http://vestnik.mrsu.ru
ISSN Print 0236-2910
ISSN Online 2313-0636

УДК 519.87:581.55 DOI: 10.15507/0236-2910.028.201803.321-332

Исследование устойчивости положения равновесия системы динамики биоценоза в условиях межвидового взаимодействия

П. А. Шаманаев*, О. С. Язовцева
ФГБОУ ВО «МГУ им. Н. П. Огарёва» (г. Саранск, Россия)
**korspa@yandex.ru*

Введение. В статье рассмотрена задача об устойчивости по части переменных нулевого положения равновесия математической модели, описывающая динамику биоценоза в условиях межвидового взаимодействия типа «хищник-жертва», представляющую собой нелинейную систему обыкновенных дифференциальных уравнений с возмущениями в виде векторных полиномов. Исследуемая система рассмотрена при условии, что рождаемость биологических видов не превышает смертности.
Материалы и методы. Получены достаточные условия устойчивости и асимптотической устойчивости по части переменных нулевого положения равновесия системы. Доказательство основано на построении операторного уравнения в банаховом пространстве, связывающего решение исследуемой системы и ее линейного приближения. На основе принципа Шаудера о неподвижной точке доказано существование решения операторного уравнения. Для завершения доказательства показано, что между решениями исследуемой системы и ее линейного приближения существует локальная асимптотическая эквивалентность по Брауеру, причем разности между компонентами решений исследуемой системы и ее линейного приближения стремятся к нулю равномерно по начальным значениям.
Результаты исследования. В качестве примера рассмотрена модель типа «хищник-жертва» в случае, когда два вида питаются третьим. Приведены условия устойчивости и асимптотической устойчивости по части переменных тривиального положения равновесия системы динамики численности двух популяций «хищников» и одной популяции «жертв» при различных коэффициентах рождаемости биологических видов. Построены графики численности популяций при различных значениях разности между рождаемостью и смертностью соответствующих видов.
Обсуждение и заключения. В зависимости от разности между рождаемостью и смертностью биологических видов проведен анализ динамики численности двух популяций «хищников» и одной популяции «жертв» с течением времени.

Ключевые слова: модель «хищник-жертва», устойчивость по части переменных, нелинейные обыкновенные дифференциальные уравнения, локальная асимптотическая эквивалентность по Брауэру, принцип Шаудера о неподвижной точке

Для цитирования: Шаманаев П. А., Язовцева О. С. Исследование устойчивости положения равновесия системы динамики биоценоза в условиях межвидового взаимодействия // Вестник Мордовского университета. 2018. Т. 28, № 3. С. 321–332. DOI: https://doi.org/10.15507/0236-2910.028.201803.321-332

Studying the Equilibrium State Stability of the Biocenosis Dynamics System under the Conditions of Interspecies Interaction

P. A. Shamanaev*, O. S. Yazovtseva
National Research Mordovia State University (Saransk, Russia)
**korspa@yandex.ru*

Introduction. The article considers the problem of stability of the mathematical model of the trivial equilibrium. The model describes the biocenosis dynamics with the predator-prey type interspecific interaction, which is a nonlinear system of ordinary differential equations with perturbations in the form of vector polynoms. The examined system is considered provided that the birth rate of biological species does not exceed mortality rate.
Materials and Methods. The article states the sufficient conditions for asymptomatic stability. The proof is based on the construction of an operator equation in a Banach space, which connects the solution of the nonlinear system and its linear approximation. The existence of the operator equation solution is proved through using the Schauder fixed point principle. It is shown that there is Brauer local asymptotic equivalence between the solutions of the investigated system and its linear approximation and the differences between the components of the solutions of the nonlinear system and its linear approximation tends to zero evenly with respect to the initial values.
Results. As a case in point, the authors consider the model of the predator-prey type in the case when two species feed on the third one. The conditions for stability and asymptotic stability for a part of the variables of the trivial equilibrium of the abundance dynamics of two predator populations and one prey population under different fertility rates of biological species are given. The graphs of a number of populations with different vaues of the difference between the birth rate and the mortality rate of partucular species are constructed.
Conclusions. Depending on the difference between fertility and mortality of biological species, the population dynamics of two populations of "predators" and one population of "preys" is analyzed over time.

Keywords: predator-prey model, stability in the respect to a part of variables, nonlinear ordinary differential equations, local asymptotic equivalence by Brauer, Schauder fixed point principle

For citation: Shamanaev P. A., Yazovtseva O. S. Studying the Equilibrium State Stability of the Biocenosis Dynamics System under the Conditions of Interspecies Interaction. *Vestnik Mordovskogo universiteta* = Mordovia University Bulletin. 2018; 28(3):321–332. DOI: https://doi.org/10.15507/0236-2910.028.201803.321-332

Введение

Математическое моделирование динамики численности популяций является одной из основных проблем математической экологии. Ввиду многофакторности биотических и абиотических воздействий на биоценоз разработка модели представляет собой нетривиальную задачу.

Важнейшей характеристикой математических моделей, описывающих динамику численности биологических популяций, является наличие устойчивого или неустойчивого положения равновесия.

