

**А. Ю. АЛЕКСАНДРОВ,
А. В. ПЛАТОНОВ,
В. Н. СТАРКОВ,
Н. А. СТЕПЕНКО**

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Издание второе, исправленное и дополненное

РЕКОМЕНДОВАНО

*УМО вузов РФ по образованию в области прикладных математики
и физики в качестве учебного пособия для студентов вузов, обучающихся
по направлению «Прикладные математика и физика»,
а также по другим математическим и естественнонаучным
направлениям и специальностям и смежным направлениям
и специальностям в области техники и технологий*



**САНКТ-ПЕТЕРБУРГ · МОСКВА · КРАСНОДАР
2016**

ББК 22.16я73

А 46

Александров А. Ю., Платонов А. В., Старков В. Н.,
Степенко Н. А.

А 46 Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ: Учебное пособие. — 2-е изд., испр. и доп. — СПб.: Издательство «Лань», 2016. — 272 с. — (Учебники для вузов. Специальная литература).

ISBN 978-5-8114-2022-3

В настоящем пособии излагаются основные принципы построения математических моделей динамики популяций и методы анализа устойчивости стационарных режимов в этих моделях. Изучаются классические непрерывные модели, описываемые системами обыкновенных дифференциальных уравнений. Рассматриваются возможные способы развития и обобщения классических подходов, основанные на применении разностных, дифференциально-разностных, интегральных, стохастических и других типов уравнений. Значительное внимание удалено задачам исследования динамики популяций с учетом их пространственного распределения.

Пособие разработано в рамках курсов «Современные проблемы естествознания», «Математические модели процессов управления», «Устойчивость нелинейных систем» и предназначено для студентов вузов, обучающихся по направлениям «Прикладные математика и физика», «Прикладная математика и информатика», а также другим математическим и естественнонаучным направлениям и специальностям в области техники и технологий. Оно может быть полезно научным работникам, специализирующимся в области математического моделирования, теории управления и теории устойчивости.

ББК 22.16я73

Рецензенты:

Н. В. СМИРНОВ — доктор физико-математических наук, профессор кафедры моделирования экономических систем Санкт-Петербургского государственного университета;

В. Ф. ЗАЙЦЕВ — доктор физико-математических наук, профессор кафедры математического анализа РГПУ им. А. И. Герцена.

Обложка
Е. А. ВЛАСОВА

© Издательство «Лань», 2016
© Коллектив авторов, 2016
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2016

Введение

Математическое моделирование играет все большую роль в различных разделах естествознания. Любое физическое вмешательство в природную систему нарушает чистоту эксперимента. Поэтому при исследовании биологических систем и сообществ роль математических моделей трудно переоценить.

В настоящем пособии излагаются основные принципы построения математических моделей динамики популяций и методы анализа устойчивости стационарных режимов этих моделей. Под популяцией понимается совокупность особей одного вида, длительно занимающих определенное пространство и воспроизводящих себя в течение большого числа поколений [27]. В современной биологии популяция рассматривается как элементарная единица процесса эволюции, способная реагировать на изменения среды перестройкой своего генофонда. Биологические сообщества, как правило, состоят из нескольких популяций различных видов, живущих в общей среде. Индивидуумы этих сообществ взаимодействуют друг с другом, оспаривая одну и ту же пищу и пространство, поедая друг друга и т.п. Количественный характер их взаимодействия проявляется как изменение численности особей, составляющих разные популяции.

Одной из центральных проблем теории биологических сообществ является проблема устойчивости биосистем. В целом, под устойчивостью в различных задачах понимается способность биосистемы противостоять возмущающим факторам внешней среды и сохранять в неизменном виде свои основные качественные характеристики достаточно долгое время. В данном пособии при исследовании математических моделей термин "устойчивость" используется в смысле А.М. Ляпунова [16].

Однако одного лишь знания ответа на вопрос, является ли биосистема устойчивой, недостаточно. Важно оценить границы

области устойчивости, ибо это позволяет определить величину допустимых возмущений биосистемы, не приводящих к нарушению ее жизнедеятельности и даже гибели.

Разработка математических моделей популяционной динамики особенно актуальна в связи с постоянным возрастанием потребности общества в биологических ресурсах, которую можно удовлетворить только за счет рациональной (оптимальной) эксплуатации имеющихся сообществ живых организмов как естественных, так и искусственных (разводимых человеком).

За последнее столетие динамическая теория популяций сформировалась в самостоятельное научное направление со своими методами исследования. Возникновение такого направления оправдано тем, что рассматриваемые в нем проблемы обладают рядом существенных общих свойств. Для всех популяций характерны такие процессы, как рождение и гибель особей, хищничество, паразитизм, миграция, конкуренция и т.д. Эти процессы связаны общими математическими особенностями: нелинейными зависимостями, пороговыми величинами, эффектами запаздывания, большим количеством переменных и т.п. Ясно, что вся теория не может опираться только на одну какую-либо модель, сколь бы сложной она ни была. Речь должна идти о построении совокупности моделей, каждая из которых описывает одну или несколько сторон рассматриваемого явления. При построении моделей применяют как аналитические подходы, позволяющие получить качественную картину в целом, так и имитационные, опирающиеся на использование экспериментальных данных для привязки общей модели к конкретным условиям. Отметим, что аналитические модели служат теоретической основой имитационного моделирования.

Авторы пособия ставили перед собой цель дать представление о различных подходах к построению моделей динамики популяций, показать возможности развития таких моделей.

Разнообразие возможных подходов ведет к привлечению различного математического аппарата. В первой главе пособия рассматриваются так называемые непрерывные модели, для описания которых используются обыкновенные дифференциальные уравнения. Это, пожалуй, самый простой и удобный подход, позволяющий во многих случаях достаточно быстро получить качественную картину исследуемого процесса. В то же время применение данного подхода имеет свои ограничения. Поэтому для решения более тонких вопросов часто приходится прибегать и к аппарату разностных, дифференциально-разностных, интегральных, гибридных, стохастических уравнений. Модели такого рода исследуются во второй главе пособия. Третья глава посвящена пространственно-временному анализу некоторых экологических и популяционных процессов. Большое внимание уделено задачам исследования динамики популяций с учетом их пространственного распределения. При этом в качестве математического аппарата используются уравнения в частных производных. Кроме того, рассматриваются модели, описывающие взаимодействие популяций в водных системах и процессы загрязнения природных вод.

Интерес к рассматриваемым в пособии моделям велик и потому, что аналогичные уравнения и системы возникают при описании эволюции самых разнообразных взаимодействующих объектов в механике, химии, биокинетике, генетике, математической экономике, социологии, астрофизике, гидродинамике и т.д.

При написании пособия было использовано большое количество источников, однако за основу взят материал, содержащийся в работах [32, 43, 49, 95, 101, 105, 115].

ГЛАВА 1. НЕПРЕРЫВНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

В данной главе рассматриваются основные модели популяционной динамики, описываемые обыкновенными дифференциальными уравнениями. Предполагается, что исследуемые популяции равномерно распределены в пространстве и особи каждого вида однородны, т.е. разделением по возрастному, половому и т.п. признакам пренебрегаем. Такое абстрактное рассмотрение позволит нам установить основные принципы построения моделей популяции, которые в дальнейшем будут использованы при описании более сложных объектов.

За основную характеристику популяции примем ее численность $N(t)$, выраженную как функция времени. Данная функция по своему биологическому смыслу является дискретной. Однако если популяция велика, то можно приближенно считать, что ее численность меняется непрерывно со временем. Такой подход позволяет вместо разностных уравнений рассматривать более удобные для исследования дифференциальные уравнения. Итак, в настоящей главе будем предполагать, что функция $N(t)$ непрерывно дифференцируема при $t \geq 0$.

§ 1. Динамика изолированной популяции

Рассмотрим поведение отдельно взятой популяции без учета ее связей с другими видами, будь то хищники, питающиеся особями данной популяции, или виды, конкурирующими с ней за одни и те же ресурсы. Определим приспособленность популяции как удельную скорость роста ее численности

$$\varepsilon = \frac{1}{N} \dot{N}. \quad (1.1)$$

Здесь $\dot{N} = dN/dt$.

Одна из первых моделей динамики численности популяции принадлежит Т. Мальтусу (1766–1834) [148]. В ней предполагается, что величина (1.1) постоянна ($\varepsilon = a = \text{Const} > 0$) и равна разности между удельной рождаемостью β и удельной смертностью μ в популяции ($a = \beta - \mu$). В этом случае для $N(t)$ имеем линейное однородное уравнение

$$\dot{N} = aN, \quad (1.2)$$

решая которое, получим экспоненциальный рост численности популяции

$$N(t) = N_0 e^{at},$$

где $N_0 = N(0)$ — начальное значение численности. Такой рост популяции имеет место в условиях неограниченных ресурсов, что в природе встречается крайне редко. Примером может служить размножение видов, завезенных человеком в места, где имеется много пищи и отсутствуют конкурирующие виды и хищники (например, кролики в Австралии). Кроме того, уравнение (1.2) достаточно точно описывает динамику искусственно созданной и поддерживаемой в условиях избытка пищи и места популяции простейших организмов (грибков, бактерий и т.п.).

В более общем случае величина (1.1) может зависеть от времени t , от условий внешней среды θ , от численности самой популяции N и ряда других факторов. Таким образом, получаем

$$\dot{N} = \varepsilon(t, \theta, N, \dots)N.$$

Условия среды θ , в свою очередь, могут меняться со временем.

Рассмотрим, например, как может меняться функция приспособленности (1.1) в зависимости от роста численности популяции. Если все компоненты среды присутствуют в избытке, то изменение численности популяции не изменит функции приспособленности ($\varepsilon(t, \theta, cN, \dots) = \varepsilon(t, \theta, N, \dots)$ при всех $c > 0$) —

такой тип среды называется нейтральным, а популяция, соответственно, нейтральной. Если количество необходимых ресурсов в среде ограничено, то это будет сдерживающим фактором для роста популяции (т.е. $\varepsilon(t, \theta, cN, \dots) < \varepsilon(t, \theta, N, \dots)$ при $c > 1$) — такая среда называется лимитирующей. Наконец, экспериментально установлено, что возможна ситуация, когда увеличение численности повышает приспособленность популяции (имеет место "сотрудничество" особей) — такая среда ($\varepsilon(t, \theta, cN, \dots) > \varepsilon(t, \theta, N, \dots)$ при $c > 1$) называется стимулирующей. Эти три типа зависимостей являются базисными, т.е. для всякой функции $\varepsilon(t, \theta, N, \dots)$ можно выделить нейтральную, лимитирующую и стимулирующую составляющие [43]. Поскольку в большинстве случаев в природе ресурсы ограничены, то обычно приходится иметь дело с лимитирующей средой.

Для получения дальнейших результатов рассмотрим некоторые наиболее часто используемые виды функции $\varepsilon(t, \theta, N, \dots)$.

Первая модель для лимитирующей среды была предложена в 1825 году Б. Гомпертцем [135]

$$\dot{N} = a \left(1 - \frac{\ln N}{\ln L}\right) N, \quad a > 0, \quad L > 1.$$

Решение этого уравнения имеет вид

$$N(t) = L \left(\frac{N_0}{L}\right)^{\exp(-at/\ln L)}.$$

Получаем, что численность популяции будет при $t \rightarrow +\infty$ неограниченно приближаться к величине L снизу, если $0 < N_0 < L$, или сверху, если $N_0 > L$ (см. рис. 1.1). Таким образом, L — это предельная численность, которую достигает популяция в условиях ограниченных ресурсов (обычно величину L называют емкостью среды).

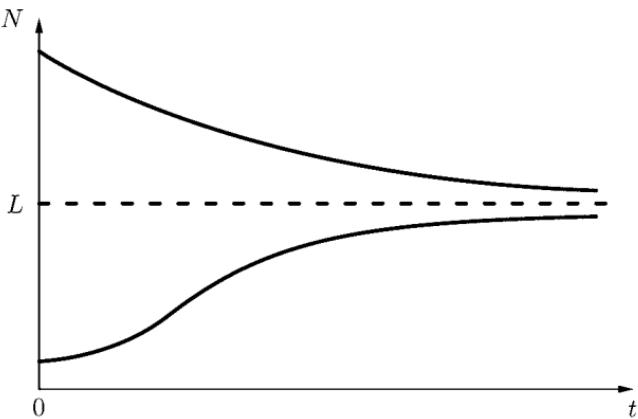


Рис. 1.1.

Данная модель описывает эффект "насыщения" (т.е. убывание функции приспособленности при возрастании численности), но эксперименты с животными показали, что "насыщение" наступает гораздо быстрее, чем это следует из модели Гомпертца.

Наконец, в 1838 году появилась, так называемая логистическая модель Ферхюльста (1804–1849) [156], которая достаточно хорошо описывает динамику многих природных популяций. В этой модели функция приспособленности предполагается линейно убывающей по N :

$$\dot{N} = a \left(1 - \frac{N}{L}\right) N, \quad a > 0, \quad L > 0. \quad (1.3)$$

Найдем решение уравнения (1.3). Получим

$$N(t) = \frac{LN_0}{N_0 + (L - N_0)e^{-at}}.$$

Как и в случае уравнения Гомпертца, решение $N(t)$ уравнения (1.3) возрастает, если $0 < N_0 < L$, и убывает, если $N_0 > L$, причем, $\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = L$. Таким образом, характер поведения решения уравнения (1.3) также может быть отражен посредством рисунка 1.1.

Широкое использование "логистического" уравнения связано с тем, что оно хорошо отражает начальный экспоненциальный рост популяции (при $0 < N_0 < L$) и асимптотическое приближение численности к некоторому конечному предельному значению.

Предположим теперь, что величина a в уравнении (1.3) меняется в зависимости от времени: $a = a(t)$ (случай нестационарной среды). Будем считать, что функция $a(t)$ непрерывна на промежутке $[0, +\infty)$. Решение в этом случае имеет вид

$$N(t) = \exp \left(\int_0^t a(\tau) d\tau \right) \left[\frac{1}{N_0} + \int_0^t \frac{1}{L} a(\tau) \exp \left(\int_0^\tau a(s) ds \right) d\tau \right]^{-1}.$$

В силу предположения о лимитированности среды $a(t) \geq 0$ при $t \geq 0$, поэтому выражение в квадратных скобках не обращается в ноль, и данное решение существует при всех $t \geq 0$.

В частности, пусть функция $a(t)$ является T -периодической, т.е. $a(t+T) \equiv a(t)$. Положим

$$\bar{a} = \frac{1}{T} \int_0^T a(\tau) d\tau.$$

Величина \bar{a} представляет собой среднее значение функции $a(t)$. Будем считать, что $\bar{a} > 0$. Положим

$$\varphi(t) = \exp \left(\int_0^t (a(\tau) - \bar{a}) d\tau \right).$$

Несложно доказать, что функция $\varphi(t)$ будет также периодической с периодом T . Тогда

$$N(t) = \frac{N_0 e^{\bar{a}t} \varphi(t)}{1 + N_0 \int_0^t \frac{1}{L} a(\tau) e^{\bar{a}\tau} \varphi(\tau) d\tau},$$

причем справедливо предельное соотношение

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{N(t+T)}{N(t)} = 1,$$

т.е. с течением времени кривая численности популяции стремится к некоторой периодической функции с периодом T .

В рассмотренных выше моделях прирост численности популяции представлен членом aN в правой части уравнений. Однако, строго говоря, это соответствует лишь тем популяциям, размножение которых происходит путем самооплодотворения (микроорганизмы). Если же в основе размножения лежит скрещивание между особями разных полов, то прирост численности будет пропорционален количеству встреч между особями, т.е.

$$\dot{N} = rN^2. \quad (1.4)$$

Модель такого вида была рассмотрена А.Д. Базыкиным [14]. Для выяснения биологического смысла коэффициента r введем следующие обозначения: пусть T — среднее время между двумя последовательными оплодотворениями одной самки, τ — среднее время вынашивания плода. Положим $\bar{t} = T - \tau$ — среднее время, в течение которого может произойти оплодотворение.

Вероятность встречи, ведущей к оплодотворению, будет тем больше, чем большую часть величина \bar{t} занимает в промежутке T , т.е. чем больше отношение \bar{t}/T . Поэтому можно принять

$$r = a \frac{\bar{t}}{T} = a \frac{\bar{t}}{\bar{t} + \tau},$$

где $a > 0$ — некоторый коэффициент пропорциональности.

Величина \bar{t} уменьшается при увеличении численности популяции. Предположим, что

$$\bar{t} = \frac{b}{N},$$

где $b > 0$. Тогда уравнение (1.4) примет вид

$$\dot{N} = a \frac{bN}{b + \tau N} N. \quad (1.5)$$

Уравнение Базыкина (1.5) хорошо отражает тот факт, что при низких плотностях популяции скорость размножения резко падает, так как вероятность встречи особей разных полов уменьшается. В действительности плотность популяции не должна опускаться ниже некоторой критической величины. В противном случае среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение, становится больше времени жизни отдельной особи. В этом случае популяцию ждет вымирание (что, например, сейчас происходит с видом голубых китов, численность которых упала ниже предельной).

В различных работах делались попытки рассмотреть и другие виды функции приспособленности (1.1).

Наиболее общая форма лимитирующей модели имеет вид

$$\dot{N} = (a - f(N))N, \quad a > 0, \quad (1.6)$$

где $f(N)$ — зависимость интенсивности лимитирования от численности; $f(0) = 0$, $f'(N) > 0$.

Если $f(N) < a$ при всех $N \geq 0$, то решения уравнения (1.6) аналогично решениям уравнения (1.2) неограниченно возрастают при $t \rightarrow +\infty$. Если же, начиная с некоторого значения N , функция $f(N)$ становится больше a , то уравнение (1.6) кроме неустойчивого нулевого положения равновесия будет иметь асимптотически устойчивое ненулевое положение равновесия, определяемое из условия $f(N) = a$. В последнем случае графики решений уравнения (1.6) будут мало отличаться по форме от кривых, представленных на рисунке 1.1. Таким образом, введение нелинейной функции $f(N)$ не приводит к принципиально новым результатам, однако она может быть полезна для согласования теоретических и экспериментальных данных.

Обычно рассматривают следующие типы функций $f(N)$: $f(N) = \gamma N^\alpha$ (степенная), $f(N) = \gamma \ln(\alpha N + 1)$ (логарифмиче-

ская), $f(N) = \alpha/(\delta - N) - \alpha/\delta$ (гиперболическая), и т.п. Здесь γ , α , δ — некоторые положительные постоянные.

Иногда условия среды зависят от какого-то динамического процесса, вызванного деятельностью самой популяции. Пусть, например, особи выделяют в среду обитания некоторое вещество, тормозящее рост численности популяции. Если обозначить концентрацию этого вещества через s , то мы придем к системе дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \dot{N} = \varepsilon(t, \theta, N, s, \dots)N, \\ \dot{s} = \psi(t, N, \theta, s, \dots), \end{cases}$$

где второе уравнение описывает баланс притока и распада вещества s . Ситуации такого рода часто встречаются в молекулярных биофизических системах [8, 100, 101].

Далее в настоящем пособии будут рассмотрены обобщения стандартной модели (1.1), в частности, на случаи дискретных, дифференциально-разностных, вероятностных уравнений, уравнений в частных производных.

§ 2. Взаимодействие двух видов

Рассмотрим модель сосуществования двух видов на общей территории. Пусть $N_1(t)$, $N_2(t)$ — численности этих видов. Как и в параграфе 1, введем понятие функции приспособленности для каждой из популяций

$$\varepsilon_i(t, \theta, N_1, N_2, \dots) = \frac{1}{N_i} \dot{N}_i, \quad i = 1, 2. \quad (2.1)$$

В зависимости от того, каким фактором (нейтральным, лимитирующим или стимулирующим) является один вид для другого, можно выделить следующие основные типы взаимодействия: межвидовая конкуренция (за пищу, места обитания и

т.д.), отношения типа "хищник — жертва" (или "паразит — хозяин"), симбиоз ("сотрудничество" видов), нейтральное взаимодействие (виды не влияют друг на друга, в этом случае каждый из видов можно рассматривать изолированно).

Наиболее простой подход к построению модели межвидового взаимодействия заключается в том, что функции (2.1) предполагаются линейными по N_1 и N_2 [32]:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 + a_{11}N_1 + a_{12}N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = (c_2 + a_{21}N_1 + a_{22}N_2)N_2. \end{cases} \quad (2.2)$$

Здесь члены $a_{12}N_1N_2$ и $a_{21}N_1N_2$ в правой части системы соответствуют межвидовому взаимодействию. Предполагается, что скорость изменения численности видов от их взаимодействия между собой пропорциональна вероятности встречи между особями двух видов, т.е. пропорциональна произведению N_1N_2 (гипотеза парных взаимодействий). Если виды конкурируют, то коэффициенты a_{12} и a_{21} отрицательны; если образуют симбиоз, то — положительны; если один вид является хищником, а другой жертвой, то — разных знаков. Члены c_1N_1 и c_2N_2 отражают интенсивность рождаемости или смертности одного вида в отсутствии другого. Если коэффициент c_i положительный, то соответствующий вид размножается в отсутствие другого, если отрицательный — вымирает. Наконец, члены $a_{11}N_1^2$ и $a_{22}N_2^2$ отражают факт внутривидовой конкуренции (т.е. конкуренции между особями одного вида), поэтому коэффициенты a_{11} и a_{22} — отрицательны.

В соответствии с биологическим смыслом достаточно исследовать систему (2.2) только при $N_1 \geq 0$, $N_2 \geq 0$. Координатные оси ($N_1 = 0$ и $N_2 = 0$) являются инвариантными множествами системы (2.2). А поскольку правые части системы удовлетворяют условиям существования и единственности решений, то можно утверждать, что если начальные данные

$N_1(0)$ и $N_2(0)$ положительны, то и компоненты вектора решения $(N_1(t), N_2(t))^*$ также будут оставаться положительными при всех $t \geq 0$. Здесь и далее в пособии "звездочка" означает транспонирование. Следовательно, и положительный ортант ($N_1 > 0$, $N_2 > 0$) является для системы (2.2) инвариантным множеством.

Первые модели такого рода были рассмотрены А.Д. Лоткой [147] и В. Вольтерра [32].

Проведем анализ системы (2.2) на примере отношений типа "хищник — жертва". Изучение других случаев (конкуренция, симбиоз) проводится аналогично (см. [101]).

Итак, пусть первый вид служит пищей для второго, т.е. $N_1(t)$ — численность жертв, $N_2(t)$ — численность хищников. В отсутствие хищников жертвы будут размножаться ($c_1 > 0$), а хищники в отсутствие жертв будут вымирать ($c_2 < 0$) из-за отсутствия пищи. Встречи хищников и жертв благоприятны для хищников ($a_{21} > 0$) и губительны для жертв ($a_{12} < 0$). Предположим сначала, что внутривидовая конкуренция отсутствует ($a_{11} = a_{22} = 0$). Таким образом, получаем классическую модель Лотки — Вольтерра [32]

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 + a_{12}N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = (c_2 + a_{21}N_1)N_2, \end{cases} \quad (2.3)$$

где $c_1 > 0$, $c_2 < 0$, $a_{12} < 0$, $a_{21} > 0$.

Система (2.3) имеет два положения равновесия: $\mathbf{M}_0 = (0, 0)^*$ и $\mathbf{M}_1 = (\bar{N}_1, \bar{N}_2)^*$, где $\bar{N}_1 = -c_2/a_{21}$, $\bar{N}_2 = -c_1/a_{12}$.

Система линейного приближения в окрестности точки \mathbf{M}_0 имеет вид

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = c_1 N_1, \\ \dot{N}_2 = c_2 N_2. \end{cases}$$

Поскольку числа c_1 и c_2 разных знаков, то отсюда следует, что точка \mathbf{M}_0 — неустойчивая особая точка типа "седло".

Составим теперь систему линейного приближения в окрестности точки \mathbf{M}_1 :

$$\begin{cases} \dot{\xi}_1 = -\frac{a_{12}c_2}{a_{21}}\xi_2, \\ \dot{\xi}_2 = -\frac{a_{21}c_1}{a_{12}}\xi_1. \end{cases}$$

Здесь $\xi_1 = N_1 - \bar{N}_1$, $\xi_2 = N_2 - \bar{N}_2$. Матрица полученной линейной системы имеет чисто мнимые собственные числа. Таким образом, исследовать тип особой точки \mathbf{M}_1 и ее устойчивость по линейному приближению нельзя.

Заметим, что у системы (2.3) существует интеграл

$$V(N_1, N_2) = N_1 - \bar{N}_1 - \bar{N}_1 \ln \frac{N_1}{\bar{N}_1} - \frac{a_{12}}{a_{21}} \left(N_2 - \bar{N}_2 - \bar{N}_2 \ln \frac{N_2}{\bar{N}_2} \right).$$

Введем полярные координаты с центром в точке \mathbf{M}_1 :

$$\begin{cases} N_1 = \bar{N}_1 + r \cos \varphi, \\ N_2 = \bar{N}_2 + r \sin \varphi, \end{cases} \quad (r, \varphi) \in U,$$

где

$$U = \{(r, \varphi) : r \geq 0, \varphi \in [0, 2\pi), \bar{N}_1 + r \cos \varphi > 0, \bar{N}_2 + r \sin \varphi > 0\}.$$

Рассмотрим функцию

$$G(r, \varphi) = V(\bar{N}_1 + r \cos \varphi, \bar{N}_2 + r \sin \varphi).$$

Имеем $G(0, \varphi) \equiv 0$. Несложно доказать, что функция $G(r, \varphi)$ строго возрастает по r при любом фиксированном φ из промежутка $[0, 2\pi)$. Таким образом, $G(r, \varphi) > 0$ при $r > 0$. Получаем, что функция V удовлетворяет требованиям теоремы Ляпунова об устойчивости [16].

Кроме того, $G(r, \varphi) \rightarrow +\infty$ при приближении к границе области U . Значит, для любого $C > 0$ и любого $\hat{\varphi} \in [0, 2\pi)$ существует единственное \hat{r} такое, что $G(\hat{r}, \hat{\varphi}) = C$, $(\hat{r}, \hat{\varphi}) \in U$. Отсюда

получаем, что линии уровня $V(N_1, N_2) = Const > 0$ (а следовательно, и траектории системы (2.3) на фазовой плоскости [83]) замкнуты, содержат внутри себя точку M_1 и целиком заполняют положительный ортант (см. рис. 2.1).

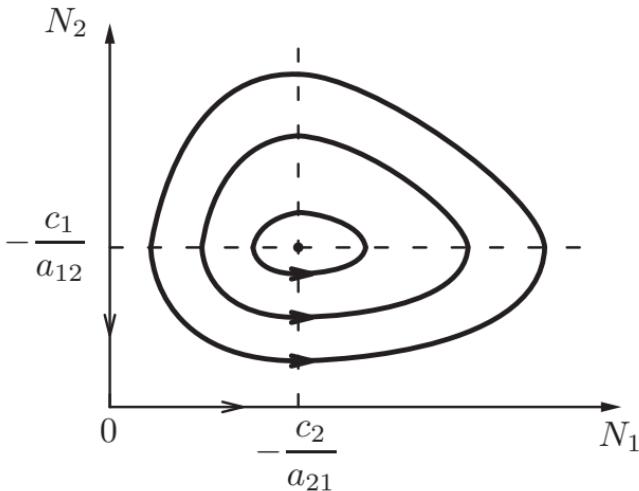


Рис. 2.1.

Значит, точка M_1 — устойчивая особая точка типа "центр".

В результате исследования модели (2.3) Вольтерра сформулировал три закона [32]:

1. Закон периодичности цикла (закон флюктуаций): колебания численностей двух видов являются периодическими с периодом, зависящим как от параметров системы, так и от начальных значений численностей.

2. Закон сохранения средних значений: средние значения численностей двух видов постоянны и не зависят от начальных численностей. Причем координаты точки M_1 являются этими средними значениями для N_1 и N_2 соответственно.

Действительно, переписывая систему (2.3) в виде

$$\frac{d \ln N_1}{dt} = c_1 + a_{12}N_2, \quad \frac{d \ln N_2}{dt} = c_2 + a_{21}N_1$$

и интегрируя ее на промежутке $[0, T]$, где T — период колебаний, получим

$$0 = c_1 T + a_{12} \int_0^T N_2(t) dt, \quad 0 = c_2 T + a_{21} \int_0^T N_1(t) dt.$$

Следовательно, имеют место равенства

$$\frac{1}{T} \int_0^T N_1(t) dt = -\frac{c_2}{a_{21}}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T N_2(t) dt = -\frac{c_1}{a_{12}}.$$

3. Закон смещения средних: пусть происходит внешнее истребление жертв и хищников, пропорциональное их количеству, т.е. система (2.3) принимает вид

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 - \lambda_1 + a_{12}N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = (c_2 - \lambda_2 + a_{21}N_1)N_2, \end{cases}$$

где $\lambda_1 > 0, \lambda_2 > 0$ — коэффициенты истребления жертв и хищников. Тогда если $\lambda_1 < c_1$, то в полученной системе будут сохраняться периодические колебания, только уже вокруг новой точки $((-c_2 + \lambda_2)/a_{21}, (-c_1 + \lambda_1)/a_{12})^*$, т.е. среднее число жертв увеличится, а среднее число хищников уменьшится. Если $\lambda_1 > c_1$, то в неотрицательном ортанте останется только нулевое положение равновесия, которое будет асимптотически устойчивым, т.е. в этом случае оба вида вымрут.

Несмотря на то, что модель (2.3) смогла объяснить многие реально наблюдавшиеся явления, у нее есть большой недостаток — "негрубость". А именно: при любых сколь угодно малых возмущениях фазовых координат будет меняться цикл, по которому происходят колебания в системе, т.е. будет происходить перескок с одной траектории на другую. Кроме того, малые изменения правой части системы (2.3) могут приводить

к изменению типа особой точки и, следовательно, характера фазовых траекторий. Таким образом, в рассмотренной модели отсутствуют механизмы, стремящиеся сохранить ее устойчивое нетривиальное равновесное состояние.

С целью устранения указанных недостатков были предложены различные модификации модели (2.3) (см., например, [8, 14, 97, 98, 101]). Наиболее очевидной является модель, учитывающая внутривидовую конкуренцию (лимитирующая среда):

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 + a_{11}N_1 + a_{12}N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = (c_2 + a_{21}N_1 + a_{22}N_2)N_2, \end{cases} \quad (2.4)$$

где $c_1 > 0$, $c_2 < 0$, $a_{12} < 0$, $a_{21} > 0$, $a_{11} < 0$, $a_{22} < 0$.

Система (2.4) в неотрицательном ортанте ($N_1 \geq 0$, $N_2 \geq 0$) имеет не более трех положений равновесия:

$$\mathbf{M}_0 = (0, 0)^*, \quad \mathbf{M}_1 = (-c_1/a_{11}, 0)^*, \quad \mathbf{M}_2 = (\bar{N}_1, \bar{N}_2)^*,$$

где уже $\bar{N}_1 = (c_2 a_{12} - c_1 a_{22})/\Delta$, $\bar{N}_2 = (c_1 a_{21} - c_2 a_{11})/\Delta$, $\Delta = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$.

Из условий на коэффициенты следует, что точка \mathbf{M}_2 попадет в неотрицательный ортант, только если выполнено неравенство $c_1 a_{21} - c_2 a_{11} \geq 0$, причем в случае, когда данное неравенство обращается в равенство, точка \mathbf{M}_2 совпадает с точкой \mathbf{M}_1 .

Система линейного приближения, выписанная в окрестности положения равновесия \mathbf{M}_2 , имеет следующие собственные числа

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(a_{11}\bar{N}_1 + a_{22}\bar{N}_2 \pm \sqrt{(a_{11}\bar{N}_1 + a_{22}\bar{N}_2)^2 - 4\bar{N}_1\bar{N}_2\Delta} \right).$$

Значит, если выражение $(a_{11}\bar{N}_1 + a_{22}\bar{N}_2)^2 - 4\bar{N}_1\bar{N}_2\Delta$ отрицательно, то \mathbf{M}_2 — особая точка типа устойчивый "фокус", если положительно, то — устойчивый "узел", если равно нулю, то —

устойчивый "вырожденный узел". Получаем, что в любом случае положение равновесия M_2 асимптотически устойчиво.

Аналогичным образом доказывается, что положение равновесия M_0 всегда неустойчиво, а устойчивость точки M_1 будет определяться знаком выражения $c_1a_{21} - c_2a_{11}$. Если это выражение отрицательно, то точка M_1 асимптотически устойчива, если положительно — то неустойчива.

Исследование устойчивости системы (2.4) можно провести и с помощью второго метода Ляпунова. В частности, для доказательства асимптотической устойчивости точки M_2 (при $c_1a_{21} - c_2a_{11} > 0$) можно использовать ту же функцию Ляпунова V , что и раньше (только уже с новыми значениями \bar{N}_1, \bar{N}_2). Несложно убедиться, что функция V положительно определена в окрестности точки M_2 , а ее производная в силу системы (2.4) отрицательно определена в окрестности этой точки. Таким образом, функция V удовлетворяет условиям теоремы Ляпунова об асимптотической устойчивости [16].

§ 3. Обобщение классической модели межвидового взаимодействия

В предыдущем параграфе функции приспособленности (2.1) предполагались линейными. Однако с помощью такого подхода не всегда удается описать наблюдаемые в природе явления. В частности, в работе [17] на основе применения критерия Бендиксона — Дюлака было доказано, что система второго порядка (2.2) не может иметь устойчивых предельных циклов, характерных для реальной популяционной динамики. В результате возникает необходимость использования функций приспособленности более сложного вида. Рассмотрим некоторые примеры возможных моделей.

Модель Л.Р. Гинзбурга [38]. Предположим, что функции приспособленности (2.1) зависят не только от численности популяций, как в модели (2.2), но и от доли каждого вида в общей биомассе:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = \left(c_1 + a_{11}N_1 + a_{12}N_2 + b_1 \frac{N_2}{N_1 + N_2} \right) N_1, \\ \dot{N}_2 = \left(c_2 + a_{21}N_1 + a_{22}N_2 + b_2 \frac{N_1}{N_1 + N_2} \right) N_2. \end{cases}$$

Здесь c_i , b_i , a_{ij} , $i, j = 1, 2$ — некоторые постоянные величины, знак которых зависит от типа рассматриваемых биологических взаимодействий.

В работе [38] доказано, что в такой системе могут возникать автоколебания (асимптотически орбитально устойчивые периодические решения).

Модель П. Лесли [115]. В рамках модели предполагается, что прирост численности хищников пропорционален численности хищников, приходящихся на одну жертву. Если эта величина превосходит некоторое пороговое значение, то скорость изменения численности хищников становится отрицательной. Изменение численности жертв описывается точно таким же уравнением, как и в модели Лотки — Вольтерра:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 + a_{11}N_1 + a_{12}N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = \left(c_2 + b_2 \frac{N_2}{N_1} \right) N_2, \end{cases}$$

где $N_1(t)$, $N_2(t)$ — численности популяций жертв и хищников, а $c_1 > 0$, $c_2 > 0$, $a_{11} < 0$, $a_{12} < 0$, $b_2 < 0$.

Отказ от принципа парных взаимодействий даже в одном уравнении делает модель "небалансовой".

В работах [1, 60] модель Лесли использовалась для качественного исследования процессов в лесных системах.

Модель Холлинга — Теннера (см. [99]). Рассмотрим модифицированную систему "хищник — жертва"

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = \left(c_1 + a_{11}N_1 + b_1 \frac{N_2}{D + N_1} \right) N_1, \\ \dot{N}_2 = \left(c_2 + b_2 \frac{N_2}{N_1} \right) N_2. \end{cases}$$

Здесь $c_1 > 0$, $c_2 > 0$, $a_{11} < 0$, $D > 0$, $b_1 < 0$, $b_2 < 0$.

Использование члена $b_1 N_2 N_1 / (D + N_1)$ в правой части первого уравнения в качестве отрицательного влияния хищников на скорость роста численности жертв позволяет, в отличие от классической модели, учсть насыщение хищников $\left(\lim_{N_1 \rightarrow +\infty} b_1 N_2 N_1 / (D + N_1) = b_1 N_2 \right)$.

В различных работах (см., например, [14, 92, 101]) были рассмотрены и другие примеры выбора нелинейных функций приспособленности.

Модель А.Н. Колмогорова. Наиболее полно тенденция к обобщению выражена в статье А.Н. Колмогорова [70], в которой он вообще отказался от явного вида функций (2.1), ограничиваясь лишь качественными предположениями. Колмогоровым рассматривалась система, описывающая отношения типа "хищник — жертва":

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = k_1(N_1)N_1 - L(N_1)N_2, \\ \dot{N}_2 = k_2(N_1)N_2. \end{cases} \quad (3.1)$$

При ее рассмотрении делались следующие предположения: хищники не взаимодействуют друг с другом (т.е. коэффициент размножения хищников $k_2(N_1)$ и число жертв $L(N_1)$, потребляемых в единицу времени одним хищником, не зависят от N_2), прирост за малые промежутки времени числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками.

Функции $k_1(N_1)$, $k_2(N_1)$, $L(N_1)$ предполагаются непрерывно дифференцируемыми при $N_1 \geq 0$; $k'_1(N_1) < 0$ (лимитирующая среда для жертв в отсутствие хищников); $k'_2(N_1) > 0$, $k_2(0) < 0 < k_2(+\infty)$ (с ростом численности жертв коэффициент прироста хищников возрастает от отрицательных значений, когда нечем питаться, до положительных, при избытке пищи); $L(N_1) > 0$ при $N_1 > 0$, $L(0) = 0$.

Исследуем характер фазовых траекторий, возможных в системе (3.1). Рассматриваемая система может иметь не более трех положений равновесия:

- a) $\mathbf{M}_0 = (0, 0)^*$;
- б) $\mathbf{M}_1 = (A, 0)^*$, где A определяется из условия $k_1(A) = 0$;
- в) $\mathbf{M}_2 = (B, C)^*$, где B , C определяются из уравнений $k_2(B) = 0$, $k_1(B)B - L(B)C = 0$.

Точка \mathbf{M}_2 находится в неотрицательном ортанте и отличается от \mathbf{M}_1 , только если $k_1(B) > 0$, т.е. если $A > B$.

Определим характер особых точек методом линеаризации.

Система линейного приближения в окрестности \mathbf{M}_0 имеет вид

$$\begin{cases} \dot{\xi} = k_1(0)\xi, \\ \dot{\eta} = k_2(0)\eta. \end{cases}$$

Собственные числа матрицы данной системы $\lambda_1 = k_1(0)$, $\lambda_2 = k_2(0)$ — вещественны и разных знаков. Следовательно, точка \mathbf{M}_0 всегда неустойчива, типа "седло".

Линеаризуем теперь систему (3.1) в окрестности \mathbf{M}_1 :

$$\begin{cases} \dot{\xi} = k'_1(A)A\xi - L(A)\eta, \\ \dot{\eta} = k_2(A)\eta. \end{cases}$$

Здесь собственные числа $\lambda_1 = k'_1(A)A$, $\lambda_2 = k_2(A)$. Значит, точка \mathbf{M}_1 представляет собой "седло", если $B < A$, и устойчивый "узел", если $B > A$.

Наконец, в окрестности M_2 (при $A > B$) получаем линеаризованные уравнения

$$\begin{cases} \dot{\xi} = -\sigma\xi - L(B)\eta, \\ \dot{\eta} = Ck'_2(B)\xi, \end{cases}$$

где $\sigma = -k_1(B) - k'_1(B)B + L'(B)C$. Если $\sigma > 0$, то точка M_2 устойчива, если $\sigma < 0$ — то неустойчива, и вокруг нее могут существовать устойчивые предельные циклы [70]. Возможные типы фазовых портретов для системы (3.1) представлены на рисунке 3.1.

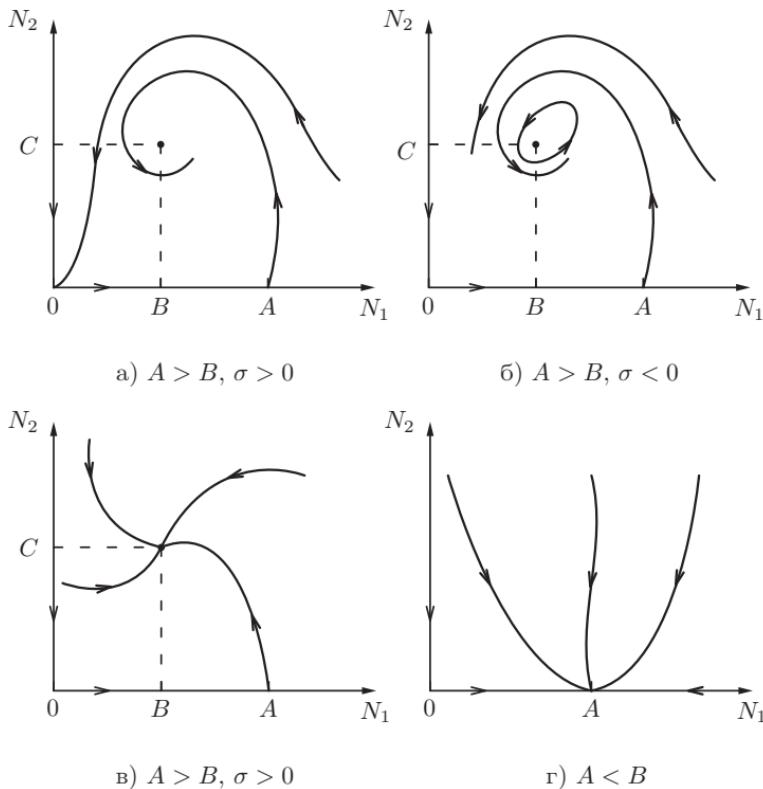


Рис. 3.1.

Как уже было отмечено выше, функция $L(N_1)$ в системе (3.1) описывает потребление жертвы одним хищником в единицу времени. Она называется трофической функцией хищника. Эксперименты показывают, что эта функция принадлежит, как правило, к одному из трех типов (см. рис. 3.2). Первый тип (моноトンно возрастающая функция с медленно убывающей производной) характерен для позвоночных и некоторых видов хищных рыб; второй (линейная функция с резким порогом насыщения) характерен, например, для моллюсков; третий — для хищников, способных к целенаправленному поиску жертв [92].

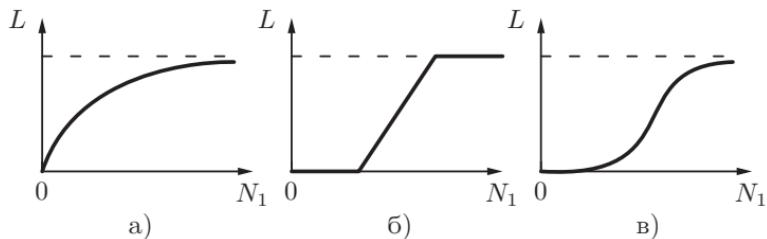


Рис. 3.2.

Во многих работах (см., например, [14, 105]) рассматривались некоторые конкретные типы функций $k_1(N_1)$, $L(N_1)$, $k_2(N_1)$. В частности, в [105] эти функции выбирались так, чтобы система (3.1) была достаточно близка к классической модели (2.2), но при этом имела устойчивые предельные циклы. Были также исследованы некоторые примеры, в которых коэффициент k_2 зависел не только от N_1 , но и от N_2 ($k_2 = k_2(N_1, N_2)$).

Системы с переменной структурой. В качестве еще одного обобщения классической модели рассмотрим систему с переменной структурой.

В различных условиях в зависимости от сезона, наличия пищи и т.д. характер жизнедеятельности живых существ и их поведение меняются. Соответственно, должен меняться и тип уравнений, описывающих поведение популяций. Это было учтено

но И.А. Полетаевым [91] в классе так называемых дискретно-непрерывных моделей. Они описываются системами дифференциальных уравнений, структура которых изменяется в определенные моменты времени, зависящие, в свою очередь, от значений решений самих уравнений. Это выражается в том, что в фазовом пространстве существуют кривые или поверхности, при переходе через которые меняется вид правых частей изучаемых систем.

Например, система "хищник — жертва", исходя из таких принципов, запишется в следующей форме [91]

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = p_1 - p_2 - \beta_1 p_3, \\ \dot{N}_2 = \beta_2 p_3 - p_4. \end{cases} \quad (3.2)$$

Здесь p_1, p_2, p_3, p_4 — виды активности соответствующих популяций, а именно: $p_1 = \min\{\alpha_1 N_1, \alpha_2 E\}$ описывает активность размножения жертв (размножение жертв зависит от общей численности поголовья N_1 и лимитируется некоторой величиной E , характеризующей влияние внешней среды), $p_2 = \alpha_3 N_1$ — интенсивность естественной смертности жертв, $p_3 = \min\{\alpha_4 N_2, \alpha_5 N_1 N_2, \alpha_6 E\}$ характеризует процесс поедания жертв хищниками (оно лимитируется количеством хищников N_2 , количеством встреч хищников с жертвами $N_1 N_2$, внешними условиями E), $p_4 = \alpha_7 N_2$ — интенсивность естественной смертности хищников; $\beta_1, \beta_2, \alpha_1, \dots, \alpha_7$ — некоторые положительные постоянные.

При нахождении решения $(N_1(t), N_2(t))^*$ системы (3.2) сначала требуется определить, какой структуре соответствует точка $(N_1(0), N_2(0))^*$. При дальнейшем вычислении решения надо следить, не пересекает ли оно поверхности переключения параметров. Если это произошло, то необходимо изменить структуру системы соответствующим образом (подробнее см. [91]). В результате характер решений системы (3.2) будет отличен от

характера решений классической модели Вольтерра. Так, даже в описанном простом случае можно получить множество разнообразных траекторий, присущих системам второго порядка, в частности, предельные циклы. Приведенный способ применим для построения математических моделей биологических взаимодействий любой сложности.

§ 4. Сообщество n видов

Реальные биологические системы, как правило, состоят из множества различных популяций, связанных между собой разнообразными отношениями. Предположим, что на рассматриваемой территории существует сообщество, состоящее из n видов живых организмов. Каждый вид характеризуется своей численностью $N_i(t)$, $i = 1, \dots, n$. Как и ранее, под функциями приспособленности популяций будем понимать скорости удельного роста их численности

$$\varepsilon_i(t, N_1, \dots, N_n, \theta, \dots) = \frac{1}{N_i} \dot{N}_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.1)$$

где, вновь, θ характеризует совокупность параметров внешней среды. Характер влияния одного вида на другой в сообществе можно условно изобразить одним из знаков [105]: "+" — стимулирование, "-" — лимитирование, "0" — нейтральность. Тогда классификация парных взаимодействий будет состоять из шести основных типов: "++" — симбиоз, "--" — конкуренция, "+-" — отношения типа "хищник — жертва", "+0" — компенсализм, "-0" — аменсализм, "00" — нейтрализм. Полная структура парных взаимодействий может быть отражена с помощью знаковой матрицы $\mathbf{S} = (s_{ij})_{i,j=1}^n$, элементы s_{ij} которой равны "+", "-" или "0" и показывают характер влияния j -ого вида на i -ый. Если функции (4.1) непрерывно дифференцируемы

по N_1, \dots, N_n , то

$$s_{ij} = \operatorname{sign} \frac{\partial \varepsilon_i}{\partial N_j}, \quad i, j = 1, \dots, n.$$

При этом структура видовых отношений может меняться в зависимости от состояния системы.

Иногда исследование динамики популяций удобнее проводить не в терминах их численностей $N_i(t)$, $i = 1, \dots, n$, а в терминах их частот $p_i = N_i/N$, $i = 1, \dots, n$, где $N = \sum_{i=1}^n N_i$ — общая численность биологического сообщества.

Величины p_1, \dots, p_n неотрицательны и связаны между собой условием нормировки $\sum_{i=1}^n p_i = 1$. Область изменения этих величин, т.е. множество

$$\sigma = \left\{ \mathbf{p} = (p_1, \dots, p_n)^*: p_i \geq 0, i = 1, \dots, n; \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\},$$

называется симплексом.

Перепишем уравнения (4.1) в частотной форме. Для этого продифференцируем переменные p_1, \dots, p_n :

$$\dot{p}_i = \frac{1}{N} \dot{N}_i - \frac{N_i}{N^2} \dot{N}, \quad i = 1, \dots, n.$$

Отсюда, с учетом (4.1), имеем

$$\dot{p}_i = \left(\tilde{\varepsilon}_i - \sum_{j=1}^n p_j \tilde{\varepsilon}_j \right) p_i, \quad i = 1, \dots, n,$$

где $\tilde{\varepsilon}_i(t, p_1, \dots, p_n, N, \theta, \dots) = \varepsilon_i(t, p_1 N, \dots, p_n N, \theta, \dots)$. Обозначая $\sum_{j=1}^n p_j \tilde{\varepsilon}_j$ через $\tilde{\varepsilon}$, окончательно получим

$$\begin{cases} \dot{p}_i = (\tilde{\varepsilon}_i - \tilde{\varepsilon}) p_i, & i = 1, \dots, n, \\ \dot{N} = N \tilde{\varepsilon}. \end{cases} \quad (4.2)$$

В системе (4.2) первые n уравнений описывают динамику структуры сообщества, а последнее уравнение — динамику численности сообщества.

Замечание 4.1. Если величины $\tilde{\varepsilon}_i - \tilde{\varepsilon}$ не зависят от общей численности популяции, то первые n уравнений в системе (4.2) можно рассматривать независимо от последнего. Получаем динамическую систему на симплексе. В работе [43] исследовались условия существования и устойчивости положений равновесия таких систем.

Система (4.1) представляет собой общую модель межвидового взаимодействия. Для построения содержательной теории необходимо выбрать более конкретный вид функций приспособленности. Некоторые общие принципы выбора этих функций в зависимости от характера межвидовых отношений рассмотрены в [43]. В последующих параграфах будут исследованы несколько типовых моделей.

§ 5. Вольтерровские модели взаимодействия n видов

В классических (вольтерровских) моделях функции приспособленности (4.1) предполагаются линейными по N_1, \dots, N_n . В качестве модели межвидового взаимодействия тогда примем следующую

$$\dot{N}_i = \left(c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j \right) N_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad (5.1)$$

где c_i — скорость естественного прироста или смертности (в зависимости от знака) i -ой популяции в отсутствии остальных видов. Параметры a_{ij} ($i \neq j$) отражают характер и интенсивность влияния j -ого вида на i -ый; если $a_{ij} > 0$, то j -ый вид оказывает

положительное воздействие на i -ый, если $a_{ij} < 0$, то — отрицательное, если $a_{ij} = 0$, то j -ый вид не влияет на численность i -ого вида. Коэффициенты $a_{ii} \leq 0$, $i = 1, \dots, n$, отражают интенсивность внутривидовой конкуренции. Матрица $\mathbf{A} = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ называется матрицей взаимодействий.

Следуя Вольтерра [32], рассмотрим сначала частный случай, когда взаимодействие между любыми двумя видами из сообщества либо нейтрально, либо носит характер "хищник — жертва". Причем будем предполагать, что при поедании жертвы вся ее биомасса переходит к хищнику, т.е.

$$a_{ij} = -a_{ji}, \quad i \neq j, \quad i, j = 1, \dots, n. \quad (5.2)$$

В частности, если внутривидовая конкуренция отсутствует ($a_{ii} = 0$, $i = 1, \dots, n$), то матрица \mathbf{A} будет кососимметрической.

Замечание 5.1. В некоторых работах модель Вольтерра (при условии (5.2)) записывается с дополнительными коэффициентами пропорциональности:

$$\dot{N}_i = \left(c_i + \frac{1}{\beta_i} \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j \right) N_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (5.3)$$

Здесь положительные величины $1/\beta_i$, $i = 1, \dots, n$, называемые эквивалентами [32], характеризуют тот факт, что воспроизведение одного хищника обычно сопряжено с поеданием более чем одной жертвы. Однако путем "масштабирования" переменных N_1, \dots, N_n систему (5.3) можно свести [104] к виду (5.1), сохранив при этом свойство (5.2). Поэтому далее без потери общности будем считать, что $\beta_1 = \dots = \beta_n = 1$.

Вычислим скорость изменения суммарной биомассы сообщества

$$\sum_{i=1}^n \dot{N}_i = \sum_{i=1}^n (c_i + a_{ii} N_i) N_i.$$

Отсюда получаем, что если коэффициенты естественного прироста c_1, \dots, c_n отрицательны, то все виды вымрут. Далее будем предполагать, что хотя бы один из этих коэффициентов положителен.

Систему (5.1) имеет смысл рассматривать только в неотрицательном ортанте ($N_i \geq 0, i = 1, \dots, n$).

Пусть существует положение равновесия $\bar{\mathbf{N}} = (\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n)^*$ системы (5.1), принадлежащее неотрицательному ортанту, т.е. точка, координаты которой удовлетворяют условиям

$$\left(c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{N}_j \right) \bar{N}_i = 0, \quad \bar{N}_i \geq 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (5.4)$$

Тривиальное решение этой системы $\bar{\mathbf{N}} = (0, \dots, 0)^*$ является неустойчивым положением равновесия, что легко проверяется с помощью системы линейного приближения.

Предположим теперь, что среди координат точки $\bar{\mathbf{N}}$ есть хотя бы одна ненулевая. Пусть нумерация переменных выбрана так, что $\bar{N}_i > 0$ при $i = 1, \dots, k$, где k — некоторое целое число, $1 \leq k \leq n$, и $\bar{N}_i = 0$ при $i = k+1, \dots, n$ (здесь и далее в настоящем параграфе члены с индексами $k+1, \dots, n$ будут присутствовать, только если $k < n$; случай $k = n$ соответствует положительной точке покоя ($\bar{\mathbf{N}} > \mathbf{0}$)). Тогда уравнения (5.4) примут вид

$$\begin{cases} c_i + \sum_{j=1}^k a_{ij} \bar{N}_j = 0, & i = 1, \dots, k, \\ \bar{N}_i = 0, & i = k+1, \dots, n. \end{cases} \quad (5.5)$$

Рассмотрим вспомогательную функцию

$$V = \sum_{i=1}^k \left(N_i - \bar{N}_i - \bar{N}_i \ln \frac{N_i}{\bar{N}_i} \right) + \sum_{i=k+1}^n N_i,$$

которую будем считать определенной на множестве

$$D = \{(N_1, \dots, N_n)^*: N_i > 0, i = 1, \dots, k; N_i \geq 0, i = k+1, \dots, n\}.$$

Несложно проверить, что функция V неотрицательна на множестве D и обращается в ноль только в точке $\bar{\mathbf{N}}$, а ее производная в силу системы (5.1) имеет вид

$$\frac{dV}{dt} \Big|_{(5.1)} = \sum_{i=1}^n a_{ii}(N_i - \bar{N}_i)^2 + \sum_{i=k+1}^n \left(c_i + \sum_{j=1}^k a_{ij}\bar{N}_j \right) N_i.$$

При вычислении этой производной было учтено условие (5.2). Используя результаты работ [16, 102, 103], получаем следующую теорему.

Теорема 5.1. *Пусть справедливы неравенства*

$$a_{ii} \leq 0, \quad i = 1, \dots, n, \quad (5.6)$$

$$c_i + \sum_{j=1}^k a_{ij}\bar{N}_j \leq 0, \quad i = k+1, \dots, n. \quad (5.7)$$

Тогда положение равновесия $\bar{\mathbf{N}}$ устойчиво. А если неравенства (5.6) или (5.7) для некоторых значений номера i выполнены строго, то устойчивость будет асимптотической по отношению к переменным с данными номерами. При этом область асимптотической устойчивости совпадает со всей областью D .

Замечание 5.2. Если $k = n$ и $a_{ii} = 0, i = 1, \dots, n$, то функция V является интегралом системы (5.1).

Пример 5.1 [33, 103]. Рассмотрим систему третьего ($n = 3$) порядка, в которой первые два вида питаются третьим. Будем считать, что внутривидовая конкуренция отсутствует. В этих предположениях система (5.1) запишется так:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 + a_{13}N_3)N_1, \\ \dot{N}_2 = (c_2 + a_{23}N_3)N_2, \\ \dot{N}_3 = (c_3 + a_{31}N_1 + a_{32}N_2)N_3, \end{cases} \quad (5.8)$$

где $c_1 < 0, c_2 < 0, c_3 > 0, a_{13} = -a_{31} > 0, a_{23} = -a_{32} > 0$.

Если справедливо соотношение $c_1/a_{13} = c_2/a_{23}$, то система (5.8) кроме изолированного положения равновесия $(0, 0, 0)^*$ будет иметь бесконечное множество неизолированных точек покоя, лежащих на прямой $c_3 + a_{31}N_1 + a_{32}N_2 = 0$, $N_3 = -c_1/a_{13}$. Однако, так как реальная биологическая система всегда подвержена различным случайным воздействиям, то маловероятно предполагать, что в системе (5.8) выполнены какие-то особые соотношения типа "равенство" между коэффициентами. Поэтому далее будем считать, что $c_1/a_{13} \neq c_2/a_{23}$. В этом случае система (5.8) имеет в неотрицательном ортанте три особые точки

$$M_0 = (0, 0, 0)^*, \quad M_1 = \left(0, \frac{c_3}{a_{23}}, -\frac{c_2}{a_{23}} \right)^*, \quad M_2 = \left(\frac{c_3}{a_{13}}, 0, -\frac{c_1}{a_{13}} \right)^*.$$

Как было отмечено выше, точка M_0 неустойчива. Неравенство вида (5.7) для точки M_1 имеет вид

$$c_1 - a_{13} \frac{c_2}{a_{23}} < 0 \quad (5.9)$$

(равенство исключается в силу сделанного предположения о маловероятности особого случая). В соответствии с теоремой 5.1, выполнение неравенства (5.9) является достаточным условием устойчивости точки M_1 по всем переменным и асимптотической устойчивости по N_1 . Можно доказать [103], что при выполнении неравенства, обратного неравенству (5.9), точка M_1 будет неустойчивой.

Аналогично, для устойчивости (асимптотической по N_2) точки M_2 необходимо и достаточно выполнения неравенства

$$c_2 - a_{23} \frac{c_1}{a_{13}} < 0. \quad (5.10)$$

Условия (5.9) и (5.10) взаимоисключающие. Поэтому из точек M_1 и M_2 одна обязательно будет устойчивой, другая —

неустойчивой. Согласно теореме 5.1, при выполнении условия (5.9) областью асимптотической устойчивости (по N_1) для точки \mathbf{M}_1 будет множество $\{N_1 \geq 0, N_2 > 0, N_3 > 0\}$, а при выполнении условия (5.10) областью асимптотической устойчивости (по N_2) для точки \mathbf{M}_2 будет множество $\{N_1 > 0, N_2 \geq 0, N_3 > 0\}$.

Таким образом, в системе (5.8) один из хищников вымирает. Это соответствует "экологическому принципу вымирания" Вольтерра [32], согласно которому в системе (5.1) с кососимметрической матрицей \mathbf{A} при нечетном n численности видов не могут все оставаться в ограниченном положительном интервале, т.е. часть видов вымрет, а оставшееся число видов станет четным.

Перейдем теперь к исследованию системы (5.1) в общем случае, т.е. без предположения о выполнении условия (5.2).

