jS}$  для всех  $s \subseteq K$ , то, для того чтобы в игре  $\Gamma_1$  существовала допустимая сильно равновесная ситуация, необходимо и достаточно, чтобы выполнялось неравенство

$$q_{jK} - \sum_{i \in K} c_i a_i \geq 0.$$

**Утверждение 3.** Если выполняется неравенство  $\sum_{j \in K} c_j a_j \leq \Theta$ , то одним из решений игры  $\Gamma_1$  будет вектор с координатами

$$\begin{aligned} x_j &= a_j, \quad j \in K, \\ x_i &= a_i \frac{\Theta - \sum_{j \in K} c_j a_j}{\sum_{j \in I \setminus K} c_j a_j}, \quad i \in I \setminus K. \end{aligned}$$

Если же  $\sum_{j \in K} c_j a_j > \Theta$ , то решение можно представить в виде

$$x_j = a_j - \frac{1}{c_j} \epsilon_j, \quad j \in K,$$

$$x_i = 0, \quad i \in I \setminus K.$$

Упорядочим  $q_j (j \in K)$  по возрастанию:  $q_{j_1} \leq q_{j_2} \leq \dots \leq q_{j_{|K|}}$ . Выберем  $\epsilon_j$  такими, что  $\epsilon_{j_1} \leq q_{j_1} - \Theta$ ,  $\epsilon_{j_r} \leq q_{j_r} - q_{j_{r-1}}$ . Приведенным условиям соответствуют, например, такие значения  $\epsilon_{j_r}$ :

$$\epsilon_{j_r} = (q_{j_r} - q_{j_{r-1}}) \frac{\sum_{j \in K} c_j a_j - \Theta}{q_{j_K} - \Theta}, \quad r = 2, 3, \dots, |K|,$$

$$\epsilon_{j_1} = (q_{j_1} - \Theta) \frac{\sum_{j \in K} c_j a_j - \Theta}{q_{j_K} - \Theta}.$$

### Задачи и упражнения

**140.** Найдите допустимую сильно равновесную ситуацию в игре  $\Gamma_1$  при следующих значениях параметров:

1)  $n = 3$ ,  $\Theta = 7$ ,  $q = x_1 + 2x_2 + 3x_3$ ,  $s_1 = 3$ ,  $s_2 = 6$ ,  $s_3 = 1$ ,  $a_1 = a_3 = 2$ ,  $a_2 = 1$ . Функции выигрыша игроков имеют вид:

$$H_i(x_1, x_2, x_3) = \begin{cases} b_i q, & q \leq \Theta, \\ b_i q - s_i, & q > \Theta, \end{cases}$$

где  $b = (3, 2, 1)$ .

2)  $n = 2$ ,  $\Theta = 9$ ,  $q = 2x_1 + 3x_2$ ,  $s_1 = 3$ ,  $s_2 = 8$ ,  $a_1 = a_2 = 2$ . Функции выигрыша игроков имеют вид:

$$H_i(x_1, x_2) = \begin{cases} b_i q, & q \leq \Theta, \\ b_i q - s_i, & q > \Theta, \end{cases}$$

где  $b = (1, 4)$ .

## Задачи для подготовки к экзамену

**141.** Пусть динамика возрастной структуры популяции описывается классической моделью Лесли с матрицей  $L$ :

$$L = \begin{pmatrix} 1/4 & 5/2 & 2 \\ 1/4 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix}.$$

Найдите возрастное распределение популяции в момент времени  $t > 0$ , если начальное распределение популяции  $X(0) = (15, 15, 0)'$ . Установите предельную возрастную структуру.

**142.** Пусть динамика возрастной структуры популяции описывается классической моделью Лесли с матрицей  $L$ :

$$L = \begin{pmatrix} 5/4 & 11/4 & 4 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/8 & 0 \end{pmatrix}.$$

Найдите возрастное распределение популяции в момент времени  $t > 0$ , если начальное распределение популяции  $X(0) = (45, 15, 0)'$ . Установите предельную возрастную структуру.

**143.** Установите предельное возрастное распределение для популяции, динамика которой описывается классической моделью Лесли с матрицей  $L$ :

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 & 8 & 8 \\ 1/3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix}.$$

В начальный момент времени  $t = 0$  популяция имела возрастное распределение  $X(0) = (1, 0, 10, 2, 1)'$ .

**144.** Исследуйте на устойчивость положения равновесия математической модели, описывающей динамику роста бактериальной популяции, содержащейся в хемостате

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = (\lambda C - w)N, \\ \frac{dC}{dt} = w(a - C) - \lambda qCN, \end{cases}$$

где  $N(t)$  – концентрация микроорганизмов;  $C(t)$  – концентрация фактора LGF, ограничивающего рост бактерий, в поступающей пище;  $a$  – количество поступающей пищи;  $w$  – скорость разбавления;  $q$  – количество LGF, потребляемое бактериями, или, иначе, постоянная скорость ассимиляции. Предполагается, что параметры модели  $a, w, w, \lambda$  являются положительными постоянными.

**145.** Исследовать на устойчивость ненулевое положение равновесия системы «хищник – жертва»:

$$\frac{dx}{dt} = \epsilon x - V(x)y, \quad \frac{dy}{dt} = y(kV(x) - m),$$

где  $x(t), y(t)$  – численности жертвы и хищника соответственно в момент времени  $t$ ;  $\epsilon, m$  – постоянные коэффициенты естественного прироста жертвы и естественной смертности хищника соответственно;  $k$ -я часть энергии биомассы жертв потребляется хищником на воспроизводство. А трофическая функция имеет следующий вид:

$$V(x) = \frac{bx^2}{c + x^2}, \quad b, c - \text{const} > 0.$$

Дайте графическую иллюстрацию метода анализа с помощью свойств трофической функции.

**146.** Рассмотрим населенный пункт с численностью  $N = \text{const}$ . Обозначим через  $x(t)$  численность здоровых людей, через  $y(t)$  численность больных людей.

Пусть в начальный момент времени  $t = 0$  появился один заболевший человек (источник инфекции), т. е.  $y(0) = 1$ . Будем предполагать, что никакого удаления заболевших не происходит (нет ни выздоровления, ни гибели, ни изоляции). Считаем также, что человек становится источником инфекции сразу же после того, как он сам заразится. Предполагается, что изменение числа заболевших во времени прямо пропорционально частоте встреч здоровых и больных людей, так что динамика численности больных людей может быть описана дифференциальным уравнением

$$\frac{dy}{dt} = \beta x(t)y(t), \quad \beta = \text{const} > 0.$$

Установите момент времени, когда наблюдается максимальный прирост числа заболевших. В какой момент времени 90 % населения будет охвачено эпидемией? Постройте графики функций  $x(t)$  и  $y(t)$ .

**147.** Динамика возрастной структуры популяции описывается обобщенной моделью Лесли вида

$$\begin{cases} x_1(t+1) = e^{-\alpha N(t)}(b_1 x_1(t) + b_2 x_2(t) + b_3 x_3(t)), \\ x_2(t+1) = s_1 e^{-\alpha N(t)} x_1(t), \\ x_3(t+1) = s_2 e^{-\alpha N(t)} x_2(t), \\ N(t) = x_1(t) + x_2(t) + x_3(t). \end{cases} \quad (1)$$

Пусть  $X^* = (x_1^*, x_2^*, x_3^*)'$  – положение равновесия системы (1),  $N^* = x_1^* + x_2^* + x_3^*$  – равновесная общая численность.

Докажите, что  $N^* = \frac{\ln \lambda^*}{\alpha}$ , где  $\lambda^*$  – максимальное собственное значение матрицы Лесли

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 \end{pmatrix}.$$

**148.** Рассматривается модель динамики возрастной структуры популяции вида

$$\frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} + m(\tau, t, N) \cdot x(\tau, t) = 0, \quad 0 < t, \tau < +\infty, \quad (1)$$

$$x(0, t) = B(t) = \int_0^{\infty} b(\tau, t, N) x(\tau, t) d\tau, \quad (2)$$

$$N(t) = \int_0^{+\infty} x(\tau, t) d\tau, \quad (3)$$

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau). \quad (4)$$

Найдите равновесное значение общей численности популяции в случае, когда  $b(\tau, t, N) = b_0 e^{-\alpha \tau}$  и  $d(\tau, t, N) = d_0 + cN$ ,  $b_0, d_0, c, \alpha - const > 0$ .

**149.** (Модель «хищник – жертва» с саморегуляцией в популяции жертвы.) Исследуйте на устойчивость положения равновесия модели:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(\epsilon_1 - \alpha_1 N_1 - \gamma_1 N_2), \quad \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\epsilon_2 + \gamma_2 N_1),$$

где  $N_1(t)$ ,  $N_2(t)$  – численности «жертвы» и «хищника» соответственно. Параметры модели являются положительными постоянными.

**150.** Исследуйте на устойчивость положения равновесия уравнения

$$N_{t+1} = \alpha N_t (1 + \delta N_t)^{-\beta}, \quad \alpha, \beta, \gamma - const > 0,$$

описывающего динамику численности популяции. На плоскости параметров  $\alpha, \beta$  при фиксированном значении параметра  $\delta$  постройте области значений параметров  $\alpha$  и  $\beta$ , при которых наблюдается:

1. гибель популяции;
2. монотонное стремление к ненулевому положению равновесия;
3. затухающие колебания относительно ненулевого положения равновесия.

**151.** Рассмотрим модель, описывающую динамику сообщества  $n$  видов, оспаривающих одну и ту же пищу:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(\epsilon - \gamma_i F(N_1, N_2, \dots, N_n)), \quad i = \overline{1, n}.$$

Коэффициенты  $\epsilon_i = const > 0$  характеризуют прирост видов в случае, когда пищи достаточно для удовлетворения их потребностей,  $i = \overline{1, n}$ . Функция  $F(N_1, N_2, \dots, N_n)$  определяет количество пищи, поедаемое видами в единицу времени, и обладает свойствами:

- 1)  $F(N_1, N_2, \dots, N_n) > 0$  для  $\forall N_i \geq 0$ ;
- 2)  $F(N_1, N_2, \dots, N_n) = 0$ , если  $N_1 = N_2 = \dots = N_n = 0$ ;
- 3)  $F(N_1, N_2, \dots, N_n) \rightarrow \infty$ , если  $N_1 \rightarrow \infty$ .

Коэффициенты  $\gamma_i = const > 0$  задают потребность в пище каждого из видов. Будем предполагать, что

$$\frac{\epsilon_1}{\gamma_1} > \frac{\epsilon_2}{\gamma_2} > \dots > \frac{\epsilon_n}{\gamma_n}.$$

Выясните, сколько положений равновесия имеет система и исследуйте их на устойчивость. Каким будет поведение системы при  $t \rightarrow \infty$ ?

**152.** Исследуйте на устойчивость положения равновесия уравнения

$$\frac{dx}{dt} = a \cdot \frac{\beta x^2}{\beta + \gamma x} - dx, \quad a, \beta, \gamma, d - const > 0.$$

Постройте интегральные кривые уравнения.

**153.** Исследуйте на устойчивость нулевое положение равновесия дискретной модели

$$N_{t+1} = \frac{aN_t}{1 + N_t} e^{-\frac{bN_t}{1+N_t}}, \quad a, b - const > 0.$$

**154.** С помощью какого преобразования переменных модель

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax(x - L) \frac{K - x}{K} - g_1xy, \\ \frac{dy}{dt} = -c_1y + h_1xy - g_2yz, \\ \frac{dz}{dt} = -c_2z + h_2yz, \end{cases}$$

где параметры  $a, L, K, g_1, g_2, c_1, c_2, h_1, h_2 - const > 0$  и  $K > L$ , может быть приведена к виду

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(u - l)(1 - u) - uv, \\ \frac{dv}{d\tau} = -\delta_1(m_1 - u + w)v, \\ \frac{dw}{d\tau} = -\delta_2(m_2 - v)w? \end{cases}$$

Как связаны параметры новой модели  $l, \delta_1, \delta_2, m_1, m_2$  с параметрами исходной модели?

