

Ю. М. СВИРЕЖЕВ, Д. О. ЛОГОФЕТ

# УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ



МОСКВА «НАУКА»  
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ  
ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1978

22.193  
С 24  
УДК 519.6

**Устойчивость биологических сообществ.** Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Главная редакция физико-математической литературы изд-ва «Наука», М., 1978.

В книге освещается современное состояние исследований по проблемам устойчивости экологических систем, причем особое внимание уделено определениям и методам анализа устойчивости в рамках математических моделей изучаемых экосистем.

Книга рассчитана на специалистов в области математической экологии. Она может быть полезна математикам, занимающимся вопросами устойчивости систем, и биологам, интересующимся возможностями математических методов в биологии.

*Юрий Михайлович Свирежев  
Дмитрий Олегович Логофет*

#### УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

М., 1978, 352 стр. с илл.

Редактор *Е. Ю. Ходан.*  
Техн. редактор *С. Я. Шкляр.*  
Корректор *А. Л. Ипатова.*

ИБ № 11056

Сдано в набор 26.04.78. Подписано к печати 06.09.78. Т-16151. Бумага 84×108<sup>1</sup>/<sub>2</sub>. Тип. № 1. Литературная гарнитура. Высокая печать. Услов. печ. л. 18,48. Уч.-изд. л. 18,18. Тираж 4900 экз. Заказ № 1289. Цена книги 1 р. 80 к.

Издательство «Наука»  
Главная редакция  
физико-математической литературы  
117071, Москва, В-71, Ленинский проспект, 15

Отпечатано в ордене Трудового Красного Знамени Ленинградской типографии № 2 имени Евгении Соколовой «Союзполиграфпрома» при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 198052, Ленинград, Л-52, Измайловский проспект, 29 с матриц ордена Октябрьской Революции, ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского производственно-технического объединения «Печатный Двор» имени А. М. Горького «Союзполиграфпрома» при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 197136, Ленинград, П-136, Гатчинская ул., 26.

С  $\frac{20204-150}{053(02)-78}$  55-78

© Главная редакция  
физико-математической литературы  
издательства «Наука», 1978

# ОГЛАВЛЕНИЕ

---

Предисловие . . . . .	7
Введение . . . . .	9

## ГЛАВА I

### УСТОЙЧИВОСТЬ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

§ 1. Экологическое введение . . . . .	16
§ 2. Простейшие модели однородных популяций. Устойчивость их стационарных состояний . . . . .	17
§ 3. Фактор запаздывания и устойчивость стационарных состояний популяции . . . . .	21
§ 4. Влияние случайных возмущений на устойчивость популяции . . . . .	24
§ 5. Случайные возмущения и логистический рост . . . . .	29
§ 6. О среднем времени жизни популяции . . . . .	34
§ 7. О детерминистских и стохастических моделях . . . . .	36
§ 8. Библиография и комментарии . . . . .	37

## ГЛАВА II

### ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ

§ 1. Экологическое введение . . . . .	40
§ 2. Модели популяции с неперекрывающимися поколениями . . . . .	42
§ 3. Циклы и «хаос» в решениях разностного уравнения . . . . .	47
§ 4. Дискретная модель возрастной структуры популяции . . . . .	55
§ 5. Спектральные свойства оператора Лесли . . . . .	59
§ 6. Классификация устойчивых решений . . . . .	71
§ 7. Особенности приложений модели Лесли . . . . .	78
§ 8. Учет лимитирующих факторов в модели Лесли . . . . .	80
§ 9. Библиография и комментарии . . . . .	88

## ГЛАВА III

### СИСТЕМЫ ТИПА ХИЩНИК—ЖЕРТВА

§ 1. Экологическое введение . . . . .	93
§ 2. Классическая модель Вольтерра . . . . .	94
§ 3. Стабилизация системы хищник — жертва введением внутривидовой конкуренции среди жертв . . . . .	97

§ 4. Общая модель хищник — жертва (модель Колмогорова)	100
§ 5. Типы трофических функций хищника и устойчивость системы хищник — жертва . . . . .	103
§ 6. О предельных циклах в системе хищник — жертва . . . . .	108
§ 7. Нелинейные колебания в системе хищник — жертва . . . . .	113
§ 8. О поведении траекторий в бесконечности . . . . .	117
§ 9. Поведение системы хищник — жертва в случайной среде	119
§ 10. Заключение. Экологические интерпретации . . . . .	123
§ 11. Библиография и комментарии . . . . .	125

## ГЛАВА IV

## СООБЩЕСТВА И ВИДОВ

§ 1. Экологическое введение . . . . .	130
§ 2. Вольтерровские модели и балансовые уравнения экологии . . . . .	134
§ 3. Устойчивость в вольтерровских моделях сообщества . . . . .	140
§ 4. Структуры хищник — жертва . . . . .	146
§ 5. Диссипативность и устойчивость матрицы сообщества . . . . .	151
§ 6. Качественная устойчивость . . . . .	156
§ 7. Достаточные условия знак-устойчивости . . . . .	163
§ 8. Библиография и комментарии . . . . .	168

## ГЛАВА V

## СООБЩЕСТВА С ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ И ТРОФИЧЕСКИЕ ЦЕПИ

§ 1. Экологическое введение . . . . .	170
§ 2. Разомкнутые и замкнутые трофические цепи . . . . .	172
§ 3. Типы равновесных состояний в незамкнутой цепи . . . . .	176
§ 4. Типы равновесных состояний в замкнутой цепи . . . . .	180
§ 5. Условия существования незамкнутой трофической цепи фиксированной длины . . . . .	181
§ 6. Условия существования замкнутой трофической цепи фиксированной длины . . . . .	184
§ 7. Анализ некоторых частных примеров и их интерпретация	189
§ 8. Обобщение уравнений трофической цепи . . . . .	193
§ 9. Функции Ляпунова и устойчивость трофической цепи	197
§ 10. Ветвящиеся трофические цепи . . . . .	201
§ 11. Некоторые свойства замкнутых систем . . . . .	204
§ 12. О некоторых свойствах решений уравнений трофической цепи . . . . .	206

§ 13. Экологическая стабильность трофических цепей . . . . .	211
§ 14. Об экосистеме источников Силвер-Спрингс . . . . .	212
§ 15. Библиография и комментарии . . . . .	215

## ГЛАВА VI

ПЕРЕКРЫВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ И УСТОЙЧИВОСТЬ  
СООБЩЕСТВ С ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

§ 1. Экологическое введение . . . . .	217
§ 2. Формализация понятия ниши и динамические уравнения конкуренции . . . . .	218
§ 3. Другое представление коэффициентов конкуренции . . . . .	224
§ 4. Положительное и частично положительные состояния равновесия . . . . .	231
§ 5. Метод линейного программирования в исследовании матрицы конкуренции . . . . .	241
§ 6. Метод вычисления оценки $\lambda_{\min}$ . . . . .	247
§ 7. Библиография и комментарии . . . . .	251

## ГЛАВА VII

## ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

§ 1. Экологическое введение . . . . .	254
§ 2. Частотная форма вольтерровских уравнений . . . . .	256
§ 3. Экстремальные свойства равновесной композиции сообщества с горизонтальной структурой . . . . .	262
§ 4. Глобальные экстремальные свойства траекторий сообщества с горизонтальной структурой . . . . .	265
§ 5. О некоторых интерпретациях экстремальных свойств сообществ с горизонтальной структурой. Принцип плотной упаковки Мак-Артура . . . . .	270
§ 6. Экстремальные свойства вольтерровских систем общего вида	274
§ 7. Принцип максимального разнообразия и трофическая структура сообщества . . . . .	277
§ 8. Заключение . . . . .	280
§ 9. Библиография и комментарии . . . . .	281

## ГЛАВА VIII

## УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННО РАСПРЕДЕЛЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ

§ 1. Экологическое введение . . . . .	285
§ 2. Модель вертикального распределения фитопланктона в океане . . . . .	286

§ 3. Способна ли миграция стабилизировать экосистему? . . . . .	291
§ 4. Миграция в анизотропной среде . . . . .	300
§ 5. Метод малого параметра в исследовании эффектов миграции . . . . .	309
§ 6. Диффузионные модели пространственно распределенных сообществ. Возникновение диффузионной неустойчивости . . . . .	317
§ 7. Возникновение диффузионной неустойчивости в системе типа хищник — жертва . . . . .	320
§ 8. Заключение . . . . .	325
§ 9. Библиография и комментарии . . . . .	326

## ГЛАВА IX

## УСТОЙЧИВОСТЬ И СЛОЖНОСТЬ В МОДЕЛЯХ ЭКОСИСТЕМ

§ 1. Экологическое введение . . . . .	329
§ 2. Устойчивость систем без самолимитирования . . . . .	330
§ 3. Влияние хищничества на устойчивость конкурентного сообщества . . . . .	333
§ 4. Устойчивость $n$ пар хищник — жертва, связанных по конкуренции . . . . .	336
§ 5. Устойчивость сообществ со случайной структурой . . . . .	340
§ 6. Критика предыдущей схемы и альтернативные подходы . . . . .	342
§ 7. Связная устойчивость . . . . .	345
§ 8. Заключение . . . . .	348
§ 9. Библиография и комментарии . . . . .	349
Послесловие . . . . .	351

## ПРЕДИСЛОВИЕ

---

В последнее десятилетие мы стали свидетелями своеобразного «экологического взрыва» — во всем мире резко возрос интерес к экологическим проблемам. И это не удивительно, поскольку понятия «человек», «человечество» нельзя отделить от понятия «окружающая среда».

Экология, являющаяся принципиально синтетической (или, как сейчас принято говорить, системной) наукой, использует самые разнообразные методы. И вполне естественно, что один из самых мощных методов современного естествознания — математический метод — стал широко применяться для решения экологических проблем. Возникла и бурно развивается новая наука — математическая экология.

Одной из центральных проблем экологии вообще (и математической экологии в частности) является проблема устойчивости, стабильности экосистем. Ясно, что существовать довольно долго могут только устойчивые экосистемы. С другой стороны, пределы устойчивости определяют те максимальные нагрузки на экосистему, превышение которых приведет к «экологической катастрофе», т. е. к разрушению экосистемы. Мы всегда сталкиваемся с проблемой устойчивости, когда рассматриваем вопросы эксплуатации природных популяций и сообществ, оцениваем пределы загрязнений среды, учитываем последствия или решаем даже саму возможность осуществления тех или иных природохозяйственных мероприятий. Все эти оценки лишь тогда наглядны и убедительны, когда они являются количественными. Поэтому-то и необходимы математические модели экосистем и математические методы анализа их устойчивости (стабильности). Здесь естественно возникает проблема формализации термина «устойчивость», но эта проблема очень трудна и далека от завершения. Вообще, в математической экологии, как науке, находящейся в стадии становления, подобные ситуации возникают на каждом шагу.

Наша книга посвящена описанию современного состояния проблемы устойчивости экологических систем, исследуемой в рамках их математических моделей. При этом мы, естественно, не стремились охватить все существующие подходы и все разновидности моделей, а остановились лишь на наиболее разработанных и интенсивно обсуждаемых в литературе по математической экологии.

Несколько слов о структуре книги. Каждая из глав начинается с «Экологического введения», которое вкратце знакомит читателя с кругом идей и концепций экологии, связанных с рассматриваемым классом моделей, а также намечает возможные направления экологических интерпретаций результатов математического анализа. С неизбежностью, обусловленной самим предметом, эти экологические введения часто оказывались, скорее, эколого-математическими. Заканчивается каждая глава библиографическими ссылками и комментариями, составленными так, чтобы читатель получил представление не только об источниках происхождения изложенных методов и результатов, но и о направлениях дальнейшего их развития и обобщения. Подтверждение большинству положений, высказанных в «Экологических введениях», читатель сможет найти в фундаментальном труде Ю. Одума «Основы экологии», переведенном на русский язык.

Авторы выражают искреннюю признательность Н. Н. Моисееву и Н. В. Тимофееву-Ресовскому за ценные советы и доброжелательное обсуждение рукописи этой книги.

*Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.*

## ВВЕДЕНИЕ

---

Интуитивно ясно, что биогеоценоз, экосистема, биологическое сообщество, существующее в более или менее неизменном виде достаточно длительное время, обладают некоторой внутренней способностью противостоять возмущающим факторам, которые в избытке предоставляет внешняя среда (в том числе и человек). Эту способность экологической системы обычно называют «устойчивостью» или «стабильностью». Несмотря на кажущуюся очевидность понятия, дать ему четкое и однозначное определение оказывается трудной задачей. До сих пор этот сильно перегруженный термин не имеет установившегося («устойчивого») определения \*).

Анализируя самые разнообразные высказывания по этому вопросу \*\*), можно выделить некоторые группы требований к различным биологическим системам — требований, объединенных одним словом «устойчивость».

Первое — это требование известной неизменяемости во времени целого географического региона или ландшафта. Регион может включать в себя большое число различных биогеоценозов, а общая экосистема региона — состоять из разных экосистем, достаточно слабо связанных друг с другом. Основными процессами, определяющими динамику региона, будут не изменения численности населяющих его отдельных видов, а, скорее, глобальные биогеохимические циклы.

---

\*) Если в русском языке еще можно различать смысловые оттенки терминов «устойчивость» и «стабильность», то, например, в английском оба термина сливаются в один.

\*\*\*) Diversity and stability in ecological systems. — In: Brookhaven Symp. in Biology № 22./National Bureau of Standards. U. S. Dept. of Commerce, 1969.

Ecological Stability./Eds. M. B. Usher, M. Williamson. — Chapman and Hall, 1974.

Вторая группа требований — сохранение числа видов в данном биологическом сообществе. Биологическое сообщество можно рассматривать как более высокий, чем популяционный, уровень организации живого вещества и определить как некоторую совокупность популяций, населяющих определенную территорию и образующих определенную структуру пищевых (трофических) связей и метаболизма. Концепция биологического сообщества отражает тот факт, что популяции живых организмов не разбросаны случайным образом по Земле как независимые группы, а образуют организованные системы. Сообщество считается устойчивым, если число составляющих его видов не меняется в течение достаточно длительного времени. Пожалуй, именно это экологическое определение ближе всего к различным математическим определениям устойчивости, и именно по этой причине в данной книге рассматриваются проблемы устойчивости в основном биологических сообществ.

И, наконец, третья группа требований относится скорее к отдельным популяциям, чем к сообществам. Считается, что сообщество устойчиво или стабильно, если численности составляющих его популяций не испытывают резких колебаний. Это определение более близко к физическому (точнее, термодинамическому) понятию стабильности системы. В термодинамике система считается стабильной, если малы вероятности больших флуктуаций, которые могут увести ее далеко от равновесного состояния и даже разрушить. Очевидно, что общие термодинамические концепции (например, связанный со вторым законом термодинамики принцип стабильности) должны быть приложимы и к биологическим (в частности, к экологическим) системам. Согласно этим концепциям любая замкнутая система с протекающим через нее потоком энергии (будь то биосфера или маленькое озеро) с большей вероятностью развивается в сторону некоторого устойчивого состояния, и в ней с необходимостью должны вырабатываться саморегулирующие механизмы. Когда это состояние достигнуто, то перенос энергии обычно идет в одном направлении и с постоянной скоростью, что соответствует термодинамическому принципу стабильности. Классическим примером такой проточной системы является система хищник — жертва. К сожалению (и в этом свойство всех слишком общих концепций), термо-

динамический принцип стабильности не дает нам метода, который позволил бы эффективно судить о степени стабильности конкретных биологических сообществ или экосистем.

С другой стороны, существует развитая математическая теория устойчивости (со всеми ее многочисленными приложениями в науке и технике), в которой определение устойчивости дается совершенно строго. Но все дело в том, что эта теория работает не с самими реальными объектами, а с их математическими моделями. Поэтому, если мы имеем достаточно «хорошую» (в смысле адекватности и полноты описания) математическую модель биологического сообщества или экосистемы (например, в терминах дифференциальных или разностных уравнений), то на вопрос об устойчивости реального сообщества можно ответить, исследуя нашу модель обычными методами теории устойчивости. Однако и в математической теории устойчивости существуют различные определения этого понятия — это уже другой вопрос. Обычно говорят об устойчивости некоторых решений системы уравнений, т. е. об устойчивости того или иного состояния системы или об устойчивости (стабильности) того или иного режима ее функционирования. Например, можно считать, что сообщество или экосистема устойчива, если траектория ее модели в фазовом пространстве не будет выходить за пределы заданной ограниченной области при некоторых возмущениях достаточно широкого спектра. Подобное определение отвечает интуитивным представлениям экологов и иногда является достаточным для них. Правда, мы здесь совершаем подмену, заменяя сам объект его математической моделью и оставляя в стороне вопрос о мере адекватности модели моделируемому объекту. Гносеологически такой подход вполне оправдан, ибо анализ устойчивости модели позволяет формулировать различные гипотезы о закономерностях функционирования моделируемого объекта, наличие либо отсутствие которых в реальности дает основание судить в том числе и об адекватности модели.

Принципиальной альтернативой данному подходу является подход, основанный на попытках связать устойчивость сообщества с какой-либо другой реально (и достаточно просто) измеряемой его характеристикой. Среди экологов считается почти аксиомой, что более сложные по своей структуре, более богатые по числу входящих в них

видов сообщества и более устойчивы. По-видимому, это объясняется следующим. Различные виды по-разному приспособлены к изменениям окружающей среды. Поэтому широкий набор видов может реагировать на разнообразные изменения внешней среды успешнее, чем сообщество, состоящее из малого числа видов, а следовательно, первое устойчивее, стабильнее второго. Вероятно, этим и обусловлено использование различных мер видового разнообразия (в частности, информационной энтропии или некоторых ее аналогов) в качестве характеристики устойчивости сообщества. Наиболее популярна информационная мера разнообразия (по Шеннону)

$$D = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i, \quad p_i = \frac{N_i}{N}, \quad N = \sum_{i=1}^n N_i.$$

Здесь  $n$  — число видов в сообществе,  $N_i$  — численность  $i$ -го вида. Или несколько другая мера:

$$D_1 = 1 - \sum_{i=1}^n \frac{N_i(N_i-1)}{N(N-1)}.$$

Можно показать, что  $D_1$  — это вероятность того, что при случайной выборке по два из совокупности  $N$  индивидуумов они не будут принадлежать одному и тому же виду. При больших  $N$  и достаточно равномерном распределении по видам  $D_1 \simeq D$ . В самом деле,

$$\begin{aligned} D_1 &= \frac{N}{N-1} \left( 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2 \right) \simeq 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2 = \\ &= \sum_{i=1}^n p_i(p_i - 1) \simeq - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i, \end{aligned}$$

так как  $p_i - 1 \simeq \ln p_i$ . Предлагались и другие определения меры устойчивости (например, использующие предложенную Р. Фишером меру информации), но все они, по сути дела, используют понятия, первоначально возникшие в физике или теории информации.

Логично предположить, что в состоянии равновесия сообщество максимально стабильно и, следовательно,

должно обладать максимальным разнообразием. Но, как легко показать, этому соответствует такая структура сообщества, при которой особи любых видов встречаются с одинаковой частотой ( $\max D$  достигается при  $p_i^* = 1/n$ ), —

$p_i$   
все виды одинаково обильны, нет доминирующих видов, в сообществе не существует количественной иерархии. Но наблюдения над реальными сообществами (в частности, над наиболее естественно выделяемыми элементарными составляющими биосферы — биогеоценозами) говорят совсем о другом — большинство достаточно долго существующих (а значит, и устойчивых) сообществ содержит доминирующие виды, которые осуществляют основную работу по переработке вещества и энергии в сообществе, т. е. сообщества имеют иерархическую структуру. Это наводит на мысль, что использование в качестве меры устойчивости сообщества его разнообразия не совсем оправдано.

Заметим однако, что во многих лабораторных (и не только лабораторных) сообществах на ранних стадиях их эволюции при движении к равновесному состоянию наблюдается увеличение разнообразия (увеличение  $D$ ). Повидимому, эта мера все же в какой-то степени характеризует сообщество; более того, она, по всей вероятности, может даже характеризовать его устойчивость, но не всюду, а лишь на ранних стадиях эволюции.

В чем же причина этих парадоксов? Скорее всего, в формальном применении моделей физики и теории информации к системам, к которым они неприменимы. Как больцмановская энтропия в статистической физике, так и информационная энтропия в теории информации имеют смысл лишь для ансамблей из слабо взаимодействующих частиц или каких-либо других объектов. Введение энтропийной меры для таких множеств вполне обосновано. Но как только мы имеем дело с системами, элементы которых сильно взаимодействуют между собой, энтропийная мера неудовлетворительна. А биологические сообщества, где конкурентные взаимоотношения наиболее сильно проявляются вблизи положения равновесия и вся структура которых в основном определяется не характеристиками, присущими собственно виду, а характеристиками межвидовых взаимоотношений, представляют собой именно системы с сильными взаимодействиями.

С этой точки зрения понятны удачи в применении энтропийных мер на ранних стадиях эволюции сообществ. Все дело в том, что на этих стадиях, вдали от положения равновесия, конкуренция еще слаба, конкурентные давления малы, и сообщество вполне может рассматриваться как система со слабыми взаимодействиями.

Как видно из всего сказанного выше, на вопрос о причинно-следственной связи между разнообразием сообщества и его устойчивостью нельзя ответить однозначно. Хорошо говорит об этом Ю. Одум \*): «...Следует решить, представляет собой разнообразие только «приправу» к жизни или оно необходимо для долгой жизни всей экосистемы, в которую входят и человек, и природа».

До сих пор мы никак не определяли, что такое устойчивость сообщества, ограничиваясь лишь интуитивным пониманием (по этой причине мы использовали понятия «устойчивость» и «стабильность» как эквивалентные). Но если мы хотим двигаться дальше, то нам необходимо дать этому понятию формальное (и в то же время конструктивное) определение.

Мы будем говорить, что сообщество *устойчиво*, если устойчиво некоторое нетривиальное положительное решение системы дифференциальных (разностных, дифференциально-разностных и т. д.) уравнений, являющейся моделью этого сообщества. В дальнейшем нас будет интересовать, в основном, устойчивость только стационарных решений, причем таких, для которых численность ни одного из видов не равна нулю или бесконечности. Эти решения мы будем называть *нетривиальным равновесием* (а зачастую и просто *равновесием*) сообщества. Из устойчивости таких решений следует сохранение числа видов в сообществе (обратное, вообще говоря, не обязательно). Таким образом, мы формализовали одно из экологических определений устойчивости.

Вполне естественно, что исключение одного или нескольких видов из сообщества можно интерпретировать как нарушение его устойчивости. Оставшиеся виды могут образовать устойчивое сообщество, но оно уже будет другим.

---

\*) Одум Ю. Основы экологии. Перевод с англ. — М.: Мир, 1975, с. 331.

Ранее мы уже говорили о том, что в математической теории устойчивости существует много определений этого понятия. Одно из основных — это устойчивость по Ляпунову. Именно это понятие будет наиболее часто использоваться в данной книге. Поэтому мы предполагаем, что читатель в той или иной степени уже знаком с основными идеями и методами ляпуновской теории устойчивости.

Однако здесь будут использоваться и другие определения устойчивости. Например, устойчивость, понимаемая как ограниченность решения сверху и снизу (ее часто называют *устойчивостью по Лагранжу*). Для чего это нужно, поясним на примере. Пусть численности видов в сообществе не обращаются в нуль и не возрастают до бесконечности, однако в нем не существует какого-либо устойчивого нетривиального решения. Тем не менее в таком сообществе ни один из видов не вымирает. Это означает, что модельные траектории ограничены сверху и снизу некоторыми положительными числами; однако, если рассматривать устойчивость в смысле Ляпунова, то сообщество неустойчиво, но, с другой стороны, оно устойчиво в смысле сохранения числа видов, т. е. в смысле второго экологического определения. Поэтому здесь мы будем говорить не об устойчивости сообщества, а об его *экологической стабильности*.

Остановимся несколько подробнее на требовании конечности численности. Поскольку в реальных сообществах неограниченного возрастания численности наблюдаться не может, то возникновение такого эффекта в модели говорит о ее неадекватности (не учтены какие-то лимитирующие факторы). Но адекватность мы обычно постулируем, и хотя неограниченное возрастание численности одного или нескольких видов вовсе не эквивалентно исключению видов из сообщества, но, тем не менее, этот эффект тоже можно рассматривать как нарушение его устойчивости. В пользу последнего говорит еще и следующее соображение: поскольку ресурсы, поступающие в экосистему, всегда ограничены, то неограниченное возрастание численности одного из видов приводит к тому, что ресурса будет не хватать для других, и эти виды с необходимостью должны исчезнуть.

## УСТОЙЧИВОСТЬ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

## § 1. Экологическое введение

Ни один живой организм любого вида не существует отдельно от других — все они образуют группы, называемые *популяциями*. Внутри популяции существуют довольно сложные взаимодействия, но как в отношениях с другими популяциями, так и с окружающей средой, популяция выступает в виде некоторой целостной структуры. Поэтому самый низший уровень организации живого вещества, рассматриваемый в экологии, — это популяционный уровень.

Основная характеристика популяции — ее общая *численность* или *плотность* (численность на единицу пространства, занимаемого популяцией). Обычно она выражается либо в количестве особей, либо в их *биомассе*. Численность определяет *размер* популяции. Характерно, что в природе существуют определенные нижние и верхние пределы для размеров популяции. Верхний предел определяется потоком энергии в экосистеме, в которую входит популяция, занимаемым ею трофическим уровнем и физиологическими характеристиками образующих популяцию организмов (величиной и интенсивностью метаболизма). Нижний предел обычно определяется чисто статистически — при слишком малой численности резко увеличивается вероятность флуктуаций, которые могут привести к полной гибели популяции.

Одним из основных экологических принципов является утверждение, что в неограниченной стационарной и благоприятной к организмам среде размер популяции экспоненциально возрастает. Однако, как уже упоминалось, в природе этого никогда не наблюдается — размер популяции всегда ограничен сверху. В качестве лимитирующего фактора (или лимитирующих факторов) могут выступать свет, пища, пространство, другие организмы и т. д.

Динамика изменения общей численности популяции определяется двумя процессами — рождением и гибелью.

Процесс рождения характеризуется *рождаемостью* — способностью популяции к увеличению численности. *Максимальная* (абсолютная, физиологическая) *рождаемость* — это максимально возможное количество потомков, производимое одной особью в идеальных экологических условиях при отсутствии каких-либо лимитирующих факторов и определяемое только физиологическими возможностями организма. *Экологическая рождаемость* (или просто *рождаемость*) связана с увеличением популяции в реально существующих условиях среды. Она зависит как от размера и состава популяции, так и от физических условий среды обитания.

Процесс уменьшения численности популяции характеризуется *смертностью*. По аналогии с рождаемостью, различают: смертность *минимальную*, связанную с физиологической продолжительностью жизни, и *экологическую*, характеризующую вероятность гибели особи в реальных условиях. Очевидно, что экологическая смертность намного превышает физиологическую.

Рассматривая динамику изолированной популяции, можно считать, что показатели рождаемости и смертности являются обобщенными параметрами, характеризующими взаимодействие популяции с окружающей средой.

## § 2. Простейшие модели однородных популяций.

### Устойчивость их стационарных состояний

Если предположить, что популяция равномерно распределена в пространстве, все особи в популяции одинаковы, поколения перекрываются, а численность или плотность популяции  $N(t)$  — непрерывная дифференцируемая функция, то динамика изменения  $N(t)$  может быть описана уравнением

$$\frac{dN}{dt} = (B - D) N, \quad (2.1)$$

где  $B$  и  $D$  — рождаемость и смертность соответственно, которые в общем случае могут зависеть от  $N$  и  $t$ . При  $B - D = \varepsilon = \text{const}$  мы получаем хорошо известный закон экспоненциального роста численности популяции в неограниченной среде (*закон Мальтуса*). Однако, как это проверено в многочисленных экспериментах, в популяциях, являющихся компонентами стабильных экосистем, обычно всегда

обнаруживается статистически достоверная отрицательная корреляция между  $\epsilon$  и  $N$ . (Интересно, что единственная популяция, для которой установлена положительная корреляция между этими величинами, — это популяция человека!) Самая простая форма регрессионной зависимости между  $\epsilon$  и  $N$  — линейная. Поэтому можно предположить,

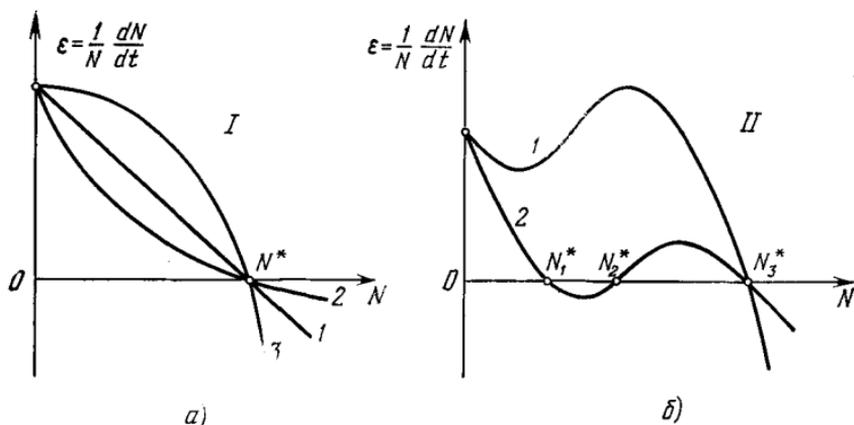


Рис. 1 Два типа зависимости коэффициента прироста от численности: I — монотонная зависимость (прямая I дает логистическое уравнение); II — немонотонная зависимость типа Олли.

что  $\epsilon = \alpha - \gamma N$ ;  $\alpha, \gamma > 0$ , и уравнение динамики популяции записывается в виде

$$\frac{dN}{dt} = N(\alpha - \gamma N). \quad (2.2)$$

Это — широко известное в теории популяций *логистическое* уравнение; его решение имеет вид

$$N(t) = \frac{\alpha N_0 e^{\alpha t}}{\alpha + \gamma N_0 (e^{\alpha t} - 1)}. \quad (2.3)$$

Легко видеть, что  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = \alpha/\gamma$ , т. е. численность популяции не возрастает беспредельно, а ограничена сверху.

Все многообразие зависимостей коэффициента прироста от общей численности можно разделить на два класса: первый, в котором  $\epsilon$  монотонно уменьшается с ростом  $N$ , и второй, для которого характерно нарушение монотонности (рис. 1). Второй тип зависимости встречается в попу-

ляциях с ярко выраженным групповым поведением и взаимопомощью, например, в популяциях колониальных птиц и животных, у которых существуют групповые формы защиты от нападений хищников, совместное выращивание потомства и т. п. Здесь при некоторых средних значениях численности (когда начинает сказываться эффект группы) коэффициент прироста начинает возрастать с ростом  $N$ . Затем при дальнейшем увеличении численности начинает сказываться общий недостаток ресурса, и рост  $\epsilon$  сменяется падением. Такой тип зависимости называется *кривой Олли* и приводит к появлению новых эффектов, например, к возникновению нескольких устойчивых стационарных состояний.

Стационарные точки уравнения

$$\frac{dN}{dt} = \epsilon(N) N$$

определяются из условия  $dN/dt = 0$ . Ясно, что одна из этих точек соответствует нулевой численности, а остальные являются корнями уравнения  $\epsilon(N) = 0$ . Если зависимость  $\epsilon(N)$  принадлежит к первому классу, то существует еще одна нетривиальная стационарная точка; в случае же зависимости типа Олли возможно существование еще нескольких стационарных состояний.

Для анализа устойчивости этих состояний воспользуемся методом фазовых диаграмм — графиками зависимостей  $dN/dt$  от  $N$ . Основное предположение — однозначность зависимости  $\epsilon(N)$ , т. е. одному значению численности соответствует только одно значение  $\epsilon$  (обратное утверждение может и не иметь места, как, например, для кривых Олли). Необходимо, однако, заметить, что появившиеся в последнее время данные о различной реакции некоторых популяций в фазе роста численности и в фазе деградации указывают на возможное существование неоднозначных зависимостей  $\epsilon(N)$ .

На рис. 2 построены фазовые диаграммы для типов зависимостей  $\epsilon(N)$ , изображенных на рис. 1 (*I* и *II*) (кривая 2 — несколько стационарных точек). Из этих графиков видно, что в любом случае состояние с нулевой численностью неустойчиво. Для монотонных зависимостей первого класса единственное нетривиальное стационарное состояние устойчиво (в частности, устойчиво предельное значение

численности  $N_\infty = \alpha/\gamma$  в логистической модели). Если же зависимость  $\varepsilon(N)$  изображается кривой Олли, то возникают три нетривиальных стационарных состояния, причем  $N_1^*$  и  $N_3^*$  (с наименьшей и наибольшей численностями) устойчивы, а  $N_2^*$  (с промежуточным значением численности) — неустойчиво.

Достаточные условия устойчивости и неустойчивости очевидны. В самом деле, из рис. 2 видно, что устойчивость

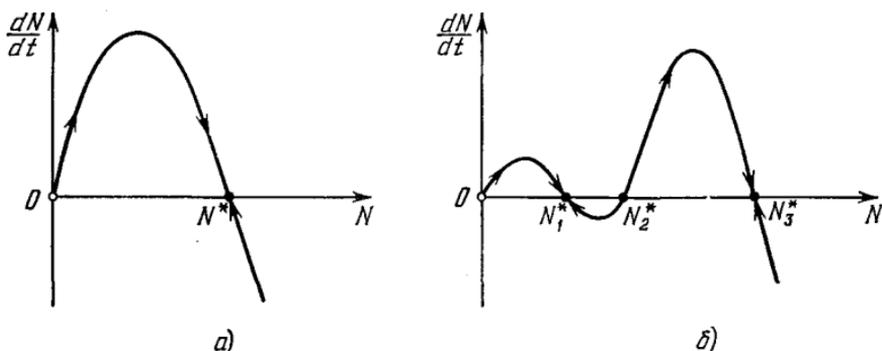


Рис. 2. Фазовые диаграммы модели  $dN/dt = \varepsilon(N)N$  при различных формах зависимости  $\varepsilon(N)$  (○ — неустойчивая точка; ● — устойчивая точка). а)  $\varepsilon(N)$  монотонно уменьшается с ростом  $N$ . Каково бы ни было ненулевое начальное значение численности, популяция стремится к состоянию  $N^*$ . б)  $\varepsilon(N)$  — немотонная кривая Олли. Если  $N_0 \in (0, N_2^*)$ , то популяция стремится к состоянию  $N_1^*$ ; если  $N_0 \in (N_2^*, \infty)$ , то — к состоянию  $N_3^*$ .

или неустойчивость связана со знаком производной  $\frac{d}{dN} [\varepsilon(N)N]$  в стационарной точке. Но

$$\frac{d}{dN} [\varepsilon(N)N] = \frac{d\varepsilon(N)}{dN} N + \varepsilon(N) = \frac{d\varepsilon(N)}{dN} + \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}, \quad (2.4)$$

а так как  $dN/dt = 0$  в точке  $N^* > 0$ , то стационарная точка  $N^*$  устойчива (асимптотически), если в ней  $d\varepsilon/dN < 0$ , и неустойчива, если  $d\varepsilon/dN > 0$ .

Наличие двух различных устойчивых стационарных состояний в популяциях, для которых характерна зависимость типа Олли, может быть интерпретировано как возникновение некоторой новой формы адаптации к окружающей среде, позволяющей популяции увеличить свой размер или, другими словами, расширить «емкость» среды.

И в заключение этого параграфа выясним вопрос: существует ли такая форма зависимости  $\varepsilon(N)$ , которая обеспечивает циклические колебания численности популяции — явление, довольно часто наблюдаемое в природе. Оказывается, что такой зависимости не существует, так как в противном случае нашлись бы два момента времени  $t_1$  и  $t_2$ , для которых значения  $N$  были бы равными, а  $dN/dt$  — различными, что противоречит исходной модели  $dN/dt = \varepsilon(N)N$  и предположению об однозначности зависимости  $\varepsilon(N)$ . Если же эта зависимость неоднозначна, то могут возникнуть колебания релаксационного типа. Возможны и другие механизмы возникновения колебаний численности. На них мы более подробно остановимся в следующих параграфах.

### § 3. Фактор запаздывания и устойчивость стационарных состояний популяции

До сих пор мы считали, что внутри популяции нет различия между особями, и процессы размножения и гибели происходят одновременно. Но в реальных популяциях интенсивность этих процессов различна в разных возрастных группах. Например, у насекомых откладывают яйца взрослые особи, а конкуренция наиболее выражена на личиночной стадии. Или такие процессы, как отравление среды продуктами метаболизма, каннибализм и т. п. 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.

Логистическая модель популяции, учитывающая это влияние, может быть записана в виде

$$\frac{dN(t)}{dt} = [\alpha - \gamma N(t - \tau)]N(t), \quad (3.1)$$

где  $\tau$  — средняя продолжительность жизни одного поколения. Необходимо еще задать начальные условия. Пусть  $N(t) = N_0(t)$ ,  $0 \leq t \leq \tau$ , где  $N_0(t)$  — непрерывная функция и  $N_0(\tau) > 0$ . Такая форма записи позволяет в известной степени учесть возрастную структуру популяции (хотя и очень грубо).

Как и логистическое уравнение (2.2), уравнение (3.1) имеет одно нетривиальное равновесие  $N^* = \alpha/\gamma$ . Интересно знать, при каких значениях параметров это равновесие будет устойчивым (в модели без запаздывания нетривиальное равновесие всегда устойчиво).

Уравнение (3.1) может быть записано в виде

$$\frac{dx(t)}{dt} + \gamma N^* x(t - \tau) = -\gamma x(t) x(t - \tau), \quad (3.2)$$

где  $x(t) = N(t) - N^*$ . Поскольку

$$\frac{|x(t)x(t-\tau)|}{|x(t)| + |x(t-\tau)|} \rightarrow 0$$

при  $|x(t)| + |x(t - \tau)| \rightarrow 0$ , то, по известной теореме об устойчивости решений нелинейных дифференциально-разностных уравнений\*), равновесие  $N^*$  будет устойчиво (асимптотически), если решения линеаризованного уравнения

$$\frac{d\tilde{x}(t)}{dt} + \gamma N^* \tilde{x}(t - \tau) = 0 \quad (3.3)$$

стремятся к нулю при  $t \rightarrow \infty$ . А для этого необходимо и достаточно, чтобы корни характеристического полинома

$$H(\lambda\tau) = \lambda\tau e^{\lambda\tau} + \gamma N^* \tau = \mu e^{\mu} + \alpha\tau$$

( $\lambda\tau = \mu$ ,  $\gamma N^* = \alpha$ ) имели отрицательные действительные части. Трансцендентное уравнение  $\mu e^{\mu} + \alpha = 0$  было подробно исследовано Райтом, который доказал, что при  $0 < \alpha\tau < \pi/2$   $\operatorname{Re}(\mu) = \tau \operatorname{Re}(\lambda) < 0$ .

Следовательно, если выполнено условие

$$0 < \alpha < \frac{\pi}{2\tau}, \quad (3.4)$$

то нетривиальное равновесие в популяции с учетом запаздывания устойчиво (как и без запаздывания). По-видимому, неравенство (3.4) всегда будет иметь место для популяций с малым коэффициентом естественного прироста и коротким жизненным циклом.

Асимптотическая устойчивость равновесия  $N^*$  означает, что при достаточно малых  $q = \max_{0 \leq t \leq \tau} |N_0(t) - N^*|$

\*) См. Беллман Р., Кук К. Дифференциально-разностные уравнения. — М.: Мир, 1967, с. 365.

$|N(t) - N^*| \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , т. е. является локальным свойством решений (3.1). Ответ на вопрос о глобальных асимптотических свойствах решений исходного нелинейного уравнения дают теоремы, доказанные Какутани и Маркусом. Мы приведем их здесь без доказательств (которые весьма громоздки) и в несколько иных формулировках.

1. Если  $N_0(t) > 0$ , то решения (3.1) ограничены сверху и снизу положительными константами при всех значениях  $t$ .

2. При достаточно больших  $t$  кривые  $N(t)$  и  $\dot{N}(t) \equiv \equiv dN/dt$  либо монотонны и  $N(t) \rightarrow N^*$ ,  $\dot{N}(t) \rightarrow 0$ , либо  $N(t)$  колеблется около  $N^*$ .

3. Если  $\alpha\tau \leq 37/24$ , то  $N(t) \rightarrow N^*$  при  $t \rightarrow \infty$  (т. е. равновесие  $N^*$  асимптотически устойчиво при любых начальных отклонениях, не выводящих за пределы положительной полуоси).

4. Если  $\alpha\tau > \pi/2$ , то существуют решения, которые не стремятся к  $N^*$  при  $t \rightarrow \infty$ .

5. Если  $\alpha\tau > e^{-1}$ , то при  $t \rightarrow \infty$  ни одно решение не стремится к  $N^*$  монотонно.

6. Если  $\alpha\tau \leq e^{-1}$ , то не существует колеблющихся решений, у которых при достаточно больших  $t$  интервалы между нулями функции  $N(t) - N^*$  были бы больше или равны времени запаздывания  $\tau$ .

7. Для всех  $\alpha\tau > \pi/2$  существуют непостоянные периодические решения.

Эти теоремы определяют качественное поведение решений (3.1) при больших  $t$  для всего спектра значений коэффициента естественного прироста и длительности поколения, связанных одним параметром  $\alpha\tau$ . Величина  $\alpha\tau$  растет при увеличении плодовитости и продолжительности жизни. Если  $\alpha\tau \leq 1/e$ , то поведение системы с запаздыванием мало чем отличается от поведения системы без запаздывания: хотя в этом случае и могут возникнуть колебания численности, но период этих колебаний не превосходит длительности двух поколений. При  $1/e < \alpha\tau \leq 37/24$  в популяции всегда существуют колебания численности, но в отсутствие возмущений эти колебания затухают, каковы бы ни были начальные возмущения (естественно, не приводящие к гибели всей популяции). Если  $37/24 < \alpha\tau < \pi/2$ , то в популяции возникает своеобразный переходный режим, в котором при достаточно малых отклонениях от положения

равновесия  $N(t) \rightarrow N^*$  при  $t \rightarrow \infty$ , но существуют отклонения, после которых популяция уже не возвращается в равновесное состояние. И наконец, при  $\alpha t > \pi/2$  в популяции не существует устойчивого равновесия, численность популяции может изменяться самым нерегулярным образом, оставаясь, однако, ограниченной и колеблясь около значения  $N^*$ . Внешне такая динамика  $N(t)$  напоминает картину «случайных» флюктуаций численности, наблюдаемую во многих реальных популяциях организмов с большой плодовитостью (например, в популяциях некоторых насекомых).

Поскольку в этом последнем случае, несмотря на отсутствие устойчивого состояния равновесия,  $N(t)$  не обращается в нуль ни при каких значениях  $t$ , то здесь можно говорить об *экологической стабильности*, так как популяция может существовать не вымирая неограниченно долго. Однако факторы, приводящие к возникновению запаздывания в системе, уменьшают «запас устойчивости» нетривиального равновесия, ограничивая область устойчивости в пространстве параметров.

#### § 4. Влияние случайных возмущений на устойчивость популяции

Если бы эволюция популяции точно описывалась теми уравнениями, которые рассматривались выше, то при определенных условиях с течением времени популяция пришла бы в окрестность одного из устойчивых состояний и неограниченно долго там оставалась бы. Однако всегда существуют случайные возмущения нерегулярного характера, под действием которых популяция может покинуть окрестность устойчивого равновесия, например, перейти из нетривиального равновесия в тривиальное. Последнее будет означать гибель популяции.

В каком смысле здесь можно говорить об устойчивости популяции? Возможны различные определения. Например, можно говорить о среднем времени нахождения популяции в некоторой окрестности нетривиального равновесия или о вероятности вырождения популяции определенной численности. Чем больше это время или чем меньше эта вероятность, тем более устойчива (стабильна) популяция.

Заметим, что если раньше мы говорили об устойчивости некоторого равновесия, то сейчас речь идет об устойчивости популяции и мере этого ее свойства. Естественно, что сама мера будет зависеть от состояния популяции в начальный или текущий момент времени. К сожалению, понятие устойчивости в смысловом отношении настолько перегружено, что зачастую трудно понять, что имеется в виду, когда говорят об устойчивости. Мы в дальнейшем по возможности будем избегать неоднозначности, снабжая термин «устойчивость» дополнительным определением.

Наиболее опасным с точки зрения вырождения популяции является участок логарифмической фазы ее роста, когда число особей в популяции мало. Детерминистское уравнение, описывающее эту фазу, есть уравнение Мальтуса

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon(t) N. \quad (4.1)$$

Можно выделить два фактора, влияющих на рост популяции. Во-первых, это случайные флуктуации коэффициента естественного прироста, и во-вторых, это случайные флуктуации самой численности. И то, и другое может быть отражением случайных вариаций среды.

Каким образом влияют на динамику популяции случайные флуктуации  $\varepsilon$ ? Предположим, что значения  $\varepsilon$  в различные моменты времени взаимно независимы. Тогда, если в каждый момент  $t$   $\varepsilon(t)$  распределены нормально со средним  $\bar{\varepsilon}$  и дисперсией  $\sigma^2$ , не зависящими от времени, то, в силу центральной предельной теоремы,  $\int_0^t \varepsilon(\tau) d\tau$  распределено также нормально со средним  $\bar{\varepsilon}t$  и дисперсией  $\sigma^2 t$ . А поскольку

$$\frac{N(t)}{N_0} = \exp \left\{ \int_0^t \varepsilon(\tau) d\tau \right\},$$

то величина  $N/N_0$  должна иметь логарифмически нормальное распределение с теми же средним и дисперсией, т. е. иметь плотность распределения

$$f\left(\frac{N}{N_0}\right) = \frac{N_0}{\sigma N \sqrt{2\pi t}} \exp \left\{ -\frac{\left(\ln \frac{N}{N_0} - \bar{\varepsilon}t\right)^2}{2\sigma^2 t} \right\}. \quad (4.2)$$

Это распределение имеет единственный максимум при  $N_{\max} = N_0 \exp \{(\bar{\varepsilon} - \sigma^2) t\}$ . Отсюда сразу следует, что если  $\bar{\varepsilon} < \sigma^2$ , то при  $t \rightarrow \infty$   $N_{\max} \rightarrow 0$  и мода распределения сдвигается влево, если же  $\bar{\varepsilon} > \sigma^2$ , то вправо. Такое поведение распределения означает, что при  $\bar{\varepsilon} < \sigma^2$  вероятность вырождения со временем увеличивается, стремясь в пределе к единице — популяция вероятностно неустойчива, т. е. достаточно длительное воздействие возмущений такого типа с большой вероятностью может привести к ее гибели. При  $\bar{\varepsilon} > \sigma^2$  вероятность вырождения уменьшается и при  $t \rightarrow \infty$  стремится к нулю — популяция в этом смысле устойчива.

Полученный результат с биологической точки зрения достаточно очевиден, но интересно то, что из него следуют более жесткие ограничения на коэффициент естественного прироста, чем из детерминистской модели. В самом деле, в последней для невырождения популяции достаточно,

чтобы среднее значение коэффициента  $\varepsilon$   $\left( \bar{\varepsilon} = \frac{1}{t} \int_0^t \varepsilon(\tau) dt \right)$

было бы положительным, в то время как в вероятностной модели этого недостаточно, — нужно, чтобы  $\bar{\varepsilon} > \sigma^2 > 0$ .

Как влияют на рост популяции случайные флюктуации ее численности? Будем исходить из известной физической модели. Обычно считают, что средняя амплитуда флюктуаций пропорциональна  $\sqrt{N}$ , а сами флюктуации в каждый момент времени описываются распределением  $\varphi(t)$  с нулевым средним и дисперсией  $\sigma_\varphi^2$ . Кроме того, мы предполагаем, что значения  $\varphi(t)$  в различные моменты времени взаимно независимы. Тогда вместо (4.1) будем иметь

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N + \varphi(t) \sqrt{N}. \quad (4.3)$$

Вводя новую переменную  $\eta = 2\sqrt{N}$ , запишем (4.3) в виде линейного неоднородного уравнения

$$\frac{d\eta}{dt} = \frac{1}{2} \varepsilon \eta + \varphi(t), \quad (4.4)$$

решение которого есть

$$\eta(t) = \eta_0 e^{\varepsilon t/2} + \int_0^t \varphi(\tau) e^{\varepsilon(t-\tau)/2} d\tau \quad (4.5)$$

(в предположении  $\varepsilon = \text{const}$ ). Среднее значение  $\eta$  есть

$$\bar{\eta} = \bar{\eta}_0 e^{\varepsilon t/2}, \quad (4.6)$$

поскольку  $\bar{\varphi}(t) \equiv 0$ , а  $\bar{\eta}_0$  — среднее значение начальных условий  $\eta_0 = 2\sqrt{N_0}$ , которые тоже задаются некоторым распределением. Однако мы будем считать, что дисперсия  $\eta_0$  равна нулю. Тогда дисперсия  $\eta(t)$  есть

$$\sigma^2(\eta(t)) = \sigma_\varphi^2 (e^{\varepsilon t} - 1). \quad (4.7)$$

При получении выражений для среднего и дисперсии мы пользовались центральной предельной теоремой, учитывая, что значения  $\varphi(t)$  взаимно независимы.

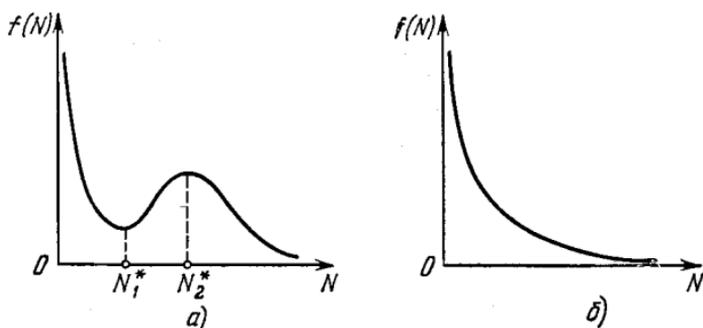


Рис. 3. Плотность распределения численности в модели экспоненциального роста.

Если  $\varphi(t)$  распределено нормально, то  $\eta$  также имеет нормальное распределение со средним (4.6) и дисперсией (4.7). А поскольку  $N = 1/4 \eta^2$ , то численность должна иметь нецентральное  $\chi^2$ -распределение с параметром нецентральности  $\bar{\eta}(t)$ . Плотность этого распределения

$$f(N) = \frac{C e^{-aN}}{\sqrt{N}} \{ e^{ab\sqrt{N}} + e^{-ab\sqrt{N}} \}, \quad (4.8)$$

где

$$C = \frac{\exp\left\{-\frac{\bar{\eta}^2}{2\sigma^2(\eta)}\right\}}{\sigma(\eta)\sqrt{2\pi}}, \quad a = \frac{2}{\sigma^2(\eta)}, \quad b = \bar{\eta}. \quad (4.8')$$

При  $N \rightarrow 0$   $f(N) \rightarrow \infty$ , а при  $N \rightarrow \infty$   $f(N) \rightarrow 0$ . Это распределение может либо иметь два экстремума (см. рис. 3, а), либо монотонно убывать до нуля с ростом  $N$  (см. рис. 3, б).

Экстремальные точки определяются из уравнения

$$(ab\sqrt{N} - 2a\sqrt{N} - 1)e^{ab\sqrt{N}} = (ab\sqrt{N} + 2aN + 1)e^{-ab\sqrt{N}}. \quad (4.9)$$

Поскольку не удается получить точный вид решений (4.9), упростим задачу, предположив, что  $\exp\{-ab\sqrt{N}\} \ll 1$ . Тогда

$$N_{1,2}^* = \frac{1}{16} \left( b \mp \sqrt{b^2 - \frac{8}{a}} \right)^2, \quad N_1^* < N_2^*. \quad (4.10)$$

В точке  $N_1^*$  распределение имеет минимум, в точке  $N_2^*$  — максимум. Среднее значение  $N$  есть

$$\bar{N} = \frac{1}{4} (\eta^{-2} + \sigma^2(\eta)) = N_0 e^{\varepsilon t} + \frac{\sigma_\Phi^2}{4\varepsilon} (e^{\varepsilon t} - 1), \quad (4.11)$$

откуда с учетом формул (4.8') следует, что  $N_2^* < \bar{N}$ , т. е. наиболее вероятные значения численности всегда меньше ее среднего значения. Конечное значение численности  $N_1^*$  наименее вероятно. Оно выступает в виде некоторого порога, так что если численность популяции опускается ниже  $N_1^* = N_{кр}$ , то вероятность вырождения резко возрастает. Заметим, что с ростом  $t$   $N_1^*$  и  $N_2^*$  также увеличиваются.

Из (4.10) видно, что распределение  $f(N)$  имеет экстремумы только если  $ab^2 > 8$ , или  $\sigma^2(\eta) < \bar{\eta}^2/4$ . При увеличении  $\sigma^2(\eta)$  разница между экстремумами сглаживается, и при  $\sigma^2(\eta) > \bar{\eta}^2/4$  они исчезают, а  $f(N)$  становится монотонно убывающей функцией. Наиболее вероятным состоянием популяции будет вырожденное, т. е. популяция неустойчива по отношению к случайным флюктуациям ее численности. Когда это может произойти? Из  $\sigma^2(\eta) > \bar{\eta}^2/4$  при достаточно больших  $t$  или  $\varepsilon (e^{\varepsilon t} \gg 1)$  имеем

$$\sigma^2(\eta) = \frac{\sigma_\Phi^2}{\varepsilon} (e^{\varepsilon t} - 1) \simeq \frac{\sigma_\Phi^2}{\varepsilon} e^{\varepsilon t} > N_0 e^{\varepsilon t}$$

или

$$\sigma_\Phi^2 > \varepsilon N_0. \quad (4.12)$$

Другими словами, если амплитуда флюктуаций достаточно велика, а коэффициент естественного прироста и начальная численность малы, популяция почти наверняка погибает.

Заметим, что (как это следует из (4.11)) в среднем флюктуации ускоряют рост численности популяции.

## § 5. Случайные возмущения и логистический рост

Для анализа влияния различных возмущений на популяцию, детерминистская динамика численности которой описывается логистическим уравнением, мы воспользуемся диффузионным приближением марковского случайного процесса. Не останавливаясь на подробном выводе этой модели, можно сказать, что плотность вероятности  $\varphi(N, t)$  (где  $\varphi(N, t) \Delta N$  — вероятность того, что в момент  $t$  численность популяции лежит в интервале между  $N$  и  $N + \Delta N$ ) удовлетворяет уравнению Фоккера — Планка

$$\frac{\partial \varphi}{\partial t} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial N^2} \{D(N) \varphi\} - \frac{\partial}{\partial N} \{M(N) \varphi\}, \quad (5.1)$$

где величина  $M(N)$  характеризует среднюю тенденцию в эволюции случайного процесса  $N(t)$  — изменения численности популяции — за малый промежуток времени. В качестве  $M(N)$  можно взять правую часть детерминистского логистического уравнения, так что

$$M(N) = \alpha N - \gamma N^2,$$

или, в несколько иной форме ( $\alpha/\gamma = K$ ),

$$M(N) = \alpha N \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (5.2)$$

Поскольку в детерминистской модели при  $t \rightarrow \infty$   $N(t) \rightarrow \alpha/\gamma = K$ , то  $K$  обычно называют *емкостью среды* для данной популяции. Величина  $D(N)$  характеризует среднеквадратическое отклонение процесса от его среднего значения, и в зависимости от выбора «модели» случайности будет задаваться по-разному.

Предельное распределение  $\Phi(N)$  не должно зависеть от  $t$ , и поэтому из (5.1) при  $d\varphi/dt \equiv 0$  получим

$$\frac{1}{2} \frac{d^2}{dN^2} \{D\Phi\} = \frac{d}{dN} (M\Phi). \quad (5.3)$$

Решение этого уравнения должно служить плотностью вероятности, т. е. удовлетворять условию

$$\int_0^{\infty} \Phi(N) dN = 1, \quad \Phi(N) \geq 0. \quad (5.4)$$

Кроме того, если для некоторых  $0 \leq N \leq \infty$   $D(N) = 0$

(в этом случае возникает особенность: диффузионный член в (5.1) обращается в нуль), то может случиться, что часть предельной вероятности будет сосредоточена в этих особых точках, и тогда

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi(N, t) = \mu \Phi(N), \quad (5.5)$$

где  $0 \leq \mu < 1$ , а  $\Phi(N)$  определено всюду на оси  $[0, \infty)$ , кроме особых точек.

Уравнение (5.3) имеет решение

$$\Phi(N) = \frac{C}{D(N)} \exp \left\{ 2 \int \frac{M(N)}{D(N)} dN \right\}, \quad (5.6)$$

где постоянная  $C$  определяется из условия нормировки (5.4):

$$C = \left( \int_0^{\infty} \left( \frac{1}{D(N)} \exp \left\{ 2 \int \frac{M(N)}{D(N)} dN \right\} dN \right) \right)^{-1}. \quad (5.7)$$

Поскольку нас интересует лишь качественное поведение этого распределения, то мы не будем в дальнейшем вычислять конкретные значения нормирующей постоянной.

Рассмотрим ситуацию, когда в логистической популяции коэффициент естественного прироста  $\alpha$  — случайная величина со средним  $\bar{\alpha}$  и постоянной дисперсией  $\sigma_{\alpha}^2$ . Тогда

$$M(N) = \bar{\alpha} N \left( 1 - \frac{N}{K} \right), \quad D(N) = \sigma_{\alpha}^2 N^2 \left( 1 - \frac{N}{K} \right)^2. \quad (5.8)$$

Подставляя (5.8) в (5.6) и интегрируя, получаем предельное распределение

$$\Phi(N) = \frac{CN^{2(v-1)}}{\sigma_{\alpha}^2 \left( 1 - \frac{N}{K} \right)^{2(v+1)}}, \quad v = \frac{\bar{\alpha}}{\sigma_{\alpha}^2}. \quad (5.9)$$

Поскольку в точках  $N_1^* = 0$  и  $N_2^* = K$   $D(N_{1,2}^*) = 0$ , то часть предельной вероятности может быть сосредоточена в этих точках. Само распределение  $\Phi(N)$  стремится к бесконечности при  $N \rightarrow K$ , а если  $v < 1$ , то и при  $N \rightarrow 0$ . При  $v < 1$  распределение имеет U-образную форму (см. рис. 4, а) и стягивается к 0 и  $K$ . Это означает, что наиболее вероятные значения численности популяции либо близки к нулю, и вероятность вырождения популяции велика, либо близки к устойчивому нетривиальному равновесию,

и популяция не вымирает. Значением  $N_{кр}$ , которое в некотором смысле разграничивает эти два предельных состояния популяции, можно считать наименее вероятное значение численности, т. е.

$$\Phi(N_{кр}) = \min_{N \in [0, K]} \Phi(N),$$

которое равно

$$N_{кр} = N_{\min} = \frac{K(1-v)}{2}.$$

Легко видеть, что при  $v \rightarrow 0$  (т. е. если  $\bar{\alpha} \rightarrow 0$  или  $\sigma_{\alpha}^2 \rightarrow \infty$ )  $N_{кр} \rightarrow K/2$ , и популяция, численность которой «перевает»

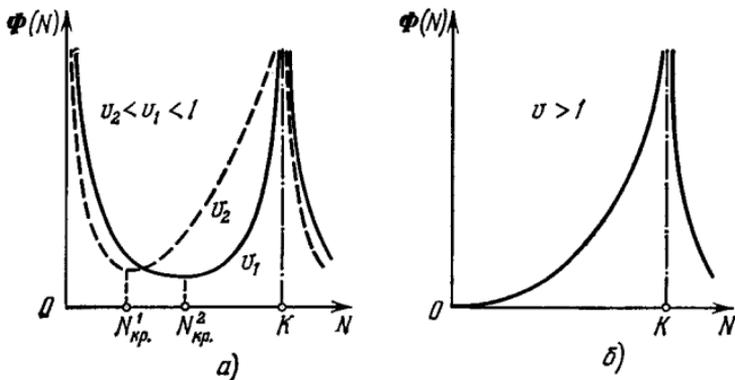


Рис. 4. Плотность стационарных распределений для логистической модели.

лила» за этот рубеж, имеет очень большие шансы избежать вымирания. При увеличении среднего значения коэффициента естественного прироста и уменьшении его вариабельности этот барьер снижается. И наконец, при  $v \geq 1$  он исчезает. Это видно и из поведения распределения  $\Phi(N)$ , которое при  $v \geq 1$  теряет свою U-образную форму и сосредоточивается около  $K$  (см. рис. 4, б), причем при  $v > 1$   $\Phi(0) = 0$ , т. е. вырождение вообще невозможно. Это вполне естественный результат, поскольку при уменьшении  $\sigma_{\alpha}^2$  (и соответственно, увеличении  $v$ ) случайные колебания  $\alpha$  оказывают все меньшее и меньшее влияние на динамическое поведение системы, в которой  $N^* = K$  — это устойчивое равновесие. И окончательно, при  $\bar{\alpha} > \sigma_{\alpha}^2$  ( $v > 1$ ) популяция не вырождается. Заметим, что этот результат

аналогичен полученному в предыдущем параграфе для нелимитированной популяции.

Рассмотрим теперь, как влияют на то или иное предельное состояние популяции случайные флуктуации ее численности. Зависимость  $M(N)$  остается той же, а для определения  $D(N)$  мы снова используем физическую модель, в которой амплитуда флуктуаций пропорциональна  $\sqrt{N}$ . Тогда для среднеквадратического отклонения  $D(N)$  справедливо равенство

$$D(N) = \sigma_{\Phi}^2 N, \quad (5.10)$$

где  $\sigma_{\Phi}^2$  — дисперсия некоторой случайной величины с нулевым средним. Подставляя значения  $M(N)$  и  $D(N)$  в (5.6), получим

$$\Phi(N) = \frac{C}{\sigma_{\Phi}^2 N} \exp \left\{ \frac{2\alpha N}{\sigma_{\Phi}^2} \left( 1 - \frac{N}{2K} \right) \right\}. \quad (5.11)$$

При  $N \rightarrow 0$   $\Phi(N) \rightarrow \infty$ , и часть предельной вероятности может быть сосредоточена в нулевой точке. Само распределение очень похоже на то, которое получилось в аналогичном случае для популяции без лимитирования (см. рис. 3). (Заметим, что и дальнейшие выводы тоже будут похожими.)

При  $\sigma_{\Phi}^2 < \alpha K$  распределение имеет вид, изображенный на рис. 3, а. Максимум  $\Phi(N)$  достигается в точке

$$N_2^* = \frac{K}{2} + \sqrt{\left(\frac{K}{2}\right)^2 - \frac{\sigma_{\Phi}^2 K}{2\alpha}}, \quad N_2^* < K,$$

откуда следует, что наиболее вероятная численность популяции (когда она не вырождается) будет всегда ниже ее нетривиального равновесного значения в отсутствие случайных флуктуаций. Минимальное значение  $\Phi(N)$  достигается в точке  $N_1^* = N_{кр} = \frac{K}{2} - \sqrt{\left(\frac{K}{2}\right)^2 - \frac{\sigma_{\Phi}^2 K}{2\alpha}}$ . Если численность опускается ниже  $N_{кр}$ , то резко возрастает вероятность вырождения популяции. Легко видеть, что при увеличении естественной плодовитости и уменьшении амплитуды флуктуаций этот порог снижается.

При  $\sigma_{\Phi}^2 > \alpha K$ , т. е. когда амплитуда флуктуаций велика, а коэффициент естественного прироста и емкость среды малы,  $\Phi(N)$  имеет вид, изображенный на рис. 3, б.

Наиболее вероятным состоянием популяции будет вырожденное, и рано или поздно популяция погибнет.

И наконец, рассмотрим случай, когда случайные возмущения изменяют емкость среды  $K$ , так что  $K$  равно некоторой случайной величине  $K(t)$  со средним  $\bar{K}$  и постоянной дисперсией  $\sigma_K^2$ . Значения  $K(t)$  в различные моменты времени взаимно независимы. Однако нам удобнее вместо  $K(t)$  рассматривать величину  $\kappa(t) = 1/K(t)$  со средним  $\bar{\kappa}$  и дисперсией  $\sigma_\kappa^2$ , а вместо случайной численности  $N(t)$  — величину  $\xi(t) = 1/N(t)$ . Для этих переменных логистическое уравнение переписывается в виде линейного неоднородного уравнения

$$\frac{d\xi}{dt} = \alpha(\kappa(t) - \xi). \quad (5.12)$$

Решение этого уравнения, записанное в старых переменных, есть

$$N(t) = \frac{N_0 e^{\alpha t}}{1 + \alpha N_0 \int_0^t \frac{d\tau}{K(\tau) e^{-\alpha \tau}}}. \quad (5.13)$$

Уже из этого выражения видно, что численность популяции зависит от взвешенного гармонического среднего случайных колебаний емкости среды. Поскольку

$$M(\xi) = -\alpha \xi + \bar{\kappa}, \quad D(\xi) = \alpha^2 \sigma_\kappa^2,$$

то предельное распределение есть

$$\Phi(\xi) = C \exp \left\{ -\frac{\xi^2 - 2\bar{\kappa}\xi}{\alpha \sigma_\kappa^2} \right\}$$

или

$$\Phi(\xi) = C_1 \exp \left\{ -\frac{(\xi - \bar{\kappa})^2}{\alpha \sigma_\kappa^2} \right\}, \quad (5.14)$$

т. е. величина  $\xi = 1/N$  распределена нормально со средним  $\bar{\xi} = \bar{\kappa}$  и дисперсией  $\alpha \sigma_\kappa^2 / 2$ . Поскольку  $1/\bar{\kappa}$  есть гармоническое среднее емкостей среды  $H_K$ :

$$\frac{1}{\bar{\kappa}} = H_K = t \int_0^t \frac{d\tau}{K(\tau)},$$

и  $H_K < \bar{K}$  (при  $\sigma_K^2 > 0$ ), то медиана распределения численности  $N$ , равная  $H_K$ , будет всегда меньше среднего значения емкости среды. Другими словами, при случайных флуктуациях среды ее эффективная емкость (т. е. наиболее вероятное стационарное значение численности) будет всегда меньше средней емкости, причем различие увеличивается с ростом  $\alpha$ . Это утверждение следует из известного в статистике соотношения, связывающего гармоническое ( $H$ ) и арифметическое ( $M$ ) средние некоторой случайной величины \*):

$$H = M \left( 1 - \frac{\sigma^2}{M^2} \right). \quad (5.15)$$

### § 6. О среднем времени жизни популяции

Рассмотрим ситуацию, когда на популяцию действуют возмущения, интенсивность которых мала по сравнению с динамическими факторами, определяющими ее эволюцию. Пусть эта эволюция описывается детерминистским уравнением

$$\frac{dN}{dt} = f(N), \quad (6.1)$$

или, более конкретно, логистическим уравнением, так что

$$f(N) = \alpha N \left( 1 - \frac{N}{K} \right).$$

Пусть случайные возмущения в различные моменты независимы и однородны по времени, т. е. их можно описать процессом типа «белого шума»  $\xi_t$ . Тогда

$$\frac{dN}{dt} = f(N) + \varepsilon \xi_t, \quad (6.2)$$

где  $\varepsilon > 0$  — некоторый малый параметр, характеризующий малость случайных возмущений. Пусть система находится вблизи устойчивого равновесия  $N_1^*$  и  $\Omega_1$  — область притяжения этой точки. Тогда в качестве меры устойчивости этого равновесия по отношению к случайным возмущениям можно взять среднее время  $\tau_1$ , которое понадобится для выхода траектории, начинающейся в  $\Omega_1$ , из  $\Omega_1$ . Поскольку

---

\*) См., например, Ю л Лж. Э., Кендалл М. Д. Теория статистики. — М. : Госстатиздат, 1960, с. 156.

$\tau_1$  — случайная величина, то естественно рассматривать математическое ожидание  $\bar{\tau}_1$  этой величины. Для нахождения  $\mu(N) = \bar{\tau}_1$  можно сформулировать некоторую краевую задачу, однако эта задача оказывается довольно сложной, а получающаяся характеристика — излишне громоздкой. Поэтому при малых  $\varepsilon$  в качестве меры устойчивости естественно взять главный член  $\bar{\tau}_1$  при  $\varepsilon \rightarrow 0$ . Оказывается, что

$$\bar{\tau}_1 \simeq \exp \left\{ \frac{c_1}{2\varepsilon^2} \right\}, \quad (6.3)$$

где  $c_1$  — некоторая константа, которая и определяет меру устойчивости относительно случайных возмущений  $\varepsilon \xi_t$ . Опишем способ вычисления константы  $c_1$ . Оказывается, что если записать  $f(N)$  в виде

$$f(N) = - \frac{d}{dN} V(N), \quad (6.4)$$

т. е. ввести некоторый квазипотенциал  $V$ , то

$$c_1 = \min_{N \in \partial\Omega_1} 4V(N), \quad (6.5)$$

где  $\partial\Omega_1$  — граница  $\Omega_1$ .

Если  $f(N)$  имеет логистическую форму, то

$$V(N) = - \frac{\alpha N^2}{2} + \frac{\alpha N^3}{3K} + A, \quad A = \text{const.} \quad (6.6)$$

Популяция имеет устойчивое равновесие  $N_1^* = K$  с областью  $\Omega_1 = (0, \infty)$  и неустойчивое  $N_2^* = 0$ . Очевидно, что минимум (6.5) достигается в точке  $N = 0$  и  $c_1 = 4A$ . Константа интегрирования  $A$  определяется из условия  $V(N_1^*) = 0$ . Из (6.6) при  $N = N_1^* = K$  находим, что  $A = \alpha K^2/6$ . Тогда

$$\tau_1 \simeq \exp \left\{ \frac{\alpha K^2}{3\varepsilon^2} \right\}. \quad (6.7)$$

Из этого выражения видно, что при увеличении коэффициента естественного прироста  $\alpha$  и емкости среды  $K$  среднее время жизни популяции увеличивается, причем величина емкости среды более важна для выживания. Если записать логистическое уравнение в другой форме, через коэффициент внутривидовой конкуренции ( $f = \alpha N - \gamma N^2$ ), то

$$\bar{\tau}_1 \simeq \exp \left\{ \frac{\alpha^3}{3\gamma^2 \varepsilon^2} \right\}. \quad (6.8)$$

Интерпретация этого соотношения также достаточно очевидна: усиление внутривидовой конкуренции уменьшает среднее время жизни, однако этот эффект более слабый, чем приводящее к аналогичным последствиям уменьшение естественного прироста.

Рассмотренный пример показывает, как даже небольшие, но постоянно действующие возмущения могут «расшатать» и привести к гибели популяцию, которая в отсутствие возмущений могла бы существовать неограниченно долго.

## § 7. О детерминистских и стохастических моделях

Результаты, полученные в трех предыдущих параграфах, показывают, что обычным следствием учета случайных факторов в математических моделях теории популяций (и, по-видимому, в теории биологических сообществ тоже) являются более жесткие требования к параметрам системы, которые обеспечивают ее устойчивость (в том или ином смысле). Естественно, что область устойчивости, полученная по какому-либо критерию на основании вероятностной модели, будет уже аналогичной области для детерминистской модели.

Возникает вопрос: при каких условиях детерминистские модели более или менее адекватно описывают реальные ситуации и когда можно пренебречь влиянием случайности?

Обычно мы предполагаем, что изучаемое нами сообщество состоит из  $n$  групп (популяций) с численностями  $N_1, N_2, \dots, N_n$ . Если в интересующие нас моменты времени эти численности известны, то мы считаем, что тем самым нам полностью известна динамика сообщества. Вообще говоря,  $N_1, N_2, \dots, N_n$  можно рассматривать как случайные величины и описывать их изменения во времени как некоторый стохастический процесс, где  $P(t; N_1 \leq \bar{N}_1, \dots, N_n \leq \bar{N}_n)$  — вероятность того, что в заданный момент времени в сообществе насчитывается не более чем  $\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n$  особей, принадлежащих к соответствующим группам. Поскольку при возрастании численности случайной величины  $N_1, \dots, N_n$  сходятся по вероятности к своим средним значениям, то поведение сообщества с достаточно большой численностью удовлетворительно описывается динамикой средних величин. Поэтому в нашей книге, посвященной рассмотрению одного из аспектов динамического поведе-

ния сообществ — устойчивости, мы, в основном, имеем дело лишь с достаточно большими по численности сообществами, которые описываем математическими ожиданиями (средними) численностей групп.

Возможен и более «физический» подход к этой проблеме, почти не связанный с вероятностными понятиями. Пусть  $\{N_1, \dots, N_n\}$  —  $n$ -мерное фазовое пространство, и мы изучаем в этом пространстве кривые, являющиеся траекториями нашей модельной системы. Реальное поведение системы можно представить как движение по некоторой идеальной усредненной траектории, на которое наложены различные флуктуации. Но поскольку время пребывания в состояниях, отличающихся от среднего, пропорционально

$1/\sqrt{\sum_{i=1}^n N_i}$ , то можно считать, что при достаточно большой

общей численности сообщество почти всегда (за исключением, может быть, отдельных моментов времени) движется по идеальной траектории. Поэтому для сообществ, численность которых велика, применимо динамическое описание.

Конечно, все эти рассуждения не могут претендовать на строгость. Но они достаточно правдоподобны и, как нам кажется, помогают понять выбор того или иного формального описания моделируемого объекта.

## § 8. Библиография и комментарии

§ 2. Существует огромное количество моделей динамики изолированных популяций. В книге:

У а т т К. Е. Ф. Экология и управление природными ресурсами. Перевод с англ. — М.: Мир, 1971

выделено около трех десятков различных популяционных моделей и даже построено классификационное дихотомическое древо. Мы ограничились более или менее подробным исследованием лишь одной, может быть, наиболее простой модели — *логистической*, хотя и известно отрицательное высказывание В. Феллера по поводу этой модели (см.

Ф е л л е р В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. Перевод с англ. — М.: Мир, 1967, Т. 2, с. 73).

По сути дела, это высказывание направлено против абсолютизации логистического уравнения, объявления логистического закона роста некоторым общим биологическим законом. Мы же рассматриваем логистическую модель просто как достаточно удобное и простое феноменологи-

ческое описание реально наблюдаемых явлений в растущих популяциях. Например, Теннер (см.

T a n n e r J. T. Effects of population density on growth rates of animal population. — Ecology, 1966, 47, № 5, p. 733—745)

обнаружил статистически достоверную отрицательную корреляцию между относительной скоростью роста и численностью для 45 из 63 исследованных популяций насекомых и позвоночных (по литературным данным). Интересно, что популяция человека была единственной, для которой эта корреляция всегда положительна. Правда, известны популяции, в которых при определенных значениях численности корреляция положительна, однако при дальнейшем увеличении численности она опять становится отрицательной. Этот так называемый «принцип Олли», заключающийся в постулировании немонотонного характера зависимости относительной скорости роста популяции от ее численности для популяций некоторых видов с четко выраженным групповым поведением, был впервые сформулирован в работе:

A l l e W. C. Animal aggregations: a study in general sociology. — Chicago: Chicago Univ. Press, 1931.

Подробный анализ (с экономической точки зрения) различных типов этих зависимостей приведен в книге:

A l l e W. C., E m e r s o n A. E., P a r k O., P a r k Th., S c h m i d t K. P. Principles of animal ecology. — Philadelphia: W. B. Saunders C<sup>o</sup>, 1949.

§ 3. На важность учета запаздывания в популяционных моделях и на новые динамические эффекты, возникающие в этом случае, впервые обратил внимание В. А. Костицын:

K o s t i t z i n V. A. Symbiose, parasitisme et evolution. — P., Herman, 1934.

Исследование уравнения  $\mu^u + \alpha = 0$  см. в работе

W r i g h t E. M. Stability criteria and real roots of a transcendental equation. SIAM J., 1961, 9, № 2, 136—148.

Приведенные в этом параграфе результаты в более подробном изложении можно найти в работах:

K a k u t a n i S., M a r k u s L. On the nonlinear difference-differential equation  $y'(t) = [A - By(t - \tau)]y(t)$ . — Princeton: Princeton Univ. Press, 1958, p. 1—18. — (Contributions to the theory of nonlinear oscillations, V. 4.); J o n e s G. S. Asymptotic behavior and periodic solutions of a nonlinear differential-difference equation. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1961, 47, № 6, p. 879—882.

§§ 4, 5. Здесь мы изложили результаты, полученные в статье:

L e v i n s R. The effect of random variation of different types on population growth. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1969, 62, № 4, p. 1061—1065

и в книге:

С в и р е ж е в Ю. М., Е л и з а р о в Е. Я. Математическое моделирование биологических систем. — М.: Наука, 1972, с. 135—138. — (Проблемы космической биологии; Т. XX).

§ 6. Методы анализа динамических систем достаточно общего вида, на которые воздействуют малые случайные возмущения, изложены в статье:

В е н т ц е л ь А. Д., Ф р е й д л и н М. И. О малых случайных возмущениях динамических систем. — УМН, 1970, 25, № 1, с. 3—55,

а приложения этого метода к двум типам популяционных моделей — в статье:

Ф р е й д л и н М. И., С в е т л о с а н о в В. А. О влиянии малых случайных возмущений на устойчивость состояний экологических систем. — Журнал общей биологии, 1976, 37, № 5, с. 715—721.

§ 7. Вопрос о том, когда применимы детерминистские, а когда стохастические модели, является одним из основных вопросов не только в экологии или в популяционной генетике, но и, например, в физике. И эта проблема еще далека от своего завершения. Если в физике ситуация более подходящая для стохастического описания, поскольку модели статистической физики имеют дело с численностями порядка  $10^6$ — $10^{12}$ , то в экологии и в генетике мы обычно сталкиваемся с численностями порядка  $10^2$ — $10^3$ . Этого много для индивидуального описания, но еще мало, чтобы отчетливо начали проявляться статистические закономерности. Тем не менее, поскольку не существует подходящего математического аппарата, в математической экологии широко используют модели, обязанные своим происхождением моделям статистической физики. Большое число таких моделей приведено в обзорной статье:

Goel N. S., Maitra S. C., Montroll E. W. On the Volterra and other nonlinear models of interacting populations. — Rev. Mod. Phys. 1971, 43, № 1, p. 231—276.

Обсуждение проблемы устойчивости экосистемы по отношению к случайным возмущениям содержится в работе:

В е р и г о В. В., С в и р е ж е в Ю. М. Некоторые вопросы конструирования биосистем. — В кн.: Труды VI чтений К. Э. Циолковского. М., Гос. музей космонавтики, 1972, с. 7—12.

Там же сформулирован своеобразный аналог принципа дополнительности по отношению к процедуре определения траектории экосистемы.

## Г Л А В А II

# ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ

---

### § 1. Экологическое введение

В моделях предыдущей главы развитие популяции рассматривалось в непрерывном времени и, более того, численность популяции представлялась решением дифференциального уравнения, т. е. во всяком случае непрерывной функцией. Такая схема требует определенных допущений относительно самой популяции, в частности, она должна быть достаточно многочисленной, чтобы ее численность можно было аппроксимировать непрерывной кривой. Наряду с этим, форма обыкновенных дифференциальных уравнений предполагает, что изменение численности в каждый момент времени  $t$  зависит лишь от мгновенных значений ее в данный момент. Согласиться с таким предположением можно лишь в ограниченном числе специальных случаев, а в большинстве реальных популяций довольно значительным оказывается запаздывающее действие факторов регуляции численности. Когда численность моделируется непрерывной функцией  $N(t)$ , то соответствующие эффекты учитываются в рамках дифференциальных уравнений с запаздывающими аргументами — их мы коснулись в § 3 предыдущей главы.

Ясно, однако, что более соответствует реальности представление о численности как о дискретной величине  $N_t$ , которая принимает некоторые значения в фиксированные моменты времени. Такая схема в точности отражает процесс переписи реальных (лабораторных или естественных) популяций, который осуществляется, как правило, в дискретные моменты времени. Естественное предположение, что численность  $N_t$  зависит от численностей в некоторые предшествующие моменты времени, — одна из форм учета запаздывания — приводит к использованию математического аппарата разностных уравнений.

Разностное уравнение  $k$ -го порядка имеет вид

$$N_t = F(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-k}; t), \quad (1.1)$$

где параметры функции  $F$  в общем случае зависят от того, на каком шаге  $t$  производятся вычисления. Для популяции это может означать изменение со временем внешних и внутренних факторов, определяющих ее развитие. Если же можно допустить, что эти факторы остаются постоянными в течение рассматриваемого периода времени, то мы приходим к уравнению с постоянным во времени видом правой части

$$N_t = F(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-k}), \quad (1.2)$$

т. е. численность популяции в момент  $t$  определенным (фиксированным) образом зависит лишь от ее численности в  $k$  предшествующих моментах.

Особенно заманчивой кажется идея использовать разностные уравнения в случае, когда численность каждого следующего поколения популяции  $N_{t+1}$  зависит от численности лишь предыдущего поколения  $N_t$ . Такая ситуация имеет место, например, для популяций с неперекрывающимися поколениями без длительных пауз в жизненном цикле. 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 (на стадии взрослой особи) предшествующее поколение прекращает свое существование. Для таких популяций постулат о неперекрывании поколений принимается безоговорочно — для иных популяций он может быть принят приблизительно.

Если же поколения популяции в значительной степени перекрываются или же значительная доля популяции на одной из стадий уходит в паузу, длительность которой превышает срок жизни одного поколения, допущение зависимости  $N_{t+1}$  лишь от  $N_t$  уже несправедливо.

Уже из этих замечаний ясно, что в исследовании многих популяций важно учитывать тот факт, что популяция естественно распадается на дискретные возрастные классы (или стадии развития), численности которых зависят от численностей предшествующих — а в отдельных случаях и всех остальных — возрастных классов. При этом задача описания динамики возрастного состава приводит к

анализу также дискретной — в данном случае матричной — системы.

Какое поведение дискретных моделей (разностных уравнений и матричных систем) соответствует устойчивости популяции и каковы методы исследования и условия этой устойчивости? На эти вопросы мы постараемся дать ответ в настоящей главе.

## § 2. Модели популяций с неперекрывающимися поколениями

Для популяций, поколения которых можно считать неперекрывающимися (при постоянстве основных факторов среды), уравнение (1.2) превращается в уравнение 1-го порядка

$$N_{t+1} = F(N_t) \quad (2.1)$$

или, в более распространенной форме,

$$N_{t+1} = N_t f(N_t). \quad (2.2)$$

Из естественных соображений на функцию  $F$  сразу же накладываются определенные ограничения. Так как по своему биологическому смыслу  $N_t \geq 0$ , ясно, что  $F(N) \geq 0$  для всех допустимых  $N > 0$  и  $F$  задает (однозначное) отображение полуоси  $[0, \infty)$  в себя. Естественно считать, что  $F(0) = 0$  и при малых значениях  $N$  численность популяции возрастает, т. е. в некоторой окрестности нуля  $F(N)$  — возрастающая функция. С другой стороны, ограниченность всякого реального ресурса популяции требует, чтобы  $F(N) \rightarrow 0$ , когда  $N \rightarrow \infty$ . Типичный вид графика  $F(N)$  изображен на рис. 5, а.

Таким образом, функция  $F(N)$  заведомо не монотонна на всей полуоси и задаваемое ею отображение не является взаимно однозначным.

Можно предположить целый ряд конкретных видов функции  $F(N)$ , описывающей динамику роста. Так, формальный разностный аналог \*) логистического уравнения

$$dN/dt = rN(1 - N/K)$$

принимает вид

$$N_{t+1} = N_t [1 + r(1 - N_t/K)], \quad (2.3)$$

\*) Заменяем  $dN/dt$  на  $\Delta N/\Delta t$ , где  $\Delta N = N_{t+1} - N_t$ , а  $\Delta t = 1$ .

где параметрам  $r$  и  $K$  придается тот же смысл, что и в логистическом уравнении. Однако, если в какой-либо момент времени  $N_t$  превосходит величину  $K(1+r)/r$ , то уравнение (2.3) дает отрицательное значение  $N_{t+1}$ . В непрерывном прототипе этого не происходит, т. е., с этой точки зрения,

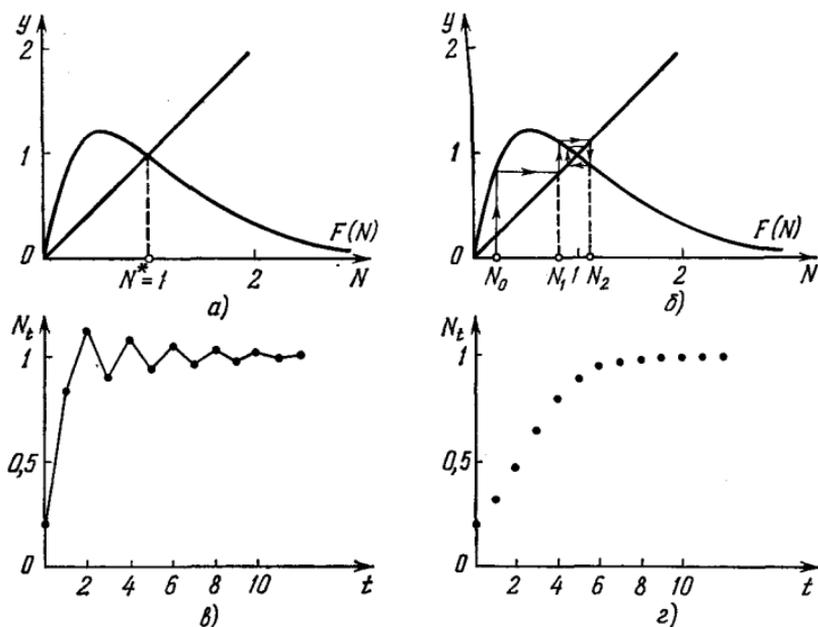


Рис. 5. Равновесная точка уравнения (2.4) с  $K = 1$ ,  $r = 1,8$ : а) равновесие  $N^*$  отыскивается как точка пересечения кривой  $y = F(N)$  с прямой  $y = N$  (диаграмма Ламерея); б) графическое определение последовательных значений  $N_0 = 0,2$ ,  $N_1, N_2, \dots$  (лестница Ламерея); в) затухающие колебания, сходящиеся к равновесию; г) траектория, монотонно сходящаяся к  $N^*$  ( $r = 0,6$ ).

уравнение (2.3) биологически некорректно. От подобной «некорректности» избавлено уравнение

$$N_{t+1} = N_t \exp \{r(1 - N_t/K)\}, \quad (2.4)$$

которое также можно считать разностным аналогом логистического закона роста. В последнее время имели место удачные попытки моделирования динамики некоторых лабораторных и естественных популяций насекомых посредством трехпараметрического уравнения

$$N_{t+1} = N_t \lambda [1 + aN_t]^{-b}, \quad (2.5)$$

где параметры  $a$  и  $b$  отражают эффекты самолимитирования популяции по численности. В различных работах предлагались и другие виды уравнений (2.2) применительно к анализу динамики популяций. Мы не станем их перечислять, а укажем лишь общие методы исследования устойчивости в таких уравнениях.

*Решением* (или *траекторией*) уравнения (2.2) является любая последовательность значений  $\{N_t\}$  ( $t = 0, 1, 2, \dots$ ), удовлетворяющая данному разностному соотношению при каждом  $t$ . Очевидно, различным начальным значениям  $N_0$  соответствуют различные решения. Устойчивость решений можно определить так же, как устойчивость по Ляпунову решений дифференциального уравнения: при достаточно малых отклонениях начального значения новое решение мало отличается от исходного. Или же, на формальном языке, решение  $\{N_t^*\}$  уравнения (2.2) называется устойчивым, если для любого, сколь угодно малого  $\epsilon > 0$  найдется  $\delta(\epsilon) > 0$  такое, что как только  $|N_0 - N_0^*| < \delta$ , для всех точек соответствующих траекторий при  $t = 1, 2, \dots$  выполняется  $|N_t - N_t^*| < \epsilon$ .

Аналогично можно распространить на разностное уравнение и определения асимптотической устойчивости, устойчивости в некоторой области и глобальной, или абсолютной, устойчивости, однако в анализе разностных уравнений существует и несколько иная терминология, которой мы коснемся ниже. Вводимые понятия будут иллюстрироваться примерами поведения траекторий уравнения (2.4).

Если существует решение вида

$$N_t \equiv \text{const} = N^* \quad (2.6)$$

— *равновесие* —, то оно должно удовлетворять уравнению

$$N^* = F(N^*). \quad (2.7)$$

Если решение (2.6) устойчиво, его называют *устойчивой точкой* (рис. 5, в, з).

Существование равновесия легко устанавливается графически по так называемой «диаграмме Ламерея» (рис. 5, а); схема графического определения последовательных значений  $N_1, N_2, \dots$  носит название «лестницы Ламерея» (рис. 5, б).

В общем случае равновесие возможно, если уравнение (2.7) имеет хотя бы один положительный корень  $N^*$ . Чтобы

исследовать поведение траектории в окрестности этого равновесия, положим  $N_t = N^* + x_t$  и, как и в непрерывном случае, линеаризуем уравнение (2.2), разлагая функцию  $F$  в ряд по степеням  $N_t - N^* = x_t$  и отбрасывая члены порядка  $x_t^2$  и выше. Получим

$$x_{t+1} = \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} x_t + O(x_t^2). \quad (2.8)$$

По соображениям о сходимости геометрической прогрессии отсюда немедленно следует, что  $x_t \rightarrow 0$  или  $|x_t| \rightarrow \infty$  в зависимости от того, меньше или больше единицы абсолютное значение производной  $\left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*}$ . Таким образом, равновесие  $N^*$  (асимптотически) устойчиво, если

$$\left| \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} \right| < 1, \quad (2.9)$$

— в этом случае  $N^*$  является предельной точкой всех достаточно близких траекторий — и неустойчиво, если

$$\left| \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} \right| > 1. \quad (2.10)$$

Если

$$\left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} = 0,$$

то в предыдущих условиях его следует заменить на  $(d^2F/dN^2)_{N^*}$ ; если и это значение равно нулю, то оно заменяется на  $(d^3F/dN^3)_{N^*}$  и т. д.

Случай

$$\left| \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} \right| = 1$$

также требует дополнительного исследования членов более высокого порядка в разложении (2.8).

В общем случае условия (2.9) и (2.10) могут быть уточнены; а именно, при

$$0 < \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} < 1 \quad (2.9a)$$

отклонения от равновесия исчезают монотонно, а когда

$$-1 < \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N^*} < 0, \quad (2.9б)$$

то происходят затухающие колебания возле  $N^*$ ; при

$$\left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} > 1 \quad (2.10a)$$

отклонение от равновесия монотонно растет, а когда

$$\left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} < -1, \quad (2.10б)$$

то происходят нарастающие по амплитуде колебания возле  $N^*$ .

**Пример.** Для уравнения (2.4) равновесие (2.6) ищется как решение

$$\exp \left\{ r \left( 1 - \frac{N^*}{K} \right) \right\} = 1,$$

откуда следует, что единственное равновесное значение  $N^* = K > 0$  существует при любом  $r$  (\*). Условия (2.10) показывают, что равновесие неустойчиво, когда  $r < 0$  или  $r > 2$ , а из (2.9) следует, что при  $0 < r < 2$  имеет место устойчивая точка. Точнее говоря, отклонения от равновесия убывают монотонно, когда  $0 < r < 1$  (рис. 5, з), и колебательно, когда  $1 < r < 2$  (рис. 5, в).

Изложенный метод позволяет установить сходимость траекторий  $N_t$  к равновесию  $N^*$  лишь при достаточно малых отклонениях от равновесия начального значения  $N_0$ . Глобальный характер поведения траекторий — как и для обыкновенных дифференциальных уравнений — устанавливается отысканием соответствующих функций Ляпунова. В нашем примере такой функцией может служить функция

$$V_t = (N_t - K)^2.$$

Действительно,  $V_t$  обладает всеми свойствами функции Ляпунова:

- 1)  $V_t \geq 0$  и имеет минимум  $V = 0$  при  $N_t = K$ ;
- 2) приращение  $V_t$  на траектории уравнения (2.4) есть

$$\begin{aligned} \Delta V_t &= V_{t+1} - V_t = (N_{t+1} - N_t)(N_{t+1} + N_t - 2K) = \\ &= K^2 n_t [\exp \{r(1 - n_t)\} - 1] [n_t \exp \{r(1 - n_t)\} + n_t - 2], \end{aligned}$$

где

$$n_t = N_t/K.$$

---

\*) Это обстоятельство служит одним из соображений в пользу трактовки (2.4) как разностного аналога логистического уравнения.

Тогда неравенство  $\Delta V_t \leq 0$  приводит к двум системам неравенств:

$$\begin{aligned} \text{а) } e^{r(1-n_t)} &\geq 1, & \text{б) } e^{r(1-n_t)} &< 1, \\ e^{r(1-n_t)} + 1 &< \frac{2}{n_t}; & e^{r(1-n_t)} + 1 &\geq \frac{2}{n_t} \end{aligned}$$

исследование которых показывает, что  $\Delta V_t \leq 0$  при  $0 < r < 2$  для всех  $n_t > 0$  и  $\Delta V_t = 0$  лишь при  $n_t = N^*/K$ . Тем самым равновесие  $N^*$  глобально асимптотически устойчиво, т. е. при любых начальных значениях  $N_0 > 0$  решение  $N_t$  стремится к  $N^*$ .

### § 3. Циклы и «хаос» в решениях разностного уравнения

Решение  $\{N_t^*\}$  уравнения (2.1), состоящее из конечного набора  $T$  значений, повторяющихся в строгой последовательности (т. е.  $N_t^* = N_{t+T}^*$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$ ;  $N_{t+j}^* \neq N_t^*$ ,  $j = 1, 2, \dots, T-1$ ), называется *циклом длины  $T$*  ( *$T$ -точечным циклом* или  *$T$ -циклом*). На рис. 6, б изображен двухточечный цикл, на рис. 6, в — четырехточечный цикл.

Чтобы выяснить, существуют ли среди решений уравнения (2.1) циклы, например, периода  $T = 2$ , и найти эти циклы, следует искать решение, обладающее свойством

$$N_t = N_{t+2} = N_{t+4} = \dots$$

Ясно, что

$$N_{t+2} = F(N_{t+1}) = F(F(N_t)) = F^{(2)}(N_t).$$

Если рассматривать последовательность  $\{N_t\}$  с шагом 2, то уравнение

$$N_{t+2} = F^{(2)}(N_t) \quad (3.1)$$

вновь представляет собой разностное уравнение первого порядка, и для его исследования мы воспользуемся изложенным выше методом.

Цикл длины 2 возможен, если существуют два различных положительных корня системы уравнения

$$N_2 = F(N_1), \quad N_1 = F(N_2), \quad (3.2)$$

которые мы обозначим через  $N_1^2$  и  $N_2^2$ . Очевидно, они находятся среди корней уравнения

$$N = F^{(2)}(N).$$

Графически подобную ситуацию иллюстрирует рис. 6, а,

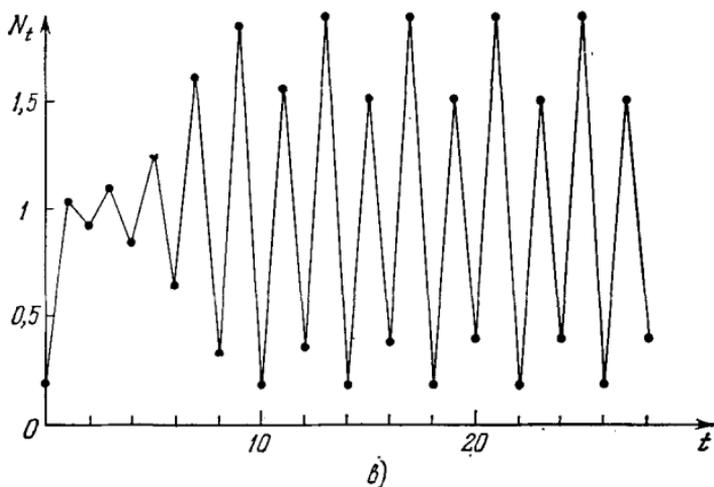
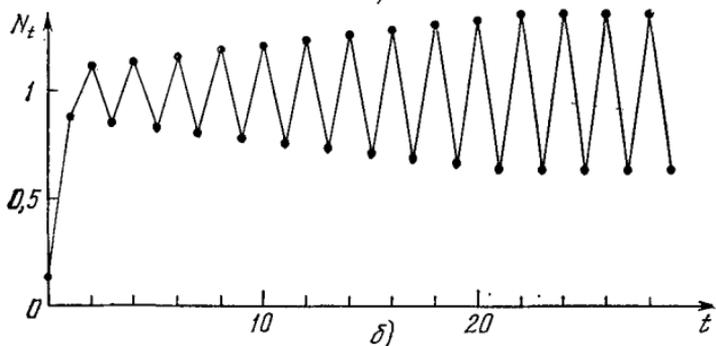
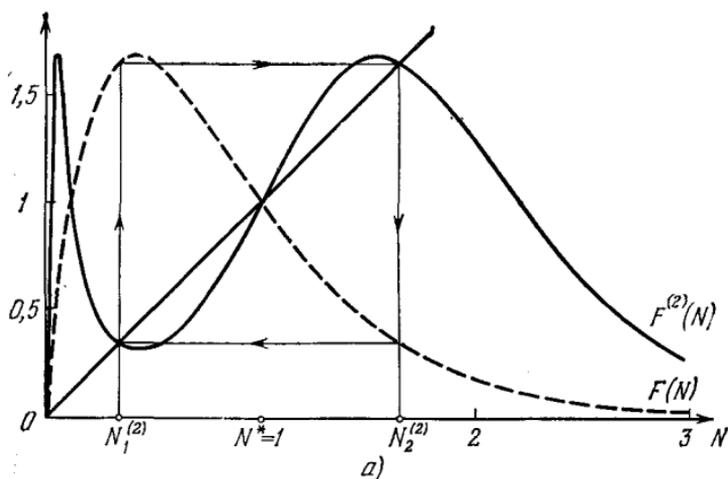


Рис. 6. Циклическое поведение решений (2.4): а) диаграмма Ланерея для 2-точечного цикла ( $r = 2,4$ ); б) 2-цикл ( $r = 2,1$ ;  $N_0 = 0,15$ ); в) 4-цикл ( $r = 2,6$ ;  $N_0 = 0,1$ ).

