

УДК 517.925.51

БИФУРКАЦИЯ ХОПФА В СИСТЕМЕ ХИЩНИК–ЖЕРТВА С ИНФЕКЦИЕЙ

© 2023 г. А. П. Крищенко, О. А. Поддерегин

Исследуется модель системы хищник–жертва с возможной инфекцией жертв в виде трёхмерной системы обыкновенных дифференциальных уравнений. С помощью метода локализации инвариантных компактов доказывается существование аттрактора и находится компактное положительно инвариантное множество, оценивающее его положение. Находятся условия вымирания популяций и существования положений равновесия. Предлагается численный метод нахождения бифуркации Хопфа пространственного положения равновесия и приводится пример возникающего устойчивого предельного цикла.

DOI: 10.31857/S0374064123110122, EDN: PEXCDU

1. Введение. Постановка задачи. Рассмотрим систему обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающую динамику взаимодействия популяций хищников и жертв, при которой жертвы подвержены заболеванию [1]:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1) - \frac{x_1 x_3}{b_2 + x_1 + x_2} - b_4 x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= b_4 x_1 x_2 - \frac{x_2 x_3}{b_2 + x_1 + x_2} - b_5 x_2 - b_1(x_1 + x_2)x_2, \\ \dot{x}_3 &= \frac{(x_1 + x_2)x_3}{b_2 + x_1 + x_2} - b_3 x_3, \end{aligned} \quad (1)$$

где $\{\dot{\cdot}\} = d\{\cdot\}/dt$, $x = (x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}_{+,0}^3 = \{x \geq 0\}$, x_1 (x_2) – плотность популяции восприимчивых (инфицированных) жертв, а x_3 – плотность популяции хищников. Параметры b_i , $i = \overline{1, 5}$, этой системы предполагаются положительными.

Для системы (1) докажем, что множество $\mathbb{R}_{+,0}^3$ положительно инвариантно, существует положительно инвариантный компакт, содержащий все инвариантные компакты, все решения (траектории) продолжаются на неограниченный вправо интервал времени и система имеет аттрактор. Кроме того, найдём условия вымирания популяций инфицированных жертв, хищников и предложим метод нахождения бифуркации Хопфа внутреннего положения равновесия, в результате которой в системе возникает устойчивый предельный цикл внутри множества $\mathbb{R}_{+,0}^3$. Отметим, что система (1) в инвариантной плоскости $\{x_2 = 0\}$ описывает взаимодействие хищников и жертв при отсутствии инфекции и известно, что в этой двумерной системе может происходить другая бифуркация Хопфа, в результате которой появляется предельный цикл в множестве $\{x_2 = 0\}$.

2. Необходимые сведения. Все компактные инвариантные множества системы $\dot{x} = F(x)$, $F \in C^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^n)$, содержащиеся в подмножестве $Q \subset \mathbb{R}^n$, содержатся в *локализирующем множестве* $\Omega(\phi, Q)$, соответствующем функции $\phi \in C^1(\mathbb{R}^n)$ (*локализирующей функции*) и множеству $Q \subset \mathbb{R}^n$ [2],

$$\Omega(\phi, Q) = \{x \in Q : \phi_{\inf}(Q) \leq \phi(x) \leq \phi_{\sup}(Q)\},$$

где

$$\phi_{\inf}(Q) = \inf\{\phi(x) : x \in S(\phi) \cap Q\}, \quad \phi_{\sup}(Q) = \sup\{\phi(x) : x \in S(\phi) \cap Q\},$$

$S(\phi) = \{x \in \mathbb{R}^n : \dot{\phi}(x) = 0\}$ – универсальное сечение функции ϕ , а $\dot{\phi}$ – производная функции ϕ в силу системы $\dot{x} = F(x)$. Пусть

$$\Omega(\phi, Q, \epsilon_-, \epsilon_+) = \{x \in Q : \phi_{\inf}(Q) - \epsilon_- \leq \phi(x) \leq \phi_{\sup}(Q) + \epsilon_+, \quad \epsilon_-, \epsilon_+ > 0\}.$$

