мутуализм

симбиоз

Хищник-жертва

МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

Доц. Татьяна Юрьевна Плюснина

http://mathbio.ru

plusn@yandex.ru

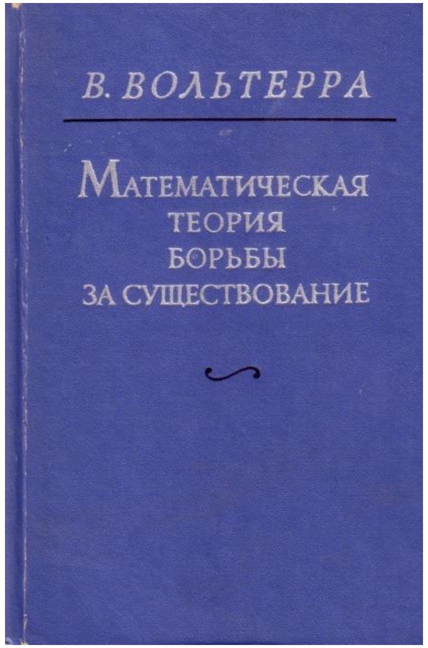
Вито Вольтерра

Вито Вольтерра, Математическая теория борьбы за существование, УФН, 1928, Т. 8, № 1, 13–34

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

Русский перевод книги Вольтерры 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



Вито Вольтерра (1860 —1940) — выдающийся итальянский математик и физик. Работал в области дифференциальных уравнений с частными производными, теории упругости, интегральных и интегро-дифференциальных уравнений, функционального анализа. Основатель математической теории популяций.

Борьба за существование

«Биологические ассоциаций (биоценозы) образуются несколькими видами животных, живущих в одной и той же среде. Обыкновенно различные индивидуумы этих ассоциаций борются за обладание одной и той же пищей, причем иногда некоторые виды животных живут за счет других, которыми они питаются. Не исключена возможность также, что живые существа могут помогать друг другу. Все это входит в понятие общего явления, называемого ***борьбой за существование…***

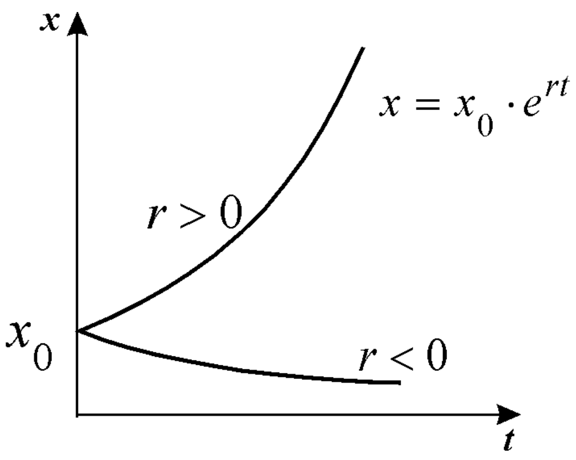
…может показаться, что вследствие крайней сложности вопроса его невозможно трактовать математически и что математические методы, благодаря своей тонкости могут открыть лишь отдельные части и детали явлений и могут оставить невыясненным самое существенное в настоящем вопросе. Чтобы избегнуть этой опасности, необходимо исходить ***из гипотез, быть может и грубых, но простых, и нужно схематизировать явление***»

Гипотезы Вольтерры

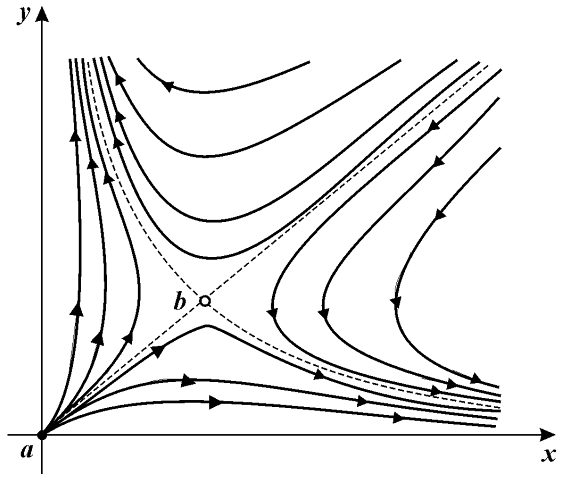
(1) Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.

(2) Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида.

$$\frac{dx}{dt} = \boxed{rx}$$



$$\frac{dx}{dt} = \boxed{\alpha x} - \gamma xy$$
$$\frac{dy}{dt} = \boxed{\alpha y} - \gamma xy$$



Гипотезы Вольтерры

(3) 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

(4) Особи вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy$$
$$\frac{dy}{dt} = \boxed{\gamma xy} - \boxed{\delta y}$$

$$\frac{dx}{dt} = \boxed{a_0 \frac{S}{K_S + S}} x - \boxed{\beta x,}$$

Гипотезы Вольтерры

(5) 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

$$\begin{cases} \dfrac{dX}{dt} = a_0 \dfrac{S}{K_S + S} X - \beta X - \gamma XY, \\ \dfrac{dY}{dt} = a_0 \dfrac{S}{K_S + S} Y - \beta Y - \gamma XY, \\ \dfrac{dS}{dt} = V - \boxed{\alpha a_0 \dfrac{S}{K_S + S} (X + Y).} \end{cases}$$

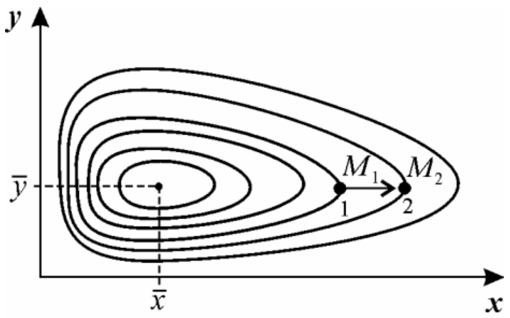
Конкуренция двух одинаковых видов, питающихся одним субстратом. (Субстрат ограничен скоростью притока в систему V)

Гипотезы Вольтерры

(6) 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

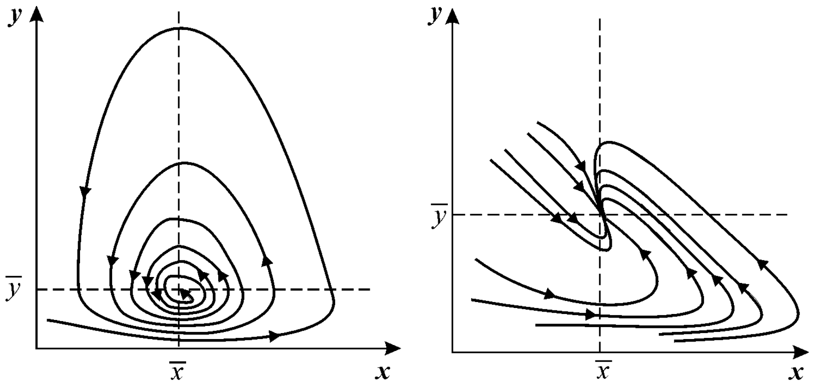
$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \boxed{\beta xy}$$

$$\frac{dy}{dt} = \gamma xy - \delta y$$



$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon_x x - \boxed{\gamma_{xy} xy} - \delta_x x^2$$

$$\frac{dy}{dt} = \varepsilon_y y + \gamma_{yx} xy - \delta_y y^2$$

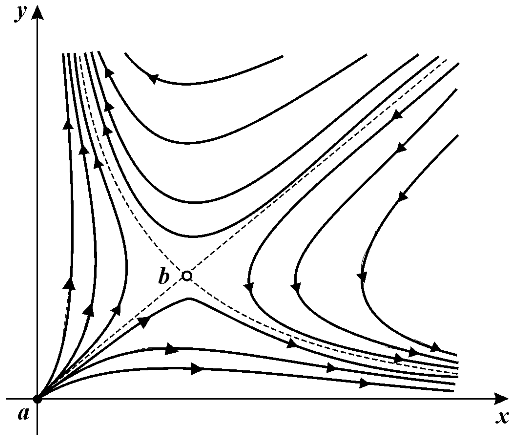


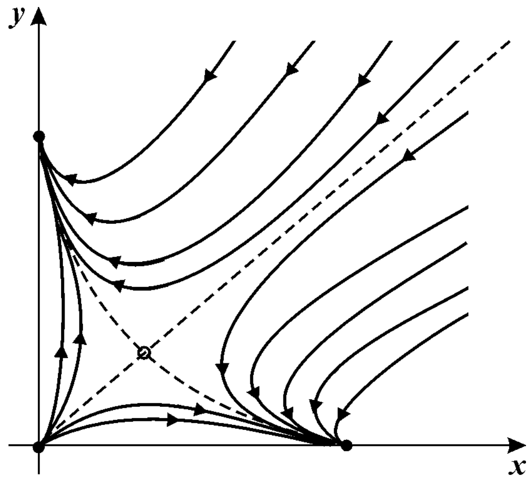
Гипотезы Вольтерры

(7) Если особи одного или разных видов конкурируют за пищу и др. ресурсы, отрицательное воздействие конкуренции пропорционально произведению числа особей конкурирующих групп

$$\frac{dx}{dt} = ax - \boxed{\gamma xy};$$
$$\frac{dy}{dt} = ay - \boxed{\gamma xy}.$$

$$\frac{dx}{dt} = x - xy - \boxed{ax^2}$$
$$\frac{dy}{dt} = y - xy - \boxed{ay^2}$$





«Вольтерровская» модель взаимодействия видов

$$\frac{dN_1}{dt} = a_1N_1 + b_{12}N_1N_2 - c_1N_1^2$$
$$\frac{dN_2}{dt} = a_2N_2 + b_{21}N_1N_2 - c_2N_2^2$$

$\boldsymbol{N_1}$ – численность вида 1
$\boldsymbol{N_2}$ – численность вида 2

$\boldsymbol{a_i}$ – <u>положительные</u> коэффициенты собственной скорости роста видов,

$\boldsymbol{c_i}$ – <u>положительные</u> константы самоограничения численности (внутривидовой конкуренции)

$\boldsymbol{b_{ij}}$ – константы взаимодействия видов, (*i*, *j*=1,2).

