

О ДИНАМИКЕ РАЗВИТИЯ ОДНОЙ НЕОДНОРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В.Е. Белозеров,

belozvye@mail.ru,

Днепропетровский национальный университет им. О. Гончара

Аннотация: Рассмотрен случай биологической популяции, которая состоит из нескольких субпопуляций (разных типов «социальных» групп популяций: семей, стай и т.п.). Предложена модель «открытого гиперцикла Эйгена» для описания нетривиальных взаимодействий этих групп. Проведен однопараметрический бифуркационный анализ. Обсуждена биологическая интерпретация результатов.

1. Введение

Большое число математических моделей биологических структур популяций (см. напр. [1] --- [7]) разработаны для описания их динамики, где в расчет принимались психологические различия между индивидуумами (по возрасту, полу, размеру и т.п.). В то же время математические модели социальной структуры популяций известны не так широко. Это не очень естественно, потому что такая форма гетерогенной популяций хорошо известна и её исследование является актуальным в современной биологии [8,9].

Известно несколько фундаментальных описаний социальных структур для ряда интересных видов [9,12,13]. В некоторых случаях (к примеру галапагосский морской лев [12]) было даже возможно оценить количество слоёв в социальной структуре упомянутой популяции. Этому исследованию способствовали данные о действительном существовании иерархии социальных групп в реальных животных популяциях. Главным вопросом было: какой фактор определяет количество таких групп?

Существующие модели социальных структур популяций в основном являются некоторым обобщением развитых пространственных моделей популяций. Они ориентированы на территориальное социальное поведение видов. Иногда рассматривается диалектика межвидового взаимодействия (кооперация и соревнование [10,11]). В то же время факт существования "горизонтальной" иерархии (разделение популяций на семьи, стаи и так далее) подразумевает существование и "вертикальной" (существуют "социальные классы" индивидуумов: обыкновенные члены, главы семей, лидеры стай). Мы считаем, что такое понимание социальной структуры популяции ближе к традиционной социальной терминологии и может быть использовано в биологии популяций. Действительно, вполне убедительно то, что уровень социальной иерархии популяции определяется её способностью "содержать высшие социальные классы". Динамика таких социальных групп имеет важнейшие особенности. Так, в противопоставление

В матричной форме модель (1) может быть представлена в виде

$$\dot{x}(t) = G(x)x, \quad (2)$$

где $n \times n$ матрица $G(x)$ имеет форму:

$$G(x) = \begin{pmatrix} F_1 - (x, F)/S_0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & F_2 - (x, F)/S_0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & F_n - (x, F)/S_0 \end{pmatrix}.$$

(Здесь $F = (F_1, \dots, F_n)$ и символ $(*, *)$ обозначает скалярное произведение.)

В этой статье мы рассмотрим следующую форму функций $F_i(t)$:

$$F_1(t) = N - x_1(t), F_i(t) = a_{i-1}x_{i-1}(t) - x_i(t); i = 2, \dots, n,$$

где N, a_1, \dots, a_{n-1} положительные числа.

Функции $F_1(t), \dots, F_n(t)$ называются функциями Аллена [1]. Их комбинация с моделью типа Ейгена (1) была предложена в [21]. Двумерный анализ модели был также сделан в [21].

Функции Алена определяют особое взаимодействие между социальными слоями (субпопуляциями), когда следующий слой базируется на существовании предыдущего. В противоположность гиперциклу Эйгена, зависимость не имеет циклического характера, так что мы можем назвать эту модель «открытым» гиперциклом.

Низший уровень самодовлеющий, он может существовать без высших уровней. Его равновесный размер (в случае отсутствия других слоёв) равен N . Второй слой базируется на первом. Постоянное соотношение между этими двумя слоями оценивается значением a_1 . В большинстве естественных случаев $0 < a_1 \ll 1$, то есть равновесный размер следующей субпопуляции должен быть существенно меньше, чем предыдущей. Иногда, в случае высокой эффективности первого слоя можно наблюдать противоположное соотношение (когда $a_1 > 1$). Эта модель справедлива, например, для настоящей популяции людей, в которой слой производителей поддерживает все остальные, гораздо большие слои общества.

3. Положения равновесия системы (1)

Обозначим через i_1, \dots, i_k ($k \leq n$) перестановку любых k символов $1, 2, \dots, n$, для которых выполняется условие

$$1 \leq i_1 < \dots < i_k \leq n.$$

Предположим, что $x_{i_1} \neq 0, \dots, x_{i_k} \neq 0$ и $x_{i_{k+1}} = 0, \dots, x_{i_n} = 0$. Тогда система уравнений, определяющая положения равновесия будет иметь вид

$$\begin{pmatrix} 1 - \frac{x_{i_1}}{S_0} & -\frac{x_{i_2}}{S_0} & \dots & -\frac{x_{i_k}}{S_0} \\ -\frac{x_{i_1}}{S_0} & 1 - \frac{x_{i_2}}{S_0} & \dots & -\frac{x_{i_k}}{S_0} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\frac{x_{i_1}}{S_0} & -\frac{x_{i_2}}{S_0} & \dots & 1 - \frac{x_{i_k}}{S_0} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} F_{i_1} \\ F_{i_2} \\ \vdots \\ F_{i_k} \end{pmatrix} = 0, x_{i_{k+1}} = \dots = x_{i_n} = 0. \quad (3)$$

Определитель первых k уравнений системы (3) может быть записан как

$$\det \begin{pmatrix} 1 - \frac{x_{i_1}}{S_0} & -\frac{x_{i_2}}{S_0} & \dots & -\frac{x_{i_k}}{S_0} \\ -\frac{x_{i_1}}{S_0} & 1 - \frac{x_{i_2}}{S_0} & \dots & -\frac{x_{i_k}}{S_0} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\frac{x_{i_1}}{S_0} & -\frac{x_{i_2}}{S_0} & \dots & 1 - \frac{x_{i_k}}{S_0} \end{pmatrix} = 1 - \frac{x_{i_1} + \dots + x_{i_k}}{S_0}.$$

Рассмотрим два случая: 1) $1 - \frac{x_{i_1} + \dots + x_{i_k}}{S_0} \neq 0$ и 2) $1 - \frac{x_{i_1} + \dots + x_{i_k}}{S_0} = 0$.

Случай 1. В этом случае из системы (3) следует что $F_{i_1} = \dots = F_{i_k} = x_{i_{k+1}} = \dots = x_{i_n} = 0$. Из условия $F_{i_1} = 0$ следует $x_1 \neq 0$ и $x_1 = N$, $x_2 = a_1 N$, $x_3 = a_1 a_2 N$, ..., $x_n = a_1 \cdot \dots \cdot a_{n-1} N$. В этом случае должно удовлетворяться условие

$$S_0 \neq N(1 + a_1 + a_1 a_2 + \dots + a_1 \cdot \dots \cdot a_{n-1}).$$

Пусть $x_1 \neq 0, x_2 = 0$; тогда $x_3 = \dots = x_n = 0$. Предположим теперь, что $x_1 \neq 0, F_2 = 0$. Тогда $x_1 = N, x_2 = a_1 N, x_3 = \dots = x_n = 0$.

