УДК 577.9+517.9

Динамика биологических систем с памятью

Г.С.Осипенко

Севастопольский институт банковского дела, *E-mail: george.osipenko@mail.ru*

Аннотация. Рассматривается задача моделирования эволюции численности (массы) биологического вида. Такая динамика может выражаться уравнением с запаздыванием. Изучены уравнения, содержащие одно и два запаздывания. Влияние внешней среды описываются как хаотическое возмущение данных уравнений. Предложенные модели показывают достаточно сложную динамику, которая существенно зависит от коэффициента воспроизводства.

Ключевые слова: биомасса, дискретное уравнение с запаздыванием, периодическая орбита, гиперболичность, энтропия, хаос, возмущение, бифуркация.

1. Введение

Динамика биологических систем обладает естественной памятью. Как правило, состояние биологической системы в последующую единицу времени зависит не только от состояния системы в настоящее время, но также от предыдущих состояний. Так врач, диагностируя состояние пациента, всегда учитывает значение таких параметров как температура, давление и т.д. как в настоящее время, так и за некоторый предыдущий период. В каждый живой организм заложен генетический код предыдущих поколений, который определенно влияет на состояние биологической системы. Хорошо известно, что урожайность плодовых деревьев в текущем году зависит от урожайности предыдущих лет. При этом наблюдается явные периодические изменения урожайности. Можно сказать, что биологический вид обладает определенной памятью. Подобные явления описываются уравнениями с запаздыванием или с задержкой. При изучении динамики биомассы лосося нетрудно оценить численность особей идущих на нерест вверх по реке. В этом случае мы имеем информацию, накопленную за предыдущие годы. Изучение такой динамики естественно приводит к уравнению с запаздыванием. Эффект задержки в биологических системах хорошо известен [4, 8]. Кроме того, имеется теорема Такенса [11], которая подводит базу для применения уравнений с запаздыванием в самом общем виде.

Теорема Такенса. Пусть имеется динамическая система (t, x) с фазовым пространством M, dim M = d. Пусть имеется наблюдаемая скалярная величина $u_i = h(\Phi(t_i, x_0)), i \in \mathbb{Z}$. Построим твекторы $z_i = (u_i, u_{i+1}, ..., u_{i+m-1})$, тогда в типичном случае (в случае общего положения) при $m \ge 2d + 1$ существует отображение $F: \mathbb{R}^m \to \mathbb{R}^m$, которое задает динамическую систему

$$z_{i+1} = F(z_i).$$

© Г. С. ОСИПЕНКО

Последнее уравнение этой системы является уравнением с запаздыванием вида

$$u_{i+m} = F_m(u_i, u_{i+1}, \ldots, u_{i+m-1}),$$

которое по m наблюдаемым значениям $u_i, u_{i+1}, \ldots, u_{i+m-1}$ задает следующее значение u_{i+m} . Например, система хищник-жертва содержит два уравнения. При этом численность жертвы x измеряется (контролируется), а численность хищника y исследователю не доступна. Теорема Такенса гарантирует, что численность жертвы можно прогнозировать, не зная численности хищника. Для этого достаточно знать численность жертвы в настоящее время и четыре предыдущих значений. В каждом конкретном случае необходимое число определяющих значений оказывается меньше чем 2d + 1. Из соображений размерности следует, что для системы хищник-жертва два значения x_i, x_{i-1} могут определять последующее значение x_{i+1} . Изучение динамики биомассы следует начинать с уравнения запаздывания вида

$$x_{i+1} = F(x_i, x_{i-1}),$$

которое содержит всего два значения — настоящее x_i и предыдущее x_{i-1} или более общее уравнение.

$$x_{i+1} = F(x_i, x_{i-1}, x_{i-2}),$$

содержащее настоящее значение x_i и два предыдущих x_{i-1}, x_{i-2} .

Наиболее популярной моделью биологической динамики без запаздывания является логистическое уравнение

$$x_{i+1} = ax_i(1 - x_i) = ax_i - ax_i^2.$$
(1.1)

Здесь x есть отношение текущей биомассы к ее макимальному значению, выражение ax_i задает воспроизводство вида, а выражение $-ax_i^2$ описывает внутривидовую конкуренцию. Модель допускает достаточно богатую и сложную динамику. Однако данное уравнение имеет существенный недостаток: коэффициент воспроизводства **a** ограничен сверху числом 4. Большинство биологических видов имеют значительно больший коэффициент воспроизводства. Для преодоления недостатка были предложены более сложные модели вида [6, 7]

$$x_{i+1} = x_i e^{k(1-x_i)}$$
 или $x_{i+1} = x_i \frac{a - bx_i}{1 + px_i}.$

Эти модели рассматриваются как исходные для уравнений с запаздыванием.

