

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ

# МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В БИОЛОГИИ

Материалы I школы  
по математическому моделированию  
сложных биологических систем



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1975

**Математическое моделирование в биологии.** М., Изд-во «Наука», 1975.

Сборник содержит статьи, доложенные на I школе по математическому моделированию сложных биологических систем, проходившей в марте 1973 г. в Мозжинке. Он посвящен общим вопросам методологии математического моделирования сложных биологических систем, анализу фундаментальных принципов структуры и функции биогеоценозов. В ряде работ содержатся модели конкретных популяционных систем, рассматриваемых, в частности, с точки зрения оптимизации их функционирования. В некоторых статьях затрагиваются принципиальные аспекты решения проблемы «Человек и биосфера».

Книга рассчитана на специалистов по математической биологии, биологов-популяционистов, экологов.

Ответственный редактор

докт. физ.-мат. наук, профессор

**А. М. МОЛЧАНОВ**

*Посвящается памяти  
Алексея Андреевича  
Ляпунова*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Биологи и математики давно уже пытаются работать вместе. Дело это непростое и на быстрый успех рассчитывать не приходится. Для оценки масштаба трудностей полезно вспомнить некоторые эпизоды такого взаимодействия.

Уже в двадцатых годах появляются статьи С. Н. Берштейна. Первая из них «О приложении математики к биологии» («Наука на Украине», 1922, вып. 1, с. 14). Следующие две его работы знакомят с проблемой западного читателя (*Comptes Rendus*, 1923, 177). Работа 1924 г. называется «Решение одной математической проблемы, связанной с теорией наследственности». В дальнейшем генетическая тема прослеживается в работе А. С. Серебровского (Докл. АН СССР, 1934, 2, 33) с непривычно звучащим названием «О свойствах менделевских равенств» и статье В. И. Гливенко «Менделеевская алгебра» (Докл. АН СССР, 1936, 13, 371). Эта тематика развивалась далее и иностранными авторами (Etherington, 1939—1941; Reiersol, 1962; Holgate, 1967—1968).

Поучительна судьба замечательной работы А. Н. Колмогорова, И. Г. Петровского, Н. С. Пискунова «Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества и его применение к одной биологической проблеме» (Бюлл. МГУ, 1937, 1, вып. 6, 1—26). В ней исследовано вытеснение неустойчивого генотипа устойчивым. Работа имела много подражаний в других областях математического естествознания. Ее продолжали изучать и цитировать и в те времена, когда даже упоминание о гене было невозможным, чему в немалой степени способствовало удачное название работы.

Экологическое направление в математической биологии, начатое Вольтерра в 1931 г., продолжено совместной работой Г. Ф. Гаузе и А. А. Витта (Изв. АН СССР, 1934, 10, 1551—1559). Эта работа является характерным примером плодотворного взаимодействия биолога и на этот раз физика-теоретика. Затем последовала монография Г. Ф. Гаузе («The struggle for existence». Baltimore, 1934), а после статьи А. Н. Колмогорова в итальянском журнале проблема обрела и солидное «математическое обеспечение».

К сожалению, сложные внешние причины, в том числе и Великая Отечественная война, надолго разорвали счастливо начинавшийся в нашей стране союз биологии и математики. Однако в годы войны эстафета была подхвачена Н. Винером. Его личные вкусы, а также работа по военным контрактам определили за-

метный инженерно-технический крен формировавшегося научно-направления. Слабее стал и математический потенциал. Показательно в этом смысле высказывание Н. Винера (по поводу его книги «Extrapolation, Interpolation and Smoothing of Stationary time series». N. Y., 1949): «Следует, однако, отметить, что некоторые мои изыскания в этом направлении связаны с более ранней работой А. Н. Колмогорова (имеется в виду статья «Интерполирование и экстраполирование стационарных случайных последовательностей» — Изв. АН СССР, 1941, 5, 3—14) в России, хотя значительная часть моей работы была сделана до того, как я обратился к трудам русской школы».

