

# Дискретные модели популяций

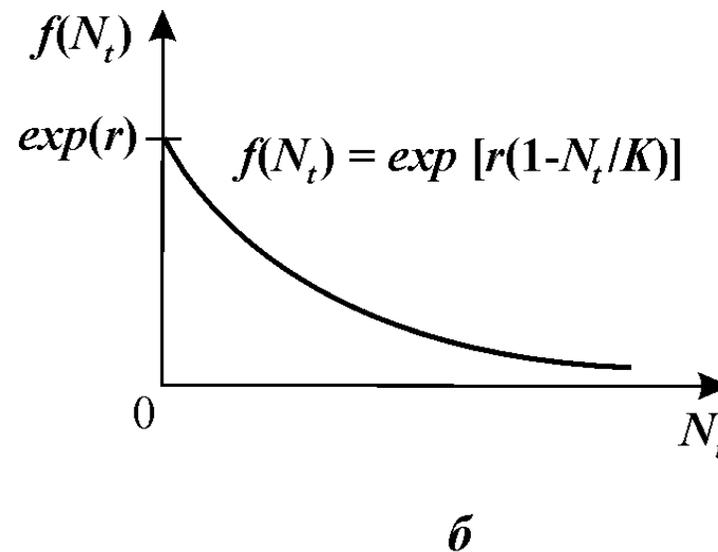
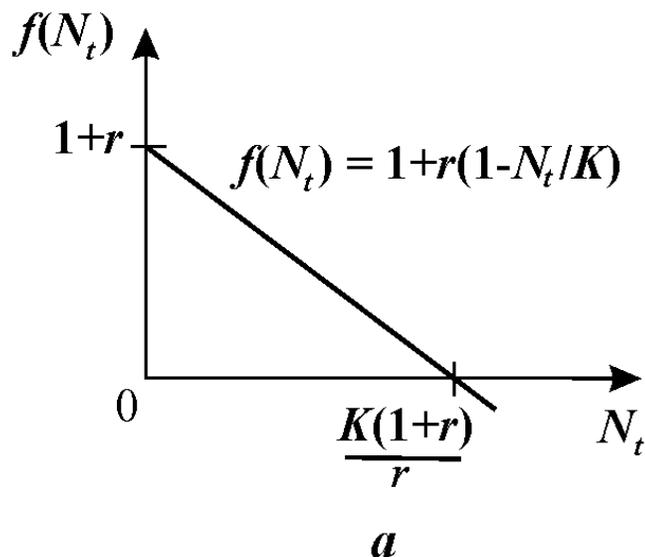
Монотонный и немонотонный рост  
Колебания  
Хаос

# Дискретный аналог логистического уравнения

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

$$N_{t+1} = N_t \left[ 1 + r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right]$$

$$N_{t+1} = N_t \cdot f(N_t).$$



(Moran, 1950)  
для численности насекомых

(Ricker, 1952) для рыбных  
популяций.

## Robert May

1976. Simple mathematical model with very complicated dynamics.

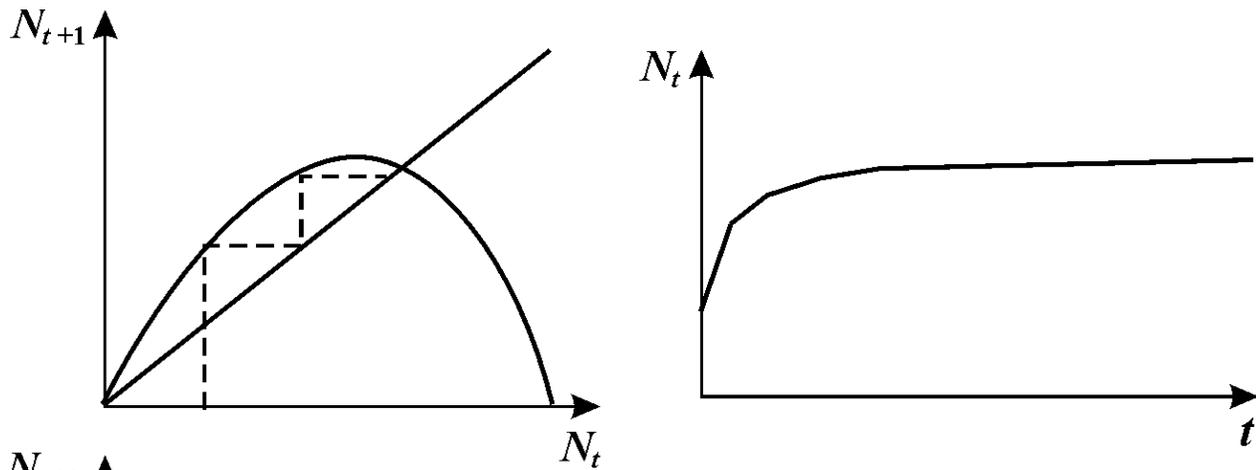
Nature 261, p.459

1986. When two and two make four: Nonlinear phenomena in ecology.

Proc.R.Soc. London v.228: p.241-268

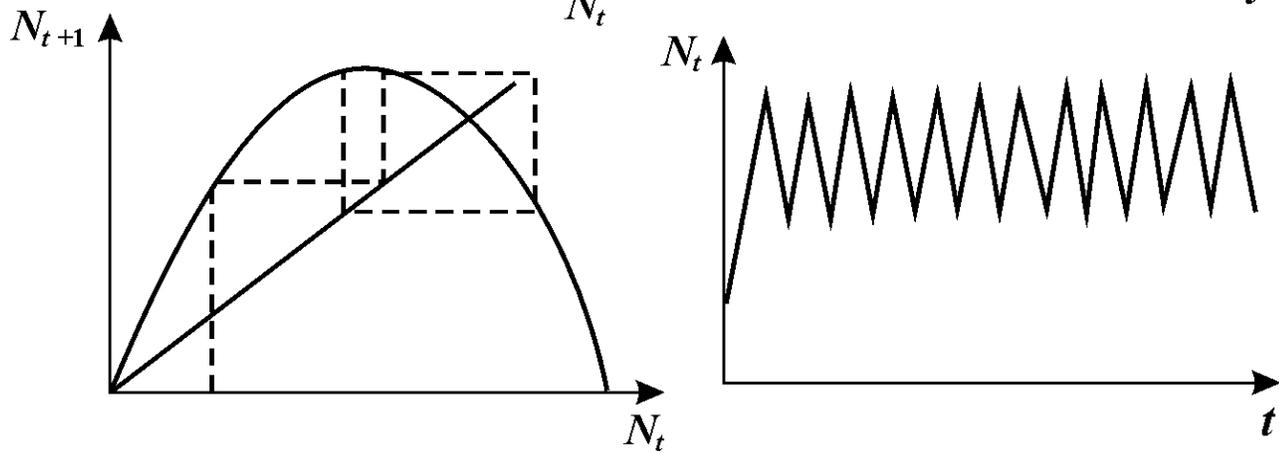


- Вероятно, для всех нас было бы гораздо лучше, если бы не только при обучении или в научной работе, но и в повседневной политической и экономической жизни как можно большее число людей поняло, что простые динамические системы не обязательно демонстрируют простое поведение.



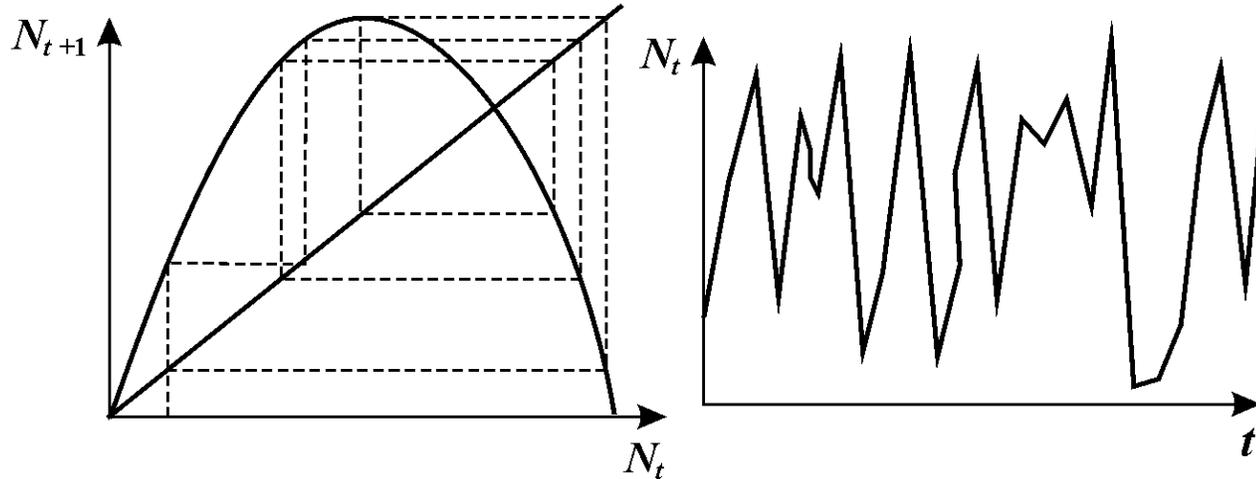
*a*

Квадратичное  
отображение



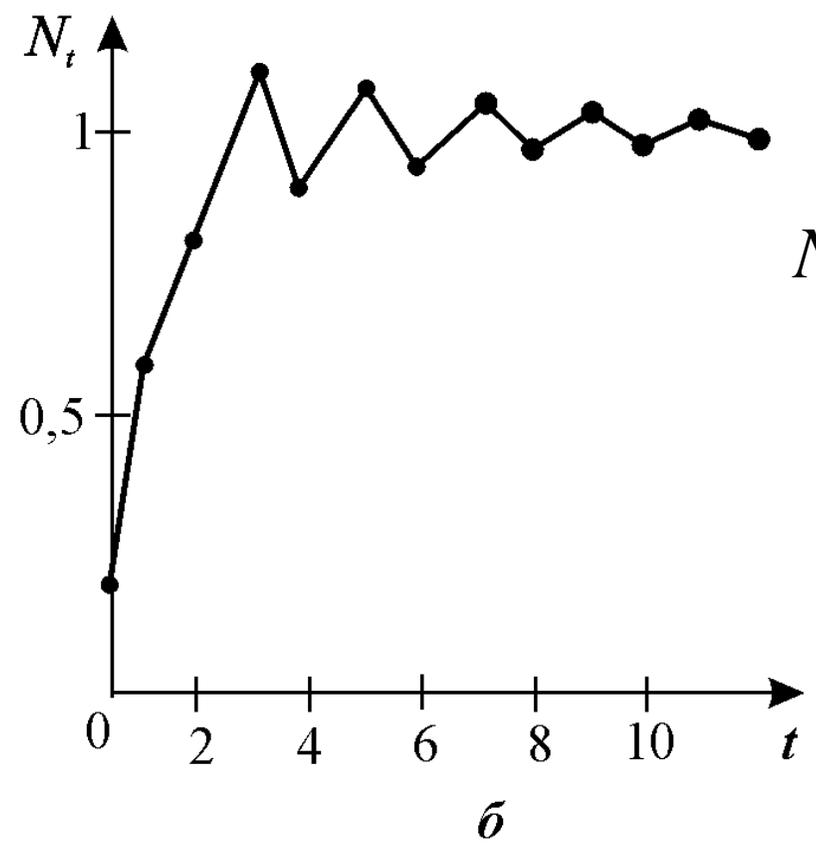
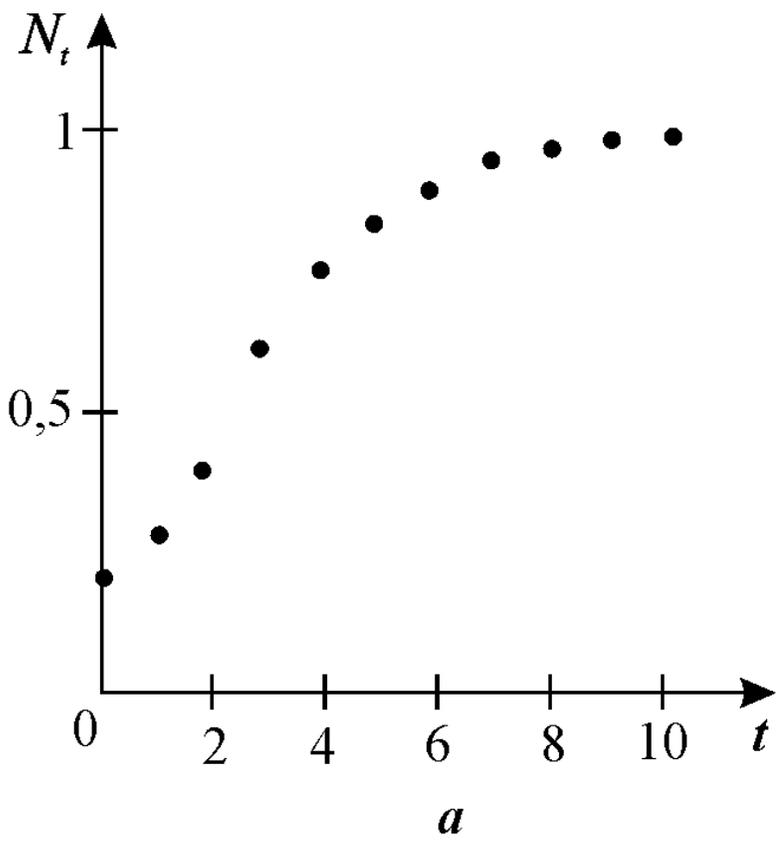
*б*

