

Българска академия на науките
Институт по математика и информатика

Тихомир Богословов Иванов

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

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

1	Увод	3
1.1	Математически модели от тип хищник-жертва	3
1.1.1	Специфични функции на растеж	5
1.1.2	Обобщени функции на растеж и смъртност при хищника	14
1.2	Математически модели на прост хемостат	16
1.3	Цели и структура на дисертацията	18
2	Модел с функция на растеж от тип на Beddington–DeAngelis	20
2.1	Постановка на задачата	20
2.2	Основни свойства на модела	22
2.3	Равновесни точки на модела	23
2.4	Локална устойчивост на решенията	26
2.5	Глобално поведение на решенията	33
2.6	Числени симулации	36
2.7	Заклучения	39
3	Качествени ефекти върху динамиката на система от тип хищник-жертва при използването на нелинейни функции на растеж и смъртност при хищника	42
3.1	Постановка на задачата	43
3.2	Динамика на модела с обобщени функции на растеж и смъртност за хищника	45
3.2.1	Общи свойства на модела	45
3.2.2	Съществуване на равновесните точки	47
3.2.3	Локална устойчивост и бифуркации на равновесните точки	50
3.2.4	Глобално поведение на решенията	55
3.2.5	Числени примери	63

Съдържание	2
3.3 Сравнение между моделите с линейни и нелинейни функции на растеж и смъртност. Биологична интерпретация на резултатите от въвеждането на обобщени функции.	72
3.4 Заключение	74
4 Описване на реални експерименти с модели от тип на Monod с използването на обобщени функции	75
4.1 Описание на модела	75
4.2 Динамика на модела	77
4.3 Физически експерименти	80
4.4 Анализ на данните	81
4.4.1 Параметрична идентификация	81
4.4.2 Числени експерименти	82
4.5 Заключение и дискусия	83
Благодарности	85
Апробация на резултатите от дисертацията	86
Авторска справка	88
A Динамични системи	89
A.1 Основни понятия, съществуване и единственост на решенията	89
A.2 Равновесни точки и периодични орбити. Локални свойства на решенията.	91
A.3 Бифуркации на равновесни точки	92
A.4 Асимптотика на решенията	97

Глава 1

Увод

1.1 Математически модели от тип хищник-жертва

Класическият модел, поставящ началото на изследванията на математически модели на взаимодействия от тип „хищник-жертва”, е моделът на Lotka–Volterra (1925, 1926) [51, 78]. Той определя и структурата, която по-късно 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

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN - aNP, \\ \frac{dP}{dt} &= \chi aNP - dP.\end{aligned}\tag{1.1}$$

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 χ ;
- (Г) хищникът има константна смъртност d .

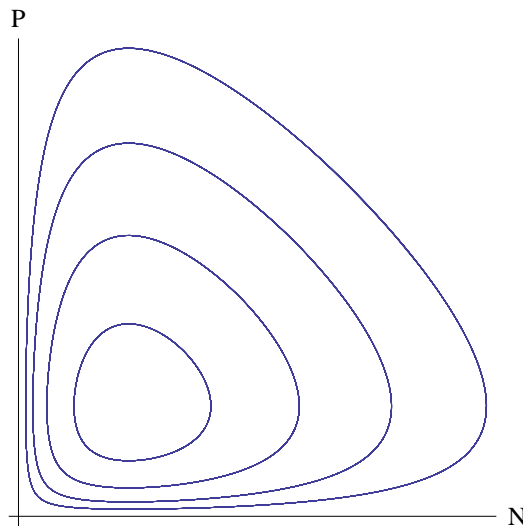
Разделяйки второто уравнение в (1.1) на първото, получаваме

$$\frac{dP}{dN} = \frac{P(\chi aN - d)}{N(r - aP)}.$$

Последното уравнение може да се интегрира точно и така за траекториите на (1.1) получаваме:

$$-\ln P^r N^d + aP + \chi aN = \text{const.}$$

Вземайки предвид изискването за положителност на P и N , може лесно да се покаже, че траекториите са затворени криви във фазовата равнина $N - P$ [55], вж. Фиг. 1.1.



Фигура 1.1: Решения на системата на Lotka–Volterra за различни начални условия.

Съществен недостатък на модела на Lotka–Volterra е, че решенията са структурно неустойчиви. Малки пертурбации могат да доведат до съществена промяна в амплитудата на периодичните осцилации. Този модел обаче поставя началото на огромна по количество работа, посветена на математическото изследване на взаимодействията между две популации – хищник и жертва (вж. напр. [11, 55] и цитираната там литература).

Повечето автори отбелязват, че първите две допускания, на които се базира моделът (1.1), 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 [77]. 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. [46] и цитираната там литература). Най-често разглежданите в литературата модели имат именно такава структура, която се описва с уравненията

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - PF(N, P), \\ \frac{dP}{dt} &= \chi PF(N, P) - dP.\end{aligned}\tag{1.2}$$

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.

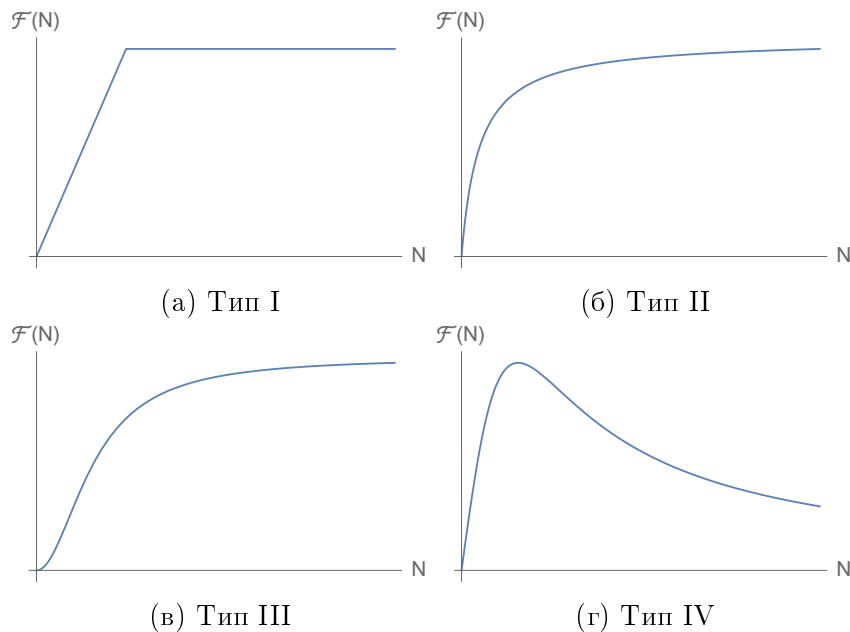
1.1.1 Специфични функции на растеж

Теоретичните изследвания показват, че конкретният вид на $F(N, P)$ има съществено значение за свойствата на решенията на разглежданите модели като устойчивост, съществуване и единственост на гранични цикли, персистентност на системата и др. Тук ще се спрем на някои широко използвани функции, като ще коментираме техните ефекти.

Функции на растеж, зависещи само от числеността на жертвата

През 50-те и 60-те години на миналия век Holling прави класификация на видовете функции на растеж на базата на експериментални данни [32, 33, 34], вж. Фиг. 1.2. Той разглежда няколко типа функции на растеж, като всички те зависят само от числеността на жертвата и описват експерименталните данни за различни системи от тип хищник-жертва.

- **Тип I.** Функциите на растеж от първи тип предполагат линейна зависимост на консумацията от числеността на жертвата за всички стойности на последната (както при модела на Lotka–Volterra) или за стойности до определен праг, след което се достига равновесно състояние (такъв е случаят, показан на Фиг. 1.2).
- **Тип II.** Този тип функции на растеж се характеризира със забавящо се нарастване на консумацията с нарастване числеността на жертвата, като функцията клони към хоризонтална асимптота.



Фигура 1.2: Класификация на Holling на функциите на растеж.

- **Тип III.** Подобно на тип II, тези функции се характеризират с насищане, но функцията има S-образна форма, т.е. в началото нарастването се ускорява, а след това се забавя.
- **Тип IV.** При този тип функции се наблюдава процес на инхибиране, т.е. при много големи числености на жертвата, консумацията намалява. Това може да е свързано с повишените защитни механизми при жертвата, когато числеността ѝ е достатъчно голяма¹.

Монотонни функции на растеж.

Най-често функциите на растеж, използвани в литературата, са монотонно растящи функции на числеността на жертвата (т.е. са от първите три типа).

Несъмнено, най-често използваната в литературата функция на растеж е функцията на Holling от тип II:

$$F(N) = \frac{aN}{1 + bN},$$

която е предложена в [33] на базата на експерименти. Параметрите a и b са положителни константи. Моделът (1.2) с $F(N, P) = F(N)$ е извест-

¹Всъщност, функциите на растеж от тип IV са предложени не от Holling, а от Andrews [2].

тен като модел на Rosenzweig–MacArthur [64] и е един от най-широко застъпените в литературата модели (вж. напр. [67]).

Динамиката, която има моделът на Rosenzweig–MacArthur е характерна за моделите с монотонна функция на растеж. В сила е следната теорема [41].

Теорема 1. Нека въведем означенията $N^* = \frac{d}{\chi a - bd}$, $P^* = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{N^*}{K}\right) (1 + bN^*)$ и

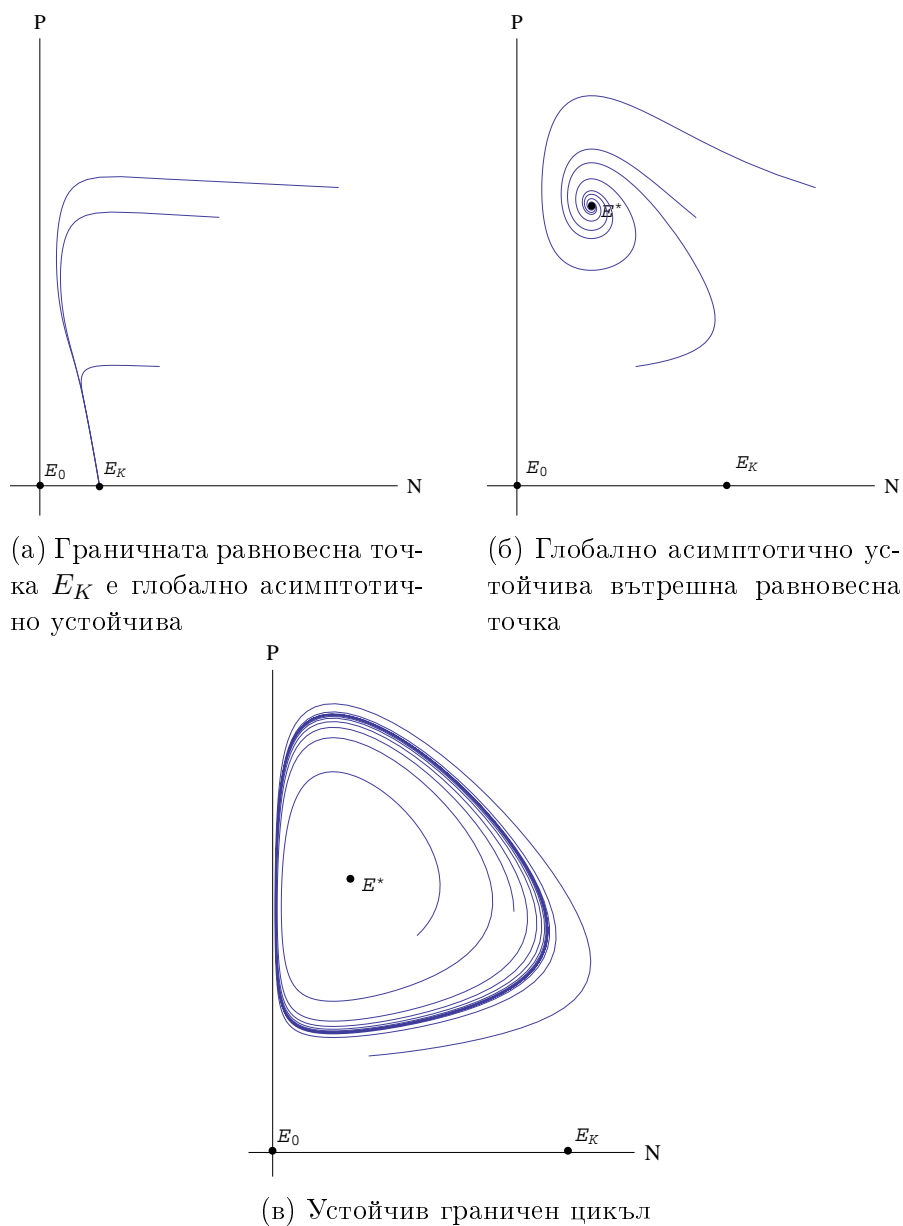
$$\tau^* = \frac{-aKP^* + (K - 2N^*)(1 + bN^*)^2 r}{K(1 + bN^*)^2}.$$

За модела на Rosenzweig–MacArthur са в сила следните възможности:

- ако $\frac{d}{\chi a - bd} > K$ или $\chi a < bd$, тогава моделът има две равновесни точки – $E_0 = (0, 0)$ и $E_K = (K, 0)$, като точката E_K е глобално асимптотично устойчива;
- ако $0 < \frac{d}{\chi a - bd} < K$, тогава моделът има три равновесни точки – $E_0 = (0, 0)$, $E_K = (K, 0)$ и $E^* = (N^*, P^*)$, като при това:
 - ако $\tau^* < 0$, точката E^* е глобално асимптотично устойчива;
 - ако $\tau^* > 0$, ω -граничното множество на всяка траектория е периодична орбита.

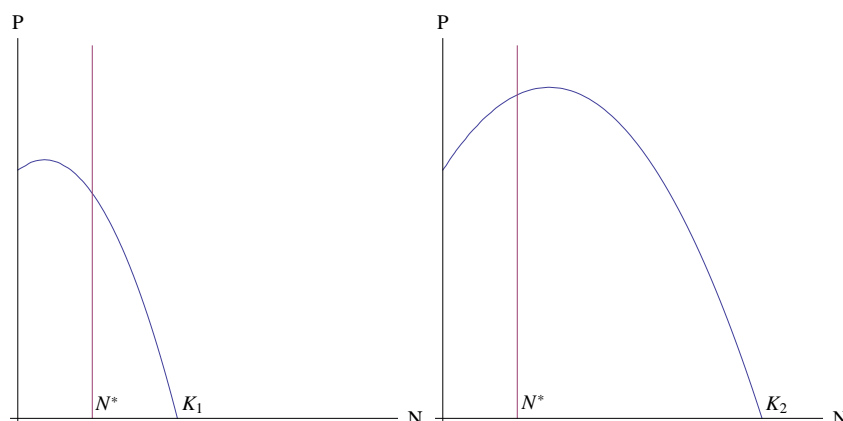
Всяка от трите принципни възможности на теоремата е илюстрирана на Фиг. 1.3.

Характерно за моделите с функция на растеж, зависеща само от числеността на жертвата, е наличието на т.нар. парадокс на обогатяване (англ., *paradox of enrichment*). Този “парадокс” означава, че с увеличаване на поддържаната от жизнената среда численост на жертвата в устойчива система хищник-жертва системата може да се дестабилизира. Наличието на парадокс на обогатяване в системите с функция на растеж, зависеща само от числеността на жертвата, може да бъде обяснено със структурата на нулевите изоклини в съответните модели. Ще изложим идеята върху модела на Rosenzweig–MacArthur. Нетривиалните нулеви изоклини за хищника и жертвата са съответно прави, успоредни на ординатната ос, независещи от K , и парабола с единствена положителна нула в точката K . Увеличавайки K от K_1 на K_2 , както е показано на Фиг. 1.4, максимумът на параболата се достига при по-голяма стойност на N . При това, нулевата изоклина на хищника пресича тази на жертвата в растящата част от параболата, което съответства на наличието на неустойчива равновесна точка (вж. [11]).



Фигура 1.3: Динамика на модела на Rosenzweig–MacArthur при различни стойности на параметрите.

Дискусията около парадокса на обогатяване започва от статията на Rosenzweig [61], в която той предупреждава, че трябва да се внимава при обогатяването на дадена екосистема с цел повишаване на хранителния добив, тъй като има реална опасност това да доведе до нарушаване на равновесието в нея и да повлияе негативно на други организми в екосис-



Фигура 1.4: Структура на нулевите изоклини при функция на растеж, зависеща само от числеността на жертвата.

темата. Ще следваме обзора по темата, направен в [21].

Скоро след публикуването на статията на Rosenzweig няколко автори критикуват неговите предвиждания. Gilpin [23], May [52] и Riebesell [60] показват, че загубата на устойчивост на вътрешната равновесна точка в съответните модели води до появяването на асимптотично устойчива периодична орбита, а Freedman [18, 19] доказва за клас от модели от тип на Gause, частен случай на които са повечето от разглежданите от Rosenzweig в [61], че дестабилизирането на вътрешната равновесна точка е вследствие от бифуркация на Hopf. Тези резултати показват, че системата, разглеждана детерминистично, продължава да бъде равномерно персистентна.

В [62, 63] Rosenzweig защитава своите заключения, отбелязвайки, че ако амплитудата на периодичните орбити е достатъчно голяма, те могат да се доближат опасно до една или до двете координатни оси. Следователно случайни пертурбации, дори минимални, може да доведат до изчезването на едната или двете популации.

Както е отбелязано например в [9] обаче това често противоречи на експерименталните наблюдения. Трябва да се отбележи все пак, че експериментални данни, които да потвърдят или отхвърлят съответните хипотези, в литературата се намират много трудно и носят голяма доза несигурност предвид сложния характер на разглежданите биологични процеси. Ето защо двама от най-големите поддръжници на тезите “за” и “против” съществуването на парадокс на обогатяване в своя обща статия заключават, че трябва да бъдат получени още експериментални данни, за да може да се вземе решение в едната посока и въпросът остава отворен [45].

Немонотонни функции на растеж.

В [21] Freedman и Wolkowicz коментират, че експерименталните сведения свидетелстват, че невинаги функциите на растеж следва да са монотонни. Такъв например е случаят на групова защита на жертвата, т.е. когато възможността на хищника за атака се намалява или дори елиминира от увеличените способности на жертвата да се защитава при достатъчно голяма численост. Подобен ефект се наблюдава и при микробиални системи. В някои случаи високите концентрации на субстрат в системата могат да имат инхибиращ ефект, който да доведе до намаляване на консумацията и скоростта на растеж на биомасата. Ще коментираме по-подробно този въпрос в следващ параграф.

В [21] авторите разглеждат следния модел:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= Ng(N, K) - PF(N), \\ \frac{dP}{dt} &= P(\mathcal{B}(N) - d).\end{aligned}\tag{1.3}$$

Растежът на жертвата в отсъствието на хищници $g(N, K)$ изпълнява следните условия: $g(0, K) > 0$, $g(K, K) = 0$, $\partial g/\partial N(K, K) < 0$, $\partial g/\partial N(N, K) \leq 0$ и $\partial g/\partial K(N, K) > 0$ за всяко $N > 0$.

Специфичната функция на растеж изпълнява условията $F(0) = 0$, $F(N) > 0$ за всяко $N > 0$ и съществува $M > 0$ такава, че $\partial F/\partial N > 0$ при $0 \leq N < M$ и $\partial F/\partial N < 0$ при $N > M$.

Раждаемостта на хищника се описва с функцията $\mathcal{B}(N)$, за която е в сила $\mathcal{B}(0) = 0$, $\mathcal{B}(N) > 0$ за $N > 0$, $\mathcal{B}(M) > d$, $\partial \mathcal{B}/\partial N > 0$ при $0 \leq N < M$ и $\partial \mathcal{B}/\partial N < 0$ при $N > M$.

На базата на линеен анализ на устойчивост на равновесните точки на модела и изследване на структурата на нулевите изоклини, авторите стигат до следните заключения.

Твърдение 1. *В случая, когато $\lim_{N \rightarrow \infty} \mathcal{B}(N) \geq d$ или ако $\mathcal{B}(\mu) = d$ за някое $\mu > K$, тогава решенията на (1.3) клонят или към единствената вътрешна равновесна точка или към периодични орбити, които я ограждат. В този случай системата е равномерно персистентна.*

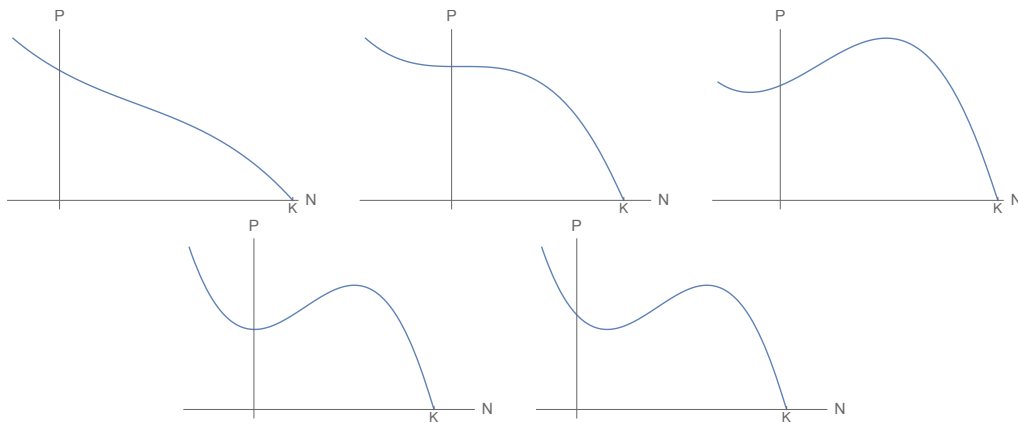
Ако $\mathcal{B}(\mu) = d$ за някое $M < \mu < K$, то системата има две вътрешни равновесни точки, като за начални условия в голяма част от фазовата равнина решенията клонят към граничната равновесна точка, т.е. хищникът загива.

С други думи, Freedman и Wolkowicz подкрепят възможността за парадокс на обогатяване от друга гледна точка – когато се увеличи капацитетът на жизнената среда за жертвата, това би могло да доведе до по-

вишаване на защитните възможности на жертвата предвид нарасналата ѝ численост, което да доведе до загиването на хищника, т.е. дестабилизирането на системата.

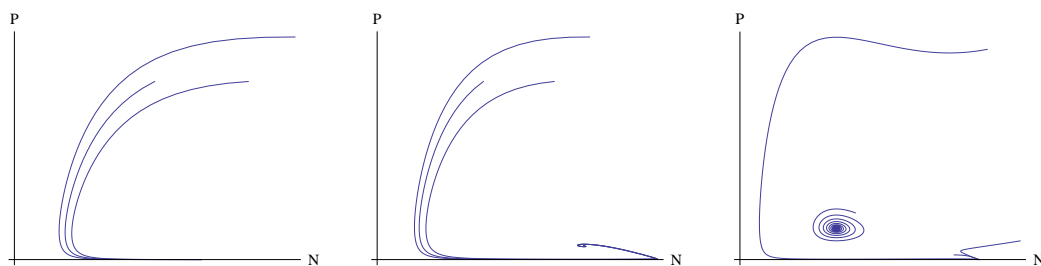
Богатата динамика на моделите от вида (1.3) е изследвана в [21, 36, 65, 81, 84]. Моделът (1.3) е изследван от Wolkowicz в [81]. В [36] Huang и Xiao изследват модела (1.2) за функцията на растеж $F(N) = mN/(a + bN + N^2)$, която обикновено в литературата носи името функция на Haldane или функция на Holling от тип IV. Опростен вариант на тази функция $F(N) = mN/(a + N^2)$ е предложен от Sokol и Howell в [70], а съответният модел (1.2) с тази функция на растеж е изследван в [65] от Ruan и Xiao.

Тези модели се характеризират с възможността да съществуват две вътрешни равновесни точки при определени стойности на параметрите. Системата преминава през бифуркации от тип седло-възел, бифуркация на Hopf, хомоклинична бифуркация и бифуркация на Bogdanov-Takens (вж. Приложението и [47, 80]). Обогатената динамика на системата може да се обясни с по-сложната структура на нулевите изоклини на жертвата (за повече информация, вж. [21]). Възможни техни поведения са представени на Фиг. 1.5.



Фигура 1.5: Възможни нулеви изоклини за жертвата в модела (1.3).

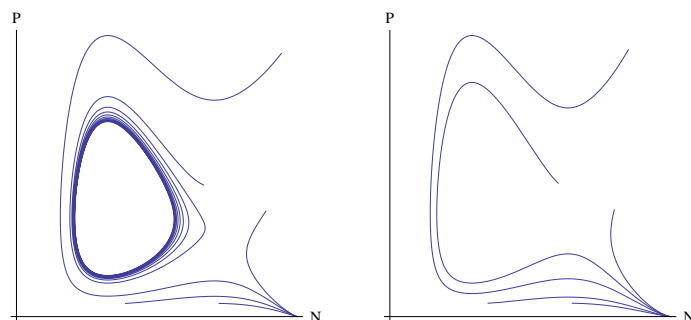
Характерните фазови портрети, които се получават при варирането на параметъра K , са илюстрирани на Фиг. 1.6. Както можем да се убедим, моделите с немонотонни функции на растеж имат значително по-богата динамика от тези с монотонна функция, т.е. могат да описват повече качествено различни поведения на дадена реална екосистема.



(а) Не съществуват вътрешни равновесия. Граничната равновесна точка е глобално асимптотично устойчива.

(б) Едно вътрешно равновесие, което е глобално асимптотично устойчиво.

(в) Две вътрешни равновесия. Биустойчивост на вътрешна равновесна точка и граничното равновесие.



(г) Две вътрешни равновесия. Асимптотично устойчив граничен цикъл и асимптотично устойчиво гранично равновесие.

(д) Две вътрешни равновесия. Глобално асимптотично устойчиво гранично равновесие.

Фигура 1.6: Качествено различни фазови портрети, получаващи се при варирането на параметъра K в модела (1.3).

Функции на растеж, зависещи от числеността на хищника. Функция на Beddington–DeAngelis.

В много случаи функциите на растеж, зависещи само от числеността на жертвата, не описват добре експерименталните наблюдения на реални системи хищник-жертва. В частност в [67] е коментирано, че в много случаи по-общата функция на Beddington–DeAngelis [8, 15] следва да се предпочита, тъй като тя отчита интерференцията между хищниците и дава по-добри резултати при сравнението с експериментални данни. Една от най-често срещаните форми на модел с функция на Beddington–DeAngelis има вида

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN P}{1 + bN + cP}, \\ \frac{dP}{dt} &= \frac{\chi a N P}{1 + bN + cP} - dP,\end{aligned}\tag{1.4}$$

където всички параметри са положителни константи.

Изследвания на динамиката при използване на функция на Beddington–DeAngelis в математически модели от тип хищник-жертва могат да бъдат намерени в [13, 16, 30, 39, 40]. Тук ще отбележим само факта, че при някои условия за параметрите в модела (1.4) не се наблюдава парадоксът на обогатяване (за повече детайли, вж. [30] и [31]).

В сила е следното твърдение за динамиката на модела (1.4) [31, 39].

Теорема 2. *Ако за параметрите в модела (1.4) е изпълнено $d \geq a(\chi + K)/b$, тогава съществуват две равновесни точки $E_0 = (0, 0)$ и $E_K = (K, 0)$, като E_K е глобално асимптотично устойчива.*

Ако горното условие не е изпълнено, съществуват три равновесни точки – E_0 , E_K , които са неустойчиви, и вътрешна равновесна точка $E_1 = (N^, P^*)$. Последната е глобално асимптотично устойчива при $a < \frac{rc}{bK}$ и неустойчива при $a > \frac{rc}{bK}$. Когато E_1 е неустойчива, съществува устойчив граничен цикъл във вътрешността на положителния квадрант.*

Функции на растеж, зависещи от отношението N/P

През 90-те години на XX век в литературата започва полемика относно т.нар. “ratio-dependent” (RD) модели, т.е. модели, при които специфичната функция на растеж зависи от отношението между численостите на хищника и жертвата, $\mu(N, P) = \mu(N/P)$. Този тип модели добиват популярност след публикуваната през 1989 статия на Arditi и Ginzburg [6]. Авторите разглеждат RD функциите на растеж и зависещите само от N

функции на растеж като двата крайни случая на спектъра на функции на растеж:

$$\mu(N) \leftarrow \mu(N, P) \rightarrow \mu\left(\frac{N}{P}\right).$$

В поредица работи на Arditi и Ginzburg и съавтори [3, 4, 6, 24, 45] те твърдят, че RD моделите имат редица предимства при описване на отношенията между хищник и жертва. В настоящия увод няма да се задълбочаваме върху RD моделите, тъй като те не са предмет на по-нататъшните ни изследвания.

