

КАЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ОДНОГО КЛАССА ПОПУЛЯЦИОННЫХ МОДЕЛЕЙ С КОММЕНСАЛЬНЫМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕМ

Ключевые слова: *популяционные модели, комменсализм, устойчивость стационарных состояний, бифуркационный анализ.*

ВВЕДЕНИЕ

Первые публикации, посвященные анализу популяционных моделей взаимодействующих сообществ, восходят к классической работе В. Вольтерры по системе хищник–жертва [1] и ее обобщению в статье А.Н. Колмогорова [2]. Последующие работы в области популяционной динамики в основном посвящены исследованию моделей конкретных сообществ с небольшим количеством видов и более общих моделей, описывающих различные типы межвидовых взаимодействий. Следует отметить, что в последнее время появилось большое количество публикаций, посвященных задачам управления (в том числе оптимального) численностью популяций, описываемых детерминированными моделями эволюционного типа. Вместе с тем широкий круг практически важных задач анализа и управления биологическими сообществами, поведение которых описывается детерминированными нелинейными дифференциальными уравнениями, до настоящего времени остается мало исследованными.

При изучении и моделировании различных популяционных процессов, которые в основном описываются нелинейными динамическими системами, приходится сталкиваться с проблемой устойчивости и анализа стационарных состояний. Актуальной задачей является исследование качественного и количественного поведения таких популяционных моделей, исследование устойчивости стационарных решений, построение бифуркационных диаграмм при вариации определяющих параметров, постановка и решение задач управления исследуемыми процессами для получения параметров оптимального управления.

Особо важную роль задачи управления численностью популяций приобрели в результате развития методов искусственного промышленного биосинтеза, основанных на использовании микробных сообществ. Для этого используются промышленные установки непрерывного типа — культиваторы или хемостаты.

Среди основных видов популяционных взаимодействий наиболее изученными являются конкуренция (когда численность каждого из видов в присутствии другого растет медленно), симбиоз (когда виды способствуют росту друг друга) и взаимодействие типа хищник–жертва (когда численность вида-жертвы в присутствии вида-хищника растет медленнее, а вида-хищника — быстрее). Значительно меньше изучены взаимодействия типа комменсализм, когда один из видов чувствует присутствие второго, а другой — нет [3]. Данная статья посвящена изучению одного класса моделей с комменсальным взаимодействием.

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Производство смешанной культуры в непрерывном культиваторе, математическая модель которого представляет собой систему нелинейных дифференциальных уравнений [4], характеризуется наличием нескольких стационарных состояний системы. Наибольшую практическую значимость представляет нетривиальное стационарное состояние, так как оно соответствует такому составу микробиологической культуры, при котором оба вида сосуществуют в общей среде. Имеется возможность управлять параметрами системы, что влечет изменение значений концентраций микроорганизмов на выходе. При проточном культивировании в хемостате регулируемые величинами являются скорость протока и концентрация подаваемого в установку субстрата. Варьируя

значения этих параметров, можно управлять процессом выращивания смешанной культуры в производственных целях.

Рассмотрим математическую модель, которая описывает производство смешанной культуры, состоящей из двух видов популяций (назовем их вид 1 и вид 2), в проточной системе типа хеостат. Предполагается, что виды лимитируются одним субстратом, а также то, что в присутствии вида 1 вид 2 растет быстрее, т.е. происходит взаимодействие типа комменсализм. Данная модель обобщает случай, рассмотренный в [4]. Исходя из указанных взаимоотношений между видами и методов построения математических моделей в культивировании микроорганизмов и клеток, можно составить систему уравнений, описывающую динамику компонентов в проточной системе [5]

$$\begin{cases} \dot{x} = \left(\frac{\mu_x S}{S + K_x} - D \right) x, \\ \dot{y} = \left(\frac{\mu_y S}{S + K_y} - D + \gamma x \right) y, \\ \dot{S} = D(S_0 - S) - \alpha_x \frac{\mu_x S}{S + K_x} x - \alpha_y \frac{\mu_y S}{S + K_y} y \end{cases} \quad (1)$$