$$N_{t+1} = aN_t(1 - N_t)$$



*в*

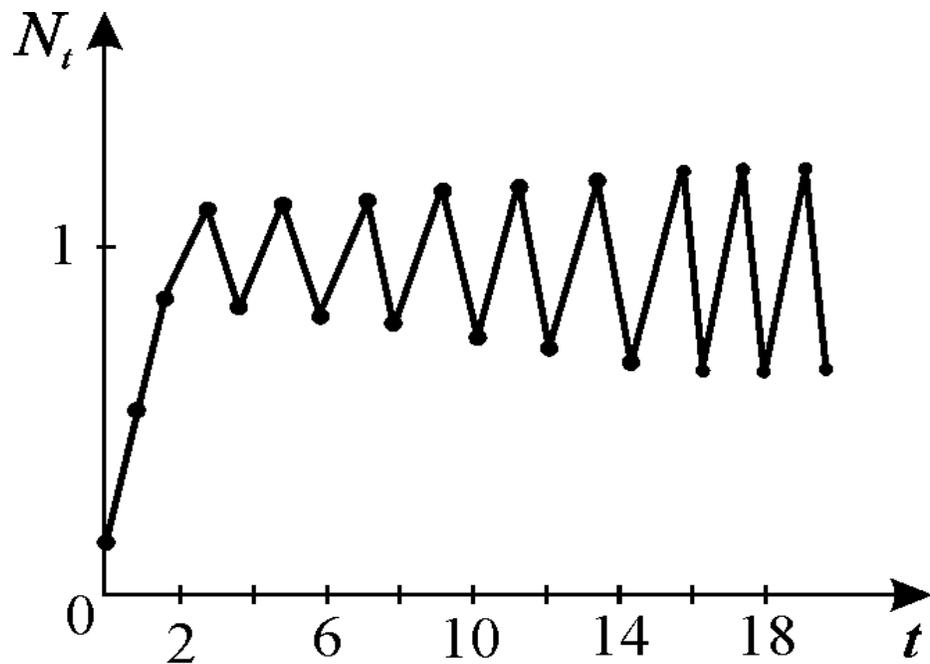
Равновесие устойчиво, если  $0 < r < 2$ ,  
 решение монотонно при  $0 < r < 1$  и представляет  
 собой затухающие колебания при  $1 < r < 2$ .



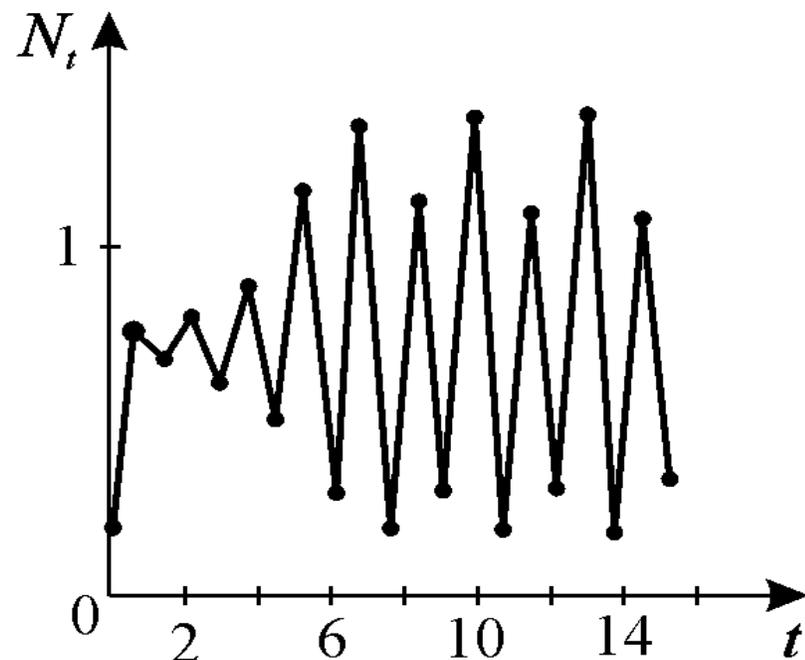
$$N_{t+1} = N_t \exp\left\{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right\}$$

при  $2 < r = r_2 < 2,526$  – двухточечные циклы

при  $r_2 < r < r_c$  появляются циклы длины  $4, 8, 16, \dots, 2k$ .



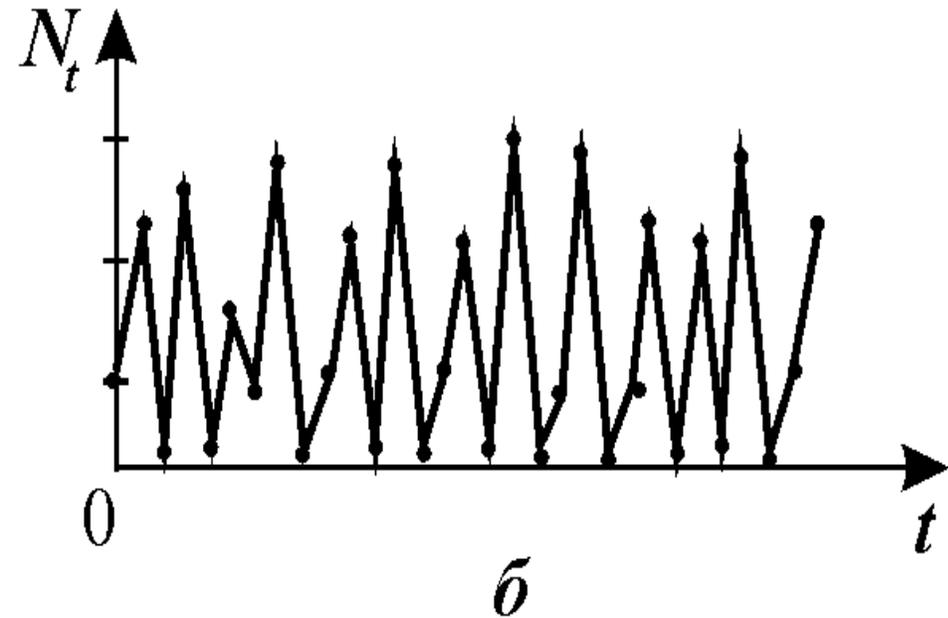
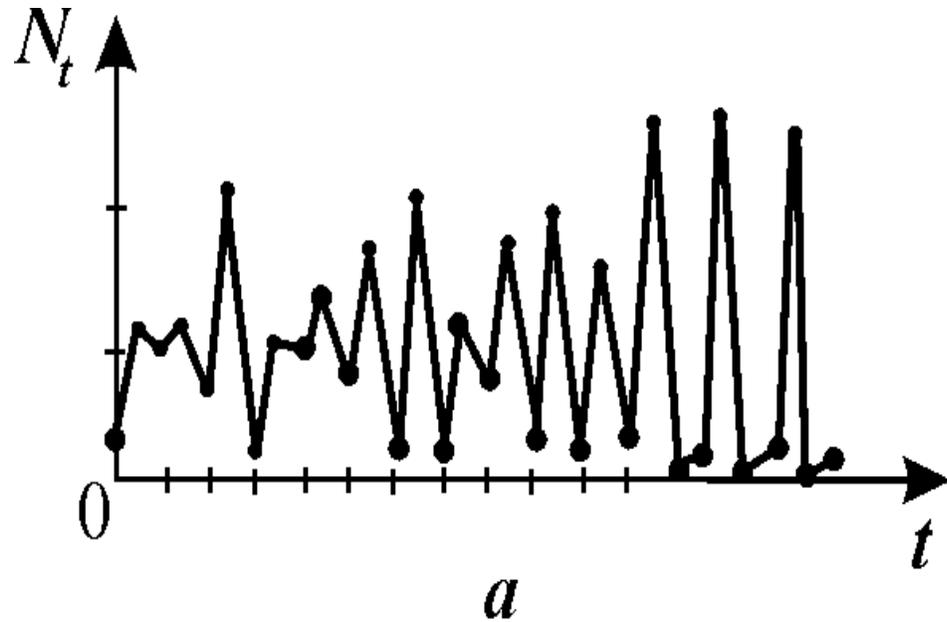
*a*



*б*

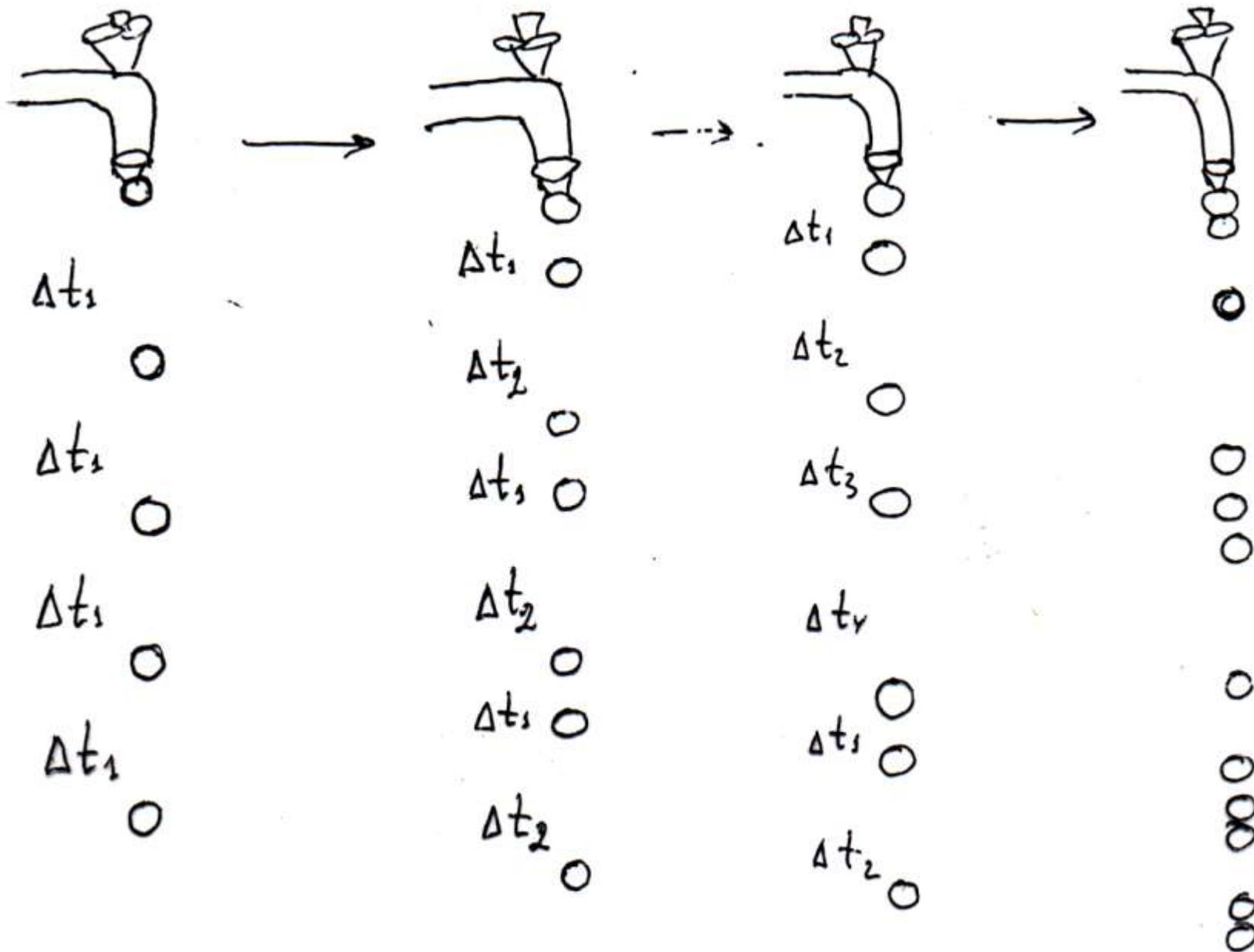
$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

При  $r > r_c = 3,102$  решение зависит от начальных условий. Существуют *трехточечные циклы* и *квазистохастические решения*.

