СТІЙКІСТЬ ОСОБЛИВИХ ТОЧОК ТРЬОХВИМІРНОГО ВИПАДКУ ОДНІЄЇ МОДЕЛІ ЕКОЛОГІЧНОЇ МАКРОСИСТЕМИ

Р. В. Рузич

У роботі розглядається модель екологічної сукцесії, відома як розімкнений гіперцикл Ейгена. Визначено стійкість особливих точок трьохвимірного випадку. Показано залежність стійкості особливої точки від структури її координат.

In this article we research model ecological succession, known as open the Eigen hypercycle. The stability of equilibrium points was determine for theedimention case. Dependence of stability of equilibrium points on the structure of its coordinates was shown.

В работе рассматривается модель экологической сукцессии, известная как разомкнутый гиперцикл Ейгена. Определенно устойчивость особых точек трехмерного случая. Показана зависимость устойчивости особой точки от структуры ее координат.

Вступ.

Сучасний стан навколишнього середовища, загострення екологічних проблем, що в свою чергу поглиблюють як економічний, так і соціальний дисбаланс, зумовили необхідність екологічного моделювання. Основним об'єктом дослідження тут виступають біогеоценози (екосистеми) [1, 3, 8, 12]. Розуміння фундаментальних законів їх розвитку та реакцій на вплив зовнішніх факторів дозволить здійснювати оперативну та доцільну екологічну політику.

Традиційно одним з засобів опису макроекологічних процесів є диференціальні рівняння [7, 9]. Основним з напрямів дослідження диференціальних моделей є розгляд різних аспектів стійкості, що має пряме практичне значення, оскільки тісно пов'язане з природоохоронною тематикою [11]. Знання станів стабільного існування екологічних екосистем дозволить ефективно проектувати та екологічно безпечно здійснювати господарську діяльність людини.

В роботі основна увага буде приділена модифікації класичної моделі

Ейгена [14]:

$$\frac{dx_i}{dt} = \left[F_i(x) - \sum_{j=1}^{n} x_j F_j(x) \right] x_i, i = \overline{1, n} \tag{1}$$

де $F_1(x) = k_1 x_1, F_i(x) = k_i x_i + k_i^{'} x_i x_{i-1}, i = \overline{2, n},$ x_i – популяційна змінна, концентрація (чисельність) i -ої атомарної одиниці (під атомарною одиницею розуміється найменша одиниця системи, що розглядається: так для біологічних макросистем це популяції або асоціації); k_i, $k_i^{'}$ – константи.

Слід зазначити, що модель (1) добре описує самоорганізацію, яка часто спостерігається в ході еволюції живої природи, проте й має певні недоліки, що викликало необхідність її модифікації. Так, в [13] було введено обмеження на сумарну масу всіх асоціацій та механізм вступу в систему нової (подано трьохвимірний випадок):

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \left(F_1(x) - \frac{1}{S_0} \left(x_1 F_1(x) + x_2 F_2(x) + x_3 F_3(x) \right) \right) x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} = \left(F_2(x) - \frac{1}{S_0} \left(x_1 F_1(x) + x_2 F_2(x) + x_3 F_3(x) \right) \right) x_2, \\ \frac{dx_3}{dt} = \left(F_3(x) - \frac{1}{S_0} \left(x_1 F_1(x) + x_2 F_2(x) + x_3 F_3(x) \right) \right) x_3, \end{cases} \tag{2}$$

де $F_1(x) = N - x_1$, $F_2(x) = a_1 x_1 - x_2$, $F_3(x) = a_2 x_2 - x_3$, $a_1 > 0, a_2 > 0, N > 0, S_0 > 0$. Зазначимо, що тут змінні мають подібний смисл, що й в моделі (1), а зі змістом параметрів можна ознайомитись у роботі [13].

Відмітимо, що отримано досить важливі результати з дослідження класичної моделі гіперциклу Ейгена [14], моделі в частинних похідних [15, 16] та інших модифікацій [5, 17, 18, 19]. Щодо моделі розімкненого гіперцикла Ейгена, то вона мало досліджена. Так в роботах [10, 13] розглянуто лише двовимірний випадок. Проте розуміння протікання екологічних процесів у реальній системі вимагає дослідження моделей вищого порядку.