Типы взаимодействий

$$\begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = a_1N_1 + b_{12}N_1N_2 - c_1N_1^2 \\ \dfrac{dN_2}{dt} = a_2N_2 + b_{21}N_1N_2 - c_2N_2^2 \end{cases}$$

	b_{12}	b_{21}	
СИМБИОЗ	+	+	$b_{12}, b_{21} > 0$
КОММЕНСАЛИЗМ	+	0	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
ХИЩНИК-ЖЕРТВА	+	–	$b_{12} > 0, b_{21} < 0$
АМЕНСАЛИЗМ	0	–	$b_{12} = 0, b_{21} < 0$
КОНКУРЕНЦИЯ	–	–	$b_{12}, b_{21} < 0$
НЕЙТРАЛИЗМ	0	0	$b_{12}, b_{21} = 0$

Конкуренция

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = a_1 x - b_{12}xy - c_1 x^2 \\ \dfrac{dy}{dt} = a_2 y - b_{21}xy - c_2 y^2 \end{cases}$$

$a_i, b_i, c_i > 0$

$i = 1, 2$

Стационарные состояния системы:

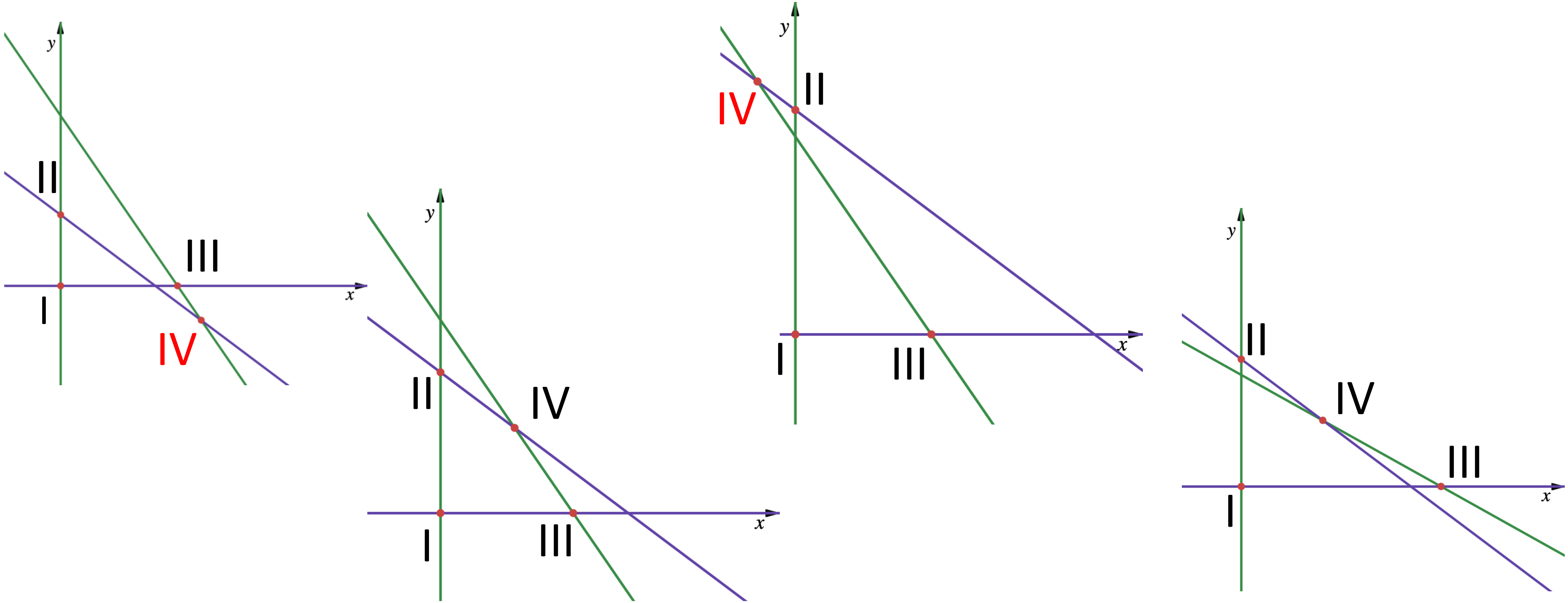
$$\begin{cases} \bar{x}(a_1 - b_{12}\bar{y} - c_1\bar{x}) = 0 \\ \bar{y}(a_2 - b_{21}\bar{x} - c_2\bar{y}) = 0 \end{cases}$$

I	II	III	IV
$(0,0)$	$\left(0, \dfrac{a_2}{c_2}\right)$	$\left(\dfrac{a_1}{c_1}, 0\right)$	$\left(\dfrac{a_1 c_2 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 - b_{12} b_{21}}, \dfrac{a_2 c_1 - a_1 b_{21}}{c_1 c_2 - b_{12} b_{21}}\right)$

Конкуренция: главные изоклины

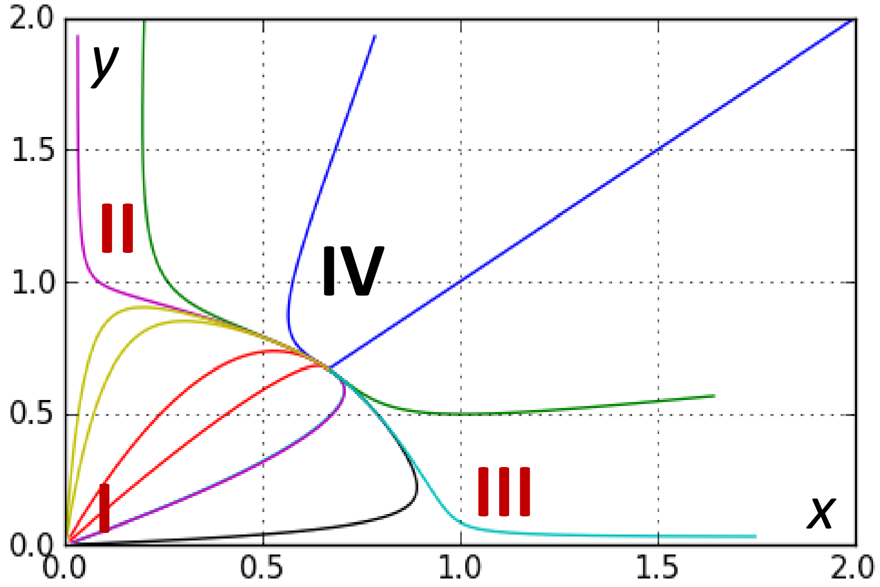
$x = 0, \quad a_1 - b_{12} y - c_1 x = 0$ уравнения изоклин вертикальных касательных

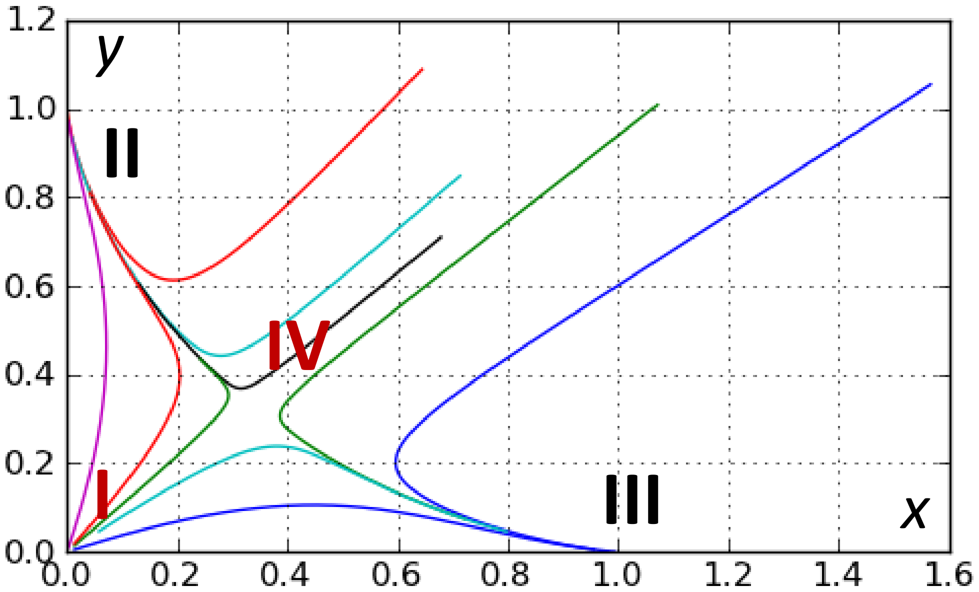
$y = 0, \quad a_2 - b_{21} x - c_2 y = 0$ уравнения изоклин горизонтальных касательных



Конкуренция: типы стационарных состояний

I	II	III	IV
Неустойчивый узел	Устойчивый узел /седло	Устойчивый узел /седло	Седло /устойчивый узел





Конкуренция: безразмерная система

$$\begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = a_1 N_1 + b_{12} N_1 N_2 - c_1 N_1^2 \\ \dfrac{dN_2}{dt} = a_2 N_2 + b_{21} N_1 N_2 - c_2 N_2^2 \end{cases}$$

$$N_1 = \frac{c_1}{a_1} x,\ N_2 = \frac{c_2}{a_1} y,\ \tau = a_1 t,$$

$$a = \frac{a_2}{a_1},\ b_1 = \frac{b_{12}}{c_2},\ b_2 = \frac{b_{21}}{c_1}$$

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{d\tau} = x - bxy - x^2, \\ \dfrac{dy}{d\tau} = ay - bxy - y^2 \end{cases}$$

$$c_1 = c_2,\ b_{12} = b_{21} = b$$

Конкуренция: безразмерная система

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{d\tau} = x - bxy - x^2, \\ \dfrac{dy}{d\tau} = ay - bxy - y^2 \end{cases}$$

$$b = b_1 = \frac{b_{12}}{c_2} = b_2 = \frac{b_{21}}{c_1} \qquad a = \frac{a_2}{a_1}$$

Стационарные состояния системы:

I	**II**	**III**	**IV**
$(0,0)$	$(0,a)$	$(1,0)$	$\left(\dfrac{1-ab}{1-b^2}, \dfrac{a-b}{1-b^2}\right)$

$b > 1$ - межвидовая конкуренция преобладает над внутривидовой конкуренцией

$b < 1$ - внутривидовая конкуренция преобладает над межвидовой конкуренцией

Конкуренция: безразмерная система, типы стационарных состояний

$$P'_x(\bar{x},\bar{y}) = a - b\bar{y} - 2\bar{x} \qquad P'_y(\bar{x},\bar{y}) = -b\bar{x}$$