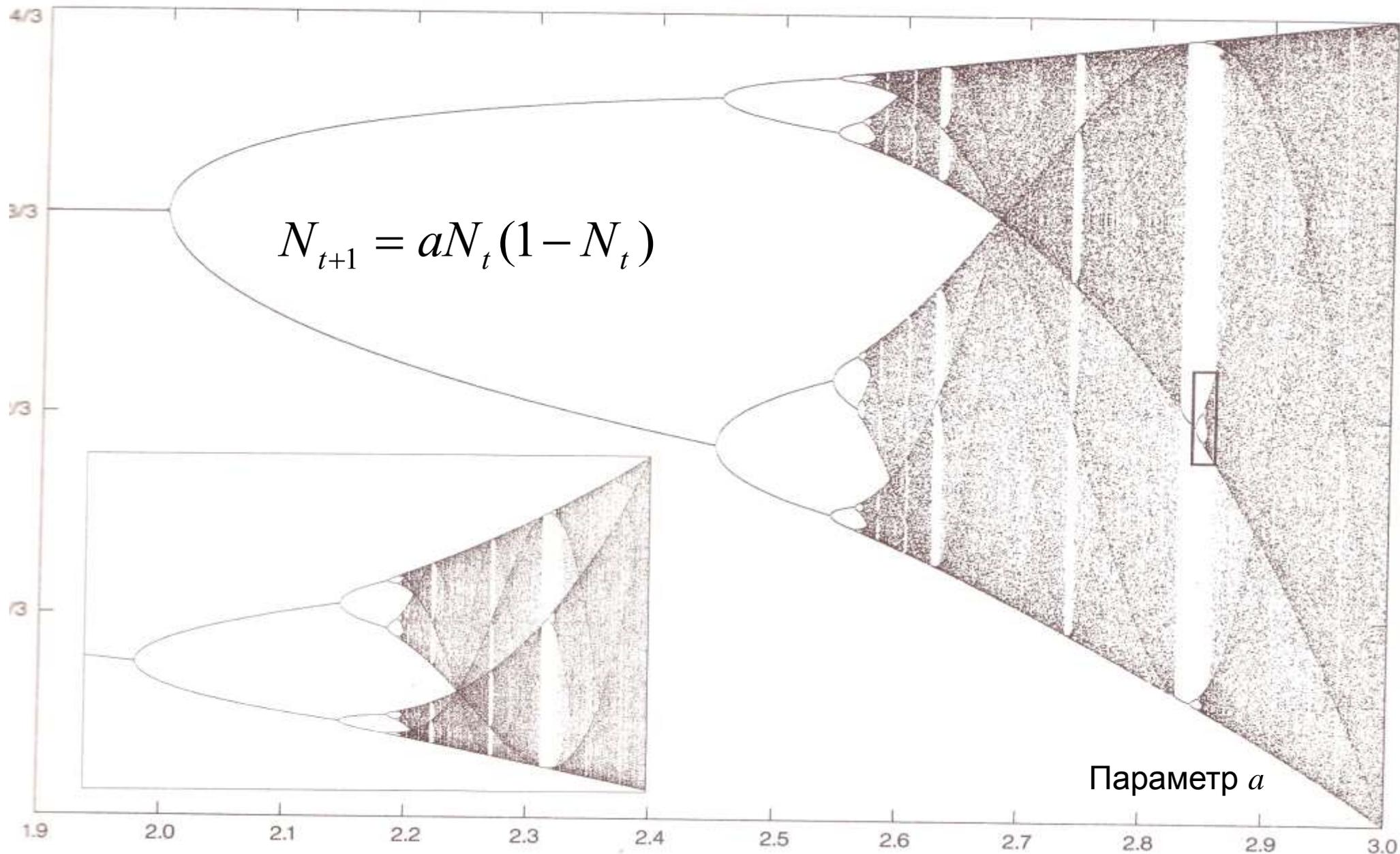


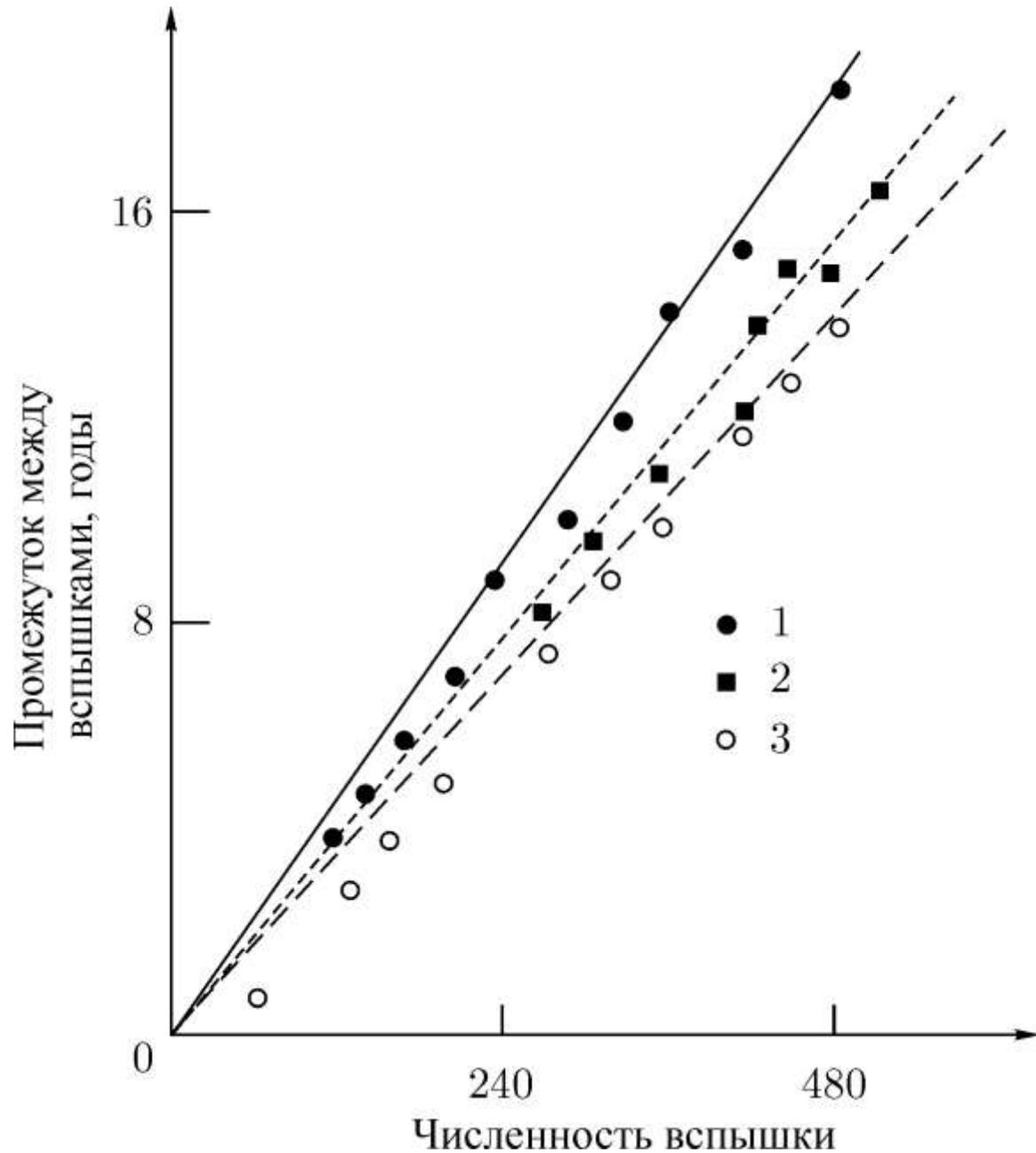
$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

Переход  
к хаосу  
через  
удвоение  
периода

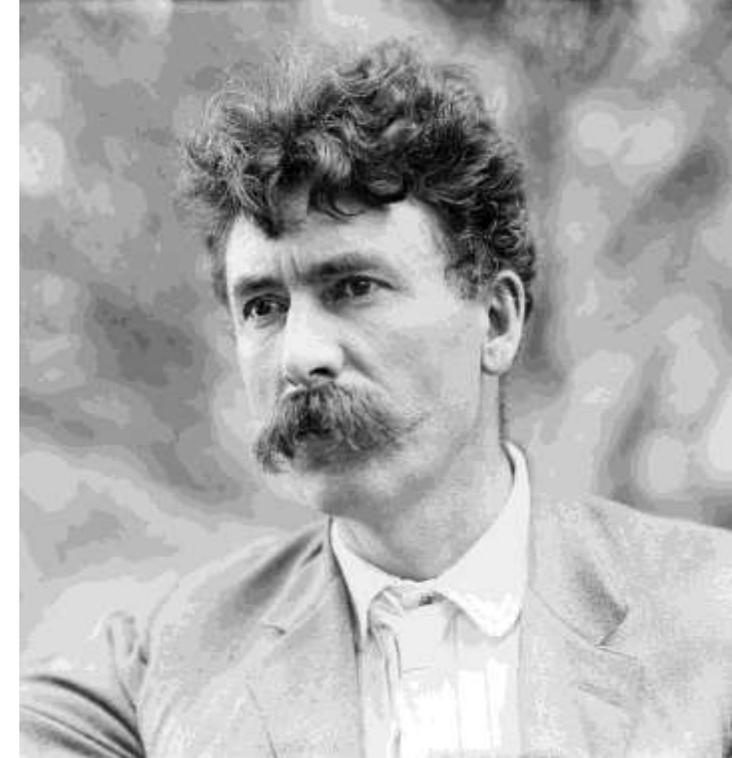
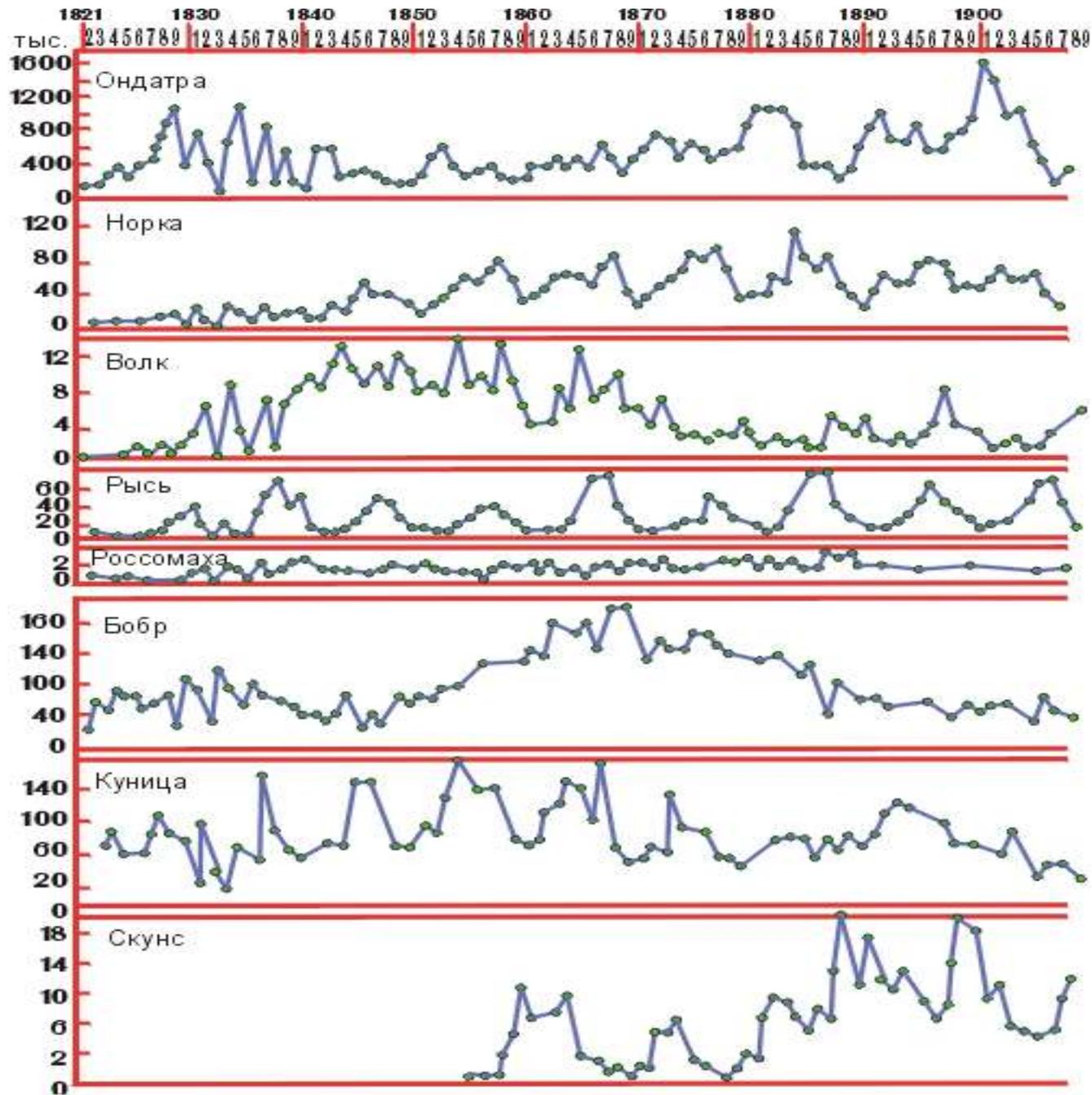