Сопоставим i -ому виду, $i = 1, \dots, n$, некоторую положительную величину γ_i , которую можно назвать средним значением биомассы особи i -ого вида. Рассмотрим функцию

$$P = \sum_{i=1}^n \gamma_i N_i,$$

определенную тогда общую биомассу сообщества. Продифференцируем эту функцию в силу системы (5.1). Получим

$$\frac{dP}{dt} \Big|_{(5.1)} = \sum_{i=1}^n \gamma_i c_i N_i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_i a_{ij} N_i N_j.$$

Первая сумма определяет изменение биомассы сообщества за счет естественных прироста и гибели особей, а вторая

$$F(N_1, \dots, N_n) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_i a_{ij} N_i N_j$$

— за счет межвидового и внутривидового взаимодействия.

Определение 5.1 [32]. *Сообщество видов называется консервативным, если существуют такие положительные числа $\gamma_1, \dots, \gamma_n$, что $F(N_1, \dots, N_n) \equiv 0$.*

Определение 5.2 [32]. *Сообщество видов называется диссипативным, если существуют такие положительные числа $\gamma_1, \dots, \gamma_n$, что квадратичная форма $F(N_1, \dots, N_n)$ отрицательно определена.*

Таким образом, в консервативных сообществах взаимодействие особей не влияет на изменение общей биомассы, а в диссипативных оно замедляет общий прирост биомассы.

Поскольку для консервативных систем, очевидно, выполнены соотношения

$$a_{ii} = 0, \quad \gamma_i a_{ij} + \gamma_j a_{ji} = 0, \quad i, j = 1, \dots, n,$$

т.е. a_{ij} и a_{ji} противоположны по знаку, то ясно, что консервативными могут быть лишь сообщества, в которых единственным типом межвидовых отношений (не считая нейтрализма) выступают отношения "хищник — жертва", а самолимитирование видов отсутствует. Необходимые и достаточные условия консервативности задаются следующей теоремой.

Теорема 5.2 [32]. *Для консервативности сообщества n видов, динамика которых описывается системой (5.1), необходимо и достаточно, чтобы выполнялись условия:*

$$1) \quad a_{ii} = 0, \quad i = 1, \dots, n;$$

$$2) \quad \text{при } i \neq j \text{ либо } a_{ij} = a_{ji} = 0, \text{ либо } a_{ij} a_{ji} < 0;$$

3) для любого набора различных натуральных чисел p_1, \dots, p_m из совокупности $\{1, 2, \dots, n\}$ имеет место равенство

$$a_{p_1 p_2} a_{p_2 p_3} \dots a_{p_{m-1} p_m} a_{p_m p_1} = (-1)^m a_{p_2 p_1} a_{p_3 p_2} \dots a_{p_m p_{m-1}} a_{p_1 p_m}.$$

Замечание 5.3. Из теоремы 5.2 следует, что рассмотренный ранее случай кососимметрической матрицы \mathbf{A} удовлетворяет условию консервативности. Там достаточно положить $\gamma_1 = \dots = \gamma_n = 1$.

Видно, что при $n > 2$ консервативность требует выполнения некоторых соотношений типа "равенство" между параметрами системы, что делает это свойство маловероятным для реальных систем. Консервативность сообщества в биологии — это такая же идеализация, как и системы без трения в механике.

Исследуем теперь устойчивость положений равновесия консервативной системы (5.1). Пусть $\bar{\mathbf{N}} = (\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n)$ — нетривиальная точка покоя системы (5.1), лежащая в неотрицательном ортантне и удовлетворяющая уравнениям (5.5).

Рассмотрим функцию

$$V_1 = \sum_{i=1}^k \gamma_i \left(N_i - \bar{N}_i - \bar{N}_i \ln \frac{N_i}{\bar{N}_i} \right) + \sum_{i=k+1}^n \gamma_i N_i,$$

заданную на множестве D . Здесь $\gamma_1, \dots, \gamma_n$ — некоторые положительные числа. Функция V_1 неотрицательна на множестве D и обращается в ноль только в точке $\bar{\mathbf{N}}$, а ее производная в силу системы (5.1) имеет вид

$$\frac{dV_1}{dt} \Big|_{(5.1)} = F(N_1 - \bar{N}_1, \dots, N_n - \bar{N}_n) + \sum_{i=k+1}^n \gamma_i \left(c_i + \sum_{j=1}^k a_{ij} \bar{N}_j \right) N_i.$$

Выбирая в качестве коэффициентов $\gamma_1, \dots, \gamma_n$ числа из определения 5.1, получим [16, 102, 103], что справедлива следующая теорема.

Теорема 5.3. *Если система (5.1) консервативна, и выполнены неравенства (5.7), то положение равновесия $\bar{\mathbf{N}}$ устойчиво, причем, если для некоторых значений номера i эти неравенства выполнены строго, то устойчивость будет асимптотической по отношению к переменным с этими номерами, причем областью асимптотической устойчивости будет все множество D .*

Замечание 5.4. Если $k = n$, то функция V_1 (с коэффициентами $\gamma_1, \dots, \gamma_n$ из определения 5.1) является интегралом консервативной системы (5.1).

Рассмотрим теперь диссипативные системы. Из определения 5.2 получаем необходимое условие диссипативности

$$a_{ii} < 0, \quad i = 1, \dots, n,$$

т.е. все виды должны обладать самолимитированием. Следующее необходимое условие диссипативности состоит в том, что $\det \mathbf{A} \neq 0$, откуда вытекает существование не более, чем одного положения равновесия в положительном ортантне. И, наконец, в случае диссипативности матрица \mathbf{A} должна удовлетворять условиям Севастьянова — Котелянского: $(-1)^r \Delta_r > 0$, где $\Delta_r = \det(a_{ij})_{i,j=1}^r, r = 1, \dots, n$ [105].

Используя, как и прежде, функцию V_1 (только уже с коэффициентами $\gamma_1, \dots, \gamma_n$ из определения 5.2), получаем [16, 102, 103] следующий результат.

Теорема 5.4. *Если система (5.1) диссипативна, и выполнены неравенства (5.7), то положение равновесия $\bar{\mathbf{N}}$ асимптотически устойчиво с областью притяжения D .*

Замечание 5.5. Если все координаты точки покоя диссипативной системы (5.1) положительны ($k = n$), то рассматриваемое положение равновесия является предельным для всех решений с положительными начальными значениями.

В заключение отметим, что системы вида (5.1) могут не удовлетворять ни условиям консервативности, ни условиям диссипативности.

§ 6. Качественная устойчивость в моделях межвидового взаимодействия

Снова рассмотрим вольтерровскую модель межвидового взаимодействия

$$\dot{N}_i = (c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j) N_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (6.1)$$

В отличие от предыдущего параграфа, не будем накладывать на матрицу $\mathbf{A} = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ никаких ограничений, кроме невырожденности ($\det \mathbf{A} \neq 0$).

Пусть $\bar{\mathbf{N}} = (\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n)^*$ — положение равновесия системы (6.1), определяемое из условий

$$c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{N}_j = 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Будем считать, что точка $\bar{\mathbf{N}}$ принадлежит положительному ортанту, т.е. $\bar{N}_i > 0$, $i = 1, \dots, n$.

Выписывая систему в отклонениях для уравнений (6.1) и линеаризуя ее в окрестности точки $\bar{\mathbf{N}}$, придем к системе

$$\dot{\xi} = \mathbf{D}\mathbf{A}\xi,$$

где $\mathbf{D} = \text{diag}\{\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n\}$, $\xi = (\xi_1, \dots, \xi_n)^*$, $\xi_i = N_i - \bar{N}_i$, $i = 1, \dots, n$.

Таким образом, согласно теореме об устойчивости по линейному приближению, положение равновесия $\bar{\mathbf{N}}$ будет асимптотически устойчивым, если все собственные числа матрицы \mathbf{DA} лежат в открытой левой полуплоскости. Заметим, что элементы этой матрицы зависят как от матрицы взаимодействий \mathbf{A} , так и от равновесного значения $\bar{\mathbf{N}}$. Координаты точки $\bar{\mathbf{N}}$, в свою очередь, зависят от величин c_1, \dots, c_n .

Исследуем вопрос, какой должна быть матрица \mathbf{A} , чтобы устойчивость точки $\bar{\mathbf{N}}$ определялась только свойствами этой матрицы и сохранялась при любых значениях c_1, \dots, c_n , при которых рассматриваемая точка остается в положительном ортантте? Иначе говоря, каким должно быть взаимодействие между видами, чтобы положение равновесия сообщества сохраняло свою устойчивость при любых коэффициентах естественного прироста, присущих отдельным видам вне взаимодействия?

Очевидно, что для выполнения такого условия необходимо и достаточно, чтобы матрица \mathbf{A} сохраняла свою устойчивость при умножении ее на любую матрицу $\mathbf{D} \in \mathbf{D}^+$. Здесь через \mathbf{D}^+ обозначено множество диагональных матриц с положительными элементами на главной диагонали.

Определение 6.1 [95, 105]. *Матрица \mathbf{A} называется D -устойчивой (диагонально устойчивой), если матрица $\mathbf{D}\mathbf{A}$ устойчива при любой $\mathbf{D} \in \mathbf{D}^+$.*

Вообще говоря, из устойчивости матрицы ее D -устойчивость может и не следовать. Проиллюстрируем это примером.

Пример 6.1. Пусть $n = 2$,

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, \quad \mathbf{D} = \begin{pmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{pmatrix},$$

где $d_1 > 0$, $d_2 > 0$. Тогда

$$\mathbf{D}\mathbf{A} = \begin{pmatrix} d_1 a_{11} & d_1 a_{12} \\ d_2 a_{21} & d_2 a_{22} \end{pmatrix}.$$

Характеристические многочлены матриц \mathbf{A} и $\mathbf{D}\mathbf{A}$ имеют вид

$$\det(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{E}) = \lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}),$$

$$\det(\mathbf{D}\mathbf{A} - \lambda\mathbf{E}) = \lambda^2 - (d_1 a_{11} + d_2 a_{22})\lambda + d_1 d_2 (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}).$$

Здесь и далее в работе через \mathbf{E} обозначена единичная матрица.

Для многочленов второй степени необходимым и достаточным условием гурвицевости является положительность их коэффициентов. Поэтому если матрица \mathbf{A} является устойчивой, то справедливы неравенства

$$a_{11} + a_{22} < 0, \quad a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0.$$

В то же время, если величины a_{11} и a_{22} разных знаков, то, очевидно, можно подобрать положительные числа d_1 и d_2 , при которых $d_1 a_{11} + d_2 a_{22} > 0$, т.е. матрица $\mathbf{D}\mathbf{A}$ будет неустойчивой.

Понятие D -устойчивости естественным образом возникает и в задачах математической экономики (см., например, [132, 151, 152]). Исследования по D -устойчивости ведутся достаточно интенсивно. Наиболее полный обзор результатов, полученных в этом направлении, имеется в работах [129, 136, 140, 142]. Сформулируем некоторые условия D -устойчивости.

Теорема 6.1 [95]. *Устойчивая матрица \mathbf{A} является D -устойчивой тогда и только тогда, когда для любой матрицы $\mathbf{D} \in \mathbf{D}^+$ многочлены $\text{Re det}(\mathbf{DA} - i\omega\mathbf{E})$ и $\text{Im det}(\mathbf{DA} - i\omega\mathbf{E})$ взаимно просты. Здесь i — мнимая единица.*

Критерий D -устойчивости, определяемый теоремой 6.1, недостаточно конструктивен, поэтому приведем некоторые более простые условия.

Теорема 6.2 (необходимое условие D -устойчивости) [95]. *Для того чтобы матрица \mathbf{A} была D -устойчивой, необходимо, чтобы все ее главные миноры четного порядка были неотрицательны, а нечетного — неположительны, причем должны существовать ненулевые главные миноры каждого порядка.*

Теорема 6.3 (достаточные условия D -устойчивости) [95]. *Для D -устойчивости матрицы \mathbf{A} достаточно выполнения одного из следующих условий:*

1) существует такая матрица $\mathbf{B} \in \mathbf{D}^+$, что матрица $\mathbf{BA} + \mathbf{A}^*\mathbf{B}$ отрицательно определена;

2) матрица \mathbf{A} устойчива и имеет неотрицательные внедиагональные элементы;

3) существует такая матрица $\mathbf{D} \in \mathbf{D}^+$, что матрица $\mathbf{C} = -\mathbf{AD} = (c_{ij})_{i,j=1}^n$ удовлетворяет условиям

$$c_{ii} > \sum_{j \neq i} |c_{ij}|, \quad i = 1, \dots, n;$$

4) матрица \mathbf{A} треугольная, и $a_{ii} < 0$, $i = 1, \dots, n$;

5) устойчива любая матрица $\mathbf{C} = (c_{ij})_{i,j=1}^n$ такая, что $\text{sign } c_{ij} = \text{sign } a_{ij}$, $i, j = 1, \dots, n$;

6) матрица \mathbf{A} трехдиагональная (т.е. $a_{ij} = 0$ при $|i - j| > 1$), и главные миноры матрицы $-\mathbf{A}$ положительны;

7) матрица \mathbf{A} знаксимметрична (т.е. $a_{ij}a_{ji} > 0$, $i, j = 1, \dots, n$), и главные миноры матрицы $-\mathbf{A}$ положительны.

Замечание 6.1. Из условия 2) теоремы 6.3 следует, что если матрица \mathbf{A} имеет неотрицательные внедиагональные элементы (что соответствует симбиозу всех видов), то ее устойчивость совпадает с D -устойчивостью. Необходимые и достаточные условия устойчивости матриц с неотрицательными внедиагональными элементами рассмотрены, например, в работах [40, 137]. Матрицы такого вида широко используются и в математической экономике [85, 103, 137, 155].

Можно ввести и некоторые другие свойства матрицы \mathbf{A} .

Определение 6.2 [105]. *Матрица \mathbf{A} называется полностью устойчивой (или вполне устойчивой), если любая ее главная подматрица (т.е. матрица, получаемая из матрицы \mathbf{A} вычеркиванием нескольких строк и столбцов с одинаковыми номерами) D -устойчива.*

Биологически полную устойчивость можно интерпретировать так: матрица сообщества остается D -устойчивой после исключения из сообщества любого числа видов. Очевидно, что из полной устойчивости матрицы следует ее D -устойчивость.

Определение 6.3 [95, 105]. *Матрица \mathbf{A} называется диссипативной, если существует такая матрица $\mathbf{B} \in \mathbf{D}^+$, что матрица $\mathbf{BA} + \mathbf{A}^*\mathbf{B}$ отрицательно определена.*

Из условия 1) теоремы 6.3 следует, что любая диссипативная матрица является D -устойчивой.

Замечание 6.2. Отметим, что определение диссипативности матрицы взаимодействий \mathbf{A} совпадает с определением

диссипативности системы (5.1), введенным в предыдущем параграфе.

Действительно, отрицательная определенность матрицы $\mathbf{B}\mathbf{A} + \mathbf{A}^*\mathbf{B}$, где $\mathbf{B} = \text{diag}\{\gamma_1, \dots, \gamma_n\}$, $\gamma_i > 0$, $i = 1, \dots, n$, эквивалентна отрицательной определенности квадратичной формы

$$F(N_1, \dots, N_n) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_i a_{ij} N_i N_j.$$

Теорема 6.4 [95]. *Матрица \mathbf{A} диссипативна тогда и только тогда, когда для любой матрицы $\mathbf{B} \in \mathbf{D}^+$ на главной диагонали матрицы $-\mathbf{B}\mathbf{A}$ имеется хотя бы один положительный элемент.*

Теорема 6.5 [105]. *Если матрица \mathbf{A} устойчива, D-устойчива или диссипативна, то аналогичным свойством обладают и матрицы \mathbf{A}^* , \mathbf{A}^{-1} .*

Таким образом, получаем следующую взаимосвязь между различными свойствами матрицы \mathbf{A} :

$$\begin{aligned} \text{Диссипативность} &\Rightarrow \text{Полная устойчивость} \Rightarrow \\ &\Rightarrow \text{D-устойчивость} \Rightarrow \text{Устойчивость}. \end{aligned} \tag{6.2}$$

Если матрица \mathbf{A} обладает хотя бы одним из первых трех свойств этой диаграммы (диссипативность, полная устойчивость, D-устойчивость), то этого достаточно для устойчивости положения равновесия $\bar{\mathbf{N}}$ системы (6.1). В то же время, только лишь устойчивость матрицы \mathbf{A} устойчивость точки $\bar{\mathbf{N}}$ не гарантирует (в этом случае все будет зависеть от значений c_1, \dots, c_n).

Теорема 6.6 [105]. *Если матрица \mathbf{A} нормальна, т.е. $\mathbf{A}\mathbf{A}^* = \mathbf{A}^*\mathbf{A}$, то справедлива цепочка следствий, обратных (6.2).*

Теорема 6.7 [122]. *Если матрица \mathbf{A} метцлерова, т.е. $a_{ij} \geq 0$ при $i \neq j$, $i, j = 1, \dots, n$, то справедлива цепочка следствий, обратных (6.2).*

Таким образом, согласно теоремам 6.6 и 6.7, для нормальных и метцлеровых матриц введенные свойства (диссипативность, полная устойчивость, D -устойчивость) эквивалентны устойчивости в обычном смысле (гурвицевости).

Наконец, введем еще одно более сильное свойство матрицы \mathbf{A} .

Определение 6.4 [105]. *Матрица \mathbf{A} называется знак-устойчивой, если устойчива любая матрица $\mathbf{S} = (s_{ij})_{i,j=1}^n$ такая, что $\text{sign } s_{ij} = \text{sign } a_{ij}, i, j = 1, \dots, n$.*

Элемент a_{ij} показывает характер (знак) и интенсивность (абсолютная величина) влияния j -ого вида на i -ый, и знак-устойчивость подразумевает сохранение устойчивости при изменении интенсивности взаимодействия видов с сохранением их характера.

Из условия 5) теоремы 6.3 следует, что, если матрица \mathbf{A} знак-устойчива, то она D -устойчива.

Теорема 6.8 [105]. *Пусть матрица \mathbf{A} имеет отрицательные диагональные элементы ($a_{ii} < 0, i = 1, \dots, n$). Тогда для знак-устойчивости матрицы \mathbf{A} необходимо и достаточно, чтобы выполнялись условия:*

- 1) $a_{ij}a_{ji} \leq 0$ при $i \neq j$ (т.е. в сообществе не должно быть межвидовой конкуренции и симбиоза);
- 2) для любой последовательности различных индексов $i_1, \dots, i_m \in \{1, \dots, n\}$ ($m > 2$) неравенства $a_{i_1 i_2} \neq 0, a_{i_2 i_3} \neq 0, \dots, a_{i_{m-1} i_m} \neq 0$ влечут $a_{i_m i_1} \neq 0$.

Теорема 6.9 [105]. *Если $a_{ii} < 0, i = 1, \dots, n$, и матрица \mathbf{A} знак-устойчива, то она полностью устойчива.*

Теорема 6.9 следует из теорем 6.3, 6.8. В самом деле, если условия теоремы 6.8 выполнены для матрицы \mathbf{A} , то они будут выполнены и для любой ее главной подматрицы. А тогда,

согласно условию 5) теоремы 6.3, все эти подматрицы будут D -устойчивы, что и означает полную устойчивость матрицы \mathbf{A} .

Замечание 6.3. Обратное, вообще говоря, неверно [105].

Параметры любого реального сообщества из-за различных случайных внешних воздействий могут быть определены лишь приближенно, т.е. мы имеем своего рода неопределенность в задании системы. Поэтому введенные свойства матрицы взаимодействий позволяют говорить о качественной (робастной) устойчивости, т.е. устойчивости, сохраняющейся при всех возможных значениях параметров системы из некоторых допустимых множеств.

Пример 6.2 [95]. Рассмотрим сообщество, состоящее из n видов, в котором i -ый вид питается $(i-1)$ -ым, и сам служит пищей для $(i+1)$ -го, $i = 2, \dots, n-1$. Будем считать, что для всех видов имеет место внутривидовая конкуренция. При этих предположениях система (6.1) запишется так:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 + a_{11}N_1 + a_{12}N_2) N_1, \\ \dot{N}_i = (c_i + a_{i,i-1}N_{i-1} + a_{ii}N_i + a_{i,i+1}N_{i+1}) N_i, \quad i = 2, \dots, n-1, \\ \dot{N}_n = (c_n + a_{n,n-1}N_{n-1} + a_{nn}N_n) N_n, \end{cases}$$

где $c_1 > 0$, $c_s < 0$, $a_{s,s-1} > 0$, $a_{j,j+1} < 0$, $a_{ii} < 0$, $s = 2, \dots, n$, $j = 1, \dots, n-1$, $i = 1, \dots, n$.

Предположим, что данная система имеет точку покоя $\bar{\mathbf{N}}$ в положительном ортантне.

Выпишем матрицу взаимодействий:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & a_{32} & a_{33} & a_{34} & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & a_{n,n-1} & a_{nn} \end{pmatrix}.$$

Можно проверить, что все главные миноры матрицы $-\mathbf{A}$ положительны. Тогда из условия 6) теоремы 6.3 следует, что матрица \mathbf{A} диагонально устойчива. А согласно теореме 6.8, матрица \mathbf{A} и знак-устойчива. Таким образом, положение равновесия асимптотически устойчиво при любых коэффициентах c_1, \dots, c_n (при которых точка $\bar{\mathbf{N}}$ остается в положительном ортанте).

Покажем, что рассматриваемая система является диссипативной. Действительно, если положить $\mathbf{B} = \text{diag}(\gamma_1, \dots, \gamma_n)$, где

$$\gamma_1 = 1, \quad \gamma_{i+1} = -\gamma_i \frac{a_{i,i+1}}{a_{i+1,i}}, \quad i = 1, \dots, n-1,$$

то получим, что $\mathbf{B}\mathbf{A} + \mathbf{A}^*\mathbf{B} = \text{diag}(\gamma_1 a_{11}, \dots, \gamma_n a_{nn})$ — отрицательно определенная матрица. Тогда, в соответствии с результатами предыдущего параграфа, функция

$$V_1 = \sum_{i=1}^n \gamma_i \left(N_i - \bar{N}_i - \bar{N}_i \ln \frac{N_i}{\bar{N}_i} \right)$$

будет удовлетворять в окрестности точки $\bar{\mathbf{N}}$ условиям теоремы Ляпунова об асимптотической устойчивости. Причем здесь имеет место асимптотическая устойчивость в целом (в положительном ортанте).

§ 7. Обобщенные вольтерровские модели

Рассмотренная ранее классическая модель Вольтерра основывалась на гипотезе "парных взаимодействий", которая предполагает аддитивность вклада каждой популяции в относительную скорость роста \dot{N}_i/N_i , что достаточно хорошо обосновано биологически [86], и линейный характер этого вклада, что значительно хуже соответствует реальным биологическим процессам и может быть принято только как приближение в некоторой

окрестности положения равновесия. Чтобы избавиться от этого недостатка было предложено (см. [95]) следующее обобщение классической модели

$$\dot{N}_i = \left(c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} f_j(N_j) \right) g_i(N_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (7.1)$$

где функции $g_i(N_i)$ непрерывно дифференцируемы, а функции $f_i(N_i)$ дважды непрерывно дифференцируемы при всех $N_i \geq 0$ и удовлетворяют условиям

$$f_i(0) = 0, \quad f'_i(N_i) > 0 \quad \text{при } N_i \geq 0,$$

$$g_i(0) = 0, \quad g_i(N_i) > 0 \quad \text{при } N_i > 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Произведем замену переменных по формулам

$$y_i = f_i(N_i), \quad i = 1, \dots, n.$$

В силу сделанных предположений о функциях $f_i(N_i)$ такая замена допустима, причем справедливы соотношения

$$f_i^{-1}(0) = 0, \quad (f_i^{-1}(y_i))' > 0 \quad \text{при } y_i \geq 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Здесь $f_i^{-1}(y_i)$ — функция, обратная к $f_i(N_i)$.

В результате система (7.1) примет вид

$$\dot{y}_i = \left(c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} y_j \right) \psi_i(y_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (7.2)$$

где $\psi_i(y_i) = f'_i(f_i^{-1}(y_i)) g_i(f_i^{-1}(y_i))$, $i = 1, \dots, n$. Очевидно, что

$$\psi_i(0) = 0, \quad \psi_i(y_i) > 0 \quad \text{при } y_i > 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Заметим, что системы (7.1) и (7.2) эквивалентны в смысле устойчивости положений равновесия: если некоторое положение одной системы устойчиво (асимптотически устойчиво), то тем же самым свойством будет обладать и соответствующее ему положение равновесия другой системы.

Систему (7.2) можно записать в матричной форме

$$\dot{\mathbf{y}} = \psi(\mathbf{y})(\mathbf{c} + \mathbf{A}\mathbf{y}), \quad (7.3)$$

где $\mathbf{y} = (y_1, \dots, y_n)^*$, $\mathbf{c} = (c_1, \dots, c_n)^*$, $\mathbf{A} = (a_{ij})_{i,j=1}^n$, $\psi(\mathbf{y}) = \text{diag}\{\psi_1(y_1), \dots, \psi_n(y_n)\}$.

Положение равновесия $\bar{\mathbf{y}} = (\bar{y}_1, \dots, \bar{y}_n)^*$ системы (7.3) в неотрицательном ортантне определяется из условий

$$\psi(\bar{\mathbf{y}})(\mathbf{c} + \mathbf{A}\bar{\mathbf{y}}) = \mathbf{0}, \quad \bar{\mathbf{y}} \geq \mathbf{0}. \quad (7.4)$$

Тривиальное решение $(0, \dots, 0)^*$ системы (7.4) неустойчиво, если хотя бы одна из величин c_i положительна. Действительно, пусть для определенности $c_1 > 0$. Рассмотрим решение системы (7.3), выходящее из точки $(y_1^{(0)}, 0, \dots, 0)^*$, где $y_1^{(0)} > 0$. Поскольку координатные оси являются инвариантными множествами системы (7.3), указанное решение удовлетворяет уравнению $\dot{y}_1 = \psi_1(y_1)(c_1 + a_{11}y_1)$. Тогда при достаточно малых значениях $y_1 > 0$ (а если $a_{11} \geq 0$, то и при любых других) правая часть данного уравнения будет положительной. Следовательно, рассматриваемое решение при достаточно малом значении $y_1^{(0)}$ будет удаляться от начала координат, что и означает неустойчивость особой точки $(0, \dots, 0)^*$.

Предположим теперь, что точка $\bar{\mathbf{y}}$ отлична от начала координат.

Положения равновесия, находящиеся на границе неотрицательного ортантана, соответствуют ситуациям, когда численность одной или нескольких популяций равна нулю. Следовательно,

поведение решений в окрестности этих точек соответствует малым численностям некоторых из популяций. Между тем, при малых численностях популяций особую роль играют различные случайные факторы, т.е. пользоваться детерминированной моделью, вообще говоря, нельзя. Тем не менее, информация о характере поведения решений в окрестности точек покоя, расположенных на границе неотрицательного ортантта, может дать некоторые сведения и о свойствах решений в целом.

Как и в параграфе 5, без потери общности будем считать, что $\bar{y}_i > 0$ при $i = 1, \dots, k$, $1 \leq k \leq n$, $\bar{y}_i = 0$ при $i = k + 1, \dots, n$ (если $k < n$).

Система в отклонениях, линеаризованная в окрестности точки $\bar{\mathbf{y}}$, имеет вид

$$\begin{cases} \dot{\xi}_i = \psi_i(\bar{y}_i) \sum_{j=1}^n a_{ij} \xi_j, & i = 1, \dots, k, \\ \dot{\xi}_s = \psi'_s(0) \left(c_s + \sum_{j=1}^k a_{sj} \bar{y}_j \right) \xi_s, & s = k + 1, \dots, n. \end{cases}$$

Здесь $\xi_l = y_l - \bar{y}_l$, $l = 1, \dots, n$.

Таким образом, справедлива теорема.

Теорема 7.1 [95]. *Пусть $\psi'_s(0) > 0$, $s = k + 1, \dots, n$. Тогда если выполнены условия:*

$$1) c_s + \sum_{j=1}^k a_{sj} \bar{y}_j < 0, \quad s = k + 1, \dots, n;$$

$$2) \operatorname{Re} \lambda_i(\bar{\mathbf{A}}_k) < 0, \quad i = 1, \dots, k, \text{ где } \bar{\mathbf{A}}_k = (\psi_i(\bar{y}_i) a_{ij})_{i,j=1}^k,$$

то положение равновесия $\bar{\mathbf{y}}$ системы (7.3) асимптотически устойчиво.

Замечание 7.1. Если $\psi'_s(0) = 0$, хотя бы для одного индекса $s = k + 1, \dots, n$, то исследовать устойчивость точки $\bar{\mathbf{y}}$ по линейному приближению нельзя.

Предположим далее, что у системы (7.3) существует положение равновесия в положительном ортантне ($\bar{\mathbf{y}} > \mathbf{0}$). Система в отклонениях, линеаризованная в окрестности точки $\bar{\mathbf{y}}$, будет тогда иметь вид

$$\dot{\xi} = \psi(\bar{\mathbf{y}}) \mathbf{A} \xi,$$

где $\xi = \mathbf{y} - \bar{\mathbf{y}}$. Таким образом, устойчивость положения равновесия $\bar{\mathbf{y}}$ определяется расположением собственных чисел матрицы $\psi(\bar{\mathbf{y}}) \mathbf{A}$.

Как и в предыдущем параграфе, получаем, что справедлива следующая теорема.

Теорема 7.2 [95]. *Для асимптотической устойчивости положения равновесия $\bar{\mathbf{y}}$ системы (7.3) достаточно, чтобы матрица \mathbf{A} была D-устойчивой.*

Из локальной устойчивости точки $\bar{\mathbf{y}}$, вообще говоря, не следует ее устойчивость в целом. Некоторая оценка области асимптотической устойчивости положения $\bar{\mathbf{y}}$ получена в работе [95]. Между тем, в ряде случаев дополнительные предположения о матрице \mathbf{A} позволяют провести глобальное исследование обобщенной системы Вольтерра.

Вернемся снова к записи системы в форме (7.1). Пусть $\bar{\mathbf{N}} = (\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n)^*$ — точка покоя этой системы, расположенная в положительном ортантне.

Предположим, что матрица \mathbf{A} диссипативна с матрицей $\mathbf{B} = \text{diag}\{\gamma_1, \dots, \gamma_n\}$, $\gamma_i > 0$, $i = 1, \dots, n$, т.е. матрица $\mathbf{BA} + \mathbf{A}^* \mathbf{B}$ отрицательно определена.

Построим функцию

$$V = \sum_{i=1}^n \gamma_i \int_{\bar{N}_i}^{N_i} \frac{f_i(x) - f_i(\bar{N}_i)}{g_i(x)} dx.$$

Эта функция положительна при всех $\mathbf{N} \neq \bar{\mathbf{N}}$ ($\mathbf{N} > \mathbf{0}$), причем $V(\bar{\mathbf{N}}) = 0$. Производная функции V в силу системы (7.1)

$$\frac{dV}{dt}\Big|_{(7.1)} = \frac{1}{2} (\mathbf{f}(\mathbf{N}) - \mathbf{f}(\bar{\mathbf{N}}))^* (\mathbf{B}\mathbf{A} + \mathbf{A}^*\mathbf{B}) (\mathbf{f}(\mathbf{N}) - \mathbf{f}(\bar{\mathbf{N}})),$$

где $\mathbf{f}(\mathbf{N}) = (f_1(N_1), \dots, f_n(N_n))^*$, отрицательна при всех $\mathbf{N} \neq \bar{\mathbf{N}}$ ($\mathbf{N} > \mathbf{0}$) и обращается в ноль в точке $\bar{\mathbf{N}}$. Таким образом, справедлива следующая теорема.

Теорема 7.3 [95]. *Пусть матрица \mathbf{A} диссипативна, и система (7.1) имеет точку покоя $\bar{\mathbf{N}} > \mathbf{0}$. Тогда эта точка будет асимптотически устойчивой. А если для всех $i = 1, \dots, n$, выполнено условие*

$$\int_{\bar{N}_i}^{N_i} \frac{f_i(x) - f_i(\bar{N}_i)}{g_i(x)} dx \rightarrow +\infty \quad \text{при } N_i \rightarrow +\infty, \quad (7.5)$$

то положение равновесия $\bar{\mathbf{N}}$ асимптотически устойчиво в целом (в положительном ортантне).

Замечание 7.2. Если $f_i(N_i) \equiv g_i(N_i) \equiv N_i$, для всех $i = 1, \dots, n$ (т.е. система (7.1) совпадает с классической системой Вольтерра), то функция V совпадает с функцией V_1 , введенной в параграфе 5.

Пример 7.1 [95]. Рассмотрим обобщенную модель "хищник — жертва"

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 + a_{11}f_1(N_1) + a_{12}f_2(N_2)) g_1(N_1), \\ \dot{N}_2 = (c_2 + a_{21}f_1(N_1) + a_{22}f_2(N_2)) g_2(N_2). \end{cases} \quad (7.6)$$

Здесь N_1 — численность жертв, N_2 — численность хищников. Как и в классическом случае, $c_1 > 0$, $c_2 < 0$, $a_{11} < 0$, $a_{12} < 0$, $a_{21} > 0$, $a_{22} < 0$. Пусть функции $f_1(N_1)$, $f_2(N_2)$, $g_1(N_1)$, $g_2(N_2)$ обладают указанными ранее свойствами.

Найдем положение равновесия $\bar{\mathbf{N}} = (\bar{N}_1, \bar{N}_2)^*$ системы (7.6), исходя из условий

$$\begin{cases} c_1 + a_{11}f_1(\bar{N}_1) + a_{12}f_2(\bar{N}_2) = 0, \\ c_2 + a_{21}f_1(\bar{N}_1) + a_{22}f_2(\bar{N}_2) = 0. \end{cases}$$

В результате получаем

$$\bar{N}_1 = f_1^{-1} \left(\frac{c_2 a_{12} - c_1 a_{22}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}} \right), \quad \bar{N}_2 = f_2^{-1} \left(\frac{c_1 a_{21} - c_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}} \right).$$

Поскольку $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$, $c_2a_{12} - c_1a_{22} > 0$, то для попадания точки $\bar{\mathbf{N}}$ в положительный ортант необходимо и достаточно, чтобы имело место неравенство $c_1a_{21} - c_2a_{11} > 0$. Будем считать, что это неравенство выполнено.

При сделанных предположениях о знаках элементов a_{ij} , $i, j = 1, 2$, матрица $\mathbf{A} = (a_{ij})_{i,j=1}^2$ будет диссипативной с матрицей $\mathbf{B} = \text{diag}\{-a_{21}/a_{12}, 1\}$. Действительно, матрица

$$\mathbf{BA} + \mathbf{A}^* \mathbf{B} = \begin{pmatrix} -2a_{11}a_{21}/a_{12} & 0 \\ 0 & -2a_{22} \end{pmatrix}$$

отрицательно определена.

Таким образом, положение равновесия $\bar{\mathbf{N}}$ асимптотически устойчиво (а при выполнении условия (7.5) асимптотически устойчиво в целом в положительном ортанте). Функция V для системы (7.6) имеет вид

$$V = -\frac{a_{21}}{a_{12}} \int_{\bar{N}_1}^{N_1} \frac{f_1(x) - f_1(\bar{N}_1)}{g_1(x)} dx + \int_{\bar{N}_2}^{N_2} \frac{f_2(x) - f_2(\bar{N}_2)}{g_2(x)} dx.$$

Отметим, что если внутривидовая конкуренция отсутствует ($a_{11} = a_{22} = 0$), то $\dot{V}|_{(7.6)} \equiv 0$, т.е., как и в классическом случае (см. параграф 5), построенная функция Ляпунова является интегралом системы (7.6).

В [95] была рассмотрена и более общая модель:

$$\dot{N}_i = \left(c_i - r_i(N_i) + \sum_{j=1}^n a_{ij} f_j(N_j) \right) g_i(N_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (7.7)$$

где функции $r_i(N_i)$ непрерывно дифференцируемы при $N_i \geq 0$ и удовлетворяют условию $r_i(0) = 0$, $i = 1, \dots, n$. Введение функций $r_i(N_i)$ позволяет более тонко учесть влияние внутривидовых взаимодействий.

Для системы (7.7) можно провести исследование, аналогичное тому, что было проведено для системы (7.1) (см. [95]). Мы ограничимся лишь рассмотрением одного примера.

Пример 7.2 [95]. Пусть задана модель

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = \left(c_1 + b_1 N_1^{\theta_1} + a_{12} N_2 \right) N_1, \\ \dot{N}_2 = \left(c_2 + b_2 N_2^{\theta_2} + a_{21} N_1 \right) N_2, \end{cases} \quad (7.8)$$

описывающая взаимодействие двух конкурирующих популяций. Здесь $c_i > 0$, $\theta_i \geq 1$, $b_i < 0$, $i = 1, 2$, $a_{12} < 0$, $a_{21} < 0$.

Система (7.8) представляет собой частный случай системы (7.7). Действительно, имеем $r_i(N_i) = -b_i N_i^{\theta_i}$, $f_i(N_i) = g_i(N_i) = N_i$, $i = 1, 2$, $a_{11} = a_{22} = 0$.

Предположим, что положение равновесия $\bar{\mathbf{N}} = (\bar{N}_1, \bar{N}_2)^*$ системы (7.8) изолировано и принадлежит положительному ортанту.

Построим функцию [95]

$$\hat{V} = \frac{c_1 a_{21}}{a_{12}} N_1 + c_2 N_2 + a_{21} N_1 N_2 + \frac{b_1 a_{21}}{a_{12}(\theta_1 + 1)} N_1^{\theta_1 + 1} + \frac{b_2}{(\theta_2 + 1)} N_2^{\theta_2 + 1}.$$

Имеем

$$\frac{d\hat{V}}{dt} \Big|_{(7.8)} = \mathbf{b}^*(N_1, N_2) \mathbf{D}(N_1, N_2) \mathbf{b}(N_1, N_2),$$

где

$$\mathbf{b}(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} (c_1 + b_1 N_1^{\theta_1} + a_{12} N_2) a_{21}/a_{12} \\ c_2 + b_2 N_2^{\theta_2} + a_{21} N_1 \end{pmatrix},$$

$$\mathbf{D}(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} N_1 a_{12}/a_{21} & 0 \\ 0 & N_2 \end{pmatrix}.$$

Данная производная неотрицательна при всех $\mathbf{N} > \mathbf{0}$, причем, в силу изолированности положения равновесия, существует такая окрестность точки $\bar{\mathbf{N}}$, в которой эта производная обращается в ноль только в точке $\bar{\mathbf{N}}$. Таким образом, функция \hat{V} в указанной окрестности возрастает на решениях системы (7.8), отличных от точки покоя $\bar{\mathbf{N}}$, а сама точка $\bar{\mathbf{N}}$ является стационарной точкой функции \hat{V} . Несложно проверить, что если справедливо неравенство

$$a_{11}a_{22}\theta_1\theta_2\bar{N}_1^{\theta_1-1}\bar{N}_2^{\theta_2-1} > a_{12}a_{21}, \quad (7.9)$$

то точка $\bar{\mathbf{N}}$ является точкой максимума функции \hat{V} . Следовательно, условие (7.9) является достаточным для асимптотической устойчивости положения равновесия $\bar{\mathbf{N}}$.

§ 8. Условия предельной ограниченности решений обобщенных вольтерровских моделей

При анализе динамики популяционных моделей часто требуется знать, могут ли численности каких-то из рассматриваемых видов неограниченно увеличиваться при возрастании времени [95, 103, 105]. В широком классе случаев при управлении биологическими системами необходимо обеспечить, чтобы в процессе эволюции численности популяций оставались в некоторых заданных пределах [95, 138].

В настоящем параграфе исследуем условия предельной ограниченности решений следующей популяционной модели

вольтерровского типа:

$$\dot{N}_i = \left(c_i + a_{ii} f_i^{\mu_i}(N_i) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij} f_j^{\alpha_{ij}}(N_j) \right) g_i(N_i), \quad (8.1)$$

$$i = 1, \dots, n,$$

являющейся обобщением модели (7.1), рассмотренной в предыдущем параграфе. В (7.1) предполагалось, что степень влияния каждого j -ого вида на остальные одинакова (определяется функцией $f_j(N_j)$), что в реальных биологических процессах не всегда имеет место [124, 133, 138]. Уравнения (8.1) в ряде случаев позволяют более тонко учитывать различные нелинейные эффекты взаимодействия популяций. Параметры μ_i, α_{ij} в (8.1), задающие соответственно степень самолимитирования i -ой популяции и степень влияния j -ой популяции на i -ую, будем считать постоянными, $\mu_i > 0, \alpha_{ij} > 0, j \neq i, i, j = 1, \dots, n$.

Замечание 8.1. Если в исследуемой системе (8.1) принять $g_i(N_i) = f_i(N_i) = N_i, i = 1, \dots, n$, то получим известную модель Гилпина — Аяла, широко используемую в различных приложениях (см., например, [124, 126, 127, 131, 133]). В частности, в работе [134] модель Гилпина — Аяла успешно применялась для описания конкурентных процессов в популяциях дрозофил.

Обозначим через K^+ неотрицательный ортант n -мерного пространства, а через K_0^+ его внутренность (положительный ортант).

Сделаем далее ряд предположений.

Предположение 8.1. Функции $g_i(N_i), f_i(N_i), i = 1, \dots, n$, обладают следующими свойствами:

- 1) $g_i(N_i)$ и $f_i(N_i)$ непрерывны при $N_i \geq 0$;
- 2) для любых $t_0 \in (-\infty, +\infty)$, $\mathbf{N}^{(0)} \in K^+$ через точку $(t_0, \mathbf{N}^{(0)})$ проходит единственное решение $\mathbf{N}(t, \mathbf{N}^{(0)}, t_0)$ системы (8.1) (здесь $\mathbf{N} = (N_1, \dots, N_n)^*$);

- 3) $g_i(0) = f_i(0) = 0$ и $g_i(N_i) > 0$, $f_i(N_i) > 0$ при $N_i > 0$;
 4) $f_i(N_i) \rightarrow +\infty$ при $N_i \rightarrow +\infty$.

Отметим, что при выполнении предположения 8.1 ортанты K^+ и K_0^+ являются инвариантными множествами системы (8.1).

Предположение 8.2. Существует такое число $\bar{\xi} > 0$, что для любых чисел $\xi_i \geq \bar{\xi}$, $i = 1, \dots, n$, справедливо соотношение

$$\int_1^{N_i} \frac{f_i^{\xi_i}(\tau)}{g_i(\tau)} d\tau \rightarrow +\infty \quad \text{при } N_i \rightarrow +\infty.$$

Предположение 8.3. Существует такое число $\bar{\xi} > 0$, что для любых чисел $\xi_i \geq \bar{\xi}$, $i = 1, \dots, n$, справедливо соотношение

$$\int_0^1 \frac{f_i^{\xi_i}(\tau)}{g_i(\tau)} d\tau < +\infty.$$

Например, функции $g_i(N_i) = N_i^{m_i}$, $f_i(N_i) = N_i^{p_i}$, $i = 1, \dots, n$, будут удовлетворять предположениям 8.1–8.3, если для показателей степеней m_i и p_i выполнены неравенства $m_i \geq 1$, $\alpha_{ij} p_j \geq 1$, $j \neq i$, $i, j = 1, \dots, n$.

Определение 8.1 [158]. *Будем говорить, что решения системы (8.1) равномерно предельно ограничены в неотрицательном ортанте, если существует такое число $R > 0$, что для любого $Q > 0$ можно выбрать $T = T(Q) \geq 0$ так, чтобы при всех $t_0 \geq 0$, $\mathbf{N}^{(0)} \in K_Q$ и $t \geq t_0 + T$ имело место неравенство $\|\mathbf{N}(t, \mathbf{N}^{(0)}, t_0)\| \leq R$. Здесь $K_Q = \{\mathbf{N} : \mathbf{N} \in K^+, \|\mathbf{N}\| \leq Q\}$, $\|\cdot\|$ — евклидова норма вектора.*

При выполнении предположений 8.1–8.3 для нахождения условий предельной ограниченности решений системы (8.1) можно использовать функцию Ляпунова вида

$$V(\mathbf{N}) = \sum_{i=1}^n \gamma_i \int_1^{N_i} \frac{f_i^{\xi_i}(\tau)}{g_i(\tau)} d\tau, \quad \xi_i \geq \bar{\xi}, \quad \gamma_i > 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Функция $V(\mathbf{N})$ непрерывно дифференцируема на множестве K_0^+ , причем $V(\mathbf{N}) \rightarrow +\infty$ при $\|\mathbf{N}\| \rightarrow \infty$. Вычислим ее производную на решениях уравнений (8.1), начинающихся в K_0^+ . При всех $\mathbf{N} \in K_0^+$ имеем

$$\begin{aligned} \dot{V}|_{(8.1)} &= \sum_{i=1}^n \gamma_i \left(c_i f_i^{\xi_i}(N_i) + a_{ii} f_i^{\xi_i + \mu_i}(N_i) + f_i^{\xi_i}(N_i) \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij} f_j^{\alpha_{ij}}(N_j) \right) \leq \\ &\leq \sum_{i=1}^n \gamma_i \left(c_i f_i^{\xi_i}(N_i) + a_{ii} f_i^{\xi_i + \mu_i}(N_i) + f_i^{\xi_i}(N_i) \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \bar{a}_{ij} f_j^{\alpha_{ij}}(N_j) \right). \end{aligned}$$

Здесь $\bar{a}_{ij} = \max \{a_{ij}; 0\}$. Для доказательства равномерной предельной ограниченности решений системы (8.1) в K_0^+ , согласно теореме Йосидзавы (см. [158]), достаточно показать, что параметры $\xi_i, \gamma_i, i = 1, \dots, n$, и число $\Delta > 0$ можно выбрать таким образом, чтобы для функции

$$W(\mathbf{y}) = \sum_{i=1}^n \gamma_i \left(c_i y_i^{\xi_i} + a_{ii} y_i^{\xi_i + \mu_i} + y_i^{\xi_i} \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \bar{a}_{ij} y_j^{\alpha_{ij}} \right)$$

в области $\|\mathbf{y}\| > \Delta$ выполнялось неравенство $W(\mathbf{y}) < 0$.

В работе [4] доказано, что указанный выбор можно осуществить, если системы неравенств

$$\frac{\alpha_{ij}}{\xi_j + \mu_j} \leq \frac{\mu_i}{\xi_i + \mu_i} \quad \text{при } j \neq i \text{ и } \bar{a}_{ij} \neq 0, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad (8.2)$$

и

$$a_{ii} \theta_i^{\mu_i} + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \bar{a}_{ij} \theta_j^{\alpha_{ij}} < 0, \quad i = 1, \dots, n, \quad (8.3)$$

имеют положительные решения.

Рассмотрим теперь решение системы (8.1), начинающееся в точке $\mathbf{N}^{(0)}$, лежащей на границе множества K^+ . Тогда эта точка имеет какое-то количество нулевых координат. Для определенности будем считать, что $\mathbf{N}^{(0)} = (N_1^{(0)}, \dots, N_m^{(0)}, 0, \dots, 0)^*$, где $N_i^{(0)} > 0$, $i = 1, \dots, m$, $1 \leq m < n$ (случай, когда $\mathbf{N}^{(0)} = (0, \dots, 0)^*$ — тривиален).

Пусть

$$K_{1,\dots,m}^+ = \{\mathbf{N} : N_i > 0, i = 1, \dots, m, N_j = 0, j = m + 1, \dots, n\}.$$

Учитывая инвариантность множества $K_{1,\dots,m}^+$ и используя функцию Ляпунова

$$V(\mathbf{N}) = \sum_{i=1}^m \gamma_i \int_1^{N_i} \frac{f_i^{\xi_i}(\tau)}{g_i(\tau)} d\tau, \quad \xi_i \geq \bar{\xi}, \quad \gamma_i > 0, \quad i = 1, \dots, m,$$

аналогичным образом получаем, что если существуют положительные числа ξ_1, \dots, ξ_n и $\theta_1, \dots, \theta_n$, удовлетворяющие неравенствам (8.2) и (8.3) соответственно, то решения системы (8.1) будут равномерно предельно ограничены в $K_{1,\dots,m}^+$.

Более того, в [4] доказано, что если все коэффициенты c_i , a_{ij} , $i \neq j$, неотрицательны, а функции $f_i(N_i)$ не убывают при $N_i \in [0, +\infty)$, $i, j = 1, \dots, n$, то существование положительных решений неравенств (8.2) и (8.3) является и необходимым условием равномерной предельной ограниченности решений системы (8.1) в неотрицательном ортантте.

Таким образом, справедлива следующая теорема.

Теорема 8.1 [4]. *Пусть выполнены предположения 8.1–8.3. Для того, чтобы решения системы (8.1) были равномерно предельно ограничены в неотрицательном ортантте достаточно, а в случае, когда все коэффициенты c_i , a_{ij} , $i \neq j$, неотрицательны и функции $f_i(N_i)$ не убывают при $N_i \in [0, +\infty)$, $i, j = 1, \dots, n$, то и необходимо, чтобы существовали положительные числа*

ξ_1, \dots, ξ_n и $\theta_1, \dots, \theta_n$, удовлетворяющие неравенствам (8.2) и (8.3) соответственно.

Замечание 8.2. Требование существования положительных решений двух систем неравенств (8.2) и (8.3) можно заменить (см. [4]) более грубым, но более простым для проверки требованием существования положительных решений одной системы строгих неравенств

$$\frac{\alpha_{ij}}{\xi_j + \mu_j} < \frac{\mu_i}{\xi_i + \mu_i} \text{ при } j \neq i \text{ и } \bar{a}_{ij} \neq 0, \quad i, j = 1, \dots, n. \quad (8.4)$$

Отметим при этом, что в работе [4] установлен критерий существования положительных решений системы неравенств (8.4) и предложен конструктивный алгоритм их нахождения.

Пример 8.1. Пусть уравнения (8.1) имеют вид

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 + a_{11}N_1^{\mu_1} + a_{12}N_2) N_1, \\ \dot{N}_2 = (c_2 + a_{22}N_2^{\mu_2} + a_{21}N_1 + a_{23}N_3) N_2, \\ \dot{N}_3 = (c_3 + a_{33}N_3^{\mu_3} + a_{32}N_2) N_3. \end{cases} \quad (8.5)$$

Таким образом, здесь $n = 3$, $f_i(N_i) = g_i(N_i) = N_i$, $i = 1, 2, 3$, $a_{12} = a_{21} = a_{23} = a_{32} = 1$. Предполагаем, что $a_{ii} < 0$, $i = 1, 2, 3$. Кроме того, будем считать, что коэффициенты $c_1, c_2, c_3, a_{12}, a_{21}, a_{23}, a_{32}$ положительны. Значит, второй вид образует симбиоз с первым и третьим видами, а те друг к другу относятся нейтрально.

Рассмотрим систему (8.2), соответствующую уравнениям (8.5). Получим

$$-\mu_1 h_1 + h_2 \leq 0, \quad -\mu_2 h_2 + h_1 \leq 0, \quad -\mu_2 h_2 + h_3 \leq 0, \quad -\mu_3 h_3 + h_2 \leq 0,$$

где $h_i = 1/(\xi_i + \mu_i)$, $i = 1, 2, 3$. Записывая эти неравенства в следующей форме:

$$h_2 \leq \mu_1 h_1 \leq \mu_1 \mu_2 h_2, \quad h_3 \leq \mu_2 h_2 \leq \mu_2 \mu_3 h_3,$$

ненесложно заметить, что для существования у них положительного решения необходимо и достаточно выполнения условий

$$\mu_1\mu_2 \geq 1, \quad \mu_2\mu_3 \geq 1. \quad (8.6)$$

Составим теперь систему (8.3), соответствующую уравнениям (8.5). Имеем

$$a_{11}\theta_1^{\mu_1} + a_{12}\theta_2 < 0, \quad a_{22}\theta_2^{\mu_2} + a_{21}\theta_1 + a_{23}\theta_3 < 0, \quad a_{33}\theta_3^{\mu_3} + a_{32}\theta_2 < 0.$$

Применяя к ней метод исключения неизвестных, приходим к цепочке неравенств

$$\begin{aligned} 1 &> \left(-\frac{a_{21}}{a_{22}}\right) \theta_1 \theta_2^{-\mu_2} + \left(-\frac{a_{23}}{a_{22}}\right) \theta_3 \theta_2^{-\mu_2} > \\ &> \left(-\frac{a_{21}}{a_{22}}\right) \left(-\frac{a_{12}}{a_{11}}\right)^{\frac{1}{\mu_1}} \theta_2^{\frac{1-\mu_1\mu_2}{\mu_1}} + \left(-\frac{a_{23}}{a_{22}}\right) \left(-\frac{a_{32}}{a_{33}}\right)^{\frac{1}{\mu_3}} \theta_2^{\frac{1-\mu_2\mu_3}{\mu_3}}. \end{aligned}$$

С учетом ограничений (8.6) получаем, что для существования положительных чисел $\theta_1, \theta_2, \theta_3$, удовлетворяющих этим неравенствам, необходимо и достаточно, чтобы выполнялось одно из следующих условий:

- а) $\mu_1\mu_2 > 1, \mu_2\mu_3 > 1;$
- б) $\mu_1\mu_2 = 1, \mu_2\mu_3 > 1, (-a_{21}/a_{22})(-a_{12}/a_{11})^{\mu_2} < 1;$
- в) $\mu_1\mu_2 > 1, \mu_2\mu_3 = 1, (-a_{23}/a_{22})(-a_{32}/a_{33})^{\mu_2} < 1;$
- г) $\mu_1\mu_2 = 1, \mu_2\mu_3 = 1,$
 $(-a_{21}/a_{22})(-a_{12}/a_{11})^{\mu_2} + (-a_{23}/a_{22})(-a_{32}/a_{33})^{\mu_2} < 1.$

Таким образом, решения системы (8.5) будут равномерно предельно ограничены в неотрицательном ортантте тогда и только тогда, когда выполняется одно из условий а)–г).

Замечание 8.3. Пусть $\mu_i = \alpha_{ij} = 1, j \neq i, i, j = 1, \dots, n$, т.е. система (8.1) совпадает с (7.1). Тогда неравенства (8.2) имеют положительные решения. В самом деле, достаточно положить

$\xi_1 = \dots = \xi_n = \xi > 0$. Неравенства (8.3) в данном случае примут вид

$$\mathbf{P}\boldsymbol{\theta} < \mathbf{0}, \quad (8.7)$$

где $\boldsymbol{\theta} = (\theta_1, \dots, \theta_n)^*$, $\mathbf{P} = (p_{ij})_{i,j=1}^n$, $p_{ii} = a_{ii}$, $p_{ij} = \bar{a}_{ij}$ при $i \neq j$. С учетом того, что матрица \mathbf{P} имеет неотрицательные вне-диагональные элементы, т.е. является метцлеровой, получаем (см. [122]), что условие существования положительных решений системы неравенств (8.7) эквивалентно условию устойчивости (турвицевости) матрицы \mathbf{P} .

Предположения 8.2 и 8.3 в теореме 8.1 можно заменить следующим предположением.

Предположение 8.4. Функции $f_i(N_i)$ непрерывно дифференцируемы при $N_i \in [0, +\infty)$, и $f'_i(N_i) > 0$ при $N_i > 0$, $i = 1, \dots, n$.

В этом случае в качестве функции Ляпунова для системы (8.1) можно использовать функцию вида

$$\tilde{V}(\mathbf{N}) = \max_{i=1, \dots, n} \left(\frac{f_i(N_i)}{\theta_i} \right)^{h_i}, \quad \theta_i > 0, \quad h_i \geq 1, \quad i = 1, \dots, n.$$

В самом деле, пусть ξ_1, \dots, ξ_n и $\theta_1, \dots, \theta_n$ — некоторые положительные решения неравенств (8.2) и (8.3) соответственно. Положим $h_i = \xi_i + \mu_i$, $i = 1, \dots, n$. Не умаляя общности, считаем, что $\xi_i + \mu_i \geq 1$, $i = 1, \dots, n$. Используем найденные значения $\theta_1, \dots, \theta_n$ и h_1, \dots, h_n в качестве значений соответствующих параметров функции $\tilde{V}(N)$.

Определим такое $\delta > 0$, что

$$a_{ii}\theta_i^{\mu_i} + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \bar{a}_{ij}\theta_j^{\alpha_{ij}} < -\delta, \quad i = 1, \dots, n.$$

Выберем точку $\hat{\mathbf{N}} = (\hat{N}_1, \dots, \hat{N}_n)^* \in K^+$, $\hat{\mathbf{N}} \neq \mathbf{0}$. Обозначим через $\mathbf{N}(t) = (N_1(t), \dots, N_n(t))^*$ решение системы (8.1), начинаяющееся при $t = 0$ в точке $\hat{\mathbf{N}}$.

Положим

$$B = \max_{i=1,\dots,n} \left(\frac{f_i(\hat{N}_i)}{\theta_i} \right)^{h_i}.$$

Пусть A — подмножество индексов из $\{1, \dots, n\}$ такое, что $\left(f_i(\hat{N}_i)/\theta_i \right)^{h_i} = B$ при $i \in A$, и $\left(f_i(\hat{N}_i)/\theta_i \right)^{h_i} < B$ при $i \notin A$.

Нетрудно проверить, что тогда найдется такое $\Delta > 0$, что если $\|\hat{\mathbf{N}}\| \geq \Delta$, то при всех $i \in A$ будут справедливы соотношения

$$\begin{aligned} & \frac{d}{dt} \left(\frac{f_i(N_i(t))}{\theta_i} \right)^{h_i} \Big|_{t=0} = \\ &= \frac{h_i f'_i(\hat{N}_i)}{\theta_i} \left(\frac{f_i(\hat{N}_i)}{\theta_i} \right)^{h_i-1} g_i(\hat{N}_i) \left(c_i + a_{ii} f_i^{\mu_i}(\hat{N}_i) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij} f_j^{\alpha_{ij}}(\hat{N}_j) \right) \leq \\ &\leq \frac{h_i f'_i(\hat{N}_i)}{\theta_i} \left(\frac{f_i(\hat{N}_i)}{\theta_i} \right)^{h_i-1} g_i(\hat{N}_i) \times \\ &\quad \times \left(c_i + \left(\frac{f_i(\hat{N}_i)}{\theta_i} \right)^{\mu_i} \left(a_{ii} \theta_i^{\mu_i} + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \bar{a}_{ij} \theta_j^{\alpha_{ij}} \right) \right) \leq \\ &\leq \frac{h_i f'_i(\hat{N}_i)}{\theta_i} g_i(\hat{N}_i) \tilde{V}^{1-1/h_i}(\hat{\mathbf{N}}) \left(c_i - \delta \tilde{V}^{\mu_i/h_i}(\hat{\mathbf{N}}) \right). \end{aligned}$$

Значит,

$$\begin{aligned} D^+ \tilde{V}(\hat{\mathbf{N}}) &\leq \max_{i \in A} \left\{ \frac{h_i f'_i(\hat{N}_i)}{\theta_i} g_i(\hat{N}_i) \tilde{V}^{1-1/h_i}(\hat{\mathbf{N}}) \times \right. \\ &\quad \times \left. \left(c_i - \delta \tilde{V}^{\mu_i/h_i}(\hat{\mathbf{N}}) \right) \right\}. \end{aligned}$$

Здесь символом D^+ обозначена правая верхняя производная Дири [103].