Одна из широко известных биологических моделей – модель динамики биоценоза в условиях межвидового взаимодействия, известная как модель «хищник-жертва»[1]:

[1] **Bailey J. O. E., Ollis D. F.** Biochemical engineering fundamentals. – 2nd ed. New York : McGraw-Hill International Edition. 1986, 984 p.

$$\begin{cases} \dfrac{dv_i}{dt} = v_i \left(a_i - \sum_{j=1}^{M} a_{ij} w_j \right), i = \overline{1,N}, \\ \dfrac{dw_k}{dt} = w_k \left(-b_k + \sum_{j=1}^{N} b_{kj} v_j \right), k = \overline{1,M}, \end{cases} \quad (1)$$

где $v_i, i = \overline{1,N}$ – численность популяции i-ого вида жертв; $w_k(t), k = \overline{1,M}$ – численность популяции k-ого вида хищников; a_i и b_k – разность между рождаемостью и смертностью i-ого вида жертв и k-ого вида хищников соответственно в предположении, что он не испытывает влияния внешних факторов; a_{ij} – коэффициент, характеризующий уменьшение i-ого вида жертв за счет j-ого вида хищников, $a_{ij} > 0$; b_{kj} – коэффициент, характеризующий увеличение k-ого вида хищников за счет j-ого вида жертв, $b_{kj} > 0$.

Учитывая, что численность популяции является неотрицательной величиной, рассмотрим систему (1) при условии, что $v_i \geq 0$, $i = \overline{1,N}$, $w_k \geq 0$, $k = \overline{1,M}$.

Поскольку фазовые переменные данной системы отвечают численности различных видов популяций, вывод о динамике численности каждой из популяций можно сделать на основании исследования устойчивости положения равновесия системы по соответствующим переменным.

В статье рассматривается вопрос об устойчивости по части переменных нулевого положения равновесия системы (1) при условии, что рождаемость биологических видов не превышает смертности. Это условие может быть записано в виде:

$$a_i \leq 0, i = \overline{1,N}; b_k \geq 0, k = \overline{1,M}.$$

Заметим, что в случае, когда $a_i = 0$ $i = \overline{1,N}$ или $b_k = 0$, $k = \overline{1,M}$, матрица линейного приближения системы (1) имеет нулевые собственные значения, что соответствует критическому случаю[2]. В связи с этим вопрос об устойчивости нулевого положения равновесия по первому приближению остается открытым.

Для решения поставленной задачи применяется подход[3–5] [1–2], основанный на установлении локальной асимптотической эквивалентности между решениями исследуемой системы и ее линейным приближением.

Обзор литературы

Основы математического подхода в экологии заложены в книге Т. Р. Мальтуса[6]. В этой работе впервые приведена постановка задачи о численности популяции в строгих математических формулировках, впоследствии получившая название модели Мальтуса; показано, что при отсутствии ограничивающих факторов численность может увеличиваться в геометрической прогрессии. Дальнейшее развитие математических моделей популяций было реализовано в работе П. Ф. Ферхюльста [3], где приведен анализ динамики численности популяции одного вида в условиях естественных ограничений – конкуренции за ресурсы. Исследование предложенных моделей было продолжено в трудах Р. Перла[7] [4].

---

[2] **Малкин И. Г.** Теория устойчивости движения. М. : Наука, 1966. 533 с.

[3] **Воскресенский Е. В.** Методы сравнения в нелинейном анализе. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1990. 224 с.

[4] **Воскресенский Е. В.** Асимптотические методы: теория и приложения. Саранск : СВМО, 2000. 300 с.

[5] **Шаманаев П. А., Язовцева О. С.** Применение локальной покомпонентной асимптотической эквивалентности к исследованию устойчивости по части переменных решений динамических систем // Аналитические и численные методы моделирования естественно-научных и социальных проблем : мат-лы XII Междунар. науч.-техн. конф. Пенза : Пензенский государственный университет, 2017.

[6] **Malthus T. R.** An essay of the principle of population. London : St. Paul's Church-Yard, 1798. 126 p.

[7] **Pearl R.** The biology of population growth. New York, 1930. 260 p.

Позднее был осуществлен переход от рассмотрения моделей, описывающих один вид, к системам, моделирующим динамику популяций в условиях межвидового взаимодействия[8–9] [5]. Подобные модели получили название «хищник-жертва». Основой для составления систем послужили кинетические уравнения Лотки, описывающие гипотетическую химическую реакцию. Вольтерра предложил модификацию модели, учитывающую периодические колебания численности популяций при их взаимодействии.

Основные положения современного этапа развития математических моделей динамики численности популяций содержатся в различных исследованиях[10–13] [1; 6].

Вопросы устойчивости математических моделей, описывающих динамику биологических популяций в условиях межвидового взаимодействия, изложены в многочисленных работах[14–15] [7–11].

В книге Ю. А. Пыха на основе прямого метода Ляпунова развита общая теория исследования устойчивости равновесных режимов для широкого класса экологических и генетических моделей[16].

Работа Ю. М. Свирижева и Д. О. Логофета посвящена исследованию устойчивости обобщенных моделей типа «хищник-жертва»[17].

Другими учеными проведен анализ положений равновесия модели Лотки-Вольтерра на примере динамики популяций рыб, получен критерий бифуркации Хопфа для данной модели [7].

К исследованию математической модели для трех видов индийскими и арабскими учеными применены теория устойчивости и теория бифуркаций. Получены условия, при которых система теряет устойчивость и в ней возникают колебания предельного цикла [8].

Исследователи З. Ма, С. Вонг и др. описывают математическую модель динамики биоценоза с функциональным откликом. В работе приведены результаты анализа поведения решений системы, показано влияние функционального отклика на динамику системы [9].