Утверждение 1. Пусть множество Q положительно инвариантно; начинающиеся в Q траектории системы определены на неограниченном вправо интервале времени; для любого $\epsilon > 0$ существует $\delta > 0$, что $\dot{\phi}(x) < -\delta < 0$ при $x \in Q \cap \{\phi_{\sup}(Q) + \epsilon_+ \leq \phi(x) \leq \phi_{\sup}(Q) + \epsilon_+ + \epsilon\}$, и для любого $\epsilon > 0$ существует $\delta > 0$, что $\dot{\phi}(x) > \delta > 0$ при $x \in Q \cap \{\phi_{\inf}(Q) - \epsilon_- - \epsilon \leq \phi(x) \leq \phi_{\inf}(Q) - \epsilon_-\}$. Тогда любая траектория системы, начинающаяся в $Q \setminus \Omega(\phi, Q, \epsilon_-, \epsilon_+)$, попадает в положительно инвариантное множество $\Omega(\phi, Q, \epsilon_-, \epsilon_+)$ за конечное время.

3. Локализация инвариантных компактов и её следствия. Множество $\mathbb{R}_{+,0}^3$ положительно инвариантно, так как траектории системы (1) не могут выйти из $\mathbb{R}_{+,0}^3$ через его границу. Действительно, граница множества $\mathbb{R}_{+,0}^3$ состоит из точек, у которых одна или более координат равны нулю, а остальные координаты положительны. Пусть $x_0 = (x_1(0), x_2(0), x_3(0))$ – одна из таких точек и она является начальной для траектории $x(t) = (x_1(t), x_2(t), x_3(t))$, $t \in [0, T)$. Тогда $x(t) \in \mathbb{R}_{+,0}^3$ при $t \in [0, \epsilon)$, $0 < \epsilon \ll 1$, т.е. $x_i(t) \geq 0$, $i = 1, 2, 3$. Действительно, это верно для $x_i(t)$, если $x_i(0) > 0$. Если $x_1(0) = 0$, то $\dot{x}_1(0) = b_1 x_2(0)$ и $x_1(t) > 0$ при $x_2(0) > 0$, а при $x_2(0) = 0$ выполнено равенство $\dot{x}_2(0) = 0$, и поэтому $x_2(t) = 0$, $x_1(t) = 0$. Если $x_2(0) = 0$, то $\dot{x}_2(t) = 0$, и аналогично для x_3 : если $x_3(0) = 0$, то $\dot{x}_3(0) = 0$ и $x_3(t) = 0$.

Утверждение 2. Все компактные инвариантные множества системы (1) содержатся в положительно инвариантных множествах

$$\Omega_1 = \{x_1 + x_2 \leq 1\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3, \quad \Omega_2 = \{x_1 + x_2 \leq 1, x_1 + x_2 + x_3 \leq 1 + b_1/(4b_3)\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$$

и множество Ω_2 компактно.

Доказательство. Пусть $\phi_1(x) = x_1 + x_2$. Тогда в $\mathbb{R}_{+,0}^3$

$$\dot{\phi}_1(x) = b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1 - x_2) - \frac{(x_1 + x_2)x_3}{b_2 + x_1 + x_2} - b_5 x_2$$

и $\dot{\phi}_1(x) < 0$ при $\phi_1(x) = x_1 + x_2 > 1$. Поэтому множество $S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3 = \{\dot{\phi}_1 = 0\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$ содержится в множестве $\{0 \leq \phi_1(x) \leq 1\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$. Поскольку $\phi_1(x_0) = 1$ в точке $x_0 = (1, 0, 0) \in S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$, а $\phi_1(x_*) = 0$ в точке $x_* = (0, 0, 0) \in S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$, то

$$\sup\{\phi_1(x) : x \in S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3\} = 1, \quad \inf\{\phi_1(x) : x \in S(\phi_1) \cap \mathbb{R}_{+,0}^3\} = 0,$$

и локализирующее множество $\Omega(\phi_1, \mathbb{R}_{+,0}^3) = \{0 \leq \phi_1(x) \leq 1\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3 = \Omega_1$. Множество Ω_1 положительно инвариантно, поскольку $\dot{\phi}_1(x) < 0$ в $\mathbb{R}_{+,0}^3 \setminus \Omega_1$.