Таким образом, если Δ достаточно велико, то при $\|\mathbf{N}\| \geq \Delta$ будет справедливо неравенство $D^+ \tilde{V}(\mathbf{N}) < 0$.

В результате получаем следующую теорему.

Теорема 8.2 [4]. *Пусть выполнены предположения 8.1 и 8.4.*

Для того, чтобы решения системы (8.1) были равномерно предельно ограничены в неотрицательном ортантне достаточно, а в случае, когда все коэффициенты $c_i, a_{ij}, i \neq j, i, j = 1, \dots, n$, неотрицательны, то и необходимо, чтобы существовали положительные числа ξ_1, \dots, ξ_n и $\theta_1, \dots, \theta_n$, удовлетворяющие неравенствам (8.2) и (8.3) соответственно.

Следствие 8.1 [4]. *Пусть выполнены предположения 8.1–8.3 или 8.1 и 8.4. Тогда если $c_i \leq 0, i = 1, \dots, n$, и системы неравенств (8.2), (8.3) имеют положительные решения, то нулевое решение системы (8.1) будет асимптотически устойчивым в целом (все популяции вымрут).*

Наряду с исследованием условий предельной ограниченности решений, одной из актуальных проблем, связанных с анализом динамики популяционных моделей, является нахождение условий их перманентности [138]. Свойство перманентности заключается в том, что в положительном ортантне K_0^+ существует замкнутая ограниченная область такая, что каждое решение, начинаяющееся в K_0^+ , за конечное время попадает в эту область и остается в ней при дальнейшем возрастании времени. Биологически это означает, что в процессе эволюции виды не вымирают, и их численности остаются ограниченными. С практической точки зрения особый интерес представляет ситуация, когда перманентность является равномерной относительно начальных данных решений [138].

Определение 8.2 [138]. Система (8.1) называется равномерно перманентной, если существуют числа Δ_1 и Δ_2 , $0 < \Delta_1 < \Delta_2$, такие, что для любых δ_1 и δ_2 , $0 < \delta_1 < \delta_2$, число $T > 0$ можно выбрать так, чтобы для решений $\mathbf{N}(t, \mathbf{N}^{(0)}, t_0)$ с начальными данными, удовлетворяющими условиям

$$t_0 \geq 0, \quad \delta_1 \leq N_i^{(0)} \leq \delta_2, \quad i = 1, \dots, n,$$

при всех $t \geq t_0 + T$ имели место оценки

$$\Delta_1 \leq N_i(t, \mathbf{N}^{(0)}, t_0) \leq \Delta_2, \quad i = 1, \dots, n.$$

Сделаем еще одно предположение.

Предположение 8.5. Справедливы неравенства: $c_i > 0$, $a_{ij} \geq 0$, $j \neq i$, $i, j = 1, \dots, n$.

Замечание 8.4. Предположение 8.5 означает, что естественный прирост популяций положителен и все популяции благотворно влияют друг на друга, т.е. между любыми двумя популяциями в сообществе установлены отношения типа "симбиоз", "компенсализм" или "нейтрализм" (см. параграф 4).

Теорема 8.3 [4]. Пусть выполнены предположения 8.1, 8.5 и хотя бы одно из предположений 8.2 или 8.4. Тогда если неравенства (8.2) и (8.3) имеют положительные решения, то система (8.1) является равномерно перманентной.

§ 9. Бифуркация динамических систем

Одним из важных вопросов качественного исследования математических моделей, описываемых системами дифференциальных уравнений, является вопрос о событиях, происходящих при изменениях правой части изучаемой системы, которые могут быть вызваны, например, различными внешними воздействиями. Возможна ситуация, когда сколь угодно малое изменение правой части системы приводит к качественной перестройке

ее фазового портрета. Такая перестройка называется бифуркацией [9–12, 17, 41, 61, 78].

Кроме фазовых переменных, в правые части уравнений, как правило, входят коэффициенты или параметры, определяемые внутренними свойствами моделируемого процесса или внешними условиями. В данном параграфе мы рассмотрим ситуацию, когда бифуркация системы может вызываться изменением значений указанных параметров.

Пусть изучаемый процесс описывается уравнениями

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x}, \mathbf{a}), \quad (9.1)$$

где $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n)^*$ — вектор фазовых переменных, $\mathbf{a} = (a_1, \dots, a_m)^*$ — вектор параметров.

Предположим, что компоненты векторной функции $\mathbf{f}(\mathbf{x}, \mathbf{a})$ являются непрерывно дифференцируемыми по своим аргументам при $\mathbf{x} \in G$ и $\mathbf{a} \in T$, где G и T — некоторые области в пространствах \mathbb{E}^n и \mathbb{E}^m соответственно. Тогда решения системы (9.1), траектории которых содержатся в G , будут непрерывно зависеть от значений \mathbf{a} из множества T , т.е. на любом конечном отрезке времени малым изменениям значений параметров будут соответствовать малые изменения решений. Однако поведение решений системы (9.1) на неограниченном интервале времени, характер траекторий этой системы, могут существенно измениться при изменении значений параметров.

Пример 9.1. Рассмотрим модель Мальтуса (см. параграф 1)

$$\dot{x} = ax, \quad (9.2)$$

описывающую динамику численности популяции при неограниченных ресурсах. Здесь $x(t)$ — численность популяции в момент времени t , постоянный параметр a равен разности коэффициентов удельной рождаемости и удельной смертности. Решение

уравнения (9.2), отвечающее начальному значению $x(0) = x_0$, имеет вид: $\dot{x}(t) = x_0 \exp(at)$. Видно, что положительному значению параметра a соответствует неограниченный рост популяции (если $x_0 \neq 0$), а отрицательному значению — вымирание популяции (решения стремятся к нулю с течением времени).

Таким образом, решения двух “близких” уравнений $\dot{x} = a^{(1)}x$ и $\dot{x} = a^{(2)}x$, где $a^{(1)} > 0$, $a^{(2)} < 0$, $|a^{(1)} - a^{(2)}| < \delta$, будут качественно отличаться при сколь угодно малом значении $\delta > 0$. Значит, можно сказать, что при смене знака параметра a происходит бифуркация (в данном случае смена характера устойчивости положения равновесия $x = 0$) уравнения (9.2).

Определение 9.1 [10]. *Фазовые портреты системы (9.1) при двух различных наборах значений параметров называются топологически эквивалентными, если существует невырожденное непрерывное преобразование координат, которое переводит все элементы одного фазового портрета в элементы другого.*

В частности, при невырожденном непрерывном преобразовании координат число положений равновесия не меняется, замкнутые траектории переходят в замкнутые, незамкнутые — в незамкнутые, связность множеств и характер их устойчивости не нарушается, взаимное расположение различных аттракторов (компактных инвариантных притягивающих подмножеств фазового пространства) сохраняется.

Определение 9.2 [10]. *Пусть $\bar{\mathbf{a}} \in T$, и существует такое $\delta > 0$, что фазовые портреты системы (9.1) при $\mathbf{a} = \bar{\mathbf{a}}$ и любом $\mathbf{a} \in T$, удовлетворяющем условию $\|\mathbf{a} - \bar{\mathbf{a}}\| < \delta$, топологически эквивалентны. Тогда говорят, что при $\mathbf{a} = \bar{\mathbf{a}}$ система (9.1) является грубой.*

Грубоść системы (9.1) при $\mathbf{a} = \bar{\mathbf{a}}$ означает, что ее фазовый портрет качественно не меняется при небольших отклонениях параметров от набора значений $\bar{\mathbf{a}}$. Если при $\mathbf{a} = \bar{\mathbf{a}}$ система

(9.1) не является грубой, то тогда \bar{a} называется бифуркационным набором значений параметров. При переходе через бифуркационные значения параметров фазовый портрет системы (9.1) может качественно перестраиваться. Простейшие бифуркации связаны прежде всего с изменениями числа и характера особых траекторий: положений равновесия, предельных циклов, сепаратрис. В системах большой размерности, наряду с простейшими, могут встречаться и типично многомерные бифуркации инвариантных многообразий, аттракторов и т.п.

Рассмотрим окрестность точки \bar{a} в пространстве параметров T , соответствующую некоторому бифуркационному значению. Если эту окрестность можно разбить на несколько множеств, отвечающих различным типам фазового портрета системы (9.1), то такое разбиение называется бифуркационной диаграммой.

Для оценки сложности бифуркации вводится понятие коразмерности. Зафиксируем некоторые значения a_2, \dots, a_m и будем двигаться в пространстве параметров вдоль оси a_1 , отмечая те значения a_1 , при переходе через которые происходит бифуркация. Аналогичные бифуркационные значения параметра a_1 можно найти при других значениях параметров a_2, \dots, a_m . В результате в области T получим $(m - 1)$ -мерные поверхности (пленки), каждой точке которых соответствует бифуркационное значение. Если точка принадлежит только одной такой пленке, то говорят, что соответствующая бифуркация имеет коразмерность 1; точкам, лежащим на пересечении двух пленок, соответствуют бифуркации коразмерности 2, и т.д. Точки, не лежащие ни на одной пленке, соответствуют грубым системам.

Бифуркации разделяют на локальные и нелокальные. Локальные бифуркации происходят в какой-то локальной области (например, в малой окрестности некоторого положения равн-

весия или предельного цикла). Для описания таких бифуркаций обычно раскладывают правую часть исследуемой системы в ряды в заданной окрестности и анализируют динамику системы по слагаемым с наименьшими степенями. Для описания нелокальных бифуркаций необходимо применять существенно нелинейный анализ системы. Отметим, что в ряде случаев локальные бифуркации сопровождаются нелокальными.

Бифуркации аттракторов (положений равновесия, предельных циклов и т.п.) принято подразделять на мягкие (внутренние) и жесткие (кризисы). Внутренние бифуркации приводят к топологическим изменениям самих притягивающих множеств, не затрагивая их бассейнов притяжения — областей, из которых фазовые траектории сходятся к данному аттрактору. Кризисы — бифуркации аттракторов, сопровождающиеся качественной перестройкой границ областей притяжения (бассейнов) аттракторов.

Рассмотрим некоторый аттрактор системы (9.1). Будем считать, что интересующие нас траектории системы находятся вблизи этого аттрактора. Выделим в пространстве параметров область значений, при которых аттрактор является устойчивым. Граница этой области, очевидно, соответствует бифуркационным значениям параметров. Когда набор текущих значений параметров находится в построенной области, но вблизи ее границы, небольшие возмущения (толчки), которые всегда имеют место, могут выкинуть значения параметров за пределы этой границы.

Граница называется безопасной, если ее малое нарушение приведет к переходу рассматриваемых траекторий системы к новому аттрактору, мало удаленному от старого. Если же сколь угодно малое нарушение границы приводит траектории системы к значительному удалению от старого аттрактора, то гра-

ница называется опасной. Резкие изменения переменных состояния динамической системы, вызванные малыми возмущениями в правых частях уравнений, в частности, малыми изменениями значений параметров, часто называют катастрофами [12]. Вопрос об опасности или безопасности границы тесно связан с вопросом мягкости или жесткости происходящей при ее пересечении бифуркации. При мягкой бифуркации граница является безопасной, а при жесткой она может оказаться опасной.

Наиболее полной и развитой является теория бифуркаций систем второго порядка. Рассмотрим далее некоторые элементы этой теории. Более подробное и строгое изложение можно найти в работах [10, 17]. Отметим, что многие идеи теории бифуркаций систем второго порядка на плоскости автоматически распространяются и на системы большего порядка [41, 61, 78].

Рассмотрим систему

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y, \mathbf{a}), \\ \dot{y} = Q(x, y, \mathbf{a}). \end{cases} \quad (9.3)$$

Здесь $(x, y)^* \in G \subset \mathbb{E}^2$, $\mathbf{a} \in T \subset \mathbb{E}^m$. Для простоты будем считать, что функции $P(x, y, \mathbf{a})$ и $Q(x, y, \mathbf{a})$ являются аналитическими в указанных областях изменений аргументов.

Зафиксируем какой-то набор значений параметров. Пусть $(x_0, y_0)^*$ — некоторое положение равновесия системы (9.3) при выбранном наборе значений параметров. Положим

$$\Delta = \begin{vmatrix} P'_x(x_0, y_0, \mathbf{a}) & P'_y(x_0, y_0, \mathbf{a}) \\ Q'_x(x_0, y_0, \mathbf{a}) & Q'_y(x_0, y_0, \mathbf{a}) \end{vmatrix}, \quad \sigma = P'_x(x_0, y_0, \mathbf{a}) + Q'_y(x_0, y_0, \mathbf{a}).$$

Тогда характеристический многочлен матрицы системы линейного приближения в окрестности точки $(x_0, y_0)^*$ для системы (9.3) будет иметь вид

$$\varphi(\lambda) = \lambda^2 - \sigma\lambda + \Delta. \quad (9.4)$$

Определим тип особой точки $(x_0, y_0)^*$. В зависимости от значений Δ и σ получаем:

- 1) $\Delta > 0, \sigma^2 - 4\Delta \geq 0$ — особая точка типа "узел" (при $\sigma^2 - 4\Delta = 0$ "узел" является вырожденным или дикритическим);
- 2) $\Delta < 0$ — "седло";
- 3) $\Delta > 0, \sigma^2 - 4\Delta < 0, \sigma \neq 0$ — "фокус";
- 4) $\Delta > 0, \sigma = 0$ — "сложный фокус" или "центр" (в зависимости от нелинейных слагаемых);
- 5) $\Delta = 0$ — сложное (кратное) положение равновесия.

В случаях 1)–3) среди корней характеристического многочлена (9.4) нет корней с нулевой вещественной частью; в случае 4) — имеется пара чисто мнимых комплексно сопряженных корней; в случае 5) — хотя бы один из корней равен нулю. При $\Delta = 0$ положению равновесия могут быть присущи особенности и "узла", и "седла", и "фокуса" (например, "сложный узел", "сложное седло", "седло-узел" и т.п.) [9].

Положение равновесия $(x_0, y_0)^*$ называется грубым, если ему соответствует один из случаев 1)–3).

Предположим теперь, что при заданных значениях параметров у системы (9.3) имеется замкнутая траектория (предельный цикл). Этой траектории соответствует периодическое решение $x = x(t), y = y(t)$ системы (9.3). Пусть T — период данного решения (т.е. $x(t+T) = x(t), y(t+T) = y(t)$ при всех значениях t). Число

$$h = \frac{1}{T} \int_0^T (P'_x(x(t), y(t), \mathbf{a}) + Q'_y(x(t), y(t), \mathbf{a})) dt$$

называется характеристическим показателем рассматриваемой замкнутой траектории. Если $h \neq 0$, то предельный цикл называется грубым (при $h > 0$ он неустойчив, при $h < 0$ устойчив) [17]. Поскольку общих методов нахождения предельных циклов нет,

то и вычисление их характеристических показателей является, вообще говоря, нетривиальной задачей.

Теорема 9.1 [17]. *Для того, чтобы система (9.3) была грубой в замкнутой области G при заданном наборе значений параметров необходимо и достаточно, чтобы у этой системы при этом наборе значений параметров отсутствовали негрубые положения равновесия и предельные циклы, а также сепаратрисы, идущие из седла в седло.*

Можно также доказать (см. [17]), что предельными траекториями в грубых системах могут быть только состояния равновесия и предельные циклы, причем число положений равновесия и предельных циклов может быть только конечное (отметим, что для систем размерности большей двух это, вообще говоря, не так).

Негрубые системы можно классифицировать по степени негрубости, в зависимости от того, добавки какого порядка могут превратить негрубую систему (9.3) в другую негрубую систему с топологически неэквивалентным фазовым портретом (подробнее см. [10, 17]). В частности, так называемые консервативные системы [9], широко используемые в механике, можно рассматривать как системы бесконечной степени негрубости. Для консервативных систем возможны лишь простые положения равновесия типа "центр" или "седло". Замкнутые траектории в консервативных системах не являются изолированными, а заполняют целые области.

При изменении значений параметров в негрубой системе может происходить бифуркация. Так, например, положение равновесия типа "сложный фокус" или "центр" может превращаться в грубый "фокус" (устойчивый или нет), причем такая бифуркация может сопровождаться рождением или исчезновением в окрестности этой точки предельных циклов. Сложное

положение равновесия ($\Delta = 0$) может разделиться на несколько простых или сложных равновесий меньшей кратности [10, 17] и различных типов или вообще исчезнуть, причем если $\sigma = 0$, то бифуркация сложного положения равновесия может сопровождаться рождением предельных циклов (при $\sigma \neq 0$ в окрестности положения равновесия предельных циклов быть не может по критерию Дюлака [9]). Аналогично может происходить бифуркация (слипание, разлипание, смена характера устойчивости) негрубых (кратных) предельных циклов, а также сепаратрисс (бифуркации которых относятся к нелокальным). Бифуркации положений равновесия могут сопровождаться бифуркациями сепаратрисс (т.е., как было уже отмечено ранее, локальные бифуркации могут сопровождаться нелокальными).

Из всего бесчисленного множества возможных бифуркаций рассмотрим далее более подробно самые простейшие, которые могут возникать в системах первой степени негрубости с одним ($m = 1$) параметром. Примеры более сложных бифуркаций, возможных в системах большей степени негрубости и в системах с большим количеством параметров, можно посмотреть, например, в работах [10, 17].

Пусть значение параметра $a = \bar{a}$ является бифуркационным, а все достаточно близкие к \bar{a} значения $a \neq \bar{a}$ соответствуют грубым системам, причем качественные структуры грубых систем при $a < \bar{a}$ и $a > \bar{a}$ различны. Предположим, что значению $a = \bar{a}$ соответствует система первой степени негрубости, т.е. (см. [10, 17]) у системы имеется один из негрубых особых элементов: "сложный фокус" первого порядка; двукратное положение равновесия "седло-узел"; двойной предельный цикл; сепаратриса, идущая из одного седла в другое, или сепаратриса, образующая петлю у одного седла, для которого $\sigma \neq 0$. Определения порядка "сложного фокуса", кратности сложного положения равновесия и т.д. можно найти в [10, 17].

жения равновесия (при $\Delta = 0$) и кратности предельного цикла см. в [10, 17].

1. Бифуркация "сложного фокуса" первого порядка. Возможны следующие бифуркации при переходе параметра через бифуркационное значение:

- а) при всех $a < \bar{a}$ (достаточно близких к \bar{a}) имеется грубый устойчивый "фокус" и в его окрестности нет замкнутых траекторий; при $a = \bar{a}$ "фокус" становится сложным первого порядка, сохраняя устойчивость; при переходе через значение \bar{a} (т.е. при $a > \bar{a}$) "фокус" делается грубым неустойчивым, и вокруг него появляется единственный устойчивый предельный цикл, расширяющийся с ростом a ;
- б) при $a < \bar{a}$ имеется грубый устойчивый "фокус", окруженный неустойчивым предельным циклом; при $a \rightarrow \bar{a} - 0$ предельный цикл сжимается и при $a = \bar{a}$ влипает в положение равновесия, которое становится неустойчивым "сложным фокусом" первого порядка; при $a > \bar{a}$ "фокус" превращается в грубый неустойчивый, с отсутствием в своей окрестности замкнутых траекторий.

Рассмотренные случаи а) и б) описывают смену устойчивого "фокуса" на неустойчивый, при этом для определения того, какая из двух ситуаций имеет место, надо исследовать характер устойчивости "сложного фокуса" при бифуркационном значении параметра.

Аналогично может быть описана смена неустойчивого "фокуса" на устойчивый.

Рассмотренную бифуркацию обычно называют бифуркацией Андронова — Хопфа (Андронов доказал соответствующие теоремы для двумерной системы, а Хопф обобщил их на многомерный случай (см. [78])).

Отметим, что в случае а) бифуркация является мягкой (при потере устойчивости положения равновесия появляется новый аттрактор — устойчивый предельный цикл, близко расположенный от положения равновесия, т.е. система из положения покоя переходит в режим автоколебаний с плавно возрастающей амплитудой). В случае б) бифуркация будет жесткой (при потере устойчивости положения равновесия, система сразу же уйдет далеко от этого положения равновесия).

Бифуркация "сложных фокусов" порядка выше первого, что уже будет соответствовать системам более высокой степени негрубости, может сопровождаться рождением или смертью более чем одного предельного цикла (см. [10, 17]).

Пример 9.2. Пусть уравнения (9.3) имеют вид

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - 2y - x(x^2 + y^2), \\ \dot{y} = 2x + ay - y(x^2 + y^2), \end{cases} \quad (9.5)$$

где a — скалярный параметр. Начало координат является положением равновесия системы (9.5) при любом значении a . Построим систему линейного приближения в окрестности данного положения равновесия. Получим

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - 2y, \\ \dot{y} = 2x + ay. \end{cases}$$

Собственные числа матрицы этой линейной системы $\lambda_{1,2} = a \pm 2i$. Значит, при $a < 0$ положение равновесия $(x, y)^* = (0, 0)^*$ является устойчивым "фокусом", а при $a > 0$ — неустойчивым "фокусом". При $a = 0$ собственные числа чисто мнимые ($\Delta > 0$, $\sigma = 0$). С помощью функции Ляпунова $V = x^2 + y^2$ несложно проверить, что при $a = 0$ начало координат асимптотически устойчиво. Следовательно, при $a = 0$ начало координат является устойчивым "сложным фокусом". Можно доказать, что это

”сложный фокус” первого порядка. Таким образом, при переходе параметра через значение $a = 0$ происходит бифуркация Андронова — Хопфа (в мягком варианте) с рождением ровно одного предельного цикла. В самом деле, это несложно установить непосредственно. Система (9.5) в полярных координатах имеет вид

$$\dot{r} = r(a - r^2), \quad \dot{\theta} = 2,$$

где r и θ — полярные радиус и угол соответственно. Видно, что при $a \leq 0$ начало координат асимптотически устойчиво в целом (предельных циклов нет), а при $a > 0$ появляется единственный устойчивый предельный цикл $r = \sqrt{a}$, причем радиус этого цикла увеличивается с ростом a .

2. Бифуркация двукратного ”седло-узла”. Здесь возможны следующие качественные перемены на фазовом портрете:

- а) при $a < \bar{a}$ нет ни одного положения равновесия; при $a = \bar{a}$ появляется ”седло-узел”; при $a > \bar{a}$ ”седло-узел” разделяется на грубые ”седло” и ”узел”;
- б) при $a < \bar{a}$ имеется два грубых положения равновесия ”седло” и ”узел”; при $a = \bar{a}$ они слипаются в один ”седло-узел”, который исчезает при $a > \bar{a}$.

Пример 9.3. Рассмотрим систему

$$\begin{cases} \dot{x} = xy - a, \\ \dot{y} = x - y. \end{cases} \quad (9.6)$$

Несложно проверить, что при $a > 0$ у системы (9.6) имеется два положения равновесия: $(\sqrt{a}, \sqrt{a})^*$ — ”седло” и $(-\sqrt{a}, -\sqrt{a})^*$ — устойчивый ”узел”. При $a = 0$ они слипаются в точке $(0, 0)^*$ в ”седло-узел”. При $a < 0$ положений равновесия у системы (9.6) нет.

3. Бифуркация двукратного предельного цикла. Как и в предыдущем случае с положениями равновесия, здесь возможны ситуации:

- а) при $a < \bar{a}$ в некоторой области нет ни одного предельного цикла; при $a = \bar{a}$ появляется двукратный предельный цикл, который затем при $a > \bar{a}$ разделяется на два грубых предельных цикла, устойчивый и неустойчивый;
- б) при $a < \bar{a}$ имеется два грубых предельных цикла, устойчивый и неустойчивый; при $a = \bar{a}$ они слипаются в один двукратный предельный цикл, который исчезает при $a > \bar{a}$.

Вопрос о появлении кратных предельных циклов или об отсутствии такого появления является одним из наиболее сложных в теории бифуркаций, для ответа на который нет сколько-нибудь общих методов.

4. Аналогично можно описать бифуркации систем первой степени негрубости, связанные со слипанием и разлипанием сепаратрис двух "седел", причем если сепаратриса образует петлю у одного "седла" (при $\sigma \neq 0$), то бифуркация этой сепаратрисы может сопровождаться рождением или гибеллю предельного цикла (см. [10, 17]).

Отметим еще один интересный момент, связанный с поведением системы при переходе параметров через бифуркационные значения. Пусть, например, в системе с одним параметром a при значениях $a < a^{(1)}$ имеется единственное положение равновесия типа устойчивый "фокус", замкнутые траектории отсутствуют; при $a = a^{(1)}$ вокруг этого положения равновесия рождается двукратный предельный цикл, который затем при $a > a^{(1)}$ разделяется на два грубых предельных цикла — устойчивый (с большим радиусом) и неустойчивый (с меньшим радиусом); при дальнейшем росте значения a радиус устойчивого цикла увеличивается, а радиус неустойчивого — уменьшается, пока, наконец, при некотором значении $a = a^{(2)}$ неустойчивый цикл не вливается в положение равновесия, делая его неустойчивым "сложным фокусом" первого порядка; при $a > a^{(2)}$ "фокус" становится грубым,

сохраняя неустойчивость. Таким образом, переходам параметра через значения $a^{(1)}$ и $a^{(2)}$ соответствуют описанные выше бифуркции двукратного предельного цикла и "сложного фокуса" первого порядка.

Рассмотрим сначала поведение системы при возрастании параметра. При $a < a^{(1)}$ система находится вблизи устойчивого положения равновесия и остается там при $a < a^{(2)}$, поскольку бифуркация двукратного предельного цикла не изменила характера устойчивости положения равновесия; при переходе через значение $a = a^{(2)}$ "фокус" делается неустойчивым, и система резко переходит к новому аттрактору — устойчивому предельному циклу, где далее и остается. Пусть теперь значение параметра уменьшается. Система сначала находится вблизи устойчивого предельного цикла и остается там, пока параметр не пересечет значение $a = a^{(1)}$; после этого цикл исчезнет, и система перейдет к устойчивому положению равновесия. В первом случае жесткое изменение поведения системы произойдет при переходе через значение $a = a^{(2)}$, во втором — через значение $a = a^{(1)}$. Таким образом, поведение системы при $a^{(1)} < a < a^{(2)}$ определяется предысторией системы. Описанное явление называется гистерезисом [9].

Примеры бифуркаций в биологических системах можно найти, например, в работах [13, 15, 78, 97, 100]. Мы ограничимся здесь одним примером, наглядно иллюстрирующим, что даже в относительно простых системах можно встретиться с целым множеством бифуркационных переходов.

Пример 9.4 [13]. Рассмотрим систему

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - \frac{bxy}{1+px} - qx^2, \\ \dot{y} = -cy + \frac{dxy}{1+px} - my^2, \end{cases}$$

описывающую взаимодействие двух видов: "хищника" и "жертвы". Здесь $x(t)$ — численность "жертв" в момент времени t , $y(t)$ — численность "хищников"; a, b, c, d, q, p, m — положительные параметры. В отличие от классической модели Лотки — Вольтерра, здесь учитывается эффект насыщения хищников.

С помощью замены переменных и параметров

$$\begin{aligned} x &\rightarrow (a/d)x; \quad y \rightarrow (a/d)y; \quad t \rightarrow (1/a)t; \\ \gamma &= c/a; \quad \alpha = pd/a; \quad \varepsilon = q/d; \quad \mu = m/b \end{aligned}$$

количество параметров, входящих в систему, можно сократить до четырех:

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1 + \alpha x} - \varepsilon x^2, \\ \dot{y} = -\gamma y + \frac{dxy}{1 + \alpha x} - \mu y^2. \end{cases} \quad (9.7)$$

Для простоты будем считать, что параметры γ и ε фиксированы, а параметры α и μ могут менять свои значения. Система (9.7) исследовалась в работе [13], и было показано, что при малых значениях параметра ε бифуркационная диаграмма имеет вид, изображенный на рисунке 9.1.

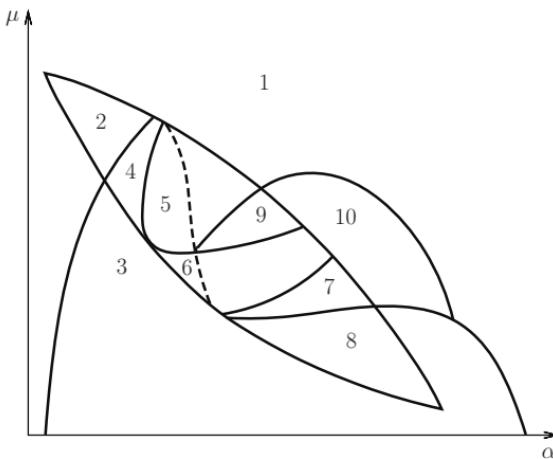


Рис. 9.1. Бифуркационная диаграмма.

Эта диаграмма содержит 10 областей с различным типом поведения фазовых траекторий. Поведение системы при различных соотношениях параметров может существенно отличаться (см. рис. 9.2). В системе возможны:

- 1) одно устойчивое равновесие (области 1 и 5);
- 2) один устойчивый предельный цикл (области 3 и 8);
- 3) два устойчивых равновесия (область 2);
- 4) устойчивый предельный цикл и неустойчивое равновесие внутри него (области 6, 7, 9, 10);
- 5) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие вне его (область 4).

В параметрических областях 7, 9, 10 область притяжения равновесия ограничивается неустойчивым предельным циклом, лежащим внутри устойчивого.

Особенно интересен фазовый портрет, соответствующий области 6. На рисунке 9.3 он изображен в увеличенном виде. Область притяжения равновесия B_2 (заштрихована) представляет собой "улитку", скручивающуюся с неустойчивого "фокуса" B_1 . Если известно, что в начальный момент времени система находилась в окрестности B_1 , то судить о том, придет ли соответствующая траектория в равновесие B_2 или на устойчивый предельный цикл, окружающий три точки равновесия C ("седло"), B_1 и B_2 , можно лишь на основе вероятностных выражений.

На параметрическом портрете имеются 22 различные бифуркационные границы, которые образуют 7 различных типов бифуркаций. Их изучение позволяет выявить возможные типы поведения системы при изменении ее параметров.

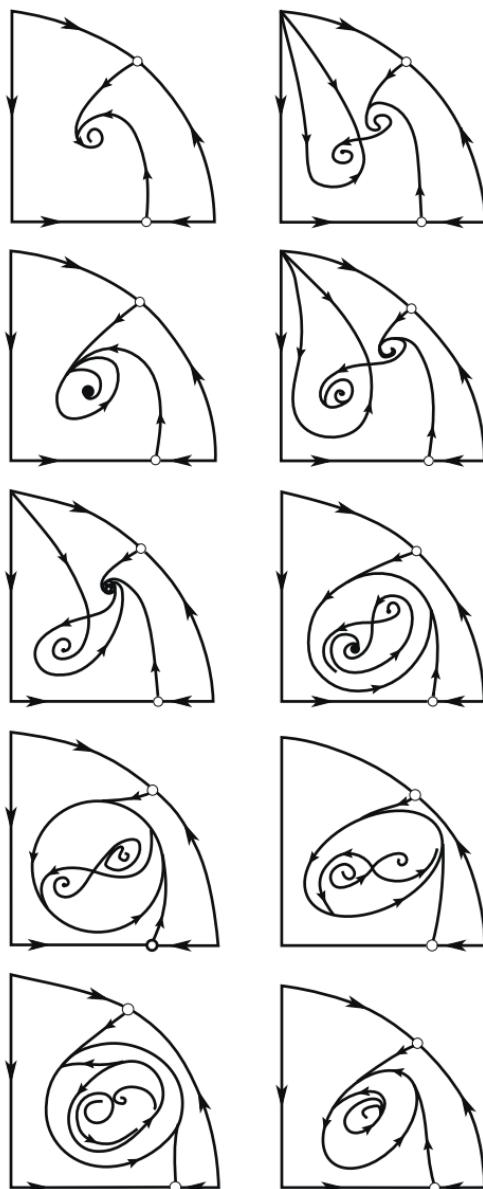


Рис. 9.2. Набор фазовых портретов,
соответствующих областям 1–10.

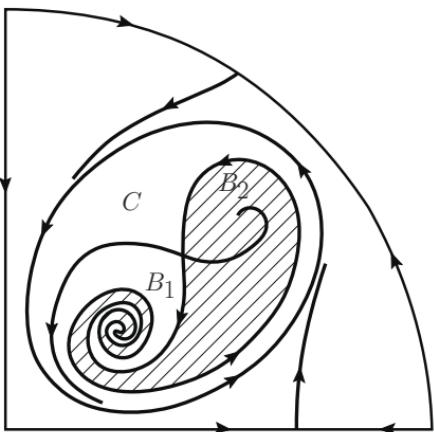


Рис. 9.3. Фазовый портрет для области 6.

Например, при переходе из области 1 в область 3 происходит рождение малого предельного цикла, или мягкое рождение автоколебаний вокруг единственного равновесия. Аналогичное мягкое рождение автоколебаний, но вокруг одного из равновесий происходит при пересечении границы областей 2 и 4.

При переходе из области 4 в область 5 устойчивый предельный цикл вокруг одного из положений равновесия "лопается" на петле сепаратрис, и единственной притягивающей точкой остается второе положение равновесия, и т.д.

Особый интерес для практики представляет выработка критериев близости системы к бифуркационным границам. Пока интенсивность внешнего воздействия не превышает некоторой критической величины, поведение системы не претерпевает качественных изменений. На фазовой плоскости это соответствует возвращению системы в устойчивое состояние равновесия или на устойчивый предельный цикл, параметры которого не сильно отличаются от первоначального. Когда же интенсивность воздействия превышает допустимую, система "ломается", переходит в качественно иной режим динамического поведения,

например, какая-то из популяций просто вымирает. Это явление соответствует бифуркационному переходу. Каждый тип бифуркационных переходов имеет свои отличительные особенности, позволяющие судить об опасности такого перехода для экосистемы (см. [97]).

§ 10. Задачи управления биологическими системами

10.1. Оптимальное управление. Проблема оптимального использования природных ресурсов имеет огромное значение как с точки зрения интенсификации различных отраслей экономики, так и с точки зрения охраны окружающей среды.

Отличительной чертой задач управления численностями популяций является экономический характер цели управления. Следовательно, практически приемлемое решение должно быть получено с учетом не только биологических, но и экономических аспектов. Как правило, задачу оптимального регулирования численностей популяций можно представить в виде некоторой вариационной задачи, где уравнения динамики популяций выступают в качестве ограничений (уравнений связи) [104].

При проведении исследований популяции принято подразделять на две группы: естественные и искусственные. Управление естественной популяцией — это вмешательство в реально существующую биологическую систему, искусственной — это, например, задача выбора оптимального режима работы культиваторов микроорганизмов, оптимальное планирование посевов, управление численностью сельскохозяйственных животных и т.п. Задачи второй группы обычно проще, в силу предсказуемости связей рассматриваемой популяции с другими видами живых организмов и возможности достаточно точного определения параметров модели.

В некоторых моделях популяция рассматривается как единое целое, т.е. игнорируется ее внутреннее строение. Более сложные модели учитывают возрастное, половое разделение, нестационарный характер рождаемости и смертности и т.д. Учет всех большего числа факторов повышает точность модели, но делает трудным ее аналитическое исследование. Поэтому для анализа сложных биологических систем часто используют компьютерное моделирование.

В настоящем параграфе рассмотрим некоторые простые подходы к оптимальному планированию "сбора урожая". Здесь термин "сбор урожая" понимается в широком смысле. Это может быть уборка сельскохозяйственных посевов, рыбная ловля, охота и т.д. Будем исследовать систему, состоящую из однородной популяции одного вида со стационарной окружающей средой. Рассмотрение более сложных систем, как правило, требует привлечения численных методов.

Пусть динамика численности популяции описывается логистическим уравнением

$$\dot{N} = (\varepsilon - aN)N, \quad (10.1)$$

где, как и ранее, $N(t)$ — численность популяции, $\varepsilon > 0$ — коэффициент естественного прироста, $a > 0$ — коэффициент, учитывающий внутривидовую конкуренцию.

Предположим, что в данной системе производится "сбор урожая" путем отбора части биомассы и выведения ее из репродукционного цикла. Процесс отбора предполагается дискретным по времени с равными интервалами. Требуется определить величину собираемой на каждом временном шаге биомассы и величину шага между двумя последовательными отборами при условии, чтобы суммарный "урожай", собранный за фиксированный отрезок времени $[0, T]$, был максимальным. В конечный

момент времени T процесс прекращается путем полного отбора биомассы.

Разделим отрезок $[0, T]$ на n равных частей, т.е. считаем, что "сбор урожая" идет в моменты $t_i = ih$, $i = 1, \dots, n$, где $h = T/n$ — величина шага. Количество собираемого "урожая" определим так

$$g_i = k_i N_i^-, \quad i = 1, \dots, n.$$

Здесь N_i^- — это состояние системы в момент $t_i = 0$, т.е. непосредственно перед отбором биомассы, а через N_i^+ будем обозначать состояние системы в точке $t_i + 0$, т.е. сразу же после отбора. Коэффициент $k_i \in [0, 1]$ задает долю отбираемой из системы биомассы. Следовательно,

$$N_i^+ = N_i^- - g_i = N_i^- (1 - k_i), \quad i = 1, \dots, n.$$

Таким образом, нашими управлениями являются коэффициенты k_1, \dots, k_n и величина h .

Для решения задачи будем использовать метод динамического программирования и принцип оптимальности Беллмана [19]. Указанный метод заключается в том, что поиск оптимального управления для многошагового процесса начинается с оптимизации последнего шага. Зная оптимальное управление на последнем шаге, оптимизируем предпоследний шаг. Затем рассматриваем третий с конца шаг, с учетом уже известного подхода к построению оптимального управления на последних двух шагах, и т.д. В результате многомерная задача сводится к нескольким последовательно решаемым одномерным.

Выпишем значение оптимального "урожая" при одношаговом ($n = 1$) процессе

$$f_1(N_1^-) = \max_{0 \leq k_1 \leq 1} \{k_1 N_1^-\}.$$

При этом $N_1^- = P(t_1, N_0, t_0)$, где

$$P(t, N_0, t_0) = \frac{\varepsilon N_0 \exp(\varepsilon(t - t_0))}{\varepsilon + aN_0 (\exp(\varepsilon(t - t_0)) - 1)}$$

— решение уравнения (10.1), удовлетворяющее начальному условию $N(t_0) = N_0$.

Очевидно, что данный максимум достигается при $k_1 = 1$, т.е. если мы собираем "урожай" только один раз, то оптимальнее за этот раз собрать все. Это согласуется с тем, что по условию задачи в момент времени T мы отбираем всю биомассу целиком.

Предположим теперь, что мы собираем "урожай" два раза ($n = 2$) в моменты времени t_1 и t_2 . Оптимальное решение в момент t_2 мы уже знаем — следует собрать весь имеющийся к этому времени "урожай". Если при $t = t_1$ мы отбираем биомассу в количестве $k_1 N_1^-$, то к моменту t_2 значение "урожая" станет равным $P(t_2, N_1^-(1 - k_1), t_1)$. Таким образом, для максимизации суммарного собранного "урожая" надо найти

$$f_2(N_1^-) = \max_{0 \leq k_1 \leq 1} \{k_1 N_1^- + f_1(P(t_2, N_1^-(1 - k_1), t_1))\}.$$

Можно доказать, что этот максимум достигается при

$$k_1 = \begin{cases} 1 - \frac{\varepsilon}{aN_1^-(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}, & \text{если } N_1^- > \frac{\varepsilon}{a(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}, \\ 0, & \text{если } N_1^- \leq \frac{\varepsilon}{a(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}. \end{cases}$$

Тогда

$$f_2(N_1^-) = \begin{cases} N_1^- + \frac{\varepsilon(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} - 1)}{a(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}, & \text{если } N_1^- > \frac{\varepsilon}{a(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}, \\ \frac{\varepsilon \exp(\varepsilon h) N_1^-}{\varepsilon + aN_1^-(\exp(\varepsilon h) - 1)}, & \text{если } N_1^- \leq \frac{\varepsilon}{a(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}. \end{cases}$$

В общем (n -шаговом) случае имеем оптимальный "урожай"

$$f_n(N_1^-) = \max_{0 \leq k_1 \leq 1} \{k_1 N_1^- + f_{n-1}(P(t_2, N_1^-(1-k_1), t_1))\}.$$

Несложно проверить (см. [104]), что если при всех $i = 1, \dots, n$, значение переменной состояния удовлетворяет условию

$$N_i^- > \frac{\varepsilon}{a(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}, \quad (10.2)$$

то соответствующие оптимальные управления ненулевые, причем

$$k_i = 1 - \frac{\varepsilon}{aN_i^-(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}, \quad i = 1, \dots, n,$$

и тогда значение "урожая" за n шагов будет

$$f_n(N_1^-) = N_1^- + \frac{(n-1)\varepsilon(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} - 1)}{a(\sqrt{\exp(\varepsilon h)} + 1)}.$$

Дифференцируя данную функцию по h (с учетом соотношения $n = T/h$) и приравнивая производную нулю, получим, что наибольшее значение функции $f_n(N_1^-)$ достигается при $h \rightarrow +0$, независимо от значений ε , a , N_0 , т.е. оптимальнее производить непрерывный "сбор урожая". В этом случае

$$\lim_{h \rightarrow +0} f_n(N_1^-) = N_0 + \frac{\varepsilon^2 T}{4a}, \quad (10.3)$$

$$\lim_{h \rightarrow +0} k_i = 1 - \frac{\varepsilon}{2aN_i^-}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (10.4)$$

Все это справедливо при выполнении условия (10.2). Однако можно показать [104], что если условие (10.2) выполнено на некотором i -ом шаге, то при используемом управлении оно будет выполнено и на всех последующих шагах, т.е. условие (10.2) может не выполняться лишь на начальной стадии процесса. Тогда на

начальных шагах управление должно быть нулевым ($k_i = 0$), до тех пор, пока на каком-то шаге численность популяции не станет удовлетворять условию (10.2).

Итак, оказалось, что в рассматриваемой задаче оптимальность достигается при непрерывном "сборе урожая". При этом непрерывный процесс мы получали как предел (при $h \rightarrow +0$) дискретного. Однако для непрерывных процессов есть свои методы оптимизации, например, принцип максимума Понтрягина [93]. Продемонстрируем применение этого принципа в рассматриваемой задаче.

Пусть процесс "сбора урожая" идет непрерывно при $t \in [0, T]$; $k(t)N(t)$ — интенсивность отбора в момент t , где $0 \leq k(t) \leq 1$. Управление $k(t)$ по смыслу аналогично рассмотренному в дискретном случае.

Отбираемые особи не участвуют далее ни в размножении, ни в конкурентных взаимоотношениях. Тогда уравнение (10.1) примет вид

$$\dot{N} = -k(t)N + N(1 - k(t))(\varepsilon - aN(1 - k(t))). \quad (10.5)$$

Критериальная функция запишется в виде

$$\bar{G} = \int_0^T k(t)N(t) dt + N(T).$$

Здесь член $N(T)$ указывает на то, что в последний момент T собирается вся биомасса.

Рассмотрим функцию

$$G(t) = \int_0^t k(\tau)N(\tau) d\tau + N(t).$$

Имеем

$$\dot{G} = N(1 - k(t))(\varepsilon - aN(1 - k(t))). \quad (10.6)$$

Тогда задачу о максимальном "урожае" можно сформулировать так: найти

$$\max_{0 \leq k(t) \leq 1} G(T)$$

при ограничениях (10.5), (10.6); $G(0) = N(0) = N_0$.

Получаем так называемую "задачу со свободным правым концом" [93], к которой применим принцип максимума Понтрягина.

Построим функцию Гамильтона

$$H = (\psi_1 + \psi_0)N(1 - k(t))(\varepsilon - aN(1 - k(t))) - \psi_1 k(t)N,$$

где для функций ψ_0, ψ_1 имеем уравнения

$$\begin{cases} \dot{\psi}_0 = -\frac{\partial H}{\partial G} = 0, \\ \dot{\psi}_1 = -\frac{\partial H}{\partial N} = -(\psi_1 + \psi_0)(1 - k(t))(\varepsilon - 2aN(1 - k(t))) + \psi_1 k(t) \end{cases} \quad (10.7)$$

с граничными условиями $\psi_0(T) = 1, \psi_1(T) = 0$. Отсюда сразу следует, что $\psi_0(t) \equiv 1$.

Известно [93], что супремум функции H достигается на оптимальном управлении. Найдем

$$\hat{k}(\psi_0, \psi_1, N) = \arg \sup_{0 \leq k(t) \leq 1} H(\psi_0, \psi_1, N, k).$$

Равенство $\partial H / \partial k = 0$ выполняется при

$$k(\psi_0, \psi_1, N) = 1 - \frac{\psi_1 + (\psi_1 + \psi_0)\varepsilon}{2aN(\psi_1 + \psi_0)}. \quad (10.8)$$

Таким образом, функция $\hat{k}(\psi_0, \psi_1, N)$ равна выражению (10.8), если последнее попадает в промежуток $[0, 1]$. В противном случае, супремум функции H будет достигаться на одном из концов данного промежутка.

Подставляя величину (10.8) во второе уравнение системы (10.7), получим

$$\dot{\psi}_1 = \psi_1,$$

откуда, с учетом граничного условия, следует, что $\psi_1(t) \equiv 0$.

В результате имеем [104] окончательный вид оптимального управления:

$$\bar{k}(t) = \hat{k}(\psi_0(t), \psi_1(t), N(t)) = \begin{cases} 1 - \frac{\varepsilon}{2aN(t)} & \text{при } N(t) \geq \frac{\varepsilon}{2a}, \\ 0 & \text{при } N(t) < \frac{\varepsilon}{2a}. \end{cases} \quad (10.9)$$

Если $\bar{k}(t) > 0$ на $[0, T]$, то на оптимальном управлении получаем [104]

$$\bar{G} = N_0 + \frac{\varepsilon^2 T}{4a}. \quad (10.10)$$

Сравнивая (10.9), (10.10) с формулами (10.3), (10.4), видим, что различные подходы привели к одному и тому же решению. Как и для дискретного случая, можно доказать, что если в какой-то момент времени t управление ненулевое, то оно будет ненулевым и в дальнейшем.

Устремляя T к $+\infty$, получим [104], что решение уравнения (10.5) при оптимальном управлении $\bar{k}(t)$ будет стремиться к величине $\varepsilon^2/(4a) + \varepsilon/(2a)$, т.е. при больших t процесс стремится к стационарному с постоянной численностью популяции и постоянным управлением $\bar{k}_\infty = \varepsilon/(\varepsilon + 2)$.

Исследования по оптимизации процессов, происходящих в природной среде, ведутся достаточно интенсивно. Мы ограничились лишь одним из наиболее простых примеров. Некоторые другие подходы можно найти, например, в работах [43, 51, 77, 104].

10.2. Стабилизирующее управление. Рассмотрим еще один класс задач управления. Пусть задана обобщенная система

ма Лотки — Вольтерра (7.1). Сведем ее к форме (7.2). Предположим, что мы можем воздействовать на эту систему управлениями следующим образом [90]:

$$\dot{y}_i = \left(c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} y_j \right) \psi_i(y_i) + u_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (10.11)$$

Будем считать, что управление имеют вид

$$u_i = m_i \psi_i(y_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (10.12)$$

где m_1, \dots, m_n — постоянные величины.

Подставим управление (10.12) в систему (10.11). Получим

$$\dot{y}_i = \left(c_i + m_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} y_j \right) \psi_i(y_i), \quad i = 1, \dots, n. \quad (10.13)$$

Видно, что указанные управление меняют коэффициенты естественного прироста и не влияют на матрицу взаимодействий. Таким образом, биологически управление (10.12) характеризуют интенсивность добавления в сообщество или изъятия из него (в зависимости от знака постоянных m_1, \dots, m_n) особей каждого вида.

Пусть система (7.2) имеет точку покоя $\bar{\mathbf{y}} = (\bar{y}_1, \dots, \bar{y}_n)^*$ в положительном ортантне, а надо за счет выбора постоянных m_1, \dots, m_n в управлении (10.12) добиться того, чтобы система (10.13) обрела положение равновесия $\hat{\mathbf{y}} = (\hat{y}_1, \dots, \hat{y}_n)^*$, $\hat{\mathbf{y}} > \mathbf{0}$.

Несложно заметить, что для этого достаточно положить

$$m_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} (\bar{y}_j - \hat{y}_j), \quad i = 1, \dots, n.$$

Действительно, так как $c_i = - \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{y}_j$, то система (10.13) в этом случае примет вид

$$\dot{y}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} (y_j - \hat{y}_j) \psi_i(y_i), \quad i = 1, \dots, n. \quad (10.14)$$

Как было отмечено в предыдущем параграфе, положение равновесия $\hat{\mathbf{y}}$ системы (10.14) будет асимптотически устойчивым, если собственные числа матрицы $(\psi_i(\hat{y}_i)a_{ij})_{i,j=1}^n$ имеют отрицательные вещественные части. А для того, чтобы асимптотическая устойчивость сохранялась для любого выбранного положения равновесия $\hat{\mathbf{y}}$ достаточно, чтобы матрица $\mathbf{A} = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ была D -устойчивой.

В частности, если система (7.2) диссипативна, то функция

$$V = \sum_{i=1}^n \gamma_i \int_{\hat{y}_i}^{y_i} \frac{x - \hat{y}_i}{\psi_i(x)} dx,$$

где коэффициенты $\gamma_1, \dots, \gamma_n$ взяты из определения диссипативности, удовлетворяет для системы (10.14) в окрестности точки $\hat{\mathbf{y}}$ условиям теоремы Ляпунова об асимптотической устойчивости. Действительно,

$$\frac{dV}{dt} \Big|_{(10.14)} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_i a_{ij} (y_i - \hat{y}_i) (y_j - \hat{y}_j).$$

Заметим, что в качестве упомянутой окрестности выступает весь положительный ортант, т.е. положение равновесия $\mathbf{y} = \hat{\mathbf{y}}$ асимптотически устойчиво в целом.

Если система (7.2) консервативна, то аналогичным свойством обладает и система (10.14). Таким образом, точка $\hat{\mathbf{y}}$ в этом случае будет устойчивой, но не асимптотически. Для стабилизации положения $\hat{\mathbf{y}}$ можно скорректировать управления следующим образом:

$$u_i = \left(\sum_{j=1}^n a_{ij} (\bar{y}_j - \hat{y}_j) - \delta_i (y_i - \hat{y}_i) \right) \psi_i(y_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (10.15)$$

где $\delta_1, \dots, \delta_n$ — положительные постоянные.

Система (10.11), замкнутая управлением (10.15), принимает вид

$$\dot{y}_i = \left(\sum_{j=1}^n a_{ij} (y_j - \hat{y}_j) - \delta_i (y_i - \hat{y}_i) \right) \psi_i(y_i), \quad i = 1, \dots, n. \quad (10.16)$$

У полученной системы также существует положение равновесия \hat{y} , однако, в отличие от системы (10.14), это положение будет уже асимптотически устойчиво. В самом деле, имеем

$$\frac{dV}{dt} \Big|_{(10.16)} = - \sum_{i=1}^n \gamma_i \delta_i (y_i - \hat{y}_i)^2,$$

откуда и следует асимптотическая устойчивость точки \hat{y} , причем в целом (в положительном ортантне). Здесь при построении функции Ляпунова в качестве коэффициентов $\gamma_1, \dots, \gamma_n$ взяты числа из определения консервативности.

Предположим теперь, что управления воздействуют на систему (7.2) более общим образом:

$$\dot{y}_i = \left(c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} y_j \right) \psi_i(y_i) + \sum_{j=1}^n b_{ij} u_j, \quad i = 1, \dots, n. \quad (10.17)$$

Здесь b_{ij} — некоторые постоянные. Система (10.17), в отличие от (10.11), может описывать ситуации, когда не все виды в сообществе являются управляемыми, т.е. посредством задания величин b_{ij} введено ограничение на структуру управления.

Будем искать управления в виде

$$u_i = \sum_{j=1}^n (c_{ij} (\bar{y}_j - \hat{y}_j) + d_{ij} (y_j - \hat{y}_j)) \psi_i(y_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (10.18)$$

где c_{ij}, d_{ij} — постоянные коэффициенты.

Выпишем в векторном виде систему (10.17), замкнутую управлениями (10.18):

$$\dot{\mathbf{y}} = \psi(\mathbf{y}) (\mathbf{A}\mathbf{y} - \mathbf{B}\mathbf{C}\hat{\mathbf{y}} + (\mathbf{B}\mathbf{C} - \mathbf{A})\bar{\mathbf{y}} + \mathbf{B}\mathbf{D}(\mathbf{y} - \hat{\mathbf{y}})). \quad (10.19)$$

Здесь $\psi(\mathbf{y}) = \text{diag}\{\psi_1(y_1), \dots, \psi_n(y_n)\}$, $\mathbf{B} = (b_{ij})_{i,j=1}^n$, $\mathbf{C} = (c_{ij})_{i,j=1}^n$, $\mathbf{D} = (d_{ij})_{i,j=1}^n$.

Отметим, что если $\mathbf{B} = \mathbf{E}$, $\mathbf{C} = \mathbf{A}$, $\mathbf{D} = \text{diag}\{-\delta_1, \dots, -\delta_n\}$, то система (10.17) совпадает с (10.11), а управление (10.18) совпадает с (10.15). Таким образом, мы имеем обобщение рассмотренного ранее случая.

Для того, чтобы система (10.19) имела положение равновесия $\hat{\mathbf{y}}$, отличное от $\bar{\mathbf{y}}$, необходимо и достаточно, чтобы выполнялось соотношение

$$(\mathbf{A} - \mathbf{B}\mathbf{C})(\hat{\mathbf{y}} - \bar{\mathbf{y}}) = \mathbf{0}. \quad (10.20)$$

Если $\det \mathbf{B} \neq 0$, то заменой управляющей переменной систему (10.17) можно свести к виду (10.11). Поэтому в дополнительном исследовании нуждается лишь случай, когда $\det \mathbf{B} = 0$.

Как было отмечено выше, управление, решающее поставленную задачу по смене положения равновесия с $\bar{\mathbf{y}}$ на $\hat{\mathbf{y}}$, можно построить по формуле (10.18) только если система (10.20) имеет решение. В частности, эта система будет разрешима относительно \mathbf{C} при любых значениях $\hat{\mathbf{y}}$ и $\bar{\mathbf{y}}$, если разрешима система $\mathbf{B}\mathbf{C} = \mathbf{A}$.

Допустим, что система (10.20) совместна. Тогда, выбрав коэффициенты c_{ij} , $i, j = 1, \dots, n$, удовлетворяющие этому условию, придем к системе

$$\dot{\mathbf{y}} = \psi(\mathbf{y})(\mathbf{A} + \mathbf{B}\mathbf{D})(\mathbf{y} - \hat{\mathbf{y}}).$$

Система в отклонениях, линеаризованная в окрестности точки $\hat{\mathbf{y}}$, имеет вид

$$\dot{\xi} = \psi(\hat{\mathbf{y}})(\mathbf{A} + \mathbf{B}\mathbf{D})\xi.$$

Здесь $\xi = \mathbf{y} - \hat{\mathbf{y}}$.

Для того, чтобы положение равновесия $\hat{\mathbf{y}}$ было асимптотически устойчивым, матрицу \mathbf{D} надо выбрать так, чтобы собственные числа матрицы $\psi(\hat{\mathbf{y}})(\mathbf{A} + \mathbf{B}\mathbf{D})$ оказались в открытой левой полуплоскости. Известно [54], что это всегда можно сделать, если пара матриц $(\tilde{\mathbf{A}}, \tilde{\mathbf{B}})$, где $\tilde{\mathbf{A}} = \psi(\hat{\mathbf{y}})\mathbf{A}$, $\tilde{\mathbf{B}} = \psi(\hat{\mathbf{y}})\mathbf{B}$, полностью управляема, т.е.

$$\text{rang} \left(\tilde{\mathbf{B}} | \tilde{\mathbf{A}}\tilde{\mathbf{B}} | \dots | \tilde{\mathbf{A}}^{n-1}\tilde{\mathbf{B}} \right) = n.$$

Если при этом матрицу \mathbf{D} удалось подобрать так, что матрица $\mathbf{A} + \mathbf{B}\mathbf{D}$ оказалась D -устойчивой, то асимптотическая устойчивость будет иметь место для любой точки $\hat{\mathbf{y}}$ в положительном ортанте.

ГЛАВА 2. РАЗВИТИЕ КЛАССИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

В главе 1 при построении математических моделей, описывающих динамику численности популяций, использовались обыкновенные дифференциальные уравнения. Данные модели основывались на представлении о численности как о непрерывной величине. При этом предполагалось, что особи каждого вида однородны (между ними не делалось каких-либо различий по возрастным, половым или иным признакам).

В настоящей главе исследуются некоторые другие возможные подходы к проблеме построения моделей биологических процессов. Рассматриваются дискретные модели, основанные на применении разностных уравнений. Приводятся методы анализа устойчивости и асимптотического поведения решений таких уравнений. Изучается проблема согласованности свойств систем дифференциальных уравнений и соответствующих им разностных систем. Излагается метод В.И. Зубова построения консервативных разностных схем. Исследуются модели, учитывающие возрастную и половую структуру популяции. Для описания эффектов последействия используются системы дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом. Рассматриваются гибридные и вероятностные модели биологических процессов.

§ 1. Дискретные модели динамики популяций

В описанных в предыдущей главе моделях биологических систем развитие популяции рассматривалось в непрерывном времени, а ее численность $N(t)$ представляла собой непрерывно дифференцируемую функцию. Однако для многих биологиче-

ских явлений непрерывный подход, основанный на применении дифференциальных уравнений, часто не соответствует изучаемому явлению, а представляет собой аппроксимацию процесса по существу своему дискретного [43, 95, 105, 108]. При этом временной шаг малой длины, при стремлении которого к нулю получаются дифференциальные уравнения, на самом деле не мал и обычно фиксирован. Например, в задачах популяционной генетики измерение времени "в поколениях" и дискретный характер динамики популяции имеют принципиальный характер [43, 138].

Непрерывный подход требует определенных допущений относительно исследуемой популяции, в частности, она должна быть достаточно большой, чтобы ее численность можно было аппроксимировать непрерывной кривой. Наряду с этим, использование обыкновенных дифференциальных уравнений предполагает, что изменение численности в каждый момент времени t зависит лишь от ее значения в данный момент. Такое предположение обосновано лишь в ограниченном числе случаев, а для большинства популяций довольно значительным оказывается запаздывающее действие факторов регуляции численности [43, 95].

Для широкого класса биологических процессов более соответствует реальности представление о численности как о дискретной величине $N = N(t_k)$, принимающей некоторые значения в фиксированные моменты времени t_k , $k = 0, 1, \dots$. Естественное предположение о том, что численность $N = N(t_k)$ зависит от численности в предшествующие моменты времени, приводит к использованию математического аппарата разностных уравнений (см. [3, 28, 119]).

