**КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
И МОДЕЛИРОВАНИЕ 2011 Т. 3 № 2 С. 125–134**

Ки&М

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И ЧИСЛЕННЫЕ МЕТОДЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

УДК: 517.925

Глобальный бифуркационный анализ квартичной модели «хищник–жертва»

В. А. Гайко

Национальная академия наук Беларуси,
Объединенный институт проблем информатики,
Беларусь, 220040, Минск, ул. Л. Беды, 6-4
E-mail: valery.gaiko@yahoo.com

Получено 19 мая 2011 г.

Мы проводим глобальный бифуркационный анализ квартичной модели типа «хищник–жертва». В частности, исследуя глобальные бифуркации особых точек и предельных циклов, мы доказываем, что соответствующая динамическая система имеет не более двух предельных циклов.

Ключевые слова: квартичная модель «хищник–жертва», бифуркация, предельный цикл

Global bifurcation analysis of a quartic predator–prey model

V. A. Gaiko

National Academy of Sciences of Belarus, United Institute of Informatics Problems, L. Beda Str. 6-4, Minsk, 220040, Belarus

Abstract. – We complete the global bifurcation analysis of a quartic predator–prey model. In particular, studying global bifurcations of singular points and limit cycles, we prove that the corresponding dynamical system has at most two limit cycles.

Keywords: quartic predator–prey model, bifurcation, limit cycle

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2011, vol. 3, no. 2, pp. 125–134 (Russian).

Введение

В данной статье мы рассматриваем математические модели динамики численности популяций типа «хищник–жертва» [Романовский и др., 1984; Bazykin, 1998]. Эти модели используются, прежде всего, в экологии и основываются, например, на следующих предположениях:

- популяция «жертвы» при своей малой численности размножается в геометрической прогрессии. Увеличение численности популяции приводит к конкуренции, в результате которой скорость размножения популяции линейно убывает с ростом ее численности. Это предположение дает классическую «логистическую» модель динамики численности изолированной популяции жертвы;
- количество добываемой и потребляемой «хищником» в единицу времени пищи зависит от численности «жертв». При малой численности популяции «жертвы» эта зависимость прямо пропорциональна, при большой – у «хищника» наступает насыщение. Потребленная пища с некоторым коэффициентом перерабатывается в биомассу «хищника». Этот процесс включает в себя как рост, так и размножение «хищников»;
- в отсутствие «жертвы» популяция «хищника» вымирает со скоростью, определяемой естественной смертностью и конкуренцией.

Сформулированные предпосылки приводят к следующей модели [Bazykin, 1998]:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a(x)x - b(x)y, \\ \dot{y} &= -c(y)y + db(x)y, \end{aligned} \tag{1}$$

где x – численность популяции «жертвы»; y – численность популяции «хищника»; $a(x) = a(1 - x/A)$ – удельная скорость роста изолированной популяции «жертвы»; $b(x) = bx/(1 + Bx)$ – трофическая функция «хищника»; $c(y) = c + Cy$ – удельная скорость вымирания изолированной популяции «хищника».

В результате, получаем систему двух дифференциальных уравнений с рациональными правыми частями, зависящую от семи параметров: a, b, c, d, A, B, C. Эта система после деления ее второго уравнения на соответствующие части первого легко приводится к обычному полиномиальному уравнению, соответствующему в случае $b(x) = x$ при постоянных функциях $a(x)$ и $c(y)$ классической (квадратичной) модели Лотки–Вольтерра.

Аналогичные модели используются в медицине. В иммунологии, например, большой интерес вызывает модель динамики роста опухоли с учетом взаимодействия двух типов клеток, определяющих противоопухолевую резистентность организма [Романовский и др., 1984; Bazykin, 1998]. В модели рассматривается две динамические переменные – концентрации опухолевых клеток и клеток специфической резистентности. Эта модель имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \nu - \alpha x - \beta xy + \frac{\gamma xy}{1+\mu y}, \\ \dot{y} &= y - xy - \frac{\delta y}{1+\mu y}, \end{aligned} \tag{2}$$

где x – концентрация клеток подсистемы специфической резистентности (эффекторных клеток); y – концентрация опухолевых клеток. В рамках модели учтены следующие процессы:

- приток эффекторных клеток со скоростью ν;
- естественная гибель эффекторных клеток с относительной скоростью α;
- гибель эффекторных и опухолевых клеток в результате их взаимодействия (члены, пропорциональные xy в обоих уравнениях);
- наработка эффекторных клеток в результате дозревания предшествующих; скорость этого процесса зависит от концентрации опухолевых клеток и при их избытке достигает значения, равного γ;
- размножение опухолевых клеток.