Легко проверить что в первом случае существует $n+1$ положений равновесия:

$$E_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \dots, E_{k+1} = \begin{pmatrix} 1 \\ a_1 \\ \vdots \\ a_1 \cdot \dots \cdot a_{k-1} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} N, \dots, E_{n+1} = \begin{pmatrix} 1 \\ a_1 \\ \vdots \\ a_1 \cdot \dots \cdot a_{n-1} \end{pmatrix} N \in \mathbb{R}^n.$$

Случай 2. Здесь $x_{i_k} = S_0 - x_{i_1} - \dots - x_{i_{k-1}}$. Подставляя последнюю формулу в систему (3), мы получим $F_{i_1} = F_{i_2} = \dots = F_{i_k} = F$, где F – ненулевая функция. Беря в расчёт последние уравнения, система (3) может быть представлена в виде

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{i_1}(a_{i_1-1}x_{i_1-1} - x_{i_1} - F) = 0 \\ \dots \\ x_{i_k}(a_{i_k-1}x_{i_k-1} - x_{i_k} - F) = 0 \\ x_1 + \dots + x_n \\ x_{i_{k+1}} = 0 \\ \dots \\ x_{i_n} = 0 \end{array} \right. , \quad (4)$$

где $F \neq F_{i_{k+1}}, \dots, F \neq F_{i_n}$.

Очевидно из системы (4) следует, что $x_{i_1} \neq 0, \dots, x_{i_k} \neq 0$. Так как $k = 1, 2, \dots, n-1$, то для второго случая мы получаем $C_n^1 + C_n^2 + \dots + C_n^{n-1} + C_n^n$ решений.

Таким образом, принимая в расчёт случай 1, для системы (1) мы имеем $n + 1 + C_n^1 + C_n^2 + \dots + C_n^{n-1} + 1 = 2^n + n$ положений равновесия.

Матрица Якоби для произвольного n строится по трём матрицам:

$$A = \begin{pmatrix} F_1 - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j & 0 & \dots & 0 \\ 0 & F_2 - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & F_n - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j \end{pmatrix};$$

$$B = \begin{pmatrix} x_1 \frac{\partial F_1}{\partial x_1} & x_1 \frac{\partial F_1}{\partial x_2} & \dots & x_1 \frac{\partial F_1}{\partial x_n} \\ x_2 \frac{\partial F_2}{\partial x_1} & x_2 \frac{\partial F_2}{\partial x_2} & \dots & x_2 \frac{\partial F_2}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_n \frac{\partial F_n}{\partial x_1} & x_n \frac{\partial F_n}{\partial x_2} & \dots & x_n \frac{\partial F_n}{\partial x_n} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -x_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ x_2 a_1 & -x_2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & x_3 a_2 & -x_3 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & x_n a_{n-1} & -x_n \end{pmatrix};$$

$$\begin{aligned}
C &= -\frac{1}{S_0} \begin{pmatrix} x_1 \frac{\partial(x_1 F_1 + x_2 F_2)}{\partial x_1} & x_1 \frac{\partial(x_2 F_2 + x_3 F_3)}{\partial x_2} & \dots & x_1 \frac{\partial(x_n F_n)}{\partial x_n} \\ x_2 \frac{\partial(x_1 F_1 + x_2 F_2)}{\partial x_1} & x_2 \frac{\partial(x_2 F_2 + x_3 F_3)}{\partial x_2} & \dots & x_2 \frac{\partial(x_n F_n)}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_n \frac{\partial(x_1 F_1 + x_2 F_2)}{\partial x_1} & x_n \frac{\partial(x_2 F_2 + x_3 F_3)}{\partial x_2} & \dots & x_n \frac{\partial(x_n F_n)}{\partial x_n} \end{pmatrix} \\
&= -\frac{1}{S_0} \begin{pmatrix} x_1(N - 2x_1 + a_1 x_2) & x_1(a_1 x_1 - 2x_2 + a_2 x_3) & \dots & \dots \\ x_2(N - 2x_1 + a_1 x_2) & x_2(a_1 x_1 - 2x_2 + a_2 x_3) & \dots & \dots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_n(N - 2x_1 + a_1 x_2) & x_n(a_1 x_1 - 2x_2 + a_2 x_3) & \dots & \dots \end{pmatrix} \\
&\dots \begin{pmatrix} x_1(a_{n-2} x_{n-2} - 2x_{n-1} + a_{n-1} x_n) & x_1(a_{n-1} x_{n-1} - 2x_n) \\ x_2(a_{n-2} x_{n-2} - 2x_{n-1} + a_{n-1} x_n) & x_2(a_{n-1} x_{n-1} - 2x_n) \\ \vdots & \vdots \\ x_n(a_{n-2} x_{n-2} - 2x_{n-1} + a_{n-1} x_n) & x_n(a_{n-1} x_{n-1} - 2x_n) \end{pmatrix}.
\end{aligned}$$

В итоге, матрица Якоби вычисляется по формуле: $J = A + B + C$.

4. Инвариантные множества для $n = 3$

Найдём положительное инвариантное множество для системы (1) при $n = 3$. Сложим все уравнения системы (1):

$$\frac{d(x_1 + x_2 + x_3 - S_0)}{dt} = (x_1 + x_2 + x_3 - S_0) \frac{1}{S_0} (-Nx_1 - a_1 x_1 x_2 - a_2 x_2 x_3 + x_1^2 + x_2^2 + x_3^2). \quad (5)$$

Введём замену $u(t) = x_1(t) + x_2(t) + x_3(t) - S_0$. Тогда уравнение (5) может быть записано как

$$\frac{du}{dt} = u \frac{1}{S_0} (-Nx_1 - a_1 x_1 x_2 - a_2 x_2 x_3 + x_1^2 + x_2^2 + x_3^2). \quad (6)$$

Теорема 1. Любое решение $u(t)$ (для любого начального значения $u_0 = u(0)$ и $\forall t \geq 0$) уравнения (6) имеет свойство: $u_0 u(t) \geq 0$.

Доказательство. Положим, для определённости, $u_0 \geq 0$. Предположим, что существует момент $t_1 \in [0; \infty)$ такой, что функция $u(t)$ непрерывна на промежутке $[0; t_1]$, $u(t) > 0$, если $0 < t < t_1$, и $u(t_1) = 0$. Тогда из уравнения (6) следует $\dot{u}(t_1) = 0$. Таким образом для малого момента $\Delta t > 0$ мы получаем:

$$1) u(t_1 + \Delta t) < 0 \text{ и } \dot{u}(t_1 + \Delta t) < 0 \text{ или } 2) u(t_1 + \Delta t) \geq 0 \text{ и } \dot{u}(t_1 + \Delta t) \geq 0.$$

Дифференцирование уравнения (6) показывает что $u^{(n)}(t_1) = 0$ для всех натуральных n . Тогда, из разложения в ряд Тейлора функции $u(t)$ в окрестности точки t_1 следует, что $u(t) \equiv 0$. Последнее тождество выполняется в случае $u_0 = 0$.

Если $u_0 > 0$ тогда оба случая 1) и 2) невозможны. Таким образом, если $u_0 > 0$, то $u(t) > 0$. Случай $u_0 < 0$ аналогичен. Доказательство завершено.

Пусть $u_0 \geq 0$. Так как $x_1 \geq 0, x_2 \geq 0, x_3 \geq 0$, то из теоремы 1 следует, что для $t \geq 0$ функция $u(t) = x_1(t) + x_2(t) + x_3(t) - S_0 \leq 0$. Обозначим через V область в первом ортанте, ограниченную координатными плоскостями $x_1 = 0, x_2 = 0, x_3 = 0$ и плоскостью $x_1 + x_2 + x_3 = S_0$. Тогда получим, что V -- инвариантное множество ($\forall t \geq 0$ из $x_{10} + x_{20} + x_{30} \leq S_0$ следует, что $x_1(t) + x_2(t) + x_3(t) \leq S_0$).