Преждевременная аксиоматизация не оправдала возлагавшихся на нее чрезмерных надежд. После выхода книги Винера («Cybernetics or Control and Communication in the animal and the machine». N. Y., 1948), как грибы после дождя, возникают многочисленные «пристройки»: теория информации, динамическое программирование, оптимальное управление, теория игр, распознавание образов, имитационное моделирование и другие еще более частные направления. Справедливое недоверие серьезных биологов к поспешным претенциозным математическим построениям незаметно переносится на математику вообще.

В нашей стране первоначальный период отрицания кибернетики закончился с выходом статьи А. А. Ляпунова и С. Л. Соболева («Вопр. философии», 1958, № 5, 127—138). С этого времени, в немалой степени благодаря кипучей энергии член-корр. АН СССР А. А. Ляпунова организуются симпозиумы и конференции по кибернетике, печатаются статьи, выходят сборники. При этом «утверждалось более естественное (чем в США и Западной Европе) и содержательное понимание кибернетики, включившее в нее достижения, накопленные к тому времени в теории преобразования информации и управляющих систем» (В. М. Глушков, БСЭ, изд. 3, т. 12, статья «Кибернетика»).

Но взаимодействие биологии и математики не укладывается, конечно, и в эти рамки — нужно, чтобы биолог и математик работали вместе над биологическим объектом. А какие математические методы надо применить, выяснится в процессе работы. И Алексей Андреевич Ляпунов дает образцы такого сотрудничества. Но А. А. Ляпунов не только ученый, но и организатор. Он направляет работу в масштабе всей страны, создав секцию математического моделирования Научного совета по проблемам биосферы АН СССР. Труды I школы по математическому моделированию, созванной по инициативе Алексея Андреевича, лежат перед читателем

Внезапная смерть Алексея Андреевича прервала многие планы и начинания, которые его ученики и сотрудники будут стремиться продолжать в меру своих сил и способностей.

# О МЕТОДОЛОГИЧЕСКИХ ВОПРОСАХ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ

А. А. ЛЯПУНОВ, Г. П. БАГРИНОВСКАЯ

## ВВЕДЕНИЕ

Каждая естественная наука состоит из трех частей: эмпирической, теоретической и математической. Эмпирическая часть содержит фактические сведения, добытые в экспериментах и наблюдениях, а также из их первичной систематизации. Теоретическая часть развивает теоретические концепции, позволяющие объединить и объяснить с единых позиций значительный комплекс явлений, и формулирует основные закономерности, которым подчиняется эмпирический материал. Математическая часть конструирует математические модели, служащие для проверки основных теоретических концепций, дает методы для первичной обработки экспериментальных данных с тем, чтобы их можно было сопоставить с результатами моделей, и разрабатывает методы планирования эксперимента с таким расчетом, чтобы при небольшой затрате сил по возможности можно было из экспериментов получить достаточно надежные данные.

Нам кажется, что такая схема отвечает строению многих наук, например физики, химии, биологии, экономики и даже лингвистики. Однако в разных областях знаний эти части развиты неодинаково. В физике, астрономии, механике теоретическая и математическая части развиты основательно. Более того, математические модели тех или других природных явлений настолько привычны в кругу специалистов, что они часто не проводят четкого разграничения между сведениями, получаемыми о явлении либо эмпирическим путем и путем изучения математической модели.

Эта общая схема полностью применима к биологии. Однако развитие разных частей такой схемы в биологии сильно отличается от того, что имеется в астрономии и физике. Роль теоретических концепций, а тем более математических моделей в настоящее время в биологии совершенно несравнима с их ролью в физике, механике, астрономии. Это обстоятельство обусловлено, с одной стороны, тем, что разработка теоретических концепций и математических моделей в биологии началась намного позже, чем в названных науках, а с другой, — тем, что характер изучаемых биологических явлений значительно сложнее и запутаннее, в силу чего приходится принимать во внимание гораздо больше факторов при построении моделей биологических явлений, чем физи-

ческих. В обиходе это последнее обстоятельство обычно именуется специфической сложностью процессов жизнедеятельности.