Таким образом, мы имеем систему двух дифференциальных уравнений, зависящих от шести параметров, которая тоже приводится к полиномиальному (кубичному) виду.

В данной статье мы демонстрируем возможности применения полученных нами ранее результатов к глобальному качественному исследованию некоторых обобщенных моделей такого типа. В частности, мы проводим полное качественное исследование квартичной модели популяционной системы со сложной внутренней динамикой, широко используемой в экологии, биологии и медицине.

О квартичной модели

Рассмотрим квартичную систему двух дифференциальных уравнений, которая моделирует динамику популяций типа «хищник–жертва» в некоторой экологической или биомедицинской системе и которая обобщает классическую систему Лотки–Вольтерра.

В простейших математических моделях изменение концентрации «жертв» в единицу времени и в расчете на одного «хищника», которое характеризуется так называемой «функцией отклика», прямо пропорционально концентрации «жертв», то есть функция отклика там линейная. Это означает, что в системе нет насыщения «хищников», когда количество «жертв» достаточно велико. Однако было бы более реалистично рассматривать нелинейные и ограниченные функции отклика, и в литературе действительно используются различные виды таких функций для моделирования «отклика» «хищников» (см. [Бахтеев и Губенкова, 2000; Романовский и др., 1984; Bazykin, 1998; Broer et al., 2007; Broer and Gaiko, 2010; Holling, 1959; Zhu et al., 2002]).

В [Zhu et al., 2002], например, изучалась следующая модель «хищник–жертва»:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a-\lambda x) - yP(x), \\ \dot{y} &= -\delta y + yQ(x). \end{aligned} \tag{3}$$

Переменные $x > 0$ и $y > 0$ обозначают в (3) концентрацию популяций «жертвы» и «хищника» соответственно, а $P(x)$ соответствует немонотонной функции отклика, которая задается в виде

$$P(x) = \frac{mx}{\alpha x^2 + \beta x + 1}, \tag{4}$$

где α, m – положительные, а $\beta > -2\sqrt{\alpha}$. Заметим, что в отсутствие «хищников» количество «жертв» здесь растет по логистическому закону. Параметр a обозначает собственную скорость роста популяции «жертвы», а $\lambda > 0$ – степень конкуренции жертв или ограничения их ресурсов. Естественная смертность «хищников» задается параметром $\delta > 0$. Функция $Q(x)$ определяется как $Q(x) = cP(x)$, где $c > 0$ – степень конверсии между «жертвой» и «хищником» (см. [Broer et al., 2007]).

Мы будем исследовать экологическую модель вида

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x\left(1 - \lambda x - \frac{y}{\alpha x^2 + \beta x + 1}\right), \\ \dot{y} &= y\left(-\delta - \mu y + \frac{x}{\alpha x^2 + \beta x + 1}\right), \end{aligned} \tag{5}$$

где $\alpha \geq 0$, $\delta > 0$, $\lambda > 0$, $\mu \geq 0$ и $\beta > -2\sqrt{\alpha}$ – параметры.

Система (5) получается из (3) добавлением члена $-\mu y^2$ во второе уравнение, а также масштабированием переменных x и y, времени t и параметров системы. Таким образом мы принимаем в расчет конкуренцию между «хищниками» за ресурсы, отличные от «жертвы». Неотрицательный параметр μ характеризует степень такой конкуренции. Примеры популяций, использующих аналогичную (групповую) стратегию нападения и защиты, можно найти в [Broer et al., 2007].

Запишем систему (5) в полиномиальном виде

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x((1-\lambda x)(\alpha x^2+\beta x+1)-y)\equiv P, \\ \dot{y} &= -y((\delta+\mu y)(\alpha x^2+\beta x+1)-x)\equiv Q. \end{aligned} \tag{6}$$

Такая квартичная экологическая модель изучалась и ранее, например, в [Broer et al., 2007]. Однако качественный анализ, проведенный в этой работе, был, к сожалению, неполным, в силу того, что глобальные бифуркации предельных циклов (6) не могли быть исследованы должным образом с помощью приемов и методов, используемых ранее в качественной теории дифференциальных уравнений.

