

Българска академия на науките  
Институт по математика и информатика

---

**Тихомир Богословов Иванов**

**МАТЕМАТИЧЕСКИ МОДЕЛИ В ПОПУЛАЦИОННАТА  
ДИНАМИКА С ОБОБЩЕНИ ФУНКЦИИ НА РАСТЕЖ**

**АВТОРЕФЕРАТ**

на дисертация

за присъждане на образователна и научна степен „доктор“

Област на висше образование: 4. Природни науки, Математика и  
Информатика

Професионално направление: 4.5. Математика

Докторска програма: Математическо моделиране и приложение на  
математиката

Научен ръководител: проф. д-р Нели Димитрова

София, 2018 г.

# Съдържание

<b>I</b>	<b>Увод</b>	<b>2</b>
<b>II</b>	<b>Цели и задачи на дисертацията</b>	<b>6</b>
<b>III</b>	<b>Съдържание и основни резултати на дисертацията</b>	<b>7</b>
	Глава 1. Увод . . . . .	7
	Глава 2. Модел с функция на растеж от тип на Beddington– DeAngelis . . . . .	7
	Глава 3. Качествени ефекти върху динамиката на система от тип хищник-жертва при използването на нелинейни фун- кции на растеж и смъртност при хищника . . . . .	11
	Глава 4. Описване на реални експерименти с модели от тип на Monod с използването на обобщени функции . . . . .	18
	<b>Благодарности</b>	<b>23</b>
	<b>Апробация на резултатите от дисертацията</b>	<b>24</b>
	<b>Авторска справка</b>	<b>26</b>

# Глава I. Увод

Настоящият дисертационен труд разглежда въпроса за математическото моделиране на популационен растеж. По-точно той има за цел да разшири известните резултати за използването на обобщени функции на растеж, които могат да бъдат нелинейни по отношение на консумираната от организмите енергия. Доколкото е известно на автора, използването на такива функции, макар да е споменавано неколккратно в литературата [1, 2], за първи път е възприето от А.Ж. Тергу в работата [18] от 2014 година, която играе ролята на отправна точка за настоящото изследване. В нея използването на обобщени функции е приложено за популацията-хищник в двумерен динамичен модел от тип хищник-жертва, описващ се със система от обикновени диференциални уравнения.

За да бъде обоснована възможната необходимост от използването на обобщени функции на растеж, нека първо направим кратък исторически преглед на развитието на математическите модели от тип хищник-жертва. То има дълга история, която води началото си от класическия модел на Lotka–Volterra [11, 20]. Той определя и структурата, която покъсно се възприема от голяма част от разглежданите в литературата модели. Нека с  $N(t)$  означим числеността на популацията-жертва, а с  $P(t)$  – на популацията-хищник в момента от време  $t \geq 0$ . Моделът на Lotka–Volterra има вида

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN - aNP, \\ \frac{dP}{dt} &= \chi aNP - dP.\end{aligned}\tag{I.1}$$

Той се базира на следните допускания, които обуславят развитието на популациите:

- (А) жертвата има експоненциален растеж в отсъствието на хищници с коефициент на естествен прираст  $r$ ;
- (Б) консумацията на единица хищник е правопрпорционална на числеността на жертвата ( $aN$ );

- (В) растежът на хищника е правопрпорционален на консумацията с коефициент на пропорционалност  $\chi$ ;
- (Г) хищникът има константна смъртност  $d$ .

Както е добре известно, решенията на (I.1) отговарят на периодични орбити във фазовата равнина  $N - P$  (вж. напр. [5, 13]). Изследванията показват, че основен недостатък е фактът, че те са структурно неустойчиви. Малки пертурбации могат да доведат до съществена промяна в амплитудата на периодичните осцилации. Повечето автори отбелязват, че първите две допускания, на които се базира моделът (I.1), не са правдоподобни от биологична гледна точка. От една страна, растежът на жертвата при отсъствието на хищници би следвало да се описва с логистичния закон [19]. От друга страна, никой организъм не може да консумира безкрайно много храна, т.е. консумацията на единица хищник не би следвало да е неограничена (в частност линейна) функция на броя на жертвите.

Отчитането на тези два фактора води до т.нар. модели от тип на Gause (вж. напр. [10] и цитираната там литература). Най-често разглежданите в литературата модели имат именно такава структура, която се описва с уравненията

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - PF(N, P), \\ \frac{dP}{dt} &= \chi PF(N, P) - dP.\end{aligned}\tag{I.2}$$

Тук  $K$  е максималната численост на жертвата, която може да бъде поддържана от жизнената среда в отсъствието на хищници, а функцията  $F(N, P)$  се нарича специфична функция на растеж и описва консумацията на жертви от хищника. Именно върху изследването на различни специфични функции на растеж е концентрирана основно работата в областта [5, 13].

Допусканията (В) и (Г) на модела на Lotka–Volterra обаче не търпят преразглеждане в класическите модели, които имат широка популярност при описването на системи от тип хищник-жертва. За първи път в [18] е поставен въпросът, че в дадени ситуации тези допускания е възможно да не описват достатъчно добре физическия процес. В тази връзка е предложено обобщение на модела на Rosenzweig–MacArthur [5]:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - P F(N), \\ \frac{dP}{dt} &= P [\mathcal{B}(F(N)) - \mathcal{D}(F(N))]\end{aligned}\tag{I.3}$$

при следните предположения.

Функцията  $\mathcal{B}(F(N)) = \mathcal{B}(F)$  е непрекъснато диференцируема по отношение на  $N$  и  $F$  за  $N \geq 0$  и  $F \geq 0$ . За всяко  $F \geq 0$  е изпълнено  $0 \leq \mathcal{B}(F) \leq cF$  за някоя положителна константа  $c$ . Също така,  $d\mathcal{B}/dF \geq 0$ . Освен това,  $d\mathcal{B}/dF > 0$  или за  $F \in [F_1, \infty)$ , където  $F_1$  е неотрицателна константа, или за  $F \in [F_1, F_2]$ , където  $F_1$  и  $F_2$  са константи, за които  $0 \leq F_1 < F_2$ .

Функцията  $\mathcal{D}(F(N)) = \mathcal{D}(F)$  е непрекъснато диференцируема по отношение на  $N$  и  $F$  за всяко  $N \geq 0$  и  $F \geq 0$ . За  $F \geq 0$ ,  $0 < d_m \leq \mathcal{D}(F) \leq d_M$ , където  $d_m$  и  $d_M$  са константи. Също,  $d\mathcal{D}/dF \leq 0$  за  $F \geq 0$ .

Причината за въвеждането на обобщените функции  $\mathcal{B}$  и  $\mathcal{D}$  се базира на няколко наблюдения.

За достатъчно малки стойности на консумацията растежът на хищника би трябвало да е 0 вместо линейно растяща по отношение на  $F$  функция. Необходима е някаква минимална енергия, която хищникът да приема под формата на храна, за да може да се размножава. От друга страна, скоростта на възпроизвеждане на хищника може да достигне равновесно състояние, ако консумацията е достатъчно голяма – винаги има ограничение на скоростта, с която хищникът може да се възпроизвежда.