с начальными условиями

$$x(0) = \bar{x}, \quad y(0) = \bar{y}, \quad S(0) = \bar{S}, \quad (2)$$

где S — концентрация субстрата; x, y — концентрации биомассы видов 1 и 2 в культиваторе; D — скорость протока, или скорость разбавления; S_0 — концентрация субстрата, поступившего в культиватор; $\alpha_x^{-1}, \alpha_y^{-1}$ — экономические коэффициенты биомассы видов 1 и 2, показывающие, какая часть поглощенного субстрата идет на приращение биомассы; μ_x, μ_y — максимальные удельные скорости роста для двух видов; K_x, K_y — константы Михаэлиса по субстрату S ; γ — коэффициент воздействия биомассы вида 1 на биомассу вида 2, в нашем случае комменсализма; $\bar{x}, \bar{y}, \bar{S}$ — начальные значения концентраций биомасс видов 1, 2 и субстрата соответственно.

В модели (1), (2) не уточняется природа комменсального взаимодействия. Это может быть выделение энергии или тепла одним из видов, что выражается в коэффициенте воздействия γ . Данная система нелинейных дифференциальных уравнений третьего порядка не имеет аналитических решений. Известно, однако, что динамика подобных систем имеет большой набор различных типов поведения и специфичность определенного типа поведения в заданном диапазоне изменения параметров, что приводит к необходимости применения численных подходов для определения траекторий системы [6].

АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ СТАЦИОНАРНЫХ СОСТОЯНИЙ СИСТЕМЫ И ЧИСЛЕННЫЙ АНАЛИЗ ЕЕ ДИНАМИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ

Анализ стационарных решений (состояний равновесия) системы нелинейных дифференциальных уравнений (1) приводит к необходимости исследования решений следующей нелинейной системы:

$$\begin{cases} \left(\frac{\mu_x S}{S + K_x} - D \right) x = 0, \\ \left(\frac{\mu_y S}{S + K_y} - D + \gamma x \right) y = 0, \\ D(S_0 - S) - \alpha_x \frac{\mu_x S}{S + K_x} x - \alpha_y \frac{\mu_y S}{S + K_y} y = 0. \end{cases}$$

Ниже представлены четыре аналитически выделенные состояния равновесия системы (1).

Состояние 1:

$$x_1 = 0, y_1 = 0, S_1 = S_0. \quad (3)$$

Состояние 2:

$$x_2 = 0, y_2 = \frac{\mu_y S_0 - DS_0 - DK_y}{\alpha_y (\mu_y - D)}, S_2 = \frac{DK_y}{\mu_y - D}. \quad (4)$$

Состояние 3:

$$x_3 = \frac{\mu_x S_0 - DS_0 - DK_x}{\alpha_x (\mu_x - D)}, y_3 = 0, S_3 = \frac{DK_x}{\mu_x - D}. \quad (5)$$

Состояние 4:

$$x_4 = \frac{D(DK_x + \mu_x K_y - DK_y - \mu_y K_x)}{\gamma(DK_x + \mu_x K_y - DK_y)}, y_4 = \frac{D(S_0 - S_4 - \alpha_x x_4)}{\alpha_y (D - \gamma x_4)}, \quad (6)$$

$$S_4 = \frac{DK_x}{\mu_x - D}.$$

Первые три состояния равновесия (3)–(5) системы (1) соответствуют таким состояниям биологической системы, при которых либо оба вида вымерли, либо выжил один из двух; четвертое состояние (6) соответствует сосуществованию видов. При этом следует учитывать условие неотрицательности значений особых точек как значений концентраций микроорганизмов. Поэтому из условий положительности концентраций субстрата и обоих видов следуют ограничения на характеристики роста видов и ограничения на входной поток S_0 . Соответственно для каждой особой точки необходимо провести анализ ограничений.

