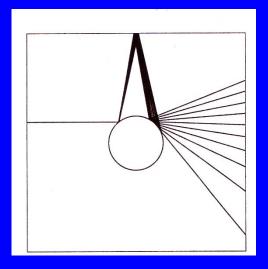


#### Г.Ю Ризниченко



## Динамический

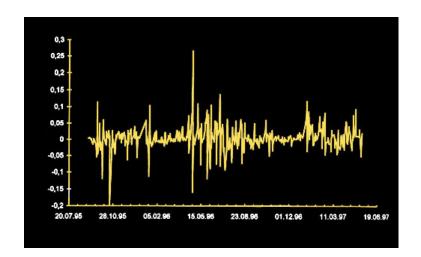
Xaoc



#### Фото Роберта Гендлера. Созвездие стрельца

- Бесформенная совокупность материи и пространства (Противоположно Космосу упорядоченности). Все рождается из Хаоса (древнегреческое).
- Беспорядок, неразбериха, смешение. Значение появилось в раннехристианские времена

Потребность в определенности — естественная биологическая потребность человека, но она же — порок мышления



Динамика биржевых индексов

Мы живем не в Среднестане, а в Крайнестане



## Динамический хаос. Основные понятия

- Основные понятия теории динамических систем.
- Предельные множества. Аттракторы.
- Странные аттракторы. Динамический хаос.
- Размерность странных аттракторов. Фракталы

## χαος

#### **CHAOS**

Weather

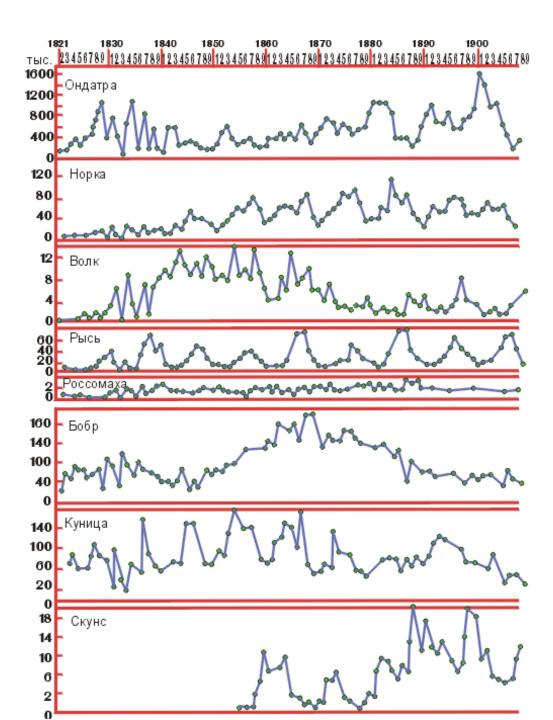
## Chemical Kinetics

Heart rythm



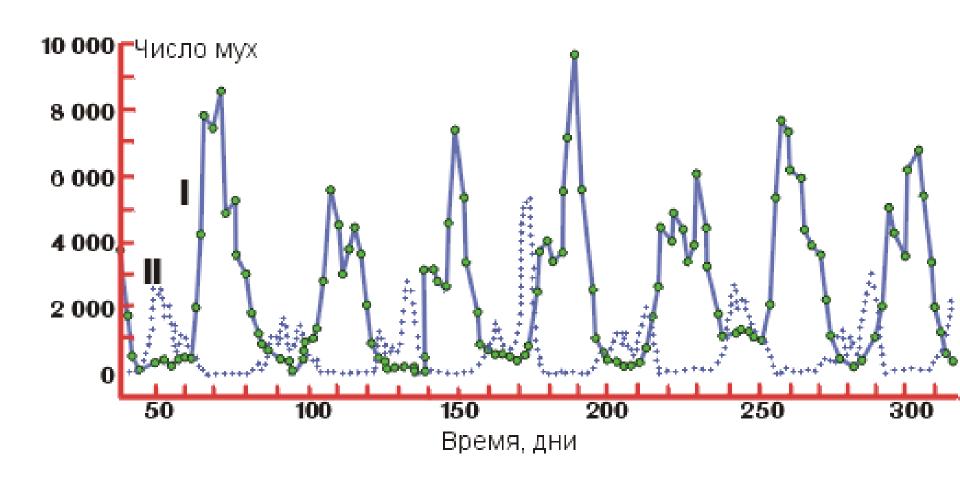






Данные по заготовкам компании Залива

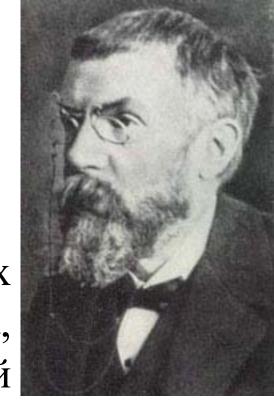
# Динамика численности плодовой мушки



#### Анри Пуанкаре –

великий французский математик в книге «Наука и метод» в 1908 г. писал:

неустойчивых системах «В совершенно ничтожная причина, ускользающая от нас по своей малости, вызывает значительные действия, которые мы состоянии предугадать... Предсказание становится невозможным, мы имеет перед собой явление случайное».



#### Лоренц

Lorenz EN (1963) Deterministic non-periodic flow. J.Atmos. Sci: 20, 131-141

Конвекция в подогреваемом снизу слое жидкости, модель водяного колеса, одномодовый лазер, диссипативный осциллятор с инерционным возбуждением

$$\dot{x} = \sigma y - \sigma x,$$

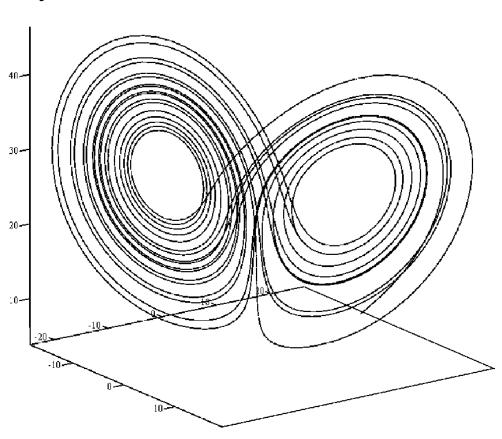
$$\dot{y} = rx - y - xz,$$

$$\dot{z} = xy - bz.$$

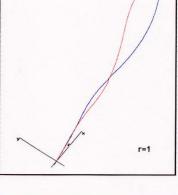
$$r=28, s=10,$$

$$b=8/3$$

Хаотические траектории в системе Лоренца

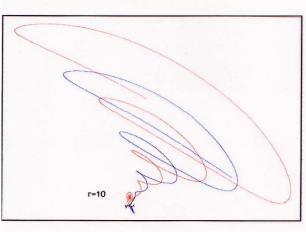


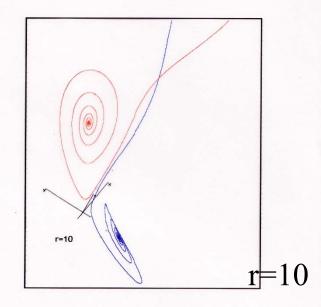
Траектории системы Лоренца при разных значениях параметра