Смъртността на хищника също зависи от функцията на растеж. Хищникът трябва да консумира поне някакво минимално количество храна, за да избегне гладна смърт. Ако храната е в изобилие, увеличаването ѝ няма да има съществен ефект върху скоростта на смъртност.

Струва си да отбележим няколко факта, свързани с [18]:

- използваната специфична функция на растеж в (I.3) е функцията на Holling от тип II;
- възможните “режими” на качествено поведение на решенията са аналогични на класическия модел на Rosenzweig–MacArthur, т.е., в зависимост от стойностите на параметрите, са възможни: съществуването на глобално асимптотично устойчива гранична равновесна точка, която съответства на изчезването на хищника, съществуването на глобално асимптотично устойчива вътрешна равновесна точка или съществуването на глобално асимптотично устойчив граничен цикъл;
- в [18] не присъства аналитичен резултат, доказващ глобалната устойчивост на вътрешната равновесна точка в случая, когато тя съществува и е локално устойчива.

Идеята, предложена от Тергу, изглежда обоснована от биологична гледна точка и ето защо заслужава внимание. За да бъде тя използвана на практика, възникват някои естествени въпроси, на част от които има за цел да отговори настоящата дисертация и които са формулирани в следващия параграф.

# Глава II. Цели и задачи на дисертацията

Основните цели, които си поставяме в настоящия дисертационен труд, са следните:

- за модела (I.3) с  $F(N)$  – функцията на Holling от тип II, да се докаже, че от съществуването и локалната устойчивост на вътрешната равновесна точка следва глобална устойчивост;
- да се разширят и обобщят резултатите, получени в [18], като се изследва динамиката на системата при по-общата специфична функция на растеж на Beddington–DeAngelis;
- да се изследва дали въвеждането на нелинейни функции на растеж и смъртност може да доведе до качествено нова динамика в даден модел от тип хищник-жертва;
- да се валидира приложимостта на обобщените функции на базата на експериментални данни, получени в лабораторни условия.

Изпълнението на горните цели и задачи е изложено в дисертацията, която има обем от 106 страници и се състои от увод, три основни глави, заключение, списък на цитираната литература с 84 източника, авторска справка, информация за апробацията на резултатите и приложение, в което са включени основни теоретични постановки от областта на динамичните системи.

# Глава III. Съдържание и основни резултати на дисертацията

## Глава 1. Увод

В увода на дисертационния труд са дадени предварителни сведения за развитието на няколко класа математически модели в популационната динамика, които са важни за по-нататъшното изложение. В частност са разгледани някои класически модели от тип хищник-жертва – модели от тип на Lotka–Volterra и Rosenzweig–MacArthur. Специално внимание е обърнато на различни специфични функции на растеж, изучаването на които е една от основните посоки в изследванията на този клас модели.

Направено е и кратко въведение в математическото моделиране на микробиален растеж и в частност е разгледан моделът на Monod [12], който се използва като основа на изследванията в Глава 4.

В края на увода са формулирани целите на дисертацията и е описана нейната по-нататъшна структура.

## Глава 2. Модел с функция на растеж от тип на Beddington–DeAngelis

### 1. Цели на главата

Глава 2 има за цел да разшири резултатите, получени от A.J. Terry за прилагането на обобщени функции на растеж в класическите модели от тип хищник-жертва. Както отбелязахме, в модела на Terry е използвана функция на растеж на Holling от тип II. Известно е, че в много случаи функцията на Beddington–DeAngelis [3, 6] дава по-добри резултати



при сравняването с експериментални данни [16]. Освен това, в секцията “Discussion” в [18] авторът предлага да се изследват различни функции на растеж и в частност тази на Beddington–DeAngelis. Казаното дотук ни дава основание да насочим вниманието си върху изследването на модел от тип на Terry с функция на растеж на Beddington–DeAngelis като естествено обобщение на модела (I.3). Изследването на това как въвеждането на обобщени функции на растеж влияе върху динамиката на единия от базовите модели от тип хищник–жертва е и наша първа стъпка към създаването на по-добра интуиция за поставените в дисертацията въпроси.

## 2. Математически модел

Разгледан е моделът

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN(1 - N) - P\mathcal{A}(N, P), \\ \frac{dP}{dt} &= P[\mathcal{B}(\mathcal{A}(N, P)) - \mathcal{D}(\mathcal{A}(N, P))],\end{aligned}\tag{III.1}$$

където

$$\mathcal{A}(N, P) = \frac{aN}{b + N + cP}.$$

За функциите  $\mathcal{B}$  и  $\mathcal{D}$  са направени предположения, които отразяват идеите, обуславящи модела на Terry (I.3).

Нека означим с  $\mathbb{R}_+^2$  положителния квадрант в  $\mathbb{R}^2$ , т.е.

$$\mathbb{R}_+^2 := \{(N, P) \in \mathbb{R}^2 : N \geq 0, P \geq 0\}.$$

**(B) Предположения за  $\mathcal{B}$ :**

(i)  $\mathcal{B} = \mathcal{B}(\mathcal{A}) = \mathcal{B}(\mathcal{A}(N, P))$  е непрекъснато диференцируема по отношение на  $\mathcal{A} \geq 0$  и  $(N, P) \in \mathbb{R}_+^2$ ;

(ii)  $\mathcal{B}(0) = 0$  и  $0 \leq \mathcal{B}(\mathcal{A}) \leq C\mathcal{A}$  за някоя константа  $C > 0$ ;

(iii) съществуват неотрицателни константи  $A_1 < A_2$  ( $A_2$  може да бъде  $+\infty$ ) такива, че за  $(N, P) \in \mathbb{R}_+^2$ ,  $\mathcal{B}' = d\mathcal{B}/d\mathcal{A} = 0$ , ако  $\mathcal{A} \in (0, A_1) \cup (A_2, +\infty)$  и  $\mathcal{B}' > 0$ , ако  $\mathcal{A} \in (A_1, A_2)$ .

**(D) Предположения за  $\mathcal{D}$ :**

(i)  $\mathcal{D} = \mathcal{D}(\mathcal{A}) = \mathcal{D}(\mathcal{A}(N, P))$  е непрекъснато диференцируема по отношение на  $\mathcal{A} \geq 0$  и  $(N, P) \in \mathbb{R}_+^2$ ;

(ii) съществуват константи  $D_1$  и  $D_2$  такива, че  $0 < D_1 \leq \mathcal{D}(\mathcal{A}) \leq D_2$  за  $\mathcal{A} \geq 0$  и  $(N, P) \in \mathbb{R}_+^2$ ;

(iii) съществуват неотрицателни константи  $\theta_1 < \theta_2$  ( $\theta_2$  евентуално може да бъде  $+\infty$ ) такива, че за  $(N, P) \in \mathbb{R}_+^2$ ,  $\mathcal{D}' = d\mathcal{D}/d\mathcal{A} = 0$ , ако  $\mathcal{A} \in (0, \theta_1) \cup (\theta_2, +\infty)$  и  $\mathcal{D}' < 0$ , ако  $\mathcal{A} \in (\theta_1, \theta_2)$ .

