

*Ю.М. СВИРЕЖЕВ*

---

**НЕЛИНЕЙНЫЕ ВОЛНЫ,  
ДИССИПАТИВНЫЕ  
СТРУКТУРЫ  
И КАТАСТРОФЫ  
В ЭКОЛОГИИ**



МОСКВА "НАУКА"  
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ  
ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ  
1987

ББК 22.18  
С24  
УДК 519.6

**С в и р е ж е в Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии.** — М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит., 1987. — 368 с.

Рассматриваются математические проблемы экологии и охраны окружающей среды. Вскрываются основные механизмы, управляющие сложными экологическими системами. Приводится их описание с помощью математических моделей, а также качественное исследование моделей и оценка областей применимости.

Для научных работников в области прикладной математики, информатики, биологии и охраны окружающей среды.

**Рецензенты:**

доктор физико-математических наук *В.В. Алексеев*,

доктор физико-математических наук *В.Ф. Крапивин*

С  $\frac{1702070000-179}{053(02)-87}$  30-87

© Издательство "Наука".  
Главная редакция  
физико-математической  
литературы, 1987

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	8
<b>Глава I. ВОЛНЫ В ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ . . . . .</b>	<b>11</b>
§ 1. Экологическое введение . . . . .	11
§ 2. Модель популяции, учитывающая миграцию особей по ареалу . . . . .	12
§ 3. Типы локального роста популяции . . . . .	13
§ 4. Кооперативные эффекты и популяция с гиперболическим законом роста . . . . .	16
§ 5. Волна в логистической популяции (модель Колмогорова – Петровского – Пискунова) . . . . .	18
§ 6. Соображения в пользу выбора минимальной скорости . . . . .	23
§ 7. О начальных распределениях плотности, порождающих волну, и скорости ее распространения . . . . .	24
§ 8. О форме волны в логистической популяции . . . . .	27
§ 9. Волна в популяции типа Олли с одним устойчивым равновесием . . . . .	32
§ 10. О форме волны . . . . .	36
§ 11. Волна в популяции типа Олли с критическим порогом плотности . . . . .	36
§ 12. Об одном точном решении задачи о распространении волны в популяции с критическим порогом плотности . . . . .	40
§ 13. Когда затухает локальная вспышка? . . . . .	41
§ 14. Возникновение и разрушение волны в популяции с выраженным таксисом . . . . .	44
§ 15. Типы автомодельных решений для изолированной популяции . . . . .	47
§ 16. Случай "седло – топологический узел – седло" . . . . .	50
§ 17. Случай $m$ стационарных точек . . . . .	54
§ 18. Немонотонные волны . . . . .	56
§ 19. Заключение . . . . .	59
§ 20. Библиография и комментарии . . . . .	60
<b>Глава II. ВОЛНЫ В СИСТЕМАХ "РЕСУРС – ПОТРЕБИТЕЛЬ" . . . . .</b>	<b>64</b>
§ 1. Экологическое введение . . . . .	64
§ 2. Волна в системе "неподвижный невозобновимый ресурс – потребитель" . . . . .	66

§ 3. О сходимости к волне и "реальных" начальных распределениях . . . . .	69
§ 4. Форма волны в системе "неподвижный невозобновимый ресурс – потребитель" . . . . .	70
§ 5. Трофическая функция, возникновение волны, ее скорость . . . . .	71
§ 6. Распространение волны в микробной популяции . . . . .	73
§ 7. О новой форме уравнений, описывающих распространение волны в системе "ресурс – потребитель" . . . . .	77
§ 8. Волна в системе "ресурс – потребитель" с возобновимым ресурсом . . . . .	81
§ 9. Оценка периода между последовательными вспышками . . . . .	86
§ 10. "Аннигиляция" волн. Характер преодоления "мертвой зоны" (результаты машинных экспериментов) . . . . .	88
§ 11. Оценка скорости волны в "мертвой зоне" . . . . .	92
§ 12. Взаимодействие подвижного ресурса с неподвижным потребителем. . . . .	94
§ 13. Библиография и комментарии. . . . .	96

**Глава III. ПРИЛОЖЕНИЯ ТЕОРИИ НЕЛИНЕЙНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ВОЛН К ЗАДАЧАМ ЭКОЛОГИИ, ЭПИДЕМИОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ . . . . .** 98

§ 1. Введение . . . . .	98
§ 2. Распространение вспышек елового почкоеда ( <i>Choristoneura fumiferana</i> ) по лесам востока Канады . . . . .	99
§ 3. Распространение большого елового лубоеда ( <i>Dendroctonus micans</i> ) по Боржомскому ущелью в Грузии. . . . .	104
§ 4. Эпидемические волны. Распространение волны безыммунной эпидемии. . . . .	106
§ 5. "Генные" волны. . . . .	113
§ 6. Распространение волны популяции <i>Drosophila funebris</i> (экспериментальное исследование). . . . .	117
§ 7. Заключение. . . . .	120
§ 8. Библиография и комментарии . . . . .	120

**Глава IV. УСТОЙЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ВОЛН. НЕРЕГУЛЯРНЫЕ ВОЛНЫ. ОБЩАЯ ТЕОРИЯ ВОЛНОВЫХ АВТОМОДЕЛЬНЫХ РЕШЕНИЙ . . . . .** 123

§ 1. Введение . . . . .	123
§ 2. Линейная устойчивость популяционных волн по отношению к малым возмущениям . . . . .	124
§ 3. Устойчивость по отношению к постоянно действующим локальным возмущениям . . . . .	127
§ 4. Миграция, зависящая от плотности. Нерегулярные волны . . . . .	129
§ 5. Волновые автомодельные решения общего вида. I. Волны малой амплитуды . . . . .	133
§ 6. Волновые автомодельные решения общего вида. II. Волны произвольной амплитуды . . . . .	137
§ 7. Устойчивость волн малой амплитуды . . . . .	138
§ 8. Заключение. . . . .	141
§ 9. Библиография и комментарии . . . . .	141

<b>Глава V. ДИФФУЗИОННАЯ НЕУСТОЙЧИВОСТЬ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ ДИССИПАТИВНЫХ СТРУКТУР . . . . .</b>	<b>144</b>
§ 1. Введение . . . . .	144
§ 2. Диффузионная неустойчивость. Сообщество типа "хищник – жертва" . . . . .	145
§ 3. Пример системы "хищник – жертва" с диффузионной неустойчивостью . . . . .	147
§ 4. Различные типы граничных условий и их экологическая интерпретация. Возможные динамические режимы . . . . .	149
§ 5. Линейный анализ устойчивости стационарного однородного решения. Диффузионная неустойчивость в сообществе из двух видов . . . . .	150
§ 6. Еще раз о модели "хищник – жертва" . . . . .	156
§ 7. Пространственное взаимодействие популяции с веществом . . . . .	161
§ 8. Библиография и комментарии . . . . .	163
<b>Глава VI. ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ В МОДЕЛЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ . . . . .</b>	<b>165</b>
§ 1. Введение . . . . .	165
§ 2. Пространственная структура изолированной популяции. I. Выпуклый ареал . . . . .	166
§ 3. Пространственная структура изолированной популяции. II. Невыпуклый ареал . . . . .	169
§ 4. "Мягкие" диссипативные структуры . . . . .	174
§ 5. "Мягкие" диссипативные структуры в системе "хищник – жертва" . . . . .	178
§ 6. Диссипативные структуры в системе "хищник – жертва" (численный эксперимент) . . . . .	182
§ 7. Диссипативные структуры в системе "ресурс – потребитель" . . . . .	184
§ 8. Заключение . . . . .	190
§ 9. Библиография и комментарии . . . . .	191
<b>Глава VII. ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ: ТЕОРИЯ И РЕАЛЬНОСТЬ. "ШРЕДИНГЕРОВСКИЕ" СИСТЕМЫ. . . . .</b>	<b>193</b>
§ 1. Введение . . . . .	193
§ 2. Построение модели, описывающей рельеф верхового болота . . . . .	194
§ 3. Стационарная форма болота. Модель и реальность . . . . .	196
§ 4. Зависимость рельефа болота от его диаметра: имитация и эмпирика . . . . .	198
§ 5. Еще о системе "ресурс – потребитель". "Шредингеровские" системы . . . . .	201
§ 6. Исследование некоторых "шредингеровских" систем. I. Линейный анализ . . . . .	204
§ 7. Исследование некоторых "шредингеровских" систем. II. Нелинейный анализ . . . . .	207
§ 8. Экологическая интерпретация результатов анализа "шредингеровских" систем . . . . .	214
§ 9. Заключение . . . . .	215
§ 10. Библиография и комментарии . . . . .	216
<b>Глава VIII. ЭКОЛОГИЯ И ТЕОРИЯ КАТАСТРОФ. СИСТЕМА "ХИЩНИК – ЖЕРТВА". . . . .</b>	<b>218</b>
§ 1. Введение . . . . .	218

§ 2.	Мягкое самовозбуждение в системе "хищник – жертва"	219
§ 3.	Жесткое самовозбуждение в системе "хищник – жертва"	223
§ 4.	Об интегрируемости и периодических колебаниях в системе "хищник – жертва" . . . . .	228
§ 5.	Релаксационные колебания в системе "хищник – жертва". Переход к моделям теории катастроф . . . . .	231
§ 6.	Катастрофа типа сборки в системе "хищник – жертва"	233
§ 7.	"Глупый" хищник и катастрофы с ограничениями . . . . .	238
§ 8.	Заключение. . . . .	240
§ 9.	Библиография и комментарии . . . . .	241
<b>Глава IX. СЛОЖНОЕ ПОВЕДЕНИЕ В МОДЕЛЯХ ПРОСТЫХ ЭКОСИСТЕМ. ЦИКЛЫ . . . . .</b>		<b>242</b>
§ 1.	Введение . . . . .	242
§ 2.	Трофические цепи. . . . .	243
§ 3.	Вольтерровские трофические цепи длины четыре . . . . .	246
§ 4.	Периодические режимы в цепях длины четыре . . . . .	249
§ 5.	Существование циклов в цепях длины, большей чем четыре	251
§ 6.	Цепь с трофическими функциями общего вида. Динамика цепи длины два . . . . .	258
§ 7.	Возникновение циклов в цепях длины, большей двух . . . . .	261
§ 8.	О существовании периодических режимов в открытых и частично замкнутых трофических цепях . . . . .	262
§ 9.	Вольтерровская трофическая цепь с четырьмя видами. "Квантуемость" общего количества вещества и длина цепи. Возникновение циклов и проблема эксплуатации . . . . .	266
§ 10.	Библиография и комментарии . . . . .	268
<b>Глава X. СЛОЖНОЕ ПОВЕДЕНИЕ В МОДЕЛЯХ ПРОСТЫХ ЭКОСИСТЕМ. ХАОС. . . . .</b>		<b>271</b>
§ 1.	Введение . . . . .	271
§ 2.	Странный аттрактор в модели трофической цепи длины три. Механизмы образования хаоса . . . . .	273
§ 3.	Энтропия Колмогорова и мера странного аттрактора . . . . .	275
§ 4.	Странный аттрактор в модели замкнутой экосистемы с двумя трофическими цепями, связанными через ресурс . . . . .	281
§ 5.	Существование странного аттрактора в замкнутых трофических цепях длины, большей чем три . . . . .	285
§ 6.	Дестохастизация в эксплуатируемых популяциях . . . . .	288
§ 7.	Заключение. . . . .	291
§ 8.	Библиография и комментарии . . . . .	293
<b>Глава XI. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ В СЛУЧАЙНОЙ СРЕДЕ. СТОХАСТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ . . . . .</b>		<b>297</b>
§ 1.	Введение . . . . .	297
§ 2.	Флуктуации численности природных популяций . . . . .	298
§ 3.	Переход к стохастическим моделям . . . . .	301
§ 4.	Особенности исследования моделей со случайными параметрами. Ито или Стратонович? . . . . .	303
§ 5.	Популяция в экстремальных условиях. I. Некоторые вводные определения и понятия . . . . .	305
§ 6.	Популяция в экстремальных условиях. II. Характер нулевой границы и вырождение популяции . . . . .	308

§ 7. Поведение популяции при больших численностях . . . . .	310
§ 8. Стохастическая модель логистической популяции . . . . .	311
§ 9. Классификация границ в логистической модели . . . . .	314
§ 10. Динамика численности популяции на больших интервалах времени . . . . .	317
§ 11. Проблема критической численности популяции и размера заповедной территории. . . . .	320
§ 12. Поведение популяции с множественными положениями равновесия . . . . .	324
§ 13. Библиография и комментарии . . . . .	328
 <b>Глава XII. СООБЩЕСТВА В СЛУЧАЙНОЙ СРЕДЕ. СТОХАСТИЧЕС-</b>	
<b>КИЕ ЦИКЛЫ И СТОХАСТИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ . . . . .</b>	
§ 1. Введение . . . . .	334
§ 2. Вырождение конкурентного сообщества в случайной среде	335
§ 3. Еще раз о циклах в системе "хищник – жертва" . . . . .	337
§ 4. Воздействие случайных факторов на систему "хищ-	
ник – жертва" . . . . .	340
§ 5. Устойчивость биологических сообществ в случайной среде.	
I. Явление вырождения . . . . .	344
§ 6. Явление стохастической устойчивости в математической	
экологии . . . . .	347
§ 7. Устойчивость биологических сообществ в случайной среде.	
II. Вольтерровские сообщества. . . . .	349
§ 8. Заключение. Заметки по поводу стохастических моделей в	
математической экологии . . . . .	352
§ 9. Библиография и комментарии . . . . .	355
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ. . . . .</b>	<b>359</b>

*"Нужно было бы полностью забыть историю науки, чтобы отрицать постоянное и самое благотворное влияние на развитие математики стремления познать природу."*

*Анри Пуанкаре (из речи на I Международном конгрессе математиков. Цюрих, 1897 г.)*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Сейчас уже никто не спорит с тем, что биология намного сложнее, чем физика, но с точки зрения формализма намного меньше развита. К тому же физика гораздо раньше "сделала заказ" на математический метод и развитие многих областей математики стимулировалось потребностями физики. Еще несколько десятилетий тому назад физика была "королевой" наук, но сейчас она вынуждена уступить свою корону биологии. И вполне естественно, что один из самых мощных методов современного естествознания — математический метод — все чаще стал применяться в решении биологических проблем. Когда же возникла потребность в математизации биологии, то довольно быстро выяснилось, что многие математические методы, разработанные для физики, здесь неприменимы. Возникла потребность и в новых методах (или нетрадиционном применении старых), возникли и новые постановки задач. И если математическая физика оформилась как наука в XIX веке, то XX век можно считать датой рождения математической биологии.

Конечно, "взрывное" нарастание числа работ по математической биологии можно объяснить массовым увлечением и острым интересом к биологическим проблемам, но это еще не вся правда. Дело в том, что на наших глазах возник новый синтез — синтез математики и биологии. Что же в этом синтезе дает математике биология? Во-первых, это новые области приложения классических математических методов. Во-вторых, биология пробудила интерес к многим старым математическим проблемам, интерес к которым был утерян либо из-за отсутствия интересных результатов, либо из-за отсутствия интересных приложений. В-третьих, биология в этом синтезе дает новые постановки математических задач. А математика дает метод исследования, без которого многим работам по теоретической биологии грозила бы опасность попросту впасть в туманное многословие. Она дает новые методы обработки биологической информации, без которых можно было бы захлебнуться в ее потоке. И наконец, она дает методы, позволяющие за частным увидеть общее, за деревьями увидеть лес, и не только уви-



деть, но и понять, как он "устроен", увидеть его структуру и понять механизмы его функционирования.

Так уж исторически сложилось, что первыми областями биологии, куда математические методы проникли так глубоко, что стали ее неотъемлемой частью, были генетика и теория эволюции. Другой стала экология — наука о нашем с вами доме, доме, в котором мы все живем. Проникновение математических методов в эту область породило новую науку — математическую экологию, которую можно считать сейчас одной из самых бурно развивающихся областей математической биологии.

Почти десять лет назад была написана наша книга\*), посвященная анализу концепции устойчивости в экологии. И действительно, интуитивно ясно, что сохраняться и выживать в течение достаточно длительного времени могут только устойчивые системы. Но в то же время эти системы не могут эволюционировать, а эволюционная парадигма — это основа основ биологии. Мы живем в эволюционирующем мире, в котором одни системы разрушаются, другие возникают; процесс эволюции необратим (вряд ли сейчас можно ожидать появления динозавров), но он и непредсказуем. Я не думаю, что много найдется сейчас сторонников наивного антропоцентризма, которые считали бы человека венцом и конечной целью биологической эволюции, а когда нет цели, невозможен и прогноз. Эволюция — это бесконечная смена одних устойчивых состояний другими через неустойчивости. Когда же система проходит через неустойчивость, через бифуркацию, предсказать направление ее дальнейшей эволюции так же невозможно, как нельзя сказать, в каком направлении упадет вертикально стоящий на столе карандаш, когда мы уберем палец, его придерживающий.

Любая живая система, будь то организм, экосистема или биосфера, живет конечное время; она устойчива лишь на этом промежутке времени; умирая или разрушаясь, она теряет устойчивость, и на ее месте появляется другая. Она может называться по-старому, можно говорить, что она перешла в другое состояние, но другое состояние старой системы означает лишь одно — возникла новая система.

Классическая физика приучила нас к мысли об устойчивости, постоянстве окружающего мира. Классическая биология после появления дарвиновской теории эволюции показала, что устойчивость — это, скорее, исключение, чем правило. И если имеет смысл говорить об устойчивости, неизменности, то при этом всегда нужно говорить о масштабах времени, о временных интервалах, на которых это свойство наблюдается.

---

\*) С в и р е ж е в Ю.М., Л о г о ф е т Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.

Можно говорить, что окружающий нас мир — это совокупность устойчивых, гармоничных форм, и его развитие представляет собой смену этих форм с краткими периодами переходных процессов между ними. А можно считать и по-другому: мир — это постоянное развитие, вечная неустойчивость, и периоды стабилизации — лишь краткие остановки на этом пути.

В заключение я бы хотел поблагодарить своих друзей и коллег, помогавших мне в работе над книгой, — К.С. Байжанову, Н.В. Белотелова, В.Н. Разжевайкина, А.П. Сидорина, Б.И. Яцало и многих других. Я благодарен также Т.М. Гусевой за неоценимую помощь при подготовке рукописи.

*Ю.М. Свирежев*

## ВОЛНЫ В ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

## § 1. Экологическое введение

Как показывают наблюдения над окружающей нас природой (впрочем, как и над нами самими), ни один организм любого вида не может жить и продолжать свою жизнь в потомстве в одиночестве — все они образуют группы, называемые *популяциями*. (Заметим, что феномен Робинзона Крузо лежит за пределами нашего рассмотрения). Основная характеристика популяции — это ее *плотность*: численность или биомасса на единицу пространства, занимаемого популяцией. Само это пространство называется *ареалом* популяции.

Наиболее хорошо изучены модели популяций, равномерно распределенных по пространству, плотность которых одинакова во всех точках ареала. Очевидно, что когда однородность пространства резко нарушена, такое описание будет неверным. Например, неоднородное распределение трофического (пищевого) ресурса по ареалу приводит к мозаичности пространственной структуры популяции. Но в этой главе нас будет интересовать другой аспект проблемы: распределение первоначально возникшей флуктуации популяционной плотности по однородному ареалу. Этот процесс мы будем называть *распространением популяционных волн*. Пожалуй, самым характерным примером может служить распространение вспышки насекомых-вредителей по лесному массиву или распространение насекомых-вредителей по полю, занятому сельскохозяйственной культурой.

Конечно, в природе не существует изолированных популяций — каждая популяция взаимодействует со своей биотической (популяции других видов) и абиотической (температура, влажность и т.п.) средой. Но, с другой стороны, динамика изменения плотности популяции определяется процессами рождения и гибели. И если параметризовать зависимости этих процессов от факторов среды и считать, что взаимодействие популяции с окружающей средой описывается обобщенными параметрами рождаемости и смертности, то мы можем рассматривать динамику изолированной популяции.

## § 2. Модель популяции, учитывающая миграцию особей по ареалу

Любая особь популяции в процессе своей жизнедеятельности перемещается по ареалу — имеет свой радиус индивидуальной активности. Это понятие было впервые введено Н.В. Тимофеевым-Ресовским, а сам радиус может быть измерен экспериментально. Но об этом несколько позже. Заметим, что если этот радиус больше, чем характерный размер ареала, то популяцию можно считать хорошо перемешанной и при ее описании можно не учитывать пространственных эффектов. Если же мы имеем обратную картину, то рассмотрение пространственного распределения популяции становится просто необходимым.

Пусть в промежутке между рождением и размножением каждая особь перемещается в случайном направлении (все направления равновероятны) на некоторое расстояние. Тогда, если  $p(r)dr$  — вероятность перемещения на расстояние, лежащее между  $r$  и  $r + dr$ , за единицу времени, измеряемого в поколениях, то

$$\rho = \sqrt{\int_0^{\infty} r^2 p(r) dr} \quad (2.1)$$

есть среднеквадратичное перемещение за поколение, которое называют *радиусом индивидуальной активности*.

Предположим теперь, что процесс миграции, с одной стороны, и процессы размножения и гибели — с другой, не зависят друг от друга. Пусть динамика плотности популяции (локально, в "точке") описывается уравнением

$$dN/dt = F(N, x, y). \quad (2.2)$$

Здесь  $x, y$  — пространственные координаты,  $F(N, x, y)$  — так называемый локальный закон роста популяции, в общем случае зависящий от плотности и от пространственных координат. Тогда приращение плотности за время  $\Delta t$  в точке  $(x, y)$  за счет миграции и локального роста равно

$$\begin{aligned} \Delta N(x, y, t) = & \\ = & \left\{ \iint_{-\infty}^{+\infty} N(x', y', t) \frac{p(r)}{2\pi r} dx' dy' - N(x, y, t) + F(N, x, y) \right\} \Delta t. \\ r = & \sqrt{(x' - x)^2 + (y' - y)^2}. \end{aligned}$$

Раскладывая  $N(x', y', t)$  в ряд Тейлора в окрестности точки  $(x, y)$

и предполагая, что третий момент достаточно мал,  $\int_0^{\infty} |r^3| p(r) dr \ll \ll \rho^2$ , можно ограничиться в этом разложении членами второго

порядка по  $|x' - x|$  и  $|y' - y|$ . Тогда, переходя к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$ , получим уравнение вида

$$\partial N / \partial t = D_{\text{dif}} \Delta N + F, \quad (2.3)$$

где  $\Delta = \partial^2 / \partial x^2 + \partial^2 / \partial y^2$ ,  $D_{\text{dif}} = \rho^2 / 4$ , которое описывает динамику пространственно распределенной популяции. Уравнение (2.3) — это хорошо известное уравнение нелинейной диффузии, анализу которого посвящена обширная литература (подробнее об этом см. § 20).

### § 3. Типы локального роста популяции

Если предположить, что популяция равномерно распределена по ареалу, все особи в популяции одинаковы, поколения перекрываются и плотность популяции  $N(t)$  — непрерывно дифференцируемая функция, то локальная динамика популяции (ее закон роста) может быть описана уравнением

$$dN/dt = (B - D)N, \quad (3.1)$$

где  $B$  и  $D$  — функции рождаемости и смертности, которые в общем случае могут зависеть от  $N$  (будем предполагать, что от пространственных координат они не зависят — в этом смысле ареал однороден). По сути дела, уравнение (3.1) описывает тот факт, что динамика плотности популяции определяется двумя процессами — рождением и гибелью.

Что касается зависимости функции смертности  $D$  от плотности  $N$ , то практически для всех популяций  $D(N)$  — монотонно возрастающая функция, причем  $D(0) = m > 0$ ,  $m$  — естественная смертность, а возрастание смертности с ростом  $N$  объясняется ростом конкуренции за ограниченный ресурс (пища, пространство и т.п.).

С функцией рождаемости  $B$  дело обстоит сложнее. Для многих видов она определяется лишь физиологическими пределами рождаемости и не зависит от  $N$ , так что  $B(N) = n = C(C - \text{const})$ , где  $n$  — это так называемая естественная рождаемость (или плодовитость). Однако для многих видов животных, могущих мигрировать достаточно свободно и просторно заселяющих свой ареал, это предположение не совсем верно. Дело в том, что при малых плотностях размножение определяется, скорее, вероятностью встречи брачных партнеров, а не физиологической плодовитостью. Тогда зависимость  $B(N)$  будет иметь вид, изображенный на рис. 1. Популяции с таким типом зависимости  $B(N)$  обычно называются *популяциями типа Олли*. Для них физиологический предел рождаемости достигается только при определенной плотности. Величина рождаемости при малой плотности ( $n_0$ ) обычно очень низка, но все-таки отлична от нуля.

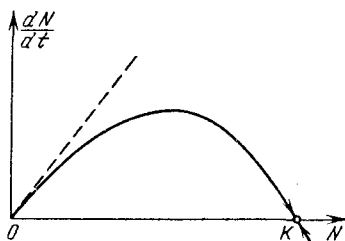
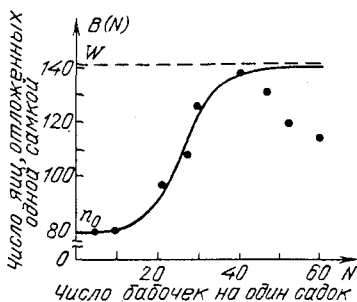


Рис. 1. Кривая типа Олли. Кружками обозначены экспериментально определенные величины плодовитости у *Anagasta kuhniella* (Ulyett G.C. Oviposition by *Ephestia kuhniella* Zell//J. Ent., Soc. S. Africa. — 1945. — V. 8, p. 53–59). Снижение плодовитости при больших плотностях объясняется эффектом конкуренции. В наших моделях этот эффект описывается увеличением смертности, поэтому кривая рождаемости считается монотонной (с насыщением)

Рис. 2. Фазовый портрет обобщенной логистической популяции. Вся траектория лежит под прямой  $dN/dt = F'(0)N$

Рассмотрим первый тип популяций, для которых  $B(N) = C$  ( $C = \text{const}$ ). Наиболее простая форма зависимости  $D(N)$  линейная:  $D(N) = m + \mu N$ . Тогда

$$dN/dt = [(n - m) - \mu N] N, \quad (3.2)$$

или, если обозначить  $n - m = r$ ,  $(n - m)/\mu = K$ ,

$$dN/dt = rN(1 - N/K). \quad (3.3)$$

Популяция с таким локальным законом роста называется *логистической*, параметр  $r$  называют *мальтузианским*, а  $K$  — «емкостью» среды. Очевидно, что при  $t \rightarrow \infty$   $N(t) \rightarrow K$ . Мы обобщим это понятие, считая логистической любую популяцию, локальный закон роста которой описывается уравнением  $\dot{N} = F(N)$ , где  $F(N)$  удовлетворяет следующим условиям:

- а)  $F(0) = F(K) = 0$ ,  $0 < K < +\infty$ ;
- б)  $F'(0) = r > 0$ ;
- в)  $F'(N) < F'(0)$  для  $N > 0$ .

На рис. 2. изображен фазовый портрет обобщенной логистической популяции; очевидно, что она имеет два состояния равновесия:  $N_1^* = 0$  — неустойчивое и  $N_2^* = K$  — устойчивое.

Вернемся к популяции типа Олли и рассмотрим различные варианты соотношений между функциями рождаемости и смертности.

а) Пусть  $n_0 > m$ , т.е. естественная смертность мала, а смертность за счет конкуренции возрастает либо очень медленно ( $D_1(N)$  на рис. 3,а), либо очень быстро ( $D_2(N)$  на том же рисунке). Очевидно, что в последнем случае популяция будет логистической, но с очень низким значением "емкости" среды  $K_2$ . В первом случае популяция также будет иметь два состояния равновесия: нулевое неустойчивое и  $N^* = K_1$  — устойчивое, но она уже не будет логистической, так как существует такое  $N$ , что  $F'(N) > F'(0)$  — нарушено условие в) из (3.4). Это наглядно видно из рис. 4,а, на котором изображен соответствующий фазовый портрет.

б) Пусть  $n_0 < m$ , т.е. естественная смертность при малых плотностях превосходит плодовитость (рис. 3,б). Из фазового порт-

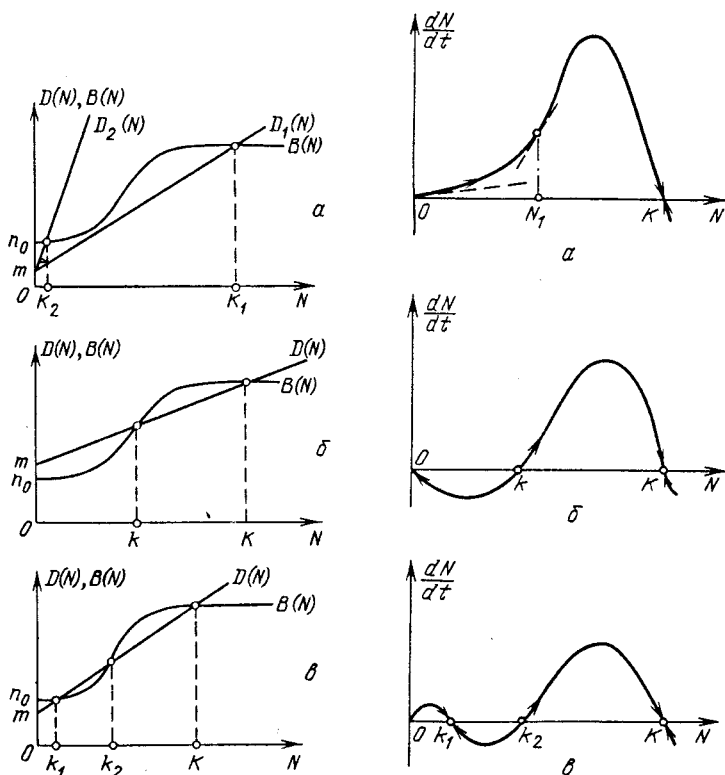


Рис. 3. Различные варианты соотношений между функциями рождаемости и смертности для популяции типа Олли

Рис. 4. Фазовые портреты для популяций типа Олли: а — популяция с единственным устойчивым равновесием;  $F'(N_1) > F'(0)$ ; б — популяция с критическим порогом плотности; в — популяция с двумя уровнями плотности

рета этой популяции (см. рис. 4, б) видно, что она будет иметь три положения равновесия:  $N_1^* = 0$ ,  $N_2^* = k$ ,  $N_3^* = K$ , причем  $N_1^*$  и  $N_3^*$  устойчивы, а  $N_2^*$  неустойчиво. Если плотность популяции  $N < k$ , то популяция вымирает. Другими словами, в популяции существует критический порог плотности  $N_{кр} = k$ . Популяцию с таким локальным законом роста мы будем называть *популяцией с критическим порогом плотности*. Если ее локальный закон роста описывается уравнением  $\dot{N} = F(N)$ , то  $F(N)$  должна удовлетворять следующим условиям:

$$\begin{aligned} \text{а) } & F(0) = F(k) = F(K) = 0, \quad 0 < k < K < +\infty; \\ \text{б) } & F(N) < 0 \text{ для } 0 < N < k, \quad K < N < +\infty. \end{aligned} \quad (3.5)$$

$$F(N) > 0 \text{ для } k < N < K;$$

$$\text{в) } F'(0) < 0, \quad F'(k) > 0, \quad F'(K) < 0.$$

в) Пусть  $n_0 > m$  и скорость возрастания смертности за счет конкуренции умеренная (см. рис. 3, в). Фазовый портрет этой популяции изображен на рис. 4, в. В этом случае мы имеем четыре состояния равновесия:  $N_1^* = 0$ ,  $N_2^* = k_1$ ,  $N_3^* = k_2$ ,  $N_4^* = K$ , причем первое и третье неустойчивы, а второе и четвертое устойчивы. Популяция имеет два равновесных значения плотности, причем меньшее,  $N_2^* = k_1$ , достигается для всех  $N < k_2$ , но как только плотность станет выше, чем  $k_2$ , популяция будет стремиться к состоянию с более высокой плотностью  $N_4^* = K$ . Такую популяцию естественно называть *популяцией с двумя уровнями плотности*. Если ее локальный закон роста описывается уравнением  $\dot{N} = F(N)$ , то  $F(N)$  должна удовлетворять следующим условиям:

$$\begin{aligned} \text{а) } & F(0) = F(k_1) = F(k_2) = F(K) = 0, \quad 0 < k_1 < k_2 < K < +\infty; \\ \text{б) } & F(N) < 0, \text{ для } k_1 < N < k_2, \quad K < N < +\infty, \end{aligned} \quad (3.6)$$

$$F(N) > 0 \text{ для } 0 < N < k_1, \quad k_2 < N < K;$$

$$\text{в) } F'(0) > 0, \quad F'(k_1) < 0, \quad F'(k_2) > 0, \quad F'(K) < 0.$$

#### § 4. Кооперативные эффекты и популяция с гиперболическим законом роста

Простейшая популяционная модель — мальтусова модель экспоненциального роста — предполагает, что прирост плотности популяции пропорционален самой этой величине:  $\dot{N} \sim N$ . По-видимому, при бесполом размножении это действительно так, однако уже при наличии двух полов сам акт размножения предполагает взаимодействие двух особей, т.е. налицо факт кооперативного взаимо-



действия. И совершенно ясно, что конкуренция — это типично кооперативный процесс.

В предыдущем параграфе мы встречались с популяциями типа Олли и описывали их феноменологически. Но очевидно, что такая форма зависимости рождаемости от плотности есть следствие кооперативных взаимодействий особей в популяции.

Рассмотрим простейшую модель размножения, учитывающую вероятность нахождения особью брачного партнера. Если  $2n$  — это число потомков, которое производит оплодотворенная самка за единицу времени, а  $p(N)$  — вероятность для самки найти брачного партнера, то (при соотношении полов 1 : 1) прирост численности за счет рождаемости равен

$$\delta N = np(N)N\delta t.$$

Пусть процесс поиска пуассонов, тогда

$$p(N) = 1 - e^{-\mu N}.$$

И окончательно получаем

$$dN/dt = \{n(1 - e^{-\mu N}) - D(N)\}N. \quad (4.1)$$

Очевидно, что при малых  $N$

$$dN/dt = n\mu N^2 - D(N)N, \quad (4.2)$$

а при больших  $N$

$$dN/dt = \{n - D(N)\}N,$$

т.е. мы имеем логистическую популяцию.

Если  $D(0) = m > 0$ , то такая популяция есть не что иное, как популяция с критическим порогом плотности (см. § 3), но если естественной смертностью (даже при малых плотностях) по сравнению с конкурентной можно пренебречь и считать, что  $D(N) = dN^\beta$ , причем  $\beta \geq 1$ , то популяция будет иметь единственное устойчивое состояние, достигаемое из любого ненулевого значения плотности. В этом случае при малых  $N$   $\dot{N} \approx aN^2$  и  $N(t) \approx N_0/(1 - aN_0 t)$ , т.е. плотность популяции на первых порах растет гиперболически, а не экспоненциально. Естественно такие популяции назвать популяциями с гиперболическим законом роста. Если теперь потребовать, чтобы при больших  $N$  эта популяция была логистической (в узком смысле), то  $D(N) = d_0 N$  и

$$dN/dt = \{n(1 - e^{-\mu N}) - d_0 N\}N. \quad (4.3)$$

(Очень часто функцию  $p(N) = 1 - e^{-\mu N}$  аппроксимируют гиперболической функцией вида  $\sigma(N) = N/(\gamma + N)$ , где  $\gamma = 1/\mu$ .) Для наших целей мы будем использовать более простой тип описания, сохраняющий, однако, основные качественные черты динамики попу-

ляции с гиперболическим законом роста:

$$dN/dt = \alpha N^2(1 - N/K). \quad (4.4)$$

В самом деле, при малых  $N$   $\dot{N} \sim N^2$ , а при  $t \rightarrow \infty$   $N(t) \rightarrow K$ . Фазовый портрет популяции, локальный закон роста которой описывается (4.4), изображен на рис. 5. Эта популяция представляет

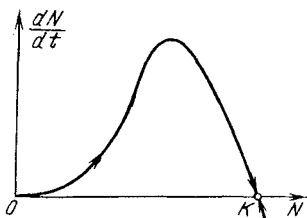


Рис. 5. Фазовый портрет популяции с гиперболическим законом роста — предельный случай  $F'(0) = 0$

собой промежуточный тип между логистической популяцией и популяцией с критическим порогом плотности. Очевидно, что она не логистическая, так как  $F(0) = 0$ , и в то же время ее критический порог равен нулю, так что при любых  $N_0 > 0$   $N(t) \rightarrow K$  при  $t \rightarrow \infty$ .

### § 5. Волна в логистической популяции (модель Колмогорова—Петровского—Пискунова)

Рассмотрим теперь динамику логистической популяции на бесконечном одномерном ареале  $-\infty < x < +\infty$ , описываемую уравнением

$$dN/dt = D \partial^2 N / \partial x^2 + F(N), \quad (5.1)$$

где  $D = D_{\text{dif}}$  — коэффициент диффузии,  $F(N)$  — функция локального роста логистической популяции, удовлетворяющая условиям (3.4). Здесь  $N(x, t)$  — плотность популяции в точке  $x$  в момент  $t$ , а коэффициент диффузии  $D$  связан с радиусом индивидуальной активности  $\rho$  соотношением  $\rho = 2\sqrt{D}$  (для волны, распространяющейся на плоскости) или  $\rho = \sqrt{2D}$  (для волны, распространяющейся вдоль прямой).

Классический результат А.Н. Колмогорова, И.Г. Петровского, Н.С. Пискунова состоит в том, что в уравнении (5.1) доказано существование решения типа бегущей волны  $N(x + vt)$ , распространяющейся влево со скоростью  $v$ , причем при достаточно больших  $t$   $v \rightarrow v_0 = 2\sqrt{DF'(0)}$  снизу, а форма волны стремится к функции  $N^0(x)$ , являющейся решением уравнения

$$\frac{d^2 N^0}{dx^2} - \frac{v_0}{D} \frac{dN^0}{dx} + \frac{F(N^0)}{D} = 0 \quad (5.2)$$

с граничными условиями

$$N^0(-\infty) = 0, \quad N^0(+\infty) = K. \quad (5.3)$$

Доказано, что имеет место сходимость к этому решению для достаточно широкого класса "реальных" начальных распределений  $N(x, 0)$ , например для ступеньки

$$N(x, 0) = \begin{cases} 0, & x < 0, \\ K, & x \geq 0, \end{cases} \quad (5.4a)$$

или

$$N(x, 0) = \begin{cases} 0, & x < x_1, \\ H(x), & x_1 \leq x < x_2, \\ K, & x \geq x_2, \end{cases} \quad (5.4b)$$

где  $x_1, x_2$  конечны, а  $H(x)$  монотонна и непрерывна ( $0 \leq H(x) \leq K$ ,  $H'(x) \geq 0$ ).

Остановимся более подробно на доказательстве первой части этого утверждения. Подставляя решение вида  $N(x + vt) = N(\xi)$  в (5.1), получим

$$v \frac{dN}{d\xi} = D \frac{d^2 N}{d\xi^2} + F(N), \quad (5.5)$$

или, обозначая  $p = dN/d\xi$ ,  $\lambda = v/D$ ,  $\varphi(N) = F(N)/D$ .

$$\frac{dN}{d\xi} = p, \quad (5.6)$$

$$\frac{dp}{d\xi} = \lambda p - \varphi(N).$$

Цель исследования — это определение условий, при которых система (5.6) имеет решение, удовлетворяющее условиям

$$N = 0 \text{ при } \xi = -\infty, \quad (5.7)$$

$$N = K \text{ при } \xi = +\infty.$$

Эти условия определяют (при любых конечных  $t$ ) волну, перед фронтом которой (т.е. в тех местах ареала, куда волна еще не дошла) плотность популяции равна нулю, а за фронтом уже установилось значение плотности, равное локальной емкости среды  $K$ . Поскольку условия (5.7) заданы при  $\xi = \mp \infty$ , то искомая траектория должна идти из  $\omega^-$  — предельного множества системы (5.6) в  $\omega^+$  — множество, т.е. из одной особой точки в другую. Особые точки системы (5.6):  $N^* = 0$ ,  $p^* = 0$  и  $N^* = K$ ,  $p^* = 0$ . Выясним характер этих особых точек. Характеристическое уравнение для  $N^* = p^* = 0$  имеет вид

$$\mu^2 - \lambda\mu + \varphi'(0) = 0. \quad (5.8)$$

Очевидно, что при  $\lambda \geq 2\sqrt{\varphi'(0)}$  это неустойчивый узел, а при  $\lambda < 2\sqrt{\varphi'(0)}$  — неустойчивый фокус. Так как плотность  $N(x, t)$

не может быть отрицательной (а в случае, если точка  $(0, 0)$  – фокус, то траектория обязательно пройдет через область отрицательных  $N$ ), то всегда должно быть выполнено условие  $\lambda \geq 2\sqrt{\varphi'(0)}$ , т.е. точка  $(0, 0)$  должна быть узлом. Тогда все траектории, лежащие в достаточно малой окрестности этой точки, будут обязательно проходить через нее.

Выясним теперь, что же представляет из себя вторая особая точка  $N^* = K$ ,  $p^* = 0$ . Характеристическое уравнение для нее имеет вид

$$\mu^2 - \lambda\mu + \varphi'(K) = 0. \quad (5.9)$$

Так как  $\varphi'(K) = F'(K)/D < 0$ , то эта особая точка – седло, через которое проходят только две траектории. Их уравнения на фазовой плоскости  $\{N, p\}$  в окрестности точки  $(K, 0)$  можно записать в форме

$$p_1 = \mu_1(N - K), \quad p_2 = \mu_2(N - K),$$

где  $\mu_{1/2}$  – решения уравнения (5.9):

$$\mu_1 = \frac{1}{2} (\lambda - \sqrt{\lambda^2 - 4\varphi'(K)}) < 0,$$

$$\mu_2 = \frac{1}{2} (\lambda + \sqrt{\lambda^2 - 4\varphi'(K)}) > 0.$$

Отсюда видно, что при  $N < K$   $p_1(N) > 0$ , а  $p_2(N) < 0$ . На рис. 6 на фазовой плоскости  $\{N, p\}$  мы изобразили поле направлений для (5.6) и поведение траекторий в окрестности особых точек. Поскольку при  $p < 0$   $dp/dN > 0$ , то траектория  $p_2$  никогда не сможет пройти через точку  $N^* = p^* = 0$ . Поэтому  $p_2(N)$  можно не рассматривать.

Из рис. 6 видно, что траектория  $p_1$  не может пересечь ось  $N$ , и следовательно, она вся лежит в положительном квадранте фазовой плоскости. Если теперь удастся доказать, что она не может пересечь ось  $p$  выше начала координат, то тем самым мы докажем, что она проходит через него.

Траектории (5.6) на фазовой плоскости являются интегральными кривыми уравнения

$$dp/dN = \lambda - \varphi(N)/p. \quad (5.11)$$

Рассмотрим луч  $\tilde{p} = GN$  ( $G > 0$ ) и покажем, что при подходящем выборе  $G$  ни одна траектория, начинающаяся в точке, лежащей на оси  $p$  и расположенной выше начала координат, не пересекает этот луч. Тем самым мы докажем, что ни одна такая траектория не может входить в точку  $(K, 0)$  по направлению 1.

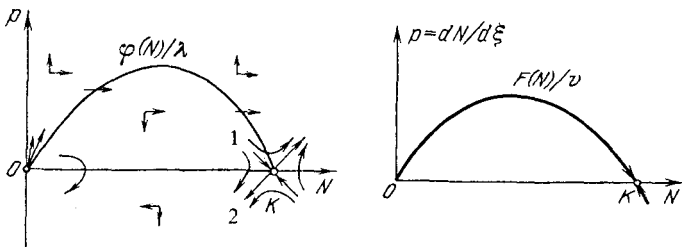


Рис. 6. Поле направлений и расположение траекторий в окрестности особых точек системы (5.6)

Рис. 7. Фазовый портрет уравнения (5.16)

Из уравнения (5.11), умножая обе его части на  $p$  и интегрируя по  $N$ , получим

$$p^2(N) = p^2(0) + 2\lambda \int_0^N p dN - 2 \int_0^N \varphi(N) dN. \quad (5.12)$$

Предположим, что существует точка  $N^* > 0$ , в которой  $p(N)$  пересекает луч  $\tilde{p} = GN$ . Тогда

$$G^2 N^{*2} = p^2(0) + 2\lambda \int_0^{N^*} p dN - 2 \int_0^{N^*} \varphi(N) dN. \quad (5.13)$$

Поскольку для всех  $N \in [0, N^*])$   $p(N) > \tilde{p} = GN$ , то

$$G^2 N^{*2} > p^2(0) + \lambda GN_*^2 - 2 \int_0^{N^*} \varphi(N) dN. \quad (5.14)$$

Из свойств функции  $F(N)$  следует, что

$$F(N) < F'(0)N \text{ для } N > 0$$

и соответственно

$$\varphi(N) < \varphi'(0)N \text{ для } N > 0.$$

Тогда

$$G^2 N^{*2} > p^2(0) + \lambda GN^{*2} - \varphi'(0) N^{*2}. \quad (5.15)$$

Если теперь мы выберем  $G$  такое, чтобы выполнялось соотношение

$$G^2 - \lambda G + \varphi'(0) = 0, \quad (5.16)$$

то из (5.15) следует, что  $p^2(0) < 0$ . Полученное противоречие и доказывает наше утверждение. Остается еще показать, что  $G > 0$ . Решая (5.16), имеем

$$G = \frac{1}{2} (\lambda \mp \sqrt{\lambda^2 - 4\varphi'(0)}).$$

А поскольку  $\lambda \geq 2\sqrt{\varphi'(0)}$ , то  $G > 0$ .

Окончательно доказано, что для каждого  $v \geq 2 \sqrt{DF'(0)}$  существует единственная траектория, выходящая из точки  $(0, 0)$  и входящая в точку  $(K, 0)$ . Соответствующее ей решение  $N(\xi = x + vt)$  удовлетворяет условиям (5.7) и описывает волну, распространяющуюся справа налево со скоростью  $v$ .

Мы получили непрерывный спектр возможных скоростей, ограниченный снизу величиной  $v_0 = 2 \sqrt{DF'(0)}$ . Возникает вопрос, какая из этих скоростей реализуется в действительности? Но прежде, чем переходить к рассмотрению этого вопроса, мы остановимся на одном любопытном эффекте, связанном с возможными типами волновых решений исходной задачи.

Пусть  $D = 0$ , т.е. имеется бесконечное число локальных ареалов, никак не связанных друг с другом. Тогда вместо (5.1) имеем уравнение

$$\partial N / \partial t = F(N). \quad (5.15)$$

или, переходя к волновой переменной  $\xi = x + vt$ ,

$$v dN / d\xi = F(N). \quad (5.16)$$

Из фазового портрета этого уравнения (см. рис. 7) мы видим, что оно имеет решение, соответствующее распространяющейся с постоянной скоростью "псевдоволне". (Почему в данном случае мы говорим о "псевдоволне", будет ясно в дальнейшем.) Поскольку  $D = 0$ , то и нижнее критическое значение скорости  $v_0 = 0$ , поэтому "псевдоволна" распространяется со скоростью, большей критической. Очевидно, что условия  $N(-\infty) = 0$ ,  $N(+\infty) = K$  здесь также выполнены. Возьмем для наглядности

$$F(N) = rN(1 - N/K).$$

т.е. чисто логистическую популяцию. Тогда, интегрируя (5.16) и полагая  $N(0) = K/2$ , получим

$$N(x, t) = \frac{K}{1 + \exp\{-r(x + vt)/v\}}. \quad (5.17)$$

Но такая "псевдоволна" возможна лишь тогда, когда задано соответствующее начальное распределение

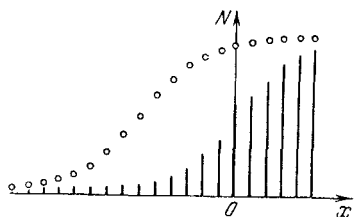
$$N(x, 0) = \frac{K}{1 + \exp\{-rx/v\}}. \quad (5.18)$$

Например, уже для начального распределения типа ступеньки "псевдоволны" не будет, так как в тех точках, где начальная плотность была нулевой, она нулевой и останется. Любопытно, что

чем более растянуто начальное распределение, тем большей будет скорость "псевдоволны".

И наконец, почему "псевдоволна"? На рис. 8 мы нарисовали локальные плотности популяции для ряда точек (соответствующих локальным ареалам) и для двух последовательных моментов времени. В каждом из этих локальных ареалов плотность возрастает согласно локальному закону роста, и этот процесс совершенно

Рис. 8. Распространение "псевдоволны" (сплошными линиями обозначены значения плотностей в локальных ареалах в начальный момент, точками -- некоторое время спустя)



не зависит от соседних ареалов. Не существует никакого перетекания биомассы из одного ареала в другой — то, что мы обычно связываем с распространением волны. Но однако для внешнего наблюдателя создается полное впечатление распространения волны.

### § 6. Соображения в пользу выбора минимальной скорости

Приведем некоторые соображения в пользу того, что волна будет распространяться с минимальной скоростью  $v_0 = 2 \sqrt{F'(0)D}$  ( $\lambda_0 = 2 \sqrt{\varphi'(0)}$ ).

Рассмотрим область перед фронтом волны, где плотность  $N(x, t)$  можно считать малой, т.е.  $N(x, t) \ll K$  или  $n(x, t) = N/K \ll 1$ . Тогда вместо уравнения (5.1) для описания динамики популяции можно использовать уравнение

$$\partial n / \partial t = D \partial^2 n / \partial x^2 + F'(0)n, \quad (6.1)$$

в котором мы по сравнению с (5.1) пренебрегли членами  $o(n)$ .

Вводя новую функцию  $U = ne^{-F'(0)t}$ , мы можем свести (6.1) к стандартному уравнению теплопроводности

$$\partial U / \partial t = D \partial^2 U / \partial x^2. \quad (6.2)$$

Предположим, что при  $t = 0$  плотность популяции была всюду равна нулю, за исключением небольшой области ареала, где она имела постоянное значение  $N_0$  (локальная вспышка). Тогда

$$U(x, t) = \frac{N_0 \Delta x}{2 \sqrt{\pi D t}} \exp \left\{ -\frac{x^2}{4 D t} \right\},$$

где  $\Delta x$  – область локальной вспышки. Переходя снова к переменной  $N(x, t)$ , получим

$$N(x, t) = \frac{N_0 \Delta x}{2 \sqrt{\pi D t}} \exp \left\{ -\frac{x^2}{4 D t} + F'(0) t \right\}. \quad (6.3)$$

Взяв какое-нибудь значение плотности  $N = N_1$ , определим скорость, с которой эта плотность распространяется по ареалу. Логарифмируя (6.3), будем иметь

$$\ln N_1 = \ln \frac{N_0 \Delta x}{2 \sqrt{\pi D}} - \frac{1}{2} \ln t - \frac{x_1^2}{4 D t} + F'(0) t,$$

где  $x_1$  – координата, соответствующая плотности  $N_1$ . При достаточно больших  $t$

$$x_1 \approx 2 \sqrt{F'(0) D} t \left( 1 - \frac{1}{4 F'(0)} \frac{\ln t}{t} \right),$$

а скорость распространения

$$v(t) = \frac{dx_1}{dt} \approx 2 \sqrt{F'(0) D} - \frac{1}{2} \sqrt{\frac{D}{F'(0)}} \frac{1}{t}. \quad (6.4)$$

Из (6.4) видно, что при  $t \rightarrow \infty$   $v(t)$  стремится снизу к  $v_0 = 2 \sqrt{F'(0) D}$  – минимальной скорости распространения волны.

### § 7. О начальных распределениях плотности, порождающих волну, и скорости ее распространения

Выше мы уже упоминали о том, что начальное распределение плотности типа ступеньки дает волну, распространяющуюся в конце концов со скоростью  $v_0 = 2 \sqrt{F'(0) D}$ , причем текущая скорость приближается к этой величине снизу. Полное и математически строгое доказательство этих утверждений содержится в классической работе А.Н. Колмогорова, И.Г. Петровского и Н.С. Пискунова. Недавно вышла работа М. Брамсона, обобщающая эти результаты. Поскольку полное изложение этих работ выходит за рамки нашей книги, то мы приведем их здесь без доказательства.

Пусть  $n(x, t)$  – решение уравнения

$$\partial n / \partial t = D \partial^2 n / \partial x^2 + F(n) \quad (7.1)$$

с начальными условиями  $n(x, 0): 0 \leq n(x, 0) \leq 1$ , а  $F(n) \in C^1 [0, 1]$  – локальная функция роста обобщенной логистической популяции, удовлетворяющая условиям



- а)  $F(0) = F(1) = 0$ ,  $F(n) > 0$ ,  $n \in (0, 1)$ ;  
 б)  $F'(0) = r > 0$ ,  $F'(n) < r$ ,  $n \in (0, 1]$ ;  
 в)  $r - F'(n) = O(n^\nu)$  для некоторого  $\nu > 0$ .

Последнее условие обеспечивает выпуклость функции  $F(n)$ .  
 С другой стороны, пусть  $n^\nu(x)$  есть решение уравнения

$$v \frac{dn^\nu}{dx} = D \frac{d^2 n^\nu}{dx^2} + F(n^\nu) \quad (7.2)$$

с граничными условиями

$$n^\nu(-\infty) = 0, \quad n^\nu(+\infty) = 1, \quad (7.4)$$

т.е. уравнения, описывающего форму волны, распространяющейся с постоянной скоростью  $v$ .

Мы будем говорить, что начальное распределение  $n(x, 0)$  порождает волну, распространяющуюся со скоростью  $v$ , если при  $t \rightarrow \infty$   $n(x, t) \rightarrow n^\nu(x)$  равномерно по  $x$ .

Предположим, что начальное распределение плотности  $n(x, 0)$  удовлетворяет следующему условию:

существуют такие положительные числа  $\eta$ ,  $M$ ,  $L$ , что

$$\int_x^{x+L} n(s, 0) ds > \eta, \quad x \geq M. \quad (7.5)$$

Это условие должно выполняться для любых  $x \geq M$ . Очевидно, что и ступенька, и функция типа (5.46) удовлетворяют условию (7.5). Также очевидно, что любая финитная функция ему не удовлетворяет, но бесконечная сумма финитных функций  $\varphi(x)$  с ограниченными снизу значениями интегралов  $\int \varphi_i(x) dx$  и разделенными конечными отрезками с нулевой плотностью, ограниченными сверху общей длиной, будет удовлетворять условию (7.5).

С другой стороны, интуитивно ясно, что для логистической популяции любая локальная вспышка не может затухнуть. Предположим противное, т.е. пусть при  $t \rightarrow \infty$   $n(x, t) \rightarrow 0$  равномерно по  $x$ . Таким образом, при достаточно больших  $t$   $n(x, t)$  будет мало, и

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + r n + o(n). \quad (7.6)$$

Тогда

$$n(x, t) \approx \frac{e^{rt}}{2\sqrt{\pi Dt}} \int_{-\infty}^{+\infty} n(s, 0) \exp\left\{-\frac{(x-s)^2}{4Dt}\right\} ds, \quad (7.7)$$

и если  $n(x, 0) > 0$  на любом конечном отрезке оси  $x$ , то при  $t \rightarrow \infty$   $n(x, t)$ , описываемая формулой (7.7), может быть сколь угодно большой (для любых  $x$ ), так как  $r = F'(0) > 0$ . Полученное противоречие доказывает наше утверждение.

Дело в том, что начальное распределение плотности, задаваемое финитной функцией, будет порождать две волны, распространяющиеся в разные стороны, а мы рассматриваем проблему сходимости к одной волне, распространяющейся справа налево.

Рассмотрим теперь выражение

$$I = \lim \left\{ \frac{1}{x} \ln \left[ \int_{x(1+h)}^x n(s, 0) ds \right] \right\}, \quad x \rightarrow -\infty. \quad (7.8)$$

Мы предполагаем, что предел всегда существует.

Пусть начальное распределение плотности всегда удовлетворяет условию (7.5). Тогда если для любого  $h > 0$   $I \geq v_0 = 2\sqrt{rD}$ , то решение  $n(x, t)$  при  $t \rightarrow \infty$  сходится равномерно по  $x$  к волне  $n^{v_0}(x)$ , распространяющейся с минимальной скоростью  $v_0$ .

Если же  $I < v_0 = 2\sqrt{rD}$ , то решение  $n(x, t)$  при  $t \rightarrow \infty$  сходится равномерно по  $x$  к волне  $n^v(x)$ , распространяющейся со скоростью  $v$  большей, чем минимальная. В этом случае  $v$  определяется по формуле

$$v = (I^2 + v_0^2)/2I. \quad (7.9)$$

Предположим, что начальное распределение плотности задано в виде ступеньки:  $n(x, 0) = 0$  при  $x < 0$ ,  $n(x, 0) = C > 0$  ( $C - \text{const}$ ) при  $x \geq 0$ . Тогда  $I = +\infty$ ,  $I < v_0$  и это начальное распределение всегда порождает волну, распространяющуюся в пределе с минимальной скоростью. Пусть теперь начальное распределение таково, что при  $x \rightarrow -\infty$   $n(x, 0) \approx ce^{\beta x}$ . Вычисляя выражение (7.8), получим, что  $I = \beta$ . Если  $\beta < v_0$  т.е. начальное распределение задано функцией, убывающей в сторону распространения волны хотя и экспоненциально, но достаточно медленно, то это начальное распределение будет порождать волну, распространяющуюся со скоростью большей, чем минимальная. Например, если  $\beta \ll v_0$ , то  $v \approx v_0^2/2\beta \gg v_0$ .

Заметим, что сформулированные выше условия сходимости решения (7.1) к волне являются необходимыми и достаточными.

И в заключение сформулируем утверждение, которое поможет нам оценить характер приближения скорости распространения волны  $v(t)$  к своему асимптотическому значению  $v$ . В пределе решение  $n(x, t)$  зависит только от волновой переменной  $\xi = x + vt$ , так что  $n(x, t) = n(x + vt)$ . Но при достаточно малых  $t$   $n(x, t) = n(x + m(t))$ , и скорость  $v(t)$  определится как  $v(t) = dm(t)/dt$ , где

$$m(t) = \sup\{x: \psi(x, t) \geq 1\},$$

$$\psi(x, t) = \frac{e^{F'(0)t}}{2\sqrt{\pi Dt}} \int_{-\infty}^{+\infty} n(s, 0) \exp\left\{-\frac{(x-s)^2}{4Dt}\right\} ds. \quad (7.10)$$

Взяв в качестве начального распределения ступеньку  $n(x, 0) = 0$  при  $x < 0$ ,  $n(x, 0) = 1$  при  $x \geq 0$  и оценивая интеграл в (7.10) при больших  $t$ , получим

$$m(t) \approx 2\sqrt{F'(0)D}t - \frac{1}{2}\sqrt{\frac{D}{F'(0)}}\ln t,$$

и, дифференцируя  $m(t)$  по  $t$ ,

$$v(t) \approx 2\sqrt{F'(0)D} - \frac{1}{2}\sqrt{\frac{D}{F'(0)}}\frac{1}{t}. \quad (7.11)$$

Сравнивая (7.11) с (6.4), видим, что эти выражения совпадают, т.е. оценка скорости, полученная с помощью весьма нестрогих соображений, совпадает с оценкой, полученной математически строго. Из (7.11) следует, что скорость распространения приближается к своему асимптотическому значению  $v_0$  снизу весьма быстро (гиперболически).

## § 8. О форме волны в логистической популяции

Сейчас нам уже известны некоторые характеристики бегущей волны, однако о самой ее форме трудно что-либо сказать, не имея или точного решения уравнения (5.5), удовлетворяющего граничным условиям (5.7), или каких-либо приближенных решений. Единственное, что мы можем сказать, не решая уравнения (5.5), это оценить толщину фронта волны, да и то только для чисто логистической популяции с  $F(N) = rN(1 - N/K)$ .

Делая замену  $n = N/K$  и вводя безразмерную пространственную координату  $\bar{x} = \sqrt{r/D}x$ , из уравнения для формы волны (5.2) получаем (так как  $v_0 = 2\sqrt{rD}$ )

$$d^2n_0/d\bar{x}^2 - 2dn_0/d\bar{x} + n_0(1 - n_0) = 0 \quad (8.1)$$

с граничными условиями  $n(-\infty) = 0$ ,  $n(+\infty) = 1$ . Это уравнение, так же как и граничные условия, уже не содержит ни  $D$ , ни  $r$ , ни каких-либо других параметров. Следовательно, толщина фронта

$$h = L\sqrt{D/r} \quad \text{или} \quad h = 2LD/v_0, \quad (8.2)$$

где  $L = C(C - \text{const})$ , не зависит ни от каких параметров.

Отсюда видно, что при одинаковых радиусах индивидуальной активности волна в популяции с большей плодовитостью (большим  $r$ ) распространяется с большей скоростью и имеет более крутой фронт. Любопытно, что в отличие от "псевдоволны", чем более пологая настоящая волна (больше  $h$ ), тем меньше скорость ее распространения (при одинаковых  $D$ ).

Рассмотрим теперь ситуацию, когда плодовитость одинакова, но различны радиусы индивидуальной активности. Из (8.2) следует, что волна в популяции с более подвижными особями распространяется быстрее и имеет более пологий фронт, чем в популяции с менее подвижными.

А теперь попытаемся найти какое-либо решение (5.5), удовлетворяющее условиям (5.7) (необязательно для  $v = v_0$ ). Упрощая себе задачу, параметризуем локальный закон роста логистической популяции, представив его в виде

$$F(N) = rN \left[ 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\gamma \right]. \quad (8.3)$$

Если теперь записать локальный закон роста в виде

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = f(N) = \left[ 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\gamma \right], \quad (8.4)$$

то  $f(N)$ , описывающую зависимость относительной скорости роста популяции от ее плотности, можно назвать функцией относительной скорости роста или мальтузианской функцией популяции (в отличие от мальтузианского параметра  $r$ , который в логистической популяции равен максимальному значению относительной скорости роста, так что  $f(0) = r$ ).

Построим теперь графики функции  $f(N)$  при двух значениях  $\gamma$ :  $\gamma < 1$  и  $\gamma > 1$  (см. рис. 9). Очевидно, что при  $\gamma = 1$  мы имеем чисто логистический закон роста. Видно, что при  $\gamma < 1$   $f(N)$  вогнута, а при  $\gamma > 1$  — выпукла. Следуя экологической традиции, мы будем называть популяцию, у которой  $f(N)$  вогнута, популяцией с зависящей от плотности регуляцией, а популяцию с выпуклой  $f(N)$  — соответственно с независящей от плотности регуляцией. (Хотя очевидно, что в последнем случае также имеется зависимость регуляции от плотности, но она начинает существенно проявляться при плотностях, близких к емкости  $K$ ).

Прежде чем переходить к дальнейшему исследованию, мы введем безразмерное значение плотности  $n = N/K$  и обозначим  $\lambda = v/D$ ,  $\alpha = r/D$ . Тогда вместо (5.5) будем иметь

$$\lambda \frac{dn}{d\xi} = d^2 n / d\xi^2 + \alpha n(1 - n^\gamma) \quad (8.5)$$

или, обозначая  $dn/d\xi = p$  и исключая  $\xi$ ,

$$dp/dn = \lambda - \alpha n(1 - n^\gamma)/p \quad (8.6)$$

с граничными условиями

$$p(0) = p(1) = 0. \quad (8.7)$$

Будем искать решение этой задачи в виде

$$p(N) = cn(1 - n^\delta), \quad \delta > 0. \quad (8.8)$$

Очевидно, что это решение удовлетворяет условиям (8.7). Подставляя его в (8.6), приравнявая коэффициенты при одинаковых степенях  $n$  и добиваясь того, чтобы они были одинаковыми, получим следующие соотношения, связывающие  $c$ ,  $v$ ,  $\gamma$  и  $\delta$ :

$$c^2 = \lambda c - \alpha, \quad c(2 + \delta) = \lambda, \quad c^2(1 + \delta) = \alpha, \quad 2\delta = \gamma;$$

или, заменяя  $\delta$  через  $\gamma/2$ :

$$c^2 = \lambda c - \alpha, \quad ((4 + \gamma)/2)c = \lambda, \quad ((2 + \gamma)/2)c^2 = \alpha. \quad (8.9)$$

Находя из третьего соотношения (8.9)

$$c = \sqrt{2\alpha/(2 + \gamma)} \quad (8.10)$$

и из второго:

$$\lambda = (4 + \gamma) \sqrt{\alpha/(2(2 + \gamma))}, \quad (8.11)$$

мы непосредственной проверкой убеждаемся, что первое соотношение выполняется тождественно.

Мы нашли точное решение задачи (8.6), (8.7), но только для одного значения  $\lambda$ . В то же время нам известно, что решение этой задачи существует для непрерывного спектра значений  $\lambda \geq \lambda_0 = 2\sqrt{\alpha}$ , а так как интерес для нас представляет решение с  $\lambda = \lambda_0$ , то было бы любопытно посмотреть, насколько полученное нами  $\lambda$  отличается от  $\lambda_0$ . Представим  $\lambda$  в виде  $\lambda = \lambda(1 + \epsilon)$  и оценим

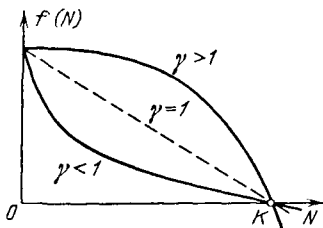


Рис. 9. Мальтузианские функции при различных значениях  $\gamma$

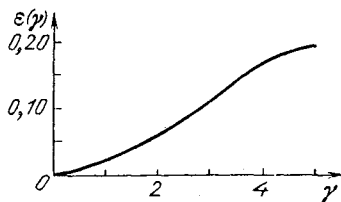


Рис. 10. Зависимость малого параметра  $\epsilon$  от  $\gamma$

величину  $\epsilon$  при различных значениях  $\gamma$ . Для этого мы построили график зависимости  $\epsilon(\gamma)$ , где

$$\epsilon(\gamma) = (4 + \gamma)/\sqrt{8(2 + \gamma)} - 1. \quad (8.12)$$

Из рис. 10 видно, что даже при больших значениях  $\gamma$  величина  $\epsilon < 1$  (например, при  $\gamma = 10$   $\epsilon = 0,42$ ). Поэтому  $\epsilon$  можно считать естественным малым параметром задачи. Поскольку  $\lambda$  мало отличается от  $\lambda_0$ , то, по-видимому, и найденное нами решение (8.8) будет мало отличаться от решения  $p^0(n)$ , соответствующего  $\lambda_0$ . Оценим это различие, но сначала докажем, что  $p^0(n) > p(n)$  для  $n \in (0, 1)$ .

Из (5.10) следует, что при  $n$ , близком к единице,  $p^0(n) > p(n)$ . Предположим, что  $p(n)$  и  $p^0(n)$  пересекаются в единственной точке  $n^*$  ( $0 < n^* < 1$ ). Тогда  $p^0(n) > p(n)$  для  $n \in (n^*, 1)$  и  $p^0(n) < p(n)$  для  $n \in (0, n^*)$ . Но, с другой стороны, воспользовавшись представлением решения в виде (5.12), можно показать, что

$$\lambda \int_0^{n^*} p dn = \lambda_0 \int_0^{n^*} p^0 dn. \quad (8.13)$$

Так как  $\lambda > \lambda_0$ , то отсюда следует, что  $p(n) < p^0(n)$  для  $n \in (0, n^*)$ , что противоречит предыдущему утверждению. Следовательно,  $p(n)$  и  $p^0(n)$  не могут пересечься внутри отрезка  $[0, 1]$ . Аналогично доказывается, что не может существовать и несколько точек пересечения.

Так как  $p^0(n) > p(n)$ , то можно ввести следующую интегральную меру различия двух решений:

$$\sigma = \int_0^1 [p^0(n) - p(n)] dn / \int_0^1 p^0(n) dn. \quad (8.14)$$

Снова воспользовавшись представлением решения (5.12), получим для  $n = 1$

$$\lambda \int_0^1 p dn = \lambda_0 \int_0^1 p^0 dn. \quad (8.15)$$

Поскольку  $v = v_0(1 + \epsilon)$ , то из (8.14) и (8.15) получаем следующую оценку меры различия  $\sigma$ :

$$\sigma = \epsilon / (1 + \epsilon).$$

Ясно, что если для определения формы волны мы воспользуемся решением (8.8), а не  $p^0(n)$ , то отклонение таким образом найденной формы от истинной будет порядка  $\epsilon$ . Поэтому, чтобы проанализировать зависимость формы волны от типа внутриволновой регуляции, мы будем пользоваться уже найденной нами простой зависимостью (8.8).

Так как  $p = dn/d\xi$ , то

$$\frac{1}{c} \int \frac{dn}{n(1 - n^{\gamma/2})} = \xi + C, \quad C - \text{const.}$$

Интегрируя, получаем

$$n(\xi) = \frac{1}{[1 + Ce^{-\xi/a}]^{2/\gamma}}, \quad a = \frac{1}{\gamma} \sqrt{\frac{2(2 + \gamma)}{\alpha}}, \quad C - \text{const.} \quad (8.16)$$

Очевидно, что  $n(\xi) \rightarrow 0$  при  $\xi \rightarrow -\infty$  и  $n(\xi) \rightarrow 1$  при  $\xi \rightarrow +\infty$ . Так как форма волны инвариантна к переносу вдоль  $x$ , то, заменяя  $\xi$

на  $x$  и располагая волну так, чтобы  $n(0) = 1/2$  при  $x = 0$  (т.е. симметрично относительно начала координат), получим следующее выражение для формы волны:

$$N(x) = K/[1 + Ae^{-x/a}]^{2/\gamma}. \quad (8.17)$$

$$A = 2^{\gamma/2} - 1, \quad a = \frac{1}{\gamma} \sqrt{\frac{2D(2+\gamma)}{r}},$$

или, если выразить  $a$  через скорость волны

$$v = (4 + \gamma) \sqrt{\frac{rD}{2(2 + \gamma)}},$$

то

$$N(x) = K/[1 + Ae^{-bv/x}]^{2/\gamma}, \quad (8.18)$$

$$A = 2^{\gamma/2} - 1, \quad b = \gamma/D(4 + \gamma).$$

Здесь, так же как и для чисто логистической популяции, чем меньше скорость, тем более пологую форму имеет волна (при одной и той же подвижности особей — одинаковых  $D$ ), что, впрочем, только лишь подтверждает сделанный нами ранее вывод.

Итак, как же зависит скорость и форма волны от типа

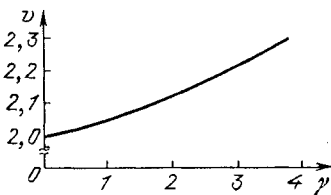


Рис. 11. Зависимость  $v$  от  $\gamma$ ;  $\sqrt{rD} = 1$ ,  $v_0 = 2$

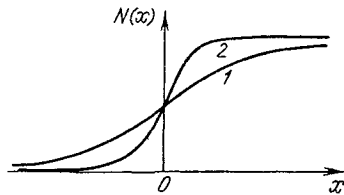


Рис. 12. Форма волны при  $\gamma < 1$  (кривая 1) и при  $\gamma > 1$  (кривая 2)

регуляции? На рис. 11 приведен график зависимости  $v$  от  $\gamma$ . Отсюда, казалось бы, можно сделать вывод, что волна в популяции с зависящим от плотности типом регуляции распространяется медленнее, чем с независящим. Однако это псевдоэффект, так как реальная скорость волны  $v_0 = 2\sqrt{rD}$  не зависит от  $\gamma$  и, следовательно, от типа регуляции. На следующем рисунке приведены графики  $N(x)$  (т.е. формы волн) для  $\gamma < 1$  и  $\gamma > 1$  (рис. 12). Из него видно, что популяция с зависящим от плотности регулированием образует более пологую волну с большей шириной фронта, чем популяция с независящим от плотности регулированием. Чем больше выражена "ступенчатость" мальтузианской функции (больше  $\gamma$ ), тем более крутой фронт будет иметь популяционная волна.

## § 9. Волна в популяции типа Олли с одним устойчивым равновесием

Рассмотрим популяцию типа Олли, но с единственным устойчивым состоянием равновесия  $N^* = K$  (см. § 3, п. а). Функция  $F(N)$  в этом случае будет иметь вид, изображенный на рис. 13а, а ее мальтузианская функция  $f(N) = B(N) - D(N)$  — вид, изображенный на рис. 13б. Заметим, что популяция типа Олли с одним устойчивым состоянием равновесия весьма близка к популяции с гиперболическим законом роста, описанной в § 4. Единственное отличие состоит в том, что в последнем случае функция рождаемости  $B(N)$  не  $S$ -образная, а выпуклая. Для нас же важно лишь одно обстоятельство: у мальтузианской функции существует отрезок  $[N_1, N_2]$ , на котором она возрастает. Это приводит к тому, что существует такое  $N \in [N_1, N_2]$ , для которого  $F'(N) > F'(0)$ .

Рассуждая аналогично тому, как мы это делали в предыдущих параграфах, мы приходим к выводу, что здесь также возможно существование волны. Но какова будет скорость ее распространения?

В § 5 мы доказали, что ни одна траектория, пересекающая ось  $p$  в точке  $p > 0$ , не может пересечь луч  $\tilde{p} = CN$ , где  $C = \frac{1}{2}(\lambda \mp \sqrt{\lambda^2 - 4\varphi'(0)})$ . Тем самым мы показали, что при  $\lambda \geq$

$\geq 2\sqrt{\varphi'(0)}$  существуют траектории, выходящие из точки  $(0, 0)$  и входящие в точку  $(K, 0)$ , причем каждому значению скорости  $\lambda$  соответствует одна траектория. При доказательстве мы существенно использовали, что  $\varphi(N) < \varphi'(0)N$  для  $N > 0$ . Если теперь провести касательную из начала координат к  $F(N)$  под углом, тангенс которого равен  $A$  (см. рис. 13), то  $F(N) < AN$  и  $\varphi(N) < AN/D$  для всех  $N$ , за исключением нуля и точки касания  $N_m$ .

Тогда мы можем утверждать, что ни одна траектория, пересекающая ось  $p$  выше начала координат, не пересечет луч  $\tilde{p} = C_A N$ , где  $C_A = \frac{1}{2}(\lambda \mp \sqrt{\lambda^2 - 4A/D})$ . А поскольку  $A/D > \varphi'(0)$ , то точка  $(0, 0)$  при  $\lambda \geq 2\sqrt{A/D}$  — по-прежнему узел. Следовательно, мы можем гарантировать что при скоростях  $v \geq v_A = 2\sqrt{A/D}$  существуют траектории, выходящие из начала координат и входящие в точку  $(K, 0)$ .

Однако отсюда, к сожалению, не следует, что таких траекторий не существует при  $\lambda_0 < \lambda \leq \lambda_A$ . Можно сказать лишь то, что могут существовать траектории, пересекающие ось  $p$  выше начала координат, и не входящие в седло (так, как это изображено на рис. 14). Поэтому  $v_A$  можно считать верхней оценкой минимальной скорости. Интересно, что  $A = f(N_m) = \max f(N)$ , и можно



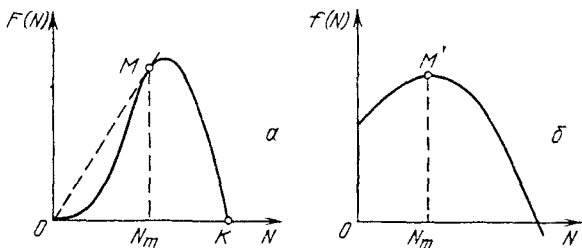
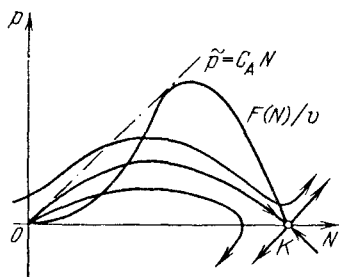


Рис. 13. Вид функции локального роста (а) и мальтузианской функции (б) для популяции типа Олли с единственным устойчивым состоянием равновесия;  $\text{tg} \angle MON = A$ ,  $\max f(N) = f(N_m) = A$

Рис. 14. Расположение траекторий при  $\lambda_0 \leq \lambda < \lambda_A$ . Видно, что существует траектория, пересекающая ось  $p$  выше начала координат и не входящая в точку  $(K, 0)$



предположить, что  $v_{\min} = 2\sqrt{Df(N_{\min})}$ ,  $0 \leq N_{\min} \leq N_m$ , поскольку  $F'(0) = f(0)$  и  $v_0 = 2\sqrt{Df(0)}$ , а  $v_A = 2\sqrt{Df(N_m)} = 2\sqrt{D \max f(N)}$ , т.е. существует такое значение мальтузианской функции, которое полностью определяет скорость волны. Но пока это только предположение.

Но, может быть, множество  $[\lambda_0, \lambda_A]$  пусто и  $\lambda_{\min} = \lambda_A$ ? Покажем, что это не так. Пусть  $K = 1$ , тогда  $N = n$ . Выберем в качестве мальтузианской функции параболу

$$f(N) = r(k)(1-n)(k+n), \quad k < 1. \quad (9.1)$$

Ясно, что популяция с такой мальтузианской функцией принадлежит к типу Олли, а если точнее, является популяцией с гиперболическим законом роста. При  $k = 0$   $f(n) = rn(1-n)$ , и мы получаем локальную модель (4.4).

Будем искать решение задачи ( $\lambda = v/D$ ,  $\alpha(k) = r(k)/D$ )

$$dp/dn = \lambda - \alpha(k)n(1-n)(k+n)/p, \quad (9.2)$$

$$p(0) = p(1) = 0$$

в виде  $p(n) = cn(1-n)$ . Подставляя это решение в (9.2) и приравнявая коэффициенты при одинаковых степенях  $n$ , получим

$$C^2 = \lambda C - \alpha(k)k, \quad 2C^2 = \alpha(k),$$

откуда

$$C = \sqrt{\alpha(k)/2}, \quad \lambda = \sqrt{\alpha(k)} (1/\sqrt{2} + k\sqrt{2}). \quad (9.3)$$

Так как  $\max f = \alpha(k) ((1+k)/2)^2$ , то  $\lambda_A = (1+k)\sqrt{\alpha(k)}$ , а  $\lambda_0 = 2\sqrt{\alpha(k)k}$ .

Прежде чем сравнивать между собой эти скорости, мы выберем  $\alpha(k)$  таким образом, чтобы  $\max f = \alpha_0 = C(C - \text{const})$ . Так как точка  $N_m$ , в которой  $f(N_m) = \max f(N)$ , при возрастании  $k$  сдвигается влево, то тем самым мы моделируем ситуацию, когда изменяется критическая плотность популяции, при которой относительная скорость прироста достигает максимума, причем значение максимальной скорости при этом не меняется. Другими словами, мы описываем изменение плотности, при которой кооперативные эффекты в популяции проявляются в максимальной степени. Для этого мы должны положить  $\alpha = 4\alpha_0/(1+k)^2$ . При таком выборе  $\alpha(k)$  скорости\*)  $\lambda_0$ ,  $\lambda_A$  и  $\lambda$  запишутся в форме

$$\begin{aligned} \lambda_0 &= \frac{4}{1+k} \sqrt{\alpha_0 k}, & \lambda_A &= 2\sqrt{\alpha_0}, \\ \lambda &= \frac{1+2k}{1+k} \sqrt{2\alpha_0}. \end{aligned} \quad (9.4)$$

Изобразив на рис. 15 графики зависимостей  $\lambda$ ,  $\lambda_A$  и  $\lambda_0$  от  $k$ , видим, что всегда  $\lambda \geq \lambda_0$  и  $\lambda_A \geq \lambda_0$  ( $\lambda = \lambda_0$  при  $k = 0,5$ ,  $\lambda_A = \lambda_0$  при  $k = 1$ ). При  $k < k_1 = \sqrt{2}/2$   $\lambda < \lambda_A$  ( $\lambda \geq \lambda_0$ ), следовательно, могут существовать скорости, меньшие  $\lambda_A$ .

Любопытно, что при  $k \leq 1/2$  скорость  $\lambda$  является той минимальной скоростью, с которой может распространяться волна. Докажем это. Наше решение выходит из точки  $(0, 0)$  под углом, тангенс которого равен  $C$ . Если теперь определить собственные направления, по которым должны выходить из начала координат траектории

$$\mu_{1,2} = \frac{1}{2}(\lambda \mp \sqrt{\lambda^2 - 4\alpha(k)k}),$$

где  $\lambda$  — скорость, и подставить в это выражение значение скорости  $\lambda = \sqrt{\alpha(k)}(1/\sqrt{2} + k\sqrt{2})$ , то мы получим

$$\mu_1 = C, \quad \mu_2 = 2kC.$$

Так как минимальной скорости в этом случае соответствует собственное направление с большим углом (подробнее об этом см.

\*) На самом деле скорости  $v_0$ ,  $v_A$  и  $v$  равны  $\sqrt{D\lambda_0}$ ,  $\sqrt{D\lambda_A}$  и  $\sqrt{D\lambda}$  соответственно. Но здесь (и в дальнейшем, где это не нарушает смысла) мы будем говорить о величинах  $\lambda$  как о скоростях.

Рис. 15. Зависимости  $\lambda$ ,  $\lambda_A$  и  $\lambda_0$  от  $k$ :  $\alpha_0 = 1$

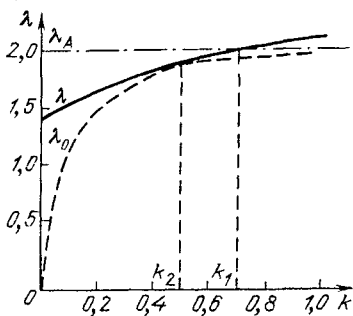
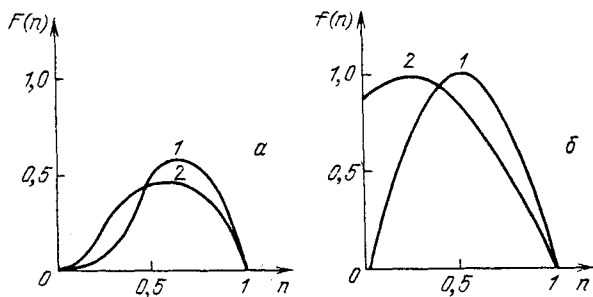


Рис. 16. Функции локального роста ( $F(n)$ ) и мальтузианские функции ( $f(n)$ ) вида  $F(n) = r(k)n(1-n)(k+n)$ ,

$$f(n) = r(k)(1-n)(k+n), r(k) = \frac{4}{(1+k)^2}$$

для  $k=0$  (кривая 1) и  $k=0,5$  (кривая 2)



§ 15), то при  $k \leq 1/2$  траектория, соответствующая минимальной скорости, будет выходить под углом с тангенсом  $\mu_1$ . Очевидно, что наше решение и есть эта траектория, а скорость

$$\lambda = \sqrt{\alpha(k)} \left( \frac{1}{\sqrt{2}} + k\sqrt{2} \right) = \frac{1+2k}{1+k} \sqrt{2\alpha_0}$$

есть минимальная скорость распространения волны (при  $k \leq 1/2$ ).

При  $k=0$  мы получаем популяцию с гиперболическим законом роста, скорость распространения волны в которой равна  $\lambda = \sqrt{2\alpha_0}$ , где  $\alpha_0$  — максимальное значение мальтузианской функции. Очевидно, что при убывании  $k$  кооперативные эффекты достигают максимальной эффективности при больших значениях плотности, и чем больше эта плотность, тем медленнее распространяется волна. Наибольшая скорость распространения у логистической популяции, у которой мальтузианская функция имеет максимум при нулевой плотности. Для иллюстрации на рис. 16, а, б изображены графики функций локального роста и мальтузианских функций при двух значениях  $k$ :  $k=0$  (гиперболический рост) и  $k=0,5$  (популяция типа Олли, промежуточная между гиперболической и логистической).

## § 10. О форме волны

Так как при  $k \leq 1/2$  решение  $p = Cn(1 - n)$  соответствует волне, распространяющейся с минимальной скоростью, то, интегрируя уравнение для формы волны,

$$\frac{dn(x)}{dx} = Cn(1 - n), \quad C = \frac{\sqrt{2\alpha_0}}{(1 + k)}, \quad (10.1)$$

мы получаем

$$n(x) = \frac{1}{1 + e^{-Cx}}. \quad (10.2)$$

Константа интегрирования выбиралась из условия  $n(0) = 1/2$ . Из выражения (10.2) следует, что с ростом  $k$  (убыванием  $C$ ) волна становится более полой. Другими словами, чем раньше (при более низких плотностях) проявляется кооперативный эффект, тем более крутой фронт имеет волна и с тем большей скоростью она распространяется. Волна в гиперболической популяции более пологая, чем в логистической.

## § 11. Волна в популяции типа Олли с критическим порогом плотности

Рассмотрим популяцию типа Олли с критическим порогом плотности, имеющую два устойчивых состояния равновесия:  $N_1^* = 0$  и  $N_3^* = K$  (см. § 3, пункт б и рис. 4, б).

Переходя к волновой переменной  $\xi = x + vt$  и делая замену  $n = N/K$ ,  $\varphi(n) = F(N/K)/D$ ,  $\lambda = v/D$ , запишем уравнение волны в виде

$$\frac{dn}{d\xi} = p, \quad \frac{dp}{d\xi} = \lambda p - \varphi(n) \quad (11.1)$$

с граничными условиями  $n(-\infty) = 0$ ,  $n(+\infty) = 1$ .

Функция  $\varphi(n)$  удовлетворяет следующим условиям:

$$\text{а) } \varphi(0) = \varphi(n_1^*) = \varphi(1) = 0, \quad 0 < n_1^* = k/K < 1;$$

$$\text{б) } \varphi(n) < 0 \text{ при } 0 < n < n_1^*, \quad (11.2)$$

$$\varphi(n) > 0 \text{ при } n_1^* < n < 1;$$

$$\text{в) } \varphi'(0) < 0, \quad \varphi'(n_1^*) > 0, \quad \varphi'(1) < 0.$$

Траектория системы (11.1), соответствующая волне, должна начинаться и заканчиваться в особых (стационарных) точках этой системы. Их всего три:  $(0, 0)$ ;  $(n_1^*, 0)$ ;  $(1, 0)$ . Вычисляя собствен-

ные значения матриц систем, линеаризованных в их окрестностях, получим

$$\mu_{1,2} = \frac{1}{2} \left( \lambda \mp \sqrt{\lambda^2 - 4\varphi'} \right).$$

Отсюда, учитывая (11.2в), следует, что точки  $(0, 0)$  и  $(1, 0)$  – седла, а точка  $(n_1^*, 0)$  – неустойчивый узел или фокус (см. рис. 17). Волне соответствует единственная траектория, выходящая из седла  $(0, 0)$  и входящая в седло  $(1, 0)$ .

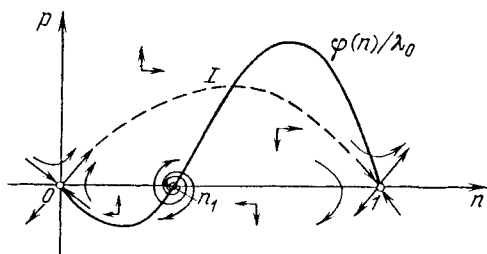


Рис. 17. Расположение траекторий системы (11.1). Траектория I – негрубая, соединяет два седла

Но в грубых системах не может быть сепаратрис, идущих из седла в седло, поэтому если такая траектория существует, то система (11.1) должна быть негрубой (первой степени негрубости).

Покажем сначала, что  $p(n, \lambda)$  возрастает с ростом  $\lambda$ . Переписывая (11.1) в виде

$$dp/dn = \lambda - \varphi(n)/p \quad (11.3)$$

и дифференцируя обе части по  $\lambda$ , получим ( $y = \partial p / \partial \lambda$ )

$$dy/dn - \varphi(n)/p^2 \cdot y = 1,$$

или, интегрируя это уравнение,

$$y(n) = \exp \left\{ \int \frac{\varphi(n) dn}{p^2} \right\} \left( \int \exp \left\{ - \int \frac{\varphi(\tau) d\tau}{p^2} \right\} dn + C \right), \quad C - \text{const.} \quad (11.4)$$

Если теперь закрепить левый конец  $p(n)$ , считая, что  $p(0, \lambda) = 0$ , то возникают трудности с вычислением интегралов в (11.4). Но поскольку траектория  $p(n)$  должна выходить из начала координат по направлению  $\mu_1 = \frac{1}{2} (\lambda + \sqrt{\lambda^2 - 4\varphi'(0)})$ , то при малых  $n$   $p \approx \mu_1 n$ , а  $\varphi(n) \approx \varphi'(0)n$ ,  $\varphi'(0) < 0$ . Тогда при малых  $n$

$$y(n) \approx C \cdot n^{\varphi'(0)/\mu_1^2} + \frac{n}{1 - \varphi'(0)/\mu_1^2}.$$

Так как  $y(0) = 0$  (левый конец закреплен), то  $C \equiv 0$ ,

$$y(n) \approx \frac{n}{1 - \varphi'(0)/\mu_1^2},$$

и  $y(n) \rightarrow 0$  при  $n \rightarrow 0$ . Тогда для любых  $n$

$$y(n) = \exp \left\{ \int_0^n \frac{\varphi(n) dn}{p^2} \right\} \int_0^n \exp \left\{ - \int_0^\tau \frac{\varphi(\tau) d\tau}{p^2} \right\} dn > 0 \text{ при } n > 0,$$

откуда следует, что  $p(n, \lambda)$  возрастает с ростом  $\lambda$ .

При малых  $\lambda$

$$p(n) \approx \sqrt{-2 \int_0^n \varphi(n) dn}$$

и если

$$I = \int_0^1 \varphi(n) dn > 0, \tag{11.5}$$

то при малых  $\lambda$  выходящая из начала координат траектория должна пересечь ось  $n$  левее точки  $n = 1$ . Если же  $\lambda$  велико, то  $p(n) \approx \lambda n$ , и эта траектория пересечет прямую  $n = 1$  выше точки  $(1, 0)$ .

Из всего вышеизложенного следует, что при увеличении  $\lambda$  от нуля найдется такое единственное значение  $\lambda = \lambda_0$ , при котором выходящая из нуля траектория попадет в точку  $(1, 0)$  (см. рис. 18). Значение бифуркационного параметра  $\lambda = \lambda_0$  соответствует случаю, когда система (11.1) становится системой первой степе-

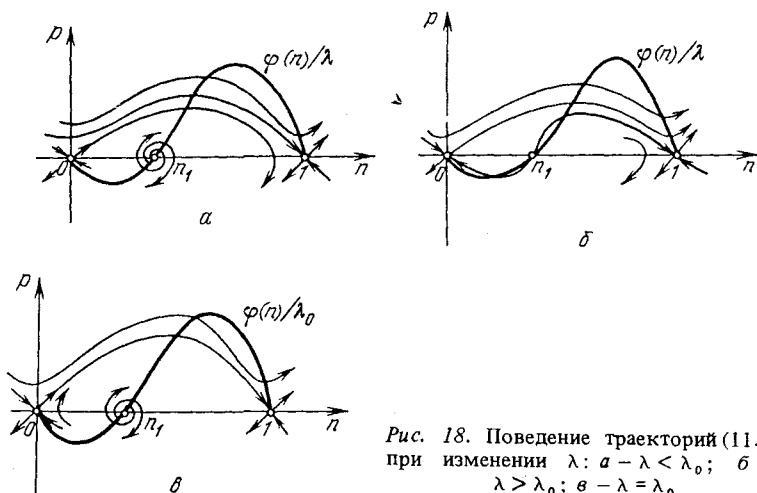


Рис. 18. Поведение траекторий (11.1) при изменении  $\lambda$ : а -  $\lambda < \lambda_0$ ; б -  $\lambda > \lambda_0$ ; в -  $\lambda = \lambda_0$ .

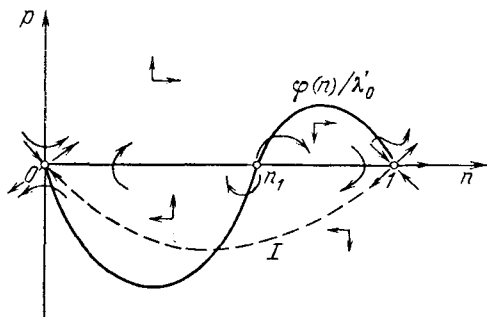


Рис. 19. Расположение траекторий системы (11.1) при  $\lambda = \lambda'_0$  и  $\int_0^1 \varphi(n) dn < 0$ .  
Траектория I — негрубая

ни негрубости. В отличие от обобщенной логистической популяции, где имелся целый спектр допустимых скоростей, здесь волна может распространяться только с единственной скоростью  $\lambda_0$ .

Так как

$$\lambda_0 = \int_0^1 \varphi(n) dn / \int_0^1 p_0(n) dn,$$

то видно, что для того чтобы волна распространялась справа налево необходимо выполнение неравенства (11.5); тогда  $\lambda_0 > 0$ .

Интересно, что аналогично можно доказать существование траектории, идущей из седла  $(1, 0)$  в седло  $(0, 0)$  при  $\lambda'_0 > 0$  (см. рис. 19). Для этого нужно, чтобы

$$I = \int_0^1 \varphi(n) dn < 0. \quad (11.6)$$

Эта траектория соответствует решению (11.1), но с другими граничными условиями:  $n(-\infty) = 1$  и  $n(+\infty) = 0$ , что можно интерпретировать как распространяющуюся справа налево со скоростью  $\lambda_0$  волну вымирания. Соответственно первую волну (когда выполнено условие (11.5)) можно назвать волной размножения.

Возникает естественный вопрос: а может быть, существует негрубая траектория, выходящая из седла и входящая в то же седло? Этой траектории будет соответствовать своеобразная уединенная волна с явно выраженным максимумом (или минимумом для волны вымирания). Но поскольку

$$\frac{\partial}{\partial n} (p) + \frac{\partial}{\partial p} (\lambda p - \varphi(n)) = \lambda > 0,$$

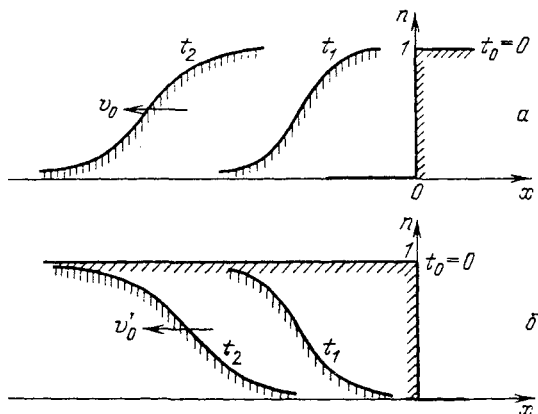


Рис. 20. Волна размножения (а) и волна вымирания (б). За фронтом волны размножения плотность популяции близка к своему максимальному значению, а за фронтом волны вымирания плотность почти нулевая:  $t_0 < t_1 < t_2$ ,

$$v = D\lambda_0, v'_0 = D\lambda'_0$$

то согласно критерию Бендиксона здесь замкнутых траекторий быть не может. Следовательно, не будет существовать и такой негрубой траектории.

Я.И. Канелем было показано, что если взять начальное распределение плотности в виде ступеньки  $n(x, 0) = 0$  при  $x < 0$ ,  $n(x, 0) = 1$  при  $x \geq 0$ , то при достаточно больших  $t$  решение соответствующего диффузионного уравнения сходится равномерно по  $x$  к волне размножения, распространяющейся со скоростью  $\lambda_0$  (при  $I > 0$ ). Аналогично можно показать, что если  $n(x, 0) = 1$  при  $x < 0$ ,  $n(x, 0) = 0$  при  $x \geq 0$ , то при  $I < 0$  со скоростью  $\lambda'_0$  влево побежит волна вымирания (см. рис. 20, а, б).

## § 12. Об одном точном решении задачи о распространении волны в популяции с критическим порогом плотности

Так же, как и в § 9, выберем в качестве  $\varphi(n)$  кубическую параболу

$$\varphi(n) = \alpha(k)n(1-n)(k+n), \quad (12.1)$$

но в отличие от § 9 положим  $k = -n_1$ , так что  $-1 < k < 0$ . Тогда у системы (11.1) существует точное решение  $p = Cn(1-n)$ , где  $C = \pm \sqrt{\alpha(k)/2}$ , соответствующее волне, распространяющейся с единственной скоростью

$$\lambda_0 = C(1+2k) = C(1-2n_1) > 0.$$



Так как

$$I = \int_0^1 \varphi(n) dn = \frac{\alpha(k)}{12} (1 + 2k),$$

то  $I > 0$  при  $|k| < 1/2$ , и мы имеем волну размножения, распространяющуюся со скоростью

$$\lambda_0 = +C(1 + 2k) = \sqrt{\frac{\alpha(k)}{2}} (1 + 2k), \quad (12.2)$$

или, учитывая специальный выбор  $\alpha(k) = 4\alpha_0/(1+k)^2$  и равенство  $k = -n_1$ , получаем

$$\lambda_0 = \frac{1 - 2n_1}{1 - n_1} \sqrt{2\alpha_0}. \quad (12.3)$$

Если же  $|k| = n_1 > 1/2$ , то  $I < 0$  и в популяции со скоростью

$$\lambda'_0 = -\sqrt{\frac{\alpha(k)}{2}} (1 + 2k) = \frac{2n_1 - 1}{1 - n_1} \sqrt{2\alpha_0} \quad (12.4)$$

распространяется волна вымирания.

Из этих формул видно, что с увеличением критического порога численности  $n_1$  скорость волны размножения уменьшается, а сама волна (см. (10.2)) становится все более и более крутой. Наконец, при  $n_1 = 1/2$  (в этой точке мальтузианская функция обращается в нуль) как скорость волны размножения, так и скорость волны вымирания равна нулю, а при  $n_1 > 1/2$  в популяции может существовать только волна вымирания, скорость которой увеличивается с ростом  $n_1$ . При этом уменьшается крутизна фронта волны.

Любопытно, что в негрубом случае  $n_1 = 1/2$  вполне возможна следующая ситуация: достаточно далеко разнесенные в пространстве две волны (размножения и вымирания) будут стоять, образуя своеобразную стационарную неоднородную по пространству структуру. Однако при сколь угодно малом шевелении критического порога  $n_1$  эта структура разрушается, переходя либо в состояние с нулевой плотностью (через волну вымирания), либо в состояние с предельной плотностью, равной емкости среды (через волну размножения).

### § 13. Когда затухает локальная вспышка?

В отличие от логистической популяции или популяции типа Олли с одним устойчивым состоянием равновесия, в которых локальная вспышка, раз возникнув, всегда порождает волну, в популяции с критическим порогом численности вспышка может затухнуть. Другими словами, существуют такие начальные плотности, описы-

ваемые финитными функциями, что  $n(x, t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  равномерно по  $x$ .

Заметим, что если для обобщенной логистической популяции сформулированное выше утверждение было доказано в § 7, то для популяции типа Олли с одним устойчивым состоянием для случая  $F'(0) > 0$  доказательство совершенно такое же (на случае  $F'(0) = 0$  — гиперболическая популяция — мы остановимся несколько позже).

Пусть  $F(n)$  удовлетворяет условиям

$$\begin{aligned} \text{а) } & F(0) = F(n_1) = F(1) = 0, \quad 0 < n_1 < 1; \\ \text{б) } & F(n) < 0 \text{ при } 0 < n < n_1, \\ & F(n) > 0 \text{ при } n_1 < n < 1; \\ \text{в) } & F'(0) < 0, \quad F'(n_1) > 0, \quad F'(1) < 0, \end{aligned} \quad (13.1)$$

а  $n(x, t)$  — уравнению

$$\partial n / \partial t = D \partial^2 n / \partial x^2 + F(n) \quad (13.2)$$

с начальным условием

$$n(x, 0) = \begin{cases} n_0 \text{ при } |x| \leq l, & n_1 < n_0 \leq 1; \\ 0 \text{ при } |x| > l, \end{cases} \quad (13.3)$$

моделирующим локальную вспышку плотности. Пусть  $f^* = \max_n \{F(n)/n\}$ , т.е.  $f^*$  — максимальное значение мальтузианской функции. Тогда если  $u(x, t)$  есть решение уравнения

$$\partial u / \partial t = D \partial^2 u / \partial x^2 + f^* u \quad (13.4)$$

с начальным условием  $u(x, 0) = n(x, 0)$ , то из обобщенного принципа максимума для параболических уравнений следует, что  $n(x, t) \leq u(x, t)$ . Решение (13.4) с соответствующим начальным условием хорошо известно:

$$u(x, t) = \frac{e^{f^* t} n_0}{2\sqrt{\pi Dt}} \int_{-l}^{+l} \exp \left\{ -\frac{(x-\tau)^2}{4Dt} \right\} d\tau, \quad (13.5)$$

причем  $u(0, t) \geq u(x, t)$ . Тогда

$$\begin{aligned} n(x, t) &\leq u(0, t) = \frac{2e^{f^* t} n_0}{\sqrt{\pi}} \int_0^{l/2\sqrt{Dt}} e^{-\tau^2} d\tau \leq \\ &\leq \frac{e^{f^* t} n_0 l}{\sqrt{\pi Dt}}. \end{aligned} \quad (13.6)$$

С другой стороны, функция  $\psi(t) = e^{f^* t} n_0 l / \sqrt{\pi Dt}$  при  $t_1 = 1/2f^*$  достигает минимума  $\psi(t_1) = n_0 l \sqrt{2f^* e / \pi D}$ . И если теперь выб-

расть  $\psi(t_1) < n_1$ , то  $0 \leq n(x, t_1) < n_1$ . Пусть  $\Delta n = n_1 - n(x, t)$ . Так как  $F(n_1) = 0$ , то  $\Delta n(x, t)$  есть решение задачи

$$\partial \Delta n / \partial t = D \partial^2 \Delta n / \partial x^2 + F'(\theta) \Delta n, \quad t > t_1, \quad (13.7)$$

$$\Delta n(t_1) = n_1 - n(x, t_1) > 0,$$

где  $\theta \in [n(x, t), n_1]$ . Тогда из обобщенного принципа максимума следует, что  $\Delta n(x, t) \geq 0$  при  $t > t_1$ . Отсюда  $n(x, t) \leq n_1$ , и в силу (13.1б)  $F[n(x, t)] \leq 0$  при  $t > t_1$ . Значит, согласно принципу максимума  $n(x, t) \leq \bar{n}(x, t)$  при  $t > t_1$ , где  $\bar{n}(x, t)$  — решение задачи

$$\partial \bar{n} / \partial t = D \partial^2 \bar{n} / \partial x^2, \quad t > t_1, \quad (13.8)$$

$$\bar{n}(x, t_1) = u(x, t_1) \geq n(x, t_1).$$

Задача (13.8) — стандартная задача теплопроводности, о которой известно, что при  $t \rightarrow \infty$   $\bar{n}(x, t) \rightarrow 0$  равномерно по  $x$ .

Таким образом, мы можем утверждать, что если  $\psi(t_1) < n_1$ , то при  $t \rightarrow \infty$   $n(x, t) \rightarrow 0$  равномерно по  $x$ , т.е. вспышка затухает. Из неравенства  $\psi(t_1) < n_1$  мы сразу получаем оценку как на размер вспышки  $l$ , так и на ее величину  $n_0$ :

$$n_0 l < n_1 \sqrt{\pi D / (2f^* e)}, \quad n_0 > n_1. \quad (13.9)$$

Если параметры вспышки таковы, что неравенства (13.9) выполняются, то вспышка обязательно затухнет. Интерпретация этого результата достаточно очевидна: вспышка с весьма большой вероятностью затухнет, если особи имеют большой радиус индивидуальной активности  $\rho \sim \sqrt{D}$ , малую плодовитость  $f^*$  и высокий критический порог плотности  $n_1$ .

Заметим, что условие (13.9) является достаточным, поэтому если оно не выполняется, то нельзя гарантировать, что вспышка не затухнет. Получение условий, гарантирующих развитие вспышки в виде двух распространяющихся в разные стороны волн, является гораздо более сложной задачей, которая до сих пор, насколько мне известно, строго не решена.

Очевидно, что условие

$$\int_0^1 \varphi(n) dn < 0$$

является также достаточным условием затухания любой локальной вспышки, так как этот случай соответствует волнам вымирания, и вспышка "схлопывается". Но это условие более грубое, чем (13.9).

## § 14. Возникновение и разрушение волны в популяции с выраженным таксисом

Пусть теперь особи в популяции, кроме случайного блуждания, перемещаются по ареалу в определенном направлении со скоростью  $W$ . Это может быть, например, направление увеличения концентрации пищи или направление уменьшения концентрации какого-либо вредного вещества. Такие явления в биологии называются *таксисом*. Возможна и другая интерпретация. Например, если это свободно плавающие водные организмы, то, кроме собственных случайных блужданий, они могут переноситься течениями. В этом случае  $W$  — скорость течения.

Предположим, что направление таксиса совпадает с направлением движения волны, т.е. слева направо, так что эта скорость отрицательна. Тогда уравнение динамики популяции будет иметь вид

$$\partial N/\partial t - W \partial N/\partial x = D \partial^2 N/\partial x^2 + F(N). \quad (14.1)$$

Предположим также, что  $F(N)$  — функция локального роста обобщенной логистической популяции. Переходя к переменным  $n = N/K$ ,  $\varphi(n) = F(n)/D$ ,  $\lambda = v/D$  ( $v$  — скорость волны) и  $v = W/D$  и волновой переменной  $\xi = x + vt$ , получим

$$\begin{aligned} dn/d\xi &= p, \\ dp/d\xi &= (\lambda - v)p - \varphi(n). \end{aligned} \quad (14.2)$$

Рассмотрим поведение траекторий (14.2) на фазовой плоскости  $\{n, p\}$ . Очевидно, что имеются две стационарные точки:  $(0, 0)$  и  $(1, 0)$ . Если вторая при любых значениях параметров — седло, то первая может быть либо узлом, либо фокусом. Так как  $n(x, t) \geq 0$ , то нас устраивает только случай узла, а это всегда так, если выполнено условие

$$(\lambda - v)^2 \geq 4\varphi'(0). \quad (14.3)$$

Узел неустойчив при  $v < \lambda$  и устойчив при  $v > \lambda$ . В первом случае существует единственная траектория, идущая из точки  $(0, 0)$  в точку  $(1, 0)$ , причем  $p(n) > 0$  для  $0 < n < 1$ ; во втором — единственная траектория, идущая из точки  $(1, 0)$  в точку  $(0, 0)$ , причем  $p(n) < 0$  для  $0 < n < 1$  (см. рис. 21).

Рассмотрим более подробно условие (14.3). Из него сразу следуют ограничения на скорость распространения волны  $\lambda$ :

$$\begin{aligned} \text{а) } \lambda &\geq v + 2\sqrt{\varphi'(0)}; \\ \text{б) } \lambda &\leq v - 2\sqrt{\varphi'(0)}. \end{aligned} \quad (14.4)$$

Аналогично тому, как мы это делали раньше, можно сказать, что при начальных распределениях плотностей типа ступеньки

(или при более общих начальных распределениях) решения (14.1) при  $t \rightarrow \infty$  будут сходиться (равномерно по  $x$ ) либо к волне размножения, распространяющейся со скоростью

$$\lambda_0 = v + 2\sqrt{\varphi'(0)},$$

либо к волне вымирания, распространяющейся со скоростью

$$\lambda'_0 = v - 2\sqrt{\varphi'(0)}, \quad \lambda'_0 > 0;$$

или, возвращаясь к старым переменным,

$$\begin{aligned} v_0 &= W + 2\sqrt{DF'(0)}, \\ v'_0 &= W - 2\sqrt{DF'(0)}. \end{aligned} \quad (14.5)$$

Из (14.5) видно, что волна вымирания возникает только при достаточно больших значениях скорости таксиса  $W$ , когда  $W > 2\sqrt{DF'(0)}$ . Если же  $W < 2\sqrt{DF'(0)}$ , т.е.  $v'_0 < 0$ , то этот случай будет соответствовать волне размножения, но распространяющейся в обратную сторону — слева направо.

Дальнейшие рассуждения, не претендующие на особую строгость, показывают, волновые картины какого типа могут существовать в этой ситуации. Пусть в начальный момент времени в некоторой ограниченной области ареала возникла вспышка плотности, так что в этой области  $n(x, 0) = 1$ , а вне ее  $n(x, 0) = 0$ . Предположим также, что вспышка достаточно широка, чтобы взаимодействием между волнами, образующимися на правой и левой границах, можно было пренебречь. Тогда от левой границы вспышки начнет распространяться волна размножения, скорость которой будет снизу приближаться к  $v_0 = W + 2\sqrt{DF'(0)}$ .

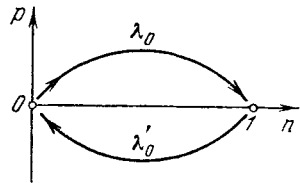


Рис. 21. Траектории, соответствующие волнам размножения ( $\lambda_0$ ) и вымирания ( $\lambda'_0$ )

В то же время от правой границы вспышки начнет в ту же сторону (справа налево) распространяться волна вымирания, скорость которой будет приближаться к  $v'_0 = W - 2\sqrt{DF'(0)}$ , но сверху (мы предполагаем, что  $W > 2\sqrt{DF'(0)}$ ). Так как  $v_0 > v'_0$ , то первоначальное распределение плотности будет растягиваться, перемещаясь в то же время по ареалу со средней скоростью, равной скорости таксиса  $W$ .

Пусть теперь  $W < 2\sqrt{DF'(0)}$ , т.е. скорость таксиса мала. Тогда как от левой, так и от правой границ вспышки будут распрост-

раняться волны размножения слева направо со скоростью  $v_0$  и справа налево со скоростью  $|v'_0|$  (см. рис. 22, 23).

Приведем теперь один пример практического использования полученных выше результатов.

Рассмотрим реку со скоростью течения  $W$ . Предположим, что по всему течению реки распределена популяция фитопланктона с одинаковой стационарной плотностью. Его случайные миграции определяются переносом путем турбулентной диффузии, поэтому коэффициент подвижности фитопланктона равен коэффициенту турбулентной диффузии  $D = D_{\text{турб}}$ . Пусть в результате какого-то однократного антропогенного воздействия (например, сброса в реку быстроразлагающегося ядовитого загрязнителя) фитопланктон практически полностью уничтожен на участке

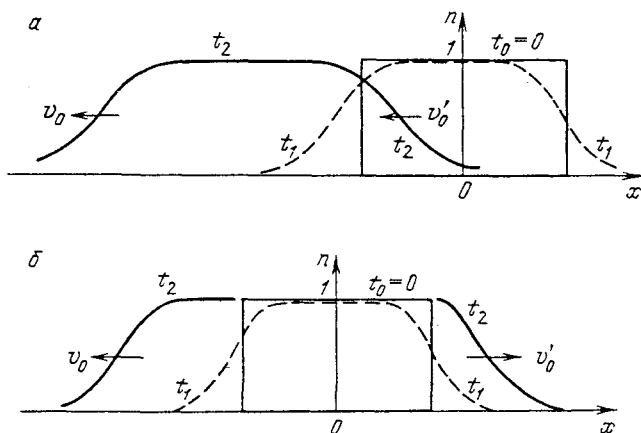


Рис. 22. Распространение волн размножения и вымирания от локальной вспышки ( $t_0 < t_1 < t_2$ ): а -  $W > 2\sqrt{DF'(0)}$ ; б -  $W < 2\sqrt{DF'(0)}$

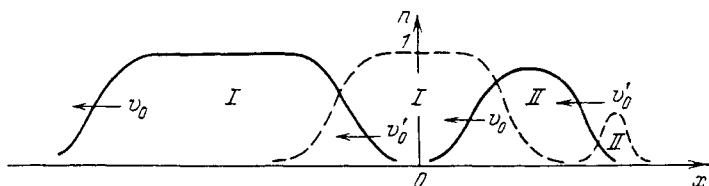


Рис. 23. Картины волнового пакета в последовательные моменты времени ( $t_2 > t_1$ ): - - - - - в момент  $t_1$ ; — — — — — в момент  $t_2$ . I, II — номера волн. II в момент  $t_1$  представляет собой возмущение, возникшее за задним фронтом (фронтом волны вымирания) волны I

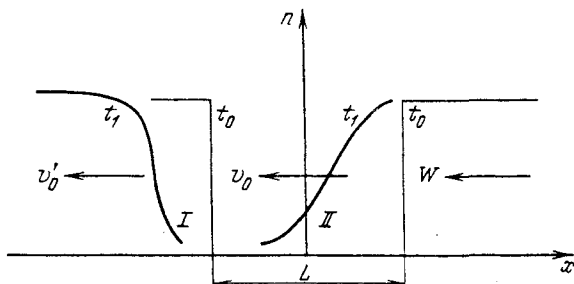


Рис. 24. Распространение "мертвой зоны" по течению реки,  $L$  – ширина зоны в момент  $t_0$ ; I – волна вымирания; II – волна размножения;  $t > t_0$

реки длины  $L$ . Тогда от левого края этого участка вниз по течению со скоростью  $v'_0$  пойдет волна вымирания, а от правого со скоростью  $v_0$  – волна размножения (рис. 24). Так как  $v_0 > v'_0$ , то через время  $T = L / (4\sqrt{DF'(0)})$  волна размножения догонит волну вымирания и "мертвая зона" исчезнет за счет "аннигиляции" этих волн. Любопытно, что  $T$  не зависит от скорости течения реки. За это время "мертвая зона" сместится вниз по течению на расстояние  $S = WL / (4\sqrt{DF'(0)})$  от середины первоначального "мертвого участка".