В даній роботі буде визначено особливі точки моделі (2), досліджено їх стійкість, показано деякі закономірності, пов'язані зі стійкістю особливих точок.

Основні результати. 1. Положення рівноваги системи. Перш за все визначимо точки рівноваги системи (2). Зазначимо, що знаходження всіх 11 особливих точок досить тривіальна задача, що полягає в розв'язанні системи алгебраїчних рівнянь: 1. $(0, 0, 0)$, 2. $(N, 0, 0)$, 3. $(N, a_1 N, 0)$, 4. $(N, a_1 N, a_1 a_2 N)$, 5. $(S_0, 0, 0)$, 6. $(0, S_0, 0)$, 7. $(0, 0, S_0)$, 8. $\left(\frac{S_0+N}{a_1+2}, \frac{S_0(a_1+1)-N}{a_1+2}, 0 \right)$, 9. $\left(\frac{S_0+N}{2}, 0, \frac{S_0-N}{2} \right)$, 10. $\left(0, \frac{S_0}{a_2+2}, \frac{S_0(a_2+1)}{a_2+2} \right)$, 11. $\left(\frac{S_0+N(a_2+2)}{a_1 a_2+a_1+a_2+3}, \frac{(a_1+1)S_0+N(a_1-1)}{a_1 a_2+a_1+a_2+3}, \frac{(a_1 a_2+a_2+1)S_0-N(a_1+a_2+1)}{a_1 a_2+a_1+a_2+3} \right)$. Очевидно, що при виконанні накладених умов на параметри системи, точки 1-6, 8, 10 завжди знаходяться у додатній області фазового простору, тоді як точки 7, 9, 11 - лише при певних значеннях параметрів. Дане твердження важливе у зв'язку з екологічною суттю моделі. Також слід відзначити ще одне спостереження: точки 1-3, 5, 6, 7 є «нащадками» особливих точок двовимірної моделі гіперциклу Ейгена [10, 13], утвореними додаванням останньої нульової координати.

Для дослідження стійкості особливих точок використаємо прямий метод Ляпунова [4, 6]. Згідно з ним випишемо матрицю Якобі:

$$I = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} & m_{13} \\ m_{21} & m_{22} & m_{23} \\ m_{31} & m_{32} & m_{33} \end{pmatrix}, \tag{3}$$

де $m_{11} = \frac{1}{S_0}\left(3x_1^2 + x_3^2 - 2a_1x_1x_2 - a_2x_2x_3 - 2Nx_1\right) - 2x_1 + Nx_2^2$,
$m_{12} = \frac{1}{S_0}\left(2x_2 - a_2x_3 - a_1x_1\right)x_1$,
$m_{13} = \frac{1}{S_0}\left(2x_3 - a_2x_2\right)x_1$,
$m_{21} = \frac{1}{S_0}\left(-N + 2x_1 - a_1x_2\right)x_2 + a_1x_2$,
$m_{22} = \frac{1}{S_0}\left(x_1^2 + 3x_2^2 + x_3^2 - 2a_1x_1x_3 - 2a_2x_2x_3 - Nx_1\right) + a_1x_1 - 2x_2$,
$m_{23} = \frac{1}{S_0}\left(2x_3 - a_2x_2\right)x_2$,
$m_{31} = \frac{1}{S_0}\left(2x_1 - a_1x_2 - N\right)x_3$,
$m_{32} = \frac{1}{S_0}\left(2x_2 - a_1x_1 - a_2x_3\right)x_3 + a_2x_3$,
$m_{33} = \frac{1}{S_0}\left(x_1^2 + x_2^2 + 3x_3^2 - a_1x_1x_2 - 2a_2x_2x_3 - Nx_1 - 2x_3\right) + a_2x_2$.

Розглядаючи так званні точки «нащадки», виникає питання, як даний статус впливає на знаходження власних значень.