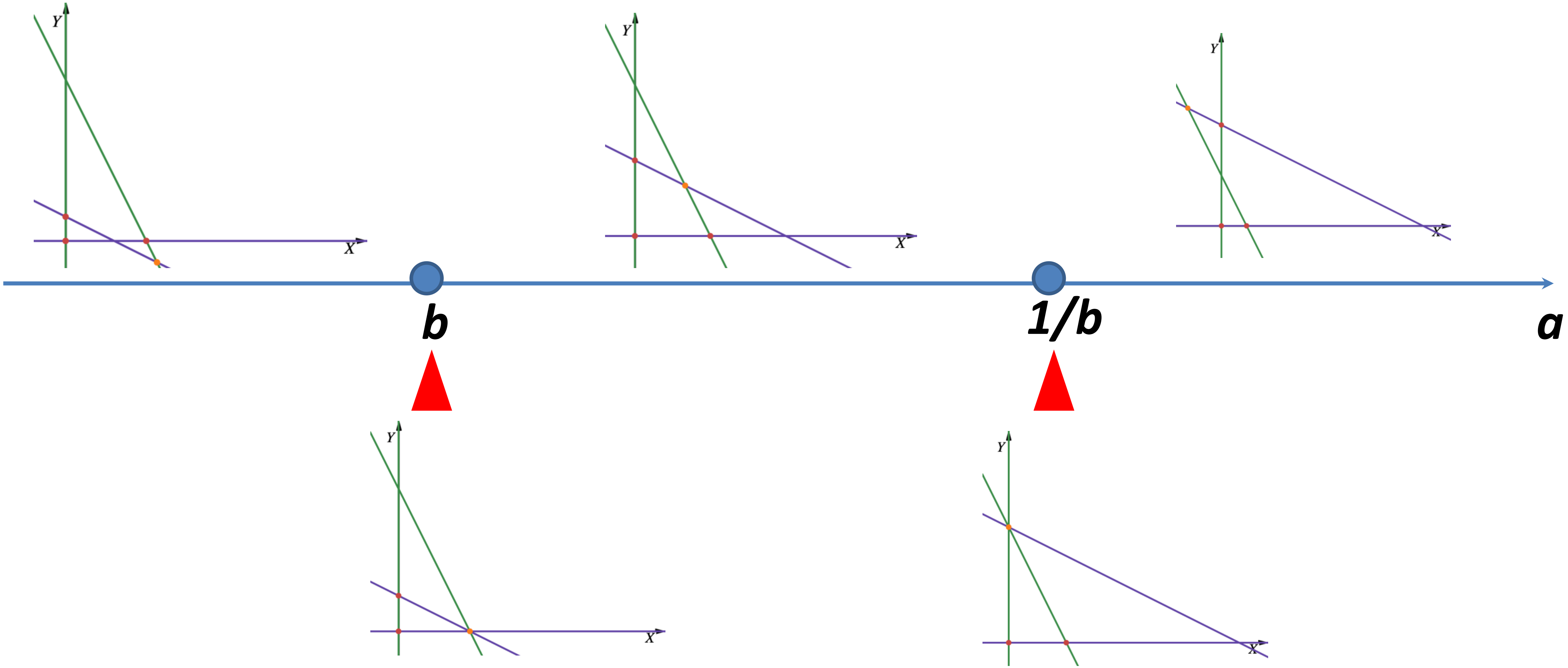
$$Q'_x(\bar{x},\bar{y}) = -b\bar{y} \qquad Q'_y(\bar{x},\bar{y}) = a - b\bar{x} - 2\bar{y}$$

коэффициенты матрицы линеаризации

I (0, 0)	**II** (0, *a*)	**III** (1, 0)	**IV**		
Неустойчивый узел	Седло	**Устойчивый узел**	—	$a < b$	$b < 1$
Неустойчивый узел	Седло	Седло	**Устойчивый узел**	$b < a < 1/b$	
Неустойчивый узел	**Устойчивый узел**	Седло	—	$a > 1/b$	
Неустойчивый узел	Седло	**Устойчивый узел**	—	$a < 1/b$	$b > 1$
Неустойчивый узел	**Устойчивый узел**	**Устойчивый узел**	Седло	$1/b < a < b$	
Неустойчивый узел	**Устойчивый узел**	Седло	—	$a > b$	

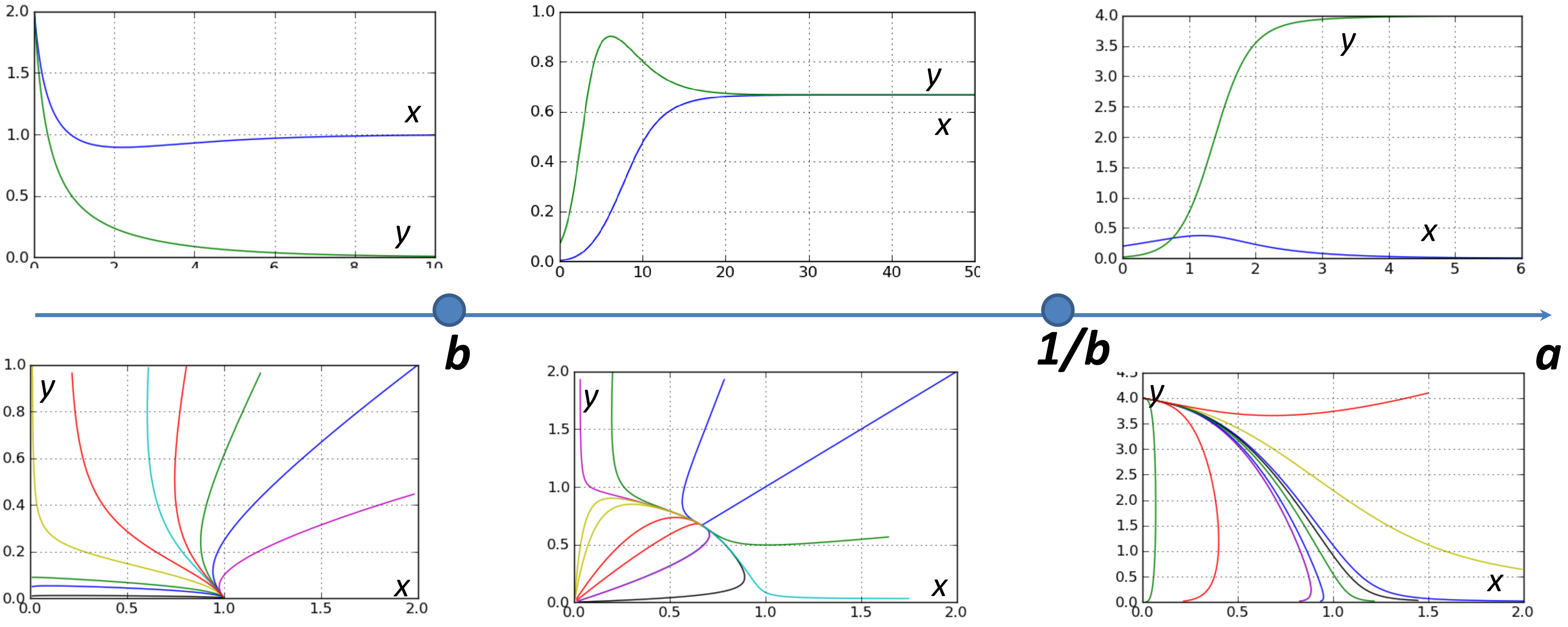
Конкуренция: безразмерная система, $b < 1$