Приведем некоторые числовые примеры. Типичные значения  $W$  и  $D_{\text{турб}}$  для равнинной реки:  $W = 10^4$  м/сут.,  $D_{\text{турб}} = 0,5$  м<sup>2</sup>/сут. Значения мальтузианского параметра  $F'(0)$  для фитопланктона варьируются от 0,01 до 5,6 (1/сут.). Мы выберем среднее значение  $F'(0) = 0,1$  (1/сут.). Пусть  $L = 10^3$  м (значение вполне реальное); тогда  $T \approx 112$  сут. и  $S \approx 1120$  км. Эти цифры достаточно убедительно показывают, к каким последствиям может привести даже сравнительно небольшое локальное загрязнение реки.

### § 15. Типы автомодельных решений для изолированной популяции

Автомодельным решением будем называть решение, описывающее волну, которая движется с постоянной скоростью и сохраняет свою форму. Ясно, что все рассмотренные до сих пор популяционные волны были автомодельными. Попробуем, не акцентируя внимания на конкретном виде функции локального роста  $F(N)$ , описать некоторые свойства этих автомодельных решений.

Итак, рассматриваем уравнение (5.1) с функцией  $F(N)$  общего вида. С помощью соответствующей замены перейдем к уравнению

$$\partial n / \partial x = \partial^2 n / \partial x^2 + \varphi(n). \quad (15.1)$$

Введем автомодельную переменную  $\xi = x + vt$ . Тогда уравнение (15.1) примет вид

$$v dn/d\xi = d^2 n/d\xi^2 + \varphi(n). \quad (15.2)$$

От уравнения (15.2) можно перейти к системе

$$\begin{aligned} dn/d\xi &= p, \\ dp/d\xi &= \lambda p - \varphi(n). \end{aligned} \quad (15.3)$$

При линеаризации около любого положения равновесия с координатами  $(n^*, p^*)$ , где  $p^* = 0$ ,  $n^* \in \{0 \leq n_i^* \leq 1 \mid \varphi(n_i^*) = 0\}$ , мы получаем матрицу, характеристическое уравнение которой имеет вид

$$\mu^2 - \lambda\mu + \alpha_i = 0, \quad \alpha_i = \varphi'(n_i^*).$$

Тогда

$$\mu_{1,2} = \lambda/2 \pm \sqrt{\lambda^2/4 - \alpha_i}. \quad (15.4)$$

Если  $\alpha_i < 0$ , то рассматриваемая стационарная точка является седлом. Эта особая точка имеет две входящие и две выходящие траектории (рис. 25).

В том случае, когда  $\alpha_i > 0$ , стационарная точка либо узел, либо фокус. Тип особой точки определяется соотношением между значением производной  $\varphi'(n_i^*)$  и значением скорости  $\lambda$ . При положительной скорости  $\lambda$  равновесие является неустойчивым и топологический узел имеет только выходящие траектории.

Если  $\lambda = 0$ , то особая точка является точкой типа центр.

Какими могут быть ограниченные автомодельные решения нашей задачи? Нетрудно видеть, что соответствующие им траектории системы (15.3) должны целиком содержаться в некоторой ограниченной области на фазовой плоскости  $\{n, p\}$ . Действительно, из (15.3) следует

$$dp/dn = \lambda - \varphi(n)/p, \quad (15.5)$$

так что  $dp/dn \rightarrow \lambda$  при  $|p| \rightarrow \infty$ , т.е. ограниченность по  $n$  влечет за собой ограниченность по  $p$ .

Для  $\lambda > 0$  из критерия Бендиксона вытекает отсутствие замкнутых траекторий у системы (15.3). В самом деле,

$$\frac{\partial}{\partial n}(p) + \frac{\partial}{\partial p}(\lambda p - \varphi(n)) = \lambda > 0.$$

При  $\lambda = 0$  такие траектории существуют (в чем легко убедиться непосредственным интегрированием (15.5), а также учитывая, что



при  $\lambda = 0$  равновесие есть особая точка типа центр). Этим траекториям должны соответствовать стоячие волны (унимодальная или периодическая структура), но эти решения неустойчивы.

Итак, остаются две возможности. Первая: траектория может совпадать с положением равновесия, так что  $n(\xi) \equiv n_i^*$ ,  $dn/d\xi \equiv 0$ . Этот случай малоинтересен. Такие свойства, как, например, устойчивость, будут полностью наследоваться от локальной модели. Вторая возможность: траектория выходит из одного положения

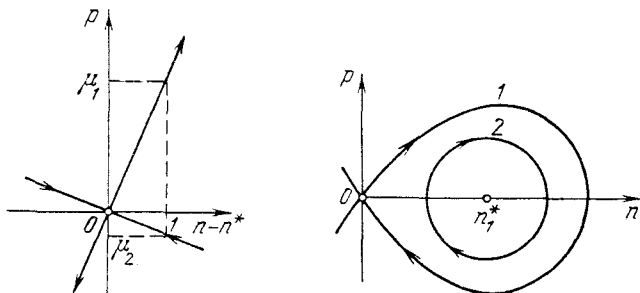


Рис. 25. Собственные направления (15.3) в зависимости от знаков и величин корней  $\mu_{1,2}$

Рис. 26. Фазовые траектории системы (15.3) при  $\lambda = 0$ . Траектории 1 и 2 соответствуют унимодальной и периодической структурам типа стоячих волн

равновесия и входит в другое (а при  $\lambda = 0$  также и в себя, но этот случай мы уже рассмотрели — траектория 1 на рис. 26).

Наиболее типичная ситуация, соответствующая монотонному по  $x$  автомодельному решению, изображена на рис. 27. Пусть траектория выходит из точки  $(n_{i_1}^*, 0)$  и входит в  $(n_{i_2}^*, 0)$ . Из (15.5) получаем

$$pdp = \lambda p dn - \varphi(n)dn,$$

или, учитывая, что  $p(n_{i_1}^*) = p(n_{i_2}^*) = 0$ ,

$$\lambda \int_{n_{i_1}^*}^{n_{i_2}^*} p dn = \int_{n_{i_1}^*}^{n_{i_2}^*} \varphi(n)dn = I. \quad (15.6)$$

В силу монотонности  $n(x, t)$  по  $x$  и соответственно  $n(\xi)$  по  $\xi$  выражение  $p = dn/d\xi$  сохраняет знак. Это означает, что при  $I > 0$  траектория направлена от  $n_{i_1}^*$  к  $n_{i_2}^*$ , а при  $I < 0$  — от  $n_{i_2}^*$  к  $n_{i_1}^*$ .

Соответствующую ей волну будем называть *волной переброса* от  $n_{i_1}^*$  к  $n_{i_2}^*$  или от  $n_{i_2}^*$  к  $n_{i_1}^*$ . (Согласно этому определению волна размножения есть волна переброса от 0 к 1, а волна вымирания — это волна переброса от 1 к 0.) Так как  $p(n) > 0$  на интервале  $(n_{i_1}^*, n_{i_2}^*)$ , то  $\lambda > 0$  при  $I > 0$ , а  $\lambda < 0$  при  $I < 0$ . Положительная скорость соответствует волне, распространяющейся справа налево. Такой выбор знака скорости указывает на то, что динамика автомодельного решения уравнения (15.1) в каждой фиксированной

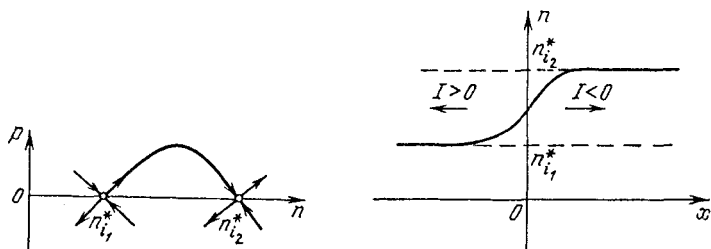


Рис. 27. Траектория монотонного автомодельного режима в случае двух седел

Рис. 28. Направление движения волны переброса в зависимости от знака интеграла

точке  $x$  с ростом  $t$  может быть эквивалентным образом описана как решение уравнения (15.3) при возрастании  $\xi$ . Если же  $\lambda < 0$ , то следует одновременно изменить знаки у  $\xi$  и  $\lambda$ , при этом вид (15.3) не изменится. Волна в этом случае будет распространяться слева направо.

При положительном  $I$  справа налево распространяется волна переброса, которую можно интерпретировать как волну размножения, при отрицательном же  $I$  волна переброса есть не что иное, как волна вымирания, но распространяющаяся в противоположном направлении (рис. 28).

## § 16. Случай "седло — топологический узел — седло"

Рассмотрим теперь следующую ситуацию: на оси  $n$  располагаются последовательно три точки равновесия: седло, топологический узел, седло. Обозначим их через  $n_0^*$ ,  $n_1^*$ ,  $n_2^*$  соответственно (рис. 29).

Будем искать монотонное автомодельное решение, соответствующее волне переброса от равновесия  $n_1^*$  к равновесию  $n_2^*$  ( $p_1^* = p_2^* = 0$ ). Поскольку мы ищем монотонное решение, стационарная

точка  $(n_1^*, 0)$  не может быть фокусом. Отсюда сразу же следует ограничение на скорость волны  $\lambda \geq 2 \sqrt{\alpha_1}$ , где  $\alpha_1 = \varphi'(n_1^*) \geq 0$ .

Мы выделяем монотонное решение из следующих соображений. Во-первых, если начальное распределение плотности заключено между двумя положениями равновесия так, что  $n_1^* \leq n(x, 0) \leq n_2^*$ , то в силу принципа максимума для параболических уравнений решение  $n(x, t)$  будет оставаться в тех же границах при любом  $t > 0$ . Действительно, при увеличении  $n(x, 0)$  решение  $n(x, t)$  уравнения (15.1) не уменьшается. Доказательство этого факта можно найти в классической работе Колмогорова, Петровского и Пискунова. Тогда если  $n^*$  — состояние равновесия, то  $\varphi(n_1^*) = 0$  и  $n_1^*$  является решением. Поэтому из неравенства  $n(x, 0) \geq n_1^*$  следует неравенство для решений  $n(x, t) \geq n_1^*$ .

Во-вторых, если начальное распределение монотонно по  $x$  (например, ступенька), то опять же в силу принципа максимума, но примененного теперь к переменной  $\omega(x, t) = \partial n(x, t) / \partial x$ , получаем монотонность при любом положительном  $t$ . В самом деле, дифференцируя (15.1) почленно по  $x$ , будем иметь

$$\partial \omega / \partial t = \partial^2 \omega / \partial x^2 + \varphi'(n) \omega \quad (16.1)$$

и начальное условие  $\omega(x, 0) = \partial n(x, 0) / \partial x \geq 0$ . Выражение  $\varphi'(n)$  всегда ограничено снизу некоторой отрицательной константой  $A < 0$ . Тогда, так как  $\varphi'(n) \geq A$ , то  $\bar{\omega}(x, t) \leq \omega(x, t)$  для всех  $t \geq 0$ , где  $\bar{\omega}(x, t)$  есть решение задачи

$$\begin{aligned} \partial \bar{\omega} / \partial t &= \partial^2 \bar{\omega} / \partial x^2 + A \bar{\omega}, \\ \bar{\omega}(x, 0) &= \omega(x, 0). \end{aligned} \quad (16.2)$$

Но

$$\bar{\omega}(x, t) = \frac{e^{At}}{2\sqrt{\pi t}} \int_{-\infty}^{+\infty} \omega(\xi, 0) \exp\left\{-\frac{(x-\xi)^2}{4t}\right\} d\xi \geq 0$$

для всех  $t > 0$ ; следовательно,  $\omega(x, t) \geq 0$  для всех  $t \geq 0$ , что и требовалось доказать. Таким образом, монотонность решения следует из монотонности начальных условий. Обозначим собственные направления стационарной точки  $(n_1^*, 0)$  через  $\bar{\mu}_1 > \bar{\mu}_2 > 0$ : искомая траектория существует в том случае, когда  $\lambda \geq \lambda_1 = 2 \sqrt{\alpha_1}$  и интегральная кривая, выходящая с наклоном  $\bar{\mu}_1$ , не пересекает оси абсцисс на интервале  $(n_1^*, n_2^*)$ . На рис. 29 эта кривая обозначена цифрой 1. Будем теперь уменьшать величину  $\lambda$ . Если при неко-

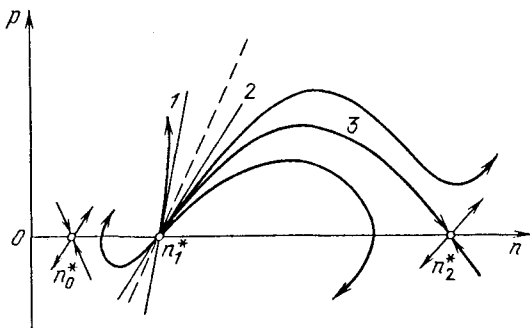


Рис. 29. Фазовый портрет системы (15.3) в случае волны переброса из  $n_1^*$  в  $n_2^*$

тором  $\bar{\lambda} \geq \lambda_1$  указанная траектория попадает в точку  $(n_2^*, 0)$ , то, как следует из (15.5), при  $\lambda < \bar{\lambda}$  второе условие монотонности будет нарушено. Следовательно, подходящие автомодельные решения существуют только при

$$\lambda \geq \max \{ \bar{\lambda}, \lambda_1 = 2\sqrt{\alpha_1} \}, \quad (16.3)$$

Для широкого класса функций  $F(n)$  неравенство (16.3) сводится к неравенству

$$\lambda \geq \lambda_1. \quad (16.4)$$

В частности, к этому классу принадлежат такие функции, для которых  $\varphi(n) \leq \varphi'(n_1^*)n$  при  $n \in [n_1^*, n_2^*]$ , т.е. функции локального роста обобщенных логистических популяций. Действительно, рассмотрим прямую 2 на рис.29 ( $p(n) = Cn$ ) с наклоном  $\bar{\mu}_2 \leq C \leq \bar{\mu}_1$ . Так как из последнего неравенства следует, что  $C^2 - \lambda C + \alpha_1 \leq 0$  (подробнее см. § 5, 9), то в силу неравенства  $\varphi(n) \leq \alpha_1 n$  на этой прямой выполнено неравенство  $\lambda - \varphi(n)/p \geq C$ , т.е.  $dp/dn \geq p/n$ . Последнее неравенство означает, что фазовые траектории системы (15.3) могут пересекать прямую 2 только снизу вверх. В частности, отсюда следует, что траектория 1 не может попасть в точку  $(n_2^*, 0)$ .

В случае, когда  $\lambda_1 = 0$  (т.е.  $\varphi'(n_1^*) = 0$ ), неравенство (16.3) сводится к неравенству

$$\lambda \geq \bar{\lambda}. \quad (16.5)$$

Нетрудно видеть, что для положительных на интервале  $(n_1^*, n_2^*)$  функций  $\varphi(n)$  такое значение  $\bar{\lambda}$  всегда существует. То же верно,

если  $\lambda_1$  не нуль, а лишь достаточно мало. Например, если

$$\lambda_1 < \sqrt{2 \int_{n_1^*}^{n_2^*} \varphi(n) dn},$$

то из выражения

$$\lambda = \int_{n_1^*}^{n_2^*} \varphi(n) dn / \int_{n_1^*}^{n_2^*} p(n) dn,$$

и из неравенства

$$dp/dn = \lambda - \varphi(n)/p < \lambda$$

и, следовательно, из  $p < \lambda n$  для всех  $n_1^* \leq n \leq n_2^*$  получаем

$$\lambda > \sqrt{2 \int_{n_1^*}^{n_2^*} \varphi(n) dn}.$$

А это и доказывает наше утверждение.

Перейдем теперь ко второму случаю, когда волна переброса идет от  $n_0^*$  к  $n_2^*$ , т.е. траектория, соответствующая монотонному автомодельному решению, идет из стационарной точки  $(n_0^*, 0)$  — седла — в седловую точку  $(n_2^*, 0)$ .

Если рассматривать в целом три точки на оси  $n$ :  $n_0^*, n_1^*, n_2^*$ , то при достаточно больших значениях скорости, а точнее, при  $\lambda \geq \max\{\bar{\lambda}, \lambda_1\}$ , существует траектория, проходящая из узла  $(n_1^*, 0)$  в седло  $(n_2^*, 0)$ . Естественно, что эта траектория будет входить в седло  $(n_2^*, 0)$  по сепаратрисе, с наклоном

$$k_1 = \lambda/2 - \sqrt{\lambda^2/4 - \alpha_2}, \quad \text{где } \alpha_2 = \varphi'(n_2^*).$$

Следовательно, из условия единственности не может быть траектории, выходящей из седла  $(n_0^*, 0)$  и входящей в седло  $(n_2^*, 0)$ , так как она должна иметь тот же наклон  $k_1$  в точке  $(n_2^*, 0)$ . Таким образом, если существует волна переброса от  $n_0^*$  к  $n_2^*$ , то она движется со скоростью, удовлетворяющей неравенству

$$\lambda < \max\{\bar{\lambda}, \lambda_1\}. \quad (16.6)$$

При рассмотрении волн переброса от  $n_1^*$  к  $n_2^*$  (что соответствует траектории, идущей из узла  $(n_1^*, 0)$  в седло  $(n_2^*, 0)$ ) мы выделили класс функций  $\varphi(n)$ , которым соответствуют волны переброса

от  $n_1^*$  к  $n_2^*$  со скоростями, удовлетворяющими неравенству (16.4). Если же нужно найти волну переброса от  $n_0^*$  к  $n_1^*$ , то для выделенных функций скорость этой волны будет удовлетворять неравенству

$$\lambda < \lambda_1.$$

Последнее означает, что особая точка  $(n_1^*, 0)$  является точкой типа фокус (см. рис. 30). Траектория, идущая из седла  $(n_0^*, 0)$  в

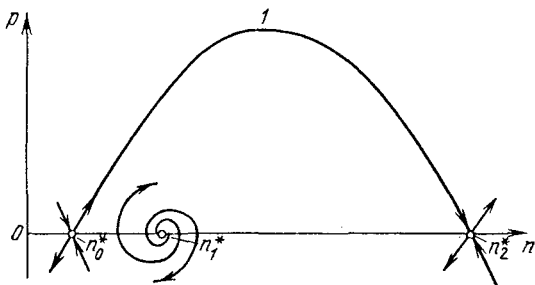


Рис. 30. Фазовый портрет системы (15.3) в случае волны переброса от  $n_0^*$  к  $n_2^*$ . Траектория 1 соответствует скорости  $\lambda^*$

седло  $(n_2^*, 0)$ , должна идти по соответствующим сепаратрисам:

$$p_1(n) = (\lambda/2 + \sqrt{\lambda^2/4 - \alpha_0})(n - n_0^*),$$

$$p_2(n) = (\lambda/2 - \sqrt{\lambda^2/4 - \alpha_2})(n - n_2^*).$$

При непрерывном уменьшении скорости  $\lambda$  сепаратриса  $p_1(n)$  прижимается к оси  $n$ , а сепаратриса  $p_2(n)$ , наоборот, отодвигается. Траектории, идущие по данным сепаратрисам, в силу принципа максимума будут вести себя аналогичным образом. При определенном единственном значении  $\lambda^*$  эти траектории совпадут, и мы получим искомую интегральную кривую;  $\lambda^*$  и есть скорость волны переброса из  $n_0^*$  в  $n_2^*$  (рис. 30).

### § 17. Случай $m$ стационарных точек

В общем случае, когда на оси  $n$  располагаются  $m$  стационарных точек:  $n_0^*, n_1^*, \dots, n_m^*$ , где  $m > 3$ , мы получим картину, похожую на случай  $m = 3$ . Ситуации  $m > 3$  соответствует функция локального роста  $F(n)$  и соответственно  $\varphi(n)$ , имеющая больше трех нулей.

Например, на рис. 4, в изображена функция  $F(n)$  типа Олли с двумя уровнями плотности. Здесь  $F(0) = F(k_1) = F(k_2) = F(K) = 0$ ,  $0 < k_1 < k_2 < K$  и  $F'(k_1) < 0$ ,  $F'(K) < 0$ . Заметим, что, как и в предыдущем параграфе, нас интересуют монотонные волны.

Вообще говоря, могут существовать траектории, проходящие через разные стационарные точки. Будем различать их следующим образом: идущие из седла в седло, из седла в узел и, наконец, из узла в седло. Каждой такой траектории из фазовой плоскости

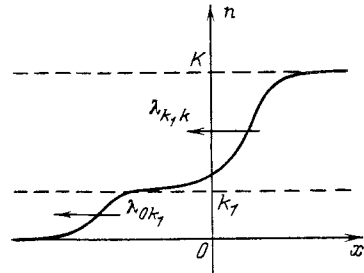


Рис. 31. Картина последовательного распространения волн

соответствует решение  $n(x)$  — волна, движущаяся со скоростью  $\lambda$ . Для разных волн величина скорости будет различная. И если теперь задать начальное условие в виде нескольких последовательных ступенек с разрывом  $n_{ik} - n_{il}$ , то побегут несколько волн, которым на фазовой плоскости соответствуют траектории, идущие из  $(n_{ik}, 0)$  в  $(n_{il}, 0)$ . Каждая волна движется со своей скоростью. И, естественно, волна, движущаяся с большей скоростью, обгоняет и накрывает предыдущую волну, имеющую меньшую скорость. На рис. 31 рассмотрен подобный случай для функции типа Олли с двумя уровнями плотности. Здесь волне переброса из 0 в  $k_1$  соответствует скорость  $\lambda_{0k_1}$ , а волне переброса из  $k_1$  в  $K$  соответствует скорость  $\lambda_{k_1K}$ . Если  $\lambda_{k_1K} > \lambda_{0k_1}$ , то будет наблюдаться волна переброса из 0 в  $K$ . При этом скорость волны  $\lambda^*$  удовлетворяет неравенству

$$\lambda_{0k_1} < \lambda^* < \lambda_{k_1K},$$

т.е. имеет промежуточное значение. Заметим, что хотя задача отыскания скорости распространения автомодельной волны принципиально разрешима, однако при численной реализации этого решения для более или менее произвольных функций  $F(n)$  мы сталкиваемся с серьезными трудностями.

## § 18. Немонотонные волны

Вернемся теперь к ситуации с тремя точками равновесия:  $(n_0^*, 0)$ ,  $(n_1^*, 0)$ ,  $(n_2^*, 0)$  — седло, топологический узел, седло соответственно. Однако в данном случае мы не будем ограничиваться монотонными волнами. Следовательно, точка "топологический узел" может быть фокусом, и возможны такие траектории, как, например, изображенная на рис. 32,а (обозначена цифрой 1). Она выходит из точки  $(n_1^*, 0)$  (фокуса) и попадает по сепаратрисе в седло  $(n_2^*, 0)$ . Волна, соответствующая данной траектории, имеет вид, изображенный на рис. 32,б. Волна движется справа налево со скоростью  $\lambda_1^*$ . Решение колеблется с угасающей амплитудой вокруг равновесия  $n_1^*$ . Передний фронт волны имеет мелкую рябь.

Траектория, выходящая из фокуса  $(n_1^*, 0)$ , может попасть и в седло  $(n_0^*, 0)$  (см. рис. 33,а). Ей соответствует волна, изображенная на рис. 33,б, причем волна движется слева направо со скоростью  $\lambda_2^*$ . Рябь здесь возникает на хвосте волны.

Условием того, что стационарная точка  $(n_1^*, 0)$  есть фокус, является выполнение неравенства  $\lambda < 2\sqrt{\alpha_1}$ . Рассмотрим передний фронт волны, на котором  $u = n - n_1^*$  достаточно мало. Тогда в линейном приближении уравнение (15.1) может быть представлено в виде

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \partial^2 u / \partial x^2 + \varphi'(n_1^*) u, \quad (18.1)$$

фундаментальное решение которого

$$v(x, t) = \frac{1}{2\sqrt{\pi t}} \exp \left\{ -\frac{|x^2|}{4t} + \varphi'(n_1^*) t \right\}. \quad (18.2)$$

Скорость перемещения точки, в которой  $v(x, t) = \text{const}$  (а следовательно, и  $n(x, t) = \text{const}$ ), при  $t \rightarrow \infty$  стремится к величине

$$v_1 = 2\sqrt{\varphi'(n_1^*)}.$$

Таким образом,  $v_1 = \lambda_1 = 2\sqrt{\alpha_1}$ . Отсюда следует, что если  $\lambda < 2\sqrt{\alpha_1}$ , то возмущения будут распространяться быстрее волны. Волна будет неустойчивой в том смысле, что любые возмущения ее фронта будут экспоненциально возрастать со временем (см. формулу (18.2)) и обгонять саму волну. В результате передний фронт волны (рябь) будет разрушаться.

Вернемся к рис. 29. Траектория 1 ограничивает решения в случае монотонных волн. Когда же волна не обязательно монотонная,



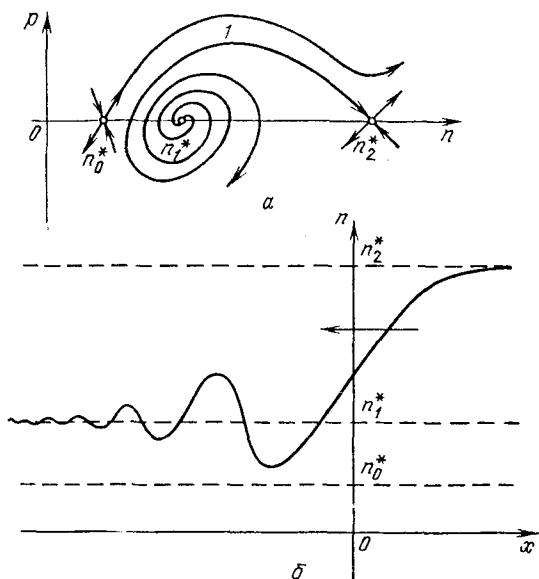


Рис. 32. *a* – Фазовый портрет системы (15.3) в случае немонотонной автомодельной волны. *б* – Профиль волны, соответствующей траектории 1

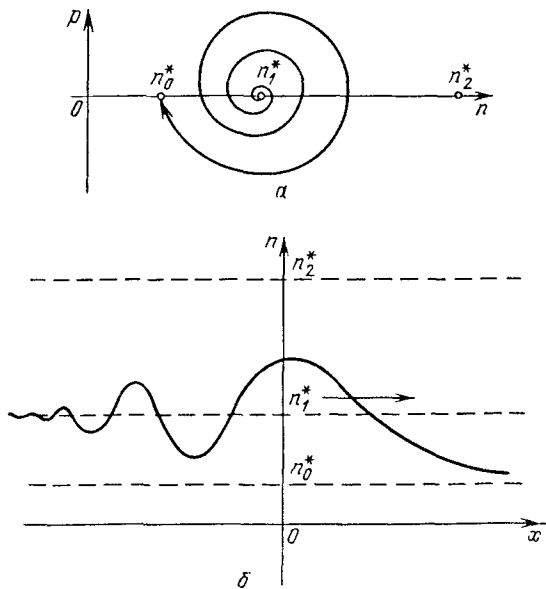


Рис. 33. *a* – Траектория, проходящая из фокуса  $(n_1^*, 0)$  в седло  $(n_0^*, 0)$ . *б* – Профиль волны, соответствующей фазовой картине

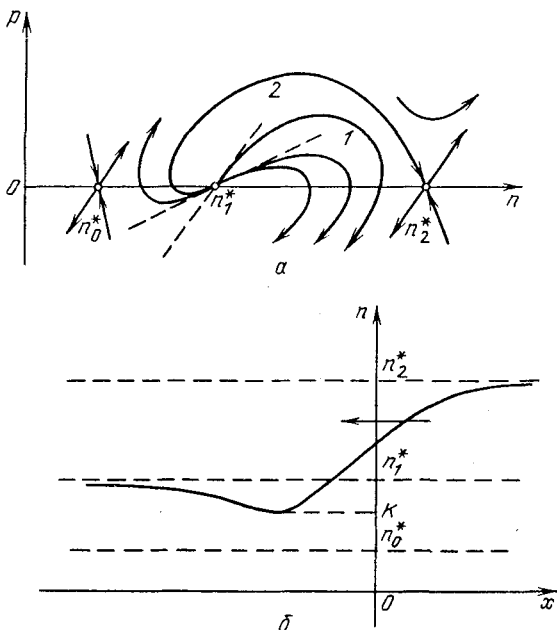


Рис. 34. а – Фазовый портрет системы (15.3) в случае немонотонной авто-  
модельной волны. б – Решение  $n(x)$ , соответствующее траектории 2.

возможны траектории, изображенные на рис. 34,а. Точка  $(n_1^*, 0)$  при этом остается узлом. Однако условие монотонности нарушается. Автомоделное решение имеет вид, изображенный на рис. 34,б. Такая волна может образоваться, если начальное условие задано в виде ступенчатой функции.

Наконец, искомая траектория может сделать несколько оборотов вокруг узловой точки  $(n_1^*, 0)$  и лишь потом попасть в седло  $(n_2^*, 0)$  либо в седло  $(n_0^*, 0)$ . Профиль соответствующей волны будет иметь несколько горбов. Естественно, что эти обороты должны происходить достаточно далеко от узловой точки, т.е. этот эффект носит нелокальный характер.

К сожалению, все эти немонотонные волны неустойчивы. Неустойчивость здесь понимается в том смысле, что любое немонотонное решение  $N(x, t)$  при  $t \rightarrow \infty$  будет стремиться либо к монотонной автомоделной волне, либо к постоянной. Кроме того, почти наверняка можно утверждать, что эти волны могут возникнуть только при весьма специальных начальных распределениях.

## § 19. Заключение

Мы заканчиваем наше, может быть, излишне подробное рассмотрение проблемы волн в изолированных одиночных популяциях. Гипотеза автомодельности позволила нам перейти от задачи для уравнения в частных производных к задаче качественной теории для системы обыкновенных дифференциальных уравнений на плоскости, которая имеет хорошо развитый аналитический аппарат. Многие из результатов, приводимых в этой главе, хорошо известны, но всякий раз нас интересовал не столько сам формальный результат, сколько возможность его разумной экологической интерпретации.

Возникает естественный вопрос: каким образом можно использовать эту технику для решения конкретных экологических задач? Мы постараемся ответить на него в гл. III, но предварительно можно сказать, что навряд ли можно от этих моделей требовать каких-либо точных количественных оценок — сами модели сильно упрощены по сравнению с реальными ситуациями, но для качественного анализа они вполне подходят.

И наконец, мы лишь коснулись вопроса об устойчивости волн. Строго говоря, сама волна представляет собой переходный процесс от некоторого изначально неустойчивого пространственного распределения популяционной плотности к устойчивому конечному распределению, равномерному в пространстве. Конечно, с биологической точки зрения более или менее очевидно, что либо популяция заполняет весь ареал, достигая численности, равной емкости среды в каждой точке, либо она вымирает. Но краевые условия (нуль на одном конце и ненулевая константа на другом) заставляют искать другое, в известном смысле, стационарное, автомодельное решение. И та же гипотеза автомодельности позволяет ставить вопрос об устойчивости формы волны по отношению к некоторому классу возмущений.

В известной степени проблема устойчивости здесь тесно связана с проблемой сходимости тех или иных типов начальных распределений к автомодельной волне, форма которой инвариантна сдвигу по времени. Конечно, можно рассмотреть эту задачу по-другому, в линейной постановке, линеаризовав исходное уравнение в частных производных около автомодельного решения, и затем изучить поведение решения полученной линейной задачи при  $t \rightarrow \infty$ . Однако это приводит к очень громоздким выкладкам, и мы сочли нецелесообразным помещать их здесь. Более подробному рассмотрению проблем устойчивости будет посвящена гл. IV.

## § 20. Библиография и комментарии

§ 2. Понятие радиуса индивидуальной активности было впервые введено Н.В. Тимофеевым-Ресовским в работе

Timofeeff-Ressovsky N.W. Mutations and Geographical Variations//The New Systematics. — Oxford: Oxford Univ. Press, 1940.

Там же экспериментально были определены радиусы индивидуальной активности для нескольких мутаций у дрозофилы. Анализ влияния порождаемых различиями в этой характеристике разнонаправленных давлений отбора на популяционную динамику мутации *eversae* у *Drosophila funebris* был проведен в работе

Свирижев Ю.М., Тимофеев-Ресовский Н.В. О противоположных давлениях отбора на генотип и на признак у мутации, сцепленной с полом//Проблемы кибернетики. Вып. 18. — М.: Наука, 1967. — С. 155–170.

При выводе дифференциального уравнения мы следовали классической работе

Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме//Бюлл. МГУ. Серия А. — 1937. — № 6. — С. 1–26.

Этому уравнению посвящена обширнейшая литература. Интересно, что независимо от Колмогорова, Петровского и Пискунова аналогичная задача была рассмотрена английским математиком Р. Фишером — одним из основателей современной математической статистики и математической генетики. Его статья

Fisher R.A. The wave of advance of advantageous genes//Ann. Eugenics. — 1937. — № 7. — P. 355–369.

появилась практически одновременно с их статьей, но если сравнить обе эти статьи, то можно убедиться, что математически строгое и полное решение задачи о нелинейной волне для уравнения диффузии было все же дано Колмогоровым, Петровским и Пискуновым. Результаты, полученные Фишером, основывались скорее на физических полуинтуитивных соображениях, чем на строгих математических доказательствах. Однако за рубежом большую известность приобрела работа Р. Фишера.

История часто демонстрирует нам свои парадоксы. И если исторически первыми работами по нелинейным волнам в системах с диффузией были работы, посвященные чисто биологической проблеме — распространению "генной" волны, т.е. изменению концентрации гена в пространственно распределенной популяции под действием разнонаправленного давления естественного отбора, то затем исходная биологическая природа задачи была надолго забыта. Эта тематика была перехвачена теорией горения — см., например, книгу

Зельдович Я.Б., Баренблатт Г.И., Либрович В.Б., Махвиладзе Г.М. Математическая теория горения и взрыва. — М.: Наука, 1980. — 478 с.

Однако после появления уравнений Ходжкина — Хаксли биология вновь вернулась к этой тематике. Как сами уравнения, так и их многочисленные модификации породили обширную литературу, посвященную волнам в биологически активных средах: нервных волокнах, нейронных сетях, клеточных системах; см., например,

Иваницкий Г.Р., Кринский В.И., Сельков Е.Е. Математическая биофизика клетки. — М.: Наука, 1978. — 310 с.

Но лишь в последние годы нелинейные волны снова стали объектом исследования в математической генетике и особенно в математической экологии. Это, по-видимому, может быть объяснено, с одной стороны, большими трудностями математического исследования (ингибирование), а с другой — резким усилением общего интереса к экологическим проблемам (стимулирование).

Заканчивая краткий обзор, рекомендуем читателю две книги: F i f e P.C. Mathematical aspects of reacting and diffusing systems. — Berlin: Springer Verlag, 1979. — 285 p.

М а р р и Дж. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях/Пер. с англ. — М.: Мир, 1983. — 397 с.

§ 3—6. Существует огромное количество моделей динамики изолированных популяций. В книге

У а т т К.Е. Экология и управление природными ресурсами/Пер. с англ. — М.: Мир, 1971. — 464 с.

выделено около трех десятков различных популяционных моделей и даже построено классификационное дихотомическое древо. Логистическая модель базируется на наличии достоверной отрицательной корреляции между относительной скоростью роста и численностью популяций. Так, например, Теннер — см.

Т а н н е р J.T. Effects of population density on growth rates of animal population//Ecology. — 1966. — V. 47, № 5. — P. 733—745.

обнаружил ее для 45 из 63 исследованных популяций насекомых и позвоночных (по литературным данным). Интересно, что популяция человека оказалась единственной, для которой эта корреляция всегда положительна. Правда, известны популяции, в которых при определенных значениях численности корреляция положительна, но при дальнейшем увеличении численности она опять становится отрицательной. Это так называемый эффект Олли, заключающийся в немонотонном характере зависимости относительной скорости роста от численности для популяций некоторых видов с четко выраженным групповым поведением. Он был впервые сформулирован в работе

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

Подробный анализ различных типов этих зависимостей приведен в книге

Alle W.C., Emerson A.E., Park O., Park Th., Schmidt K.P. Principles of animal ecology. — Philadelphia: W.B. Saunders Co, 1949.

Классификация различных типов мальтузианских функций была предложена в статье

Fujita H. An interpretation of the Changes in Type of the Population Density Effect upon the Oviposition Rate//Ecology. — 1954. — V. 35, № 3. — P. 253–257.

Автор выделяет три основных класса: кривые "дрозофильного" типа монотонно убывающие (см. рис. 9,  $\gamma < 1$ ), вогнутые вниз), промежуточного (монотонно убывающие, выпуклые вверх (см. рис. 9,  $\gamma > 1$ ) и типа Олли (немонотонные). По нашей классификации первый и второй типы объединяются в кривые обобщенной логистической популяции.

§ 7. Результаты этого параграфа являются наиболее полным (с точки зрения приложений) и простым (с точки зрения формулировок) из известных нам к настоящему времени обобщений классических результатов Колмогорова, Петровского, Пискунова о сходимости. Их строгое математическое изложение можно найти в работе

Gramson M. Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves//Mem. AMS. — 1983. — № 285. — 190 p.

§ 9, 10. Скорость и форма волны для кубичной нелинейности общего вида были получены в работе

Яхно В.Г. Автоволновые процессы в одномерных релаксационных системах//Автоволновые процессы в системах с диффузией. — Горький: ИПФАН СССР, 1981. — С. 46–77.

Алгоритм численного определения скорости волны для произвольных нелинейностей можно найти в статье

Байжанова К.С. Вопросы исследования скорости эпидемических волн//Моделирование процессов экологического развития. Вып. 8. — М.: ВНИИСИ, 1984. — С. 48–55.

Обсуждение вопросов, касающихся популяций с гиперболическим законом роста, имеется в работе

Свирижев Ю.М., Гигаури А.А., Разжевайкин В.Н. Волны в экологии//Нелинейные волны. Самоорганизация. — М.: Наука, 1983. — С. 32–47.

§ 11. Задачи такого типа были изучены в работах Канеля в связи с проблемами теории горения:

Канель Я.И. О стабилизации решения задачи теории горения//Мат. сб. — 1962. — Т. 59, доп. 101. — С. 245–272.

В этой работе также подробно исследована устойчивость получаемых автомодельных решений.

§ 12–17. Изложенный материал в основном соответствует первому параграфу статьи

Г а в р и л е ц С.Ю., Г и г а у р и А.А., Р а з ж е в а й к и н В.Н., С в и р е ж е в Ю.М. Нелинейные волны в задачах экологии и эпидемиологии//Моделирование процессов экологического развития. Вып. 7. – М.: ВНИИСИ, 1983. – С. 21–40,

в которой можно найти также приложения этих результатов к задачам эпидемиологии.

§ 18. Доказательство неустойчивости немонотонных автомодельных решений было получено в работе

Н а г а н P.S. The instability of nonmonotonic wave solutions of parabolic equations//Studies in Appl. Math. – 1981. – V. 64, № 1. – P. 57–88.

## ВОЛНЫ В СИСТЕМАХ "РЕСУРС – ПОТРЕБИТЕЛЬ"

## § 1. Экологическое введение

До сих пор мы рассматривали изолированные популяции, но любая популяция находится в определенной среде, и для ее существования необходимы те или иные ресурсы (пища, пространство и т.п.). Поэтому когда мы говорим об изолированной популяции, то тем самым подразумеваем некоторую абстракцию. По сути дела мы параметризуем зависимость от среды, описывая ее как влияние внутривидовой конкуренции на мальтузианскую функцию популяции. Ниже мы покажем это более наглядно.

Более правильно, конечно, рассматривать совместную динамику популяции и ресурса, но за это мы должны были бы заплатить отказом от такой удобной абстракции, как изолированная популяция, что усложняет описание.

Пусть  $R(t)$  – плотность трофического ресурса (мы считаем, что только пища ограничивает рост популяции), скорость возобновления которого равна  $Q$ . В общем случае  $Q = Q(R)$ . И пусть  $N(t)$  – плотность популяции потребителя. Тогда если скорость потребления ресурса потребителем равна  $V = V(R, N)$ , то уравнения баланса вещества можно записать в виде

$$\begin{aligned} dR/dt &= Q - VN, \\ dN/dt &= \eta VN - mN, \end{aligned} \tag{1.1}$$

Здесь  $\eta$  – КПД переработки ресурса в биомассу потребителя,  $m$  – коэффициент естественной смертности потребителя. Заметим, что, как показывают эксперименты, обычно  $V(R, N)$  слабо зависит от  $N$ , и можно считать, что  $V = V(R)$ . Функцию  $V(R)$ , обладающую следующими свойствами:  $V(R)$  монотонна,  $V(0) = 0$  и  $V(R) \rightarrow A$ ,  $A = \text{const}$  при  $R \rightarrow \infty$ , будем называть *трофической функцией потребителя*. Последнее условие есть отражение того факта, что даже при обилии ресурса скорость его потребления всегда ограничена. Однако поведение этой функции при конечных  $R$  может быть весьма различным. Как показали многочисленные эксперименты, все многообразие трофических функций можно разбить



на два класса. К первому классу отнесем функции, выпуклые вверх, а ко второму —  $s$ -образные функции (см. рис. 35). Если первый тип характерен для беспозвоночных хищников и многих видов хищных рыб, то второй — для организмов, проявляющих достаточно сложное поведение (например, способных к обучению). Таким поведением обладают многие позвоночные хищники. Конечно, кроме этих двух классов трофических функций, существуют и другие, в частности, некоторые промежуточные варианты, например, с более резко выраженным порогом насыщения, который характерен для организмов-фильтраторов. Но мы будем рассматривать только первые два класса.

Довольно часто при различных упрощениях предполагают, что  $V = \sigma R$  — это так называемая вольтерровская трофическая функция. Примем это предположение для системы (1.1). Вводя новую переменную  $M = \eta R + N$ , которую можно интерпретировать как общее количество вещества в системе, вместо (1.1) будем иметь

$$\begin{aligned} dM/dt &= \eta Q - mN, \\ dN/dt &= (\sigma M - m)N - \sigma N^2. \end{aligned} \quad (1.2)$$

Если теперь предположить, что  $M(t)$  меняется медленно (по сравнению с  $N$ ), так что  $M(t) \approx M_0 = \text{const}$ , то в первом приближении можно считать, что

$$dN/dt = (\sigma M_0 - m)N - \sigma N^2.$$

Это типичное логистическое уравнение с параметрами, зависящими от состояния среды ( $M_0$ ) и от интенсивности потребления ресурса ( $\sigma$ ). Таким образом, мы свели задачу о совместной динамике ресурса и потребителя к задаче для изолированной популяции, хотя и сделав при этом существенное предположение о линейности трофической функции и, самое главное, о медленности изменения общего количества вещества в системе.

И в заключение несколько слов о задании  $Q(R)$ . Мы будем говорить о системе с невозобновимым ресурсом, если  $Q \equiv 0$ . Если же

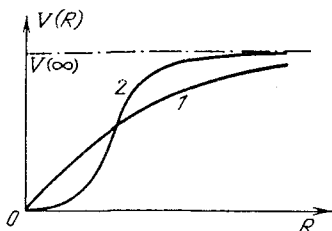


Рис. 35. Трофические функции первого ("глубокий" хищник — 1) и второго ("умный" хищник — 2) типов

$Q \neq 0$ , то это система с возобновимым ресурсом. При  $Q = \text{const}$  ресурс возобновляется с постоянной скоростью. Но, как это имеет место, например, в системе "хищник – жертва" – классическом объекте математической экологии, сам ресурс является популяцией (популяцией жертвы).

## § 2. Волна в системе "неподвижный невозобновимый ресурс – потребитель"

Рассмотрим ситуацию, когда вид (ресурс) неподвижен. В качестве примера такой ситуации можно привести взаимодействие лесных насекомых-вредителей и ресурса – леса. Так как скорость роста деревьев (или даже листы) на порядок меньше, чем скорость размножения насекомых-вредителей, то в первом приближении можно считать, что ресурс не только неподвижен, но и невозобновим. Динамику такой системы на бесконечном одномерном ареале можно описать уравнениями

$$\begin{aligned} \partial R / \partial t &= -V(R)N, \\ \partial N / \partial t &= N[\eta V(R) - m] + D \partial^2 N / \partial x^2. \end{aligned} \quad (2.1)$$

Здесь  $D$  – параметр подвижности особей потребителя. Будем искать решение (2.1) в виде волн  $R(x, t) = R(x + vt)$ ,  $N(x, t) = N(x + vt)$ , распространяющихся справа налево со скоростью  $v$ . Подставляя эти выражения в (2.1), получим ( $\xi = x + vt$ )

$$\begin{aligned} v dR/d\xi &= -V(R)N, \\ v dN/d\xi &= N[\eta V(R) - m] + D d^2 N/d\xi^2. \end{aligned} \quad (2.2)$$

Введем новую переменную

$$u(\xi) = \int_{-\infty}^{\xi} N d\xi. \quad (2.3)$$

Тогда, почленно интегрируя второе уравнение (2.2), получим

$$v \frac{du}{d\xi} = D \frac{d^2 u}{d\xi^2} + \eta \int_{-\infty}^{\xi} V[R(\xi)] N(\xi) d\xi - mu + N(-\infty). \quad (2.4)$$

Но поскольку волна бежит справа налево, то можно положить, что  $N(-\infty) = 0$ . Из первого же уравнения (2.2) получаем

$$\int_{-\infty}^{\xi} V(R) N d\xi = v [R(-\infty) - R(\xi)]. \quad (2.5)$$

Вполне можно считать, что в невозмущенной области ( $\xi = -\infty$ ) плотность ресурса равна начальной  $R_0$ , причем мы полагаем эту плотность всюду одинаковой. Тогда, подставляя (2.5) в (2.4),

получим

$$v \, du/d\xi = D \, d^2u/d\xi^2 + \eta v [R_0 - R(\xi)] - m u. \quad (2.6)$$

Интегрируя первое уравнение (2.2), будем иметь

$$v \int_{R_0}^R \frac{dR}{V(R)} = - \int_{-\infty}^{\xi} N d\xi = -u, \quad (2.7)$$

откуда, задавая конкретный вид трофической функции, в принципе можно найти  $R$  как явную функцию от  $R_0$ ,  $v$  и  $u$ . Но даже если этого и не удастся сделать, то нам вполне достаточно, что зависимость  $R = R(u, R_0)$  задается соотношением (2.7).

Обозначим

$$F(u, v) = \eta v [R_0 - R(u, v, R_0)] - m u \quad (2.8)$$

и выясним, будет ли  $F(u, v)$  (где  $v$  считается параметром) удовлетворять требованиям (3.4) из гл. I, сформулированным для обобщенной логистической популяции с плотностью  $u$ .

Так как при  $u = 0$   $R = R_0$  (см. (2.7)), то  $F(0, v) = 0$ . Рассмотрим неявную функцию

$$\varphi(R, u) = v \int_{R_0}^R \frac{dR}{V(R)} + u = 0 \quad (2.9)$$

и вычислим с ее помощью производную

$$R'_u = - \frac{\partial \varphi / \partial u}{\partial \varphi / \partial R} = - \frac{V(R)}{v} < 0 \text{ при } R > 0. \quad (2.10)$$

Тогда  $F'_u = -\eta v R'_u - m = \eta V(R) - m$ . Очевидно, что  $F'_u(0) = \eta V(R_0) - m = r > 0$ , если  $V(R_0) > m/\eta$ . Так как  $R(u, v, R_0)$  с ростом  $u$  убывает, а  $V(R)$  монотонно возрастает с ростом  $R$ , то  $F'_u(u) < F'_u(0)$  для  $u > 0$ . Следовательно, найдется такое конечное  $u_m > 0$ , что  $F(u_m) = 0$ , причем  $u_m$  единственно. Оно равно

$$u_m = \frac{\eta v}{m} [R_0 - R(u_m, v, R_0)]. \quad (2.11)$$

Мы доказали, что  $F(u, v)$  удовлетворяет всем требованиям (3.4) из гл. I. Следовательно,  $u(\xi)$  есть решение задачи Колмогорова – Петровского – Пискунова с тем лишь незначительным отличием, что значение  $u(+\infty) = u_m$  зависит от скорости распространения волны. Но это отличие никак не сказывается на основных результатах. Поэтому мы можем утверждать, что в системе "неподвижный невозобновимый ресурс – потребитель" могут распространяться волны со скоростями

$$v \geq v_0 = 2 \sqrt{[\eta V(R_0) - m] D}. \quad (2.12)$$

Из (2.12) сразу следует ограничение на начальную плотность ресурса: по пространству, занятому ресурсом, волна может распространяться только в том случае, если его начальная плотность  $R_0 > R_{кр}$ , где  $R_{кр}$  есть решение уравнения  $V(R_{кр}) = m/\eta$ . Так как  $N(\xi) = du/d\xi$  и при  $\xi \rightarrow \mp\infty$   $du/d\xi \rightarrow 0$ , то волна потребителя представляет собой уединенную волну, распространяющуюся со скоростью  $v \geq v_0 = 2\sqrt{[\eta V(R_0) - m]D}$  (см. рис. 36). Заметим, что для

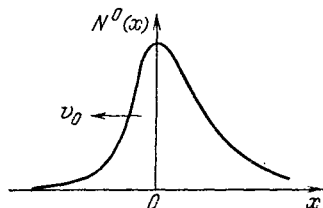


Рис. 36. Форма волны потребителя в системе "неподвижный невозобновимый ресурс - потребитель". Она имеет крутой передний и растянутый задний фронт

"реальных" начальных распределений  $v = v_0$ . Очевидно, что  $N(\xi) \rightarrow 0$  при  $\xi \rightarrow \mp\infty$ .

Плотность же ресурса, равная перед фронтом волны потребителя величине  $R_0$ , за фронтом не равна нулю. Поскольку при  $\xi \rightarrow +\infty$   $u(\xi) \rightarrow u_m$ , то из (2.7) следует, что

$$v \int_{R_0}^{R_m} \frac{dR}{V(R)} = -u_m. \quad (2.13)$$

С другой стороны,  $u_m = \frac{\eta v}{m} [R_0 - R_m]$  и

$$\int_{R_0}^{R_m} \frac{dR}{V(R)} = -\frac{\eta}{m} [R_0 - R_m], \quad (2.14)$$

а так как  $V(R) \sim R^\nu$  ( $\nu \geq 1$  при малых  $R$ ), то при  $R_m \rightarrow 0$  стоящий слева интеграл имеет особенность, в то время как выражение справа при  $R_m \rightarrow 0$  регулярно. Правда, остается открытым вопрос; существует ли решение  $R_m$  уравнения (2.14) такое, что  $R_m < R_0$ ? Так как  $V(R_0) > m/\eta$ , то в окрестности точки  $R_0$  ( $R_m \sim R_0$ ) справедливо неравенство

$$I(R_0, R_m) = \int_{R_m}^{R_0} \frac{dR}{V(R)} < \frac{\eta}{m} [R_0 - R_m].$$

С другой стороны,  $I(R_0, R_m) \rightarrow \infty$  при  $R_m \rightarrow 0$ , причем монотонно. Следовательно, уравнение (2.14) имеет единственное решение  $R_m > 0$ , причем  $R_m < R_0$ .

### § 3. О сходимости к волне и "реальных" начальных распределений

Предположим, что при  $t = 0$  в начале координат произошла вспышка потребителя, которую мы будем описывать  $\delta$ -функцией вида

$$N(x, 0) = B\delta(x).$$

Для того чтобы перейти к начальным условиям для  $u(x, t)$ , необходимо проинтегрировать  $N(x, 0)$  по  $x$ :

$$u(x, 0) = \int_{-\infty}^x B\delta(x) dx.$$

Очевидно, что  $u(x, 0) = 0$  при  $x < 0$  и  $u(x, 0) = B$  при  $x \geq 0$ , т.е. начальное распределение для  $u(x, t)$  — это ступенька высоты  $B$ . Как было показано в § 7 гл. I, в этом случае  $u(x, t) \rightarrow u(x + v_0 t)$  равномерно по  $t$ , а  $v_0$  — минимальная скорость. То же самое справедливо и для волны потребителя:  $N(x, t) \rightarrow N(x + v_0 t)$ .

Пусть теперь вспышка описывается начальным распределением  $N(x, 0)$ , причем  $N(-\infty, 0) = N(+\infty, 0) = 0$ . Интегрируя, получаем

$$u(x, 0) = \int_{-\infty}^x N(x, 0) dx. \quad (3.1)$$

Для распределения  $u(x, 0)$  справедливы все теоремы о сходимости начальных распределений к бегущей волне, распространяющейся с минимальной или с большей скоростью, приведенные в § 7 из гл. I.

Пусть задана финитная вспышка, т.е. вспышка потребителя в конечной области ареала. Другими словами,

$$N(x, 0) = \begin{cases} h(x) & \text{для } x_1 \leq x \leq x_2, \\ 0 & \text{для } x < x_1, x > x_2. \end{cases} \quad (3.2)$$

Тогда для  $u(x, 0)$  получаем

$$u(x, 0) = \begin{cases} 0 & \text{для } x < x_1, \\ H(x) & \text{для } x_1 \leq x \leq x_2, \\ H = \text{const} & \text{для } x > x_2. \end{cases} \quad (3.3)$$

Здесь  $H(x) = \int_{x_1}^x h(x) dx$ . А поскольку для начального распределения (3.3)  $u(x, t) \rightarrow u(x + v_0 t)$ , то для начального распределения (3.2)  $N(x, t) \rightarrow N(x + v_0 t)$ .

Таким образом, можно утверждать, что любая "реальная" вспышка численности (или плотности) потребителя порождает волну, распространяющуюся со скоростью  $v_0 = 2\sqrt{[\eta V(R_0) - m] D}$ .

#### § 4. Форма волны в системе "неподвижный невозобновимый ресурс – потребитель"

Чтобы найти форму волны в явном виде, упростим задачу, предположив, что графическая функция потребителя вольтерровского типа, т.е.  $V(R) = \sigma R$ , и что  $\sigma$  мало. Тогда из (2.7) получаем

$$R = R_0 e^{-\sigma u/v} \quad (4.1)$$

и, раскладывая в ряд до членов  $o(\sigma^2)$ , имеем

$$R \approx R_0 \left( 1 - \frac{\sigma u}{v} + \frac{\sigma^2 u^2}{2v^2} \right).$$

В этом случае  $F(u)$  принимает вид

$$F(u) = (\eta \sigma R_0 - m) u \left( 1 - \frac{\sigma^2 \eta R_0}{2v(\eta \sigma R_0 - m)} u \right). \quad (4.2)$$

Вводя новую переменную

$$u' = \eta \sigma^2 R_0 u / (2v(\eta \sigma R_0 - m))$$

и обозначая  $(\eta \sigma R_0 - m) = r$ , запишем основное волновое уравнение (2.6) в виде

$$v du'/d\eta = D d^2 u'/d\eta^2 + ru'(1-u), \quad (4.3)$$

или, обозначая  $v/D = \lambda$ ,  $r/D = \alpha$ ,  $du'/d\eta = p$ , в виде

$$dp/du' = \lambda - \alpha u'(1-u')/p. \quad (4.4)$$

Воспользовавшись результатами § 8 из гл. I при  $\gamma = 1$ , выпишем точное решение (4.3)

$$u'(\xi) = 1/[1 + (\sqrt{2} - 1)e^{-\xi/a}]^2, \quad (4.5)$$

где  $a = \sqrt{6D/r}$ . Это решение соответствует волне, распространяющейся со скоростью

$$v = 5\sqrt{rD/6}.$$

Так как  $v = v_0(1 + \epsilon)$ , где  $\epsilon \approx 0,02$ , то можно считать, что формула (4.5) является хорошим приближением для описания волны, распространяющейся с минимальной скоростью. Поскольку  $N(\xi) = du/d\xi$ , а форма волны инвариантна к переносу по  $x$ , то, возвращаясь к старой переменной и дифференцируя  $u$  по  $\xi$  и полагая  $\xi = x$  (т.е. размещая волну в начале координат), получим

$$N(x) = \frac{10(\sqrt{2} - 1)(\eta \sigma R_0 - m)^2}{3\eta \sigma^2 R_0} \cdot \frac{e^{-x/a}}{[1 + (\sqrt{2} - 1)e^{-x/a}]^3}, \quad (4.6)$$

$$a = \sqrt{6D/[\eta \sigma R_0 - m]}.$$

Для того чтобы увидеть качественную зависимость формы волны от различных параметров, проще всего построить графики  $N(x)$  при разных значениях этих параметров.

Из рис. 37 видно, что при более высокой начальной плотности ресурса волна потребителя имеет более острую форму, ее вершина лежит выше и распространяется она с большей скоростью, чем волна, распространяющаяся в более бедной среде, с меньшей начальной плотностью ресурса.

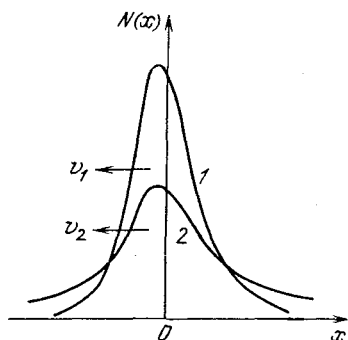


Рис. 37. Форма волны потребителя при различных  $R_0$ :  $R_0^1 > R_0^2$ ;  $v_1 > v_2$

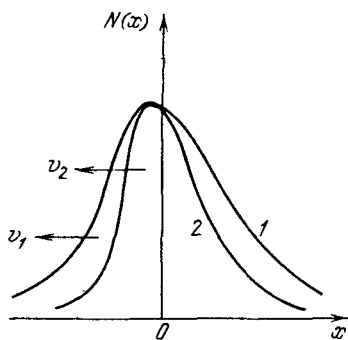


Рис. 38. Форма волны потребителя при различных  $D$ :  $D_1 > D_2$ ;  $v_1 > v_2$

Рассмотрим теперь две популяции потребителя, различающиеся по подвижности. Пусть вспышка каждого из них распространяется по среде с одинаковой начальной плотностью ресурса. Тогда (рис. 38) популяционная волна особей с большей подвижностью шире и распространяется с большей скоростью, чем волна особей с меньшей. Заметим, что вершины этих волн практически совпадают.

### § 5. Трофическая функция, возникновение волны, ее скорость

Как влияет тип трофической функции потребителя на возможность возникновения волны и на скорость ее распространения? Или, другими словами, как влияет трофическая стратегия потребителя на характер его распространения по ареалу из некоторого локального очага? Ранее мы уже говорили, что тот или иной тип трофической функции зависит от того, какую трофическую стратегию использует потребитель.

Рассмотрим, например, следующую модель. Пусть на некоторой площади расположено определенное число практически неподвиж-

ных жертв (ресурс), образующих группировки (рис. 39). Заметим, что это локальные неоднородности — в среднем плотность жертв постоянна по ареалу. Эту площадь обследует хищник (потребитель), перемещающийся с некоторой постоянной скоростью. Кроме того, предполагается, что у хищника есть порог насыщения, т.е. за единицу времени он не может съесть количество жертв, превосходящее определенное число. Оказывается, что вид зависимости среднего числа съеденных хищником жертв от их общего

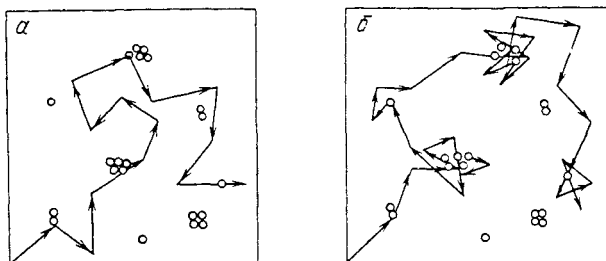


Рис. 39. Трофическая стратегия хищника: *а* — случайный поиск; *б* — поиск с обучением;  $\circ$  — расположение жертв;  $\rightarrow$  — путь хищника

числа на данной территории (средней плотности) — в данном случае это и есть трофическая функция — описывается кривой первого или второго типа. Причем тип определяется поведением хищника после удачной охоты. Если удача или неудача предыдущей попытки никак не сказывается на последующем перемещении (хищник без памяти и обучения), то в результате получается трофическая функция первого типа. Если же его последующее перемещение зависит от удачи на предыдущем шаге, а две или три удачи заставляют его с большей степенью вероятности остаться в "удачном" районе (хищник с памятью и способный обучаться), то в результате получается трофическая функция второго типа. В дальнейшем будем называть таких хищников-потребителей "глупыми" и "умными" соответственно. Заметим, что при малой плотности ресурса более выгоден случайный поиск и преимущество имеет "глупый" потребитель, при большой же плотности картина обратная.

Пусть имеется два типа потребителя, различающихся между собой только по типу трофической функции, т.е. "умных" и "глупых" потребителей (см. рис. 40). Предположим, что оба потребителя имеют высокий коэффициент естественной смертности (или низкий КПД переработки ресурса) — на рис. 40  $m_a/\eta_a$  велико.



Это можно интерпретировать как жесткие условия среды или недостаточную адаптированность к ней (но не к ресурсу), например суровый климат. Тогда критическая плотность ресурса для "умного" потребителя ниже, чем для "глупого" ( $(R_{кр})_1^a > (R_{кр})_2^a$ ), и следовательно, популяционная волна "умного" потребителя может возникнуть при меньших начальных плотностях ресурса, чем волна "глупого". А так как  $V_2(R_0) > V_1(R_0)$ , то и скорость распространения волны по ареалу при одной и той же начальной плот-

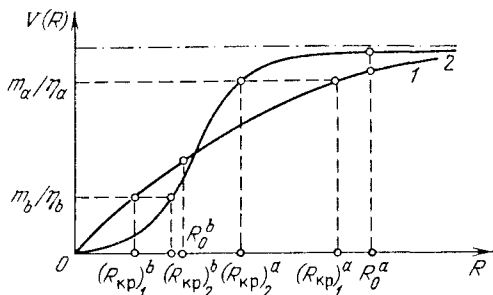


Рис. 40. Условия возникновения вспышек "умного" и "глупого" потребителей

ности ресурса для "умного" потребителя будет больше. Резюмируя, можно сказать, что в суровых условиях среды "умный" потребитель с большей вероятностью и более быстро распространяется по ареалу из локального очага, чем "глупый".

Пусть теперь условия среды благоприятны ( $m_b/\eta_b$  мало). Тогда  $(R_{кр})_1^b > (R_{кр})_2^b$ , и здесь мы видим обратную картину: волна в популяции "глупого" потребителя возникает при меньших начальных плотностях и распространяется с большей скоростью, чем в популяции "умного". Другими словами, "мягкая среда" благоприятствует вспышкам "глупого" потребителя.

## § 6. Распространение волны в микробной популяции

В 1942 году Ж. Моно была предложена модель роста популяции микроорганизмов на субстрате, которую в наших обозначениях можно записать в виде (локальная модель)

$$\begin{aligned} dR/dt &= -V(R)N, \\ dN/dt &= \eta V(R)N. \end{aligned} \quad (6.1)$$

Здесь  $R$  — концентрация (плотность) субстрата (ресурса), который будем считать неподвижным, а  $N$  — концентрация (плотность)

микроорганизмов, могущих диффузно распространяться по пространству, занятому субстратом. В качестве трофической функции было предложено использовать так называемую формулу Михаэлиса — Ментен

$$V(R) = AR/(K + R),$$

где  $K$  — константа полунасыщения, так как  $V(K) = A/2$ . Легко видеть, что эта трофическая функция принадлежит к первому типу.

Считая ареал одномерным, модель пространственно распределенной системы "субстрат — микробы" можно записать в виде

$$\begin{aligned} \partial R/\partial t &= -V(R)N, \\ \partial N/\partial t &= D\partial^2 N/\partial x^2 + \eta V(R)N. \end{aligned} \quad (6.2)$$

Эта система отличается от системы "неподвижный невозобновимый ресурс — потребитель" отсутствием члена  $-mN$  во втором уравнении. Но эта небольшая разница существенно меняет всю задачу: мы

уже не можем пользоваться заменой  $u = \int_{-\infty}^{\xi} Nd\xi$ , так как получаю-

щаяся при этом функция  $F(u) = \eta v [R_0 - R(u, v, R_0)]$  не имеет второго нуля при  $u > 0$ . Поэтому мы будем производить исследование по-другому, не пытаясь свести задачу к задаче Колмогорова—Петровского—Пискунова.

Переходя в (6.2) к волновой переменной  $\xi = x + vt$ , получаем

$$\begin{aligned} v dR/d\xi &= -V(R)N, \\ v dN/d\xi &= D d^2 N/d\xi^2 + \eta V(R)N, \end{aligned} \quad (6.3)$$

при естественных граничных условиях

$$R(-\infty) = R_0, \quad N(-\infty) = 0, \quad R(+\infty) = 0, \quad N(+\infty) = N_0, \quad (6.4)$$

где  $R_0$  — начальная концентрация субстрата, а  $N_0$  — концентрация микроорганизмов после полного выедания субстрата. Легко видеть, что  $N_0 = \eta R_0$ , так как (6.1) имеет интеграл:  $\eta R(t) + N(t) = \text{const}$ .

Воспользуемся тем, что (6.3) имеет интеграл ( $dN/d\xi = 0$  при  $\xi = -\infty$ ):

$$D dN/d\xi - v(\eta R + N) = -v\eta R_0. \quad (6.5)$$

Тогда, добавляя к (6.5) первое уравнение (6.3), получим

$$\begin{aligned} \frac{dR}{d\xi} &= -\frac{V(R)N}{v}, \\ \frac{dN}{d\xi} &= \frac{v\eta}{D} (R - R_0) + \frac{v}{D} N \end{aligned} \quad (6.6)$$

с граничными условиями

$$\begin{aligned} R(-\infty) &= R_0, & N(-\infty) &= 0; \\ R(+\infty) &= 0, & N(+\infty) &= N_0 = \eta R_0. \end{aligned} \quad (6.7)$$

Эта система имеет особые точки  $(R_0, 0)$  и  $(0, N_0)$ .

Рассмотрим точку  $(R_0, 0)$ . Линеаризуя (6.6) в ее окрестности, получим характеристическое уравнение вида

$$\mu^2 - \frac{v}{D} \mu + \frac{\eta V(R_0)}{D} = 0,$$

откуда

$$\mu_{1,2} = \frac{v}{2D} \mp \sqrt{\frac{v^2}{4D^2} - \frac{\eta V(R_0)}{D}}. \quad (6.7a)$$

Так как точка  $(R_0, 0)$  не может быть фокусом, то мы сразу получаем ограничение на  $v$ :  $v \geq 2\sqrt{\eta V(R_0)D}$ ; тогда  $(R_0, 0)$  – неустойчивый узел.

Рассматривая точку  $(0, N_0)$ , получаем

$$\mu_1 = v/D, \quad \mu_2 = -V'(0)N_0/v,$$

т.е.  $(0, N_0)$  – седло. Соответствующая волне траектория должна идти из узла в седло. Нарисовав фазовую картину системы (6.6)

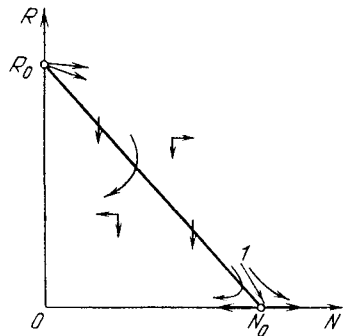


Рис. 41. Поле направлений и расположение траекторий в окрестности особых точек системы (6.6). Прямая  $\eta R + N = \eta R_0$  – изоклина

(рис. 41), видим, что ни одна траектория, пересекающая ось  $R$  ниже точки  $R_0$ , не может входить в седло. Из рисунка видно, что интересующая нас траектория должна лежать выше изоклины  $\eta R + N = \eta R_0$ , и, следовательно, угол между траекторией и осью  $N$  ( $\sphericalangle 1N_0N$ ) должен быть меньше угла между изоклиной и осью  $N$  ( $\sphericalangle R_0N_0N$ ). Вычисляя собственные направления в точке  $(0, N_0)$ , получим

$$\operatorname{tg}(\sphericalangle 1N_0N) = -V'(0)R_0D/v^2 - 1/\eta.$$

С другой стороны,  $\text{tg}(\angle R_0 N_0 N) = -1/\eta$ . Сравнивая два этих значения, видим, что это неравенство всегда имеет место и, следовательно, входящая в точку  $(0, N_0)$  траектория всегда лежит выше изоклины.

Докажем теперь, что ни одна траектория, пересекающая ось  $R$  выше точки  $R_0$ , не может входить в точку  $(N_0, 0)$ . Введем новую переменную

$$z = -v \int_{R_0}^R \frac{dR}{V(R)} \quad (6.8)$$

такую, что  $z = 0$  при  $R = R_0$  и  $z \rightarrow \infty$  при  $R \rightarrow 0$ . Тогда вместо (6.6) будем иметь

$$\frac{dz}{d\xi} = N, \quad (6.9)$$

$$\frac{dN}{d\xi} = \frac{v}{D} [\eta(R - R_0) + N],$$

или, деля второе уравнение на первое,

$$\frac{dN}{dz} = \frac{v}{D} - \frac{v}{D} \frac{\eta [R_0 - R(z, R_0)]}{N} \quad (6.10)$$

Обозначая  $v/D = \lambda$  и

$$\frac{v\eta}{D} \frac{[R_0 - R(z, R_0)]}{N} = \varphi(z),$$

видим, что это уравнение с точностью до обозначений совпадает с уравнением (5.11) из гл. I, которое мы достаточно подробно исследовали. Более того, так как

$$\varphi'(z) = \frac{\eta}{D} V[R(z, R_0)]$$

и при уменьшении  $R$   $z$  монотонно возрастает,  $\varphi'(z)$  уменьшается с ростом  $z$ . Следовательно,  $\varphi'(0) = \frac{\eta}{D} V(R_0) > \varphi'(z)$ . Тогда согласно § 5 из гл. I можно утверждать, что ни одна траектория (6.10), пересекающая ось  $N$  в точке  $N(0) > 0$ , не сможет пересечь луч  $N = Cz$ , где

$$C = \frac{1}{2} (\lambda \mp \sqrt{\lambda^2 - 4\varphi'(0)}).$$

С другой стороны, траектория, пересекающая ось  $N$  в точке, лежащей выше начала координат, должна прийти из области, где  $z < 0$ .

Но, как это следует из (6.8),  $z < 0$  соответствует значениям, где  $R > R_0$ . Следовательно, в плоскости  $\{R, N\}$  траектория, пересекающая ось  $R$  в точке  $R > R_0$ , никогда не пересечет кривую, описываемую уравнением

$$N = -Cv \int_{R_0}^R \frac{dR}{V(R)}.$$

А так как  $R$  убывает вдоль траектории, то эта кривая никогда не пересечет ось  $N$  (в плоскости  $\{R, N\}$ ). Следовательно, ни одна траектория, пересекающая ось  $R$  в точке  $R > R_0$ , не может прийти в точку  $(0, N_0)$ .

Таким образом, из вышеизложенного можно сделать вывод, что существует единственная траектория (при фиксированном  $v$ ), идущая из точки  $(R_0, 0)$  в точку  $(0, N_0)$ , которая и определяет волну  $N(\xi = x + vt)$ .

Так же, как и для волны Колмогорова—Петровского—Пискунова, можно показать, что спектр возможных скоростей распространения волны непрерывен и ограничен снизу значением  $v_0 = 2\sqrt{D\eta V(R_0)}$ . Из соображений устойчивости можно сказать, что устойчивой будет волна, распространяющаяся именно с этой минимальной скоростью.

### § 7. О новой форме уравнений, описывающих распространение волны в системе "ресурс — потребитель"

При выводе основных уравнений, описывающих пространственную динамику изолированных популяций и простейших сообществ, мы неявно предполагали, что процессы размножения и смертности, с одной стороны, и миграции — с другой, независимы друг от друга. Например, в системе "ресурс — потребитель" сначала происходит локальное потребление ресурса, размножение и гибель, а затем — случайное перемещение особей по ареалу. Но возможна и другая модель, в которой процессы потребления ресурса, размножения, гибели и перемещения по ареалу происходят одновременно. Такое рассмотрение приводит к другим уравнениям, весьма похожим на те, которые используются для описания эпидемий.

Рассмотрим одномерный ареал с распределенным по нему неподвижным ресурсом. Пусть ресурс расположен в точке  $x$ , а особь в точке  $\xi$  ( $x, \xi \in X$  — бесконечной прямой). Предположим, что ресурс потребляется этой особью со скоростью

$$V[R(x, t)] P(x, \xi),$$

где  $P(x, \xi)$  можно рассматривать как вероятность потребления

ресурса, расположенного в точке  $x$ , особью, расположенной в точке  $\xi$ . Тогда

$$\begin{aligned} \frac{\partial R(x, t)}{\partial t} &= \\ &= -V[R(x, t)] \int_{-\infty}^{+\infty} P(x, \xi) N(\xi, t) d\xi. \end{aligned} \quad (7.1)$$

Пусть  $\eta$ -я часть потребленного ресурса расходуется на воспроизводство потребителя, причем размножение происходит в той же точке, в которой потребляется ресурс. Тогда

$$\begin{aligned} \frac{\partial N(x, t)}{\partial t} &= \\ &= \eta V[R(x, t)] \int_{-\infty}^{+\infty} P(x, \xi) N(\xi, t) d\xi. \end{aligned} \quad (7.2)$$

Здесь мы предположили, что естественной смертностью потребителя можно пренебречь (для микроорганизмов, например, это вполне естественное предположение).

Уравнения (7.1) и (7.2) описывают динамику пространственно распределенной системы "ресурс – потребитель". Пусть  $P(x, \xi)$  – функция нормального распределения со средним  $\xi$  и малой дисперсией  $\sigma^2 \ll 1$ . Тогда вместо (7.1) и (7.2), пренебрегая членами порядка  $\sigma^4$  и выше, можно записать

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial t} &= -V(R) \left\{ N + \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} \right\}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= \eta V(R) \left\{ N + \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} \right\}. \end{aligned} \quad (7.3)$$

Очевидно, что эта система имеет интеграл

$$\eta R(x, t) + N(x, t) = \Phi(x), \quad (7.4)$$

где  $\Phi(x)$  может быть определена по начальным условиям

$$\Phi(x) = \eta R(x, 0) + N(x, 0).$$

Предположим, что  $\Phi(x) = A$ ,  $A = \text{const}$ . Тогда вместо системы (7.3) можно записать одно уравнение для  $R$  или  $N$ :

$$\frac{\partial R}{\partial t} = -V(R) \left\{ A - \eta R - \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} \right\} \quad (7.5)$$

или для  $N$ :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \eta V \left[ \frac{A - N}{\eta} \right] \left\{ N + \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} \right\}. \quad (7.6)$$

Пусть заданы следующие начальные условия:

$$R(x, 0) = R_0 = \text{const} > 0,$$

$$N(x, 0) = N_0 = 0 \text{ для } -\infty < x < a,$$

$$R_0 = 0,$$

$$N_0 = \text{const} > 0 \text{ для } a \leq x < +\infty,$$

так что

$$N_0 + \eta R_0 = A \text{ для всех } x \in X.$$

Будем искать решение уравнения (7.6) в виде бегущей волны  $N(x, t) = N(x + vt)$ . Подставляя его в (7.6), получаем

$$\begin{aligned} \frac{dN}{d\xi} &= p, \\ \frac{dp}{d\xi} &= \frac{vp}{\eta DV((A - N)/\eta)} - \frac{N}{D}. \end{aligned} \quad (7.7)$$

Для исследования этой системы введем новую переменную

$$z = \frac{1}{\eta D} \int_0^N \frac{dN}{V[(A - N(z))/\eta]}, \quad (7.8)$$

которая возрастает с ростом  $N$ ;  $z = 0$  при  $N = 0$ .

Кроме того, используя (7.8), можно выразить  $N$  как функцию  $z$ . Тогда вместо (7.7) можно записать

$$dp/dz = v - Q(z)/p, \quad (7.9)$$

где

$$Q(z) = \eta V[A - N(z)/\eta] N(z).$$

Очевидно, что  $Q(0) = Q(z_{\max}) = 0$ , где  $z_{\max}$  определяется из условия  $N(z_{\max}) = A$ . Из монотонности  $V(R)$  и условия  $V(0) = 0$

следует, что такое  $z_{\max} > 0$  существует, но поскольку в окрестности нуля  $V(R) \sim R^\nu$ ,  $\nu \geq 1$ , то  $z_{\max} = +\infty$ .

Так как

$$Q'_z = \eta D V \left[ \frac{A - N(z)}{\eta} \right] \left\{ \eta V \left[ \frac{A - N(z)}{\eta} \right] - V'_R \left[ \frac{A - N(z)}{\eta} \right] N(z) \right\},$$

$V \left[ \frac{A - N(z)}{\eta} \right]$  убывает с ростом  $z$ , а  $V'_R \geq 0$ , то  $Q'_z$  убывает с ростом  $z$  и  $Q'_z(z) < Q'_z(0)$  для всех  $z > 0$ .

Таким образом, мы получили ситуацию почти классической волны Колмогорова—Петровского—Пискунова; но есть и существенное различие: если в классической ситуации седловая точка лежит на конечном расстоянии от начала координат, то здесь (при  $z_{\max} = +\infty$ ) она уходит в бесконечность. Однако можно показать, что это различие несущественно, здесь также существует бегущая волна  $z(x + vt)$ , распространяющаяся со скоростью

$$v \geq v_0 = 2\sqrt{Q'_z(0)} = 2\eta V(A/\eta)\sqrt{D}. \quad (7.10)$$

В координатах  $\{z, x\}$  за фронтом волны величина  $z$  возрастает до бесконечности, однако при переходе к реальным координатам  $\{N, x\}$  мы получаем популяционную волну  $N(x + vt)$ , у которой перед фронтом численность равна нулю, а за фронтом стремится к величине  $N=A$ . Так как при  $N=0$   $A = \eta R_0$ , то скорость ее распространения

$$v \geq v_0 = 2\eta V(R_0)\sqrt{D}. \quad (7.11)$$

Устойчивой будет волна, распространяющаяся с минимальной скоростью  $v_0$ .

Сравним это значение скорости со скоростью, полученной для модели § 2 при  $m=0$  (см. формулу (2.12)), которая равна  $v'_0 = 2\sqrt{\eta V(R_0)D}$ . Очевидно, что

$$v_0/v'_0 = \sqrt{\eta V(R_0)},$$

т.е. с ростом начальной плотности ресурса волна этого типа будет распространяться быстрее, чем обычная диффузионная волна (конечно, при условии, что существуют такие  $R$  и  $\eta$ , что  $\eta V(R) > 1$ ). Если же начальная плотность ресурса мала (так что  $\eta V(R_0) < 1$ ), то мы получим обратную картину. Так как  $V(0) = 0$  и  $\eta < 1$ , то такие малые  $R_0$  должны существовать.



## § 8. Волна в системе "ресурс – потребитель" с возобновимым ресурсом

Для случая возобновимого ресурса (по-прежнему считаемого неподвижным) основные уравнения модели запишутся в виде

$$\begin{aligned} \partial R / \partial t &= \alpha(R) R - V(R) N, \\ \partial N / \partial t &= D \partial^2 N / \partial x^2 + \eta V(R) N - m N. \end{aligned} \quad (8.1)$$

Здесь  $\alpha(R)$  – мальтузианская функция для возобновимого ресурса, причем популяцию вида "ресурс" мы считаем обобщенной логистической. Переходя в (8.1) к автомодельным переменным  $R(x, t) = R(x + vt)$  и  $N(x, t) = N(x + vt)$ , получим ( $\xi = x + vt$ )

$$\begin{aligned} \frac{dN}{d\xi} &= p, \\ \frac{dR}{d\xi} &= \frac{1}{v} \{ \alpha(R) R - V(R) N \}, \\ \frac{dp}{d\xi} &= \frac{1}{D} \{ vp - [\eta V(R) - m] N \}. \end{aligned} \quad (8.2)$$

Не нарушая общности, здесь можно положить  $D \equiv 1$ .

Стационарные точки этой системы: а)  $A = (0, 0, 0)$ ; б)  $B = (0, R_0, 0)$ ; в)  $C = (N^*, R^*, 0)$ ;  $R_0$  находится из условия  $\alpha(R_0) = 0$ , а  $N^*$  и  $R^*$  из условий  $V(R^*) = m/\eta$ ,  $N^* = \eta \alpha(R^*) R^*/m$ .

Выясним характер этих стационарных точек. Для собственных значений матрицы Якоби в точке  $A$  получаем

$$\mu_1 = \alpha(0)/v, \quad \mu_{2,3} = v/2 \pm \sqrt{v^2/4 + m}.$$

Так как  $\mu_1, \mu_2 > 0, \mu_3 < 0$ , то существует только одно направление (совпадающее с осью  $N$ ), по которому траектории могут стремиться к точке  $A$  при  $\xi \rightarrow +\infty$ .

В точке  $B$  получаем

$$\mu_1 = \alpha'(R_0) R_0 / v, \quad \mu_{2,3} = v/2 \pm \sqrt{v^2/4 - [\eta V(R_0) - m]}.$$

Очевидно, что  $\mu_1 < 0$ , а при  $\eta V(R_0) > m$   $\text{Re } \mu_{2,3} > 0$ . Следовательно, существует только одна траектория, попадающая в точку  $B$  при  $\xi \rightarrow +\infty$  (ее направление совпадает с осью  $R$ ). Если  $\mu_{2,3}$  комплексно сопряженные, то остальные траектории – спи-

рали, удаляющиеся от точки  $B$ , которые обвивают ось  $R$  и обязательно заходят в область  $N < 0$ , что противоречит биологическому смыслу задачи. Таким образом, корни  $\mu_{2,3}$  должны быть вещественными, откуда сразу получается ограничение снизу на скорость волны:

$$v \geq v_0 = 2\sqrt{\eta V(R_0) - m}. \quad (8.3)$$

В дальнейшем мы будем предполагать, что всегда имеет место неравенство (8.3). Исследование собственных значений матрицы Якоби в точке  $C$  показывает, что  $\mu_1 > 0$ , а знак  $\operatorname{Re} \mu_{2,3}$  совпадает со знаком величины

$$a = \sigma^*(v^2 + \sigma^*) - mV'(R^*)N^*, \quad (8.4)$$

где  $\sigma(R) = \alpha(R) + \alpha'(R)R - V'(R)N$ .

Обычно всегда можно выделить некоторый параметр, при изменении которого величина  $a$  будет менять знак. При  $a = 0$   $\mu_1^0 = v + \sigma^*/v > 0$ ,  $\mu_{2,3}^0 = \pm i\sqrt{|\sigma^*|}$ , т.е. характеристический многочлен имеет один положительный и два мнимых корня. Это дает возможность применить бифуркационную теорему Андронова–Хопфа, в соответствии с которой для некоторой области параметров вокруг точки  $C$  существует замкнутая периодическая траектория системы (8.2) — возникает цикл. Исследовать устойчивость этого решения в общем виде не удастся, однако если использовать параметризацию

$$\begin{aligned} \alpha(R) &= \alpha_0 R(1 - R/R_0), \\ V(R) &= \frac{V_\infty R}{K + R}, \end{aligned} \quad (8.5)$$

то, применяя стандартную бифуркационную технику, можно показать, что цикл возникает в той области параметров, где  $a < 0$ . Он неустойчив, точнее, полуустойчив, т.е. существует поверхность, содержащая этот цикл, и траектории, лежащие на этой поверхности, наматываются на цикл. При  $a > 0$  цикла не существует, и при достаточно малых  $a$  точка  $C$  является полуустойчивым фокусом, т.е. существуют траектории, наматывающиеся на эту точку. На рис. 42 изображены возможные типы ограниченных траекторий системы (8.2). Заметим, что точка  $C$  — фокус при достаточно малых  $a$ . При  $a$ , значительно отличающихся от нуля, эта точка (как показывают расчеты) может быть полуустойчивым узлом. Ситуация очевидная, и поэтому на рисунке мы ее не изобразили.

Мы видим, что нетривиальное равновесие (точка  $C$ ) системы (8.2) всегда неустойчиво и существует траектория, выходящая из этой точки. Также существуют траектории, выходящие из точки  $B$  по одному из собственных направлений, соответствующу-

ших  $\mu_{2,3}$ . Нам не удалось доказать, что хотя бы одна из этих траекторий попадает в точку  $C$  или на неустойчивый цикл (когда он существует). Поэтому мы используем весьма отдаленную аналогию с классическим случаем Колмогорова–Петровского–Пискунова, когда существует траектория, выходящая из неустойчивого узла, которая приходит в седловую точку. В нашем случае (если использовать не совсем принятую терминологию) существует траектория, выходящая из неустойчивого седла — узла, и существует траектория, приходящая в полуустойчивый

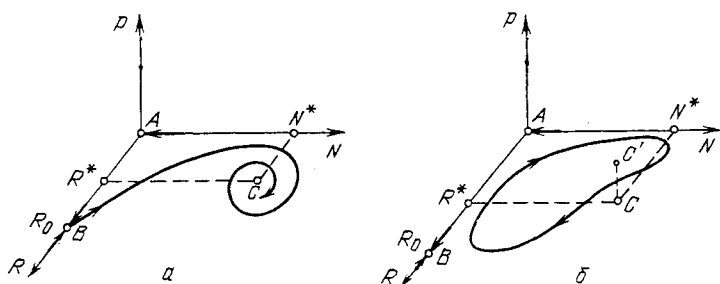


Рис. 42. Возможные типы ограниченных траекторий системы (8.2): *a* — полуустойчивый фокус; *б* — полуустойчивый цикл;  $C'$  — проекция точки  $C$  на поверхность, натянутую на цикл

фокус (узел) или на полуустойчивый цикл. Предположим, что выходящая и приходящая траектории — это одна и та же траектория. Тогда этим траекториям системы (8.2) будут соответствовать следующие волновые решения системы (8.1):

а) траектория, наматывающаяся на точку  $C$ ; в этом случае при финитном распределении  $N_0(x)$  от места начальной "вспышки" в обе стороны по пространству бегут затухающие волны, вслед за которыми устанавливается стационарное однородное по пространству распределение  $R(x, t) = R^* = \text{const}$ ,  $N(x, t) = N^* = \text{const}$  (см. рис. 43, *a*);

б) цикл, окружающий точку  $C$  и соответствующий периодическому решению (8.2); здесь возникает пакет незатухающих волн одинаковой амплитуды, формы и с одинаковым пространственным периодом (см. рис. 43, *б*);

в) траектория, выходящая из точки  $B$  и приходящая в точку  $C$  без наматывания; в этом случае будем иметь монотонную волну.

Поскольку даже существование (не говоря уж об устойчивости) этих волн доказать аналитически было трудно, мы провели серию машинных экспериментов. Но прежде чем переходить к их описа-

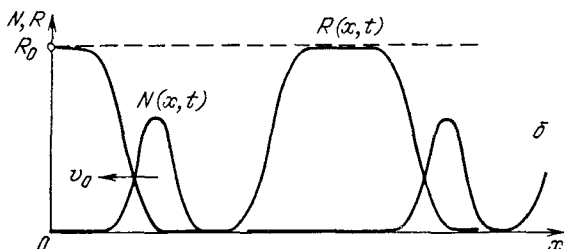
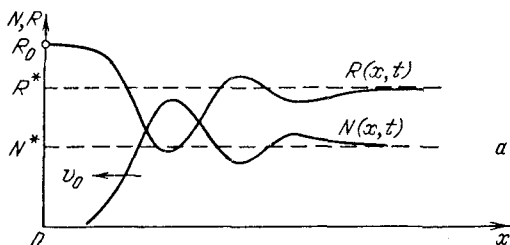


Рис. 43. Результаты численного счета системы (8.1) при  $V_\infty = 10$ ;  $\alpha_0 = 0,08$ ;  $\eta = 1$ ;  $m = 0,5$ ;  $R_0 = 10$ . Начальные условия  $R(x, 0) = R_0 = 10$ ;

$$N(x, 0) = \begin{cases} 0,1 & \text{при } |x| \leq 5; \\ 0 & \text{при } |x| > 5. \end{cases}$$

Бифуркационный параметр: константа Михаэлиса в трофической функции.  
В случае а  $K = 3$ ; в случае б  $K = 0,6$

нию, на простом примере покажем, каким образом можно ввести экологически осмысленный бифуркационный параметр.

Упростим задачу, положив в (8.5)  $\alpha_0 = R_0 = K = V_\infty = 1$ . Если теперь подставить в (8.4) значение  $v = v_0$  из (8.3), где  $\eta = 1$ , то тем самым мы сводим задачу к однопараметрической с параметром  $m$  — коэффициентом естественной смертности для потребителя. Тогда

$$a = - \frac{m}{(1-m)^2} (6m^2 - 10m + 3). \quad (8.6)$$

Из условия существования  $v_0$  или естественного биологического условия  $R_0 > R^*$  получаем  $m < 1/2$ . Путем непосредственной проверки убеждаемся, что при изменении  $m$  на интервале  $(0, 1/2)$  величина  $a$  меняет знак: при  $m$ , близких к нулю, она отрицательна, а при  $m > 0,4$  становится положительной. Отсюда следует естест-

венная экологическая интерпретация. При малой естественной смертности потребителя (когда среда для него благоприятна) его начальная локальная вспышка приводит к появлению активного центра, периодически генерирующего популяционные волны. А поскольку описывающий эту картину в автомодельных переменных цикл (см. рис. 42, б) тесно прижимается к координатным осям  $N$  и  $R$ , то в реальных переменных этому соответствуют почти нулевые численности потребителя между вспышками и почти полное выедание ресурса после прохождения вспышки. При увеличении естественной смертности потребителя (что можно интерпретировать как ухудшение среды) начальная локальная вспышка уже не переходит в активный центр, а просто после прохождения нескольких затухающих популяционных волн устанавливаются некоторые постоянные плотности ресурса и потребителя — возникает равновесная ситуация.

В машинных экспериментах мы в качестве бифуркационного параметра использовали константу Микаэлиса  $K$  в трофической функции. Эти эксперименты, в которых численно решалась задача Коши для исходной системы (8.1), подтвердили, что описанные выше волновые решения действительно существуют (см. рис. 43). Интересно, что волновой пакет возникает при малых значениях  $K$ , т.е. когда трофическая функция быстро достигает насыщения. С экологической точки зрения это можно интерпретировать как хорошую трофическую адаптацию потребителя.

Выше мы всюду предполагали, что  $v \geq 2\sqrt{\eta V(R_0) - m}$ . А если  $v < 2\sqrt{\eta V(R_0) - m}$ , существуют ли в этом случае волновые решения? Для ответа на этот вопрос необходимо выяснить, существуют ли ограниченные траектории системы (8.2), выходящие из начала координат и попадающие либо в точку  $C$ , либо на цикл, ее окружающий. Из линейного анализа в окрестности начала координат следует, что существуют траектории (лежащие в плоскости, натянутой на собственные вектора, соответствующие собственным значениям  $\mu_{2,3} = v/2 \pm \sqrt{v^2/4 + m}$ ), которые выходят из начала координат. Численные расчеты показывают, что при  $0 < v < 2\sqrt{\eta V(R_0) - m}$  одна из этих траекторий всегда попадает в точку  $C$ . Этой траектории соответствует автомодельная волна, распространяющаяся со скоростью  $v$ . Но для ее возникновения необходимы специальные начальные условия, отличающиеся от ступеньки (например, экспоненциально убывающая плотность ресурса). Это вполне объяснимо с биологической точки зрения. В самом деле, автомодельной траектории, выходящей из начала координат, должна соответствовать волна, у которой  $N(x, t), R(x, t) \rightarrow 0$  при  $x \rightarrow -\infty$ . Но, с другой стороны, при неподвижном ресурсе в тех точках, где начальная плотность ресурса была нуле-

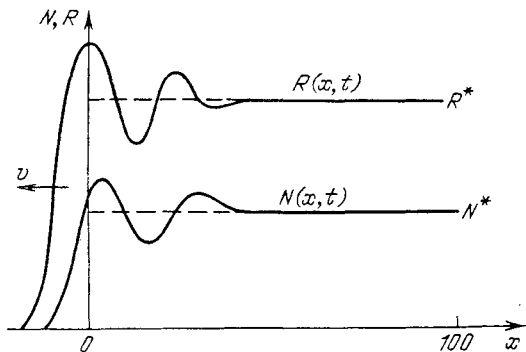


Рис. 44. Результаты численного счета системы (8.1):

$$R(x, 0) = R^* \cdot \begin{cases} 1, & x \geq 100, \\ e^{(x-100)}, & x < 100, \end{cases}$$

$$N(x, 0) = N^* \cdot \begin{cases} 1, & x \geq 100, \\ e^{(x-100)}, & x < 100 \end{cases}$$

вой, она нулевой и останется. Поэтому для того чтобы волна возникла и могла распространяться, нужна ненулевая начальная плотность. Возникающая при этом волна ресурса фактически является псевдоволной (см. § 5, гл. I) с непрерывным спектром скоростей, правда, ограниченным сверху. На рис. 44 показан возможный вид этой волны, полученный в результате машинного эксперимента.

### § 9. Оценка периода между последовательными вспышками

Оценить продолжительность периода между двумя последовательными вспышками численности потребителя можно, вычислив, например, период цикла, возникающего в системе (8.2). Хотя теоретически это возможно, однако чисто вычислительные трудности делают решение задачи весьма проблематичным. Мы будем действовать по-другому, на "физическом", или, точнее, "биологическом" уровне строгости.

Предположим, что после прохождения волны потребителя ресурс восстанавливается достаточно медленно, так что процесс взаимодействия восстановленного ресурса с потребителем можно рассматривать как два независимых процесса: прохождение одиночной волны по пространству с невозобновимым ресурсом и затем восстановление неподвижного ресурса без выедания его потребителем.

Из § 2 этой главы следует, что после прохождения волны потребителя плотность ресурса уменьшается с величины  $R_0$  до  $R_m$ ; последняя определяется из уравнения (2.14):

$$\int_{R_0}^{R_m} \frac{dR}{V(R)} = -\frac{\eta}{m} (R_0 - R_m).$$

Стоящий слева интеграл можно приближенно заменить его разложением в ряд по  $(R_0 - R_m)$  с точностью до членов второго порядка и затем приближенно выразить  $R_m$  через  $R_0$ :

$$R_m \simeq R_0 - \frac{2V(R^*)}{V(R_0)V'(R_0)} [V(R_0) - V(R^*)]. \quad (9.1)$$

Здесь  $V(R^*) = m/\eta$ .

Мы считаем, что после прохождения волны ресурс восстанавливается экспоненциально с мальтузианским параметром  $\alpha_0$ . Время восстановления, начиная с плотности  $R_m$  до прежней плотности  $R_0$ , равно

$$t_b = \frac{1}{\alpha_0} \ln \frac{R_0}{R_m}, \quad (9.2)$$

можно рассматривать как оценку периода между двумя последовательными всплесками. Для получения более наглядных оценок рассмотрим два крайних варианта: а)  $R_0 \gg R^*$  и б)  $R_0 \sim R^*$  или  $\frac{R_0 - R^*}{R_0} \ll 1$ . Кроме того, предположим, что трофическая функция — вольтерровская, т.е.  $V(R) = \sigma R$ . Тогда для варианта а)

$$t_b^a \simeq \frac{2R^*}{\alpha_0 R_0} \quad (9.3)$$

и для варианта б)

$$t_b^b \simeq \frac{2}{\alpha_0} \left(1 - \frac{R^*}{R_0}\right). \quad (9.4)$$

А поскольку  $v_0^2 = 4D\eta\sigma R_0 \left(1 - \frac{R^*}{R_0}\right)$ , то

$$t_b^a \simeq \frac{2}{\alpha_0} \left(1 - \frac{v_0^2}{4D\eta\sigma R_0}\right), \quad (9.3)$$

$$t_b^b \simeq \frac{v_0^2}{2\alpha_0 D\eta\sigma R_0}. \quad (9.4)$$

Полученным результатам можно дать следующую экологическую интерпретацию. Вариант а) соответствует богатой ресурсом ( $R_0$  велико) и благоприятной к потребителю ( $m$ , а следовательно, и  $R^* \sim m$  мало) среде. В этом случае чем более богата среда, тем меньше промежутки между вспышками. Увеличение естественной смертности потребителя увеличивает и период между вспышками. Интересно, что период между быстрыми популяционными волнами ( $v_0$  достаточно велико) будет короче, чем между медленными.

Совсем другая картина получается для варианта б), который можно интерпретировать как не очень богатую и не очень благоприятную для потребителя среду ( $R_0 \sim R^*$ ). Тогда обогащение среды (увеличение  $R_0$ ), так же как и более благоприятная к потребителю среда (уменьшение  $m$  и соответственно уменьшение  $R^* \sim m$ ), будут приводить к увеличению периода между вспышками. В отличие от предыдущего случая здесь промежутки между быстрыми популяционными волнами будут длиннее, чем между медленными.

### § 10. "Аннигиляция" волн.

#### Характер преодоления "мертвой зоны" (результаты машинных экспериментов)

Рассмотрим еще одну модель системы "ресурс – потребитель", весьма удобную для машинных экспериментов. Будем предполагать, что ресурс неподвижен, а скорость его возобновления постоянна и равна  $Q$ . Тогда уравнения модели запишутся в виде

$$\begin{aligned} \partial R / \partial t &= Q - V(R)N, \\ \partial N / \partial t &= D \partial^2 N / \partial x^2 + \eta V(R)N - mN. \end{aligned} \quad (10.1)$$

Легко видеть, что в этой системе существует нетривиальное однородное по пространству равновесие:  $N^* = \eta Q / m$  и  $R^*$ , определяемое из уравнения  $V(R^*) = m / \eta$ . Машинные эксперименты показали, что в этой системе существуют волновые решения. Эти волны не являются автомодельными в классическом смысле, так как если записать (10.1) в автомодельных переменных, то у соответствующей системы будет только одна особая точка. Следовательно, здесь не имеет смысла говорить о траектории, идущей из одной особой точки в другую, которой и соответствует автомодельная волна. Однако для достаточно широкого класса начальных условий существуют волновые решения, соответствующие, по сути дела, переходным процессам от начальных распределений к равновесным  $N^*$  и  $R^*$ . Используя "физический" подход, можно оценить скорость этих волн. Предположим, что ресурс всегда имеется в изобилии, т.е.  $V(R) \approx V_\infty$ . Если начальное распределение  $N_0(x)$  имеет вид  $\delta$ -функции, расположенной в начале координат (локаль-



ная "вспышка" численности потребителя), то

$$N(x, t) \approx \frac{1}{2\sqrt{\pi Dt}} \exp\left(-\frac{|x|^2}{4Dt} + bt\right), \quad (10.2)$$

где  $b = \eta V_\infty - m$ . Проследим теперь за скоростью перемещения точек  $x$ , в которых  $N(x, t) = \text{const} > 0$ . При достаточно больших  $t$

$$\frac{|x|^2}{4Dt} \approx bt,$$

откуда получаем

$$v = |x|/t \approx 2\sqrt{D(\eta V_\infty - m)}. \quad (10.3)$$

Эксперименты подтверждают, что формула (10.3) очень хорошо описывает скорость распространения волны. На рис. 45 показана форма волны, распространяющейся в однородной среде. Предполагается, что начальная плотность ресурса всегда равна нулю, а начальное распределение потребителя отлично от нуля лишь в небольшой окрестности начала координат. "Однородность" среды означает, что  $Q = \text{const}$  для всех  $x$ .

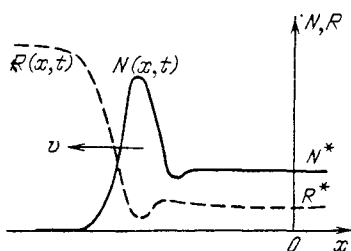
Усложним условия эксперимента. Предполагая, как и ранее, начальную плотность ресурса равной нулю, будем считать, что существуют две локальные вспышки численности потребителя. Ясно, что если эти вспышки расположены достаточно далеко

Рис. 45. Распространение волны в однородной среде. Волна, зародившаяся в начале координат, бежит справа налево. Начальные условия:

$$R(x, 0) \equiv 0; \quad N(x, 0) = \delta(x);$$

$$V(R) = \frac{R}{1+R};$$

$$Q = D = \eta = 1; \quad m = 0,5$$



друг от друга, то первое время их взаимное влияние будет ничтожным, и волны станут распространяться независимо от каждой из них. Затем эти волны столкнутся, и вследствие нехватки ресурса они должны "аннигилировать". Спустя некоторое время внутри области, содержащей эти очаги первоначального накопления потребителя, установится равновесие и будет наблюдаться такая же картина, как и в однородной среде. Динамика "аннигиляции" двух волн, распространяющихся навстречу друг другу, изображена на рис. 46.

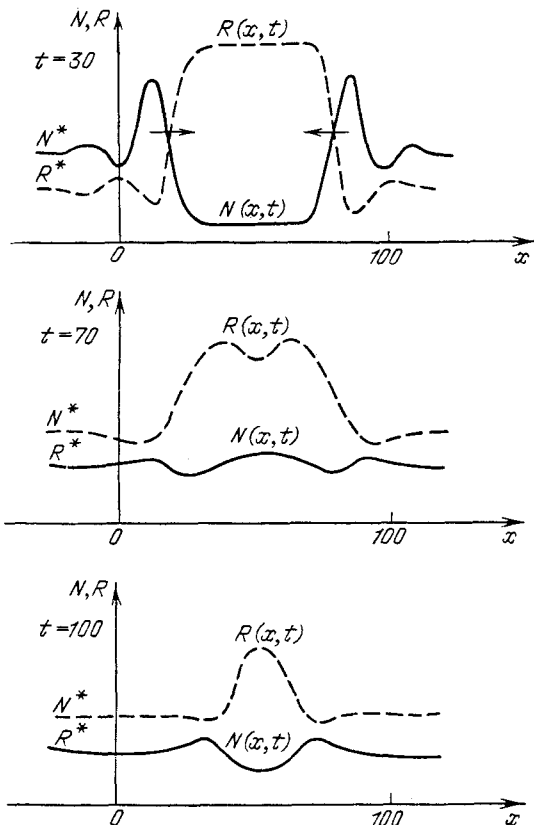


Рис. 46. Процесс "аннигиляции" двух волн, распространяющихся навстречу друг другу. Волны возникли в точках  $x = 0$  и  $x = 100$

Выше мы предполагали, что  $Q = \text{const} > 0$  для всех  $x$ . Предположим теперь, что в некоторых областях  $Q = 0$ . А так как ресурс неподвижен и  $R_0(x) \equiv 0$ , то плотность ресурса в этих областях останется нулевой для всех  $t > 0$ . Эти области мы будем называть "мертвыми зонами". Ясно, что волна потребителя, перемещаясь по области с ненулевой плотностью ресурса, гонит перед собой "волну выедания"  $R(x, t)$ . Популяционная волна, набегая на "мертвую зону", резко тормозится, численность потребителя падает, однако некоторая, весьма незначительная часть особей вида-потребителя преодолевает эту зону и начинает интенсивно размножаться в области, богатой ресурсом. Возникает новая волна, которая будет распространяться с той же скоростью, что и раньше

(если начальная плотность ресурса вне "мертвой зоны" одна и та же), но с некоторым отставанием по времени по сравнению с волной, распространяющейся в однородной среде.

Выясним сначала, как ведут себя плотности ресурса и потребителя в окрестности границы "мертвой зоны". Пусть  $Q(x) = Q_0 f_0$ , где  $Q_0 = \text{const}$ , а  $f_0$  — функция скачка

$$f_0 = \begin{cases} 1, & x \geq 0, \\ 0, & x < 0, \end{cases}$$

т.е. вся левая полуось — это "мертвая зона". Интересно посмотреть, какие равновесные значения устанавливаются вблизи границы зоны и как эта зона должна преодолеваться диффундирующим потребителем.

Найдем сначала стационарное решение системы (10.1) при заданном  $Q(x)$ . Очевидно, что

$$Dd^2\tilde{N}(x)/dx^2 - m\tilde{N}(x) = -\eta Q_0 f_0. \quad (10.4)$$

Этому уравнению удовлетворяет функция

$$\tilde{N}(x) = \frac{\eta Q_0}{m} \left( f_0 - \frac{e^{-k|x|}}{2} \text{sign} x \right), \quad (10.5)$$

где  $k = \sqrt{m/D}$ ,  $\text{sign}(0) = 1$ , которая очевидно непрерывно дифференцируема, а ее вторая производная имеет скачок при  $x = 0$ , равный  $\eta Q_0/D$ . Для  $\tilde{R}(x)$  будем иметь

$$V[\tilde{R}(x)] = \eta Q(x)/\tilde{N}(x). \quad (10.6)$$

При  $m < V_\infty/2$  такое  $\tilde{R}(x)$  существует, и следовательно, существует стационарное ограниченное решение (10.1). Машинный эксперимент показал, что при этом условии решение действительно сходится к этому положению равновесия. Через некоторое время устанавливается картина, примерно соответствующая формулам (10.5), (10.6) — см. рис. 47.

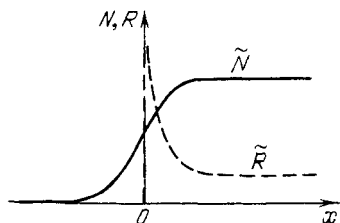


Рис. 47. Стационарные распределения ресурса и потребителя, устанавливающиеся в окрестности границы полубесконечной "мертвой зоны" ( $Q \equiv 0$  при  $x < 0$ ,  $Q \equiv 1$  при  $x \geq 0$ );

$$Q = D = \eta = V_\infty = 1; m = 0,25$$

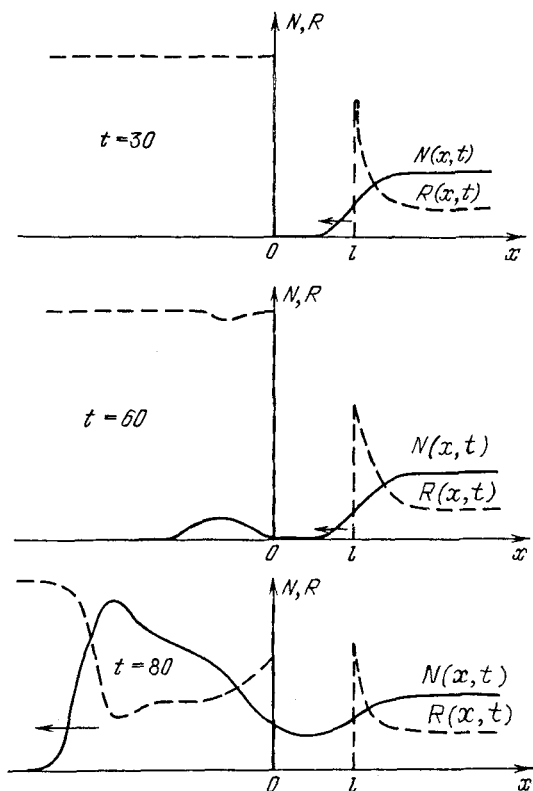


Рис. 48. Процесс преодоления волной потребителя "мертвой зоны" (отрезок  $[0, l]$ )

Если же  $m > V_\infty/2$ , то не существует значений  $\tilde{R}$ , удовлетворяющих (10.6), и вблизи границы при  $t \rightarrow \infty$   $\tilde{R} \rightarrow \infty$  практически линейно с ростом  $t$ . При  $m = V_\infty/2$  вблизи границы  $\tilde{R} \sim \sqrt{t}$ .

Каким образом происходит преодоление "мертвой зоны"? Пусть теперь она имеет конечную ширину  $l$ , ее правая граница находится в точке  $x = l$ , а левая — в точке  $x = 0$ . Волна потребителя набегаёт на нее справа налево (см. рис. 48). Видно, что после прохождения зоны волна приобретает весьма причудливую форму.

### § 11. Оценка скорости волны в "мертвой зоне"

Пусть ширина зоны достаточно велика, а вне ее ресурс имеется в изобилии. Тогда задача становится линейной, и мы можем проследить динамику развития локальной вспышки, возникшей на

правой границе зоны. Это означает, что в качестве начального условия можно взять  $N_0(x) = \delta(x-l)$ , т.е. единичный импульс, сосредоточенный на правой границе. Тогда на левой границе при  $x=0$  динамика численности потребителя будет описываться выражением

$$N_m(x, t) = \frac{1}{2\sqrt{\pi Dt}} \exp\left(-\frac{l^2}{4Dt} - mt\right). \quad (11.1)$$

Дойдя до левой границы, численность потребителя начнет экспоненциально возрастать с мальтузианским параметром  $b = \eta V_\infty - m$ . Кроме того, и диффузия внесет свой вклад в процесс роста численности. Определим  $t_1$  как тот первый момент времени, когда скорость экспоненциального роста станет равной скорости прироста биомассы за счет диффузии.

Дифференцируя (11.1) по  $t$ , получаем

$$\frac{\partial N_m}{\partial t} = \left(-\frac{1}{2t} + \frac{l^2}{4Dt^2} - m\right) N_m. \quad (11.2)$$

С другой стороны, если на левой границе "мертвой зоны" мы имеем только экспоненциальный рост без миграции, то

$$\frac{\partial N(0, t)}{\partial t} = bN(0, t). \quad (11.3)$$

Приравняв относительные скорости прироста в (11.2) и (11.3), будем иметь

$$\frac{l^2}{4Dt_1^2} - \frac{1}{2t_1} = \eta V_\infty, \quad (11.4)$$

откуда

$$t_1 = \frac{l^2}{D\left(1 + \sqrt{1 + \frac{4\eta V_\infty l^2}{D}}\right)},$$

или при достаточно больших  $l$  получаем

$$t_1 \approx \frac{l}{2\sqrt{\eta V_\infty D}}. \quad (11.5)$$

Легко показать, что начиная с момента  $t^* \approx l/(2\sqrt{mD})$  ( $t^* > t_1$ ) диффузия не увеличивает, а, напротив, уменьшает численность потребителя как в "мертвой зоне", так и, естественно, на границе  $x=0$ . Поэтому при достаточно больших  $t > t_1$  можно считать, что численность потребителя на этой границе увеличивается только

за счет экспоненциального роста, так что

$$N(0, t) = N_m(t_1) e^{bt}. \quad (11.6)$$

Будем предполагать, что волна преодолела "мертвую зону" тогда, когда  $N(0, t_2) = C$ , где  $C$  — некоторая константа, равная начальной численности потребителя на правой границе. Учитывая (11.1), из (11.6) получаем

$$N(0, t_2) = \frac{1}{2\sqrt{\pi Dt_1}} \exp\left(-\frac{l^2}{4Dt_1} - mt_1 + bt_2\right) = C,$$

или, логарифмируя, имеем

$$-\frac{l^2}{4Dt_1} - mt_1 + bt_2 - \frac{1}{2} \ln t_1 = \ln C + \ln 2\sqrt{\pi D}.$$

Так как первый член в левой части этого выражения, согласно (11.5), представляет собой постоянную (а при достаточно больших  $t_1$  и  $t_2$  константами и членом  $\frac{1}{2} \ln t_1$  по сравнению с  $bt_2$

и  $mt_1$  можно пренебречь), то  $t_2 \approx \frac{m}{b} t_1$ . И окончательно, поскольку время преодоления "мертвой зоны" равно  $t_1 + t_2$ , а ее длина равна  $l$ , то скорость волны в "мертвой зоне" можно оценить как

$$v_m = \frac{l}{t_1 + t_2} = \sqrt{D} \left( \sqrt{\eta V_\infty} - \frac{m}{\sqrt{\eta V_\infty}} \right). \quad (11.7)$$

Вычисляя отношение

$$\frac{v}{v_m} = 2 \sqrt{\frac{\eta V_\infty}{\eta V_\infty - m}} \quad (11.8)$$

( $v$  — скорость волны вне зоны), легко увидеть, что  $v > 2v_m$ , а при малой естественной смертности потребителя  $v_m \approx 1/2v$ .

## § 12. Взаимодействие подвижного ресурса с неподвижным потребителем

Предположим, что биогенный загрязнитель поступает в водоем, разносится по нему адвективной диффузией и потребляется прикрепленными к дну водорослями и растениями. Происходит очисте-

ние водоема. Модель этого процесса можно записать следующим образом. Пусть водоем занимает всю область  $-\infty < x < +\infty$ . В некоторой его точке (при  $x = 0$ ) происходит "залповый" сброс загрязнителя с массой  $R_0$ . Тогда

$$\begin{aligned} \partial R / \partial t &= D(\partial^2 R / \partial x^2) - V(R)N, \\ \partial N / \partial t &= \eta V(R)N - mN, \end{aligned} \quad (12.1)$$

$$R(x, 0) = R_0 \delta(x); \quad N(x, 0) = N_0 = \text{const.} \quad (12.2)$$

Нас интересует ответ на следующий вопрос: как будет распространяться это загрязнение, если учитывать очищающую деятельность биоты?