Поведение решений системы (5) описывается матрицей

$$\begin{pmatrix} 1 & -a_1/2 & 0 \\ -a_1/2 & 1 & -a_2/2 \\ 0 & -a_2/2 & 1 \end{pmatrix}.$$

Рассмотрим уравнение (5):

$$\begin{aligned} \frac{d(x_1 + x_2 + x_3 - S_0)}{dt} &= \\ &= (x_1 + x_2 + x_3 - S_0) \frac{1}{S_0} (-Nx_1 + (x_1 - 0.5a_1x_2)^2 + (x_3 - 0.5a_2x_2)^2 \\ &+ (1 - 0.25a_1^2 - 0.25a_2^2)x_2^2) \\ &= (x_1 + x_2 + x_3 - S_0) \frac{1}{S_0} \left[\left(x_1 - \frac{a_1}{2}x_2 - \frac{N}{2} \right)^2 \right. \\ &\left. + \frac{4 - a_1^2 - a_2^2}{4} \left(x_2 - \frac{2a_1N}{4 - a_1^2 - a_2^2} \right)^2 + \left(x_3 - \frac{a_2}{2}x_2 \right)^2 - \frac{N^2}{4} - \frac{a_1^2N^2}{4 - a_1^2 - a_2^2} \right]. \end{aligned}$$

Пусть $a_1^2 + a_2^2 < 4$. Обозначим через W эллипсоид с центром в точке

$$K \left(\frac{N}{2} + \frac{a_1^2N}{4 - a_1^2 - a_2^2}, \frac{2a_1N}{4 - a_1^2 - a_2^2}, \frac{a_1a_2N}{4 - a_1^2 - a_2^2} \right)$$

и произведением полуосей

$$\frac{N^3(4 + 3a_1^2 - a_2^2)^{3/2}}{4(4 - a_1^2 - a_2^2)^2}.$$

Если $a_1^2 + a_2^2 < 4, x_{10} + x_{20} + x_{30} \geq S_0$ и $(x_{10}, x_{20}, x_{30})^T \in W$, то вектор $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))^T \in W$ и формула в больших квадратных скобках отрицательна. Следовательно $\lim_{n \rightarrow \infty} (x_1(t), x_2(t), x_3(t))^T$ является конечным. (Мы считаем, что множество W имеет непустое пересечение с инвариантным множеством, которое пока не определено.) В будущем будут рассмотрены лишь случаи когда $(x_{10}, x_{20}, x_{30})^T \in V$.

5. Собственные числа матрицы Якоби в положениях равновесия для $n = 3$

Пусть $n = 3$ и

$$F_1(t) = N - x_1(t), F_2(t) = a_1 x_1(t) - x_2(t), F_3(t) = a_2 x_2(t) - x_3(t), \quad \text{где}$$

$N > 0, a_1 > 0, a_2 > 0$. В первом случае ($x_1 + x_2 + x_3 \neq S_0$) получим четыре точки равновесия:

$$(0,0,0)^T, (N, 0,0)^T, (N, a_1 N, 0)^T, (N, a_1 N, a_1 a_2 N)^T.$$

Во втором случае ($x_1 + x_2 + x_3 = S_0$), мы получаем семь систем уравнений (см. (4)) для определения ещё семи точек равновесия:

$$\left\{ \begin{array}{l} a_1 x_1 - x_2 - F = 0 \\ a_2 x_2 - x_3 - F = 0 \\ x_1 + x_2 + x_3 = S_0 \\ x_1 = 0 \end{array} \right\}, \left\{ \begin{array}{l} N - x_1 - F = 0 \\ a_2 x_2 - x_3 - F = 0 \\ x_1 + x_2 + x_3 = S_0 \\ x_2 = 0 \end{array} \right\}, \left\{ \begin{array}{l} N - x_1 - F = 0 \\ a_1 x_1 - x_2 - F = 0 \\ x_1 + x_2 + x_3 = S_0 \\ x_3 = 0 \end{array} \right\}, \left\{ \begin{array}{l} a_2 x_2 - x_3 - F = 0 \\ x_1 + x_2 + x_3 = S_0 \\ x_1 = 0 \\ x_2 = 0 \end{array} \right\},$$

$$\left\{ \begin{array}{l} N - x_1 - F = 0 \\ x_1 + x_2 + x_3 = S_0 \\ x_2 = 0 \\ x_3 = 0 \end{array} \right\}, \left\{ \begin{array}{l} a_1 x_1 - x_2 - F = 0 \\ x_1 + x_2 + x_3 = S_0 \\ x_1 = 0 \\ x_3 = 0 \end{array} \right\}, \left\{ \begin{array}{l} N - x_1 - F = 0 \\ a_1 x_1 - x_2 - F = 0 \\ a_2 x_2 - x_3 - F = 0 \\ x_1 + x_2 + x_3 = S_0 \end{array} \right\}.$$

(Неизвестная функция F для текущего анализа не является необходимой.)

Следовательно, для $n = 3$, система (1) имеет следующие 11 положений равновесия:

$$E_1 : x_1 = 0, x_2 = 0, x_3 = 0.$$

$$E_2 : x_1 = 0, x_2 = \frac{S_0}{a_2+2}, x_3 = \frac{(a_2+1)S_0}{a_2+2}.$$

$$E_3 : x_1 = \frac{S_0+N}{2}, x_2 = 0, x_3 = \frac{S_0-N}{2}.$$

$$E_4 : x_1 = \frac{S_0+N}{a_1+2}, x_2 = \frac{(a_1+1)S_0-N}{a_1+2}, x_3 = 0.$$

$$E_5 : x_1 = N, x_2 = a_1 N, x_3 = 0.$$

$$E_6 : x_1 = 0, x_2 = 0, x_3 = S_0.$$

$$E_7 : x_1 = 0, x_2 = S_0, x_3 = 0.$$

$$E_8 : x_1 = S_0, x_2 = 0, x_3 = 0.$$

$$E_9 : x_1 = N, x_2 = 0, x_3 = 0.$$

$$E_{10} : F_1 = F_2 = F_3 = 0; \text{ в этом случае } x_1 = N, x_2 = a_1 N, x_3 = a_1 a_2 N.$$

E_{11} : $F_1 = F_2 = F_3 \neq 0, x_1 + x_2 + x_3 = S_0$; тогда

$$x_1 = \frac{S_0(a_2 + 2)N}{3 + a_1 + a_2 + a_1a_2}, x_2 = \frac{(a_1 + 1)S_0 + (a_1 - 1)N}{3 + a_1 + a_2 + a_1a_2},$$

$$x_3 = \frac{(1 + a_2 + a_1a_2)S_0 - (a_1 + a_2 + 1)N}{3 + a_1 + a_2 + a_1a_2}.$$

(Очевидно, что для того чтобы все положения равновесия находились в первом органте необходимо и достаточно выполнения условий: $S_0 \geq N$ и $a_2 \geq 1$.)

Во всех дальнейших вычислениях элементы матрицы Якоби делятся на S_0 (тогда собственное число λ заменяется собственным числом λ/S_0).

Пусть $\mu = N/S_0$. Это значение определяет размер экологической ниши (точнее оно обратно пропорционально размеру). Рассмотрим поведение системы (1) в окрестности всех положений равновесия. Вычислим все собственные числа матрицы Якоби. В итоге получим такой результат.

E_1 . Тогда собственные числа $\lambda_1 = \mu, \lambda_2 = \lambda_3 = 0$. Это неустойчивый вырожденный узел.