сосуществование



$b < 1$ - внутривидовая конкуренция преобладает над межвидовой конкуренцией

Конкуренция: безразмерная система, $b < 1$



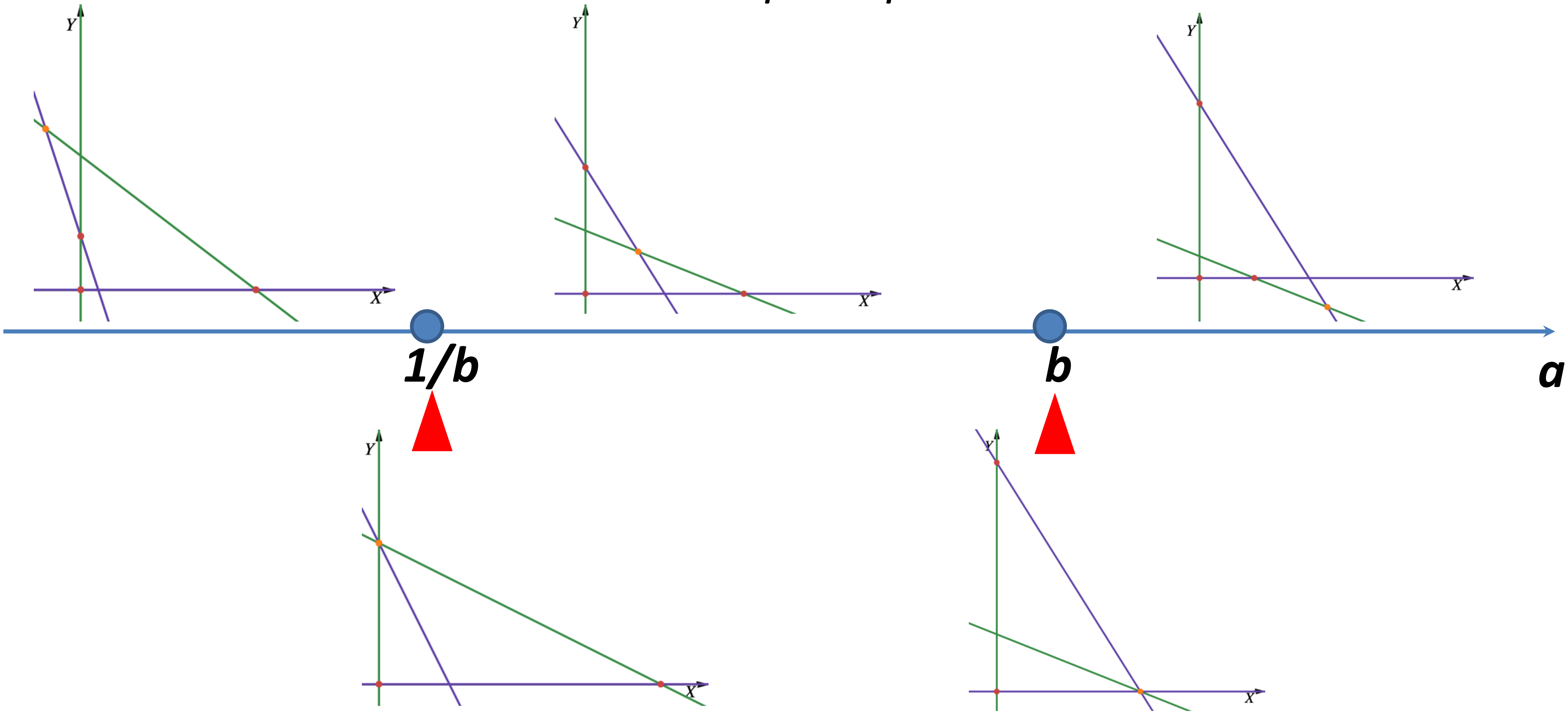
выживает вид *x*

виды *x* и *y* сосуществуют

выживает вид *y*

Конкуренция: безразмерная система, $b > 1$

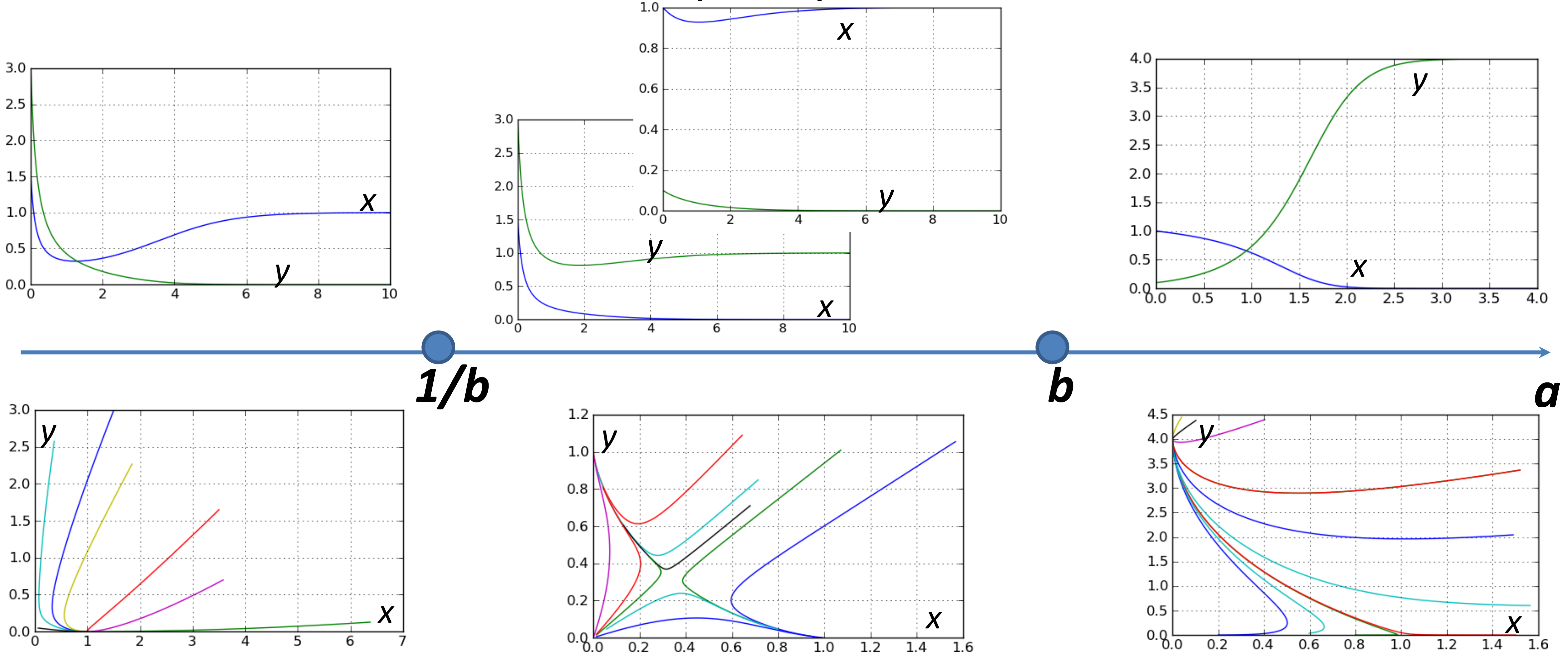
Триггер



$b > 1$ - межвидовая конкуренция преобладает над внутривидовой конкуренцией

Конкуренция: безразмерная система, $b > 1$

Триггер

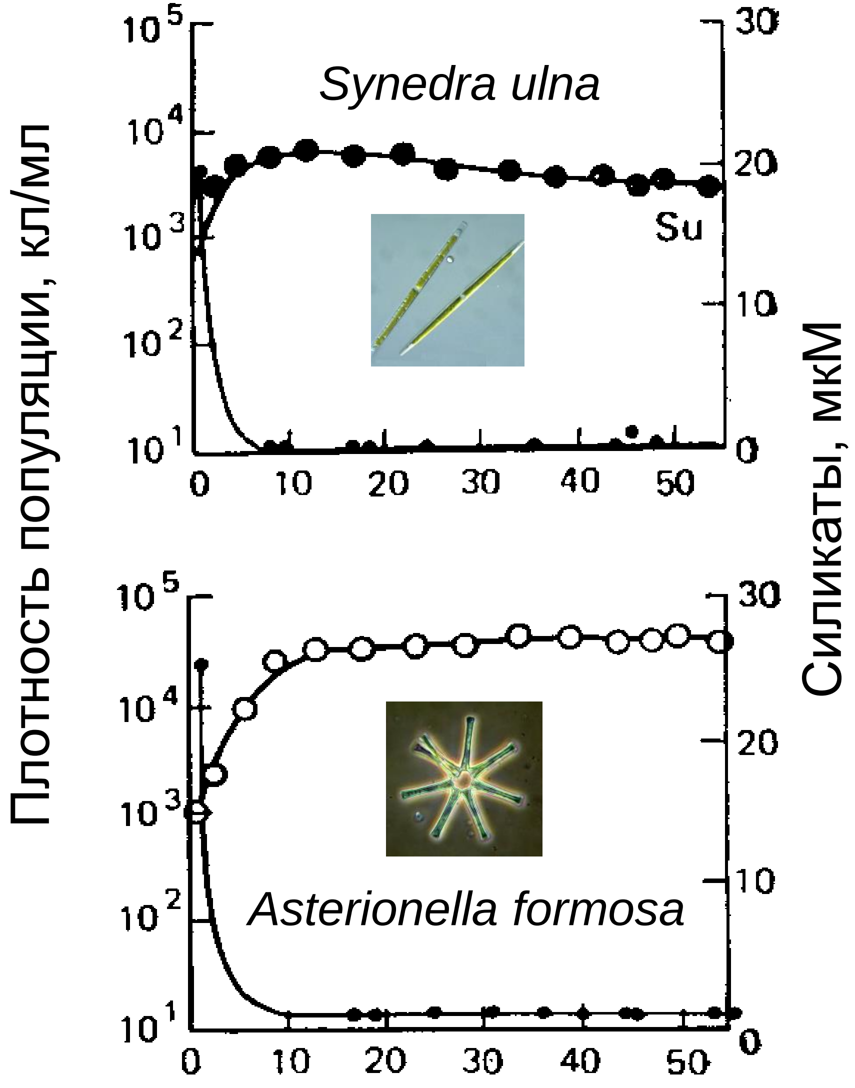


выживает вид x | выживает вид x *или* y | выживает вид y

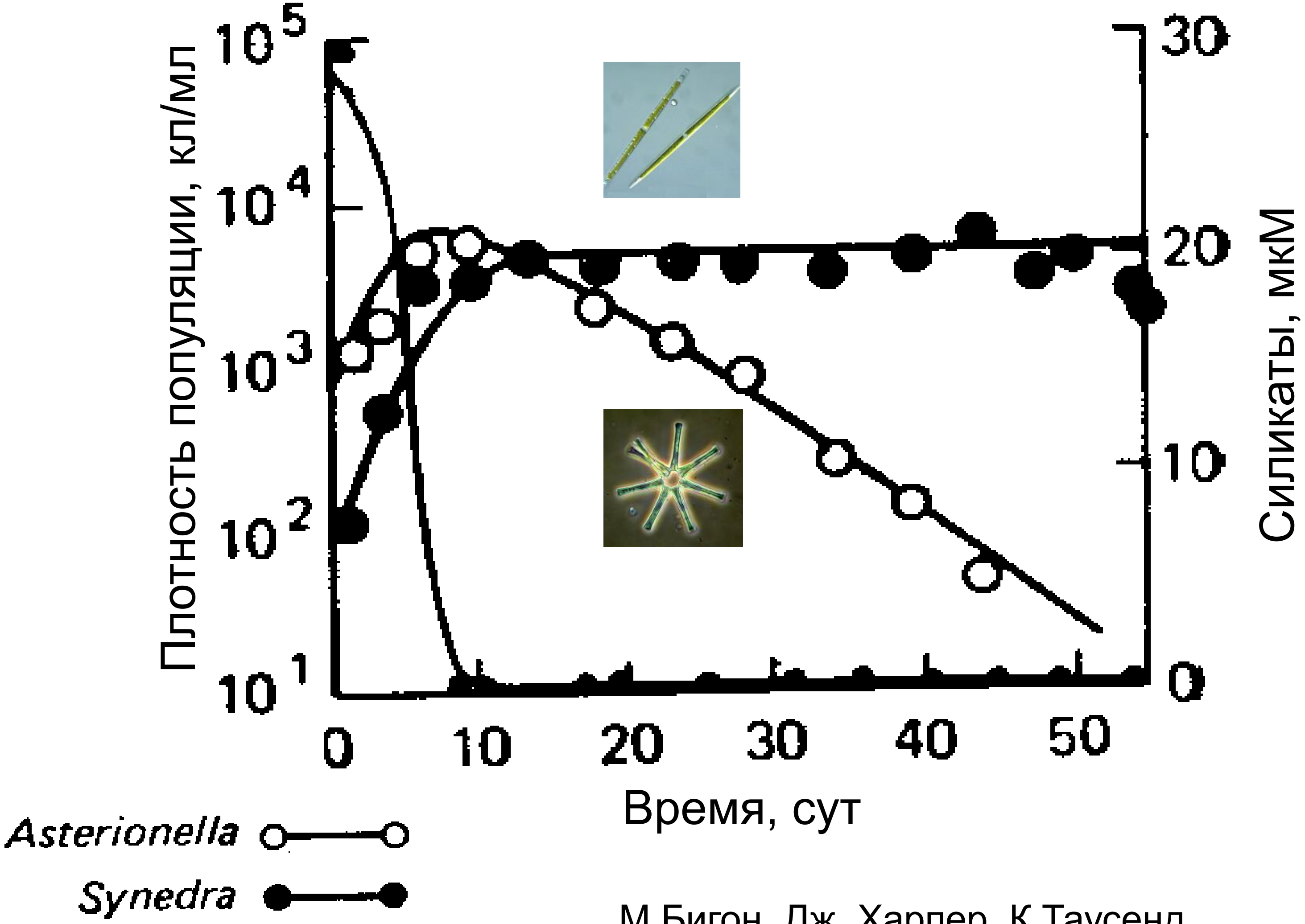
$b > 1$ - межвидовая конкуренция преобладает над внутривидовой конкуренцией

Рост монокультур (Ресурс – силикаты)

Конкуренция у диатомовых водорослей



Время, сут



Tilmaneal, 1981

М.Бигон, Дж. Харпер, К.Таусенд
Экология. Особи, популяции и сообщества.