Пусть  $m = 0$ , т.е. естественным отмиранием можно пренебречь. Кроме того, пусть  $\eta = 1$ . Еще одно предположение заключается в выборе вольгерровской трофической функции  $V(R) = \sigma R$ . Тогда, вводя переменную  $u = \int_0^t R dt$ , вместо (12.1) и (12.2) можно написать:

$$\begin{aligned} \partial u / \partial t &= D(\partial^2 u / \partial x^2) + R_0 \delta(x) + N_0(1 - e^{\sigma u}), \\ u(x, 0) &= 0. \end{aligned} \quad (12.3)$$

Пусть  $\sigma \ll 1$ , так что  $e^{\sigma u} \approx 1 - \sigma u$ . В этом случае мы сразу можем выписать решение, а так как реальный смысл имеет производная  $\partial u / \partial t$ , то

$$R(x, t) = \frac{R_0}{2\sqrt{\pi Dt}} \exp \left\{ -\frac{x^2}{4Dt} - \sigma N_0 t \right\}. \quad (12.4)$$

Если следить за концентрацией загрязнителя в фиксированной точке пространства, то она сначала возрастает, а потом убывает до нуля, а с ростом расстояния от места сброса концентрация падает. Поэтому здесь не существует автомодельной волны, распространяющейся без изменения формы, но можно проследить за скоростью распространения максимальной по времени концентрации  $R_m = R(x_m, t_m)$ , где

$$x_m = \sqrt{2Dt_m(2\sigma N_0 t_m + 1)}, \quad (12.5)$$

или, при достаточно больших  $t_m$ ,

$$x_m \approx 2t_m \sqrt{D\sigma N_0}. \quad (12.6)$$

Отсюда видно, что точка максимальной концентрации будет двигаться со скоростью  $v_m \approx 2\sqrt{D\sigma N_0}$ .

Пусть нам задано значение некоторой критической концентрации загрязнителя  $R_{кр}$ . Нас интересует, через какое время  $t_{кр}$   $R(x, t) < R_{кр}$  для всех  $x$  и всех  $t > t_{кр}$ ? Тем самым мы сможем оценить очищающую способность водоема при заданном залповом сбросе  $R_0$ . Очевидно, что если  $R_m(x_m, t_m^{кр}) < R_{кр}$  для всех  $x_m$  и  $t_m > t_m^{кр}$ , то граничное значение  $t^{кр}$ , при котором  $R_m = R_{кр}$ , и будет решением задачи:  $t_m^{кр} = t_{кр}$ . Подставляя (12.5) в (12.4) и производя несложные преобразования, получаем, что  $t_{кр}$  должно удовлетворять уравнению

$$4\sigma N_0 t_{кр} + \ln t_{кр} = - \left\{ 1 + \ln \left( \frac{2R_{кр} \sqrt{\pi D}}{R} \right) \right\}, \quad (12.7)$$

или, при  $t_{кр} \gg 1$ ,

$$t_{кр} \approx \frac{1}{4\sigma N_0} \ln \left[ \frac{R_0}{R_{кр} \sqrt{D}} \right]. \quad (12.8)$$

В этом результате любопытно то, что время очистки пропорционально логарифму отношения концентраций, откуда можно сделать вывод о высокой эффективности такого типа биологической очистки.

### § 13. Библиография и комментарии

§ 2. В этом параграфе мы в основном следовали работе Г и г а у р и А.А., С в и р е ж е в Ю.М. Распространение волны в системе "ресурс-потребитель" // ДАН СССР. — 1981. — Т. 258, № 5. — С. 1274–1276.

§ 6. Опубликованная в 1942 г. статья Моно М о n o d J. Recherches sur la croissance des cultures bactériens. — Actualités scientifiques et industrielles. — 1942. — № 911. — Р. 121–145.

породила огромное количество литературы, посвященной моделированию микробных популяций (см., например, обзор в книге В а с и л ь е в Н.Н., А м б р о с о в В.А., С к л а д н е в А.А. Моделирование процессов микробиологического синтеза. — М.: Лесная промышленность, 1975. — 339 с.).

§ 7. Хотя аналогичные модели давно использовались в эпидемиологии (см., например, Б е й л и Н. Математика в биологии и медицине. — М.: Мир, 1970. — 326 с.).

но в экологии впервые такие модели были предложены в работах S v i r e z h e v Yu.M. Modern Problems in Mathematical Ecology // Proc. Int. Cong. Math. — 1983. — V. II. — Р. 1677–1693.



Гаврилец С.Ю., Гигаури А.А., Разжевайкин В.Н., Свирежев Ю.М. Нелинейные волны в задачах экологии и эпидемиологии//Труды ВНИИСИ "Моделирование процессов экологического развития". Вып. 7. — 1983. — С. 21—41.

§ 8. Здесь мы излагаем результаты, опубликованные в только что цитированной статье С.Ю. Гаврильца и др.

§ 10, 11. Процесс распространения волны через "мертвую зону" подробно исследован в работе

Разжевайкин В.Н. Модель пространственно распределенной экосистемы типа ресурс—потребитель //Математические модели в экологии и генетике. — М.: Наука, 1981. — С. 36—51.

§ 12. Тем, кто заинтересуется математическими моделями различных методов биологической очистки воды, я рекомендую книгу Вавилин В.А. Нелинейные модели биологической очистки и процессов самоочищения в реках. — М.: Наука, 1983. — 157 с.

**ПРИЛОЖЕНИЯ ТЕОРИИ  
НЕЛИНЕЙНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ВОЛН  
К ЗАДАЧАМ ЭКОЛОГИИ, ЭПИДЕМИОЛОГИИ  
И ГЕНЕТИКИ**

**§ 1. Введение**

Многие экологические процессы, связанные с распространением популяции по ареалу из какого-то первичного очага или от локальной вспышки численности, по своей картине очень напоминают волны такого типа, который был описан в предыдущей главе. Типичный пример (мы об этом уже говорили в гл. I) — в некоторый момент на очень ограниченном участке занятой лесом территории возникает вспышка численности насекомых-вредителей. При благоприятных условиях вспышка начинает расплзаться, насекомые захватывают все новые и новые участки — возникает типичная картина распространения волны численности (плотности) насекомых или популяционной волны. Зная популяционные характеристики (мальтузианский параметр, а еще лучше, мальтузианскую функцию или функцию локального роста) и характеристики подвижности (радиус индивидуальной активности), можно рассчитать скорость распространения этой волны и ее форму и уже на основании этой информации разрабатывать какие-либо меры защиты. Конечно, ту же самую информацию можно получить из непосредственного наблюдения над динамикой пространственной картины распространения вспышки, но это сложно и не всегда осуществимо, да к тому же мы теряем много важного для нас времени. Теория же привлекательна тем, что она позволяет по данным *локальных* наблюдений оценить *глобальные, пространственные* характеристики процесса. Но не надо обольщаться, скорее всего, мы будем иметь лишь качественные оценки, так как и мальтузианский параметр, и радиус индивидуальной активности в значительной степени зависят от меняющихся факторов окружающей среды, но это все же лучше, чем не иметь никакой информации, или получать ее, когда вспышка уже распространилась на значительную территорию. Есть еще и другое соображение: имея модель (хотя и весьма грубую), мы можем с ее помощью оценить эффективность тех или иных методов борьбы с этим явлением.

Второй аспект использования этой теории — оценка скорости распространения "волны вымирания", которая возникает, когда

какой-либо токсический фактор начинает действовать на пространственно распределенную популяцию. Например, на некотором участке реки токсический сброс уничтожает весь фитопланктон, и затем эта "мертвая зона" начинает распространяться вниз по реке. На какое расстояние распространится эта зона, когда она будет "залечена" за счет восстановительной способности фитопланктона? Ответ на эти вопросы тоже можно получить с помощью теории нелинейных популяционных волн (см., например, § 14 гл. I).

Аналогичные механизмы лежат и в основе распространения эпидемических волн. Поэтому представляется вполне естественным применить эту теорию для описания распространения различных эпидемий и для оценки такого важного их параметра, как скорость распространения.

И наконец, исторически первый пример приложения теории — популяционно-генетические волны, описывающие характер распространения некоторого гена по ареалу, занятому популяцией.

## § 2. Распространение вспышек елового почкоеда (*Choristoneura fumiferana*) по лесам востока Канады

На протяжении столетий в хвойных лесах Северной Америки, состоящих в основном из ели (*Picea* sp.) и бальзамической пихты (*Abies balsamea*), периодически возникали вспышки численности лесного насекомого-вредителя: елового почкоеда (*Choristoneura fumiferana*). Этот вид нигде больше не встречается. На востоке Канады он имеет одну генерацию в год. Основной трофический ресурс — бальзамическая пихта; ель подвергается воздействию почкоеда в значительно меньшей степени.

В промежутках между вспышками почкоед малочислен, хотя совсем не исчезает, сохраняясь в некоторых локальных очагах. В этом состоянии его численность контролируется насекомоядными птицами и паразитами. Однако этот контроль не очень эффективен, и всегда существует порог численности, превосходя который, почкоед "ускользает" из-под этого контроля.

Вспышка не может возникнуть до тех пор, пока трофический ресурс (лес) не восстановится после предшествующей вспышки. Вспышка обычно развивается в зрелом лесу или лесу промежуточной зрелости. Следовательно, промежуток между вспышками должен составлять от 30 до 100 лет. Конечно, это, если можно так выразиться, необходимое условие для возникновения вспышки. Кроме этого, возникновение вспышки существенно зависит от погодных условий (сухое, жаркое лето).

Анализ годовых колец деревьев, охватывающий период с 1704 года, дает достаточно надежную информацию о временах

вспышек. Однако необходимые дополнительные данные имеются лишь для вспышек 1890 г., 1921 г. и 1957 г. (особенно для последней вспышки). Мы в своих оценках будем пользоваться данными Морриса и анализом этих данных, выполненных Холлингом и др.

В среднем вспышка продолжается от 7 до 16 лет, причем она охватывает территории площадью до  $10^5$  км<sup>2</sup>, а линейные размеры распространения достигают от нескольких сотен до тысячи километров (восток Канады, провинция Нью-Браунсвик).

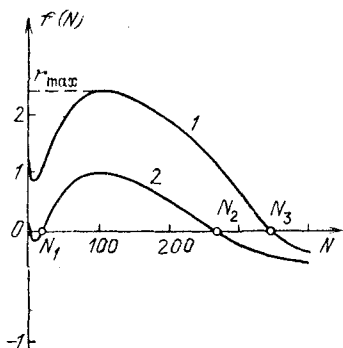


Рис. 49. Мальтузианские функции елового почкоеда для зрелого леса (кривая 1) и леса промежуточной зрелости (кривая 2). Штриховыми линиями показана логистическая аппроксимация мальтузианской функции, используемая в дальнейших расчетах. Плотность  $N$  измеряется в числе личинок на м<sup>2</sup> площади ветвей. При построении графиков использовался рис. 11.9 из книги C.S. Holling (ed.) *Adaptive Environmental: Assessment and Management*, — John Wiley, Chichester — New York — Toronto, 1978

Как и многие другие виды насекомых, почкоед обладает очень большой миграционной способностью. Средняя квадратичная величина расселения за поколение составляет около 50 км. Регистрировались перемещения и в несколько сотен километров, однако эти перемещения были связаны с большими циклонами и существенно не влияли на общую картину распространения вспышки, приводя лишь к возникновению малых локальных очагов, достаточно далеко удаленных от основного очага, генерирующего главную волну распространения почкоеда. Поэтому в дальнейших расчетах мы примем величину  $\rho = 50$  км за год.

Наиболее тщательно была изучена вспышка 50–60-х годов, по этим данным Холлинг построил для своей модели зависимости мальтузианской функции  $r$  от плотности популяции, выраженной в числе личинок на м<sup>2</sup> площади ветвей для трех типов леса: молодого леса, леса промежуточной зрелости и зрелого леса (см. рис. 49). Поскольку эта вспышка распространялась в основном по зрелому лесу, то из результатов Холлинга мы получаем, что  $r = 2,4$  год<sup>-1</sup>. Другая оценка получается, если использовать данные Морриса по плодовитости елового почкоеда и по факторам смертности.

В среднем одна самка откладывает 200 оплодотворенных яиц. Поскольку соотношение полов, как правило, 1 : 1, то на одну особь приходится по 100 яиц. В среднем из 100 яиц при оптимальных погодных условиях выходит до 60 гусениц (в середине августа). Отпад гусениц первого возраста осенью составляет примерно 50%. Гусеницы первого возраста, оставшиеся на дереве, не питаются, а коконируют на зимовку. Перезимовывает не более 20% гусениц, из перезимовавших в процессе прохождения всех 6 возрастов и превращения в стадию имаго гибнет еще около половины (хищники, паразиты, отпад). В результате получаем, что  $r_{\max} \approx 3 \text{ год}^{-1}$ .

Расчеты мальтузианского параметра по плотности заселения единичных деревьев в начальные годы вспышки (по данным за 1887–1889 гг. и 1918–1920 гг., 1954–1956 гг.) дают следующие средние значения мальтузианского параметра:

$$1887-1889 \text{ гг.} - r_{\max} = 1,2 \mp 0,2,$$

$$1918-1920 \text{ гг.} - r_{\max} = 0,35 \mp 0,1,$$

$$1954-1956 \text{ гг.} - r_{\max} = 2,7 \mp 0,2.$$

Для определения достоверного интервала использовалась *t*-статистика с 10%-ным уровнем значимости. В одну выборку объединялись значения  $r(0)$ , полученные за два последовательных года на 10 контрольных деревьях. Любопытно, что для последней вспышки три оценки мальтузианского параметра, сделанные различными способами, дали близкие значения.

Обрабатывая данные по срокам появления елового почкоеда в значительных количествах в периоды трех последних вспышек (статистика Лесного департамента Канады), можно получить следующие оценки для средней скорости распространения в период максимума вспышки:

$$1889-1890 \text{ гг.} - 65 \text{ км/год} \mp 5 \text{ км/год},$$

$$1920-1921 \text{ гг.} - 15 \text{ км/год} \mp 5 \text{ км/год},$$

$$1956-1957 \text{ гг.} - 80 \text{ км/год} \mp 10 \text{ км/год}.$$

К сожалению, в нашем распоряжении не было карт распространения вспышек, а была лишь информация типа: "на следующий год значительная степень поражения наблюдалась в районах, расположенных в 60–70 км к югу" (для вспышки 1890 г.). Аналогичный интервал для скорости (10–20 км к юго-западу) отмечался для вспышки 1921 г. Поэтому говорить здесь о какой-либо статистике бессмысленно — можно указать лишь интервал оценки.

Известно, что по последней вспышке существует более подробная информация о географическом распространении елового почкоеда (особенно по провинции Нью-Брансвик). Однако и в этом случае мы имели лишь экспертную оценку  $80 \mp 10 \text{ км/год}$  (личное сообщение проф. Т. Хатчинсона из Торонтского университета).

Проверим гипотезу: распространение вспышки елового почкоеда в Канаде есть популяционная волна в обобщенной логистической популяции (волна типа Колмогорова – Петровского – Пискунова). Согласно этой гипотезе скорость распространения вспышки  $v = \rho\sqrt{r_{\max}}$  при  $\rho = 50$  км за год. Построив этот график, нанесем на него интервалы скоростей и соответствующие интервалы мальтузианских параметров (см. рис. 50). Соответствие этих областей и графика  $v = \rho\sqrt{r_{\max}}$  достаточно убедительно говорит в пользу нашей гипотезы, тем более, что при построении областей мы не использовали оценку  $\rho$  – радиуса индивидуальной активности – величины, существенно зависящей от барической ситуации и трудно определяемой экспериментально.

Однако если доверять зависимостям мальтузианской функции от плотности, приводимым Холлингом (см. рис. 49), то популяция елового почкоеда является, строго говоря, не логистической (даже и в обобщенном смысле), а скорее популяцией типа Олли. Причем для леса промежуточной зрелости в популяции имеется несколько стационарных состояний. Наличие устойчивого стационарного состояния при малых плотностях объясняется регулирующим воздействием хищников и паразитов.

Подсчитаем, насколько существенно эффект повлияет на скорость распространения волны. Принимая по-прежнему  $\rho = 50$  км за год и  $D = \rho^2/4$ , для зрелого леса получаем величину  $v = 77,8$  км/год,

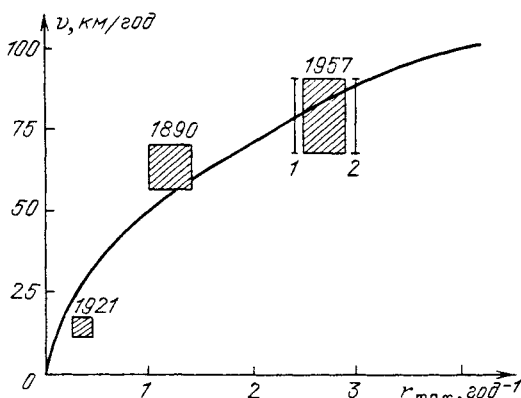


Рис. 50. Зависимость скорости распространения волны от мальтузианского параметра (для логистической популяции,  $\rho = 50$  км/год). Заштрихованные области соответствуют данным, полученным в течение трех вспышек елового почкоеда. Сверху приведены года максимума соответствующих вспышек: 1 – интервал, соответствующий холлинговской оценке  $r_{\max} = 2,4$ ; 2 – интервал, соответствующий оценке  $r_{\max} = 3$  по данным Морриса

для леса промежуточной зрелости  $v = 64,5$  км/год. Без учета эффекта Олли (когда считали мальтузианскую функцию логистической), мы получили  $v = 77,4$  км/год для зрелого леса. Сравнивая эту величину с приведенной выше, видим, что они практически совпадают, т.е. при оценке скорости эффект Олли можно не учитывать и считать гипотезу, что волна елового почкоеда есть волна Колмогорова – Петровского – Пискунова, вполне правдоподобной. Однако этот эффект может играть важную роль при оценке затухания вспышки.

В самом деле, как видно из рис. 49, в лесу промежуточной зрелости имеется неустойчивое стационарное состояние при малых плотностях елового почкоеда ( $N_1 \approx 15$  личинок/м<sup>2</sup> площади ветвей). В § 13 гл. I было показано, что в этом случае существует критическая величина вспышки. Изменив в (13.9) гл. I знак неравенства на противоположный, мы получим необходимое условие распространения вспышки. Если неравенство

$$N_0 l > \frac{N_1 \rho}{2} \sqrt{\frac{\pi K}{2 r_{\max} l}}$$

(где  $N_0$  – начальная плотность вспышки,  $l$  – характерный размер ареала начальной вспышки,  $N_1$  – плотность популяции в стационарном состоянии, определяемом давлением хищников,  $K = 270$  личинок/м<sup>2</sup> ветвей – емкость среды,  $r_{\max} = 1,4$  – максимальное значение мальтузианской функции) будет выполнено, то возможно, что вспышка не затухнет. Для рассматриваемого случая

$$N_0 l > 4000, \quad N_0 > 15 \text{ личинок/м}^2,$$

где  $N_0$  измеряется в числе личинок на м<sup>2</sup> площади ветвей, а  $l$  в километрах.

Отсюда сразу следует, что при плотности в 100 личинок/м<sup>2</sup> ветвей появление елового почкоеда на площади с характерным размером в 40 км может породить глобальную вспышку. Если же предположить, что на ранних стадиях вспышка не распространяется, а вредитель лишь заполняет локальную нишу, т.е.  $N_0 = K = 270$  личинок/м<sup>2</sup> ветвей, то локальная вспышка с характерным размером уже в 15 км может породить глобальную.

В этом параграфе мы показали, что теория популяционных волн, несмотря на весьма жесткие ограничения, положенные в ее основу, позволяет получать достаточно хорошие оценки практически важных параметров, характеризующих возникновение и распространение вспышки конкретного лесного вредителя.

### § 3. Распространение большого елового лубоеда (*Dendroctonus micans*) по Боржомскому ущелью в Грузии

Первая локальная вспышка *D. micans* в Боржомском ущелье была зафиксирована в 1956 г. В последующие годы ареал *D. micans* постепенно расширяется, картина распространения этого жука весьма похожа на популяционную волну.

Весь рассматриваемый ареал занят лесными насаждениями восточной ели, которая служит трофическим ресурсом для этого вредителя. Кроме того, он в основном расположен на высоте ~1000 м. Климатические условия этой зоны обеспечивают прохождение онтогенеза *D. micans* в сравнительно более сжатые сроки (одногодичная генерация), тогда как повышение высоты до 1500–2000 м над уровнем моря увеличивает время одной генерации до двух лет.

Возникает вопрос: является ли наблюдаемая картина распространения большого елового лубоеда по ареалу, занятому восточной елью, популяционной волной (например, типа Колмогорова – Петровского – Пискунова)? Полный ответ на этот вопрос, не имея информации о пространственной динамике этой популяции, получить невозможно, но мы можем сравнить наблюдаемые скорости распространения и вычисленные теоретически по данным измерения мальтузианского параметра и радиуса индивидуальной активности. Если эти величины будут близки, то мы можем с определенной степенью достоверности утверждать, что наблюдаемая картина есть популяционная волна.

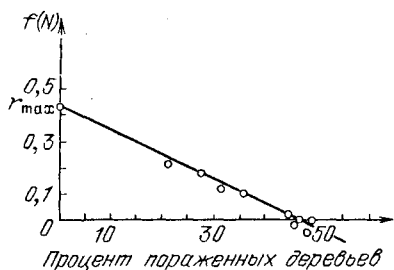


Рис. 51. Мальтузианская функция  $f(N)$  для жука *D. micans* в Боржомском ущелье (○ – данные наблюдений)

Для определения  $r_{\max}$  воспользуемся данными о степени поражения деревьев на опытных участках. Предполагая, что степень поражения деревьев пропорциональна плотности популяции жука, и имея временной ряд этих величин с 1963 г. по 1975 г., мы можем построить зависимость мальтузианской функции (коэффициента прироста) от плотности популяции (см. рис. 51). Линейная регрессия дает достаточно хорошее приближение для экспериментальных



данных. К сожалению, мы не имеем наблюдений на начальной стадии вспышки, т.е. при малых плотностях, поэтому предполагаем, что и при этих значениях плотности линейность мальтузианской функции сохраняется. Тем самым мы предполагаем, что популяция *D. micans* строго логистическая. Тогда  $r_{\max} = 0,43 \text{ год}^{-1}$ .

Мы не располагаем достаточно полной и надежной информацией для определения радиуса индивидуальной активности этого жука. Поэтому для получения оценки  $\rho$  мы воспользуемся данными по другому виду, населяющему другой, но похожий ареал. В пользу правильности такой оценки говорит тот факт, что оба этих вида имеют достаточно близкие экологические ниши. Речь идет об алтайском листовном усаче (*Xylotrechus altaicus* Gebl.), заселяющем лиственницу в горных районах Восточной Сибири. Так же, как и *D. micans*, *X. altaicus* очень требователен к теплу, обитает в основном на высоте  $\sim 1000$  м, но поднимается до 1400–1500 м, личинки его питаются лубом.

В книге А.С. Исаева и др. говорится, что в период вспышки размножения жуки *X. altaicus* могут перемещаться на расстояние до 5–6 км. Поэтому в наших расчетах для радиуса индивидуальной активности примем оценку  $\rho = 5 - 6$  км за год (жуки *D. micans* в рассматриваемом регионе имеют одногодичную генерацию).

И окончательно, если вспышка *D. micans* есть популяционная волна типа Колмогорова – Петровского – Пискунова, то она

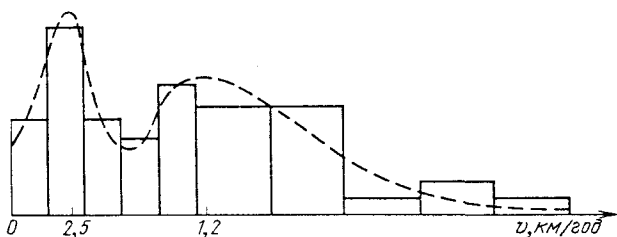


Рис. 52. Гистограмма распределения скоростей распространения вспышки (— — — — — возможный вид аппроксимирующего распределения)

должна распространяться (в период максимума) со скоростью  $v = \rho \sqrt{r_{\max}} \approx 3,3 \div 3,9 \text{ км/год}$ .

Для определения средней скорости распространения вспышки используем данные наблюдений о времени появления этого жука в разных точках ущелья. По этим данным можно вычислить скорости распространения вспышки. К сожалению, разброс скоростей был столь значителен, что не имело смысла говорить о средней

скорости. Однако, построив гистограмму скоростей (см. рис. 52), можно видеть, что это распределение имеет две моды, так что можно говорить о двух средних скоростях:  $v_1 \approx 2,5$  км/год и  $v_2 \approx 12$  км/год.

Интересно, что если первое значение скорости весьма близко к рассчитанной колмогоровской скорости ( $v \approx 3,3 \div 3,9$  км/год), то второе значительно превосходит эту величину. С другой стороны, если проанализировать экономическую ситуацию местностей, для которых получены различные значения скорости, то выясняется любопытная ситуация.

В группу с малыми скоростями попадают селения, практически не развивающиеся. Во вторую же группу — с большими скоростями — попадают интенсивно развивающиеся селения, с большим объемом индивидуального строительства.

Здесь можно сформулировать весьма правдоподобную гипотезу: если на ареале, на котором расположены селения первого типа, распространение волны определяется в основном чисто экологическими факторами и наблюдаемая картина близка к популяционной волне Колмогорова — Петровского — Пискунова, то на ареале, на котором расположены селения второго типа, распространение волны существенно зависит от экономических факторов (завоз зараженной древесины).

#### § 4. Эпидемические волны.

##### Распространение волны безыммунной эпидемии

Любопытные примеры популяционных волн дает нам теория эпидемий. Рассмотрим некоторую популяцию, в которой распространяется безыммунная эпидемия. Считается, что заражение особей происходит при непосредственном контакте больных и здоровых (основным примером здесь служит распространение венерических заболеваний, в частности, гонореи), а их перемещения в пространстве носят чисто случайный характер и подвижности больных и здоровых одинаковы; смертность отсутствует. Тогда локальная модель эпидемии может быть описана следующим образом.

Пусть популяция размера  $N = \text{const}$  состоит из двух групп: здоровые ( $N_1$ ) и больные ( $N_2$ ). Если  $V(N_1, N_2)$  и  $W(N_1, N_2)$  — скорости заражения и выздоровления соответственно, то балансовые уравнения можно записать в виде

$$dN_1/dt = -V + W; \quad dN_2/dt = V - W. \quad (4.1)$$

Начнем с описания скорости заражения. Предположим, что заражение происходит при контакте здоровой и больной особей с единичной вероятностью. Мы считаем, что все больные разбиты на две

группы – больных, но не выявленных, и выявленных и изолированных, т.е. не допускаемых к контакту. Среднее время изоляции особи  $T$  в дальнейшем принимаем для удобства за единицу времени (для наших примеров  $T \sim 1$  месяца). В качестве модели контактов рассмотрим простейшую урновую схему выборки по два с возвращениями. Выбор может производиться среди всех неизолированных особей. Это означает, что, вступая в случайные контакты, здоровая особь может заразиться с вероятностью, пропорциональной доле заболевших среди всех, допущенных к контакту. Итак, считаем, что

$$V = \alpha \frac{(1 - \beta) N_1 N_2}{N_1 + (1 - \beta) N_2}.$$

Здесь  $\beta$  – доля больных, выявляемых органами здравоохранения за единицу времени,  $\alpha$  – “частота контактов” в расчете на особь. Заметим, что, например, по данным США  $\alpha = 2,1$  контактов в неделю.

Как описать скорость выздоровления? Очевидно, что она будет зависеть не только от среднего времени излечения, но и от стратегии обнаружения заболевших. Предположим, что относительно этой стратегии выполнены следующие гипотезы:

1. Имеется определенная доля заболевших ( $d$ ), самостоятельно обращающихся за медицинской помощью.

2. Органами здравоохранения производится тотальная выборочная проверка населения на предмет выявления заболевания. Так, если за единицу времени обследуется  $A$  особей, то считаем, что число обнаруженных среди них больных равно  $N_2 A/N$ .

3. Допускаются механизмы типа проверки контактов больного. Мы будем предполагать, что такие механизмы позволяют увеличивать число выявляемых больных в фиксированное число раз (например, в два раза, если каждый из выявленных указал еще одного партнера (больного)).

Наиболее простой из функций  $W$ , отвечающих указанным гипотезам, является следующая:

$$W(N_1, N_2) = C(dN_2 + AN_2/N), \quad (4.2)$$

где коэффициент  $C$  характеризует эффективность стратегии обследования. Заметим, что функция  $\beta$ , фигурировавшая выше, есть просто

$$\beta = W/N_2.$$

В простейшем случае при фиксированном  $N$  можно считать  $\beta = \text{const}$ . Тогда для частоты больных  $p = N_2/N$  получаем уравнение

$$dp/dt = p[f(p) - \beta], \quad (4.3)$$

где

$$f(p) = \alpha(1 - \beta)(1 - p)/(1 - \beta p).$$

Это уравнение имеет два состояния равновесия

$$p_1^* = 0; \quad p_2^* = 1 - \frac{\beta(1 - \beta)}{\alpha(1 - \beta) - \beta^2}.$$

Если  $\beta < \frac{\alpha}{1 + \alpha}$ , то первое из них неустойчиво, а второе устойчиво.

Если же  $\beta > \frac{\alpha}{1 + \alpha}$ , то имеется единственное устойчивое состояние равновесия  $p_1^* = 0$ . Эти результаты легко интерпретировать. При  $\alpha = 8,5$  контактов в месяц эпидемии не возникнет, если  $\beta > 0,9$ . В предположении, что в течение месяца 30% заболевших обращаются к врачу, для предотвращения эпидемии необходимо обследовать за месяц около 15% всей популяции (при условии, что каждый выявленный назовет хотя бы одного больного).

Рассмотрим теперь возникновение простой волны эпидемии. Если предположить, что подвижность здоровых и больных одинакова, то распространение эпидемии в пространстве будет описываться уравнением

$$\partial p / \partial t = D \partial^2 p / \partial x^2 + p[f(p) - \beta]. \quad (4.4)$$

Используя обычную технику перехода к автомодельным переменным, можно показать, что при  $\beta < \frac{\alpha}{1 + \alpha}$  любая локальная вспышка эпидемии будет порождать волну, распространяющуюся со скоростью

$$v = 2\sqrt{D[\alpha(1 - \beta) - \beta]} = \rho\sqrt{\alpha - \beta(1 + \alpha)}.$$

Здесь  $\rho$  — среднеквадратическая оценка скорости перемещения индивидуума. Например, по демографическим данным для США  $\rho \sim 800$  миль за год. Если же  $\beta > \frac{\alpha}{1 + \alpha}$ , то локальная вспышка всегда затухает.

Приведем простой пример. Предположим, что около 30% заболевших в течение месяца обращается к врачу, массовых обследований не производится и контакты заболевших не выявляются. Тогда ( $\rho = 66,7$  миль за месяц)  $\alpha = 8,5$ ,  $\beta = 0,3$  и  $v \simeq 166$  миль за месяц. Расстояние в 3000 миль эта эпидемия пройдет за полтора года.

При проведении массовых обследований может возникнуть пороговый эффект по плотности (численности) популяции. Так, при

$\bar{\beta} = 2 \cdot (d + A/N)$  из условия возникновения эпидемии  $\beta < \frac{\alpha}{1 + \alpha}$  следует, что при

$$N > \frac{2A(1 + \alpha)}{\alpha - 2d(1 + \alpha)}$$

вспышка эпидемии обязательно будет распространяться. Например, если заразившиеся к врачу не обращаются, т.е.  $d = 0$ , то  $N > 2A \frac{1 + \alpha}{\alpha}$ . При  $\alpha = 8,5$  контактов в месяц и численности по-

пуляции  $N = 10^6$  особей для предотвращения эпидемии необходимо за месяц обследовать почти половину всей популяции.

Другой случай порогового эффекта по плотности появляется, если считать, что частота контактов зависит от общей плотности популяции, т.е.  $\alpha = \alpha(N)$ .

Более интересным в рамках данной модели представляется обнаружение сложной волны эпидемии. До сих пор мы предполагали, что система здравоохранения справляется с потоком больных. Однако нет ничего невероятного в ситуации, когда пропускная способность этой системы достигает насыщения (например, в момент острой вспышки). Тогда зависимость скорости выздоровления  $W$  от  $N_2$  можно представить следующим образом: при  $N_2 \leq N_2^c$   $W(N)$  описывается формулой (4.2), а при  $N > N_2^c$  наступает насыщение, и  $W = W^c$  — средней пропускной способности системы здравоохранения. Считая эту величину заданной, можно найти критическое значение  $N_2^c$ :

$$N_2^c = W^c / \beta.$$

Тогда уравнение локальной модели для частоты заболевших запишется в виде

$$\frac{dp}{dt} = p \left\{ \frac{\alpha [1 - g(p)] (1 - p)}{1 - g(p)p} - g(p) \right\} = F(p), \quad (4.5)$$

а пространственной модели — в виде

$$\partial p / \partial t = D \partial^2 p / \partial x^2 + F(p).$$

Здесь

$$g(p) = \begin{cases} \beta, & \text{при } p \leq p^c = g^c / \beta; \\ g^c / p, & \text{при } p > p^c, \quad g^c = W^c / N. \end{cases} \quad (4.6)$$

Очевидно, что должно быть выполнено ограничение  $g^c \leq \beta$ .

Однако полное исследование этой модели приводит к весьма громоздким выкладкам. Поэтому упростим модель, сохранив при

этом все ее качественные особенности. Для этого достаточно при описании скорости заражения предположить, что

$$V = \alpha N_1 N_2 / N.$$

Ограничение числа контактов за счет выявления заболевших будем учитывать соответствующим уменьшением параметра  $\alpha$ . Тогда вместо (4.5) будем иметь

$$dp/dt = p[\alpha(1-p) - g(p)]. \quad (4.7)$$

Число и характер устойчивости состояний равновесия этой модели удобнее всего исследовать графически. Они будут зависеть от взаимного расположения графиков функции  $g(p)$  и прямой  $l(p) = \alpha(1-p)$ . Здесь возможны пять конфигураций (см. рис. 53).

Интересно посмотреть, как будут выглядеть области существования различных динамических режимов в плоскости управляющих параметров  $\beta$  и  $g^c$ . Параметр  $\alpha$ , являющийся в значительной

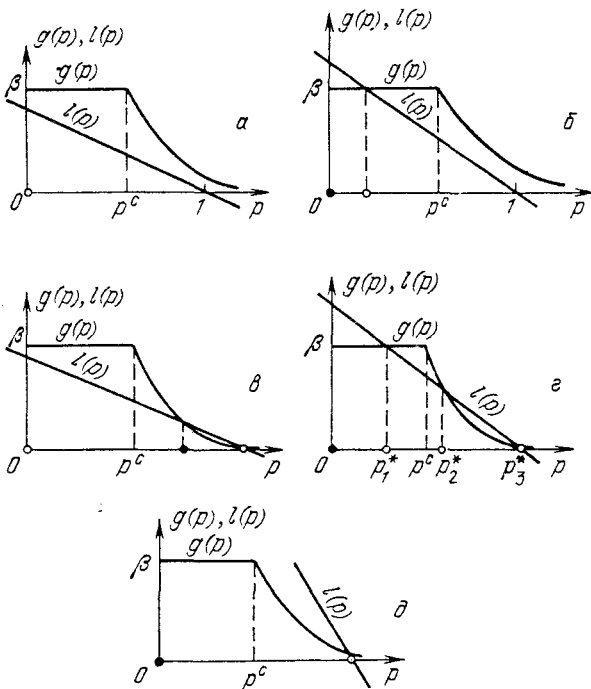


Рис. 53. Возможные варианты равновесий в локальной модели эпидемии ( $\circ$  – устойчивое равновесие,  $\bullet$  – неустойчивое равновесие): а)  $\beta > \alpha$ ;  $4g^c > \alpha$ ; б)  $\beta < \alpha$ ;  $4g^c > \alpha$ ; в)  $\beta > \alpha$ ;  $4g^c < \alpha$ ; г)  $\beta < \alpha$ ;  $4g^c < \alpha$ ;  $\beta^2 - \alpha\beta + \alpha g^c > 0$ ; д)  $\beta < \alpha$ ;  $4g^c < \alpha$ ;  $\beta^2 - \alpha\beta + \alpha g^c < 0$

степени популяционным параметром, будем фиксировать. Эта картина при фиксированном значении  $\alpha = 0,8$  изображена на рис. 54.

Очевидно, что если  $\beta$  и  $g^c$  (т.е. доля обследуемых и доля обслуживаемых) достаточно велики, то эпидемии не возникнет (область 1, соответствующая случаю, изображенному на рис. 53, а). Наиболее интересен с динамической точки зрения 4-й режим, соответствующий рис. 53, з, в котором могут существовать четыре состояния равновесия: два устойчивых и два неустойчивых. В пространственном варианте любая локальная вспышка в этом режиме будет порождать сложную волновую картину.

Переходу из неустойчивого нулевого положения равновесия в устойчивое с минимальным значением  $p$  будет соответствовать волна, распространяющаяся со скоростью  $v_1 = 2\sqrt{D(\alpha - \beta)}$ , за которой устанавливается это положение равновесия. Кроме того, в указанных условиях может распространяться также волна, соответствующая переходу между двумя ненулевыми положениями равновесия. Направление и скорость этой волны будут зависеть от конкретного выбора параметров. Может случиться так, что направления обеих волн будут совпадать. Если в этом случае скорость  $v_2$  второй волны будет меньше скорости первой, то будет наблюдаться картина последовательного прохождения двух волн. Если же  $v_2 > v_1$ , то вторая волна догонит первую, и в результате будет

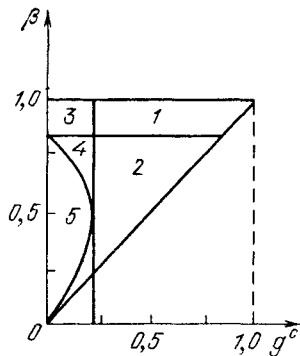


Рис. 54. Области существования различных динамических режимов в плоскости  $(\beta, g^c)$  при  $\alpha = 0,8$

распространяться единственная волна, соответствующая переходу из нулевого положения равновесия в устойчивое с максимальным значением  $p$ . Скорость этой волны  $v > v_1$ .

Переход в состояние равновесия с большим  $p$  имеет естественную интерпретацию — это потеря медицинского контроля над эпидемическим процессом. Чтобы установить, будет ли это явление иметь место, т.е. будет ли вторая волна нарастать или спадать,

следует определить знак интеграла  $I = \int_{p_1^*}^{p_3^*} F(p) dp$ , положительность которого соответствует окончательному установлению равновесия с максимальной концентрацией заболевших.

Существует еще один интересный тип эпидемиологических моделей, аналогичных моделям, рассмотренным в § 7 гл. II. Пусть популяция состоит из двух групп: здоровых ( $N_1(x, t)$ ) и больных ( $N_2(x, t)$ ). Мы предполагаем, что характерное время выздоровления много больше характерного времени распространения эпидемии, так что переходом из группы больных в группу здоровых можно пренебречь. Пусть здоровая особь находится в точке  $x$ , а больная — в точке  $\xi$ . Самое простое предположение о вероятности заболевания  $p = P(x, \xi)$ , где  $P$  — плотность нормального распределения с центром в точке  $x$  и дисперсией  $\sigma^2$  (гипотеза "дальнодействия"). Здесь  $\sigma$  задает так называемый "эффективный радиус заражения". Если теперь принять еще гипотезу "встреч", т.е. количество контактов пропорционально произведению численностей (плотностей) групп, то

$$\begin{aligned} \frac{\partial N_1(x, t)}{\partial t} &= -\alpha N_1(x, t) \int_{-\infty}^{+\infty} P(x, \xi) N_2(\xi, t) d\xi, \\ \frac{\partial N_2(x, t)}{\partial t} &= \alpha N_1(x, t) \int_{-\infty}^{+\infty} P(x, \xi) N_2(\xi, t) d\xi. \end{aligned} \quad (4.8)$$

Очевидно, что эта система имеет интеграл  $N_1(x, t) + N_2(x, t) = N(x)$ , где  $N(x)$  — плотность популяции. Предположим, что  $N(x) = \text{const}$  и  $\sigma^2 \ll 1$ . Тогда, пренебрегая членами порядка  $\sigma^4$  и выше и учитывая интеграл, получаем

$$\frac{\partial N_2}{\partial t} = \alpha(N - N_2) \left( N_2 + \frac{\sigma^2}{2} \cdot \frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2} \right). \quad (4.9)$$

Пусть заданы следующие начальные условия, имитирующие локальную вспышку заболевания:

$$\begin{aligned} N_1(x, 0) &= \begin{cases} N = \text{const}, & -\infty < x < a; \\ 0, & a \leq x < +\infty, \end{cases} \\ N_2(x, 0) &= \begin{cases} 0, & -\infty < x < a; \\ N = \text{const}, & a \leq x < +\infty. \end{cases} \end{aligned}$$

При этих начальных условиях (4.9) имеет решение типа бегущей волны. Другими словами, при начальных условиях типа локальной эпидемии по ареалу будет распространяться волна эпидемии со скоростью  $v = \sigma N \sqrt{2\alpha}$ .



## § 5. "Генные" волны

Рассмотрим популяцию, распределенную на одномерном ареале, наследование некоторого признака в которой определяется одним двухаллельным геном с аллелями  $A$  и  $a$ . Будем считать, что генетические и миграционные процессы не зависят друг от друга, а независимые от этих процессов экологические механизмы поддерживают на ареале одинаковую равновесную плотность популяции. Тогда для описания генетической эволюции этой популяции можно использовать модель вида

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + p(w_p - w), \quad (5.1)$$

где

$$w_p = \alpha p + \beta q; \quad w = \alpha p^2 + 2\beta pq + \gamma q^2, \quad q = 1 - p.$$

Здесь  $p(x, t)$  — частота аллеля  $A$  в популяции (точнее, плотность частоты) в точке ареала  $x$  в момент  $t$ ;  $\alpha, \beta, \gamma$  — приспособленности генотипов  $AA, Aa$  и  $aa$  соответственно. Эти величины характеризуют давление естественного отбора на генотипы, в дальнейшем мы будем считать их постоянными. И наконец,  $D$  — показатель подвижности особей, одинаковый для всех генотипов. Поскольку разным величинам  $D$  можно поставить в соответствие изменение масштаба по  $x$ , то, не нарушая общности, положим  $D \equiv 1$ .

Рассмотрим более подробно функцию

$$F(p) = p(w_p - w),$$

описывающую локальную генетическую динамику популяции. Не нарушая общности, можно положить  $\gamma = 1$ , и пусть  $\alpha = 1 + h$ ,  $\beta = 1 + s$ . Тогда

$$F(p) = p(1 - p) [s + (h - 2s)p], \quad (5.2)$$

$$F'(p) = s + 2(h - 3s)p - 3(h - 2s)p^2. \quad (5.3)$$

Из математической генетики хорошо известно, что в зависимости от соотношений между  $s$  и  $h$  локальная генетическая динамика может быть различной,

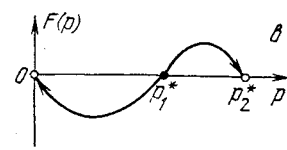
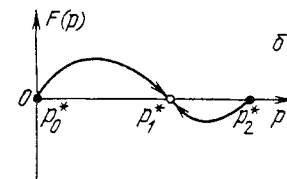
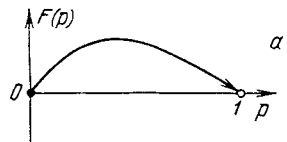


Рис. 55. Графики функций локальных изменений генной частоты аллеля  $A$ :  $a$  — максимальная приспособленность гомозиготы  $AA$ ;  $б$  — максимальная приспособленность гетерозиготы  $Aa$ ;  $в$  — гетерозигота  $Aa$  обладает минимальной приспособленностью

что, по-видимому, будет порождать и различные картины распространения "генных" волн. Рассмотрим некоторые наиболее интересные варианты.

1.  $h > s > 0$ , т.е. наиболее приспособлена гомозигота  $AA$ . Вид функции  $F(p)$  для этого случая изображен на рис. 55а. Казалось бы, мы получаем вариант классической задачи Колмогорова – Петровского – Пискунова, однако это не совсем так. Дело в том, что одно из условий требует, чтобы  $F'(p) > F'(0) = s$  для  $p > 0$ . А для этого необходимо  $h \leq 3s$ . Другими словами, различие в приспособленностях генотипов  $AA$  и  $Aa$  должно быть не слишком большим.

Пусть теперь в начальный момент на ареале уже существует область, в которой концентрация аллеля  $A$  отлична от нуля (и даже, для простоты, близка к единице). Вдоль границы этой области в следующий момент времени возникает переходная полоса промежуточных концентраций, а за ее пределами – концентрация аллеля  $A$  близка к нулю. Из-за положительного давления отбора на генотипы  $AA$  и  $Aa$  и миграции область с  $p \approx 1$  будет расширяться, переходная полоса будет двигаться в сторону территорий с  $p \approx 0$  со скоростью  $v_0 = 2\sqrt{s}$ . Эту картину мы и называем "генной" волной. Любопытно, что скорость распространения этой волны зависит только от приспособленности гетерозиготы  $Aa$ . Таким образом, если даже приспособленность гомозиготы  $AA$  велика по сравнению с  $Aa$ , но не слишком ( $h \leq 3s$  или  $\alpha \leq 3\beta - 2$ ), то при слабо выраженном селективном преимуществе гетерозиготы (по сравнению с  $aa$ ) "генная" волна будет распространяться с малой скоростью.

А что же происходит при  $h > 3s$ , когда условие  $F'(0) > F'(p)$  для  $p > 0$  не выполнено и мы уже не имеем дело с классической волной Колмогорова – Петровского – Пискунова? Для ответа на этот вопрос воспользуемся результатами § 9 гл. I. В самом деле, соответствующее (5.1) уравнение для волны

$$dz/dp = v - F(p)/z, \quad dp/d\xi = z, \quad \xi = x + vt \quad (5.4)$$

с граничными условиями  $z(0) = z(1) = 0$ , имеет решение вида

$$z(p) = Cp(1 - p), \quad (5.5)$$

где

$$C = \sqrt{(h - 2s)/2}, \quad v = h/\sqrt{2(h - 2s)}. \quad (5.6)$$

К сожалению, это решение не всегда соответствует устойчивой волне. Например, при  $h = 3s$  устойчивой будет волна, распространяющаяся со скоростью  $v_0 = 2\sqrt{s}$ . А из выражения (5.6) для  $v$  получаем  $v \approx 2,12\sqrt{s} = 1,06v_0$ , т.е. решение (5.5) описывает волну, распространяющуюся с несколько большей скоростью и, как следствие, неустойчивую. Однако, как показано в § 9 гл. I, при

$s/(h - 2s) \leq 1/2$  (или при  $h \geq 4s$ ) скорость  $v = h/\sqrt{2(h - 2s)}$  является той самой минимальной скоростью, с которой может распространяться устойчивая волна. Ясно, что при сильно выраженном селективном преимуществе гомозиготы  $AA$  над гетерозиготой  $Aa$  ( $h \geq 2s$ )  $v \approx \sqrt{h/2}$ , и скорость распространения "генной" волны будет определяться уже не селективным преимуществом гетерозигот, а селективной характеристикой гомозигот  $AA$ . Заметим, что  $v = v_0 = 2\sqrt{s}$  при  $h = 4s$ , т.е. скорости волны, описываемой решением (6.5), и волны Колмогорова – Петровского – Пискунова совпадают; при  $h > 4s$  всегда  $v > v_0$ .

И наконец, негрубый случай, когда  $h = s > 0$ , т.е. аллель  $A$  доминантен, полностью описывается классической волной, распространяющейся с той же скоростью  $v_0 = 2\sqrt{s} = 2\sqrt{h}$ .

2.  $s > h \geq 0$ , т.е. наиболее приспособлена гетерозигота  $Aa$ . Это так называемый гетерозиготный (или балансовый) полиморфизм, когда в локальном случае мы имеем одно устойчивое ( $0 < p_1^* < 1$ ) и два неустойчивых ( $p_0^* = 0$  и  $p_2^* = 1$ ) стационарных состояния. Вид  $F(p)$  изображен на рис. 55б).

Как следует из § 15 гл. I, здесь могут существовать две волны переброса: из состояния  $p_0^* = 0$  в состояние полиморфизма с  $p_1^* = s/(2s - h)$  и из состояния  $p_2^* = 1$  в то же самое полиморфное состояние. Можно показать, что обе такие волны будут волнами Колмогорова – Петровского – Пискунова, но если первая будет распространяться со скоростью  $v_1 = 2\sqrt{s}$ , то вторая – со скоростью  $v_2 = 2\sqrt{s - h}$ . Очевидно, что при симметричном отборе, когда давление на обе гомозиготы одинаково ( $h = 0$ ), то и  $v_1 = v_2$ . При несимметричном отборе ( $h > 0$ ) в областях, где концентрация аллеля  $A$  выше полиморфной, полиморфизм будет устанавливаться медленнее, чем в областях, где концентрация этого аллеля ниже.

3. Случай, когда  $h < s < 0$ , т.е. когда наиболее приспособлена гомозигота  $aa$ , заменой  $a$  на  $A$  сводится к первому. Необходимо лишь все утверждения, сформулированные для аллеля  $A$ , заменить на аналогичные, но уже для аллеля  $a$ . Например, здесь также существует волна переброса, но не из состояния  $p_0^* = 0$  в  $p_1^* = 1$ , а наоборот – из  $p_1^* = 1$  в  $p_0^* = 0$ .

4.  $s < 0$ ,  $|s| > |h|$ , т.е. гетерозигота  $Aa$  наименее приспособлена. Вид функции  $F(p)$  для этого случая изображен на рис. 55в. Локально здесь в зависимости от начальной частоты устанавливается либо состояние с  $p_0^* = 0$ , либо с  $p_2^* = 1$ . Следуя теории, изложенной в § 12 гл. I, мы можем утверждать, что здесь существует волна, распространяющаяся с единственной скоростью  $v = h/\sqrt{2(h + 2|s|)}$ .

В зависимости от знака интеграла  $I = \int_0^1 F(p) dp$  это будет либо вол-

на переброса из  $p_0^* = 0$  в  $p_2^* = 1$ , либо наоборот (при начальном распределении частоты типа ступеньки). Вычисляя этот интеграл для нашего конкретного случая, получим

$$I = \int_0^1 \{sp + (h - 3s)p^2 - (h - 2s)p^3\} dp = \frac{h}{12}. \quad (5.7)$$

Отсюда видно, что при  $h > 0$ , т.е. когда приспособленность гомозиготы  $AA$  выше, чем гомозиготы  $aa$ , в популяции возникает волна переброса из нуля в единицу, распространяющаяся справа налево, а при  $h < 0$ , когда приспособленность гомозиготы  $AA$  ниже, чем гомозиготы  $aa$ , — распространяющаяся слева направо волна переброса из единицы в нуль. Следовательно, окончательная генетическая структура популяции (на ареале присутствует только либо аллель  $A$ , либо аллель  $a$ ) зависит от знака  $h$ .

Поскольку в этом случае мы знаем точное решение уравнения (5.4)

$$z(p) = \sqrt{h + 2|s|/2} p(1 - p), \quad z = dp/d\xi,$$

то сразу можно многое сказать и о форме "генной" волны. Во-первых, очевидно, что она симметрична, т.е. крутизна ее переднего и заднего фронтов одинакова. Во-вторых, чем больше  $|s|$ , т.е. чем выше отрицательное давление отбора на гетерозиготу, тем более крутой будет волна. Тот же самый эффект дает и преобладание приспособленности гомозиготы  $AA$  над приспособленностью гомозиготы  $aa$ .

Рассмотрим ситуацию "локальной вспышки", т.е. когда на ареале с нулевой концентрацией аллели  $A$  вдруг возникла область размера  $l$ , в которой концентрация аллели  $A$   $p_H > p_1^* = |s|/(h + 2|s|)$ , т.е. больше, чем равновесная частота неустойчивого полиморфизма. Распространяется ли от этой "вспышки" волна переброса из нуля в единицу, достаточно ли ее мощности ( $p_H l$ ), чтобы аллель  $A$  распространилась по всему ареалу? Для ответа на этот вопрос воспользуемся результатами § 13 гл. I, в котором получено достаточное условие затухания вспышки. К сожалению, этот результат не дает нам прямого ответа на поставленный вопрос, но зато мы можем оценить ситуацию, когда мощности вспышки не хватит для экспансии аллели  $A$  на весь ареал. Используя формулу (13.9) гл. I, получаем, что если

$$p_H l < p_1^* \sqrt{\frac{\pi}{2f_m l}},$$

где  $p_1^* = |s|/(h + 2|s|)$ ,  $f_m = \max_{p \in [0, 1]} \{F(p)/p\}$ , то "генная ло-

кальная вспышка" затухнет. Вычисляя  $f_m$ , будем иметь

$$p_H l < \frac{|s|}{h + |s|} \sqrt{\frac{2\pi}{e(h + 2|s|)}}. \quad (5.8)$$

Если рассмотреть более простой случай, когда  $p_H = 1$  (в области вспышки присутствует только аллель  $A$ ) и  $h = 0$  (симметричная ситуация одинакового давления отбора на обе гомозиготы), то  $l < 1,075\sqrt{|s|}$ . Результат получился достаточно любопытный: при фиксированной ширине вспышки чем слабее отрицательное давление отбора на гетерозиготу, тем больше вероятность того, что не произойдет экспансии аллели  $A$  на весь ареал, и локальное повышение его концентрации затухнет.

### § 6. Распространение волны популяции *Drosophila funebris* (экспериментальное исследование)

К настоящему времени существуют буквально единичные эксперименты, в которых распространение популяционной волны изучалось бы в более или менее контролируемых условиях, а такие популяционные параметры, как радиус индивидуальной активности или мальтузианский параметр, были бы измерены в других, не связанных с главным, экспериментах. Об одном таком исследовании и рассказывается в этом параграфе.

В качестве экспериментального ареала была выбрана расположенная вдоль забора помойка, заполненная ферментирующими и гниющими остатками фруктов и овощей вместе с другими отбросами. Так как ее длина была около 30 м при ширине, не превышавшей 1 м, то этот ареал смело можно было считать линейным. Эта помойка была населена популяциями *Drosophila melanogaster* (~ 90% от общей плотности) и *Drosophila funebris* (~ 10% от общей плотности). Для эксперимента была выбрана одна из сцепленных с полом рецессивных мутаций у *Drosophila funebris*, а именно мутация *eversae*. Выбор обуславливался следующими причинами. Во-первых, эти мухи имеют хорошо отличимый признак: загнутые вверх и наружу крылья. Во-вторых, такое проявление мутации мешает нормальному полету этих мух, и поэтому можно было надеяться, что их радиус индивидуальной активности будет намного меньше длины ареала. И наконец, в-третьих, можно было надеяться, что влияние диких *Drosophila funebris* будет незначительным, так как ни в одной из 20 генетически изученных природных популяций *Drosophila funebris* мутация *eversae* не была обнаружена.

Нам очень повезло, что к началу нашего эксперимента мы уже имели данные о радиусе индивидуальной активности мух *eversae* — одной из характеристик биологической значимости признака

eversae (именно признака, а не генотипа). Эти данные были получены Н.В. Тимофеевым-Ресовским в похожих климатических, трофических и биогеоценологических условиях. На рис. 56 представлены результаты обработки экспериментов Н.В. Тимофеева-Ресовского с ловушками. Каждая экспериментальная точка – это осредненные численности мух eversae на определенном расстоянии от репродуктивного центра ( $l$ ) через две недели (15 суток) после выпуска в нем наших мух. Поскольку картина имела достаточно выраженную осевую симметрию, то за величину средней численности  $N(l)$

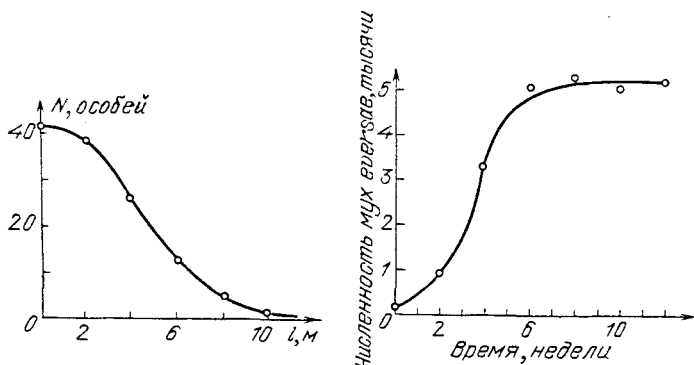


Рис. 56. Средние численности мух eversae в ловушках через 15 дней после их выпуска в репродуктивном центре ( $l = 0$ ) (о – экспериментальные точки)

Рис. 57. Динамика численности мух eversae в популяционном ящике (о – экспериментальные точки)

бралась величина  $N(l) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n N_i(l)$ , где  $N_i(l)$  – численность мух

eversae в  $i$ -й ловушке, расположенной на расстоянии  $l$  от центра, а  $n$  – общее число этих ловушек. Тогда радиус индивидуальной активности вычисляется по формуле

$$\rho^2 = \frac{\int_0^{\infty} r^2 N(l) dl}{\int_0^{\infty} N(l) dl},$$

где  $N(l)$  – достаточно гладкая аппроксимация совокупности экспериментальных точек. Производя соответствующие вычисления, получаем

$$\rho \approx 3,7 \text{ м за 15 суток (за поколение).}$$

Тогда коэффициент диффузии

$$D = \rho^2 / 4 \approx 3,4 \text{ м}^2 / \text{поколение.}$$

Для вычисления мальтузианского параметра был проведен специальный эксперимент. Сто мух *eversae* в возрасте 1–4 дня были помещены в популяционный ящик с непрерывным турнусом корма того же типа, что и на изучаемом ареале. Одновременно с исследованиями распространения мух по ареалу подсчитывалось число мух в ящике (ящик находился в тех же погодных условиях). Результаты этих подсчетов изображены на рис. 57. Считая динамику популяции в ящике близкой к логистической, можно вычислить ее мальтузианский параметр:

$$r_{\max} \approx 1,8 \text{ 1/поколение (15 суток).}$$

Вычисляя скорость популяционной волны типа Колмогорова – Петровского – Пискунова, получим

$$v = 2\sqrt{r_{\max} D} \approx 5 \text{ м/поколение.}$$

Эксперимент по определению скорости волны проводился следующим образом. В одном из концов ареала на ферментирующий корм было выпущено содержимое популяционного ящика с мухами *eversae*, в котором, естественно, находились мухи, личинки и яйца всех возрастов. Через каждые два метра на ареале были расположены три листа липкой бумаги (липучки для мух). Через каждые три дня липучки заменялись, и подсчитывалось количество мух *eversae*. Эксперимент продолжался 30 дней. Результаты эксперимента изображены на рис. 58. Каждая точка на графике представляет собой осредненную по трем ловушкам численность мух *eversae*. Подсчитывая по этому графику скорости распространения волны, мы получим следующие значения (м/6 суток):  $v \approx 2$  или за

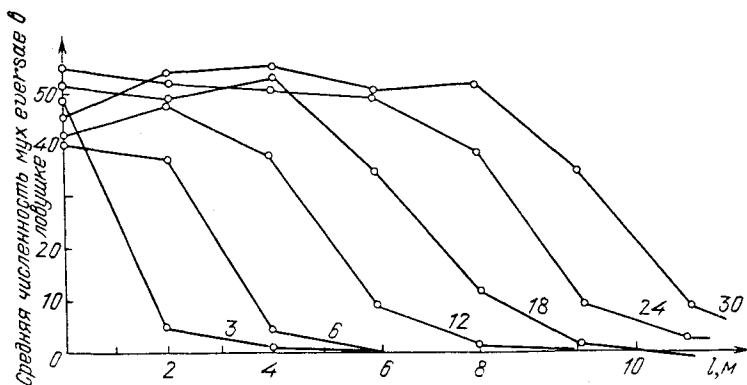


Рис. 58. Распространение популяционной волны *D. funebris*

поколение (15 суток):  $v \approx 5$ . Мы видим, что экспериментально наблюдаемая скорость (в конце опыта) до неприличия близка к колмогоровскому значению  $v \approx 5$  м/поколение (конечно, такая точность может быть объяснена только случайным совпадением). Экспериментально наблюдаемый профиль популяционной волны также весьма похож на теоретический. Более точного количественного сравнения мы не делали.

Заканчивая этот параграф, мы хотим обратить внимание на то, что популяционные волны типа Колмогорова — Петровского — Пискунова, по-видимому, широко распространены в природе. Вышеописанный специально поставленный эксперимент подтвердил, что изучаемая популяционная волна относится к этому типу.

В заключение заметим, что в этом эксперименте мы не исследовали "генной" волны, а изучали чисто популяционную волну численности с использованием генетического маркера (мутации *eversae*).

## § 7. Заключение

В этой главе мы рассмотрели несколько реальных примеров, связанных с пространственной и временной динамикой популяций. Эти примеры показывают, что феномен популяционных волн, описываемый моделями типа нелинейной диффузии, по-видимому, достаточно широко распространен в природе. Более того, несмотря на грубость исходных моделей и их известный "экологический примитивизм", они позволяют описать не только качественную картину этого явления, но и получить достаточно точные количественные оценки такой важной характеристики, как скорость распространения волны. Конечно, большая имитационная модель может дать нам более реальную картину явления и более точный прогноз, но эти грубые модели дают возможность хорошего понимания качественных закономерностей, определяющих характер протекания процессов типа распространения (или затухания) вспышек видов — "вредителей", эпизоотий, эпидемий и т.п. Кроме того, изложенные выше примеры показывают, сколь интересными могут быть процессы распространения нелинейных диффузионных волн в "экологических и эпидемиологических активных средах".

## § 8. Библиография и комментарии

§ 2. Историческая реконструкция (основанная, в частности, на анализе годовых колец деревьев) вспышек елового почкоеда в Канаде была сделана в работе



Blais J.R. Regional Variation in Susceptibility of Eastern North American Forests to Budworm Attack Based on History of Outbreaks// Forest Chron. — 1968. — V. 44. — P. 17–23.

Одно из самых подробных описаний экологии елового почкоеда содержится в книге

The Dynamic of Epidemic Spuce Budworm Populations//Mem. Entomol. Soc. Can. Ed. Morris R.F. — 1963. — № 31.

Мы широко использовали эти данные для получения количественных оценок; эти же данные использовались группой Холлинга для построения имитационной модели, описывающей эпидемию елового почкоеда: см.

Adaptive Environmental: Assessment and Management/Ed. Holling C.S.— Chichester — New York — Toronto: John Wiley, 1978.

При статистических расчетах использовалась статистика Лесного департамента Канады (Forest Department of Canada), приведенная как у Морриса, так и в работе

Belylea R. et al. The Spuce Budworm //Forest Chron. — 1975. — V. 51. — P. 135–160.

§ 3. Этот параграф был написан нами совместно с А.А. Гигаури. При написании мы использовали экспериментальную информацию из работ

Кобахидзе Д.Н. и др. Материалы к изучению биоэкологии большого елового лубоеда (*Dendroctonus micans*) в Грузии// Сб. научных работ по изучению большого елового лубоеда в Грузии. Вып. I. — Тбилиси, 1973. — С. 7–27.

Мурусидзе Б.В. Материалы о динамике заселенности деревьев еловым лубоедом в Боржомском лесхозе//Труды научно-исследовательского института защиты растений Груз. ССР. — 1973. — Т. XXV. — С. 187–189.

Мурусидзе Б.В. и др. Материалы к изучению динамики численности большого елового лубоеда в Грузии//Сб. научных работ по изучению большого елового лубоеда в Грузии. Вып. III. — Тбилиси, 1977. — С. 42–55.

Данные о скорости распространения алтайского лиственничного усача были взяты из книги

Исаев А.С. и др. Динамика численности лесных насекомых. — Новосибирск: Наука. 1984. — 224 с.

§ 4. В этом параграфе мы следуем работе

Razzhvaikin V.N., Svirezhev Yu.M. Diffusion models in epidemiology//Proc. IFIP conf. math. modelling immunology and medicine. — N.Y.: North Holland Press. Amst. — 1983. — P. 252–263.

§ 5. "Генные" волны были первыми нелинейными волнами, исследованными в классических работах Колмогорова, Петровско-

го, Пискунова и Фишера. Подробнее об этих волнах и об уравнениях, их описывающих, см. в книге

Свирижев Ю.М., Пасек В.П. Основы математической генетики. — М.: Наука, 1983. — 511 с.

§ 6. Модельное исследование популяций *D. funebris*, "зараженных" мутацией *eversae*, было начато Н.В. Тимофеевым-Ресовским в конце 30-х годов. Затем в 60-х годах эти исследования, ориентированные на разработку математических моделей, были продолжены:

Свирижев Ю.М., Тимофеев-Ресовский Н.В. О противоположных давлениях отбора на генотип и на признак у мутации, сцепленной с полом//Проблемы кибернетики. Вып. 18. — М.: Наука, 1967. — С. 155—170.

**УСТОЙЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ВОЛН.  
НЕРЕГУЛЯРНЫЕ ВОЛНЫ.  
ОБЩАЯ ТЕОРИЯ ВОЛНОВЫХ АВТОМОДЕЛЬНЫХ РЕШЕНИЙ**

**§ 1. Введение**

В основе любой математической теории устойчивости лежит та или иная концептуальная модель устойчивости. Когда мы имеем дело с устойчивостью по Пуанкаре, то модель устойчивости следующая: имеется некоторое равновесие, в котором находится система. В некий момент времени мы выводим ее из этого состояния и затем предоставляем самой себе. Если система стремится вернуться в это состояние, все более и более приближаясь к нему, то мы говорим, что равновесие устойчиво. Часто это свойство переносится на систему, тогда говорят, что система устойчива. Устойчивость по Ляпунову уже более широкая концепция: состояние системы считается устойчивым, если при некоторых начальных возмущениях система все последующее время остается в определенной окрестности этого состояния. Устойчивость по Лагранжу трактуется еще менее ограничительно: требуется лишь ограниченность траекторий, т.е. чтобы система не выходила за пределы некоторой области. В этой концепции исчезает понятие устойчивого состояния, но легко вводится понятие устойчивой системы. Благодаря этому концепция устойчивости по Лагранжу удачно соотносится с концепцией экологической стабильности.

Это рассмотрение можно было бы продолжать и дальше, но уже рассмотренного достаточно, чтобы сделать вывод, насколько перегружен сам термин "устойчивость", казалось бы, интуитивно совершенно ясный, но при своей математической формализации могущий приводить к различным математическим моделям.

Все сказанное выше полностью относится и к проблеме устойчивости популяционных волн. В первой главе мы уже останавливались на этой проблеме, но фактически лишь на концептуальном уровне или приводя только конечные результаты. В этой главе мы сделаем это более последовательно и подробно.

Прежде чем закончить этот параграф, необходимо объяснить термин "нерегулярные волны". Нерегулярной волной будем называть решение типа бегущей волны уравнения

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[ D(N) \frac{\partial N}{\partial x} \right] + F(N), \quad (1.1)$$

где  $F(N)$  – мальтузианская функция,  $D(N)$  – характеристика подвижности, зависящая от плотности популяции. Модель пространственно-распределенной популяции вида (1.1) вполне реалистична. Известен, например, эффект "перенаселения" (overcrowding), когда при увеличении плотности зверьков (грызунов) в клетке происходит резкое изменение их поведения, проявляющееся в усилении агрессивности и увеличении подвижности. В природе аналогичная ситуация разрешается массовыми миграциями животных. Подобные передвижения совершают мыши, лемминги, некоторые виды насекомых.

И, наконец, несколько слов о существовании автомодельных волновых решений в системах произвольной размерности. Рассматриваемые до сих пор задачи имели размерность либо один, либо два. Возникает естественный вопрос: а что же можно сказать о волнах в задачах произвольной размерности? Оказывается, что в том случае, когда система обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающая локальные взаимодействия в сообществе, имеет, например, цикл, то при определенных ограничениях на матрицу коэффициентов диффузии исходная система уравнений в частных производных параболического типа может иметь решение типа автомодельных волн.

## § 2. Линейная устойчивость популяционных волн по отношению к малым возмущениям

Как уже было неоднократно показано выше, распространение популяционной волны по одномерному ареалу описывается уравнением

$$\partial N / \partial t = D \partial^2 N / \partial x^2 + F(N), \quad (2.1)$$

где  $F(N)$  определяет локальную популяционную динамику, которую мы считаем отличной от динамики обобщенной логистической популяции. Дело в том, что предлагаемый ниже анализ устойчивости неприменим для волн типа Колмогорова – Петровского – Пискунова. Устойчивость этих волн, понимаемая в смысле сходимости начальных распределений к автомодельной волне, может быть исследована методом, описанным в § 7 гл. I.

Относительно  $F(N)$  будем предполагать, что  $F(0) = F(N_{\max}^*) = 0$ ,  $\int_0^{N_{\max}^*} F(N) dN > 0$ . Последнее условие гарантирует нам существование автомодельного решения в виде волны, распространяющейся справа налево со скоростью  $v \geq v_k = 2\sqrt{\alpha D}$ , где  $\alpha = F'_N(0)$ . В переменных  $t, \xi = x + vt$  уравнение (2.1) примет вид

$$\partial N / \partial t + v \partial N / \partial \xi = D \partial^2 N / \partial \xi^2 + F(N). \quad (2.2)$$

Автомодельное решение  $\tilde{N}(\xi)$ , удовлетворяющее уравнению

$$v \partial \tilde{N} / \partial \xi = D \partial^2 \tilde{N} / \partial \xi^2 + F(\tilde{N}), \quad (2.3)$$

является стационарным решением уравнения (2.2). Исследуем устойчивость этого стационарного решения в линейном приближении относительно малых возмущений в начальных условиях. Пусть

$$u(\xi, t) = N(\xi, t) - \tilde{N}(\xi)$$

– малое отклонение от автомодельного решения. При  $t = 0$  имеем  $u(x, 0) = N(x, 0) - \tilde{N}(x)$ , т.е.  $u(x, 0)$  – это малое пространственное возмущение формы автомодельной волны, т.е. начальное распределение плотности популяции совпадает с решением (2.3) с точностью до некоторой малой функции  $u(x, 0)$  (см. рис. 59). Само решение  $\tilde{N}(\xi)$  должно удовлетворять условиям  $\tilde{N}(-\infty) = 0$ ,  $\tilde{N}(+\infty) = N_{\max}^*$ , а возмущения  $u(x, 0)$  – ограничениям  $u(x, 0) \rightarrow 0$  при  $|x| \rightarrow \infty$ . Очевидно, что  $u(\xi, t)$  удовлетворяет уравнению

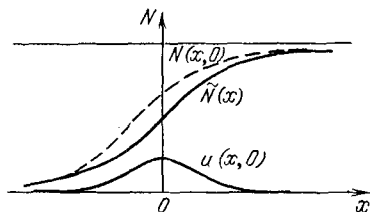
$$\partial u / \partial t = Lu + o(|u|), \quad (2.4)$$

где

$$L = D \partial^2 / \partial \xi^2 - v \partial / \partial \xi + F'_N(\tilde{N}(\xi)) \quad (2.5)$$

– линейный дифференциальный оператор, характеризующий поведение отклонения от стационарного решения. Под линейной устойчивостью будем понимать локализацию спектра оператора (2.5) в левой полуплоскости. Для этого следует проверить, что весь спектр, за исключением одного простого нулевого собственного

Рис. 59. К выбору начального распределения плотности



значения, соответствующего сдвигам вдоль оси  $x$ , локализован внутри левой полуплоскости.

Оператор  $L$  – несамосопряженный. Поэтому рассмотрим функцию  $\varphi(\xi, t) = e^{-v\xi/2} u(\xi, t)$ . Для нее имеем (пренебрегая членами второго порядка малости и выше)

$$\partial \varphi / \partial t = L_1 \varphi, \quad (2.6)$$

где

$$L_1 = D \partial^2 / \partial \xi^2 + [F'_N(\tilde{N}(\xi)) - v^2/4] \quad (2.7)$$

уже самосопряженный оператор. Функция  $\varphi_0(\xi) = \tilde{N}'_{\xi}(\xi)e^{-v\xi/2}$  лежит в его ядре ( $L_1\varphi_0 = 0$ ), если только

$$\varphi_0(\xi) \rightarrow 0 \text{ при } |\xi| \rightarrow \infty. \quad (2.8)$$

В силу монотонности  $\tilde{N}(\xi)$  функция  $\varphi_0$  положительна, и если выполнены условия (2.8), то в соответствии с теорией Штурма – Лиувилля нуль является простым собственным значением соответствующего оператора, определяющим верхнюю границу его спектра. Тем самым если выполнены условия (2.8), то выполнены и условия устойчивости по линейному приближению (линейной устойчивости).

Выясним, когда же они выполняются? Очевидно, что при  $\xi \rightarrow +\infty$  все в порядке, так как  $\tilde{N}'(\xi) \rightarrow 0$  при  $\xi \rightarrow +\infty$ .  $\tilde{N}(\xi) \rightarrow 0$  при  $\xi \rightarrow -\infty$ , и поэтому при достаточно больших по абсолютной величине отрицательных  $\xi$  из уравнения (2.3) мы получим (пренебрегая членами  $o(\tilde{N})$ )

$$d\tilde{N}/d\xi = p, \quad dp/d\xi = (vp - \alpha\tilde{N})/D. \quad (2.9)$$

Автомодельной волне соответствует траектория (2.9), выходящая из нуля, но всякая такая траектория в нуле касается одного из собственных направлений. Отсюда следует, что  $d\tilde{N}/d\xi \approx \lambda\tilde{N}$ , где

$$\lambda = \lambda_{1,2} = 1/(2D) (v \pm \sqrt{v^2 - 4\alpha D}), \quad (2.10)$$

или  $\tilde{N}(\xi) \approx ce^{\lambda\xi}$ . Очевидно, что для выполнения условия (2.8) достаточно, чтобы  $\lambda - v/2 > 0$ . Это будет выполнено, для  $\lambda = \lambda_1 = 1/(2D) (v + \sqrt{v^2 - 4\alpha D})$  при  $v^2 > 4\alpha D$ . Поскольку такому выбору собственного значения  $\lambda$  соответствует лишь одна выходящая из нуля траектория, определяющая  $v_{\min}$ , то мы видим, что устойчивым будет всякое автомодельное решение типа бегущей волны, распространяющейся с минимальной скоростью  $v = v_{\min}$  при условии, что  $v_{\min} > v_k = 2\sqrt{\alpha D}$ .

Необходимо заметить, что когда  $F'_N(0) = \alpha < 0$  (популяция типа Олли), такая выходящая из нуля траектория единственна, а соответствующее ей автомодельное волновое решение устойчиво.

Пусть теперь  $\tilde{N}(\xi)$  – немонотонная функция. Тогда функция  $\varphi_0(\xi) = \tilde{N}'_{\xi}(\xi)e^{-v\xi/2}$ , лежащая в ядре оператора  $L_1$ , может менять знак. Отсюда сразу следует, что в спектре этого оператора есть собственные значения, лежащие в правой полуплоскости. А это означает, что немонотонные автоволны неустойчивы.

Вернемся теперь к обобщенной логистической популяции, т.е. к волнам типа Колмогорова–Петровского–Пискунова. Для них  $v_{\min} = v_k = 2\sqrt{\alpha D}$ , и как следует из приведенного выше анализа, они неустойчивы, так как не выполняется условие (2.8) при

$\xi \rightarrow -\infty$ . Асимптотика этих волн очень чувствительна к поведению начального распределения  $N(x, 0)$  при  $|x| \rightarrow \infty$ .

Однако есть один интересный факт, связанный с численными экспериментами. Как только мы начинаем численно решать уравнение (2.1) с начальными условиями типа ступеньки, то это решение всегда сходится к волне, распространяющейся со скоростью  $v_k$ . Дело в том, что любой вычислительный процесс имеет дело с конечной областью, поэтому и устойчивость волны здесь имеет смысл рассматривать по отношению к конечным возмущениям, равным нулю вне конечной области, заключающей в себе волновой фронт. Другими словами, возмущение  $u(x, 0)$  должно задаваться финитной функцией, например

$$u(x, 0) = \begin{cases} \psi(x) > 0 & \text{для } x \in (-L, L); \\ 0 & \text{для всех остальных } x. \end{cases}$$

Тогда вместо (2.8) имеем условие  $u(-L) = u(+L) = 0$ , и приведенное выше доказательство проходит уже без каких-либо ограничений на  $v$ , так как не надо считать асимптотики при  $\xi \rightarrow -\infty$ . Таким образом мы доказали, что волна Колмогорова–Петровского–Пискунова устойчива по отношению ко всем малым возмущениям в конечной области. Становится понятным, почему в численном эксперименте мы всегда получаем устойчивое решение с  $v = v_k = 2\sqrt{\alpha D}$ .

### § 3. Устойчивость по отношению к постоянно действующим локальным возмущениям

Рассмотрим следующую ситуацию. Пусть по ареалу распространяется популяционная волна, на которую действуют возмущения от источника, расположенного в некоторой достаточно небольшой области. Сохранится ли волна, не будет ли она разрушена, будет ли она устойчива? Для ответа на эти вопросы проанализируем поведение решения уравнения

$$\partial N / \partial t = D \partial^2 N / \partial x^2 + F(N) + \psi(x) \quad (3.1)$$

при достаточно больших  $t$ . Функция  $\psi(x)$  описывает постоянно действующее возмущение, мы считаем, что  $\psi(x) > 0$  при  $x \in \Omega$  и  $\psi(x) = 0$  для всех  $x$ , не принадлежащих носителю  $\Omega$ . Для определенности полагаем  $\Omega$  расположенным вблизи начала координат. При  $\psi \equiv 0$  уравнение (3.1) имеет решение  $\tilde{N}(\xi)$  типа бегущей волны. При достаточно больших  $t$  в начале координат  $\tilde{N} \approx N_{\max}$  ( $F(N_{\max}) = 0$ ). Заметим, что  $N_{\max}$  также является решением (3.1) при  $\psi \equiv 0$ . Тогда для  $u(x, t) = N(x, t) - N_{\max}$  из

(3.1) получаем

$$\partial u / \partial t = D \partial^2 u / \partial x^2 - \delta u + \psi(x) + o(|u|), \quad (3.2)$$

где  $-\delta = F'_N(N_{\max})$ .

В дальнейшем, считая возмущения  $u$  малыми, мы пренебрегаем остаточным членом в уравнении (3.2). Тогда его решения могут быть представлены в виде

$$u(x, t) = e^{-\delta t} \int_{\Omega} \int_0^t \frac{\psi(\eta)}{2\sqrt{\pi D \tau}} \exp\left\{-\frac{(x-\eta)^2}{4D\tau}\right\} d\tau d\eta. \quad (3.3)$$

Предположим теперь, что волна распространилась далеко за пределы источника возмущений  $\Omega$ . Будет ли он теперь оказывать на нее какое-либо существенное влияние? Для ответа на этот вопрос мы должны установить характер решения  $u(x, t)$  в тех точках, которые волна только что миновала. Мы считаем, таким образом, что  $|x| \gg \eta$ .

Оценим внутренний интеграл в (3.3) Делая замену переменных  $\sigma = 1/\tau$  и обозначая

$$c_1(\eta) = \psi(\eta)/2\sqrt{\pi D}, \quad \rho = |x|^2/4D, \quad \sigma_1 = 1/t,$$

для этого интеграла получим

$$\begin{aligned} I(\eta) &= c_1(\eta) \int_{\sigma_1}^{\infty} \sigma^{-5/2} e^{-\rho\sigma} d\sigma = \\ &= e^{-\rho\sigma_1} \sum_{j=0}^{\infty} a_j \rho^{-1-j}; \quad a_0 = -\sigma_1^{-5/2} \end{aligned}$$

Здесь мы воспользовались представлением этого интеграла в виде степенного ряда (асимптотический метод Лапласа). При  $\rho \rightarrow \infty$

$$I(\eta) \simeq -c_1(\eta) \sigma_1^{-5/2} e^{-\rho\sigma_1}. \quad (3.4)$$

Интегрируя затем по  $\Omega$ , будем иметь

$$u(x, t) \simeq ct^{5/2} \exp\left\{-\frac{x^2}{4Dt} - \delta t\right\}, \quad (3.5)$$

где  $c \simeq \int_{\Omega} \psi(\eta) d\eta / 2\sqrt{\pi D}$ .

Пусть теперь точка наблюдения перемещается со скоростью бегущей волны  $v_{\min} = 2\sqrt{\alpha D}$ , где  $\alpha = F'_N(0)$ , так что  $|x|/t = v_{\min}$ . Подставляя это соотношение в (3.5), получим

$$u(v_{\min} t, t) \simeq ct^{5/2} e^{-(\alpha+\delta)t}, \quad (3.6)$$



или, если следить за координатой  $x$ ,

$$u(|x|, |x|/v_{\min}) \approx cv_{\min}^{-5/2} |x|^{5/2} e^{-b|x|}, \quad (3.7)$$

где  $b = v_{\min}/(4D) + \delta/v_{\min}$ .

Таким образом, возмущение от источника  $\psi(x)$ , догоняющее волну в точках, достаточно удаленных от него, экспоненциально мало. Поэтому эти возмущения не деформируют волну, не разрушают ее, и в этом смысле волну можно считать устойчивой по отношению к постоянно действующим локальным возмущениям.

#### § 4. Миграция, зависящая от плотности. Нерегулярные волны

В § 1 этой главы мы ввели понятие нерегулярной волны как автомодельной волны в среде с коэффициентом диффузии, зависящим от плотности популяции. В частности, перенаселение может приводить к скачкообразному увеличению коэффициента диффузии  $D$ . Пусть этот скачок происходит в точке  $N = N_1$ . Найдем условие согласования решения в точке разрыва  $D(N)$ , предполагая, что  $N(x, t)$  является непрерывной функцией.

Переходя в (1.1), к автомодельной переменной  $\xi = x + vt$ , получим

$$v \frac{dN}{d\xi} = \frac{d}{d\xi} \left[ D(N) \frac{dN}{d\xi} \right] + F(N), \quad (4.1)$$

всюду, кроме точки  $N = N_1$ . Проинтегрируем (4.1) по  $\xi$  в окрестности точки  $\xi_0$ , где  $N(\xi_0) = N_1$  (не умаляя общности, положим  $\xi_0 = 0$ ). Учитывая, что  $N(\xi)$  непрерывна, получаем

$$D^-(N_1) \left( \frac{dN}{d\xi} \right)_{\xi=0}^- = D^+(N_1) \left( \frac{dN}{d\xi} \right)_{\xi=0}^+. \quad (4.2)$$

Здесь знаки  $-$  и  $+$  указывают на то, что значения берутся слева и справа от точек  $N = N_1$  и  $\xi = 0$  соответственно. А поскольку  $D^-(N_1) \neq D^+(N_1)$ , то автомодельная волна должна иметь излом в точке  $N = N_1$ , как это изображено на рис. 60 ( $D^+ > D^-$ ).

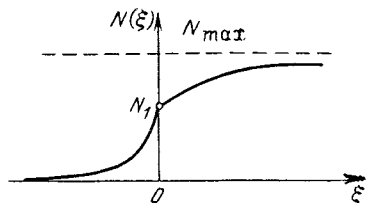


Рис. 60. Картина автомодельной волны с изломом

Что же происходит со скоростью распространения волны в этом случае? Рассмотрим выражение

$$D(N, N_1) = D_1 + \frac{D_2 N^k}{N_1^k + N^k}, \quad k \gg 1 \quad (4.3)$$

— достаточно хорошее непрерывное приближение скачка коэффициента диффузии. Очевидно, что  $D \rightarrow D_1 + D_2$  при  $N_1 \rightarrow 0$ . С другой стороны, если рассматривать  $N$  (и соответственно  $N_1$ ) в промежутке  $(0, 1)$ , то  $D(N) \approx D_1$  при  $N_1 \rightarrow 1$  и при достаточно большом  $k$ . Проведем следующий машинный эксперимент. Выбирая  $F(N)$ , как для логистической популяции, будем вычислять скорость  $v$  для различных значений  $N_1 \in (0, 1)$ . Результаты этих расчетов приведены на рис. 61. Интересно, что если при  $N_1 \rightarrow 1$  скорость  $v \rightarrow v_1$  — колмогоровской скорости для  $D = D_1 = \text{const}$ , то при  $N_1 \rightarrow 0$   $v \rightarrow v_2 \neq v_0$  — колмогоровской скорости для  $D = D_1 + D_2 = \text{const}$ , пределу  $D(N, N_1)$  при  $N_1 \rightarrow 0$ . Это показывает, насколько чувствительно значение скорости распространения волны к поведению популяции при малых плотностях.

Изображенная на рис. 61 зависимость  $v(N_1)$  может быть весьма полезной для практического отыскания критического значения плотности  $N_1$ , поскольку скорость распространения волны измерить гораздо легче, чем характеристики подвижности особей.

Рассмотрим теперь ситуацию, когда особи начинают двигаться только при плотностях выше критической ( $N_1$ ), а до этого они неподвижны. Тогда модель будет описываться уравнениями (вместо (1.1))

$$\begin{aligned} \partial N / \partial t &= F(N), & 0 \leq N \leq N_1 \\ \partial N / \partial t &= D \partial^2 N / \partial x^2 + F(N), & N_1 < N \leq N_{\max}. \end{aligned} \quad (4.4)$$

Другими словами,

$$D(N) = \begin{cases} 0, & 0 \leq N \leq N_1; \\ D = \text{const}, & N_1 < N \leq N_{\max}. \end{cases}$$

Граничные условия выбираются стандартно, как во всех волновых задачах. Численный счет с монотонным начальным распределением (см. рис. 62, а) дает решение, изображенное на рис. 62, б). Видно, что это никак не может быть движущейся волной. Однако из биологических соображений ясно, что популяция должна расселяться и распределение  $N(x, t)$  должно смещаться влево с ростом  $t$ . Это противоречие объясняется неединственностью решения (4.4), которое порождается некорректностью поставленной задачи. Для того чтобы задача стала корректной, нужно задать еще одно условие, выполнение которого, в свою очередь, определит скорость волны.

Рис. 61. Скорость волны в зависимости от порогового значения плотности

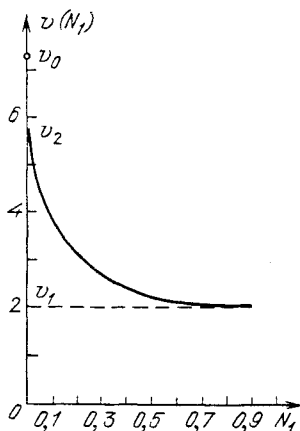
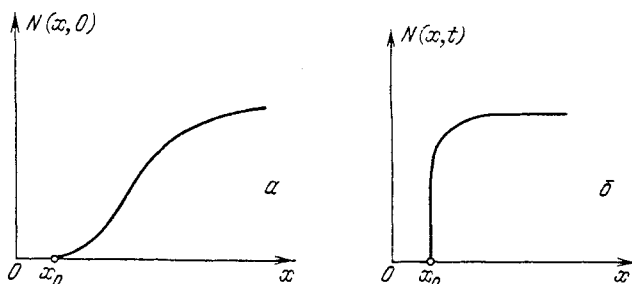


Рис. 62. Решение (4.3) полученное численным методом (б) при начальном распределении (а)



Будем искать такое решение уравнений (4.4) (при стандартных граничных условиях и монотонном начальном распределении), которое будет соответствовать популяционной волне, изображенной на рис. 63 и движущейся с постоянной скоростью  $v$ . В качестве дополнительного условия, регуляризирующего задачу, мы используем закон сохранения вещества, в данном случае сохранения числа особей в популяции. Учитывая, что прирост плотности за счет процессов рождения и гибели за время  $\Delta t$  должен уравниваться приростом плотности на соседних участках за счет миграции, т.е. за счет движения популяционной волны, мы можем написать (с точностью до членов второго порядка малости по  $\Delta t$ )

$$\begin{aligned} \Delta t \cdot \int_0^{\infty} F[N(\xi)] d\xi = \\ = \int_0^{\infty} [N(\xi + v\Delta t) - N(\xi)] d\xi + N_1 \cdot v \cdot \Delta t. \end{aligned} \quad (4.5)$$

Это условие сохранения выписано в автомодельных переменных, особенно наглядно оно получается, если использовать рис. 63. Разделив обе части (4.5) на  $\Delta t$  и устремляя  $\Delta t$  к нулю, получаем

$$\int_0^{\infty} F(N(\xi)) d\xi = v \int_0^{\infty} N'_\xi d\xi + vN_1 = vN_{\max}, \quad (4.6)$$

так как  $N(0) = N_1$ ,  $N(\infty) = N_{\max}$ .

Вместо (4.4) в автомодельных переменных будем иметь:

$$\begin{aligned} dN/d\xi &= p, \\ vp &= F(N), \quad 0 \leq N \leq N_1; \\ D dp/d\xi &= vp - F(N), \quad N_1 < N \leq N_{\max}. \end{aligned} \quad (4.7)$$

Так как перед фронтом волны  $p = 0$  и  $N = 0$ , то второе уравнение (4.7) выполняется при любых  $v$ , поскольку  $F(0) = 0$ . На рис. 64 изображен фазовый портрет (4.7) с траекторией, соответствующей

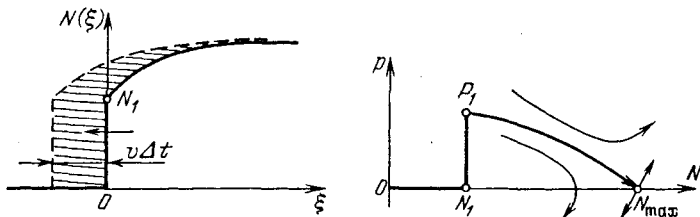


Рис. 63. Картина автомодельной волны со скачком; —  $N(\xi)$ ; - - -  $N(\xi + v\Delta t)$ . К выводу закона сохранения числа особей в популяции. Очевидно, что площадь заштрихованной области должна быть равна интегралу

$$I = \int_0^{\infty} F(N) d\xi \cdot \Delta t,$$

дающему величину прироста численности всей популяции за счет рождения и гибели

Рис. 64. Фазовый портрет системы (4.7). Траектория  $ON_1P_1N_{\max}$  соответствует автомодельной волне со скачком

искомой волне. Интеграл в (4.6) преобразуем следующим образом (используя третье уравнение (4.7)):

$$\begin{aligned} \int_0^{\infty} F(N) d\xi &= \int_0^{\infty} \left[ v \frac{dN}{d\xi} - D \frac{dp}{d\xi} \right] d\xi = \\ &= v \int_{N_1}^{N_{\max}} dN - D \int_{p(N_1)}^0 dp = v(N_{\max} - N_1) + Dp(N_1). \end{aligned}$$

И окончательно, условие для определения единственного значения  $v$  записывается в виде

$$vN_1 = Dp(N_1). \quad (4.8)$$

Пользуясь этой формулой, всегда можно численно найти скорость, с которой будет распространяться нерегулярная волна со скачком плотности.

Если критическое значение плотности  $N_1$  расположено достаточно близко к  $N_{\max}$ , то можно получить приближенное явное выражение для скорости. В самом деле, в линейном приближении

$$p(N_1) \approx \lambda(N_1 - N_{\max}),$$

где

$$\lambda = v/(2D) - \sqrt{v^2/(4D^2) - F'(N_{\max})/D}.$$

Подставляя это выражение в (4.8), после несложных преобразований получаем

$$v \approx (N_{\max} - N_1) \sqrt{-DF'(N_{\max})/(N_{\max} \cdot N_1)}, \quad (4.9)$$

или, если обозначить  $N_1 = qN_{\max}$ ,  $0 < q < 1$ ,

$$v \approx \frac{1-q}{\sqrt{q}} \sqrt{-F'(N_{\max})D}. \quad (4.9')$$

Ясно, что чем ближе пороговое значение плотности к максимальному, тем медленнее распространяется волна. С другой стороны, чем круче подходит  $F(N)$  к максимальному значению плотности, тем больше скорость волны.

Заканчивая этот параграф, можно сказать, что теории нерегулярных волн практически не существует, но уже по этим частным результатам видно, что здесь можно ожидать весьма интересных эффектов.

## § 5. Волновые автомодельные решения общего вида.

### I. Волны малой амплитуды

Здесь мы более подробно остановимся на математических вопросах, связанных с описанием периодических бегущих волн, "волновых пакетов" или "волновых поездов". Ранее, в § 8 гл. II в системах "возобновимый ресурс — потребитель" мы уже встречались с этим явлением. Естественно предположить, что периодически бегущие волны будут встречаться и в более сложных распределениях по пространству биологических сообществ. В своем изложении будем следовать известным работам Н. Коппель и Л. Ховарда, но не дословно, сохраняя лишь их общую идею.

Пусть локальная динамика сообщества из  $n$  видов описывается системой уравнений вида

$$dN/dt = F(N), \quad (5.1)$$

где  $N = \{N_1, \dots, N_n\} \in \mathbb{R}^n$ ;

$$F = \{F_1, \dots, F_n\}, \quad F(0) = 0;$$

$0$  – нулевой вектор.

Предположим далее, что динамика пространственно распределенной экосистемы (или сообщества) с локальными взаимодействиями (5.1) описывается системой

$$\partial N / \partial t = D \Delta N + F(N), \quad (5.2)$$

где

$$\Delta = \partial^2 / \partial x_1^2 + \dots + \partial^2 / \partial x_m^2,$$

$D$  – матрица размера  $n \times n$  с постоянными элементами  $D_{ij}$ , которая считается симметрической и положительно определенной.

Плоской волной мы будем называть решение системы (5.2) вида

$$N(x, t) = y(\tau), \quad \tau = \sigma t - \alpha x, \quad (5.3)$$

где  $x = \{x_1, \dots, x_m\}$ ,  $\alpha = \{\alpha_1, \dots, \alpha_m\}$  –  $m$ -мерные векторы,  $y = \{y_1, \dots, y_n\}$  –  $n$ -мерный вектор;  $y(\tau)$  – периодическая (с периодом  $2\pi$ ) функция,  $\sigma$  – угловая частота,  $\alpha$  – волновой вектор,

$|\alpha| = \sqrt{\sum_{i=1}^m \alpha_i^2}$  – волновое (пространственное) число. Величина

$\sigma/|\alpha|$  задает скорость распространения волны в направлении  $\alpha$ .

Подставляя (5.3) в (5.2), получаем

$$\sigma y'_\tau = F(y) + \alpha^2 D y''_{\tau\tau}, \quad (5.4)$$

или, определяя  $u(\xi)$  как  $u(\xi) = y(\sigma\xi)$  ( $\xi = t - \alpha x/\sigma$ ), имеем

$$u'_\xi = F(u) + \beta D u''_{\xi\xi}, \quad \beta = \alpha^2 / \sigma^2. \quad (5.5)$$

Задача о плоских автомодельных волнах может ставиться как задача о нахождении  $2\pi$ -периодических решений (5.4) или периодических с некоторым периодом  $T$  для (5.5). В этом параграфе будем рассматривать только волны малой амплитуды.

Пусть  $M = \| \partial F / \partial N \|_{N^* = 0}$  – матрица линеаризованной (в окрестности нуля) системы (5.1) (матрица Якоби). Предположим, что положение равновесия  $N^* = 0$  является фокусом для (5.1), т.е. среди собственных значений  $M$  есть два комплексно сопряженных вида  $p \pm iq$ , где  $p, q > 0$ .

Очевидно, что  $u^* = 0$  является тривиальным равновесием для (5.5), а сама система (5.5) в окрестности этого равновесия (в

линейном приближении) может быть записана как

$$u' = Mu + \beta Du'' \quad (5.6)$$

Будем искать решение (5.6) в виде

$$u(\xi) = e^{\lambda \xi} u^0,$$

где  $u^0$  — постоянный вектор. Подстановка этого выражения в (5.6) дает для  $\lambda$  уравнение порядка  $2n$ :

$$\lambda u^0 = M u^0 + \beta \lambda^2 D u^0.$$

При  $u^0 \neq 0$  оно имеет нетривиальное решение тогда и только тогда, когда

$$\det(M + \beta \lambda^2 D - \lambda I) = 0. \quad (5.7)$$

Здесь  $I$  — единичная матрица.

Для того чтобы использовать бифуркационную теорему Андронова—Хопфа о рождении предельных циклов при потере устойчивости фокуса, необходимо выяснить, существуют ли такие значения параметра  $\beta$ , при которых уравнение (5.7) имеет пару чисто мнимых корней. Далее для простоты ограничимся случаем  $n = 2$ . Но даже в этом случае уравнение (5.7) — это уравнение четвертого порядка, которое сложно исследовать. Поэтому используем следующий прием.

Введем новый параметр  $\gamma = -\beta \lambda^2$  и рассмотрим матрицу  $M_\gamma = M - \gamma D$ . Если  $P(\gamma, \lambda)$  — характеристический многочлен этой матрицы, то легко видеть, что уравнение (5.7) эквивалентно уравнению

$$P(-\beta \lambda^2, \lambda) = 0. \quad (5.8)$$

Покажем, что существует лишь одно значение  $\gamma$ , при котором спектр матрицы  $M_\gamma$  будет чисто мнимым.

В самом деле, "мнимость" спектра означает, что  $\det M_\gamma > 0$  и  $\text{sp} M_\gamma = 0$ . Из последнего равенства следует, что

$$\gamma = \text{sp} M / \text{sp} D = 2p / \text{sp} D > 0. \quad (5.9)$$

Неравенство же  $\det M_\gamma > 0$  можно переписать в виде  $\det A > 0$ , где  $A = M_1 - kD_1$ , а матрицы  $M_1$  и  $D_1$  определяются из уравнений

$$M = p(I + M_1), \quad D = \frac{1}{2} \text{sp} D \cdot (I + kD_1),$$

$k$  — некоторая константа. Отсюда следует, что  $\text{sp} M_1 = 0$ , а матрица  $D_1$  — действительная симметрическая матрица с собственными значениями  $\pm 1$ . Так как  $\text{sp} A = 0$ , то из теоремы Гамильтона—Кэли

получаем

$$0 < \det A = -\frac{1}{2} \operatorname{sp} A^2 = \left(\frac{q}{p}\right)^2 + k \operatorname{sp}(M_1 D_1) - k^2. \quad (5.10)$$

Это неравенство выполняется, если  $0 \leq k < k_{\text{кр}}$ , где

$$k_{\text{кр}} = \operatorname{sp}(M_1 D_1) + \sqrt{[\operatorname{sp}(M_1 D_1)]^2 + 4(q/p)^2}.$$

Последние условия дают нам возможность для выбора константы  $k$ . Отсюда видно, что требование бифуркационной теоремы выполняются отнюдь не для любой матрицы коэффициентов диффузии — на их величины налагаются определенные ограничения.

Таким образом, мы получили необходимое и достаточное условие существования пары чисто мнимых собственных значений у матрицы  $M_\gamma$  для некоторого  $\gamma > 0$ . Если же  $\gamma$  известна ( $\gamma = 2p/\operatorname{sp} D$ ), то из уравнения второго порядка (5.8) находим  $\tilde{\lambda}_{1,2}$ . По условию они чисто мнимые, и поэтому бифуркационное значение  $\tilde{\beta} = -\gamma/\tilde{\lambda}^2 > 0$ . Из приведенных выше рассуждений также следует, что если для некоторого  $\beta$  такая пара существует, то она единственна, так как  $\gamma$  по  $\lambda$  определяется однозначно. Непосредственной проверкой можно убедиться, что эти собственные значения простые и что они трансверсально пересекают мнимую ось при изменении  $\beta$ .

Все изложенное в совокупности дает основание утверждать, что все условия теоремы Андронова — Хопфа выполнены. А отсюда сразу следует существование семейства периодических плоских волн малой амплитуды, параметризованных при помощи  $\beta$ . Бифуркационное значение  $\tilde{\beta} = -\gamma/\tilde{\lambda}^2$  определяет скорость распространения волны  $v = \sqrt{1/\tilde{\beta}}$ .

Эти результаты достаточно легко можно распространить и на случай  $n > 2$ . Пусть матрицы  $M$  и  $D$  удовлетворяют следующим условиям.

1. Все собственные значения  $M$ , кроме пары  $p \mp iq$ , лежат в левой полуплоскости.

2. Собственное подпространство  $V$  матрицы  $M$ , соответствующее собственным значениям  $p \mp iq$ , является собственным и для матрицы  $D$ .

3. Проектирование задачи (5.6) на  $V$  приводит к двумерной задаче, удовлетворяющей полученным выше условиям: существует такое  $\gamma > 0$ , что проекция  $M - \gamma D$  на  $V$  имеет пару чисто мнимых собственных значений, причем они простые.

Тогда задача (5.6) имеет однопараметрическое семейство решений типа плоских периодических волн.

Заметим, что в скалярном случае, если  $D = \operatorname{const} \cdot I$ , то выполнение всех перечисленных выше условий очевидно.



## § 6. Волновые автомодельные решения общего вида.

### II. Волны произвольной амплитуды

Искать периодические решения уравнений (5.4) или (5.5) можно не только вблизи положений равновесия (как это было описано в предыдущем параграфе), но и вблизи периодических решений локальной системы (5.1). В этом случае мы будем получать волны произвольной амплитуды. Покажем, как это можно сделать.

Введем новую функцию  $z(\tau) = \alpha^2 D y''_{\tau\tau}(\tau)$ . Тогда уравнение (5.4) можно переписать в виде

$$\begin{aligned} \sigma y' &= F(y) + z; \\ \sigma z' &= \sigma^2 / \alpha^2 \cdot D^{-1} z - R(y)(z + F(y)). \end{aligned} \quad (6.1)$$

Здесь  $R(y)$  — матрица с элементами  $\|R_{ij}\| = \partial F_i(y) / \partial y_j$ ,  $\tau = \sigma t - \alpha \cdot x$ .

Пусть  $y_0(\tau)$  —  $2\pi$ -периодическое решение локальной системы (5.1), записанной в виде

$$\sigma_0 y' = F(y). \quad (6.2)$$

Тогда мы будем искать  $2\pi$ -периодическое решение системы (6.1) в виде  $y(\tau) = y_0(\tau) + w(\tau)$  для  $\sigma = \sigma_0 + s$ . Используя такое представление  $y(\tau)$  и  $\sigma$ , вместо первого уравнения (6.1) можно написать

$$w' = \sigma_0^{-1} R(y_0) w - s \sigma_0^{-2} F(y_0) + \sigma^{-1} z + X, \quad (6.3)$$

где

$$\begin{aligned} X(w, s, \tau) &= \sigma^{-1} F(y) - \sigma_0^{-1} F(y_0) - \\ &- \sigma_0^{-1} R(y_0) w + s \sigma_0^{-2} F(y_0) \end{aligned} \quad (6.4)$$

—  $2\pi$ -периодическая по  $\tau$  функция. При  $s = 0$  и  $w = 0$  она вместе со своими частными производными по  $s$  и по компонентам  $w$  обращается в нуль.

Идея итерационного процесса, позволяющего найти решение, заключается в том, чтобы по заданной паре  $(s_n, w_n)$  построить пару  $(s_{n+1}, w_{n+1}) = T(s_n, w_n)$  таким способом, при котором отображение  $T$  становится сжимающим, а его неподвижная точка будет удовлетворять системе из второго уравнения (6.1) и уравнения (6.3). Эту идею можно реализовать, например, следующим образом.

На первом этапе  $n$ -й итерации находится единственная  $2\pi$ -периодическая функция  $z_n(\tau)$ , удовлетворяющая второму уравнению (6.1), в котором  $\sigma = \sigma_0 + s_n$  и  $y = y_0 + w_n$ . Если только  $|\alpha|$  достаточно мало, то это всегда можно сделать.

На втором этапе находится единственное значение  $s_{n+1}$ , для которого уравнение (6.3) с  $s = s_{n+1}$ ,  $\sigma = \sigma_0 + s_n$ ,  $w = w_n$ ,  $z = z_n$ ,

$X = X(w_n, s_n, \tau)$  имеет единственное  $2\pi$ -периодическое решение  $w_{n+1}(\tau)$ . Причем это решение должно быть ортогонально левому собственному вектору, соответствующему простому собственному значению, равному 1, матрицы  $\Phi(2\pi)$ , где  $\Phi(\tau)$  – фундаментальная матрица системы

$$y' = \sigma_0 R(y_0) y \quad (6.5)$$

с  $\Phi(0) = I$ .

Обоснование всех описанных выше методов и доказательство итерационного процесса можно найти в работах Коппель и Ховарда. В заключении заметим, что все эти методы могут быть реализованы численно. Это дает возможность для достаточно малых значений волнового числа  $|\alpha|$  строить волновые решения и тем самым получать периодические по пространству волны для достаточно сложных моделей конкретных многовидовых сообществ. К сожалению, здесь трудно что-либо сказать об устойчивости этих волн, но некоторые конкретные примеры подтверждают, что они устойчивы. Проблема устойчивости пока разрешается в достаточно общем виде только лишь для волн малой амплитуды. Обсуждению этой проблемы и будет посвящен следующий параграф.

### § 7. Устойчивость волн малой амплитуды

При рассмотрении проблемы устойчивости волн малой амплитуды (см. § 5) ограничимся случаем  $n = 2$  и одномерного пространства, т.е.  $m = 1$ . Тогда плоская волна будет иметь вид  $N(x, t) = y(\sigma t - \alpha x)$ , где  $y$  –  $2\pi$ -периодическая функция. Если амплитуда  $y$  мала, так что параметры задачи лежат в малой окрестности точки бифуркации, то угловая частота  $\sigma \approx \tilde{q}$ , где  $\tilde{\lambda}_{1,2} = \mp i\tilde{q}$  – чисто мнимые корни уравнения (5.8). Формулы (5.9) и (5.10) с учетом того, что  $\tilde{q}^2 = \det \tilde{M}$ , где  $\tilde{M} = pA = M - \beta\tilde{\lambda}^2$  – матрица размера  $2 \times 2$  с собственными значениями  $\mp i\tilde{q}$ , позволяют однозначно определить параметры  $\sigma \approx \tilde{q}$ ,  $\beta$ , а значит, и  $\alpha$ . В частности, для  $D = I$  получаем  $\sigma \approx q$ ,  $\alpha^2 = p$ . Напомним, что  $p \mp iq$  – пара комплексно сопряженных собственных значений  $M$ -матрицы Якоби локальной системы в окрестности тривиального решения.

Поместим теперь волну в движущуюся вместе с ней систему координат  $(t, \xi = x - \sigma/\alpha t)$ . В этой системе она будет неподвижна и иметь вид  $y = y(-\alpha\xi)$ , т.е. представлять собой стационарное (по  $t$ ) решение исходной задачи. Как и ранее (см. § 2), под устойчивостью волны мы будем понимать устойчивость этого стационарного решения, определяемую по линейному приближению. Поясним это определение.

Пусть

$$u(t, \xi) = N(t, \xi + \sigma/\alpha t) - y(-\alpha\xi)$$

– отклонение от стационарного решения. Тогда, с точностью до членов второго порядка и выше по  $u$ , уравнение (5.2) запишется в виде

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\sigma}{\alpha} u + S[y(-\alpha\xi)] u + Du''_{\xi\xi}, \quad (7.1)$$

где  $S(y)$  – матрица с элементами  $\|S_{ij}\| = \{\partial F_i / \partial N_j\}$  у. Тогда мы будем говорить, что волна устойчива, если устойчиво тривиальное решение (7.1) по отношению к ограниченным по  $\xi \in \mathbf{R}$  возмущениям.

Поскольку решение (7.1) мы обычно ищем в виде

$$u(\xi, t) = e^{\nu t} U(\xi), \quad (7.2)$$

то, подставляя (7.2) в (7.1), получаем

$$\nu U = \frac{\sigma}{\alpha} U'_{\xi} + S[y(-\alpha\xi)] U + DU''_{\xi\xi}. \quad (7.3)$$

Тогда устойчивость означает, что все  $\operatorname{Re} \nu < 0$  при условии ограниченности решений (7.3). Если же найдется хотя бы одно такое  $\nu$ , что  $\operatorname{Re} \nu > 0$ , то тривиальное решение (7.1) будет неустойчивым.

Возвращаясь к переменной  $\tau = \sigma t - \alpha x = -\alpha\xi$ , перепишем (7.3) в виде

$$\nu V = -\sigma V'_{\tau} + S[y(\tau)] V + \alpha^2 DV''_{\tau\tau}, \quad (7.4)$$

где  $V(\tau) = U(\xi)$ . Так как коэффициенты в (7.4)  $2\pi$ -периодичны, то ограниченные для всех  $\tau$  (и соответственно  $\xi$ ) решения (7.4) (и соответственно (7.3)) должны представлять собой линейно комбинации выражений вида

$$V_{\omega}(\tau) = e^{i\omega\tau} \rho(\tau), \quad (7.5)$$

где  $\rho(\tau)$  –  $2\pi$ -периодическая функция,  $w \in \mathbf{R}$ . Это следует из того, что показатели Флока для системы уравнений первого порядка, соответствующей (7.4) (с переменными  $V(\tau)$ ,  $P(\tau) = V'_{\tau}(\tau)$ ), в силу ограниченности, должны быть чисто мнимыми ( $\mp i\omega$ ).

Рассмотрим случай  $D = I$ . Как уже отмечалось выше, для него  $\sigma \rightarrow q$ ,  $\alpha^2 \rightarrow p$  при  $|y| \rightarrow 0$ . Считая  $y \equiv 0$  предельным случаем периодических решений, мы для него можем записать (7.4) в виде

$$\nu V = -\sigma V'_{\tau} + MV + p V''_{\tau\tau}, \quad (7.6)$$

где  $M = S(\vec{0})$  – матрица Якоби, вычисленная для тривиального решения. В этом случае вектор-функция  $\rho(\tau)$  уже будет постоянной и равной собственному вектору матрицы  $M$ . Подстановка (7.5) в (7.6) тогда дает

$$\nu = -iq\omega + (p \mp iq) - p\omega^2. \quad (7.7)$$

Откуда

$$\begin{cases} \operatorname{Re} \nu = \rho(1 - \omega^2), \\ \operatorname{Im} \nu = q(\mp 1 - \omega). \end{cases} \quad (7.8)$$

Из (7.8) сразу видно, что тривиальное решение неустойчиво по отношению к возмущениям  $s\omega < 1$ .

Однако требование  $D = I$  слишком сильное, и мы постараемся избавиться от него следующим образом. Пусть теперь  $D = I + \epsilon G$  и  $\sup |y(\tau)| = \epsilon' \geq 0$ . По  $\epsilon$  и  $\epsilon'$  решение  $y(\tau)$  определяется однозначно (с точностью до сдвига). Поэтому мы можем определить (многозначную) функцию  $f(\nu, \epsilon, \epsilon')$ , задающую показатели Флоке для (7.4). Одна из ее ветвей при  $\epsilon = \epsilon' = 0$  на подмножестве плоскости  $\nu$ , представляющем собой объединение двух непересекающихся парабол, становится чисто мнимой, так что  $f(\nu, 0, 0) = i\omega$ . Эти параболы описываются параметрически формулами (7.8). Далее мы будем иметь дело только с этой ветвью. Ясно, что  $f(\nu, \epsilon, \epsilon')$  является непрерывной функцией своих аргументов и аналитической по  $\nu \in \mathbb{C}$ . Для точек определенного выше подмножества производная  $f$  по вещественному параметру  $\omega$  равна, очевидно,  $i$ . Но, с другой стороны,

$$\frac{df}{d\omega} = \frac{df}{d\nu} \cdot \frac{d\nu}{d\omega}.$$

Так как  $df/d\omega = i$ , то

$$\frac{df}{d\nu} = \frac{\partial \operatorname{Re} f}{\partial \mu} - i \frac{\partial \operatorname{Re} f}{\partial \eta} \neq 0, \nu = \mu + i\eta,$$

на указанном подмножестве, т.е.

$$\left( \frac{\partial \operatorname{Re} f}{\partial \mu} \right)^2 + \left( \frac{\partial \operatorname{Re} f}{\partial \eta} \right)^2 \neq 0.$$

Следовательно, здесь можно применить теорему о неявной функции и разрешить в окрестности этого подмножества уравнение  $\operatorname{Re} f(\nu, \epsilon, \epsilon') = 0$  для малых  $\epsilon$  и  $\epsilon'$ , так что  $\nu = \varphi(\epsilon, \epsilon')$  — непрерывная функция своих аргументов. А это означает, что если имеет место устойчивость (или неустойчивость) для  $\epsilon = \epsilon' = 0$ , то это свойство сохранится и для отличных от нуля, но малых  $\epsilon, \epsilon'$ .

## § 8. Заключение

Конечно, эта глава носит фрагментарный характер, поскольку сколько-нибудь полное и математически строгое изложение такой проблемы, как устойчивость, потребовало бы написания отдельной книги, гораздо более "математизированной", чем эта. Само понятие устойчивости, несмотря на почти аксиоматическую, казалось бы, ясность, на самом деле очень многозначно и может пониматься весьма широко: от наиболее развитого понятия линейной устойчивости до очень общего, очень качественного понятия структурной.

Что же касается явления, которое мы назвали "нерегулярными" волнами, то ясно, что введение зависимости коэффициента диффузии от фазовой переменной резко обогащает множество динамических режимов в моделях, описываемых уравнением нелинейной диффузии.

И наконец, ценность методов, позволяющих ответить на вопрос о существовании волновых решений в системах произвольной размерности и дающих возможность эффективного численного их построения, трудно переоценить. Достаточно, например, напомнить, что эти методы хорошо работают в такой области, как теория автоволновых процессов в активных средах. Пока, правда, основные результаты получены для химических сред с локальными взаимодействиями типа реакции Белоусова-Жаботинского. Работ же, посвященных приложениям этих методов к сложным экологическим системам к настоящему времени появилось очень мало. По-видимому, это объясняется как сложностью их описания, так и трудностями экологического эксперимента по проверке теоретических результатов.