Чтобы завершить качественный анализ данных системы, мы будем вместе с (6) рассматривать вспомогательную систему [Баутин и Леонтович, 1990; Gaiko, 2003; Perko, 2002]

$$\dot{x} = P-\gamma Q, \qquad \dot{y} = Q+\gamma P, \tag{7}$$

применяя к (6) и (7) новые бифуркационные методы и оригинальные геометрические подходы, разработанные в [Broer and Gaiko, 2010; Gaiko, 2003].

Особые точки

Исследуем, прежде всего, особые точки системы (6). Для этого мы будем использовать две теоремы Пуанкаре (теоремы 1 и 2), а также классические методы качественного исследования полиномиальных динамических систем (см. [Баутин и Леонтович, 1990]).

Теорема 1 (***первая теорема Пуанкаре***). Если N, N_f, N_c и C – соответственно числа узлов, фокусов, центров и седел в конечной части фазовой плоскости, а N' и C' – числа узлов и седел на бесконечности, то имеет место соотношение

$$N+N_f+N_c+N' = C+C'+1\,.$$

Теорема 2 (***вторая теорема Пуанкаре***). Если все точки простые, то вдоль изоклины без кратных точек, расположенной в пределах одной полусферы Пуанкаре, особые точки располагаются так, что вслед за седлом будет узел, фокус или центр и наоборот. Если на изоклине две точки разделены экватором, то за седлом следует опять седло, за узлом, фокусом или центром – узел, фокус или центр.

Система (6) имеет две инвариантные прямые $x = 0$ и $y = 0$, и ее особые точки в конечной части плоскости определяются алгебраической системой

$$\begin{aligned} x((1-\lambda x)(\alpha x^2+\beta x+1)-y) &= 0, \\ y((\delta+\mu y)(\alpha x^2+\beta x+1)-x) &= 0. \end{aligned} \tag{8}$$

Из (8) мы получаем: две особые точки – (0, 0) и $(0, -\delta/\mu)$; не более двух точек, определяемых условием

$$\alpha x^2+\beta x+1=0, \quad y=0, \tag{9}$$

и не более четырех точек, определяемых системой

$$\begin{aligned} y &= (1-\lambda x)(\alpha x^2+\beta x+1), \\ y(\delta+\mu y)&-x(1-\lambda x)=0, \end{aligned} \tag{10}$$

среди которых мы будем всегда иметь особую точку $(1/\lambda, 0)$.

Чтобы исследовать характер и распределение особых точек на фазовой плоскости, мы будем использовать метод, разработанный в [Broer and Gaiko, 2010; Gaiko, 2003]. Суть этого метода состоит в получении простейшей (хорошо известной) системы с помощью зануления некоторых параметров исходной системы (обычно, параметров, поворачивающих векторное поле) и затем в последовательном введении этих параметров, при котором изучается динамика особых точек (как конечных, так и бесконечно удаленных) на фазовой плоскости данной системы.

Итак, занулим параметры α, β и рассмотрим квадратичную систему

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(1-\lambda x - y), \\ \dot{y} &= -y(\delta + \mu y - x). \end{aligned} \tag{11}$$

Если $\delta \neq 1/\lambda$, система (11) имеет четыре конечные особенности. Изучая изоклинные портреты уравнения, соответствующего (11), и применяя теоремы 1 и 2, мы можем заметить, что в случае, когда $\delta > 1/\lambda$, система (11) имеет два седла: в точке (0, 0) и в точке пересечения двух прямых-изоклин:

$$1-\lambda x - y = 0, \quad \delta + \mu y - x = 0, \tag{12}$$

а также два узла: $(0, -\delta/\mu)$ и $(1/\lambda, 0)$.

В случае, когда $\delta < 1/\lambda$, система (11) имеет два седла: (0, 0) и $(1/\lambda, 0)$, а также два узла: $(0, -\delta/\mu)$ и (12). Если же $\delta = 1/\lambda$, она имеет три особенности: седло (0, 0), узел $(0, -\delta/\mu)$ и седло-узел $(1/\lambda, 0)$. Так как относительно переменных x и y мы рассматриваем только первый координатный квадрант, нас в основном будет интересовать только случай, когда $\delta < 1/\lambda$, то есть когда особая точка, задаваемая условием (12), лежит именно в первом квадранте.