Хищник - жертва

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = a_1 x - b_{12} xy - c_1 x^2 \\ \dfrac{dy}{dt} = a_2 y + b_{21} xy - c_2 y^2 \end{cases}$$

$a_i, b_i, c_i > 0$

$i = 1, 2$

Стационарные состояния системы:

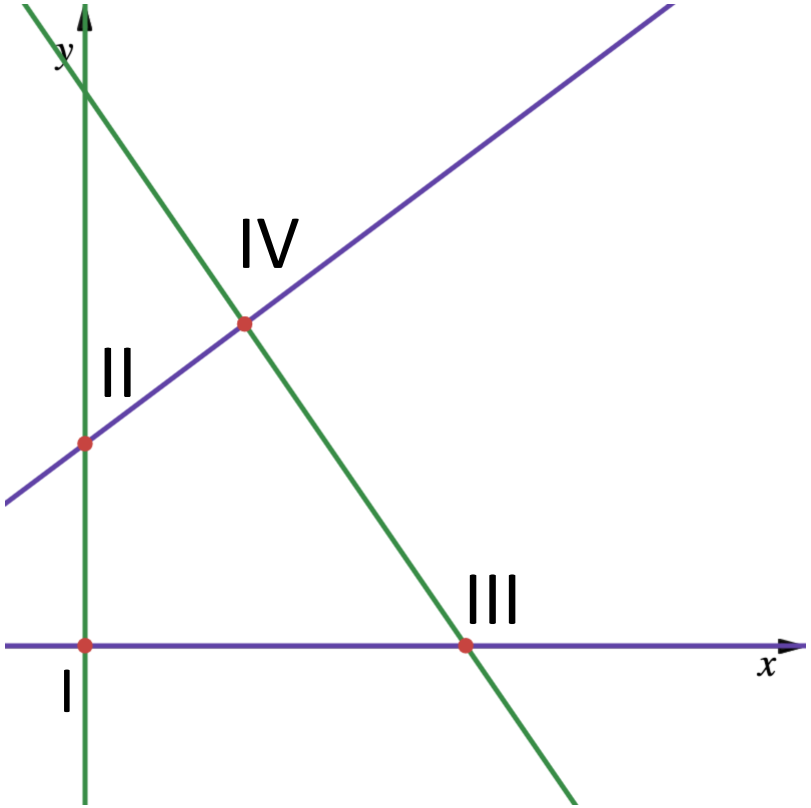
$$\begin{cases} \bar{x}(a_1 - b_{12}\bar{y} - c_1\bar{x}) = 0, \\ \bar{y}(a_2 + b_{21}\bar{x} - c_2\bar{y}) = 0. \end{cases}$$

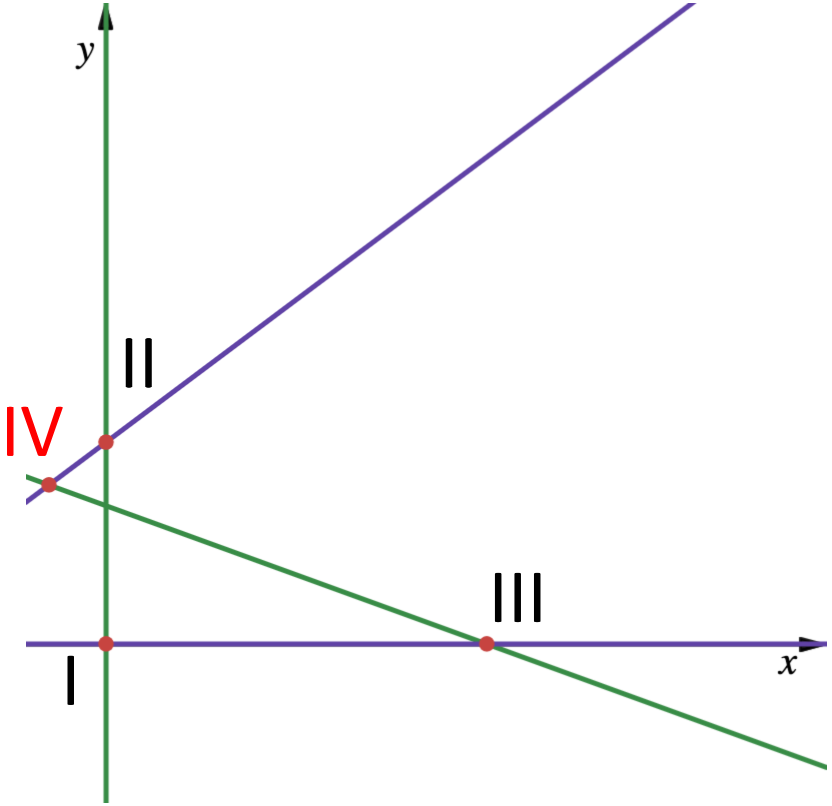
I	**II**	**III**	**IV**
$(0, 0)$	$\left(0, \dfrac{a_2}{c_2}\right)$	$\left(\dfrac{a_1}{c_1}, 0\right)$	$\left(\dfrac{a_1 c_2 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}, \dfrac{a_2 c_1 + a_1 b_{21}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}\right)$

Хищник - жертва: главные изоклины

$x = 0, \quad a_1 - b_{12} y - c_1 x = 0$ уравнения изоклин вертикальных касательных

$y = 0, \quad a_2 + b_{21} x - c_2 y = 0$ уравнения изоклин горизонтальных касательных





Хищник - жертва: типы стационарных состояний

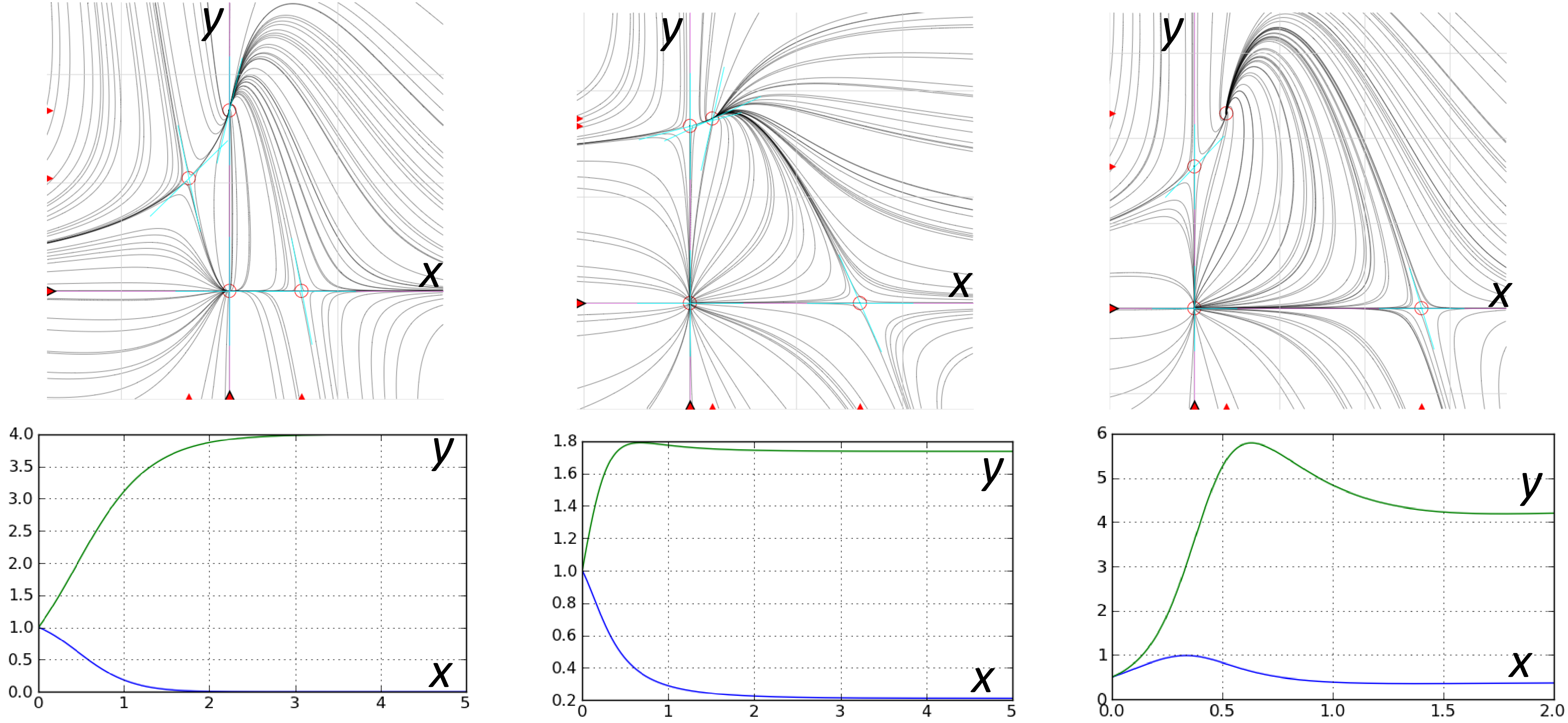
$P'_x(\bar{x},\bar{y}) = a_1 - b_{12}\bar{y} - 2c_1\bar{x}$ $P'_y(\bar{x},\bar{y}) = -b_{12}\bar{x}$

$Q'_x(\bar{x},\bar{y}) = b_{21}\bar{y}$ $Q'_y(\bar{x},\bar{y}) = a_2 + b_{21}\bar{x} - 2c_2\bar{y}$

коэффициенты матрицы линеаризации

I	II	III	IV	
Неустойчивый узел	Седло	Седло	**Устойчивый узел**	$a_1c_2 > a_2b_{12}$
Неустойчивый узел	Седло	Седло	**Устойчивый фокус**	$a_1c_2 > a_2b_{12}$
Неустойчивый узел	**Устойчивый узел**	Седло	—	$a_1c_2 < a_2b_{12}$

Хищник - жертва: типы стационарных состояний



Симбиоз

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = a_1 x + \boxed{b_{12}xy} - c_1 x^2 \\ \dfrac{dy}{dt} = a_2 y + \boxed{b_{21}xy} - c_2 y^2 \end{cases}$$

$a_i,\ b_i,\ c_i > 0$
$i = 1{,}2$

<u>Стационарные состояния системы:</u>

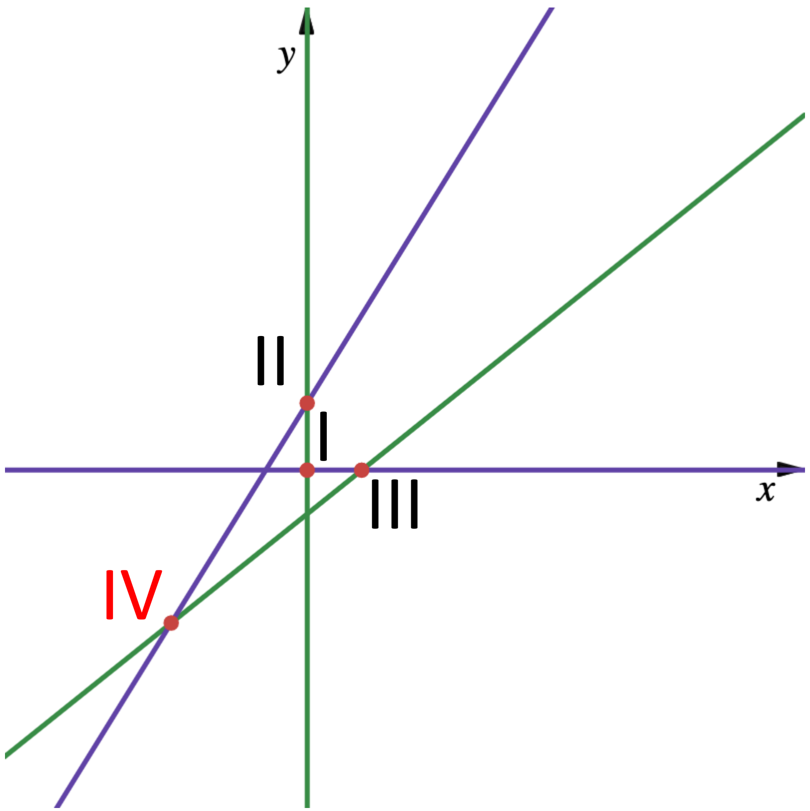
$$\begin{cases} \bar{x}(a_1 + b_{12}\bar{y} - c_1\bar{x}) = 0, \\ \bar{y}(a_2 + b_{21}\bar{x} - c_2\bar{y}) = 0. \end{cases}$$