Воздействие внешней среды. Внешняя среда, в которой развивается биологический вид, не является стационарной и зависит от времени достаточно хаотично. Для моделирования внешних воздействий будем предполагать, что возмущение хаотическим зависит от времени *n*, является малым и добавляется к отображению в целом. Таким образом, мы приходим к уравнению вида

$$u_{n+1} = f(u_n, u_{n-1}, \dots) + \varepsilon q(n),$$

где ε - малое положительное число, q(n) - величина, принимающая значения на отрезке [-1, 1] и хаотически зависит от времени n. Для моделирования возмущения q(n) использовалась зависимость

$$q_{n+1} = 1 - 2q_n^2, \quad q \in [-1, 1]$$

Известно [2, 12], что для почти каждого (по мере Лебега) начального данного q_0 орбита $\{q_n\}$ является хаотической, которая распределена на отрезке [-1,1] с плотностью

$$\rho = \frac{1}{\pi (1 - x^2)^{1/2}}.$$

Стандартный переход от уравнения с запаздыванием к динамической системе. Рассмотрим одномерное дискретное уравнение с запаздыванием

$$u_{n+1} = f(u_n, u_{n-1}) \tag{1.2}$$

с начальными данными (u_{-1}, u_0) , где функция f(u, v) определена на плоскости \mathbb{R}^2 . Положим

$$x_{n+1} = y_n, \quad y_{n+1} = f(y_n, x_n).$$
 (1.3)

Тогда из первого равенства следует, что $x_n = y_{n-1}$,, подставляя это во второе равенство, имеем $y_{n+1} = f(y_n, y_{n-1})$. Таким образом, *y*-координата орбиты системы (1.3) является орбитой уравнения (1.2). Из равенства $x_{n+1} = y_n$ следует, что *x*координата орбиты системы (1.3) тоже является орбитой уравнения (1.2). Эти две орбиты отличаются сдвигом на единицу времени.

Для уравнения с большей памятью

$$u_{n+1} = f(u_n, u_{n-1}, u_{n-2})$$
(1.4)

стандартный переход приводит к системе вида

$$x_{n+1} = y_n, \quad y_{n+1} = z_n, \quad z_{n+1} = f(y_n, x_n, z_n).$$
 (1.5)

2. Модели и динамика

Уравение 1. Рассмотрим уравнение с запаздыванием

$$u_{n+1} = 2u_n - u_n u_{n-1} = u_n (2 - u_{n-1}),$$

которое описывает воспроизводство биологического вида с начальными данными u_{-1} , u_0 , где $u \ge 0$ - биомасса. Здесь n число циклов воспроизводства. Такая биологическая система имеет два состояния равновесия u = 0 и u = 1, что проверяется подстановкой. Для данного уравнения соответствующая двумерная система имеет вид

$$\begin{aligned}
x_{n+1} &= y_n, \\
y_{n+1} &= y_n (2 - x_n),
\end{aligned}$$
(2.1)

где $x \ge 0, y \ge 0$. Система имеет две неподвижные точки (0,0) и (1,1). В точке (0,0) эта матрица Якоби правой части имеет собственный вектор (1,2) с собственным значением $\lambda = 2$ и собственный вектор (1,0) с собственным значением $\lambda = 0$. Таким образом, в области $\{x > 0, y > 0\}$ лежит неустойчивое многообразие $W^u(0,0)$. В точке (1,1) матрица Якоби имеет пару сопряженных собственных значений $\lambda = \frac{1}{2} \pm i \frac{\sqrt{3}}{2}$, т.е. в точке (1,1) осуществляется поворот на угол $\frac{\pi}{3}$. Численные расчеты показывают, что неподвижная точка (1.1) является устойчивым фокусом с нулевым показателем Ляпунова. На левом рис. 1 показан вид неустойчивого многообразия $W^u(0,0)$, способ построения которого описан в работах автора [3, 10]. Рассмотрим малое возмущение данного уравнения