Новото условие в (B) (в сравнение с [18]) е (iii). Последното отразява идеята за праг (в термините на нашите означения,  $A_1$ ), под който възпроизводство не се случва, и на дадено ниво на консумация ( $A_2$ ), след което скоростта на възпроизводство не расте. Така формулираното предположение обаче не позволява някои изродени поведения на системата (III.1), водещи до структурна неустойчивост (вж. [18]). Нека също отбележим, че ако  $A_1 = 0$  и  $A_2 = +\infty$ , тогава функцията  $\mathcal{B}(\mathcal{A})$  е строго монотонна по отношение на  $\mathcal{A} \in (0, +\infty)$  и следователно включва като частен случай класическата (линейна по отношение на  $\mathcal{A}$ ) скорост на раждаемост при хищника.

Подобни коментари могат да се направят и за предположение (D)(iii).

### 3. Резултати и изводи

Първо, в главата са доказани някои основни свойства, които са важни за биологически смислен модел – положителна инвариантност на положителния квадрант  $\mathbb{R}_+^2$ , равномерна ограниченост отгоре на неотрицателните решения на (III.1) и, като следствие, съществуване и единственост за всяко  $t \geq 0$  на решенията, съответстващи на положителни начални условия.

След това е разгледан въпросът за съществуването и локалната устойчивост на равновесните точки на модела в зависимост от стойностите на параметрите. Основните резултати обобщаваме в следното твърдение.

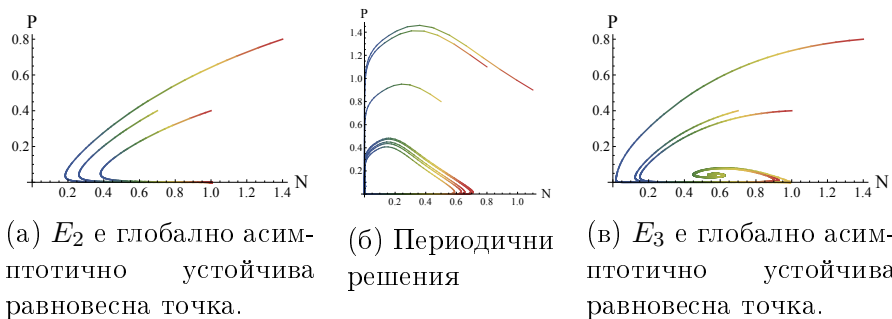
**Твърдение 1.** *В зависимост от параметрите в модела (III.1), са възможни следните случаи:*

- Ако  $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) < \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$ , тогава съществуват само двете гранични равновесни точки –  $E_1 = (0, 0)$  (седло) и  $E_2 = (1, 0)$  (асимптотично устойчива);
- Ако  $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) > \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$ , тогава съществуват двете гранични равновесни точки –  $E_1 = (0, 0)$  и  $E_2 = (1, 0)$ , които са седла, както и вътрешната равновесна точка  $E_3 = (N^*, P^*)$ , която може да бъде локално асимптотично устойчива или неустойчива.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>В дисертацията са приведени конкретните условия за параметрите, които определят тези две възможности.

Като са използвани резултатите за локалната устойчивост на равновесните точки, е направена характеристика на глобалната динамика на системата. Доказано е, че в случая, когато вътрешни точки не съществуват, граничното равновесие  $E_2 = (1, 0)$  е глобално асимптотично устойчиво, а в случая, когато съществува неустойчива вътрешна равновесна точка, всяка траектория клони към периодична орбита за  $t \rightarrow \infty$ . Ако вътрешната равновесна точка съществува и е локално асимптотично устойчива, е изведено достатъчно условие, при което тя е и глобално устойчива. Числените експерименти в края на главата обаче свидетелстват, че условието не е необходимо. По-точно, на базата на числените експерименти, може да се направи предположението, че вътрешната равновесна точка е глобално асимптотично устойчива винаги когато е локално асимптотично устойчива.

Всеки от качествено различните случаи е илюстриран на базата на числени експерименти. Тук ще приведем по един пример за случаите, когато граничното равновесие  $E_2$  е глобално асимптотично устойчиво (Фиг. III.1а),  $\omega$ -граничните множества на всички траектории са периодични орбити (Фиг. III.1б) и точката  $E_3$  е глобално асимптотично устойчива (Фиг. III.1в). За да не утежняваме изложението, тук пропускаме детайлите за проведените числени експерименти, но те могат да бъдат намерени в дисертационния труд.



Фигура III.1: Фазови портрети, съответстващи на възможните качествено различни поведения на решенията на (III.1).

Резултатите от Глава 2 показват, че за един от класическите базови модели, този на Beddington–DeAngelis, след въвеждането на обобщени функции на растеж, в зависимост от параметрите в модела, са налице стандартните три “режима” на глобална динамика на системата.

Резултатите са публикувани в [7].

## Глава 3. Качествени ефекти върху динамиката на система от тип хищник-жертва при използването на нелинейни функции на растеж за хищника

### 1. Цели на главата

В Глава 3 е поставен въпросът дали въвеждането на нелинейни функции на растеж все пак би могло да обогати динамиката на дадена система. За тази цел е разгледан модел от тип хищник-жертва, известен от литературата [17], който описва защитно поведение на жертвата. Известно е, че този тип модели имат по-богата динамика, което е предпоставка за появата на качествено ново поведение при въвеждането на нелинейни функции на растеж за хищника.

### 2. Математически модел

Разглежданият в Глава 3 модел има вида

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \mathcal{F}(N)P, \\ \frac{dP}{dt} &= [\mathcal{B}(\mathcal{F}(N)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(N)) - \eta N]P,\end{aligned}\tag{III.2}$$

където  $r$  е максималната скорост на растеж на популацията-жертва,  $K$  е максималната поддържана от жизнената среда численост на жертвата,  $\eta$  е коефициент, отговарящ на защитното поведение на жертвата, а  $\mathcal{F}(N) = aN/(b + N)$  е функцията на Holling от тип II. Функциите  $\mathcal{B}(\mathcal{F})$  и  $\mathcal{D}(\mathcal{F})$  удовлетворяват следните условия.

(B) **Условия за  $\mathcal{B}$ :**

- (i)  $\mathcal{B} = \mathcal{B}(\mathcal{F}) = \mathcal{B}(\mathcal{F}(N))$  е непрекъснато диференцируема по отношение на  $\mathcal{F} \geq 0$  и  $N \geq 0$ ;
- (ii)  $\mathcal{B}(0) = 0$  и  $0 \leq \mathcal{B}(\mathcal{F}) \leq C \mathcal{F}$  за някоя константа  $C > 0$ ;
- (iii) съществуват неотрицателни константи  $A_1 < A_2$  ( $A_2$  може да бъде  $+\infty$ ) такива, че за  $N \geq 0$ ,  $\mathcal{B}' = d\mathcal{B}/d\mathcal{F} = 0$ , ако  $\mathcal{F} \in (0, A_1) \cup (A_2, +\infty)$  и  $\mathcal{B}' > 0$ , ако  $\mathcal{F} \in (A_1, A_2)$ ;
- (iv) съществува точно една инфлексна точка на  $\mathcal{B}$ .