**155.** Пусть  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ ;  $\lambda x(t)$  – численность нерестового стада ( $\lambda = const, 0 < \lambda < 1$ ). Известно, что ежегодный прирост популяции за счет естественного воспроизводства зависит от отложенного на нерестилище фонда икры и вычисляется по формуле Риккера:

$$\alpha \cdot \lambda x(t) \cdot e^{-\beta x}, \quad \alpha, \beta = const > 0,$$

где  $\alpha e^{-\beta x}$  – плотностнозависимый коэффициент рождаемости.

Будем предполагать, что естественная смертность пропорциональна численности популяции, обозначив коэффициент смертности как  $c, c = const > 0$ . При сформулированных предположениях свободное (без эксплуатации) развитие популяции описывается уравнением:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha \lambda x e^{-\beta x} - cx. \quad (1)$$



Выполните анализ решений уравнения (1) в зависимости от значений параметров  $\alpha, \beta, \lambda, c$ , выяснив возможность существования стационарных режимов и характер их устойчивости.

**156.** После очередной прополки поля суммарные биомассы полезных растений и сорняков составляют соответственно  $M_0$  и  $S_0$  ( $M_0 \gg S_0$ ). В дальнейшем биомассы  $M(t)$  полезных растений и  $S(t)$  сорняков в произвольный  $t$ -й момент времени периода интенсивного роста растений определяются уравнениями:

$$\begin{aligned}\frac{dM}{dt} &= M(k_1 - \frac{k_2}{\sigma}S), \\ \frac{dS}{dt} &= S(k_3 - \frac{k_4}{\sigma}M),\end{aligned}$$

где  $\sigma$  – площадь поля;  $k_i (i = \overline{1,4})$  – коэффициенты, характеризующие скорость роста растений.

Выясните, существуют ли стационарные режимы сосуществования популяций полезных растений и сорняков. Если стационарные режимы возможны, то являются ли они асимптотически устойчивыми?

**157.** Пусть  $p$  – продолжительность болезни (в днях);  $m$  – продолжительность (в днях) ее начального скрытого периода (болезнь имеет скрытый инкубационный характер). Предположим, что «скрытый» больной ежедневно заражает в среднем  $\alpha$  людей, а в результате контактов явно больного со здоровыми ежедневно появляется в среднем  $\beta$  новых больных. Будем считать, что через  $p$  дней заболевший полностью выздоравливает, не приобретая иммунитета, и отсутствует смертность в результате заболевания.

Пусть  $x_i(t)$  – численность больных в конце  $t$ -го дня, для которых прошло  $i$  дней с начала заболевания,  $i = \overline{1,p}$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$

Модель, которая описывает динамику численности больных, может быть записана в матричной форме

$$X(t+1) = AX(t),$$

где  $X(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_p(t))'$ .

Установите вид матрицы  $A$ . При каком условии, связывающем параметры модели  $\alpha, \beta, m$  и  $p$ , болезнь носит затухающий характер?

## Ответы и указания

### Тема 1

1.  $\frac{\ln m}{k}$ ,  $k$  – коэффициент пропорциональности.

2.  $\left(\frac{3}{4}\right)^h$ .

3.  $S(t) = 160000 \left(9 + \cos \frac{\pi t}{12}\right)^{-2}$ . За начало отсчета взят момент времени, соответствующий 6 ч утра.

4.  $x(t)$  – количество растворенного вещества,  $P$  – количество вещества в насыщенном растворе. Краевая задача, которая описывает изменение количества вещества

$$\frac{dx}{dt} = k(P - x), \quad x(0) = x_0,$$

имеет решение  $x(t) = P - (P - x_0)e^{-kt}$ .

5.  $x(t) = ab \cdot \frac{e^{k(a-b)t} - 1}{a e^{k(a-b)t} - b}$ .

6. Уравнение, описывающее изменение количества вещества  $\gamma$ :

$x'(t) = (a - px)(b - qx)$ . Максимальное количество вещества равно  $\frac{b}{q}$ .

9. Следует найти  $L_0$ , решая уравнение

$$D_{lim} = L_0 \cdot \frac{k_1}{k_2} \left[ \frac{k_2}{k_1} \left( 1 - \frac{D_0(k_2 - k_1)}{k_1 L_0} \right) \right]^{\frac{k_1}{k_1 - k_2}}.$$

10.  $L_0^{max} \approx 17,51$ .

12.  $N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-\epsilon t}}$ , где  $K = \frac{\epsilon}{\alpha}$ . Семейство интегральных кривых уравнения показано на рис. 1. Максимальный прирост численности наблюдается в момент времени  $T = \frac{1}{\epsilon} \ln \frac{K - N_0}{N_0}$ .

13. 20.

14.  $N(t) = K \exp\left(\ln\left(\frac{N_0}{K}\right)e^{-\frac{\epsilon t}{\ln K}}\right)$ . Максимальный прирост численности популяции наблюдается в момент времени  $T = \frac{\ln K}{\epsilon} \ln\left(\ln \frac{K}{N_0}\right)$ .

15. Эффект насыщения наступает быстрее в популяции, описываемой уравнением Ферхюльста – Пирла.

16. Положения равновесия  $N_1^* = 0$  и  $N_2^* = K$  локально устойчивы, положение равновесия  $N_3^* = L$  – неустойчиво. Семейство интегральных кривых показано на рис. 2.

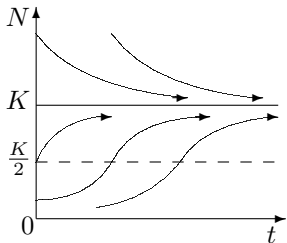


Рис. 1

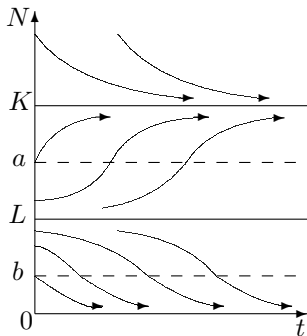


Рис. 2

17. Положение равновесия  $N_1^* = 0$  локально устойчиво при любых допустимых значениях параметров. Если  $A = (d\tau + \beta\delta - \alpha\beta)^2 - 4d\tau\delta\beta > 0$  и  $B = \alpha\beta - d\tau - \delta\beta > 0$ , то система имеет еще два положения равновесия  $N_2^*, N_3^* > 0$ :

$$N_2^* = \frac{B - \sqrt{A}}{2\delta}, \quad N_3^* = \frac{B + \sqrt{A}}{2\delta},$$

одно из которых –  $N_3^*$  – локально устойчиво, другое –  $N_2^*$  – неустойчиво. Размерность области параметров можно уменьшить, выполнив преобразование

$$N = \frac{\beta}{\tau}x, \quad t = \frac{\tau}{\alpha\beta}t'.$$

При этом уравнение примет вид

$$\frac{dx}{dt'} = \left( \frac{x}{1+x} - D - Cx \right) x,$$

где  $D = \frac{d\tau}{\alpha\beta}$ ,  $C = \frac{\delta}{\alpha}$ .

19. 1) 
$$N(t) = \frac{N_0 \exp\left\{\int_0^t \epsilon(\tau) d\tau\right\}}{N_0 \int_0^t \alpha(\eta) \exp\left\{\int_0^\eta \epsilon(\tau) d\tau\right\} d\eta + 1}.$$

20. 1) На рис. 3 построены интегральные кривые, соответствующие решениям уравнения отлова при разных значениях квоты отлова  $c$ . При  $c < \frac{1}{4}$  любая популяция стремится к устойчивому равновесию  $x = A = \frac{1 + \sqrt{1 - 4c}}{2}$ , при  $c = \frac{1}{4}$  положение равновесия  $x = \frac{1}{2}$  неустойчиво, при  $c > \frac{1}{4}$  и любой ненулевой начальной численности популяция вымирает.

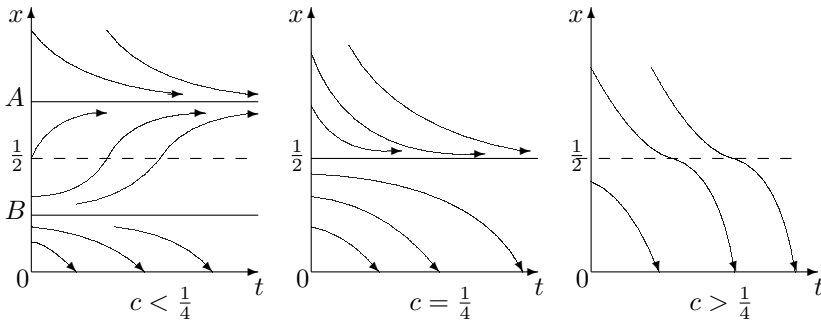


Рис. 3

2) При  $p = \frac{1}{2}$  максимально возможная стационарная скорость отлова  $c = \frac{1}{4}$ , причем система остается устойчивой.

**22.**  $n = [I/I_0] = [50/15] = 3$ ,  $\tau_1 \approx 69,034$ ,  $\tau_2 \approx 91,466$ ,  $\tau_3 \approx 113,897$ ,  $I_1 = I_2 = I_3 = \frac{I}{3} \approx 16,67$ ,  $T = 3\Delta\tau \approx 67,294$ . График решения приведен на рис. 4.

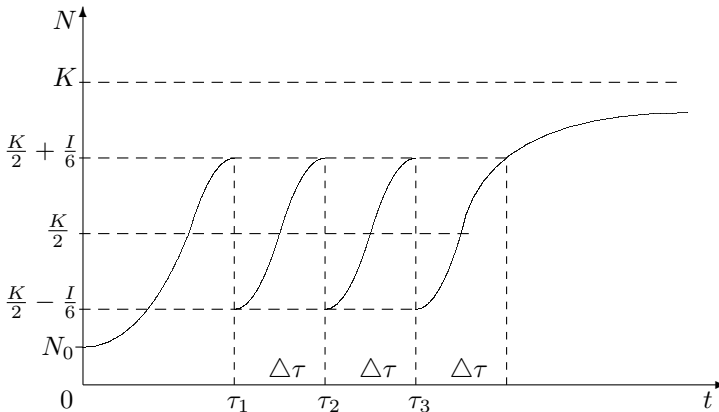


Рис. 4

**23.** Стационарное решение  $x_1^* = 0$  асимптотически устойчиво, если  $\alpha\lambda < c$ . Стационарное решение  $x_2^* = \frac{1}{\beta} \ln\left(\frac{\alpha\lambda}{c}\right)$  существует ( $x_2^* > 0$ ) и является асимптотически устойчивым, если  $\alpha\lambda > c$ .

**24.** Положение равновесия  $x_1^* = 0$  является устойчивым, если

$$\alpha\lambda(1-v) + (\gamma-1)\lambda v - c < 0.$$

Ненулевое положение равновесия  $x_2 = \frac{1}{\beta} \ln \frac{\alpha\lambda(1-v)}{c-(\gamma-1)\lambda v} > 0$ , если

$$\begin{cases} \alpha\lambda(1-v) > c - (\gamma-1)\lambda v, \\ c > (\gamma-1)\lambda v, \end{cases}$$

и является устойчивым.