Разностным уравнением порядка m называется уравнение

$$x(k+1) = F(k, x(k), x(k-1), \dots, x(k-m+1)). \quad (1.1)$$

Здесь $x(k) = N(t_k)$, а целочисленный аргумент k принимает значения $0, 1, \dots$. При этом предполагается, что численность популяции в данный момент времени зависит от ее численности в t предшествующих моментов.

Если численность каждого последующего поколения популяции зависит лишь от численности ее предыдущего поколения, то уравнение (1.1) принимает вид

$$x(k+1) = F(k, x(k)). \quad (1.2)$$

Данная ситуация имеет место, например, для популяций с неперекрывающимися поколениями [105]. К таковым можно отнести, в частности, многие виды насекомых. Их взрослые особи живут непродолжительное время, достаточное для откладывания яиц, и к моменту появления на свет нового поколения предшествующее поколение прекращает свое существование.

В случае, когда популяция состоит из n видов, взаимодействующих друг с другом, ее дискретная модель описывается системой разностных уравнений

$$\begin{aligned} x_i(k+1) &= F_i(k, x_1(k), \dots, x_1(k-m_1+1), \dots, \\ &\dots, x_n(k), \dots, x_n(k-m_n+1)), \quad i = 1, \dots, n, \end{aligned} \quad (1.3)$$

где m_1, \dots, m_n — натуральные числа.

Если внешние факторы, определяющие развитие популяции, остаются постоянными в течение рассматриваемого периода времени, то правые части уравнений (1.1)–(1.3) не зависят явным образом от k . Такие уравнения называются автономными или стационарными.

Следует отметить, что первая дошедшая до нас математическая модель динамики популяций была дискретной. Она приводится в опубликованном в 1202 году ”Трактате о счете” Леонардо из Пизы, известного по прозвищу Фибоначчи (figlio de

Bonacci — сын Боначчи) [97]. Данная модель описывает изменение численности кроликов. При этом предполагается, что кролики начинают размножаться со второго месяца после своего рождения и каждый месяц дают потомство в виде пары кроликов.

Приходим к разностному уравнению

$$x(k+1) = x(k) + x(k-1), \quad (1.4)$$

где $k = 1, 2, \dots$, $x(k)$ — количество пар, имеющихся в k -ом месяце. Если в начальный момент (при $k = 0$) была одна пара только что родившихся кроликов, то получаем задачу Коши для уравнения (1.4): нужно найти решение, удовлетворяющее условиям $x(0) = 1$, $x(1) = 1$. Этим решением является последовательность чисел

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, \dots$$

(числа Фибоначчи). Каждый член последовательности равен сумме двух предыдущих.

Таким образом, применение разностных уравнений, с одной стороны, обусловлено тем, что они в широком классе случаев более адекватно, по сравнению с дифференциальными уравнениями, описывают изучаемые биологические процессы или явления. С другой стороны, в целом ряде задач разностные уравнения используются для приближенного описания (для аппроксимации) непрерывных моделей. В частности, большинство численных методов интегрирования дифференциальных уравнений основано на замене их разностными (на построении разностных схем) [42].

Рассмотрим одну из простейших разностных схем — схему, построенную с помощью метода Эйлера. Пусть задана система дифференциальных уравнений

$$\dot{\mathbf{z}} = \mathbf{F}(t, \mathbf{z}). \quad (1.5)$$

Здесь \mathbf{z} — n -мерный вектор. Будем предполагать, что векторная функция $\mathbf{F}(t, \mathbf{z})$ определена и непрерывна при $t \geq 0$, $\mathbf{z} \in \mathbb{E}^n$.

Пусть система (1.5) интегрируется численно методом Эйлера. Получим

$$\mathbf{x}(k+1) = \mathbf{x}(k) + h \mathbf{F}(t_k, \mathbf{x}(k)), \quad (1.6)$$

где $h > 0$ — шаг дискретизации. При этом считаем, что строятся приближения для решения $\mathbf{z}(t)$, удовлетворяющего условию $\mathbf{z}(t_0) = \mathbf{z}_0$, $t_0 \geq 0$, т.е. $t_k = t_0 + kh$, $\mathbf{x}(0) = \mathbf{z}_0$.

Заметим, что как при построении дискретной модели, основанной на использовании разностных уравнений, так и при построении разностных схем, аппроксимирующих непрерывную модель, необходимо обеспечить, чтобы решения полученных разностных уравнений обладали определенными свойствами, обусловленными биологическим смыслом изучаемого явления. Известно [42, 55, 57], что если непрерывная модель, описываемая системой дифференциальных уравнений вида (1.5), имеет требуемые качественные характеристики, то при переходе к разностной схеме (1.6) эти характеристики могут не сохраняться.

Рассмотрим данную проблему на примере логистического уравнения

$$\dot{N} = a \left(1 - \frac{N}{L}\right) N, \quad (1.7)$$

где $a > 0$, $L > 0$. В главе 1 было показано, что решение $N(t)$ уравнения (1.7) с начальным условием $N(0) = N_0 > 0$ определено при всех $t \geq 0$, положительно и обладает свойством $N(t) \rightarrow L$ при $t \rightarrow +\infty$.

Рассмотрим соответствующее разностное уравнение, построенное методом Эйлера. Имеем

$$x(k+1) = x(k) + ha \left(1 - \frac{x(k)}{L}\right) x(k). \quad (1.8)$$

Получаем, что если в какой-то момент времени

$$x(k) > \frac{L(1+ha)}{ha},$$

то значение $x(k+1)$ будет отрицательным. Следовательно, уравнение (1.8) биологически некорректно.

Поэтому в качестве разностного аналога логистического уравнения обычно (см. [43, 105, 138]) используют уравнение

$$x(k+1) = x(k) \exp \left(ha \left(1 - \frac{x(k)}{L} \right) \right). \quad (1.9)$$

Уравнение (1.9) имеет те же положения равновесия, что и уравнение (1.7), его решения с положительными начальными данными остаются положительными при всех $k = 0, 1, \dots$, причем функция $\exp(ha(1 - z/L))$ стремится к нулю при $z \rightarrow +\infty$. Все это согласуется с биологическим смыслом изучаемого процесса.

Для обоснования выбора разностной аппроксимации непрерывной модели (1.7) в форме (1.9) можно использовать следующие соображения. Пусть $N(t)$ — решение уравнения (1.7) с начальным условием $N(0) = N_0 > 0$. Задаем шаг дискретизации $h > 0$. Положим $t_k = kh$, $k = 0, 1, \dots$. При $t \in [t_k, t_{k+1}]$ имеет место тождество

$$\frac{\dot{N}(t)}{N(t)} \equiv a \left(1 - \frac{N(t)}{L} \right),$$

интегрируя которое, получаем

$$N(t_{k+1}) = N(t_k) \exp \left(\int_{t_k}^{t_{k+1}} a \left(1 - \frac{N(\tau)}{L} \right) d\tau \right).$$

Если шаг дискретизации достаточно мал, а функция $N(t)$ достаточно мало изменяется на промежутке $[t_k, t_{k+1}]$, то приближенно можно считать, что

$$N(t_{k+1}) = N(t_k) \exp \left(ha \left(1 - \frac{N(t_k)}{L} \right) \right).$$

Полагая $x(k) = N(t_k)$, приходим к уравнению (1.9). Разумеется, приведенные рассуждения не являются строгим обоснованием выбора дискретной модели в виде (1.9), и для ее применения в практических задачах необходимо тщательно изучить механизмы размножения и гибели популяций и проверить согласование этой модели с имеющимися экспериментальными данными.

В различных работах предлагались и другие виды дискретного аналога логистического уравнения.

Например, одним из таких аналогов является модель Пье-лу [149], также известная как уравнение Скеллама [125]:

$$x(k+1) = \frac{\alpha x(k)}{1 + \beta x(k)}. \quad (1.10)$$

Здесь α и β — положительные постоянные. Выбор модели в виде (1.10) обусловлен тем, что если $\alpha = e^a$, $\beta = (e^a - 1)/L$, то при целых неотрицательных значениях t решение логистического уравнения (1.7) совпадает с решением уравнения (1.10): $N(k) = x(k)$, $k = 0, 1, \dots$

В качестве еще одного аналога отметим уравнение

$$x(k+1) = \lambda x(k)(1 + \gamma x(k))^{-b},$$

где $\lambda, \gamma, b > 0$. Данное уравнение используется при моделировании динамики некоторых лабораторных и естественных популяций насекомых [105].

Как уже отмечалось ранее, решение логистического уравнения (1.7) представляет собой монотонную функцию. Однако на практике рост популяции не всегда является монотонным [150]. Во многих реальных популяциях наблюдаются колебания (флуктуации) численности [105, 150]. При этом тенденция к флуктуациям присуща самой популяции, т.е. колебания численности происходят и в случае, когда окружающая среда

не меняется со временем. Такие колебания могут возникать, если коэффициент роста зависит от плотности популяции, причем имеется запаздывание в изменении коэффициента роста по отношению к изменению плотности. Следовательно, в ряде случаев для описания динамики популяций требуется использовать модели, учитывающие указанные запаздывания.

Например, в работе [150] изучалось уравнение

$$x(k+1) = \frac{\alpha x(k)}{1 + \beta x(k-m)}, \quad (1.11)$$

где α и β — положительные постоянные, причем $\alpha > 1$, m — натуральное число (величина запаздывания).

Обобщением модели (1.11) является уравнение с несколькими запаздываниями (см. [143])

$$x(k+1) = \frac{\alpha x(k)}{1 + \sum_{i=1}^p \beta_i x(k-m_i)}. \quad (1.12)$$

Здесь $\alpha > 1$, $\beta_i \geq 0$, m_i — целые неотрицательные числа.

В [146] исследовалось уравнение с бесконечной памятью ($p = \infty$)

$$x(k+1) = \frac{\alpha x(k)}{1 + x(k) + \beta \sum_{i=0}^{\infty} c_i x(k-i)}, \quad (1.13)$$

где $\alpha > 1$, $\beta > 0$, $c_i \geq 0$, причем $\sum_{i=0}^{\infty} c_i = 1$. В данной модели предполагается, что численность популяции в момент k зависит от всей предыстории рассматриваемого процесса.

В работах [84, 143, 146, 150] были получены условия асимптотической устойчивости положений равновесия уравнений (1.11), (1.12), (1.13), а также исследованы области асимптотической устойчивости этих положений равновесия.

Аналогичные подходы применяются и при построении дискретных моделей, описывающих взаимодействие n популяций.

В частности, разностный аналог вольтерровской системы (см. формулу (5.1) главы 1) может быть записан в виде [138]:

$$x_i(k+1) = x_i(k) \exp \left(h \left(c_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j(k) \right) \right), \quad i = 1, \dots, n. \quad (1.14)$$

Однако в данном случае снова возникает проблема согласованности между построенной моделью и реальным поведением исследуемого процесса, а также согласованности между свойствами решений дифференциальных и соответствующих им разностных уравнений. Более подробно эта проблема будет рассмотрена в § 3.

Таким образом, при построении математических моделей биологических процессов всякий раз возникает вопрос: какому подходу следует отдать предпочтение — непрерывному или дискретному. Универсального правила решения этого вопроса не существует. В некоторых случаях ответ на него неоднозначен. Необходимо глубокое проникновение в суть изучаемого явления. Можно только сформулировать некоторые общие принципы выбора математической модели (см. [95]). Так, если рождаемость в популяции "размазана" во времени, различные поколения перекрываются и число особей в популяции достаточно велико, то в этом случае время можно считать непрерывным и пользоваться дифференциальными уравнениями. Если же поколения не перекрываются, а рождаемость приурочена к определенному возрасту или стадии развития особи, то для описания динамики популяции следует использовать разностные уравнения.

§ 2. Устойчивость дискретных моделей

При решении задачи формализации биологических процессов весьма существенной является возможность эффективной

работы с построенной математической моделью. Поэтому построение математической модели, описывающей максимально точно исследуемые биологические системы, не является приоритетной целью, особенно в тех случаях, когда полученная модель либо не позволяет сделать определенных математических выводов, либо их биологическая интерпретация и применение не представляются возможными или весьма затруднительны. В таком случае основной акцент делается не на создание максимально точных моделей, а на получение информации о поведении изучаемых процессов как в будущем, так и в прошлом, а также на возможность управления этими процессами с целью достижения требуемых результатов.

Одним из важнейших требований, предъявляемых к математическим моделям, является требование устойчивости стационарных режимов (положений равновесия, периодических решений, интегральных многообразий) изучаемых систем. Данное требование обусловлено тем, что в большинстве случаев структура модели и ее параметры известны с некоторой погрешностью, на систему действуют возмущения, вызывающие ее отклонение от стационарных режимов. Поэтому на практике достаточно долго могут существовать только устойчивые в том или ином смысле биологические системы.

В предыдущем параграфе обосновывалось использование разностных уравнений для создания дискретных моделей биологических популяций. Были приведены примеры таких уравнений для моделей популяций с неперекрывающимися поколениями. Рассмотрим теперь на примере дискретного аналога логистического уравнения основные методы исследования асимптотического поведения решений разностных систем.

Пусть задано уравнение

$$N(k+1) = N(k) \exp \left(ha \left(1 - \frac{N(k)}{L} \right) \right). \quad (2.1)$$

Здесь $N(k)$ — численность популяции, h, a, L — положительные постоянные, $k = 0, 1, \dots$

Определим равновесные режимы существования популяции, динамика которой описывается уравнением (2.1), т.е. решим уравнение

$$N = N \exp \left(ha \left(1 - \frac{N}{L} \right) \right).$$

Единственным его нетривиальным решением будет значение

$$\bar{N} = L. \quad (2.2)$$

Для нахождения положения равновесия \bar{N} нужно определить точку пересечения графика функции $y = F(N)$, где

$$F(N) = N \exp \left(ha \left(1 - \frac{N}{L} \right) \right),$$

с прямой $y = N$ (см. рис. 2.1).

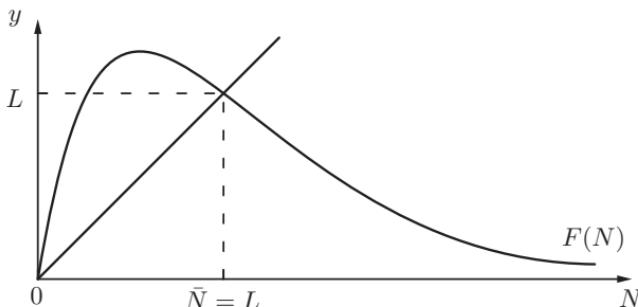


Рис. 2.1 (диаграмма Ламерея).

На рисунке 2.2 представлен графический способ построения последовательных значений $N(0), N(1), N(2), \dots$, сходящихся к равновесию \bar{N} .

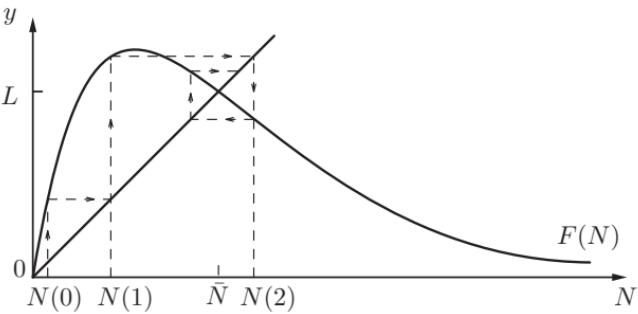


Рис. 2.2 (лестница Ламерея).

Изучим теперь асимптотическое поведение решений уравнения (2.1) в окрестности положения равновесия (2.2). Для этого сначала произведем замену переменных $x(k) = N(k) - L$ и тем самым приведем уравнение (2.1) к виду

$$x(k+1) = (x(k) + L) \exp\left(-\frac{ha}{L}x(k)\right) - L = \tilde{F}(x(k)). \quad (2.3)$$

Здесь нулевое решение $x(k) \equiv 0$ уравнения (2.3) соответствует положению равновесия \bar{N} уравнения (2.1).

Исследуем устойчивость нулевого решения уравнения (2.3) по линейному приближению. Разложим функцию $\tilde{F}(x)$ в ряд Тейлора в окрестности точки $x = 0$:

$$\tilde{F}(x) = (1 - ha)x + \frac{h^2 a^2 - 2ha}{L} \cdot \frac{x^2}{2!} + \dots$$

Тогда уравнение (2.3) можно записать следующим образом

$$x(k+1) = (1 - ha)x(k) + R(x(k)),$$

где функция $R(x)$ представляет собой сумму всех слагаемых, содержащих степени x , начиная со второй и выше, разложения в ряд Тейлора функции $\tilde{F}(x)$. Легко видно, что для любого $\Delta > 0$ найдется такое число $c > 0$, что при $|x| < \Delta$ будет справедлива оценка $|R(x)| \leq c|x|^2$. Значит, уравнение

$$x(k+1) = (1 - ha)x(k) \quad (2.4)$$

является уравнением линейного приближения для (2.3).

Применяя теоремы об асимптотической устойчивости и неустойчивости по линейному приближению (см. [3, 119]), получаем, что при выполнении неравенства $ah < 2$ нулевое решение уравнения (2.3) будет асимптотически устойчивым, а если имеет место неравенство $ah > 2$, то — неустойчивым.

Случай, когда $ha = 2$, требует дополнительного исследования членов более высоких порядков в разложении в ряд Тейлора правой части уравнения (2.3).

Заметим, что уравнение линейного приближения (2.4) позволяет не только установить факт устойчивости или неустойчивости положения равновесия (2.2), но и исследовать характер поведения решений уравнения (2.1) в окрестности этого положения равновесия. Получаем, что если $ah < 1$, то для решений, начинающихся в достаточно малой окрестности точки \bar{N} , отклонения от равновесия исчезают монотонно (см. рис. 2.3), а если $1 < ah < 2$, то возникают затухающие колебания возле \bar{N} (см. рис. 2.4). В случае же, когда $ah > 2$, по крайней мере в некоторой окрестности точки \bar{N} , имеют место нарастающие по амплитуде колебания численности.

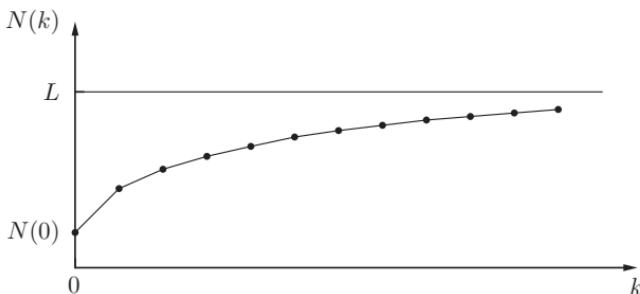


Рис. 2.3.

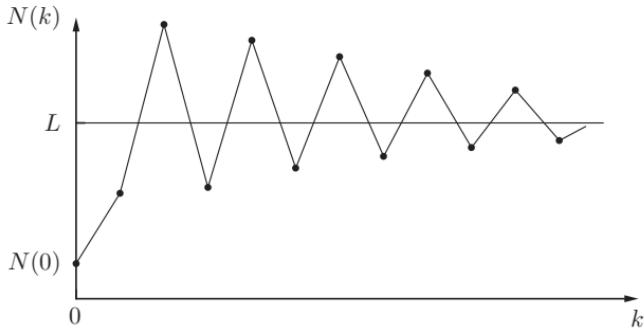


Рис. 2.4.

Однако свойство устойчивости является локальным свойством. Оно характеризует поведение решений в некоторой достаточно малой окрестности положения равновесия. Для исследования глобального поведения решений уравнения (2.3) (для получения условий асимптотической устойчивости при любых начальных возмущениях) применим прямой метод Ляпунова.

Выберем в качестве функции Ляпунова функцию $V(x) = x^2$, которая очевидно является положительно определенной и бесконечно большой. Найдем ее приращение в силу уравнения (2.3). Имеем

$$\begin{aligned} \Delta V = V(x(k+1)) - V(x(k)) &= \left((x(k) + L) \exp\left(-\frac{ha}{L}x(k)\right) - L \right)^2 - \\ -x^2(k) &= (x(k) + L) \left(\exp\left(-\frac{ha}{L}x(k)\right) - 1 \right) \times \\ \times \left((x(k) + L) \left(\exp\left(-\frac{ha}{L}x(k)\right) + 1 \right) - 2L \right) = W(x(k)). \end{aligned}$$

В соответствии с видом уравнения (2.1), а также биологическим смыслом изучаемой задачи, получаем, что $x(k) + L \geq 0$, причем $x(k) + L = 0$ только при $N(k) = 0$.

Рассмотрим функцию $W(x)$ при $x \in (-L, +\infty)$. Исследуем условия, при выполнении которых она будет отрицательно определена на данном промежутке. Имеем $W(0) = 0$, $\exp(-hax/L) - 1 > 0$ при $x < 0$ и $\exp(-hax/L) - 1 < 0$ при $x > 0$. Таким образом, функция

$$(x(k) + L) \left(\exp \left(-\frac{ha}{L} x(k) \right) + 1 \right) - 2L$$

должна принимать отрицательные значения при $x \in (-L, 0)$ и положительные при $x \in (0, +\infty)$. Нетрудно показать, что для этого необходимо и достаточно, чтобы параметры a и h удовлетворяли условию

$$ha \leq 2. \quad (2.5)$$

Применяя дискретный аналог теоремы Барбашина — Красовского [3, 119], получаем, что при выполнении неравенства (2.5) положение равновесия (2.2) асимптотически устойчиво, причем любое решение $N(k)$, для которого $N(0) > 0$, стремится к данному положению равновесия при $k \rightarrow +\infty$. Таким образом, область асимптотической устойчивости представляет собой весь промежуток $(0, +\infty)$.

Теперь перейдем к изучению более сложных режимов поведения решений уравнения (2.1). Как уже отмечалось в главе 1, при исследовании различных биологических процессов, наряду с анализом устойчивости положений равновесия, важной задачей является задача определения условий существования предельных циклов.

Если уравнение (2.1) имеет решение, обладающее свойством

$$N(k) = N(k + mT), \quad k, m = 0, 1, \dots,$$

где T — некоторое натуральное число, то такое решение будет называться *T-точечным циклом* или *циклом длины T*.

Рассмотрим сначала случай, когда $T = 2$. Пусть $N(k)$ — решение уравнения (2.1). Тогда

$$N(k+2) = F(N(k+1)) = F(F(N(k))).$$

Снова получаем разностное уравнение

$$N(k+2) = F^{(2)}(N(k)), \quad (2.6)$$

но уже с шагом 2. Здесь

$$F^{(2)}(N) = N \exp \left(ha \left(2 - \frac{N}{L} \left(1 + \exp \left(ha \left(1 - \frac{N}{L} \right) \right) \right) \right) \right).$$

Цикл длины 2 возможен, если существуют два различных положительных числа $N_1^{(2)}$ и $N_2^{(2)}$, удовлетворяющих системе

$$\begin{cases} N_1 = F(N_2), \\ N_2 = F(N_1). \end{cases} \quad (2.7)$$

Очевидно, что они находятся среди корней уравнения

$$N = F^{(2)}(N). \quad (2.8)$$

Уравнение (2.8) можно записать в виде

$$\frac{N}{L} \left(1 + \exp \left(ha \left(1 - \frac{N}{L} \right) \right) \right) = 2.$$

Производя замену переменных $N = L(1+x)$, получаем

$$x = \frac{1 - e^{-hax}}{1 + e^{-hax}} = \operatorname{th} \left(\frac{ha}{2} x \right). \quad (2.9)$$

Число корней трансцендентного уравнения (2.9) определяется с помощью графического анализа (см. рис. 2.5).

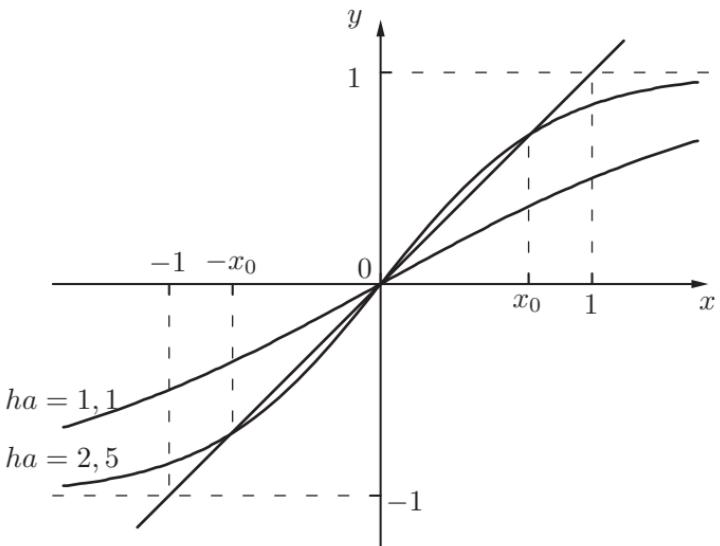


Рис. 2.5.

При $0 < ha < 2$ существует лишь одно решение $x = 0$, которое соответствует асимптотически устойчивому в целом положению равновесия $\bar{N} = L$.

При $ha > 2$ существуют три точки пересечения прямой $y = x$ с кривой $y = \operatorname{th}(hax/2)$: $x = 0$ и $x = \pm x_0$, где $0 < x_0 < 1$. Получаем решение системы (2.7):

$$N_1^{(2)} = L(1 + x_0), \quad N_2^{(2)} = L(1 - x_0),$$

причем очевидно, что $N_1^{(2)}, N_2^{(2)} > 0$.

Выясним теперь, является ли точка $N_2^{(2)}$ предельной для решений уравнения (2.1), начинающихся в достаточно малой ее окрестности. Уравнение (2.6) имеет положение равновесия $N = N_2^{(2)}$. Построим для (2.6) уравнение линейного приближения. Имеем

$$x(k+1) = \lambda^{(2)} x(k), \quad k = 0, 1, \dots \quad (2.10)$$

Здесь $x(k) = N(2k) - N_2^{(2)}$,

$$\lambda^{(2)} = \frac{dF^{(2)}(N_2^{(2)})}{dN} = \frac{dF(N_2^{(2)})}{dN} \frac{dF(N_1^{(2)})}{dN}.$$

Заметим, что если выписать для (2.6) уравнение линейного приближения в окрестности точки $N_1^{(2)}$, то мы снова придем к уравнению (2.10) с тем же самым значением коэффициента $\lambda^{(2)}$.

Получаем, что при выполнении неравенства

$$|\lambda^{(2)}| < 1 \quad (2.11)$$

исследуемый цикл будет притягивающим (устойчивым), а при

$$|\lambda^{(2)}| > 1 \quad (2.12)$$

он неустойчив.

Замечание 2.1. Аналогичные рассуждения можно провести для цикла любой длины и, тем самым, будем говорить, что цикл $(N_1^{(T)}, \dots, N_T^{(T)})$ называется *притягивающим, отталкивающим или нейтральным*, если соответственно

$$\lambda^{(T)} = \prod_{j=1}^T \frac{dF(N_j^{(T)})}{dN} < 1, \quad \lambda^{(T)} > 1 \quad \text{или} \quad \lambda^{(T)} = 1.$$

В нашем случае проверка условий (2.11), (2.12) показывает, что при $ha > 2$ решение $\bar{N} = L$ неустойчиво, а точки $N_1^{(2)}, N_2^{(2)}$ образуют притягивающий цикл длины 2, когда

$$0 < ha \left(2 - ha(1 - x_0^2) \right) < 2.$$

Отсюда можно получить (см. [105]) интервал значений

$$2 < ha < h_2 \approx 2,526,$$

при которых рассматриваемый цикл будет притягивающим.

Устойчивости в целом (т.е. при любых начальных данных) здесь нет, хотя бы потому, что решение $N(k) \equiv L$ к данному циклу не стремится. Однако многочисленные расчеты показывают [105], что почти при всех начальных значениях $N(0)$ и выполнении условия (2.11) траектории решений стремятся к циклу $(N_1^{(2)}, N_2^{(2)})$.

При дальнейшем возрастании параметра ha встречаются устойчивые циклы длины $4, 8, 16, \dots, 2^m$ (m — любое натуральное число).

Дополнительное исследование позволяет также сформулировать следующие утверждения [105]:

- 1) при каждом фиксированном значении $ha > 0$ среди всех решений может быть не более одного притягивающего цикла;
- 2) если существует притягивающий цикл периода T , то почти при всех начальных значениях траектории стремятся к этому циклу;
- 3) для всякого T существует такое положительное значение величины ha , что уравнение (2.1) имеет притягивающий цикл периода T ;
- 4) при возрастании ha в пределах некоторого ограниченного интервала $(0, r_0)$ происходят бифуркации решений: циклы периода 2^m сменяются циклами периода 2^{m+1} , $m = 0, 1, 2, \dots$

Следует отметить также, что при расчете траекторий решений разностных уравнений с помощью ЭВМ, ввиду ограниченности разрядной сетки, с течением времени можно получить уже ранее встречавшееся значение и тем самым зациклить траекторию, т.е. сделать ее периодической. Однако все рассчитываемые значения на самом деле являются лишь приближением истинных с той или иной степенью точности, т.е. возможна ситуация, когда расчет на ЭВМ привел к периодическому решению, в то время как истинное решение таковым не является.

Для избежания такого рода ошибок как раз и требуется проведение аналитического исследования на предмет существования циклов или их отсутствия.

Наряду с рассмотренными выше режимами поведения решений уравнения (2.1) имеет смысл предполагать также наличие таких решений разностных уравнений, которые не только не являются положениями равновесия или периодическими решениями, но даже и не стремятся ни к какому предельному режиму. Такой тип поведения назовем *хаотическим*. В [105] показано, что существование указанных решений тесно связано с наличием у разностных уравнений циклов периода 3. Причем из того, что уравнение имеет трехточечный цикл следует, что имеются и циклы любой длины, а также существует несчетное множество начальных значений $N(0)$, при которых решение не стремится ни к одному из этих циклов, т.е. оно хаотично.

Найдем условия, при выполнении которых уравнение (2.1) обладает трехточечным циклом. Предположим, что существует три положительных числа α, β, γ , для которых имеют место равенства

$$\begin{cases} N(3k) = \alpha L, \\ N(3k + 1) = \beta L, \\ N(3k + 2) = \gamma L \end{cases}$$

при всех $k = 0, 1, \dots$. Не умаляя общности, можно считать, что $\alpha < \beta, \alpha < \gamma$. Получим систему

$$\begin{cases} \alpha = \gamma \exp(ha(1 - \gamma)), \\ \beta = \alpha \exp(ha(1 - \alpha)), \\ \gamma = \beta \exp(ha(1 - \beta)). \end{cases} \quad (2.13)$$

Прологарифмировав каждое из уравнений системы (2.13) и сложив их, приходим к соотношению

$$\alpha + \beta + \gamma = 3.$$

Для определения всех трех чисел достаточно найти одно из них и остальные выразить из (2.13). Нетрудно заметить, что α является наименьшим положительным корнем уравнения

$$ha \left(2 - \alpha - \alpha \exp(ha(1 - \alpha)) \right) = \ln \left(\frac{3}{\alpha} - 1 - \exp(ha(1 - \alpha)) \right).$$

Графический анализ показывает [105], что при

$$ha > r_c \approx 3,102 \quad (2.14)$$

существует два различных трехточечных цикла, а при $ha < r_c$ трехточечных циклов нет. Таким образом, если выполнено неравенство (2.14), то в уравнении (2.1) возникают хаотические режимы.

§ 3. Построение консервативных разностных схем

В первом параграфе данной главы отмечалось, что при построении дискретных моделей динамики популяций может возникать проблема согласованности между свойствами решений полученных разностных уравнений и свойствами решений соответствующих дифференциальных уравнений, использующихся для описания непрерывных моделей. Поэтому при переходе от дифференциальных уравнений к разностным необходимо обеспечить сохранение таких характеристик исследуемых систем, как положения равновесия, существование периодических решений, интегралы и интегральные инварианты, а также устойчивость стационарных режимов.

Чтобы проиллюстрировать эту проблему, рассмотрим модель "хищник — жертва", описываемую уравнениями Лотки — Вольтерра (см. формулу (2.3) главы 1). Для упрощения выкладок будем считать, что $c_1 = 1$, $a_{12} = -1$, $c_2 = -1$, $a_{21} = 1$. Таким образом, получаем систему

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (1 - N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = (N_1 - 1)N_2. \end{cases} \quad (3.1)$$

Система (3.1) имеет два положения равновесия $\mathbf{M}_0 = (0, 0)^*$ и $\mathbf{M}_1 = (1, 1)^*$, первое из которых неустойчиво, а второе устойчиво, но не является асимптотически устойчивым, причем ее траектории представляют собой замкнутые кривые. Кроме того, у рассматриваемой системы существует интеграл

$$V(N_1, N_2) = N_1 - \ln N_1 + N_2 - \ln N_2. \quad (3.2)$$

Если дискретную модель изучаемого процесса выбрать в виде (1.14), то приходим к системе

$$\begin{cases} x_1(k+1) = x_1(k) \exp(h(1 - x_2(k))), \\ x_2(k+1) = x_2(k) \exp(h(x_1(k) - 1)), \end{cases} \quad (3.3)$$

которая имеет те же самые положения равновесия, что и система (3.1).

Вычислим приращение функции (3.2) на решениях системы (3.3). Получим

$$\begin{aligned} \Delta V &= V(x_1(k+1), x_2(k+1)) - V(x_1(k), x_2(k)) = \\ &= x_1(k)(\exp(h(1 - x_2(k))) - 1) - h(1 - x_2(k)) + \\ &\quad + x_2(k)(\exp(h(x_1(k) - 1)) - 1) - h(x_1(k) - 1) = \\ &= \frac{h^2}{2} ((x_1(k) - 1)^2 + (1 - x_2(k))^2) + r(h, x_1(k), x_2(k)), \end{aligned}$$

где

$$\frac{r(h, x_1(k), x_2(k))}{(x_1(k) - 1)^2 + (1 - x_2(k))^2} \rightarrow 0 \quad \text{при} \quad (x_1(k) - 1)^2 + (1 - x_2(k))^2 \rightarrow 0.$$

Следовательно, функция (3.2) не является интегралом для разностной системы. Кроме того, эта функция в некоторой окрестности точки M_1 удовлетворяет требованиям дискретного аналага первой теоремы Ляпунова о неустойчивости (см. [3, 28]). Значит, устойчивому положению равновесия системы дифференциальных уравнений (3.1) соответствует неустойчивое положение равновесия разностной системы (3.3).

Таким образом, возникает задача построения консервативных разностных схем, т.е. разностных схем, учитывающих специфику изучаемых систем и сохраняющих их качественные характеристики. Данная задача исследовалась в работах многих авторов (см., например, [42, 55, 57, 153]). При этом предлагались различные подходы к ее решению. В качестве одного из таких подходов рассмотрим разработанный В.И. Зубовым способ модификации известных разностных схем [55, 57]. Этот способ обеспечивает сохранение интегралов при численном интегрировании дифференциальных уравнений. Указанные модификации осуществляются путем введения управлений в процессе вычислений, причем значения управляющих параметров на каждом шаге интегрирования определяются из условий сохранения заданных интегралов.

Снова рассмотрим систему (1.5). Пусть она имеет r интегралов

$$g_1(t, \mathbf{z}), \dots, g_r(t, \mathbf{z}), \tag{3.4}$$

где $r < n$. Будем считать, что функции (3.4) определены при $t \geq 0$, $\mathbf{z} \in \mathbb{E}^n$ и непрерывно дифференцируемы по всем своим аргументам.

Проведем модификацию построенной методом Эйлера разностной схемы (1.6). Рассмотрим систему

$$\mathbf{x}(k+1) = \mathbf{x}(k) + h \mathbf{F}(t_k, \mathbf{x}(k)) + \mathbf{G}(t_k, \mathbf{x}(k))\mathbf{u}(h, t_k, \mathbf{x}(k)). \quad (3.5)$$

Здесь $\mathbf{u}(h, t, \mathbf{z})$ — r -мерная векторная функция (управление), $\mathbf{G}(t, \mathbf{z})$ — матрица размерности $n \times r$, столбцами которой являются векторы $\text{grad}_{\mathbf{z}} g_s(t, \mathbf{z})$, $s = 1, \dots, r$.

Выберем управление $\mathbf{u}(h, t, \mathbf{z})$ таким образом, чтобы функции (3.4) были интегралами и для разностной системы. Следовательно, на решениях уравнений (3.5) должны выполняться равенства

$$g_s(t_{k+1}, \mathbf{x}(k+1)) = g_s(t_k, \mathbf{x}(k)), \quad s = 1, \dots, r.$$

Получаем систему

$$g_s(t+h, \mathbf{z} + h\mathbf{F}(t, \mathbf{z}) + \mathbf{G}(t, \mathbf{z})\mathbf{u}) = g_s(t, \mathbf{z}), \quad s = 1, \dots, r. \quad (3.6)$$

Данная система имеет решение $\mathbf{u} = \mathbf{0}$ при $h = 0$, и в то же время якобиан левых частей соотношений (3.6), вычисленный при $h = 0$, $\mathbf{u} = \mathbf{0}$, совпадает с определителем матрицы $\mathbf{J}(t, \mathbf{z}) = \mathbf{G}^*(t, \mathbf{z})\mathbf{G}(t, \mathbf{z})$. Значит, если $\det \mathbf{J}(t, \mathbf{z}) \neq 0$, то уравнения (3.6) задают единственную неявную функцию $\mathbf{u} = \mathbf{u}(h, t, \mathbf{z})$, обладающую свойством $\mathbf{u}(h, t, \mathbf{z}) \rightarrow \mathbf{0}$ при $h \rightarrow 0$, причем эта функция будет определена при достаточно малых h , непрерывна по всем аргументам и непрерывно дифференцируема по h [118].

Таким образом, справедлива следующая теорема.

Теорема 3.1 [55]. *Пусть векторы $\text{grad}_{\mathbf{z}} g_s(t, \mathbf{z})$, $s = 1, \dots, r$, линейно независимы. Тогда управление $\mathbf{u}(h, t, \mathbf{z})$ однозначным образом может быть найдено из уравнений (3.6). При данном управлении интегралы (3.4) являются также интегралами и для системы в конечных разностях (3.5). Если векторная функция*

$\mathbf{F}(t, \mathbf{z})$ в любой ограниченной области изменения t и \mathbf{z} удовлетворяет условию Липшица по \mathbf{z} , то вычислительная схема (3.5), (3.6) будет сходящейся.

Замечание 3.1. Для построения разностной системы (1.6), соответствующей уравнениям (1.5), использовался метод Эйлера. Предложенный в [55, 57] способ модификации известных численных методов позволяет проводить аналогичную коррекцию вычислительных схем и в случае, когда первоначальная разностная система построена методом Рунге — Кутты или Адамса.

В качестве примера применения метода Зубова построим разностную схему для уравнений (3.1), сохраняющую интеграл (3.2). В соответствии с изложенным выше подходом имеем

$$\begin{cases} x_1(k+1) = x_1(k) + h x_1(k)(1 - x_2(k)) + \left(1 - \frac{1}{x_1(k)}\right) u, \\ x_2(k+1) = x_2(k) + h x_2(k)(x_1(k) - 1) + \left(1 - \frac{1}{x_2(k)}\right) u. \end{cases}$$

Здесь скалярное управление $u = u(h, x_1(k), x_2(k))$ на каждом шаге интегрирования определяется из условия

$$V(x_1(k+1), x_2(k+1)) = V(x_1(k), x_2(k)).$$

Приходим к уравнению

$$Q(h, z_1, z_2, u) = 0, \quad (3.7)$$

где

$$\begin{aligned} Q(h, z_1, z_2, u) &= h z_1 (1 - z_2) + \frac{u}{z_1} (z_1 - 1) + h z_2 (z_1 - 1) + \frac{u}{z_2} (z_2 - 1) - \\ &- \ln \left(1 + h(1 - z_2) + \frac{u}{z_1^2} (z_1 - 1) \right) - \ln \left(1 + h(z_1 - 1) + \frac{u}{z_2^2} (z_2 - 1) \right). \end{aligned}$$

Нетрудно показать, что положительные постоянные γ, δ, a можно выбрать так, чтобы в области $0 < \varrho < \delta, |h| < \gamma, |u| < \gamma$ были справедливы оценки

$$\frac{\partial Q}{\partial u} \geq \frac{1}{2}\varrho^2, \quad \left| \frac{\partial Q}{\partial h} \right| \leq a\varrho^2(|h| + |u|).$$

Здесь $\varrho = \sqrt{(z_1 - 1)^2 + (z_2 - 1)^2}$. Применяя теорему о неявной функции [118], получаем, что существуют числа $\tilde{\gamma} > 0$ и $\tilde{\delta} > 0$, для которых в области $0 < \varrho < \tilde{\delta}, |h| < \tilde{\gamma}, |u| < \tilde{\gamma}$ уравнение (3.7) однозначным образом задает неявную функцию $u(h, z_1, z_2)$.

Эта функция непрерывно дифференцируема при $0 < \varrho < \delta, |h| < \tilde{\gamma}$ и удовлетворяет неравенству $|u(h, z_1, z_2)| \leq bh^2$, где b — положительная постоянная.

В случае, когда $z_1 = z_2 = 0$, считаем, что $u(h, 0, 0) = 0$. Тогда дополнительные слагаемые, введенные в правые части разностных уравнений, будут непрерывными функциями своих аргументов, причем они имеют второй порядок малости относительно шага дискретизации.

Построенная модифицированная разностная схема в некоторой окрестности положения равновесия M_1 сохраняет интеграл (3.2). Поэтому (см. [28, 119]) данное положение равновесия является устойчивым.

Следует заметить, что использование консервативных методов приводит к существенному усложнению вычислительных схем. Методы становятся численно-аналитическими [57].

§ 4. Условия предельной ограниченности решений разностных моделей вольтерровского типа

В настоящем параграфе исследуем условия предельной ограниченности решений одной дискретной модели динамики популяций.

Пусть задана система

$$x_i(k+1) = x_i(k) \exp \left(h \left(c_i + a_{ii} f_i^{\mu_i}(x_i(k)) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij} f_j^{\alpha_{ij}}(x_j(k)) \right) \right), \\ i = 1, \dots, n. \quad (4.1)$$

Здесь $x_i(k)$ — плотность (численность) i -й популяции при k -й итерации, $k = 0, 1, \dots$; функции $f_i(z_i)$ определены при $z_i \in [0, +\infty)$; h — положительное число (шаг дискретизации); c_i и a_{ij} — постоянные коэффициенты; μ_i и α_{ij} — положительные параметры; $i, j = 1, \dots, n$. Для удобства дальнейшего изложения будем считать, что $\mu_i = 1$, $i = 1, \dots, n$.

Систему (4.1) можно рассматривать как некий разностный аналог непрерывной модели вида (8.1), введенной в первой главе.

Снова обозначим через K^+ неотрицательный ортант n -мерного пространства, а через K_0^+ его внутренность. Данные ортанты являются инвариантными множествами системы (4.1). Легко заметить, что если для какого-то индекса $i \in \{1, \dots, n\}$ выполнено условие $x_i(k_0) = 0$ при некотором значении $k_0 \geq 0$, то тогда имеем $x_i(k) = 0$ при всех $k \geq k_0$. Поэтому, не умаляя общности, будем рассматривать систему (4.1) в K_0^+ .

Пусть $\mathbf{x}(k, \mathbf{x}^{(0)}, k_0)$ — решение уравнений (4.1), выходящее из точки $\mathbf{x}^{(0)}$ при $k = k_0$. Для заданного числа $Q > 0$ через B_Q обозначим множество точек $\{\mathbf{z} : \mathbf{z} \in K_0^+, \|\mathbf{z}\| \leq Q\}$.

Определение 4.1. Решения системы (4.1) называются равномерно предельно ограниченными в K_0^+ , если существует такое число $D > 0$, что для любого $Q > 0$ можно выбрать $T = T(Q) \geq 0$ так, чтобы при всех $k_0 \geq 0$, $\mathbf{x}^{(0)} \in B_Q$, $k \geq k_0 + T$ имело место неравенство $\|\mathbf{x}(k, \mathbf{x}^{(0)}, k_0)\| \leq D$.

Определение 4.2. Систему (4.1) будем называть равномерно перманентной, если существуют такие числа η_1 и η_2 , $0 < \eta_1 < \eta_2$, что для любых δ_1 и δ_2 , $0 < \delta_1 < \delta_2$, можно выбрать $T = T(\delta_1, \delta_2) \geq 0$ так, чтобы для решений $\mathbf{x}(k, \mathbf{x}^{(0)}, k_0)$ с начальными данными, удовлетворяющими условиям $k_0 \geq 0$, $\delta_1 \leq x_i^{(0)} \leq \delta_2$, $i = 1, \dots, n$, при всех $k \geq k_0 + T$ имели место неравенства $\eta_1 \leq x_i(k, \mathbf{x}^{(0)}, k_0) \leq \eta_2$, $i = 1, \dots, n$.

Методы построения функций Ляпунова для непрерывных систем развиты лучше, чем для разностных. Поэтому часто используют следующий подход: подбирают нужную функцию Ляпунова для непрерывной системы, а затем определяют условия, при выполнении которых найденная функция будет являться функцией Ляпунова и для разностного аналога исследуемой системы. В параграфе 8 главы 1 были рассмотрены два способа построения функции Ляпунова для системы (8.1). Покажем, что указанные виды функций можно использовать и для системы (4.1) настоящего параграфа.

Введем ряд предположений.

Предположение 4.1. Функции $f_i(z_i)$, $i = 1, \dots, n$, обладают следующими свойствами:

- 1) $f_i(z_i)$ непрерывны при $z_i \in [0, +\infty)$;
- 2) $f_i(0) = 0$ и $f_i(z_i) > 0$ при $z_i > 0$;
- 3) $f_i(z_i) \rightarrow +\infty$ при $z_i \rightarrow +\infty$.

Предположение 4.2. Существует такое число $\bar{\xi} > 0$, что для любых чисел $\xi_i \geq \bar{\xi}$, $i = 1, \dots, n$, справедливы соотношения

$$\int_0^1 \frac{f_i^{\xi_i}(\tau)}{\tau} d\tau < +\infty, \quad i = 1, \dots, n.$$

Предположение 4.3. Для функций $\tilde{f}_i(z_i) = f_i(\exp(z_i))$ при всех $z_i \in (-\infty, +\infty)$ выполнено условие Липшица с константой L ; $i = 1, \dots, n$.

Предположение 4.4. Функции $\tilde{f}_i(z_i) = f_i(\exp(z_i))$ непрерывно дифференцируемы при $z_i \in (-\infty, +\infty)$, и $0 < \tilde{f}'_i(z_i) \leq L$, $i = 1, \dots, n$, где L — положительная постоянная.

Например, предположения 4.1–4.4 будут выполнены, если $f_i(z_i) = \ln(z_i + 1)$, $i = 1, \dots, n$.

Замечание 4.1. Очевидно, что из выполнения предположения 4.4 следует, что предположение 4.3 также выполнено, т.е. предположение 4.4 является более сильным по сравнению с предположением 4.3.

Рассмотрим вспомогательные системы неравенств

$$-\frac{1}{h_i} + \frac{\alpha_{ij}}{h_j} \leq 0 \quad \text{при } j \neq i \text{ и } \bar{a}_{ij} \neq 0, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad (4.2)$$

и

$$a_{ii}\theta_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \bar{a}_{ij}\theta_j^{\alpha_{ij}} < 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (4.3)$$

Здесь $\bar{a}_{ij} = \max \{a_{ij}; 0\}$.

Замечание 4.2. Неравенства (4.2), (4.3) аналогичны неравенствам (8.2), (8.3), которые применялись для анализа системы (8.1) в главе 1.

Теорема 4.1 [5]. *Пусть выполнены предположения 4.1, 4.3 и хотя бы одно из предположений 4.2 или 4.4. Тогда если системы неравенств (4.2) и (4.3) имеют положительные решения, то существует такое $\bar{h} > 0$, что решения системы (4.1) будут равномерно предельно ограниченными в K_0^+ при любом $h \in (0, \bar{h})$.*

Для доказательства теоремы 4.1 достаточно подобрать для системы (4.1) функцию Ляпунова, удовлетворяющую дискретному аналогу теоремы Йосидзавы о предельной ограниченности решений [3]. При использовании предположения 4.2 такую функцию можно построить в виде

$$V(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n \gamma_i \int_1^{x_i} \frac{f_i^{\xi_i}(\tau)}{\tau} d\tau, \quad \xi_i \geq \bar{\xi}, \quad \gamma_i > 0, \quad i = 1, \dots, n,$$

а при использовании предположения 4.4 — в виде

$$\tilde{V}(\mathbf{x}) = \max_{i=1,\dots,n} \left(\frac{f_i(x_i)}{\theta_i} \right)^{h_i}, \quad \theta_i > 0, \quad h_i \geq 1, \quad i = 1, \dots, n.$$

Пример 4.1. Пусть задана система

$$\begin{aligned} x_1(k+1) &= x_1(k) \exp \left(h \left(1 - b f_1(x_1(k)) + 2 f_2^3(x_2(k)) - f_3^{1/5}(x_3(k)) \right) \right), \\ x_2(k+1) &= x_2(k) \exp \left(h \left(2 - f_1(x_1(k)) - 2 f_2(x_2(k)) + f_3^{1/2}(x_3(k)) \right) \right), \\ x_3(k+1) &= x_3(k) \exp \left(h \left(3 + 2 f_1^l(x_1(k)) - f_2(x_2(k)) - f_3(x_3(k)) \right) \right), \end{aligned} \quad (4.4)$$

где l и b — положительные параметры. Будем считать, что функции $f_1(z_1), f_2(z_2), f_3(z_3)$ удовлетворяют условиям, указанным в теореме 4.1.

Выпишем системы (4.2) и (4.3), соответствующие рассматриваемому случаю. Получим

$$3h_1 - h_2 \leq 0, \quad \frac{1}{2}h_2 - h_3 \leq 0, \quad lh_3 - h_1 \leq 0,$$

$$-b\theta_1 + 2\theta_2^3 < 0, \quad -2\theta_2 + \theta_3^{1/2} < 0, \quad -\theta_3 + 2\theta_1^l < 0.$$

Нетрудно проверить, что эти неравенства имеют положительные решения тогда и только тогда, когда выполнено одно из следующих условий: а) $l < 2/3$; б) $l = 2/3$, $b > 1/\sqrt{2}$. Согласно теореме 4.1, при найденных значениях параметров l и b и при достаточно малых h решения системы (4.4) будут равномерно предельно ограниченными в K_0^+ .

Предположение 4.5. Справедливы неравенства $c_i > 0$, $a_{ij} \geq 0$ при $j \neq i$; $i, j = 1, \dots, n$.

Теорема 4.2 [5]. Пусть выполнены предположения 4.1, 4.3 и 4.5. Если системы неравенств (4.2) и (4.3) имеют положительные решения, то существует такое $\bar{h} > 0$, что система (4.1) будет равномерно перманентной при любом $h \in (0, \bar{h})$.

Замечание 4.3. Выполнение предположения 4.3 с единой для всех $z_i \in (-\infty, +\infty)$, $i = 1, \dots, n$, постоянной L является довольно жестким ограничением на функции $f_1(z_1), \dots, f_n(z_n)$. Стоит отметить, что аналогичным образом можно получить условия перманентности системы (4.1) в случае, когда при каждом $r > 0$ функции $\tilde{f}_i(z_i)$ обладают указанным в предположении 4.3 свойством при $z_i \in (-\infty, r)$, $i = 1, \dots, n$, с константой $L(r)$, причем $L(r) \rightarrow +\infty$ при $r \rightarrow +\infty$. Например, это будет иметь место при $f_i(z_i) = z_i$, $i = 1, \dots, n$. Однако в этом случае нельзя гарантировать, что перманентность есть для всех решений уравнений (4.1). Для любого $Q > 0$ найдется число $\bar{h} > 0$ такое, что при $h \in (0, \bar{h})$ условия из определения 4.2 выполняются только при $\delta_2 < Q$.

§ 5. Дискретная модель возрастной структуры популяции

В рассмотренных в предыдущих параграфах моделях, описывающих динамику биологических популяций, в качестве основной характеристики, в большинстве случаев, выбиралась общая численность популяции N , зависящая от времени либо непрерывно, либо дискретно. Главными факторами, влияющими на численность, являлись рождаемость и смертность особей. При этом никаких предположений относительно зависимости данных факторов от возраста индивидуумов не делалось. Между тем, очевидно, что прежде чем начать размножаться, особь должна сначала достигнуть зрелого, в этом смысле, состояния. Аналогичным образом, разумно полагать, что и смертность также зависит от стадии развития особи, являясь большей на ранних и поздних и меньшей в основных фазах существования. Следовательно, учет возрастной структуры популяции во многих случаях может иметь существенное значение.

Рассматривая жизненный цикл любого организма, в зависимости от его биологических особенностей или специфики поставленной задачи, можно выделить либо несколько стадий развития, принципиально отличающихся друг от друга (как, например, у насекомых), либо несколько возрастных ступеней, определяемых в некоторых единицах времени (например, в годах с момента рождения у млекопитающих). Тогда популяция естественным образом распадается на некоторое число возрастных групп.

Учет структуры популяции (по возрастам, размерам и т.п.) приводит к широко применяемым матричным моделям, впервые предложенным П. Лесли [144]. Предположим, что ресурсы питания и место обитания популяции неограничены, среда обитания стационарна и нет самолимитирования популяции по численности. Разобьем популяцию на n возрастных групп, в первую из которых включим самых молодых особей, во вторую — постарше, и т.д. Последняя n -ая группа будет тогда состоять из самых старших по возрасту индивидуумов. Обозначим через $N_j(k)$ численность j -ой группы в момент времени k , $j = 1, \dots, n$. При этом под численностью будем понимать численность всей группы, если разделение по полу не учитывается (например, в случае растительности, бактерий или простейших микроорганизмов), и численность только самок группы, если разделение по полу существенно для рассматриваемой популяции (считаем, что доля самцов в популяции достаточна). Время k будем отсчитывать в дискретные моменты, совпадающие с моментами перехода особей из одной возрастной группы в следующую, причем интервалы между этими переходами будем считать одинаковыми. Тогда без потери общности полагаем $k = 0, 1, \dots$

Пусть α_j — коэффициент рождаемости в j -ой группе, $\alpha_j \geq 0$, $j = 1, \dots, n$, а β_j — коэффициент выживаемости j -ой группы (т.е.

доля особей в группе, доживающих до следующей возрастной стадии), $0 < \beta_j \leq 1$, $j = 1, \dots, n-1$. Тогда динамика численности популяции определяется следующей зависимостью

$$\mathbf{N}(k+1) = \begin{pmatrix} \alpha_1 & \alpha_2 & \alpha_3 & \dots & \alpha_{n-1} & \alpha_n \\ \beta_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \mathbf{N}(k). \quad (5.1)$$

Здесь $\mathbf{N}(k) = (N_1(k), \dots, N_n(k))^*$, $k = 0, 1, \dots$ Матрицу системы (5.1) будем обозначать через \mathbf{L} и называть *матрицей Лесли*.

Решение системы (5.1) имеет вид

$$\mathbf{N}(k) = \mathbf{L}^k \mathbf{N}(0), \quad k = 1, 2, \dots \quad (5.2)$$

Поскольку все элементы матрицы \mathbf{L} и вектора $\mathbf{N}(0)$ неотрицательны (из биологического смысла), то и все последующие значения вектора $\mathbf{N}(k)$ при любом k также будут неотрицательными.

Без потери общности далее считаем, что $\alpha_n \neq 0$, т.е. последняя возрастная группа все еще способна к размножению. В самом деле, в силу отсутствия лимитирования, пострепродуктивные (утратившие способность к размножению) особи не оказывают влияния на динамику младших возрастных групп, и, следовательно, их можно исключить из рассмотрения. Если все же требуется определить численности пострепродуктивных групп, то это можно сделать по динамике последней репродуктивной группы $N_s(k)$:

$$N_{s+j}(k) = \beta_s \beta_{s+1} \dots \beta_{s+j-1} N_s(k-j), \quad j = 1, 2, \dots$$

Исследуем асимптотическое поведение решений системы (5.1). Очевидно, что все свойства решений данной системы будут непосредственно следовать из вида матрицы Лесли, а именно, из ее спектральных свойств.

Выпишем характеристическое уравнение матрицы \mathbf{L} :

$$\Delta(\lambda) = \det(\lambda\mathbf{E} - \mathbf{L}) = \lambda^n - \alpha_1\lambda^{n-1} - \alpha_2\beta_1\lambda^{n-2} - \dots - \alpha_n\beta_1\dots\beta_{n-1} = 0. \quad (5.3)$$

Так как $\alpha_n \neq 0$, то свободный член характеристического полинома не равен нулю, и, следовательно, уравнение (5.3) не имеет нулевых корней.

Пусть $\lambda_1, \dots, \lambda_m$ — различные собственные числа матрицы Лесли, $m \leq n$. Построим жорданову форму этой матрицы.

Поскольку нижний левый угловой минор $(n-1)$ -го порядка матрицы $\lambda\mathbf{E} - \mathbf{L}$ отличен от нуля, то $\text{rang}(\lambda\mathbf{E} - \mathbf{L}) \geq n-1$ при любых значениях числа λ . Значит, каждому собственному числу λ_j , $j = 1, \dots, m$, соответствует только один линейно независимый собственный вектор и ровно одна элементарная жорданова клетка

$$\mathbf{J}_j = \begin{pmatrix} \lambda_j & 1 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_j & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_j & 1 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & \lambda_j \end{pmatrix}_{p_j \times p_j},$$

где p_j — кратность числа λ_j как корня характеристического уравнения ($p_1 + \dots + p_m = n$). Тогда жорданова форма будет иметь вид

$$\mathbf{J}_L = \text{diag}\{\mathbf{J}_1, \dots, \mathbf{J}_m\},$$

а сама матрица Лесли может быть записана в следующей форме

$$\mathbf{L} = \mathbf{S} \mathbf{J}_L \mathbf{S}^{-1} = \mathbf{S} \text{diag}\{\mathbf{J}_1, \dots, \mathbf{J}_m\} \mathbf{S}^{-1},$$

где \mathbf{S} — матрица перехода от \mathbf{L} к \mathbf{J}_L . Получаем

$$\mathbf{L}^k = \mathbf{S} \operatorname{diag}\{\mathbf{J}_1^k, \dots, \mathbf{J}_m^k\} \mathbf{S}^{-1}. \quad (5.4)$$

При $k \geq p_j$ верно:

$$\mathbf{J}_j^k = \begin{pmatrix} \lambda_j^k & \frac{k}{1!} \lambda_j^{k-1} & \frac{k(k-1)}{2!} \lambda_j^{k-2} & \dots & \frac{k(k-1) \dots (k-p_j+2)}{(p_j-1)!} \lambda_j^{k-p_j+1} \\ 0 & \lambda_j^k & \frac{k}{1!} \lambda_j^{k-1} & \dots & \frac{k(k-1) \dots (k-p_j+3)}{(p_j-2)!} \lambda_j^{k-p_j+2} \\ \ddots & \ddots & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \lambda_j^k \end{pmatrix}.$$

В частности, если все собственные числа матрицы \mathbf{L} различны ($m = n$), то формула (5.4) примет вид

$$\mathbf{L}^k = \mathbf{S} \begin{pmatrix} \lambda_1^k & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^k & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_n^k \end{pmatrix} \mathbf{S}^{-1}.$$

Соотношения (5.2), (5.4) позволяют определить предельное значение численности популяции:

$$\lim_{k \rightarrow +\infty} \mathbf{N}(k). \quad (5.5)$$

Положим $\lambda_{\max} = \max \{|\lambda_1|, \dots, |\lambda_m|\}$. Тогда если $\lambda_{\max} < 1$, то предел (5.5) существует и равен нулевому вектору, т.е. данный случай соответствует вымиранию всей популяции.