(D) **Условия за  $\mathcal{D}$ :**

- (i)  $\mathcal{D} = \mathcal{D}(\mathcal{F}) = \mathcal{D}(\mathcal{F}(N))$  е непрекъснато диференцируема по отношение на  $\mathcal{F} \geq 0$  и  $N \geq 0$ ;
- (ii) съществуват константи  $D_1$  и  $D_2$  такива, че  $0 < D_1 \leq \mathcal{D}(\mathcal{F}) \leq D_2$  за  $\mathcal{F} \geq 0$  и  $N \geq 0$ ,  $\mathcal{D}(0) = D_2$ ;
- (iii) съществуват неотрицателни константи  $\theta_1 < \theta_2$  ( $\theta_2$  може да бъде  $+\infty$ ) такива, че за  $N \geq 0$ ,  $\mathcal{D}' = d\mathcal{D}/d\mathcal{F} = 0$ , ако  $\mathcal{F} \in (0, \theta_1) \cup (\theta_2, +\infty)$  и  $\mathcal{D}' < 0$ , ако  $\mathcal{F} \in (\theta_1, \theta_2)$ ;
- (iv) съществува точно една инфлексна точка на  $\mathcal{D}$ .

(E) Нека означим  $\mathcal{E}(N) := \mathcal{B}(\mathcal{F}(N)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(N))$ ;  $\mathcal{E}(N)$  има точно една или точно три инфлексни точки.

**Забележка 1.** Условията (B)(iv), (D)(iv) и (E), които са различни от съответните условия в Глава 2 за модела (III.1), са включени с цел анализът да бъде по-обозрим. Резултатите, представени в настоящата глава, биха могли да се обобщят и в случай, че тези изисквания се отслабят.

Формулираните условия обаче изглеждат достатъчни, за да могат да бъдат отразени идеите, предложени в [18], при дефинирането на обобщени функции на растеж.

### 3. Резултати и изводи

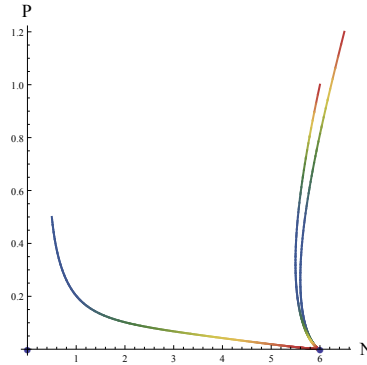
След като са доказани съществуване, единственост, положителност и ограниченост за всяко  $t \geq 0$  на решенията, съответстващи на положителни начални условия, са изследвани възможностите за съществуване на равновесни точки в зависимост от параметрите в модела. Показано е, че винаги съществуват граничните равновесия  $E_0 = (0, 0)$  и  $E_K = (K, 0)$ , както и, в зависимост от параметрите, до четири вътрешни равновесия  $E_i = (N_i, P_i)$ . Ще приемаме, че  $N_i < N_j$  за  $i < j$ .

Като са използвани така получените резултати и теорията на динамичните системи, е характеризирана глобалната динамика на модела. Всеки от възможните качествено различни случаи за решенията на системата е илюстриран на базата на числен пример в края на главата.

Тук ще опишем накратко възможностите за поведението на решенията в зависимост от броя на равновесните точки и параметрите в модела. За тази цел ще формулираме основните твърдения, доказани в дисертацията, и ще ги илюстрираме със съответстващи числени експерименти. За да не утежняваме изложението, отново ще пропуснем подробностите за всеки от числените експерименти.

### Нула или една вътрешна равновесна точка

**Теорема 1.** Ако системата (III.2) няма вътрешни равновесни точки, тогава граничното равновесие  $E_K$  е глобално асимптотично устойчиво (вж. Фиг. III.2).



Фигура III.2: Ако моделът (III.2) няма вътрешни равновесни точки, тогава граничното равновесие  $E_K = (K, 0)$  е глобално асимптотично устойчиво.

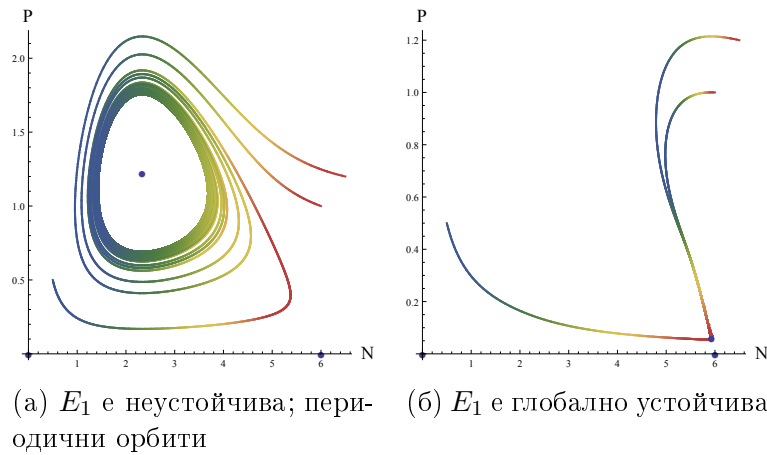
**Теорема 2.** Ако системата (III.2) има точно една вътрешна равновесна точка,  $E_1 = (N_1, P_1)$ , която е неустойчива, т.е.  $N_1 < N_c := (K-b)/2$ ,  $K > b$ , тогава  $\omega$ -граничното множество на всяка траектория е периодична орбита (вж. Фиг. III.3a).

**Теорема 3.** Ако системата (III.2) има точно една вътрешна равновесна точка,  $E_1 = (N_1, P_1)$ , която е асимптотично устойчива, т.е.  $N_1 > N_c = (K-b)/2$ , тогава  $E_1$  е глобално асимптотично устойчива (вж. Фиг. III.3б).

### Две вътрешни равновесни точки

За случая, в който моделът има точно две равновесни точки  $E_i$ ,  $i = 1, 2$ ,  $N_1 < N_2$ , е доказано, че  $E_2$  е винаги седло. Нека означим устойчивото многообразие на  $E_2$  с  $W^S(E_2)$ . Ако то пресича правата  $N = N_2$  втори път (както е на Фиг. III.4a),  $W^S(E_2)$  разделя положителния квадрант на две несвързани области. Нека означим с  $\Omega_{in}$  тази, която съдържа точката  $E_1$ , а с  $\Omega_{out}$  – другата.

**Теорема 4.** Нека равновесната точка  $E_1$  е асимптотично устойчива, т.е.  $N_1 > N_c$ . Тогава за всяка траектория  $\gamma(t)$  с начално условие в  $\Omega_{in}$



Фигура III.3: Динамика на системата (III.2) в случая на една вътрешна равновесна точка  $E_1$ .

е изпълнено  $\gamma(t) \rightarrow E_1$  при  $t \rightarrow \infty$ . За всяка траектория  $\gamma(t)$ , имаща начално условие в  $\Omega_{out}$ , е изпълнено  $\gamma \rightarrow E_K$  при  $t \rightarrow \infty$ . Този случай е илюстриран на Фиг. III.5а.

**Теорема 5.** Нека равновесната точка  $E_1 = (N_1, P_1)$  е неустойчива, т.е. са в сила  $K > b$  и  $N_1 < N_c$ . Ако  $W^S(E_2) \cap n \neq \{E_2\}$  (вж. Фиг. III.4а), тогава  $\omega$ -граничното множество на всяка траектория с начално условие в  $\Omega_{in}$  е периодична орбита, а всяка траектория на (III.2) с начално условие в  $\Omega_{out}$  сходяща към  $E_K$ . Този случай е илюстриран на Фиг. III.5б.