Итальянскими учеными проанализировано поведение решений модели Лотки-Вольтерра на длительном промежутке времени. Получены условия устойчивости для положений равновесия, имеющих биологический смысл [10].

В статье китайского исследователя рассмотрена модель «хищник-жертва» с функциональным откликом, для которой определены условия существования единственного положительного решения, исследованы его локальная и глобальная асимптотическая устойчивость [11].

В работах других авторов содержится обзор исследований в области

[8] **Lotka A. J.** Elements of physical biology. Baltimore : Williams and Wilkins, 1925. 460 p.

[9] **Lotka A. J.** Elements of mathematical biology. New York, 1956. 465 p.

[10] **Bailey J. O. E., Ollis D. F.** Biochemical engineering fundamentals. – 2nd ed. New York : McGraw-Hill International Edition. 1986, 984 p.

[11] **Базыкин А. Д.** Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.-Ижевск : Институт компьютерных исследований, 2003. 368 с.

[12] **Базыкин А. Д.** Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М., 1985. 181 с.

[13] **Ризниченко Г. Ю.** Математические модели в биофизике и экологии. М. – Ижевск : Институт компьютерных исследований, 2003. 184 с.

[14] **Пых Ю. А.** Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М. : Наука, 1983. 182 с.

[15] **Свирежев Ю. М., Логофет Д. О.** Устойчивость биологических сообществ. М. : Наука, 1978. 352 с.

[16] **Пых Ю. А.** Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М. : Наука, 1983. 182 с.

[17] **Свирежев Ю. М., Логофет Д. О.** Устойчивость биологических сообществ. М. : Наука, 1978. 352 с.

устойчивости по части переменных решений дифференциальных уравнений, приведены многочисленные приложения, в т. ч. из популяционной динамики[18–19].

П. Руш, П. Абетс и М. Лалуа на основании прямого метода Ляпунова исследуют устойчивость по части переменных положений равновесия математической модели динамики биоценоза в условиях межвидового взаимодействия для трех видов, два из которых питаются третьим[20].

Другими учеными изложены задачи об устойчивости по части переменных крупномасштабных (сложных) систем дифференциальных уравнений и экологических систем Лотки-Вольтерры [12–13].

Материалы и методы

В работах авторов получены достаточные условия устойчивости по части переменных нулевого положения равновесия нелинейных систем обыкновенных дифференциальных уравнений с возмущениями в виде векторных полиномов на основе локальной покомпонентной асимптотической эквивалентности[21] [2]. Система (1) относится к указанному классу систем и может быть представлена в виде:

$$\frac{dx}{dt} = Ax + P(x), \qquad (2)$$

где $x \in R^n$; $x = colon(v,w)$; $v = colon(v_1,...,v_N)$; $w = colon(w_1,...,w_M)$; A – диагональная $(n\times n)$-матрица вида

$$A = diag\left(a_1,\ldots,a_N,-b_1,\ldots,-b_M\right),$$

$$P(x) = colon\left(P_1(x),\ldots,P_n(x)\right),$$

$$P_i(x) = -\sum_{j=1}^{M} a_{ij} v_i w_j,\ i = \overline{1,N},$$

$$P_{N+k}(x) = \sum_{j=1}^{N} b_{kj} w_k v_j,\ k = \overline{1,M}.$$

Вместе с тем для систем вида (2) условия устойчивости нулевого положения равновесия могут быть ослаблены.

Сформулируем достаточные условия локальной асимптотической эквивалентности системы (2) и ее линейного приближения

$$\frac{dy}{dt} = Ay \qquad (3)$$

и на основании этих условий исследуем вопрос об устойчивости по части переменных нулевого положения равновесия системы (2).

Теорема

Пусть выполняются условия

$$a_i < 0\left(i = \overline{1,N}\right),\ b_k \ge 0\left(k = \overline{1,M}\right) \qquad (4)$$

или

$$a_i = 0\left(i = \overline{1,N}\right),\ b_k > 0\left(k = \overline{1,M}\right). \qquad (5)$$

Тогда системы (2) и (3) являются локально асимптотически эквивалентными по Брауеру, а нулевое решение системы (2) обладает следующими свойствами:

1) в случае выполнения (4) асимптотически устойчиво по компонентам $v_i,\ i = \overline{1,N}$, асимптотически устойчиво

---

[18] **Воротников В. И., Румянцев В. В.** Основы теории частичной устойчивости и управления : учеб. пособие. Нижний Тагил : НТИ УрФ, 2014. 304 с.

[19] **Воротников В. И., Румянцев В. В.** Устойчивость и управление по части координат фазового вектора динамических систем: теория, методы и приложения. М. : Научный мир, 2001. 320 с.

[20] **Руш П., Абетс П., Лалуа М.** Прямой метод Ляпунова в теории устойчивости. М. : Мир, 1980. 300 с.

[21] **Шаманаев П. А., Язовцева О. С.** Применение локальной покомпонентной асимптотической эквивалентности к исследованию устойчивости по части переменных решений динамических систем // Аналитические и численные методы моделирования естественно-научных и социальных проблем : мат-лы XII Междунар. науч.-техн. конф. Пенза : Пензенский государственный университет, 2017.