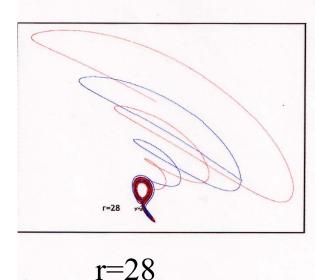


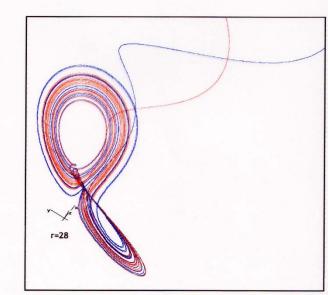
Игорь Федик каф. биофизики





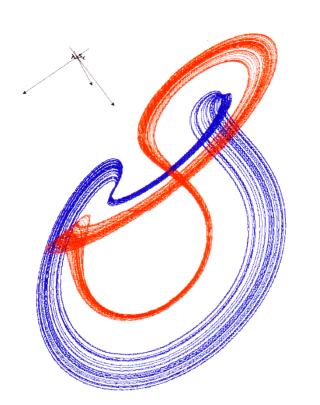


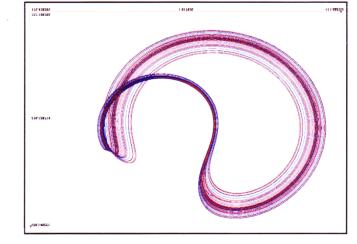


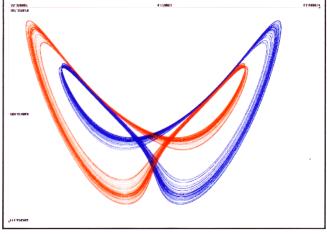


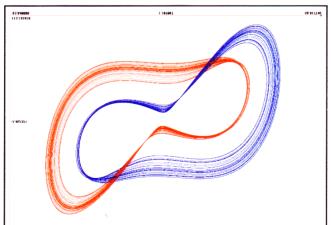


Edward Norton
Lorenz
1917-2008
Американский
математик и
метеоролог
Один из основателей
теории хаоса







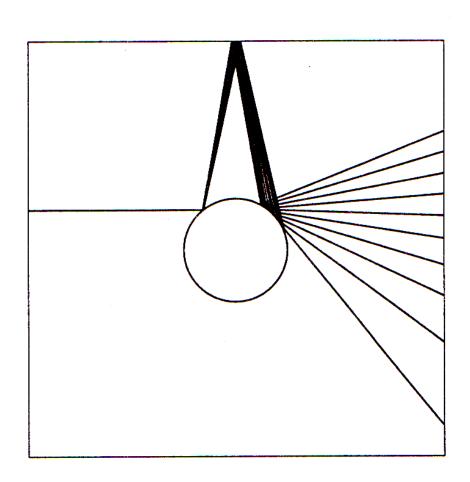


#### Хаотическое поведение возникает

- □ не из-за внешних источников шума (их нет в системе Лоренца);
  - не из-за бесконечного количества
     степеней свободы (их три в системе Лоренца);
- не из-за неопределенности, связанной с квантовой механикой (рассматриваемые системы чисто классические).

Настоящая причина нерегулярности определяется свойством нелинейных систем экспоненциально быстро разводить первоначально близкие траектории в ограниченной области фазового пространства

#### Разбегание траекторий



## Хаотическое поведение означает

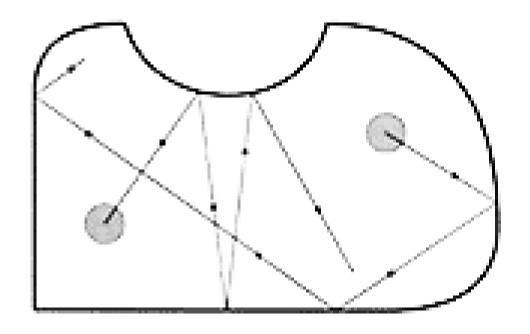
- неустойчивость фазовых траекторий,
- рост малого начального возмущения во времени,
- перемешивание элементов фазового объема, и, как следствие,
- непредсказуемость поведения системы на больших временах

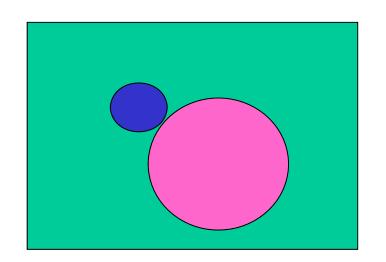
# The control of the co

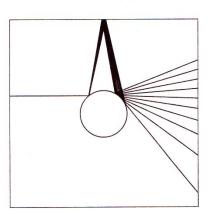
#### Яков Григорьевич Синай

Профессор Мехмата МГУ. Работы по теории динамических систем, статистической физике

#### Биллиард Синая



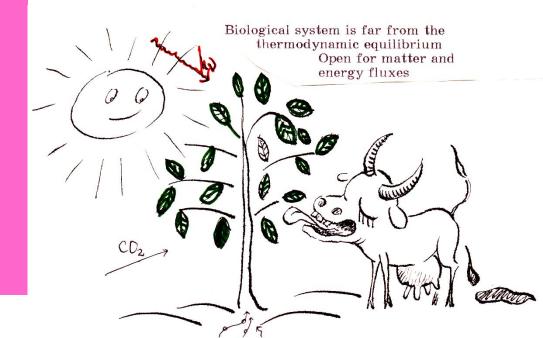




#### НЕЛИНЕЙНОСТЬ

• является необходимым (но не достаточным) условием существования динамического (детерминированного) хаоса

Линейные дифференциальные и разностные уравнения не приводят к хаосу.



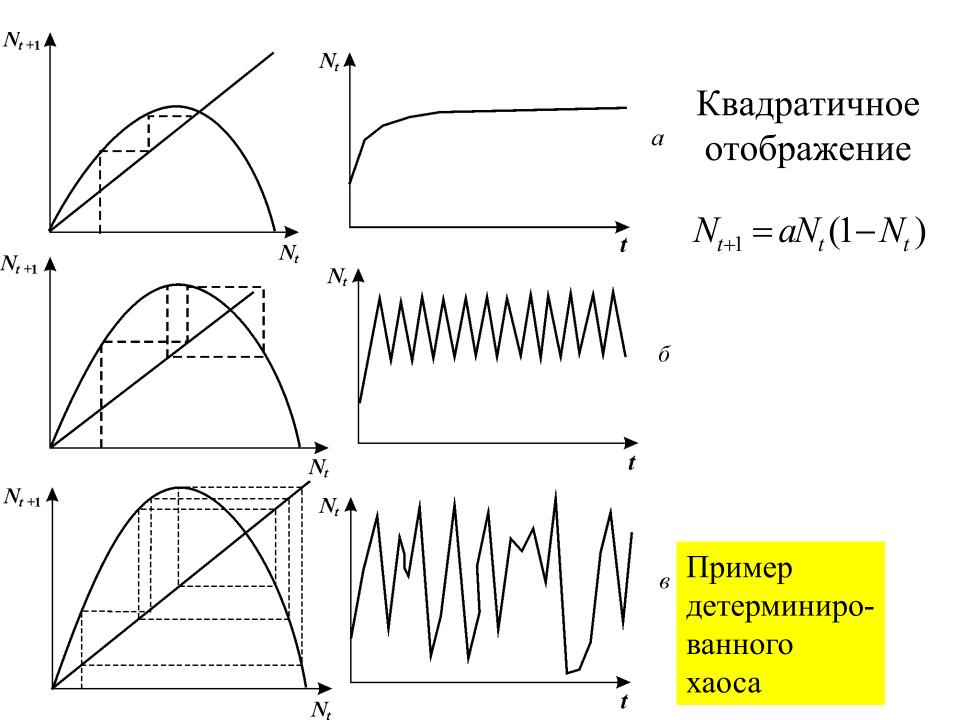
#### Детерминированные системы

однозначно задан закон изменения системы с течением времени.