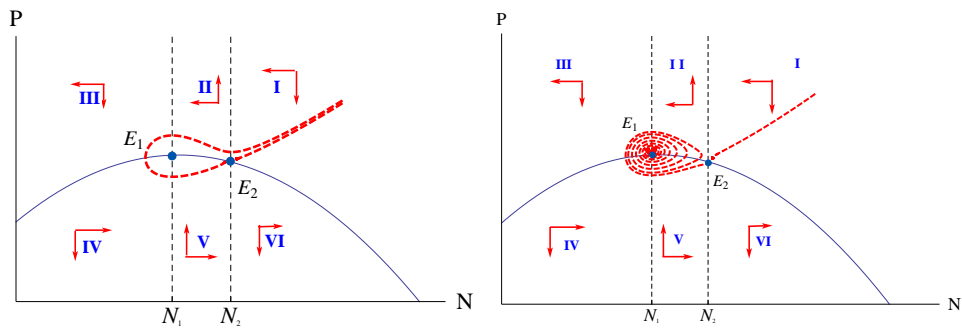
В случая, когато  $W^S(E_2) \cap n = \{E_2\}$  (вж. Фиг. III.4б), всички траектории клонят към  $E_K$ . Случаят е илюстриран на Фиг. III.5в.

С други думи, като е сравнено с резултатите от [17], в дисертацията е показано, че ако равновесните точки са не повече от две, възможните динамични поведения на системата при модела с обобщени функции на растеж са същите като при модела с линейна функция.

Моделът (III.2) обаче може да има и повече от две вътрешни равновесни точки, което води до качествено нова динамика, която не се наблюдава при класическите модели, но може да има сериозно влияние върху описваните от модела възможности за оцеляване и контрол на една реална система.

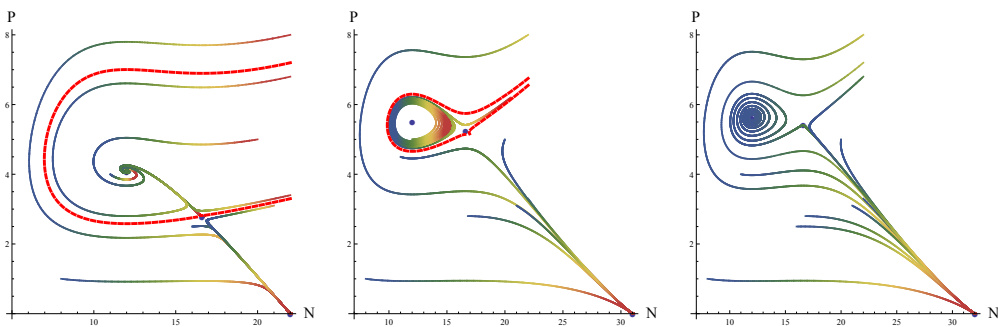
### Повече от две вътрешни равновесни точки

Този случай е коментиран на базата на числени примери, тъй като аналитичното изследване е непосредствено обобщение на резултатите, полу-



(а) Устойчивото многообразие на  $E_2$  пресича  $N = N_2$  втори път. (б) Устойчивото многообразие на  $E_2$  не пресича  $N = N_2$  втори път.

Фигура III.4: Нулеви изоклини за модела (III.2) в случая на две неустойчиви вътрешни равновесни точки; плътната прекъснатата линия означава устойчивото многообразие на седловата точка  $E_2$ .



(а)  $E_1$  е локално асимптотично устойчива; биустойчивост – прекъснатата линия разделя двата басейна на привличане. (б)  $E_1$  е неустойчива; съществуване на граничен цикъл. (в)  $E_1$  е неустойчива,  $E_K$  е глобално устойчива.

Фигура III.5: Динамика на системата (III.2) в случая на две вътрешни равновесни точки  $E_1$  и  $E_2$ .

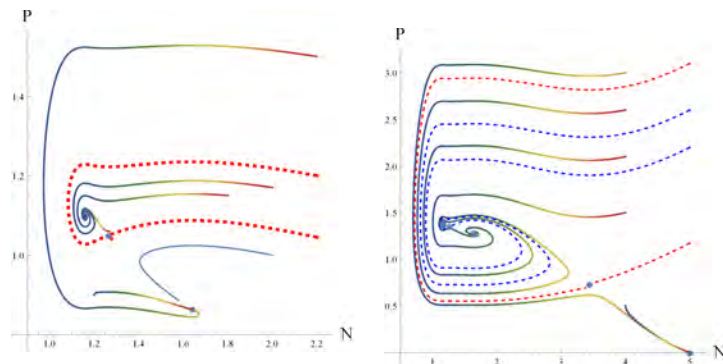
чени при наличието на точно две вътрешни равновесия. Нека приемем, че имаме четири равновесия  $E_i, i = \overline{1,4}$ . Тъй като точките  $E_2$  и  $E_4$  са винаги седла, аналогично на предходните случаи е характеризирана динамиката на модела в зависимост от устойчивостта на  $E_1$  и  $E_3$  и от геометрията на устойчивите многообразия на двете седла.

Тук ще приведем два примера за възможни поведения на системата при наличието на поне една устойчива вътрешна равновесна точка.



Повече подробности, в частност информация за останалите качествено различни случаи, могат да бъдат намерени в дисертационния труд.

Първо, ако и двете точки  $E_1$  и  $E_3$  са устойчиви, е показано, че всяка траектория клони към устойчиво равновесие. Ако вътрешните равновесни точки са три, то задължително решенията на системата клонят към някоя от тях, а ако са четири – някои траектории клонят към  $E_K$ . Басейните на привличане са определени от устойчивите многообразия на седловите точки. Тези две възможности са илюстрирани на Фиг. III.6.



(а) Три вътрешни равновесни точки;  $E_1$  и  $E_3$  са локално асимптотично устойчиви; биустойчивост на локално асимптотично устойчивите вътрешни равновесия – пунктираната линия разделя басейните на привличане на  $E_1$  и  $E_3$ .

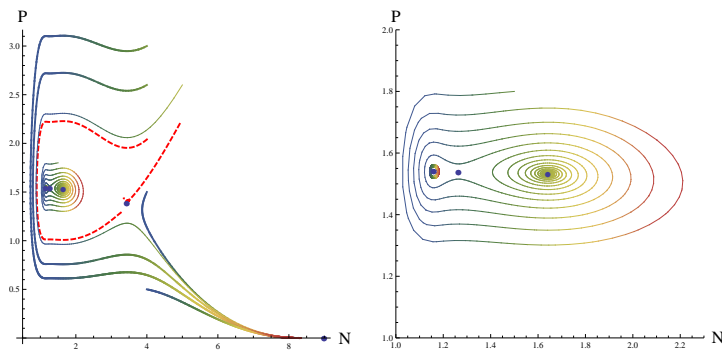
(б) Четири вътрешни равновесни точки;  $E_1$  и  $E_3$  са локално асимптотично устойчиви; прекъснатите линии разделят басейните на привличане на  $E_1$ ,  $E_3$  и  $E_K$ .