## § 9. Библиография и комментарий

§ 2. Работ по линейной устойчивости автомодельных решений насчитывается много. Например, исчерпывающее изложение метода малых возмущений применительно к задачам газовой динамики с горением можно найти в работе

Раушенбах Б.В. Вибрационное горение. — М.: Физматгиз, 1961. — 500 с.

Можно также рекомендовать уже цитировавшуюся книгу Я.Б. Зельдовича и др. "Математическая теория горения и взрыва".

§ 3. Здесь мы, в основном, следовали работе

Свирижев Ю.М., Гигаури А.А., Разжевайкин В.Н. Волны в экологии. // Нелинейные волны. — М.: Наука, 1983. — С. 32—46.

В а с и л ь е в В. А., Р о м а н о в с к и й Ю. М., Я х н о В. Г.  
Автоволновые процессы в распределенных кинетических системах // Успехи физ. наук. — 1979. — Т. 128, № 4. — С. 625–666.

Волнам в системах с реакцией Белоусова — Жаботинского посвящена огромная литература: см., например, обзор

T i s o n J. J., The Belousov–Zhabotinskii reaction: Lecture Notes in Biomathematics. — N.Y., Berlin: Springer–Verlag, 1976. — 328 p.

См. также

И в а н и ц к и й Г. Р., К р и н с к и й В. И., С е л ь к о в Е. Е.  
Математическая биофизика клетки. — М.: Наука, 1978. — 310 с.

Васильев В.А., Романовский Ю.М., Яхно В.Г.  
Автоволновые процессы в распределенных кинетических системах // Успехи физ. наук. — 1979. — Т. 128, № 4. — С. 625—666.

Волнам в системах с реакцией Белоусова — Жаботинского посвящена огромная литература: см., например, обзор

Tison J.J., The Belousov—Zhabotinskii reaction: Lecture Notes in Biomathematics. — N.Y., Berlin: Springer—Verlag, 1976. — 328 p.

См. также

Иваницкий Г.Р., Кринский В.И., Сельков Е.Е.  
Математическая биофизика клетки. — М.: Наука, 1978. — 310 с.

## ДИФфуЗИОННАЯ НЕУСТОЙЧИВОСТЬ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ ДИССИПАТИВНЫХ СТРУКТУР

### § 1. Введение

До сих пор мы рассматривали динамику неравновесных экологических структур, распространяющихся по бесконечному ареалу, — нелинейных популяционных волн. Эти структуры есть не что иное, как переходные процессы между стационарными состояниями, каждое из которых однородно по пространству.

С другой стороны, очевидно, что в пространственно распределенных экосистемах, где однородность пространства резко нарушена, могут возникать неоднородные по пространству равновесные структуры. Примером могут служить океанические экосистемы, в которых основной энергетический ресурс — солнечный свет — убывает с глубиной. В результате возникает неоднородное по глубине распределение видов — продуцентов (фитопланктона) — и, как следствие, пространственная неоднородность всей океанической экосистемы. Другой пример: мозаичность распределения пищевого ресурса по ареалу приводит к мозаичности экосистемы. Но существуют и другие примеры, когда в однородной среде, на однородном ареале возникает мозаичная структура (хорошо известный в экологии "феномен пятнистости", например "пятна фитопланктона" в поверхностном однородном слое океана). Подобные структуры есть следствие пространственного перераспределения особей и популяций (обычно они возникают в сообществах, где особи разных видов резко различаются по своей подвижности), сложных типов нелинейных локальных динамик (например, локальная динамика типа Олли), и влияния границ (полностью изолированный ареал, когда потоки через границы отсутствуют, или "эффект материка", когда на границах поддерживается постоянная концентрация особей). Структуры такого типа хорошо (хотя и сравнительно недавно) известны в химии, в теории морфогенеза, в неравновесной термодинамике. Они там называются диссипативными структурами, и мы сохраним это название и за экологическими структурами, хотя, быть может, более правильно было бы их называть пространственно неоднородными стационарными структурами. Формально диссипативные структуры — это ограниченные устойчивые пространственно неоднородные решения системы нелинейных диффу-



зионных уравнений вида

$$\partial N_i / \partial t = D_i \Delta N_i + F_i(N_1, \dots, N_n), \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.1)$$

с соответствующими граничными и начальными условиями. Очевидно, что  $N^* = \{N_i^*\}$ , где  $F(N^*) = 0$  ( $i = 1, \dots, n$ ), — однородное по пространству стационарное решение системы (1.1). Тогда одним из возможных пусковых механизмов возникновения пространственно-неоднородной устойчивой структуры может служить потеря устойчивости этого решения под действием пространственных возмущений.

## § 2. Диффузионная неустойчивость. Сообщество типа "хищник — жертва"

Пусть сообщество, описываемое моделью (1.1), имеет двумерный ареал, так что  $N_i = N_i(x, y, t)$ . Для исследования устойчивости решения  $N^* = \text{const}$  линеаризуем (1.1) в его окрестности:

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = D_i \Delta u_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j, \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.1)$$

Здесь  $u_i = N_i - N_i^*$ ,  $a_{ij} = (\partial F_i / \partial N_j)_{N^*}$ . Будем искать решение (2.1) в виде

$$u_i(x, y, t) = A_i \cos(k_1 x + k_2 y + \varphi) e^{\lambda t}. \quad (2.2)$$

Такой вид позволяет удовлетворить достаточно широкому классу начальных условий (все симметричные функции, разложимые в ряд Фурье). Подставляя (2.2) в (2.1), мы получим, что  $\lambda$  должны быть собственными значениями матрицы  $\|a_{ij} - D_i k^2 \delta_{ij}\|$ , где  $k^2 = k_1^2 + k_2^2$ ,  $\delta_{ij}$  — символ Кронекера. Ясно, что если даже все собственные значения матрицы  $\|a_{ij}\|$  лежат в левой полуплоскости (т.е. равновесие  $N^*$  в отсутствие диффузии устойчиво), то при  $D_i \neq 0$  вполне вероятно, что при определенных волновых числах  $k$  некоторые из  $\lambda_i$  будут лежать правее мнимой оси и амплитуда всех возмущений с этими волновыми числами будут возрастать, т.е. возникает типичное явление неустойчивости. Неустойчивость такого типа мы будем называть *диффузионной*.

Рассмотрим возникновение диффузионной неустойчивости в системе "хищник — жертва", но сначала выпишем условия, обеспечивающие возникновение диффузионной неустойчивости в системе (1.1) при  $n = 2$ . Ясно, что равновесие  $(N_1^*, N_2^*)$  локально (т.е.

в отсутствие диффузии) устойчиво, если

$$a_{11} + a_{22} < 0, \quad a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0. \quad (2.3)$$

Диффузионная неустойчивость возникает в случае, если хотя бы одно из условий

$$\begin{aligned} a_{11} + a_{22} - (D_1 + D_2)k^2 < 0, \\ (a_{11} - D_1k^2)(a_{22} - D_2k^2) - a_{12}a_{21} > 0 \end{aligned} \quad (2.4)$$

нарушается. Очевидно, что если имеет место первое из неравенств (2.3), то будет выполнено и первое из (2.4). Следовательно, нужно, чтобы при некоторых  $k^2$  многочлен

$$p(k^2) = D_1D_2k^4 - (D_1a_{22} + D_2a_{11})k^2 + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$$

был отрицательным. Условие того, что всегда найдется хотя бы одно  $k^2$ , при котором  $p(k^2) < 0$ , т.е. условие возникновения диффузионной неустойчивости запишется в виде

$$D_1a_{22} + D_2a_{11} > 2\sqrt{D_1D_2(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})}. \quad (2.5)$$

Вернемся теперь к системе "хищник – жертва". Предположим, что в ней имеется нетривиальное равновесие. Из чисто биологических соображений следует, что

$$\begin{aligned} a_{12} = (\partial F_1 / \partial N_2)^* < 0, \quad a_{21} = (\partial F_2 / \partial N_1)^* > 0, \\ a_{22} = (\partial F_2 / \partial N_2)^* \leq 0. \end{aligned} \quad (2.6)$$

Мы считаем, что  $N_1$  – это численность жертвы, а  $N_2$  – численность хищника. Последнее неравенство указывает, что вид "хищник" либо самолимитирован ( $< 0$ ), либо в его популяции внутривидовая конкуренция отсутствует, и его динамика определяется только скоростью поглощения трофического ресурса и естественной смертностью, пропорциональной численности ( $= 0$ ). Если и относительно жертвы сделать аналогичные предположения (т.е. либо самолимитирование, либо отсутствие конкуренции), то  $a_{11} = (\partial F_1 / \partial N_1)^* \leq 0$ . Легко видеть, что если  $a_{11} \leq 0$ , то неравенство (2.5) при любых  $D_1$  и  $D_2$  не будет иметь место и диффузионная неустойчивость не может возникнуть. Для ее возникновения нужно, по крайней мере, чтобы  $a_{11} > 0$ . Но, с другой стороны, если  $a_{11} > 0$ , то для локальной устойчивости необходимо, чтобы  $a_{22} < 0$ .

Чтобы дать содержательные интерпретации условиям возникновения диффузионной неустойчивости, мы конкретизируем вид функций  $F_1$  и  $F_2$  и рассмотрим несколько вариантов системы "хищник – жертва".

Пусть

$$\begin{aligned} F_1 &= \alpha(N_1)N_1 - V(N_1)N_2, \\ F_2 &= [\eta V(N_1) - m(N_2)]N_2. \end{aligned} \quad (2.7)$$

Если  $\alpha = \text{const}$ ,  $m = \text{const}$ ,  $V(N_1)$  — трофическая функция одного из двух типов, то  $a_{22} = 0$ . Уже отсюда видно, что здесь не будет эффектов, связанных с диффузионной неустойчивостью. Пусть теперь по-прежнему  $\alpha = \text{const}$ , но  $m = m(N_2)$ ,  $m'(N_2) > 0$ . Тогда

$$a_{22} = -m'(N_2^*)N_2^* < 0.$$

Рассмотрим выражение для

$$a_{11} = -(V/N_1)'_* N_2^*.$$

Ясно, что если трофическая функция первого типа, то  $a_{11} > 0$  для любых  $N_1^*$  и  $N_2^*$ , а если второго — то для тех  $N_1^*$ , для которых  $(V/N_1)'_* < 0$ . Следовательно, здесь уже можно ожидать эффектов, связанных с возникновением диффузионной неустойчивости.

Если же трофическая функция вольтерровского типа, то при  $\alpha = \text{const}$   $a_{11} = 0$ . При  $\alpha = \alpha(N_1)$

$$a_{11} = \alpha'(N_1^*)N_1^*,$$

и  $a_{11} > 0$  только при  $\alpha'(N_1^*) > 0$ , т.е. диффузионная неустойчивость возникает лишь тогда, когда популяция жертвы — это популяция типа Олли. Для таких популяций характерно, что существуют численности, при которых они растут быстрее, чем экспонента.

И окончательно в системе "хищник — жертва", описываемой моделью (2.7), возникновение диффузионной неустойчивости (при локальной устойчивости равновесия) возможно лишь в том случае, когда естественная смертность хищника возрастает с ростом его численности быстрее, чем линейная функция, и трофическая функция отличается от вольтерровской либо, когда популяция жертвы — это популяция типа Олли.

### § 3. Пример системы "хищник — жертва" с диффузионной неустойчивостью

Рассмотрим конкретный пример системы "хищник — жертва", в которой при определенных значениях параметров может возникнуть диффузионная неустойчивость. Пусть

$$\alpha(N_1) = \frac{\alpha_0 N_1}{K + N_1}; \quad V(N_1) = \beta N_1; \quad m(N_2) = m_0 N_2. \quad (3.1)$$

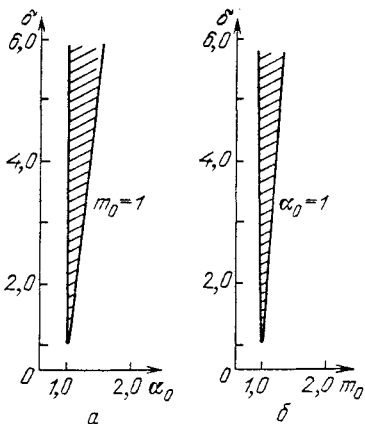


Рис. 65. Области диффузионной неустойчивости (заштрихованы) в плоскости параметров  $\delta = D_2/D_1$  и  $\alpha_0$ ,  $m_0 = 1$  (а) и  $\delta$  и  $m_0$ ,  $\alpha_0 = 1$  (б)

Очевидно, что при  $N_1 \rightarrow \infty$   $\alpha(N_1) \rightarrow \alpha_0$ , т.е. при достаточно больших численностях, популяция жертвы (в отсутствие хищника) возрастает экспоненциально. При малых же  $N_1$   $\alpha(N_1) \approx \frac{\alpha_0}{K} N_1$  и  $N_1 \sim N_1^2$ , т.е. скорость прироста жертвы пропорциональна квадрату ее численности.

Последнее хорошо описывает ситуацию двуполого размножения, когда рождение новых особей зависит от вероятности образования репродуктивной пары.

Далее, мы видим, что трофическая функция — вольтерровская, но коэффициент смертности хищника не постоянен (как в вольтерровской модели), а линейно возрастает с ростом численности. Это вполне обычная ситуация, если среди хищников существует сильная внутривидовая конкуренция не за трофический, а за какой-либо другой ресурс (в гл. I мы уже встречались с таким заданием, как функции рождаемости и функции смертности, — правда, только для одной популяции).

Не нарушая общности, можно положить  $K = 1$ ,  $\eta = 1$ ,  $\beta = 1$ , так что

$$F_1 = N_1 \left( \frac{\alpha_0 N_1}{1 + N_1} - N_2 \right), \quad (3.2)$$

$$F_2 = N_2 (N_1 - m_0 N_2).$$

Легко показать, что при  $\alpha_0 m_0 > 1$  и  $\alpha_0 m_0^2 > 1$  локальное равновесие всегда существует и устойчиво. А если выполняется неравенство

$$\frac{D_2}{D_1} > \alpha_0 m_0^2 + 2 m_0 \sqrt{\frac{D_2}{D_1} \alpha_0 (\alpha_0 m_0 - 1)}, \quad (3.3)$$

то в системе возникает диффузионная неустойчивость. Очевидно, что при  $D_2 \gg D_1$  (остальные параметры порядка единицы) неравенство (3.3) будет выполняться наверняка. Интересно, сколь велики

будут области диффузионной неустойчивости в пространстве параметров  $\delta = D_2/D_1$ ,  $\alpha_0$  и  $m_0$ ? Пусть сначала  $m_0 = 1$ , а затем  $\alpha_0 = 1$ . На рис. 65 изображены эти области. Из них видно, что при выборе одинаковых масштабов параметров  $\delta$ ,  $\alpha_0$  и  $m_0$  и при  $\delta \sim 1$  ширина областей диффузионной неустойчивости по  $\alpha_0$  и  $m_0$  очень мала, области узкие, и вероятность попасть туда низка. Однако с ростом  $\delta$ , т.е. когда различие в подвижностях видов возрастает, ширина областей также растет.

#### § 4. Различные типы граничных условий и их экологическая интерпретация. Возможные динамические режимы

В § 1 этой главы мы употребили термин "соответствующие граничные условия". Здесь же мы его расшифруем. Обычно  $N_i(x, t)$  — это плотность особей  $i$ -го вида в точке  $x \in G$ , где область  $G$  — ареал обитания рассматриваемого сообщества. Мы считаем, что  $G$  — ограниченная область, тогда характер решений будет сильно зависеть от граничных условий. Наиболее простым (и наиболее естественным с экологической точки зрения) будет условие непроницаемости границы области, т.е.

$$\left. \frac{\partial N_i}{\partial n} \right|_{\partial G} = 0, \quad (4.1)$$

где  $n$  — вектор нормали к границе  $\partial G$ . Условие непроницаемости описывает полную изоляцию ареала, абсолютный изоляционный барьер. Но вполне возможна, например, и другая ситуация, когда на границе ареала возникают участки с оптимальными условиями обитания для некоторых видов, оптимальные биотопы или заповедники. Ее можно описать граничными условиями типа

$$N_i|_{\partial G} = N_i^*, \quad (4.2)$$

где за  $N_i^*$  удобно принять равновесные значения плотностей для системы (1.1).

Конечно, гипотезы, лежащие в основе модели, которая описывается системой (1.1) с граничными условиями (4.1) или (4.2), с экологической точки зрения слишком упрощены. В самом деле, мы предполагаем, что одни и те же типы взаимодействий существуют в различных точках пространства и в разные моменты времени, что перемещение особей в пространстве происходит самым простым образом, что миграция случайна и т.п. Все это с позиций конкретной экологии можно удобно критиковать, но тем не менее

даже такая упрощенная модель позволяет получить ряд интересных режимов пространственной динамики популяций.

Все многообразие этих режимов даже в таких простых моделях в настоящее время полностью не исследовано. Однако ясно, что, кроме простейших стационарных однородных по пространству решений, здесь могут существовать неоднородные стационарные решения, сложные колебательные режимы и динамическая стохастичность.

Наиболее изучены динамические режимы, возникающие в таких системах тогда, когда стационарное однородное решение теряет устойчивость. Другими словами, когда спектр системы (1.1), линеаризованной в окрестности равновесия, находится в открытой левой полуплоскости, за исключением нескольких собственных значений. Именно эта ситуация и называется в широком смысле слова *диффузионной неустойчивостью*. Если множество таких неустойчивых собственных значений состоит больше чем из одного элемента, то исследовать характер динамического поведения системы аналитически не удается — остаются только численные методы. Если же спектр состоит из объединения одного простого собственного значения, равного нулю, и части, лежащей в открытой левой полуплоскости, то в этом случае возможно аналитически исследовать устойчивость возникающих здесь решений и найти их вид. Эти неоднородные стационарные решения часто называют "мягкими" диссипативными структурами (подробнее см. гл. VI).

## § 5. Линейный анализ устойчивости стационарного однородного решения.

### Диффузионная неустойчивость в сообществе из двух видов

В § 2, 3 этой главы мы провели предварительный анализ феномена диффузионной неустойчивости в системе из двух видов. Здесь же мы продолжим этот анализ, но более строго.

Рассмотрим стационарное однородное решение системы

$$\begin{aligned} \frac{\partial N_1}{\partial t} &= f(\mu, N) - F(\mu, N_1, N_2) + D_1 \frac{\partial^2 N_1}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N_2}{\partial t} &= P(\mu, N_1, N_2) + D_2 \frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2} \end{aligned} \tag{5.1}$$

с граничными условиями двух типов:

- 1) Неймана —  $\partial N_i / \partial n |_{\partial G} = 0, i = 1, 2;$
- 2) Дирихле —  $N_i |_{\partial G} = N_i^*, i = 1, 2.$

Будем полагать, что якобиан системы при  $\mu$  из некоторого интервала  $I$  отличен от нуля. Тогда можно рассматривать стационарное однородное по пространству решение (6.1) как функцию параметра  $\mu$ :  $N_i^* = N_i^*(\mu)$ , существующую при  $\mu \in I$ .

Задача описания областей устойчивости некоторых решений в общем виде очень сложна, и успех в этом описании в значительной степени зависит от удачного введения безразмерных параметров. Мы будем делать это следующим образом. Пусть

$$f'_{N_1} = df/dN_1 |_{N_1^*} \neq 0, \quad F'_{N_i} = \partial F_2 / \partial N_i |_{N_1^*, N_2^*} \neq 0,$$

$$P'_{N_i} = \partial P / \partial N_i |_{N_1^*, N_2^*} \neq 0.$$

Сделаем линейное преобразование исходной системы:

$$u_1 = N_1 - N_1^*, \quad u_2 = (N_2 - N_2^*) | F'_{N_1} / P'_{N_1} |,$$

$$\tau = | f'_{N_1} | t, \quad \xi = \sqrt{D_1} x.$$

Тогда вместо (5.1) получим

$$\partial \mathbf{u} / \partial \tau = R \mathbf{u} + W(\mathbf{u}) \quad (5.2)$$

с нулевыми граничными условиями. Здесь

$$R = \tilde{p} \begin{vmatrix} g + 1/f'_{N_1} \partial^2 / \partial \xi^2; & -pa_1 \\ p(1-g); & a_2 + \delta/f'_{N_1} \partial^2 / \partial \xi^2 \end{vmatrix};$$

$$g = 1 - F'_{N_1} / f'_{N_1}; \quad a_1 = F'_{N_2} / F'_{N_1} \cdot P'_{N_1} / f'_{N_1};$$

$$a_2 = P'_{N_2} / f'_{N_1}; \quad \delta = D_2 / D_1;$$

$$p = \text{sign}(F'_{N_1} / P'_{N_1}); \quad \tilde{p} = \text{sign} f'_{N_1};$$

$W(\mathbf{u})$  — члены, нелинейные по  $\mathbf{u} = \{u_1, u_2\}$ .

Рассмотрим спектр линейного оператора  $R$ . Легко показать, что он совпадает с объединением спектров матриц:

$$L_M = \tilde{p} \begin{vmatrix} g - M; & -pa_1 \\ p(1-g); & a_2 - \delta M \end{vmatrix}, \quad (5.3)$$

где  $M_i = -\frac{D_1}{f'_{N_1}} \lambda_i$ , а  $\lambda_i$  — собственные значения задачи  $\Delta\varphi = \lambda_i\varphi$  с ну-

левыми граничными условиями (Дирихле или Неймана). Заметим, что для условий Дирихле  $\lambda_i < 0$ , а для условий Неймана  $\lambda_i \leq 0$ . В одномерном случае, когда  $G = [0, l]$ ,  $\lambda_i = -\pi^2 i^2 / l^2$ , где  $i = 1, 2, \dots$  для задачи Дирихле и  $i = 0, 1, 2, \dots$  для задачи Неймана. Задача исследования спектра матриц  $L_M$  приводит к характеристическому уравнению

$$\omega_M^2 - \text{sp } L_M \omega_M + \det L_M = 0, \quad (5.4)$$

где

$$\text{sp } L_M = \tilde{p}(g + a_2 - (1 + \delta)M),$$

$$\det L_M = \delta M^2 - \delta g M - a_2(M - g) + a_1(1 - g).$$

Если для всех  $M$  имеет место неравенство  $\text{Re } \omega_M < 0$ , то мы будем говорить, что однородное по пространству стационарное решение  $N^*(\mu)$  устойчиво при данном значении параметра  $\mu$ . Очевидно, что это всегда имеет место, если для всех  $M$  выполнены неравенства

$$\text{sp } L_M < 0, \quad \det L_M > 0. \quad (5.5)$$

Если одно из этих неравенств нарушается при некотором значении параметра  $\mu = \mu^*$ , то мы будем говорить, что имеет место потеря устойчивости стационарного однородного решения  $N^*(\mu)$ . Если для некоторого значения  $M = M^*$  второе неравенство обращается в равенство ( $\det L_{M^*} = 0$ ), то при этом в спектре оператора  $R$  появляется одно нулевое собственное значение, а если же в равенство обращается первое неравенство ( $\text{sp } L_M = 0$ ), то в спектре  $R$  появляются два комплексно-сопряженных собственных значения. В первом случае почти всегда возникает стационарное неоднородное по пространству решение (диссипативная структура), а во втором — периодическое во времени решение. Поэтому первый вариант потери устойчивости стационарного однородного решения будем называть стационарной потерей устойчивости, а второй — колебательной потерей устойчивости.

Очевидно, что границы областей устойчивости будут задаваться равенствами  $\text{sp } L_M = 0$  и  $\det L_M = 0$ . Для более наглядного представления этих границ выберем один из трех параметров ( $g, a_1$  или  $a_2$ ) при фиксированных  $\delta$  и двух других параметрах (например,  $a_1$  и  $a_2$ , если выбран параметр  $g$ ). Тогда в плоскости выбранного параметра и  $M$  (например, в плоскости  $\{g, M\}$ ) можно исследовать границу устойчивости.



При фиксированных  $\delta, a_1, a_2$  сечение поверхности  $\det L_M = 0$  плоскостью  $\{g, M\}$  – гипербола

$$g_D = \frac{\delta M^2 - a_2 M + a_1}{\delta M - a_2 + a_1}, \quad (5.6)$$

а сечение поверхности  $\text{sp } L_M = 0$  – прямая

$$g_S = (1 + \delta)M - a_2 \quad (5.7)$$

Нам необходимо исследовать обе полуплоскости  $M \leq 0$  и  $M \geq 0$ , так как, хотя собственные значения оператора Лапласа  $\lambda_i$  при этих граничных условиях меньше или равны нулю, знак величины

$$M = -\frac{D_1}{f'_{N_1}} \lambda_i$$

зависит от знака величины  $f'_{N_1}$ , которая может быть

как положительной, так и отрицательной. Граница области устойчивости однородного стационарного решения уравнения (5.1) в плоскости  $\{g, M\}$  образуется кусками кривых (5.6) и (5.7), лежащими в одной из полуплоскостей. (В дальнейшем будем называть их  $(g, M)$ -диаграммами.) Область, где выполняется  $\text{sp } L_M < 0$ , лежит ниже прямой (5.7) при  $M \geq 0$  и выше – при  $M \leq 0$ . На рис. 66, в эта область заштрихована. Знак  $M$  не влияет на вид области, где  $\det L_M > 0$ . В зависимости от вида гипербол она лежит либо между их ветвями, либо внутри ветвей (см. рис. 66, а, б).

Различные типы  $(g, M)$  – диаграмм изображены на рис. 67 (для случая  $M \geq 0$ ).

Аналогичные диаграммы будут и для случая  $M \leq 0$ , но только из-за указанных выше особенностей, связанных с выполнением условия  $\text{sp } L_M < 0$ , ограничения сверху переходят в ограничения снизу. Представление области устойчивости в виде  $(g, M)$  – диаграмм позволяет наглядно исследовать характер потери устойчивости при вариациях параметров  $g$  и  $M$ . Заметим, что последний полностью определяется геометрией области и типом граничных условий.

Переходя к более строгому определению понятия потери устойчивости однородного по пространству стационарного решения, заметим, что  $M$  дискретно. Следовательно, на самом деле граница области устойчивости представляет собой счетное множество точек в плоскости  $\{g, M\}$ , образованное пересечением кривых (5.6) и (5.7) с дискретным набором вертикальных прямых  $M_i$ . Поэтому под потерей устойчивости стационарного однородного по пространству решения при изменении параметра будем подразумевать существование таких  $g = g^* = \text{const}$  и  $M = M_i^*$ , при которых точка

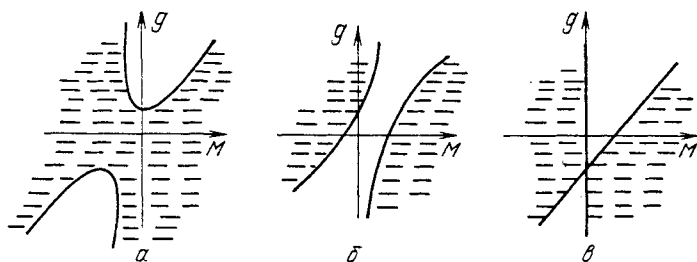


Рис. 66. Сечение граничной поверхности  $\{g, M\}$ -плоскостью, описываемой уравнением  $\det L = 0$  (а, б), и  $\text{sp}L = 0$  (в)

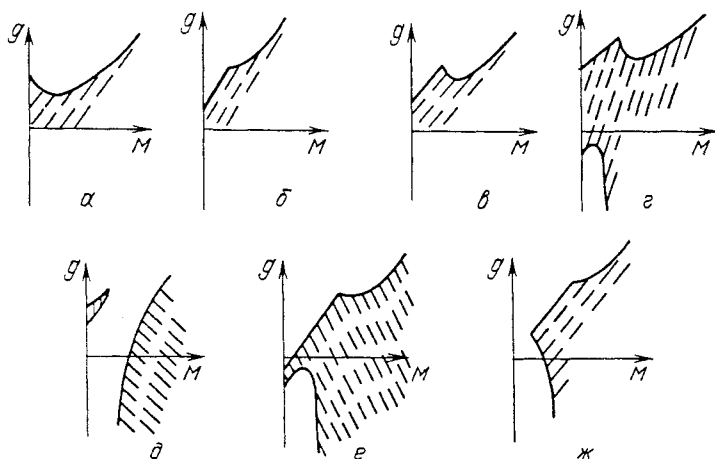


Рис. 67. Некоторые возможные  $\{g, M\}$ -диаграммы для  $M > 0$

$(g^*, M_i^*)$  лежит на границе сечения области устойчивости стационарного однородного решения, а остальные точки  $(g^*, M_i^*)$  лежат внутри сечения. Потеря устойчивости может происходить как при возрастании  $g$  ( $g > g^*$ ), так и при убывании ( $g < g^*$ ) — см. рис. 67. Критическое значение  $g^*$  можно определить по формуле

$$g^* = \underset{i}{\text{extr}} \{g(M_i, S); g(M_i, D)\},$$

где в первом случае экстремум означает минимум, а во втором максимум;  $g(M_i, S)$  и  $g(M_i, D)$  — значения  $g$  при  $M = M_i$  на кривых (5.6) и (5.7) соответственно. Так, например, для изображенного на рис. 67,г сечения потеря устойчивости на кривой (5.6) может

иметь место как при возрастании  $g$ , так и при его убывании и при любых  $i$ ; тогда как на кривой (5.7) — только при возрастании  $g$ .

Более внимательное рассмотрение рис. 67 демонстрирует нам, что геометрия областей устойчивости может быть весьма причудливой. Возникает естественный вопрос: а возможна ли разумная классификация этих областей (или их сечений)? Оказывается, возможна, и для этого достаточно на оси  $M$  распределить, проранжировав,  $M$ -координаты характерных точек (центра гиперболы, их экстремумов — если они существуют, точек пересечения прямой и ветвей гиперболы) и  $M$ -координаты точек, в которых значение  $g$  на прямой (5.7) совпадает с значением  $g$  в экстремуме гиперболы. Каждому такому набору соответствует определенное сечение области устойчивости плоскостью  $\{g, M\}$ , а каждому такому сечению отвечает определенный набор возможных типов потери устойчивости при изменении  $g$ . Для того чтобы сделать эту классификацию конструктивной, можно, например, зафиксировать  $\delta$ , а плоскость оставшихся параметров  $(a_1, a_2)$  разбить на области, соответствующие определенным типам сечений.

В этой книге мы не будем давать полную классификацию типов сечений — она весьма громоздка, а приведем лишь некоторые результаты, касающиеся областей в пространстве безразмерных параметров, для которых возможно возникновение диссипативных структур. Например, это области в плоскости  $\{a_1, a_2\}$  — см. рис. 68. Заметим, что при  $\delta = 1$  они исчезают.

При достаточно общей записи модели, как правило, один из параметров  $g, a_1, a_2$  является функционально независимым от остальных, а два других могут быть функционально связанными, так что  $a_1 = f(a_2)$  и в плоскости  $\{a_1, a_2\}$  можно построить

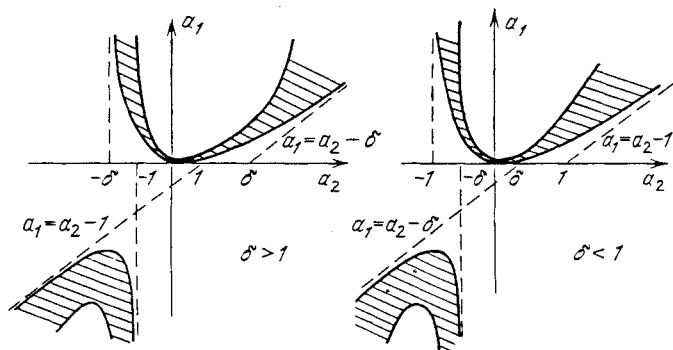


Рис. 68. Области в плоскости  $\{a_1, a_2\}$  в которых возможно возникновение неоднородных стационарных решений

график этой функции. Тогда, изучая взаимодействие этой кривой с разбиением плоскости параметров на области однотипных сечений, можно наглядно видеть, как зависит область устойчивости от вариаций оставшегося независимым параметра, и сразу выделить и описать типы возможных потерь устойчивости. Другими словами, этот подход открывает нам широкие перспективы в области таксономии различных форм областей устойчивости.

### § 6. Еще раз о модели "хищник – жертва"

Снова вернемся к нашей излюбленной модели "хищник – жертва", точнее, к ее пространственному аналогу, описываемому системой (1.1) при  $n = 2$  и  $F_i(N_1, N_2)$ , задаваемыми соотношениями (2.7).

Рассмотрим одномерный ареал, тогда модель будет описываться уравнениями (5.1). Еще более конкретизируем задачу, предположив, что в (5.1)

$$\begin{aligned} f(\mu, N_1) &= \alpha N_1; & F(\mu, N_1, N_2) &= V(N_1)N_2; \\ \Phi(\mu, N_1, N_2) &= [kV(N_1) - \sigma]N_2. \end{aligned} \quad (6.1)$$

Здесь  $\alpha, k, \sigma$  – положительные константы. Ареал ограничен, так что  $x \in [0, l]$ ; на концах ареала выполняются условия Дирихле либо Неймана. Воспользовавшись результатами предыдущего параграфа, "обезразмерим" задачу. В нашем случае безразмерные параметры будут иметь вид

$$g = 1 - \frac{V'_{N_1}(N_1^*)N_1^*}{V(N_1^*)}; \quad a_1 = \frac{\sigma}{\alpha}; \quad a_2 = 0,$$

а уравнения, определяющие границу области устойчивости, запишутся как

$$\begin{aligned} \text{sp } L &= g - M(1 + \delta), \\ \det L &= \delta M(M - g) + a_1(1 - g). \end{aligned} \quad (6.2)$$

Здесь  $\delta = D_2/D_1$ ,  $M = m^2 Q$ ,  $Q = D_1/\alpha (\pi/l)^2$ .

Так как  $a_2 = 0$ ,  $a_1 > 0$  и  $f'_{N_1} = \alpha > 0$ , то  $(g, M)$  – диаграмма, соответствующая системе (6.2), имеет вид, изображенный на рис. 69. Она состоит из кусков прямой  $g = M \cdot (1 + \delta)$  и гиперболы, точнее, той ее ветви, на которой  $g = 1$  при  $M = 0$  или 1.

Если определить критическое значение

$$g^* = \min_m \{g(m, S), g(m, D)\}, \quad (6.3)$$

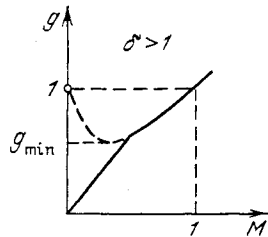
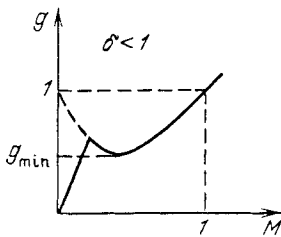
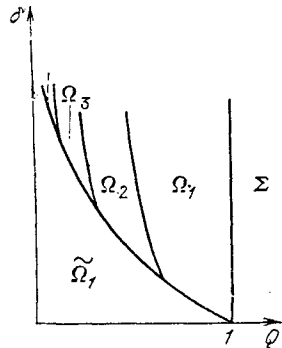


Рис. 69.  $(g, M)$ -диаграммы, возможные в модели "хищник-жертва"

Рис. 70. Разбиение плоскости параметров  $(\delta, Q)$  для модели "хищник-жертва" при граничных условиях Дирихле на области, соответствующие стационарной потере устойчивости при  $m = n$  ( $\Omega_n$ ), колебательной потере устойчивости ( $\tilde{\Omega}_1$ ), устойчивости стационарного однородного решения ( $\Sigma$ )



где  $g(m, S)$  и  $g(m, D)$  – значения  $g$  при  $M = m^2 Q$  на кривых  $\text{sp } L = 0$  и  $\det L = 0$  соответственно, то при  $g = g^*$  стационарное однородное по пространству решение  $N_1^* = \text{const}$ ,  $N_2^* = \text{const}$  теряет устойчивость. Очевидно, что критическому значению  $g^*$  соответствует и критическое значение  $m^*$ . Каким образом зависят эти критические значения от безразмерных параметров задачи и как ведет себя система при потере устойчивости? Для граничных условий Неймана ответ прост:  $g^* = m^* = 0$  при любых значениях  $a_1$ ,  $\delta$  и  $Q$ . В самом деле,  $g^* = g(0, s) < g_{\min}$ .

При граничных условиях Дирихле ( $m = 1, 2, \dots$ ) имеют место более сложные условия возникновения потери устойчивости. При  $Q > 1$  из свойств границы области устойчивости следует, что однородное решение устойчиво при любых допустимых  $g$ . Действительно, поскольку  $V'_{N_1}(N_1) > 0$  и  $V(N_1) > 0$ ,  $N_1^* > 0$ , то  $g \leq 1$ , с другой стороны, из  $Q > 1$  следует, что  $g^* > 1$ . Последнее получаем из того, что при  $m = 1$  имеем  $M = Q > 1 > \tilde{M}$ , т.е. значение  $g^*$  находится на линии  $\det L = 0$ , поэтому  $g^* > 1$  при  $M > 1$ . Здесь  $\tilde{M} = \tilde{g}/(1 + \delta)$ ;  $\tilde{g} = (-1 + \sqrt{1 + 4q})/2q$ ;  $q = \delta^2/a_1(1 + \delta)^2$ .

Если же  $Q < 1$ , то может возникать неустойчивость, т.е. существует соответствующее критическое значение  $g^*$ . В самом деле,

из условия  $\text{sp} L = 0$  следует, что  $\min_m g(m, S) = g(1, S)$ , тогда

$$g^* = \begin{cases} Q(1 + \delta), & \text{если } g^* = g(1, S), \\ (m^4 Q^2 A \delta + 1) / (m^2 Q A \delta + 1), & \text{если } g^* = g(m^*, D). \end{cases}$$

Если  $g(m^*, D) = \min_m g(m, D)$ , то уравнение, определяющее границу области  $\tilde{\Omega}$ , где  $g^* = g(1, S)$ ; и области  $\Omega_m$ , где  $g^* = g(m, D)$ , находим из равенства  $g^* = g(1, S) = g(m, D)$ . После подстановки в него выражений (6.9) это равенство принимает вид

$$A \delta m^2 (1 + \delta - m^2) \tilde{Q}^2 + (1 + \delta) \tilde{Q} - 1 = 0. \quad (6.4)$$

Здесь для удобства записи мы ввели обозначение  $A = 1/a_1 = \alpha/\sigma$ .

Из выпуклости кривой  $\det L = 0$  получаем, что для того, чтобы  $g(m, D) = \min_m g(m, D)$ , необходимо выполнение условий

$$g(m-1, D) > g(m, D); \quad g(m+1, D) > g(m, D).$$

Поэтому граница областей  $\Omega_m$  и  $\Omega_{m+1}$  определяется из равенства  $g(m, D) = g(m+1, D)$ , откуда получаем

$$A \delta m^2 (m-1)^2 \tilde{Q}^2 + (m^2 + (m-1)^2) \tilde{Q} - 1 = 0; \quad \tilde{Q} \geq 0. \quad (6.5)$$

Области  $\tilde{\Omega}$ ,  $\Omega_m$  представлены (при фиксированном  $A$ ) на рис. 70. Уравнения (6.4) и (6.5) при  $\delta = \delta_m = 2m(m+1)$  имеют общий корень  $Q^*(m) = (-1 + \sqrt{1 + 4A\delta_m}) / (2A\delta_m)$ . Значения  $\delta_m$ ,  $Q^*(m)$  определяют "точку", общую для областей  $\tilde{\Omega}$ ,  $\Omega_m$ ,  $\Omega_{m+1}$ . Тем самым получена зависимость от типа граничных условий и параметров  $A$ ,  $\delta$  и  $Q$  значений  $m^*$  и  $g^*$  при потере устойчивости. Все эти результаты можно сформулировать в виде следующего утверждения.

Стационарное однородное по пространству решение для рассмотренной выше модели "хищник-жертва":

а) при граничных условиях Неймана устойчиво, если  $g < 0$ ; при  $g = 0$  происходит колебательная потеря устойчивости (для  $m = 0$ );

б) при граничных условиях Дирихле всегда устойчиво, если  $Q \geq 1$ ; если  $Q < 1$ , то устойчиво при  $g < g^*$ . Если же при  $\delta_m > \delta > \delta_{m-1}$  ( $m = 0, 1, 2, \dots$ ) имеет место неравенство  $0 < Q < \tilde{Q}(m)$ , то при  $g = g^* = Q(1 + \delta)$  происходит колебательная потеря устойчивости; если же при  $\delta_m < \delta < \delta_{m+1}$  и  $\tilde{Q}(m+1) < Q < \tilde{Q}(m)$  или при  $\delta > \delta_{m-1}$  и  $\tilde{Q}(m) < Q < \tilde{Q}(m-1)$ , то при  $g = g^* = (m^4 Q^2 A \delta + 1) / (m^2 Q A \delta + 1)$  происходит стационарная потеря

устойчивости. Здесь  $\tilde{Q}(m)$  и  $\tilde{Q}(m)$  – корни уравнений (6.4) и (6.5) соответственно при  $\delta = \delta_m = 2m(m+1)$ .

Из этого утверждения следует, что для системы "хищник–жертва", распределенной на одномерном ареале, на концах которого поддерживаются равновесные значения численностей, существует критический размер области  $l^*$ , который гарантирует при  $l < l^*$  устойчивость стационарного однородного решения. Он определяется из условия  $Q = 1$  и  $l^* = \pi\sqrt{D_1/\alpha}$ . Если для рассматриваемой системы существует максимальное значение  $g = \tilde{g} < 1$ , то можно уточнить критический размер области. В этом случае он равен

$$l_1^* = \pi\sqrt{Q^*D_1/\alpha}, \quad (6.6)$$

где  $Q^* = (1 + \delta)/\tilde{g}$  при  $\tilde{g} \leq g_{\min}$  и  $Q^*$  – корень уравнения  $A\delta(Q^*)^2 - A\delta g Q^* + (1 - \tilde{g}) = 0$ ;  $Q^* > 0$  при  $\tilde{g} \geq g_{\min}$ . Интересно, что чем выше мальтузианский параметр жертвы и чем менее она подвижна, тем меньше должен быть ареал, на котором однородное по пространству равновесие системы сохраняет устойчивость.

Учитывая полученные выше результаты, мы можем утверждать, что для системы "хищник–жертва" типа (6.1) с граничными условиями Неймана (границы ареала непроницаемы – абсолютная изоляция) после потери устойчивости стационарным однородным решением неоднородные стационарные решения возникнуть не могут. Другими словами, возникновение диффузионной неустойчивости в этом случае не приводит к рождению мягких диссипативных структур. Это означает, что если трофическая функция зависит только от численности жертв (даже нелинейным образом), то диссипативная структура не возникает. Не спасает ситуацию и замена мальтузианского параметра  $\alpha$  произвольной, зависящей от  $N_1$  функций, – все равно в этой системе диссипативные структуры не появляются. Это очевидно, если учесть, что параметр  $a_2 = 0$  и сечение области устойчивости плоскостью  $\{g, M\}$  будут такими же, как и у системы (6.1).

Обобщим нашу систему "хищник–жертва", считая что трофическая функция зависит не только от численности жертв, но и от численности хищников, так что  $V = V(N_1, N_2)$ . Если, например, мы хотим учесть конкуренцию за ресурс среди его потребителей – хищников, то вполне естественно предположить, что скорость потребления ресурса снижается с ростом численности потребителя, т.е.  $V'_{N_2} < 0$ . Введение зависимости  $V$  от  $N_2$  позволяет рассмотреть и другие гипотезы. Очевидно, что для этой модели параметр

$$a_2 = V'_{N_2} N_2 / (kV) \quad (6.7)$$

не равен тождественно нулю. Следовательно, мы можем выделить

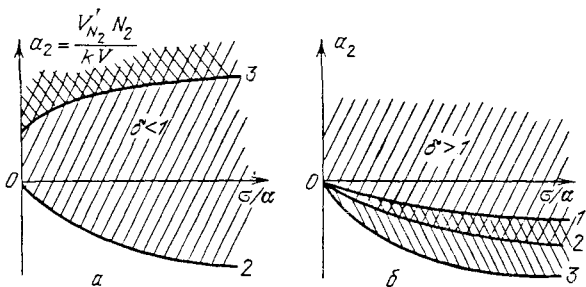


Рис. 71. Области в плоскости  $\left\{ \frac{\sigma}{\alpha}; \frac{V'_{N_2} N_2}{kV} \right\}$ , в которых возможно возникновение неоднородных стационарных (////) и периодических решений (\\\\\\) в модели "хищник - жертва" с трофической функцией общего вида ( $V = V(N_1, N_2)$ ). 1 -  $a_2 = \frac{A\delta}{\delta - A}$ ,  $A = \frac{\sigma}{\alpha}$ , 2 -  $a_2 = \frac{A}{1 - A}$ , 3 -  $A = \frac{a^2}{1 + a_2} \left[ \frac{4\delta - a_2(1 - \delta)^2}{4\delta} \right]$

в плоскости  $\{ \sigma/\alpha; V'_{N_2} N_2 / (kV) \}$  области, для значений параметров из которых возможно возникновение стационарных неоднородных решений при граничных условиях Неймана (в результате потери устойчивости однородным стационарным решением). Эти области изображены на рис. 71. В аналитическом виде условия возникновения диссипативных структур можно представить как требование выполнения одного из неравенств:

$$а) \delta < 1; \frac{V'_{N_2} N_2}{kV} > \frac{1}{(1 - \delta)^2} \left[ \frac{\sigma}{\alpha} (1 + \delta)^2 - 4\delta^2 \right] > 0,$$

$$б) \delta > 1; \frac{\sigma}{\alpha} \frac{\delta}{\delta - (\sigma/\alpha)} < \frac{V'_{N_2} N_2}{kV} < \frac{1}{(1 - \delta)^2} \left[ \frac{\sigma}{\alpha} (1 + \delta)^2 - 4\delta^2 \right] < 0.$$

Отсюда следует, что здесь возникновение диссипативных структур возможно, только если хищники более подвижны, чем жертвы ( $\delta > 1$ ), так как  $V'_{N_2} < 0$ . Любопытно, что если хищники менее подвижны, чем жертвы ( $\delta < 1$ ), то диссипативные структуры могут возникнуть только при наличии "кооперации" среди хищников, когда  $V'_{N_2} > 0$ .



## § 7. Пространственное взаимодействие популяции с веществом

Пусть  $R(x, t)$  — концентрация некоторого вещества, поступающего в ареал с постоянной скоростью  $Q$ , разлагающегося с характерным временем  $1/\sigma$ , влияющего на мальтузианскую функцию популяции плотности  $N(x, t)$  и диффузионно перемешиваемого. Уравнения модели можно записать в виде

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial t} &= Q - \sigma R - \epsilon(R) V(R, N) N + D_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= \alpha(R, N) N + D_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}. \end{aligned} \quad (7.1)$$

Здесь  $\alpha(R, N) = V(R, N) - m$  — мальтузианская функция, а  $\epsilon(R) \times V(R, N)$  — удельная скорость потребления вещества. Очевидно, что в (7.1) существует стационарное однородное решение, определяемое из уравнений

$$V(R^*, N^*) = m; \quad \sigma R^* + m \epsilon(R^*) N^* = Q. \quad (7.2)$$

Исследуем устойчивость этого решения, используя для этого изложенный выше формализм  $(g, M)$ -анализа. Учитывая, что  $f(N) = -mN$ , получим

$$\begin{aligned} g &= -V'_N N/V; \quad a_1 = \epsilon(R) V'_R N/m; \\ a_2 &= A + a_1; \quad A = \sigma/m + \epsilon'_R N. \end{aligned} \quad (7.3)$$

Попытаемся дать экологическую интерпретацию этих параметров. Ясно, что  $g$  тесно связан с популяционной динамикой, параметр  $a_1$  описывает изменения скорости потребления вещества за счет изменений плодовитости. Поскольку  $\epsilon(R)$  аналогичен широко используемому в микробиологии "экологическому коэффициенту", то его вполне можно считать постоянным. Тогда  $A = \sigma/m = \tau_N/\tau_R$  можно интерпретировать как отношение характерных времен жизни организмов потребителя ( $\tau_N$ ) и молекул или соединений вещества ( $\tau_R$ ).

Если считать ареал изолированным (граничные условия Неймана), то из анализа разбиения плоскости  $\{a_2, \sigma/m\}$  — см. рис. 72 — легко получить условия, обеспечивающие возникновение либо диссипативных структур, либо периодических колебаний, что соответствует различным типам потери устойчивости однородным стационарным решением  $\{R^*, N^*\}$ . Рассмотрим этот рисунок более подробно.

Пусть  $\delta = D_R/D_N > 1$ , т.е. вещество более подвижно (см. рис. 72,а). Эта ситуация возникает, например, в озерах, когда

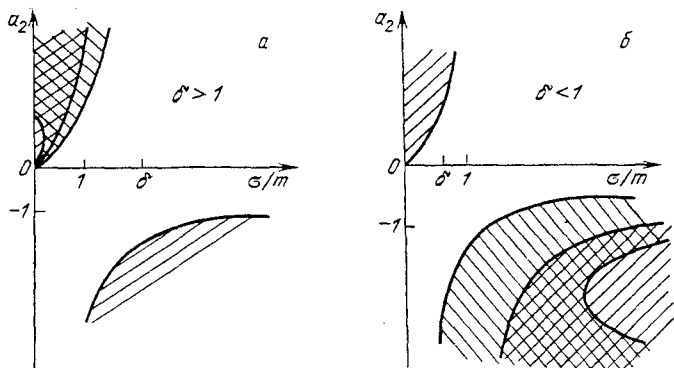


Рис. 72. Области в плоскости  $\{a_2, \frac{\sigma}{m}\}$ , в которых возможно возникновение неоднородных стационарных (////) и периодических решений (\\\\\\) в модели (7.1)

растворенное вещество более подвижно, чем потребляющие его водные растения. Тогда, если  $V'_R > 0$ , то здесь возможно появление диссипативных структур, если же  $V'_R < 0$ , то здесь могут быть лишь колебания, соответствующие периодическим изменениям во времени плотности популяции и концентрация вещества во всех точках ареала как единого целого. Заметим, что условие  $V'_R > 0$  означает, что вещество при концентрации  $R^*$  стимулирует размножение особей популяции, если же  $V'_R < 0$ , то — ингибирует. Первое характерно для биогенных веществ, второе — для загрязняющих (например, тяжелых металлов). Этот результат имеет любопытную интерпретацию: может быть именно этим механизмом можно объяснить четко выраженную пространственную периодичность в распределении водной растительности в "благополучных" озерах, и нарушение этой картины в озерах загрязненных. Правда, при поисках интерпретаций здесь необходимо помнить, что для возникновения диссипативных структур нужно, чтобы  $A$  было достаточно мало, а для колебаний — достаточно велико. Это накладывает дополнительные условия на характерные "времена пребывания" особей популяции и молекул вещества в ареале.

Случай  $\delta < 1$  (см. рис. 72, б) соответствует ситуации, когда потребитель более подвижен, чем вещество. Таким потребителем может быть, например, мигрирующий фитошланктон. Дальнейшую интерпретацию я оставляю читателям.

## § 8. Библиография и комментарии

§ 1. "Феномену пятнистости" в экологии посвящена обширная литература. Если не требовать различных объяснений этого феномена, то, пожалуй, одна из самых подробных сводок наблюдений содержится в книге:

Andrewartha H.G., Birch L.C. The distribution and abundance of animals. — Chicago Univ. Press., 1954.

Что же касается "пятен фитопланктона", то наблюдаемые колебания его плотности столь велики, что нельзя объяснить случайными флуктуациями, а пространственная картина такова, что сравнительно небольшие площади с высокой плотностью ("пятна") разделены пространствами с настолько низкой плотностью, что она не фиксируется стандартными методами, см.:

Hutchinson G.E. Treatise on Limnology. — J. Willey, 1967. — V. II. — 1115 p.

Bonney A.P. Phytoplankton. — London: Edward Arnold, 1975. — 212 p.

Одна из наиболее удачных математических моделей этого явления, использующая уравнения типа "реакция — диффузия", принадлежит Домбровскому и Маркману:

Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах. — Изд-во Ростовского университета, 1983. — 118 с.

Но эта книга содержит и интересные теоретические результаты общего характера. Например, анализ диссипативных структур в моделях популяционной динамики, взаимодействия автоколебаний системы "хищник — жертва" и внешних, возмущающих колебаний и т.п. Математически более строго в ней получены и многие результаты И. Пригожина по "брюсселятору". В известной степени книги Домбровского и Маркмана дополняют нашу.

Уже возникли рядом слова "диссипативная структура" и "Пригожин", автор этого термина и необычайно плодовитый ученый и писатель. Литература по диссипативным структурам чудовищно огромна. Упомянем лишь две книги:

Николис Т., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах/Пер. с англ. — М.: Мир, 1979. — 512 с.

— это модели и методы, и вторая, более философская:

Пригожин И. От существующего к возникающему. — М.: Наука, 1985. — 327 с.

§ 2, 3. Сама концепция диффузионной неустойчивости очень тесно связана с концепцией гидродинамической неустойчивости, с анализом решений линеаризованных уравнений Навье—Стокса. В приложении к экологическим системам эта концепция была подробно развита в нашей книге "Устойчивость биологических

сообществ". Тем же читателям, которые интересуются химическими приложениями, можно рекомендовать статью:

Вольперт А.И., Иванова А.Н. О диффузионной неустойчивости и диссипативных структурах в химической кинетике// Автоволновые процессы в системах с диффузией. — Горький, 1981. — С. 33–46.

§ 4–6. Идея о введении безразмерных параметров для проведения линейного анализа возникла после исследования пространственно распределенной системы "хищник — жертва" с квадратичной трофической функцией:

Саранча Д.А. Исследование поведения системы "хищник — жертва" при наличии диффузии//Дифференциальные уравнения и их применение. Вып. 29. — Вильнюс: Моклас, 1981. — С. 79–103. Дальнейшее развитие она получила при исследовании системы "хищник — жертва" с произвольной трофической функцией в работе:

Белотелов Н.В., Саранча Д.А. Линейный анализ устойчивости систем с диффузией на экологическом примере//Биофизика. — 1984. — № 1. — С. 130–134.

Подробное исследование разбиения плоскости параметров  $(a_1, a_2)$  на области, соответствующие однотипным  $(g, M)$ -диаграмма  $M$ , проведено в работе:

Белотелов Н.В., Саранча Д.А. Линейный анализ устойчивости двухуровневых систем с диффузией//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — 1985. — Т. 7. — С. 127–139.

Формализм  $(g, M)$ -анализа при исследовании конкретных экологических моделей, описываемых системой типа "реакция — диффузия", используется в работе:

Белотелов Н.В., Саранча Д.А. Исследование поведения двухуровневых пространственных экосистем//Всероссийский семинар Математические и вычислительные методы в биологии: Тезисы докладов. — Пушкино: АН СССР, 1985. — С. 36–37.

§ 7. Модель, описывающая взаимодействие популяции с веществом была предложена в работе:

Белотелов Н.В., Бердников С.В., Зайдель Э.Р., Саранча Д.А. Модели пространственно распределенной двухуровневой системы "химическое вещество—фитопланктон"//Цитогенетические и математические подходы к изучению биосистемы: Доклады МОИП 1984 г. Общая биология. — М.: Наука, 1986. — С. 165–167.

## ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ В МОДЕЛЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

### § 1. Введение

В предыдущей главе мы показали, что возникновение диффузионной неустойчивости может быть началом формирования диссипативных структур. Но какого типа будут эти диссипативные структуры, как их строить для конкретных экологических моделей — на это мы не дали ответа. Остался в стороне и еще один важный вопрос: как феномен возникновения диссипативных структур связан с формой области, в которой она возникает? Интуитивно ясно, что если задана сложная экологическая динамика, много видов со сложными нелинейными взаимодействиями, то даже на ареале простой формы может возникнуть диссипативная структура. Ну, а если экосистема проста (например, всего одна популяция), но ареал сложной формы — возникнет ли здесь диссипативная структура?

И, наконец, об одном старом, но удивительно живучем заблуждении. Рассмотрим модель популяции на одномерном ареале (конечном или бесконечном — это не принципиально). Пусть  $N(x, t)$  — плотность популяции. Тогда

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + f(N) \quad (1.1)$$

с некоторыми граничными условиями. А дальше поступали следующим образом. Поскольку ищется стационарное решение, то  $\partial N / \partial t \equiv \equiv 0$ , и для  $\tilde{N}(x)$  получаем нелинейное уравнение второго порядка

$$\frac{\partial^2 \tilde{N}}{\partial x^2} + \frac{1}{D} f(\tilde{N}) = 0 \quad (1.2)$$

с двумя граничными условиями. Часто конкретный вид  $f(N)$  был таков, что решение (1.2) имело периодическую структуру, или структуру другого типа, неоднородную по пространству. Отсюда делались различные выводы и экологические интерпретации.

Но оказалось, что практически для любой  $f(N)^*$  никакое стационарное решение (1.1), отличное от  $N^* = \text{const}$  ( $f(N^*) = 0$ ), не может быть устойчивым. Этот результат сразу ставит крест на всех попытках получить диссипативные структуры (неоднородные по пространству стационарные решения) описанным выше способом.

## § 2. Пространственная структура изолированной популяции. 1. Выпуклый ареал

Постараемся ответить на вопрос о существовании диссипативных структур на ареале, занятом одиночной популяцией. Границы ареала непроницаемы (абсолютная изоляция). Сформулируем этот вопрос по-другому: необходимо определить возможность существования устойчивых неоднородных по пространству стационарных решений задачи Неймана для уравнения

$$\partial N / \partial t = \Delta N + f(N) \quad (2.1)$$

в некоторой ограниченной области  $G \subset \mathbf{R}^n$  с достаточно гладкой границей  $\partial G$ , на которой выполнено условие

$$\left. \frac{\partial N}{\partial n} \right|_{\partial G} = 0, \quad (2.2)$$

где  $n$  – вектор внешней нормали к  $\partial G$ . Не нарушая общности, мы положили  $D \equiv 1$ .

Оказывается, справедливо следующее утверждение: если область  $G$  – выпуклая, то решений указанного вида типа не существует, т.е. на выпуклом ареале изолированная популяция не образует диссипативной структуры.

Рассмотрим случай  $n \geq 2$ . Пусть  $\tilde{N}(x)$  – некоторое стационарное решение задачи (2.1), (2.2). Исследуем его устойчивость. Для этого зададим в начальный момент некоторое возмущение  $w(x, 0)$  и проследим за характером решения  $N(x, t) = \tilde{N}(x) + w(x, t)$ , удовлетворяющего (2.1), (2.2). Тогда для  $w(x, t)$ , удовлетворяющего, естественно, условию (2.2), получим

$$\frac{\partial w}{\partial t}(x, t) = \Delta w + f'[\tilde{N}(x)] w + g(x, w) \quad (2.3)$$

где  $g(x, w) = o(w)$ .

---

\*)  $f(N)$  должна удовлетворять следующему условию: не существует двух нулей функции  $f(N)$  –  $N_1^* < N_2^*$  таких, что  $\int_{N_1^*}^{N_2^*} f(N) dN = 0$  и  $f(N) \neq 0$  на интервале  $(N_1^*, N_2^*)$ . Очевидно, что это условие грубое.

Очевидно, что устойчивость или неустойчивость  $\tilde{N}(x)$  определяется спектральными свойствами оператора  $L = \Delta + f'[\tilde{N}(x)]$ .

Остановимся на некоторых свойствах этого оператора. Во-первых, легко показать, что он самосопряженный, т.е. для любой пары функций из его области определения (например,  $\psi_1$  и  $\psi_2$ ) справедливо равенство

$$(\psi_1, L\psi_2) = (L\psi_1, \psi_2) = \hat{H}(\psi_1, \psi_2), \quad (2.4)$$

$$\text{где } (\psi_1, \psi_2) = \int_G \psi_1(x) \psi_2(x) dx, \quad x \in G,$$

— скалярное произведение функций  $\psi_1$  и  $\psi_2$ . Из самосопряженности сразу следует, что все собственные значения  $\lambda_i$  оператора  $L$  действительные, а соответствующие разным  $\lambda_i$  собственные функции ортогональны.

Во-вторых, собственные значения самосопряженных операторов обладают некоторыми экстремальными свойствами. Если мы определим  $H(\varphi) = \hat{H}(\varphi, \varphi)$ , где  $\varphi = \sum_i c_i \varphi_i$  — разложение по ортонормированному базису собственных функций  $\varphi_i$  оператора  $L$ , то

$$\lambda_i = \sup_{\varphi \in H^1(G)} \frac{H(\varphi)}{(\varphi, \varphi)}. \quad (2.5)$$

Это свойство с очевидностью следует из представления  $L\varphi = \sum_i c_i \lambda_i \varphi_i$ , откуда  $H(\varphi) = \sum_i c_i^2 \lambda_i$ .

Здесь  $H^1(G)$  — пространство функций, совпадающее с областью определения квадратичного функционала  $H(\varphi)$ , представленного в виде

$$H(\varphi) = \int_G \{ -(\nabla \varphi)^2 + f'[\tilde{N}(x)] \varphi^2 \} dx. \quad (2.6)$$

Заметим, что функции, на которых достигаются  $\sup H$ , и являются соответствующими собственными функциями оператора  $L$ .

Вещественность собственных значений позволяет нам их упорядочить и выбрать  $\lambda_1 = \max_i \lambda_i$ . Если  $\lambda_1 > 0$ , то отсюда следует не-

**стойчивость** решения  $N(x)$  (при условии, что  $\lambda_1$  — простое). Вообще говоря, последнее не очевидно, но это можно легко показать, если доказать, что соответствующая  $\lambda_1$  собственная функция  $\varphi_1(x)$  не меняет знак в  $G$ . Доказательство этого достаточно простое, если учесть, что и  $\varphi_1$ , и  $|\varphi_1|$  доставляют одно и то же значение функционалу  $H(\varphi)$  (см. (2.6)).

Перейдем теперь к доказательству неустойчивости стационарного решения уравнения. Нам надо показать, что если  $\tilde{N}(x) \neq \text{const}$ , то  $\lambda_1 > 0$ .

Рассмотрим функции  $N_i(x) = \partial \tilde{N} / \partial x_i \in H^1(G)$  и определяемый на них функционал:

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^n H(\tilde{N}_i) &= \sum_{i=1}^n \int_G \{ -(\nabla \tilde{N}_i)^2 + f'(N)(\tilde{N}_i')^2 \} dx = \\ &= - \sum_{i=1}^n \int_G \{ (\nabla \tilde{N}_i')^2 + \Delta \tilde{N}_i' \tilde{N}_i' \} dx. \end{aligned}$$

Последнее выражение по формуле Грина можно записать в виде

$$\sum_{i=1}^n H(\tilde{N}_i') = - \int_G \nabla \tilde{N} \frac{\partial}{\partial n} \nabla \tilde{N} dx. \quad (2.7)$$

Покажем, что интеграл в (2.7) неотрицателен. Зафиксируем граничную точку  $x_\gamma$  и рассмотрим такую систему координат (с началом в  $x_\gamma$ ), что в окрестности этой точки область  $G$  задается соотношением  $x_n \geq \gamma(x_1, \dots, x_{n-1})$ , причем равенству соответствуют точки  $\partial G$ . Так как  $\partial/\partial n = -\partial/\partial x_n$  и  $\tilde{N}'_n(0) = \partial \tilde{N}(0)/\partial n = 0$ , то

$$\begin{aligned} \nabla \tilde{N}(0) \frac{\partial}{\partial n} \nabla \tilde{N}(0) &= - \sum_{i=1}^{n-1} \tilde{N}'_i(0) \frac{\partial}{\partial x_n} \tilde{N}'_i(0) = \\ &= - \sum_{i=1}^{n-1} \tilde{N}'_i(0) \tilde{N}''_{in}(0). \end{aligned} \quad (2.8)$$

Здесь  $\tilde{N}''_{in} = \partial^2 \tilde{N}_i / \partial x_n^2$ . Условие  $\partial \tilde{N} / \partial n = 0$  в окрестности точки  $x = 0$  может быть записано в виде

$$\sum_{i=1}^{n-1} \tilde{N}'_i(x', \gamma(x')) \gamma'_i(x') - \tilde{N}_n(x', \gamma(x')) = 0,$$

где  $x' = \{x_1, \dots, x_{n-1}\}$ ,  $\gamma'_i = \partial \gamma / \partial x_i$ .

Дифференцирование этого выражения по  $x_j$  в точке  $x = 0$  дает

$$\sum_{i=1}^{n-1} \tilde{N}'_i(0) \gamma''_{ij}(0) - \tilde{N}''_{in}(0) = 0; \quad \gamma''_{ij} = \partial^2 \gamma / \partial x_i \partial x_j.$$

Отсюда, учитывая (2.8), получаем

$$\nabla \tilde{N}(0) \frac{\partial}{\partial n} \nabla \tilde{N}(0) = - \sum_{i,j=1}^{n-1} \gamma''_{ij}(0) \tilde{N}'_i(0) N'_j(0) \leq 0$$

в силу выпуклости функции  $\gamma(x')$ .

$$\text{Итак, } \sum_{i=1}^n H(\tilde{N}_i') \geq 0.$$

Если имеет место строгое неравенство, то из вариационного принципа (2.5) сразу следует, что  $\lambda_1 > 0$ . Поэтому имеет смысл



исследовать только случай, когда  $\sum_{i=1}^n H(\tilde{N}'_i) = 0$ . В этом случае все  $H(\tilde{N}'_i) = 0$ , иначе отрицательность одних  $H(\tilde{N}'_i)$  влечет за собой положительность других. И тогда снова  $\lambda_1 > 0$ .

Следовательно, единственный подозрительный случай, когда для всех  $i$  выражение  $H(\tilde{N}'_i) = 0$  и когда  $\lambda_1 = 0$  — простое собственное число. Покажем, что если при этом предположить, что  $\tilde{N}(x) \neq \text{const}$ , т.е. не все  $\tilde{N}'_i(x)$  равны нулю, то мы придем к противоречию.

В самом деле, тогда  $\tilde{N}'_i(x) = c_i \varphi_1(x)$ , где не все  $c_i$  равны нулю. В векторном виде

$$\nabla \tilde{N}(x) = c \varphi_1(x), \quad (2.9)$$

где  $c = (c_1, \dots, c_n)$ . Это равенство означает, что на самом деле  $\tilde{N}$  является функцией только одной переменной  $\xi = cx$  (скалярное произведение в  $\mathbf{R}^n$ ), поскольку на ортогональных к  $c$  гиперплоскостях  $\tilde{N} = \tilde{N}(\xi) = \text{const}$ . Очевидно, что тем же свойством будет обладать и функция  $\varphi_1 = \varphi_1(\xi)$ . Но поскольку  $x \in G$  — ограниченной области, то  $\xi$  должно быть ограничено двумя числами  $a$  и  $b$  и  $\xi \in (a, b)$ . Ясно, что  $\varphi_1$  должно удовлетворять уравнению

$$\varphi_1''(\xi) + f'[\tilde{N}(\xi)] \varphi_1(\xi) = 0.$$

Кроме того, поскольку  $\varphi_1$  — собственная функция нашей задачи (с граничными условиями Неймана), то  $\varphi_1'(a) = \varphi_1'(b) = 0$ . С другой стороны, из (2.9) и из граничных условий следует, что  $\varphi_1(a) = \varphi_1(b) = 0$ . Поэтому  $\varphi_1(\xi) = 0$  на всем отрезке  $[a, b]$  и тем самым  $\varphi_1(x) \equiv 0$ . Полученное противоречие и доказывает, что условия  $\lambda_1 = 0$  и  $\tilde{N}(x) \neq \text{const}$  несовместимы. Следовательно, при  $\tilde{N}(x) \neq \text{const}$   $\lambda_1 > 0$ , т.е. в изолированной популяции на выпуклом ареале, если даже и могут возникнуть диссипативные структуры, то они все равно неустойчивы и разрушаются.

### § 3. Пространственная структура изолированной популяции.

#### II. Невыпуклый ареал

Возникает естественный вопрос: а возможно ли существование диссипативной структуры в изолированной популяции, когда ареал невыпуклый? Рассматриваемый ниже пример позволяет утвердительно ответить на этот вопрос.

Начнем с области  $G$ . Будем строить ее в виде гантели (см. рис. 73, а): две ограниченные непересекающиеся связанные области  $G_1$  и  $G_2$  с гладкими границами соединены между собой перемычкой — областью  $G_3 = \{x: -l \leq x_1 \leq l\}$ .

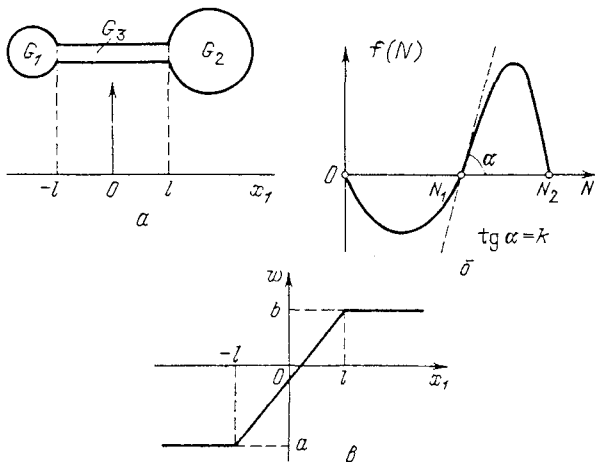


Рис. 73. Невыпуклый ареал (область типа гантели), в которой могут существовать неоднородные по пространству стационарные структуры для одной изолированной популяции (а). Для этого нужно, чтобы функция  $f(N)$ , описывающая локальную популяционную динамику, была, как на рис. б. На рис. в изображено начальное распределение, эволюция которого может привести к диссипативным структурам

Относительно  $G_3$  мы предполагаем, что для каждого  $\theta \in [-l, l]$   $(n-1)$ -мерная мера сечения перемычки  $G_3$  гиперплоскостью  $\{x_1 = \theta\}$  не превосходит некоторого числа  $\sigma$ , которое мы определим ниже.

Перейдем теперь к выбору функции  $f(N)$ , описывающей локальную динамику популяции. Пусть  $f(N) = kq(N)$ , где  $q(0) = q(N_1) = q(N_2^*) = 0$ ;  $0 < N_1^* < N_2^*$  (см. рис. 73б). Кроме того функция  $q(N)$  устроена так, что ее отрицательная полуволна лежит над прямой  $kN - N_1/k$ , а положительная — под этой прямой.

Доказательства будут менее громоздкими, если сделать преобразование  $u = N - N_1$ , не меняющее ни уравнения (2.1), ни граничных условий (2.2). Тогда, если обозначить  $-N_1 = a$ ,  $N_2 - N_1 = b$ , то

$$q(a) = q(0) = q(b) = 0, \quad a < 0 < b,$$

$$u \leq q(u) < 0 \quad \text{на } a < u < 0, \tag{3.1}$$

$$0 < q(u) \leq u \quad \text{на } 0 < u < b.$$

Пусть

$$Q = \int_0^u q(u) du \geq 0 \quad \text{на } (a, b). \tag{3.2}$$

Для упрощения рассмотрим случай  $Q(a) = Q(b) = h$ , но это ограничение не принципиально.

Вернемся снова к области  $G_3$ , точнее, к определению меры ее сечения. Положим

$$\epsilon_0 = h \min_{i=1,2} \{ \text{mes } G_i \min \{ k, -\lambda_2(G_i) \} \} \quad (3.3)$$

где  $\lambda_2(G)$  — второе собственное значение оператора Лапласа в области  $G$ . Тогда если

$$\epsilon_0 \geq \sigma \left\{ \frac{(b-a)^2}{4l} + 2khl \right\}, \quad (3.4)$$

то построенная таким образом область  $G_3$  удовлетворяет сформулированному выше требованию к ее сечениям. Это утверждение далеко не очевидно, и требует доказательства.

Для этого сначала рассмотрим функции  $w$ , принадлежащие классу  $H^1(G)$  — (см. предыдущий параграф). Они обладают следующими свойствами:

- а)  $a \leq w \leq b$ ;
- б)  $\int_{G_1} w \, dx \leq 0$ ;  $\int_{G_2} w \, dx > 0$ ;
- в)  $I(w) \leq \epsilon_0 - kh \text{mes } G$ ,

где  $I(u) = \int_G \left\{ \frac{1}{2} (\nabla u)^2 - F(u) \right\} dx$  — интеграл энергии,  $F(u) = kQ(u)$ .

Первые два свойства очевидны, и в проверке нуждается только третье свойство. Но так как  $I(w) = -kh \text{mes } G_1 + \int_{G_3} \left\{ \frac{1}{2} (\nabla w)^2 - kQ(w) + kh \right\} dx < -kh \text{mes } G_1 + \frac{(b-a)^2}{4l} \sigma + 2khl\sigma$  то отсюда, в силу (3.4), мы и получаем требуемое свойство.

Обозначим через  $[p(t)w](x)$  положительные полутраектории задачи (2.1), (2.2) с функцией  $w(x)$  в качестве начальной. Оказывается, что если  $w(x)$  обладает перечисленными выше свойствами, то эти свойства (все три одновременно) будут сохраняться и на полутраекториях. Докажем это.

Сохранение первого свойства является очевидным следствием принципа максимума. Согласно этому принципу, если  $w_1 > w_2$ , то и  $p(t)w_1 > p(t)w_2$  (при  $w_1 = w_2$   $p(t)w_1 = p(t)w_2$ ).

Из факта монотонного убывания интеграла энергии вдоль траектории системы следует сохранение свойства в). Монотонное

убывание легко доказывается. В самом деле,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} I(u) &= \int_G \{ (\nabla \partial u / \partial t, \nabla u) - f(u) \partial u / \partial t \} dx = \\ &= - \int_G \partial u / \partial t (\Delta u + f(u)) dx = - \int_G (\partial u / \partial t)^2 dx < 0. \end{aligned}$$

Здесь  $(\cdot)$  — скалярное произведение в  $\mathbf{R}^n$ .

Отсюда, между прочим, видно, что полная производная по времени от  $I(u)$  обращается в нуль только на стационарных решениях задачи (2.1), (2.2). Поэтому если выполнено а) (что обеспечивает ограниченность снизу интеграла  $I(u)$ ), то  $\omega$ -предельное множество траекторий вида  $p(t)w$  будет состоять только из стационарных решений, заключенных между  $a$  и  $b$ .

Проверка сохранения на траекториях свойств б) гораздо сложнее. Мы будем здесь использовать доказательства от противного. Пусть в некоторый момент  $t_1$  перестало выполняться первое неравенство, так что  $\int_{G_1} w_1 dx = 0$ .  $w_1 = p(t_1)w$ . Тогда, согласно вариационному принципу для собственных значений оператора Лапласа, с граничными условиями Неймана в области  $G_1$  будут иметь место соотношения

$$\begin{aligned} \lambda_1(G_1) &= 0 \text{ с } \varphi_1(x) = \text{const}; \\ \int_{G_1} |\nabla w_1|^2 dx &\geq -\lambda_2(G_1) \int_{G_1} w_1^2 dx \geq \\ &\geq -2\lambda_2(G_1) \int_{G_1} Q(w_1) dx. \end{aligned} \quad (3.5)$$

Последнее неравенство вытекает из определения функции  $q(u)$  — см. (3.1).

Рассмотрим неравенство

$$\int_{G \setminus G_1} \left\{ \frac{1}{2} |\nabla w_1|^2 - F(w_1) \right\} dx \geq kh \text{mes}(G \setminus G_1),$$

достаточно очевидное в силу максимальности интеграла  $Q(b) = h$  и справедливости неравенства

$$I(w_1) \leq \epsilon_0 - kh \text{mes } G_1,$$

которое есть следствие свойства в). Вычитая первое неравенство из второго, получаем

$$\int_{G_1} \left\{ \frac{1}{2} |\nabla w_1|^2 - F(w_1) \right\} dx < \epsilon_0 - kh \text{mes } G_1$$

и затем, комбинируя его с (3.5), получаем

$$-[\lambda_2(G_1) + k] \int_{G_1} Q(w_1) dx < \epsilon_0 - kh \text{mes } G_1. \quad (3.6)$$

Но, так как

$$0 \leq \int_{G_1} Q(w_1) dx \leq h \operatorname{mes} G_1,$$

то из (3.6) следует, что

$$\begin{aligned} \epsilon_0 &> -[\lambda_2(G_1) + k] \int_{G_1} Q(w_1) dx + kh \operatorname{mes} G_1 \geq \\ &\geq h \operatorname{mes} G_1 \min \{k, -\lambda_2(G_1)\}. \end{aligned}$$

Нетрудно видеть, что это противоречит определению  $\epsilon_0$  (см. (3.3)), что и доказывает наше утверждение.

Очевидно, что класс функций, обладающий свойствами а)–в), достаточно интересен и заслуживает отдельного обозначения (пусть это будет класс  $W$ ). Что он не пуст, показывает следующее построение.

Рассмотрим функцию (см. рис. 73, в)

$$w^0 = \begin{cases} a, & x \in G_1, \\ b, & x \in G_2, \\ \frac{a+b}{2} + \frac{(b-a)x_1}{2l}, & x \in G_3. \end{cases} \quad (3.7)$$

Очевидно, что она принадлежит классу  $H^1(G)$  – обладает указанными выше свойствами а)–в).

Из инвариантности свойств а)–в) вдоль полутраекторий (при  $t \geq 0$ ) следует, что если начальная функция принадлежала классу  $W$ , то этому же классу будет принадлежать и стационарное решение, к которому всегда сходится решение исходной задачи при  $t \rightarrow \infty$  (в силу убывания интеграла энергии).

И окончательно все сказанное выше показывает, что среди всех стационарных решений исходной задачи всегда существуют решения, отличные от постоянных, т.е. диссипативные структуры. Действительно, постоянная функция не удовлетворяет условию б). Например, это может быть решение  $\tilde{N}^0(x)$ , соответствующее изображенной на рис. 73, в начальной функции  $w^0$ .

Если это стационарное неоднородное по пространству решение является устойчивым, то все в порядке, если же нет, то продолжим поиск устойчивого стационарного решения. Но прежде чем описывать алгоритм этого поиска, остановимся на определении устойчивости некоторого стационарного решения  $\tilde{u}(x) = \tilde{N}(x) - N_1$ .

Будем считать, что  $\tilde{u}(x)$  устойчиво, если для любого  $\epsilon > 0$  найдется такое  $\delta > 0$ , что для любой функции  $w(x)$ , удовлетворяющей условию

$$\sup_{x \in G} |w(x) - \tilde{u}(x)|,$$

будет выполняться неравенство

$$\sup_{x \in G} | [p(t)w](x) - \tilde{u}(x) | < \epsilon$$

для всех  $t > 0$ .

Заметим, что свойства спектральной (линейной) устойчивости и неустойчивости, с которыми мы имели дело раньше, являются более сильными, чем сформулированные в этом определении.

Пусть теперь стационарное решение  $\tilde{u}^0(x)$  неустойчиво. Тогда в любой его окрестности можно подобрать функцию  $w^1(x)$  такую, что  $[p(t)w^1](x)$  сходится к другому стационарному решению  $\tilde{u}^1(x)$ .

Сходимость всегда будет иметь место в силу убывания интеграла энергии. Не нарушая общности, можно считать, что  $w^1 > \tilde{u}^0$  для всех  $x$ , а сама  $w^1$  принадлежит классу  $W$ . Из теоремы сравнения для параболических уравнений следует, что новое стационарное решение  $\tilde{u}^1(x)$  удовлетворяет неравенству  $\tilde{u}^1(x) > \tilde{u}^0(x)$ . Если и оно неустойчиво, то аналогичным образом можно получить  $\tilde{u}^2 > \tilde{u}^1$  и т.д. Продолжая таким образом процесс поиска, мы тем самым строим упорядоченную цепочку стационарных решений, принадлежащую классу  $W$ .

Интуитивно ясно (и может быть точно доказано с применением довольно тонкой техники, базирующейся на использовании трансфинитной индукции), что рано или поздно такая итерационная процедура приведет к некоторому стационарному решению из класса  $W$ , которое будет устойчивым.

Тем самым мы показали, что даже простая система, но локализованная в области сложной формы, может порождать диссипативные структуры.

Заметим, что наложенное выше ограничение  $Q(a) = Q(b)$  не является необходимым. Существуют примеры областей, в которых возникают устойчивые диссипативные структуры, но это ограничение нарушается.

#### § 4. "Мягкие" диссипативные структуры

Здесь мы опишем метод построения так называемых "мягких" диссипативных структур, возникающих после потери устойчивости стационарного однородного по пространству решения системы

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D(\mu)\Delta N + f(\mu, \bar{N}) \quad (4.1)$$

где  $N(x, t)$  и  $f(\mu, N)$  —  $n$ -мерные векторы,  $D(\mu) = \text{diag} \| D_1, \dots, D_n \|$  — матрица коэффициентов диффузии ( $D_i > 0$ ). Уравнение (4.1) рассматривается в ограниченной области  $G \in \mathbf{R}^n$ , имеющей кусоч-

но-гладкую границу с ненулевыми внутренними углами. На границе  $\partial G$  заданы два типа граничных условий:

- 1) Неймана  $-(\partial N/\partial n)_{\partial G} = 0$ ;
- 2) Дирихле  $-(N)_{\partial G} = N^*$ ,

где  $N^*$  — стационарное однородное по пространству решение системы (4.1).

Какого же типа решения возникают у этой системы при "грубой" потере устойчивости решения  $N^*$  в результате изменения некоторого параметра в окрестности точки бифуркации?

Заменой переменных приведем систему (4.1) к виду

$$\frac{\partial u}{\partial t} = R(\mu)u + W(\mu, u) \quad (4.3)$$

где  $u = \{u_i = N_i - N_i^*, i = 1, \dots, n\}$ ,  $R(\mu) = D(\mu) + A(\mu)$ ,

$$D(\mu) = \text{diag} \| D_1, \dots, D_n \|.$$

$A(\mu) = \| a_{ij} \|$  — матрица Якоби  $W(\mu, \bar{u})$  — нелинейная вектор-функция,  $\mu$  — бифуркационный параметр. Будем считать, что  $R(\mu)$  и  $W(\mu, u)$  аналитичны по  $\mu$ .

Очевидно, что вместо граничных условий (4.2) мы будем иметь:

- 1)  $(\partial u/\partial n)_{\partial G} = 0$  — условия Неймана;
- 2)  $u|_{\partial G} = 0$  — условие Дирихле.

Уравнение (4.3) при любых значениях параметра  $\mu$  имеет тривиальное решение  $u^* = 0$ . Можно показать, что спектр линейного оператора  $R(\mu)$  точечный. Предположим, что существует такое значение параметра  $\mu$ , что тривиальное решение теряет устойчивость, т.е. хотя бы одно собственное значение оператора  $R(\mu)$  пересекает мнимую ось. Пусть при  $\mu = \mu_0$  одно простое собственное значение  $\lambda(\mu_0) = 0$ , при этом считаются выполненными условия трансверсальности  $-\text{Re} \lambda'_\mu(\mu_0) \neq 0$ , т.е. мнимая ось пересекается с ненулевой скоростью. Тогда, по теореме о центральном многообразии, для  $\mu$  из окрестности  $\mu_0$  существует однопараметрическое семейство стационарных решений, которые будут строиться следующим образом.

Будем искать эти бифуркационные решения в виде ряда по степеням малого параметра  $\epsilon$ , где главная часть разложения выбирается пропорциональной соответствующей критической собственной функции оператора  $R(\mu_0)$ :

$$\begin{pmatrix} u(\epsilon) \\ \mu - \mu_0 \end{pmatrix} = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\epsilon^n}{n!} \begin{pmatrix} u_n \\ \mu_n \end{pmatrix}. \quad (4.5)$$

Здесь  $\epsilon = (u(\epsilon), v^*)$  (Скобки означают скалярное произведение, а  $v$  и  $v^*$  — это ортонормированные собственные функции операторов  $R(\mu_0)$  и ему сопряженного  $R^*(\mu_0)$ , соответствующие нулевому собственному значению).

Так как решение должно быть аналитично по  $\mu$ , и мы ищем стационарное решение,  $\partial u/\partial t = 0$ , то уравнение (4.3) в окрестности решения  $(\mu_0, 0)$  в этом случае можно записать в виде степенного ряда по  $\tau = \mu(\epsilon) - \mu_0$ :

$$\begin{aligned}
 R(\mu)u + W(\mu, u) = & \left\{ R(\mu_0) + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{\tau^i}{i!} R_{\mu}^{(i)}(\mu_0) \right\} u + \\
 & + \sum_{n=2}^{\infty} \frac{1}{n!} W_u^{(n)}(\mu_0, \underbrace{u, \dots, u}_{n \text{ раз}}) + \\
 & + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{\tau^i}{i!} \sum_{n=2}^{\infty} \frac{1}{n!} W_{\mu u}^{(i)(n)}(\mu_0, \underbrace{u, \dots, u}_{n \text{ раз}}) = 0.
 \end{aligned} \tag{4.6}$$

Здесь  $R_{\mu}^{(i)}(\mu_0)$  — производная Фреше  $i$ -го порядка оператора  $R(\mu)$  по  $\mu$  в точке  $\mu = \mu_0$ ;  $W_u^{(n)}$  — полинейные операторы, возникающие при разложении оператора  $W(\mu, u)$  в ряд Тейлора,  $W_{\mu u}^{(i)(n)}$  — производная Фреше  $i$ -го порядка по  $\mu$  операторов  $W_u^{(n)}$  в точке  $\mu = \mu_0$ . Подставляя (4.5) в (4.6) и приравнивая члены с одинаковыми степенями по  $\epsilon$ , мы получаем

$$R(\mu_0)u_1 = 0 \tag{4.7}$$

$$R(\mu_0)u_2 + 2\mu_1 R_{\mu}^{(1)}u_1 + W_u^{(2)}(\mu_0, u_1, u_1) = 0 \tag{4.8}$$

$$\begin{aligned}
 & R(\mu_0)u_3 + 6\mu_1 R_{\mu}^{(1)}u_2 + 3\mu_1^2 R_{\mu}^{(2)}u_1 + 3\mu_2 R_{\mu}^{(1)}u_1 + \\
 & + 3W_u^{(2)}(\mu_0, u_1, u_2) + W_u^{(3)}(\mu_0, u_1, u_1, u_1) + \\
 & + \mu_1 W_{\mu u}^{(1)(2)}(\mu_0, u_1, u_2) = 0
 \end{aligned} \tag{4.9}$$

и т.д. К этим уравнениям необходимо добавить условия нормировки

$$(u_1, v^*) = 1, (u_n, v^*) = 0. \tag{4.10}$$

Из (4.7) и первого условия (4.10) сразу получаем, что  $u_1 = v$ . Для нахождения других членов разложения (4.5) заметим, что все остальные уравнения (4.8), (4.9)... , можно переписать в виде

$$R(\mu_0)u_i = \varphi_i(u_1, \dots, u_{i-1}; \mu_0, \mu_1, \dots, \mu_{i-1}), \tag{4.11}$$

где  $\varphi_i$  — некоторые функции, зависящие от  $u_k$ ,  $k = 1, \dots, i-1$ , и от  $\mu_s$ ,  $s = 0, \dots, i-1$ . Предположим, что эти наборы  $u_k$  и  $\mu_s$



нам известны. Второе условие нормировки (4.10) означает, что  $u_n$  лежит в пространстве, ортогональном  $v^*$ . Поэтому для существования единственного нетривиального решения уравнения (4.11) (при  $i = n$ ) необходимо и достаточно, чтобы  $\varphi_n$  было ортогонально  $v^*$ , т.е.

$$(\varphi_n, v^*) = 0. \quad (4.12)$$

Из этого условия мы можем определить неизвестное значение  $\mu_n$ , а затем, решив уравнение (4.11), найти  $u_n$ . Последовательно применяя описанную выше процедуру, можно найти  $\mu_1, \mu_2, \mu_3, \mu_4$  и т.д.

Вычислим несколько первых членов разложения (4.5). Из (4.8) получаем

$$2\mu_1(R_\mu^{(1)}v, v^*) + (W_n^{(2)}(\mu_0, v, v)v^*) = 0. \quad (4.13)$$

Так как

$$\lambda_\mu^i(\mu_0) = (R_\mu^{(1)}v, v) \neq 0, \text{ то}$$

$$\mu_1 = - \frac{(W_u^{(2)}(\mu_0, v, v), v^*)}{2(R_\mu^{(1)}v, v^*)} \quad (4.14)$$

Если  $\mu_1 \neq 0$ , т.е.  $(W_u^{(2)}(\mu_0, v, v), v) \neq 0$ , то бифуркационное решение в окрестности точки  $(\mu_0, 0)$  будет иметь вид  $u = \epsilon v$ , где  $\epsilon = (\mu - \mu_0)/\mu_1$ . Если же  $\mu_1 = 0$ , то используя условие разрешимости (4.12), из уравнений (4.8), (4.9) получаем

$$\mu_2 = - \frac{1}{3(R_\mu^{(1)}v, v^*)} (3W_u^{(2)}(\mu_0, u_1, v) + W_n^{(3)}(\mu_0, v, v, v), v). \quad (4.15)$$

При  $\mu_2 \neq 0$  бифуркационное решение снова имеет вид  $u = \epsilon v$ , но в отличие от предыдущего случая

$$\epsilon = \pm \sqrt{\left| \frac{\mu - \mu_0}{\mu_0} \right|}.$$

Мы не будем рассматривать вырождения более высокого порядка и ограничимся случаем  $\mu_2 \neq 0$ .

Для того чтобы ответить на вопрос, устойчивы или нет полученные решения (в смысле линейной устойчивости), достаточно определить знак выражения  $\mu \operatorname{Re} \{ \lambda'_\mu \}_{\mu_0}$  при малых  $\epsilon$ . Если  $\mu \operatorname{Re} \{ \lambda'_\mu \}_{\mu_0} > 0$ , то решения устойчивы, если же имеет место противоположное неравенство, то неустойчивы. На бифуркационных диаграммах (см. рис. 74) сплошная линия соответствует устойчивым решениям.

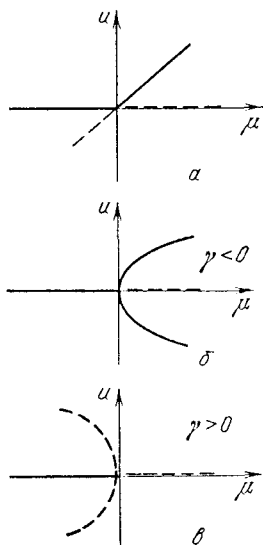


Рис. 74. Бифуркационные диаграммы для случаев  $\mu_1 \neq 0$  (а) и  $\mu_1 = 0$ ,  $\mu_2 \neq 0$  (б, в). Сплошной линией показаны устойчивые ветви решения, а штриховой — неустойчивые

В малой окрестности точки бифуркации решение определяется собственной функцией оператора  $R(\mu_0)$ , соответствующей нулевому собственному значению. Для систем вида (4.1), называемым еще системами "реакция-диффузия", собственная функция состоит из двух частей: пространственной, описывающей неоднородность по пространству и амплитудной, определяющей (правда, не полностью) растяжение пространственной неоднородности. Наибольший интерес представляет пространственная составляющая, полностью определяемая спектральной задачей для оператора Лапласа при соответствующих граничных условиях.

Так, в случае одномерного ареала возникающие после бифуркации неоднородные по пространству стационарные решения описываются синусоидой, при круговом ареале — "колпачком" в центре круга и т.д. Это и есть обычные формы "мягких" диссипативных структур.

### § 5. "Мягкие" диссипативные структуры в системе "хищник-жертва"

Проследим возникновение "мягких" диссипативных структур на примере конкретной системы "хищник-жертва", описанной в § 3 гл. V.

Используя для описания локальной динамики формулы (3.2) гл. V, уравнения модели можно записать в виде

$$\begin{aligned} \frac{\partial N_1}{\partial t} &= D_1 \Delta N_1 + N_1 \left( \frac{\alpha_0 N_1}{1 + N_1} - N_2 \right), \\ \frac{\partial N_2}{\partial t} &= D_2 \Delta N_2 + N_2 (N_1 - m_0 N_2). \end{aligned} \quad (5.1)$$

Здесь  $N_{1,2}(x, t)$  — плотности жертвы (1) и хищника (2),  $x \in \Omega$  — одномерная или двумерная область. На ее границе должны быть выполнены условия непроницаемости (Неймана).

Если  $\alpha_0 m_0 > 1$ ,  $\alpha_0 m_0^2 > 1$ , то система (5.1) имеет устойчивое однородное по пространству стационарное решение

$$N_1^* = \alpha_0 m_0 - 1, \quad N_2^* = (\alpha_0 m_0 - 1)/m_0.$$

Преобразуя (5.1) к виду (4.3), мы получаем систему этого вида с некоторой функцией  $W(\mu, u)$  и матрицей  $A$  с элементами:

$$\begin{aligned} a_{11} &= N_2^*/D_1 \alpha_0 m_0, & a_{12} &= a_{22} = -m_0 N_2^*/D_1, \\ a_{21} &= N_2^*/D_1. \end{aligned} \quad (5.2)$$

Здесь мы предварительно сделали масштабное преобразование времени  $t' = tD_1$  и выделили параметр  $\mu = D_2/D_1$ .

Пусть  $\Omega = [0, 1]$ . Из линейного анализа устойчивости (см. предыдущую главу) следует, что решение  $\{N_1^*, N_2^*\}$  теряет устойчивость (стационарным образом), если имеет место неравенство

$$\alpha_0 m_0 (\nu - m_0) > \nu, \quad (5.3)$$

где  $\nu = l^2/\pi^2 D_1$ . Это неравенство и неравенства, обеспечивающие существование нетривиального равновесия, будут выполняться, если  $0 < m_0 < \nu$ , а  $\alpha_0$  достаточно велико. Упростим ситуацию, полагая, что  $m_0 \sim 1$ ;  $\alpha_0, \nu \gg 1$ . Этим условиям можно дать следующую интерпретацию: во-первых, жертва обладает высокой плодовитостью и быстро размножается ( $\alpha_0 \gg 1$ ), во-вторых, поскольку  $\nu \sim l^2/\rho_1^2$ , где  $\rho_1 \sim \sqrt{D_1}$  — радиус индивидуальной активности, то это означает, что радиус индивидуальной активности жертвы мал по сравнению с размерами ареала.

Учитывая эти предположения, вместо (5.2) будем иметь

$$a_{11} \approx 1/D_1 m_0, \quad a_{12} = a_{22} \approx -1/(D_1 \alpha_0 m_0), \quad a_{21} \approx 1/(D_1 \alpha_0). \quad (5.4)$$

Минимальное значение бифуркационного параметра  $\mu_0 \approx 4\alpha_0^2 m_0^3$  достигается при критическом значении волнового числа  $k_0^2 \approx 1/(2D_1 m_0)$ .

Используя описанный выше способ построения "мягких" диссипативных структур и опуская выкладки, мы получаем стационарное устойчивое неоднородное по пространству решение системы (5.1) в виде

$$\begin{aligned} \tilde{N}_1(x) &\approx (\alpha_0 m_0 - 1) + \epsilon \alpha_0 \cos \frac{\pi i_0}{l} x, \\ \tilde{N}_2(x) &\approx \frac{(\alpha_0 m_0 - 1)}{m_0} + \frac{\epsilon}{2m_0^2} \cos \frac{\pi i_0}{l} x. \end{aligned} \quad (5.5)$$

Здесь  $i_0 \approx \frac{l}{\pi \sqrt{2D_1 m_0}} = \frac{l}{\pi \rho_1 C}$ , где  $D_1 = \frac{\rho_1^2}{4}$ ,  $C = \sqrt{\frac{m_0}{2}}$ ;

$\epsilon$  — малый параметр, выражающийся через  $\mu$  (см. предыдущий параграф). Асимптотическое решение (5.5) построено с точностью до членов  $o(\epsilon)$ .

Заметим, что длина пространственного периода, характеризующая неоднородность построенных решений, пропорциональна  $C\rho_1$ , т.е. возникающие диссипативные структуры имеют локальный характер.

Пусть теперь  $\Omega$  — прямоугольник  $0 \leq x_1 \leq l_1$ ;  $0 \leq x_2 \leq l_2$ . Здесь, хотя критическое значение  $\mu_0$  будет по-прежнему близко к  $4\alpha_0^2 m_0^2$ , но, в отличие от одномерного случая, оно реализуется уже не в одной точке  $(k_{01}, k_{02})$  плоскости волновых чисел  $\{k_1, k_2\}$ , а на целой дуге окружности. Пусть  $\theta = k_{01}^2 / (k_{01}^2 + k_{02}^2)$  — параметр вдоль этой дуги. Согласно нашему предположению ( $\nu \gg 1$ ), целые точки в плоскости  $\{k_1, k_2\}$  расположены достаточно часто. Поэтому та из них, на которой реализуется экстремум, находится очень близко к этой дуге, и может быть охарактеризована одним параметром  $\theta$ . В дальнейшем мы будем предполагать, что параметр  $\theta \in [0, 1]$  задан и отличен от  $1/4$  и  $3/4$  ("грубая" ситуация). Тогда, используя формулы (4.14), (4.15) из предыдущего параграфа, мы получим асимптотику стационарных решений (с точностью до  $o(\epsilon)$ ) в виде

$$\begin{aligned} \tilde{N}_1(x_1, x_2) &\approx (\alpha_0 m_0 - 1) + \epsilon d_0 \cos \frac{\pi i_{01}}{l_1} x_1 \cos \frac{\pi i_{02}}{l_2} x_2; \\ \tilde{N}_2(x_1, x_2) &\approx \frac{\alpha_0 m_0 - 1}{m_0} + \frac{\epsilon}{2m_0^2} \cos \frac{\pi i_{01}}{l_1} x_1 \cos \frac{\pi i_{02}}{l_2} x_2. \end{aligned} \quad (5.6)$$

Здесь

$$i_{01} \approx \frac{l_1 \sqrt{\theta}}{\pi \rho_1 C}, \quad i_{02} \approx \frac{l_2 \sqrt{1-\theta}}{\pi \rho_1 C}; \quad D_1 = \frac{\rho_1^2}{4}, \quad C = \sqrt{\frac{m_0}{2}}.$$

Эти структуры возникают при

$$\mu_0 = 4\alpha_0^2 m_0^3 + \epsilon^3 (\alpha_0^2 m_0 \chi Q) + o(\epsilon^2), \quad (5.7)$$

где

$$Q = \left[ \frac{37}{36} + \frac{(\varphi + 1)}{(\varphi - 1)^2} \right] [m_0 - m_0^{\text{кр}}(\varphi)],$$

$$\varphi = 16(\theta - 0,5)^2,$$

$\chi = 1$  для невырожденного случая и  $\chi = 4/3$  для вырожденного (при  $\varphi = 4$ );  $m_0^{\text{кр}}$  — это значение  $m_0$ , которое разделяет различные типы устойчивости полученного решения. Например, при  $m_0 > m_0^{\text{кр}}$

устойчивость имеет место при любом соотношении между  $k_{01}^2$  и  $k_{02}^2$ .

Заметим, что если  $l_{1,2} \gg \rho_1$ , то возникающие устойчивые диссипативные структуры при  $\theta$ , не лежащем в малой окрестности нуля или единицы, локальны по обеим пространственным переменным. Однако может случиться, что  $\theta$  (или  $1 - \theta$ ) достаточно мало. Тогда локальность структуры по переменной  $x_1$  (или  $x_2$ ) пропадает, т.е. по "ширине" области  $l_1$  (или  $l_2$ ) укладывается малое

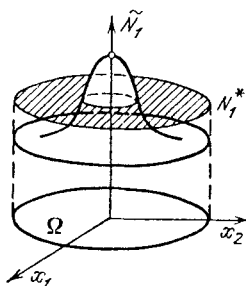


Рис. 75. Стационарное устойчивое распределение плотности жертв —  $\tilde{N}_1(x_1, x_2)$ . Штриховкой обозначен срез, соответствующий  $N_1^*$

число зон структуры. Примерно ту же самую картину мы получаем, если  $l_2 \gg l_1 \approx \rho_1$ . Тогда при любых  $\theta$  структура локальна только по переменной  $x_2$ , поскольку число зон, укладывающихся по ширине  $l_1$ , всегда мало.

И, наконец, рассмотрим теперь систему (5.1) в круговой области  $\Omega$ . Для облегчения расчетов положим:  $D_1 = 1$ ,  $\alpha_0 = 4/3_0 m_0 = 1$  радиус круговой области  $R \approx 11,5$ . Тогда коэффициенты матрицы Якоби —  $a_{11} = 1/4$ ;  $a_{12} = a_{22} = -a_{21} = -(1/3)$ . Критическое значение  $\mu_0 \approx 4,2$ . В этом случае при вариации  $\mu = D_2$  при малых  $\mu - \mu_0 > 0$  возникают устойчивые диссипативные структуры вида

$$\tilde{N}_1(r) = 1/3 + \epsilon J_0(r/3) + o(\epsilon), \quad (5.8)$$

$$\tilde{N}_2(r) = 1/3 + \frac{5\epsilon}{12} J_0(r/3) + o(\epsilon).$$

Здесь  $0 \leq r = \sqrt{x_1^2 + x_2^2} \leq R$ ,  $J_0$  — функция Бесселя нулевого порядка. Эта диссипативная структура имеет вид "колпачка" — такого, какой изображен на рис. 75. На этом рисунке показана картина стационарного распределения плотности жертв —  $\tilde{N}_1(x_1, x_2)$ .

## § 6. Диссипативные структуры в системе "хищник—жертва" (численный эксперимент)

До сих пор мы рассматривали возникновение диссипативных структур как следствие потери устойчивости однородного по пространству нетривиального равновесия системы. В этой ситуации существуют аналитические методы, которые позволяют нам определить и условия возникновения таких структур, и их форму. Но если нас интересует процесс развития диффузионной неустойчивости, соответствующий нескольким неустойчивым гармоникам, то здесь нет никаких аналитических методов. Единственный метод исследования — численный эксперимент. А подобная ситуация может приводить к очень интересным решениям, которые можно интерпретировать как локальное вымирание некоторых видов в определенных областях ареала, т.е. как возникновение "пятнистости" на однородном ареале.

При конкретных расчетах будем рассматривать систему "хищник — жертва" вида

$$\begin{aligned} \partial N_1 / \partial t &= \alpha(N_1)N_1 - N_1N_2 + D_1 \partial^2 N_1 / \partial x^2, \\ \partial N_2 / \partial t &= N_1N_2 - m(N_2)N_2 + D_2 \partial^2 N_2 / \partial x^2. \end{aligned} \quad (6.1)$$

На одномерном ареале  $x \in [0, l]$  с непроницаемыми границами (граничные условия Неймана —  $\{\partial N_{1,2} / \partial x\}_{x=0,l} = 0$ ).

Популяция жертвы — это популяция типа Олли с мальтузианской функцией

$$\alpha(N_1) = a + bN_1 - cN_1^2$$

Функция смертности хищника — линейная:  $m = m_0 + m_1N_2$ . Трофическая функция — вольтерровская. В качестве бифуркационного параметра мы рассматриваем отношение подвижностей  $\delta = D_2/D_1$ . При численном эксперименте, который был проведен Обридко И.В., предполагалось, что  $a = 35/9$ ,  $b = 16/9$ ,  $c = 1/9$ ,  $m_0 = 1$ ,  $m_1 = 2/5$ ,  $l = 5$ ,  $D_1 = 4$ . Рассматривались четыре значения параметра  $\delta$ :  $\delta_1 = 1,25 \cdot 10^{-2}$ ,  $\delta_2 = 1,25 \cdot 10^{-3}$ ,  $\delta_3 = 1,25 \cdot 10^{-4}$ ,  $\delta_4 = 1,25 \cdot 10^{-5}$ , т.е. моделировалась ситуация, когда хищник (потребитель) становился все менее и менее подвижным.

В качестве начальных условий (начальных распределений плотности) брались малые по амплитуде негладкие возмущения в середине ареала:

$$N_1^0 = \begin{cases} 5 & \text{при } \xi < 2; \xi \geq 3; \\ 4 + \xi & \text{при } 2 \leq \xi < 2,5; N_1^* = 5; \xi \in [0, 4]; \\ 6,5 - \xi/2 & \text{при } 2,5 \leq \xi < 3; \end{cases}$$

$$N_2^0 = \begin{cases} 10 & \text{при } \xi < 2; \xi \geq 3; \\ 8 + \xi & \text{при } 2 \leq \xi < 2,5; N_2^* = 10; \xi \in [0, 4]; \\ 13 - \xi & \text{при } 2,5 \leq \xi < 3. \end{cases}$$

Финальные распределения имели вид, изображенный на рис. 76, а-в. Для  $\delta = \delta_1$  получалась "трехгорбая" структура, для  $\delta = \delta_2$  получалась устойчивая структура, сильно отличающаяся от предыдущей числом и изрезанностью пиков. При  $\delta = \delta_3$  структура (см. рис. 76, в) была качественно похожа на предыдущую (рис. 76, б), отличаясь от нее несущественными деталями (высотой и изрезанностью пиков). При  $\delta = \delta_4$  получалась та же пространственная структура, что и при  $\delta = \delta_3$ .

Что же здесь происходит?

При изменении  $\delta$  меняется область устойчивости стационарного однородного решения системы (6.1), и в область неустойчивости попадает большое число гармоник. В случае  $\delta = \delta_1$  в область неустойчивости попадают гармоники с третьей по двенадцатую. По-видимому, шестая гармоника оказывается ведущей и формирует

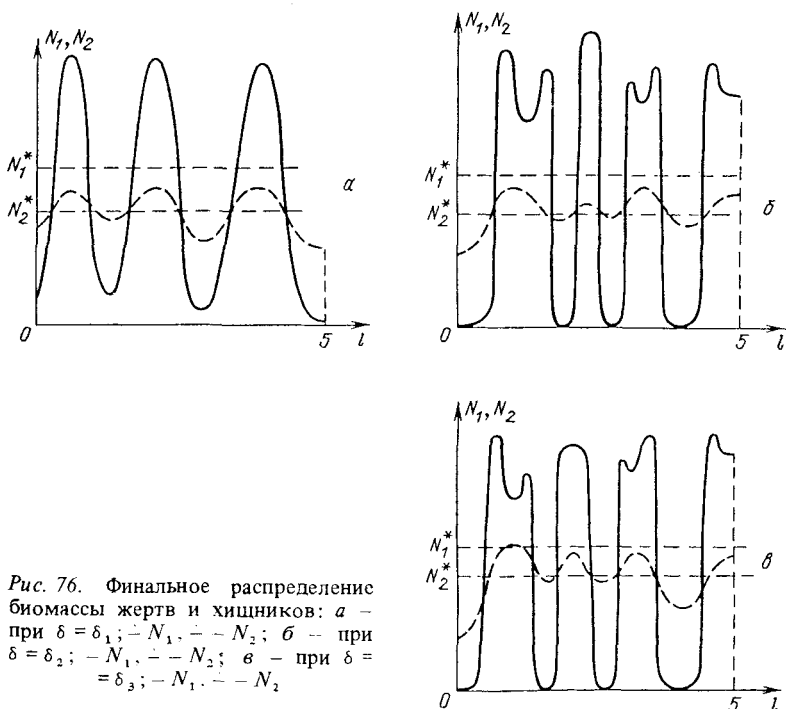


Рис. 76. Финальное распределение биомассы жертв и хищников: а — при  $\delta = \delta_1$ ; —  $N_1$ , - -  $N_2$ ; б — при  $\delta = \delta_2$ ; —  $N_1$ , - -  $N_2$ ; в — при  $\delta = \delta_3$ ; —  $N_1$ , - -  $N_2$

структуру из шести полуволн. При  $\delta = \delta_2$  в области неустойчивости находятся гармоники с четвертой по сороковую. Вероятно, восьмая гармоника в этом случае оказывается ведущей, и этим объясняется появление структуры из восьми полуволн, а суперпозиция остальных гармоник дает изреженность "основного" решения. При  $\delta = \delta_3$  и  $\delta = \delta_4$  ведущей остается восьмая гармоника, но из-за большого количества неустойчивых гармоник степень изрезанности увеличивается.

### § 7. Диссипативные структуры в системе "ресурс-потребитель"

Ранее, в первой (§ 14) и во второй (§ 12) главах мы уже рассматривали различные задачи типа "ресурс-потребитель" с неподвижным потребителем. Все они имели отношение к моделированию процессов самоочищения в проточных водоемах (будь то река или система проточных прудов биологической очистки) с прикрепленными макрофитами или перифитоном. В качестве ресурса рассматривались биогенные загрязнения, которые потребляются неподвижной водной растительностью. Естественно, что потребление биогенных веществ (растворенных азота и фосфора) приводит к росту биомассы растений. Простейшая модель этого процесса может быть записана в виде

$$\partial R / \partial t - v \partial R / \partial x = D \partial^2 R / \partial x^2 - V(R) V; \quad (7.1)$$

$$\partial N / \partial t = V(R) N - m N.$$

Здесь  $v$  — скорость течения реки (будем рассматривать реку),



Рис. 77. Зависимость функции смертности потребителя от его численности

$D$  — коэффициент адвективной диффузии,  $V(R)$  — трофическая функция. Координата  $x$  направлена по течению реки. Существенное отличие от ранее использованных моделей — это то, что мы считаем коэффициент естественной смертности потребителя  $m$  зависящим от его плотности  $N$  (см. рис. 77). Предположение вполне реальное (с точки зрения биологии), а кроме того, введение этой зависимости позволяет нам надеяться на существование в этой системе диссипативных структур. Мы считаем функцию  $m = m(N)$  монотонно возрастающей,  $m(0) = m_0$ . Очевидно, что для существования



нетривиального равновесия должно выполняться неравенство  $m_0 < V(\infty)$ .

Будем искать стационарные устойчивые решения (7.1) при следующих начальных условиях:

$$N(x, 0) = \begin{cases} N_0(x) > 0, & x \in [0, l], \\ 0, & x \notin [0, l], \end{cases}$$

$$R(x, 0) \rightarrow R_a \text{ при } x \rightarrow -\infty. \quad (7.2)$$

Эти условия описывают ситуацию, когда только на определенном участке есть растительность, а где-то далеко в верхнем течении реки постоянно сбрасываются загрязнения, так что, несмотря на унос с течением, там поддерживается постоянная концентрация загрязнений.

Так как для  $x \notin [0, l] N(x, 0) \equiv 0$ , то в силу уравнений  $N(x, t) \equiv 0$  для всех  $t > 0$ . Тогда из первого уравнения (7.1) при  $t \rightarrow \infty$  получаем

$$\begin{aligned} \tilde{R}(x) &= \tilde{R}(0) + \tilde{R}'_x(0) D/v (l^{(v/D)x} - 1) && \text{для } x < 0; \\ \tilde{R}(x) &= \tilde{R}(l) + \tilde{R}'_x(l) D/v (l^{(v/D)(x-l)} - 1) && \text{для } x > l. \end{aligned} \quad (7.3)$$

Поскольку  $\tilde{R}(-\infty) = R_a$ , то

$$v[\tilde{R}(0) - R_a] = D\tilde{R}'_x(0); \quad (7.4)$$

а так как мы ищем ограниченные на всей оси решения, то необходимо положить

$$\tilde{R}'_x(l) = 0. \quad (7.5)$$

Тогда  $\tilde{R}(x) \equiv \tilde{R}(l) = R_l$  для  $x > l$ , т.е. стационарное распределение

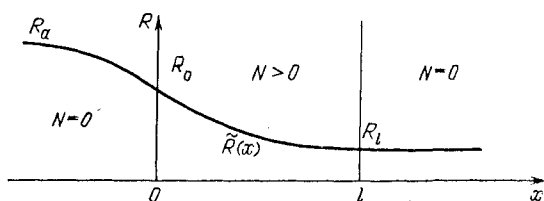


Рис. 78. Возможный вид стационарного распределения ресурса  $\tilde{R}(x)$

плотности ресурса при выходе из зоны с ненулевой плотностью потребителя будет постоянным (рис. 78).

Итак, для отыскания стационарных решений мы получили краевую задачу для системы (здесь и в дальнейшем знак  $\sim$ , введенный для обозначения стационарности, будем опускать)

$$Dd^2R/dx^2 - v dR/dx - V(R)N = 0, \quad [V(R) - m(N)]N = 0 \quad (7.6)$$

с граничными условиями (7.4), (7.5) на концах отрезка  $[0, l]$ .

Вообще говоря, второе уравнение (7.6) имеет два решения:  $N_1 \equiv 0$  и  $N_2$ , где  $N_2(R)$  находится из уравнения  $m(N) = V(R)$ . Очевидно, что для его существования необходимо:  $m(0) = m_0 < < V(\infty)$  а для его положительности —  $R > \hat{R}$ , где  $\hat{R}$  — корень уравнения  $V(\hat{R}) = m_0$ . Можно показать, что по отношению к локальным возмущениям плотности  $N$  на отрезке  $[0, 1]$  при  $R \leq \hat{R}$  устойчиво тривиальное решение  $N_1$ , а при  $R > \hat{R}$  — решение  $N_2$ . Тогда в первом уравнении (7.6) вместо  $V(R)N$  можно рассматривать функцию  $G(R)$ , определяемую как

$$G(R) = \begin{cases} 0 & \text{при } R \leq \hat{R}, \\ V(R)N_2(R) & \text{при } R > \hat{R}. \end{cases} \quad (7.7)$$

Ясно, что при  $R > \hat{R}$   $G(R) > 0$ , причем она монотонно возрастает с ростом  $R$ .