Рис. 1. Неустойчивое многообразие $W^u(0,0)$ системы (2.1). Инвариантный многоугольник M системы (2.2).

$$u_{n+1} = u_n(2 - (1 + \epsilon)u_{n-1}), \quad \epsilon > 0.$$

Возмущение порождает бифуркацию системы на плоскости \mathbb{R}^2 , при которой из неподвижной точки рождается устойчивое инвариантное множество S с неустойчивой неподвижной точкой внутри. Множество S имеет вид эллипса (см. левый рис. 1). В случае $\epsilon = 0.1$ неустойчивая неподвижная точка имеет координаты (0.908944, 0.908944) и на эллипсе S система осуществляет поворот на угол $\frac{\pi}{3}$.

Уравнение 2. Рассмотрим более общее уравнение

$$u_{n+1} = u_n \frac{a - b(u_n + u_{n-1})}{1 + d(u_n + u_{n-1})};$$

где а=3.2, b=1.6 и d малый положительный параметр. Здесь внутривидовая конкуренция описывается выражением вида - $bu_n(u_n + u_{n-1})$ и знаменатель оказывает существенное влияние при больших значениях $u_n + u_{n-1}$. При $d \ge 0.1$ уравнение имеет одну устойчивую неподвижную точку, а динамика системы качественно

совпадает с динамикой первого уравнения. Координаты неподвижной точки u_0 зависят от d и $u_0 = 0.647021$ при d = 0.1.

При уменьшении параметра d динамика системы начинает существенно меняться. На плоскости \mathbb{R}^2 , состояние равновесия теряет устойчивость, из него рождается устойчивое инвариантное множество M (бифуркация Неймарка-Саккера). Затем M превращается в устойчивый инвариантный многоугольник. Он формируется из неустойчивого многообразия гиперболической 4-периодической орбиты C, которое заканчивается в устойчивой 4-периодической орбите A, см. правый рис. 1. Для d = 0.02 двумерная система имеет вид

$$x_{n+1} = y_n,$$

$$y_{n+1} = y_n \frac{3.2 - 1.6(x_n + y_n)}{1 + 0.02(x_n + y_n)}.$$
(2.2)

Существует неустойчивая неподвижная точка R (0.679026, 0.679026). Имеется устойчивая 4-периодическая орбита А (0.4701, 0.3881), (0.3881, 0.6973), (0.6973, 0.9984), (0.9984, 0.4701); существует гиперболическая 4-периодическая орбита C (0.632909, 0.432018), (0.432018, 0.632909), (0.632909, 0.927072), (0.927072, 0.632909),Неустойчивые многообразия $W^u(C)$ орбиты C образуют инвариантный многоугольник М. Этот многоугольник является глобальным аттрактором (притягивающим множеством). Цепно-рекуррентное множество состоит из неподвижной точки R и 4-периодических орбит A и C. Таким образом, почти всякая орбита заканчивается в 4-периодической орбите А. Здесь "почти всякая орбита" означает "кроме орбит, лежащих на устойчивых многообразиях $W^{s}(C)$ и точки $R^{"}$. Для исходного уравнения с запаздыванием, динамика приходит к 4-периодическому режиму 0.4701, 0.3881, 0.6973, 0.9984 при почти всех начальных данных. Таким образом, для данного биологического вида в асимптотике будет наблюдаться 4х периодическое колебание биомассы. При дальнейшем уменьшении параметра d динамика процесса усложняется и происходит переход к хаосу. Покажем, что при d = 0 система допускает хаотические режимы.

Уравнение 3. Полагая d = 0, получим уравнение вида

$$u_{n+1} = 1.6u_n(2 - u_n - u_{n-1}).$$

Переходя к двумерной системе, имеем

$$x_{n+1} = y_n, y_{n+1} = 1.6y_n(2 - x_n - y_n).$$
(2.3)

Система имеет неустойчивое состояние равновесия R(0.6875, 0.6875), устойчивую 4-периодическую орбиту A(0.4333, 0.3562), (0.3562, 0.6898), (0.6898, 1.0530), (1.0530, 0.4333), и 4-периодическая гиперболическую орбиту C(0.6250, 0.4011), (0.4011, 0.6250), (0.6250, 0.9739), (0.9739, 0.6250). Аттрактор M является замыканием неустойчивого многообразия $W^u(C)$ гиперболической орбиты C, см. левый



Рис. 2. Неустойчивое многообразие $W^u(C)$. Трансверсальное пересечение устойчивого и неустойчивого многообразий орбиты C.