по тем компонентам w_k, для которых $b_k > 0$; устойчиво по тем компонентам w_k, для которых $b_k = 0$, причем по этим компонентам w_k система имеет локальное асимптотическое равновесие, $k=\overline{1,M}$;

2) в случае выполнения (5) устойчиво по компонентам $v_i, i=\overline{1,N}$ и асимптотически устойчиво по компонентам $w_k, k=\overline{1,M}$, причем по компонентам v_i система имеет локальное асимптотическое равновесие.

Доказательство

Построим банахово пространство

$$\Omega=\{x: x\in C\left(\left[T,+\infty\right), R^n\right),$$
$$\left|v_i\left(t\right)\right|\le ce^{\beta_i t}, \left|w_k\left(t\right)\right|\le ce^{\beta_{N+k}t},$$
$$t\ge 0, c\in R_+^1, i=\overline{1,N}, k=\overline{1,M}\}$$

с нормой

$$\|x\|_\Omega=\max_{\substack{i=\overline{1,N}\\ k=\overline{1,M}}} sup\left\{\left|v_i(t)\right|ce^{-\beta_i t}, \left|w_k(t)\right|ce^{-\beta_{N+k}t}\right\},$$

где при справедливости условия (4) полагаем

$$\beta_i=a_i+\varepsilon, i=\overline{1,N};$$
$$\beta_{N+k}=\begin{cases}0, b_k=0\\ -b_k, b_k>0\end{cases}, k=\overline{1,M};$$

а при справедливости условия (5) –

$$\beta_i=0, i=\overline{1,N}; \beta_{N+k}=-b_k+\varepsilon, k=\overline{1,M}.$$

Здесь ε – достаточно малое положительное число, которое выбирается таким образом, что $a_i+\varepsilon<0$ при условии (4) и $-b_{N+k}+\varepsilon<0$ при условии (5).

В банаховом пространстве Ω рассмотрим операторное уравнение

$$x=Lx, \tag{6}$$

где $L = colon((Lx)_1, ..., (Lx)_n)$, причем при выполнении условия (4) компоненты оператора L имеют вид:

$$\left(Lx\right)_i=e^{a_i t}y_i^{(0)}-$$
$$-\sum_{j=1}^{M}a_{ij}\int_0^t e^{a_i(t-s)}v_i\left(s\right)w_j\left(s\right)ds,\ i=\overline{1,N},$$
$$\left(Lx\right)_{N+k}=e^{-b_k t}y_{N+k}^{(0)}-$$
$$-\sum_{j=1}^{N}b_{kj}\int_t^{+\infty}e^{-b_k(t-s)}w_k\left(s\right)v_j\left(s\right)ds,\ k=\overline{1,M}.$$

а при выполнении условия (5) –

$$\left(Lx\right)_i=e^{a_i t}y_i^{(0)}+$$
$$+\sum_{j=1}^{M}a_{ij}\int_t^{+\infty}e^{a_i(t-s)}v_i\left(s\right)w_j\left(s\right)ds,\ i=\overline{1,N},$$
$$\left(Lx\right)_{N+k}=e^{-b_k t}y_{N+k}^{(0)}+$$
$$+\sum_{j=1}^{N}b_{kj}\int_0^t e^{-b_k(t-s)}w_k\left(s\right)v_j\left(s\right)ds,\ k=\overline{1,M}.$$

Из построения оператора L следует, что решение $x(t)$ операторного уравнения (6) является также решением системы (2), причем начальные данные решений систем (2) и (3) при условии (4) связаны соотношениями

$$x_i^{(0)}=y_i^{(0)},\ i=\overline{1,N},$$
$$x_{N+k}^{(0)}=y_{N+k}^{(0)}-\sum_{j=1}^{N}b_{kj}\int_0^{+\infty}w_k\left(s\right)v_j\left(s\right)ds,$$
$$k=\overline{1,M}, \tag{7}$$

а при выполнении (5) –

$$x_i^{(0)}=y_i^{(0)}+\sum_{j=1}^{M}a_{ij}\int_0^{+\infty}v_i\left(s\right)w_j\left(s\right)ds, i=\overline{1,N},$$
$$x_{N+k}^{(0)}=y_{N+k}^{(0)},\ k=\overline{1,M}. \tag{8}$$

Покажем, что $L:\Omega_0\to\Omega_0$, где $\Omega_0=\left\{x:\|x\|_\Omega\le c_0, c_0\in R_+^1\right\}$ для некоторого достаточного малого c_0.

Пусть $\|x\|_\Omega \le c_0$. Тогда для компонент оператора L в случае выполнения условия (4) справедливы оценки

$$\left|(Lx)_i\right| \le e^{(a_i+\varepsilon)t}\left[\left|y_i^{(0)}\right| + c_0^2\sum_{j=1}^{M} a_{ij}d_j\right],\ i=\overline{1,N};$$

$$\left|(Lx)_{N+k}\right| \le e^{-b_k t}\left[\left|y_{N+k}^{(0)}\right| + c_0^2\sum_{j=1}^{N}\frac{e^{(a_j+\varepsilon)t}}{-(a_j+\varepsilon)}b_{kj}\right],$$

$$k=\overline{1,M}, \qquad (9)$$

где

$$d_j = \begin{cases} \dfrac{1}{\varepsilon},\ \text{если } b_j = 0, \\ \dfrac{1}{b_j-\varepsilon},\ \text{если } b_j > 0. \end{cases}$$