Линеаризовав уравнение (3.1) в точке, например  $N_2^2$ , и проверив условие (2.9), имеющее в данном случае вид

$$\left| \left( \frac{dF^{(2)}}{dN} \right)_{N_2^2} \right| < 1,$$

мы выясним, является ли  $N_2^2$  предельной точкой для достаточно близких траекторий уравнения (2.1). По правилу дифференцирования сложной функции и с учетом (3.2) получаем

$$\left( \frac{dF^{(2)}}{dN} \right)_{N_2^2} = \left( \frac{dF}{dN} \right)_{F(N_2^2)} \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_2^2} = \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_1^2} \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_2^2}.$$

Легко видеть, что значение производной  $dF^{(2)}/dN$  в другой точке цикла,  $N_1^2$ , совпадает с полученным выражением, т. е.

$$\left( \frac{dF^{(2)}}{dN} \right)_{N_1^2} = \left( \frac{dF^{(2)}}{dN} \right)_{N_2^2} = \prod_{i=1}^2 \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_i^2}.$$

Таким образом, обе точки цикла одновременно либо являются, либо не являются предельными точками для траекторий уравнения.

Аналогично, при исследовании устойчивости цикла любого периода  $T$  со значениями  $(N_1^T, N_2^T, \dots, N_T^T)$  нас будет интересовать значение производной  $dF^{(T)}/dN$  в этих точках  $T$ -цикла. Так, для точки  $N_1^T$  имеем

$$\begin{aligned} \left( \frac{dF^{(T)}}{dN} \right)_{N_1^T} &= \left( \frac{dF}{dN} \right)_{F^{(T-1)}(N_1^T)} \left( \frac{dF^{(T-1)}}{dN} \right)_{N_1^T} = \dots \\ &\dots = \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_T^T} \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_{T-1}^T} \dots \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_1^T}. \end{aligned}$$

Значения производной  $dF^{(T)}/dN$  во всех остальных точках цикла совпадают с полученным выражением с точностью до порядка сомножителей; следовательно, все они одинаковы и равны

$$\lambda^{(T)} = \prod_{i=1}^T \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_i^T}, \quad (3.3)$$

так что все точки  $T$ -цикла могут лишь одновременно быть или не быть предельными точками для траекторий уравнения. Это обстоятельство послужило основанием для следующей терминологии.

Цикл  $(N_1^T, \dots, N_T^T)$  называется *притягивающим*, *отталкивающим* или *нейтральным*, если соответственно

$$\lambda^{(T)} = \prod_{j=1}^T \left( \frac{dF}{dN} \right)_{N_j^T} < 1, \quad (3.4)$$

$$\lambda^{(T)} > 1 \quad (3.5)$$

или

$$\lambda^{(T)} = 1. \quad (3.6)$$

Очевидно, введенные определения аналогичны соответственно асимптотической устойчивости, неустойчивости и устойчивости неасимптотической.

**Пример.** Для уравнения (2.4)

$$F^{(2)}(N) = \exp \left\{ r \left( 2 - \frac{N}{K} \left[ \exp \left\{ r \left( 1 - \frac{N}{K} \right) + 1 \right\} \right] \right) \right\},$$

и (3.2) приводит к уравнению

$$\frac{N}{K} \left[ \exp \left\{ r \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \right\} + 1 \right] = 2,$$

которое заменой переменных

$$N = K(1+x)$$

сводится к

$$x = \operatorname{th} \left( \frac{1}{2} rx \right), \quad (3.7)$$

где

$$\operatorname{th} x = \frac{e^x - e^{-x}}{e^x + e^{-x}}.$$

Число корней трансцендентного уравнения (3.7) выясняется графическим анализом (рис. 7). При  $r < 2$  существует лишь одно решение  $x = 0$  (т. е.  $N^* = K$ ), которое соответствует глобальному устойчивому равновесию, найденному ранее. При  $r > 2$  существуют три точки пересечения прямой  $y = x$  с кривой  $y = \operatorname{th} \left( \frac{1}{2} rx \right)$ :  $x = 0$  и  $x = \pm x_0$ , где  $0 < x_0 < 1$ . Проверка условий (2.10) и (3.4) показывает, что при  $r > 2$  решение  $x = 0$  ( $N^* = K$ ) неустойчиво, а точки

$$N_{1,2}^* = K(1 \pm x_0) \quad (3.8)$$

образуют притягивающий 2-цикл, когда

$$0 < r[2 - r(1 - x_0^2)] < 2.$$

Последнее условие задает интервал значений

$$2 < r < r_2 \approx 2,526, \quad (3.9)$$

в котором точки  $N_{1,2}^2$  образуют притягивающий цикл. Поскольку равновесие  $N^* = K$  при этом неустойчиво,

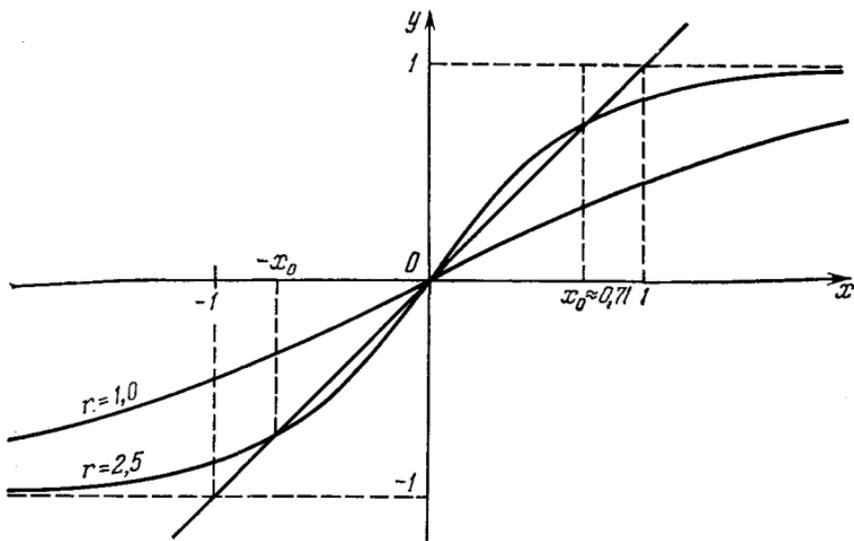


Рис. 7. Графическое решение уравнения (3,7): решение  $x_0$  отыскивается как абсцисса точки пересечения прямой  $y = x$  с кривой  $y = th(rx/2)$ ; наклон касательной к кривой в точке  $x = 0$  равен  $r/2$ .

отсюда следует, что траектории (2.4), начинающиеся достаточно близко от  $N_{1,2}^2$ , сходятся к этим точкам, т. е. реализуется устойчивый цикл длины 2. Глобальной устойчивости цикла ( $N_1^2, N_2^2$ ), строго говоря, не существует уже хотя бы потому, что решение  $N_t = N^* = K$  к нему не стремится. Однако многочисленные расчеты показывают, что почти при всех начальных значениях  $N_0$  и условии (3.9) траектории стремятся к циклу ( $N_1^2, N_2^2$ ).

При дальнейшем возрастании значений параметра  $r$  встречаются устойчивые циклы периода 4, 8, 16, ...,  $2^k$  ( $k$  — любое натуральное число).

Более тщательное исследование картины траекторий уравнения (2.4) при изменении параметра  $r$  требует при-

влечения более сложных математических средств, а именно, аппарата теории динамических систем, теории бифуркации решений.

Подобное исследование проведено в последнее время; из его результатов, в частности, следует, что:

1) при каждом фиксированном значении  $r > 0$  среди всех решений может быть не более одного притягивающего цикла;

2) если существует притягивающий цикл периода  $n$ , то почти при всех начальных значениях траектории стремятся к этому циклу;

3) если закон изменения численности популяции (2.1) не совпадает с законом (2.4), имеющим притягивающий цикл, но близок к нему (в некотором смысле), то асимптотическое поведение траекторий обеих систем одинаково, т. е. (2.1) также должно иметь притягивающий цикл;

4) для всякого  $n$  существует такое  $r = r(n)$ , что (2.4) имеет притягивающий цикл периода  $n$ ;

5) при возрастании  $r$  в пределах некоторого ограниченного интервала  $(0, r_0)$  происходят бифуркации решений: циклы периода  $2^k$  сменяются циклами  $2^{k+1}$  ( $k = 0, 1, 2, \dots$ ).

Заметим, что подобное аналитическое исследование картины поведения решений имеет не только чисто теоретический интерес. Дело в том, что когда мы вычисляем траекторию любого разностного уравнения на ЭЦВМ, в силу ограниченности разрядной сетки результат  $\{\hat{N}_t\}$  будет отличаться от истинной траектории  $\{N_t\}$ . Ясно, что в машине возможно лишь конечное — хотя и очень большое — число  $2^m$  (где  $m$  — размер разрядной сетки) различных значений  $\hat{N}_t$ . Следовательно, начиная с некоторого достаточно большого момента  $t$ , мы неизбежно получим встречавшееся уже ранее значение  $N_{t-T}$ , т. е. последовательность  $\{\hat{N}_t\}$  будет периодичной — с достаточно большим периодом  $T$  — независимо от того, является ли истинная траектория  $\{N_t\}$  периодичной или нет. Аналитическое же исследование уравнений позволяет установить, насколько верно вычисляемая последовательность  $\{\hat{N}_t\}$  отражает характер истинной траектории  $\{N_t\}$ .

Наряду с равновесием и циклами можно выделить еще один тип поведения решений разностного уравнения. Это так называемые *хаотические* траектории, т. е. непериодиче-

ские последовательности  $\{N_i\}$  и даже, более того, не стремящиеся ни к какому притягивающему решению (равновесию либо циклу). Оказывается, существует связь между наличием циклов периода 3 и существованием хаотических решений. Здесь доказана теорема, носящая общий характер. Она утверждает, что если уравнение (2.1) обладает трехточечным циклом, то оно имеет также и решения любого периода  $n$  и, кроме того, существует несчетное множество начальных значений  $N_0$ , при которых решение не стремится ни к одному из этих циклов, т. е. хаотично. Таким образом, поведение решения такой системы принципиально зависит от начального значения  $N_0$ .

**Пример.** Для уравнения (2.4) трехточечный цикл ищется как

$$\begin{aligned} N_1 &= aK, \\ N_2 &= bK, \\ N_3 &= cK, \quad 0 < a < b < c, \end{aligned}$$

откуда числа  $a$ ,  $b$  и  $c$  должны удовлетворять системе

$$\begin{aligned} b &= a \exp \{r(1-a)\}, \\ c &= b \exp \{r(1-b)\}, \\ a &= c \exp \{r(1-c)\}. \end{aligned} \quad (3.10)$$

Прологарифмировав каждое из уравнений (3.10) и сложив их почленно, получим соотношение

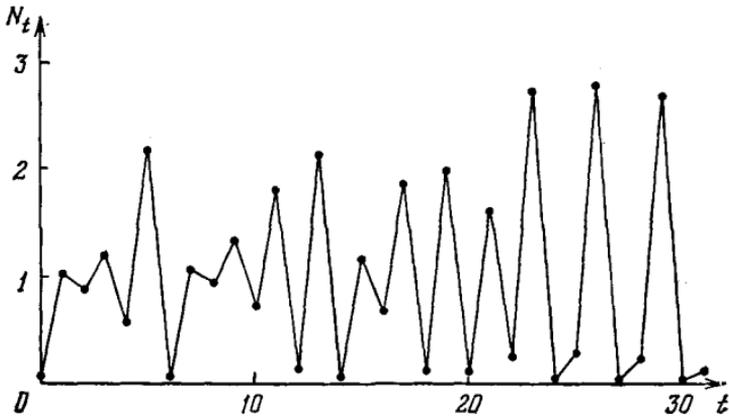
$$a + b + c = 3,$$

с использованием которого можно показать, что  $a$  является наименьшим положительным корнем трансцендентного уравнения

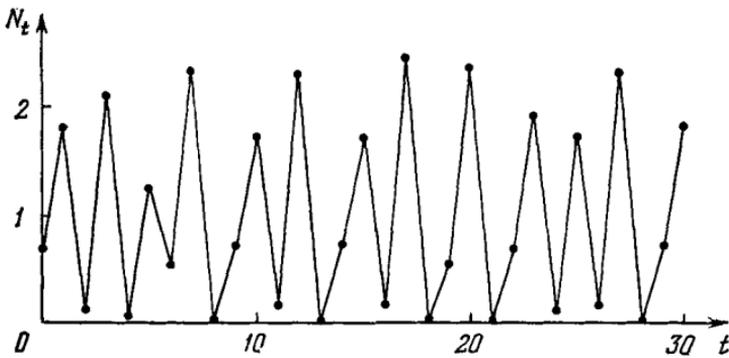
$$\ln \left[ \frac{3}{a} - 1 - \exp \{r(1-a)\} \right] = r [2 - a - a \exp \{r(1-a)\}]. \quad (3.11)$$

Графический анализ (3.11) показывает, что при  $r > r_c \approx 3,102$  существует 2 различных трехточечных цикла, а при  $r < r_c$  трехточечных циклов нет. Таким образом, согласно вышесформулированному общему утверждению, решения уравнения (2.4) находятся в хаотическом режиме, когда  $r > r_c$  (рис. 8).

Итак, на примере одного лишь уравнения (2.4) мы убедились, сколь разнообразными могут быть решения разностного уравнения. Богатый спектр поведения траекторий



а)



б)

Рис. 8. Хаотические режимы (3.7) при  $r = 3,2$  ( $K = 1$ ): а)  $N_0 = 0,05$ ; расходящиеся колебания возле неустойчивого равновесия  $N^* = 1$  попадают, начиная с  $t = 23$  в окрестность 3-цикла. Поскольку этот цикл неустойчив, в дальнейшем характер траектории обязательно сменится; б)  $N_0 = 0,7$ ; хаотическая траектория без видимых «закономерностей».

содержит устойчивое равновесие, устойчивые циклы любой длины, а также хаотический режим с решающим значением начальных условий. По-видимому, успешное применение

разностных уравнений к моделированию реальных популяций и объясняется отчасти этим богатством динамического поведения модельных траекторий.

#### § 4. Дискретная модель возрастной структуры популяции

Уравнения предыдущих моделей динамики популяций описывали изменения лишь общей численности популяций  $N(t)$ , причем не делалось никаких предположений относительно зависимости смертности и рождаемости от возраста особей. Однако во многих случаях учет возрастной структуры популяции имеет существенное значение.

В жизненном цикле любого организма можно выделить либо несколько стадий развития, как, например, у насекомых, либо несколько возрастных ступеней, определяемых в некоторых единицах времени, например, в годах с момента рождения млекопитающего. Тогда популяция естественно распадается на некоторое число  $n$  возрастных групп. Способ разбиения популяции на возрастные группы, как правило, определяется биологическими особенностями организмов, а также спецификой рассматриваемой задачи. Простейшие постулаты относительно взаимозависимости численностей возрастных групп приводят к так называемой *модели Лесли*.

Пусть  $x_i(t)$  означает численность  $i$ -й возрастной группы ( $i = 1, 2, \dots, n$ ), если не учитывается разделение по полу, и численность самок  $i$ -й группы, если разделение по полу существенно для рассматриваемой популяции. Время  $t$  отсчитывается в дискретные моменты, совпадающие с моментами перехода из одной возрастной группы в следующую. Предположим, что функции рождаемости  $b_i(x_1, \dots, x_n)$ , показывающие численность потомства (или новорожденных самок)  $i$ -й возрастной группы, представляют собой линейные функции численности лишь данной возрастной группы

$$b_i(x_1, \dots, x_n) = b_i x_i, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (4.1)$$

с неотрицательными коэффициентами  $b_i$  — коэффициентами рождаемости. Тогда численность начальной возрастной группы, складывающаяся из потомства всех возрастных групп, будет описываться соотношением

$$x_1(t+1) = \sum_{i=1}^n b_i x_i(t). \quad (4.2)$$

Предположим, что функции  $s_i(x_1, \dots, x_n)$ , описывающие переход из  $i$ -й возрастной группы в  $(i + 1)$ -ю группу, также суть линейные функции численности лишь  $i$ -й возрастной группы:

$$s_i(x_1, \dots, x_n) = s_i x_i, \quad i = 1, 2, \dots, n-1, \quad (4.3)$$

где коэффициенты выживаемости  $s_i$  ( $0 < s_i \leq 1$ ) показывают, какая доля особей  $i$ -й группы доживает до следующего,  $(i + 1)$ -го возраста. Тогда для всех групп, начиная со второй, выполняются соотношения

$$x_{i+1}(t+1) = s_i x_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, n-1. \quad (4.4)$$

Постулаты (4.1) и (4.3) означают, что мы не учитываем изменчивость параметров в зависимости от условий среды и пренебрегаем влиянием общей численности популяции на рождаемость и смертность.

Если через  $\mathbf{x}(t)$  обозначить вектор-столбец, координатами которого являются численности всех возрастных групп, то из (4.2) и (4.4) вытекает уравнение

$$\mathbf{x}(t+1) = L\mathbf{x}(t), \quad (4.5)$$

где квадратная матрица  $L$  порядка  $n \times n$  имеет вид

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & & & 0 \\ & s_2 & 0 & & \\ & & \ddots & \ddots & \\ 0 & & & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix}, \quad \begin{aligned} b_i &\geq 0, \quad i = 1, 2, \dots, n; \\ 0 < s_j &\leq 1, \quad j = 1, 2, \dots, n-1, \end{aligned} \quad (4.6)$$

и называется *матрицей Лесли*.

Уравнение (4.5) представляет собой систему  $n$  линейных разностных уравнений первого порядка с постоянными коэффициентами. Решение, соответствующее начальному распределению численностей  $\mathbf{x}(0)$ , может быть записано в виде

$$\mathbf{x}(t) = L^t \mathbf{x}(0), \quad t = 1, 2, \dots,$$

где  $L^t$  — степень матрицы  $L$ .

Матрица  $L$  определяет линейный оператор в  $n$ -мерном евклидовом пространстве, который мы также будем называть *оператором Лесли*. Поскольку величины  $x_i(t)$  имеют смысл численностей, они неотрицательны, и нас будет инте-

решать действие оператора Лесли в положительном ортанте  $P^n$   $n$ -мерного пространства. Так как все элементы матрицы  $L$  неотрицательны (в этом случае сама матрица называется *неотрицательной*), то ясно, что любой вектор положительного ортанта не выводится оператором Лесли за его пределы, т. е. траектория  $x(t)$  ( $t = 1, 2, \dots$ ) остается в  $P^n$ . Все дальнейшие свойства модели Лесли вытекают из неотрицательности матрицы  $L$  и ее специальной структуры.

Асимптотическое поведение решений уравнения (4.5) существенно связано со спектральными свойствами матрицы  $L$ , основные из которых устанавливаются известной

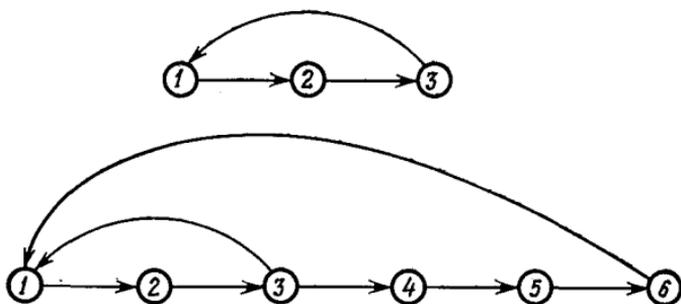


Рис. 9. Примеры графов, соответствующих матрицам Лесли. Наличие дуги  $n \rightarrow 1$  обеспечивает сильную связность графа.

теоремой Перрона — Фробениуса. Для применения этой теоремы следует убедиться, что неотрицательная матрица  $L$  *неразложима*, т. е. никакой перестановкой строк и соответствующих столбцов она не может быть приведена к виду

$$\begin{pmatrix} A & 0 \\ C & B \end{pmatrix},$$

где  $A$  и  $B$  — квадратные блоки. Понятие неразложимости матрицы может быть сформулировано также на языке графов, которые отражают расположение ненулевых элементов матрицы. Такой граф имеет  $n$  вершин, и каждому ненулевому элементу матрицы с индексами  $(i, j)$  соответствует ребро между вершинами  $i$  и  $j$  с направлением  $j \rightarrow i$ . Так, матрицам, фигурирующим на стр. 75, соответствуют графы, изображенные на рис. 9.

Граф называется *сильно связным*, если для любой пары вершин  $k$  и  $l$  существует ориентированный путь некоторой



## § 5. Спектральные свойства оператора Лесли

Как уже отмечалось, поведение решений уравнений модели Лесли (4.5) во многом определяется спектральными свойствами матрицы  $L$  или же соответствующего оператора  $L$ .

Рассмотрим случай, когда оператор  $L$  является оператором *простой структуры*, т. е. имеет  $n$  линейно независимых собственных векторов. Поскольку собственные векторы, соответствующие различным собственным значениям, линейно независимы, простая структура имеет место, когда все собственные числа оператора различны. В общем случае это условие не является необходимым: существуют линейные операторы простой структуры, у которых характеристический многочлен имеет кратные корни. Однако для оператора Лесли можно показать, что единичная кратность всех собственных значений является необходимым и достаточным условием простоты структуры.

Действительно, общим критерием простоты структуры линейного оператора  $A$  является условие, что все элементарные делители минимального многочлена матрицы  $A$  линейны. *Минимальным многочленом* матрицы  $A$  называется аннулирующий многочлен данной матрицы минимальной степени

$$\psi(A) = 0$$

(с коэффициентом единица при старшей степени). Известно\*), что

$$\psi(\lambda) = D_n(\lambda)/D_{n-1}(\lambda), \quad (5.1)$$

где  $D_k(\lambda)$  — наибольший делитель миноров  $k$ -го порядка характеристической матрицы  $\lambda I - L$  (коэффициент при старшей степени  $\lambda$  берется равным единице). Минор данной матрицы, построенный на последних  $n - 1$  строках и первых  $n - 1$  столбцах, имеет вид

$$(\lambda I - J) \begin{pmatrix} 2, 3, \dots, n \\ 1, 2, \dots, n-1 \end{pmatrix} = (-1)^{n-1} s_1 s_2 \dots s_{n-1} \quad (5.2)$$

\*) См. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. — М.: Наука, 1966, с. 184—187.

и не содержит  $\lambda$ ; следовательно,  $D_{n-1}(\lambda) = 1$  и тогда  $D_k(\lambda) = 1$ ,  $k = n - 2, \dots, 1$ . Отсюда, в частности,

$$\psi(\lambda) = D_n(\lambda), \quad (5.3)$$

т. е. минимальный многочлен матрицы Лесли совпадает с ее характеристическим многочленом. Его элементарные делители в поле комплексных чисел — это степени двучленов  $(\lambda - \lambda_j)$ , где  $\lambda_j$  — различные собственные числа  $L$ . Чтобы все они были первой степени, необходимо и достаточно, чтобы все  $n$  собственных чисел были различны.

Итак, оператор Лесли имеет простую структуру в том и только в том случае, когда все его собственные значения различны.

Из условия (5.3) можно вывести еще несколько утверждений относительно оператора  $L$ . Тот факт, что размерность минимального многочлена  $L$  совпадает с размерностью всего пространства, означает, что пространство является циклическим относительно данного оператора, т. е. существует такой вектор  $e$ , что векторы  $e, Le, L^2e, \dots, L^{n-1}e$  линейно независимы, а вектор  $L^n e$  линейно через них выражается. Таким вектором служит, например, вектор  $e = (1, 0, \dots, 0)$ .

Инвариантные многочлены, т. е. многочлены

$$i_1(\lambda) = \psi(\lambda) = \frac{D_n(\lambda)}{D_{n-1}(\lambda)}, \quad i_2(\lambda) = \frac{D_{n-1}(\lambda)}{D_{n-2}(\lambda)}, \quad \dots, \quad i_n(\lambda) = \frac{D_1(\lambda)}{D_0(\lambda)} \quad (5.4)$$

( $D_0(\lambda) \equiv 1$  по определению), для матрицы Лесли имеют вид

$$i_1(\lambda) = \psi(\lambda) = D_n(\lambda), \quad i_2(\lambda) = 1, \quad \dots, \quad i_n(\lambda) = 1. \quad (5.5)$$

Поскольку нормальная жорданова форма всякой матрицы показывает расщепление пространства на циклические подпространства, соответствующие элементарным делителям всех инвариантных многочленов, равенства (5.5) позволяют утверждать, что если спектр матрицы Лесли состоит из  $m$  различных значений  $\lambda_j$  ( $j = 1, 2, \dots, m \leq n$ ) с кратностями  $k_j$  ( $k_1 + k_2 + \dots + k_m = n$ ), то нормальная жорданова форма данной матрицы имеет ровно  $m$  клеток, с размерами  $k_j \times k_j$  и числами  $\lambda_j$  на главной диагонали. Таким образом, одинаковые собственные значения сосредоточены в одной и той же жордановой клетке.

Итак, матрица Лесли может быть представлена в виде

$$L = P \{J_1, J_2, \dots, J_m\} P^{-1}, \quad (5.6)$$

где  $J_j$  — жорданова клетка размера  $k_j \times k_j$  — имеет вид

$$J_j = \begin{vmatrix} \lambda_j & 1 & 0 \\ & \lambda_j & \ddots \\ 0 & & & 1 \\ & & & & \lambda_j \end{vmatrix}. \quad (5.7)$$

В случае, когда все собственные числа  $\lambda_j$  различны, столбцы преобразующей матрицы  $P$  представляют собой собственные векторы, соответствующие различным собственным значениям. В общем случае — это векторы, образующие так называемый жорданов базис. Поскольку одинаковые собственные значения сосредоточены в одной и той же жордановой клетке, векторы  $e_1, e_2, \dots, e_k$  этого базиса, соответствующие собственному значению  $\lambda$  кратности  $k$ , могут быть последовательно определены из соотношений

$$(L - \lambda I) e_1 = 0, \quad (L - \lambda I) e_2 = e_1, \dots, (L - \lambda I) e_k = e_{k-1}. \quad (5.8)$$

Произвольная функция от матрицы и, в частности, любая натуральная степень матрицы  $t$  определяются по ее значениям на спектре матрицы. Ясно, что

$$L^t = P \{J_1^t, J_2^t, \dots, J_m^t\} P^{-1}, \quad (5.9)$$

где степень жордановой клетки размера  $k \times k$ , соответствующей собственному значению  $\lambda$  кратности  $k$ , при достаточно больших  $t$  имеет вид

$$J^t(\lambda) = \begin{vmatrix} \lambda^t & \frac{t}{1!} \lambda^{t-1} & \frac{t(t-1)}{2!} \lambda^{t-2} & \dots & \frac{t(t-1) \dots (t-k+2)}{(k-1)!} \lambda^{t-k+1} \\ 0 & \lambda^t & \frac{t}{1!} \lambda^{t-1} & \dots & \frac{t(t-1) \dots (t-h+3)}{(k-2)!} \lambda^{t-k+2} \\ & & \cdot & & \vdots \\ & & & \cdot & \frac{t}{1!} \lambda^{t-1} \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \lambda^t \end{vmatrix}. \quad (5.10)$$

Когда все собственные числа  $\lambda_j$  различны, формулы (5.9) и (5.10) упрощаются до

$$L^t = P \begin{vmatrix} \lambda_1^t & & 0 \\ & \lambda_2^t & \\ 0 & & \lambda_n^t \end{vmatrix} P^{-1}. \quad (5.11)$$

Формулы (5.9) — (5.10) позволяют вычислить возрастное распределение  $\mathbf{x}(t)$  на любом шаге  $t$  и при любом начальном распределении  $\mathbf{x}(0)$ , а также исследовать асимптотическое поведение траекторий системы при  $t \rightarrow \infty$ , т. е. исследовать предел

$$\lim_{t \rightarrow \infty} L^t \mathbf{x}(0). \quad (5.12)$$

Из (5.10) ясно, что если для всех  $\lambda_j$   $|\lambda_j| < 1$ , то

$$\lim_{t \rightarrow \infty} L^t \mathbf{x}(0) = 0.$$

Если же существует  $\lambda_j$  такое, что  $|\lambda_j| > 1$ , то

$$\lim_{t \rightarrow \infty} L^t \mathbf{x}(0) = \infty.$$

Таким образом, нетривиальный предел (5.12) может существовать лишь в случае, когда максимальное значение модуля всех собственных чисел равно 1. В двух же предыдущих случаях представляет интерес исследование предела

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{L^t \mathbf{x}(0)}{\lambda_1^t}, \quad (5.13)$$

где  $\lambda_1$  — максимальное по абсолютной величине собственное значение.

Теорема Перрона — Фробениуса для неотрицательных неразложимых матриц  $A$  утверждает \*):

1)  $A$  имеет действительное положительное характеристическое число  $r$  (максимальное характеристическое число), которое является простым корнем характеристического

\*) См., например, Маркус М., Минк Х. Обзор по теории матриц и матричных неравенств. — М.: Наука, 1972, с. 168.

уравнения. Если  $\lambda_j$  — любое другое характеристическое число матрицы  $A$ , то  $|\lambda_j| \leq r$ .

2) Существует положительный собственный вектор, соответствующий  $r$ .

3) Если  $A$  имеет  $h$  характеристических чисел, по абсолютной величине равных  $r$ , то все эти числа различны между собой и являются корнями уравнения  $\lambda^h - r^h = 0$ ;  $h$  называется *индексом импримитивности* матрицы  $A$  \*).

4) Если  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$  — совокупность всех характеристических чисел матрицы  $A$  и  $\theta = e^{i2\pi/h}$ , то  $\lambda_1\theta, \dots, \lambda_n\theta$  с точностью до порядка совпадает с  $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ .

Матрица Лесли с  $b_n \neq 0$  неразложима, следовательно, обладает максимальным собственным числом  $r > 0$ , которое является простым корнем характеристического многочлена (4.8). Заметим, что согласно правилу знаков Декарта число  $r$  является и единственным положительным корнем этого многочлена, так как в ряду его коэффициентов имеет место лишь одна переменная знака.

Существуют ли другие собственные числа, равные по модулю  $r$ ? Известно, что индекс импримитивности матрицы равен наибольшему общему делителю чисел

$$n - n_1, \quad n_1 - n_2, \quad \dots, \quad n_{q-1} - n_q,$$

где  $n > n_1 > \dots > n_q$  — степени всех ненулевых членов характеристического многочлена \*\*). В многочлене (4.8) коэффициент при некоторой степени  $\lambda^m$  ( $0 \leq m < n$ ) не равен нулю, если  $b_{n-m} \neq 0$ . Обозначим через  $i_1 < i_2 < \dots < i_q$  номера всех тех возрастных групп, рождаемость в которых отлична от нуля, или, иными словами, индексы всех  $b_j \neq 0$ . Заметим, что в силу неразложимости  $i_q = n$ . Согласно (4.8) имеем

$$n_{i_s} = n - i_s, \quad s = 1, 2, \dots, q,$$

откуда

$$\begin{aligned} h(L) &= \text{н. о. д. } \{n - (n - i_1), (n - i_1) - (n - i_2), \dots \\ &\quad \dots, (n - i_{q-1}) - (n - i_q)\} = \\ &= \text{н. о. д. } \{i_1, i_2 - i_1, \dots, i_q - i_{q-1}\} = \\ &= \text{н. о. д. } \{i_1, i_2, \dots, i_q\}. \end{aligned}$$

\*) Если  $h = 1$ , матрица называется *примитивной*.

\*\*) См. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. — М.: Наука, 1966, с. 337.

Итак, индекс импримитивности матрицы Лесли равен наибольшему общему делителю номеров тех возрастных групп, рождаемость в которых отлична от нуля. В частности, для примитивности матрицы Лесли достаточно, чтобы  $b_1 > 0$ , либо чтобы рождаемость имела место в каких-нибудь двух последовательных группах, т. е. существовало такое  $j$ , что  $b_j \neq 0$  и  $b_{j+1} \neq 0$ .

Поскольку жорданова форма определяется с точностью до перестановки клеток,  $L$  представима в виде

$$L = P \{ \lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_h, J_{h+1}, \dots, J_m \} P^{-1}, \quad (5.14)$$

где  $\lambda_1 = r, \lambda_2, \dots, \lambda_h$  —  $h$  собственных чисел, по модулю равных  $r$ . При этом из соотношений  $LP = PJ$  и  $P^{-1}L = JP^{-1}$  вытекает, что первые  $h$  столбцов матрицы  $P$  и первые  $h$  строк матрицы  $P^{-1}$  с точностью до множителей суть соответственно собственные вектор-столбцы и собственные вектор-строки, соответствующие значениям  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_h$ .

Если обозначить через  $C(\lambda)$  собственный вектор-столбец, а через  $R(\lambda)$  собственный вектор-строку, соответствующие значению  $\lambda$ , можно показать, что

$$C(\lambda) = \sqrt{\frac{r^{n-1}}{p'(r)}} \left[ \frac{c_1}{1}, \frac{c_2}{\lambda}, \dots, \frac{c_n}{\lambda^{n-1}} \right]^T, \quad (5.15)$$

$$R(\lambda) = \sqrt{\frac{r^{n-1}}{p'(r)}} \left[ \frac{q_1(\lambda)}{c_1 \lambda^n}, \frac{q_2(\lambda)}{c_2 \lambda^{n-1}}, \dots, \frac{q_n(\lambda)}{c_n \lambda} \right], \quad (5.16)$$

где

$$c_i = \begin{cases} 1, & \text{если } i = 1, \\ s_1 s_2 \dots s_{i-1}, & \text{если } i = 2, \dots, n, \end{cases}$$

$q_i(\lambda)$  — «отрезки» характеристического многочлена  $p(\lambda)$ :

$$q_i(\lambda) = \sum_{j=i}^n b_j c_j \lambda^{n-j}.$$

Для любого комплексного числа  $z$  выполняется соотношение

$$\sum_{i=1}^n q_i(z) = zp'(z) - np(z),$$

откуда при  $z = r$

$$p'(r) = \frac{1}{r} \sum_{i=1}^n q_i(r) > 0.$$

Структура векторов (5.15) и (5.16), а также действительный множитель, стоящий перед ними, обеспечивают выполнение следующих условий для скалярных произведений:

$$(C(\lambda_i), R(\lambda_i)) = 1, \quad (C(\lambda_i), R(\lambda_j)) = 0, \quad i \neq j, \\ i, j = 1, 2, \dots, h. \quad (5.17)$$

Следовательно, первые  $h$  столбцов матрицы  $P$  и первые  $h$  строк матрицы  $P^{-1}$  в выражении (5.17) суть соответственно  $C(\lambda_1), C(\lambda_2), \dots, C(\lambda_h)$  и  $R(\lambda_1), R(\lambda_2), \dots, R(\lambda_h)$ .

Поскольку

$$|\lambda_{h+1}| < r, \dots, |\lambda_n| < r,$$

из (5.10) вытекает, что для соответствующих жордановых клеток

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{J_j^t}{r^t} = 0, \quad j = h+1, \dots, m.$$

Кроме того, из теоремы Перрона — Фробениуса следует, что

$$\frac{\lambda_l}{r} = \cos \frac{2\pi l}{h} + i \sin \frac{2\pi l}{h} = \varepsilon^{l-1}, \quad l = 1, 2, \dots, h,$$

где

$$\varepsilon = \cos \frac{2\pi}{h} + i \sin \frac{2\pi}{h} = e^{i2\pi/h}$$

— примитивный корень  $h$ -й степени из единицы.

Тогда для предела (5.13) с  $\lambda_1 = r$  получаем

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{L^t x}{r^t} = \lim_{t \rightarrow \infty} P \operatorname{diag} \{1, \varepsilon^t, \varepsilon^{2t}, \dots, \varepsilon^{(h-1)t}, 0, \dots, 0\} P^{-1} x = \\ = \lim_{t \rightarrow \infty} \mathcal{L}(x, t), \quad (5.18)$$

причем скорость сходимости согласно (5.10) определяется выражением

$$\frac{r^{k-1}}{r^{k-1} (k-1)!} \left| \frac{\lambda_{h+1}}{r} \right|^{l-k+1},$$

где  $\lambda_{h+1}$  — второе по абсолютной величине собственное значение  $L$ ,  $k$  — кратность этого значения.

Вводя упрощающие обозначения

$$C(\lambda_l) = C_l, \quad R(\lambda_l) = R_l, \quad l = 1, 2, \dots, h,$$

преобразуем предельную вектор-функцию  $\mathcal{L}(x, t)$ :

$$\mathcal{L}(x, t) = P \begin{pmatrix} R_1 \\ \varepsilon^t R_2 \\ \vdots \\ \varepsilon^{(h-1)} R_h \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} x = \| C_1 C_2 \dots C_h \dots \| \begin{pmatrix} (R_1, x) \\ \varepsilon^t (R_2, x) \\ \vdots \\ \varepsilon^{(h-1)} (R_h, x) \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} = \\ = \sum_{l=1}^h \varepsilon^{(l-1)t} (R_l, x) C_l. \quad (5.19)$$

После подстановки (5.15) и (5.16)  $i$ -я компонента  $\mathcal{L}(x, t)$  принимает вид

$$\mathcal{L}_i(x, t) = \frac{c_i}{p'(r) r^i} \sum_{k=1}^n \frac{q_k(r) r^{k-1} x_k}{c_k} \sum_{l=0}^{h-1} \varepsilon^{l(t+k-i)}.$$

Когда  $t+k-i$  кратно индексу импримитивности  $h$ , последняя сумма в предыдущем выражении равна  $h$ ; в противном случае элементарные тригонометрические тождества показывают, что эта сумма обращается в нуль. Итак,

$$\mathcal{L}_i(x, t) = \frac{hc_i}{p'(r) r^i} \sum_{\substack{1 \leq k \leq n \\ k \equiv i-t \pmod{h}}} r^{k-1} q_k(r) \frac{x_k}{c_k}, \quad (5.20) \\ i = 1, 2, \dots, n,$$

где суммирование производится по всем тем значениям  $k$ , которые отличаются от  $i-t$  на любое число, кратное  $h$ . В векторной форме

$$\mathcal{L}(x, t) = \begin{bmatrix} \varphi_1(x, t) c_1/r \\ \varphi_2(x, t) c_2/r^2 \\ \vdots \\ \varphi_n(x, t) c_n/r^n \end{bmatrix}, \quad (5.21)$$

где

$$\varphi_i(x, t) = \frac{h}{p'(r)} \sum_{k=i-t \pmod{h}} \frac{r^{k-1} q_k(r) x_k}{c_k}, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (5.22)$$

Формулы (5.21) — (5.22) позволяют установить ряд утверждений относительно асимптотического поведения траекторий модели Лесли.

Если матрица  $L$  примитивна, т. е.  $h = 1$ , суммирование происходит по всем индексам  $k$  от 1 до  $n$  и предельная функция не зависит, таким образом, от  $t$ :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{L^t \mathbf{x}}{r^t} = \lim \mathcal{L}(\mathbf{x}) = \sum_{k=1}^n \frac{r^{k-1} q_k(r) x_k}{p'(r) c_k} \begin{bmatrix} c_1/r \\ c_2/r^2 \\ \vdots \\ c_n/r^n \end{bmatrix}. \quad (5.23)$$

Соотношение (5.23) представляет собой известный результат Лесли: для примитивной матрицы  $L$  предельное распределение пропорционально собственному вектору, соответствующему максимальному собственному значению\*), причем коэффициент пропорциональности — обозначим его через  $\varphi(r, \mathbf{x})$  — линейно зависит от координат начального распределения  $\mathbf{x}$ .

**Т е о р е м а** (о среднем циклическом). Пусть  $h$  — индекс импримитивности матрицы  $L$ . Тогда

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{h} \sum_{i=1}^h \frac{L^{t+i} \mathbf{x}}{r^{t+i}} = \varphi(r, \mathbf{x}) \begin{bmatrix} c_1/r \\ c_2/r^2 \\ \vdots \\ c_n/r^n \end{bmatrix}, \quad (5.24)$$

где

$$\varphi(r, \mathbf{x}) = \sum_{k=1}^n \frac{r^{k-1} q_k(r) x_k}{p'(r) c_k}. \quad (5.24')$$

**Д о к а з а т е л ь с т в о.** Согласно (5.20)  $i$ -я координата предельной функции для вектора, стоящего в левой части (5.24), имеет вид

$$\begin{aligned} & \frac{1}{h} \sum_{i=1}^h \frac{h c_i}{p'(r) r^i} \sum_{\substack{1 \leq k \leq n \\ k \equiv i - (t+j) \pmod{h}}} \frac{r^{k-1} q_k(r) x_k}{c_k} = \\ & = \frac{c_i}{r_i} \sum_{k \in \mathcal{K}(i, t)} \frac{r^{k-1} q_k(r) x_k}{p'(r) c_k}, \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (5.25)$$

\*) Этот результат был установлен Лесли для случая, когда все собственные числа  $L$  различны; заметим, что вывод (5.23) не требовал такого ограничения.

Множество значений индекса  $k$ , возникающее при двойном суммировании в (5.25), определяется, очевидно, как

$$\mathcal{K}(i, t) = \{k: 1 \leq k \leq n, \\ k - i + (t + j) \equiv 0 \pmod{h}, \quad j = 1, 2, \dots, h\}.$$

Покажем, что  $\mathcal{K}(i, t)$  не зависит от  $i, t$  и попросту совпадает с набором  $k = 1, 2, \dots, n$ . Действительно, пусть  $k_0$  — некоторое число из этого набора. Разделим число  $(k_0 - i + t)$  на  $h$ :

$$k_0 - i + t = mh + \rho, \quad 0 \leq \rho < h.$$

Если остаток  $\rho = 0$ , то число  $k_0 - i + (t + h)$  также делится на  $h$  без остатка, т. е.  $k_0 \in \mathcal{K}(i, t)$ . Если  $0 < \rho < h$ , то без остатка делится на  $h$  число  $k_0 - i + (t + h - \rho)$ , т. е. снова  $k_0 \in \mathcal{K}(i, t)$ .

Покажем, теперь, что каждое значение  $k$  встречается в двойной сумме (5.25) только один раз. Если существует пара индексов  $j_1$  и  $j_2$  ( $1 \leq j_1, j_2 \leq h$ ) таких, что

$$k - i + (t + j_1) \equiv 0 \pmod{h}, \\ k - i + (t + j_2) \equiv 0 \pmod{h},$$

то

$$j_1 - j_2 \equiv 0 \pmod{h},$$

откуда (поскольку сами индексы  $j_1$  и  $j_2$  не превосходят  $h$ )

$$j_1 = j_2.$$

Итак,

$$\mathcal{K}(i, t) = \{1, 2, \dots, n\},$$

и сумма (5.25) есть не что иное, как

$$\frac{c_i}{r^i} \sum_{k=1}^n \frac{r^{k-1} q_k(r) x_k}{p'(r) c_k},$$

что и требовалось.

Приведем без доказательства еще два асимптотических свойства.

**Т е о р е м а** (о периодичности). Пусть  $h$  — индекс импримитивности  $L$ . Тогда предельная вектор-функция  $\mathcal{L}(x, t)$  периодична по  $t$  с периодом

$$T = \text{н. о. к. } \{v_l: (R_l, x) \neq 0, l-1 = (u_l/v_l)h\}, \quad (5.26)$$

где  $l$  пробегает значения  $1, 2, \dots, h$  и  $u_l/v_l$  — несократимая дробь (для  $l = 1$   $u_1 = 0, v_1 = 1$ ).

Таким образом,  $T$  является делителем индекса импримитивности  $h$  и зависит от начального распределения численностей  $\mathbf{x}$ .

В частности, у примитивной матрицы  $L$   $h = 1$  и, следовательно, все  $v_i = 1$ , откуда и их наименьшее общее кратное  $T = 1$ . Таким образом, предельная функция постоянна по  $t$ , что, впрочем, вытекает и непосредственно из (5.23).

Каково асимптотическое поведение общей численности популяции  $N(t) = \sum_{i=1}^n x_i(t)$ , когда  $\mathbf{x}(t)$  асимптотически периодически? Ясно, что

$$N(t) \rightarrow \mathcal{N}(\mathbf{x}, t) = \sum_{i=1}^n \mathcal{L}_i(\mathbf{x}, t),$$

и если  $T$  — период  $\mathcal{L}(\mathbf{x}, t)$ , то

$$N(\mathbf{x}, t + T) = \mathcal{N}(\mathbf{x}, t).$$

Значит, истинный период  $\mathcal{N}(\mathbf{x}, t)$  во всяком случае должен быть делителем  $T$ . Условия, при которых он совпадает с  $T$ , устанавливает

**Т е о р е м а** (о периоде общей численности). *Период общей численности  $\mathcal{N}(\mathbf{x}, t)$  асимптотического распределения  $\mathcal{L}(\mathbf{x}, t)$  совпадает с периодом  $\mathcal{L}(\mathbf{x}, t)$  тогда и только тогда, когда выполнены условия*

$$\sum_{i=1}^n c_i \lambda_i^{n-l} \neq 0, \quad l = 1, 2, \dots, h. \quad (5.27)$$

Простыми достаточными условиями для выполнения (5.27) служат

$$\lambda_1 > \max \{s_1, \dots, s_{n-1}\} \quad (5.27')$$

или

$$\lambda_1 < \min \{s_1, \dots, s_{n-1}\}. \quad (5.27'')$$

Теоремы о периодичности показывают, что поведение траекторий принципиально зависит от выбора временного масштаба: избежать цикличности в модельных траекториях

можно, например, укрупнив временные интервалы так, чтобы возрастные группы с ненулевой рождаемостью оказались соседними. С другой стороны, для организмов, жизненный цикл которых заканчивается единственным репродуктивным актом (semelparity), модель Лесли может дать только циклические (асимптотически) траектории ( $b_1 = 0, \dots, b_{n-1} = 0, b_n > 0$ ).

Как уже отмечалось, нетривиальное предельное распределение возможно лишь в случае, когда максимальное собственное число  $r = 1$ , т. е. (поскольку  $r$  является единственным положительным корнем характеристического многочлена) когда

$$p(1) = 1 - \sum_{i=1}^n b_i s_1 s_2 \dots s_{i-1} = 0.$$

Когда же это условие нарушено, простейший гипотетический способ добиться его выполнения состоит в пропорциональном изменении всех рождаемостей, т. е. в такой замене

$$\hat{b}_i = k b_i, \quad k > 0,$$

что

$$\hat{p}(1) = 0 = 1 - \sum_{i=1}^n k b_i s_1 s_2 \dots s_{i-1}. \quad (5.28)$$

С увеличением чисел  $b_i$  значение  $r$  возрастает и, наоборот, убывает при уменьшении  $b_i$ .

Из (5.28) коэффициент пропорциональности

$$k = 1 / \sum_{i=1}^n b_i s_1 s_2 \dots s_{i-1} = \frac{1}{R}. \quad (5.29)$$

Величина  $R$  служит обобщенным параметром скорости воспроизводства всей популяции, некоей мерой стабильности. Если  $R = 1$ , то  $r = 1$  и популяция не вымирает и не растет экспоненциально, а стремится к предельному распределению. Случаи  $R < 1$  и  $R > 1$  означают соответственно, что  $r < 1$  и  $r > 1$ , т. е. согласно (5.18) и (5.21) популяция вымирает либо безгранично растет.

## § 6. Классификация устойчивых решений

Выясняя вопрос о существовании устойчивых траекторий в линейной динамической системе

$$\mathbf{x}(t+1) = L\mathbf{x}(t), \quad t=0, 1, 2, \dots, \quad (6.1)$$

задаваемой матрицей Лесли, начнем, как и в случае одного разностного уравнения (§ 2), с рассмотрения простейших типов решения  $\mathbf{x}^*(t)$  — равновесия и циклов.

*Равновесие*, т. е. решение, обладающее свойством

$$\mathbf{x}^* = L\mathbf{x}^*,$$

есть не что иное, как собственный вектор  $L$ , соответствующий максимальному собственному значению  $r = 1$ , — положительный по теореме Перрона — Фробениуса. В силу линейности модели при возмущении равновесного состояния на величину

$$\delta\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}(0) - \mathbf{x}^*$$

динамика отклонения  $\delta\mathbf{x}(t)$  определяется исходной матрицей  $L$ :

$$\delta\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}(t) - \mathbf{x}^* = L^t \delta\mathbf{x}(0).$$

Разлагая  $\delta\mathbf{x}(0)$  по векторам жорданова базиса, легко убедиться, что на конечном числе шагов  $t$  малость отклонения  $\delta\mathbf{x}(t)$  обеспечивается достаточной малостью начального отклонения. Следовательно, свойства локальной устойчивости определяются в конечном счете асимптотическим поведением  $L^t \delta\mathbf{x}(0)$ , которое при  $r = 1$  описывается предельной функцией  $\mathcal{L}(\delta\mathbf{x}(0), t)$ . Как видно из (5.20), выбором достаточно малого  $\delta\mathbf{x}(0)$  предельная функция  $\mathcal{L}(\delta\mathbf{x}(0), t)$  может быть сделана сколь угодно близкой к нулю. Тем самым удовлетворяется формальное определение локальной устойчивости по Ляпунову. Таким образом, если равновесие  $\mathbf{x}^*$  существует ( $r = 1$ ), то оно локально устойчиво. Заметим, что асимптотической устойчивости в этом случае быть не может, поскольку при всяком конечном  $\delta\mathbf{x}(0)$  предельная функция  $\mathcal{L}(\delta\mathbf{x}(0), t)$  отлична от нуля.

Все вышесказанное обобщается на случай любой траектории  $\mathbf{x}^*(t)$ . Действительно, при  $t \rightarrow \infty$

$$\delta\mathbf{x}(t) = L^t \delta\mathbf{x}(0) \rightarrow \begin{cases} \infty, & \text{если } r > 1, \\ 0, & \text{если } r < 1, \\ \mathcal{L}(\delta\mathbf{x}(0), t), & \text{если } r = 1. \end{cases}$$

Таким образом, когда  $r > 1$ , всякое решение  $\mathbf{x}^*(t)$  неустойчиво.

При  $r = 1$  любое решение  $\mathbf{x}^*(t)$  локально неасимптотически устойчиво. Точнее говоря, если матрица  $L$  примитивна, то  $\mathbf{x}^*(t)$  имеет при  $t \rightarrow \infty$  предел, пропорциональный равновесному состоянию с коэффициентом пропорциональности, линейно зависящим от координат начального распределения. Если же индекс импримитивности  $h > 1$ , то всякое, отличное от равновесия решение  $\mathbf{x}^*(t)$  стремится к периодичной предельной функции, период которой является делителем числа  $h$  и зависит от начального распределения  $\mathbf{x}^*(0)$  (см. (5.26)). Отклонение от этого решения — малое при достаточно малом  $\delta \mathbf{x}(0)$  — также асимптотически периодически со своим периодом.

При  $r < 1$  любое решение  $\mathbf{x}^*(t)$  глобально асимптотически устойчиво, что является попросту отражением общей картины поведения траекторий: все траектории стремятся к нулевому распределению.

Возможны ли чисто *циклические* траектории, или *циклы*, в модели Лесли? Если вектор  $\mathbf{x}^{(k)}$  принадлежит циклу периода  $k$ , то для него должно выполняться условие

$$L^k \mathbf{x}^{(k)} = \mathbf{x}^{(k)}. \quad (6.2)$$

Значит,  $\mathbf{x}^{(k)}$  является собственным вектором матрицы  $L^k$  с собственным значением  $\mu = 1$ . То же справедливо и для всех остальных векторов, образующих  $k$ -цикл. Поскольку собственные числа  $L^k$  равны  $\lambda^k$ , где  $\lambda$  — собственные числа  $L$ , то единичное собственное значение  $L^k$  возможно лишь при наличии в спектре  $L$  корней  $k$ -й степени из 1. Ясно, что при этом  $r \geq 1$ . Поскольку  $r > 1$  соответствуют неустойчивые траектории, ограничимся случаем  $r = 1$ . Тогда все корни, по модулю равные 1, удовлетворяют уравнению  $\lambda^k - 1 = 0$ ; следовательно,  $\lambda^k = 1$  означает, что числа  $k$  и  $h$  имеют общие делители. Ниже будет показано, что в действительности длина цикла  $k$  является делителем числа  $h$ .

Если матрица  $L$  примитивна, то любая натуральная ее степень  $L^t$  неразложима и примитивна, и по теореме Перрона — Фробениуса имеет максимальный корень  $r^t = 1$  единичной кратности. Значит, векторы  $\mathbf{x}^{(k)}(0), \mathbf{x}^{(k)}(1), \dots, \mathbf{x}^{(k)}(k-1)$ , образующие  $k$ -цикл, принадлежат одному

и тому же положительному собственному направлению, т. е.

$$\mathbf{x}^{(k)}(j) = \theta_j \mathbf{x}^{(k)}(0), \quad \theta_j > 0, \quad j = 1, 2, \dots, k-1.$$

По смыслу цикла

$$L\mathbf{x}^{(k)}(0) = \mathbf{x}^{(k)}(1) = \theta_1 \mathbf{x}^{(k)}(0),$$

откуда  $\mathbf{x}^{(k)}(0)$  является собственным вектором  $L$  с собственным значением  $\theta_1 > 0$ . Так как единственным положительным собственным значением  $L$  является  $r = 1$ , то  $\theta_1 = 1$  и

$$\mathbf{x}^{(k)}(1) = \mathbf{x}^{(k)}(0).$$

Аналогичными рассуждениями получается цепочка равенств

$$\mathbf{x}^{(k)}(0) = \mathbf{x}^{(k)}(1) = \dots = \mathbf{x}^{(k)}(k-1),$$

т. е. наш  $k$ -цикл на самом деле — просто равновесие. Для примитивных матриц Лесли с  $r = 1$  циклы невозможны.

Тот же результат вытекает и из других соображений. Поскольку всякое начальное распределение при  $t \rightarrow \infty$  стремится к предельной вектор-функции  $\mathcal{L}(\mathbf{x}, t)$ , которая постоянна по  $t$  в примитивном случае, циклы в данном случае не могут иметь места.

Когда же индекс импримитивности  $h > 1$ , периодическая предельная функция  $\mathcal{L}(\mathbf{x}, t)$  сама образует точный цикл. Действительно, в силу (5.19) и поскольку  $r = 1$ ,

$$\begin{aligned} L\mathcal{L}(\mathbf{x}, t) &= \sum_{l=1}^h \varepsilon^{(l-1)t} (R_l, \mathbf{x}) LC_l = \\ &= \sum_{l=1}^h \varepsilon^{(l-1)t} (R_l, \mathbf{x}) \varepsilon^{l-1} C_l = \mathcal{L}(\mathbf{x}, t+1). \end{aligned} \quad (6.3)$$

Длина этого цикла определяется, очевидно, периодом  $T$  функции  $\mathcal{L}(\mathbf{x}, t)$ , который по теореме предыдущего параграфа является делителем числа  $h$ .

Если бы в системе (6.1) существовал истинный цикл длины  $k$ , отличной от делителей  $h$ , то траектория, начинающаяся с одного из векторов данного цикла  $\mathbf{y}^{(k)}$ , должна была бы стремиться к  $\mathcal{L}(\mathbf{y}^{(k)}, t)$ . Тогда период  $\mathcal{L}(\mathbf{y}^{(k)}, t)$  должен быть делителем  $h$ , и мы получаем противоречие.

Таким образом, для матрицы Лесли возможны циклы лишь такой длины  $k$ , которая является делителем индекса импримитивности  $h$ . Все эти циклы принадлежат подпро-

пространству собственных векторов матрицы  $L^h$ , соответствующему максимальному собственному значению 1 кратности  $h$ . Обозначим это подпространство через  $\Lambda^{(h)}$ . Так как геометрическая кратность собственного значения любой матрицы не превосходит его алгебраической кратности, то

$$\dim \Lambda^{(h)} \leq h. \quad (6.4)$$

С другой стороны, из соотношения (6.3) и теоремы о периодичности вытекает, что для любого начального вектора  $x$

$$L^h \mathcal{L}(x, t) = \mathcal{L}(x, t+h) = \mathcal{L}(x, t),$$

т. е. пространство всевозможных векторов  $\mathcal{L}(x, t)$  принадлежит  $\Lambda^{(h)}$ :

$$\{\mathcal{L}(x, t)\} \subset \Lambda^{(h)}. \quad (6.5)$$

Но, как явствует из (5.19), векторы  $\{\mathcal{L}(x, t)\}$  представляют собой линейную комбинацию собственных векторов  $C_1, \dots, C_h$  матрицы  $L$ , которые соответствуют различным собственным значениям  $1, e^{i2\pi/h}, \dots, e^{i2\pi(h-1)/h}$  и потому линейно независимы. Значит,

$$\dim \{\mathcal{L}(x, t)\} = h, \quad (6.6)$$

что вместе с условиями (6.4) и (6.5) означает совпадение обоих пространств:

$$\{\mathcal{L}(x, t)\} = \Lambda^{(h)}. \quad (6.7)$$

Итак, истинные циклы в системе (6.1) с импримитивной матрицей  $L$  — это траектории, образованные векторами вида  $\mathcal{L}(x, t)$ , с периодом, делящим  $h$  и зависящим от  $x$  в соответствии с (5.26). Заметим, что в пространстве  $\{\mathcal{L}(x, t)\}$  содержатся и циклы длины 1, т. е. равновесия. Это не что иное, как векторы, принадлежащие собственному направлению для собственного значения  $r = 1$ , т. е. пропорциональные  $C_1$ . Действительно, если

$$x = aC_1, \quad a > 0,$$

то с учетом (5.17) имеем

$$\mathcal{L}(aC_1, t) = \sum_{l=1}^h e^{(l-1)t} (R_l, aC_1) C_l = aC_1.$$

В частном случае, когда  $h = n$ , имеет место равенство

$$L^h = I, \quad (6.8)$$

где  $I$  — тождественная матрица. Это значит, что любой вектор  $x$  переходит за  $n$  шагов в себя, т. е. принадлежит некоторому циклу длины, равной  $n$  или какому-то делителю  $n$ . Матрицы  $L$ , обладающие свойством (6.8), соответствуют жизненному циклу с однократным репродуктивным актом, после которого родители погибают. Пример такого рода дает матрица

$$L = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/3 & 0 \end{vmatrix}, \quad (6.9)$$

рассматривавшаяся Г. Бернаделли как модель «популяционных волн».

Что касается *хаотических* режимов, т. е. таких траекторий  $x^*(t)$ , которые не постоянны, не периодичны и не стремятся ни к постоянному распределению, ни к циклу, то невозможность подобных траекторий в системе (6.1) при  $r = 1$  вытекает из существования для любого  $x(t) = L^t x$  предельной функции  $\mathcal{L}(x, t)$ , которая либо постоянна, либо периодична. Когда  $r < 1$ , все траектории стремятся к нулю. Когда же  $r > 1$ , не существует предела для  $L^t x$ , однако есть предел для  $L^t x / r^t$ , т. е.

$$x(t) \rightarrow r^t \mathcal{L}(x, t)$$

и «хаос» в данном случае имеет довольно упорядоченную структуру: траектории стремятся к предельной вектор-функции, увеличиваемой в  $r$  раз с каждым шагом по времени.

**Пример.** Рассмотрим гипотетическую популяцию, состоящую из  $n = 6$  возрастных групп, которые выбраны таким образом, что рождаемость есть лишь в 3-й и 6-й группах. Пусть

$$b_3 = b_6 = 4,$$

а выживаемости  $s_i$  таковы, что

$$L = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 4 & 0 & 0 & 4 \\ 1/3 & & & & & \\ & 1/2 & & 0 & & \\ & & 1/2 & & & \\ & & & 1 & & \\ 0 & & & & 1 & \end{vmatrix}.$$

Характеристический многочлен

$$p(\lambda) = \lambda^6 - \frac{2}{3}\lambda^3 - \frac{1}{3},$$

максимальное собственное число

$$r = \lambda_1 = 1,$$

индекс импримитивности

$$h = \text{н. о. д.}(3, 6) = 3,$$

значит, в системе возможны лишь равновесия и 3-циклы; при этом

$$\begin{aligned} \lambda_2 = \varepsilon = e^{i2\pi/3}, \quad \lambda_3 = \varepsilon^2, \\ \varepsilon + \varepsilon^2 = -1, \\ \lambda_4 = e^{i\pi/3}/\sqrt[3]{3}, \quad \lambda_5 = e^{i\pi}/\sqrt[3]{3}, \quad \lambda_6 = e^{i5\pi/3}/\sqrt[3]{3}. \end{aligned}$$

Собственные вектор-строки в соответствии с (5.16):

$$R_1 = \frac{1}{2} [1, 3, 6, 4, 4, 4],$$

$$R_2 = \frac{1}{2} [1, 3\varepsilon, 6\varepsilon^2, 4, 4\varepsilon, 4\varepsilon^2],$$

$$R_3 = \frac{1}{2} [1, 3\varepsilon^2, 6\varepsilon, 4, 4\varepsilon^2, 4\varepsilon].$$

Собственные вектор-столбцы:

$$C_1 = \frac{1}{2} \begin{bmatrix} 1 \\ 1/3 \\ 1/6 \\ 1/12 \\ 1/12 \\ 1/12 \end{bmatrix}, \quad C_2 = \frac{1}{2} \begin{bmatrix} 1 \\ \varepsilon^3/3 \\ \varepsilon/6 \\ 1/12 \\ \varepsilon^2/12 \\ \varepsilon/12 \end{bmatrix}, \quad C_3 = \frac{1}{2} \begin{bmatrix} 1 \\ \varepsilon/3 \\ \varepsilon^2/6 \\ 1/12 \\ \varepsilon/12 \\ \varepsilon^2/12 \end{bmatrix}.$$

Всякое распределение численностей, пропорциональное вектору  $C_1$ , остается неизменным на каждом шаге. Любое другое распределение  $x$  стремится со временем к 3-циклу, образованному векторами  $\mathcal{L}(x, 0)$ ,  $\mathcal{L}(x, 1)$  и  $\mathcal{L}(x, 2)$ . Пусть начальное распределение по группам одинаково и равно, например,

$$x = [16, 16, 16, 16, 16, 16]^T.$$

Тогда

$$\begin{aligned} \mathcal{L}(x, 0) &= \sum_{l=1}^3 (R_l, x) C_l = \\ &= 88 \begin{bmatrix} 1 \\ 1/3 \\ 1/6 \\ 1/12 \\ 1/12 \\ 1/12 \end{bmatrix} + 4(5 + 7\varepsilon + 10\varepsilon^2) \begin{bmatrix} 1 \\ \varepsilon^2/3 \\ \varepsilon/6 \\ 1/12 \\ \varepsilon^2/12 \\ \varepsilon/12 \end{bmatrix} + \\ &\quad + 4(5 + 10\varepsilon + 7\varepsilon^2) \begin{bmatrix} 1 \\ \varepsilon/3 \\ \varepsilon^2/6 \\ 1/12 \\ \varepsilon/12 \\ \varepsilon^2/12 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 60 \\ 28 \\ 20 \\ 5 \\ 7 \\ 10 \end{bmatrix}, \\ \mathcal{L}(x, 1) &= L\mathcal{L}(x, 0) = \begin{bmatrix} 120 \\ 20 \\ 14 \\ 10 \\ 5 \\ 7 \end{bmatrix}, \\ \mathcal{L}(x, 2) &= L\mathcal{L}(x, 1) = \begin{bmatrix} 84 \\ 40 \\ 10 \\ 7 \\ 10 \\ 5 \end{bmatrix}. \end{aligned}$$

Итак, траектория, начинающаяся с  $x = [16, 16, 16, 16, 16, 16]^T$ , стремится к 3-циклу на векторах

$$\begin{aligned} &[60, 28, 20, 5, 7, 10]^T, \\ &[120, 20, 14, 10, 5, 7]^T, \\ &[84, 40, 10, 7, 10, 5]^T. \end{aligned}$$

Скорость сходимости равна  $(1/\sqrt[3]{3})^t \approx 0,693^t$ , т. е. за 6 поколений разница между начальным и предельным распределением уменьшается примерно в 10 раз, за 12 поколений — примерно в 100 раз и т. д.

Условия (5.27) соблюдены, и общая численность  $N(t)$  также стремится к 3-циклу по значениям 130, 176, 156.

## § 7. Особенности приложений модели Лесли

В приложениях модели Лесли к реальным популяциям возникает ряд трудностей, связанных с ограничениями модели. Так, например, по причинам, вытекающим из конкретных условий экспериментов и наблюдений, часто не удается рассмотреть в последней,  $n$ -й, возрастной группе лишь особей последнего репродуктивного возраста. В этом случае к  $n$ -й группе относят и всех старших особей, а к матрице Лесли добавляют элемент  $p_n$  ( $0 < p_n < 1$ ), имеющий смысл доли тех особей  $n$ -й группы, которые выживают за один интервал времени. Матрица  $L$  модифицируется при этом к виду

$$L + \Delta(p_n) = \begin{vmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & & & 0 \\ & s_2 & \ddots & & \\ 0 & & \ddots & 0 & \\ & & & s_{n-1} & p_n \end{vmatrix} \quad (7.1)$$

и

$$x_n(t+1) = s_{n-1}x_{n-1}(t) + p_n x_n(t).$$

В данной конструкции получается, что какая-то ненулевая часть популяции живет бесконечно долго; возникающая вследствие этого систематическая относительная ошибка не превосходит суммы

$$p_n^{M+1} + p_n^{M+2} + \dots = p_n^{M+1}/(1-p_n),$$

где  $M$  — максимально возможный возраст индивидуумов популяции.

Другая трудность состоит в том, что не всегда можно выбрать временной масштаб таким образом, что последовательные моменты времени  $t = 1, 2, \dots$  соответствуют переходам особей из одной возрастной группы в следующую. В этой ситуации используют такой прием: наряду с величинами  $s_i$  вводят в рассмотрение и величины  $p_i$  ( $0 < p_i < 1$ ), означающие долю тех особей  $i$ -й группы, которые к очередному моменту времени  $t$  еще не успели перейти в следующий возрастной класс. Тогда матрица  $L$  модифицируется к виду

$$L + \Delta(p_1, p_2, \dots, p_n) = \begin{vmatrix} b_1 + p_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & p_2 & & & 0 \\ & s_2 & \ddots & & \\ 0 & & \ddots & p_{n-1} & \\ & & & s_{n-1} & p_n \end{vmatrix}. \quad (7.2)$$

Модифицированные матрицы (7.1) и (7.2) сохраняют основное свойство классической матрицы Лесли — неотрицательность ее элементов, так что теорема Перрона — Фробениуса продолжает работать, и в примитивном случае существует предел

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{(L + \Delta)^t \mathbf{x}}{r^t} = \varphi(r, \mathbf{x}) \mathbf{C}_1,$$

где  $\mathbf{C}_1$  — собственный вектор, соответствующий максимальному характеристическому числу  $r(L + \Delta)$  модифицированной матрицы. Более того, поскольку элементы матрицы  $\Delta$  неотрицательны, выполняется соотношение

$$L \leq L + \Delta,$$

откуда следует \*), что

$$r(L) < r(L + \Delta),$$

т. е. модификация ухудшает устойчивость модели по сравнению с исходной матрицей  $L$ . Если же потребовать, чтобы модифицированная матрица сохраняла устойчивость траекторий исходной матрицы (в случае  $r(L) = 1$ ), то нужно подходящим образом менять и элементы матрицы  $L$  с тем, чтобы  $r(L + \Delta) = 1$ .

Оценивая в целом картину поведения траекторий модели Лесли, следует заметить, что использование ее для воспроизводства динамики реальных популяций имеет весьма жесткие ограничения, связанные с длиной циклов. Типичные для многих популяций циклы численностей могут быть получены в модели лишь тогда, когда их период не превосходит длительности жизни одной особи; матрица при этом должна строиться так, чтобы ее индекс импримитивности делился на период цикла, либо совпадал с ним. Отсутствие, кроме того, хаотических режимов показывает, что, несмотря на более сложную (за счет введения возрастных групп) структуру популяции, линейность механизмов взаимодействия значительно сужает качественное разнообразие траекторий по сравнению с динамикой однородной популяции, обладающей самолимитированием по численности (§ 4).

---

\*) См. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. — М.: Наука, 1966, с. 372.

Одной из попыток примирить аналитическую простоту линейной модели Лесли со сложной динамикой реальных популяций явилась так называемая модель «матричного прыжка». Циклическая или почти циклическая динамика популяции моделируется с помощью двух матриц Лесли, отличающихся одна от другой набором значений выживаемостей  $s_i$ ; так, что одна из них ( $L_1$ ) имеет максимальное собственное число  $r_1 > 1$ , а другая ( $L_2$ ) имеет  $r_2 < 1$  ( $r_1 r_2 = 1$ ). Когда общая численность  $N(t)$  модельной популяции меньше некоторого среднего (фиксированного) значения  $\bar{N}$ , например,  $\bar{N} = 1000$ , популяция управляется матрицей  $L_1$ , которая дает возрастание численности. Как только  $N(t)$  превышает  $\bar{N}$ , популяция управляется матрицей  $L_2$ , дающей убывание численности. Как видим, идея цикличности заложена здесь в саму конструкцию модели, однако строгих аналитических результатов, относящихся к циклам модели «матричного прыжка» пока не получено. Траектории модели легко получаются на ЭВМ и дают богатое разнообразие «квазициклов», т. е. траекторий, полученных при округлении расчетных значений численностей групп до целых. Такие «квазициклы» успешно воспроизводят динамику реальных популяций, например млекопитающих, с периодами колебаний в несколько лет.

С теоретической точки зрения, однако, более правомерным следует считать подход, основанный на учете того факта, что в реальных ситуациях плодовитости и смертности возрастных групп зависят от плотности либо самих этих групп, либо всей популяции в целом. Такого рода обобщения модели Лесли рассматриваются в следующем параграфе.

### § 8. Учет лимитирующих факторов в модели Лесли

Классическая модель Лесли предполагает постоянство значений плодовитости и выживаемости независимо от плотности популяции. Учет в динамике популяции факторов, зависящих от численностей возрастных групп, приводит к модели общего вида

$$\mathbf{x}(t+1) = L_{\mathbf{x}(t)} \mathbf{x}(t), \quad (8.1)$$

где элементы матрицы  $L_{\mathbf{x}}$  суть функции вектора численностей  $\mathbf{x}$ ,

Метод исследования динамической системы первого порядка (2.1) естественно обобщается на случай системы (8.1), задающей динамику векторов размерности  $n$ . Равновесие  $\mathbf{x}^*$  ищется как решение уравнения

$$\mathbf{x}^* = L_{x^*} \mathbf{x}^*, \quad \mathbf{x}^* > \mathbf{0}, \quad (8.2)$$

которое означает, что существует такой набор численностей  $\mathbf{x}^*$ , что матрица  $L_{x^*}$  обладает единичным собственным значением; тогда  $\mathbf{x}^*$  — собственный вектор, соответствующий этому значению. Задача (8.2) представляет собой нелинейную задачу о собственном векторе. Для некоторых классов таких задач доказаны теоремы, обобщающие результаты теоремы Перрона — Фробениуса, но методы отыскания собственных векторов целиком зависят от выбора вида функций в  $L_x$ . Заметим, что вышеописанная модель «матричного прыжка» представляет собой частный случай системы (8.1) с кусочно-постоянным видом зависимости

$$L_x = \begin{cases} L_1, & \text{если } \sum_{i=1}^n x_i \leq \bar{N}, \\ L_2, & \text{если } \sum_{i=1}^n x_i > \bar{N}. \end{cases}$$

Разрывность функций не позволяет применить здесь такой традиционный метод анализа устойчивости, как линеаризация. Когда же функции, составляющие матрицу  $L_x$ , достаточно гладки, линеаризация (8.1) в окрестности  $\mathbf{x}^*$  дает с точностью до членов второго порядка

$$\mathbf{x}(t+1) = L_{x^*} \mathbf{x}^* + \left( L_{x^*} + \sum_{i=1}^n \left( \frac{\partial L}{\partial x_i} \right)_* X_i^* \right) (\mathbf{x}(t) - \mathbf{x}^*), \quad (8.3)$$

где  $(\partial L / \partial x_i)_*$  означает матрицу, элементы которой получаются дифференцированием элементов  $L$  по  $x_i$  в точке  $\mathbf{x}^*$ , а матрица  $X_i^*$  имеет единственный ненулевой  $i$ -й столбец, равный вектору  $\mathbf{x}^*$ .

Обозначив отклонение от равновесия через  $\delta \mathbf{x} = \mathbf{x} - \mathbf{x}^*$ , получаем

$$\delta \mathbf{x}(t+1) = L_\delta \delta \mathbf{x}(t),$$

где

$$L_\delta = \sum_{i=1}^n \left( \frac{\partial L}{\partial x_i} \right)_* X_i^* + L_{x^*}. \quad (8.4)$$

Заметим, что матрица  $L_\delta$  уже не зависит от  $t$ , так что

$$\delta \mathbf{x}(t) = L_\delta^t \delta \mathbf{x}(0),$$

и об устойчивости равновесия  $\mathbf{x}^*$  можно судить по спектру  $L_\delta$ . Если максимальное по модулю собственное число  $\xi$  матрицы  $L_\delta$  — будем называть его *доминантным* — превосходит по модулю 1, то отклонения от равновесия  $\delta \mathbf{x}(t)$  нарастают со временем, т. е. равновесие неустойчиво. Если  $|\xi| < 1$ , то отклонения убывают со временем и  $\mathbf{x}^*$  (асимптотически) устойчиво. Когда  $|\xi| = 1$ , требуется исследование более высоких порядков разложения (8.3). Во всех случаях, кроме  $\xi > 0$ , следует ожидать колебательного характера траекторий в окрестности равновесия.

На практике достаточно хорошо работает более частный случай системы (8.1), возникающий из предположения, что все рождаемости и выживаемости зависят лишь от суммарной численности  $N(\mathbf{x})$  всех возрастных групп, т. е.

$$\mathbf{x}(t+1) = L_{N(\mathbf{x}(t))} \mathbf{x}(t). \quad (8.5)$$

Тогда задача (8.2) сводится к отысканию таких значений численности  $N^*$ , при которых матрица  $L_{N^*}$  обладает собственным значением  $\lambda = 1$ , т. е.  $N^*$  — это положительные корни уравнения

$$\det(L_{N^*} - I) = 0.$$

Для каждого найденного значения  $N^* > 0$  равновесие  $\mathbf{x}^* > 0$  определяется как собственный вектор числовой матрицы  $L_{N^*} \geq 0$ , соответствующий значению  $\lambda = 1$  (существует по теореме Перрона — Фробениуса) и нормированный так, что сумма его координат

$$\sum_{i=1}^n x_i^* = N^*.$$

Матрица линеаризации (8.4) упрощается при этом до

$$L_\delta = L_{N^*} + \left( \frac{\partial L}{\partial N} \right)_* \mathbf{X}^*, \quad (8.6)$$

где матрица  $\mathbf{X}^*$  состоит из  $n$  одинаковых столбцов  $\mathbf{x}^*$ .

Простейший пример такого рода предложил сам П. Лесли в своей второй статье, посвященной использованию матриц в популяционной динамике. Он предполагал, что все эле-

менты постоянной матрицы  $L$  с доминантным числом  $\lambda_1 > 0$  изменяются в зависимости от  $N$  таким образом, что доминантное число матрицы  $L_N$  равно  $\lambda_1/q(N)$ , где  $q(N)$  — некоторая линейная функция общей численности  $N$ . Фактически это означает умножение всех элементов  $L$  на одно и то же число  $1/q(N)$ , т. е. одинаковую зависимость от  $N$  всех ненулевых рождаемостей и выживаемостей, и (8.5) принимает вид

$$\mathbf{x}(t+1) = L\mathbf{x}(t)/q(N), \quad (8.7)$$

где  $L$  — некоторая матрица Лесли с постоянными коэффициентами и доминантным числом  $\lambda_1$ .

Равновесие  $\mathbf{x}^*$  существует здесь, если

$$\lambda_1/q(N^*) = 1,$$

и представляет собой доминантный собственный вектор матрицы  $L$ . Поскольку сумма координат  $\mathbf{x}^*$  должна удовлетворять предыдущему соотношению, равновесие  $\mathbf{x}^*$  определяется уже однозначно, а не с точностью до умножения на константу, как в классической модели Лесли. Когда численность  $N$  настолько мала, что не оказывает ни стимулирующего, ни стабилизирующего влияния, популяция управляется матрицей  $L$ , т. е.

$$q(0) = 1.$$

Из этих соображений для линейного вида зависимости  $q(N)$  имеем

$$q(N) = 1 + \frac{\lambda_1 - 1}{K} N, \quad (8.8)$$

где  $K = N^*$  — численность популяции в равновесном состоянии  $\mathbf{x}^*$ .

Если  $\mathbf{x}(t)$  — стационарное возрастное распределение в момент  $t$  (пропорциональное  $\mathbf{x}^*$ ), то

$$\mathbf{x}(t+1) = \frac{L\mathbf{x}(t)}{q(N(t))} = \frac{\lambda_1\mathbf{x}(t)}{q(N(t))}$$

и сложение координат вектора  $\mathbf{x}(t+1)$  в силу (8.8) дает

$$N(t+1) = \frac{\lambda_1 N(t)}{1 + (\lambda_1 - 1) N(t)/K}.$$

Легко убедиться, что решением этого разностного уравнения служит

$$N(t) = \frac{K}{1 + Ce^{-rt}}, \quad (8.9)$$

где константа  $C$  определяется по начальному значению:

$$C = \frac{K - N(0)}{N(0)},$$

а  $r = \ln \lambda_1$ . По форме (8.9) соответствует решению логистического уравнения. Таким образом, если популяция (8.7) имеет возрастное распределение, стационарное для матрицы  $L$ , то общая численность меняется по логистическому закону при неизменном возрастном распределении.

На вопрос, как меняется общая численность, если начальное распределение отлично от стационарного, П. Лесли не дает определенного ответа. Некоторые утверждения относительно характера изменения численности в этом случае позволяет сделать анализ устойчивости равновесия  $\mathbf{x}^*$ . Линеаризация (8.7) в окрестности  $\mathbf{x}^*$  дает матрицу

$$L_\delta = \frac{L}{q(N^*)} + (q^{-1}(N))^* L X^* = \frac{1}{\lambda_1} \left( L + \frac{1 - \lambda_1}{K} X^* \right). \quad (8.10)$$

Каково доминантное число матрицы  $L_\delta$ ? Поскольку

$$\begin{aligned} L_\delta \mathbf{x}^* &= \\ &= \frac{1}{\lambda_1} \left( L \mathbf{x}^* + \frac{1 - \lambda_1}{K} X^* \mathbf{x}^* \right) = \frac{1}{\lambda_1} \left( \lambda_1 \mathbf{x}^* + \frac{1 - \lambda_1}{K} N^* \mathbf{x}^* \right) = \frac{1}{\lambda_1} \mathbf{x}^*, \end{aligned}$$

вектор  $\mathbf{x}^*$  — положительный собственный вектор  $L$  — является собственным и для матрицы  $L_\delta$ ; ему соответствует значение  $1/\lambda_1 > 0$ . В случае, когда  $\lambda_1 < 1$ , можно показать, что  $\xi = 1/\lambda_1$  является доминантным числом. Действительно, в этом случае из (8.10) видно, что матрица  $L_\delta$  положительна и по теореме Перрона, следовательно, обладает доминантным числом  $\mu > 0$  с соответствующим собственным вектором  $\mathbf{y} > 0$ . Если предположить, что  $\mu \neq \xi$ , то векторы  $\mathbf{x}^*$  и  $\mathbf{y}$  линейно независимы, и получается, что неразложимая положительная матрица  $L_\delta$  имеет два линейно независимых положительных собственных вектора, что невозможно\*).

\*) См. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. — М.: Наука, 1966, с. 363.

Значит, при  $\lambda_1 < 1$  число  $\xi = 1/\lambda_1 > 1$  является доминантным для матрицы  $L_\delta$  и, следовательно, равновесие  $x^*$  (монотонно) неустойчиво.

В случае  $\lambda_1 > 1$  анализ существенно усложняется, поскольку  $L_\delta$  уже не является неотрицательной матрицей и теорема Перрона — Фробениуса не применима. Из рассмотрения многочисленных примеров вытекает следующая гипотеза: если исходная матрица  $L$  примитивна, то  $\xi = 1/\lambda_1 < 1$  является доминантным — но не единственным доминантным — числом для  $L_\delta$  и равновесие  $x^*$  (асимптотически колебательно) устойчиво, а следовательно, закон изменения общей численности  $N(t)$  асимптотически близок к логистическому (8.9); если  $L$  импримитивна, доминантными числами  $L_\delta$  являются числа  $\xi$  с  $|\xi| = 1 > 1/\lambda_1$ , и для анализа устойчивости  $x^*$  требуется исследование членов выше первого порядка в разложении (8.3). Таким образом, при введении зависимости от численности даже в такой довольно искусственной конструкции, какой является система (8.7) — (8.8), нет простого решения вопроса об устойчивости.

Следующий шаг на пути приближения модели (8.7) к реальности — допущение, что зависимость от  $N$  различна для рождаемости и выживаемости, но одинакова по возрастным группам, — уже дает в некоторых случаях адекватное описание динамики реальных популяций. Один пример системы (8.5), применявшейся для моделирования динамики лабораторных популяций коллемболы *Folsomia candida*, подразделенных на 4 недельных возрастных класса, имеет вид

$$\begin{bmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \\ x_4(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & F(N) & F(N) \\ S(N) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S(N) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S(N) & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ x_4(t) \end{bmatrix}. \quad (8.11)$$

Наблюдавшиеся в экспериментах зависимости  $F(N)$  и  $S(N)$  имели характер, изображенный на рис. 10, а, б. Такой характер воспроизводится, например, следующими функциональными формами  $F$  и  $S$ :

$$\begin{aligned} F(N) &= a \ln N + b (\ln N)^2 + c; \\ S(N) &= d - e \ln N, \end{aligned}$$

выбор которых связан с чисто техническим удобством представления  $N$  в логарифмическом масштабе. Численные значения параметров  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$ ,  $e$  определялись регрессией

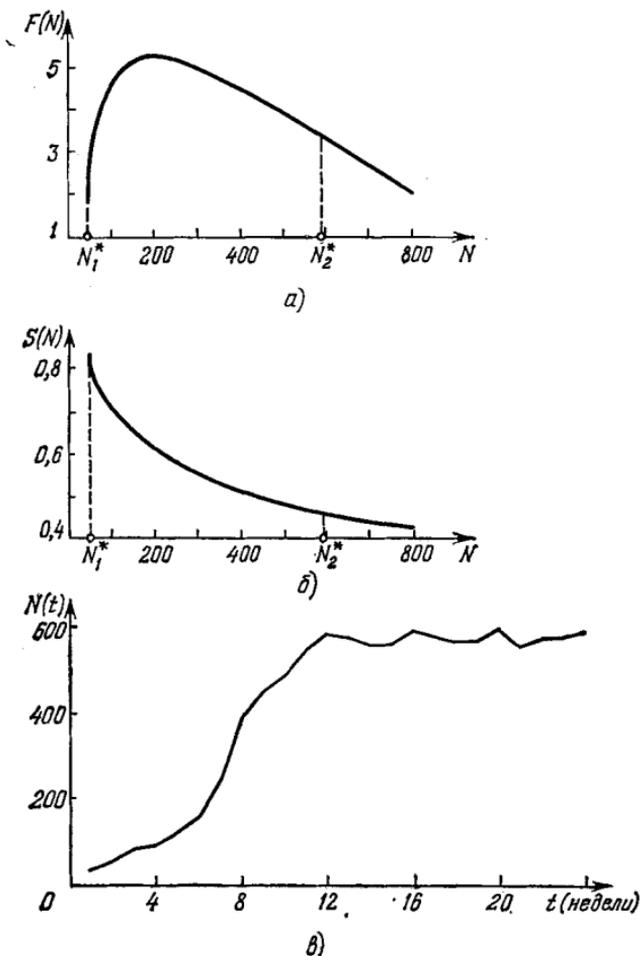


Рис. 10. Зависимость плодовитости и выживаемости от общей численности и динамика общей численности лабораторной культуры коллемболы *Folsomia candida*: а)  $F(N) = 18,53 \ln N - 1,74 (\ln N)^2 - 44,04$ ; б)  $S(N) = 1,35 - 0,14 \ln N$ ; в) сигмоидный тип роста численности.

экспериментальных данных по методу наименьших квадратов, после чего отыскание равновесных значений  $N^*$  сводилось к трансцендентному алгебраическому уравнению

относительно  $N^*$ :

$$\det \begin{vmatrix} -1 & -1 & F(N^*) & F(N^*) \\ S(N^*) & -1 & 0 & 0 \\ 0 & S(N^*) & -1 & 0 \\ 0 & 0 & S(N^*) & -1 \end{vmatrix} = 0.$$

При фиксированных значениях параметров (см. рис. 10, а, б) это уравнение обнаруживает два положительных корня  $N_1^* \approx 41,13$  и  $N_2^* \approx 596,45$ , которым соответствуют равновесные распределения  $x_1^*$  и  $x_2^*$ . Вычисления спектра матрицы  $L_\delta$  (8.6) для системы (8.11) в точках  $x_1^*$  и  $x_2^*$  показали, что в первом случае доминантное значение  $\xi(x_1^*) > 1$ , т. е. равновесие  $x_1^*$  неустойчиво, а во втором случае доминантными числами является пара комплексно-сопряженных чисел  $\xi_{1,2}$ ,  $|\xi_i| < 1$ , так что  $x_2^*$  колебательно асимптотически устойчиво. Эти выводы подтверждаются экспериментальной кривой динамики  $N$  (рис. 10, в), которая имеет сигмоидный характер роста до значения, приблизительно совпадающего с  $N_2^*$ .

Таким образом, даже простейшая форма (8.11) учета лимитирующих факторов в модели Лесли дает уже адекватное описание динамики популяции. Этим, по-видимому, можно объяснить широкое использование модификаций модели не только для описания динамики возрастного состава, но и для решения различных задач оптимального эксплуатирования популяций, оптимальных стратегий жизненного цикла и т. д.

Следует, однако, заметить, что в обобщениях модели Лесли поиск равновесных состояний (не говоря уже о циклах) и анализ их устойчивости заметно усложняется, и, поскольку первый из этих шагов требует решения как правило, трансцендентного уравнения, то невозможно предложить какой-либо общий стандартный метод исследования устойчивости, позволяющий делать определенные выводы о динамике системы по одному лишь виду матрицы  $L$ , как это было, скажем, в классической модели Лесли.

Как явствует из примера (8.11), вполне реальны ситуации, когда нас интересует устойчивость не возрастного распределения  $x^*$ , а общей численности популяции  $N(t)$ . Ясно, что второе вытекает из первого. Формально это следует из того факта, что сходимость по евклидовой норме

эквивалентна сходимости по норме

$$\|x\|_{\Sigma} = \sum_{i=1}^n |x_i|.$$

А это, в свою очередь, означает, что (при  $t \rightarrow \infty$ ) стремится к нулю выражение

$$\begin{aligned} \|x(t) - x^*\|_{\Sigma} &= \sum_i |x_i(t) - x_i^*| \geq \\ &\geq \left| \sum_i (x_i(t) - x_i^*) \right| = |N(t) - N|. \end{aligned}$$

Из этой же оценки видно, что сходимость численностей  $N(t)$  не обеспечивает, вообще говоря, сходимости распределений  $x(t)$ , т. е. устойчивость общей численности — свойство более слабое, чем устойчивость возрастного распределения. Если в классической модели Лесли устойчивость  $N(t)$  при неустойчивости  $x(t)$  может быть реализована, по-видимому, лишь при специальном подборе коэффициентов, то исследование таких ситуаций в более реальных моделях — с учетом лимитирующих факторов — представляет несомненный интерес как с математической, так и с экологической точек зрения.

## § 9. Библиография и комментарии

§ 1. О роли запаздывающего действия факторов динамики популяции и о способах учета запаздывания в моделях см. подробнее книги:

Мэйнард Смит Дж. Модели в экологии. Перевод с англ. — М.: Мир, 1976;

Мау R. M. Stability and complexity in model ecosystems. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1973.

§ 2. Хороший обзор по применению простейших разностных уравнений для описания динамики популяции дан в работе:

Мау R. M., Остер G. F. Bifurcations and dynamical complexity in simple ecological models. — Amer. Natur., 1976, 110, № 974, p. 573—599.

Примеры приложения уравнения (2.3) можно найти в книге:

Маунард Смит J. Mathematical ideas in biology. — Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1968.

Более широкий набор примеров траекторий уравнения (2.4) приведен в статье:

Мау R. M. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. — J. Theor. Biol., 1975, 51, № 2, p. 511—524.

Многочисленные данные по применению уравнения (2.5) для описания динамики лабораторных и естественных популяций насекомых содержатся в работе:

Hassel M. P., Lawton J. H., May R. M. Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. — *J. Anim. Ecol.* 1976, 45, № 2, p. 471—486.

Примеры приложения уравнения  $N_{t+1} = N_t^{(1-b)}/\alpha$  к обширному набору данных по популяциям птиц, млекопитающих, насекомых приведены в статье:

Stubbbs M. Density dependence in the life-cycles animals and its importance in *K*- and *r*-strategies. — *J. Anim. Ecol.*, 1977, 46, № 2, p. 677—688,

где обсуждается также связь параметров уравнения с концепциями *K*- и *r*-стратегий отбора.

§ 3. Читатель, интересующийся математическими подробностями, найдет их в работе:

Якобсон М. В. О свойствах динамических систем, порождаемых отображениями вида  $x \rightarrow Ax e^{-\beta x}$ . — В кн.: Моделирование биологических сообществ. Владивосток: Дальневосточный научный центр АН СССР, 1975, с. 141—162,

где дано подробное исследование динамики (2.4) с позиций современной теории динамических систем.

Ряд теорем о циклах динамической системы первого порядка доказан в работе:

Шарковский А. Н. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя. — *Украинский математический журнал*, 1964, 16, № 1, с. 61—71.

Общая теорема о существовании хаотического режима для уравнения (2.1) доказана в работе:

Li T.-Y., Yorke J. A. Period three implies chaos. — *Amer. Math. Monthly*, 1975, 82, № 10, p. 982—985.

Влияние задержки более чем на одно поколение рассматривается в статье:

Levin S. A., May R. M. A note on difference-delay equations. — *Theor. Pop. Biol.*, 1976, 9, № 2, p. 178—187,

где исследуется уравнение  $N_{t+1} = N_t F(N_{t-T})$ .

§ 4. Модель Лесли обязана своим наименованием двум основополагающим статьям П. Г. Лесли:

Leslie P. H. On the use of matrices in certain population mathematics. — *Biometrika*, 1945, 33, № 3, p. 183—212;  
Leslie P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. — *Biometrika*, 1948, 35, № 3—4, p. 213—245,

хотя матрицы для описания возрастной структуры использовались и в более ранних работах:

Bernadelli H. Population waves. — J. Burma Res. Soc., 1941, 31, № 1, p. 1—18,

откуда взят пример (6.9) и

Lewis E. G. On the generation and growth of a population. — Sankhya, 1942, 6, p. 93—96.

Подробный вывод уравнений матричной модели отдельно для мужской и женской популяции дан в статье:

Зубер Е. И., Колкер Ю. И., Полуэктов Р. А. Управление численностью и возрастным составом популяции. — М.: Наука, 1972, с. 129—138. — (Проблемы кибернетики; Вып. 25) \*).

§§ 5, 6. Связь между примитивностью матрицы Лесли и устойчивостью стационарного распределения подчеркивалась в работах:

Lopez A. Problems in stable population theory. — Princeton: Office of Population Research, 1961;  
Sukes Z. M. On discrete stable population theory. — Biometrics, 1969, 25, № 2, p. 285—293.

Доказательство теорем об условиях примитивности и об индексе импримитивности матрицы Лесли через представление матриц графами приведено в статье:

Demetrius L. Primitivity conditions for growth matrices. — Math. Biosci., 1971, 12, № 1/2, p. 53—58.

Анализу модели Лесли с позиций эргодической теории посвящены работы:

Parlett B. Ergodic properties of population. I. The onesex model. — Theor. Pop. Biol., 1970, 1, № 2, p. 191—207;  
Demetrius L. Isomorphism of population models. — Kybernetik, 1974, 14, № 4, p. 241—244.

Схема получения вида предельной функции  $\mathcal{L}(x, t)$  (5.21)—(5.22), а также формулировки теорем о среднем циклическом и о периодичности в модели Лесли следуют работам:

Cull P., Vogt A. Mathematical analysis of the asymptotic behavior of the Leslie population matrix model. — Bull. Math. Biol., 1973, 35, № 5/6, p. 645—661;  
Cull P., Vogt A. The periodic limits for the Leslie model. — Math. Biosci., 1974, 21, № 1/2, p. 39—54.

Доказательство теоремы об асимптотическом периоде суммарной численности и ряда достаточных условий периодичности см. в заметке тех же авторов:

Cull P., Vogt A. The period of total population. — Bull. Math. Biol., 1976, 38, № 3, p. 317—319.

\*) Условия примитивности матрицы Лесли сформулированы здесь не совсем верно.

§ 7. Различные направления модификаций матричной модели Лесли охарактеризованы в работе:

Usher M. B. Developments in the Leslie matrix model. — In: *Mathematical models in ecology*/Ed. J. N. R. Jeffers, Oxford: Blackwell, 1972, p. 29—60,

содержащей обширную библиографию по данному вопросу. Из более поздних работ отметим следующие:

Williamson M. The analysis of discrete time cycles. — In: *Ecological Stability*/Eds M. B. Usher and M. H. Williamson. L.: 1974, p. 17—33

— модель «матричного прыжка»;

Cook D., Leon J. A. Stability of population growth determined by  $2 \times 2$  Leslie matrix with density-dependent elements. *Biometrics*, 1976, 32, № 2, p. 435—442

— пример модификации (7.1) с зависимостью от общей численности  $N$ ;

Longstaff B. C. The dynamics of collembolan populations: a matrix model of single species population growth. — *Can. J. Zool.*, 1977, 55, № 2, p. 314—324

— пример приложения модификации (7.2);

Pip Eva, Stewart J. M. A method for fitting population data to a matrix model when the growth rate is unknown. — *Int. Res. des Hydrobiol.*, 1975, 60, № 5, p. 669—773

— другие примеры приложения модели Лесли к реальным популяциям.

§ 8. Перечень результатов, обобщающих теорему Перрона — Фробениуса для некоторых классов нелинейных задач о собственных векторах, приведен в приложении к монографии:

Моришима М. Равновесие, устойчивость, рост. Многоотраслевой анализ. — М.: Наука, 1972.

К сожалению, эти результаты требуют, чтобы функции, описывающие динамику системы, были однородными некоторого порядка, — ситуация, как правило, не наблюдающаяся для биологических популяций.

Пример (8.11) взят из работы:

Beddington J. R. Age distribution and the stability of simple discrete time population models. — *J. Theor. Biol.*, 1974, 47, № 1, p. 65—74.

Матричное представление динамики возрастного состава успешно используется в задачах оптимального эксплуатирования популяций, см., например,

Beddington J. R., Taylor D. B. Optimum age specific harvesting of a population. — *Biometrics*, 1973, 29, № 4, p. 801—809;

Свиридов А. Т. Связь параметров, характеризующих состояние рыбной популяции в матричной модели, с непре-

рывной моделью рыбной популяции. — Калининград: 1975, с. 108—118. (Сборник работ по теории оптимальных процессов; Вып. 2);

Double day W. G. Harvesting in matrix population models. — *Biometrics*, 1975, 31, № 1, p. 189—200;

Rogges C., Fair W. Optimal harvesting policy for an age specific population. — *Math. Biosci.*, 1975, 24, № 1/2, p. 31—47;

Mendelson R. Optimization problems associated with a Leslie matrix. — *Amer. Natur.*, 1976, 110, № 973, p. 339—349,

а также в задачах эволюции оптимальных жизненных циклов:

Schaffer W. M. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. — *Ecology*, 1974, 55, № 2, p. 291—303;

Schaffer W. M., Rosenzweig M. L. Selection for optimal life histories. II. Multiple equilibria and the evolution of alternative reproductive strategies. — *Ecology*, 1977, 58, № 1, p. 60—72.

Обширный анализ непрерывной модели динамики популяции с возрастной структурой содержится в гл. 8 монографии:

Динамическая теория биологических популяций/Под ред. Р. А. Полуэктова. — М.: Наука, 1974.

Связь доминантного числа  $\lambda$  модели Лесли с параметрами непрерывной модели исследуется в работе:

Anderson D. H. Estimation and computation of the growth rate in Leslie's and Lotka's population models. — *Biometrics*, 1975, 31, № 3, p. 701—718.

# Г Л А В А III

## СИСТЕМЫ ТИПА ХИЩНИК—ЖЕРТВА

---

### § 1. Экологическое введение

Одним из первых успехов математической экологии была демонстрация существования периодических колебаний численности популяции в стационарной среде. Построенная В. Вольтерра модель сообщества, в котором особи одной популяции являлись пищей для особей второй, объяснила многие, на первый взгляд непонятные, явления периодических изменений численности, которые никоим образом нельзя было связать с периодическими колебаниями внешних факторов (в основном, климатических). Аналогичные явления наблюдались и в сообществах, состоящих из популяций особей, паразитирующих на особях другого вида.

Сообщества такого типа принято называть системами *хищник — жертва* или *паразит — хозяин*.

В биологической литературе существует огромное число работ, в которых эти системы либо наблюдаются в природе, либо моделируются на «модельных» популяциях в лабораторных условиях. Однако их результаты зачастую противоречат друг другу: в одних экспериментах колебания наблюдаются, в других их нет; либо система достаточно быстро разрушается (гибнет хищник, а жертва остается, или гибнет жертва, а вслед за ней и хищник); либо хищник и жертва достаточно долго сосуществуют. По-видимому, все не так просто в этой весьма простой экологической системе. Естественно возникает вопрос: при каких же условиях это сообщество устойчиво, какие механизмы обеспечивают эту устойчивость? В этой главе, используя математические модели сообществ хищник — жертва, мы постараемся ответить на этот вопрос.