**25.**  $x^* = \frac{1}{\beta} \ln \frac{p\alpha}{g+p(\gamma-1)}$ ,  $v^* = \frac{\lambda(\beta x^* - 1)(g+p(\gamma-1)) + pc}{\lambda(g+p(\gamma-1))\beta x^*}$ ,  $u^*$  – корень уравнения

$$u^* = \alpha\lambda x^*(1-v^*)e^{-\beta x^*} + \gamma\lambda x^*v^* - cx^* - \lambda x^*v^*.$$

## Тема 2

$$\mathbf{27.} \quad x(\tau, t) = \begin{cases} be^{(b-m)t-b\tau}, & \tau < t, \\ \delta(\tau - t - A)e^{-mt}, & \tau \geq t. \end{cases}$$

**28.** Характеристическое уравнение имеет вид

$$1 - b_0e^{-(p+m)\tau_0} = 0.$$

Уравнение имеет один вещественный корень  $p^* = \frac{\ln b_0}{\tau_0} - m$ , остальные корни комплексные:

$$p_k = \frac{\ln b_0}{\tau_0} - m + \frac{2n\pi}{\tau_0}i, \quad n \in \mathbb{Z}.$$

**29.**  $p_k$  – корни характеристического уравнения

$$e^{-\tau_1(p+m)} - e^{-\tau_2(p+m)} = \frac{p+m}{b_0}.$$

**31.**  $N(t) = \frac{\epsilon N_0 e^{\epsilon t}}{\epsilon + cN_0(e^{\epsilon t} - 1)}$ , где  $\epsilon = b_0 - m_0$ . Если  $\epsilon \leq 0$ , то  $N(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow +\infty$ . Если  $\epsilon > 0$ , то  $N(t) \rightarrow \frac{b_0 - m_0}{c}$  при  $t \rightarrow +\infty$ .

$$\mathbf{33.} \quad B(t) = B(0)e^{\gamma t}, \quad N(t) = \frac{B(0)}{b_0 - \alpha} (e^{\gamma t} - e^{-m_0 t}) + N(0)e^{-m_0 t},$$

где  $\gamma = b_0 - \alpha - m_0$ ; 
$$x(\tau, t) = \begin{cases} \varphi(\tau - t)e^{-m_0 t}, & \tau \geq t, \\ B(t - \tau)e^{-m_0 \tau}, & \tau < t. \end{cases}$$

**34.**  $\frac{b_0}{(\alpha + m_0)^2} > 1$ .

$$\mathbf{35.} \quad \begin{cases} \frac{dN}{dt} = -m(N)N + b_0A, \\ \frac{dG}{dt} = -(m(N) + \alpha)G + b_0A, \\ \frac{dA}{dt} = -(m(N) + \alpha)A + G, \end{cases}$$

где функционалы  $N(t), G(t), A(t)$  имеют вид:

$$N(t) = \int_0^{+\infty} x(\tau, t) d\tau, \quad G(t) = \int_0^{+\infty} e^{-\alpha\tau} x(\tau, t) d\tau,$$

$$A(t) = \int_0^{+\infty} \tau e^{-\alpha\tau} x(\tau, t) d\tau \quad \text{и} \quad B(t) = b_0 A(t).$$

**36.** Равновесная общая численность популяции равна  $N^* = \frac{b_0 - \alpha - m_0}{c}$  и  $N(t) \rightarrow N^*$ , если  $b_0 - \alpha - m_0 > 0$ .

**37.**  $\frac{N(t)}{B(t)} = \left( \frac{N(0)}{B(0)} - \frac{1}{\gamma} \right) e^{-\gamma t} + \frac{1}{\gamma}$ , где  $\gamma = b_0 - \alpha$ .

### Тема 3

**40.** 1) да; 2) да; 3) нет.

**41.** 1)  $\alpha > \frac{1}{2}$ ; 2) неустойчив для  $\forall \alpha$ ; 3)  $\alpha > \frac{13}{6}$ .

**42.** 1)  $\{(\alpha, \beta) : \beta < 2\alpha, \alpha > 0, \beta > 0\}$ ;

2)  $\{(\alpha, \beta) : \alpha\beta > 3, \alpha > 0, \beta > 0\}$ ;

3) неустойчив для  $\forall \alpha, \beta$ .

**43.** 1)  $a_1 > 0, a_3 > 0, a_1 a_2 - a_3 > 0$ ; 2)  $p > 0, q > 2$ .

**44.**  $a_2 - a_1 + 1 > 0, a_2 + a_1 + 1 > 0, a_2 < 1$ .

**45.** 1) да; 2) нет; 3) нет; 4) нет.

### Тема 4

**46.**  $N(t) = \frac{\tau^t - (-\tau)^{-t}}{\sqrt{5}}$ ,  $\tau = \frac{\sqrt{5} + 1}{2}$ .

**49.** 1) неустойчиво; 2) неустойчиво; 3) неустойчиво.

**50.** 1) 
$$\begin{cases} a_0 + a_1 + a_2 + a_3 > 0, \\ a_0 - a_1 + a_2 - a_3 > 0, \\ 3(a_0 - a_3) + a_1 - a_2 > 0, \\ 3(a_0 + a_3) - a_1 - a_2 > 0, \\ a_0^2 - a_3^2 - a_0 a_2 + a_1 a_3 > 0. \end{cases} \quad 2) \begin{cases} 1 - q > 0, \\ 1 + p + q > 0, \\ 1 - p + q > 0. \end{cases}$$

3)  $-1 < p < 1$ .

**51.**  $z(t) \rightarrow c$  при  $t \rightarrow +\infty$ , если  $\delta(p - m) + m\gamma < 1$ .

**52.** 1) Если  $\beta \geq 1$ , то система имеет одно положение равновесия  $N^* =$

$= 0$ , которое является асимптотически устойчивым. Если  $0 < \beta < 1$ , то система имеет два положения равновесия:  $N_1^* = 0$  (неустойчивое) и  $N_2^* = \frac{1-\beta}{\alpha}$  (асимптотически устойчивое). Циклов длины 2 нет.

2) Если  $m^2 < 4b$ , то система имеет одно положение равновесия  $N^* = 0$ , которое является асимптотически устойчивым. Если  $m^2 > 4b$ , то система имеет три положения равновесия:  $N_1^* = 0$  (локально устойчивое),  $N_2^* = \frac{m-\sqrt{m^2-4b}}{2}$  (неустойчивое) и  $N_3^* = \frac{m+\sqrt{m^2-4b}}{2}$  (локально устойчивое). Если  $m^2 = 4b$ , то система имеет два положения равновесия:  $N_1^* = 0$  (устойчивое) и  $N_2^* = \frac{m}{2}$  (неустойчивое).

3) Система имеет одно положение равновесия  $N_1^* = 0$ , если  $\mu \leq \sigma$  и два ( $N_1^* = 0$ ,  $N_2^* = \frac{1}{c} \ln \frac{\mu}{\sigma}$ ), если  $\mu > \sigma$ . Характер поведения популяции в зависимости от соотношения между параметрами модели описан в таблице (см. ниже).

Условия	Характер поведения
$\mu \leq \sigma$	Вымирание
$\sigma < \mu \leq \sigma e^{1/\sigma}$	Монотонный рост до устойчивого стационарного состояния $N_2^*$
$\sigma e^{1/\sigma} < \mu \leq \sigma e^{2/\sigma}$	Затухающие колебания относительно стационарного состояния $N_2^*$
$\mu > \sigma e^{2/\sigma}$	Периодический или непериодический (стационарное состояние становится неустойчивым, и тип динамики зависит не только от $\mu$ , но и от начальной численности популяции)

**53.** 1) Если  $A \leq \frac{1}{4}$ , то существует одно положение равновесия  $N^* = 0$  (устойчивое). Если  $A > \frac{1}{4}$ , то существует два положения равновесия:  $N_1^* = 0$  (неустойчивое) и  $N_2^* = 1 - \frac{1}{4A}$ . Положение равновесия  $N_2^*$  устойчиво, если  $\frac{1}{4} < A < \frac{3}{4}$ .

2) Точки, образующие цикл длины 2:  $N_{1,2}^{<2>} = \frac{4A+1 \pm \sqrt{(4A-3)(4A+1)}}{8A}$ . Цикл длины 2 существует, если  $A > \frac{3}{4}$ , и является притягивающим, если  $A \in (\frac{3}{4}; \frac{1+\sqrt{6}}{4})$ .

**54.** Точки покоя:  $N_1^* = 0$ ,  $N_2^* = \frac{1}{8}(\alpha^{1/\beta} - 1)$ . Условие существования точки  $N_2^*$ :  $N_2^* > 0 \Leftrightarrow \alpha > 1$ .

1) Область вырождения  $D_1 = \{(\alpha, \beta) : 0 < \alpha < 1, \beta > 0\}$ .

2) Область монотонного затухания отклонений от ненулевого положения равновесия  $D_1 = D_2^1 \cup D_2^2$ , где  $D_2^1 = \{(\alpha, \beta) : \alpha > 1, 0 < \beta \leq 1\}$ ,

$$D_2^2 = \{(\alpha, \beta) : \alpha > 1, \beta > 1, \alpha \leq \left(\frac{\beta}{\beta-1}\right)^\beta\}.$$

3) Область затухающих колебаний относительно точки покоя  $N_2^*$ :

$$D_3 = \{(\alpha, \beta) : \alpha > 1, \beta > 1, \left(\frac{\beta}{\beta-1}\right)^\beta < \alpha < \left(\frac{\beta}{\beta-2}\right)^\beta\}.$$

Области  $D_1, D_2, D_3$  показаны на рис. 5 ( $e \approx 2,71$ ).

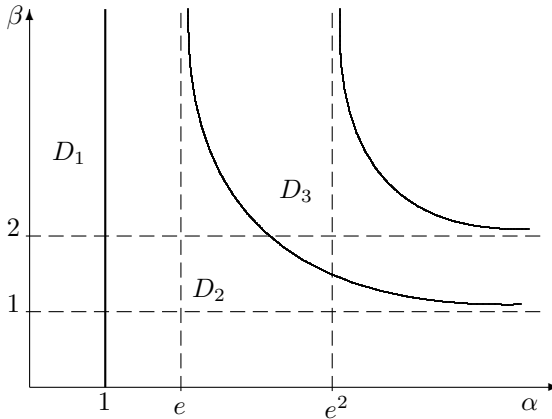


Рис. 5

**56.** Для уравнения (4.10) трехточечный цикл ищется как

$$\begin{cases} N_1 = aK, \\ N_2 = bK, \\ N_3 = cK, \end{cases} \quad 0 < a < b < c.$$

Тогда числа  $a, b$  и  $c$  должны удовлетворять системе

$$\begin{cases} b = a \cdot \exp\{\epsilon(1-a)\}, \\ c = b \cdot \exp\{\epsilon(1-b)\}, \\ a = c \cdot \exp\{\epsilon(1-c)\}. \end{cases} \quad (*)$$

Прологарифмировав каждое из уравнений (\*) и сложив их почленно, получим соотношение

$$a + b + c = 3,$$

с использованием которого можно показать, что  $a$  является наимень-



шим положительным корнем трансцендентного уравнения

$$\ln \left( \frac{3}{a} - 1 - \exp \{ \epsilon(1 - a) \} \right) = \epsilon(2 - a - a \cdot \exp \{ \epsilon(1 - a) \}).$$

При  $\epsilon > \epsilon_c \approx 3,102$  существует два различных трехточечных цикла, при  $\epsilon < \epsilon_c$  трехточечных циклов нет.

**57.** Можно выполнить анализ модели (4.11) только для  $\gamma = 1$ . Это не умаляет общности исследования, так как если выполнить преобразование  $y_t = \gamma \cdot x_t$ , то уравнение (4.11) примет вид

$$y_{t+1} = \frac{ay_t}{1 + y_t} e^{-\frac{\beta y_t}{1 + y_t}}, \quad \text{где } \beta = \frac{b}{\gamma}.$$

Выводы по анализу на устойчивость положений равновесия:

- 1) Если  $a < 1$ , то  $x_t \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow +\infty$  для любого начального значения  $x_0$ .
- 2) Если  $a > 1$ , то  $x_1^* = 0$  – неустойчивое стационарное состояние. Если выполнены следующие условия:

a)  $a > 1, \quad b < 3 + 2\sqrt{2}$ , или

b)  $b = 3 + 2\sqrt{3}, \quad a > 1, \quad a \neq (1 + \sqrt{2})e^{2 + \sqrt{2}}$ , или

c)  $b > 3 + 2\sqrt{2}, \quad a(b - 1 - \sqrt{D}) > 2be^{\frac{1}{2}(b+1+\sqrt{D})}$ , или

d)  $b > 3 + 2\sqrt{2}, \quad a(b - 1 + \sqrt{D}) < 2be^{\frac{1}{2}(b+1-\sqrt{D})}$ , где  $D = b^2 - 6b + 1$ ,

то имеет место режим стабилизации численности популяции на единственном ненулевом уровне.

Решение уравнения (4.10) совпадает с решением уравнения (4.11) при  $\gamma = 0$ , если  $a = e^\epsilon, \quad b = \frac{\epsilon}{K}$ .

**68.** Да. (**Указание.** Рассмотрите предел  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{x_{i+1}(t)}{x_i(t)}, \quad i = \overline{1, n-1}$ .)