1.1.2 Обобщени функции на растеж и смъртност при хищника

Както отбелязахме, в литературата присъстват много разнообразни модификации на хипотези (А) и (Б) на модела на Lotka–Volterra, но (В) и (Г) не търпят преразглеждане в различните модели. В статия от 2014-а година А. J. Terry [74] предлага следното обобщение на модела на Rosenzweig–MacArthur:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - P F(N), \\ \frac{dP}{dt} &= P [\mathcal{B}(F(N)) - \mathcal{D}(F(N))] \end{aligned} \quad (1.5)$$

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} , описващи възпроизводството и смъртността на хищника, се базира на няколко наблюдения.

За достатъчно малки стойности на консумацията растежът на хищника би трябвало да е 0 вместо линейно растящ по отношение на функцията на растеж. 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, тъй като 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.

Повече подробности могат да бъдат намерени в [74].

Въпреки че идеите за така въведените функции на раждаемост и смъртност при хищника се споменават на няколко места в литературата (вж. напр. [5, 6]), за първи път те са използвани в статията на Terry [74]. Този тип модели изглеждат по-достоверни от биологична гледна точка и следователно заслужават внимание. Ето защо в настоящия дисертационен труд си поставяме за цел да разширим известните резултати за този тип модели.

Анализ на модела на Terry е направен в [74]. Тук няма да се спираме подробно на този въпрос, тъй като резултатите, които ще представим в следващата секция ще бъдат в сила и за модела на Terry като граничен случай на модела, който ще предложим. Само ще обърнем внимание на следното:

- използваната специфична функция на растеж в (1.5) 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 [74] не присъства аналитичен резултат, доказващ глобалната устойчивост на вътрешната равновесна точка в случая, когато тя съществува и е локално устойчива.

1.2 Математически модели на прост хемостат

Много често хипотезите в областта на популационната динамика се валидират чрез провеждането на експерименти в лабораторни условия, където биологичният процес може да бъде контролиран, за разлика от естествените екосистеми. Ние ще използваме в Глава 4 именно такива експериментални данни, за да валидираме приложимостта на идеята на Теггу.

Експериментите в лабораторни условия обикновено се извършват в биореактори и, в частност, в хемостати. Хемостатът е лабораторен апарат, състоящ се от три съда, схематично представен на Фиг. 1.7.

Първият съд съдържа хранителен разтвор, необходим за развитието на микробиалната популация. Ще приемаме, че в него всички вещества са в достатъчни количества за нормалното развитие на популацията, освен едно, което ще наричаме лимитиращ субстрат (или, за краткост, само субстрат) и чиято концентрация в първия съд означаваме с $s^{(0)}$. Разтворът се влива във втория съд със скорост на единица обем D . Във втория съд, освен субстрата, чиято концентрация в момента от време t означаваме с $s(t)$, има и микроорганизми с концентрация $x(t)$.

За да се запази обемът на съдържанието на втория съд, от него се излива със същата скорост D в третия съд, където се събират биомаса и продукти от биотехнологичния процес.

При $D > 0$ говорим за непрекъснат процес, а при $D = 0$ говорим за прекъснат (англ. *batch*) процес. При последния биомасата се отглежда в съд, в който първоначално се зареждат хранителни вещества и процесът се извършва до тяхното изчерпване или прекратяването му от страна на експериментатора.



Фигура 1.7: Схематично представяне на хемостат.

Класическите модели, описващи микробиалния растеж в хемостат за

система субстрат – един вид биомаса, имат подобна структура на моделите от тип хищник-жертва. Най-често се разглеждат модели от вида [69]

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= (s^{(0)} - s)D - \mathcal{F}(s)x, \\ \frac{dx}{dt} &= (\varkappa\mathcal{F}(s) - D)x,\end{aligned}\tag{1.6}$$

където \varkappa е коефициент на “превръщане” на консумирания субстрат в биомаса, а \mathcal{F} е т.нар. специфична скорост на растеж, която описва приема на субстрат. В литературата се срещат над 30 различни вида на \mathcal{F} [22], като най-често използваният е функцията на Monod [54]:

$$\mathcal{F}(s) = \frac{V_{max}s}{K_s + s}.$$

Някои други често използвани функции са:

- функция на Webb [79]:

$$\mathcal{F}(s) = \frac{V_{max}s(1 + \beta s/K_i)}{K_s + s + s^2/K_i};$$

- функция на Haldane [28]:

$$\mathcal{F}(s) = \frac{V_{max}s}{(K_s + s)(1 + s/K_i)};$$

- функция на Andrews [2]:

$$\mathcal{F}(s) = \frac{V_{max}s}{K_s + s + s^2/K_i}.$$

Всички параметри в горните функции са положителни константи. V_{max} е максималната скорост на растеж на биомасата, K_s е т.нар. константа на полу-насищане, а K_i е коефициент на инхибиране.

В сила е следната теорема [69].

Теорема 3. Нека за функцията \mathcal{F} в (1.6) е в сила:

- $\mathcal{F} : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$;
- $\mathcal{F}(0) = 0$;
- $\mathcal{F}(u) < \mathcal{F}(v)$, ако $u < v$;

- \mathcal{F} е непрекъснато диференцируема.

Нека s^* е единственото положително решение на уравнението $\kappa\mathcal{F}(s) = D$. Ако такова не съществува, дефинираме $s^* := +\infty$.

Ако $0 < s^* < s^{(0)}$, тогава съществува вътрешна равновесна точка $E^* = (s^*, x^*)$, която е глобално асимптотично устойчива.

Ако $s^* > s^{(0)}$, тогава моделът (1.6) има само една равновесна точка – точката на отмиване $E_1 = (s^{(0)}, 0)$, и тя е глобално асимптотично устойчива.

Да отбележим, че обикновено класическите модели дават добри резултати тогава, когато микроорганизмите се развиват при оптимални условия. Когато условията са субоптимални или инхибиращи обаче, теоретичните резултати не винаги отговарят на експерименталните данни. В тази връзка Марков и съавтори предлагат обобщение на класическите модели, базирайки се на реакционни схеми (вж. напр. [1, 53]). В [76] е предложен модел, базиращ се на клетъчния цикъл.

В настоящата дисертация ще разгледаме възможностите на моделите с обобщени функции на растеж да описват експериментални данни, включително и при условия, различни от оптималните.

1.3 Цели и структура на дисертацията

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

- за модела (1.5) да се докаже, че от съществуването и локалната устойчивост на вътрешната равновесна точка следва глобална устойчивост;
- да се разширят и обобщят резултатите, получени в [74], 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.

Тяхното изпълнение е изложено в следващите три глави.

В Глава 2 разглеждаме обобщение на модела (1.5) с функция на растеж на Beddington–DeAngelis. Изведени са основни свойства на модела (съществуване, единственост, ограниченост, положителност на решенията и др.), характеризирани са възможностите за съществуване на равновесни точки и локалното асимптотично поведение на решенията в техни околности. Изведени са резултати за глобалната асимптотика на решенията в получения модел.

Глава 3 е посветена на въпроса дали е възможно въвеждането на нелинейни функции на растеж и смъртност за хищника да доведе до качествено нова динамика в модела. За тази цел разглеждаме известен от литературата модел със защитно поведение на жертвата, който има по-сложна динамика сам по себе си. Доказваме, че въвеждането на нелинейни функции може да доведе до появата на повече равновесни точки, с което е свързана и възможността за значително по-богата динамика, в частност наличието на няколко устойчиви вътрешни равновесни точки – поведение, което не се наблюдава при класическите модели, но е важно от биологична гледна точка. Тъй като моделът (1.5) може да се разглежда като граничен случай на разглеждания в тази глава модел, полученият резултат за глобалната устойчивост на вътрешната равновесна точка, когато тя е единствена, решава и въпроса за глобалната устойчивост при модела (1.5).

В Глава 4 валидираме приложимостта на обобщените функции на растеж на базата на експериментални данни, получени в лабораторни условия, за два щама винени дрожди, отглеждани при инхибиращи условия. Направено е сравнение между способността за описване на експерименталните данни с класическия модел на Monod и аналогичен модел с обобщена функция на растеж на биомасата. След като е изследвана аналитично динамиката на последния, е показано на базата на числени експерименти и параметрична идентификация, че той дава значително по-добри резултати за конкретните данни.

Всички основни теоретични резултати в дисертационния труд са илюстрирани, като са направени съответни числени експерименти.

С цел по-лесна читаемост на дисертационния труд в Приложение А са събрани основни понятия и теоретични постановки от областта на динамичните системи, които се използват многократно в изложението.

Глава 2

Модел с функция на растеж от тип на Beddington–DeAngelis

Настоящата глава има за цел да разшири резултатите, получени от А.Ж. Тергу за прилагането на обобщени функции на растеж и смъртност в класическите модели от тип хищник-жертва. Както се вижда от (1.5), в модела на Тергу е използвана функция на растеж на Holling от тип II. Вече отбелязахме обаче, че в много случаи функцията на Beddington–DeAngelis дава по-добри резултати при сравняването с експериментални данни. Освен това, в секцията “Discussion” в [74] 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 Тергу с функция на растеж на Beddington-DeAngelis като естествено обобщение на модела (1.5).

Структурата на Глава 2 е следната. В 2.1 е формулиран разглежданият математически модел. В 2.2 са доказани някои основни свойства на модела (инвариантност на положителния квадрант, съществуване, единственост и ограниченост на решенията и др.). В параграф 2.3 е разгледан въпросът за съществуването на равновесни точки, а локалните и глобалните асимптотични свойства на решенията са изследвани съответно в 2.4 и 2.5. Числени експерименти са приведени в параграф 2.6, за да бъдат илюстрирани теоретичните резултати.

2.1 Постановка на задачата

В настоящата глава модифицираме модела (1.5), като използваме функция на растеж на Beddington–DeAngelis, т.е. разглеждаме обобщение на (1.4) във вида (1.5).

След скалиране в модела на Beddington-DeAngelis (1.4) по следния начин:

$$\bar{P} := P, \bar{N} := \frac{N}{K}, \bar{a} := \frac{a}{bK}, \bar{b} := \frac{1}{bK}, \bar{c} := \frac{c}{bK}$$

и въвеждане на обобщени функции на растеж и смъртност за хищника, получаваме следния модел, като пропускаме чертите, за да не утежняваме записа:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN(1 - N) - P\mathcal{A}(N, P), \\ \frac{dP}{dt} &= P[\mathcal{B}(\mathcal{A}(N, P)) - \mathcal{D}(\mathcal{A}(N, P))], \end{aligned} \quad (2.1)$$

където

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

За функциите \mathcal{B} и \mathcal{D} правим предположения, които отразяват идеите, обуславящи модела на Terry (1.5). Някои от оригиналните допускания на Terry обаче променяме по причини, обяснени в Забележка 1 по-долу.

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

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

(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 $\theta_1 < \theta_2$ (θ_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 $\mathcal{A} \in (\theta_1, \theta_2)$.

Забележка 1. Новото условие в (B) (в сравнение с [74]) е (iii). Последното отразява идеята за праг (в термините на нашите означения, A_1), под който организмите не се възпроизвеждат, и на дадена консумация

(A_2), след която скоростта на възпроизводство не расте. Така формулираното предположение обаче не позволява някои изродени поведения на системата (2.1), водещи до структурна неустойчивост (вж. [74]). 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).

Нека отбележим, че от предположения (B)(ii) и (D)(ii) следва, че е изпълнено $\mathcal{D}(0) > \mathcal{B}(0) = 0$. Последното неравенство има ясен биологичен смисъл – ако няма храна, смъртността на хищника ще е по-голяма от неговата раждаемост.

2.2 Основни свойства на модела

Твърдение 2. *Положителният квадрант \mathbb{R}_+^2 е положително инвариантно множество за (2.1).*

Доказателство. Първото уравнение в (2.1) можем да запишем като

$$\frac{1}{N}dN = \left(r(1 - N) - \frac{aP}{b + N + cP} \right) dt.$$

Следователно

$$N(t) = N(0)e^{\int_0^t \left(r(1 - N(\tau)) - \frac{aP(\tau)}{b + N(\tau) + cP(\tau)} \right) d\tau}$$

и тогава очевидно от $N(0) > 0$ следва, че $N(t) > 0$ за всяко $t > 0$.

Аналогично може да се покаже, че $P(t)$ също е положително, ако $P(0)$ е положително.

Очевидно, ако $N(0) = 0$ ($P(0) = 0$), тогава (от единствеността на решенията) $N(t) = 0$ ($P(t) = 0$) за всяко $t > 0$. С други думи, координатните оси $\{(N, P) : N = 0, P \geq 0\}$ и $\{(N, P) : N \geq 0, P = 0\}$ са положително инвариантни за модела. \square

Твърдение 3. *Неотрицателните решения на (2.1) са равномерно ограничени отгоре.*

Доказателство. От първото уравнение в (2.1) получаваме

$$\frac{dN}{dt} \leq rN(1 - N)$$

и следователно

$$N(t) \leq \frac{1}{1 + C_0 e^{-rt}}, \quad (2.2)$$

където $C_0 = \frac{1 - N(0)}{N(0)}$. Нека отбележим, че ако $N(0) \leq 1$, тогава $N(t) \leq 1$ за всяко $t > 0$. Ако $N(0) > 1$, тогава $dN/dt < 0$ и $N(t)$ е строго монотонно намаляваща. Така, ако $N(0) > 1$, имаме $\max_{t \geq 0} N(t) = N(0)$. Вземайки предвид последното равенство и (2.2), получаваме

$$N(t) \leq \max\{1, N(0)\} =: \bar{N},$$

което доказва ограничеността на $N(t)$.

За да докажем ограничеността на $P(t)$, разглеждаме функцията $Z(t) = C N(t) + P(t)$, където C е константата, дефинирана в предположение (B) (ii). Използвайки факта, че $rN(1 - N) \leq r/4$ за всяко $N \geq 0$, получаваме последователно:

$$\begin{aligned} \frac{dZ}{dt} &= C \frac{dN}{dt} + \frac{dP}{dt} \\ &= CrN(1 - N) - CP\mathcal{A}(N, P) + P[\mathcal{B}(\mathcal{A}) - \mathcal{D}(\mathcal{A})] \\ &\leq CrN(1 - N) - CP\mathcal{A}(N, P) + CP\mathcal{A}(N, P) - D_1P \\ &= CrN(1 - N) + CD_1N - D_1(CN + P) \\ &\leq C \left(\frac{r}{4} + D_1\bar{N} \right) - D_1Z. \end{aligned}$$

От последното неравенство следва, че

$$Z(t) \leq \max \left\{ Z(0), \frac{C}{D_1} \left(\frac{r}{4} + D_1\bar{N} \right) \right\}.$$

Тъй като $N(t)$ е неотрицателно, с това ограничеността на $P(t)$ е доказана. \square

От последното, като използваме Твърдение 17 и Следствие 4 от Приложението, непосредствено се получава следното.

Следствие 1. *Съществува единствено решение на (2.1) през всяка точка $(N_0, P_0) \in \mathbb{R}_+^2$ и то е дефинирано и непрекъснато за всяко $t \geq 0$.*

2.3 Равновесни точки на модела

Първо, нека отбележим, че се интересуваме само от равновесни точки с неотрицателни координати, тъй като останалите нямат биологичен сми-

съл. Равновесните точки на (2.1) са решенията на алгебричната система

$$\begin{aligned} N \left[r(1 - N) - \frac{aP}{b + N + cP} \right] &= 0, \\ P \left[\mathcal{B} \left(\frac{aN}{b + N + cP} \right) - \mathcal{D} \left(\frac{aN}{b + N + cP} \right) \right] &= 0. \end{aligned} \quad (2.3)$$

Очевидно, ако $N = 0$ в (2.3), тогава $P = 0$, а ако $P = 0$, тогава или $N = 0$, или $N = 1$. Следователно $E_1 = (0, 0)$ и $E_2 = (1, 0)$ са винаги равновесни точки на (2.1). Ако съществува трета равновесна точка $E_3 = (N^*, P^*)$, нейните координати (N^*, P^*) трябва да са строго положителни и да удовлетворяват

$$r(1 - N) - \frac{aP}{b + N + cP} = 0, \quad (2.4)$$

$$\mathcal{B} \left(\frac{aN}{b + N + cP} \right) - \mathcal{D} \left(\frac{aN}{b + N + cP} \right) = 0. \quad (2.5)$$

Нека отбележим, че не е възможно да имаме $N = 0$ в (2.5), тъй като $\mathcal{B}(0) = \mathcal{B}(\mathcal{A}(0, P)) = 0 < D_1 \leq \mathcal{D}(0) = \mathcal{D}(\mathcal{A}(0, P))$ според предположения (B)(ii) и (D)(ii).

От (2.4) получаваме

$$P = \frac{r(1 - N)(b + N)}{a - cr(1 - N)} =: \mathcal{P}(N). \quad (2.6)$$

$\mathcal{P}(N)$ е нулевата изоклина за жертвата в модела (2.1).

Очевидно $P = \mathcal{P}(N)$ е положително точно тогава, когато N удовлетворява неравенствата

$$\max\{0, 1 - a/(rc)\} < N < 1. \quad (2.7)$$

Замествайки $P = \mathcal{P}(N)$ от (2.6) в (2.5), получаваме

$$\mathcal{B} \left(\frac{N(a - cr(1 - N))}{b + N} \right) - \mathcal{D} \left(\frac{N(a - cr(1 - N))}{b + N} \right) = 0. \quad (2.8)$$

Да означим

$$\mathcal{F}(N) := \frac{N(a - cr(1 - N))}{b + N} = \mathcal{A}(N, \mathcal{P}(N)). \quad (2.9)$$

Лема 1. *Функцията $\mathcal{F}(N)$ е строго монотонно растяща за всяко N , удовлетворяващо неравенството $N > \max\left\{0, 1 - \frac{a}{rc}\right\}$.*

Доказателство. Имаме

$$\frac{d}{dN} \mathcal{F}(N) = \frac{crN^2 + 2bcrN + b(a - cr)}{(b + N)^2}.$$

Числителят в горния израз е полином на N . Означаваме

$$\mathcal{G}(N) := crN^2 + 2bcrN + b(a - cr).$$

Параболата $\mathcal{G}(N)$ достига своя минимум в точката $N = -b < 0$. Ще разгледаме следните случаи.

Случай 1: Ако $a < cr$, т.е. $\max\{0, 1 - \frac{a}{cr}\} = 1 - \frac{a}{cr} > 0$, имаме

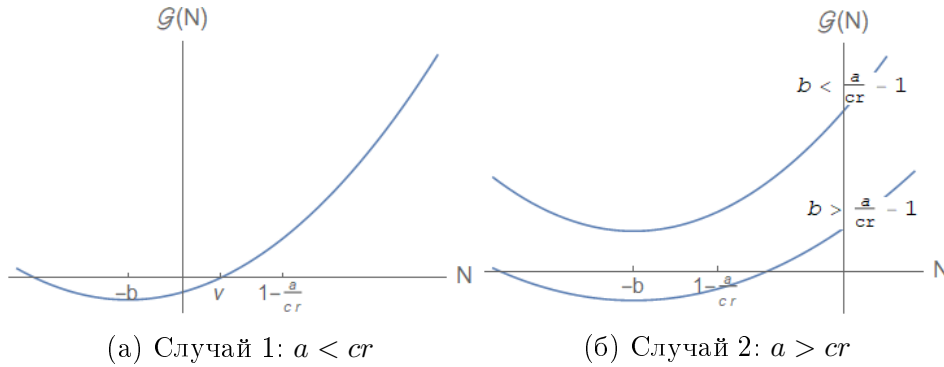
$$\mathcal{G}\left(1 - \frac{a}{cr}\right) = cr\left(1 - \frac{a}{cr}\right)\left(1 - \frac{a}{cr} + b\right) > 0.$$

Освен това, $\mathcal{G}(N) \geq 0$ за всяко $N \geq -b + \sqrt{b(b + 1 - \frac{a}{cr})} =: \nu$ и $1 - \frac{a}{cr} > \nu$. Следователно $\frac{d}{dN} \mathcal{F}(N) > 0$ за всяко $N > 1 - \frac{a}{cr} > 0$ (вж. Фиг. 2.1а).

Случай 2: Ако $a > cr$, т.е. $\max\{0, 1 - \frac{a}{cr}\} = 0$, имаме

$$\mathcal{G}(0) = b(a - cr) > 0.$$

Така, $\frac{d}{dN} \mathcal{F}(N) > 0$ за всяко $N > 0$ (вж. Фиг. 2.1б).



Фигура 2.1: Поведение на функцията $\mathcal{G}(N)$ в зависимост от стойностите на моделните параметри.

□

Съществуването и единствеността на вътрешна (с положителни координати) равновесна точка $E_3 = (N^*, P^*)$ зависи от съществуването и единствеността на решение на (2.8), удовлетворяващо (2.7). Вземайки предвид Лема 1, предположенията (B), (D) и (2.8), можем да формулираме следното твърдение.

Твърдение 4. Нека $\mathcal{F}(N)$ е дефинирано като в (2.9).

(i) Ако $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) \leq \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$, тогава моделът (2.1) няма вътрешни равновесни точки.

(ii) Ако $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) = \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$, тогава или $N = 1$ (и тогава $P = 0$), т.е. $E_2 = (1, 0)$ е единственото решение на (2.8), или съществува компактен интервал от вида $[\nu_1, 1]$, $1 > \nu_1 > \max\{0, 1 - a/(rc)\}$ такъв, че за всяко $\tilde{N} \in [\nu_1, 1]$, $(\tilde{N}, \mathcal{P}(\tilde{N}))$ е равновесна точка на (2.1) (вж. (2.6)).

(iii) Ако $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) > \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$, то съществува единствена вътрешна равновесна точка $E_3 = (N^*, P^*)$ на (2.1), където N^* е единственото решение на (2.8), удовлетворяващо (2.7), а $P^* = \mathcal{P}(N^*)$ (вж. (2.6)).

Доказателство. Комбинирайки (2.7), (2.8) и (2.9), е ясно, че вътрешната равновесна точка на (2.1) отговаря на решенията N на

$$\mathcal{B}(\mathcal{F}(N)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(N)) = 0, \quad (2.10)$$

удовлетворяващи (2.7).

(i) Ако $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) \leq \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$, тогава, вземайки предвид Лема 1 и предположения (B)(iii), (D)(iii), уравнение (2.10) няма такива решения.

(ii) Ако $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) = \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$, тогава съществуват две различни възможности. Първо, ако $\mathcal{B}(\mathcal{F}(N))$ е строго монотонно растяща (или $\mathcal{D}(\mathcal{F}(N))$ е строго монотонно намаляваща) за $N \in (1 - \varepsilon, 1]$ и всяко $\varepsilon > 0$, тогава очевидно $N = 1$ е единственото решение на (2.10), удовлетворяващо (2.7). Иначе съществува компактно множество от решения на (2.10).

(iii) Нека $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) > \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$. Вземайки предвид, че $\mathcal{B}(\mathcal{F}(0)) = \mathcal{B}(0) < \mathcal{D}(0) = \mathcal{D}(\mathcal{F}(0))$, предположения (B), (D) и Лема 1 гарантират съществуването на единствено решение на (2.10) в интервала $(\max\{0, 1 - a/(rc)\}, 1)$. \square

2.4 Локална устойчивост на решенията

Твърдение 5. Равновесната точка $E_1 = (0, 0)$ е седло за всички положителни стойности на параметрите в модела.

Доказателство. За матрицата на Якоби за системата (2.1), пресметната в $E_1 = (0, 0)$, имаме

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} r & 0 \\ 0 & -\mathcal{D}(0) \end{bmatrix}.$$

От предположение (D)(ii) следва, че точката E_1 е седло. Устойчивото ѝ многообразие е оста P . \square

Твърдение 6. Нека $\mathcal{F}(N)$ е дефинирано като в (2.9). Ако е изпълнено $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) < \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$ (т.е. не съществуват вътрешни равновесни точки), тогава $E_2 = (1, 0)$ е локално асимптотично устойчива равновесна точка. Ако е изпълнено $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) > \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$, тогава E_2 е седло.

Доказателство. Матрицата на Якоби за (2.1), пресметната в E_2 , е

$$J(E_2) = \begin{bmatrix} -r & -\frac{a}{b+1} \\ 0 & \mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(1)) \end{bmatrix}.$$

Оттук твърдението следва непосредствено. \square

Нека сега изследваме локалната устойчивост на вътрешната равновесна точка $E_3 = (N^*, P^*)$ в случая, когато съществува и е единствена, т.е. N^* е единственото решение на (2.8), удовлетворяващо (2.7), а $P^* = \mathcal{P}(N^*)$.

Да означим за простота

$$\begin{aligned} \mathcal{E}(\mathcal{A}) &= \mathcal{B}(\mathcal{A}) - \mathcal{D}(\mathcal{A}), \\ \mathcal{A}^* &= \mathcal{A}(N^*, P^*) = \mathcal{A}(N^*, \mathcal{P}(N^*)) = \mathcal{F}(N^*) \\ \mathcal{E}' &= \frac{d\mathcal{E}}{d\mathcal{A}}, \quad \mathcal{E}'(\mathcal{A}^*) = \left. \frac{d\mathcal{E}(\mathcal{A})}{d\mathcal{A}} \right|_{\mathcal{A}^*}. \end{aligned}$$

Матрицата на Якоби за (2.1), пресметната в $E_3 = (N^*, P^*)$, е

$$\begin{aligned} J(E_3) &= \begin{bmatrix} N^* \left[-r + \frac{aP^*}{(b + N^* + cP^*)^2} \right] & -\frac{aN^*(b + N^*)}{(b + N^* + cP^*)^2} \\ P^* \left. \frac{\partial \mathcal{E}(\mathcal{A}(N, P))}{\partial N} \right|_{(N^*, P^*)} & P^* \left. \frac{\partial \mathcal{E}(\mathcal{A}(N, P))}{\partial P} \right|_{(N^*, P^*)} \end{bmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} N^* \left[-r + \frac{aP^*}{(b + N^* + cP^*)^2} \right] & -\frac{aN^*(b + N^*)}{(b + N^* + cP^*)^2} \\ \mathcal{E}'(\mathcal{A}^*) \frac{aP^*(b + cP^*)}{(b + N^* + cP^*)^2} & -\mathcal{E}'(\mathcal{A}^*) \frac{acN^*P^*}{(b + N^* + cP^*)^2} \end{bmatrix}. \end{aligned}$$

Нека означим

$$\Delta^* := \det J(E_3).$$

Първо ще докажем една лема, необходима за изучаването на устойчивостта на вътрешната равновесна точка.

Лема 2. Ако $\mathcal{E}(\mathcal{F}(1)) > 0$ (или, което е същото, $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) > \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$) и $\mathcal{E}'(\mathcal{A}^*) > 0$, тогава е в сила $\Delta^* > 0$.

Доказателство. Лесно се проверява, че

$$\Delta^* = aN^*P^*\mathcal{E}'(\mathcal{A}^*)M^*,$$

където

$$\begin{aligned} M^* &:= \left[r - \frac{aP^*}{(b + N^* + cP^*)^2} \right] \frac{cN^*}{(b + N^* + cP^*)^2} + \frac{a(b + N^*)(b + cP^*)}{(b + N^* + cP^*)^4} \\ &= \frac{1}{(b + N^* + cP^*)^3} [rcN^*(b + N^* + cP^*) + ab] > 0. \end{aligned}$$

Тъй като $\mathcal{E}'(\mathcal{A}^*) > 0$, то следва, че $\Delta^* > 0$. \square

Според предположения (B) и (D), $\mathcal{E}'(\mathcal{A}) \geq 0$ винаги е изпълнено. В частност $\mathcal{E}'(\mathcal{A}^*) = \mathcal{B}'(\mathcal{A}^*) - \mathcal{D}'(\mathcal{A}^*) > 0$, ако поне една от стойностите $\mathcal{B}'(\mathcal{A}^*)$, $\mathcal{D}'(\mathcal{A}^*)$ е различна от нула. Такъв е например случаят, когато \mathcal{A}^* принадлежи на интервала (A_1, A_2) . Нека отбележим и еквивалентността на следните две неравенства:

$$\mathcal{E}'(\mathcal{A}^*) > 0, \quad \left. \frac{d}{dN} \mathcal{E}(\mathcal{F}(N)) \right|_{N=N^*} > 0. \quad (2.11)$$

Да означим с τ^* следата на $J(E_3)$, т.е.

$$\tau^* = N^* \left[-r + \frac{aP^*}{(b + N^* + cP^*)^2} - \frac{acP^*\mathcal{E}'(\mathcal{A}^*)}{(b + N^* + cP^*)^2} \right]. \quad (2.12)$$

Твърдение 7. Нека $E_3 = (N^*, P^*)$ е единствената равновесна точка на модела (2.1), удовлетворяваща (2.11). Ако $\tau^* > 0$, равновесната точка E_3 е неустойчива. Ако $\tau^* < 0$, тогава E_3 е локално устойчива равновесна точка. Ако $\tau^* = 0$, то равновесната точка E_3 не е хиперболична.

Координатите на вътрешната равновесна точка $E_3 = (N^*, P^*)$, а следователно и следата τ^* , не могат да се намерят в явен вид, изразени чрез параметрите на модела (2.1). По-долу ще конкретизираме Твърдение 7, като първо докажем следната лема.