рис. 2. Наименьший угол пересечения $W^s(C_2)$ и $W^u(C_3)$ равен 0.098212 радиан и достигается в точке пересечения (0.317557, 0.724011), см. правый рис. 2. Поскольку устойчивое и неустойчивое многообразия орбиты C пересекаются трансверсально, то по теореме Смейла [6] система обладает гиперболическим хаотическим инвариантным множеством Ω , которое имеет канторову структуру и лежит внутри аттрактора M. Цепно-рекуррентное множество Q системы состоит из периодических орбит R, A, C и канторова множества Ω . Хаотическое множество Ω имеет канторову структуру и, следовательно, является нигде неплотным. Окрестность множества Q, построенного методами символического анализа [10], изображено на рис. 3. Всякая орбита заканчивается в близи цепно-рекуррентного множества



Рис. 3. Окрестность цепно-рекуррентного множества Q.

Q, внутри которого существует одна устойчивая периодическая орбита A. Для того, чтобы хаотический режим наблюдался сколь угодно долго, необходимо, чтобы начальное значение было на устойчивом слоении $W^{s}(\Omega)$ множества Ω . Почти любая орбита проходит мимо множества Ω , так как Ω негде неплотно и слоение $W^{s}(\Omega)$ есть произведение отрезка на Ω . Иначе говоря, здесь мы можем говорить о некотором противоречии между теоретической и практикой точками зрений. С точки зрения теории имеется классический хаос, но практически любая орбита проходит мимо него, достигая периодической орбиты А. Для того чтобы убедится в этих рассуждениях, были проведены численные эксперименты и построены орбиты случайных точек. Так орбита точки (0.65,0.6) (которая изображена на левом рис.4) не проявляет хаотического режима. Орбита точки (0.1,0.1) тоже заканчивается в А, однако допускает сложный хаотический режим на конечном отрезке времени, см. правый рис. 4. Отрезок времени, на котором хаотический режим имеет место, практически нельзя контролировать, так как его величина зависит от близости начальной точки к устойчивому многообразию $W^s(\Omega)$. Следует отметить, что система будет показывать аналогичную динамику при всех достаточно малых d, так как пересечение устойчивого и неустойчивого многообразий периодической орбиты С трансверсально. Следовательно, уравнение вида



Рис. 4. Орбиты точек (0.65, 0.6) и (0.1, 0.1).

$$u_{n+1} = u_n \frac{a - b(u_n + u_{n-1})}{1 + d(u_n + u_{n-1})}$$

где а=3.2, b=1.6 и d малый положительный параметр, показывает переход к хаосу при изменении d от 0.1 до 0.

Уравнение 4. Теперь рассмотрим уравнение, которое не допускает пересечений устойчивого и неустойчивого многообразий гиперболической периодической орбиты, однако допускает открытую область, где наблюдается хаос сколь угодно

долго. Рассмотрим уравнение вида

$$u_{n+1} = u_n(a - b(u_n + u_{n-1})) / (1 + d(u_n + u_{n-1})),$$
(2.4)

где a = 3.5, b = 1.75, d = 0.1. Переходя к системе уравнений, получаем

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= y_n, \\ y_{n+1} &= y_n (3.5 - 1.75(x_n + y_n)) / (1 + 0.1(x_n + y_n)). \end{aligned}$$
(2.5)

Система имеет аналогичные 4-периодические орбиты A и C. Гиперболическая орбита C имеет координаты (0.606060, 0.373522), (0.373522, 0.606060), (0.606060, 0.9872) (0.9872, 0.606060). Имеется неустойчивая неподвижная точка R (0.675676, 0.675676). Были построены устойчивое и неустойчивое многообразия орбиты C. Численные расчеты показывают, что эти многообразия не пересекаются, см. левый рис. 5. Все устойчивые сепаратрисы орбиты C начинаются в неподвижной точке



Рис. 5. Устойчивое и неустойчивое многообразия гиперболической орбиты С.