Для изучения особых точек на бесконечности рассмотрим соответствующее дифференциальное уравнение

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{y(\delta + \mu y - x)}{x(1-\lambda x - y)}. \tag{13}$$

Деля числитель и знаменатель правой части (13) на x^2 $(x \neq 0)$ и обозначая y/x через u, мы получим алгебраическое уравнение

$$(1-\mu)u^2 + (1+\lambda)u = 0, \quad u = y/x, \tag{14}$$

для всех бесконечно удаленных особенностей (13), за исключением случая, когда $x = 0$ (то есть когда особая точка находится на «концах» оси y) (см. [Баутин и Леонтович, 1990; Gaiko, 2003]). В этом особом случае мы можем разделить числитель и знаменатель правой части (13) на y^2 $(y \neq 0)$, обозначая x/y через v, и рассмотреть алгебраическое уравнение

$$(1+\lambda)v^2 + (1-\mu)v = 0, \quad v = x/y. \tag{15}$$

Уравнения (14) и (15) дают для (13) три особые точки на бесконечности: два седла на «концах» осей x и y, а также седло в направлении $u = (\lambda + 1)/(\mu - 1)$.

Зафиксируем δ, λ, μ и возьмем $\beta < 0$ (этот случай представляется более интересным для наших исследований). После введения параметра β мы получим кубичную систему

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x((1-\lambda x)(\beta x + 1) - y), \\ \dot{y} &= -y((\delta + \mu y)(\beta x + 1) - x). \end{aligned} \tag{16}$$

Для $\delta < 1/\lambda$ и $\beta < 0$ система (16) имеет пять конечных особенностей: два седла – (0, 0) и $(1/\lambda, 0)$, два узла – $(0, -\delta/\mu)$ и $(-1/\beta, 0)$, а так же антиседло (узел, фокус или центр), которое определяется как точка пересечения двух изоклин:

$$\begin{aligned} &(1-\lambda x)(\beta x + 1) - y = 0, \\ &(\delta + \mu y)(\beta x + 1) - x = 0. \end{aligned} \tag{17}$$

Для особых точек на бесконечности рассмотрим соответствующее дифференциальное уравнение

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{y((\delta + \mu y)(\beta x + 1) - x)}{x((1 - \lambda x)(\beta x + 1) - y)} \tag{18}$$

и два алгебраических уравнения

$$\mu u^2 - \lambda u = 0, \quad u = y/x, \tag{19}$$

$$\lambda v^3 - \mu v^2 = 0, \quad v = x/y, \tag{20}$$

которые дают три бесконечно удаленные особенности: узел на «концах» оси x, седло-узел на «концах» оси y, а также седло в направлении $u = \lambda/\mu$.

Зафиксируем параметры β, δ, λ, μ и возьмем $\alpha > 0$. Изучая связки кубичных кривых

$$y = (1 - \lambda x)(\alpha x^2 + \beta x + 1), \tag{21}$$

которые пересекаются в точке $(1/\lambda, 0)$ и касаются в точке $(0, 1)$, мы можем заметить, что система (6), полученная после введения параметра α, имеет шесть конечных особых точек: три седла – $(0, 0)$, $(1/\lambda, 0)$ и $((-\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\alpha})/(2\alpha), 0)$, два узла – $(0, -\delta/\mu)$ и $((-\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\alpha}\,/(2\alpha), 0)$ и одно антиседло, которое определяется как точка пересечения изоклин (10).