Лема 3. Даден е квадратният тричлен

$$\psi(\xi) = \xi^2 - 2 \left(1 - \frac{a}{cr} \right) \xi + 1 - \frac{a}{cr} + \frac{ab}{cr}, \quad (2.13)$$

където a, b, c и r са положителни константи, а

$$\max \left\{ 0, 1 - \frac{a}{cr} \right\} < \xi < 1.$$

Тогава

(а) $\psi(\xi) < 0$, ако са изпълнени неравенствата $\frac{a}{cr} > 1, 0 < b < 1 - \frac{cr}{a}$

и $0 < \xi < 1 - \frac{a}{cr} + \sqrt{\frac{a}{cr} \left(\frac{a}{cr} - 1 - b \right)}$;

(б) $\psi(\xi) > 0$, ако са изпълнени неравенствата в един от следните три случая:

(b1) $\frac{a}{cr} > 1, 0 < b < 1 - \frac{cr}{a}$ и $1 > \xi > 1 - \frac{a}{cr} + \sqrt{\frac{a}{cr} \left(\frac{a}{cr} - 1 - b \right)}$,

(b2) $\frac{a}{cr} > 1, 1 - \frac{cr}{a} < b \leq \frac{a}{cr} - 1$,

(b3) $b > \frac{a}{cr} - 1$;

(в) $\psi(\xi) = 0$, ако са изпълнени неравенствата $\frac{a}{cr} > 1, 0 < b < 1 - \frac{cr}{a}$

и $\xi = 1 - \frac{a}{cr} + \sqrt{\frac{a}{cr} \left(\frac{a}{cr} - 1 - b \right)}$.

Доказателство. Дискриминантата Δ на квадратния тричлен (2.13) е равна на

$$\Delta = \frac{a}{cr} \left(\frac{a}{cr} - 1 - b \right).$$

Имаме следните възможности за знака на Δ :

$$\Delta \begin{cases} \geq 0 & \Leftrightarrow b \leq \frac{a}{cr} - 1, \\ < 0 & \Leftrightarrow b > \frac{a}{cr} - 1. \end{cases}$$

Очевидно неравенството $\Delta \geq 0$ е възможно точно тогава, когато $\frac{a}{cr} > 1$, тъй като $b > 0$; неравенството $b > \frac{a}{cr} - 1$ е допустимо независимо от знака на израза $\frac{a}{cr} - 1$.

Случай 1. $\Delta < 0$, т. е. $b > \frac{a}{cr} - 1$.

Квадратното уравнение $\psi(\xi) = 0$ няма реални корени, което доказва случай (b3) от формулировката на Лема 3.

Случай 2. $\Delta > 0$, т. е. $b < \frac{a}{cr} - 1$ и $\frac{a}{cr} > 1$.

В този случай квадратното уравнение има два реални корена. Ако свободният член $1 - \frac{a}{cr} + \frac{ab}{cr}$ на (2.13) е отрицателен, т. е. $b < 1 - \frac{cr}{a}$, то

$\psi(\xi) = 0$ има един отрицателен и един положителен корен; да означим с ξ_1 положителния корен на квадратното уравнение,

$$\xi_1 = 1 - \frac{a}{cr} + \sqrt{\frac{a}{cr} \left(\frac{a}{cr} - 1 - b \right)}.$$

Лесно се вижда, че $\xi_1 < 1$. Ясно е, че в този случай имаме

$$\psi(\xi) \begin{cases} > 0 & \text{за всяко } \xi > \xi_1, \\ < 0 & \text{за всяко } 0 < \xi < \xi_1, \\ = 0 & \text{за } 0 < \xi = \xi_1. \end{cases}$$

С това последователно доказахме случаите (b1), (a) и (c) от формулировката на Лема 3.

В случая, когато свободният член $1 - \frac{a}{cr} + \frac{ab}{cr}$ на (2.13) е положителен, т. е. $b > 1 - \frac{cr}{a}$, то $\psi(\xi) = 0$ има два отрицателни корена и $\psi(\xi) > 0$ всяко $\xi > 0$, с което е доказан случай (b2).

Случай 3. $\Delta = 0$, т. е. $b = \frac{a}{cr} - 1$ и $\frac{a}{cr} > 1$.

Имаме $\psi(\xi) = \left(\xi - \left(1 - \frac{a}{cr} \right) \right)^2$ и очевидно $1 - \frac{a}{cr} < 0$ е двойна нула на квадратната функция. Ясно е, че $\psi(\xi) > 0$ за всяко $\xi > 0$, което изчерпва случай (b2).

С това доказателството на Лема 3 е завършено. \square

От $\mathcal{A}^* = \mathcal{F}(N^*)$, използвайки (2.6) и (2.12), непосредствено се получава, че следата τ^* на матрицата $J(E_3)$ може да се представи в следния вид:

$$\begin{aligned} \tau^* &= rN^* \left(-1 + \frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))}{a(b + N^*)} (1 - c\mathcal{E}'(\mathcal{A}^*)) \right) \\ &= rN^* \left(-1 + \frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))}{a(b + N^*)} (1 - c\mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*))) \right) \end{aligned} \quad (2.14)$$

Като уточнение на Твърдение 7 формулираме следното

Твърдение 8. Нека функцията $\psi(\xi)$ е дефинирана както в Лема 3. Равновесната точка $E_3 = (N^*, P^*)$ е:

(а) локално асимптотично неустойчива, ако $\psi(N^*) < 0$ и

$$\mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) < \frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))};$$

(б) локално асимптотично устойчива, ако $\psi(N^*) \geq 0$ или $\psi(N^*) < 0$ и

$$\mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) > \frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))};$$

(в) равновесната точка E_3 не е хиперболична, ако $\psi(N^*) < 0$ и

$$\mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) = \frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))}.$$

Доказателство. Случай (а). От представянето (2.14) непосредствено получаваме

$$\tau^* > 0 \iff \mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) < \frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))}. \quad (2.15)$$

Тъй като $\mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) > 0$, неравенството в дясната страна на (2.15) е възможно само ако е изпълнено

$$\frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))} > 0;$$

последното неравенство е еквивалентно с

$$(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*) > 0$$

или с

$$N^{*2} - 2\left(1 - \frac{a}{cr}\right)N^* + \left(1 - \frac{a}{cr} + \frac{ab}{cr}\right) < 0,$$

което в означенията на Лема 3(а) е еквивалентно с $\psi(N^*) < 0$. В този случай E_3 е неустойчива равновесна точка.

Случай (б). Използвайки (2.14) имаме

$$\tau^* < 0 \iff \mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) > \frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))}. \quad (2.16)$$

Тъй като $\mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) > 0$, имаме две възможности:

(б1) дясната страна на дясното неравенство в (2.16) е неположителна, т. е.

$$\frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))} \leq 0; \quad (2.17)$$

тогава дясното неравенство в (2.16) винаги е изпълнено и следователно τ^* е отрицателно, т. е. вътрешната равновесна точка E_3 е локално асимптотично устойчива. Неравенство (2.17) е еквивалентно с

$$(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*) \leq 0$$

или с

$$N^{*2} - 2\left(1 - \frac{a}{cr}\right)N^* + \left(1 - \frac{a}{cr} + \frac{ab}{cr}\right) \geq 0.$$

В термините на Лема 3(b) и (c) в този случай трябва да е изпълнено $\psi(N^*) \geq 0$.

(б2) дясната страна на дясното неравенство в (2.16) е положителна, т. е.

$$\frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))} > 0;$$

последното неравенство е еквивалентно с

$$(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*) > 0$$

или с

$$N^{*2} - 2\left(1 - \frac{a}{cr}\right)N^* + \left(1 - \frac{a}{cr} + \frac{ab}{cr}\right) < 0.$$

В означенията на Лема 3(a) трябва да е изпълнено $\psi(N^*) < 0$. Отново имаме локална асимптотична устойчивост на равновесната точка E_3 .

Случай (в). От представянето (2.14) имаме

$$\tau^* = 0 \iff \mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) = \frac{(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*)}{c(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*))}. \quad (2.18)$$

Тъй като $\mathcal{E}'(\mathcal{F}(N^*)) > 0$, дясното равенство в (2.18) е възможно само тогава, когато дясната му страна е строго положителна, което е еквивалентно с

$$(1 - N^*)(a - cr(1 - N^*)) - a(b + N^*) > 0$$

или с

$$N^{*2} - 2\left(1 - \frac{a}{cr}\right)N^* + \left(1 + \frac{a(b-1)}{cr}\right) < 0.$$

В означенията на Лема 3(a) трябва да е изпълнено $\psi(N^*) < 0$. С това Твърдение 8 е доказано. \square

Неравенството $\Delta^* > 0$ заедно с $\tau^* = 0$ означава, че $J(E_3)$ има двойка чисто имагинерни комплексно спрегнати собствени стойности. Налице е необходимото условие за възникване на бифуркация на Хопф в равновесната точка E_3 и появата на граничен цикъл. По-долу в Теорема 5 ще докажем съществуване на периодични орбити при $\tau^* > 0$ в резултат от изменение на устойчивостта на равновесната точка $E_3 = (N^*, P^*)$ чрез бифуркация на Хопф.

За удобство ще обобщим в следващата Забележка резултатите от настоящия параграф.

Забележка 2. В зависимост от стойностите на параметрите са налице следните възможности за модела (2.1):

- съществуват само двете гранични равновесни точки – $E_1 = (0, 0)$ (седло) и $E_2 = (1, 0)$ (асимптотично устойчива);
- съществуват двете гранични равновесни точки – $E_1 = (0, 0)$ и $E_2 = (1, 0)$, които са седла, както и вътрешната равновесна точка $E_3 = (N^*, P^*)$, като последната е локално асимптотично устойчива;
- съществуват двете гранични равновесни точки – $E_1 = (0, 0)$ и $E_2 = (1, 0)$, които са седла, както и вътрешната равновесна точка $E_3 = (N^*, P^*)$, като последната е неустойчива.

2.5 Глобално поведение на решенията

Теорема 4. Ако $\mathcal{E}(\mathcal{F}(1)) < 0$ (или, еквивалентно, $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) < \mathcal{D}(\mathcal{F}(1))$), тогава $E_2 = (1, 0)$ е глобално асимптотично устойчива равновесна точка на (2.1).

Доказателство. От първото уравнение в (2.1) веднага се вижда, че за всяко $\varepsilon > 0$ съществува $T = T(\varepsilon)$ такова, че $N(t) < 1 + \varepsilon$ за всяко $t > T$. Следователно, вземайки предвид предположенията (B) и (D), са в сила следните неравенства за $t > T$:

$$\mathcal{B}\left(\frac{aN(t)}{b + N(t) + cP(t)}\right) \leq \mathcal{B}\left(\frac{aN(t)}{b + N(t)}\right) \leq \mathcal{B}\left(\frac{a(1 + \varepsilon)}{b + 1 + \varepsilon}\right) \leq \mathcal{B}(\mathcal{F}(1 + \varepsilon)).$$

По подобен начин може да бъде показано, че за $t > T$ е изпълнено и

$$\mathcal{D}\left(\frac{aN(t)}{b + N(t) + cP(t)}\right) \geq \mathcal{D}(\mathcal{F}(1 + \varepsilon)).$$

От неравенството $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(1)) < 0$ и от непрекъснатостта на $\mathcal{B}(\mathcal{F})$ и $\mathcal{D}(\mathcal{F})$ следва, че съществува $\varepsilon_0 > 0$ такава, че е изпълнено $\mathcal{B}(\mathcal{F}(1 + \varepsilon_0)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(1 + \varepsilon_0)) < 0$ и следователно

$$\begin{aligned} & \mathcal{B}\left(\frac{aN(t)}{b + N(t) + cP(t)}\right) - \mathcal{D}\left(\frac{aN(t)}{b + N(t) + cP(t)}\right) \\ & \leq \mathcal{B}(\mathcal{F}(1 + \varepsilon_0)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(1 + \varepsilon_0)) < 0, \quad \forall t > T(\varepsilon_0). \end{aligned}$$

Сега от второто уравнение в (2.1) следва, че $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 0$.

Използвайки теорията на асимптотичните автономни динамични системи (вж. [75] и Приложение F в [69]), последното уравнение означава, че решенията на (2.1) са сходящи или към $E_1 = (0, 0)$, или към $E_2 = (1, 0)$, тъй като няма вътрешни равновесни точки и следователно няма гранични цикли на (2.1). Освен това, равновесната точка E_1 е седло (вж. Твърдение 5), чието устойчиво многообразие е оста P и следователно решенията са сходящи към E_2 . \square

Теорема 5. *Нека $E_3 = (N^*, P^*)$ е единствената вътрешна равновесна точка на модела, такава че N^* удовлетворява (2.11) и нека τ^* е дефинирано с (2.12). Ако е изпълнено $\tau^* > 0$, тогава ω -граничното множество на всяка траектория на (2.1) е периодична орбита.*

Доказателство. Ще използваме Теоремата на Poincaré–Bendixson и лемата на Butler–McGehee (вж. Приложението), за да получим искания резултат. Първо, нека отбележим, че ω -граничното множество на нито една траектория не може да съдържа само една точка, тъй като системата няма локално устойчиви равновесия (вж. Забележка 2).

Нека сега допуснем, че $E_1 = (0, 0)$ е в ω -граничното множество на някоя орбита γ . Тогава от Лемата на Butler–McGehee следва, че ω -граничното множество има непразно и нетривиално сечение с устойчивото многообразие на E_1 , т.е. с $S = \{(N, P) : N = 0, P \geq 0\}$. Тъй като ω -граничното множество е инвариантно по отношение на траекториите на системата, следва, че то съдържа цялото множество S , но това противоречи на факта, че ω -граничното множество е ограничено (Твърдение 21 от Приложението). Следователно E_1 не може да бъде в ω -граничното множество на нито една траектория.

Сега ще докажем същото за равновесната точка $E_2 = (1, 0)$. Аналогично, ако допуснем, че E_2 е в ω -граничното множество на някоя траектория, използвайки факта, че ω -граничното множество е затворено, то трябва да съдържа едно от следните две множества:

$$S_1 = \{(N, P) : N > 1, P = 0\} \text{ или } S_2 = \{(N, P) : 0 \leq N < 1, P = 0\}.$$

Първото обаче е неограничено, а второто съдържа точката E_1 , която не може да бъде в ω -граничното множество на нито една траектория. Така доказахме, че E_2 също не може да принадлежи на ω -граничното множество на никоя траектория. Както вече отбелязахме, ω -граничното множество не може да съдържа само точката E_3 и следователно единствената останала възможност е ω -граничното множество на всяка траектория да е периодична орбита. \square

Теорема 6. Нека $E_3 = (N^*, P^*)$ е единствената вътрешна равновесна точка на модела, такава че N^* удовлетворява (2.11). Ако $b > \frac{a}{rc}$, тогава всяко решение $(N(t), P(t))$ на (2.1) с $N(0) > 0$, $P(0) > 0$ клони към E_3 .

Доказателство. Вземайки предвид, че $b > \frac{a}{rc}$, от доказателството на Твърдение 8, случай (б1), както и от Лема 3 (б3) следва, че $\tau^* < 0$. Следователно E_3 е локално асимптотично устойчива равновесна точка. За да изключим наличието на нетривиални периодични орбити около E_3 , ще използваме критерия на Dulac. Да означим за удобство векторното поле, дефинирано от (2.1), с $G(N, P) = (G_1(N, P), G_2(N, P))$, т.е.

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN(1-N) - P\mathcal{A}(N, P) \equiv G_1(N, P), \\ \frac{dP}{dt} &= P\mathcal{E}(\mathcal{A}(N, P)) \equiv G_2(N, P).\end{aligned}$$

Дивергенцията на векторното поле, $\operatorname{div} \left(\frac{1}{NP} G(N, P) \right)$, може да бъде представена във вида

$$\begin{aligned}\operatorname{div} \left(\frac{1}{NP} G(N, P) \right) &= \frac{\partial}{\partial N} \left(\frac{1}{NP} G_1(N, P) \right) + \frac{\partial}{\partial P} \left(\frac{1}{NP} G_2(N, P) \right) \\ &= \frac{\partial}{\partial N} \left[\frac{1}{P} r(1-N) - \frac{a}{b+N+cP} \right] + \frac{\partial}{\partial P} \left[\frac{1}{N} \mathcal{E} \left(\frac{aN}{b+N+cP} \right) \right] \\ &= -\frac{r}{P} + \frac{a}{(b+N+cP)^2} - \frac{ac\mathcal{E}'(\mathcal{A})}{(b+N+cP)^2} \\ &= \frac{1}{P} \left[-r + \frac{aP}{b+N+cP} \cdot \frac{1}{b+N+cP} \right] - \frac{ac\mathcal{E}'(\mathcal{A})}{(b+N+cP)^2} \\ &= \frac{1}{P} \left[-r + \frac{cP}{b+N+cP} \cdot \frac{b}{b+N+cP} \cdot \frac{a}{bc} \right] - \frac{ac\mathcal{E}'(\mathcal{A})}{(b+N+cP)^2} \\ &< \frac{1}{P} \left(-r + \frac{a}{bc} \right) - \frac{ac\mathcal{E}'(\mathcal{A})}{(b+N+cP)^2}.\end{aligned}$$

Последното неравенство е получено с помощта на очевидните неравенства

$$\frac{cP}{b + N + cP} < 1 \text{ и } \frac{b}{b + N^* + cP^*} < 1 \quad \forall N > 0, P > 0.$$

Тъй като $\mathcal{E}'(\mathcal{A}) \geq 0$ винаги е изпълнено, от предположението $b > \frac{a}{rc}$ следва

$$\operatorname{div} \left(\frac{1}{NP} G(N, P) \right) < 0, \quad \forall (N, P) > 0,$$

с което доказателството е завършено. \square

Забележка 3. Доказателството на Теорема 6 е валидно и при по-слабите предположения за \mathcal{B} и \mathcal{D} , направени в [74]. Нека също отбележим, че Теорема 4 и 5 могат да бъдат приложени и към модела (1.5) тъй като доказателствата им остават в сила при предположенията за \mathcal{B} и \mathcal{D} , направени в [74].

Остава отворен въпросът за глобалната устойчивост на E_3 в останалите случаи, когато E_3 е локално асимптотично устойчива (вж. Твърдение 8).

2.6 Числени симулации

В този раздел ще представим резултати от числени експерименти, с които ще илюстрираме поведението на решенията. За конкретния вид на $\mathcal{B}(\mathcal{A})$ и $\mathcal{D}(\mathcal{A})$ в числените експерименти ще следваме [74]. Дефинираме

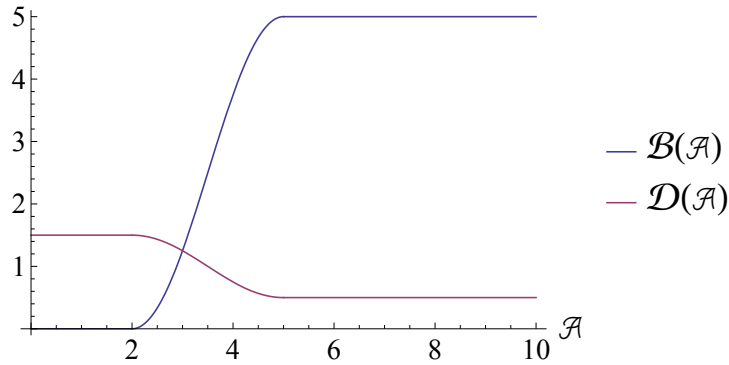
$$\mathcal{B}(\mathcal{A}) = \begin{cases} 0, & 0 \leq \mathcal{A} \leq A_1, \\ \beta \cos^2 \left[\frac{\pi}{2} \left(1 + \frac{\mathcal{A} - A_1}{A_2 - A_1} \right) \right], & A_1 \leq \mathcal{A} \leq A_2, \\ \beta, & \mathcal{A} \geq A_2 \end{cases}$$

и

$$\mathcal{D}(\mathcal{A}) = \begin{cases} D_2, & 0 \leq \mathcal{A} \leq \theta_1, \\ D_1 + (D_2 - D_1) \cos^2 \left[\frac{\pi}{2} \cdot \frac{\mathcal{A} - \theta_1}{\theta_2 - \theta_1} \right], & \theta_1 \leq \mathcal{A} \leq \theta_2, \\ D_1, & \mathcal{A} \geq \theta_2, \end{cases}$$

където всички параметри са положителни и, освен това, $A_1 < A_2$, $\theta_1 < \theta_2$ и $D_1 < D_2$.

Както е отбелязано в [74], тези функции са построени така, че да отразяват няколко съществени идеи (Фиг. 2.2). $\mathcal{B}(\mathcal{A})$ е нула за всички



Фигура 2.2: Функции на растеж и смъртност на хищника

достатъчно малки стойности на \mathcal{A} , което отразява идеята, че е необходимо определено минимално количество енергия, за да може хищникът да се възпроизвежда. Освен това, ако специфичната функция на растеж има достатъчно голяма стойност, възпроизводството достига дадено равновесно състояние ($\mathcal{B}(\mathcal{A})$ е константа).

Подобно, функцията на смъртността $\mathcal{D}(\mathcal{A})$ представя идеята, че за хищника ще съществува най-голям риск от смърт, ако храната е малко или въобще липсва. Също така има някакво минимално ниво на смъртност, което се достига тогава, когато консумацията достигне определен праг.

В числените експерименти са използвани следните стойности на параметрите, участващи във функциите на растеж и смъртност:

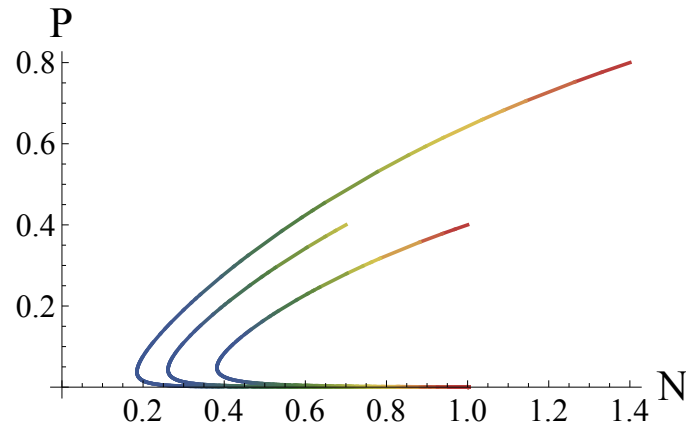
$$\beta = 5, \quad A_1 = \theta_1 = 2, \quad A_2 = \theta_2 = 5, \quad D_1 = 0.5, \quad D_2 = 1.5. \quad (2.19)$$

За численото решаване на системата (2.1) е използвана вградената функция $NDSolve$ в системата за компютърна алгебра Wolfram Mathematica.

Пример 1. Първо ще разгледаме случая, когато $E_2 = (1, 0)$ е глобално асимптотично устойчива равновесна точка. Избираме следните стойности на параметрите в модела: $a = 2$, $b = 0.1$, $c = 0.3$ и $r = 0.5$. В този случай имаме $\mathcal{E}(\mathcal{F}(1)) = -1.445 < 0$ и условието на Теорема 4 е изпълнено. Действително числените експерименти показват, че траекториите клонят към E_2 (Фиг. 2.3).

Този пример отговаря на случая, когато средната скорост на възпроизводство на хищника, $\mathcal{B}(\mathcal{A}(N, P))$, е по-малка от неговата смъртност $\mathcal{D}(\mathcal{A}(N, P))$, което води до загиването на популацията на хищника.

В следващите няколко примера ще илюстрираме случая, когато моде-



Фигура 2.3: Пример 1. Траектории на (2.1) с три различни начални условия; E_2 е глобално асимптотично устойчива равновесна точка

лът има единствена вътрешна равновесна точка $E_3 = (N^*, P^*)$. На практика това отговаря на оцеляването и на двете популации, което представлява най-голям интерес от биологична гледна точка. Вътрешната равновесна точка E_3 съществува, когато разликата $\mathcal{E}(\mathcal{A}) = \mathcal{B}(\mathcal{A}) - \mathcal{D}(\mathcal{A})$ е строго монотонно растяща поне за някакви стойности на специфичната скорост на растеж на хищника $\mathcal{A} \in (A_1, A_2)$ и притежава единствена нула $\mathcal{A}^* = \mathcal{A}(N^*, P^*) \in (A_1, A_2)$. Устойчивостта на E_3 зависи от конкретните стойности на параметрите в модела и стойностите на главните инварианти на матрицата на Якоби $J(E_3)$ – следата τ^* и детерминантата Δ^* .

При стойности на параметрите (2.19), имаме $\mathcal{E}'(\mathcal{A}) > 0$ за всяко $\mathcal{A} \in (A_1, A_2)$. Можем да намерим точки N_1 и N_2 , $0 < N_1 < N_2$ такива, че

$$\mathcal{F}(N_1) = \mathcal{A}(N_1, \mathcal{P}(N_1)) = A_1,$$

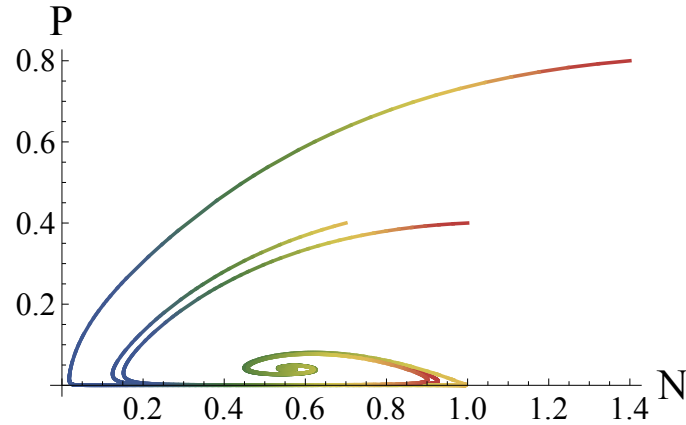
$$\mathcal{F}(N_2) = \mathcal{A}(N_2, \mathcal{P}(N_2)) = A_2,$$

$$\frac{d}{dN} \mathcal{E}(\mathcal{F}(N)) = \frac{d}{dN} (\mathcal{B}(\mathcal{F}(N)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(N))) > 0 \text{ за } N \in (N_1, N_2).$$

Тогава условието (2.11) е еквивалентно на $N^* \in (N_1, N_2)$.

Пример 2. Избирайки следните стойности на параметрите в (2.1) – $a = 3.6$, $b = 0.1$, $c = 0.3$ и $r = 0.5$ – илюстрираме случая, когато системата има локално асимптотично устойчива вътрешна равновесна точка. Действително, в този случай $\mathcal{E}(\mathcal{F}(1)) = 0.7927 > 0$ и съществува $(N^*, P^*) = (0.562, 0.041)$. Освен това $N_1 = 0.136$, $N_2 = 10.64$ и очевидно $N^* \in (N_1, N_2)$. Имаме също $\tau^* \approx -0.247 < 0$, следователно E_3 е локално

асимптотично устойчива. В този случай Теорема 6 не е в сила, тъй като $a/(rc) = 24 > b$. Числените симулации показват, че въпреки това E_3 вероятно е глобално асимптотично устойчива (вж. Фиг. 2.4).



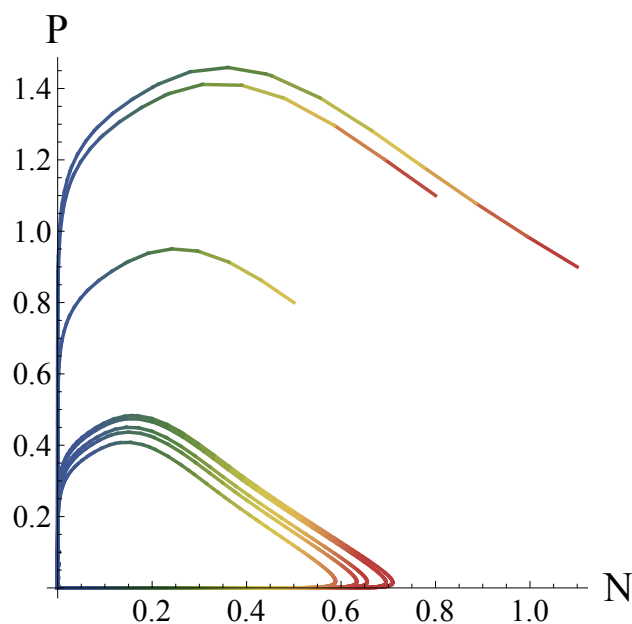
Фигура 2.4: Пример 2. Траектории на (2.1) с три различни начални условия; E_3 е локално асимптотично устойчива равновесна точка.

Пример 3. Сега ще илюстрираме случая, когато моделът има периодични решения. За стойности на параметрите избираме $a = 7.6$, $b = 0.1$, $c = 0.3$ и $r = 0.5$. Имаме $\mathcal{E}(\mathcal{F}(1)) = 0.254 > 0$, т.е. положителното равновесие е $(N^*, P^*) = (0.067, 0.0105)$ с $\tau^* = 0.000203 > 0$. Както можем да видим от Фиг. 2.5, числените симулации показват, че граничният цикъл е единствен и глобално устойчив.