Теорема 1. *Два власних значення матриці Якобі в точках «нащадках» трьохвимірної системи (2) дорівнюють власним значенням матриці Якобі у відповідних точках двовимірної системи.*

Доведення. Підставивши координату $x_3 = 0$ в матрицю (3), можемо побачити, що її структура записується через матрицю Якобі двомірної системи:

$$\left(\begin{array}{ccc} \multicolumn{2}{c}{\multirow{2}{*}{I_2}} & -\frac{1}{S_0}a_2x_1x_2 \\ & & -\frac{1}{S_0}a_2x_2^2 \\ 0 & 0 & \frac{1}{S_0}\left(x_1^2 + x_2^2 - a_1x_1x_2 - Nx_1\right) + a_2x_2 \end{array}\right),$$

де I_2 – матриця Якобі двовимірної системи. Звідси слідує, що одне з власних значень матриці Якобі системи (2) у точці «нащадкові» обчислюється як $\lambda = \frac{1}{S_0}\left(x_1^2 + x_2^2 - a_1x_1x_2 - Nx_1\right) + a_2x_2$, а інші два дорівнюють власним значенням матриці Якобі двовимірної системи у відповідній точці, що й потрібно було довести.

Можна сподіватися, що отриманий результат вдасться узагальнити на моделі розімкненого гіперциклу будь-якого порядку, проте дане твердження потребує подальшого дослідження та доведення.

2. Стійкість особливих точок. Для визначення стійкості точок підставимо їх координати в матрицю Якобі (3) та проаналізуємо власні значення. Для десяти особливих точок дана задача достатньо тривіальна (особливо, якщо врахувати доведену вище теорему). Так отримаємо, що точки 1 та 2 – складні особливі точки, 3 – сідло з двома нестійкими многовидами при $\frac{S_0}{N} \in (0, a_1+1)$ та з одним нестійким многовидом при $\frac{S_0}{N} \in (a_1+1, +\infty)$, 6 та 7 – нестійкі вузли, 9 – сідло з двома нестійкими многовидами при $\begin{cases} \frac{S_0}{N} \in \left(\frac{1-a_1}{1+a_1}, 1\right) \cup (1, +\infty), \\ a_1 \in (0,1), \end{cases} \cup \begin{cases} \frac{S_0}{N} \in (0,1) \cup (1, +\infty), \\ a_1 \in [1, +\infty), \end{cases}$ та з одним нестійким многовидом при $\begin{cases} \frac{S_0}{N} \in \left(0, \frac{1-a_1}{1+a_1}\right), \\ a_1 \in (0,1), \end{cases}$ 10 – сідло з двома нестійкими многовидами, 5 – стійкий вузол при $\frac{S_0}{N} \in \left(0, \frac{1}{a_1+1}\right)$, сідло з одним нестійкими многовидом при $\frac{S_0}{N} \in \left(\frac{1}{a_1+1}, 1\right)$ та нестійкий вузол при $\frac{S_0}{N} \in (1, +\infty)$, 8 – сідло з двома стійкими многовидами при $\frac{S_0}{N} \in \left(0, \frac{1}{a_1+1}\right) \cup \left(\frac{1+a_1+a_2}{1+a_2+a_1a_2}, 1+a_1\right)$, стійкий вузол при $\frac{S_0}{N} \in \left(\frac{1}{a_1+1}, \frac{1+a_1+a_2}{1+a_2+a_1a_2}\right)$ та сідло з двома нестійкими многовидами при $\frac{S_0}{N} \in (1+a_1, +\infty)$, 11 – сідло з двома нестійкими многовидами при $\begin{cases} \frac{S_0}{N} \in \left(0, \frac{1-a_1}{a_1+1}\right), \\ a_1 \in (0,1), \end{cases}$ сідло з одним нестійким многовидом при $\begin{cases} \frac{S_0}{N} \in \left(\frac{1-a_1}{a_1+1}, \frac{a_1+a_2+1}{a_2+a_1a_2+1}\right), \\ a_1 \in (0,1), \end{cases} \cup$ $\begin{cases} \frac{S_0}{N} \in \left(0, \frac{a_1+a_2+1}{a_2+a_1a_2+1}\right), \\ a_1 \in [1, +\infty), \end{cases} \cup \frac{S_0}{N} \in (a_1+a_1a_2+1, +\infty)$ та стійка особлива точка при $\frac{S_0}{N} \in \left(\frac{a_1+a_2+1}{a_2+a_1a_2+1}, a_1+a_1a_2+1\right)$.