Активно обсуждается и еще одна проблема, которую коротко можно сформулировать так: «Может ли хищник регулировать численность жертвы?» Естественно, что в популяции жертвы (в отсутствие хищника) существуют соб-

ственные внутренние регулирующие механизмы (например, внутривидовая конкуренция или эпизоотии), ограничивающие рост ее численности. Но в этом случае, если бы ограничивающие численность факторы не действовали (или оказывали влияние при достаточно больших численностях) и популяция жертвы в отсутствие хищника росла бы экспоненциально, приводит ли воздействие хищника к стабилизации всей системы в целом? Остаются ли ограниченными численности обоих видов, и не вымирает ли один из них или оба? Ответы на эти вопросы и составляют решение проблемы «может ли хищник регулировать численность жертвы».

Наконец, последний вопрос: «Приведут ли случайные возмущения среды к развалу системы хищник — жертва или оба будут сохраняться?» — рассматривается в рамках анализа уравнений системы хищник — жертва со случайными возмущениями параметров.

## § 2. Классическая модель Вольтерра

Пусть  $x(t)$  и  $y(t)$  — численность жертв и хищников соответственно. Предположим, что единственным лимитирующим фактором, ограничивающим размножение жертв, является давление на них со стороны хищников, а размножение хищников ограничивается количеством добытой ими пищи (количеством жертв). Тогда в отсутствие хищников численность жертв должна расти экспоненциально с относительной скоростью  $\alpha$ , а хищники в отсутствие жертв — также экспоненциально вымирать с относительной скоростью  $m$ . Коэффициенты  $\alpha$  и  $m$  — коэффициенты естественного прироста жертв и естественной смертности хищников соответственно.

Пусть  $V = V(x)$  — количество (или биомасса) жертв, потребляемых одним хищником за единицу времени, причем  $k$ -я часть полученной с этой биомассой энергии расходуется хищником на воспроизводство, а остальное тратится на поддержание основного обмена и охотничьей активности. Тогда уравнение системы хищник — жертва можно записать в виде

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x - V(x) y, \\ \frac{dy}{dt} &= y (kV(x) - m). \end{aligned} \tag{2.1}$$

Функцию  $V(x)$  обычно называют трофической функцией хищника или функциональным откликом (functional response) хищника на плотность популяции жертвы. Именно эти функции обычно определяются в экспериментальных работах, посвященных изучению хищничества, и к настоящему времени считается установленным, что эти функции обычно принадлежат к одному из следующих трех типов (рис. 11). По-видимому, динамическое поведение системы в значительной степени зависит от вида трофической функции.

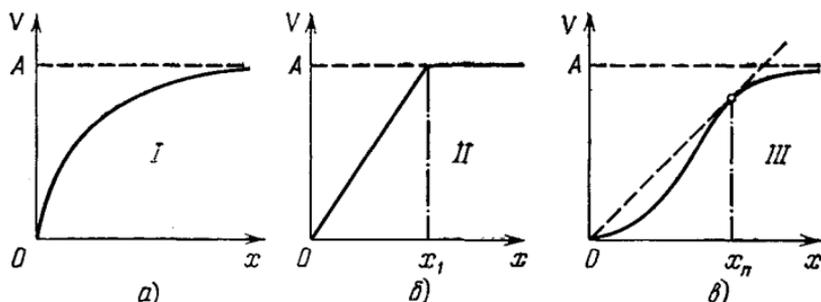


Рис. 11. Различные типы трофических функций в системе хищник — жертва: а) этот тип характерен для беспозвоночных и некоторых видов хищных рыб; б) трофическая функция с резко выраженным порогом насыщения характерна для хищников-фильтраторов (например, многих моллюсков); в) такой тип характерен для позвоночных — организмов, проявляющих достаточно сложное поведение (например, способных к обучению). Аналогичный вид будет иметь трофическая функция, если жертвы могут вырабатывать защитную стратегию (например, прятаться в убежище, недоступное хищникам).

При малых, значениях  $x$ , например, когда трофические отношения в системе напряжены и почти все жертвы становятся добычей хищника, который всегда голоден и насыщения не наступает (ситуация довольно обычная в природе), трофическую функцию  $V(x)$  можно считать линейной функцией численности жертв, т. е.  $V = \beta x$ . Кроме того, предположим, что  $k = \text{const}$ . Тогда

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta xy, \\ \frac{dy}{dt} &= k\beta xy - \mu y. \end{aligned} \quad (2.2)$$

Система (2.2) с точностью до обозначений совпадает с классической моделью хищник — жертва В. Вольтерра,

который показал, что эта система имеет интеграл вида

$$\left(\frac{e^X}{X}\right)^m \left(\frac{e^Y}{Y}\right)^\alpha = C, \quad (2.3)$$

где  $X = x/x^*$ ,  $Y = y/y^*$ ,  $x^* = m/k\beta$ ,  $y^* = \alpha/\beta$ . Если  $x_0$ ,  $y_0$  — начальные значения численностей жертв и хищников соответственно, то

$$C = \left(\frac{e^{x_0/x^*}}{x_0/x^*}\right)^m \left(\frac{e^{y_0/y^*}}{y_0/y^*}\right)^\alpha > 0$$

и уравнение (2.3) описывает семейство вложенных друг в друга замкнутых кривых, соответствующих фазовым траекториям периодических решений системы (2.2).

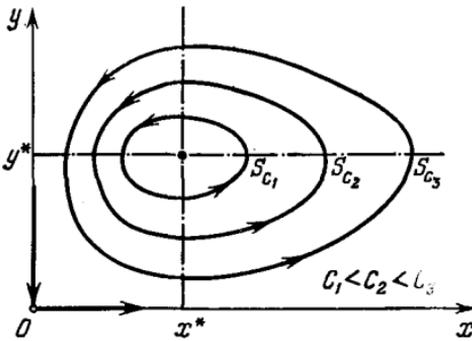


Рис. 12. Фазовый портрет классической вольтерровской системы хищник — жертва.

Заметим, что при увеличении  $C$  амплитуды колебаний  $x$  и  $y$  возрастают (рис. 12). При минимальном значении  $C^* = e^{(m+\alpha)}$  эти кривые стягиваются в точку с координатами  $(x^*, y^*)$ . Легко видеть, что  $x^* = m/k\beta$  и  $y^* = \alpha/\beta$  являются решениями системы (2.2) при  $dx/dt = dy/dt = 0$ , т. е. ее нетривиальным

равновесием. Для случая малых колебаний возле этого состояния ( $p = x - x^*$ ,  $q = y - y^*$ ) уравнения модели можно записать в виде

$$\frac{dp}{dt} = -\frac{m}{k} q, \quad \frac{dq}{dt} = k\alpha p. \quad (2.4)$$

Корни соответствующего характеристического уравнения есть  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha m}$ , т. е. точка  $(x, y)$  — центр. Период малых колебаний  $T = 2\pi/\sqrt{\alpha m}$ , причем колебания численности одного вида сдвинуты по фазе относительно колебаний другого на  $\pi/2$ .

В системе (2.2) имеется еще одно положение равновесия — начало координат. Нетрудно видеть, что эта точка — седло. Оси координат являются сепаратрисами, причем ось  $Oy$  входит в седло, а ось  $Ox$  — выходит из него (см. рис. 12).

Несмотря на то, что модель Вольтерра смогла объяснить многие реально наблюдавшиеся явления, у нее есть большой недостаток — негрубость (в математическом смысле этого слова) вольтерровских циклов, так что при любых сколь угодно слабых возмущениях фазовых координат система переходит с одного цикла на другой. По-видимому, более адекватные модели должны обладать этим свойством «грубости».

С точки зрения теории устойчивости состояние равновесия системы  $(x^*, y^*)$  — это состояние безразличного равновесия, устойчивое по Ляпунову, но не асимптотически. Отсутствие асимптотической устойчивости равновесия указывает на то, что в вольтерровской системе отсутствуют механизмы, стремящиеся сохранить ее нетривиальное равновесное состояние.

Высказанное выше утверждение об устойчивости равновесия достаточно легко доказывается построением соответствующей функции Ляпунова. Но об этом в следующем параграфе.

### § 3. Стабилизация системы хищник — жертва введением внутривидовой конкуренции среди жертв

Уже из простейшего анализа предпосылок, положенных в основу вольтерровской модели, ясна их условность. Например, в отсутствие хищников численность жертв может неограниченно возрастать. В действительности этого не происходит, поскольку любая популяция существует в условиях ограниченности ресурсов (пища, пространство и т. п.), что и лимитирует ее численность. С другой стороны, количество жертв, потребляемых в единицу времени хищником, может возрастать до бесконечности при возрастании численности жертв, что тоже неверно, поскольку существуют чисто физиологические ограничения.

Наиболее интересный качественный вывод Вольтерра о незатухающих колебаниях численностей, к сожалению, является следствием выбора специальной формы уравнений модели.

Можно показать, что, например, введение в вольтерровскую модель внутривидовой конкуренции среди жертв, возникающей из-за ограниченности ресурсов, делает модель

«грубой», но колебания численностей становятся затухающими. Уравнения модели в этом случае имеют вид

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta xy - \gamma x^2, \\ \frac{dy}{dt} &= k\beta xy - \mu y, \end{aligned} \quad (3.1)$$

где член  $\gamma x^2$  описывает внутривидовую конкуренцию. Легко видеть, что в отсутствие хищников предельное значение численности жертв равно  $\bar{x} = \alpha/\gamma$ . Система (3.1) имеет единственное нетривиальное равновесие в точке  $(x^*, y^*)$ , где

$$x^* = \frac{m}{k\beta}, \quad y^* = \frac{\alpha k\beta - \gamma m}{k\beta^2}.$$

Выполнение естественного условия  $x^* < \bar{x}$  ( $m/k\beta < \alpha/\gamma$ ) обеспечивает положительность  $y^*$  и тем самым существование этого равновесия. Можно показать, что это равновесие всегда устойчиво (асимптотически). При

$$\gamma m (\gamma + 4k\beta) < 4\alpha k\beta \quad (3.2)$$

точка  $(x^*, y^*)$  — фокус. (Поскольку в следующем параграфе будет подробно исследоваться система, частным случаем которой является (3.1), то эти выводы здесь мы даем без доказательства.) Однако остается открытым вопрос: существует или нет внутри положительного квадранта устойчивый предельный цикл? Докажем, что такого цикла не существует и любая, начинающаяся внутри квадранта траектория в конце концов приходит в точку  $(x^*, y^*)$ . Последнее утверждение означает, по сути дела, асимптотическую устойчивость этой точки в любой замкнутой области, лежащей внутри квадранта. Для доказательства построим соответствующую функцию Ляпунова (заметим, что при  $\gamma = 0$  система (3.1) переходит в классическую вольтерровскую систему (2.2), поэтому все дальнейшее изложение будет проведено для (3.1)).

Существование интеграла системы (2.2) сразу наводит на мысль использовать его в качестве соответствующей функции Ляпунова. Пусть  $(x^*, y^*)$  — состояние равновесия системы (3.1). Рассмотрим функцию

$$L(x, y) = x^* \left( \frac{x}{x^*} - \ln \frac{x}{x^*} - 1 \right) + \frac{y^*}{k} \left( \frac{y}{y^*} - \ln \frac{y}{y^*} - 1 \right). \quad (3.3)$$

Поскольку при любых значениях  $z > 0$  выполняется неравенство

$$z - 1 \geq \ln z,$$

(причем равенство возможно лишь при  $z = 1$ ), легко видеть, что всюду в положительном квадранте плоскости  $\{x, y\}$   $L(x, y) \geq 0$ , причем  $L = 0$  только в точке  $(x^*, y^*)$ . Функция  $L$  имеет в этой области непрерывные частные производные, а производная  $dL/dt$ , вычисляемая вдоль траекторий (3.1), равна

$$\frac{dL}{dt} = -\gamma(x - x^*)^2 \leq 0. \quad (3.4)$$

Очевидно, что при  $\gamma \neq 0$  производная  $dL/dt$  равна нулю только на прямой  $x = x^*$ . Единственным инвариантным множеством на этой прямой является точка  $(x^*, y^*)$ . Отсюда сразу следует, что эта точка асимптотически устойчива, причем область устойчивости совпадает с положительным квадрантом плоскости  $\{x, y\}$ . Таким образом, внутри этого квадранта не должно быть устойчивых предельных циклов. Поскольку  $(x^*, y^*)$  — устойчивый фокус или узел, то в любой замкнутой области, лежащей внутри квадранта, система (3.1) — «грубая» (в смысле Андронова — Понтрягина).

Если выполнено условие (3.2), то при любых ненулевых начальных значениях численностей в системе (3.1) возникают колебания, причем эти колебания затухают, а величина численностей стремится к своим равновесным значениям.

При  $\gamma = 0$  (как и следовало ожидать)  $dL/dt \equiv 0$  и в силу тех же теорем Ляпунова точка  $(x^*, y^*)$  устойчива, но не асимптотически, причем область устойчивости (понимаемая здесь как множество, где функция Ляпунова сохраняет свои свойства) также совпадает с положительным квадрантом.

Такая сильная зависимость качественного характера решения от конкретного вида правых частей (а в экологии описание типов взаимодействий обычно делается на качественном уровне, поскольку установить точные количественные зависимости чаще всего невозможно) породила естественную потребность формулировать модельное описание в более общем виде, чем это было сделано В. Вольтерра.

#### § 4. Общая модель хищник — жертва (модель Колмогорова)

Наиболее отчетливо тенденция к максимально общему описанию системы хищник — жертва выражена в работе А. Н. Колмогорова, в которой он вообще отказался от явного выражения для задающих характеристики видов и межвидовых взаимоотношений функциональных зависимостей, ограничиваясь лишь некоторыми качественными предположениями.

Если в популяции хищников отсутствует внутривидовая конкуренция, то естественным обобщением вольтерровской модели будет модель вида

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha(x)x - V(x)y, \\ \frac{dy}{dt} &= K(x)y. \end{aligned} \quad (4.1)$$

В отличие от модели Вольтерра, в колмогоровской модели заранее не делается никаких специальных предположений относительно конкретного вида функций  $\alpha$ ,  $V$  и  $K$  — коэффициента естественного прироста хищников.

Для осмысленной биологической интерпретации этих функций сформулируем некоторые качественные предположения о характере их зависимости от  $x$ .

а)  $\alpha'_x < 0$ ;  $\alpha(0) > 0 > \alpha(\infty)$ . Интерпретация этих ограничений такова: в отсутствие хищников коэффициент естественного прироста жертв убывает с возрастанием их численности, переходя от положительных значений к отрицательным. Другими словами, в популяции жертв существует внутривидовая конкуренция за ограниченный ресурс, так что даже в отсутствие хищников численность жертв не может возрастать бесконечно, а стабилизируется на уровне, определяемом из уравнения  $\alpha(\bar{x}) = 0$ .

б)  $K'_x > 0$ ;  $K(0) < 0 < K(\infty)$ . Это означает, что с ростом численности жертв коэффициент естественного прироста хищников возрастает, переходя от отрицательных значений (при недостатке пищи) к положительным.

в)  $V(x) > 0$  при  $x > 0$ ;  $V(0) = 0$ .

Легко видеть, что у системы (4.1) имеются две или три расположенные в положительном квадранте стационарные точки: точка  $(0, 0)$ ; точка  $(\bar{x}, 0)$ , где  $\bar{x}$  определяется из урав-

нения  $\alpha(\bar{x}) = 0$ ; точка  $(x^*, y^*)$ , определяемая из уравнений (при  $\alpha(x^*) > 0$ , т. е. при  $x^* < \bar{x}$ )

$$\alpha(x^*)x^* - V(x^*)y^* = 0, \quad K(x^*) = 0. \quad (4.2)$$

Исследуем поведение траекторий в окрестности стационарных точек, линеаризуя (4.1). Пусть  $p = x - x^0$ ,  $q = y - y^0$ , где  $x^0$  и  $y^0$  — координаты этих точек.

1. В точке  $(0, 0)$  получим

$$\frac{dp}{dt} = \alpha(0)p, \quad \frac{dq}{dt} = K(0)q. \quad (4.3)$$

Корни характеристического уравнения  $\lambda_1 = \alpha(0)$  и  $\lambda_2 = K(0)$  действительны и разных знаков, так что эта точка — седло. Оси координат  $x$  и  $y$  являются сепаратрисами, причем первая сепаратриса выходит из седла, а вторая — входит в него.

2. В точке  $(\bar{x}, 0)$  линеаризованные уравнения имеют вид:

$$\frac{dp}{dt} = \alpha'_x(\bar{x})\bar{x}p - V(\bar{x})q, \quad \frac{dq}{dt} = K(\bar{x})q. \quad (4.4)$$

Корни характеристического уравнения:  $\lambda_1 = \alpha'_x(\bar{x})\bar{x}$ ,  $\lambda_2 = K(\bar{x})$ . Поскольку  $\alpha'_x < 0$ , то  $\lambda_1 < 0$ . Если  $K(\bar{x}) > 0$ , т. е.  $\bar{x} > x^*$ , то  $\lambda_2 > 0$ , и эта точка — седло. Угловые коэффициенты сепаратрис:  $\gamma_1 = 0$ ,  $\gamma_2 = (\lambda_1 - \lambda_2)/V(x^*) < 0$ . Сепаратриса, выходящая из седла с угловым коэффициентом  $\gamma_2$ , направлена внутрь положительного квадранта. При  $\bar{x} < x^*$   $K(\bar{x}) < 0$  и точка  $(\bar{x}, 0)$  — устойчивый узел.

3. В точке  $(x^*, y^*)$  будем иметь

$$\frac{dp}{dt} = -\delta p - V(x^*)q, \quad \frac{dq}{dt} = [K'_x(x^*)y^*]p, \quad (4.5)$$

где  $\delta = V'_x(x^*)y^* - \alpha'_x(x^*)x^* - \alpha(x^*)$ . Характеристическое уравнение этой системы имеет вид

$$\lambda^2 + \delta\lambda + V(x^*)K'_x(x^*)y^* = 0. \quad (4.6)$$

Поскольку произведение корней  $V(x^*)K'_x(x^*)y^*$  положительно, то точка  $(x^*, y^*)$  есть либо фокус (при  $\delta^2 < 4VK'_xy^*$ ), либо узел (при  $\delta^2 > 4VK'_xy^*$ ). Устойчивость определяется знаком  $\delta$  (при  $\delta > 0$  — устойчивость, при  $\delta < 0$  — неустойчивость).

Исследуем поведение сепаратрисы, выходящей из точки  $(\bar{x}, 0)$  в положительный квадрант. Поскольку при наших допущениях траектории не могут уходить в бесконечность (численность жертв лимитирована, и тем самым лимитирована численность питающихся ими хищников), то возможны следующие случаи: 1) сепаратриса наматывается на

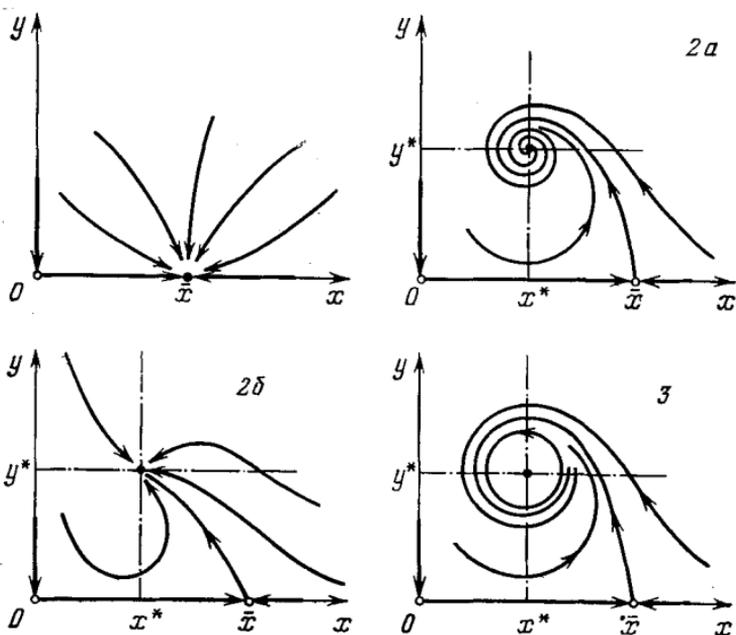


Рис. 13. Различные типы фазовых траекторий модели Колмогорова.

предельный цикл; 2) сепаратриса входит в точку  $(x^*, y^*)$ . Очевидно, что в последнем случае точка  $(x^*, y^*)$  должна быть устойчива.

В итоге получаем следующую классификацию (соответствующие фазовые портреты см. на рис. 13).

1.  $x^* > \bar{x}$ , точка  $(\bar{x}, 0)$  — устойчивый узел.
2.  $x^* < \bar{x}$ , сепаратриса, выходящая из точки  $(\bar{x}, 0)$ , входит в точку  $(x^*, y^*)$ ; при  $\delta^2 < 4V(x^*)K'_x(x^*)y^*$  точка  $(x^*, y^*)$  — устойчивый фокус (2а); при  $\delta^2 > 4V(x^*)K'_x(x^*)y^*$  — устойчивый узел (2б).
3.  $x^* < \bar{x}$ , сепаратриса, выходящая из точки  $(\bar{x}, 0)$ , наматывается на предельный цикл  $\Gamma$ ; поведение траекторий

внутри  $\Gamma$  может быть довольно сложным, оно в рамках наших предположений до конца не исследуется.

Нетрудно видеть, что исследованная нами в предыдущем параграфе система (3.1) относится ко второму классу.

Остановимся подробнее на третьем классе. Если точка  $(x^*, y^*)$  — неустойчивый узел или фокус, то система может иметь единственный предельный цикл, причем он обязательно должен быть устойчивым. Если же точка  $(x^*, y^*)$  устойчива, то единственный предельный цикл обязательно должен быть полуустойчивым. В принципе вокруг точки  $(x^*, y^*)$  может быть целое семейство циклов, причем если один из них устойчив, то соседний обязательно должен быть неустойчивым.

Если предположить, что число предельных циклов конечно, причем среди них отсутствуют полуустойчивые, то в любой замкнутой области, лежащей внутри положительного квадранта, система будет «грубой».

Основной результат проведенного нами анализа заключается в том, что показано, как из весьма простых и естественных предположений о характере межвидовых и внутривидовых взаимоотношений возникает достаточно сложное поведение системы хищник — жертва. Наиболее интересно то, что в этой системе возможно естественное (без каких-либо специальных предположений) существование предельного цикла.

Здесь, однако, необходимо сделать замечание: условие а)  $\alpha'_x < 0$ , важное для нашего анализа, означает не что иное, как требование существования саморегуляции в популяции жертв. Поэтому вопрос о том, возможно ли устойчивое нетривиальное равновесие в системе хищник — жертва только за счет регулирования численности жертв хищником, остается открытым. Ответу на этот вопрос и посвящен следующий параграф.

## § 5. Типы трофических функций хищника и устойчивость системы хищник — жертва

В модели Колмогорова сделано одно существенное допущение: поскольку предполагается, что  $\alpha'_x < 0$  и  $\alpha(\bar{x}) = 0$  при  $\bar{x} < \infty$ , то это означает существование в популяции жертв механизмов, регулирующих их численность даже в отсутствие хищников.

К сожалению, подобная формулировка модели не позволяет ответить на вопрос, вокруг которого в последнее время ведется много споров и о котором мы уже упоминали в начале главы: каким образом популяция хищников может оказывать регулирующее воздействие на популяцию жертв с тем, чтобы вся система была устойчива? Поэтому мы вернемся к модели (2.1), в которой механизмы саморегуляции (например, регулирование при помощи внутривидовой конкуренции) в популяции жертв (впрочем, как и в популяции хищников) отсутствуют; поэтому единственным механизмом регуляции численностей, входящих в сообщество видов, являются трофические взаимоотношения между хищниками и жертвами.

Здесь  $\alpha = \text{const}$  (так что, в отличие от предыдущей модели,  $\alpha'_x = 0$ ). Естественно, что решения (2.1) зависят от конкретного вида трофической функции  $V(x)$ , которая, в свою очередь, определяется характером хищничества, т. е. трофической стратегией хищника и защитной стратегией жертвы. Общими для всех этих функций (см. рис. 11) являются следующие свойства:

$$\text{а) } V(0) = 0; \text{ б) } V'_x \geq 0; \text{ в) } V(\infty) < \infty. \quad (5.1)$$

Система (2.1) имеет одну нетривиальную стационарную точку, координаты которой определяются из уравнений

$$y^* = \frac{\alpha k}{m} x^*, \quad V(x^*) = \frac{m}{k} \quad (5.2)$$

при естественном ограничении  $m/k < V(\infty)$ .

Существует еще одна стационарная точка  $(0, 0)$ , соответствующая тривиальному равновесию. Нетрудно показать, что эта точка — седло, а сепаратрисами являются координатные оси.

Характеристическое уравнение для точки  $(x^*, y^*)$  имеет вид

$$\lambda^2 - \lambda\alpha[1 - f(x^*)] + \alpha mf(x^*) = 0, \quad (5.3)$$

где

$$f(x) = \frac{V'_x(x)}{V(x)/x}.$$

Очевидно, что для классической вольтерровской модели  $f(x) \equiv 1$ . Поэтому величину  $f$  можно рассматривать как

меру отклонения рассматриваемой модели от вольтерровской.

При

$$[1 - f(x^*)]^2 < \frac{4m}{\alpha} f(x^*) \quad (5.4)$$

стационарная точка  $(x^*, y^*)$  — фокус, и в системе появляются колебания; при выполнении противоположного неравенства — узел, и колебания в системе отсутствуют. Устойчивость этого состояния равновесия определяется условием

$$f(x^*) > 1, \text{ или } V'(x^*) > V(x^*)/x^*, \quad (5.5)$$

т. е. существенным образом зависит от вида трофической функции хищника.

Условие (5.5) можно интерпретировать следующим образом: для устойчивости нетривиального равновесия системы хищник — жертва (и тем самым, для существования этой системы) достаточно, чтобы в окрестности этого состояния относительная доля потребляемых хищником жертв возрастала с возрастанием численности жертв. Действительно, доля жертв (от общей их численности), потребляемых хищником, описывается дифференцируемой функцией  $V(x)/x$ , условие возрастания которой (положительность производной) выглядит как

$$V'(x)/x - V(x)/x^2 > 0,$$

или

$$V'(x) > V(x)/x.$$

Последнее условие, взятое в точке  $x^*$ , есть не что иное, как условие (5.5) устойчивости равновесия. При непрерывности  $V'(x)$  оно должно выполняться и в некоторой окрестности точки  $x^*$ . Таким образом, если  $x_1 < x^* < x_2$  — численности жертв в этой окрестности, то

$$V(x_1)/x_1 < V(x^*)/x^* < V(x_2)/x_2. \quad (5.6)$$

Пусть теперь трофическая функция  $V$  имеет вид, изображенный на рис. 11, а (характерный для беспозвоночных). Можно показать, что для всех конечных значений  $x$  (поскольку  $V(x)$  выпукла вверх)

$$V(x_2)/x_2 < V(x_1)/x_1 \text{ при } x_2 > x_1,$$

т. е. при любых величинах стационарной численности жертв неравенство (5.5) не выполняется,

Это означает, что в системе с таким видом трофической функции не существует устойчивого нетривиального равновесия. Возможны несколько исходов: либо численности как жертвы, так и хищника неограниченно возрастают, либо (при прохождении траектории вблизи одной из координатных осей) в силу случайных причин численность жертвы или численность хищника станет равной нулю. При гибели жертвы через некоторое время погибнет и хищник, если же сначала погибает хищник, то численность жертвы начнет экспоненциально возрастать. Третий вариант — возникновение устойчивого предельного цикла — невозможно, что легко доказывается.

В самом деле, выражение

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x} \left\{ \frac{1}{xy} [\alpha x - V(x)y] \right\} + \frac{\partial}{\partial y} \left\{ \frac{1}{xy} [y(kV(x) - m)] \right\} = \\ = \frac{V(x) - V'(x)x}{x^2} = \frac{1}{x} \left[ \frac{V(x)}{x} - V'(x) \right] \end{aligned} \quad (5.7)$$

в положительном квадранте всегда положительно, если только  $V(x)$  имеет вид, изображенный на рис. 11, а. Тогда, согласно критерию Дюлака \*), в этой области отсутствуют замкнутые траектории и устойчивого предельного цикла существовать не может.

Итак, можно сделать вывод: если трофическая функция имеет вид, изображенный на рис. 11, а, то хищник не может быть регулятором, обеспечивающим стабильность популяции жертвы и тем самым устойчивость всей системы в целом. Система может быть устойчива только в том случае, когда в популяции жертвы существуют собственные внутренние регулирующие механизмы, например, внутривидовая конкуренция или эпизоотии. Этот вариант регулирования был уже рассмотрен в §§ 3, 4.

Ранее отмечалось, что такой тип трофической функции характерен для хищников-насекомых, «жертвами» которых также обычно являются насекомые. С другой стороны, наблюдения за динамикой многих природных сообществ типа «хищник — жертва», включающих в себя виды насекомых, показывают, что для них характерны колебания очень большой амплитуды и весьма специфического вида.

\*) См., например, Андронов А. А., Витт А. А., Хайкин С. Э. Теория колебаний. — М.: Физматгиз, 1959; с. 346.

Обычно после более или менее постепенного роста численности (который может происходить либо монотонно, либо в виде колебаний с возрастающей амплитудой) происходит ее резкое падение (рис. 14), и затем картина повторяется. По-видимому, такой характер динамики численностей видов-насекомых может быть объяснен неустойчивостью этой системы при малых и средних значениях численности и действием мощных внутривидовых регуляторов численности при больших ее значениях.

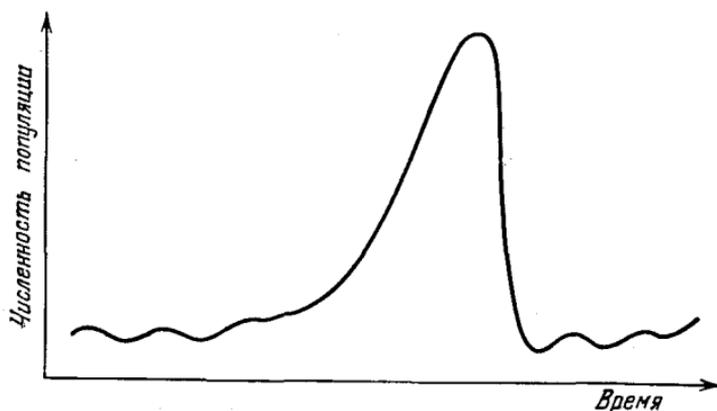


Рис. 14. Динамика численности популяции австралийской листолюбивой бабочки *Cardiaspina albitextura*, кормящейся на эвкалиптах. (Из статьи: Clark L. R. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura*. — Austr. J. Zool., 1964, 12, № 3, p. 362—380.)

Если же в систему «хищник — жертва» входят виды, способные к достаточно сложному поведению (например, хищники способны к обучению или жертвы способны находить убежище), то в такой системе возможно существование устойчивого нетривиального равновесия. Доказывается это утверждение весьма просто.

В самом деле, трофическая функция тогда должна иметь вид, изображенной на рис. 11, в. Точка  $x_n$  на этом графике — точка касания прямой, проведенной из начала координат, графика трофической функции  $V(x)$ . Очевидно, что в этой точке функция  $W(x) = V(x)/x$  имеет максимум. Также легко показывается, что для всех  $x^* < x_n$  выполняется условие (5.5). Следовательно, нетривиальное равновесие, в котором численность жертв  $x^*$  меньше  $x_n$ , будет асимпто-

тически устойчиво. Однако мы ничего не можем сказать о том, сколь велика область устойчивости этого равновесия. Например, если существует неустойчивый предельный цикл, то эта область должна лежать внутри цикла. Или другой вариант: нетривиальное равновесие (5.2) неустойчиво, но существует устойчивый предельный цикл; в этом случае также можно говорить о стабильности системы хищник — жертва. Поскольку выражение (5.7) при выборе трофической функции типа рис. 11,  $v$  может менять знак при изменении  $x$  (при  $x < x_n$   $V'(x) > V(x)/x$ , при  $x > x_n$   $V'(x) < V(x)/x$ ), то критерий Дюлака здесь не работает и вопрос о существовании предельных циклов остается открытым.

### § 6. О предельных циклах в системе хищник — жертва

В настоящее время не существует какого-либо общего метода нахождения предельных циклов. Даже для такой достаточно простой системы, как (2.1), не удается провести общее исследование при более или менее произвольном выборе вида трофической функции  $V(x)$ . Поэтому мы несколько упростим задачу, предположив, что рассматриваемая система достаточно близка к классической вольтерровской (в каком смысле, будет ясно ниже).

Прежде чем переходить к поиску предельных циклов, сделаем замену переменных

$$\tau = \alpha t, \quad \xi = \ln \frac{x}{x^*}, \quad \eta = \ln \frac{y}{y^*}. \quad (6.1)$$

Здесь  $(x^*, y^*)$  — нетривиальное равновесие системы, задаваемое уравнениями (5.2). Вместо  $V(x)$  мы будем использовать функцию

$$\omega(\xi) = \frac{V[x(\xi)]}{x(\xi)} \frac{x^*}{V(x^*)}. \quad (6.2)$$

В классической вольтерровской модели  $V(x) = \lambda x$  и  $\omega(\xi) \equiv 1$ . Предположение о близости рассматриваемой модели к вольтерровской означает, что  $\omega(\xi)$  можно представить в виде

$$\omega(\xi) = 1 + \varepsilon \varphi(\xi), \quad (6.3)$$

где  $\varepsilon$  — некоторый малый параметр, а  $\varphi(\xi)$  ограничена и имеет конечную производную.

Переход от  $V(x)$  к  $w(\xi)$  и смысл малого параметра  $\varepsilon$  наглядно показан на рис. 15. На рис. 15, а изображена трофическая функция  $V(x)$  типа рис. 11, в;  $x_1^*$  и  $x_2^*$  — равновесные значения численности жертвы, соответствующие двум различным значениям отношения  $m/k$ . Прямая  $V = \lambda x$  соответствует классической модели. Очевидно, что при достаточно больших  $x$  разница между  $V(x)$  и прямой  $\lambda x$

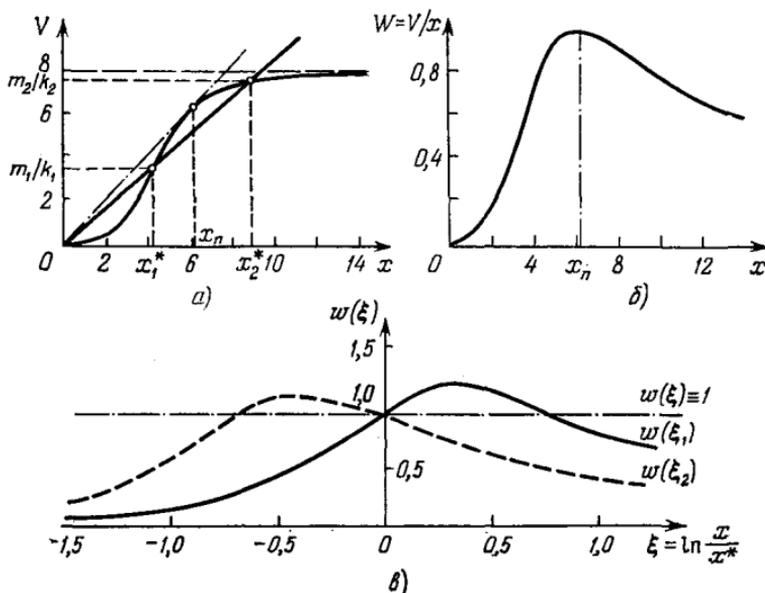


Рис. 15. Переход от  $V(x)$  к  $w(\xi)$ : а) выбран конкретный вид трофической функции  $V(x) = \frac{8x^4}{x^4 + 425}$ ; б) по заданной  $V(x)$  строится  $W(x)$ , которая имеет максимум в точке  $x_n \approx 6$ ;  $W(x) \approx 1$ ; в) для двух значений аргументов  $\xi_1 = \ln(x/x_1^*)$ ,  $x_1^* = 4,3$  и  $\xi_2 = \ln(x/x_2^*)$ ,  $x_2^* = 8,8$ , соответствующих двум различным стационарным точкам, строятся функции  $w(\xi_1)$  и  $w(\xi_2)$ .

может быть значительной, так что, даже если при малых  $x$   $V(x)$  и  $\lambda x$  близки, говорить о близости двух трофических функций (и, следовательно, близости двух моделей) нельзя. Но переход от  $V(x)$  к функции  $W(x) = V(x)/x$  (см. рис. 15, б) снимает это возражение, поскольку для классической модели  $W_B = \lambda = \text{const}$  и разность  $W - W_B$  остается ограниченной при любых  $x$  ( $W(\infty) = 0$ ). Переход от  $V(x)$  к  $W(x)$  и, далее, к  $w(\xi)$  существенным образом зависит от координаты стационарной точки  $x^*$ . На рис. 15, а указаны

две стационарные точки:  $x_1^*$  и  $x_2^*$  ( $x_1^* < x_n < x_2^*$ ). Поэтому на рис. 15, в изображены две функции  $w(\xi)$ , соответствующие одной функции  $V(x)$ , но двум разным стационарным значениям  $x^*$ :

$$w\left(\xi_1 = \ln \frac{x}{x_1^*}\right), \quad w\left(\xi_2 = \ln \frac{x}{x_2^*}\right).$$

Очевидно, что максимумы этих функций определяют максимальные отличия  $w(\xi)$  от 1, и, следовательно, параметр  $\varepsilon$  можно оценить следующим образом:

$$\varepsilon \sim (\max w(\xi) - 1),$$

или, возвращаясь к старым переменным:

$$\varepsilon \sim \frac{\max W(x) - W(x^*)}{W(x^*)}.$$

Если эта величина достаточно мала, то параметр  $\varepsilon$  действительно является малым, а модели близкими. Характерно, что величина  $\varepsilon$  зависит от стационарного значения  $x^*$ , т. е. близость моделей определяется не только видом трофической функции, но и всеми другими параметрами.

Переходя в (2.1) к новым переменным, получим

$$\begin{aligned} \frac{d\xi}{d\tau} &= 1 - w(\xi) e^\eta, \\ \frac{d\eta}{d\tau} &= \delta (w(\xi) e^\xi - 1), \quad \delta = \frac{m}{\alpha}. \end{aligned} \quad (6.4)$$

При  $\varepsilon \rightarrow 0$  система (6.4) переходит в классическую, которая имеет интеграл (в новых переменных)

$$H = \delta (e^\xi - \xi) + (e^\eta - \eta).$$

Поэтому (6.4) можно записать в виде

$$\begin{aligned} \frac{d\xi}{d\tau} &= -\frac{\partial H}{\partial \eta} - \varepsilon \varphi(\xi) e^\eta, \\ \frac{d\eta}{d\tau} &= \frac{\partial H}{\partial \xi} + \varepsilon \delta \varphi(\xi) e^\xi. \end{aligned} \quad (6.5)$$

При достаточно малых  $\varepsilon$  система (6.5) близка к гамильтоновой. Для этого случая Л. С. Понтрягиным доказана замечательная теорема, которой мы и воспользуемся (см. § 11).

В плоскости  $(\xi, \eta)$  вольтерровские кривые  $H(\xi, \eta) = h$  с центром в точке  $(0, 0)$  являются замкнутыми. Поэтому

криволинейный интеграл

$$\Psi(h) = - \oint_{H(\xi, \eta)=h} \varphi(\xi) e^{\eta} d\eta + \delta \varphi(\xi) e^{\xi} d\xi \quad (6.6)$$

зависит только от величины  $h$  ( $1 + \delta < h < +\infty$ ). Тогда, если существует такое  $h^*$  ( $1 + \delta < h^* < +\infty$ ), что

$$\Psi(h^*) = 0, \quad \Psi'_h(h^*) \neq 0, \quad (6.7)$$

то существуют положительные числа  $\mu$  и  $\delta$  такие, что:

а) для любого  $\varepsilon$  ( $|\varepsilon| < \delta$ ) система (6.5) имеет в  $\mu$ -окрестности кривой  $H = h^*$  предельный цикл, стягивающийся к этой кривой при  $\varepsilon \rightarrow 0$ ;

б) этот предельный цикл является грубым и притом устойчивым, если  $\varepsilon \Psi'_h(h^*) < 0$ , и неустойчивым, если  $\varepsilon \Psi'_h(h^*) > 0$ .

Эта теорема устанавливает лишь существование таких значений  $\varepsilon$ , при которых система имеет предельный цикл, но не дает никаких оценок.

Нам удобнее вместо криволинейного интеграла (6.6) рассматривать эквивалентный ему интеграл по области  $S_h$ , заключенной внутри вольтерровской кривой  $H(\xi, \eta) = h$ :

$$\Psi(h) = - \iint_{S_h} \varphi'_\xi(\xi) e^{\eta} d\xi d\eta, \quad (6.8)$$

или, в старых переменных,

$$\Psi(C) = - \frac{1}{\alpha} \iint_{S_C} \left[ \frac{V(x)}{x} \right]'_x dx dy, \quad (6.9)$$

где  $S_C$  — область, ограниченная вольтерровским циклом (2.3) с центром в точке  $(x^*, y^*)$ .

Очевидно, что для выполнения условия  $\Psi(C_0) = 0$  необходимо, чтобы производная функции  $W(x) = V(x)/x$  меняла знак на отрезке  $[x_1, x_2]$ , где  $x_1$  и  $x_2$  — крайние левая и правая точки некоторого вольтерровского цикла. На рис. 16 изображены графики соответствующих производных для трех типов трофических функций. Из этих графиков видно, что необходимое условие существования предельного цикла выполняется только для трофической функции типа изображенной на рис. 11,  $\sigma^*$ ).

\*) Отсутствие предельного цикла для типов рис. 11, а, б следует также из критерия Дюлака. В самом деле (см. рис. 16, а, б),

$$\frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{xy} (\alpha x - Vy) \right] + \frac{\partial}{\partial y} \left[ \frac{1}{xy} y (kV - m) \right] = - \left[ \frac{V}{x} \right]'_x = - W'_x \geq 0,$$

К сожалению, сформулированное выше необходимое условие не является достаточным (получить последнее в общем виде нам не удалось). Однако, если предположить,

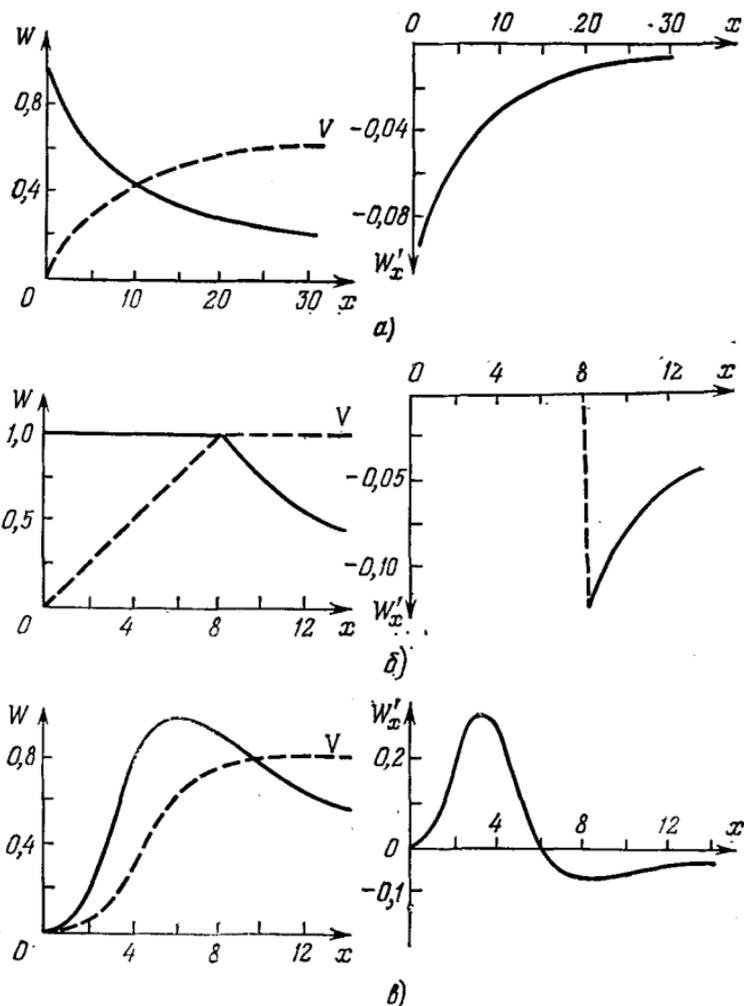


Рис. 16. Три типа трофических функций и соответствующие им функции  $W(x)$  и  $W'_x(x)$ . Из этих графиков видно, что только в случае а) функция  $W'_x(x)$  меняет знак при изменении  $x$ .

что искомый предельный цикл лежит в малой окрестности стационарной точки, то можно получить уравнение этого цикла и проанализировать его устойчивость.

### § 7. Нелинейные колебания в системе хищник — жертва

Если предположить, что предельный цикл лежит в достаточно малой окрестности стационарной точки, то вольтерровский цикл может быть заменен эллипсом. Тогда при малых  $\varepsilon$  система (6.4) должна быть близка к линейной, а в качестве интеграла можно взять выражение

$$H = \frac{\delta \xi^2}{2} + \frac{\eta^2}{2} = \text{const.} \quad (7.1)$$

Используя (7.1), вместо (6.4) мы будем рассматривать систему

$$\begin{aligned} \frac{d\xi}{d\tau} &= -\eta - \varepsilon\varphi(\xi)e^\eta, \\ \frac{d\eta}{d\tau} &= \delta\xi + \varepsilon\delta\varphi(\xi)e^\xi. \end{aligned} \quad (7.2)$$

Для построения асимптотического решения (7.2) воспользуемся методом Крылова — Боголюбова. Делая замену переменных

$$\xi = a \cos \psi, \quad \eta = -\sqrt{\delta} a \sin \psi,$$

можно получить уравнение для  $a$  — амплитуды колебаний по  $\xi$ :

$$\frac{da}{d\tau} = -\varepsilon\varphi(a \cos \psi) [e^{-\sqrt{\delta} a \sin \psi} \cdot \cos \psi + \sqrt{\delta} e^{a \cos \psi} \cdot \sin \psi]. \quad (7.3)$$

Поскольку  $a(\tau)$  — медленно меняющаяся функция времени, то правая часть (7.3) без потери точности может быть осреднена по фазе  $\psi$ :

$$\frac{da}{d\tau} = \frac{\varepsilon}{2\pi} \int_0^\pi \varphi(a \cos \psi) e^{-\sqrt{\delta} a \sin \psi} \cdot \cos \psi \, d\psi, \quad (7.4)$$

поскольку

$$\int_0^{2\pi} \varphi(a \cos \psi) e^{a \cos \psi} \cdot \sin \psi \, d\psi = 0.$$

Так как мы рассматриваем колебания с малыми амплитудами, то подынтегральное выражение в (7.4) можно разложить в ряд по  $a$ , пренебрегая членами порядка  $a^4$  и выше.

Тогда, с учетом  $\varphi(0) = 0$ ,

$$\begin{aligned} \frac{da}{d\tau} &= -\frac{\varepsilon a}{2\pi} \int_0^{2\pi} \left[ \varphi'(0) \cos^2 \psi + \frac{1}{6} a^2 \varphi'''(0) \cos^4 \psi + \right. \\ &\quad \left. + \frac{a^2 \delta}{2} \varphi'(0) \sin^2 \psi \cos^2 \psi \right] d\psi = \\ &= -\frac{\varepsilon a}{2} \left[ \varphi'(0) + \frac{a^2}{8} (\varphi'(0) \delta + \varphi'''(0)) \right]. \end{aligned} \quad (7.5)$$

Условие  $da/d\tau = 0$  дает нам уравнение для предельного цикла в плоскости  $(\xi, \eta)$ . Предельный цикл — эллипс с полуосями

$$\begin{aligned} a^* &= \sqrt{\frac{-8\varphi'(0)}{\delta\varphi'(0) + \varphi'''(0)}}, \\ b^* &= a^* \sqrt{\delta}. \end{aligned} \quad (7.6)$$

Этот цикл устойчив, если  $\delta\varphi'(0) + \varphi'''(0) > 0$ , и неустойчив, если выполняется обратное неравенство. Отсюда сразу следуют необходимые и достаточные условия существования незатухающих периодических колебаний (устойчивого предельного цикла) в системе хищник — жертва:

$$\varphi'(0) < 0, \quad \varphi'(0) \delta + \varphi'''(0) > 0. \quad (7.7)$$

Если же  $\text{sign}[\varphi'(0)] = \text{sign}[\delta\varphi'(0) + \varphi'''(0)]$ , то колебания в системе отсутствуют.

Для того чтобы исследовать зависимость характера колебаний от параметров системы, зададим конкретный вид трофической функции. Пусть, например,

$$V(x) = Ax^2/(K+x^2) \quad (\text{функция типа рис. 11, в}).$$

Тогда

$$\omega(\xi) = \frac{Ak}{m} \frac{e^\xi}{\left(\frac{Ak}{m} - 1\right) + e^{2\xi}},$$

$$\varphi'(0) = 1 - 2b, \quad \varphi'''(0) = (1 - 2b)(1 - 24b + 24b^2), \quad (7.8)$$

$$b = \frac{m}{(kA)}.$$

Если подставить (7.8) в (7.5), то мы получим выражение, описывающее зависимость амплитуды колебаний от параметров системы  $\alpha$ ,  $m$ ,  $k$  и  $A$ :

$$a^* = \sqrt{\frac{-8}{1 + m/\alpha - 24b + 24b^2}}. \quad (7.9)$$

Очевидно, что в системе существует предельный цикл, если  $b_1 < b < b_2$ , где

$$b_{1,2} = \frac{1}{2} \left( 1 \mp \sqrt{\frac{5\alpha - m}{6\alpha}} \right),$$

причем для этого необходимо, чтобы  $5\alpha > m$ , т. е. жертвы размножались достаточно быстро, а естественная смертность хищников была мала. Цикл устойчив при  $b > 1/2$  и неустойчив при  $b < 1/2$ .

Если  $0 < b < b_1$ , то периодические колебания в системе отсутствуют, так как  $a$  чисто мнимое, но существует стационарное состояние с  $a^* = 0$  (из (7.5) следует, что при  $a = 0$   $da/dt = 0$ ). Легко видеть, что это состояние устойчиво:  $\varphi'(0) = 1 - 2b > 0$ . При  $1 > b > b_2$  периодического стационарного решения в системе также не существует — есть одно стационарное состояние с  $a^* = 0$ , но оно неустойчиво.

Если же  $b > 1$  ( $kA < m$ ), то в системе нет никакого нетривиального равновесия — ни устойчивого, ни неустойчивого. При  $t \rightarrow \infty$   $y \rightarrow 0$ , а  $x \rightarrow \infty$ , т. е. хищники вымирают, после чего численность жертв начинает неограниченно возрастать.

Всему сказанному здесь можно дать следующую интерпретацию. Малым значениям параметра  $b$  соответствуют малые значения  $m$  и большие значения  $k$  и  $A$ , т. е. хищники имеют малую естественную смертность, высокий коэффициент полезного действия «переработки» биомассы жертв в собственную биомассу, высокий уровень насыщения  $A$ . Другими словами, малые  $b$  означают, что хищники хорошо адаптированы к среде — как биотической, так и абиотической. Высоким же значениям естественной смертности, малому к. п. д. и невысокому «уровню насыщения»  $A$ , т. е. плохо адаптированному хищнику, соответствуют и большие значения  $b^*$ ). По сути дела,  $1/b$  можно рассматривать как показатель степени адаптации хищника к данным условиям среды.

Что же происходит в системе при возрастании  $b$  от 0 до 1? При малых  $b$  существует устойчивое нетривиальное

---

\*) Возможна и другая интерпретация. Например, пусть жертва обладает хорошей способностью находить убежище или охотничья активность хищника недостаточна для поимки большого числа жертв. Тогда трофическая функция будет иметь достаточно низкий предельный уровень  $A$ , что опять же плохо для хищника.

равновесие (узел или фокус). Если при малых  $b$  устойчивое равновесие — узел, то при увеличении  $b$  узел может перейти в фокус. Наконец, при  $b > b_1$  в системе возникает неустойчивый предельный цикл, который ограничивает область устойчивости нетривиального равновесия. При дальнейшем росте  $b$  эта область уменьшается. Когда же  $b > 1/2$ , то неустойчивый цикл становится устойчивым и в системе

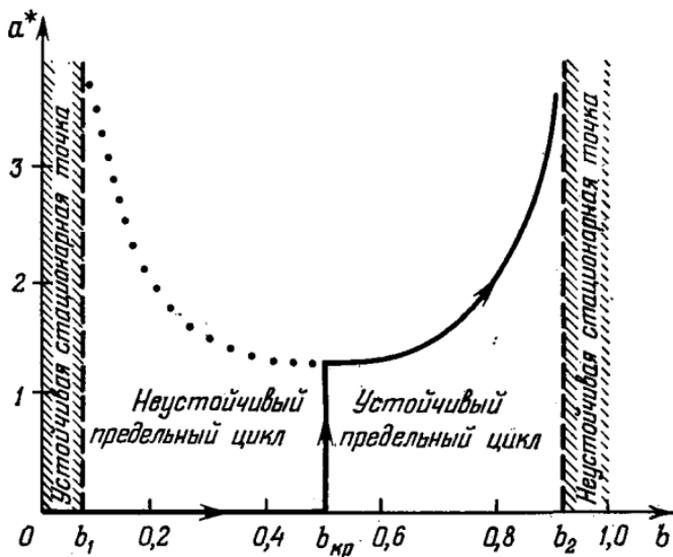


Рис. 17. Зависимость амплитуды стационарных колебаний от параметра  $b$ . Сплошной линией показан характер изменения стационарных амплитуд при медленном увеличении  $b$ . Из этого графика видно, что система хищник — жертва — автоколебательная система с жестким самовозбуждением.

возникают периодические незатухающие колебания, амплитуда которых растет с ростом  $b$ . И, наконец, при  $b > b_2$  устойчивый предельный цикл исчезает и остается только неустойчивый фокус или узел, причем если при  $b > b_2$  был фокус, то при увеличении  $b$  этот фокус перейдет в узел.

Предположим, что при малых  $b \ll b_1$  система находилась в равновесии. Будем медленно (по сравнению с эффективной длительностью переходных режимов) увеличивать параметр  $b$ , что соответствует медленному ухудшению условий окружающей среды для хищника. В этом случае для каждого значения  $b$  можно считать, что система находится в стац-

нарном состоянии (если оно вообще существует). Имеется два таких состояния — устойчивое равновесие (устойчивая стационарная точка) и стационарные колебания (устойчивый предельный цикл). Пока  $b < b_{кр}$ , система находится в покое вплоть до достижения критического значения  $b_{кр} = 1/2$ . При переходе через это критическое значение равновесие становится невозможным, и в системе сразу возникают колебания с конечной амплитудой. Это классическая ситуация «жесткого самовозбуждения» в теории нелинейных колебаний. При дальнейшем росте  $b$  амплитуда этих колебаний возрастает, но они остаются стационарными до тех пор, пока  $b$  не перейдет через второе критическое значение  $b = b_2$ . После этого колебания либо перестают быть стационарными (амплитуда возрастает при фиксированном  $b$ ), либо вообще исчезают. Стационарного состояния в системе не существует. На рис. 17 эта ситуация изображена графически.

В заключение напомним читателю, что описанную выше ситуацию ни в коем случае нельзя распространять на всю фазовую плоскость. Метод Понтрягина применим только для конечной ее части, а область нашего подробного анализа ситуации и того уже — это малая окрестность стационарной точки. Мы установили существование по крайней мере одного предельного цикла, но вовсе не обязательно, что этот цикл единственный — вполне могут существовать и другие циклы.

## § 8. О поведении траекторий в бесконечности

Поскольку при  $x \rightarrow \infty$   $V(x) \rightarrow \text{const} = A$ , то при исследовании поведения траекторий системы хищник — жертва при больших значениях численности жертвы вместо системы (2.1) можно рассматривать близкую к ней систему

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x - Ay, \\ \frac{dy}{dt} &= y(kA - m) = By. \end{aligned} \quad (8.1)$$

Интеграл (8.1) имеет вид

$$\begin{aligned} x &= Cy \frac{\alpha}{B} + \frac{A}{\alpha - B} y, & \alpha \neq B; \\ x &= Cy - \frac{Ay}{\alpha} \ln y, & \alpha = B. \end{aligned} \quad (8.2)$$

Построив семейства кривых (8.2) на фазовой плоскости (рис. 18), можно видеть, что характер поведения траекторий (8.1) различен при  $\alpha \leq B$  и  $\alpha > B$ .

Если при  $\alpha \leq B$  ( $b \leq \frac{m}{\alpha + m}$ ) ни одна из траекторий не уходит в бесконечность, то при  $\alpha > B$  ( $b > \frac{m}{m + \alpha}$ ) такие траектории появляются. Содержательно этот результат можно интерпретировать следующим образом. Максимальная скорость прироста жертвы равна  $\alpha$ , а хищника —

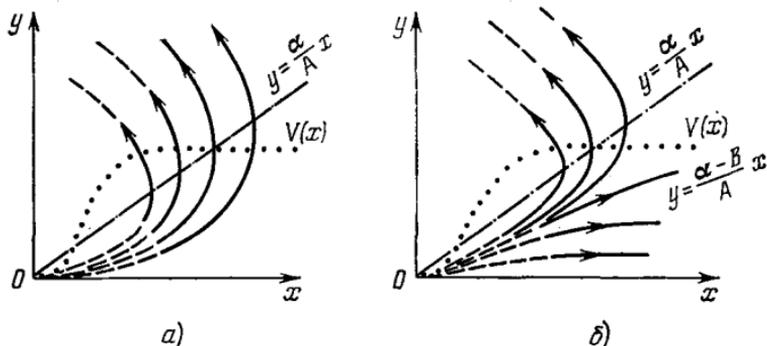


Рис. 18. Фазовые траектории системы (8.1): а) при  $\alpha \leq B = kA - m$ ; б) при  $\alpha > B = kA - m$ . — куски траекторий при достаточно больших  $x$  таких, что  $V(x) \approx \text{const}$ , и система (8.1) близка к (2.1); - - - то же для малых  $x$ , когда систему (8.1) нельзя считать близкой к (2.1); ... трофическая функция  $V(x)$ ; она приведена на этом графике для того, чтобы показать, когда  $x$  можно считать большими.

$(kA - m) = B$ . Эти величины обычно называются биотическими потенциалами жертвы и хищника соответственно. Тогда, если биотический потенциал жертвы превосходит потенциал хищника, то при определенных начальных условиях численность популяции жертвы может неограниченно и монотонно возрастать — популяция жертвы как бы ускользает от хищника. Соответственно неограниченно и монотонно, но с меньшей скоростью растет и численность популяции хищника. Заметим, что такое «ускользание» жертвы от хищника хорошо известно в экологии (например, в популяциях насекомых).

Если теперь сравнить условие «ускользания»

$$b > \frac{m}{\alpha + m} = \frac{m/\alpha}{1 + m/\alpha}$$

с условиями существования устойчивого предельного цикла

$$-\frac{1}{2} < b < \frac{1}{2} \left( 1 + \sqrt{\frac{5}{6} - \frac{m}{6\alpha}} \right),$$

то легко видеть, что области, определяемые этими неравенствами в плоскости параметров  $b$  и  $\mu = m/\alpha$ , пересекаются (рис. 19). Наличие такого пересечения с очевидностью говорит о существовании в системе по крайней мере второго предельного цикла (причем неустойчивого).

В заключение необходимо уточнить, когда и в каком смысле можно говорить о близости систем (2.1) и (8.1) при больших  $x$ . Здесь естественно использовать понятия «грубости» (в смысле Андронова — Понтрягина). Не останавливаясь на подробностях доказательства, можно утверждать, что если в области

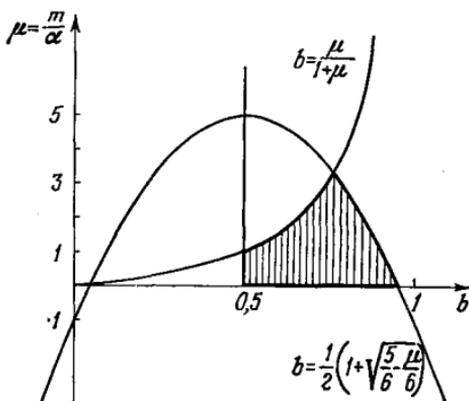


Рис. 19. Область «ускользания» при наличии предельного цикла.

$$\Omega = \{(x, y) : 0 < x^0 \leq x \leq C_x < +\infty, 0 \leq y \leq C_y < +\infty\}$$

нет стационарных точек системы (2.1), то системы (2.1) и (8.1) близки в области  $\Omega$ . Близость понимается в следующем смысле: для любого  $\varepsilon > 0$  можно указать такое  $\delta > 0$ , что если норма  $\|V(x) - A\|$  меньше  $\delta$ ,  $\|V'_x(x)\| < \delta$ , то  $\|(x(t), y(t)) - (\bar{x}(t), \bar{y}(t))\| < \varepsilon$ . Здесь  $(x, y), (\bar{x}, \bar{y}) \in \Omega$ ,  $t \geq 0$ ,  $(x(t), y(t))$  и  $(\bar{x}(t), \bar{y}(t))$  — точки траекторий (2.1) и (8.1).

## § 9. Поведение системы хищник — жертва в случайной среде

Случайные изменения среды обычно приводят к случайным изменениям параметров системы, в частности, коэффициентов естественного прироста жертвы  $\alpha$  и естественной смертности хищника  $m$ . Математически задача сводится к исследованию поведения описанного в предыдущих пара-

графах нелинейного осциллятора при случайных колебаниях его параметра. Здесь возникает вопрос о параметрических резонансных режимах, для исследования которого вполне применим метод Крылова — Боголюбова. Проблема эта не решена и ждет своего исследователя, а мы рассмотрим здесь более скромную задачу — о поведении линеаризованной системы, поведении в малой окрестности стационарного состояния.

Пусть система хищник — жертва описывается уравнениями (3.1). Это означает, что в популяции жертв существует саморегулирование (посредством внутривидовой конкуренции), а в самой системе может существовать устойчивое нетривиальное равновесие  $(x^*, y^*)$ . Линеаризируя (3.1) около этого состояния, получим

$$\begin{aligned} \dot{p} &= -x^*(\gamma p + \beta q), \\ \dot{q} &= k\beta y^* p \end{aligned} \quad (9.1)$$

$$\left( p = x - x^*, q = y - y^*, x^* = \frac{m}{k\beta}, y^* = \frac{\alpha k\beta - \gamma m}{k\beta^2} \right),$$

или, делая замену  $mt = \tau$ ,  $r = -x^*(\gamma p + \beta q)$ :

$$\begin{aligned} \frac{dp}{d\tau} &= r, \\ \frac{dr}{d\tau} &= -vr - \omega^2 p \end{aligned} \quad (9.2)$$

$$(v = \gamma/(k\beta), \omega^2 = \alpha/m - v).$$

Легко видеть, что из условия  $y^* > 0$  следует  $\omega^2 > 0$ . Предположим, что параметр  $\alpha/m$ , зависящий от коэффициентов естественного прироста жертв и естественной смертности хищников, можно представить в виде

$$\frac{\alpha}{m} = \frac{\alpha_0}{m_0} (1 + z(\tau)),$$

где  $\alpha_0/m_0$  — значение этого параметра в отсутствие случайных возмущений, а  $z(t)$  — некоторый случайный процесс, выбираемый не только по принципу простоты, но и в известной степени отражающий реальную ситуацию.

Пусть характерный временной масштаб процесса изменений внешних условий равен  $\tau_0$ . В течение этого промежутка можно считать условия среды постоянными. Значение параметра  $\alpha/m$ , характеризующего условия среды на данном отрезке, будем считать реализацией некоторой

случайной величины, распределенной нормально со средним  $M\left(\frac{\alpha}{m}\right) = \frac{\alpha_0}{m_0}$  (тогда  $M(z) = 0$ ) и дисперсией  $D\left(\frac{\alpha}{m}\right) = \frac{\alpha_0^2}{m_0^2} \sigma_0^2$  ( $D(z) = \sigma_0^2$ ). На следующем отрезке значение  $\alpha/m$  также является реализацией этой случайной величины, причем эта реализация никаким образом не связана с реализацией на предыдущем отрезке. Тогда, если мы рассматриваем поведение системы на отрезке  $[0, T]$  и  $\tau_0 \ll T$ , то в качестве статистической модели  $z(\tau)$  можно выбрать так называемый «дельта-коррелированный» гауссовский процесс с нулевым средним и корреляционной функцией  $K_2(\tau_1, \tau_2) = \sigma_0^2 \delta(\tau_1 - \tau_2)$ . Здесь  $\delta$  — обозначение дельта-функции.

Нас будет интересовать поведение статистических характеристик решения (9.2), в частности, динамика моментов  $\langle p \rangle$ ,  $\langle r \rangle$ ,  $\langle p^2 \rangle$ ,  $\langle pr \rangle$  и  $\langle r^2 \rangle$  (Здесь символ  $\langle \dots \rangle$  означает операцию осреднения по ансамблю реализаций  $z$ ). Но прежде, чем переходить к этой задаче, сделаем в (9.2) следующую замену переменных:

$$P(\tau) = p(\tau) e^{\nu\tau/2}, \quad Z = \frac{\alpha_0}{m_0 \Omega^2} z, \quad \Omega^2 = \omega_0^2 - \frac{\nu^2}{4},$$

$$R(\tau) = \left[ r(\tau) + \frac{\nu}{2} p(\tau) \right] e^{\nu\tau/2}.$$

Если коэффициент внутривидовой конкуренции достаточно мал, то  $\omega_0^2 > \nu^2/4$  и  $\Omega^2 > 0$ . Тогда вместо (9.2) будем иметь

$$\begin{aligned} \frac{dP}{d\tau} &= R, \\ \frac{dR}{d\tau} &= -\Omega^2 P - \Omega^2 ZP. \end{aligned} \tag{9.3}$$

Не нарушая общности, начальные условия можно задать в виде

$$P(0) = 0, \quad R(0) = 1.$$

Применяя операцию осреднения к (9.3), получим

$$\begin{aligned} \frac{d\langle P \rangle}{d\tau} &= \langle R \rangle, \\ \frac{d\langle R \rangle}{d\tau} &= -\Omega^2 \langle P \rangle - \Omega^2 \langle ZP \rangle, \end{aligned} \tag{9.4}$$

и для вторых моментов

$$\begin{aligned}\frac{d}{d\tau} \langle P^2 \rangle &= 2 \langle PR \rangle, \\ \frac{d}{d\tau} \langle PR \rangle &= -\Omega^2 \langle P^2 \rangle + \langle R^2 \rangle - \Omega^2 \langle ZP^2 \rangle, \\ \frac{d}{d\tau} \langle R^2 \rangle &= -2\Omega^2 \langle PR \rangle - 2\Omega^2 \langle ZPR \rangle\end{aligned}\quad (9.5)$$

с начальными условиями

$$\begin{aligned}\langle P(0) \rangle &= 0, \quad \langle R(0) \rangle = 1, \\ \langle P^2(0) \rangle &= \langle P(0) R(0) \rangle = 0.\end{aligned}$$

Системы (9.4) и (9.5) не замкнуты относительно моментов, так как содержат новые неизвестные функции  $\langle ZP \rangle$ ,  $\langle ZP^2 \rangle$ ,  $\langle ZPR \rangle$ , которые являются корреляциями случайной величины  $Z$  с решениями системы (9.3) и с функциями от этих решений. А эти решения, в свою очередь, являются функционалами от  $Z$ . Однако в случае дельта-коррелированного гауссовского процесса эти корреляции расщепляются.

Приведем без вывода одну важную формулу из теории случайных процессов:

$$\langle Z(\tau) \Phi[Z] \rangle = \frac{1}{2} \sigma^2 \left\langle \frac{\delta \Phi[Z]}{\delta Z(\tau)} \right\rangle. \quad (9.6)$$

Здесь  $\Phi[Z]$  — некоторый функционал от  $Z$ ,  $\delta \Phi / \delta Z$  — его вариационная производная,  $Z(\tau)$  — дельта-коррелированный процесс с  $K_2(\xi) = \sigma^2 \delta(\xi)$ ,  $\xi = \tau_2 - \tau_1$ . В нашем случае  $\sigma^2 = \left( \frac{\alpha_0}{m_0 - \Omega^2} \right)^2 \sigma_0^2$ . Тогда

$$\begin{aligned}\langle ZP \rangle &= \frac{1}{2} \sigma^2 \left\langle \frac{\delta P}{\delta Z} \right\rangle, \\ \langle ZP^2 \rangle &= \sigma^2 \left\langle P \frac{\delta P}{\delta Z} \right\rangle, \\ \langle ZPR \rangle &= \frac{1}{2} \sigma^2 \left( \left\langle P \frac{\delta P}{\delta Z} \right\rangle + \left\langle R \frac{\delta P}{\delta Z} \right\rangle \right).\end{aligned}\quad (9.7)$$

Поскольку процесс дельта-коррелирован, то статистическая зависимость  $P[Z]$  и  $R[Z]$  определяется зависимостью производных по времени этих величин от  $Z$ . Не останавливаясь на подробностях доказательства, можно записать

$$\frac{\delta P}{\delta Z} = \frac{\partial P'_\tau}{\partial Z} = 0, \quad \frac{\delta R}{\delta Z} = \frac{\delta R'_\tau}{\delta Z} = -\Omega^2 P. \quad (9.8)$$

И окончательно, с учетом (9.7) и (9.8), системы уравнений (9.4) и (9.5) будут иметь вид

$$\frac{d\langle P \rangle}{d\tau} = \langle R \rangle, \quad \frac{d\langle R \rangle}{d\tau} = -\Omega^2 \langle P \rangle; \quad (9.9)$$

$$\frac{d\langle P^2 \rangle}{d\tau} = 2\langle PR \rangle,$$

$$\frac{d\langle PR \rangle}{d\tau} = -\Omega^2 \langle P^2 \rangle + \langle R^2 \rangle, \quad (9.10)$$

$$\frac{d\langle R^2 \rangle}{d\tau} = -2\Omega^2 \langle PR \rangle + \sigma^2 \Omega^4 \langle P^2 \rangle.$$

Если решение (9.9) совпадает с решением (9.3) при отсутствии случайных флуктуаций, то решение (9.10) содержит растущие со временем члены (типа  $\exp\left\{\frac{1}{2}\sigma^2\Omega^2\tau\right\}$  при  $\sigma^2\Omega \ll \ll 1$ ). Возвращаясь к переменным  $p$  и  $r$ , можно сказать, что моменты  $\langle p^2 \rangle$ ,  $\langle pr \rangle$  и  $\langle r^2 \rangle$  будут со временем возрастать, если  $\sigma^2\Omega^2 > 2\nu$ , или

$$\frac{\alpha_0^2 \sigma_0^2}{m_0^2 \left[ \left( \frac{\alpha_0}{m_0} - \nu \right) - \frac{\nu^2}{4} \right]} > 2\nu. \quad (9.11)$$

Это означает, что при выполнении условия (9.11) в системе происходит статистическая параметрическая раскачка за счет флуктуаций условий среды, и устойчивое в отсутствие этих флуктуаций равновесие становится неустойчивым.

При малых  $\nu$  выражение (9.11) можно записать в виде

$$\frac{\alpha_0}{m_0} \sigma_0^2 > 2\nu,$$

откуда сразу следует, что параметрическая раскачка может происходить не только при больших амплитудах флуктуаций, но, например, и при высоком репродуктивном потенциале жертв или при малой естественной смертности хищника. В классической модели ( $\nu = 0$ ) параметрическая раскачка всегда имеет место, т. е. можно сказать, что состояние равновесия в классической модели всегда статистически неустойчиво.

## § 10. Заключение. Экологические интерпретации

После анализа классической модели системы хищник — жертва и различных ее обобщений можно следующим образом интерпретировать результаты этого анализа.

Несмотря на многочисленные недостатки классической модели, она отражает такое важное (с точки зрения эколога-популяциониста) свойство, как колебания численности, вызываемые только эндогенными факторами. Кроме того, эта модель служит «печкой», от которой можно вести дальнейшие обобщения. Однако она не учитывает факторов, которые обеспечивают стабильность таких систем в природе.

Учет внутривидовой конкуренции как среди жертв, так и среди хищников приводит к появлению в модели нетривиального устойчивого равновесия, но существование в такой модели устойчивых предельных циклов невозможно, хотя такое явление и наблюдается в природе. Кроме того, классическая модель принципиально не может ответить на вызывающий оживленную дискуссию вопрос: может ли хищник регулировать численность жертвы и тем самым обеспечивать устойчивость всей системы в целом? Поэтому мы рассмотрели класс моделей, единственное отличие которых от классической заключалось в более произвольном выборе вида трофической функции.

Оказалось, что если трофическая функция имеет S-образный вид, то на этот вопрос можно ответить утвердительно. Более того, в такой модели возникают устойчивые предельные циклы.

Любопытно, каким образом при ухудшении условий среды (для хищника), повышении репродуктивного потенциала жертв или выработки ими некоторой защитной стратегии меняется поведение системы. Если исходно в системе существует нетривиальное устойчивое равновесие и не может быть никаких колебаний, то при ухудшении сначала возникают затухающие колебания; хотя устойчивость нетривиального равновесия и сохраняется, но область его устойчивости уменьшается — хищник уже не может регулировать численность жертвы в любой области фазовой плоскости. Затем колебания становятся незатухающими — возникает устойчивый предельный цикл, — причем эти колебания появляются внезапно («жесткое самовозбуждение»). При дальнейшем уменьшении степени адаптации хищника в системе вообще не может существовать устойчивых состояний равновесия или стационарных колебаний — хищник не может регулировать численность жертвы, и система теряет устойчивость. При увеличении же репродук-

тивного потенциала жертвы в системе возникает «эффект ускользания», что также приводит к потере устойчивости.

Случайные колебания среды приводят прежде всего к уменьшению области устойчивости нетривиального равновесия в пространстве параметров. Механизм потери устойчивости в этом случае — параметрическая раскачка.

Увеличение репродуктивного потенциала жертвы приводит к уменьшению области устойчивости как в пространстве параметров, так и в фазовом пространстве. Другими словами, если жертва имеет высокую рождаемость, то запас устойчивости в такой системе мал, и хищник (при невысокой степени адаптации) не может обеспечить регулирование численности жертвы и тем самым стабильность всей системы.

## § 11. Библиография и комментарии

§ 1. Существует огромное число работ, в которых и по результатам наблюдений за природными системами, и на искусственно конструируемых лабораторных системах изучалась динамика численностей двух видов, связанных взаимоотношениями типа хищник — жертва. Наиболее известные работы — это наблюдения за колебаниями численностей рысей и зайцев в Канаде (в течение почти ста лет) и лабораторные эксперименты 30-х годов Г. Гаузе с двумя популяциями простейших. Из сравнительно недавних работ можно указать на очень большие по объему эксперименты Утиды:

U t i d a S. Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system. — *Ecology*, 1957, 38, № 3, p. 442—449.

Им было поставлено несколько десятков экспериментов, но тем не менее не удалось обнаружить каких-либо общих закономерностей в поведении системы паразит — хозяин, кроме, быть может, наличия колебаний численностей и сдвига по фазе. Некоторые из экспериментальных систем быстро гибли, другие существовали довольно долго, причем колебания сглаживались.

Сравнительно недавно появился цикл работ, в которых большое внимание было уделено изучению различных механизмов регулирования численности жертвы в этих системах (в том числе механизмов, связанных с пространственным распределением видов и с их поведенческими реакциями):

White E. G., Huffaker C. B. Regulatory processes and population cyclity in laboratory populations of *Anagasta kuhniella*. II. Parasitism, predation, competition and protective cover. — *Res. Pop. Ecol.*, 1969, 11, № 2, p. 150—155;  
Matsumoto B. M., Huffaker C. B. Regulatory processes and population cyclity in laboratory populations of *Anagasta kuhniella*. V. Host finding and parasitization in a

«small» universe by an entomophagous parasite, *Venturia canescens*. — Res. Pop. Ecol., 1974, 15, p. 193—212; VI. Host finding and parasitization in a «large» universe by an entomophagous parasite, *Venturia canescens*. — Res. Pop. Ecol., 1974, 15, p. 213—234.

В работе

P i m e n t e l D. Population regulation and genetic feedback. — Science, 1968, 159, № 3822, p. 1432—1437

было предложено новое объяснение механизма возникновения устойчивости в системе паразит — хозяин за счет генетической коэволюции этих двух популяций. Но модели такого типа выходят за рамки нашего изложения.

§ 2. Понятие функционального отклика (трофической функции) было впервые введено Холлингом в его известных экспериментальных работах по изучению процесса хищничества:

H o l l i n g C. S. The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation. — Mem. Entomol. Soc. Canada, 1965, 45, p. 1—60.

В работе Холлинга S-образные трофические функции получались при весьма жестких требованиях на рацион хищника, однако Рояма в работе:

R o y a m a T. A comparative study of models of predation and parasitism. — Res. Pop. Ecol., 1971, Supp. 1, p. 1—91

показал, что эти ограничения можно ослабить. И, наконец, в работе

H a s s e l M. P., L a w t o n J. H., B e d d i n g t o n J. R. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. — J. Anim. Ecol., 1977, 46, № 1, p. 249—262

были проведены многочисленные экспериментальные данные, из которых следует, что как раз S-образная трофическая функция является наиболее распространенной в реальных природных системах, причем не только у позвоночных, но и у беспозвоночных хищников и паразитов.

Существуют, однако, эксперименты, в которых получены трофические функции и весьма экзотического вида; например, неограниченно возрастающая функция, несколько раз меняющая знак своей кривизны (см.

H a y n e s D. L., S i s o j e v i c P. Predator behavior of *Philodromus rufus* Walckenaer. — Can. Entomol., 1966, 98, № 1, p. 113—133).

§ 3. Здесь мы воспользовались известной теоремой Барбашина — Красовского об устойчивости в целом или глобальной устойчивости:

Б а р б а ш и н Е. А. Введение в теорию устойчивости. — М.: Наука, 1967, Гл. 1.

О понятии «грубости» динамических систем см., например,

Б а у т и н Н. Н., Л е о н т о в и ч Е. А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. — М.: Наука, 1976.

§ 4. Впервые обобщение вольтерровской модели было предложено А. Н. Колмогоровым в статье:

K o l m o g o r o v A. Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza. — G. Inst. Ital. Attuari, 1936, 7, № 1, p. 74—80.

Переработанный и расширенный вариант этой работы:

К о л м о г о р о в А. Н. Качественное изучение математических моделей популяций. — М.: Наука, 1972, с. 100—106. — (Проблемы кибернетики; Вып. 25).

Модели аналогичного типа рассматривались в статьях:

R o s e n z w e i g M. L., M a c A r t h u r R. H. Grafical representation and stability conditions of predator-prey interactions. — Amer. Natur., 1963, 97, № 893, p. 209—223;

R e s c i g n o A. The struggle for life: I. Two species. — Bull. Math. Biophys., 1967, 29, № 2, p. 377—388.

Естественно, что модель Колмогорова, обладая богатым набором различных фазовых траекторий, могла качественно описать практически любую реальную ситуацию, но ее излишняя общность затрудняла как количественную идентификацию модели, так и интерпретацию полученных результатов. Поэтому появилось достаточно много моделей, занимавших промежуточное положение между вольтерровской и колмогоровской моделями. В известной мере к ним можно отнести и уже цитировавшуюся модель Розенцвейга и Мак-Артура, которая в наших обозначениях имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = \alpha(x)x - V(x)y, \quad \frac{dy}{dt} = y[kV(x) - m].$$

Она была подробно исследована Фридманом:

F r e e d m a n H. I. Graphical stability, enrichment and pest control by a natural enemy. — Math. Biosci. 1976, 31, № 3/4, p. 207—225,

который получил условия устойчивости нетривиального равновесия. Но наиболее интересный его результат — это достаточные условия существования предельного цикла.

Различные типы поведения фазовых траекторий для трофической функции I и при наличии самолимитирования либо популяции жертвы, либо хищника, либо обеих вместе были подробно исследованы в работе:

Б а з ы к и н А. Д. Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса — Ментена. — В кн.: Вопросы математической генетики. Новосибирск, СО АН СССР, 1974, с. 103—143.

Самолимитирование описывалось членами вида  $-\gamma_x x^2$  и  $-\gamma_y y^2$ .

§ 5. Модель такого типа ( $\alpha(x) = \text{const}$ ) была впервые предложена в работе

G a u s e G. F., S m a r a g d o v a N. P., W i t t A. A. Further studies of interaction between predator and prey. — J. Anim. Ecol., 1936, 5, № 1, p. 1—18

для интерпретации экспериментов Гаузе с лабораторными системами хищник — жертва.

§ 6. В уже цитировавшейся статье Фридмана, а также в работах

Fr e e d m a n H. I., W a l t m a n P. Perturbation of two-dimensional predator-prey equations. — SIAM J. Appl. Math., 1975, 28, № 1, p. 1—10;

Fr e e d m a n H. I., W a l t m a n P. Perturbation of twodimensional predator-prey equations with an unperturbed critical point. — SIAM J. Appl. Math., 1975, 29, № 4, p. 719—733

для систем, близких к вольтерровским, т. е. для систем вида

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy - \varepsilon f_1(x, y),$$

$$\frac{dy}{dt} = k\beta xy - \mu y - \varepsilon f_2(x, y),$$

были получены достаточные условия существования устойчивого предельного цикла. Вообще говоря, они сразу следуют из бифуркационной теоремы Хопфа (см., например,

Чезаре Л. Асимптотическое поведение и устойчивость решений обыкновенных дифференциальных уравнений. — М.: Мир, 1964, Гл. III, § 8.6),

но они получаются настолько громоздкими, что даже их проверка представляет собой весьма сложную задачу. Кроме того, здесь трудно дать содержательную интерпретацию малому параметру  $\varepsilon$ . Например, если трофическая функция  $V(x)$  ограничена, то при достаточно больших  $x$   $V(x)$  будет значительно отличаться от линейной функции  $V_B = \beta x$  — трофической функции вольтерровской модели. В то же время, если перейти к переменным  $(\xi, \eta)$ , то понятие близости становится достаточно очевидным и появляется возможность наглядной интерпретации малого параметра, а теорема Понтрягина позволяет получить условия существования устойчивого предельного цикла в простой и биологически содержательно интерпретируемой форме.

Цитируемая здесь теорема Понтрягина впервые изложена в статье:

Понтрягин Л. С. О динамических системах, близких к гамильтоновым. — ЖЭТФ, 1934, 4, Вып. 8.

§ 7. Изложение метода Крылова — Боголюбова см. например,

Моисеев Н. Н. Асимптотические методы в нелинейной механике. — М.: Наука, 1969.

Заметим, что аналогичное решение можно было получить и прямо из (6.8) или (6.9), взяв в качестве  $S_h$  (или  $S_C$ ) эллипс и разложив подынтегральную функцию в ряд Тейлора до соответствующих степеней. Поскольку  $h^*$  (или  $C^*$ ) выражается через длины полуосей этого эллипса, то уравнение  $\psi(h^*) = 0$  ( $\psi(C^*) = 0$ ) есть не что иное, как уравнение для нахождения стационарных амплитуд.

Конкретное представление трофической функции типа III в виде

$$V(x) = \frac{Ax^2}{K+x^2}$$

было предложено в работе:

Hassel M. P., Varley G. C. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. — Nature, 1969, 223, № 5211, p. 1133—1137.

§ 8. Реально наблюдавшийся эффект «ускользания» в системе хищник — жертва из двух популяций насекомых описан в работе:

Takashi F. Reproduction curve with two equilibrium points: a consideration on the fluctuation of insect population. — Res. Pop. Ecol., 1964, 6, № 1, p. 28—36.

§ 9. О применении метода Крылова — Боголюбова для нахождения параметрического резонанса в нелинейных колебательных системах со случайными параметрами см.

Митропольский Ю. А. Метод усреднения в нелинейной механике. — Киев: Наукова думка, 1971.

Техника, используемая в этом параграфе, изложена в книге:

Кляцкин В. И. Статистическое описание динамических систем с флуктуирующими параметрами. — М.: Наука, 1975,

в 6 главе которой подробно исследована (причем различными методами) система (9.3). По-видимому, эта техника может быть использована и для изучения поведения моделей более сложных сообществ при случайных флуктуациях их параметров типа «белого шума».

# Г Л А В А IV

## СООБЩЕСТВА $n$ ВИДОВ

### § 1. Экологическое введение

Первый естественный — и ставший уже общепринятым в экологии — шаг на пути количественного анализа сообщества многих видов — это построение так называемых *пищевых* или *трофических* сетей, т. е. графов, вершины которых соответствуют видам, входящим в сообщество, а

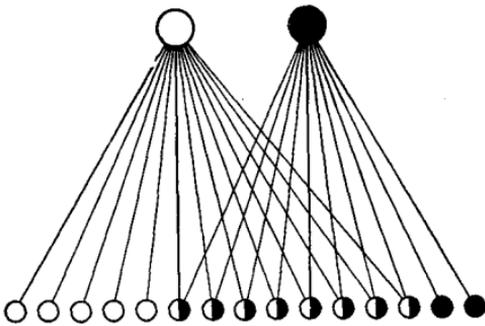


Рис. 20. Пример трофической сети. (Из книги: О д у м Ю. Основы экологии. Перевод с англ. — М.: Мир, 1975.)

ребра указывают на трофические связи между видами. Так, например, на рис. 20 изображена часть трофической сети одного сообщества, показывающая, что из 15 видов насекомых (нижний уровень) 5 видов питаются только на одном из двух видов растений, 2 вида — только на втором, а в рацион остальных 8 видов насекомых входят оба вида растений.

Иногда в качестве трофических сетей используются ориентированные графы: направление дуги между двумя вершинами указывает на тот из двух видов, который является потребителем другого (т. е. направление дуги совпадает с направлением движения вещества или биомассы в системе).

В структуре сообщества естественно выделяются *трофические уровни* — группы видов, между которыми невозможны прямые пищевые связи. Уровней может быть несколько: виды, принадлежащие одному уровню, находятся обычно

либо в состоянии конкуренции за жизненные ресурсы, либо — коалиции в использовании ресурсов. Так, основные трофические уровни наземных сообществ — это, как правило, *продуценты* (растения, аккумулирующие энергию света и вещества субстрата), *первичные консументы* (травоядные) и *вторичные консументы* (хищники, питающиеся травоядными) (рис. 21). В некоторых случаях возможна и более длинная цепь: например, растения служат пищей насекомым, насекомые поедаются птицами, которые, в свою очередь, служат пищей более крупным хищным птицам.

Если в структуре сообщества рассматривать не только отношения «кто кого ест», но и учитывать движение некоторых биогенных элементов и/или энергии, то в системе обнаруживаются и петли «обратной связи»: разлагатели (микробы, бактерии, грибы и т. д.) в процессе своей жизнедеятельности расщепляют сложные органические соединения (экскременты и мертвую органику) на более простые минеральные вещества, используемые продуцентами (рис. 21).

Изображение структуры сообщества с помощью трофических графов, разумеется, не исчерпывает всего многообразия связей между видами сообщества. Во-первых, подобные графические структуры отражают лишь парные взаимодействия, тогда как в реальных системах на характер этих взаимодействий помимо внешних условий может влиять и присутствие каких-либо других видов. Во-вторых, трофическая сеть отражает лишь взаимодействия между видами разных трофических уровней, т. е. отношения типа хищник — жертва или паразит — хозяин, и не дает представления о парных взаимодействиях видов одного и того же уровня. Иными словами, трофическая сеть отражает лишь *вертикальную* структуру сообщества и ничего не говорит о его *горизонтальной* структуре. Между тем, виды одного трофического уровня могут находиться в весьма разнообразных отношениях друг с другом.

В основе классификации всевозможных типов межвидовых отношений лежит восходящая к работам Ю. Одум идея классифицировать взаимодействия между видами не по механизмам их осуществления на уровне особей — в этом случае классификация получилась бы необозримой, — а по тому влиянию, которое оказывает взаимодействие на численности обеих взаимодействующих популяций. Так,

например, если рост численности одного вида подавляет прирост второго, а рост численности второго вида стимулирует прирост первого, то взаимодействие классифицируется как *хищник — жертва* (или паразит — хозяин, или травоядные — растения и т. п.). Если прирост численности обоих видов положительно влияет на каждого из них, то тип взаимодействия — *мутуализм*, или *симбиоз*, и т. д.

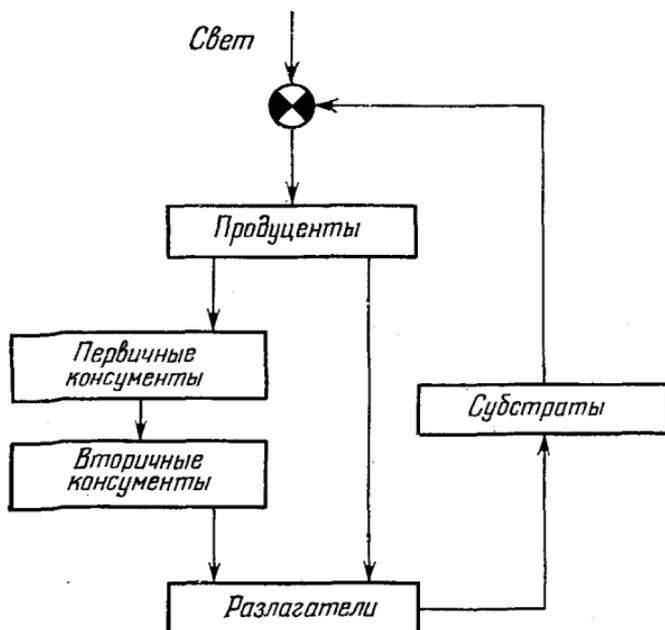


Рис. 21. Схема потоков массы и энергии между основными компонентами наземных экосистем.

Характер влияния одного вида на другой можно изображать одним из знаков: + (стимулирующий), — (угнетающий) или 0 (нейтральный). Тогда классификация парных взаимодействий состоит, очевидно, из шести основных типов:

- + + *мутуализм*, или *симбиоз*;
- + — *хищник — жертва* (и аналогичные этому);
- + 0 *комменсализм*;
- — *конкуренция*;
- 0 *аменсализм*;
- 0 0 *нейтрализм*.

Если пронумеровать все  $n$  видов сообщества, то полная структура парных взаимодействий может быть изображена с помощью знаковой  $n \times n$ -матрицы взаимодействий  $S$ , элемент  $(i, j)$  которой (+, — или 0) показывает влияние  $j$ -го вида на  $i$ -й вид. При этом вышеперечисленные пары знаков образуются симметричными элементами матрицы  $S$ . Подробнее о методе отображения полной структуры межвидовых (и внутривидовых) отношений в сообществе и о том, какие выводы об устойчивости сообщества можно сделать лишь на основе известной структуры взаимодействий, говорится в §§ 6, 7.

Пока же из всего сказанного мы сделаем лишь один очевидный вывод: теоретический анализ динамики сообщества  $n$  видов во времени должен опираться на некоторую систему уравнений относительно функций  $N_i(t)$ , аппроксимирующих численность видов, — модель изучаемого сообщества. Имеющие биологический смысл решения системы принадлежат положительному ортанту  $n$ -мерного евклидова пространства

$$P^n = \{N: N_1 \geq 0, N_2 \geq 0, \dots, N_n \geq 0\},$$

а стабильность сообщества интерпретируется как некоторые специальные свойства особых, «равновесных», решений системы.

В классе обыкновенных дифференциальных уравнений модель сообщества представляет собой систему вида

$$\frac{dN_i}{dt} = F_i(N_1, \dots, N_n; t), \quad (1.1)$$

где набор функций  $F_1, \dots, F_n$  определяется структурой видовых взаимодействий и их количественными показателями. Если в уравнениях (1.1) естественный прирост или убыль видов описывать линейными, а самолимитирование и взаимовлияние видов — квадратичными членами, не зависящими явным образом от  $t$ , то мы приходим к так называемым вольтерровским моделям динамики сообщества  $n$  видов. Настоящая глава, посвященная методам качественного исследования, начинается с изложения в современной интерпретации основных результатов В. Вольтерра для этих систем.

## § 2. Вольтерровские модели и балансовые уравнения экологии

В современной литературе по математической экологии *вольтерровскими* моделями сообществ *n* видов принято считать системы

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left( \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (2.1)$$

где  $\varepsilon_i$  — это скорость естественного прироста или смертности *i*-го вида в отсутствие всех остальных видов, а знак и абсолютная величина  $\gamma_{ij}$  ( $i \neq j$ ) отражают соответственно характер и интенсивность влияния *j*-го вида на *i*-й вид,  $\gamma_{ii}$  — показатель внутривидового взаимодействия для *i*-го вида. Матрицу  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$ , отражающую структуру связей сообщества, часто называют *матрицей сообщества*; с введенной в предыдущем параграфе знаковой матрицей *S* она связана соотношением

$$S = - \text{sign } \Gamma.$$

Система (2.1) была получена В. Вольтерра из следующих соображений: динамика *i*-го вида в отсутствие всех остальных видов описывается известным логистическим уравнением (как правило,  $\gamma_{ij} > 0$ , что указывает на внутривидовую конкуренцию, или *самолимитирование по численности* *i*-го вида), а влияние *j*-го вида на *i*-й вид выражается членом, пропорциональным произведению  $N_i N_j$  в соответствии с так называемой гипотезой «встреч и эквивалентов». Гипотеза «встреч и эквивалентов» полагает, что изменение численности *i*-го вида (жертвы) в результате поедания его *j*-м видом (хищником) определяется количеством встреч между особями данных видов, откуда и возникает произведение  $N_i N_j$ , а прирост численности хищника таков, как если бы осуществлялось немедленное преобразование съеденных особей жертвы в особи хищника с некоторым коэффициентом пропорциональности — «эквивалентом».

Гипотеза «встреч и эквивалентов», обязанная своим происхождением, по-видимому, принципу «встреч» в статистической физике, объясняет вид уравнений (2.1) в случае взаимодействий хищник — жертва и, очевидно, не способна обосновать его для других типов биологического взаимодей-

ствия. Кроме того, в силу своей «небиологичности» эта гипотеза весьма уязвима для критики со стороны экологов. Тем не менее оказывается, что вольтерровские уравнения (2.1) могут быть получены и из более естественных предположений.

Рассмотрим сообщество, структура которого изображена на рис. 21. Компоненты сообщества разобьем на три основные группы.

*Продуценты* с биомассами (или концентрациями)  $x_i$  ( $i = 1, 2, \dots, m$ ). Это в основном зеленые растения, способные фиксировать световую энергию и использовать в пищу простые вещества.

*Консументы* с концентрациями  $y_j$  ( $j = 1, \dots, n$ ). К этой группе отнесем животных, пожирающих другие организмы, а также разлагателей, расщепляющих мертвую органику на простые вещества, которые используются продуцентами.

*Субстраты* с концентрациями  $c_k$  ( $k = 1, \dots, p$ ). Это абиотические вещества (в основном продукты жизнедеятельности консументов), используемые продуцентами.

Составим уравнения, отражающие баланс масс каждой из этих компонент. По сути дела, эти уравнения есть не что иное, как законы сохранения массы. Эти балансовые экологические уравнения можно записать в таком виде:

$$\frac{dx_i}{dt} = (F_x^i - D_x^i) x_i - \sum_{j=1}^n V_{ij} y_j + R_x, \quad i = 1, \dots, m, \quad (2.2)$$

$$\frac{dy_j}{dt} = (F_y^j - D_y^j) y_j - \sum_{r=1}^n v_{jr} y_r + R_y, \quad j = 1, \dots, n, \quad (2.3)$$

$$\frac{dc_k}{dt} = \sum_{j=1}^n U_{kj} y_j - \sum_{i=1}^m W_{ki} x_i + R_c, \quad k = 1, \dots, p. \quad (2.4)$$

Здесь  $F^i$  и  $D^i$  — функции рождаемости и смертности продуцентов и консументов (с соответствующими нижними индексами),  $V_{ij}$  — функция выедания, описывающая скорость потребления биомассы  $i$ -го вида-продуцента единицей биомассы  $j$ -го вида-консумента;  $v_{jr}$  — функция выедания  $j$ -го вида  $r$ -м (среди консументов);  $W_{kj}$  — функция выедания  $k$ -го субстрата  $j$ -м видом-продуцентом;  $U_{kj}$  — интенсивность производства  $k$ -го субстрата  $j$ -м консументом,  $R_x$ ,  $R_y$ ,

$R_c$  — сумма входных и выходных потоков соответствующих компонент. Естественно, что все эти функции зависят и от параметров внешней среды (от сезонно изменяющейся влажности, температуры и т. п.).

Но такая модель страдает одним существенным недостатком — излишней общностью. Необходимо, исходя из различных биологических соображений, конкретизировать вид входящих в модель функций.

Будем считать, что рождаемость  $i$ -го вида  $F_x^i$  зависит только от интенсивности светового потока  $I$  и от количества потребляемых субстратов  $\sum_{k=1}^p W_{ki} x_i$ . Из весьма естественных соображений, связанных с законами сохранения, можно считать, что

$$F_x^i = \sum_{k=1}^p K_k^{(i)}(I) W_{ki}, \quad (2.5)$$

т. е. осуществляется стехиометрия с коэффициентами  $K_k^{(i)}$ , которые можно интерпретировать как долю  $k$ -го субстрата, идущего на воспроизводство биомассы  $i$ -го продуцента. Заметим, что если последовательно проводить стехиометрическую гипотезу, то

$$K_k^{(i)} = K_k, \quad F_x^i = \sum_{k=1}^p K_k(I) W_{ki}. \quad (2.6)$$

Для скорости прироста  $j$ -го консумента аналогично (2.5) получаем

$$F_y^j = \sum_{i=1}^m K_i^{(j)} V_{ij} + \sum_{r=1}^n P_r^{(j)} v_{rj}, \quad (2.7)$$

где  $K_i^{(j)}$  и  $P_r^{(j)}$  — стехиометрические коэффициенты взаимодействия консументов с продуцентами и хищничества среди консументов.