В случае выполнения условия (5) получим:

$$\left|(Lx)_i\right| \le \left|y_i^{(0)}\right| + c_0^2\sum_{j=1}^{M}\frac{e^{-b_j t}}{b_j}a_{ij},\ i=\overline{1,N};$$

$$\left|(Lx)_{N+k}\right| \le e^{(-b_k+\varepsilon)t}\left[\left|y_{N+k}^{(0)}\right| + \frac{c_0^2}{\varepsilon}\sum_{j=1}^{N}b_{kj}\right],$$

$$k=\overline{1,M}. \qquad (10)$$

В случае выполнения (4) выберем c_0 такое, что справедливы следующие оценки:

$$\theta_1 = c_0\max_{i=\overline{1,N}}\left\{\sum_{j=1}^{M}a_{ij}d_j\right\} < 1,$$

$$\theta_2 = c_0\max_{k=\overline{1,M}}\left\{\sum_{j=1}^{N}\frac{b_{kj}}{-(a_j+\varepsilon)}\right\} < 1. \quad (11)$$

Если выполняется (5), то выберем c_0 такое, что верны следующие оценки:

$$\theta_1 = c_0\max_{i=\overline{1,N}}\left\{\sum_{j=1}^{M}\frac{a_{ij}}{b_j}\right\} < 1,$$

$$\theta_2 = \frac{c_0}{\varepsilon}\max_{k=\overline{1,M}}\left\{\sum_{j=1}^{N}b_{kj}\right\} < 1. \qquad (12)$$

Выберем $y_i^{(0)}$ и $y_{N+k}^{(0)}$ такие, что

$$\left|y_i^{(0)}\right| \le (1-\theta_1)c_0,\ i=\overline{1,N},$$

$$\left|y_{N+k}^{(0)}\right| \le (1-\theta_2)c_0,\ k=\overline{1,M}. \quad (13)$$

Тогда при выполнении условия (4) из оценок (9) и (13) следует:

$$\left|(Lx)_i\right| \le c_0 e^{(a_i+\varepsilon)t},\ i=\overline{1,N};$$

$$\left|(Lx)_{N+k}\right| \le c_0 e^{\beta_{N+k}t},\ k=\overline{1,M}.$$

Если выполняется условие (5), то из оценок (9) и (13) получим:

$$\left|(Lx)_i\right| \le c_0,\ i=\overline{1,N};$$

$$\left|(Lx)_{N+k}\right| \le c_0 e^{(-b_k+\varepsilon)t},\ k=\overline{1,M}.$$

Следовательно, $\|Lx\|_\Omega \le c_0$ при всех $x\in\Omega_0$.

Аналогично работе Е. В. Воскресенского[22] доказывается, что оператор L является вполне непрерывным на Ω_0 и, следовательно, удовлетворяет всем условиям принципа Шаудера[23] о существовании неподвижной точки для уравнения (6).

Учитывая оценки (9) и (12), в случае справедливости условия (4) и $b_k = 0$ при всех $t \ge 0$, получим

---

[22] **Воскресенский Е. В.** Асимптотические методы: теория и приложения. Саранск : СВМО, 2000. 300 с.

[23] **Треногин В. А.** Функциональный анализ. М. : Наука, 1980. 496 с.

$$\left|x_i\left(t:0,x^{(0)}\right)-y_i\left(t:0,y^{(0)}\right)\right|\le\theta_1c_0e^{(a_i+\varepsilon)t},$$
$$i=\overline{1,N};$$
$$\left|x_{N+k}\left(t:0,x^{(0)}\right)-y_{N+k}\left(t:0,y^{(0)}\right)\right|\le$$
$$\le\theta_2c_0e^{(a_0+\varepsilon)t},\ k=\overline{1,M},$$

где $a_0=\max\limits_{i=\overline{1,N}}a_i$; при $b_k>0$ при всех $t\ge 0$ имеем

$$\left|x_i\left(t:0,x^{(0)}\right)-y_i\left(t:0,y^{(0)}\right)\right|\le\theta_1c_0e^{a_it},$$
$$i=\overline{1,N};$$
$$\left|x_{N+k}\left(t:0,x^{(0)}\right)-y_{N+k}\left(t:0,y^{(0)}\right)\right|\le$$
$$\le\theta_2c_0e^{-b_kt},\ k=\overline{1,M}.$$

Если же выполняются условия (5), то при всех $t\ge 0$

$$\left|x_i\left(t:0,x^{(0)}\right)-y_i\left(t:0,y^{(0)}\right)\right|\le$$
$$\le\theta_1c_0e^{-b_0t},\ i=\overline{1,N};$$
$$\left|x_{N+k}\left(t:0,x^{(0)}\right)-y_{N+k}\left(t:0,y^{(0)}\right)\right|\le$$
$$\le\theta_2c_0e^{(-b_k+\varepsilon)t},\ k=\overline{1,M}.$$

где $b_0=\min\limits_{k=\overline{1,M}}b_k$.

Поскольку $a_i+\varepsilon<0$, $i=\overline{1,N}$, $-b_k+\varepsilon<0$, $k=\overline{1,M}$, то

$$\left\|x\left(t:0,x^{(0)}\right)-y\left(t:0,y^{(0)}\right)\right\|\to 0$$
$$\text{при } t\to+\infty,$$

равномерно по $x^{(0)}$ и $y^{(0)}$.

Поскольку системы (2) и (3) являются локально асимптотически эквивалентными по Брауеру и выполняются условия теоремы 1.1 из работы [6], то свойство устойчивости и асимптотической устойчивости компонент решений системы (2) полностью определяются поведением соответствующих компонент решений системы (3). Отсюда следует, что нулевое решение системы (2) обладает свойствами 1–2, приведенными в формулировке теоремы.