E_2 . Тогда собственные числа имеют вид:

$$\lambda_1 = \mu + \frac{1}{a_2 + 2}, \lambda_2 = -\frac{a_2 + 1}{a_2 + 2}, \lambda_3 = \frac{1}{a_2 + 2}.$$

Так как $\mu > 0, a_2 \geq 0$ и $\lambda_2 \leq 0$, то положение равновесия – седло-узел.

E_3 . Здесь

$$\lambda_1 = \frac{\mu(a_1 - 1)}{2} + \frac{a_1 + 1}{2}, \lambda_2 = -\frac{1 - \mu^2}{2}, \lambda_3 = \frac{1 - \mu}{2}.$$

Если $\mu \neq 1$, то из условия $\lambda_2 \lambda_3 < 0$ следует, что это седловая точка. Если $\mu = 1$, то

$$\lambda_1 = a_1, \lambda_2 = \lambda_3 = 0,$$

и мы получим неустойчивый вырожденный узел.

E_4 . Здесь

$$\lambda_1 = -\frac{\mu(1 + a_1 + a_2)}{a_1 + 2} + \frac{1 + a_2 + a_1a_2}{a_1 + 2}, \lambda_2 = -\frac{\mu(1 + a_1)}{a_1 + 2} + \frac{1}{a_1 + 2},$$

$$\lambda_3 = \frac{(\mu + 1)(\mu - 1 - a_1)}{a_1 + 2}.$$

Простой анализ показывает , что если

$$\frac{1+a_2+a_1a_2}{1+a_1+a_2} < \mu < 1 + a_1, \quad (7)$$

то эта точка – устойчивый узел. Если $\mu > 1 + a_1$, то это седловая точка.

E_5 . Здесь

$$\lambda_1 = a_1a_2\mu, \lambda_{2,3} = -\frac{\mu(a_1 + 1 - \mu)}{2} \pm \frac{\mu}{2}\sqrt{(a_1 + 1 - \mu)^2 + 4a_1(a_1\mu + \mu - 1)}.$$

Так как $\lambda_1 > 0$, то положение равновесия – это седло-узел или неустойчивый узел.

E_6 . Здесь

$$\lambda_1 = 1 + \mu, \lambda_{2,3} = 1.$$

Эта точка – неустойчивый узел.

E_7 . Здесь

$$\lambda_1 = 1 + \mu, \lambda_2 = 1, \lambda_3 = a_2 + 1.$$

Эта точка – неустойчивый узел.

E_8 . Здесь

$$\lambda_{1,2} = 1 - \mu, \lambda_3 = a_1 + 1 - \mu.$$

Точка может быть неустойчивым узлом, устойчивым узлом, или седловой точкой

E_9 . Здесь

$$\lambda_1 = \mu(\mu - 1), \lambda_2 = a_1\mu, \lambda_3 = 0.$$

Эта точка – неустойчивый узел или седло.

E_{10} . Ясно что если

$$N(1 + a_1 + a_1a_2) \leq S_0$$

или

$$\mu \leq \frac{1}{1+a_1+a_1a_2}, \quad (8)$$

то $E_{10} \subset V$.

Воспользуемся матрицей Якоби J для случая $n = 3$. Матрица Якоби в точке E_{10} может быть представлена (с учетом деления на S_0) как:

$$\frac{J_{10}}{S_0} = \mu \begin{pmatrix} -1 & 0 & 0 \\ a_1^2 & -a_1 & 0 \\ 0 & a_1 a_2^2 & -a_1 a_2 \end{pmatrix} + \mu^2 \left[\begin{pmatrix} 1 \\ a_1 \\ a_1 a_2 \end{pmatrix} \cdot ((1 - a_1^2), a_1(1 - a_2^2), a_1 a_2) \right].$$

Построим характеристический полином матрицы Якоби в точке E_{10} :

$$\begin{aligned} \det\left(\lambda I - \frac{J_{10}}{S_0}\right) &= \lambda^3 + p_1 \lambda^2 + p_2 \lambda + p_3 \\ &= \lambda^3 + [\mu(1 + a_1 + a_1 a_2) - \mu^2] \lambda^2 \\ &\quad + [a_1(1 + a_2 + a_1 a_2) \mu^2 - a_1(1 + a_2 + a_1 a_2) \mu^3] a_1(1 + a_2 + a_1 a_2) \mu^2 \\ &\quad + a_1^2 a_2 [\mu^3 - (1 + a_2 + a_1 a_2) \mu^4]. \end{aligned}$$

Допустим, что выполняется условие (8). Тогда $E_{10} \subset V$. Если $\mu \rightarrow 0$, тогда эта точка асимптотически устойчива. Рассмотрим случай когда μ возрастает, но неравенство (8) удовлетворяется. Легко проверить, что $p_1 > 0, p_2 > 0, p_3 > 0, p_1 p_2 > p_3$. Если $\mu = (1 + a_1 + a_1 a_2)^{-1}$ (точка бифуркации), то $\lambda_1 = 0$ и точка становится неустойчивой.

E_{11} . Одно из собственных чисел матрицы Якоби равно

$$\lambda_1 = \frac{1 - \mu(1 + a_1 + a_1 a_2)}{3 + a_1 + a_1 a_2}.$$

Соответственно, если неравенство (8) выполняется, то $\lambda_1 > 0$ и точка равновесия E_{11} может быть узлом или седло=узлом. Если

$$\mu > \frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2},$$

и параметр μ не принимает значений бифуркации, тогда это будет устойчивый узел.

Таким образом, если

$$\mu = \frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2},$$

то точки E_{10} и E_{11} меняются местами.

Рассмотрим случай

$$\mu > \frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2}.$$

Очевидно, что

$$\frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2} \leq \frac{1 + a_1 + a_1 a_2}{1 + a_1 + a_2}.$$

Отметим, что если

$$\mu = \frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2},$$

то одно из собственных чисел матрицы Якоби в точке E_{11} равно нулю (другие два собственных числа имеют отрицательные действительные части). Таким образом, если

$$\frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2} < \mu < \frac{1 + a_1 + a_1 a_2}{1 + a_1 + a_2},$$

то точка E_{11} устойчива; если же

$$\mu > \frac{1 + a_1 + a_1 a_2}{1 + a_1 + a_2},$$

то точка E_{11} неустойчива.

В итоге, если удовлетворяется условие (7), мы получим устойчивое положение равновесия в E_4 .

6. Бифуркационный анализ для $n = 3$

Пусть $(x_{10}, x_{20}, x_{30})^T \in V$ вектор начальных значений. В этом случае получим, что $\forall t > 0 (x_1(t), x_2(t), x_3(t))^T \in V$. Значит V – инвариантное множество.

Предположим что $x_{10} > 0, x_{20} > 0, x_{30} > 0$. (Если одно начальное значение будет нулевым, то получим двумерный анализ.)

Существуют четыре точки бифуркации:

$$\mu_0 = 0, \mu_1 = \frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2}, \mu_2 = \frac{1 + a_1 + a_1 a_2}{1 + a_1 + a_2}, \mu_3 = 1 + a_1.$$

1.

$$0 < \mu < \frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2}.$$

Траектория стремится к одной точке равновесия $E_{10} \in V$. Следовательно, для малых μ (когда размер экологической ниши больше критического значения: $S_0 > (1 + a_1 + a_1 a_2) \cdot N$) представлены все субпопуляции; они имеют тенденцию к достижению максимально возможного размера; и их общий размер меньше чем полный размер S_0 популяционной ниши.