Бифуркационная диаграмма перехода к хаосу через удвоение периода



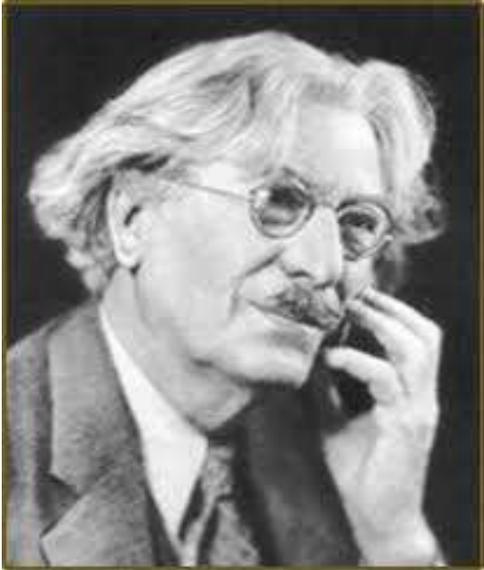


Если функция  $F(N)$  имеет один экстремум и точку перегиба на падающей части, то чем больше амплитуда вспышки, тем длительнее интервал малых численностей популяции



*Ernest Thompson Seton*  
1860-1946

Кинетические кривые  
численности пушных зверей по  
данным компании Гудзонова  
залива.  
(Сетон-Томсон, Торонто, 1911)



# Эрнест Сетон Томсон (1860-1946)

Канадский и американский писатель, художник-анималист, естествоиспытатель и общественный деятель британского происхождения. Один из основателей движения скаутов в США.

Разработал воспитательную систему «Пионеринг», связанную с играми и жизнью на природе. (в честь знаменитого романа Фенимора Купера «Пионеры»,



Маленькие дикари, Рассказы о животных, Домино *James Fenimore Cooper, 1789-1851*



Э. Сетон Томсон  
**ЛОБО**



*Романы:*  
Пионеры  
Следопыт  
Зверобой  
Последний  
из могикан



# Модели популяционной динамики. Продолжение



Популяции,  
состоящие из особей  
разных возрастов

Дмитрий Олегович Логофет - профессор. Мехмат МГУ, каф. общих проблем управления. Институт физики атмосферы РАН

Нина Георгиевна Уланова – профессор  
Биофак МГУ, каф. геоботаники

# МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ (Учебное пособие)

# Матричные модели возрастной структуры популяций

Пусть популяция содержит  $n$  возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени (например,  $t_0$ ) популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом

$$\mathbf{X}(t_0) = \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \dots \\ \dots \\ x_n(t_0) \end{pmatrix}$$

## Вектор $\mathbf{X}(t_1)$ ,

характеризующий популяцию в следующий момент времени, например, через год, связан с вектором  $\mathbf{X}(t_0)$  через матрицу перехода  $L$ :

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0)$$

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{LX}(t_0)$$

## Перемножение матриц

Можно перемножить матрицу  $\mathbf{L}$  на матрицу  $\mathbf{K}$ , если число столбцов матрицы  $\mathbf{L}$  равно числу строк матрицы  $\mathbf{K}$

Каждый элемент произведения матриц равен  $\sum l_{ij} \cdot k_{ji}$   
 $i$  – номер строки,  $j$  – номер столбца

$\mathbf{L}$  – квадратная матрица ранга  $n$

$\mathbf{X}$  – столбец из  $n$  чисел ( $n$  строк)

Произведение – столбец

Каждый элемент произведения равен  $\sum l_{ij} \cdot x_i$

Установим вид матрицы  $\mathbf{L}$   
(матрица Лесли)

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0)$$

Из всех возрастных групп выделим те, которые производят потомство. Пусть их номера будут  $k, k+1, \dots, k+p$ .

Потомство, которое появилось за единицу времени от всех групп, поступает в группу 1.

$$x_1(t_1) = \sum_{i=k}^{k+p} a_i x_i(t_0) = a_k x_k(t_0) + a_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + a_{k+p} x_{k+p}(t_0)$$

$a_i$  Коэффициент рождаемости для  $i$ -го возраста

# Правила перехода из одной возрастной группы в следующую

Предположим, что

- за единичный промежуток времени особи  $i$ -й группы переходят в группу  $i+1$ ,
- от групп  $k, k+1, \dots, k+p$  появляется потомство,
- часть особей от каждой группы погибает.

## Вторая компонента

получается с учетом двух процессов.

Первый – переход особей, находившихся в момент в первой группе, во вторую.

Второй процесс - возможная гибель части из этих особей. Поэтому вторая компонента  $x_2(t_1)$  равна не всей численности  $x_1(t_0)$ , а только некоторой ее части

$$x_2(t_1) = \beta_1 x_1(t_0) \quad 0 < \beta_1 < 1$$

Остальные  
компоненты

$$x_3(t_1) = \beta_2 x_2(t_0),$$

$$x_4(t_1) = \beta_3 x_3(t_0),$$

$$x_5(t_1) = \beta_4 x_4(t_0),$$

.....,

$$x_{n-1}(t_1) = \beta_{n-2} x_{n-2}(t_0)$$

# Последняя возрастная группа

Предположим, что все особи, находившиеся в момент  $t_0$  в последней возрастной группе к моменту  $t_1$  погибнут.

Поэтому последняя компонента вектора  $\mathbf{X}(t_1)$  составляется лишь из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы.

$$x_n(t) = \beta_{n-1} x_{n-1}(t), \quad 0 < \beta_n < 1$$

Вектор численностей возрастных групп в момент времени  $t_1$  представим в виде

$$\mathbf{X}(t_1) = \begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ \vdots \\ x_n(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=1}^{k+p} a_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \vdots \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{pmatrix}$$



Вектор, характеризующий структуру популяции на  $k$ -м шаге

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0);$$

$$\mathbf{X}(t_2) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{L}\mathbf{X}(t_0) = \mathbf{L}^2\mathbf{X}(t_0);$$

$$\mathbf{X}(t_k) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_{k-1}) = \mathbf{L}^k\mathbf{X}(t_0);$$

# Пример. Популяция из 3-х возрастных групп

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0)$$

$$\begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ x_3(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