В случае нетривиальной особой точки (а именно она представляет наибольший практический интерес) из условия положительности концентрации субстрата S следует ограничение на μ_x : $\mu_x > D$. Из положительности значения концентрации вида x следуют ограничения:

$$\mu_y < D \cup \begin{cases} \mu_y > D, \\ \frac{\mu_x - D}{\mu_y - D} > \frac{K_x}{K_y}. \end{cases}$$

Условие положительности концентрации вида $y_4 = \frac{D(S_0 - S_4 - \alpha_x x_4)}{\alpha_y (D - \gamma x_4)} > 0$ влечет за собой ограничение на входной поток S_0 :

$$\begin{cases} S_0 > S_4 + \alpha_x x_4 \\ D > \gamma x_4 \end{cases} \cup \begin{cases} S_0 < S_4 + \alpha_x x_4 \\ D < \gamma x_4 \end{cases}.$$

Для исследования устойчивости особых точек рассматривают линеаризованную систему дифференциальных уравнений, которые описывают движение вблизи положения равновесия. Характер устойчивости особых точек можно определить, пользуясь методом Ляпунова [6]. Устойчивость состояний равновесия зависит от знаков собственных чисел матрицы \mathbf{A} :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \frac{\mu_x S}{S + K_x} - D & 0 & \frac{\mu_x K_x x}{(S + K_x)^2} \\ \gamma y & \frac{\mu_y S}{S + K_y} - D + \gamma x & \frac{\mu_y K_y y}{(S + K_y)^2} \\ -\frac{\alpha_x \mu_x S}{S + K_x} & -\frac{\alpha_y \mu_y S}{S + K_y} & -D - \frac{\alpha_x \mu_x K_x x}{(S + K_x)^2} - \frac{\alpha_y \mu_y K_y y}{(S + K_y)^2} \end{pmatrix}.$$

Для исследования устойчивости четырех особых точек необходимо для каждой из них выписать соответствующие характеристические уравнения $|\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}| = 0$ для определения собственных значений. Наибольшую практическую значимость

представляет нетривиальное состояние равновесия, соответствующий ему характеристический определитель выглядит следующим образом:

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 0 & u \\ \gamma \bar{y} & -\lambda & v \\ -\alpha_x D & \frac{-\alpha_y \mu_y DK_x}{DK_x + \mu_x K_y - DK_y} & -D - \alpha_x u - \alpha_y v - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

$$\text{где } u = \frac{D(\mu_x - D)^2(DK_x + \mu_x K_y - DK_y - \mu_y K_x)}{\gamma(DK_x + \mu_x K_y - DK_y)}, \quad v = \frac{\mu_y K_y (\mu_x - D)^2 \bar{y}}{(DK_x + \mu_x K_y - DK_y)^2},$$

$$\bar{y} = y_4, \quad y_4 = \frac{D(S_0 - S_4 - \alpha_x x_4)}{\alpha_y (D - \gamma x_4)}.$$

Устойчивость особых точек определяется значениями соответствующих им собственных чисел. Значения λ_i , $i = 1, 2, 3$, определяют характер движения вблизи особых точек исходной нелинейной системы (1). Для рассматриваемой задачи возможны следующие варианты значений:

- а) $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 < 0$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_i \in R$;
- б) $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 < 0$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_i \in R$;
- в) $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_i \in R$;
- г) $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0$, $\lambda_3 > 0$, $\lambda_i \in R$;
- д) $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta < 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_3 \in R$;
- е) $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta < 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 > 0$, $\lambda_3 \in R$;
- ж) $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta > 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_3 \in R$;
- з) $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta > 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 > 0$, $\lambda_3 \in R$.

Из восьми возможных вариантов только два а) и д) определяют устойчивые состояния системы (1), соответствующие устойчивому сосуществованию конкурирующих видов в биологической системе. В случае а) особая точка является устойчивым узлом, в случае д) — устойчивым фокусом. Нахождение собственных значений матриц порядка выше второго и с большим числом параметров достаточно сложно. Тогда в случае тривиальной (3) и двух полутривиальных (4), (5) точек собственные значения можно найти аналитически, в случае нетривиальной особой точки (6) аналитический поиск собственных значений требует решения кубического уравнения, поэтому в такой ситуации целесообразно применение численных методов.