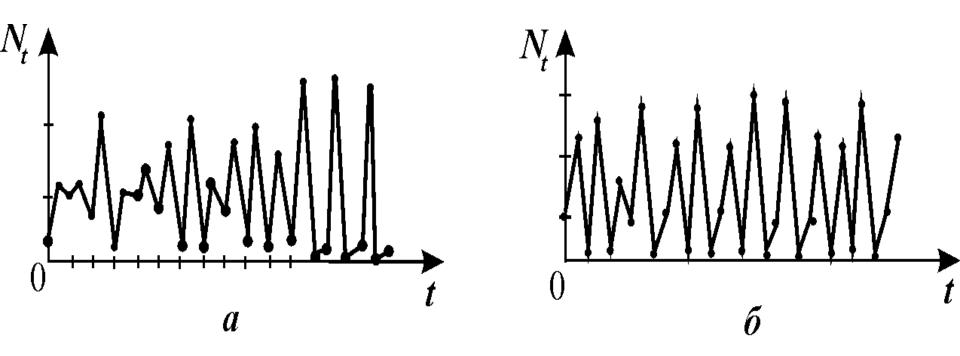
Детерминированность означает, что зависимость будущего состояния x(t) можно записать в виде:

$$x(t) = F[x(t_0)].$$

Здесь F — детерминированный закон (оператор), который осуществляет строго однозначное преобразование начального состояния  $x(t_0)$  в будущее состояние x(t) для любого  $t > t_0$ .



$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r(1 - \frac{N_t}{K}) \right\}$$
 Дискретный аналог логистического уравнения



При  $r > r_c = 3,102$  решение зависит от начальных условий существуют трехточечные циклы и квазистохастические решения.

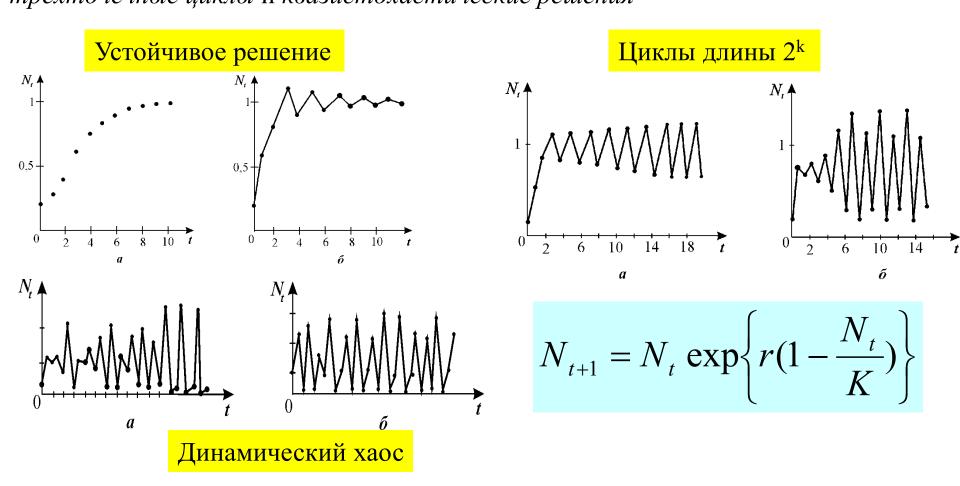
Равновесие устойчиво, если 0 < r < 2,

решение монотонно при 0 < r < 1 и представляет собой затухающие колебания при 1 < r < 2

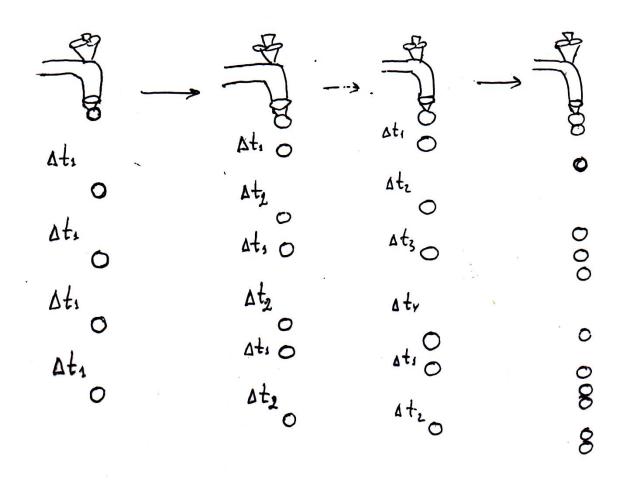
при  $2 < r = r_2 < 2,526 - двухточечные циклы;$ 

при  $r_2 < r < r_c$  появляются *циклы длины 4,8,16,...,2*<sup>k</sup>

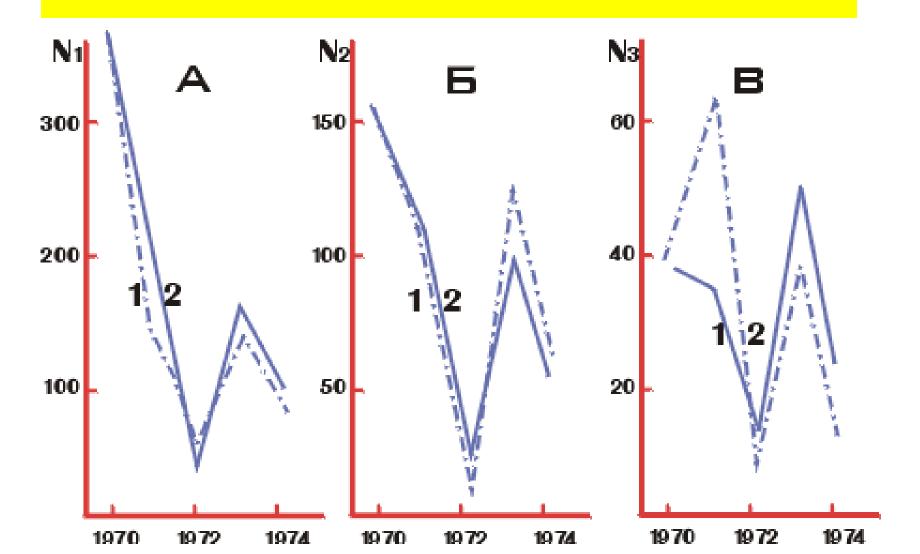
при  $r > r_c = 3,102$  решение зависит от начальных условий. Существуют *трехточечные циклы* и *квазистохастические решения* 



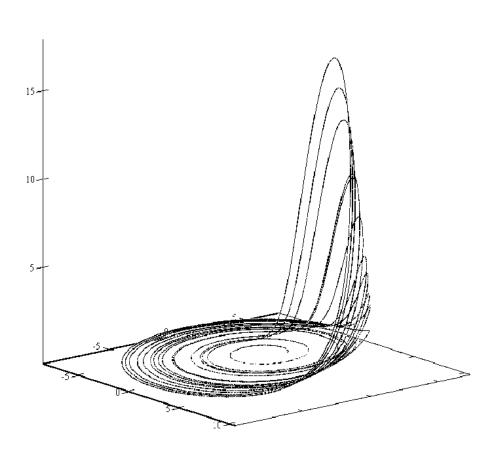
## Переход к хаосу через удвоение периода



#### Динамика биомассы овсеца



# Хаос в непрерывной системе. Аттрактор Ресслера



$$\dot{x} = -(x + y),$$

$$\dot{y} = x + \alpha y,$$

$$\dot{z} = \alpha + z(x - \mu).$$

### Устойчивость и неустойчивость движения

#### Устойчивость по Ляпунову

Для устойчивого по Ляпунову движения малое начальное возмущение не нарастает. Т.е. движение устойчиво по Ляпунову, если для любого  $\varepsilon > 0$  можно указать такое  $\delta$  ( $\varepsilon$ ), что для всякого движения  $\mathbf{x}(t)$ , для которого  $||\mathbf{x}(t_0)\mathbf{-x}^*(t_0)|| < \delta$ , при всех  $t > t_0$  выполняется неравенство:  $||\mathbf{x}(t)\mathbf{-x}^*(t)|| < \varepsilon$ .