При возрастании параметра α точки $((-\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\alpha}\,/(2\alpha), 0)$ и $((-\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\alpha})/(2\alpha), 0)$ образуют седло-узел, который затем исчезает. При дальнейшем возрастании α точка $(1/\lambda, 0)$ становится тройным седлом, из которого появляются седло и узел (или седло-узел). Таким образом, мы будем иметь три особые точки в первом квадранте: седло S и два антиседла – A_1 и A_2, которые определяются как точки пересечения изоклин (10). Предположим, что относительно оси x они имеют следующую последовательность: A_1, S, A_2. Для изучения особых точек (6) на бесконечности рассмотрим соответствующее дифференциальное уравнение

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{y((\delta + \mu y)(\alpha x^2 + \beta x + 1) - x)}{x((1 - \lambda x)(\alpha x^2 + \beta x + 1) - y)} \tag{22}$$

и два алгебраических уравнения

$$\mu u^2 - \lambda u = 0, \quad u = y/x, \tag{23}$$

$$\lambda v^4 - \mu v^3 = 0, \quad v = x/y, \tag{24}$$

которые дают три бесконечно удаленные особенности: простой узел на «концах» оси x, тройной узел на «концах» оси y, а также простое седло в направлении $u = \lambda/\mu$.

Заметим, что все результаты по конечным особенностям системы (6) согласуются с результатами в [Broer et al., 2007], где, кстати, бесконечно удаленные особенности не исследовались вообще. Используя полученную информацию и применяя подход, разработанный в [Broer and Gaiko, 2010; Gaiko, 2003], мы можем сейчас изучать бифуркации предельных циклов системы (6). Для этого понадобятся также некоторые результаты, полученные в [Broer et al., 2007; Zhu et al., 2002]. В частности, мы будем использовать результаты по цикличности особых точек системы (6). Однако, безусловно, этих результатов совершенно недостаточно, чтобы доказать главное утверждение следующего раздела статьи о максимальном числе предельных циклов (6).

Бифуркации предельных циклов

Применяя к системе (6) определение параметра, поворачивающего векторное поле [Баутин и Леонтович, 1990; Gaiko, 2003; Perko, 2002], вычислим соответствующие определители для параметров α и β:

$$\Delta_\alpha = PQ'_\alpha - QP'_\alpha = x^3 y(y(\delta + \mu y) - x(1 - \lambda x)), \tag{25}$$

$$\Delta_\beta = PQ'_\beta - QP'_\beta = x^2 y(y(\delta + \mu y) - x(1 - \lambda x)). \tag{26}$$

Из (25) и (26) следует, что при возрастании параметров α и β векторное поле (6) в первом квадранте поворачивается в положительном направлении (против часовой стрелки) только снаружи эллипса

$$y(\delta + \mu y) - x(1 - \lambda x) = 0. \tag{27}$$

Поэтому для изучения бифуркаций предельных циклов системы (6) имеет смысл вместе с (6) рассматривать вспомогательную систему (7) с параметром γ, поворачивающим векторное поле на всей фазовой плоскости:

$$\Delta_\gamma = P^2 + Q^2 \geq 0. \tag{28}$$

Для глобального анализа бифуркаций предельных циклов систем (6) и (7) мы будем использовать известные результаты (Perko, 2002), сформулированные для систем

$$\dot{x} = f(x, \mu), \tag{29}$$

где $x \in R^2$; $\mu \in R^n$; $f \in R^2$ (f – полиномиальная векторная функция),

$$\dot{x} = f(x, \lambda), \tag{30}$$

где $x \in R^2$; $f \in R^2$ и λ – скалярный параметр, поворачивающий векторное поле (30).

Теорема 3 (***принцип окончания***). Любое однопараметрическое семейство кратных предельных циклов полиномиальной системы (29) может быть единственным образом продолжено в максимальное однопараметрическое семейство (кривую) таких циклов, которое будет либо открытым, либо циклическим. Если это семейство открытое, то оно оканчивается, когда параметр или предельные циклы становятся неограниченными, либо в какой-то особой точке системы (29), которая в типичном случае является негрубым фокусом той же кратности, либо на каком-то сепаратрисном цикле (29), который так же в типичном случае имеет ту же кратность.

Теорема 4 (***о монотонных семействах предельных циклов***). Если L_0 – неособый кратный предельный цикл системы (30) при $\lambda = \lambda_0$, то L_0 принадлежит однопараметрическому семейству предельных циклов системы (30); более того:

1) если кратность цикла L_0 – нечетная, то семейство либо расширяется, либо сжимается монотонно при прохождении λ через значение λ_0;
2) если кратность цикла L_0 – четная, то L_0 расщепляется на устойчивый и неустойчивый предельные циклы при прохождении λ через λ_0 в одном направлении и L_0 исчезает при прохождении λ через λ_0 в противоположном направлении; т. е. в точке λ_0 имеет место бифуркация типа «складки».