Пример. С помощью последовательности метода Хаусхолдера и QR -метода [6] при заданных значениях параметров

$$D = 0,5 \text{ ч}^{-1}, \quad S_0 = 0,5 \text{ г/л}, \quad \gamma = 0,1, \quad \mu_x = 1,2, \quad \mu_y = 0,8,$$

$$K_x = 0,004, \quad K_y = 0,02, \quad \alpha_x = 0,05, \quad \alpha_y = 0,3 \quad (8)$$

и начальных условиях

$$\bar{x} = 2 \text{ г/л}, \quad \bar{y} = 1 \text{ г/л}, \quad \bar{S} = 3 \quad (9)$$

найлены собственные значения для каждого стационарного состояния нелинейной системы (1). Каждое стационарное состояние соответствует концентрациям микроорганизмов и субстрата. В табл. 1 приведены значения стационарных состояний и найденные последовательностью метода Хаусхолдера и QR -метода собственные значения соответствующих характеристических матриц, определяющие характер устойчивости каждого состояния равновесия (при заданных значениях параметров (8) и начальных условиях (9)).

Также был проведен численный анализ динамики процесса, описываемого системой (1), (2), с помощью метода Рунге–Кутты четвертого порядка.

На рис. 1 представлено численное решение системы (1) при заданных параметрах (8) и начальных условиях (9) в плоскости (x, y) . Полученный фазовый портрет дает возможность предположить, что найденное численным методом стационарное состояние $x = 4$, $y = 4,952$, $S = 0,003$ системы (1) при заданных параметрах (8) и на-

Таблица 1

Входные данные системы (1) и анализ состояний	Значения стационарных состояний системы (1) и их устойчивость			
	состояние 1	состояние 2	состояние 3	состояние 4
Концентрация вида 1	0	0	9	4
Концентрация вида 2	0	1,556	0	4,952
Концентрация субстрата	4,952	0,033	0,003	0,003
Собственные значения	$\lambda_1 = 0,69$ $\lambda_2 = -0,5$ $\lambda_3 = 0,269$	$\lambda_1 = 0,571$ $\lambda_2 = -0,5$ $\lambda_3 = -2,625$	$\lambda_1 = 0,594$ $\lambda_2 = -0,5$ $\lambda_3 = -50,75$	$\lambda_1 = -0,111 + 0,282i$ $\lambda_2 = -0,111 - 0,282i$ $\lambda_3 = -66,195$
Вывод об устойчивости состояния	Неустойчиво	Неустойчиво	Неустойчиво	Устойчиво

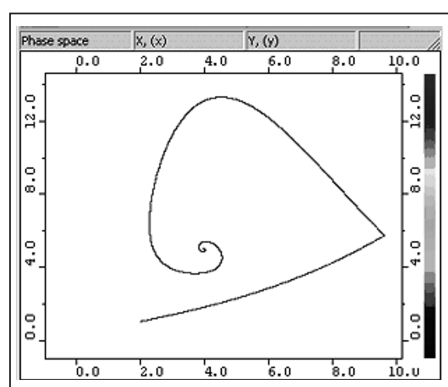


Рис. 1. Фазовый портрет решения системы (1)

чальных условиях (9) представляет собой фокус, что подтверждается полученным аналитическим анализом нетривиального стационарного состояния (см. табл. 1), где соответствующие собственные значения определяют именно фокус ($\lambda_1 = -0,111 + 0,282i$, $\lambda_2 = -0,111 - 0,282i$, $\lambda_3 = -66,195$).

Таким образом, проведенный численный анализ и аналитическое исследование системы (1) показывают, что для биологической модели, описанной данной системой, предполагается возможным сосуществование двух видов популяций, конкурирующих за один субстрат, в проточной системе.

БИФУРКАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ДИНАМИКИ МОДЕЛИ

Для исследования поведения динамической модели в целом недостаточно определять ее характеристики только при одном конкретном значении того или иного параметра — нужно иметь представление о характере поведения модели в зависимости от значений параметров, изменяющихся в некотором диапазоне. Возможность сосуществования и управления равновесным составом популяции непосредственно следует из анализа положительных значений стационарных компонентов системы.