Знак | | | означает норму (длину) вектора.

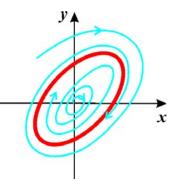
## Сценарий удвоения предельного цикла

Показатель Ляпунова — характеризует устойчивость траектории

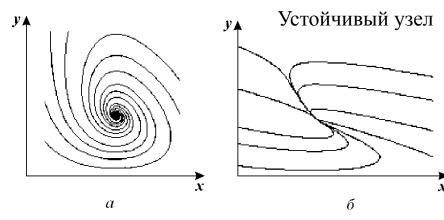
$$\lambda_i = \lim_{t \to \infty} \frac{1}{t - t_0} \ln \|y^i(t)\|.$$

 $y^{\mathrm{i}}\left(t
ight)$  — величина возмущения

#### Устойчивость по Пуассону

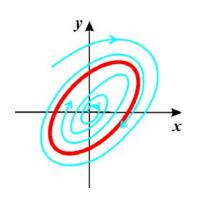


предполагает, что соответствующая фазовая траектория при  $t \to \infty$  не покидает ограниченной области фазового пространства. Находясь в этой области бесконечно долго, она неизбежно будет возвращаться в сколь угодно малую окрестность начальной точки. Времена возврата могут соответствовать периоду или квазипериоду при регулярном движении, а могут представлять собой случайную последовательность, если решение отвечает режиму динамического хаоса.



#### Аттрактор.

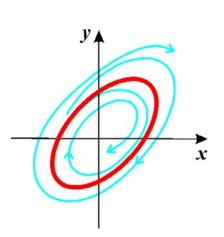
Устойчивый фокус



Устойчивый предельный цикл

• Если все точки множества Vбудут принадлежать L при  $t \to +\infty$ , то L – притягивающее предельное множество, или *аттрактор*. Тогда *V – бассейн* притяжения аттрактора (подобно бассейну реки территории, с которой она собирает свои воды).

#### Репеллер



Неустойчивый предельный цикл

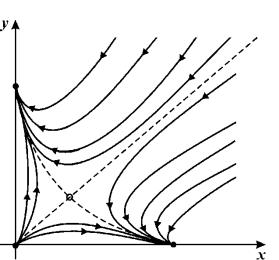
• Если все точки множества V будут принадлежать L при  $t \to -\infty$ , то L - отталкивающее предельное множество, или penennep.

Неустойчивый узел,

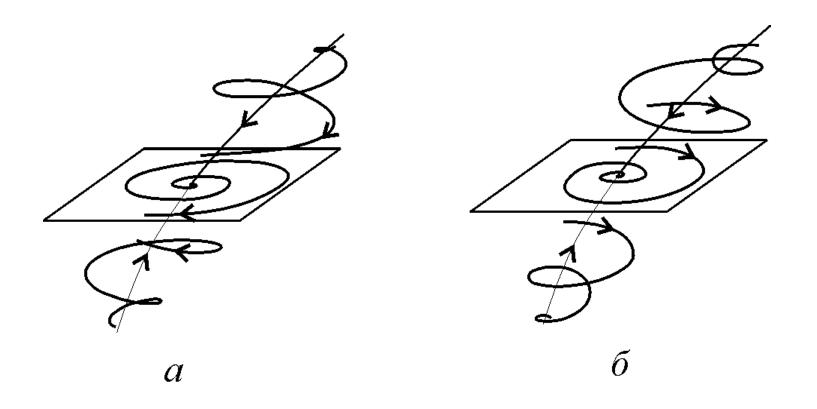
Неустойчивый фокус

#### Седловое множество

• Если множество V состоит из двух подмножеств  $V = W^s \cup W^u$ , причем точки, принадлежащие  $W^{s}$ , стремятся к L в прямом времени, а точки, принадлежащие  $W^u$ , стремятся к L в обратном времени, тогда L называется седловым предельным множеством (или седлом). Множества  $W^s$  и  $W^u$  устойчивое и неустойчивое многообразия седла.



#### Седло-фокусы



Седло-фокусы в пространстве N = 3.

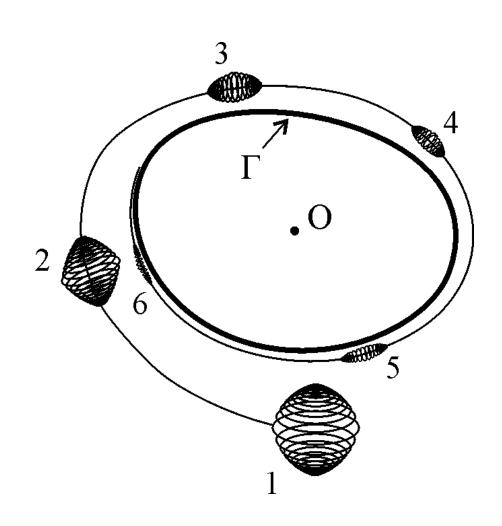
a)  $p_1$  — действительно и отрицательно,  $p_{2,3}$  — комплексно сопряженные, Re  $p_{2,3}$  > 0;  $\delta$ )  $p_1$  — действительно и положительно,  $p_{2,3}$  — комплексно сопряженные, Re  $p_{2,3}$  < 0

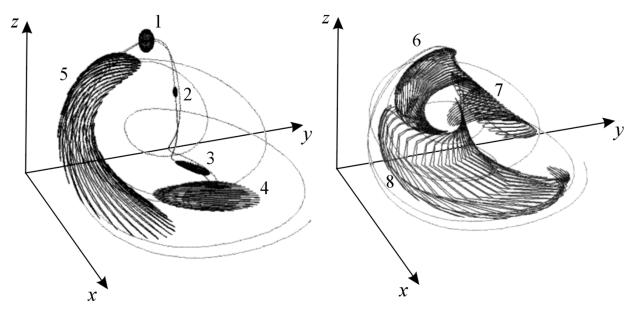
#### Диссипативные системы



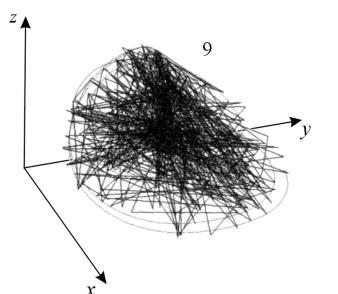
Существование аттрактора в диссипативной системе связано со свойством сжатия элемента фазового объема под действием оператора эволюции.

Сжатие элемента фазового пространства радиуса є при «наматывании» траектории на устойчивый предельный цикл - траектория Г.