R и ограничивают области притяжения устойчивой орбиты A см. правый рис. 5. Имеется два типа неустойчивых сепаратрис орбиты C: одна W_1^u заканчивается в A и другая W_2^u (которая отделена от A) вынуждена делать полный оборот вокруг области, содержащей периодические орбиты A, C и неподвижную точку R. Предельные точки сепаратрисы W_2^u образуют инвариантное множество Ω , ограничивающее область $M, \partial M = \Omega$. При этом Ω является компонентой цепно-рекуррентного множества Q. Численные эксперименты показывают, что на Ω наблюдается хаотические режимы. На рис. 6 показана окрестность цепно-рекуррентного множества, построенного методами символического анализа [10]. Видно, что предельное множество Ω является аналогом многоугольника траекторий, причем ни одна орбита вне M не может пройти сквозь Ω , как это было в предыдущей системе.

Существует область H (см. правый рис. 5), которая ограничена сепаратрисами орбиты C. Любая орбита, начинающаяся в области H,при итерации вперед ведет себя также как сепаратриса W_2^u , т.е. мы наблюдаем хаотическое поведение при больших итерациях. Орбита с начальной точкой (0.65, 0.6), она представлена на правом рис. 6. Энтропия E системы на инвариантном множестве Ω оценивалась



Рис. 6. Окрестность цепно-рекуррентного множества. Орбита точки (0.65, 0.6).

как показатель роста длины кривой [9] и получена оценка снизу E = 0.09. Так как энтропия является мерой хаоса, то мы можем утверждать, что открытая область H порождает хаос при положительных итерациях.

Система (2.5) имеет еще одно отличие от предыдущей системы (Уравнение 3). Вне инвариантного множества M имеется конечный набор периодических орбит, см. правый рис. 5. Так существует 10-периодическая устойчивая орбита Р (0.074357, 0.0966655), (0.096655, 0.304150), (0.304150, 0.818420), (0.818420, 1.129830), (1.129830, 0.085631), (0.085631, 0.104834), (0.104834, 0.325750), (0.325750, 0.857726), (0.857626, 1.095924), (1.095924, 0.074357). Точка с координатами (0.1, 0.1) лежит в области притяжения этой орбиты. Имеется гиперболическая 5периодическая орбита Q (0.099802, 0.312382), (0.312401, 0.833683), (0.833683, 1.117716), (1.117716, 0.079542), (0.079542, 0.09982), которая лежит между точками устойчивой орбиты Р. Есть другая 5-периодическая гиперболическая орбита K(0.117123, 0.361563), (0.361563, 0.918615), (0.918615, 1.025843), (1.025843, 0.083478), (0.083478, 0.117123). Таким образом, притягивающее множества M не является глобальным аттрактором.

Хаотическое внешнее воздействие меняет характер динамики системы. Рассмотрим возмущенное уравнение

$$u_{n+1} = u_n(a - b(u_{n-1} + u_n)) / (1 + d(u_{n-1} + u_n)) + \varepsilon q(n),$$

где $q_{n+1} = 1 - 2q_n^2$. При возмущении величиной $\varepsilon = 0.01$ исчезают аттракторы с малой областью притяжения такие как 10-периодическая отбита *P*. Однако сохра-

няются аттракторы с большой областью притяжения. Можно сказать, что внешнее возмущение размывает аттракторы. Глобальное притягивающее множество M(при возмущении) изображено на левом рис. 7. Внутри множества M лежит мень-



Рис. 7. Притягивающее множество M при возмущении $\varepsilon = 0.001$. Орбита точки (0.65, 0.6) при возмущении $\varepsilon = 0.01$.

шее притягивающее множество, порожденное 4-периодической устойчивой орбитой A. Орбита точки (0.65, 0.6) была хаотической для невозмущенной системы, однако при внешнем воздействии $\varepsilon = 0.001$ эта орбита теряет хаотичность и заканчивается в близи 4-периодической орбите A, см. правый рис. 7. Для невозмущенной системы, точка (0.1, 0.1) лежит в области притяжения 10-периодической отбиты P. Внешнее воздействие величиной $\varepsilon = 0.01$ уничтожает устойчивую орбиту P, но сохраняет область устойчивости вблизи 4-периодической орбита A и орбита точки (0.1, 0.1) заканчивается в этой области см. правый рис. 8. Более того, внешнее воздействие меньшей величины $\varepsilon = 0.001$ делает орбиту точки (0.1, 0.1) хаотической, см. левый рис. 8