Пусть теперь $\phi_2(x) = x_1 + x_2 + x_3$. Тогда

$$\dot{\phi}_2(x) = \dot{x}_1 + \dot{x}_2 + \dot{x}_3 = b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1 - x_2) - b_5 x_2 - b_3 x_3 \leq \frac{b_1}{4} - b_3 x_3$$

и в $S(\phi_2) \cap \Omega_1$ выполнено неравенство $\phi_2(x) \leq 1 + b_1/(4b_3)$. Следовательно,

$$\sup\{\phi_2(x) : x \in S(\phi_2) \cap \Omega_1\} \leq 1 + b_1/(4b_3), \quad \inf\{\phi_2(x) : x \in S(\phi_2) \cap \Omega_1\} = 0$$

и $\Omega(\phi_2, \Omega_1) \subset \{0 \leq \phi_2(x) \leq 1 + b_1/(4b_3)\} \cap \Omega_1 = \Omega_2$. Множество Ω_2 положительно инвариантно, поскольку $\dot{\phi}_2(x) < 0$ в $\Omega_1 \setminus \Omega_2$, и компактно.

Следствие 1. Если $a_1, a_2 \geq 0$, то множества $\Omega_{1,a_1} = \{x_1 + x_2 \leq 1 + a_1\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$, $\Omega_{2,a_1,a_2} = \{x_1 + x_2 \leq 1 + a_1, x_1 + x_2 + x_3 \leq 1 + a_1 + b_1/(4b_3) + a_2\} \cap \mathbb{R}_{+,0}^3$ положительно инвариантны, и множество Ω_{2,a_1,a_2} компактно.

Следствие 2. Все решения (траектории) системы (1) продолжаются на неограниченный вправо интервал времени.

Доказательство. Известно, что решение автономной C^1 -системы обыкновенных дифференциальных уравнений в любом компакте продолжается вправо или до границы компакта, или на неограниченный вправо интервал времени [3, с. 107]. Для любой траектории системы (1) существуют положительные a_1, a_2 , при которых её начальная точка принадлежит компакт Ω_{2,a_1,a_2} . Этот компакт положительно инвариантен, и траектория не может выйти на его границу за конечное время. Следовательно, траектория продолжается на неограниченный вправо интервал времени.

4. Асимптотическое поведение траекторий. Справедливо следующее

Утверждение 3. Любая траектория системы (1), проходящая через лежащую вне множеств $\Omega_{1,\varepsilon_1}, \Omega_{2,\varepsilon_1,\varepsilon_2}$, где $\varepsilon_1 > 0, \varepsilon_2 > 0$, точку, попадает в эти множества за конечное время и не выходит из них.

Доказательство. В множестве $\mathbb{R}_{+,0}^3 \setminus \Omega_{1,\varepsilon_1} = \{\phi_1(x) = x_1 + x_2 > 1 + \varepsilon_1\}$ для $\dot{\phi}_1$ справедливо неравенство $\dot{\phi}_1 \leq b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1 - x_2) \leq -\delta < 0, \delta = b_1(1 + \varepsilon_1)\varepsilon_1 > 0$. Таким образом, согласно утверждению 2, все траектории попадают в множество Ω_{1,ε_1} за конечное время и не выходят из него.