Доказательство завершено

Результаты исследования

В качестве примера рассмотрим модель вида (1) в случае, когда два вида питаются третьим [7]:

$$\begin{cases}\dfrac{dv_1}{dt}=a_1v_1-a_{11}v_1w_1-a_{12}v_1w_2,\\ \dfrac{dw_1}{dt}=-b_1w_1+b_{11}w_1v_1,\\ \dfrac{dw_2}{dt}=-b_2w_2+b_{21}w_2v_1,\end{cases}\qquad(14)$$

где a_1, b_1, b_2 удовлетворяют условиям (4) и (5); a_{11}, a_{12}, b_{11}, b_{21} – положительны.

В этом случае у системы (14) существует только нулевое положение равновесия. Исследуем его на устойчивость по части переменных.

Из выполнения условий теоремы можно сделать следующие выводы об устойчивости по части переменных нулевого положения равновесия нелинейной системы (14):

1) при $a_1<0$, $b_1>0$, $b_2=0$ асимптотически устойчиво по переменным v_1, w_1 и устойчиво по переменной w_2, причем по переменной w_2 имеется локальное асимптотическое равновесие;

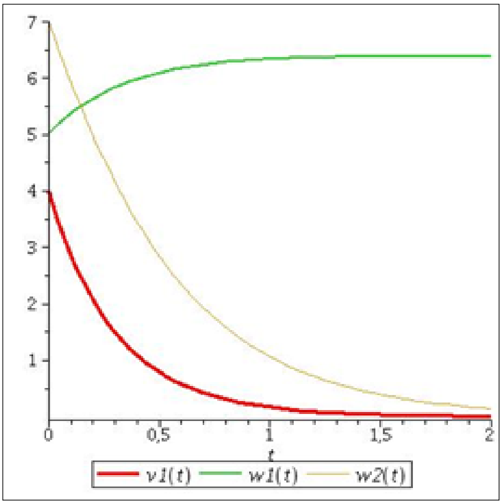
2) при $a_1<0$, $b_1=0$, $b_2>0$ асимптотически устойчиво по переменным v_1, w_2 и устойчиво по переменной w_1, причем по переменной w_1 имеется локальное асимптотическое равновесие;

3) при $a_1<0$, $b_1=0$, $b_2=0$ асимптотически устойчиво по переменной v_1 и устойчиво по переменным w_1, w_2, причем по переменным w_1 и w_2 имеется локальное асимптотическое равновесие;

4) при $a_1=0$, $b_1>0$, $b_2>0$ устойчиво по переменной v_1 и асимптотически устойчиво по переменным w_1, w_2, причем по переменной v_1 имеется локальное асимптотическое равновесие.

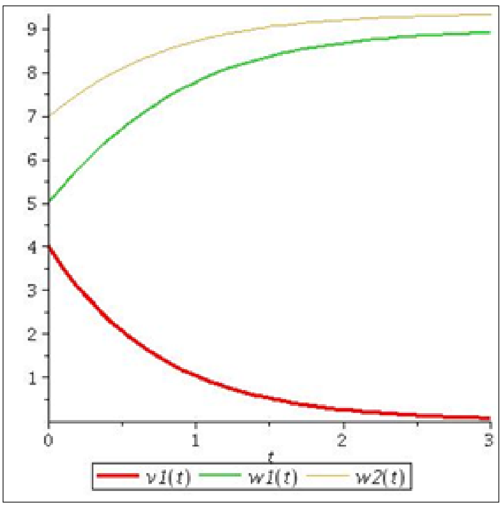
Для проведения численного моделирования выбраны три группы коэффициентов рождаемости и смертности a_1, b_1, b_2 (см. рис. 1–3), соответствующие условиям 2)–4). Графики решений для случая 1) соответствуют случаю 2), если переменные w_1 и w_2 в системе (14) поменять местами. В качестве значений параметров a_{ij}, b_{ij} были выбраны следующие: $a_{11} = 0{,}03$; $a_{12} = 0{,}02$; $b_{11} = 0{,}2$; $b_{21} = 0{,}1$. Начальные значения численностей популяций «жертв» и «хищников» определены следующим образом: $v_1(0) = 4, w_1(0) = 5, w_2(0) = 7$.

Приведем графики, отражающие динамику численности популяций в исследуемой модели.



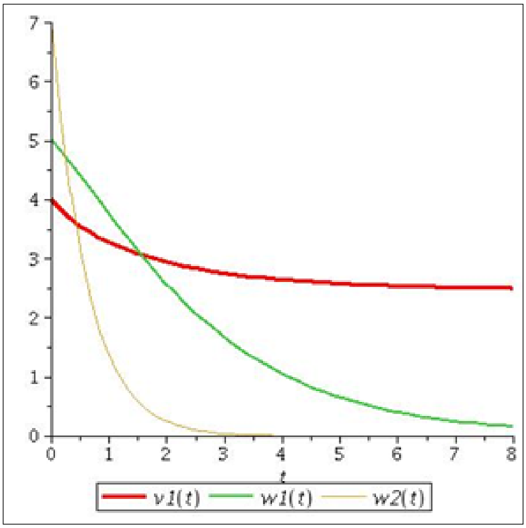
Р и с. 1. Графики компонент решений системы (14) при $a_1 = -3, b_1 = 0, b_2 = 2$