Пример 4. Следните стойности на параметрите: $a = 12.6$, $b = 1.1$, $c = 0.1$ и $r = 125$, удовлетворяват условията на Теорема 6 и илюстрират случая, когато системата (2.1) има глобално асимптотично устойчива вътрешна равновесна точка $(N^*, P^*) = (0.6427, 9.5677)$. В този случай $\tau^* = -69.71 < 0$, $N_1 = 0.5023$, $N_2 = 0.8877$ и очевидно $N^* \in (N_1, N_2)$ (вж. Фиг. 2.6).

2.7 Заключение

В настоящата глава, мотивирани от резултатите, представени в статията [74], е изследвана система от тип хищник-жертва с обобщени функции на растеж и смъртност при хищника и специфична функция на растеж на Beddington-DeAngelis. За последната е известно, че в много случаи дава по-добри резултати при описването на експериментални данни, а при

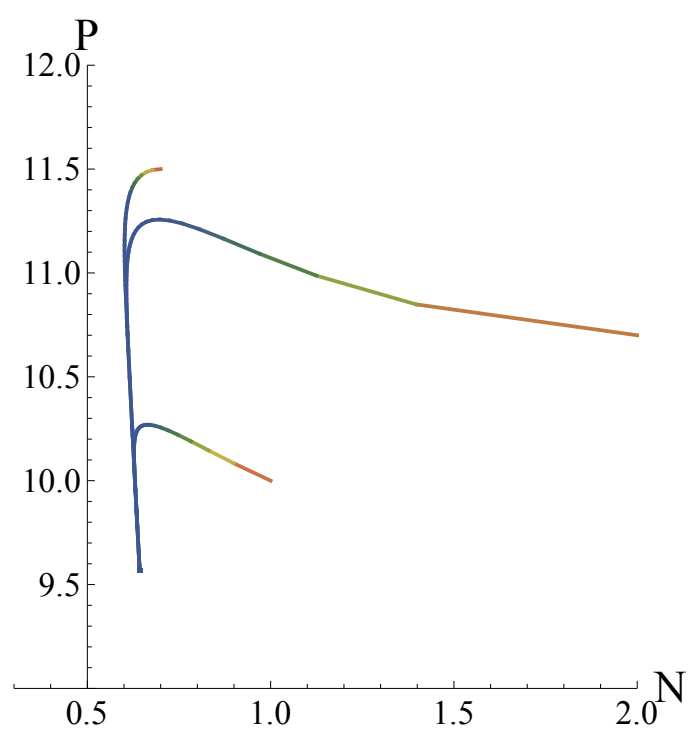


Фигура 2.5: Пример 3. Траектории на (2.1) за три различни начални условия; периодични решения

определени условия решава “paradox of enrichment”. Изследвайки решенията на модела, е показано, че те имат поведение, типично за модели от тип хищник-жертва – възможната асимптотика отговаря на изчезване на популацията-хищник или оцеляване на двете популации чрез периодични осцилации или устойчиво равновесие на системата.

При изследването са използвани някои идеи, различни от тези, предложени в статията [74]. Изведено е също така достатъчно условие за глобална устойчивост на вътрешната равновесна точка – резултат, който може да бъде приложен и за оригиналния модел (1.5) като частен случай. Числените експерименти използват примера от [74], за да илюстрират теоретичните резултати.

Резултатите от тази глава са публикувани в [42].



Фигура 2.6: Пример 4. Траектории на (2.1) при три различни начални условия; E_3 е глобално асимптотично устойчива равновесна точка

Глава 3

Качествени ефекти върху динамиката на система от тип хищник-жертва при използването на нелинейни функции на растеж и смъртност при хищника

Вземайки предвид резултатите от предишната глава, възниква естественият въпрос дали въвеждането на нелинейни функции на растеж и смъртност винаги запазва динамиката на моделната система или в някои случаи може да доведе до наличието на по-богата динамика и качествено ново поведение на системата в зависимост от параметрите в модела. В настоящата глава ще покажем, че последното действително е в сила.

Основните цели, които си поставяме тук, са следните:

1. да се сравнят възможните качествени поведения на решенията на конкретен модел с линейни функции на растеж и смъртност с аналогичен модел с обобщени функции;
2. да се покаже, че въвеждането на нелинейни функции на растеж и смъртност за хищника може да доведе до по-богата динамика на системата и следователно моделът би могъл да описва по-сложно поведение на дадена екологична система;
3. на базата на класически методи от теорията на нелинейните динамични системи напълно да се характеризира динамиката на систе-

ма, описваща защитно поведение на жертвата, с обобщени функции на растеж и смъртност на хищника в зависимост от параметрите в модела.

Структурата на главата е, както следва. В параграф 3.1 формулираме два модела от тип хищник-жертва, описващи защитно поведение на жертвата – с линейни и с обобщени функции на растеж и смъртност при хищника. В параграф 3.2 изследваме динамиката на модела с обобщени функции – общи свойства на модела (положителност и ограниченост, съществуване и единственост на решенията), условия за съществуване на равновесни точки, локални и глобални асимптотични свойства на решенията. В края на 3.2 представяме числени примери, илюстриращи теоретичните резултати и демонстриращи как те лесно могат да бъдат разширени. Сравнение между динамиката при двата модела и дискусия за биологичната интерпретация на наблюдаваните разлики са представени в параграф 3.3.

3.1 Постановка на задачата

Подобно на предходната глава ще разгледаме модел с линейни (по отношение на специфичната функция на растеж) функции на раждаемост и смъртност при хищника и ще изследваме ефектите от обобщаването им с обобщени функции. Известно е, че моделите с немонотонни специфични функции на растеж (например Holling тип IV) се характеризират с по-богата динамика (вж. увода, както и [21, 37, 65, 81] и цитираната там литература). Вземайки предвид това, нашите изследвания се базират на известен модел, описващ защитно поведение на жертвата, предложен през 2015 година от Tang и Xiao [73], който има подобна динамика:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \mathcal{F}(N)P, \\ \frac{dP}{dt} &= [\chi \mathcal{F}(N) - d - \eta N]P,\end{aligned}\tag{3.1}$$

където $\mathcal{F}(N) = aN/(b + N^2)$, а положителният параметър η отразява степента на защитно поведение на жертвата.

Ще сравним динамиката на (3.1) с модел, включващ обобщени функции на растеж и смъртност за хищника. За тази цел, за удобство, първо ще коментираме накратко възможните качествено различни поведения на решенията на (3.1). В [73] е показано, че са налице следните възможности:

- Съществуват две равновесия – $E_0 = (0, 0)$ (седло) и $E_K = (K, 0)$ (глобално устойчиво);
- Съществуват три равновесия – $E_0 = (0, 0)$ и $E_K = (K, 0)$ (седла) и една вътрешна равновесна точка $E_1 = (x_1, y_1)$, която може да бъде устойчива или неустойчива (във втория случай съществува граничен цикъл);
- Съществуват четири равновесия – $E_0 = (0, 0)$ (седло) и $E_K = (K, 0)$ (устойчива) и две вътрешни равновесни точки – $E_1 = (x_1, y_1)$, която може да бъде устойчива или неустойчива (във втория случай съществува граничен цикъл) и $E_2 = (x_2, y_2)$, която е седло. Съществуват два басейна на привличане. В зависимост от началните условия, дадена траектория може да клони към E_K или към E_1 /към граничен цикъл, ако E_1 е устойчива/неустойчива.

Повече детайли, включително условия за параметрите, определящи всеки от случаите, могат да бъдат намерени в [73].

Ще сравним динамиката на (3.1) с модел, включващ обобщени функции на растеж и смъртност за хищника. С цел опростяване на математическия анализ, ще разглеждаме специфична функция на растеж на Holling, тип II. Така, моделът, който ще изследваме, има вида

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \mathcal{F}(N)P, \\ \frac{dP}{dt} &= [\mathcal{B}(\mathcal{F}(N)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(N)) - \eta N]P, \end{aligned} \quad (3.2)$$

където $\mathcal{F}(N) = aN/(b + N)$ е функцията на Holling от тип II, а $\mathcal{B}(\mathcal{F})$ и $\mathcal{D}(\mathcal{F})$ удовлетворяват следните условия.

(B) **Условия за \mathcal{B} :**

- $\mathcal{B} = \mathcal{B}(\mathcal{F}) = \mathcal{B}(\mathcal{F}(N))$ е непрекъснато диференцируема по отношение на $\mathcal{F} \geq 0$ и $N \geq 0$;
- $\mathcal{B}(0) = 0$ и $0 \leq \mathcal{B}(\mathcal{F}) \leq C \mathcal{F}$ за някоя константа $C > 0$;
- 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 $\mathcal{F} \in (A_1, A_2)$;
- 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 $\theta_1 < \theta_2$ (θ_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 4. Условието (B)(iv), (D)(iv) и (E), които са различни от съответните условия в Глава 2 за модела (2.1), 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 [74], при дефинирането на обобщени функции на растеж.

3.2 Динамика на модела с обобщени функции на растеж и смъртност за хищника

Ще изследваме модела (3.2), като ще покажем, че той може да опише динамиката, която се описва от (3.1), но за дадени стойности на параметрите в модела фазовите портрети за (3.2) могат да бъдат много сложни.

3.2.1 Общи свойства на модела

Първо, подобно на Глава 2, ще покажем, че моделът (3.2) притежава стандартни свойства, които бихме очаквали от даден модел от тип хищник-жертва, в частност съществуване, единственост и положителност на решенията за положителни начални условия.

Твърдение 9. *Положителният квадрант $\mathbb{R}_+^2 := \{(N, P) \in \mathbb{R}^2 : N \geq 0, P \geq 0\}$ е положително инвариантно множество за модела (3.2).*

Доказателство. Ако $N(0) = 0$, то $N(t) = 0$ за всяко $t > 0$, а ако $P(0) = 0$, тогава $P(t) = 0$ за всяко $t > 0$. От Теоремата за единственост на решенията следва, че координатните полуоси са положително инвариантни.

За положителни начални условия от първото уравнение в (3.2) получаваме

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{a}{b+N} P$$

и следователно

$$N(t) = N(0) e^{\int_0^t \left[r \left(1 - \frac{N(\tau)}{K}\right) - \frac{a}{b+N(\tau)} P(\tau) \right] d\tau}.$$

Аналогично, от второто уравнение в (3.2) имаме

$$P(t) = P(0) e^{\int_0^t [\mathcal{B}(\mathcal{F}(N(\tau))) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(N(\tau))) - \eta N(\tau)] d\tau}.$$

И така, получихме, че ако началните условия са положителни, то решенията също са положителни за всяко $t \geq 0$. \square

Твърдение 10. *Неотрицателните решения на (3.2) са равномерно ограничени отгоре.*

Доказателство. От първото уравнение в (3.2) следва, че

$$\frac{dN}{dt} \leq rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

и тогава $N(t) \leq \frac{K}{1 + C_0 e^{-rt}} \rightarrow K$ при $t \rightarrow \infty$, където $C_0 = (K - N(0))/N(0)$. Вземайки предвид, че ако $N > K$, то $dN/dt < 0$, следва, че

$$N(t) \leq \max\{N(0), K\} =: \bar{N}.$$

Нека разгледаме функцията $Z(t) = CN(t) + P(t)$, където константата C е дефинирана в (B)(ii). Тогава получаваме последователно

$$\begin{aligned} \frac{dZ}{dt} &= C \frac{dN}{dt} + \frac{dP}{dt} \\ &= CrN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - C\mathcal{F}(N)P + [\mathcal{B}(\mathcal{F}(N)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(N)) - \eta N]P \\ &\leq CrN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - C\mathcal{F}(N)P + C\mathcal{F}(N)P - D_1P \\ &= CN \left[r \left(1 - \frac{N}{K}\right) + D_1 \right] - D_1Z \\ &\leq C \left(\frac{rK}{4} + D_1\bar{N} \right) - D_1Z. \end{aligned}$$

Така,

$$Z(t) \leq \max \left\{ Z(0), \frac{C}{D_1} \left(\frac{rK}{4} + D_1\bar{N} \right) \right\}.$$

Вземайки предвид, че N е неотрицателно, получаваме ограничеността на $P(t)$. \square

От последния резултат, като използваме Твърдение 17 и Следствие 4 от Приложението, получаваме следствието по-долу.

Следствие 2. *Съществува единствена траектория през всяка точка $(N_0, P_0) \in \mathbb{R}_+^2$, като тя е дефинирана за всяко $t \in [0, +\infty)$.*

Вземайки предвид казаното дотук, за да изследваме динамиката на (3.2), е достатъчно да разглеждаме само начални условия в множеството $\{(N, P) : 0 < N < K, 0 < P\}$.

3.2.2 Съществуване на равновесните точки

Равновесните точки на модела (3.2) са решенията на алгебричната система

$$\begin{aligned} rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \mathcal{F}(N)P &= 0, \\ [\mathcal{B}(\mathcal{F}(N)) - \mathcal{D}(\mathcal{F}(N)) - \eta N]P &= 0. \end{aligned}$$

Да отбележим, че се интересуваме само от равновесия с неотрицателни координати.

Очевидно граничните равновесни точки $E_0 = (0, 0)$ и $E_K = (K, 0)$ съществуват винаги. Ако съществуват вътрешни (т.е. с положителни координати) равновесни точки, те трябва да удовлетворяват

$$P = \frac{rN}{\mathcal{F}(N)} \left(1 - \frac{N}{K}\right) = \frac{r}{aK}(b + N)(K - N), \quad (3.3)$$

където $0 < N < K$ е решение на уравнението

$$\mathcal{E}(N) = \eta N, \quad (3.4)$$

а дефинираната в (E) функция $\mathcal{E}(N)$ е монотонно растяща и има точно една или точно три инфлексни точки (вж. Фиг. 3.1).

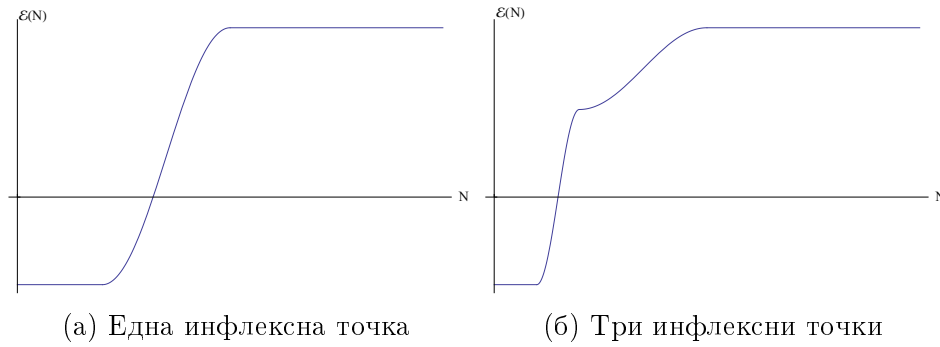
Нека сега изследваме условията за съществуване на вътрешни равновесни точки за модела (3.2). Първо, очевидно е следното твърдение.

Твърдение 11. *Ако е изпълнено $\mathcal{E}(K) < 0$, тогава моделът (3.2) няма вътрешни равновесни точки.*

Твърдение 12. *Нека $\mathcal{E}(K) > 0$ и функцията $\mathcal{E}(N)$ има точно една инфлексна точка при $N = N_{infl}$. Нека с N_0 означим единственото решение на уравнението $\mathcal{E}(N) = \mathcal{E}'(N)N$, т.е.*

$$N_0 = \frac{\mathcal{E}(N_0)}{\mathcal{E}'(N_0)},$$

където $' \equiv d/dN$. Тогава е изпълнено следното:

Фигура 3.1: Поведение на $\mathcal{E}(N)$

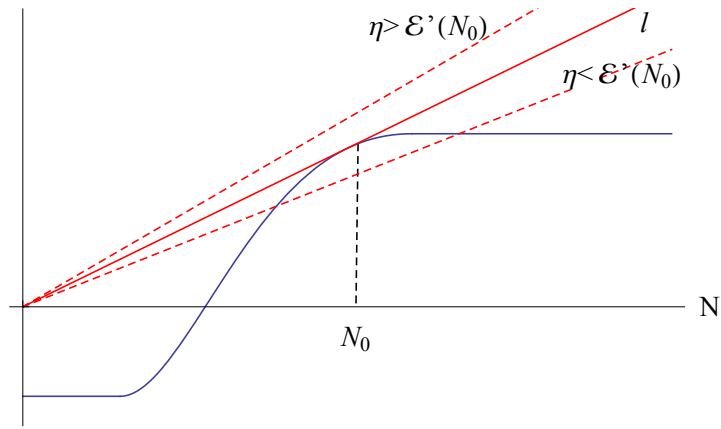
- (а) Ако $\eta > \mathcal{E}'(N_0)$, тогава моделът няма вътрешни равновесни точки;
- (б) Ако $\eta < \mathcal{E}'(N_0)$, тогава съществуват следните възможности:
- (i) ако $N_0 > K$ и $\eta K > \mathcal{E}(K)$, тогава не съществуват вътрешни равновесни точки;
 - (ii) ако $N_0 > K$ и $\eta K < \mathcal{E}(K)$ или ако $N_0 < K$ и $\eta K < \mathcal{E}(K)$, тогава съществува точно една вътрешна равновесна точка E_1 ;
 - (iii) ако $N_0 < K$ и $\eta K > \mathcal{E}(K)$, тогава съществуват точно две равновесни точки E_1 и E_2 .

Доказателство. Вътрешните равновесни точки на модела (3.2) съответстват на положителните решения на уравнението (3.4). Нека разгледаме графиките на лявата и дясната страна на последното (вж. Фиг. 3.2). Нека $l = l(N)$ е допирателната към графиката на $\mathcal{E}(N)$, минаваща през началото на координатната система. Нека $(N_0, \mathcal{E}(N_0))$ е точката на допиране. Тогава N_0 е нула на функцията $\varphi(N) := N\mathcal{E}'(N) - \mathcal{E}(N)$.

Първо ще покажем, че съществува точно един положителен корен на $\varphi(N) = 0$. Нека C_1 и C_2 са такива, че $\mathcal{E}'(N) = 0$ за $N \in [0, C_1] \cup [C_2, +\infty)$ и $\mathcal{E}'(N) > 0$ за $N \in (C_1, C_2)$. От условия (B) и (D) е ясно, че $C_1 = \min\{A_1, \theta_1\}$ и $C_2 = \max\{A_2, \theta_2\}$. Имаме $\varphi(C_1) = -\mathcal{E}(C_1) = D_2 > 0$, $\varphi(C_2) = -\mathcal{E}(C_2) \leq -\mathcal{E}(K) < 0$, и $\varphi'(N) = N\mathcal{E}''(N)$, т.е. φ е строго растяща за $N \in (C_1, N_{infl})$ и строго намаляваща за $N \in (N_{infl}, C_2)$.

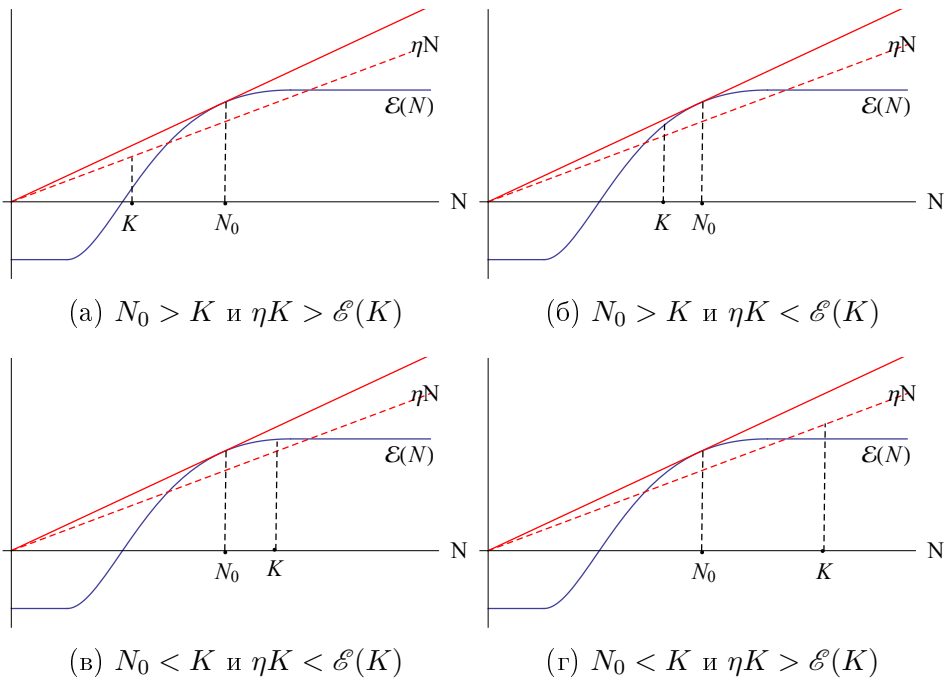
Вземайки предвид казаното дотук, следва, че допирателната $l(N) = \mathcal{E}'(N_0)N$ е еднозначно определена. Освен това е в сила $N_0 > N_{infl}$.

Тогава, ако η е по-голямо от наклона $\mathcal{E}'(N_0)$ на допирателната в т. N_0 , уравнението (3.4) няма положителни решения. Ако е в сила $\eta <$



Фигура 3.2: Решения на уравнението (3.4)

$\mathcal{E}'(N_0)$, тогава съществуват две пресечни точки на двете графики. Вземайки предвид, че ни интересуват само тези с абсциса, по-малка от K , твърдението следва непосредствено. Илюстрираме възможните случаи на Фиг. 3.3. \square



Фигура 3.3: Брой вътрешни равновесни точки на (3.2) в случая $\eta < \mathcal{E}'(N_0)$.

Случаят, когато функцията $\mathcal{E}(N)$ има три инфлексни точки, може да бъде изследван по подобен начин. Използвайки същия геометричен подход, може да се покаже, че моделът (3.2) може да има до четири вътрешни равновесни точки. Ще коментираме този случай по-подробно на базата на числени примери в параграф 3.2.5.

3.2.3 Локална устойчивост и бифуркации на равновесните точки

В настоящия параграф ще изследваме условията за устойчивост на равновесните точки. Както показахме в предишния параграф, моделът (3.2) има две гранични равновесия – $E_0 = (0, 0)$ и $E_K = (K, 0)$, а броят на вътрешните равновесни точки може да бъде между нула и четири. Нека ги означим с $E_i = (N_i, P_i)$, $i = 1, \dots, n$, където n е техният брой и $N_i < N_j$, ако $i < j$.

Вариационната матрица на (3.2) е

$$J(N, P) := \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{2N}{K}\right) - P\mathcal{F}'(N) & -\mathcal{F}(N) \\ (\mathcal{E}'(N) - \eta)P & \mathcal{E}(N) - \eta N \end{pmatrix}.$$

Твърдение 13. *Равновесната точка $E_0 = (0, 0)$ е седло за всички положителни стойности на параметрите в модела (3.2).*

Доказателство. Твърдението следва непосредствено от вида на вариационната матрица, пресметната в E_0 ,

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -D_2 \end{pmatrix}.$$

□

Твърдение 14. *Граничната равновесна точка $E_K = (K, 0)$ е седло, ако $\eta K < \mathcal{E}(K)$, и устойчив възел, ако $\eta K > \mathcal{E}(K)$.*

Доказателство. Твърдението следва от вариационната матрица на (3.2), пресметната в E_K , която има вида

$$J(E_K) = \begin{pmatrix} -r & -\mathcal{F}(K) \\ 0 & \mathcal{E}(K) - \eta K \end{pmatrix}.$$

□

Твърдение 15. Нека $E_i = (N_i, P_i)$, $i \in \{1, \dots, n\}$, е вътрешна равновесна точка на модела (3.2). Ако $\eta > \mathcal{E}'(N_i)$, тогава E_i е седло. Ако $\eta < \mathcal{E}'(N_i)$ и $N_i > \frac{K-b}{2}$, тогава E_i е локално асимптотично устойчива равновесна точка (възел или фокус). Ако $\eta < \mathcal{E}'(N_i)$, $K > b$ и $N_i < \frac{K-b}{2}$, тогава E_i е неустойчива равновесна точка (възел или фокус).

Доказателство. Вариационната матрица, пресметната в E_i , има вида

$$J(E_i) = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{2N_i}{K}\right) - P_i \mathcal{F}'(N_i) & -\mathcal{F}(N_i) \\ (\mathcal{E}'(N_i) - \eta)P_i & 0 \end{pmatrix}.$$

За собствените стойности λ_1, λ_2 на $J(E_i)$ е изпълнено

$$\operatorname{sgn}(\lambda_1 \lambda_2) = \operatorname{sgn}(\det(J(E_i))) = \operatorname{sgn}(\mathcal{E}'(N_i) - \eta).$$

Тогава, ако $\eta > \mathcal{E}'(N_i)$, реалните части на собствените стойности имат противоположни знаци и равновесната точка е седло. Ако $\eta < \mathcal{E}'(N_i)$, тогава реалните части на собствените стойности имат еднакви знаци. Ако те са положителни, т.е. ако следата $\tau(E_i)$ на $J(E_i)$ е положителна, тогава E_i е неустойчива. Ако е в сила $\tau(E_i) < 0$, E_i е локално асимптотично устойчива. Вземайки предвид (3.3), за следата $\tau(E_i)$ получаваме

$$\begin{aligned} \tau(E_i) &= r \left(1 - \frac{2N_i}{K}\right) - P_i \mathcal{F}'(N_i) \\ &= r \left[1 - \frac{2N_i}{K} - \frac{\mathcal{F}'(N_i)N_i}{\mathcal{F}(N_i)} \left(1 - \frac{N_i}{K}\right)\right] \\ &= r \left[1 - \frac{2N_i}{K} - \frac{b + N_i}{aN_i} \cdot N_i \cdot \frac{ab(1 - \frac{N_i}{K})}{(b + N_i)^2}\right] \\ &= \frac{r}{K(b + N_i)} [K(b + N_i) - 2N_i(b + N_i) - bK + bN_i] \\ &= \frac{rN_i}{K(b + N_i)} [-2N_i + K - b]. \end{aligned}$$

Условието $\tau(E_i) < 0$ е еквивалентно на

$$N_i > \frac{K - b}{2},$$

с което твърдението е доказано. \square

Нека въведем следните означения, които ще използваме по-нататък:

$$N_c := \frac{K - b}{2}, \quad P_c := \frac{r}{aK}(b + N_c)(K - N_c) \text{ и } E_c := (N_c, P_c). \quad (3.5)$$

Забележка 5. От Твърдение 15 следва, че вътрешните равновесни точки с четни индекси са седла. Тези с нечетни индекси могат да бъдат локално асимптотично устойчиви или неустойчиви възли или фокуси в зависимост от знака на $\tau(E_i)$, т.е. дали $N_i > N_c$, или $N_i < N_c$ (в последния случай приемаме, че $K > b$).

Забележка 6. Ако функцията $\mathcal{E}(N)$ има точно една инфлексна точка, тогава съществуват следните възможности за модела (3.2).

- (а) Не съществуват вътрешни равновесни точки; E_0 е седло, E_K е локално асимптотично устойчива.
- (б) Съществува точно една вътрешна равновесна точка, която може да бъде асимптотично устойчив или неустойчив възел или фокус; E_0 и E_K са седла.
- (в) Съществуват две вътрешни равновесни точки – E_1 е асимптотично устойчив или неустойчив възел или фокус, а E_2 е седло; E_0 е седло, E_K е асимптотично устойчива.

От (3.4) следва, че координатите N_i на вътрешните равновесни точки (когато последните съществуват) не зависят от стойността на параметъра K . Тогава можем да разглеждаме K като бифуркационен параметър. В тази връзка ще направим следните наблюдения.

Забележка 7. От предходните твърдения следва, че при $K = N_1$ или $K = N_2$ възниква транскритична бифуркация на равновесните точки в E_K , водеща до появата съответно на E_1 и E_2 и промяна на устойчивостта на E_K .

Забележка 8. Нека съществува вътрешната равновесна точка $E_1 = (N_1, P_1)$ на модела (3.2) и $K = 2N_1 + b$ (или, което е същото, $N_1 = N_c$, вж. (3.5)). Тогава следата $\tau(E_1)$ на матрицата на Якоби $J(E_1)$ става равна на нула, т.е.

$$\tau(E_1) = \frac{rN_1}{K(b + N_1)} (K - b - 2N_1) = 0$$

и следователно $J(E_1)$ има двойка спрегнати чисто имагинерни собствени стойности. Освен това

$$\frac{d\tau(E_1)}{dK} = \frac{rN_1}{K(b + N_1)} \left(-\frac{1}{K}(K - b - 2N_1) + 1 \right) = \frac{rN_1}{K(b + N_1)} \cdot \frac{b + 2N_1}{K}.$$

За $K = 2N_1 + b$ имаме

$$\left. \frac{d\tau(E_1)}{dK} \right|_{K=2N_1+b} = \frac{rN_1}{(2N_1 + b)(N_1 + b)} > 0.$$

Последното означава, че можем да очакваме съществуването на константа $\epsilon > 0$ такава, че, ако $2N_1 + b < K < 2N_1 + b + 2\epsilon$ (или, еквивалентно, когато $N_c - \epsilon < N_1 < N_c$), то „се появява“ устойчив граничен цикъл (вж. информацията за бифуркация на Хопф в Приложението). Както впоследствие ще докажем (вж. Теорема 8), това действително е така.