В множестве $\Omega_{1,\varepsilon_1} \setminus \Omega_{2,\varepsilon_1,\varepsilon_2} = \{\phi_1(x) = x_1 + x_2 \leq 1 + \varepsilon_1, x_1 + x_2 + x_3 > 1 + \varepsilon_1 + b_1/(4b_3) + \varepsilon_2\}$ выполнено равенство $x_3 = 1 + \varepsilon_1 + b_1/(4b_3) + \varepsilon_2 - (x_1 + x_2) + d, d > 0$, и поэтому в этом множестве

$$\dot{\phi}_2(x) \leq b_1(x_1 + x_2)(1 - x_1 - x_2) - b_3\left(1 + \varepsilon_1 + \frac{b_1}{4b_3} + \varepsilon_2 - (x_1 + x_2) + d\right) \leq -b_3(\varepsilon_2 + d) < 0.$$

Следовательно, согласно утверждению 2, все траектории попадают в множество $\Omega_{1,\varepsilon_1,\varepsilon_2}$ за конечное время и не выходят из него.

Следствие 3. Предельные множества всех траекторий системы (1) содержатся в компактном положительно инвариантном множестве Ω_2 , и это множество содержит аттрактор системы.

Доказательство. Утверждение следует из того, что множества $\Omega_{2,\varepsilon_1,\varepsilon_2}$ при $\varepsilon_1 > 0, \varepsilon_2 > 0$ компактны, положительно инвариантны и содержат предельные множества всех траекторий, а $\Omega_2 = \bigcap_{\varepsilon_1 > 0, \varepsilon_2 > 0} \Omega_{2,\varepsilon_1,\varepsilon_2}$.

5. Вымирание популяций. Теорема Ла-Салля позволяет определить следующие условия вымирания популяций.

Утверждение 4. При выполнении неравенства

$$b_3 > \frac{1}{b_2 + 1} \quad (2)$$

все траектории системы стремятся к множеству $\{x_3 = 0\} \cap \Omega_2$, а при выполнении неравенства

$$b_4 < b_1 + b_5 \quad (3)$$

– к множеству $\{x_2 = 0\} \cap \Omega_2$.

Доказательство. Достаточно проверить, что при выполнении неравенства (2) ((3)) предельные множества всех траекторий содержатся в множестве $\{x_3 = 0\} \cap \Omega_2$ ($\{x_2 = 0\} \cap \Omega_2$). Для этого сначала рассмотрим функцию $V(x) = x_3$. Её производная в силу системы равна $\dot{x}_3$, и в Ω_2 выполнено неравенство

$$\dot{V} = x_3 \left(\frac{x_1 + x_2}{b_2 + x_1 + x_2} - b_3 \right) \leq x_3 \left(\frac{1}{b_2 + 1} - b_3 \right) \leq 0,$$

причём $\dot{V} = 0$ в Ω_2 при (2) лишь в случае $x_3 = 0$. Следовательно, предельные множества всех траекторий содержатся в множестве $\Omega_2 \cap \{x_3 = 0\}$.

Теперь рассмотрим функцию $W(x) = x_2$. Её производная в силу системы равна $\dot{x}_2$, и в Ω_2 выполнено неравенство

$$\dot{W} \leq x_2(b_4x_1 - b_5 - b_1(x_1 + x_2)) \leq x_2((b_4 - b_1)(x_1 + x_2) - b_5) \leq x_2((b_4 - b_1) - b_5) \leq 0,$$

причём $\dot{W} = 0$ в Ω_2 при (3) лишь в случае $x_2 = 0$. Следовательно, предельные множества всех траекторий содержатся в множестве $\Omega_2 \cap \{x_2 = 0\}$.

6. Положения равновесия на границе множества $\mathbb{R}_{+,0}^3$. Несложно проверить следующие необходимые и достаточные условия существования этих положений равновесия.

Утверждение 5. У системы (1) при любых значениях параметров существуют положения равновесия $E_1(0, 0, 0)$, $E_2(1, 0, 0)$. При выполнении неравенства $b_3 < 1/(1+b_2)$ существует положение равновесия $E_3(x_1^{(3)}, 0, x_3^{(3)})$, $x_1^{(3)} > 0$, $x_3^{(3)} > 0$, а при выполнении неравенства $b_4 > b_1 + b_5$, – положение равновесия $E_4(x_1^{(4)}, x_2^{(4)}, 0)$, $x_1^{(4)} > 0$, $x_2^{(4)} > 0$.