F i g. 1. Graphs of solution components of system (14) at $a_1 = -3, b_1 = 0, b_2 = 2$



Р и с. 2. Графики компонент решений системы (14) при $a_1 = -1, b_1 = 0, b_2 = 0$

F i g. 2. Graphs of solution components of system (14) at $a_1 = -1, b_1 = 0, b_2 = 0$



Р и с. 3. Графики компонент решений системы (14) при $a_1 = 0, b_1 = 1, b_2 = 2$

F i g. 3. Graphs of solution components of system (14) at $a_1 = 0, b_1 = 1, b_2 = 2$

Обсуждение и заключения

Как видно из рис. 1, численности популяций второго вида «хищников» и «жертв» убывают, а численность первого вида «хищников» увеличивается до определенного предела, что подтверждается полученными аналитическими результатами. Таким образом, если рождаемость и смертность одного вида «хищников» равны, а у второго вида «хищников» и «жертв» смертность превышает рождаемость, то независимо от значений остальных параметров произойдет стабилизация численности первой популяции и вымирание двух других.

На рис. 2 численность «жертв» стремится к нулевому значению, а численность популяций «хищников» с течением времени приходит к постоянному значению. Действительно, если коэффициент смертности больше коэффициента рождаемости для «жертв», но при этом рождаемость и смертность «хищников» равны, то происходит вымирание «жертв» и стабилизация численности «хищников».

Из рис. 3 следует, что если смертность двух популяций, истребляющих третью, превышает рождаемость, а рождаемость и смертность третьей популяции равны, то независимо от значений остальных параметров, численность популяции «жертв» и первой популяции «хищников» с течением времени убывают, а численность другой популяции «хищников» стабилизируется.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. **Язовцева О. С.** Локальная покомпонентная асимптотическая эквивалентность и ее применение к исследованию устойчивости по части переменных [Электронный ресурс] // Огарёв-online. 2017. № 13. URL: http://journal.mrsu.ru/arts/lokalnaya-pokomponentnaya-asimptoticheskaya-ekvivalentnost-i-ee-primenenie-k-issledovaniyu-ustojchivosti-po-chasti-peremennyx

2. **Шаманаев П. А., Язовцева О. С.** Достаточные условия локальной покомпонентной асимптотической эквивалентности нелинейных систем обыкновенных дифференциальных уравнений и ее приложение к устойчивости по части переменных // Журнал Средневолжского математического общества. 2017. Т. 19, № 1. С. 102–115. URL: http://www.svmo.ru/journal/archive/article?id=1541

3. **Verhulst P. F.** Notice sur la loi que la population suit dans son accorois-sement // Corr. Math. et Phys. 1838. Vol. 10. P. 113–121.

4. **Pearl R.** The growth of populations // Quart. Rev. Biol. 1927. Vol. 2. P. 532–548. URL: https://www.jstor.org/stable/2808218

5. **Volterra V.** Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi // Mem. Accad. Naz. Lincei. (Ser. 6). 1926. Vol. 2. P. 31–113. URL: https://www.liberliber.it/mediateca/libri/v/volterra/variazioni_e_fluttuazioni/pdf/volterra_variazioni_e_fluttuazioni.pdf

6. **Базыкин А. Д., Березовская Ф. С., Буриев Т. И.** Динамика системы хищник-жертва с учетом насыщения и конкуренции // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике : сб. науч. тр. 1980. С. 6–33.

7. **Manna D., Maiti A., Samanta G. P.** Analysis of a predator-prey model for exploited fish populations with schooling behavior // Applied Mathematics and Computation. Vol. 317. P. 35–48. DOI: https://doi.org/10.1016/j.amc.2017.08.052

8. Stability and bifurcation analysis of a three-species food chain model with fear / P. Panday [et al.] // International Journal of Bifurcation and Chaos. 2018. Vol. 28, no. 1. DOI: https://doi.org/10.1142/S0218127418500098

9. Stability analysis of prey-predator system with holling type functional response and prey refuge / Z. Ma [et al.] // Advances in Difference Equations. 2017. Vol. 1. DOI: https://doi.org/10.1186/s13662-017-1301-4

10. On the dynamics of an intraguild predator-prey model / F. Capone [et al.] // Mathematics and Computers in Simulation. 2018. DOI: https://doi.org/10.1016/j.matcom.2018.01.004

11. **Yunfeng J.** Analysis on dynamics of a population model with predator-prey-dependent functional response // Applied Mathematics Letters. 2018. Vol. 80. P. 64–70. DOI: https://doi.org/10.1016/j.aml.2018.01.006

12. **Fergola P., Tenneriello C.** Lotka-Volterra models: partial stability and partial ultimate boundedness // Biomath. and Related Comput. Prob. Proc. Workshop. 1988. P. 283−294.