Если теперь ввести новые фазовые переменные  $\{R, \xi\}$ ,  $\xi = vR - D R'_x$ , то в этих переменных первому уравнению (7.6) будет соответствовать система

$$\frac{d\xi}{dx} = -G(R); \quad \frac{dR}{dx} = \frac{1}{D}(vR - \xi). \quad (7.8)$$

Очевидно, что траектории, удовлетворяющие граничному условию (7.4), должны начинаться на горизонтальной прямой  $\xi = vR_a$ , а условию (7.5) — заканчиваться на прямой  $\xi = vR$  (рис. 79, а, б).

Длина перехода  $\Delta x$  (например, от точки  $K$  до точки  $L$  на рис. 79, а) равна

$$\Delta x(\xi_0, \xi_1, R_0) = \int_{\xi_1}^{\xi_0} \frac{d\xi}{G[R(\xi)]},$$

где  $\xi_0 = vR_a$ ,  $\xi_1 = vR_1$ . Ясно, что  $R_1$  однозначно определяется заданием  $R_K$ , а из монотонности  $G(R)$  следует, что если  $R_K^{(1)} > R_K^{(2)}$ , то  $\Delta x(R_K^{(1)}) < \Delta x(R_K^{(2)})$ .

Таким образом, длина отрезка  $\Delta x$ , на котором происходит переход системы (7.8) с горизонтальной прямой  $\xi = vR_a$  на прямую  $\xi = vR$ , возрастает по мере перемещения траекторий в сторону меньших значений  $R$  ( $\hat{R} < R < R_a$ ). Аналогичный результат имеет место и при  $R \geq R_a$ , но здесь переход происходит с одной горизонтали на другую.

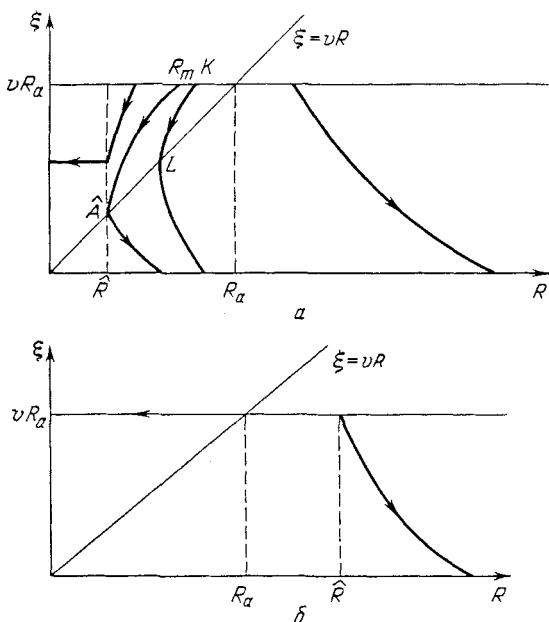


Рис. 79. Фазовый портрет системы (7.8): а – при  $\hat{R} < R_a$ ; б – при  $\hat{R} > R_a$

Очевидно, что при  $R_a \leq \hat{R}$  наша краевая задача не имеет решения ни для какого  $l$  (см. рис. 79, б). Если же  $R_a > \hat{R}$ , то решение существует по крайней мере для некоторого интервала  $l \in (0, l_{\max})$ . Траектория, соответствующая  $l_{\max}$  – это входящая сепаратриса равновесной точки  $\hat{A} = \{\hat{R}, \hat{\xi} = v\hat{R}\}$ . Определим условия, при которых эта входящая сепаратриса существует.

Матрица линеаризованной системы (7.8) имеет вид

$$\begin{vmatrix} 0 & -G'_R(\hat{R}) \\ -1/D & v/D \end{vmatrix}.$$

Видно, что  $\hat{A}$  – седловая точка, если  $0 < G'_R(\hat{R}) < \infty$ . Так как  $G'_R(\hat{R}) = V'_R(\hat{R})N(\hat{R}) + V(\hat{R})N'_R(\hat{R}) = V(\hat{R})\{V'_R(\hat{R})/m'_N(0)\}$ , то это условие всегда имеет место, если  $m'_N(0) > 0$ . Поскольку для сепаратрисы  $\Delta x = \infty$ , то  $l_{\max} = \infty$  и при  $m'_N(0) > 0$  краевая задача имеет единственное решение для любых  $l$ .

Рассмотрим теперь ситуацию, когда растения растут на нескольких отделенных друг от друга "мертвыми" зонами (где  $N \equiv 0$ )

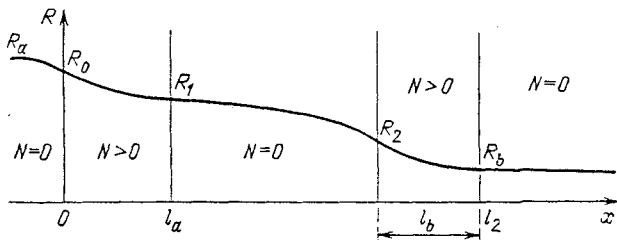


Рис. 80. Стационарное распределение  $R(x)$  для случая двух участков (двух переключений)

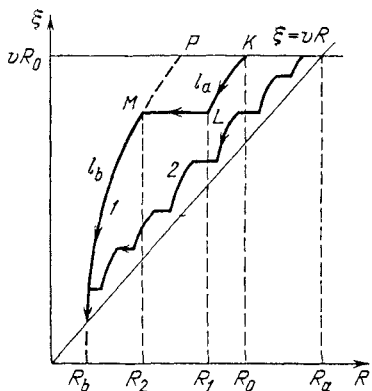


Рис. 81. Фазовая траектория для случая двух переключений (1). Показана также траектория, аппроксимирующая "скользящий" режим (2)

участках. Пусть нам заданы два участка, где  $N > 0$  —  $l_a$  и  $l_b$  (см. рис. 80). Они разделены участком, где  $N \equiv 0$ . Наша задача состоит в том, чтобы имея при  $x = -\infty$  концентрацию  $R_a$ , выбрать  $l_a$  и  $l_b$  так, чтобы концентрация снизилась до  $R_b$ . Траектория, соответствующая искомому решению, изображена на рис. 81. Начинаясь в точке  $K$  (чему соответствует  $R = R_0$ ), она опускается до точки  $L$  ( $R_L = R_1$ ), затем идет отрезок  $LM$ , соответствующий "мертвой" зоне, и, наконец, отрезок  $MI_b$ , соответствующий прохождению участка  $l_b$ . Интересно, что если бы участки  $l_a$  и  $l_b$  не были бы разделены "мертвой" зоной, то для достижения того же эффекта понадобился бы участок  $l' > l_a + l_b$ . Это легко видеть, если рассмотреть траекторию, соответствующую движению по участку  $l'$  (траектория  $PMI_b$ ). Сравнивая длины  $\Delta x(P, M)$  и  $\Delta x(K, L)$ , соответствующие двум сторонам траекторного параллелограмма  $PMLK$ , мы сразу можем сказать, что  $\Delta x(P, M) > \Delta x(K, L)$ , так как выше было показано, что меньшим  $R$  соответствуют большие  $\Delta x$ . Отсюда сразу следует наше утверждение ( $l' > l_a + l_b$ ).

Этот результат имеет любопытную экологическую интерпретацию: оказывает, что при очистке сточных вод с помощью водных растений (или даже активного ила) более выгодно размещать эти

"активные" участки "в разбивку", чем сплошным массивом. Например, иметь серию очистных прудов, соединенных каналами, чем один общий пруд той же суммарной длины.

Возвращаясь опять к рис. 81, можно видеть, что этот эффект тем сильнее, чем ближе траектория с переключениями лежит к прямой  $\xi = vR$ . Можно показать, что максимальный эффект достигается лишь в "скользящем" режиме при бесконечном числе переключений.

Перейдем затем к рассмотрению устойчивости этих решений. Пусть  $\tilde{R}(x)$ ,  $\tilde{N}(x)$  — одно из стационарных решений исходной задачи. Обозначим через  $S$  множество всех  $x \in \mathbf{R}$ , для которых  $\tilde{N}(x) > 0$ . Выберем начальные возмущения  $r_0(x)$  и  $n_0(x)$  так, чтобы  $n_0(x) = 0$  для  $x \notin S$  и  $\int_{\mathbf{R}} r_0^2 dx < \infty$ . Если ввести обозначения  $L = D\partial^2/\partial x^2 - v\partial/\partial x$ ;  $A(x) = V[\tilde{R}(x)]$ ;  $B(x) = V'_R[\tilde{R}(x)]\tilde{N}(x)$ ;  $C(x) = m'_N[\tilde{N}(x)]\tilde{N}(x)$ ;  $r(x, t) = R(x, t) - \tilde{R}(x)$ ;  $n(x, t) = N(x, t) - \tilde{N}(x)$ , то линеаризованная в окрестности этого решения системы (7.1) запишется в виде

$$\partial r/\partial t = Lr - Br - An, \quad \partial n/\partial t = Br - Cn, \quad x \in S. \quad (7.9)$$

Заметим, что при  $x \notin S$  вместо (7.9) будем иметь

$$\partial r/\partial t = Lr. \quad (7.10)$$

Пусть

$$\beta(x) = \begin{cases} A(x)/B(x) & \text{при } x \in S, \\ 0 & \text{при } x \notin S. \end{cases}$$

Рассмотрим функционал

$$W_{\Omega}(r, n) = \int_{\Omega} [r^2(x) + \beta(x)n^2(x)] dx.$$

Если предположить, что

$$r(\mp \infty) = \frac{\partial r}{\partial x}(\mp \infty) = 0,$$

то, взяв производную этого функционала вдоль траекторий системы (7.9) и (7.10), мы получим

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \frac{dW_R}{dt} &= \int_R r(Lr - Br) dx - \int_R \beta C n^2 dx \leq \\ &\leq -\text{const } W_S - D \int_R \left( \frac{\partial r}{\partial x} \right)^2 dx \leq 0. \end{aligned}$$

Так как  $W_R \geq 0$ , то отсюда сразу следует устойчивость (по Ляпунову) построенных стационарных решений.

## § 8. Заключение

По-видимому, этим можно закончить как описание некоторых методов построения диссипативных структур, так и конкретных их примеров. Правда, некоторая интересная информация, имеющая отношение к диссипативным структурам, будет еще сообщена в следующей главе. А здесь мне бы хотелось остановиться на одной гипотезе, надеясь, что она стимулирует развитие исследований в этом направлении.

Как до сих пор в основном развивались исследования по диссипативным структурам? Шли по пути как увеличения числа уравнений типа "реакция – диффузия", так и по пути все более усложненного (более "нелинейного") описания локальных взаимодействий. Форма областей же, в которых искались диссипативные структуры, оставались простыми и примитивными (на плоскости – прямоугольник, круг). Но в окружающей нас природе эти формы встречаются крайне редко. Достаточно взглянуть на карты ареалов распространения различных видов (или популяций) растений или животных – до чего же причудливыми бывают их границы. Или излюбленный процесс ученых, занимающихся диссипативными структурами – морфогенез. Ведь только лишь на самых первых стадиях развивающийся организм имеет простую форму, затем формы резко усложняются. Заметим, кстати, что основное топологическое свойство простых форм, используемых в теории (круга, прямоугольника) – выпуклость, очень редко присуще реальным формам живой природы (будь то ареал обитания или развивающийся организм). С другой стороны, в § 3 было показано, что даже простая система, динамика которой описывается одним уравнением, но в сложной области, где нарушено условие выпуклости, порождает диссипативную структуру. Заметим, что та же самая система, но помещенная в простую область диссипативной структуры, не порождает.

Все сказанное выше позволяет нам сформулировать гипотезу о том, что в многочисленных явлениях живой природы, которые так или иначе можно трактовать как диссипативные структуры, наряду с локальными взаимодействиями, такую же, а может быть, и большую роль играет форма границы. Именно форма границы порождает диссипативные структуры. В генетике форма ареала может определить процессы пространственной генетической дифференциации и начала видообразования. В экологии форма границы экосистемы может определить ее пространственную структуру: непрерывную или дискретную, "пятнистую". В морфогенезе форма границы может задать выбор того или иного пути развития. . . К сожалению, в настоящий момент не существует математических методов, позволяющих эффективно выявлять влияние формы

границы на возникновение и формы возникающих диссипативных структур. А хотелось, чтобы эти методы появились, хотя бы для того, чтобы подтвердить или отвергнуть сформулированную выше гипотезу.

## § 9. Библиография и комментарии

§ 1, 2. Первый анализ проблемы неустойчивости пространственно-неоднородных решений одного уравнения типа "реакция – диффузия" при однородных условиях Неймана на концах одномерного отрезка, был проделан в работе:

Chafee N. Asymptotic behavior for solutions of one – dimensional parabolic equation with homogenous Neumann boundary conditions//J. Diff. Eq. – 1975. – V. 18. – P. 111–134.

Обобщение этого результата на случай произвольной ограниченной выпуклой области с достаточно гладкой границей было сделано в:

Casten R.G., Holland C.J. Instability results for reaction–diffusion equations with Neumann boundary conditions//J. Diff. Eq. – 1978. – V. 27. – P. 266–273.

Что же касается неограниченных областей, то здесь ситуация несколько более сложная. Так, например, на одномерном неограниченном ареале могут (как мы видели в гл. I) существовать решения типа бегущих волн – "волн переброса" из одного устойчивого состояния равновесия в другое, тоже устойчивое. Направление распространения этой волны определяется знаком интеграла от локальной функции роста численности популяции по отрезку фазовой переменной, заключенному между этими положениями равновесия. Если этот интеграл равен нулю, то и скорость будет нулевой, т.е. бегущая волна станет стоячей и превратится, по сути дела, в диссипативную структуру. Однако условие равенства нулю интеграла не является грубым, и если рассматривать только грубые эффекты, то приведенный выше результат с неустойчивости сохраняется и для неограниченной прямой. Подробнее см. в статье:

Разжевайкин В.Н. Неустойчивость стационарных неоднородных решений задачи Коши для квазилинейного параболического уравнения и ее экологические применения//ЖВМ и МФ. – 1980. – Т. 20, № 5. – С. 1328–1333.

§ 3. Изложение этого параграфа основывается на работе:

Matano H. Asymptotic behavior and stability of solutions of semilinear diffusion equations//Publ. RIMS, Kyoto Univ. – 1979. – V. 15. – P. 401–454.

В этой работе, кроме уже упоминавшегося выше результата о неустойчивости стационарных неоднородных по пространству решений для выпуклых областей, впервые построена устойчивая диссипативная структура, порождаемая одним квазилинейным пара-

болическим уравнением в невыпуклой области ("гантели"). Эту работу также можно рекомендовать как хорошее введение в теорию уравнений типа "реакция — диффузия", определенных на ограниченных областях.

§ 4—6. Литература, имеющая отношение к возникновению диссипативных структур в системах уравнений типа "реакция—диффузия", в настоящее время огромна и невероятно разнообразна. Даже ее краткий обзор может занять десятки и сотни страниц. Поэтому мы останавливаемся либо на некоторых узловых работах, либо приводим библиографию книг учебно-монографического характера, либо называем те работы, которые хорошо известны автору как приложения этой теории к задачам математической экологии.

При построении "мягких" диссипативных структур используется (как это видно из § 4) техника теории бифуркаций в подходящих функциональных пространствах. Подробное изложение этой техники можно найти в книге:

S a t t i n g e r D.H. Topics in stability and bifurcation theory//Lecture Notes in Math., 309. — Berlin, Heidelberg, N.-Y.: Springer, 1973. — 247 p.

Все идейные концепции этой теории базируются на построениях в некотором конечномерном пространстве, после чего она приобретает весьма элементарный характер. См. по этому поводу книгу:

И о с с Ж., Д ж о з е ф Д. Элементарная теория устойчивости и бифуркаций/Пер. с англ. — М.: Мир, 1983. — 300 с.

Среди "прикладных" (в приложении к математической экологии) работ очень интересными, по моему мнению, являются работы:

Р а з ж е в а й к и н В.Н. О возникновении стационарных диссипативных структур в системе типа "хищник — жертва"//Автоволновые процессы в системах с диффузией. — Горький, ИПФ АН СССР, 1981. — С. 243—251.

Р а з ж е в а й к и н В.Н. Исследование пространственных структур в задачах математической экологии//ЖВМ и МФ. — 1982. — Т. 22, № 3. — С. 611—622.

Расчеты в §6 выполнены И.В. Обдирко.

§ 7. Здесь мы, в основном, следуем работе:

Р а з ж е в а й к и н В.Н. Модель биологической самоочистки проточных водоемов//Проблемы экологического мониторинга. — 1985. — Т. VII. — С. 264—273.



## ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ: ТЕОРИЯ И РЕАЛЬНОСТЬ. "ШРЕДИНГЕРОВСКИЕ" СИСТЕМЫ

### § 1. Введение

В предыдущих главах мы достаточно подробно рассмотрели теорию диссипативных структур и убедились, что эта теория описывает не что иное, как бифуркацию решений систем параболических уравнений, а именно при изменении некоторого параметра старое решение теряет устойчивость, но взамен возникают новые устойчивые решения. Эти решения стационарны, т.е. они не зависят от времени. В какой-то степени их можно считать катастрофами, но о катастрофах речь пойдет в следующей главе, а пока мы этой терминологии использовать не будем.

Удивительно, что интерес к этим неоднородным по пространству, но устойчивым образованиям возник сравнительно недавно (и то лишь благодаря химическим и биологическим приложениям), хотя сплошь и рядом мы видим структуры, существующие только за счет диссипации или протока энергии через них, например, в физике и технике. Может быть это объясняется, тем, что именно в биологии мы ждем какого-то чуда: нарушения второго закона термодинамики, отрицательной энтропии и т.п. Однако никакого чуда нет: любая организация, любая структура существует в пространстве и времени только за счет диссипации энергии — разница лишь в характерных временах существования.

Однако усложнение структур не безгранично: для поддержания более сложной структуры требуется и больше энергии, которую необходимо рассеять, иначе дело может кончиться катастрофой. В экологии это особенно наглядно видно на примере трофических цепей. Если измерять сложность трофической цепи ее длиной, то, как мы показали в нашей книге\*), увеличение длины трофической цепи обязательно должно сопровождаться экспоненциальным ростом входного потока энергии.

Если теперь обратиться к столь сложной системе, как наша цивилизация, то ее прогресс, приводящий к увеличению сложности ее структуры, возможен только за счет растущего быстрее, чем

\*) Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — С. 170—216.

экспонента, производства и потребления энергии. Но механизмы диссипации энергии в экологической нише нашей цивилизации, называемой окружающей средой или биосферой, не успевают за этой эволюцией, и возникает граница потребления, определяемая климатическими факторами. Изменения климата, вызванные сверхэкспоненциальным ростом потребления энергии, могут привести к бифуркации, потере устойчивости старой структуры окружающей среды и возникновению новых структур, к которым цивилизация еще не адаптирована.

После этих глобальных рассуждений вернемся к более частным проблемам и зададимся вопросом: а можно ли наблюдать диссипативные структуры в окружающей нас природе, причем не на микроуровне (их там наблюдают и довольно много), а на уровнях большего масштаба? Причем это не должно быть экзотическим явлением, а достаточно обыденным и легко наблюдаемым. Для ответа на этот вопрос обратимся к такому прозаическому, но очень интересному с точки зрения экологии объекту, как болото.

## § 2. Построение модели, описывающей рельеф верхового болота

Функционирование экосистем верховых болот сопровождается интенсивным отложением торфа. В результате первичный рельеф местности выравнивается, но вместо него образуется новый, болотный рельеф: выпуклая форма болотной поверхности, причем центр может на 10 м превышать уровень на границе (см. рис. 82). Однако форма характерна лишь для небольших болот, с ростом размера меняется и рельеф болота. На его поверхности возникают регулярные периодические структуры понижений и повышений.

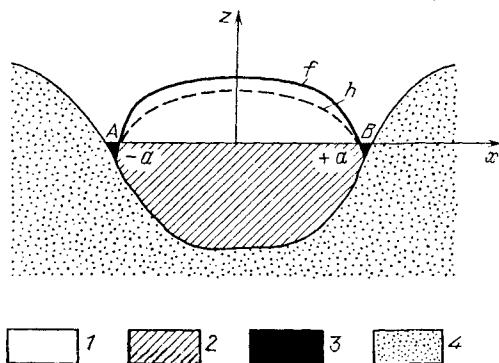


Рис. 82. Примерный профиль верхового болота: 1 – верховой торф, 2 – низинный торф, 3 – вода, 4 – подстилающая порода,  $f$  – поверхность болота,  $h$  – поверхность водного зеркала

Это так называемый грядово-мочажинный или грядово-озерковый комплекс. Наверное, мы все видели на болотах эти чередования кочек и мокрых низких мест или небольших озерков.

Сейчас более или менее принято, что развитие болотного рельефа обусловлено неравномерностью торфонакопления в различных участках болота. Локальная скорость этого процесса зависит, в основном, от гидрологии данного участка, уровня болотных вод и проточности. Есть серьезные соображения в пользу того, чтобы считать, что самое сильное влияние на скорость образования торфа оказывает уровень болотных вод. Поэтому мы предположим, что

$$\frac{\partial f}{\partial t} = F[f(x, y, t) - h(x, y, t)], \quad (2.1)$$

где  $f$  — высота поверхности болота,  $h$  — высота поверхности водного зеркала, отсчитываемые от уровня так называемых "окраек" (см. рис. 82),  $(f - h)$  — уровень болотных вод.

Предположим также, что движение воды в торфе описывается гидравлической теорией, тогда

$$\begin{aligned} \frac{\partial h}{\partial t} = & \frac{\partial}{\partial x} \left( \left\{ \int_0^h K(f-z) dz \right\} \frac{\partial h}{\partial x} \right) + \\ & + \frac{\partial}{\partial y} \left( \left\{ \int_0^h K(f-z) dz \right\} \frac{\partial h}{\partial y} \right) + P - E(f-h). \end{aligned} \quad (2.2)$$

Здесь  $K$  — коэффициент фильтрации,  $P$  — осадки,  $E$  — испарение. Граничные условия (на границе болота  $\Gamma$ ) целесообразно задать в виде

$$h|_{\Gamma} = 0, \quad f|_{\Gamma} = \varphi. \quad (2.3)$$

Так как водопроницаемость торфа быстро уменьшается с глубиной, то линию АВ можно считать водоупорным слоем, если над ней расположен достаточно мощный слой торфа, т.е. при  $f(x, y, t) \geq \mu$ , где  $\mu$  — корень уравнения  $K(\mu) = 0$ . Ясно, что и начальное распределение  $f(x, y, 0)$  должно удовлетворять этому условию:

$$f(x, y, 0) \geq \mu. \quad (2.4)$$

Мы будем рассматривать осесимметричную задачу, считая, что граница  $\Gamma$  представляет собой окружность с радиусом  $a$ .

Необходимо еще задать конкретный вид зависимостей  $F$ ,  $K$  и  $E$ . Зависимость коэффициента фильтрации от уровня болотных вод хорошо изучена экспериментально и обычно аппроксимируется функцией

$$K(f-h) = \frac{B}{(f-h+d)^m}, \quad (2.5)$$

где  $B$ ,  $d$  и  $m$  – эмпирические параметры. С достаточной степенью точности  $m \approx 3$ . Для описания эвапотранспирации  $E$  используется зависимость

$$E(f-h) = E_0 e^{-\lambda(f-h)}. \quad (2.6)$$

С зависимостью скорости образования торфа дело обстоит сложнее. Здесь вряд ли возможны прямые эксперименты. Однако известно, что рост торфяного слоя прекращается при низком уровне болотных вод (осушение) и в болотных озерах при наличии открытой

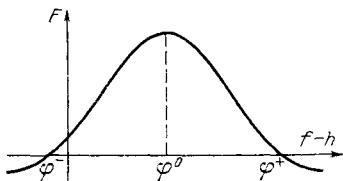


Рис. 83. Зависимость скорости торфообразования от уровня болотных вод

водной поверхности (затопление). Учитывая эти соображения, аппроксимируем зависимость  $F(f-h)$  функцией (см. рис. 83):

$$F(f-h) = A \exp\{-(f-h-\varphi_0)^2/\sigma\} - \alpha. \quad (2.7)$$

Ясно, что  $(A - \alpha)$  – это максимальная скорость вертикального роста болота при "оптимальном" ( $\varphi_0$ ) уровне болотных вод. Заметим, что эта аппроксимация нам понадобится только при машинных экспериментах; для качественного анализа нам достаточно лишь предположения, что  $F$  обращается в нуль в двух точках ( $\varphi^+$  и  $\varphi^-$ ), а на интервале между ними  $F > 0$ .

### § 3. Стационарная форма болота. Модель и реальность

Будем искать какое-либо стационарное решение сформулированной выше задачи. По-видимому, это решение будет описывать одну из возможных форм болотной поверхности ( $f^*(x, y)$ ).  $h^*(x, y)$  будет соответственно описывать стационарную форму водного зеркала. Эти решения должны удовлетворять уравнениям

$$\frac{\partial}{\partial x} \left( \left\{ \int_0^{h^*} K(f^* - z) dz \right\} \frac{\partial h^*}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left( \left\{ \int_0^{h^*} K(f^* - z) dz \right\} \frac{\partial h^*}{\partial y} \right) + u^* = 0, \quad (3.1)$$

$$F(f^* - h^*) = 0, \quad (3.2)$$

где  $u^* = P - E(f^* - h^*)$  и граничным условиям (2.3). Так как  $F$  обращается в нуль в точках  $\varphi^+$  и  $\varphi^-$  (см. рис. 83), то сначала рас-

смотрим решение, удовлетворяющее условию  $f^*(x, y) - h^*(x, y) = \varphi^+$ ,  $x, y \in \Omega: x^2 + y^2 \leq a^2$ .

Задавая конкретный вид зависимости  $K = K(f - h)$  в (3.1) и учитывая, что  $f^* = h^* + \varphi^+$ , получим (при  $m = 3$ )

$$\frac{\partial}{\partial x} \left( V \frac{\partial h^*}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left( V \frac{\partial h^*}{\partial y} \right) + u^* = 0, \quad (3.3)$$

где

$$V = \frac{B}{2} \left[ \frac{1}{(\varphi^+ + d)^2} - \frac{1}{(h^* + \varphi^+ + d)^2} \right].$$

Введем новую переменную

$$H = \frac{h^*}{(\varphi^+ + d)^2} + \frac{1}{h^* + \varphi^+ + d}.$$

Легко проверить, что

$$\frac{\partial H}{\partial x} = \frac{2V}{B} \frac{\partial h^*}{\partial x}, \quad \frac{\partial H}{\partial y} = \frac{2V}{B} \frac{\partial h^*}{\partial y}. \quad (3.4)$$

Тогда, подставляя (3.4) в (3.1), получим

$$\frac{\partial^2 H}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} = -\frac{2u^*}{B} \quad (3.5)$$

с условием на границе  $\Gamma: x^2 + y^2 = a^2$

$$H|_{\Gamma} = \frac{1}{\varphi^+ + d}. \quad (3.6)$$

Эта задача решается просто, и в результате, возвращаясь к старым

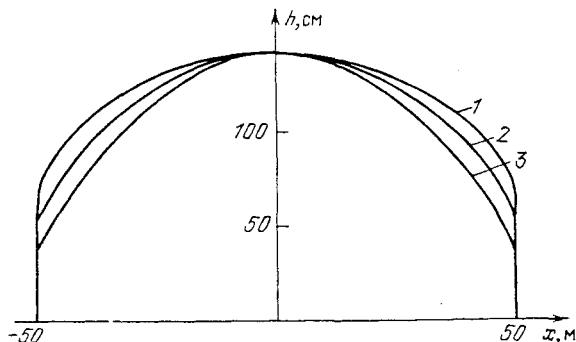


Рис. 84. Профиль болота в стационарном состоянии (2), для сравнения изображены эллипс (1) и парабола (3) — кривые, применявшиеся ранее для описания профиля болот по эмпирическим данным

переменным, будем иметь

$$h^*(x, y) = (\varphi^+ + d)^2 (\alpha + \sqrt{\alpha^2 + 2d/(\varphi^+ + d)}), \quad (3.7)$$

где

$$\alpha = \frac{P - E_0 e^{-\lambda \varphi^+}}{B} [a^2 - (x^2 + y^2)]. \quad (3.8)$$

Зная  $h^*$ , уже легко можно найти и зависимость для стационарной формы болота  $f^* = \varphi^+ + h^*$  (см. рис. 84). Однако это стационарное решение не единственно, так как  $F$  обращается в нуль в двух точках:  $\varphi^+$  и  $\varphi^-$ . Аналогично можно построить и решение для случая  $f^* - h^* = \varphi^-$ . Ясно, что второе решение ( $f^* = h^* + \varphi^-$ ,  $\varphi^- < 0$ ) описывает случай, когда слой торфа покрыт водой, и здесь, может быть, имеет смысл говорить не о болоте, а о мелководном озере с торфяным дном (они тоже существуют в природе).

Вопрос об устойчивости описанных выше стационарных решений здесь не исследовался: мы ограничились констатацией факта, что существуют природные объекты, которые описываются этими решениями. С другой стороны, могут существовать решения, представляющие собой объединение участков с  $f_1^* = h_1^* + \varphi^+$  и  $f_2^* = h_2^* + \varphi^-$ . Такие объединения можно рассматривать как грядово-мочажинные комплексы. Условия возникновения и существования подобных стационарных распределений: вид начального распределения, величина эффективных осадков, коэффициент фильтрации, диаметр болота — исследовались с помощью машинной имитации.

#### § 4. Зависимость рельефа болота от его диаметра: имитация и эмпирика

В.В. Мазинг, используя метод эмпирического обобщения, связал тип рельефа болотной поверхности с наименьшим ("лимитирующим") диаметром депрессии "первичного" рельефа местности, границы которой определяют пределы распространения болота. Мало-му лимитирующему диаметру ( $D < 0,5 \div 0,6$  км) соответствует выпуклое верховое болото без мочажин, при  $D \geq 0,6$  км обычно формируется верховое болото с небольшими мочажинами и т.д. Мы попытались воспроизвести этот "эффект Мазинга" в имитационных экспериментах с нашей моделью. При этом зависимость для коэффициента фильтрации мы брали в форме

$$K(f - h) = K_0 e^{-b(f-h)}, \quad (4.1)$$

близкой к (2.5). Здесь  $K_0 = 9,83$  см/с,  $b = 0,25$  см<sup>-1</sup>.

Так как в условиях умеренных широт в результате транспирации высшими растениями и перехвата осадков моховым покровом уменьшения эвапотранспирации с ростом  $(f - h)$  практически не

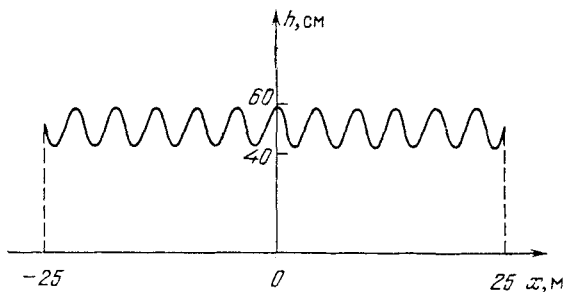


Рис. 85. Начальный профиль болота в имитационных экспериментах

происходит, то можно считать, что  $E \approx E_0 = \text{const}$ , где  $E_0$  — испарение с открытой водной поверхности. Полагая, что осадки  $P \approx \text{const}$ , мы в каждом эксперименте будем считать величину эффективных осадков  $u^*$  постоянно, но от эксперимента к эксперименту она будет варьироваться. Дело в том, что процесс возникновения сложной структуры болота зависит не только от его характерных размеров, но и, естественно, от количества поступающей извне влаги.

Начальное распределение  $f^*$  было задано в виде, изображенном на рис. 85. В экспериментах рассматривались два значения диаметра болота:  $D_1 = 100$  м и  $D_2 = 500$  м. Затем, используя неявную схему А.А. Самарского\*) для квазилинейного уравнения теплопроводности, искалось численное решение сформулированной в предыдущем параграфе задачи при различных значениях величины эффективных осадков  $u^*$ . Нас интересовало такое значение  $u^*$ , при котором для  $D_1 = 100$  м происходит сглаживание, а для  $D_2 = 500$  м — дальнейшая дифференциация неоднородностей рельефа (при той же самой величине  $u^*$ ).

Такая величина существует и равна 0,5 см/год. Следует отметить, что для дифференциации рельефа в малом болоте ( $D_1 = 100$  м) требуется существенно больший уровень эффективных осадков ( $u^* = 30$  см/год), в то время как для большого болота ( $D_2 = 500$  м) уже при  $u^* = 1,5$  см/год довольно быстро уровень водного зеркала ( $h$ ) в центральной части превышает уровень поверхности торфа ( $f$ ). Это можно интерпретировать как возникновение вторичного озера в центре болота. Результаты машинных экспериментов ( $u^* = 0,5$  см/год,  $K_0 = 9,83$  см/с,  $b = 9,25$  см<sup>-1</sup>) приведены на рис. 86 и 87.

\*) Самарский А.А. Теория разностных схем. — М.: Наука, 1983.

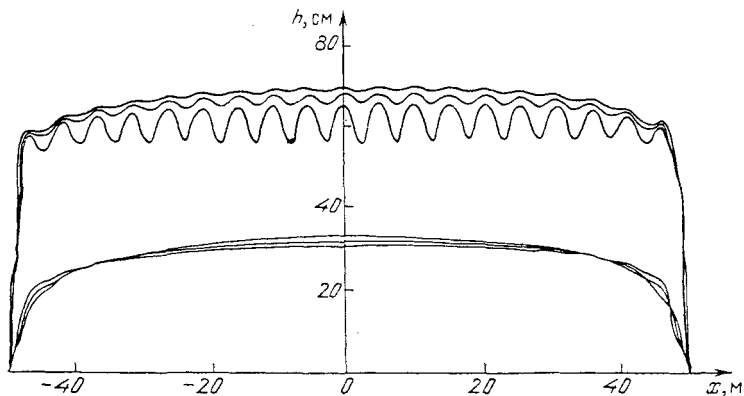


Рис. 86. Изменение профиля болота в ходе имитационного эксперимента,  $D = 100$  м

На рис. 86 показано последовательное изменение поверхности болота (верхние линии) и водного зеркала (нижние линии). На рис. 87 только конечный результат имитации.

Воспроизведение "эффекта Мазинга" посредством математической модели дает возможность проследить процессы, приводящие к возникновению "диссипативной структуры" болот и убедиться, что здесь нет особых чудес. И эта структура существует в пространстве и времени за счет диссипации (в данном случае влаги). Правда, в отличие от рассмотренных во введении примеров, для поддержания более сложной структуры требуется меньшее количество "энергии", поступающей извне. Но этот парадокс легко объясним. Суммарное количество влаги, которое должно стечь с болота,

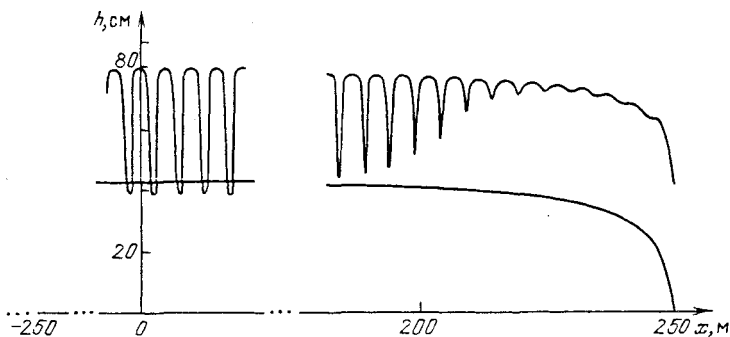


Рис. 87. Профиль болота по окончании имитационного эксперимента,  $D = 500$  м



увеличивается пропорционально его площади, то есть квадрату радиуса, в то время как дренажная способность краев пропорционально периметру, то есть радиусу болота. В результате часть эффективных осадков идет на повышение уровня болотных вод или другими словами, на изменение параметра ответственного за бифуркацию решений системы.

### § 5. Еще о системе "ресурс—потребитель". "Шредингеровские" системы

В § 7 гл. II мы уже встречались с новой формой уравнений, описывающих систему "ресурс—потребитель". Аналогичный подход мы используем и в этом параграфе, где постараемся показать, как попытка решить некоторые экологические проблемы приводит к новым нетрадиционным постановкам математических задач. Почти всюду ранее мы рассматривали распространение особей по ареалу как диффузионный процесс, так что соответствующие модели представляли собой системы уравнений параболического типа. Пригодность такого описания не вызывает сомнений в случае, когда особи активно (хотя и случайно) перемещаются по ареалу или пассивно (но опять же случайно) переносятся средой (например, водной). С другой стороны, в популяции растений организмы практически неподвижны, но тем не менее между ними существует пространственное взаимодействие (аллелопатия, взаимозатемнение, конкуренция между корнями и т.п.). Все это приводит к необходимости ввести гипотезу "дальнодействия" (как в § 7 гл. II).

Рассмотрим следующую постановку задачи. Пусть  $R(x, t)$  — пространственно-временное распределение ресурса,  $N(x, t)$  — соответствующее распределение потребителя. Допустим, что взаимодействие видов происходит пропорционально количеству потребителя  $N$  с некоторой трофической функцией  $V(R)$ . Кроме того, введем в рассмотрение некоторую функцию активности ("дальнодействия") потребителя  $P(|x - \xi|)$ , показывающую, как убывает по пространству потребление данного ресурса потребителем, расположенным в точке  $x$  (рис. 88). Введя естественный прирост ресурса с помощью функции  $Q(R)$ , а смертность потребителя как  $-mN$ , мы приходим к следующей системе:

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial t} &= Q(R) - \int_{-\infty}^{+\infty} N(\xi, t) V[R(x, t)] P(|x - \xi|) d\xi, \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= -mN + \eta \int_{-\infty}^{+\infty} N(x, t) V[R(\xi, t)] P(|x - \xi|) d\xi. \end{aligned} \tag{5.1}$$

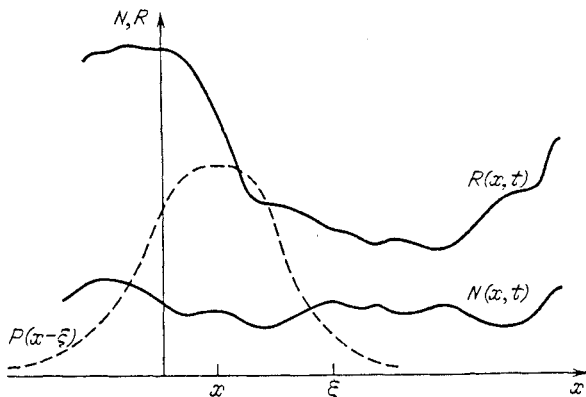


Рис. 88. Распределение ресурса и потребителя по ареалу.  $R(x, t)$  – пространственно-временное распределение ресурса;  $N(x, t)$  – распределение потребителя;  $P(x - \xi)$  – функция активности потребителя;  $x$  – место расположения потребителя

Здесь, в отличие от модели § 7, гл. II, предполагается, что размножение происходит в точке локализации потребителя, а не в точке потребления ресурса, что, впрочем, естественно для растений.

Полученную систему можно несколько упростить, сведя ее к уравнениям в частных производных. Предположение о том, что характерный радиус активности потребителя  $\sigma$  значительно меньше размера системы  $l$ , позволяет в системе (5.1) разложить интеграл взаимодействия в ряд в окрестности точки  $x$ :

$$\begin{aligned}
 N(x, t) &= \int_{-\infty}^{+\infty} V[R(\xi, t)] P(|x - \xi|) d\xi = \\
 &= N(x, t) \left\{ V[R(x, t)] + V'_R \frac{\partial R}{\partial x} \int_{-\infty}^{+\infty} |x - \xi| P(|x - \xi|) d\xi + \right. \\
 &\quad \left. + \left[ V''_{RR} \left( \frac{\partial R}{\partial x} \right)^2 + V'_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2} \right] \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{|x - \xi|^2}{2} P(|x - \xi|) d\xi + \dots \right\}. \quad (5.2)
 \end{aligned}$$

Допустим, далее, что  $P(|x - \xi|)$  симметрична относительно  $x$ . Это условие позволяет приравнять нулю первый интеграл в (5.2). Обозначая второй момент функции  $P(|x - \xi|)$  через  $\sigma^2$  и проделав аналогичные преобразования во втором интеграле (5.1),

вместо этой системы получим

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial t} &= Q - V(R) \left( N + \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} \right), \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= \eta N \left\{ V(R) + \frac{\sigma^2}{2} \left[ V_{RR}'' \left( \frac{\partial R}{\partial x} \right)^2 + V_R' \frac{\partial^2 R}{\partial x^2} \right] \right\} - mN. \end{aligned} \quad (5.3)$$

Уравнение (5.3) в данной задаче естественно дополнить граничными условиями отсутствия потоков через границы:  $\partial R / \partial x = \partial N / \partial x = 0$  при  $x = 0, l$  и соответственно начальными условиями:  $R(x, 0) = R_0(x)$  и  $N(x, 0) = N_0(x)$ .

Уже эта система сама по себе очень интересна, но, чтобы понять, что она собой представляет, мы упростим ситуацию, предположив, что  $Q = \text{const}$ ,  $V(R) = \gamma R$  и линеаризуем ее в окрестности стационарного однородного по пространству решения  $\{R^*, N^*\}$ , где  $R^* = m / \eta \gamma$ ,  $N^* = \eta Q / m$ .

Обозначая  $z_1 = R - R^*$  и  $z_2 = N - N^*$ , получим (считая  $m$  и  $\eta$  постоянными)

$$\frac{\partial \vec{z}}{\partial t} = A \vec{z} + D \frac{\partial^2 \vec{z}}{\partial x^2}, \quad (5.4)$$

где

$$\vec{z} = \{z_1, z_2\}, \quad A = \begin{vmatrix} -\frac{\gamma \eta Q}{m}; & -\frac{m}{\eta} \\ \frac{\gamma \eta^2 Q}{m}; & 0 \end{vmatrix},$$

$$D = \begin{vmatrix} 0; & -\frac{m \sigma^2}{2 \eta} \\ \frac{\gamma \eta^2 Q \sigma^2}{2 m}; & 0 \end{vmatrix}$$

Поскольку собственные числа матрицы  $D$  чисто мнимые, то система (5.4) не является параболической по Петровскому. Аналогичные уравнения возникают в квантовой механике, и поэтому, используя внешнюю аналогию, будем называть системы (5.1) и (5.3) "шредингеровскими". Теории этих систем практически нет, а решения их (если они существуют) могут обладать весьма интересными свойствами. В частности, здесь могут существовать перио-

дические по пространству разрывные решения типа финитных функций. Подобного типа решения описывают так называемые "процессы самоизреживания" в растительных сообществах, когда из начального всюду плотного распределения биомассы возникает устойчивая дискретная структура. Впрочем, это пока только гипотезы, и этот новый математический объект — "шредингеровские" системы — нуждается в серьезном исследовании. Это исследование мы начнем с рассмотрения "шредингеровского" аналога классической системы "хищник — жертва". Для этого мы положим  $V(R) = \gamma R$ ,  $Q = \alpha R$ ,  $\eta = 1$ . Тогда

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial t} &= \alpha R - \gamma NR - \frac{\gamma \sigma^2}{2} R \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= -mN + \gamma NR + \frac{\gamma \sigma^2}{2} N \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}. \end{aligned} \quad (5.5)$$

## § 6. Исследование некоторых "шредингеровских" систем.

### 1. Линейный анализ

Очевидно, что (5.5) имеет однородное по пространству стационарное решение:  $R^* = m/\gamma$ ,  $N^* = \alpha/\gamma$ . Заметим, что система (5.5) допускает разделение переменных. Положив  $R(x, t) = f_1(t)g_1(x)$  и  $N(x, t) = f_2(t)g_2(x)$  для  $f_i$  и  $g_i$ , получим

$$\begin{aligned} f_1' &= f_1(\alpha + A f_2), \quad \sigma^2/2 \cdot g_1'' + g_1 = B/\gamma, \\ f_2' &= f_2(-m + B f_1), \quad \sigma^2/2 \cdot g_2'' + g_2 = -A/\gamma, \end{aligned} \quad (6.1)$$

где  $A, B$  — константы разделения.

Система для определения временной части решения — вольтерровская. Ее интеграл известен, и решение представляет собой периодические колебания (с периодом  $\sim \sqrt{m/\alpha}$  в малом) вокруг равновесия ( $N^*, R^*$ ).

Уравнения для пространственной части решения описывают гармонические колебания с периодом  $\sim \sigma$  относительно того же равновесия.

Таким образом, система (5.5), кроме пространственно-однородного равновесия с нейтральной (не асимптотической) устойчивостью имеет решение, периодическое во времени и по пространству. Здесь в зависимости от граничных и начальных условий существуют синусоидальные распределения ресурса и потребителя с периодом, пропорциональным радиусу активности. В каждой точке пространства эти значения биомасс совершают колебания

во времени по вольтерровскому закону с амплитудой, зависящей от начальных условий.

Система (5.5) оказалась негрубой, ее равновесие и пространственные периодические структуры устойчивы не асимптотически. Однако нетрудно ее сделать структурно устойчивой, добавив самолимитирование на уровне потребителя и, вообще говоря, ресурса. Кроме того, если снова вернуться к коэффициенту переработки биомассы, отличному от единицы, и обозначить  $\gamma = \gamma_1$ ,  $\eta\gamma = \gamma_2$ ,  $\gamma\sigma^2/2 = D_1$ ,  $\eta\gamma\sigma^2/2 = D_2$ ,  $m = \mu$ , то вместо (5.5) получим

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial t} &= \alpha R - \gamma_1 NR - \tau_1 R^2 - D_1 R \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= -\mu N + \gamma_2 NR - \tau_2 N^2 + D_2 N \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}. \end{aligned} \quad (6.2)$$

Исследование системы (6.1) начнем с линейного анализа (как это описано в гл. V). Вводя новые переменные по формулам

$$N = N^*(1+n), \quad R = R^*(1+r), \quad R^* = \frac{\tau_2 \alpha + \gamma_1 \mu}{\tau_1 \tau_2 + \gamma_1 \gamma_2},$$

$$N^* = \frac{\gamma_2 \alpha - \tau_1 \mu}{\tau_1 \tau_2 + \gamma_1 \gamma_2}$$

и линеаризуя (6.1) в окрестности  $(R^*, N^*)$ , будем иметь

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} r \\ n \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} r \\ n \end{pmatrix},$$

где

$$A = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} -R_* \tau_1 & -N_* \left( \gamma_1 + D_1 \frac{\partial^2}{\partial x^2} \right) \\ R_* \left( \gamma_2 + D_2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} \right) & -N_* \tau_2 \end{vmatrix}. \quad (6.3)$$

Поиск решения уравнения (6.1) в виде комбинации пространственных гармоник

$$\begin{pmatrix} r \\ n \end{pmatrix} \sim e^{\lambda m t} \cdot \cos \frac{\pi m}{l} x \quad m = 0, 1, 2, \dots$$

приводит к следующему характеристическому уравнению:

$$\lambda_m^2 - \text{sp } A_m \lambda_m + \det A_m = 0,$$

где

$$\text{sp } A_m = -(\tau_1 R_* + \tau_2 N_*),$$

$$\det A_m = R_* N_* D_1 D_2 [b + (m_1^2 - m^2)(m_2^2 - m^2)].$$

Здесь след и детерминант матрицы  $A_m$  соответствуют линейному дифференциальному оператору  $A$  и, кроме того, введено обозначение

$$m_1^2 = \frac{\gamma_1}{D_1} \left( \frac{l}{\pi} \right)^2, \quad m_2^2 = \frac{\gamma_2}{D_2} \left( \frac{l}{\pi} \right)^2, \quad b = \frac{\tau_1}{D_2} \cdot \frac{\tau_2}{D_2}.$$

След матрицы  $A_m$  всегда отрицателен, в то же время  $\det A_m$  может менять знак в зависимости от значений параметров  $m_1, m_2, b$ . На плоскости  $\{b; m^2\}$  рис. 89 показана кривая  $\det A_m = 0$  для  $m_2 > m_1$  (что не уменьшает общности картины). Выше этой кривой

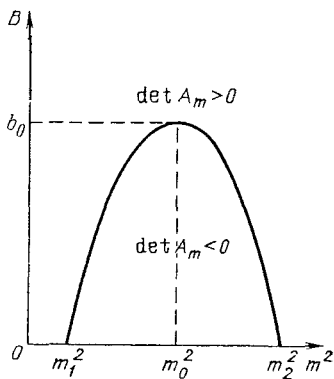


Рис. 89. Область устойчивости однородного решения системы (6.2) ( $\det A_m < 0$ )

детерминант положителен, и, следовательно, действительная часть собственных значений  $\lambda_m$  отрицательна. Переменный параметр  $b$  имеет смысл напряженности внутривидовой конкуренции в системе. Проследив его изменение от больших значений к нулевым ( $b > 0$  по смыслу коэффициентов  $\tau_i, D_i$ ), получим следующую картину динамики системы.

Для значений  $b$ , больших  $b_0 = (m_2^2 - m_1^2)/4$ , равновесное однородное решение асимптотически устойчиво и является равновесием

узлового типа. При достижении критического значения  $b_0$  происходит потеря устойчивости однородным решением (оно становится седловым), причем из внешних разночастотных пространственных флуктуаций система усиливает колебания, имеющие волновое

число, близкое к  $m_0 \approx \left( \frac{m_1^2 + m_2^2}{2} \right)^{1/2}$ , на котором происходит

бифуркация с переходом одного из собственных значений через нуль. В окрестности точки бифуркации в надкритической области  $\lambda$  действительны и разных знаков, т.е. уход от однородного равновесия по времени носит экспоненциальный характер. В то же время однородное по пространству (равновесное однородное распределение ресурса и потребителя) разрушается посредством формирования периодических структур с пространственными частотами, близкими к  $\pi m_0/l$ . После бифуркации система уходит далеко от равновесия, и для описания ее динамики важен учет нелинейных членов.

## § 7. Исследование некоторых "шредингеровских" систем.

### II. Нелинейный анализ

Рассмотрим теперь, на какой режим уходит исходная нелинейная система после первой бифуркации. Возьмем в качестве исходных уравнения (6.3), переписанные в переменных  $r, n$ :

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} r \\ n \end{pmatrix} = \begin{vmatrix} 1+r & 0 \\ 0 & 1+n \end{vmatrix} A \begin{pmatrix} r \\ n \end{pmatrix}. \quad (7.1)$$

Здесь  $A$  – введенный ранее линейный оператор, имеет собственные пространственные функции  $\cos \frac{\pi m}{l} x$  в соответствии с выбранными условиями непроницаемости границ.

Используя метод адиабатического исключения переменных будем искать решение (7.1) в виде ряда по собственным функциям оператора  $A$  с амплитудами, зависящими от времени:

$$\begin{pmatrix} r \\ n \end{pmatrix} = \sum_k \begin{pmatrix} \epsilon_k(t) \\ \eta_k(t) \end{pmatrix} \cdot \cos \frac{\pi k}{l} x. \quad (7.2)$$

Подставляя (7.2) в (7.1), домножая обе части на  $\cos \frac{\pi m}{l} x$

и, проинтегрировав по  $x$ , получим

$$\begin{aligned} \left( \frac{\partial}{\partial t} - A_m \right) \begin{pmatrix} \xi_m \\ \eta_m \end{pmatrix} &= \frac{1}{2} \sum_{n=0}^m \begin{vmatrix} \xi_n & 0 \\ 0 & \eta_n \end{vmatrix} A_{m-n} \begin{pmatrix} \xi_{m-n} \\ \eta_{m-n} \end{pmatrix} + \\ &+ \frac{1}{2} \sum_{n=0}^{\infty} \left[ \begin{vmatrix} \xi_n & 0 \\ 0 & \eta_n \end{vmatrix} A_{m+n} \begin{pmatrix} \xi_{m+n} \\ \eta_{m+n} \end{pmatrix} + \begin{vmatrix} \xi_{m+n} & 0 \\ 0 & \eta_{m+n} \end{vmatrix} A_n \begin{pmatrix} \xi_n \\ \eta_n \end{pmatrix} \right], \\ m &= 0, 1, 2, \dots \end{aligned} \quad (7.3)$$

Здесь под матрицей  $A_m$  понимается линейный оператор, соответствующий дифференциальному оператору  $A$ , примененному к собственным функциям  $\cos \frac{\pi m}{l} x$ .

Следуя адиабатическому приближению, будем считать, что в окрестности точки бифуркации возбуждаются пространственные моды, соответствующие критической  $m_0$ , амплитуда которых становится значительно большей амплитуды не критических мод. Допуская, что в окрестности бифуркации для  $m \neq m_0$  выполняется  $|\xi_m| \ll |\xi_{m_0}|$  и  $\xi_m \sim \xi_{m_0}^2$ , выпишем сначала на основе (7.3) уравнения для амплитуды критической моды  $m_0$ , оставляя в правой части только члены не выше третьего порядка по  $\xi, \eta$ . Тогда

$$\begin{aligned} \left( \frac{d}{dt} - A_{m_0} \right) \begin{pmatrix} \xi_{m_0} \\ \eta_{m_0} \end{pmatrix} &= \\ &= \begin{vmatrix} \xi_0 & 0 \\ 0 & \eta_0 \end{vmatrix} A_{m_0} \begin{pmatrix} \xi_{m_0} \\ \eta_{m_0} \end{pmatrix} + \begin{vmatrix} \xi_{m_0} & 0 \\ 0 & \eta_{m_0} \end{vmatrix} A_0 \begin{pmatrix} \xi_0 \\ \eta_0 \end{pmatrix} + \\ &+ \frac{1}{2} \begin{vmatrix} \xi_{m_0} & 0 \\ 0 & \eta_{m_0} \end{vmatrix} A_{2m_0} \begin{pmatrix} \xi_{2m_0} \\ \eta_{2m_0} \end{pmatrix} + \frac{1}{2} \begin{vmatrix} \xi_{2m_0} & 0 \\ 0 & \eta_{2m_0} \end{vmatrix} A_{m_0} \begin{pmatrix} \xi_{m_0} \\ \eta_{m_0} \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (7.4)$$

Из уравнения (7.4) видно, что амплитуда теряющей устойчивость моды зависит от амплитуды нулевой и двукратной мод, т.е. эти гармоники в первую очередь увлекаются вслед за критической модой. Поэтому для получения замкнутой системы уравнений необходимо дополнить (7.4) соответствующими уравнениями для амплитуд мод с номерами  $m = 0$  и  $m = 2m_0$ , полученными из (7.3)



аналогичным путем:

$$\left(\frac{d}{dt} - A_0\right) \begin{pmatrix} \xi_0 \\ \eta_0 \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{vmatrix} \xi_{m_0} & 0 \\ 0 & \eta_{m_0} \end{vmatrix} \parallel A_{m_0} \begin{pmatrix} \xi_{m_0} \\ \eta_{m_0} \end{pmatrix}, \quad (7.5)$$

$$\left(\frac{d}{dt} - A_{2m_0}\right) \begin{pmatrix} \xi_{2m_0} \\ \eta_{2m_0} \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{vmatrix} \xi_{m_0} & 0 \\ 0 & \eta_{m_0} \end{vmatrix} \parallel A_{m_0} \begin{pmatrix} \xi_{m_0} \\ \eta_{m_0} \end{pmatrix}. \quad (7.6)$$

Таким образом, векторные уравнения (7.4) – (7.6) образуют замкнутую систему обыкновенных дифференциальных уравнений, которые и отражают динамику исходной системы (7.1) вблизи точки бифуркации.

Проведем далее анализ этой системы. Для простоты опустим у  $m_0$  нулевой индекс, однако следует помнить, что новое  $m$  соответствует критической моде. Исследуем стационарные решения системы уравнений (7.4) – (7.6). Из (7.5), (7.6), положив производную по времени равной нулю, получим

$$A_0 \begin{pmatrix} \xi_0 \\ \eta_0 \end{pmatrix} = -\frac{1}{2} \begin{vmatrix} \xi_m & 0 \\ 0 & \eta_m \end{vmatrix} \parallel A_m \begin{pmatrix} \xi_m \\ \eta_m \end{pmatrix}, \quad (7.7)$$

$$A_{2m} \begin{pmatrix} \xi_{2m} \\ \eta_{2m} \end{pmatrix} = -\frac{1}{2} \begin{vmatrix} \xi_m & 0 \\ 0 & \eta_m \end{vmatrix} \parallel A_m \begin{pmatrix} \xi_m \\ \eta_m \end{pmatrix}.$$

Подставив эти выражения в (7.4), получим для амплитуды критической моды

$$\begin{aligned} & \left(\frac{d}{dt} - A_m\right) \begin{pmatrix} \xi_m \\ \eta_m \end{pmatrix} = \\ & = - \begin{vmatrix} \xi_0 + \frac{1}{2}\xi_{2m} - \frac{5}{4}\xi_m^2; & 0 \\ 0; & \eta_0 + \frac{1}{2}\eta_{2m} - \frac{5}{4}\eta_m^2 \end{vmatrix} \parallel A_m \begin{pmatrix} \xi_m \\ \eta_m \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (7.8)$$

В подкритической области устойчивым является стационарное пространственно-однородное решение с  $\xi_m = \eta_m = 0$ , определяемое

условием

$$A_m \begin{pmatrix} \xi_m \\ \eta_m \end{pmatrix} = 0.$$

Здесь уместно подробнее рассмотреть перестройку, происходящую с однородным решением. До бифуркации  $\xi_m = \eta_m = 0$  представляет собой устойчивый узел. В момент перехода  $\det A_m$  через нуль один из характеристических корней меняет знак. При этом типичная бифуркация — распад седлоузла на седло и узел. Однако в данной задаче перестройка фазового портрета происходит иначе. А именно: перехода к каноническим координатам линейной заменой переменных

$$\begin{pmatrix} y \\ z \end{pmatrix} = \begin{vmatrix} a_{22} & -a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{vmatrix} \begin{pmatrix} \xi_m \\ \eta_m \end{pmatrix},$$

где  $a_{ij}$  — соответствующие коэффициенты матрицы  $A_m$ , для системы (7.8) получим следующий вид:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} y \\ z \end{pmatrix} &= \\ &= \begin{vmatrix} 0 & 0 \\ 0 & (a_{11} + a_{22})\lambda \end{vmatrix} \begin{pmatrix} y \\ z \end{pmatrix} + \begin{vmatrix} 0 & a_{12}(k_2 - k_1) \\ 0 & a_{11}k_1 + a_{22}k_2 \end{vmatrix} \begin{pmatrix} y \\ z \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

где

$$k_1 = q_{20}\xi_m^2 + q_{11}\xi_m\eta_m + q_{02}\eta_m^2,$$

$$k_2 = p_{20}\xi_m^2 + p_{11}\xi_m\eta_m + p_{02}\eta_m^2,$$

а  $p_{ij}$ ,  $q_{ij}$  даются выражениями

$$\begin{aligned} q_{20} &= -(37 + 5\beta^2), & p_{20} &= -\frac{1}{\delta}(37 + 11\beta); \\ q_{11} &= 37(1 + \delta) - 11\beta, & p_{11} &= 37\left(1 + \frac{1}{\delta}\right) + 11\beta; \\ q_{02} &= -\delta(37 - 11\beta), & p_{02} &= -(37 + 5\beta^2); \\ \delta &= \frac{N_*}{R_*} \left( \frac{\tau_2}{D_2} \cdot \frac{D_1}{\tau_1} \right)^{1/2}, & \beta &= \frac{3(m_2^2 + m_1^2)}{m_2^2 - m_1^2}. \end{aligned} \tag{7.9}$$

Нетрудно заметить, что в момент бифуркации решением является вся прямая  $z = 0$ , т.е. начало координат не является изолированной особой точкой.

Таким образом, в подкритической области начало координат — узел, в надкритической области — седло, следовательно, происходит перестройка фазового портрета в окрестности однородного равновесия, представленная на рис. 90. Здесь до и после бифуркации существует лишь одно равновесие, переходящее из узла в седло.

Возвращаясь к исследованию уравнений для амплитуд (7.4) — (7.6), заметим, что в окрестности равновесия существует неустойчивое в подкритической области и устойчивое в надкритической области параметров неоднородное пространственно-периодическое стационарное решение с амплитудами основной моды, определяемыми приближенно уравнениями

$$\begin{aligned} 1 + q_{20} \xi_m^2 + q_{11} \xi_m \eta_m + q_{02} \eta_m^2 &= 0, \\ 1 + p_{20} \xi_m^2 + p_{11} \xi_m \eta_m + p_{02} \eta_m^2 &= 0. \end{aligned} \quad (7.10)$$

Система (7.10) имеет, вообще говоря, четыре решения с противоположными знаками:

$$\begin{aligned} \xi_m &= \pm \left( \frac{2c_1^2}{2c_1d - b_2(c_2 \pm \sqrt{\Delta})} \right)^{1/2}, \\ \eta_m &= \pm \left( \frac{2a_1^2}{-2a_1d - a_2(c_2 \pm \sqrt{\Delta})} \right)^{1/2}, \end{aligned} \quad (7.11)$$

где  $\Delta = c_2^2 - 4a_1c_1$ , а коэффициенты  $a_i, b_i, c_i$  определяются

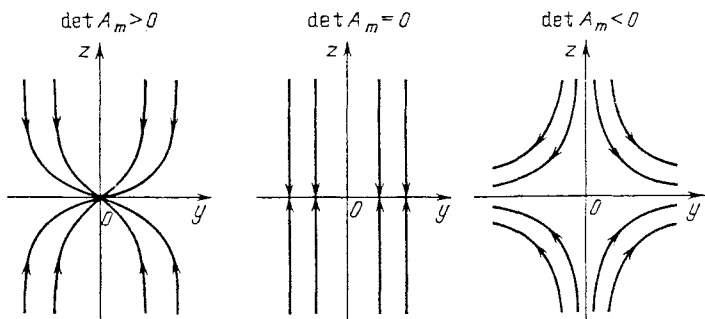


Рис. 90. Перестройка фазового портрета в окрестности равновесия в момент бифуркации

выражениями

$$a_1 = q_{20} - p_{20}, \quad a_2 = q_{20}p_{11} - p_{20}q_{11};$$

$$c_1 = q_{02} - p_{02}, \quad b_2 = q_{02}p_{11} - p_{02}q_{11};$$

$$c_2 = q_{11} - p_{11}, \quad d = q_{20}p_{02} - q_{02}p_{20}.$$

Все решения (7.11) действительны, если при  $\Delta > 0$  выполняются условия

$$d^2 + a_2 b_2 > 0, \quad 2 a_1 d + a_2 c_2 < 0.$$

В области параметров, где  $d^2 + a_2 b_2 < 0$  существуют лишь два действительных решения, определяемых верхним знаком перед  $\sqrt{\Delta}$  в выражениях (7.11). И действительных решений нет, если  $\Delta < 0$  либо

$$d^2 + a_2 b_2 > 0 \quad \text{и} \quad 2 a_1 d + a_2 c_2 > 0.$$

Обратимся к плоскости параметров  $(\beta, \delta)$  на рис. 91, где нанесены указанные границы существования решений. По определению  $\beta > 3, \delta > 0$ . Левая граница определяется кривой  $\Delta = 0$ :

$$5 \delta^2 \beta^4 + 11 \delta (\delta^2 - 1) \beta^3 - 37 \delta (\delta - 1)^2 \beta^2 + \frac{37^2}{20} (\delta - 1)^4 = 0,$$

а правая (при больших  $\delta$ ) — кривой  $2 a_1 d + a_2 c_2 = 0$ :

$$(37 + 11 \beta) - \left[ \frac{50}{37} \beta^4 + \left( \frac{4 \cdot 11^2}{37} + 30 \right) \beta^2 + 2 \cdot 11 \beta + \left( 3 \cdot 37 + \frac{11^2}{5} \right) \right] \delta^2 +$$

$$+ \left[ \frac{10 \cdot 11}{37} \beta^3 + 10 \beta^2 + 11 \beta + \left( 3 \cdot 37 + 2 \cdot \frac{11^2}{5} \right) \right] \delta - \left( 37 + \frac{11^2}{5} \right) = 0.$$

Кроме того, в области существования решений проведена кривая  $d^2 + a_2 b_2 = 0$ :

$$(37 + 11 \beta) \delta^2 - \left[ \frac{5^2}{37 + \frac{11^2}{5}} \beta^4 + \frac{20 \cdot 37 + 3 \cdot 11^2}{37 + \frac{11^2}{5}} \beta^2 + 2 \cdot 37 \right] \delta +$$

$$+ (37 - 11 \beta) = 0,$$

разделяющая ее на части, где существуют четыре и два решения, и прямая  $\delta = 1$ , на которой происходит бифуркация.

Отметим здесь, что решения (7.11), соответствующие верхним знакам перед  $\sqrt{\Delta}$  – узлового характера, а нижним – седлового. При этом смена типа устойчивости узловых решений происходит при пересечении прямой  $\delta = 1$ . Амплитуда с верхним знаком в (7.11) соответствует устойчивому периодическому решению, возникающему после бифуркации. В то же время седловые решения соответствуют неустойчивым режимам в окрестности бифуркации. На кривой  $BA(\Delta = 0)$  в плоскости параметров рис. 91 происходит слияние и исчезновение седлового и узлового решений. На кривой  $AC(2a_1d + a_2c_2 = 0)$  в окрестности равновесия остается два узловых решения, а седловые "уходят в бесконечность". Далее, на кривой  $AD(2a_1d + a_2c_2 = 0)$  исчезают и узловые решения, также уходя из окрестности равновесия в область, где в уравнениях следует учитывать члены более высокого порядка.

Возвращаясь к уравнениям (7.7) для стационарных амплитуд нулевой и двукратной мод, получаем следующие выражения:

$$\begin{pmatrix} \xi_0 \\ \eta_0 \end{pmatrix} = \frac{9}{\beta^2} (\xi_m - \delta \eta_m) \begin{pmatrix} \xi_m + \left(\frac{\beta}{3} - 1\right) \eta_m \\ -\frac{1}{\delta} \left[ \xi_m \left(\frac{\beta}{3} + 1\right) - \eta_m \right] \end{pmatrix}, \quad (7.12)$$

$$\begin{pmatrix} \xi_{2m} \\ \eta_{2m} \end{pmatrix} = \frac{1}{\beta^2} (\xi_m - \delta \eta_m) \begin{pmatrix} \xi_m - (\beta + 1) \eta_m \\ \frac{1}{\delta} [\xi_m (\beta - 1) - \eta_m] \end{pmatrix}.$$

В частности, если  $\delta = 1$ , что соответствует бифуркации однородного равновесного решения  $\xi_m / \eta_m = \delta = 1$  и нулевые, и двукрат-

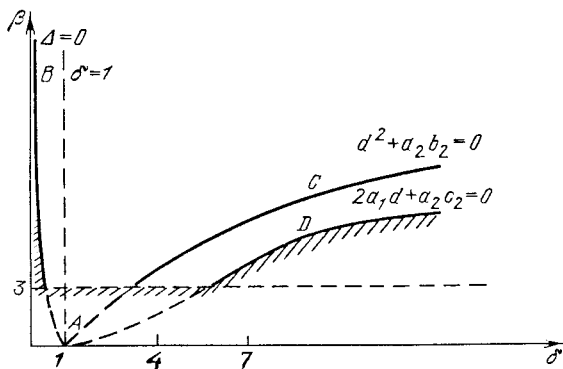


Рис. 91. Области параметров, определяющих существование неоднородных решений нелинейной задачи

ные гармоники отсутствуют. При этом в системе существует лишь критическая мода, амплитуда которой  $\xi_m = \eta_m = \pm 2/\sqrt{5}$ . Следовательно, при определенном балансе параметров в системе пространственно-однородное решение теряет устойчивость и становится устойчивой периодическая пространственная структура, соответствующая критической моде, которая по мере своего развития в надкритической области вовлекает в свою эволюцию нулевую и двукратную моды. Это устойчивое пространственно-неоднородное решение вблизи бифуркации можно записать в виде

$$\begin{pmatrix} r \\ n \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} \xi_0 \\ \eta_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \xi_m \\ \eta_m \end{pmatrix} \cos \frac{\pi m}{l} x + \begin{pmatrix} \xi_{2m} \\ \eta_{2m} \end{pmatrix} \cos \frac{\pi 2m}{l} x,$$

где стационарные амплитуды пространственных частот определяются выражениями (7.11) и (7.12).

### § 8. Экологическая интерпретация результатов анализа "шредингеровских" систем

Перейдем к обсуждению результатов и их экологической интерпретации. Отметим, что напряженность внутривидовых ( $\tau_1, \tau_2$ ) и межвидовых отношений ( $\gamma_1, \gamma_2$ ) в исследуемой двухуровневой системе измеряется относительно интенсивности ( $D_1, D_2$ ) пространственно-распределенного поглощения продукта потребителем, а именно коэффициентами  $\tau_1/D_1, \tau_2/D_2, \gamma_1/D_1, \gamma_2/D_2$ . Чем больше эти величины, тем больше биомасса, "расходуемая" сообществом на внутривидовое самолимитирование и межвидовое взаимодействие, по сравнению с биомассой, потребляемой вторым уровнем из первого за счет "дальнодействия", т.е. размытого по ареалу потребления.

Напомним, что при отсутствии внутривидовой конкуренции на обоих уровнях ( $\tau_1 = \tau_2 = 0$ ) равновесие системы, однородное в пространстве и постоянное во времени, является слабо (не асимптотически) устойчивым. Теоретически вне этого равновесия распределения ресурса и потребителя представляют собой периодические пространственные структуры, амплитуда которых периодически меняется во времени. Однако из-за слабой устойчивости в условиях постоянно действующих возмущений ни равновесие, ни периодические структуры в такой системе не реализуются. Она как бы блуждает случайным образом между различными участками решений в зависимости от начальных и граничных условий и под действием случайных флуктуаций. Более того, система без внутривидо-

вого саморегулирования является структурно неустойчивой, т.е. малые изменения характера взаимодействия (а следовательно, правых частей уравнений) приводят к существенной перестройке фазового портрета системы и ее динамики. Конечно, вольтерровский аналог "шредингеровской" системы (система (5.5)) – всего лишь удобный математический объект, весьма отдаленно связанный с реальностью. Может быть, при более реалистическом выборе трофической функции  $V$  и скорости возобновления ресурса  $Q$  мы и сможем получить решение дискретного типа, описывающие реальную природную "пятнистость" ареалов. А может быть, подобные решения характерны для сильно нелинейных систем, тогда как мы исследовали слабо нелинейные? Тогда нужны другие методы анализа. Вопрос остается открытым.

Ясно, что неглубоость вольтерровской системы легко устраняется путем небольшого изменения правых частей динамических уравнений. Здесь мы прибегли к введению в модель внутривидового самолимитирования на уровне как ресурса, так и потребителя – достаточно естественного с экологической точки зрения явления. Это привело к тому, что пространственно-однородное равновесие, о котором говорилось выше, становится асимптотически устойчивым, т.е. малые флуктуации в системе затухают. Но эта устойчивость имеет место не во всей области изменения параметров. Если интенсивность внутривидовой конкуренции достаточно велика, пространственно-однородное распределение видов по ареалу является устойчивым. Однако если в результате естественной эволюции системы или условий окружающей среды внутривидовое самолимитирование убывает и достигает уровня межвидового взаимодействия, однородное распределение теряет устойчивость и в системе возбуждаются пространственные структуры периодического характера с периодом, пропорциональным радиусу "дальности действия" потребителя. Таким образом, на однородном ареале после разрушения однородного равновесия формируются стационарные пространственные периодические структуры в распределении биомасс обоих видов. Можно сказать, что в системах "ресурс–потребитель" описанного типа неоднородное распределение биомассы по однородному ареалу свидетельствует о низком уровне самолимитирования в обоих видах.

## § 9. Заключение

По-видимому, диссипативные структуры – это явления, очень распространенные в окружающей нас природе. Как вся биосфера, так и составляющие ее природные системы живут и существуют только за счет протока и диссипации энергии Солнца. Интуитивно мы понимаем, это происходит, но при моделировании, при попыт-

как воспроизвести диссипативные структуры в математических моделях мы наталкиваемся на серьезные трудности. Слишком все же бедны интересными решениями уравнения типа "реакция—диффузия". Слишком грубой моделью для описания миграций биологических объектов является диффузионная, с ее линейной связью между потоком вещества и градиентом его концентрации. Она, может быть, и хороша для описания физических и химических процессов, но биология разнообразней физики и химии. Уже пример "шредингеровских" систем показывает нам это. Мне кажется, что дальнейшее развитие "диссипативного" направления в биологии вообще и в экологии в частности пойдет не столько по пути рассмотрения все более общих систем "реакция—диффузия", а по пути построения принципиально новых моделей, учитывающих пространственную структуру экосистем и механизмы, ее создающие.

## § 10. Библиография и комментарии

§ 2—4. Модель, описываемая в этих параграфах, была изложена в работах:

С в и р е ж е в Ю.М., Александров Г.А. Имитационные модели верховых болот // Использование математического моделирования в экологических исследованиях лесов и болот. — Саласпилс, 1984. — С. 6—11.

А л е к с а н д р о в Г.А. Формирование рельефа в процессе роста верхового болота: имитационная модель // Математическая биофизика. — Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. — С. 145—151.

При построении модели нужно было выбрать ту или иную теорию объясняющую появление столь специфичного рельефа верховых болот. Наиболее обоснованной нам представлялась гидродинамическая теория, предложенная в книге:

И в а н о в К.Е. Водообмен в болотных ландшафтах. — Л.: Гидрометеиздат, 1975. — 262 с.

Для описания движения воды в торфе мы использовали гидравлическую теорию движения жидкостей в пористых средах; см.:

П о л у б а р и н о в а - К о ч и н а П.Я. Теория движения грунтовых вод. — М.: Гостехиздат, 1952.

Аппроксимация коэффициента фильтрации (по экспериментальным данным) была взята из процитированной работы К.Е.Иванова, а зависимость эвапотранспирации от уровня болотных вод — из:

И в а н и ц к и й А.И. Испарение с торфяной почвы в зависимости от климатических факторов и уровня грунтовых вод // Почвоведение. — 1938. — № 2. — С. 267—283.

Концепция стационарного состояния верхового болота подробно обсуждается в:



Frenzel B. Mires — depositories of climatic information or self-perpetuating ecosystems? // Ecosystems of the World, v. I / Ed. D.W. Goodall, 1983. — P. 35–59.

В статье:

Ingram H.A.P. Size and shape in raised mire ecosystems: a geophysical model // Nature. — 1982. — V. 297 (5864). — P. 300–303  
для описания профиля болота предложен эллипс, а в книге

Романова Е.А. Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот. — Л.: Гидрометеиздат, 1961. — 196 с.

— парабола.

Свое эмпирическое обобщение В.В.Мазинг сделал в работе  
Masin V.V. The dynamics of bogecosystems and water bodies // Proc. Int. Sci. Work-shop on Ecosystem Dynamics in Freshwater Wetlands, USSR, 1981. — Moscow: CIP. — V. 1, 1982. — P. 22–36.

§ 5–9. Эти параграфы излагают результаты, опубликованные в:  
Svirzhev Yu.M. Modern Problems of Mathematical Ecology // Proc. Int. Math. Congr. Warszawa, 1983. V. II. — P. 1677–1693.

Свирижев Ю.М., Сидорин А.П. О некотором классе моделей пространственно-распределенных экосистем // Ж. общей биологии. — 1986. — Т. XIVII, № 2. — С. 209–217.

Метод Хакена изложен в книге

Хакен Г. Синергетика/ Пер. с англ. — М.: Мир, 1980.

Конечно, более строго те же самые результаты можно было получить методом, изложенным в § 4 гл. VI, но мы решили продемонстрировать работу и более ”физического” метода.

## ЭКОЛОГИЯ И ТЕОРИЯ КАТАСТРОФ. СИСТЕМА "ХИЩНИК – ЖЕРТВА"

### § 1. Введение

Появившись лет пятнадцать тому назад, теория катастроф быстро стала модной наукой. Ее претензии на всеобъемность и универсальность, сотни научных и околонаучных публикаций, специфические приемы саморекламы поневоле вызывают вполне естественную настороженность по отношению к этой науке. Теорию катастроф применяют в экономике и политике, экологии и физиологии, оптике и гидродинамике и т.д. и т.п. С ее помощью исследуют устойчивость конструкций, поведение биржевых игроков, проблему "маньяков" и "гениев" в науке, эпидемии и заболевания... Этому способствует и мрачная мистика философских работ Рене Тома, который ввел термины "теория катастроф" и занялся ее широкой пропагандой. К счастью, прекрасные результаты двух теорий, на которых зиждется теория катастроф, – теории особенностей гладких отображений Уитни и теории бифуркаций динамических систем Пуанкаре – Андронова – не зависят от этой мистики. Они дают нам отличный инструмент для качественного анализа поведения различных систем, в том числе и экологических.

Экологическая система является, прежде всего, динамической системой, эволюция которой описывается векторным полем в фазовом пространстве. Система эволюционирует, двигаясь к устойчивому положению равновесия. Но кроме устойчивых существуют и неустойчивые равновесия. И если система зависит от параметров, то при их изменении перестраиваются и семейства фазовых кривых. Устойчивое положение может сливаться с неустойчивым, после чего оба исчезают, или же "неожиданно" возникает пара положений равновесия. Если устойчивое положение равновесия описывает установившийся равновесный режим в какой-либо реальной экологической системе, то при его слиянии с неустойчивым равновесием система должна совершить скачок, перескочить на совершенно другой режим. Скачки такого типа и привели к термину "теория катастроф". Однако возможны и другие "катастрофы", не связанные непосредственно с бифуркацией самого состояния равновесия, когда при изменении параметра равновесие теряет устойчивость само по себе, не сталкиваясь с другим равновесием (неустойчи-

вым). Это случаи рождения или умирания предельного цикла. Возможны два случая.

I. После потери устойчивости равновесия рождается предельный цикл, радиус которого пропорционален  $\sqrt{\epsilon}$ , где  $\epsilon$  — разница между текущим значением параметра и бифуркационным, при котором равновесие теряет устойчивость. Этот тип потери устойчивости называется *мягкой* потерей устойчивости (или *мягким самовозбуждением* в теории нелинейных колебаний). Название вполне естественное, так как амплитуда колебаний при малых  $\epsilon$  мала, и сам колебательный установившийся режим мало отличается от положения равновесия. По-видимому, здесь не имеет смысла говорить о "катастрофе", так как здесь нет скачка, но исследование самого процесса возникновения колебаний и возрастания их амплитуды с ростом параметра за критичности  $\epsilon$  может представлять несомненный интерес.

II. Неустойчивый предельный цикл ограничивает область устойчивости (притяжения) устойчивого равновесия. При изменении параметра область притяжения этого равновесия уменьшается, умирает неустойчивый предельный цикл, равновесие теряет устойчивость, и система уходит из этого равновесия скачком, перескакивая в другое состояние, которое может быть либо устойчивой стационарной точкой, либо устойчивыми колебаниями, либо каким-либо более сложным режимом. Этот тип потери устойчивости называется *жесткой* потерей устойчивости (или *жестким самовозбуждением* в теории нелинейных колебаний). При жесткой потере устойчивости имеет место типичная "катастрофа", и поэтому в главе о теории катастроф естественно привести примеры, описывающие жесткую потерю устойчивости в какой-нибудь экологической системе. В качестве такой системы мы выберем классический объект математической экологии — систему "хищник — жертва". Однако для полноты описания мы рассмотрим и мягкую потерю устойчивости в этой системе.

## § 2. Мягкое самовозбуждение в системе "хищник — жертва"

Пусть  $x(t)$ ,  $y(t)$  — численности популяций "жертвы" и "хищника" соответственно. Наиболее популярная модель системы "хищник — жертва" записывается в виде

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

Здесь  $\alpha(x)$  — мальтузианская функция "жертвы",  $V(x)$  — трофическая функция, т.е. скорость потребления жертвы одним хищником.

ком,  $k$  – к.п.д. переработки биомассы жертвы в новую биомассу хищника,  $m$  – коэффициент его естественной смертности. Если положить  $\alpha = \text{const}$ ,  $V(x) = \beta x$ , то мы получим классическую модель В.Вольтерра. Легко видеть, что эти предположения слишком ограничивают экологическую ситуацию, делая ее мало реалистической. С другой стороны, отказ от обоих ограничений приводит к большим трудностям в исследовании поведения системы. Поэтому мы будем рассматривать промежуточные варианты, отказавшись сначала от предположения  $\alpha = \text{const}$ .

Пусть  $\alpha = \alpha(x)$ , причем эта зависимость такая, как изображено на рис. 92. Если теперь вернуться к первой главе нашей книги, то можно сразу сказать, что популяция "жертва" – это популяция типа Олли (с немонотонной мальтузианской функцией).

Система (2.1) с  $V(x) = \beta x$  имеет нетривиальное равновесие  $x^* = m/k\beta$ ,  $y^* = \alpha(x^*)/\beta$ . Вычисляя собственные значения матрицы линеаризованной системы, мы получаем

$$\lambda_{1,2} = 1/2 \{ \alpha'(x^*)x^* \mp \sqrt{[\alpha'(x^*)x^*]^2 - 4\alpha(x^*)m} \}. \quad (2.2)$$

Если теперь рассматривать величину  $x^* = m/k\beta$  как бифуркационный параметр, то легко видеть, что при  $x^* < x_m$  положение равновесия – неустойчивый узел или фокус, при  $x^* = x_m$  положение равновесия – центр, а при  $x^* > x_m$  – устойчивый фокус или узел. Параметру  $x^* = m/k\beta$  легко дать экологическую интерпретацию.

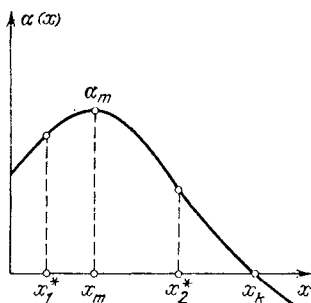


Рис. 92. Примерный вид зависимости мальтузианской функции  $\alpha(x)$  для популяции типа Олли;  $x_1^*$  – неустойчивое равновесие,  $x_2^*$  – устойчивое равновесие

Во-первых, это равновесная численность "жертвы", и если эта численность мала, то равновесие всей системы неустойчиво. Во-вторых,  $x^*$  мало, если мала естественная смертность "хищника", велик его к.п.д. использования биомассы "жертвы" ( $k$ ) и велика относительная скорость потребления ( $\beta$ ), т.е. "хищник" хорошо адаптирован к среде – как биотической, так и абиотической. Если же  $x_m$  (т.е. точка, в которой мальтузианская функция "жертвы" достигает максимума) велико, то это означает, что максимум

удельной скорости прироста численности жертвы достигается при высоких значениях популяционной плотности и адаптация "жертвы" к среде плохая. Очевидно, что при малых  $x^*$  и больших  $x_m$  неравенство  $x^* < x_m$  будет выполнено почти наверняка, и в системе не будет существовать устойчивое равновесие. Если же мы имеем плохо адаптированного хищника ( $x^*$  велико) и хорошо адаптированную жертву ( $x_m$  мало), то почти наверняка  $x^* > x_m$  и равновесие будет устойчивым.

Однако здесь остается открытым вопрос о существовании предельных циклов. Ясно, что локальная устойчивость или неустойчивость положений равновесия дает нам весьма малую информацию об устойчивости всей системы. В самом деле, равновесие может быть устойчивым, но если оно окружено неустойчивым циклом малой амплитуды, то весьма вероятно, что система будет демонстрировать в целом неустойчивое поведение. И наоборот, если положение равновесия неустойчиво, но оно окружено устойчивым циклом, то систему в целом можно считать устойчивой.

Прежде чем переходить к анализу ситуации с возникновением циклов, выберем бифуркационный параметр. Для этого сделаем замену переменных

$$X = k\beta x; \quad Y = \beta x.$$

Переход к новым переменным изменяет лишь масштаб, не меняя самой структуры фазового квадранта. Система (2.1) с  $V = \beta x$  в новых переменных запишется в виде

$$dX/dt = X[\alpha(X) - Y]; \quad dY/dt = Y(X - m). \quad (2.3)$$

Так как  $X^* = m$ , то в качестве параметра бифуркации выберем естественную смертность хищника  $m$ . Его бифуркационное значение  $\hat{m} = X_m = k\beta x_m$ . Очевидно, что всю предыдущую интерпретацию можно сохранить, считая, что при хорошей адаптации хищника к среде его естественная смертность мала, а при плохой — велика. Собственные значения матрицы линеаризованной системы запишутся в виде

$$\lambda_{1,2} = \alpha'(m)m/2 \mp \sqrt{[\alpha'(m)m]^2/4 - \alpha(m)m}.$$

Если  $\alpha'^2(m) < 4\alpha(m)/m$ , то равновесие  $X^* = m$  ( $m \neq X_m$ ) — фокус. Кроме того, по биологическому смыслу функции  $\alpha(X)$ :  $\alpha''(X_m) \neq 0$  ( $\alpha''(X_m) = \alpha''_m < 0$ ). Так как  $\alpha'(X_m) = 0$ , то при варьировании  $m$  в малой окрестности точки  $m = X_m$  (окрестность определяется неравенством  $\alpha'(m) < 4\alpha(m)/m$ ), мы имеем типичную ситуацию бифуркации Хопфа — бифуркации рождения цикла.

Используя стандартную технику, получаем:

а) если  $m < X_m$  и  $\alpha_m''' X_m < -2 \alpha_m''$ , то в окрестности равновесия  $\{X^* = m, Y^* = \alpha(X^*)\}$  возникает устойчивый предельный цикл;

б) если  $m > X_m$  и  $\alpha_m''' X_m > -2 \alpha_m''$ , то в окрестности  $\{X^*, Y^*\}$  возникает неустойчивый предельный цикл.

Амплитуды этих циклов равны  $\text{const } |m - X_m|^{1/2} + O(|m - X_m|)$ .

Заметим, что у системы (2.3) имеется еще одно положение равновесия:  $Y^* = 0; X^* = X_k$ , где  $X_k$  — решение уравнения  $\alpha(X_k) = 0$ .

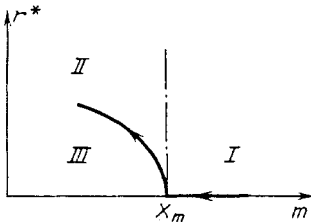


Рис. 93. Зависимость амплитуды стационарных колебаний от параметра  $m$ . Из этого графика видно, что система "хищник — жертва" — автоколебательная система с мягким самовозбуждением. Точка  $X_m$  — критическая, I — устойчивое равновесие, II — устойчивый предельный цикл, III — неустойчивое равновесие

Это равновесие — седло. Очевидно, что  $X_k > X^* = m$ . Можно показать, что траектории (2.3) ограничены. Следовательно, если  $X_m < X^* = m < X_k$ , то неустойчивый предельный цикл (если он существует) должен быть окружен устойчивым (на который наматывается траектория, выходящая из седловой точки внутрь положительного квадранта). Вопрос о существовании третьего и т.д. циклов остается открытым.

Для большей наглядности зададим функцию  $\alpha(X)$  параметрически, в виде параболы. Тогда  $\alpha_m''' = 0$ , а так как по биологическому смыслу  $\alpha_m'' < 0$ , то выполняется только неравенство  $\alpha_m''' X_m < -2 \alpha_m''$ . Этим сразу задается направление бифуркации, так что мы можем сказать, что при уменьшении смертности, когда  $m$  станет меньше  $X_m$ , в системе рождается устойчивый предельный цикл, амплитуда которого возрастает с ростом  $|m - X_m|$ . Мы получили типичный пример мягкого самовозбуждения колебаний в системе "хищник — жертва", когда популяция жертвы саморегулируется по типу Олли.

Предположим, что при  $m > X_m$  система находилась в устойчивом равновесии  $X^* = m$ . Будем медленно (по сравнению с длительностью переходных режимов) уменьшать параметр  $m$ , что соответствует медленному улучшению условий окружающей среды для хищника. В этом случае можно считать, что для каждого  $m$  система находится в стационарном состоянии. Пока  $m > X_m$ , система нахо-

дится в покое вплоть до достижения критического бифуркационного значения  $m = X_m$ . При переходе через это значение устойчивость равновесия исчезает, оно становится неустойчивым, а его устойчивость передается рождающемуся предельному циклу, и в системе возникают колебания, амплитуда которых возрастает с уменьшением  $m$ . Эта ситуация изображена на рис. 93.

В заключение напомним читателю, что описанная выше картина имеет место только в некоторой окрестности точки  $m = X_m$ , но ни в коем случае не для всего интервала изменений  $m$  ( $0 < m < X_k$ ).

### § 3. Жесткое самовозбуждение в системе "хищник – жертва"

Рассмотрим теперь другой вариант системы "хищник – жертва". Пусть  $\alpha(x) = \alpha$ ;  $\alpha = \text{const}$ , а трофическая функция  $V(x)$  имеет  $s$ -образный вид. Такой тип трофической функции характерен для позвоночных "хищников", способных к достаточно сложному поведению. Так как  $\alpha = \text{const}$ , то популяция "жертвы" – это мальтузианская популяция, в которой отсутствуют собственные механизмы саморегулирования (впрочем, как и в популяции "хищников"). Единственным механизмом регуляции численностей здесь являются трофические взаимодействия между хищниками и жертвами. При этих условиях система (2.1) имеет единственное нетривиальное состояние равновесия (стационарную точку)  $(x^*, y^*)$ , где  $x^*$  – решение уравнения  $V(x^*) = m/k$  (для этого нужно, чтобы  $V(\infty) > m/k$ ),  $y^* = \alpha k x^*/m$ . Будем искать периодические решения этой системы, предположив, что она достаточно близка к классической вольтерровской, в которой  $\alpha = \text{const}$ ,  $V(x) = \beta x$  (в каком смысле, будет ясно ниже).

Прежде чем переходить к поиску, сделаем замену переменных:

$$\tau = \alpha t; \quad \xi = \ln(x/x^*);$$

$$\eta = \ln(y/y^*);$$

$$\omega(\xi) = \frac{V[x(\xi)]}{x(\xi)} \cdot \frac{x^*}{V(x^*)}.$$

В классической вольтерровской системе  $\omega(\xi) \equiv 1$ . Предположение о близости рассматриваемой модели к вольтерровской означает, что  $\omega(\xi)$  можно представить в виде

$$\omega(\xi) = 1 + \epsilon \varphi(\xi), \quad (3.1)$$

где  $\epsilon$  – некоторый малый параметр, а  $\varphi(\xi)$  ограничена и имеет

конечную производную. Этот параметр можно оценить как

$$\epsilon \sim \frac{\max [V(x)/x]}{V(x^*)/x^*} - 1.$$

На рис. 94 изображены  $V(x)$  и  $\omega(\xi)$ . И если при достаточно больших  $x$  разница между  $V(x)$  и прямой  $\beta x$  может быть значительной, так что трудно говорить о близости двух моделей, то переход к новым переменным снимает это возражение, поскольку для классической модели  $\omega_B(\xi) = 1$  и разность  $\omega(\xi) - \omega_B$  остается ограниченной при любых  $\xi$  ( $\omega(\mp\infty) = 0$ ). Ясно, что в окрестности стационарной точки параметр  $\epsilon$  действительно является малым, а модели близкими.

Переходя в (2.1) к новым переменным, получим

$$\begin{aligned} d\xi/d\tau &= 1 - e^\eta - \epsilon\varphi(\xi)e^\eta, \\ d\eta/d\tau &= \mu[e^\xi - 1 + \epsilon\varphi(\xi)e^\xi]. \end{aligned} \quad (3.2)$$

Здесь  $\mu = m/\alpha$ . При  $\epsilon \rightarrow 0$  система (3.2) переходит в классическую, которая, как хорошо известно, имеет интеграл  $H = \mu(e^\xi - \xi) + (e^\eta - \eta)$ . Поэтому (3.2) можно записать в виде, близком к гамильтоновой:

$$\begin{aligned} d\xi/d\tau &= -\partial H/\partial\eta - \epsilon\varphi(\eta)e^\eta, \\ d\eta/d\tau &= \partial H/\partial\xi + \epsilon\mu\varphi(\xi)e^\xi. \end{aligned} \quad (3.3)$$

В плоскости  $(\xi, \eta)$  вольтерровские овалы  $H(\xi, \eta) = h$  с центром

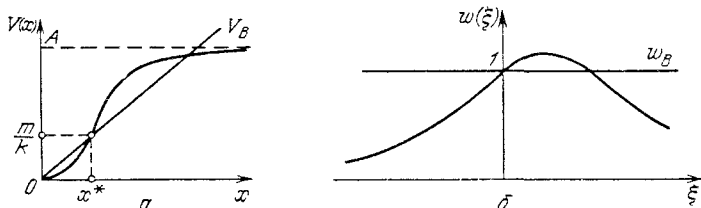


Рис. 94. S-образная трофическая функция (а) и ее вид при переходе к переменной  $\xi$  (б);  $V_B$  и  $\omega_B$  – вольтерровские трофические функции

в точке  $(0, 0)$  являются замкнутыми. Рассмотрим криволинейный интеграл

$$\Psi(h) = - \oint_{H(\xi, \eta) = h} \varphi(\xi) e^\eta d\eta + \mu \varphi(\xi) e^\xi d\xi.$$

Тогда, согласно теореме А.С. Понтрягина, если существует такое  $h^*(1 + \mu < h^* < +\infty)$ , что  $\Psi(h^*) = 0$ ,  $\Psi'(h^*) \neq 0$ , то существуют такие положительные числа  $\sigma > 0$  и  $\delta > 0$ , что:



а) для любого  $\epsilon$  ( $|\epsilon| < \delta$ ) система (3.3) имеет в  $\sigma$ -окрестности вольтерровского цикла  $H = h^*$  предельный цикл, который стягивается к вольтерровскому при  $\epsilon \rightarrow 0$ ;

б) этот предельный цикл грубый и устойчивый, если  $\epsilon \Psi'(h^*) < 0$ , и неустойчивый, если  $\epsilon \Psi'(h^*) > 0$ .

Нам удобнее вместо криволинейного интеграла рассматривать интеграл по области  $S_h$ , заключенной внутри вольтерровского овала:

$$\Psi(h) = - \iint_{S_h} \varphi'(\xi) e^{\eta} d\xi d\eta. \quad (3.4)$$

Очевидно, что для выполнения условия  $\Psi(h^*) = 0$  необходимо, чтобы  $\Psi'(\xi)$  меняла знак на отрезке  $[\xi_1, \xi_2]$ , где  $\xi_1$  и  $\xi_2$  — крайняя левая и правая точки некоторого вольтерровского цикла. Для этого  $\xi_m$  — точка максимума функции  $\omega(\xi)$  — должна лежать внутри отрезка  $[\xi_1, \xi_2]$ .

Если предположить, что предельный цикл лежит в достаточно малой окрестности стационарной точки (а для этого нужно, чтобы  $\xi_m$  мало отличалась от нуля), то вольтерровский овал может быть заменен эллипсом  $H = \mu \xi^2/2 + \eta^2/2 = \text{const}$ . Тогда вместо (3.3) можно рассматривать систему

$$d\xi/d\tau = -\eta - \epsilon \varphi(\eta) e^{\eta}; \quad d\eta/d\tau = \mu \xi + \epsilon \mu \varphi(\xi) e^{\xi}. \quad (3.5)$$

Для построения асимптотического решения (3.5) воспользуемся методом Крылова—Боголюбова. Делая замену переменных  $\xi = r \cos \psi$ ,  $\eta = -\sqrt{\mu} r \sin \psi$  и осредняя по фазе  $\varphi$ , получаем уравнение для  $r$  — амплитуды колебаний по  $\xi$ :

$$\frac{dr}{d\tau} = -\frac{\epsilon}{2\pi} \int_0^{2\pi} \varphi(r \cos \psi) e^{-\sqrt{\mu} r \sin \psi} \cos \psi d\psi. \quad (3.6)$$

Раскладывая подынтегральное выражение в (3.6) в ряд по  $r$  и пренебрегая членами четвертой степени и выше, будем иметь

$$\frac{dr}{d\tau} = -\frac{\epsilon \tau}{2} \left\{ \varphi'(0) + \frac{r^2}{8} [\varphi'(0)\mu + \varphi'''(0)] \right\}. \quad (3.7)$$

Условие  $dr/d\tau = 0$  дает нам уравнение для предельного цикла в плоскости  $(\xi, \eta)$ . Это эллипс с полуосями

$$r_{\xi}^* = \sqrt{\frac{-8\varphi'(0)}{\mu\varphi'(0) + \varphi'''(0)}}, \quad r_{\eta}^* = r_{\xi}^* \sqrt{\mu}.$$

Цикл устойчив, если  $\delta\varphi'(0) + \varphi''' > 0$ , и неустойчив при выполнении обратного неравенства. Условие существования цикла

имеет вид

$$\text{sign}[\varphi'(0)] = -\text{sign}[\varphi'(0)\mu + \varphi'''(0)]. \quad (3.8)$$

Если же (3.8) не выполняется, то циклов в окрестности стационарной точки нет (единственное состояние равновесия  $r^* = 0$ ).

Для того чтобы дать более наглядную интерпретацию этих результатов, зададим трофическую функцию  $V(x)$  параметрически:

$$V(x) = \frac{Ax^2}{K+x^2}, \quad V(\infty) = A.$$

Легко видеть, что она имеет S-образный вид. Тогда

$$\varphi'(0) = 1 - 2b, \quad \varphi'''(0) = (1 - 2b)(1 - 24b + 24b^2), \quad b = m/(kA)$$

и

$$r^* = \sqrt{\frac{-8}{1 + \mu - 24b + 24b^2}}. \quad (3.9)$$

Очевидно, что в системе существует предельный цикл, если  $b_1 < b < b_2$ , где

$$b_{1,2} = 1/2(1 \mp \sqrt{5/6 - \mu/6}),$$

причем для этого необходимо, чтобы  $5\alpha > m$ , т.е. жертвы размножались бы достаточно быстро, а естественная смертность хищников была бы мала. Цикл устойчив при  $b > 1/2$  и неустойчив при  $b < 1/2$ .

Если выполняется одно из условий:  $0 < b < b_1$ ,  $b_2 < b < 1$ ,  $5\alpha < m$ , то колебания в системе отсутствуют, циклов нет, но существуют положения равновесия — стационарные точки. Этим точкам соответствует стационарное состояние (3.7) с  $r^* = 0$ . Легко видеть, что это состояние устойчиво при  $b < 1/2$  и неустойчиво при  $b > 1/2$ . Если же  $b > 1$  ( $kA < m$ ), то при  $t \rightarrow \infty$   $y \rightarrow 0$ ,  $x \rightarrow \infty$ , т.е. хищники вымирают, после чего жертвы начинают неограниченно возрастать — в системе нет никакого нетривиального равновесия: ни устойчивого, ни неустойчивого.

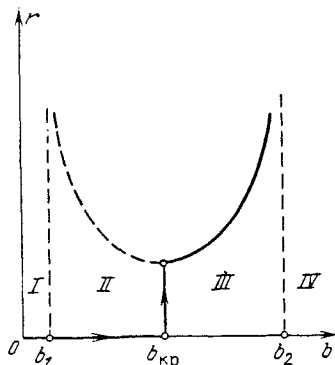
Предположим, что при малых  $b$  система находилась в равновесии. Будем медленно (по сравнению с длительностью переходных режимов) увеличивать параметр  $b$ , так что при переходе к новому значению параметра система успевала бы выйти на новый стационарный режим. Как можно интерпретировать этот процесс с экологической точки зрения?

Малым значениям параметра  $b$  соответствуют малые значения  $m$  и большие значения  $k$  и  $A$ , т.е. хищники имеют малую естественную смертность, высокий к.п.д. "переработки" биомассы жертв в свою новую биомассу, высокий уровень насыщения  $A$ . Другими словами, при малых  $b$  хищники хорошо адаптированы к своей биоти-

ческой и абиотической среде. Если же естественная смертность хищника велика, а его к.п.д. и уровень насыщения малы, то хищник плохо адаптирован, на что указывают большие значения  $b$ .

Что же происходит в системе при возрастании  $b$ ? Если  $5\alpha < m$ , т.е. жертва размножается медленно, то при  $b < 1/2$  в системе существует устойчивое нетривиальное равновесие, циклы отсутствуют; при переходе  $b$  через критическое значение  $b_{кр} = 1/2$  устойчивое равновесие заменяется неустойчивым, циклы не возникают. Поведение системы не очень интересно. Более интересная ситуация возникает при  $5\alpha > m$ , когда жертва размножается быстро. При  $b < b_1$  в системе существует устойчивое нетривиальное равновесие, но циклов нет. Но при переходе через  $b_1$ , когда  $b > b_1$  ( $b < 1/2$ ), в системе возникает неустойчивый предельный цикл, который ограничивает область устойчивости нетривиального равновесия. При дальнейшем росте  $b$  эта область уменьшается, но не до нуля. При переходе через критическое значение  $b_{кр} = 1/2$ , когда  $b > 1/2$  ( $b < b_2$ ), в системе рождается устойчивый предельный цикл, амплитуда которого растет с ростом  $b$ , т.е. с ухудшением адаптации хищника. И наконец, при  $b > b_2$  ( $b < 1$ ) устойчивый цикл исчезает, и остается только неустойчивое равновесие. Все эти ситуации изображены на рис. 95. Видно, что пока  $b < b_{кр}$ ,

Рис. 95. Зависимость амплитуды стационарных колебаний от параметров  $b$ . Из этого графика видно, что система "хищник – жертва" – автоколебательная система с жестким самовозбуждением; I – устойчивое равновесие, II – неустойчивый предельный цикл, III – устойчивый предельный цикл, IV – неустойчивое равновесие



то система находится в покое вплоть до достижения критического значения  $b_{кр}$ . При переходе через  $b_{кр}$  равновесие теряет устойчивость, и в системе сразу возникают колебания с конечной амплитудой. Это классическая ситуация жесткого самовозбуждения в теории нелинейных колебаний или "катастрофы" в теории катастроф.

#### § 4. Об интегрируемости и периодических колебаниях в системе "хищник — жертва"

Хотелось бы провести более тонкий, чем метод Крылова—Боголюбова, анализ колебаний в системе "хищник — жертва". Упростим себе задачу, сделав в (2.1) замену  $\alpha t = \tilde{t}$ ,  $x/x^* = \tilde{x}$ ,  $y/y^* = \tilde{y}$ ,  $V(x)/V_\infty = V(\tilde{x})$ ,  $\mu = m/\alpha$ . Тогда система (2.1), примет вид

$$\begin{aligned} d\tilde{x}/d\tilde{t} &= \tilde{x} - V(\tilde{x})\tilde{y}, \\ d\tilde{y}/d\tilde{t} &= \mu\tilde{y}(V(\tilde{x}) - 1). \end{aligned} \quad (4.1)$$

В дальнейшем для удобства тильду мы будем опускать. Ранее из линейного анализа (4.1) было показано, что тип равновесия определяется величиной  $v = V'_x(1)$ . Если  $v < 1$ , то равновесие — неустойчивый узел (фокус), если  $v > 1$ , то узел (фокус) становится устойчивым. При переходе через  $v = 1$  происходит смена устойчивости по типу бифуркации Андронова—Хопфа, когда собственные значения пересекают мнимую ось. В случае общего положения при этом из равновесия рождается предельный цикл. Однако конкретные примеры трофической функции  $V(x)$  могут приводить к иным результатам.

В частности, это касается широко используемой в математической экологии функции Хилла  $V = V_\infty x^2/(K + x^2)$ , которую в новых переменных можно записать в виде

$$V(x) = x^2/(1 - b + bx^2), \quad b = V_*/V_\infty. \quad (4.2)$$

При изменении параметра  $b$  меняется соответственно величина  $v = 2(1 - b)$ , которая переходит через 1 при  $b = b_{кр} = 1/2$ . Следовательно, трофическая функция, дающая равновесие типа центр, имеет вид  $V_{кр}(x) = 2x^2/(1 + x^2)$ . Однако заранее не ясно, является ли это равновесие сложным фокусом или чистым центром. Последний случай имеет место лишь когда все фокусные величины обращаются в нуль. Достаточным условием этого является существование интеграла системы (4.1) при  $V(x) = V_{кр}$ . Оказывается, в интересующем нас случае система (4.1) сводится к уравнению Абеля 2-го рода:

$$y'_x \left( \frac{x}{V_{кр}(x)} - y \right) = \mu y \left[ \frac{x}{V_{кр}(x)} \right]_x',$$

интеграл которого нетрудно получить:

$$y + cy^{1/\mu} = (1 - \mu) \cdot \frac{x}{V_{кр}(x)} \quad (\mu \neq 1), \quad (4.3)$$

а при  $\mu = 1$  интеграл имеет вид  $y \ln Cy = \frac{x}{V_{кр}(x)}$ . Более того,

интеграл указанного типа имеет место и для трофической функции более общего вида:  $V_{кр} = \beta x^\beta / [1 + (\beta - 1) x^\beta]$ , отличающейся от (4.2) крутизной ступеньки при переходе от  $V(0)$  к  $V_\infty$ .

Выражение (4.3) представляет на плоскости  $(x, y)$  замкнутые кривые, охватывающие равновесие  $(1, 1)$ . Таким образом, при изменении параметра  $b$  и переходе его через  $1/2$  справа налево собственные значения системы (4.1) пересекают мнимую ось, а равновесие из неустойчивого фокуса превращается в устойчивый, проходя стадию чистого центра. Бифуркация Андронова–Хопфа не имеет место в этом случае, и предельных циклов из равновесия не возникает.

Однако здесь естественно рассматривать задачу о рождении циклов из замкнутых траекторий. Используя для этого метод Понтрягина, изложенный в предыдущем параграфе, приведем систему (4.1) к виду

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial y} - \epsilon p(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial x} + \epsilon \mu p(x, y), \end{aligned} \quad (4.4)$$

где  $p(x, y) = 2(V_{кр} - 1)y^{-1-1/\mu}$ , а  $H(x, y)$  – интеграл системы (4.1) записанный следующим образом:

$$H(x, y) = y^{-1/\mu} \left[ (1 - \mu) \frac{x}{V_{кр}} - y \right] = C.$$

Здесь малый параметр  $\epsilon = b - b_{кр}$ , и  $V(x) = V_{кр} [1 - \epsilon V_{кр} (1 - 1/x^2)]$ . Предельный цикл рождается из тех траекторий, для которых обращается в нуль контурный интеграл:

$$J(C) = 2 \left( 1 - \frac{1}{\mu} \right) \oint_C \frac{V_{кр} - 1}{y^{1/\mu}} (\mu dx + dy). \quad (4.5)$$

Нетрудно показать, что выражение (4.5) знакоопределено. Это означает, что в момент бифуркации периодический режим не возникает и из замкнутых траекторий центра.

Таким образом, можно сделать вывод, что для трофической функции типа (4.2) система (4.1) является негрубой, и в критическом режиме она имеет равновесием центр. При этом предельные циклы не возникают ни из равновесия, ни из замкнутых траекторий. Но этот негрубый случай легко исправить, слегка изменив трофическую функцию, например, взяв

$$V(x) = x^2 / [1 - b + bx^2 + (b - 1/2)F(x)], \quad (4.6)$$

где  $F(x)$  – ограниченная функция такая, что  $F(1) = 0$ ,  $F(0) <$

$< -(1+x^2)$ ;  $F(\infty) < x^2$ . Эти условия введены для того, чтобы  $V(x)$  мало отличалась от исходной и удовлетворяла тем же требованиям, что и исходная:  $V(0) = 0$ ,  $V(1) = 1$ ,  $V_\infty = 1/b$  (см. рис. 96). Множитель  $b - 1/2$  введен для того, чтобы при  $b = 1/2$  не разрушался интеграл исходной системы. В качестве примера  $F(x)$  можно положить равной  $A [(x-1)/(x+1)]^l$ , тогда путем выбора константы  $A$  можно организовать рождение цикла из замкнутых траекторий с заданным значением  $C$ . В то же время,

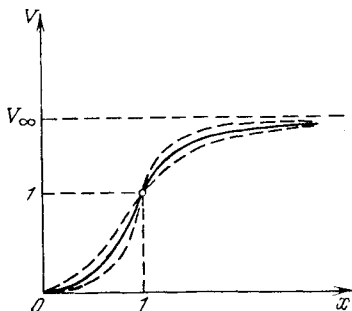


Рис. 96. Малое "шевеление" хилловской (сплошная линия) трофической функции, (штриховая линия) — трофические функции после "шевеления"

убрав множитель  $b - 1/2$  перед  $F(x)$  в знаменателе трофической функции, т.е. разрушив интеграл исходной системы, можно реализовать возникновение  $l - 1$  цикла из равновесия посредством бифуркации Андронова–Хопфа. Таким образом, "шевеление" негрубого случая, порожденного трофической функцией (4.2) в уравнениях (4.1) приводит к грубой системе, которая при бифуркации по параметру  $b$  может порождать предельные циклы как из равновесия, так и из замкнутых траекторий исходной негрубой системы, причем в необходимых количествах.

У читателей, еще помнящих предыдущий параграф, возникает естественный вопрос: почему же мы там получили циклы, хотя и была использована трофическая функция в форме Хилла:  $V = Ax^2/(K+x^2)$ ? Ответ прост: дело в том, что в § 3 мы пользовались методом Крылова–Боголюбова, а он асимптотический, и мы использовали не саму функцию, а ее асимптотическое разложение, тем самым "шевели" ее. Ясно, что это "шевеление" и дало нам циклы.

Любопытно, что именно представление Хилла для трофических функций дало нам целый класс структурно неустойчивых фазовых картин. В принципе, вероятность попасть в негрубую ситуацию весьма мала (будь это значение параметра, или, как в данном случае, целый класс функций), но мы в нее попали, так как именно такое представление трофических функций очень популярно в

математической экологии. Но я думаю, что ничего страшного не произошло, так как в теории колебаний мы широко пользуемся приближенными методами, которые, как правило, разрушают негрубую, структурно неустойчивую ситуацию, и в результате мы получаем более или менее правильные результаты.

### § 5. Релаксационные колебания в системе "хищник – жертва". Переход к моделям теории катастроф

Рассмотрим теперь взаимодействие двух факторов в системе "хищник – жертва": саморегулирования в популяции жертв и  $S$ -образности трофической функции хищника. Зададим максимально простую параметризацию мальтузианской функции жертв:  $\alpha(x) = \alpha_0(1 - x/x_k)$  – логистический рост, и трофической функции хищника:  $V(x) = Ax^2/(k^2 + x^2)$  –  $S$ -образная функция. Делая замену переменных:

$$X = x/k, \quad Y = Ay/\alpha_0 k,$$

и обозначая  $m/kA = b$ , вместо системы (2.1) получаем

$$\begin{aligned} \frac{1}{\alpha_0} \frac{dX}{dt} &= X \left\{ [1 - (X/X_k)] - \frac{XY}{1 + X^2} \right\}, \\ \frac{dY}{dt} &= kAY \left\{ \frac{X^2}{1 + X^2} - b \right\}. \end{aligned} \tag{5.1}$$

Предположим, что жертва размножается со скоростью гораздо большей, чем хищник, т.е.  $\alpha_0 \gg 1$ . Тогда  $1/\alpha_0 \ll 1$  можно рассматривать как малый параметр, переменную  $X$  как "быструю", а  $Y$  – "медленную". Согласно теореме А.Н. Тихонова, динамика системы в значительной степени будет определяться видом равновесного многообразия:

$$X \left\{ [1 - (X/X_k)] - \frac{XY}{1 + X^2} \right\} = 0, \tag{5.2}$$

которое распадается на два:

$$X = 0; \quad Y = \frac{(1 - X/X_k)(1 + X^2)}{X}. \tag{5.3}$$

Второе многообразие зависит только от одного параметра  $X_k$  – "емкости" среды для популяции жертв. На рис. 97 в плоскости  $(X, Y)$  изображены два вида этой кривой при различных значениях  $X_k$ .

Пусть  $X_k > 27$ , и равновесное многообразие имеет вид, изображенный на рис. 97 (кривая 2). Так как поведение системы зависит еще от параметра  $b$  (значение  $X^* = \sqrt{b/(1-b)}$ ), то рассмотрим три варианта поведения при различных  $b = m/kA$ .