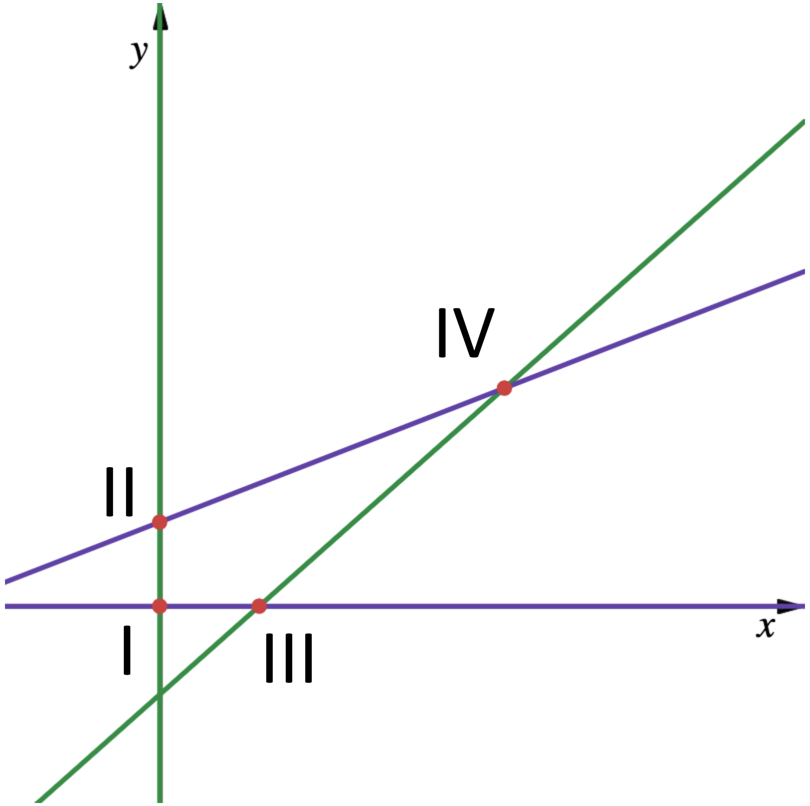
I	**II**	**III**	**IV**
$(0{,}0)$	$\left(0, \dfrac{a_2}{c_2}\right)$	$\left(\dfrac{a_1}{c_1}, 0\right)$	$\left(\dfrac{a_1c_2 + a_2b_{12}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}, \dfrac{a_2c_1 + a_1b_{21}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}\right)$

Симбиоз: главные изоклины

$x = 0, \quad a_1 + b_{12} y - c_1 x = 0$ уравнения изоклин вертикальных касательных

$y = 0, \quad a_2 + b_{21} x - c_2 y = 0$ уравнения изоклин горизонтальных касательных





Симбиоз: типы стационарных состояний

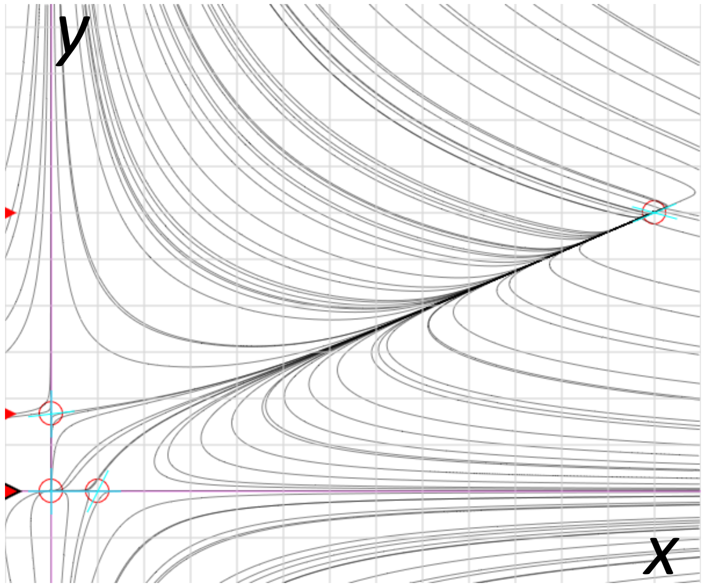
$P'_x(\bar{x},\bar{y}) = a_1 + b_{12}\bar{y} - 2c_1\bar{x}$ $P'_y(\bar{x},\bar{y}) = -b_{12}\bar{x}$

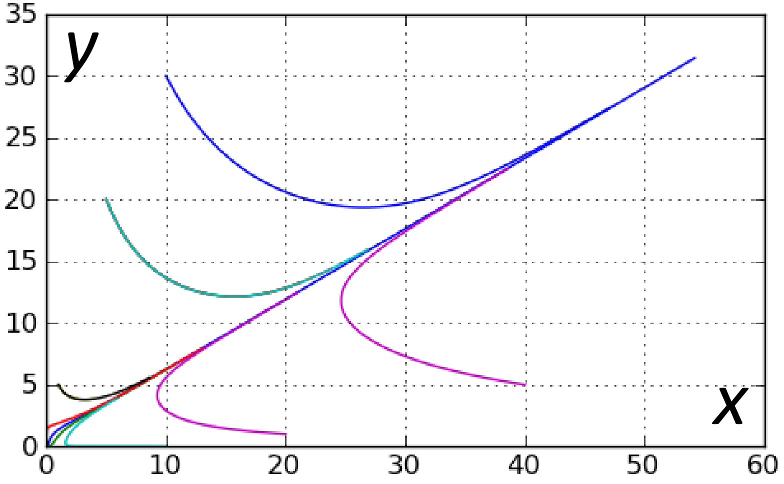
$Q'_x(\bar{x},\bar{y}) = b_{21}\bar{y}$ $Q'_y(\bar{x},\bar{y}) = a_2 + b_{21}\bar{x} - 2c_2\bar{y}$

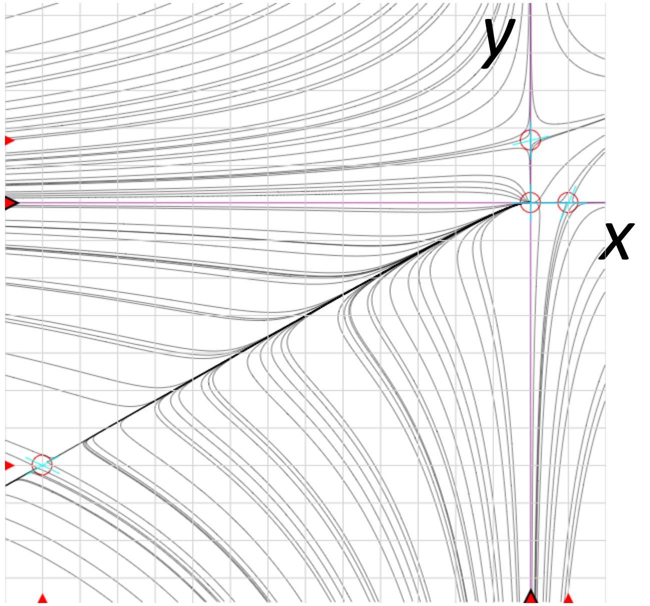
коэффициенты матрицы линеаризации

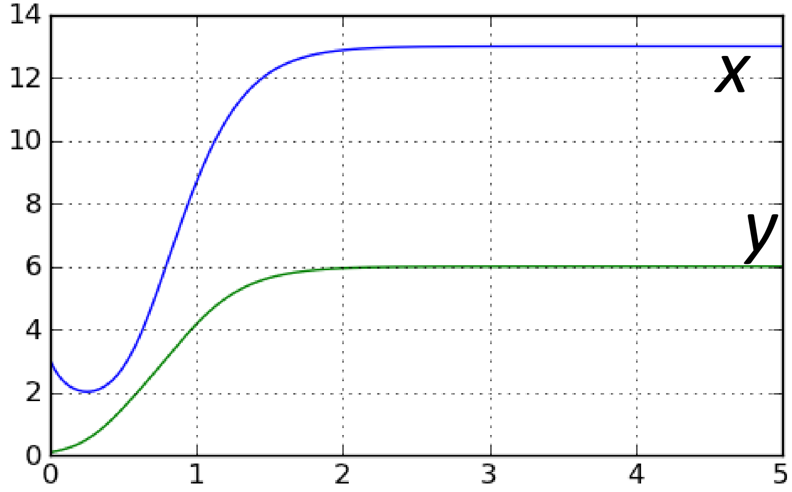
I	**II**	**III**	**IV**	
Неустойчивый узел	Седло	Седло	**Устойчивый узел**	$c_1c_2 > b_{12}b_{21}$
Неустойчивый узел	Седло	Седло	—	$c_1c_2 < b_{12}b_{21}$