Рассмотрим один частный вид этой общей модели. Пусть рождаемость продуцентов не лимитирована ни светом, ни минеральным питанием, а ограничена лишь чисто физиологическими пределами. Тогда  $F_x^i = \text{const}$ . Поскольку компоненты-субстраты в этом случае не оказывают влияния на динамику остальных компонент, то в модели можно рассматривать только виды-продуценты и виды-консументы.

Аналогичная ситуация возникает и при лимитировании светом, поскольку свет является внешним фактором по отношению к этой системе, и при постоянстве светового потока  $F_x^i$  также можно считать постоянными. Рассматривая замкнутую систему, мы должны положить  $R_x = R_y = R_c = 0$ .

Самое простое предположение о виде функций смертности — это гипотеза об их постоянстве. В реальных сообществах ситуация сложнее: как внутривидовая конкуренция, так и межвидовая конкуренция за один и тот же ресурс (пищу) приводит к увеличению смертности, когда численность соответствующих видов возрастает. Описать этот механизм какими-либо балансовыми соотношениями навряд ли возможно. Поэтому самое простое предположение — это предположение о линейной зависимости функций смертности от численностей соответствующих видов:

$$D_x^i = m_x^i + \sum_{s=1}^m \mu_{is} x_s, \quad D_y^j = m_y^j + \sum_{r=1}^n \nu_{jr} y_r. \quad (2.8)$$

Здесь  $m_x^i$  и  $m_y^j$  — коэффициенты естественной (физиологической) смертности,  $\mu_{is}$  и  $\nu_{jr}$  описывают интенсивность внутривидовой конкуренции; там, где конкуренция за общий ресурс отсутствует, соответствующие  $\mu$  и  $\nu$  должны быть равны нулю.

Какое предположение можно сделать о виде функций выедания? Самое простое — это гипотеза о линейной зависимости этих функций от концентрации (численности, биомассы) выедаемого вида

$$V_{ij} = \alpha_{ij} x_i, \quad v_{jr} = \beta_{jr} y_j, \quad r = 1, \dots, n. \quad (2.9)$$

Конечно, предположение о линейной зависимости функций выедания от рациона справедливо в весьма узком диапазоне концентраций выедаемой пищи (например, для малых концентраций) и для такой трофической стратегии консумента, когда в рационе не делается какого-либо предпочтения одному виду перед другим. Но эти предположения, несмотря на их ограниченность, не противоречат биологии. Более того, они справедливы для весьма широкого класса экологических ситуаций. В общем случае, естественно, существуют как верхние физиологические границы количества потребляемой пищи (так что функции выедания должны

описываться зависимостями с насыщением), так и более сложные формы трофических стратегий (например, при трофическом предпочтении виды выедаются последовательно, а не одновременно; тогда сами функции выедания одного вида имеют более сложную структуру, зависящую от концентрации и других видов).

Учитывая сделанные предположения, модель (2.2)—(2.3) можно записать в виде

$$\frac{dz_k}{dt} = \varepsilon_k z_k - \frac{1}{b_k} \sum_{l=1}^{m+n} a_{kl} z_k z_l, \quad k=1, \dots, m+n. \quad (2.10)$$

Здесь

$$z_k = \begin{cases} x_i, & k=i=1, \dots, m, \\ y_j, & k-m=j=1, \dots, n; \end{cases}$$

$$\varepsilon_k = \begin{cases} F_x^i - m_x^i, & k=i=1, \dots, m, \\ -m_y^j, & k-m=j=1, \dots, n; \end{cases}$$

$$\frac{1}{b_k} a_{kl} = \begin{cases} \mu_{is}, & k, l=i, s=1, \dots, m, \\ \alpha_{ij}, & k=i=1, \dots, m, \\ & l-m=j=1, \dots, n, \\ -K_i^{(j)} \alpha_{ij}, & k-m=j=1, \dots, n, \\ & l=i=1, \dots, m, \\ \beta_{jr} - P_r^{(j)} \beta_{rj} + v_{jr}, & k-m, l-m=j, r=1, \dots, n. \end{cases}$$

Система (2.10) (которая масштабным преобразованием переменных  $N_k = b_k z_k$  и введением матрицы с элементами  $\gamma_{kl} = a_{kl}/(b_k b_l)$  может быть записана в форме (2.1)) представляет собой самый общий вид вольтерровских моделей. В. Вольтерра подробно исследовал более частные случаи — с определенными ограничениями на матрицу  $\|a_{kl}\|$ . На примере системы « $n$  хищников —  $n$  жертв» мы постараемся выяснить, каков биологический смысл этих ограничений. Система имеет вид

$$\frac{dz_k}{dt} = z_k \left( \varepsilon_k - \frac{1}{b} \sum_{l=1}^{2n} a_{kl} z_l \right), \quad k=1, \dots, 2n; \quad (2.11)$$

$$a_{kl} = -a_{lk}, \quad k \neq l; \quad a_{kk} = 0,$$

Пусть все хищники сосредоточены на одном, а все жертвы — на другом трофическом уровне, причем как внутривидовая, так и межвидовая конкуренция среди видов одного и того же уровня отсутствует. Тогда, если  $z_1, \dots, z_n$  — численности жертв,  $z_{n+1}, \dots, z_{2n}$  — численности хищников, то

$$\frac{1}{b_k} a_{kl} = \begin{cases} 0, & k, l = 1, \dots, n \\ & \text{или } k, l = n+1, \dots, 2n, \\ \alpha_{kl}, & k = 1, \dots, n, l = n+1, \dots, 2n, \\ -K_l^{(k)} \alpha_{lk}, & k = n+1, \dots, 2n, l = 1, \dots, n. \end{cases}$$

Отсюда следует, что ограничение типа  $a_{kl} = -a_{lk}$  будет выполняться тогда и только тогда, когда

$$K_l^{(k)} = K^{(k)}, \quad b_k = \begin{cases} 1 & k = 1, \dots, n, \\ 1/K^{(k)}, & k = n+1, \dots, 2n. \end{cases}$$

Что будет означать это условие? Обратимся снова к законам сохранения. Для этого рассмотрим ситуацию, когда  $m$  невозобновимых субстратов с концентрациями  $x_i$  служат пищей для  $n$  видов с биомассами  $y_j$ . Из законов сохранения следует, что

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^n V_{ij} y_j, \quad \frac{dy_j}{dt} = \sum_{i=1}^m K_i^{(j)} V_{ij} y_j, \quad (2.12)$$

а суммарная масса субстратов и питающихся ими видов с учетом того, что только часть  $K_i^{(j)}$  (поглощенного  $i$ -го субстрата идет на воспроизводство  $j$ -го вида) должна быть постоянна. Это выполняется только тогда, когда  $K_i^{(j)} = K_i$  для всех  $j$  (строгая стехиометрия), и

$$\sum_{i=1}^m K_i x_i + \sum_{j=1}^n y_j = \text{const.} \quad (2.13)$$

Такая форма записи означает, что только определенная часть массы каждого субстрата идет на образование новой биомассы потребляющего его вида (вне зависимости от того, какой это вид). Все определяется энергетической и биохимической ценностью потребляемого субстрата, а видовая специфичность описывается выбором той или иной функции выедания.

Возможен и иной подход. Пусть набор сбалансированного пищевого рациона определяется заданием функций выедания, а видовая специфичность задается тем, что различные виды тратят на воспроизводство своей биомассы разные доли своего рациона ( $K^{(ij)}$ ). Тогда закон сохранения запишется в виде

$$\sum_{i=1}^m x_i + \sum_{j=1}^n \frac{y_j}{K^{(ij)}} = \text{const.} \quad (2.14)$$

В вольтерровских моделях описывается именно такая ситуация. Трудно сказать, какой из этих двух подходов соответствует действительности. По-видимому, истина лежит где-то посередине. Для нас достаточно того факта, что вольтерровское описание биологически вполне осмысленно.

### § 3. Устойчивость в вольтерровских моделях сообщества

Под устойчивостью в моделях типа (2.10) понимается существование и устойчивость по Ляпунову положительного стационарного решения  $N^*$  — наиболее жесткое из всех требований к «равновесной» траектории сообщества, которым можно придать экологический смысл. Положительное стационарное решение системы (2.1) должно удовлетворять линейной алгебраической системе

$$\Gamma N^* = \varepsilon, \quad (3.1)$$

где  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$ ,  $\varepsilon = [\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_n]$ ,  $n$  — число видов. Пусть вектор  $\varepsilon$  таков, что все компоненты системы (3.1) положительны, или, иными словами,  $N^*$  принадлежит внутренности положительного ортанта  $P^n$   $n$ -мерного пространства. Например, для системы (2.11) это означает, что во всяком случае  $\varepsilon_i > 0$  у всех жертв и  $\varepsilon_j < 0$  у всех хищников.

При исследовании систем типа (2.1) В. Вольтерра рассматривал два больших класса таких систем — *консервативные* и *диссипативные*. Система (2.1) называется *консервативной* (по В. Вольтерра), если существует такой набор положительных чисел  $\alpha_1, \dots, \alpha_n$ , что

$$F(N_1, \dots, N_n) = \sum_{i,j=1}^n \alpha_i \gamma_{ij} N_i N_j \equiv 0; \quad (3.2)$$

если же квадратичная форма  $F(N_1, \dots, N_n)$  положительно определена, система называется *диссипативной*.

Биологический смысл этих определений состоит в следующем. Если величины  $\alpha_i$  отождествить со средними значениями биомассы особей каждого вида, то выражение

$$V(N_1, \dots, N_n) = \alpha_1 N_1 + \dots + \alpha_n N_n \quad (3.3)$$

будет показывать общую биомассу сообщества. Из уравнений (2.1) непосредственно вытекает, что скорость изменения общей биомассы есть

$$\frac{dV}{dt} = \sum_{i=1}^n \alpha_i \varepsilon_i N_i - F(N_1, \dots, N_n). \quad (3.4)$$

Первое слагаемое правой части (3.4) отражает влияние (постоянных в данном случае) причин прироста или убыли видов, а второе слагаемое — влияние взаимоотношений видов. Таким образом, консервативные сообщества характеризуются тем, что взаимодействие видов не влияет на изменение общей биомассы сообщества, а диссипативные системы — тем, что это взаимодействие замедляет прирост общей биомассы.

Поскольку для консервативной системы, очевидно, выполняются соотношения

$$\gamma_{ii} = 0, \quad \alpha_i \gamma_{ij} + \alpha_j \gamma_{ji} = 0, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad (3.5)$$

т. е.  $\gamma_{ij}$  и  $\gamma_{ji}$  противоположны по знаку, то ясно, что консервативными могут быть лишь сообщества, единственным типом межвидовых отношений в которых (не считая нейтральности) выступают отношения хищник — жертва, а самолимитирование видов отсутствует. В. Вольтерра показал, что необходимым и достаточным условием консервативности системы (2.1) является следующая совокупность требований к элементам матрицы  $\Gamma$ :

- 1) все  $\gamma_{ii} = 0$ ;
- 2) при  $i \neq j$  либо  $\gamma_{ij} = \gamma_{ji} = 0$ , либо  $\gamma_{ij} \gamma_{ji} < 0$ ;
- 3) для любой выборки  $m$  различных целых чисел  $p, q, r, \dots, y, z$  из совокупности  $\{1, 2, \dots, n\}$  выполняется соотношение

$$\gamma_{pq} \gamma_{qr} \dots \gamma_{yz} \gamma_{zp} = (-1)^m \gamma_{qp} \gamma_{rq} \dots \gamma_{zy} \gamma_{pz}.$$

Таким образом, за исключением случая  $n = 2$ , консервативность требует выполнения некоторых соотношений типа равенств между параметрами системы, что делает консервативность маловероятным свойством для реальных систем. Консервативные сообщества в математической экологии — это такая же идеализация, как и системы без трения в механике, и аналогично тому, как нередко в механике пренебрегают трением, для некоторых сообществ правомерна приближенная гипотеза об их консервативности.

Основное свойство консервативных систем (2.1) — это существование первого интеграла на траекториях, лежащих в положительном ортанте, в случае невырожденности матрицы  $\Gamma$  (при четном  $n$ ):

$$\left(\frac{e^{N_1}}{N_1^{q_1}}\right)^{\alpha_1} \left(\frac{e^{N_2}}{N_2^{q_2}}\right)^{\alpha_2} \dots \left(\frac{e^{N_n}}{N_n^{q_n}}\right)^{\alpha_n} = \text{const}, \quad (3.6)$$

где  $\mathbf{q} = [q_1, \dots, q_n]$  — решение системы (3.1). В случае, если  $\mathbf{q} = \mathbf{N}^* > \mathbf{0}$ , введением переменных  $n_i = N_i/N_i^*$  форма (3.6) упрощается до

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 N_1^*} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{\alpha_2 N_2^*} \dots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n N_n^*} = \text{const}. \quad (3.6')$$

Используя эти соотношения, В. Вольтерра показал, в частности, что, когда  $\mathbf{q} > \mathbf{0}$ , все виды ограничены сверху и снизу положительными константами и, если начальное состояние системы  $N(0)$  отлично от  $N^*$ , по крайней мере один вид имеет незатухающие колебания численности. При этом *асимптотические средние* величин  $N_i(t)$ , т. е. выражения

$$\frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_i(\tau) d\tau,$$

имеют при  $t \rightarrow \infty$  пределы, совпадающие с их стационарными значениями (закон асимптотических средних).

Поведение траекторий консервативной системы (2.1) можно интерпретировать с позиций первого метода Ляпунова анализа устойчивости равновесия системы  $N^*$ . Действительно, легко видеть, что функция

$$G(N) = \sum_{i=1}^n \alpha_i (N_i - N_i^* \ln N_i) \quad (3.7)$$

является функцией Ляпунова для точки  $N^*$  в области  $P_n^n$ : минимальное значение  $G(N)$  достигается в точке  $N^*$  и производная вдоль траекторий системы  $dG(N)/dt$  равна нулю всюду в области  $P^n$ . Таким образом, равновесие  $N^*$  устойчиво по Ляпунову (но не асимптотически).

Второй метод Ляпунова, основанный на линейризации системы в точке равновесия и анализе спектра полученной матрицы, позволяет исследовать характер траекторий в малой окрестности равновесия. Полагая

$$x_l = N_l - N_l^*,$$

получаем линейную систему

$$\frac{dx}{dt} = -\text{diag}\{N_1^*, \dots, N_n^*\} \Gamma x, \quad (3.8)$$

а если рассматривать отклонения в форме

$$v_l = N_l/N_l^* - 1,$$

то

$$\frac{dv}{dt} = -\Gamma \text{diag}\{N_1^*, \dots, N_n^*\} v. \quad (3.9)$$

Поскольку линейная замена переменных не изменяет спектра матрицы линейной системы, матрицы систем (3.8) и (3.9) имеют одинаковый спектр. Можно показать, что при  $N^* > 0$  этот спектр состоит из чисто мнимых чисел. Действительно, если  $\lambda = a + ib$  — собственное значение матрицы  $\text{diag}\{\dots\} \Gamma$  с собственным вектором  $z = u + iw$ , то  $\bar{\lambda} = a - ib$  также является собственным значением с собственным вектором  $\bar{z} = u - iw$ . Тогда, по определению собственного вектора,

$$(a + ib) z_k = \sum_{l=1}^n N_k^* \gamma_{kl} z_l,$$

$$(a - ib) \bar{z}_k = \sum_{l=1}^n N_k^* \gamma_{kl} \bar{z}_l, \quad k = 1, 2, \dots, n,$$

откуда получаем

$$(a + ib) \sum_k \alpha_k N_k^* z_k \bar{z}_k = \sum_k \sum_l \alpha_k \gamma_{kl} N_k^* N_l^* \bar{z}_k z_l,$$

$$(a - ib) \sum_k \alpha_k N_k^* \bar{z}_k z_k = \sum_k \sum_l \alpha_k \gamma_{kl} N_k^* N_l^* z_k \bar{z}_l,$$

Сложив почленно эти равенства, после соответствующей перегруппировки слагаемых правой части будем иметь

$$2a \sum_k \alpha_k N_k^* |z_k|^2 = \sum_k \sum_l (\alpha_k \gamma_{kl} + \alpha_l \gamma_{lk}) N_k^* N_l^* \bar{z}_k z_l = 0$$

в силу (3.5). Отсюда, так как  $\alpha_k > 0$ ,  $N_k^* > 0$  и не все  $z_k = 0$ , необходимо следует, что  $a = 0$ , что и требовалось \*).

Таким образом, линейное приближение траекторий в окрестности равновесия — это суперпозиция  $n/2$  синусоид с различными, вообще говоря, периодами. Здесь мы имеем типичный пример, иллюстрирующий возможности обоих методов Ляпунова в случае чистой мнимости спектра: прямая линеаризация не дает определенного ответа об устойчивости или неустойчивости  $N^*$ , которая может быть установлена лишь анализом соответствующей функции Ляпунова.

В случае, когда не все компоненты  $q_i$  решения системы стационарного состояния положительны, можно утверждать, что один или несколько видов исчезают или их численность растет неограниченно. В противном случае, т. е. если все численности ограничены сверху и снизу положительными константами, существуют положительные асимптотические средние для всех  $N_i$ , которые, как можно показать, всегда равны соответствующим корням  $q_i$  системы (3.1). Полученное противоречие доказывает утверждение.

Таким образом, существование положительного равновесия выступает не только достаточным, но и необходимым условием стабильного функционирования консервативного сообщества.

Обратимся теперь к диссипативным сообществам. Из определения диссипативной системы следует необходимое условие

$$\gamma_{ii} > 0, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (3.10)$$

т. е. все виды должны обладать самолимитированием. Если вспомнить, что у консервативных систем все  $\gamma_{ii} = 0$ , становится ясным, что определения консервативной и диссипативной системы несовместимы. Ясно также, что существуют

---

\*) Заметим, что спектр матрицы  $\Gamma$  также состоит из чисто мнимых чисел, что служит еще одним необходимым условием консервативности системы (2.1).

системы, не являющиеся ни консервативными, ни диссипативными — например, это системы, в которых лишь часть видов обладает самолимитированием.

Следующее необходимое условие диссипативности состоит в том, что  $\det \|\gamma_{ij}\| \neq 0$ , откуда вытекает единственность решения системы уравнений стационарного состояния. И наконец, все главные (т. е. симметричные относительно главной диагонали) миноры матрицы  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$  должны быть положительны.

Для диссипативной системы (2.1) В. Вольтерра аналогично (3.6) получил соотношение

$$\prod_{r=1}^n \left\{ \frac{1}{n_r} \exp\left(\frac{|q_r|}{q_r} n_r\right) \right\}^{\alpha_r q_r} = \\ = C \exp \left\{ - \int_{t_0}^t F\left(\dots, \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right) q_r, \dots\right) d\tau \right\}, \quad (3.11)$$

где  $q = [q_1, \dots, q_n]$  — не содержащее нулевых компонент решение системы (3.1),  $n_r = N_r/|q_r|$ ,  $C = \text{const} > 0$ , а квадратичная форма  $F$  положительно определена. Если же  $q = N^* > 0$ , выражение (3.11) упрощается:

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 N_1^*} \dots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n N_n^*} = \\ = C \exp \left\{ - \int_{t_0}^t F\left(\dots, (1 - n_r) N_r^*, \dots\right) d\tau \right\}. \quad (3.11')$$

С использованием этого соотношения В. Вольтерра доказал, что состояние  $N^* > 0$  является предельным при  $t \rightarrow \infty$  для всех траекторий диссипативной системы (2.1) с положительными начальными условиями.

Как и для консервативных систем, исследование поведения траекторий возле  $N^*$  в линейном приближении основано на вычислении спектра матрицы  $-D\Gamma$  (или  $-\Gamma D$ ), где  $D = \text{diag}\{N_1^*, \dots, N_n^*\}$ , и аналогично предыдущему можно показать, что все собственные числа имеют отрицательные действительные части\*). Тем самым равновесие  $N^*$

\*) То же верно и для матрицы  $\Gamma$ , что дает еще одно необходимое условие диссипативности системы (2.1).

локально асимптотически устойчиво, и характер сходимости возмущенных траекторий к  $N^*$  известным образом зависит от набора собственных чисел ( $-D\Gamma$ ).

Заметим, что на траекториях системы (2.1) для функции  $G(N)$ , введенной в (3.7), справедливо равенство

$$G(N(t)) = - \int_{t_0}^t F(\dots, N_r(\tau) - N_r^*, \dots) d\tau + \ln C - \\ - \sum_{r=1}^n \alpha_r N_r^* \ln N_r^*.$$

Отсюда

$$\frac{dG}{dt} = -F(\dots, N_r(t) - N_r^*, \dots) \leq 0$$

всюду в области  $P^n$ , причем  $dG/dt = 0$  лишь при  $N(t) = N^*$ . Это означает, что  $G(N)$  является функцией Ляпунова в области  $P^n$  для равновесия  $N^*$ . Следовательно,  $N^*$  глобально асимптотически устойчиво во внутренности положительного ортанта, что и объясняет общий характер поведения траекторий диссипативной системы, описанной В. Вольтерра на основе иных соображений.

Что касается случая, когда не все  $q_r$  положительны, то если отрицательный корень только один, соответствующий вид исчезает \*); если таких корней несколько, то среди соответствующих видов по крайней мере один должен исчезать. Таким образом, и для диссипативных систем так же, как и для консервативных, существование устойчивого равновесия  $N^* > 0$  служит не только достаточным, но и необходимым условием стабильного функционирования сообщества.

#### § 4. Структуры хищник — жертва

Как отмечалось в предыдущем параграфе, консервативными могут быть лишь сообщества, состоящие из видов хищник — жертва без самолимитирования. Из условий (3.5) вытекает, что симметричные элементы матрицы  $\Gamma$  должны иметь противоположные знаки; в частности,  $\Gamma$  может быть антисимметричной. Для устойчивости консерва-

\*) То есть  $\lim_{t \rightarrow \infty} N_r(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} [\inf_{\tau \leq t} N_r(\tau)] = 0$ .

тивного сообщества необходимо и достаточно, чтобы система уравнений стационарного состояния (3.1) с невырожденной матрицей  $\Gamma$  имела положительное решение. Ясно, что выбором подходящих значений  $\epsilon_i$  этого всегда можно добиться; например, достаточно положить  $\epsilon = \Gamma[1, 1, \dots, 1]^T$ . Таким образом, устойчивость консервативного сообщества сводится лишь к существованию положительного решения (3.1), а если по условиям задачи допустимы вариации  $\epsilon$ , то — к невырожденности матрицы сообщества  $\Gamma$ . При этом оказывается, что устойчивость может быть установлена с помощью анализа только трофического графа сообщества. Результаты настоящего параграфа показывают, что сообщество хищник — жертва (без самолимитирования) устойчиво лишь тогда, когда множество видов допускает такое разбиение на непересекающиеся пары, что в каждой паре один из видов питается другим.

Всякой действительной  $n \times n$ -матрице  $A = \|a_{ij}\|$  можно поставить в соответствие ориентированный граф с  $n$  вершинами так, что вершины  $i$  и  $j$  связаны ребром  $j \rightarrow i$  тогда и только тогда, когда  $a_{ij} \neq 0$ . Для матриц  $\Gamma$  консервативных сообществ очевидно, что если есть ребро  $j \rightarrow i$ , то существует и ребро с противоположным направлением, поэтому структуру сообщества можно изобразить неориентированным графом. Такой граф будем обозначать  $G(\Gamma)$ .

Будем говорить, что некоторое подмножество  $P$  множества всех ребер  $G(\Gamma)$  задает *разбиение на пары хищник — жертва*, если ни одна из вершин, принадлежащих ребрам  $P$ ,

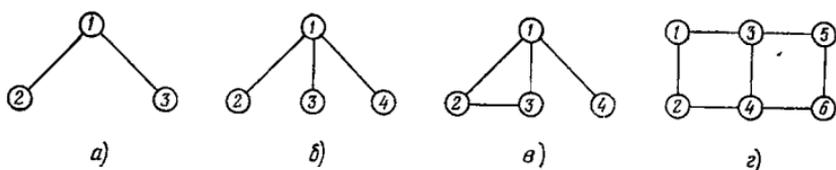


Рис. 22. Графы сообществ хищник — жертва.

не служит вершиной более чем одного ребра. Разбиение на пары хищник — жертва назовем *полным разбиением*, если в нем участвуют все  $n$  вершин графа. Графы, изображенные на рис. 22, а и б, не имеют полного разбиения; во втором из них добавление ребра 2—3 приводит к возникновению полного разбиения (рис. 22, в); в графе рис. 22, г оно может быть выполнено тремя различными способами.

**Теорема 1.** Пусть  $A$  — антисимметричная матрица,  $G(A)$  — (неориентированный) граф, соответствующий  $A$ . Тогда если  $A$  — невырожденная, то в  $G(A)$  существует полное разбиение (на пары хищник — жертва). Обратное, если в  $G(A)$  есть полное разбиение, то существует невырожденная антисимметричная матрица  $B$  такая, что

$$G(B) = G(A),$$

и элементы  $B$  могут быть выбраны сколь угодно близкими к соответствующим элементам  $A$ .

Эта теорема, доказательство которой будет приведено ниже, показывает, что наличие полного разбиения является

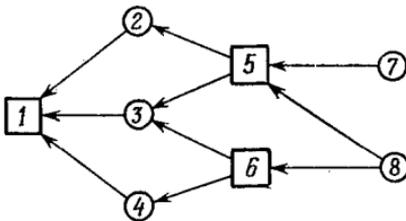


Рис. 23. Граф с трофическими уровнями. Стрелки идут от жертвы к хищнику.

необходимым условием устойчивости сообщества с антисимметричной матрицей  $A$ . Это условие и достаточно в том смысле, что если  $A$  — вырожденная, то сколь угодно близкая к  $A$  матрица  $B$  уже невырожденная и дает устойчивое сообщество. Теорема 1 позволяет сразу утверждать, что сообщество с графом

рис. 22, а неустойчиво (как заметил еще В. Вольтерра, устойчивость таких систем возможна лишь при четных  $n$ ); неустойчива и система рис. 22, б.

В структуре многих реальных сообществ хищник — жертва, как правило, выделяются *трофические уровни* — совокупности видов, питающихся только видами следующего уровня и служащие пищей видам предыдущего уровня. Граф рис. 23 дает пример такого сообщества, где вид 1 питается на видах 2, 3 и 4, пищей которым служат виды 5 и 6 и т. д. В случае, если в графе наличие трофических уровней не очевидно, полезным оказывается следующее определение.

Будем называть граф  $G(A)$  *трофическим*, если существует такое подмножество видов  $T$ , что ни один из них не питается видами  $T$ , а виды, не принадлежащие  $T$ , питаются только на видах  $T$ . Для многоуровневых систем это формальное определение, очевидно, выполняется, так как в качестве  $T$  можно взять объединение уровней, находящихся на нечет-

ном «расстоянии» от жертв самого последнего уровня (на рис. 23 вершины  $T$  обозначены квадратиками).

**Теорема 2.** Если  $A$  — невырожденная матрица и граф  $G(A)$  — трофический, то в  $G(A)$  существует полное разбиение.

Из теоремы 2 непосредственно вытекают необходимые условия, облегчающие поиск полного разбиения в графах с несколькими трофическими уровнями. Пусть  $G$  — граф, соответствующий невырожденной матрице с трофическими уровнями  $i = 1, 2, \dots, l$ ,  $\lambda_i$  — число видов  $i$ -го трофического уровня. Из теоремы 2 следует:

Если  $l = 2$ , то  $\lambda_1 = \lambda_2$  (иначе не будет полного разбиения).

Если  $l = 3$ , то  $\lambda_1 + \lambda_3 = \lambda_2$  (ясно, что  $\lambda_1 < \lambda_2$  и  $(\lambda_2 - \lambda_1)$  видов 2-го уровня при разбиении должны быть связаны с  $\lambda_3$  видами 3-го уровня).

Если  $l > 3$ , то  $\lambda_i = \alpha_i + \beta_i$  ( $i = 1, \dots, l$ ), где  $\alpha_i \geq 0$ ,  $\beta_i \geq 0$ ,  $\alpha_1 = \beta_l = 0$ ,  $\beta_i = \alpha_{i+1}$ .

Последнее условие не выполнено для графа рис. 23, так что в нем не существует полного разбиения и, следовательно, соответствующая антисимметричная матрица выродена.

Обратимся теперь к доказательству сформулированных теорем. Пусть  $A$  — антисимметричная матрица и полное разбиение  $G(A)$  задается подмножеством ребер  $P$ . Определим матрицу  $B(z)$  следующим образом:

$$b_{ij} = \begin{cases} a_{ij}, & \text{если ребро, соответствующее } a_{ij}, \text{ принадлежит } P, \\ za_{ij} & \text{в противном случае.} \end{cases}$$

Тогда

$$\det B(z) = \pm \prod a_{ij} a_{ji} + p(z), \quad (4.1)$$

где произведение берется по всем парам элементов  $A$ , соответствующим ребрам  $P$ , и полином  $p(z)$  таков, что  $p(0) = 0$ . Тогда  $\det B(0) \neq 0$  и вообще  $\det B(z) \neq 0$ , за исключением конечного множества (не более чем  $n$ ) значений  $z$ . Положим  $z_0$  достаточно близким к 1 (не равным 1, если  $\det B(1) = 0$ ). Тогда искомая матрица есть

$$B = B(z_0)$$

и вторая часть теоремы 1 доказана.

Заметим, что доказательство не требует антисимметричности  $A$ , а использует лишь свойство

$$\text{sign } a_{ij} = -\text{sign } a_{ji}. \quad (4.2)$$

Пусть теперь  $\det A \neq 0$ . По стандартному правилу матрице  $A$  поставим в соответствие ориентированный граф  $G'(A)$ . В разложении

$$\det A = \sum_{\sigma} \text{sign } \sigma a_{1\sigma(1)} \dots a_{n\sigma(n)} \quad (4.3)$$

найдется такая перестановка  $\sigma$  чисел от 1 до  $n$ , что соответствующий член определителя

$$a_{1\sigma(1)} \dots a_{n\sigma(n)}$$

отличен от нуля. Этой перестановке отвечает подграф  $G''_{\sigma}$  графа  $G'$ , содержащий все  $n$  вершин, каждая из которых является началом одного ребра и концом только одного ребра в  $G''_{\sigma}$ . Тогда по теореме Эйлера \*)  $G''_{\sigma}$  представляет собой объединение не связанных между собой ориентированных циклов. Заметим, что для каждого ребра в  $G''_{\sigma}$  в силу свойства (4.2) найдется противоположно направленное ребро в  $G'$  и, следовательно, неориентированное ребро между теми же вершинами в  $G(A)$ . Теперь, если все циклы  $G''_{\sigma}$  имеют четные длины, то полное разбиение  $G(A)$  на пары хищник — жертва задается множеством  $P$  тех ребер, которые соответствуют ребрам  $G''_{\sigma}$ .

Если граф  $G(A)$  — трофический, то все циклы  $G''_{\sigma}$  должны иметь четную длину (каждый цикл представляет собой некоторое число переходов из множества вершин  $T$  в  $\bar{T}$  и обратно), и теорема 2 доказана.

Допустим теперь, что для всякой перестановки  $\sigma$ , дающей ненулевой член в разложении (4.3), в  $G''_{\sigma}$  найдется цикл нечетной длины. На основании (4.2) все ненулевые члены можно сгруппировать в классы, внутри которых членам соответствуют одни и те же графы  $G''_{\sigma}$ , различающиеся только направлением каких-либо своих циклов. Каждый такой класс  $C$  задает тогда неориентированный граф  $G''$  с циклами по тем же вершинам, что и циклы  $G''_{\sigma}$ , а суммиро-

---

\*) См. Берж К. Теория графов и ее приложения. Перевод с франц. — М.: ИЛ, 1962, гл. 17.

вание членов (4.3) по этому классу дает определитель некоторой антисимметричной матрицы  $A^C$  с элементами

$$a_{ij}^C = \begin{cases} a_{ij}, & \text{если } a_{ij} \in G'', \\ 0 & \text{в противном случае.} \end{cases}$$

Переупорядочив виды должным образом, получим  $A^C$  в блочно-диагональном виде с блоками, соответствующими циклам  $G''$ . Согласно предположению среди них найдутся циклы нечетной длины и, поскольку антисимметричный определитель нечетного порядка равен нулю, определитель  $A^C$ , равный произведению определителей блоков, также равен нулю. Тем самым

$$\det A = \sum_C \det A^C = 0,$$

и полученное противоречие завершает доказательство теоремы 1.

При большом числе видов в структуре сообщества хищник — жертва поиск полного разбиения может оказаться затруднительным. Положение облегчается тем, что существуют специальные алгоритмы, которые позволяют установить разбиение на пары, захватывающие максимальное число вершин графа, а следовательно, и полное разбиение, если оно существует.

## § 5. Диссипативность и устойчивость матрицы сообщества

Что можно сказать об устойчивости вольтерровских систем общего вида (2.1)? Если априори не накладывать никаких ограничений на квадратичную форму, определяемую через матрицу сообщества  $\Gamma$ , то содержательные утверждения относительно устойчивости равновесия  $N^*$  могут быть получены лишь путем линеаризации и анализа спектра соответствующей матрицы. Для локальной асимптотической устойчивости  $N^*$  достаточно, чтобы матрица  $D(-\Gamma)$ , где  $D = \text{diag}\{N_1^*, \dots, N_n^*\}$ , была устойчивой, т. е. чтобы весь ее спектр в комплексной плоскости лежал слева от мнимой оси. Заметим, что элементы этой матрицы зависят как от структуры взаимодействий (матрицы  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$ ), так и от равновесных значений  $N_i^*$ , которые при заданной  $\Gamma$  определяются величинами  $\varepsilon_i$ , т. е. характеристиками, присущими

отдельным видам вне взаимодействия. Устойчивость равновесия выступает, таким образом, как свойство и совокупности видовых отношений в сообществе, и набора характеристик отдельных видов. А что можно сказать о матрице  $\Gamma$ , если потребовать, чтобы устойчивость определялась только о совокупностью видовых отношений и не зависела от показателей собственного естественного прироста или убыли видов? Иными словами, какой должна быть матрица  $\Gamma$ , чтобы устойчивость  $N^*$  определялась только ее свойствами и сохранялась при любых допустимых значениях  $\varepsilon_i$ ?

Поскольку подходящим выбором  $\varepsilon_i$  всегда можно добиться любых, наперед заданных значений  $N_i^*$  (система  $\Gamma^{-1}\varepsilon = N^*$  единственным образом разрешима относительно  $\varepsilon$ ), вышесформулированное требование означает, что матрица  $D(-\Gamma)$  должна быть устойчивой при любых значениях  $N_i^* > 0$ , или, иными словами, матрица  $-\Gamma$  должна сохранять устойчивость при умножении ее слева на любую диагональную матрицу  $D$  с положительными элементами. Такое свойство матриц в математической экономике было названо *D-устойчивостью*.

Содержательность понятия *D-устойчивости* подтверждается тем фактом, что возможны устойчивые матрицы, не обладающие *D-устойчивостью* \*). Известны следующие условия *D-устойчивости*.

**Необходимое условие.** Если  $A$  *D-устойчива*, то все ее миноры четного порядка неотрицательны, а нечетного порядка — неположительны, причем имеются ненулевые главные миноры каждого порядка.

**Достаточное условие.** Если существует такая положительная диагональная матрица  $B$ , что матрица  $BA + A^T B$  отрицательно определена, то матрица  $A$  *D-устойчива* \*\*).

*D-устойчивой* является, например, симметричная отрицательно определенная матрица  $A$ , так как в качестве  $B$  для нее можно взять матрицу  $I/2$ . Более того, *D-устойчивой*

\*) Например, так как необходимым условием устойчивости матрицы  $A = \|a_{ij}\|$  2-го порядка служит неравенство  $a_{11} + a_{22} < 0$ , ясно, что, когда  $a_{11}$  и  $a_{22}$  разных знаков, существуют такие матрицы  $D$ , что  $DA$  теряет устойчивость.

\*\*\*) Это условие по форме аналогично известному критерию Ляпунова устойчивости матрицы  $A$ , в котором на месте  $B$  стоит некоторая положительно определенная матрица,

является и матрица  $-\Gamma$  любой диссипативной системы (2.1). Действительно, по определению диссипативности существует такая матрица  $\mathfrak{A} = \text{diag}\{\alpha_1, \dots, \alpha_n\}$  с положительными  $\alpha_i$ , что квадратичная форма  $F(x) = (\mathfrak{A}\Gamma x, x)$  положительно определена\*). А это, в свою очередь, эквивалентно положительной определенности (симметричной) матрицы

$$\frac{1}{2} [\mathfrak{A}\Gamma + (\mathfrak{A}\Gamma)^T] = \frac{1}{2} \mathfrak{A}\Gamma + \Gamma^T \frac{1}{2} \mathfrak{A},$$

откуда следует, что в качестве  $B$  для матрицы  $-\Gamma$  может быть взята матрица  $\mathfrak{A}/2$ , т. е. для  $-\Gamma$  выполняется достаточное условие  $D$ -устойчивости.

В том, что класс  $D$ -устойчивых матриц не исчерпывается диссипативными системами, легко убедиться на примере матрицы  $-\Gamma$  второго порядка со знаковой структурой

$$S = \begin{vmatrix} - & + \\ - & 0 \end{vmatrix},$$

которая  $D$ -устойчива, но не может быть диссипативной, коль скоро содержит нулевой элемент на главной диагонали (см. условие (3.10)). С помощью  $D$ -устойчивости определяется следующее более сильное свойство матриц: матрица  $A$  называется *вполне устойчивой*, если любая ее главная подматрица  $D$ -устойчива. Из этого определения непосредственно вытекает, что любая главная подматрица вполне устойчивой матрицы также вполне устойчива. Следовательно, для сообществ полная устойчивость интерпретируется очевидным образом: сообщество, остающееся после исключения из структуры взаимодействий любой совокупности видов, также сохраняет полную устойчивость.

*Необходимое* условие полной устойчивости матрицы  $A$  состоит в том, чтобы все главные миноры  $A$  четных порядков были положительны, а нечетных порядков — отрицательны. Условие вытекает из того, что главные миноры суть определители устойчивых главных подматриц.

Интересно выяснить, в каком соотношении находятся между собой свойства полной устойчивости матрицы  $-\Gamma$  и диссипативности системы (2.1) с матрицей  $\Gamma$ . Заметим, что хотя определения § 3 были даны для систем уравнений,

---

\*) В этом случае несимметричную матрицу  $\mathfrak{A}\Gamma$  называют *положительно квазиопределенной*.

свойства консервативности и диссипативности являются по существу лишь свойствами соответствующих матриц  $\Gamma$  и могут быть сформулированы непосредственно для матриц. Так, матрицу  $A$  будем называть *диссипативной*, если существует такая положительная диагональная матрица  $\mathfrak{A}$ , что  $-\mathfrak{A}A$  положительно квазиопределена, т. е. форма  $(-\mathfrak{A}Ax, x)$  положительно определена (или же  $(\mathfrak{A}Ax, x)$  отрицательно определена); очевидным образом формулируется и *консервативность* матрицы \*).

Прежде, чем выяснять связь между диссипативностью и полной устойчивостью, покажем, что если некоторая матрица  $A$  устойчива,  $D$ -устойчива или диссипативна, то соответствующим свойством обладают и матрицы  $A^T$  и  $A^{-1}$ .

Действительно, спектры матриц  $A$  и  $A^T$  совпадают, а собственные числа  $A^{-1}$  равны  $1/\lambda$ , где  $\lambda$  — собственное число  $A$ . Далее, если при любой  $D$  устойчива матрица  $DA$ , то устойчива и подобная ей матрица  $AD$ , и транспонированная к последней  $(AD)^T = DA^T$ , т. е. матрица  $A^T$   $D$ -устойчива. В этом случае устойчива также и матрица  $(DA)^{-1} = A^{-1}D^{-1}$ , откуда следует  $D$ -устойчивость  $A^{-1}$ . Наконец, если  $A$  диссипативна, то найдется такая диагональная матрица  $\mathfrak{A}$ , что форма

$$(\mathfrak{A}Ax, x) = (x, \mathfrak{A}A^T x) = (\mathfrak{A}A^T x, x)$$

отрицательно определена; это дает диссипативность матрицы  $A^T$ . В силу диссипативности  $A^T$  найдется такая матрица  $\mathfrak{A}$ , что форма

$$(\mathfrak{A}A^{-1}x, x) = (A^{-T}A^T\mathfrak{A}A^{-1}x, x) = (A^T\mathfrak{A}(A^{-1}x), A^{-1}x)$$

отрицательно определена, откуда следует диссипативность  $A^{-1}$ .

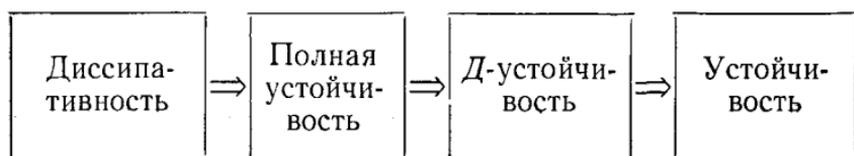
Если в знакоопределенной квадратичной форме некоторые переменные положить равными нулю, то форма по-прежнему будет знакоопределенной относительно оставшихся переменных. Таким образом, любая главная подматрица  $A'$  диссипативной матрицы  $A$  сама диссипативна

---

\*) В определениях, эквивалентных данным, рассматривается умножение на диагональную матрицу справа: положительно определена либо тождественно равна нулю форма  $(-A\mathfrak{A}x, x)$ .

и, следовательно,  $D$ -устойчива, откуда получаем, что всякая диссипативная матрица является вполне устойчивой.

Из всех предыдущих рассуждений вытекает следующая картина соотношения свойств устойчивости матрицы  $A$ :



(5.1)

Возвращаясь к матрице сообщества  $-G$  для вольтерровской системы (2.1), можно сказать, что первых трех свойств диаграммы (5.1) достаточно для (асимптотической, по Ляпунову) устойчивости равновесия  $N^* > 0$ , тогда как из одной лишь устойчивости  $-G$  такого вывода сделать нельзя: при одних значениях  $N_i^*$  равновесие может быть устойчивым, при других — нет.

Существует, однако, целый класс матриц, для которых все свойства диаграммы (5.1) эквивалентны. Это так называемые *нормальные* матрицы — матрицы, обладающие свойством  $AA^* = A^*A$  (в действительном случае  $AA^T = A^T A$ ). Нормальными являются, например, симметричные и антисимметричные матрицы, или, на языке сообществ, матрицы конкуренции с обоюдоодинаковым влиянием видов и матрицы сообществ, состоящих только из видов хищник — жертва без самолимитирования и с одинаковыми абсолютными значениями  $\gamma_{ij}$  и  $\gamma_{ji}$ .

Нормальная действительная матрица может быть приведена к диагональному виду унитарным преобразованием подобия \*):

$$A = U^* \text{diag} \{ \lambda_1, \dots, \lambda_n \} U, \quad (5.2)$$

где  $U^* = U^{-1}$ , а  $\lambda_1, \dots, \lambda_n$  — собственные числа  $A$ . Тогда

$$A^T = A^* = U^* \text{diag} \{ \bar{\lambda}_1, \dots, \bar{\lambda}_n \} U,$$

$$\frac{1}{2}(A + A^T) = U^* \text{diag} \{ \text{Re } \lambda_1, \dots, \text{Re } \lambda_n \} U,$$

\*) См. Маркус М., Минк Х. Обзор по теории матриц и матричных неравенств, — М.: Наука, 1972, с. 97—98.

т. е. вещественные части собственных чисел нормальной матрицы равны собственным числам (симметричной) матрицы  $\frac{1}{2}(A + A^T)$ :

$$\operatorname{Re} \lambda(A) = \lambda\left(\frac{1}{2}(A + A^T)\right). \quad (5.3)$$

Если нормальная матрица  $A$  устойчива, то  $\operatorname{Re} \lambda(A) < 0$  и матрица  $A + A^T$  отрицательно определена. Значит,  $A$  диссипативна, откуда и вытекает эквивалентность всех определений устойчивости диаграммы (5.1) для нормальных матриц.

### § 6. Качественная устойчивость

В предыдущем параграфе анализировалось понятие  $D$ -устойчивости матрицы сообщества, что для вольтерровской модели означает инвариантность устойчивости равновесия относительно любых изменений коэффициентов естественного прироста или убыли  $e_i$ , при которых существует  $N^* > 0$ . Устойчивость равновесия, таким образом, определялась лишь по совокупности характеристик внутри- и межвидовых отношений в сообществе. Более сильным с математической точки зрения — и не менее интересным с экологической — является требование сохранения устойчивости при любых количественных значениях элементов матрицы  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$ , сохраняющих лишь *тип взаимодействия* между каждой парой видов. Такое свойство сообщества называется *качественной устойчивостью*. Иными словами, качественная устойчивость означает, что сообщество остается устойчивым при любых интенсивностях всех существующих в нем внутри- и межвидовых взаимодействий.

Если динамика сообщества  $n$  видов описывается системой уравнений общего вида

$$\frac{dN_i}{dt} = f_i(N), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (6.1)$$

с функциями  $f_i(N)$ , допускающими существование равновесия  $N^* > 0$  и линеаризацию в этой точке, то структура видовых отношений в сообществе может быть определена по матрице системы (6.1), линеаризованной в точке  $N^*$ :

$$A = \left\| \frac{\partial f_i(N)}{\partial N_j} \Big|_{N^*} \right\|. \quad (6.2)$$

Эта матрица называется *матрицей сообщества*. Ее элемент  $a_{ij} = \partial f_i / \partial N_j$  показывает характер (знак) и интенсивность (абсолютная величина) влияния  $j$ -го вида на  $i$ -й вид, так что введенная в § 1 знаковая матрица, описывающая структуру взаимодействия видов, есть не что иное, как

$$S = \text{sign } A = \left\| \text{sign } \frac{\partial f_i(N)}{\partial N_j} \Big|_{N^*} \right\|. \quad (6.3)$$

То обстоятельство, что в системе (6.1) может оказаться не одно, а несколько равновесных состояний, которым соответствуют различные, вообще говоря, матрицы  $S$ , не противоречит биологическому смыслу, ибо в природе известны системы, структура видовых отношений в которых может меняться в зависимости от состояния системы.

Качественная устойчивость является, очевидно, лишь свойством знаковой структуры  $S$  матрицы сообщества  $A$  и на основании (6.3) может быть сформулирована на языке матриц: матрица  $A$  называется *качественно устойчивой* (или *знак-устойчивой*), если она устойчива при любых значениях абсолютных величин ее ненулевых элементов. Иными словами,  $A$  сохраняет устойчивость при любых численных изменениях ее элементов, не нарушающих знаковую структуру  $S = \text{sign } A$ .

Если  $A$  не обладает знак-устойчивостью, то в рамках заданной знаковой структуры существуют такие значения  $a_{ij}$ , что в спектре  $A$  обнаруживаются  $\text{Re } \lambda_i \geq 0$ ; при этом может также оказаться, что существуют наборы  $\{a_{ij}\}$ , при которых  $A$  все же устойчива. Иными словами, при одних значениях интенсивностей видовых отношений сообщество может быть устойчивым, а при других — неустойчивым.

Качественная устойчивость системы (6.1) — это, в определенном смысле (в пределах метода линеаризации), эквивалент ее структурной устойчивости, т. е. способности сохранять устойчивость  $N^*$  при всех допустимых вариациях параметров функций  $f_i(N)$ ; при этом множество допустимых вариаций — это те значения параметров, которые сохраняют знаковую структуру  $S$  и допускают существование равновесия  $N^* > 0$ .

Заметим, что по трофическим графам сообществ, описанным в § 1, невозможно однозначно установить знаковую структуру сообщества без дополнительной конкретизации характера взаимоотношений видов одного и того же трофи-

ческого уровня, т. е. между трофическими графами и матрицами  $S$  нет взаимно однозначного соответствия. Такого соответствия можно добиться, если между вершинами графа проводить ориентированные ребра и приписывать им знаки  $+$  или  $-$  по следующему правилу: если вид  $j$  влияет каким-либо образом на вид  $i$ , то проводится ребро  $j \rightarrow i$  и ему приписывается знак этого влияния (рис. 24). Такая конструкция называется *знаковый ориентированный граф* и в дальнейшем для краткости будет

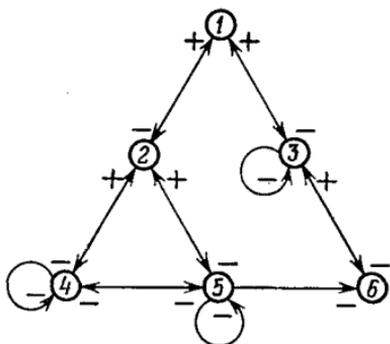


Рис. 24. Знаковый ориентированный граф сообщества. Вид 1 является хищником 2 и 3, которые, в свою очередь, питаются на видах 4, 5, 6; 4 и 5 связаны отношением конкуренции, а вид 6 связан с 5 отношением аменсализма; виды 3, 4, 5 самолимитируются по численности.

именоваться ЗОГ. Ясно, что качественная устойчивость сообщества является свойством его ЗОГ и условия качественной устойчивости могут формулироваться как в терминах матриц, так и в терминах соответствующих ЗОГ. Существует целый ряд необходимых и достаточных условий знак-устойчивости матриц, причем установление необходимых условий опирается, как правило, на детерминантный критерий Рауса — Гурвица, а достаточных — на критерий Ляпунова устойчивости матриц.

До недавнего времени критерием знак-устойчивости действительной неразложимой  $n \times n$ -матрицы  $A = \| a_{ij} \|$  считалась следующая совокупность условий, полученная Дж. Квирком и Р. Руппертом при исследовании матриц, которые возникают в моделях математической экономики:

- (1)  $a_{ij}a_{ji} \leq 0$  для всех  $i \neq j$ ;
- (2) для любой последовательности  $m > 2$  индексов  $i_1 \neq i_2 \neq \dots \neq i_m$  неравенства  $a_{i_1 i_2} \neq 0, a_{i_2 i_3} \neq 0, \dots, a_{i_{m-1} i_m} \neq 0$  влекут  $a_{i_m i_1} = 0$ ;
- (3)  $a_{ii} \leq 0$  для всех  $i$ , причем  $a_{i_0 i_0} < 0$  для некоторого  $i_0$ ;
- (4) существует ненулевой член в разложении  $\det A$ .

Условия (1) и (3) легко интерпретируются экологически: (1) означает, что в сообществе не должно быть отношений конкуренции или симбиоза; (3) означает, что не должно быть

самовозрастающих видов и по крайней мере один вид обладает самодемпфированием. Условием (2) означает, что ЗОГ сообщества не содержит (ориентированных) циклов длиной более 2.

Условие (4) формально означает, что есть такая перестановка  $\sigma$  индексов  $1, 2, \dots, n$ , что

$$s_{1, \sigma(1)} s_{2, \sigma(2)} \dots s_{n, \sigma(n)} \neq 0, \quad (6.4)$$

где  $s_{ij}$  — элементы знаковой матрицы  $S = \text{sign } A$ . Любая перестановка  $\sigma$  может быть представлена в виде циклической структуры

$$\sigma = c_1 \dots c_p$$

с циклами  $c_j$  длины  $l_j$  такой, что

$$1 \leq l_j \leq n, \quad \sum_{i=1}^p l_j = n.$$

Каждому циклу  $c = (i_1, i_2, \dots, i_l)$  длины  $l$  соответствует группа ненулевых сомножителей произведения (6.4):

$$a_{i_1 i_2} \neq 0, \quad a_{i_2 i_3} \neq 0, \dots, a_{i_{l-1} i_l} \neq 0, \quad a_{i_l i_1} \neq 0.$$

В ЗОГ это соответствует тому, что вершины  $i_1, \dots, i_l$  соединены в ориентированный цикл. Таким образом, условие (4) означает, что существует хотя бы одно разбиение ЗОГ на непересекающиеся циклы, сумма длин которых равна  $n$ . Поскольку условие (2) запрещает циклы длиннее 2, с учетом (1) отсюда следует, что в ЗОГ качественно устойчивого сообщества можно выделить  $k$  ( $0 \leq k \leq n/2$ ) пар видов хищник — жертва так, чтобы остальные  $n - 2k$  видов были самодемпфируемыми (являлись циклами длины 1).

Весьма существенным моментом в формулировке условий (1)–(4) является требование *неразложимости* матрицы. Напомним, что матрица  $A$  называется *разложимой*, если некоторой перестановкой ее рядов (строк и соответствующих столбцов) она может быть приведена к виду

$$A = \begin{vmatrix} B & 0 \\ C & D \end{vmatrix}, \quad (6.5)$$

где  $B$  и  $D$  — квадратные матрицы порядков  $p$  и  $q$  ( $p + q = n$ ). Для сообщества неразложимость означает, что в нем нельзя

выделить группу  $p$  ( $1 \leq p \leq n$ ) видов так, чтобы они не испытывали никакого влияния со стороны остальных  $n - p$  видов. Или же в графе невозможно выбрать  $p$  вершин так, чтобы ни одна из них не служила концом стрелок, идущих от каких-либо из остальных  $n - p$  вершин.

Необходимое условие неразложимости заключается в следующем: существует по крайней мере один ненулевой недиагональный элемент в каждой строке и каждом столбце матрицы. Действительно, если это условие нарушается, скажем, в  $i$ -й строке, то перестановка индексов, переводящая  $i$  в 1 и наоборот, дает матрицу, у которой  $a_{12} = a_{13} = \dots = a_{1n} = 0$ , т. е. имеет место разложимость.

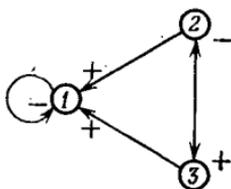


Рис. 25. Самолитируемый вид-комменсал 1 связан с парой хищник—жертва 3—2.

Экологическая интерпретация этого условия неразложимости такова: каждый вид сообщества обязательно испытывает влияние хотя бы одного из остальных видов и сам, в свою очередь, влияет по крайней мере на один из остальных видов.

Граф на рис. 24 соответствует неразложимой матрице, однако условия (1) и (2) для него не выполнены. В то же время разложимая матрица

$$\begin{vmatrix} -a & b & c \\ 0 & 0 & -d \\ 0 & e & 0 \end{vmatrix}, \quad a, b, c, d, e > 0, \quad (6.6)$$

(ЗОГ рис. 25) удовлетворяет условиям (1)—(4), но имеет в спектре пару чисто мнимых чисел  $\lambda_{1,2} = \pm i \sqrt{de}$  ( $\lambda_3 = -a$ ), т. е. не является даже устойчивой.

Оказывается, неразложимость матрицы  $A$  еще более сужает разнообразие видовых отношений в качественно устойчивом сообществе. Этот факт вытекает из нижеследующей леммы, которая использует понятие симметричной и асимметричной нулевой структуры. Будем говорить, что матрица  $A$  обладает *симметричной структурой*, если  $a_{ij} \neq 0$  влечет  $a_{ji} \neq 0$  для любой пары индексов  $i \neq j$ , и *асимметричной структурой*, если для некоторых  $i \neq j$   $a_{ij} = 0$  и  $a_{ji} \neq 0$ .

**Л е м м а 1.** Если  $A$  удовлетворяет условию (2) и обладает асимметричной структурой, то  $A$  разложима.

Доказательство. В асимметричной нулевой структуре  $A$  найдется элемент  $a_{ij} \neq 0$  ( $i \neq j$ ) такой, что  $a_{ji} = 0$ . Тогда в результате перестановки рядов  $A$ , задаваемой перестановкой индексов

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 & \dots & i & \dots & j & \dots & n \\ i & j & \dots & 1 & \dots & 2 & \dots & n \end{pmatrix},$$

получим  $a_{12} \neq 0$ ,  $a_{21} = 0$ . Если теперь в матрице  $A$  справа от  $a_{22}$  стоят одни лишь нули, то  $A$  разложима. Если не все элементы справа от  $a_{22}$  — нули, то пусть  $a_{2j} \neq 0$  — первый из них. Перестановка индексов  $3 \rightleftharpoons j$  дает тогда  $a_{23} \neq 0$ , откуда по условию (2)  $a_{31} = 0$ , т. е.  $A$  приводится к виду

$$A = \begin{pmatrix} * & \emptyset & * & * & \dots \\ 0 & * & \emptyset & * & \dots \\ 0 & * & \dots & & \\ * & \dots & & & \\ \dots & & & & \end{pmatrix},$$

где  $*$  обозначает произвольный, а  $\emptyset$  — ненулевой элемент.

Если подобная процедура выполнима и для 3-й, 4-й, ... ,  $n$ -й строки, т. е. если в каждой из них справа от диагонального элемента найдутся ненулевые элементы, то в первом столбце  $A$  все элементы ниже  $a_{11}$  окажутся нулями, что означает разложимость  $A$ . В противном случае пусть  $m$  — номер первой из строк, для которых не выполняется требование процедуры, т. е.  $a_{m, m+1} = a_{m, m+2} = \dots = a_{mn} = 0$  и

$$A = \begin{pmatrix} * & \emptyset & * & \dots & & * & \dots \\ 0 & * & \emptyset & * & \dots & * & \dots \\ \vdots & & \ddots & & & & \\ 0 & * & \dots & * & \emptyset & * & \dots \\ 0 & * & \dots & & * & 0 & \dots & 0 \\ * & \dots & & & & & & \\ \dots & & & & & & & \end{pmatrix} \begin{array}{l} 1 \\ 2 \\ \dots \\ m-1 \\ m \end{array}$$

Если при этом подматрица  $A^\circ = A \begin{pmatrix} 2, 3, \dots, m-1 \\ m+1, \dots, n \end{pmatrix}$  целиком состоит из нулей, то перестановка индексов  $1 \rightleftharpoons m$  дает в правом верхнем углу  $A$  нулевой блок размером  $(m-1) \times (n-m+1)$ , т. е. снова  $A$  разложима. Если же в подматрице  $A^\circ$  найдется  $a_{ij} \neq 0$ , то перестановка индексов

$j \geq m + 1$ , не затрагивающая первые  $m$  строк и столбцов, дает  $a_{i, m+1} \neq 0$  ( $2 \leq i \leq m - 1$ ). Поскольку  $a_{12} \neq 0$ ,  $a_{23} \neq 0, \dots, a_{i-1, i} \neq 0$ , из условия (2) вытекает

$$a_{m+1, 1} = 0.$$

Рассматриваем далее  $(m + 1)$ -ю строку: либо справа от диагонали есть ненулевые элементы, и тогда появляется  $a_{m+2, 1} = 0$ , либо все эти элементы — нули и тогда мы обращаемся к подматрице  $A^\circ$ . Если в ней еще остались нули, то, как и прежде, переводим один из них в  $(m + 2)$ -й столбец и по условию (2) получаем

$$a_{m+2, 1} = 0.$$

В конце концов такой процедурой мы либо исчерпываем все ненулевые элементы  $A^\circ$  и получаем правый верхний блок из нулей, либо доходим до  $a_{n1} = 0$  в первом столбце — и то, и другое означает разложимость  $A$ . Лемма 1 доказана.

Из леммы 1 и условия (1) немедленно следует, что симметричные ненулевые элементы неразложимой знак-устойчивой матрицы  $A$  должны иметь противоположные знаки, т. е. единственным типом межвидовых отношений в качественно устойчивом сообществе с неразложимой матрицей могут быть лишь отношения хищник — жертва.

Следующая теорема (приводимая без доказательства) устанавливает ситуацию, когда знак-устойчивыми могут быть и разложимые матрицы.

**Теорема 1.** Пусть  $A = \| a_{ij} \|$  — действительная матрица с  $a_{ii} < 0$  при всех  $i = 1, 2, \dots, n$ . Тогда для знак-устойчивости  $A$  необходимо и достаточно выполнение условий (1) и (2).

Итак, за счет довольно сильного ограничения, — что все виды в сообществе обладают самолимитированием, наряду с типом хищник — жертва оказываются возможными и отношения аменсализма и комменсализма.

Заметим, что знак-устойчивые матрицы со всеми отрицательными диагональными элементами и вполне устойчивы, так что для таких матриц диаграмма свойств (5.1) может быть дополнена соотношением

$$\boxed{\text{Знак-устойчивость}} \xrightarrow{a_{ii} < 0} \boxed{\text{Полная устойчивость}}. \quad (6.7)$$

В том, что это соотношение не обратимо, убеждает пример отрицательно определенной матрицы  $A$  (которая диссипативна и, следовательно, вполне устойчива) со всеми отрицательными элементами; такая матрица нарушает условие (1) и не может быть знак-устойчивой.

Рассмотрим теперь матрицу сообщества из 5 видов, ЗОГ которого изображен на рис. 26. Пусть

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & -1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & -1 & 0 \end{pmatrix}. \quad (6.8)$$

Легко убедиться, что  $A$  удовлетворяет всем условиям (1) — (4) и, как показывает граф на рис. 26, является неразложимой. Тем не менее спектр  $A$  состоит из чисел  $\lambda_1 \approx -0,36$ ,

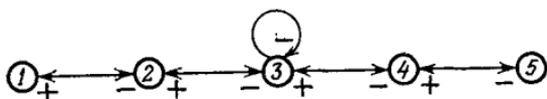


Рис. 26. ЗОГ сообщества из 5 видов: 1-й питается 2-м, 2-й — 3-м и т. д.; 3-й вид самолимитируется.

$\lambda_{2,3} = -0,32 \pm 0,16i$ ,  $\lambda_{4,5} = \pm i$ , т. е. содержит чисто мнимые числа. Этот пример показывает, что условия (1)—(4) являются лишь необходимыми, но не достаточными условиями знак-устойчивости неразложимой матрицы.

Достаточные условия, изложенные в следующем параграфе, свидетельствуют о том, что для качественной устойчивости экосистем важно не только наличие видов с самолимитированием, но и специальное расположение таких видов в структуре сообщества.

## § 7. Достаточные условия знак-устойчивости

Результаты и выводы предыдущего параграфа ставят вопрос: нельзя ли как-нибудь усилить условия (1)—(4) с тем, чтобы превратить их в достаточные условия знак-устойчивости матрицы  $A$ ? Оказывается, условие (3) может быть усилено так, что вся совокупность условий даст

достаточные условия знак-устойчивости любой действительной, не обязательно неразложимой матрицы.

Для формулировки этого усиленного условия (3) — обозначим его (3') — нам потребуется понятие «хищного сообщества». Рассмотрим в ЗОГ сообщества какую-нибудь вершину, включенную в 2-цикл, одна из стрелок которого имеет знак —, а другая +, и объединим все вершины, связанные с данной подобными 2-циклами; затем к полученным вершинам добавим новые, связанные с ними такими же 2-циклами и т. д. Иными словами, объединим в одно множество все виды, образующие с данным некоторую структуру связей хищник — жертва. Максимальное множество таких видов будем называть *хищным сообществом*, содержащим первый вид. Если какой-либо вид не связан отношением + — ни с какими видами, то для полноты будем также называть его (*тривиальным*) хищным сообществом. Если в сообществе совсем отсутствуют отношения хищник — жертва, оно, согласно нашему определению, содержит  $n$  тривиальных хищных сообществ. ЗОГ рис. 24 и рис. 26 содержат лишь по одному хищному сообществу, а в ЗОГ рис. 25 их два: {1} и {2, 3}.

Разбиению ЗОГ с матрицей  $A = \| a_{ij} \|$  на хищные сообщества можно поставить в соответствие матрицу  $\tilde{A} = \| \tilde{a}_{ij} \|$  по следующему правилу:  $\tilde{a}_{ij} = a_{ij}$ , если ребро  $a_{ij}$  принадлежит некоторому циклу, и  $a_{ij} = 0$  в противном случае. Для ЗОГ и матриц, удовлетворяющих условиям (1) и (2), это означает стирание всех стрелок, связывающих хищные сообщества (эти стрелки соответствуют отношениям аменсализма либо комменсализма), а матрица  $A$  приобретает блочно-диагональный вид с блоками, соответствующими отдельным хищным сообществам. Например, для ЗОГ рис. 25 это означает стирание ребер  $2 \rightarrow 1$  и  $3 \rightarrow 1$ , а матрица  $\tilde{A}$  принимает вид

$$\tilde{A} = \left\| \begin{array}{ccc} -a & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -d \\ 0 & e & 0 \end{array} \right\|.$$

Следующая, лемма показывает, что устойчивость полученного таким путем и исходного графов эквивалентна.

**Лемма 2.** Все собственные числа  $A$  и  $\tilde{A}$  совпадают.

**Доказательство.** Пусть элементу  $a_{rs} \neq 0$  соответствует стрелка графа, не принадлежащая никакому

циклу (длины больше 1). Это эквивалентно тому, что любое произведение элементов вида

$$a_{rs} a_{sr}, a_{ir} a_{rs} a_{si}, a_{ij} a_{jr} a_{rs} a_{si}, \dots,$$

где  $r, s, i, j, \dots$  — различные индексы, обращается в нуль. Соответственно обращаются в нуль и аналогичные произведения элементов характеристической матрицы  $\|A - \lambda I\| = \|a_{ij} - \delta_{ij}\lambda\|$ . А это значит, что в разложении характеристического определителя исчезают все члены, содержащие сомножителем элемент  $(a_{rs} - \delta_{rs}\lambda)$ , т. е. если положить  $a_{rs} = 0$ , то значение определителя не изменится. Таким образом,

$$\det \|A - \lambda I\| = \det \|\tilde{A} - \lambda I\|, \quad (7.1)$$

что и требовалось доказать.

Итак, по устойчивости хищных сообществ можно судить об устойчивости исходного графа. Заметим, что требование

$$0 \neq \det A = \det \tilde{A},$$

очевидно, необходимое для устойчивости  $A$ , означает, что все тривиальные хищные сообщества должны обладать самолимитированием. Свойства устойчивости матрицы  $\tilde{A}$ , соответствующей разбиению ЗОГ на хищные сообщества, устанавливает

**Т е о р е м а 2.** *Если  $A$  удовлетворяет условиям (1)–(4), то вещественные части спектра  $\tilde{A}$  неположительны, т. е.  $\operatorname{Re} \lambda(\tilde{A}) \leq 0$ , причем кратность значений с нулевой вещественной частью не превосходит 1.*

**Д о к а з а т е л ь с т в о.** Рассмотрим отдельное хищное сообщество, включающее  $m$  видов, и соответствующую  $m \times m$ -матрицу  $\tilde{A}$ . Определим  $m$  положительных чисел  $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_m$  следующим образом. Положим  $\alpha_1 = 1$ . Для каждого  $i$ -го вида, связанного в  $\tilde{A}$  с видом 1, положим

$$\alpha_i = -a_{1i}/a_{i1} > 0 \quad (7.2)$$

по условию (1) и построению хищного сообщества. Продолжая действовать подобным образом, определим для каждого  $j$ -го вида, связанного с  $i$ -м, величины  $\alpha_j$  из соотношения

$$\alpha_j a_{ji} = -\alpha_i a_{ij}, \quad i \neq j, \quad (7.3)$$

и т. д. Поскольку в графе нет замкнутых петель (длины больше 2), таким путем мы получим все  $\alpha_1, \dots, \alpha_m$ .

Определим теперь функцию

$$\varphi(x_1, \dots, x_m) = \sum_{i=1}^m \alpha_i x_i^2, \quad (7.4)$$

где действительный  $m$ -вектор  $x$  является решением линейной системы дифференциальных уравнений

$$dx/dt = \tilde{A}x. \quad (7.5)$$

Квадратичная форма (7.4), очевидно, положительно определена, и ее производная на траекториях системы (7.5) есть

$$\frac{d\varphi}{dt} = 2 \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m \alpha_i x_i a_{ij} x_j = 2 \sum_{i=1}^m \alpha_i a_{ii} x_i^2 \quad (7.6)$$

в силу соотношения (7.3). Так как  $a_{ii} \leq 0$ , то

$$d\varphi/dt \leq 0$$

и  $\varphi(x)$  является функцией Ляпунова для нулевого решения системы (7.5), которое, следовательно, локально устойчиво. Отсюда и вытекает утверждение теоремы, ибо в противном случае нулевое решение было бы неустойчивым.

Теорема 2 оставляет, таким образом, лишь две возможности для спектра  $\tilde{A}$ : либо все  $\operatorname{Re} \lambda(\tilde{A}) < 0$ , и нулевое решение асимптотически устойчиво, либо некоторые собственные числа кратности не более 1 имеют нулевые вещественные части — такую ситуацию иногда называют *нейтральной устойчивостью*. Центральная идея нижеследующего состоит в том, чтобы получить условия, отделяющие две эти ситуации.

При  $\det \tilde{A} \neq 0$  альтернативой асимптотической устойчивости служит наличие чисто мнимых чисел в спектре  $\tilde{A}$ . Необходимое условие тому вытекает из следующих соображений. Каждой паре чисто мнимых собственных чисел  $\tilde{A}$  соответствуют синусоидальные (с постоянной амплитудой) слагаемые в общем решении системы (7.5); те из компонент решения  $x_i(t)$ , которые содержат такие слагаемые, будем называть *осциллирующими*. В структуре хищного сообщества  $\tilde{A}$  осциллирующие и неосциллирующие виды должны быть расположены специальным образом. В частности, виды

$x_k$  с самолимитированием ( $a_{kk} < 0$ ) не могут быть осциллирующими. Действительно, периодическому решению системы (7.5) соответствует конечная замкнутая траектория в фазовом пространстве; ясно, что производная функции Ляпунова всюду вдоль этой траектории  $d\varphi/dt \equiv 0$ . С учетом (7.6) и (7.2) отсюда вытекает, что  $x_k \equiv 0$  всюду вдоль периодического решения.

Далее, из уравнения для  $dx_i/dt$  любого осциллирующего вида  $x_i$  следует, что  $x_i$  должен быть связан хотя бы с одним другим осциллирующим видом. А если неосциллирующий вид  $x_k$  связан с некоторым осциллирующим видом, то он с необходимостью имеет связь и с каким-либо другим осциллирующим видом.

Эти требования к структуре нейтрально устойчивого хищного сообщества могут быть формализованы с помощью понятия «черно-белого теста». Будем говорить, что хищное сообщество *удовлетворяет черно-белому тесту*, если каждая вершина его графа может быть окрашена в черный или белый цвет так, что:

- а) все вершины с самолимитированием — черные;
- б) найдется хотя бы одна белая вершина;
- в) каждая белая вершина связана по крайней мере с одной другой белой вершиной;
- г) каждая черная вершина, связанная с белой, связана и хотя бы с одной другой белой вершиной.

Например, хищное сообщество  $\{1\}$  ЗОГ рис. 25 нарушает требование б), а  $\{2, 3\}$  полностью удовлетворяет тесту. ЗОГ рис. 26 удовлетворяет тесту, но если переместить самолимитирование в любую другую вершину, тест выполняться перестанет.

Если хищное сообщество нарушает черно-белый тест, то оно не может быть нейтрально устойчивым, и, следовательно (теорема 2), оно асимптотически устойчиво. Таким образом, если все хищные сообщества исходного ЗОГ с матрицей  $A$  не удовлетворяют черно-белому тесту, то все  $\operatorname{Re} \lambda(\bar{A}) < 0$  и матрица  $A$  (лемма 2) устойчива.

Подводя итог, получаем, что для знак-устойчивости любой действительной матрицы  $A$  достаточно выполнения совокупности условий (1), (2), (3') и (4), где (3') требует, чтобы виды с самолимитированием были расположены в ЗОГ таким образом, что все его хищные сообщества нарушают черно-белый тест.

В целом же класс качественно устойчивых сообществ оказывается весьма нешироким. Если отказаться от доволно сильного ограничения, что все виды сообщества обладают самолимитированием, то качественно устойчивыми могут быть лишь структуры хищник — жертва со специальным расположением самолимитируемых видов (неразложимая матрица) либо совокупности нескольких хищных сообществ, между отдельными видами которых есть связи аменсализма или комменсализма.

Отсутствие качественной устойчивости, однако, еще не означает, что система не может быть устойчивой в некоторых областях значений параметров — в последующих главах будут рассматриваться, в основном, именно такие сообщества.

## § 8. Библиография и комментарии

§ 1. Классификация типов взаимодействия видов на основе пары знаков взаимного влияния описана — помимо фундаментальной монографии Ю. Одума — также в книге:

У и л ь я м с о н М. Анализ биологических популяций. Перевод с англ. — М.: Мир., 1975.

§§ 2, 3. Результаты В. Вольтерра по консервативным и диссипативным сообществам изложены в его лекциях:

В о л ь т е р р а В. Математическая теория борьбы за существование. Перевод с франц. — М.: Наука, 1976.

В послесловии к этой книге:

С в и р е ж е в Ю. М. Вито Вольтерра и современная математическая экология,

содержится материал, которому следует § 2.

§ 4. Излагаются результаты работы:

Y o r k e J. A., A n d e r s o n W. N. Predator-prey patterns. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1973, 70, № 7, p. 2069—2071.

Алгоритм поиска разбиения на пары максимальной кардинальности содержится в статье:

E d m o n d s J. Paths, trees, and flowers. — Can. J. Math. 1965, 17, № 3, p. 449—467.

В литературе по теории графов разбиению на пары хищник—жертва соответствует термин согласование или парасочетание, а трофический граф называется двудольным или простым.

§ 5. Определение  $D$ -устойчивости и полной устойчивости матрицы и необходимое условие  $D$ -устойчивости следуют статье:

Q u i r k J. P., R u p p e r t R. Qualitative economics and the stability of equilibrium. — Rev. Econ. Studies, 1965, 32, № 92, p. 311—326.

В несколько иной, но эквивалентной форме определение  $D$ -устойчивости дано в работе:

Arrow K. J., Masmanus M. A note on dynamic stability. — *Econometrica*, 26, 1958, № 3, p. 448—454,

где доказано также достаточное условие  $D$ -устойчивости.

§ 6. 7. Понятие качественной устойчивости сообщества формулировалось и обсуждалось в работах:

May R. M. Qualitative stability in model ecosystems. — *Ecology*, 1973, 54, № 3, p. 638—641;

May R. M., *Stability and complexity in model ecosystems*. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1973.

Определение знак-устойчивости матрицы, условия (1)—(4) и ряд теорем о знак-устойчивости, в том числе теорема 1, приведены в статье \*):

Quirk J. P., Ruppert R. Qualitative economics and the stability of equilibrium. — *Rev. Econ. Studies*, 1965, 32, № 92, p. 311—326.

Отсюда же взяты и основные идеи доказательства леммы 1.

Примеры неустойчивых матриц (6.6) и (6.8) и доказательство достаточных условий знак-устойчивости предлагались в статье:

Jeffries C. Qualitative stability and digraphs in model ecosystems. — *Ecology*, 1974, 55, № 6, p. 1415—1419.

Обобщение этих условий на случай, когда элементы матрицы  $A$  зависят от численностей и от  $t$ , см. в работе:

Jeffries C. Stability of ecosystems with complex food webs. — *Theor. Pop. Biol.*, 1975, 7, № 2, p. 149—155.

Дальнейшие исследования качественных свойств сообществ с использованием знаковых ориентированных графов содержатся в статье:

Levins R. Evolution in communities near equilibrium. — In: *Ecology and evolution of communities*. Eds. M. Cody, J. Diamond. — Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975, p. 16—50.

---

\*) Условия (1)—(4) ошибочно объявлены здесь достаточными для знак-устойчивости неразложимой матрицы.

СООБЩЕСТВА С ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ  
И ТРОФИЧЕСКИЕ ЦЕПИ

## § 1. Экологическое введение

Структура сообщества, демонстрирующая перенос энергии, заключенной в пище, от одного вида к другому (связанных между собой отношениями типа хищник — жертва), называется в экологии *трофической цепью*. При каждом очередном переносе значительная часть энергии ( $\sim 70\text{--}80\%$ ) теряется, расходуясь на дыхание и переходя в тепло. Это ограничивает число «звеньев» цепи обычно до четырех-пяти, хотя в любой экосистеме либо всегда существует (правда, в ничтожных численностях), либо заносятся извне особи видов, которые могли бы образовать следующий трофический уровень. Когда резко увеличивается количество поступающей в экосистему энергии или в результате каких-либо воздействий (например, внесения удобрений) значительно возрастает продуктивность первого уровня, то возможность образования нового уровня, обусловленная имеющимся генерационным материалом, реализуется, и в системе возникает и закрепляется новый трофический уровень.

Трофические цепи не изолированы друг от друга, а переплетаясь, образуют трофический граф (трофическую сеть). Пример такой трофической сети (экосистема небольшого ручья) приведен на рис. 27. Это открытая экосистема, часть основного ресурса в которую поступает в виде опавших листьев 1 и других органических остатков 2, приносимых течением. Она включает три трофических уровня. Виды 3 — зеленые водоросли — и 4 — диатомовые водоросли — образуют уровень продуцентов; виды 5 — веснянка, 6 — поденки и комары-дергуны, 7 — ручейники и 8 — поденка (*Ecdyonurus*) — уровень первичных консументов, а виды 11 — веснянка (*Perla*) и 12 — ручейник (*Dinocras*) — уровень вторичных консументов. Формы 9 —

ручейники, строящие ловчую сеть, — и 10 — ручейник (*Rhyacophila*) — занимают некоторый промежуточный уровень. Очевидно, что последовательности видов  $3 \rightarrow 6 \rightarrow 12$  или  $2 \rightarrow 7 \rightarrow 11$  образуют трофические цепи (можно привести и другие примеры).

Можно сказать, что трофическая цепь описывает сообщество, два последовательных вида в котором образуют

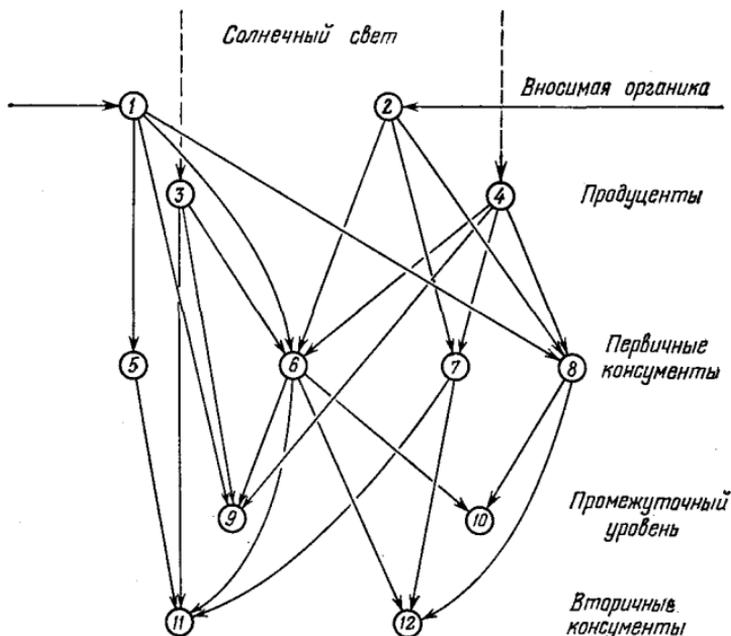


Рис. 27. Часть трофической сети экосистемы ручья в Южном Уэльсе. (Из статьи: Jones J. R. E. A further ecological study of a calcareous stream in the «Black Mountain» district of South Wales. — J. Anim. Ecol., 1949, 18, № 2, p. 142—159.)

пару хищник — жертва; начинается трофическая цепь с некоторого ресурса. Такое сообщество естественно назвать сообществом с вертикальной структурой.

Поскольку любое реальное сообщество описывается достаточно сложной трофической сетью, то и модель усложняется. По-видимому, существуют два пути упрощения исходной модели. Это либо агрегация всех видов, принадлежащих одному и тому же трофическому уровню, в один «псевдовид», либо выделение в трофической сети одной вер-

тикальной ветви (одной трофической цепи), поток энергии по которой намного превосходит потоки энергии по другим ветвям, и пренебрежение остальными. Первый способ применим в том случае, когда занимающие трофический уровень виды близки по своим экологическим характеристикам, и «псевдовид» будет соответствовать виду с некоторыми средними значениями этих характеристик. Второй способ целесообразно применять, когда на каждом трофическом уровне можно выделить доминантный вид. В любом случае после таких упрощающих операций на каждом из уровней остается один вид, а трофическая структура этого агрегированного сообщества будет описываться трофической цепью. Когда же осреднение или выделение вида-доминанта на одном трофическом уровне становится невозможным (например, существуют две или более значительно отличающихся друг от друга, но энергетически равноправных экологических групп), то здесь уже необходимо рассматривать несколько трофических цепей или ветвящиеся трофические цепи.

Настоящая глава содержит исследование устойчивости подобного рода трофических структур в рамках моделей «почти вольтерровского» типа.

## § 2. Разомкнутые и замкнутые трофические цепи

До сих пор мы не конкретизировали понятие «ресурс» — в реальных экосистемах это может быть либо энергия, либо какие-то жизненно необходимые вещества (например, углерод, азот или фосфор). Если по отношению к энергии любая экосистема является незамкнутой, энергия солнечного света «протекает» через экосистему, попутно рассеиваясь в виде тепла (расходы на дыхание, на метаболическую активность и т. д.), то по отношению к биологическим веществам (углероду, азоту, фосфору и т. д.) экосистемы являются замкнутыми (с той или иной степенью замкнутости). Замыкание происходит за счет деятельности так называемых «разлагателей» (микроорганизмы, грибы, черви), которые разлагают мертвую органику до минеральных компонентов, служащих питательными веществами для первичных трофических уровней. То же самое справедливо и для трофических цепей. Поэтому в дальнейшем мы будем рассматривать два типа трофических цепей: незамкнутые («проточные») и

замкнутые («циклы»). Схематически оба эти типа изображены на рис. 28.

Рост и развитие экосистем, как правило, лимитируется каким-либо фактором (*принцип Либиха*). Это может быть либо солнечный свет, либо какой-нибудь химический элемент — обычно азот или фосфор. Если солнечный свет —

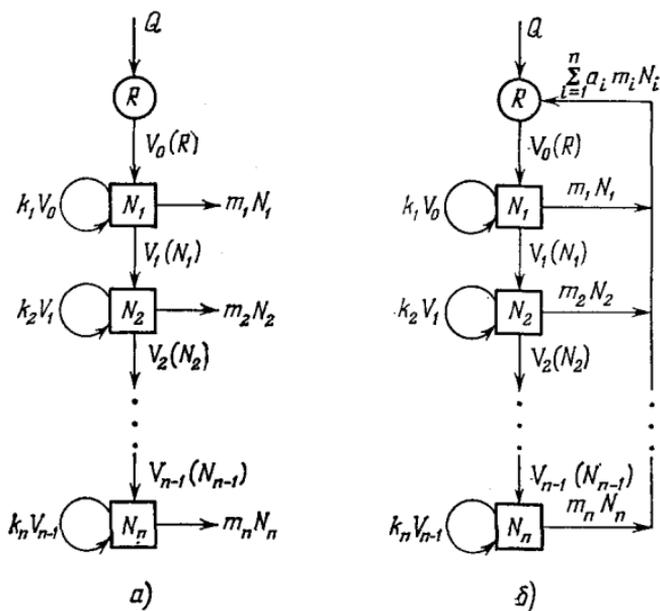


Рис. 28. Схема трофической цепи длины  $n$ : а) незамкнутая («проточная») цепь; б) замкнутая цепь («цикл»). Коэффициенты  $a_i$  ( $0 \leq a_i \leq 1$ ) — доли восстановленного видами-разлагателями ресурса, содержащегося в отмершей биомассе  $i$ -го вида. Эти коэффициенты характеризуют степень замыкания трофической цепи.

ресурс невозобновимый, то химические вещества за счет деятельности разлагателей снова вовлекаются в круговорот. Поэтому в том случае, когда лимитирующим фактором оказывается солнечный свет, трофическая цепь незамкнута, а если это один из биогенных элементов, то трофическая цепь замыкается в цикл.

Рассмотрим более подробно схемы на рис. 28. Здесь  $R$  — ресурс, используемый 1-м видом с биомассой  $N_1$ . Удельная скорость использования  $V_0(R)$  — это количество ресурса потребляемое единицей биомассы (одной особью) 1-го вида

за единицу времени. Из общего количества потребляемого ресурса  $V_0(R)$  лишь  $k_1$ -я доля его идет на воспроизводство новой биомассы 1-го вида, остальное расходуется на поддержание жизнедеятельности. Кроме того, с постоянной скоростью  $m_1$  биомасса 1-го вида отмирает, 2-й вид использует уже в качестве ресурса биомассу 1-го вида, потребляя ее с удельной скоростью  $V_1(N_1)$ , 3-й вид — биомассу второго и т. д. Цепочка заканчивается на  $n$ -м виде, биомассу которого уже никто не потребляет.

Вторая схема этого рисунка отличается от первой тем, что существует  $(n + 1)$ -й вид — разлагатель, который в качестве ресурса использует мертвую биомассу первых  $n$  видов и за счет своей жизнедеятельности частично восполняет убыль ресурса  $R$ . Мы будем предполагать, что разложение мертвой биомассы происходит достаточно быстро и высвободившийся при разложении ресурс практически мгновенно снова может быть использован 1-м видом. Кроме того, скорость роста биомассы вида-разлагателя столь велика, что он также практически мгновенно может утилизировать любое количество мертвой биомассы других видов. В этом случае нет необходимости рассматривать численность или биомассу вида-разлагателя в качестве отдельной фазовой переменной — можно считать, что вся отмирающая биомасса (или некоторая ее часть — если учитывать неизбежные потери в этом процессе) сразу же возвращается в блок ресурса.

Пусть экосистема имеет трофический граф типа изображенных на рис. 28. Предположим, что вся таким образом организованная экосистема стремится к некоторому состоянию равновесия, причем в этом состоянии отличны от нуля стационарные численности только первых  $q$  видов. Такое устойчивое равновесие естественно называть *трофической цепью длины  $q$* .

Пусть скорость поступления в экосистему внешнего ресурса постоянна и равна  $Q$ . Ставится следующий вопрос: какова должна быть эта скорость (при заданных трофических функциях  $V_0(R)$ ,  $V_i(N_i)$ ,  $i = 1, \dots, n$ , и параметрах  $k_i$ ,  $m_i$ ,  $a_i$ ), чтобы в таком сообществе существовало устойчивое нетривиальное равновесное состояние с ненулевыми численностями первых  $q$  видов? Другими словами, каковы условия существования трофической цепи длины  $q$ ? Очевидно, эти условия определяются параметрами экосистемы

и скоростью поступления в экосистему внешнего ресурса.

По трофическим графам на рис. 28 достаточно просто выписываются следующие балансовые уравнения для биомасс видов.

а) Незамкнутая цепь:

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= Q - V_0(R) N_1, \\ \frac{dN_1}{dt} &= -m_1 N_1 + k_1 V_0(R) N_1 - V_1(N_1) N_2, \\ \frac{dN_i}{dt} &= -m_i N_i + k_i V_{i-1}(N_{i-1}) N_i - V_i(N_i) N_{i+1}, \\ & i = 2, 3, \dots, n-1, \\ \frac{dN_n}{dt} &= -m_n N_n + k_n V_{n-1}(N_{n-1}) N_n. \end{aligned} \quad (2.1)$$

б) Замкнутая цепь:

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= Q - V_0(R) N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \\ \frac{dR_1}{dt} &= -m_1 N_1 + k_1 V_0(R) N_1 - V_1(N_1) N_2, \\ \frac{dN_i}{dt} &= -m_i N_i + k_i V_{i-1}(N_{i-1}) N_i - V_i(N_i) N_{i+1}, \\ & i = 2, 3, \dots, n-1, \\ \frac{dN_n}{dt} &= -m_n N_n + k_n V_{n-1}(N_{n-1}) N_n. \end{aligned} \quad (2.2)$$

По своему биологическому смыслу параметры  $k_i$  и  $a_i$  удовлетворяют ограничениям  $0 \leq k_i, a_i \leq 1$ .

Если считать, что ни один вид не имеет в избытке трофического ресурса, т. е. трофические связи «напряжены» (см. стр. 95), то в этом случае

$$V_0(R) = \alpha_0 R, \quad V_i(N_i) = \alpha_i N_i \quad (i = 1, \dots, n) \quad (2.3)$$

и уравнения (2.1) и (2.2) переходят в уравнения вольтерровского типа (за исключением первых уравнений, которые содержат член  $Q$ ). Тогда, полагая формально  $R \equiv N_0$  и  $N_{n+1} \equiv 0$ , мы получим для описания динамики трофических цепей двух типов следующие две системы,

а) Незамкнутая цепь:

$$\frac{dN_0}{dt} = Q - \alpha_0 N_0 N_1,$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.4)$$

б) Замкнутая цепь:

$$\frac{dN_0}{dt} = Q - \alpha_0 N_0 N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \quad (2.5)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = 1, \dots, n.$$

В последующих параграфах будут рассмотрены условия существования и устойчивости равновесий в этих системах, или, иными словами, условия существования трофических цепей.

### § 3. Типы равновесных состояний в незамкнутой цепи

В системе, описываемой уравнениями (2.4), при  $Q > 0$  могут существовать  $n$  равновесных состояний типа  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$ , где  $N_i^*$  определяются из уравнений

$$N_1^* = \frac{Q}{\alpha_0 N_0^*},$$

$$\alpha_i N_{i+1}^* = k_i \alpha_{i-1} N_{i-1}^* - m_i, \quad i = 1, \dots, q. \quad (3.1)$$

Из условия  $N_{q+1}^* = 0$  сразу следует, что

$$N_{q-1}^* = \frac{m_q}{\alpha_{q-1} k_q}. \quad (3.1')$$

Остальные значения  $N_i^*$  легко получаются по индукции:

$$N_{2s}^* = H_{2s-1} (N_0^* - f_{2s-1}), \quad s = 1, 2, \dots, \quad (3.2)$$

$$N_{2s+1}^* = H_{2s} (N_1^* - f_{2s}).$$

Здесь

$$H_{2s-1} = g_1 g_3 \dots g_{2s-1}, \quad H_{2s} = g_2 g_4 \dots g_{2s}, \quad (3.3)$$

$$g_i = k_i \alpha_{i-1} / \alpha_i, \quad i = 1, \dots, n;$$

$$f_{2s-1} = \frac{\mu_1}{H_1} + \frac{\mu_3}{H_3} + \dots + \frac{\mu_{2s-1}}{H_{2s-1}}, \quad (3.4)$$

$$f_{2s} = \frac{\mu_2}{H_2} + \frac{\mu_4}{H_4} + \dots + \frac{\mu_{2s}}{H_{2s}}, \quad \mu_i = m_i / \alpha_i, \quad i = 1, \dots, n.$$

Уже из этих выражений видно, что стационарные значения численностей видов зависят от четности своих номеров. Поэтому целесообразно рассмотреть два случая.

1. Пусть  $q = 2S$  — четное. Тогда

$$N_{q-1}^* = N_{2S-1}^* = \frac{\mu_{2S}}{g_{2S}} = H_{2S-2} (N_1^* - f_{2S-2}),$$

откуда сразу же получаем, что

$$N_1^* = f_{2S-2} + \frac{\mu_{2S}}{g_{2S}H_{2S-2}} = f_{2S-2} + \frac{\mu_{2S}}{H_{2S}} = f_{2S}.$$

Используя первое уравнение (3.1), будем иметь

$$N_0^* = \frac{Q}{\alpha_0 N_1^*} = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2S}}.$$

Зная теперь выражение  $N_0^*$  и  $N_1^*$  через параметры системы, по формулам (3.2) легко получить явные выражения для стационарной численности любого вида; например,

$$N_q^* = N_{2S}^* = H_{2S-1} \left( \frac{Q}{\alpha_0 f_{2S}} - f_{2S-1} \right). \quad (3.5)$$

2. Пусть  $q = 2S + 1$  — нечетное. Аналогично предыдущему получаем

$$N_{q-1}^* = N_{2S}^* = \frac{\mu_{2S+1}}{g_{2S+1}} = H_{2S-1} (N_0^* - f_{2S-1}),$$

откуда

$$\begin{aligned} N_{01}^* &= f_{2S+1}, & N_1^* &= Q/(\alpha_0 f_{2S+1}), \\ N_q^* &= N_{2S+1}^* = H_{2S} \left( \frac{Q}{\alpha_0 f_{2S+1}} - f_{2S} \right). \end{aligned} \quad (3.6)$$

Очевидно, что стационарные значения численностей  $N_i^*$  только тогда имеют смысл, когда они положительны. Остановимся на этом вопросе более подробно.

Как это следует из определения, функции  $f_{2s-1}$  и  $f_{2s}$  положительны и возрастают с ростом  $s$ . Величины  $N_0^*$  и  $N_1^*$  также положительны и зависят от параметра  $q$  — длины трофической цепи. Покажем, что если выполнены неравенства

$$Q > \alpha_0 f_{2S-1} f_{2S} \quad (q = 2S), \quad (3.7)$$

или

$$Q > \alpha_0 f_{2S} f_{2S+1} \quad (q = 2S + 1), \quad (3.7')$$

т. е.  $N_q^* > 0$ , то все предыдущие  $N_i^*$  ( $i = 1; \dots, q-1$ ) также должны быть положительны.

Доказательство легко проводится от противного. Но прежде чем приступить к доказательству, заметим, что согласно (3.1') всегда  $N_{q-1}^* > 0$ .

Предположим, что для некоторого  $q' < q$   $N_{q'}^* \leq 0$ . Здесь возможно четыре варианта:  $q$  и  $q'$  оба четные или оба нечетные,  $q$  четно, а  $q'$  нечетно, и наоборот.

Пусть  $q = 2S$  и  $q' = 2S'$  ( $S' < S$ ), т. е. оба четны. Тогда из (3.2) следует, что  $N_{2S'}^* \leq 0$ , если  $N_0^* \leq f_{2S'-1}$ . Но при  $q = 2S$   $N_0^* = Q/(\alpha_0 f_{2S})$ , и условие  $N_{2S'}^* \leq 0$  выполняется, если справедливо неравенство

$$Q \leq \alpha_0 f_{2S'} - 1 f_{2S}.$$

Сравнивая это неравенство с неравенством (3.7), мы получаем

$$\alpha_0 f_{2S-1} f_{2S} < Q \leq \alpha_0 f_{2S'-1} f_{2S},$$

или

$$f_{2S-1} < f_{2S'-1}.$$

А это невозможно, поскольку  $f_{2s-1}$  монотонно возрастает с ростом  $s$ . Пусть теперь  $q = 2S$ , а  $q' = 2S' + 1$  ( $2S' < 2S - 1$ ). Тогда из (3.2) следует, что  $N_{2S'+1}^* \leq 0$  при  $N_1^* \leq f_{2S'}$ . Такое неравенство снова невозможно опять же из-за монотонного возрастания  $f_{2s}$  с ростом  $s$ .

Для нечетного  $q$  рассуждения аналогичны, и наше утверждение доказано.

На первый взгляд кажется, что доказанное нами утверждение очевидно. В самом деле, если численность некоторого вида не равна нулю, то тем более не должны быть равны нулю численности видов, расположенных выше по трофической цепи, поскольку этот вид, по сути дела, питается их биомассой. Однако это очевидное утверждение никак не следует из наших моделей, которые формально вполне допускают существование и отрицательных численностей.

Заметим, что неравенства (3.7) и (3.7') задают определенные ограничения на скорость поступления внешнего ресурса в систему. Можно сказать, что если длина трофической цепи равна  $q$ , то скорость поступления ресурса должна превосходить некоторое критическое значение  $Q^*(q) = \alpha_0 f_{q-1} f_q$ .

В этом параграфе мы вкратце остановимся на вопросе существования так называемых «парадоксальных» трофических цепей. Их «парадоксальность» заключается в том, что стационарные численности или биомассы верхних трофических уровней меньше, чем нижних. В наиболее крайнем выражении это означает, что

$$N_1^* < N_2^* < \dots < N_q^*. \quad (3.8)$$

Возможны и менее ярко выраженные случаи, когда значения  $N_i^*$  сначала возрастают с ростом номера  $i$ , а затем снова начинают убывать. Такие парадоксальные трофические цепи наблюдаются в реальных экосистемах. Однако могут ли существовать парадоксальные трофические цепи в нашей модели? Для ответа на этот вопрос можно выписать цепочку неравенств (3.8), используя полученные нами явные выражения  $N_i^*$  через параметры системы, но этот результат трудно интерпретировать. Поэтому мы ограничимся исследованием двух частных случаев, когда  $q = 2$  (четное число видов) и  $q = 3$  (нечетное число).

Пусть  $q = 2$  ( $S = 1$ ). Тогда для того, чтобы  $N_1^* < N_2^*$ , необходимо выполнение условия

$$f_2 < H_1 \left( \frac{Q}{\alpha_0 f_2} - f_1 \right), \quad (3.9)$$

или

$$Q > \alpha_0 f_1 f_2 + \frac{\alpha_0 f_2^2}{H_1}. \quad (3.10)$$

Здесь мы использовали формулу (3.5) при  $S = 1$ . Сравнивая неравенство (3.10) с (3.7) (при  $S = 1$ ), мы видим, что в парадоксальной трофической цепи скорость поступления внешнего ресурса в систему должна быть выше, чем в цепи обычной.

Пусть  $q = 3$  ( $S = 1$ ). Тогда для выполнения неравенств  $N_1^* < N_2^* < N_3^*$  необходимо, чтобы (см. (3.6)) выполнялось

$$\frac{Q}{\alpha_0 f_3} < H_1 (f_3 - f_1) < H_2 \left( \frac{Q}{\alpha_0 f_3} - f_2 \right), \quad (3.11)$$

или

$$\alpha_0 f_2 f_3 + \frac{\alpha_0 H_1 (f_3 - f_1)}{H_2} < Q < \alpha_0 H_1 f_3 (f_3 - f_1). \quad (3.12)$$

И здесь так же, как и в предыдущем случае, скорость поступления внешнего ресурса в парадоксальной цепи выше, чем в обычной, однако, она ограничена сверху.