Кроме того, построение математических моделей в биологии сильно затруднено тем, что очень немногие биологи в достаточной мере владеют математикой, а среди математиков также немногие обладают соответствующими интересами и достаточными знаниями в области биологии. В связи с этим построением математических моделей процессов жизнедеятельности должны заниматься коллективы исследователей, в состав которых входили бы как математики, так и биологи. Необходимо, конечно, чтобы между ними установился достаточно тесный научный контакт, т. е. чтобы они были в состоянии всесторонне обсуждать изучаемое явление и при этом понимать друг друга. Отметим, что во многих технических науках и в экономике такого рода коллективы устойчиво функционируют. В биологии они находятся в зачаточном состоянии, а в лингвистике или в географии такого рода деятельностью занимаются очень немногие группы исследователей.

Рассмотрим теперь некоторые факты, относящиеся к теоретической биологии. Задача теоретической биологии состоит в том, чтобы объяснить с единых позиций значительный комплекс фактов, касающихся живой природы. Наиболее общей и всеобъемлющей теоретической концепцией биологии является теория эволюции. В общих чертах она дает объяснение того, почему очень многие процессы в живой природе протекают целесообразно. Биологические особенности тех или иных существ, а также их взаимодействия между собой определенным образом согласованы с условиями их существования. Кроме того, в самом общем виде теория эволюции выясняет «механизм», посредством которого осуществляется приспособление: наследственность, наследственная изменчивость и отбор.

Далее следуют главы теоретической биологии, которые объясняют механизм наследственности и наследственной изменчивости: генетика и ряд теоретических разделов цитологии, биохимии и молекулярной биологии. Заметим, что цитология, биохимия и молекулярная биология содержат свой эмпирический материал, который не следует относить к теоретической биологии, но на который опираются теоретические разделы этих областей биологии. В свою очередь генетика как учение о наследственной информации опирается на теоретические разделы названных областей биологии. Что касается отбора, более детальное изучение его механизмов относится к теории популяций.

Однако теория эволюции и области науки, на которые она опирается, отнюдь не исчерпывают материалы теоретической биологии. Глубокие теоретические концепции развиваются в рамках учения о биосфере в различных его частях. Здесь нужно отметить биогеоценологию, а также все, что объединяется в несколько расплывчатом понятии «экология». Затем возникают вопросы переработки материи и энергии в процессах, протекающих в различ-

ных сообществах организмов, а также вопросы об изучении процессов управления в живой природе. Эти последние представляют собой кибернетические проблемы биологии, или процессы кодирования, передачи, переработки и хранения информации в ходе жизнедеятельности, а также воздействие потоков этой информации на протекание самих процессов жизнедеятельности.

*Из сказанного следует, что проблематика теоретической биологии естественным образом распадается на две части: молекулярно-биологическую и математико-кибернетическую.* Первая состоит в расшифровке с физико-химических позиций некоторых актов, входящих в состав жизнедеятельности и принимаемых за элементарные. Вторая изучает строение и функционирование сложных систем, опираясь на элементарные акты, которые в них происходят, и режим выполнения этих актов. При этом выявляются: а) строение системы, т. е. ее членение на относительные автономные элементы, и связи или взаимодействия между ними; б) функционирование системы в целом и в) изменение строения системы под действием ее собственного функционирования и воздействия на нее внешней среды.

#### ОБ АППАРАТЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ

Для математики характерно, что формирование новых направлений зачастую возникает на почве новых задач. В частности, весь классический анализ возник на почве задач физики, механики и геометрии. Правда, в дальнейшем оказалось, что сфера применения математического анализа значительно шире. Многие задачи, относящиеся к химии или технологии, к различным разделам техники и естествознания, в том числе многие задачи биологии и даже экономики, решаются методами математического анализа. Однако для решения целого ряда задач из области биологии, экономики, техники, имеющих кибернетическую природу, т. е. связанных с потоками информации и управлением, методы классического анализа неприменимы. Задачи такого типа стимулировали развитие новых разделов математики, таких, как теория информации, учение об управляющих системах, а также теория автоматов, теория игр, различные разделы математического программирования и т. п.

Общей чертой этих новых областей математики является дискретность. И по-видимому, это имеет глубокий смысл. Дело в том, что для физики, механики и других наук, приводящих к постановке задач классического анализа, характерно целесообразное использование непрерывных моделей изучаемых явлений. В самом деле, непосредственным объектом математического изучения оказываются непрерывные среды, непрерывные траектории, непрерывные физические поля и т. д.