Вземайки предвид Твърдение 12, си струва да изследваме динамиката на системата при граничната стойност на параметъра $\eta = \mathcal{E}'(N_0)$.

Твърдение 16. Нека $\eta = \mathcal{E}'(N_0)$ и са в сила $N_0 = N_c < K$. Тогава в $E_b = (N_0, P_0)$, където $P_0 = \frac{r}{aK}(b + N_0)(K - N_0)$, възниква бифуркация на Богданов-Тakens.

Доказателство. Доказателството следва идеи, изложени в Теорема 4 в [73].

Непосредствено се проверява, че при горните предположения матрицата на Якоби $J(E_b)$ има две нулеви собствени стойности:

$$J(E_b) = \begin{pmatrix} 0 & -\mathcal{F}(N_0) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Координатната смяна $X_1 = N - N_0$, $Y_1 = P - P_0$ транслира точката E_b в началото на координатната система $(0, 0)$, като така получаваме системата

$$\begin{aligned} \dot{X}_1 &= r(X_1 + N_0) \left(1 - \frac{X_1 + N_0}{K} \right) - \mathcal{F}(X_1 + N_0)(Y_1 + P_0), \\ \dot{Y}_1 &= (\mathcal{E}(X_1 + N_0) - \eta(X_1 + N_0))(Y_1 + P_0). \end{aligned}$$

Развивайки в Тейлъров ред около точката $(0, 0)$ функциите в десните страни, получаваме

$$\begin{aligned} \dot{X}_1 &= -\mathcal{F}(N_0)Y_1 + \frac{r}{K} \left(-1 + \frac{b(K - N_0)}{(b + N_0)^2} \right) X_1^2 - \frac{ab}{(b + N_0)^2} X_1 Y_1 \\ &\quad + O(|(X_1, Y_1)|^3), \\ \dot{Y}_1 &= \frac{1}{2} \mathcal{E}''(N_0) P_0 X_1^2 + O(|(X_1, Y_1)|^3). \end{aligned}$$

В горната система $O(|(X_1, Y_1)|^3)$ означава гладки функции, съдържащи членове от ред, не по-нисък от 3 по отношение на X_1 и Y_1 . Правейки следната координатна смяна:

$$\begin{aligned} X_2 &= X_1, \\ Y_2 &= -\mathcal{F}(N_0)Y_1 + \frac{r}{K} \left(-1 + \frac{b(K - N_0)}{(b + N_0)^2} \right) X_1^2 - \frac{ab}{(b + N_0)^2} X_1 Y_1 \\ &\quad + O(|(X_1, Y_1)|^3), \end{aligned}$$

последната система се преобразува до

$$\begin{aligned} \dot{X}_2 &= Y_2 + O(|(X_2, Y_2)|^3), \\ \dot{Y}_2 &= -\frac{1}{2}\mathcal{F}(N_0)\mathcal{E}''(N_0)P_0X_2^2 + \frac{2r}{K} \left(-1 + \frac{b(K - N_0)}{(b + N_0)^2} \right) X_2Y_2 \\ &\quad + \frac{b}{N_0(b + N_0)}Y_2^2 + O(|(X_2, Y_2)|^3). \end{aligned}$$

Да означим

$$\begin{aligned} a_1 &= -\frac{1}{2}\mathcal{F}(N_0)\mathcal{E}''(N_0)P_0 > 0, \\ a_2 &= \frac{2r}{K} \left(-1 + \frac{b(K - N_0)}{(b + N_0)^2} \right) = \frac{2r}{K}(1 + b)(K - b) > 0, \\ a_3 &= \frac{b}{N_0(b + N_0)} > 0. \end{aligned} \quad (3.6)$$

Последното неравенство в (3.6) следва от заместването $N_0 = N_c = \frac{K - b}{2}$ и от $K > b$.
Получаваме

$$\begin{aligned} \dot{X}_2 &= Y_2 + O(|X_2, Y_2|^3), \\ \dot{Y}_2 &= a_1X_2^2 + a_2X_2Y_2 + a_3Y_2^2 + O(|(X_2, Y_2)|^3). \end{aligned} \quad (3.7)$$

Извършвайки трансформацията $dt = (1 - a_3X_2)d\tau$ и за простота замествайки τ с t , от (3.7) получаваме

$$\begin{aligned} \dot{X}_2 &= (1 - a_3X_2)Y_2 + O(|X_2, Y_2|^3), \\ \dot{Y}_2 &= (1 - a_3X_2)(a_1X_2^2 + a_2X_2Y_2 + a_3Y_2^2) + O(|(X_2, Y_2)|^3). \end{aligned} \quad (3.8)$$

Накрая полагаме $X_3 = X_2$, $Y_3 = (1 - a_3 X_2)Y_2$ и след заместване в (3.8) получаваме представянето

$$\begin{aligned}\dot{X}_3 &= Y_3, \\ \dot{Y}_3 &= a_1 X_3^2 + a_2 X_3 Y_3,\end{aligned}\tag{3.9}$$

в което сме изпуснали членовете от по-висок порядък $O(|(X_3, Y_3)|^3)$. Тъй като $a_1 \neq 0$ и $a_2 \neq 0$, системата (3.9) е непълна нормална форма на бифуркация на Богданов-Такенс на равновесната точка E_b . Наистина, една от известните нормални форми на бифуркация на Богданов-Такенс на равновесна точка $(0, 0)$ има вида

$$\begin{aligned}\dot{X}_3 &= Y_3, \\ \dot{Y}_3 &= \beta_1 + \beta_2 X_3 + \beta_3 X_3^2 + \beta_4 X_3 Y_3,\end{aligned}$$

вж. Приложението. В нашия случай от второто уравнение на (3.9) е ясно, че $\beta_1 = \beta_2 = 0$, $\beta_3 = a_1 \neq 0$ и $\beta_4 = a_2 \neq 0$. Съгласно Теорема 8.4 от [47] равновесната точка E_b е рогова (или имаме роговидна бифуркация с ко-размерност 2). Това означава, че сливането на двете равновесни точки E_b и E_c води до появата на две нови равновесни точки E_1 и E_2 на модела. \square

3.2.4 Глобално поведение на решенията

Нула или една вътрешна равновесна точка

Теорема 7. *Ако системата (3.2) няма вътрешни равновесни точки, тогава граничното равновесие E_K е глобално асимптотично устойчиво.*

Доказателство. Тъй като (3.2) няма вътрешни равновесия, следва, че $\eta N > \mathcal{E}(N)$ за всяко $N \in [0, K]$. Нека $0 > m := \max_{N \in [0, K]} (\mathcal{E}(N) - \eta N)$. Тогава е изпълнено

$$\frac{dP}{dt} \leq mP \implies P(t) \rightarrow 0 \text{ при } t \rightarrow \infty.$$

Следователно асимптотичното поведение на траекториите на (3.2) се определя от поведението върху положително инвариантното множество $\{(N, P) : N > 0, P = 0\}$ и E_K е глобално асимптотично устойчива равновесна точка. \square

Теорема 8. *Ако системата (3.2) 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 ω -граничното множество на всяка траектория е периодична орбита.*

Доказателство. Ако допуснем, че $E_0 = (0, 0)$ е в ω -граничното множество на някоя орбита γ , то от Лемата на Butler–McGehee следва, че ω -граничното множество има непразно и нетривиално сечение с устойчивото многообразие на E_0 , т.е. с $S = \{(N, P) : N = 0, P \geq 0\}$. От инвариантността на ω -граничното множество следва, че то съдържа цялото множество S , т.е. ω -граничното множество е неограничено, което е невъзможно и следователно E_0 не може да бъде в ω -граничното множество на нито една траектория.

Аналогично, ако допуснем, че E_K е в ω -граничното множество на някоя траектория, използвайки факта, че последното е затворено, то трябва да съдържа едно от следните две множества:

$$S_1 = \{(N, P) : N > K, P = 0\} \text{ или } S_2 = \{(N, P) : 0 \leq N < K, P = 0\}.$$

Първото обаче е неограничено, а второто съдържа точката E_0 , която не може да бъде в ω -граничното множество на нито една траектория. Очевидно ω -граничното множество не може да се състои само от точката E_1 , тъй като тя е неустойчива, и от теоремата на Poincaré–Bendixson следва, че ω -граничното множество на всяка траектория е периодична орбита. \square

Теорема 9. *Ако системата (3.2) 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.*

Доказателство. Ще построим функция на Ляпунов за системата (3.2), използвайки идеи, предложени в [7] и [14]. Нека дефинираме

$$V(N, P) := P^\theta \int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta\xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi + \int_{P_1}^P \lambda^{\theta-1} (\lambda - P_1) d\lambda,$$

където θ е параметър, който следва да бъде определен.

Лесно се проверява, че

$$V(N_1, P_1) = 0$$

и

$$V(N, P) > 0 \text{ за всяко } K > N > 0, P > 0, (N, P) \neq (N_1, P_1).$$

Нека с $\nabla V(N, P)$ означим градиента на функцията V в точката (N, P) . Тогава производната на $V(N, P)$ по направление на траекториите на (3.2)

е

$$\begin{aligned}
\dot{V} &= \nabla V(N, P) \cdot \left(\frac{dN}{dt}, \frac{dP}{dt} \right) \\
&= P^\theta \frac{\mathcal{E}(N) - \eta N}{\mathcal{F}(N)} \left[rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \mathcal{F}(N)P \right] \\
&\quad + P^\theta (P - P_1) (\mathcal{E}(N) - \eta N) + \theta P^\theta (\mathcal{E}(N) - \eta N) \int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta \xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi \\
&= P^\theta \frac{\mathcal{E}(N) - \eta N}{\mathcal{F}(N)} \left[rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \mathcal{F}(N)P_1 \right] \\
&\quad + \theta P^\theta (\mathcal{E}(N) - \eta N) \int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta \xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi \\
&= P^\theta (\mathcal{E}(N) - \eta N) \left[\frac{rN \left(1 - \frac{N}{K} \right)}{\mathcal{F}(N)} - P_1 + \theta \int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta \xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi \right] \\
&= P^\theta (\mathcal{E}(N) - \eta N) \left[\frac{r \left(1 - \frac{N}{K} \right) (b + N)}{a} - \frac{r \left(1 - \frac{N_1}{K} \right) (b + N_1)}{a} \right. \\
&\quad \left. + \theta \int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta \xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi \right].
\end{aligned}$$

Искаме да изберем θ така, че \dot{V} да е отрицателна за $N \neq N_1$.

Първо, нека е в сила $K \geq N > N_1$. Тогава имаме $\mathcal{E}(N) - \eta N > 0$ и θ трябва да удовлетворява

$$\theta < \frac{\frac{r}{a} \left[\left(1 - \frac{N_1}{K} \right) (b + N_1) - \left(1 - \frac{N}{K} \right) (b + N) \right]}{\int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta \xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi}, \quad \forall N \in (N_1, K). \quad (3.10)$$

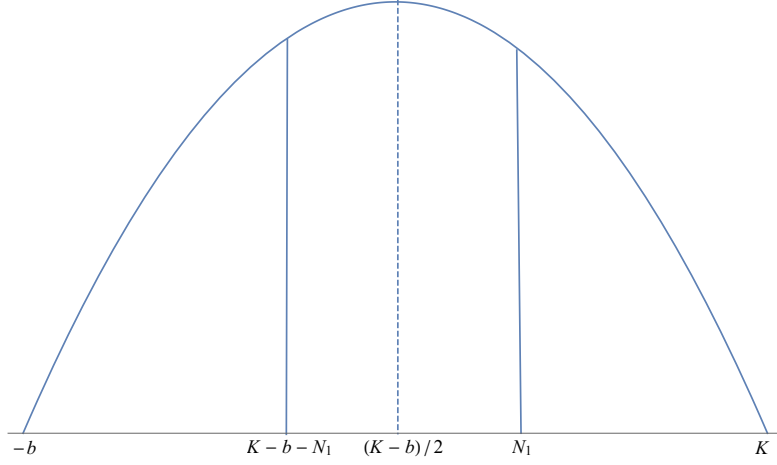
Числителят на последното е положителен за всяко $N > N_1$, тъй като $N_1 > N_c = (K - b)/2$, вж. Фиг. 3.4.

Ако е изпълнено $0 < N < N_1$, тогава $\mathcal{E}(N) - \eta N < 0$ и искаме

$$\theta > \frac{\frac{r}{a} \left[\left(1 - \frac{N_1}{K} \right) (b + N_1) - \left(1 - \frac{N}{K} \right) (b + N) \right]}{\int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta \xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi}, \quad \forall N \in (0, N_1).$$

Лесно се вижда, че дясната страна на последното е неположителна за $N \in [K - b - N_1, N_1)$, вж. Фиг. 3.4. Следователно е достатъчно да намерим положително θ такава, че да е изпълнено (3.10), както и следното условие:

$$\theta > \frac{\frac{r}{a} \left[\left(1 - \frac{N_1}{K} \right) (b + N_1) - \left(1 - \frac{N}{K} \right) (b + N) \right]}{\int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta \xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi}, \quad \forall N \in (0, K - b - N_1).$$

Фигура 3.4: Графика на $f(N) = (1 - N/K)(b + N)$.

Нека въведем означението

$$W(N) := \frac{\left(1 - \frac{N_1}{K}\right)(b + N_1) - \left(1 - \frac{N}{K}\right)(b + N)}{\int_{N_1}^N \frac{\mathcal{E}(\xi) - \eta\xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi}.$$

Остава да се докаже, че

$$\max_{0 < N < K - b - N_1} W(N) < \min_{N_1 < N < K} W(N). \quad (3.11)$$

Използвайки условия (B) и (D), за $N > N_1$ получаваме

$$W(N) > \frac{\left(1 - \frac{N_1}{K}\right)(b + N_1) - \left(1 - \frac{N}{K}\right)(b + N)}{\int_{N_1}^N \frac{C\mathcal{F}(\xi) - D_1 - \eta\xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi} =: \overline{W}(N),$$

а за $N < K - b - N_1$ имаме

$$W(N) < \overline{W}(N).$$

Лесно се проверяват следните свойства на $\overline{W}(N)$:

$$\overline{W}(0) = 0, \overline{W}(K - b - N_1) = 0, \lim_{N \rightarrow N_1^+} \overline{W}(N) = +\infty, \lim_{N \rightarrow N_1^-} \overline{W}(N) = -\infty.$$

Тогава, ако докажем, че

$$\max_{0 < N < K - b - N_1} \overline{W}(N) \leq \min_{N_1 < N \leq K} \overline{W}(N),$$

е ясно, че може да бъде намерена подходяща стойност за θ .

Да допуснем противното. Тогава, вземайки предвид, че $\overline{W}(K - b - N_1) = 0$, съществува $\beta > 0$ такава, че $\overline{W}(N) = \beta$ има поне три различни корена в интервала $[0, K]$ и следователно функцията

$$\overline{\overline{W}}(N) = \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) (b + N_1) - \left(1 - \frac{N}{K}\right) (b + N) - \beta \int_{N_1}^N \frac{C \mathcal{F}(\xi) - D_1 - \eta \xi}{\mathcal{F}(\xi)} d\xi$$

има поне четири различни корена в $[0, K]$. От Теоремата на Рол следва, че $\overline{\overline{W}}'''(N)$ има поне един корен в интервала $[0, K]$. След някои преобразования, получаваме

$$\overline{\overline{W}}'''(N) = \frac{2\beta D_1 b}{aN^3} > 0,$$

което е в явно противоречие с последното твърдение. С това, като приложим Принципа на LaSalle, теоремата е доказана. \square

Две вътрешни равновесни точки

Нека $E_i = (N_i, P_i)$, $i = 1, 2$, $N_1 < N_2$, са две вътрешни равновесни точки на (3.2). За да изследваме динамиката на системата в този случай, първо ще изследваме структурата на нулевите изоклини на (3.2).

Нетривиалната нулева изоклина, определена от първото уравнение, е параболата

$$P = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{N}{K}\right) (b + N).$$

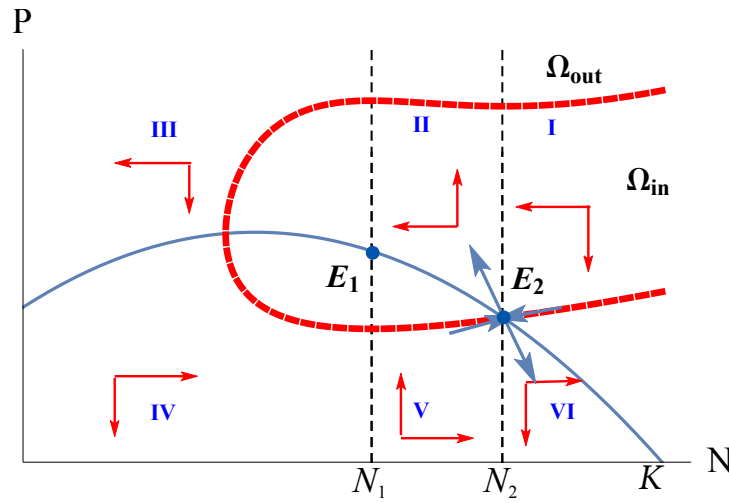
Очевидно N_c е връхът на параболата $P = P(N)$, където тя достига своя максимум. Нетривиалните нулеви изоклини, определени от второто уравнение, са $N = N_i$, $i = 1, 2$.

Тогава нулевите изоклини разделят положителния квадрант на шест области, които ще означим с I, II, ..., VI, както е показано на Фиг. 3.5.

Първо ще изследваме случая, когато **вътрешната равновесна точка** $E_1 = (N_1, P_1)$ е **локално асимптотично устойчива**, т.е. когато $N_1 > N_c$, вж. Забележка 6(в).

Тогава устойчивото многообразие на седловата точка E_2 разделя положителния квадрант на две несвързани инвариантни множества Ω_{in} и Ω_{out} . Дефинираме Ω_{in} да бъде множеството, съдържащо E_1 , вж. Фиг. 3.5. Да означим устойчивото многообразие на E_2 с $W^S(E_2)$.

Теорема 10. *Нека равновесната точка E_1 е асимптотично устойчива, т.е. $N_1 > N_c$. Тогава за всяка траектория $\gamma(t)$ с начално условие в Ω_{in} е изпълнено $\gamma(t) \rightarrow E_1$ при $t \rightarrow \infty$.*



Фигура 3.5: Нулеви изоклини на модела (3.2) в случая на една устойчива вътрешна равновесна точка и вътрешна равновесна точка от тип седло; прекъснатата линия разделя положителния квадрант на две несвързани множества – Ω_{in} и Ω_{out} .

Доказателство. Тъй като в областта I (съгласно означенията на Фиг. 3.5) не съществуват равновесни точки, то всички траектории с начални условия в Ω_{in} влизат в множеството $\bar{\Omega}_{in} := \{(N, P) \in \Omega_{in} : N \leq N_2\}$. Последното е положително инвариантно множество за (3.2), тъй като векторното поле по границата с областта I сочи към вътрешността на $\bar{\Omega}_{in}$. Сега, подобно на доказателството на Теорема 9, може да се покаже, че $V(N, P)$ (дефинирана по същия начин, както в посоченото доказателство) е функция на Ляпунов за (3.2) в $\bar{\Omega}_{in}$. Така получихме твърдението на теоремата. \square

В частния случай, когато $N_c < 0$, или еквивалентно $K < b$, горната Теорема 10 може да се докаже и използвайки критерия на Dulac.

Следствие 3. Нека $N_c < 0$ и равновесната точка $E_1 = (N_1, P_1)$ е асимптотично устойчива, т.е. $N_1 > N_c$. Тогава всяка траектория $\gamma(t)$, имаща начално условие в Ω_{in} , сходяща към E_1 , т.е. $\gamma(t) \rightarrow E_1$ при $t \rightarrow \infty$.

Доказателство. Ще използваме критерия на Dulac, за да изключим съществуването на периодични решения. Нека означим с $G_1(N, P)$ и $G_2(N, P)$ десните страни в модела (3.2) и нека $G(N, P) = (G_1(N, P), G_2(N, P))$. Нека разгледаме функцията $\frac{1}{\mathcal{F}(N)P}G(N, P)$. Тогава дивер-

генцията $\operatorname{div} \left(\frac{1}{\mathcal{F}(N)P} G(N, P) \right)$ може да бъде лесно пресметната:

$$\begin{aligned} \operatorname{div} \left(\frac{1}{\mathcal{F}(N)P} G(N, P) \right) &= \frac{\partial}{\partial N} \left(\frac{rN(1 - \frac{N}{K})}{\mathcal{F}(N)P} - 1 \right) + \frac{\partial}{\partial P} \left(\frac{\mathcal{E}(N) - \eta}{\mathcal{F}(N)} \right) \\ &= \frac{r}{aKP} \frac{\partial}{\partial N} ((K - N)(b + N)) \\ &= \frac{r}{aKP} (K - b - 2N) < 0. \end{aligned}$$

Последното неравенство следва от факта, че $N(t) > 0$ за всяко $t > 0$. \square

Теорема 11. *Нека равновесната точка E_1 е асимптотично устойчива, т.е. $N_1 > N_c$. Тогава за всяка траектория $\gamma(t)$, имаща начално условие в Ω_{out} , е изпълнено $\gamma \rightarrow E_K$ при $t \rightarrow \infty$.*

Доказателство. Тъй като решенията на (3.2) са равномерно ограничени и не съществуват равновесни точки в Ω_{out} , вземайки предвид структурата на векторното поле (вж. Фиг. 3.5), всички траектории, водещи началото си в Ω_{out} , в крайна сметка влизат в областта VI.

Векторното поле по границата на областта VI сочи към вътрешността ѝ (вж. Фиг. 3.5), и следователно областта VI е положително инвариантно множество за системата (3.2). В нея няма вътрешни равновесни точки, откъдето следва, че не съществуват и периодични орбити. Тогава от Теоремата на Poincaré–Bendixson следва, че всяка траектория с начално условие в това множество клони към единствената равновесна точка E_K . Това завършва доказателството на теоремата. \square

Сега ще изследваме асимптотичното поведение на решенията на модела, в случая когато **вътрешната равновесна точка $E_1 = (N_1, P_1)$ е неустойчива**, т.е. когато $K > b$ и $N_1 < N_c = \frac{K - b}{2}$.

Нека означим нулевата изоклина $N = N_2$ с n .

Теорема 12. *Нека равновесната точка $E_1 = (N_1, P_1)$ е неустойчива, т.е. са в сила $K > b$ и $N_1 < N_c$. Ако $W^S(E_2) \cap n \neq \{E_2\}$ (т.е. съществува втора пресечна точка на $W^S(E_2)$ и n , вж. Фиг. 3.6б), тогава ω -граничното множество на всяка траектория с начално условие в Ω_{in} е периодична орбита.*

Доказателство. В този случай равновесната точка $E_2 = (N_2, P_2)$ е седло. Нека с λ означим положителната собствена стойност на $J(E_2)$,

$$\lambda = \frac{1}{2}(\tau(E_2) + \sqrt{\Delta(E_2)}), \quad \Delta(E_2) = (\tau(J(E_2)))^2 - 4\det(J(E_2)) > 0.$$

Собственият вектор, съответстващ на λ , е

$$(p_1, p_2) = (\mathcal{F}(N_2), \tau(E_2) - \lambda).$$

Тогава наклонът k_1 на допирателната към неустойчивото многообразие на E_2 е равен на $k_1 = \frac{p_2}{p_1} < 0$. Наклонът m на допирателната към нулевата

изоклина $P = P(N)$ от (3.3) в точката E_2 е равен на $k_2 = \frac{\tau(E_2)}{\mathcal{F}(N_2)} < 0$ и очевидно е изпълнено $k_1 < k_2 < 0$. Последното неравенство гарантира, че клонът на неустойчивото многообразие на E_2 с $P > P_2$ лежи над нулевата изоклина $P = P(N)$.

Следвайки някои идеи, подобни на доказателството на Теорема 5.1 в [68], директно се проверява, че когато орбитата на неустойчивото многообразие на E_2 напуска E_2 , тя обхожда последователно областите II, III, пресичайки нулевата изоклина $N = N_1$ над E_1 , след което попада в области IV и V (вж. векторното поле на Фигура 3.6b), оставайки в Ω_{in} и накрая пресича нулевата изоклина $P = P(N)$ в някоя точка, нека я означим с $Q = (N_Q, P_Q)$, така че $N_Q < N_2$. Да означим с G кривата, състояща се от орбитата от неустойчивото многообразие на E_2 и частта от нулевата изоклина $P = P(N)$ между N_Q и N_2 и нека G_{in} е “вътрешността на G ”. Имаме, че G_{in} е компактно и положително инвариантно; освен това то съдържа само една равновесна точка E_1 . От Теоремата на Poincaré-Bendixson следва, че ω -граничното множество на всяка траектория с начално условие в G_{in} , която е различна от E_1 , е периодична орбита в G_{in} . Накрая, от дисипативността на (3.2) следва, че всяка траектория на системата, започваща в Ω_{in} , влиза в G_{in} . Това завършва доказателството на теоремата. \square

Теорема 13. *Ако равновесната точка E_1 е асимптотично неустойчива (т.е. $K > b$ и $N_1 < N_c$) и ако $W^S(E_2) \cap n \neq \{E_2\}$ (вж. Фиг. 3.6б), тогава всяка траектория на (3.2), с начално условие в Ω_{out} , сходяща към E_K .*

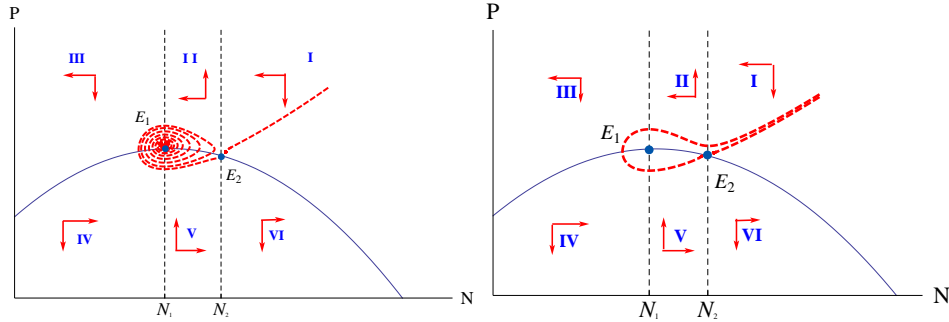
Доказателство. Доказателството следва същите идеи като доказателството на Теорема 11. \square

Случаят, когато $W^S(E_2) \cap n = \{E_2\}$, е представен графично на Фиг. 3.6а. Устойчивото многообразие на E_2 не определя положително инвариантно множество и всички траектории клонят към E_K .

Повече от две вътрешни равновесни точки

Може да се покаже, че когато съществуват повече от две вътрешни равновесни точки, има много възможности за динамиката на системата (3.2). Ще коментираме тези възможности на базата на някои числени

примери в следващия параграф, тъй като разсъжденията, обуславящи аналитичното изследване, трябва главно да копират казаното дотук.



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

Фигура 3.6: Нулеви изоклини за модела (3.2) в случая на две неустойчиви вътрешни равновесни точки; плътната прекъсната линия означава устойчивото многообразие на седловата точка E_2 .

3.2.5 Числени примери

В този параграф ще приведем числени примери, илюстриращи поведението на решенията. За конкретния вид на $\mathcal{B}(\mathcal{F})$ и $\mathcal{D}(\mathcal{F})$, в числените симулации отново, както и в Глава 2, ще следваме [74] и ще дефинираме

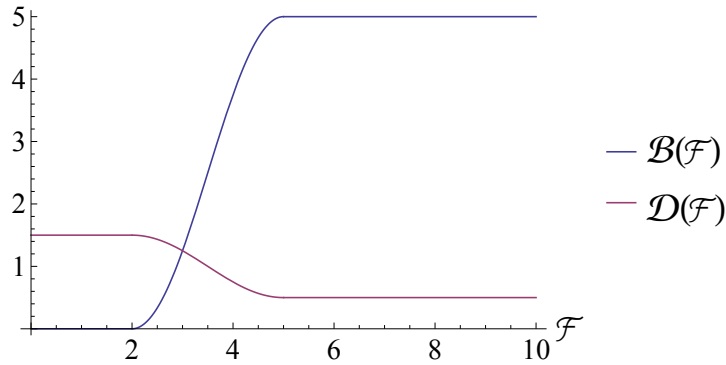
$$\mathcal{B}(\mathcal{F}) = \begin{cases} 0, & 0 \leq \mathcal{F} \leq A_1, \\ \beta \cos^2 \left[\frac{\pi}{2} \left(1 + \frac{\mathcal{F} - A_1}{A_2 - A_1} \right) \right], & A_1 \leq \mathcal{F} \leq A_2, \\ \beta, & \mathcal{F} \geq A_2, \end{cases}$$

и

$$\mathcal{D}(\mathcal{F}) = \begin{cases} D_2, & 0 \leq \mathcal{F} \leq \theta_1, \\ D_1 + (D_2 - D_1) \cos^2 \left[\frac{\pi}{2} \cdot \frac{\mathcal{F} - \theta_1}{\theta_2 - \theta_1} \right], & \theta_1 \leq \mathcal{F} \leq \theta_2, \\ D_1, & \mathcal{F} \geq \theta_2, \end{cases}$$

където всички параметри са положителни и освен това $A_1 < A_2$, $\theta_1 < \theta_2$ и $D_1 < D_2$, вж. Фиг. 3.7.