Фигура III.6: Динамика на системата (III.2) в случаите на три и четири вътрешни равновесни точки.

В случая, когато системата (III.2) има едно устойчиво и три неустойчиви вътрешни равновесни точки, в зависимост от началните условия, дадена траектория може да клони към граничен цикъл, към устойчивата равновесна точка или към граничното равновесие  $E_K$  (вж. Фиг. III.7).

### Изводи

Глава 3 завършва с изводи за това как въвеждането на обобщени функции на растеж за хищника влияе върху динамиката на системата (III.2). Основните сред тях са следните.



(а)  $E_1$  е неустойчива, а  $E_3$  е локално асимптотично устойчива; прекъснатата линия определя басейна на привличане на  $E_K$ .

(б) Динамика на модела (III.2) в околност на  $E_1$  и  $E_3$ . Траекториите клонят към граничен цикъл или към  $E_3$ , в зависимост от началните условия.

Фигура III.7: Динамика на системата (III.2) в случая на едно устойчиво и три неустойчиви вътрешни равновесни точки.

Нелинейността на функциите на растеж и смъртност при хищника води до нови възможни “режими” на дългосрочно оцеляване на една система от тип хищник-жертва.

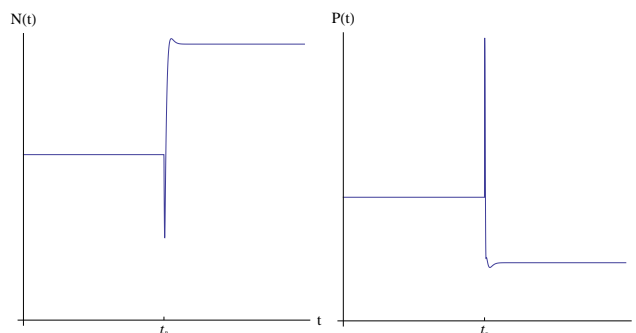
Основната разлика от биологична гледна точка е в начина, по който системата реагира на големи пертурбации. Нека разгледаме случая, илюстриран на Фиг. III.6а. Нека приемем, че за известен период от време популациите флукутират около равновесието  $E_1$ . Голяма пертурбация в момента от време  $t_P$  (по-точно такава, която води до напускане на басейна на привличане на  $E_1$ ) може да доведе до по-нататъшно стабилизиране на системата около друга равновесна точка,  $E_3$ , вж. Фиг. III.8. Такова поведение не може да се опише от класическите модели (с линейни функции на растеж и смъртност), но е наблюдавано в реални екологични системи [14].

Също така, богатата динамика на системата дава повече възможности от гледна точка на управление на системата. Например, ако системата има две или повече устойчиви вътрешни равновесни точки, могат по изкуствен начин да се направят необходимите пертурбации в системата, така че тя да се стабилизира около най-доброто (в някакъв смисъл) възможно равновесие.

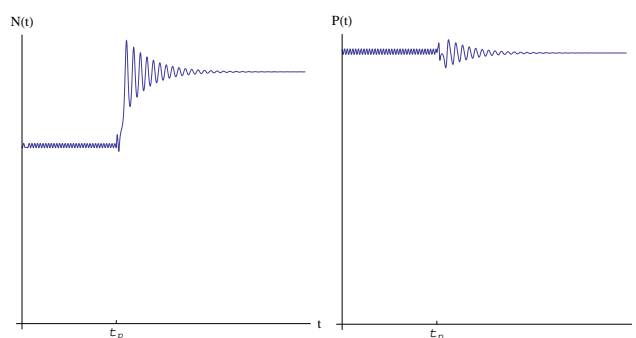
Друга възможност е следната. Нека системата се характеризира с периодични осцилации на двете популации, както е изобразено на Фиг. III.9. Големи пертурбации в момента от време  $t_P$  могат да стабилизируют сис-

темата около устойчиво равновесие.

Резултатите от Глава 3 са публикувани в [8].



Фигура III.8: Стабилизиране на система от тип хищник-жертва след голяма пертурбация в случая на две устойчиви вътрешни равновесни точки.



Фигура III.9: Стабилизиране на система от тип хищник-жертва след голяма пертурбация в случая на граничен цикъл и устойчива вътрешна равновесна точка.

## Глава 4. Описване на реални експерименти с модели от тип на Monod с използването на обобщени функции

### 1. Цели на главата

Естествена следваща стъпка при изследването на обобщените функции на растеж е валидирането им на базата на експериментални данни. Тъй

като голяма част от експерименталните изследвания в областта на популационната динамика се правят в лабораторни условия, в Глава 4 е поставено за цел валидирането на практическата приложимост на обобщените функции на растеж, като е направено сравнение между резултатите, които се получават при класическия модел на Monod, и тези при използването на обобщени функции на растеж на биомасата, за експериментални данни за микроорганизми.

Класическият модел на Monod има вида

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= (s^{(0)} - s)D - \frac{\alpha V_{max}sx}{s + K_s}, \\ \frac{dx}{dt} &= \left( \frac{V_{max}s}{s + K_s} - D \right) x, \\ x(0) &= x_0, \quad s(0) = s_0,\end{aligned}\tag{III.3}$$

където  $s(t)$  и  $x(t)$  са съответно концентрациите на субстрат и биомаса в културата в момента от време  $t$ ,  $s^{(0)}$  е концентрацията на вливания субстрат, а  $D$  е скоростта на вливане и на отмиване. Функцията на Monod  $V_{max}s/(s + K_s)$  описва консумацията, а  $\alpha$  характеризира ефективността на биотехнологичния процес, по-точно “превръщането” на субстрат в биомаса.

## 2. Математически модел

Разглеждаме модела

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= (s^{(0)} - s)D - \frac{\alpha V_{max}sx}{s + K_s}, \\ \frac{dx}{dt} &= \left[ \mathcal{B} \left( \frac{V_{max}s}{s + K_s} \right) - D \right] x, \\ x(0) &= x_0, \quad s(0) = s_0,\end{aligned}\tag{III.4}$$

който е обобщение на (III.3).

Означаваме  $\mathcal{F}(s) = V_{max}s/(s + K_s)$  и нека функцията  $\mathcal{B}(\mathcal{F})$  е дефинирана по следния начин:

- (i)  $\mathcal{B} = \mathcal{B}(\mathcal{F}) = \mathcal{B}(\mathcal{F}(s))$  е непрекъснато диференцируема по отношение на  $\mathcal{F} \geq 0$  и  $\geq 0$ ;
- (ii)  $\mathcal{B}(0) = 0$  и  $0 \leq \mathcal{B}(\mathcal{F}) \leq C \mathcal{F}$  за някоя константа  $C > 0$ ;
- (iii) съществуват неотрицателни константи  $A_1 < A_2$  ( $A_2$  може да бъде  $+\infty$ ) такива, че за  $N \geq 0$ ,  $\mathcal{B}' = d\mathcal{B}/d\mathcal{F} = 0$ , ако  $\mathcal{F} \in (0, A_1) \cup (A_2, +\infty)$  и  $\mathcal{B}' > 0$ , ако  $\mathcal{F} \in (A_1, A_2)$ .