В то же время для биологии или экономики характерна структурированность изучаемого объекта. В клетке выделяются диск-

ретные органеллы с весьма разнообразным четко очерченным функционированием. Причем процессы жизнедеятельности клетки складываются из функционирования этих органелл. Организм строится из различных систем органов, те — из отдельных органов и т. д. Сколько-нибудь сложная экономическая система тоже строится из относительно автономных частей, совершенно специфически взаимодействующих между собой. Все это приводит к необходимости учета разнокачественных элементов системы, специфических и подчас строго индивидуальных взаимодействий между ними, а также учета перестройки системы в целом в процессе ее функционирования. Все это плохо поддается описанию методами классического анализа и приводит к образованию совсем новых постановок вопросов, а потому и новых глав математики. *Видимо, несколько гиперболизируя, можно сказать, что если физика в широком смысле органически связана с математикой непрерывной, то биология в широком смысле столь же органически связана с математикой дискретной.*

### КЛАССИФИКАЦИЯ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ

Обычно в биологии приходится иметь дело с объектами системной природы, т. е. с объектами, состоящими из многих взаимодействующих частей. Кроме того, эти объекты имеют иерархическую структуру, так как их можно расчленить на части, каждая из которых в свою очередь может рассматриваться как сложная система. Это разложение на части можно проводить отнюдь не однозначно. Например, сообщество можно членить на популяции, а также на синусии; популяции — на организмы или же на семьи либо стада; организмы — на системы органов или же на отдельные органы, ткани, клетки и т. д.

Опишем в общих чертах, в чем состоит системный подход к изучению объектов сложной природы. Прежде всего должно быть выяснено, о каком объекте идет речь и какова цель исследования. Учитывая эту цель, надлежит расчленить объект на составляющие элементы, функционирование которых и взаимодействие между которыми определяют изучаемый процесс. Нередко это приходится делать путем последовательных приближений. Далее возникает вопрос об описании функционирования этих элементов и взаимодействий между ними с той степенью детальности, которая нужна для решения основного вопроса. Нужно также выяснить режим, в котором осуществляются акты взаимодействия и как эти акты сказываются на состоянии элементов, участвующих в них. Все это в совокупности составляет основу математической модели соответствующей системы. Сама математическая модель является абстрактной системой, которая состоит из абстрактных элементов, причем вводится представление об абстрактном функционировании и абстрактном взаимодействии этих элементов. Описывается режим взаимодействия между этими абстрактными элементами



и далее теми или другими абстрактными средствами выясняется глобальное поведение изучаемой абстрактной системы. Существенным является основное предположение о том, что в абстрактной системе не происходит ничего другого, кроме тех процессов, которые только что перечислялись.

Математические модели биологических систем можно систематизировать и классифицировать различными способами прежде всего по тем естественнонаучным задачам, откуда они приходят. Отсюда возникает представление о математической биологии как о вспомогательном средстве теоретической биологии. Такого рода систематизация математико-биологического материала совершенно необходима для его практического использования в самой биологии. Изложение в этом случае может носить несколько догматический характер. Необходимо очень отчетливо описать естественнонаучную постановку задачи и показать, как на почве этой постановки возникает математическая задача и как она формулируется на математическом языке.

Вряд ли целесообразно излагать во всех подробностях математический путь решения задачи, особенно в тех случаях, когда он тяжел, зато особое внимание должно быть сосредоточено на описании результатов, к которым приводит математика, их сопоставлении с реальной картиной явления, выяснении того, в какой степени результаты, математического анализа соответствуют (или не соответствуют) картине явления, наблюдаемой в действительности. В результате необходимо получить заключение о том, насколько выбранная математическая формализация адекватно описывает изучаемое явление и в каких пределах соответствующая модель может быть использована для практических целей. В случае несоответствия математической модели действительности важно выяснить, какие усовершенствования надлежит внести в математическую модель.

На этом пути для определенных разделов теоретической биологии необходимо создать набор математических моделей и выяснить, в каких случаях надлежит пользоваться теми или другими моделями. Одновременно надо выяснить, какие исходные данные следует получить из экспериментов для того, чтобы соответствующая модель правильно описывала определенный круг явлений. Эти данные, извлекаемые из экспериментов, вообще говоря, состоят из двух совокупностей (быть может, пересекающихся). Первая служит для определения ряда количественных параметров самой модели, например значений различных коэффициентов уравнений. Вторая дает начальные данные для конкретных просчетов. Например, если математическая модель описывает функционирование системы во времени, то это может быть описание начального состояния изучаемой системы, а также описание ее взаимодействия с внешним миром.