Используя эти результаты, мы докажем следующую теорему.

Теорема 5. Система (6) имеет не более двух предельных циклов.

Доказательство. Докажем сначала, что система (6) может иметь по крайней мере два предельных цикла. Начнем с квадратичной системы (11). Ясно, что такая система (с двумя инвариантными прямыми) не может иметь предельных циклов вообще [Gaiko, 2003]. После введения в нее отрицательного параметра β векторное поле полученной кубичной системы (16) повернется на бесконечности в отрицательном направлении (по часовой стрелке), за счет чего изменится структура и характер устойчивости бесконечно удаленных особых точек, и на бесконечности сразу же появится неустойчивый предельный цикл γ_1. Этот цикл будет окружать устойчивое антиседло (узел или фокус) A_1, которое находится в первом квадранте системы (16). После введения в (16) положительного параметра α векторное поле квартичной системы (6) повернется на бесконечности в положительном направлении (против часовой стрелки), структура и характер устойчивости бесконечно удаленных особых точек снова изменятся, и на бесконечности появится устойчивый предельный цикл, γ_2, окружающий γ_1. При дальнейшем увеличении параметра α предельные циклы γ_1 и γ_2 образуют полуустойчивый цикл, γ_{12}, который затем исчезает в «уплотнении траекторий» (Gaiko, 2003).

Как мы видели выше, при дальнейшем увеличении параметра α у системы (6) появятся еще две особые точки в первом квадранте – седло S и антиседло A_2. Мы можем зафиксировать параметр α, фиксируя тем самым положение особенностей A_1, S, A_2, и рассмотреть систему (7) с положительным параметром γ, который действует так же, как и положительный параметр α системы (6) (поворачивает векторное поле), но на всей фазовой плоскости.

Итак, рассмотрим систему (7) с положительным параметром γ. При увеличении этого параметра устойчивые узлы A_1 и A_2 становятся сначала устойчивыми фокусами, а затем меняют характер своей устойчивости, превращаясь в неустойчивые фокусы. Таким образом, в результате бифуркаций Андронова–Хопфа (Gaiko, 2003) из фокусов A_1 и A_2 появятся устойчивые предельные циклы. При дальнейшем увеличении γ предельные циклы будут монотонно увеличиваться в размерах и наконец исчезнут в малых сепаратрисных петлях седла S. Если петли образуются одновременно, мы будем иметь сепаратрисный цикл типа восьмерки. В этом случае из «восьмерки», после ее разрушения, появится большой предельный цикл, окружающий три особые точки A_1, S и A_2, который уйдет на бесконечность при бесконечном увеличении γ. Если же малая петля образуется раньше, например, вокруг точки A_1 (A_2), то при увеличении γ две нижние (верхние) смежные сепаратрисы седла S образуют затем большую петлю сепаратрис, окружающую точки A_1 и A_2. После ее разрушения мы будем иметь одновременно большой предельный цикл, окружающий три особые точки, A_1, S и A_2, а также малый предельный цикл, окружающий точку A_2 (A_1). Следовательно, мы доказали что система (6) может иметь по крайней мере два предельных цикла (см. также [Broer et al., 2007; Zhu et al., 2002]).

Докажем теперь, что система (6) имеет не более двух предельных циклов. Доказательство проводится от противного, с помощью бифуркационных методов теории катастроф [Gaiko, 2003; Perko, 2002]. Рассмотрим систему (7) с тремя параметрами: α, β и γ (параметры δ, λ и μ можно зафиксировать, так как они не порождают предельных циклов). Предположим, что (7) имеет три предельных цикла, окружающих только одно особую точку, A_1, лежащую в первом квадранте фазовой плоскости. Тогда мы попадем в некоторую область пространства параметров α, β и γ, будучи ограниченными определенными условиями на три других параметра, δ, λ и μ. Эта область ограничена двумя поверхностями типа «складка», которые образуют локальную бифуркационную поверхность трехкратных предельных циклов типа «сборка» [Gaiko, 2003; Perko, 2002].