Исследуем теперь ситуацию, когда $\lambda_{\max} \geq 1$. Для этого рассмотрим вектор

$$\frac{1}{\lambda_{\max}^k} \mathbf{N}(k). \quad (5.6)$$

Покажем, что все компоненты этого вектора ограничены при $k = 0, 1, \dots$

Несложно проверить [105], что матрица Лесли при $\alpha_n \neq 0$ является неразложимой [34], а следовательно, выполнены все условия теоремы Фробениуса [34], в соответствии с которой получаем следующие утверждения:

1. Матрица \mathbf{L} имеет вещественное положительное собственное число r , являющееся простым корнем характеристического уравнения (5.3). Для любого другого собственного числа λ_j матрицы \mathbf{L} выполнено неравенство $|\lambda_j| \leq r$, т.е. $r = \lambda_{\max}$.
2. Для числа r существует положительный собственный вектор.
3. Если матрица \mathbf{L} имеет h собственных чисел, по абсолютной величине равных r , то все эти числа различны между собой и являются корнями уравнения

$$\lambda^h - r^h = 0,$$

т.е. они имеют вид $\lambda_j = r\theta^{j-1}$, $j = 1, \dots, h$, где $\theta = e^{i2\pi/h} = \cos 2\pi/h + i \sin 2\pi/h$, i — мнимая единица.

4. Если $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ — совокупность всех собственных чисел матрицы \mathbf{L} , то числа $\lambda_1\theta, \dots, \lambda_n\theta$ с точностью до порядка совпадают с $\lambda_1, \dots, \lambda_n$.

Замечание 5.1. Число h называется *индексом импрimitивности* матрицы \mathbf{L} . В частности, если $h = 1$, то матрица называется *примитивной*.

Согласно правилу знаков Декарта [73], число положительных корней многочлена с вещественными коэффициентами равно или на четное число меньше количества перемен знаков в ряду его коэффициентов (корни считаются с учетом кратности, нулевые коэффициенты при подсчете перемен знаков не учитываются). Значит, число r является единственным положительным корнем характеристического многочлена, так как в ряду его коэффициентов имеет место лишь одна перемена знака. Кроме

того, нетрудно показать [105], что индекс импримитивности матрицы Лесли равен наибольшему общему делителю номеров тех возрастных групп, рождаемость в которых отлична от нуля. Например, для примитивности ($h = 1$) матрицы \mathbf{L} достаточно, чтобы выполнялось неравенство $\alpha_1 > 0$, либо чтобы рождаемость имела место в каких-нибудь двух последовательных группах, т.е. существовал такой номер j , что $\alpha_j \alpha_{j+1} \neq 0$.

Итак, пусть матрица \mathbf{L} имеет индекс импримитивности h , т.е. у нее существует ровно h собственных чисел, равных по модулю r . Без потери общности, будем полагать, что это $\lambda_1, \dots, \lambda_h$, причем $\lambda_1 = r$. Остальные собственные числа удовлетворяют соотношениям $|\lambda_{h+1}| < r, \dots, |\lambda_m| < r$.

Получаем

$$\mathbf{L} = \mathbf{S} \operatorname{diag}\{\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_h, \mathbf{J}_{h+1}, \dots, \mathbf{J}_m\} \mathbf{S}^{-1},$$

$$\lim_{k \rightarrow +\infty} \frac{1}{r^k} \mathbf{J}_j^k = \mathbf{0}, \quad j = h + 1, \dots, m.$$

Используя теорему Фробениуса и формулу (5.2), находим, что

$$\lim_{k \rightarrow +\infty} \frac{1}{r^k} \mathbf{N}(k) = \lim_{k \rightarrow +\infty} \mathcal{L}(\mathbf{N}(0), k), \quad (5.7)$$

где

$$\mathcal{L}(\mathbf{N}(0), k) = \mathbf{S} \operatorname{diag}\{1, \theta^k, \theta^{2k}, \dots, \theta^{(h-1)k}, \mathbf{0}, \dots, \mathbf{0}\} \mathbf{S}^{-1} \mathbf{N}(0).$$

Отсюда и следует ограниченность вектор-функции $\mathcal{L}(\mathbf{N}(0), k)$, а значит, и выражения (5.6).

Найдем теперь более конкретный вид функции $\mathcal{L}(\mathbf{N}(0), k)$.

Если обозначить через $\mathbf{C}(\lambda)$ собственный вектор-столбец матрицы \mathbf{L} , а через $\mathbf{R}(\lambda)$ — собственную вектор-строку, отвечающие характеристическому числу λ , то можно показать, что

$$\mathbf{C}(\lambda) = \sqrt{\frac{\lambda^{n-1}}{\Delta'(\lambda)}} \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2/\lambda \\ \vdots \\ c_n/\lambda^{n-1} \end{pmatrix},$$

$$\mathbf{R}(\lambda) = \sqrt{\frac{\lambda^{n-1}}{\Delta'(\lambda)}} \left(\frac{q_1(\lambda)}{c_1 \lambda^n}, \frac{q_2(\lambda)}{c_2 \lambda^{n-1}}, \dots, \frac{q_n(\lambda)}{c_n \lambda} \right),$$

где $c_1 = 1$, $c_j = \beta_1 \beta_2 \dots \beta_{j-1}$, при $j = 2, \dots, n$, $q_j(\lambda) = \sum_{l=j}^n \alpha_l c_l \lambda^{n-l}$, $j = 1, \dots, n$.

Множитель $\sqrt{\lambda^{n-1}/\Delta'(\lambda)}$ и структура вектора $\mathbf{C}(\lambda)$ и строки $\mathbf{R}(\lambda)$ обеспечивают выполнение следующих соотношений для скалярных произведений:

$$(\mathbf{R}(\lambda_i), \mathbf{C}(\lambda_j)) = \begin{cases} 1, & \text{если } i = j, \\ 0, & \text{если } i \neq j, \end{cases} \quad i, j = 1, \dots, h.$$

Таким образом, первые h столбцов матрицы \mathbf{S} и первые h строк матрицы \mathbf{S}^{-1} — это есть $\mathbf{C}(\lambda_1), \dots, \mathbf{C}(\lambda_h)$ и $\mathbf{R}(\lambda_1), \dots, \mathbf{R}(\lambda_h)$ соответственно.

Тогда имеем

$$\mathcal{L}(\mathbf{N}(0), k) = (\mathbf{C}(\lambda_1), \dots, \mathbf{C}(\lambda_h), \dots) \operatorname{diag}\{1, \theta^k, \theta^{2k}, \dots, \theta^{(h-1)k}\},$$

$$\mathbf{0}, \dots, \mathbf{0} \} \begin{pmatrix} \mathbf{R}(\lambda_1) \\ \cdots \\ \mathbf{R}(\lambda_h) \\ \cdots \end{pmatrix} \mathbf{N}(0) = \sum_{l=1}^h \theta^{(l-1)k} (\mathbf{R}(\lambda_l), \mathbf{N}(0)) \mathbf{C}(\lambda_l).$$

Очевидно, что вектор-функция $\mathcal{L}(\mathbf{N}(0), k)$ периодична по k , причем ее период T является делителем индекса импрimitивности h и зависит от начального распределения $\mathbf{N}(0)$. В частности, если матрица Лесли примитивна ($h = 1$), то $T = 1$, т.е. функция $\mathcal{L}(\mathbf{N}(0), k)$ постоянна по k и равна ненулевому (если $\mathbf{N}(0) \neq \mathbf{0}$) вектору $(\mathbf{R}(r), \mathbf{N}(0)) \mathbf{C}(r)$.

В итоге из формулы (5.7) следует, что если $r = 1$, то численность $\mathbf{N}(k)$ популяции будет оставаться ограниченной при всех k . Если $r > 1$, то все компоненты предельного вектора (5.5) будут неограничены. Действительно, если бы все компоненты

вектора $\mathbf{N}(k)$ оставались ограниченными, то левая часть равенства (5.7) была бы равна нулевому вектору, в то время, как для правой части данного равенства это не имеет места. С другой стороны, если хотя бы одна компонента вектора $\mathbf{N}(k)$ неограничена при $k = 0, 1, \dots$, то из вида системы (5.1) следует, что и остальные компоненты этого вектора такие же.

Положение равновесия $\bar{\mathbf{N}}$ системы (5.1) определяется из условия

$$\bar{\mathbf{N}} = \mathbf{L}\bar{\mathbf{N}}. \quad (5.8)$$

Для существования ненулевой точки покоя необходимо и достаточно, чтобы выполнялось равенство $r = 1$. В этом случае нетривиальное решение $\bar{\mathbf{N}}$ системы (5.8) является собственным вектором матрицы \mathbf{L} , отвечающим собственному числу $r = 1$. Поскольку $|\lambda_j| \leq 1$, $j = 1, \dots, m$, причем по теореме Фробениуса на единичной окружности нет кратных корней, то указанное положение равновесия устойчиво [3], и все решения системы (5.1) либо стремятся к постоянным величинам (если $T = 1$), либо к периодическим функциям. Как было уже отмечено, значение T зависит от индекса импрimitивности h . В свою очередь, число h зависит от выбора временной шкалы. Задав временной шаг таким образом, чтобы возрастные группы с ненулевыми рождаемостями оказались соседними, получим $h = 1$, тем самым добившись отсутствия цикличности траекторий системы. С другой стороны, для организмов, жизненный цикл которых заканчивается единственным репродуктивным актом, модель Лесли может дать только циклические траектории. В последнем случае $\alpha_1 = \dots = \alpha_{n-1} = 0$, $\alpha_n \neq 0$. Следовательно, $\Delta(\lambda) = \lambda^n - \alpha_n\beta_1 \dots \beta_{n-1}$. Отсюда получаем, что $h = n$, $r = \sqrt[n]{\alpha_n\beta_1 \dots \beta_{n-1}}$, и тогда, как легко проверить, при $r = 1$ справедливо равенство $\mathbf{L}^n = \mathbf{E}$. Значит, любой вектор $\mathbf{N}(0)$ не более чем за n шагов перейдет в себя.

Если $r < 1$, то у системы (5.1) будет существовать единственная точка покоя $\bar{\mathbf{N}} = \mathbf{0}$, асимптотически устойчивая в целом (в неотрицательном ортанте), т.е. она будет предельной для всех решений $\mathbf{N}(k)$.

Если $r > 1$, то все решения $\mathbf{N}(k)$ неустойчивы и уходят на бесконечность. Однако, в силу соотношения (5.7), "хаос" в данном случае имеет довольно упорядоченную структуру.

В работе [105] рассмотрены некоторые модификации модели Лесли. Например, часто трудно выбрать временной масштаб так, чтобы в моменты $k = 1, 2, \dots$, все особи одной возрастной группы полностью переходили в следующую. В этом случае кроме коэффициентов выживаемости β_j можно ввести коэффициенты δ_j , $0 < \delta_j < 1$, означающие долю тех особей j -ой группы, которые к очередному моменту k еще не успели перейти в следующий возрастной класс. Тогда матрица Лесли модифицируется к виду $\tilde{\mathbf{L}} = \mathbf{L} + \text{diag}\{\delta_1, \dots, \delta_n\}$. Для системы с новой матрицей $\tilde{\mathbf{L}}$ можно провести исследование, аналогичное тому, что было проведено для системы со старой матрицей \mathbf{L} [105].

В модели (5.1) не учитывалось самолимитирование по численности в популяции, что значительно сузило качественное разнообразие траекторий. Для устранения указанного недостатка вводят зависимость элементов матрицы Лесли от численностей возрастных групп. Анализ полученной таким образом системы, естественно, значительно усложняется (см. [105]).

§ 6. Непрерывная модель возрастной структуры популяции

В предыдущем параграфе рассматривалась дискретная модель возрастной структуры, при построении которой популяция разбивалась на конечное число возрастных групп, причем пере-

ход особей из одной группы в другую происходил в фиксированные (дискретные) моменты времени. Однако в широком классе случаев для описания динамики возрастного состава реальных биологических сообществ следует характеризовать состояние популяции уже не конечным набором численностей групп, а непрерывной плотностью распределения численности по возрастному признаку [43]. При таком подходе фиксируется некоторый возраст $\tau \geq 0$ и исследуется изменение во времени численности популяции, "протекающей" через этот возраст. Тогда все характеристики популяции будут функциями двух непрерывных независимых переменных τ и t . Предположим, что эти переменные изменяются от нуля до бесконечности.

Основной характеристикой возрастного состава популяции является *возрастная плотность* ее численности — функция $x(\tau, t)$ такая, что для любых двух значений τ_1 и τ_2 , $0 \leq \tau_1 \leq \tau_2$, численность особей в момент времени t с возрастом от τ_1 до τ_2 находится по формуле

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} x(\tau, t) d\tau.$$

Если обозначить через $X(\tau, t)$ число особей с возрастом, не превосходящим τ , в момент времени t , то возрастную плотность можно определить следующим образом

$$x(\tau, t) = \frac{\partial X(\tau, t)}{\partial \tau}.$$

Рассмотрим теперь основные характеристики размножения и гибели популяции — *плотность рождаемости* и *плотность смертности*. Плотностью рождаемости называется такая функция $A(\tau, t)$, что для любых двух возрастов τ_1 и τ_2 , $0 \leq \tau_1 \leq \tau_2$, и моментов времени t_1 и t_2 , $0 \leq t_1 \leq t_2$, число новорожденных

особей, порожденных родителями с возрастом от τ_1 до τ_2 за промежуток времен $[t_1, t_2]$, равно

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} A(\tau, t) dt d\tau.$$

Если за время от 0 до t от родителей с возрастом, не превосходящим τ , родилось $\tilde{A}(\tau, t)$ особей, то плотность рождаемости есть

$$A(\tau, t) = \frac{\partial^2}{\partial \tau \partial t} \tilde{A}(\tau, t).$$

Аналогичным образом определяется и плотность смертности:

$$B(\tau, t) = \frac{\partial^2}{\partial \tau \partial t} \tilde{B}(\tau, t),$$

где $\tilde{B}(\tau, t)$ — численность особей возраста от 0 до τ , выбывших из популяции за время от 0 до t . Другими словами, число особей, погибших за время $t_1 \leq t \leq t_2$ с возрастом $\tau_1 \leq \tau \leq \tau_2$, есть

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} B(\tau, t) dt d\tau.$$

Будем считать, что плотности рождаемости и смертности пропорциональны плотности численности популяции:

$$A(\tau, t) = \alpha(\tau, t)x(\tau, t), \quad B(\tau, t) = \beta(\tau, t)x(\tau, t).$$

Здесь $\alpha(\tau, t)$ и $\beta(\tau, t)$ — соответственно коэффициенты рождаемости и смертности.

Рассмотрим основную систему уравнений, описывающих динамику возрастного состава популяции. Эта система состоит из уравнения рождаемости и уравнения выживаемости.

Для вывода уравнения выживаемости заметим, что при малых $\Delta\tau$ и Δt справедливо приближенное равенство

$$x(\tau, t + \Delta t)\Delta\tau \approx x(\tau - \Delta t, t)\Delta\tau - B(\tau, t)\Delta t\Delta\tau. \quad (6.1)$$

Соотношение (6.1) означает, что численность особей с возрастом от τ до $\tau + \Delta\tau$ в момент времени $t + \Delta t$ приблизительно равна численности особей в возрасте от $\tau - \Delta t$ до $\tau - \Delta t + \Delta\tau$ в момент времени t , за вычетом особей, выбывших в этом интервале возрастов за время Δt .

Аналогичным образом, чтобы получить уравнение рождаемости, нужно учесть, что численность особей с возрастом от 0 до $\Delta\tau$ в момент времени t образуется суммированием всей рождаемости как по времени, от $t - \Delta\tau$ до t , так и по всем возрастам родителей. Значит, справедливо соотношение

$$x(0, t)\Delta\tau \approx \Delta\tau \int_0^{+\infty} A(\tau, t)d\tau. \quad (6.2)$$

Сокращая приближенные равенства (6.1) и (6.2) на $\Delta\tau$ и переходя к пределу при $\Delta t \rightarrow 0$ и $\Delta\tau \rightarrow 0$ соответственно, получаем систему

$$\begin{cases} \frac{\partial x(\tau, t)}{\partial \tau} + \frac{\partial x(\tau, t)}{\partial t} = -\beta(\tau, t)x(\tau, t), \\ x(0, t) = \int_0^{+\infty} \alpha(\tau, t)x(\tau, t)d\tau \end{cases} \quad (6.3)$$

с начальным условием

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau). \quad (6.4)$$

Первое уравнение системы (6.3) представляет собой уравнение выживаемости, а второе — уравнение рождаемости.

Будем считать, что начальное возрастное распределение "согласовано" с уравнением рождаемости, т.е.

$$\varphi(0) = \int_0^{+\infty} \alpha(\tau, 0)\varphi(\tau)d\tau,$$

иначе функция $x(\tau, t)$ была бы разрывной при $t = 0$.

Заметим, что уравнение рождаемости является граничным условием для уравнения выживаемости.

Нетрудно показать [43], что производя дискретизацию системы (6.3) по возрасту и по времени, можно получить систему разностных уравнений (5.1), рассмотренную в предыдущем параграфе. Таким образом, модель Лесли является приближением более общей непрерывной модели (6.3).

Далее исследуем динамику возрастного состава популяции в стационарной среде, т.е. будем считать, что коэффициенты рождаемости и смертности не зависят от времени:

$$\alpha(\tau, t) = \alpha(\tau), \quad \beta(\tau, t) = \beta(\tau).$$

Решение уравнения выживаемости в стационарном случае имеет вид

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau) \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi)d\xi \right), \quad (6.5)$$

где $\Omega(t)$ — новая неизвестная функция, для которой, используя систему (6.3), получаем уравнение

$$\Omega(t) = \int_0^{+\infty} \alpha(\tau) \Omega(t - \tau) \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi)d\xi \right) d\tau.$$

А из начального условия (6.4) и формулы (6.5) находим

$$\Omega(-\tau) = \varphi(\tau) \exp \left(\int_0^\tau \beta(\xi)d\xi \right).$$

Заметим, что $x(0, t) = \Omega(t)$, т.е. функция $\Omega(t)$ — плотность численности новорожденных особей в момент времени t .

Введем теперь следующие обозначения

$$K(\tau) = \alpha(\tau) \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right), \quad \tilde{\varphi}(\tau) = \varphi(\tau) \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right).$$

Получим

$$\Omega(t) = \int_0^{+\infty} K(\tau) \Omega(t - \tau) d\tau, \quad (6.6)$$

$$\Omega(-\tau) = \tilde{\varphi}(\tau).$$

Уравнение (6.6) можно записать в виде

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau) \Omega(t - \tau) d\tau + \Psi(t). \quad (6.7)$$

Здесь

$$\Psi(t) = \int_t^{+\infty} K(\tau) \Omega(t - \tau) d\tau = \int_t^{+\infty} K(\tau) \tilde{\varphi}(\tau - t) d\tau.$$

Уравнение (6.7) называется *уравнением восстановления*. Применим к нему преобразование Лапласа [75]. Изображения по Лапласу функций Ω , K , Ψ обозначим через $L\Omega$, LK , $L\Psi$, где

$$L\Omega(z) = \int_0^{+\infty} e^{-zt} \Omega(t) dt,$$

z — комплексная переменная, а функции LK , $L\Psi$ определяются аналогичным образом.

Применяя к (6.7) теорему о свертке [75], имеем

$$L\Omega = LK \cdot L\Omega + L\Psi,$$

откуда

$$L\Omega = \frac{L\Psi}{1 - LK}.$$

Так как $L\Omega(z)$ — мероморфная функция, то ее оригинал по теореме разложения [75] представим в следующем виде

$$\Omega(t) = \sum_{j=1}^{\infty} c_j e^{\lambda_j t},$$

где λ_j — полюсы функции комплексного переменного $L\Omega(z)$ (нетрудно показать, что это простые полюсы), а $c_j = \operatorname{res}_{z=\lambda_j} L\Omega(z)$ — вычеты функции $L\Omega(z)$ в соответствующих полюсах.

Подставляя полученное для $\Omega(t)$ выражение в (6.5), находим решение системы (6.3):

$$x(\tau, t) = \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right) \sum_{j=1}^{\infty} c_j e^{\lambda_j(t-\tau)}. \quad (6.8)$$

Рассмотрим далее свойства полученного решения. Для этого изучим расположение чисел λ_j на комплексной плоскости. Данные числа являются корнями уравнения

$$1 - LK(z) = 0$$

или в более подробной записи

$$F(z) = 1 - \int_0^{+\infty} e^{-z\tau} K(\tau) d\tau = 0. \quad (6.9)$$

Уравнение (6.9) имеет бесконечно много корней [75], причем каждому комплексному корню λ_j соответствует комплексно сопряженный ему корень $\bar{\lambda}_j$. Значит, выражение (6.8) является вещественным.

Нетрудно проверить, что функция $F(z)$ монотонна на всей вещественной оси, и так как она изменяется от 1 до $-\infty$, то у уравнения (6.9) существует только один вещественный корень $z = r$. В работе [43] показано, что если функция $K(\tau)$ достаточно гладкая, то вещественные части всех остальных корней λ_j меньше числа r .

Исследуем в этом случае асимптотическое поведение решения (6.8). Согласно сделанному предположению в данном решении при достаточно больших значениях t можно пренебречь всеми членами суммы, кроме главного члена $ce^{r(t-\tau)}$. Здесь c — вычет функции $L\Omega(z)$ в точке $z = r$. В [43] доказано, что $c > 0$. Для решения (6.8) получаем приближенное равенство

$$x(\tau, t) \approx c \exp \left(rt - r\tau - \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right).$$

Знак величины r определяет рост или гибель популяции. Случай $r = 0$ соответствует асимптотически равновесной численности:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(\tau, t) = c \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right).$$

При $r > 0$ численность популяции неограниченно возрастает, а при $r < 0$ популяция вымирает.

Для определения знака числа r можно воспользоваться простым критерием: если $\int_0^{+\infty} K(\tau) d\tau > 1$, то $r > 0$; если $\int_0^{+\infty} K(\tau) d\tau < 1$, то $r < 0$; если $\int_0^{+\infty} K(\tau) d\tau = 1$, то $r = 0$.

Величина r по сути дела является равновесной приспособленностью популяции — показателем экспоненты размножения — гибели, а функция $K(\tau)$ характеризует репродуктивные свойства популяции в целом, сочетая в себе как характеристики рождаемости, так и характеристики выживаемости.

Изучим теперь условия, при выполнении которых в системе (6.3) будут существовать колебательные режимы изменения численности и возрастного состава популяции.

Представим общее решение (6.8) в виде

$$x(\tau, t) = \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right) \left(c e^{r(t-\tau)} + \sum_{j=2}^{\infty} c_j e^{\gamma_j(t-\tau)} \cos \omega_j(t-\tau) \right),$$

где γ_j и ω_j — вещественные и мнимые части комплексных корней уравнения (6.9). Значения c, c_2, c_3, \dots определяются начальным распределением по возрастам $\varphi(\tau)$. Действительно, из (6.4) имеем

$$x(\tau, 0) = \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right) \left(c e^{-r\tau} + \sum_{j=2}^{\infty} c_j e^{-\gamma_j \tau} \cos \omega_j \tau \right) = \varphi(\tau).$$

Другими словами, коэффициенты c, c_2, c_3, \dots есть коэффициенты разложения функции $\tilde{\varphi}(\tau)$ в ряд по экспонентам с показателями $r, \lambda_2, \lambda_3, \dots$

Для общей численности всей популяции $N(t)$ справедливо равенство

$$N(t) = \int_0^{+\infty} x(\tau, t) d\tau = \tilde{c} e^{rt} + \sum_{j=2}^{\infty} \tilde{c}_j e^{\lambda_j t},$$

где

$$\tilde{c} = c \int_0^{+\infty} \exp \left(-r\tau - \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right) d\tau,$$

$$\tilde{c}_j = c_j \int_0^{+\infty} \exp \left(-\lambda_j \tau - \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right) d\tau, \quad j = 2, 3, \dots$$

Набор чисел ω_j — мнимых частей корней уравнения (6.9) представляет собой спектр возможных частот колебаний возрастного состава и численности популяции. Периоды этих колебаний определяются по формуле

$$T_j = \frac{2\pi}{\omega_j}.$$

Исходя из биологического смысла (см. [43]), наиболее интересными являются колебания с малыми частотами и соответственно с большими периодами. Для оценки величины максимально возможного периода предположим, что функция $K(\tau)$ сосредоточена на промежутке $[\tau_1, \tau_2]$, где $\tau_1 > 0$ — возраст половой зрелости, а τ_2 — возраст, при котором особи перестают размножаться. Тогда из уравнения (6.9) имеем

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} K(\tau) e^{-\gamma_j \tau} \sin \omega_j \tau d\tau = 0.$$

Поскольку $K(\tau) \geq 0$, то $\sin \omega_j \tau$ должен хотя бы один раз изменить знак на рассматриваемом промежутке. Из этого требования получаем оценку максимального периода колебаний:

$$T_{\max} \leq 2\tau_2.$$

Отдельно рассмотрим случай однократного размножения. Пусть функция $K(\tau)$ имеет вид $K(\tau) = \mu \delta(\tau - \tau_0)$, где μ — постоянное число, $\tau_0 > 0$ — возраст размножения, $\delta(\tau)$ — дельта-функция Дирака:

$$\delta = \begin{cases} 0 & \text{при } \tau \neq 0, \\ +\infty & \text{при } \tau = 0, \end{cases} \quad \text{причем} \quad \int_{-\infty}^{+\infty} \delta(\tau) d\tau = 1.$$

Будем считать, что $\mu = 1$. Нетрудно видеть, что тогда $r = 0$. Из уравнения (6.9) получаем

$$e^{-z\tau_0} - 1 = 0.$$

Значит, спектр частот определяется по формуле

$$\omega_j = \frac{2\pi j}{\tau_0}, \quad j = 1, 2, \dots$$

Тогда максимальный период колебаний равен τ_0 , а само решение системы (6.3) представляет собой незатухающие колебания:

$$x(\tau, t) = \exp \left(- \int_0^\tau \beta(\xi) d\xi \right) \sum_{j=0}^{\infty} c_j \cos \frac{2\pi j}{\tau_0} (t - \tau),$$

где c_0, c_1, \dots — коэффициенты разложения функции $\tilde{\varphi}(\tau)$ в ряд Фурье по косинусам.

Таким образом, во многих случаях реальные колебания численности популяции могут быть объяснены неравновесностью ее возрастного состава.

Как уже отмечалось, число r — единственный вещественный корень уравнения (6.9) — является важной характеристикой динамики численности популяции. Если предположить, что коэффициенты рождаемости и смертности постоянны, то функция $K(\tau)$ примет вид $K(\tau) = ae^{-\beta\tau}$, а само число r определится как $r = \alpha - \beta$.

Более сложным является случай, когда рождаемость сосредоточена на конечном возрастном интервале — репродуктивном промежутке. Исследуем, каким образом размер репродуктивного промежутка влияет на величину r .

Будем считать коэффициент смертности постоянным. Коэффициент рождаемости α считаем также постоянным внутри

репродуктивного промежутка $[\tau_1, \tau_2]$ и нулем вне этого промежутка:

$$\alpha(\tau) = \begin{cases} 0 & \text{при } 0 \leq \tau < \tau_1, \\ \alpha & \text{при } \tau_1 \leq \tau \leq \tau_2, \\ 0 & \text{при } \tau > \tau_2. \end{cases}$$

Тогда уравнение (6.9) примет вид

$$\alpha \int_{\tau_1}^{\tau_2} e^{-(\beta+z)\tau} d\tau = 1.$$

Значит, величина r является функцией переменных τ_1 и τ_2 : $r = r(\tau_1, \tau_2)$. При этом имеем

$$\frac{\partial r}{\partial \tau_1} = -\frac{e^{-(\beta+r)\tau_1}}{\int_{\tau_1}^{\tau_2} \tau e^{-(\beta+r)\tau} d\tau}, \quad \frac{\partial r}{\partial \tau_2} = \frac{e^{-(\beta+r)\tau_2}}{\int_{\tau_1}^{\tau_2} \tau e^{-(\beta+r)\tau} d\tau}.$$

Следовательно, при увеличении τ_2 функция $r(\tau_1, \tau_2)$ возрастает, а при увеличении τ_1 — убывает.

Заметим, что если $\beta + r > 0$, то изменение возраста половой зрелости τ_1 оказывает большее влияние на величину r , чем соответствующее изменение значения τ_2 . Действительно, имеем

$$\left| \frac{\partial r}{\partial \tau_1} / \frac{\partial r}{\partial \tau_2} \right| = e^{(\beta+r)(\tau_2-\tau_1)} > 1.$$

Таким образом, отношение частных производных экспоненциально растет при увеличении длины репродуктивного промежутка.

Исследованные модели строились с учетом отсутствия в популяции каких-либо внутренних взаимодействий, влияющих на рождаемость или смертность. Однако иногда следует предполагать наличие подобных связей, например, внутрипопуляционной конкуренции за пищу, территорию и т.п., что естественным образом приводит к повышению смертности.

Рассмотрим случай, когда коэффициент смертности $\beta(\tau, t)$ является линейным функционалом от плотности численности популяции:

$$\beta(\tau, t) = \beta(\tau) + \int_0^{+\infty} \gamma(\tau, \xi) x(\xi, t) d\xi.$$

Здесь неотрицательная функция $\gamma(\tau, \xi)$ характеризует интенсивность взаимодействия между особями возраста τ и ξ . Тогда система уравнений (6.3), с учетом лимитирующих факторов, примет вид

$$\begin{cases} \frac{\partial x(\tau, t)}{\partial \tau} + \frac{\partial x(\tau, t)}{\partial t} = \left(-\beta(\tau, t) - \int_0^{+\infty} \gamma(\tau, \xi) x(\xi, t) d\xi \right) x(\tau, t), \\ x(0, t) = \int_0^{+\infty} \alpha(\tau, t) x(\tau, t) d\tau. \end{cases}$$

В работе [43] проведен качественный анализ поведения решений данной системы, а также исследованы модели, учитывающие нестационарность окружающей среды и миграцию особей.

§ 7. Динамика половой структуры популяции

Половая структура представляет собой простейшую внутривидовую структуру. Особи разного пола могут обладать различными характеристиками размножения и гибели и по-разному участвовать в пополнении популяции. Поэтому при построении математических моделей, описывающих изменение численности биологических сообществ, в широком классе случаев необходимо учитывать их половую структуру.

Рассмотрим одну из таких моделей (см. [43]). Пусть популяция состоит из двух групп, в первую из которых входят особи

мужского пола, а во вторую — женского. Через $X(t)$ обозначим численность мужских особей, а через $Y(t)$ — численность женских особей в момент времени t . Тогда общая численность популяции $N(t)$ выразится суммой $N(t) = X(t) + Y(t)$.

Будем считать, что процесс размножения не лимитируется недостатком самцов, т.е. отношение численностей $X(t)/Y(t)$ существенно больше единицы. Тогда приросты численностей обеих групп будут зависеть только от количества женских особей. Предположим, что эти приросты пропорциональны численности самок, а убыль численностей за счет смертности пропорциональна численностям соответствующих групп.

Таким образом, получаем систему

$$\begin{cases} \dot{X} = \alpha_1 Y - \beta_1 X, \\ \dot{Y} = (\alpha_2 - \beta_2) Y, \end{cases} \quad (7.1)$$

где положительные параметры $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$ представляют собой коэффициенты рождаемости (α_1, α_2) и смертности (β_1, β_2) самцов и самок соответственно.

Если самцов и самок рождается поровну, то $\alpha_1 = \alpha_2$. Однако в ряде случаев имеет место неравенство в количестве рожденных самцов и самок, причем чаще всего $\alpha_1 > \alpha_2$.

Заметим, что параметры $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$ в системе (7.1), вообще говоря, зависят от условий обитания популяции. В частности, они могут являться функциями времени: $\alpha_j = \alpha_j(t)$, $\beta_j = \beta_j(t)$, $j = 1, 2$.

Система (7.1) представляет собой обобщение модели Мальтуса (см. параграф 1 главы 1). Действительно, если не учитывать разделение по полу и рассматривать только динамику численности женских особей, то второе уравнение системы (7.1) с точностью до обозначений совпадает с моделью Мальтуса.

Учет влияния лимитирующих факторов на динамику полового состава популяции приводит к системе [43]

$$\begin{cases} \dot{X} = \alpha_1 Y - \beta_1 X - \gamma_1 N X, \\ \dot{Y} = (\alpha_2 - \beta_2) Y - \gamma_2 N Y, \end{cases} \quad (7.2)$$

где положительные коэффициенты γ_1 и γ_2 описывают интенсивность внутрипопуляционной конкуренции, вызванной недостатком той или иной компоненты среды, лимитирующей рост численности. Они также могут зависеть от условий обитания популяции.

Функции приспособленности ε_1 и ε_2 групп особей мужского и женского пола соответственно имеют вид

$$\begin{cases} \varepsilon_1 = \alpha_1 \frac{Y}{X} - \beta_1 - \gamma_1 N, \\ \varepsilon_2 = \alpha_2 - \beta_2 - \gamma_2 N. \end{cases}$$

Далее в настоящем параграфе будем считать, что коэффициенты в системах (7.1) и (7.2) являются положительными постоянными (рассматриваем случай стационарной среды), причем $\alpha_2 > \beta_2$. Тогда, последовательно решая уравнения (7.1), получаем

$$\begin{cases} X(t) = e^{-\beta_1 t} \left(X_0 + \frac{\alpha_1 Y_0}{\alpha_2 - \beta_2 + \beta_1} \left(e^{(\alpha_2 - \beta_2 + \beta_1)t} - 1 \right) \right), \\ Y(t) = Y_0 e^{(\alpha_2 - \beta_2)t}. \end{cases}$$

Здесь $(X(t), Y(t))^*$ — решение, проходящее при $t = 0$ через точку $(X_0, Y_0)^*$.

Для общей численности популяции $N(t)$ имеем

$$N(t) = X_0 e^{-\beta_1 t} + Y_0 e^{(\alpha_2 - \beta_2)t} \left(1 + \frac{\alpha_1}{\alpha_2 - \beta_2 + \beta_1} \left(1 - e^{(\beta_2 - \alpha_2 - \beta_1)t} \right) \right).$$

Таким образом, при больших значениях t функция $N(t)$ растет экспоненциально с показателем степени, равным $\alpha_2 - \beta_2$, и при достаточно больших t приближенно можно считать, что

$$N(t) \approx Y_0 \left(1 + \frac{\alpha_1}{\alpha_2 - \beta_2 + \beta_1} \right) e^{(\alpha_2 - \beta_2)t}.$$

А соотношение численностей полов с течением времени стремится к постоянному значению:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{X(t)}{Y(t)} = \frac{\alpha_1}{\alpha_2 - \beta_2 + \beta_1}. \quad (7.3)$$

Следовательно, ведущую роль в динамике численности популяции играют параметры рождаемости и смертности женской группы особей. При больших t численность популяции изменяется так, как если бы популяция была бесполой: $N(t) \approx N_0 e^{\varepsilon t}$, где величины ε и N_0 определяются по формулам

$$\varepsilon = \alpha_2 - \beta_2, \quad N_0 = Y_0 \left(1 + \frac{\alpha_1}{\alpha_2 - \beta_2 + \beta_1} \right).$$

Значение предела (7.3) задает равновесное соотношение численности полов.

Рассмотрим теперь модель динамики половой структуры популяции с учетом лимитирования, описываемую системой (7.2). Эта модель несколько сложнее, чем логистическое уравнение, построенное без учета разделения по полу (см. параграф 1 главы 1). Однако качественные свойства решений остаются теми же, что и для логистической кривой [43].

Равновесное значение численности находится из системы уравнений

$$\begin{cases} \alpha_1 Y - \beta_1 X - \gamma_1 N X = 0, \\ (\alpha_2 - \beta_2) Y - \gamma_2 N Y = 0. \end{cases} \quad (7.4)$$

Получаем $\bar{N} = (\alpha_2 - \beta_2)/\gamma_2$.

Предельное соотношение численностей полов находим из первого уравнения системы (7.4). Имеем

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{X(t)}{Y(t)} = \frac{\alpha_1}{\frac{\gamma_1}{\gamma_2}(\alpha_2 - \beta_2) + \beta_1}.$$

Таким образом, параметры $\alpha_1, \beta_1, \gamma_1$, отвечающие за динамику численности мужской группы популяции, влияют только на величину предельного соотношения полов, в то время как равновесная численность популяции определяется только характеристиками размножения, гибели и лимитирования $\alpha_2, \beta_2, \gamma_2$ женской группы популяции. Причем сам учет разделения по полу не влияет на основные качественные свойства динамики численности всей популяции.

§ 8. Фактор запаздывания в биологических моделях

В рассмотренных в первой главе непрерывных моделях динамики популяций предполагалось, что будущая эволюция биологической системы полностью определяется знанием ее настоящего состояния, т.е. делалось предположение о мгновенной реакции популяции на изменение ее численности ($\dot{N}(t)$ зависит только от $N(t)$). Однако, как уже отмечалось при изучении дискретных моделей, в широком классе случаев необходимо учитывать запаздывающее действие факторов регуляции численности.

Следует заметить, что если даже рассматриваемый вид мгновенно реагирует на все непосредственно воздействующие на него условия, его численность тем не менее может колебаться при наличии запаздывания в действии ограничивающих эту численность факторов. Такой эффект обычно наблюдается в случаях, когда самим ограничивающим фактором также явля-

ется какой-то вид животного или растения, для которого характерно запаздывание реакции, обусловленное длительным временем индивидуального развития, дискретностью сезонов размножения или какими-либо другими причинами.

В частности, при рассмотрении модели "хищник — жертва", описываемой уравнениями Лотки — Вольтерра (см. формулу (2.3) главы 1), предполагалось, что встречи между особями разных видов приводят к немедленному изменению численности индивидуумов. Однако это предположение справедливо для жертв и не является верным для хищников. Очевидно, что для хищников благоприятное действие встречи может проявляться только с некоторым запаздыванием. Поэтому состояние системы в данный момент должно зависеть от встреч, имевших место в течение определенного периода, предшествующего этому моменту. Таким образом приходим к определению биологических явлений при наличии последействия, когда непрерывная или дискретная последовательность прошлых состояний влияет на будущую эволюцию.

Один из способов учета запаздывания состоит в использовании рассмотренных в параграфах 1–3 разностных уравнений (построение дискретных моделей). С другой стороны, эффект запаздывания можно учитывать и в непрерывных моделях биологических процессов. Однако в этом случае вместо исследованных в главе 1 дифференциальных уравнений для описания явления последействия обычно применяют интегральные, интегро-дифференциальные уравнения и дифференциальные уравнения с запаздывающим аргументом (с последействием) [32, 63, 101, 105, 108].

Первая непрерывная модель, учитывающая последействие, была предложена В. Вольтерра [32]. Он рассмотрел систему

интегро-дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \dot{N}_1(t) = \left(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_{-\infty}^t F_1(t-\tau) N_2(\tau) d\tau \right) N_1(t), \\ \dot{N}_2(t) = \left(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_{-\infty}^t F_2(t-\tau) N_1(\tau) d\tau \right) N_2(t). \end{cases} \quad (8.1)$$

Здесь $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ — некоторые постоянные, $F_1(t)$ и $F_2(t)$ — неотрицательные и непрерывные при $t \in [0, +\infty)$ функции такие, что интегралы $\int_0^{+\infty} F_1(\tau) d\tau, \int_0^{+\infty} F_2(\tau) d\tau$ сходятся.

Уравнения (8.1) можно также записать в следующем виде

$$\begin{cases} \dot{N}_1(t) = \left(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t-\tau) d\tau \right) N_1(t), \\ \dot{N}_2(t) = \left(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t-\tau) d\tau \right) N_2(t). \end{cases} \quad (8.2)$$

Системы (8.1) и (8.2) представляют собой обобщение классической модели "хищник — жертва". В них предполагается, что коэффициенты прироста каждого вида в момент времени t зависят от всей предыстории другого вида. При этом функции $F_1(t)$ и $F_2(t)$ характеризуют распределение видов по возрастам.

Если допустить, что на динамику популяции оказывает влияние только не слишком отдаленное прошлое, и если T обозначает продолжительность последействия, то полагаем $F_1(t) = F_2(t) = 0$ при $t \geq T$. Тогда интегралы

$$\int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t-\tau) d\tau, \quad \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t-\tau) d\tau$$

в системе (8.2) можно заменить интегралами

$$\int_0^T F_1(\tau) N_2(t-\tau) d\tau, \quad \int_0^T F_2(\tau) N_1(t-\tau) d\tau.$$

Для того чтобы найти решение $(N_1(t), N_2(t))^*$ системы (8.2) при $t \geq t_0$, требуется знать предысторию процесса, т.е. задать функции $N_1(t)$, $N_2(t)$ на промежутке $(-\infty, t_0]$. В качестве таких функций в работе [32] рассматривались непрерывные, ограниченные и положительные функции. В случае ограниченного последействия достаточно задать эти функции при $t \in [t_0 - T, t_0]$.

Пусть коэффициенты $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ в уравнениях (8.2) положительны. Тогда эти уравнения в допустимой области изменения переменных N_1, N_2 имеют два положения равновесия: $M_0 = (0, 0)^*$ и $M_1 = (\varepsilon_2/(\gamma_2 + \Gamma_2), \varepsilon_1/(\gamma_1 + \Gamma_1))^*$, где $\Gamma_i = \int_0^{+\infty} F_i(\tau) d\tau$, $i = 1, 2$.

В работе [32] изучались свойства решений системы (8.2). С помощью метода последовательных приближений была доказана теорема о существовании и единственности решений, показано, что эти решения продолжимы на промежуток $[t_0, +\infty)$, а также то, что для положительных начальных функций ($N_1(t) > 0$, $N_2(t) > 0$ при $t \in (-\infty, t_0]$) компоненты вектора решения $(N_1(t), N_2(t))^*$ остаются положительными при всех $t \geq t_0$.

Вольтерра исследовал возможность распространения результатов, полученных им для модели "хищник — жертва" без учета запаздывания, на уравнения вида (8.2). Он доказал [32], что при выполнении некоторых дополнительных предположений для системы (8.2) также справедливы соответствующие законы: закон флуктуаций, закон сохранения средних, закон изменения средних.

Кроме того, Вольтерра предложил использовать описанный выше способ учета последействия и при построении более общих биологических моделей. В частности, для случая n сосуществующих видов им была рассмотрена система

$$\dot{N}_j(t) = \left(\varepsilon_j + \sum_{s=1}^n \left(p_{js} N_s(t) + \int_{-\infty}^t F_{js}(t-\tau) N_s(\tau) d\tau \right) \right) N_j(t), \quad (8.3)$$

$$j = 1, \dots, n,$$

где ε_j , p_{js} — постоянные коэффициенты, $F_{js}(t)$ — непрерывные, неотрицательные и ограниченные при $t \in [0, +\infty)$ функции. Уравнения (8.3) отличаются от исследованных в главе 1 уравнений (5.1) только введением интегралов, учитывающих запаздывающее действие факторов регуляции численности.

Заметим, что системы (8.1), (8.2) и (8.3) представляют собой системы с распределенным запаздыванием [123]. В то же время, для моделирования динамики популяций довольно часто применяют системы с сосредоточенным запаздыванием [63, 66, 67, 101, 105, 108]. Одна из первых таких моделей была предложена Дж. Э. Хатчинсоном [139]. Он рассмотрел уравнение

$$\dot{N}(t) = a \left(1 - \frac{N(t-h)}{L} \right) N(t), \quad (8.4)$$

где параметры $a, L, h > 0$. В уравнении (8.4) предполагается, что все эффекты последействия усредненно можно характеризовать постоянным запаздыванием h .

Для обоснования данной модели используют следующие соображения (см. [101]): по мере увеличения плотности вида доступные ему ресурсы сокращаются; эта ситуация описывается логистическим уравнением. Однако в реальных экосистемах ресурсы способны к самовозобновлению. Поэтому действительный уровень ресурсов, доступных в момент времени t , будет зависеть от плотности рассматриваемого вида в некоторый момент времени $t-h$ в прошлом, где h — "время развития" ресурса.

Кроме того, запаздывание в уравнении (8.4) может отражать тот факт, что в реальных популяциях интенсивность процессов размножения и гибели различна в различных возрастных группах [105]. Например, у насекомых откладывают яйца взрослые особи, а конкуренция наиболее выражена на ли-

чиночной стадии. Такие процессы, как отравление среды продуктами метаболизма, каннибализм и т.д. в наиболее сильной степени воздействуют на ранние возрастные стадии, а их интенсивность зависит от численности взрослых особей, т.е. отрицательное влияние на коэффициент естественного прироста оказывают особи предыдущего поколения. Значит, запаздывание в модели Хатчинсона может учитывать конкуренцию между молодыми и взрослыми особями. Тогда h представляет собой среднее время жизни поколения.

В качестве начального условия для уравнения (8.4) следует задать функцию $N(t)$ на промежутке $[t_0 - h, t_0]$. Обычно предполагается [105], что эта функция непрерывна и положительна при $t \in [t_0 - h, t_0]$. Из вида рассматриваемого уравнения ясно, что если $N(t_0) > 0$, то решение $N(t)$ остается положительным при $t \geq t_0$.

Положениями равновесия для (8.4) являются точки $M_0 = 0$ и $M_1 = L$. Исследуем точку M_1 на устойчивость. Для этого запишем уравнение в отклонениях

$$\dot{x}(t) = -ax(t-h) - \frac{a}{L}x(t)x(t-h).$$

Здесь $x(t) = N(t) - L$. Характеристический квазиполином для уравнения линейного приближения

$$\dot{x}(t) = -ax(t-h)$$

имеет вид $f(\lambda) = \lambda e^{\lambda h} + a$.

Известно [123], что если вещественные части всех корней уравнения

$$f(\lambda) = 0 \tag{8.5}$$

отрицательны, то положение равновесия M_1 является асимптотически устойчивым. Уравнение (8.5) можно записать в следующей форме

$$\mu e^\mu + ah = 0. \tag{8.6}$$

Здесь $\mu = \lambda h$. В работе [157] доказано, что все корни уравнения (8.6) лежат в левой полуплоскости тогда и только тогда, когда справедливо неравенство

$$0 < ah < \frac{\pi}{2}. \quad (8.7)$$

Из условия (8.7) следует, что асимптотическая устойчивость будет иметь место для популяций с малым коэффициентом естественного прироста и коротким жизненным циклом.

Однако асимптотическая устойчивость положения равновесия является локальным свойством. Глобальные свойства решений уравнения (8.4) исследованы в работе [141]. Были доказаны следующие утверждения:

1. Если $N(t) > 0$ при $t \in [-h, 0]$, то решение уравнения (8.4) с такими начальными условиями при всех $t \geq 0$ ограничено сверху и снизу положительными постоянными.
2. При достаточно больших t кривые $N(t)$ и $\dot{N}(t)$ либо монотонны и при этом $N(t) \rightarrow L$, $\dot{N}(t) \rightarrow 0$, либо $N(t)$ колеблется около значения $N = L$.
3. Если $ah \leq 37/24$, то положение равновесия $N = L$ асимптотически устойчиво в целом.
4. Если $37/24 < ah < \pi/2$, то положение равновесия $N = L$ асимптотически устойчиво, но не в целом.
5. Если $ah > 1/e$, то при $t \rightarrow +\infty$ ни одно решение не стремится к положительному равновесию $N = L$ монотонно.
6. Если $ah > \pi/2$, то существует периодическое решение, не равное постоянной.
7. Если $ah < 1/e$, то не существует колеблющихся решений, у которых при достаточно больших t интервалы между нулями функции $N(t) - L$ были бы больше или равны h .

Эти утверждения определяют качественное поведение решений уравнения (8.4) при больших значениях t в зависимости от одного параметра ah .

При $ah \leq 37/24$ поведение решений уравнения (8.4) мало отличается от поведения решений уравнения без запаздывания. Хотя в этом случае и могут возникать колебания численности, но указанные колебания затухают при возрастании времени. При $37/24 < ah < \pi/2$ положение равновесия остается асимптотически устойчивым. Однако если начальные отклонения достаточно велики, то популяция уже не возвращается в равновесное состояние. И наконец, при $ah > \pi/2$ в популяции не существует асимптотически устойчивого равновесия, ее численность может изменяться нерегулярным образом, оставаясь при этом ограниченной и колебляясь около значения $N = L$.

Поскольку функция $N(t)$ при всех $t \geq 0$ отделена от нуля положительной постоянной, то популяция существует, не вымирая, неограниченно долго. Таким образом, имеет место "экологическая стабильность" популяции.

В то же время, факторы, приводящие к возникновению запаздывания, уменьшают "запас устойчивости" положения равновесия, ограничивая область устойчивости в пространстве параметров системы.

Как уже отмечалось выше, в модели Хатчинсона предполагается, что эффекты последействия усредненно характеризуются одним запаздыванием h . В случае, когда в уравнении (8.4) запаздывание отражает конкуренцию между поколениями, величина h равна среднему времени жизни поколения. Однако для описания широкого класса биологических процессов необходимо учитывать влияние особей различных возрастов на динамику изменения численности. В [67] для учета такого влияния было предложено использовать уравнение

$$\dot{N}(t) = a \left(1 - \frac{1}{L} \sum_{j=1}^m \beta_j N(t-h_j) \right) N(t), \quad (8.8)$$

где $a, L, h_j, \beta_j > 0$, $\sum_{j=1}^m \beta_j = 1$. Некоторые условия устойчивости положения равновесия $N = L$ уравнения (8.8) приведены в работе [63].

Обобщением модели (8.8) является уравнение с распределенным запаздыванием

$$\dot{N}(t) = a \left(1 - \frac{1}{L} \int_{-h}^0 N(t+\tau) d\sigma(\tau) \right) N(t).$$

Здесь функция $\sigma(\tau)$ неотрицательна и имеет ограниченную вариацию на промежутке $[-h, 0]$, причем $\int_{-h}^0 d\sigma(\tau) = 1$. Таким образом получаем, что, как и в моделях Вольтерра, эффект последействия описывается интегро-дифференциальным уравнением.

Аналогичные подходы используются и при построении математических моделей взаимодействия нескольких популяций [63, 66, 67, 101, 105, 108]. Например, в случае одного запаздывания вольтерровская модель (см. формулу (5.1) главы 1) принимает вид (см. [32])

$$\dot{N}_j(t) = \left(\varepsilon_j - \sum_{s=1}^n \gamma_{js} N_s(t-h) \right) N_j(t), \quad j = 1, \dots, n, \quad (8.9)$$

где $\varepsilon_j, \gamma_{js}$ — постоянные коэффициенты, $h > 0$ — величина запаздывания. Предположим, что система (8.9) имеет положение равновесия $\tilde{\mathbf{N}} = (\tilde{N}_1, \dots, \tilde{N}_n)^*$, причем все компоненты вектора $\tilde{\mathbf{N}}$ положительны.

Пусть $x_j = (N_j - \tilde{N}_j)/\sqrt{\tilde{N}_j}$, $j = 1, \dots, n$. Тогда

$$\begin{aligned} \dot{x}_j(t) &= - \left(x_j(t) + \sqrt{\tilde{N}_j} \right) \sum_{s=1}^n \sqrt{\tilde{N}_s} \gamma_{js} x_s(t-h), \\ &\quad j = 1, \dots, n. \end{aligned} \quad (8.10)$$

Рассмотрим систему линейного приближения для (8.10):

$$\dot{x}_j(t) = \sum_{s=1}^n a_{js} x_s(t-h), \quad j = 1, \dots, n. \quad (8.11)$$

Здесь $a_{js} = -\sqrt{\tilde{N}_j \tilde{N}_s} \gamma_{js}$. Получаем [123], что для асимптотической устойчивости положения равновесия $\tilde{\mathbf{N}}$ системы (8.9) достаточно, чтобы все корни уравнения

$$\det(\mathbf{A} - \lambda e^{\lambda h} \mathbf{E}) = 0, \quad (8.12)$$

где $\mathbf{A} = (a_{js})_{j,s=1}^n$, имели отрицательные вещественные части.

Заметим, что если $\mathbf{G} = (\gamma_{js})_{j,s=1}^n$ — кососимметрическая матрица, то матрица \mathbf{A} также будет кососимметрической. Все собственные числа таких матриц или нулевые или чисто мнимые [34]. Значит, для каждого корня $\tilde{\lambda}$ уравнения (8.12) имеем $\tilde{\lambda} e^{\tilde{\lambda} h} = i\omega$, где ω — вещественная постоянная. Отсюда следует [63, с. 82], что в этом случае система линейного приближения (8.11) не может быть асимптотически устойчивой.

В частности, модель "хищник — жертва" с учетом запаздывания

$$\begin{cases} \dot{N}_1(t) = (c_1 + a_{12}N_2(t-h)) N_1(t), \\ \dot{N}_2(t) = (c_2 + a_{21}N_1(t-h)) N_2(t), \end{cases} \quad (8.13)$$

где $c_1 > 0$, $a_{12} < 0$, $c_2 < 0$, $a_{21} > 0$, $h > 0$, заменой переменных $x_1 = N_1$, $x_2 = -a_{21}N_2/a_{12}$ сводится к системе с кососимметрической матрицей. Поэтому для нее теорема об устойчивости по линейному приближению неприменима.

В системе (8.9) предполагается, что от запаздывания зависят только коэффициенты приспособленности, причем для всех функций, входящих в указанные коэффициенты, запаздывание одно и то же. Однако в широком классе случаев более адекватными являются модели, в которых различные слагаемые в правых частях исследуемых систем вычисляются в разные моменты времени.

Так, учет того, что в системе "хищник — жертва" встреча между особями разных видов вызывает немедленное изменение

численности жертв, а для хищников эффект от встречи проявляется только спустя некоторое время, приводит к модели

$$\begin{cases} \dot{N}_1(t) = (c_1 + a_{12}N_2(t)) N_1(t), \\ \dot{N}_2(t) = c_2 N_2(t) + a_{21}N_1(t-h)N_2(t-h), \end{cases} \quad (8.14)$$

которая является более точной по сравнению с моделью (8.13).

Различные типы моделей биологических процессов с учетом последействия исследовались в работах Ю.Н. Колесова [66, 67, 69].

В частности, им была предложена следующая модель конкуренции двух видов, борющихся за общую пищу [66, 69]:

$$\begin{cases} \dot{N}_1(t) = r_1 \left(1 - \frac{N_1(t-h)}{L_1} - a_1 \left(1 - \frac{N_2(t)}{L_2} \right) \right) N_1(t), \\ \dot{N}_2(t) = r_2 \left(1 - \frac{N_2(t-h)}{L_2} - a_2 \left(1 - \frac{N_1(t)}{L_1} \right) \right) N_2(t). \end{cases} \quad (8.15)$$

Здесь L_1, L_2 — средние численности видов, r_1, r_2 — коэффициенты линейного роста, a_1, a_2 — коэффициенты межвидового давления, h — возраст производителей (половозрелости), который считается одинаковым у обоих видов. В этой модели предполагается, что степень взаимного давления видов (конкуренция) характеризуется не столько численностью другого вида, сколько плотностью его распределения. Коэффициенты, обеспечивающие внутреннюю связь в популяции (r_1, r_2), называются первичными, а определяющие межвидовое давление (a_1, a_2) — вторичными. В биологии считается, что вторичные признаки, главным образом, играют роль регуляторов, стабилизирующих экосистему. В [66, 69] показано, что модель (8.15) хорошо согласуется с этим утверждением.

Ю.Н. Колесовым также была изучена система уравнений, моделирующая задачу о хищнике, питающемся двумя видами

жертв с разными возрастами половозрелости [66]:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{N}_1(t) = r_1 \left(1 - \frac{N_1(t - h_1)}{L_1} + a_{12} \left(1 - \frac{N_2(t)}{L_2} \right) + \right. \\ \quad \left. + a_1 \left(1 - \frac{N_3(t)}{L_3} \right) \right) N_1(t), \\ \dot{N}_2(t) = r_2 \left(1 - \frac{N_2(t - h_2)}{L_2} + a_{21} \left(1 - \frac{N_1(t)}{L_1} \right) + \right. \\ \quad \left. + a_2 \left(1 - \frac{N_3(t)}{L_3} \right) \right) N_2(t), \\ \dot{N}_3(t) = r_3 \left(a_1 \frac{N_1(t)}{L_1} + a_2 \frac{N_2(t)}{L_2} + \right. \\ \quad \left. + a_3 \left(1 - \frac{N_3(t - h_3)}{L_3} \right) \right) N_3(t). \end{array} \right. \quad (8.16)$$

Здесь N_1, N_2 — численности жертв, N_3 — численность хищников, $a_{12}, a_{21}, r_i, a_i, L_i$ — положительные постоянные, h_i — возраст производителей i -го вида, $i = 1, 2, 3$.

При исследовании системы (8.16) требовалось выяснить, может ли хищник, увеличивая давление на одну из жертв, существенно уменьшить ее численность. Было показано, что в достаточно простых экосистемах биологическое подавление одного вида невозможно.

В работах [52, 63, 66–69] получены условия устойчивости положений равновесия для систем (8.15), (8.16), а также для ряда других моделей, учитывающих эффекты последействия. Кроме того, доказано, что в рассматриваемых системах могут возникать устойчивые предельные циклы. Следует заметить, что основной недостаток вольтерровских моделей состоит как раз в том, что они не имеют предельных циклов [17]. Введение запаздывания в системы обеспечивает существование указанных цик-

лов. Поэтому использование моделей, описываемых системами с последействием, позволило получить теоретическое объяснение многих природных явлений и лабораторных экспериментов [39, 52, 68].

В.И. Зубовым в [56] изучалась проблема квантования эволюционных процессов. Он рассматривал систему дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned}\dot{z}_j(t) &= z_j(t)F_j(t, z_1(t), \dots, z_n(t), z_1(t-h), \dots, z_n(t-h)), \\ j &= 1, \dots, n,\end{aligned}\tag{8.17}$$

где $h > 0$ — постоянное запаздывание, а величины z_1, \dots, z_n количественно характеризуют развитие видов, находящихся в процессе эволюционного взаимодействия. В качестве области существования видов выбиралась область

$$0 < z_j < +\infty, \quad j = 1, \dots, n.\tag{8.18}$$

Предполагалось, что функции $F_j(t, x_1, \dots, x_n, y_1, \dots, y_n)$ непрерывны при $t \geq 0$, $x_j > 0$, $y_j > 0$ и обладают свойствами, гарантирующими, что для всякого $t_0 \geq 0$ и для любых непрерывных и положительных функций $\varphi_1(t), \dots, \varphi_n(t)$, заданных при $t \in [t_0 - h, t_0]$, существует единственное решение системы (8.17), определенное при всех $t \geq t_0$ и остающееся в области (8.18).