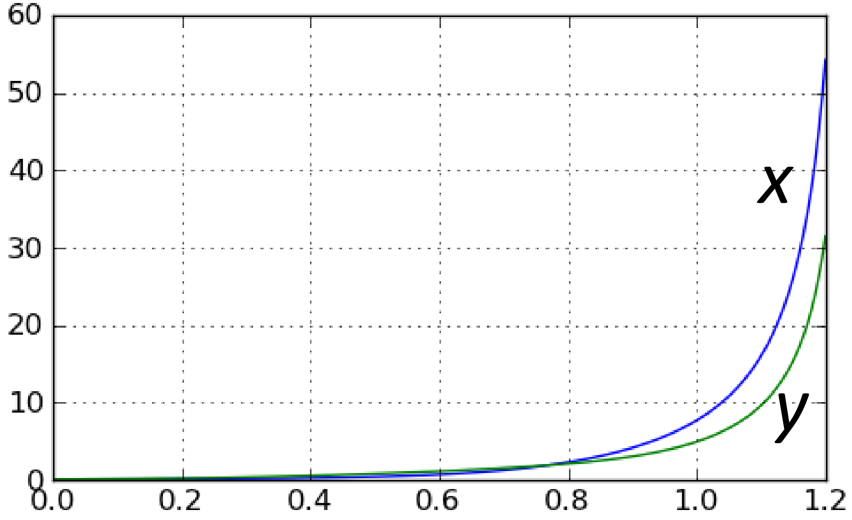
Симбиоз: типы стационарных состояний











ОБОБЩЕННЫЕ МОДЕЛИ

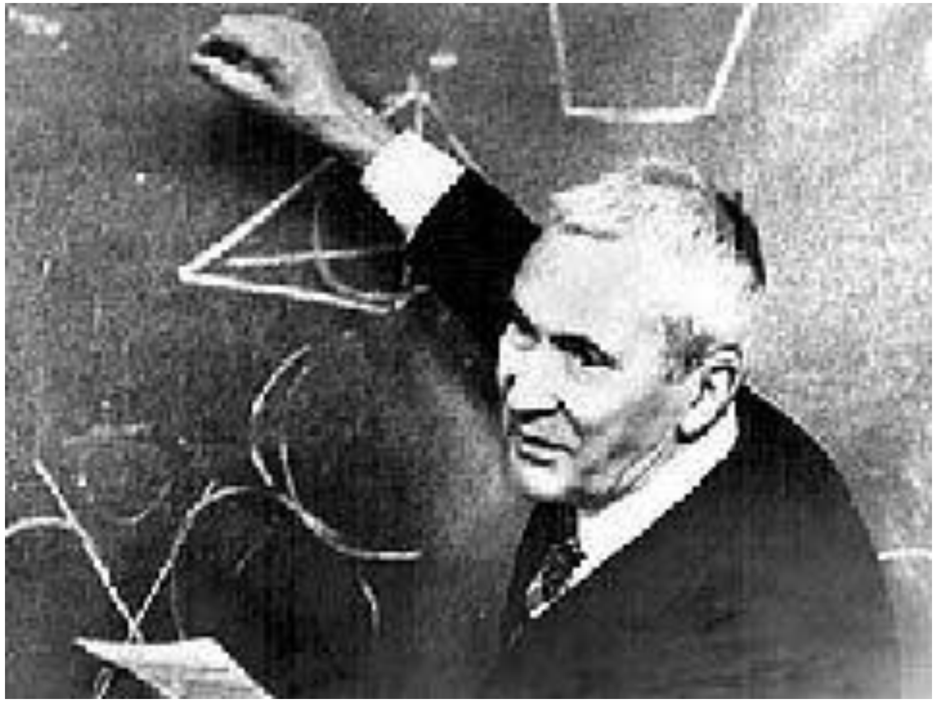
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ ТИПА ХИЩНИК-ЖЕРТВА

Модель 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)

Советский математик, один из основоположников современной теории вероятностей. Фундаментальные результаты в топологии, математической логике, теории турбулентности, теории сложности алгоритмов и других областях математики и её приложений. Много сделал для математического образования и популяризации математики.

Предположения в модели Колмогорова

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 $x, y \geq 0$.

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

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

Предположения в модели Колмогорова

3) $dk_1/dx < 0$, $k_1(+\infty) < 0 < k_1(0)$. Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.

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

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

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 $x > 0$; $L(0) = 0$.

Модель Колмогорова: стационарные состояния

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y$$

$$k_1(x)x - L(x)y = 0$$
$$k_2(x)y = 0$$

I	II	III
(0, 0)	$(A, 0)$	(B, C)

$$k_1(A) = 0$$

$$k_2(B) = 0,\ C = \frac{k_1(B)B}{L(B)}$$

Модель Колмогорова: типы стационарных состояний

$P'_x(\bar{x},\bar{y}) = k_1(\bar{x})\bar{x} + k_1(\bar{x}) - \bar{y}L'(\bar{x})$

$Q'_x(\bar{x},\bar{y}) = \bar{y}{k_2}'(\bar{x})$

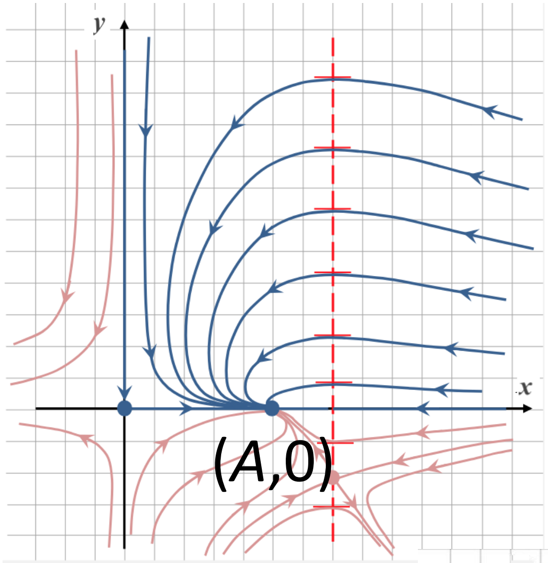
$P'_y(\bar{x},\bar{y}) = -L(\bar{x})$

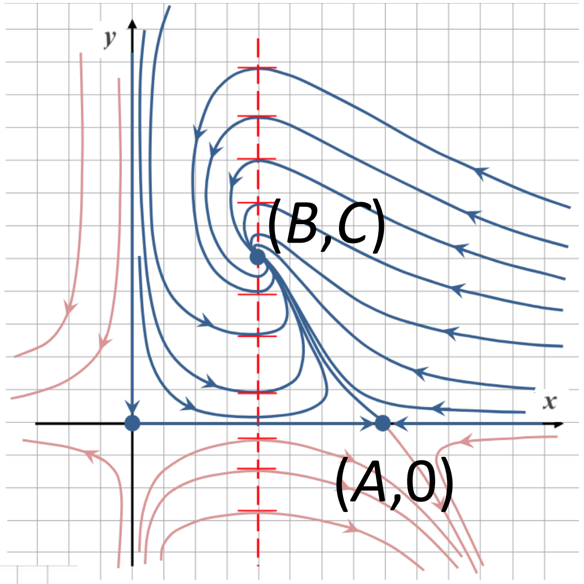
$Q'_y(\bar{x},\bar{y}) = k_2(\bar{x})$

коэффициенты матрицы линеаризации

<table>
<tr><th>I (0,0)</th><th>II (A,0)</th><th colspan="2">III (B,C)</th><th></th></tr>
<tr><td>Седло</td><td>Устойчивый узел</td><td colspan="2">—</td><td>B > A</td></tr>
<tr><td>Седло</td><td colspan="3">Седло-узел</td><td>B = A</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Седло</td><td rowspan="2">Седло</td><td>Устойчивый узел</td><td>Устойчивый фокус</td><td rowspan="2">B < A</td></tr>
<tr><td>Неустойчивый узел</td><td>Неустойчивый фокус</td></tr>
</table>

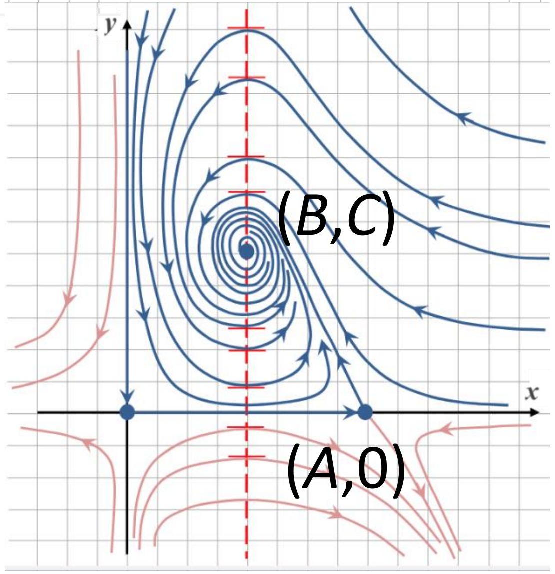
Фазовые портреты в модели Колмогорова

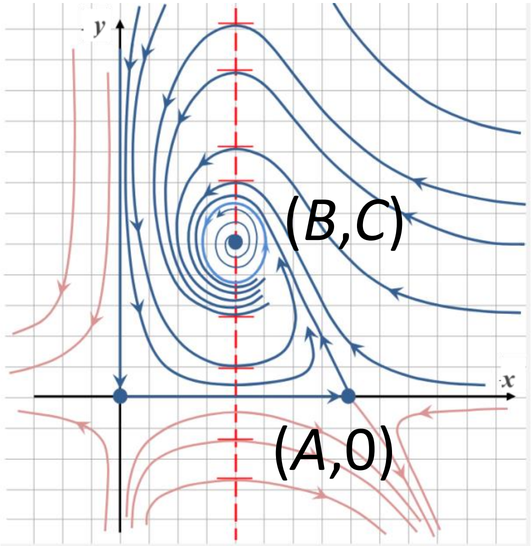




$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

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



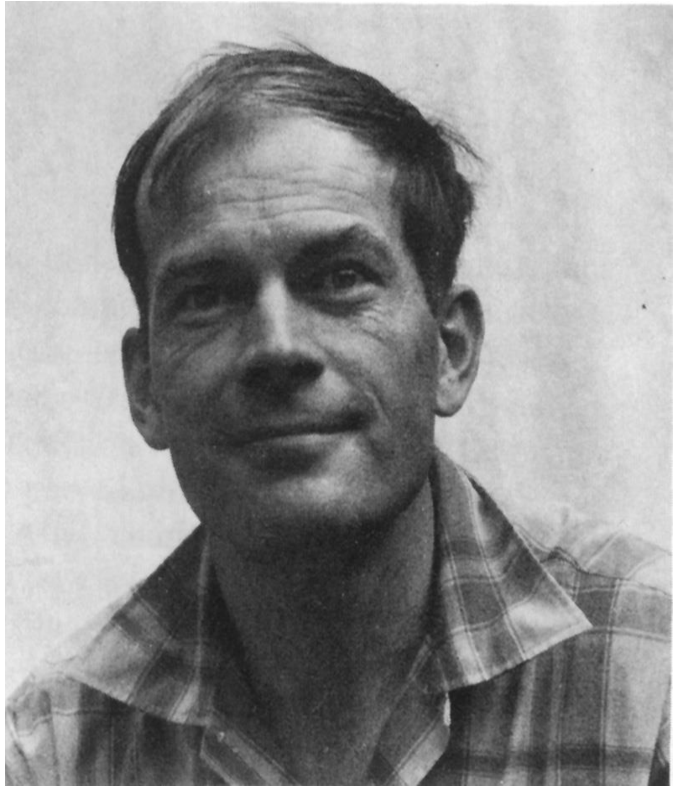


(1) $\bar{x}=0, \; \bar{y}=0$

(2) $\bar{x}=A, \; \bar{y}=0$

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

Модель Розенцвейга-МакАртура (1965)