Один из способов изучения стационарных состояний и динамики сложных систем связан с анализом изменений, индуцированных плавным сдвигом одного из параметров системы (например, концентрации питательного вещества, скорости разведения). Последующие изменения часто имеют качественный характер и включают, в частности, появление новых стационарных состояний или предельных циклов. Математический анализ этих качественных изменений в динамике систем, обусловленных вариациями одного или нескольких параметров системы, выполняется с помощью методов теории бифуркаций [7].

При проточном культивировании в хемостате легко регулируемые величины являются скорость протока D и концентрация субстрата S_0 . Варьируя значения этих параметров, можно управлять процессом выращивания смешанной культуры в производственных целях [8]. При изменении параметров возможно изменение характера устойчивости, а также переход системы в качественно новое состояние, например из устойчивого в неустойчивое.

Исследуем поведение стационарных состояний системы (1) и их устойчивость в параметрической плоскости $(D - S_0)$. В частности, нас интересуют критические

значения этих параметров, при которых возникают бифуркации — изменения числа решений или изменения характера устойчивости отдельных решений.

Построение диаграммы решений представляет собой важнейшую задачу анализа нелинейной динамической системы. Для анализа системы (1) построены диаграммы, показывающие изменение поведения модели при вариации входных параметров, с учетом исходной биологической модели, которая предполагает невозможность отрицательных значений x , y и S_0 , как значений концентраций микроорганизмов. Изменяя параметры D в пределах от 0.05 до 1.2 и параметры S_0 — от 0.05 до 0.5, можно построить бифуркационные диаграммы для каждой из четырех особых точек (3)–(6).

На рис. 2 представлены диаграммы для тривиальной точки и первой полутривиальной. Диаграмма на рис. 2, *а* для тривиальной точки (3) состоит из трех областей разного цвета: светло-серый — область неустойчивого состояния с собственными значениями, соответствующими случаю в); темно-серый — область неустойчивого состояния с собственными значениями, соответствующими случаю б); черный — область устойчивого состояния с собственными значениями, соответствующими случаю а). Таким образом, тривиальная точка в большей части области неустойчива. Заметим, что на диаграмме нет области, в которой не существует тривиальная особая точка (в дальнейшем такие области будут белыми), что полностью соответствует полученному ранее результату при анализе ограничений на характеристики роста и входные потоки. В каждой из областей было взято по одной точке и восстановлены по значениям D и S_0 значения соответствующих особых точек и собственных значений.

Анализируя полученную диаграмму решений для второй особой точки (4), заметим, что на рис. 2, *б* показаны лишь две области: темно-серая — область неустойчивого состояния с собственными значениями, соответствующими случаю б), и белая — область, где не существует первой полутривиальной точки. Можно сделать вывод, что первая полутривиальная точка не имеет области устойчивости и при заданной вариации параметров либо неустойчива, либо ее вообще не существует.

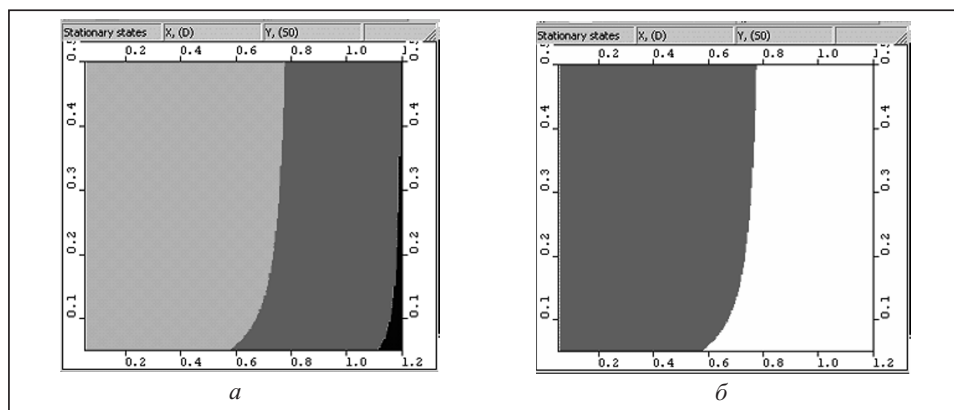


Рис. 2. Бифуркационные диаграммы для тривиальной (*а*) особой точки (3) и первой полутривиальной (*б*) особой точки (4) (по оси x изменение параметра D , по оси y изменение S_0)