В.И. Зубов исследовал влияние последействия на развитие видов. Им было показано, что в общем случае последействия инициируют квантование эволюционного процесса. Они могут приводить к появлению дискретных циклов развития или дискретно расположенных инвариантных множеств, в которых со средотачивается процесс эволюции.

Если система (8.17) без запаздывания (при $h = 0$) имеет периодическое решение с циклической частотой ω , то при наличии запаздывания (при $h > 0$) она имеет периодический цикл

развития для любого значения h , удовлетворяющего принципу квантования

$$h = \frac{2\pi k}{\omega}, \quad (8.19)$$

где $k = 1, 2, \dots$

В частности, для классической модели "хищник — жертва", не учитывающей эффекты последействия и описываемой уравнениями Лотки — Вольтерра, известно (см. параграф 2 главы 1), что все ее решения являются периодическими функциями. Пусть $\hat{\mathbf{N}}(t) = (\hat{N}_1(t), \hat{N}_2(t))^*$ — какое-то из решений этой системы с периодом $T > 0$. Если рассмотреть соответствующие модели (8.13) или (8.14), в которых присутствует запаздывание h , то согласно принципу квантования получим, что мы можем гарантировать существование у указанных систем того же самого решения $\hat{\mathbf{N}}(t)$ в случае, когда $h = Tk$, $k = 1, 2, \dots$

Пусть система (8.17) имеет вид

$$\dot{z}_j(t) = z_j(t) \left(a_j + \sum_{s=1}^n (p_{js} \ln z_s(t) + q_{js} \ln z_s(t-h)) \right), \quad (8.20)$$

$$j = 1, \dots, n.$$

Здесь a_j, p_{js}, q_{js} — постоянные коэффициенты, $h > 0$ — величина запаздывания. Предположим, что у матрицы $\mathbf{D} = (p_{js} + q_{js})_{j,s=1}^n$ есть пара чисто мнимых собственных чисел $\pm i\omega$, где ω — вещественная постоянная. Тогда если запаздывание h удовлетворяет условию (8.19), то система (8.20) имеет семейство периодических циклов развития, заполняющих инвариантное множество.

В случае, когда все остальные собственные числа матрицы \mathbf{D} расположены в левой полуплоскости комплексного переменного, упомянутое инвариантное множество является предельным для эволюционного процесса.

Соотношение (8.19) представляет собой условие квантования для величины запаздывания, т.е. только для таких значений

h мы можем гарантировать сохранение исследуемых периодических решений. Однако учет последействия может приводить и к квантованию орбит в фазовом пространстве. Проиллюстрируем этот эффект на примере системы

$$\begin{cases} \dot{z}_1(t) = -\omega(\varrho(t))z_1(t) \ln z_2(t), \\ \dot{z}_2(t) = \omega(\varrho(t))z_2(t) \ln z_1(t). \end{cases} \quad (8.21)$$

Здесь $\varrho = \ln^2 z_1 + \ln^2 z_2$, функция $\omega(\varrho)$ непрерывна и положительна при $\varrho \geq 0$. Нетрудно показать, что каждое движение системы (8.21) является периодическим, и область существования видов $0 < z_1 < +\infty$, $0 < z_2 < +\infty$ заполняется периодическими циклами эволюционного процесса.

Рассмотрим теперь уравнения с запаздыванием

$$\begin{cases} \dot{z}_1(t) = -\omega(\varrho(t-h))z_1(t) \ln z_2(t-h), \\ \dot{z}_2(t) = \omega(\varrho(t-h))z_2(t) \ln z_1(t-h), \end{cases} \quad (8.22)$$

где $h > 0$. Если запаздывание h считать фиксированным, то у системы (8.22) будут существовать, вообще говоря, дискретно расположенные циклы эволюционного развития, орбиты которых $\varrho = \hat{\varrho}$ определяются из принципа квантования

$$\omega(\hat{\varrho}) = \frac{2\pi k}{h}, \quad k = 1, 2, \dots$$

Из результатов, изложенных в настоящем параграфе, следует, что введение запаздываний в модели динамики популяций может ослаблять устойчивость их нетривиальных положений равновесия и приводить к возникновению колебаний численности даже тогда, когда система без запаздывания не имеет колебательных решений. Однако в широком классе случаев модели, учитывающие запаздывание, более адекватно описывают реальные биологические процессы.

§ 9. Вероятностные модели динамики популяций

В рассмотренных ранее моделях численности популяций предполагались детерминированными величинами со значениями, полностью определяемыми решением соответствующих уравнений. Однако всегда существуют случайные возмущения нерегулярного характера, под действием которых популяции могут, например, покидать окрестности устойчивых положений равновесия. Поэтому при учете случайных факторов для обеспечения устойчивости приходится накладывать более жесткие ограничения на параметры системы [105].

Возникает вопрос: при выполнении каких условий детерминированные модели более или менее адекватно описывают реальные ситуации, и когда можно пренебречь влиянием случайности?

Пусть рассматривается динамика сообщества, состоящего из n видов с численностями N_1, \dots, N_n . Эти численности являются, вообще говоря, случайными величинами, однако при возрастании они сходятся по вероятности к своим средним значениям, т.е. вероятность отклонения переменной N_i от своего среднего значения стремится к нулю при $N_i \rightarrow +\infty, i = 1, \dots, n$. Поэтому если численности рассматриваемых популяций достаточно велики, то их динамика может вполне удовлетворительно описываться динамикой средних значений. Иначе говоря, реальное поведение системы можно представить как движение по некоторой идеальной усредненной траектории, на которое наложены различные флуктуации. Чем больше численность сообщества, тем меньше время пребывания системы в состояниях, отличающихся от среднего. Однако бывают ситуации [18], в которых стохастический подход приводит к совершенно иным результатам, нежели детерминистический (например, детерми-

нированная модель совершенно непригодна для описания повторяющихся вспышек эпидемий в популяциях [18]).

Ясно, что построение даже самых простых стохастических моделей требует привлечения сложного математического аппарата. Поэтому для анализа систем, находящихся под воздействием случайных факторов, часто используют компьютерное моделирование.

Рассмотрим некоторые простейшие вероятностные модели популяционной динамики.

Пусть имеется одна популяция с постоянным коэффициентом рождаемости $\beta > 0$. Смертностью для начала пренебрежем. В соответствии с моделью Мальтуса (см. уравнение (1.2) первой главы), детерминистический подход приводит к экспоненциальному закону возрастания численности

$$N(t) = N_0 e^{\beta t}, \quad (9.1)$$

где $N_0 = N(0)$.

При включении вероятностных элементов в эту ситуацию возможны различные варианты.

Предположим, что размножение особей представляет собой пуассоновский случайный процесс [120] интенсивности β . Иначе говоря, будем считать, что этот процесс обладает следующими свойствами: стационарность (величина β не зависит от времени), ординарность (вероятность одновременного рождения более чем одной новой особи пренебрежимо мала), отсутствие последействия (вероятность рождения новых особей в данный момент не зависит от того, как протекал процесс рождаемости в прошлом). Такие допущения не всегда имеют место в реальных ситуациях, и в этом случае математическое моделирование значительно усложняется.

При сделанных предположениях вероятность появления одного потомка у данного индивидуума за время dt равна βdt .

Обозначим через $p_n(t)$ вероятность того, что в момент t в популяции имеется ровно n особей. В силу ординарности за достаточно малое время dt численность популяции либо не изменится, либо увеличится на одну особь. Поэтому в момент $t + dt$ в популяции окажется ровно n особей, только если в момент t было $(n - 1)$ особей (такое возможно с вероятностью $p_{n-1}(t)$) и за период dt родилась еще одна новая особь (это произойдет с вероятностью $\beta(n - 1)dt$), либо если в момент t было n особей (это имеет место с вероятностью $p_n(t)$) и за промежуток времени dt никто больше не родился (вероятность такого события равна $(1 - \beta ndt)$). Тогда по формуле полной вероятности [120] имеем

$$p_n(t + dt) = p_{n-1}(t)\beta(n - 1)dt + p_n(t)(1 - \beta ndt).$$

Переходя к пределу при $dt \rightarrow +0$, получим так называемое уравнение Колмогорова [120]

$$\dot{p}_n(t) = \beta(n - 1)p_{n-1}(t) - \beta np_n(t). \quad (9.2)$$

Уравнения Колмогорова используются в теории случайных процессов для поиска вероятностей нахождения системы в различных возможных состояниях, если известны вероятности переходов между этими состояниями.

Уравнение (9.2) справедливо при $n > N_0$. Для $n = N_0$ верно

$$\dot{p}_{N_0}(t) = -\beta N_0 p_{N_0}(t). \quad (9.3)$$

Это уравнение относится к классу дифференциально-разностных.

Проинтегрируем уравнение (9.3) с учетом начального условия $p_{N_0}(0) = 1$. Получим

$$p_{N_0}(t) = \exp(-\beta N_0 t).$$

Подставим эту функцию в уравнение (9.2) при $n = N_0 + 1$. Из полученного соотношения, с учетом условия $p_{N_0+1}(0) = 0$, найдем $p_{N_0+1}(t)$ и т.д. Можно доказать [18], что

$$p_n(t) = C_{n-1}^{N_0-1} e^{-n\beta t} (e^{\beta t} - 1)^{n-N_0}, \quad n = N_0, N_0 + 1, \dots \quad (9.4)$$

Выражение (9.4) представляет собой частный случай биномиального распределения. Можно найти его математическое ожидание и дисперсию:

$$M(t) = N_0 e^{\beta t}, \quad \sigma^2(t) = N_0 e^{\beta t} (e^{\beta t} - 1).$$

Видно, что математическое ожидание $M(t)$ совпадает со значением (9.1), получаемым при детерминистическом подходе (хотя в общем случае для нелинейных моделей такого совпадения может и не быть). Отметим, что изменчивость, характеризуемая дисперсией $\sigma^2(t)$, может оказаться весьма значительной.

Рассмотрим теперь более сложный процесс — процесс размножения и гибели. А именно, будем предполагать, что в популяции кроме пуассоновского процесса размножения действует пуассоновский процесс смертности с интенсивностью $\mu > 0$. Решение детерминистского уравнения Мальтуза в этом случае имеет вид $N(t) = N_0 e^{at}$, где $a = \beta - \mu$.

Теперь за малое время dt численность популяции может либо не измениться, либо увеличиться на одну особь, либо уменьшиться на одну особь, т.е.

$$\begin{aligned} p_n(t + dt) &= p_{n-1}(t)\beta(n-1)dt + \\ &+ p_n(t)(1 - \beta ndt - \mu ndt) + p_{n+1}(t)\mu(n+1)dt. \end{aligned}$$

Переходя к пределу при $dt \rightarrow +0$, получим новые уравнения Колмогорова

$$\begin{aligned} \frac{dp_n(t)}{dt} &= p_{n-1}(t)\beta(n-1) + p_{n+1}(t)\mu(n+1) - \\ &- p_n(t)n(\beta + \mu), \quad n = 1, 2, \dots \end{aligned} \quad (9.5)$$

Эту систему уже проблематично решить последовательным интегрированием, как в предыдущем случае. Однако решение уравнений (9.5) можно найти, используя метод производящих функций (см. [18]). В результате имеем

$$p_n(t) = \sum_{j=0}^{\min\{N_0, n\}} C_{N_0}^j C_{N_0+n-j-1}^{N_0-1} g^{N_0-j} h^{n-j} (1-g-h)^j, \quad n = 1, 2, \dots,$$

$$p_0(t) = g^{N_0},$$

где

$$g = \begin{cases} \mu(e^{at} - 1) / (\beta e^{at} - \mu), & \text{если } \beta \neq \mu, \\ \beta t / (\beta t + 1), & \text{если } \beta = \mu, \end{cases} \quad h = \frac{\beta g}{\mu}.$$

Математическое ожидание и дисперсия этого процесса равны

$$M(t) = N_0 e^{at}, \quad \sigma^2(t) = \frac{N_0(\beta + \mu)}{a} e^{at} (e^{at} - 1).$$

Снова средняя численность совпала со значением, получаемым при детерминистическом подходе.

Если $\beta > \mu$, то детерминированная модель предсказывает экспоненциальный рост численности популяции. В то же время, в стохастической модели сохраняется ненулевая вероятность вырождения популяции ($p_0(t) \neq 0$ при всех $t \geq 0$).

В случае, когда $\beta = \mu$, имеем $\lim_{t \rightarrow +\infty} p_0(t) = 1$. Следовательно, если рождаемость не превышает смертности, то вымирание популяции рано или поздно произойдет.

В работе [18] рассмотрены дальнейшие обобщения описанной модели, в частности, с учетом нестационарности процесса ($\beta = \beta(t)$, $\mu = \mu(t)$), наличия миграции (внешнего притока или оттока особей). Предложено также распространение данного подхода на случай нескольких взаимодействующих популяций [18]. Мы ограничимся, в заключение, лишь описанием вероятностной модели "хищник — жертва" [100].

Пусть в некоторый момент времени t биологическое сообщество насчитывает n_1 жертв и n_2 хищников. За малое время dt в такой системе могут произойти следующие события:

- 1) рождение одной жертвы с вероятностью $c_1 n_1 dt$, где c_1 — коэффициент рождаемости жертв, $c_1 > 0$;
- 2) рождение одного хищника с вероятностью $a_{21} n_1 n_2 dt$, $a_{21} > 0$ (считаем, что интенсивность размножения хищников зависит от количества еды, а следовательно, пропорциональна количеству встреч хищников с жертвами);
- 3) гибель жертвы с вероятностью $-a_{12} n_1 n_2 dt$, $a_{12} < 0$;
- 4) гибель хищника с вероятностью $-c_2 n_2 dt$, где $-c_2$ — коэффициент естественной смертности хищников, $c_2 < 0$.

Обозначим через $p(t, n_1, n_2)$ вероятность того, что в момент t в системе насчитывается n_1 жертв и n_2 хищников. Рассматриваемый процесс можно описать при помощи схемы, изображенной на рисунке 9.1.

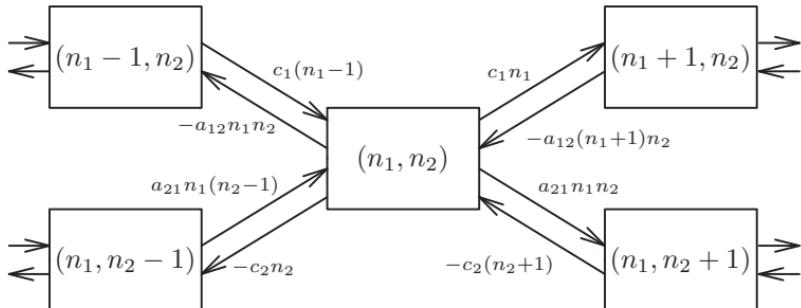


Рис. 9.1.

Здесь под состоянием системы понимается имеющееся количество жертв и хищников; на ребрах указана интенсивность перехода системы из одного состояния в другое по данным направлениям. Тогда уравнение Колмогорова запишется так [100]:

$$\frac{\partial p(t, n_1, n_2)}{\partial t} = c_1 [(n_1 - 1)p(t, n_1 - 1, n_2) - n_1 p(t, n_1, n_2)] +$$

$$\begin{aligned}
& + a_{21}n_1 [(n_2 - 1)p(t, n_1, n_2 - 1) - n_2 p(t, n_1, n_2)] - \\
& - a_{12}n_2 [(n_1 + 1)p(t, n_1 + 1, n_2) - n_1 p(t, n_1, n_2)] - \\
& - c_2 [(n_2 + 1)p(t, n_1, n_2 + 1) - n_2 p(t, n_1, n_2)].
\end{aligned}$$

Если $n_1 \gg 1$, $n_2 \gg 1$, то, используя разложение в ряд Тейлора до членов второго порядка включительно, данное уравнение можно приблизенно записать в виде уравнения Колмогорова — Фоккера — Планка [100]

$$\begin{aligned}
\frac{\partial p(t, n_1, n_2)}{\partial t} = & \frac{\partial}{\partial n_1} [(c_1 + a_{12}n_2)n_1 p(t, n_1, n_2)] - \\
- \frac{\partial}{\partial n_2} [(c_2 + a_{21}n_1)n_2 p(t, n_1, n_2)] - & \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial n_1^2} [(c_1 - a_{12}n_2)n_1 p(t, n_1, n_2)] + \\
& + \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial n_2^2} [(-c_2 + a_{21}n_1)n_2 p(t, n_1, n_2)].
\end{aligned}$$

В свою очередь, этому уравнению можно сопоставить систему Вольтерра (см. формулу (2.3) главы 1) с дополнительными флюктуационными членами в правой части [100]. В результате такой подход позволяет получить различные вероятностные характеристики, такие как законы распределения количества взаимодействующих объектов, среднее время жизни рассматриваемой биологической системы и т.п. (подробнее см. [100]).

Мы рассмотрели влияние "собственных" флюктуаций на систему. Однако реальные биологические системы подвержены более сильным случайным влияниям со стороны внешней среды. Если большие внешние толчки выведут систему на далекие от положения равновесия траектории, то "собственные" шумы могут быстро привести всю систему к гибели. Например, если из-за внешних воздействий система оказалась близко к границе области асимптотической устойчивости положения равновесия, то "собственные" случайные колебания могут вывести систему

за эту границу. Наличие устойчивых предельных циклов повышает жизнестойкость системы, но вероятность ее вырождения все равно остается ненулевой.

Например, в работе [105] рассматривается влияние случайных изменений среды в классической модели Вольтерра "хищник — жертва". Показано, что это влияние уменьшает устойчивость системы.

§ 10. Гибридные модели популяционной динамики

Как уже отмечалось в первой главе, в результате воздействия внешних факторов, таких как пожары, засуха, наводнения, времена года, деятельность человека, и т.д., характер популяционной динамики может меняться. Это изменение должно отражаться в смене структуры математической модели, описывающей указанную динамику. В результате мы приходим к так называемым гибридным системам (или системам с переменной структурой). В параграфе 3 главы 1 рассматривался пример гибридной модели динамики популяций.

Частным случаем гибридной системы является система с переключениями [130, 145, 154]. Такая система состоит из семейства подсистем и закона переключения, определяющего в каждый момент времени, какая из подсистем является активной. Подсистемы соответствуют различным режимам жизнедеятельности рассматриваемых популяций. В настоящем параграфе исследуем непрерывную вольтерровскую модель обобщенного вида. Будем предполагать, что коэффициенты в этой модели могут переключаться с одного набора значений на другой в зависимости от действующего режима. Определим условия, при выполнении которых имеет место предельная ограниченность решений в такой системе при любом законе переключе-

чения. Отметим, что предельная ограниченность решений при каждом фиксированном режиме не гарантирует сохранение данного свойства при переключении режимов [130]. Известно [130, 145], что для доказательства того, что гибридная система обладает исследуемым свойством, достаточно построить для всех подсистем, соответствующих рассматриваемой системе, общую функцию Ляпунова, удовлетворяющую требованиям теоремы Йосидзавы [158] о предельной ограниченности решений.

Пусть задана система с переключениями

$$\dot{N}_i = \left(c_i^{(\sigma)} + a_{ii}^{(\sigma)} f_i(N_i) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij}^{(\sigma)} f_j(N_j) \right) g_i(N_i), \quad (10.1)$$

$$i = 1, \dots, n.$$

Здесь $\sigma = \sigma(t)$ — кусочно-постоянная функция, определяющая закон переключения; $\sigma(t) : [0, +\infty) \rightarrow \{1, \dots, S\}$; $c_i^{(s)}$, $a_{ij}^{(s)}$, $i, j = 1, \dots, n$, $s = 1, \dots, S$, — постоянные коэффициенты. Будем считать, что функция $\sigma(t)$ имеет конечное число точек разрыва на любом конечном промежутке времени, а общее число точек разрыва на всем интервале $[0, +\infty)$ бесконечно. Пусть для определенности функция $\sigma(t)$ является непрерывной справа в точках разрыва. Такой тип закона переключения будем называть допустимым.

Переключения в системе (10.1) происходят между подсистемами

$$\dot{N}_i = \left(c_i^{(s)} + a_{ii}^{(s)} f_i(N_i) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij}^{(s)} f_j(N_j) \right) g_i(N_i), \quad (10.2)$$

$$i = 1, \dots, n, \quad s = 1, \dots, S,$$

представляющими собой обобщенные модели Лотки — Вольтерра.

Каждая из подсистем семейства (10.2) является частным случаем системы (8.1) из главы 1. В параграфе 8 главы 1 были установлены некоторые условия равномерной предельной ограниченности решений таких систем. При этом предлагалось два способа построения функции Ляпунова. Полученные результаты можно применить и для нахождения условий предельной ограниченности решений гибридной системы (10.1).

Построим для подсистем (10.2) функции Ляпунова предложенного вида с параметрами, едиными для всех режимов. При этом для функций $g_i(N_i)$, $f_i(N_i)$, $i = 1, \dots, n$, будем использовать предположения, введенные в параграфе 8 главы 1.

Рассмотрим системы линейных алгебраических неравенств

$$\mathbf{P}_s \boldsymbol{\theta} < \mathbf{0}, \quad s = 1, \dots, S, \quad (10.3)$$

$$\mathbf{P}_s^* \mathbf{b} < \mathbf{0}, \quad s = 1, \dots, S. \quad (10.4)$$

Здесь $\boldsymbol{\theta} = (\theta_1, \dots, \theta_n)^*$, $\mathbf{b} = (b_1, \dots, b_n)^*$; $\mathbf{P}_s = \left(p_{ij}^{(s)} \right)_{i,j=1}^n$, $p_{ii}^{(s)} = a_{ii}^{(s)}$, $p_{ij}^{(s)} = \max\{a_{ij}^{(s)}, 0\}$ при $i \neq j$; $s = 1, \dots, S$.

Теорема 10.1 [4]. *Пусть выполнены предположения 8.1–8.3 главы 1. Для того, чтобы решения системы (10.1) были равномерно предельно ограничены в неотрицательном ортантте при любом допустимом законе переключения достаточно, чтобы существовали положительные решения систем неравенств (10.3) и (10.4).*

Доказательство теоремы 10.1 основано на построении для подсистем (10.2) общей функции Ляпунова вида

$$V(\mathbf{N}) = \sum_{i=1}^n \gamma_i \int_1^{N_i} \frac{f_i^\xi(\tau)}{g_i(\tau)} d\tau, \quad \xi \geq \bar{\xi}, \quad \gamma_i > 0, \quad i = 1, \dots, n,$$

где $\bar{\xi} > 0$ — некоторый положительный параметр (см. предположения 8.2 и 8.3 главы 1).

Замечание 10.1. В [4] предложены эффективный алгоритм проверки разрешимости систем неравенств вида (10.3), (10.4) с метцлеровыми матрицами и метод нахождения нужного решения. Отметим, что если неравенства (10.3) имеют положительные решения, то это не гарантирует, что и неравенства (10.4) также имеют положительные решения, и наоборот.

Пример 10.1. Пусть $n = 2, S = 2$,

$$\mathbf{P}_1 = \begin{pmatrix} -v & 3 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{P}_2 = \begin{pmatrix} -w & 1 \\ 3 & -1 \end{pmatrix},$$

где v и w — некоторые положительные параметры. Тогда при $v > 9, w > 9$ обе системы неравенств (10.3), (10.4) имеют положительные решения. Если $v > 9, 3 < w \leq 9$, то система (10.3) имеет положительные решения, а система (10.4) — нет. Если $3 < v \leq 9, w > 9$, то наоборот, система (10.4) имеет положительные решения, а система (10.3) — нет. При остальных значениях параметров v и w ни одна из систем (10.3), (10.4) положительных решений не имеет.

Теорема 10.2 [4]. *Пусть выполнены предположения 8.1 и 8.4 главы 1. Для того, чтобы решения системы (10.1) были равномерно предельно ограничены в неотрицательном ортантне при любом допустимом законе переключения достаточно, чтобы существовали положительные решения системы неравенств (10.3).*

Для доказательства теоремы 10.2 достаточно использовать общую функцию Ляпунова вида

$$\tilde{V}(\mathbf{N}) = \max_{i=1,\dots,n} \frac{f_i(N_i)}{\theta_i}, \quad \theta_i > 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Аналогичным образом могут быть сформулированы достаточные условия перманентности системы (10.1).

Предположение 10.1. Справедливы соотношения $c_i^{(s)} > 0$, $a_{ij}^{(s)} \geq 0$ при $j \neq i; i, j = 1, \dots, n, s = 1, \dots, S$.

Теорема 10.3 [4]. Пусть выполнены предположения 8.1, 8.2 главы 1 и предположение 10.1. Тогда если системы неравенств (10.3) и (10.4) имеют положительные решения, то система (10.1) равномерно перманентна при любом допустимом законе переключения.

Теорема 10.4 [4]. Пусть выполнены предположения 8.1, 8.4 главы 1 и предположение 10.1. Тогда если система неравенств (10.3) имеет положительные решения, то система (10.1) равномерно перманентна при любом допустимом законе переключения.

В теореме 10.4, в отличие от теоремы 10.3, требуется разрешимость только неравенств (10.3). Можно сформулировать теорему о равномерной перманентности системы (10.1), где наоборот требуется разрешимость только неравенств (10.4). Для этого введем еще одно предположение.

Предположение 10.2. Функции $g_1(N_1), \dots, g_n(N_n)$ удовлетворяют условиям

$$\int_1^{N_i} \frac{1}{g_i(\tau)} d\tau \rightarrow +\infty \quad \text{при } N_i \rightarrow +\infty, \quad i = 1, \dots, n.$$

Теорема 10.5 [4]. Пусть выполнены предположение 8.1 главы 1 и предположения 10.1, 10.2. Тогда если система неравенств (10.4) имеет положительные решения, то система (10.1) равномерно перманентна при любом допустимом законе переключения.

Для доказательства теоремы 10.5 общую функцию Ляпунова для подсистем (10.2) можно построить в виде

$$\hat{V}(\mathbf{N}) = \sum_{i=1}^n b_i \int_1^{N_i} \frac{1}{g_i(\tau)} d\tau.$$

Здесь $\mathbf{b} = (b_1, \dots, b_n)^*$ — положительное решение системы (10.4).

Замечание 10.2. Предложенные подходы к нахождению условий предельной ограниченности решений и перманентности могут быть распространены и на случай, когда переключения происходят между подсистемами Лотки — Вольтерра более общего вида, например, вида (8.1) из главы 1.

ГЛАВА 3. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ АНАЛИЗ ПРОЦЕССОВ В БИОСИСТЕМАХ

В этой главе даны теоретические положения, используемые при исследовании биологических систем с диффузией, т.е. систем, для которых численность популяций зависит не только от времени, но и от координат на плоскости или в пространстве. Представлено несколько вариантов таких задач. Более подробно изучены системы, описывающие взаимодействие двух популяций по схеме "хищник — жертва". Излагаются некоторые методы анализа устойчивости биосистем с диффузией. Далее дано описание стадной саранчи и рассмотрены математические модели ее поведения. Поставлена задача об определении численности саранчи с учетом влияния на ее полет ветра, возникающего из-за разности температур в различных точках земной поверхности. Представлены задачи математического моделирования поведения муравьев около муравейника. Кроме того, подробно рассмотрены процессы в водных системах, а именно: взаимодействие фитопланктона и зоопланктона, а также модели загрязнения Мирового океана.

§ 1. Общее описание пространственной неоднородности в биосистемах

1.1. Распределенные системы в биологии. До сих пор мы рассматривали так называемые динамические системы идеального перемешивания, или точечные системы. Это означает, что численности (иногда их называют, как в химии, концентрациями) входящих в систему видов одинаковы во всех точках пространства в каждый момент времени.

Построение точечной модели является необходимым этапом при построении модели любой системы, так как для описания системы в целом, естественно, надо представлять себе поведение ее частей. При этом мы пренебрегали пространственной организацией биосистемы. Однако связи, появляющиеся или существующие между отдельными точками пространства в форме миграции (перемещения), могут приводить к тому, что система в целом приобретает качественно новые свойства.

В этом случае скорость изменения концентраций C_1, \dots, C_n в исследуемой области будет определяться не только появлением или исчезновением в ней популяций в силу рассматриваемых ранее уравнений

$$\dot{C}_i = f_i(t, C_1, \dots, C_n), \quad i = 1, \dots, n,$$

в которых функции $f_i(t, C_1, \dots, C_n)$ описывают взаимодействие видов, но и в результате диффузионных процессов переноса частей сообщества через границы этой области. Кроме того, пространственная неоднородность внешних воздействий порождает неоднородность в пространстве компонентов биосистемы и, тем самым, процессы диффузии.

Определение 1.1 [27]. *Диффузия (от лат. *diffusio* — распространение, растекание, рассеяние) — движение частиц среды, приводящее к переносу вещества и выравниванию концентраций или к установлению равновесного распределения концентраций частиц данного сорта в среде.*

В неоднородной системе при молекулярной диффузии в отсутствие внешних воздействий диффузионный поток (поток массы) пропорционален градиенту его концентрации (закон А. Фика, устанавливающий пропорциональность диффузионного потока частиц градиенту их концентрации [27]). Коэффициент пропорциональности называют коэффициентом диффузии.

Кинематические уравнения, учитывающие диффузионную связь между отдельными участками пространства в системе, имеют следующий вид:

$$\dot{C}_i = f_i(t, C_1, \dots, C_n) + D_i \left(\frac{\partial^2 C_i}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 C_i}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 C_i}{\partial z^2} \right), \quad i = 1, \dots, n,$$

где D_i — коэффициенты диффузии особей различных популяций, C_i — концентрации популяций, x, y, z — декартовы координаты, t — время.

Математическое исследование распределенных систем, как правило, нелинейных, представляет значительные трудности. Помимо численных методов полезными оказываются методы качественного анализа фазовой плоскости точечной системы и методы малого параметра, позволяющие учесть иерархию времен протекающих в системе процессов [101].

Ясно, что точное воспроизведение и количественное предсказание природных феноменов невозможно. Различные модели могут дать возможность описания качественного поведения системы во времени, обнаружение неустойчивостей и т.п.

Задача упрощается, если можно считать, что пространство, в котором происходят процессы, одномерное или двумерное и центрально-симметричное, а диффузия совершается вдоль координаты r . В случае одномерной задачи $r \in (-\infty, +\infty)$, а для центрально-симметричной задачи $r \in [0, +\infty)$.

Чтобы выделить единственное решение системы необходимо задать для концентраций $C_i(r, t)$ начальные условия: $C_i(r, 0) = \varphi_i(r)$, $i = 1, \dots, n$, и условия на границе области G распространения рассматриваемых популяций. Простейшее граничное условие — непроницаемость границ области G , от которых частицы отражаются:

$$\frac{\partial C_i}{\partial r} \Big|_{r \in \partial G, t > 0} = 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Условие

$$\frac{\partial C_i}{\partial r} \Big|_{r \in \partial G, t > 0} = \psi_i(t), \quad i = 1, \dots, n,$$

описывает заданный поток вещества через границу.

Другой тип граничных условий — поглощение на границе:

$$C_i(r, t) \Big|_{r \in \partial G, t > 0} = 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Границное же условие

$$\left(\alpha C_i(r, t) + \beta \frac{\partial C_i}{\partial r} \right) \Big|_{r \in \partial G, t > 0} = 0, \quad i = 1, \dots, n,$$

соответствует частичному поглощению (первое слагаемое) и частичному отражению на границе (второе слагаемое). Здесь α , β — некоторые постоянные.

Самый простой вариант — случай одиночной популяции без учета собственной динамики системы. Тогда имеем одномерное уравнение диффузии

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}$$

с начальным условием $C(r, 0) = g(r)$. Для безграничного одномерного пространства получаем решение [98]:

$$C(r, t) = \frac{1}{\sqrt{\pi t D}} \int_{-\infty}^{+\infty} g(s) e^{-\frac{(r-s)^2}{D t}} ds.$$

В [98] рассмотрена диффузия одного вида особей с концентрацией $C(r, t)$, описываемая уравнением

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + f(C)$$

с начальным условием

$$C(r, 0) = g(r) = \begin{cases} 1, & r \leq 0, \\ 0, & r > 0. \end{cases}$$

В качестве $f(C)$ брались разные варианты (см. рис. 1.1).

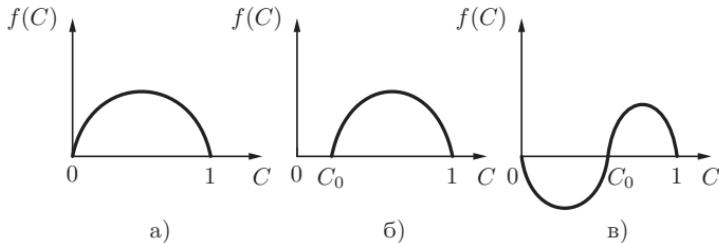


Рис. 1.1.

Решения могут быть представлены в виде графиков (см. рис. 1.2 и рис. 1.3).

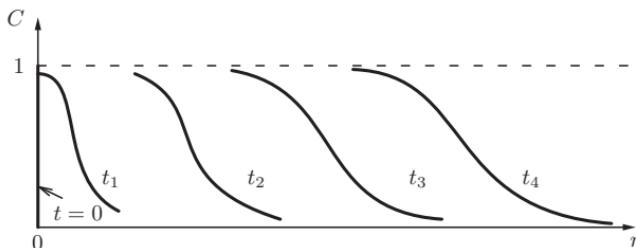


Рис. 1.2.

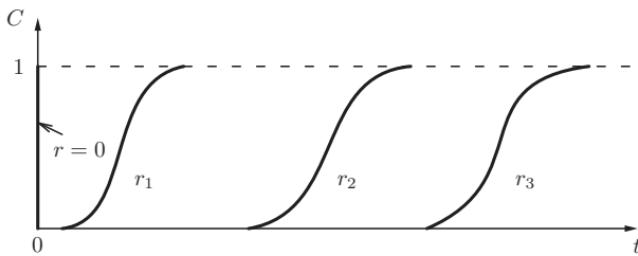


Рис. 1.3.

На рисунке 1.2 изображены профили плотности $C(r)$ в зависимости от координаты r в последовательные моменты времени. На рисунке 1.3 представлены функции $C(t)$ в зависимости от времени в фиксированных точках пространства.

В некоторых моделях популяционной генетики, экологии, теории возбудимых сред встречается уравнение [98]

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + C(a - C)(C - b), \quad C(r, 0) = \varphi(r), \quad 0 \leq r \leq l, \quad 0 < a < b.$$

Для стационарного случая ($C = C(r)$) имеем уравнение

$$D \frac{d^2 C}{dr^2} = -C(a - C)(C - b)$$

с граничными условиями $C'(0) = C'(l) = 0$. Это уравнение можно проинтегрировать. Получим

$$r = \pm \int_{C_0}^C \frac{du}{\sqrt{\frac{1}{D}(g - 2u(u - a)(b - u))}}.$$

Постоянные C_0 и g определяются из граничных условий.

Более подробно различные типы диффузионных процессов рассмотрены в работах [21, 36, 109].

1.2. Пространственное распространение двух видов. В главе 1 исследовались модели, описывающие взаимодействие двух видов. При этом предполагалось, что рассматриваемые виды равномерно распределены в области их обитания. Однако неравномерное внешнее воздействие, например, подкормка пассивной "жертвы" делает ее концентрацию неравномерной. Возникает диффузия "хищников" в места с большим количеством "жертв". В то же время "жертва" диффундирует в сторону, где много подкормки (на одной из границ или внутри области). Эти процессы можно описать уравнениями [98]

$$\begin{cases} \frac{\partial C_1}{\partial t} = P(C_1, C_2) + D_1 \frac{\partial^2 C_1}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial C_2}{\partial t} = Q(C_1, C_2) + D_2 \frac{\partial^2 C_2}{\partial r^2}, \end{cases}$$

где $C_1(r, t)$ — концентрация жертв, $C_2(r, t)$ — концентрация хищников, функции $P(C_1, C_2)$ и $Q(C_1, C_2)$ характеризуют взаимодействие видов, D_1 — коэффициент диффузии жертвы вдоль радиальной координаты r , D_2 — коэффициент диффузии хищника вдоль координаты r . Если диффузия отсутствует, то $D_1 = D_2 = 0$, и система становится точечной.

В зависимости от вида функций $P(C_1, C_2)$, $Q(C_1, C_2)$ и коэффициентов диффузии D_1 , D_2 в рассматриваемой системе могут возникать возмущения, распространяющиеся в виде бегущего импульса, стоячие волны, синхронные автоколебания разных элементов во всем пространстве и т.п.

Остановимся на влиянии пространственного распределения двух видов на характер их поведения. Рассмотрим модель типа "хищник — жертва". Для простоты будем считать, что миграция, как хищников, так и жертв носит характер случайных блужданий (типа диффузии). Тогда поведение системы можно описать при помощи дифференциальных уравнений параболического типа [98]:

$$\begin{cases} \frac{\partial C_1}{\partial t} = \alpha_1 C_1 - \alpha_{12} C_1 C_2 + D_1 \frac{\partial^2 C_1}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial C_2}{\partial t} = \alpha_{21} C_1 C_2 - \alpha_2 C_2 + D_2 \frac{\partial^2 C_2}{\partial r^2}. \end{cases} \quad (1.1)$$

Здесь $C_1(r, t)$, $C_2(r, t)$ — плотности популяций жертв и хищников; D_1 , D_2 — соответствующие коэффициенты диффузии, $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_{12}, \alpha_{21}$ — положительные постоянные. Динамика популяций определяется двумя типами процессов: взаимодействием компонентов и их пространственным перемещением. Периодические и асимптотические решения системы (1.1) были изучены Чоу и Таммом [128].

Исследование системы (1.1) упрощается, если предположить, что $D_1 = 0$ (т.е. миграция жертв отсутствует). Этот

случай соответствует реальной ситуации, когда подвижность жертв существенно меньше подвижности хищников [101].

Введя новые переменные

$$C_1 = \frac{\alpha_2}{\alpha_{21}}\varphi_1, \quad C_2 = \frac{\alpha_1}{\alpha_{12}}\varphi_2, \quad (1.2)$$

уравнения для пространственной модели "хищник — жертва" без миграции жертв можно записать в виде

$$\begin{cases} \frac{\partial\varphi_1}{\partial t} = \alpha_1\varphi_1(1 - \varphi_2), \\ \frac{\partial\varphi_2}{\partial t} = \alpha_2\varphi_2(\varphi_1 - 1) + D_2 \frac{\partial^2\varphi_2}{\partial r^2}. \end{cases} \quad (1.3)$$

Интегрируя первое уравнение системы (1.3), находим

$$\varphi_1(t, r) = f_1(r) \exp\left(\alpha_1 t - \alpha_1 \int_0^t \varphi_2(\tau, r) d\tau\right), \quad (1.4)$$

где $f_1(r)$ — начальное распределение жертв.

Следуя [101], можно найти асимптотическое решение системы уравнений (1.3) в виде волны, распространяющейся со скоростью ν . Для этого введем так называемую автомодельную переменную: $z = r - \nu t$, где ν — скорость распространения "волны".

Примем начальное распределение жертв в виде

$$f_1(r) = ae^{-b|r|}, \quad a, b > 0.$$

Тогда для функции $\varphi_1(t, r)$ имеем выражение

$$\varphi_1(t, r) = a \exp\left(-b\left(r - \frac{\alpha_1}{b}t\right) + \frac{\alpha_1}{\nu} \int_z^r \varphi_2\left(\frac{r - z'}{\nu}, r\right) dz'\right), \quad (1.5)$$

а для $\varphi_2(t, r)$ — интегро-дифференциальное уравнение

$$\begin{aligned} \frac{\partial\varphi_2}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2\varphi_2}{\partial r^2} - \alpha_2\varphi_2 + \\ &+ a\alpha_2\varphi_2 \exp\left(-b\left(r - \frac{\alpha_1}{b}t\right) + \frac{\alpha_1}{\nu} \int_z^r \varphi_2\left(\frac{r - z'}{\nu}, r\right) dz'\right). \end{aligned} \quad (1.6)$$

Асимптотические решения в виде волны, распространяющейся со скоростью ν , отсюда можно получить лишь положив $\nu = \alpha_1/b$.

Пусть функции $\theta_1(z)$ и $\theta_2(z)$ являются асимптотическими решениями задачи, т.е. $\varphi_1(r, t) \rightarrow \theta_1(z)$, $\varphi_2(r, t) \rightarrow \theta_2(z)$ при $t \rightarrow \infty$ и $r \rightarrow \infty$. При больших z уравнения (1.5), (1.6) можно приближенно записать в виде

$$\theta_1(z) = ae^{-bz}, \quad (1.7)$$

$$D_2\theta_2'' + \nu\theta_2' - \alpha_2\theta_2(1 - ae^{-bz}) = 0.$$

Введя обозначения

$$k = \frac{2}{b} \sqrt{\frac{\alpha_2}{D_2}}, \quad \mu = -\frac{2\nu}{bD_2}$$

и переменную $\eta = (2/b)\sqrt{a\alpha_2/D_2} \exp(-bz/2)$, получим уравнение

$$\eta^2 \frac{d^2\theta_2}{d\eta^2} + \mu\eta \frac{d\theta_2}{d\eta} + (\eta^2 - k^2)\theta_2 = 0. \quad (1.8)$$

Если $\mu = 1$, то уравнение (1.8) совпадает с уравнением Бесселя, и его решение имеет вид $\theta_2(\eta) = kI_k(\eta)$, где $I_k(\eta)$ — функция Бесселя первого рода k -го порядка [74]. Для больших z можно воспользоваться асимптотическим выражением функции Бесселя:

$$\theta_2(z) = \frac{k}{\Gamma(k+1)} \left(\frac{a\alpha_2}{b^2 k^2} \right)^{k/2} \exp\left(-\sqrt{\frac{\alpha_2}{k^2}} z\right). \quad (1.9)$$

Здесь Γ — гамма-функция ($\Gamma(x) = \int_0^\infty t^{x-1} e^{-t} dt$). Выражения (1.7), (1.9) определяют приближенное асимптотическое решение, имеющее вид волны жертв и хищников, распространяющейся в пространстве со скоростью ν . На рисунке 1.4 представлено распределение вдоль радиальной координаты r плотностей популяций жертв φ_1 и хищников φ_2 в фиксированный момент времени — "волна погони и бегства", как ее называли Чоу и Там [128].

Рисунок 1.5 иллюстрирует формирование волн хищника в различные моменты времени в случае малой подвижности жертв.

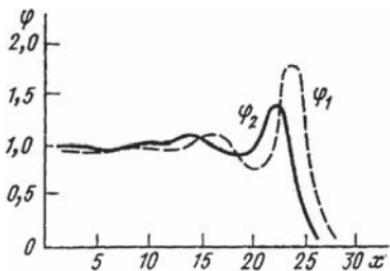


Рис. 1.4.

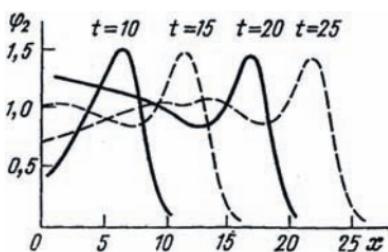


Рис. 1.5.

Несмотря на то, что в природе очень широко распространены различные механизмы регуляции, связанные с пространственным распределением организмов, и, по мнению экологов (см. [109]), вообще не существует пространственно однородных сообществ, в математической экологии разработано очень мало моделей такого типа. Это связано, по-видимому, с возрастанием чисто математических трудностей. Аналогичная ситуация имеет место, например, в механике сплошных сред, где, несмотря на солидную историю самой науки, задачи гидродинамической устойчивости [22] (кстати, формально весьма сходные с нашими задачами) начали рассматриваться сравнительно недавно [105].

§ 2. Примеры исследования устойчивости при наличии диффузии

Как уже говорилось, миграцию особей на плоскости можно описать в терминах диффузионных уравнений

$$\frac{\partial N_j}{\partial t} = f_j(N_1, \dots, N_n) + D_j \Delta N_j, \quad j = 1, \dots, n. \quad (2.1)$$

Здесь $N_j = N_j(x, y, t)$ — плотности особей в точке (x, y) (рассматривается двумерный ареал) в момент времени t , $D_j > 0$ —

коэффициенты диффузии, $\Delta = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$ — оператор Лапласа, функции $f_j(N_1, \dots, N_n)$, характеризующие взаимодействие видов, непрерывны и имеют непрерывные частные производные при всех $N_j \geq 0$ (в неотрицательном ортанте).

Если предположить, что существует однородное по пространству стационарное решение системы (2.1), то оно должно удовлетворять уравнениям

$$f_j(\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n) = 0, \quad j = 1, \dots, n.$$

Для исследования устойчивости положения равновесия $\bar{\mathbf{N}} = (\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n)^*$ линеаризуем систему (2.1) в окрестности этой точки:

$$\frac{\partial \xi_j}{\partial t} = \sum_{s=1}^n a_{js} \xi_s + D_j \Delta \xi_j, \quad j = 1, \dots, n. \quad (2.2)$$

Здесь $\xi_j = \xi_j(x, y, t) = N_j(x, y, t) - \bar{N}_j$, $a_{js} = \partial f_j / \partial N_s|_{\bar{\mathbf{N}}}$.

Многие линейные однородные уравнения и системы уравнений с частными производными, в число которых входят важнейшие уравнения математической физики, например, уравнение теплопроводности, волновое уравнение и т.п., допускают решения вида

$$\xi_j(x, y, t) = \tilde{\xi}_j \exp[i(k_1 x + k_2 y) + \kappa t], \quad (2.3)$$

где $\tilde{\xi}_j$ — амплитуда, k_1 и k_2 — волновые числа, κ — комплексная частота, i — мнимая единица [35]. Такая форма решения позволяет удовлетворить достаточно широкому классу начальных условий (все функции, разложимые в ряд Фурье). Физически решение (2.3) обычно интерпретируется как плоская волна частоты κ , распространяющаяся в направлении вектора $\mathbf{k} = (k_1, k_2)^*$ с длиной волны $\lambda = 2\pi/|\mathbf{k}|$.

Подставляя (2.3) в (2.2), получим систему

$$\sum_{s=1}^n [a_{js} - (\kappa + D_j \mathbf{k}^2) \delta_{js}] \tilde{\xi}_s = 0, \quad j = 1, \dots, n, \quad (2.4)$$

где

$$\mathbf{k}^2 = k_1^2 + k_2^2, \quad \delta_{js} = \begin{cases} 1 & \text{при } j = s, \\ 0 & \text{при } j \neq s. \end{cases}$$

Нулевое решение системы (2.2) асимптотически устойчиво тогда и только тогда, когда $\operatorname{Re} \kappa < 0$ [35]. С другой стороны, как следует из (2.4), значения κ должны быть собственными числами матрицы $\tilde{\mathbf{A}} = (a_{js} - D_j \mathbf{k}^2 \delta_{js})_{j,s=1}^n$, так что проблема устойчивости равновесия по отношению к возмущениям типа (2.3) (их еще называют нормальными возмущениями) сводится к нахождению этих собственных чисел. Проблема же устойчивости равновесия в каждой точке пространства в отсутствие диффузии — иными словами, *локальной устойчивости* — связана с анализом собственных чисел матрицы $\mathbf{A} = (a_{js})_{j,s=1}^n$.

Пусть все собственные числа матрицы \mathbf{A} имеют отрицательные вещественные части, т.е. в отсутствие диффузии равновесие $\bar{\mathbf{N}}$ асимптотически устойчиво. Но если $D_j \neq 0$, то вполне вероятно, что при определенных значениях волнового числа $|\mathbf{k}|$ у матрицы $\tilde{\mathbf{A}}$ может появиться собственное число с положительной вещественной частью, и амплитуда возмущений с этими волновыми числами будет возрастать, т.е. возникнет типичное явление неустойчивости. Неустойчивость такого типа мы будем называть *диффузионной*. Вполне возможен и обратный эффект, когда диффузия стабилизирует систему, и локально неустойчивое равновесие под влиянием диффузионного перемешивания становится *диффузионно устойчивым* (т.е. по отношению к возмущениям с определенными волновыми числами).

Предположим, что все виды в сообществе имеют одинаковые характеристики подвижности, т.е. $D_j = D$. Тогда если λ_j — собственные значения матрицы \mathbf{A} , а κ_j — матрицы $\tilde{\mathbf{A}}$, то

$$\lambda_j = \kappa_j + D\mathbf{k}^2, \quad j = 1, \dots, n.$$

Следовательно, если все $\operatorname{Re} \lambda_j < 0$, то $\operatorname{Re} \kappa_j < 0$ и подавлено, т.е. если равновесие локально устойчиво, то диффузионное перемешивание лишь повышает устойчивость этого равновесия.

Пусть теперь некоторое λ_p имеет $\operatorname{Re} \lambda_p = \zeta_p > 0$, т.е. локальное равновесие неустойчиво. Если при этом

$$\zeta_p = \max_{j=1,\dots,n} \operatorname{Re} \lambda_j,$$

то, очевидно, это равновесие будет устойчивым (диффузионно) по отношению к пространственным возмущениям с волновыми числами $|\mathbf{k}| > \sqrt{\zeta_p/D}$. Таким образом, наиболее эффективно диффузия "гасит" короткопериодические пространственные возмущения.

А. Тьюринг в 1952 году показал [48] для биохимических систем, что периодическое в пространстве и стационарное во времени распределение концентраций может установиться и в первоначально однородной системе, в которой химические реакции сочетаются с диффузией.

Пусть имеются два вещества с концентрациями C_1 и C_2 . В одномерном случае система уравнений, описывающая изменение этих концентраций, имеет вид [48]

$$\begin{cases} \frac{\partial C_1}{\partial t} = f_1(C_1, C_2) + D_1 \frac{\partial^2 C_1}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial C_2}{\partial t} = f_2(C_1, C_2) + D_2 \frac{\partial^2 C_2}{\partial r^2}. \end{cases} \quad (2.5)$$

Здесь D_1 и D_2 — коэффициенты диффузии вдоль координаты r , функции $f_1(C_1, C_2)$ и $f_2(C_1, C_2)$ непрерывно дифференцируемы при всех $C_1 \geq 0$, $C_2 \geq 0$.

Для отрезка $(0, l)$ с непроницаемыми стенками краевые условия можно записать в следующей форме

$$\frac{\partial C_1}{\partial r}(0, t) = \frac{\partial C_2}{\partial r}(0, t) = \frac{\partial C_1}{\partial r}(l, t) = \frac{\partial C_2}{\partial r}(l, t) = 0.$$

А в случае кольца $C_1(0, t) = C_1(l, t)$, $C_2(0, t) = C_2(l, t)$,

$$\frac{\partial C_1}{\partial r}(0, t) = \frac{\partial C_1}{\partial r}(l, t), \quad \frac{\partial C_2}{\partial r}(0, t) = \frac{\partial C_2}{\partial r}(l, t).$$

Пусть система (2.5) имеет однородное по пространству стационарное состояние $(C_{10}, C_{20})^*$. Исследуем его устойчивость. Для этого запишем линеаризованную относительно отклонений $u = C_1 - C_{10}$, $w = C_2 - C_{20}$ систему

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = au + bw + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial w}{\partial t} = cu + dw + D_2 \frac{\partial^2 w}{\partial r^2}, \end{cases} \quad (2.6)$$

где

$$a = \frac{\partial f_1(C_{10}, C_{20})}{\partial C_1}, \quad b = \frac{\partial f_1(C_{10}, C_{20})}{\partial C_2},$$

$$c = \frac{\partial f_2(C_{10}, C_{20})}{\partial C_1}, \quad d = \frac{\partial f_2(C_{10}, C_{20})}{\partial C_2}.$$

Будем искать решение системы (2.6) в виде

$$u = Ae^{pt} \cdot e^{ikr}, \quad w = Be^{pt} \cdot e^{ikr}, \quad (2.7)$$

где A, B, p, k — некоторые постоянные. Подстановка (2.7) в (2.6) приводит к характеристическому уравнению

$$(p - a + k^2 D_1)(p - d + k^2 D_2) - bc = 0.$$

Устойчивость стационарного состояния $(C_{10}, C_{20})^*$ зависит от знака p .

Рассмотрим вариант, когда в отсутствие диффузии (при $D_1 = D_2 = 0$), система устойчива. В этом случае

$$\sigma_0 = a + d < 0, \quad \Delta_0 = ad - bc > 0. \quad (2.8)$$

Пусть теперь $D_1 \neq 0$, $D_2 \neq 0$. Введем обозначение $z = k^2$. Тогда $p = (\sigma \pm \sqrt{\sigma^2 - 4\Delta(z)}) / 2$, где

$$\sigma = a + d - (D_1 + D_2)z, \quad \Delta(z) = \Delta_0 - (aD_2 + dD_1)z + D_1D_2z^2.$$

Нас интересуют условия, при выполнении которых наличие диффузии приведет к неустойчивости. Если справедливы неравенства (2.8), то этого можно достичь только в случае, когда существует $\hat{z} > 0$ такое, что $\Delta(\hat{z}) < 0$. Получаем, что \hat{z} должно находиться между величинами z_1 и z_2 :

$$z_{1,2} = \frac{aD_2 + dD_1 \pm \sqrt{(aD_2 + dD_1)^2 - 4D_1D_2\Delta_0}}{2D_1D_2},$$

являющимися корнями уравнения $\Delta(z) = 0$.

Таким образом, для неустойчивости необходимо и достаточно, чтобы выполнялись следующие неравенства:

- 1) $aD_2 + dD_1 > 0$;
- 2) $(aD_2 + dD_1)^2 > 4D_1D_2\Delta_0$.

Если параметры a, b, c, d, D_1, D_2 удовлетворяют этим условиям, то амплитуды пространственных гармоник с волновыми числами, лежащими в интервале (z_1, z_2) , будут экспоненциально нарастать в окрестности положения равновесия $(C_{10}, C_{20})^*$. Таким образом, в системе, для которой в отсутствие диффузии однородное стационарное состояние устойчиво, при наличии диффузии двух веществ оно может стать неустойчивым. Заметим, что при достаточно близких значениях D_1 и D_2 диффузионная неустойчивость не возникает.

Далее в настоящей главе изложенные в первых двух параграфах общие методы и результаты будут применяться для построения и исследования математических моделей, описывающих динамику популяций муравьев и стадной саранчи.

§ 3. Математическое описание стадной саранчи

3.1. Пустынная саранча. Приведем некоторые сведения о пустынной саранче [107]. Пустынная саранча (см. рис. 3.1) существует в двух фазах — одиночной и стадной. Одиночная саранча обычно не представляет серьезной опасности. Она может превращаться в стадную, если ее скученность превышает некоторый предел. Существование одиночной фазы обеспечивает выживание вида в те периоды, когда нет условий для образования стай стадной саранчи. Когда многочисленные стаи саранчи захватывают большую территорию, говорят о нашествии пустынной саранчи.



Рис. 3.1. Пустынная саранча.

Бедствие начинается после ливневых дождей над пустынными районами, такими как Южная Аравия, если перед этим имелось достаточно много особей саранчи. Массовое размножение происходит лишь после дождей в пустыне, что бывает довольно редко.

После дождя стаи саранчи в огромном количестве откладывают яйца в песчаный грунт на глубину около 15 см, и если яйца остаются влажными, новое поколение саранчи отрождается

ся приблизительно через три недели. Если дожди не принесут необходимого количества влаги, то яйца высохнут и будут оставаться в песке, пока не пройдет достаточно сильный дождь.

Появляющиеся на свет насекомые малы, бескрылые и называются личинками. Они собираются в калигулы и начинают двигаться вперед, постоянно меняя лидеров — в первые ряды все время выходят личинки со свежими силами, особенно если передовые останавливаются кормиться. Саранча пожирает почти все съедобное, что попадается на пути калигулы.

Примерно через шесть недель пустынная саранча достигает стадии взрослых крылатых насекомых. Теперь, если температура воздуха достаточно высока, она днем летит, а по ночам опускается на землю. Большая стая может покрыть территорию в несколько квадратных миль и уничтожить количество пищи, достаточное, чтобы прокормить 100 000 человек.

Разрушительная сила стаи саранчи известна со времен начала цивилизации, и уже в Ветхом завете находим некоторые сведения о ней. Там, например, говорится, что, в отличие от муравьев и пчел, у саранчи "нет царя, но выступает она вся стройно" ("Книга притчей Соломоновых", гл. 30, стих 27), и отмечается, что саранча сидит во время холода и разлетается, когда взойдет солнце ("Книга пророка Наума", гл. 3, стих 17).

Экологи считали, что саранча собирается в стаи под влиянием особенностей рельефа или распределения растительности. Если это так, то прилетевшие ранее особи должны оставаться на месте и ждать, когда прибудут остальные, чтобы увеличить численность стаи. Факты, которые подтверждали бы такой характер поведения, отсутствуют. Наоборот, известно, что саранча летит из местности, богатой кормом, в пустыню, если ветер несет ее в этом направлении.

Стай саранчи летят по ветру, и отклонения от такого характера поведения лежат в пределах точности, с которой известно направление ветра в области, занятой стаей. Время, когда стая поднимается утром и опускается вечером, обычно трудно установить точно. Неопределенность времени прилета еще более увеличивается, так как под стаей обычно имеется уже большое количество севшей саранчи.



Рис. 3.2.

Рисунок 3.2 иллюстрирует распределение пустынной саранчи в стае, несомой ветром. Эти насекомые имеют тенденцию опускаться в передней части стаи, где ее плотность максимальна, и взлетать, когда над ними оказывается мало особей [107]. В стае наблюдается циркуляционное движение, так как насекомые, летящие на большей высоте, движутся быстрее из-за увеличения скорости ветра с высотой, а также в силу присущей саранче тенденции лететь против ветра, когда она находится вблизи земли. Поэтому концентрация саранчи в передней части стаи увеличивается (рис. 3.2), и плотность воздуха может возрасти настолько, что возникнет направленное вниз течение, которое заставит особей, находящихся вблизи поверхности, сесть из-за высокой скученности. При этом скорость продвижения фронта убывает. Отставшие особи взлетают, когда небо над ними проясняется, и могут догнать стаю, возможно, потому, что при ясной погоде воздух сильнее прогревается и поднимает их на высоту, которая больше высоты полета всей стаи.

Наблюдения показывают, что если группа саранчи оказывается на границе стаи и ее движение направлено от стаи в свободное пространство, то она поворачивает назад и летит в направлении повышения концентрации. Этот "скин-эффект" не похож на поверхностное натяжение, которое всегда стремится уменьшить поверхность жидкого объема. Если исходящий поток образует в середине большой стаи дыру, то особи, оказавшиеся на границе дыры, будут лететь от нее, увеличивая ее размеры, и это в конце концов приведет к разделению стаи. Однако этот механизм препятствует полету насекомых в случайных направлениях, что могло бы привести к рассеиванию стаи за счет медленного уменьшения ее концентрации по краям. Стая называется *плотной*, если на 1 м³ занимаемого ею объема приходится более одной особи или если над 1 м² поверхности земли находится более 100 насекомых.