За числените експерименти е използвана вградената функция *NDSolve* в системата за компютърна алгебра Wolfram Mathematica.



Фигура 3.7: Обобщени функции на растеж и смъртност

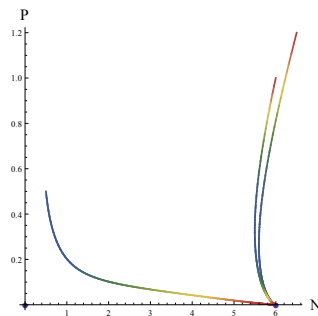
Нула или една вътрешна равновесна точка

В числените експерименти в настоящия параграф ще използваме следните стойности за параметрите във функциите на растеж и смъртност:

$$\beta = 3, \quad A_1 = \theta_1 = 2, \quad A_2 = \theta_2 = 5, \quad D_1 = 0.1, \quad D_2 = 1.5. \quad (3.12)$$

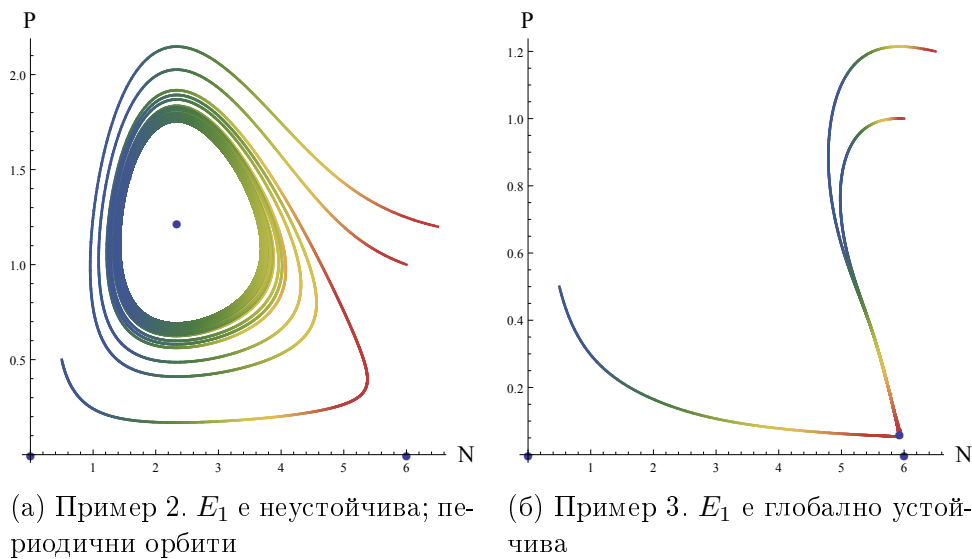
В този случай функцията $\mathcal{E}(N)$ има една инфлексна точка.

Пример 1. Първо ще илюстрираме случая, когато моделът (3.2) няма вътрешни равновесни точки. Избираме следните стойности за параметрите в модела: $r = 3$, $a = 5$, $b = 1$, $K = 6$. За тези стойности точката N_0 , дефинирана в Твърдение 12, е приблизително равна на 3.7662. Тогава $\mathcal{E}'(N_0) \approx 0.4516$. Нека $\eta = 1 > \mathcal{E}'(N_0)$. Всички траектории клонят към граничната равновесна точка E_K , вж. Фиг. 3.8.



Фигура 3.8: Пример 1. Ако моделът (3.2) няма вътрешни равновесни точки, тогава граничното равновесие $E_K = (K, 0)$ е глобално асимптотично устойчиво.

Пример 2. Следващият пример е за случая, когато моделът (3.2) има една вътрешна равновесна точка. Нека всички параметри в модела, освен η , са същите като в Пример 1. Нека $\eta = 0.3 < \mathcal{E}'(N_0)$. За тези стойности за следата е в сила $\tau(E_1) \approx 0.431 > 0$ и следователно вътрешната равновесна точка E_1 е неустойчива и всички траектории са периодични, вж. Фиг. 3.9а.



Фигура 3.9: Динамика на системата (3.2) в случая на една вътрешна равновесна точка E_1 .

Пример 3. Следващият пример е за случая, когато моделът (3.2) има една асимптотично устойчива вътрешна равновесна точка, E_1 . Нека $r = 3$, $a = 6$, $b = 4$, $K = 6$. Тогава $N_0 \approx 9.30853$ и $\mathcal{E}'(N_0) \approx 0.2327$. Избираме $\eta = 0.15 < \mathcal{E}'(N_0)$. За тези стойности е в сила $\tau(E_1) \approx -2.9285$ и следователно вътрешната равновесна точка E_1 е глобално асимптотично устойчива. Този случай е илюстриран на Фиг. 3.9б.

Две вътрешни равновесни точки

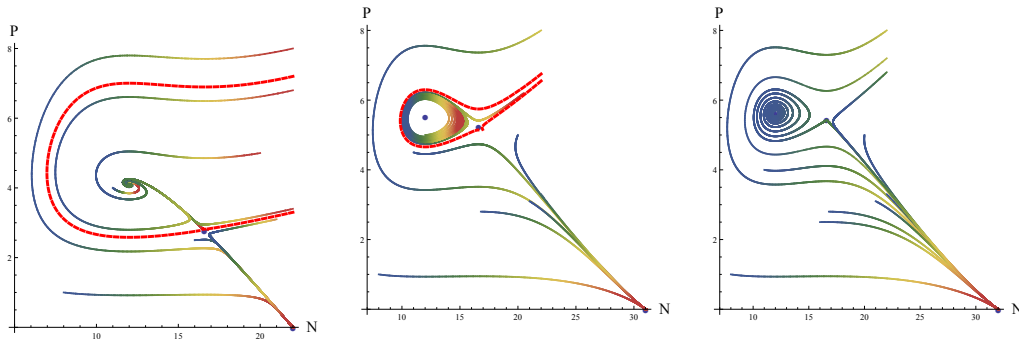
Тук отново ще използваме стойностите (3.12) за параметрите в модела. Това означава, че функцията $\mathcal{E}(N)$ отново има една инфлексна точка.

Пример 4. Увеличавайки стойността на K (по отношение на Пример 3) на $K = 22$ и оставяйки останалите параметри непроменени, „се появява“ още една вътрешна равновесна точка. В този случай вътрешните равновесия са $E_1 = (12, 4.0909)$ и $E_2 = (16.5587, 2.778)$. Тъй като $N_c = 9 < 12$,

E_1 е устойчива и съгласно Теорема 10 и Теорема 11, E_1 и E_K са устойчиви и сепаратрисата между басейните на привличане на двете точки е устойчивото многообразие на седловата точка E_2 , вж. Фиг. 3.10а.

Пример 5. Увеличавайки K още (в сравнение с Пример 4) на $K = 31$ и $K = 32$, E_1 става неустойчива. В първия случай, $K = 31$, траекториите с начални условия в Ω_{in} клонят към граничен цикъл. Тези, които имат начални условия в Ω_{out} клонят към E_K при $t \rightarrow \infty$, вж. Фиг. 3.10б.

Във втория случай, $K = 32$, E_K става глобално асимптотично устойчива, вж. Фиг. 3.10в.



(а) Пример 4. E_1 е локално асимптотично устойчива; биустойчивост – прекъснатата линия разделя двата басейна на привличане.

(б) Пример 5. E_1 е неустойчива; съществуване на граничен цикъл.

(в) Пример 5. E_1 е неустойчива, E_K е глобално устойчива.

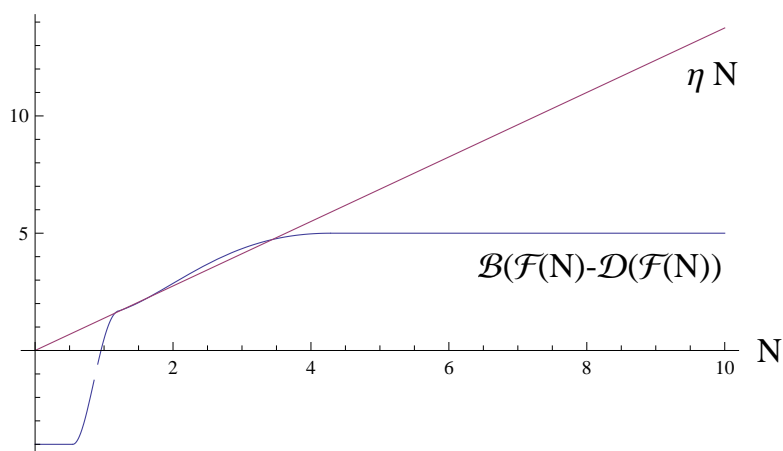
Фигура 3.10: Динамика на системата (3.2) в случая на две вътрешни равновесни точки E_1 и E_2 .

Повече от две вътрешни равновесни точки

В следващите примери разглеждаме следните стойности за параметрите в $\mathcal{B}(\mathcal{F})$ и $\mathcal{D}(\mathcal{F})$:

$$A_1 = 1, A_2 = 2, \theta_1 = 1.5, \theta_2 = 5, \beta = 5.5, D_1 = 0.5, D_2 = 4,$$

и избираме $\eta = 1.375$. В този случай, както може да се види от Фиг. 3.11, функцията $\mathcal{E}(\mathcal{F})$ има три инфлексни точки и моделът (3.2) може да има до четири вътрешни равновесия, в зависимост от стойността на K .



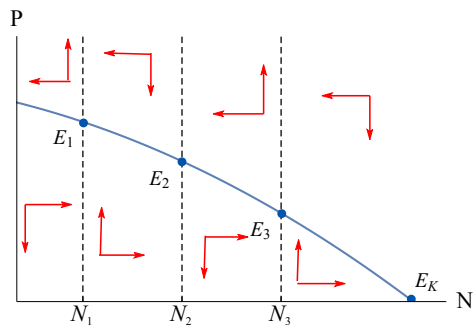
Фигура 3.11: Когато $\mathcal{E}(\mathcal{F})$ има три инфлексни точки, моделът (3.2) може да има до четири вътрешни равновесия, в зависимост от K .

Първо, когато всички вътрешни равновесия с нечетни индекси са локално асимптотично устойчиви, те са глобално устойчиви в своите басейни на привличане, определени от устойчивите многообразия на седловите точки. В този случай всички траектории сходят към устойчива равновесна точка, както ще илюстрираме в следващите два примера.

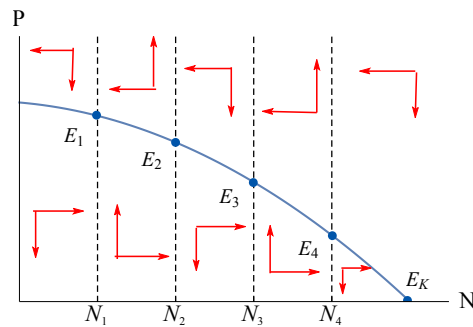
Пример 6. Нека $r = 3$, $a = 12$, $b = 6$, $K = 3$. В този случай моделът (3.2) има три вътрешни равновесни точки – $E_1 = (1.16001, 1.09786)$, $E_2 = (1.26474, 1.05052)$, $E_3 = (1.64189, 0.86488)$. От Твърдение 15 може лесно да се види, че и E_1 , и E_3 са локално асимптотично устойчиви. Сега, подобни разсъждения на тези в параграф 3.2.4 за векторното поле, изобразено на Фиг. 3.12а, могат да покажат, че системата (3.2) има две устойчиви равновесни точки – E_1 и E_3 – и сепаратрисата е устойчивото многообразие на седловата точка E_2 , вж. Фиг. 3.12в.

Пример 7. Нека $r = 3$, $a = 12$, $b = 6$, $K = 5$. В този случай моделът (3.2) има четири вътрешни равновесни точки – $E_1 = (1.16001, 1.09786)$, $E_2 = (1.26474, 1.05052)$, $E_3 = (1.64189, 0.86488)$ и $E_4 = (3.44, 0.7363)$. От Твърдение 15 следва, че E_1 и E_3 са локално асимптотично устойчиви. Векторното поле, изобразено на Фиг. 3.12б, предполага, че системата (3.2) има три устойчиви равновесни точки – E_1 , E_3 и граничното равновесие E_K . Сепаратрисите са устойчивите многообразия на E_2 и E_4 , вж. Фиг. 3.12г.

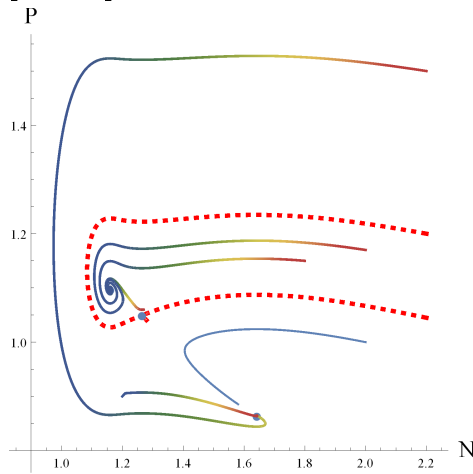
Когато съществува неустойчиво вътрешно равновесие с нечетен индекс, са възможни много различни динамични поведения на системата.



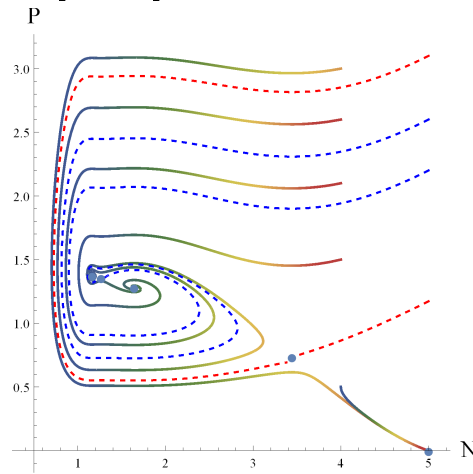
(а) Пример 6. Структура на нуле-вите изоклини в случая на три вътрешни равновесни точки.



(б) Пример 7. Структура на нуле-вите изоклини в случая на четири вътрешни равновесни точки.



(в) Пример 6. 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 .



(г) Пример 7. 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 3.12: Динамика на системата (3.2) в случаите на три и четири вътрешни равновесни точки.

Ще илюстрираме главните възможности в случая на четири вътрешни равновесни точки. Ако E_1 е неустойчива, а E_3 е локално асимптотично устойчива, тогава съществуват две възможности.

Пример 8. Увеличавайки K по отношение на предходния пример и избирайки $K = 8.3$, равновесната точка E_1 става неустойчива и се появява

граничен цикъл. В зависимост от началните условия, траекториите клонят към граничен цикъл, към равновесната точка E_3 или към граничното равновесие E_K , вж. Фиг. 3.13а и Фиг. 3.13б.

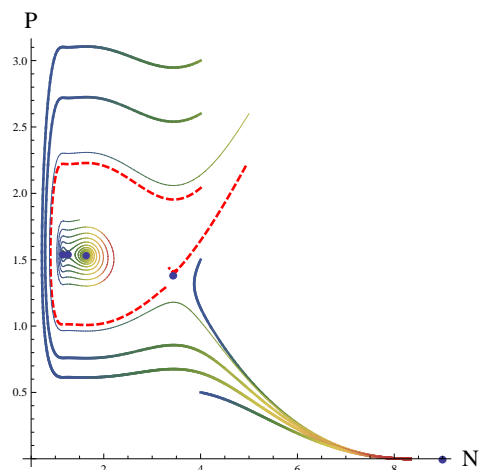
Пример 9. Увеличавайки още K на $K = 9$, всички траектории, имащи начало във вътрешността на множеството, определено от устойчивото многообразие на E_4 , клонят към E_3 , когато t клони към безкрайност. Всички останали траектории клонят към граничното равновесие E_K , вж. Фиг. 3.13в и Фиг. 3.13г.

Пример 10. В случая на $K = 9.4$, равновесната точка E_3 става също неустойчива и се появява граничен цикъл, който я загражда. Всички траектории клонят или към граничен цикъл, или към граничното равновесие E_K , в зависимост от началните условия, вж. Фиг. 3.14а и Фиг. 3.14б.

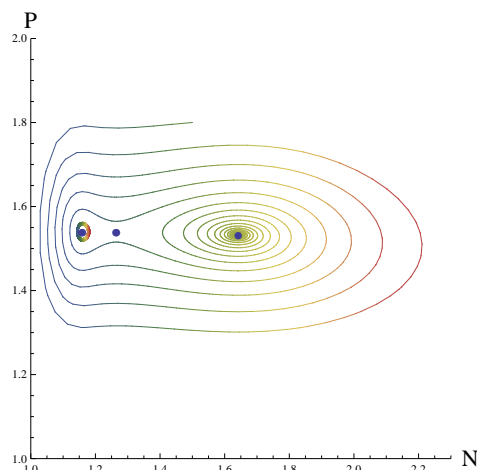
Пример 11. Накрая, увеличавайки стойността на K на 10, граничното равновесие E_K става глобално асимптотично устойчиво, вж. Фиг. 3.14в.

Случаят на три вътрешни равновесни точки може да бъде изследван по подобен начин. Когато стойността на K се увеличава, се получават следните възможни поведения на системата:

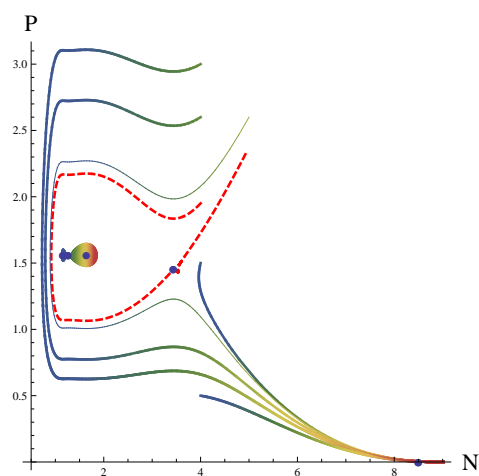
- E_1 и E_3 са устойчиви; съществуват два басейна на привличание, отговарящи на двете устойчиви вътрешни равновесни точки;
- E_1 е неустойчива, а E_3 е устойчива; появява се граничен цикъл около E_1 ; траекториите клонят към граничния цикъл или към E_3 ;
- E_1 е неустойчива, а E_3 е устойчива; всички траектории клонят към E_3 при $t \rightarrow \infty$;
- E_1 и E_3 са неустойчиви; появява се устойчив граничен цикъл около E_3 .



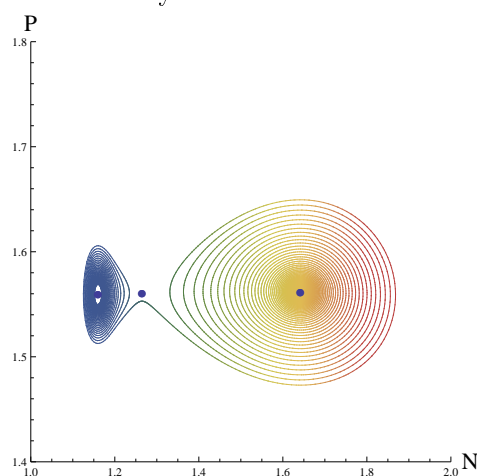
(а) Пример 8. E_1 е неустойчива, а E_3 е локално асимптотично устойчива; прекъснатата линия определя басейна на привличане на E_K .



(б) Пример 8. Динамика на модела (3.2) в околност на E_1 и E_3 . Траекториите клонят към граничен цикъл или към E_3 , в зависимост от началните условия.

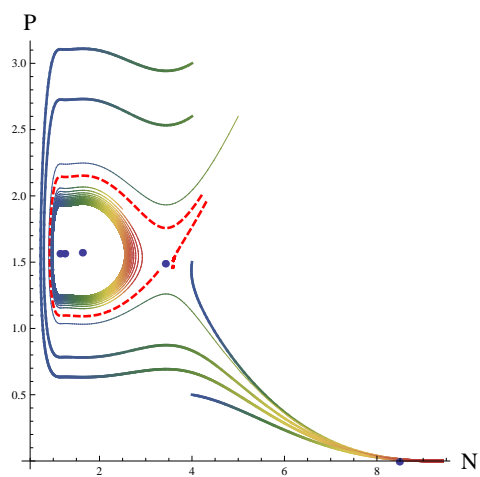


(в) Пример 9. E_1 е неустойчива, а E_3 е локално асимптотично устойчива; прекъснатата линия определя басейна на привличане на E_K .

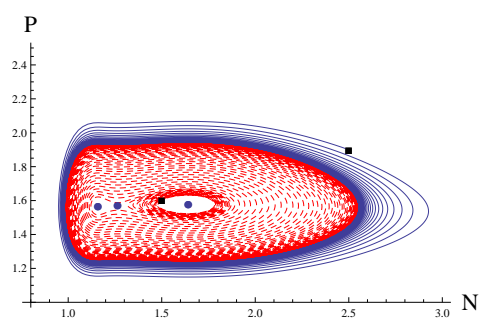


(г) Пример 9. Динамика на модела (3.2) в околност на E_1 и E_3 . Всички траектории клонят към устойчивото равновесие E_3 .

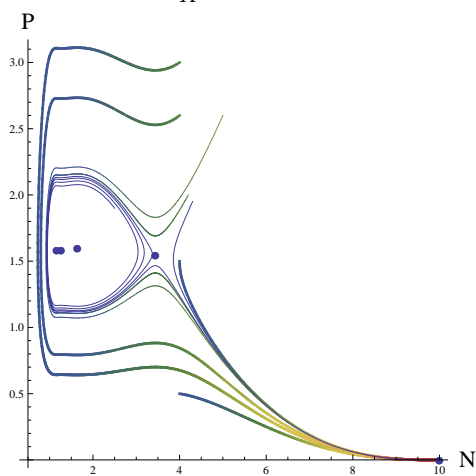
Фигура 3.13: Динамика на системата (3.2) в случая на едно устойчиво и три неустойчиви вътрешни равновесни точки.



(а) Пример 10. E_1 и E_3 са неустойчиви; прекъснатата линия определя басейна на привличане на E_K .



(б) Пример 10. Динамика на модела в околност на E_1 и E_3 . Съществува граничен цикъл около E_3 . Изобразени са две траектории – с прекъснатата и с непрекъснатата линия. Черните квадратчета отговарят на началните условия.



(в) Пример 11. Граничната равновесна точка E_K е глобално асимптотично устойчива.

Фигура 3.14: Динамика на системата (3.2) в случая на четири неустойчиви вътрешни равновесни точки.

3.3 Сравнение между моделите с линейни и нелинейни функции на растеж и смъртност. Биологична интерпретация на резултатите от въвеждането на обобщени функции.

Както отбелязахме, моделът (3.1) може да има до две вътрешни равновесни точки. Сравнявайки с резултатите, получени в параграф 3.2.4 и илюстрирани в параграф 3.2.5, можем да заключим, че в случаите, когато (3.2) няма повече от две вътрешни равновесия, възможните качествени поведения на системата са същите като при модела с линейни функции на растеж и смъртност при хищника.

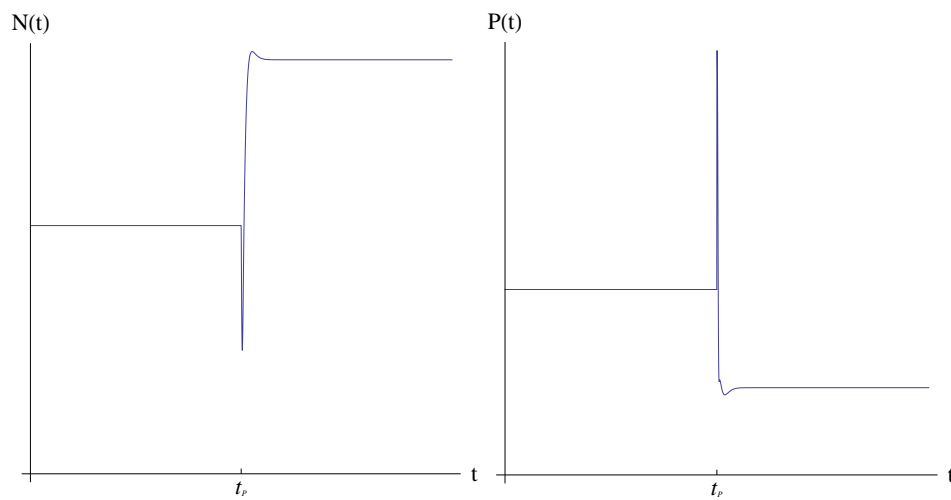
Моделът (3.2) обаче може да има и повече от две вътрешни равновесни точки, което води до качествено нова динамика, която не се наблюдава при класическите модели, но може да има сериозно влияние върху възможностите за оцеляване и контрол на една реална система.

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

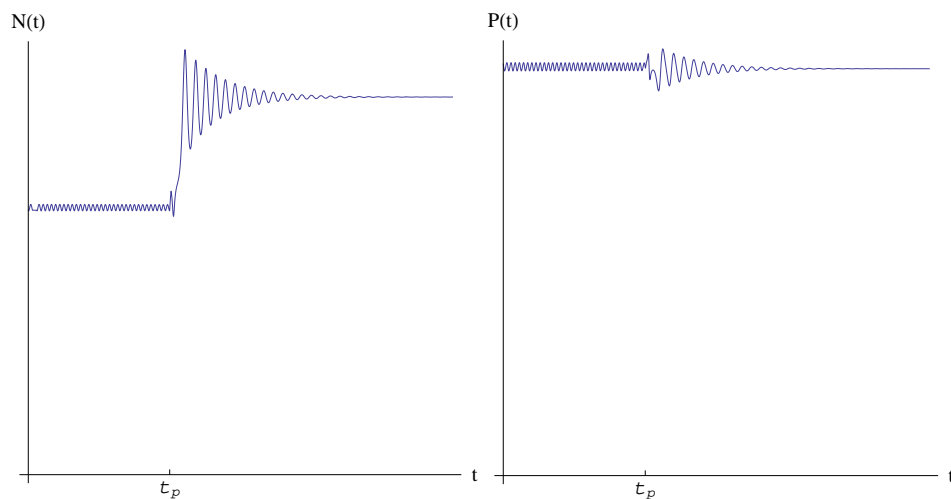
Основната разлика, от биологична гледна точка, е в начина, по който системата реагира на големи пертурбации. Нека разгледаме случая, представен в пример 6. Нека приемем, че за известен период от време популациите флукутират около равновесието E_1 . Голяма пертурбация в момента от време t_P (по-точно 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. 3.15. Такова поведение не може да се опише от класическите модели (с линейни функции на растеж и смъртност), но е наблюдавано в реални екологични системи [58].

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 системата 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. 3.16. Големи пертурбации в момента от време t_P могат да стабилизират системата около устойчиво равновесие.



Фигура 3.15: Стабилизиране на система от тип хищник-жертва след голяма пертурбация в случая на две устойчиви вътрешни равновесни точки.



Фигура 3.16: Стабилизиране на система от тип хищник-жертва след голяма пертурбация в случая на граничен цикъл и устойчива вътрешна равновесна точка.

Вземайки предвид горните примери, е ясно, че основно биологично следствие от обогатената динамика на системата е начинът, по който тя реагира на големи пертурбации. Пертурбация в система от тип хищник-жертва може да доведе до промяна в дългосрочното поведение на системата, без това да означава изчезването на популацията на единия вид организми.

От друга страна, както аналитичните изследвания дотук показват,

обобщаването на даден модел чрез включването на обобщени функции на растеж и смъртност не е задължително свързано с твърде големи технически трудности и следователно повечето класически модели биха могли да бъдат обобщени по този начин. Остава отворен въпрос как това би се отразило на динамиката на така получените модели.

3.4 Заключение

Изследванията ни в настоящата глава са базирани на известен от литературата математически модел от тип хищник-жертва, характеризиращ се със защитно поведение на жертвата, предложен и изследван в [73]. Ние предлагаме обобщение на модела чрез въвеждането на обобщени функции на растеж и смъртност за хищника. Въпреки че за простота специфичната функция на растеж е избрана да бъде тази на Holling от тип II (монотонна функция), новият модел има много по-сложна и богата динамика от този, предложен в [73]. Установени са съществуването и единствеността на положителните решения на системата, тяхната равномерна ограниченост. Изследвани са въпросите за съществуване, локална устойчивост и бифуркации на равновесните точки, като и глобалното динамично поведение на системата. Разгледани са различни числени примери, потвърждаващи теоретичните резултати и демонстриращи многото възможности за оцеляване и на двете популации или изчезването на популацията-хищник.