Эволюция малого первоначального фазового объема во времени в динамической системе (Анищенко и др., 1999).



$$\dot{x} = mx + y - xz,$$
 $\dot{y} = -x,$ 

$$\dot{z} = -gz + gI(x)x^{2}, \quad I = \begin{cases} 1, & x > 0, \\ 0, & x \le 0. \end{cases}$$

# Фракталы – самоподобные множества



*Benoît Mandelbrot*1924-2010

Бенуа Мальдельброт. 1924-2010. Французский и американский математик. Придумал понятие «фрактал» - "Fractus" (лат) — сломанный, разбитый.



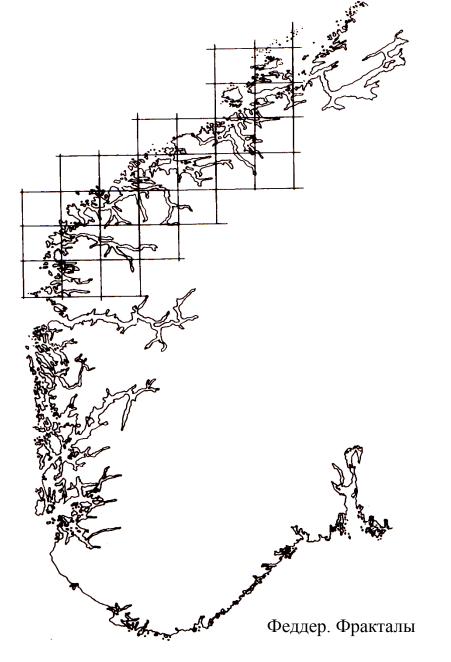
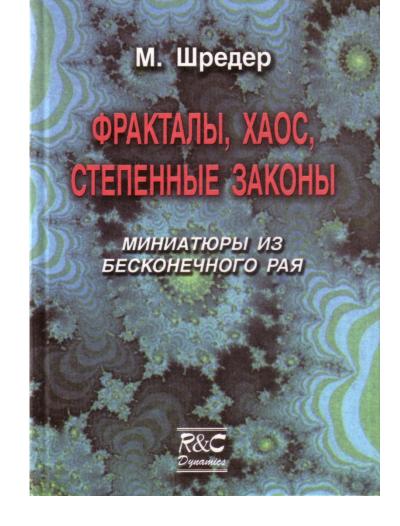


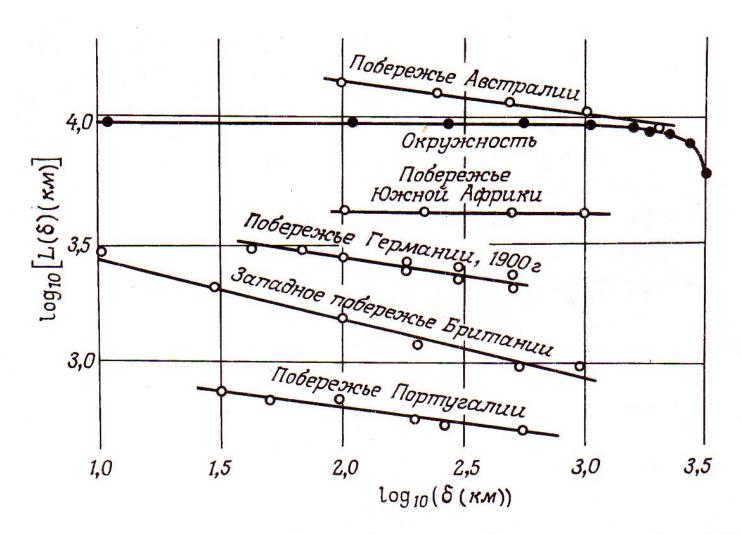
РИС. 2.1. Побережье южной части Норвегии. Береговая линия перечерчена из географического атласа и представлена в цифровом виде с помощью растра, состоящего примерно из  $1800 \times 1200$  ячеек. Изображенная вверху квадратная решетка имеет шаг  $\delta \sim 50$  км.



Б.Мандельброт. Фракталы и хаос. Множество Мандельброта и другие чудеса. Изд. РХД 2009

The Mandelbrot set and beyond. Springer

#### Длина береговых линий



С. 2.3. Длина береговых линий как функция выбранного шага δ (км) [134].

#### Фракталы. Размерность

Длина береговой линии стремится к величине

$$L(\delta) = a\delta^{1-D}$$

$$N(\delta) \sim 1/\delta^{D}$$



**Хаусдо́рф Феликс** (Hausdorff Felix, 1868-1942) —немецкий математик один из основоположников современной топологии.

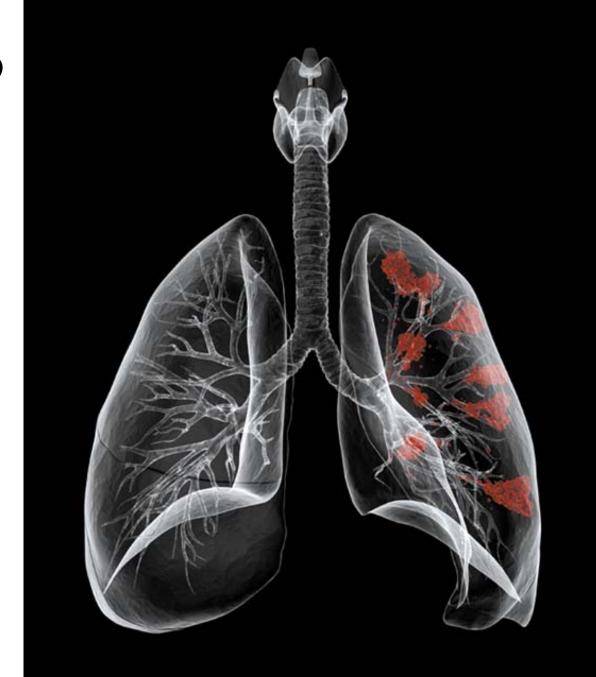
Писатель. Псевдоним Поль Монгре

Для обычной кривой множитель a равен количеству отрезков:  $a=L_N$ , а показатель D равен единице. Но для береговой линии Норвегии D  $\sim$  1,52. Показатель D называется размерностью Хаусдорфа-Безиковича или фрактальной размерностью.

# Альвеолы человеческого легкого

Оптическая микроскопия — 80 кв. м

Электронная микроскопия — 140 кв. м D=2,17



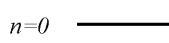
#### Мембраны

Субклеточные мембраны в клетках печени Внешние митохондриальные мембраны D=2,09 Внутренние митохондриальные мембраны D=2,53



#### Кривая Коха.

#### Первые четыре шага построения.





# n=1 n=2 n=3

фон Кох Нильс Фабиан Хельге (1870-1924), шведский математик, автор основополагающих работ по теории чисел

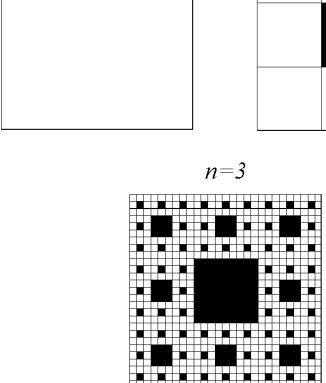
Длина кривой 1-го поколения L(1/3) = 4/3. 4 звена, длина каждого -1/3

Длина кривой 2-го поколения.