**69.** 1)  $X(t) = c_1 2^t a^1 + c_2 (-0,2)^t a^2$ , где  $a^1 = (1; 0,2)'$ ,  $a^2 = (1; -2)'$ ,

$$c_1 = \frac{150}{11}, \quad c_2 = -\frac{40}{11}; \quad \mathcal{L}(t, X_0) = c_1 2^t a^1.$$

2)  $X(t) = c_1 \lambda_1^t a^1 + c_2 \lambda_2^t a^2 + c_3 \lambda_3^t a^3$ , где  $\lambda_1 = \frac{1}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{-1+i}{4}, \quad \lambda_3 = \frac{-1-i}{4}$ ;

$$a^1 = (1; 0,25; 0,125)', \quad a^2 = (1; -0,25 - 0,25i; 0,25i)',$$

$$a^3 = (1; -0,25 + 0,25i; -0,25i)'; \quad c_1 = 21,6, \quad c_2 = -5,8 + 3,4i,$$

$$c_3 = -5,8 - 3,4i; \quad \mathcal{L}(t, X_0) = c_1 \lambda_1^t a^1.$$

3)  $X(t) = c_1 \lambda_1^t a^1 + c_2 \lambda_2^t a^2 + c_3 \lambda_3^t a^3$ , где  $\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = \frac{-1+i}{2}, \quad \lambda_3 = \frac{-1-i}{2}$ ;

$$a^1 = (1; 0,5; 0,125)', \quad a^2 = (1; -0,5 - 0,5i; 0,25i)',$$

$$a^3 = (1; -0,5 + 0,5i; -0,25i)'; \quad c_1 = 13,6, \quad c_2 = -1,8 + 1,4i, \\ c_3 = -1,8 - 1,4i; \quad \mathcal{L}(t, X_0) = c_1 a^1.$$

$$74. \quad x_1^* = \left( \frac{N}{1+s_1+s_1s_2+\dots+s_1s_2\dots s_{n-1}} \right) \Big|_{N=N^*}, \quad x_i^* = s_{i-1}(N^*)x_{i-1}^*, \quad i = \overline{2, n}.$$

$$76. \quad b_1 + b_2s_1 + b_3s_1s_2 + \dots + b_ns_1s_2\dots s_{n-1} > 1.$$

$$77. \quad 1) \quad P_0 = (0, 0, 0), \quad P_1 = (x_1^*, y_1^*, z_1^*), \quad \text{где}$$

$$x_1^* = \frac{(1 - \beta_3)(\alpha_1\beta_1 - 1) + \beta_1\beta_2\alpha_2}{\gamma\beta_1[\alpha_1(1 - \beta_3) + \alpha_2\beta_2]}; \quad y_1^* = \frac{(1 - \beta_3)x_1^*}{\alpha_1(1 - \beta_3) + \alpha_2\beta_2};$$

$$z_1^* = \frac{\beta_2x_1^*}{\alpha_1(1 - \beta_3) + \alpha_2\beta_2}.$$

Условие существования точки  $P_1$ :  $(1 - \beta_3)(\alpha_1\beta_1 - 1) + \beta_1\beta_2\alpha_2 > 0$ .

$$2 \text{ а) } 1 - \beta_3 < \alpha_2\beta_1\beta_2 < 4(1 - \beta_3);$$

$$2 \text{ б) } 1 < \alpha_1\beta_1 < 4.$$

78. 1) Точки покоя:  $P_0 = (0, 0)$ ,  $P_1 = (x_1^*, y_1^*)$ , где  $x_1^*$  – положительный корень уравнения

$$f(x^*) = \frac{(1-\alpha)x^*}{\gamma+\beta x^*}(1 - \delta + \sigma x^*) + \rho x^*, \quad \text{а } y_1^* = \frac{(1-\alpha)x_1^*}{\gamma+\beta x_1^*}.$$

2) Положение равновесия  $P_0$  неустойчиво, если выполнено какое-нибудь из трех условий:

$$|\alpha\delta - \gamma(f'(0) - \rho)| > 1, \quad \alpha\delta - \gamma(f'(0) - \rho) + \alpha + \delta + 1 < 0,$$

$$\alpha\delta - \gamma(f'(0) - \rho) - \alpha - \delta + 1 < 0.$$

## Тема 5

79. Результаты анализа приведены в таблице.

Положения равновесия	Тип	Главные направления
(0, 0)	неустойчивый узел	(1, 0) и (0, 1)
(2, 0)	устойчивый вырожденный узел	(1, 0)
(0, 2)	устойчивый вырожденный узел	(0, 1)
(2/3, 2/3)	седло	(1, 1) и (1, -1)

Фазовый портрет системы приведен на рис. 6 (пунктирными линиями показаны горизонтальная ( $\frac{dN_2}{dt} = 0$ ) и вертикальная ( $\frac{dN_1}{dt} = 0$ ) изоклины).

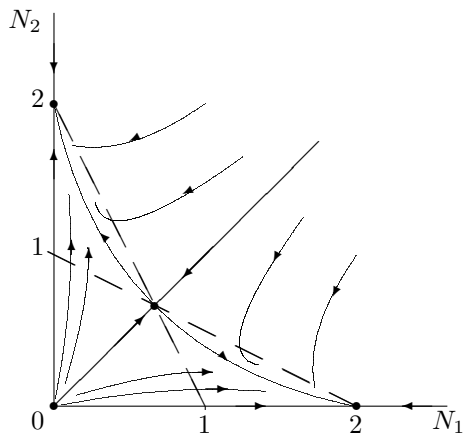


Рис. 6

80. Результаты анализа приведены в таблице:

Положения равновесия	Значения параметра $\nu$	Тип
(0, 0)	$\nu > 0$	неустойчивый узел
	$0 < \nu < 1$	седло
(0, $\nu$ )	$\nu > 1$	устойчивый узел
	$\nu < \frac{1}{4}$	седло
(1; 0)	$\nu > \frac{1}{4}$	устойчивый узел
	$\nu < \frac{1}{4}$	устойчивый узел
$(\frac{1-\nu}{1-4\nu^2}; \frac{\nu(1-4\nu)}{1-4\nu^2})$	$\nu > 1$	седло
	$\frac{1}{4} < \nu < 1$	не лежит в 1-й четверти

81. Если  $\alpha \neq \beta$ , то система имеет четыре положения равновесия. Результаты анализа приведены в таблице (см. ниже).

	$\alpha > \beta$	$\alpha < \beta$
$P_0 = (0; 0)$	неустойчивый узел	неустойчивый узел
$P_1 = (\frac{\epsilon}{\alpha}; 0)$	седло	устойчивый узел
$P_2 = (0; \frac{\epsilon}{\alpha})$	седло	устойчивый узел
$P_3 = (\frac{\epsilon}{\alpha+\beta}; \frac{\epsilon}{\alpha+\beta})$	устойчивый узел	седло

Если  $\alpha = \beta$ , то система имеет одно изолированное положение равновесия  $P_0 = (0; 0)$  и бесконечное множество точек прямой  $\alpha(x + y) = \epsilon$ , лежащих в первой четверти координатной плоскости  $(x, y)$ :

$$\{(x, y) : \alpha(x + y) = \epsilon, 0 \leq x \leq \frac{\epsilon}{\alpha}\}.$$

Фазовые портреты приведены на рис. 7.

**82.**  $P_0 = (0, 0)$  – неустойчивый узел;

$P_1 = (0; \frac{\epsilon_2}{\alpha_2})$  – седло, если  $\alpha_2 \epsilon_1 > \beta_1 \epsilon_2$ , и устойчивый узел, если  $\alpha_2 \epsilon_1 < \beta_1 \epsilon_2$ ;  $P_2 = (\frac{\epsilon_1}{\alpha_1}; 0)$  – седло, если  $\alpha_1 \epsilon_2 > \beta_2 \epsilon_1$ , и устойчивый узел, если  $\alpha_1 \epsilon_2 < \beta_2 \epsilon_1$ ;

$P_3 = (\frac{\epsilon_1 \alpha_2 - \epsilon_2 \beta_1}{\alpha_1 \alpha_2 - \beta_1 \beta_2}; \frac{\epsilon_2 \alpha_1 - \epsilon_1 \beta_2}{\alpha_1 \alpha_2 - \beta_1 \beta_2})$  – устойчивый узел, если  $\frac{\epsilon_1 \beta_1}{\alpha_2} < \epsilon_1 < \frac{\epsilon_2 \alpha_1}{\beta_2}$ .

**83.** Для модифицированной модели, если  $\epsilon_1 > \alpha_1$ , то  $\overline{N}_1 = \frac{\epsilon_2 + \alpha_2}{\gamma_2}$ ,

$$\overline{N}_2 = \frac{\epsilon_1 - \alpha_1}{\gamma_1}.$$

**85.**  $T \approx \frac{2\pi}{\sqrt{\epsilon_1 \epsilon_2}}$ .

**86.** Максимальное количество жертв  $Y_{max}$  – максимальный корень уравнения

$$Y_{max} - Y_1 \ln Y_{max} = A(X_3 - X_1 - X_1 \ln X_3 + X_1 \ln X_1) + Y_3 - Y_1 \ln Y_3,$$

где

$$A = \frac{Y_1 - Y_1 \ln Y_1 + Y_1 \ln Y_3 - Y_3}{X_1 \ln(X_1 - X_2) - X_1 + X_2 - X_1 \ln X_3 + X_3},$$

а  $X_1, X_2, X_3$  – заданные численности хищника;  $Y_1, Y_3$  – заданные численности жертвы. Для заданных величин:

$X_1 = 10^5, X_2 = 5 \cdot 10^4, X_3 = 8 \cdot 10^4, Y_1 = 75 \cdot 10^3, Y_3 = 112\,500$ ,  
получим  $Y_{max} \approx 115,326$ .

**87.** 1)  $N_1 = \frac{\epsilon_2}{\gamma_2} x, n_2 = \frac{\epsilon_2}{\gamma_1} y, t = \frac{1}{\epsilon_2} \tau.$  2)  $A = \frac{\alpha_1}{\gamma_2}, E = \frac{\epsilon_1}{\epsilon_2}.$

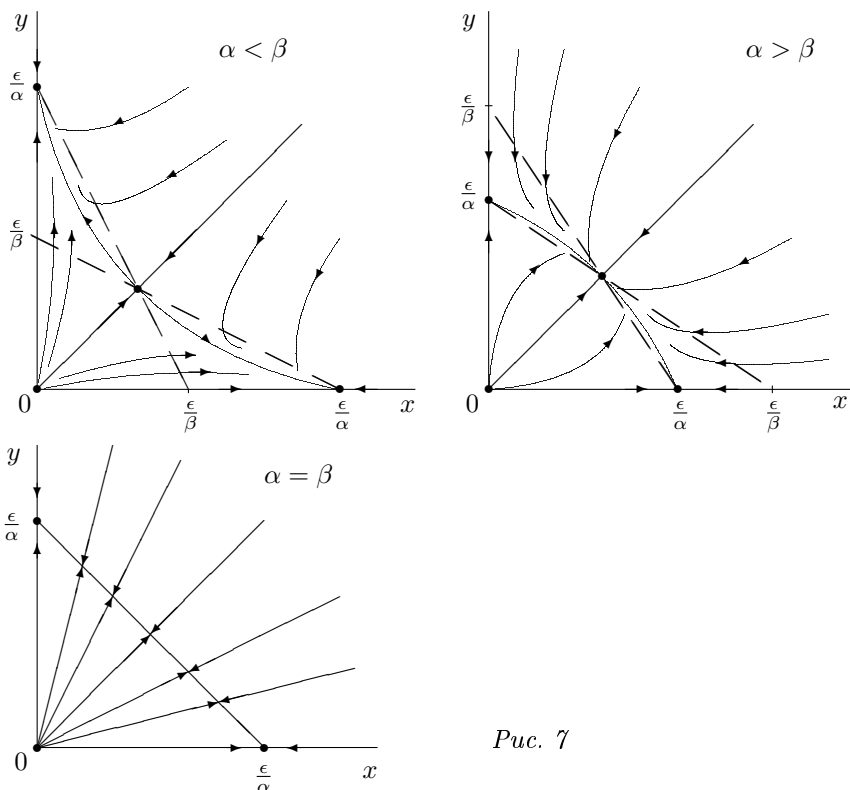


Рис. 7

3)  $P_0(0, 0)$ ,  $P_1(\frac{E}{A}, 0)$ ,  $P_2(1, E - A)$ .