1.  $b_1^* < b_1$  (см. рис. 98, на котором для удобства дальнейшего рассмотрения равновесное многообразие изображено в координатах  $X = X(Y)$ ), где  $b_1^* = X_1^{*2}/(1 + X_1^{*2})$ ,  $b_1 = X_1^2/(1 + X_1^2)$ . Экологически это означает, что хищник хорошо адаптирован к среде,

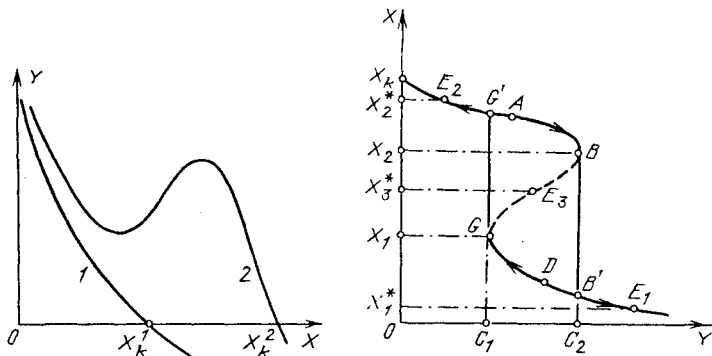


Рис. 97. Равновесное многообразие  $Y = F(X)$  для системы (5.1); 1 —  $X_k < \sqrt{27}$ ; 2 —  $X_k > \sqrt{27}$

Рис. 98. Типы динамического поведения системы "хищник — жертва" при различных значениях параметра  $b = m/kA$

"давление" хищника на жертву велико, так что равновесная численность жертвы мала ( $b$  и  $X^*$  связаны монотонной зависимостью). Предположим, что сначала система находится в точке  $A$  на верхней ветви многообразия. С ростом переменной  $Y$  переменная  $X$  убывает, пока не достигнет точки  $B$ . В данной точке переменная  $Y$  пересекает значение  $C_2$ , и система совершает "катастрофический скачок" на нижнюю ветвь многообразия в точку  $B'$ . Дальнейшее возрастание переменной  $Y$  уводит систему далее, к равновесной точке  $E_1$ .

2. Пусть теперь  $b_2^* > b_2$ , где  $b_2^* = X_2^{*2}/(1 + X_2^{*2})$ ,  $b_2 = X_2^2/(1 + X_2^2)$ , т.е. хищник плохо адаптирован к среде, его "давление" на жертву мало, и равновесная численность жертвы велика. Предположим, что сначала система находилась в точке  $D$ . Так как  $X_2^* > X_D$ , то переменная  $Y$  будет убывать, и система следует по нижней ветви многообразия к точке  $G$ . В этой точке переменная  $Y$  пересекает значение  $C_1$ , и система "катастрофически быстро" перескакивает в точку  $G'$  на верхнюю ветвь многообразия, после чего спокойно движется по этой ветви к точке  $E_2$  — положению равновесия.



3. Пусть теперь хищник имеет промежуточную адаптацию, т.е.  $b_1 < b_3^* < b_2$ ;  $b_3^* = X_3^{*2} / (1 + X_3^{*2})$ . Вначале система находилась в точке  $A$ . Затем она начала двигаться к точке  $B$ , в этой точке происходит "катастрофа", система перескакивает на нижнюю ветвь, но, в отличие от ситуации, описанной в пункте 1, система начинает двигаться от точки  $B'$  не вправо, а влево, к точке  $G$ . В точке  $G$  новая "катастрофа", система перескакивает в точку  $G'$  на верхнюю ветвь, и снова начинает двигаться к точке  $B$ . Цикл замкнулся, возник так называемый "релаксационный" цикл. Описываемые им колебания, для которых характерны чередования достаточно гладких режимов и "катастроф", называются обычно "релаксационными". Существующее здесь равновесие (точка  $E_3$ ) неустойчиво, но сам релаксационный цикл устойчив.

Здесь можно говорить, что в точках  $Y = C_{1,2}$  отображение  $X(Y)$  прямой на прямую имеет особенность. Эта особенность является *складкой* и представляет собой простейший тип катастрофы. Но, согласно теореме Уитни, эта особенность устойчива, т.е. она не исчезает при малых шевелениях самого отображения. Устойчивость такого типа называется еще *структурной*.

## § 6. Катастрофа типа сборки в системе "хищник – жертва"

До сих пор мы рассматривали равновесное многообразие  $X = X(Y)$  как отображение прямой на прямую при фиксированном  $X_k$ . Будем теперь менять параметр  $X_k$ , тогда многообразие  $X = X(Y, X_k)$  представляет собой поверхность в трехмерном пространстве  $(X, Y, X_k)$ , задающую отображение двумерного многообразия в двумерное. Если нарисовать поверхность  $X = X(Y, X_k)$  в координатах  $(X, Y, X_k)$ , то мы получим картину, изображенную на рис.99. В точке  $C$  это отображение имеет особенность – *сборку*, и соответственно, здесь мы получаем более сложную "катастрофу" – типа сборки. Согласно теореме Уитни, эта особенность устойчива и не разрушается шевелением поверхности, описывающей отображение.

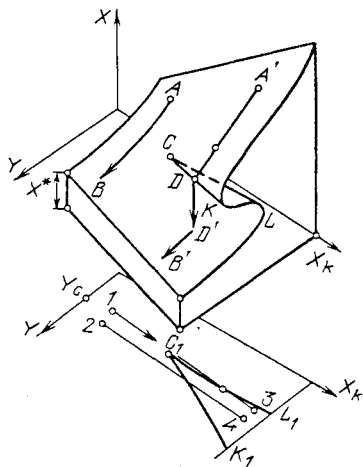


Рис. 99. Поверхность  $X = X(Y, X_k)$  и ее проекция на плоскость  $\{Y, X_k\}$ . На кривых  $C_1 L_1$  и  $C_1 K_1$  отображение имеет особенности типа складки, в точке  $C_1$  – сборки

Заметим еще, что направление движения по этому многообразию зависит от величины параметра  $b$  — показателя адаптации хищника к среде, который, в свою очередь, тесно связан со значением равновесной численности жертвы  $X^*$ .

До сих пор наши рассуждения были тесно связаны с исходной динамической системой. Сделаем шаг в направлении более общей ситуации. Так как второе уравнение системы (5.1) дает нам лишь информацию о направлении движения по равновесному многообразию, то откажемся от него, а из первого уравнения сохраним связь между численностями хищника и жертвы и "емкостью" среды, обеспечивающую нам квазистационарную численность жертвы. По сути дела, мы оставляем только уравнение баланса жертвы при равенстве "прихода" и "расхода":

$$\begin{aligned} \alpha(X) X & \text{ (прирост за счет размножения)} = \\ & = V(X) Y \text{ (выедание хищниками)}. \end{aligned}$$

Если не рассматривать пока малоинтересное состояние с  $X^* = 0$ , то при принятой параметризации связь между  $X$ ,  $Y$  и  $X_k$  запишется в виде

$$X^3 - X_k X^2 + (1 + X_k Y) X - X_k = 0, \quad (6.1)$$

или, после замены

$$p = 1 + X_k Y - X_k^2/3, \quad q = -\frac{X_k}{27} (2X_k^2 - 9X_k Y + 18),$$

в виде  $\left( \tilde{X} = X - \frac{X_k}{3} \right)$

$$\tilde{X}^3 + p\tilde{X} + q = 0. \quad (6.2)$$

Это в точности поверхность катастрофы сборки. Тем самым мы подтвердили сделанный выше на основе лишь геометрических соображений вывод.

Вычислим координаты точки сборки  $C$ . В этой точке  $Y'_x = Y''_{xx} = 0$ , откуда сразу получаем

$$X_C = \sqrt{3}, \quad X_k^C = 3\sqrt{3}, \quad Y_C = 8/(3\sqrt{3}),$$

или в старых координатах

$$x_C = \sqrt{3} K, \quad x_k^C = 3\sqrt{3} K, \quad y_C = 8\alpha_0 K/(3\sqrt{3} A).$$

На первый взгляд кажется, что теория катастроф не дает никакой новой информации по сравнению с проведенным нами обычным исследованием. Но это не так, и дело вот в чем. При нашем исследовании мы получили особенность типа сборки, параметризовав мальтузианскую и трофическую функции. Но в любой реаль-

ной ситуации мы никогда не знаем точного их вида, известны лишь качественные особенности (например, то, что мальтузианская функция уменьшается с ростом численности и достигает нуля при ее конечных значениях, а трофическая функция — это S-образная функция с насыщением). И  $a$   $r$   $0$   $1$  неизвестно, сохранится ли эта особенность для функций, несколько отличающихся от используемых нами при анализе, не возникнут ли другие особенности? Так вот, теория катастроф позволяет утверждать, что эта особенность сохранится, а другие особенности неустойчивы и разрушатся при вариациях мальтузианской и трофической функции, или же просто при возмущениях, действующих на систему. Другими словами, какими бы мы ни выбрали трофическую и мальтузианскую функции (важно только, чтобы они были качественно похожими), поведение системы "хищник — жертва" качественно будет аналогичным описанному выше.

Дадим наглядную интерпретацию этим утверждениям. Будем характеризовать систему "хищник — жертва" тремя параметрами:  $X$ ,  $Y$  — численностями жертвы и хищника соответственно, и  $X_k$  — "емкостью" среды для жертвы, т.е. устойчивой предельной численностью жертвы в отсутствие хищника. Естественно, что между этими параметрами существует зависимость, описываемая поверхностью в трехмерном пространстве с координатами  $(X, Y, X_k)$ . Спроектируем эту поверхность вдоль оси  $X$  на плоскость  $(Y, X_k)$ . Согласно теореме Уитни, особенности для поверхности общего положения — складки и сборки. Выше было показано для частного случая, что сборка существует. Можно утверждать, что сборка, расположенная так, как это изображено на рис. 99, удовлетворительно описывает динамику системы "хищник — жертва" в случае общего положения, когда не известны точно мальтузианская и трофическая функции.

А сейчас отвлечемся от теории катастроф и займемся прикладной экологией. Самым перспективным методом в борьбе с сельскохозяйственными и лесными вредителями в настоящее время считается биологический метод. Суть его состоит в том, что для вредителя — "жертвы" подбирается "хищник", который может регулировать численность популяции жертвы, снижая ее численность. Другими словами, искусственно создается система "хищник — жертва". Предположим, что подобран такой хищник, который хорошо адаптирован к среде, так что параметр  $m/kA$  мал. Соответственно будет низкой и равновесная численность жертвы. Будем считать, что его трофическая функция S-образна.

Посмотрим, как будет меняться численность вредителя в зависимости от его "емкости" среды и численности хищника. Если при малой "емкости", когда и в отсутствие хищника вредитель не достигал большой численности, увеличивать численность хищ-

ника, то численность вредителя монотонно и довольно медленно уменьшается (кривая  $AB$  на рис. 99). Однако если "емкость" велика (а по-видимому, реально нас интересует именно это ситуация), то возникают качественно новые явления. Из рис. 99 видно, что численность вредителя будет меняться скачком (кривая  $A'DD'B'$ ), поэтому при определенной численности хищника достаточно малого ее увеличения, чтобы получить высокую эффективность метода. Но в этой "катастрофичности" заключена и серьезная опасность. Дело в том, что до наступления "катастрофы" мы не видим особого эффекта от применения биологического метода и поневоле можем сделать вывод о неэффективности самого метода в целом.

Рассмотрим теперь ситуацию, когда резко увеличивается "емкость" среды для жертвы. Для листогрызущих насекомых это может, например, произойти, когда несколько дней подряд была теплая и влажная погода, и появилось большое число свежих и сочных листьев. Пусть мы наблюдаем за системами "хищник — жертва", которые в начальный момент имели одинаковые численности жертв и почти одинаковые численности хищников (точки 1 и 2 на рис. 99). Нетрудно видеть, что из-за наличия особенности при увеличении  $X_k$  (достаточно быстро, чтобы переменная  $Y$  практически не менялась) одна система перейдет на верхний лист многообразия (из точки 1 в точку 3), а вторая — на нижний (из точки 2 в точку 4). Этот пример иллюстрирует еще одну особенность систем с катастрофами: при одном и том же изменении параметра даже из близких начальных состояний система может прийти в весьма далекие друг от друга конечные состояния.

Предположим теперь, что мы ставим эксперимент по определению эффективности биологического метода борьбы с вредителями. Естественно, что в биологии необходимо "набрать статистику", и мы запускаем несколько систем "хищник — жертва", стараясь при этом максимально уменьшить исходную вариабельность, объединив в каждой системе примерно одинаковое число жертв и, соответственно, хищников. Пусть при этом мы случайно попадаем (по численности хищников) в окрестность точки  $Y_C$ , где  $Y_C$  — координата точки  $C$  по  $Y$  — см. рис. 99). Следующая весьма вероятная случайность — несколько дней хорошей погоды в продолжение эксперимента. И что же мы получаем в результате: часть систем переходит на верхний лист многообразия, и мы делаем вывод о неэффективности метода, а оставшаяся часть — на нижний, что дает нам возможность заявить, что здесь метод был эффективен. В результате, наше статистическое решение об эффективности метода зависит не столько от его реальной эффективности, сколько от случайного распределения вокруг точки  $Y_C$ . И если это распре-

деление в пределе нормально (а, по-видимому, так оно и есть), то при повторении экспериментов мы получим простой рецепт — решение об эффективности метода надо принимать, подбросив монету. Вряд ли этот рецепт нас устроит.

Можно предложить еще один пример системы с "катастрофическим" поведением. Предположим, что мы имеем пруд, в котором фитопланктон служит пищей для рыб. Тогда фитопланктон — это жертва, а рыбы — хищник. Обычно размножение фитопланктона лимитируется количеством растворенных биогенных веществ — азота и фосфора. Одним из способов повышения продуктивности пруда — увеличения биомассы рыбы — служит искусственная минеральная подкормка, когда в пруд сыпят минеральные удобрения, надеясь, что это приведет к увеличению продуктивности фитопланктона и, как следствие, к увеличению биомассы рыбы. С нашей точки зрения такого типа воздействие эквивалентно скачкообразному увеличению "емкости" среды для фитопланктона. Обычно при этом об эффективности подкормки судят по увеличению биомассы (или точнее плотности) фитопланктона. Что же здесь может произойти?

Пусть сначала система находилась в точке  $A$  (см. рис. 99). После внесения подкормки она скачком перешла в точку  $A'$  и попала в область катастрофических режимов, где ее эволюция будет происходить вдоль кривой  $A'DD'B'$ . В точке  $D$  система проходит через катастрофу, в результате которой резко уменьшается плотность фитопланктона. И если в этот момент мы эту плотность измерим, то придем к выводу, что наше управление было неэффективным, хотя на самом деле биомасса рыб  $Y$  продолжает увеличиваться.

Похожую ошибку можно совершить, если из начального состояния, задаваемого точкой 2 на рис. 99, при увеличении  $X_k$  попасть на нижний лист многообразия, на котором плотность фитопланктона мала. Избежать этих ошибок (как, впрочем, и ошибки при экспериментах по определению эффективности биологического метода борьбы с вредителями) можно, если избегать значений  $Y$ , близких к  $Y_C = 8/(3\sqrt{3})$ , или, в более реальных обозначениях, близких к  $y_C = 8\alpha_0 K/(3\sqrt{3}A)$ . Мальтузианская скорость роста фитопланктона  $\alpha_0$  обычно известна, так же как известны и параметры трофической функции рыб при выедании ими фитопланктона.

Заканчивая этот параграф, необходимо отметить, что во всех приведенных выше качественных экологических рассуждениях содержится довольно много спекуляций, что, впрочем, характерно для подавляющего числа работ по приложениям теории катастроф. Однако качественные эффекты в динамике системы "хищник —

жертва" здесь, по-видимому, отражены верно. Можно точно сказать, что при малой "емкости" среды для жертвы, при сильном саморегулировании ее популяции в системе отсутствуют "катастрофические" режимы (скачки, релаксационные циклы). При увеличении "емкости", когда саморегуляция в популяции жертвы ослабевает, в системе появляются "катастрофы" (циклы, скачки, явления гистерезиса, когда поведение системы определяется ее предысторией; дивергенция, когда эволюция, начавшись в близких состояниях, может приводить к далеким конечным состояниям).

### § 7. "Глупый" хищник и катастрофы с ограничениями

Если раньше мы рассматривали систему "хищник – жертва" с "умным" хищником (трофическая функция которого  $S$ -образна), то сейчас мы предположим, что хищник "глупый", т.е. его трофическая функция не меняет знака кривизны (см. § 5 гл. II). Возьмем самую простую и наиболее распространенную параметризацию трофической функции "глупого" хищника  $V(x) = Ax/(K+x)$ , оставив для мальтузианской функции жертвы прежнюю параметризацию. Тогда система (5.1) запишется в виде

$$\begin{aligned} \frac{1}{\alpha_0} \frac{dX}{dt} &= X \left\{ (1 - X/X_k) - \frac{Y}{1+X} \right\}, \\ \frac{dY}{dt} &= kAY \left\{ \frac{X}{1+X} - b \right\}. \end{aligned} \quad (7.1)$$

Пусть  $\alpha_0 \gg 1$ , каким будет поведение системы? Снова, как и в предыдущем случае, равновесное многообразие, определяемой усло-

вием  $\frac{1}{\alpha_0} \frac{dX}{dt} = 0$ , распадается на два:

$$X = 0; \quad Y = (1 - X/X_k)(1 + X); \quad (7.2)$$

но есть и одно существенное отличие: если раньше система с нетривиального многообразия не могла попасть на тривиальное  $X = 0$ , так как при  $X \rightarrow 0, Y \rightarrow \infty$ , то здесь это вполне возможно. Например, из всех начальных точек с координатой  $Y_0 \geq Y_A$  (рис. 100, *a*), или с координатой  $Y_0 \geq 1$  (см. рис. 100, *б*). Если же траектория системы попадает в малую окрестность этого многообразия, где численность жертв крайне мала, то, очевидно, что из-за случайных флуктуаций крайне велика вероятность исчезновения и хищников и, таким образом, полной гибели системы (несмотря на то, что часть оси  $Y$  при  $0 < Y < 1$  является неустойчивым равновесным многообразием). Такая ситуация имеет место как при  $X_k > 1, b <$

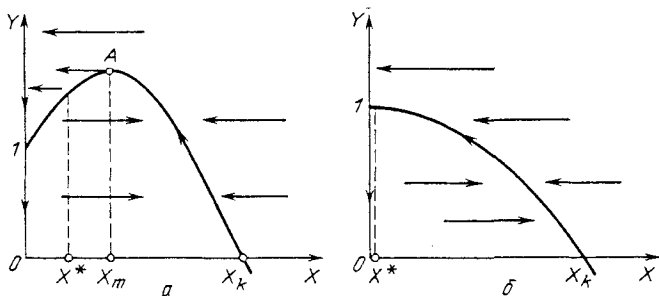


Рис. 100. Характер динамического поведения системы "хищник - жертва" с "глупым" хищником: а -  $X_k > 1, X^* < X_m, (b < \frac{X_k - 1}{X_k + 1})$ ; б -  $X_k < 1, b \ll 1$

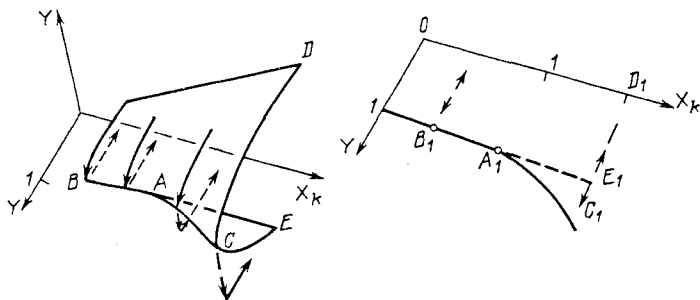


Рис. 101. Поверхность  $X = X(Y, X_k)$  и ее проекция на плоскость  $\{Y, X_k\}$ . На кривой  $A_1 C_1$  отображение имеет особенность типа складки, в точке  $A_1$  — особенность нового типа

$< (X_k - 1)/(X_k + 1)$ , так и при  $X_k < 1, b \ll 1$ . Однако, хотя финал и одинаков, но характер движения к нему разный. При  $X_k > 1$  ( $X^* < X_m$ ) жертва вымирает скачком: сначала медленное уменьшение численности до  $X_m$ , а затем быстрое уменьшение численности от  $X_m$  до нуля. Если же  $X_k < 1$  ( $b > 1$ ), то скачка нет, а есть медленное уменьшение численности жертвы до нуля. Такой характер динамического поведения системы указывает на существование катастрофы. Какого же типа катастрофа здесь возникает?

Если в пространстве  $(X, Y, X_k)$  нарисовать поверхность  $X = X(Y, X_k)$ , задаваемую формулами (7.2), то мы получим картину, изображенную на рис. 101. Из этого рисунка видно, что здесь имеется устойчивая особенность типа складки и, кроме того, в точке  $A$  возникает совершенно новый тип особенности, не входящий в классификацию Тома. Эта особенность обязана своим про-

исхождением естественному ограничению экологических задач: неотрицательности фазовых переменных. Равновесное многообразие  $Y = (1 - X/X_k)(1 + X)$  пересекает границу — плоскость  $X = 0$  по прямой  $Y = 1$ . На этом многообразии имеется особенность типа складки (кривая  $AC$  на рис. 101), но при  $X_k < 1$  координата этой особенности становится отрицательной. Пересечение кривой  $AC$  с прямой  $Y = 1, X = 0$  дает точку  $A$ , в которой отображение  $X = X(Y, X_k)$  имеет особенность нового типа, которую естественно назвать *катастрофой с ограничениями*.

## § 8. Заключение

На рассмотрении этого нового типа катастроф мы заканчиваем "катастрофическую" тему. Конечно, можно было бы продолжить примеры катастроф в экологии, заодно продолжив и обсуждение вопроса: дает ли что-нибудь новое в познании механизмов и процессов живой природы использование этого нового языка в описании вообще говоря известных и ранее вещей (например, бифуркаций)? Я думаю, что на этот вопрос можно ответить утвердительно, и особенно в тех проблемах, где речь идет о поиске новых описаний, новых моделей. Поясним эту мысль на примере.

Рассмотрим зависимость урожая некоторой сельскохозяйственной культуры (пшеница, ячмень и т.п.) от агроклиматических факторов. Обычно в роли этих факторов выступают температура приземного слоя воздуха и влажность почвы. Известно, что в развитии растений существуют периоды (причем весьма короткие по сравнению со всем вегетационным периодом), когда требования к температуре и влажности очень жесткие. Сумеет система пройти сквозь это "игольное ушко" — конечный урожай будет большим, не сумеет — невысоким. Другими словами, некоторое конечное состояние системы очень чувствительно к малым вариациям параметров в определенные локальные фазы ее развития и мало чувствительно в остальные времена. Не правда ли, типичная "катастрофическая" ситуация, существующая в реальной действительности? С другой стороны, к настоящему времени разработаны многочисленные модели так называемого "программированного урожая", и в основе каждой из них — та или иная модель роста растения. Все они опираются на известные представления из физиологии растений, а кроме того, широко используют эмпирику. Но если теперь проанализировать эти модельные зависимости с точки зрения теории катастроф, то ни одна из них этих реально существующих катастроф не содержит. По-моему, отсюда ясно следует вывод — в каком направлении нужно развивать эти модели. Вот вам первая практическая польза от теории катастроф. И на этом мне бы хотелось закончить эту главу.



## § 9. Библиография и комментарии

§ 1. Сейчас уже существует очень много работ по теории катастроф, спектр которых необычайно разнообразен — от различной философии до самой абстрактной математики. Наши прикладные интересы лежат где-то посередине, и поэтому наши рекомендации не могут рассчитывать на полноту охвата этой проблемы.

В качестве хорошо написанного и в хорошем смысле популярного введения можно рекомендовать брошюру:

Арнольд В.И. Теория катастроф//Знание. Математика, кибернетика. — 1981. — № 9. — 64 с.

Книгами следующего уровня, интересными именно своим вниманием к приложениям, могут служить:

Томпсон Дж.М.Т. Неустойчивости и катастрофы в науке и технике/ Пер. с англ. — М.: Мир, 1985. — 254 с.

Постон Т., Стюарт И. Теория катастроф и ее приложения/ Пер. с англ. — М.: Мир, 1980. — 607 с.

Половина последней книги посвящена описанию математического аппарата теории катастроф, причем он излагается начиная с самых азов. Практически не требуется никаких предварительных знаний. Во второй половине, посвященной приложениям, есть даже специальная глава "Биология и экология".

§ 2–7. В этих параграфах использовались результаты, впервые изложенные как в нашей с Д.О. Логофетом книге, так и в статьях:

Logofet D.O., Svirezhev Yu.M. Ecological modelling, catastrophe theory and some new concepts of stability//Euro-IFIP 79, N — Holl. Pub. Co., Amsterdam; N.Y.; Oxford, 1979. — P. 287–297.

Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. Complicated dynamics in simple models of ecological systems// Mathematical Research. — 1985. — V. 23 ("Lotka–Volterra Approach to Cooperation and Competition in Dynamic Systems"). — P. 13–22.

Однако необходимо заметить, что в этих параграфах содержится гораздо больше нового материала, чем приведено в книге и статьях.

---

## СЛОЖНОЕ ПОВЕДЕНИЕ В МОДЕЛЯХ ПРОСТЫХ ЭКОСИСТЕМ. ЦИКЛЫ

### § 1. Введение

Несмотря на рост в математической экологии числа моделей, использующих для описания уравнения в частных производных, все же модели, описываемые системами обыкновенных дифференциальных уравнений, остаются по-прежнему очень популярными. Очевидно, что в силу теоремы существования и единственности для обыкновенных дифференциальных уравнений это описание (в противоположность вероятностному, стохастическому описанию, о котором речь пойдет в гл. XI–XII) является детерминистским. И если детерминистские модели значения переменных определяют однозначно, то стохастические дают распределение возможных значений, характеризуемое такими вероятностными показателями, как математическое ожидание (среднее), дисперсия и т.д. Не касаясь вопроса о возможностях каждого метода или предпочтения одного другому, заметим, что если при вероятностном подходе некоторый элемент неопределенности воспринимается как естественное следствие метода, то отношение к детерминистскому, динамическому подходу обычно несколько другое. Считалось, как правило, что несовпадение данных наблюдений, реальных данных с теоретическими, полученными из модели, говорит о неадекватности, неполном соответствии динамической модели реальному процессу, и если построить более точную модель, то и соответствие будет большим. Конечно, с этим утверждением трудно спорить, однако в связи с возможностью появления динамического хаоса все оказалось гораздо сложнее. Выяснилось, что существует целый класс динамических систем, которые, несмотря на их полную детерминированность, демонстрируют типичное стохастическое поведение. И многие экологические модели попадают в этот класс.

Наблюдения за реальными популяциями, сообществами и экосистемами показывают, что гладкие монотонные кривые, описывающие, например, динамику численностей различных популяций, встречаются в природе крайне редко. Обычно мы видим либо циклическую динамику, либо нерегулярные хаотические колебания численности. Конечно, самое простое объяснение — это

объяснение, связывающее колебания численности с регулярными или случайными колебаниями внешней среды. Хотя в многих случаях это объяснение было правильным, но далеко не всегда подобная гипотеза могла объяснить наблюдавшиеся явления.

Сторонники этой гипотезы (роялисты большие, чем сам король) находили связи между колебаниями численности и циклическими процессами все более и более глобального масштаба. В популяционной динамике появились 11-летние солнечные циклы, чем доказывалось непосредственное влияние колебаний солнечной активности на всевозможные популяции (от бактерий до человека). Или лунные 9,6-летние циклы с 6 апреля как критическим сроком — для зайца-беляка в Канаде (в России, к сожалению, луна влияла по-другому), или таинственные 8-летние циклы — для насекомых-вредителей леса. Перечень можно было бы продолжить, ибо число всевозможных циклов лишь незначительно меньше числа посвященных им работ. Самое интересное, что любой нужный цикл действительно можно было обнаружить в популяционной динамике многих видов (и еще много других), но на этом эффекте мы остановимся несколько позже.

Я думаю, что только после классической работы Вито Вольтера о колебаниях в системе "хищник—жертва" в экологии появилось ясное понимание того, что для объяснения колебаний численности зачастую вовсе не нужно привлекать внешних факторов, что колебания могут быть присущи самой системе в постоянной среде.

## § 2. Трофические цепи

В этой главе мы рассмотрим естественное обобщение вольтеровской системы — трофическую цепь. Трофическая цепь — это сообщество видов, последовательно связанных между собой отношениями типа "хищник—жертва", трофический граф которого представляет собой простую линейную цепь (без ветвлений). Структура этого сообщества изображена на рис. 102. Здесь  $R$  — ресурс, потребляемый 1-м видом с биомассой  $N_1$  со скоростью  $V_0(R)$  (на единицу биомассы). Из общего количества потребляемого ресурса лишь  $k_1$ -я доля его идет на производство новой биомассы 1-го вида (к.п.д. переработки ресурса). Кроме того, биомасса 1-го вида отмирает с постоянной скоростью  $m_1$ , 2-й вид использует уже в качестве ресурса биомассу 1-го вида, потребляя его 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. Ресурс поступает в систему со скоростью  $Q$ .

Однако существует еще один вид — разлагатель, который в качестве ресурса использует мертвую биомассу первых  $n$  видов,

и в результате своей жизнедеятельности частично восполняет убыль ресурса  $R$ . Мы будем предполагать, что разложение мертвой биомассы происходит быстро, а скорость роста вида-разлагателя (обычно это бактерии, грибы, насекомые — сапрофаги и т.п.) столь велика, что он практически мгновенно может утилизировать любое количество мертвой биомассы. При этих предположениях можно не рассматривать биомассу вида-разлагателя как отдельную фазовую переменную — можно считать, что вся отмершая масса (или ее часть, если учитывать потери) сразу же возвращается в блок ресурса.

По рис. 102 достаточно просто выписываются балансовые уравнения для биомасс видов, составляющих трофическую цепь ( $R = N_0$ )

$$\frac{dN_0}{dt} = Q - V_0(N_0)N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \quad (2.1)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = k_i V_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1} - m_i N_i,$$

$$N_{n+1} \equiv 0; \quad i = 1, \dots, n.$$

Здесь для удобства записи мы ввели  $(n + 1)$ -й вид, положив его численность тождественно равной нулю. Коэффициенты  $a_i$  задают доли отмершей биомассы, возвращающейся в биологический круговорот. Если  $a_i \equiv 0$  для всех  $i = 1, \dots, n$ , то говорят о незамкнутой (открытой) трофической цепи, если некоторые  $a_i > 0$ , то о замкнутой или частично замкнутой цепи. Замкнутые цепи описывают, например, биогеохимические циклы таких биогенных элементов, как азот и фосфор. Поэтому в таких случаях биомассы видов измеряют в азотных или фосфорных единицах, т.е. в концентрациях азота или фосфора на единицу биомассы.

Трофические цепи обладают очень интересными свойствами, например своеобразной "квантованностью" по скорости поступления ресурса. Более подробно об этом можно прочесть в нашей книге "Устойчивость биологических сообществ"\*). Здесь же нас будут интересовать их другие свойства, связанные с возникновением сложных колебательных режимов в полностью замкнутых трофических цепях.

*Полностью замкнутыми* (далее просто *замкнутыми*) по веществу *трофическими цепями* мы будем называть системы, описываемые уравнениями (2.1), в которых  $k_i = a_i \equiv 1$  для всех  $i = 1, \dots, n$   $Q = 0$ . Тогда, как легко видеть, система (2.1) имеет интеграл

$$C = \sum_{i=0}^n N_i = \text{const}, \quad (2.2)$$

\*) Свирежев Ю.М. Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.

Рис. 102. Схема графической цепи длины  $n$

смысл которого состоит в том, что в такой системе суммарное количество вещества остается постоянным.

Запишем (2.1) при таких предположениях в виде

$$\begin{aligned} dN_i/dt = & \\ = N_i[-m_i + V_{i-1}(N_{i-1}) - & \\ - W_i(N_i)N_{i+1}], & \quad (2.3) \\ i = 1, \dots, n, N_{n+1} \equiv 0. & \end{aligned}$$

Здесь  $V_0(N_0) = V_0(C - \sum_{i=1}^n N_i)$ ,

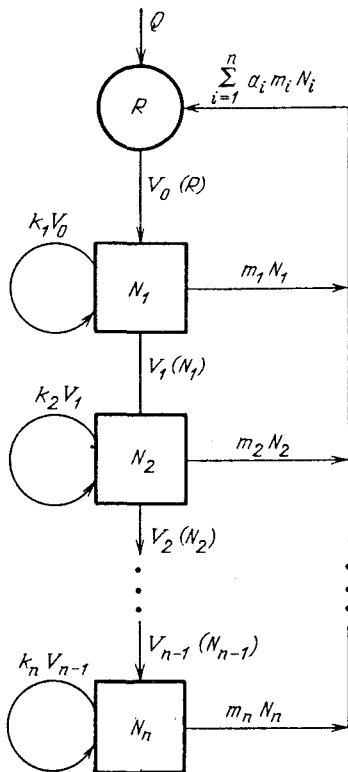
$$W_i = V_i/N_i.$$

Доопределив  $V_0(N_0)$  на полуось  $N < 0$  по нечетности, будем рассматривать траектории системы (2.3) во всем положительном ортанте  $P^n = \{N = (N_1, \dots, N_n) \in \mathbf{R}^n: N_i \geq 0, i = 1, \dots, n\}$ . Очевидно, что из  $N_i(0) = 0$  следует  $N_i(t) \equiv 0$ . Если же траектория начинается внутри положительного ортанта ( $N(0) \in P^n = \{N \in \mathbf{R}^n: N_i > 0, i = 1, \dots, n\}$ ), то она там и останется ( $N(t) \in P^n$  для всех  $t \geq 0$ ). Это не относится к количеству ресурса  $N_0$ , однако можно показать, что все траектории системы (2.3) с ростом  $t$  входят в область  $\sum_{i=1}^n N_i < C$  и остаются в ней.

В самом деле, вводя норму  $\|N\| = \sum_{i=1}^n N_i$  и складывая почленно  $n$  уравнений (2.3), мы получаем

$$\frac{d}{dt} \|N\| = - \sum_{i=1}^n m_i N_i + N_1 V_0(C - \|N\|). \quad (2.4)$$

Пусть  $m = \min m_i, i = 1, \dots, n$ . Тогда, если на отрезке  $[0, t]$



$\|N(t)\| \geq C$ , то из (2.4) следует, что

$$\|N(t)\| \leq \|N(0)\| e^{-mt}$$

Таким образом, из-за экспоненциального убывания нормы  $\|N(t)\|$  траектория  $N(t)$  ( $N(0) \in P^n$ ) войдет в область  $\|N\| < C$ , выйти же из нее, как легко видеть из (2.4), она уже не сможет.

Это утверждение, несмотря на всю его простоту, играет весьма важную роль в дальнейшем изложении. Интуитивно понятно, что в силу закона сохранения вещества (2.2) траектории системы должны быть ограничены и не выходить за пределы симплекса  $\|N\| \leq C$ . Однако если для биомасс видов  $N_i(t)$  положительность (при положительных начальных значениях) уравнениями (2.3) обеспечивается, то этого нельзя сказать о количестве ресурса  $N_0(t)$  — формально он может стать отрицательным, и тогда траектория выйдет за пределы симплекса. Наше утверждение показывает невозможность подобной ситуации, тем самым обеспечивая "биологичность" системы (2.3).

### § 3. Вольтерровские трофические цепи длины четыре

Самое простое предположение о виде трофических функций  $V_i$  — это предположение об их линейности:  $V_i = \alpha_i N_i$ ,  $i = 0, \dots, n$ . Оно оправдано, когда трофические взаимодействия "напряжены", т.е. когда практически вся доступная биомасса  $i$ -го вида сразу же потребляется  $(i+1)$ -м видом. Цепи такого типа мы будем называть *вольтерровскими*, так как в этом случае система (2.3) сводится к вольтерровской системе с линейными и билинейными членами.

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 [-m_1 + \alpha_0 (C - \sum_{i=1}^n N_i) - \alpha_1 N_2], \quad (3.1)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i [-m_i + \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}],$$

$$i = 2, \dots, n, \quad N_{n+1} \equiv 0.$$

Стационарные точки (положения равновесия) системы (3.1) имеют вид  $N^*(q) = \{N_1^*(q), \dots, N_q^*(q), 0, \dots, 0\}$ , где  $q = 0, \dots, n$ .  $N_i^*(q) > 0$ ,  $i = 1, \dots, q$ . Это означает, что в системе из  $n$  видов могут существовать стационарные трофические цепи длины  $q \leq n$ . Мы будем исследовать особые точки  $N^*(q)$  ( $q = 0, 1, 2, 3, 4$ ) при  $n = 4$ . Заметим, что исследование этих точек при  $n > 4$  принципиально ничем не отличается — увеличивается лишь размерность устойчивого многообразия точки  $N^*(q)$ .

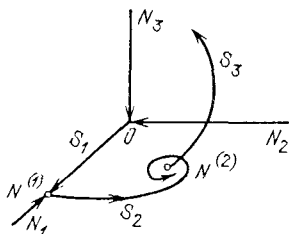
В качестве динамического или бифуркационного параметра здесь естественно рассматривать  $C$  – суммарное количество веществ в замкнутой экосистеме.

Введем некоторые дополнительные обозначения. Через  $F(N) = \{F_1(N), F_2(N), \dots, F_n(N)\}$  будем обозначать функцию правых частей системы (3.1), а через

$$dF(N) = \|\partial F_i(N)/\partial N_j\|, \quad i, j = 1, \dots, n$$

– матрицу линеаризованной системы (матрицу Якоби). Для удобства записи в дальнейшем мы будем опускать знак (\*) при обозначении координат стационарной точки.

Рис. 103. Сепаратрисы  $S_i$  ( $i = 1, 2, 3$ ) системы (3.1) ( $n = 3$ )



Рассмотрим точку  $N^{(0)} = \{0, 0, 0, 0\}$ . В ней  $dF(N^{(0)}) = \|f_{ij}\|$ ,  $f_{11} = \alpha_0 C - m_1$ ,  $f_{ii} = -m_i$ ,  $i = 2, 3, 4$ ,  $f_{ij} = 0$ ,  $i \neq j$ . Ясно, что при  $C < C_1 = m_1/\alpha_0$  точка  $N^{(0)}$  устойчива, а при выполнении обратного неравенства – неустойчива. Неустойчивое многообразие – это сепаратриса  $S_1$ , выходящая из  $N^{(0)}$ , ее уравнение имеет вид

$$\dot{N}_1 = N_1 (\alpha_0 C - m_1 - \alpha_0 N_1).$$

Она входит в точку  $N^{(1)} = \{N_1^{(1)}, 0, 0, 0\}$  (см. рис. 103), где  $N_1^{(1)} = C - m_1/\alpha_0$ . Ясно, что при  $C > C_1$   $N_1^{(1)} > 0$ .

Подсчитывая собственные значения матрицы  $dF(N^{(1)})$ , получаем

$$\lambda_1 = -\alpha_0 N_1^{(1)}, \quad \lambda_2 = \alpha_1 C - m_2 - m_1 \alpha_1 / \alpha_0, \quad \lambda_3 = -m_3, \quad \lambda_4 = -m_4.$$

Следовательно, при

$$C > C_2 = C_1 + m_2/\alpha_1 = m_1/\alpha_0 + m_2/\alpha_1, \quad (3.2)$$

точка  $N^{(1)}$  неустойчива. Неустойчивое многообразие точки  $N^{(1)}$  – сепаратриса  $S_2$ , лежащая в плоскости  $(N_1, N_2)$  – изображена на рис. 103.

Рассмотрим теперь точку  $N^{(2)} = \{N_1^{(2)}, N_2^{(2)}, 0, 0\}$ , где  $N_1^{(2)} = m_2/\alpha_1$ ,  $N_2^{(2)} = \alpha_0 (C - C_2)/(\alpha_0 + \alpha_1)$ . Очевидно, что при  $C > C_2$

точка  $N^{(2)}$  лежит внутри положительного квадранта плоскости  $(N_1, N_2)$ .

Вычисляя собственные значения матрицы  $dF(N^{(2)})$ , можно показать, что  $\operatorname{Re} \lambda_{1,2} < 0$  для всех  $C > C_2$ ,  $\lambda_3 > 0$  при

$$\begin{aligned} C > C_3 &= C_2 + (\alpha_0 + \alpha_1) m_3 / \alpha_0 \alpha_2 = \\ &= m_1 / \alpha_0 + m_2 / \alpha_1 + m_3 / \alpha_2 + m_3 \alpha_1 / (\alpha_0 \alpha_2). \end{aligned} \quad (3.3)$$

Неустойчивое многообразие точки  $N^{(2)}$  – сепаратриса  $S_3$ , выходящая из  $N^{(2)}$  внутрь трехмерного ортанга  $P_0^3$  – представлена на рис. 103. Если  $C_2 < C \leq C_2 + \alpha_0 m_2 / \alpha_1^2$ , то  $N^{(2)}$  – устойчивый узел, если же  $C > C_2 + \alpha_0 m_2 / \alpha_1^2$ , то  $N^{(2)}$  – устойчивый фокус. В обоих этих случаях  $C < C_3$ .

Используя критерий Дюлака, можно показать, что в положительном квадранте плоскости  $(N_1, N_2)$  нет циклов системы (3.1). В самом деле, (3.1) на этой плоскости записывается в виде

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= N_1 [(\alpha_0 C - m_1) - \alpha_0 N_1 - (\alpha_0 + \alpha_1) N_2] = A(N_1, N_2), \\ dN_2/dt &= N_2 (-m_2 + \alpha_1 N_1) = B(N_1, N_2). \end{aligned} \quad (3.4)$$

Взяв гладкую в  $P^2$  функцию  $D = 1/(N_1 N_2)$  и вычисляя знак выражения  $\frac{\partial}{\partial N_1}(DA) + \frac{\partial}{\partial N_2}(DB) = -\alpha_0/N_2 < 0$ , мы тем самым доказываем наше утверждение. Из отсутствия циклов следует, что сепаратриса  $S_2$  входит в точку  $N^{(2)}$ .

Перейдем к анализу точки  $N^{(3)} = \{N_1^{(3)}, N_2^{(3)}, N_3^{(3)}, 0\}$ , где

$$N_3^{(3)} = \frac{\alpha_1}{\alpha_1 + \alpha_2} (C - C_3). \quad (3.5)$$

Ясно, что при  $C > C_3$   $N_3^{(3)} \in P^3$ . Рассмотрим собственные значения матрицы  $dF(N^{(3)})$ :

$$\begin{aligned} \lambda_4 &> 0 \text{ при } C > C_4 = \\ &= C_3 + (\alpha_1 + \alpha_2) m_4 / \alpha_1 \alpha_3 = \sum_{i=1}^4 m_i / \alpha_{i-1} + m_3 \alpha_1 / \alpha_0 \alpha_2 + \\ &+ m_4 \alpha_2 / \alpha_1 \alpha_3. \end{aligned} \quad (3.6)$$

Для остальных трех собственных значений, используя критерий Рауса – Гурвица, можно показать, что при  $C > C_3$   $\operatorname{Re} \lambda_{1,2,3} < 0$ . Таким образом, при  $C_3 < C < C_4$  точка  $N^{(3)} \in P^3$  имеет трехмерное устойчивое многообразие, а при  $C > C_4$  – сепаратрису  $S_4$ , выходящую из  $N^{(3)}$  в  $P^4$ .



И, наконец, приступим к анализу точки  $N^{(4)} = \{ N_1^{(4)}, N_2^{(4)}, N_3^{(4)}, N_4^{(4)} \}$ , где

$$N_4^{(4)} = \frac{\alpha_0 \alpha_2}{\alpha_0 \alpha_2 + \alpha_0 \alpha_3 + \alpha_1 \alpha_3} (C - C_4). \quad (3.7)$$

Из (3.7) видно, что при  $C > C_4$   $N^{(4)} \in P^4$

Используя критерий Рауса – Гурвица для проверки локализации спектра матрицы  $dF(N^{(4)})$ , мы приходим к выводу, что локализация определяется знаком выражения

$$G = K(C - C_4) + L, \quad (3.8)$$

где  $K$  и  $L$  не зависят от  $C$  и

$$K = \frac{\alpha_0}{\alpha_0 \alpha_2 + \alpha_0 \alpha_3 + \alpha_1 \alpha_3} [m_2 \alpha_2 (\alpha_0 + \alpha_1 + \alpha_3) + m_4 \alpha_2 (\alpha_0 - \alpha_3)] \quad (3.9)$$

$$L = \frac{\alpha_1 + \alpha_2}{\alpha_1} \left[ \frac{m_2}{\alpha_2} (\alpha_0 + \alpha_1) + \frac{m_4 \alpha_0}{\alpha_3} \right] m_3. \quad (3.10)$$

Если  $G > 0$ , то весь спектр матрицы  $dF(N^{(4)})$  лежит в левой полуплоскости и точка  $N^{(4)}$  устойчива. Если же  $G < 0$ , то в спектре имеются собственные значения с положительными действительными частями, и точка  $N^{(4)}$  неустойчива.

Пусть  $K > 0$ , тогда неравенство  $G > 0$  эквивалентно неравенству  $C > C_4 - L/K$ , а так как  $K > 0$ , то при  $C > C_4$  всегда  $G > 0$ . Если  $K = 0$ , то  $G = 0$ , так как  $L > 0$ . И, наконец, при  $K < 0$  существует такое  $C_4^{KP} = C_4 + L/|K|$ , что при  $C < C_4^{KP}$  точка  $N^{(4)}$  устойчива, а при  $C < C_4^{KP}$  – неустойчива.

Возникает любопытная ситуация: при определенных значениях  $C$  равновесие в трофической цепи длины 4 становится неустойчивым, но траектории остаются ограниченными внутри положительного ортанта. Из этого следует, что в системе должны появиться новые динамические режимы: либо циклы, либо хаос.

#### § 4. Периодические режимы в цепях длины четыре

В дальнейшем будем рассматривать случай, когда  $K < 0$ . Докажем, что тогда характеристический многочлен  $\Lambda_4(\lambda)$  матрицы  $dF(N^{(4)})$

$$\Lambda_4(\lambda) = \lambda^4 + a_1 \lambda^3 + a_2 \lambda^2 + a_3 \lambda + a_4, \quad (4.1)$$

где  $a_1 = -a_{11}$ ,  $a_2 = -(a_{34}a_{43} + a_{12}a_{21} + a_{23}a_{32})$ ,

$$a_3 = a_{11}a_{34}a_{43} + a_{11}a_{23}a_{32} - a_{13}a_{21}a_{32},$$

$$a_4 = a_{12}a_{21}a_{34}a_{43} - a_{14}a_{21}a_{32}a_{43},$$

$a_{ij}$  ( $i, j = 1, 4$ ) – элементы матрицы  $dF(N^{(4)})$ ,

при  $C = C_4^{\text{KP}}$  имеет два неравных нулю чисто мнимых корня, а другие два корня лежат в левой полуплоскости.

В самом деле, из устойчивости следует, что при  $C_4 < C < C_4^{\text{KP}}$  все четыре корня лежат в левой полуплоскости, если же  $C > C_4^{\text{KP}}$ , то существует корень  $\lambda$  с  $\text{Re } \lambda > 0$ . Так как коэффициенты характеристического многочлена гладко зависят от  $C$ , то (выбирая соответствующую нумерацию)  $\text{Re } \lambda_4(C_4^{\text{KP}}) = 0$ . Можно показать, что свободный член  $\Lambda_4(\lambda)$  при  $C > C_4$  положителен. Отсюда сразу следует, что  $\lambda_4(C_4^{\text{KP}}) \neq 0$ . Так как  $\text{Re } \lambda_4(C_4^{\text{KP}}) = 0$ ,  $\lambda_4(C_4^{\text{KP}}) \neq 0$ , то  $\lambda_4(C_4^{\text{KP}}) = ir_0$  и, соответственно,  $\lambda_3(C_4^{\text{KP}}) = -ir_0$ , где  $r_0 > 0$ . Очевидно, что  $\text{Re } \lambda_{1,2}(C_4^{\text{KP}}) \leq 0$ . Если же  $\text{Re } \lambda_{1,2}(C_4^{\text{KP}}) = 0$ , то

$$\sum_{i=1}^4 \lambda_i(C_4^{\text{KP}}) = -a_1 = 0, \text{ где } a_1 \text{ — коэффициент при } \lambda^3 \text{ в } \Lambda_4(\lambda).$$

Но этот коэффициент равен  $-(\partial F_1 / \partial N_1) > 0$ . Полученное противоречие доказывает, что  $\text{Re } \lambda_{1,2}(C_4^{\text{KP}}) \neq 0$  и, следовательно,  $\text{Re } \lambda_{1,2}(C_4^{\text{KP}}) < 0$ , т.е. соответствующие корни лежат в левой полуплоскости.

Подставляя  $\lambda_4 = ir_0$  в (4.1), находим, что

$$r_0 = \sqrt{a_3/a_1}. \quad (4.2)$$

Заметим, что поскольку в точке  $C = C_4^{\text{KP}}$   $\text{Re } \lambda_{3,4}(C_4^{\text{KP}}) = 0$ , то одно из требований бифуркационной теоремы Андронова — Хопфа выполняется. Докажем, что выполняется и второе требование:

$$\frac{d}{dC} [\text{Re } \lambda_4(C)]_{C_4^{\text{KP}}} \neq 0. \quad (4.3)$$

Пусть  $\lambda_4(C) = re^{i\varphi}$ ,  $r = r(C)$ ,  $\varphi = \varphi(C)$ ,  $r(C_4^{\text{KP}}) = r_0$ ,  $\varphi(C_4^{\text{KP}}) = \pi/2$ ;  $\Lambda[\lambda_4(C)] = 0$  для всех  $C \in (C_4^{\text{KP}} - \delta, C_4^{\text{KP}} + \delta)$ ,  $\delta > 0$ . Тогда (здесь и в дальнейшем штрих обозначает дифференцирование по  $C$ )

$$\begin{aligned} \text{Re } \lambda_4'(C_4^{\text{KP}}) &= \text{Re} \{ r'(C_4^{\text{KP}}) e^{i\pi/2} + i\varphi'(C_4^{\text{KP}}) r_0 e^{i\pi/2} \} = \\ &= -r_0 \varphi'(C_4^{\text{KP}}). \end{aligned}$$

Доказательство будем вести от противного: предположим, что

$$[\Lambda(re^{i\varphi})]_{C_4^{\text{KP}}} = 0. \quad (4.4)$$

Подставляя  $\lambda = re^{i\varphi}$  в (4.1) и приравнявая нулю действительную и мнимую часть, мы получаем (при  $C = C_4^{\text{KP}}$ )

$$\begin{aligned} 4r_0^3 r_0' - a_2' r_0^2 + 2a_2 r_0 r_0' - a_4' &= 0, \\ -3a_1 r_0^2 r_0' + a_3' r_0 + a_3 r_0' &= 0, \end{aligned} \quad (4.5)$$

где  $r'_0 = r'(C_4^{KP})$ . Подставляя (4.2) в (4.5), получаем

$$a_1 (a_2 a'_3 + a_3 a'_2 - a_1 a'_4)' - 2a_3 a'_3 = 0. \quad (4.6)$$

Используя явные выражения  $a_i$  через  $a_{ij}$ , последнее равенство можно записать в виде

$$Q = a_{11}^2 a_{32} [a'_{21} G + a_{21} G'] = 0, \quad (4.7)$$

где все значения берутся в точке  $C = C_4^{KP}$ . Поскольку  $G(C_4^{KP}) = 0$ ,  $G(C_4^{KP}) = K < 0$  и, как можно легко убедиться,  $a_{21}(C_4^{KP}) > 0$ , то  $Q(C_4^{KP}) < 0$ . Полученное противоречие и доказывает наше утверждение.

Ляпуновские величины системы (3.1) в точке  $N^{(4)}$  не вычислялись. Заметим, однако, следующее. При  $n = 4$  решения системы (3.1) зависят от 9 параметров. В этом случае тождественное обращение в нуль всех ляпуновских величин — событие, вероятность которого близка к нулю. Другими словами, мы считаем, что система (3.1) грубая — реальная гипотеза для реальных систем.

Учитывая все сказанное выше, мы можем утверждать, что если параметры системы (3.1) при  $n = 4$  удовлетворяют неравенству

$$R_4(\alpha_0, \dots, \alpha_3; m_1, \dots, m_4) = m_2 \alpha_3 (\alpha_0 + \alpha_1 + \alpha_3) + m_4 \alpha_2 (\alpha_0 - \alpha_3) < 0, \quad (4.8)$$

то эта система имеет предельный цикл (для значений параметров из некоторого интервала), образованный в результате бифуркации Андронова — Хопфа.

Заметим также, что из условия (4.3) вытекает локальная единственность цикла, родившегося в результате указанной бифуркации.

Доказательство существования цикла дает нам основание полагать, что в вольтерровских трофических цепях достаточной длины ( $n \geq 4$ ) появляется динамика более сложная, чем положения равновесия, а именно циклическая динамика. По всей видимости, здесь трудно ожидать возникновения хаоса.

## § 5. Существование циклов в цепях длины, большей чем четыре

Возникновение цикла в системе (3.1) при  $n = 4$  наводит на мысль, что в результате аналогичной бифуркации цикла будут возникать и при  $n > 4$ . Рассуждение будем вести по индукции.

Предположим, что в  $P^n$ ,  $n \geq 4$  в результате бифуркации Андронова — Хопфа рождается локально единственный цикл системы (3.1). Это означает, что существует такое  $C_n^{KP} = \varphi(\alpha, m)$ , что при  $R_n(\alpha, m) < 0$  выполняются следующие условия:

а) при  $C < C_n^{Kp}$  все корни характеристического многочлена  $\Lambda_n$  матрицы  $dF(N^{(n)})$  лежат в левой полуплоскости;

б) при  $C = C_n^{Kp}$  два простых корня пересекают мнимую ось с ненулевой скоростью, а остальные остаются в левой полуплоскости.

Предположим также, что все корни простые — естественное следствие гипотезы грубости.

Здесь  $\alpha = \{\alpha_0, \dots, \alpha_{n-1}\}$ ,  $m = \{m_1, \dots, m_n\}$ .

Предположим, что  $\alpha_0 \gg 1$ , тогда  $\epsilon = 1/\alpha_0 \ll 1$  можно рассматривать как малый параметр. Тогда система (3.1) в  $P^{n+1}$  запишется в виде

$$\epsilon \frac{dN_1}{dt} = N_1 \left[ \epsilon m_1 + \left( c - \sum_{i=1}^{n+1} N_i \right) - \epsilon \alpha_1 N_2 \right], \quad (5.1)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (-m_i + \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}),$$

$$i = 2, \dots, n+1; \quad N_{n+2} \equiv 0.$$

При  $\epsilon = 0$  из первого уравнения (5.1) получаем  $N_1 = C - \sum_{i=2}^{n+1} N_i$ .

Тогда при  $\epsilon = 0$  система (5.1) переходит в систему

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 \left[ -m_2 + \alpha_1 \left( c - \sum_{i=2}^{n+2} N_i \right) - \alpha_2 N_3 \right], \quad (5.2)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (-m_i + \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}),$$

$$i = 3, \dots, n+1; \quad N_{n+2} \equiv 0.$$

Очевидно, что (5.2) отличается от (3.1) лишь сдвигом индексов  $i \rightarrow i+1$ . Согласно нашему предположению, при  $R_n(\alpha_1, \dots, \alpha_n; m_2, \dots, m_{n+1}) < 0$   $n$ -мерная система (5.2) имеет предельный цикл, возникший в результате изменения бифуркационного параметра  $C$ .

Введем дополнительные обозначения:  $N^{(n+1)}(\epsilon)$  — стационарная точка (5.1) в  $P^{n+1}$ , так что  $N^{n+1} = \{N_1^*(\epsilon), \dots, N_{n+1}^*(\epsilon)\}$ ;  $N_0^{(n)} = \{N_2^*, \dots, N_{n+1}^*\}$  — стационарная точка (5.2);  $C_n^{Kp}(0) = \bar{C}_n = \varphi(\alpha_1, \dots, \alpha_n; m_2, \dots, m_{n+1})$  — функция, аналогичная  $\varphi_n(\alpha, m)$ , но с тем же сдвигом индексов.

Покажем сначала, что существует такое  $\epsilon_0 > 0$ , что  $N_i^*(\epsilon) \in \mathbb{C}^1 [0, \epsilon_0)$  и, кроме того,  $N_i^*(0) = N_i^*$ . Ясно, что вектор  $N^{(n+1)}(\epsilon)$

есть решение системы

$$M(\epsilon)N^{(n+1)}(\epsilon) = N(\epsilon), \quad (5.3)$$

где  $M(\epsilon)$  —  $(n+1) \times (n+1)$  — матрица, а  $N(\epsilon)$  —  $(n+1)$ -вектор:

$$M(\epsilon) = \begin{vmatrix} 1 & 1 + \epsilon\alpha_1 & 1 & 1 & \dots & 1 \\ \alpha_1 & 0 & -\alpha_2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \alpha_2 & 0 & -\alpha_3 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & 0 & \alpha_n & 0 \end{vmatrix}; \quad N(\epsilon) = \begin{pmatrix} C - \epsilon m_{11} \\ m_2 \\ \vdots \\ m_{n+1} \end{pmatrix}.$$

Раскрывая  $\det M(\epsilon)$  по первой строке, мы видим, что  $\det M(\epsilon) = p_0\epsilon + q_0$ , где  $p_0 \neq 0$ ,  $q_0 \neq 0$ , и, решая систему (5.3) по правилу Крамера, получаем

$$N_i^*(\epsilon) = \frac{p_i\epsilon + q_i}{p_0\epsilon + q_0},$$

где  $p_i$  и  $q_i$  не зависят от  $\epsilon$ . Отсюда видно, что существует такое  $\epsilon_0 > 0$ , что  $N_i^*(\epsilon) \in C^1 [0, \epsilon_0)$  и, кроме того,  $N_i^*(0) = N_i^*$ . Видно также, что при  $\epsilon \rightarrow 0$  точка  $N^{(n+1)}(\epsilon)$  стремится к симплексу

$$\sum_{i=1}^{n+1} N_i = C.$$

Рассмотрим характеристический многочлен матрицы  $dF(\epsilon, N^{(n+1)}(\epsilon))$  ( $E$  — единичная матрица):

$$\Lambda_{n+1}(\epsilon, C, \lambda) = \det \|\alpha F - \lambda E\| =$$

$$= \begin{vmatrix} -N_1^*(\epsilon) - \epsilon\lambda & -\epsilon\alpha_1 N_1^*(\epsilon) - N_1^*(\epsilon) & -N_1^*(\epsilon) & -N_1^*(\epsilon) & \dots & N_1^*(\epsilon) \\ \alpha_1 N_2^*(\epsilon) & -\lambda & -\alpha_2 N_2^*(\epsilon) & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \alpha_2 N_3^*(\epsilon) & -\lambda & -\alpha_3 N_2^*(\epsilon) & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \alpha_n N_{n+1}^*(\epsilon) & -\lambda \end{vmatrix}. \quad (5.4)$$

Очевидно, что корни (5.4) при  $\epsilon \neq 0$  совпадают с корнями многочлена

$$\Lambda_{n+1} = \epsilon\lambda^{n+1} + Q_n(\epsilon, C, \lambda), \quad (5.5)$$

где  $Q_n$  — многочлен степени  $n$  с коэффициентом  $N_1^*(\epsilon)$  при  $\lambda^n$ .

Рассмотрим теперь характеристический многочлен  $\Lambda_n^0$  матрицы  $dF(N_0^{(n)})$ :

$$\Lambda_n^0(C, \lambda) = \det \|\alpha F(N_0^{(n)}) - \lambda E\| =$$

$$= \begin{vmatrix} -\alpha_1 N_2^* - \lambda & -(\alpha_1 + \alpha_2) N_2^* & -\alpha_1 N_2^* & -\alpha_1 N_2^* & \dots & -\alpha_1 N_2^* \\ \alpha_2 N_3^* & -\lambda & -\alpha_3 N_3^* & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \alpha_3 N_4^* & -\lambda & -\alpha_4 N_4^* & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & 0 & \alpha_n N_{n+2} & -\lambda \end{vmatrix}. \quad (5.6)$$

Корни (5.6) совпадают с корнями многочлена

$$\Lambda_n^0(C, \lambda) = \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n, \quad (5.7)$$

где коэффициенты  $a_i$  являются функциями элементов матрицы Якоби.

Покажем теперь, что  $Q_n(0, C, \lambda) = N_1^* \Lambda_n^0(C, \lambda)$ . В самом деле, из (5.5) следует, что  $\Lambda_{n+1}(0, C, \lambda) = Q_n(0, C, \lambda)$ . При  $\epsilon \rightarrow 0$  первая строка определителя (5.4) переходит в строку из одинаковых элементов  $(-N_1^*)$ , а  $N_i^*(\epsilon)$  в  $N_i^*$ . Вынося  $N_1^*$  за знак определителя и вычитая первый столбец из остальных, мы получаем

$$\Lambda_{n+1}(0, C, \lambda) = Q_n(0, C, \lambda) =$$

$$= N_1^* \begin{vmatrix} -1 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \alpha_1 N_2 & & & \\ 0 & & \Lambda_n^0 & \\ \vdots & & & \\ 0 & & & \end{vmatrix} = N_1^* \Lambda_n^0(C, \lambda), \quad (5.8)$$

что и требовалось доказать.

Корни  $\lambda_i^0$ ,  $i = 1, \dots, n$  многочлена  $\Lambda_n^0$ , так же как и корни  $\lambda_i$ ,  $i = 1, \dots, n+1$ , многочлена  $\Lambda_{n+1}$ , зависят от параметра  $C$ ; кроме того, корни  $\lambda_i$  зависят еще от  $\epsilon$ , так что  $\lambda_i = \lambda_i(\epsilon, C)$ . Естественным следствием гипотезы грубости является предположение, что все они простые.

Возникает вопрос об относительной локализации  $\lambda_i^0$  и  $\lambda_i$  при малых  $\epsilon$ , насколько они близки друг к другу? Следующий вопрос: если при переходе  $C$  через бифуркационное значение  $\bar{C}_n$  два корня многочлена  $\Lambda_n^0$  пересекают мнимую ось с ненулевой скоростью, то найдутся ли два корня многочлена  $\Lambda_{n+1}$ , обладающие тем же свойством (естественно, при малых  $\epsilon$ )? И, наконец, последний

вопрос: как себя будет вести корень  $\lambda_{n+1}$  при малых  $\epsilon$ , где он будет располагаться? Ответы будем формулировать в виде леммы.

**Лемма 1.** Для любого  $\delta > 0$  существует такое  $\epsilon_1 > 0$ , что для всех  $\epsilon \in [0, \epsilon_1]$  и  $C \in (\bar{C}_n - \epsilon_1, C_n^0 + \epsilon_1)$  корень  $\lambda_i(\epsilon, C)$  лежит в  $\delta$ -окрестности корня  $\lambda_i$ ,  $i = 1, \dots, n$ . Предполагается, что корни пронумерованы соответствующим образом.

**Доказательство.** Применим теорему о неявной функции к  $\Lambda_{n+1}(\epsilon, C, \lambda)$ . Из (5.8) имеем

$$\Lambda_{n+1}(0, \bar{C}_n, \lambda) = N_1^* \Lambda_n^0(C_n, \lambda).$$

Так как  $\lambda_i$  — простой корень, то

$$d/d\lambda[\Lambda_{n+1}(0, \bar{C}_n, \lambda_i)] = d/d\lambda[\Lambda_n^0(\bar{C}_n, \lambda_i)] \neq 0$$

для всех  $i = 1, \dots, n$ . Следовательно, существует такая гладкая функция  $\lambda_i(\epsilon, C)$ , что  $\lambda_i(0, \bar{C}_n) = \lambda_i$ , если  $\epsilon \in [0, \epsilon_1]$ ,  $C \in (\bar{C}_n - \epsilon_1, \bar{C}_n + \epsilon_1)$ ,  $i = 1, \dots, n$ . Выбрав  $\epsilon_1 = \epsilon_1(\delta)$ , можно добиться того что  $|\lambda_i(\epsilon, C) - \lambda_i^0| < \delta$ . Для тех же  $\epsilon$  и  $C$   $\Lambda_{n+1}(\epsilon, C, \lambda_i(\epsilon, C)) = 0$ , откуда следует утверждение леммы.

По сути дела, мы доказали, что при  $C$ , близких к бифуркационному значению  $\bar{C}_n$  и при достаточно малых  $\epsilon$  каждый из первых  $n$  корней многочлена  $\Lambda_{n+1}$  лежит вблизи от соответствующего корня  $\Lambda_n^0$ .

**Лемма 2.** Существует  $\epsilon_2 > 0$  такое, что для всех  $\epsilon$  и  $C$ , удовлетворяющих условиям  $\epsilon \in (0, \epsilon_2)$ ,  $C \in (\bar{C}_n - \epsilon_2, \bar{C}_n + \epsilon_2)$ , корень  $\lambda_{n+1}(\epsilon, C)$  многочлена  $\Lambda_{n+1}$  действителен, а при  $\epsilon \rightarrow 0$   $\lambda_{n+1}(\epsilon, C) \rightarrow -\infty$ .

**Доказательство.** Согласно теореме Виета из (5.5) следует, что

$$\sum_{i=1}^{n+1} \lambda_i(\epsilon, C) = -N_1^*(\epsilon)/\epsilon.$$

Так как  $N_1^*(0) = N_1^*$ , то при  $\epsilon \rightarrow 0$   $\sum_{i=1}^{n+1} \lambda_i(\epsilon, C) \rightarrow -\infty$ . Но из леммы 1

следует, что все  $|\lambda_i(\epsilon, C)|$  ограничены, если ограничены  $|\lambda_i^0|$ ,  $i = 1, \dots, n$ . Значит,  $|\lambda_{n+1}(\epsilon, C)| \rightarrow -\infty$  при  $\epsilon \rightarrow 0$ . Очевидно, также, что при малых  $\epsilon > 0$  корень  $\lambda_{n+1}(\epsilon, C)$  действителен. В противном случае сопряженный ему корень  $\bar{\lambda}_{n+1}$  должен был бы быть  $(n+2)$ -м корнем многочлена  $\Lambda_{n+1}$ , что невозможно.

Этим мы показали, что новый  $(n+1)$ -й корень, который уже не обязан находиться в окрестности одного из старых корней  $\lambda_i^0$  ( $i = 1, \dots, n$ ), при малых  $\epsilon$  лежит далеко влево от мнимой оси, а это означает, что он не будет разрушать устойчивость, существовавшую в старой ( $\epsilon = 0$ ) системе. А поскольку он лежит на действительной оси, то не будет возникать и каких-то новых колебаний.

И, наконец, перейдем к доказательству того, что свойство пересечения мнимой оси с ненулевой скоростью сохраняется и для новой системы ( $\epsilon \neq 0$ ).

**Л е м м а 3.** Существует такое  $\epsilon_3 > 0$ , что для всех  $\epsilon$  и  $C$ , удовлетворяющих условиям  $\epsilon \in [0, \epsilon_3)$ ,  $C \in [0, \epsilon_3)$ ,

$$\frac{d}{dC} [\operatorname{Re} \lambda_n(\epsilon, C)] > 0, \quad (5.9)$$

где  $C_{n+1}(\epsilon) \rightarrow \bar{C}_n$  при  $\epsilon \rightarrow 0$ .

**Д о к а з а т е л ь с т в о.** Пусть  $\lambda_n^0(c)$  — корень  $\Lambda_n^0(C, \lambda)$ , такой, что  $\lambda_n(C) = \mu^0(C) + i\beta^0(C)$  и  $\mu^0(\bar{C}_n) = 0$ . Из леммы 1 следует, что существует  $\lambda_n(\epsilon, C) = \mu(\epsilon, C) + i\beta(\epsilon, C)$ , такое, что  $\Lambda_{n+1}(\epsilon, C, \lambda_n(\epsilon, C)) = 0$  для всех  $\epsilon \in [0, \epsilon_1)$ ,  $C \in (\bar{C}_n - \epsilon_1, \bar{C}_n + \epsilon_1)$  и, кроме того,  $\lambda_n(0, \bar{C}_n) = i\beta(\bar{C}_n) = \lambda_n^0(\bar{C}_n)$ .

Рассмотрим функцию  $\mu(\epsilon, C)$ . По предположению  $\frac{d}{dC} [\mu(0, C)]_{\bar{C}_n} >$

$> 0$ . Отсюда по теореме о неявной функции существует гладкая функция  $C_{n+1}(\epsilon)$ , определенная на  $[0, \epsilon_3)$  (точнее  $C_n(\epsilon)$  определена на  $(-\epsilon_3, \epsilon_3)$ , но мы рассматриваем лишь  $[0, \epsilon_3)$ ) такая, что  $\mu(\epsilon; C_{n+1}(\epsilon)) = 0$ ,  $C_{n+1}(0) = \bar{C}_n$ . Выбрав  $\epsilon_3$  достаточно малым ( $\epsilon_3 \leq \epsilon_1$ ), мы получаем

$$\lambda_n(\epsilon, C_{n+1}(\epsilon)) = i\beta(\epsilon, C_{n+1}(\epsilon)),$$

причем это  $\lambda_n$  является корнем многочлена  $\Lambda_{n+1}(\epsilon, C, \lambda)$ . В силу непрерывности, из  $\frac{d}{dC} [\mu(0, C)]_{\bar{C}_n} > 0$  следует  $\frac{d}{dC} [\mu(\epsilon, C)]_{C_{n+1}(\epsilon)} > 0$  в малой окрестности точки  $(\epsilon = 0, C = \bar{C}_n)$ , что и требовалось доказать.

Доказанные выше леммы позволяют утверждать, что при  $R_n(\alpha_1, \dots, \alpha_n; m_2, \dots, m_{n+1}) < 0$  система (5.1) при всех достаточно больших  $\alpha_0$  будет иметь предельный цикл (для значений параметра  $C$  из некоторого интервала), возникший в результате бифуркации Андронова–Хопфа, если подобным циклом обладает система (5.2), получающаяся из (5.1) при  $\alpha_0 \rightarrow \infty$ .

Ранее мы доказали, что бифуркационный цикл возникает в системе (3.1) при  $n = 4$ . Следовательно, при определенных значениях  $\alpha_0$  аналогичный цикл возникает при  $n = 5$  и т.д. Отсюда можно сделать вывод, что в пространстве параметров  $(C, \bar{\alpha}, \bar{m})$  существует область  $\Omega$  такая, что при  $C, \alpha_i, m_i \in \Omega$  ( $i = 1, \dots, n$ ) система (3.1) при  $n \geq 4$  имеет периодические решения.

Например, если в  $R_4(\alpha, m)$  — см. формулу (4.8) — мы заменим индексы  $i$  на  $i + 1$ , то получим условие, при выполнении которого и при достаточно большом  $\alpha_0$  в трофической цепи длины 5 возни-



кают колебания. Оно имеет вид

$$R_4 = m_3 \alpha_4 (\alpha_1 + \alpha_2 + \alpha_3) + m_5 \alpha_3 (\alpha_1 - \alpha_4) < 0. \quad (5.10)$$

Отсюда видно, что для возникновения цикла, кроме  $\alpha_0 \gg 1$ , нужно, чтобы  $\alpha_4 > \alpha_1$ , а  $m_5 \gg m_3$ .

Можно кое-что сказать и о расположении циклов: все они окружают единственную точку равновесия системы (3.1), лежащую внутри положительного ортанта. Более того, если  $N(t)$  – произвольный цикл системы (3.1) в  $P^n$ , то среднее значение  $N(t)$  за период  $T$

$$\bar{N} = \frac{1}{T} \int_0^T N(t) dt = N^{(n)} \quad (5.11)$$

Докажем это утверждение. Сделав замену переменных  $n_i = N_i - N_i^*$  ( $i = 1, \dots, n$ ), запишем систему (3.1) в виде

$$\begin{aligned} dn_1/dt &= (n_1 + N_1^*)(-\alpha_1 n_2 - \alpha_0 \sum_{i=1}^n n_i), \\ dn_i/dt &= (n_i + N_i^*)(\alpha_{i-1} n_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \\ i &= 2, \dots, n; \quad n_{n+1} \equiv 0. \end{aligned} \quad (5.12)$$

Разделив каждое из уравнений (5.12) на  $n_i + N_i^*$  соответственно и проинтегрировав от 0 до  $T$ , получим:

$$\begin{aligned} \frac{1}{T} \int_0^T \frac{dn_1}{n_1 + N_1^*} &= -\alpha_1 \bar{n}_1 - \alpha_0 \sum_{i=1}^n \bar{n}_i = 0, \\ \frac{1}{T} \int_0^T \frac{dn_i}{n_i + N_i^*} &= \alpha_{i-1} \bar{n}_{i-1} - \alpha_i \bar{n}_{i+1} = 0. \end{aligned} \quad (5.13)$$

Очевидно, что  $\int_0^T \frac{dn_i}{n_i + N_i^*} = 0$  в силу периодичности  $N_i(t)$ . Можно показать, что определитель системы (5.13) линейных алгебраических уравнений относительно  $\bar{n}_i$  не равен нулю. Тогда единственным решением этой системы будет тривиальное:  $\bar{n}_i = 0$  ( $i = 1, \dots, n$ ), откуда

$$\frac{1}{T} \int_0^T N_i(t) dt = N_i^*, \quad i = 1, \dots, n, \quad (5.14)$$

что и требовалось доказать.

## § 6. Цепь с трофическими функциями общего вида.

### Динамика цепи длины два

В реальности мы имеем дело с трофическими функциями более общего вида, чем линейные. Однако все они должны удовлетворять следующим условиям:

$$\begin{aligned} V_i(0) &= 0; \quad V_i'(N_i) > 0 \quad \text{при } N_i > 0, \\ V_i(N_i) &\rightarrow \bar{V}_i < +\infty, \quad V_i'(N_i) \rightarrow 0 \quad \text{при } N_i \rightarrow +\infty. \end{aligned} \quad (6.1)$$

Считаем, что все они гладкие (класса  $C^2$ ), знак кривизны вдоль них может сохраняться, а может и меняться. Функции первого типа будем называть *гиперболическими* (так как их типичный представитель — функция Моно  $V = \bar{V}N/(K + N)$  — это гипербола), а второго — *S-образными*. Кроме  $V_i$  мы будем рассматривать еще функции  $W_i(N_i) = V_i/N_i$ , которые будем называть *удельными трофическими функциями*. Легко видеть, что для гиперболических удельных функций  $W_i'(N_i) < 0$  для всех  $0 < N_i < +\infty$ ; при  $N_i \rightarrow \infty$   $W_i \rightarrow 0$ . Для S-образных же функций существуют такие  $\tilde{N}_i$ , что при  $N_i < \tilde{N}_i$   $W_i'(N_i) > 0$ , при  $N_i > \tilde{N}_i$   $W_i'(N_i) < 0$ . Очевидно, что и в этом случае  $W_i \rightarrow 0$  при  $N_i \rightarrow \infty$ . Для наглядности различные типы трофических и удельных трофических функций изображены на рис. 104.

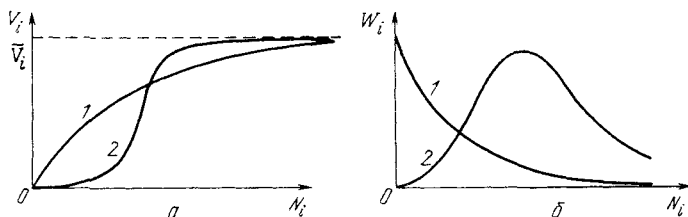


Рис. 104. Типы трофических функций (а) и удельных трофических функций (б); 1 — гиперболические, 2 — S-образные

Так как при  $m_i \geq \bar{V}_{i-1}$   $N_i(t) \rightarrow 0$ , то в дальнейшем будем предполагать, что  $m_i < \bar{V}_{i-1}$ ,  $i = 1, \dots, n$ .

Перейдем к исследованию простейшей системы — цепи длины два. Ее динамика описывается уравнениями

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= N_1 [-m_1 + V_0(C - N_1 - N_2) - W_1(N_1)N_2], \\ dN_2/dt &= N_2 [-m_2 + V_i(N_1)]. \end{aligned} \quad (6.2)$$

Здесь  $C = N_0 + N_1 + N_2 = \text{const}$  — общее количество биогенного

вещества в системе. Этот параметр мы будем рассматривать как бифуркационный и будем изучать, как меняется динамика системы при его изменении. Так как виды в системе связаны отношениями типа "хищник – жертва", то естественно ожидать, что ее динамика будет похожа на динамику системы "хищник – жертва", исследованной в гл. VIII, но полного сходства нет. Дело в том, что наличие  $V_0$  такого, что  $(V_0)'_{N_1} < 0$ , эквивалентно введению внутривидовой конкуренции у жертв – мощного механизма, регулирующего их численность. Раньше этот эффект в системе "хищник – жертва" не рассматривался.

В системе (6.2) могут быть следующие положения равновесия:

а)  $N^{(0)} = \{0, 0\}$ ; б)  $N^{(1)} = \{N_1^*, 0\}$ , где  $N_1^* = C - C_1$ , а  $C_1$  определяется из уравнения  $V_0(C_1) = m_1$ ; в)  $N^{(2)} = \{N_1^*, N_2^*\}$ . Определим  $C_2$  из уравнения  $V_1(C_2 - C_1) = m_2$ . Тогда  $N_1^* = C_2 - C_1$ . Координата же  $N_2^*$  должна быть единственным положительным решением уравнения

$$V_0[C - (C_2 - C_1) - N_2^*] = m_1 + N_2^* W_1(C_2 - C_1). \quad (6.3)$$

Легко показать, что такое решение существует, если

$$V_0(C - C_2 + C_1) > m_1. \quad (6.4)$$

Но так как  $V_0(C_1) = m_1$ , и  $V_0(C)$  – монотонно возрастающая функция своего аргумента, то (6.4) всегда выполняется, если  $C > C_2$ .

Переходя к анализу устойчивости этих точек, мы получим, что при  $C > C_2$  первые две точки являются седлами, и из  $N^{(1)}$  внутрь положительного квадранта выходит сепаратриса.

Выясним, при каких условиях будет устойчивой третья стационарная точка. Во-первых, для ее существования необходимо, чтобы  $C > C_2$ . Во-вторых, производя стандартные вычисления, мы получим, что при

$$R(C) = V_0'(N_0^*) + W_1'(N_1^*) N_2^* > 0 \quad (6.5)$$

точка  $N^{(2)}$  устойчива, а при  $R(C) < 0$  – неустойчива. Здесь  $N_0^* = C - N_1^* - N_2^*$ .

Очевидно, что если  $W_1'(N_1^*) \geq 0$ , то нетривиальное равновесие системы (6.2) всегда устойчиво. Ранее мы показали, что для гиперболических трофических функций их производная всегда отрицательна, и поэтому вопрос об устойчивости требует дополнительного исследования. Для S-образных же трофических функций всегда существуют значения численностей, при которых их производные положительны. По-видимому, при достаточно малых  $C_2$  положительность производной  $W_1'(C_2 - C_1)$  будет иметь место и нетривиальное равновесие всегда будет устойчиво. Но нас в большей степени интересует, когда это равновесие теряет устой-

чивость с ростом  $C$ , а для этого необходимо, чтобы  $W'_1(C_2 - C_1) < 0$ . Поэтому в дальнейшем мы будем рассматривать именно этот случай.

Итак, пусть  $W'_1(N_1^*) = W'_1(C_2 - C_1) < 0$ . Как ведет себя функция  $R(C)$  при увеличении  $C$ ? Прежде чем отвечать на этот вопрос, выясним, как ведут себя  $N_0^*(C)$  и  $N_2^*(C)$  с ростом  $C$ ? Дифференцируя (6.3) по  $C$ , получим

$$V'_0(1 - dN_2^*/dC) = W_1 \cdot dN_2^*/dC.$$

Так как  $V'_0 > 0$ , то отсюда видно, что  $dN_2^*/dC > 0$ . Аналогично доказывается, что  $dN_0^*/dC > 0$ . Из (6.3) при  $c \rightarrow \infty$  получаем

$$N_2^*(\infty) = (\bar{V}_0 - m_1)/W_1(N_1^*), \quad (6.6)$$

и, учитывая, что  $N_0^* = C - (C_2 - C_1) - N_2^*$ , имеем, что  $N_0^*(C) \rightarrow \infty$  при  $C \rightarrow \infty$ . Кроме того,  $N_0^* > C_1$ . Пусть  $C \rightarrow C_2$  справа. Тогда  $N_0^* \rightarrow C_1$ ,  $N_2^* \rightarrow 0$ , и  $R \rightarrow V'_0(C_1) > 0$ . Следовательно, для значений  $C$ , близких к  $C_2$  (справа), точка  $N^{(2)}$  устойчива. С другой стороны, при  $C \rightarrow \infty$   $N_0^* \rightarrow \infty$  и  $V'_0(N_0^*) \rightarrow 0$ . Следовательно,

$$R(c) \rightarrow W'_1(C_2 - C_1) \cdot (\bar{V}_0 - m_1)/W_1(C_2 - C_1) < 0,$$

т.е. точка  $N^{(2)}$  с ростом  $c$  теряет устойчивость.

Выше (§ 2) была доказана ограниченность траекторий замкнутой трофической цепи. Поэтому, применяя теорему Дюлака–Бендиксона, мы получаем следующий результат.

В случае  $W'_1(N_1^*) < 0$  существует такое  $C_{кр} > C_2$ , что при  $C > C_{кр}$  система (6.2) имеет устойчивый предельный цикл.

Заметим, что при  $W'_1(C_2 - C_1) < 0$  обычным для системы (6.2) является рождение предельного цикла в результате бифуркации Андронова–Хопфа, так как с ростом параметра  $C$  фокус  $N^{(2)}$  теряет устойчивость. Очевидно, что бифуркационное значение  $C_{кр}^*$  есть корень уравнения  $R(C_{кр}^*) = 0$ , и, как показано выше, хотя бы один такой корень всегда существует.

Для ответа на вопрос об устойчивости рождающихся циклов нужно вычислить первую ляпуновскую величину. Процедура эта довольно стандартная, хотя и громоздкая, а получающееся в результате выражение совершенно необозримо. Поэтому прошу мне поверить, что соответствующие выкладки мной сделаны и показано, что ляпуновская величина может принимать разные знаки. Отсюда сразу следует, что в системе (6.2) возможен как мягкий, так и жесткий режим возбуждения автоколебаний.

Заметим еще, что если в результате бифуркации рождается неустойчивый предельный цикл, то он всегда будет окружен устойчивым циклом.

## § 7. Возникновение циклов в цепях длины, большей двух

Для исследования задачи большей размерности мы используем тот же прием, что и в § 5 для вольтерровских трофических цепей

Предположим, что мы смогли показать, что система (2.3) размерности  $(n-1)$  имеет в  $P^{n-1}$  невырожденный цикл. Рассмотрим теперь  $n$ -мерную систему (2.3), в которой

$$V_0(N) = \frac{1}{\epsilon} V_0^\epsilon(N), \quad (7.1)$$

где  $\epsilon \ll 1$  — малый параметр. Предположим, что  $V'_0(0) \neq 0$ , если же  $V'_0(0) = 0$ , то, кроме (7.1), будем считать, что  $m_1 = m_1^\epsilon/\epsilon$ , где  $0 < m_1^\epsilon \ll 1$ . Тогда систему (2.2) можно записать в виде

$$\begin{aligned} \epsilon \cdot dN_1/dt &= N_1 [-\epsilon m_1 + V_0^\epsilon(C - \sum_{i=1}^n N_i) - \epsilon W_1(N_1)N_2], \\ dN_i/dt &= N_i [-m_i + V_{i-1}(N_{i-1}) - W_i(N_i)N_{i+1}], \\ i &= 2, \dots, n; \quad N_{n+1} \equiv 0. \end{aligned} \quad (7.2)$$

В дальнейшем мы будем пользоваться результатами Д.В. Аносова.

При  $\epsilon = 0$  мы получаем  $V_0^\epsilon(C - \sum_{i=1}^n N_i) = 0$ , откуда по определению трофической функции

$$C - \sum_{i=1}^n N_i = 0 \quad \text{и} \quad N_1 = C - \sum_{i=2}^n N_i. \quad (7.3)$$

Подставляя (7.3) в (7.2), мы получаем  $(n-1)$ -мерную систему, отличающуюся от  $(n-1)$ -мерной системы (2.3) лишь сдвигом индексов  $i \rightarrow i+1$ . (В случае  $V'_0(0) = 0$  нужно было бы также сделать замену  $C \rightarrow C(m_1^\epsilon)$ ). Согласно нашему предположению, для этой системы существует невырожденный цикл периода  $T$ .

Так как  $C - \sum_{i=1}^n N_i(t) > 0$  для этого цикла и  $V_0^{\epsilon'}(0) > 0$ , то, согласно Д.В. Аносову, при малых  $\epsilon > 0$  существует невырожденный цикл системы (7.2), лежащий в  $P^n$ , период которого  $T(\epsilon) \rightarrow T$  при  $\epsilon \rightarrow 0$ , причем если прежний цикл был устойчив, то устойчивым будет и новый цикл.

Заметим, что этот результат будет также иметь место, если  $V'_0(0) = 0$  или, например, если трофическая функция  $V_0(N_0)$  — вольтерровская, т.е.  $V_0 = \alpha_0 N_0$ .

А поскольку мы доказали, что при  $n = 2$  система (2.3) имеет хотя бы один цикл, то в пространстве параметров всегда сущест-

вует область, для которой эта система имеет устойчивый или неустойчивый предельный цикл при  $n \geq 2$ .

И окончательно, если в вольтерровских трофических цепях циклическая динамика возникает только при  $n \geq 4$ , то для цепей с более реалистическими функциями циклы возникают уже в простейшей цепи длины два (и естественно, в цепях большей длины). По-видимому, циклическая динамика характерна для всех замкнутых трофических цепей, если только в системе присутствует "эффект обогащения", т.е. общее количество вещества в ней достаточно велико. С этой точки зрения хорошо объясняются колебания фитопланктона, зоопланктона и рыб, возникающие в замкнутых водоемах при их так называемой "биогенной эвтрофикации", когда за счет смыва удобрений с полей или загрязнения их бытовыми отходами происходит резкое увеличение общего количества содержащихся в них биогенных элементов (в частности, азота и фосфора).

### § 8. О существовании периодических режимов в открытых и частично замкнутых трофических цепях

До сих пор мы рассматривали модели только полностью замкнутых по веществу экосистем. Хотя такие системы (или, точнее, близкие к ним) и могут существовать в природе, но все-таки это более удобная абстракция, чем модель реальной действительности: многие реальные экосистемы являются открытыми или частично замкнутыми системами. Поэтому естественно возникает вопрос о существовании в них периодических режимов.

Заметим сначала, что если трофическая цепь и не является полностью замкнутой, но достаточно близка к ней, то в такой цепи также могут существовать периодические режимы, что следует из близости правых частей уравнений, описывающих эти системы.

Перейдем теперь к анализу открытых и частично замкнутых трофических цепей, не являющихся почти замкнутыми. Для этого исследуем динамику системы, описывающей цепь длины два (см. (2.1) при  $n=2$ ):

$$\begin{aligned} dN_0/dt &= Q - V_0 N_1 + a_1 m_1 N_1 + \epsilon a_2^\epsilon N_2, \\ dN_1/dt &= N_1(-m_1 + k_1 V_0 - W_1 N_2), \\ dN_2/dt &= N_2(-m_2 + k_2 V_1). \end{aligned} \tag{8.1}$$

Здесь  $0 \leq a_1 < 1$ ,  $0 < a_2 = \epsilon a_2^\epsilon \ll 1$ , так что  $\epsilon \ll 1$  можно рассматривать как малый параметр,  $W_1 = V_1/N_1$ .

Рассмотрим систему (8.1) при  $\epsilon = 0$ :

$$\begin{aligned} dN_0/dt &= Q - V_0 N_1 + a_1 m_1 N_1, \\ dN_1/dt &= N_1(-m_1 + k_1 V_0 - W_1 N_2), \\ dN_2/dt &= N_2(-m_2 + k_2 V_1). \end{aligned} \quad (8.2)$$

Очевидно, что при  $a_1 = 0$  система (8.2) описывает динамику открытой трофической цепи.

В системе (8.2) возможны следующие положения равновесия:

- а)  $N^{(2)} = \{N_0^*, N_1^*, N_2^*\}$ , где  $N_1^* = k_1/m_1(1 - a_1)$ , а  $N_0^*$  находится из уравнения  $V_0(N_0^*) = m_1/k_1$  (естественно, что  $V_0(\infty) > m_1/k_1$ ).
- б)  $N^{(3)} = \{N_0^*, N_1^*, N_2^*\}$ , где

$$N_2^* = \frac{k_2}{m_2} [k_1 Q - m_1 N_1^*(1 - k_1 a_1)], \quad (8.3)$$

а  $N_0^*$  и  $N_1^*$  находятся из уравнений

$$V_0(N_0^*) = Q/N_1^* + a_1 m_1, \quad V_1(N_1^*) = m_2/k_2. \quad (8.4)$$

Для того чтобы (8.3) и (8.4) имели положительные решения, необходимо выполнение следующих неравенств:

$$\begin{aligned} V_1(\infty) &> m_2/k_2, \quad V_0(\infty) > Q/N_1^* + a_1 m_1, \\ Q &> \frac{m_1}{k_1} N_1^*(1 - k_1 a_1). \end{aligned} \quad (8.5)$$

Так как два последних неравенства содержат  $Q$ , то можно определить два критических значения  $Q_1$  и  $Q_2$  как

$$\begin{aligned} Q_1 &= \frac{m_1}{k_1} N_1^*(1 - k_1 a_1), \quad k_1 a_1 < 1, \\ Q_2 &= (\bar{V}_0 + a_1 m_1) N_1^*, \quad \bar{V}_0 = V_0(\infty). \end{aligned} \quad (8.6)$$

Очевидно, что  $Q_1 < Q_2$ . При  $Q \rightarrow Q_1$  (справа):  $N_0^*(Q) \rightarrow \bar{N}_0^* < \infty$ ,  $N_2^*(Q) \rightarrow 0$  (справа); если же  $Q \rightarrow Q_2$  (слева), то  $N_0^*(Q) \rightarrow \infty$ ,  $N_2^*(Q) \rightarrow \bar{N}_2^* < \infty$ .

Пусть  $Q \in (Q_1, Q_2)$ , кроме того, выберем  $m_2$  и  $k_2$  таким образом, чтобы в точке  $N_1^*$ , определяемой из условия  $V_1(N_1^*) = m_2/k_2$ , было выполнено неравенство  $W_1'(N_1^*) < 0$ . Проведем анализ устойчивости нетривиального равновесия  $N^{(2)}$ . Вычисляя элементы матрицы Якоби, получим

$$\begin{aligned} a_{11} &= -V_0' N_1^*, \quad a_{12} = -Q/N_1^*, \\ a_{13} &= a_{31} = a_{33} = 0, \quad a_{21} = -k_1 a_{11}, \quad a_{22} = -W_1' N_1^* N_2^*, \\ a_{23} &= -m_2/k_2, \quad a_{32} = k_2 V_1' N_2^*, \quad \text{и} \quad b_1 = -(a_{11} + a_{22}), \\ b_2 &= a_{11} a_{22} + a_{11} a_{12} - a_{23} a_{32}, \quad b_3 = a_{11} a_{23} a_{32}, \end{aligned}$$

где  $b_1, b_2, b_3$  — коэффициенты характеристического многочлена  $\Lambda_3 = \lambda^3 + b_1\lambda^2 + b_2\lambda + b_3$ . Проверим условия Рауса—Гурвица при  $Q \rightarrow Q_1$  (справа):

- 1)  $\Delta_1 = b_1 \rightarrow V_0'[N_0^*(Q_1)] > 0$ ;
- 2)  $\Delta_3 = b_3 \rightarrow 0$  ( $b_3 > 0$ );
- 3)  $\Delta_2 = b_1 b_2 \rightarrow b_1^2(Q_1) \cdot Q_1 / N_1^* > 0$ .

Отсюда следует, что для значений  $Q$ , близких к  $Q_1$  ( $Q > Q_1$ ), это равновесие устойчиво. Аналогично показывается, что при  $Q \rightarrow Q_2$  (слева) критерий Рауса—Гурвица нарушается. Это означает, что для  $Q$ , близких к  $Q_2$  ( $Q < Q_2$ ), равновесие становится неустойчивым. Так как  $b_3(Q) > 0$  для всех  $Q \in (Q_1, Q_2)$ , то из доказанных выше утверждений следует, что в системе (8.2) происходит рождение предельного цикла в результате бифуркации Андронова—Хопфа.

Но вместо скорости притока ресурса в систему  $Q$  в качестве бифуркационного параметра мы можем рассматривать, например, параметр  $m_2$  — коэффициент смертности вида, замыкающего трофическую цепь. Тогда, аналогично предыдущему, можно определить критические значения  $m_2^{(1)}$  и  $m_2^{(2)}$ , такие, что  $m_2^{(1)} < m_2^{(2)}$  и при:

- 1)  $m_2 \rightarrow m_2^{(1)}$  (справа):  $N_2^* \rightarrow N_2^*(m_2^{(1)}) < \infty$ ,  $N_0^* \rightarrow \infty$ ;
- 2)  $m_2 \rightarrow m_2^{(2)}$  (слева):  $N_0^* \rightarrow N_0^*(m_2^{(2)}) < \infty$ ,  
 $N_2^* \rightarrow 0$  ( $N_2^* > 0$ ).

Кроме того, мы предполагаем, что для всех  $m_2 \in (m_2^{(1)}, m_2^{(2)})$  и соответствующих им  $N_1^*(m) - N_1^*$  есть решение уравнения  $V_1(N_1^*) = m_2/k_2$  — выполнено условие  $W_1'(N_1^*) < 0$ .

Рассмотрим подробнее, что же происходит, когда  $m_2 \rightarrow m_2^{(1)}$  или  $m_2 \rightarrow m_2^{(2)}$ ? Пусть  $Q = \text{const}$  фиксировано. Очевидно, что  $Q_1$  и  $Q_2$  зависят от  $m_2$ , так как  $N_1^* = N_1^*(m_2)$ . Когда  $m_2 \rightarrow m_2^{(1)}$  справа, то  $Q_2 \rightarrow Q$  также справа. А поскольку в силу принципа относительности безразлично, движется ли  $Q_2$  к  $Q$  справа или же  $Q$  к  $Q_2$  слева, то случай  $m_2 \rightarrow m_2^{(1)}$  аналогичен уже рассмотренному случаю  $Q \rightarrow Q_2$ . Точно такое же рассуждение показывает, что случай  $m_2 \rightarrow m_2^{(2)}$  аналогичен случаю  $Q \rightarrow Q_1$ . Поэтому при  $m_2$ , близких к  $m_2^{(2)}$  ( $m_2 < m_2^{(2)}$ ), нетривиальное равновесие устойчиво. С уменьшением же  $m_2$  до  $m_2^{(1)}$  происходит потеря устойчивости и рождение предельного цикла.

Полученные выше результаты справедливы для всех  $a_1 \in [0, 1)$ .

Из существования невырожденного цикла в системе (8.2) следует существование цикла и в системе (8.1) при всех малых



$\epsilon > 0$ . Таким образом, мы показали возможность возникновения циклической динамики не только в замкнутых трофических цепях, но и в открытых, и в частично замкнутых (но далеких от полного замыкания) цепях.

С этой точки зрения интересно, что "эффект обогащения" биогенное загрязнение, эвтрофикация приводит к появлению сложных динамических режимов (колебаний) не только в замкнутых экосистемах, но и в открытых или частично замкнутых. Обеднение же, уменьшение трофности, описываемое уменьшением  $C$  или  $Q$ , влечет за собой и обеднение динамики. Поскольку аналогичный эффект имеет место и при увеличении  $m_2$  — коэффициента смертности второго вида, то можно сформулировать вполне правдоподобную гипотезу, что вообще ухудшение условий, в которых живет экосистема, приводит к обеднению динамики (колебания исчезают, возникает устойчивое равновесие с ограниченной областью притяжения, затем укорачивается и сама цепь).

Интересную интерпретацию можно дать, если рассматривать это сообщество как эксплуатируемое, в котором конечной вид является промысловым. Тогда  $m_2$  можно считать коэффициентом промысловой смертности. Пусть вначале  $m_2$  был близок к  $m_2^{(1)}$ , так что равновесие было неустойчивым и в системе наблюдались колебания численности. Будем увеличивать  $m_2$ , т.е. увеличивать добычу второго вида. В конце концов при приближении  $m_2$  к  $m_2^{(2)}$  колебания в системе исчезают, промысел обедняет динамику (что, впрочем, хорошо с точки зрения промысловика). И наконец, если  $m_2$  становится больше, чем  $m_2^{(2)}$ , то исчезает и сам промысловый вид — типичная ситуация перелова. Отсюда следует довольно парадоксальный вывод: исчезновение колебаний в динамике эксплуатируемой популяции (что всегда считалось хорошим признаком) на самом деле может служить сигналом о том, что мы вплотную приблизились к опасной границе.

Теперь несколько слов о трофических функциях. Все наши рассуждения основывались на том, что в точке равновесия  $W'_1 = (V_1/N_1)' < 0$ . Это условие всегда выполняется для гиперболических трофических функций, характерных для "глупого" потребителя. Если же трофическая функция  $S$ -образная, то область возникновения колебательных режимов сокращается, так как условие  $W'_1 < 0$  имеет место не для любого  $N_1^*$ . Другими словами, "умный" потребитель противодействует циклической динамике, максимально эксплуатируя свой ресурс (уменьшая равновесную численность  $N_1^*$ , а при малых  $N_1^*$  для  $S$ -образной трофической функции более вероятно  $W'_1(N_1^*) > 0$ , чем  $W'_1(N_1^*) < 0$ ).

§ 9. Вольтерровская трофическая цепь с четырьмя видами.  
 "Квантуемость" общего количества вещества и длина цепи.  
 Возникновение циклов и проблема эксплуатации

Для более наглядной экологической интерпретации полученных результатов вернемся к модели, рассмотренной в § 3, 4, — замкнутой вольтерровской трофической цепи с четырьмя видами. Рассмотрим ось  $C$  — общего количества вещества в экосистеме — и нанесем на нее критические точки  $C_1, \dots, C_4, C_4^{KP}$  (см. рис. 105).

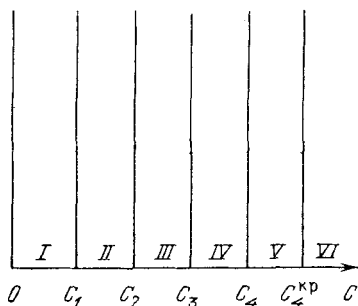


Рис. 105. Связь динамических свойств экосистемы с общим количеством вещества в ней; *I* — живое вещество отсутствует, экосистема "мертва"; *II* — трофическая цепь длины 1, динамика проста; *III* — трофическая цепь длины 2, циклов нет; *IV* — трофическая цепь длины 3, циклов нет; *V* — трофическая цепь длины 4, циклов нет; *VI* — трофическая цепь длины 4, динамика усложняется, возникают циклы

Тем самым ось  $C$  разбивается на интервалы  $(0, C_1)$ ,  $(C_1, C_2)$ ,  $\dots$ ,  $(C_4, C_4^{KP})$ ,  $(C_4^{KP}, \infty)$ , в каждом из которых система ведет себя по-разному. Если  $C \in (0, C_1)$ , то единственное устойчивое равновесное состояние  $\{N_0^* = C, N_1^* = 0, \dots, N_4^* = 0\}$ , т.е. экосистема "мертва", живого вещества в ней нет. И эта ситуация сохраняется до тех пор, пока  $C$  не станет больше чем  $C_1$  — тогда только возникает простейшая трофическая цепь длины 1 с простой и бедной динамикой.

Дадим одну любопытную интерпретацию этого результата. Пусть  $C$  — суммарное количество азота в усваиваемой форме, содержащееся в глобальном биогеохимическом цикле этого элемента. Но, как следует из приведенного выше результата, для возникновения живого вещества и запуска биогеохимического цикла азота необходимо иметь какое-то начальное ненулевое количество азотных соединений в усваиваемой форме — атмосферный азот биологически инертен. По-видимому, в "прабиосфере" это могли быть соединения, образовавшиеся из атмосферного азота в результате гроз. Очевидно, что их было мало, но для того, чтобы начал функционировать круговорот, должна быть малой и пороговая величина  $C_1 = m_1/\alpha_0$ , а для этого живое вещество должно было обладать большой скоростью производства биомассы ( $\alpha_0$  велико) и медленно отмирать ( $m_1 \sim 1/T_1$ , где  $T_1$  — среднее время жизни живого

вещества;  $T_1$  должно быть велико). И лишь после того, как небиологические процессы (грозы) наработали достаточное количество подходящих для живого вещества азотных соединений, могли возникнуть и устойчиво существовать простейшие экосистемы, запустив тем самым глобальный цикл азота и других биогенных элементов.

Продолжая увеличивать величину  $C$ , мы видим, что экосистема усложняется: возникают цепи длины 2, 3 и 4, но их динамика остается простой — циклов нет. Видно, что этот процесс дискретен — новая цепь появляется лишь после того, как величина  $C$  переходит через некоторое критическое значение  $C_i$ . Другими словами, имеет место своеобразная "квантуемость" общего количества вещества. И, наконец, лишь при  $C > C_4^{кр}$  в трофической цепи длины 4 возникает сложная динамика — появляются циклы. Но это происходит не при любых значениях параметров. Чтобы сделать картину возникновения циклов более наглядной, сделаем упрощающие предположения.

Пусть  $m_1 = m_2 = m_3 = 1$ ,  $\alpha_0 = \alpha_1 = \alpha_2 = 1$ , а  $m_4 = m \gg 1$  и  $\alpha_3 = 2$ . Тогда, согласно § 3,  $C_1 = 1$ ,  $C_2 = 2$ ,  $C_3 = 4$ ,  $C_4 = 4 + m$ ,

$$C_4^{кр} = \frac{(4 + m)(m - 3)}{m - 8}, \quad (9.1)$$

а необходимое условие возникновения цикла:  $m > 8$ . Эта модель вполне подходит для описания, например, такого сообщества: фитопланктон → зоопланктон — рыбы → хищные рыбы. Тогда предположение  $\alpha_3 > \alpha_0$ ,  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  вполне реально, так как скорость потребления пищи хищными рыбами всегда больше, чем аналогичные показатели для остальных членов сообщества. Предположим, что в этом сообществе конечный вид "хищные рыбы" служит объектом промысла, а увеличение  $m$  можно интерпретировать как усиление давления промысла на популяцию хищных рыб (коэффициент естественной смертности  $m_0 < 8$ ). На рис. 106 изобра-

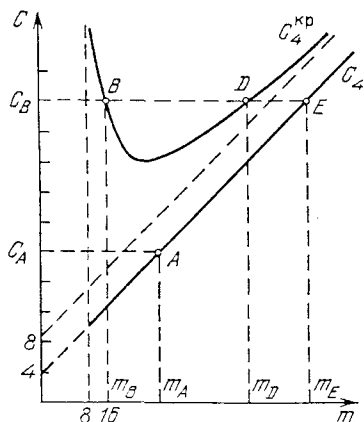


Рис. 106. Связь различных динамических режимов эксплуатируемой популяции с интенсивностью эксплуатации (объяснение в тексте)

зим графики  $C_4(m)$  и  $C_4^{KP}(m)$  для  $m > 8$ . Рассмотрим два случая.

1. Пусть  $C = C_A$ . Из рисунка видно, что при увеличении  $m$  ( $m < m_A$ ) динамика цепи остается простой, колебаний не возникает. Как только  $C_A$  пересекает прямую  $C_4(m)$  —  $m > m_A$  — четвертый вид исключается из цепи, сообщество упрощается. Здесь мы имеем типичную ситуацию перелома, приводящего к исчезновению промысловой популяции, но динамика этого перехода проста, колебаний как не было, так и не возникло.

2. Пусть  $C = C_B$ . Здесь ситуация совсем другая. Пока  $m < m_B$ , то колебаний в цепи нет. Но как только  $m > m_B$ , то возникают колебания: на первом этапе эксплуатация усложняет динамику сообщества. Пока  $m < m_D$ , колебания существуют, но при дальнейшем увеличении давления промысла ( $m_D < m < m_E$ ) колебания исчезают, динамика обедняется, хотя трофическая цепь еще сохраняет свою длину, а промысловая популяция еще удерживается в сообществе. Но это уже предвестник катастрофы, отрезок  $m_D m_E$  мал, и при незначительном увеличении промысловой смертности ( $m > m_E$ ) эксплуатируемая популяция вымирает, а сообщество упрощает свою структуру, укорачивая длину трофической цепи.

## § 10. Библиография и комментарии

§ 1. Поскольку возникновению "хаотической динамики" в экологических моделях будет посвящена следующая глава, то соответствующая библиография будет приведена в конце этой главы.

Теперь о связи колебаний численностей различных популяций с космическими факторами. Пожалуй, в наиболее чистом и прозрачном виде идея о непосредственном влиянии колебаний солнечной активности на биологические процессы на Земле выражена в книге:

Я г о д и н с к и й В.Н. Космический пульс биосферы. — М.: Знание, 1975. — 144 с.

все остальные работы можно считать вторичными.

В экологии одним из самых известных примеров является динамика заготовок шкурок зайца и рыси Компанией Гудзонова залива в Северной Америке. Она имеет четко выраженную периодичность. Естественно, что это сразу же попытались связать с 11-летними циклами солнечной активности. Австралийский математик П. Моран, сделав грамотный статистический анализ, показал, что никакого отношения колебания солнечной активности к этим популяционным колебаниям не имеют. К сожалению, не очень удачной оказалась попытка идентифицировать их как вольтерров-

ские колебания в классической системе "хищник — жертва". По-видимому, они имеют сложную природу, и пока, по моему мнению, удовлетворительной количественной модели колебаний "зайца — рыси" еще нет, хотя и трудно сомневаться в их эндогенной природе.

Тем, кто интересуется "лунными" циклами, можно рекомендовать работу:

Sii vonen L., Koskimies I. Population fluctuations and the lunar cycle//Papers on Game Research. — 1955. — V. 14.

И наконец, о 8-летних циклах у насекомых — вредителей леса можно прочесть в работах:

Auer O. Erste Ergebnisse einfacher stochastischer Modelluntersuchungen über Ursachen der Populationsbewegung des grauen Lärchenwicklers im Oberengadin, 1949/66//Z. ang. Ent. — 1968. — B. 62, N. 2. — S. 203—235.

Baltensweiler W. The cyclic population dynamics of the grey abundance. — Oxford—Edinburg: Blackwell, 1968. — P. 143—158.

Однако сами авторы не слишком серьезно относятся к гипотезе о "космической" природе этих циклов.

§ 3—8. В этих параграфах мы использовали результаты, полученные в работах:

Яцало Б.И. О динамике замкнутых экологических систем//Динамика биологических популяций. — Горький: Изд-во ГГУ, 1984. — С. 3—16.

Яцало Б.И. Влияние фактора насыщения на динамику замкнутых экологических систем//Ж. общ. биол. — 1984. — Т. 45, № 4. — С. 480—484.

При изучении бифуркаций типа Андронова—Хопфа мы пользовались техникой, изложенной в книгах:

Марсден Дж., Мак-Кракен М. Бифуркация рождения цикла и ее приложения/Пер. с англ. — М.: Мир, 1980. — 368 с.

Хэссард Б., Казаринов Н., Вэн И. Теория и приложения бифуркации рождения цикла/Пер. с англ. — М.: Мир, 1985. — 280 с.

Теорема о неявной функции использовалась нами в формулировке, приведенной в книге:

Алексеев В.М., Тихомиров В.М., Фомин С.В. Оптимальное управление. — М.: Наука, 1979. — 429 с.

При вычислении в § 6 первой ляпуновской величины мы пользовались формулой (4А. 2) на с. 114 книги Марсдена и Мак-Кракена.

В § 7 при доказательстве возникновения циклов в цепях длины большей, чем 2, мы применяли результаты работы:

Аносов Д.В. О предельных циклах систем дифференциальных

уравнений с малыми параметрами при старших производных//  
Мат. сб. — 1960. — Т. 50, № 3. — С. 299—334.

Вообще говоря, в возникновение циклов в вольтерровских системах нет ничего удивительного, и их существование было доказано еще В. Вольтерра. Но здесь интересно другое: возникновение циклов в системах с очень простой структурой типа графических цепей. Почему же мы обратились к замкнутым графическим цепям? По аналогии с консервативными механическими системами, в которых колебания возникают чаще, чем в диссипативных. Как мы увидели в дальнейшем, аналогия оказалась не совсем верной, но на первом этапе она помогла нам.

Впервые на связь общего количества вещества в экосистеме со сложностью ее структуры было обращено внимание в работе:

А л е к с е е в В.В. О применимости методов статистической механики для описания биоценозов//Биофизика. — 1975. — Т. 20, № 6. — С. 1133—1136,

а в работе

А л е к с е е в В.В., К р ы ш е в И.И., П о л я к о в а М.С., С а з ы к и н а Т.Г. Динамика и статистическая механика биогеоценозов с фиксированной массой биогенного элемента//Человек и биосфера. Вып. 2. — М.: Изд-во МГУ, 1978. — С. 42—102.

§ 11. С подробностями использования модели замкнутой экосистемы для качественного анализа глобальных биогеохимических циклов можно ознакомиться в статье:

Т а р к о А.М., С в и р е ж е в Ю.М. Проблема экологического равновесия и глобальные биогеохимические циклы//Методы системного анализа в проблеме рационального использования ресурсов. Т. III, ч. I. — М.: ВЦ АН СССР, 1977. — С. 114—188.

СЛОЖНОЕ ПОВЕДЕНИЕ В МОДЕЛЯХ ПРОСТЫХ ЭКОСИСТЕМ.  
ХАОС

## § 1. Введение

Тот факт, что достаточно простые динамические системы, наряду с циклами, демонстрируют очень сложное и нерегулярное поведение, был, по-видимому, установлен более двадцати лет тому назад в классической работе Е. Лоренца. Однако лишь с 1971 г., когда понятие "странный аттрактор", введенное Рюэлем и Такенсом, было связано с моделью Лоренца, появилась надежда, что такие, например, сложные явления, как турбулентность, могут быть объяснены с помощью концепции "странного аттрактора".

Нерегулярное, никак не отличающееся от стохастического, хотя в моделях и не присутствует никакой стохастики, поведение динамических систем было названо "хаосом". Причем этот "хаос" никак не связан ни со сложностью самой системы, ни со стохастическими, случайными ее возмущениями. Даже самое простое дискретное уравнение первого порядка, как это было впервые показано А.Н. Шарковским в 1964 г., может демонстрировать хаотическое поведение. В экологии типичным примером такого уравнения является уравнение Риккера

$$N_{t+1} = rN_t e^{-\lambda N_t}, \quad (1.1)$$

которое в известном смысле может рассматриваться как дискретный аналог логистической модели.

Дальнейшее исследование конкретных моделей показало, что, несмотря на огромное разнообразие нелинейных систем в природе, количество наиболее распространенных способов перехода к хаотическому поведению при изменении параметров совсем невелико. Это либо переход через бифуркации удвоения периода (наиболее часто встречающаяся ситуация — фейгенбаумов странный аттрактор), либо переход от регулярности к стохастичности через некоторую область предстохастичности (лоренцев странный аттрактор), либо некий промежуточный вариант: возникновение хаоса через бифуркации удвоения, но с существованием области предстохастичности. Последний тип странного аттрактора был обнаружен в моделях экологических систем (см. § 2 этой главы).

Прекрасные примеры образования структур все возрастающей сложности дает нам гидродинамика: это, например, иерархия неустойчивостей при движении вязкой жидкости между двумя вращающимися цилиндрами или при тепловой конвекции. Но и экология здесь не отстает от нее, хотя эксперименты и наблюдения в экологии — гораздо более сложная проблема, чем в гидродинамике. Я думаю, что многочисленные примеры нерегулярной динамики популяций насекомых и мелких грызунов вполне могут быть удовлетворительно объясняются именно динамическим хаосом, а не случайностью колебаний внешних условий. В качестве иллюстрации этого тезиса рассмотрим данные по популяционной динамике полевки Брандта (*Microtus brandti* R.) в Восточной Сибири. Эти данные приведены на рис. 107.

Пусть  $N_t$  — плотность популяции (в относительных единицах) в год  $t$ ,  $X_t$  — плотность популяции хищников.  $X_t$  — периодическая функция с периодом в три года, полученная в результате обработки данных наблюдений. Экспериментально определенный мальтузианский параметр  $r \approx 3$ . В качестве модели мы взяли уравнение, которое может демонстрировать хаотическую динамику при  $r = 3$ :

$$N_{t+1} = N_t + rN_t \left( 1 - \frac{N_t}{N^*} \right) - \beta N_t X_t. \quad (1.2)$$

На том же рис. 107 приведено решение (1.2) при  $N^* = 18$ ,  $\beta = 0,01$  и эмпирической динамике  $X_t$ . Из этих графиков видно, что "хаотическая" модель (1.2) достаточно хорошо описывает реальную динамику популяции.