За числените експерименти (както, впрочем, и в предходните глави) е използван един възможен вид на  $\mathcal{B}(\mathcal{F})$ , предложен в [18]:

$$\mathcal{B}(\mathcal{F}) = \begin{cases} 0, & 0 \leq \mathcal{F} \leq A_1, \\ \beta \cos^2 \left[ \frac{\pi}{2} \left( 1 + \frac{\mathcal{F} - A_1}{A_2 - A_1} \right) \right], & A_1 \leq \mathcal{F} \leq A_2, \\ \beta, & \mathcal{F} \geq A_2. \end{cases}$$

**Забележка 2.** В разглеждания модел смъртността на микроорганизмите се пренебрегва. Приемаме, че тя е малка в сравнение със скоростта на отмиване или, при прекъснат процес, за времето, за което разглеждаме процеса, тя не оказва голямо влияние.

### 3. Резултати и изводи

Първо, като е направено обезразмеряване в (III.4) и е разгледан моделът

$$\begin{aligned} \frac{ds}{dt} &= 1 - s - \frac{V_{max}sx}{s + K_s}, \\ \frac{dx}{dt} &= \left[ \mathcal{B} \left( \frac{V_{max}s}{s + K_s} \right) - 1 \right] x, \end{aligned} \quad (\text{III.5})$$

е доказано, че въвеждането на нелинейни функции на растеж за биомасата в класическия модел на Monod не променя възможните асимптотични поведения на системата и следователно могат да бъдат описани две основни ситуации – организмите да бъдат отмити от биореактора или да бъде достигнато устойчиво равновесно състояние. Последните съответстват на това, което се наблюдава в реални системи с един субстрат и един вид биомаса. По-точно, тези резултати са формулирани в следните две теореми, в които  $s^*$  е означена единствената положителна стойност на  $s$ , за която  $\mathcal{B}(V_{max}s/(s + K_s)) = 1$ . Ако такава стойност не съществува, означаваме  $s^* := +\infty$ .

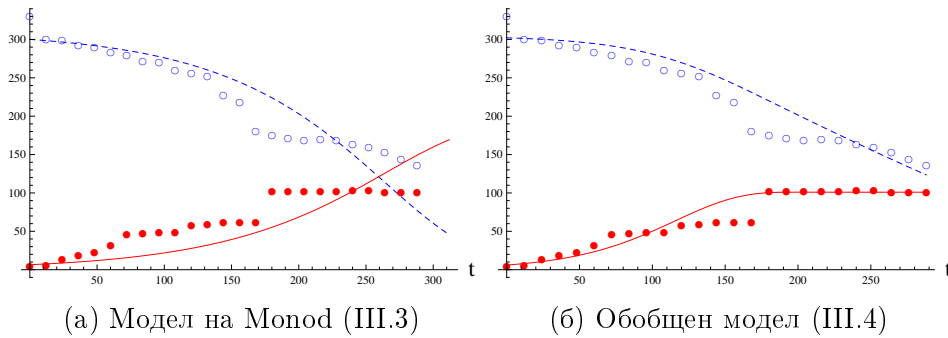
**Теорема 6.** *В случая, когато системата (III.5) няма вътрешни равновесни точки, т.е.  $s^* > 1$ , граничната равновесна точка  $E_1 = (1, 0)$  е глобално асимптотично устойчива.*

**Теорема 7.** *В случая, когато вътрешната равновесна точка  $E^* = (s^*, x^*)$  съществува, т.е.  $0 < s^* < 1$ , тя е глобално асимптотично устойчива.*

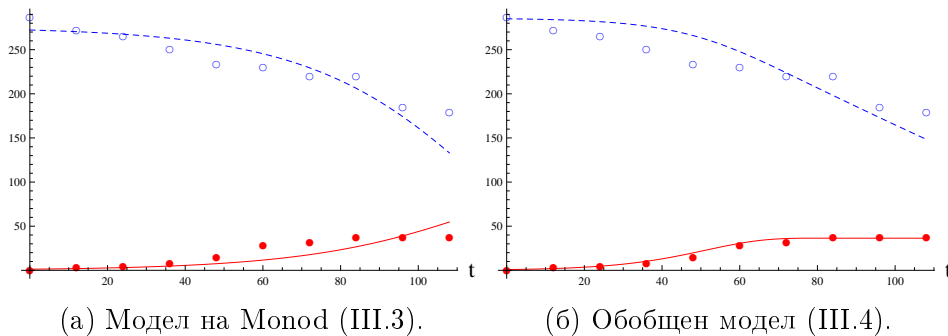
От друга страна обаче, предложените експерименти показват, че модифицираният модел е по-гъвкав при описването на експериментални данни. Използвани са експерименти за развитието на два щама винени

дрожди – *Saccharomyces cerevisiae* MB и *Saccharomyces cerevisiae* FR [4], при прекъснат (англ., *batch*) процес, поставени при инхибиращи условия.

На Фиг. III.10a и Фиг. III.11a са визуализирани резултатите от параметричната идентификация за модела (III.3) за двата щама организми, а на Фиг. III.10б и Фиг. III.11б – за модела (III.4). Както се вижда, резултатите с модифицирания модел са значително по-добри.



Фигура III.10: Резултати от описването на експериментални данни за *Saccharomyces cerevisiae* MB. С пълтни кръгчета и пълтна линия са означени съответно експерименталните данни и теоретичните резултати за биомасата, а с прекъснатата линия и празни кръгчета са означени съответните данни за субстрата.



Фигура III.11: Резултати от описването на експериментални данни за *Saccharomyces cerevisiae* FR с моделите (III.3) и (III.4). С пълтни кръгчета и пълтна линия са означени съответно експерименталните данни и теоретичните резултати за биомасата, а с прекъснатата линия и празни кръгчета са означени съответните данни за субстрата.

Докато при класическия модел на Monod единствената възможност за достигане на квази-стационарно състояние при прекъснат процес е да бъде изчерпан всичкият субстрат в реактора, то модифицираният модел

позволява да се опише по-сложно поведение. Последното може да бъде резултат от влиянието на различни фактори на средата, които могат да бъдат включени като параметри, определящи праговите стойности за функцията на растеж.

Резултатите от Глава 4 са публикувани в [9].

# Благодарности

Изказвам искрената си благодарност на научния си ръководител, проф. д-р Нели Димитрова, за подкрепата, ценните напътствия и помощта по време на цялата докторантура. Без тях настоящият дисертационен труд не би бил възможен.

Резултатите в Глава 4 са получени в сътрудничество с Гергана Великова, понастоящем докторант в Университета в Оксфорд. Комуникацията ми с нея е допринесла съществено за по-задълбоченото разбиране на редица въпроси от областта на биологията.

Благодарен съм и на колегите от катедра “Числени методи и алгоритми” на Факултета по математика и информатика, СУ “Св. Климент Охридски” за отличната работна среда и особено на проф. д-мн Стефка Димова и проф. д-р Татяна Черногорова, чиято подкрепа е изиграла ключова роля за досегашното ми научно развитие, и на ас. Галина Люцканова-Жекова, съвместната ми работа с която ме е научила на изключително много.