Соответствующее максимальное однопараметрическое семейство трехкратных предельных циклов не может быть циклическим, так как иначе в пространстве параметров будет существовать по крайней мере одна точка, которая соответствует предельному циклу кратности четыре (или даже выше). Продолжая бифуркационную кривую четырехкратных предельных циклов через эту точку и параметризуя соответствующее максимальное семейство четырехкратных предельных циклов параметром γ, поворачивающих векторное поле, в соответствии с теоремой 4 мы получим монотонную кривую, которая по принципу окончания Уинтнера–Перко (теорема 3) с одной стороны ограничена особой точкой A_1, а с другой – сепаратрисным циклом, окружающем эту точку. А так как мы знаем по крайней мере цикличность особой точки, которая равна двум (см. [Broer et al., 2007; Zhu et al., 2002]), мы получаем противоречие с принципом окончания, утверждающим, что кратность предельных циклов не может быть выше, чем кратность (цикличность) особой точки, в которой они оканчиваются.

Если однопараметрическое семейство четырехкратных предельных циклов не является циклическим, то в соответствии с тем же самым принципом (теорема 3) мы опять получаем противоречие с результатами [Broer et al., 2007; Zhu et al., 2002] о цикличности A_1, не допускающими кратности предельных циклов выше двух. Это противоречие завершает доказательство теоремы 5 в случае одной особой точки в первом квадранте.

Предположим теперь, что система (7) с тремя конечными особенностями A_1, S и A_2 в первом квадранте фазовой плоскости имеет два малых предельных цикла вокруг, например, точки A_1 (случай, когда предельные циклы окружают точку A_2, рассматривается совершенно аналогично). Тогда мы попадем в некоторую область пространства параметров α, β и γ, которая ограничена бифуркационной поверхностью двукратных предельных циклов типа «складка» [Gaiko, 2003; Perko, 2002].

Соответствующее максимальное однопараметрическое семейство двукратных предельных циклов не может быть циклическим, так как иначе в пространстве параметров будет существовать по крайней мере одна точка, которая соответствует предельному циклу кратности три (или даже выше). Продолжая бифуркационную кривую трехкратных предельных циклов через эту точку и параметризуя соответствующее максимальное семейство трехкратных предельных циклов параметром γ, поворачивающих векторное поле, в соответствии с теоремой 4 мы получим монотонную кривую, которая по принципу окончания Уинтнера–Перко (теорема 3) с одной стороны ограничена особой точкой A_1, а с другой – сепаратрисным циклом, окружающем эту точку. А так как мы знаем по крайней мере цикличность особой точки, которая в этом случае равна одному [Broer et al., 2007; Zhu et al., 2002], мы получаем противоречие с принципом окончания (теорема 3).

Если однопараметрическое семейство двукратных предельных циклов не является циклическим, то в соответствии с тем же принципом (теорема 3) мы опять получаем противоречие с результатами [Broer et al., 2007; Zhu et al., 2002] о цикличности A_1, не допускающими кратности предельного цикла выше единицы. Более того, из принципа окончания следует также, что в этом случае ни обычная (малая) петля сепаратрис, ни большая петля, ни петля типа восьмерки не могут иметь кратности (цикличности) выше единицы. Поэтому, в соответствии с тем же принципом, не может существовать и более одного предельного цикла, окружающего все три конечные особенности, A_1, S и A_2, в первом квадранте фазовой плоскости.

Таким образом, принимая во внимание все другие возможности бифуркаций предельных циклов (см. [Broer et al., 2007; Zhu et al., 2002]), мы заключаем, что система (6) не может иметь ни трехкратных предельных циклов, ни более двух предельных циклов в какой бы то ни было конфигурации. Теорема 5 доказана [Broer and Gaiko, 2010]. ■

Заключение

Проведенные качественные исследования двумерной динамической модели типа «хищник–жертва» являются частью гораздо более широких междисциплинарных исследований, связанных с построением и исследованием многомерных динамических систем, используемых, например, в вирусологии и иммунологии.

Приведем один из многочисленных примеров математической модели иммунитета, построенной в [Бахтеев и Губенкова, 2000] на основании анализа данных, полученных из вирусологии, иммунологии и других областей медицины, клиники заболевания СПИД, а также данных о современных препаратах и методах лечения СПИД/ВИЧ. Эта модель предусматривает возможность проведения эффективного лечения и достижения полной победы над ВИЧ при использовании для борьбы с ВИЧ живых клеток-врагов вируса.