Заметим в заключение, что выполнение неравенств (3.7) и (3.7') отнюдь не обеспечивает существования незамкнутой трофической цепи длины  $q$ , поскольку из положительности стационарных численностей  $N_i^*$  первых  $q$  видов в системе вовсе не обязательно следует устойчивость этого равновесия. Поэтому для ответа на вопрос о существовании трофической цепи длины  $q$  нам необходимо найти условия, при которых равновесие  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$  устойчиво.

#### § 4. Типы равновесных состояний в замкнутой цепи

В системе (2.5), описывающей динамику экосистемы с частичным восстановлением ресурса, также могут существовать  $n$  равновесных состояний типа  $[N_0, N_1, \dots, N_q, 0, \dots, 0]$  ( $q = 1, \dots, n$ ). Стационарные численности  $N_i^*$  могут быть найдены из уравнений

$$\begin{aligned} Q + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i^* &= \alpha_0 N_0^* N_1^*, \\ \alpha_i N_{i+1}^* &= k_i \alpha_{i-1} N_{i-1}^* - m_i, \quad i = 1, \dots, q, \\ N_{q+1}^* &= 0. \end{aligned} \quad (4.1)$$

Поступая точно так же, как и в предыдущем параграфе, можно получить явные выражения для  $N_i^*$  через параметры системы. Если известны явные выражения для  $N_0^*$  и  $N_1^*$ , то все остальные  $N_i^*$  могут быть определены по формулам (3.2).

1. Пусть  $q = 2S$  — четное. Тогда

$$\begin{aligned} N_1^* &= f_{2S}, \\ N_0^* &= \frac{Q + (f_{2S} \psi_S - \sigma_{2S})}{\alpha_0 f_{2S} - \varphi_S}. \end{aligned} \quad (4.2)$$

Здесь

$$\begin{aligned} \varphi_S &= \sum_{j=1}^S a_{2j} m_{2j} H_{2j-1}, \quad \psi_S = \sum_{j=1}^S a_{2j-1} m_{2j-1} H_{2j-2}, \\ \sigma_{2S} &= \sum_{j=1}^{2S} a_j m_j f_{j-1} H_{j-1} \quad (H_0 = 1, f_0 = 0). \end{aligned}$$

2. Пусть  $q = 2S + 1$  — нечетное. Тогда

$$\begin{aligned} N_0^* &= f_{2S+1}, \\ N_1^* &= \frac{Q + (f_{2S+1}\Psi_S - \sigma_{2S+1})}{\alpha_0 f_{2S+1} - \Psi_{S+1}}. \end{aligned} \quad (4.3)$$

Также легко доказывается (аналогично § 3), что если  $N_q^* > 0$ , то и все предыдущие  $N_i^*$  положительны. Из условия положительности  $N_q^*$  следует ограничение снизу на скорость поступления внешнего ресурса в систему  $Q$ . В самом деле, из (3.2) при  $s = S$  мы получаем

$$\begin{aligned} 1. \quad q = 2S, \quad N_q^* &= H_{2S-1} (N_0^* - f_{2S-1}) > 0. \\ 2. \quad q = 2S + 1, \quad N_q^* &= H_{2S} (N_1^* - f_{2S}) > 0. \end{aligned}$$

Подставляя в эти неравенства выражения для  $N_0^*$  и  $N_1^*$  из (4.2) и (4.3) и разрешая их относительно  $Q$ , будем иметь

$$Q > \alpha_0 f_{2S-1} f_{2S} - \{(f_{2S-1}\Psi_S + f_{2S}\Psi_S) - \sigma_{2S}\} = \tilde{Q}^*(q) \quad (q=2S) \quad (4.4)$$

или

$$Q > \alpha_0 f_{2S} f_{2S+1} - \{(f_{2S}\Psi_{S+1} + f_{2S+1}\Psi_S) - \sigma_{2S+1}\} = \tilde{Q}^*(q) \quad (q=2S+1). \quad (4.4')$$

Неравенства (4.4) и (4.4') задают ограничения снизу на скорость поступления ресурса. Можно показать, что выражения в фигурных скобках всегда положительны. Это означает, что если сравнивать незамкнутую и замкнутую цепи одной и той же длины, то в замкнутой цепи скорость поступления внешнего ресурса может быть меньше, чем в незамкнутой (что, в общем, естественно, поскольку в первом случае происходит частичное возобновление ресурса).

В заключение заметим, что как и в предыдущем параграфе, вопрос об устойчивости этих состояний равновесия остается пока открытым.

### § 5. Условия существования незамкнутой трофической цепи фиксированной длины

Проблема устойчивости равновесного состояния  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$  сводится к исследованию собственных значений матрицы системы (2.4), линеаризованной в окрестности этого состояния. Но прежде чем приступить к этой задаче, мы докажем одно полезное утверждение.



где  $A_q$  — якобиева матрица типа (5.1) с элементами

$$\begin{aligned} b_0 &= \alpha_0 N_1^*, & b_i &= k_i \alpha_{i-1} N_i^*, \\ d_0 &= \alpha_0 N_0^*, & d_i &= \alpha_i N_i^*, \\ h_i &= 0, & i &= 1, \dots, q, \end{aligned}$$

$$D_{n-q} = \text{diag} \{-m_{q+1} + k_{q+1} \alpha_q N_q^*, -m_{q+2}, \dots, -m_n\}.$$

Собственные значения  $F$  равны

$$\lambda_i = \begin{cases} \mu_i, & i = 0, \dots, q, \text{ где } \mu_i \text{ — собственные значения } A_q, \\ k_{q+1} \alpha_q N_q^* - m_q, & i = q + 1, \\ -m_i, & i = q + 2, \dots, n. \end{cases}$$

Очевидно, что при  $i = q + 2, \dots, n$  выполняется условие  $\lambda_i = -m_i < 0$ . Поскольку  $N_q^* > 0$ , то для отрицательности  $\lambda_{q+1}$  достаточно выполнения неравенства

$$N_q^* < \frac{m_{q+1}}{\alpha_q k_{q+1}}. \quad (5.3)$$

Если  $q = n$ , то условие (5.3) становится излишним: при  $\text{Re } \mu_i < 0$ , ( $i = 0, \dots, n$ ) цепь длины  $n$  всегда устойчива.

Так как при  $N_q^* > 0$  все  $N_i^*$  ( $i = 1, \dots, q - 1$ ) также положительны, то и  $b_i, d_i > 0$ . Следовательно,  $\text{Re } \mu_i < 0$ , и если выполнено неравенство (5.3), то равновесие  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$  асимптотически устойчиво.

Используя явное выражение для  $N_q^*$  из (3.5) и (3.6), неравенство (5.3) можно записать в виде

$$1) \quad Q < \alpha_0 f_2 s f_{2S+1}, \quad q = 2S; \quad (5.4)$$

$$2) \quad Q < \alpha_0 f_{2S+1} f_{2S+2}, \quad q = 2S + 1, \quad (5.4')$$

или

$$Q < \alpha_0 f_q f_{q+1} = Q^*(q + 1). \quad (5.5)$$

И окончательно, с учетом предыдущего обозначения и неравенств (3.7), (3.7'), необходимым и достаточным условием существования незамкнутой трофической цепи длины  $q$  является ограничение (сверху и снизу) скорости поступления внешнего ресурса в экосистему:

$$Q^*(q) < Q < Q^*(q + 1). \quad (5.6)$$

### § 6. Условия существования замкнутой трофической цепи фиксированной длины

В этом параграфе мы рассмотрим задачу об устойчивости равновесного состояния  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$ , но уже для системы (2.5). Линеаризуя ее в окрестности равновесия, мы получим матрицу линеаризованной системы, несколько отличающуюся от (5.2):

$$F_1 = \begin{vmatrix} A_q^1 & C \\ 0 & D_{n-q} \end{vmatrix}. \quad (6.1)$$

Здесь

$$A_q^1 = \begin{vmatrix} -b_0 & c_1 - d_0 & c_2 & \dots & c_q \\ b_1 & 0 & -d_1 & & \\ & \cdot & \cdot & \cdot & 0 \\ & & \cdot & \cdot & \\ 0 & & & b_{q-1} & 0 & -d_{q-1} \\ & & & & b_{q-1} & 0 \end{vmatrix}, \quad C = \begin{vmatrix} c_{q+1} & c_{q+2} & \dots & c_n \\ & 0 & & \end{vmatrix},$$

$c_i = a_i m_i$ ,  $i = 1, \dots, n$ , а все остальные обозначения сохранены прежними. Так же как и в предыдущем параграфе, равновесие  $[N_0^*, N_1^*, N_q^*, 0, \dots, 0]$  устойчиво асимптотически, если выполнено неравенство

$$N_q^* < \frac{m_{q+1}}{\alpha_q k_{q+1}} \quad (6.2)$$

и матрица  $A_q^1$  (расположенная в левом верхнем углу подматрицы матрицы (6.1)) устойчива. Однако  $A_q^1$  уже не принадлежит к классу якобиевых матриц, и нам не удалось получить условий, обеспечивающих устойчивость этой матрицы, в достаточно простой форме.

Если задано конкретное значение  $q$ , то несколько облегчает проверку соответствующих соотношений (например, определителей Гурвица) рекуррентная формула для характеристического многочлена  $P_q(\lambda)$  матрицы  $A_q^1$ :

$$\begin{aligned} P_q(\lambda) &= -\lambda P_{q-1}(\lambda) + b_q d_{q-1} P_{q-2}(\lambda) - (-1)^q c_q b_1 \dots b_q, \\ P_0(\lambda) &= -\lambda - b_0, \\ P_1(\lambda) &= \lambda^2 + b_0 \lambda + b_1 (d_0 - c_1). \end{aligned} \quad (6.3)$$

Ее легко получить, если начать раскладывать характеристический определитель матрицы  $A_q^1$  по последней строке,

Если характеристическое уравнение  $P_q(\lambda) = 0$  записано в виде

$$\lambda^{q+1} + e_q(q)\lambda^q + e_{q-1}(q)\lambda^{q-1} + \dots + e_1(q)\lambda + e_0(q) = 0,$$

то, используя (6.3), можно выписать рекуррентные соотношения для коэффициентов  $e_i(q)$ :

$$\begin{aligned} e_i(q) &= e_{i-1}(q-1) + b_q d_{q-1} e_i(q-2), \quad i = 1, \dots, q, \\ e_{q+1}(q) &= 1, \\ e_i(q) &= 0, \quad i = q+2, \dots, \\ e_1(1) &= b_0, \\ e_0(q) &= b_q d_{q-1} e_0(q-2) - (-1)^q c_q b_1 \dots b_q, \\ e_0(0) &= b_0, \\ e_0(1) &= b_1(d_0 - c_1). \end{aligned} \tag{6.4}$$

Рассмотрим несколько частных случаев. Пусть  $q = 1$ , тогда матрица  $A_1^1$  устойчива, если  $c_1 < d_0$ , или  $m_1 a_1 < \alpha_0 N_0^*$ . А поскольку  $N_0^* = m_1 / (\alpha_0 k_1)$ , то это условие можно записать в виде  $a_1 k_1 < 1$ . В свою очередь,

$$N_1^* = \frac{k_1 Q}{m_1 (1 - a_1 k_1)} > 0,$$

только если  $a_1 k_1 < 1$ . Неравенство (6.2) дает ограничение сверху на скорость поступления ресурса

$$Q < \frac{m_1 m_2}{\alpha_1 k_1 k_2} (1 - a_1 k_1) = \tilde{Q}^* (2).$$

Таким образом, ограничение скорости поступления ресурса

$$\frac{m_1 (1 - a_1 k_1)}{k_1} < Q < \frac{m_1 m_2}{\alpha_1 k_1 k_2} (1 - a_1 k_1)$$

является необходимым и достаточным условием существования устойчивого равновесия типа  $[N_0^*, N_1^*, 0, \dots, 0]$ , т. е. существования трофической цепи длины 1.

Пусть  $q = 2$ . Тогда матрица  $A_2^1$  устойчива, если  $e_0(2)$ ,  $e_1(2)$ ,  $e_2(2) > 0$  и  $e_1(2) e_2(2) > e_0(2)$ , или, используя выражения для  $e_i(2)$ , найденные с помощью (6.4), получим

$$b_0 d_1 > b_2 c_2, \quad b_0 (d_0 - c_1) + b_2 c_2 > 0.$$

Из первого неравенства следует, что  $a_2 k_1 k_2 < 1$ , а второе может быть записано в виде

$$\alpha_0 N_0^* N_1^* - c_1 N_1^* + \frac{\alpha_2}{\alpha_0} c_2 N_2^* = Q + c_2 N_2^* \left(1 + \frac{\alpha_2}{\alpha_0}\right) > 0,$$

т. е. при  $N_2^* > 0$  всегда выполняется. Но поскольку

$$N_2^* = \frac{\alpha_1 k_1 k_2 Q - m_1 m_2 (1 - a_1 k_1)}{\alpha_1 m_2 (1 - a_2 k_1 k_2)} > 0$$

при  $Q > \tilde{Q}^*$  (2), то и в этом случае из существования стационарного состояния автоматически следует его устойчивость.

По своему биологическому смыслу произведения  $a_1 k_1$ ,  $a_2 k_1 k_2$  не могут быть больше единицы. Если же  $a_1, a_2, k_1, k_2 \rightarrow 1$ , то для существования стационарных состояний необходимо, чтобы  $Q \rightarrow 0$ . В этом последнем случае система становится полностью замкнутой и суммарное количество ресурса в ней остается неизменным. Однако здесь мы приходим к вырожденному случаю (одно или несколько собственных значений матрицы (6.1) становятся равными нулю или чисто мнимыми), и на основании линейного приближения ничего нельзя сказать об устойчивости стационарных состояний. На исследовании таких систем мы остановимся в § 9.

К сожалению, для  $q > 2$  не известно, являются ли необходимые условия существования равновесия типа  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$  одновременно и достаточными условиями его устойчивости. Для ответа на этот вопрос нужно получить достаточные условия устойчивости матрицы  $A_q^1$ . Принципиально для любого конкретного  $q$  эта задача разрешима (например, можно выписать соответствующие определители Гурвица); однако получить таким образом конструктивные достаточные условия не удастся. Единственное, что здесь можно сказать, — это то, что при достаточно малых  $c_i$  матрица  $A_q^1$  будет устойчива, если устойчива матрица  $A_q$ . Другими словами, при достаточно слабом замыкании ( $a_i \ll 1$ ) необходимые условия существования замкнутой трофической цепи будут и достаточными.

И окончательно, можно сформулировать лишь следующее (более слабое, чем в § 5) утверждение: *если существует замкнутая трофическая цепь длины  $q$ , то скорость поступления внешнего ресурса  $Q$  должна удовлетворять ограничениям*

$$\tilde{Q}^*(q) < Q < \tilde{Q}^*(q+1), \quad (6.5)$$

где  $\tilde{Q}^*(q)$  задаются формулами (4.4) и (4.4'). По своему смыслу  $\tilde{Q}^*(q) > 0, q > 1$ , а для этого нужно, чтобы

$$\begin{aligned} \alpha_0 f_{2S-1} f_{2S} + \sigma_{2S} &> f_{2S-1} \varphi_S + f_{2S} \psi_S, & q = 2S, \\ \alpha_0 f_{2S} f_{2S+1} + \sigma_{2S+1} &> f_{2S} \psi_{S+1} + f_{2S+1} \varphi_S, & q = 2S + 1. \end{aligned}$$

После несложных, но громоздких вычислений получим, что для выполнения этих неравенств достаточно, чтобы выполнялось

$$a_i k_1 k_2 \dots k_i < 1, \quad i = 1, \dots, q. \quad (6.6)$$

Поскольку по своему смыслу  $a_i \leq 1$ ,  $k_i \leq 1$ , то можно сказать, что в неполностью замкнутых трофических цепях условие (6.6) всегда выполняется.

Пусть теперь  $q$  — любое целое число. Однако мы предположим, что выражение  $\sum_{i=1}^n a_i m_i N_i$  можно представить в виде

$$a_1 m_1 N_1 + \varepsilon \sum_{i=2}^n a_i m_i N_i,$$

где  $\varepsilon > 0$  мало. Насколько правдоподобна эта гипотеза? По-видимому, для реальных экосистем она вполне оправдана. Например, в наземных экосистемах основную массу мертвой органики образует опад (отмершие листья растений). Трупы же животных и продукты их жизнедеятельности составляют весьма малую долю ( $< 10\%$ ) от общей массы мертвой органики.

При  $\varepsilon \rightarrow 0$   $\sum_{i=1}^n a_i m_i N_i \rightarrow a_1 m_1 N_1$ . Тогда в матрице (6.1)

мы должны положить все  $c_i$  равными нулю (за исключением  $c_1 \neq 0$ ). Очевидно, что в этом случае матрица  $A_q^1$  снова будет принадлежать к классу якобиевых, и при  $d_0 = c_1 > 0$  она будет устойчивой. Таким образом, если выполнено неравенство (6.2) и неравенство  $c_1 < d_0$ , то существует трофическая цепь длины  $q$  (асимптотически устойчиво равновесие  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$ ).

Поскольку в нашем случае  $c_i = 0$  ( $i = 2, \dots, q$ ), то в формулах для  $\varphi_S$ ,  $\psi_S$  и  $\sigma_{2S}$  следует положить:  $m_1 \neq 0$ ,  $m_2, \dots, m_q = 0$ . Тогда  $\varphi_S = \sigma_{2S} = \sigma_{2S+1} = 0$ ,  $\psi_S = \psi_{S+1} = m_1 a_1$ , и при  $q = 2S$

$$N_0^* = \frac{Q + m_1 a_1 f_{2S}}{\alpha_0 f_{2S}}, \quad N_1^* = f_{2S},$$

$$N_q^* = N_{2S}^* = H_{2S-1} \left( \frac{Q + m_1 a_1 f_{2S}}{\alpha_0 f_{2S}} - f_{2S-1} \right), \quad (6.7)$$

а при  $q = 2S + 1$

$$\begin{aligned} N_0^* &= f_{2S+1}, \\ N_i^* &= \frac{Q}{\alpha_0 f_{2S+1} - a_1 m_1}, \\ N_q^* &= N_{2S+1}^* = H_{2S} \left( \frac{Q}{\alpha_0 f_{2S+1} - a_1 m_1} - f_{2S} \right). \end{aligned} \quad (6.7')$$

Используя эти выражения для  $N_0^*$ , неравенство  $c_1 < d_0$  можно записать в виде

$$\begin{aligned} a_1 m_1 f_{2S} &< Q + a_1 m_1 f_{2S}, \quad \text{для четных } q, \\ a_1 m_1 &< \alpha_0 f_{2S+1} \quad \text{для нечетных } q. \end{aligned}$$

Очевидно, что при любом  $Q > 0$  первое неравенство выполняется. Второе неравенство можно переписать в виде

$$\alpha_0 f_{2S} f_{2S+1} - a_1 m_1 f_{2S} > 0.$$

Но, как это следует из (4.4'), для положительности  $N_i^*$  ( $i = 0, \dots, q$ ) необходимо, чтобы  $Q > \alpha_0 f_{2S} f_{2S+1} - a_1 m_1 f_{2S}$  (при  $c_1 \neq 0$ ,  $c_i = 0$ ,  $i = 2, \dots, q$ ). Таким образом, положительность  $N_i^*$  обеспечивает выполнение неравенства  $c_1 < d_0$  и для нечетных  $q$ . Поэтому остается единственное неравенство (6.2), при выполнении которого равновесие устойчиво, т. е. замкнутая трофическая цепь длины  $q$  существует.

Используя выражение для  $N_q^*$  из (6.7) и (6.7'), неравенство (6.2) можно записать в виде

$$Q < \alpha_0 f_{2S} f_{2S+1} - a_1 m_1 f_{2S}, \quad q = 2S, \quad (6.8)$$

$$Q < \alpha_0 f_{2S+1} f_{2S+2} - a_1 m_1 f_{2S+2}, \quad q = 2S + 1. \quad (6.8')$$

И окончательно, необходимым и достаточным условием существования трофической цепи длины  $q$  с замыканием лишь по 1-му уровню является ограничение (сверху и снизу) скорости поступления внешнего ресурса в систему:

$$\tilde{Q}^*(q) < Q < \tilde{Q}^*(q+1). \quad (6.9)$$

Здесь, согласно (4.4), (4.4') и (5.5),

$$\tilde{Q}^*(q) = \alpha_0 f_{q-1} f_q - a_1 m_1 f_q = Q^*(q) - a_1 m_1 f_q \quad (q \text{ четное})$$

$$\tilde{Q}^*(q) = \alpha_0 f_{q-1} f_q - a_1 m_1 f_{q-1} = Q^*(q) - a_1 m_1 f_{q-1} \quad (q \text{ нечетное}),$$

причем  $\tilde{Q}^*(1) = 0$ .

Сравнение (6.9) и (5.6) показывает, что существование замкнутой трофической цепи возможно при меньших скоростях поступления внешнего ресурса, чем для незамкнутой цепи той же длины (что, впрочем, вполне естественно).

### § 7. Анализ некоторых частных примеров и их интерпретация

Рассмотрим более простую ситуацию, когда параметры  $\alpha_i$ ,  $k_i$ ,  $a_i$  и  $m_i$  одинаковы для всех видов. Тогда  $\alpha_i = \alpha$ ,  $k_i = g_i = k$ ,  $a_i = a$ ,  $m_i = m$  ( $\mu_i = \mu$ ), и по формулам (3.3)—(3.4)

$$\begin{aligned} f_{2S-1} = f_{2S} &= \frac{m}{\alpha k^S} \left( \frac{1-k^S}{1-k} \right), \\ f_{2S+1} = f_{2S+2} &= \frac{m}{\alpha k^{S+1}} \left( \frac{1-k^{S+1}}{1-k} \right). \end{aligned}$$

Критические значения скоростей  $Q^*(q)$  и  $\tilde{Q}^*(q)$  для незамкнутой и замкнутой цепи в этом случае соответственно следующие.

1) *Незамкнутая цепь:*

$$\begin{aligned} Q^*(q) &= \frac{m^2}{\alpha k^q (1-k)^2} (1 - 2k^{q/2} + k^q) & (q \text{ четное}), \\ Q^*(q) &= \frac{m^2}{\alpha k^q (1-k)^2} (1 - (1+k)k^{(q-1)/2} + k^q) & (q \text{ нечетное}). \end{aligned} \quad (7.1)$$

2) *Замкнутая цепь:*

$$\begin{aligned} \tilde{Q}^*(q) &= Q^*(q) - \frac{am^2}{\alpha k^{q/2}} \left( \frac{1-k^{q/2}}{1-k} \right) & (q \text{ четное}), \\ \tilde{Q}^*(q) &= \tilde{Q}^*(q) - \frac{am^2}{\alpha k^{(q-1)/2}} \left( \frac{1-k^{(q-1)/2}}{1-k} \right) & (q \text{ нечетное}). \end{aligned} \quad (7.2)$$

Очевидно, что  $k < 1$ , а поскольку величина  $1 - k$  представляет собой ту долю биомассы, которая расходуется на дыхание, обмен и т. п., то в большинстве реальных экосистем  $k$  достаточно мало. Поэтому вместо формул (7.1) и (7.2) можно пользоваться более простыми приближениями, полученными из этих соотношений в предположении малости  $k$ . Если считать, что  $am \sim O(1)$ , то оценки  $Q^*(q)$  для незамкнутой и замкнутой цепей, сделанные с точностью до

$O(1/k^{(q-1)/2})$ , совпадают; причем эти оценки не зависят от четности или нечетности  $q$ :

$$Q^*(q) \simeq \tilde{Q}^*(q) = \frac{m^2}{\alpha} \left(\frac{1}{k}\right)^q [1 + O(k)], \quad (7.3)$$

Тогда условия (5.6) и (6.5) запишутся в виде

$$\frac{m^2}{\alpha k^q} < Q < \frac{m^2}{\alpha k^{q+1}}. \quad (7.4)$$

Отсюда легко получается оценка для длины трофической цепи при малом  $k$ :

$$-\ln \frac{\alpha k Q}{m^2} : \ln k < q < -\ln \frac{\alpha Q}{m^2} : \ln k. \quad (7.5)$$

В другом крайнем случае, при  $k \rightarrow 1$ , оценки имеют следующий вид.

1) *Незамкнутая цепь*:

$$\begin{aligned} Q^*(q) &= \frac{m^2 q^2}{4\alpha} & (q \text{ четное}), \\ Q^*(q) &= \frac{m^2 (q^2 - 1)}{4\alpha} & (q \text{ нечетное}). \end{aligned} \quad (7.6)$$

2) *Замкнутая цепь*:

$$\begin{aligned} \tilde{Q}^*(q) &= \frac{m^2}{4\alpha} q (q - 2a) & (q \text{ четное}), \\ \tilde{Q}^*(q) &= \frac{m^2}{4\alpha} (q - 1) (q + 1 - 2a) & (q \text{ нечетное}). \end{aligned} \quad (7.7)$$

Характерно, что если при малых  $k$  четность  $q$  не влияет на оценки критических скоростей, то при  $k \rightarrow 1$  влияние четности начинает проявляться, и этим эффектом можно пренебречь только при больших значениях  $q \gg 1$ . В этом случае оценка для  $q$ , сделанная с точностью до  $O(1)$ , имеет вид:

1) для *незамкнутой цепи*

$$\sqrt{1 + 4\alpha Q/m^2} - 1 < q < 2\sqrt{\alpha Q/m^2}; \quad (7.8)$$

2) для *замкнутой цепи*

$$a + \sqrt{(1-a)^2 + 4\alpha Q/m^2} - 1 < q < a + \sqrt{a^2 + 4\alpha Q/m^2}. \quad (7.9)$$

Чтобы сравнить между собой характер роста длины трофической цепи при возрастании скорости поступления ре-

сурса для различных значений  $k$ , на рис. 30 приведены графики зависимостей  $q$  от безразмерной скорости поступления ресурса  $\bar{Q} = \alpha Q/m^2$ . Кроме того, на рис. 31 при фиксированном значении  $\bar{Q}$  показана длина цепи для отдельных значений  $k$ .

Для того чтобы проиллюстрировать, каким образом влияет на длину трофической цепи ее замыкание, и зависимость длины цепи  $q$  от степени замыкания  $a$ , на рис. 32 приведены графики зависимости критических скоростей

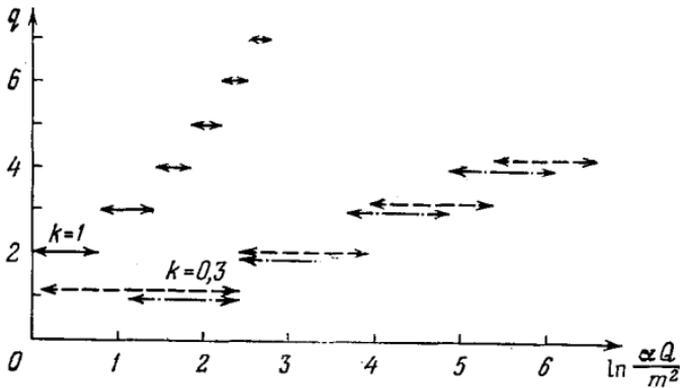


Рис. 30. Зависимость длины трофической цепи от скорости поступления внешнего ресурса при различных значениях  $k$  (в полулогарифмическом масштабе):  $\leftrightarrow k = 1$ ;  $\dashrightarrow k = 0,3$ ;  $\leftarrow \dashrightarrow k = 0,3$  — расчет по приближенной формуле (7.5).

$\bar{Q}^*(q)$  от  $a$  для нескольких значений  $q$  (при  $k = 1$ ), которые выделяют в плоскости  $(Q, a)$  области существования цепей длины  $q = 1, 2, \dots$

Интерпретация всех этих зависимостей достаточно очевидна: длина трофической цепи увеличивается при возрастании  $k$  — к. п. д. перехода с одного трофического уровня на другой, — при возрастании  $a$ , которое можно интерпретировать либо как энергетическую ценность биомассы потребляемого вида, либо как ее доступность для потребителя, и при возрастании  $Q$  — скорости поступления в экосистему внешнего ресурса. При возрастании  $m$  — коэффициентов смертности — длина трофической цепи соответственно уменьшается. Замыкание трофической цепи приводит к тому, что при определенной степени замыкания длина цепи тоже увеличивается, но не более, чем на единицу.

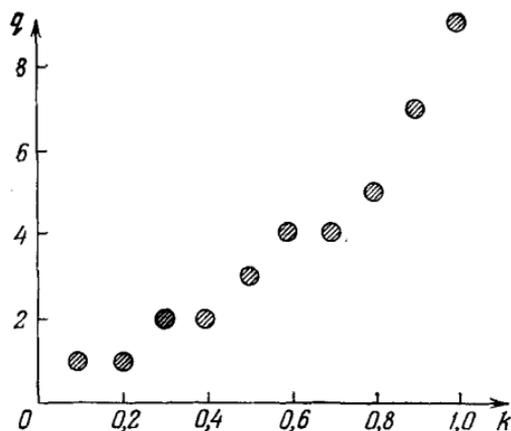


Рис. 31. Зависимость длины трофической цепи от величины  $k$  — «среднего к. п. д.» экосистемы ( $\alpha Q/m^2 = 20$ ).

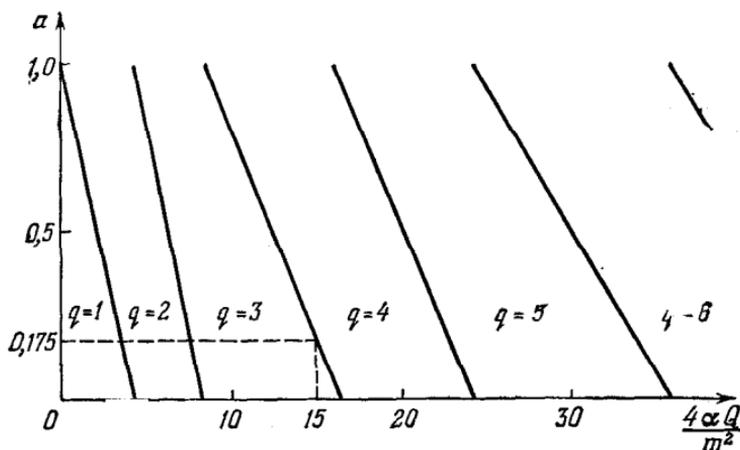


Рис. 32. Зависимость критических скоростей поступления ресурса  $\tilde{Q}^*(q)$  (в форме  $4\alpha\tilde{Q}^*(q)/m^2$ ) от степени замыкания цепи  $a$ . Если, например, при  $4\alpha Q/m^2 = 15$  длина незамкнутой трофической цепи равна 3, то при той же скорости поступления внешнего ресурса длина замкнутой цепи с  $a > 0,175$  равна 4.

Характерно, что чем длиннее трофическая цепь, тем больший квант ресурса необходимо добавить в систему для закрепления в ней нового вида. В самом деле, как это следует из (5.6) и (6.9), для увеличения длины трофической цепи с  $q$  до  $q + 1$  (закрепление в системе нового вида) скорость поступления ресурса должна увеличиться для незамкнутой цепи на величину

$$h_{q, q+1}^0 = \alpha_0 f_q (f_{q+1} - f_{q-1}),$$

а для замкнутой цепи — на величину

$$h_{q, q+1}^1 = h_{q, q+1}^0 = \alpha_0 f_q (f_{q+1} - f_{q-1}) \quad (q \text{ четное}),$$

$$h_{q, q+1}^1 = (\alpha_0 f_q - a_1 m_1) (f_{q+1} - f_{q-1}) \quad (q \text{ нечетное}).$$

Легко видеть, что  $h_{q, q+1}^0$ ,  $h_{q, q+1}^1$  — монотонно возрастающие функции  $q$ . Например, при малых  $k_i = k$  справедлива оценка

$$h_{q, q+1}^0 = h_{q, q+1}^1 = \frac{m^2}{\alpha k^{q+1}} [1 + O(k)].$$

Из всего вышеизложенного следует, что чем длиннее трофическая цепь, тем с большим трудом происходит закрепление в системе нового вида (или нового трофического уровня). Наиболее интересный вывод: *существуют дискретные уровни потока внешнего ресурса в экосистему, которые определяют длину трофической цепи*. Другими словами, поступающая в экосистему энергия «квантуется», причем чем больше номер возможного трофического уровня в экосистеме, тем больший «квант» энергии должен в нее поступить.

## § 8. Обобщение уравнений трофической цепи

До сих пор мы рассматривали уравнения трофических цепей, близкие к вольтерровским. При этом не учитывались реально существующие в природе эффекты «насыщения» трофических функций (т. е. тот факт, что  $V_i(N_i) \rightarrow \bar{V}_i < \infty$  при  $N_i \rightarrow \infty$ ) и эффект конкуренции на одном трофическом уровне. Последний может быть учтен добавлением в правые части уравнений (2.1) и (2.2) слагаемого  $\Gamma_i = -\gamma_i N_i^2$  ( $i = 1, \dots, q$ ).

Естественно, что задача нахождения состояния равновесия в новой системе значительно усложняется. Тем не

менее можно сказать, что все эти состояния будут трофическими цепями, т. е. иметь вид  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$  ( $q = 1, \dots, n$ ), причем для каждого фиксированного  $q$  это состояние единственно. Мы приведем доказательство единственности для незамкнутой цепи (для замкнутой доказательство аналогично).

Уравнения стационарного состояния имеют вид

$$\begin{aligned} V_0^* N_1^* &= Q, \\ V_i^* N_{i+1}^* / N_i^* &= k_i V_{i-1}^* - \gamma_i N_i^* - m_i, \quad i = 1, \dots, q-1, \\ \gamma_q N_q^* &= k_q V_{q-1}^* - m_q, \quad V_i^* = V_i(N_i^*). \end{aligned} \quad (8.1)$$

В силу монотонности трофических функций уравнение  $V_i(N_i) = p_i$  ( $0 < p_i < V_i(\infty)$ ) имеет единственное решение  $N_i^*$ , поэтому существует взаимно однозначное соответствие  $p_i \xrightarrow{V} N_i^*$ . Отсюда сразу следует, что если задано какое-то значение  $N_0^*$ , то  $N_1^* = Q/V_0^*$  определяется единственным образом.

Пусть  $\omega_i = V_i^* N_{i+1}^*$ . Тогда из (8.1) получим

$$\omega_i = k_i \omega_{i-1} - (m_i N_i^* + \gamma_i N_i^{*2}), \quad \omega_0 = Q. \quad (8.2)$$

Рассматривая это соотношение как разностное уравнение для  $\omega_i$ , будем иметь

$$\omega_s = K_s Q - M_s, \quad (8.3)$$

где

$$K_s = k_1 k_2 \dots k_s,$$

$$\begin{aligned} M_s &= m_s N_s^* + \gamma_s N_s^{*2} + k_s (m_{s-1} N_{s-1}^* + \gamma_{s-1} N_{s-1}^{*2}) + \dots \\ &\quad \dots + k_s k_{s-1} \dots k_2 (m_1 N_1^* + \gamma_1 N_1^{*2}), \end{aligned}$$

или

$$N_{s+1}^* = \frac{K_s Q - M_s(N_1^*, \dots, N_s^*)}{V_s^*(N_s^*)}, \quad N_1^* = \frac{Q}{V_0^*}. \quad (8.4)$$

Поскольку мы предполагаем, что все  $N_i^* > 0$  ( $i = 1, \dots, q$ ), то для каждого  $N_0^*$  соотношение (8.4) определяет все остальные  $N_i^*$  единственным образом. В частности,

$$N_q^* = \frac{K_{q-1} Q - M_{q-1}}{V_{q-1}^*} = f_q(N_0^*). \quad (8.5)$$

С другой стороны, из последнего уравнения (8.1) следует

$$\gamma_q N_q^{*2} = k_q V_{q-1}^* N_q^* - m_q N_q^*,$$

или

$$M_q = K_q Q, \quad \text{т. е.} \quad \omega_q = 0. \quad (8.6)$$

Рассматривая это соотношение как уравнение относительно  $N_q^*$ :

$$\gamma_q N_q^{*2} + m_q N_q^* = K_q Q - k_q M_{q-1}, \quad (8.7)$$

мы тем самым получаем дополнительное уравнение (помимо (8.5)) для определения  $N_q^* = f_q^1(N_0^*)$ , причем  $f_q \neq f_q^1$ . А это означает, что  $N_0^*$  нельзя выбирать произвольно — оно должно быть решением уравнения  $f_q(N_0^*) = f_q^1(N_0^*)$ . Докажем, что это решение единственно, для чего вместо уравнения  $f_q = f_q^1$  рассмотрим ему равносильное (но относительно переменной  $N_q^*$ ):

$$\gamma_q N_q^{*2} + m_q N_q^* = k_q V_{q-1}^* N_q^*. \quad (8.8)$$

Оно получается из (8.7), если заметить, что в силу (8.3)

$$K_q Q - k_q M_{q-1} = k_q \omega_{q-1} = k_q V_{q-1}^* N_q^*.$$

Достаточно очевидно, что (8.8) имеет единственное решение, и, следовательно, равновесие  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0]$  также единственно.

Если  $\gamma_q = 0$ , то вместо (8.7) мы будем иметь

$$k_q V_{q-1}^* = m_q. \quad (8.9)$$

Соотношение (8.9) единственным образом определяет значение  $N_{q-1}^*$ , не зависящее от выбора  $N_0^*$ . Тем самым в силу единственности отображения  $N_{q-1}^* = f_{q-1}^*(N_0^*)$ , задаваемого (8.4),  $N_0^*$  может быть выбрано только единственным образом. После того, как определены  $N_0^*, \dots, N_{q-1}^*$ , величина  $N_q^*$  (по (8.5)) также определяется однозначно. Следовательно, и в этом случае в системе может существовать только одна трофическая цепь фиксированной длины  $q$ .

Снова, как и прежде, проблема существования трофической цепи длины  $q$  сводится к исследованию устойчивости нулевого решения линеаризованной системы с матрицей вида

$$\tilde{F} = \begin{vmatrix} \tilde{A}_q & C \\ 0 & D_{n-q} \end{vmatrix},$$

где

$$D_{n-q} = \text{diag} \{ -m_{q+1} + k_{q+1} V_q(N_q^*), -m_{q+2}, \dots, -m_n \},$$

$$\tilde{A}_q = \begin{pmatrix} -b_0 & c_1 - d_0 & c_2 & \dots & c_q \\ b_1 & -h_1 & -d_1 & & \\ & \cdot & \cdot & \cdot & \\ & & & & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & & & b_{q-1} & -h_{q-1} & -d_{q-1} \\ & & & & b_q & -h_q \end{pmatrix},$$

$$C = \begin{pmatrix} c_{q+1} & \dots & c_n \\ \mathbf{0} & & \end{pmatrix}.$$

Здесь

$$\begin{aligned} b_0 &= N_1^* V_0'(N_0^*), & b_i &= k_i N_i^* V_{i-1}'(N_{i-1}^*), \\ d_0 &= V_0(N_0^*), & d_i &= V_i(N_i^*), \\ h_i &= \gamma_i N_i^* + N_{i+1}^* [V_i'(N_i^*) - V_i(N_i^*)/N_i^*], \\ c_i &= a_i m_i, & i &= 1, \dots, q. \end{aligned}$$

Поскольку трофические функции монотонно возрастают с ростом  $N_i$ , то  $V_i'(N_i^*) > 0$  (при  $N_i^* < \infty$ ) и все  $b_i$  и  $d_i$  положительны. При  $k_{q+1} V_q(N_q^*) < m_{q+1}$  матрица  $\tilde{F}$  устойчива, если устойчива  $\tilde{A}_q$ . В противном случае  $\tilde{F}$  неустойчива.

Если все  $c_i$  равны нулю, то мы имеем дело с незамкнутой трофической цепью. В этом случае  $\tilde{A}_q = A_q$  — якобиева матрица, и, как было показано в § 5, при  $h_i \geq 0$  она устойчива.

Какое влияние оказывают эффекты «насыщения» и конкуренции на устойчивость трофической цепи? Если цепь незамкнута, то ответить на этот вопрос довольно просто.

Пусть все  $\gamma_i$  равны нулю, так что «работает» только эффект насыщения. Тогда  $h_i = N_{i+1}^* [V_i'(N_i^*) - V_i(N_i^*)/N_i^*]$ . Если трофическая функция принадлежит к типу I (см. рис. 11), то  $h_i < 0$  при любых  $N_i^*$  и трофические цепи с такими трофическими функциями всегда неустойчивы. Если же трофические функции принадлежат к типу II или III, то  $h_i$  будут отрицательными только при достаточно больших  $N_i^*$ . При этом матрица  $A_q$  (а вместе с ней и  $\tilde{F}$ ) становится неустойчивой. Характерно, что чем быстрее наступает насыщение, тем при меньших значениях  $N_i^*$  цепь начинает разрушаться (см. рис. 33), причем потеря устойчивости

происходит при наступлении насыщения хотя бы на одном трофическом уровне (достаточно, чтобы хотя бы одно из  $h_i$  стало отрицательным). То, что происходит именно разрушение, а не переход в новое равновесное состояние, являю-

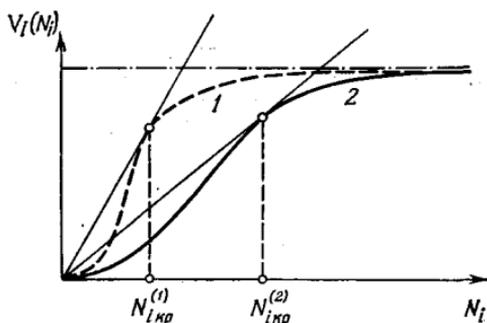


Рис. 33. Трофические функции с разной скоростью наступления насыщения (у 1-й насыщение наступает скорее, чем у 2-й).  $N_{i,кр}^{(1, 2)}$  — критические численности для 1-й и 2-й функций соответственно. Если  $N_i^* < N_{i,кр}$ , то  $h_i > 0$ , если же  $N_i^* > N_{i,кр}$ , то  $h_i < 0$ .

щееся также цепью длины  $q$ , следует из единственности существования цепи фиксированной длины.

Если же  $\gamma_i > 0$ , то всегда можно найти такое  $\gamma_i$ , что  $h_i > 0$ . Таким образом, конкуренция внутри трофического уровня стабилизирует систему и способствует сохранению трофической цепи.

## § 9. Функции Ляпунова и устойчивость трофической цепи

До сих пор при исследовании устойчивости состояний равновесия в экосистемах с вертикальной структурой мы пользовались критерием качественной устойчивости. Однако все эти результаты (и даже более общие) можно получить, применяя прямой метод Ляпунова к системам, линеаризованным в окрестности этих состояний. Выше мы показали, что проблема устойчивости трофической цепи сводится к исследованию устойчивости матрицы  $\hat{A}_q$  или, что то же самое, к исследованию устойчивости тривиального решения системы

$$\dot{x}_q = \hat{A}_q x_q \quad ((x_q)_i = N_i - N_i^*, \quad i = 0, \dots, q).$$



Потребуем, чтобы  $f_{ij} = f_{ji} = 0$  для  $i \neq j$ . Тогда

$$g_i = g_{i-1} \frac{d_{i-1}}{b_i} = g_1 \frac{d_1 d_2 \dots d_{i-1}}{b_2 b_3 \dots b_i} = g_1 \tilde{g}_i, \quad i = 2, \dots, q, \quad (9.6)$$

и если  $b_i > 0$ ,  $h_i > 0$ , то  $F$  — диагональная матрица с положительными элементами, т. е.  $F$  положительно определена.

Используя конкретный вид  $G$  и  $c$ , из (9.4) получим

$$\begin{aligned} l_1 &= -g_1 b_1 + \frac{1}{2} (d_0 - c_1) = -g_1 b_1 + \frac{1}{2} \tilde{d}_0, \\ l_i &= -\frac{1}{2} c_i, \quad i = 2, \dots, q. \end{aligned} \quad (9.7)$$

Выделяя в выражении для  $dV/dt$  полные квадраты, будем иметь

$$-\frac{dV}{dt} = (\mathbf{x}^T + x_0 \mathbf{l}^T F^{-1}) F (\mathbf{x} + x_0 F^{-1} \mathbf{l}) + (b_0 - \mathbf{l}^T F^{-1} \mathbf{l}) x_0^2.$$

Отсюда, вследствие положительной определенности  $F$ , сразу же получаем достаточное условие для отрицательной определенности  $dV/dt$ :

$$b_0 > \mathbf{l}^T F^{-1} \mathbf{l} = \sum_{i=1}^q \frac{l_i^2}{2h_i g_1 \tilde{g}_i} \quad (\tilde{g}_1 = 1). \quad (9.8)$$

Поскольку  $V(\mathbf{x}, x_0) = 0$  только в точке  $[0, 0]$  и при  $x_0^2 + x_1^2 + \dots + x_q^2 \rightarrow \infty$   $V \rightarrow \infty$ , то, если существует такое  $g_1 > 0$ , что имеет место неравенство (9.8), функция  $V(\mathbf{x}, x_0)$  является функцией Ляпунова для системы (9.1), т. е. решение  $[\mathbf{x} = \mathbf{0}, x_0 = 0]$  этой системы устойчиво. Естественно, что тогда устойчива и матрица  $\tilde{A}_q$ .

Покажем, что такое  $g_1$  существует. Неравенство (9.8) можно записать в виде

$$b_1^2 g_1^2 - (2b_0 h_1 + \tilde{d}_0 b_1) g_1 + \frac{1}{4} (\tilde{d}_0^2 + \Phi^2) < 0, \quad (9.9)$$

где

$$\Phi^2 = \sum_{i=2}^q \frac{h_i}{h_i \tilde{g}_i} c_i^2.$$

Нам достаточно найти минимум этого квадратного трехчлена и потребовать, чтобы он достигался при  $(g_1)_{\min} > 0$  и был

отрицательным. Поскольку

$$(g_1)_{\min} = \frac{2b_0h_1 + \tilde{d}_0b_1}{2b_1^2} \quad (\tilde{d}_0 = d_0 - c_1),$$

то при  $2b_0h_1 > -\tilde{d}_0b_1$  эта величина положительна. Подставляя  $(g_1)_{\min}$  в (9.9), мы получим достаточное условие устойчивости в следующем виде:

$$b_0[b_1(d_0 - c_1) + b_0h_1] > \frac{b_1^2}{4} \sum_{i=2}^q \frac{c_i^2}{h_i \tilde{g}_i}. \quad (9.10)$$

Легко видеть, что при выполнении (9.10) неравенство  $2b_0h_1 > -\tilde{d}_0b_1$  всегда имеет место и  $(g_1)_{\min} > 0$ .

Если трофические функции линейно зависят от численностей ( $V_i(N_i) = \alpha_i N_i$ ), то (9.10) переходит в

$$N_1^* \left[ (\alpha_0 N_0^* - a_1 m_1) + \frac{\gamma_1}{k_1} \right] > \sum_{i=2}^q \frac{K_i N_i^* a_i m_i}{4\gamma_i}, \quad (9.11)$$

где  $K_i = k_1 k_2 \dots k_i$ . Поскольку в реальных экосистемах  $k_i$  весьма малы, то функции  $K_i$  очень быстро убывают с ростом  $i$ . Если, к тому же, степень замыкания мала ( $a_i m_i \ll 1$ ), а внутривидовая конкуренция достаточно сильна, то цепь, наверняка, будет устойчива. (Естественно, необходимое условие устойчивости  $k_{q+1} V_q^* < m_{q+1}$  должно быть выполнено.) По-видимому, устойчивость цепи можно гарантировать и в случае, когда биомасса первого трофического уровня намного превосходит биомассы следующих трофических уровней.

Пусть теперь  $c_1 \neq 0$ ,  $c_2 = \dots = c_q = 0$ ,  $h_1 = \dots = h_q = 0$ . В этом случае условие (9.10) не дает ответа на вопрос об устойчивости. Но возвращаясь к выражению (9.3) для  $dV/dt$ , мы видим, что

$$-\frac{dV}{dt} = \left( \frac{1}{2} \tilde{d}_0 - g_1 b_1 \right) x_0 x_1 + b_0 x_0^2.$$

Выбирая  $g_1 = \tilde{d}_0/(2b_1)$ , мы добиваемся отрицательной определенности  $dV/dt$ . Но тогда (при  $\tilde{d}_0 = d_0 - c_1 > 0$ ) форма  $\mathbf{x}^T G \mathbf{x}$  уже не знакоопределенная, а только знакопостоянная. Но и в этом случае функция  $V(\mathbf{x}, x_0)$  является функцией Ляпунова, а решение  $[\mathbf{x} = \mathbf{0}, x_0 = 0]$  асимптотически устой-

чиво. Это следует из теоремы Барбашина — Красовского \*) об асимптотической устойчивости в целом. В ней говорится, что для асимптотической устойчивости достаточно, чтобы многообразие  $M$ , на котором  $dV/dt = 0$  ( $dV/dt < 0$  вне  $M$ ), не содержало целых траекторий системы. В нашем случае это многообразие совпадает с гиперплоскостью  $\{x \neq 0, x_0 = 0\}$ . Если  $x_i(t) \neq 0, i = 1, \dots, q, x_0(t) = 0$ , то  $\dot{x}_0 = -(b_0 - c_1)x_1$ , и любая траектория уходит с этой плоскости. Аналогично при  $x_0 = x_1 = 0, x_i \neq 0, i = 2, \dots, q, \dot{x}_1 = -d_1x_2$  и т. д. вплоть до  $x_0 = x_1 = \dots = x_{q-2} = 0$ . Два последних уравнения запишутся в виде  $\dot{x}_{q-1} = -d_{q-1}x_q, \dot{x}_q = b_qx_{q-1}$ . При  $x_{q-1} = 0, x_q = \text{const}$ , но эта константа должна быть равна нулю, потому что в противном случае траектория уходит с многообразия  $\{x_0 = x_1 = \dots = x_{q-1} = 0, x_q = \text{const} \neq 0\}$ . Следовательно, многообразие  $M$  не содержит целых траекторий, кроме  $x_0 \equiv x_1 \equiv \dots \equiv x_q \equiv 0$ , и условия теоремы выполнены. Тем самым мы другим способом получим результат, уже доказанный в § 6.

К сожалению, функция Ляпунова вида (9.2) не решает вопрос об устойчивости в случае, когда некоторые  $c_i$  отличны от нуля ( $i \geq 2$ ) и когда некоторые (или все)  $h_i$  равны нулю.

## § 10. Ветвящиеся трофические цепи

При исследовании реальных экосистем мы зачастую сталкиваемся с ситуацией, когда на каком-то трофическом уровне цепь разветвляется, и далее идут уже две (или более) различные цепи (рис. 34). Что в этом случае можно сказать об устойчивости таких структур?

Пусть разветвление цепи на две (это ограничение не принципиально — можно и больше) происходит на  $s$ -м уровне. Цепь, начинающуюся непосредственно с внешнего ресурса, будем считать *главной* (ее длина равна  $q$ ), а другую (длины  $r$ , начинающуюся после ветвления) — *боковой*. И пусть параметры системы таковы, что существует нетривиальное равновесие типа  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_q^*; N_1'^*, \dots, N_r'^*]$ .

\*) См. Барбашин Е. А. Введение в теорию устойчивости. — М.: Наука, 1967, с. 46—47.

Мы применяем эту теорему для линеаризованной системы, а для линейных систем локальная асимптотическая устойчивость и устойчивость в целом эквивалентны,

При этом мы предполагаем, что условия типа  $k_{q+1}V_q^* < m_{q+1}$  и  $k'_{r+1}V_r^* < m'_{r+1}$  всегда выполнены. Эти условия ограничивают сверху длины обеих цепей.

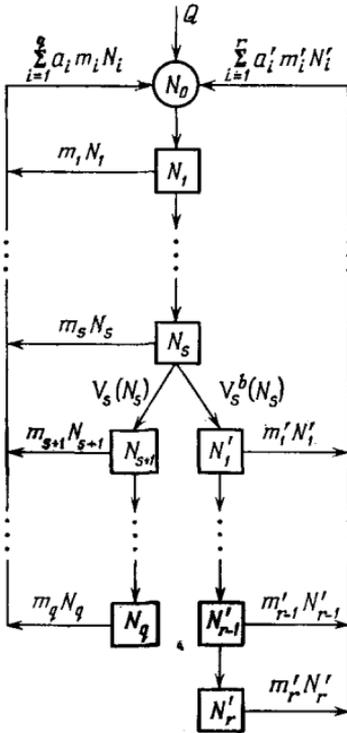


Рис. 34. Схема ветвящейся трофической цепи:  $N_0 \rightarrow N_1 \rightarrow \dots \rightarrow N_s \rightarrow N_{s+1} \rightarrow \dots \rightarrow N_q$  — главная цепь;  $N'_1 \rightarrow \dots \rightarrow N'_{r-1} \rightarrow N'_r$  — боковая цепь.

Линеаризованные в окрестности равновесного состояния уравнения можно записать в виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= Bx + b_1x_0\delta_1 - d_s^b x'_1\delta_s, \\ \frac{dx'}{dt} &= B'x' + b'_1x'_s\delta_1, \\ \frac{dx_0}{dt} &= c^T x + c'^T x' - b_0x_0. \end{aligned} \quad (10.1)$$

Здесь  $B$  и  $B'$  — якобиевы матрицы (порядков  $q \times q$  и  $r \times r$ ) того же типа, что и в § 9,  $\delta_j$  — вектор-столбец, все компоненты которого равны нулю, за исключением  $j$ -й, равной единице,  $c' = [c'_1, c'_2, \dots, c'_r]$ . Компоненты вектора  $x'$  — отклонения численностей от своих равновесных значений в боковой цепи;  $d_s^b = N_s^* V_s^b(N_s^*)$ , где  $V_s^b(N_s)$  — трофическая функция видов 1-го уровня боковой цепи, зависящая от численности (или биомассы)  $s$ -го уровня главной:

$$b'_1 = k'_1 N'_1{}^* dV_s^b(N_s^*)/dN_s.$$

Функцию Ляпунова снова будем искать в виде

$$V(x, x', x_0) = x^T Gx + x'^T G'x' + \frac{1}{2} x_0^2, \quad (10.2)$$

где  $G, G'$  — диагональные матрицы с элементами  $g_i, g'_k > 0$  ( $i = 1, \dots, q; k = 1, \dots, r$ ). Вычисляя производную этой функции, получим

$$\begin{aligned} -\frac{dV}{dt} &= x^T Fx + x'^T F'x' + 2x_0(l^T x + l'^T x') + \\ &+ d_s^b x'_1(\delta_s^T Gx) - b'_1 x'_s(\delta_1^T G'x') + b_0 x_0^2, \end{aligned} \quad (10.3)$$

где

$$l = -c_1 e - \frac{1}{2} c, \quad l' = -\frac{1}{2} c',$$

а  $G$ ,  $F$ ,  $B$  и  $G'$ ,  $F'$ ,  $B'$  должны удовлетворять матричному уравнению Ляпунова. Если теперь положить (как в § 9)

$$g_i = g_{i-1} \frac{d_{i-1}}{b_i}, \quad g'_k = g'_{k-1} \frac{d'_{k-1}}{b'_k}, \quad (10.4)$$

где  $g_1$  и  $g'_1$  — положительные произвольные числа, то и  $F$ , и  $F'$  должны быть диагональными положительными матрицами. Выберем  $g'_1$  таким образом, чтобы

$$d_s^b x'_1 (\delta_s^T G x) = b'_1 x_s (\delta_1^T G' x'),$$

или

$$g'_1 = g_s \frac{d_s^b}{b'_1} = g_1 \frac{d_1 d_2 \dots d_{s-1} d_s^b}{b'_1 b_2 \dots b_s} = g_1 \Lambda_s. \quad (10.5)$$

Тогда способом, аналогичным изложенному в § 9,  $-dV/dt$  приводится к сумме квадратов, и достаточным условием отрицательной определенности  $dV/dt$  будет выполнение неравенства

$$b_0 > l^T F^{-1} l + l'^T F'^{-1} l'. \quad (10.6)$$

Далее, поступая так же, как и в § 9, мы получим достаточное условие устойчивости ветвящейся трофической цепи в виде

$$b_0 [b_1 (d_0 - c_1) + b_0 h_1] > \frac{b_1^2}{4} \left( \sum_{i=2}^q \frac{c_i^2}{h_i \tilde{g}_i} + \sum_{k=1}^r \frac{c'_k{}^2}{h'_k \tilde{g}'_k} \right), \quad (10.7)$$

где

$$\tilde{g}_i = \frac{d_1 \dots d_{i-1}}{b_2 \dots b_i}, \quad \tilde{g}'_k = \Lambda_s \frac{d'_1 \dots d'_k}{b'_2 \dots b'_k}.$$

Если левая часть этого неравенства не зависит от параметров боковой цепи, то его правая часть увеличивается при появлении этой цепи. Это можно интерпретировать таким образом, что ветвление цепи приводит к уменьшению области устойчивости и тем самым к снижению устойчивости всей системы. Однако, если боковая цепь незамкнута, т. е.  $c'_k = 0$  ( $k = 1, \dots, r$ ), то ветвление не меняет устойчивости цепи.

И наконец, если все  $c_i$ ,  $c'_k$ ,  $h_i$  и  $h'_k$  равны нулю (за исключением, может быть,  $c_1$ , но в этом случае достаточно, чтобы  $d_0 > c_1$ ), то ветвящаяся цепь всегда устойчива (состояние равновесия устойчиво асимптотически). Доказывается это так же, как и для цепи без ветвления.

### § 11. Некоторые свойства замкнутых систем

До сих пор мы рассматривали экосистемы (с незамкнутыми или замкнутыми цепями), цикл ресурса в которых не был полностью замкнут. Однако существует целый класс искусственных экосистем, в которых осуществляется полный замкнутый цикл по веществу — это биологические системы жизнеобеспечения космических кораблей. Да и многие природные экосистемы почти замкнуты по некоторым биогенным элементам (например, по азоту и фосфору). Поэтому было бы интересно исследовать некоторые свойства таких экосистем.

Полная замкнутость означает, что для системы справедлив закон сохранения вещества, т. е.

$$R(t) + \sum_{i=1}^n N_i(t) \equiv M = \text{const.} \quad (11.1)$$

Система (2.2) будет иметь интеграл типа (11.1) только в том случае, если  $Q = 0$  и  $k_i = a_i = 1$ ,  $i = 1, \dots, n$ . Тогда, используя (11.1) и предполагая линейность трофических функций, вместо (2.2) в качестве уравнений модели будем иметь

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 \left( \beta - \alpha_0 \sum_{i=1}^n N_i - \alpha_1 N_2 \right), \quad \beta = \alpha_0 M - m_1, \quad (11.2)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (-m_i + \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = 2, \dots, n,$$

$$N_{n+1} = 0.$$

Эта система имеет набор равновесных состояний  $[N_1^*, N_2^*, \dots, N_n^*, 0, \dots, 0]$  ( $q = 1, \dots, n$ ), причем состояние  $[N_1^*, 0, \dots, 0]$  всегда устойчиво, если  $M > m_1/\alpha_0$ . Если же  $M < m_1/\alpha_0$ , то единственным устойчивым состоянием будет тривиальное (с нулевыми численностями всех видов), соответствующее полной гибели экосистемы.

Используя технику, применявшуюся нами в §§ 3, 4, можно получить неравенства для параметров, обеспечивающие существование положительного стационарного решения, т. е. положительных  $N_i^*$  ( $i = 1, \dots, q$ ):

$$M > f_{2S-1}(1 - \varphi_S^0) + f_{2S}\psi_S^0 - \sigma_{2S}^0 = M^*(q), \quad q = 2S, \quad (11.3)$$

$$M > f_{2S}\psi_{S+1}^0 + f_{2S+1}(1 + \varphi_S^0) - \sigma_{2S+1}^0 = M^*(q), \quad (11.3')$$

$$q = 2S + 1.$$

Здесь  $f_{2S-1}$ ,  $f_{2S}$  определяются так же, как в § 3 (но при  $k_i \equiv 1$ ), а  $\varphi_S^0$ ,  $\psi_S^0$ ,  $\psi_{S+1}^0$ ,  $\sigma_{2S}^0$ ,  $\sigma_{2S+1}^0$  совпадают с введенными в § 4 функциями  $\varphi_S$ ,  $\psi_S$ ,  $\psi_{S+1}$ ,  $\sigma_{2S}$ ,  $\sigma_{2S+1}$ , в которых  $a_i m_i \equiv 1$ .

Перейдем к исследованию уравнений линейного приближения. Его матрица имеет ту же структуру, что и в § 6, однако меньшей размерности ( $q \times q$ ), а не  $(q+1) \times (q+1)$ . В нашем случае  $c_i = -\alpha_0 N_i^* = -b_i$ , ( $i = 1, \dots, n$ ) и

$$A_q^1 = \begin{vmatrix} -b_1 & -(b_1 + d_1) & -b_1 & \dots & -b_1 \\ b_2 & 0 & -d_2 & & \\ & \cdot & \cdot & \cdot & \\ & & & & \\ \mathbf{0} & & b_{q-1} & 0 & -d_{q-1} \\ & & & b_q & 0 \end{vmatrix}, \quad (11.4)$$

где  $b_i = \alpha_{i-1} N_i^*$ ,  $d_i = \alpha_i N_i^*$  ( $i = 1, \dots, q$ ). Так же, как и в §§ 5, 6, для устойчивости трофической цепи длины  $q$  ( $q \leq n$ ) необходимо выполнение неравенства

$$N_q^* < m_{q+1}/\alpha_q. \quad (11.5)$$

Из рекуррентной формулы для характеристического многочлена  $A_q^1$

$$F_q(\lambda) = -\lambda F_{q-1}(\lambda) + b_q d_{q-1} F_{q-2}(\lambda) + (-1)^q b_1 \dots b_q,$$

$$F_2(\lambda) = \lambda^2 + b_1 \lambda + (b_1 + d_1) b_2,$$

$$F_1(\lambda) = -\lambda - b_1$$

следует, что все его коэффициенты имеют один знак. Это необходимое условие устойчивости является отнюдь не достаточным для  $q > 2$ . Например, для  $q = 3$  нужно выполнение еще одного неравенства  $\alpha_0 + \alpha_1 > \alpha_2$ . Для больших  $q$  условия становятся еще более сложными.

Возвращаясь к неравенству (11.5), после необходимых преобразований запишем его в виде

$$M < M^*(q+1), \quad (11.6)$$

где  $M^*(q+1)$  определяются формулами (11.3), (11.3'). Неравенства (11.3), (11.3') и (11.6) задают ограничения (сверху и снизу) на суммарное количество ресурса  $M$  в системе, необходимое для существования полностью замкнутой трофической цепи длины  $q$ :

$$M^*(q) < M < M^*(q+1). \quad (11.7)$$

Однако при  $q > 2$  это условие не обеспечивает асимптотической устойчивости трофической цепи.

Рассмотрим частный случай, когда  $\alpha_0 = \alpha_i = \alpha$ ,  $m_i = m$  для всех  $i = 1, \dots, n$ . Это возможно, если предположить, что относительное количество жертв (а также ресурса), потребляемое хищником следующего уровня, одинаково для всех уровней и, кроме того, смертность всех видов одинакова. Тогда

$$\begin{aligned} f_{2S-1} &= f_{2S} = \frac{m}{\alpha} S, \\ \varphi_S &= \psi_S^0 = S, \\ \sigma_{2S} &= \frac{m}{\alpha} S^2, \quad \sigma_{2S+1} = \frac{m}{\alpha} S(S+1); \\ M^*(q) &= \frac{m}{4\alpha} q(q+2), \quad q = 2S, \\ M^*(q) &= \frac{m}{4\alpha} (q+1)^2, \quad q = 2S+1. \end{aligned} \quad (11.8)$$

Отсюда сразу следует оценка возможной длины цепи (числа трофических уровней) в замкнутой экосистеме при заданной суммарной величине биомассы (или суммарного начального ресурса). Например, при достаточно больших  $M$  ( $\alpha M/m \gg 1$ )

$$q \simeq 2 \sqrt{\alpha M/m}. \quad (11.9)$$

## § 12. О некоторых свойствах решений уравнений трофической цепи

Решения исходных нелинейных уравнений модели (2.4) (2.5) обладают несколькими важными свойствами. Прежде всего покажем следующее:

1. Если в системе существует нетривиальное равновесие  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_n^*]$ , то любая траектория системы, начинающаяся внутри положительного ортанта  $P^n$ , там и остается.
2. Ни одна траектория системы не уходит в бесконечность.

Если теперь доказать, что любое равновесное состояние с одной или несколькими нулевыми компонентами  $N_s^*$  ( $s \leq n$ ) неустойчиво, то, в силу специального вида уравнений (2.4) и (2.5), отсюда сразу следует, что траектория с положительными начальными условиями уходит внутрь ортанта  $P^n$ .

Рассмотрим незамкнутую цепь с  $n$  уровнями. Пусть система имеет нетривиальное равновесие  $[N_0^*, N_1^*, \dots, N_n^*]$ , для чего, как показано в § 3, необходимо, чтобы

$$Q > \alpha_0 f_{n-1} f_n. \quad (12.1)$$

Наряду с таким равновесием в системе возможно равновесное состояние вида  $[\tilde{N}_0^*, \tilde{N}_1^*, \dots, \tilde{N}_{n-1}^*, 0]$ , которое, как легко показать, неустойчиво при  $\tilde{N}_{n-1}^* > m_n / (\alpha_{n-1} k_n)$ . Последнее неравенство, используя (3.5) или (3.6), можно записать в виде

$$H_{n-2} \left( \frac{Q}{\alpha_0 f_{n-1}} - f_{n-2} \right) - \frac{\mu_n}{g_n} > 0. \quad (12.2)$$

Здесь  $n = 2S$  или  $n = 2S + 1$ . Подставляя (12.1) в (12.2) получим

$$\frac{Q}{\alpha_0 f_{n-1}} - f_{n-2} - \frac{\mu_n}{g_n H_{n-2}} > f_n - f_{n-2} - \frac{\mu_n}{g_n H_{n-2}} = 0,$$

т. е. если выполнено (12.1), то всегда выполняется и (12.2).

Аналогично доказывается, что будут неустойчивыми и другие равновесные состояния с нулевыми численностями, а также неустойчивость таких равновесий для замкнутой цепи.

Следовательно, если в системе существует нетривиальное равновесное состояние, то любая траектория системы, начинающаяся внутри положительного ортанта, в нем и остается. Этот вывод справедлив и для цепей длины  $q < n$ , только в этом случае ортант имеет меньшую размерность.

Второе утверждение докажем индукцией по  $q$ . При  $q = 1$  система (2.5) принимает вид

$$\begin{aligned} \frac{dN_0}{dt} &= Q - \alpha_0 N_0 N_1 + a_1 m_1 N_1, \\ \frac{dN_1}{dt} &= N_1 (-m_1 + k_1 \alpha_0 N_0). \end{aligned} \quad (12.3)$$

В положительном квадранте эта система имеет лишь одно равновесие  $[N_0^*, N_1^*] > 0$ , которое, как нетрудно убедиться, локально асимптотически устойчиво.

Если бы в фазовой плоскости существовали траектории, уходящие в бесконечность, то они отделялись бы от траекторий, стремящихся к  $[N_0^*, N_1^*]$ , некоторой сепаратрисой. Эта сепаратриса либо должна начинаться в особой точке системы, либо быть предельным циклом. Первая возможность отпадает, поскольку единственной особой точкой служит устойчивое равновесие  $[N_0^*, N_1^*]$ , а отсутствие в системе (12.3) замкнутых траекторий легко следует из критерия Дюлака (применявшегося уже в § 5 гл. III). Таким образом, для  $q = 1$  утверждение доказано.

Допустим, что оно верно при всех  $q = l + 1$ , и докажем его справедливость и при  $q = l + 2$ . Два последних уравнения системы (2.5) в этом случае имеют вид

$$\begin{aligned} \frac{dN_{l+1}}{dt} &= N_{l+1}(-m_{l+1} + k_{l+1}\alpha_l N_l - \alpha_{l+1}N_{l+2}), \\ \frac{dN_{l+2}}{dt} &= N_{l+2}(-m_{l+2} + k_{l+2}\alpha_{l+1}N_{l+1}). \end{aligned} \quad (12.4)$$

Поскольку  $N_l$  ограничено сверху, т. е.  $N_l \leq C_l < \infty$ , то вместо (12.4) можно написать

$$\begin{aligned} \frac{dN_{l+1}}{dt} &\leq N_{l+1}(-m_{l+1} + k_{l+1}\alpha_l C_l - \alpha_{l+1}N_{l+2}), \\ \frac{dN_{l+2}}{dt} &= N_{l+2}(-m_{l+2} + k_{l+2}\alpha_{l+1}N_{l+1}). \end{aligned} \quad (12.5)$$

Рассмотрим крайний случай, когда в первом уравнении (12.5) стоит знак равенства. В этом случае мы получаем классическую вольтерровскую систему хищник — жертва без самолимитирования, решения которой всегда ограничены. Следовательно, тем более будут ограничены решения (12.4) при любых конечных  $N_l$  и решения всей системы (2.5) при  $q = l + 2$ . Наше утверждение доказано.

И окончательно, любое решение системы (2.5) ограничено, и ни одна траектория не уходит в бесконечность.

Аналогично доказывается положительность решений (11.2) при положительных начальных условиях и выполнении ограничений (11.3), (11.3') на величину суммарного ресурса  $M$  (т. е. случай полностью замкнутой цепи, когда  $a_i K_i = 1$ ). Ограниченность же решений сразу следует из существования интеграла (11.1).

Следовательно, если существует нетривиальное равновесие типа трофической цепи длины  $q$  ( $q \leq n$ ), то решения

моделных уравнений всегда положительны и ограничены (при условии, что начальные значения  $N(0) \in P^q$ ). Очевидно, что биологически осмысленны только значения  $k_i \leq 1$ ,  $a_i \leq 1$ , т. е.  $a_i K_i \leq 1$ .

Введем в рассмотрение величины

$$\mathcal{N}_i(t) = \frac{1}{t} \int_0^t N_i(\tau) d\tau$$

— средние значения  $N_i$  в интервале  $(0, t)$ . Умножив каждое уравнение (2.5) на величину  $1/K_i$  ( $K_i = k_1 \dots k_i$ ) и почленно сложив их, получим

$$\sum_{i=0}^n \frac{1}{K_i} \frac{dN_i}{dt} = Q - \sum_{i=1}^n R_i N_i, \quad R_i = \frac{m_i(1-a_i K_i)}{K_i}, \quad (12.6)$$

или, после интегрирования,

$$\frac{1}{t} \sum_{i=0}^n \frac{N_i - N_i(0)}{K_i} = Q - \sum_{i=1}^n R_i \mathcal{N}_i. \quad (12.7)$$

Интегрируя почленно по  $t$  уравнение (2.5) для  $i = 1, \dots, n$ , получим

$$\frac{1}{t} \ln \frac{N_i(t)}{N_i(0)} = -m_i + k_i \alpha_{i-1} \mathcal{N}_{i-1} - \alpha_i \mathcal{N}_{i+1}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (12.8)$$

Система (12.7) — (12.8) — линейная алгебраическая система относительно переменных  $\mathcal{N}_i$  ( $i = 0, 1, \dots, n$ ). Так как  $N_i(t)$  ограничены, то при  $t \rightarrow \infty$  она совпадает с уравнениями для стационарного состояния. Следовательно,  $\mathcal{N}_i(t)$  при  $t \rightarrow \infty$  имеют пределы, равные  $N_i^*$ , т. е. *асимптотические средние численностей видов и количества ресурса равны их стационарным значениям*.

Если система (2.5) имеет периодические решения (циклы) с периодом  $T$ , то, поскольку  $N_i(t+T) = N_i(t)$ , мы таким же образом приходим к аналогичным выводам относительно

циклических средних  $N_i^c = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} N_i(\tau) d\tau$ .

В случае полностью замкнутой цепи соответствующие выводы получаются сразу из уравнений (11.2). В самом

деле, интегрируя их по  $t$  и деля затем на  $t$ , мы видим, что при  $t \rightarrow \infty$  полученные уравнения для асимптотических средних совпадают с уравнениями стационарного состояния. Если же предположить существование периодических решений, то аналогичные уравнения получаются и для циклических средних.

Из последнего уравнения системы (2.5) следует, что

$$N_n(t) = N_n(0) \exp \left\{ -m_n t + k_n \alpha_{n-1} \int_0^t N_{n-1}(\tau) d\tau \right\}. \quad (12.9)$$

Очевидно, что если при  $t \rightarrow \infty$

$$\frac{m_n}{k_n \alpha_{n-1}} > \frac{1}{t} \int_0^t N_{n-1}(\tau) d\tau, \quad (12.10)$$

то  $N_n(t) \rightarrow 0$ , т. е. любая траектория, начинающаяся в  $P^n$ , стремится к  $P^{n-1}$ . Но поскольку  $\mathcal{N}_{n-1} \rightarrow N_{n-1}^*$ , то условие (12.10) эквивалентно условию

$$\frac{m_n}{k_n \alpha_{n-1}} > N_{n-1}^*. \quad (12.11)$$

Если теперь положить  $n = q + 1$ , то условие (12.11) определяет ограничение скорости поступления ресурса  $Q$  (или суммарного ресурса  $M$ ) сверху, в то время как требование положительности всех  $N_i^*$  ( $i = 1, \dots, q$ ) определяет соответствующие ограничения снизу.

И окончательно, если скорость поступления внешнего ресурса в систему  $Q$  (суммарный ресурс  $M$ ) заключена в пределах, определяемых формулами (5.6) для незамкнутой цепи, (6.5) для замкнутой цепи и (11.7) для полностью замкнутой цепи, то при любых начальных возмущениях, не приводящих к полному уничтожению одного или нескольких видов, и при любом  $t$  численности первых  $q$  видов остаются ограниченными (как сверху, так и снизу), т. е. эти виды могут существовать неограниченно долго. Численности же последующих ( $q + 1$ )-го, ...,  $n$ -го видов при  $t \rightarrow \infty$  стремятся к нулю, т. е. эти виды элиминируются (исключаются) из системы.

В этом случае можно говорить об *экологической стабильности* трофической цепи длины  $q$ .

### § 13. Экологическая стабильность трофических цепей

Очевидно, что требование стабильности является более слабым, чем устойчивость (как и требование ограниченности решений, называемое часто *устойчивостью по Лагранжу*). Как мы уже упоминали ранее, для того чтобы считать экосистему стабильной, достаточно, чтобы составляющие ее виды неограниченно долго сосуществовали, а их численность не возрастала бы до бесконечности и не убывала до нуля. Всем этим условиям удовлетворяет трофическая цепь, когда скорость поступления ресурса или его суммарная величина ограничена некоторыми величинами.

С другой стороны, эти ограничения определяют длину цепи. Поэтому, если длина цепи уже определена, то о цепи можно сказать, что она всегда будет экологически стабильна. Следовательно, необходимые условия существования трофической цепи длины являются необходимыми и достаточными для экологической стабильности этой цепи. (Аналогичное свойство мы уже отмечали для консервативных и диссипативных сообществ — § 3 гл. IV, где требование устойчивости равновесия  $N^*$  по Ляпунову оказывалось не только достаточным, но и необходимым условием экологической стабильности.)

Таким образом, если нам заданы характеристики составляющих цепь видов (уровней): трофические функции, к. п. д. переработки ресурса, коэффициенты естественной смертности, то по ним, пользуясь формулами (5.6), (6.5) и (11.7), можно определить нижнюю и верхнюю границу скорости поступления ресурса (количества суммарного ресурса) и тем самым для каждой фиксированной скорости (фиксированного количества ресурса) определить длину трофической цепи, которая будет всегда экологически стабильна.

И в заключение заметим, что хотя почти все предыдущие рассуждения относились к цепям с линейными трофическими функциями и без внутривидовой (внутриуровневой) конкуренции, основные выводы, по-видимому, будут справедливы и для цепей, описываемых обобщенными уравнениями.

### § 14. Об экосистеме источников Силвер-Спрингс

Для экспериментальной проверки разработанной нами теории трофических цепей мы воспользовались данными Г. Одума, тщательно исследовавшего конкретную экосистему теплых источников Силвер-Спрингс во Флориде.

Для нас очень важно, что это экологическое сообщество находится в устойчивом равновесном состоянии, а все

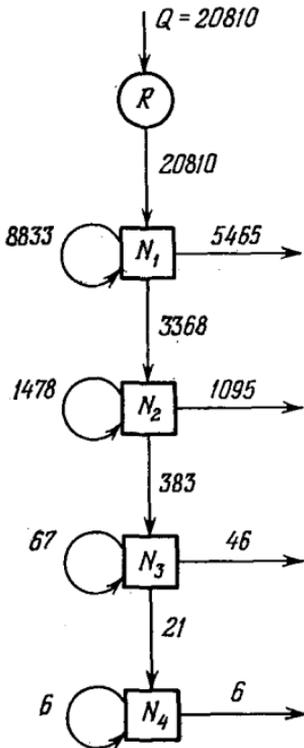


Рис. 35. Упрощенная схема энергетических потоков в экосистеме источников Силвер-Спрингс.

колебания биомассы носят сезонный характер. В работе Одума приведены данные по урожаям на корню и потокам энергии для пяти трофических уровней: продуцентов ( $N_1$ ), растительоядных ( $N_2$ ), плотоядных ( $N_3$ ), верховных хищников ( $N_4$ ) и редуцентов, замыкающих трофические цепи. Биомассы (в г/м<sup>2</sup> сухой массы) этих уровней равны соответственно:  $N_1^* = 809$ ,  $N_2^* = 37$ ,  $N_3^* = 11$ ,  $N_4^* = 1,5$ ; биомасса редуцентов равна 5. В качестве определяющего ресурса мы будем рассматривать энергию, поэтому трофическую цепь можно считать незамкнутой. По этой же причине мы не включаем в цепь редуцентов, питающихся мертвой органикой и замыкающих цепь по веществу. Необходимо, однако, заметить, что уравнения трофической цепи (2.4) допускают накопление неиспользованного ресурса, тогда как солнечная энергия в своей исходной форме, естественно, не накапливается. Тем не менее этими уравнениями можно пользоваться и в

данном случае, поскольку в равновесии весь поступивший ресурс немедленно используется первым трофическим уровнем, протекая через блок  $R$  без каких-либо потерь. С другой стороны, как будет показано ниже, интересующие нас значения критических скоростей  $Q^*$  ( $q$ ) не зависят ни от  $N_0^*$ , ни от  $\alpha_0$ , т. е. величин, определяющих состояние ресурсной

переменной. Схема потоков энергии в экосистеме изображена на рис. 35, где все величины выражены в ккал/м<sup>2</sup>. Она несколько упрощена по сравнению с оригинальной схемой Г. Одума. В частности, в смертность (члены  $m_i N_i$ ) включена не только та часть заключенной в биомассе энергии, которая поступает к редуцентам-разлагателям, но и энергия биомассы, уносимой из экосистемы течением. Кроме того, не учитывается поступление органики извне (в силу относительной малости этой величины).

Используя формулы § 3, вычислим значения критических скоростей  $Q^*(q)$ :

$$\begin{aligned} Q^*(2) &= \frac{m_1 m_2}{\alpha_1 k_1 k_2}, \\ Q^*(3) &= Q^*(2) \left( 1 + \frac{\alpha_1 m_3}{\alpha_2 m_1 k_3} \right), \\ Q^*(4) &= Q^*(3) \left( 1 + \frac{\alpha_2 m_4}{\alpha_3 m_2 k_4} \right), \\ Q^*(5) &= Q^*(4) \left( 1 + \frac{\alpha_1 \alpha_3 m_5}{\alpha_4 k_5 (\alpha_2 k_3 m_1 + \alpha_1 m_3)} \right). \end{aligned} \quad (14.1)$$

Из этих формул видно, что  $Q^*(q)$  не зависят от величины  $\alpha_0$ .

Поскольку  $\alpha_0 N_0^* N_1^* = Q = 20810$ , а  $k_1 \alpha_0 N_0^* N_1^* = 8833$ , то  $k_1 = 0,42$ . Аналогично  $k_2 = 0,44$ ,  $k_3 = 0,175$ ,  $k_4 = 0,286$ . Стационарные биомассы уровней выражены в граммах сухого веса, а энергетические потоки — в килокалориях; поэтому будем предполагать, что масштабный коэффициент перехода равен  $r$ , так что  $N_1^* = 809r$  (ккал/м<sup>2</sup>) и т. д. Конкретное значение  $r$  для нас несущественно, поскольку  $m_i$  и  $\alpha_i$  входят в выражения для  $Q^*(q)$  в таких комбинациях, что коэффициенты  $r$  взаимно сокращаются. Так как

$$m_1 N_1^* = 5465, \quad m_2 N_2^* = 1095, \quad m_3 N_3^* = 46, \quad m_4 N_4^* = 6,$$

то

$$m_1 = 6,755/r, \quad m_2 = 29,6/r, \quad m_3 = 4,18/r, \quad m_4 = 4/r.$$

Соответственно из равенств

$$\alpha_1 N_1^* N_2^* = 3368, \quad \alpha_2 N_2^* N_3^* = 383, \quad \alpha_3 N_3^* N_4^* = 21$$

находим, что

$$\alpha_1 = 0,1125/r^2, \quad \alpha_2 = 0,956/r^2, \quad \alpha_3 = 1,27/r^2.$$

Подставляя значения  $m_i$ ,  $\alpha_i$  в (14.1), получим

$$Q^*(2) = 9585, \quad Q^*(3) = 13\,611, \quad Q^*(4) = 18\,456.$$

Видно, что реальная скорость поступления ресурса  $Q$  больше  $Q^*(4)$ , т. е. продуктивность уровня продуцентов и параметры экосистемы таковы, что она допускает существование четырех трофических уровней. Предположим, что мы хотим интродуцировать в эту экосистему вид, занимающий пятый уровень, т. е. питающийся особями четвертого уровня. Пусть характеристики этого вида такие же, как и у видов четвертого уровня, т. е.  $k_5 = k_4$ ,  $m_5 = m_4$  и  $\alpha_4 = \alpha_3$ . Тогда согласно (14.1)  $Q^*(5) = 36\,613$ , т. е. для успешной интродукции необходимо, чтобы скорость поступления ресурса  $Q$  (или же продуктивность первого уровня) повысилась почти вдвое. С другой стороны, если продуктивность продуцентов в силу каких-то причин (например, появления токсических загрязнений) уменьшится всего на 12%, то это приведет к нарушению устойчивости нетривиального равновесия с четырьмя уровнями и, как следствие, к элиминации верховных хищников.

Рассмотрим теперь некоторую усредненную экосистему с параметрами  $k_i = k = 0,3$ ,  $\alpha_i = \alpha = 0,8/r^2$  и со средним коэффициентом смертности  $m_i = m$ , принимающим несколько значений:  $5/r$ ,  $7,5/r$  и  $11/r$ . Найдя значения безразмерной переменной  $\ln(\alpha Q/m^2)$ , равные 6,5; 5,69 и 4,92, по графику рис. 30 можно видеть, что экосистема будет содержать 4, 4 и 3 уровня соответственно. Это еще одно доказательство того, что даже в таких богатых экосистемах, как Сильвер-Спрингс, число трофических уровней невелико. В экосистемах, расположенных в более высоких широтах, число этих уровней может быть еще меньше, поскольку там возрастают затраты организмов на дыхание и к. п. д. переработки биомассы уменьшается. Влияние этого эффекта может быть ослаблено увеличением напряженности трофических связей, что приводит к уменьшению доли отмирающей биомассы; однако это уменьшение в значительной степени компенсируется общим ужесточением условий внешней среды, вследствие чего повышается вероятность гибели особей. Для ответа на вопрос, к какому суммарному эффекту приводят эти взаимно противоположные влияния, необходимы дополнительные исследования, в том числе и на моделях, разработанных в этой главе.

## § 15. Библиография и комментарии

§ 1. Попытки получить агрегированное динамическое описание экосистемы с несколькими трофическими уровнями предпринимались неоднократно. Например, в работе:

А л е к с е е в А. А., К р ы ш е в И. И. Кинетические уравнения для описания динамики биоценозов. — Биофизика, 1974, 19, № 4, с. 754—759,

авторы, используя методы статистической механики, получили динамические уравнения для усредненных биомасс двух трофических уровней. При этом предполагалось, что экологические характеристики видов на каждом трофическом уровне достаточно близки друг к другу. Несколько иной подход изложен в работе:

Т а н с к у М. Structure, stability and efficiency of ecosystem. In.: Progress in Theoretical Biology./Eds. R. Rosen, F. M. Snell N. Y.: Acad. Press., 1976, p. 206—262,

где все виды каждого трофического уровня считались одинаковыми, однако числа видов на уровнях рассматривались в качестве новых динамических переменных. Для нахождения их равновесных значений постулировалось, что в состоянии устойчивого равновесия отношение  $P/B$  — продуктивности к суммарной биомассе экосистемы — должно быть минимальным. В результате получались структуры, весьма напоминающие реальные трофические пирамиды экосистем.

§ 2. Уравнения (2.4) для незамкнутой трофической цепи очень близки к вольтерровским, отличаясь от них только уравнением для ресурса. Такого типа модификации классических вольтерровских уравнений использовались, например, В. А. Костицыным при описании глобальных биогеохимических циклов (см.

К о с т и т з и н В. А. L'évolution de l'atmosphère. — P.: Hermann, 1935).

Уравнения типа (2.5) (при  $Q \equiv 0$ ) были получены в работе:

Э м а н (Булгакова) Т. И. О некоторых математических моделях биогеоценозов. — М.: Наука, 1966, с. 191—202. — (Проблемы кибернетики; Вып. 16).

где эти уравнения описывали биогеоценоз. Биогеоценозом считалось сообщество с «косной» компонентой; соответственно для описания биогеоценоза использовалась классическая вольтерровская модель. Было показано, что в биогеоценозе может существовать нетривиальное равновесие при любом числе видов (а не только при четном, как в вольтерровской модели), которое при определенных условиях будет устойчивым. Кроме того, в этой работе были предложены и другие модификации вольтерровских моделей. Основное отличие этих моделей от рассматриваемых нами заключается в том, что в них исследовалась устойчивость равновесия только одного типа; другими словами, длина трофической цепи предполагалась фиксированной.

§ 3. Существование «парадоксальных» трофических цепей было впервые обнаружено при исследовании эвтрофицирующихся озер. Оказывается, что при повышенном поступлении биогенных элементов

(загрязнение бытовыми стоками, смыв удобрений с окрестных полей) обычные трофические цепи могут переходить в парадоксальные (см., например,

Loucks O. L. et al. Studies of Lake Wingra watershed. — Madison: Univ. of Wisconsin, 1977).

§ 5. Исследованию вопроса об устойчивости якобиевых матриц посвящена работа:

Schwartz H. R. Ein Verfahren zur Stabilitätsfrage bei Matrizen—Eigenwert—Problem. — Z. Angew. Math. Phys. 1956, 7, № 3, p. 473—500.

Из сформулированных в этой работе условий устойчивости сразу следует, например, устойчивость матрицы (5.1).

§ 9. Идея метода построения функции Ляпунова, использованная здесь, принадлежит А. И. Лурье, который исследовал устойчивость некоторых систем автоматического регулирования (см.

Лурье А. И. Некоторые нелинейные задачи теории автоматического регулирования. — М.: Гостехиздат, 1951).

Однако мы пользовались не оригинальной формулировкой, а изложением метода Лурье, в книге:

Лешец С. Устойчивость нелинейных систем автоматического управления. Перевод с англ. М.: Мир. 1967.

§ 10. Несколько интересных задач для ветвящихся трофических цепей было рассмотрено в работе:

Алексеев В. В. Биогеоценозы — автогенераторы и триггеры. — Журнал общей биологии. 1976, 37, № 6, с. 738—744,

где анализировалась динамика экосистемы из двух трофических уровней с двумя видами на каждом уровне и с возможностью ветвления (существование перекрестных трофических связей). Любопытно, что в этой системе могут возникать как автоколебания, так и колебания триггерного типа.

§ 14. Все используемые в этом параграфе экспериментальные результаты взяты нами из работы:

O'dum H. T. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. — Ecol. Monogr., 1957, 27, p. 55—112.

## ПЕРЕКРЫВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ И УСТОЙЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВ С ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

---

### § 1. Экологическое введение

Если в предыдущей главе мы рассматривали сообщества с вертикальной структурой, где взаимодействия происходили между трофическими уровнями, то предметом исследований данной главы будут взаимоотношения видов внутри одного и того же трофического уровня, или, иными словами, сообщества с горизонтальной структурой. Из всех 5 теоретически возможных типов отношений видов одного уровня (см. § 1 гл. IV) мы остановимся лишь на конкуренции — с одной стороны, потому что этот тип наиболее распространен в природе и, с другой стороны, потому что математическая теория конкурентных сообществ развита в несравнимо большей степени, чем модели симбиоза, аменсализма и комменсализма.

Организмам любого биологического вида присущ определенный диапазон физических и экологических условий, при которых они успешно выживают и размножаются. Отсюда естественно вытекает концепция так называемой *экологической ниши* — такой области некоторого пространства жизненно важных факторов среды (например, видовой состав и размеры пищи, условия местообитания и т. д.), внутри которой обеспечивается существование вида и вне которой это существование невозможно или практически маловероятно. При всей интуитивной ясности этой концепции, в определении понятия экологической ниши возникает ряд трудностей, и в настоящее время в экологической литературе нет единого мнения по данному вопросу. Однако из бесспорного положения, что каждый вид занимает свою экологическую нишу, следует вопрос: «Могут ли пересекаться ниши нескольких различных видов?» Наблюдения показывают, что пересечение (перекрывание) экологических ниш — это типичная ситуация в реальных сообществах. Виды могут сосуществовать, не только нахо-

дьясь в одинаковых физико-географических условиях, но и потребляя одни и те же ресурсы. Ограниченность ресурсов накладывает естественные пределы на общий размер эксплуатирующих их популяций, так что прирост численностей видов, совместно использующих некий ресурс, взаимно ограничивается. Таким образом, перекрывание экологических ниш естественно порождает конкурентные отношения, а экологическая ниша определяет место и роль данного вида в структуре конкурентного сообщества.

Поскольку конкурентные сообщества не могут быть качественно устойчивыми (см. § 6 гл. IV), возникает задача определения областей устойчивости для параметров конкурентной модели, или, иными словами, задача определения такой структуры перекрывания экологических ниш — так называемой *видовой упаковки* (species packing), которая обеспечивает устойчивое сосуществование конкурентов.

Рассмотрение экологических ниш связано и с известным *принципом конкурентного исключения* Г. Ф. Гаузе, согласно которому два вида с одинаковыми экологическими потребностями не могут сосуществовать в одном местообитании. Пределы перекрывания ниш в стабильном сообществе как раз и должны указать на необходимую степень различия в экологии сосуществующих видов. Анализ видовой упаковки позволяет, таким образом, получить теоретические условия элиминации отдельных видов из конкурентного сообщества, а также условия успешной инвазии некоторых новых видов в сообщество.

Исследование этих вопросов в рамках математических моделей основано прежде всего на формальном определении экологической ниши, с которого мы и начнем эту главу.

## § 2. Формализация понятия ниши и динамические уравнения конкуренции

В экологической литературе существует несколько не совпадающих определений экологической ниши. С точки зрения математика, наиболее подходящим из них следует считать такое, которое, отражая существо дела, допускает возможность формализации. Удачным компромиссом такого рода является определение ниши, опирающееся на такие понятия, как *спектр ресурса* и *функция потребления*.

Допустим, что ресурс, потребляемый биологическими видами, характеризуется неким (в общем случае многомерным) параметром  $\mathbf{x}$  (размер потребляемой пищи, видовой ее состав, пространственные координаты местообитания и т. д.), а количество доступного для потребления ресурса с характеристиками  $\mathbf{x}$  определяется некоторой функцией  $K(\mathbf{x})$ . Тогда множество значений  $\mathbf{x}$  с заданной на нем функцией  $K(\mathbf{x})$  называется *спектром* (или *пространством*) *ресурса*.

Пусть, кроме того, потребление ресурса данным видом характеризуется некоторым вероятностным распределением плотности  $f(\mathbf{x})$  — *функцией потребления* — со средним значением  $\mathbf{x}_0$  и конечной дисперсией  $\sigma^2$ . Тогда *экологическая ниша* вида определяется точкой  $\mathbf{x}_0$  на спектре ресурса и заданной функцией  $f(\mathbf{x})$  — плотностью случайного распределения вокруг точки  $\mathbf{x}_0$ . Например, особи какого-то вида охотнее всего потребляют пищу размера  $\mathbf{x}_0$ , потребление пищи иного размера подчиняется некоторому — теоретическому или эмпирическому — вероятностному закону с плотностью  $f(\mathbf{x})$ . Предпочитаемый размер  $\mathbf{x}_0$  естественно считать *центром ниши*, а среднеквадратичное отклонение  $\sigma$  — *шириной ниши*, характеризующей степень специализации данного вида по потреблению ресурса  $\mathbf{x}$ : малые значения  $\sigma$  — узко специализированный вид, большие  $\sigma$  — широко специализированный.

Ясно, что, увеличивая размерность вектора  $\mathbf{x}$ , можно добиться теоретически полной адекватности введенного определения условиям существования биологического вида. Однако, ради наглядности и упрощения количественного анализа моделей, дальнейшие рассмотрения будут предполагать одномерность спектра ресурса. Пути обобщения полученных результатов в большинстве случаев естественны и очевидны.

Когда мы рассматриваем сообщество нескольких видов, конкурирующих за общие ресурсы, естественно считать — и это подтверждается наблюдениями, — что отвечающие разным видам точки  $\mathbf{x}_0$  удалены друг от друга на какие-то конечные расстояния. При этом само явление конкуренции, связанное с перекрыванием экологических ниш конкурирующих видов, в рамках принятого формализма возникает как результат пересечения областей определения соответствующих функций потребления  $f_i(\mathbf{x})$  в пространстве

ресурса. Простейший (идеализированный) пример такого рода изображен на рис. 36, где  $f_i(x)$  представляют собой одинаковые по форме кривые нормального распределения, расположенные равномерно вдоль спектра ресурса с расстоянием  $d$  между средними значениями;  $K(x) \equiv \text{const}$ . Если  $w$  — общая для всех кривых величина среднеквадратичного отклонения, то отношение  $w/d$  можно рассматривать как меру близости экологических ниш, или меру плотности видовой упаковки сообщества, и по условиям устойчивости судить о допустимых пределах перекрывания ниш.

В модели динамики конкурентного сообщества  $n$  видов их численности  $N_i(t)$  будем выражать в единицах потребляемого ресурса. При этом произведение  $f_i(x) N_i(t)$  при-

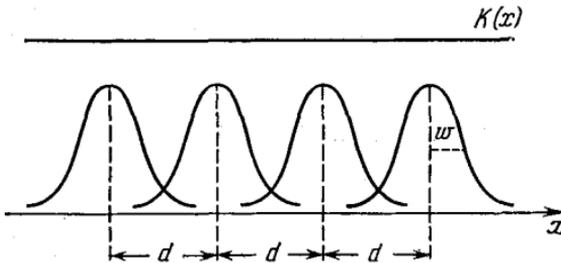


Рис. 36. Одномерный спектр ресурса  $K(x)$  и перекрывание экологических ниш, заданных нормальными функциями потребления.

обретает смысл той доли всего ресурса, потребляемого  $i$ -м видом, которая берется в точке  $x$  спектра ресурса. Тогда

$$K(x) - \sum_{i=1}^n f_i(x) N_i(t)$$

есть не что иное, как локальная (на спектре ресурса) разница между потенциально доступным и необходимым для сосуществования  $[N_1(t), \dots, N_n(t)]$  количеством ресурса. Пока ресурс не лимитирует прирост численностей видов (при малых численностях), можно считать, что популяция увеличивается в соответствии с собственным коэффициентом естественного прироста  $r_i$  согласно мальтузианскому закону

$$\frac{d(f_i(x) N_i)}{dt} = r_i f_i(x) N_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.1)$$

Лимитирующее влияние конкуренции можно выразить относительной мерой истощения ресурса в точке  $x$ :

$$\left[ K(x) - \sum_{i=1}^n f_i(x) N_i(t) \right] / K(x), \quad (2.2)$$

после чего динамика  $i$ -го вида в точке  $x$  его экологической ниши описывается уравнением

$$f_i(x) \frac{dN_i}{dt} = \frac{r_i N_i}{K(x)} f_i(x) \left[ K(x) - \sum_{j=1}^n f_j(x) N_j \right]. \quad (2.3)$$

Интегрирование (2.3) по всему спектру ресурса дает

$$K_i \frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left( K_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j \right), \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.4)$$

где

$$K_i = \int K(x) f_i(x) dx \quad (2.5)$$

имеет смысл общего количества ресурса, потребленного  $i$ -м видом — так называемая *емкость ниши*, а *коэффициент конкуренции* между  $i$ -м и  $j$ -м видами

$$\alpha_{ij} = \int f_i(x) f_j(x) dx, \quad (2.6)$$

который пропорционален полной (по всему спектру) вероятности столкновения потребительских интересов данной пары видов в одной и той же точке спектра, характеризует степень перекрывания их экологических ниш.

Деля обе части (2.4) на  $K_i$ , получаем систему уравнений

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i - \frac{r_i}{K_i} \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_i N_j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.7)$$

которая с точностью до обозначений совпадает с вольтерровской системой общего вида (система (2.1) гл. IV). Заметим, что масштабное преобразование переменных  $\tilde{N}_i = K_i N_i / r_i$  приводит (2.7) к виду

$$\frac{d\tilde{N}_i}{dt} = r_i \tilde{N}_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \tilde{N}_i \tilde{N}_j, \quad (2.8)$$

где

$$\gamma_{ij} = \alpha_{ij} \frac{r_i r_j}{K_i K_j}, \quad (2.9)$$

так что матрица  $\|\gamma_{ij}\|$  сохраняет свойство симметричности матрицы  $A = \|\alpha_{ij}\|$ .