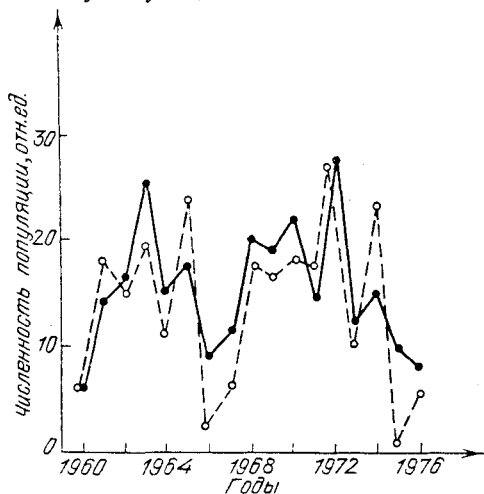


Рис. 107. Динамика численности полевки Брандта (в относительных единицах): сплошная линия — наблюдения, штриховая линия — модель



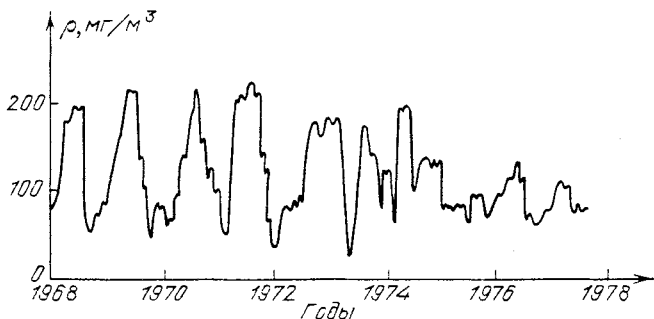


Рис. 108. Динамика плотности фитопланктона в одном из шотландских озер (из Bailey-Watts A.E. A nine - year study of the phytoplankton of the eutrophic and nonstratifying Loch Leven (Kinross, Scotland), J. Ecol., 1978. — V. 66, P. 741–771)

Хаотическую динамику демонстрируют, например, популяции фитопланктона в озерах (см. рис. 108), но она уже не описывается столь простой моделью, как (1.2). Здесь мы имели дело с более сложным сообществом. Именно с моделями более сложных сообществ, описываемых системами дифференциальных (а не разностных) уравнений, мы будем иметь дело в дальнейшем. Тех же читателей, которые интересуются "хаосом" в дискретных моделях, я отсылаю к нашей с Д.О. Логофетом книге "Устойчивость биологических сообществ".

## § 2. Странный аттрактор в модели трофической цепи длины три. Механизмы образования хаоса

Одной из самых простых экологических моделей, в которых было обнаружено возникновение хаоса, является модель замкнутой трофической цепи длины три (см. гл. IX), описываемая системой

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= N_1 [-m_1 + \alpha_0 (C - N_1 - N_2 - N_3) - W_1 (N_1)N_2], \\ dN_2/dt &= N_2 [-m_2 + V_1 (N_1) - W_2 (N_2)N_3], \\ dN_3/dt &= N_3 [-m_3 + V_2 (N_2)], \quad W_i = V_i/N_i, \quad i = 1, 2. \end{aligned} \quad (2.1)$$

Если выбрать суммарное количество вещества в экосистеме  $C$  в качестве бифуркационного параметра, то можно показать, что в этой системе возможно рождение цикла в результате бифуркации Андронова – Хопфа.

При численном исследовании системы (2.1) – при поиске странного аттрактора – трофические функции  $V_1$  и  $V_2$  (и соответственно  $W_1$  и  $W_2$ ) брались из класса Моно (гиперболических),

причем  $V_1 = V_2$ , так что

$$V_i(N_i) = \frac{V_\infty N_i}{K + N_i}, \quad i = 1, 2.$$

Значения параметров выбирались равными:  $V_\infty = 1$ ;  $K = 5$ ;  $m_1 = 0,1$ ;  $m_2 = m_3 = 0,2$ ;  $0,30 \leq \alpha_0 \equiv \alpha \leq 0,37$ ;  $C$  – бифуркационный параметр. Что же дало численное исследование?

При  $C = C_0(\alpha)$  в результате бифуркации Андронова – Хопфа рождается устойчивый предельный цикл  $\Gamma_s = \Gamma_s(C)$ . С ростом параметра  $C$  его размер быстро увеличивается, и при  $C = C_{+1}(\alpha)$  цикл  $\Gamma_s$  сливается (через  $+1$ ) с неустойчивым циклом  $\Gamma_u = \Gamma_u(C)$ , после чего оба исчезают. Каково же происхождение цикла  $\Gamma_u$ ? Оказывается, при  $C = C_{+1}^0(\alpha)$  ( $C_{+1}^0 < C_{+1}$ ) происходит рождение (через  $+1$ ) устойчивого цикла  $\Gamma_1(C)$  и неустойчивого  $\Gamma_u(C)$ . Изучение эволюции цикла  $\Gamma_1(C)$  показало, что при  $C = C_1(\alpha)$  мультипликатор цикла  $\Gamma_1$  переходит через  $-1$ , цикл  $\Gamma_1$  теряет устойчивость и от него отщепляется устойчивый цикл  $\Gamma_2(C)$  с удвоенным периодом, который, в свою очередь, при  $C = C_2(\alpha)$  теряет устойчивость (через  $-1$ ), от него отделяется устойчивый цикл  $\Gamma_2(C)$  удвоенного (по сравнению с  $\Gamma_2$ ) периода и т.д. Расчеты при  $\alpha = 0,34$  дали следующие значения параметров:  $C_0(\alpha) = 9,447$ ;  $C_{+1}^0 = 30,55$ ;  $C_{+1} = 36,251$ ;  $C_1 = 33,05$ ;  $C_2 = 34,835$ ;  $C_3 = 35,40$ ;  $C_4 = 35,541$ ;  $C_5 = 35,572$ ; ...;  $C_n \rightarrow C_\infty(\alpha) \approx 36,24$ .

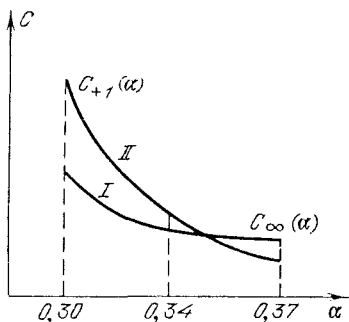


Рис. 109. Области различных динамических режимов системы (2.1); I – область предстохастичности, II – область стохастичности

Если использовать данные о первых пяти бифуркациях, то приближенное значение константы Фейгенбаума

$$K_F \approx 4,55 + \epsilon, \quad 0 < \epsilon < 0,1,$$

довольно близко к теоретическому:

$$K_F^T = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{C_n - C_{n-1}}{C_{n+1} - C_n} \approx 4,66.$$

Этот факт уже сам по себе является хорошим свидетельством о приближении к хаосу (стохастичности).

Сопоставление кривых  $C_\infty(\alpha)$  и  $C_{+1}(\alpha)$  (см. рис. 109) приводит к интересному результату: в области  $I$ , наряду со странным аттрактором, возникающим в результате цепочки удвоений, существует устойчивый цикл. Данный режим, называемый предстохастичностью, предтурбулентностью или метастабильным хаосом, характеризуется наличием как хаотических траекторий (из-за существования странного аттрактора), так и регулярных, притягивающихся к устойчивому циклу. При этом последние могут длительное время вести себя подобно хаотическим, колеблясь в некоторой окрестности странного аттрактора. Интересно, что режим предстохастичности типичен для системы Лоренца, однако там процесс стохастизации отличен от фейгенбаумовского механизма удвоения циклов. В нашем же случае этот режим возникает именно при удвоении циклов. Наш "экологический" странный аттрактор — этот аттрактор нового типа, промежуточного между фейгенбаумовым и лоренцевым. Рис. 109 дает окончательный ответ на вопрос: наступает ли хаос после завершения бесконечной цепочки удвоения? Для значений параметров  $C$  и  $\alpha$  из области  $I$  в системе (2.1) существует режим предстохастичности, стохастичность же (хаос) возникает в области  $II$  (точнее, в некоторой окрестности нижней границы области  $II$ , так как верхняя граница и геометрия области стохастичности не исследовались).

### § 3. Энтропия Колмогорова и мера странного аттрактора

Наглядным критерием стохастичности служит метрическая энтропия, характеризующая среднюю скорость разбегания траекторий и сложность всей системы в целом. Так как точно определить значение энтропии в реальной ситуации практически невозможно, приведем здесь лишь формулу для ее приближенного вычисления. Точнее говоря, по этой формуле вычисляется максимальный показатель Ляпунова ( $\sigma$ ), положительность которого свидетельствует и о положительности колмогоровской энтропии.

Пусть  $\vec{x}_0, \vec{y}_0$  — близкие точки фазового пространства  $M$ , не лежащие на одной интегральной кривой потока  $F_t$  на  $M$ . Определим  $\vec{x}_1 = F_\tau \vec{x}_0, \vec{y}_1$  — точка на луче  $[\vec{x}_1, F_\tau \vec{y}_0]$  такая, что  $\|\vec{y}_1 - \vec{x}_1\| = \|\vec{y}_0 - \vec{x}_0\| = d$ , и обозначим  $d_1 = \|F_\tau \vec{x}_0 - F_\tau \vec{y}_0\|$ . Рассматривая теперь вместо  $\vec{x}_0, \vec{y}_0$  точки  $\vec{x}_1, \vec{y}_1$  и определяя аналогично точкам  $\vec{x}_1, \vec{y}_1$  точки  $\vec{x}_2, \vec{y}_2$ , получим  $d_2 = \|F_\tau \vec{x}_1 - F_\tau \vec{y}_1\|$  и т.д. Тогда приближенно максимальный показатель Ляпунова можно

вычислить по формуле

$$\sigma_n(\tau, \vec{x}, d) = \frac{1}{n\tau} \sum_{i=1}^n \ln \frac{d_i}{d}. \quad (3.1)$$

Если  $d$  не слишком велико, то:

- 1)  $\lim_{n \rightarrow \infty} \sigma_n(\tau, \vec{x}, d) = \sigma(\tau, \vec{x}, d)$ ;
- 2)  $\sigma(\tau, \vec{x}, d)$  не зависит от  $\tau$  и  $d$ ;
- 3)  $\sigma = 0$ , если  $\vec{x}$  лежит в регулярном подмножестве траекторий в  $M$ ;
- 4)  $\sigma$  не зависит от выбора  $\vec{x}$ , если  $\vec{x}$  принадлежит стохастическому подмножеству в  $M$ . В этом случае  $\sigma > 0$ .

На рис. 110 приведены графики  $\sigma(n\tau)$ , вычисленные на траекториях (2.1) для стохастического и регулярного режимов. Видно,

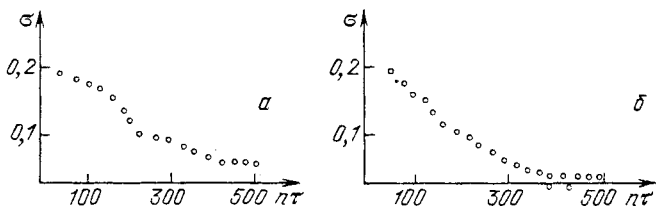


Рис. 110. Графики  $\sigma(n\tau)$  системы (2.1),  $\alpha = 0,34$ ;  $d = 0,01$ ;  $\tau = 1$ : а – стохастический режим ( $C = 36,5$ ); б – регулярный режим ( $C = 35$ )

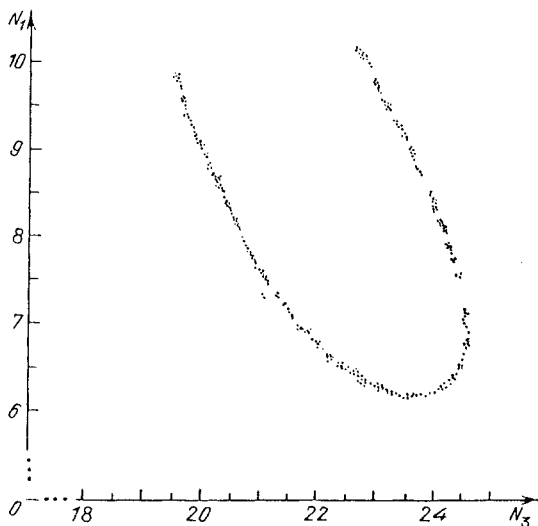


Рис. 111. Пересечение неперической траектории системы (2.1) с плоскостью  $N_2 = 1,25$  (более 200 точек);  $\alpha = 0,34$ ;  $C = 36,5$

что в последнем случае  $\sigma(n\tau) \rightarrow 0$ . Для режима предстохастичности расчет  $\sigma$  очень труден, так как эта величина сильно реагирует на выбор начальной точки  $\vec{x}_0$ , и для получения более или менее реальной картины нужно делать очень большое число итераций  $n$ .

Кроме рассмотренного выше критерия стохастичности, строилось также отображение Пуанкаре (см. рис. 111). Из этого рисунка видно, что точки пересечения неперiodической траектории с фиксированной плотностью образуют канторово сечение хорошо

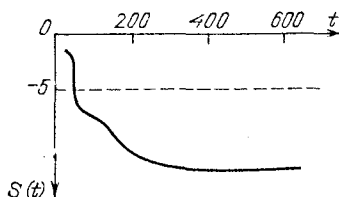


Рис. 112. График функции  $S(t)$  системы (2.1) для  $\alpha = 0,34$ ;  $C = 36,5$

очерченной кривой, что, наряду с положительностью колмогоровской энтропии, свидетельствует о наличии динамического хаоса в фазовом пространстве системы (2.1) при соответствующем выборе параметров  $\alpha$  и  $C$  (для расчетов эти параметры выбирались вблизи нижней границы области II рис. 109).

Проанализируем теперь характер приближения траекторий системы (2.1) к странному аттрактору. Из теории динамических систем известно, что изменение малого объема фазового пространства  $\delta V(t)$  вдоль траекторий системы  $\vec{x} = \vec{F}(\vec{x})$  определяется как

$$\delta V(t) = \delta V(0) \exp\left(\int_0^t \operatorname{div} \vec{F} dt\right), \quad (3.2)$$

где интеграл берется вдоль траектории. Так, например, для системы Лоренца  $\operatorname{div} F = \operatorname{const} < 0$ , так что фазовый объем при движении вдоль траекторий этой системы сокращается, стремясь при  $t \rightarrow \infty$  к нулю.

Предоставим теперь  $\operatorname{div} F$  для системы (2.1) в виде

$$\operatorname{div} F = \sum_{i=1}^3 \left(\frac{\dot{N}_i}{N_i}\right) - \alpha_0 N_1 - N_1 N_2 W'_1(N_1) - N_2 N_3 W'_2(N_2). \quad (3.3)$$

Это выражение меняет знак, и поэтому нам необходимо анализировать интеграл в (3.2). Так как выражение

$$\int_0^t \sum_{i=1}^3 \left(\frac{\dot{N}_i}{N_i}\right) dt = \sum_{i=1}^3 [\ln N_i(t) - \ln N_i(0)]$$

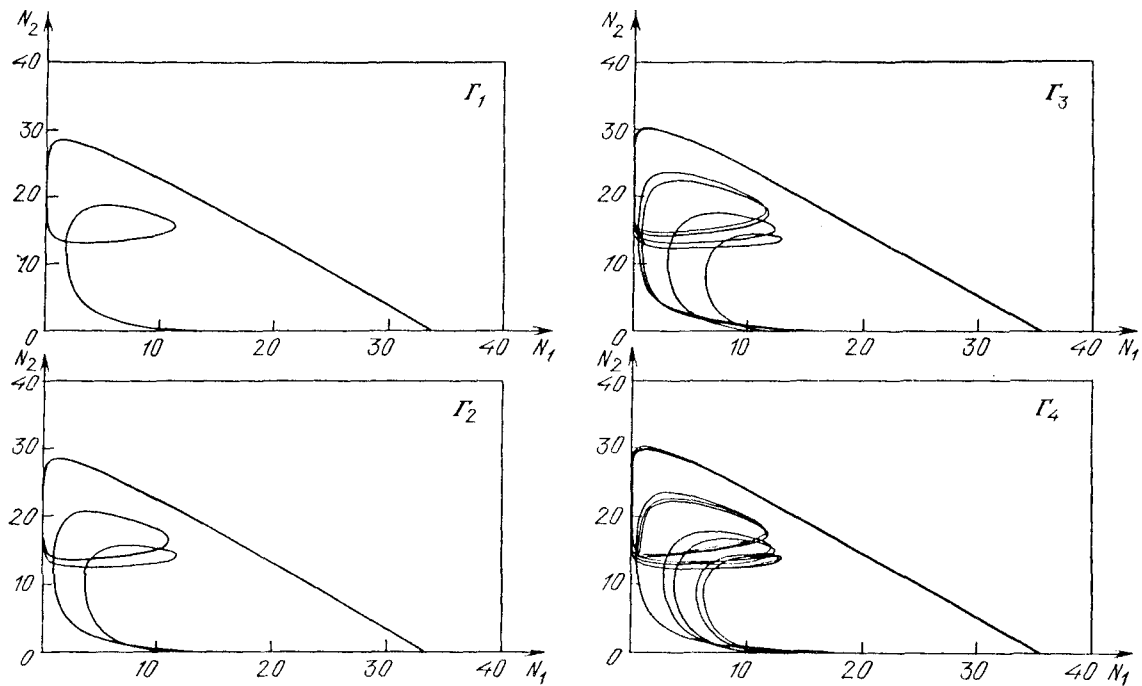


Рис. 113. Проекция циклов  $\Gamma_i$  ( $i = 1, 4$ ) на плоскость  $\{N_1, N_2\}$

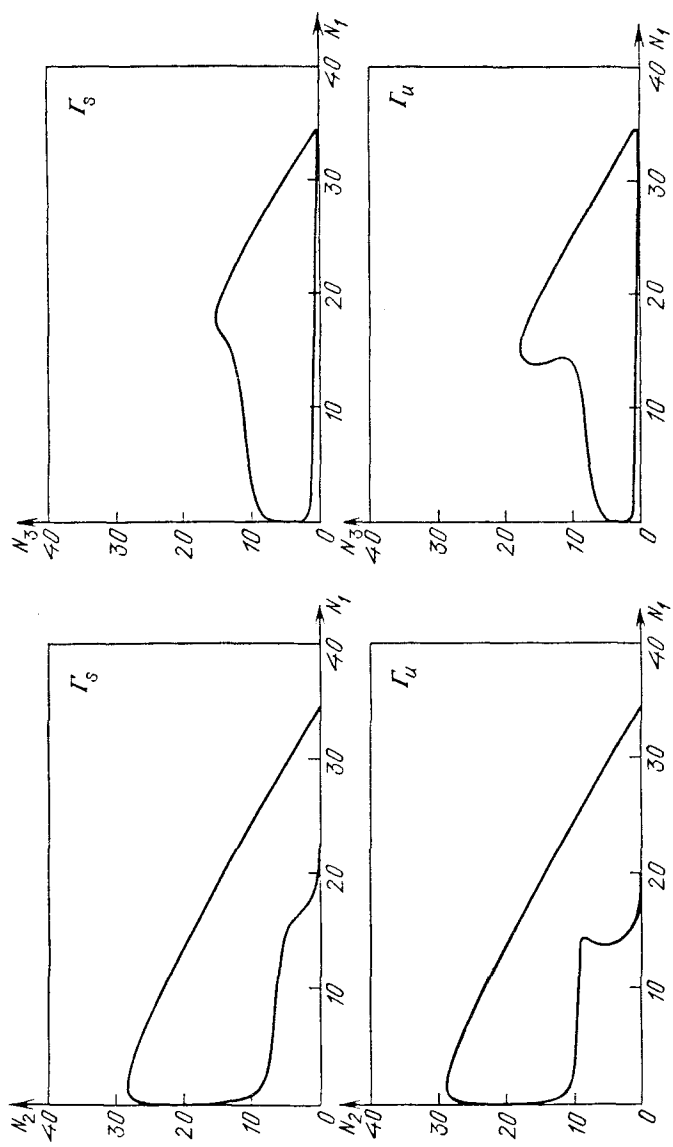


Рис. 114. Циклы  $\Gamma_s$  и  $\Gamma_u$  системы (2.1) при  $\alpha = 0,34$ ;  $C = 35$

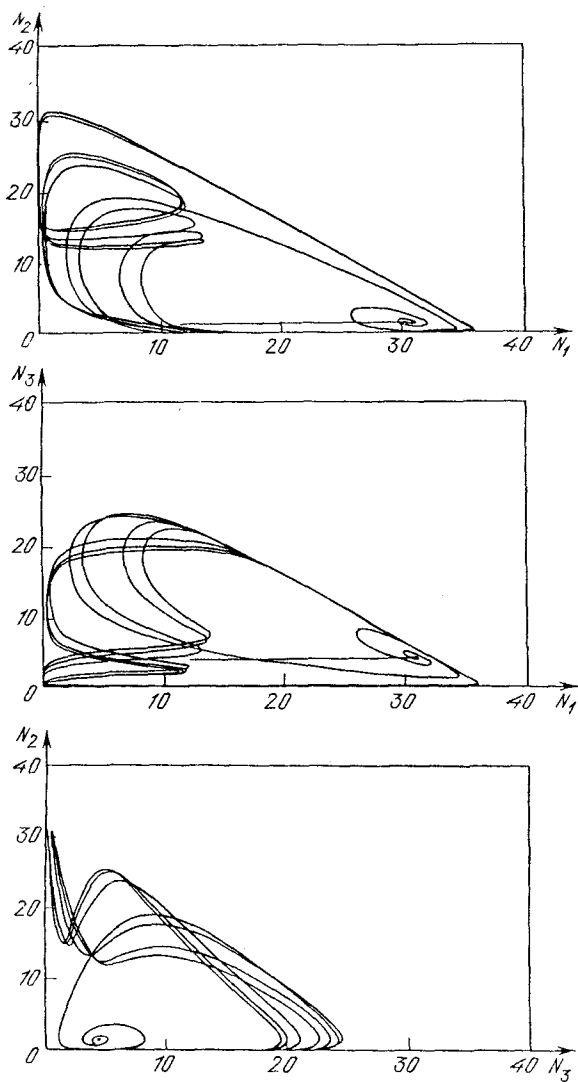


Рис. 115. Приближение неперiodической траектории системы (2.1) к странно-му аттрактору;  $\alpha = 0,34$ ;  $C = 36,5$



ограничено (это следует из ограниченности траекторий в моделях замкнутых трофических цепей — см. гл. IX), то для ответа на вопрос о сжатии фазового объема в нашей задаче достаточно исследовать поведение функции

$$S(t) = -\frac{1}{t} \int_0^t [\alpha_0 N_1 + N_1 N_2 W'_1 + N_2 N_3 W'_2] dt. \quad (3.4)$$

На рис. 112 приведен результат численного расчета выражения

$$(3.4) \text{ для траекторий (2.1). Отсюда видно, что при } t \rightarrow \infty \int_0^t \operatorname{div} F dt$$

убывает быстрее, чем величина  $-5t$ . Следовательно,  $\delta V(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , т.е. фазовый объем вдоль траекторий системы (2.1) сжимается. Другими словами, наша система (как и система Лоренца) является диссипативной. Так как  $\delta V(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , то траектории (2.1) притягиваются к предельному множеству (странному аттрактору), мера которого в  $\mathbf{R}^3$  равна нулю.

На рис. 113–115 приведены проекции интегральных кривых системы (2.1) на координатные плоскости. Из рисунков хорошо видны результаты последовательных бифуркаций удвоения, а также процесс приближения неперiodической траектории к странному аттрактору.

#### § 4. Странный аттрактор в модели замкнутой экосистемы с двумя трофическими цепями, связанными через ресурс

До сих пор мы рассматривали только системы с достаточно простой линейной трофической структурой — трофические цепи. В них на каждом трофическом уровне существует только один вид (или псевдовид). Здесь же мы будем рассматривать модель системы, у которой горизонтальная структура более сложна — на каждом уровне имеется два вида. Сама экосистема представляет собой две цепи длины два, связанные между собой через общий ресурс  $N_0$ . Считается, что система замкнута, т.е. суммарное количество вещества  $C = N_0 + (N_1 + N_2) + (\tilde{N}_1 + \tilde{N}_2) = \text{const}$ . На рис. 116 изображен трофический граф этой системы, динамика которой описывается уравнениями

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= N_1 [-m_1 + V_0(N_0)N_1 - W_1(N_1)N_2], \\ dN_2/dt &= N_2 [-m_2 + k_1 W_1(N_1)N_2], \\ d\tilde{N}_1/dt &= \tilde{N}_1 [-\tilde{m}_1 + \tilde{V}_0(N_0)\tilde{N}_1 - \tilde{W}_1(\tilde{N}_1)\tilde{N}_2], \\ d\tilde{N}_2/dt &= \tilde{N}_2 [-\tilde{m}_2 + \tilde{k}_1 \tilde{W}_1(\tilde{N}_1)\tilde{N}_2], \end{aligned} \quad (4.1)$$

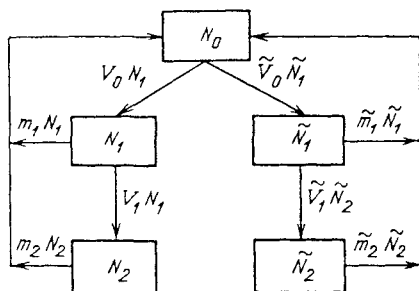


Рис. 116. Трофическая структура системы, описываемой моделью (4.1)

где  $V_i, \tilde{V}_i$  – трофические функции из класса Моно,  $W_i = V_i/N_i$ ,  $\tilde{W}_i = \tilde{V}_i/\tilde{N}_i, i = 0, 1$ ; так что

$$V_0 = \frac{\beta N_0}{1 + bN_0}, V_1 = \frac{\gamma_1 N_1}{1 + aN_1}, \tilde{V}_0 = \frac{\tilde{\beta} \tilde{N}_0}{1 + \tilde{b} \tilde{N}_0}, \tilde{V}_1 = \frac{\tilde{\gamma}_1 \tilde{N}_1}{1 + \tilde{a} \tilde{N}_1}. \quad (4.2)$$

Кроме того, из экологических соображений  $k_1, \tilde{k}_1 < 1$ . Другими словами, здесь допускается, что при переходе с одного уровня на другой может происходить потеря вещества, но так, что общее количество вещества в системе не меняется.

Для исследования этой системы введем безразмерные параметры

$$\alpha = am_2 / (k_1 \gamma_1), \quad \tilde{\alpha} = \tilde{a} \tilde{m}_2 / (\tilde{k}_1 \tilde{\gamma}_1),$$

$$\delta = bm_1 / \beta, \quad \tilde{\delta} = \tilde{b} \tilde{m}_1 / \tilde{\beta}.$$

Предполагая, что выполнено условие  $\tilde{\delta} \geq \delta$ , можно показать, что у системы (4.1) существует нетривиальное равновесие, если

$$0 < \alpha, \tilde{\alpha} < 1; \quad 0 < \delta, \tilde{\delta} < 1 \text{ и}$$

$$C > \alpha/a(1 - \alpha) + \tilde{\alpha}/\tilde{a}(1 - \tilde{\alpha}) + \beta(\tilde{\delta} - \delta)/\gamma_1 b(1 - \alpha) + \tilde{\delta}/\tilde{b}(1 - \tilde{\delta}). \quad (4.3)$$

Для частного случая  $b = \tilde{b}$  удастся показать, что это равновесие неустойчиво (при произвольном  $C$ ), если

$$(1 - \tilde{\delta})^2 [\beta\alpha/a(1 - \alpha) + \tilde{\beta}\tilde{\alpha}/\tilde{a}(1 - \tilde{\alpha})] - \beta(1 - \alpha)(\tilde{\delta} - \delta)/b < 0. \quad (4.4)$$

Так как по смыслу самой задачи – замкнутость экосистемы – следует ограниченность траекторий (4.1), то наличие неустойчивого нетривиального равновесия указывает на возможность существования у системы сложных динамических режимов – циклов и хаоса.

Далее, система (4.1) исследовалась численно при

$$\begin{aligned} m_1 = \beta = m_2 = k_1 \gamma_1 = \tilde{k}_1 \tilde{\gamma}_1 = \tilde{\beta} = 1, \\ \gamma_1 = \tilde{m}_1 = \tilde{\gamma}_1 = \tilde{m}_2 = 2, \\ a = \tilde{a} = b = \tilde{b}. \end{aligned} \quad (4.5)$$

На плоскости оставшихся свободными двух параметров  $a$  и  $C$  можно построить области, соответствующие различным динамическим режимам (см. рис. 117). Например, из неравенства (4.3) в этом случае следует, что нетривиальное равновесие существует, если параметры  $a$  и  $C$  лежат выше кривой  $ABC$ , и оно устойчиво, если эти параметры лежат в заштрихованных областях. Когда при изменении параметров точка  $(a, C)$  пересекает границы областей устойчивости, то возникает типичная ситуация рождения цикла в результате бифуркации Андронова – Хопфа. При дальнейшем движении точки к затемненным областям происходит удвоение циклов, и наконец, при значениях параметров  $a$  и  $C$  из “темных” областей в системе возникает хаос.

Можно показать, что рождающиеся циклы будут лежать внутри области, ограниченной плоскостями

$$\begin{aligned} N_2 = C' - N_1^*, \quad \tilde{N}_2 = C' - \tilde{N}_1^*, \\ N_1 + N_2 + \tilde{N}_1 + \tilde{N}_2 = C', \end{aligned}$$

где  $C' = C - \delta C$ ,  $\delta C = \min \{ \delta/b(1 - \delta), \tilde{\delta}/\tilde{b}(1 - \tilde{\delta}) \}$ ;  $N_1^*$ ,  $\tilde{N}_1^*$  – координаты положения равновесия.

Если теперь построить картину отображений Пуанкаре (см. рис. 118) для системы (4.1), то из этого рисунка видно, что точки

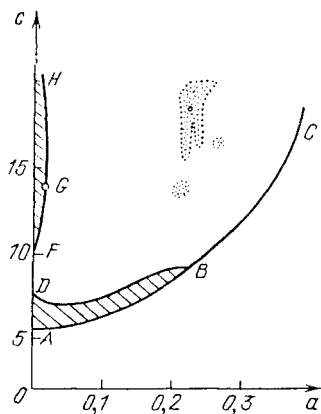


Рис. 117. Области различных динамических режимов для системы (4.1)

пересечения периодических траекторий с плоскостью образуют канторово сечение хорошо очерченных кривых (на рисунке изображены не точки, а проекции этих кривых на плоскость  $\{\tilde{N}_1, \tilde{N}_2\}$ ). Это является сильным аргументом в пользу существования у системы (4.1) динамического хаоса.

Рассчитав (для  $C = 14$ ) бифуркационные значения параметра  $a$ :  $a_1 = 0,223 \mp 5 \cdot 10^{-4}$ ;  $a_2 = 0,218 \mp 5 \cdot 10^{-4}$ ;  $a_3 = 0,21774 \mp 5 \cdot 10^{-6}$ ;  $a_4 = 0,21757 \mp 5 \cdot 10^{-6}$ ;  $a_5 = 0,21753 \mp 5 \cdot 10^{-6}$ ; можно вычислить приближенное значение константы Фейгенбаума  $K_F \approx 4,3 \mp 0,7$  (ее теоретическое значение  $K_F^T \approx 4,66$ ). Близость этих величин указывает на то, что механизм возникновения стохастичности в этой системе фейгенбаумовский, за счет цепочки последовательных удвоений циклов.

Численное исследование изменения малого объема фазового пространства  $\delta V$  вдоль траекторий нашей системы для случая  $a = 0,225$ ;  $C = 20$  показало, что при  $t \rightarrow \infty$   $\delta V(t) \sim e^{-3,3t}$ , т.е. наша система является диссипативной, а мера странного аттрактора в  $\mathbf{R}^4$  равна нулю.

Для проверки траекторий на стохастичность можно использовать спектральный анализ со "спектральными окнами" Тьюки различной ширины. Проверка показала, что оценки спектра устойчивы по отношению к сжатию "спектрального окна". На рис. 119 изобра-

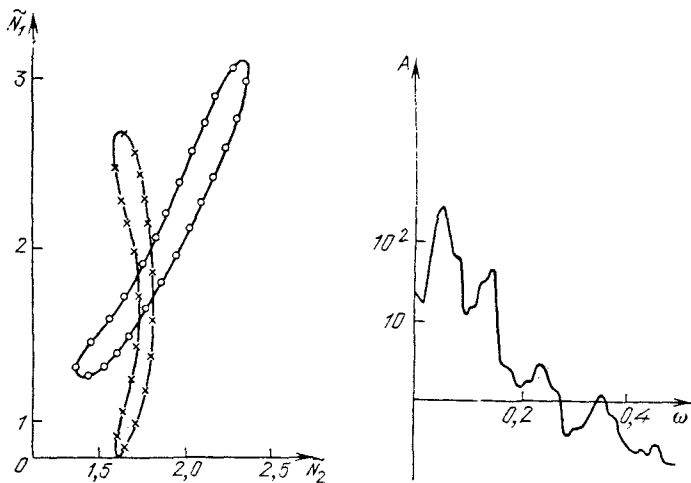
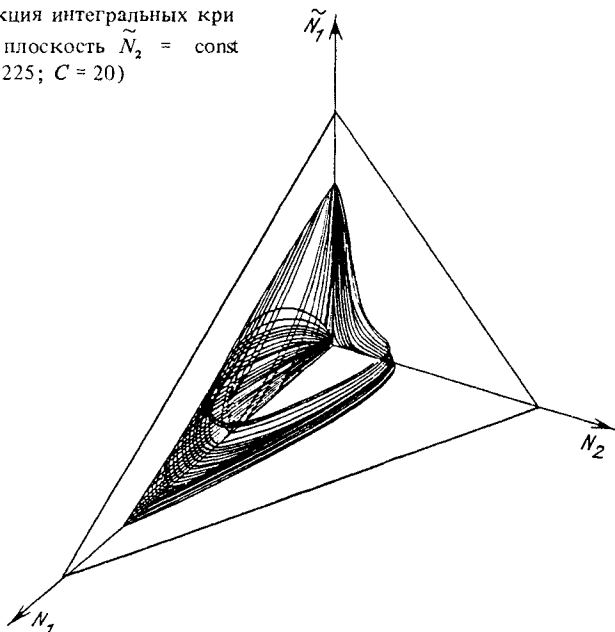


Рис. 118. Картина отображений Пуанкаре для системы (4.1). Четные (○) и нечетные (×) отображения

Рис. 119. Амплитуда спектра  $A(\omega)$  траекторий системы (4.1)

Рис. 120. Проекция интегральных кривых (4.1) на плоскость  $\tilde{N}_2 = \text{const}$  ( $a = 0,225$ ;  $C = 20$ )



жен спектральный график траектории системы (4.1) с  $a = 0,225$ ;  $C = 20$  (точнее, функции  $y = \tilde{N}_1 - \tilde{N}_1^*$ ) для  $0 \leq t \leq t_1$ ,  $t_1 > 1000$ . Ширина "окна" при этом равнялась 0,04. Из этого графика видно, что движение системы представляет собой вращение в фазовом пространстве с частотой  $\omega \approx 0,055$ , на которое наложен шум с непрерывным и достаточно широким спектром. Другими словами, здесь мы имеем дело с типичной стохастической траекторией.

И наконец, численная оценка колмогоровской энтропии для системы (4.1) показала, что при  $t \rightarrow \infty$   $\sigma \rightarrow \sigma_\infty \geq 0,02$ , т.е. опять же имеем дело с хаотическим режимом.

На рис. 120 изображена проекция интегральных кривых (4.1) на плоскость  $\tilde{N}_2 = \text{const}$ . Хорошо видна структура странного аттрактора и характер приближения траекторий к нему.

### § 5. Существование странного аттрактора в замкнутых трофических цепях длины, большей чем три

Вернемся снова к замкнутой трофической цепи и зададимся вопросом: а сохранится ли стохастичность при увеличении длины цепи? Но прежде чем ответить на этот вопрос, необходимо рассмотреть некоторые общие математические концепции.

Пусть нам задана система

$$\epsilon d\vec{x}/dt = \vec{F}(\epsilon, \vec{x}, \vec{y}), \quad d\vec{y}/dt = \vec{G}(\epsilon, \vec{x}, \vec{y}), \quad (5.1)$$

где  $\epsilon > 0$  — малый параметр,  $\vec{x} \in \mathbf{R}^m$ ,  $\vec{y} \in \mathbf{R}^n$ ,  $F, G$  — функции класса  $C^2$  по  $\vec{x}, \vec{y}$  и класса  $C^0$  по  $\epsilon$ . Предположим, что в области  $V \subset \mathbf{R}^n$  уравнение  $F(0, \vec{x}, \vec{y}) = 0$  имеет решение  $\vec{x} = \vec{x}(\vec{y})$ . Тогда при  $\epsilon = 0$  мы получаем вырожденную систему

$$\vec{x} = \vec{x}(\vec{y}), \quad d\vec{y}/dt = G(0, \vec{x}(\vec{y}), \vec{y}) \quad (5.2)$$

или, если использовать замену  $\vec{x} \Rightarrow \vec{x} - \vec{x}(\vec{y})$ , то

$$d\vec{y}/dt = G(0, 0, \vec{y}) = G_0(\vec{y}). \quad (5.3)$$

Предположим далее (достаточно стандартные предположения) следующее.

1. В области  $V \subset \mathbf{R}^n$  матрица  $F_{\vec{x}}(0, 0, \vec{y})$  с элементами  $\|(\partial F_i / \partial x_j)_{\epsilon = \vec{x} = 0}\|$  устойчива.

2. Пусть  $U_r = \{\vec{x} \in \mathbf{R}^m: |\vec{x}| \leq r\}$ ; тогда найдется такое  $r_0 > 0$ , что  $U_{r_0} \times V$  принадлежит области влияния плоскости  $\vec{x} = 0$ , т.е. решение  $\vec{x}(\tau)$  уравнения  $d\vec{x}/d\tau = F(0, \vec{x}, \vec{y}_0)$ , где  $\vec{y}_0 \in V$  фиксировано, при  $\tau \rightarrow \infty$  стремится к нулю, если  $\vec{x}(0) \in U = U_{r_0}$ .

3. Если  $\vec{y}_0 \in V$ , то решение системы (5.3) с начальным условием  $\vec{y}_0$  лежит в  $V$ :  $\vec{y}(t, \vec{y}_0) \in V, t \geq 0$ .

Пусть вырожденная система (5.3) имеет гиперболическое множество  $\Lambda \subset D \subset \bar{D} \subset V$ . Будет ли тогда сингулярно возмущенная система (5.1) обладать гиперболическим множеством? Оказывается, что имеет место следующее утверждение.

Пусть  $\Lambda \subset D$  — гиперболическое множество потока  $g_0^t$ , порождаемого системой (5.3). Тогда при всех достаточно малых  $\epsilon > 0$  поток  $P_\epsilon^t$ , порождаемый системой (5.1), имеет гиперболическое множество  $\Lambda_\epsilon \subset \mathbf{R}^{n+m}$ , близкое к  $\Lambda$  и топологически эквивалентное (сопряженное) ему.

Доказательство этого утверждения требует достаточно сложной математической техники, и поэтому мы не будем приводить его в этой книге. Поясним лишь смысл понятия "гиперболическое множество", не давая его строгого математического определения. Грубо говоря, гиперболическое множество — это странный аттрактор, т.е. некоторое замкнутое инвариантное по отношению к сдвигу по времени подмножество фазового пространства, не содержащее стационарных точек (положений равновесия). Изображающая точка, двигаясь по гиперболическому множеству, описывает траектории, которые могут быть названы стохастическими или хаотическими. Следовательно, если некоторая динамическая система обладает гиперболическим множеством, то у нее существуют

стохастические траектории, в ней возможен динамический хаос.

Вернемся снова к трофическим цепям. В § 2 этой главы было показано, что трофическая цепь длины три при соответствующих значениях параметра  $C$  имеет странный аттрактор в  $\mathbf{R}^3$ , образованный в результате последовательных удвоений циклов. Предположим, что возникший после завершения бесконечной цепочки удвоений при  $C \in (C_\infty, C_\infty + \delta)$  этот странный аттрактор имеет гиперболическую структуру, т.е. является гиперболическим множеством. Это предположение, означающее грубость движения на странном аттракторе, очень естественно в экологических задачах.

Динамика замкнутой трофической цепи длины  $n$  описывается системой

$$dN_i/dt = N_i [-m_i + k_i V_{i-1}(N_{i-1}) - W_i(N_i) N_{i+1}], \quad (5.4)$$

$$\sum_{i=0}^n N_i = C = \text{const}, \quad i = 1, \dots, n; \quad N_{n+1} \equiv 0.$$

Пусть  $V_0 = \alpha_0 N_0$  и  $\epsilon = 1/\alpha_0$  — малый параметр. (Заметим, что предположение о линейности  $V_0$  не очень обременительно — аналогично рассматривается и случай нелинейной трофической функции; достаточно лишь положить  $V_0(N_0) = U(N_0)/\epsilon$ , где  $U(N_0)$  принадлежит к классу функций с насыщением, и  $U_\infty = 1$ .) Тогда вместо (5.4) можно записать

$$\epsilon \frac{dN_1}{dt} = N_1 [-\epsilon m_1 + k_1 (C - \sum_{j=1}^n N_j) - \epsilon W_1 N_2],$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (-m_i + k_i V_{i-1} - W_i N_{i+1}), \quad (5.5)$$

$$i = 2, \dots, n; \quad N_{n+1} \equiv 0,$$

или

$$\epsilon dx/dt = F(\epsilon, x, \vec{y}), \quad d\vec{y}/dt = G(\epsilon, x, \vec{y}), \quad (5.6)$$

где  $x = N_1$ ,  $\vec{y} = \{N_2, \dots, N_n\}$ .

Очевидно, что при  $\epsilon = 0$  уравнение  $F(0, x, \vec{y}) = 0$  имеет решение  $N_1 = C - \sum_{j=1}^n N_j = \varphi(\vec{y})$ . Кроме того,

$$(\partial F/\partial x)_{\epsilon=0, x=\varphi(\vec{y})} = -k_1 N_1 < 0$$

в области  $\|y\| = \sum_{j=2}^n N_j < C$ , т.е. выполнено условие 1. Условие 2 также выполнено, так как  $N_1^0 = \varphi(\vec{y}_0)$ , рассматриваемая как

неподвижная точка присоединенного уравнения

$$\frac{dN_1}{d\tau} = N_1(C - N_1 - \sum_{j=2}^n N_j) = N_1(C_1 - N_1),$$

асимптотически устойчива (глобально) в области  $N_1 > 0$ .

Предположим теперь, что мы умеем находить условия, накладываемые на параметры системы (5.4), размерности  $n - 1$ , а не  $n$ , при выполнении которых эта система имеет гиперболическое множество в  $\mathbf{R}^{n-1}$  (точнее, в положительном ортанте  $P^{n-1}$ ). С другой стороны, заметим, что вырожденная система  $d\vec{y}/dt = G(0, \varphi(\vec{y}), \vec{y})$  отличается от системы (5.4) размерности  $n - 1$  только сдвигом индексов. А поскольку мы предположили существование у последней гиперболического множества, то выполнено и последнее, третье условие.

Тогда, согласно сформулированному выше утверждению, найдется такое  $\epsilon_0 > 0$ , что для всех  $\epsilon \in (0, \epsilon_0)$  система (5.4), но уже размерности  $n$ , т.е. трофическая цепь длины  $n$ , будет иметь гиперболическое множество  $\Lambda_\epsilon$ , близкое к  $\Lambda$  и сопряженное ему.

Из существования гиперболического странного аттрактора для системы (2.1) в  $P^3$  (или для системы (5.4) при  $n=3$ ) следует существование аттрактора для системы (5.4) при  $n=4$  (в  $P^4$ ) и т.д. Другими словами, из существования стохастического режима в замкнутой трофической цепи длины три следует возможность возникновения стохастических режимов в цепях произвольной длины, большей чем три.

## § 6. Дестохастизация в эксплуатируемых популяциях

Хотя в начале главы мы и говорили, что не будем касаться дискретных популяционных моделей с хаотическим поведением, тем не менее для демонстрации весьма интересного явления мы нарушим это соглашение.

Рассмотрим дискретную модель популяции вида

$$N_{t+1} = f(N_t), \tag{6.1}$$

где  $f(0) = f(\infty) = 0$ . В модели Риккера  $f(N) = rNe^{-\lambda N}$ . Решения (6.1) могут обладать сложной структурой: здесь имеются точки равновесия, циклы различной длины, режимы "хаоса". Правомерен вопрос: будет ли поведение решений столь же разнообразным при наличии сбора урожая, максимального по собираемой численности особей? Или, другими словами, уменьшает ли эксплуатация популяции разнообразие динамических режимов, существовавшее в неэксплуатируемой популяции? А может быть, не изменяет или даже увеличивает это разнообразие?



Рассмотрим две модели эксплуатации популяции. Модель 1 – сбор урожая до размножения:

$$N_{t+1} = f[(1 - p_t)N_t], \quad \sum_{t=1}^T p_t \cdot N_t \rightarrow \max.$$

Модель 2 – сбор урожая после размножения:

$$N_{t+1} = (1 - p_t)f(N_t), \quad \sum_{t=1}^T p_t f(N_t) \rightarrow \max.$$

Здесь  $p_t \in [0, 1]$  – доля отбираемой биомассы (или численности),  $T$  – фиксировано.

Очевидно, что обе эти модели заменой переменных сводятся к виду

$$\sum_{t=1}^T \varphi(x_t) \rightarrow \max, \quad (6.2)$$

$$0 \leq x_{t+1} \leq f(x_t), \quad t = 1, \dots, T-2, \quad (6.3)$$

$$0 \leq x_1 \leq x_0. \quad (6.4)$$

Для модели 1 –  $x_t = (1 - p_t)N_t$ ,  $x_0 = N_0$ ; для модели 2 –  $x_t = (1 - p_t)f(N_t)$ ,  $x_0 = f(N_0)$ . При этом учитывается, что на оптимальной траектории  $x_T = 0$ ,  $p_T = 1$ . Функция  $\varphi(x) = f(x) - x$ . Относительно  $\varphi$  и  $f$  будем предполагать, что:

- 1)  $f: [0, a] \rightarrow [0, a]$ , где  $a > 0$  и, в частности, может быть  $a = +\infty$ ;
- 2) существует единственная точка  $x^*$ , такая что  $x^* \in (0; a)$  и  $\varphi(x)$  строго возрастает при  $x \in (0; x^*)$ ,  $\varphi(x)$  строго убывает при  $x \in (x^*; a)$ .  $x^*$  есть точка максимума функции  $\varphi(x)$ .

Большинство известных популяционных моделей при естественных ограничениях невырожденности популяций удовлетворяют этим условиям.

Индукцией вниз по  $t$  доказывается, что оптимальное решение  $(\hat{x}_1, \hat{x}_2, \dots, \hat{x}_{T-1})$  в задаче (6.2)–(6.4) вычисляется по формулам

$$\hat{x}_1 = \min\{x_0, x^*\}, \quad x_{t+1}^* = \min\{f(\hat{x}_t), x^*\}, \quad t = 1, \dots, T-2. \quad (6.5)$$

Применительно к моделям 1, 2 эти формулы означают, что урожай не собирается до тех пор, пока не будет достигнута точка  $x^*$  максимального прироста численности. В этом случае в качестве урожая отбирается весь излишек численности сверх  $x^*$ . Это означает, что численность популяции с момента начала сбора урожая становится стабильной (равной  $f(x^*)$  для модели 1 и  $x^*$  для модели 2), а в урожай собирается  $\varphi(x^*) = f(x^*) - x^*$  особей. Урожай также становится стационарным. Этот результат аналогичен теореме о максимальном сборе урожая для непрерывных моделей.

В заключение приведем примеры расчетов динамики численности эксплуатируемой и неэксплуатируемой популяций для модели Риккера (см. рис. 121–123), в которой  $\lambda = 10^{-5}$ , а мальтузианский параметр  $r$  меняется. Тип эксплуатации задается моделью 1. Кривая 1 на этих рисунках – динамика численности неэксплуатируемой популяции, кривые 2, 3 – эксплуатируемой (для моделей 1 и 2 соответственно). Кривая 4 – величина собираемого урожая (одинаковая для обеих моделей). В неэксплуатируемой популяции, если  $r = 1,1$ , то ее численность стремится к устойчивому равновесию, если  $r = 13$ , то траектории "наматываются" на устойчивый цикл длины 4, и наконец, при  $r = 100$  возникает хаос.

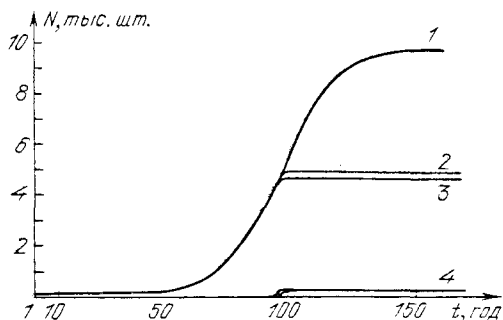


Рис. 121. Понижение равновесной численности при введении оптимального урожая ( $N^* = 4\ 708$ ) для риккеровской модели при  $r = 1,1$  и  $N_1^0 = 1$

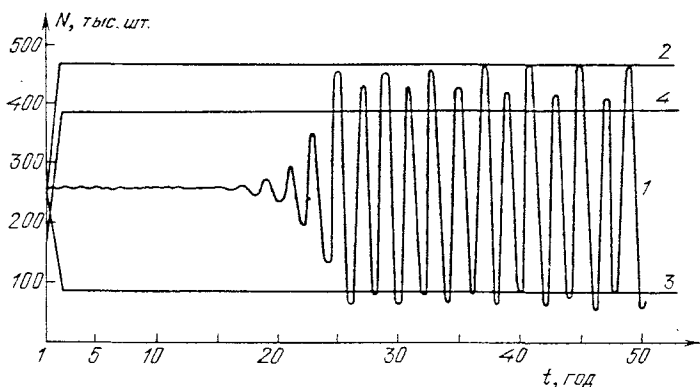


Рис. 122. Переход от 4-цикла к стационарному режиму при введении оптимального урожая в риккеровской модели при  $r = 13$  и  $N_1^0 = 256\ 500$  ( $N_p^0$  близко к точке неустойчивого равновесия  $N_p = 256\ 495$ )

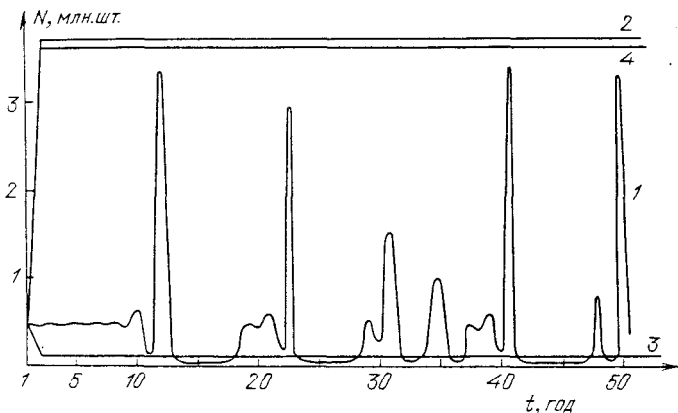


Рис. 123. Ликвидация "хаоса" при введении оптимального урожая в риккерской модели при  $r = 100$  и  $N_1^0 = 460\,516$  (точка неустойчивого равновесия  $N_p = 460\,517$ )

Оптимальная эксплуатация стабилизирует динамику популяции, и даже если неэксплуатируемая популяция вела себя хаотически, то процесс оптимального сбора урожая стабилизирует ее численность и сам становится стационарным. Таким образом, можно говорить о том, что оптимальная эксплуатация дестохастизирует динамику популяции.

## § 7. Заключение

Проблема адекватности и точности прогноза (как в экологии, так и в других науках) выдвигается в настоящее время на одно из первых мест. С развитием ЭВМ все большее и большее распространение получают имитационные модели, стремящиеся к максимально адекватному описанию объекта за счет расширения количества описываемых процессов и более детального их описания. Это уже привело к тому, что имитационные модели насчитывают порой сотни переменных и параметров, они становятся громоздкими и дорогостоящими, а их создание возможно лишь на базе многолетних исследований больших групп ученых. Возникает типичная ситуация "проклятия размерности": стремление к более точному описанию экосистемы толкает нас на увеличение количества учитываемых факторов и процессов. Но чем больше мы их включаем в модель, тем труднее с ней работать, судить о ее адекватности. Такие модели дают ошибки, являющиеся следствием накопления как чисто вычислительных погрешностей, так и неточностей в измерениях

параметров и начальных условий, и эти ошибки могут приводить к катастрофическим неточностям в модельных прогнозах. Наличие же даже в простых экологических моделях динамического хаоса делают последнее очень и очень вероятным. Именно для хаотических, "разбегающихся" траекторий характерно то, что близкие в какой-то момент, они с течением времени могут далеко разойтись друг от друга. Ясно, что в этой ситуации трудно говорить о надежности прогноза.

Мы приходим к выводу, что не только вероятностные, но и динамические методы при практическом приложении их не в состоянии дать нам приемлемые ответы на некоторые вопросы количественного характера (например, о возможности построения долгосрочных прогнозов). Это еще одно подтверждение действия принципа дополнительности Бора.

Более того, невозможны прогнозы и качественного характера. Например, если мы разобьем фазовое пространство на приемлемое число ячеек, то не всегда можно ответить на вопрос: в какой ячейке будет находиться изображающая точка через определенное время? И хотя это не зачеркивает возможность существования других методов, способных ответить на интересующий вопрос, однако существование своеобразного принципа неопределенности в описании экологических систем (и принципа дополнительности по отношению к детерминистскому и статистическому подходам к описанию реальности) налицо.

Вернемся к моделям § 2, 4. Как можно экологически интерпретировать эти результаты? Если рассматривать модели § 2, 4 в качестве моделей изолированных водоемов, то ресурс  $N_0$  можно рассматривать как концентрацию биогенных элементов,  $N_1$  как плотность фитопланктона ( $N_1 + \tilde{N}_1$  в модели § 4),  $N_2$  — плотность зоопланктона ( $N_2 + \tilde{N}_2$  в модели § 4) и  $N_3$  — плотность рыб, питающихся зоопланктоном. Параметр  $\alpha_0$  в модели § 2 можно интерпретировать как коэффициент интенсивности фотосинтеза, который возрастает, например, с ростом температуры (при не очень высоких ее значениях) и с увеличением фотоактивной радиации. Параметр же  $a$  в модели § 4 можно интерпретировать как характеристику насыщения по биогенам кривой фотосинтеза: чем больше  $a$ , тем быстрее происходит насыщение. Предположим, что водоем находится в условиях, когда много тепла и света, и интенсивность фотосинтеза высока. Этому соответствуют и большие значения  $\alpha_0$  и  $a$ .

Увеличение параметра  $C$  в обеих моделях соответствует увеличению биогенного загрязнения водоемов, т.е. явлению, приводящему к эвтрофикации. С другой стороны, мы видим, что увеличение параметра  $C$  в обеих моделях (при достаточно больших  $\alpha_0$  и  $a$ )

резко повышает вероятность возникновения хаоса. Из этого можно сделать вывод, что именно для стадии эвтрофикации водоема характерно возникновение хаотической динамики экосистемы. Если теперь посмотреть на рис. 109 и 110, то можно видеть, что в хаотическом режиме траектории близко подходят к координатным плоскостям — тем самым именно для этого режима (и для его предвестника — колебаний увеличивающейся амплитуды) резко возрастает вероятность вырождения видов и, как следствие, разрушения исходной экосистемы.

## § 8. Библиография и комментарии

§ 1. Хотя еще в 1963 г. Лоренц (для динамической системы с непрерывным временем):

Lorenz E.N. Deterministic nonperiodic flow//J. Atmosph. Sci. — 1963. — V. 20. — P. 130–141,

и в 1964 году Шарковский (для системы с дискретным временем):

Шарковский А.Н. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя//Укр. матем. журн. — 1964. — Т. 16, № 1. — С. 61–71,

показали существование стохастических режимов, но настоящий бум этих исследований приходится на 70-е годы. В 1971 г. в работе:

Ruelle D., Takens F. On the nature of turbulence//Commun. Math. Phys. — 1971. — V. 20. — P. 167–192

было введено понятие странного аттрактора. Однако все это возникло не на пустом месте. Еще в конце прошлого века математики, изучая поведение геодезических на поверхностях отрицательной кривизны, столкнулись с необычным свойством динамических систем, получившим название гиперболичности. Обусловленная этим свойством неустойчивость фазовых траекторий приводит к сложному, запутанному поведению и делает малопригодным классические методы анализа. Одним из первых, кто почувствовал необычность этой ситуации при возникновении ее в прикладных задачах, был Жак Адамар:

Adamar J. Les surfaces a courbures opposees et leur lignes geodesiques//J. Math. pur. appl. — 1898. — Т. 4. — P. 27–73.

Но ни тогда, ни позже вопросы гиперболической теории не привлекли широкого внимания. Ситуация изменилась лишь после 1961 г., когда С. Смейл построил "подкову Смейла", см.:

Смейл С. Диффеоморфизмы с многими периодическими точками// Математика/Пер. с англ. — 1967. — Т. 11, № 4. — С. 88–106),

а Д.В. Аносов ввел понятие "У-системы":

Аносов Д.В. Геодезические потоки на замкнутых римановых многообразиях отрицательной кривизны//Труды МИАН им. Стеклова. — 1967. — Т. XC. — 208 с.

Развитая в этих и последующих работах дифференциальная динамика и гиперболическая теория внесли много нового в понимание происхождения случайности в динамических системах.

Следующим толчком, пробудившим большой интерес к странным аттракторам, стало открытие Фейгенбаумом универсального перехода к стохастичности в динамических системах

Feigenbaum M.J. Quantitative universality for a class of nonlinear transformations//J. Stat. Phys. — 1978. — V. 19, № 1. — P.25–52.

Читателю, который хотел бы более подробно ознакомиться с проблематикой странных аттракторов, можно рекомендовать: Странные аттракторы: Сб. статей/Пер. с англ. под ред. Я.Г. Синая и Л.П. Шильникова. — М.: Мир, 1984. — 528 с.

Хаотические режимы в простых дискретных моделях популяций были исследованы в работе:

May R.M., Oster G.F. Bifurcations and dynamical complexity in simple ecological models//Amer. Nat. — 1976. — V. 110. — P. 573–599.

См. также уже цитировавшуюся книгу Свирежева и Логофета, и:

Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. — М.: Наука, 1983. — 133 с.

При изложении результатов по описанию динамики полевки Брандта мы использовали данные из:

Svirizhev Yu.M. Applied Problems in Mathematical Ecology Proc. Sov.//Finn. Symp. Math. Ecol. — Helsinki, 1984,

и

Любецкая Е.В., Любенская А.К. Имитационная модель популяции полевки Брандта//Биол. науки. — 1985. — № 6. — С. 104–108.

§ 2. Результаты, изложенные в этом параграфе, взяты из работ: Svirizhev Yu.M. Modern Problems of Mathematical Ecology//Proc. Int. Cong. Math. — 1983. — V. 11. — P. 1677–1693;

Яцало Б.И. Динамика экологических систем типа странных аттракторов//Автоматика. — 1984. — № 5. — С. 63–67.

При численном исследовании мы использовали комплекс программ CYCLE, разработанный А.И. Хибником:

Хибник А.И. Периодические решения системы п дифференциальных уравнений//Материалы по мат. обеспечению ЭВМ. Пушино-на-Оке. Вып. 5. — 1979. — С. 71.

§ 3. О колмогоровской метрической энтропии см.:

Колмогоров А.Н. Об энтропии на единицу времени как метрическом инварианте автоморфизмов//ДАН СССР. — 1959. — Т. 124, № 4. — С. 754–755,

а о ее применении для характеристики динамических режимов см.:  
Алексеев В.М. Квазислучайные колебания и качественные вопросы небесной механики//9-я летняя математическая школа. — Киев: Наукова думка, 1972. — С. 212–341.

Формула для вычисления приближенного показателя Ляпунова была взята из работы:

Benettin G., Galgani L., Strelcyn J.M. Kolmogorov entropy and numerical experiments//Phys. Rev. Ser. A. — 1976. — V. 14, № 6. — P. 2338–2345.

Техника использования отображения Пуанкаре как критерия стохастичности описана в:

Лихтенберг А., Либерман М. Регулярная и стохастическая динамика/Пер. с англ. — М.: Мир, 1984. — 528 с.

Формула (3.2) взята из:

Арнольд В.И. Математические методы классической механики. — М.: Наука, 1979. — 432 с.

§ 4. В этом параграфе мы следовали работам:

Алексеев В.В., Корниловский А.Н. Численное исследование стохастического поведения простой биологической системы//Биофизика. — 1982. — Т. 27. — С. 890–894.

Alekseev V.V., Kornilovsky A.N. Ecosystems stochasticity model//Ecol. Mod. — 1985. — V. 28. — P. 217–229.

Техника спектрального анализа, применяемая здесь, изложена в книге:

Jenkins G.W., Watts D.G. Spectral Analysis and its Applications. — San Francisco: Holden-Day, 1969. — 318 p.

§ 5. Доказательство основного утверждения, сформулированно-го здесь, можно найти в работе:

Яцало Б.И. Стохастические режимы в экологических системах. — М., 1984. — 19 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 24.06.84, № 4178–84 Деп.)

Теория гиперболических множеств была заложена в работах С. Смейла и Д.В. Аносова, и сейчас это понятие является одним из основных в проблеме динамической стохастичности. Более подробно см., например:

Нитецки З. Введение в дифференциальную динамику/Пер. с англ. — М.: Мир, 1975. — 304 с.

§ 7. Здесь мы следовали работе:

Свирижев Ю.М., Абакумов А.И., Тимофеев Н.Н. Некоторые задачи экоддинамики эксплуатируемых популяций и сообществ//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — 1985. — Т. 8. — С. 246–257.

Любопытный пример дестохастизации системы, описанной в § 4,

с помощью периодического параметрического воздействия описан в статье:

А л е к с е е в В.В., Л о с к у т о в А.Ю. Дестохастизация системы со странным аттрактором посредством параметрического воздействия//Вестн. МГУ. Сер. 3 Физ., астр. — 1985. — Т. 26, № 3. — С. 40–44.

Оказывается, что если параметр  $\beta = \tilde{\beta}$  в (4.1) и (4.2), который можно интерпретировать как коэффициент интенсивности фотосинтеза, колеблется с некоторой частотой, так что  $\beta = \beta_0 + B \sin \omega t$ , то для целого ряда  $\omega$  стохастичность в такой системе пропадает (хотя она и присутствует в системе при  $B = 0$ , т.е. когда  $\beta = \tilde{\beta} = \text{const}$ ). Этот результат указывает на возможность управления автостохастической системой посредством периодического воздействия на ее параметры.



## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ В СЛУЧАЙНОЙ СРЕДЕ. СТОХАСТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

### § 1. Введение

В предыдущих главах мы попытались показать, что даже относительно простые детерминистские модели экологических систем могут демонстрировать сложное поведение. В некоторых случаях это поведение, несмотря на полное отсутствие случайности, неотличимо от стохастического (хаос). Однако стохастика, случайность, является одной из неотъемлемых черт окружающей нас природы. Это и случайные флуктуации параметров среды (как абиотической, так и биотической), и случайные вариации экологофизиологических характеристик отдельных особей, и даже случайный характер взаимодействия между особями. Достаточно открыть любую книгу по экологии или динамике популяций, как вы сразу увидите колебания, колебания и колебания. Колебания численностей, колебания температуры, влажности, колебания плодовитости и т.д. Редкие из них носят регулярный характер, и многие из них не могут быть описаны детерминистскими моделями, даже с хаотическим поведением. Однако они могут быть описаны стохастически. И среди них есть весьма интересные. К наиболее интересным явлениям, поддающимся описанию в рамках стохастического подхода, следует отнести:

— динамику популяций и биологических сообществ в экстремальных условиях случайной среды (вымирание и вырождение видов с низкой численностью, большие флуктуации биомассы при высокой численности);

— явление стохастической устойчивости равновесных состояний и стационарных колебаний численности под действием случайных возмущений;

— наличие в некоторых условиях стационарного распределения вероятностей различных значений численности видов в данном сообществе, при этом численности могут меняться без видимых закономерностей, но в ограниченном диапазоне и на больших интервалах времени;

— явление случайных переходов между различными устойчивыми режимами динамики.

Описание большинства из этих явлений принципиально невозможно в рамках детерминистского подхода, при котором начальные условия однозначно определяют динамику системы с известными характеристиками. В этом смысле не всегда помогает интуитивное соображение, часто подтверждаемое оценками, что детерминистские модели описывают динамику средних значений. Поэтому, вопреки мнению некоторых авторов\*), трудности построения и анализа стохастических моделей вполне окупаются интересными и нетривиальными результатами исследований.

## § 2. Флуктуации численности природных популяций

Реальные экологические системы подвержены случайным флуктуациям внешнего и внутреннего характера. Первые связаны с колебаниями во времени различных физических характеристик среды, вторые вызваны непосредственно случайным характером взаимодействия между различными компонентами биологического сообщества, связанным, например, со случайностью встреч хищников и жертв, внутривидовыми флуктуациями рождаемости и смертности, пространственными и временными колебаниями биомассы продуцентов и т.д.

В качестве примера влияния случайных колебаний физических (абиотических) условий на динамику биомассы популяций можно привести зависимость численности (биомассы) от лимитирующих факторов. Для конкретных популяций основными внешними факторами, ограничивающими рост и определяющими динамику численности в данном месте обитания, являются: температура, количество света, воды (влажность), концентрации атмосферных газов, макро- и микроэлементов, течения, давления и т.д. Важным является также совместное действие этих факторов (например, влажности и температуры). Совершенно очевидно, что сами по себе указанные параметры испытывают случайные флуктуации, так как они связаны, например, с погодными условиями, геологическими особенностями ареала, пожарами, вмешательством человека и т.п. Следовательно, и определяемые ими вещественные и энергетические потоки в сообществе будут флуктуировать. Непосредственным проявлением этого будут случайные колебания продуктивности и смертности, а следовательно, и биомассы в различных популяциях, составляющих данную экосистему. Не менее существенным источником флуктуаций численности видов в сообществе является характер внутренних связей и особенности отдельных популяций (хищничество, болезни и проч.). Однако часто бывает

---

\*) Смит Дж. М. Модели в экологии/Пер. с англ. – М.: Мир, 1976. – С. 184.

трудно выяснить, с чем непосредственно связаны наблюдаемые колебания биомассы, тем более что важную роль здесь могут играть различные сочетания благоприятных и неблагоприятных факторов. Это позволяет строить модели стохастических возмущений безотносительно к конкретным механизмам их возникновения, определяя лишь их стохастические свойства. В некоторых ситуациях можно рассматривать и реальные особенности, например случайную миграцию жертв, хищников или конкурентов в соответствующих сообществах.

Характерным примером флуктуаций численности, связанных с погодными условиями, являются данные (приведенные на рис. 124) для серой цапли, заметные падения численности которой связываются с суровыми зимами.

Таким образом, особенности внешней среды и самой системы приводят к тому, что численность отдельных популяций и биологических сообществ в целом испытывает случайные флуктуации, т.е., вообще говоря, представляет случайный процесс. Важнейшие свойства этого процесса — средние значения, дисперсия колебаний (интенсивность флуктуаций) определяются характером возмущений — их средними, интенсивностью и временем корреляции. Если характерное время возмущений значительно меньше собственного времени самой системы (популяции или сообщества), то к анализу динамики системы можно применить достаточно развитый аппарат теории марковских процессов, при этом идеализированной моделью возмущений является белый шум, корреляционная функция которого —  $\delta$ -функция. В качестве характерного времени системы может выступать, например, среднее время жизни особей в популяции, период циклов размножения, характерный период собствен-

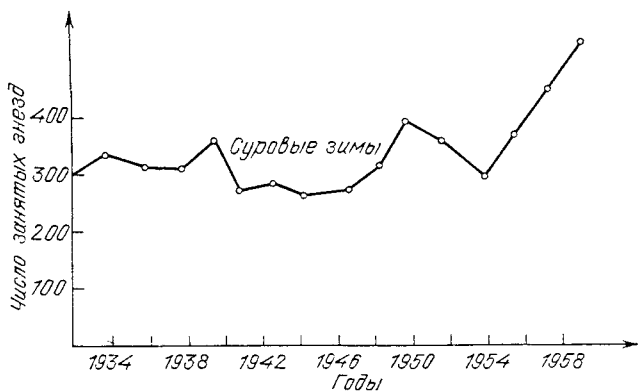


Рис. 124. Зависимость численности серой цапли от времени

ных колебаний численности и т.д. Так, синоптические (погодные) случайные флуктуации температуры и количества осадков выступают как возмущение типа белого шума для популяций, характерные времена которых исчисляются годами и жизненный цикл существенно зависит от температуры и влажности. В то же время для таких популяций сезонные (или годовые) отклонения температуры от средней многолетней нельзя описать "белым шумом".

В качестве примера можно привести данные Бирча \*) по зависимости относительного прироста  $\left( \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \right)$  и времени генерации рисового долгоносика от температуры:

Таблица

Параметры популяции	Температура среды, °С		
	23	29	33
Относительный прирост (за неделю)	0,43	0,76	0,12
Время генерации (недели)	10,6	6,2	9,2

Из таблицы видно, что динамика численности вида существенно определяется температурой среды, при этом синоптические температурные возмущения с характерным временем изменений порядка нескольких дней будут выступать как белый шум для этой популяции, естественное время генерации которой достигает 10 недель.

С другой стороны, обращаясь вновь к рис. 124, можно заметить, что характерное время корреляции климатических изменений составляет величину порядка 3–5 лет. Так как среднее время генерации для серой цапли 10–15 лет, ясно, что данные случайные отклонения климатических условий от средних многолетних не являются  $\delta$ -коррелированным возмущением для популяции. Последствие здесь является существенным, но так как время возмущений все-таки заметно меньше собственного времени системы, то допустимо применение диффузионного подхода, однако предпочтительным является использование схемы не Ито, а Стратоновича (см. далее § 4 этой главы).

\*) Birch L.C. The intrinsic rate of natural increase of an insect population// J. Anim. Ecol. – 1948. – 17. – P. 15–26.

С другой стороны, при анализе динамики численности эфемерид трудно найти реальные внешние воздействия, которые выступают как  $\delta$ -коррелированные, но в то же время вспышки и провалы в динамике их численности являются белым шумом для связанных с ними видов хищников и жертв. Причем интенсивность этого шума будет существенно зависеть от численности связанных видов.

Так же как и любые детерминистские факторы могут быть зависящими и не зависящими от плотности популяции (численности вида на данном ареале), так и флуктуации (их средние, интенсивность, время корреляции) могут зависеть и не зависеть от численности. Так, например, действие климатических факторов (и их колебания), как правило, не зависят от плотности, в то время как действие биотических факторов (хищничество, конкуренция, паразитизм, болезни и т.д. зависят от плотности популяции. Поэтому в математических моделях вид интенсивности случайных колебаний численности как функции самой численности и различных абиотических параметров может быть весьма разнообразным. В частности, можно считать, например, как это принято в физических моделях, что дисперсия флуктуации прироста пропорциональна численности  $N$ , т.е. интенсивность соответствующих возмущений в динамических уравнениях пропорциональна  $\sqrt{N}$ . На уровне качественных моделей, исходящих из качественных предположений, естественно вводить случайные составляющие как параметрический шум, что автоматически определяет зависимость стохастических свойств от численности, времени и т.д. При моделировании конкретных популяций и экологических систем, напротив, необходимо тщательно изучать причины флуктуаций биомассы, выделять случайные составляющие и оценивать их основные характеристики и статистическую связь с реальными физическими характеристиками и особенностями внутри- и межвидового взаимодействия.

### § 3. Переход к стохастическим моделям

Значительная часть моделей динамики сообществ связана с изучением свойств решений уравнения вида

$$dN/dt = F(N, t, C). \quad (3.1)$$

Здесь  $N = \{N_1, \dots, N_n\}$  – вектор, компоненты которого представляют собой численности (биомассы) различных взаимодействующих видов сообщества;  $C = \{C_1, \dots, C_m\}$  – вектор параметров, характеризующих свойства отдельных видов, их взаимодействие и внешние условия.

Будем вводить стохастичность в описание, считая компоненты вектора  $C$  случайными процессами. Тогда при некоторых

естественных предположениях относительно характера случайности и вида функции  $F$  решение (3.1) будет представлять собой также случайный процесс, всеобъемлющая характеристика которого будет содержаться лишь в соответствующем наборе функций распределения. В общем виде решение этой задачи связано с непреодолимыми трудностями. Однако для случайных возмущений без последствия (марковских) и особенно для непрерывных процессов диффузионного типа удается получить интересные результаты. При этом случайный процесс характеризуется плотностью переходной вероятности, которая с учетом плотности распределения в начальной точке полностью описывает поведение процесса.

Для диффузионных возмущений широко развит аппарат, позволяющий описывать случайный процесс на выходе системы, связанный с уравнениями, в которые возмущения входят линейно, и их источником является белый шум —  $\delta$ -коррелированный случайный процесс. По поводу затруднений, возникающих при переходе от реальных систем к диффузионным моделям, следуя Стратоновичу, можно сказать следующее. Для интервалов времени, с одной стороны, существенно превышающих время корреляции случайного воздействия  $\tau_k$ , а с другой — значительно меньших характерного времени реакции самой системы  $\tau_c$ :  $\tau_k \ll \Delta t \ll \tau_c$ , источник флуктуаций выступает как  $\delta$ -коррелированный белый шум, а процесс на выходе является приближенно марковским. При этом левая часть приведенного неравенства обеспечивает малость приращения выходного случайного процесса за относительно малый интервал времени, а правая часть обеспечивает отсутствие последствия. Оба этих условия характерны для марковских процессов, при  $t \gg \Delta t$  допустимо применение соответствующего аппарата. Второе затруднение, связанное с нелинейностью исходной системы, преодолевается путем замены правой части (3.1) линейной функцией от случайного воздействия, причем свободный член, определяющий детерминированный снос траекторий процесса, представляет собой среднее значение функции  $F$ , а коэффициент при источнике шума, определяющий интенсивность флуктуаций, связывается с вторым моментом функции  $F$ .

Таким образом, в дальнейшем модели динамики сообществ будут связаны с уравнениями вида

$$dN/dt = b(N, t) + \sigma(N, t)\xi, \quad (3.2)$$

где  $b(N, t)$  — "коэффициент сноса", соответствующий детерминистской составляющей прироста численности популяции,  $\sigma(N, t)$  — интенсивность случайных флуктуаций прироста,  $\xi$  — белый шум, представляющий собой производную простейшего диффузионного (винеровского) процесса.

#### § 4. Особенности исследования моделей со случайными параметрами. Ито или Стратонович?

Как уже указывалось, рассмотрение случайного воздействия, связанного с белым шумом, являющимся математической идеализацией процессов с малым временем корреляции, позволяет применить методы анализа процессов диффузионного типа и прийти к качественным (а иногда и количественным) результатам, касающимся поведения моделируемого процесса. К таким результатам относятся в первую очередь получение и анализ функции плотности переходной вероятности  $p(N, t)$  из уравнений Колмогорова, изучение стационарных распределений, не зависящих от времени и начальных условий и устанавливающихся при  $t \rightarrow \infty$ , анализ условий устойчивости стационарных решений динамических уравнений. Кроме того, представляет значительный интерес изучение "локальных" свойств процесса  $N(t)$ , а именно: поведение вблизи границ допустимой области изменения переменных, условия вырождения, поведение решений в окрестности стационарных точек. Следует отметить, что термин "локальные" свойства применен здесь условно, так как в стохастических системах поведение вблизи границы определяет и характер поведения процесса в целом.

Исследование процессов, флуктуации которых вызваны возмущениями с большим временем корреляции, является довольно сложной и во многом еще не решенной задачей. Для диффузионных процессов задачи существенно упрощаются, что связано с отсутствием последствия. Так, в частности, анализ функций плотности переходной вероятности (их удается получить иногда в явном виде) для таких процессов позволяет полностью представить динамику траекторий, а следовательно, указать наиболее и наименее вероятные значения, вычислить интересующие моменты (среднее, дисперсию и т.д.) и проанализировать ряд других особенностей. Даже если не удастся получить в явном виде функцию плотности, с помощью вспомогательных приемов можно выявить особенности поведения процесса вблизи особых точек и границ. Эти особенности в некоторых случаях определяют динамику процесса и на достаточно больших интервалах времени.

Однако, применяя диффузионный подход, следует помнить о различных способах трактовки исходных уравнений и результатов, а также о границах применимости данного метода. В этом смысле несколько отличаются подходы Ито и Стратоновича к возможным способам получения стохастических уравнений и их интерпретации. Основным отличием кратко на этом вопросе.

Запишем (3.2) в стандартной форме стохастического дифференциального уравнения:

$$dN = b(N, t) dt + \sigma(N, t) d\xi. \quad (4.1)$$

Первое слагаемое в правой части (4.1) – детерминистская составляющая приращения  $dN$  случайного процесса  $N(t)$ , второе слагаемое – случайная составляющая  $dN$ , связанная с приращением, вообще говоря,  $l$ -мерного винеровского процесса  $\xi(t)$ .

Случайную часть приращения можно понимать в смысле Ито и Стратоновича, что будет соответствовать различным разностным схемам, предельным выражением которых является (4.1). Так, к уравнению (4.1), понимаемому в смысле Ито, можно прийти от следующей явной схемы:

$$\Delta N_k = b(N_k, t_k) \Delta t_k + \sigma(N_k, t_k) \Delta \xi_k, \quad (4.2)$$

в то время как соответствующая неявная схема Стратоновича имеет следующий вид:

$$\Delta N_k = b\left(\frac{N_k + N_{k+1}}{2}, t_k\right) \Delta \xi_k. \quad (4.2')$$

Различия в исходных предпосылках приводят к различным свойствам процесса, описываемого уравнением (4.1). При совпадении коэффициентов диффузии, вычисленных по правилам Ито и Стратоновича, возникает существенное отличие в определении коэффициентов сноса, который по Ито равен  $b(N, t)$ , а по Стратоновичу (в одномерном случае):

$$b_s(N, t) = b(N, t) + \frac{1}{4} \frac{\partial}{\partial N} \sigma^2(N, t). \quad (4.3)$$

Коэффициенты сноса, как известно, имеют смысл среднего смещения процесса за время  $dt$ , следовательно, из (4.3) видно, что в случае Стратоновича происходит как бы дополнительный снос процесса в область увеличения диффузии, т.е. в зону более активного перемешивания траекторий. Кроме того, отметим, что схема Ито является более естественной с точки зрения определения марковского процесса, однако она требует осторожного обращения, так как в этом случае все преобразования выполняются иначе, чем для обычных функций. В то же время схема Стратоновича более применима для моделирования процессов немарковского типа и позволяет обращаться со случайными процессами как с обычными функциями, но ее физическая интерпретация несколько искусственна. Тем не менее обе схемы эквивалентны, если локальные характеристики вычисляются указанным выше способом.

Уравнение (4.1) при условии ограниченности функций  $b, \sigma$  в ограниченной области изменения  $N, t$  определяет диффузионный процесс  $N(t)$ , функция плотности переходной вероятности которого  $p(N, N_0, t, t_0)$  удовлетворяет уравнениям Колмогорова (прямоугольному и обратному). В дальнейшем ограничимся рассмотрением автономных систем и соответственно стационарных случайных



процессов, а уравнение для плотности будем рассматривать в виде

$$\partial p / \partial t = Lp(N, N_0, t), \quad (4.4)$$

где дифференциальный производящий оператор  $L$  в силу системы (4.1) имеет вид

$$L_I = \left( b(N), \frac{\partial}{\partial N} \right) + \frac{1}{2} \left( \sigma(N), \frac{\partial}{\partial N} \right)^2, \quad (4.5)$$

если (4.1) понимается в смысле Ито, и

$$L_S = \left( b(N), \frac{\partial}{\partial N} \right) + \frac{1}{2} \left( \sigma(N), \frac{\partial}{\partial N} \left( \sigma(N), \frac{\partial}{\partial N} \right) \right), \quad (4.6)$$

если (4.1) понимается в смысле Стратоновича.

Решить уравнение (4.4) в общем виде, как правило, не удастся, однако оператор  $L$  играет большую роль в исследовании вопросов устойчивости, поиске стационарных распределений и т.п.

## § 5. Популяция в экстремальных условиях.

### I. Некоторые вводные определения и понятия

Под экстремальными условиями будем понимать воздействие неблагоприятных или сильно колеблющихся условий внешней среды на популяцию с малой численностью. Ясно, что это воздействие может вызывать значительные флуктуации рождаемости, смертности, а в силу малой численности приводить и к вырождению (обращению в нуль ее численности) популяции.

Пусть динамика популяции описывается стохастическим уравнением

$$dN = F(N)dt + \sigma(N)d\xi. \quad (5.1)$$

Будем понимать (5.1) в смысле Ито. Ясно, что поведение случайного процесса  $N(t)$  полностью определяется видом коэффициентов сноса  $F(N)$  и диффузии  $\sigma^2(N)$ . Существенную роль при этом играет поведение самих коэффициентов в окрестностях граничных и особых точек области изменения  $N$ . Для анализа различных возможностей, который могут здесь представиться, введем некоторые определения.

Пусть  $r_1$  и  $r_2$  — допустимые границы изменения  $N$ , т.е.  $N \in (r_1, r_2)$ . Обозначим через  $\tau$  момент выхода случайного процесса  $N(t)$  из интервала  $(r_1, r_2)$ . Характер динамики  $N(t)$  в окрестности границы и в самой точке  $r_i$  может оказаться таким, что  $r_i$  проходима в обе стороны (по феллеровской классификации это соответствует регулярности процесса в точке  $r_i$ ). Однако в данном случае является существенным тот факт, что вероятность выхода  $N(t)$  из интервала  $(r_1, r_2)$  через границу строго положительна, т.е.

$p \{ \lim_{t \rightarrow \tau} N(t) = r_i \} > 0$ . Тогда граница называется притягивающей.

При этом характер приближения траекторий процесса  $N(t)$  к границе  $r_i$  может быть различным: притягивающая граница может быть достижимой за конечное время ( $\tau < \infty$ ) либо недостижимой (в случае недостижимости обеих границ  $\tau = \infty$ ). В последнем случае процесс может с положительной вероятностью находиться в сколь угодно малой окрестности границы, не попадая в саму точку  $r_i$ . Кроме указанных, вблизи границы возможен еще один тип поведения, суть которого в том, что траектории не имеют пределом  $r_i$ , т.е.  $p \{ \lim_{t \rightarrow \tau} N(t) = r_i \} \equiv 0$ . В этом случае граница называется

отталкивающей. Если обе границы отталкивающие, то процесс является регулярным, т.е. принадлежит интервалу  $(r_1, r_2)$  при любом  $t$ .

Отметим, что в случае достижимости притягивающей границы можно рассматривать различные варианты поведения диффузионного процесса после его попадания в точку  $r_i$ . А именно, границу можно рассматривать как поглощающую ( $N(t) = r_i, t > \tau$ ), отражающую (т.е. переводящую траектории процесса внутрь интервала с вероятностью 1) и "эластичную", в которой поглощение и отражение происходит с отличной от нуля вероятностью. Можно рассматривать также пропускающие и задерживающие границы, смысл определения которых очевиден.

Принадлежность границы к тому или иному классу для одномерного процесса можно определить с помощью вспомогательных функций:

$$R_1 = \exp \left\{ - \int \frac{F(N)}{\sigma^2(N)} dN \right\}, \quad R_2 = 1/\sigma^2(N) R_1(N),$$

$$R_3 = R_1(N) \int R_2(N) dN.$$

Так, если  $R_1$  является интегрируемой (по Лебегу) функцией в окрестности  $r_i$  (в дальнейшем будем обозначать  $R_1(r_i) \in \mathcal{L}$ ),  $r_i$  является притягивающей границей, в противном случае – отталкивающей. Притягивающая граница будет достижима, если  $R_3(r_i) \in \mathcal{L}$ , и недостижимой в противном случае. Применение этих функций связано с тем, что они являются решениями соответствующих параболических уравнений в частных производных для различных вероятностей и времен достижения тех или иных границ, а условия интегрируемости являются условиями существования нетривиальных решений.

Очевидно, что в экологии наибольший интерес представляет вопрос о вырождении случайного процесса. Так как биологический смысл имеют лишь положительные  $N$  (левой границей для  $N(t)$

является  $r_1 = 0$ ), то естественно при достижимости  $r_1$  рассматривать ее как поглощающую точку и попадающие в нуль траектории считать выродившимися. В случае же недостижимой нулевой границы целесообразно ввести некоторый малый критический порог  $N_{кр} > 0$ , при переходе через который популяция вырождается, что соответствует размещению в  $N_{кр}$  поглощающего экрана. Однако понятие критического порога является несколько размытым в связи с его зависимостью как от внутренних характеристик популяции, так и от конкретных внешних условий среды обитания. Здесь имеет смысл, видимо, говорить о некоторой "опасной зоне"  $\Delta N_{кр}$ , при попадании в которую популяция выродится почти наверняка.

Дать оценку вероятности вырождения можно, используя функцию плотности переходной вероятности, получаемую из уравнений Колмогорова. Если  $p(N, t)$  — переходная плотность, и  $r_1 = 0$  — достижимая граница, то

$$p_{\text{выр}} = 1 - \int_0^{\infty} p(N, t) dN.$$

При условии недостижимости правой границы полное выражение для плотности переходной вероятности можно записать в виде

$$\tilde{p}(N, t, N_0) = p(N, t, N_0) + p_{\text{выр}}(N_0, t) \delta(N),$$

где  $\delta(N)$  — дельта-функция. Сингулярный член соответствует вероятностной мере, накапливающейся в нуле биомассы.

При пороговом механизме вырождения в случае притягивающей, но недостижимой границы,  $p_{\text{выр}}$ , очевидно, определяется следующим образом:

$$p_{\text{выр}} = 1 - \int_{N_{кр}}^{\infty} \tilde{p}(N, t, N_0) dN,$$

причем  $\tilde{p}(N, t, N_0)$  представляет собой плотность распределения переходной вероятности, полученную как решение уравнений Колмогорова с граничным условием в  $N_{кр}$ , соответствующим поглощающему экрану.

Кроме вероятности вырождения важнейшей характеристикой этого явления служит среднее время жизни популяции, или математическое ожидание времени вырождения  $T_{\text{выр}}$ . Как известно\*), эта величина подчиняется уравнению

$$F(N) \frac{\partial T_{\text{выр}}}{\partial N} + \frac{\sigma^2(N)}{2} \frac{\partial^2 T_{\text{выр}}}{\partial N^2} = -1$$

\*) См., например: Прохоров Ю.В., Розанов Ю.Л. Теория вероятностей. — М.: Наука, 1987.

с граничным условием  $T_{\text{выр}}(0) = 0$ , что связано с решением задачи о первом достижении траекториями случайного процесса заданной границы. Общее решение этого уравнения имеет вид

$$T_{\text{выр}} = - \int R_3(N) dN + C_1 \int R_1(N) dN + C_2,$$

где  $R_1(N)$ ,  $R_3(N)$  – рассмотренные выше функции, а  $C_1$  и  $C_2$  – произвольные постоянные, определяемые граничными условиями.

В общем случае не удается получить явной зависимости  $T_{\text{выр}}(N)$ , однако в простейших случаях (например, линейных коэффициентов) можно получить наглядные результаты, которые будут обсуждены ниже.

## § 6. Популяция в экстремальных условиях.

### II. Характер нулевой границы и вырождение популяции

Предположим, что в окрестности нулевой границы коэффициент сноса (т.е. функция, задающая детерминистскую динамику популяции) и коэффициент диффузии в (5.1) можно задать в виде

$$F(N) \sim N^\gamma, \quad a(N) = \sigma^2(N) = N^\beta, \quad F/\sigma^2 = \alpha N^{\gamma-\beta}. \quad (6.1)$$

Так как  $\sigma^2(N) > 0$ , то знак  $\alpha$  определяет знак обобщенного прироста численности  $F(N)$ .

Вспомогательные функции в окрестности  $N = 0$  можно оценить следующим образом:

$$R_1 \sim \begin{cases} \exp \left\{ \frac{\alpha}{\beta - \gamma - 1} N^{-(\beta - \gamma - 1)} \right\} & \text{при } \beta > \gamma + 1, \\ N^{-\alpha} & \text{при } \beta = \gamma + 1, \\ 1 & \text{при } \beta < \gamma + 1; \end{cases} \quad (6.2)$$

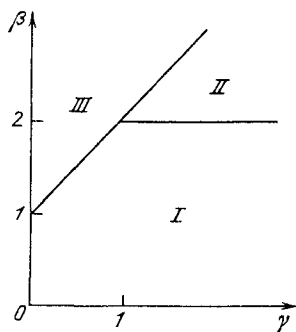
$$R_3 \sim \begin{cases} N^{-\gamma} & \text{при } \beta > \gamma + 1, \\ N^{1-\beta} & \text{при } \beta < \gamma + 1. \end{cases} \quad (6.3)$$

Для мальтузианской популяции  $\alpha > 0$ ,  $\gamma = 1$ , а  $\beta$  зависит от модели случайных возмущений.

Из выражений (6.2) и (6.3) видно, что  $R_1(0) \in \mathcal{L}$  при  $\beta < \gamma + 1$  для любых значений  $\alpha$ , при  $\beta = \gamma + 1$  для  $\alpha < 1$ , а для  $\beta > \gamma + 1$  лишь для  $\alpha \leq 0$ . В свою очередь,  $R_3(0) \in \mathcal{L}$  при  $\beta > \gamma + 1$  для  $\gamma < 1$ , а при  $\beta \leq \gamma + 1$  – для  $\beta < 2$ . Заметим, что для реальных популяций при малых численностях следует считать, что  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  положительны. Тогда на плоскости  $(\beta; \gamma)$  пересечение прямых  $\beta = \gamma + 1$  и  $\beta = 2$  дает три области (см. рис. 125) такие, что если параметры популяции попадают в область I, то  $r_1 = 0$  является притягивающей достижимой границей; если параметры попадают в область II, то нулевая граница – притягивающая, но недостижимая; соответ-

ственно в области III нуль является отталкивающим. Следует сказать, что прямая  $\beta = 2$  принадлежит области недостижимого притяжения, прямая  $\beta = \gamma + 1$  относится к области отталкивания лишь для  $\alpha \geq 1$ , а при  $0 < \alpha < 1$  эта прямая соответствует притяжению, причем достижимому для  $\beta < 2$ . Биологический смысл получившейся картины вполне соответствует интуитивным представлениям и заключается в следующем. Пусть популяция характеризуется параметрами из области I; тогда ее детерминистский

Рис. 125. Области различных типов динамики численности популяций вблизи нулевой границы (границы вырождения); I – популяция вырождается за конечное время; II – популяция вырождается за бесконечное время (имеет малую численность на большом интервале времени, т.е. ее численность за конечное время может стать ниже любого критического порога); III – популяция не вырождается



рост при малых численностях может происходить достаточно быстро ( $\gamma > 0$ ), в то время как скорость роста флуктуаций ограничена ( $\beta < 2$ ), и при обратном возмущенном движении к  $N = 0$  (уменьшении численности) детерминистский снос (прирост) убывает относительно быстрее интенсивности случайной составляющей. Это приводит к вырождению популяции с вероятностью единица на достаточно больших интервалах времени, несмотря на положительный прирост. В области II скорость убывания флуктуаций по мере приближения к нулевой границе (сокращения численности) больше, чем в предыдущем случае ( $\beta > 2$ ), однако остается относительно малой ( $\beta < \gamma + 1$ ). При этом  $N = 0$  остается притягивающей, но становится недостижимой за конечное время границей, т.е. популяция может иметь весьма малую численность на достаточно больших интервалах времени, что с положительной вероятностью приводит к пороговому вырождению. Популяция с параметрами из области III имеет в окрестности  $r_1 = 0$  быстро убывающие флуктуации ( $\beta > \gamma + 1$ ), поэтому для них нуль является отталкивающей границей, так как положительный снос (прирост) превосходит флуктуации при возмущенном движении к нулю. Такие популяции не вырождаются с вероятностью, близкой к единице.

Рассмотрим один пример. Р. Левинсом (1969 г.) была предложена модель вида

$$dN/dt = \alpha_0 N + \sigma_0 \sqrt{N} \dot{\xi},$$

где  $\dot{\xi}$  —  $\delta$ -коррелированный процесс с нулевым средним и дисперсией 1. Ясно, что предположение о пропорциональности интенсивности воздействия  $\sqrt{N}$  было взято им из физических моделей. А теперь, используя нашу теорию, оценим вероятность вырождения "левинсовской" популяции. Так как для этой модели  $\gamma = 1$  и  $\beta = 1$ , то параметры популяции попадают в область I и популяция вырождается за конечное время.

### § 7. Поведение популяции при больших численностях

Для анализа динамики популяции, описываемой уравнением (5.1), нам необходимо определить характер границы  $r_2 = \infty$ . Очевидно, что в окрестности этой границы  $\alpha < 0$ , а в представлении (6.1) достаточно рассмотреть положительные значения  $\beta$  и  $\gamma$ . Анализ условий интегрируемости функции  $R_1(\infty)$  показывает, что  $r_2 = \infty$  при  $\alpha < 0$  является отталкивающей границей для популяций с параметрами из всей плоскости ( $\beta; \gamma$ ). Действительно, при больших численностях механизм саморегулирования ( $\alpha < 0$ ) осуществляет сильный вынос траекторий системы из области больших  $N$ , а флуктуации не способствуют продолжительному росту численности.

Для логистической популяции при больших численностях  $F(N) \approx -\gamma N^2$ , так что  $\gamma = 2$  и  $\alpha = -\gamma/\sigma^2 < 0$ , а  $\beta$  зависит от принятой модели возмущений.

Можно сделать вывод, что, вообще говоря, для любого типа регулирования численности по принципу отрицательной обратной связи и при любых случайных воздействиях численность популяции всегда остается ограниченной.

В заключение заметим, что как нулевую, так и бесконечную границу можно заменить любым конечным значением  $N$  (например,  $N^*$ ), следует только принять соответственно

$$F \sim (N - N^*)^\gamma, \quad \sigma^2 \sim (N - N^*)^\beta.$$

Поведение случайного процесса в окрестности  $N^*$  будет аналогично рассмотренному выше.

И окончательно для конкретных популяций по скорости их роста и интенсивности роста флуктуаций можно выявить особенности их динамики при условиях, близких к вырождению, неограниченном росте и в окрестностях равновесий.

## § 8. Стохастическая модель логистической популяции

Конкретизируем вид зависимости  $F(N)$  в (5.1), приняв логистический закон регулирования:

$$F(N) = \alpha_0 N - \gamma_0 N^2. \quad (8.1)$$

Здесь  $\alpha_0$  — мальтузианский параметр популяции,  $\gamma_0$  — коэффициент внутривидовой конкуренции. Положение равновесия  $N^* = \alpha_0/\gamma_0$  определяется как "емкость" среды.

Предположим, что внешние условия либо внутренние "непредсказуемые" особенности популяции приводят к тому, что ее мальтузианский параметр испытывает случайные колебания:  $\alpha = \alpha_0 + \sigma_\alpha \dot{\xi}$ . Здесь  $\sigma_\alpha = \text{const}$  — интенсивность флуктуаций типа белого шума ( $\dot{\xi}$ ). При этом будем считать, что на коэффициент конкуренции эти колебания не влияют, т.е.  $\gamma = \gamma_0 = \text{const}$ .

Тогда стохастическое логистическое уравнение запишется в виде

$$dN/dt = \alpha_0 N - \gamma_0 N^2 + \sigma_\alpha N \dot{\xi} = \gamma_0 N (N^* - N) + \sigma_\alpha N \dot{\xi}. \quad (8.2)$$

Если (8.2) понимается в смысле Ито, то локальное среднее процесса  $N(t)$  равно

$$F_I(N) = \gamma_0 N (N^* - N).$$

Применение же схемы Стратоновича дает для коэффициента сноса выражение

$$F_S(N) = \gamma_0 N (N^* - N) + \frac{\sigma_\alpha^2}{2} N.$$

Коэффициенты диффузии в обоих случаях равны

$$a(N) = \sigma_\alpha^2 N^2,$$

а производящий дифференциальный оператор  $L$  соответственно определяется выражениями

$$L_I = \gamma_0 N (N^* - N) \frac{\partial}{\partial N} + \frac{\sigma_\alpha^2 N^2}{2} \frac{\partial^2}{\partial N^2}.$$

$$L_S = \left[ \gamma_0 N (N^* - N) + \frac{\sigma_\alpha^2}{2} N \right] \frac{\partial}{\partial N} + \frac{\sigma_\alpha^2 N^2}{2} \frac{\partial^2}{\partial N^2}.$$

Отметим, что при случайных флуктуациях мальтузианского параметра интенсивность возмущений пропорциональна численности популяции.

Рассмотрим теперь другую ситуацию: случайные вариации внешней и внутренней среды влияют не на мальтузианский параметр, а на механизмы саморегулирования, т.е. на коэффициент конкуренции, так что  $\gamma = \gamma_0 + \sigma_\gamma \dot{\xi}$ . Здесь, как и раньше,  $\dot{\xi}$  — белый шум.

Тогда мы получим другую форму стохастического логистического уравнения:

$$dN/dt = \gamma_0 N (N^* - N) + \sigma_\gamma N^2 \dot{\xi}. \quad (8.3)$$

Заметим, что интенсивность диффузионной составляющей пропорциональна  $N^2$  и, следовательно, превосходит интенсивность возмущения мальтузианского параметра (относительного естественного прироста) при достаточно больших  $N$ . В то же время при малых  $N$  более значимыми становятся колебания  $\alpha$ . Такая картина вполне соответствует биологическому смыслу коэффициентов  $\alpha$  и  $\gamma$ .

Локальная дисперсия процесса, определяемого уравнением (8.3), равна

$$a(N) = \sigma_\gamma^2 N^4,$$

а коэффициенты сноса по Ито и Стратоновичу соответственно равны

$$F_I(N) = \gamma_0 N (N^* - N).$$

$$F_S(N) = \gamma_0 N (N^* - N) + \sigma_\gamma^2 N^3.$$

Из вида этих функций следует, что здесь идет еще более интенсивный снос траекторий процесса (по сравнению с (8.2)) в область больших значений  $N$ , где происходит более активное "перемещение". Операторы  $L_I$  и  $L_S$  в силу уравнения (8.3) имеют выражения, аналогичные приведенным для (8.2), и отличаются лишь конкретными зависимостями для  $F(N)$  и  $a(N)$ .

Третья форма стохастической модели является естественным обобщением двух первых. Предположим, что случайная среда влияет как на естественный прирост, так и на механизмы саморегулирования. Можно принять, что  $\alpha = \alpha_0 + \sigma_\alpha \dot{\xi}_1$ ,  $\gamma = \gamma_0 + \sigma_\gamma \dot{\xi}_2$ . Будем также считать, что источник возмущений — один и тот же "шум" ( $\dot{\xi}_1 = \dot{\xi}_2$ ), и, кроме того, интенсивности возмущений связаны соотношением  $\sigma_\gamma/\gamma_0 = \sigma_\alpha/\alpha_0$ . Такие допущения кажутся правдоподобными, так как одни и те же источники случайных возмущений могут влиять как на размножение, так и на конкуренцию, что должно приводить к жесткой корреляции коэффициентов  $\alpha$  и  $\gamma$ . Также естественно предположить, что интенсивность флуктуаций пропорциональна исходным (средним) значениям самих коэффициентов, причем в некотором диапазоне их изменения и изменения  $N$  коэффициент пропорциональности одинаков. Таким образом, мы приходим к уравнению

$$\frac{dN}{dt} = \gamma_0 N (N^* - N) + \sigma_\gamma N (N^* - N) \dot{\xi}. \quad (8.4)$$



Коэффициенты диффузии и сноса для процесса, определяемого (8.4), равны соответственно

$$a(N) = \sigma^2 N^2 (N^* - N)^2$$

$$F_I(N) = \gamma_0 N (N_* - N)$$

$$F_S(N) = \gamma_0 N (N_* - N) + \frac{\sigma^2 \gamma}{2} N (N^* - N) (N^* - 2N).$$

Из вида этих функций следует, что локальные характеристики (среднее и дисперсия) убывают с приближением траектории к нулю или стационарному состоянию  $N^*$ . Это явление также может быть интерпретировано в биологических терминах и не противоречит интуитивным соображениям, хотя и представляет частный случай.

Вид дифференциальных операторов  $L_I$  и  $L_S$  легко получить, используя коэффициенты, приведенные выше.

Можно, в принципе, рассматривать возмущение динамики популяции белым шумом постоянной интенсивности:

$$\frac{dN}{dt} = \gamma_0 N (N^* - N) + \sigma \xi. \quad (8.5)$$

Такое случайное воздействие является менее естественным, так как при этом флуктуирует непосредственно производная  $\dot{N}$ , однако если уравнение (8.5) переписать в приращениях, то можно дать ему достаточно наглядную интерпретацию. Сделаем это:

$$dN = \gamma_0 N (N^* - N) dt + \sigma d\xi.$$

В этом случае прирост численности можно представить как сумму некоторой детерминистской динамики популяции с регулированием, жестко зависящим от численности, и флуктуаций различного знака или непредсказуемыми всплесками или падениями численности, не связанными с механизмами регулирования численности популяции. В таком контексте уравнение (8.5) становится более осмысленным и не должно вызывать возражений (во всяком случае, на уровне абстрактных моделей).

Коэффициенты сноса по Ито и Стратоновичу в данном случае совпадают, а коэффициент диффузии постояен и равен  $\sigma^2$ . Таким образом, для этой модели, несмотря на существенную зависимость сноса от численности, диффузионная составляющая сохраняется на постоянном уровне. Это приводит к определенным особенностям динамики популяции, речь о которых пойдет ниже.

## § 9. Классификация границ в логистической модели

Применим теперь изложенную в § 5 классификацию границ к описанным выше моделям. Будем понимать их в смысле Ито, т.е. коэффициент сноса описывается (8.1), а коэффициент диффузии зависит от конкретной модели возмущений. В качестве границ для соответствующих случайных процессов естественно выбрать  $r_1 = 0$  и  $r_2 = \infty$ .

Вернемся к уравнению (8.2), являющемуся моделью возмущений белым шумом мальтузианского параметра  $\alpha_0$ . В этом случае вспомогательные функции равны:

$$R_1 = N^{-\alpha_0/\sigma_\alpha^2} \exp \{ \gamma_0 N / \sigma_\alpha^2 \},$$

$$R_3 = R_1 \int N^{(\alpha_0/\sigma_\alpha^2) - 2} \exp \{ -\gamma_0 N / \sigma_\alpha^2 \} dN.$$

Очевидно, что  $r_2 = \infty$  является отталкивающей границей ( $R_1(\infty) \notin \mathcal{L}$ ), а  $r_1 = 0$  может быть как отталкивающей (при  $\alpha_0/\sigma_\alpha^2 \geq 1$ ), так и притягивающей (если  $\alpha_0/\sigma_\alpha^2 < 1$ ), причем в последнем случае она является недостижимой ( $R_3(0) \notin \mathcal{L}$ ). При достаточно малой интенсивности возмущений ( $\sigma_\alpha^2 \leq \alpha_0$ ) обе границы являются отталкивающими, т.е. в данном случае не происходит ни сверхроста, ни вырождения популяции, однако при больших флуктуациях ( $\sigma_\alpha^2 > \alpha_0$ ) численность  $N(t)$  может подходить к нулевой границе сколь угодно близко (хотя и не достигать ее за конечное время). Однако если задать некоторое пороговое значение  $N_{кр} > 0$ , то популяция пересечет его за конечное время (пороговая модель вырождения). Оценку соответствующей вероятности можно получить следующим образом.

В линейном приближении в окрестности  $r_1 = 0$  коэффициент сноса равен  $\alpha_0 N$  и соответствующее уравнение Колмогорова для плотности переходной вероятности имеет вид

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \alpha_0 N \frac{\partial p}{\partial N} + \frac{\sigma_\alpha^2}{2} N^2 \frac{\partial^2 p}{\partial N^2} \quad (9.1)$$

с начальным условием  $p(0, N_0) = \delta(N - N_0)$ , т.е. в начальный момент процесс находился в точке  $N_0$  в окрестности нуля. Граничные условия здесь не нужны, так как обе границы недостижимые.

Известное фундаментальное решение этого уравнения\*) запишем в виде ( $N^* = \alpha_0/\gamma_0$ )

$$p(N, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi t} \sigma_\alpha N^* \cdot N} \exp \left\{ -\frac{1}{2\sigma_\alpha^2 t} \left[ \ln \frac{N}{N_0} - \left( \alpha_0 - \frac{\sigma_\alpha^2}{2} \right) t \right]^2 \right\}.$$

\*) См., например: Феллер В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения/Пер. с англ. - М.: Мир, 1964.

Тогда вероятность вырождения имеет оценку

$$P_{\text{выр}} \approx \frac{1}{2} + \Phi_0 \left( \frac{l - N_{\text{кр}}/N_0}{\sigma_\alpha \sqrt{t}} \right), \quad (9.2)$$

где  $\Phi_0(\cdot)$  – интеграл вероятности. Эта оценка верна при малых  $N_0$  и  $t \ll 1/\alpha_0$ , так как при малых  $t$  и  $N_0$  процесс  $N(t)$  не успевает уйти достаточно далеко из окрестности нуля, где действует линейное приближение.

Рассмотрим теперь локальную динамику популяции при случайном возмущении коэффициента конкуренции  $\gamma_0$ . Диффузионный процесс в этом случае описывается уравнением (8.3). Для вспомогательной функции  $R_1$  получим

$$R_1 = \exp \left\{ \frac{\gamma_0}{\sigma_\gamma^2} \left( \frac{N^*}{2N^2} - \frac{1}{N} \right) \right\},$$

из которого сразу ясно, что обе границы 0 и  $\infty$  являются отталкивающими. Таким образом, если интенсивность случайных флуктуаций пропорциональна квадрату численности, то численность популяции не подходит близко к границам, т.е., с одной стороны, не наступает вырождение (даже в пороговом смысле), а с другой стороны – нет продолжительных больших всплесков численности, что связано с сильной саморегуляцией за счет конкуренции, проявляющейся в сильном отрицательном сносе случайного процесса из области больших  $N$ .

Перейдем к модели совместных флуктуаций  $\alpha$  и  $\gamma$ , которая описывается уравнением (8.4). Здесь, кроме граничных точек, необходимо рассматривать и равновесие  $N^*$ , так как снос и диффузия в нем обращаются в нуль. Очевидно, что в окрестности  $r_1 = 0$  поведение  $N(t)$  аналогично варианту, где возмущается только  $\alpha_0$ . В самом деле, вспомогательная функция  $R_1 = N^{-\delta} (N^* - N)^\delta$  (где  $\delta = \gamma_0/\sigma_\gamma^2 N^*$ ) интегрируется в окрестности нуля лишь если  $\sigma_\gamma^2 > \gamma_0/N^*$  и  $R_1(N^*) \in \mathcal{L}$ ,  $R_1(\infty) \in \mathcal{L}$  для любых значений  $\gamma_0, N^*, \sigma_\gamma$ . Кроме того, заметим, что  $R_3(0) \sim 1/N$ ,  $R_3(N^*) \sim 1/(N - N^*)$ , т.е. не интегрируются. Таким образом, можно сделать следующие выводы. Нулевая граница является отталкивающей для процесса, определяемого уравнением (8.4) при малой интенсивности возмущений ( $\sigma_\gamma^2 \leq \gamma_0/N^*$ ), а если флуктуации достаточно велики ( $\sigma_\gamma^2 > \gamma_0/N^*$ ), то нуль – притягивающая граница, но недостижимая за конечное время. Бесконечно удаленная граница всегда является отталкивающей, а стационарное равновесие  $N^*$  – притягивающая, но недостижимая точка. Последнее обстоятельство приводит к тому, что интервалы  $(0, N^*)$  и  $(N^*, \infty)$  являются инвариантными для процесса  $N(t)$ , т.е., начавшись в момент  $t_0$  слева (или справа)

от точки  $N^*$ , процесс уже не может перейти на правую (или соответственно на левую) сторону от  $N^*$ , а принадлежит начальному интервалу для всех  $t > t_0$ . Однако, ввиду того что  $N^*$  – притягивающая точка, имеется положительная вероятность найти со временем траектории процесса в сколь угодно малой ее окрестности. Более того, если  $r_1 = 0$  – отталкивающая граница (что возможно при  $\sigma_\gamma^2 < \gamma_0/N^*$ ), то указанное событие будет происходить с вероятностью, близкой к единице, что и соответствует устойчивости не тривиального равновесия.

О вырождении, и то в пороговом смысле, здесь можно говорить, лишь если интенсивность флуктуаций достаточно велика. При этом оценка вероятности вырождения получается аналогичной случаю возмущения  $\alpha_0$  и дается выражением (9.2).

Перейдем к модели популяции с возмущением мальтузианского параметра случайным шумом постоянной интенсивности (см. уравнение (8.5)). Очевидно, что в этом случае  $r_2 = \infty$  является также отталкивающей границей, а все остальные точки положительной полуоси, включая и  $N = 0$ , являются притягивающими и достижимыми. Чтобы случайный процесс  $N(t)$  не терял биологического смысла при переходе через нуль, необходимо эту точку определить как поглощающую. Это требование является несколько неестественным, но уже из уравнения (8.5) видно, что при попадании численности в нуль популяция продолжает существовать благодаря ненулевым случайным флуктуациям. Для выяснения поведения  $N(t)$  и, в частности, оценки вероятности вырождения целесообразно рассмотреть случайный процесс  $N(t)$  на всей действительной оси, что (хотя это и лишено биологического смысла) помогает выяснить интересующие нас особенности динамики. Тогда  $r = -\infty$  является притягивающей и достижимой границей. Кроме того, на левой полуоси снос направлен к  $-\infty$ , следовательно, при не очень больших интенсивностях флуктуаций  $\sigma$  процесс  $N(t)$  будет с подавляющей вероятностью двигаться влево и чем дальше, тем быстрее. Со временем почти все траектории окажутся в окрестности  $r = -\infty$ , т.е. процесс вырождается почти наверняка (переходит справа через нуль) для достаточно больших  $t$ . При малых  $t$  для оценки вероятности вырождения, как и в предыдущих случаях, можно воспользоваться линейным приближением. Тогда  $N(t)$  будет управляться гауссовским законом, что с учетом поглощающего экрана в нуле дает оценку

$$P_{\text{выр}} \approx 1 - 2\Phi_0 \left( \frac{N_0}{\sigma \sqrt{t}} \right),$$

откуда видно, что вырождение определяется отношением численности популяции к интенсивности возмущений.

## § 10. Динамика численности популяций на больших интервалах времени

Кроме классификации границ к качественным моделям изучения случайных процессов следует отнести исследование таких свойств, которые проявляются на всей области определения и характерны для процесса в целом на больших интервалах времени. К этим свойствам, в первую очередь относятся возвратность по отношению к той или иной области, наличие стационарного распределения и условия устойчивости равновесного решения соответствующего динамического уравнения.

Остановимся на свойстве возвратности. По определению, для возвратного относительно интервала регулярности  $(r_1, r_2)$  процесса  $N(t)$  справедливо условие  $P\{\tau(r_i, N) < \tau\} = 1$ , где  $\tau(r_i, N)$  — момент выхода случайного процесса из множества  $(r_i, N]$ , а  $\tau$ , как и ранее, — момент выхода процесса из  $(r_1; r_2)$ . Смысл этого условия заключается в том, что траектории  $N(t)$  с вероятностью единица выходят через внутреннюю точку из любого интервала, содержащего границу. Таким образом, возвратный процесс всегда принадлежит интервалу регулярности и не выходит за границы, являющиеся в этом случае отталкивающими. Для популяций, описываемых такими процессами, характерны пребывание большую часть времени в окрестности равновесных состояний, определяемых соответствующими динамическими уравнениями, и соответственно малые вероятности вырождения и всплеск численности. В формальном плане возвратность связана с неинтегрируемостью вспомогательной функции  $R_1(N)$  вблизи границ процесса  $N(t)$ .

Рассмотрим теперь условия существования стационарного распределения. Последнее представляет собой не зависящую от времени и начальных условий функцию плотности распределения переходной вероятности  $p_0(N)$  данного случайного процесса  $N(t)$ , которая может устанавливаться при  $t \rightarrow \infty$ . Иначе говоря, процесс, обладающий стационарным распределением, за достаточно большое время перестает практически зависеть от начальных условий и времени. Это означает, что для таких достаточно долго существующих в случайной среде систем характерно установление стационарного распределения численности. Математически стационарное распределение соответствует решению уравнения Колмогорова при условии  $\partial p_0 / \partial t = 0$ . Существование  $p_0(N)$  обеспечивается интегрируемостью введенной ранее функции  $R_2(N)$  на интервале  $(r_1, r_2)$ . В одномерном случае

$$p_0(N) = \frac{C}{\sigma^2(N)} \exp \left\{ 2 \int \frac{F(N)}{\sigma^2(N)} dN \right\},$$

где константа  $C$  определяется из условия нормировки. Стационар-

ное распределение представляет интерес в тех случаях, когда популяция существует длительное время в достаточно стабильных, но недетерминистских условиях.

Перейдем к качественному анализу стохастической логистической модели, которую запишем в виде

$$\frac{dN}{dt} = \alpha_0 N - \gamma_0 N^2 + \sigma(N) \xi. \quad (10.1)$$

Напомним, что интенсивность случайных флуктуаций  $\sigma(N)$  может различным образом зависеть от численности  $N$ . Например, если возмущения связаны с мальтузианским параметром, то  $\alpha = \alpha_0 + \sigma_\alpha \xi$ , тогда  $\sigma(N) \sim N$ , а при возмущениях коэффициента конкуренции  $\gamma = \gamma_0 + \sigma_\gamma \xi$ , то  $\sigma(N) \sim N^2$ .