Визначення ж власних значень матриці Якобі в точці (N, a_1N, a_1a_2N) ускладнене тим, що характеристичне рівняння є кубічним:

$$\begin{aligned} \lambda^3 + \tfrac{S_0(1+a_1+a_1a_2)-N}{S_0} N\lambda^2 + \tfrac{S_0(1+a_2+a_1a_2)-N(1+a_1+a_2)}{S_0} N^2 a_1 \lambda + \\ + \tfrac{S_0 - N(1+a_1+a_1a_2)}{S_0} N^3 a_1^2 a_2 = 0. \end{aligned} \tag{4}$$

Оскільки для визначення стійкості точки необхідно знати лише знак власних значень матриці Якобі у ній, то оцінимо його за допомогою метода Декарта [2]. Згідно з останнім розглянемо знакозмінну коефіцієнтів рівняння (4). Результати подані у таблиці 1, де плюсом позначено проміжок, на якому коефіцієнт додатній, а мінусом – на якому від'ємний. Проаналізувавши її, можна зробити висновок: на проміжках параметрів 1-3 характеристичне рівняння (4) має один додатній та два від'ємних корені, а на проміжку 4 – три від'ємних, що у свою чергу означає, що точка (N, a_1N, a_1a_2N) не-

Табл. 1: Знакозмінна коефіцієнтів характеристичного рівняння

№	Проміжки знакосталості	Коефіцієнти характеристич. рівняння	
	$\frac{S_0}{N} \in$	1	$\frac{N(S_0(1+a_1+a_1a_2)-N)}{S_0}$
1	$\left(0, \frac{1}{1+a_1+a_1a_2}\right)$	+	-
2	$\left(\frac{1}{1+a_1+a_1a_2}, \frac{1+a_1+a_2}{1+a_2+a_1a_2}\right)$	+	+
3	$\left(\frac{1+a_1+a_2}{1+a_2+a_1a_2}, 1+a_1+a_1a_2\right)$	+	+
4	$(1+a_1+a_1a_2, +\infty)$	+	+

№	Коефіцієнти характеристич. рівняння		Кількість
	$\frac{N^2a_1(S_0(1+a_2+a_1a_2)-N(1+a_1+a_2))}{S_0}$	$\frac{N^3a_1^2a_2(S_0-N(1+a_1+a_1a_2))}{S_0}$	знакозмін
1	-	-	1
2	-	-	1
3	+	-	1
4	+	+	0

стійка з двома стійкими многовидами при $\frac{S_0}{N} \in (0, 1+a_1+a_1a_2)$ та стійка при $\frac{S_0}{N} \in (1+a_1+a_1a_2, +\infty)$.

2. Аналіз. З дослідження стійкості особливих точок можна помітити залежність між характером координат особливих точок та стійкістю останніх.

Теорема 2. *Якщо справа від нульової координати особливої точки моделі розімкненого гіперциклу Ейгена існує ненульова координата, то така точка нестійка при будь-яких додатних значеннях параметрів.*

На даний момент не вдалося довести теорему для n-вимірної моделі. Покажемо її справедливість для чотирьохвимірної системи. Очевидно, що умові теореми задовольняють точки

1. $(0, S_0, 0, 0)$,
2. $(0, 0, S_0, 0)$,
3. $(0, 0, 0, S_0)$,
4. $\left(0, \frac{S_0}{a_2+2}, \frac{S_0(a_2+1)}{a_2+2}, 0\right)$,
5. $\left(0, \frac{S_0}{2}, 0, \frac{S_0}{2}\right)$,
6. $\left(0, 0, \frac{S_0}{a_3+2}, \frac{S_0(a_3+1)}{a_3+2}\right)$,
7. $\left(\frac{S_0+N(a_3+2)}{a_3+3}, 0, \frac{S_0-N}{a_3+3}, \frac{S_0(a_3+1)-N(a_3+1)}{a_3+3}\right)$,
8. $\left(0, \frac{S_0}{a_2+a_3+a_2a_3+3}, \frac{S_0(a_2+1)}{a_2+a_3+a_2a_3+3}, \frac{S_0(1+a_3+a_2a_3)}{a_2+a_3+a_2a_3+3}\right)$,
9. $\left(\frac{S_0+N}{2}, 0, 0, \frac{S_0-N}{2}\right)$,
10. $\left(\frac{S_0+N}{2}, 0, \frac{S_0-N}{2}, 0\right)$,