На рис. 3 представлены диаграммы для третьей и четвертой особых точек системы (1). На диаграмме рис. 3, *а*, соответствующей второй полутривиальной точке (5), показаны три области: белая — небольшая область, где уже не существует второй нетривиальной точки; темно-серая — область неустойчивого состояния с собственными значениями, соответствующими случаю б); черная — область устойчивости, соответствующая устойчивому состоянию «узел» с собственными значениями, соответствующими случаю а). Здесь, по сравнению с предыдущими диаграммами, область устойчивости достаточно большая.

Также на рис. 3, *б* представлена бифуркационная диаграмма для нетривиальной особой точки (6), поведение которой представляет наибольший прикладной интерес для исходной биологической модели, так как показывает область равно-

весного устойчивого сосуществования двух микробиологических популяций в общей среде. Бифуркационная диаграмма состоит из трех областей: темно-серая — область устойчивого состояния с собственными значениями, соответствующими типу устойчивости «фокус»; черная — область устойчивого состояния с собственными значениями, соответствующими типу устойчивости «узел»; белая — область, где не существует нетривиальной особой точки.

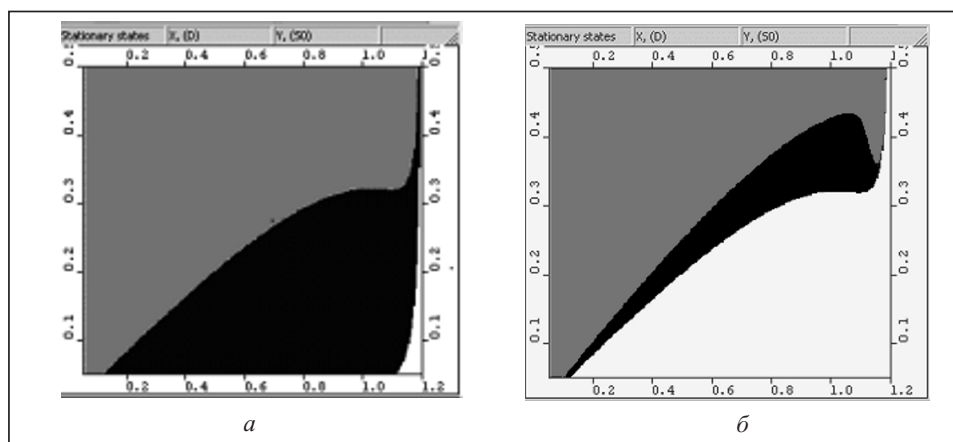


Рис. 3. Бифуркационные диаграммы для второй (а) полутривиальной особой точки (5) и нетривиальной (б) особой точки (6) (по оси x изменение параметра D , по оси y изменение S_0)

Для изначальной биологической модели наиболее интересен вопрос сосуществования двух видов, т.е. устойчивость нетривиального состояния равновесия. Для предложенной вариации параметров область устойчивости нетривиальной особой точки является наибольшей и состоит из двух частей: области, где точка является фокусом, и области, где она является узлом.

Совместив все бифуркационные диаграммы в одну, получим диаграмму решений, где каждая из областей соответствует существованию определенного числа стационарных точек и характеру их устойчивости или неустойчивости (рис. 4).

На общей бифуркационной диаграмме (рис. 4) всего семь различных областей.

Область 1 характеризуется существованием всех четырех состояний равновесия, из которых все, за исключением нетривиального, неустойчивы. Нетривиальная особая точка в этой области устойчива и представляет собой фокус.

В области 2 существуют три состояния равновесия: тривиальное, второе полутривиальное и нетривиальное. Устойчивой является только одна особая точка — нетривиальная, характер ее устойчивости — устойчивый фокус.