Разные виды саранчи отличаются тем, что стремятся либо оставаться на более или менее постоянной высоте, либо лететь как можно ниже. Попадая в сильные конвективные потоки, захватывающие глубокий слой, саранча уносится вверх целыми колоннами, но она часто может опускаться на нижний уровень, сохраняя высокую концентрацию. Саранча не наблюдается выше уровней, на которые поднимается воздух при тепловой конвекции; когда конвекции нет, она летит, оставаясь вблизи поверхности. Под действием разности температур в различных точках поверхности земли в приповерхностном слое устанавливается некоторый профиль скоростей ветра. Используя уравнения тепловой конвекции [35], можно вывести формулу для профиля скоростей приповерхностного ветра.

Стая может разделиться, если несущий ее воздушный поток обтекает гору, не переваливая через вершину, и соединиться вновь за отдельно стоящей горой. Стai саранчи никогда не пе-

релетают через горы, если воздух не перетекает через их вершины. Если с одной стороны горы имеет место конвергенция, как, например, на восточных склонах Эритрейских гор (Эритрея — автономный район Эфиопии на побережье Красного моря), то стаи концентрируются у склона горы, так как саранча избегает удаляться от поверхности земли (рис. 3.3).

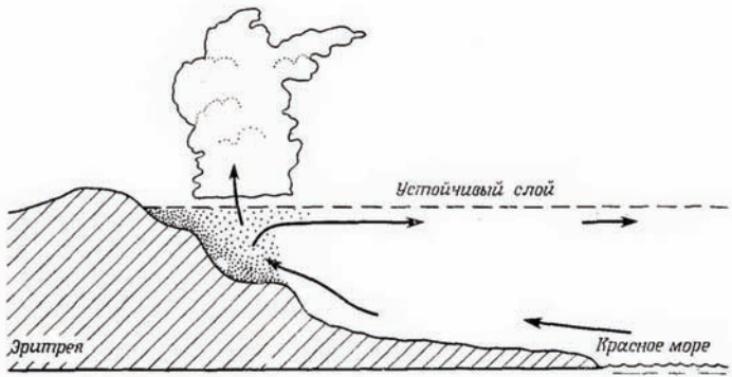


Рис. 3.3.

Иногда стаи саранчи собираются в зоне ливней на склоне горного хребта. Они стараются не попасть внутрь дождевого облака или в слой, лежащий под слоем инверсии [107].

Ветры, дующие с Красного моря, часто приносят в Эритрею дожди, и в этих случаях саранча старается, насколько это возможно, не попадать в облака, располагающиеся над зоной ветра, дующего вверх по склону. Нередко облачный слой находится под устойчивым слоем, который при дожде не так сильно выражен. Над вершинами гор может бушевать штурм, и, попав в воздушный поток, саранча может оказаться в этой опасной зоне.

Пока неясно, что заставляет саранчу сопротивляться уносу вверх, но можно высказать ряд предположений: может быть,

это потребность видеть под собой землю или чувствовать движение относительно нее, может быть, — стремление избегать низких температур, характерных для больших высот. Перемещение вниз может осуществляться намеренно за счет работы крыльями, если саранча попадает в восходящий поток, или в результате инстинктивного складывания крыльев, когда температура опускается до уровня, при котором саранча не взлетает с земли. С математической точки зрения эти механизмы можно моделировать, рассматривая движение частиц, сносимых горизонтальной составляющей воздушного потока и имеющих компоненту скорости, направленную вниз и являющуюся простой функцией высоты над уровнем земли (или над уровнем, на котором должен происходить полет) или функцией вертикальной (направленной вверх) составляющей скорости воздушного потока. При подъеме теплого воздуха в холодных фронтах могут концентрироваться насекомые, рассеянные на большой площади.

Скорость изменения концентрации насекомых (C), следующих за насекомыми, которые летят со скоростью \mathbf{v} относительно воздуха, движущегося в свою очередь относительно земли со скоростью \mathbf{u} , при $\operatorname{div} \mathbf{u} = 0$, равна [107]

$$\frac{dC}{dt} = \frac{\partial C}{\partial t} + (\mathbf{v} + \mathbf{u}) \cdot \operatorname{grad} C = \frac{\partial C}{\partial t} + \operatorname{div} C(\mathbf{v} + \mathbf{u}) - C \operatorname{div} \mathbf{v}. \quad (3.1)$$

Надо заметить, что маломасштабные образования, такие как атмосферные фронты, могут создавать и поддерживать очень высокие концентрации саранчи. Некоторые простые вычисления показали [107], что и при крупномасштабных движениях концентрация особей, увлекаемых только горизонтальными потоками воздуха, за несколько дней может возрасти в тысячу раз.

Точно так же и дальние "миграции" пустынной саранчи, при которых она преодолевает большие расстояния, служат той

же цели — перемещению стай в зоны, где над пустыней проливаются дожди, обеспечивающие продолжение ее рода.

Такие дожди очень нерегулярны. Однако пустынная саранча в процессе эволюции выработала приемы полета, которые позволяют ей использовать "случайные" и редкие дожди.

Тот факт, что пустынная саранча существует в двух фазах, послужил основанием для представления о них, как о двух разных видах, и некоторое время мешал заметить связь между одиночной саранчой и образованием стайных популяций. Продолжение рода многих насекомых почти полностью зависит от возможности собраться в стаю. Вид, распространяющийся указанным способом, оказывается хорошо защищенным и от человека, и от хищников.

3.2. Математическая модель полета стадной саранчи. В работе [49] предложена математическая модель полета стадной саранчи. Было показано, что полет стадной саранчи при ряде допущений, отражающих основные особенности поведения таких популяций, можно описать уединенной популяционной волной. Получено аналитическое решение модели, позволившее определить зависимость скорости и структуры волны саранчи от управляемых параметров (начальной концентрации кормовой базы, характерных времен кинетических процессов развития популяции).

Систему нестационарных уравнений, описывающих в одномерной постановке изменение концентраций саранчи (C) и кормовой базы (R), можно записать в виде

$$\begin{cases} \frac{\partial C}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(\mu \frac{\partial C}{\partial x} \right) + (\tau_c^{-1} - \tau_e^{-1}) C, \\ \frac{\partial R}{\partial t} = -\tau_f^{-1} C, \end{cases} \quad (3.2)$$

где t — время, x — пространственная координата, τ_f — характерное время уничтожения кормовой базы, τ_e — характерное

время жизни особей популяции, τ_c — характерное время пополнения популяции за счет стремления особей саранчи к объединению в стаю, μ — коэффициент подвижности саранчи [49]. Будем считать τ_f , τ_e , τ_c постоянными величинами. Следует отметить, что в данном случае в системе (3.2) нет слагаемого, соответствующего размножению особей, так как саранча во время полета не размножается; она может лишь откладывать яйца, которые сохраняются в земле три сезона. Это слагаемое заменяется слагаемым $1/\tau_c$, учитывающим ярко выраженное стремление саранчи к объединению в стаю в условиях недостатка пищи. Характерное время жизни τ_e в (3.2) в данном случае не есть физиологическое время жизни, так как продолжительность жизни одного поколения насекомых длится от яйца до яйца, а определяется гибелью саранчи за счет влияния неблагоприятных факторов, в том числе врагов, например птиц. Коэффициент подвижности особей саранчи μ зависит от наличия кормовой базы и, что существенно, резко (см., например, [72]) возрастает при уменьшении концентрации кормовой базы. Такое поведение саранчи можно описать обратно пропорциональной зависимостью

$$\mu = \frac{\mu_0 K_R}{R}, \quad (3.3)$$

где K_R — единичная концентрация кормовой базы, μ_0 — коэффициент подвижности при единичной концентрации кормовой базы. Постоянные в формулах (3.2), (3.3), очевидно, зависят от вида саранчи, а также от температуры как параметра.

Введем волновую координату $z = ut - x$, где u — скорость распространения волны, а также безразмерные переменные и параметры

$$r = \frac{R}{K_R}, \quad n = \frac{C}{K_R}, \quad \zeta = z\sqrt{\tau_0 \mu_0}, \quad w = u\sqrt{\frac{\tau_0}{\mu_0}}, \quad \varepsilon = \frac{\tau_0}{\tau_f}, \quad \tau_0 = \frac{\tau_c \tau_e}{\tau_e - \tau_c}.$$

Тогда система (3.2), с учетом (3.3), принимает следующий вид

$$\begin{cases} w \frac{dn}{d\zeta} = \frac{d}{d\zeta} \left(\frac{1}{r} \frac{dn}{d\zeta} \right) + n, \\ w \frac{dr}{d\zeta} = \varepsilon n. \end{cases} \quad (3.4)$$

Интегрируя первое уравнение системы (3.4) и учитывая граничные условия $n = 0$, $dn/d\zeta = 0$ при $r = r_H$ (начальная концентрация кормовой базы), имеем

$$\frac{dn}{d\zeta} = \kappa w \left(n - \frac{r_H - r}{\varepsilon} \right),$$

где κ — постоянная интегрирования.

Система (3.4) исследована как численно, так и аналитически в [49]. Показано, что профили концентрации популяции существенно зависят от параметра ε , характеризующего кинетические процессы. В частности, чем меньше ε , например, меньше скорость уничтожения кормовой базы, тем больше концентрация особей саранчи в волне при одинаковом значении r_H (рис. 3.4).

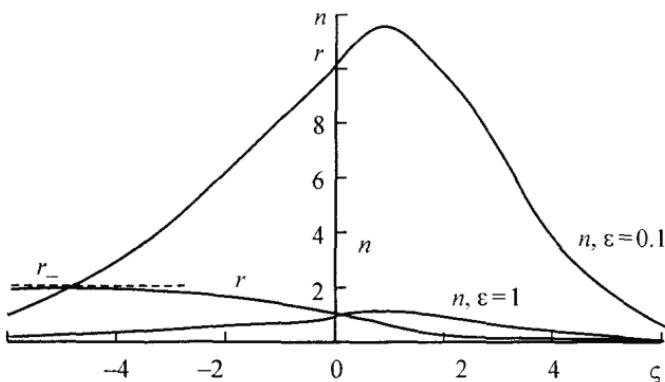


Рис. 3.4. Профили концентраций в популяции саранчи.

3.3. Распределение особей в приземном слое в условиях неизотермичности. Как сказано выше, приповерхностный ветер переносит саранчу, поэтому надо говорить не только о диффузионном переносе саранчи, но и о конвективном ее переносе (макропереносе).

Примем следующие допущения:

- 1) процессы течения среды и диффузионного массообмена особей стационарны,
- 2) физические свойства атмосферы постоянны, за исключением слабой зависимости плотности от температуры,
- 3) концентрация особей на входе ($x = 0$) постоянна по сечению и равна C_0 ,
- 4) течение вдоль поверхности земли стабилизированное и профиль скорости задан,
- 5) на поверхности земли поддерживаются заданные концентрации или потоки особей, переменные или постоянные вдоль продольной оси,
- 6) будем пренебрегать диффузией особей вдоль продольной оси по сравнению с конвективным переносом,
- 7) в движущейся популяции, которую также будем называть жидкостью, отсутствуют источники образования особей.

Рассмотрим плоский горизонтальный слой, в котором температура зависит только от пространственной координаты и не меняется со временем ($T = T(x)$, причем $x \in [0, L]$, $T(0) = T_0$, $T(L) = T_1$).

Уравнение энергии имеет очень простой вид [35]

$$\frac{d^2T}{dx^2} = 0. \quad (3.5)$$

Его решение

$$T(x) = T_0 + \frac{x}{L}(T_1 - T_0). \quad (3.6)$$

Иногда возникает неоднородность температуры по слою. Она влияет на неоднородность плотности ϱ , и в среде (жидкости) в поле силы тяжести возникают термоконвективные течения. При исследовании конвективных течений исходят из уравнений тепловой конвекции в приближении Буссинеска [35]. Основным пунктом в этом приближении является предположение о том, что неоднородности плотности, вызванные неоднородностями давления p , малы и ими можно пренебречь. Что же касается неоднородностей плотности, вызванных неоднородностями температуры (тепловое расширение), то именно они и приводят к возникновению конвекции. Неоднородности плотности, однако, тоже предполагаются малыми по сравнению со средней плотностью ϱ_0 . Разложение уравнения состояния среды $\varrho = \varrho(T, p)$ в этом случае упрощается и имеет вид [35]: $\varrho = \varrho_0(1 - \beta(T - \hat{T}))$, где $\beta = -\frac{1}{\varrho_0} \left(\frac{\partial \varrho}{\partial T} \right)_p$ — коэффициент теплового расширения, \hat{T} — среднее значение температуры. Получаем систему уравнений в приближении Буссинеска [35]

$$\begin{cases} \frac{\partial \mathbf{w}}{\partial t} + (\mathbf{w} \nabla) \mathbf{w} = -\frac{1}{\varrho} \nabla p + \nu \Delta \mathbf{w} + g \beta T \boldsymbol{\gamma}, \\ \frac{\partial T}{\partial t} + \mathbf{w} \nabla T = \chi \Delta T, \\ \operatorname{div} \mathbf{w} = 0. \end{cases} \quad (3.7)$$

Здесь \mathbf{w} — скорость среды, p — конвективная добавка к гидростатическому давлению, ϱ — плотность среды, g — ускорение силы тяжести, $\boldsymbol{\gamma}$ — единичный вектор, направленный по вертикали вверх, ν и χ — коэффициенты кинематической вязкости и температуропроводности. Последнее слагаемое в первом уравнении системы (3.7) выражает подъемную силу за счет неоднородности плотности.

Ранее мы предположили, что температура T зависит только от x и получили для нее формулу (3.6). При возмущении температура имеет вид $\Theta(x, y) = T(x) + \tau(y)$.

При плоскопараллельном течении отлична от нуля лишь продольная составляющая вектора скорости ($\mathbf{w} = (0, 0, w)^*$). Из уравнения неразрывности тогда следует [76], что $w = w(y)$. Уравнения для стационарного плоскопараллельного течения в проекциях имеют вид

$$\begin{cases} \frac{1}{\varrho} \frac{\partial p}{\partial x} = \nu \frac{d^2 w}{dy^2}, \\ \frac{1}{\varrho} \frac{\partial p}{\partial y} = g\beta(T(x) + \tau(y)). \end{cases}$$

Если путем перекрестного дифференцирования исключить давление p , то для скорости получим уравнение

$$\nu \frac{d^3 w}{dy^3} = g\beta \frac{dT}{dx} = g\beta \frac{T_1 - T_0}{L}.$$

Границными условиями для него являются условие прилипания на стенках: $w = 0$ при $y = 0$, и условие $dw/dy = 0$ при $y = h$, а также задание определенного расхода материала в слое (масса или объем среды, протекающая за одну секунду через любое сечение слоя [76]), обусловленного продольным градиентом давления. В дальнейшем, однако, положим, что суммарный расход равен нулю:

$$\int_0^h w(y) dy = Q = 0.$$

Тем самым, мы рассматриваем комбинированное течение в слое, которое является суперпозицией конвективного течения, обусловленного поперечной разностью температур и вынужденного течения, создаваемого продольным градиентом давления. Профиль скорости в этом случае имеет вид

$$w = \frac{Gr}{48} \left(8 \frac{y^3}{h^3} - 15 \frac{y^2}{h^2} + 6 \frac{y}{h} \right),$$

где $Gr = g\beta h^3(T_1 - T_0)/(L\nu)$ — число Грасгофа [35].

При различных значениях Gr интенсивность термоконвективного течения увеличивается и происходит деформация формы профиля. Профиль скорости по высоте имеет форму кубического полинома, а значит, имеет три корня (два из них находятся в слое) и точку перегиба. При переходе через точку перегиба движение среды меняет направление. Если принять, что $T_0 > T_1$, т.е. левая область более нагрета, чем правая, то течение будет состоять из двух встречных потоков — более интенсивного возле поверхности земли (справа налево) и менее интенсивного — на высоте (слева направо).

3.4. Приближенное решение уравнения конвективной диффузии. Изменение концентрации особей в плоском слое определяется из решения следующей краевой задачи [121]

$$w(y) \frac{\partial C}{\partial x} = D \frac{\partial^2 C}{\partial y^2}, \quad (3.8)$$

$$C(y, x)|_{x=0} = C_0, \quad C(y, x)|_{y=0} = C_1(x), \quad C(y, x)|_{y=h} = C_2(x).$$

Положим

$$\bar{C}(y, p) = \int_0^\infty C(y, x) e^{-px} dx,$$

$$\bar{C}_k(p) = \int_0^\infty C_k(x) e^{-px} dx, \quad k = 1, 2.$$

Подвернем обе части уравнения (3.8) интегральному преобразованию Лапласа по переменной x . Тогда получим

$$D \frac{d^2 \bar{C}}{dy^2} - pw(y) \bar{C}(y, p) = -w(y) C_0. \quad (3.9)$$

Границные условия для этого уравнения принимают вид

$$\bar{C}(y, p)|_{y=0} = \bar{f}_1(p), \quad \bar{C}(y, p)|_{y=h} = \bar{f}_2(p). \quad (3.10)$$

Приближенное решение граничной задачи (3.9), (3.10) будем искать в семействе функций вида

$$\bar{C}_n(y, p) = \frac{y}{h} (\bar{f}_2(p) - \bar{f}_1(p)) + \bar{f}_1(p) + \sum_{k=1}^n \bar{a}_k(p) \psi_k(y), \quad (3.11)$$

где система координатных функций $\{\psi_k(y)\}$ удовлетворяет однородным граничным условиям

$$\psi_k(y)|_{y=0} = 0, \quad \psi_k(y)|_{y=h} = 0. \quad (3.12)$$

Рассмотрим приближенное решение задачи для следующих координатных функций, удовлетворяющих граничным условиям (3.12): $\psi_k(y) = \sin(\pi k y/h)$. Такой выбор координатных функций обеспечивает условие полноты системы, и приближенное решение (3.11) с увеличением числа координатных функций (числа n) равномерно на промежутке $[0, h]$ сходится к точному решению $\bar{C}(y, p)$. Это доказывается с помощью теоремы Вейерштрасса о возможности приближения непрерывной функции тригонометрическими многочленами [62].

Определяющая система Бубнова — Галеркина [62] относительно коэффициентов-изображений $\bar{a}_k(p)$, $k = 1, \dots, n$, в (3.11) приводится к виду

$$\sum_{k=1}^n A_{jk}(p) \bar{a}_k(p) = B_j(p), \quad j = 1, \dots, n, \quad (3.13)$$

где

$$A_{jk} = A_{kj} = D \int_0^h \frac{d\psi_k}{dy} \frac{d\psi_j}{dy} dy + p \int_0^h w(y) \psi_k(y) \psi_j(y) dy,$$

$$B_j(p) = - \int_0^h \bar{F}(y, p) \psi_j(y) dy,$$

$$\bar{F}(y, p) = pw(y) \left[\frac{y}{h} (\bar{f}_2(p) - \bar{f}_1(p)) + \bar{f}_1(p) \right] - w(y)C_0.$$

Далее, используя ортогональный метод Бубнова — Галеркина, из системы (3.13) определяем коэффициенты $\bar{a}_1(p), \dots, \bar{a}_n(p)$, при которых выражение (3.11) задает наилучшее приближение граничной задачи.

С помощью системы уравнений (3.11), следуя [121], можно решить задачу нахождения концентрации особей в слое при заданном профиле скорости конвективного ветра. Расчеты, основанные на таком подходе, проводились в работах [47, 111].

§ 4. Математические модели в мирмекологии

Мирмекология — наука о муравьях (от греч. *μυρμέχτης* — муравей).

4.1. Что мы знаем о муравьях? Приведем сначала некоторые сведения о жизни рыжих лесных муравьев [65]. Жилищем лесных муравьев является муравейник. Высота его надземной части иногда бывает более метра, а под ним в почве находятся подземные этажи с множеством камер и ходов. В большом гнезде живут тысячи и десятки тысяч муравьев. Муравейник обычно имеет куполообразную форму, которая предохраняет его от дождя: вода скатывается с верхней части и не размывает муравьиное жилище.

Из чего построен муравейник? Главным образом из хвоинок и мелких растительных остатков. На первый взгляд муравейник — постройка хаотичная. Однако в нем существует определенный порядок: он проветривается, внутри него поддерживается оптимальная температура и нужная влажность.

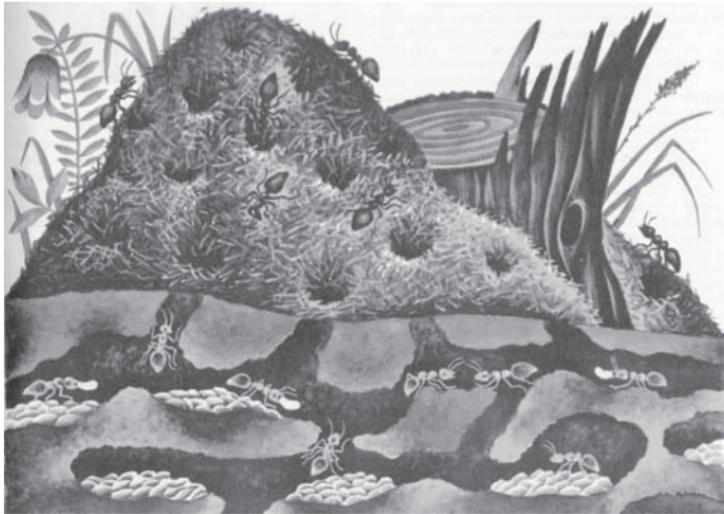


Рис. 4.1. Муравейник.

Строительные способности муравьев, их биология послужили поводом для ложных мнений о высоких умственных способностях этих животных. На самом деле сложная деятельность муравьев инстинктивна. Весь день снуют муравьи по соседству с муравейником. Одни из них тащат строительный материал, другие — добычу для еды (гусениц, слизней, насекомых). Подсчитано, что семья из одного муравейника за сутки уничтожает 10–30 тысяч насекомых, из которых около 80 процентов являются вредителями. За весь сезон, с апреля до октября, муравьи уничтожают от двух до пяти миллионов вредных насекомых. Предполагают, что муравьи из четырех муравейников средней величины способны защитить от вредителей гектар леса.

Как размножаются муравьи? В теплые осенние дни, особенно после дождей, в воздухе летают большие стаи муравьев-самцов и плодущих самок (маток). Самцы живут всего несколько дней. Самки после полета теряют крылья. Плодущая самка живет несколько лет. В теплое время года она откладывает

яйца. Рабочие (недоразвитые самки) не только кормят личинок, но и чистят их, переносят с верхней части муравейника в нижнюю (в зависимости от погоды) и обратно. Рабочие муравьи кормят и друг друга. На зиму лесные рыжие муравьи забираются в самую глубину подземной части муравейника, где температура не понижается так сильно, как на поверхности. Там, собравшись в тесный ком, они оцепеневают до весны. Важную роль в жизни рыжего лесного муравья играют усики (органы обоняния и осязания), которыми насекомые ощупывают почву и встречающиеся на пути предметы, ударяют друг друга. Разыскивая дорогу к гнезду, муравьи пользуются "языком запахов". С помощью обоняния они отличают своих сожителей по гнезду от "чужаков". Замечено, что в различных случаях муравьи по-разному трогают, ощупывают, ударяют друг друга усиками и соответственно изменяют свое поведение. Они как бы объясняются своеобразными жестами.

4.2. Дифференциальные уравнения в мирмекологии.

Рассмотрим некоторые модели распределения муравьев вне муравейника [37]. В данных моделях, описывающих систему "муравейник — среда", будем полагать такие величины, как количество муравьев или плотность муравьев, непрерывными функциями от координат и времени. Это даст нам возможность воспользоваться дифференциальными уравнениями. В дальнейшем мы будем делать и другие более или менее естественные предположения. Принятие этих, а не каких-либо других предположений объясняется, с одной стороны, их видимой правдоподобностью, а с другой — тем, что окончательные выводы, полученные в рамках этих предположений, согласуются с экспериментальными данными [37].

Хорошо известен общинный характер жизни оседлых муравьев, проявляющийся, в частности, в том, что найденную пищу

муравей, как правило, не употребляет на месте, а несет в муравейник. Тем более это относится к строительным материалам.

Введем полярные координаты r и φ , где r — полярный радиус, φ — угол между некоторым фиксированным направлением и радиус-вектором рассматриваемой точки. При этом будем считать, что начало координат соответствует центру муравейника. Предположим, что пространство вне муравейника неоднородно как по распределению питательных веществ (и строительных материалов), так и по доступности различных участков. Пусть $\omega(r, \varphi, t)$ — функция, характеризующая эти свойства пространства, растущая с ростом доступности и повышением ценности окрестности точки с координатами (r, φ) в момент времени t . Ясно, что характер этой функции зависит не только от распределения тех или иных веществ (и организмов) вне муравейника, но и от вида муравьев.

Нас будет интересовать изменение плотности муравьев вне муравейника в зависимости от координат (r, φ) и времени t . Для этого мы рассмотрим два потока: \mathbf{j}_1 — поток муравьев, идущих от муравейника за пищей и строительными материалами, и \mathbf{j}_2 — поток муравьев, возвращающихся в муравейник. Мы предполагаем, что между потоками происходит перераспределение. А именно, часть муравьев из потока \mathbf{j}_1 , пропорциональная ω , переходит в поток \mathbf{j}_2 . В силу этого предположения, а также в силу непрерывности траекторий движения муравьев, мы можем написать для наших потоков уравнения неразрывности:

$$\begin{cases} \frac{\partial n_1}{\partial t} + \operatorname{div} \mathbf{j}_1 = -\omega n_1, \\ \frac{\partial n_2}{\partial t} + \operatorname{div} \mathbf{j}_2 = \omega n_1, \end{cases} \quad (4.1)$$

где $n_1(r, \varphi, t)$ и $n_2(r, \varphi, t)$ — плотности в соответствующих потоках [37].

Чтобы закончить описание, необходимо сделать те или иные предположения относительно связи между потоками и плотностями. В общем случае мы можем считать, что помимо естественного диффузационного рассеивания каждый из потоков направляется действием некоторого поля, характер которого зависит от вида муравьев, среды, формы муравейника, времени суток и т.д. Таким образом,

$$\begin{cases} \mathbf{j}_1 = n_1 \Phi_1(r, \varphi, t) - k_1 \text{grad } n_1, \\ \mathbf{j}_2 = n_2 \Phi_2(r, \varphi, t) - k_2 \text{grad } n_2, \end{cases} \quad (4.2)$$

где $\Phi_i(r, \varphi, t)$ — вектор поля в точке (r, φ) и в момент времени t , $k_i \text{grad } n_i$ — диффузационный член, $i = 1, 2$.

Наконец, надо учесть, что "деятельность" муравьев изменяет величину $\omega(r, \varphi, t)$ и, следовательно, к уравнениям (4.1) и (4.2) нужно добавить еще одно уравнение относительно ω [37]

$$\frac{\partial \omega}{\partial t} = -k_3 n_2 + \mu(r, \varphi, t), \quad (4.3)$$

где $\mu(r, \varphi, t)$ — функция, характеризующая изменение окружающей среды во времени и пространстве.

Считается [37], что уравнения (4.1), (4.2), (4.3) справедливы для всех видов оседлых муравьев. При известных функциях Φ_1 , Φ_2 и μ они полностью описывают систему "муравейник — среда".

Далее можно предполагать функции Φ_1 , Φ_2 и μ заданными и исследовать те или иные краевые задачи для системы (4.1), (4.2), (4.3), не конкретизируя этих функций. Однако надо учесть, что функции Φ_1 и Φ_2 , определяющие поля потоков, в свою очередь, зависят от ω , а значит и от n_2 . Таким образом, дифференциальные уравнения, которые получатся при подстановке (4.2) в (4.1), будут, вообще говоря, нелинейными. Поэтому рассмотрим

более частные случаи, в которых можно построить решение и изучить его свойства.

Прежде всего мы откажемся от меняющейся во времени функции ω . Иными словами, будем считать, что если муравейник искусственный, то либо деятельность муравьев сравнительно мало меняет состояние среды (что справедливо для небольших промежутков времени), либо среду искусственно восстанавливают. Для реальных муравейников функция ω в значительно большей степени определяется внешними случайными условиями. Поэтому для таких муравейников естественно рассматривать усредненную картину и вместо меняющейся во времени функции ω брать ее некоторое среднее значение.

Итак, в дальнейшем мы будем рассматривать систему (4.1), (4.2) и в ней ω будем считать заданной функцией, зависящей только от координат r и φ .

Обсудим теперь характер вектор-функций Φ_i . Как уже говорилось, вид этих функций зависит от формы муравейника, образа жизни муравьев, среды и т.п. Нам кажется естественным избежать излишней дифференциации по всем подобным особенностям и оставить у функций Φ_i лишь те свойства (может быть, самые простые), которые присущи большинству видов оседлых муравьев. В связи с этим будем считать, что муравейник представляет собой одно гнездо, основанием которого служит круг радиуса a . Поместим начало координат в центр этого круга и предположим следующее:

1. Муравьи потока \mathbf{j}_1 выходят из муравейника под воздействием чувства голода или потребности в строительных материалах. При этом они двигаются преимущественно по радиусу от муравейника с некоторой скоростью $v_1(r)$, изменяют свой путь по градиенту ценности $\omega(r, \varphi)$ и частично диффузионно рассеиваются.

2. Муравьи потока \mathbf{j}_2 возвращаются в муравейник преимущественно по радиусу со скоростью $v_2(r)$ и частично диффузционно рассеиваются.

Так как диффузионное рассеивание мы уже учли в формулах (4.2), то наши предположения сводятся к тому, что

$$\Phi_1(r, \varphi, t) = v_1(r)\mathbf{r}_0 + k_0 \operatorname{grad} \omega, \quad \Phi_2(r, \varphi, t) = -v_2(r)\mathbf{r}_0, \quad (4.4)$$

где k_0 — коэффициент пропорциональности, а \mathbf{r}_0 — единичный радиус-вектор.

Теперь, с учетом выражений (4.4), мы можем объединить (4.1) и (4.2). Расписав дивергенцию в полярных координатах, получим относительно n_1 и n_2 систему дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{\partial n_1}{\partial t} = k_1 \Delta n_1 - \left(v_1 + k_0 \frac{\partial \omega}{\partial r} \right) \frac{\partial n_1}{\partial r} - k_0 \frac{1}{r^2} \frac{\partial \omega}{\partial \varphi} \frac{\partial n_1}{\partial \varphi} - \\ \quad - \left(\frac{\partial v_1}{\partial r} + \frac{v_1}{r} + k_0 \Delta \omega + \omega \right) n_1, \\ \frac{\partial n_2}{\partial t} = k_2 \Delta n_2 + v_2 \frac{\partial n_2}{\partial r} + \frac{v_2}{r} n_2 + \omega n_1. \end{cases} \quad (4.5)$$

Эту систему мы и будем исследовать. Первое уравнение системы содержит только n_1 . Это уравнение параболического типа. Для него можно поставить краевую задачу: найти решение в области, внешней к кругу радиуса $r = a$, удовлетворяющее условиям:

$$n_1(t, a, \varphi) = f_1(t), \quad n_1(0, r, \varphi) = g(r, \varphi). \quad (4.6)$$

Здесь первое равенство определяет граничное условие, а второе — начальное.

Иногда в качестве граничного условия берут значение на границе не самой функции $n_1(t, r, \varphi)$, а ее производной:

$$\frac{\partial n_1}{\partial t} \Big|_{r=a} = f_2(t), \quad n_1(0, r, \varphi) = g(r, \varphi). \quad (4.7)$$

Все коэффициенты первого уравнения системы (4.5) считаем достаточно гладкими, и поэтому существование и единственность решения с условиями (4.6) или (4.7) можно доказать классическими методами [110].

Найденное решение $n_1(r, \varphi, t)$ подставим во второе уравнение системы (4.5) и получим параболическое уравнение относительно n_2 . Для решения этого уравнения зададим краевые условия, аналогичные условиям (4.6) или (4.7).

Задача принципиально решена. Подобным образом задаются и более сложные краевые условия, когда граничный контур не является кругом. Также можно учесть и тот факт, что вблизи муравейника муравьи большинства видов передвигаются строго по тропам.

Рассмотрим в качестве первого приближения совсем простую модель, сохраняющую, как нам кажется, существенные особенности исследуемого биологического явления. Прежде всего будем считать, что диффузионное рассеивание невелико и им можно пренебречь. Это оправдано при общей малой плотности особей или при движении муравьев преимущественно вдоль троп, или при обилии легко находимой пищи, или при ориентации перемещающихся муравьев по солнцу и т.п. Таким образом, будем считать, что $k_1 = k_2 = 0$.

Заметим далее, что слагаемое

$$k_0 \frac{1}{r^2} \frac{\partial \omega}{\partial \varphi} \frac{\partial n_1}{\partial \varphi}$$

существенно меньше остальных. Это объясняется не только множителем $1/r^2$, но и экспериментальными данными, показыва-

ющими, что радиальное изменение плотности в среднем значительно превышает тангенциальное (ω при этом считается достаточно гладкой, так что $\partial\omega/\partial\varphi$ не слишком велико) [37]. Поэтому данным слагаемым также можно пренебречь.

Таким образом, вместо уравнений (4.5) будем рассматривать упрощенную систему:

$$\begin{cases} \frac{\partial n_1}{\partial t} = - \left(v_1 + k_0 \frac{\partial \omega}{\partial r} \right) \frac{\partial n_1}{\partial r} - \left(\frac{\partial v_1}{\partial r} + \frac{v_1}{r} + k_0 \Delta \omega + \omega \right) n_1, \\ \frac{\partial n_2}{\partial t} = v_2 \frac{\partial n_2}{\partial r} + \frac{v_2}{r} n_2 + \omega n_1. \end{cases}$$

С помощью полученной системы уравнений, следуя [37], можно решить задачу нахождения распределения популяции муравьев для стационарного и нестационарного случаев.

§ 5. Моделирование процессов в водных системах

В данном параграфе рассмотрены различные процессы в водных системах. Следует отметить, что экологическим и популяционным процессам в водных системах посвящена обширная литература (см., например, [6, 23, 25, 30, 44, 53, 79, 82, 114]).

5.1. Фитопланктон и зоопланктон. Океан заполнен жизнью от поверхности до максимальных глубин [64, 113]. На рисунке 5.1 представлена экологическая система океана (стрелками показаны трофические связи, круговорот вещества и энергии) [87].

Основным производителем первичной биопродукции в океане является фитопланктон — микроскопические водоросли (от греч. ”фитон” — растение и ”планктос” — блуждающий). Морские водоросли получают питание за счет энергии солнечного

света, поэтому они могут существовать только в верхней толще воды.

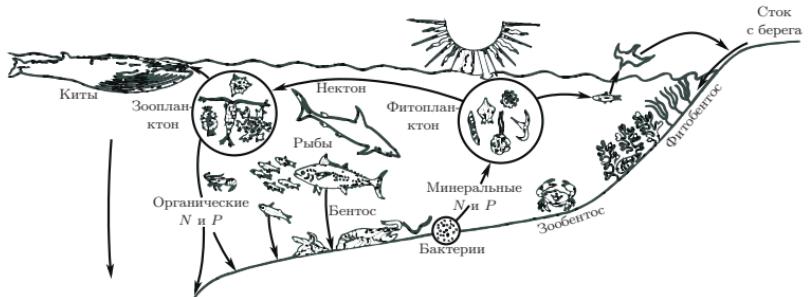


Рис. 5.1.

Как известно, солнечные лучи не проникают на большую глубину. Водоросли плавают в верхнем слое, дрейфуют с течениями и сами служат пищей (прямо или косвенно) всем морским животным. Наряду с фитопланктоном в тех же слоях вод Мирового океана обитают и простейшие животные организмы: ракообразные, некоторые виды моллюсков, разного рода личинки. Они составляют зоопланктон (от греч. "зоон" — жизнь и "планктос" — блуждающий). Совокупность организмов фитопланктона и зоопланктона, обитающих в толще воды и не способных противостоять переносу течением, называют планктом. Интересно, что это слово одного происхождения со словом планета [2].

Различается количество организмов по глубине: фитопланктон обитает преимущественно в верхних 100 метрах, 65% всей биомассы зоопланктона живет на глубине до 500 м. На глубинах в 5–6 км биомасса зоопланктона в 100–1000 раз меньше, чем в поверхностных слоях. Дальнейшие звенья круговорота включают рыб и мелких животных, питающихся фитопланктоном и зоопланктоном, и хищников разных порядков, поедающих свои жертвы.

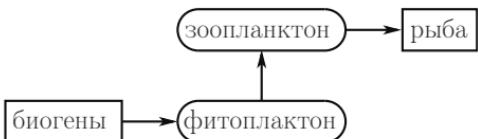


Рис. 5.2.

На рисунке 5.2 показана блок-схема взаимодействия трофических уровней в водной системе [98].

В цепочке пищевых связей биомасса каждого последующего звена приблизительно в десять раз меньше биомассы предыдущего. Например, для нагула 1 кг массы крупной хищной рыбе требуется 10 кг мелких рыб, 100 кг зоопланктона и 1000 кг фитопланктона [106].

В Мировом океане присутствуют все элементы таблицы Менделеева. Все они в той или иной степени являются питательной средой обитателей Океана. Процесс извлечения различных элементов из воды организмами идет со времени появления жизни в океане, и если бы не было круговорота этих веществ, то земная кора лишилась бы их всех — ведь их количество ограничено. Благодаря круговороту веществ с участием организмов различные элементы возвращаются в воду.

Значительная часть растворенных в воде Мирового океана веществ переводится организмами в осадки на дне. Они захороняются, превращаются в осадочные породы и почти полностью выключаются из круговорота веществ, связанных с жизнью. В геологическом масштабе времени осадочные породы океана, оказавшись когда-то вновь на поверхности суши, смогут подвергнуться в будущем размыву или ветровой эрозии и в конечном итоге снова попасть в море. Растворившись в воде, они снова войдут в круговорот жизни.

Фитопланктон Мирового океана потребляет в год 4 млрд. тонн азота, 0,5 млрд. тонн фосфора, 1,2 млрд. тонн железа и

многие другие элементы, растворенные в воде. Однако в зоне фотосинтеза, то есть в верхнем 100-метровом слое воды, растворено в Мировом океане только 3,6 млрд. тонн азота, 1 млрд. тонн фосфора, но много в нем и других веществ. Следовательно, чтобы "прокормить" фитопланктон, поверхностные воды океана должны обмениваться ежегодно для восстановления запасов азота и один раз за два года для восстановления запасов фосфора. Такого быстрого обмена вод в океане нет. Однако благодаря деятельности бактерий отмершие тела организмов быстро разлагаются и минерализуются, и освободившиеся элементы вновь входят в океанический круговорот [25].

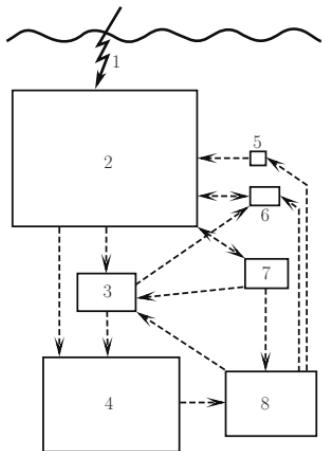


Рис. 5.3.

На рисунке 5.3 приведена примерная схема соотношений звеньев пищевой цепи и некоторых элементов в пелагиали (толще воды): 1 — солнечная энергия, падающая на поверхность океана; 2 — фитопланктон; 3 — зоопланктон; 4 — детрит (мелкие частицы минеральных веществ, взвешенные или осевшие); 5 — микроэлементы; 6 — углерод; 7 — кислород; 8 — бактерии.

Рассмотрим биогенные элементы, лимитирующие биологические процессы. Биогенные элементы морской воды: углерод, водород, кислород, фосфор, азот и др. играют роль своеобразных "кирпичиков", из которых строятся живые организмы. Фосфор и азот лимитируют жизнеобеспечивающую систему в океане, так как когда азот и фосфор уже израсходуются, углерода останется еще много. Исследования показывает, что фосфор, азот и углерод присутствуют в органическом веществе в пропорции 1:15:80. В поверхностных слоях морской воды азот и фосфор извлекаются фитопланктоном. Все остальные организмы используют эту первичную продукцию фитопланктона через сложную пищевую цепь.

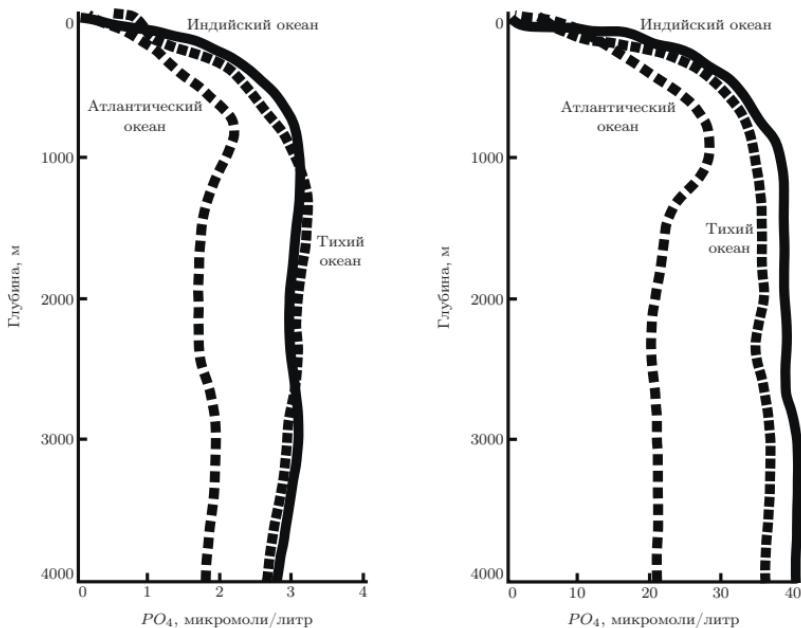


Рис. 5.4.

Изменение концентрации фосфора (фосфатов) и азота (нитратов) с глубиной в разных океанах показано на рис. 5.4. Там

приведено типичное вертикальное распределение фосфатов и нитратов в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах [45].

Обмен фосфатов в океаносфере практически целиком определяется поглощением этих питательных солей фитопланктоном в процессе фотосинтеза. Общее количество фосфатов, находящееся в обмене, составляет около 1 млрд. тонн в год, что, следовательно, в 200 раз меньше массы растворенного кислорода, вовлекающегося в планетарный обмен [58].

5.2. Модель Стила динамики численности морского планктона. Взаимодействие между фито- и зоопланктоном имеет сложный характер и построение простых и правдоподобных моделей этих процессов затруднительно. Большинство водорослей тяжелее морской воды, поэтому при спокойном море они опускаются вниз, и, хотя турбулентное перемешивание несколько противодействует погружению, в целом в двухслойной модели моря часть фитопланктона будет все время переходить из верхнего слоя в нижний.

Имеется хорошо разработанная система уравнений для динамики численности морского планктона, принадлежащая Стилу (см. [115]):

$$\begin{aligned}\frac{dn}{dt} &= m(0.7 - n) - p(0.58n - 0.027), \\ \frac{dp}{dt} &= p(0.75n - 0.11 - m - 0.024h), \\ \frac{dh}{dt} &= 4p - 0.01h^2,\end{aligned}$$

где n — концентрация фосфатов в миллиграмм-атомах на 1 л, p — биомасса фитопланктона и h — биомасса растительноядных организмов (зоопланктона) в граммах углерода на 1 м³, m — идеализированный безразмерный коэффициент вертикального перемешивания.

Второе уравнение системы описывает одновременно дыхание и погружение (перемещение) водорослей ($m > 0$). В уравнениях представлены также соотношения между ростом фитопланктона и освещенностью и ростом зоопланктона в зависимости от численности фитопланктона. Модель исходит из допущений, что скорость роста фитопланктона определяется концентрацией фосфатов, а взаимодействие фитопланктона и зоопланктона описывается уравнениями типа Вольтерра для пищевых взаимоотношений по известной схеме:

- 1) увеличение количества пищи приводит к увеличению численности ее потребителей и наоборот,
- 2) увеличение численности потребителей приводит к уменьшению количества пищи.

Выясним диапазон изменения коэффициента вертикального перемешивания m . Из условий стационарности и условий положительности функций n , p и h определим множество допустимых значений параметра m .

Стационарные точки удовлетворяют системе

$$\begin{aligned} m(0.7 - n) - p(0.58n - 0.027) &= 0, \\ p(0.75n - 0.11 - m - 0.024h) &= 0, \\ 4p - 0.01h^2 &= 0. \end{aligned}$$

Найдем p и h и потребуем их положительности. Приходим к условиям

$$p = \frac{0.7m - mn}{0.58n - 0.027} > 0, \quad h = \frac{0.75n - 0.11 - m}{0.024} > 0.$$

Построим на плоскости переменных (n, m) соответствующее множество точек.

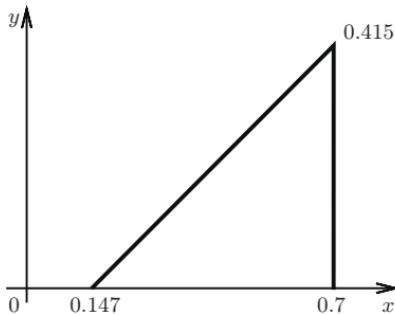


Рис. 5.5. Треугольная область допустимых значений m и n .

Теперь подставим полученные выражения для p и h в третье уравнение. Имеем

$$4 \cdot \frac{0.7m - mn}{0.58n - 0.027} = \frac{(0.75n - 0.11 - m)^2}{100 \cdot (0.024)^2},$$

откуда получим кубическое уравнение для n : $n^3 - an^2 + bn - c = 0$, где

$$a = 2.6667m + 0.3396,$$

$$b = 1.7778m^2 + 1.2214m + 0.0352,$$

$$c = 0.0828m^2 + 0.5125m + 0.001.$$

Выберем несколько допустимых значений параметра m : $m = 0.1$, $m = 0.2$, $m = 0.3$. Методом Ньютона находим стационарные точки (n, p, h) для разных m (см. табл. 5.1).

m	n	p	h
0.1	0.4733	0.0916	6.0421
0.2	0.5864	0.0725	5.4090
0.3	0.6612	0.0326	3.5802

Таблица 5.1.

Исследуем динамику популяций для модели Стила с помощью математического пакета Maple. Взяв конкретные значения

идеализированного безразмерного коэффициента вертикального перемешивания t и выбрав за начальные условия небольшие отклонения от равновесных состояний, выясним изменение во времени всех функций.

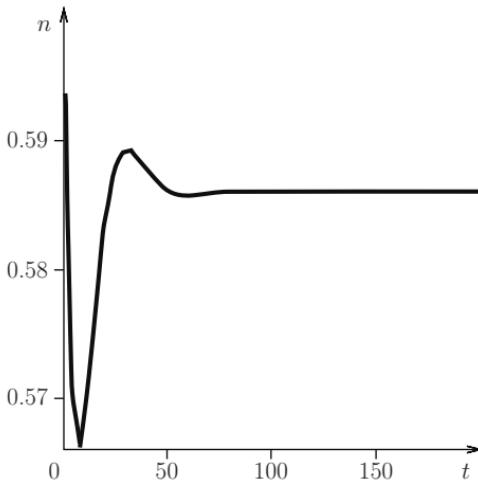


Рис. 5.6.1.

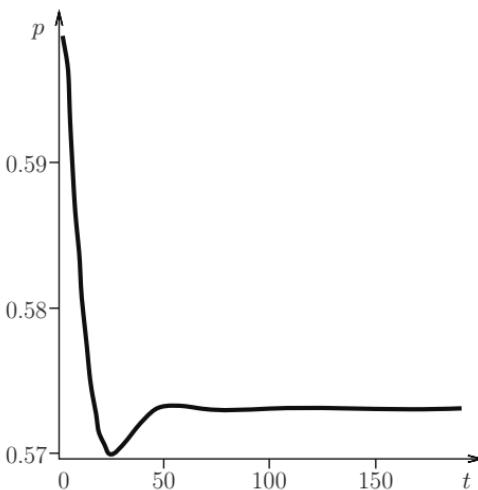


Рис. 5.6.2.

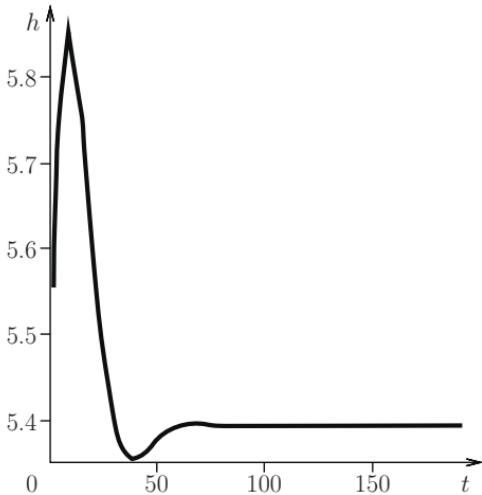


Рис. 5.6.3.

На рисунках 5.6.1–5.6.3 показано изменение концентрации фосфатов, концентрации фитопланктона и концентрации зоопланктона, соответственно, для $t = 0.2$.

Численные расчеты показали [47], что со временем исследуемые функции выходят на постоянный уровень.

5.3. Влияние инсоляции на эволюцию фитопланктона и зоопланктона. Роль инсоляции (солнечного освещения) в эволюции системы "фитопланктон-зоопланктон" весьма значительна. Различные стороны этой проблемы исследованы многими авторами [20, 29, 89, 116].

Рассмотрим модель планктонного сообщества пелагиали Белого моря [7, 98]. В период вегетативного сезона верхние слои воды оказываются практически изолированными от влияния подстилающих их вод. Это позволяет при конструировании модели принять допущение, что лимитирующий развитие фитопланктона фактор в течение сезона остается постоянным. Таким фактором для фитопланктона Белого моря является азот [117]. Простейшая трофическая схема планктонного сообщества

состоит из трех компонентов: фитопланктона (содержание азота M_1), зоопланктона (содержание азота M_2) и неорганического азота M_0 . Система уравнений, определяющая динамику биомасс фито- и зоопланктона в Белом море, выглядит следующим образом (см. [98]):

$$\frac{dM_1}{dt} = -\varepsilon_1 M_1 + \beta(t) M_0 M_1 - \gamma_1 M_1 M_2,$$

$$\frac{dM_2}{dt} = -\varepsilon_2 M_2 + \gamma_2 M_1 M_2.$$

Здесь $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ — положительные параметры, а функция $\beta(t)$ определяется интенсивностью фотосинтеза.

Так как суммарная концентрация азота постоянна, третье уравнение, замыкающее систему, может быть записано в виде закона сохранения: $M_1 + M_2 + M_0 = M = \text{const} > 0$.

Рассмотрим случай, когда функция $\beta(t)$ имеет вид

$$\beta(t) = 2 + 6(\eta(t-2) - \eta(t-10)) \sin((t-2)\pi/8).$$

Выражение для $\beta(t)$ содержит разность функций Хевисайда, что моделирует изменение инсолляции в виде части синусоиды на промежутке времени $(2, 10)$ (см. рис. 5.7).

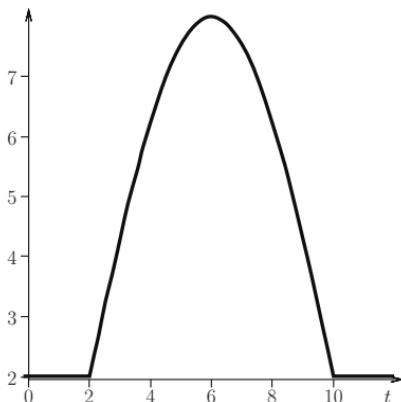


Рис. 5.7.

В пакете Maple для модельных значений коэффициентов и выбранного варианта инсоляции были рассчитаны изменения переменных M_1 и M_2 со временем (см. рис. 5.8).

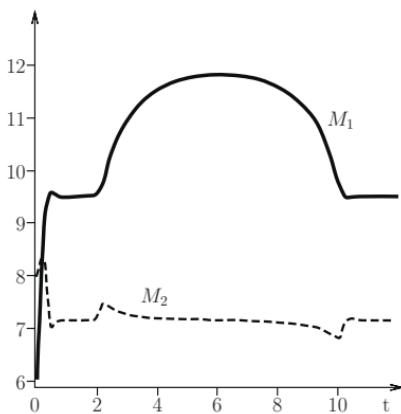


Рис. 5.8.

Видим, что интенсивность инсоляции заметно влияет на эволюцию фитопланктона и, как следствие, на зоопланктон.

§ 6. Загрязнение природных вод

В общем виде загрязненность — это наличие в окружающей среде вредных веществ, нарушающих функционирование экологических систем или их отдельных элементов и снижающих качество среды с точки зрения проживания человека или ведения им хозяйственной деятельности. Различают природное и антропогенное загрязнение [31, 94]. Природное загрязнение возникает в результате естественных причин — извержения вулканов, землетрясений, катастрофических наводнений и т.п. Подробное изучение океанического дна показало, что на дне океанов имеется огромное количество крупных вулканических кратеров, особенно на дне Тихого океана (см. рис. 6.1) [96].

В качестве других источников появления частиц в слое океана назовем черные курильщики, причудливо распределенные по дну океана. На дне Мирового океана встречаются горячие подводные источники, или гидротермы, около которых воды содержат железо, марганец, медь и другие химические элементы в аномально больших количествах, в тысячи и десятки тысяч раз превышающих их содержание в океанской воде. Вокруг устья источников вырастают массивные постройки из рудных отложений, а над ними вздымаются "столбы" густой черной взвеси. Она создает у наблюдателя иллюзию выходящего из-под дна дыма, и потому эти подводные источники назвали "черными курильщиками" [24].

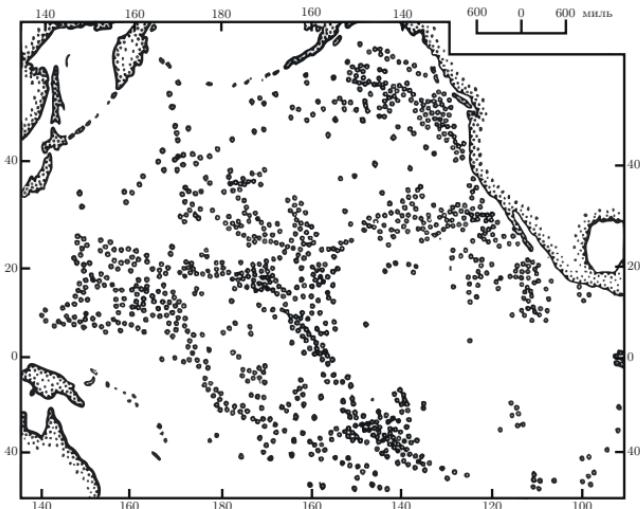


Рис. 6.1. Вулканы на дне Тихого океана.

6.1. Антропогенное загрязнение Мирового океана. Антропогенное загрязнение — результат деятельности человека. В настоящее время общая мощность источников антропогенного загрязнения во многих случаях превосходит мощность естественных.

На всех стадиях своего развития человек был тесно связан с окружающим миром. Но с тех пор как появилось высоконефтяное общество, опасное вмешательство человека в природу резко усилилось, расширился объем этого вмешательства, оно стало выражать разнообразные проявления и сейчас грозит стать глобальной опасностью для человечества.

Вызывает тревогу у экологов продолжающееся загрязнение Мирового океана нефтью и нефтепродуктами, достигшее уже 1/5 его общей поверхности. Нефтяное загрязнение таких размеров может вызвать существенные нарушения газо- и водообмена между гидросферой и атмосферой. Пленка толщиной 30-40 мкм полностью поглощает инфракрасное излучение. Смешиваясь с водой, нефть образует эмульсию двух типов: "нефть в воде" и "вода в нефти", которые могут сохраняться на поверхности, переноситься течением, выбрасываться на берег и оседать на дно.

Основным источником загрязнения Мирового океана нефтью считаются морские суда. На их долю приходится и основное количество нефтяных разливов в результате аварий. В шельфовой зоне источником загрязнения являются все возрастающая добыча нефти, а также устья рек, несущих загрязненные воды. Определенную роль играют естественные нефтяные выходы.

Некоторые результаты предпринимаемых во всем мире усилий по предотвращению загрязнения морей нефтью перекрываются энергетическим значением углеводородов, высоким уровнем добычи нефти, интенсивностью ее транспортировки морским путем. При сильном загрязнении образуются зоны, практически лишенные жизни, если не считать развивающихся здесь в большом количестве нефтеокисляющих бактерий [50, 71, 80].

Взрыв нефтяной платформы Deepwater Horizon — авария (взрыв и пожар), произошедшая 20 апреля 2010 года в 80 километрах от побережья штата Луизиана (США) в Мексиканском заливе на нефтяной платформе Deepwater Horizon на месторождении Макондо. Последовавший после аварии разлив нефти стал крупнейшим в истории США и превратил аварию в одну из крупнейших техногенных катастроф по негативному влиянию на экологическую обстановку. Через повреждения труб скважины на глубине 1500 метров в Мексиканский залив за 152 дня вылилось около 5 миллионов баррелей нефти (14000 тонн в день), нефтяное пятно достигло площади 75 тысяч квадратных километров (см. рис. 6.2).



Рис. 6.2. Нефтяное пятно, вид из космоса (24.05.2010).

Имеет место также тепловое загрязнение поверхности водоемов и прибрежных морских акваторий, которое возникает в результате сброса нагретых сточных вод электростанциями и некоторыми промышленными производствами. Сброс нагретых вод во многих случаях обуславливает повышение температуры воды в водоемах на 6-8 градусов Цельсия [26, 112]. Нагретая вода нарушает биологическое равновесие водной системы.

Пониженное содержание кислорода препятствует развитию одних живых видов и дает преимущество другим. Но эти новые, теплолюбивые виды тоже сильно страдают, как только прекращается подогрев воды. С ростом температуры усиливается активность аэробных бактерий, разлагающих органические вещества. Усиливается видовое разнообразие фитопланктона и всей флоры водорослей. Характерные для холодной воды водоросли заменяются более теплолюбивыми и, наконец, при высоких температурах полностью ими вытесняются. Азот и фосфор, служа питанием для водорослей, в том числе микроскопических, позволяют последним резко усилить свой рост. Размножившись, они начинают закрывать друг другу свет, в результате чего идет процесс их массового отмирания и гниения, сопровождающийся ускоренным потреблением кислорода, вплоть до полного его исчерпания. А в этом случае, как уже говорилось, вся экосистема может погибнуть.

Воздействие человека на окружающую среду приняло угрожающие масштабы. Чтобы в корне улучшить положение, требуются целенаправленные и продуманные действия.

6.2. Модель подъема и диффузии вещества в слое воды. Хотя в открытых районах морей и океанов фактическое содержание загрязнителей пока остается ниже критического, продолжающееся увеличение антропогенной нагрузки заставляет принимать решительные природоохранные меры и внимательно следить за развитием процессов воздействия человека на океан. Реализация такой задачи возможна только на основе развитой многомасштабной системы геоэкологического мониторинга Мирового океана в целом, отдельных его морей и районов интенсивной антропогенной нагрузки, в частности [59, 81, 88]. Для организации систематических наблюдений должны быть использованы все современные средства, включая дистанцион-

ные измерения с самолетов и спутников. Полученная информация должна быть использована в различных математических моделях геоэкологических процессов.