11. $\left(\frac{2N+S_0}{a_1+3}, \frac{S_0(a_1+1)-N(1-a_1)}{a_1+3}, 0, \frac{S_0-N(a_1+1)}{a_1+3}\right)$.

Розглядаючи матрицю Якобі в точках 1-3 легко показати, що принаймні одне з власних значень дорівнює S_0 та $N+S_0$; в точці 4 – $\frac{S_0+N(a_2+2)}{a_2+1}$; в точці 5 – $N+\frac{S_0}{2}$; в точці 6 – $N+\frac{S_0}{a_3+2}$ та $\frac{S_0}{a_3+2}$; в точці 8 – $\frac{S_0}{a_2+a_3+a_2a_3+3}+N$. Таким чином можемо говорити, що розглянуті точки нестійкі при будь-яких додатних значеннях параметрів.

Дослідимо точку 7. Власні значення матриці Якобі в ній наступні:

$$\begin{cases} \lambda_1 = \frac{S_0(a_1+1)+N(2a_1+a_1a_3-1)}{a_3+3}, \\ \lambda_2 = \frac{S_0-N}{a_3+3}, \\ \lambda_3 = \frac{-S_0^2-NS_0(a_3+1)+N^2(a_3+2)}{S_0(a_3+3)}, \\ \lambda_4 = \frac{N(1+a_3)-S_0(1+a_3)}{a_3+3}. \end{cases}$$

З аналізу власних значень λ_2 та λ_4 видно, що при будь-яких додатних значеннях параметрів вони не можуть одночасно бути від'ємними. Таким чином, дана точка — нестійка.

Випишемо характеристичне рівняння матриці Якобі у точці 11:

$$\left(\lambda - \frac{(a_1a_2-a_2-a_1-1)N+(a_1a_2+a_2+1)S_0}{a_1+3}\right)\left(\lambda + \frac{(a_1+1)N-S_0}{a_1+3}\right) \times$$
$$\times \left(\lambda^2 + \frac{(S_0+2N)((a_1+1)S_0+(a_1-1)N)(S_0-(a_1+1)N)}{S_0(a_1+3)^2}\lambda + \frac{(S_0+N)((a_1+2)S_0-2N)}{S_0(a_1+3)}\right) = 0.$$

Проаналізувавши дане рівняння, можемо визначити умову стійкості зазначеної точки:

$$\begin{cases} \frac{S_0}{N} \in \left(0, \frac{1+a_1+a_2-a_1a_2}{1+a_2+a_1a_2}\right), \\ \frac{S_0}{N} \in (0, 1+a_1), \\ \frac{S_0}{N} \in (a_1+1, +\infty). \end{cases}$$

Таким чином, точка, що розглядається, також нестійка.

Легко показати, що серед власних значень матриці Якобі точок 9 та 10 є наступні: $\frac{S_0-N}{2}$ та $\frac{N^2-S_0^2}{2S_0}$. З аналізу останніх, можемо говорити, що точки, які розглядаються, нестійкі при будь-яких значеннях параметрів. Таким чином, з вище розглянутого, можемо стверджувати, що теорема 2 вірна для чотирьохвимірної моделі.

Висновки. В роботі визначено стійкість особливих точок трьохвимірної моделі розімкненого гіперциклу Ейгена. З отриманих результатів видно певну залежність стійкості особливих точок від їх координат. Показано можливість знаходження частини власних значень матриці Якобі в деяких особливих точках трьохвимірної моделі як власні значення матриці Якобі у відповідних точках двовимірної моделі.