Рассмотрим условия возвратности процесса, определяемого уравнением (10.1). Как уже указывалось, это явление имеет место для интервала регулярности процесса  $N(t)$  ( $\sigma(N) \neq 0$ ;  $N \in (r_1, r_2)$ ) при отталкивающих границах. Таким образом, из классификации границ следует, что свойство возвратности характерно лишь для случайных процессов, порождаемых флуктуациями коэффициента конкуренции, а при флуктуациях  $\alpha$  — лишь при  $\sigma_\alpha^2 \leq \epsilon$ , т.е. при достаточно низкой их интенсивности. Тогда логистические популяции, возмущаемые белым шумом, не вырождаются и не достигают больших размеров, однако значительные колебания численности в пределах значений  $(r_1, r_2)$  вполне вероятны.

Что касается стационарного распределения, то из анализа интегрируемости функции  $R_2$  следует, что  $p_0(N)$  существует практически при тех же условиях, что и свойство возвратности. Так, при флуктуациях коэффициента  $\gamma_0$  стационарное распределение существует всегда и имеет вид

$$p_0(N) = \frac{C}{N^4} \exp \left\{ -\frac{\gamma_0}{\sigma_\gamma^2} \left( \frac{N^*}{2N^2} - \frac{1}{N} \right) \right\}, \quad (10.2)$$

а при возмущении  $\alpha_0$  существует лишь при  $\sigma_\alpha^2 < \alpha_0$  и равно

$$p_0(N) = CN^{(\alpha_0/\sigma_\alpha^2)-2} \exp \left\{ -\frac{\gamma_0}{\sigma_\alpha^2} N \right\}. \quad (10.3)$$

Константа  $C$  определяется из условия  $\int_0^\infty p_0(N) dN = 1$ .

Такие распределения вероятностей устанавливаются со временем в динамике численности популяций, возмущаемых белым шумом с интенсивностью, пропорциональной численности в первой и второй степени. При постоянной интенсивности возмущений ( $\sigma(N) = \text{const}$ ) с вероятностью единица случайный процесс  $N(t)$  со временем выходит из допустимой области через нулевую грани-

цу и стационарного распределения не существует. При жестко коррелированном возмущении коэффициентов  $\alpha_0$  и  $\gamma_0$  стационарное распределение также не устанавливается в связи с тем, что точка  $N^*$  притягивающая и недостижимая, процесс  $N(t)$  в ней вырождается ввиду быстрого ухода функции плотности на бесконечность.

Стационарные распределения (10.2) и (10.3), устанавливающиеся при случайных флуктуациях  $\alpha_0$  и  $\gamma_0$ , изображены соответственно на рис. 126. Из рис. 126, а видно, что при возмущении коэффициента конкуренции всегда устанавливается унимодальное распределение, причем наиболее вероятное значение численности  $\hat{N}$  всегда меньше равновесного:

$$\hat{N} = N^* (1 - 2\sigma_\gamma^2/\alpha_0).$$

Если интенсивность возмущений убывает ( $\sigma_\gamma \rightarrow 0$ ), то стационар-

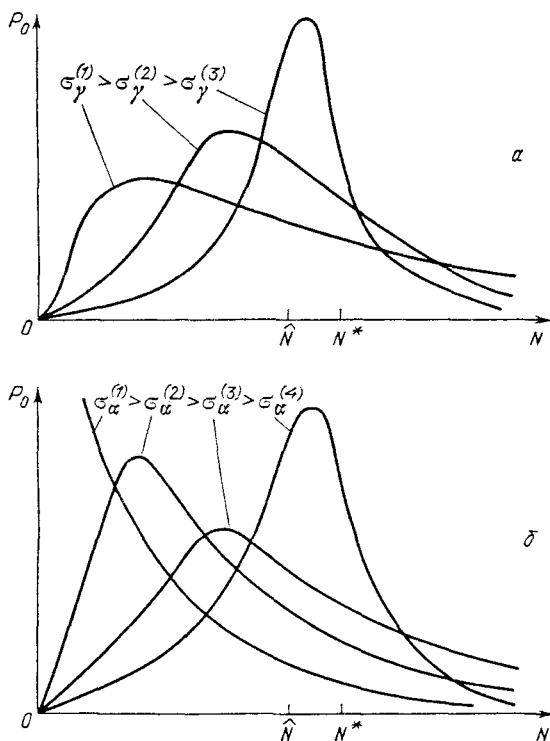


Рис. 126. Стационарное распределение численности популяции при флуктуациях коэффициентов  $\gamma_0$  (а) и  $\alpha_0$  (б)

ное распределение стремится к  $\delta$ -функции в точке  $\hat{N} = N^*$ . С ростом интенсивности  $\sigma_\gamma$  траектории системы как бы "размазываются" по всей оси  $N$ , т.е. становятся почти равновероятны любые значения численности.

При флуктуациях мальтузианского параметра картина несколько иная (рис. 126, б). Если возмущения малы ( $\sigma_\alpha^2 < \alpha_0/2$ ), то распределение унимодально и наиболее вероятное значение приближенно оценивается как

$$\hat{N} \approx N^* \left( 1 - \frac{4\sigma_\alpha^2}{\gamma_0} N^* \right)$$

и стремится к стационарному  $N^*$  при  $\sigma_\alpha \rightarrow 0$ .

Значение экстремума распределения  $p_0(N)$  зависит от отношения  $\alpha_0/\sigma_\alpha^2$  немонотонно и с ростом  $\sigma_\alpha$  сначала убывает, а по мере приближения  $\sigma_\alpha^2$  к  $\alpha_0/2$  начинает возрастать (при этом  $\hat{N}$  убывает) и, более того, при  $\alpha_0 > \sigma_\alpha^2 > \alpha_0/2$  распределение становится неограниченным, хотя и интегрируемым. Таким образом, когда флуктуации мальтузианского параметра малы, то распределение численности концентрируется около равновесного значения. По мере роста флуктуаций наиболее вероятными становятся меньшие численности, и с дальнейшим ростом интенсивности возмущений они приближаются к нулю, т.е. типичным состоянием в популяции становятся предельно низкие численности. Заметим, что если  $\sigma_\alpha^2 > \alpha_0$ , то стационарное распределение вообще не существует, популяция в этом случае вырождается.

В заключение отметим, что если обсуждаемые уравнения динамики популяций понимать в смысле Стратоновича, то картина приведенных результатов качественного анализа получается аналогичной, с той разницей, что в случае возмущений мальтузианского параметра границей перехода от притяжения к отталкиванию в нуле является условие  $\sigma_\alpha^2 \leq 2\alpha_0$  (а не  $\sigma_\alpha^2 \leq \alpha_0$ ) и соответственно меняется условие существования стационарного распределения. Это означает, что если структура случайных возмущений удовлетворяет схеме Стратоновича, то условия на допустимую интенсивность (например, с точки зрения вырождения) являются более слабыми.

## § 11. Проблема критической численности популяции и размера заповедной территории

Сейчас уже ни у кого не вызывает сомнения, что необходимо сохранить образцы основных подсистем биосферы: типичные ландшафты, биогеоценозы, сообщества и популяции, их видовую и генотипическую структуру. Другими словами, речь идет о созда-



нии и поддержании банков экологической и генетической информации, которые в определенных формах уже существуют в настоящее время и называются заповедниками, заказниками, национальными парками и т.д. Решение такой задачи достаточно очевидно, если создание заповедников не имеет никаких ограничений, т.е. если в каждом случае заповедный режим можно устанавливать на сколь угодно обширной территории. Если следовать этой логике, то наилучшим будет объявление заповедником всей биосферы Земли — решение правильное, но невыполнимое. Реально же мы должны решать эту задачу в условиях жестких ограничений: территориальных, хозяйственных, экономических. Поэтому любое решение будет представлять собой разумный компромисс между противоречивыми требованиями. При этом математические модели могут помочь получению некоторых минимальных оценок, нарушение которых будет приводить к нестабильности моделируемого объекта просто в силу характера взаимодействий внутри объекта и объекта со средой.

Рассмотрим популяцию вида, особи которого обладают ярко выраженным территориальным поведением, так что для нормального существования особи требуется  $s$  единиц территории. Тогда для поддержания популяции из  $N$  особей требуется территория размером  $sN$ . Если теперь нам задан размер заповедной территории  $S$ , то достаточен ли он для сохранения упомянутой выше популяции? Каким должен быть размер  $S$ , чтобы обеспечить существование этой популяции?

Если бы популяция имела строго фиксированные характеристики рождаемости и смертности и жила в детерминистской среде, то для ее сохранения достаточно было бы поддерживать существование одной пары особей (если мы не касаемся вопроса о сохранении генофонда популяции). Однако этого недостаточно, когда характеристики популяции и среды ее обитания подвержены случайным колебаниям (как это и бывает в природе).

Будем считать, что случайным возмущениям подвержен естественный прирост популяции (мальтузианский параметр). Если обратиться к известным в теоретической экологии типам стратегии выживания, то можно сказать, что подобное представление уместно для видов с так называемой  $r$ -стратегией, реагирующих на временную неоднородность условий среды флуктуациями естественного прироста популяции.

При этих предположениях стохастическую динамику популяции можно описать уравнением (8.2). Проведя наблюдения над популяцией, можно вычислить как  $\alpha_0$  (среднее), так и его дисперсию  $\sigma_\alpha^2$ . Здесь возможны два варианта. Если  $\alpha_0 > \sigma_\alpha^2$ , то можно надеяться, что популяция не выродится (в смысле численности), и здесь основные оценки будут связаны с генетическими факторами вырож-

дения. Если же  $\alpha_0 < \sigma_\alpha^2$ , то, наряду с генетическим вырождением, здесь можно ожидать и вырождение по численности (пороговое вырождение).

Рассмотрим случай, когда  $\alpha_0 > \sigma_\alpha^2$ . Выше мы отмечали, что в этом случае всегда существуют генетические факторы вырождения, накладывающие ограничения на нижнюю границу численности — она должна быть ненулевой. Например, исходя из опыта животноводов, которые заметили, что плодовитость в малых популяциях животных начинает резко падать, когда коэффициент инбридинга ( $f$ ) становится равным  $0,5 \div 0,6$ , можно задать критическую численность  $N_{кр}$  по фактору инбридинга. Известно, что

$$f \approx 1 - \left( 1 - \frac{1}{2N_{кр}} \right)^{t_i}, \quad (11.2)$$

где  $t_i$  — время в поколениях. Взяв  $f = 0,5$ , из (11.2) получим

$$N_{кр} \approx 0,72 t_i. \quad (11.3)$$

Возможны и другие способы оценки  $N_{кр}$ . Самый простой способ — это считать, что критическая численность равна паре взрослых особей. Если же в размножении участвует не вся взрослая часть популяции, а только лишь ее некоторая доля (например, у волков эта доля составляет одну треть), то соответственно увеличивается и критическая численность.

Известно (см. § 10, формула (10.3)), что при  $\sigma_\alpha^2 < \alpha_0$  случайный процесс, определенный (8.2), имеет стационарное распределение вероятностей

$$p_0(N) = CN^{\frac{\alpha_0}{\sigma_\alpha^2} - 2} \cdot \exp \left\{ - \frac{\alpha_0 N}{\sigma_\alpha^2 K} \right\}, \quad (11.4)$$

где  $C$  — нормировочная константа,  $K$  — емкость среды ( $K = \alpha_0/\gamma_0$ ). Тогда для вероятности пересечения границы  $N = N_{кр}$  при  $t \rightarrow \infty$  получим

$$P_{выр} = \int_0^{N_{кр}} p_0(N) dN = \gamma(x, a)/\Gamma(a),$$

$$C = \frac{(a+1)^a}{\Gamma(a)K^a}, \quad a = \alpha_0/\sigma_\alpha^2 - 1, \quad (11.5)$$

$$x = N_{кр}/K,$$

где  $\Gamma(a)$  — гамма-функция Эйлера,  $\gamma(x, a)$  — неполная гамма-функция.

Чтобы сделать рассмотрение более наглядным, упростим выражение (11.5). Считая, что  $N_{кр} \ll K$  и  $a > 0$ , вместо (11.5) можно записать

$$P_{выр} \approx \frac{x^a}{\Gamma(a+1)} = \frac{(a+1)^a}{\Gamma(a+1)} \left( \frac{N_{кр}}{K} \right)^a. \quad (11.6)$$

Затем, задавая заранее вероятность вырождения, мы можем получить зависимость  $K/N_{кр}$ , т.е. относительной емкости среды от  $\alpha_0/\sigma_\alpha^2$  — относительной интенсивности флуктуаций:

$$K/N_{кр} = (a+1) [P_{выр} \Gamma(a+1)]^{-1/a}. \quad (11.7)$$

Эта зависимость для  $P_{выр} = 0,05$  изображена на рис. 127. Если теперь нам заданы  $N_{кр}$ ,  $\alpha_0$  и  $\sigma_\alpha^2$ , то не составляет особого труда определить площадь охраняемой территории.

Продемонстрируем на примере имеющихся данных, как можно оценить минимальный размер природного резервата, призванного обеспечить непродолжительное (в течение 50 лет) сохранение видов собачьих, например волков. Приведем сначала имеющиеся данные.

1. Плотность популяции волков (при которой поддерживается нормальная жизнедеятельность) составляет около одной взрослой особи на  $20 \text{ км}^2$  —  $s = 20 \text{ км}^2$  (для условий центра и Севера России).

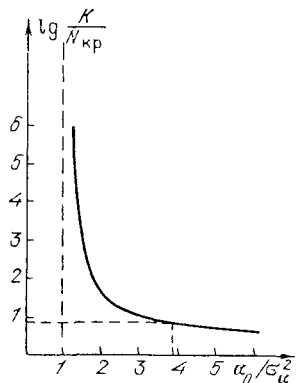


Рис. 127. Зависимость относительной емкости среды от относительной интенсивности флуктуаций мальтузианского параметра

2. В размножении принимает участие примерно 1/3 от общей численности взрослых особей.

3. Как правило, каждый год в выводке насчитывается от 2–3 до 8–9 волчат (в среднем 5–6).

Приступим теперь к вычислению  $K$ . В качестве критической численности взрослой популяции возьмем значение  $N_{кр} = 6$  (чтобы каждый год в среднем была одна репродуктивная пара). Будем считать, что мальтузианский параметр в основном определяется

плодовитостью. Тогда  $\alpha_0 = 6$  особей/год. Считая, что размах колебаний плодовитости равен  $4\sigma$  (в этот интервал попадает около 95% всех значений плодовитости), мы получим  $\sigma_\alpha = (8-3)/4 = 1,25$  и  $\alpha_0/\sigma_\alpha^2 = 3,84$ . Этому значению соответствует величина  $K/N_{кр} \approx 6,7$ . Тогда  $K \approx 40$  особей, а учитывая, что  $s = 20$  км<sup>2</sup>, мы получим следующее значение величины охраняемой территории:  $S \approx 800$  км<sup>2</sup>. Конечно, это очень грубая оценка, для более точных нужна и более надежная информация (по крайней мере для оценки  $\alpha_0$  и  $\sigma_\alpha$ ), но в качестве первого приближения можно воспользоваться и этой. По крайней мере этот пример достаточно хорошо иллюстрирует саму методику оценок.

## § 12. Поведение популяции с множественными положениями равновесия

В гл. I мы рассмотрели пример популяции, в которой возникает еще одно нетривиальное равновесие (популяция с нижним критическим порогом численности или популяция типа Олли). Вообще "эффект Олли", т.е. увеличение скорости роста популяции при объединении отдельных особей во взаимодействующие группы (самым простым примером такого объединения служит возникновение репродуктивных пар) может приводить к возникновению нескольких нетривиальных положений равновесия. Переход популяции из одного состояния в другое может происходить как вследствие естественной эволюции системы, так и под действием случайных возмущений. Иногда с такими переходами связывают понятие "эластичности" сообщества. Точнее, система считается "эластичной", если случайные воздействия не разрушают ее, а приводят в другое стационарное состояние. Среди равновесных точек системы могут встречаться как устойчивые, в окрестности которых система будет проводить большую часть времени, так и неустойчивые, которые связаны с границами областей притяжения устойчивых состояний.

Благодаря примитивной внутривидовой кооперации создаются благоприятные условия для увеличения прироста численности и достижения некоторого "оптимального" промежуточного размера популяции, который, однако, ограничивается сверху явлением "перенаселенности", связанным, например, с ограниченной емкостью среды. В этом случае популяции (при общей большой численности) может состоять из нескольких слабо связанных групп особей, пищевая специализация в этих группах будет ослаблять внутривидовую конкуренцию и способствовать увеличению численности. При этом воздействие случайных факторов может возвращать популяцию к относительно меньшей численности, т.е. переводить в другое стационарное состояние, когда компенса-

торные механизмы всей популяции сдерживают дальнейший рост. Возможность таких случайных переходов мы продемонстрируем на примере динамики стохастического аналога модели с четырьмя состояниями равновесия: двумя устойчивыми и двумя неустойчивыми. С такого типа моделями мы уже встречались в гл. I. Стохастическую модель можно записать в виде

$$\frac{dN}{dt} = Nf(N) + \sigma \dot{\xi} \quad (12.1)$$

где  $f(N)$  — мальтузианская функция популяции (см. рис. 128),  $\sigma$  — интенсивность случайного воздействия, считаемая малой,  $\dot{\xi}$  — белый шум единичной интенсивности (производная винеровского процесса).

Как видно из рис. 128, при отсутствии случайных возмущений популяция имеет три нетривиальных равновесия:  $a$  и  $c$  (или  $a'$  и  $c'$ ) — устойчивые и  $b$  — неустойчивое. (На этом рисунке мы изобразили два варианта мальтузианской функции: в первом устойчивые равновесия достаточно далеко отстоят друг от друга, во втором — они близки друг к другу). Заметим, что невозмущенная детерминистская популяция в зависимости от начальных

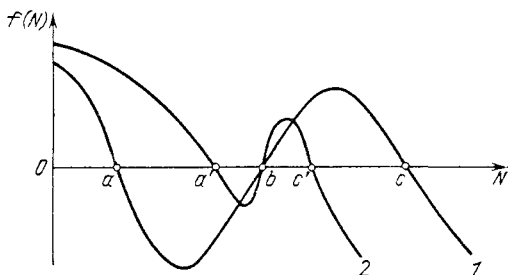


Рис. 128. Мальтузианские функции популяции с множественными положениями равновесия

условий будет находиться либо в окрестности точки  $a$  ( $a'$ ), либо  $c$  ( $c'$ ), переходы из окрестности одной точки в окрестность другой и обратно невозможны.

Рассмотрим возмущенное движение, когда  $N(t)$  будет случайным процессом. Воспользуемся методом квазипотенциала, который позволяет дать оценки вероятности перехода  $P$  и математического ожидания  $\tau$  времени нахождения блуждающей частицы в областях притяжения устойчивых равновесий. Выход на границу области происходит в окрестности точки, где достигает минимума

значение квазипотенциала:

$$U(N) = - \int N f(N) dN + C, \quad (12.2)$$

где константа  $C$  определяется из условия  $U(0) = 0$ . Мы на задаем конкретного вида функции  $f(N)$ , но ясно, что характер зависимости квазипотенциала от  $N$  будет таким, как это изображено на рис. 129. Ясно, что мы всегда можем так подобрать как сами функции, так и расстояния между точками  $a$  и  $c$  ( $a'$  и  $c'$ ), чтобы в одном случае  $U(b) > 0$  (кривая 1), а в другом  $U(b) < 0$  (кривая 2).

Диффузионное движение против направления невозмущенного движения является маловероятным по сравнению с движением вдоль невозмущенной траектории, однако оно (с выходом на границу в окрестности точки минимума  $U$ ) происходит с гораздо большей вероятностью, чем любое другое возмущенное движение. Оценки  $p$ ,  $\tau$  определяются значением квазипотенциала в стационарных точках. Заметим, что  $U(a) < 0$ , а  $U(c)$  может быть как положительным, так и отрицательным. Рассмотрим различные случаи.

1.  $U(b) > 0$ , что, как правило, имеет место при значительном расстоянии между устойчивыми положениями равновесия (рис. 129, кривая 1). Если в начальный момент времени популяция находится в окрестности  $a$ , то ее выход из области притяжения значительно

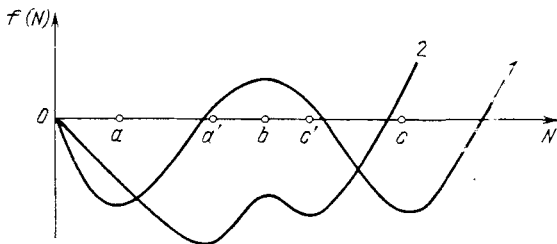


Рис. 129. Вид квазипотенциала как функции численности для двух вариантов мальтузианской функции

более вероятен в точке  $N^* = 0$  ( $U(b) > U(0) = 0$ ), которую мы будем рассматривать как поглощающую границу. В этом случае популяция вырождается за характерное время  $\tau_{a0} \sim \exp\{-2U(a)/\sigma^2\}$ . Если вначале популяция находится в окрестности  $c$ , то выход ее из области притяжения  $c$  аналогично произойдет на левом конце ( $U(b) < U(\infty)$ ) и популяция перейдет в окрестность  $a$  за время  $\tau_{ca} \sim \exp\{-2[U(c) - U(b)]/\sigma^2\}$ , и далее она вырождается (как и в предыдущем случае). Таким образом, при  $U(b) > 0$  популяция

некоторое время ( $\sim \tau_{a0} + \tau_{ca}$ ) проводит в окрестности равновесных состояний, но тем не менее вырождается.

2.  $U(b) < 0$ , что обычно имеет место для незначительно различающихся устойчивых положений равновесия (рис. 129, кривая 2). Пусть в начальный момент популяция находится в окрестности  $a$ . Тогда ее выход из области притяжения произойдет через точку  $b$  ( $U(b) < 0$ ), и среднее время пребывания популяции на интервале  $(0; b)$  равно  $\tau_{ab} \sim \exp\{-2[U(a) - U(b)]/\sigma^2\}$ . Если в начальный момент  $N_0 > b$ , то выход из области притяжения произойдет в точке  $N^* = b$  ( $U(b) < U(\infty)$ ), а характерное время, в течение которого популяция будет находиться в окрестности  $c$ , равно  $\tau_{cb} \sim \exp\{-2[U(c) - U(b)]/\sigma^2\}$ . Таким образом, при  $U(b) < 0$  популяция большую часть времени будет проводить в окрестностях устойчивых положений равновесия  $a$  и  $c$ , но иногда будет переходить из одной области притяжения в другую, т.е. установится циклическое движение между двумя устойчивыми положениями равновесия с характерным временем перехода порядка  $(\tau_{cb} + \tau_{ab})$ . Заметим, что время, проводимое популяцией в окрестности соответствующих точек, определяется в данном случае "глубиной" потенциальной ямы, и оно тем больше, чем больше разность  $U(b) - U(a)$  или  $U(b) - U(c)$ . Если же разность  $U(a) - U(c) > 0$ , то популяция будет находиться в основном в окрестности точки  $c$ . В противном случае наиболее вероятным место пребывания популяции будет окрестность точки  $a$ .

Переходя к экологической интерпретации полученных результатов, напомним, что рассматривается модель популяции с четырьмя стационарными состояниями, два из которых устойчивы. Обратимся вновь к рис. 128. Если устойчивые положения равновесия  $a$  и  $c$  разделены большим диапазоном численности ( $a \ll b$ , кривая 1), то система вырождается за характерное время  $\tau \sim \exp\{-2U(a)/\sigma^2\}$ . В этом случае популяция сильно отличается от логистической, интервал положительного прироста популяции при малых численностях достаточно мал по сравнению с интервалом, где при средних численностях начинают сказываться механизмы, угнетающие рост популяции (и даже делающие его отрицательным). Это могут быть механизмы конкуренции, которые никак не компенсируются, например, механизмами коллективной адаптации, включающимися при более высоких значениях численности. В результате популяция просто не успевает дойти до этих численностей и вырождается под действием случайных возмущений.

Если же устойчивые положения равновесия расположены близко друг к другу ( $a \lesssim b$ , кривая 2), то популяция отличается от логистической лишь на небольшом интервале (по сравнению с  $(0, c)$ ). Действие угнетающих механизмов быстро прекращается с ростом  $N$  и стимулирующие механизмы типа коллективной адаптации вклю-

чаются при более низких численностях. В этом случае популяция не успевает выродиться, а с подавляющей вероятностью достигает устойчивого положения равновесия с высокой численностью. Но так как дальнейший рост ограничен (например, в связи с общей ограниченностью ресурсов), то популяция остается в окрестности этого устойчивого равновесия. Однако под действием случайных возмущений она может переходить в другое устойчивое равновесие с меньшей численностью и возвращаться обратно. В такой популяции со временем устанавливаются своеобразные циклы с переходом между двумя устойчивыми состояниями. Характерный период таких переходов  $T \sim \exp\{2[U(b) - U(a)]/\sigma^2\} + \exp\{2[U(b) - U(c)]/\sigma^2\}$ , а вероятность зависит только от внутренних свойств популяций (разности численностей в положениях равновесия). При этом большую часть времени система проводит в окрестности того состояния, область притяжения которого больше, что в данном случае и определяет степень устойчивости равновесия, если под ней понимать характерное время пребывания системы в соответствующей области притяжения. Такая картина динамики является характерной для систем со многими равновесными режимами — не только популяций, но и более сложных многовидовых сообществ.

### § 13. Библиография и комментарии

§ 1. Первое исследование стохастической модели динамики численности популяции принадлежит Феллеру:

Feller W. Die Grundlagen der vollerrashen Theory des Kampfes und dascin in wahrrscheinlichkeitstheoretischen Behandlung//Acta Biotheoretika. — 1939. — № 5. — P. 1—40.

Он рассматривал стохастический аналог логистической модели с непрерывным временем и дискретной численностью. Дискретные во времени и в пространстве модели популяций исследовались позднее в работах Кендала:

Kendal D. Stochastic processes and population growth//J. Roy. Statist. Soc. — 1949. — № 11. — P. 230—264.

Позднее М. Кимура, исследуя непрерывные модели диффузионного типа, возникающие в популяционной генетике, получил аналитические решения уравнений Колмогорова для многих интересных (как в генетике, так и в экологии) типов коэффициентов сноса и диффузии.

Kimura M. Some problems of stochastic processes in genetics//Ann. Math. Statist. — 1957. — № 28. — P. 882—901.

Однако бурный рост числа работ, посвященных стохастическим моделям в экологии, начался практически с конца 60-х годов. Это было вызвано, во-первых, назревшей необходимостью понять,



как влияют случайные флуктуации на динамику биологических сообществ, а во-вторых, с возможностью применения методов анализа случайных процессов, получивших к этому времени достаточно широкое и глубокое развитие. Особенно это касается аппарата марковских процессов, для которых существуют довольно эффективные средства исследований. Несмотря на некоторые сложности применения этих средств, достигнуты определенные успехи в различных прикладных областях и, в частности, в математической экологии. Аппарат марковских цепей применяется в исследовании дискретных моделей популяций. Здесь в первую очередь необходимо отметить работы:

Карев Г.П. Об интегральном представлении параметров стохастических моделей популяций//Кибернетические модели в биологии. — Новосибирск, 1974;

Roughgarden J.A. Simple model for population dynamics in stochastic environments//Amer. Natur. — 1975. — № 109. — P. 713—736,

в которых исследованы вопросы вырождения и установления равновесий для широкого класса дискретных моделей популяций.

§ 3. Для более подробного ознакомления с аппаратом, который позволяет описывать случайный процесс с линейными возмущениями типа белого шума, можно рекомендовать большую статью

Феллер В. Одномерные диффузионные процессы//Математика. — 1958. — № 2. — С. 126—146.

Самым слабым местом в диффузионных моделях всегда остается проблема перехода от реальной системы к ее диффузионной модели — "физика" или, точнее, "биология" дела. . . Для ознакомления с этой "физикой" (только для физических систем) можно рекомендовать книги

Стратонович Р.Л. Избранные вопросы теории флуктуаций в радиотехнике. — М.: Сов. радио, 1961. — С. 172;

Стратонович Р.Л. Условные марковские процессы. — М.: Изд-во МГУ, 1966. — С. 108.

§ 4. Относительно вспомогательных приемов, позволяющих выявить особенности поведения процесса вблизи особых точек, см. уже указанную статью В. Феллера (1958).

В настоящее время существуют два подхода как к получению стохастических уравнений, так и к их содержательной интерпретации. Это подход Стратоновича (1961) и подход Ито:

Ито К. О стохастических дифференциальных уравнениях//Математика. — 1957. — № 1. — С. 78—116.

§ 5—10. В этих параграфах мы в основном следуем работам: Свирижев Ю.М., Сидорин А.П. О вырождении популяций и сообществ в случайной среде//Журн. общей биологии. — 1979. — Т. 40, № 6. — С. 851—859:

Сидорин А.П. Диффузионный подход к моделям популяций и биологических сообществ//Математические модели в экологии и генетике. — М.: Наука.

Интуитивно ясно, что даже при быстром росте популяций сильные случайные воздействия могут приводить к вырождению. Задача оценки вероятности и времени вырождения тесно связана с вопросом классификации границ для соответствующего случайного процесса. Здесь мы придерживались классификации, предложенной Феллером (1958).

Вопрос классификации границ и связанный с ним вопрос о вырождении модельных популяций при различных предположениях относительно их скорости роста и характера случайных возмущений рассматривался во многих работах. В работе

Keiding N. Extinction and exponential growth in a random environment//Theor. Pop. Biol. — 1975. — V. 5, № 8. — P. 117–158. классификация границ проведена с использованием подхода Стратоновича. Если придерживаться терминологии Прохорова и Розанова, то Кейдинг исследовал модель экспоненциального роста с интенсивностью случайных флуктуаций, пропорциональной  $\tau^2 N + \omega^2 N^2$ .

В статье

Feldman M., Roughgarden J. A population's stationary distribution and chance of extinction in stochastic environment with remarks on the theory of species packing//Theor. Pop. Biol. — 1975. — V. 7, № 12. — P. 197–207.

авторы рассматривают два различных подхода (Ито и Стратоновича) сначала к уравнению динамики популяции общего вида

$$\frac{dN}{dt} = f(N) + g(N)\xi,$$

а затем и к логистическому закону при различных моделях возмущений. Выполнение условий существования стационарного распределения исключает возможность вырождения популяции, причем по Ито и Стратоновичу эти условия различны. Так, например, если рассматривать динамическое уравнение

$$\frac{dN}{dt} = N(K - N),$$

где  $K = K_0 + \xi$  возмущается белым шумом интенсивности  $\sigma$ , то выражения стационарной плотности при использовании двух подходов соответственно запишутся:

$$P_{0I} = c_1 e^{-2N/\sigma^2} \cdot N^{2K_0/\sigma^2 - 2},$$
$$P_{0S} = c_2 e^{-2N/\sigma^2} \cdot N^{2K_0/\sigma^2 - 1}$$

Хотя качественно картины динамики аналогичны, однако условия вырождения и существования (интегрируемости)  $P_{01}$ ,  $P_{0s}$  различны.

Работ, в которых теория одномерных диффузионных процессов применялась для исследования стохастических моделей популяционной динамики, к настоящему времени насчитывается несколько десятков. Однако первой серьезной работой этой серии является работа

Levins R. The effect of random variations of different types on population growth//Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1969. – V. 64, № 4. – P. 1061–1065.

В ней рассмотрено влияние случайных возмущений различного типа на модели экспоненциального и логистического роста популяции. В первом случае численность популяции  $N$  описывалась уравнением

$$\frac{dN}{dt} = rN + \sigma \sqrt{N} \xi,$$

где  $r$  – мальтузианский параметр,  $\sigma$  – интенсивность случайного воздействия типа белого шума, пропорционального  $\sqrt{N}$ .

Условие  $\delta$ -коррелированности возмущений позволяет легко получить наглядные результаты. Так, для среднего значения  $\langle N \rangle$  и дисперсии  $\sigma_N^2$  численности популяции Левинсом получены следующие оценки:

$$\langle N \rangle = N_0 e^{\frac{1}{2}rt}, \quad \sigma_N^2 = \frac{\sigma^2}{4r} (e^{rt} - 1),$$

которые показывают, что среднее значение численности ведет себя в соответствии с детерминистской моделью, а дисперсия флуктуаций численности под действием случайных возмущений растет со временем.

Логистическую модель роста Левинс рассматривал в виде

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right),$$

В этом уравнении, кроме возмущений предыдущего типа, рассматривались случайные флуктуации мальтузианского параметра  $r$  и емкости среды  $K$  (так называемый параметрический шум). Кроме оценки первых моментов численности, им были получены выражения стационарных распределений вероятностей, которые могут устанавливаться в популяционной динамике за достаточно длительное время. Так, для возмущений описанного выше типа ( $\sigma \sqrt{N} \xi$ ) он получил следующую функцию стационарной

плотности:

$$P_0(N) = CN^{2(r/\sigma^2 - 1)} \left(1 - \frac{N}{K}\right)^{-2(r/\sigma^2 + 1)},$$

откуда видно, например, что такое распределение может существовать, лишь если  $\sigma^2 < r/2$ , т.е. интенсивность возмущений достаточно мала по сравнению с относительной скоростью роста популяции. Таким образом, Левинс, исследуя одним из первых случайные возмущения модельных популяций, получил следующие три основных результата: динамика средних значений численности практически совпадает с динамикой невозмущенной системы: дисперсия флуктуаций биомассы растет со временем (имеет место раскачка колебаний): при слабых возмущениях может устанавливаться стационарное распределение численности. Эти результаты в том или ином виде содержатся во многих последующих работах, например:

Свирижев Ю.М., Елизаров Е.Я. Математическое моделирование биологических систем//Проблемы космической биологии. Т. XX. — М.: Наука, 1972. — 158 с.

Carocelli R., Ricciardi M.A. A diffusion model for population growth in a random environment//Theor. Pop. Biol. — 1974. — V. 5, № 1. — P. 28—41;

Tuckwell H. A study of some diffusion models of population growth//Theor. Pop. Biol. — 1974. — V. 5, № 3. — P. 211—224.

Из новых работ этого направления укажем на

Rotenberg M. Diffusive logistic growth in deterministic and stochastic environments//J. Theor. Biol. — 1982. — V. 94, № 2. — P. 253—280.

В статье

Strebel D.E. Environmental fluctuations and extinction single species//Theor. Pop. Biol. — 1985. — V. 27, № 1. — P. 1—26.

рассматривается логистическая популяция, у которой емкость среды — пуассоновский процесс, и вычисляется вероятность выживания.

Очень полезна методическая статья

Turelli M. Random environment and stochastic calculus//Theor. Pop. Biol. — 1977. — V. 12, № 3. — P. 140—178.

В этой статье даются оценки вероятности и времени выживания популяции для различных мальтузианских функций и функций, описывающих интенсивность случайных возмущений.

§ 11. В такой форме задача об определении размера заповедной территории была поставлена в работе

Логофет Д.О., Свирижев Ю.М. Моделирование динамики биологических популяций и сообществ в условиях за-

поведного режима//Математическое моделирование биогеоэкологических процессов. — М.: Наука, 1985. — С. 25–37.

Данные о критической степени инбридинга и об экологии волка мы взяли из книг

Сулей М., Уилкоккс Б. Биология охраны природы/Пер. с англ. — М.: Мир, 1983. — С. 371.

и из книги

Наумов С.П., Кузьякин А.П. Жизнь животных. Млекопитающие, или звери. — М.: Просвещение, 1971. — С. 518.

§ 12. В этом параграфе мы использовали метод, описанный в книге

Вентцель А.Д., Фрейдлин М.И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. — М.: Наука, 1979 — 424 с.,

а само изложение следует работе

Сидорин А.П. Поведение популяции с несколькими стационарными состояниями в случайной среде//Математические модели в экологии и генетике. — М.: Наука, 1981. — 71 с.

Такой подход к проблеме вырождения, при котором в качестве меры устойчивости биологической системы рассматривается среднее время жизни популяции, был впервые предложен, по-видимому, в статьях

L u d w i g D. Persistence of dynamic system under random perturbation//SIAM Rev. 1975. — V. 17. — P. 605–640;

L u d w i g D. A singular perturbation problem in the theory of population extinction//SIAM-AMS Proc. — 1976. — № 10. — P. 87–104.

В работе

Фрейдлин М.И., Светлосанов В.А. О влиянии малых случайных возмущений на устойчивость состояний экологических систем//Журн. общей биологии. — 1976. — Т. 37, № 5. — С. 715–721.

к нескольким популяционным моделям был применен метод квазипотенциала и получены оценки времен вырождения популяций различных типов, возмущаемых белым шумом малой интенсивности. Среднее время жизни популяции в случайной среде такого типа определяется в основном равновесными значениями численностей, мальтузианским параметром популяции и интенсивностью флуктуаций.

## СООБЩЕСТВА В СЛУЧАЙНОЙ СРЕДЕ. СТОХАСТИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ И СТОХАСТИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ

### § 1. Введение

В предыдущей главе мы достаточно подробно исследовали стохастическую динамику отдельной популяции. Хотя больший интерес для нас представляют совокупности взаимодействующих популяций — сообщества и экосистемы, — но такое внимание к поведению отдельных популяций может быть оправдано следующими интуитивными соображениями. По-видимому, типичным механизмом разрушения сообщества является не вымирание многих видов (исключение составляют катастрофы — не в смысле Тома, а в смысле Кювье), а одного или нескольких сильно связанных видов, являющихся наиболее слабым звеном в сообществе.

В то же время естественно предположить, что остальные виды находятся вдали от критических условий, вероятнее всего в окрестности устойчивых стационарных состояний. Эти соображения позволяют существенно снизить размерность возможной постановки задачи и свести ее к уже решенным задачам о вырождении отдельных популяций. Однако во многих случаях, там где динамика взаимодействующих популяций зависит не столько от видовых характеристик каждой популяции, сколько от характера взаимодействия между ними, эти соображения нас не спасают и необходимо рассматривать уже не модели отдельных популяций, а модели сообществ. Простейшими из них являются сообщества двух конкурирующих за один ресурс популяций и сообщества типа "хищник-жертва".

Основные результаты исследования этих моделей в детерминистской постановке показывают, что при конкуренции один из видов (наиболее слабый) вымирает, в то время как другой (при наличии саморегулирования) достигает устойчивого состояния. Конкуренция не способствует стабильности системы, понимаемой как сохранение ее видового состава в течение длительного времени.

В системе "хищник-жертва" картина совершенно иная, а именно здесь возможен устойчивый режим колебаний численности

обоих видов. Таким образом, хищник оказывает как бы стабилизирующее действие на популяцию жертвы.

Что же будет происходить с этими элементарными сообществами в случайной среде?

## § 2. Вырождение конкурентного сообщества в случайной среде

Самую простую (вольтерровскую) модель конкурентного сообщества можно представить в виде

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1(\epsilon_1 - \alpha_1 N_1 - \gamma_1 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2(\epsilon_2 - \alpha_2 N_2 - \gamma_2 N_1).\end{aligned}\tag{2.1}$$

Здесь  $\epsilon_1, \epsilon_2$  — мальтузианские параметры популяций, коэффициенты  $\alpha_1, \alpha_2$  определяют напряженность (или интенсивность) внутривидовой, а  $\gamma_1, \gamma_2$  — межвидовой конкуренции. К сожалению, даже в этой постановке нам не удастся оценить вероятности вырождения. Это связано с отсутствием аналитических методов исследования многомерных (в том числе и двумерных) случайных процессов. Удалось это сделать лишь в линейном приближении (при линеаризации в окрестности нуля):

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= \gamma_1 N_2^* N_1 + \sigma_1 \dot{\xi}_1, \\ \frac{dN_2}{dt} &= \gamma_2 N_1^* N_2 + \sigma_2 \dot{\xi}_2.\end{aligned}\tag{2.2}$$

Так как мы рассматриваем задачу о вырождении, то линеаризация в окрестности нуля вполне естественна. Предполагается, что система возмущается белым шумом постоянной интенсивности  $\sigma_1, \sigma_2$ , причем коэффициент корреляции между  $\dot{\xi}_1$  и  $\dot{\xi}_2$  равен  $k$ .

Случайный процесс, определяемый системой (2.2), является регулярным на всей оси, причем его функция плотности переходной вероятности гауссова:

$$p_0 = \frac{1}{2\pi\sigma_1\sigma_2\sqrt{(1-k^2)t}} \exp\left\{-\frac{1}{2(1-k^2)t} \left[ \left( \frac{N_1 - N_{10}}{\sigma_1} \right)^2 - 2_2k \frac{N_1 - N_{10}}{\sigma_1} \cdot \frac{N_2 - N_{20}}{\sigma_2} + \left( \frac{N_2 - N_{20}}{\sigma} \right)^2 \right] \right\}.\tag{2.3}$$

Однако, в связи с тем что биологический смысл имеют лишь неотрицательные значения переменных, необходимо нулевые границы

считать поглощающими, тогда регулярная часть полного выражения плотности вероятности будет иметь вид

$$\begin{aligned} \tilde{p}(N_1, N_2) = & p_0(N_1; N_2) - p_0(-N_1; N_2) - p_0(N_1; -N_2) + \\ & + p_0(-N_1; -N_2). \end{aligned} \quad (2.4)$$

Сингулярная часть функции плотности соответствует вероятностной мере накапливающейся на нулевой границе биомассы, а полное выражение плотности имеет вид

$$p(N_1; N_2) = \tilde{p}(N_1, N_2) + \delta(N_1)p_2(N_2) + \delta(N_2)p_1(N_1).$$

Для дальнейшего рассмотрения введем следующие величины:

$p_{вн}$  — вероятность вырождения первого вида, при условии, что второй не выродился;

$p_{нв}$  — вероятность вырождения второго вида, при условии, что первый не выродился;

$p_{вв}$  — вероятность вырождения обоих видов;

$p_{нн}$  — вероятность невырождения ни одного из видов.

Заметим, что указанные варианты образуют полную группу событий и сумма соответствующих вероятностей равна единице. Кроме того, с использованием вероятностей  $p_1, p_2$  вырождения видов порознь для одномерной модели получим:

$$p_{нв} = 1 - p_1 - p_{нн},$$

$$p_{вн} = 1 - p_2 - p_{нн},$$

$$p_{вв} = -1 + p_1 + p_2 + p_{нн}.$$

Таким образом, для полного решения задачи достаточно найти  $p_{нн}$ , которое вычисляется как интеграл от функции плотности (2.4) по положительному квадранту. Переходя в плоскость  $(\xi, \eta)$  преобразованием (где для простоты  $\sigma_1 = \sigma_2 = \sigma$ )

$$\xi = \frac{N_1 - N_{10} + N_2 - N_{20}}{\sigma\sqrt{2(1+k)t}}, \quad \eta = \frac{-N_{10} + N_1 + N_2 - N_{20}}{\sigma\sqrt{2(1-k)t}},$$

мы тем самым сводим задачу нахождения  $p_{нн}$  к интегрированию функции

$$p_0(\xi, \eta) = \frac{1}{2\pi} \exp\left\{-\frac{1}{2}(\xi^2 + \eta^2)\right\}$$

по областям плоскости  $(\xi, \eta)$ , разделенных прямыми:

$$\begin{aligned} \eta_1 &= \frac{N_{10}}{\sigma} \sqrt{\frac{2}{(1-k)t}} + \sqrt{\frac{1+k}{1-k}} \xi, \\ \eta_2 &= -\frac{N_{20}}{\sigma} \sqrt{\frac{2}{(1-k)t}} + \sqrt{\frac{1+k}{1-k}} \xi. \end{aligned} \quad (2.5)$$



Качественный анализ поведения  $p_{\text{нн}}$  как функции коэффициента корреляции случайных воздействий  $k$ , дисперсии  $\sigma$  и начальных значений биомассы  $N_{10}, N_{20}$  обоих видов, показывает, что наиболее существенной является зависимость  $p_{\text{нн}}$  от  $k$ . Для жестко коррелированных возмущений ( $k \rightarrow +1$ ) вероятность невырождения ни одного из видов  $p_{\text{нн}}$  стремится к единице, а для возмущений с отрицательной корреляцией  $p_{\text{нн}}$  убывает. Понятно также, что уменьшение начальных биомасс и увеличение интенсивности возмущений приводит также к уменьшению  $p_{\text{нн}}$ . Переходя к экологическим интерпретациям, можно сказать, что к увеличению вероятности вырождения одного (или обоих) видов в сообществе приводят следующие явления: сокращение суммарной биомассы, увеличение интенсивности воздействий и антикоррелированность случайных флуктуаций. Это вполне соответствует интуитивным представлениям, что чем меньше численность видов, больше флуктуации и больше размах противоположных случайных возмущений каждого из видов, тем скорее произойдет вымирание одного из них, т.е. разрушение сообщества. При жесткой коррелированности случайных воздействий виды вероятнее будут вырождаться вместе, хотя это событие будет происходить реже чем в предыдущем случае. Независимые случайные воздействия приведут и к независимости процессов вырождения каждого из видов.

Рассмотренная задача хотя и является упрощенной, тем не менее дает представление о характере вырождения видов в случайной среде и является стохастической интерпретацией принципа исключения Гаузе.

### § 3. Еще раз о циклах в системе "хищник—жертва"

Перейдем к исследованию динамики системы "хищник—жертва" с трофической функцией достаточно общего вида (допускающей как равновесные точки, так и предельные циклы) в случайной среде.

В § 3 гл. VIII мы уже использовали метод Крылова—Боголюбова для анализа нелинейных колебаний в системе "хищник—жертва", в известном смысле близкой к вольтерровской. Если теперь при переходе к переменным, описывающим динамику амплитуды и фазы, ограничиваться членами порядка  $r^4$ , а не  $r^2$ , то получим уравнения вида

$$dr/d\tau = -\frac{\epsilon r}{2}(A + Br^2 + CR^4),$$

$$d\psi/d\tau = \sqrt{\mu} + \frac{\epsilon}{2}(A + Br^2 + CR^4), \quad (3.1)$$

где

$$A = \varphi'; \quad B = \frac{1}{8}(\mu\varphi' + \varphi'''),$$

$$C = \frac{1}{192}(\mu^2\varphi' + 2\mu\varphi''' + \varphi^{(V)})$$

(производные  $\varphi$  берутся в точке  $\xi = 0$ ).

Условие  $dr/d\tau = 0$  определяет амплитуду предельных циклов  $r_{1,2}^*$ :

$$r_{1,2}^* = \sqrt{\frac{-B \pm \sqrt{D}}{2C}}, \quad (3.2)$$

$$D = B^2 - 4AC.$$

В зависимости от знаков  $A, B, C, D$  получим следующие варианты динамики системы (3.1):

1)  $r^* = 0$  — устойчивое равновесие:  $A, B, C > 0$  или  $A, C > 0, B, D < 0$ ; предельных циклов нет;

2)  $r^* = 0$  — устойчивое равновесие, неустойчивый предельный цикл с амплитудой  $r = r_2^*$ :  $A > 0, B > 0, C < 0$  либо  $A > 0, B < 0, C < 0$ ;

3)  $r^* = 0$  — устойчивое равновесие,  $r = r_2^*$  — неустойчивый предельный цикл,  $r = r_1^*$  — устойчивый цикл ( $r_1^* > r_2^*$ ):  $A > 0, B < 0, C > 0, D > 0$ ;

4)  $r^* = 0$  — неустойчивое равновесие;  $A, B, C < 0$  или  $A < 0, B > 0, C < 0, D < 0$ , предельных циклов нет;

5)  $r^* = 0$  — неустойчивое равновесие,  $r = r_1^*$  — устойчивый предельный цикл с самовозбуждением из нуля  $A < 0, B > 0, C > 0$  либо  $A < 0, B < 0, C > 0$ ;

6)  $r^* = 0$  — неустойчивое равновесие,  $r = r_1^*$  — устойчивый предельный цикл с самовозбуждением,  $r = r_2^* > r_1^*$  — неустойчивый цикл:  $A < 0, B > 0, C < 0, D > 0$ .

Таким образом, вид трофической функции  $V$  задает соотношение между производными  $\varphi', \varphi''', \varphi^{(V)}$ , которое в свою очередь, определяет знаки  $A, B, C, D$  и тем самым поведение системы в окрестности равновесия.

Рассматривая так же, как в § 3 гл. VIII, конкретную параметризацию трофической функции

$$V = \frac{Ax^2}{K + x^2},$$

получим для величин  $A, B, C, D$  следующие выражения:

$$A = [(1 - 2b)/8][\mu + 1 - 24b(1 - b)], \quad A = 1 - 2b,$$

$$C = [(1 - 2b)/192]\{(\mu + 1)^2 - 48b(1 - b)[\mu + 5 - 40b(1 - b)]\}, \quad (3.3)$$

$$D = - [(1 - 2b)^2/192]\{(\mu + 1)^2 - 48b(1 - b)[\mu + 17 - 124b(1 - b)]\},$$

$$\left(b = \frac{m}{kA}\right).$$

В плоскости параметров  $(b, \mu)$  на рис. 130 представлены области знакопостоянства выражений (3.3). С учетом приведенной классификации стационарных решений получим следующую картину поведения системы (3.1). При  $b < 1/2$  точка  $r^* = 0$  представляет собой устойчивую стационарную точку. Здесь, кроме того, возможно появление неустойчивого предельного цикла (область I) и внешнего по отношению к нему устойчивого цикла (область II). Справа от критического значения  $b = 1/2$ ,  $r^* = 0$  неустойчивое равновесие. При этом возможно появление устойчивого предельного цикла (область III) и содержащего его неустойчивого цикла (область IV). Заметим, что в системе два предельных цикла возможны лишь при  $\mu \leq 17/7$  в узком диапазоне изменения параметра  $b$ . В свою очередь один предельный цикл возможен при  $\mu \leq 4$  в несколько более широком интервале значений  $b$ .

Дадим экологическую интерпретацию этих результатов. Напомним, что  $\mu = m/\alpha$  — отношение смертности хищника к мальтузианскому параметру жертвы, а параметр  $b = m/kA$  характеризует степень адаптации хищника (чем больше коэффициент полезного действия преобразования биомассы жертвы в биомассу хищника  $k$  и меньше смертность хищника  $m$ , тем меньше, при данной пре-

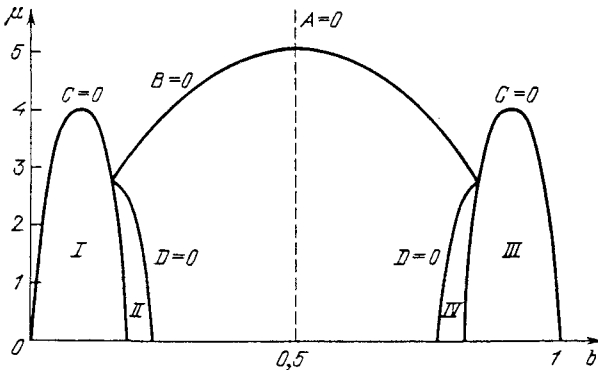


Рис. 130. Область различных типов динамики системы "хищник — жертва"

дельной скорости потребления жертвы  $A$ , значение параметра  $b$ ). Таким образом, предельный цикл в системе может возникать лишь при сравнительно небольших по отношению к скорости размножения жертвы смертностях хищника ( $m \lesssim 4\alpha$ ), а два предельных цикла — при еще меньших —  $m < 2\frac{3}{7}\alpha$ .

Рассмотрим теперь, как меняется динамика системы с ростом приспособленности хищника, т.е. с убыванием  $b$  от 1 до 0. Если приспособленность достаточно низкая, то предельные циклы отсутствуют, а равновесие является неустойчивым. С ростом приспособленности в окрестности этого равновесия возможно появление устойчивого цикла и далее внешнего неустойчивого. В зависимости от начальных условий (соотношения биомассы хищника и жертвы) система может либо терять устойчивость, т.е. уходить из окрестности равновесия, либо в ней будут со временем устанавливаться устойчивые колебания. Дальнейший рост приспособленности делает невозможным колебательный характер поведения системы. Однако при  $b < 1/2$  равновесие становится устойчивым, и далее могут возникать сначала два предельных цикла (неустойчивый внутри устойчивого), а затем устойчивый цикл пропадает и с ростом  $b$  пропадает и неустойчивый цикл.

Таким образом, при хорошей адаптации хищника в окрестности устойчивого равновесия могут возникать неустойчивый и устойчивый циклы, т.е. в зависимости от начальных условий система "хищник—жертва" либо стремится к равновесию, либо, колеблясь, уходит от него, либо в окрестности равновесия устанавливаются устойчивые колебания численностей обоих видов.

#### § 4. Воздействие случайных факторов на систему "хищник—жертва"

Перейдем теперь к изучению динамики системы, описываемой уравнениями (4.1) в случайной среде. Соответствующая стохастическая система будет иметь вид

$$\begin{aligned} \frac{dr}{d\tau} &= -\frac{\epsilon r}{2}(A + Br^2 + Cr^4) + \sigma_1 n_1, \\ \frac{d\psi}{d\tau} &= \sqrt{\mu} + \frac{\epsilon}{2}(A + Br^2 + Cr^4) + \sigma_2 n_2, \end{aligned} \quad (4.1)$$

где  $n_1, n_2, \delta$  — коррелированные белые шумы постоянной интенсивности.

Получение замкнутой системы для моментов в данном случае или решение уравнений Колмогорова в общем виде невозможны.

Однако для стационарной функции плотности переходной вероятности нетрудно получить явное выражение. Причем заметим, что функция плотности амплитуды  $p_0(r)$  не зависит от фазы  $\psi$ , а в интересующем нас стационарном случае фаза будет распределена равномерно на интервале  $(0; 2\pi)$  (если пренебречь набегом фаз, кратным  $2\pi$ ). Тогда, имея в виду, что  $r, \psi$  — полярные координаты, можно получить:

$$p_0(r) = E r \exp \left\{ -\frac{r^2}{\sigma^2} \left( A + \frac{B}{2} r^2 + \frac{C}{3} r^4 \right) \right\}, \quad (4.2)$$

где  $E$  — нормировочная константа.

Экстремумы функции  $p_0(r)$  определяют наиболее и наименее вероятные значения амплитуды колебаний  $r_m$  в рассматриваемой системе хищник — жертва. Уравнение для экстремумов находится из условия  $dp_0/dr = 0$  и имеет вид

$$r_m^2 (A + B r_m^2 + C r_m^4) = \sigma_1^2 / 2. \quad (4.3)$$

Это уравнение может иметь либо один, либо три действительных положительных корня. В первом случае плотность вероятности

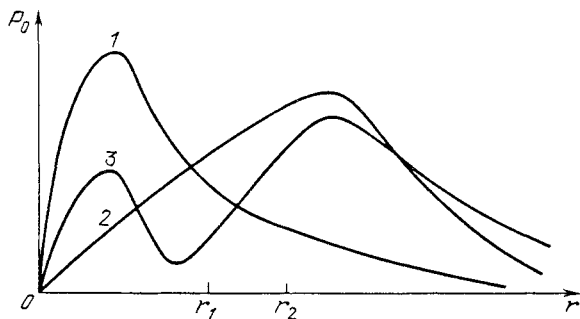


Рис. 131. Стационарное распределение амплитуды колебаний в системе "хищник — жертва"

(4.2) имеет один максимум, который может лежать либо в окрестности устойчивого равновесия ( $A, B, C > 0$ ) (рис. 131, кривая 1), либо в окрестности устойчивого предельного цикла (кривая 2), его существование обеспечивается выполнением условий  $A < 0, C > 0$ . Во втором случае два корня уравнения (4.3) соответствуют двум максимумам функции плотности (4.2), а третий — минимуму этой функции (рис. 131, кривая 3). Заметим, что наиболее вероятные значения амплитуды колебаний лежат в окрест-

ностях устойчивого равновесия и устойчивого цикла, а наименее вероятные – в окрестности неустойчивого цикла. Таким образом, последняя ситуация возможна лишь при наличии двух предельных циклов, причем внешнего – устойчивого. Она возникает при  $A > 0$ ,  $B < 0$ ,  $C > 0$ ,  $D > 0$ :

$$\sigma_1^2 < \frac{4}{27C^2} \left[ (B^2 - 3AC)(B + \sqrt{B^2 - 3AC}) - \frac{3}{2} ABC \right],$$

т.е. при ограниченной интенсивности случайных флуктуаций. Если последнее условие не выполняется, то плотность вероятности (4.2) становится унимодальной, т.е. достаточно сильные возмущения слишком сильно размывают картину и минимум пропадает.

При малых интенсивностях случайных флуктуаций нетрудно оценить наиболее и наименее вероятные значения амплитуды колебаний в окрестностях устойчивого равновесия и устойчивого и неустойчивого циклов соответственно:

$$r_m(e) \approx \sigma_1 / \sqrt{2A}, \quad r_m(C_y) \approx r_1 + \sigma_1^2 / 4r_1^3 \sqrt{D},$$

$$r_m(C_n) \approx r_2 - \sigma_1^2 / 4r_2^3 \sqrt{D}.$$

Увеличение амплитуды устойчивых колебаний и уменьшение для неустойчивых находится в соответствии с физическим смыслом равновесных режимов и объясняется смещением равновесия в процессах диссипации энергии (биомассы) и ее "подкачки" – естественной продукции сообщества.

Все описанные особенности взаимодействия видов приводят к четырем вариантам поведения системы в случайной среде на больших интервалах времени.

1. Уход траекторий системы из окрестности равновесия, т.е. потеря устойчивости. При этом уход может быть быстрым, если в этой окрестности нет устойчивого цикла ( $A < 0$ ,  $C < 0$ ), либо медленным, если есть устойчивый внутренний и неустойчивый внешний предельные циклы ( $A < 0$ ,  $B > 0$ ,  $C < 0$ ,  $D > 0$ ), тогда система может некоторое время провести в окрестности устойчивого цикла.

2. Диффузия траекторий вокруг устойчивого равновесия имеет место при отсутствии предельных циклов. Наиболее вероятное значение амплитуды случайных колебаний лежит в окрестности устойчивой точки ( $A > 0$ ,  $B > 0$ ,  $C > 0$ ).

3. Размывание устойчивого предельного цикла имеет место, если равновесное положение неустойчиво ( $A < 0$ ,  $C > 0$ ). При этом стационарное распределение унимодально, и максимум его лежит правее амплитуды предельного цикла.

4. Диффузия траекторий с наиболее вероятными значениями амплитуды случайных колебаний имеет место в окрестности устой-

чивого равновесия и внешнего устойчивого предельного цикла ( $A > 0$ ,  $B < 0$ ,  $C > 0$ ,  $D > 0$  и интенсивность возмущений достаточно мала).

Перейдем к экологической интерпретации полученных результатов.

Если равновесие неустойчиво (предельных циклов нет) или внешний цикл неустойчив, то численности обоих видов, испытывая сильные колебания, уходят из окрестности равновесия. Причем быстрое вырождение (в первой ситуации) наступает при низкой адаптации хищника, т.е. при его высокой смертности (по сравнению со скоростью размножения жертвы). Это означает, что слабый во всех отношениях хищник не способствует стабилизации системы и сам вымирает.

Также не стабилизирует сообщество и хищник "сильный во всех отношениях", т.е. хорошо адаптированный к данной жертве и с низкой относительной смертностью. При этом система обладает неустойчивым предельным циклом и, несмотря на устойчивость положения равновесия, вырождается в случайной среде (хищник выедает жертву и вследствие этого гибнет). Такая ситуация соответствует медленному вырождению.

Перейдем к интерпретации случаев, связанных с длительным сосуществованием хищника и жертвы. Понятно, что в отсутствие предельных циклов устойчивому равновесию будут соответствовать в случайной среде флуктуации численности, причем их амплитуда будет пропорциональна дисперсии возмущений. Такое явление будет происходить, если хищник имеет высокую относительную смертность и в то же время высокую степень приспособленности к данной жертве.

Еще одна возможность устойчивого сосуществования возникает здесь же, в узком диапазоне сравнительно высокой адаптации. При переходе к неустойчивому режиму с очень "хорошим" хищником может возникнуть устойчивый внешний предельный цикл, при котором диссипация биомассы уравнивается ее притоком в систему (высокой продуктивностью жертвы). Тогда возникает любопытная ситуация, когда наиболее вероятными являются два характерных значения амплитуды случайных колебаний. Одни происходят вблизи равновесия, другие — вблизи предельного цикла, причем возможны более или менее частые переходы между этими режимами.

И, наконец, последняя устойчивая ситуация возникает при очень низких приспособленности и смертности хищника. Здесь устойчивый цикл лишь "размывается" случайными возмущениями, что приводит к флуктуации в периодических колебаниях численности хищника и жертвы.

Таким образом, резюмируя сказанное, отметим, что разрушению системы "хищник – жертва" в случайной среде способствуют либо низкая смертность хищника (по сравнению со скоростью размножения жертвы) наряду с его высокой приспособленностью (высокой доступностью жертвы), либо высокая относительная смертность хищника, сочетающаяся с низкой степенью адаптации (труднодоступностью жертвы). Невыполнение хотя бы одного из условий позволяет простейшему сообществу, состоящему из хищника и жертвы, стабилизироваться в случайной среде.

## § 5. Устойчивость биологических сообществ в случайной среде.

### 1. Явление вырождения

Пусть динамика биологического сообщества из  $n$  видов описывается системой

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left( \epsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j \right), \quad i = 1, \dots, n. \quad (5.1)$$

Здесь  $N_i$  – численность  $i$ -го вида,  $\epsilon_i$  – коэффициент естественного прироста (или естественной смертности) для того же вида,  $\gamma_{ij}$  – матрица взаимодействия (матрица сообщества). Сообщества, описываемые моделями такого типа, называются вольтерровскими.

Переход к стохастическим моделям сообществ нетрудно осуществить, вводя случайный шум непосредственно в коэффициенты исходных уравнений. Например, если считать, что флуктуациям подвержена матрица взаимодействия  $\gamma_{ij} = \gamma_{ij}^0 + \sigma_{ij} \xi$ , то легко получить

$$\frac{dN_i}{dt} = \epsilon_i N_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij}^0 N_j N_i - \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} N_j N_i \xi, \quad (5.2)$$

здесь  $\sigma_{ij}$  – интенсивность флуктуаций во взаимодействии  $i$ -го и  $j$ -го видов;  $\xi$  – белый шум единичной интенсивности.

Поведение многомерного случайного процесса, определяемого динамическими уравнениями (5.2), полностью описывается многомерной функцией плотности переходной вероятности, получение которой в общем виде затруднительно. Если понимать уравнение (5.2) в смысле Стратоновича, то соответствующий инфинитезимальный оператор запишем в следующем виде:

$$L = \left( b(N), \frac{\partial}{\partial N} \right) + \frac{1}{2} \left( \sigma(N), \frac{\partial}{\partial N} \left( \sigma(N), \frac{\partial}{\partial N} \right) \right),$$

где  $b_i(N) = N_i (\epsilon_i + \sum_j \gamma_{ij}^0 N_j)$  – детерминированный вектор сноса,  $\sigma_i(N) = N_i \sum_j \sigma_{ij} N_j$  – интенсивность флуктуаций.



Оператор  $L$  имеет большое значение в исследовании стохастической устойчивости, которой будут посвящены следующие параграфы, а сейчас остановимся кратко на явлении вырождения.

Как и в одномерном случае, локальное поведение процесса определяется коэффициентами сноса и диффузии, однако классификация границ разработана только для одномерного процесса, а для  $n > 1$  можно привести лишь некоторые соображения. Во-первых, сама граница устроена много сложнее: помимо векторов типа  $\{N_1, \dots, N_{k-1}, 0, N_{k+1}, \dots, N_n\}$ , соответствующих вырождению  $k$ -го вида, в нее следует, вообще говоря, включить и векторы с несколькими нулевыми компонентами, представляющими одновременное вырождение соответствующих видов (вплоть до вырождения всего сообщества). Для границ первого типа можно предположить, что одномерная классификация сохраняется. В этом случае при условии, что лишь  $k$ -я компонента многомерного процесса находится вблизи границы, характер поведения в ее окрестности можно свести либо к притяжению (достижимому или нет), либо к отталкиванию, тем самым сведя задачу к одномерной. Однако вблизи координатных углов, когда несколько компонент близки к вырождению, такая классификация уже не проходит, что связано с более сложной картиной поведения траекторий.

Анализ характера вырождения и оценка интересующих нас вероятностей в общем случае также достаточно сложны. Оценка вероятности вырождения для многомерной системы выливается в оценку целого набора вероятностей вырождения  $k$  видов из  $n$  членов сообщества при условии, что  $n - k$  не выродились, причем  $k$  пробегает значения от 1 до  $n - (n - 1)$  раз (для каждого из видов). В принципе, такие оценки можно получить, интегрируя многомерную плотность распределения по соответствующим переменным, однако уже получение многомерной функции плотности в общем случае — непросто задача. В качестве примера рассмотрим сравнительно простую задачу о вырождении вольтерровского сообщества.

Соответствующую систему уравнений в линейном приближении (линеаризация в окрестности нуля) запишем в векторном виде:

$$\frac{dN}{dt} = N^* \Gamma N + \xi, \quad (5.3)$$

где  $N = \{N_i\}$  — вектор численностей (биомасс) отдельных видов,  $N^* = \text{diag}(N_i^*)$  — матрица, описывающая положение равновесия,  $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$  — матрица сообщества,  $\xi = \{\xi_i\}$  — вектор случайных возмущений, компоненты которого — единичные винеровские процессы,  $i = 1, \dots, n$ .  $\xi$  представляет собой  $n$ -мерный белый шум с корреляционной матрицей  $B$ , т.е.  $M\{\xi_i, \xi_j\} = B \cdot \delta(\tau)$ , где  $M$  — оператор осреднения,  $\delta(\tau)$  —  $\delta$ -функция.

Уравнение (5.3) задает  $n$ -мерный марковский процесс с плотностью распределения переходных вероятностей

$$p_0(N, N_0, t) = (2\pi \det D)^{-1/2} \exp \left\{ -\frac{1}{2} (N - N_n) D^{-1} (N - N_n)^T \right\}, \quad (5.4)$$

где  $N_n$  — вектор математических ожиданий  $N$ ,  $D^{-1}$  — матрица, обратная корреляционной матрице  $D$ .

При этом  $N_n$  и  $D$  определяются из уравнений

$$\dot{N}_m = N^* = \Gamma N_m, \quad \dot{D} = N^* \Gamma D + D \Gamma^T N^* + B,$$

имеющих решения

$$N_m = N_0 e^{N^* \Gamma t}, \quad D = \int_0^t e^{N^* \Gamma \tau} B e^{\Gamma^T N^* \tau} d\tau,$$

где  $N_0$  — вектор начальных численностей.

Для процесса  $N(t)$ , находящегося в окрестности начала координат (при малых  $N$ ), имея в виду, что  $e^{N^* \Gamma t} \approx E + N^* \Gamma t$ , можно приближенно записать:

$$N_m \approx N_0, \quad D \approx Bt.$$

Рассмотрим поглощающую границу  $\hat{L}$  как совокупность векторов  $\{(0, N_2, \dots, N_n) \dots (N_1, \dots, N_{k-1}, 0, N_{k+1}, \dots, N_n) \dots \dots (N_1, \dots, N_{n-1}, 0)\}$ . Для нахождения решения, удовлетворяющего нулевым граничным условиям на  $\hat{L}$ , применим многократно принцип отражения относительно различных координатных плоскостей при фиксированных остальных переменных. Тогда для положительных компонент можно записать совместную плотность переходной вероятности:

$$\begin{aligned} \tilde{p}(N, N_0, t) = p_0(N, t) = & \sum_{i_0=1}^n p_{i_0} + \sum_{i_0, i_1} p_{i_0 i_1} + \dots \\ & \dots + (-1)^{\nu} \sum_{i_0, \dots, i_{\nu}} p_{i_0, \dots, i_{\nu}} + p(-N, t), \end{aligned}$$

где  $p_{i_0, \dots, i_{\nu}}$  — плотность вероятности типа (5.4) с измененными знаками компонент  $N_{i_0}, N_{i_1}, \dots, i_{\nu}$ .

Заметим, что  $\tilde{p}(N, N_0, t) = 0$  для  $N \in \hat{L}$  и представляет собой регулярную часть общего выражения плотности вероятности, которое содержит в себе еще и сингулярные члены с обобщенными мерами (имеющими смысл вероятностей поглощения на соответствующих участках границы при различных состояниях остальных переменных). Полное выражение для плотности переходной вероятности многомерного процесса  $N(t)$  с рассматриваемыми

граничными условиями имеет вид

$$p(N, t) = \tilde{p}(N, t) + \sum_{i_0=1}^n q_{i_0} \delta(N_{i_0}) + \\ + \sum_{i_0 i_1} q_{i_0 i_1} \delta(N_{i_0}) \delta(N_{i_1}) + q_{i_0 \dots i_\nu} \delta(N_{i_1}) \dots \delta(N_n). \quad (5.5)$$

Здесь  $q_{i_0} \dots i_\nu$  — плотности вероятности остальных компонент при поглощенных (вырожденных) компонентах процесса  $N_{i_0} \dots N_{i_\nu}$ . Полная функция плотности переходной вероятности удовлетворяет условию  $\int_{\Omega} p(N, t) dN = 1$ , где область интегрирования  $\Omega$  — неотрицательные значения компонент вектора  $N$ .

Записать выражение (5.5) в явном виде довольно затруднительно, однако можно указать последовательный алгоритм получения всех распределений  $q_{i_0 \dots i_\nu}$ . Кроме того, наибольший интерес представляют вероятности вырождения  $i$ -го вида из всего сообщества (при фиксированных значениях остальных компонент), т.е. функции  $q_i$  и вероятности вырождения  $i$ -го вида, при условии, что остальные виды не выродятся:

$$p_{\text{выр}} = \int_{\Omega_i} q_i(N) dN,$$

где  $\Omega_i$  — область положительных значений всех компонент вектора  $N$  кроме  $N_i$ . Однако и эта задача в упрощенной постановке аналитически исследуется до конца лишь в двумерном случае (как было показано выше).

## § 6. Явление стохастической устойчивости в математической экологии

Вопрос об устойчивости биологических сообществ является центральным в математической экологии. Способность природных систем к достаточно длительному существованию в практически неизменном виде говорит о наличии внутренних механизмов, обеспечивающих стабильность. Эта проблема становится тем более интересной и важной, если сообщество подвергается случайным воздействиям. Как правило, устойчивость детерминированных систем исследуется по Ляпунову. Например, устойчивость стационарного состояния вольтерровского сообщества связана со знакоопределенностью матрицы сообщества. Для консервативных по Вольтерра систем (например, систем "хищник — жертва") соответствующая квадратичная форма — тождественный нуль, что определяет простую устойчивость сообщества. Для асимптотической устойчивости нетривиального равновесия доста-

точно положительной определенности квадратичной формы с матрицей сообщества (класс диссипативных по Вольтерра сообществ).

Теорию устойчивости, аналогичную теории Ляпунова, можно построить и для стохастических систем, устроенных таким образом, что случайные возмущения в равновесном положении обращаются в нуль.

Явление стохастической устойчивости является более богатым, чем устойчивость детерминистских систем. В частности, можно рассматривать устойчивость по вероятности (слабую и сильную),  $p$ -устойчивость, соответствующие им асимптотические и экспоненциальные разновидности, устойчивость в целом и др. Устойчивость по вероятности (в сильном смысле) имеет место, если выполняется условие  $\lim_{N_0 \rightarrow N^*} p\{\sup_t |N(N_0, t) - N^*| > \epsilon\} = 0$ , т.е. с ве-

роятностью, стремящейся к единице, верхняя граница разности данного решения  $N(N_0, t)$  динамической системы и стационарного решения не превосходит малого  $\epsilon$ , если начальная точка  $N_0$  приближается к стационарной.  $p$ -устойчивость определяется условием  $M|N(N_0, t) - N^*|^p < \epsilon$  ( $M$  — оператор математического ожидания), которое означает, что момент порядка  $p$  от разности двух решений можно сделать сколь угодно малым соответствующим выбором  $N_0, t$ . Наиболее часто применяемыми определениями  $p$ -устойчивости являются устойчивость в среднем ( $p = 1$ ) и устойчивость в среднем квадратическом ( $p = 2$ ), которые означают, что среднее значение данного решения близко к стационарному, а среднеквадратическое отклонение его от стационарного мало. Заметим, что из  $p$ -устойчивости высокого порядка следует устойчивость в среднем, среднем квадратическом, а также устойчивость по вероятности.

При исследовании устойчивости стохастических систем используется, в частности, метод функций Ляпунова. В этом случае важную роль играет введенный ранее оператор  $L$ , имеющий смысл полной производной по времени в силу динамических уравнений. Условия устойчивости по вероятности в смысле указанного выше определения сводятся к существованию положительно определенной функции  $V$  такой, что  $LV \leq 0$ . Ввиду известных трудностей применения этого метода, связанных с нахождением функции  $V$ , часто пользуются упрощениями в постановке задач. При этом можно рассматривать малые случайные возмущения, для которых малы вероятности больших флуктуаций. Условия устойчивости для задач такого рода являются более простыми и (при ограниченности первых двух моментов воздействий) сводятся к ограничению снизу спектра матрицы невозмущенной системы некоторой простой функцией этих моментов. Можно также рассматривать устойчивость по линейному приближению. Хотя полученные в та-

ком случае условия будут носить локальный характер, в некоторых задачах удастся по линейному приближению судить об устойчивости исходной нелинейной системы. Подробно эти вопросы будут обсуждаться ниже на конкретных примерах.

По поводу связи различных определений устойчивости необходимо заметить следующее. Устойчивость в среднем является весьма слабым требованием, так как даже если среднее значение траекторий близко к стационарному, сами отклонения рассматриваемого решения могут быть достаточно велики и, вообще говоря, не обязаны убывать. С другой стороны, приведенные определения устойчивости по вероятности являются весьма жесткими (во всяком случае для биологических систем), так как здесь от траекторий требуется пребывание в малой окрестности равновесия с вероятностью, близкой к единице. Интересным представляется подход, при котором устойчивость связывается с временем пребывания системы в окрестности, точнее в области притяжения, стационарного состояния. Соответствующие времена удовлетворяют уравнениям параболического типа, решение которых в общем случае получить трудно. Иногда здесь удается получить интересные результаты и, в частности, применяя метод квазипотенциала, можно оценить при малых возмущениях время выхода траекторий случайного процесса из области притяжения стационарной точки.

## § 7. Устойчивость биологических сообществ в случайной среде. II. Вольтерровские сообщества

Перейдем к анализу устойчивости равновесных состояний вольтерровских сообществ под действием случайных факторов и рассмотрим модель с жестко коррелированными возмущениями коэффициентов.  $\epsilon_i$  и  $\gamma_{ij}$ . Последнее означает, что величины  $\epsilon_i$  и  $\gamma_{ij}$  меняются так, что в каждый момент времени соотношения

$\sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j^* = \epsilon_i, \quad i = 1, \dots, n$ , определяющие координаты стационарной точки, выполняются, т.е.  $\epsilon_i$  и  $\gamma_{ij}$  жестко связаны. Возмущающая  $\gamma_{ij}$  белым шумом:  $\gamma_{ij} = \gamma_{ij}^0 + \sigma_{ij} \xi$ , и записывая систему (5.2) через отклонения от положения равновесия, мы получим ( $n_i = N_i - N_i^*$ ):

$$\frac{dn_i}{dt} = -(n_i + N_i^*) \sum_{j=1}^n \gamma_{ij}^0 n_j - (n_i + N_i^*) \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} n_j \dot{\xi}. \quad (7.1)$$

Будем понимать (7.1) в смысле Стратоновича. В этом случае производящий оператор будет иметь вид

$$L = \left( b(n), \frac{\partial}{\partial n} \right) + \frac{1}{2} \left( \sigma(n), \frac{\partial}{\partial n} \left( \sigma(n), \frac{\partial}{\partial n} \right) \right).$$

Рассмотрим для системы (7.1) положительно определенную функцию Ляпунова

$$V = \sum_{i=1}^n \left[ n_i - N_i^* \ln \left( 1 + \frac{n_i}{N_i^*} \right) \right], \quad (7.2)$$

производная по времени которой в силу невозмущенных уравнений  $\dot{V} = -(\Gamma^0 n, n)$ . Детерминистской части системы (7.1) в линейном приближении соответствует функция Ляпунова

$$V = \sum_{i=1}^n \frac{1}{2N_i^*} n_i^2. \quad (7.3)$$

Стохастическая производная  $LV$  в силу возмущенной нелинейной системы (7.1) функции (7.2) запишется в виде

$$LV = -(\Gamma^0 n, n) + \frac{1}{2} [((\sigma^T + \sigma)(N^* + n)\sigma_{n,n})].$$

Исследование данной задачи в линейном приближении дает качественно ту же картину, что и решение полной задачи. Применение оператора  $L$  в силу соответствующей линейной системы к функции (7.3) дает

$$LV = -(\Gamma^0 n, n) + \frac{1}{2} ((\sigma + \sigma^T)N^*\sigma_{n,n}). \quad (7.4)$$

Здесь, как и ранее,  $\Gamma^0 = \|\gamma_{ij}^0\|$ ,  $\sigma = \|\sigma_{ij}\|$ ,  $N^* = \text{diag}(N_1^*, \dots, N_n^*)$ ,  $\sigma^T$  — транспонированная матрица. Напомним, что устойчивость равновесия имеет место, если  $LV \leq 0$ . Рассмотрим теперь модели различных сообществ.

Пусть  $\Gamma^T = -\Gamma$ , т.е. имеет место сообщества типа "хищник — жертва". В этом случае первое слагаемое в выражении (7.4) равно нулю и для выполнения условия устойчивости по вероятности равновесного состояния  $N^*$  требуется, чтобы и второе слагаемое не было положительным. Оказывается, что его нижняя граница равна нулю и достигается, если  $\sigma^T = -\sigma$ . Таким образом (это имеет место и для нелинейной системы), равновесие вольтерровского сообщества типа "хищник — жертва" (консервативного по Вольтерра) сохраняет устойчивость лишь при жесткой отрицательной корреляции между случайными воздействиями на связанные виды.

Предположим теперь, что матрица сообщества  $\Gamma$  положительно определена, т.е. мы имеем диссипативное по Вольтерра сообщество с асимптотически устойчивым нетривиальным равновесием  $N^*$ . Тогда для асимптотической устойчивости по вероятности равновесия  $N^*$  возмущенной системы в линейном приближении доста-

точно выполнения условия

$$\lambda_0(\Gamma^0) \geq \lambda_0(\sigma^T N^* \sigma + 1/2(\sigma^* \sigma + \sigma^T N^* \sigma^T)), \quad (7.5)$$

где  $\lambda_0(\cdot)$  — минимальная действительная часть собственных значений соответствующих матриц. Из условия (7.5) в данном случае следует и асимптотическая устойчивость по вероятности исходной нелинейной системы.

Таким образом, когда детерминистская модель сообщества имеет асимптотически устойчивое положение равновесия (сообщество обладает некоторым запасом устойчивости), то оно сохраняет асимптотическую устойчивость (по вероятности) под действием случайных факторов при условии, что норма (обобщенная интенсивность) возмущений не превосходит запаса устойчивости.

Укажем здесь еще интересный случай, когда удастся получить оценки для более широкого класса случайных воздействий с отличным от нуля временем корреляции. Рассмотрим вновь линейное приближение исходной системы (7.1) в окрестности равновесия  $N^*$ :

$$\dot{N} = -N^* \Gamma^0 n - N^* \eta n,$$

где  $\eta = \|\eta_{ij}\|$  — матрица гауссовских случайных процессов с ограниченными средними, дисперсией и достаточно быстро убывающими корреляционными функциями. Стационарное равновесие  $N^*$  будет асимптотически  $p$ -устойчиво при выполнении условия

$$\lambda_0(\Gamma^0) > 2n \frac{N_{\max}^*}{N_{\min}^*} (n_{i_0} + \sigma_0 + pnN_{\max}^* \sigma_0^2 k_0), \quad (7.6)$$

где  $m_0, \sigma_0^2, k_0$  — верхние границы первых двух моментов случайных возмущений, а  $N_{\max}^*, N_{\min}^*$  — максимальное и минимальное значения равновесных численностей. Из выражения (7.6) видно, что при воздействии на асимптотически устойчивое сообщество гауссовских процессов с отличным от нуля временем корреляции для сохранения устойчивости также достаточно, чтобы характерная интенсивность флуктуаций не превосходила запаса устойчивости детерминистской системы.

Заметим, что для исходной нелинейной системы в аналогичных условиях удастся показать устойчивость лишь для малых (т.е. с малыми средними и малыми вероятностями больших выбросов) случайных возмущений гауссовского типа.

Общие выводы, которые можно сделать на основе анализа стохастической устойчивости вольтерровских сообществ, следующие. Запас устойчивости, понимаемый как характерный размер допустимой области вариации параметров, сокращается в условиях случайных возмущений. Для стохастической устойчивости тре-

буется, как правило, асимптотическая устойчивость соответствующей детерминированной системы. С экологической точки зрения можно сказать, что сообщество сохраняет устойчивость в случайной среде, если флуктуирующая биомасса не превышает биомассы, вовлеченной в межвидовые взаимодействия.

## § 8. Заключение.

### Заметки по поводу стохастических моделей в математической экологии

1. Наиболее распространенная процедура получения стохастических моделей в математической экологии заключается в переходе от нелинейных детерминистских моделей к моделям, в которых случайные возмущения входят линейно. Результаты анализа этих особенностей показывают, что приближение случайных возмущений  $\delta$ -коррелированными процессами, с одной стороны, позволяет широко использовать хорошо развитый аппарат, а с другой — ограничено случаями, когда характерное время корреляции возмущений значительно меньше собственного времени системы (популяции как биологического сообщества). Применение схемы Стратоновича является тем более предпочтительным, чем более процесс отличается от марковского, т.е. чем более существенным фактором является последствие.

2. Влияние случайных возмущений на популяции и биологические сообщества приводит к возникновению следующих явлений в динамике численности:

- вырождению популяций, находящихся в "трудных" условиях — при малой численности;
- установлению стационарных распределений численности в длительно существующих популяциях и сообществах;
- случайным переходам между различными устойчивыми режимами динамики;
- стохастической устойчивости равновесных численностей в сообществах, допускающих значительные, но маловероятные отклонения от равновесия.

Рассмотрим кратко основные результаты анализа этих явлений.

3. Важным с экологической точки зрения эффектом, который удалось описать с помощью стохастических моделей, представляется вырождение популяций и биологических сообществ. Исследование этого явления на конкретных и общих моделях показывает, что сам факт вырождения и особенности протекания этого процесса определяются в первую очередь соотношением между мальтузианским параметром популяции и интенсивностью флуктуаций (точнее, скоростью их роста с увеличением численности). Оказывается, что вероятность вырождения близка к единице



лишь для популяций, естественная продуктивность которых при малой численности значительно ниже скорости нарастания возмущений.

4. Явление вырождения двух конкурирующих видов в случайной среде фактически представляет собой стохастический аналог принципа исключения Гаузе. Интересно, что вырождение здесь существенно зависит от корреляции между случайными возмущениями. Если флуктуации скоростей роста численности обоих видов жестко коррелированы, то, вероятнее всего, выродятся оба вида. С другой стороны, если между возмущениями имеется обратная стохастическая связь, то вероятнее вырождение одного вида, причем того, который является наиболее "слабым" (имеет меньшую биомассу, скорость роста, подвержен более интенсивным воздействиям).

5. Наиболее интересное явление, описываемое стохастическими моделями, — это случайные переходы между различными стационарными режимами. Такой эффект принципиально невозможен в детерминистской динамике. Даже если они и обладают несколькими стационарными состояниями, их эволюция (в смысле динамики численности) однозначно определяется начальными условиями. При этом на достаточно длительном отрезке времени численность оказывается (и остается далее) вблизи устойчивого равновесного значения или предельного цикла. Совсем иная картина наблюдается, если система находится в случайной среде. Внешние флуктуации (а для популяций и сообществ — и случайные отклонения в интенсивности внутри- и межвидовых отношений) постоянно выводят систему из равновесных режимов, а иногда и из областей их притяжения. Таким образом, на больших временных интервалах существенную роль продолжает играть структура всей системы, что представляет собой действительно динамическое равновесие системы с окружающей средой. В этом случае важнейшей характеристикой сообщества или популяции становится вероятность попасть в условия, ведущие к вырождению. В свою очередь, вероятность и характерное (среднее) время пребывания сообщества в областях устойчивых режимов могут служить мерой устойчивости данного сообщества по отношению к случайным воздействиям.

6. Вопрос о стохастической устойчивости является частью общей проблемы устойчивости биологических сообществ, которая стала предметом многочисленных исследований и дискуссий, особенно в последнее время. Анализ устойчивости вольтерровских сообществ в случайной среде показал, что запас устойчивости снижается, но для сохранения устойчивости достаточно, чтобы детерминистская часть биомассы, расходуемая сообществом на взаимодействие, превышала флуктуирующую биомассу. Чем более это

превышение, тем более устойчиво сообщество к случайным воздействиям. В терминах собственных значений матрицы сообщества необходимые условия устойчивости являются более жесткими. В самом деле, действительная часть нижней границы спектра должна быть не только положительной, но и превышать некоторую норму возмущений.

7. Рассмотрим теперь возможности дальнейшего развития исследований стохастических моделей в экологии. Основные направления здесь связаны, во-первых, с применением известных методов к более широкому классу задач и, во-вторых, с разработкой новых методов, позволяющих исследовать новые классы моделей.

8. Достаточно интересным является рассмотрение вырождения в сложных многовидовых сообществах. Здесь могут возникать эффекты группового вырождения, когда вымирают, например, специализированные виды — хищники и жестко связанные с ними и неустойчивые к случайным флуктуациям виды — жертвы. Весьма важным с практической точки зрения является выяснение вопроса, как влияют на вырождение фактор запаздывания в самой системе и последствие, присутствующее в случайных возмущениях. Интуитивно ясно, что запаздывание должно способствовать увеличению флуктуаций, т.е. ускорять вырождение. В ту же сторону, по-видимому, действует и рост характерного времени корреляции возмущений (во всяком случае, это касается популяций с малой численностью). Однако наиболее интересные эффекты должны возникать, если время корреляции возмущений и собственные времена системы — одного порядка.

9. Второе интересное направление связано с проблемой устойчивости сообщества в случайной среде. Как уже указывалось, метод функций Ляпунова разработан в основном для тех моделей, где флуктуации обращаются в нуль в положении равновесия. Такая ситуация характерна лишь для узкого класса задач, связанных с параметрическим шумом. Ясно, однако, что в реальных условиях случайные возмущения не исчезают, а продолжают действовать, даже если сообщество находится в равновесии. По-видимому, здесь нет асимптотической устойчивости по вероятности, но интересно было бы получить условия устойчивости в среднем и среднем квадратическом, а также условия слабой устойчивости по вероятности. В некоторых случаях здесь может помочь анализ соответствующих стационарных распределений, но общая теория здесь отсутствует. Исключение составляет устойчивость в среднем, однако использование этой концепции в реальных задачах весьма проблематично, так как здесь возможен значительный рост дисперсии флуктуаций.

10. Следующее перспективное направление — это изучение стохастической динамики сообществ, обладающих несколькими

стационарными режимами, включающими положения равновесия и предельные циклы. Здесь существенную роль могут сыграть методы квазипотенциала, которые хотя и рассматривают лишь малые возмущения в моделях потенциального типа, тем не менее позволяют оценивать характерное время и вероятность случайных переходов между различными режимами, что особенно важно при решении многомерных задач, где аппарат не разработан.

11. И в заключение еще раз заметим, что хотя последование стохастических моделей наталкивается на определенные трудности, сами результаты исследований нетривиальны и достаточно интересны как с теоретической, так и с практической точек зрения.

### § 9. Библиография и комментарии

§ 2. Так как методы анализа для случайных процессов с размерностью большей единицы развиты значительно слабее, то и соответственно результаты исследований прикладных задач гораздо беднее. Здесь лишь в некоторых простейших случаях удается получить достаточно интересные результаты. Для ознакомления можно рекомендовать монографию Р. Мея:

May R.M. Stability and complexity in model ecosystems. — Princeton: Princeton Univ. Press., 1973. — 515 p.

Мей рассматривал модель конкурентного сообщества в виде

$$\dot{N}_1 = N_1(K_1 - N_1 - \alpha_1 N_2),$$

$$\dot{N}_2 = N_2(K_2 - N_2 - \alpha_2 N_1),$$

где  $K_1 = K_{10} + \xi_1$ ,  $K_2 = K_{20} + \xi_2$ , т.е. мальтузианские параметры обоих видов подвергались случайным воздействиям. Естественно, в общем виде уравнения Колмогорова для плотности вероятности не решаются, однако в линейном приближении известно выражение для стационарной функции плотности:

$$P_0(N) = C \exp \left\{ - \frac{N^*}{\sigma^*} (\nu_1^2 + 2\alpha\nu_1\nu_2 + \nu_2^2) \right\},$$

где  $N^* = K_0 / (1 + \alpha)$ ,  $\nu_i$  — относительные отклонения от равновесных численностей  $N_i^*$ . Аналогичный результат получен Меем и для системы "хищник — жертва" и подтвержден машинным экспериментом. Общий вывод, который он отсюда делает: если простейшее сообщество находится вблизи равновесной точки и на него действуют достаточно малые случайные возмущения, то на больших интервалах времени численности видов подчиняются нормальному закону, параметры которого определяются коэффициентами ди-

намических уравнений. Например, чем больше коэффициент конкуренции  $\alpha$ , тем более эллипс рассеивания (линии уровня  $P_0 = \text{const}$ ) вытянут вдоль линии  $N_1 = N^* - N_2$ , т.е. более типичными становятся состояния сообщества, при которых биомасса одного из видов преобладает.

В работе

Алексеев В.В., Костин И.К. Устойчивость простейших биоценозов к случайным внешним воздействиям//Биологические системы в земледелии и лесоводстве. — М.: Наука, 1974. — С. 41—48

рассматривается модель простейшего сообщества, динамические уравнения которого носят случайный характер. С помощью постулируемых уравнений для переходных вероятностей проводится анализ динамики всех компонент системы, оценивается зависимость времени и вероятности вырождения от параметров задачи.

В нашем изложении мы в основном следовали работе

Свирижев Ю.М., Сидорин А.П. О вырождении популяций в случайной среде//Журн. общ. биол. — 1979. — Т. 40, № 6. — С. 851—859.

§ 3—4. В нашей книге

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — С. 119—123

с использованием функционального метода Кляцкина рассмотрена задача о динамике классической системы "хищник — жертва" под действием случайных параметрических возмущений. Показано, что при достаточно большой интенсивности параметрических флуктуаций имеет место раскачка колебаний численности, которая ведет к потере устойчивости. Этот результат имеет место и для системы более общего вида.

В статье

Алексеев В.В., Светлосанов В.А. Оценка времени жизни системы "хищник — жертва" при условии случайной миграции жертв//Экология. — 1974. — № 1. — С. 91—95

приводятся результаты оценки на ЭВМ времени жизни системы "хищник — жертва" при условии случайной миграции жертв, подчиненной закону Гаусса.

Этими исследованиями и ограничено в основном рассмотрение простейших сообществ. К сожалению, остается открытым весьма интересный вопрос о динамике таких сообществ вблизи границы вырождения, а также вопрос о характере поведения сообществ с более богатым набором равновесных точек и других стационарных режимов.

Наиболее полное исследование стохастической динамики "хищник — жертва" проведено в работе

Сидорин А.П., Свиричев Ю.М. Динамика системы "хищник – жертва" в условиях случайных возмущений//Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1980. – № 4. – С. 573–579,

на результаты которой мы опираемся в своем изложении.

§ 5–7. Во-первых, отметим, что проблема вырождения сообщества (вымирания одного или нескольких видов) под действием случайных факторов аналитически не решена, что обусловлено трудностями, связанными с большой размерностью задачи. Конечно, существует много работ, в которых проблему пытаются решить методами прямого машинного моделирования, однако полученные в них результаты зачастую противоречивы. Однако в некоторых случаях удается получить аналитическое решение.

В качестве примера можно указать уже цитированную работу Свиричев Ю.М., Сидорин А.П. О вырождении популяций в случайной среде//Журн. общ. биол. – 1979. – Т. 40, № 6. – С. 851–859.

Одной из центральных в математической экологии является проблема устойчивости. Для детерминистских моделей эта проблема изучена достаточно хорошо (см., например, нашу с Д.О. Логофетом книгу "Устойчивость биологических сообществ"), чего нельзя сказать для стохастических моделей. Р. Мей, исходя из чисто интуитивных представлений, предполагает, что коль скоро необходимые условия устойчивости невозмущенной системы –  $\lambda_{\min} > 0$  (где  $\lambda$  – характеристический корень матрицы сообщества), то при случайных возмущениях можно считать, что условие устойчивости будет иметь вид  $\lambda_{\min} > \sigma^2$  ( $\sigma^2$  – мера интенсивности возмущений). Кроме того, в качестве критерия устойчивости сообщества в случайной среде Мей предлагает использовать условие существования стационарного распределения, в котором он видит аналог стационарного равновесия детерминистской модели. Развивая эти представления,

Meu R. Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments//Amer. Natur. – 1973. – № 107. – P. 621–650,

он в линейном приближении около равновесия получает, естественно, в качестве стационарного нормальное распределение отклонений численностей от равновесных значений. Анализ подтверждает его тезис о том, что явление устойчивости в случайной среде существенно отличается от детерминистского варианта. Однако это имеет место далеко не всегда, на что справедливо указал Турелли:

Turelli M. Random environment and stochastic calculus//Theor. Pop. Biol. – 1977. – № 12. – P. 140–178.

Действительно, вывод Мея оправдан, если ограничиться локальной устойчивостью линейных моделей и близких к ним, но в общем

случае это не так. Более того, условие  $\lambda_{\min} > \sigma^2$  и условия существования стационарного распределения противоречат друг другу, что вносит дополнительную путаницу. В то же время существует развитая теория стохастической устойчивости, где вводятся (аналогично детерминистскому случаю) понятия устойчивости по вероятности, устойчивости в среднем, среднем квадратическом и т.д., а для исследования конкретных задач используется метод функций Ляпунова — см., например,

Х а с ь м и н с к и й Р.З. Устойчивость систем дифференциальных уравнений при случайных возмущениях их параметров. — М.: Наука, 1969. — 368 с.

Эта техника была использована в работе

С в и р е ж е в Ю.М., С и д о р и н А.П. Об устойчивости биологических сообществ под действием случайных факторов//Биофизика. — 1979. — Т. 24, № 4. — С. 741–746

для анализа проблемы устойчивости вольтерровских сообществ. Было показано, что, как правило, сообщество в случайной среде сохраняет устойчивость в том или ином смысле, если соответствующая детерминистская система асимптотически устойчива; другими словами, сообщество должно обладать достаточно быстро и эффективно реагирующими механизмами демпфирования внешних воздействий, чтобы при случайных возмущениях сохранить устойчивость.

Кроме того, в терминах собственных значений матрицы взаимодействия условия устойчивости выглядят не так просто, как предполагает Мей. Эти условия зависят от конкретного вида функций обобщенной продуктивности сообщества, что согласуется с результатами Турелли:

T u r e l l i M. A reexamination of stability in randomly varying versus deterministic environment with comments on the stochastic theory of limiting similarity//Theor. Pop. Biol. — 1978. — V. 13, № 2. — P. 132–146.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заканчивая эту книгу, я не могу сказать, что "закончен труд..." У меня нет ощущения завершенности, чувствуется, что книгу можно продолжать и дальше. По своему стилю она очень близка к старой, но сейчас прочно забытой в научной литературе форме — "этюдам". А эта книга — "этюды о новых направлениях и новых методах в математической экологии", появившихся в последнее десятилетие. И каждые несколько лет появляется что-то новое — этот процесс бесконечен. Например, было бы интересно использовать для описания динамики биосистем такой объект, как дифференциальные включения — естественное обобщение дифференциальных уравнений, учитывающее гораздо большую дисперсию свойств биологических систем по сравнению с физическими. Или, например, такие системы обыкновенных дифференциальных уравнений, в которых сама размерность фазового пространства является фазовой переменной, динамика которой зависит от поведения других переменных. Такие на первый взгляд необычные объекты самым естественным образом возникают при описании трофических цепей. А иногда происходит новое рождение старых забытых концепций, например концепции устойчивости Лагранжа. Почти сто лет безраздельно господствует в науке и технике ляпуновская устойчивость. Ее концепции и аппарат идеально отвечают потребностям техники. Но оказалось, что концепциям экологической стабильности более близка лагранжева, а не ляпуновская устойчивость.

Подвергаются ревизии и сами модели математической экологии, происхождение которых иногда темно и непонятно, а иногда прямо прослеживается из физики и химии. Ясно, что модели Лотка — Вольтерра состоят в тесном генетическом родстве с моделями химической кинетики. Также очевидно происхождение экологических моделей, учитывающих перемещение особей в пространстве. Недаром их по-прежнему часто называют моделями типа реакция — диффузия. При выводе как вольтерровских, так и диффузионных моделей мы используем в первую очередь законы сохранения, а затем, практически ничего не зная о механизмах поведения

особей в популяциях, заимствуем для их описания физические и химические гипотезы. Например, "гипотеза встреч" в вольтерровских моделях — это типичная гипотеза химической кинетики о столкновениях молекул. А что такое "диффузионная гипотеза"? Не что иное, как предположение о случайном блуждании особи по ареалу, эквивалентное гипотезе статистической физики о случайном перемещении атомов и молекул. Но ведь особь популяции — это не молекула, а достаточно сложно организованная система, обладающая "свободой выбора", поведение которой совсем не просто, даже если и рассматривать некую усредненную ситуацию. Поэтому для построения более адекватных моделей мы должны использовать другие, более реалистические гипотезы о поведении особей, что, естественно, приводит к другим, более сложным моделям. Примером могут служить хотя бы "шредингеровские" модели этой книги.

Вообще, проблема выбора адекватного математического описания в экологии стоит очень остро. Заимствованные из других, более математизированных наук способы описания в значительной мере себя исчерпали. Необходимо искать новые нетрадиционные подходы, но которые вполне могут опираться на уже известные математические концепции.

Ранее мы уже говорили о том, что одна из главных трудностей — это как на множестве непрерывно измеряющихся параметров получить дискретные структуры. Дело в том, что вся растительная оболочка Земли представляет собой мозаику дискретных форм. Это и биогеоценозы, границы которых, как правило, задаются границами фитоценозов, и более крупные единицы, такие, как биомы (например, тайга или степь).

В биогеографии и биогеоценологии считается почти аксиомой, что существование того или иного биогеоценоза (или более крупной таксономической единицы) определяется абиотическими условиями на занимаемой территории. Чаще всего это климатические условия: солнечная радиация, температура, влажность, осадки, но могут быть и типы почв, уровень вечной мерзлоты (для перехода тундра — лес) или уровень грунтовых вод (для перехода лес—степь). Как правило, такие характеристики меняются постепенно (или, в представлении математика, непрерывно) при изменении географических координат, но тогда откуда же возникают резкие границы между различными растительными сообществами, между биомами? Более того, хотя и существуют на поверхности суши такие места, где абиотические условия терпят разрыв, но они обычно не совпадают с экотонами — границами между растительными зонами. Чаще всего при переходе через эти границы абиотические параметры остаются непрерывными. В наиболее чистом виде это можно видеть в горах, где непрерывному

360



изменению абиотического параметра (высоты и естественно связанной с нею температуры) соответствует четкая дискретная структура растительных зон (лиственные леса, хвойные, альпийские луга и т.д.).

Нельзя сказать, что представители конкретных наук (в частности, биогеографии) не пытаются дать объяснение наблюдаемым картинам, но все эти попытки скорее "описательные" и "представительные", чем — "объяснительные", т.е. в них полученная в наблюдениях информация представляется в различных формах, но не ищутся механизмы, которые объясняли бы возникновение этих структур.

Например, есть много работ, в которых из климатических параметров конструируются пары различных индексов и затем на соответствующих плоскостях строятся области, отвечающие тем или иным биомам. Для биома лиственных лесов характерен один набор индексов, для биома хвойных — другой набор. Конструкторы стремятся построить индексы так, чтобы на плоскости "растачить" эти множества, сделать их непересекающимися. Идеологически этот подход близок к фишеровским дискриминантным функциям, но в отличие от классической фишеровской функции, которая представляет собой линейную комбинацию параметров, здесь пробуются различные нелинейные преобразования, которым пытаются дать некую содержательную интерпретацию. Ясно, что при таком описании границы между этими множествами уже заданы существующей реальностью распределения растительных структур по поверхности Земли. Ответа же на вопрос, почему при непрерывном изменении индексов возникают границы между биомами (точнее, между соответствующими им множествами индексов), мы не получаем.

Возвращаясь к географическому распределению растительных сообществ, мы снова видим ту же картину: при непрерывном изменении температуры, влажности и т.п. биологические характеристики (такие, как соотношение надземной и подземной фитомасс, скорости биологических круговоротов и т.п.) при переходе от одного сообщества к другому меняются скачком. Почему это происходит? По-видимому, ответ на этот вопрос надо искать в свойствах и особенностях принципиально нелинейных зависимостей биологических процессов от абиотических параметров среды.

Забудем пока о конкретных реалиях биологических систем и обратимся к свойствам абстрактных математических моделей, чтобы выяснить, есть ли среди них такие, которые описывали бы скачки одних параметров при непрерывном гладком изменении других. Оказывается, что такие модели есть — это модели теории катастроф. Причем они сразу дают нам конкретные типы

нелинейности, обеспечивающие требуемые свойства. Привлекает еще и то, что этих типов очень немного. Поэтому среди большого числа возможных нелинейностей можно отобрать только те, которые обеспечивают, например, катастрофу типа сборки (кубическая нелинейность). Можно надеяться, что именно механизмы с нелинейностями кубического типа ответственны за возникновение скачков какого-либо биологического параметра при непрерывном изменении абиотических параметров, и задача исследователя (и "модельера") состоит в том, чтобы верно определить эти критические параметры.

Поясним сказанное выше на примере. При переходе от леса к степи существенную роль играет уровень грунтовых вод, который меняется непрерывно. Этот уровень определяет длину корневой системы (линейная характеристика), но развитие самой корневой системы определяется в первую очередь ростом зеленой фитомассы (объемная характеристика), который в свою очередь существенно зависит от температуры (второй непрерывно меняющийся параметр). Мы видим здесь типичный пример кубичной нелинейности, и вполне естественно предположить, что именно катастрофа типа сборки и определит возникновение границы между лесом и степью. Конечно, это пока лишь гипотеза, но гипотеза, опирающаяся на некоторые общие свойства биологических объектов и использующая достаточно общую математическую модель.

Второй пример такого типа связан с возникновением границы между тундрой и лесом, где существенную роль играет глубина залегания слоя вечной мерзлоты, что в свою очередь определяет длину корневой системы растений.

Хотя эти гипотезы и носят спекулятивный характер, но, и это главное, они дают нам надежду, что использование моделей теории катастроф будет весьма полезным именно в поиске механизмов, ответственных за возникновение пространственных дискретных биологических структур (типа растительных сообществ).

Заметим, что линейные системы лишены таких свойств, как возникновение катастроф, и тот факт, что теория катастроф определяет типы нелинейностей, порождающих тот или иной тип катастроф, в методическом аспекте может быть истолкован в пользу самих нелинейных моделей как инструмента описания процессов и систем. При всей ясности этого утверждения, оно все же находило оппонентов в среде теоретических экологов\*), причем аргументация сводилась к следующему. Экологические системы обычно изучаются по их составляющим компонентам, свойства которых могут быть проверены экспериментально; экспериментиро-

---

\*) См., например, Patten B.C. Ecosystem linearization: an evolutionary design problem//Amer. Natur. – 1975. – Т. 109. – С. 529–539.

вание означает выделение экспериментального объекта из системы и определение измеряемого параметра, влияющего на его состояние, а это в теоретическом плане означает декомпозицию модельной системы по ее переменным — т.е. свойство, типичное для линейных систем. Не умаляя роли линейных моделей в развитии системного анализа в экологии, приходится, однако, признать, что ответа на вопрос о возникновении дискретных структур на множестве непрерывно меняющихся параметров они дать не способны.

Вообще говоря, для биологических систем характерна дискретность не только в пространстве, но и во времени. Это и наличие последовательных стадий в онтогенезе (при индивидуальном развитии), и биологическая эволюция в целом с ее скачками и ветвлениями при непрерывном изменении такого параметра, как время. Какие же нелинейности в механизмах эволюции могут объяснить эти феномены? И более того, как вообще можно объяснить направленность процесса эволюции, ее принципиальную необратимость во времени, коль скоро все физические процессы во времени обратимы (в силу инвариантности основных уравнений физики к замене времени на обратное,  $t$  на  $-t$ )? Конечно, принцип возрастания энтропии, неравновесная термодинамика и диссипативные структуры И. Пригожина можно расценивать как общий ответ на этот вопрос, но он слишком общий для конкретных приложений к биологической эволюции, которую обеспечивают только два механизма: естественный отбор и передача наследственных признаков от родителей потомкам.

Остановимся на каждом из них по отдельности, причем для наглядности используем максимально простую модель генетической эволюции популяции, наследование некоторого признака в которой определяется одним двухаллельным геном. Очевидно, что популяция будет состоять из трех генотипов, пусть их частоты равны  $u$ ,  $2v$  и  $w$  соответственно. Давление естественного отбора на эти генотипы определяется вероятностями доживания особей до репродуктивного возраста ( $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$  соответственно). Предположим сначала, что нет никаких законов Менделя, механизмов образования гамет и зигот, половой структуры и потомки абсолютно идентичны родителям: действует только естественный отбор. Тогда уравнения эволюции запишутся в виде

$$\frac{du}{dt} = u(d - W), \quad \frac{dv}{dt} = v(\beta - W), \quad \frac{dw}{dt} = w(\gamma - W),$$

где  $W = \alpha u + 2\beta v + \gamma w$ ,  $u + 2v + w = 1$ . Легко видеть, что в этом случае эволюция удивительно проста — к генотипу с максимальной вероятностью выживания (максимальной приспособлен-

ностью). Эта простота есть следствие линейного описания естественного отбора: выживает определенная доля особей данного генотипа, а при переходе от поколения к поколению ничего не меняется в генотической структуре популяции. Популяция движется к состоянию с максимумом средней приспособленности  $W$ , причем это состояние достигается в одном из узлов симплекса  $\Sigma$ :  $U + 2V + W = 1$ . Генотипы независимы, нет никаких ветвлений, и из начального состояния популяция стремится к единственному финалу.

Однако все сразу меняется, если в эту схему ввести генетические механизмы, описываемые законами Менделя. Эти законы есть выражение определенных генетических механизмов, на описании которых я не буду останавливаться. Математически менделевские законы есть не что иное, как нелинейная связь между частотами генотипов при переходе от поколения к поколению, параметрически записываемая в виде

$$u^+ = (u^- + v^-)^2, \quad v^+ = (u^- + v^-)(v^- + w^-), \\ w^+ = (v^- + w^-)^2.$$

Теперь уже эволюция может происходить не на всем симплексе  $\Sigma$ , а только лишь на некоторой параболе внутри него: возникает нелинейное ограничение, порождаемое менделизмом. На языке теории катастроф можно было бы сказать, что в эволюции возникает катастрофа типа складки, возникает ветвление путей эволюции. Особенно наглядно это видно, если теперь выписать уравнения эволюции с учетом менделизма. Вводя новые параметры — генные частоты  $p$  и  $q$  ( $p = u + v$ ;  $q = v + w$ ;  $p + q = 1$ ) — будем иметь

$$\frac{dp}{dt} = p(W_p - W), \quad \frac{dq}{dt} = q(W_q - W),$$

$$W_p = \alpha p + \beta q, \quad W_q = \beta p + \gamma q,$$

$$W = \alpha p^2 + 2\beta pq + \gamma q^2.$$

Легко видеть, что при  $\beta < \alpha$ ,  $\gamma$  эта система имеет три состояния равновесия:

$$\hat{p}_1 = 0, \quad \hat{p}_2 = 1, \quad \hat{p}_3 = (\beta - \gamma)/(2\beta - \alpha - \gamma),$$

причем первые два устойчивые, а третье — неустойчивое. При  $\beta > \alpha$ ,  $\gamma$  мы имеем обратную картину: два неустойчивых и одно устойчивое равновесие.

Пусть  $\alpha = \gamma$  и пусть характеристики отбора медленно меняются (например, увеличивается давление отбора на гетерозиготу, так что оно изменяется от  $\beta > \alpha$  до  $\beta < \alpha$ ). Очевидно, что при  $\beta = \alpha$  происходит бифуркация, ветвление решений, и при дальнейшем

усилении давления отбора на гетерозиготу (уменьшении  $\beta$ ) эволюция может пойти двумя совершенно различными путями: в популяции останется только один из двух возможных аллелей. Вернуться назад к состоянию, когда в популяции устойчиво сосуществовали два аллеля, мы уже не сможем. Выбор пути эволюции, зависящий от концентраций аллелей в этот начальный момент, до известной степени случаен.

Я думаю, что этот простой пример достаточно наглядно показывает, что нелинейным механизмом, обеспечивающим "катастрофическую" (в смысле теории катастроф) эволюции биологических систем, является генетический механизм наследования, а тип нелинейности определяется законами Менделя.

И наконец, несколько слов о динамическом хаосе в популяционной динамике. Используя дифференциальные (а также дискретные по времени разностные) уравнения для описания популяций и экосистем, мы тем самым принимаем и гипотезу о бесконечной делимости биомассы популяций, о существовании бесконечно малых количеств биомассы, которые, тем не менее, обладают всеми свойствами отдельной особи и, в частности, одним из основных свойств — способностью к размножению. С другой стороны, для мира живых систем характерна именно дискретность: существование биомассы в виде клеток, особей, популяций различных видов (для справедливости заметим, что и физический мир также дискретен — элементарные частицы, атомы, молекулы, кристаллы. . .). Как правило, мы закрываем глаза на это противоречие, поскольку ньютоновско-лейбнищевский формализм непрерывного описания, созданный для классической механики и внутри нее непротиворечивый, дает вполне удовлетворительные результаты и при описании, например, популяционной динамики, когда число особей в популяции велико, а само это число меняется достаточно медленно. Не слишком четкие эти критерии, тем не менее, позволяют нам использовать дифференциальные (и разностные по времени) уравнения в моделях популяционной динамики в тех случаях, когда эта динамика более или менее регулярна. Но слишком задумываясь над общими проблемами, мы использовали модели подобного типа и для описания динамического хаоса в популяциях и сообществах. Интуитивно кажется, что и в этом случае модели будут давать удовлетворительное описание реальности. Но здесь возникают сомнения, на которые я не знаю, как ответить, но о которых необходимо сказать.

Дело в том, что для хаотической динамики, описываемой, например, уравнением Риккера

$$N_{t+1} = rN_t \exp(-\lambda N_t),$$

характерны участки, когда величина  $N_t$  почти равна нулю, но за-

тем экспоненциальный рост выбрасывает ее в область сравнительно больших значений. Через нерегулярные промежутки времени эта ситуация повторяется. Возникает естественный вопрос: если существует нижний критический уровень биомассы (например, биомасса одной особи), то будет ли модель, учитывающая это ограничение, вновь демонстрировать хаотическое поведение? Естественное обобщение риккеровской модели можно представить в виде

$$N_{t+1} = E\{rN_t \exp(-\lambda N_t)\},$$

где  $E\{x\}$  — целая часть числа  $x$ , а биомасса соответствующим образом промасштабирована. Поскольку хаос на счетном множестве невозможен, то можно сразу сказать, что обобщенная модель не будет давать хаотической динамики. Другими словами, введение естественной дискретности, квантуемости биомассы (по массе отдельной особи) сразу исключило теоретическую возможность хаоса. Более того, если в классической модели Риккера вырождение популяции было принципиально исключено, то здесь при больших флуктуациях численности оно стало возможным. Заметим, однако, что хотя мы и исключили чистый хаос, но режимы практически хаотические, с широким спектром колебаний в этой модели остались.

Можно считать, что введение такой дискретности улучшило модель, сделало ее более адекватной реальности. С ней легко работать в численном эксперименте. Однако (в отличие от классической модели) возможность ее аналитического исследования осталась весьма проблематичной. Трудно сказать, где найти золотую середину между степенью реалистичности модели и возможностями ее исследования накопленным арсеналом математических методов.

Заканчивая эту книгу, мне бы хотелось пожелать читателю, чтобы у него возникло как можно больше вопросов, на которые он не найдет в ней ответов, и ему их придется искать самому.

Юрий Михайлович Свирижев

**НЕЛИНЕЙНЫЕ ВОЛНЫ,  
ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ  
И КАТАСТРОФЫ В ЭКОЛОГИИ**

Редактор *Н.В. Белотелов*

Художественный редактор *Г.М. Коровина*

Технические редакторы: *С.Н. Баронина, С.В. Геворкян*

Корректоры: *Н.П. Круглова, Т.А. Печко*

Набор осуществлен в издательстве  
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 12719

Сдано в набор 28.05.87. Подписано к печати 24.08.87. Т — 19583  
Формат 84 X 108/32. Бумага тип № 1. Гарнитура Пресс-Роман  
Печать офсетная. Усл.печ.л. 19,32. Усл.кр.-отт. 19,32. Уч.-изд.л. 20,82  
Тираж 4000 экз. Тип.зак. 291. Цена 4 р. 30 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"

Главная редакция физико-математической литературы  
117071 Москва В-71, Ленинский проспект, 15

Четвертая типография издательства "Наука"  
630077 г. Новосибирск-77, ул. Станиславского, 25