2.

$$\frac{1}{1 + a_1 + a_1 a_2} < \mu < \frac{1 + a_1 + a_1 a_2}{1 + a_1 + a_2},$$

Траектория стремится к одной точке равновесия $E_{11} \in V$. В экологической нише такого размера представлены все три субпопуляции. Они занимают всю нишу S_0 и они ограничены размером ниши.

3.

$$\frac{1 + a_1 + a_1 a_2}{1 + a_1 + a_2} < \mu < 1 + a_1.$$

Траектория стремится к положению равновесия $E_4 \in V$. Размер ниши S_0 так мал, что третий уровень субпопуляционной «социальной» организации (третья субпопуляция) не может быть создан. Две другие субпопуляции занимают всю экологическую нишу.

4.

$$1 + a_1 < \mu < \infty.$$

В этом случае траектория стремится к точке $E_8 \in V$. При столь малом размере ниши, только первая популяция может выжить. Она полностью занимает всю экологическую нишу и ограничена её размером. Популяция не имеет внутренней структуры. Вторая и третья субпопуляция не представлены в равновесном состоянии.

Для построения диаграмм бифуркации введём замену $p = \frac{1}{\mu}$ вместо параметра μ . Тогда получим следующие критические параметры бифуркации:

$$p_0 = 0, p_1 = \frac{1}{1 + a_1}, p_2 = \frac{1 + a_1 + a_2}{1 + a_1 + a_1 a_2}, p_3 = 1 + a_1 + a_1 a_2.$$

Для построения диаграмм бифуркации необходимо знать следующие значения:

$$x_1(0) = 0, x_1(p_1) = \frac{N}{1 + a_1}, x_1(p_2) = \frac{N(1 + a_2)}{1 + a_1 + a_1 a_2}, x_1(p_3) = N;$$

$$x_2(0) = 0, x_2(p_1) = 0, x_2(p_2) = \frac{a_1 N}{1 + a_1 + a_1 a_2}, x_2(p_3) = a_1 N;$$

$$x_3(0) = 0, x_3(p_1) = 0, x_3(p_2) = 0, x_3(p_3) = a_1 a_2 N.$$

Пусть $n = 3, a_1 = 1, a_2 = 2, N = 1, p_0 = 0, p_1 = 0.5, p_2 = 0.8, p_3 = 4$. Все начальные значения удовлетворяют условиям $x_{10} > 0, x_{20} > 0, x_{30} > 0$ и $x_{10} + x_{20} + x_{30} < S_0$. Ниже представлены диаграммы бифуркации максимальных численностей субпопуляций, полученные в зависимости от p (на всех графиках представлены только устойчивые ветви).

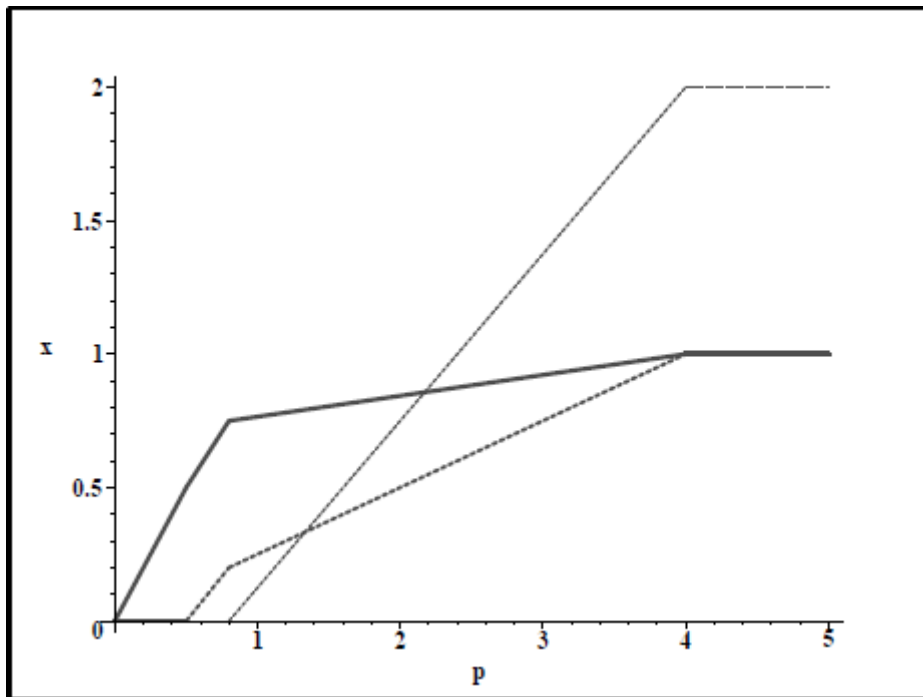


Рис.1. Графики бифуркации

$x_1(p), x_2(p), x_3(p); x_1(p \geq p_3) = x_2(p \geq p_3) = 1; x_3(p \geq p_3) = 2$