Рассмотрим поведение в толще воды мелких частиц, всплывающих со дна. Известно, что частицы, взвешенные в неподвижной среде (жидкой или газообразной), медленно оседают под действием силы тяжести или всплывают под действием силы Архимеда. Будем считать, что коагуляция отсутствует, но имеет место диффузия в направлении, перпендикулярном оседанию (всплытию). Если частица велика по сравнению с длиной свободного пробега молекул среды, но не настолько велика, чтобы могли проявиться эффекты инерции среды, то применяется закон Стокса [107]. Приравнивая стоксово сопротивление эффективному весу частицы, которую будем считать шаром, получаем формулу для скорости оседания или всплытия частиц

$$v = \frac{d^2 g (\rho - \rho_c)}{18\mu},$$

где d — диаметр частицы, ρ — плотность вещества частицы, μ — вязкость воды, ρ_c — плотность воды, g — ускорение силы тяжести.

Если плотность примеси больше плотности среды $\rho > \rho_c$, то имеет место процесс оседания, если $\rho < \rho_c$, то наблюдается процесс всплытия частиц в спокойной среде.

Концентрацию частиц в слое воды, заполняющем область G : $\{-\infty < x < +\infty, -\infty < y < +\infty, 0 \leq z \leq h\}$, обозначим $C(x, y, z)$, здесь x, y — декартовы координаты вдоль поверхности дна, а ось z направлена по вертикали от поверхности дна ($z = 0$).

Уравнение с учетом всплытия и диффузии в двух направлениях x и y имеет вид

$$v \frac{\partial C}{\partial z} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + D \frac{\partial^2 C}{\partial y^2},$$

где D — коэффициент диффузии вещества в воде.

Рассмотрим три источника загрязнения, расположенных на дне и представляющих собой прямоугольники S_1, S_2, S_3 со сторонами, параллельными осям координат. Будем считать, что

$$S_1 = [x_1, x_2] \times [y_1, y_2], \quad S_2 = [x_3, x_4] \times [y_3, y_4], \quad S_3 = [x_5, x_6] \times [y_5, y_6].$$

Обозначим через C_1, C_2, C_3 мощности источников. Тогда распределение вещества на дне описывается двумерной функцией Хевисайда

$$\begin{aligned} C(x, y, 0) = & C_1(\eta(x - x_1) - \eta(x - x_2)) \cdot (\eta(y - y_1) - \eta(y - y_2)) + \\ & + C_2(\eta(x - x_3) - \eta(x - x_4)) \cdot (\eta(y - y_3) - \eta(y - y_4)) + \\ & + C_3(\eta(x - x_5) - \eta(x - x_6)) \cdot (\eta(y - y_5) - \eta(y - y_6)). \end{aligned}$$

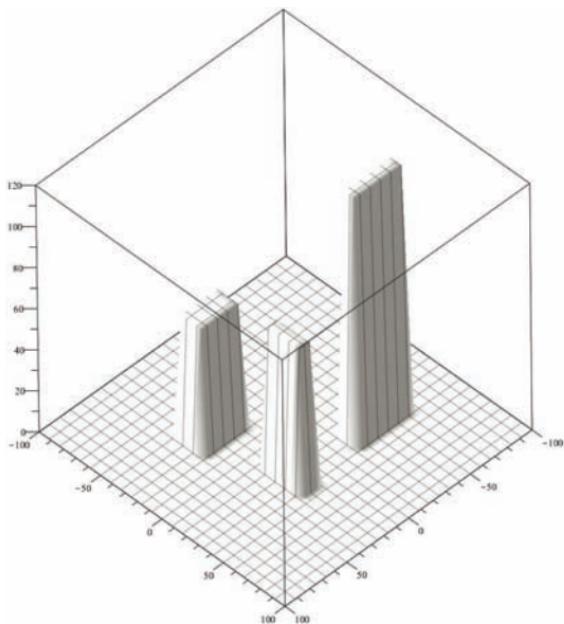


Рис. 6.3.

На рисунке 6.3 приведен график функции $C(x, y, 0)$ для модельного набора параметров.

Решение уравнения диффузии имеет вид

$$\begin{aligned}
 C(x, y, z) = & \frac{C_1}{2} \left(\Phi \left(\frac{x - x_1}{2\sqrt{D_v^z}} \right) - \Phi \left(\frac{x - x_2}{2\sqrt{D_v^z}} \right) \right) \times \\
 & \times \left(\Phi \left(\frac{y - y_1}{2\sqrt{D_v^z}} \right) - \Phi \left(\frac{y - y_2}{2\sqrt{D_v^z}} \right) \right) + \\
 & + \frac{C_2}{2} \left(\Phi \left(\frac{x - x_3}{2\sqrt{D_v^z}} \right) - \Phi \left(\frac{x - x_4}{2\sqrt{D_v^z}} \right) \right) \times \\
 & \times \left(\Phi \left(\frac{y - y_3}{2\sqrt{D_v^z}} \right) - \Phi \left(\frac{y - y_4}{2\sqrt{D_v^z}} \right) \right) + \\
 & + \frac{C_3}{2} \left(\Phi \left(\frac{x - x_5}{2\sqrt{D_v^z}} \right) - \Phi \left(\frac{x - x_6}{2\sqrt{D_v^z}} \right) \right) \times \\
 & \times \left(\Phi \left(\frac{y - y_5}{2\sqrt{D_v^z}} \right) - \Phi \left(\frac{y - y_6}{2\sqrt{D_v^z}} \right) \right),
 \end{aligned}$$

где $\Phi(\zeta)$ — интеграл вероятности,

$$\Phi(\zeta) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^\zeta e^{-\mu^2} d\mu.$$

На рисунке 6.4 приведено распределение примеси на глубине $h/2$.

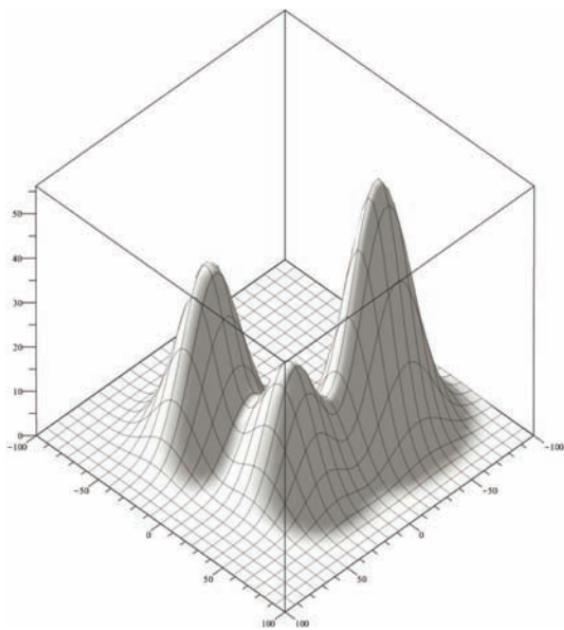


Рис. 6.4.

Рассмотрим влияние коэффициента диффузии на форму пятна на поверхности океана ($z = h$). Построим графики уровней постоянной концентрации на поверхности ($C(x, y, h) = \text{const}$).

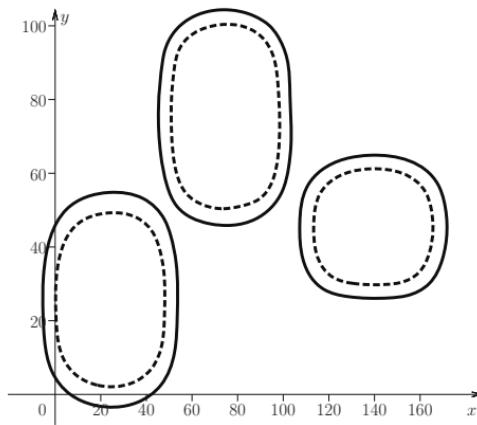


Рис. 6.5.1.

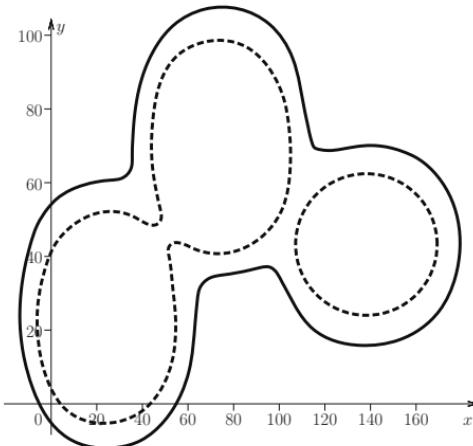


Рис. 6.5.2.

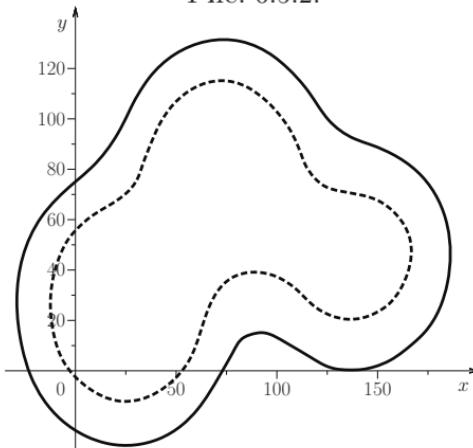


Рис. 6.5.3.

На рисунках 6.5.1, 6.5.2, 6.5.3 показано изменение линий уровня функции $C(x, y, h)$ (для внутренней кривой $C(x, y, h) = 25$, для внешней — $C(x, y, h) = 5$) при увеличении коэффициента диффузии. Видим, что коэффициент диффузии влияет на форму пятна. При меньшем значении коэффициента диффузии на поверхности наблюдаются три пятна, с увеличением коэффициента диффузии эти пятна сливаются.

ПЕРСОНАЛИИ

В настоящем пособии рассмотрены математические модели разнообразных биологических систем. Процессы в таких системах являются составной частью биосферных процессов.

Биосферой называют земную оболочку, занятую совокупностью организмов, населяющих Землю, включающую в себя нижнюю часть воздушной оболочки (атмосферы) или тропосфера, всю водную оболочку (гидросферу) и верхнюю часть твердой оболочки (литосферы).

Приведем некоторые сведения о жизни и деятельности ученых, заложивших основы наук о биосферах и экологических процессах.

1. Ламарк Жан Батист. Ламарк стал первым биологом, который попытался создать стройную и целостную теорию эволюции живого мира, известную в наше время как одна из исторических эволюционных концепций, называемая "ламаркизм". Важным трудом Ламарка стала книга "Философия зоологии", опубликованная в 1809 г.



Жан Батист Пьер Антуан де Моне Ламарк
(1 августа 1744 г. – 18 декабря 1829 г.)
французский ученый-естественноиспытатель

Жан Батист Ламарк родился в 1744 г. в семье небогатых дворян. Он был одиннадцатым ребенком в семье. Большинство

его предков и по отцу, и по матери были военными. В армии служили также его отец и старшие братья. Но военная карьера требовала средств, которыми семья не располагала. Ламарк был отдан в иезуитский колледж для подготовки к духовному званию. В колледже он познакомился с философией, математикой, физикой и древними языками. В 16 лет Ламарк оставил колледж и пошел добровольцем в действующую армию, участвовал в Семилетней войне. В сражениях он проявил незаурядную храбрость и дослужился до звания офицера. В возрасте двадцати четырех лет Ламарк оставил военную службу и через некоторое время приехал в Париж, чтобы учиться медицине. Во время обучения его увлекли естественные науки, особенно ботаника. В 1778 г. он выпустил трёхтомный труд "Французская флора". Книга принесла ему известность, он вошёл в число крупнейших французских ботаников. Пять лет спустя Ламарка избрали членом Парижской Академии Наук.

Ламарк увлеченно взялся за изучение беспозвоночных животных (именно он в 1796 г. предложил назвать их "беспозвоночными"). С 1815 по 1822 гг. выходил в свет капитальный семитомный труд Ламарка "Естественная история беспозвоночных", в котором он описал все их известные в то время роды и виды. Ламарк ввел в обращение и ещё один термин, ставший общепринятым, — "биология" (в 1802 г.). К 1820 г. Ламарк полностью ослеп. Жил и умер в бедности и неизвестности, дожив до 85 лет. До последнего его часа с ним оставалась его дочь Корнелия, которая писала под диктовку ослепшего отца.

2. Мальтус Томас Роберт. Томас Мальтус родился в 1766 г. в имении Рукири (английское графство Суррей), близ города Гилфорд, в состоятельной дворянской семье. Отец ученого, Дэниел Мальтус, был последователем Давида Юма и Жан-Жака Руссо (с обоими он был лично знаком).

В 1784 г. Томас поступил в Джизус-колледж Оксфордского университета, где успешно изучал математику, риторику, латынь и греческий язык. После окончания колледжа некоторое время был в нем членом совета и адъюнкт-профессором. В 1788 г. он был посвящен в духовный сан англиканской церкви, что в те времена не требовало даже формальной веры в бога. В 1796 г. он стал священником в городке Олбери (Суррей), в Англии тех лет это означало всего лишь государственную должность со скромной зарплатой и не особо обременительными обязанностями.



Мальтус Томас Роберт
(13 февраля 1766 г. – 23 декабря 1834 г.)
английский экономист, основатель мальтузианства

В 1798 г. он опубликовал свою знаменитую книгу "Опыт о законе народонаселения и его воздействии на будущее улучшение общества". В ней он выступил за контроль над рождаемостью (только тот может иметь детей, кто в состоянии их прокормить) и за регламентацию браков (предлагал позднее вступление в брак), т.к. население увеличивается в геометрической прогрессии, а производство продуктов питания — в арифметической. Его последователи и в настоящее время считают, что природа сводит счеты с человечеством за его грехи в виде за-

грязнения и разрушения окружающей среды, указывают на катастрофический механизм обратной связи природы и человека. "Экономический пессимизм", следующий из прогнозов предложенной Мальтусом модели, в основу которой положен анализ эмпирических данных, он противопоставлял оптимистическим идеям философов-гуманистов (например, Жана-Жака Руссо), предсказывающих человечеству грядущее счастье и процветание. Можно говорить о том, что Мальтус был первым ученым- "алармистом", который на основании результатов моделирования "бил тревогу" и предупреждал человечество об опасности следования развитию по используемым ранее сценариям прогресса.

Эта модель, наверное, является одной из самых первых и простых моделей не только в демографии, но и вообще в науке о живых системах (математической биологии, как мы сказали бы сейчас), хотя и у нее есть "предшественники" — например, модель, датируемая 1202 г. и принадлежащая Фибоначчи, описывающая динамику популяции кроликов.

Мальтус скончался в 1834 г. и был похоронен в аббатстве города Бат. На протяжении всей своей жизни Мальтус жил очень скромно, чтобы не сказать бедно, но последовательно и принципиально отказывался как от высоких государственных должностей, которые ему предлагало правительство, так и от церковной карьеры, считая главным делом своей жизни научную работу. Он был избран одновременно членом Королевского общества и членом Французской Академии, честь, которой удостаивались немногие ученые, стал основателем Клуба Политической Экономии и одним из основателей Лондонского статистического общества. Идеи Мальтуса оказали мощное позитивное воздействие на развитие биологии, во-первых, через их влияние на Дарвина, а во-вторых, через развитие на их осно-

ве математических моделей популяционной биологии, начиная с логистической модели Ферхюльста.

3. Бенджамин Гомперц. Бенджамин Гомперц родился в Лондоне в семье коммерсантов, эмигрировавших из Голландии в XVIII веке. В силу происхождения ему была предопределена финансовая карьера.



Бенджамин Гомперц
(5 марта 1779 г. – 14 июля 1865 г.)
английский математик и актуарий

В 1797 г. он вступил в Общество математиков и занялся самообразованием, штудируя труды Ньютона и других крупных ученых. Гомперц участвовал в работе разнообразных научных сообществ, получая там интеллектуальную подпитку, и опубликовал ряд статей по широкому спектру вопросов, в решении которых он достиг успеха. Работы в Трудах Королевского астрономического общества о дифференциальном секстанте и aberrации света опровергли его собственное утверждение о том, что он не является астрономом-практиком. В Лондонское королевское общество Гомперца выбрали в 1819 г. Лондонское математическое общество, одним из основателей которого был он, Общество актуариев, Королевское статистическое общество — вот неполный перечень других научных и филантропических организаций, которым Гомперц отдавал свой талант и энергию.

Гомперц в статье 1820 г., опубликованной в Трудах Королевского общества, применяет метод флюксий, изобретенный Ньютоном и Лейбницем (аналог современного дифференциального и интегрального исчисления), для изучения различных вариантов страхования жизни. Он показал, что функции дожития двух лиц меняются в арифметической, а разность их смежных значений — в геометрической прогрессии. В 1824–1847 гг. руководил одной из страховых компаний, был инициатором объединения актуарных таблиц смертности 17 английских страховых обществ.

В 1860 г. в докладе Международному статистическому конгрессу он обобщил "закон смертности" на все возрасты. Согласно Гомперцу, увеличение смертности с возрастом выступает, как функция ослабления способности человека противостоять различного рода нарушениям. При этом предполагалось, что темп уменьшения этой способности характеризуется постоянной величиной, а уровень смертности в каждом возрасте пропорционален такой ослабленной жизнеспособности человеческого организма.

Строгое соблюдение ньютоновских способов обозначений и записей уравнений воспрепятствовало своевременному широкому признанию этого выдающегося достижения Гомперца. Тем не менее, он был признан пионером страховой науки и выдающимся ученым своей эпохи. Последняя статья на эту тему была опубликована им в 1862 г. за три года до смерти, последовавшей на 86-м году жизни.

Умер Бенджамин Гомперц в 1865 г. В некрологе Гомперц был назван связующим звеном между старым и новым и был оплачен как последний эрудированный ньютонианец.

4. Ферхюльст Пьер Франсуа. Ферхюльст Пьер Франсуа известен работами в области моделирования численности насе-

ления. Начальное образование получил в Брюсселе, в 1822 г. поступил в университет Гента, где в 1825 г. получил докторскую степень за работы по теории чисел. На протяжении учебы получил несколько наград за работы по вариационному исчислению.



Ферхюльст Пьер Франсуа
(28 октября 1804 г. – 15 февраля 1849 г.)
бельгийский математик

Бельгийская революция 1830 г. и введение голландских войск 1831 г. частично отвлекли Ферхюльста от исследований, но все его политические начинания закончились неудачей, что однако не мешало ему в дальнейшем исследовать социальные проблемы с математической точки зрения. Занимался переводом книг по физике, с 1835 г. стал профессором Брюссельского университета, где он преподавал астрономию, небесную механику, дифференциальное и интегральное исчисления, теорию вероятности, геометрию и тригонометрию. Интерес к изучению теории вероятности возник у него при наблюдении лотереи, но позже он выразил его применительно к политической экономии и демографическим вопросам. В то время эти области активно развивались благодаря работам Мальтуса и накоплению статистических данных в науках о человечестве.

Наиболее известной работой является формулирование логистического уравнения для численности населения (1838 г.), также называемое уравнением Ферхюльста. Апокалиптический характер выводов, следующих из модели Мальтуса, в модели Ферхюльста был смягчен. Введенный Ферхюльстом в уравнение Мальтуса дополнительный отрицательный член, пропорциональный квадрату численности популяции, отражает уменьшение численности за счет ограниченности ареала обитания или же количества ресурсов.

Отметим, что и у модели Ферхюльста также есть "предшественники" — в 1825 г. Б. Гомперц предложил модель динамики популяции, которая демонстрирует насыщающийся рост, т.е. с течением времени численность популяции "стабилизируется" на некотором уровне и больше не изменяется. Однако кривые, соответствующие реальным зависимостям численностей популяций от времени, быстрее выходят на стационарный уровень, чем это предписывается им моделью Гомперца.

Основываясь на своих расчетах, Ферхюльст предсказал верхнюю границу численности населения Бельгии, равную 9 400 000 человек. Фактически, в 1994 г. население Бельгии составляло 10 118 000 человек, что при учете фактора миграции позволяет говорить о сравнительно хорошей точности оценки.

В 1840 г. он становится профессором бельгийского военного университета. За работу по эллиптическим функциям в 1841 г. был выбран членом бельгийской Академии Наук. В 1848 г. был избран ее президентом. Но, так как на протяжении жизни обладал слабым здоровьем, беспокоившим его многие годы, пробыл в должности всего год, после чего скончался в возрасте 45 лет.

5. Эдуард Зюсс. Зюсс родился в Лондоне в семье саксонского купца. В 1834 г. его семья переехала в Прагу, а в 1845 г. — в Вену. Увлекшийся изучением геологии еще в моло-

дом возрасте, Зюсс опубликовал свою первую работу (по геологии Карлсбада), когда ему было всего 19 лет. В 1857 г. Зюсс получил кафедру геологии в Вене. Он был членом общинного совета и референтом комиссии по снабжению города водой и урегулированию Дуная, а также членом нижнеавстрийского сейма (ландтага); в 1870–1874 гг. деятельно занимался проведением нового школьного законодательства в Нижней Австрии, в 1873 г. был избран в рейхсрят, где многократно показывал себя блестящим левым оратором.



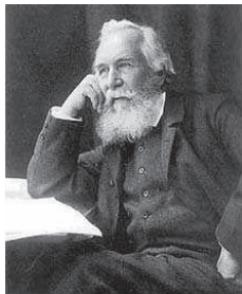
Эдуард Зюсс
(20 августа 1831 г. – 26 апреля 1914 г.)
австрийский геолог и общественный деятель

Зюсс написал научные труды, относящиеся к стратиграфии Альп, к геологии Италии. Именно ему принадлежат гипотезы о существовании суперконтинента Гондваны (1861 г.) и океана Тетис (1893 г.). В 1875 г. Зюсс предложил в геологии термин “биосфера”. В 1895 г. он был избран членом Шведской Королевской Академии Наук, а в 1903 г. получил медаль Копли — высшую награду Королевского общества Великобритании.

Эдуард Зюсс в своем капитальном трехтомном труде ”Лик Земли” (1883–1888 гг.) подвел итог всему развитию геологии вплоть до XX в. Он дал картину строения и развития земной коры с позиций контракционной гипотезы. Зюсс полагал, что

форма и строение складчатых горных цепей указывают на их образование путем сжатия земной коры. Образование морских впадин Зюсс представляет как процесс обрушения земной коры, приспособливающейся к сокращающейся в объеме внутренней части земного шара. В своем труде Э. Зюсс обрисовал стоящие перед теоретической геологией задачи и наметил пути ее развития. Это оказало большое влияние на последующее развитие геологической науки.

6. Эрнст Геккель. Эрнст Геккель — автор термина "экология". В 1857 г. он получил диплом врача, затем защитил докторскую диссертацию по зоологии в Йенском университете и с 1862 по 1909 г. преподавал в Йене зоологию, занимаясь главным образом морскими беспозвоночными.



Геккель Эрнст Хайнрих Филипп Август
(16 февраля 1834 г. – 9 августа 1919 г.)
немецкий зоолог и эволюционист

Под влиянием Ч. Дарвина увидел в эволюции основу для объяснения природы и логическое обоснование философского подхода к природе. Пытался создать первое генеалогическое древо всего царства животных. Предполагал, что каждый вид повторяет свою эволюционную историю в ходе эмбриологического развития. Эрнст Геккель сформулировал биогенетический закон, он писал: "...я уже 33 года тому назад выдвинул

положение, что каждая живая клетка обладает психическими свойствами и что, следовательно, душевная жизнь многоклеточных животных и растений есть не что иное, как результат психических функций клеток, составляющих их тело". Своими теориями эволюции человека Геккель привлек внимание к важным биологическим вопросам, а в целом ряде книг выступил как талантливый популяризатор эволюционной теории.

Термин "экология" Геккель использовал в 1866 г. в книге "Общая морфология организмов". Автор при построении иерархической системы классификации биологических наук определил экологию (от др.-греч. "эйкос" — обиталище, жилище, дом, имущество и "логос" — понятие, учение, наука) как "общую науку об отношениях организмов с окружающей средой" и трактовал ее очень широко — как любое учение о процессах и движениях в живой природе.

7. Вольтерра Вито. Вольтерра Вито — член Национальной академии деи Линчей в Риме, организатор и первый председатель Общества прогресса наук, член-корреспондент по разряду математических наук Физико-математического отделения Российской Императорской Академии Наук с 13 декабря 1908 г., почетный член АН СССР со 2 января 1926 г.

Интерес к математике начал проявляться в нем довольно рано, в возрасте 11 лет. Под впечатлением от романа Жюля Верна "Путешествие на Луну" он занялся расчетами траектории снаряда в атмосфере. Также он начал изучать геометрию Лежандра. В возрасте 13 лет занимался трехмерными задачами и добился некоторых успехов в разбиении времени на маленькие интервалы, на которых он мог рассматривать силовую константу.

Его отец умер, когда Вито была 2 года. Но это не помешало ему посещать лекции в Флорентийском университете.

Дифференциальное исчисление он изучил, будучи подростком, а интегральное — открыл для себя сам. Он блестяще окончил естественный факультет Флорентийского университета и быстро завоевал ведущее положение в мировом математическом сообществе.



Вольтерра Вито
(3 мая 1860 г. – 11 октября 1940 г.)
итальянский математик, физик

В 1878 г. он перебрался в Пизу. В Пизе его учил Бетти, который был доктором физических наук. Вольтерра стал профессором механики в Пизе в 1883 г., и после смерти Бетти, он занял кафедру математической физики в 1893 г. в Турине, затем кафедру механики в Риме в 1900 г. Вито Вольтерра скончался в 1940 г.

Наиболее известные работы Вольтерра относятся к области дифференциальных уравнений с частными производными, теории упругости, интегральных и интегро-дифференциальных уравнений, функционального анализа. Вольтерра в 1890 г. показал, что теория Гамильтона и Якоби для интегрирования дифференциальных уравнений динамики может быть использована для других задач математической физики.

Известность Вольтерра принесли также работы в области теоретической биологии, одним из родоначальников которой он

считается. В 1925 г. из бесед со своим зятем, молодым зоологом, он узнает, что когда в годы Первой мировой войны интенсивность рыбного промысла резко сократилась, в улове возросла доля хищных рыб. Этот факт заинтересовывает его, и он создает математическую модель "хищник — жертва".

Вольтерра не чужд был политике. В 1905 г. он был самым молодым сенатором в Итальянском королевстве. Во время Первой мировой войны Вольтерра работал над улучшением дирижаблей, за что был удостоен Железного креста — высшей военной награды. Он был активным противником фашизма и в гордом одиночестве проголосовал против передачи власти Муссолини в 1922 г. Пришлось эмигрировать после этого во Францию. Муссолини стараясь поднять престиж своей диктатуры, неоднократно приглашал Вольтерра вернуться, обещая почетные посты и титулы, но получал отказ. Перед Второй мировой войной он отказался принести присягу фашистскому правительству, за что был лишен членства во всех итальянских университетах. В 1938 г. Вольтерра была присуждена ученая степень шотландского университета в Сент-Эндрюсе, но на торжественной церемонии по этому случаю ученый не смог присутствовать из-за плохого самочувствия.

8. Лотка Альфред Джеймс. Альфред Джеймс Лотка родился во Львове — городе, который тогда находился на территории Австро-Венгрии и именовался Лембергом. Он учился в Германии и во Франции, а степень бакалавра в области физики и химии получил в Англии. Окончил Бирмингемский университет в Великобритании (1901 г.), доктор наук (1912 г.).

С дипломом бакалавра он для продолжения своего образования приезжает в 1901 г. в Лейпциг, где как раз в это время активно работает один из основателей физической химии — Вильгельм Фридрих Оствальд. В своих лекциях Оствальд отстаивал

значение термодинамических принципов и особенно энергетического подхода, призванного, как он считал, стать организующим началом для физических и биологических наук. Эти идеи оказали колossalное влияние на Лотку, предпринявшего позднее смелую попытку упорядочить биологию в соответствии с физическими принципами.



Лотка Альфред Джеймс

(2 марта 1880 г. – 5 декабря 1949 г.)

американский математик, физикохимик, статистик, демограф

Лотка получил известность за свою работу в области динамики популяций. В 1907 г. он показал, что население, распущее неизменным темпом и сохраняющее неизменный порядок вымирания, стремится к определенному возрастному составу и постоянным коэффициентам рождаемости и смертности. В работе "Задача о возрастном распределении" (1911 г., совм. с Ф.Р. Шарпом) впервые предложил математическое выражение собственного коэффициента естественного прироста замкнутого населения с постоянным порядком вымирания и деторождения, алгебраическое решение которого дал совместно с Л. Дублином в работе "Об истинном коэффициенте естественного прироста населения" (1925 г.), показав связь этого коэффициента с нетто-коэффициентом воспроизводства населения как характеристи-

ками стабильного населения. Лотка изучал процесс смены поколений, дал современное аналитическое выражение длины поколения, анализировал процесс демографического развития семьи. Ввел интегральное уравнение воспроизведения населения.

Цикл этих работ принес Лотке известность как основателю современного демографического анализа и автору теории стабильного населения, которую он впоследствии распространил на процессы развития самообновляющихся совокупностей. Исследовал экономические и демографические аспекты здравоохранения и эволюции продолжительности жизни, заложив основы экономической демографии.

В 1925 г. Лотка публикует монографию "Элементы физической биологии", которая стала первой книгой по математической биологии. Эта книга была переиздана в 1956 г. под названием "Элементы математической биологии", под которым она больше и известна. Данная монография стала развитием работ П.Ф. Ферхольста. Именно в этой работе Лотка формулирует хорошо известное уравнение Лотки — Вольтерра популяционной динамики. Развивая свои общие представления об организации, эволюции и динамике биологических систем, Лотка со свойственной ему обстоятельностью приводит и уравнения, описывающие взаимодействия популяций (в частности, связанных отношениями типа "хищник — жертва"). В книге описание этих моделей занимает всего несколько страниц, но впоследствии именно они чаще всего и служили поводом для очень частого цитирования данной работы в экологической литературе на протяжении по крайней мере нескольких десятилетий. Математический аппарат книги А. Лотки очень прост. Сам Лотка не считал себя экологом, а свою книгу адресовал прежде всего физикам и химикам, надеясь привлечь их внимание к сфере биологии, где они могли бы с успехом применить хорошо зна-

комые им принципы. Впрочем, физики труды Лотки не заметили, а вот экологи отреагировали очень быстро. В частности, на работы Лотки обратил внимание один из основателей биометрии и популяционного направления в экологии — Раймонд Перл, который не только привлек Лотку для непосредственного сотрудничества, но и всячески поддерживал его стремление написать книгу.

Руководил математическими исследованиями в крупнейшей американской страховой компании Metropolitan Life Insurance (1924–1947 гг.), президент Американской ассоциации населения (1938–1939 гг.), Американской статистической ассоциации (1942 г.), член Международного союза по научному изучению населения и ряда других научных обществ.

9. Пьер Тейяр де Шарден. Пьер Тейяр де Шарден — один из создателей теории ноосферы (от греческого ”noos” — ум и сфера, т.е. сфера разума, — гипотетическое будущее состояние общества и его взаимодействие с природой, в котором приоритетное состояние будет занимать разум).



Пьер Тейяр де Шарден
(1 мая 1881 г. – 10 апреля 1955 г.)
французский теолог и философ, священник-иезуит

Он внес значительный вклад в палеонтологию, антропологию, философию и католическую теологию; создал своего рода синтез католической христианской традиции и современной теории космической эволюции. Не оставил после себя ни школы, ни прямых учеников, но основал новое течение — "тейярдизм".

Исследователи отмечают в его работах необычное сочетание строго научного стиля изложения, четкой логичности построений и поразительных по своей поэтике и эмоциональному воздействию фрагментов, сравнимых с духовными гимнами великих христианских мистиков. В ряде стран (Франция, США, Нидерланды) существуют ассоциации, посвященные Тейяру де Шардену, выходит журнал, названный его именем.

10. Владимир Иванович Вернадский. Вернадский работал на стыке геологических и биологических наук и наук об атомах. Он — основоположник геохимии; создал новую ее отрасль — биогеохимию; развивал учение о ноосфере. Вернадский, кроме того, — один из создателей генетической минералогии и радиогеологии; работал также в области кристаллографии, почвоведения, метеоритики, истории и методологии естествознания. Организатор многих научных учреждений и школ. Вернадский высоко ценил значение философии для научного исследования. Указывал на необходимость логики и методологии естествознания. Идеи Вернадского сыграли выдающуюся роль в становлении современной научной картины мира.

Его отец Иван Васильевич, потомок украинских казаков, прежде чем переехать в Санкт-Петербург, был профессором экономики в Киеве, а его мать Анна Петровна была дочерью украинского дворянина. Владимир Вернадский был троюродным братом известного русского писателя Владимира Короленко.



Владимир Иванович Вернадский
(28 февраля (12 марта) 1863 г. – 6 января 1945 г.)
украинский и русский естествоиспытатель,
мыслитель и общественный деятель

В 1868 г. из-за неблагоприятного климата семья Вернадских переехала в Харьков — один из ведущих научных и культурных центров тогдашней Российской империи. В 1873 г. Владимир стал первоклассником Харьковской классической гимназии. В 1876 г. после возвращения семьи Вернадских в Санкт-Петербург поступил в Первую Санкт-Петербургскую гимназию. В 1885 г. окончил физико-математический факультет Петербургского университета. В 1890 г. — приват-доцент кафедры минералогии Московского университета. В 1897 г. защитил докторскую диссертацию в Петербургском университете. В 1898–1911 гг. профессор Московского университета. С 1912 г. — академик Императорской Санкт-Петербургской Академии Наук (позже Академия наук СССР).

Деятельность Вернадского оказала огромное влияние на развитие наук о Земле, на становление и рост АН СССР, на мировоззрение многих людей. Начиная с 1908 г., В.И. Вернадский (в то время профессор Московского университета) постоянно проводил огромную работу по организации экспедиций и созданию лабораторной базы по поискам и изучению радиоак-

тивных минералов. В.И. Вернадский был одним из первых, кто понял огромную важность изучения радиоактивных процессов для всех сторон жизни общества. В 1915–1930 гг. — председатель Комиссии по изучению естественных производительных сил России, был одним из создателей плана ГОЭЛРО. Комиссия внесла огромный вклад в геологическое изучение Советского Союза и создание его независимой минерально-сырьевой базы. Один из основателей и первый Президент (27 октября 1918 г.) Украинской Академии Наук. С 1920 по 1921 г. — ректор Таврического университета в Симферополе. В 1921 г. вернулся в Петроград. С 1922 по 1939 г. — директор организованного им Радиевого института.

В период с 1922 по 1926 г. работал за границей в Праге и Париже, читал лекции в Сорбонне, работал в Музее естественной истории и Институте Кюри, где исследовал паризий — вещество, ошибочно принятое за новый радиоактивный элемент. В Париже на французском языке вышел его фундаментальный труд "Геохимия".

По возвращении в 1926 г. в СССР продолжил творческую самостоятельную работу. Сформулировал концепцию биологической структуры океана. Согласно этой концепции, жизнь в океане сконцентрирована в "пленках" — географических пограничных слоях различного масштаба. В 1927 г. организовал в Академии наук СССР Отдел живого вещества.

Методы и подходы кристаллографии Вернадский распространял на вещество живых организмов. Вернадский был сторонником гипотезы панспермии (гипотеза о возможности переноса жизни во Вселенной с одного космического тела на другое).

С 1927 г. до самой смерти занимал должность директора Биогеохимической лаборатории при Академии Наук СССР. Был учителем целой плеяды советских геохимиков. Летом

1940 г. по инициативе Вернадского начались исследования урана на получение ядерной энергии. С началом войны был эвакуирован в Казахстан, где создал свои книги "О состояниях пространства в геологических явлениях Земли. На фоне роста науки XX столетия" и "Химическое строение биосфера Земли и ее окружения". В 1943 г. "за многолетние выдающиеся работы в области науки и техники" к 80-летию Вернадский был удостоен Сталинской премии I степени. Вернадским опубликовано более 700 научных трудов.

Литература

1. Абдулина К.А., Старков В.Н. Исследование системы ”деревья — насекомые” с помощью модели Лесли // Труды 44 международной научной конференции аспирантов и студентов ”Процессы управления и устойчивость” / Под ред. Смирнова Н.В., Смирновой Т.Е. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2013. С. 105–108.
2. Азимов А. Язык науки. М.: Мир, 1985. 280 с.
3. Александров А.Ю., Жабко А.П. Устойчивость разностных систем. СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2003. 112 с.
4. Александров А.Ю., Платонов А.В. Метод сравнения и устойчивость движений нелинейных систем. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2012. 263 с.
5. Александров А.Ю., Платонов А.В. О предельной ограниченности и перманентности решений одного класса дискретных моделей динамики популяций с переключениями // Вестник С.-Петерб. ун-та. Сер. 10. 2014. Вып. 1. С. 5–16.
6. Алексеев В.В. Динамические модели водных биогеоценозов // Человек и биосфера. 1976. Вып. 1. С. 3–137.
7. Алексеев В.В., Гусев А.М., Максимов В.Н., Федоров В.Д. Динамика биомассы фитопланктона и зоопланктона в пелагии Белого моря // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10. № 2. С. 5–10.
8. Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 368 с.
9. Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.З. Теория колебаний. М.: Наука, 1981. 920 с.
10. Андронов А.А., Леонович Е.А., Гордон И.И., Майер А.Г. Теория бифуркаций динамических систем на плоскости. М.: Наука, 1967. 488 с.

11. Арнольд В.И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М.: Наука, 1978. 304 с.
12. Арнольд В.И. Теория катастроф. М.: Наука, 1990. 128 с.
13. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с.
14. Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. 368 с.
15. Базыкин А.Д., Кузнецов Ю.А., Хибник А.И. Портреты бифуркаций (Бифуркационные диаграммы динамических систем на плоскости). М.: Знание, 1989. 48 с.
16. Барбашин Е.А. Функции Ляпунова. М.: Наука, 1970. 240 с.
17. Баутин Н.Н., Леонович Е.А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. М.: Наука, 1976. 496 с.
18. Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 1970. 327 с.
19. Беллман Р. Динамическое программирование. М.: Иностранный литература, 1960. 400 с.
20. Беляев В.И. Модель шельфовой экосистемы для оценки ее потенциальной биопродуктивности // Системный анализ и моделирование процессов на шельфе Черного моря. Севастополь: МГИ АН УССР, 1983. С. 7–18.
21. Березин И.В., Варфоломеев С.Д. Биокинетика. М.: Изд-во МГУ, 1979. 312 с.
22. Бетчов Р., Криминале В. Вопросы гидродинамической устойчивости. М.: Мир, 1971. 350 с.
23. Биология океана. Т. I. Биологическая структура океана / Под ред. Виноградова М.Е. М.: Наука, 1977. 398 с.
24. Богданов Ю.А. Экспедиции к "черным Курильщикам" // Земля и Вселенная. 1991. № 2. С. 3.

25. *Богоров В.Г.* Планктон Мирового океана. М.: Наука, 1974. 320 с.
26. *Болбас М.М.* Основы промышленной экологии. Москва: Высшая школа, 1993. 134 с.
27. Большой энциклопедический словарь. В 2 т. М.: Советская Россия, 1991. Т. 1. 863 с.; Т. 2. 768 с.
28. *Бромберг П.В.* Матричные методы в теории релейного и импульсного регулирования. М.: Наука, 1967. 324 с.
29. *Виноградов М.Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1966. 320 с.
30. *Виноградов М.Е., Крапивин В.Ф., Флейшман Б.С., Шушкина Э.А.* Использование математической модели для анализа поведения экосистемы океанской пелагиали // Океанология. 1975. Т. 10. № 2. С. 313–320.
31. *Владимиров А.М., Ляхин Ю.И., Матвеев Л.Т., Орлов В.Г.* Охрана окружающей среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. 424 с.
32. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004. 288 с.
33. *Воротников В.И.* Устойчивость динамических систем по отношению к части переменных. М.: Наука, 1991. 288 с.
34. *Гантмахер Ф.Р.* Теория матриц. М.: Наука, 1988. 552 с.
35. *Гершуни Г.З., Жуховицкий Е.М., Непомнящий А.Л.* Устойчивость конвективных течений. М.: Наука, 1989. 320 с.
36. *Гильдерман Ю.И.* Лекции по высшей математике для биологов. Новосибирск: Наука, 1974. 410 с.
37. *Гильдерман Ю.И., Бакиров Т.С.* Дифференциальные уравнения в мирмекологии // Сб. статей "Исследования по кибернетике" / Под ред. Ляпунова А.А. М.: Изд-во Советское радио, 1970. С. 133–150.

38. Гинзбург Л.Р., Коновалов Н.Ю., Эпельман Г.С. Математическая модель взаимодействия двух популяций // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35. № 4. С. 613.
39. Глызин С.Д. Двухчастотные колебания фундаментального уравнения динамики популяции насекомых // Нелинейные колебания и экология. Ярославль, 1984. С. 91–116.
40. Груйич Л.Т., Мартынюк А.А., Риббенс-Павелла М. Устойчивость крупномасштабных систем при структурных и сингулярных возмущениях. Киев: Наукова Думка, 1984. 307 с.
41. Гуценхаймер Дж., Холмс Ф. Нелинейные колебания, динамические системы и бифуркции векторных полей. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2002. 561 с.
42. Деккер К., Вервер Я. Устойчивость методов Рунге — Кутты для жестких нелинейных дифференциальных уравнений. М.: Мир, 1988. 334 с.
43. Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Полуэктова Р.А. М.: Наука, 1974. 456 с.
44. Домбровский Ю.А., Ильичев В.Г., Селютин В.В., Сурков Ф.А. Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продуктивности водоемов. Ростов на Дону: Изд-во РостГУ, 1990. 176 с.
45. Дрейк Ч., Имбри Дж., Кнаус Дж., Турекиан К. Океан сам по себе и для нас. М.: Прогресс, 1982. 470 с.
46. Дудоладова М.И., Старков В.Н. Математическая модель загрязнения верхнего слоя океана // Труды 40 международной научной конференции аспирантов и студентов "Процессы управления и устойчивость" / Под ред. Смирнова Н.В., Смирновой Т.Е. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2009. С. 155–159.

47. Дудоладова М.И., Старков В.Н. Исследование модели Стила динамики численности морского планктона // Тезисы докладов Всероссийской конференции, посвященной 80-летию Зубова В.И. СПб.: ВВМ, 2010. С. 279–280.
48. Жаботинский А.М. Концентрационные колебания. М.: Наука, 1974. 179 с.
49. Жижин Г.В. Саморегулируемые волны химических реакций и биологических популяций. СПб.: Наука, 2004. 164 с.
50. Зайцев Ю.П. Жизнь морской поверхности. Киев: Наукова думка, 1974. 112 с.
51. Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А. Управление экологическими системами. М.: Наука, 1988. 296 с.
52. Захаров А.А., Колесов Ю.С., Спокойнов А.Н., Федотов Н.Б. Теоретическое объяснение десятилетнего цикла колебаний численности млекопитающих в Канаде и Якутии // Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1980. С. 79–131.
53. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 740 с.
54. Зубов В.И. Лекции по теории управления. СПб.: Лань, 2009. 496 с.
55. Зубов В.И. Проблема устойчивости процессов управления. Л.: Судпромгиз, 1980. 253 с.
56. Зубов В.И. Независимость эволюционного развития видов от последействий // Докл. РАН. 1992. Т. 323. № 4. С. 632–635.
57. Зубов В.И. Консервативные численные методы интегрирования дифференциальных уравнений в нелинейной механике // Докл. РАН. 1997. Т. 354. № 4. С. 446–448.

58. Иваненков В.Н. Баланс кислорода и главных биогенных элементов / В кн.: Океанология. Химия океана. Т. 1. М.: Наука, 1979. С. 417–424.
59. Израэль Ю.А., Цыбань А.В. Антропогенная экология океана. М.: Наука, 2009. 520 с.
60. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
61. Йосс Ж., Джозеф Д. Элементарная теория устойчивости и бифуркаций. М.: Мир, 1983. 301 с.
62. Канторович Л.В., Крылов В.И. Приближенные методы высшего анализа. М.; Л.: Физматгиз, 1962. 708 с.
63. Кирьянен А.И. Устойчивость систем с последействием и их приложения. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1994. 240 с.
64. Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т.2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Л.: Наука, 1980. 440 с.
65. Книга для чтения по зоологии. Пособие для учащихся / Составитель Молис С.А. М.: Просвещение, 1981. 224 с.
66. Колесов Ю.С. Математические модели в экологии // Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1979. С. 3–40.
67. Колесов Ю.С. Свойства решений одного класса уравнений с запаздыванием, обеспечивающих динамику изменения численности вида с учетом возрастной структуры // Математ. сборник. 1982. Т. 117. № 1. С. 86–94.
68. Колесов Ю.С. Моделирование популяции насекомых // Биофизика. 1983. Т. 26. № 3. С. 513–520.
69. Колесов Ю.С., Федотов И.К. К проблемам видообразования // Дифференциальные уравнения и их применение. Нелинейные модели биологии. Вып. 29. Вильнюс, 1981. С. 41–49.

70. Колмогоров А.Н. Качественное исследование моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. 1972. Вып. 25. С. 100–106.
71. Константинов А.С. Общая гидробиология. Изд. 4-е, перераб. и дополн. М.: Высшая школа, 1986. 472 с.
72. Копанева Л.М., Стебаев И.В. Жизнь саранчевых. М.: Агропромиздат, 1985. 191 с.
73. Костриkin А.И. Введение в алгебру. Ч. 1. Основы алгебры. М.: Физматлит, 2000. 272 с.
74. Кратцер А., Франц В. Трансцендентные функции. М.: Иностранный язык, 1963. 466 с.
75. Лаврентьев М.А., Шабат Б.В. Методы теории функций комплексного переменного. М.: Наука, 1965. 716 с.
76. Лойцянский Л.Г. Механика жидкости и газа. М.: Наука, 1973. 848 с.
77. Математическое моделирование в биологии / Под ред. Молчанова А.М. М.: Наука, 1975. 156 с.
78. Марсден Дж., Мак-Кракен М. Бифуркация рождения цикла и ее приложения. М.: Мир, 1980. 366 с.
79. Меншуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука, 1971. 196 с.
80. Миронов О.Г. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 128 с.
81. Мусеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Агропромиздат, 1989. 368 с.
82. Московкин В.М. Моделирование процессов в прибрежных морских экотонах // Водные ресурсы. 1999. Т. 26. № 3. С. 264–270.
83. Немышкий В.В., Степанов В.В. Качественная теория дифференциальных уравнений. М.; Л.: ОГИЗ, 1947. 448 с.

84. Нигматулин Р.М. Глобальная устойчивость дискретной модели динамики популяции с двумя запаздываниями // Автоматика и телемеханика. 2005. № 12. С. 105–113.
85. Никайдо Х. Выпуклые структуры и математическая экономика. М.: Мир, 1972. 518 с.
86. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 750 с.
87. Основы геоэкологии: Учебник / Под ред. Морачевского В.Г. СПб.: Изд-во С-Петерб. ун-та, 1994. 352 с.
88. Патин С.А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. М.: Пищевая промышленность, 1979. 304 с.
89. Петина Т.С. Наблюдения над поведением зоопланктона во время солнечного затмения // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104. № 2. С. 323.
90. Петросян Л.А., Захаров В.В. Математические модели в экологии. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1997. 256 с.
91. Полетаев И.А. Модели Вольтерра "хищник — жертва" и некоторые их обобщения с использованием принципа Либиха // Журнал общей биологии. 1973. Т. 44. № 1. С. 43–57.
92. Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А. Динамические модели экологических систем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 288 с.
93. Понtryгин Л.С. и др. Математическая теория оптимальных процессов. М.: Физматгиз, 1961. 392 с.
94. Протасов В.Ф., Молчанов А.В. Экология, здоровье и природопользование в России. М.: Финансы и статистика, 1995. 528 с.
95. Пых Ю.А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М.: Наука, 1983. 182 с.
96. Резанов И.А. Великие катастрофы в истории Земли. М.: Наука, 1980. 176 с.

97. Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. Ч. 1. Ижевск: НИЦ "Регулярная и хаотическая динамика", 2002. 232 с.
98. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Биофизическая динамика производственных процессов. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004. 464 с.
99. Романов М.Ф., Федоров М.П. Математические модели в экологии. СПб.: "Иван Федоров", 2003. 240 с.
100. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975. 344 с.
101. Рубин А.Б., Пытьева Н.Ф., Ризниченко Г.Ю. Кинетика биологических процессов. М.: Изд-во МГУ. 1977. 330 с.
102. Румянцев В.В., Озиранер А.С. Устойчивость и стабилизация движения по отношению к части переменных. М.: Наука, 1987. 256 с.
103. Руш Н., Абетс П., Лалуа М. Прямой метод Ляпунова в теории устойчивости. М.: Мир, 1980. 300 с.
104. Свириджев Ю.М., Елизаров Е.Я. Математическое моделирование биологических сообществ. М.: Наука, 1972. 159 с.
105. Свириджев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
106. Семовский С.В. Водные экосистемы: от космических наблюдений к математическому моделированию. Иркутск: Изд-во ин-та географии СО РАН, 1999. 197 с.
107. Скорер Р. Аэрогидродинамика окружающей среды. М.: Мир, 1980. 550 с.
108. Смит Дж.М. Математические идеи в биологии. М.: Мир, 1970. 180 с.
109. Смит Дж.М. Модели в экологии. М.: Мир, 1976. 184 с.

110. Соболев С.Л. Уравнения математической физики. М.: ГИТТЛ. 1954. 444 с.
111. Старков В.Н. Постановка задачи о влиянии термической конвекции на поле солености в приповерхностном слое океана // Математическое и информационное моделирование. Сборник научных трудов Тюменского государственного университета. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2009. Вып. 11, С. 124–130.
112. Стеженская И.Н. Тепловое загрязнение вод // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1977. Вып. 3. С. 104–112.
113. Степанов В.И. Океаносфера. М.: Мысль, 1983. 270 с.
114. Структура и динамика водных сообществ и популяций / Под ред. Водяницкого В.А. Киев: Наукова думка, 1967. 176 с.
115. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
116. Усачев П.И. Фитопланктон у Северного Полюса (По сборам Ширшова П.П. на первой дрейфующей станции "Северный полюс" 1937–1938 гг. под начальством Папанина И.Д.) // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1961. Т. XI. С. 189–209.
117. Федоров В.Д., Белая Т.И., Максимов В.Н. Потребление биогенных элементов фитопланктоным сообществом в зависимости от их концентрации и условий освещения // Изв. АН СССР. Сер. биология. 1970. № 2. С. 398–414.
118. Фихтенгольц Г.М. Курс дифференциального и интегрального исчисления. Т. 1. М.: Наука, 1969. 608 с.
119. Халанай А., Векслер Д. Качественная теория импульсных систем. М.: Мир, 1971. 312 с.
120. Хинчин А.Я. Работы по теории массового обслуживания. М.: Физматгиз, 1963. 236 с.

121. Цой П.В. Методы расчета отдельных задач тепломассопереноса. М.: Энергия, 1971. 384 с.
122. Шильяк Д. Централизованное управление сложными системами. М.: Мир, 1994. 576 с.
123. Эльсгольц Л.Э., Норкин С.Б. Введение в теорию дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом. М.: Наука, 1971. 296 с.
124. Ayala F.J., Gilpin M.E., Eherenfeld J.G. Competition between species: theoretical models and experimental tests // Theoretical Population Biology. 1973. V. 4. P. 331–356.
125. Begon M., Mortimer M., Thompson D.J. Population ecology: A united study of animals and plants. Oxford: Blackwell, 1996. 256 p.
126. Chen F. Some new results on the permanence and extinction of nonautonomous Gilpin–Ayala type competition model with delays // Nonlinear Analysis: Real World Applications. 2006. V. 7. P. 1205–1222.
127. Chen F., Wu L., Li Z. Permanence and global attractivity of the discrete Gilpin–Ayala type population model // Comput. Math. Appl. 2007. V. 53. P. 1214–1227.
128. Chow P.L., Tam W.C. Periodic and travelling wave solutions of Volterra — Lotka equations with diffusion // Bull. Math. Biol. 1976. V. 38. P. 643–658.
129. Datta B.N. Stability and D-stability // Linear Algebra and Appl. 1978. V. 21. P. 135–141.
130. Decarlo R.A., Branicky M.S., Pettersson S., Lennartson B. Perspectives and results on the stability and stabilizability of hybrid systems // Proceedings of the IEEE. 2000. V. 88. N 7. P. 1069–1082.

131. *Fan M., Wang K.* Global periodic solutions of a generalized n-species Gilpin–Ayala competition model // *Comput. Math. Appl.* 2000. V. 40. P. 1141–1151.
132. *Gandolfo G.* Mathematical methods and models in economic dynamics. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1971. 511 p.
133. *Gilpin M.E., Ayala F.J.* Global models of growth and competition // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1973. V. 70. P. 3590–3593.
134. *Gilpin M.E., Ayala F.J.* Schoener's model and Drosophila competition // *Theoretical Population Biology*. 1976. V. 9. P. 12–14.
135. *Gompertz B.* On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies // *Phil. Trans. Phil. Soc. London. A*. 1825. V. 115. P. 513–585.
136. *Hartfiel D.J.* Concerning the interior of the D -stable matrices // *Linear Algebra and Appl.* 1980. V. 30. P. 201–207.
137. *Hawkins D., Simon H.A.* Note: Some conditions of macroeconomic stability // *Econometrica*. 1948. V. 17. N 3. P. 4.
138. *Hofbauer J., Sigmund K.* Evolutionary games and population dynamics. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 323 p.
139. *Hutchinson G.E.* Circular causal systems in ecology // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1948. V. 50. P. 221–246.
140. *Johnson C.R.* Sufficient conditions for D -stability // *J. Econom. Theory*. 1974. V. 9. N 1. P. 53–62.
141. *Kakutani S., Markus L.* On the nonlinear difference-differential equation $y'(t) = (A - By(t - \tau))y(t)$ // Contributions to the theory of nonlinear oscillations. V. 4. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1958. P. 1–18.
142. *Kazkurewicz E., Bhaya A.* Matrix diagonal stability in systems and computation. Boston: Birkhauser. 1999. 272 p.
143. *Kocic V.L., Ladas G.* Global behavior of nonlinear difference equations of higher order with applications. N.Y.: Kluwer, 1993. 244 p.

144. *Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika*. 1945. V. 33. N 3. P. 183–212.
145. *Liberzon D., Morse A.S.* Basic problems in stability and design of switched systems // *IEEE Control Systems Magazine*. 1999. V. 19. N 15. P. 59–70.
146. *Liu P., Cui X.* Hyperbolic logistic difference equations with infinitely many delays // *Math. Comput. Simulation*. 2000. N 52. P. 231–250.
147. *Lotka A.J.* Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins Co., 1925.
148. *Malthus T.R.* An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society with remarks on the speculations of Mr. Godwin, Mr. Condorcet, and other writers. London: Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, 1798.
149. *Pielou E.C.* An introduction to mathematical ecology. N.Y.: Wiley Interscience, 1969. 286 p.
150. *Pielou E.C.* Population and community ecology. N.Y.: Gordon and Breach, 1974. 424 p.
151. *Quirk J.R., Ruppert R.* Qualitative economics and the stability of equilibrium // *Rev. Econ. Studies*. 1965. V. 32. N 92. P. 311–326.
152. *Samuelson R.A.* Generalized predator — prey oscillations in ecological and economic equilibrium // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 1971. V. 68. N 3. P. 980–983.
153. *Sanz-Serna J.M.* Symplectic integrators for Hamiltonian problems: an overview // *Acta Numer.* 1992. V. 354. P. 243–286.
154. *Shorten R., Wirth F., Mason O., Wulf K., King C.* Stability criteria for switched and hybrid systems // *SIAM Rev.* 2007. V. 49. N 4. P. 545–592.

155. *Siljak D.D.* Competitive economic systems: stability, decomposition and aggregation // IEEE Conf. Decentr. Contr. San Diego. 1973. P. 265–275.
156. *Verhulst P.F.* Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corresp. Math. Et Phys. 1838. V. 10. P. 113–121.
157. *Wright E.M.* A nonlinear difference-differential equation // J. Reine Agnew. Math. 1955. V. 194. N 1–4. P. 66–87.
158. *Yoshizawa T.* Stability theory by Liapunov's second method. Tokyo: The Math. Soc. of Japan, 1966. 223 p.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	3
Глава 1. Непрерывные модели динамики популяций	6
§ 1. Динамика изолированной популяции.....	6
§ 2. Взаимодействие двух видов	13
§ 3. Обобщение классической модели межвидового взаимодействия.....	20
§ 4. Сообщество n видов.....	27
§ 5. Вольтерровские модели взаимодействия n видов.....	29
§ 6. Качественная устойчивость в моделях межвидового взаимодействия.....	37
§ 7. Обобщенные вольтерровские модели.....	45
§ 8. Условия предельной ограниченности решений обобщенных вольтерровских моделей.....	53
§ 9. Бифуркация динамических систем	63
§ 10. Задачи управления биологическими системами.....	81
Глава 2. Развитие классических моделей динамики популяций	94
§ 1. Дискретные модели динамики популяций	94
§ 2. Устойчивость дискретных моделей	102
§ 3. Построение консервативных разностных схем	114
§ 4. Условия предельной ограниченности решений разностных моделей вольтерровского типа	119
§ 5. Дискретная модель возрастной структуры популяции ..	124
§ 6. Непрерывная модель возрастной структуры популяции	133
§ 7. Динамика половой структуры популяции	145
§ 8. Фактор запаздывания в биологических моделях	149
§ 9. Вероятностные модели динамики популяций	164

§ 10. Гибридные модели популяционной динамики.....	171
Глава 3. Пространственно-временной анализ процессов в биосистемах.....	177
§ 1. Общее описание пространственной неоднородности в биосистемах	177
§ 2. Примеры исследования устойчивости при наличии диффузии.....	186
§ 3. Математическое описание стадной саранчи	192
§ 4. Математические модели в мирмекологии	206
§ 5. Моделирование процессов в водных системах	214
§ 6. Загрязнение природных вод.....	225
Персоналии	235
Литература	255

*Александр Юрьевич АЛЕКСАНДРОВ,
Алексей Викторович ПЛАТОНОВ,
Владимир Николаевич СТАРКОВ,
Николай Анатольевич СТЕПЕНКО*

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Учебное пособие

Издание второе, исправленное и дополненное

*Зав. редакцией физико-математической
литературы Н. Р. Крамор
Выпускающие Т. С. Симонова, Н. А. Крылова*

*ЛР № 065466 от 21.10.97
Гигиенический сертификат 78.01.07.953.П.007216.04.10
от 21.04.2010 г., выдан ЦГСЭН в СПб*

Издательство «ЛАНЬ»
*lan@lanbook.ru; www.lanbook.com
196105, Санкт-Петербург, пр. Ю. Гагарина, д. 1, лит. А.
Тел./факс: (812) 336-25-09, 412-92-72.
Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71*

*Подписано в печать 12.11.15.
Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 84×108 1/32.
Печать офсетная. Усл. п. л. 14,28. Тираж 100 экз.*

Заказ № .

*Отпечатано в полном соответствии
с качеством предоставленного оригинал-макета
в ПАО «Т8 Издательские Технологии».
109316, г. Москва, Волгоградский пр., д. 42, к. 5.*