Точка  $P_2$  лежит в первой четверти, если  $E > A \Leftrightarrow \epsilon_1\gamma_2 - \alpha_1\epsilon_2 > 0$ .

4)  $P_0$  – седло;  $P_1$  – уст. узел, если  $E < A$ , и седло, если  $E > A$ ;  $P_2$  – уст. узел, если  $A^2 - 4(E - A) \geq 0$ , и уст. фокус, если  $A^2 - 4(E - A) < 0$ .

5) Параметрический портрет см. на рис. 8. Уравнение линии, разделяющей области 1 и 2 –  $E = \frac{A^2 + 4a}{4}$ , и линии, разделяющей области 2 и 3 –  $E = A$ .

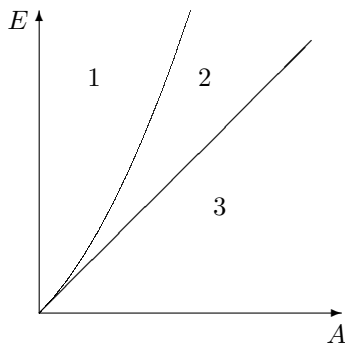


Рис. 8

Фазовые портреты для областей 1 и 3 приведены на рис. 9.

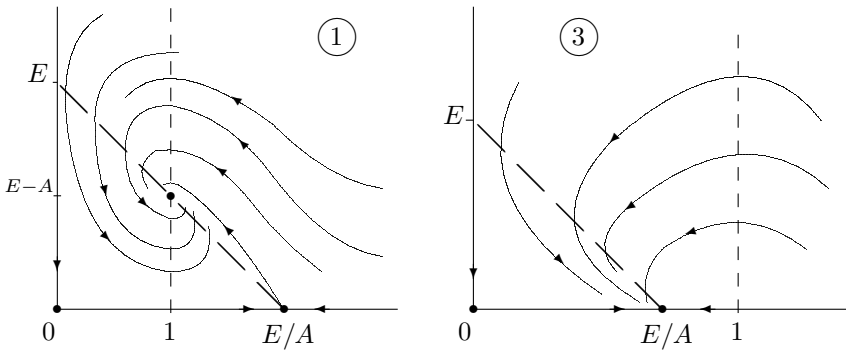


Рис. 9

88. Неподвижные точки:  $P_0 = (0, 0)$ ,  $P_1 = (0; \frac{1}{\alpha})$ ,  $P_2 = (\frac{1}{\alpha}; 0)$ ,  $P_3 = (\frac{1+\alpha}{1+\alpha^2}; \frac{1-\alpha}{1+\alpha^2})$ . Характеристическое уравнение для линеаризованной системы в окрестности точки  $P_3$  имеет вид

$$\lambda^2 - t\lambda + s = 0, \quad t = -\frac{2\alpha}{1+\alpha^2}, \quad s = \frac{1-\alpha^2}{1+\alpha^2}.$$

89.  $P_0 = (0, 0)$  – седло;  $P_1 = (\frac{\epsilon_1}{\alpha_1}; 0)$  – седло, если  $\delta_2\epsilon_1 - \alpha_1\epsilon_2 > 0$ , иначе – устойчивый узел.

Ненулевое положение равновесия  $P_2 = (N_1^*, N_2^*)$ :

$$N_1^* = \frac{\epsilon_1\alpha_2 + \epsilon_2\delta_1}{\delta_1\delta_2 + \alpha_1\alpha_2}, \quad N_2^* = \frac{\epsilon_1\delta_2 - \epsilon_2\alpha_1}{\delta_1\delta_2 + \alpha_1\alpha_2},$$

существует (лежит в первой четверти), если

$$\delta_2\epsilon_1 - \alpha_1\epsilon_2 > 0,$$

и является устойчивым узлом, если

$$(\epsilon_1\alpha_2(\alpha_1 - \delta_2) + \epsilon_2\alpha_1(\delta_1 + \alpha_2))^2 \geq 4\delta_1\delta_2(\epsilon_1\alpha_2 + \epsilon_2\delta_1)(\epsilon_1\delta_2 - \epsilon_2\alpha_1),$$

иначе – устойчивым фокусом.

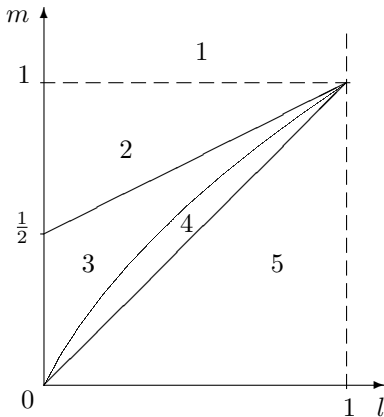
90. 1)  $x = Ku$ ,  $y = \frac{aK}{\gamma}v$ ,  $t = \frac{1}{aK}\tau$ ;  $l = \frac{L}{K} < 1$ ,  $A = \frac{k\gamma}{a}$ ,  $m = \frac{\epsilon}{k\gamma K}$ .

2) Интегральные кривые уравнения  $\frac{du}{d\tau} = u(u-l)(1-u)$  показаны на рис. 2 ( $K=1$ ,  $L=l$ ).

3) Положения равновесия:  $A(0, 0)$ ,  $B(l, 0)$ ,  $C(1, 0)$ ,  $D(m, (m-l)(1-m))$ . Точка  $D$  лежит в первой четверти координатной плоскости  $(x, y)$ , если  $l < m < 1$ . Характеристика стационарных точек:

$A$	устойчивый узел;
$B$	седло, если $m > l$ ; неустойчивый узел, если $m < l$ ;
$C$	седло, если $m < 1$ ; устойчивый узел, если $m > 1$ ;
$D$	устойчивый узел или фокус, если $\frac{l+1}{2} < m < 1$ ; неустойчивый узел или фокус, если $l < m < \frac{l+1}{2}$ .

4) Параметрический портрет см. на рис. 10.



Уравнение линии, разделяющей области 2 и 3 –

$$m = \frac{l+1}{2}.$$

В области 3 существует устойчивый предельный цикл. При переходе через границу между областями 3 и 4 предельный цикл «лопается» на сепаратрисе. Фазовые портреты, соответствующие различным областям параметрического портрета, приведены на рис. 11 и 12.

Рис. 10

91. 1)  $N_1 = \frac{1}{\rho}x$ ,  $N_2 = my$ ,  $A = \frac{\epsilon_1}{\rho}$ ,  $\gamma = \gamma_1 m$ .

2) Точка покоя  $P_1 = (0, 1)$  – устойчивый узел, если  $\epsilon_1 - \gamma > 0$ , и седло – иначе. Точка покоя  $P_2 = (\frac{\epsilon_1 - \gamma}{A}; 1 + \frac{\epsilon_1 - \gamma}{A})$  лежит в первой четверти координатной плоскости  $(x, y)$ , если  $\epsilon_1 - \gamma > 0$ , и является устойчивой, если

$$2\gamma - \epsilon_1 - (\gamma + 1) \frac{A}{A + \epsilon_1 - \gamma} < 0.$$

3) Интегральные кривые см. на рис. 1 ( $K = \frac{\epsilon_1}{A}$ ).

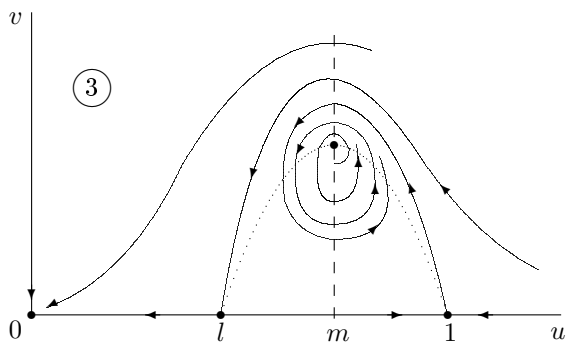
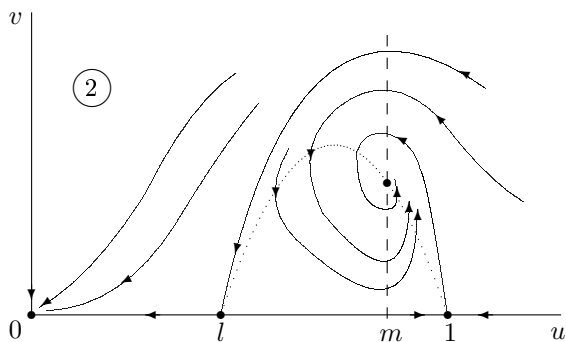
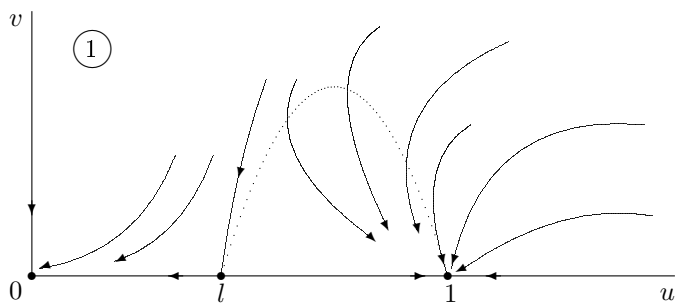


Рис. 11. Фазовые портреты, соответствующие различным областям параметрического портрета



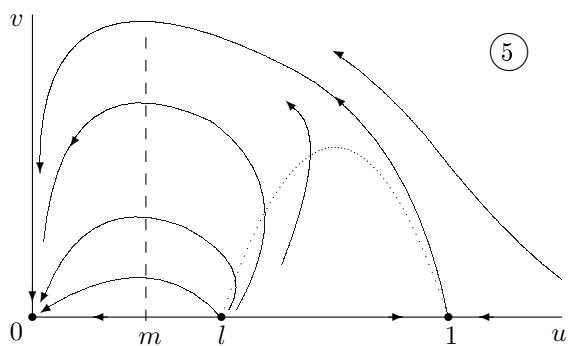
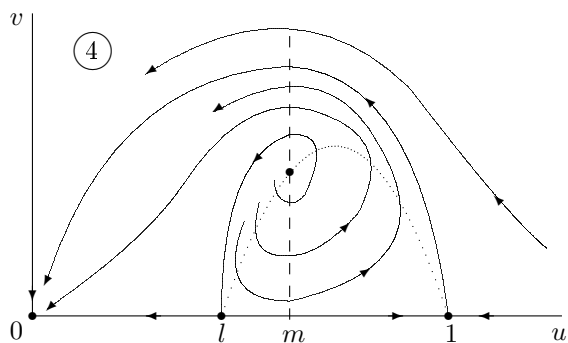
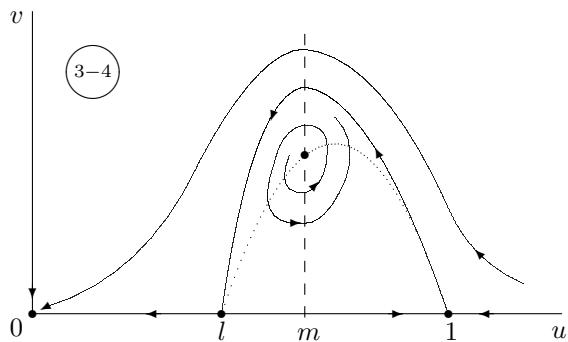


Рис. 12. Фазовые портреты, соответствующие областям 4 и 5 параметрического портрета

**93.** В системе существует  $2^n = \sum_{i=0}^n C_n^i$  различных стационарных состояний:

1) одно ( $C_n^0 = 1$ ) нулевое:  $N_1^* = N_2^* = \dots = N_n^* = 0$ ;

2)  $C_n^1 = n$  положений равновесия с одной ненулевой координатой:

$$N_1^* = \dots = N_{i-1}^* = 0, N_i^* = \frac{\epsilon_i}{\gamma_{ii}}, N_{i+1}^* = \dots = N_n^* = 0, \quad i = \overline{1, n};$$

3)  $C_n^2 = \frac{n(n-1)}{2}$  состояний с двумя ненулевыми координатами:

$$N_i^* = \frac{\epsilon_i \gamma_{jj} - \epsilon_j \gamma_{ji}}{\gamma_{ii} \gamma_{jj} - \gamma_{ij} \gamma_{ji}}, \quad N_j^* = \frac{\epsilon_j \gamma_{ii} - \epsilon_i \gamma_{ij}}{\gamma_{ii} \gamma_{jj} - \gamma_{ij} \gamma_{ji}},$$

$$N_k = 0, \quad \forall k = \overline{1, n}, \quad k \neq i, \quad k \neq j;$$

4)  $C_n^k$  положений равновесия с  $k$  ненулевыми координатами ( $k = \overline{3, n-1}$ );

5) одно ( $C_n^n = 1$ ) положение равновесия, координаты которого являются решением системы уравнений:

$$\sum_{j=1}^n \gamma_{i,j} N_j = \epsilon_i, \quad i = \overline{1, n}.$$

**94.**  $N^* = \mathbf{0}$  – устойчиво, если  $\epsilon_i < 0$ ,  $\forall i = \overline{1, n}$ .

**95.** Положение равновесия  $N^* = (0; 0; \dots; \frac{\epsilon_i}{\gamma_{ii}}; 0; \dots; 0)$  устойчиво, если  $\epsilon_i > 0$ ,  $\gamma_{ii} > 0$  и  $\epsilon_j \gamma_{ii} < \epsilon_i \gamma_{ji}$ .