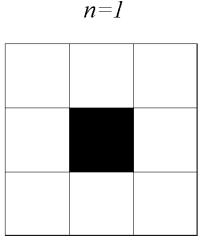
Число звеньев:  $N=4^2=16$ , длина каждого -1/9

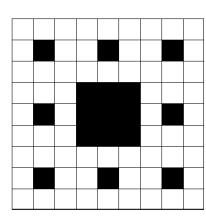
Длина каждого звена:  $\delta=3^{-n}$  n=-ln  $\delta/\ln 3$  L( $\delta$ )=  $(4/3)^n = \delta^{1-D}$  D=ln4/ln3~1,2628

Построение ковра Серпинского. Начальный элемент – белый квадрат со стороной, равной 1. Из него вырезается черный квадрат, со стороной, равной 1/3. Далее из каждого белого квадрата вырезается снова черный квадрат, со стороной, равной 1/3 стороны белого квадрата. На рисунке показаны четыре поколения предфракталов. Размерность подобия D=ln8/ln3=1,89...



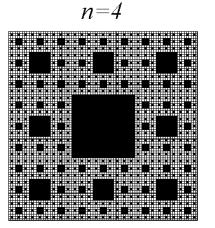
n=0





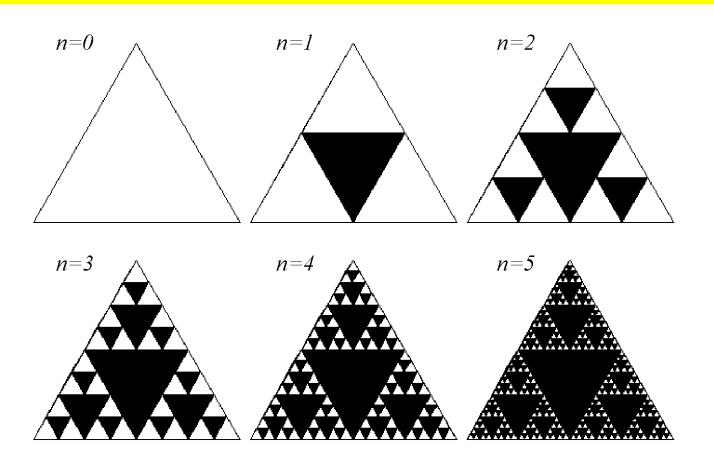
n=2



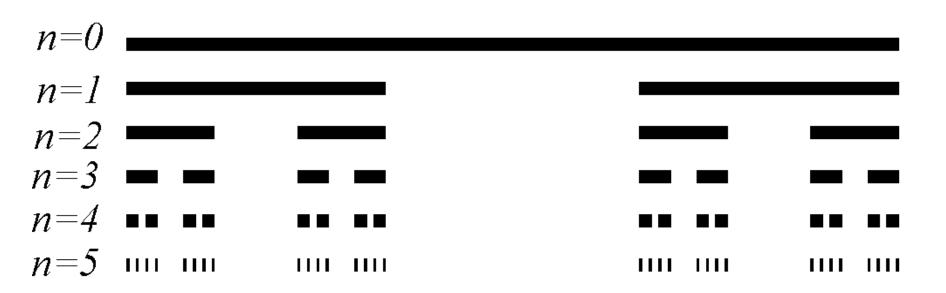


Вацлав Серпинский (1882-1969) –польский математик. Основные труды посвящены теории множеств. Теории чисел, топологии

Построение треугольной салфетки Серпинского. Начальный элемент — треугольник со всеми внутренними точками. Образующий элемент исключает из него центральный треугольник. На рисунке показаны пять поколений предфракталов. Фрактальное множество получается в пределе при бесконечно большом числе поколений и имеет фрактальную размерность D=ln3/ln2=1,58...



Канторово множество названо в честь великого математика Георга Кантора (1845-1918), открывшего его в 1883 г. Построение кривой Коха можно рассматривать как процесс добавления к отрезку все более мелких деталей. Построение канторова множества сводится к выбрасыванию из первоначального отрезка все более мелких отрезков



## Хаотическое поведение демонстрируют

- Системы трех и более автономных нелинейных дифференциальных уравнений
- Системы двух **неавтономных** дифференциальных уравннений (периодическое воздействие на колебательную систему)
- Дискретные системы
- Системы с запаздыванием

# Glycolysis with periodic substrate input flux

$$\frac{d[F6P]}{dt} = \frac{d[PEP]}{dt} + \frac{d[ATP]}{dt}$$

$$= \overline{V}_{in} + A \sin \omega_{e} t - V_{PFK}$$

$$\frac{d[ADP]}{dt} = -\frac{d[ATP]}{dt} = V_{PFK} - V_{PK}$$

$$F6P - \text{fructose 6 phosphate}$$

$$PEP - \text{phosphoenolpyruvate}$$

$$\overline{V}_{in}$$
 - the mean input flux

 $\mathcal{O}_{e}$  - frequency of the periodic input flux

$$A = \overline{V}_{in}$$

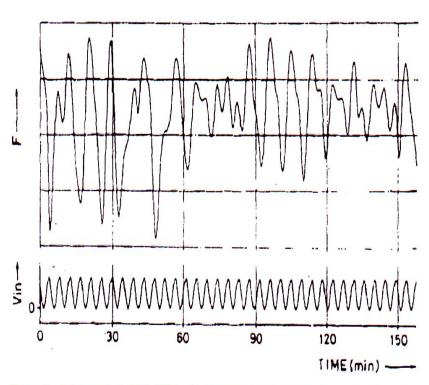


Fig. 2. Measured NADH fluorescence (upper curve) of yeast extract under sinusoidal glucose input flux (lower curve).

#### МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

#### Г.Ю.Ризниченко

119992 Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Биологический ф-т, каф. Биофизики, тел (495)9390289; Факс (495)9391115; E-mail: riznich@biophys.msu.ru

#### План лекции

- Гипотезы Вольтерра.
- Аналогии с химической кинетикой.
- Вольтерровские модели взаимодействий.
- Классификация типов взаимодействий Конкуренция. Хищник-жертва

#### План (2)

- Обобщенные модели взаимодействия видов.
- Модель Колмогорова.
- Модель взаимодействия двух видов насекомых Макартура.
- Параметрический и фазовые портреты системы Базыкина.

#### Вито Вольтерра

Vito Volterra. Lecons sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie. Paris, 1931.



Русский перевод книги Вольтерра вышел в 1976 г. под названием: «Математическая теория борьбы за существование» М., Наука, 1976

Изд. РХД, 2004

Послесловие Ю.М. Свирежева, в котором рассматривается история развития математической экологии в период 1931-1976 гг.

В. ВОЛЬТЕРРА

Математическая теория борьбы за существование

#### Гипотезы Вольтерра (1)

- 1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.
- 2. Особи каждого вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей.
- 3. Хищные виды поедают жертв, причем в единицу времени количество съеденных жертв всегда пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению количества хищников на количество жертв.

#### Гипотезы Вольтерра (2)

- 4. Если имеется пища в ограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемой видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятому с некоторым коэффициентом, зависящим от вида (модели межвидовой конкуренции).
- 5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида.
- 6. Если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, т.е. за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи.