Система (2.7) диссипативна по В. Вольтерра, поскольку

$$\begin{aligned} F(\mathbf{y}) &= \sum_{i,j=1}^n \alpha_{ij} y_i y_j = \int \sum_{i,j} f_i(x) y_i f_j(x) y_j dx = \\ &= \int \left[ \sum_{i=1}^n f_i(x) y_i \right]^2 dx > 0 \end{aligned}$$

при всех  $\mathbf{y} \neq \mathbf{0}$ , т. е. квадратичная форма положительно определена. Из диссипативности вытекает, что если в (2.7) существует положительное стационарное решение, то оно асимптотически устойчиво всюду в положительном ортанте  $P^n$ , и, более того, устойчивость этого равновесия является не только достаточным, но и необходимым условием стабильного функционирования сообщества  $n$  конкурирующих видов. Таким образом, критерием стабильности конкурентного сообщества являются условия существования положительного равновесия, т. е. положительного решения линейной системы

$$AN = K, \quad K = [K_1, \dots, K_n] > 0. \quad (2.10)$$

Ниже, в § 4 мы дадим «геометрическую» интерпретацию положительности решения (2.10), а пока рассмотрим совокупность конкурирующих видов с гауссовскими функциями потребления. Для каждого вида

$$f_i(x) = (2\pi\omega_i^2)^{-1/2} \exp\left\{-\frac{x^2}{2\omega_i^2}\right\}, \quad (2.11)$$

где  $x_i$  — среднее значение, или центр ниши, а  $\omega_i^2$  — дисперсия нормального распределения. Если центры ниш  $i$ -го и  $j$ -го вида отстоят друг от друга на расстоянии  $d_{ij}$ , то

$$\begin{aligned} \alpha_{ij} &= \frac{1}{2\pi\omega_i\omega_j} \int_{-\infty}^{\infty} \exp\left\{-\frac{x^2}{2\omega_i^2} - \frac{(x-d_{ij})^2}{2\omega_j^2}\right\} dx = \\ &= \frac{1}{\sqrt{2\pi(\omega_i^2 + \omega_j^2)}} \exp\left\{-\frac{d_{ij}^2}{2(\omega_i^2 + \omega_j^2)}\right\}. \end{aligned} \quad (2.12)$$

Если все  $f_i(x)$  имеют общую дисперсию  $\omega_i^2 = \omega^2$  и соседним нишам присваиваются соседние номера, то  $d_{ij} = |i - j|d$  и

$$\alpha_{ij} = \frac{1}{2\omega\sqrt{\pi}} \exp\left\{-\frac{(i-j)^2 d^2}{4\omega}\right\}. \quad (2.13)$$

Нормируя коэффициенты конкуренции  $\alpha_{ij}$  так, чтобы степень самоперекрывания ниши равнялась 1, получим

$$\alpha_{ij} = a^{(i-j)^2}, \quad a = \exp\{-d^2/4\omega^2\}; \quad (2.14)$$

соответствующая матрица конкуренции имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} 1 & a & a^4 & \dots & a^{(n-1)^2} \\ a & 1 & a & \dots & \\ a^4 & a & 1 & \dots & \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^{(n-1)^2} & \dots & \dots & \dots & 1 \end{pmatrix}. \quad (2.15)$$

Диссипативность матрицы (2.15), вытекающая из интегрального представления (2.6) коэффициентов конкуренции, сохраняется, таким образом, при всех значениях отношения  $d/\omega$ , выступающего мерой плотности видовой упаковки сообщества. Значит, формально при любой сколь угодно плотной упаковке (малых значениях  $d/\omega$ ) равновесие  $N^*$  будет устойчиво. Однако можно показать, что в этом случае для  $n \gg 1$  минимальное собственное число матрицы  $A$ , которое характеризует скорость сходимости возмущенной траектории к устойчивому равновесию, есть

$$\lambda_{\min} \approx 1 - 2a + 2a^4 - 2a^9 + 2a^{16} - \dots,$$

что при малых  $d/\omega$  дает

$$\lambda_{\min} \approx 4\sqrt{\pi} \frac{\omega}{d} \exp\{-\pi^2 \omega^2/d^2\}. \quad (2.16)$$

Отсюда следует, что при сильном перекрывании ниш, т. е. при  $d/\omega \rightarrow 0$ ,  $\lambda_{\min}$  хотя и остается положительным, обеспечивая формально асимптотическую устойчивость равновесия, но стремится к нулю быстрее любой конечной степени  $d/\omega$ , имея, таким образом, существенную сингулярность в нуле. Это порождает крайне длительное время возвращения возмущенной траектории к равновесному состоянию.

Кроме того, прямые расчеты на ЭВМ, выполненные для различных  $n$  в пределах  $n = 100$ , показывают, что при

малых  $d/w$ , т. е. при значениях  $a$ , достаточно близких к 1, среди компонент решения (2.10) появляются уже отрицательные числа (когда все правые части одинаковы). Это значит, что с увеличением плотности видовой упаковки для сохранения стабильности необходимо и специальное изменение функции  $K(x)$  — такое, чтобы набор емкостей ниш  $K_i$  сохранял положительность решения (2.10). Подробнее мы остановимся на этом в следующих параграфах.

### § 3. Другое представление коэффициентов конкуренции

Если известны функции потребления всех видов конкурентного сообщества, то вычисление коэффициентов конкуренции не содержит принципиальных трудностей. Однако на практике точный вид  $f_i(x)$ , как правило, не известен, а порою — когда лимитирующий ресурс существенно многомерен — он и не может быть установлен достоверно. Поэтому представляет интерес исследование свойств системы (2.7) без использования интегрального представления (2.6) коэффициентов конкуренции  $\alpha_{ij}$ .

Мы будем предполагать, что  $n$  видов пронумерованы таким образом, что в качестве меры удаления друг от друга их ниш в пространстве ресурса можно использовать разницу номеров  $|i - j|$ . Естественно считать, что конкуренция убывает по мере удаления видов, т. е. формально

$$\alpha_{ij} = \alpha(|i - j|), \quad (3.1)$$

где  $\alpha(z) > 0$  — убывающая функция целочисленного аргумента. Заметим, что представление (2.14) является частным случаем такой зависимости при

$$\alpha(z) = a^{z^2}.$$

Таким образом, чем дальше виды отстоят друг от друга, тем в меньшей степени перекрываются их экологические ниши.

Итак, объектом дальнейшего анализа является симметричная матрица  $A$  с положительными элементами, величина которых зависит лишь от разницы номеров строки и столбца. Напомним, что для симметричной матрицы свойства устойчивости,  $D$ -устойчивости, полной устойчивости и диссипативности эквивалентны (§ 5 гл. IV), так что для диссипативности системы (2.7) с коэффициентами конкурен-

ции (3.1) достаточно положительности спектра  $A$ . Можно показать на примерах, что сформулированных ограничений на структуру матрицы  $A$  все еще не достаточно, чтобы дать ответ на вопрос о существовании устойчивого положительного равновесия  $N^*$ .

Структура (3.1) позволяет установить одно интуитивно понятное свойство решения системы уравнений стационарного состояния (2.10), а именно, симметричность решения относительно «середины», когда вектор правых частей обладает этим свойством.

**Теорема 1.** Пусть  $A = \|\alpha_{ij}\|$  —  $n \times n$ -матрица с элементами  $\alpha_{ij} = \alpha(|i - j|)$ , где  $\alpha(z)$  — такая функция целочисленного аргумента, что  $\det \|\alpha_{ij}\| \neq 0$ ; вектор  $K = [K_1, \dots, K_n]$  симметричен, т. е.  $K_i = K_{n-i}$ . Тогда решение системы линейных уравнений  $Ax = K$  тоже симметрично, т. е.  $x_i = x_{n-i}$ .

**Доказательство.** Для простоты и наглядности выкладок проведем рассуждения при  $n = 6$  (в случае произвольного  $n$  схема доказательства та же самая). Не ограничивая общности, положим

$$\begin{aligned} \alpha(0) &= 1, & \alpha(1) &= \alpha, & \alpha(2) &= \beta, \\ \alpha(3) &= \gamma, & \alpha(4) &= \delta, & \alpha(5) &= \varepsilon, \end{aligned}$$

после чего система уравнений принимает вид

$$\begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta & \gamma & \delta & \varepsilon \\ \alpha & 1 & \alpha & \beta & \gamma & \delta \\ \beta & \alpha & 1 & \alpha & \beta & \gamma \\ \gamma & \beta & \alpha & 1 & \alpha & \beta \\ \delta & \gamma & \beta & \alpha & 1 & \alpha \\ \varepsilon & \delta & \gamma & \beta & \alpha & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \\ x_4 \\ x_5 \\ x_6 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} K_1 \\ K_2 \\ K_3 \\ K_4 \\ K_5 \\ K_6 \end{pmatrix}. \quad (3.2)$$

Преобразуем (3.2) следующим образом: из первого уравнения вычтем последнее, из второго — предпоследнее и т. д. Получим

$$\begin{pmatrix} 1-\varepsilon & \alpha-\delta & \beta-\gamma & \gamma-\beta & \delta-\alpha & \varepsilon-1 \\ \alpha-\delta & 1-\gamma & \alpha-\beta & \beta-\alpha & \gamma-1 & \delta-\alpha \\ \beta-\gamma & \alpha-\beta & 1-\alpha & \alpha-1 & \beta-\alpha & \gamma-\beta \\ \gamma & \beta & \alpha & 1 & \alpha & \beta \\ \delta & \gamma & \beta & \alpha & 1 & \alpha \\ \varepsilon & \delta & \gamma & \beta & \alpha & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \\ x_4 \\ x_5 \\ x_6 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ K_4 \\ K_5 \\ K_6 \end{pmatrix}. \quad (3.3)$$

В первых трех уравнениях (3.3) сгруппируем переменные  $x_1$  и  $x_6$ ,  $x_2$  и  $x_5$ ,  $x_3$  и  $x_4$ :

$$\begin{vmatrix} 1-\varepsilon & \alpha-\delta & \beta-\gamma \\ \alpha-\delta & 1-\gamma & \alpha-\beta \\ \beta-\gamma & \alpha-\beta & 1-\alpha \end{vmatrix} \begin{bmatrix} x_1-x_6 \\ x_2-x_5 \\ x_3-x_4 \end{bmatrix} = 0. \quad (3.4)$$

Если определитель системы (3.4)  $D' \neq 0$ , то единственное ее решение нулевое, т. е.  $x_1 = x_6$ ,  $x_2 = x_5$ ,  $x_3 = x_4$ , что и утверждает теорема. Для доказательства  $D' \neq 0$  заметим, что переход от (3.2) к (3.3) сохраняет значение определителя  $D$  системы (3.2), и, продолжив эквивалентные преобразования его столбцов, получим

$$D = \begin{vmatrix} 1-\varepsilon & \alpha-\delta & \beta-\gamma & 0 & 0 & 0 \\ \alpha-\delta & 1-\gamma & \alpha-\beta & 0 & 0 & 0 \\ \beta-\gamma & \alpha-\beta & 1-\alpha & 0 & 0 & 0 \\ \gamma & \beta & \alpha & 1+\alpha & \alpha+\beta & \beta+\gamma \\ \delta & \gamma & \beta & \alpha+\beta & 1+\gamma & \alpha+\delta \\ \varepsilon & \delta & \gamma & \beta+\gamma & \alpha+\delta & 1+\varepsilon \end{vmatrix} =$$

$$= D' \begin{vmatrix} 1+\alpha & \alpha+\beta & \beta+\gamma \\ \alpha+\beta & 1+\gamma & \alpha+\delta \\ \beta+\gamma & \alpha+\delta & 1+\varepsilon \end{vmatrix}.$$

По условию  $D \neq 0$ , следовательно,  $D' \neq 0$  и теорема доказана. Для нечетного  $n$  схема доказательства аналогична с той лишь разницей, что «непарная» компонента решения  $x_{(n+1)/2}$  не участвует в системе (3.4). Но любое значение  $x_{(n+1)/2}$  не нарушает симметричности  $\mathbf{x}$ .

Рассмотрим несколько частных случаев зависимости (3.1). Допустим, что каждый из  $n$  видов конкурирует лишь со своими ближайшими соседями, а конкуренция с остальными видами отсутствует. Тогда если величина  $a < 1$  характеризует меру перекрытия двух соседних ниш, то матрица конкуренции имеет вид

$$A = \begin{vmatrix} 1 & a & & & \\ a & 1 & a & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ 0 & a & 1 & a & \\ & & & a & 1 \end{vmatrix}. \quad (3.5)$$

Ясно, что при этом  $a$  не может быть сколь угодно близким к 1, ибо если 1-й вид сильно перекрывается со 2-м, а 2-й вид в такой же степени перекрывается с 3-м, то 1-й и 3-й виды неизбежно перекрываются.

В другом частном случае, когда виды в одинаковой степени конкурируют каждый с каждым, матрица конкуренции имеет вид

$$A = \begin{vmatrix} 1 & a & a & \dots & a \\ a & 1 & a & \dots & a \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a & a & a & \dots & 1 \end{vmatrix}. \quad (3.6)$$

Эта ситуация реализуется, например, тремя видами с одинаковыми нишами, центры которых расположены в вершинах равностороннего треугольника на двумерном спектре ресурса; либо 4 видами с центрами ниш в вершинах правильного тетраэдра в трехмерном пространстве ресурса; либо — в общем случае —  $n$  видами с центрами ниш в вершинах правильного  $n$ -гранника — симплекса, натянутого на  $n - 1$  равновеликих вектора, — в  $(n - 1)$ -мерном пространстве ресурса.

Так как обе эти матрицы могут быть получены в специальных конструкциях спектра ресурса и функций потребления, априори можно утверждать, что они являются положительно определенными, т. е. соответствующие конкурентные сообщества диссипативны. Вычисление их собственных чисел представляет тем не менее определенный интерес с точки зрения скорости сходимости возмущенных траекторий к равновесию.

Матрица (3.5) была исследована еще Лапласом. Ее характеристический полином  $n$ -й степени  $D_n(\lambda)$  обладает рекуррентным свойством

$$D_n(\lambda) = (1 - \lambda) D_{n-1}(\lambda) - a^2 D_{n-2}(\lambda).$$

Решение этого разностного уравнения может быть записано как

$$D_n(\lambda) = a^n \frac{\sin(n+1)\theta}{\sin\theta}, \quad \cos\theta = \frac{1-\lambda}{2a}. \quad (3.7)$$

Решая уравнение  $D_n(\lambda) = 0$ , получаем

$$\lambda_k = 1 - 2a \cos \frac{\pi k}{n+1}, \quad k = 1, 2, \dots, n, \quad (3.8)$$

откуда, в частности, следует, что для существования конкурентной структуры (3.5) (когда она получена из интегрального представления (2.6)) перекрывание соседних ниш не

должно достигать величины

$$a_{\max} = 1 / \left( 2 \cos \frac{\pi}{n+1} \right),$$

которая при больших  $n$  стремится к  $1/2$ .

Матрица (3.6) представляет собой частный случай матрицы, у которой каждая строка, начиная со второй, получена путем циклического сдвига на один номер элементов предыдущей строки. Такая матрица называется *циклической* или *циркулянтном* и, если элементы ее первой строки обозначены через  $c_0, c_1, \dots, c_{n-1}$ , имеет собственные числа \*)

$$\lambda_k = c_0 + c_1 \varepsilon_k + c_2 \varepsilon_k^2 + \dots + c_{n-1} \varepsilon_k^{n-1}, \quad k = 0, 1, \dots, n-1, \quad (3.9)$$

где  $\varepsilon_k$  —  $k$ -й корень уравнения  $\varepsilon^n = 1$ . Если циклическая матрица еще и симметрична, то  $\lambda_k$  вещественны, и значит, когда  $\varepsilon_k$  представлены в тригонометрической форме, в сумме (3.9) должны оставаться лишь члены с косинусами, т. е.

$$\lambda_k = c_0 + c_1 \cos \varphi_k + c_2 \cos 2\varphi_k + \dots + c_{n-1} \cos (n-1) \varphi_k, \\ k = 0, 1, \dots, n-1; \quad \varphi_k = 2\pi k/n. \quad (3.10)$$

Для матрицы (3.6) отсюда следует, что ее спектр состоит из чисел

$$\lambda = 1 - a \quad \text{кратности } (n-1), \\ \lambda = 1 + (n-1)a \quad \text{кратности } 1.$$

Рассмотрим теперь ситуацию, когда перекрывание ниш монотонно убывает по мере удаления видов один от другого в пространстве ресурса. Аналитическому исследованию поддается случай

$$a_{ij} = a^{|i-j|}, \quad 0 < a < 1, \quad (3.11)$$

где  $a$  по-прежнему характеризует перекрывание двух соседних ниш. Тогда

$$A = \begin{pmatrix} 1 & a & a^2 & \dots & a^{n-1} \\ a & 1 & a & \dots & a^{n-2} \\ a^2 & a & 1 & \dots & a^{n-3} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^{n-1} & a^{n-2} & a^{n-3} & \dots & 1 \end{pmatrix} \quad (3.12)$$

\*) См., например, Беллман Р. Введение в теорию матриц. Перевод с англ. — М.: Наука, 1969, с. 272—273

и для определителя  $A$   $n$ -го порядка, разлагая его по первой строке, можно получить рекуррентное соотношение

$$\det A = D_n = (1 - a^2) D_{n-1},$$

откуда

$$D_n = (1 - a^2)^{n-1} > 0 \quad (3.13)$$

при всех  $a$ ,  $0 \leq a < 1$ . Неравенство (3.13) при  $n = 1, 2, \dots$  означает выполнение критерия Сильвестра положительной определенности матрицы  $A$ , т. е. конкурентное сообщество с матрицей (3.12) также диссипативно.

Решение системы стационарного состояния имеет вид

$$N_1^* = \frac{K_1 - aK_2}{1 - a^2}, \quad N_n^* = \frac{K_n - aK_{n-1}}{1 - a^2}, \quad (3.14)$$

$$N_i^* = \frac{K_i(1 + a^2) - a(K_{i-1} + K_{i+1})}{1 - a^2}, \quad i = 2, 3, \dots, n-1,$$

в чем нетрудно убедиться, например, индукцией по числу  $n$ . Интересная особенность этого распределения: несмотря на то, что каждый вид конкурирует с остальными, численность его в стационарной точке зависит лишь от емкости собственной ниши и двух соседних с ней ниш. Из (3.8) вытекают условия на емкость ниш  $K_i$ , обеспечивающие положительность  $N^*$ :

$$K_1 - aK_2 > 0,$$

$$K_i(1 + a^2) - a(K_{i-1} + K_{i+1}) > 0 \quad i = 2, 3, \dots, n-2,$$

$$K_n - aK_{n-1} > 0. \quad (3.15)$$

Последовательное сложение неравенств этой системы (первого со вторым, деленным на  $a$ ; результата, умноженного на  $a$ , — с третьим, деленным на  $a$ , и т. д.) приводит к условиям

$$K_{i+1} < K_i/a, \quad i = 1, 2, \dots, n-1.$$

Аналогичная процедура, начатая с последних неравенств (3.15), дает

$$aK_{n-i} < K_{n-i+1}, \quad i = 1, 2, \dots, n-1,$$

откуда, с учетом предыдущего, следует

$$aK_i < K_{i+1} < K_i/a, \quad i = 1, 2, \dots, n-1. \quad (3.16)$$

Ясно тогда, что если требовать сохранения положительного равновесия в такой системе при любом значении  $a \rightarrow 1$ , т. е. при любом уплотнении видовой упаковки, необходимо иметь

$$K_1 = K_2 = \dots = K_n = K > 0. \quad (3.17)$$

При этом из (3.14) вытекает, что когда  $a \rightarrow 1$ , численности «крайних» видов  $N_1^*$ ,  $N_n^*$  стремятся к  $K/2$ , а численности

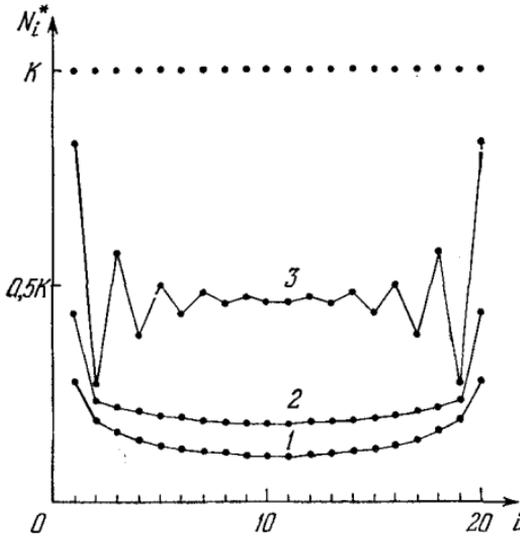


Рис. 37. Стационарное распределение численностей  $n = 20$  видов для коэффициентов конкуренции (3.18) при различных значениях параметра  $p$ : 1)  $p = 1/2$ ; 2)  $p = 1$ ; 3)  $p = 4$ .

«промежуточных» видов  $N_i^*$  стремятся к нулю. Суммарная численность  $n$  видов убывает при  $a \rightarrow 1$ :

$$K \frac{n(1-a) + 2}{1+a} \rightarrow 0.$$

Для другого частного случая убывания коэффициентов конкуренции (3.1), а именно,

$$\alpha_{ij} = (1 + |i - j|^p)^{-1}, \quad p > 0, \quad (3.18)$$

который не удастся исследовать аналитически, машинные расчеты, выполненные при различных значениях  $p$  и  $n$ , показали, что и решение системы стационарного состояния

(с правыми частями (3.17)), и спектр матрицы  $A$  положительны, т. е. конкурентное сообщество с матрицей (3.18) диссипативно и обладает равновесием, если, например, емкости всех ниш одинаковы.

Из анализа машинного счета можно сделать некоторые качественные выводы о распределении численностей в стационарной точке. Частично эти результаты воспроизведены на рис. 37. Оказалось, что чем больше значение параметра  $p$ , т. е. чем сильнее убывает конкуренция при переходе от одной ниши к соседней с ней, тем выше средняя численность равновесных популяций. Для значений параметра  $p = 2$  и более решение имеет «колебательный» характер с затухающей амплитудой, причем затухание происходит тем быстрее (с ростом номера), чем меньше значение  $p$ . Для  $p \leq 1$  решение имеет U-образный вид: монотонное убывание от краев к центру.

#### § 4. Положительное и частично положительные состояния равновесия

В рассмотренных выше примерах матрицы конкуренции оказывались диссипативными, так что вопрос об устойчивости сообщества сводился к существованию при заданном наборе емкостей ниш такого равновесного состояния  $N^*$  системы (2.7), все координаты которого  $N_i^* > 0$ . А что можно сказать о стационарных точках, часть координат которых равна нулю? (Будем называть такие точки *частично положительными*.)

Анализ устойчивости таких точек имеет важное значение в контексте следующей экологической задачи. Допустим, что в некотором устойчиво существующем сообществе произошла инвазия (проникновение) небольшого количества особей некоторых новых видов. В каком случае это приведет к закреплению новых видов в сообществе и в каком случае можно ожидать их исчезновения? Ясно, что первый исход возможен, лишь если соответствующая частично положительная стационарная точка в расширенном сообществе неустойчива, а положительное равновесие устойчиво. Если же частично положительная точка устойчива (к возмущениям любых своих координат), то новые виды будут исчезать из сообщества.

Для диссипативных сообществ ответ прост. Поскольку любая подсистема видов диссипативного сообщества вновь образует диссипативную систему, любая частично положительная точка устойчива, пока возмущаются ее положительные координаты, и теряет устойчивость при возмущении нулевых координат, причем если новый набор видов обладает равновесием, то возмущенная траектория стремится именно к нему, а в противном случае, — уходит в иные частично положительные точки.

Таким образом, в диссипативном сообществе возможно сосуществование любого набора видов (если только значения емкостей ниш обеспечивают соответствующее частично положительное равновесие), а инвазия новых видов (при том же условии) ведет к их закреплению.

В более общем случае требуется специальное исследование, провести которое помогает описанная ниже «геометрическая» интерпретация положительности равновесий.

Пусть  $A = \| a_{ij} \|$  — неотрицательная ( $a_{ij} \geq 0$ ) невырожденная  $n \times n$ -матрица,  $P^n$  — положительный ортант  $n$ -мерного пространства,  $e_1, \dots, e_n$  — векторы ортонормированного базиса. Рассмотрим образ  $P^n$  при линейном преобразовании с матрицей  $A$ . Ортант  $P^n$  состоит из векторов вида

$$x = x_1 e_1 + \dots + x_n e_n,$$

где  $x_i \geq 0$ . Преобразование  $A$  переводит базисные векторы  $e_j$  в столбцы матрицы  $A$ :  $Ae_j = [a_{1j}, a_{2j}, \dots, a_{nj}]^T$  (линейно независимые в силу невырожденности  $A$ ), а любой вектор  $x \in P^n$  — в их линейную комбинацию с неотрицательными коэффициентами:

$$Ax = \sum_{j=1}^n x_j Ae_j.$$

Тем самым преобразование  $A$  сжимает ортант  $P^n$  в  $n$ -гранный угол  $AP^n$  с образующими  $Ae_j$ . Существование положительного решения системы

$$Ax = K, \quad K > 0 \quad (4.1)$$

означает, что вектор  $K$  принадлежит внутренности угла  $AP^n$ , поскольку непрерывное преобразование  $A^{-1}$  переводит

внутреннюю точку  $AP^n$  во внутреннюю точку  $P^n$  (все компоненты  $x_i$  положительны).

В силу линейности  $A$  векторы  $K$ , дающие положительное решение (4.1), определяются с точностью до умножения на положительную константу, т. е. определяются лишь своим направлением, так что все разнообразие таких векторов можно ограничить требованием, чтобы, например, евклидова норма  $\|K\|$  равнялась единице. Тогда концы этих векторов лежат на сфере  $S^n$  единичного радиуса, а  $n$ -гранный угол  $AP^n$  вырезает на ее поверхности некоторый

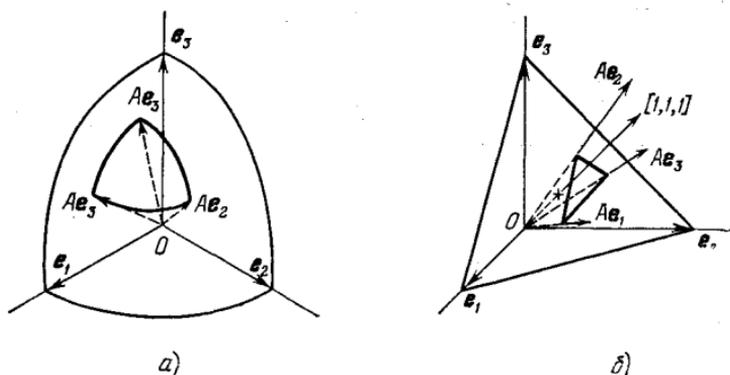


Рис. 38. Иллюстрация к определению меры «равновесности» конкурентной матрицы  $A$  ( $n = 3$ ): а) в евклидовой метрике; б) для нормы  $\|x\|_{\Sigma} = |x_1| + |x_2| + |x_3|$  (направление  $K = [1, 1, 1]$ , проходит вне симплекса  $\sigma^3(A)$ ).

сферический  $n$ -гранник  $s^n(A)$ , образованный «дугами»  $(n - 1)$ -мерных «окружностей», гиперплоскости которых проходят через начало координат (рис. 38, а). Объем  $s^n(A)$  (площадь в трехмерном случае) характеризует число направлений в  $P^n$ , которым соответствуют положительные равновесия, и, отнесенный к  $(1/2^n)$ -й доле объема «поверхности»  $S^n$ , может служить мерой «равновесности» конкурентной матрицы  $A$ . Для диссипативных систем, поскольку их устойчивость сводится к существованию положительного равновесия, эта величина  $\mu(A)$  выступает попросту мерой стабильности конкурентной структуры. Ясно, что  $\mu(A) = 1$ , лишь когда  $A = D$  — диагональная положительная матрица масштабного преобразования, отвечающая сообществу из  $n$  не взаимодействующих друг с другом, самоли-

митируемых видов — устойчивому при любых значениях  $K_i > 0$ , — и чем меньше величина  $\mu(A)$ , тем меньше существует наборов  $K_i$ , обеспечивающих положительность равновесия.

В случае  $n = 3$  эта мера вычисляется как

$$\mu(A) = s^3(A) / \left( \frac{1}{8} 4\pi \right) = 2s^3(A) / \pi, \quad (4.2)$$

где площадь сферического треугольника есть

$$s^3(A) = A + B + C - \pi,$$

$A, B, C$  — углы сферического треугольника, выраженные в радианах \*).

Если  $a, b, c$  — стороны (дуги) треугольника, противоположные этим углам, то по формулам аналитической геометрии легко вычисляются

$$\begin{aligned} \cos a &= \frac{a_{11}a_{12} + a_{21}a_{22} + a_{31}a_{32}}{\sqrt{a_{11}^2 + a_{21}^2 + a_{31}^2} \sqrt{a_{12}^2 + a_{22}^2 + a_{32}^2}}, \\ \cos b &= \dots, \quad \cos c = \dots, \end{aligned}$$

после чего по формулам решения сферических треугольников \*\*) могут быть найдены углы  $A, B$  и  $C$ , затем вычислена площадь  $s^3$ . Обобщение изложенной схемы на случай произвольного  $n$  оставляется читателю.

Если вместо евклидовой нормы вектора использовать норму

$$\|x\|_{\Sigma} = |x_1| + |x_2| + \dots + |x_n|,$$

то ограничение  $\|K\|_{\Sigma} = 1$  дает вместо сферы  $(n - 1)$ -мерный симплекс  $\Sigma^n$ , построенный на базисных векторах (рис. 38, б), — совокупность всевозможных выпуклых линейных комбинаций, или *выпуклая оболочка*, векторов  $e_1, \dots, e_n$ :

$$x = \lambda_1 e_1 + \lambda_2 e_2 + \dots + \lambda_n e_n, \quad \lambda_j \geq 0, \quad \lambda_1 + \dots + \lambda_n = 1.$$

Тогда  $n$ -гранный угол  $AP^n$  вырезает на этом симплексе дру-

\*) См. Корн Г. и Корн Т. Справочник по математике. — М.: Наука, 1973, с. 52.

\*\*) См. Корн Г. и Корн Т. Справочник по математике. — М.: Наука, 1973, с. 54.

гой симплекс  $\sigma^n \subset \Sigma^n$ , натянутый на нормированные векторы  $Ae_1, \dots, Ae_n$ , и мерой «равновесности» (или стабильности, в диссипативном случае) конкурентной структуры слугит отношение «площадей»

$$\mu_\Sigma(A) = \sigma^n(A) / \Sigma^n. \quad (4.3)$$

Для  $n = 3$  площадь симплекса с точностью до знака равна

$$\sigma^3(A) = \frac{1}{2\rho} \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{vmatrix} (\|Ae_1\|_\Sigma \cdot \|Ae_2\|_\Sigma \cdot \|Ae_3\|_\Sigma)^{-1},$$

где  $\rho$  — расстояние от начала координат до плоскости симплекса,  $\rho = 1/\sqrt{3}$ , а  $\|Ae_j\|_\Sigma$  означает по определению сумму модулей элементов  $j$ -го столбца  $A$ . Отсюда

$$\mu_\Sigma(A) = \frac{\sigma^3(A)}{\Sigma^3} = \frac{|\det A|}{\|Ae_1\|_\Sigma \cdot \|Ae_2\|_\Sigma \cdot \|Ae_3\|_\Sigma}. \quad (4.4)$$

Для матрицы конкуренции  $A$  со структурой (3.1)

$$\mu_\Sigma \left( \begin{vmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \alpha & 1 & \alpha \\ \beta & \alpha & 1 \end{vmatrix} \right) = \frac{(1-\beta)(1+\beta-2\alpha^2)}{(1+\alpha+\beta)^2(1+2\alpha)}. \quad (4.5)$$

В свете данных интерпретаций становится совершенно очевидно, что утверждения типа: «Если существует положительное равновесие, то оно устойчиво», — могут и не иметь места в более общем, нежели диссипативный, случае. Действительно, легко можно представить матрицу сообщества, не обладающую устойчивостью. В то же время любая матрица  $A$  с неотрицательными элементами имеет непустой угол  $AP^n \subset P^n$ , т. е. существуют такие векторы  $K$ , которые дают положительную стационарную точку — неустойчивую согласно выбору матрицы  $A$ .

Ясно также, каким образом при уплотнении видовой упаковки может происходить исчезновение равновесия в системе (2.7) при фиксированном наборе  $K_i$ , что отмечалось в § 2 для конкурентной структуры (2.14). При значениях  $a$ , достаточно близких к 1, симплекс  $\sigma^n(A)$  (так же как и сферический  $n$ -гранник  $s^n$ ) сжимается настолько, что направление  $K = [1, 1, \dots, 1]$  выходит за пределы его контура (рис. 38, б); меры стабильности  $\mu$  и  $\mu_\Sigma$  (см. (4.5)) стремятся при этом к нулю.

Вернемся теперь к *частично положительным* точкам равновесия. Будучи решениями системы

$$N_i \left( \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j - K_i \right) = 0, \quad i = 1, \dots, n; \quad (4.6)$$

частично положительные точки могут иметь нулями всевозможные свои координаты, причем значения ненулевых координат являются решениями линейной системы с матрицей  $A'$ , полученной из матрицы  $A$  путем вычеркивания строк и столбцов с номерами нулевых координат («усеченная» матрица). Ясно, что максимальное число всевозможных точек равно  $2^n$  (сюда входят и точка  $0$ , и положительное равновесие  $N^*$ ). Возникает вопрос, всегда ли существует положительное решение «усеченной» системы уравнений

$$A'N' = K'. \quad (4.7)$$

Вычеркивание из исходной матрицы  $A$  каких-либо  $m$  строк и соответствующих столбцов ( $m = 1, \dots, n - 1$ ), т. е. переход к усеченной системе (4.7), означает сужение линейного оператора  $A$  на подпространство  $R^{n-m}$  и проектирование на  $R^{n-m}$  вектора правых частей  $K$ . Если оператор проектирования обозначить через  $\rho_m$ , то проекция  $n$ -гранного угла запишется как  $\rho_m A P^n$ , а  $(n - m)$ -гранный угол, в который ортант  $P^{n-m}$  сжимается преобразованием  $A'$  (когда  $A'$  — невырожденная матрица), — как  $A' P^{n-m}$ . Нетрудно убедиться, что в общем случае

$$\rho_m A P^n \supset A' P^{n-m} \quad (4.8)$$

и  $\rho_m A P^n \setminus A' P^{n-m}$ , вообще говоря, непусто. Действительно, если  $x' = [x_{j_1}, \dots, x_{j_{n-m}}] \in P^{n-m}$ , то

$$A' x' = \sum_{k=1}^{n-m} x_{j_k} A e'_{j_k},$$

и если вектор  $x'$  дополнить нулевыми координатами до вектора  $x \in P^n$ , то

$$A' x' = \rho_m A x.$$

Ясно, что необходимым и достаточным условием существования положительного решения усеченной системы (4.7)

является условие того, что проекция вектора  $K$  попадает в  $(n - m)$ -гранный угол:

$$K' = p_m K \in A' P^{n-m}. \quad (4.9)$$

Для матриц сообществ с горизонтальной структурой возможны ситуации, когда  $p_m A P^n$  действительно шире, чем  $A' P^{n-m}$  (см., пример 1 в конце параграфа), т. е. существуют такие векторы  $K \in A P^n$  (дающие положительное равновесие), для которых условие (4.9) не выполняется и усеченная система не имеет положительного решения.

С другой стороны, возможны векторы  $K$ , для которых решения (4.7) положительны при любом способе усечения исходной матрицы  $A$ , т. е. условие (4.9) выполняется для любого оператора  $p_m$ . В рассмотренном ниже примере 2 такая ситуация прослежена для матрицы  $A$  (3.1) и вектора  $K = [1, \dots, 1]$  при  $n = 4$ , т. е. в этом случае в сообществе существуют все  $2^4 = 16$  стационарных точек.

Требование существования положительного решения усеченной системы для каждого вектора  $K > 0$ , дающего положительное решение исходной системы (4.1), в терминах нашей геометрической интерпретации означает, что проекция  $n$ -гранного угла  $A P^n$  совпадает с  $(n - m)$ -гранным углом  $A' P^{n-m}$ :

$$p_m A P^n = A' P^{n-m}. \quad (4.10)$$

Если преобразование  $A$  невырождено, то образующие угла  $A' P^{n-m}$  (столбцы матрицы  $A'$ ) образуют базис в  $P^{n-m}$ . Условие (4.10) означает тогда, что проекции образующих угла  $A P^n$ , которые соответствуют «усекаемым» координатам, т. е.  $p_m A e_{i_1}, \dots, p_m A e_{i_m}$ , линейно (с неотрицательными коэффициентами) выражаются через образующие угла  $A' P^{n-m}$ . А это, в свою очередь, эквивалентно тому, что каждая из систем уравнений

$$A' x = p_m A e_{i_k}, \quad k = 1, \dots, m, \quad (4.11)$$

имеет неотрицательное решение. Согласно правилу Крамера решения линейной системы для этого требуется, чтобы знаки всех отличных от нуля определителей, полученных из матрицы  $A'$  заменой произвольного столбца любым из век-

горов  $p_m A e_{i_p}$ , совпадали со знаком  $\det A'$ . Такая ситуация имеет место при  $n = 4$  и  $m = 1, 2, 3$  для матрицы  $A$  вида (3.12) (пример 3), т. е. если в этой модели существует положительное равновесие  $N^*$ , то существуют и все остальные 15 частично положительных стационарных точек.

**Пример 1.** Чтобы убедиться в том, что условие (4.10) вполне может нарушаться, рассмотрим матрицу конкуренции (3.1) четвертого порядка

$$A = \begin{vmatrix} 1 & \alpha & \beta & \gamma \\ \alpha & 1 & \alpha & \beta \\ \beta & \alpha & 1 & \alpha \\ \gamma & \beta & \alpha & 1 \end{vmatrix}, \quad \det A \neq 0. \quad (4.12)$$

Пусть обнуляется последняя координата, т. е. вычеркиваются последний столбец и строка. Чтобы вектор  $p_1 A e_4 = [\gamma, \beta, \alpha]^T$  линейно и неотрицательно выражался через образующие угла  $A' P^3$  — столбцы матрицы  $A'$ , — необходимо и достаточно, чтобы система уравнений

$$\begin{vmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \alpha & 1 & \alpha \\ \beta & \alpha & 1 \end{vmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \gamma \\ \beta \\ \alpha \end{bmatrix} \quad (4.13)$$

имела неотрицательное решение. Определитель системы равен

$$D' = (1 - \beta)(1 + \beta - 2\alpha^2),$$

а определитель, соответствующий  $x_1$ ,

$$D^{(1)} = \alpha^3 + \alpha\beta + \gamma - \alpha^2\gamma - 2\alpha\beta < 0,$$

например, при  $\alpha = 0,7$ ,  $\beta = 0,5$ ,  $\gamma = 0,31$ , когда  $D > 0$ . Таким образом,  $x_1 < 0$  и условие (4.10) нарушается, т. е. возможны ситуации, когда при наличии положительного равновесия частично положительная стационарная точка, отвечающая матрице  $A'$  (4.13), отсутствует. Эта ситуация реализуется, например, на векторе  $K = [\gamma, \beta, \alpha, K_4]$ ,  $0 < K_4 < 1$ .

**Пример 2.** Рассмотрим теперь всевозможные усе-  
щения системы

$$\begin{vmatrix} 1 & \alpha & \beta & \gamma \\ \alpha & 1 & \alpha & \beta \\ \beta & \alpha & 1 & \alpha \\ \gamma & \beta & \alpha & 1 \end{vmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \\ x_4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix} \quad (4.14)$$

в предположении, что

$$1 > \alpha > \beta > \gamma > 0. \quad (4.15)$$

Если обнуляется 1-я или 4-я координата, то усеченная матрица имеет вид

$$A' = \begin{vmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \alpha & 1 & \alpha \\ \beta & \alpha & 1 \end{vmatrix}$$

и условие положительности решения  $A'x' = [1, 1, 1]^T$  выглядит как

$$\alpha < (1 + \beta)/2. \quad (4.16)$$

Когда обнуляется 2-я координата, усеченная система принимает вид

$$\begin{vmatrix} 1 & \beta & \gamma \\ \beta & 1 & \alpha \\ \gamma & \alpha & 1 \end{vmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_3 \\ x_4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix}.$$

Чтобы определитель этой системы

$$D' = 1 + 2\alpha\beta\gamma - \alpha^2 - \beta^2 - \gamma^2$$

был положителен, достаточно, например, условия

$$\alpha^2 < (1 + \gamma)/2. \quad (4.17)$$

Определители, соответствующие  $x_1, x_3, x_4$ :

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

$$D^{(3)} = 1 + \alpha\gamma + \beta\gamma - \gamma^2 - \alpha - \beta,$$

$$D^{(4)} = 1 + \alpha\beta + \beta\gamma - \gamma - \alpha - \beta^2.$$

Поскольку

$$\frac{\partial D^{(1)}}{\partial \alpha} = \beta + \gamma - 2\alpha, \quad \frac{\partial D^{(1)}}{\partial \beta} = \alpha - 1, \quad \frac{\partial D^{(1)}}{\partial \gamma} = \alpha - 1,$$

ясно, что множество экстремальных точек определителя  $D^{(1)}$  в пространстве параметров  $(\alpha, \beta, \gamma)$  не пересекается с ограниченной областью  $\Omega$ , задаваемой условиями (4.15). В то же время на границах  $\Omega$   $D^{(1)} \geq 0$ , и можно указать точки внутри  $\Omega$ , где  $D^{(1)} > 0$ . Отсюда, в силу непрерывной дифференцируемости  $D^{(1)}$  по  $\alpha, \beta, \gamma$ , можно сделать вывод, что  $D^{(1)} > 0$  всюду в области  $\Omega$ . Аналогично доказывается

положительность  $D^{(3)}$  и положительность  $D^{(4)}$  с добавлением ограничения

$$\beta < (\alpha + \gamma)/2. \quad (4.18)$$

Таким образом, в пересечении  $\Omega$  с областями, задаваемыми (4.16) — (4.18), — обозначим его через  $\tilde{\Omega}$  — решения данной усеченной системы положительны.

Ограничений на область  $\tilde{\Omega}$  уже достаточно, чтобы усечение исходной системы по 3-й координате также давало положительное решение. При усечении по любым двум или трем координатам положительность решения в области  $\tilde{\Omega}$  очевидна.

Итак, конкурентная матрица (4.12) с набором емкостей ниш  $K = [1, 1, 1, 1]$  (или пропорциональным ему) дает в области параметров  $\tilde{\Omega}$  частично положительные решения при любом способе усечения. В том, что область  $\tilde{\Omega}$  непуста, легко можно убедиться на примере числовых значений  $\alpha, \beta, \gamma$ , фигурировавших в исследовании подсистемы (4.13).

**Пример 3.** В частном случае (3.11) матрица (4.12) сводится к положительно определенной матрице

$$A = \begin{pmatrix} 1 & a & a^2 & a^3 \\ a & 1 & a & a^2 \\ a^2 & a & 1 & a \\ a^3 & a^2 & a & 1 \end{pmatrix}, \quad 0 < a < 1. \quad (4.19)$$

При обнулении 1-й координаты получаем

$$A' = \begin{pmatrix} 1 & a & a^2 \\ a & 1 & a \\ a^2 & a & 1 \end{pmatrix}$$

и  $D' = \det A' > 0$ . Определители неизвестных есть

$$D^{(2)} = aD' > 0, \quad D^{(3)} = 0, \quad D^{(4)} = 0.$$

Аналогично при всех остальных способах усечения (4.19) всегда  $D^{(j)} \geq 0$ . Это означает, что для матрицы (4.19) включение (4.8) на самом деле сводится к равенству (4.10), т. е. если существует точка положительного равновесия, то существуют и остальные  $2^4 - 1 = 15$  частично положительных равновесий.

### § 5. Метод линейного программирования в исследовании матрицы конкуренции

Как отмечалось в § 3, одной лишь специальной структуры (3.1) матрицы конкуренции еще не достаточно для ее положительной определенности и, следовательно, диссипативности конкурентного сообщества. Для матрицы  $A$  не удастся выписать значения собственных чисел в общем виде или же доказать без ограничения общности их положительность с помощью критериев локализации типа кругов Гершгорина, овалов Кассини и т. д.

Введем следующее ограничение на характер убывания коэффициентов конкуренции по мере удаления видов друг от друга в пространстве ресурса. Допустим, что убывающая функция целочисленного аргумента  $\alpha(z) > 0$  удовлетворяет условиям строгой выпуклости:

$$\alpha(m) < \frac{1}{2} [\alpha(m-1) + \alpha(m+1)], \quad m = 1, \dots, n-1. \quad (5.1)$$

Ниже будет доказана следующая

**Теорема 2.** Матрица  $A = \|\alpha_{ij}\|$  с коэффициентами  $\alpha_{ij} = \alpha(|i-j|)$ , удовлетворяющими условиям (5.1), положительно определена.

Предварительно рассмотрим специальный случай расположения ниш, изображенный на рис. 39, — быть может, несколько искусственный, но полезный для целей дальнейшего анализа. Ясно, что при этом коэффициенты конкуренции какого-либо одного вида с остальными вначале убывают до определенного момента, затем возрастают в обратной последовательности.

Обозначая  $\alpha(m) = \alpha_m$  и полагая  $\alpha(0) = 1$ , запишем матрицу конкуренции

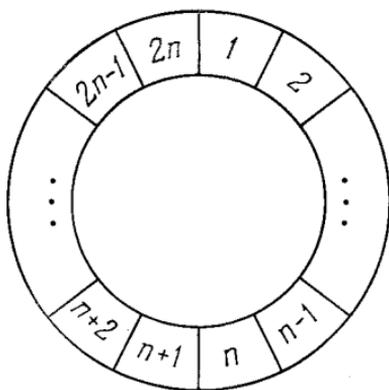


Рис. 39. Схема кольцевого расположения экологических ниш.

кольцевого сообщества в виде

$$C(A) =$$

$$= \left\| \begin{array}{cccccc|cccc} 1 & \alpha_1 & \alpha_2 & \dots & \alpha_{n-1} & \alpha_n & \alpha_{n-1} & \dots & \alpha_1 \\ \alpha_1 & 1 & \alpha_1 & \dots & \alpha_{n-2} & \alpha_{n-1} & \alpha_n & \dots & \alpha_2 \\ \dots & \dots \\ \alpha_{n-1} & \alpha_{n-2} & \alpha_{n-3} & \dots & 1 & \alpha_1 & \alpha_2 & \dots & \alpha_n \\ \alpha_n & \alpha_{n-1} & \alpha_{n-2} & \dots & \alpha_1 & 1 & \alpha_1 & \dots & \alpha_{n-1} \\ \hline \alpha_{n-1} & \alpha_{n-2} & \alpha_{n-3} & \dots & \alpha_2 & \alpha_1 & 1 & \dots & \alpha_{n-2} \\ \dots & \dots \\ \alpha_1 & \alpha_2 & \alpha_3 & \dots & \alpha_n & \alpha_{n-1} & \alpha_{n-2} & \dots & 1 \end{array} \right\} (n+1) \text{ строк} \quad (5.2)$$

Матрица  $C(A)$  является циклической и симметричной, а ее подматрица  $A$ , образованная первыми  $n+1$  строками и столбцами, соответствует сообществу с обычной горизонтальной структурой. Ясно, что матрица  $A$  симметрична тогда и только тогда, когда симметричен циркулянт  $C(A)$ . Заметим, кстати, что любой симметричный циркулянт порядка  $2n$  определяется однозначно набором первых  $n+1$  элементов первой строки и имеет при этом структуру (5.2).

Поскольку сумма элементов в каждой строке  $C(A)$  одинакова, положительная стационарная точка  $N^*$  при равных правых частях системы уравнений  $C(A)N^* = K$  ( $K = [K, \dots, K]$ ), будет иметь равные компоненты

$$N_i^* = \frac{K}{1 + 2(\alpha_1 + \alpha_2 + \dots + \alpha_{n-1}) + \alpha_n}, \quad i = 1, 2, \dots, 2n. \quad (5.3)$$

Согласно (3.10) собственные числа  $C(A)$  есть

$$\mu_k = 1 + 2 \sum_{j=1}^{n-1} \alpha_j \cos j\varphi_k + (-1)^k \alpha_n, \quad (5.4)$$

$$k = 0, 1, \dots, 2n-1; \quad \varphi_k = \pi k/n,$$

причем, как нетрудно убедиться,

$$\mu_k = \mu_{2n-k}, \quad k = 1, 2, \dots, n-1.$$

Для доказательства положительной определенности  $C(A)$  требуется, таким образом, проверить выполнение условий

$$\mu_k = 1 + 2 \sum_{j=1}^n \alpha_j \cos j\varphi_k + (-1)^k \alpha_n > 0, \quad k = 0, 1, \dots, n, \quad (5.5)$$





а в вершинах  $V_1, \dots, V_{n-1}$  —

$$\mu_k(V_m) = 1 + 2 \sum_{l=1}^m \frac{m+1-l}{m+1} \cos l\varphi_k = 1 + \frac{2}{m+1} Y_m(\varphi_k), \quad (5.13)$$

где принято обозначение

$$Y_N(\varphi) = N \cos \varphi + (N-1) \cos 2\varphi + \dots + \cos N\varphi.$$

Методом полной математической индукции можно показать, что при всех допустимых значениях  $\varphi$  справедливо

$$Y_N(\varphi) = \frac{1}{2} \left[ \frac{\cos \varphi - \cos (N+1)\varphi}{1 - \cos \varphi} - N \right], \quad \varphi \neq 0, \pm 2\pi, \dots, \quad (5.14)$$

с учетом чего выражение (5.13) преобразуется к виду

$$\mu_k(V_m) = \frac{1}{m+1} \cdot \frac{1 - \cos (m+1)\varphi_k}{1 - \cos \varphi_k}, \quad m = 1, \dots, n-1. \quad (5.15)$$

(Заметим, что знаменатель в (5.15) не обращается в нуль ни при каком из значений  $\varphi_k$ ,  $k = 1, \dots, n$ .) Из (5.15) видно, что при  $m = 1, \dots, n-2$

$$\mu_k(V_m) > 0, \quad (5.16)$$

а для  $m = n-1$  имеем

$$\begin{aligned} \mu_k(V_{n-1}) &= \\ &= \frac{1}{n} \frac{1 - (-1)^k}{1 - \cos \varphi_k} = \begin{cases} 0, & \text{если } k - \text{четное,} \\ \frac{2}{n(1 - \cos \varphi_k)} > 0, & k - \text{нечетное.} \end{cases} \end{aligned} \quad (5.17)$$

Далее \*)

$$\begin{aligned} \mu_k(V_n) &= 1 + 2 \sum_{j=1}^{n-1} \cos j\varphi_k + (-1)^k = \\ &= \frac{\sin (n-1/2)\varphi_k}{\sin \varphi_k/2} + (-1)^k = (-1)^{k-1} + (-1)^k = 0 \end{aligned} \quad (5.18)$$

при всех  $k = 1, \dots, n$ .

Подытоживая (5.12) и (5.16)–(5.18), получаем, что  $\min \mu_k = 0$ ,  $k = 1, 2, \dots, n$ , и достигается этот минимум

\*) Здесь мы воспользуемся тождеством\*

$$\cos \alpha + \cos 2\alpha + \dots + \cos N\alpha = \frac{1}{2} \left[ \frac{\sin (N+1/2)\alpha}{\sin \alpha/2} - 1 \right], \quad \alpha \neq 0, \pm 2\pi, \dots$$

при нечетных  $k$  в единственной точке  $V_n$ , а при четных  $k$  — еще и в вершине  $V_{n-1}$ . Во втором случае, согласно теории линейного программирования,  $\mu_k = 0$  и в любой точке отрезка  $I$ , соединяющего вершины  $V_{n-1}$  и  $V_n$ . Таким образом,

$$\min_k \min_{\bar{\Omega}} \mu_k = 0,$$

и минимум достигается на отрезке  $I \subset \bar{\Omega}$ . Любая точка

$$V = aV_{n-1} + bV_n, \quad a, b \geq 0, \quad a + b = 1,$$

этого отрезка записывается в виде

$$V = \left[ b + a \left( 1 - \frac{1}{n} \right), b + a \left( 1 - \frac{2}{n} \right), \dots, b + \frac{a}{n}, b \right],$$

с координатами, линейно убывающими с ростом их порядкового номера.

Это значит, что всюду на отрезке  $I$  условия (5.7) превращаются в равенства, т. е.  $I$  целиком принадлежит границе  $\bar{\Omega}$  и  $I \cap \Omega = \emptyset$ . Отсюда следует, что для любой точки открытого множества  $\Omega$ , т. е. для любого набора  $a_j$ , удовлетворяющего строгим неравенствам (5.6) — (5.7), собственные числа циркулянта  $C(A)$  есть

$$\mu_k > 0,$$

поскольку  $\Omega \subset \bar{\Omega}$ , а все точки  $\bar{\Omega}$ , в которых  $\mu_k = 0$ , принадлежат  $I$ .

С другой стороны, из непрерывности  $\mu_k$  по переменным  $a_j$  следует, что

$$\inf_{\Omega} \{ \min_k \mu_k \} = 0,$$

т. е. в положительном спектре (5.4) матрицы  $C(A)$  выбором коэффициентов  $a_j$  всегда можно получить сколь угодно малое собственное значение.

Теперь можно доказать утверждение теоремы 2 на стр. 241. Обозначим через  $\lambda_i$  (вещественные) собственные числа матрицы  $A$ . Заметим, что матрицы  $A$  и  $C(A)$  удовлетворяют условиям теоремы Штурма об отделимости собственных значений \*), откуда следует, что во всяком случае

$$\min_k \mu_k \leq \lambda_i \leq \max_k \mu_k, \quad i = 0, 1, \dots, n. \quad (5.19)$$

\*) См. Беллман Р. Введение в теорию матриц. — М.: Наука, 1969, с. 146.

А поскольку доказано, что все  $\mu_k$  положительны, то из (5.19) вытекает положительность спектра  $A$ , что и требовалось доказать.

Таким образом, когда в конкурентной структуре (3.1) убывание коэффициентов конкуренции имеет выпуклый характер, т. е. происходит достаточно плавно, матрица  $A$  положительно определена и сообщество диссипативно. В частности, именно такой характер убывания имеют рассмотренные выше конкурентные структуры (3.12) и (3.18), а также (2.15) при значениях  $a$ , не очень близких к 1. Положительность спектра этих матриц иллюстрирует теорему 2.

Заметим, что выпуклость коэффициентов конкуренции связана не только с устойчивостью равновесия  $N^*$ , но и с самим существованием этого равновесия (положительного решения системы (4.1)). Формула (4.5) показывает, например, что когда выпуклость нарушается достаточно сильно, т. е. когда  $\alpha \geq (1 + \beta)/2$  так, что выражение  $(1 + \beta - 2\alpha^2)$  близко к нулю, мера «равновесности» такого сообщества  $\mu_{\Sigma}$  весьма мала. Упомянутые в § 2 прямые вычисления решений (4.1) в случае (2.14) при значениях  $a$ , достаточно близких к 1 ( $a$  именно, тех, которые нарушают условие выпуклости  $a < (1 + a^4)/2$ ), свидетельствуют, что положительные решения возможны здесь лишь при специальном выборе правых частей  $K_i$ , т. е. соответствующий  $n$ -гранный угол весьма узок (см. рис. 38,б) и, в частности, не содержит направления  $K = [1, 1, \dots, 1]$ .

Кроме того, выпуклость конкурентной функции  $\alpha(m)$  оказывается связанной и со степенью влияния хищничества на плотность видовой упаковки в устойчивом сообществе, где конкурирующие виды служат пищей видам-хищникам (см. § 7).

## § 6. Метод вычисления оценки $\lambda_{\min}$

Доказанное в предыдущем параграфе соотношение (5.19) позволяет также установить оценки сверху и снизу для положительного спектра  $A$  при достаточно больших  $n \gg 1$ , что характеризует скорость возвращения возмущенных траекторий к равновесию. Действительно, если сходится ряд из значений функции  $\alpha(z)$  ( $z = 1, 2, \dots$ ), то, как следует

из (5.5),

$$1 - 2\alpha_1 + 2\alpha_2 - 2\alpha_3 + \dots \leq \lambda(A) \leq 1 + 2\alpha_1 + 2\alpha_2 + 2\alpha_3 + \dots$$

Особый интерес представляет собой левая часть этого неравенства

$$\lambda_{\min} = 1 - 2\alpha_1 + 2\alpha_2 - 2\alpha_3 + \dots$$

— оценка снизу минимального собственного числа  $A$ , которая в более компактной форме может быть записана как

$$\lambda_{\min} = \sum_{k=-\infty}^{\infty} (-1)^k \alpha_k, \quad \alpha_{-k} = \alpha_k. \quad (6.1)$$

Излагаемый ниже метод позволяет вычислить  $\lambda_{\min}$  в ряде случаев, когда отыскание суммы знакопеременного ряда (6.1) не столь тривиально, как, скажем, для (3.11) — геометрической прогрессии. Метод опирается на хорошо известные положения теории функций комплексного переменного. Если  $g(z)$  — некоторая функция, аналитическая во всей  $z$ -плоскости, кроме, быть может, конечного числа полюсов, и такая, что  $g(z)/\sin(\pi z)$  не имеет особенностей в точке  $z = \infty$ , то согласно теореме Коши \*)

$$\oint_C \frac{g(z) dz}{\sin(\pi z)} = 2\pi i \sum_{z=z_k} \operatorname{Res} \left\{ \frac{g(z)}{\sin(\pi z)} \right\}, \quad (6.2)$$

где  $\operatorname{Res} \{f(z)\}$  обозначает вычет функции в точке  $z$ , суммирование производится по всем полюсам  $z_k$  подынтегральной функции, а интеграл берется по окружности бесконечного радиуса или любому замкнутому контуру  $C$ , ограничивающему область, где содержатся все полюсы подынтегральной функции. Последние распадаются на 2 категории точек: а) полюсы функции  $g(z)$  — обозначим их через  $z_j = \xi_j + i\eta_j$ , и б) нули функции  $\sin(\pi z)$ , т. е. точки  $z = k$ , где  $k$  — любое целое число. Если  $g(z)$  аналитична в окрестности  $z = k$ , то

$$\operatorname{Res} \left\{ \frac{g(k)}{\sin(\pi k)} \right\} = \frac{(-1)^k}{\pi} g(k). \quad (6.3)$$

\*) См., например, Л а в р е н т ь е в М. А., Ш а б а т Б. В. Методы теории функций комплексного переменного. — М.: Физматгиз, 1958, г. 80.

Когда  $z_j \neq k$  — в противном случае требуется специальное исследование, —

$$\operatorname{Res} \left\{ \frac{g(z_j)}{\sin(\pi z_j)} \right\} = \frac{\operatorname{Res} g(z_j)}{\sin(\pi z_j)},$$

и с учетом (6.3) тождество (6.2) переписывается как

$$\sum_k (-1)^k g(k) = \frac{1}{2i} \oint_C \frac{g(z) dz}{\sin(\pi z)} - \pi \sum_j \frac{\operatorname{Res} g(z_j)}{\sin(\pi z_j)}. \quad (6.4)$$

Если в качестве функции  $g(z)$  использовать функцию  $\alpha(z)$ , описывающую убывание коэффициентов конкуренции  $\alpha_{ij} = \alpha(|i - j|) = \alpha_{|i-j|}$ , то соотношение (6.4) позволяет в ряде случаев вычислить оценку  $\lambda_{\min}$  в конечном виде.

Пример 1. В частном случае (2.14) одинаковых нормальных функций потребления

$$\alpha(z) = \exp\{-\mu z^2\}, \quad (6.5)$$

где

$$\mu = d^2/(4w^2).$$

Функция  $\alpha(z)$  аналитична во всей  $z$ -плоскости, причем  $\alpha(z) \rightarrow 0$  на окружности бесконечного радиуса всюду, кроме окрестности мнимой оси. Второе слагаемое (6.4) исчезает и

$$\lambda_{\min} = \frac{1}{2i} \oint_C \frac{\exp\{-\mu z^2\} dz}{\sin \pi z} = \oint_C \frac{\exp\{-\mu z^2 - \pi i z\} dz}{1 - \exp\{-2\pi i z\}}. \quad (6.6)$$

Контур  $C$  будем рассматривать как прямоугольник, охватывающий действительную ось (рис. 40). При  $X \rightarrow \infty$  два

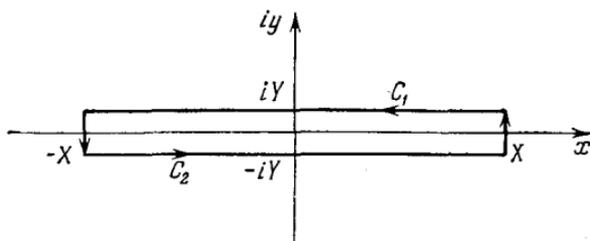


Рис. 40. Контур интегрирования в комплексной плоскости.

вертикальных отрезка прямоугольника не дают вклада в интеграл (6.6). Далее, на прямой  $C_1$  от  $(+\infty, iY)$  до

$(-\infty, iY)$  получаем

$$\begin{aligned}
 J &= \int_{(-\infty, iY)}^{(\infty, iY)} \frac{\exp\{-\mu z^2 + i\pi z\}}{1 - \exp\{2\pi iz\}} dz = \\
 &= \int_{-\infty}^{\infty} \frac{\exp\{-\mu x^2 - 2i\mu x [Y - \pi/(2\mu)] + \mu Y^2 - \pi Y\}}{1 - \exp\{-2\pi Y + 2\pi ix\}} dx. \quad (6.7)
 \end{aligned}$$

Интегрирование по прямой  $C_2$  от  $(-\infty, -iY)$  до  $(+\infty, -iY)$  дает, очевидно, комплексно-сопряженное значение  $\bar{J}$ . Избавляясь от знаменателя в (6.7) через представление  $(1 - \exp\{\dots\})^{-1}$  в виде суммы геометрической прогрессии, делая затем замену переменных  $s = x + i(Y - \pi/2\mu)$  в первом слагаемом,  $t = x + i(Y - 3\pi/2\mu)$  — во втором и т. д., приходим после соответствующих выкладок к

$$\begin{aligned}
 \lambda_{\min} &= \int_{-\infty + iY_1}^{\infty + iY_1} \exp\left\{-\mu s^2 - \frac{\pi^2}{4\mu}\right\} ds + \\
 &+ \int_{-\infty + iY_2}^{\infty + iY_2} \exp\left\{-\mu t^2 - \frac{9\pi^2}{4\mu}\right\} dt + \dots + \bar{J}. \quad (6.8)
 \end{aligned}$$

Окончательно это дает

$$\lambda_{\min} = 2 \sqrt{\frac{\pi}{\mu}} \exp\left\{-\frac{\pi^2}{4\mu}\right\} \left[1 + \exp\left\{-\frac{2\pi^2}{\mu}\right\} + \dots\right], \quad (6.9)$$

что с точностью до обозначений приводит к упоминавшейся ранее аппроксимации (2.16).

**Пример 2.** Когда убывание коэффициентов  $\alpha_{ij}$  описывается дробной функцией (3.18), например, при  $p = 2$ ,

$$\alpha(z) = 1/(1+z^2). \quad (6.10)$$

Тогда функция  $\alpha(z)$  аналитична всюду в  $z$ -плоскости, за исключением полюсов  $z = \pm i$ , причем интеграл по окружности бесконечного радиуса обращается в нуль. Вычеты  $\alpha(z)$  в полюсах равны соответственно

$$\text{Res } \alpha(\pm i) = \mp i/2,$$

так что согласно (6.4)

$$\lambda_{\min} = \frac{i\pi}{\sin(i\pi)} = \frac{\pi}{\text{sh } \pi} = \frac{2\pi}{e^\pi - e^{-\pi}}, \quad (6.11)$$

что, в частности, объясняет (получавшуюся в многочисленных прямых вычислениях) положительность спектра  $A$  при  $\alpha_j$  вида (3.18).

## § 7. Библиография и комментарии

§ 1. Обзор различных подходов к определению экологической ниши содержится в гл. XI книги:

У и л ь я м с о н М. Анализ биологических популяций. Перевод с англ. — М.: Мир, 1975.

Комментарии к принципу конкурентного исключения Гаузе см.

М э й н а р д С м и т Дж. Модели в экологии. Перевод с англ. — М.: Мир, 1976, Гл. 5.

Обобщение этого принципа в дискретных моделях конкуренции получено в работе:

Ш а п и р о А. П. Об одной модели конкурирующих видов. — ДАН СССР, 1974, 215, № 5, с. 1233—1235,

а примеры моделей, где принцип нарушается, приведены в работах:

А r m s t r o n g R. A., M a c G e h e e R. Coexistence of species competing for shared resources. — *Theor. Pop. Biol.*, 1976, 9, № 3, p. 317—328;

А r m s t r o n g R. A., M a c G e h e e R. Coexistence of two competitors on one resource. — *J. Theor. Biol.*, 1976, 56, № 2, p. 499—502.

§ 2. Изложенная здесь формализация понятия ниши следует работам:

М а с А r t h u r R. H. The theory of niche. In: *Population biology and evolution*/Ed. Lewontin R., Syracuse: Syracuse Univ. Press, 1968, p. 159—176;

М а с А r t h u r R. H. Species packing and competitive equilibrium for many species. — *Theor. Pop. Biol.*, 1970, 1, № 1, p. 1—11;

М а у R. M., М а с А r t h u r R. H. Niche overlap as a function of environmental variability. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1972, 69, № 5, p. 1109—1113,

в последней из которых содержится анализ частного случая одинаковых ниш (2.13), получена оценка (2.16) и показано лимитирующее влияние случайных флюктуаций емкостей среды. Это влияние изучалось также в работе:

А б р а м с P. Niche overlap and environmental variability. — *Math. Biosci.*, 1976, 28, № 3/4, p. 357—372.

Об эффектах неодинаковости ниш и многомерности спектра ресурса см.

Р о u g h g a r d e n J. Evolution of niche width. — *Amer. Natur.*, 1972, 106, № 952, p. 683—718;

Ma y R. M. Some notes on estimating the competition matrix, *α*. — *Ecology*, 1975, **56**, № 3, p. 737—741;

E m l e n J. M. Niches and genes: some further thoughts. — *Amer. Natur.*, 1975, **109**, № 968, p. 472—476;

A b r a m s P. Limiting similarity and the form of the competition coefficient. — *Theor. Pop. Biol.*, 1975, **8**, № 3, p. 356—375;

M a c M u r t r i e R. On the limit to niche overlap for nonuniform niches. — *Theor. Pop. Biol.*, 1976, **10**, № 1, p. 96—107.

Анализ функций Ляпунова, а также их возможная экологическая интерпретация для конкурентных сообществ содержится в статье:

G i l p i n M. E. A Liapunov function for competition communities. — *J. Theor. Biol.*, 1974, **44**, № 1, p. 35—48.

Модели конкуренции для тех ситуаций, когда она возникает в результате не только эксплуатации общих ресурсов, но и прямых столкновений между особями (так называемая *интерференция*), развиваются в работе:

C a s e T. J., G i l p i n M. E. Interference competition and niche theory. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1974, **71**, № 8, p. 3073—3077,

где содержится и обширная библиография по данному вопросу.

Устойчивость систем более общего, нежели вольтерровский, вида, но лишь с двумя конкурентами анализируется в статье:

B r a u e r F. On the populations of competing species. — *Math. Biosci.*, 1974, **19**, № 3/4, p. 299—306.

§ 3. Определения коэффициентов конкуренции, опирающиеся на дискретный аналог интегрального представления (2.6), см., например,

L e v i n s R. Evolution in changing environments. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1968,

где также исследовалась матрица конкуренции (3.6), и

S c h o e n e r T. W. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. — *Amer. Natur.*, 1974, **108**, p. 332—340.

Частный случай (3.11) изучался в статье:

Л о г о ф е т Д. О., С в и р е ж е в Ю. М. О вольтерровских моделях сообщества сосуществующих видов с пересекающимися экологическими нишами. — Калининград: 1975, с. 180—184. — (Теоретическая и экспериментальная биофизика; Вып. 5.)

§§ 4—6. Доказательство теоремы 2 следует работе:

Л о г о ф е т Д. О. Об устойчивости одного класса матриц, возникающих в математической теории биологических сообществ. — ДАН СССР, 1975, **221**, № 6, с. 1272—1275.

Связь выпуклости конкурентной функции  $\alpha(m)$  с влиянием хищничества на плотность видовой упаковки см.

Roughgarden J., Feldman M. Species packing and predation pressure. — Ecology, 1975, 56, № 2, p. 489—492.

Метод оценки  $\lambda_{\min}$  предлагался в обширной статье, посвященной теории ниши:

May R. M. On the theory of niche overlap. — Theor. Pop. Biol., 1974, 5, № 3, p. 297—332.

Г Л А В А VII

**ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА  
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ**

---

**§ 1. Экологическое введение**

Так же, как и в науках, имеющих более долгую историю (механика, оптика и т. п.), в математической экологии появилась тенденция к формулированию основных динамических закономерностей популяций и сообществ в виде некоторых экстремальных принципов. Это можно объяснить, по-видимому, стремлением к более лаконичному и изящному описанию, с одной стороны, и извечной телеологичностью нашего мышления, с другой. Хотя вряд ли можно предположить наличие цели, к которой стремится популяция или сообщество, тем не менее наша гипотеза (носящая чисто служебный характер) о том, что такая цель существует, зачастую позволяет взглянуть на многообразие экологических механизмов и их проявлений с какой-то единой точки зрения.

По-видимому, первой попыткой такого рода была гипотеза А. Лотки (1922 г.) о том, что эволюция экосистем происходит в сторону увеличения суммарного потока энергии через экосистему, причем в равновесии этот поток достигает максимума (конечно, с учетом различных ограничений). Лотка даже предложил назвать это утверждение «четвертым законом термодинамики».

В 1930 г. Р. Фишер сформулировал так называемую «фундаментальную теорему естественного отбора». Для панмиктической менделевской популяции, наследование в которой определяется одним полиаллельным локусом, было показано, что средняя приспособленность популяции в постоянной среде стремится к максимуму, причем скорость этого стремления пропорциональна характеристике генного разнообразия популяции — генной дисперсии.

В 50-х годах, начиная с работ Р. Маргалефа и Р. Мак-Артура, возник настоящий информационный бум в экологии. Мы уже останавливались (см. Введение) на такой характеристике сообщества, как *разнообразие*, в качестве одной из

мер которого широко использовалась информационная энтропия. В многочисленных работах постулировалось, что в наиболее устойчивом сообществе достигается максимум энтропии. Позднее выяснилось, что эта закономерность далека от той общности, которая ей приписывалась.

После Ю. Одума, принесшего в экспериментальную и теоретическую экологию энергетический метод описания экосистем, появилась новая гипотеза Маргалефа (1968 г.) об эволюции экосистем. Она состоит в следующем.

Пусть  $M$  — удельная суммарная биомасса всех видов в сообществе, выраженная в одних и тех же единицах (например, энергетических) на единицу площади, а  $P$  — удельная продукция сообщества, т. е. скорость образования новой биомассы этих видов, выраженная в тех же единицах на единицу площади в единицу времени. Тогда отношение  $\Pi = P/M$ , которое называют *скоростью общего энергетического круговорота* экосистемы, в процессе ее эволюции стремится к минимуму. Величину  $\eta$ , обратную  $\Pi$ , называют *эффективностью* экосистемы. Следовательно, экосистема эволюционирует к состоянию с максимальной эффективностью. Маргалеф также утверждает, что эта эффективность может быть достигнута только в системах с большим показателем разнообразия.

И наконец, в 1971 г. Г. Одум сформулировал принцип, который отличается от принципа Лотки только тем, что вместо максимизации потока энергии в нем требуется максимизация мощности.

Все величины, входящие в формулировку этих гипотез, могут быть измерены в реальных экосистемах, и следовательно, они допускают экспериментальную проверку, но только в том случае, когда мы знаем полную топографию этих «энергетических» поверхностей (мощность, эффективность) в фазовом пространстве системы и полную топографию ее фазовых траекторий. Тогда мы можем сравнивать различные траектории по энергии, мощности или эффективности.

Более простым является способ, при котором из экстремального принципа мы получаем хорошо известные динамические уравнения, выведенные из совершенно других соображений (например, вольтерровские уравнения, полученные из балансовых соотношений и некоторых других правдоподобных гипотез). Возможен и другой подход,

когда из динамических уравнений мы получаем соотношения, которые можно интерпретировать как экстремальные принципы.

## § 2. Частотная форма вольтерровских уравнений

Если в вольтерровских уравнениях, записанных в стандартной форме, от численностей видов перейти к их частотам  $p_i = N_i/N$ ,  $N = \sum_{i=1}^n N_i$ , то уравнения динамики сообщества примут вид

$$\frac{dp_i}{dt} = p_i(\omega_i - \omega), \quad \omega = \sum_{i=1}^n p_i \omega_i, \quad \sum_{i=1}^n p_i = 1, \quad (2.1)$$

$$\frac{dN}{dt} = N\omega, \quad (2.2)$$

где

$$\omega_i = \varepsilon_i - N \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} p_j = \sum_{j=1}^n (\varepsilon_i - N \gamma_{ij}) p_j.$$

Заметим, что эти уравнения формально совпадают с уравнениями популяционной генетики. Однако есть и отличие. Если в генетических уравнениях функции  $\omega_i$  имеют вид  $\omega_i = \sum_j \alpha_{ij} p_j$  ( $\alpha_{ij} = \alpha_{ji} = \text{const}$  — коэффициенты относительной жизнеспособности) и не зависят от  $N$  — общей численности популяции, — то в вольтерровских уравнениях такая зависимость присутствует. Благодаря этому здесь, в отличие от генетических уравнений, уравнение для  $N$  не отделяется от уравнений для частот и система (2.1), (2.2) должна рассматриваться совместно. Кроме того, вольтерровский аналог коэффициентов  $\alpha_{ij}$  ( $\alpha'_{ij} = \varepsilon_i - N \gamma_{ij}$ ) не обладает свойством симметрии ( $\alpha'_{ij} \neq \alpha'_{ji}$  при  $\varepsilon_i \neq \varepsilon_j$ ).

Обозначив

$$\sum_{i=1}^n \varepsilon_i p_i = \varepsilon, \quad \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} p_i p_j = \sum_{i=1}^n \Gamma_i p_i = \Gamma,$$

уравнение (2.2) для общей численности сообщества можно формально записать как логистическое

$$\frac{dN}{dt} = N(\varepsilon - \Gamma N), \quad (2.3)$$

где  $\varepsilon$  и  $\Gamma$  зависят только от частот  $p_i$ . Вектор  $p = [p_1, \dots, p_n]$ , с координатами  $p_i \geq 0$  и  $p_1 + \dots + p_n = 1$ , мы будем называть *композицией* сообщества. Ясно, что множество всевозможных композиций — это симплекс  $\Sigma^n$  в положительном ортанте  $n$ -мерного пространства.

В равновесном состоянии постоянны как композиция, так и численность, но скорость их эволюции к этому состоянию может быть различной. Если теперь рассматривать  $N$  как параметр, то равновесная композиция  $p^*$ , определяемая из

$$\omega_i^* = \omega^*, \quad \text{или} \quad \varepsilon_i - N\Gamma_i^* = \varepsilon^* - N\Gamma^*, \quad (2.4)$$

будет зависеть от  $N$ . Возникает вопрос, однозначна ли эта зависимость, т. е. отвечает ли каждому значению численности одна композиция или несколько? Кроме того, неизвестно, во всех ли случаях решение (2.4)  $p^*$  принадлежит симплексу  $\Sigma^n$ , т. е. дает некоторую композицию.

Пусть  $\varepsilon_i = \gamma_{ij} N = \alpha_{ij}$ . Тогда, избавляясь от ограничения  $\sum p_i = 1$  и учитывая, что  $p_n = 1 - (p_1 + \dots + p_{n-1})$ , систему (2.1) можно записать в виде

$$\frac{dp_i}{dt} = p_i \sum_k \left[ (\delta_{ik} - p_k) \left( A_k + \sum_j B_{kj} p_j \right) \right], \quad (2.5)$$

где

$$\begin{aligned} i, j, k = 1, \dots, n-1, \\ A_i = \alpha_{in} - \alpha_{nn}, \quad B_{ij} = \alpha_{ij} - \alpha_{in} - \alpha_{nj} + \alpha_{nn}, \\ \delta_{ij} = \begin{cases} 1, & i = j; \\ 0, & i \neq j. \end{cases} \end{aligned}$$

Стационарные композиции  $p^*(N)$  можно найти, решив систему (2.5) при  $dp_i/dt = 0$ . Какие решения возможны у этой системы? Возможны следующие случаи:

- а) существуют  $n$  решений вида  $p_i^* = \delta_{ik}$ ,  $i, k = 1, \dots, n$ ;
- б) существует одно решение (*нетривиальная* или *положительная* композиция), у которого все  $p_i^*$  положительны. Последние находятся из решения линейной системы

$$\sum_j B_{ij} p_j^* = -A_i, \quad i, j = 1, 2, \dots, n-1. \quad (2.6)$$

Существование и единственность решения определяются обычными условиями для линейных систем. Однако нам требуется не любое решение, а только  $p^* \in \Sigma^n$ . Для этого на величины  $A_i$  и  $B_{ij}$  должны быть наложены дополнитель-

ные ограничения. Поскольку  $p_i^* = B^i/B$ , где  $B = \det \|B_{ij}\|$ , а  $B^i$  — определитель, полученный из  $B$  заменой  $i$ -го столбца на столбец  $[-A_1, \dots, -A_{n-1}]^T$ , то  $p_i^* > 0$ , если  $\text{sign } B_i = \text{sign } B \neq 0$ .

Пусть нам задан определитель  $n$ -го порядка вида

$$G^1 = \begin{vmatrix} 1 & \alpha_{12} & \dots & \alpha_{1n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & \alpha_{n2} & \dots & \alpha_{nn} \end{vmatrix}.$$

Вычитая из всех строк последнюю, затем вычитая в получившемся определителе последний столбец из всех остальных, кроме первого, и меняя местами первый и последний столбец, получим

$$G^1 = \begin{vmatrix} -A_1 & B_{12} & \dots & B_{1, n-1} & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ -A_{n-1} & B_{n-1, 2} & \dots & B_{n-1, n-1} & 0 \\ -\alpha_{nn} & \dots & \dots & \alpha_{n, n-1} - \alpha_{nn} & 1 \end{vmatrix} = B^1.$$

Аналогично доказываются равенства

$$G^i = \begin{vmatrix} \alpha_{11} & \dots & \alpha_{1, i-1} & 1 & \alpha_{1, i+1} & \dots & \alpha_{1n} \\ \vdots & \dots & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ \alpha_{ni} & \dots & \alpha_{n, i-1} & 1 & \alpha_{n, i+1} & \dots & \alpha_{nn} \end{vmatrix} = B^i,$$

$$i = 2, \dots, n-1.$$

Можно также показать, что  $B = G^1 + \dots + G^{n-1} + G^n$ . Таким образом,

$$p_i^* = G^i \left| \sum_{j=1}^n G^j \right|, \quad i = 1, \dots, n-1, n,$$

и если все  $G^i > 0$ , либо все  $G^i < 0$ , то  $0 < p_i^* < 1$ ,  $p_1^* + \dots + p_{n-1}^* + p_n^* = 1$ , и в сообществе для любого  $N$  существует нетривиальная равновесная композиция.

Если хотя бы один из определителей  $G^i = 0$ , то соответствующее  $p_i^* = 0$ . Но, как это видно из (2.5), даже в том случае, когда ни одно из  $G^i \neq 0$ , существуют стационарные решения, в которых некоторые  $p_i^* = 0$ , а остальные отличны от нуля (в гл. VI такие решения мы называли *частично положительными*). Тогда эти ненулевые  $p_i^*$  могут быть найдены из линейной системы вида (2.6), но меньшей размерности, с матрицей, полученной из  $\|B_{ij}\|$  вычеркиванием строк и столбцов с номерами, соответствующими нулевым компонентам. В столбце свободных членов  $[\dots, -A_i, \dots]^T$  также вычеркиваются члены с этими номерами.

Подсчет числа всевозможных частично положительных стационарных решений (2.5) приводит нас к выводу, что в этой системе теоретически возможно существование  $2^n - 1$  в общем различных стационарных композиций.

Выше мы уже говорили, что для каждой численности  $N$  должно существовать свое стационарное решение  $p^*(N)$  (которое при определенных условиях оказывается композицией). Но является ли взаимно однозначным это соответствие?

Можно показать, что определители  $G^i$  представимы в виде

$$G^i = (-N)^{n-2} \sum_{\substack{s=1 \\ s \neq i}}^n g_s^i + (-N)^{n-1} g^i, \quad (2.7)$$

где

$$g_s^i = \begin{vmatrix} \gamma_{i1} & \dots & \gamma_{i, s-1} & \varepsilon_1 & \gamma_{i, s+1} & \dots & \gamma_{i, i-1} & 1 & \gamma_{i, i+1} & \dots & \gamma_{in} \\ \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ \gamma_{n1} & \dots & \gamma_{n, s-1} & \varepsilon_n & \gamma_{n, s+1} & \dots & \gamma_{n, i-1} & 1 & \gamma_{n, i+1} & \dots & \gamma_{nn} \end{vmatrix},$$

$$g^i = \begin{vmatrix} \gamma_{i1} & \dots & \gamma_{i, i-1} & 1 & \gamma_{i, i+1} & \dots & \gamma_{in} \\ \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ \gamma_{n1} & \dots & \gamma_{n, i-1} & 1 & \gamma_{n, i+1} & \dots & \gamma_{nn} \end{vmatrix}.$$

Поскольку  $g_s^i = -g_i^s$ , то

$$\sum_{i=1}^n \sum_{\substack{s=1 \\ s \neq i}}^n g_s^i \equiv 0, \quad \sum_{i=1}^n G^i = (-N)^{n-1} \sum_{i=1}^n g^i.$$

Тогда

$$p_i^*(N) = \left( g^i - N \sum_{\substack{s=1 \\ s \neq i}}^n g_s^i \right) \Big/ \sum_{j=1}^n g^j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.8)$$

и, следовательно, каждому значению  $N$  соответствует один и только один вектор  $p^*(N)$ , т. е. для каждой общей численности возможна только одна равновесная композиция. Так как (2.8) обнаруживает монотонную зависимость от  $N$ , верно и обратное утверждение и соответствие между численностью и композицией взаимно однозначное.

Для того чтобы  $p^* \in \Sigma^n$ , из (2.8) также следуют ограничения не только на  $g_s^i$  и  $g^i$ , но и на  $N$ . Можно сказать, что нетривиальная равновесная композиция существует только тогда, когда общая численность сообщества удовлетворяет

неравенствам

$$N \sum_{s \neq i} g_s^i < g^i, \quad i = 1, \dots, n, \quad \text{при} \quad \sum_i g^i > 0; \quad (2.9)$$

$$N \sum_{s \neq i} g_s^i > g^i, \quad i = 1, \dots, n, \quad \text{при} \quad \sum_i g^i < 0. \quad (2.9')$$

Для некоторых классов сообществ можно указать более определенные условия существования нетривиальной композиции. Если, скажем, матрица  $\|\gamma_{ij}\|$  положительно определена (что имеет место, например, для конкурентных сообществ гл. VI) и сообщество диссипативно, то реализуется ситуация (2.9). Действительно, разлагая определитель  $g^i$  по  $i$ -му столбцу, получаем

$$g^i = \sum_{k=1}^n \tilde{\gamma}_{ki},$$

где  $\tilde{\gamma}_{ki}$  — алгебраическое дополнение элемента  $\gamma_{ki}$ . Тогда

$$\sum_{i=1}^n g^i = \sum_{i,k=1}^n \tilde{\gamma}_{ki} = \det \|\gamma_{ij}\| \sum_{i,j=1}^n \gamma_{ij}^{(-1)}, \quad (2.10)$$

где  $\gamma_{ij}^{(-1)}$  — элемент матрицы, обратной к матрице  $\|\gamma_{ij}\|$ , и последняя сумма в (2.10) есть не что иное, как значение квадратичной формы, отвечающей  $\|\gamma_{ij}\|^{-1}$  на векторе  $[1, 1, \dots, 1]$ . Поскольку эта квадратичная форма положительно определена (в силу положительной определенности  $\|\gamma_{ij}\|$ ) и  $\det \|\gamma_{ij}\| > 0$ , выполняется неравенство  $\sum_i g^i > 0$ . С учетом

естественного ограничения  $N > 0$  из условий (2.9) тогда следует, что для существования нетривиальной композиции необходимо и достаточно, чтобы выполнялось условие

$$N < N_{\text{кр}} = \min_i \left\{ g^i / \sum_{s \neq i} g_s^i \right\}. \quad (2.11)$$

Если же это условие не выполняется, одно или несколько  $p_i^*$  должны обращаться в нуль.

Пусть при  $t \rightarrow \infty$   $N \rightarrow N^* > 0$ . Тогда существует такая последовательность  $p^*(N)$ , что при  $t \rightarrow \infty$   $p^*(N) \rightarrow p^*(N^*)$ , и эта композиция единственна.

Представление уравнений модели в частотной форме позволяет выделить в общем процессе эволюции сообщества два до известной степени различных, хотя и связанных, процесса: эволюция композиции и эволюция общей числен-

ности. Естественно, что скорости этих процессов могут быть различны.

Например, скорость эволюции композиции мала, если  $\varepsilon_i \simeq \varepsilon$  и  $\Gamma_i \simeq \Gamma$ . Такая ситуация (при любой композиции) возможна в сообществе, в котором виды мало различаются как по эколого-физиологическим параметрам, так и по характеристикам конкурентных взаимоотношений. Тогда эволюция композиции происходит медленно. Примером такого сообщества могут служить экологически близкие виды, которые объединены в один трофический уровень (сообщество с горизонтальной структурой). В этом случае  $\varepsilon =$

$= \sum_{i=1}^n \varepsilon_i p_i$  можно интерпретировать как средний коэффициент естественного прироста (для всего сообщества в целом),

а  $\Gamma = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} p_i p_j$  — как средний коэффициент конкурен-

ции; конкурентную характеристику  $i$ -го вида  $\Gamma_i = \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} p_j$  —

как среднее давление конкуренции на этот вид. Если композиция эволюционирует медленно, то общая численность сообщества вдали от равновесия и особенно при больших  $\varepsilon$  может изменяться достаточно быстро, достигая некоторого промежуточного равновесия  $N^*(\mathbf{p}) = \varepsilon(\mathbf{p})/\Gamma(\mathbf{p})$ , зависящего от композиции, которую на этом отрезке времени можно считать постоянной. Тогда на больших отрезках времени в общем процессе эволюции сообщества определяющим можно считать процесс эволюции композиции, описываемый системой (2.1), в которой  $N \simeq \varepsilon/\Gamma$ , т. е.

$$\frac{dp_i}{dt} = p_i \left( \varepsilon_i - \frac{\varepsilon \Gamma_i}{\Gamma} \right), \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.12)$$

Возможна и противоположная ситуация, когда скорость эволюции композиции много больше скорости изменения общей численности. Это характерно, например, для сообществ типа хищник — жертва (в частности, сообществ с вертикальной структурой), в которых численности отдельных видов могут колебаться с большой амплитудой и частотой, тогда как общая биомасса сообщества остается практически постоянной или изменяется достаточно медленно. В этом случае для каждого  $N$  быстро устанавливается равновесная композиция  $\mathbf{p}^*(N)$ , так что для описания эволюции

сообщества на больших отрезках времени достаточно уравнения (2.2), в котором  $\varepsilon = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i p_i^*(N)$  и  $\Gamma = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} p_i^*(N) \times p_j^*(N)$ , а  $p_i^*(N)$  определяются по (2.8). Заметим, что в сообществах типа хищник — жертва коэффициенты прироста для хищников определяются через  $\gamma_{ij}$ , и здесь уже нельзя интерпретировать величину  $\varepsilon$  как средний коэффициент естественного прироста для всего сообщества в целом — необходимо выделять виды хищников и жертв в отдельные классы.

Первую ситуацию можно назвать *квазиравновесием по численности*, а вторую — *квазиравновесием по композиции*. С другой стороны, при рассмотрении эволюции на малых отрезках времени в первом случае почти не меняется композиция сообщества, а во втором — его общая численность, т. е. можно говорить о *квазистационарных* процессах эволюции композиции и общей численности сообщества.

### § 3. Экстремальные свойства равновесной композиции сообщества с горизонтальной структурой

Динамика экосистемы из  $n$  видов, расположенных на одном трофическом уровне и конкурирующих за один или несколько ресурсов (сообщество с горизонтальной структурой) может быть описана системой вольтерровских уравнений с симметричной матрицей конкуренции и, следовательно, уравнениями (2.1), (2.2) при  $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$ . Рассмотрим функцию

$$F = \frac{\varepsilon^2}{4\Gamma} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \varepsilon_i \varepsilon_j p_i p_j}{4 \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} p_i p_j}, \quad p_i \in \Sigma^n, \quad (3.1)$$

представляющую собой отношение двух квадратичных форм, и исследуем ее экстремальные точки. Необходимое условие экстремума при ограничении  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$  запишется в виде ( $\lambda$  — множитель Лагранжа)

$$\frac{\partial \bar{F}}{\partial p_i} = \frac{\partial F}{\partial p_i} + \lambda = \frac{2\varepsilon_i \varepsilon \Gamma - 2\varepsilon^2 \Gamma_i}{4\Gamma^2} + \lambda = 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.2)$$

Умножая обе части (3.2) на  $p_i$  и суммируя по  $i$ , получим

$$\frac{\varepsilon}{2\Gamma^2} \left( \Gamma \sum_i \varepsilon_i p_i - \varepsilon \sum_i \Gamma_i p_i \right) + \lambda \sum_i p_i = 0,$$

откуда, с учетом обозначений  $\varepsilon$  и  $\Gamma$  предыдущего параграфа следует, что  $\lambda = 0$ , т. е. ограничение  $\sum_i p_i = 1$  не является существенным. Тогда в экстремальной точке, расположенной внутри симплекса  $\Sigma^n$ ,

$$\varepsilon_i \Gamma^* = \varepsilon^* \Gamma_i^*, \quad i = 1, \dots, n. \tag{3.3}$$

Экстремум  $F$  может и не достигаться внутри  $\Sigma^n$ . В этом случае он должен достигаться на одной из его граней, т. е. на симплексе меньшей размерности. Тогда соответствующие экстремальные  $p_i^*$  равны нулю, а число необходимых условий (3.3) будет меньшим  $n$  и равным размерности этого симплекса.

С другой стороны, из уравнений стационарной композиции (2.4) при условии стационарности общей численности  $N = N^* = \varepsilon^* / \Gamma^*$  будем иметь

$$\varepsilon_i^* - N^* \Gamma_i^* = \varepsilon_i^* - \frac{\varepsilon^* \Gamma_i}{\Gamma^*} = \varepsilon^* - N^* \Gamma^* = 0, \quad i = 1, \dots, n,$$

т. е. уравнения, совпадающие с (3.3). Если некоторые из  $p_i^*$  равны нулю, то число этих уравнений также соответственно уменьшается.

Из всего вышеизложенного можно сделать вывод, что стационарная композиция сообщества  $p^*(N^*)$  при стационарной общей численности является экстремальной точкой функции  $F$ . Более того, как будет показано в следующем параграфе, если эта композиция устойчива, то

$$F(p^*) = \max_{p \in \Sigma^n} F(p).$$

Каким образом можно интерпретировать этот результат? Что собой представляет функция  $F$ ? Рассмотрим следующий мысленный эксперимент. Пусть мы имеем сообщество, композиция которого по сравнению с общей численностью эволюционирует много медленнее. Тогда на малых отрезках времени динамика сообщества достаточно точно описывается логистическим уравнением (2.3) для общей численности, в котором  $\varepsilon$  и  $\Gamma$  можно считать постоянными. Пусть из этого

сообщества непрерывно отбирается биомасса (задача о сборе урожая), причем процесс отбора не нарушает композиции сообщества. Таким образом, мы организовали проточную систему, причем ту энергию, которая раньше рассеивалась, мы сейчас собираем в виде урожая (энергия заключена в биомассе). Поэтому собранный урожай может служить мерой энергии, протекшей через систему. Динамика биомассы такой проточной системы описывается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = N(\varepsilon - N\Gamma) - f, \quad (3.4)$$

где  $f$  — скорость отбора биомассы. Можно показать, что максимальная скорость отбора равна

$$f^* = \max_N f = \max_N [N(\varepsilon - N\Gamma)] = \frac{\varepsilon^2}{4\Gamma},$$

т. е.  $f^* = F$ . При этом сообщество сохраняется неограниченно долго. Если же  $f > f^*$ , то биомасса (численность) сообщества будет уменьшаться, стремясь в пределе к нулю, т. е. сообщество гибнет. Величину  $F = \varepsilon^2/4\Gamma$  можно интерпретировать как максимальную *мощность* сообщества при заданной композиции. Очевидно, что чем выше скорость протекания энергии через систему, тем большее количество биомассы мы можем отобрать из нее за единицу времени, тем больше мощность сообщества. Поэтому  $F$  можно рассматривать как меру скорости протекания энергии. Композиция, при которой  $F(\mathbf{p}^*) = \max_{\mathbf{p} \in \Sigma^n} F$ , обеспечивает максимум макси-

муму мощности сообщества, т. е. максимальную скорость протекания энергии через него. А поскольку сообщество эволюционирует именно к этой композиции, то можно сказать, что здесь справедлив экстремальный принцип Г. Одума.

И окончательно, *сообщество  $n$  видов, конкурирующих за один или несколько ресурсов, эволюционирует в сторону увеличения своей мощности или скорости протекания через него энергии, причем в равновесии эта мощность (или скорость) максимальна.*

Сформулированный принцип ничего не говорит о характере этой эволюции — увеличивается ли скорость протекания энергии монотонно, или существуют участки траекторий, на которых скорость, наоборот, уменьшается? Ничего

он не говорит и о скорости эволюции. Принцип является, по существу, локальным.

В заключение заметим, что оптимальная в этом смысле композиция вовсе не обязательно включает все виды — возможны ситуации, когда эволюция сообщества приводит к исключению из него каких-либо видов.

#### § 4. Глобальные экстремальные свойства траекторий сообщества с горизонтальной структурой

Если сформулированный в предыдущем параграфе принцип носит локальный характер (говорить о монотонном возрастании мощности можно, строго говоря, только в достаточно малой окрестности положения равновесия), то принцип, который мы сформулируем в этом параграфе, будет справедлив глобально, т. е. для любой траектории сообщества, принадлежащей положительному ортанту. Доказывать его проще для модели в численностях, т. е. для классической формы вольтерровских уравнений

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left( \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j \right), \quad (4.1)$$

$$i = 1, \dots, n, \quad \varepsilon_i, \gamma_{ij} \geq 0, \quad \gamma_{ij} = \gamma_{ji}.$$

Рассмотрим преобразование  $\eta_i = \pm 2\sqrt{N_i}$  ( $i = 1, \dots, n$ ), которое переводит положительный ортант  $P^n$  в полное координатное пространство  $R_\eta^n$ . Оказывается, что в  $R_\eta^n$  траектории системы (4.1) служат траекториями наискорейшего подъема для функции

$$\begin{aligned} W &= \frac{1}{4} \sum_{i=1}^n \varepsilon_i \eta_i^2 - \frac{1}{32} \sum_{i,j=1}^n \gamma_{ij} \eta_i^2 \eta_j^2 = \\ &= \sum_{i=1}^n \varepsilon_i N_i - \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^n \gamma_{ij} N_i N_j, \end{aligned} \quad (4.2)$$

т. е. выполняется

$$\frac{d\eta_i}{dt} = \frac{\partial W}{\partial \eta_i}, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.3)$$

$$\frac{dW}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial W}{\partial \eta_i} \frac{d\eta_i}{dt} = \sum_{i=1}^n \left( \frac{\partial W}{\partial \eta_i} \right)^2. \quad (4.4)$$

Очевидно, что  $dW/dt = 0$  только в точке, где все  $dn_i/dt$  равны нулю, т. е. в стационарных точках системы (4.3). Заметим также, что все эти точки удовлетворяют и необходимым условиям экстремума функции  $W(\eta)$ . Если (4.1) имеет максимальное число  $2^n - 1$  всевозможных стационарных точек, у которых количество ненулевых координат равно  $n, n-1, \dots, 1$ , то любая точка, отличающаяся от этих лишь знаками ненулевых координат, будет стационарной точкой системы (4.3). Число их, очевидно, равно

$$2^n + n2^{n-1} + \dots + C_n^k 2^k + \dots + 2n = 3^n - 1.$$

Стационарные точки системы (4.3) получаются, таким образом, из стационарных точек (4.1) симметричным отражением относительно всевозможных координатных гиперплоскостей и начала координат, причем значения функции  $W(\eta_1, \dots, \eta_n)$  в симметричных точках одинаковы.

Из (4.4) следует, что вдоль траекторий (4.3) функция  $W(\eta(t))$  всегда возрастает и, если некоторая стационарная точка  $\eta^*$  асимптотически устойчива, достигает локального максимума в  $\eta^*$ . Действительно, поскольку траектории динамической системы (4.3) заполняют всюду плотно некоторую область  $G$ , содержащую точку  $\eta^*$ , то для каждой точки  $\eta$  из любой окрестности  $\eta^*$  найдется проходящая через  $\eta$  траектория  $\eta(t) \rightarrow \eta^*$ . Тогда, в силу непрерывности функции  $W$  и строгого ее возрастания на траектории  $\eta(t)$ ,  $W(\eta^*) > W(\eta)$ . Следовательно,

$$W(\eta^*) = \max_t W(\eta(t)) = \max_{\eta \in G} W(\eta). \quad (4.5)$$

А поскольку при обратном переходе из  $R_\eta^n$  в  $P^n$  все симметричные прообразы сливаются в один образ — стационарную точку системы (4.1) — с сохранением значения  $W$ , то аналогичное (4.5) утверждение справедливо и для траекторий в  $P^n$ .