## Тема 6

**98.**  $f(p) = \alpha(1 - \beta) \frac{1-p}{1-\beta p}$ .

**99.** Положения равновесия:  $p_1^* = 0$ ,  $p_2^* = 1 - \frac{\beta(1-\beta)}{\alpha(1-\beta) - \beta^2}$ .

Если  $\beta < \frac{\alpha}{1+\alpha}$ , то  $p_1^*$  – неустойчиво, а  $p_2^*$  – устойчиво.

Если  $\beta > \frac{\alpha}{1+\alpha}$ , то имеется единственное устойчивое положение равновесия  $p_1^* = 0$ .

**100.** Если  $\alpha = 8,5$ , то эпидемии не возникнет при условии  $\beta > 0,9$ .

**101.**  $\approx 15\%$ .

**102.**  $y = -x + \frac{1}{2} \ln x - c_0$  (ориентация определяется тем, что  $x$  убывает

при  $x, y > 0$ ). Число восприимчивых к болезни  $x(t)$  убывает, а число заболевших  $y(t)$  достигает некоторого максимального значения перед тем, как упасть до нуля.

**103.** Точка покоя  $(\frac{1}{2}; 1)$  является устойчивым фокусом. При эпидемии обычно имеется ненулевое количество больных.

**104.**  $T_1 = \int_q^Q \frac{dN}{aN - bN^2}$ ,  $T_2 = \int_Q^q \frac{dN}{AN - BN^2}$ ,  $T_2 = \frac{1}{A} \ln \frac{q(A - BQ)}{Q(A - Bq)}$ . Цикл изменения популяции имеет период, равный  $T_1 + T_2$ .

**105.**  $I = 1 - S + \frac{1}{\sigma} \ln \frac{S}{S_0}$  (при  $t = 0$ :  $I_0 + S_0 = 1$ ,  $R_0 = 0$ ).

1) Если  $\sigma S_0 \leq 1$ , то  $\sigma S(t) < 1$  для всех положительных  $t$  ( $S < 0$ ). При этом  $\frac{dI}{dt} = \gamma I(\sigma S - 1) < 0$  и  $\frac{dI}{dt} = 0$  тогда и только тогда, когда  $I = 0$ .

2) Если  $\sigma S_0 > 1$ , то  $S$  убывает. Пусть при  $t = t_0$   $\sigma S(t_0) = 1$ . Тогда  $\frac{dI}{dt} > 0$  для  $t < t_0$  и  $\frac{dI}{dt} < 0$  для  $t > t_0$ . Заметим, что  $S = S_L$  при  $I = 0$ . Чтобы доказать единственность корня  $S_L$ , покажите, что  $I = I(S)$  – возрастающая функция на  $(0; \frac{1}{\sigma})$ , если  $I(0) < 0$  и  $I(\frac{1}{\sigma}) > 0$ .

**106.**  $P = (1, 0, 0, 0, 0)$ . При  $v = v_0 = const$  получим 2 точки равновесия.

**107.**  $\beta < 0$ .

**108.**  $P^* = (a^*, g^*, z^*)$ ,  $a^* = \beta$ ,  $g^* = z^* = \frac{\beta}{\sigma - \beta}$ ,  $\sigma > \beta$ . Точка  $P^*$  – асимптотически устойчива, если

$$\begin{cases} k_a > k_a^* = \frac{k_z(\beta - k_z)(\sigma - \beta)}{k_z\sigma - \beta^2}, \\ k_z\sigma - \beta^2 > 0. \end{cases}$$

**109.** Достаточно рассмотреть только случай, когда  $i = 1$ .  $P_1 = (0, 0)$  – седло, неустойчивое положение равновесия;  $P_2 = (0, A^*)$  при  $k_i A^* - m > 0$  – седло (неустойчивое), иначе – узел (устойчивый);  $P_3 = (\frac{c}{p_i}, \frac{m}{k_i})$  при  $\frac{cm^2}{k_i} - cmA^* > 0$  – седло, иначе – центр.

**110.**  $P_1 = (H, 0, 0, 0)$ ;  $P_2 = (H, 0, 0, \frac{cH}{p})$ . Оба положения равновесия неустойчивы.

**111.**  $P_1 = (0, 0)$  – неустойчивый узел;  $P_2 = (\frac{mc_1 - m_1c}{mp_1 + m_1p}, \frac{p_1c + pc_1}{p_1m + pm_1})$ .

**116.**  $P_1 = (\bar{N}, 0, 0, 0)$  – асимптотически устойчиво при  $c_0 + c_1\bar{N} < 0$ ;  
 $P_2 = (\frac{-c_0 + \bar{N}m}{c_1 + m}, \frac{q(c_0 + \bar{N}c_1)}{(c_1 + m)(b + q)}, \frac{(c_0 + \bar{N}c_1)b}{(c_1 + m)(b + q)}, \frac{(b + \beta)(c_1 + m)}{\alpha(m\bar{N} - c_0)})$  – асимптотически устойчиво.

117.  $P_1 = (H, 0, 0, 0)$  – неустойчиво;

$$P_2: N_1 = \frac{mHq\beta - c_0(pq + \beta q + p\beta)}{d}, N_2 = \frac{(c_0 + cH)pq}{d}, N_3 = \frac{(c_0 + cH)q\beta}{d},$$

$$N_4 = \frac{(c_0 + cH)p\beta}{d}, v = \frac{(\delta + \beta)N_2}{\alpha n_1 n_3}, \text{ где } d = cpq + (c + m)\beta q + cp\beta.$$

## Тема 7

118. Положение равновесия  $P^* = (\frac{k_2}{k_1}, \frac{v_0}{k_2})$  – устойчиво и является узлом, если  $k_1 v_0 > 4k_2^2$ , иначе – фокусом.

119. 1)  $k_1 = \frac{ab^3}{\beta}$ ,  $k_2 = b$ ,  $k_3 = \frac{1}{ab^2}$ ;  $H = \frac{\delta}{ab^2}$ ,  $R = \frac{\alpha\beta}{a^2b^4}$ ,  $S = \frac{\beta+c}{ab^2}$ .

2)  $P_0 = (0, 0)$  – устойчивый узел, если  $H(S + 1) > R$ , седло – иначе.

Характеристика точек покоя  $P_1 = (X_1^*, Y_1^*)$  и  $P_2 = (X_2^*, Y_2^*)$  приводится в данной таблице:

Координаты	Условия существования	Характер устойчивости
$Y_1^* = 1 - \sqrt{\frac{R-SH}{H}}$	$R > SH$ ,	неустойч.
$X_1^* = HY_1^*$	$R < (S + 1)H$	седло
$Y_2^* = 1 + \sqrt{\frac{R-SH}{H}}$		
$X_2^* = H_2^*$	$R > SH$	устойч.

120.  $\frac{D}{U+D} = \frac{kD_0}{(k+\mu)D_0 + (kU_0 - \mu D_0)e^{-kt}}$ ,  $k = \lambda - \nu - \mu$ ;

$\frac{D}{U+D} \rightarrow \frac{k}{k+\mu}$ , если  $t \rightarrow +\infty$ .

121. Первый интеграл имеет вид  $f(X, Y) = h(X) + g(Y)$ , где  $h(X) = \frac{1}{2}\alpha X^2 - \beta X$ , а  $g(Y) = bY - \frac{a}{k} \ln A + kY$ . Функции  $h(X)$  и  $g(Y)$  имеют глобальный минимум при положительных значениях  $X$  и  $Y$  соответственно.

123. Система имеет положения равновесия:  $P_0 = (0, 0)$ ,  $P_1 = (0, L^*)$ ,  $P_2 = (N^*, 0)$ , где  $L^* = \frac{m_2 - b_2}{a_2 b_2}$ ,  $N^* = \frac{m_1 - b_1}{a_1 b_1}$ . Точка  $P_1$  лежит в первой четверти, если  $m_2 - b_2 > 0$ , а точка  $P_2$  – если  $m_1 - b_1 > 0$ . Тип точки  $P_0$  в зависимости от значений параметров дан в следующей таблице:

	$m_1 - b_1 > 0$	$m_1 - b_1 < 0$
$m_2 - b_2 > 0$	неустойч. узел	седло
$m_2 - b_2 < 0$	седло	неустойч. узел

Характеристика точек покоя  $P_1$  и  $P_2$  дается в нижеприведенной таблице.

Условия	$P_1$	$P_2$
$m_1 - b_1 > 0, m_2 - b_2 < 0$	–	устойч. узел
$m_1 - b_1 < 0, m_2 - b_2 > 0$	устойч. узел	–
$m_1 - b_1 > 0, m_2 - b_2 > 0, L^* > N^*$	устойч. узел	седло
$m_1 - b_1 > 0, m_2 - b_2 > 0, L^* < N^*$	седло	устойч. узел
$m_1 - b_1 < 0, m_2 - b_2 < 0$	–	–

Случай, когда положение равновесия  $(\frac{m_1 - \beta_1}{a_1 \beta_1}, 0)$  устойчиво, соответствует полному выздоровлению организма. Случай, когда положение равновесия  $(0, \frac{m_2 - \beta_2}{a_2 \beta_2})$  устойчиво, соответствует росту опухоли и постепенному подавлению нормального кроветворения, т. е. гибели организма.

**Тема 8**

124. См. рис. 13.

(К – кролики, Л – лисы)

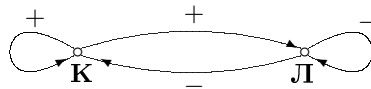


Рис. 13

125. См. рис. 14.

127. 1) Динамическая система в новых переменных:

$$\frac{dx}{dt} = \bar{Q} - xy, \quad \frac{dy}{dt} = y(x - z - m_1), \quad \frac{dz}{dt} = z(Ay - m_2),$$

где  $\bar{Q} = k_0 \alpha_0 Q, A = \frac{k_1 \alpha_1}{\alpha_0}$ .

2)  $P_1 = (m_1; \frac{\bar{Q}}{m_1}; 0)$  – устойчиво, если  $\frac{A\bar{Q}}{m_2} - m_1 < 0$ ;

$P_2 = (\frac{\bar{Q}A}{m_2}, \frac{m_2}{A}; \frac{\bar{Q}Q}{m_2} - m_1)$  – устойчиво, если  $\frac{A\bar{Q}}{m_2} - m_1 > 0$ .