# Динамика возрастной структуры $\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{LX}(t_0)$

1 год

$$\begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

3 год

$$\begin{pmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

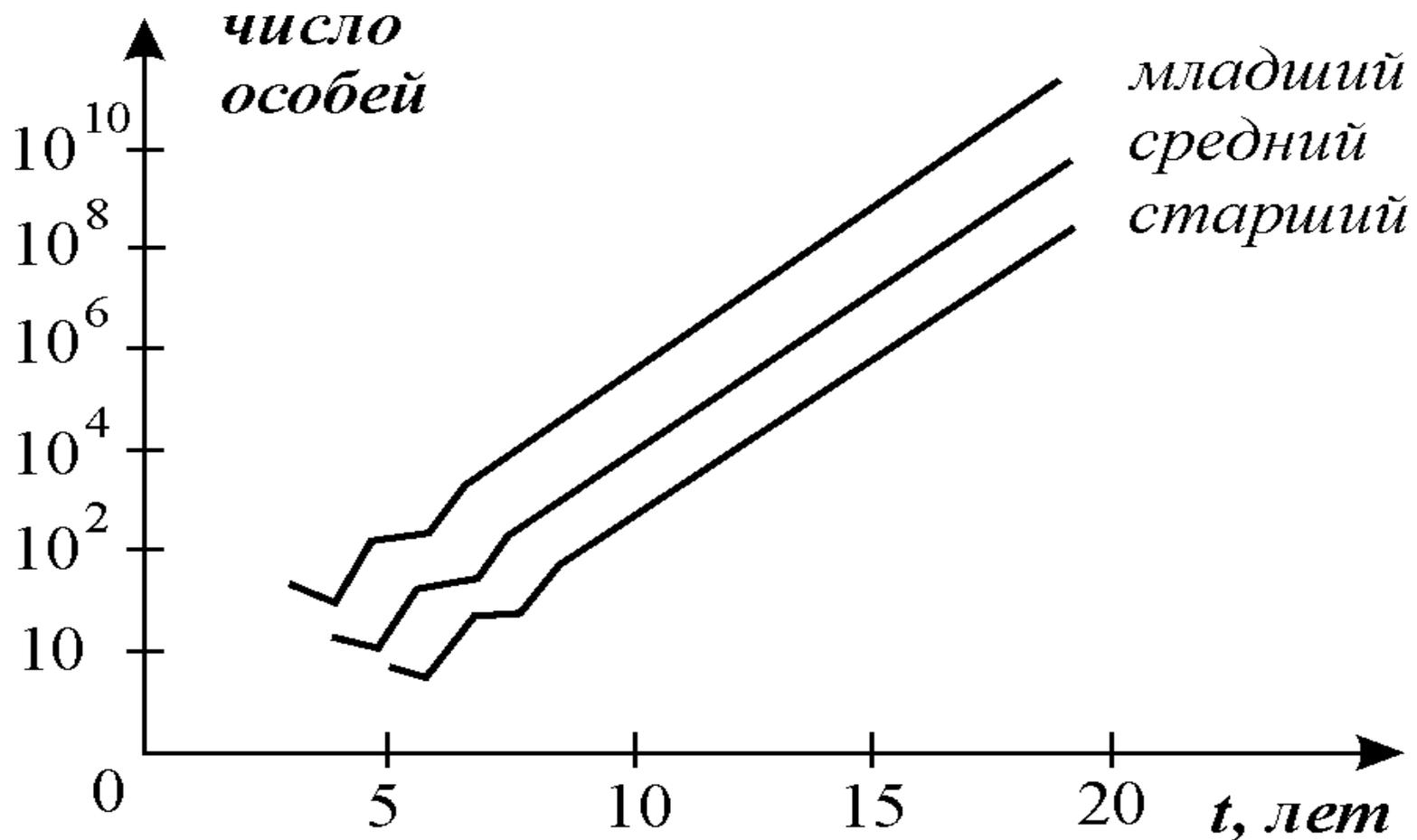
2 год

$$\begin{pmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

4 год

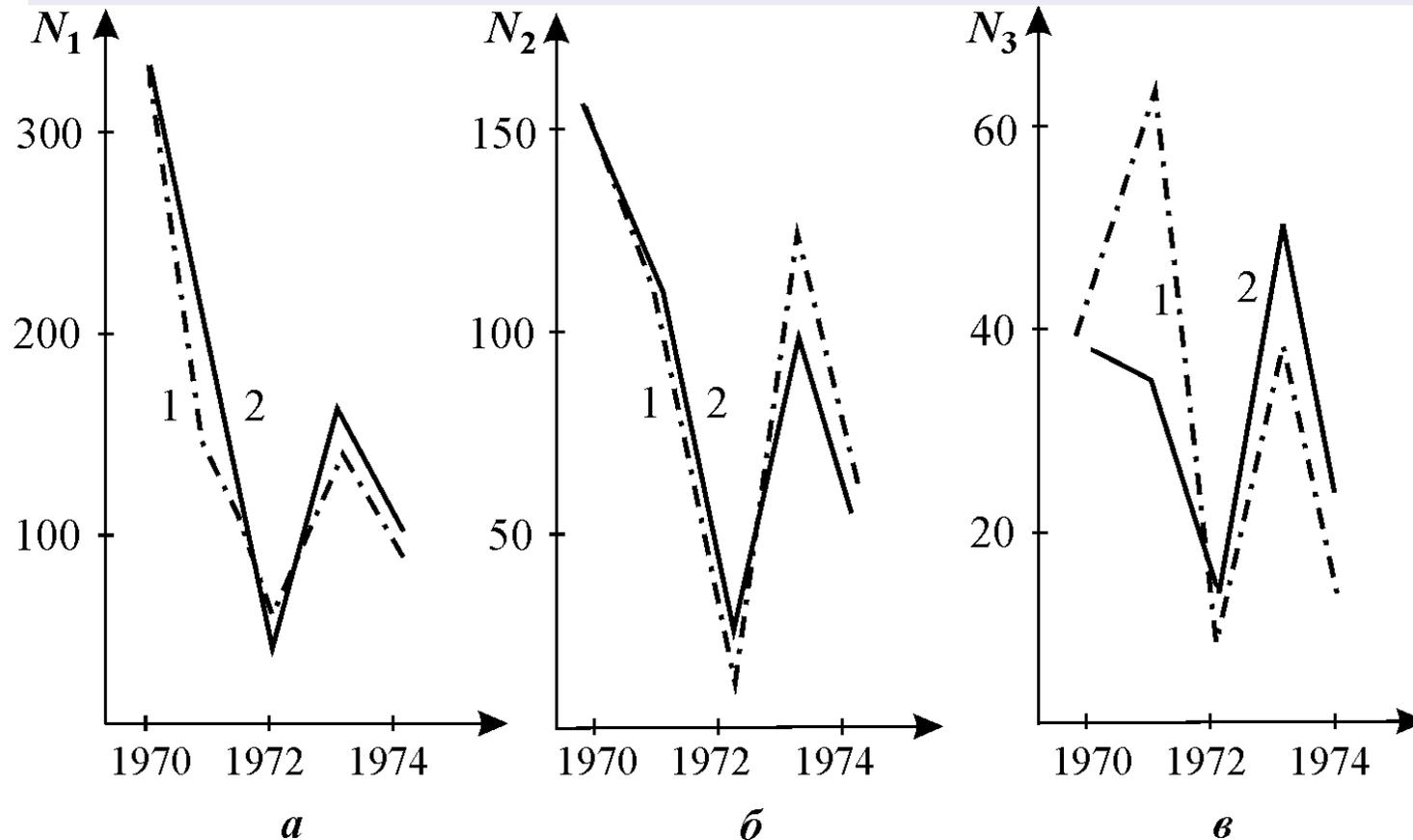
$$\begin{pmatrix} 24 \\ 12 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{pmatrix}.$$

Численность самок старшего, среднего и младшего  
возраста в зависимости от времени для первых 20  
временных интервалов (Джефферс, 1981)



# Динамика численности ценопопуляции овсеца *Htlicotrichon* S.

Для различных возрастных групп; а - проростки, прегенеративные и генеративные особи, б - субсенильные особи, в - сенильные особи. 1 - эмпирические данные, 2 - прогноз по модели Лесли. (Розенберг, 1984).

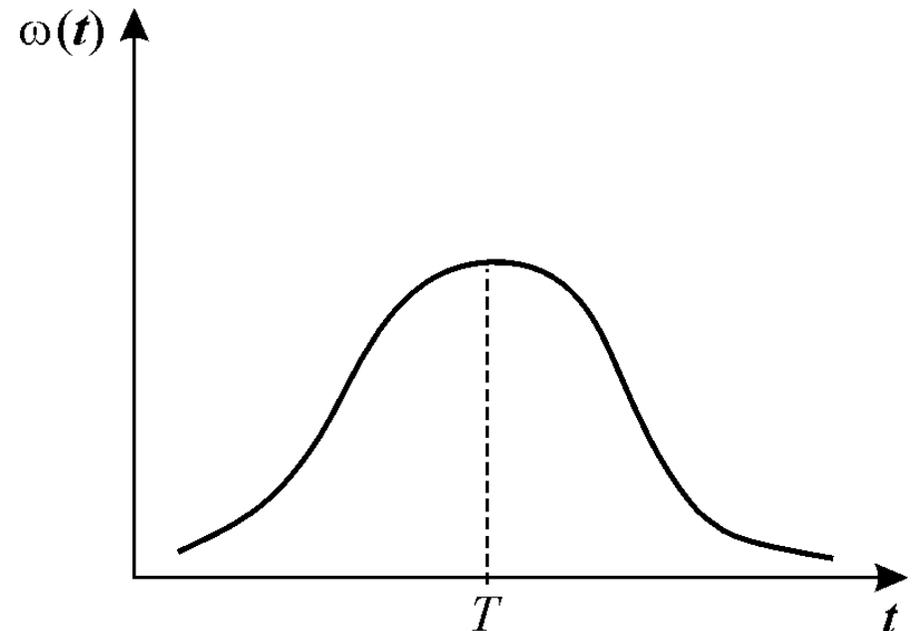


# Логистическое уравнение с запаздыванием

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[ 1 - \frac{N(t-T)}{K} \right].$$

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[ 1 - K^{-1} \int_0^{s_0} \omega(t-s)N(s)ds \right]$$

Весовая функция распределения времени запаздывания

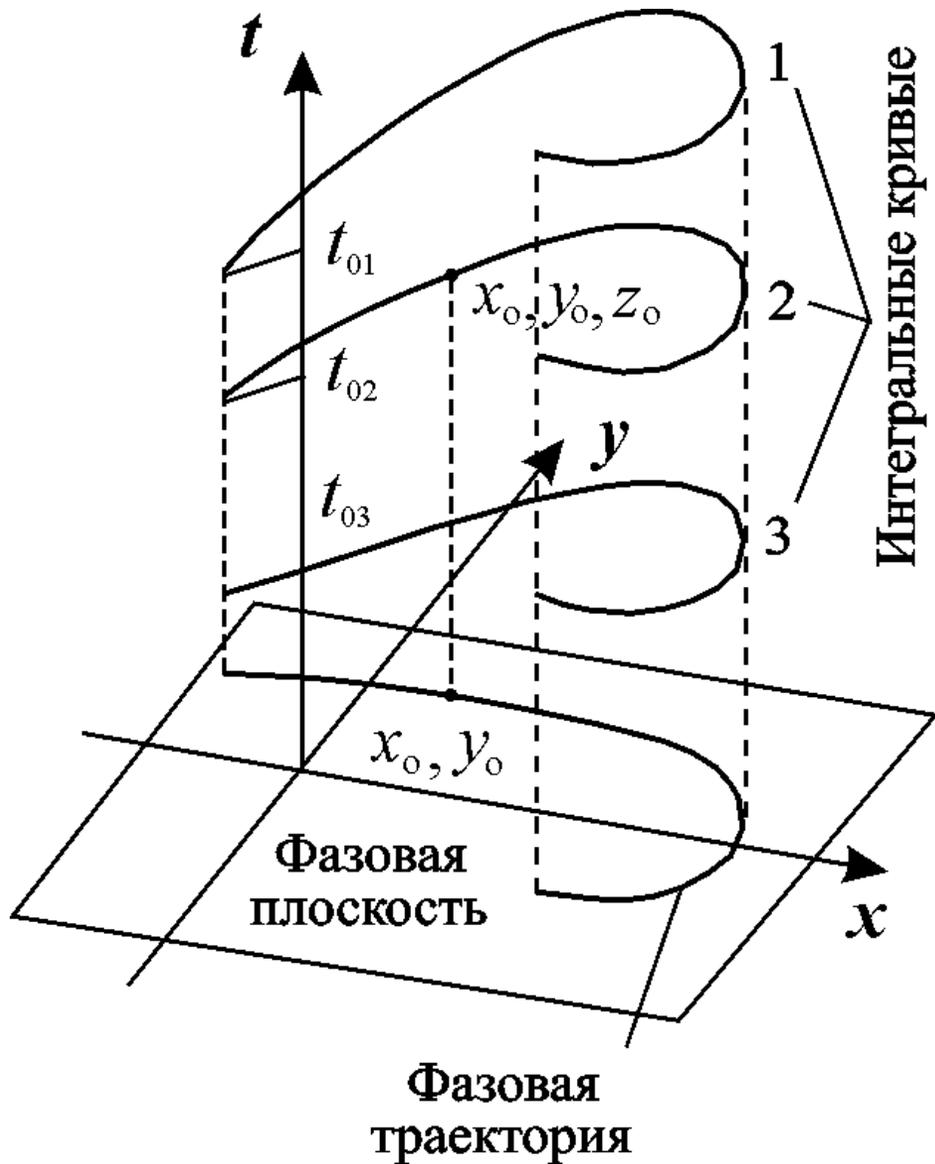


# Вопросы

- **Какое отношение имеют модели популяций к Вашей области исследований**
- Можно ли говорить о «возрастной структуре» клеточных популяций?  
В каком смысле?

Фазовая плоскость  
Качественное исследование

Анализ устойчивости  
стационарного состояния  
системы двух автономных  
дифференциальных  
уравнений



Траектории  
системы в  
пространстве  
 $(x, y, t)$



**Жюль Анри Пуанкаре́**  
(Jules Henri Poincaré)  
[1854-1912](#))

# Типы устойчивости стационарного состояния



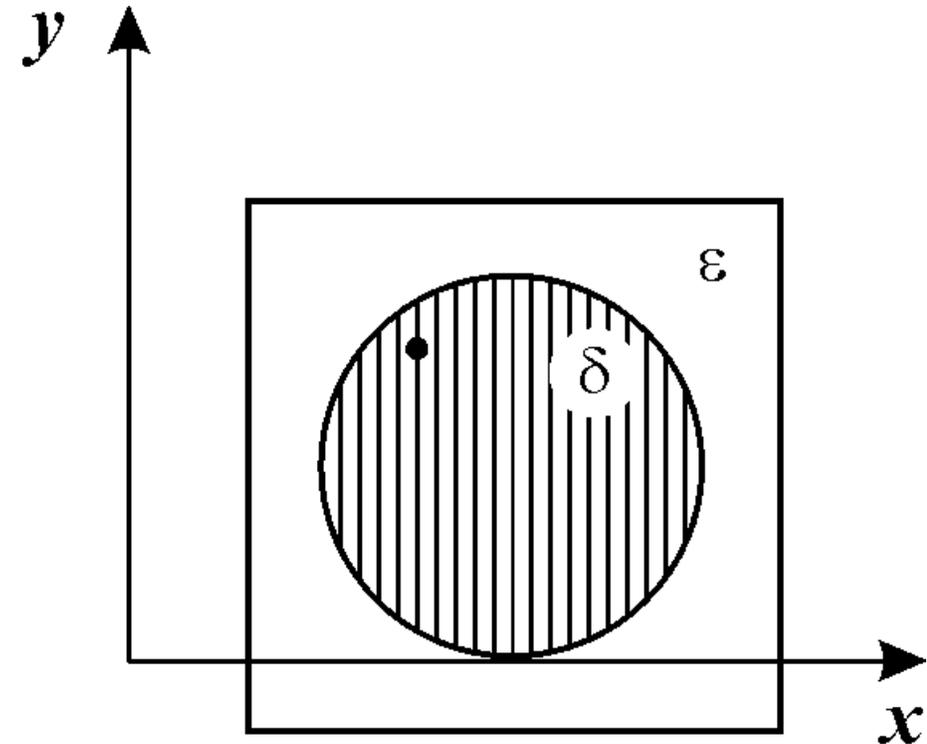
$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y).\end{aligned}$$

**Ляпунов Александр Михайлович** (1857 –1918) – русский математик, создал теорию устойчивости состояний равновесия и движения механических систем с конечным числом параметров.

Работал также в области дифференциальных уравнений, гидродинамики, теории вероятностей.