С другой стороны, если в некоторой стационарной точке  $N^o = [N_1^o, \dots, N_n^o] \in P^n$  функция  $W(N_1, \dots, N_n)$  имеет изолированный максимум, то состояние  $N^o$  асимптотически устойчиво, так как в этом случае функция

$$L(N) = W(N^o) - W(N) \quad (4.6)$$

есть функция Ляпунова для системы (4.1). Последнее достаточно очевидно, поскольку  $L \geq 0$  в некоторой области,

содержащей  $N^0$  ( $L = 0$  только в точке  $N^0$ ), и производная на траекториях системы есть  $dL/dt = -dW/dt \leq 0$ , причем  $dL/dt = 0$  только в точке  $N^0$ .

Достаточное условие максимума  $W$  заключается в положительной определенности квадратичной формы  $\sum_i \sum_j \gamma_{ij} N_i N_j$  — и в этом случае функция  $W$  строго вогнута (выпукла вверх). А так как ортант  $P^n$  представляет собой также выпуклое множество, то  $W$  имеет на этом множестве единственный изолированный максимум (внутри либо на границе)\*). Следовательно, локальный максимум  $W$  является одновременно и глобальным, а система (4.1) имеет единственное устойчивое состояние равновесия. Более того, поскольку при  $\|N\| \rightarrow \infty$   $L(N) \rightarrow \infty$ , то, согласно теореме об устойчивости в целом\*\*), это равновесие устойчиво при любых начальных отклонениях возмущенной траектории внутри  $P^n$  (глобально устойчиво, абсолютно устойчиво), т. е. любая, начинающаяся внутри  $P^n$  траектория системы при  $t \rightarrow \infty$  стремится к данному равновесию.

В том случае, когда тах  $W$  не достигается внутри положительного ортанта  $P^n$ , он будет достигаться на его границе на соответствующих координатных гиперплоскостях. Поскольку такое равновесное состояние снова будет устойчиво, то это означает, что в процессе эволюции экосистемы один или несколько видов должны элиминироваться. Это возможно, например, когда некоторые  $N_i^0$ , определяемые из уравнений  $\sum_j \gamma_{ij} N_j^0 = \varepsilon_i$ ,  $i = 1, \dots, n$ , отрицательны.

Квадрат скорости движения по траектории наискорейшего подъема можно определить как

$$v^2 = \sum_{i=1}^n \left( \frac{d\eta_i}{dt} \right)^2 = \sum_{i=1}^n \left( \frac{\partial W}{\partial \eta_i} \right)^2 = \frac{dW}{dt} = \sum_{i=1}^n N_i \left( \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j \right)^2.$$

Из этого выражения видно, что по мере приближения к стационарному состоянию скорость движения все более и

\*) См., например, Карр Ч., Хов Ч. Количественные методы принятия решений в управлении и экономике. Перевод с англ. — М.: Мир, 1966, с. 296.

\*\*) См., например, Барбашин Е. А. Введение в теорию устойчивости. — М.: Наука, 1967, с. 46—47.

более замедляется, хотя вдали от этого состояния она может быть достаточно велика.

Как связаны между собой функции  $W$  и введенная в предыдущем параграфе  $F$ ? Вычисляя значение  $W$  в устойчивой стационарной точке и учитывая, что  $N^* = \varepsilon^*/\Gamma^*$ , получим

$$\begin{aligned} W^* = W(N^*) &= N^* \left( \sum_{i=1}^n \varepsilon_i p_i^* - \frac{N^*}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} p_{ij}^* p_j^* \right) = \\ &= \frac{\varepsilon^{*2}}{2\Gamma^*} = 2F(p^*), \end{aligned}$$

т. е. максимальные значения этих двух функций пропорциональны.

Все эти результаты не только подтверждают данное ранее качественное описание поведения диссипативных вольтерровских систем, но и допускают содержательную интерпретацию. Величина  $V(N) = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i N_i$  характеризует,

по сути дела, скорость прироста биомассы в случае, когда конкуренция и какое-либо лимитирование по ресурсу отсутствуют, и этот прирост определяется только физиологическими репродуктивными возможностями организмов и их естественной смертностью. Поэтому естественно назвать  $V$  *репродуктивным потенциалом* сообщества. Аналогом этого понятия в экологической литературе может служить понятие

*общей продукции* экосистемы. Выражение  $G = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \times$

$\times N_i N_j$  можно рассматривать как меру скорости рассеяния энергии в результате межвидовой и внутривидовой конкуренции, т. е. суммарного расхода биомассы сообщества на конкуренцию. Поэтому мы будем называть величину  $G$  *общими затратами* сообщества на конкуренцию, или, опять же возвращаясь к чисто экологическим формулировкам, *затратами на дыхание* экосистемы. Поэтому возрастание  $W$  в процессе эволюции сообщества можно интерпретировать так, что сообщество стремится максимизировать разность между своим репродуктивным потенциалом и общими затратами на конкуренцию. Это можно сделать несколькими путями: максимизируя репродуктивный потенциал при заданных затратах на конкуренцию либо

минимизируя затраты на конкуренцию при ограниченном репродуктивном потенциале (существуют и некоторые промежуточные ситуации). Как показывают наблюдения, в природе реализуются все эти случаи. Например, так называемые *r-конкуренция* и *K-конкуренция*, которым соответствуют два противоположных механизма регулирования численности.

Происхождение этих терминов становится ясным, если мы обратимся к несколько иной форме записи уравнений (4.1) (см. § 2 гл. VI):

$$\frac{d\tilde{N}_i}{dt} = \frac{r_i \tilde{N}_i}{K_i} \left( K_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} \tilde{N}_j \right), \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.7)$$

где

$$r_i = \varepsilon_i, \quad \alpha_{ij} = \gamma_{ij} \frac{K_i K_j}{r_i r_j}, \quad \tilde{N}_i = N_i \frac{r_i}{K_i}.$$

Очевидно, что масштабное преобразование переменных не меняет структуры фазового пространства, а так как  $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$ , когда  $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$ , то все свойства решений (4.1) сохраняются и для решений (4.7).

Поскольку  $r_i = \varepsilon_i$  есть не что иное, как коэффициент естественного прироста  $i$ -го вида, то о видах, выигрывающих конкурентное соревнование за счет увеличения собственной плодовитости, говорят, что они используют *r-стратегию*. А поскольку  $K_i$  — это емкость среды для  $i$ -го вида, то о видах, выигрывающих конкурентное состязание за счет оптимального использования ресурсов (использование широкого спектра ресурсов, уменьшение затрат на конкуренцию благодаря «разумному» его распределению и т. п.), говорят, что они используют *K-стратегию*. Таким образом, можно сказать, что *r-стратегия* сообщества заключается в максимизации репродуктивного потенциала, а *K-стратегия* — в минимизации общих затрат на конкуренцию.

И в заключение дадим еще одну интерпретацию доказанного в предыдущем параграфе утверждения о том, что функция  $F(\mathbf{p})$  в равновесии достигает максимума. Пусть процесс эволюции сообщества квазистационарен по общей численности, т. е. при медленной эволюции композиции сравнительно быстро устанавливается квазиравновесие по

численности  $N(t) \approx \varepsilon[\mathbf{p}(t)]/\Gamma[\mathbf{p}(t)]$ . Тогда

$$F(\mathbf{p}) = \frac{\varepsilon^2}{4\Gamma} = \frac{1}{4} \varepsilon N = \frac{1}{4} \sum_{i=1}^n \varepsilon_i N_i = \frac{1}{4} V.$$

Отсюда сразу следует, что сообщество эволюционирует к состоянию с такой композицией, при которой его репродуктивный потенциал максимален. Однако этот принцип является локальным.

### § 5. О некоторых интерпретациях экстремальных свойств сообществ с горизонтальной структурой. Принцип плотной упаковки Мак-Артура

Если в сообществе может существовать нетривиальное равновесие  $[N_1^*, \dots, N_n^*]$ , то оно должно удовлетворять системе  $\varepsilon_i = \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j^*$ ,  $i = 1, \dots, n$ . Тогда, подставляя

в выражение для  $W$  вместо  $\varepsilon_i$  сумму  $\sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j^*$ ,  $W$  можно представить в виде:

$$\begin{aligned} W &= -\frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} [N_i N_j - (N_i^* N_j + N_i N_j^*)] = \\ &= -\frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} (N_i - N_i^*) (N_j - N_j^*) + W^*, \end{aligned} \quad (5.1)$$

откуда

$$L = W^* - W = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} (N_i - N_i^*) (N_j - N_j^*). \quad (5.1')$$

Поскольку  $W$  возрастает вдоль траектории, то  $L$  при удалении от устойчивого равновесия должна также возрастать. Это можно интерпретировать как своеобразный принцип *Ле-Шателье*: при любом отклонении от устойчивого равновесия затраты на конкуренцию в сообществе всегда возрастают.

Пусть уравнения сообщества заданы в виде (4.5). Как показано в § 2 гл. VI, эти уравнения могут быть интерпретированы в терминах, связанных с определением экологи-

ческой ниши, которое, в свою очередь, можно связать концепцией экологического или жизненного пространства. До сих пор в определении экологической ниши фигурировало понятие ресурса, так что  $K(x)$  (спектр ресурса) рассматривалось как количество потенциально доступного для видов сообщества ресурса «размера»  $x$ , а  $f_i(x)$  (функция потребления) — как плотность вероятности потребления ресурса размера  $x$  особями  $i$ -го вида. Тогда коэффициенты системы (4.5) могут быть выражены через  $K(x)$  и  $f_i(x)$  по формулам (2.5), (2.6) гл. VI.

Если теперь в качестве ресурса рассматривать некоторое жизненное пространство — в это понятие включаются все жизненно важные для особей сообщества факторы среды, такие, например, как пища, местообитание, температура и т. д., — то  $K(x)$  можно интерпретировать как реально существующий (при заданном состоянии среды  $x$ ) объем жизненного пространства, а  $f_i(x)$  — как элементарный объем этого пространства, необходимый для жизни одной особи  $i$ -го вида (при том же состоянии среды  $x$ ). Тогда функцию

$$\mathcal{D}(\tilde{N}_1, \dots, \tilde{N}_n) = \int \left[ K(x) - \sum_{i=1}^n f_i(x) \tilde{N}_i \right]^2 dx, \quad (5.2)$$

где интегрирование производится по всему пространству факторов среды, можно интерпретировать как среднеквадратическую разность между реально существующим и необходимым (для сообщества с численностями видов  $\tilde{N}_1, \dots, \tilde{N}_n$ ) жизненным пространством. Если считать, что каждый вид занимает в этом пространстве некоторый объем, то функцию  $\mathcal{D}$  можно рассматривать как меру плотности упаковки видов сообщества в данной среде, причем чем меньше  $\mathcal{D}$ , тем плотнее упакованы виды.

Покажем, что в состоянии устойчивого равновесия  $N^\circ$  функция  $\mathcal{D}(N_1, \dots, N_n)$  достигает минимума, глобального на положительном ортанте  $P^n$ , и, более того, вдоль всех траекторий сообщества  $d\mathcal{D}/dt \geq 0$ , причем  $d\mathcal{D}/dt = 0$  только в точке равновесия. Используя выражения для  $K_i$  и  $\alpha_{ij}$  через  $K(x)$  и  $f_i(x)$  — формулы (2.5) и (2.6) гл. VI, — функцию  $\mathcal{D}$  можно записать в виде

$$\mathcal{D} = \int K^2(x) dx - 2 \sum_{i=1}^n K_i \tilde{N}_i + \sum_{i,j=1}^n \alpha_{ij} \tilde{N}_i \tilde{N}_j. \quad (5.3)$$

(предполагая, что интеграл сходится). Первое слагаемое в (5.3), которое не зависит ни от  $x$ , ни от  $i$ , обозначим через  $\mathcal{D}_0$ . А если вспомнить теперь, что  $\alpha_{ij} = \gamma_{ij} (K_i K_j) / (r_i r_j)$  и  $r_i = e_i$ , и перейти к старым переменным  $N_i = \tilde{N}_i K_i / r_i$ , то можно записать

$$\mathcal{D} = \mathcal{D}_0 - 2 \sum_{i=1}^n \varepsilon_i N_i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_i N_j = \mathcal{D}_0 - 2W, \quad (5.4)$$

где  $W(N_1, \dots, N_n)$  — функция, введенная в § 4. Поскольку вдоль траекторий, идущих к устойчивому состоянию равновесия,  $W$  всегда возрастает, достигая в этом состоянии изолированного максимума, то функция  $\mathcal{D}$  должна убывать вдоль этих траекторий и иметь в точке равновесия минимум.

Очевидно, что экстремальные точки  $\mathcal{D}$  совпадают с экстремальными точками  $W$ , и, следовательно, находятся среди точек равновесия системы (4.1) (или (4.7)). Положительная определенность конкурентной матрицы  $\|\alpha_{ij}\|$  — очевидно, эквивалентная положительной определенности  $\|\gamma_{ij}\|$  — означает, что на положительном ортанте  $P^n$  функция  $\mathcal{D}$  имеет единственный минимум (внутри либо на границе), совпадающий с единственной точкой устойчивого равновесия, и  $\mathcal{D}$  убывает вдоль всех траекторий, начинающихся в  $P^n$ .

Таким образом, если в системе, функционирующей в экологическом пространстве с «объемом»  $K(x)$ , существует положительное равновесие  $N^*$ , оно устойчиво, т. е. все  $n$  видов сообщества сохраняются, и функция  $\mathcal{D}$  достигает в точке  $N^*$  своего минимума на  $P^n$ . Если же такого равновесия нет, то устойчивым оказывается то из частично положительных равновесий  $N^0$ , которое доставляет минимум  $\mathcal{D}$  на  $P^n$ , и соответствующие нулевым координатам виды исчезают из сообщества.

Исследование свойств функции  $\mathcal{D}$  позволяет формально выяснить, какое максимальное число новых видов может закрепиться в сообществе после инвазии в него небольшого количества особей этих видов. Если допустить, что новые виды не изменяют характеристик экологического пространства (не изменяют функцию  $K(x)$ ), то мы должны рассмотреть расширяющуюся последовательность фазовых пространств систем все большей размерности, т. е.

последовательность ортантов

$$P^n \subset P^{n+1} \subset P^{n+2} \subset \dots,$$

и соответствующую ей последовательность минимальных значений функции  $\mathcal{D}(N)$

$$\min_{N \in P^n} \mathcal{D}(N) \geq \min_{N \in P^{n+1}} \mathcal{D}(N) \geq \min_{N \in P^{n+2}} \mathcal{D}(N) \geq \dots \quad (5.5)$$

Согласно определению (5.2) всегда  $\mathcal{D}(N) \geq 0$ , так что последовательность (5.5) ограничена снизу и, следовательно, по лемме Вейерштрасса имеет предел, больший либо равный нулю. Если этот предел достигается на каком-то конечном члене этой последовательности, то размерность соответствующего ортанта и даст нам максимально возможное число видов в сообществе. В частности, такая ситуация имеет место, например, когда функция  $K(x)$  такова, что при некотором  $n$

$$K(x) = \sum_{i=1}^n k_i f_i(x),$$

где все  $k_i > 0$ . Нетрудно убедиться, что в этом случае  $[k_1, \dots, k_n]$  служит нетривиальной равновесной точкой и  $\mathcal{D}(k_1, \dots, k_n) = 0$ .

Теоретически возможно, конечно, — в весьма специальных конструкциях  $K(x)$  и  $f_i(x)$ , — что последовательность (5.5) продолжается неограниченно долго. В свете результатов гл. VI это может означать, например, что в системе любой размерности  $n$  при заданном спектре  $K(x)$  существует положительное равновесие, ибо тогда оно одно устойчиво и доставляет минимум функции  $\mathcal{D}(N)$ . Подобную ситуацию можно проследить на примере конкурентной структуры (3.12) гл. VI с таким видом  $K(x)$ , что  $K_i = K = \text{const} > 0$  для всех  $i$ .

Полученные выше результаты можно сформулировать в виде следующего принципа: *сообщество конкурирующих за жизненное пространство видов эволюционирует к состоянию с максимально плотной упаковкой (минимумом  $\mathcal{D}$ ), причем в процессе эволюции плотность упаковки сообщества всегда возрастает, достигая в равновесном состоянии максимально возможного для данной среды значения.*

Поскольку в устойчивом равновесии  $\mathcal{D}$  минимально, это означает, что в сообществе нет свободного жизненного

пространства, необходимого, например, для внедрения и закрепления нового вида с характеристиками, близкими к одному из уже имеющихся в сообществе. Такая интродукция возможна лишь в том случае, когда новый вид использует такие типы ресурсов (или может занимать такие области определяемого средой жизненного пространства), которые не использовались старыми видами. Но с точки зрения нашей формальной схемы это означает уже изменение свойств экологического пространства, т. е. изменение вида функции  $K(\mathbf{x})$ , а следовательно, и функции  $\mathcal{D}(N_1, \dots, N_n)$ .

Аналогичные в своей содержательной части соображения неоднократно высказывались в работах такого крупного эколога, как Р. Мак-Артур, и потому сформулированный выше принцип плотной упаковки естественно назвать *принципом Мак-Артура*.

В заключение заметим, что максимально плотная упаковка может достигаться и при элиминации одного или нескольких видов из сообщества. В этом случае функция  $\mathcal{D}$  должна иметь минимум на одной из координатных гиперплоскостей.

### § 6. Экстремальные свойства вольтерровских систем общего вида

Рассмотрим теперь вольтерровское сообщество, описываемое системой (4.1), где  $\varepsilon_i$  могут иметь любой знак, а на коэффициенты  $\gamma_{ij}$  не наложено никаких ограничений. Предположим, что существует нетривиальное положительное решение системы

$$\sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j^* = \varepsilon_i,$$

т. е. нетривиальное равновесие сообщества.

Пусть задана функция

$$L = \sum_{i=1}^n \left\{ (N_i - N_i^*) - N_i^* \ln \frac{N_i}{N_i^*} \right\}. \quad (6.1)$$

Поскольку  $N_i/N_i^* - 1 \geq \ln(N_i/N_i^*)$  для любых  $N_i \geq 0$  (причем равенство имеет место только при  $N_i = N_i^*$ ), то  $L$  положительна всюду в положительном ортанте  $P^n$ , обращаясь в нуль только в стационарной точке. Если теперь

перейти к переменным  $\xi_i = \ln(N_i/N_i^*)$ , то вольтерровская система запишется в виде

$$\frac{d\xi_i}{dt} = - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \frac{\partial L}{\partial \xi_j}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (6.2)$$

Заметим, что систему (6.2) уже совсем легко привести к стандартной гамильтоновой форме, но для дальнейшего и этого достаточно. Вычисляя  $dL/dt$  вдоль траекторий (6.2), получим

$$\frac{dL}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{dL}{d\xi_i} \frac{d\xi_i}{dt} = - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \frac{\partial L}{\partial \xi_i} \frac{\partial L}{\partial \xi_j}. \quad (6.3)$$

Рассматривая  $L$  как функцию Ляпунова для вольтерровской системы, можно сразу сказать, что если квадратичная форма  $\sum_i \sum_j \gamma_{ij} x_i x_j$  положительно определена, то нетривиальное равновесие сообщества асимптотически устойчиво,

если же отрицательно определена, то — неустойчиво.

В классической вольтерровской модели хищник — жертва

(когда  $\gamma_{ij} = -\gamma_{ji}$ )  $\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_i x_j \equiv 0$  и равновесие устойчиво,

но не асимптотически. Таким образом, знак (6.3) играет основную роль в определении устойчивости или неустойчивости нетривиального равновесия сообщества. Можно дать этому факту следующую содержательную интерпретацию.

Величина  $N = \sum_{i=1}^n N_i$  есть не что иное, как общая численность или суммарная биомасса сообщества, а член  $S =$

$= \sum_{i=1}^n N_i^* \ln(N_i/N_i^*)$  по своей структуре напоминает инфор-

мационную энтропию. По аналогии с часто используемой в экологии мерой разнообразия  $D$  (см. Введение) мы назовем его *равновесным разнообразием* сообщества. Какими свойствами обладает эта величина? Легко видеть, что в равновесии  $S^* = 0$ . Пусть эволюция сообщества происходит таким образом, что его суммарная биомасса не меняется, а изменяется только композиция. Тогда  $N = N^* = \text{const}$ ,

и при любых  $N_i \neq N_i^*$   $S < 0$ . Последнее следует из того факта, что в этом случае  $L = -S > 0$ . Таким образом, можно сказать, что в нетривиальном равновесном состоянии равновесное разнообразие сообщества максимально.

Тогда из условия отрицательности  $dL/dt$  (одного из достаточных условий устойчивости) следует, что если вдоль траектории, идущей к нетривиальному равновесию, выполняется неравенство

$$\frac{dS}{dt} \geq \frac{dN}{dt}, \quad (6.4)$$

то это равновесие устойчиво. (Равенство должно иметь место только на особой траектории — в самой стационарной точке.) Неравенство (6.4) можно интерпретировать следующим образом: *при эволюции сообщества к устойчивому нетривиальному равновесию скорость увеличения его равновесного разнообразия должна быть по крайней мере не меньше скорости прироста суммарной биомассы*. Если же неравенство (6.4) меняется на противоположное, то это означает, что равновесие неустойчиво, и эволюция сообщества должна привести к исчезновению одного или нескольких видов, т. е. сообщество начинает разрушаться. При уменьшении суммарной биомассы для сохранения прежнего числа видов достаточно, чтобы это уменьшение происходило более быстро, чем уменьшение равновесного разнообразия.

И наконец, посмотрим, каким образом вышесформулированные условия устойчивости связаны со спектром собственных значений матрицы  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$ . Первое достаточное условие асимптотической устойчивости равновесия  $N^* > 0$  заключается (см. § 5 гл. IV) в положительности действительных частей собственных значений матрицы  $\|N_i^* \gamma_{ij}\|$ , и устойчивость зависит, таким образом, не только от свойств матрицы сообщества  $\Gamma$ , но и от равновесных значений  $N_i^*$ . Напомним, что для одного достаточно широкого класса матриц, а именно, нормальных матриц ( $\Gamma \Gamma^T = \Gamma^T \Gamma$ ), все свойства устойчивости, фигурирующие в диаграмме (5.1) гл. IV, эквивалентны. Это означает, в частности, что устойчивой матрице ( $-\Gamma$ ) (все  $\text{Re } \lambda < 0$ ) соответствует  $D$ -устойчивое сообщество — устойчивое при любых значениях  $N_i^* > 0$ . Частными случаями нормальных матриц являются симметричная ( $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$ ) и антисимметричная ( $\gamma_{ij} = -\gamma_{ji}$ )

матрицы, т. е. соответствующие классическим вольтерровским моделям. Для этих матриц из положительности  $\operatorname{Re} \lambda(\Gamma)$  сразу следует положительная определенность формы  $(\Gamma \mathbf{x}, \mathbf{x})$  и тем самым устойчивость нетривиального равновесия (согласно, например, условию (6.4)). В этом случае достаточно проверить выполнение (6.4) лишь на каком-нибудь участке траектории.

Нарушение же неравенства (6.4) где-либо на траектории означает, что форма  $(\Gamma \mathbf{x}, \mathbf{x})$  не является положительно определенной, т. е. в спектре  $\Gamma$  есть числа такие, что  $\operatorname{Re} \lambda(\Gamma) \leq 0$ . А это в свою очередь означает, что нормальная матрица  $(-\Gamma)$  не может быть  $D$ -устойчивой, т. е. сообщество — в зависимости от значений  $N_i^*$  — может быть неустойчиво.

Со всей определенностью неустойчивость можно утверждать, лишь когда всюду на траекториях выполняется условие, противоположное (6.4), и тогда это справедливо уже для любых матриц  $\Gamma$ . Таким образом, выясняется роль локального поведения сообщества для анализа его поведения в целом.

### § 7. Принцип максимального разнообразия и трофическая структура сообщества

До сих пор в этой главе мы имели дело с динамическими моделями в форме некоторых систем дифференциальных уравнений. К сожалению, получить экстремальный принцип типа маргалевовского принципа максимума разнообразия при таком описании нам не удалось. Поэтому, может быть, имеет смысл вернуться к качественному описанию сообщества на уровне трофического графа. С другой стороны, как уже было показано во Введении, классическая мера разнообразия типа информационной энтропии никак не учитывает реально существующую иерархическую структуру сообщества, и, по-видимому, требуется некоторая модификация этой меры.

Пусть мы имеем сообщество, трофическая структура которого описывается трофическим графом. Вершинам графа соответствуют виды, а ориентированным ребрам — отношения типа хищник — жертва, связывающие эти виды. При этом мы учитываем поступление внешнего ресурса в систему (например, солнечная энергия для видов-проду-

центров), что приводит к появлению дополнительных ребер, связывающих ресурс и эти виды. Примеры таких графов — значительно упрощенных по сравнению с графами реальных сообществ, но сохраняющих основные принципиальные черты этих структур, — изображены на рис. 41.

В каждом графе можно выделить линейные структуры, называемые трофическими цепями или сообществами с вертикальной структурой. В цепи любой вид соединен только с двумя видами (предыдущим и последующим), или только с предыдущим видом, если цепь на данном виде обрывается. В достаточно сложном сообществе один и тот же вид может принадлежать нескольким цепям. Например, в сообществах, изображенных на рис. 41, *в*, *г*, выделяются по две цепи: *в*)  $R \rightarrow 1 \rightarrow 3$  и  $R \rightarrow 2 \rightarrow 3$ , *г*)  $R \rightarrow 1 \rightarrow 2$  и  $R \rightarrow 1 \rightarrow 3$ . Вид 3 на рис. 41, *в* и вид 1 на рис. 41, *г* принадлежат обоим цепям.

Определим число  $I_i^j$  — трофический индекс  $i$ -го вида в  $j$ -й цепи — как общее число звеньев-ребер, связывающих все вершины данной цепи, предшествующие  $i$ -й (начиная с вершины  $R$  и кончая вершиной  $i$ ). Например, индекс вида 3 в цепи  $R \rightarrow 1 \rightarrow 3$  равен 2, а индекс вида 1 в той же цепи равен 1 (см. рис. 41, *в*). (Вершинами, предшествующими данной, считаются все вершины, которых можно достичь, идя вдоль трофической цепи в направлении, противоположном ориентации ребер.) Если некоторый  $i$ -й вид принадлежит нескольким трофическим цепям, то общий трофический индекс этого вида  $I_i = \sum I_i^j$ , где суммирование производится по всем цепям, содержащим этот  $i$ -й вид. Например, для рис. 41, *в*  $I_3 = 4$ , а для рис. 41, *г*  $I_1 = 1$ .

Если теперь численность  $i$ -го вида в сообществе равна  $N_i$ , а его частота есть  $p_i = N_i / \sum_i N_i$ , то сложность экосистемы (сообщества) можно определить как

$$I = \sum_i p_i I_i. \quad (7.1)$$

Через понятие сложности и трофического индекса мы определим понятие трофической частоты  $i$ -го вида:

$$\varphi_i = \frac{p_i I_i}{I}, \quad \sum_i \varphi_i = 1, \quad \varphi_i \geq 0, \quad (7.2)$$

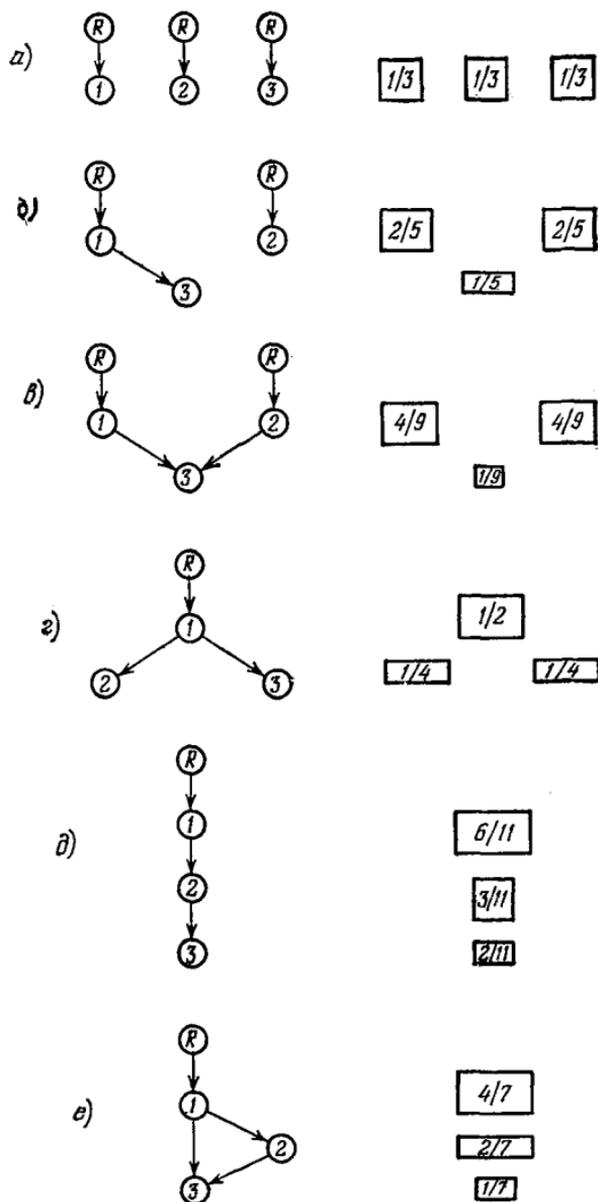


Рис. 41. Примеры трофических графов и соответствующие диаграммы частотных распределений, максимизирующие меру «трофического разнообразия» (7.3).

которое учитывает не только обилие того или иного вида, но и его роль в трофической структуре, в иерархии сообщества. И наконец, по аналогии с классическим маргалевовским определением меры разнообразия, мы определим эту меру как

$$D = - \sum_i \varphi_i \ln \varphi_i. \quad (7.3)$$

Если мы теперь постулируем, что в равновесном состоянии разнообразие максимально, то какие же равновесные композиции мы должны получить? Проиллюстрируем это на примере графов, изображенных на рис. 41, *a—e*. Очевидно, что  $\max D$  достигается при  $\varphi_1 = \varphi_2 = \varphi_3 = 1/3$ .

Подсчитаем для каждого варианта трофические индексы всех трех видов: *a)*  $I_1 = I_2 = I_3 = 1$ ; *б)*  $I_1 = I_2 = 1$ ,  $I_3 = 2$ ; *в)*  $I_1 = I_2 = 1$ ,  $I_3 = 4$ ; *г)*  $I_1 = 1$ ,  $I_2 = I_3 = 2$ ; *д)*  $I_1 = 1$ ,  $I_2 = 2$ ,  $I_3 = 3$ ; *е)*  $I_1 = 1$ ,  $I_2 = 2$ ,  $I_3 = 4$ . Далее по формулам (7.1), (7.2) легко можно найти оптимальные значения  $p_i^*$ . Они изображены в виде диаграмм на том же рис. 41 — площадь прямоугольников пропорциональна  $p_i^*$ . Видно, что получившиеся фигуры напоминают реально наблюдаемые в большинстве природных экосистем пирамиды численностей или биомасс. Последнее позволяет нам надеяться, что и такое описание отражает какие-то реально существующие закономерности и оно пригодно для первичного анализа таких свойств экосистемы, как сложность и разнообразие. Но его явно недостаточно для исследования устойчивости, по-видимому, так же, как недостаточно одного только разнообразия сообщества для характеристики такого динамического свойства экосистемы, как стабильность.

## § 8. Заключение

Заканчивая эту главу, мы испытываем определенное чувство неудовлетворенности. Хотя в некоторых частных случаях нам и удалось интерпретировать результаты исследования устойчивости динамических моделей сообществ с точки зрения экстремальных принципов, однако здесь нам еще очень далеко до той ясности, которая имеется, например, в классической механике. И дело, по-видимому,

заключается в том, что в математической экологии мы еще находимся на уровне феноменологического описания закономерностей взаимодействия видов. Если в механике для получения уравнений движения из общих законов сохранения мы имеем законы Ньютона, то здесь мы таких законов (точнее говоря, их аналогов) не имеем. Каковы энергетические затраты на конкуренцию? Каково соотношение между энергией, идущей на воспроизводство, и энергией, расходуемой на индивидуальную жизнь особи? Список этих вопросов можно продолжать и дальше. Повидимому, пока мы не будем знать механизмов, управляющих процессами взаимодействия между особями в экосистеме, и их количественного выражения, все попытки связать глобальные энергетические характеристики экосистемы с ее локальным поведением будут носить до известной степени спекулятивный характер. Заметим, что такая ситуация существует не только в математической экологии, но и, например, в математической экономике, где попытки ввести некоторые глобальные энергетические характеристики также не привели к заметным успехам.

## § 9. Библиография и комментарии

§ 1. Споры о роли телеологических принципов в биологии и об их приемлемости начались очень давно и их острота не затихает до сих пор. Новый взрыв в этой дискуссии произошел около 10 лет назад, когда возник так называемый «системный анализ» (хотя возник он не на пустом месте — «теория систем» имеет свою почтенную историю). Мы приведем лишь одно высказывание, приписываемое фон Брукке, в котором он характеризует телеологию как «даму, без которой не может прожить ни один биолог, но с которой, однако, он стыдится появиться в обществе» (цитируется по работе:

D a v i s B. D. The Teleonomic significance of biosynthetic control mechanism. — N. Y.: Biol. Ass., 1961. — (Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology; V. 26).

Впервые А. Лотка сформулировал свой принцип в статьях

L o t k a A. J. Contribution to the energetics of evolution. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1922, 8, № 6, p. 147—151;

L o t k a A. J. Natural selection as a physical principle. — Proc. Nat. Acad. USA, 1922, 8, № 6, p. 151—154,

но более подробное и аргументированное изложение этого принципа приведено в книге:

L o t k a A. J. Elements of mathematical biology. — N. Y.: Dower, 1956.

О «фундаментальной теореме Фишера» см.

Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. — Oxford: Clarendon Press, 1930.

Анализ этой теоремы и возможности ее обобщения рассмотрены в статье:

Свирижев Ю. М. Возможные пути обобщения фундаментальной теоремы естественного отбора Р. Фишера. — Журнал общей биологии, 1974, 35, № 4, с. 590—601.

Впервые информационные энтропийные меры стабильности были предложены в работах:

MacArthur R. H. Fluctuations of animal population, and a measure of community stability. — Ecology, 1955, 36, № 3, p. 533—536.

Margalef R. A practical proposal to stability. — Publ. de Inst. de Biol. Apl. Univ. de Barcelona, 1951, 6, № 1, p. 5—19.

С дальнейшим развитием концепций Маргалефа с наибольшей полнотой можно ознакомиться по книге:

Margalef R. Perspectives in Ecological Theory. — Chicago: Univ. Chicago Press, 1968.

Наибольшее распространение маргалефовское разнообразие получило в гидробиологических работах. За последние десятилетия появились сотни работ, основным содержанием которых являются измерения разнообразия  $D$  в самых различных водных экосистемах. По-видимому, это объясняется тем, что сам Маргалеф — гидробиолог. Но, как это часто происходит, его последователи — «роялисты, большие, чем сам король», и они намного опередили Маргалефа в «абсолютизации» этого параметра.

Принцип Г. Одума сформулирован в его книге:

Odum H. T. Environment, power and society. N. Y.: Wiley (Interscience). 1971.

В этой книге, кроме своего принципа, Г. Одум пытается построить общий язык для описания экологических, экономических и социальных процессов и вводит единый энергетический эквивалент для сравнения зачастую очень трудно сравниваемых между собой биологических и социальных явлений. Несмотря на всю свою дискуссионность, книга очень интересна.

§ 2. С уравнениями математической генетики можно ознакомиться в уже цитированной книге Р. Фишера. Более доступной является книга:

Динамическая теория биологических популяций. /Под ред. Р. А. Полуэктова. — М.: Наука, 1974.

Обычно уравнения математической генетики записывались в частотной форме, а уравнения теории биологических сообществ — в числен-

ностях составляющих их видов. Первые уравнения, описывающие эволюцию численностей генотипов в популяции, были получены В. А. Костицыным в книге:

K o s t i t z i n V. A. La biologie mathématique. — P.: A. Colin, 1937.

Использовать частотную форму вольтерровских уравнений было предложено в работе

С в и р е ж е в Ю. М. Математические модели в популяционной генетике. Автореф. докт. дисс. — Пущино, ИБФ АН СССР, 1972.

§ 3. О задачах оптимального сбора урожая в популяциях и сообществах см.

С в и р е ж е в Ю. М., Е л и з а р о в Е. Я. Математическое моделирование биологических систем. — М.: Наука, 1972.

§ 4. Идея использования преобразования  $\eta = \pm 2\sqrt{N_i}$ , а также экстремальный принцип для функции  $W = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i N_i - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_i N_j$

были предложены в цитированной выше книге Ю. М. Свирижева и Е. Я. Елизарова. Там же было показано, что функция  $L(N) = W(N^*)$  —  $W(N)$  является функцией Ляпунова для системы уравнений, описывающих динамику конкурентного сообщества.

Понятия  $r$ -конкуренции и  $K$ -конкуренции (а также  $r$ -стратегии и  $K$ -стратегии соответственно) в наиболее четкой формулировке встречаются впервые, по-видимому, в книге:

M a c A r t h u r R. H., C o n n e l l J. H. The biology of populations. — N. Y.: J. Wiley, 1966.

§ 5. Принцип плотной упаковки как экстремальный принцип для функции

$$\mathcal{D}(N_1, \dots, N_n) = \int \left[ K(x) - \sum_{i=1}^n f_i(x) N_i \right]^2 dx$$

Р. Мак-Артур сформулировал в двух своих статьях:

M a c A r t h u r R. H. Species packing and what interspecies competition minimizes. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1969, 64, № 4, p. 1369—1375;

M a c A r t h u r R. H. Species packing and competitive equilibrium for many species. — Theor. Pop. Biol., 1970, 1, № 1, p. 1—11.

§ 6. Результаты, приводимые в этом параграфе, получены в основном в цитированной книге Ю. М. Свирижева и Е. Я. Елизарова, а также в послесловии Ю. М. Свирижева к русскому переводу книги В. Вольтера. Некоторые интерпретации полученных результатов (в том числе и глобального характера) можно найти в статье:

С в и р е ж е в Ю. М. Системный анализ биосферы: современное состояние концепций русской классической школы. — М.: Наука, 1977, с. 225—236. — (Проблемы кибернетики; Вып. 32).

§ 7. Идея введения такой меры разнообразия сообщества изложена в статье:

T a n s k y M. Structure, stability and efficiency of ecosystem.—  
In: Progress in Theoretical Biology. — N. Y.: Academic Press,  
1976, V. 4, p. 205—262,

откуда взяты и примеры трофических графов, приведенных на рис. 41.

## УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННО РАСПРЕДЕЛЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ

---

### § 1. Экологическое введение

До сих пор мы рассматривали модель экосистем, равномерно распределенных в пространстве. Считалось, что их характеристики одинаковы во всех точках пространства, и поэтому для полного описания экосистемы достаточно ее локального описания в точке. Однако в тех системах, где однородность пространства резко нарушена, такое описание уже будет неверным. Примером могут служить океанические экосистемы, в которых количество основного ресурса — солнечного света — по чисто физическим причинам существенно меняется с глубиной. Этот фактор обуславливает неоднородность распределения по глубине основных видов-продуцентов (фитопланктона) и, как следствие, пространственную неоднородность всей океанической экосистемы в целом. Другой пример: неоднородное распределение пищевого ресурса по ареалу приводит к мозаичности пространственной структуры сообщества. Все сообщество распадается на более мелкие сообщества (состоящие из одних и тех же видов), связанных между собой миграционными потоками. Наконец, любая особь имеет тот или иной радиус индивидуальной активности и перемещается в пространстве. И если теперь особи различных видов имеют разные радиусы индивидуальной активности, то в сообществе необходимо возникает пространственная неоднородность распределения численностей видов по ареалу.

Пространственное перераспределение особей и популяций может привести к возникновению равновесий совершенно особого рода — пространственных равновесных структур. В то же время этот процесс может вызвать потерю устойчивости локальных равновесий.

И, наконец, заметим, что чисто экологические процессы, приводящие к возникновению пространственно изолированных сообществ, служат пусковыми механизмами

макрэволюции, поскольку изоляция выступает одним из необходимых условий видообразования.

Таким образом, пространственная неоднородность в популяциях и сообществах и миграционные процессы представляют большой интерес как с экологической, так и с генетической точек зрения. Если генетики выясняют, как эти факторы влияют на генетическую структуру популяции,

то экологов интересует роль пространственной неоднородности и миграции в стабилизации экосистемы.

## § 2. Модель вертикального распределения фитопланктона в океане

Два основных фактора определяют динамику роста фитопланктона в океане: уменьшающаяся с глубиной интенсивность солнечной радиации и поступающие со дна (с восходящими течениями или диффузионными потоками) биогенные питательные вещества. Как правило, кривые наблюдаемых в океане вертикальных распределений биомассы фитопланктона имеют один или несколько максимумов, после чего с ростом глубины биомасса монотонно убывает. Наличие этих максимумов обычно связывают с глубинной неоднородностью различных абиотических факторов: освещенности, температуры и т. п. В нашей модели мы рассмотрим весьма упрощенную

ситуацию, когда меняется только освещенность, экспоненциально убывая с глубиной. Фитопланктон, сам оставаясь неподвижным, взаимодействует с движущимся потоком биогенных веществ.

Вместо того чтобы рассматривать модель с распределенными параметрами, будем считать, что экосистема состоит

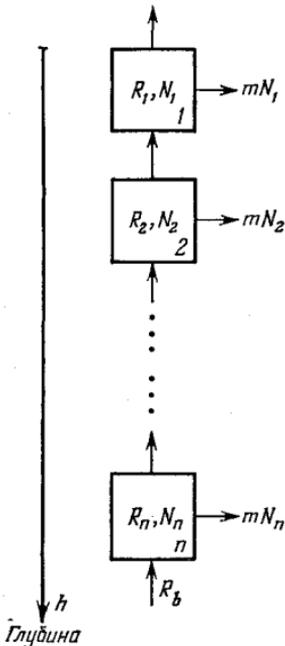


Рис. 42. Схема модели из  $n$  блоков, описывающей взаимодействие фитопланктона и биогенных веществ в океане. Номера блоков увеличиваются с ростом глубины, концентрация биогенов на дне равна  $R_b$ .

из  $n$  блоков, связанных между собой соотношениями неразрывности. Внутри каждого блока все параметры одинаковы, а сквозь блоки либо с постоянной скоростью, либо со скоростью, зависящей от градиента концентраций биогенов, протекает питательный субстрат (растворенные биогенные вещества). Блок-схема этой модели изображена на рис. 42.

Уравнения модели имеют вид:

а) модель с протоком

$$\begin{aligned} \frac{dR_i}{dt} &= q(R_{i+1} - R_i) - \alpha_i R_i N_i, \\ \frac{dN_i}{dt} &= N_i(k\alpha_i R_i - m), \quad i = 1, \dots, n; \\ R_{n+1} &= R_b. \end{aligned} \quad (2.1)$$

б) модель с диффузией

$$\begin{aligned} \frac{dR_i}{dt} &= D(R_{i+1} - 2R_i + R_{i-1}) - \alpha_i R_i N_i, \\ \frac{dN_i}{dt} &= N_i(k\alpha_i R_i - m), \quad i = 1, \dots, n, \\ R_{n+1} &= R_b, \quad R_0 = 0. \end{aligned} \quad (2.1')$$

Здесь  $R_i$  и  $N_i$  — концентрация биогенов и биомасса фитопланктона в  $i$ -м блоке,  $R_b$  — концентрация биогенов на дне,  $q$  — скорость восходящего течения (*скорость протока*),  $D$  — коэффициент диффузии. Слагаемое вида  $\alpha_i R_i N_i$  в правых частях уравнений возникает вследствие предположения, что выедание биогенов фитопланктоном происходит по линейному закону, т. е.  $V_i(R_i) = \alpha_i R_i$ . И, кроме того, к. п. д. переработки биогенов  $k_i$  и коэффициенты смертности фитопланктона  $m_i$  одинаковы в каждом блоке ( $k_i = k$ ,  $m_i = m$ ). Величина коэффициента  $\alpha_i$  зависит от освещенности на  $i$ -м уровне, а поскольку освещенность убывает с глубиной (т. е. с возрастанием номера блока), то  $\alpha_i$  можно представить в виде

$$\alpha_i = \alpha_S \exp\{-\beta i\}, \quad i = 1, \dots, n \quad (2.2)$$

( $\alpha_S$  — значение этого коэффициента на поверхности).

Системы (2.1) и (2.1') могут иметь следующие стационарные состояния:

$$а) \quad R_i^* = \frac{m}{k\alpha_i}, \quad N_i^* = q\left(\frac{1}{\alpha_{i+1}} - \frac{1}{\alpha_i}\right), \quad (2.3)$$

или

$$R_{i+1}^* = R_i^*, \quad N_i^* = 0; \quad (2.3')$$

$$б) \quad R_i^* = \frac{m}{k\alpha_i}, \quad N_i^* = D \left( \frac{1}{\alpha_{i+1}} - \frac{2}{\alpha_i} + \frac{1}{\alpha_{i-1}} \right), \quad (2.4)$$

или

$$R_i^* = (R_{i+1}^* + R_{i-1}^*)/2, \quad N_i^* = 0. \quad (2.4')$$

Здесь  $R_{n+1}^* = R_b$ ,  $R_0^* = 0$ ,  $\alpha_{n+1} = \frac{m}{kR_b}$ ,  $\frac{1}{\alpha_0} = 0$ . Поскольку  $\alpha_{i-1} > \alpha_i$ , то в точках нетривиального равновесия (2.3) и (2.4)  $R_{i-1}^* < R_i^*$  и  $N_{i-1}^* < N_i^*$ , т. е. как равновесная концентрация биогенов, так и биомасса фитопланктона, должны возрастать с глубиной. Каким же образом можно объяснить реально наблюдаемое распределение фитопланктона? Для ответа на этот вопрос необходимо перейти к исследованию устойчивости стационарных состояний. Мы ограничимся только исследованием модели а), поскольку другая модель ничего принципиально нового не дает.

Матрица  $A$  линеаризованной системы (2.1) размера  $2n \times 2n$  имеет следующую структуру:

$$A = \text{diag} \{A_1, \dots, A_n\} + Q, \quad (2.5)$$

где

$$A_i = \begin{vmatrix} -q - \alpha_i N_i^* & -\alpha_i R_i^* \\ k\alpha_i N_i^* & k\alpha_i R_i^* - m \end{vmatrix}, \quad (2.6)$$

а  $Q$  — матрица, ненулевые элементы которой расположены выше диагональных блоков  $A_i$ . Поэтому, если  $\mu_{1,2}^{(i)}$  — собственные числа матрицы  $A_i$ , то собственные числа матрицы  $A$  равны

$$\lambda_{2i-1} = \mu_1^{(i)}, \quad \lambda_{2i} = \mu_2^{(i)}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.7)$$

Пусть теперь равновесие  $N^*$  таково, что численность в  $i$ -м блоке  $N_i^* > 0$ . Тогда из (2.3) и (2.6) следует, что

$$\mu_{1,2}^{(i)} = -\frac{\alpha_i q}{2\alpha_{i+1}} \pm \sqrt{\left(\frac{\alpha_i q}{2\alpha_{i+1}}\right)^2 - m q \left(\frac{\alpha_i}{\alpha_{i+1}} - 1\right)}, \quad (2.8)$$

т. е. в этом случае, если  $N_i^* > 0$ , то всегда  $\text{Re } \mu_{1,2}^{(i)} < 0$ .

Если же равновесие тривиально, т. е.  $N_i^* = 0$ , то

$$\mu_1^{(i)} = -q, \quad \mu_2^{(i)} = k\alpha_i R_{i+1}^* - m, \quad (2.9)$$

и, значит,  $\text{Re } \mu_2^{(i)} < 0$  лишь при  $m > k\alpha_i R_{i+1}^*$ .

Покажем, что если в  $(i + 1)$ -м блоке существует нетривиальное равновесие, то тривиальное равновесие в  $i$ -м блоке будет неустойчивым. В самом деле, из нетривиальности равновесия в  $(i + 1)$ -м блоке следует, что  $R_{i+1}^* = m/(k\alpha_{i+1})$ . Но тогда для тривиального равновесия из (2.9) будем иметь, что

$$\mu_2^{(i)} = k\alpha_i R_{i+1}^* - m = m \left( \frac{\alpha_i}{\alpha_{i+1}} - 1 \right).$$

Устойчивость здесь возможна только при  $\mu_2^{(i)} < 0$ , т. е. при  $\alpha_i < \alpha_{i+1}$ , что противоречит основному предположению об убывании  $\alpha_i$  с ростом  $i$ . Это противоречие и доказывает наше утверждение.

Отсюда сразу следует, что последовательность блоков с устойчивыми тривиальными равновесиями может начинаться только с последнего блока. Для него  $\mu_2^{(n)} = k\alpha_n R_b - m$  и  $\mu_2^{(n)} < 0$  только в том случае, если  $k\alpha_n R_b < m$ . В  $(n - 1)$ -м блоке тривиальное равновесие будет устойчивым (при условии, что состояние с  $N_n^* = 0$  устойчиво), если  $k\alpha_{n-1} R_b < m$ , и т. д. до тех пор, пока в каком-либо  $(n - r)$ -м блоке не окажется  $k\alpha_{n-r} R_b > m$ . Последнее условие означает (кроме неустойчивости тривиального равновесия в этом блоке), что здесь возможно существование нетривиального равновесия с

$$N_{n-r}^* = q \left( \frac{R_b k}{m} - \frac{1}{\alpha_{n-r}} \right) > 0,$$

и оно будет устойчивым, так же как и во всех остальных блоках с меньшими номерами. Очевидно, что условие

$$k\alpha_{n-r} R_b = m$$

определяет тот критический уровень глубины

$$i_{кр} = -\frac{1}{\beta} \ln \frac{m}{\alpha_S k R_b}, \quad (2.10)$$

ниже которого единственным устойчивым равновесным состоянием фитопланктона является состояние с нулевой биомассой. На рис. 43 приведено одно из возможных стационарных вертикальных распределений фитопланктона, полученное из модели а). Естественно, что распределение, наблюдаемое в реальных условиях, непрерывно. Разрывность же распределения на рис. 43 можно объяснить тем, что при построении модели мы не учитывали всегда при-

сутствующий фактор вертикального перемешивания. Учет этого фактора автоматически приводит к «размыванию» скачка в модельном распределении и к появлению более похожего на реальное непрерывного распределения. Для

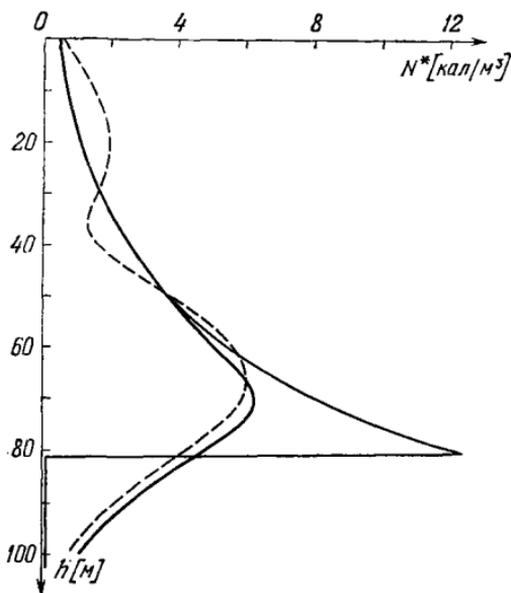


Рис. 43. Стационарное вертикальное распределение фитопланктона: —распределение, полученное из модели (2.1);  $q = 1$ ,  $R_D = 600$  (кал/м<sup>3</sup>)  $k = 0,4$ ,  $m = 0,8$  (1/сутки),  $\alpha_S = 0,086$  (м<sup>3</sup>/кал·сутки),  $\beta = 0,04$  (1/м). —распределение, полученное из теоретического учетом фактора перемешивания (характерный размер вертикального перемешивания — 10 м). — — — вертикальное распределение фитопланктона, экспериментально наблюдавшееся в западной части Тихого океана (из книги: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. — М.: Наука, 1971).

сравнения на этом же рисунке приведено реально наблюдавшееся вертикальное распределение фитопланктона в океане.

Рассмотренная модель наглядно иллюстрирует механизм возникновения неоднородных по пространству стационарных распределений численностей (биомасс) за счет потери устойчивости локальных нетривиальных равновесий. Потеря устойчивости в свою очередь вызывается неодинаковостью значений параметров системы в разных точках пространства.

### § 3. Способна ли миграция стабилизировать экосистему?

В предыдущем параграфе мы имели пример того, как неодинаковость параметров среды в разных точках пространства ведет к потере устойчивости равновесных состояний. Возникает вопрос, а каково влияние пространственно распределенной структуры на устойчивость, если значения параметров среды одинаковы? Мы попытаемся дать ответ на этот вопрос, рассмотрев динамику нескольких одинаковых сообществ, связанных между собой миграционными потоками.

Допустим, что в пространстве существует некоторое число  $n$  одинаковых, относительно изолированных местообитаний, в каждом из которых живет сообщество с одним и тем же набором  $p$  видов, взаимодействующих между собой одинаковым образом во всех местообитаниях. Допустим также, что особи видов, принадлежащих отдельным сообществам, могут, в соответствии с их радиусами индивидуальной активности, совершать переходы из одних местообитаний в другие, т. е. что происходит миграция видов между сообществами. Естественно считать, что интенсивность миграции не безразлична к численностям мигрирующего вида в тех местах, откуда и куда происходит миграция.

Ясно тогда, что совокупность  $n$  сообществ образует уже целую систему — будем называть ее *объединенной*, — состоящую из  $n$  *подсистем*. Внутри подсистемы виды связаны биологическими взаимодействиями, а между подсистемами идут потоки мигрантов. Можно ли ожидать устойчивости в объединенной системе, если устойчивостью обладают изолированные подсистемы? Способны ли миграционные связи стабилизировать неустойчивое поведение изолированных подсистем? На эти вопросы экологи склонны давать утвердительный ответ, а что дает анализ математических моделей, станет ясно из последующего изложения.

Пусть динамика изолированного сообщества моделируется некоторой системой уравнений

$$\frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, \dots, N_p), \quad i = 1, \dots, p, \quad (3.1)$$

где на правые части наложены лишь качественные ограничения существования равновесия  $N^* > 0$  и допустимости линеаризации в точке  $N^*$ . Объединяя  $n$  таких подсистем,

верхним индексом при переменной  $N_i$  будем указывать номер соответствующей подсистемы. Тогда

$$\frac{dN_i^k}{dt} = f_i(N_1^k, \dots, N_p^k) + M_{ik}(N_1^1, \dots, N_i^n), \quad (3.2)$$

$$k = 1, \dots, n; \quad i = 1, \dots, p,$$

где функции  $f_i$  задают структуру биологических взаимодействий внутри  $k$ -й подсистемы (достаточно произвольную, но одинаковую во всех подсистемах), а функции  $M_{ik}$  описывают влияние миграционных потоков из остальных подсистем в  $k$ -ю. Простейший вид этих функций — линейный — соответствует миграционным потокам с интенсивностями, постоянными для  $i$ -го вида и для фиксированного маршрута миграции (т. е. направления  $s \rightarrow k$ ). Разумеется, линейная зависимость — далеко не единственный тип зависимости миграции от численностей мигрирующих видов, однако поскольку все дальнейшие результаты получены нами методом линеаризации, вполне можно ограничиться линейным приближением.

Если допустить, что схема миграционного процесса (маршруты мигрантов между подсистемами) определяется только геометрией взаимного расположения местообитаний в пространстве (или, иными словами, географическими особенностями), то ясно, что эта схема должна быть одинакова для всех мигрирующих видов. В этом случае она представляется единой матрицей миграционной структуры  $M_n = \|m_{ks}\|$  ( $k, s = 1, \dots, n$ ), где элемент  $m_{ks} \geq 0$  ( $k \neq s$ ) показывает интенсивность миграции на маршруте  $s \rightarrow k$ .

Замкнутость системы по миграции означает, что

$$m_{kk} = - \sum_{\substack{s=1 \\ s \neq k}}^n m_{sk}, \quad k = 1, \dots, n. \quad (3.3)$$

Обозначая через  $m_i \geq 0$  ту долю интенсивности миграции, которая определяется только биологическими особенностями  $i$ -го вида ( $i = 1, \dots, p$ ) и не зависит от маршрута миграции, получаем систему уравнений объединенного сообщества в виде

$$\frac{dN_i^k}{dt} = f_i(N_1^k, \dots, N_p^k) + m_i \sum_{s=1}^n m_{ks} N_i^s, \quad (3.4)$$

$i = 1, 2, \dots, p$  — номер вида,

$k = 1, 2, \dots, n$  — номер подсистемы.

Равенство  $m_i = 0$  означает, что  $i$ -й вид (во всех подсистемах) не участвует в миграции.

Если интенсивность миграции целиком определяется лишь биологическими особенностями видов и не зависит от направления (среда изотропна по миграции), то все ненулевые элементы матрицы  $M_n$ , не стоящие на главной диагонали, одинаковы и лишь указывают на то, что между соответствующей парой местообитаний происходит миграция (с одинаковой в обоих направлениях интенсивностью). В таком случае все эти элементы можно положить равными 1; матрица  $M_n$  симметрична, и в силу (3.3) все ее строчные муммы равны нулю:

$$m_{kk} + \sum_{s \neq k}^n m_{ks} = 0. \quad (3.5)$$

Легко видеть, что тогда уравнения стационарного состояния системы (3.4)

$$f_i(N_1^k, \dots, N_p^k) + m_i \sum_{s=1}^n m_{ks} N_i^s = 0, \quad (3.6)$$

$$k = 1, \dots, n; \quad i = 1, \dots, p,$$

допускают решение в виде  $np$ -вектора

$$\mathcal{N}^* = [N^*, \dots, N^*],$$

в котором сохраняются все прежние равновесные значения численностей изолированных подсистем\*). Линеаризация (3.4) в данной точке дает матрицу  $\mathcal{A}$  блочно-диагональной структуры

$$\mathcal{A} = I_n \otimes A + M_n \otimes D, \quad (3.7)$$

где

$$A = \left\| \frac{\partial f_i}{\partial N_j} \Big|_{N^*} \right\|$$

— матрица линеаризованной изолированной подсистемы  $p$ -го порядка,  $I_n$  — тождественная матрица  $n$ -го порядка,

$$D = \text{diag} \{m_1, \dots, m_p\}$$

\*) Разумеется, в общем случае возможно появление и других, дополнительных решений (3.6), все компоненты которых положительны. Можно доказать, например, что таких решений нет, когда объединяются две вольтерровские консервативные подсистемы второго порядка.

— диагональная матрица интенсивностей миграций, зависящих лишь от биологических особенностей каждого вида, а символ  $\otimes$  означает кронекеровское произведение матриц. Судить об устойчивости равновесия  $\mathcal{N}^*$  нам позволит

*Лемма 1.* Пусть матрица  $M_n = \|m_{ks}\|$  обладает нулевым собственным значением и  $a = [a_1, \dots, a_n]$  — собственный вектор, соответствующий нулевому значению. Тогда, если  $x \in R^p$  — собственный вектор-столбец матрицы  $A$  с собственным значением  $\lambda$ , то этому же значению  $\lambda$  соответствует и собственный вектор-столбец  $\mathcal{X} = [a_1 x, \dots, a_n x]^T$  матрицы  $\mathcal{A}$  (3.7).

*Доказательство.* Используя технику оперирования с блочными матрицами согласованной структуры  $*$ ), получаем

$$\begin{aligned} \mathcal{A}(\mathcal{X}) &= \mathcal{A}(a \otimes x) = \\ &= \begin{bmatrix} (A + m_{11}D)a_1x + m_{12}Da_2x + \dots + m_{1n}Da_nx \\ m_{21}Da_1x + (A + m_{22}D)a_2x + \dots + m_{2n}Da_nx \\ \dots \\ m_{n1}Da_1x + m_{n2}Da_2x + \dots + (A + m_{nn}D)a_nx \end{bmatrix} = \\ &= \begin{bmatrix} a_1Ax + (m_{11}a_1 + m_{12}a_2 + \dots + m_{1n}a_n)Dx \\ a_2Ax + (m_{21}a_1 + m_{22}a_2 + \dots + m_{2n}a_n)Dx \\ \dots \\ a_nAx + (m_{n1}a_1 + m_{n2}a_2 + \dots + m_{nn}a_n)Dx \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_1\lambda x \\ a_2\lambda x \\ \dots \\ a_n\lambda x \end{bmatrix} = \lambda \mathcal{X}, \end{aligned}$$

что и требовалось.

Матрица  $M_n$  замкнутой миграционной структуры в изотропной среде имеет, согласно (3.5), собственный вектор  $a = [1, 1, \dots, 1]$  с  $\lambda = 0$ , т. е. удовлетворяет условиям леммы 1. Таким образом, в спектре матрицы  $\mathcal{A}$  объединенной системы обязательно присутствует набор всех собственных чисел  $\lambda_i$ , определяющих устойчивость равновесия  $\mathcal{N}^*$  в изолированной подсистеме. Это означает, что если  $\mathcal{N}^*$  было неустойчивым в подсистеме (т. е. существовали собственные числа  $A$  с  $\text{Re } \lambda(A) > 0$ ), то эта неустойчивость сохранится и после объединения в систему (3.4); если же матрица  $A$  была устойчивой (все  $\text{Re } \lambda(A) < 0$ ), то для устойчивости равновесия  $\mathcal{N}^*$  в объединенной системе требуется еще отрицательность действительных частей и всех остальных собственных чисел матрицы  $\mathcal{A}$ , а это опре-

$*$ ) См. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. — М.: Наука, 1966, с. 55—64.

деленным образом сужает (либо делает пустой) область устойчивости в пространстве параметров модели.

Если спектр  $A$  — вещественный, а среди дополнительных значений, возникающих в спектре  $\mathcal{A}$ , есть комплексные, то монотонный характер траекторий в окрестности

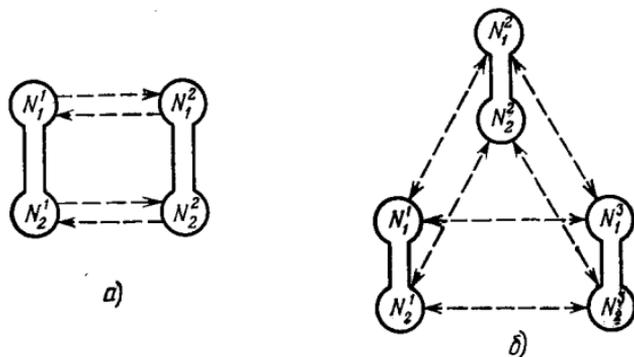


Рис. 44. Примеры миграционных схем. Штриховые стрелки соответствуют потокам мигрантов; взаимодействие внутри местообитаний не конкретизируется.

равновесия изолированной подсистемы меняется на колебательный. Противоположной смены произойти, очевидно, не может, поскольку сохраняется спектр  $A$ .

Пример 1. Пусть  $n = p = 2$  (см. рис. 44, а). Тогда объединенная система имеет четвертый порядок:

$$\begin{aligned} dN_1^1/dt &= f_1(N_1^1, N_2^1) + m_1(-N_1^1 + N_1^2), \\ dN_2^1/dt &= f_2(N_1^1, N_2^1) + m_2(-N_2^1 + N_2^2), \\ dN_1^2/dt &= f_1(N_1^2, N_2^2) + m_1(N_1^1 - N_1^2), \\ dN_2^2/dt &= f_2(N_1^2, N_2^2) + m_2(N_2^1 - N_2^2); \\ M_2 &= \begin{vmatrix} -1 & 1 \\ 1 & -1 \end{vmatrix}, \quad D = \begin{vmatrix} m_1 & 0 \\ 0 & m_2 \end{vmatrix}. \end{aligned}$$

Обозначив элементы матрицы  $A = \|\partial f_i/\partial N_j|_{N^*}\|$  через

$$A = \begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix},$$

получаем матрицу объединенной системы

$$\mathcal{A} = \left\| \begin{array}{cc|cc} a-m_1 & c & m_1 & 0 \\ b & d-m_2 & 0 & m_2 \\ \hline m_1 & 0 & a-m_1 & c \\ 0 & m_2 & b & d-m_2 \end{array} \right\|$$

с характеристическим уравнением

$$[(\lambda - a)(\lambda - d) - bc] \{[\lambda - (a - 2m_1)][\lambda - (d - 2m_2)] - bc\} = 0,$$

имеющим, наряду с корнями изолированной подсистемы

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

пару новых корней

$$\lambda_{3,4} = \frac{1}{2} (\tilde{a} + \tilde{d} \pm \sqrt{(\tilde{a} - \tilde{d})^2 + 4bc}), \quad \tilde{a} = a - 2m_1, \quad \tilde{d} = d - 2m_2.$$

Критерий устойчивости по линейному приближению дает условия

$$a + d < 0, \quad ad - bc > 0, \quad (3.8)$$

$$\tilde{a} + \tilde{d} < 0, \quad \tilde{a}\tilde{d} - bc > 0, \quad (3.8')$$

при выполнении которых все  $\text{Re } \lambda_i$  отрицательны.

Ясно, что если выполняются неравенства (3.8) — условия устойчивости изолированной подсистемы, — то при достаточно малых  $m_1$  и  $m_2$  выполняются и (3.8'), т. е. устойчива и объединенная система. Если траектории изолированной подсистемы в окрестности  $N^*$  монотонно устойчивы, что имеет место, когда

$$(a - d)^2 + 4bc \geq 0, \quad ad - bc > 0, \quad (3.9)$$

то монотонность устойчивых траекторий объединенной системы сохранится, если

$$(\tilde{a} - \tilde{d})^2 + 4bc \geq 0, \quad \tilde{a}\tilde{d} - bc > 0. \quad (3.9')$$

Когда соблюдено условие (3.9), при достаточно малых  $m_1$  и  $m_2$ , очевидно, выполняется и (3.9'). Если же  $m_1$  и  $m_2$  таковы, что нарушается первое из условий (3.9'), т. е. возникают комплексно-сопряженные корни  $\lambda_{3,4}$  и выполнено условие  $\tilde{a} + \tilde{d} < 0$ , то монотонный характер устойчивых траекторий изолированной подсистемы меняется на колебательно-устойчивое поведение траекторий объединенной системы. Противоположной смены произойти не может из-за наличия в спектре  $\mathcal{A}$  пары корней  $\lambda_{1,2}$  изолированной подсистемы, т. е. если в подсистеме наблюдались колебания при стремлении к равновесию  $N^*$ , то колебания сохраняются и после объединения в систему.

Аналогичным образом могут быть рассмотрены и условия, при которых монотонная неустойчивость приобретает после объединения колебательный характер.

Если же при выполнении (3.8) второе из неравенств (3.8') меняется на противоположное (первое, очевидно, нарушиться не может), равновесие объединенной системы оказывается неустойчивым, т. е. миграция дестабилизирует систему.

**Пример 2.** Другой пример миграционной структуры представлен на рис. 44, б, где  $n = 3$ . Здесь с одинаковыми интенсивностями миграция происходит между любой парой из  $n$  местообитаний, что можно объяснить равноудаленностью их друг от друга на плоскости. В трехмерном пространстве аналогичные геометрические соображения приводят к четырем местообитаниям, расположенным в вершинах правильного тетраэдра. При  $n > 4$  подобные геометрические представления в трехмерном пространстве уже невозможны.

Матрица миграционной структуры (в изотропном случае) имеет здесь вид

$$M_n = \begin{vmatrix} -(n-1) & 1 & 1 & \dots & 1 \\ 1 & -(n-1) & 1 & \dots & 1 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & 1 & 1 & \dots & -(n-1) \end{vmatrix} \quad (3.10)$$

и удовлетворяет условиям леммы 1.

Вообще, можно представить и более сложные схемы объединения подсистем, чем изображенные на рис. 44, а, б. Лемма 1 позволяет утверждать, что прежние собственные числа сохраняются в спектре объединенной системы при любой миграционной структуре  $M_n$ , имеющей нулевые строчные суммы. Так как последнее условие является и критерием сохранения прежних равновесных значений в стационарном решении объединенной системы (3.6), отсюда следует такой вывод: если в результате объединения по какой-либо схеме миграции сохраняются равновесные значения изолированных подсистем, то и в спектре объединенной системы сохраняются прежние собственные числа и справедливы сформулированные выше утверждения о характере траекторий в окрестности равновесия.

В частном случае, когда все «биологические» интенсивности миграции одинаковы, т. е.

$$m_i = m, \quad i = 1, \dots, p,$$

техника кронекеровских произведений матриц позволяет получить явный вид всех собственных чисел объединенной системы. Действительно, в этом случае

$$\mathcal{A} = I_n \otimes A + mM_n \otimes I_p, \quad (3.11)$$

и когда известны  $\lambda(A)$  и  $\lambda(M_n)$ , установить  $\lambda(\mathcal{A})$  позволяет

*Л е м м а 2.* Пусть  $X$  и  $Y$  — квадратные матрицы порядков  $p$  и  $n$  соответственно и с собственными числами  $\lambda_i$  ( $i = 1, \dots, p$ ) и  $\mu_j$  ( $j = 1, \dots, n$ ). Тогда собственные числа матрицы  $I_n \otimes X + Y \otimes I_p$  представляют собой всевозможные суммы  $\lambda_i + \mu_j$

*Д о к а з а т е л ь с т в о.* Пусть  $x^i$  и  $y^j$  — собственные векторы матриц  $X$  и  $Y$ , соответствующие значениям  $\lambda_i$  и  $\mu_j$ . Рассмотрим матрицу  $(I_n + Y) \otimes (I_p + X)$ . Собственные значения сомножителей равны соответственно  $1 + \mu_j$  и  $1 + \lambda_i$ . Собственные числа кронекеровского произведения суть всевозможные попарные произведения собственных чисел сомножителей, которым соответствуют собственные векторы вида

$$\mathbb{Z}^{ji} = [y_1^j x^i, y_2^j x^i, \dots, y_n^j x^i].$$

Далее, поскольку

$$\begin{aligned} (I_n + Y) \otimes (I_p + X) &= I_n \otimes I_p + I_n \otimes X + Y \otimes I_p + Y \otimes X = \\ &= I_{np} + (I_n \otimes X + Y \otimes I_p) + Y \otimes X, \end{aligned}$$

имеем

$$(1 + \mu_j)(1 + \lambda_i) \mathbb{Z}^{ji} = \mathbb{Z}^{ji} + (I_n \otimes X + Y \otimes I_p) \mathbb{Z}^{ji} + \mu_j \lambda_i \mathbb{Z}^{ji}.$$

Раскрывая скобки в левой части этого равенства, получим

$$(\lambda_i + \mu_j) \mathbb{Z}^{ji} = (I_n \otimes X + Y \otimes I_p) \mathbb{Z}^{ji},$$

откуда и следует утверждение леммы.

В применении к матрице  $\mathcal{A}$  (3.11) лемма 2 утверждает, что собственные числа  $\mathcal{A}$  есть всевозможные попарные суммы

$$\lambda(\mathcal{A}) = \lambda_i + m\mu_j,$$

где  $\lambda_i$  и  $\mu_j$  — собственные числа  $A$  и  $M_n$  соответственно.

*П р и м е р 3.* Для схемы миграции, возникающей при «кольцевом» расположении местообитаний, аналогичном кольцевому расположению экологических ниш конкурирующих видов (см. рис. 39 гл. VI), матрица миграционной

структуры в изотропной среде представляет собой циркулянт

$$M_n = \begin{vmatrix} -2 & 1 & 0 & \dots & 0 & 1 \\ 1 & -2 & 1 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & 0 & 0 & \dots & 1 & -2 \end{vmatrix},$$

собственные числа которого равны

$$\mu_j = -2 + \cos j \frac{2\pi}{n} + \cos j \frac{2\pi(n-1)}{n} = -2 \left( 1 - \cos j \frac{2\pi}{n} \right), \\ j = 0, 1, \dots, n-1.$$

В частном случае одинаковости всех  $m_i = m$  собственные числа  $\mathcal{A}$  равны

$$\lambda(\mathcal{A}) = \lambda_i + m\mu_j.$$

Наличие  $\mu_0 = 0$  подтверждает вывод о сохранении всех прежних собственных чисел  $\lambda_i$ , и поскольку все остальные  $\mu_i$  вещественны и  $\mu_j < 0$ , можно сказать, что объединение не ухудшает свойств устойчивости по сравнению с изолированным случаем и не изменяет качественной картины поведения траекторий в окрестности равновесия.

Подводя итог рассмотрению миграционных схем в изотропной среде, мы убеждаемся (лемма 1), что при любой структуре биологических взаимодействий в изолированной подсистеме объединение посредством миграции в изотропной среде не способно улучшить свойств системы с точки зрения устойчивости, а может лишь изменить монотонное поведение траекторий в окрестности равновесия (устойчивого либо неустойчивого) на колебательное, но не наоборот. В некоторых случаях такое объединение может даже дестабилизировать устойчивые подсистемы (см. пример 1).

Основанием этих математических результатов служит, как было показано, вырожденность матрицы миграционной структуры  $M_n$  для изотропной среды. В то же время трудно представить, чтобы любая реальная среда, где практически всегда имеются какие-то преимущественные направления миграции, обеспечивала бы строгую изотропность на всех маршрутах. По-видимому, стабилизирующие эффекты миграции, наблюдаемые в экспериментах, могут быть объяснены неодинаковостью интенсивностей миграции в различных направлениях, а в рамках математических моделей

подобные эффекты следует искать лишь в таких схемах, где интенсивности существенно зависят от направления, т. е. среда *анизотропна* по миграции. Рассмотрению такого рода схем и посвящены два следующих параграфа.

#### § 4. Миграция в анизотропной среде

Перейдем теперь к рассмотрению случая, когда интенсивность миграции зависит не только от биологических особенностей мигрирующих видов, но и от маршрута, направления миграции, иными словами, будем считать, что среда *анизотропна* по миграции. Влияние анизотропности среды будем исследовать на примере системы с  $n = 2$  местобитаниями, внутри которых (по-прежнему одинаковым образом) взаимодействуют  $p = 2$  биологических вида с численностями  $x(t)$  и  $y(t)$ :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f_x(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= f_y(x, y).\end{aligned}\tag{4.1}$$

Упрощая обозначения предыдущего параграфа, положим

$$\begin{aligned}(m_{12})_x &= r + \rho, & (m_{21})_x &= r - \rho, \\ (m_{12})_y &= s + \sigma, & (m_{21})_y &= s - \sigma\end{aligned}\tag{4.2}$$

и заметим, что величины  $\rho$  и  $\sigma$  характеризуют неодинаковость интенсивностей миграции в противоположных направлениях; случай  $\rho = \sigma = 0$  соответствует схеме предыдущего параграфа. Пусть для определенности  $(m_{12})_x > (m_{21})_x$  и  $(m_{12})_y > (m_{21})_y$ . Тогда ясно, что в принятых обозначениях

$$0 < \rho < r, \quad 0 < \sigma < s.$$

Динамика объединенного сообщества моделируется системой четвертого порядка:

$$\begin{aligned}\dot{x}^1 &= f_x(x^1, y^1) - (r - \rho)x^1 + (r + \rho)x^2, \\ \dot{y}^1 &= f_y(x^1, y^1) - (s - \sigma)y^1 + (s + \sigma)y^2, \\ \dot{x}^2 &= f_x(x^2, y^2) + (r - \rho)x^1 - (r + \rho)x^2, \\ \dot{y}^2 &= f_y(x^2, y^2) + (s - \sigma)y^1 - (s + \sigma)y^2.\end{aligned}\tag{4.3}$$

Тот факт, что миграция действительно происходит хотя бы у одного из видов и с неодинаковой по направлению интенсивностью, выражается условиями

$$r + s > 0, \quad \rho^2 + \sigma^2 \neq 0.$$

Если в системе (4.3) существует нетривиальное равновесие  $z^* = [x^*, y^*, x^*, y^*]$ , то линеаризация в окрестности этого равновесия дает матрицу

$$\begin{aligned} \mathcal{A}(z^*) = \\ = \left\| \begin{array}{cc} A(x^*, y^*) - \text{diag}\{r - \rho, s - \sigma\} & \text{diag}\{r + \rho, s + \sigma\} \\ \text{diag}\{r - \rho, s - \sigma\} & A(x^*, y^*) - \text{diag}\{r + \rho, s + \sigma\} \end{array} \right\|, \end{aligned} \quad (4.4)$$

где через  $A(x^i, y^i)$  обозначены матрицы подсистем, линеаризованных в точках  $[x^i, y^i]$ . По спектру матрицы  $\mathcal{A}(z^*)$  мы, как обычно, будем судить об устойчивости равновесия  $z^*$ , а, сравнивая этот спектр с собственными значениями матрицы  $A(x^*, y^*)$ , — о влиянии миграции на устойчивость системы.

Прежние равновесные значения численностей  $x^*$  и  $y^*$  — такие, что  $f_x(x^*, y^*) = f_y(x^*, y^*) = 0$ , — в данной системе не сохраняются. Естественно предположить, что за счет несимметричной миграции происходит перераспределение равновесных численностей, так что новые равновесия таковы:

$$\begin{aligned} x^1 &= x^* + \Delta x, & y^1 &= y^* + \Delta y, \\ x^2 &= x^* - \Delta x, & y^2 &= y^* - \Delta y. \end{aligned} \quad (4.5)$$

Легко показать, что для существования такого стационарного решения в системе (4.3) необходимо, чтобы функции  $f_x(x, y)$  и  $f_y(x, y)$  в точке  $[x^*, y^*]$  обладали свойством *антисимметричности* относительно приращений  $\Delta x$  и  $\Delta y$ :

$$f_{x(y)}(x^* + \Delta x, y^* + \Delta y) = -f_{x(y)}(x^* - \Delta x, y^* - \Delta y).$$

Действительно, подстановка (4.5) в уравнения стационар-

ного состояния системы (4.3) дает уравнения

$$\begin{aligned} 2\rho x^* - 2r \Delta x + f_x(x^* + \Delta x, y^* + \Delta y) &= 0, \\ -2\rho x^* + 2r \Delta x + f_x(x^* - \Delta x, y^* - \Delta y) &= 0, \\ 2\sigma y^* - 2s \Delta y + f_y(x^* + \Delta x, y^* + \Delta y) &= 0, \\ -2\sigma y^* + 2s \Delta y + f_y(x^* - \Delta x, y^* - \Delta y) &= 0, \end{aligned} \quad (4.6)$$

попарное сложение которых и приводит к искомым соотношениям. Посмотрим, выполняются ли эти условия, например, для вольтерровского описания взаимодействий типа хищник — жертва без самолимитирования, т. е. когда

$$\begin{aligned} f_x &= \alpha x - \beta xy, & x^* &= \gamma/\sigma, \\ f_y &= -\gamma y + \delta xy & y^* &= \alpha/\beta, \end{aligned} \quad (\alpha, \beta, \gamma, \delta > 0),$$

Модели хищник — жертва представляют собой, пожалуй, наиболее интересный объект для исследования эффектов миграции, поскольку здесь, как правило, равновесие имеет нейтрально устойчивый характер, и мы вправе ожидать, что влияние миграции изменит этот характер в ту или иную сторону.

Условия антисимметричности для записанных выше функций требуют, чтобы

$$2\beta \Delta x \Delta y = 0, \quad 2\delta \Delta x \Delta y = 0,$$

что возможно лишь при  $\Delta x = 0$  либо  $\Delta y = 0$  (случай  $\Delta x = \Delta y = 0$  соответствует изотропной среде). При  $\Delta x = 0$  система (4.6) с учетом условия  $y^* \pm \Delta y > 0$  дает решение вида

$$\begin{aligned} \Delta x = 0, \Delta y = 2 \frac{\rho}{\beta}, \quad \alpha > 2\rho \quad \text{при } s = \sigma = 0 \\ \text{или при } \alpha \frac{\sigma}{s} = 2\rho, \quad s, \sigma, \rho > 0. \end{aligned} \quad (4.7a)$$

При  $\Delta y = 0$  с учетом условия  $x^* \pm \Delta x > 0$  аналогично получаем

$$\begin{aligned} \Delta y = 0, \Delta x = -2 \frac{\sigma}{\delta}, \quad \gamma > 2|\sigma| \quad \text{при } r = \rho = 0 \\ \text{или при } \gamma \frac{\rho}{r} = -2\sigma, \quad r, \rho > 0, \quad \sigma < 0. \end{aligned} \quad (4.7b)$$

Значит, случай (4.7a) возможен либо когда совсем отсутствует миграция хищников, либо когда параметры

этой миграции удовлетворяют специальному соотношению, и миграция среди жертв идет преимущественно в том же направлении, что и у хищников ( $\sigma$  и  $\rho$  совпадают по знаку). При этом сохраняются прежние равновесные значения численностей жертв  $x^*$ , а численность хищников увеличивается на  $\Delta y > 0$  в той подсистеме, куда миграция предпочтительнее (в 1-й в данном случае). Можно сказать, что соотношение (4.7а) между параметрами системы обеспечивает выедание возросшей популяцией хищников избытка жертв, возникающего в 1-й подсистеме за счет предпочтительной миграции. Соотношение

$$\alpha \frac{\sigma}{s} = 2\rho$$

означает, что точка, определяющая систему в пространстве всех параметров модели проектируется в трехмерное подпространство параметров  $\{\alpha, \sigma/s, \rho\}$  на часть поверхности второго порядка (гиперболического параболоида), ограниченную в положительном октанте плоскостью  $\sigma/s = 1$  (условие  $\alpha > 2\rho$  автоматически выполняется).

Случай (4.7б) возможен, либо когда миграция среди жертв отсутствует совсем, либо когда параметры миграции удовлетворяют специальному соотношению, а миграция хищников идет преимущественно в противоположном направлении ( $\sigma$  и  $\rho$  противоположны по знаку). Сохранение равновесных значений  $y^*$  и перераспределение  $x^*$  можно интерпретировать так, что избыток хищников, возникающий во 2-й подсистеме благодаря преимущественной миграции, исчезает за счет уменьшившейся (благодаря преимущественной миграции в противоположном направлении) численности жертв в этой подсистеме. Как и в случае (4.7а), точка, изображающая систему в пространстве параметров, проектируется на аналогичную поверхность, но в подпространстве  $\{\gamma, \rho/r, -\sigma\}$ .

Исследуем устойчивость равновесия в случае объединения двух пар хищник — жертва посредством миграции на уровне жертв с предпочтительным направлением  $2 \rightarrow 1$ . Система (4.3) записывается тогда в виде

$$\begin{aligned} \dot{x}^1 &= \alpha x^1 - \beta x^1 y^1 - (r - \rho) x^1 + (r + \rho) x^2, \\ \dot{y}^1 &= -\gamma y^1 + \delta x^1 y^1, \\ \dot{x}^2 &= \alpha x^2 - \beta x^2 y^2 + (r - \rho) x^1 - (r + \rho) x^2, \\ \dot{y}^2 &= -\gamma y^2 + \delta x^2 y^2 \end{aligned} \quad (4.8)$$

и обладает при  $\alpha > 2\rho$  положительным равновесием типа (4.7а), т. е.

$$x^{1,2} = x^* = \gamma/\delta, \quad y^{1,2} = y^* \pm \Delta y = (\alpha \pm 2\rho)/\beta. \quad (4.9)$$

Матрица (4.4) принимает вид

$$\mathcal{A} = \left\| \begin{array}{cc|cc} -r-\rho & -\frac{\beta\gamma}{\delta} & r+\rho & 0 \\ \frac{\delta}{\beta}(\alpha+2\rho) & 0 & 0 & 0 \\ \hline r-\rho & 0 & -r+\rho & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ 0 & 0 & \frac{\delta}{\beta}(\alpha-2\rho) & 0 \end{array} \right\| \quad (4.10)$$

и имеет характеристическое уравнение

$$\lambda^4 + 2r\lambda^3 + 2\alpha\gamma\lambda^2 + 2\gamma(\alpha r - 2\rho^2)\lambda + \gamma^2(\alpha^2 - 4\rho^2) = 0. \quad (4.11)$$

Для того чтобы установить местонахождение собственных чисел  $\lambda$  в комплексной плоскости, воспользуемся известным критерием Рауса — Гурвица \*). Матрица Гурвица для полинома (4.11) имеет вид

$$H = \left\| \begin{array}{cccc} 2r & 2\gamma(\alpha r - 2\rho^2) & 0 & 0 \\ 1 & 2\alpha\gamma & \gamma^2(\alpha^2 - 4\rho^2) & 0 \\ 0 & 2r & 2\gamma(\alpha r - 2\rho^2) & 0 \\ 0 & 1 & 2\alpha\gamma & \gamma^2(\alpha^2 - 4\rho^2) \end{array} \right\|,$$

откуда определители Гурвица равны

$$\begin{aligned} \Delta_1 &= H \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} = 2r, \\ \Delta_2 &= H \begin{pmatrix} 1, 2 \\ 1, 2 \end{pmatrix} = 2\gamma(\alpha r + 2\rho^2), \\ \Delta_3 &= H \begin{pmatrix} 1, 2, 3 \\ 1, 2, 3 \end{pmatrix} = 16\gamma^2\rho^2(r^2 - \rho^2); \\ \Delta_4 &= \det H = \gamma^2(\alpha^2 - 4\rho^2)\Delta_3. \end{aligned} \quad (4.12)$$

Теорема Рауса — Гурвица гласит, что для отрицательности вещественных частей всех корней действительного

\*) См., например, Г а н т м а х е р Ф. Р. Теория матриц. — М., Наука, 1966, с. 483—486.

полинома необходимо и достаточно, чтобы выполнялись условия

$$a_0 \Delta_1 > 0, \Delta_2 > 0, \dots, \begin{cases} a_0 \Delta_n > 0 & (\text{при нечетном } n), \\ \Delta_n > 0 & (\text{при четном } n) \end{cases} \quad (4.13)$$

( $a_0$  — коэффициент при старшей степени полинома).

Напомним, что все фигурирующие в формулах (4.12) буквы обозначают положительные параметры, причем  $r \geq \rho$  следует из определения  $r$  и  $\rho$ , а  $\alpha > 2\rho$  — из условия существования положительной стационарной точки (4.9). Таким образом, за исключением случая, когда  $\rho = r$ , все условия (4.13) выполняются, т. е. для всех собственных чисел матрицы (4.10)

$$\operatorname{Re} \lambda_i(\mathcal{A}) < 0, \quad i = 1, \dots, 4.$$

Тем самым, равновесие (4.9) асимптотически устойчиво. Если вспомнить теперь, что в изолированных парах хищник — жертва равновесие  $[x^*, y^*]$  нейтрально устойчиво (с частотой колебаний  $\omega = \sqrt{\alpha\gamma}$ ), то становится ясно, что наша система (4.8) представляет собой пример стабилизирующего влияния миграции.

Случай  $\rho = r > 0$  означает, что миграция (с интенсивностью  $2r$ ) идет лишь в одном направлении — из 2-й подсистемы в 1-ю. При этом спектр  $\mathcal{A}$  (корни (4.11)) содержит пару чисто мнимых чисел

$$\lambda_{1,2} = \pm i \sqrt{\gamma(\alpha - 2\rho)}$$

и пару отрицательных чисел

$$\lambda_{3,4} = -r \pm \sqrt{r^2 + 2\gamma r - \alpha\gamma}.$$

Это значит, что равновесие (4.9) сохраняет в объединенной системе нейтрально устойчивый характер, свойственный изолированным подсистемам, однако частота колебаний в окрестности равновесия (в линейном приближении) равняется  $\sqrt{\gamma(\alpha - 2\rho)}$ , т. е. уменьшается по сравнению с изолированным случаем. Согласно некоторым экологическим представлениям, меньшая частота колебаний способствует большей стабильности экосистемы, так что, в этом смысле, мы снова имеем пример стабилизирующего влияния миграции.

Аналогичным образом исследуется система, описывающая миграцию, которая происходит только на уровне хищников с предпочтительным направлением  $2 \rightarrow 1$ ,

$$\begin{aligned} \dot{x}^1 &= \alpha x^1 - \beta x^1 y^1, \\ \dot{y}^1 &= -\gamma y^1 + \delta x^1 y^1 - (s - \sigma) y^1 + (s + \sigma) y^2 \\ &\quad (r = \rho = 0; s, \sigma > 0), \\ \dot{x}^2 &= \alpha x^2 - \beta x^2 y^2, \\ \dot{y}^2 &= -\gamma y^2 + \delta x^2 y^2 + (s - \sigma) y^1 - (s + \sigma) y^2. \end{aligned} \quad (4.14)$$

В равновесии типа (4.76), существующем при  $\gamma > 2\sigma$ ,

$$y^{1:2*} = y^* = \alpha/\beta, \quad x^{1:2*} = x^* \pm \Delta x = (\gamma \mp 2\sigma)/\delta, \quad (4.15)$$

т. е.  $x^1 < x^2$ . Анализ спектра матрицы системы (4.14), линеаризованной в данном равновесии, показывает, что, как и в предыдущем случае, за исключением ситуации, когда  $\sigma = s > 0$ , все  $\text{Re } \lambda_i (\in \mathcal{A}) < 0$ . Таким образом, равновесие (4.15) асимптотически устойчиво, т. е. система (4.14) также представляет собой пример стабилизирующего влияния миграции.

Равенство  $\sigma = s$  означает, что миграция с интенсивностью  $2s$  идет только из 2-й подсистемы в 1-ю; при этом появляется пара чисто мнимых собственных чисел

$$\lambda_{1,2} = \pm i \sqrt{\alpha(\gamma + 2s)}$$

и пара отрицательных чисел

$$\lambda_{3,4} = -s \pm \sqrt{s^2 + 2\alpha s - \alpha\gamma},$$

т. е. однонаправленная миграция хищников увеличивает частоту колебаний в окрестности равновесия по сравнению с изолированным случаем и в этом смысле уменьшает стабильность системы.

Рассмотрим теперь случай, когда миграция происходит на обоих уровнях, но ее параметры связаны соотношениями (4.7а) или (4.7б). Конечно, как отмечал еще В. Вольтерра, вряд ли можно ожидать, что параметры реальной системы будут связаны какими-либо соотношениями типа равенств, но ради математической полноты мы проведем исследование и этих маловероятных случаев. Когда преимущественное направление миграции у жертв и у хищников одно и

то же (из 2-й подсистемы в 1-ю), система (4.3) принимает вид

$$\begin{aligned} \dot{x}^1 &= \alpha x^1 - \beta x^1 y^1 - (r - \rho) x^1 + (r + \rho) x^2, \\ \dot{y}^1 &= -\gamma y^1 + \delta x^1 y^1 - (s - \sigma) y^1 + (s + \sigma) y^2, \\ \dot{x}^2 &= \alpha x^2 - \beta x^2 y^2 + (r - \rho) x^1 - (r + \rho) x^2, \\ \dot{y}^2 &= -\gamma y^2 + \delta x^2 y^2 + (s - \sigma) y^1 - (s + \sigma) y^2. \end{aligned} \quad (4.16)$$

Поиск стационарных решений в виде  $\dot{x}^1 = \dot{x}^2$  либо в виде  $\dot{y}^1 = \dot{y}^2$  убеждает, что равновесия типа (4.7а) и (4.7б) служат единственными стационарными решениями, у которых численности одного уровня в подсистемах одинаковы. (Заметим, что последнее условие может быть проверено в ходе эксперимента.)

Линеаризация (4.16) в точке (4.9) с условием  $\alpha\sigma = 2\rho s$  дает матрицу

$$\mathcal{A} = \begin{vmatrix} -r-\rho & -\frac{\beta\gamma}{\delta} & r+\rho & 0 \\ \frac{\delta}{\beta}(\alpha+2\rho) & -s+\sigma & 0 & s+\sigma \\ \hline r-\rho & 0 & -r+\rho & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ 0 & s-\sigma & \frac{\delta}{\beta}(\alpha-2\rho) & -s-\sigma \end{vmatrix} \quad (4.17)$$

с характеристическим полиномом

$$\lambda^4 + 2(r+s)\lambda^3 + 2(\alpha\gamma + 2rs)\lambda^2 + 2\gamma[\alpha(r+s) - 2\rho(\rho - \sigma)]\lambda + \gamma^2(\alpha^2 - 4\rho^2) + 4\alpha\gamma(rs - \rho\sigma). \quad (4.18)$$

Определители Гурвица для полинома (4.18) равны

$$\Delta_1 = 2(r+s);$$

$$\Delta_2 = 2[(r+s)(\alpha\gamma + 4rs) + 2\gamma\rho(\rho - \sigma)];$$

$$\Delta_3 = 16\{(r+s)[\alpha\gamma\sigma(r\sigma + s\rho) + (r+s)\gamma^2\rho^2] - \gamma^2\rho^2(\rho - \sigma)^2\};$$

$$\Delta_4 = [\gamma^2(\alpha^2 - 4\rho^2) + 4\alpha\gamma(rs - \rho\sigma)]\Delta_3.$$

Очевидно,  $\Delta_1 > 0$ . Положительность  $\Delta_2$  также очевидна, когда  $\rho - \sigma \geq 0$ , а в противном случае, поскольку  $\sigma \leq s$

и  $2\rho s = \alpha\sigma$ ,

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \Delta_2 &= (r+s)(\alpha\gamma + 4rs) + 2\gamma\rho(\rho - \sigma) \geq \\ &\geq (r+s)(\alpha\gamma + 4rs) - 2\gamma\rho s = (r+s)(\alpha\gamma + 4rs) - \alpha\gamma\sigma = \\ &= r(\alpha\gamma + 4rs) + 4rs^2 + \alpha\gamma(s - \sigma) > 0. \end{aligned}$$

Положительность  $\Delta_3$  эквивалентна условию

$$\begin{aligned} (\rho + \sigma)^2 &< \frac{r+s}{\gamma^2\rho^2} [\alpha\gamma\sigma(r\sigma + s\rho) + (r+s)\gamma^2\rho^2] = \\ &= \frac{\alpha\sigma}{\gamma\rho^2} (r+s)(r\sigma + s\rho) + (r+s)^2, \end{aligned}$$

которое заведомо выполняется, поскольку из ограничений  $0 < \rho \leq r$  и  $0 < \sigma \leq s$  следует  $(\rho + \sigma)^2 \leq (r + s)^2$ . Положительность  $\Delta_4$  эквивалентна тогда условию

$$\gamma^2(\alpha^2 - 4\rho^2) + 4\alpha\gamma(rs - \rho\sigma) > 0,$$

которое выполняется в силу вышеупомянутых ограничений и условия  $\alpha - 2\rho > 0$ .

Итак, все определители Гурвица положительны, следовательно, по критерию Рауса — Гурвица матрица (4.17) — а вместе с ней и равновесие (4.9) в системе (4.16) — устойчивы.

Равновесие типа (4.76) возможно, когда преимущественные направления миграции на уровне хищников и на уровне жертв противоположны. Чтобы сохранить положительность всех параметров, перепишем систему (4.16) в виде (заменяя всюду  $\sigma$  на  $-\sigma$ )

$$\begin{aligned} \dot{x}^1 &= \alpha x^1 - \beta x^1 y^1 - (r - \rho) x^1 + (r + \rho) x^2, \\ \dot{y}^1 &= -\gamma y^1 + \delta x^1 y^1 - (s + \sigma) y^1 + (s - \sigma) y^2, \\ \dot{x}^2 &= \alpha x^2 - \beta x^2 y^2 + (r - \rho) x^1 - (r + \rho) x^2, \\ \dot{y}^2 &= -\gamma y^2 + \delta x^2 y^2 + (s + \sigma) y^1 - (s - \sigma) y^2. \end{aligned} \quad (4.19)$$

Методом, совершенно аналогичным предыдущему, доказывается, что спектр системы (4.19), линеаризованной в точке

$$\begin{aligned} y^{1*} = y^{2*} = y^* &= \alpha/\beta, \quad x^{1*} = x^{2*} = x^* \pm \Delta x = (\gamma \pm 2\sigma)/\delta \\ &(\gamma - 2\sigma > 0, \quad \gamma\rho = 2r\sigma, \quad \rho, \sigma > 0), \end{aligned} \quad (4.20)$$

имеет отрицательные действительные части лишь при дополнительном ограничении на множество допустимых значений параметров модели

$$r + s)^2 (\alpha\sigma - \gamma\rho) + (r + s) 2rs (\rho + \sigma) - \alpha\sigma (\rho + \sigma)^2 > 0. \quad (4.21)$$

Когда левая часть неравенства (4.21) обращается в нуль, в спектре присутствует пара чисто мнимых корней  $\lambda_{1,2} = \pm i\omega$ , где

$$\omega^2 = \alpha\gamma + \frac{2\alpha\sigma(\rho + \sigma)}{r + s},$$

и пара корней  $\lambda_{3,4}$  с отрицательными действительными частями, так что частота  $\omega$  колебательных составляющих решений в окрестности равновесия (в линейном приближении) превышает частоту колебаний в изолированной подсистеме.

Итак, когда миграция, идущая с различной по направлениям интенсивностью на обоих уровнях, сохраняет одинаковые равновесные значения  $x^1 = x^2$  в двух подсистемах на уровне жертв, она стабилизирует равновесие при всех допустимых значениях параметров модели, а когда сохраняется одинаковая численность на уровне хищников, то стабилизирующее влияние миграции имеет место при дополнительном ограничении (4.21).

В целом же из результатов этого параграфа — при всей частности рассмотренных примеров и ограниченности линейного описания потока миграции — можно сделать вывод, что стабилизирующее влияние миграции на динамику сообществ далеко не однозначно. Напомним, что схемы данного и предшествующего параграфов предполагали также одинаковость уравнений биологических взаимодействий внутри подсистем. Более общая — с этой точки зрения — постановка задачи, предполагающая, однако, достаточную малость параметров миграции по сравнению с параметрами биологических взаимодействий, рассматривается в следующем параграфе.