# Апробация на резултатите от дисертацията

Основната част от резултатите, включени в дисертационния труд, са публикувани в следните статии:

1. *T. Ivanov, N. Dimitrova, A predator-prey model with generic birth and death rates for the predator and Beddington-DeAngelis functional response. Math. Com. Sim. 133 (2017) 111-123, <http://dx.doi.org/10.1016/j.matcom.2015.08.003>, IF(2016): 1.218;*
2. *T. Ivanov, N. Dimitrova, Qualitative effects of introducing nonlinear birth and death rates for the predator in a predator-prey type model, Biomath 6 (2017), 1703167, <http://dx.doi.org/10.11145/j.biomath.2017.03.167> (списанието е индексирано в Mathematical Reviews, Zentralblatt MATH, EBSCO, Google Scholar);*
3. *T. Ivanov, G. Velikova, Data fitting in Monod-type models with nonlinear growth rates, Biomath Communications 5 (2018), <http://dx.doi.org/10.11145/bmc.2018.04.187>.*

Забелязани са две цитирания на статия 1:

1. *M. Moustafa, M.H. Mohd, A.I. Ismail, F.A. Abdullah, Dynamical analysis of a fractional-order Rosenzweig-MacArthur model incorporating a prey refuge, Chaos, Solitons & Fractals 109 (2018) 1-13, IF(2016): 1.455.*
2. *K. Baisad, S. Mooncha, Analysis of stability and Hopf bifurcation in a fractional Gauss-type predator-prey model with Allee effect and Holling type-III functional response, Advances in Difference Equations 82 (2018) <https://doi.org/10.1186/s13662-018-1535-9>, IF(2016): 0.335.*

Части от дисертацията са докладвани на следните научни форуми:

1. *Т. Иванов, Г. Великова, Модел от тип на Моно с обобщена функция на растеж за биомасата, Семинар на секция “Математическо моделиране и числен анализ” при ИМИ-БАН, 13.11.2017, София, България;*
2. *T. Ivanov, N. Dimitrova, G. Velikova, Mathematical models with generic birth and death rates in population dynamics with applications in biotechnology and ecology, ЕСМІ 2016, 13.06-17.06.2016, Santiago de Compostella, Spain;*
3. *Т. Иванов, Н. Димитрова, Математически модели от тип хищник-жертва с обобщени функции на растеж за хищника, Семинар по математическо моделиране към катедра “Числени методи и алгоритми”, ФМИ-СУ, 10.10.2015, Гьолечица, България;*
4. *T. Ivanov, N. Dimitrova, Effects of Nonlinear Growth and Death Rates for the Predator in Predator-Prey Type Models, ВІОМАТН 2015, 14.06-19.06.2015, Blagoevgrad, Bulgaria.*

Резултати от дисертационния труд са включени като част от отчетите на следните научни проекти:

1. *Вътрешно-институционален проект “Математическо моделиране и компютърни симулации на биопроцеси” на секция “Математическо моделиране и числен анализ” при ИМИ-БАН;*
2. *“Числени методи и апроксимации”, Договор 80-10-11/12.04.2017 с ФНИ-СУ;*
3. *“Апроксимации и числени методи”, Договор 30/2016 с ФНИ-СУ;*
4. *“Числени методи и приложения”, Договор 75/2015 с ФНИ-СУ.*

# Авторска справка

По мнението на автора основните приноси на дисертационния труд са следните:

1. Разширени са резултатите от [18] за математически модел от тип хищник-жертва с обобщени функции на растеж за хищника и специфична функция на растеж на Holling от тип II. В частност (като граничен случай на Теорема 14 от дисертацията) е доказана аналитично глобалната устойчивост на вътрешната равновесна точка в случая когато тя съществува и е локално асимптотично устойчива;
2. Направен е подробен анализ на качествено поведение на три двумерни модела от популационната динамика при използването на обобщени функции на растеж за една от популациите;
3. На базата на един конкретен математически модел на система от тип хищник-жертва със защитно поведение на жертвата е показано, че въвеждането на обобщени функции на растеж може чувствително да обогати динамиката на даден математически модел;
4. Показано е, че въвеждането на обобщени функции на растеж позволява по-голяма гъвкавост от гледна точка на описването на експериментални данни.

# Библиография

- [1] R. Arditi, L. Ginzburg, Coupling in predator–prey dynamics: ratio-dependence, *J. Theor. Biol.* 139 (1989) 311–326.
- [2] R. Arditi, L. Ginzburg, *How Species Interact: Altering the Standard View on Trophic Ecology*, Oxford University Press, 2012.
- [3] J. R. Beddington, Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency, *J. Anim. Ecol.*, 44 (1975) 331–340.
- [4] D. Bozhilova, Research on possible improvement of fermentation in different strains winemaking yeast *Saccharomyces cerevisiae*, MSc Thesis, Sofia University, 2015.
- [5] F. Brauer, C. Castillo-Chávez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer-Verlag, New York, 2001.
- [6] D.L. DeAngelis, R.A. Goldstein, R. V. O’Neill, A model for tropic interaction, *Ecology*, 56 (1975) 881–892.
- [7] **T. Ivanov**, N. Dimitrova, A predator-prey model with generic birth and death rates for the predator and Beddington-DeAngelis functional response. *Math. Com. Sim.* 133 (2017) 111-123, <http://dx.doi.org/10.1016/j.matcom.2015.08.003>.
- [8] **T. Ivanov**, N. Dimitrova, Qualitative effects of introducing nonlinear birth and death rates for the predator in a predator-prey type model, *Biomath* 6 (2017), 1703167, <http://dx.doi.org/10.11145/j.biomath.2017.03.167>.
- [9] **T. Ivanov**, G. Velikova, Data fitting in Monod-type models with nonlinear growth rates, *Biomath Communications* 5 (2018), <http://dx.doi.org/10.11145/bmc.2018.04.187>.
- [10] Y. Kuang, H.I. Freedman, Uniqueness of limit cycles in Gause-type models of predator-prey systems, *Math. Biosci.* 88 (1988) 67–84.

- [11] A. Lotka, *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkinson, Baltimore, 1925.
- [12] J. Monod, La technique de culture continue, the orieapplications. *Annales de l'Institut Pasteur*, 79 (1950) 390–410.
- [13] J.D. Murray, *Mathematical Biology I. An Introduction*, Springer-Verlag, 2002.
- [14] S.L. Pimm, *Food Webs*, Chapman and Hall, 1982.
- [15] M. Rosenzweig, R. MacArthur, Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction, *Am. Nat.* 97 (1963) 209–223.
- [16] G.T. Skalski, J.F. Gilliam, Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model, *Ecology* 82 (2001) 3083–3092.
- [17] B. Tang, Y. Xiao, Bifurcation analysis of a predator-prey model with anty-predator behaviour, *Chaos, Solitons and Fractals*. 70 (2015) 58–68, <http://dx.doi.org/10.1016/j.chaos.2014.11.008>.
- [18] A.J. Terry, A predator prey model with generic birth and death rates for the predator, *Math. Biosci.* 248 (2014) 57–66.
- [19] P.F. Verhulst, *Recherches matheématiques sur la loi d'accroissement de la population*, *Mém. Acad. Roy.*, Brussels 18 (1845) 1–42.
- [20] V. Volterra, Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically, *Nature* 118 (1926) 558.