# Определение устойчивости

- *Состояние равновесия устойчиво, если для любой заданной области отклонений от состояния равновесия ( $\varepsilon$ ) можно указать область  $\delta(\varepsilon)$ , окружающую состояние равновесия и обладающую тем свойством, что ни одна траектория, которая начинается внутри области  $\delta$ , никогда не достигнет границы  $\varepsilon$ .*



Устойчивость  
стационарного состояния

$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy$$

Решение ищем в виде:  $x = Ae^{\lambda t}, \quad y = Be^{\lambda t}$

$$\lambda A = aA + bB,$$

$$\lambda B = cA + dB.$$

Условие  
нетривиального  
решения

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$\lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc) = 0$$

Характеристическое уравнение

$$\lambda_{1,2} = \frac{a + d}{2} \pm \sqrt{\frac{(a + d)^2 - 4(ad - bc)}{4}}$$

$$\frac{dx}{dt} = ax + by,$$
$$\frac{dy}{dt} = cx + dy$$

$$x = Ae^{\lambda t},$$

$$y = Be^{\lambda t}$$

Устойчивость определяется действительной частью собственного числа  $\lambda$

$$\lambda_{1,2} = \frac{a+d}{2} \pm \sqrt{\frac{(a+d)^2 - 4(ad-bc)}{4}}$$

Если числа  $\lambda_1 \lambda_2$  – действительны и отрицательны – устойчивый узел;

Если числа  $\lambda_1 \lambda_2$  – действительны и положительны – неустойчивый узел

Если  $\lambda_1 \lambda_2$  – действительны и разных знаков – седло

Если  $\lambda_1 \lambda_2$  – комплексно сопряженные, решение ищется в виде  $x = e^{\lambda t} = e^{\operatorname{Re} \lambda t} \cdot e^{i \operatorname{Im} \lambda t}$

Мнимая часть не сказывается на устойчивости

Если  $\lambda_1, \lambda_2$  – комплексно сопряженные и  $\operatorname{Re} \lambda_1, \lambda_2 < 0$  – устойчивый фокус

Если  $\lambda_1, \lambda_2$  – комплексно сопряженные и  $\operatorname{Re} \lambda_1, \lambda_2 > 0$  – неустойчивый фокус

Если  $\lambda_1, \lambda_2$  – чисто мнимые и  $\operatorname{Re} \lambda_1 \lambda_2 = 0$  – центр

Формула Эйлера  $e^{ix} = \cos x + i \sin x$

$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy$$

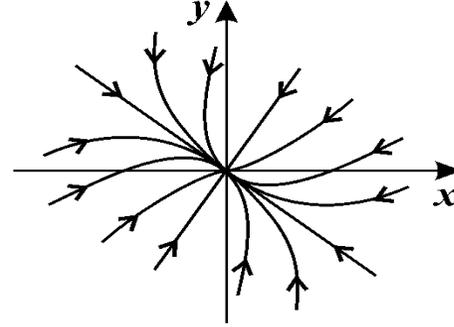
Поведение фазовых траекторий системы двух линейных ОДУ в окрестности стационарного состояния при разных значениях характеристических чисел

$$\lambda_{1,2}$$

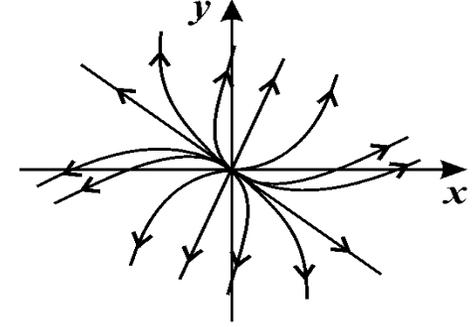
$$\lambda_{1,2} = \frac{a+d}{2} \pm \sqrt{\frac{(a+d)^2 - 4(ad-bc)}{4}}$$

$$e^{ix} = \cos x + i \sin x$$

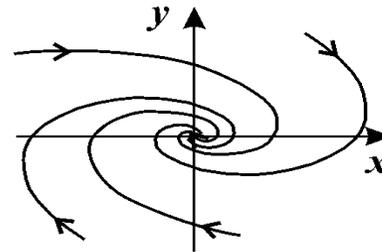
Формула Эйлера



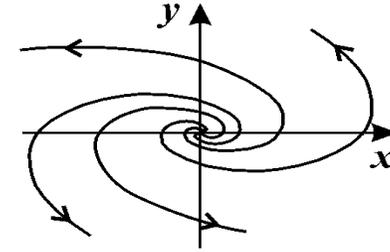
Устойчивый узел.  
( $\lambda_1, \lambda_2$  действительны и отрицательны)



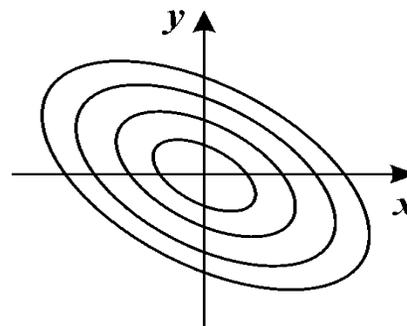
Неустойчивый узел.  
( $\lambda_1, \lambda_2$  действительны и положительные)



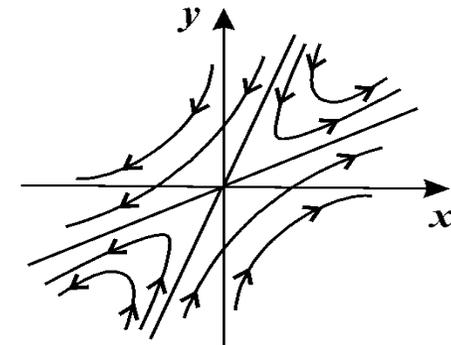
Устойчивый фокус  
( $\lambda_1, \lambda_2$  - комплексны,  $\text{Re } \lambda_{1,2} < 0$ )



Неустойчивый фокус  
( $\lambda_1, \lambda_2$  - комплексны,  $\text{Re } \lambda_{1,2} > 0$ )



Центр.  
( $\lambda_1, \lambda_2$  - чисто мнимые)



Седло.  
( $\lambda_1, \lambda_2$  - действительны и разных знаков)

# Бифуркационная диаграмма

Фазово-параметрическая

$$\frac{dx}{dt} = ax + by,$$

$$\frac{dy}{dt} = cx + dy$$

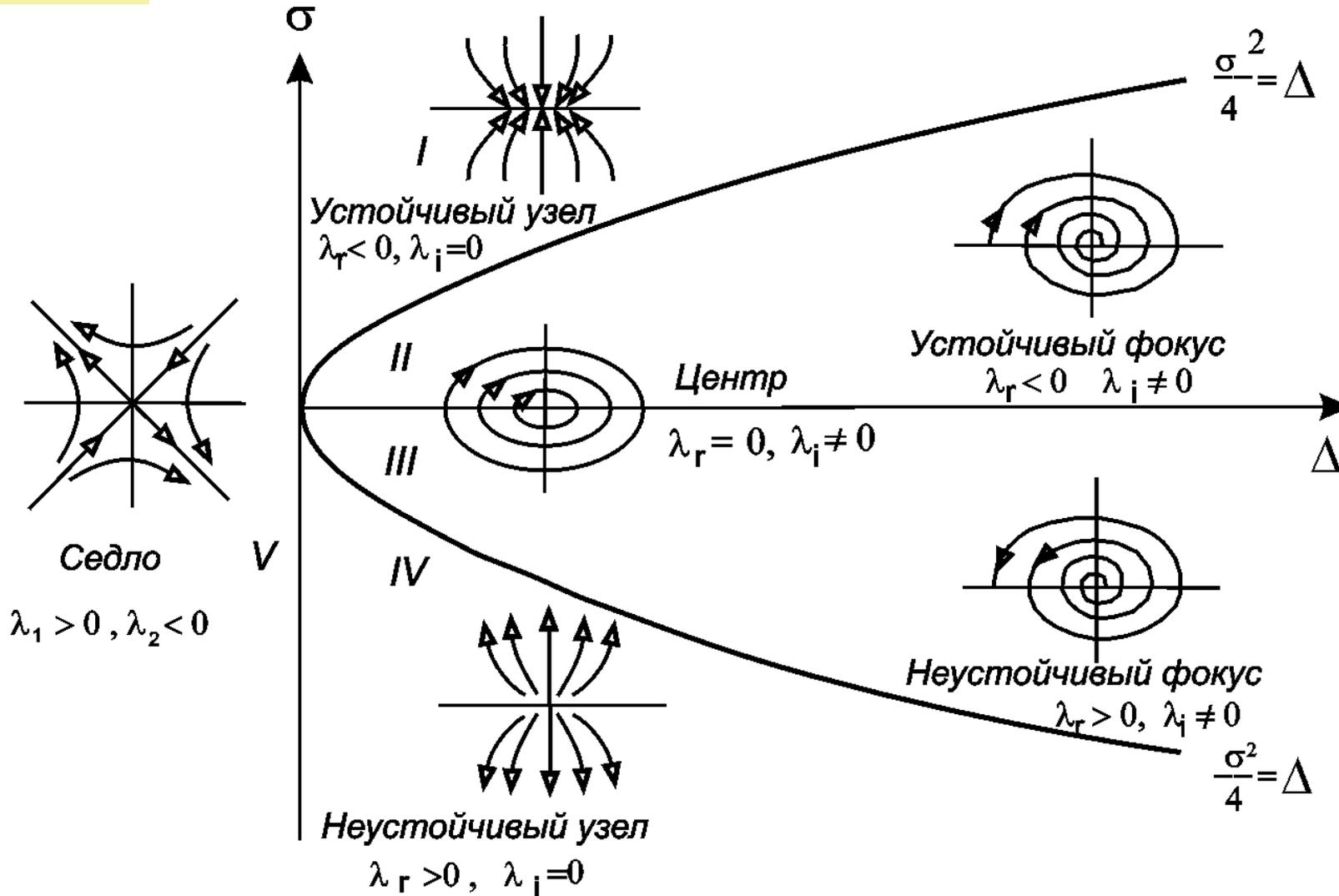
$$x = Ae^{\lambda t},$$

$$y = Be^{\lambda t}$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{a+d}{2} \pm \sqrt{\frac{(a+d)^2 - 4(ad-bc)}{4}}$$

$$\sigma = -(a+d); \Delta = \begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix}$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\sigma \pm \sqrt{\sigma^2 - 4\Delta}}{2}$$



# Линеаризация системы общего вида

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y).\end{aligned}$$

$$x = \bar{x} + \xi,$$

$$y = \bar{y} + \eta.$$

$$\frac{d\bar{x}}{dt} + \frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta),$$

$$\frac{d\bar{y}}{dt} + \frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta).$$

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{d\bar{y}}{dt} = 0$$

# Разложение правой части в ряд Тейлора. Линеаризация системы

$$\frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x}, \bar{y}) + a\xi + b\eta + (p_{11}\xi^2 + 2p_{12}\xi\eta + p_{22}\eta^2 + \dots) + \dots,$$

$$\frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x}, \bar{y}) + c\xi + d\eta + (q_{11}\xi^2 + 2q_{12}\xi\eta + q_{22}\eta^2 + \dots) + \dots, \quad P(\bar{x}, \bar{y})=0,$$
$$Q(\bar{x}, \bar{y})=0,$$

Линеаризованная система

$$\frac{d\xi}{dt} = a\xi + b\eta,$$

$$\frac{d\eta}{dt} = c\xi + d\eta.$$

$$a = P'_x(\bar{x}, \bar{y}), \quad b = P'_y(\bar{x}, \bar{y}),$$

$$c = Q'_x(\bar{x}, \bar{y}), \quad d = Q'_y(\bar{x}, \bar{y}).$$

$$\frac{dx}{dt} = P(x, y),$$
$$\frac{dy}{dt} = Q(x, y).$$

$$a = P'_x(\bar{x}, \bar{y}), \quad b = P'_y(\bar{x}, \bar{y}),$$
$$c = Q'_x(\bar{x}, \bar{y}), \quad d = Q'_y(\bar{x}, \bar{y}).$$

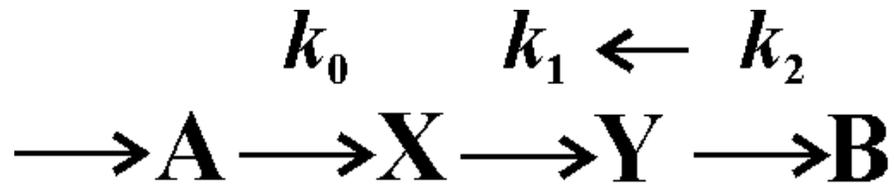
$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$\lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc) = 0$$

Если *оба* корня характеристического уравнения имеют **отрицательную действительную** часть и, следовательно, все решения уравнений первого приближения затухают, то *состояние равновесия устойчиво*;

- если *хотя бы один* корень имеет **положительную действительную** часть,
- то есть линеаризованная система имеет нарастающие решения, то *состояние равновесия неустойчиво*.
- Если *действительные части обоих* корней характеристического уравнения *равны нулю* или если *один корень равен нулю*, а *другой отрицателен*, то линеаризованные уравнения не дают ответа на вопрос об устойчивости состояния равновесия, и необходимо рассматривать члены более высокого порядка малости в разложении в ряд Тейлора правых частей уравнений