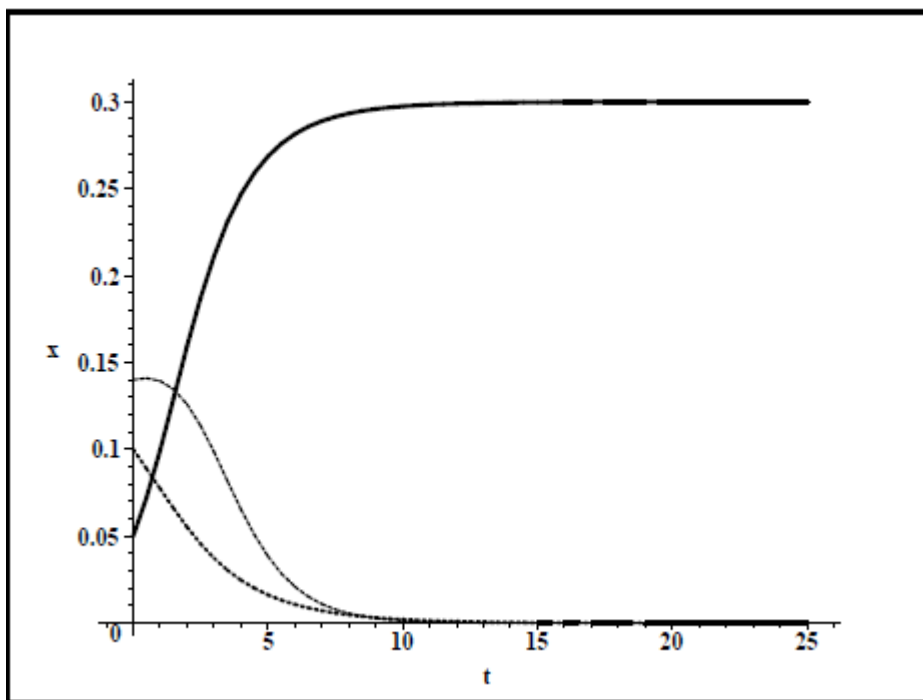


Рис.2. Решения системы (1) для $p < p_1 = 0.5$

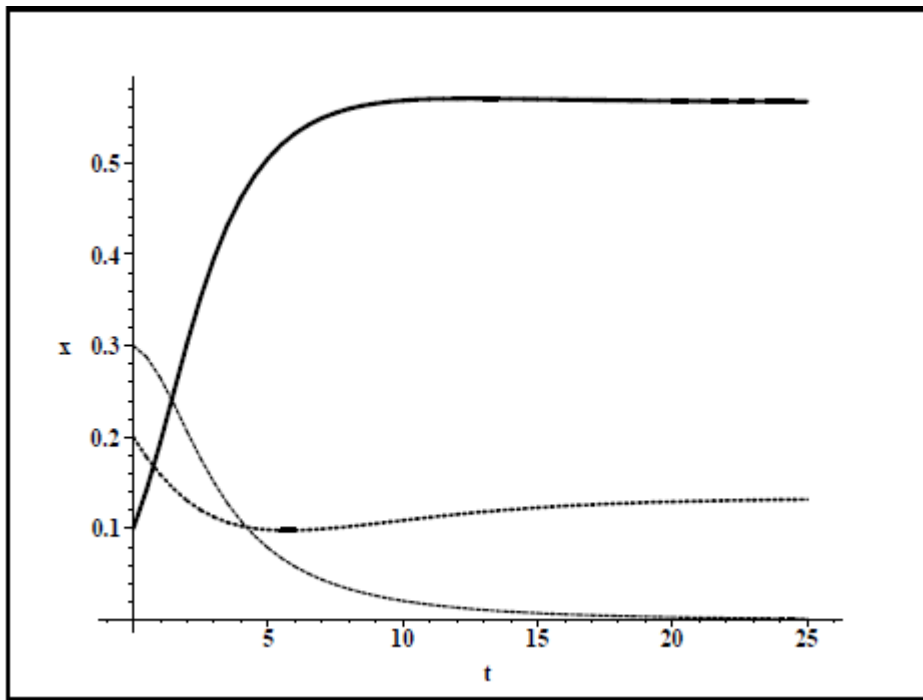


Рис.3. Решения системы (1) для $p_1 < p < p_2 = 0.8$

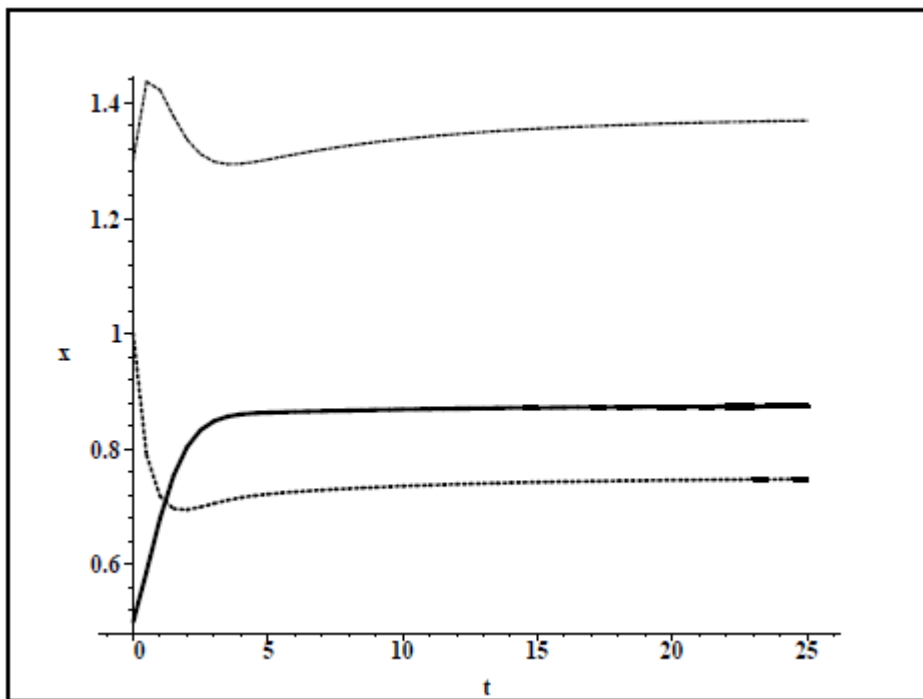


Рис.4. Решения системы (1) для $p_2 < p < p_3 = 4$

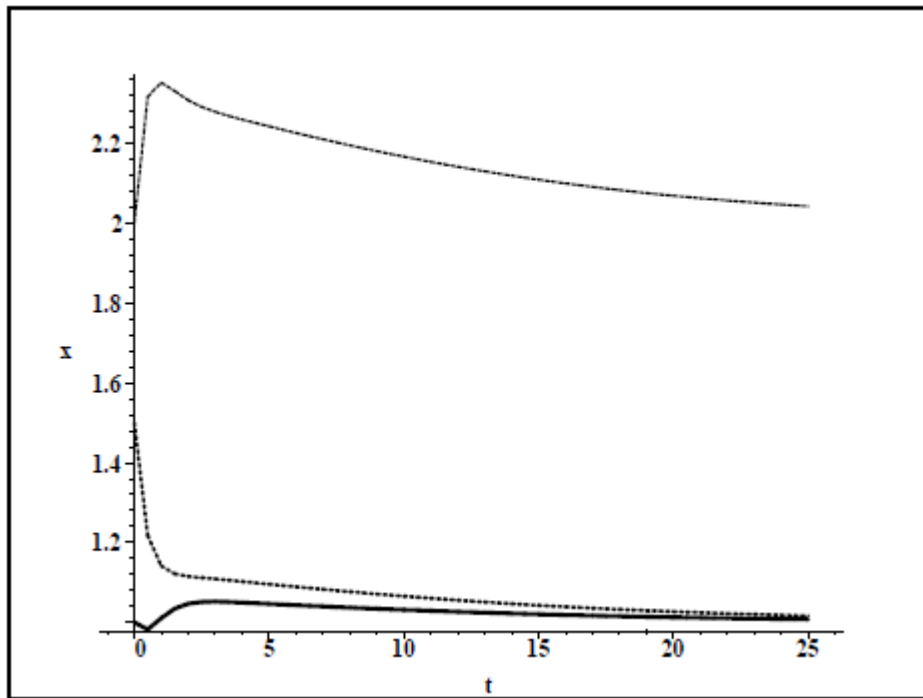


Рис.5. Решения системы (1) для $p_3 < p < \infty$

7. Обобщения

Приведённый выше анализ результатов позволяет сделать следующие выводы. При достаточно малых значениях p выживает только первая популяция. Вторая и третья популяции выживают с ростом p . В дополнение к этому все выжившие популяции занимают экологическую нишу. Таким образом, если $p > p_3$ грядёт эра изобилия, когда выживают все популяции, экологическая ниша заполнена частично (все ресурсы ниши использованы не полностью).

Можно также отметить следующее: параметры S_0, N, a_1, a_2 имеют различное влияние на характер протекания процесса. В дополнение к этому подчеркнем, что наиболее важными являются параметры S_0 и N . Параметр S_0 определяет максимальный объем ресурсов, которые могут быть выделены на развитие популяции. Параметр N всегда не равен нулю: он показывает, что при любом ненулевом S_0 первая популяция выживает всегда. Этот важный вывод позволяет утверждать что в модели Ейгена биологическая ассоциация сохраняется (возможно в уменьшенной структуре). О параметрах a_1, a_2 можно сказать, что они определяют только количественное влияние одной популяции на другую. Кроме того, эти параметры не меняют типы точек бифуркации и их количество.

Отметим также, что исследование трёхмерной открытой модели Ейгена позволяет высказать некоторые предположение о n -мерном случае.

Дословно повторяя рассуждения раздела 4, в n -мерном случае мы можем найти инвариантное множество V . Очевидно что в n -мерном случае уравнение (6) имеет вид

$$\frac{du}{dt} = u \frac{1}{S_0} (-Nx_1 - a_1x_1x_2 - a_2x_2x_3 - \dots - a_{n-1}x_{n-1}x_n + x_1^2 + x_2^2 + \dots + x_n^2),$$

где $u = x_1 + \dots + x_n - S_0$.