Уравнение 5. Ранее мы изучали уравнения, где внутривидовая конкуренция описывается произведением второго порядка. Сейчас исследуем динамику системы, где внутривидовая конкуренция описывается произведением третьего порядка. Рассмотрим уравнение вида

$$u_{n+1} = u_n (2.2 - 1.1 u_n u_{n-1} / (1 + 0.09(u_n + u_{n-1}))).$$

Это уравнение порождает систему

$$x_{n+1} = y_n,$$

$$y_{n+1} = y_n (2.2 - 1.1y_n x_n / (1 + 0.09(x_n + y_n))).$$
(2.6)

Система имеет аналогичный набор 4-периодических орбит и нетривиальный аттрактор, состоящий из неустойчивых многообразий дан-



Рис. 8. Орбиты точки (0.1, 0.1) при возмущении $\varepsilon = 0.001$ и $\varepsilon = 0.01$, соответственно.

9). орбит (см. Однако гиперболиных левый рис. аналогичного Существуческого инвариантного множества, по-видимому, нет. гиперболическая орбита С (1.0933)0.7853),(0.7853,1.0933). ют: (1.0933, 1.5221), (1.5221, 1.0933); неустойчивая неподвижная точка R (1.1472, (1.1472); устойчивая орбита A (0.4620, 0.6753), (0.6753, 1.2734), (1.2734, 1.7838),(1.7838, 0.4620). В окрестности устойчивой орбиты происходит очень сложные движения, которые определяются нелинейной частью отображения. На левом рисунке 9 представлены устойчивое и неустойчивое многообразия гиперболической орбиты С. Из рисунка видно, что пересечение этих многообразий происходит как трансверсально так и по касательной. Это пересечение порождает инвариантное множество Ω и сложную хаотическую динамику на нем. Следует отметить, что в данном случае, когда внутривидовая конкуренция описывается произведением третьего порядка, динамика системы аналогична ранее рассмотренным примерам, т.е. имеется неустойчивая неподвижная точка R, устойчивая 4-периодическая орбита C и хаотическое инвариантное множество Ω , лежащее в аттракторе M.

Подводя итог изучения уравнения вида $u_{n+1} = f(u_n, u_{n-1})$, можно заключить, что это уравнение допускает достаточно богатую динамику. Рассмотренные уравнения показывают периодические режимы периода 4, однако это не является общей чертой уравнений описанного типа. Так уравнение $u_{n+1} = u_n(a - bu_{n-1} - cu_n)/(1 + d(u_{n-1} + u_n))$, где a=3.5, b=1.75, c=1.5, d=0.13, допускает глобальный аттрактор M, на котором основной периодический режим имеет период 9. Уравнение $u_{n+1} = u_n(a - bu_{n-1} - cu_n)/(1 + du_{n-1} + hu_n)$, где a=6, b=1.2, c=1.9, d=0.2, h=0.4, допускает глобальный аттрактор M, на котором основной периодический режим имеет период 10. При этом, если c=1.878, то имеет место трансверсальное пересечение устойчивого и неустойчивого многообразий гиперболической орбиты C и, следовательно, наблюдается классический хаос.



Рис. 9. Устойчивое и неустойчивое многообразия гиперболической орбиты *C*. Окрестность цепнорекуррентного множества.

3. Исследование уравнений с большей памятью

Рассмотрим динамику численности (биомассы) биологического вида, которая моделируется уравнением вида

$$u_{n+1} = f(u_n, u_{n-1}, u_{n-2}),$$

где последующее значение биомассы u_{n+1} определяются настоящим значением u_n и двумя предыдущими (по времени) значениями u_{n-1}, u_{n-2} . Такая динамика определяется начальными данными (u_0, u_{-1}, u_{-2}) . Соответствующая трехмерная система имеет вид

$$x_{n+1} = y_n, \quad y_{n+1} = z_n, \quad z_{n+1} = f(z_n, y_n, x_n).$$
 (3.1)

Ясно, что системы данного вида будут показывать динамику рассмотренную ранее, причем не только тогда когда функция f явно не зависит от u_{n-2} . Достаточно, чтобы система имела устойчивую двумерную инвариантную поверхность, на которой поведение системы эквивалентна системе рассмотренной выше. Следующее уравнение дает такой пример.