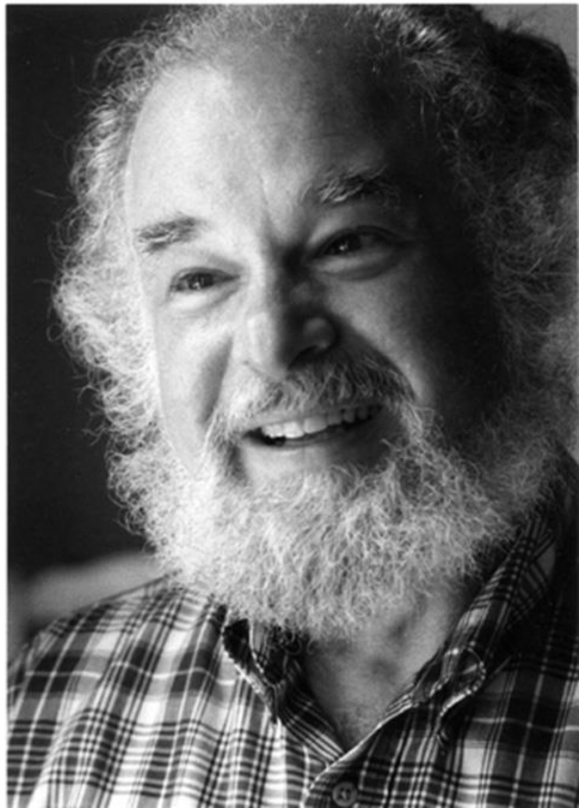
MacArthur Robert
(1930-1972)

Американский биолог, эколог. Работы по динамике популяций и разнообразию экологических сообществ

Функция хищничества

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

$$\frac{dy}{dt} = -ey + kL(x)y$$



Rosenzweig Michael L.
(1941)

Профессор Университета Аризона, США, основатель и главный редактор журнала “Evolutionary Ecology” (с 1986). Разработал и популяризировал концепцию экологии примирения

Модель Розенцвейга-МакАртура

$$\frac{dx}{dt} = f(x) - L(x)y$$
$$\frac{dy}{dt} = -ey + kL(x)y$$

Модель Колмогорова

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y$$

Модель МакАртура: взаимодействие двух видов насекомых

$$\frac{dx}{dt} = x(k_1 - k_2 x - x^2 + k_3 y - k_4 xy - y^2)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6 y - k_7 x + k_8 xy + k_9 x^2)$$

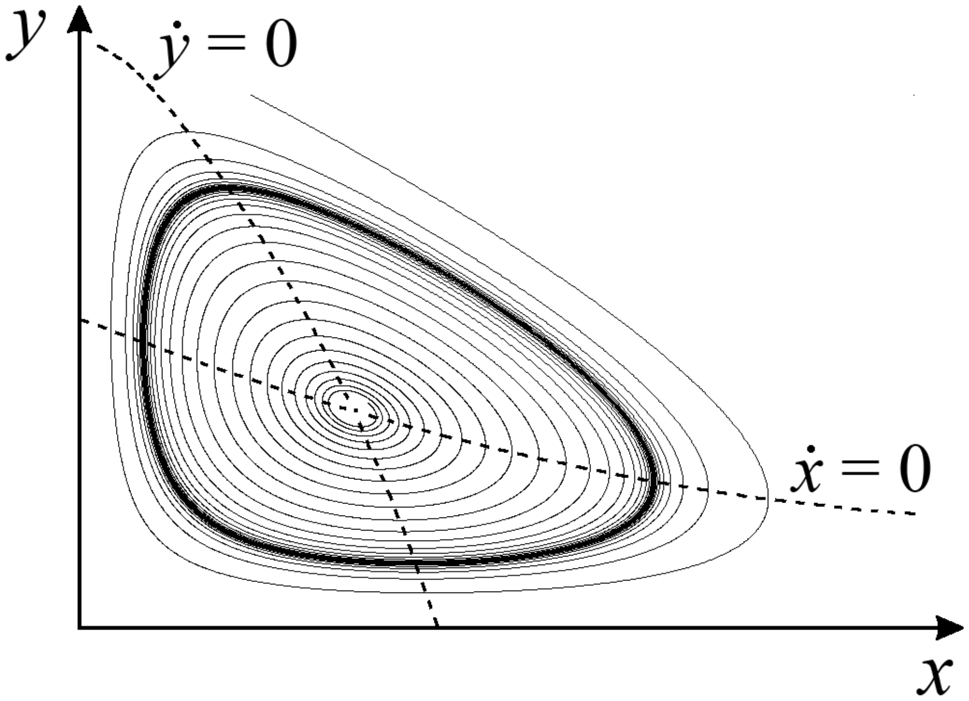
Насекомые вида x поедают личинок вида y (член $+ k_3 y$), но взрослые особи вида y поедают личинок вида x при условии высокой численности видов x или y или обоих видов (члены $- k_4 xy$, $- y^2$). При малых x смертность вида x выше, чем его естественный прирост: ($k_1 - k_2 x - x^2 < 0$ при малых x).

Член k_5 отражает естественный прирост вида y; $-k_6 y$ – самоограничение этого вида, $-k_7 x$ – поедание личинок вида y насекомыми вида x, $k_8 xy$, $k_9 x^2$ – прирост биомассы вида y за счет поедания взрослыми насекомыми вида y личинок вида x.

MacArthur R. Graphical analysis of ecological systems// Division of biology report Princeton University. 1971

Фазовый портрет модели МакАртура

$$\frac{dx}{dt} = x(k_1 - k_2x - x^2 + k_3y - k_4xy - y^2)$$
$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6y - k_7x + k_8xy + k_9x^2)$$



Модель Базыкина: взаимодействующие популяции

$$\frac{dx}{dt} = Ax - \frac{Bxy}{1+px} - Ex^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -Cy + \frac{Dxy}{1+px} - My^2.$$

Александр Дмитриевич Базыкин (1940-1994)

Российский биолог и биофизик
Работы по динамике популяций:
Биофизика взаимодействующих популяций. М., Наука, 1985;
Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М., ИКИ, 2003
Nonlinear dynamics of interacting populations. World Scientific, 1998

Модель Базыкина в безразмерных переменных

$$\frac{dx}{dt} = Ax - \frac{Bxy}{1+px} - Ex^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -Cy + \frac{Dxy}{1+px} - My^2.$$

$x \to (A/D)x$; $y \to (A/D)y$; $t \to (1/A)t$;
$\gamma = c/A$; $\alpha = PD/A$; $\varepsilon = E/D$; $\mu = M/B$

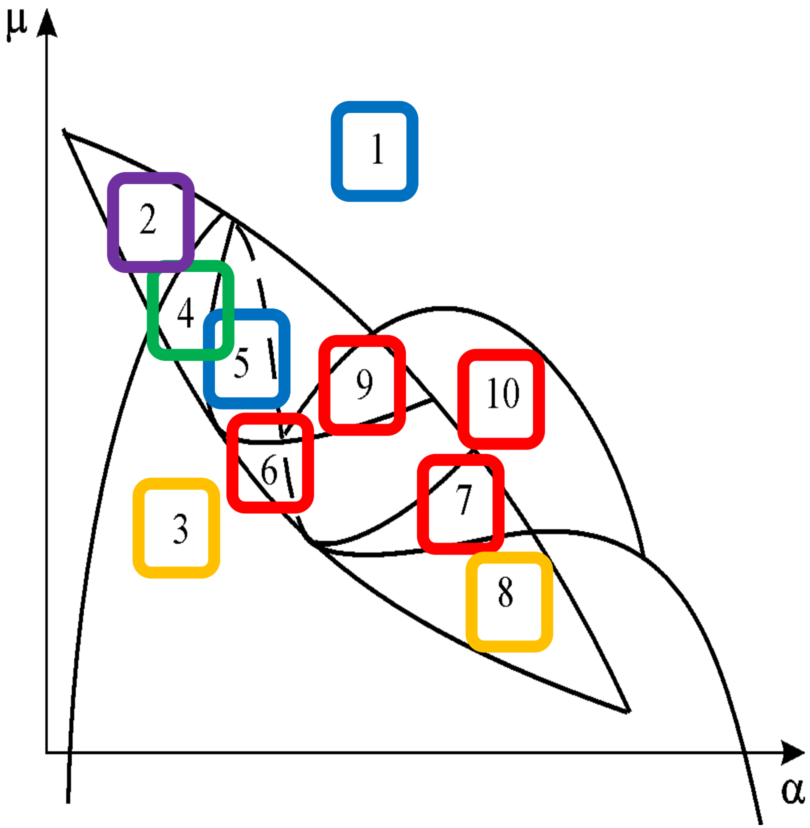
$$\frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \mu y^2$$

Параметрическая диаграмма системы Базыкина при фиксированных γ и малых ε

$$\frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{1 + \alpha x} - \varepsilon x^2$$

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \frac{xy}{1 + \alpha x} + \mu y^2$$



В системе возможны:

1) одно устойчивое равновесие (области 1 и 5);

2) один устойчивый предельный цикл (области 3 и 8);

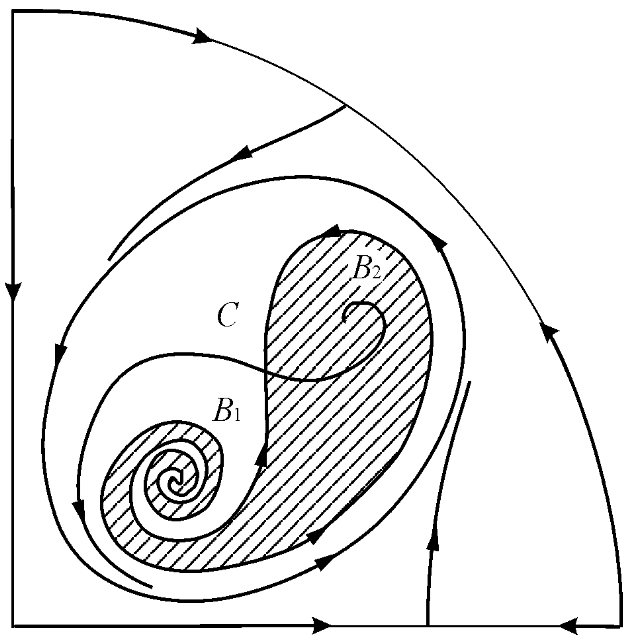
3) два устойчивых равновесия (область 2);

4) устойчивый предельный цикл и неустойчивое равновесие внутри него (области 6, 7, 9, 10);

5) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие вне его (область 4).

Модель Базыкина

$$\frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2$$
$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} + \mu y^2$$



параметрическая область 6

Модель Чернавского «Слоистая» система: “шарик в ложбине с двумя лунками”

$$\frac{dx}{dt} = y$$
$$\frac{dy}{dt} = -y + x - x^3$$