7. Внутреннее положение равновесия. Из третьего уравнения системы (1) следует, что для существования положения равновесия $E_5(x_1^{(5)}, x_2^{(5)}, x_3^{(5)})$ внутри $\mathbb{R}_{+,0}^3$ необходимо выполнение неравенства $b_3 < 1$.

Введём три новых положительных параметра: $\alpha = b_1/b_4$, $\beta = b_5/b_4$, $\gamma = b_2b_3/(1 - b_3)$.

Утверждение 6. У системы (1) при выполнении неравенств

$$\alpha + \beta < \gamma < \gamma^*(\alpha, \beta), \quad (4)$$

где $\alpha + \beta < 1$, $\gamma^*(\alpha, \beta) \in (0, 1)$ – положительный корень многочлена

$$g_{\alpha,\beta}(\gamma) = \alpha\gamma^2 + ((1 - \alpha)\beta - \alpha)\gamma - \beta^2,$$

существует внутреннее положение равновесия $E_5(x_1^{(5)}, x_2^{(5)}, x_3^{(5)})$, где

$$x_1^{(5)} = \frac{\alpha\gamma}{\gamma - \beta}, \quad x_2^{(5)} = \gamma - \frac{\alpha\gamma}{\gamma - \beta}, \quad x_3^{(5)} = b_4(b_2 + \gamma) \left(\frac{\alpha\gamma}{\gamma - \beta} - \alpha\gamma - \beta \right).$$

Доказательство. Отметим, что $\alpha + \beta \leq 1$, так как иначе популяция x_2 вымирает и внутреннего положения равновесия нет.

Координаты для точки E_5 находятся после несложных алгебраических преобразований. Первые две координаты положительны тогда и только тогда, когда $\alpha + \beta < \gamma$, а неравенство $x_3^{(5)} > 0$ равносильно условию $\alpha\gamma/(\gamma - \beta) - \alpha\gamma - \beta > 0$, т.е. $g_{\alpha,\beta}(\gamma) < 0$. В результате получаем условие положительности координат в виде неравенств $\alpha + \beta < \gamma < \gamma^*(\alpha, \beta)$, которые совместны при $\alpha + \beta < 1$, так как в этом случае $g_{\alpha,\beta}(\alpha + \beta) = \alpha^2(\alpha + \beta - 1) < 0$ и $\gamma^*(\alpha, \beta) > \alpha + \beta$. Если $\alpha + \beta = 1$, то $g_{\alpha,\beta}(\alpha + \beta) = 0$, $\gamma^*(\alpha, \beta) = 1 = \alpha + \beta$, и условие положительности координат не выполняется ни при каком γ .

Замечание. Неравенство $\gamma^*(\alpha, \beta) \geq \alpha + \beta$ означает, что в пространстве параметров поверхность, задаваемая квадратным трёхчленом в области $\gamma > 0$, расположена по одну сторону от плоскости $\gamma = \alpha + \beta$ при $\alpha > 0$, $\beta > 0$, $\alpha + \beta < 1$.

8. Бифуркация Хопфа. Исследуем поведение собственных чисел внутреннего положения равновесия с помощью численных расчётов. Для этого построим сетку точек в области параметров системы, в которой система имеет внутреннее положение равновесия. В каждом узле сетки вычислим спектр внутреннего положения равновесия. Найдём два узла, в каждом из которых действительные собственные числа отрицательны, а два других комплексные, причём действительные части этих пар комплексных собственных чисел имеют противоположные знаки. Соединим эти два узла кривой, которая лежит в области существования внутренних положений равновесия, и в каждой точке которой действительное собственное значение отрицательно. Если существует точка на кривой, в окрестности которой действительная часть комплексных собственных значений меняет знак с отрицательного на положительный, то она

соответствует бифуркации Хопфа, что подтвердим наличием соответствующей периодической траектории.