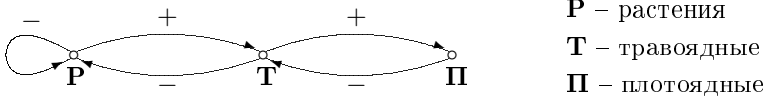


Рис. 14

**128.** Характеристику точек покоя см. в таблице:

Положение равновесия	Условия существования	Условия устойчивости
$P_1 = (0; 0; 0)$		$C_1 = \alpha_0 C - m_1 < 0$
$P_2 = (\frac{C_1}{\alpha_0}; 0; 0)$	$C_1 > 0$	$C_2 = C - \left(\frac{m_1}{\alpha_0} + \frac{m_2}{\alpha_1}\right) < 0$
$P_3 = \left(\frac{m_2}{\alpha_1}; \frac{\alpha_0 C_2}{\alpha_0 + \alpha_1}; 0\right)$	$C_2 > 0$	$C_3 = C - C_2 + \frac{m_3}{\alpha_2} + \frac{m_3 \alpha_1}{\alpha_0 \alpha_2} < 0$
$P_4 = (N_1^*; N_2^*; N_3^*)$	$C_3 > 0$	$C_3 > 0$

Координаты положения равновесия  $P_4$  определяются как решение системы уравнений

$$\begin{cases} m_3 - \alpha_2 N_2 = 0, \\ m_2 - \alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_3 = 0, \\ m_1 - \alpha_0(C - N_1 - N_3) + (\alpha_0 + \alpha_1)N_2 = 0. \end{cases}$$

**129. а)**  $N_1^{min} = \frac{\alpha_2 N_3^{min} + m_2}{\alpha_1 k_1}$ ,  $N_1^{max} = \frac{\alpha_2 N_3^{max} + m_2}{\alpha_1 k_1}$ ;

$$N_2^{min} = \max \left\{ \frac{k_0 Q}{\alpha_1 N_1^{max}} - \frac{m_1}{\alpha_1}, \frac{\alpha_3 N_3^{min} + m_3}{k_2 \alpha_2} \right\};$$

$$N_2^{max} = \min \left\{ \frac{k_0 Q}{\alpha_1 N_1^{min}} - \frac{m_1}{\alpha_1}, \frac{\alpha_3 N_3^{max} + m_3}{k_2 \alpha_2} \right\}.$$

**б)**  $N_1^{min} = \frac{k_0 \alpha_0 Q}{\alpha_2 N_2^{max} + m_1}$ ,  $N_1^{max} = \frac{k_0 \alpha_0 Q}{\alpha_2 N_2^{min} + m_1}$ ;

$$N_3^{min} = \max \left\{ \frac{1}{\alpha_2} \left( m_2 + \frac{k_0 k_1 \alpha_0 \alpha_1}{\alpha_1 N_2^{max} + m_1} Q \right), \frac{1}{\alpha_3} (k_2 \alpha_2 N_2^{min} + m_3) \right\};$$

$$N_3^{max} = \min \left\{ \frac{1}{\alpha_2} \left( m_2 + \frac{k_0 k_1 \alpha_0 \alpha_1}{\alpha_1 N_2^{min} + m_1} Q \right), \frac{1}{\alpha_3} (k_2 \alpha_2 N_2^{max} + m_3) \right\}.$$

**в)**  $N_2^{min} = \frac{k_0 Q}{\alpha_1 N_1^{max}} - \frac{m_1}{\alpha_1}$ ,  $N_2^{max} = \frac{k_0 Q}{\alpha_1 N_1^{min}} - \frac{m_1}{\alpha_1}$ ;

$$N_3^{min} = \max \left\{ \frac{k_1 \alpha_1}{\alpha_2} N_1^{min} - \frac{m_2}{\alpha_1}, \frac{k_2 \alpha_2}{\alpha_3} N_2^{min} - \frac{m_3}{\alpha_3} \right\};$$

$$N_3^{max} = \min \left\{ \frac{k_1 \alpha_1}{\alpha_2} N_1^{max} - \frac{m_2}{\alpha_1}, \frac{k_2 \alpha_2}{\alpha_3} N_2^{max} - \frac{m_3}{\alpha_3} \right\}.$$

130. 1)  $k_1 = \frac{1}{\gamma_{21}}, k_2 = \frac{1}{\gamma_1}, k_3 = \frac{1}{\alpha_3}$ .

2)  $C = \epsilon_2, E = \frac{\gamma_{23}}{\alpha_3}, F = \epsilon_3, G = \frac{\gamma_3}{\gamma_1}$ .

3)  $P_0 = (0; 0; 0); P_1 = (C; \epsilon_1; 0); P_2 = (E(\epsilon_1 G - F) + C; \epsilon_1; \epsilon_1 G - F)$ .  
Точка  $P_2$  принадлежит положительному октанту, если

$$\epsilon_1 G - F > 0 \Leftrightarrow \frac{\epsilon_1}{\gamma_1} - \frac{\epsilon_3}{\gamma_3} > 0.$$

4)  $P_0$  – неустойчиво;  $P_1$  – устойчиво, если  $\epsilon_1 G - F < 0$ ;  $P_2$  – устойчиво.

**Тема 9**

134. 1) Положение равновесия  $P_1 = (0, 0)$  неустойчиво для любых допустимых значений параметров. 2) Условия устойчивости нетривиальных точек покоя приведены в следующей таблице:

Положение равновесия	Условия устойчивости
$P_2 = (0, \frac{\ln B}{\delta})$	$\delta \ln A - \beta \ln B < 0, B < e^2$
$P_3 = (\frac{\ln A}{\alpha}, 0)$	$\alpha \ln B - \epsilon \ln A < 0, 1 < A < e^2$
$P_4 = (x^*, y^*)$ $x^* = \frac{\delta \ln A - \beta \ln B}{\Delta}$ $y^* = \frac{\alpha \ln B - \epsilon \ln A}{\Delta}$ $\Delta = \alpha \delta - \beta \epsilon$	$\Delta x^* y^* > 0$ $4 - 2\alpha x^* - 2\delta y^* + \Delta x^* y^* > 0$ $\alpha x^* + \delta y^* - \Delta x^* y^* > 0$

3) Положение равновесия  $P_4(x^*, y^*)$  устойчиво, если лежит в области, показанной на рис. 15 (заштрихованная часть).

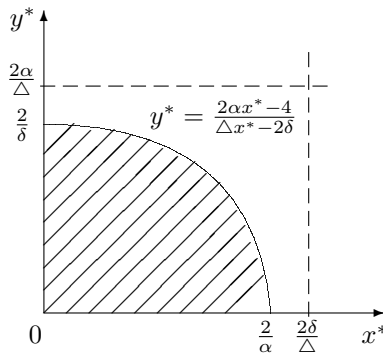


Рис. 15

**135.** 1) Положение равновесия  $P_1 = (0, 0)$  неустойчиво для любых допустимых значений параметров. 2) Условия устойчивости нетривиальных точек покоя приведены в следующей таблице:

Положение равновесия	Условия устойчивости
$P_2 = \left(\frac{\ln A}{\alpha}, 0\right)$	$\alpha \ln B + \epsilon \ln A < 0, \quad 1 < A < e^2$
$P_3 = (x^*, y^*)$ $x^* = \frac{\delta \ln A - \beta \ln B}{\Delta}$ $y^* = \frac{\alpha \ln B + \epsilon \ln A}{\Delta}$ $\Delta = \alpha \delta + \beta \epsilon$ $\epsilon \ln A + \alpha \ln B > 0$	$y^*(\Delta x^* - \delta) < \alpha x^*$ $y^*(\Delta x^* - 2\delta) > 2\alpha x^* - 4$

3) Положение равновесия  $P_3(x^*, y^*)$  устойчиво, если лежит в области, ограниченной криволинейным пятиугольником (рис. 16).

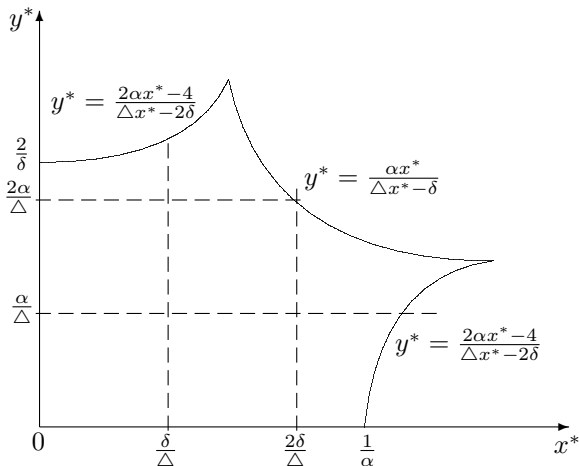


Рис. 16

**136.** 1) Система имеет нулевое положение равновесия  $P_0 = (0, 0)$ , координаты ненулевого положения равновесия  $P_1 = (x^*, y^*)$  определяются по следующей системе:

$$f(x^*, y^*) = \frac{1}{k}, \quad x^* = \frac{a(k-1)y^*}{k}.$$

- 2)  $\lambda^2 + (ay^* f'_x(P^*) - 1 - ky^* f'_y(P^*))\lambda - ak y^* f'_x(P^*) = 0.$   
 3)  $|ak f'_x(P^*) y^*| < 1.$



4) Ненулевое положение равновесия  $P^* = (x^*, y^*)$ , где

$$x^* = \frac{\ln k}{\gamma}, \quad y^* = \frac{kx^*}{a(k-1)},$$

всегда неустойчиво. (**Указание.** Докажите, что  $\frac{k \ln k}{k-1} > 1, \quad \forall k > 1$ .)

### Тема 10

**137.** 1) Допустимой ситуации равновесия не существует.

2)  $x = (2\frac{2}{3}; 3\frac{1}{3})$ .

3) Допустимой ситуации равновесия не существует.

4)  $x = (2\frac{5}{49}; 2\frac{87}{98}; 0)$ .

**138.** 1)  $x = (\frac{5}{8}; 2\frac{1}{12}; \frac{5}{8})$ . 2)  $x = (1; 3)$ . 3)  $x = (\frac{3}{4}; 2,5; 1\frac{3}{4}; 2\frac{1}{8})$ .

**139.** 1) При  $k_1 = k_2 = 1$  оптимальным решением будет вектор  $x = (1; 2)$ .

2)  $x = (1\frac{11}{23}; 2\frac{8}{23})$ .

3) При  $k_1 = k_5 = 1, k_2 = \frac{1}{3}, k_3 = \frac{1}{6}, k_4 = 0,5$ , оптимальным решением будет вектор  $x = (3; 2; \frac{2}{9}; 2; \frac{1}{3})$ .

**140.** 1)  $x = (2; 0; 1\frac{2}{3})$ . 2)  $x = (1\frac{5}{6}; 1\frac{7}{9})$ .

### Задачи для подготовки к экзамену

**141.**  $X(t) = 32a^1 - 20(-2)^{-4}a^2 + 3(-4)^{-t}a^3$ , где  $a^1 = (1; \frac{1}{4}; \frac{1}{16})'$ ,  $a^2 = (1; 1\frac{1}{2}; \frac{1}{4})'$ ,  $a^3 = (1; -1; 1)$ ;  $\mathcal{L}(t) = (32; 8; 2)'$ .

**142.**  $X(t) = 48 \cdot 2^t a^1 - 3 \cdot (-2)^{-t} a^2$ , где  $a^1 = (1; \frac{1}{4}; \frac{1}{64})'$ ,  $a^2 = (1; -1; \frac{1}{4})'$ ;  $\mathcal{L}(t) = 48 \cdot 2^t a^1$ .

**143.**  $\mathcal{L}(t) = \frac{89}{192}(48; 16; 8; 3; 1)'$ .

**144.**  $P_1 = (0; a)$  – устойчиво, если  $\lambda a - w < 0$ ;  $P_2 = (\frac{\lambda a - w}{\lambda q}; \frac{w}{\lambda})$  – устойчивый узел, если  $\lambda a - w > 0$ .

**145.** Условие существования и устойчивости ненулевого положения равновесия:  $kb > 2\epsilon_2$ .

**148.** См. № 36.

**149.** См. № 87.

**150.** См. № 54.

**151.** Система имеет нулевое положение равновесия  $P_0 = (0, 0, \dots, 0)$  и  $n$  положений равновесия с одной ненулевой компонентой

$$P_i = (0, \dots, N_i^*, \dots, 0),$$

где  $N_i^*$  – решение уравнения

$$F(P_i) = \frac{\epsilon_i}{\gamma_i}, \quad i = \overline{1, n}.$$

Только одно положение равновесия  $P_1$  является асимптотически устойчивым, остальные – неустойчивы. Такую ситуацию можно интерпретировать следующим образом: первый вид вытесняет все остальные, так как менее чувствителен к недостатку пищи.

**152.**  $x_1^* = 0$  – устойчивое положение равновесия;  $x_2^* = \frac{\alpha\beta}{\alpha\beta - d\tau}$  – неустойчиво.