13. **Игнатьев А. О.** О глобальной асимптотической устойчивости положения равновесия уравнений Лотки-Вольтерры в изменяющейся среде // Дифференциальные уравнения. 2014. Т. 50, № 3. С. 290–295. URL: http://www.mathnet.ru/php/archive.phtml?wshow=paper&jrnid=ivm&paperid=9223&option_lang=rus

Поступила 14.05.2018; принята к публикации 29.06.2018; опубликована онлайн 20.09.2018

Об авторах:

Шаманаев Павел Анатольевич, доцент кафедры прикладной математики, дифференциальных уравнений и теоретической механики, ФГБОУ ВО «МГУ им. Н. П. Огарёва» (430005, Россия, г. Саранск, ул. Большевистская, д. 68/1), кандидат физико-математических наук, доцент, Researcher ID: J-6591-2018, ORCID: http://orcid.org/0000-0002-0135-317X, korspa@yandex.ru

Язовцева Ольга Сергеевна, аспирант кафедры прикладной математики, дифференциальных уравнений и теоретической механики, ФГБОУ ВО «МГУ им. Н. П. Огарева» (430005, Россия, г. Саранск, ул. Большевистская, д. 68/1), Researcher ID: J-6507-2018, ORCID: http://orcid.org/0000-0001-8075-4491, kurinaos@gmail.com

Заявленный вклад соавторов:

П. А. Шаманаев – формулировка и постановка задачи, доказательство теоремы; О. С. Язовцева – обзор литературы, изложение и анализ результатов исследования.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

REFERENCES

1. Yazovtseva O. S. [Local component-wise asymptotic equivalence and its application to investigate stability with respect to a part of variables]. Ogarev-online. 2017; 13. Available at: http://journal.mrsu.ru/

arts/lokalnaya-pokomponentnaya-asimptoticheskaya-ekvivalentnost-i-ee-primenenie-k-issledovaniyu-ustojchivosti-po-chasti-peremennyx (In Russ.)

2. Shamanaev P. A., Yazovtseva O. S. [The sufficient conditions of local asymptotic equivalence of nonlinear systems of ordinary differential equations and its application for investigation of stability respect to part of variables]. *Zhurnal Srednevolzhskogo matematicheskogo obshchestva* = Journal of Middle Volga Mathematical Society. 2017; 19(1):102–115. Available at: http://www.svmo.ru/journal/archive/article?id=1541 (In Russ.)

3. Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population suit dans son accorois-sement. Corr. Math. et Phys. 1838; 10:113–121.

4. Pearl R. The growth of populations. Quart. Rev. Biol. 1927; 2:532–548. Available at: https://www.jstor.org/stable/2808218

5. Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Naz. Lincei. (Ser. 6). 1926; 2:31–113. Available at: https://www.liberliber.it/mediateca/libri/v/volterra/variazioni_e_fluttuazioni/pdf/volterra_variazioni_e_fluttuazioni.pdf

6. Bazykin A. D., Berezovskaya F. S., Buriev T. I. [Dynamics of the predator-prey system taking into account saturation and competition]. *Faktory raznoobraziya v matematicheskoy ekologii i populyatsionnoy genetike: sb. nauch. tr.* = Factors of Diversity in Mathematical Ecology and Population Genetics: Proceedings. Pushchino; 1980. P. 6–33.

7. Manna D., Maiti A., Samanta G. P. Analysis of a predator-prey model for exploited fish populations with schooling behavior. Applied Mathematics and Computation. 2018; 317:35–48. DOI: https://doi.org/10.1016/j.amc.2017.08.052

8. Panday P., Pal N. Samanta S., Chattopadhyay J. Stability and bifurcation analysis of a three-species food chain model with fear. International Journal of Bifurcation and Chaos. 2018; 28(1). DOI: https://doi.org/10.1142/S0218127418500098

9. Ma Z., Wang S., Wang T., Tang H. Stability analysis of prey-predator system with holling type functional response and prey refuge. Advances in Difference Equations. 2017; 1. DOI: https://doi.org/10.1186/s13662-017-1301-4

10. Capone F., Carfora M. F., De Luca R., Torcicollo I. On the dynamics of an intraguild predator-prey model. Mathematics and Computers in Simulation. 2018. DOI: https://doi.org/10.1016/j.matcom.2018.01.004

11. Yunfeng J. Analysis on dynamics of a population model with predator-prey-dependent functional response. Applied Mathematics Letters. 2018; 80:64–70. DOI: https://doi.org/10.1016/j.aml.2018.01.006

12. Fergola P., Tenneriello C. Lotka-Volterra models: partial stability and partial ultimate boundedness. Biomath. and Related Comput. Prob. Proc. Workshop. 1988. P. 283−294.

13. Ignatev A. O. On global asymptotic stability of the equilibrium of "predator–prey" system in varying environment. Russian Mathematics. 2017; 61(4):5–10. Available at: https://link.springer.com/article/10.3103%2FS1066369X17040028

Received 14.05.2018; revised 29.06.2018; published online 20.09.2018

About authors:

Pavel A. Shamanaev, Associate Professor, Chair of Applied Mathematics, Differential Equations and Theoretical Mechanics, National Research Mordovia State University (68/1 Bolshevistskaya St., Saransk 430005, Russia), Ph.D. (Physics and Mathematics), Researcher ID: J-6591-2018, ORCID: http://orcid.org/0000-0002-0135-317X, korspa@yandex.ru

Olga S. Yazovtseva, Postgraduate Student, Chair of Applied Mathematics, Differential Equations and Theoretical Mechanics, National Research Mordovia State University (68/1 Bolshevistskaya St., Saransk 430005, Russia), Researcher ID: J-6507-2018, ORCID: http://orcid.org/0000-0001-8075-4491, kurinaos@gmail.com

Authors' contribution:

P. A. Shamanaev – formulating the problem, prooving the theorem; O. S. Yazovtseva – reviewing the relevant literature, presenting and analysis of the research results.

All authors have read and approved the final version of the paper.