Показано на прикладі чотирьохвимірної системи вірність твердження: якщо справа від нульової координати особливої точки існує ненульова координата, то така точка нестійка при будь-яких додатних значеннях параметрів. Існує необхідність доведення даного твердження для багатомірної моделі розімкненого гіперцикла Ейгена.

1. **Авдин В. В.** Математическое моделирование экосистем: [учеб. пособ.] / В. В. Авдин. - Челябинск: Изд-во ЮУрГУ. - 2004. - 80 с.

2. **Березич И. С.** Методы вычислений. Т. 1 / И. С. Березич, Н. П. Житков. - М. : Гл. изд. физ.-мат. лит-ры, 1959. - 620 с.

3. **Бузыкин А. И.** Моделирование элементов лесных биогеоценозов / А. И. Бузыкин. - Красноярск: Институт леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1985. - 166 с.

4. **Ла-Салль Ж.** Исследование устойчивости прямым методом Ляпунова / Ж. Ла-Салль, С. Лефшец. - М.: Мир, 1964. - 168 с.

5. **Любич Ю. И.** К математической теории гиперциклов / Ю. И. Любич //Проблемы передачи информации. - 1988. - Т. XXIV, Вып. 1. - С. 89-101.

6. **Ляпунов А. М.** Общая задача об устойчивости движения / А. М. Ляпунов. - М.-Л.: Государственное изд-во технико-теоретической литературы, 1950. - 472 с.

7. **Моделирование** лесообразовательного процесса: феноменологический подход / А. С. Исаев [и др.] // Лесоведение. - 2005. - № 1. - С. 3-11.

8. **Прилуцкий А. Н.** Горный экологический ряд увлажнения: причины появления и динамика // Весник ДВО РАН. - 2004. - № 4. - С. 53-62.

9. **Ризниченко Г. Ю.** Математические модели биологических продукционных процессов : [учеб. пособ.] / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. - М. : Изд-во МГУ, 1993. - 302 с.

10. **Рузич Р. В.** Особливі точки двомірної розімкненої моделі гіперциклу Ейгена / Р. В. Рузич // Сучасні проблеми прикладної математики та інформатики: всеукр. наук. конфер., 6-7 жовтня 2011 р.: тези допов. - Львів: ЛНУ, 2011. - С. 89.

11. **Свирежев Ю. М.** Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирежев, Д. О. Логофет. - М. : Глав. ред. физ.-мат. лит-ры изд-ва «Наука», 1978. - 352 с.

12. **Сукачев В. Н.** Основы лесной типологии и биогеоценологии / В. Н. Сукачев. - Ленинград: Изд-во "Наука". Ленинградское отделение, 1972 - (Избранные труды: в трех томах). Т. 1. - 1972. - 420 с.

13. **Чернышенко С. В.** Нелинейные методы динамики лесных биогеоценозов / С. В. Чернышенко. - Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2005. - 500 с.

14. **Эйген М.** Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул / М. Эйген, П. Шустер; [перевод с английского В. М. Андреева]. - М.: «Мир», 1982. - 270 с.

15. **Bratus' A. S.** Stability and the limit befavior of the open distributed hypercycle system / A. S. Bratus', E. N. Lukasheva // Differential Equations. - 2009. - Vol. 45, № 11. - PP. 1686-1598.

16. **Bratus' A. S.** Stationary solution in a closed distributed Eigen-Schuster evolution system / A. S. Bratus', V. P. Posvyanskii // Differential Equations. - 2006. - Vol. 42, № 12. - PP. 1530-1542.

17. **Hofbauer Josef** A difference equation model for the hypercycle / Josef Hofbauer // SIAM Journal on Applied Mathematics. - 1984. - Vol. 44, № 4. - PP. 762-772.

18. **Hofbauer J.** Stable periodic solutions for the hypercycle system / J. Hofbauer, J. Mallet-Paret, H. L. Smith // Journal of Dynamics and Differential Equations. - 1991. - Vol. 3, Issue 3. - PP. 423-436.

19. **Weinberger Edward D.** Spatial stability analysis of Eigens's quasispecies model and the less than five membered hypercycle under global population regulation / Edward D. Weinberger // Bulletin of Mathematical Biology. - 1991. - Vol. 53, № 4. - PP. 623-638.