# Кинетические уравнения Лотки (A.J. Lotka. Elements of Physical Biology, 1925)



$$\frac{dx}{dt} = k_0 - k_1 xy,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_1 xy - k_2 y,$$

$$\frac{dB}{dt} = k_2 y.$$



**Лотка Альфред Джеймс** (англ. *Alfred James Lotka*), 1880 –1949 – американский математик, физик, статистик, демограф. Разработал модели простейших физико-химических реакций. Изучал процесс смены поколений, анализировал процесс демографического развития семьи, заложил основы экономической демографии

# Стационарное решение

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = 0, \quad \frac{d\bar{y}}{dt} = 0.$$

$$\frac{dx}{dt} = k_0 - k_1 xy,$$

$$k_0 - k_1 \bar{x} \bar{y} = 0,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_1 xy - k_2 y.$$

$$k_1 \bar{x} \bar{y} - k_2 \bar{y} = 0.$$

$$\bar{x} = \frac{k_2}{k_1}, \quad \bar{y} = \frac{k_0}{k_2}$$

# Характеристическое уравнение для уравнения Лотки

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_0 - k_1xy, \\ \frac{dy}{dt} &= k_1xy - k_2y.\end{aligned}$$

$$\bar{x} = \frac{k_2}{k_1}, \quad \bar{y} = \frac{k_0}{k_2}$$

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$\begin{aligned}a &= P'_x(\bar{x}, \bar{y}), \quad b = P'_y(\bar{x}, \bar{y}), \\ c &= Q'_x(\bar{x}, \bar{y}), \quad d = Q'_y(\bar{x}, \bar{y}).\end{aligned}$$

$$\begin{vmatrix} -\frac{k_1k_0}{k_2} - \lambda & -k_2 \\ \frac{k_1k_0}{k_2} & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2} \left[ \frac{k_1k_0}{k_2} \pm \sqrt{\left( \frac{k_1k_0}{k_2} \right)^2 - 4k_0k_1} \right]$$

# Фазовый портрет системы Лотки

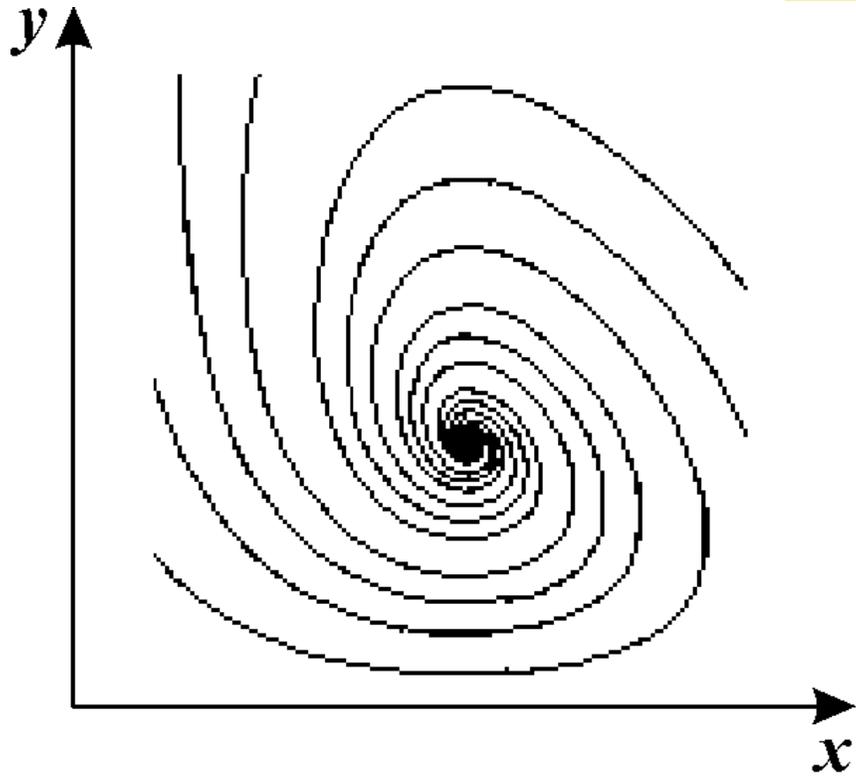
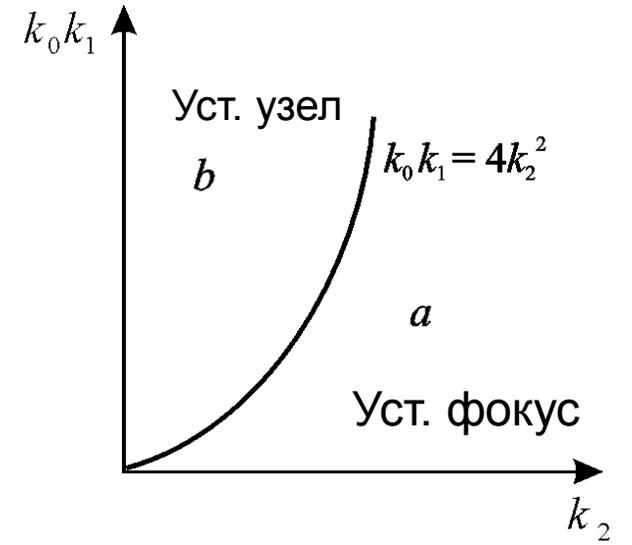
$$\frac{dx}{dt} = k_0 - k_1xy,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_1xy - k_2y.$$

*a* – устойчивый фокус,

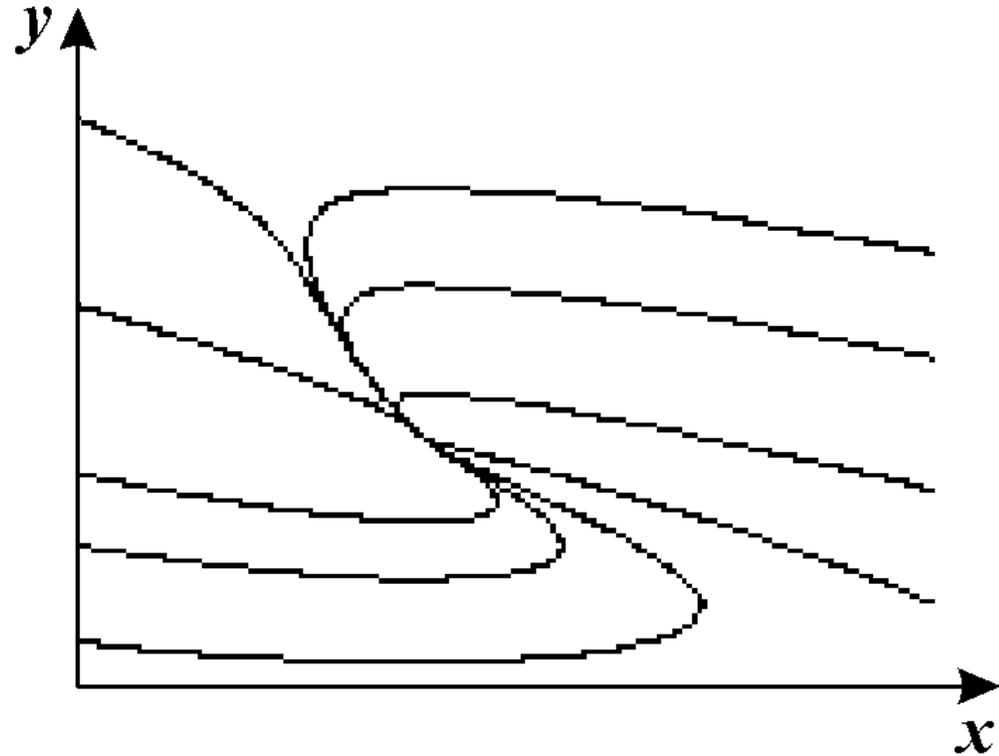
*б* – устойчивый узел.

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2} \left[ \frac{k_1k_0}{k_2} \pm \sqrt{\left( \frac{k_1k_0}{k_2} \right)^2 - 4k_0k_1} \right]$$



*a*

$$k_0 = 2, \quad k_1 = 2, \quad k_2 = 2.$$



*б*

$$k_0 = 2, \quad k_1 = 10, \quad k_2 = 4.$$

# Модель Вольтерра

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta y),$$

$$\frac{dy}{dt} = -y(\gamma - \delta x).$$

X – численность жертв

Y – численность

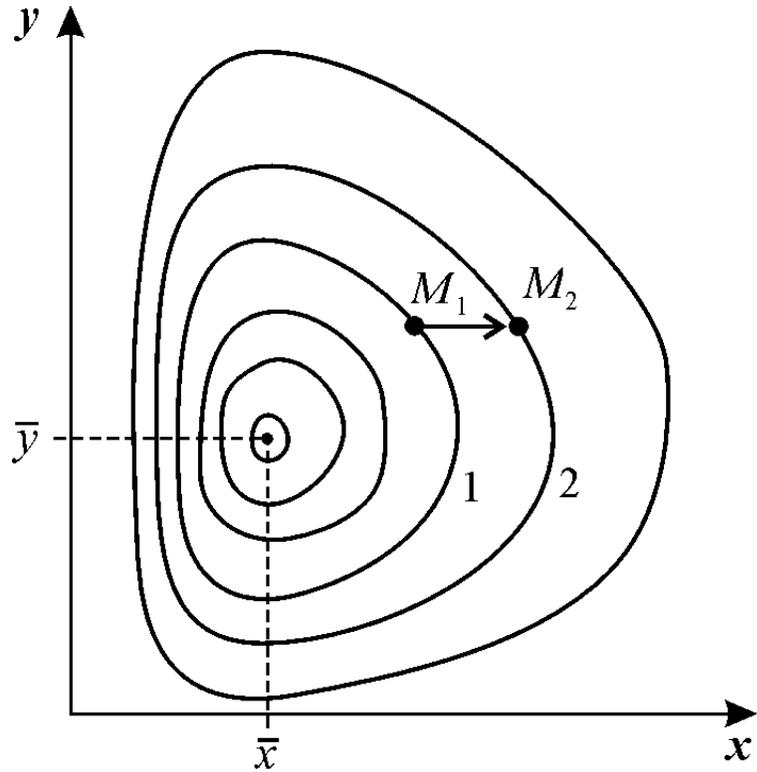
ХИЩНИКОВ

Vito  
Volterra



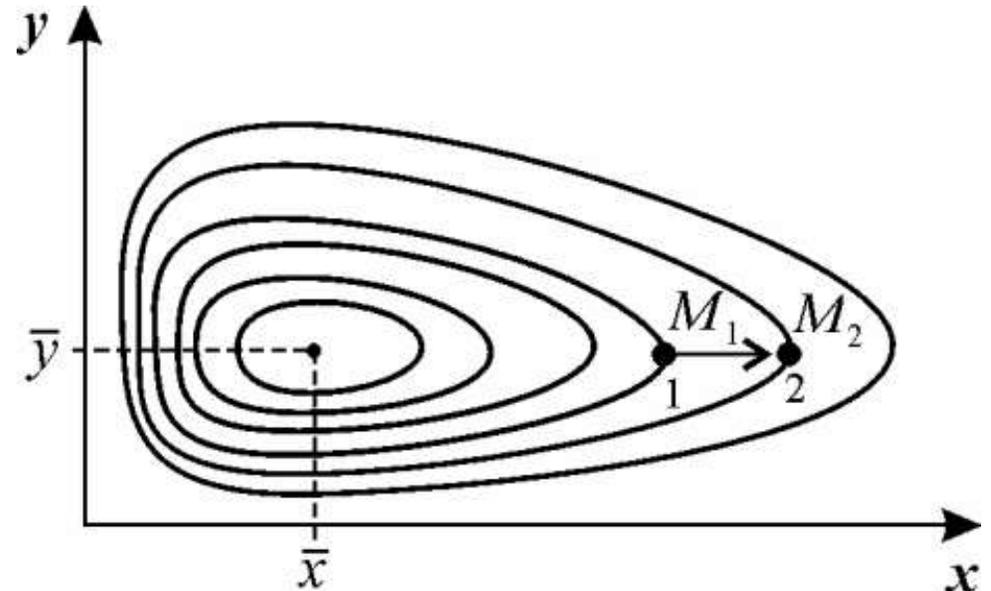
**Вольтерра Вито** (1860 —1940) — выдающийся итальянский математик и физик. Работал в области дифференциальных уравнений с частными производными, теории упругости, интегральных и интегро-дифференциальных уравнений, функционального анализа. Основатель математической теории популяций.