Сначала задаём сетку точек в области (4) первого октанта в пространстве (α, β, γ) и в множестве $(b_3, b_4) = (0, 1) \times (0, B_4)$, $B_4 > 0$, первой четверти плоскости параметров (b_3, b_4) . В каждом узле $(\alpha_i, \beta_j, \gamma_k, b_{3,l}, b_{4,m})$ произведения этих сеток перейдём к исходным параметрам по формулам $b_1 = \alpha_i b_{4,m}$, $b_2 = ((1 - b_{3,l})/b_{3,l})\gamma_k$, $b_3 = b_{3,l}$, $b_4 = b_{4,m}$, $b_5 = \beta_j b_{4,m}$. Для этих параметров вычисляем спектр внутреннего положения равновесия и выбираем два нужных узла. Так найден набор значений исходных параметров $b^{(1)} = (0.06, 0.2768, 0.5792, 0.6, 0.01)$, при котором $\lambda_1 = -0.1563$, $\lambda_{2,3} = -0.0039 \pm 0.0859i$, и набор значений параметров $b^{(2)} = (0.06, 0.1912, 0.5916, 0.6, 0.01)$, при котором собственные числа равны $\lambda_1 = -0.0942$, $\lambda_{2,3} = 0.0017 \pm 0.0958i$.

В точках отрезка $b(\kappa) = b^{(1)} + (b^{(2)} - b^{(1)})\kappa$, $\kappa \in [0, 1]$, спектр имеет нужную структуру, а именно: одно собственное число отрицательно, а два других собственных числа комплексно сопряжённые, и существует значение $\kappa = \kappa^*$, $b(\kappa^*) = (0.06, 0.2149, 0.5882, 0.6, 0.01)$, в окрестности которого действительная часть комплексных собственных чисел меняет знак с ростом κ с отрицательного на положительный. Это означает, что в системе происходит бифуркация Хопфа, в результате которой появляется устойчивый цикл. Например, система с параметрами $b^{(2)}$ имеет такой цикл с начальными данными $(0.1526, 0.2366, 0.0009)$ в окрестности внутреннего положения равновесия $E_5(0.1064, 0.1706, 0.0174)$ (рисунок).

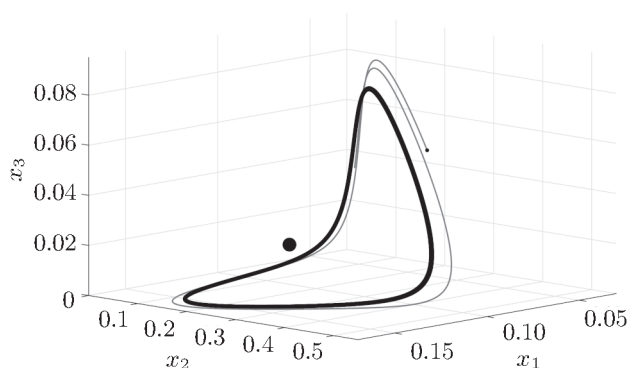


Рисунок. Устойчивый цикл и внутреннее положение равновесия системы с параметрами $b^{(2)}$.

Заключение. С помощью метода локализации инвариантных компактов найдены условия вымирания популяций хищников и инфицированных жертв. Они являются необходимыми и достаточными, что следует из условий существования положений равновесия E_2 и E_3 . При этих положениях равновесия могут существовать внутреннее положение равновесия, пространственная устойчивая периодическая траектория и более сложные аттракторы.

Работа выполнена при поддержке программы “Приоритет 2030” МГТУ имени Н.Э. Баумана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bate A.M., Hilkerr F.M. Complex dynamics in an eco-epidemiological model // Bull. Math. Biol. 2013. V. 75. P. 2059–2078.
2. Крищенко А.П. Локализация инвариантных компактов динамических систем // Дифференц. уравнения. 2005. Т. 41. № 12. С. 1597–1604.
3. Арнольд В.И. Обыкновенные дифференциальные уравнения. М., 2012.

Московский государственный технический университет имени Н.Э. Баумана,
Федеральный исследовательский центр
“Информатика и управление” РАН, г. Москва

Поступила в редакцию 28.04.2023 г.
После доработки 28.04.2023 г.
Принята к публикации 20.09.2023 г.