Тогда множество V будет выглядеть так:

$$V := \{x_1 \geq 0, \dots, x_n \geq 0, x_1 + \dots + x_n \leq S_0\}.$$

Определим множество W как

$$W := \left\{ \begin{array}{l} x_1 \geq 0, \dots, x_n \geq 0, x_1 + \dots + x_n \geq S_0, \\ -Nx_1 - a_1x_1x_2 - a_2x_2x_3 - \dots - a_{n-1}x_{n-1}x_n + x_1^2 + x_2^2 + \dots + x_n^2 \leq 0 \end{array} \right\}$$

Поведение решений системы (1) на множестве W определяется свойствами трехдиагональной матрицы

$$H = \begin{pmatrix} 1 & -a_1/2 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ -a_1/2 & 1 & -a_2/2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -a_2/2 & 1 & -a_3/2 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & -a_3/2 & 1 & \ddots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & -a_{n-1}/2 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & -a_{n-1}/2 & 1 \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{n \times n}$$

Если эта матрица положительно определённая, то множество W будет n -мерным эллипсоидом.

Теорема 2. Пусть E_1, \dots, E_k – все положения равновесия системы (1) ($k = 2^n + n$). Выберем из них такие n точек P_1, \dots, P_n , координаты которых удовлетворяют условиям:

$$P_1(x_{11}^*, 0, \dots, 0) \in \mathbb{R}^n; x_{11}^* = S_0 \neq 0,$$

$$P_2(x_{21}^*, x_{22}^*, 0, \dots, 0) \in \mathbb{R}^n; x_{21}^* + x_{22}^* = S_0; x_{21}^* \neq 0, x_{22}^* \neq 0,$$

⋮

$$P_n(x_{n1}^*, \dots, x_{nn}^*) \in \mathbb{R}^n; x_{n1}^* + \dots + x_{nn}^* = S_0; x_{n1}^* \neq 0, \dots, x_{nn}^* \neq 0,$$

$$P_{n+1}(x_{n1}^*, \dots, x_{nn}^*) \in \mathbb{R}^n; x_{n1}^* = N, x_{n2}^* = a_1N, \dots, x_{nn}^* = a_1 \cdot \dots \cdot a_{n-1}N.$$

Тогда точки бифуркации $p_0 = p_0(a_1, \dots, a_{n-1}), \dots, p_{n-1}(a_1, \dots, a_{n-1})$ определяются формулами: $x_{11}^*(p) = 0, x_{22}^* = 0, \dots, x_{nn}^*(p) = 0$, и точкой бифуркации $p_n = 1 + a_1 + a_1a_2 + \dots + a_1 \cdot \dots \cdot a_{n-1}$, где $p = \frac{S_0}{N}$.

Доказательство. Из уравнений (4) следует что точки P_1, \dots, P_n существуют. Кроме того, $P_{n+1} = E_{n+1}$.

1. Рассмотрим точку P_{n-1} . Для этой точки мы имеем $x_{n-1,n}^* = 0$. Отсюда следует, что матрица Якоби имеет вид

$$J(P_{n-1}) = \begin{pmatrix} * & \dots & * & & * \\ \vdots & \ddots & \vdots & & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & F_n - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j & \end{pmatrix}.$$

Таким образом, последнее собственное число этой матрицы $\lambda_n = F_n - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j$ и точка бифуркации определяется условием

$$F_n(x_{n-1,1}^*, \dots, x_{n-1,n-1}^*, 0) - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j(x_{n-1,1}^*, \dots, x_{n-1,n-1}^*, 0) = 0. \quad (10)$$

Пусть p_{n-1} – решение уравнения $x_{nn}^*(p) = 0$. Очевидно, что $p_{n-1} = \frac{S_0}{N}$ также является решением уравнения (10).

2. Рассмотрим точку P_{n-2} . Для этой точки $x_{n-2,n-1}^* = x_{n-2,n}^* = 0$ и матрица Якоби принимает вид

$$J(P_{n-2}) = \begin{pmatrix} * & \dots & * & & * & \\ \vdots & \ddots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & F_n - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j & 0 & \\ 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Для этой матрицы собственные числа $\lambda_{n-1} = F_{n-1} - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j$ и $\lambda_n = 0$. Точка бифуркации определяется условием

$$F_{n-1}(x_{n-2,1}^*, \dots, x_{n-2,n-2}^*, 0, 0) - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j(x_{n-2,1}^*, \dots, x_{n-2,n-2}^*, 0, 0) = 0. \quad (11)$$

Так как $x_{n-1,n}^* \equiv 0$, то мы можем заключить, что $x_{n-1,n-1}^*(p) = 0$. Отсюда находим точку бифуркации p_{n-2} . Эта точка также является решением уравнения (11). Дальнейшее доказательство очевидно.

3. Введём новую векторную переменную y по формуле

$$x = \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & -1 & -1 & \dots & -1 \\ 0 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ \vdots \\ y_n \end{pmatrix} = Dy.$$

Тогда система (2) может быть переписана в виде

$$\dot{y}(t) = D^{-1}G(Dy)Dy = \begin{pmatrix} (y_1 - S_0)f_1(y_1, \dots, y_n) \\ f_2(y_1, \dots, y_n) \\ \vdots \\ f_n(y_1, \dots, y_n) \end{pmatrix}, \quad (12)$$

где $y_1 = x_1 + \dots + x_n$, $f_1(y_1, \dots, y_n) = -N(y_1 - y_2 - \dots - y_n) + (Dy)^T H(Dy)$.

Матрица Якоби системы (12) может быть представлена в виде

$$J(D) = D^{-1}JD = \begin{pmatrix} f_1(y_1, \dots, y_n) + (y_1 - S_0) \frac{\partial f_1}{\partial y_1} & (y_1 - S_0) \frac{\partial f_1}{\partial y_2} & \dots & (y_1 - S_0) \frac{\partial f_1}{\partial y_n} \\ \frac{\partial f_2}{\partial y_1} & \frac{\partial f_2}{\partial y_2} & \dots & \frac{\partial f_2}{\partial y_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial y_1} & \frac{\partial f_n}{\partial y_2} & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial y_n} \end{pmatrix}.$$

Рассмотрим положение равновесия P_{n+1} . Предположим что $x_1^* + \dots + x_n^* = S_0$. Тогда получим, что $y_1^* = x_1^* + \dots + x_n^* = S_0$, $y_2^* = x_2^*$, ..., $y_n^* = x_n^*$. Кроме того, для точки P_{n+1} мы также получим $-Nx_1^* + (x^*)^T Hx^* = 0$. Поэтому $f_1(y_1^*, \dots, y_n^*) = 0$. Таким образом, первая строка матрицы $J(D)$ в точке P_{n+1} является нулевой. Отсюда

следует, что одно собственное число из этой матрицы также нулевое. Следовательно, и матрица J тоже имеет нулевое собственное число. Таким образом, точка $p_n = 1 + a_1 + a_1 a_2 + \dots + a_1 \cdot \dots \cdot a_{n-1}$ является точкой бифуркации. Доказательство завершено.

Теорема 3. Пусть E_1, \dots, E_k - все положения равновесия системы(1) ($k = 2^n + n$). Выберем из этих точек некоторую точку $D_m = E_i(x_{1i}^*, \dots, x_{ni}^*)$, $m \in \{1, \dots, k\}$ такую, что $D_m \neq P_j, j \in \{1, \dots, n\}$, где P_1, \dots, P_n - точки из теоремы 2. Тогда все точки $D_m, m = 1, \dots, 2^n$, неустойчивы.