Исходя из представления влияния ВИЧ на звенья иммунной системы, определим наиболее важных «участников», играющих непосредственную роль во взаимодействии с ВИЧ [Бахтеев и Губенкова, 2000]. Как известно из экспериментальных данных, первыми жертвами ВИЧ являются макрофаги (клетки Лангерганса). Вследствие этого наблюдается спад активности Т-хелперов, на размножение которых оказывают влияние данные макрофаги. Что касается самих Т-хелперов, то они не участвуют непосредственно в какой-либо борьбе против антигенов, однако именно они активируют репродукцию Т-киллеров и служат средой для паразитирования ВИЧ. Противодействие оппортунистическим заболеваниям и ВИЧ-инфицированным клеткам будут оказывать Т-киллеры, которые непосредственно не подвержены действию ВИЧ. Однако в силу их недостаточной активности, вызванной поражением Т-хелперов, истребление Т-киллерами ВИЧ будет не очень значительным.

Таким образом, включим в математическую модель ВИЧ макрофаги, Т-хелперы, Т-киллеры, а оппортунистические заболевания и опухоли рассмотрим в совокупности и условно примем их за антигены. Тогда в соответствии с методикой Лотки–Вольтерра, которая была применена в [Бахтеев и Губенкова, 2000], можно построить следующую модель иммунитета при поражении ВИЧ:

$$\begin{aligned}
\frac{dN_1}{dt} &= N_1(k_{11}N_2 + k_{12}N_3 - k_{13}N_4 - k_{14}N_6 - \varepsilon_1),\\
\frac{dN_2}{dt} &= N_2(\varepsilon_2 - k_{21}N_1),\\
\frac{dN_3}{dt} &= N_3(\varepsilon_3 + k_{31}N_2 - k_{32}N_1),\\
\frac{dN_4}{dt} &= N_4(k_{41}N_3 - \varepsilon_4),\\
\frac{dN_5}{dt} &= N_5(\varepsilon_5 - k_{51}N_4 - k_{52}N_6),\\
\frac{dN_6}{dt} &= N_6(k_{61}N_1 - \varepsilon_6),
\end{aligned} \tag{31}$$

где соответственно N_1, N_2, N_3, N_4, N_5, N_6 – титры ВИЧ, макрофагов, Т-хелперов, Т-киллеров, антигенов, гибридных клеток; $\varepsilon_1, \varepsilon_4, \varepsilon_6$ – коэффициенты естественной убыли ВИЧ, Т-киллеров и гибридных клеток; $\varepsilon_2, \varepsilon_3, \varepsilon_5$ – коэффициенты естественного прироста макрофагов, Т-хелперов и антигенов, а k_{ij} – коэффициенты прироста или истребления ВИЧ.

Исследованию подобных систем с помощью численно-аналитических и бифуркационно-геометрических методов будет посвящена наша дальнейшая работа по применению теории динамических систем к проблемам ВИЧ.

Список литературы

Баутин Н. Н., Леонтович Е. А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. – М.: Наука, 1990.

Бахтеев А. Р., Губенкова Г. В. Математическая модель иммунитета при поражении ВИЧ // Математика. Компьютер. Образование. – 2000. – Vol. 7. – P. 703–709.

Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Математическая биофизика. – М.: Наука, 1984.

Bazykin A. D. Nonlinear dynamics of interacting populations. – Singapore: World Scientific, 1998.

Broer H. W., Naudot V., Roussarie R., Saleh K. Dynamics of a predator-prey model with non-monotonic response function // Discrete and Continuous Dynamical Systems. Ser. A. – 2007. – Vol. 18. – P. 221–251.

Broer H. W., Gaiko V. A. Global qualitative analysis of a quartic ecological model // Nonlinear Analysis. – 2010. – Vol. 72, no. 2. – P. 628–634.

Gaiko V. A. Global bifurcation theory and Hilbert's sixteenth problem. – Boston: Kluwer, 2003.

Holling C. S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // Canadian Entomology. – 1959. – Vol. 91. – P. 385–398.

Perko L. Differential equations and dynamical systems. – New York: Springer, 2002.

Zhu H., Campbell S. A., Wolkowicz G. S. K. Bifurcation analysis of a predator-prey system with nonmonotonic functional response // SIAM Journal of Applied Mathematics. – 2002. – Vol. 63. – P. 636–682.