В области 3, как и в первой, существуют все четыре состояния равновесия, которые, за исключением нетривиального, неустойчивы. Нетривиальная особая точка в этой области устойчива, но в отличие от первой области представляет собой узел.

В области 4, как и во второй, существуют три состояния равновесия: тривиальное, второе полутривиальное и нетривиальное. Изменился лишь характер устойчивости нетривиальной особой точки, здесь это устойчивый узел.

В области 5 существуют три состояния равновесия: тривиальное и два полутривиальных. Нетривиального состо-

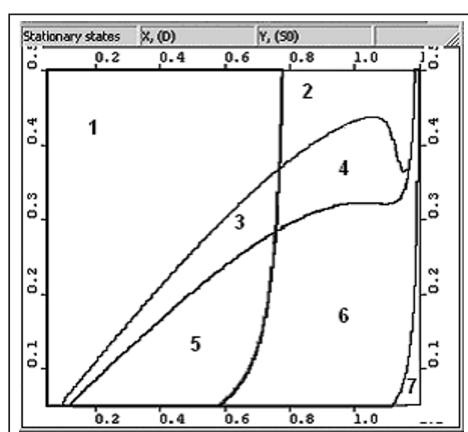


Рис. 4. Диаграмма областей устойчивости системы (1)

яния в пятой области не существует. Здесь устойчивой является только вторая полутривиальная особая точка, характер ее устойчивости — узел.

В области 6 всего два состояния равновесия: неустойчивое тривиальное и полутривиальное, являющееся устойчивым узлом.

В области 7 только одно состояние равновесия — тривиальное, которое представляет собой устойчивый узел.

Таким образом, при заданной вариации регулируемых параметров система при пересечении границ полученных семи областей переходит из одного устойчивого состояния в другое, меняя либо только характер устойчивости, либо тип стационарного состояния. Для исходной биологической модели наиболее интересен вопрос сосуществования двух видов, т.е. устойчивость нетривиального состояния равновесия. Для предложенной вариации параметров область устойчивости нетривиальной особой точки является наибольшей и состоит из двух частей: области, где точка является фокусом, и области, где она является узлом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проанализирован один класс популяционных моделей взаимодействующих видов по типу комменсализма, конкурирующих за один субстрат. Проведен численный анализ задачи Коши, которой описывается обобщенная математическая модель смешанной культуры с комменсальным взаимодействием, а также качественный анализ рассматриваемой модели на устойчивость стационарных состояний. Аналитически выделены все особые точки, получены ограничения на характеристики роста видов и входные потоки субстрата, что позволило определить пределы варьирования регулируемых параметров для обеспечения существования необходимых стационарных состояний.

Проведен анализ качественных изменений в динамике, обусловленных вариациями нескольких параметров системы, построены бифуркационные диаграммы для всех особых точек, что позволило определить пределы варьирования регулируемых параметров для обеспечения устойчивости стационарных состояний, что гарантирует технологическую реализуемость производственного процесса. Полученные результаты хорошо согласуются с современными представлениями о возможности сосуществования двух видов, конкурирующих за один источник питания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976. — 286 с.
2. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей популяций // Проблемы кибернетики. — М.: Наука, 1972. — Вып. 25. — С. 100–106.
3. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическая биофизика. — М.: Наука, 1984. — 304 с.
4. Дегерменджи А.Г., Печуркин Н.С., Шкидченко А.Н. Аутостабилизация факторов, контролирующих рост в биологических системах. — Новосибирск: Наука, 1979. — 144 с.
5. Яловега И.Г. Устойчивость стационарных состояний смешанной культуры с видом взаимодействия типа комменсализм // Радиоэлектроника и информатика. — 2005. — № 4. — С. 149–153.
6. Холодниок М., Клич А., Кубичек М., Марек М. Методы анализа нелинейных динамических моделей. — М.: Мир, 1991. — 368 с.
7. Арнольд В.И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. — М.: Наука, 1996. — 304 с.
8. Яловега И.Г. Качественный и количественный анализ математической модели производства смешанной культуры с комменсальным взаимодействием // Радиоэлектроника и информатика. — 2007. — № 2. — С. 57–63.

Поступила 01.02.2010