Доказательство. Пусть имеет место случай 2 из раздела 3. Предположим, что для точки D_1 мы имеем $x_i^* = 0$. Тогда $x_1^* + \dots + x_n^* = S_0$ и $F_1 = \dots = F_{i-1} = F_{i+1} = \dots = F_n$. Таким образом собственное число λ_i матрицы Якоби $J(D_1)$ имеет вид:

$$\lambda_i = F_i - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^n x_j F_j = a_{i-1} x_{i-1}^* - x_i^* - \frac{x_1^* + \dots + x_n^*}{S_0} (a_i x_i^* - x_{i+1}^*) = a_{i-1} x_{i-1}^* + x_{i+1}^* > 0.$$

Теперь будем считать, что для точки D_2 $x_{i+1}^* = \dots = x_n^* = 0$ и $x_1^* + \dots + x_i^* \neq S_0$ (случай 1 из раздела 3). Тогда $x_1^* = N, x_2^* = a_1 N, \dots$, и для $j = i + 1, \dots, n$, получим

$$\lambda_{i+1} = a_i x_i^* - x_{i+1}^* - \frac{1}{S_0} (N(N - N) + a_1 N(a_1 N - a_1 N) + \dots + 0) = a_i x_i^* > 0$$

и $\lambda_j = 0$ для $j = i + 2, \dots, n$. Следовательно, в матрице Якоби $J(D_2)$ есть по крайней мере одно положительное собственное число. Поскольку все положения равновесия принадлежат или к случаю 1 или к случаю 2 очевидно, что все эти точки неустойчивы. Что и требовалось доказать.

Таким образом, из теорем 2, 3 вытекает, что только точки P_1, \dots, P_n могут быть устойчивыми. (Это следует и из раздела 5).

Для первых трёх положений равновесия P_1, P_2 и P_3 имеем следующие точки бифуркации:

$$x_{11}^* = S_0 \Rightarrow p_0 = 0;$$

$$x_{22}^* = \frac{(a_1 + 1)S_0 - N}{a_1 + 2} \Rightarrow p_1 = \frac{1}{a_1 + 1};$$

$$x_{33}^* = \frac{(1 + a_2 + a_1 a_2)S_0 - (a_1 + a_2 + 1)N}{3 + a_1 + a_2 + a_1 a_2} \Rightarrow p_2 = \frac{1 + a_1 + a_2}{1 + a_2 + a_1 a_2}.$$

Введём следующие обозначения: $a_0 = a_n = 0, r_0 = 0, q_0 = 1$.

Пусть

$$p_i = \frac{r_i}{q_i},$$

где

$$r_i = 1 + a_1 + a_1 a_2 + \dots + a_1 \cdot \dots \cdot a_{i-1} + r_{i-1} a_i, q_i = 1 + q_{i-1} a_i, i = 1, \dots, n.$$

Существует $n + 1$ точка бифуркации:

$$0 = p_0 < p_1 < p_2 < \dots < p_n < \infty,$$

где

$$p_1 = \frac{1}{1 + a_1}, p_2 = \frac{1 + a_1 + a_2 \cdot (1)}{1 + a_2 \cdot (1 + a_1)}, p_3 = \frac{1 + a_1 + a_1 a_2 + a_3 \cdot (1 + a_1 + a_2)}{1 + a_3 \cdot (1 + a_2 \cdot (1 + a_1))}, \dots p_n = 1 + a_1 + a_1 a_2 + \dots + a_1 \cdot \dots \cdot a_{n-1}.$$

Если

$$0 < p < p_1,$$

то выживает первая популяция и занимает всю экологическую нишу S_0 .

Если

$$p_{i-1} < p < p_i,$$

то остаются популяции с номерами $1, 2, \dots, i$, которые и занимают всю экологическую нишу S_0 . Популяции с номерами $i + 1, i + 2, \dots, n$ вымирают.

В итоге, если $p > p_n$ то все популяции выживают и занимают только часть экологической ниши (объем этой ниши $N(1 + a_1 + a_1 a_2 + \dots + a_1 \cdot \dots \cdot a_{n-1}) < S_0$).

Список использованных источников

1. Allen P. M. Evolution, population dynamics and stability. -- Proc. of the National Academy of Sciences of the USA. -- 1974. -- Vol. 73. -- No. 3. -- P. 665 -- 668.
2. Edelstein-Keshet L. Mathematical Models in Biology. -- New-York: Random House. -- 1988. -- 236 p.
3. Levin S.A. Models of population dispersal. -- Differential Equations and Applications in Ecology, Epidemics, and Population Problems. -- New-York: L. Academic Press. -- 1997. -- P. 1 -- 18.
4. Odum H. T. Ecological and general systems and introduction to systems ecology. -- Niwot: University Press of Colorado. -- 1994. -- 248 p.
5. Roff D. A. Spatial heterogeneity and persistence of populations. -- Ecologia. -- 1974. -- Vol. 15. -- P. 245-258.
6. Ellner S. P., Rees M. Integral projection models for species with complex demography. -- American Naturalist. -- 2006. -- Vol.167. -- P. 410-428.
7. Easterling M. R., Ellner S. P., Dixon P. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. -- Ecology. -- 2000. -- Vol.81. -- P.964-708.
8. Breder C. M. Studies on social grouping in fishes. -- Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. -- 1959. -- Vol. 117. -- No 6. -- P. 397-481.

9. Urich I. The social hierarchy in albino mice. -- J. Comp. Psychol. -- 1938. -- Vol. 25. -- P. 373-413.
10. Croft D., James R. and Krause J. Exploring animal social networks. -- Princeton: Princeton University Press. -- 2009. -- 208 p.
11. Poggiale J. C. From behavioral to population level: Growth and competition. -- Mathematical and Computer Modelling. -- Vol.27. -- Issue 4. -- 1998. -- P. 41-49.
12. Social structure in colonial mammal: unravelling hidden structural layers and their foundation by network analysis. -- Animal Behavior. -- Vol. 74. -- Issue 5. -- November 2007. -- P.1293 -- 1302.
13. Perry S., Baker M., Fedigan L., Gros-Louis J., Jack K., et al. Social conventions in wild white-faced capuchin monkeys. -- Current Anthropology. -- Vol.44. -- 2003. -- P. 241-268.
14. Franz M., Nunn C.L. Network-based diffusion analysis: a new method for detecting social learning. -- Proceedings of the Royal Society. -- Vol. B 276. -- 2009. -- P. 1829-1836.
15. Gubelj I., White K.A.J. Spatial heterogeneity, social structure and disease dynamics of animal populations.-- Theoretical Population Biology. -- Vol. 66. -- Issue 2. -- September 2004. -- P. 139 -- 149.
16. Reader S.M. Distinguishing social and asocial learning using diffusion dynamics. -- Learning and Behaviour. -- Vol. 32. -- 2004. -- P. 99 -- 104.
17. Williamson M. The analysis of biological populations. -- L.: Academic Press. -- 1990. -- 448 p.
18. Manteyfel B.P. Ecological and evolutionary aspects of animal behaviour. -- Moscow: Nauka. -- 1992. -- 272 p.
19. Eigen M., Schuster P. The hypercycle: A principle of natural selforganization. -- Spriger: Berlin. -- 1979. -- 432 p.
20. May R.M. Hypercycles spring to life. -- Nature. -- 1991. -- Vol.353. -- p. 607-609.
21. Chernousenko V. M., Chernenko I. V., Chernyshenko S. V. Bifurcation in the modified Eigen hypercycle. Nonlinear and turbulent processes in physics. -- Proc. of 3rd Intern. workshop. -- Kiev: Naukova Dumka. -- 1988. -- Vol. 2. -- P. 261-263.