**153.** См. № 57.

**154.**  $x = Ku$ ,  $y = \frac{aK}{g_1}v$ ,  $z = \frac{h_1K}{g_2}w$ ,  $t = \frac{1}{aK}\tau$ ;

$$l = \frac{L}{K}, \quad \delta_1 = \frac{h_1}{a}, \quad \delta_2 = \frac{h_1b_2}{ag_1}.$$

**155.** См. № 23.

**156.**  $P_0 = (0; 0)$  – неустойчивый узел;  $P_1 = \left(\frac{\sigma k_3}{k_4}; \frac{\sigma k_1}{k_2}\right)$  – седло.

**157.**  $\alpha m + (p - m)\beta < 1$ .

## Литература

1. *Алексеев В. В.* Физическое и математическое моделирование экосистем / В. В. Алексеев, И. И. Крышев, Т. Г. Сазыкина. СПб., 1992.
2. *Антоновский М. Я.* Влияние вредителя на возрастную динамику леса: простейшие математические модели / М. Я. Антоновский, У. Кларк, Ю. А. Кузнецов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1987. Т. 10. С. 284–300.
3. *Базыкин А. Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций / А. Д. Базыкин. М.: Наука, 1985. 165 с.
4. *Базыкин А. Д.* Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник – жертва / А. Д. Базыкин, Ф. С. Березовская // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1979. Т. 2. С. 161–175.
5. *Базыкин А. Д.* Портреты бифуркаций: (Бифуркационные диаграммы динамических систем на плоскости) / А. Д. Базыкин, Ю. А. Кузнецов, А. И. Хибник. М.: Знание, 1989. 48 с.
6. *Баутин Н. Н.* Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости / Н. Н. Баутин, Е. А. Леонтович. М.: Наука, 1976. 496 с.
7. *Бирюкова Т. И.* К вопросу об управлении динамикой иммунных реакций (выработка стратегий лечения ряда периодических болезней) / Т. И. Бирюкова, И. С. Постников // Динамика биологических популяций. Горький, 1983. С. 66–71.
8. *Боярчук А. К.* Справочное пособие по высшей математике. Дифференциальные уравнения в примерах и задачах / А. К. Боярчук, Г. П. Головач. М.: Едиториал УРСС, 2003. 384 с.
9. *Васильченко В. В.* О влиянии территорий, недоступных для хищника, на динамику экологических сообществ / В. В. Васильченко, Г. С. Маркман, И. Г. Мермельштейн // Моделирование динамики популяций. Нижний Новгород, 1990.

10. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование / В. Вольтерра. М.: Наука, 1976. 285 с.
11. *Гантмахер Ф. Р.* Теория матриц / Ф. Р. Гантмахер. М.: Наука, 1988. 548 с.
12. *Гольдин В. Я.* Нестационарная математическая модель роста населения Земли / В. Я. Гольдин, Г. А. Пестрякова // Математическое моделирование. 1998. Т. 10. № 3. С. 39–47.
13. Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Р. А. Полуэктова. М., 1974. 455 с.
14. *Капица С. П.* Математическая модель роста народонаселения мира / С. П. Капица // Математическое моделирование. 1992. Т. 4. № 6. С. 65–79.
15. *Колесин И. Д.* Математическая модель круговой изменчивости вируса группы А / И. Д. Колесин // Вопросы вирусологии. 1996. № 1. С. 12–13.
16. *Колесин И. Д.* Математическая модель межэтнических отношений / И. Д. Колесин // Изв. РАН. Теория и системы управления. 1998. № 3. С. 137–143.
17. *Колесин И. Д.* Анализ развития эпидемии в фазе распространения ведущего варианта возбудителя. Математическая модель / И. Д. Колесин // Биофизика. 1994. Т. 39. Вып. 5. С. 927–930.
18. *Колесин И. Д.* Феномен субкультуры: моделирование, возможности управления / И. Д. Колесин // Изв. РАН. Теория и системы управления. 1997. № 4. С. 156–160.
19. *Колесин И. Д.* Математическая модель предэпидемической циркуляции: анализ механизмов направленной перестройки / И. Д. Колесин // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 1997. № 3. С. 43–45.
20. *Котляр Б. Д.* Математические модели в экологии (динамика популяций) / Б. Д. Котляр, Н. А. Лихолат. Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1992. 88 с.

21. *Краснов М. Л.* Операционное исчисление. Теория устойчивости: Задачи и примеры с подробными решениями / М. Л. Краснов, А. И. Киселев, Г. И. Макаренко. М., 2003. 176 с.
22. *Леонов А. М.* Восстановление популяции с помощью убежищ / А. М. Леонов, Ю. И. Трофимцев // II Междунар. конф. по математическому моделированию, Якутск, 28 июня – 2 июля, 1977 г.: Тез. докл. Якутск, 1977. С. 87–88.
23. *Местецкий Л. М.* Математические модели в экологии: Учеб. пособие / Л. М. Местецкий. Тверь, 1997. 40 с.
24. Модели природных систем. Новосибирск, 1978. С. 86–94.
25. *Моничев А. Я.* О кинетических особенностях и моделировании лейкозного процесса / А. Я. Моничев, Г. В. Михеева // Динамика биологических популяций. Горький, 1982. С. 11–19.
26. *Моничев А. Я.* Модельный анализ возможностей радиационной терапии при лейкозе / А. Я. Моничев, Г. В. Михеева // Динамика биологических популяций. Горький, 1984. С. 83–89.
27. *Недорезов Л. В.* Курс лекций по математической экологии / Л. В. Недорезов. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1997. 161 с.
28. *Перчук С. В.* Колебания численности в системе хищник – жертва, вызванные миграцией хищника / С. В. Перчук, Е. Я. Фрисман // Математическое моделирование популяционных экологических процессов. Владивосток, 1987. С. 112–118.
29. *Петросян Л. А.* Математические модели в экологии / Л. А. Петросян, В. В. Захаров. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1997. 253 с.
30. *Полуэктов Р. А.* Динамические модели экологических систем / Р. А. Полуэктов и др. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 288 с.
31. *Понтрягин Л. С.* Дифференциальные уравнения и их приложения / Л. С. Понтрягин. М., 2004. 208 с.
32. *Постников М. М.* Устойчивые многочлены / М. М. Постников. М.: Наука, 1981. 176 с.

33. *Пых Ю. А.* Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики / Ю. А. Пых. М.: Наука, 1983. 182 с.
34. *Пэнтл Р.* Методы системного анализа окружающей среды / Р. Пэнтл. М.: Мир, 1979. 213 с.
35. *Ризниченко Г. Ю.* Лекции по математическим моделям в биологии. Часть I / Г. Ю. Ризниченко. Ижевск, 2002. 232 с.
36. *Ризниченко Г. Ю.* Математические модели биологических продукционных процессов / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. М.: Изд-во МГУ, 1993. 300 с.
37. *Робертс Ф. С.* Дискретные математические модели с приложениями к социальным, биологическим и экологическим задачам / Ф. С. Робертс. М.: Наука, 1988. 496 с.
38. *Романовский Ю. М.* Математическое моделирование в биофизике / Ю. М. Романовский, Н. В. Степанова, Д. С. Чернавский. М.: Наука, 1975. 343 с.
39. *Свирижев Ю. М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии / Ю. М. Свирижев. М.: Наука, 1987.
40. *Свирижев Ю. М.* Математическое моделирование биологических систем / Ю. М. Свирижев, Д. О. Логофет. М., 1972.
41. *Свирижев Ю. М.* Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирижев, Д. О. Логофет. М.: Наука, 1978.
42. *Семенова Е. Е.* Об определении допустимых значений параметров, задающих режим эксплуатации популяции / Е. Е. Семенова // Тр. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. «Прикладная математика и информатика». Вып. 10. Петрозаводск, 2001. С. 26–34.
43. *Скалецкая Е. И.* Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла / Е. И. Скалецкая, Е. Я. Фрисман, А. П. Шапиро. М.: Наука, 1979. 165 с.
44. *Страхов В. В.* Анализ устойчивости системы энтомофаг–добыча с фактическими параметрами в «точке равновесной численности» / В. В. Страхов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Спб., 1979. Т. 2. С. 206–224.

45. *Тихонов А. Н.* Дифференциальные уравнения / А. Н. Тихонов, А. В. Васильева, А. Г. Свешников. М.: Наука, 1998. 232 с.
46. *Фрисман Е. Я.* Эволюционные последствия конкуренции / Е. Я. Фрисман, В. И. Двойченков // Моделирование биологических сообществ. Владивосток, 1975. С. 117–126.
47. *Чернецкий В. И.* Математическое моделирование динамических систем / В. И. Чернецкий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1996. 432 с.
48. *Шапиро А. П.* Об устойчивости популяции каннибалов / А. П. Шапиро // Математическое моделирование экологических процессов. Владивосток, 1987. С. 106–112.
49. *Шапиро А. П.* Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии / А. П. Шапиро, С. П. Луппов М.: Наука, 1983. 133 с.
50. *Шарковский А. Н.* Разностные уравнения и динамика численности популяций / А. Н. Шарковский // Математические методы в биологии: Тр. II Республиканской конф. Киев, 1983. С. 143–155.
51. *Эльсгольц Л. Э.* Дифференциальные уравнения и вариационное исчисление / Л. Э. Эльсгольц. М., 2000. 320 с.
52. *Эрроусмит Д.* Обыкновенные дифференциальные уравнения. Качественная теория с приложениями / Д. Эрроусмит, К. Плейс. М.: Мир, 1986. 243 с.
53. *Юнусов М. К.* Математические модели охраняемых популяций / М. К. Юнусов. М., 1991. 28 с.
54. *Bainov D. D.* Population dynamics control in regard to minimizing the time necessary for the regeneration of a biomass taken away from the population / D. D. Bainov, A. B. Dishliev // Applied Mathematics and Computation. 1990. Vol. 39. №1. P. 37–48.
55. *Castillo-Chavez C.* Some applicaton of structured models in population dynamics / C. Castillo-Chavez // Applied Mathematical Ecology: Proc. 2nd Autumn Course Math. Ecol., Frieste, Nov. – Dec., 1986. Berlin, 1989. P. 450–470.

- 
56. *Greenhalgh D.* An epidemic model with a density-dependent death rate / D. Greenhalgh // IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine & Ecology. 1990. Vol. 7. № 1. P. 1–26.
57. *Morton E. Gurtin.* Some simple models for nonlinear age-dependent population dynamics / Morton E. Gurtin, Richard C. MacCamy // Mathematical Biosciences. 1979. № 43. P. 199–211.



---

## Содержание

<i>Тема 1.</i> Простейшие математические модели в естествознании и популяционной динамике . . . . .	3
<i>Тема 2.</i> Непрерывная модель динамики возрастной структуры популяции . . . . .	16
<i>Тема 3.</i> Понятие устойчивого многочлена. Критерий Рауса – Гурвица . . . . .	20
<i>Тема 4.</i> Дискретные модели популяционной динамики . . . . .	23
<i>Тема 5.</i> Непрерывные модели многовидовых экосистем . . . . .	42
<i>Тема 6.</i> Модели распространения эпидемии, иммунных реакций и социальных процессов . . . . .	54
<i>Тема 7.</i> Исследование экологических систем . . . . .	66
<i>Тема 8.</i> Трофические графы и вольтерровские трофические цепи . .	69
<i>Тема 9.</i> Дискретные модели многовидовых экосистем . . . . .	77
<i>Тема 10.</i> Нормирование выбросов вредных веществ. Теоретико-игровой подход . . . . .	81
Задачи для подготовки к экзамену . . . . .	92
Ответы и указания . . . . .	98
Библиографический список . . . . .	123

*Учебное издание*

**М а т е м а т и ч е с к и е м е т о д ы  
в э к о л о г и и**

Сборник задач и упражнений для студентов  
математического факультета ПетрГУ

Составители:

**Семенова** Елена Евгеньевна,  
**Кудрявцева** Елена Викторовна

Редактор *Т. А. Радченко*

Компьютерная верстка *Е. Е. Семеновой*

Подписано в печать 30.12.2004. Формат  $60 \times 84^1/16$ .

Бумага офсетная. Офсетная печать.

Уч.-изд. л. 7. Усл. кр-отт. 34. Тираж 100 экз.

Изд. №87

Государственное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования

**ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

Отпечатано в типографии Издательства ПетрГУ

185910, Петрозаводск, пр. Ленина, 33