В частност, позволявайки функциите на растеж и смъртност на хищника да бъдат нелинейни по отношение на специфичната функция на растеж, системата може да има повече от две вътрешни равновесни точки, което не е в сила за оригиналния модел, изследван в [73]. Това води до възможността за съществуване на две или повече устойчиви равновесия на системата или наличието на устойчив граничен цикъл и устойчиво равновесие. Басейните на привличане на съответните ω -гранични множества са определени от устойчивите многообразия на вътрешните седлови точки.

Резултатите от изследването показват, че модели с нелинейни функции на растеж и смъртност могат да описват поведение на биологичната система, което е много по-сложно, отколкото при класическите модели, но в същото време съответства на поведение, наблюдавано при реални хранителни мрежи.

Резултатите от тази глава са публикувани в [43].

Глава 4

Описване на реални експерименти с модели от тип на Monod с използването на обобщени функции

Естествена следваща стъпка при изследването на обобщените функции на растеж е валидирането им на базата на експериментални данни. Както отбелязахме в увода, голяма част от експерименталните изследвания в областта на популационната динамика се правят в лабораторни условия. Ето защо в настоящата глава за валидиране на практическата приложимост на обобщените функции на растеж ще разгледаме експериментални данни за микроорганизми, отглеждани в лабораторни условия, и ще направим сравнение между резултатите, които се получават при класическия модел на Monod, и тези при използването на обобщени функции на растеж на биомасата.

4.1 Описание на модела

Както отбелязахме в Глава 1, базовият модел, който описва микробиален растеж в биореактор, е моделът на Monod:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= (s^{(0)} - s)D - \frac{\alpha V_{max}sx}{s + K_s}, \\ \frac{dx}{dt} &= \left(\frac{V_{max}s}{s + K_s} - D \right) x, \\ x(0) &= x_0, \quad s(0) = s_0,\end{aligned}\tag{4.1}$$

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 отмиване. Функцията на Monod $V_{max}s/(s + K_s)$ описва консумацията, а α характеризира ефективността на биотехнологичния процес, по-точно “превръщането” на субстрат в биомаса.

Известно е обаче, че класическите модели, представени в параграф 1.2, дават добри резултати при описването на експериментални данни, когато организмите са отглеждани при оптимални условия, но не и при субоптимални или инхибиращи условия [1, 76] (например температура, рН, субстанции, различни от лимитиращия субстрат, и др.). В настоящата глава ще покажем, че използването на обобщени функции на растеж дава значително по-добри резултати при описването на експерименталните данни в този случай.

Ще модифицираме модела (4.1), като въведем обобщена функция на растеж за биомасата. Разглеждаме модела

$$\begin{aligned} \frac{ds}{dt} &= (s^{(0)} - s)D - \frac{\alpha V_{max}sx}{s + K_s}, \\ \frac{dx}{dt} &= \left[\mathcal{B} \left(\frac{V_{max}s}{s + K_s} \right) - D \right] x, \\ x(0) &= x_0, \quad s(0) = s_0, \end{aligned} \quad (4.2)$$

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 ≥ 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 $s \geq 0$, $\mathcal{B}' = d\mathcal{B}/d\mathcal{F} = 0$, ако $\mathcal{F} \in (0, A_1) \cup (A_2, +\infty)$ и $\mathcal{B}' > 0$, ако $\mathcal{F} \in (A_1, A_2)$.

И в настоящата глава ще използваме вида на $\mathcal{B}(\mathcal{F})$, предложен в [74]:

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

Забележка 9. В разглежданите модели 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.

4.2 Динамика на модела

Както ще покажем в тази секция, резултатите за класическия модел на Monod (вж. например [69]) могат лесно да се обобщят и за модела с обобщена функция на растеж за биомасата.

Обезразмерявайки модела (4.2) с $\bar{s} = s/s^{(0)}$, $\bar{t} = Dt$, $\bar{x} = \alpha x/(Ds^{(0)})$, $\bar{\mathcal{B}} = \mathcal{B}/D$, $\bar{K}_s = K_s/s^{(0)}$ и пропускайки чертите за простота, разглеждаме системата

$$\begin{aligned} \frac{ds}{dt} &= 1 - s - \frac{V_{max}sx}{s + K_s}, \\ \frac{dx}{dt} &= \left[\mathcal{B} \left(\frac{V_{max}s}{s + K_s} \right) - 1 \right] x. \end{aligned} \quad (4.3)$$

Нека с s^* означим единствената положителна стойност на s , за която

$$\mathcal{B} \left(\frac{V_{max}s}{s + K_s} \right) = 1.$$

Ако такава стойност не съществува, дефинираме $s^* := +\infty$. Нека дефинираме още

$$x^* := \frac{(s^* + K_s)(1 - s^*)}{V_{max}s^*}.$$

Тогава очевидно системата (4.3) може да има до две равновесни точки – $E_1 = (1, 0)$, която съществува винаги, и $E^* = (s^*, x^*)$, която съществува само ако е изпълнено $0 < s^* < 1$.

Лема 4. *В случая, когато вътрешната равновесна точка $E^* = (s^*, x^*)$ съществува, т.е. когато $0 < s^* < 1$, тогава съществува момент от време $T > 0$ такъв, че $s(t) < 1$ за всяко $t \geq T$.*

Доказателство. Да допуснем, че $s(t) \geq 1$ за всяко $t > 0$. Тогава имаме

$$\frac{ds}{dt} = 1 - s - \frac{V_{max}s}{s + K_s}x < 0.$$

От лемата на Barbălat (вж. [25]) следва, че са изпълнени $\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = 1$ и $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$. Използвайки монотонността на \mathcal{B} , получаваме

$$\mathcal{B}(\mathcal{F}(s)) - 1 \geq \mathcal{B}(\mathcal{F}(1)) - \mathcal{B}(\mathcal{F}(s^*)) > 0$$

и следователно $\frac{dx}{dt} = (\mathcal{B}(\mathcal{F}(s)) - 1)x > 0$ за всички достатъчно големи стойности на t , което противоречи на ограничеността на $x(t)$. Последното означава, че съществува достатъчно голямо $T > 0$ такова, че е изпълнено

$s(T) \leq 1$. Освен това, ако равенството $s(\tilde{t}) = 1$ е в сила за някое $\tilde{t} \geq T$, тогава

$$\frac{ds}{dt}(\tilde{t}) = 1 - s(\tilde{t}) - \frac{V_{max}s(\tilde{t})}{s(\tilde{t}) + K_s} x(\tilde{t}) = -\frac{V_{max}}{1 + K_s} x(\tilde{t}) < 0.$$

От последното неравенство следва, че $s(t) < 1$ за всяко $t > T$. \square

Забележка 10. Да отбележим, че за изследването на динамиката на (4.3) е достатъчно да разглеждаме само положително инвариантно множество $\Delta = \{(s, x) \in \mathbb{R}^2 : 0 < s < 1, x > 0\}$, тъй като всички траектории с положителни начални условия влизат в него за крайно време.

Динамиката на (4.3) се характеризира напълно от следващите две теореми.

Теорема 14. *В случая, когато системата (4.3) няма вътрешни равновесни точки, т.е. $s^* > 1$, граничната равновесна точка $E_1 = (1, 0)$ е глобално асимптотично устойчива.*

Доказателство. Разглеждаме функцията $V(s, x) = x$ върху положително инвариантно множество Δ .

За производната по направление на траекториите на (4.3) е в сила

$$\dot{V} = \left[\mathcal{B} \left(\frac{V_{max}s}{s + K_s} \right) - 1 \right] x.$$

Последното е винаги неположително в Δ , вземайки предвид, че

$$\mathcal{B} \left(\frac{V_{max}s}{s + K_s} \right) < \mathcal{B} \left(\frac{V_{max}}{1 + K_s} \right) < \mathcal{B} \left(\frac{V_{max}s^*}{s^* + K_s} \right) = 1.$$

При това, $\dot{V} = 0$ точно тогава, когато $x = 0$.

Сега, от принципа на LaSalle следва, че ω -граничното множество на произволна траектория се съдържа в множеството $\{(x, s) \in cl\Delta : x = 0\}$. Но върху него всички траектории се привличат от равновесната точка E_1 , с което теоремата е доказана. \square

Преди да преминем към случая, когато вътрешната равновесна точка E^* съществува, ще докажем една лема, необходима за доказателството на глобалната асимптотична устойчивост на E^* .

Лема 5. *В случая, когато вътрешната равновесна точка $E^* = (s^*, x^*)$ съществува, т.е. $0 < s^* < 1$, точката E_1 е неустойчиво равновесие.*

Доказателство. Вариационната матрица за системата (4.3), пресметната в точката E_1 , има вида

$$\begin{bmatrix} -1 & -\frac{V_{max}}{1+K_s} \\ 0 & \mathcal{B}\left(\frac{V_{max}}{1+K_s}\right) - 1 \end{bmatrix}.$$

Вземайки предвид, че от монотоността на \mathcal{B} и условието $0 < s^* < 1$ следва

$$\mathcal{B}\left(\frac{V_{max}}{1+K_s}\right) > \mathcal{B}\left(\frac{V_{max}s^*}{s^*+K_s}\right) = 1,$$

непосредствено се проверява, че точката E_1 е седло, т.е. е неустойчива. \square

Теорема 15. *В случая, когато вътрешната равновесна точка $E^* = (s^*, x^*)$ съществува, т.е. $0 < s^* < 1$, тя е глобално асимптотично устойчива.*

Доказателство. Нека изберем и фиксираме произволна начална точка $(s(0), x(0)) \in \Delta$.

Разглеждаме функцията

$$V(s, x) = \int_{s^*}^s \frac{\mathcal{B}(\mathcal{F}(\xi)) - 1}{1 - \xi} d\xi + \frac{1}{x^*} \int_{x^*}^x \frac{\eta - x^*}{\eta} d\eta$$

върху множеството Δ , използвайки идея от [82]. Нейната производна по траекториите на (4.2) е

$$\begin{aligned} \dot{V} &= \nabla V \cdot \left(\frac{ds}{dt}, \frac{dx}{dt} \right) \\ &= \frac{\mathcal{B}(\mathcal{F}(s)) - 1}{1 - s} \left(1 - s - \frac{V_{max}sx}{s + K_s} \right) + \frac{1}{x^*} \cdot \frac{x - x^*}{x} \cdot (\mathcal{B}(\mathcal{F}(s)) - 1) x \\ &= x(\mathcal{B}(\mathcal{F}(s)) - 1) \left[-\frac{V_{max}s}{(s + K_s)(1 - s)} + \frac{V_{max}s^*}{(s^* + K_s)(1 - s^*)} \right]. \end{aligned}$$

Последното е очевидно неположително върху Δ , тъй като или вторият множител е положителен, а третият – отрицателен, или обратното, в зависимост от това дали $s > s^*$, или $s < s^*$.

Да означим с $L^+(s(0), x(0))$ ω -граничното множество за решението $(s(t), x(t))$ на (4.3), имащо начално условие $(s(0), x(0)) \in \Delta$. Известно е, че $L^+(s(0), x(0))$ е инвариантно по отношение на траекториите на (4.3). Също така (понеже всяка траектория на модела се съдържа в компактно

множество), $L^+(s(0), x(0))$ е непразно, компактно и свързано и се съдържа в затворената обвивка $cl\Delta$, т.е. $L^+(s(0), x(0)) \subset \{(s, x) : 0 \leq s \leq 1, x \geq 0\}$.

Според Принципа за инвариантност на LaSalle, всяко решение на модела, имащо начално условие в Δ , е дефинирано в интервала $[0, +\infty)$ и клони към най-голямото инвариантно множество, което се съдържа в затворената обвивка на множеството $Z := \{(s, x) \in \Delta : \dot{V}(s, x) = 0\}$.

Нека (\tilde{s}, \tilde{x}) е произволна точка от $L^+(s(0), x(0))$. Тогава са възможни следните два случая: (i) $\tilde{s} = 1$ и $\tilde{x} = 0$; (ii) $\tilde{s} = s^*$ и $\tilde{x} = x^*$.

Да допуснем, че в сила е случай (i). От непрекъснатостта на $\mathcal{B}(\cdot)$ следва съществуването на околност U на \tilde{s} такава, че за всяка точка $s \in U$ е изпълнено неравенството $\mathcal{B}(\mathcal{F}(s)) > \mathcal{B}(\mathcal{F}(s^*))$. Тогава, ако траекторията $(s(t), x(t))$ влезе в множеството U , то дясната страна на второто уравнение в модела е строго положителна (тъй като $x(t) > 0$). Това означава, че $x(t)$ ще е строго растяща и траекторията не може да клони към (\tilde{s}, \tilde{x}) , където $\tilde{x} = 0$. Така получихме, че случай (i) е невъзможен, т.е. е в сила (ii). Оттук следва, че $Z = \{E^*\}$, т.е. $L^+(s(0), x(0)) = \{(s^*, x^*)\}$. С това е завършено доказателството на теоремата. \square

4.3 Физически експерименти

Използваме данни от два щама винени дрожди – *Saccharomyces cerevisiae* MB и *Saccharomyces cerevisiae* FR [10].

Дрождите са едноклетъчни гъби, използвани често като моделен организъм в молекулярната биология, като играят особено важна роля в генното инженерство. По принцип тези микроскопични гъби могат да бъдат намерени в много разнообразни местообитания в естествената си среда – на листата на растения, в почвата, в соленоводни басейни, по повърхности в чревния тракт на топлокръвни организми (като паразити или симбионти) и др. Като основен ферментиращ агент, *Saccharomyces cerevisiae* се използват за производството на хляб, бира, вино, както и ферментирали млечни продукти. Също така, *Saccharomyces cerevisiae* често се приемат като хранителна добавка, тъй като съдържат 50 процента протеини и са богат източник на витамини В, никотинова киселина и фолиева киселина [66]. Сред типичните характеристики на *Saccharomyces cerevisiae* са:

- метаболизират захари с концентрация $170 - 220g/l$ [59], като концентрация над $250g/l$ може да има инхибиращ ефект върху ферментацията [57];

- обикновено тези организми могат да съществуват при до 15 % съдържание на алкохол [17]; понякога тази стойност може да варира.

Експерименталните данни, с които работим, са получени от прекъснат (англ. *batch*) процес. Щамовете *Saccharomyces cerevisiae* са култивирани върху гроздов сок от *Vitis vinifera cv. Merlot*, който притежава редица важни за биотехнологията на винопроизводството свойства. Щамовете са поставени при инхибиращи условия поради наличието на високи концентрации на етанол.

4.4 Анализ на данните

Ще сравним моделите (4.1) и (4.2) при $D = 0$ (предвид факта, че разглеждаме прекъснат процес) от гледна точка на способността им да описват експериментални данни.

4.4.1 Параметрична идентификация

Използваме следната процедура, за да определим най-добрата оценка на параметрите (в смисъла на метода най-малките квадрати). Нека са дадени n измервания,

$$\{(t_i, x_i, s_i) : i = 1, \dots, n\},$$

където x_i и s_i означават съответно измерени стойности за биомасата и субстрата в момента от време t_i .

Дефинираме следната целева функция:

$$\varepsilon(\mathbf{p}) = \sum_{i=1}^n \left[\left(\frac{x(t_i; \mathbf{p}) - x_i}{x_i} \right)^2 + \left(\frac{s(t_i; \mathbf{p}) - s_i}{s_i} \right)^2 \right],$$

където $\mathbf{p} = (\alpha, V_{max}, K_s, s_0, x_0)$ за модела на Monod (4.1) и $\mathbf{p} = (\alpha, V_{max}, K_s, \beta, A_1, A_2, s_0, x_0)$ за модела (4.2), а $x(t; \mathbf{p})$ и $s(t; \mathbf{p})$ отговарят на решенията на съответните модели за стойности на параметрите \mathbf{p} .

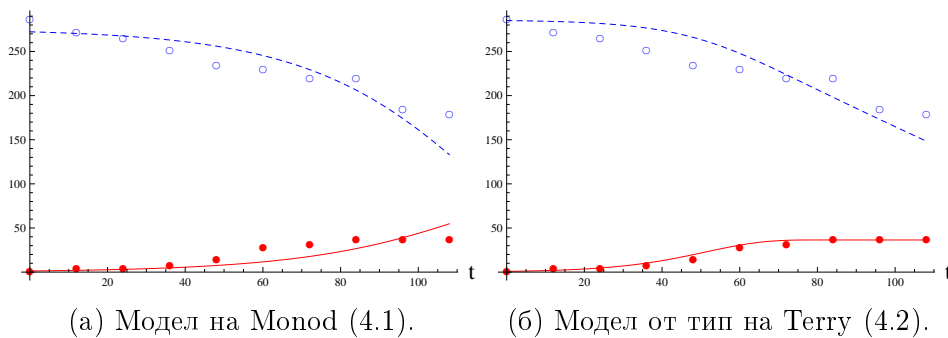
Минимизирайки $\varepsilon(\mathbf{p})$ по отношение на \mathbf{p} , получаваме оптималните стойности за параметрите. За решаването на минимизационната задача е използван вграденият във Wolfram Mathematica метод Nelder–Mead [72].

За решаването на системите ОДУ, необходимо за пресмятане на целевата функция, е използван вграден в системата Wolfram Mathematica адаптивен метод (“*Stiffness switching*”), подходящ за решаване на твърди системи.

4.4.2 Числени експерименти

Разглеждаме първата фаза от растежа на микроорганизмите, докато популацията достигне квази-стационарното си състояние.

Резултати за щама FR. С модела на Monod (4.1) най-доброто приближение на експерименталните данни получаваме за следните стойности на параметрите: $\alpha = 0.41$, $V_{max} = 909.7$, и $K_s = 5.6 \times 10^6$. Както можем да видим от Фиг. 4.1а, моделът не успява да опише добре растежната динамика. Очевидно е, че основна причина за това е фактът, че растежът на организмите се предполага да бъде линейна функция на консумацията. Поведението на експерименталните данни обаче отрича това предположение. Растежът на организмите спира, въпреки че има наличен субстрат в средата и неговата концентрация монотонно намалява вследствие на консумация.



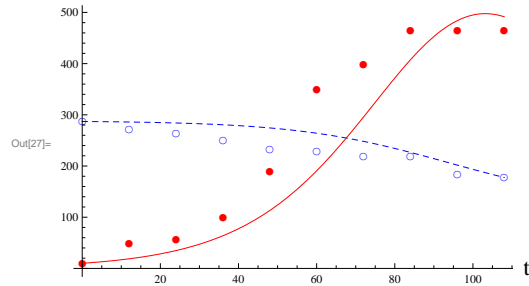
Фигура 4.1: Резултати от описването на експериментални данни за *Saccharomyces cerevisiae* FR с моделите (4.1) и (4.2). С плътни кръгчета и плътна линия са означени съответно експерименталните данни и теоретичните резултати за биомасата, а с прекъснатата линия и празни кръгчета са означени съответните данни за субстрата.

Значително по-добър резултат се получава с модела (4.2) за следните стойности на параметрите: $\alpha = 10.02$, $V_{max} = 0.29$, $K_s = 2.03$, $\beta = 0.5$, $A_1 = 0.28$, $A_2 = 0.29$ (вж. Фиг. 4.1б).

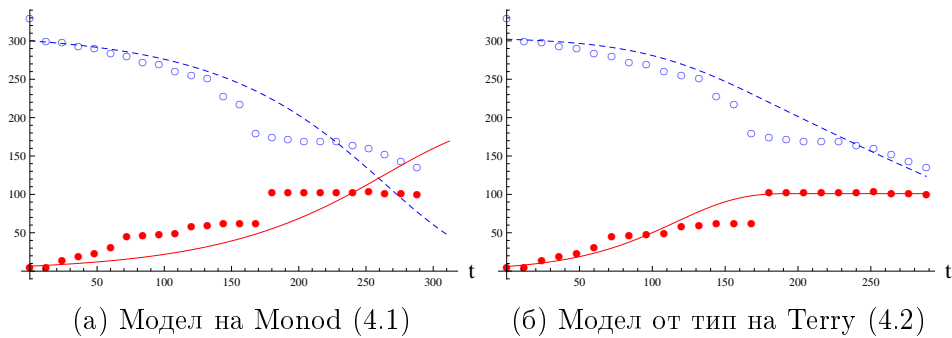
Може да се предположи, че невъзможността на модела (4.1) да опише добре експерименталните данни е причинена от факта, че сме пренебрегнали смъртността на микроорганизмите. Дори и добавяйки член, който я отчита обаче, моделът не успява добре да опише квази-стационарната фаза на процеса. Разглеждайки смъртност с коефициент d , получаваме резултатите, изобразени на Фиг. 4.2 за стойности на параметрите $\alpha = 0.04$, $V_{max} = 1465.12$, $K_s = 2.78 \times 10^6$ и $d = 0.1$.

Подобни наблюдения, както за данните от щама FR, могат да бъдат

направени и за най-добрите приближения, получени за щама МВ, вж. Фиг. 4.3а за резултатите от модела на Monod и Фиг. 4.3б за тези, получени с модела (4.2).



Фигура 4.2: Резултати от описването на експериментални данни за *Saccharomyces cerevisiae* FR с модела на Monod с отчитане на смъртност. 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 4.3: 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.

4.5 Заключение и дискусия

Покажахме, че въвеждането на нелинейни функции на растеж за биомасата в класическия модел на Monod не променя възможните асимптотични поведения на системата и следователно може да описва 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.

От друга страна обаче, предложените експерименти показват, че модифицираният модел е по-гъвкав при описването на експериментални данни. 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. Последващите изследвания биха могли да се фокусират върху дефинирането на конкретни функции на растеж, които имат правдоподобно от гледна точка на биологията поведение. Също така, могат да бъдат разгледани различни случаи, в които класическите модели не дават добри резултати и да се потърсят удачни нелинейни функции на растеж за всеки от тях.

Резултатите от настоящата глава са публикувани в [44].

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, <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2018.02.008>, 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 [74] 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.

Приложение А

Динамични системи

Основен апарат на изследване на разглежданите математически модели е теорията на динамичните системи. Тук ще дадем кратък обзор на някои понятия и твърдения (без доказателства) от областта на динамичните системи, които се използват многократно в дисертационния труд. Темата е изключително обширна и подробности (в частност, доказателства на формулираните теореми) могат да бъдат намерени в [29], [47], [80]. Тук до голяма степен ще следваме изложението по темата, направено в [69].

А.1 Основни понятия, съществуване и единственост на решенията

Дефиниция 1. [69] Функцията $\pi : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$ наричаме **динамична система**, ако изпълнява следните условия:

1. $\pi(x, 0) = x$;
2. $\pi(x, t + s) = \pi(\pi(x, t), s)$.

Системата ОДУ

$$y' = f(y), \tag{A.1}$$

където $y \in \mathbb{R}^n$ и $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ е непрекъснато диференцируема, задава динамична система, като дефинираме $\pi(x, t)$ да бъде стойността на y в момента t , където $y(t)$ е решението на (A.1), удовлетворяващо началните условия $y(0) = x$.

Дефиниция 2. [69] Нека е дадена точка $x \in \mathbb{R}^n$. Множеството

$$\{\pi(x, t), t \geq 0\}$$

наричаме **положителна траектория (орбита)** през точката x и означаваме с $\gamma^+(x)$. Аналогично дефинираме понятието **отрицателна траектория (орбита)** през точката x . Обединението на положителната и отрицателната траектория през точката x наричаме **траектория (орбита)** през x .

Твърдение 17 (Picard-Lindelöf). [29] Ако $f(t, x)$ е непрекъсната върху отвореното множество Ω и локално липшицова по отношение на x , тогава за всяка точка $(t_0, x_0) \in \Omega$ съществува единствено решение $x(t, t_0, x_0)$ на задачата на Коши

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(t, x), \\ x(t_0) &= x_0. \end{aligned} \tag{A.2}$$

Функцията $x(t, t_0, x_0)$ е дефинирана и непрекъсната в отворено подмножество на \mathbb{R}^{n+2} .

Твърдение 18. [29] Ако Ω е отворено подмножество на \mathbb{R}^{n+1} , $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ е непрекъсната и $\varphi(t)$ е решение на задачата на Коши (A.2) дефинирано в даден интервал, тогава съществува продължение на $\varphi(t)$ до максимален интервал на съществуване. Освен това, ако (a, b) е максимален интервал на съществуване за решението x на (A.2), тогава $(t, x(t))$ клони към границата на Ω при $t \rightarrow a$ и $t \rightarrow b$.

Следствие 4. [29] Ако функцията $f(t, x)$ е непрекъсната за $t \in (t_1, +\infty)$, $t_1 < t_0$, $|x| < \alpha$ и може да се покаже, че дадено решение $x(t)$ на задачата на Коши (A.2) изпълнява $|x(t)| \leq \beta < \alpha$ за всички стойности $t \geq t_0$, за които $x(t)$ е дефинирано, тогава $x(t)$ е дефинирано за $t \in [t_0, +\infty)$.

Дефиниция 3. [69] Една динамична система се нарича **дисипативна**, ако съществува ограничено множество M и за всяка положителна траектория $\gamma^+(x)$ съществува t_0 , така че за всяко $t > t_0$, $\gamma^+(x)$ лежи в M .

Твърдение 19. [69] Достатъчно условие за това всички решения на (A.1) да съществуват за всяко $t > 0$ е системата да е дисипативна.

Дефиниция 4. [69] Множеството S се нарича **положително инвариантно**, ако всички траектории, чиито начални условия са в S , остават в S за всяко $t > 0$. Ако траекториите остават в S както за положителните, така и за отрицателните стойности на t , S се нарича **инвариантно**.

А.2 Равновесни точки и периодични орбити. Локални свойства на решенията.

Дефиниция 5. [69] **Равновесна точка** на дадена динамична система наричаме елемент $p \in \mathbb{R}^n$ такъв, че $\pi(p, t) = p$ за всяко $t \in \mathbb{R}$. В частност, равновесните точки на (А.1) са тези $y^* \in \mathbb{R}^n$, за които $f(y^*) = 0$.

Дефиниция 6. [69] Орбита, която удовлетворява $\pi(p, t + T) = \pi(p, t)$ за всяко t и дадено фиксирно реално число T , наричаме **периодична орбита**.

Нека означим решението на автономната система (А.1), отговарящо на начално условие $y(0) = y_0$, с $\phi(t, y_0)$. Нека с $\|\cdot\|$ е означена стандартната Евклидова норма в \mathbb{R}^n .

Дефиниция 7. [69] Решението $\phi(t, y_0)$ се нарича (локално) **устойчиво** (по Ляпунов), ако за всяко $\varepsilon > 0$ съществува $\delta > 0$ такава, че ако $\|y_0 - x_0\| < \delta$, то $\|\phi(t, y_0) - \phi(t, x_0)\| < \varepsilon$ за всяко $t > 0$.

Дефиниция 8. [69] Решението $\phi(t, y_0)$ се нарича (локално) **асимптотично устойчиво**, ако е устойчиво и съществува околност N на y_0 такава, че ако $x_0 \in N$, то $\lim_{t \rightarrow \infty} \|\phi(t, x_0) - \phi(t, y_0)\| = 0$.

Теорема 16. [69] *Дадена равновесна точка y^* е асимптотично устойчива за (А.1), ако всички собствени стойности на матрицата на Якоби*

$$\left[\begin{array}{c} \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \end{array} \right] \Bigg|_{y=y^*}$$

имат отрицателни реални части. Ако някоя от собствените стойности има положителна реална част, равновесната точка е неустойчива.

Нека същата тази матрица има k собствени стойности с положителна реална част и $n - k$ собствени стойности с отрицателна реална част. Тогава съществуват следните две множества:

Дефиниция 9. [69] $M^+(y^*)$ се нарича **устойчиво многообразие** и се дефинира като

$$M^+(y^*) := \{x : \lim_{t \rightarrow \infty} \pi(x, t) = y^*\};$$

$M^-(y^*)$ се нарича **неустойчиво многообразие** и се дефинира като

$$M^-(y^*) := \{x : \lim_{t \rightarrow -\infty} \pi(x, t) = y^*\}.$$

Забележка 11. Тези две множества локално са многообразия с размерности съответно $n - k$ и k и всички траектории с начални условия в тези множества клонят към равновесната точка y^* , когато t клони към $+\infty$ (устойчиво многообразие) или $-\infty$ (неустойчиво многообразие).

Дефиниция 10. [69] Нека y^* е равновесна точка на (А.1). Ако всички собствени стойности на матрицата на Якоби

$$\left[\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right] \Big|_{y=y^*}$$

имат ненулеви реални части, y^* се нарича **хиперболична** равновесна точка.