Уравнение 6. Рассмотрим уравнение

$$u_{n+1} = u_n \frac{a - bu_{n-2} - cu_{n-1} - ru_n}{1 + d(u_{n-2} + u_{n-1} + u_n)}.$$

Если коэффициент воспроизводства *а* близок к 3.45, то динамика данного уравнения напоминает динамику Уравнений 2 и 3. Соответствующая трехмерная система имеет вид

$$x_{n+1} = y_n, \quad y_{n+1} = z_n, \quad z_{n+1} = z_n \frac{a - bx_n - cy_n - rz_n}{1 + d(x_n + y_n + z_n)}.$$
 (3.2)

При a = 3.45, b = 0.6, c = 0.6, r = 0.91, d = 0.003 система имеет неподвижную гиперболическую точку R (1.156206,1.156206,1.156206) с двумерным неустойчивым многообразием $W^u(R)$ и одномерным устойчивым. Многообразие $W^u(R)$ является притягивающим множеством (аттрактором), на котором система показывает динамику аналогичную системе (2.3), с единственным отличием - основной период равен 5, см. левый рис. 10. Здесь имеется 5-периодическая гиперболическая орбита C, с одномерным неустойчивым многообразием $W^u(C)$, которое пересекает устойчивое многообразие $W^s(C)$ трансверсально на инвариантной поверхности $W^u(R)$. Таким образом, согласно теореме Смейла на $W^u(R)$ имеет место классический хаос с нигде неплотным хаотическим инвариантным множеством. Изменяя коэффициенты r, мы получим бифуркации динамики, которые описаны в **Уравнениях 2, 3** (с поправкой на период 5). Следует отметить, что эквивалентная динамика и бифуркации имеют место и для большего воспроизводства a = 6 при изменении dвблизи 0.519 с коэффициентами b = 1, c = 1.5, r = 2.



Рис. 10. Неустойчивое многообразие гиперболической 5-периодической орбиты C на $W^u(R)$ системы (3.2). Неустойчивое многообразие гиперболической 2-периодической орбиты H и 20-периодическая устойчивая орбита A системы (3.3).

Уравнение 7. Рассмотрим уравнение вида

$$u_{n+1} = u_n \frac{exp(a - bu_{n-2} - cu_{n-1} - u_n)}{1 + du_{n-2} + pu_{n-1} + ru_n}.$$

Это уравнение качественно отличается от предыдущих, т. к. кроме существенной памяти оно имеет экспоненциальную зависимость от предыдущих значений. В этом случае коэффициент воспроизводства равен $\exp(a)$. Соответствующая трехмерная система имеет вид

$$x_{n+1} = y_n, \quad y_{n+1} = z_n, \quad z_{n+1} = z_n \frac{\exp(a - bx_n - cy_n - rz_n)}{1 + d(x_n + y_n + z_n)}.$$
 (3.3)

При a = 5, b = 0.9, c = 0.1, r = 13, d = 3 система имеет гиперболическую неподвижную точку R(1.001446,1.001446,1.001446), которая имеет одномерное неустойчивое многообразие $W^u(R)$ (см. правый рис.10). Существует 2-периодическая гиперболическая орбита H (1.836492,0.260053,1.836492), (0.260053,1.836492,0.260053). Орбита H имеет одномерное устойчивое многообразие $W^s(H)$ и двумерное неустойчивое многообразие $W^u(H)$. Многообразие $W^u(R)$ подходит близко к орбите H, затем эта кривая раскручивается вдоль двумерного многообразия $W^u(H)$ и заканчивается на инвариантном притягивающем множестве Q. Внутри множества Q лежит устойчивая 20-периодическая орбита A (см. правый рис.10), которая является предельным множеством для почти всякой орбиты.

Уравнение 8. Опишем динамику биологического вида с большим коэффициентом воспроизводства а=175. Эта система показывает нетривиальные хаотические режимы и имеет явно выраженный трехмерный характер. Рассмотрим уравнение вида

$$u_{n+1} = au_n \frac{(1 - bu_{n-2} - cu_{n-1} - ru_n)}{1 + d(u_{n-2} + u_{n-1} + u_n)},$$

где параметры имеют следующие значения a=175, b=0.24, c=0.24, r=1 и d=30.



Рис. 11. Аттрактор системы (3.4).