### § 5. Метод малого параметра в исследовании эффектов миграции

Пусть  $n$  различных, вообще говоря, местообитаний (но с одним и тем же набором  $p$  видов) связаны некоторой схемой миграции. Динамика сообщества внутри  $k$ -й

изолированной системы описывается системой уравнений

$$\frac{dN_i^k}{dt} = f_i^k(N_1^k, \dots, N_p^k), \quad i = 1, \dots, p, \quad (5.1)$$

или, в векторной форме,

$$\frac{dN^k}{dt} = F^k(N^k), \quad (5.1')$$

где  $p$ -векторы

$$N^k = [N_1^k, \dots, N_p^k], \quad F^k(N) = [f_1^k(N), \dots, f_p^k(N)].$$

По-прежнему относительно структуры биологических взаимодействий внутри сообщества будем предполагать лишь то, что она задается достаточно гладкими функциями  $f_i^k$  — различными, вообще говоря, в разных подсистемах, — имеющими нетривиальное равновесие  $N^k$ .

Допустим также, что процесс миграции описывается некоторыми функциями  $m_i^{ks}$  — мгновенными интенсивностями миграции  $i$ -го вида на маршруте из  $s$ -го местообитания в  $k$ -е, — зависящими (в самом общем случае) от численностей всех видов во всех подсистемах:

$$m_i^{ks} = m_i^{ks}(N^1, \dots, N^n), \quad i = 1, \dots, p; \quad k, s = 1, \dots, n. \quad (5.2)$$

Тогда влияние миграции на изменения  $i$ -го вида, скажем, 1-й подсистемы, складывается из притока иммигрантов в данную подсистему

$$\sum_{s \neq 1}^n N_i^s m_i^{1s}$$

и утечки эмигрантов из этой подсистемы во все остальные

$$\sum_{s \neq 1}^n N_i^1 m_i^{s1}.$$

Уравнения (5.1) принимают тогда вид

$$\frac{dN_i^k}{dt} = f_i^k(N_1^k, \dots, N_p^k) + \sum_{\substack{s=1 \\ s \neq k}}^n (N_i^s m_i^{ks} - N_i^k m_i^{sk}), \quad (5.3)$$

и если обозначить через  $z = [N^1, \dots, N^n]$   $np$ -вектор, описывающий состояние всех  $n$  связанных подсистем, то урав-

нения динамики объединенной системы запишутся в векторной форме как

$$\frac{dz}{dt} = F(z) + M(z). \quad (5.4)$$

Здесь вектор-функция  $F(z)$  описывает биологические взаимодействия в подсистемах и, очевидно,

$$F(z) = [F^1(N^1), \dots, F^n(N^n)],$$

а вектор-функция  $M(z)$  определяет структуру миграционных связей и их влияние на динамику популяций. Согласно принятым обозначениям

$$\begin{aligned} M(z) = & \\ = & \left[ \sum_{s=2}^n (N_1^s m_1^{1s}(z) - N_1^1 m_1^{s1}(z)), \dots, \sum_{s=2}^n (N_p^s m_p^{1s}(z) - \right. \\ & - N_p^1 m_p^{s1}(z)), \dots, \sum_{s=1}^{n-1} (N_1^s m_1^{ns}(z) - N_1^n m_1^{sn}(z)), \dots \\ & \left. \dots, \sum_{s=1}^{n-1} (N_p^s m_p^{ns}(z) - N_p^n m_p^{sn}(z)) \right]. \quad (5.5) \end{aligned}$$

Отказавшись от довольно нереалистичного предположения об изотропности среды для миграционных потоков, а также от постоянства функций  $m_i^{ks}(z)$  (что имело место в § 3), мы, с другой стороны, будем считать, что миграционные процессы влияют на состояние системы в гораздо меньшей степени, нежели основные биологические взаимодействия. Математически это допущение выразится введением малого параметра  $\varepsilon > 0$  в правую часть системы (5.4):

$$\frac{dz}{dt} = F(z) + \varepsilon M(z). \quad (5.6)$$

Можно ли утверждать, что при всех достаточно малых значениях  $\varepsilon$  в этой системе возможно нетривиальное равновесие  $z^*(\varepsilon)$ ? При  $\varepsilon = 0$  миграционные связи исчезают и система распадается на  $n$  изолированных подсистем; набор равновесий  $\hat{N}^{*k}$  в этих подсистемах естественно обозначить тогда через

$$z^*(0) = [\hat{N}^{*1}, \dots, \hat{N}^{*n}].$$

Оказывается, что и при малых  $\varepsilon > 0$  равновесие  $z^*(\varepsilon)$  существует.

Действительно, рассмотрим отображение  $\Phi \begin{bmatrix} z \\ \varepsilon \end{bmatrix} = F(z) + \varepsilon M(z)$ , переводящее некоторую окрестность точки  $\begin{bmatrix} z^*(0) \\ 0 \end{bmatrix}$  координатного пространства  $R^{np+1}$  в пространство  $R^{np}$ . По предположению о достаточной гладкости функций  $F(z)$  и  $M(z)$ , отображение  $\Phi$  непрерывно вместе с частными производными по всем аргументам. Кроме того, согласно определению равновесных точек,

$$\Phi \begin{bmatrix} z^*(0) \\ 0 \end{bmatrix} = 0,$$

и потребуем, чтобы матрица Якоби для функции многих переменных  $\Phi$ , вычисленная в точке  $\begin{bmatrix} z^*(0) \\ 0 \end{bmatrix}$  по формуле

$$J = J(z^*(0)) = \left. \frac{\partial \Phi}{\partial z} \right|_{\begin{bmatrix} z^*(0) \\ 0 \end{bmatrix}} = \left. \frac{\partial F(z)}{\partial z} \right|_{z^*(0)}, \quad (5.7)$$

была невырожденной. Последнее эквивалентно невырожденности матриц всех подсистем, линеаризованных в своих равновесных точках  $\dot{N}^1, \dots, \dot{N}^n$ .

Теперь теорема о неявной функции обеспечивает нам для каждого значения  $\varepsilon$  из некоторого интервала  $-\delta < \varepsilon < \delta$ ,  $\delta > 0$ , существование функции  $z^*(\varepsilon)$  такой, что

$$\Phi \begin{bmatrix} z^*(\varepsilon) \\ \varepsilon \end{bmatrix} = 0,$$

т. е.  $z^*(\varepsilon)$  оказывается равновесием системы (5.6), причем

$$z^*(\varepsilon) = z^*(0) - \varepsilon J^{-1} M(z^*(0)) + O(\varepsilon^2). \quad (5.8)$$

Отсюда видно, что если компоненты прежних равновесных численностей изолированных подсистем были положительны, то при достаточно малых  $\varepsilon$  их положительность сохранится и в равновесии  $z^*(\varepsilon)$  объединенной системы.

Выясним, какова будет матрица  $\mathcal{A}(\varepsilon)$  системы (5.6), линеаризованной в точке  $z^*(\varepsilon)$ , т. е. матрица линейной системы

$$\dot{x} = \mathcal{A}(\varepsilon) x, \quad (5.9)$$

где  $x(t) = z(t) - z^*(\varepsilon)$ . По общему правилу эта матрица равна

$$\mathcal{A}(\varepsilon) = \left. \frac{\partial F(z)}{\partial z} \right|_{z^*(\varepsilon)} + \varepsilon \left. \frac{\partial M(z)}{\partial z} \right|_{z^*(\varepsilon)}.$$

Если  $rs$ -е элементы слагаемых здесь матриц обозначить через  $j_{rs}(z)$  и  $d_{rs}(z)$ , то соответствующий элемент  $\mathcal{A}(\varepsilon)$  есть

$$a_{rs}(\varepsilon) = (j_{rs} + \varepsilon d_{rs})(z^*(\varepsilon)),$$

и после разложения этих функций в ряд Тэйлора в точке  $\varepsilon = 0$

$$\begin{aligned} a_{rs}(z^*(\varepsilon)) &= \\ &= j_{rs}(z^*(0)) + \varepsilon \frac{d}{d\varepsilon} j_{rs}(z^*(\varepsilon)) \Big|_{\varepsilon=0} + \varepsilon d_{rs}(z^*(0)) + O(\varepsilon^2) = \\ &= (j_{rs} + \varepsilon d_{rs})(z^*(0)) + \varepsilon \frac{\partial j_{rs}(z)}{\partial z} \Big|_{z^*(0)} \cdot \frac{dz^*(\varepsilon)}{d\varepsilon} \Big|_{\varepsilon=0} + O(\varepsilon^2). \end{aligned} \quad (5.10)$$

Здесь  $\partial j_{rs}(z)/\partial z$  — градиент функции  $j_{rs}(z)$  — есть матрица размера  $1 \times np$ , а  $dz^*(\varepsilon)/d\varepsilon$  — вектор-столбец размерности  $np$ , который, согласно (5.8), равен

$$\frac{dz^*(\varepsilon)}{d\varepsilon} \Big|_{\varepsilon=0} = -J^{-1}M(z^*(0)).$$

Отсюда искомая матрица  $\mathcal{A}$  имеет вид

$$\mathcal{A}(\varepsilon) = J + \varepsilon \left[ \frac{\partial M(z)}{\partial z} \Big|_{z^*(0)} - H \right] + O(\varepsilon^2), \quad (5.11)$$

где матрица  $H$  состоит из элементов

$$h_{rs} = \frac{\partial j_{rs}(z)}{\partial z} \Big|_{z^*(0)} \cdot J^{-1}M(z^*(0)); \quad r, s = 1, \dots, np. \quad (5.12)$$

Известное положение метода малого параметра утверждает, что в случае, когда все собственные числа  $\lambda_1, \dots, \lambda_{np}$  матрицы  $J$  попарно различны, собственные числа матрицы  $\mathcal{A}(\varepsilon) = J + \varepsilon E + O(\varepsilon^2)$  представимы в виде

$$\lambda_i(\varepsilon) = \lambda_i + \varepsilon \lambda_i^{(1)} + O(\varepsilon^2), \quad i = 1, \dots, np, \quad (5.13)$$

причем коэффициент при  $\varepsilon$  выражается через скалярное произведение

$$\lambda_i^{(1)} = (u_i, E v_i), \quad (5.14)$$

где  $\{v_1, \dots, v_{np}\}$  — нормированная система собственных векторов  $J$ , а  $\{u_1, \dots, u_{np}\}$  — нормированная система собственных векторов эрмитово-сопряженной матрицы  $J^H$ , соответствующих комплексно-сопряженным значениям  $\{\bar{\lambda}_1, \dots, \bar{\lambda}_{np}\}$ .

Заметим, что схемы, исследовавшиеся в предыдущем параграфе, не удовлетворяют ограничениям этого метода, поскольку спектр матрицы  $J$  — объединение спектров изолированных подсистем — состоял там из  $n$  одинаковых наборов.

На основании оценки (5.13) естественно формулируются определения *стабилизирующего влияния* миграции и *равновесно-стабилизирующей* структуры миграции. Будем говорить, что миграция по схеме  $M(z)$  оказывает *стабилизирующее влияние* (или имеет *стабилизирующую тенденцию*), если у всех коэффициентов  $\lambda_i^{(1)}$   $\operatorname{Re} \lambda_i^{(1)} < 0$ ,  $i = 1, \dots, np$ , т. е. действительные части собственных чисел объединенной системы уменьшаются по сравнению с изолированными подсистемами. Структуру миграции  $M(z)$  будем называть *равновесно-стабилизирующей* в точке  $z^*(0)$ , если равновесие  $z^*(0)$  системы (5.6) при  $\varepsilon = 0$  не обладает асимптотической устойчивостью, а при всех достаточно малых  $\varepsilon$ ,  $0 < \varepsilon < \delta$ , равновесие  $z^*(\varepsilon)$  асимптотически устойчиво. Ясно, что такая ситуация возможна лишь когда нет собственных чисел  $\lambda_i(0)$  с положительной действительной частью, а  $\operatorname{Re} \lambda_i(\varepsilon) < 0$ ,  $i = 1, \dots, np$ , т. е. миграция в этом случае улучшает свойства устойчивости равновесия, заменяя нейтральную устойчивость  $z^*(0)$  на асимптотическую устойчивость  $z^*(\varepsilon)$ .

Согласно (5.14) выяснение того, оказывает ли миграционная структура  $M(z)$  стабилизирующее влияние на динамику сообществ и дает ли  $M(z)$  асимптотически устойчивое равновесие  $z^*(\varepsilon)$ , сводится к нахождению собственных векторов  $\{u_1, \dots, u_{np}\}$  и  $\{v_1, \dots, v_{np}\}$  для матрицы

$$J = \left. \frac{\partial F(z)}{\partial z} \right|_{z^*(0)} = \operatorname{diag} \{A_1(N^*), \dots, A_n(N^*)\}, \quad (5.15)$$

где диагональные блоки  $A_k(N^*)$  размером  $p \times p$  суть матрицы изолированных подсистем, линеаризованных в точках своих равновесий  $N^k$ . Спектр  $J$  состоит, таким образом, из  $n$  различных наборов собственных чисел  $\alpha_1^k, \dots, \alpha_p^k$  матриц  $A_k(N^*)$ ,  $k = 1, \dots, n$ , т. е. в выражении (5.13) можно положить  $\lambda_{(k-1)p+j} = \alpha_j^k$ ,  $j = 1, \dots, p$ . Если при этом  $\{e_1^k, \dots, e_p^k\}$  — нормированная система собственных векторов (размерности  $p$ ), соответствующих значениям  $\alpha_1^k, \dots, \alpha_p^k$ ,



Равновесия изолированных подсистем совпадают:  $\tilde{N}^{*1} = \tilde{N}^{*2} = [1, 1]^T$ , так что  $z^*(0) = [1, 1, 1, 1]^T$ , а соответствующие матрицы

$$A_1 = \begin{vmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{vmatrix}, \quad A_2 = \begin{vmatrix} 0 & -2 \\ 2 & 0 \end{vmatrix}$$

дают набор собственных чисел  $J = \text{diag} \{A_1, A_2\}$ :

$$\{\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4\} = \{i, -i, 2i, -2i\},$$

так что равновесие  $z^*(0)$  нейтрально устойчиво. Соответствующие собственные векторы равны

$$\begin{aligned} v_1 = u_1 &= \frac{1}{\sqrt{2}} \begin{bmatrix} 1 \\ -i \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, & v_2 = u_2 &= \frac{1}{\sqrt{2}} \begin{bmatrix} 1 \\ i \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \\ v_3 = u_3 &= \frac{1}{\sqrt{2}} \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ -i \end{bmatrix}, & v_4 = u_4 &= \frac{1}{\sqrt{2}} \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ i \end{bmatrix}. \end{aligned}$$

Вычислив вектор

$$J^{-1}M(z^*(0)) = \left\| \begin{array}{cc|cc} 0 & 1 & & 0 \\ -1 & 0 & & \\ \hline & & 0 & 1/2 \\ 0 & & -1/2 & 0 \end{array} \right\| \begin{bmatrix} 2\rho \\ 2\sigma \\ -2\rho \\ -2\sigma \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2\sigma \\ -2\rho \\ -\sigma \\ \rho \end{bmatrix},$$

находим равновесие (5.8) в объединенной системе

$$z^*(\varepsilon) = \begin{bmatrix} 1 - \varepsilon 2\sigma \\ 1 + \varepsilon 2\rho \\ 1 + \varepsilon \sigma \\ 1 - \varepsilon \rho \end{bmatrix} + O(\varepsilon^2),$$

откуда видно влияние неодинаковости интенсивностей миграции на изменение равновесных численностей.

Далее, для определения матрицы (5.17) находим

$$\frac{\partial M(z)}{\partial z} \Big|_{z^*(0)} = \left\| \begin{array}{cccc} -(r-\rho) & 0 & r+\rho & 0 \\ 0 & -(s-\sigma) & 0 & s+\sigma \\ r-\rho & 0 & -(r+\rho) & 0 \\ 0 & s-\sigma & 0 & -(s+\sigma) \end{array} \right\|;$$

градиенты элементов матрицы  $\partial F/\partial z$ , взятые в точке  $z^*(0)$ , равны

$$\begin{aligned} \partial j_{11}/\partial z &= [0, -1, 0, 0], & \partial j_{12}/\partial z &= [-1, 0, 0, 0], \\ \partial j_{21}/\partial z &= [0, 1, 0, 0], & \partial j_{22}/\partial z &= [1, 0, 0, 0], \\ \partial j_{33}/\partial z &= [0, 0, 0, -2], & \partial j_{34}/\partial z &= [0, 0, -2, 0], \\ \partial j_{43}/\partial z &= [0, 0, 0, 2], & \partial j_{44}/\partial z &= [0, 0, 2, 0], \end{aligned}$$

а все остальные  $\partial j_{rs}/\partial z$  равны нулю. Отсюда, в соответствии с (5.12),

$$H = \begin{vmatrix} 2\rho & -2\sigma & 0 & 0 \\ -2\rho & 2\sigma & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -2\rho & 2\sigma \\ 0 & 0 & 2\rho & -2\sigma \end{vmatrix},$$

после чего

$$E = \begin{vmatrix} -(r+\rho) & 2\sigma & r+\rho & 0 \\ 2\rho & -(s+\sigma) & 0 & s+\sigma \\ r-\rho & 0 & -(r-\rho) & -2\sigma \\ 0 & s-\sigma & -2\rho & -(s-\sigma) \end{vmatrix}.$$

Теперь коэффициенты при  $\varepsilon$  в оценке (5.13), вычисляемые как  $\lambda_j^{(1)} = (u_j, E v_j)$ , равны

$$\lambda_{1,2}^{(1)} = \frac{1}{2} [-(r+\rho) - (s+\sigma)] \mp i(\rho+\sigma);$$

$$\lambda_{3,4}^{(1)} = \frac{1}{2} [-(r-\rho) - (s-\sigma)] \mp i(\rho+\sigma).$$

Таким образом, если  $(r+\rho) + (s+\sigma) > 0$  и  $(r-\rho) + (s-\sigma) > 0$ , то при достаточно малых  $\varepsilon$  равновесие  $z^*(\varepsilon)$  асимптотически устойчиво. Значит, если хотя бы один из видов мигрирует из местообитания 2 в местообитание 1, и хотя бы один из видов — из 1 в 2, то рассмотренная структура миграции  $M(z)$  является равновесно-стабилизирующей в точке  $z^*(0) = [1, 1, 1, 1]$  для взаимодействия (5.18).

## § 6. Диффузионные модели пространственно распределенных сообществ. Возникновение диффузионной неустойчивости

В предыдущих главах мы рассматривали модели сообществ, динамика которых была одинакова во всех точках пространства, занимаемого сообществом или экосистемой, и естественно, что для их описания было вполне достаточно

системы обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, \dots, N_n; \alpha_1, \dots, \alpha_s), \quad i = 1, \dots, n, \quad (6.1)$$

где  $N_i$  — численности (или плотности) входящих в сообщество видов, а  $\alpha_1, \dots, \alpha_s$  — параметры, одинаковые во всех точках пространства. И лишь в этой главе мы перешли к описанию пространственно распределенных сообществ, но использовались для этого по-прежнему обыкновенные дифференциальные уравнения, как это было в модели вертикального распределения фитопланктона или в моделях сообществ, связанных посредством миграции. Однако уже достаточно давно появились модели, где применялся аппарат уравнений в частных производных. Если схема рассуждений предыдущих параграфов предполагала наличие «точечных» сообществ с миграцией между «точками», то альтернативная ситуация имеет место, когда радиусы индивидуальной активности особей малы по сравнению с характерными размерами занимаемого сообществом ареала. Если при этом миграция вида (в пространстве одного местообитания) носит случайный характер и равновероятна по направлению, то вполне законно описание в терминах диффузионных уравнений, так что пространственный аналог модели (6.1) будет иметь вид

$$\frac{\partial N_i}{\partial t} = D_i \Delta N_i + f_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (6.2)$$

Здесь  $N_i = N_i(x, y, t)$  — плотность особей в точке  $(x, y)$  (в этих задачах естественно рассматривать двумерный ареал),  $\Delta = \partial^2/\partial x^2 + \partial^2/\partial y^2$  — оператор Лапласа, а коэффициент диффузии  $D_i > 0$  есть величина, пропорциональная квадрату радиуса индивидуальной активности особи  $i$ -го вида.

Если предположить, что существует однородное по пространству стационарное решение (6.2), то оно должно удовлетворять уравнениям

$$f_i(N_1^*, \dots, N_n^*) = 0, \quad i = 1, \dots, n \quad (6.3)$$

(параметры  $\alpha_s$  одинаковы во всех точках пространства).

Для исследования устойчивости решения  $N^* = [N_1^*, \dots, N_n^*]$  линеаризуем систему (6.2) в окрестности этого

решения:

$$\frac{\partial n_i}{\partial t} = D_i \Delta n_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} n_j, \quad i = 1, \dots, n. \quad (6.4)$$

Здесь  $n_i = n_i(x, y, t) = N_i(x, y, t) - N_i^*$ ,  $a_{ij} = \partial f_i / \partial N_j |_{N^*}$ .

Будем искать решение (6.4) в виде

$$n_i(x, y, t) = \tilde{n}_i \cos(k_1 x + k_2 y + \theta) \exp\{\kappa t\}, \quad (6.5)$$

где  $\tilde{n}_i$ ,  $k_1$ ,  $k_2$ ,  $\theta$  и  $\kappa$  — постоянные. Такая форма решения позволяет удовлетворить достаточно широкому классу начальных условий (все функции, разложимые в ряд Фурье). Подставляя (6.5) в (6.4), получим условия, связывающие эти постоянные:

$$\sum_{j=1}^n [a_{ij} - (\kappa + D_i k^2) \delta_{ij}] \tilde{n}_j = 0, \quad i = 1, \dots, n, \quad (6.6)$$

где

$$k^2 = k_1^2 + k_2^2, \quad \delta_{ij} = \begin{cases} 1, & i = j, \\ 0, & i \neq j. \end{cases}$$

Равновесие  $N^* = [N_1^*, \dots, N_n^*]$  будет асимптотически устойчивым тогда и только тогда, когда  $\text{Re } \kappa < 0$ . С другой стороны, как это следует из (6.6), значения  $\kappa$  должны быть собственными числами матрицы  $\|a_{ij} - D_i k^2 \delta_{ij}\|$ , так что проблема устойчивости равновесия по отношению к возмущениям типа (6.5) сводится к локализации этих собственных чисел. Проблема же устойчивости равновесия в каждой точке пространства в отсутствие диффузии — иными словами, *локальной устойчивости* — связана с анализом собственных чисел матрицы  $\|a_{ij}\|$ .

Пусть все  $\text{Re } \lambda_i (\|a_{ij}\|)$  отрицательны, т. е. в отсутствие диффузии равновесие  $[N_1^*, \dots, N_n^*]$  асимптотически устойчиво. Но если  $D_i \neq 0$ , то вполне вероятно, что при определенных значениях волнового числа  $k$  (легко видеть, что  $2\pi/k$  есть пространственный период возмущений) у матрицы  $\|a_{ij} - D_i k^2 \delta_{ij}\|$  появится собственное число с положительной действительной частью, и амплитуда всех 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, наоборот,

может стабилизировать систему и локально неустойчивое равновесие под влиянием диффузионного перемешивания может стать *диффузионно устойчивым* (т. е. по отношению к возмущениям с определенными волновыми числами).

Рассмотрим несколько примеров. Пусть все виды в сообществе имеют одинаковые характеристики подвижности, т. е.  $D_i = D$ . Тогда, если  $\lambda_i$  — собственные значения матрицы  $\|a_{ij}\|$ , а  $\kappa_i$  — матрицы  $\|a_{ij} - Dk^2\delta_{ij}\|$ , то

$$\lambda_i = \kappa_i + Dk^2, \quad i = 1, \dots, n. \quad (6.7)$$

Отсюда сразу следует, что если все  $\text{Re } \lambda_i$  отрицательные, то и подавно  $\text{Re } \kappa_i$  отрицательные, т. е. если равновесие локально устойчиво, то диффузионное перемешивание лишь повышает устойчивость этого равновесия. Пусть теперь некоторое  $\lambda_p$  имеет  $\text{Re } \lambda_p = \zeta_p > 0$ , т. е. локальное равновесие неустойчиво. Если при этом  $\zeta_p = \max \text{Re } \lambda_i$ , то, очевидно, это равновесие будет устойчивым (диффузионно) по отношению к пространственным возмущениям с волновыми числами  $k > k_p^\circ = \sqrt{\zeta_p/D}$ . Отсюда следует, что наиболее эффективно диффузия «гасит» короткопериодические пространственные возмущения.

Необходимо заметить, что поскольку пространственное равновесное распределение однородно, то в каждой точке оно совпадает с локальным равновесием, и только поэтому мы можем говорить о стабилизации локального равновесия. Здесь мы имеем аналогию с моделью «точечной» миграции в изотропной среде, где во всех «точках» имелись одинаковые равновесия (§ 3). Диффузионная устойчивость локального равновесия означает не что иное, как устойчивость однородного пространственного равновесия по отношению к периодическим пространственным возмущениям.

### § 7. Возникновение диффузионной неустойчивости в системе типа хищник — жертва

Пусть локальное взаимодействие между популяциями жертвы ( $N_1$ ) и хищника ( $N_2$ ) описывается системой двух обыкновенных дифференциальных уравнений

$$dN_1/dt = f_1(N_1, N_2) \quad dN_2/dt = f_2(N_1, N_2), \quad (7.1)$$

которая имеет стационарное положительное решение  $\{N_1^*, N_2^*\}$ . Это решение устойчиво, если действительные части

собственных чисел матрицы

$$A = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{vmatrix}, \quad a_{ij} = \left. \frac{\partial f_i}{\partial N_j} \right|_{[N_1^*, N_2^*]}, \quad i = 1, 2,$$

отрицательны. А для этого необходимо и достаточно, чтобы

$$a_{11} + a_{22} < 0, \quad a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0. \quad (7.2)$$

Необходимым и достаточным условием возникновения диффузионной неустойчивости является наличие хотя бы одного собственного значения матрицы

$$A_D = \begin{vmatrix} a_{11} - D_1 k^2 & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - D_2 k^2 \end{vmatrix}$$

с положительной действительной частью. Для этого достаточно нарушения хотя бы одного из условий (7.2) для матрицы  $A_D$ . Первое из них, очевидно, не может нарушиться, значит, нужно, чтобы при некоторых  $k^2$  многочлен

$$K(k^2) = D_1 D_2 k^4 - (D_1 a_{22} + D_2 a_{11}) k^2 + a_{11} a_{22} - a_{21} a_{12}$$

был отрицательным. Необходимым условием отрицательности  $K(k^2)$  является выполнение неравенства

$$D_1 a_{22} + D_2 a_{11} > 0, \quad (7.3)$$

откуда следует, что хотя бы один из видов должен быть самостимулирующим.

Легко видеть, что  $K(k^2)$  имеет минимум в точке

$$k_{\min}^2 = \frac{D_1 a_{22} + D_2 a_{11}}{2D_1 D_2}, \quad (7.4)$$

равный

$$K_{\min} = (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) - \frac{(D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2}{4D_1 D_2}. \quad (7.5)$$

Условие  $K_{\min} < 0$  определяет возможность возникновения диффузионной неустойчивости. Учитывая (7.2) и (7.3), условие  $K_{\min} < 0$  можно записать в виде

$$D_1 a_{22} + D_2 a_{11} > 2 \sqrt{D_1 D_2 (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21})}. \quad (7.6)$$

Предположим, что параметры системы удовлетворяют неравенству, противоположному (7.6) (и, кроме того, удовлетворяют неравенствам (7.2)). Тогда, какими бы ни были пространственные возмущения, локальные равновесия будут устойчивыми, и в пространстве будет сохраняться равно-

мерное стационарное распределение численностей хищника и жертвы. Пусть теперь параметры системы медленно меняются, и в какой-то момент неравенство (7.6) стало выполняться при сохранении неравенств (7.2). Тогда, если в спектре пространственных возмущений присутствуют колебания с волновым числом  $k_{\min}^2$ , то их амплитуда начинает расти — развивается диффузионная неустойчивость, равномерность распределения нарушается и возникает пространственная периодическая структура. Дальнейшее развитие этого процесса может привести к развалу первоначально единого сообщества на отдельные, не связанные между собой ячейки.

В этом случае, хотя локальная устойчивость равновесий и сохраняется, но при  $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ , где  $k_{1,2}^2$  определяются из уравнения  $K(k^2) = 0$ , эти равновесия становятся диффузионно неустойчивыми.

Проиллюстрируем эти рассуждения на примере вольтерровской модели с

$$\begin{aligned} \dot{f}_1 &= N_1 (\varepsilon_1 - \gamma_{11}N_1 - \gamma_{12}N_2), \\ \dot{f}_2 &= N_2 (-\varepsilon_2 + \gamma_{21}N_1 - \gamma_{22}N_2). \end{aligned}$$

Поскольку  $a_{11} = -N_1^* \gamma_{11}$  и  $a_{22} = -N_2^* \gamma_{22}$ , условие (7.3) не может быть выполнено ни при каких  $D_1, D_2 > 0$ , если  $\gamma_{ii} > 0$ . Поэтому мы рассмотрим модель несколько иного вида:

$$\begin{aligned} \dot{f}_1 &= N_1 (\varepsilon_1(N_1) - \gamma_{11}N_1 - \gamma_{12}N_2), \\ \dot{f}_2 &= N_2 (-\varepsilon_2 + \gamma_{21}N_1 - \gamma_{22}N_2), \end{aligned} \quad (7.7)$$

где

$$\varepsilon_1(N_1) = \frac{\alpha N_1}{1 + N_1}. \quad (7.8)$$

При  $N_1 \rightarrow \infty$   $\varepsilon_1 \rightarrow \alpha$ , и модель (7.7)—(7.8) совпадает с вольтерровской. Если же  $N_1$  мало, то (в отсутствие хищника)  $\dot{f}_1 = \alpha N_1^2 - \gamma_{11}N_1^2$ , т. е. скорость размножения жертвы пропорциональна квадрату ее численности. Последнее хорошо описывает ситуацию двуполого размножения, когда рождение новых особей существенным образом зависит от вероятности образования репродуктивной пары.

Упростим модель, предположив, что смертностью за счет внутривидовой конкуренции у жертв и естественной смертностью хищника (сильная внутривидовая конкурен-

ция) можно пренебречь. Если, кроме того, ввести новые переменные  $\tau = \gamma_{12}t$ ,  $\varepsilon = \alpha/\gamma_{12}$ ,  $\gamma = \gamma_{22}/\gamma_{12}$  и положить, что  $\gamma_{12} = \gamma_{21}$ , то уравнения локальной модели можно записать в виде

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{d\tau} &= N_1 \left( \frac{\varepsilon N_1}{1 + N_1} - N_2 \right), \\ \frac{dN_2}{d\tau} &= N_2 (N_1 - \gamma N_2). \end{aligned} \quad (7.9)$$

Нетривиальное равновесие имеет координаты  $N_1^* = \varepsilon\gamma - 1$ ,  $N_2^* = (\varepsilon\gamma - 1)/\gamma$ . Очевидно, что при  $\varepsilon\gamma > 1$   $N_1^*$ ,  $N_2^*$  положительны. Вычисляя  $a_{ij}$ , получим

$$a_{11} = \frac{N_2^*}{\varepsilon\gamma}, \quad a_{22} = -\gamma N_2^*, \quad a_{12} = -\gamma N_2^*, \quad a_{21} = N_2^*.$$

Подставляя эти значения в неравенства (7.2), будем иметь

$$\begin{aligned} a_{11} + a_{22} &= N_2^* \left( \frac{1}{\varepsilon\gamma} - \gamma \right) < 0, \\ a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} &= N_2^{*2} \left( \gamma - \frac{1}{\varepsilon} \right) > 0, \end{aligned} \quad (7.10)$$

т. е. при  $\varepsilon\gamma^2 > 1$  и  $\varepsilon\gamma > 1$  локальное равновесие устойчиво. Поскольку  $N_1^*$ ,  $N_2^* > 0$ , второе из неравенств (7.10) всегда выполняется. И наконец, подставляя значения  $a_{ij}$  в (7.6), мы получим условие возникновения диффузионной неустойчивости в виде

$$D_2 - D_1\varepsilon\gamma^2 > 2\gamma \sqrt{D_1 D_2 \varepsilon (\varepsilon\gamma - 1)}. \quad (7.11)$$

Критическое волновое число в этом случае равно

$$k_{кр}^2 = k_{\min}^2 = \frac{(D_2 - \varepsilon\gamma^2 D_1) (\varepsilon\gamma - 1)}{2\varepsilon\gamma^2 D_1 D_2}. \quad (7.12)$$

Из (7.11) видно, что если подвижность хищника намного превосходит подвижность жертвы (т. е.  $D_2 \gg D_1$ ), то неравенство (7.11) наверняка будет выполняться, и возникнет диффузионная неустойчивость. Для более наглядного представления на рис. 45, а, б, в в плоскости параметров  $\delta = \sqrt{D_2/D_1}$  и  $\varepsilon$  приведены графики кривых, разделяющих области диффузионной устойчивости и неустойчивости (для трех значений  $\gamma$ ). На рис. 46 приведена зависимость  $k_{кр}^2$  от  $\delta$  ( $\delta$  пропорционально отношению радиусов индивидуальной активности хищника и жертвы).

Из этих рисунков видно, что с ростом  $\varepsilon$  — коэффициента рождаемости жертвы — для возникновения диффузионной неустойчивости подвижность хищника по сравнению с по-

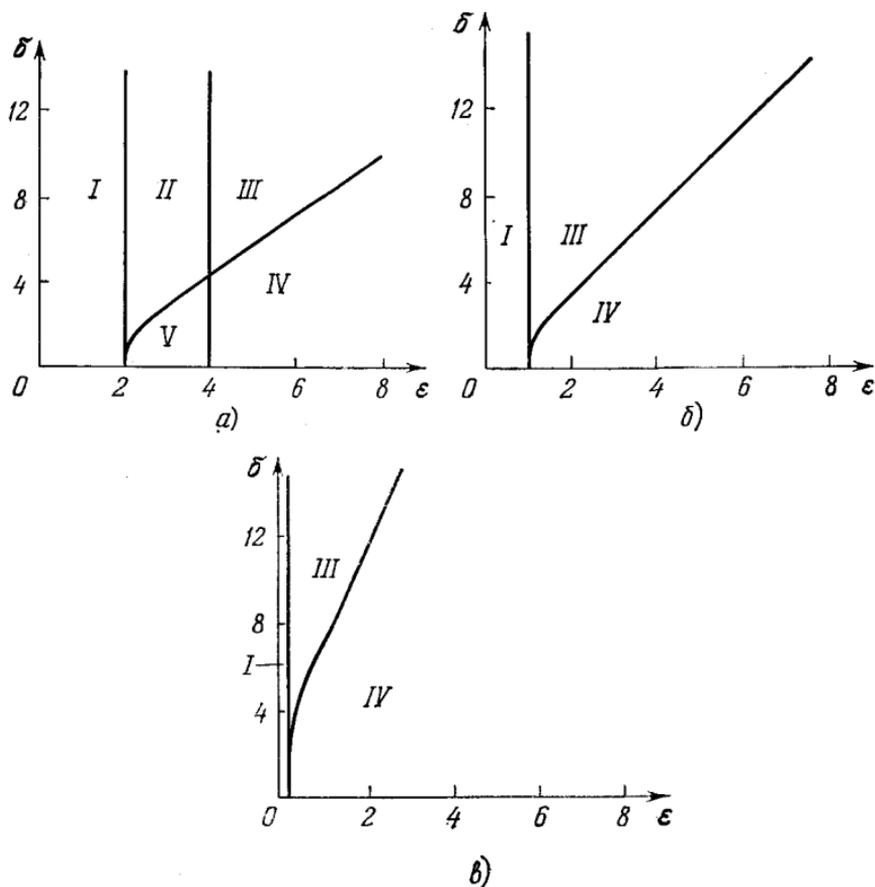


Рис. 45. Области различных типов устойчивости при нескольких значениях  $\gamma$ : а)  $\gamma = 0,5$ ; б)  $\gamma = 1$ ; в)  $\gamma = 5$ . Область I — в системе не существует нетривиального равновесия; II — равновесие существует, но оно неустойчиво как локально, так и диффузионно; III — равновесие устойчиво локально, но неустойчиво диффузионно; IV — равновесие устойчиво как локально, так и диффузионно; V — равновесие локально неустойчиво, но устойчиво диффузионно.

движностью жертвы должна также возрастать. Если же подвижность хищника мала, то диффузионная неустойчивость наверняка не развивается. Тот же самый эффект

наблюдается и с ростом  $\gamma$  — коэффициента внутривидовой конкуренции среди хищников. Интересно, что при  $\gamma < 1$  (см., например, рис. 45, а) существует область значений параметров  $\varepsilon$  и  $\delta$ , при которых локальное равновесие неустойчиво, но существуют такие пространственные возмущения (с определенными периодами), которые стабилизируют эти равновесия (диффузионная устойчивость). Таким образом, из неустойчивых локальных равновесий на ареале может возникнуть устойчивое равномерное распределение численностей хищника и жертвы. Критическое волновое число (см. рис. 46) с ростом  $\delta$  растет, выходя на горизонтальную асимптоту, при этом чем больше  $\varepsilon$ , тем выше асимптота. Такие зависимости показывают, что при большой подвижности хищника и высокой плодовитости жертвы наиболее опасны (с точки зрения диффузионной неустойчивости) короткопериодические пространственные возмущения.

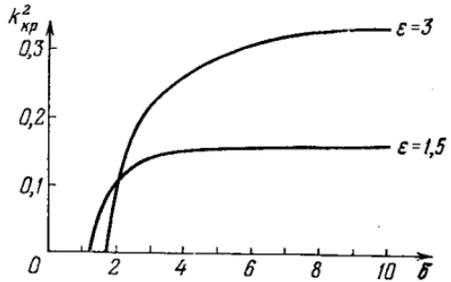


Рис. 46. Зависимость критического волнового числа от соотношения между радиусами индивидуальной активности хищника и жертвы ( $\gamma = 1$ ,  $D_1 = 1$ ).

## § 8. Заключение

Несмотря на то, что в природе очень широко распространены различные механизмы регуляции, связанные с пространственным распределением организмов, и, по мнению экологов, вообще не существует пространственно однородных сообществ, в математической экологии разработано очень мало моделей такого типа. Это связано, по-видимому, с резким усложнением чисто математических трудностей. Аналогичная ситуация существует, например, в механике сплошных сред, где, несмотря на солидную историю самой науки, задачи гидродинамической устойчивости (кстати, формально весьма сходные с нашими задачами) начали рассматриваться сравнительно недавно.

## § 9. Библиография и комментарии

§ 1. Неоднородность распределения биомассы по глубине особенно отчетливо проявляется в экосистемах тропических районов океана (см., например,

Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана, — М.: Наука, 1971.)

Определение радиуса индивидуальной активности на примере дрозофилы дано в статье:

Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. О противоположных давлениях отбора на генотип и на признак у мутации, сцепленной с полом. — М.: Наука, 1967, с. 155—170. — (Проблемы кибернетики, вып. 18.)

О пусковых механизмах видообразования, связанных с пространственной изоляцией см.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1969, с. 158—172.

§ 2. Наиболее полное исследование задачи о стационарных распределениях фитопланктона в физически неоднородной среде и с учетом выедания зоопланктоном приведено в работе:

Крапивин В. Ф. Математические детерминированные модели экосистем. — М.: ИРЭ АН СССР, 1972. — (Препринт № 82).

§ 3. Влияние миграции на устойчивость биологических популяций и сообществ обсуждалось в ряде экспериментальных работ:

Huffaker C. B., Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. — *Hilgardia*, 1958, 27, № 14, с. 343—383;

Huffaker C. B., Shea K. P., Herman S. G. Experimental studies on predation: complex dispersion and levels of food in an acarine predator-prey interaction. — *Hilgardia*, 1963, 34, № 9, p. 305—329;

Sakai K., Narise T., Hiraizumi Y., Iyama S. Studies on competition in plants and animals. IX. Experimental studies on migration in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 1958, 12, № 1, p. 93—101;

Southwood T. R. E. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. — *Biol. Rev.* 1962, 37, № 1, p. 171—214;

и теоретических обзорах:

Hatchinson G. E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? — *Amer. Natur.*, 1959, 93, № 870, p. 145—159;

Levin S. A. Population dynamics in heterogeneous environments. — *Ann. Rev. Ecol. Systematics*, 1976, 7, 287—310.

Результаты данного параграфа изложены в статье:

Л о г о ф е т Д. О. Способна ли миграция стабилизировать экосистему? (Математический аспект). Журнал общей биологии, 1978, 39, № 1, с. 123—128.

Примечательно, что в работах:

H i l b o r n R. The effect of spatial heterogeneity on the persistence of predator-prey interaction. — *Theor. Pop. Biol.*, 1975, 8, № 3, p. 346—355,

где моделировалась случайная миграция, равновероятная по направлению, и

A l l e n G. C. Mathematical models of species interactions in time and space. — *Amer. Natur.*, 1975, 109, № 967, p. 319—342,

где биологические взаимодействия описывались разностными уравнениями, а процесс миграции между соседними подсистемами был также симметричен, — получен аналогичный вывод о неспособности такой миграции стабилизировать биосообщество. Заметим, что из двух принципиальных схем, рассмотренных во второй работе: 1) миграционный переход происходит после акта биологического взаимодействия и 2) предшествует ему — лишь первую можно считать дискретным аналогом систем данного параграфа.

Возможны и иные подходы к математическому исследованию стабилизирующих эффектов миграции. Например, в работе

H a s t i n g s A. Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems. — *Theor. Pop. Biol.*, 1977, 12, № 1, p. 37—48,

моделируются не численности популяций внутри местообитаний, а доли (от общего числа) тех местообитаний, в которых имеются особи хищника и жертвы. Поскольку внутри каждого местообитания сообщества предполагаются вымирающими за конечное время, устойчивость нетривиального равновесия в такой модели означает, что миграция поддерживает региональное существование сообществ.

Исследование миграции такого рода средствами имитационного моделирования описано в гл. 6 книги Дж. Мэйпарда Смита:

С м и т Дж. М. Модели в экологии. Перевод с англ. — М.: Мир, 1976.

§ 4. Системы с более сложными, чем в данном параграфе, миграционными структурами исследуются, как правило, средствами имитационного моделирования. Например, динамика двух пар хищник — жертва, объединенных посредством миграции, — система, аналогичная (4.16), но с различными вариантами нелинейной зависимости миграции от численности видов — исследовалась машинными методами в работе:

J o n e s D. D. Stability implications of dispersal linked ecological models. — *Publications of IIASA, RM — 75 — 44, Laxenburg, 1975,*

где представлено значительное число фазовых портретов на плоскости (средние по двум местообитаниям численности жертв и хищников). Результаты моделирования вольтерровских пар хищник — жертва с самолимитированием жертв, связанных миграцией, которая происходит лишь в определенные фазы циклической динамики подсистем, обсуждаются в статье:

Zeigler B. P. Persistence and patchiness of predator-prey systems induced by discrete event population exchange mechanisms. — *J. Theor. Biol.*, 1977, 67, № 4, p. 687—713.

§ 5. Схема рассуждений данного параграфа обобщает на случай любого взаимодействия внутри подсистемы метод малого параметра, развитый для  $n$  пар хищник — жертва в работе:

Chewning W. C., Migratory effects in predator-prey models. — *Math. Biosci.*, 1975, 23, № 3/4, p. 253—262,

где также анализировалась миграционная структура (3.10) (без предположения малости  $\epsilon$ ). В работе:

Freedman H. I., Waltman P. Mathematical models of population interaction with dispersal. I. Stability of two habitats with and without a predator. — *SIAM J. Appl. Math.*, 1977, 32, № 3, p. 631—648,

где проведено подробное исследование общей модели двух взаимодействующих популяций с миграцией между ними, в частности, показано существование равновесия  $z^*$  ( $\epsilon$ ) не только в регулярном случае (т. е. когда якобиан (5.7) не равен 0), но и в некоторых нерегулярных случаях, и получены достаточные условия устойчивости.

§ 6. Описание процессов генного дрейфа в пространственно распределенных популяциях с помощью диффузионных уравнений уже давно (с 30-х годов) используется в математической генетике. В математической же экологии применение диффузионных уравнений для описания динамики пространственно распределенных сообществ началось с работы

Skellam J. G. Random dispersal in theoretical population. — *Biometrika*, 1951, 38, № 2, p. 196—218.

Концепция диффузионной неустойчивости впервые появилась в гидродинамических работах, посвященных исследованию устойчивости некоторых установившихся течений вязкой жидкости (см.

Линь - Цзя Цзяо, Теория гидродинамической устойчивости. — М.: ИЛ, 1958).

Излагая эту концепцию в применении к пространственно распределенным сообществам, мы в основном следуем статье:

Segel L. A., Jackson J. L. Dissipative structure: an explanation and an ecological example. — *J. Theor. Biol.*, 1972, 37, № 3, p. 545—559.

Г Л А В А I X  
УСТОЙЧИВОСТЬ И СЛОЖНОСТЬ  
В МОДЕЛЯХ ЭКОСИСТЕМ

---

§ 1. Экологическое введение

Среди экологов считается почти аксиомой, что более сложные по структуре сообщества и более устойчивы. Существует целый ряд аргументов в пользу этого тезиса, подкрепленных наблюдениями за реальными экосистемами. Так, например, лабораторные системы всего лишь из двух видов хищник — жертва оказываются, как правило, неустойчивыми; вспышки численностей вредителей свойственны более агроценозам, нежели естественным экосистемам, причем эффект их более губителен в тех случаях, когда посевы представляют собой монокультуру. В противоположность этому богатые по видовому составу и межвидовым связям сообщества тропических лесов демонстрируют весьма стабильное функционирование: всплеск численности здесь не происходит, колебания численности выражены гораздо слабее, чем в лесах субарктической зоны с меньшим разнообразием видов и относительно большими их численностями. Считается, что экосистемы сложной структуры могут успешнее противостоять возмущающим факторам среды, а также случайным колебаниям численностей некоторых своих видов, а более простые структуры, как, например, сообщества субарктической фауны, подверженные резким колебаниям численностей, не способны гасить возмущающие воздействия.

Однако практически каждому такому аргументу и наблюдению может быть дано и альтернативное истолкование, не апеллирующее к сложности экосистемы. Так, большую стабильность естественных экосистем по сравнению с агроценозами можно объяснить тем, что виды, образующие естественные экосистемы, прошли уже длительный период коэволюции, а большую стабильность тропических сообществ по сравнению с сообществами субарктической зоны —

дестабилизирующим влиянием резких колебаний климатических условий.

Заметим, что все эти рассуждения опираются отнюдь не на строгое определение понятия сложности экосистемы и меры сложности, а лишь на те интуитивно ясные представления, что возрастание таких параметров экосистемы, как число видов и трофических уровней, число межвидовых связей, сила (или интенсивность) этих связей, соответствует и большей сложности структуры. И хотя не существует формального определения сложности экосистемы, аналогичного по своей универсальности, например, определению стабильности через устойчивость равновесия в соответствующей модели, перечисленные параметры экосистем в явном виде участвуют в системах модельных уравнений, предоставляя тем самым возможность судить о влиянии этих параметров на устойчивость модели. Решение вопроса переводится, таким образом, в область математических моделей динамики экосистем, где проблема соотношения устойчивости и сложности получила название *сложность против устойчивости*.

Данная глава посвящается изложению некоторых подходов к решению проблемы сложность против устойчивости, и, как будет показано ниже, математический анализ проблемы пока не позволяет отдать предпочтение какой-либо из двух противоположных экологических точек зрения.

## § 2. Устойчивость систем без самолимитирования

Анализ моделей сообществ с точки зрения соотношения свойств устойчивости и сложности начнем с рассмотрения сообщества из двух трофических уровней, каждый из которых содержит по  $n$  видов. Если самолимитирование и конкуренция видов одного и того же уровня отсутствуют, то динамика такого сообщества в классе вольтерровских уравнений описывается системой

$$\begin{aligned} \frac{dH_i}{dt} &= H_i \left( b_i - \sum_{j=1}^n \beta_{ij} P_j \right), & i = 1, \dots, n, \\ \frac{dP_i}{dt} &= P_i \left( -g_i + \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} H_j \right). \end{aligned} \quad (2.1)$$

Здесь  $H_i(t)$  и  $P_i(t)$  — численности  $i$ -х видов жертвы и хищника соответственно, а  $b_i, g_i, \beta_{ij}, \gamma_{ij}$  — положительные параметры. При этом мы не накладываем больше никаких ограничений на структуру трофических связей между двумя уровнями — специализация каждого вида-хищника на потреблении видов-жертв может быть любой. Единственное естественное требование к совокупности параметров модели — это существование положительного равновесия  $[H^*, P^*]$ , которое определяется как положительное решение распадающейся системы уравнений

$$\Gamma H^* = g, \quad B P^* = b \quad (2.2)$$

с неотрицательными  $n \times n$ -матрицами  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$  и  $B = \|\beta_{ij}\|$  и векторами правых частей  $g = [g_1, \dots, g_n]^T$  и  $b = [b_1, \dots, b_n]^T$ .

Линеаризация (2.1) в точке равновесия  $[H^*, P^*]$  дает матрицу сообщества, состоящую из четырех блоков  $n \times n$ :

$$A = \begin{vmatrix} 0 & -B^* \\ \Gamma^* & 0 \end{vmatrix}, \quad (2.3)$$

где  $B^*$  и  $\Gamma^*$  — это матрицы с элементами

$$\beta_{ij}^* = H_i^* \beta_{ij}, \quad \gamma_{ij}^* = P_i^* \gamma_{ij}. \quad (2.3')$$

Можно показать, что характеристический многочлен  $D_{2n}(\lambda)$  матрицы  $A$  со структурой (2.3) представляет собой многочлен  $n$ -й степени относительно  $\lambda^2$ . Действительно, разложим характеристический определитель

$$D_{2n}(\lambda) = \begin{vmatrix} \lambda I & B^* \\ -\Gamma^* & \lambda I \end{vmatrix} \quad (2.4)$$

по первым  $n$  строкам. Первое слагаемое нашей суммы, очевидно, равно

$$\det \lambda I \cdot \det \lambda I = \lambda^{2n}.$$

Рассмотрим, далее, минор, составленный из столбцов с номерами  $i_1, \dots, i_n$ , и пусть  $i_1$ -й, ...,  $i_s$ -й из них принадлежат подматрице  $\lambda I$ , а  $i_{s+1}$ -й, ...,  $i_n$ -й столбцы — подматрице  $B^*$  ( $s$  может принимать значения  $(n-1), (n-2), \dots, 1$ ). После соответствующей перестановки своих строк этот минор (с точностью до знака) будет иметь вид

$$\det \begin{pmatrix} 1 & 2 & \dots & n \\ i_1 & i_2 & \dots & i_n \end{pmatrix} = \pm \frac{\begin{vmatrix} \lambda & & & B_s^{*'} \\ & \lambda & & \\ & & \dots & \\ & & & \lambda \end{vmatrix}}{\begin{vmatrix} & & & \\ & & & \\ & & & \\ 0_{(n-s) \times s} & & & B_s^{*''} \end{vmatrix}} = \pm \lambda^s \det B_s^{*''}, \quad (2.5)$$

где  $B_s^*$  и  $B_s^{**}$  — некоторые подматрицы  $B^*$ . Алгебраическое дополнение к данному минору строится на нижних  $n$  строках матрицы  $A$ , на  $(n - s)$  столбцах подматрицы  $(-\Gamma^*)$  и  $s$  столбцах подматрицы  $\lambda I$ . Отсюда аналогично (2.5) получаем, что это алгебраическое дополнение равно

$$\pm \det A \begin{pmatrix} n+1 & n+2 & \dots & 2n \\ i_1 & i_2 & \dots & i_n \end{pmatrix} = \pm \lambda^s \det (-\Gamma_s^{*'}), \quad (2.6)$$

где  $\Gamma_s^{*'}$  — соответствующая подматрица  $\Gamma^*$ .

Из (2.5) и (2.6) следует, что все слагаемые в разложении характеристического определителя (2.4) имеют вид

$$\pm \lambda^{2s} \det B_s^{**} \cdot \det \Gamma_s^{*'},$$

т. е. характеристический многочлен  $D_{2n}(\lambda)$  содержит лишь четные степени  $\lambda$ :

$$D_{2n}(\lambda) = \lambda^{2n} + a_2 \lambda^{2n-2} + \dots + a_{2n-2} \lambda^2 + a_{2n}. \quad (2.7)$$

Следовательно, если в спектре матрицы сообщества  $A$  присутствует число  $\lambda = \xi + i\xi$ , то и число  $-\lambda = -\xi - i\xi$  является собственным значением  $A$ . Таким образом, либо спектр  $A$  целиком состоит из чисто мнимых чисел и равновесие  $[H^*, P^*]$  нейтрально устойчиво, либо в спектре обязательно найдется собственное число с положительной действительной частью и равновесие неустойчиво.

Итак, система  $n$  хищников —  $n$  жертв (2.1) в лучшем случае обладает такой же устойчивостью, как и аналогичная система 1 хищник — 1 жертва (§ 2 гл. III), а в общем случае более вероятно, что среди  $2n$  корней многочлена (2.7) не все будут чисто мнимыми, т. е. равновесие будет неустойчивым. На конкретных примерах систем (2.1) нетрудно убедиться, что возможны обе ситуации — как нейтральная устойчивость равновесия с колебаниями траекторий возле него, так и неустойчивость с вымиранием некоторых видов.

Заметим, что этот вывод естественно распространяется и на системы более общего вида, нежели (2.1), а именно, системы из  $m$  взаимодействующих видов, численности которых  $N_i(t)$  подчиняются уравнениям

$$\frac{dN_i}{dt} = F_i(N_i) G_i(N), \quad i = 1, \dots, m, \quad (2.8)$$

причем функция  $G_i(N)$  не зависит от  $N_i$ , т. е.

$$\partial G_i(N) / \partial N_i \equiv 0, \quad i = 1, \dots, m. \quad (2.9)$$

Уравнения (2.8) означают, что собственная скорость прироста каждого вида  $F_i(N_i)$  выделяется из общей суммы взаимодействий с остальными видами. Если нетривиальное равновесие  $N^*$  определяется как положительное решение уравнений  $G_i(N^*) = 0$  ( $i = 1, \dots, m$ ), то все диагональные элементы матрицы сообщества равны нулю:

$$a_{ii} = \partial F_i(N_i^*) / \partial N_i \cdot G_i(N^*) = 0, \quad i = 1, \dots, m,$$

т. е. сообщество целиком состоит из видов, не обладающих в равновесии ни самолимитированием, ни самостимулированием. Поскольку сумма собственных чисел  $A$  равна нулю:

$$\lambda_1 + \dots + \lambda_m = a_{11} + \dots + a_{mm} = 0,$$

здесь снова возможны лишь две ситуации — либо чистая мнимость всех (попарно комплексно-сопряженных)  $\lambda_j$ , либо наличие  $\lambda_j$  как с отрицательными, так и с положительными  $\text{Re } \lambda_j$ . Первая из этих ситуаций всегда реализуется в системе из  $m = 2$  видов, а при  $m > 2$  более вероятна вторая.

Таким образом, в рассмотренном — достаточно широком — классе простых моделей с ростом числа видов устойчивость может только ухудшаться. Интуитивно ясно, что при прочих равных условиях более сложной следует считать систему с бóльшим числом видов, так что мы имеем здесь пример того, как возрастание сложности модели сообщества ухудшает ее устойчивость.

### § 3. Влияние хищничества на устойчивость конкурентного сообщества

В предыдущем параграфе исследовалась связь устойчивости с возрастанием числа видов в сообществе из двух трофических уровней. А как влияет на устойчивость возрастание числа самих трофических уровней? Увеличивает ли, скажем, устойчивость одноуровневой системы добавление второго уровня (хищников, питающихся видами первого)? В экологической литературе можно найти примеры ситуаций, дающих различные ответы на этот вопрос. В одних работах было получено, что устойчивость одного трофического уровня может сопровождаться неустойчивостью двухуровневого сообщества (I), в других — что неустойчивое конкурентное сообщество жертв может стабилизироваться влиянием хищничества, в результате чего двухуров-

невая система оказывается устойчивой (II). Кроме того, высказывались соображения в пользу того, что устойчивость одного уровня должна — благодаря механизмам обратной связи — обеспечивать устойчивость второго уровня и, следовательно, устойчивость сообщества в целом (III), и наоборот, неустойчивость одного уровня должна порождать неустойчивость всей системы (IV). Итог всей этой дискуссии выражается в мнении, что вряд ли следует ожидать общего ответа на эти вопросы, который не зависел бы от конкретных особенностей рассматриваемых трофических структур.

Простейшая модель, в которой могут быть получены все вышеописанные явления, — это вольтерровская система 1 хищник — 2 жертвы с конкуренцией на уровне жертв. В обозначениях предыдущего параграфа уравнения модели записываются в виде

$$\begin{aligned} dH_1/dt &= H_1 (b_1 - \alpha_{11}H_1 - \alpha_{12}H_2 - \beta_1P), \\ dH_2/dt &= H_2 (b_2 - \alpha_{21}H_1 - \alpha_{22}H_2 - \beta_2P), \\ dP/dt &= P (-g + \gamma_1H_1 + \gamma_2H_2), \end{aligned} \quad (3.1)$$

где  $\alpha_{ij} \geq 0$  — коэффициенты конкуренции между видами-жертвами.

Допустим, что (3.1) обладает нетривиальным равновесием  $[H_1^*, H_2^*, P^*]$  и частично положительным равновесием  $[H_1^*, H_2^*, 0]$ , и рассмотрим сначала динамику жертв в отсутствие хищника ( $P(t) \equiv 0$ ). Тогда для устойчивости равновесия  $H^0$  по линейному приближению необходимо и достаточно, чтобы выполнялось условие

$$\det \|\alpha_{ij}\| = \alpha_{11}\alpha_{22} - \alpha_{12}\alpha_{21} > 0, \quad (3.2)$$

которое означает, что давление конкуренции между особями одного и того же вида сильнее, чем между особями разных видов.

Обратимся теперь к условиям устойчивости нетривиального равновесия полной системы  $[H_1^*, H_2^*, P^*]$ . Линеаризация (3.1) дает матрицу сообщества третьего порядка

$$A = \begin{vmatrix} -A^* & -B^* \\ \gamma^* & 0 \end{vmatrix}, \quad (3.3)$$

где  $2 \times 2$ -блок  $B^*$  определен в (2.3') и аналогично тому

$$A^* = \text{diag} \{H_1^*, H_2^*\} \|\alpha_{ij}\| \quad \text{и} \quad \gamma^* = [\gamma_1 P^*, \gamma_2 P^*].$$

Чтобы иметь возможность сравнить условия устойчивости одного уровня и всей системы, рассмотрим более частный случай, когда

$$\beta_1^* = \beta_2^* = \beta, \quad \gamma_1^* = \gamma_2^* = \gamma. \quad (3.4)$$

В частности, это может быть случай, когда  $H_1^* = H_2^*$  и жертвы обоих видов потребляются с одинаковой интенсивностью, т. е.  $\beta_1 = \beta_2$ , и одинаково «полезны» для хищника, т. е.  $\gamma_1 = \gamma_2$ . Тогда характеристический многочлен матрицы (3.3) имеет вид

$$D_3(\lambda) = \lambda^3 + (\alpha_{11} + \alpha_{22})\lambda^2 + (\det\|\alpha_{ij}\| + 2\beta\gamma)\lambda + \beta\gamma(\alpha_{11} + \alpha_{22} - \alpha_{12} - \alpha_{21}), \quad (3.5)$$

и определители Гурвица равны

$$\begin{aligned} \Delta_1 &= \alpha_{11} + \alpha_{22} > 0, \\ \Delta_2 &= (\alpha_{11} + \alpha_{22}) \det\|\alpha_{ij}\| + \beta\gamma(\alpha_{11} + \alpha_{22} - \alpha_{12} - \alpha_{21}), \\ \Delta_3 &= \beta\gamma(\alpha_{11} + \alpha_{22} - \alpha_{12} - \alpha_{21})\Delta_2. \end{aligned}$$

Если  $\Delta_2 > 0$ , то условие  $\Delta_3 > 0$  эквивалентно

$$\alpha_{11} + \alpha_{22} - \alpha_{12} - \alpha_{21} > 0, \quad (3.6)$$

ему можно дать интерпретацию, аналогичную (3.2) в том, что внутривидовая конкуренция жертв сильнее, чем межвидовая.

Поскольку критерием устойчивости матрицы (3.3) выступают условия (3.6) и  $\Delta_2 > 0$ , ясно, что для устойчивости достаточно, например, выполнения (3.6) и (3.2) — при этом устойчивы как изолированный уровень жертв, так и система в целом (ситуация III). В то же время, если  $\beta$  и  $\gamma$  достаточно велики, т. е. процесс хищничества влияет на динамику сообщества в большей степени, чем конкуренция, то условие  $\Delta_2 > 0$  вполне может выполняться, даже когда (3.2) нарушено, обеспечивая стабилизацию неустойчивой конкуренции (ситуация II). С другой стороны, коэффициенты конкуренции можно выбрать и так, что условие (3.2) будет соблюдено, а (3.6) нарушено, т. е. влияние хищничества будет дестабилизировать устойчивое конкурентное сообщество (ситуация I). И, наконец, выполнение условий, противоположных (3.2) и (3.6), порождает неустойчивость как од-

ного изолированного уровня, так и всей системы (ситуация IV). Графическая иллюстрация возможности всех этих ситуаций в пространстве коэффициентов конкуренции, представлена на рис. 47.

Таким образом, уже в рамках одной и той же качественной структуры сообщества возможны любые варианты со-

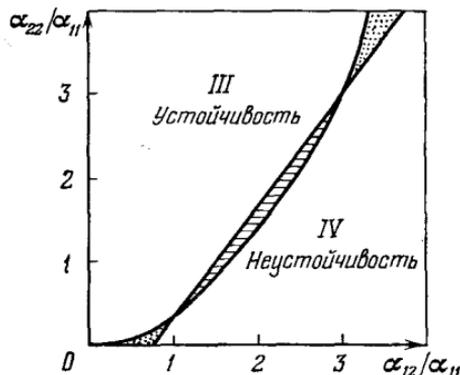


Рис. 47. Пересечение областей устойчивости и неустойчивости, задаваемых условиями (3.2) и (3.6), в пространстве параметров ( $\alpha_{12}/\alpha_{11}$ ,  $\alpha_{21}/\alpha_{11}$ ,  $\alpha_{22}/\alpha_{11}$ ). Ради наглядности представлено типичное двумерное сечение плоскостью  $\alpha_{12} = 3\alpha_{21}$ . Римские цифры обозначают области, соответствующие описанным в тексте ситуациям (горизонтальная штриховка — I, точечная — II).

отношения между устойчивостью одного трофического уровня и двухуровневой системы в целом, осуществляемые в зависимости от конкретных количественных значений параметров взаимодействия. Итак, переход к более сложной трофической структуре может иметь в данном случае самые различные последствия для устойчивости системы.

#### § 4. Устойчивость $n$ пар хищник — жертва, связанных по конкуренции

Предметом рассмотрения данного параграфа по-прежнему будет сообщество из двух трофических уровней, взаимодействие между которыми описывается системой типа (2.1). Если каждый из видов-жертв служит пищей лишь одному из  $n$  видов-хищников (хищники узкоспециализированы), то сообщество фактически распадается на  $n$  не связанных между собой пар хищник — жертва. Эти пары, как известно

(см. гл. III), обладают нетривиальным нейтрально устойчивым равновесием и периодическими траекториями в окрестности этого равновесия.

Усложним систему, предположив, что жертвы соседних пар конкурируют за некоторый ресурс (рис. 48), и допустим, что влияние конкуренции на динамику гораздо слабее, чем

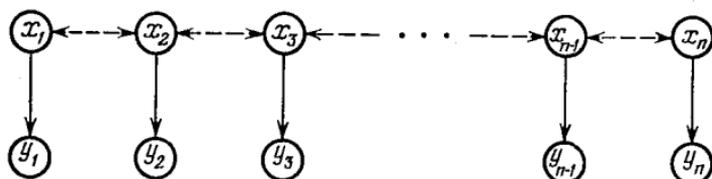


Рис. 48. Совокупность  $n$  пар хищник — жертва, связанных по конкуренции среди жертв; сплошные стрелки соответствуют отношениям хищничества, штриховые — отношениям конкуренции.

трофические взаимодействия. Тогда с введением малого параметра  $\varepsilon > 0$  система вольтерровских уравнений такого сообщества запишется в виде \*)

$$\begin{aligned} \frac{dH_i}{dt} &= H_i [b_i - \varepsilon (H_{i-1} + H_{i+1}) - \beta_i P_i], \\ \frac{dP_i}{dt} &= P_i [-g_i + \gamma_i H_i], \quad i = 1, \dots, n. \end{aligned} \quad (4.1)$$

Система (4.1) обладает равновесием с компонентами

$$\begin{aligned} H_i^* &= g_i / \gamma_i, \quad i = 1, \dots, n, \\ P_i^* &= [b_i - \varepsilon (H_{i-1}^* + H_{i+1}^*)] / \beta_i, \end{aligned} \quad (4.2)$$

которые положительны, если

$$\varepsilon < \min_i \{b_i / (H_{i-1}^* + H_{i+1}^*)\}, \quad (4.3)$$

т. е. во всяком случае при достаточно малом  $\varepsilon$ . Итак, слабая связь по конкуренции сохраняет в системе нетривиальное равновесие, хотя и уменьшает равновесные численности хищников по сравнению с изолированными парами.

Чтобы выяснить, как подобное усложнение системы влияет на устойчивость равновесия, исследуем собственные

\*) Для удобства записи полагаем  $H_0(t) \equiv H_{n+1}(t) \equiv 0$ ,

числа  $\lambda_k(\varepsilon)$  матрицы системы (4.1), линеаризованной в равновесии (4.2). Явный вид зависимости равновесных численностей от  $\varepsilon$  позволяет не прибегать к схеме, развитой в § 5 гл. VIII, а получить оценку  $\lambda_k(\varepsilon)$  более простым путем.

Матрица сообщества для вольтерровской системы (4.1) имеет вид (см. § 5 гл. IV)

$$\mathcal{A}(\varepsilon) = -\text{diag}\{H_1^*, \dots, H_n^*, P_1^*, \dots, P_n^*\} \times \left\| \begin{array}{c|c} A(\varepsilon) & \text{diag}\{\beta_1, \dots, \beta_n\} \\ \hline \text{diag}\{-\gamma_1, \dots, -\gamma_n\} & 0 \end{array} \right\|, \quad (4.4)$$

где конкурентная структура задается матрицей

$$A(\varepsilon) = \left\| \begin{array}{cccc} 0 & \varepsilon & & \\ \varepsilon & 0 & \varepsilon & \\ \cdot & \cdot & \cdot & \\ & \cdot & \cdot & \cdot \\ & & \cdot & \cdot & \cdot \\ & & & \varepsilon & 0 & \varepsilon \\ & & & & \varepsilon & 0 \end{array} \right\|. \quad (4.5)$$

Разлагая характеристический определитель матрицы (4.4)

$$D_{2n}(\lambda) = \det(\lambda I - \mathcal{A}(\varepsilon))$$

по последней строке, затем получившиеся миноры — один по  $n$ -му, а другой по  $(2n - 1)$ -му столбцу, получим:

$$D_{2n}(\lambda) = (\lambda^2 + \beta_n \gamma_n H_n^* P_n^*) D_{2(n-1)}(\lambda) - \varepsilon^2 H_n^* H_{n-1}^* \lambda^2 D_{2(n-2)}(\lambda), \quad (4.6)$$

причем непосредственное вычисление дает

$$D_0(\lambda) \equiv 1, \quad D_2(\lambda) = \lambda^2 + \beta_1 \gamma_1 H_1^* P_1^*. \quad (4.7)$$

Отсюда видно, что  $D_{2n}(\lambda)$  есть многочлен степени  $n$  относительно  $\lambda^2$ , т. е., как и в предыдущем параграфе, либо в спектре  $\mathcal{A}(\varepsilon)$  имеются числа как с отрицательной, так и с положительной действительной частью и равновесие неустойчиво, либо все собственные числа чисто мнимые и равновесие нейтрально устойчиво. Следовательно, уже можно утверждать, что рассмотренное усложнение — объединение в конкурентную структуру (4.5) — не способно стабилизировать систему, а сохраняет ли оно нейтральный характер равновесия изолированных пар или же дестабилизирует его, покажет оценка  $\lambda_k(\varepsilon)$ .

Для получения оценки  $\lambda_k(\varepsilon)$  с точностью до  $O(\varepsilon^2)$  в выражении (4.6) можно пренебречь вторым слагаемым,

содержащим члены со степенями  $\varepsilon^2$  и выше. Тогда с учетом (4.7) получим

$$D_{2n}(\lambda) \approx (\lambda^2 + \beta_n \gamma_n H_n^* P_n^*) (\lambda^2 + \beta_{n-1} \gamma_{n-1} H_{n-1}^* P_{n-1}^*) \dots (\lambda^2 + \beta_1 \gamma_1 H_1^* P_1^*),$$

откуда видно, что чисто мнимые корни с точностью  $O(\varepsilon^2)$  равны

$$\lambda_k^\pm(\varepsilon) = \pm i \sqrt{g_k [b_k - \varepsilon (H_{k-1}^* + H_{k+1}^*)]}, \quad k = 1, \dots, n. \quad (4.8)$$

Итак, при достаточно малых  $\varepsilon$  нейтральная устойчивость равновесия сохраняется, а если вспомнить, что частота колебаний в окрестности равновесия для изолированной пары равна  $\sqrt{b_k g_k}$ , из (4.8) становится ясно, что слабая конкуренция на уровне жертв приводит к уменьшению частот колебаний в линейном приближении траекторий.

С другой стороны, нетрудно убедиться, что увеличение значения  $\varepsilon$  приведет к нарушению необходимых условий чистой мнимости корней многочлена  $D_{2n}(\lambda)$ , т. е. к появлению собственных чисел с  $\text{Re } \lambda(\varepsilon) > 0$  и неустойчивости равновесия. Значит, усиление конкурентной связи между парами дестабилизирует сообщество.

Если предположить наличие межвидовой конкуренции на уровне не жертв, а хищников, причем конкуренции не за виды-жертвы, а за какие-либо неистребляемые ресурсы (например, местообитание), то динамика системы будет описываться уравнениями

$$\begin{aligned} \frac{dH_i}{dt} &= H_i [b_i - \beta_i P_i], \quad i = 1, \dots, n, \\ \frac{dP_i}{dt} &= P_i [-g_i + \gamma_i H_i - \varepsilon (P_{i-1} + P_{i+1})]. \end{aligned} \quad (4.9)$$

Устойчивость нетривиального равновесия системы (4.9)

$$H_i^* = [g_i + \varepsilon (P_{i-1}^* + P_{i+1}^*)] / \gamma_i, \quad P_i^* = b_i / \beta_i, \quad (4.10)$$

существующего, очевидно, уже при любом  $\varepsilon > 0$ , исследуется аналогично предыдущему. Аналог соотношения (4.6) для характеристического многочлена имеет вид

$$D_{2n}(\lambda) = (\lambda^2 + \beta_n \gamma_n H_n^* P_n^*) D_{2(n-1)}(\lambda) - \varepsilon^2 P_n^* P_{n-1}^* \lambda^2 D_{2(n-2)}(\lambda),$$

откуда оценка собственных чисел равна

$$\lambda_k^\pm(\varepsilon) = \pm i \sqrt{g_k [g_k + \varepsilon (P_{k-1}^* + P_{k+1}^*)]}. \quad (4.11)$$

Таким образом, влияние межвидовой конкуренции среди хищников аналогично предыдущему с той лишь разницей, что частоты колебаний линейного приближения в окрестности нейтрально устойчивого равновесия соответствующим образом увеличиваются.

### § 5. Устойчивость сообществ со случайной структурой

В предыдущих параграфах вопрос о соотношении устойчивости и сложности исследовался для моделей двухуровневых систем, причем возрастание сложности происходило лишь по одному какому-либо свойству: увеличение числа видов (§ 2), добавление нового трофического уровня (§ 3), введение связей между подсистемами (§ 4). Несколько более общий подход к проблеме состоит в выяснении вопроса, какова вероятность того, что сообщество с заданным числом видов, фиксированным числом межвидовых взаимодействий и некоторым уровнем интенсивности этих взаимодействий будет обладать устойчивой структурой. Увеличение любого из перечисленных параметров сообщества можно рассматривать как возрастание сложности системы, так что явный вид зависимости вероятности устойчивости от этих параметров позволил бы судить о соотношении устойчивости и сложности.

Заметим, что поскольку нет априорных оснований считать межвидовые воздействия одного знака, скажем  $+$ , более сложными, нежели знака  $-$ , данный подход не конкретизирует знаки этих воздействий. Если ограничить класс рассматриваемых моделей системами обыкновенных дифференциальных уравнений, то аналогичные соображения можно высказать и по поводу конкретного вида правых частей уравнений, т. е. функциональной формы межвидовых взаимодействий. Как и прежде, мы будем предполагать лишь, что в системе существует нетривиальное равновесие (с положительными численностями всех видов) и что уравнения модели допускают линеаризацию в точке равновесия. Тогда вопрос об устойчивости равновесия сводится к анализу собственных чисел матрицы сообщества (см. § 6 гл. IV) и задача определения вероятности устойчивости структуры формулируется следующим образом.

Рассмотрим сообщество, состоящее из  $n$  видов, и предположим, что в отсутствие всяких межвидовых взаимодей-

ствий все эти виды устойчивы. Это значит, что все диагональные элементы матрицы  $A$  отрицательны, т. е. все виды обладают самолимитированием. Для определенности будем считать, что

$$a_{ii} = -1, \quad i = 1, \dots, n. \quad (5.1)$$

Определим *связность* матрицы  $A$  (или соответствующего ей ориентированного графа) как долю  $C$  ненулевых элементов матрицы  $A$  по отношению к общему числу недиагональных элементов  $n(n-1)$  (или как отношение числа ребер графа к максимальному топологически возможному). Ясно, что  $0 \leq C \leq 1$ , и величину  $C$  можно также интерпретировать как вероятность того, что выбранный наудачу элемент  $a_{ij}$  окажется ненулевым, или же (в терминах структуры сообщества) что вид  $j$  оказывает какое-то влияние на вид  $i$ .

Таким образом,  $a_{ij} = 0$  с вероятностью  $1 - C$  и  $a_{ij} \neq 0$  с вероятностью  $C$ , и если считать, что с равной вероятностью  $a_{ij} > 0$  и  $a_{ij} < 0$ , то величину  $a_{ij}$  нужно выбирать, следуя какому-то вероятностному закону с нулевым средним и симметричной плотностью распределения. Примером может служить нормальное распределение с нулевым средним и дисперсией  $\sigma^2$ . Конечное значение дисперсии (для простоты одинаковое у всех  $a_{ij}$ ) служит некоторой средней мерой интенсивности межвидовых взаимодействий.

Итак, матрица сообщества  $A$  (а вместе с ней и соответствующая структура сообщества) конструируется случайным образом согласно правилам:

$$\text{при } i = j \quad a_{ii} = -1, \quad i = 1, \dots, n; \quad (5.1)$$

$$\text{при } i \neq j \quad \begin{cases} a_{ij} = 0 \text{ с вероятностью } 1 - C, \\ a_{ij} \neq 0 \text{ с вероятностью } C \text{ и выбирается} \\ \text{из случайного распределения с нулевым} \\ \text{средним и дисперсией } \sigma^2; \end{cases} \quad (5.2)$$

при этом стоит задача определения вероятности

$$P(n, C, \sigma) = P\{\operatorname{Re} \lambda_i(A) < 0, \quad i = 1, \dots, n\}, \quad (5.3)$$

т. е. вероятности того, что матрица, выбранная из всего ансамбля матриц с описанными свойствами, будет соответствовать устойчивому сообществу.

Оказывается, при достаточно больших  $n$  справедливы довольно простые оценки для вероятности  $P(n, C, \sigma)$ : если

$$\sigma\sqrt{nC} < 1, \quad (5.4)$$

то  $P(n, C, \sigma) \rightarrow 1$ , а если

$$\sigma\sqrt{nC} > 1, \quad (5.5)$$

то  $P(n, C, \sigma) \rightarrow 0$ . Это значит, что пока выполняется условие (5.4), матрица  $A$  почти всегда устойчива, а как только увеличение числа видов  $n$ , связности  $C$  либо уровня интенсивности взаимодействий  $\sigma$ , т. е. возрастание сложности системы, приводит к условию (5.5), матрица  $A$  почти наверняка оказывается неустойчивой. Таким образом, условие (5.4) задает некий критический уровень сложности, выше которого система теряет устойчивость, причем переход к неустойчивости происходит довольно резко.

Условия (5.4) и (5.5) получены для больших  $n \gg 1$ , но, как показывают многочисленные машинные эксперименты методом Монте-Карло, они сохраняют свой смысл и при умеренных значениях  $n \sim 10$ .

Из условий (5.4) и (5.5) напрашивается вывод, что две системы с одним и тем же числом видов и различными значениями  $\sigma_1, \sigma_2$  и  $C_1, C_2$  вероятнее всего будут иметь одни и те же свойства с точки зрения устойчивости, если

$$\sigma_1^2 C_1 \approx \sigma_2^2 C_2. \quad (5.6)$$

Иными словами, если в устойчивой структуре  $C$  велико, т. е. каждый вид взаимодействует со многими другими, то интенсивность этих взаимодействий должна быть достаточно низкой, и наоборот, в структурах со слабой связностью интенсивность взаимодействия должна быть достаточно велика. Эти выводы часто подтверждаются в экологической практике.

## § 6. Критика предыдущей схемы и альтернативные подходы

Полученный в предыдущем параграфе столь определенный вывод об устойчивости случайной структуры, в общем, не удивителен, ибо он служит иллюстрацией к общестатистической закономерности: системы, организованные из большого числа одинаковых случайных элементов, с боль-

шой вероятностью имеют вполне определенные свойства. Рассмотренная схема конструирования матрицы сообщества является, с одной стороны, довольно общей, поскольку взаимодействия моделируются случайными как по величине, так и по знаку, а с другой стороны, она слишком ограничена условием (5.1), т. е. предположением, что все виды обладают самолимитированием по численности. В то же время вполне возможны ситуации, когда часть видов сообщества, например, автотрофные организмы в отсутствие хищничества и конкуренции за лимитирующий ресурс, наоборот, демонстрируют самовозрастание, т. е.  $a_{ii} > 0$ . Возражения против полной случайности в схеме конструирования структуры экосистем, а следовательно, и против вытекающего отсюда вывода о дестабилизирующем влиянии возрастания сложности сводятся в основном к следующим двум моментам.

1. Полная случайность в выборе элементов  $a_{ij}$  игнорирует те связи, которые присущи системе как модели биологического сообщества. Например, если вид  $N_i$  служит пищей виду  $N_j$ , а выедание описывается трофической функцией  $V_{ij}(N_i)$ , то, согласно аргументации § 2 гл. V, прирост биомассы  $N_j$  не может быть больше чем  $k_i V_{ij}(N_i)$ , где  $0 < k \leq 1$  — к. п. д. переработки биомассы жертв в биомассу хищников. Отсюда следует, что для пары видов  $i$  и  $j$  соответствующие элементы матрицы  $A$  с большей вероятностью должны быть связаны соотношением  $|a_{ji}| \leq |a_{ij}|$ . В экосистеме из нескольких трофических уровней знаки взаимодействий между видами разных уровней уже строго детерминированы, а не случайны, и доля  $C$  ненулевых элементов  $a_{ij}$  уже не может быть полностью случайно распределена между всеми элементами матрицы  $A$  — обязательно не равны нулю хотя бы некоторые из  $a_{ij}$ , соответствующие влиянию видов одного уровня на другой, так как в противном случае теряет смысл само понятие трофического уровня. При этом лишь некоторые, а не все (как в схеме предыдущего параграфа) элементы  $a_{ij}$  реализуются с некоторой вероятностью  $C$ .

Учет подобных ограничений при случайном конструировании матрицы сообщества приводит к большому разнообразию формальных постановок задач и часто дает противоположный результат: с возрастанием сложности системы вероятность устойчивости увеличивается.

2. Случайный выбор элементов матрицы и последующая проверка свойства  $\operatorname{Re} \lambda(A) < 0$  неявно предполагает, что при всяком выборе элементов в системе существует нетривиальное (положительное) равновесие  $N^*$ . Ясно, что фактически это эквивалентно допущению, что наряду с изменчивостью элементов  $a_{ij}$ , отражающих структуру сообщества, меняются должным образом и остальные параметры системы, обеспечивая существование равновесия  $N^*$ . Например, для вольтерровских систем (гл. IV, VI)

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left( \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j \right), \quad i = 1, \dots, n, \quad (6.1)$$

где равновесие  $N^*$  отыскивается как решение линейной системы уравнений (3.1) гл. IV с матрицей взаимодействий и вектором правых частей, состоящим из емкостей среды для каждого вида, изменение элементов матрицы предполагает и соответствующие изменения правых частей, т. е. параметров среды. Если же предполагать постоянство среды, то вариации элементов матрицы (по величине и знаку), деформируя  $n$ -гранный угол положительных решений (см. § 4 гл. VI), могут привести к тому, что вектор правых частей окажется вне этого угла, т. е. в системе не будет положительного равновесия.

Если, например, в системе (6.1) численности  $N_i(t)$  выражены в долях емкости среды, т. е.

$$\gamma_{ii}/\varepsilon_i = 1, \quad i = 1, \dots, n,$$

то в случае, когда все остальные  $\gamma_{ij} = \gamma$  положительны (полностью конкурентное сообщество), равновесные значения  $N_i^*$  равны

$$N_i^* = \frac{1}{1 + \gamma(n-1)}, \quad i = 1, \dots, n, \quad (6.2)$$

а в случае, когда  $\gamma_{ij} = -\gamma$  для всех  $i, j$  (полностью симбиотическое сообщество),

$$N_i^* = \frac{1}{1 - \gamma(n-1)}, \quad i = 1, \dots, n. \quad (6.3)$$

Из формул (6.2) и (6.3) видно, что в первом случае  $N_i^* > 0$  при любом числе видов и любой интенсивности взаимодействия  $\gamma$ , а во втором — лишь при условии  $\gamma(n-1) < 1$ .

Подобные соображения послужили основанием для рассмотрения в схеме случайного конструирования матрицы сообщества  $A$  лишь тех случаев, которым соответствуют положительные равновесия  $N^*$  (в некоторых работах предлагалось называть эти случаи «осуществимыми» (feasible)). Оказывается, что доля устойчивых матриц  $A$  на множестве осуществимых вариантов гораздо выше, чем на множестве всех возможных конструкций. Этот результат в общем не удивителен, поскольку условия положительности равновесия часто оказываются достаточными и для его устойчивости, как, например, в случае диссипативных вольтерровских систем (см. § 3 гл. IV).

### § 7. Связная устойчивость

В двух предыдущих параграфах было показано, что различные схемы случайного конструирования структуры сообщества дают прямо противоположные выводы о влиянии сложности на устойчивость. Вместе с тем существуют целые классы матриц, у которых вариации элементов вообще не нарушают их устойчивости и устойчивость сохраняется с изменением характеристик  $n$ ,  $C$ ,  $\sigma$ . Иными словами, изменение сложности в системах с такими матрицами вообще никак не влияет на устойчивость (если об устойчивости судить лишь по выполнению условия  $\operatorname{Re} \lambda(A) < 0$ ).

Одним из примеров такого класса матриц служат знак-устойчивые матрицы (§ 6 гл. IV), где вариации элементов, не нарушающие их знаковой структуры, сохраняют и устойчивость. Таким образом, в этом классе изменение сложности за счет  $\sigma$  и  $n$  не влияет на устойчивость.

Другим примером служат так называемые *связно устойчивые* матрицы, которые определяются следующим образом. Пусть матрица сообщества  $\mathcal{A}$  размера  $n \times n$  со всеми отрицательными диагональными элементами представлена в виде

$$\mathcal{A} = A - \operatorname{diag} \{ \alpha_1, \dots, \alpha_n \}, \quad (7.1)$$

где  $A = \| a_{ij} \|$ , причем

$$\alpha_i > a_{ii} \geq 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (7.2)$$

Определим матрицу взаимосвязи как матрицу  $E$  с элементами  $e_{ij}$  из промежутка

$$0 \leq e_{ij} \leq 1, \quad i, j = 1, \dots, n; \quad (7.3)$$

если  $e_{ij} \neq 0$ , то вид  $j$  оказывает влияние на вид  $i$ . Для всякой матрицы  $E = \|e_{ij}\|$  можно рассмотреть матрицу с элементами

$$\begin{aligned} a_{ii}e_{ii} - \alpha_i, & \quad i = j, \\ a_{ij}e_{ij}, & \quad i \neq j, \end{aligned} \quad (7.4)$$

что соответствует ослаблению определенных связей исходной структуры, но отрицательность диагональных элементов сохраняется при любых значениях  $e_{ii} \leq 1$ .

Обозначим

$$\mathfrak{A} = \text{diag} \{\alpha_1, \dots, \alpha_n\}.$$

Матрица  $\mathcal{A} = A - \mathfrak{A}$  называется связно устойчивой, если для любой матрицы взаимосвязи  $E$  устойчива матрица

$$A * E - \mathfrak{A}, \quad (7.5)$$

где символ  $*$  означает произведение матриц в смысле Адамара \*). Иными словами, при любых значениях  $e_{ij}$  из (7.3) сохраняется устойчивость матрицы с элементами (7.4).

Для сообществ связная устойчивость означает сохранение устойчивости при любом ослаблении (вплоть до исчезновения) существующих в сообществе межвидовых связей. В крайнем случае, когда  $E = 0$  и сообщество распадается на  $n$  изолированных видов, сохранение устойчивости гарантируется за счет самолимитирования всех видов (условие (7.2)).

Интересно выяснить, как соотносятся понятия связной и знаковой устойчивости матриц. Напомним, что критерием знак-устойчивости матриц, у которых все диагональные элементы отрицательны, является отсутствие отношений симбиоза и конкуренции, а также замкнутых петель длины более 2 в соответствующем знаковом ориентированном графе (теорема 1 § 6 гл. IV). Умножение (в смысле Адамара) на любую матрицу взаимосвязи  $E$  означает, во-первых, изменение величины элементов матрицы сообщества и, во-вторых, обращение некоторых  $a_{ij}$  в нуль (когда соответствующие  $e_{ij} = 0$ ), т. е. исчезновение соответствующих дуг ориентированного графа. Вариации ненулевых элементов (не нарушающие знака) сохраняют устойчивость в силу самого

---

\*) См. Маркус М., Минк Х. Обзор по теории матриц и матричных неравенств. — М.: Наука, 1972, с. 164.

определения знак-устойчивости. А удаление любой совокупности ребер  $i \rightarrow j$  ( $i \neq j$ ) знак-устойчивого графа не может породить ни связи симбиоза или конкуренции, ни циклы длиннее 2, т. е. вновь дает знак-устойчивую структуру. Таким образом, имеем соотношение

$$\boxed{\text{Знак-устойчивость}} \stackrel{a_{ii} < 0}{\Rightarrow} \boxed{\text{Связная устойчивость}} \quad (7.6)$$

В том, что это соотношение не обратимо, легко убедиться на примере матрицы второго порядка

$$\mathcal{A} = \begin{vmatrix} -a & b \\ c & -d \end{vmatrix}$$

с положительными  $a$ ,  $b$ ,  $c$  и  $d$ , удовлетворяющими условиям связной устойчивости. Матрица  $\mathcal{A}$  содержит элементы  $a_{12}$  и  $a_{21}$  одного знака и поэтому не может быть знак-устойчивой.

Приведем одно достаточное условие связной устойчивости. Если в матрице  $\mathcal{A}$  модуль каждого диагонального элемента превосходит сумму модулей остальных элементов данного столбца, то  $\mathcal{A}$  связно устойчива. Действительно, достаточность диагонального свойства

$$|a_{jj} - \alpha_j| > \sum_{i \neq j}^n |a_{ij}|, \quad j = 1, \dots, n, \quad (7.7)$$

для устойчивости  $\mathcal{A}$  вытекает, например, из известного критерия локализации собственных чисел — кругов Гершгорина \*), и тогда то же самое свойство выполняется и при любой матрице взаимосвязи  $E = \|e_{ij}\|$ :

$$|a_{jj}e_{jj} - \alpha_j| \geq |a_{jj} - \alpha_j| > \sum_{i \neq j}^n |a_{ij}|, \quad j = 1, \dots, n,$$

т. е. матрица  $A * E$  —  $\mathcal{A}$  также устойчива.

Экологически условие (7.7) означает, что каждый вид сообщества в большей степени влияет на себя (самолимитируется), нежели на все остальные виды.

Не развивая далее теорию связно устойчивых матриц, отметим, что для этого класса матриц уменьшение связности

\*) См. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. — М.: Наука, 1966, с. 415.

(доли  $S$  ненулевых элементов) и интенсивности взаимодействий не нарушает их устойчивости и не дает тем самым прямого ответа на вопрос о соотношении сложности и устойчивости.

### § 8. Заключение

В данной главе мы рассмотрели лишь немногие возможные подходы к математическому анализу проблемы сложность против устойчивости. Если сложность менялась за счет изменения числа видов и трофических уровней, степени связности структуры и интенсивности взаимодействий, то под устойчивостью понималась лишь асимптотическая устойчивость равновесия в линейном приближении. Но даже при этих ограничениях рассмотренные примеры показывают, что возрастание сложности в моделях экосистем может: а) уменьшать вероятность устойчивости, б) увеличивать эту вероятность и в) не оказывать влияния на устойчивость. Интерпретация результатов других глав также подкрепляет эту неоднозначность выводов о влиянии сложности на устойчивость. Например, условия устойчивости в моделях конкурентных сообществ (гл. VI) накладывают вполне определенные ограничения на перекрывание экологических ниш, так что возрастание числа видов на одном и том же спектре ресурса приводит к неустойчивости. Объединение нескольких подсистем в одну (модели миграции гл. VIII) может иметь как стабилизирующие, так и дестабилизирующие эффекты.

В аналогичном аспекте можно было бы прокомментировать практически все результаты по исследованию устойчивости в моделях динамики биологических сообществ, однако мы не станем, выражаясь словами одного известного физика, «затемнять далее этого и так уже достаточно запутанного предмета» \*). Единственный очевидный вывод состоит в том, что в рамках математических моделей бесполезно искать *однозначную* связь между сложностью и устойчивостью, которая в конкретных ситуациях определяется особенностями рассматриваемых структур и спецификой математических постановок задач.

---

\*) Цитируется по книге: К а ц М. Несколько вероятностных задач физики и математики. — М.: Наука, 1967, с. 176.

## § 9. Библиография и комментарии

§ 1. Краткий обзор аргументов в пользу обеих точек зрения на проблему соотношения сложности и устойчивости, а также ссылки на экологические источники см.

М а у R. M. Stability and complexity in model ecosystems. — Princeton: Princeton University Press, 1973, Ch. 3;

М э й н а р д С м и т Дж. Модели в экологии. — М.: Мир, 1976, Гл. 7.

Отдельные попытки дать формальное определение меры сложности на трофическом графе имели место для двухуровневых систем хищник — жертва:

C a s t y J. Connectivity, complexity and resilience in complex ecosystems. — In: IFAC — Symposium on Control Mechanism in Bio- and Ecosystems. September 1977. Leipzig, 1977, V. 1, p. 34—46.

§ 2. Свойство собственных чисел матрицы (2.3), а также системы (2.8)—(2.9) отмечалось в работах:

М а у R. M. Stability in model ecosystems. — Quantifying Ecology, 1971, 6, p. 18—56;

М а у R. M. Stability in multispecies community models. — Math. Biosci., 1971, 12, № 1/2, p. 59—79,

вторая из которых содержит больше математических подробностей, а также примеры модельных траекторий системы (2.1) с  $n = 2$  при нейтрально устойчивом и неустойчивом равновесии.

§ 3. Схема рассуждений данного параграфа следует гл. 3 цитированной выше монографии Р. Мэя.

Там же даны и ссылки на работы, в которых высказывались соображения в пользу различных вариантов I—IV соотношения между устойчивостью одного трофического уровня и двухуровневой системы в целом.

§ 4. Изложенные здесь результаты были получены в работе:

Л о г о ф е т Д. О. Исследование системы  $n$  пар «хищник — жертва», связанных по конкуренции. ДАН СССР, 1975, 224, № 3, p. 529—531.

§ 5. Идея случайного конструирования матрицы сообщества в исследовании проблемы сложность против устойчивости была развита в работе:

М а у R. M. Will a large complex system be stable? — Nature, 1972, 238, № 5364, p. 413—414,

где были получены и оценки (5.4) и (5.5). Результаты моделирования методом Монте-Карло и анализа устойчивости матриц сообщества, подтверждающие эти оценки, даны в работах:

G a r d n e r M. R., A s h b y W. R. Connectedness of large dynamical (cybernetic) systems: critical values for stability. — Nature, 1970, 228, № 5273, p. 784;

- Daniels J., Mackay A. L. The stability of connected linear systems. — *Nature*, 1974, 251, № 5468, p. 49—50;  
 Saunders P. T., Bazin M. J. Stability of complex ecosystems. — *Nature*, 1975, 256, № 5513, p. 120—121;  
 Pimm S. L., Lawton J. H. Number of trophic levels in ecological communities. — *Nature*, 1977, 268, № 5618, p. 329—331.

§ 6. Вывод о том, что более сложные структуры с большей вероятностью устойчивы, получался при исследовании случайных структур с различными ограничениями:

- Makridakis S., Faucheux C. Stability properties of general systems. — In: *Gen. Syst/Yearbook Soc. Gen. Syst. Res.* Washington, 1973, V. 18, p. 3—12;  
 Webber M. I. Food web linkage complexity and stability in a model ecosystem. — In: *Ecological Stability/Eds. M. B. Usher, M. H. Williamson. L.*, 1974;  
 De Angelis D. L. Stability and connectance in food web models. — *Ecology*, 1975, 56, № 1, p. 238—243.

Концепция осуществимых систем предлагалась в работах:

- Roberts A. The stability of a feasible random ecosystem. — *Nature*, 1974, 251, № 5476, p. 607—608;  
 MacDonald N., The stability of a feasible random ecosystem. — *Math. Biosci.*, 1975, 27, № 1/2, p. 141—143.

§ 7. В несколько иной, но эквивалентной форме понятие связанной устойчивости предлагалось в работах:

- Šiljak D. D.  
 1. Connective stability of complex ecosystems. — *Nature*, 1974, 249, № 5454, p. 280;  
 2. When is a complex system stable? — *Math. Biosci.*, 1975, 25, № 1/2, p. 25—50,

— во-второй из которых доказан ряд теорем об устойчивости и неустойчивости равновесия в системах более общего, чем линейный, вида, а именно, в таких, где элементы матрицы  $A$  суть ограниченные функции времени и фазовых переменных и выполнено диагональное свойство типа (7.7). Интересно отметить, что многие эти результаты нашли свои аналоги и в системах стохастических дифференциальных уравнений:

- Ladde G. S., Šiljak D. D. Stochastic stability and instability of model ecosystems. — In: *Proc. IFAC 6th World Congr.* Boston — Cambridge, 1975, Pittsburg, 1975, P. 3, p. 55.4/1—55.4/7.

## ПОСЛЕСЛОВИЕ

---

В своей книге мы попытались дать более или менее упорядоченную картину современного состояния проблемы устойчивости биологических сообществ. Интересно, что чисто экологические проблемы порождают новые математические задачи, а их решение в свою очередь приводит к возникновению новых вопросов к специалистам, занимающимся конкретными экологическими исследованиями.

В последнее время все чаще и чаще высказывается мнение, что традиционных математических определений устойчивости явно недостаточно для характеристики «интуитивно-экологического» понятия стабильности. Например, в экосистеме или сообществе может существовать несколько равновесных состояний — каждое со своей «областью притяжения», но характер устойчивых состояний может быть принципиально различным. В частности, из-за случайных причин или благодаря вмешательству человека может произойти вымирание одного или нескольких видов и, следовательно, исчезновение соответствующих трофических связей. Поэтому некоторые экологи (например, Холлинг \*) предлагают наряду с устойчивостью сообщества рассматривать еще и такое свойство, как «упругость» (resilience) — способность системы сохранять свои внутренние взаимосвязи при возмущении ее состояния.

На пути формализации понятия упругости возникает целый класс интересных математических задач, связанных с качественным исследованием топологии фазового пространства системы.

Далее, в любой экосистеме существует иерархия характерных времен, причем время существования всей системы обычно совпадает с временем жизни вида (или трофиче-

---

\*) Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems. — Ann. Rev. Ecol. and Syst., 1973, 4, 1—23.

ского уровня), имеющего наибольшее характерное время. Если иерархичность времен учесть в модели такой системы и исследовать эту модель на устойчивость, то вполне может оказаться, что вся система в целом и не обладает устойчивостью, однако отдельные ее блоки (или уровни) будут устойчивы (в «своем» времени). Приведенные выше рассуждения легли в основу концепции «иерархической устойчивости» \*), суть которой состоит в следующем. Любая экосистема, как правило, неустойчива в классическом смысле. Однако эта неустойчивость проявляется на больших отрезках времени (превосходящих время существования системы). Неустойчивость отдельного блока (уровня) стабилизируется блоком, расположенным иерархически выше. Обычно используется естественная иерархия характерных времен каждого блока, порождающая иерархию структурную, в которой поведение высшего блока определяет общее поведение низших; в свою очередь поведение высшего блока определяется факторами, внешними по отношению ко всей системе. Например, в экосистемах суши эволюция биомассы растений зависит в основном от периодических изменений внешних условий (свет, температура, влажность и т. п.). Однако состояние этого высшего блока в существенной степени определяет динамику насекомых, грибов, микроорганизмов, т. е. динамику следующих трофических уровней.

И наконец, заканчивая нашу книгу, мы еще раз хотим подчеркнуть, что проблему устойчивости в математической экологии никаким образом нельзя отнести к классу решенных проблем или проблем, близких к решению. Пожалуй, можно сказать, что она находится только в стадии становления. Мы еще очень ограничены грузом идей и концепций классической теории устойчивости, и поэтому появление любых новых мыслей, концепций, методов можно только приветствовать.

---

\*) С в и р е ж е в Ю. М. Иерархическая устойчивость биологических сообществ. — В кн.: Матем. моделирование морских экосистем, Киев, Наукова Думка, 1974, с. 44—46.