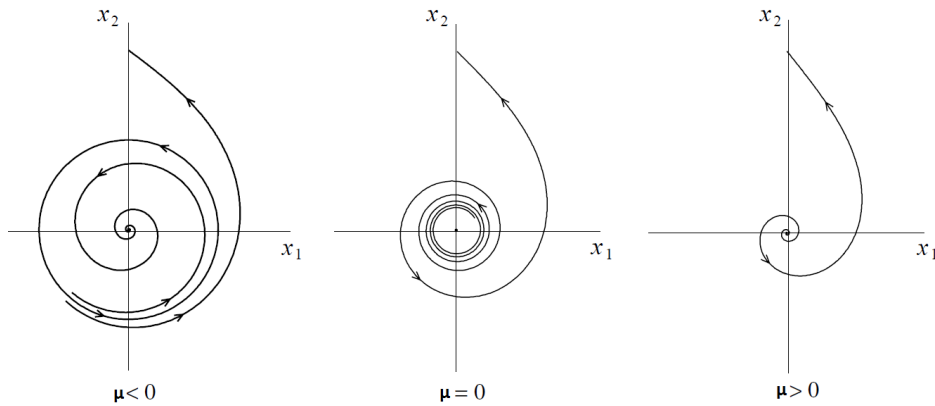
А.3 Бифуркации на равновесни точки

Бифуркационният анализ е мощен инструмент, който позволява изследването на качествените промени в поведението на решенията на дадена динамична система в зависимост от стойностите на един или повече нейни параметри. Ще приведем някои уводни сведения, които са използвани в дисертационния труд, като изложението е повлияно от [71]. Повече информация може да бъде намерена в [47, 80].

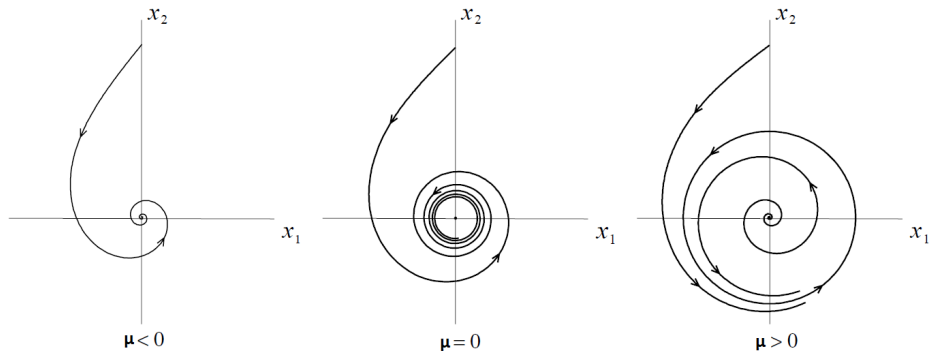
Както коментирахме в предходния параграф, ако дадена равновесна точка е хиперболична, нейната локална устойчивост може да бъде определена от знаците на реалните части на собствените стойности на матрицата на Якоби за $f(x)$, пресметната в равновесната точка. Следователно може да има промяна в качественото поведение на решенията в околност на дадена равновесна точка, само ако при варирането на един или повече параметри в даден модел, някоя от собствените стойности на матрицата на Якоби пресича имагинерната ос. В случая на двумерна система, който е предмет на изследване на настоящия дисертационен труд, следователно са налице две възможности – да се получава една реална собствена стойност, равна на нула, или да се получават две комплексно спрегнати собствени стойности с нулева реална част.

Промяната на качественото поведение на системата в околност на равновесната точка се нарича бифуркация. Тук ще се спрем по-подробно на бифуркациите на Хопф и Богданов–Такенс.

Бифуркацията на Хопф се получава, когато при варирането на един параметър μ двойка собствени стойности пресичат имагинерната ос, т.е. имаме двойка комплексно спрегнати чисто имагинерни собствени стойности, при бифуркационната стойност $\mu = \mu_0$. Без ограничение



Фигура А.1: Докритична бифуркация на Хопф [48]



Фигура А.2: Надкритична бифуркация на Хопф [48]

на общността ще приемаме по-нататък, че $\mu_0 = 0$. При наличието на бифуркация на Хопф, фазовите портрети в околност на равновесната точка при варирането на параметъра са илюстрирани на Фиг. А.1 (докритична бифуркация на Хопф) и Фиг. А.2 (надкритична бифуркация на Хопф). При надкритичната бифуркация, когато параметърът премине през бифуркационната стойност, равновесната точка от устойчива става неустойчива и се “появява” устойчива периодична орбита. В случая на докритична бифуркация на Хопф е налице неустойчива периодична орбита, когато параметърът е по-малък от бифуркационната стойност, като равновесната точка отново от устойчива става неустойчива при неговото увеличаване. Разликата в този случай е, че равновесната точка очевидно не може да бъде глобално устойчива при $\mu < \mu_0$ и освен това няма периодична орбита, която да “спира” траекториите да се отдалечат на произволно голямо разстояние от равновесната точка при $\mu > \mu_0$.

Твърдение 20. [80] Нормалната форма, която съответства на бифуркация на Хопф, е следната:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \alpha(\mu)x_1 - x_2 + \theta x_1 (x_1^2 + x_2^2), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_1 + \alpha(\mu)x_2 + \theta x_2 (x_1^2 + x_2^2).\end{aligned}$$

където $\theta = 1$ или $\theta = -1$.

С други думи, ако дадена двумерна система може да бъде трансформирана с помощта на дифеоморфизми до посочената нормална форма, е налице бифуркация на Хопф.

При $\theta = 1$ бифуркацията е докритична (англ. *subcritical*), а при $\theta = -1$ – надкритична (англ. *supercritical*).

В сила е следната теорема.

Теорема 17. [47] Нека е дадена следната двумерна динамична система, зависеща от един параметър μ :

$$\frac{dx}{dt} = f(x, \mu), \quad x = (x_1, x_2)^T \in \mathbb{R}^2, \quad \mu \in \mathbb{R}^1$$

с гладка дясна страна f . Нека за достатъчно малки стойности на $|\mu|$, съществува равновесна точка $x^0(\mu)$, $x^0(0) = 0$ и собствените стойности на матрицата на Якоби за системата, пресметната в тази точка, са

$$\lambda_{1,2}(\mu) = \tau(\mu) \pm i\omega(\mu),$$

където $\tau(0) = 0$, $\omega(0) = \omega_0 > 0$. Нека при това са изпълнени следните условия за неизроденост на системата:

1. $\frac{d\tau}{d\mu}(0) \neq 0$,
2. $l_1(0) \neq 0$, където l_1 е първият коефициент на Ляпунов, дефиниран по-долу.

Тогав дадената система е топологически еквивалентна в околност на началото на координатната система на една от следните две нормални форми:

$$\frac{d}{dt} \begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \beta & -1 \\ 1 & \beta \end{bmatrix} \begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} + \theta(y_1^2 + y_2^2) \begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix},$$

където $\theta = \text{sign } l_1(0)$.

Първият коефициент на Ляпунов $l_1(0)$ може да бъде пресметнат по следния начин. Записваме $f(x, 0)$ в следния вид, като използваме линеаризацията около $x = 0$:

$$f(x, 0) = \begin{bmatrix} 0 & -\omega_0 \\ \omega_0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} P(x_1, x_2) \\ Q(x_1, x_2) \end{bmatrix}.$$

Тогава

$$l_1(0) = \frac{1}{8\omega_0}(P_{x_1x_1x_1} + P_{x_1x_2x_2} + Q_{x_1x_1x_2} + Q_{x_2x_2x_2}) + \frac{1}{8\omega_0^2}[P_{x_1x_2}(P_{x_1x_1} + P_{x_2x_2}) - Q_{x_1x_2}(Q_{x_1x_1} + Q_{x_2x_2}) - P_{x_1x_1}Q_{x_1x_1} + P_{x_2x_2}Q_{x_2x_2}],$$

където долните индекси означават частни производни, пресметнати за $x = 0$ [26].

Бифуркацията на Богданов–Такенс се получава при варирането на два параметъра в даден модел, т.е. е бифуркация с коразмерност 2.

Най-често срещаната нормална форма, която съответства на бифуркация на Богданов–Такенс, е следната:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \beta_1 + \beta_2x_1 + x_1^2 + \sigma x_1x_2, \end{aligned}$$

където $\sigma = 1$ или $\sigma = -1$.

Динамичното поведение в околност на бифуркационните стойности на параметрите за случая $\sigma = -1$, който се среща в дисертационния труд, е илюстрирано посредством бифуркационна диаграма на Фиг. А.3.

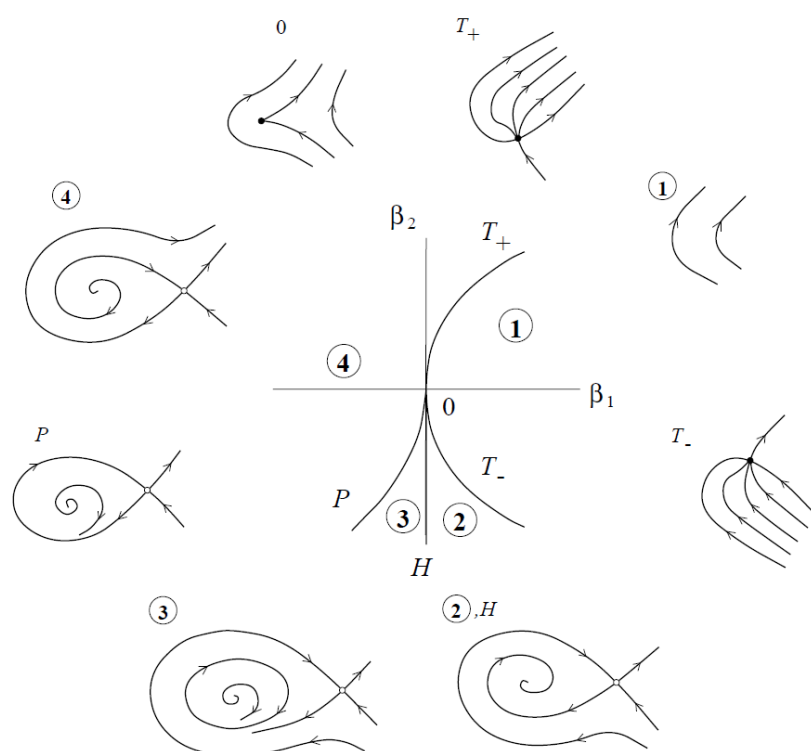
В сила е следната теорема.

Теорема 18. *Нека е дадена двумерната система*

$$\frac{dx}{dt} = f(x, \alpha), \quad x \in \mathbb{R}^2, \quad \alpha \in \mathbb{R}^2$$

и нека са изпълнени следните условия за неизроденост:

1. $a(0)b(0) \neq 0$,
2. *изображението $(x, \alpha) \mapsto (f(x, \alpha), \text{trace}(f_x(x, \alpha)), \det(f_x(x, \alpha)))$ е неособено в точката $(x, \alpha) = (0, 0)$,*



Фигура А.3: Бифуркационна диаграма за бифуркацията на Богданов–Такенс. Фазови портрети в околност на точката на бифуркация в зависимост от стойностите на двата бифуркационни параметъра – β_1 , β_2 [27].

където квадратичните коефициенти a, b са дефинирани по-долу.

Тогава дадената система е топологически еквивалентна в околност на началото на координатната система на една от следните нормални форми:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= x_2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \beta_1 + \beta_2 x_1 + x_1^2 + \sigma x_1 x_2,\end{aligned}$$

където $\sigma = \text{sign } a(0)b(0) = \pm 1$.

Квадратичните коефициенти $a(0)$ и $b(0)$ могат да бъдат пресметнати по следния начин [47]. Развиваме дясната страна $f(x, 0)$ в ред на Тейлър около точката $x = 0$:

$$f(x, 0) = A_0 x + \frac{1}{2} B(x, x) + O(\|x\|^3),$$

където $B(x, y)$ е векторна функция с компоненти

$$B_j(x, y) = \sum_{k,l=1}^2 \left. \frac{\partial^2 f_j(\xi, 0)}{\partial \xi_k \partial \xi_l} \right|_{\xi=0} x_k y_l,$$

където $j = 1, 2$. Нека $q_0, q_1, p_0, p_1 \in \mathbb{R}^2$ са ненулеви вектори, удовлетворяващи

$$A_0 q_0 = 0, \quad A_0 q_1 = q_0, \quad A_0^T p_1 = 0, \quad A_0^T p_0 = p_1$$

и нормализирани така, че

$$\langle p_0, q_0 \rangle = \langle p_1, q_1 \rangle = 1, \quad \langle p_0, q_1 \rangle = \langle p_1, q_0 \rangle = 0,$$

където $\langle p, q \rangle := p^T q$. Тогава

$$a(0) = \frac{1}{2} \langle p_1, B(q_0, q_0) \rangle, \quad b(0) = \langle p_0, B(q_0, q_0) \rangle + \langle p_1, B(q_0, q_1) \rangle.$$

А.4 Асимптотика на решенията

Дефиниция 11. [69] Нека $\{t_n\}$ е редица от реални числа, която клони към безкрайност при $n \rightarrow \infty$. Ако $P_n = \pi(x, t_n)$ клони към дадена точка P , тогава P се нарича ω -границна точка на x .

Дефиниция 12. [69] Множеството от всички ω -границни точки на x се нарича ω -границно множество на x и се бележи с $\omega(x)$.

Дефиниция 13. [69] Нека $\{t_n\}$ е редица от реални числа, която клони към минус безкрайност при $n \rightarrow \infty$. Ако $P_n = \pi(x, t_n)$ клони към дадена точка P , тогава P се нарича α -границна точка на x .

Дефиниция 14. [69] Множеството от всички α -границни точки на x се нарича α -границно множество на x и се бележи с $\alpha(x)$.

Твърдение 21. [69] Ако системата е дисипативна, то ω -границното множество е непразно, компактно, свързано, инвариантно множество.

Дефиниция 15. Нека (A.1) е n -мерна система, т.е. $x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))^T$. Казваме, че системата е **равномерно персистентна**¹, ако съществува положителна константа ε такава, че за всяко нейно решение $x(t)$, съответстващо на положително начално условие, е в сила $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq \varepsilon$, $i = \overline{1, n}$.

Теорема 19 (Ляпунов). [29] Ако съществува положително определена върху отвореното множество $\Omega \ni 0$ функция $f(x)$ такава, че $\dot{V} := [\partial V(x)/\partial x] \cdot f(x) \leq 0$, тогава $x = 0$ е решение на (A.1), което е устойчиво. Ако в допълнение \dot{V} е отрицателно определена в Ω , тогава $x = 0$ е асимптотично устойчиво решение.

Дефиниция 16. Ще казваме, че скаларната функция V е **слаба функция на Ляпунов** върху отвореното множество $G \subset \mathbb{R}^n$, ако тя е непрекъсната върху затворената обвивка на G , $\text{clos } G$ и $\dot{V}(x) := [\partial V(x)/\partial x] \cdot f(x) \leq 0$ за $x \in G$.

Теорема 20 (Принцип за инвариантността на LaSalle). [29] Нека V е слаба функция на Ляпунов за (A.1) в отвореното множество G и нека $\gamma^+(x_0)$ е ограничена орбита, която лежи в G . Тогава ω -границното множество на γ^+ принадлежи на M , където M е максималното инвариантно по отношение на (A.1) подмножество на $S := \{x \in \text{clos } G : \dot{V}(x) = 0\}$.

В случаите, когато (A.1) е двумерна система, много полезна е следната теорема:

Теорема 21 (Poincaré-Bendixson). [69] Нека $\gamma^+(y_0)$ е положителна траектория на (A.1), която остава в затвореното и ограничено подмножество $K \subset \mathbb{R}^2$ и нека K съдържа краен брой равновесни точки. Тогава е в сила точно едно от следните твърдения:

¹Ще дефинираме понятието в частен случай, който е необходим за целите на настоящия дисертационен труд. За общата дефиниция, вж. [12]

1. $\omega(y_0)$ е равновесна точка;
2. $\omega(y_0)$ е периодична орбита;
3. $\omega(y_0)$ съдържа краен брой равновесни точки и множество от траектории γ_i , които α - и ω -гранични множества съдържат по една от тези равновесни точки за всяка траектория γ_i .

Ако можем да изключим някои от възможностите, посочени в горната теорема, получаваме резултат за асимптотиката на решенията на дадената двумерна система. За тази цел ще използваме следните твърдения.

Теорема 22 (Критерий на Dulac). [69] Нека системата (А.1) е двумерна. Нека G е свързано подмножество на \mathbb{R}^2 и нека $\beta(x)$ е непрекъснато диференцируема скаларна функция, дефинирана в G . Ако дивергенцията $\operatorname{div}(\beta(x)f(x))$ не сменя знака си в G , тогава не съществуват периодични орбити в G .

Теорема 23 (Лема Butler-McGehee). [69] Нека P е хиперболична равновесна точка на (А.1), която е в $\omega(x)$ – ω -граничното множество на $\gamma^+(x)$, но не е цялото ω -гранично множество. Тогава $\omega(x)$ има нетривиално (т.е. различно от P) сечение с устойчивото и с неустойчивото многообразие на P .

Библиография

- [1] R. Alt, S. Markov, Theoretical and computational studies of some bioreactor models, *Computers and Mathematics with Applications* 64 (2012) 350–360.
- [2] J.F. Andrews, A mathematical model for the continuous culture of microorganisms utilizing inhibitory substrates, *Biotechnology and bioengineering* 10 (1968) 707–723.
- [3] R. Arditi, H.R. Akcakaya, Underestimation of mutual interference of predators, *Oecologia* 83 (1990) 358–361.
- [4] R. Arditi, J.-M. Callois, Y. Tyutyunov, C. Jost, Does mutual interference always stabilize predator-prey dynamics? A comparison of models, *Biol. Model.* 327 (2004) 1037–1057.
- [5] R. Arditi, L. Ginzburg, Coupling in predator–prey dynamics: ratio-dependence, *J. Theor. Biol.* 139 (1989) 311–326.
- [6] R. Arditi, L. Ginzburg, *How Species Interact: Altering the Standard View on Trophic Ecology*, Oxford University Press, 2012.
- [7] A. Ardito, P. Ricciardi, Lyapunov functions for a generalized Gause-type model, *J. Math. Biol.* 33 (1995) 816–828.
- [8] J. R. Beddington, Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency, *J. Anim. Ecol.*, 44 (1975) 331–340.
- [9] A. Berryman, The origins and evolution of predator-prey theory, *Ecology* 73 (1992) 1530–1535.
- [10] D. Bozhilova, Research on possible improvement of fermentation in different strains winemaking yeast *Saccharomyces cerevisiae*, MSc Thesis, Sofia University, 2015.

- [11] F. Brauer, C. Castillo-Chávez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer-Verlag, New York, 2001.
- [12] G. Butler, H.I. Freedman, P. Waltman, Uniformly persistent systems, *Proc. Am. Math. Soc.* 96 (1986) 425–430.
- [13] R.S. Cantrell, C. Cosner, On the dynamics of predator-prey models with the Beddington–DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.* 257 (2001) 206–222.
- [14] C.-H. Chiu, S.-B. Hsu, Extinction of top-predator in three-level food-chain model, *J. Math. Biol.* 37 (1998) 372–380.
- [15] D.L. DeAngelis, R.A. Goldstein, R.V. O’Neill, A model for trophic interaction, *Ecology* 56 (1975) 881–892.
- [16] D. Dimitrov, H. Kojouharov, Complete mathematical analysis of predator-prey models with linear prey growth and Beddington–DeAngelis functional response, *Appl. Math. Comput.* 162 (2005) 523–538.
- [17] G.H. Fleet *The Microbiology of Alcoholic Beverages. Microbiology of Fermented Foods*, Blackie Academic and Professional, London, UK, 1998.
- [18] H.I. Freedman, Graphical stability, enrichment, and pest control by a natural enemy, *Math. Biosci.* 31 (1976) 207–225.
- [19] H.I. Freedman, *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*. New York, Marcel Dekker, 1980.
- [20] H.I. Freedman, P. Waltman, Persistence in models of three interacting predator-prey populations, *Math. Biosci.* 68 (1984) 213–231.
- [21] H.I. Freedman, G.S.K. Wolkowicz, Predator-prey systems with group defence: the paradox of enrichment revisited, *Bulletin of Mathematical Biology* 48 (1986) 493–508.
- [22] M. Gerber, R. Span, An analysis of available mathematical models for anaerobic digestion of organic substances for production of biogas. In: *Proc. IGRC, Paris* (2008).
- [23] M. E. Gilpin, Enriched predator-prey systems: theoretical stability, *Science* 177 (1972) 902–904.

- [24] L. Ginzburg, H.R. Akcakaya, Consequences of ratio-dependent predation for steady-state properties of ecosystems, *Ecology* 73 (1992) 1536–1543.
- [25] K. Gopalsamy, *Stability and Oscillations in Delay Differential Equations of Population Dynamics*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 1992.
- [26] J. Guckenheimer, P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer, 1983.
- [27] J. Guckenheimer, Y.A. Kuznetsov, Bogdanov-Takens bifurcation (2007), *Scholarpedia*, 2(1):1854.
- [28] J.B.S. Haldane, *Enzymes*. Longmans, London, 1930.
- [29] J.K. Hale, *Ordinary Differential Equations*, Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, 1980.
- [30] M. Haque, Ratio-dependent predator-prey models of interacting populations, *Bull. Math. Biol.* 71 (2009) 430–452.
- [31] M. Haque, A detailed study of the Beddington-DeAngelis predator-prey model, *Math. Biosci.* 234 (2011) 1–16.
- [32] C.S. Holling, The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly, *The Canadian Entomologist* 91 (1959) 234–260.
- [33] C.S. Holling, Some characteristics of simple types of predation and parasitism, *The Canadian Entomologist* 91 (1959) 385–398.
- [34] C.S. Holling, The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation, *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97 (1965) 5–60.
- [35] S.-B. Hsu, S. Ruan, T.-H. Yang, On the dynamics of two-consumers-one-resource competing systems with Beddington-DeAngelis functional response, *Discrete Cont. Dyn. Syst. Ser. B* 18 (2013) 2331–2353.
- [36] J.-c. Huang, D.-m. Xiao, Analyses of bifurcations and stability in a predator-prey system with Holling Type-IV functional response, *Acta Mathematicae Applicatae Sinica* 20 (2004) 167–178.
- [37] J.-c. Huang, D.-m. Xiao, Analyses of bifurcations and stability in a predator-prey system with Holling type-IV functional response, *Acta Math. Appl. Sin. Engl. Ser.* 20 (2004) 167–178.

- [38] G. Huisman, R. J. De Boer, A formal derivation of the “Beddington” functional response, *J. Theor. Biol.* 185 (1997) 389–400.
- [39] T.-W. Hwang, Global analysis of the predator-prey system with Beddington-DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.* 281 (2003) 395–401.
- [40] T.-W. Hwang, Uniqueness of limit cycles of the predator-prey system with Beddington-DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.* 290 (2004) 113–122.
- [41] **T. Ivanov**, On a predator-prey type model. *Scientific Reports*, No 2/2012, IMI, ISSN 1314-541X (2012).
- [42] **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.
- [43] **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>.
- [44] **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>.
- [45] C.X.J. Jensen, L.R. Gizburg, Paradoxes or theoretical failures? The jury is still out, *Ecol. Model.* 188 (2005) 3–14.
- [46] Y. Kuang, H. I. Freedman, Uniqueness of limit cycles in Gause-type models of predator-prey systems, *Math. Biosci.* 88 (1988) 67–84.
- [47] Y. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*. 2nd ed., Springer, 1998.
- [48] Y. Kuznetsov, Andronov-Hopf bifurcation (2006), *Scholarpedia*, 1(10):1858. http://www.scholarpedia.org/article/Andronov-Hopf_bifurcation.
- [49] N.-W. Liu, T.-T. Kong, Dynamics of a predator prey system with Beddington-DeAngelis functional response and delays, *Abstract and Applied Analysis*, volume 2014, Article ID 930762, 8 pages, <http://dx.doi.org/10.1155/2014/930762>

- [50] Z. Liu, R. Yuan, Stability and bifurcation in a delayed predator-prey system with Beddington–DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.* 296 (2004) 521–537.
- [51] A. Lotka, *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkinson, Baltimore, 1925.
- [52] R.M. May, Limit cycles in predator-prey communities, *Science* 177 (1972) 900–902.
- [53] S. Markov, Cell growth models using reaction schemes: batch cultivation, *Biomath* 2 (2013) 1–9.
- [54] J. Monod, La technique de culture continue, the orieapplications. *Annales de l'Institut Pasteur*, 79 (1950) 390–410.
- [55] J. D. Murray, *Mathematical Biology I. An Introduction*, Springer-Verlag, 2002.
- [56] R.K. Naji, A.T. Balasim, On the dynamical behavior of three species food web model, *Chaos, Solitons and Fractals* 34 (2007) 1636–1648.
- [57] H. Nishino, S. Miyazakim, K. Tohjo, Effect of osmotic pressure on the growth rate and the fermentation activity of wine yeast. *Am. J. Enol.Viticult.*, 36 (1985) 170–174.
- [58] S.L. Pimm, *Food Webs*, Chapman and Hall, 1982.
- [59] P. Ribéreau-Gayon, D. Dubourdieu, B. Donèche, A. Lonvaud *Handbook of Ecology, Vol. 1. The Microbiology of Wine and Vinifications* (2nd ed.), Chichester, UK: John Wiley and Sons, 2006.
- [60] J.F. Riebesell, Paradox of enrichment in competitive systems, *Ecology* 55 (1974) 183–187.
- [61] M. Rosenzweig, Paradox of enrichment: destabilization of exploitation systems in ecological time, *Science* 171 (1969) 385–387.
- [62] M. L. Rosenzweig, Reply to McAllister et al., *Science* 175 (1972) 564–565.
- [63] M. L. Rosenzweig, Reply to Gilpin, *Science* 177 (1972) 904.
- [64] M. Rosenzweig, R. MacArthur, Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction, *Am. Nat.* 97 (1963) 209–223.

- [65] S. Ruan, D. Xiao, Global analysis in a predator-prey system with nonmonotonic functional response, *SIAM Journal on Applied Mathematics* 61 (2001) 1445–1472.
- [66] R. Schneiter, *Genetics, Molecular and Cell Biology of Yeast (lectures)*, University of Freiburg, 2014.
- [67] G. T. Skalski, J. F. Gilliam, Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model, *Ecology* 82 (2001) 3083–3092.
- [68] H.L. Smith, The Rosenzweig-MacArthur predator-prey model, School of Mathematical and Statistical Sciences, Arizona State University, <https://math.la.asu.edu/~halsmith/Rosenzweig.pdf>.
- [69] H.L. Smith, P. Waltman, *The Theory of the Chemostat. Dynamics of Microbial Competition*. Cambridge University Press, 1995.
- [70] W. Sokol, J. A. Howell, Kinetics of phenol oxidation by washed cells, *Biotechnol. Bioeng.* 23 (1980) 2039–2049.
- [71] E. Sontag, *Lecture Notes on Mathematical Systems Biology*, Rutgers University, 2009.
- [72] J. Spall, *Introduction to Stochastic Search and Optimization*, Wiley, 2003.
- [73] B. Tang, Y. Xiao, Bifurcation analysis of a predator-prey model with anty-predator behaviour, *Chaos, Solitons and Fractals.* 70 (2015) 58–68.
- [74] A. J. Terry, A predator prey model with generic birth and death rates for the predator, *Math. Biosci.* 248 (2014) 57–66.
- [75] H. R. Thieme, *Mathematics in Population Biology*, Princeton Series in Theoretical and Computational Biology, Princeton University Press, Princeton, NJ, 2003.
- [76] G. Velikova, *Mathematical models, describing biological systems in inhibitory conditions*, MSc Thesis, Sofia University, 2015.
- [77] P.F. Verhulst, Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population, *Mém. Acad. Roy.*, Brussels 18 (1845) 1–42.
- [78] V. Volterra, Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically, *Nature* 118 (1926) 558.

- [79] J.L. Webb, *Enzyme and Metabolic Inhibitors*. Academic Press, 1963.
- [80] S. Wiggins, *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*. Springer, 1996.
- [81] G. S. K. Wolkowicz, Bifurcation analysis of a predator-prey system involving group defence, *SIAM Journal on Applied Mathematics* 48 (1988) 592–606.
- [82] G.S.K. Wolkowicz, Z. Lu, Global dynamics of a mathematical model of competition in the chemostat: general response functions and differential death rates, *SIAM Journal on Applied Mathematics* 52 (1992) 222–233.
- [83] C. Xu, P. Li, Dynamical analysis in a delayed predator-prey model with delays, *Discrete Dynamics in Nature and Society*, volume 2012, Article ID 652947, 22 pages, doi:10.1155/2012/652947
- [84] H. Zhu, S.A. Campbell, G.S.K. Wolkowicz, Bifurcation analysis of a predator-prey system with nonmonotonic functional response, *SIAM Journal on Applied Mathematics* 63 (2002) 636–682.