Соответствующая трехмерная система имеет вид

$$x_{n+1} = y_n, \quad y_{n+1} = z_n, \quad z_{n+1} = az_n \frac{(1 - bx_n - cy_n - rz_n)}{1 + d(x_n + y_n + z_n)}.$$
 (3.4)

Система имеет аттрактор A, который показан на рис. 11. Структура данного аттрактора формируется следующим образом. Система (3.4) имеет неподвижную гиперболическую точку R (0.504896,0.504896,0.504896), см. рис. 12. Неустойчивое многообразие является одномерным, устойчивое многообразие двумерно. Кроме того, имеется гиперболическая 2-периодическая орбита H

(0.347739, 0.630034, 0.347735), (0.347737, 0.63003435, 0.347737). Размерности устойчивых и неустойчивых многообразий орбит R и H совпадают: dim $(W^{u(s)}(R)) =$ dim $(W^{u(s)}(H))$. Отображение (3.4) меняет ориентацию, так как определитель дифференциала меньше нуля, при этом ориентация меняется на $W^u(R)$. Неустойчивое многообразие $W^u(R)$ строится согласно [10], см. рис. 12. Это многообразие достигает окрестности орбиты H, где пересекает $W^s(H)$, затем достигает окрестность точки R вдоль $W^u(H)$. В окрестности точки R многообразие $W^u(R)$ пересекает трансверсально устойчивое многообразие $W^s(R)$, замыкая гомоклинический цикл. Согласно Теореме Смейла-Биркгофа [6] в окрестности многообразия



Рис. 12. Неустойчивое многообразие неподвижной точки R.

 $W^{u}(R)$ существует инвариантное хаотическое множество Ω , динамика на котором эквивалентна сдвигу в пространстве двоичных последовательностей. Множество Ω является канторовым и, следовательно, нигде неплотным. При этом Ω является компонентой цепно-рекуррентного множества. Аттрактор A формируется неустойчивым многообразием $W^{u}(P)$ гиперболической 4-периодической орбиты Pс $dimW^{u} = 2$, см. рис. 11 и 12. Координаты 4-периодической точки P_{1} допускают оценку (0.359478,0.562376,0.484335). При этом система не имеет устойчивого периодического режима, который притягивал к себе почти всякую орбиту.

4. Заключение

Показано, что динамика численности (массы) биологического вида естественно описывается уравнением с запаздыванием. Рассмотрены модели, содержащие одно и два запаздывания. Полученные численные результаты указывают, что динамика биомассы существенно определяется коэффициентом воспроизводства, внутривидовой конкуренцией и взаимовлиянием поколений. Внешнее воздействие среды обитания моделируется возмущением уравнений с запаздыванием. Исследованные системы показали богатую динамику, в которой изменение параметров приводит к бифуркациям от устойчивых периодических режимов к хаосу.

Список цитируемых источников

- 1. Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций // Москва-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». Центр компьютерных исследований, 2003. — 368 с.
- 2. *Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б.* Современные проблемы нелинейной динамики // М.: УРСС, 2000. 336 с.
- 3. *Осипенко Г.С., Ампилова Н.Б.* Введение в символический анализ динамических систем // СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. 240 с.
- 4. *Ризниченко Г. Ю.* Математические модели в биофизике и экологии //Москва-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». Центр компьютерных исследований, 2003. — 184 с.
- 5. Gleik J. Chaos, Making a New Science // New York: Viking Press, 1987. 78 p.
- 6. *Katok A., Hasselblat B.* Introduction to the Modern Theory of Dynamical Systems // Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- May R.M. Simple mathematical models with very complicated dynamics // Nature, 1976, v. 261, 465-467.
- 8. Murray J.D. Mathematical biology. An introduction // New York-Berlin: Springer, 2002. 576 p.
- Newhouse S., Pignataro T. On the estimation of topological entropy // J. Stat. Phys. 1993. – v. 72. – P. 1331-1351.
- 10. Osipenko G. Dynamical systems, Graphs, and Algorithms // Lect. Notes in Math, 1889, Springer, 2007. 283 p.
- Takens F. Detecting strange attractor in turbulence // Lect. Notes in Math. 898, Springer, 1981. — P. 89-94.
- 12. Schuster H.G. and Just W. Deterministic Chaos // Weinheim: WILEY-VCH, 2005.

Получена 01.12.2011