# Фазовый портрет модели Вольтерра



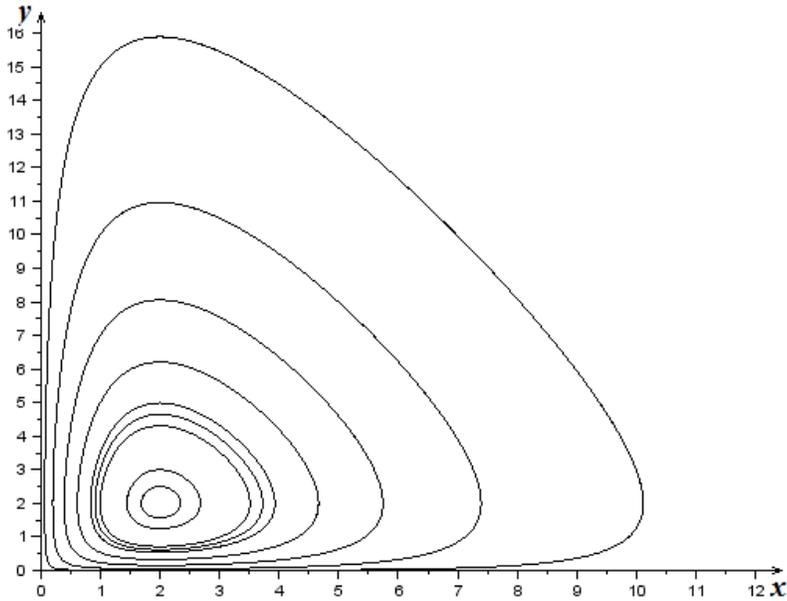
*a*

$$\varepsilon x = 4, \gamma xy = 0,3, \varepsilon y = \gamma yx = 0,4$$



*b*

$$\varepsilon x = 2, \gamma xy = 0,3, \varepsilon y = \gamma yx = 0,4$$



Volterra predator–prey model  
describing continuous oscillations of  
the population numbers.

(a) phase pattern;

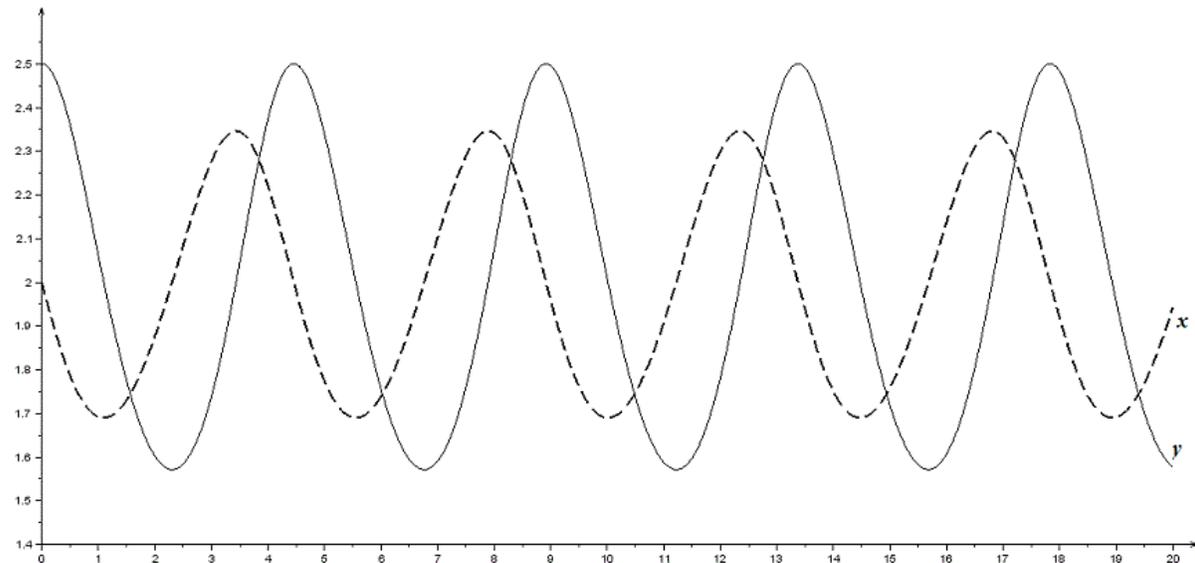
(b) dependence of the numbers  
of predators and preys on time.

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy$$

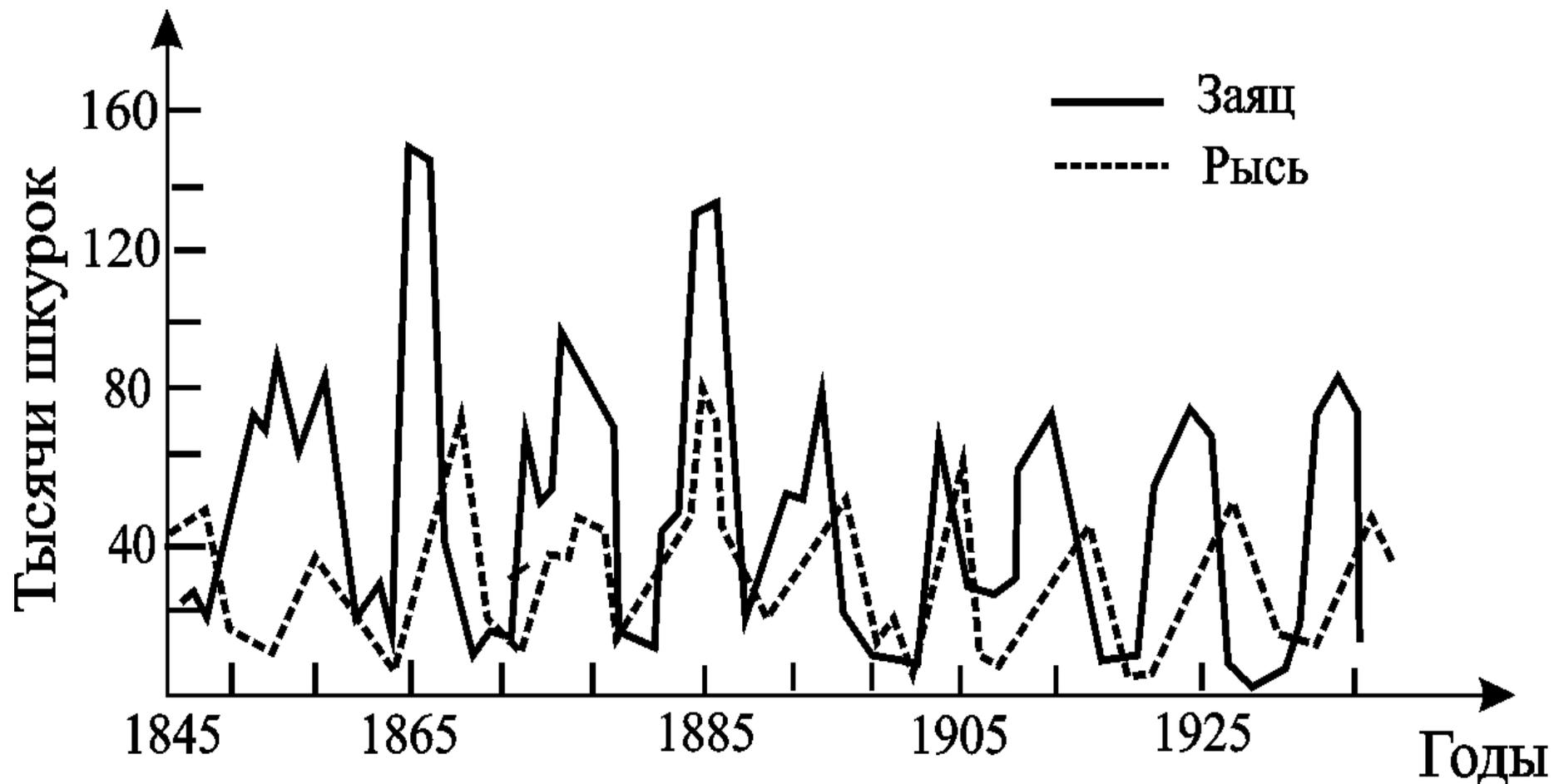
$$\frac{dy}{dt} = cxy - dy$$

$$a = 1; b = 0.5;$$

$$c = 1; d = 2$$



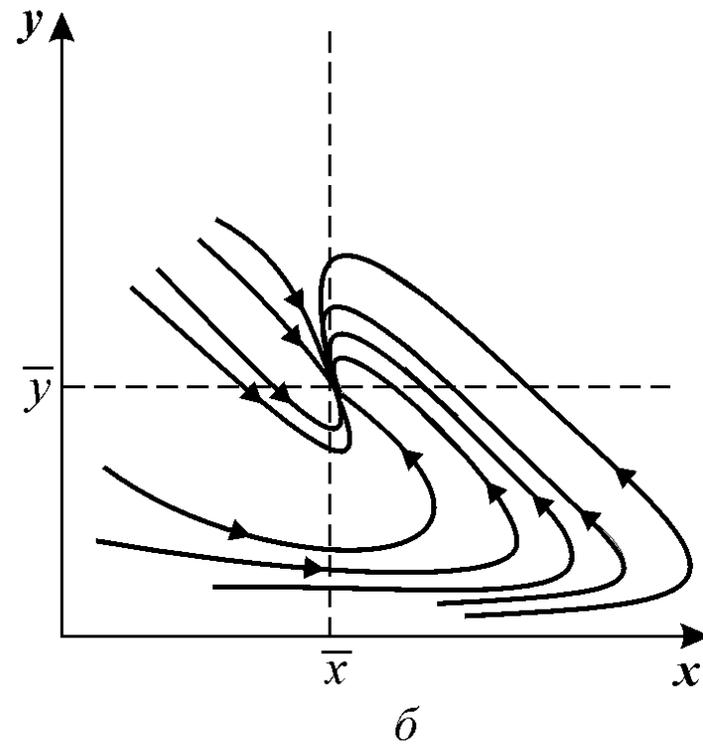
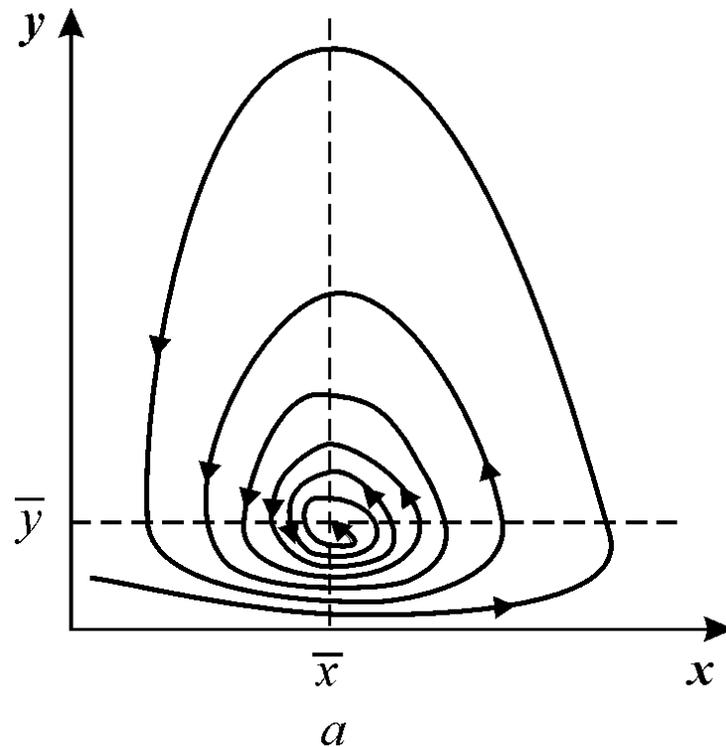
# Кривые численности зайца и рыси в Канаде (по К. Вилли, В. Детье, 1974)



# Уравнения Вольтерра с учетом самоограничения численности

$$\frac{dx}{dt} = x(\varepsilon_x - \gamma_{xy}y - \delta_x x),$$
$$\frac{dy}{dt} = y(\varepsilon_y + \gamma_{yx}x - \delta_y y).$$

$$\varepsilon_x = 2,$$
$$\gamma_{xy} = 18,$$
$$\delta_x = 1,$$
$$\varepsilon_y = 3,$$
$$\gamma_{yx} = 5,$$
$$\delta_y = 1$$



$$\varepsilon_x = 2,$$
$$\gamma_{xy} = 1,$$
$$\delta_x = 1,$$
$$\varepsilon_y = 3,$$
$$\gamma_{yx} = 1,$$
$$\delta_y = 1$$