# Классификация типов взаимодействий в терминах параметров уравнений

- $N_1$  численность жертв
- lacktriangle численность хищников
- $a_i$  коэффициенты собственной скорости роста видов,
- $c_i$  константы самоограничения численности (внутри видовой конкуренции)
- **в**  $b_{ij}$  константы взаимо- действия видов, (i, j=1,2).

$$\frac{dN_1}{dt} = a_1 N_1 + b_{12} N_1 N_2 - c_1 N_1^2,$$

$$\frac{dN_2}{dt} = a_2 N_2 + b_{21} N_1 N_2 - c_2 N_2^2$$

#### ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

СИМБИО3	+	+	b <sub>12</sub> ,b <sub>21</sub> >0
КОММЕНСАЛИЗМ	+	0	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
хищник-жертва	+	_	<i>b</i> <sub>12</sub> ,>0, <i>b</i> <sub>21</sub> <0
АМЕНСАЛИЗМ	0	_	b <sub>12</sub> ,=0, b <sub>21</sub> <0
КОНКУРЕНЦИЯ	-	_	$b_{12}, b_{21} < 0$
НЕЙТРАЛИЗМ	0	0	$b_{12}, b_{21} = 0$

#### Уравнения КОНКУРЕНЦИИ

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

#### Стационарные решения системы «конкуренция»

(1). 
$$\overline{x}_1^{(1)} = 0, \ \overline{x}_2^{(1)} = 0$$

Начало координат при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел.

(2). 
$$\overline{x}_1^{(2)} = 0, \quad \overline{x}_2^{(2)} = \frac{a_2}{c_2}$$

седло при  $a_1 > b_{12} / c_2$ 

устойчивый узел при  $a_1 < b_{12}/c_2$  Это условие означает, что вид вымирает, если его собственная скорость роста меньше некоторой критической величины.

(3). 
$$\overline{x}_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1} \overline{x}_2^{(3)} = 0$$

(3) — седло при  $a_2 > b_{21}/c_1$  устойчивый узел при  $a_2 < b_{21}/c_1$ 

(4) 
$$x_1 = \frac{a_1c_2 - a_2b_{12}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}; x_2 = \frac{c_1b_{12} - b_{21}a_1}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}.$$

#### Условие сосуществования видов

$$\frac{a_1 b_{12}}{c_2} < a_1 < \frac{a_2 c_1}{b_{21}}$$

- $\blacksquare a_i$  коэффициенты собственной скорости роста видов,
- $c_i$  константы самоограничения численности (внутри видовой конкуренции)
- $b_{ij}$  константы взаимодействия видов, (i, j=1,2).

$$b_{12}b_{21} < c_1c_2$$

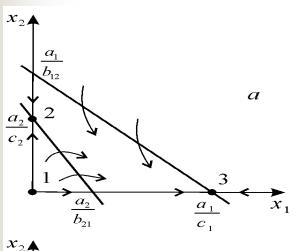
Произведение коэффициентов межпопуляционного взаимодействия меньше произведения коэффициентов внутри популяционного взаимодействия.

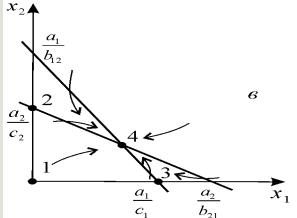
Пусть естественные скорости роста двух рассматриваемых видов  $a_1$ ,  $a_2$  одинаковы. Тогда необходимым для устойчивости условием будет

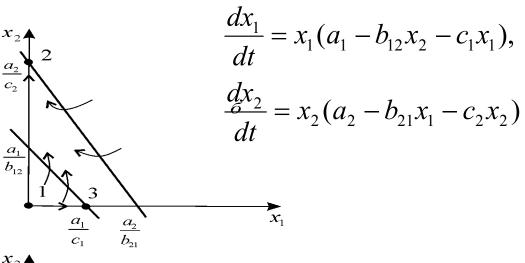
$$c_2 > b_{12}, c_1 > b_{21}.$$

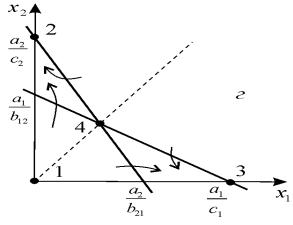
#### ФАЗОВЫЕ ПОРТРЕТЫ конкуренции

#### Прямые – нуль-изоклины

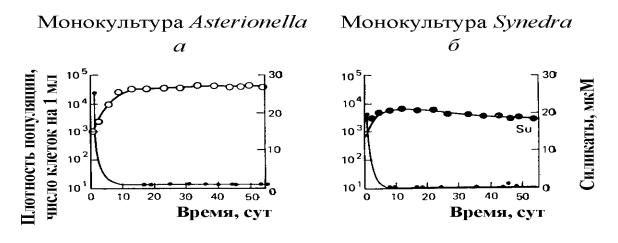




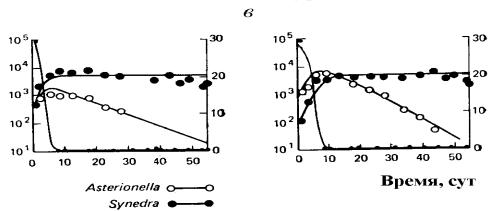




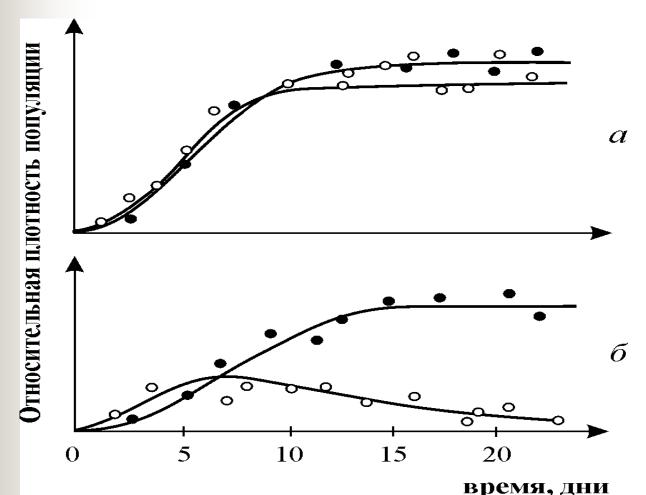
Конкуренция у диатомовых водорослей. *а* - при выращивании в монокультуре Asterionella Formosa выходит на постоянный уровень плотности и поддерживает концентрацию ресурса (силиката) на постоянно низком уровне. *б* - при выращивании в монокультуре Synedrauina ведет себя сходным образом и поддерживает концентрацию силиката на еще более низком уровне. *в* - при совместном культивировании (в двух повторностях) Synedruina вытесняет Asterionella Formosa. (Tilmanetal, 1981)



Межвидовая конкуренция



a - Кривые роста популяций двух видов Parametium в одновидовых культурах. Черные кружки — P. aurelia, белые кружки — P. caudatum  $\delta$  - Кривые роста P. aurelia и P. caudatum в смешанной культуре. По Gause, 1934



#### ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

СИМБИО3	+	+	b <sub>12</sub> ,b <sub>21</sub> >0
КОММЕНСАЛИЗМ	+	0	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
хищник-жертва	+	_	<i>b</i> <sub>12</sub> ,>0, <i>b</i> <sub>21</sub> <0
АМЕНСАЛИЗМ	0	_	b <sub>12</sub> ,=0, b <sub>21</sub> <0
КОНКУРЕНЦИЯ	-	_	$b_{12}, b_{21} < 0$
НЕЙТРАЛИЗМ	0	0	$b_{12}, b_{21} = 0$

#### Система ХИЩНИК+ЖЕРТВА

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

#### Стационарные состояния

$$x_{1}^{(1)} = 0, x_{2}^{(1)} = 0$$

$$x_{1}^{(2)} = 0, x_{2}^{(2)} = \frac{a_{2}}{c_{2}}$$

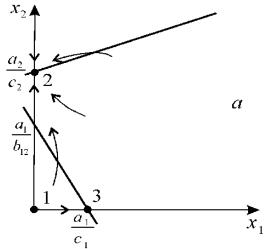
$$x_{1}^{(3)} = \frac{a_{1}}{c_{1}}, x_{2}^{(3)} = 0,$$

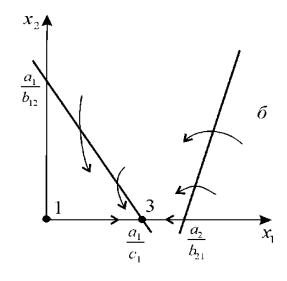
$$\frac{dx_{1}}{dt} = x_{1}(a_{1} - b_{12}x_{2} - c_{1}x_{1}),$$

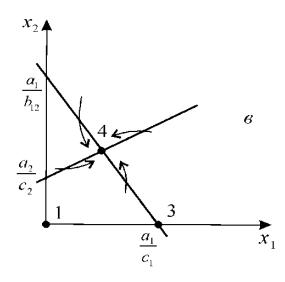
$$\frac{dx_{2}}{dt} = x_{2}(a_{2} + b_{21}x_{1} - c_{2}x_{2})$$

$$x_1^{(4)} = \frac{a_1 c_1 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}, x_2^{(4)} = \frac{a_2 c_1 + a_1 b_{21}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}$$

### Изоклины на фазовом портрете хищник-жертва $x_2$

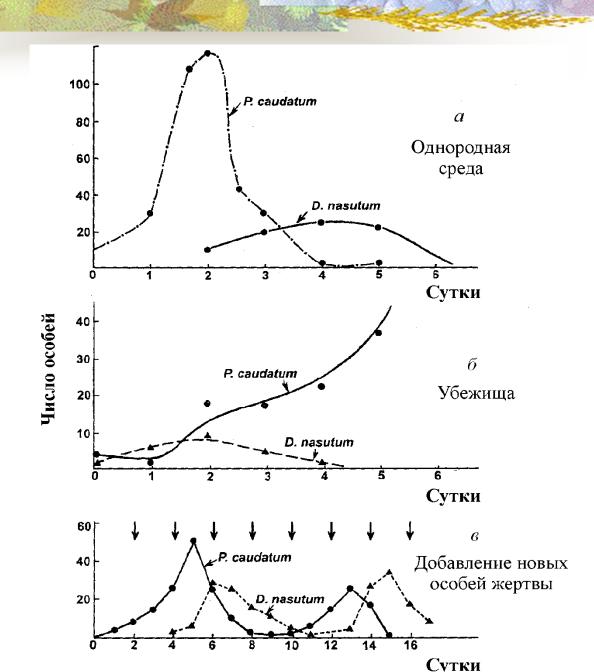




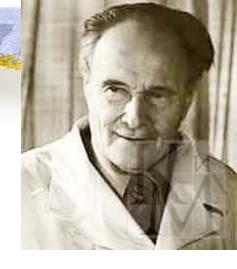


Poct Parametium caudatum и хищной инфузории Dadinium nasutum.

Из: Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934. Г.Ф.Гаузе. Борьба за существование. Москва-Ижевск, 2002



# Гаузе Георгий Францевич (1910-1986)



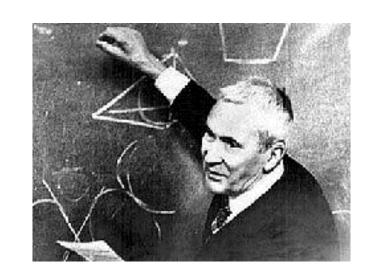
■ советский биолог, внес вклад в самые разные области биологии и медицины: исследовал проблемы экологии, эволюционной теории и цитологии, является одним из основоположников современного учения об антибиотиках. В 1942 г. Г.Ф. Гаузе и М.Г. Бражникова открыли первый в нашей стране оригинальный антибиотик грамицидин С (советский), который был внедрён в медицинскую практику и использовался для лечения и профилактики раневых инфекций в период Великой Отечественной войны.

#### Модель А.Н.Колмогорова (1935)

Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. // Проблемы кибернетики. М., 1972, Вып.5.

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$



#### Андрей Николаевич Колмогоров (1903-1987)

великий советский математик, один из основоположников современной теории вероятностей. Им получены фундаментальные результаты в топологии, математической логике, теории турбулентности, теории сложности алгоритмов и ряде других областей математики и её приложений. Много сделал для математического образования и популяризации математики.

# Предположения в модели Колмогорова 1

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

- 1) Хищники не взаимодействуют друг с другом, т.е. коэффициент размножения хищников  $k_2$  и число жертв L, истребляемых в единицу времени одним хищником, не зависит от y.
- 2) Прирост числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Функции  $k_1(x)$ ,  $k_2(x)$ , L(x), непрерывны и определены на положительной полуоси  $x, y \ge 0$ .

# Предположения в модели Колмогорова 2

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

- 3)  $dk_1/dx$ <0. Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.
- 4)  $dk_2 / dx > 0$ ,  $k_2(0) < 0 < k_2(\infty)$ .
- С ростом численности жертв коэффициент размножения хищников монотонно возрастает, переходя от отрицательных значений, (когда нечего есть) к положительным.
- 5) Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени L(x)>0 при x>0; L(0)=0.

# Стационарные решения в модели Колмогорова

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

(1). 
$$\bar{x}=0$$
;  $\bar{y}=0$ .

Начало координат при любых значениях параметров представляет собой седло

(2). 
$$\bar{x} = A$$
,  $\bar{y} = 0$ .   
  $A$  определяется из уравнения:  $k_1(A) = 0$ .

Стационарное решение (2) - седло, если B < A B определяется из уравнения  $k_2(B) = 0$  если B > A, (2) - устойчивый узел.

## Стационарные решения

(3). 
$$\bar{x} = B$$
,  $\bar{y} = C$ .

Величина С определяется из уравнений:

в модели Колмогорова (2) 
$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
  $\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$ 

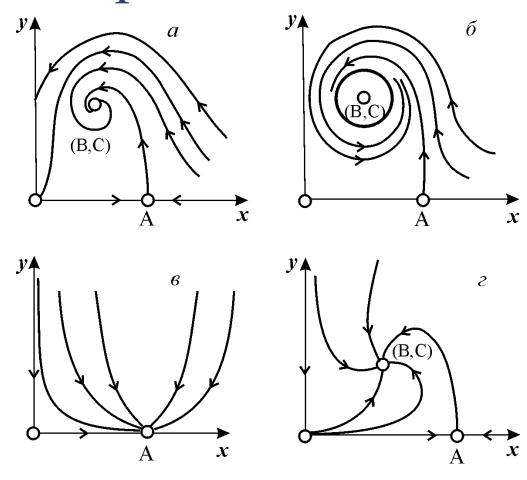
$$k_2(B) = 0; k_1(B)B - L(B)C = 0$$

Точка (3) – фокус или узел устойчивость которых зависит от знака величины о

$$\sigma^2 = -k_1(B) - k_1(B)B + L(B)C$$
.

Если  $\sigma > 0$ , точка устойчива, если  $\sigma < 0$  - точка неустойчива, и вокруг нее могут существовать предельные циклы

# Фазовые портреты в модели Колмогорова



#### Функции хищничества Классификация Холлинга



$$L(x) = b\left(1 - e^{-ax}\right)$$

 $L(x) = b(1-e^{-ax})$  2 — насыщение хищника

$$L(x) = \frac{bx}{1 + cx}$$

$$L(x) = \frac{bx^2}{1 + ax + cx^2}$$

3-альтернативный источник  $L(x) = \frac{bx^2}{1 + ax + cx^2}$  3-альтернативный источник питания или наличие убежищ жертв