Биологическая систематизация математико-биологического материала должна строиться в соответствии с уровнями организа-

ции живой природы. Согласно Н. В. Тимофееву-Ресовскому, принято выделять следующие основные уровни: 1) клетки и субклеточные структуры; 2) организм, система его органов и их строение; 3) популяции как в генетическом, так и в поведенческом аспекте; 4) биологические сообщества от элементарных биоценозов до биосферы в целом. В пределах каждого уровня организации можно рассматривать ряд подуровней. Так, на уровне клетки и субклеточных структур можно рассматривать математические модели рибосом и синтеза белка, митохондрий и баланса энергии в клетке, хлоропластов и фотосинтеза, разных типов внутриклеточных ферментативных процессов, а также процессов репликации хромосом, различных типов кодирования наследственной информации и др.

На уровне организма целесообразно рассматривать математические модели функционирования различных систем органов, например систем дыхания, пищеварения, кровообращения, нервной и эндокринной систем, мышц, а также модели отдельных процессов перераспределения и использования тех или иных веществ в пределах организма, например кислорода, пищевых продуктов, гормонов или витаминов, а также микроэлементов. Некоторые из этих процессов нужно изучать во взаимодействии, к примеру циркуляцию йода и тиреоидных гормонов, сахара и инсулина, ренина и ангиотензина и т. д. Кроме того, необходимы более детальные модели функционирования отдельных органов или тканей: сердца, легких, печени, почек, кишечника, а также движения крови по различным органам и сосудам, размножения клеток в пределах тканей, эритропоэза и т. д. Аналогичные вопросы возникают и в отношении растений, где особенно большое значение имеют процессы синтеза тех или иных веществ в различных частях растений и процессы транспортировки этих веществ в растениях и их накопления. Следует также рассматривать математические модели процессов развития организмов под действием их наследственной информации. По отношению к популяциям необходимо моделировать процессы передачи и видоизменения наследственной информации в масштабах популяции. Это непосредственно связано как с селекционными, так и с эволюционными задачами. Кроме того, очень существенны математические модели поведения особи в пределах популяции и поведенческое структурирование популяций: семьи, стада и т. п.

При изучении сообществ нужно начинать с элементарных биоценозов в трактовке Вольтерра и элементарных биогеоценозов в понимании Н. В. Тимофеева-Ресовского и конструировать математические модели балансовых соотношений в этих сообществах. Далее при переходе к сообществам более высокого уровня нужно рассматривать взаимодействие соответствующих сообществ и строить балансовые соотношения для постепенного укрупняющихся сообществ вплоть до биосферы в целом. *При построении этой иерархии моделей нужно стремиться к тому, чтобы объекты*

моделирования низшего уровня служили элементами моделируемых систем высшего уровня. При этом характеристики этих объектов как элементов высших моделей должны получаться в результате работы модели, описывающей этот объект на низшем уровне. Так, надлежит спуститься до моделей элементарных физико-химических актов, которые являются основой процессов жизнедеятельности. Именно такая иерархическая система математических моделей должна представлять из себя основное содержание математической биологии как особой ветви биологических наук.

Математические модели биологических явлений целесообразно также систематизировать по используемым математическим методам. Этот подход позволит придать математической биологии форму цельной математической дисциплины, что очень важно для выявления единообразных подходов к задачам, общих постановок задач и общих методов их решения. На первых порах нужно выявлять те характерные черты этих моделей, которые являются ключевыми для установления связи с теми или другими математическими дисциплинами. Ниже дается список таких характерных черт в виде пар типа тезис — антитезис, так что каждая конкретная модель обладает одним из признаков каждой пары.

Детерминированные	— Вероятностные
Время дискретное	— Время непрерывное
Интервал времени ограниченный	— Интервал времени неограниченный (асимптотические подходы)
Бескоординатные	— Координатные
Без последствий (марковские <sup>1</sup> )	— С последствиями (немарковские)
Без управления	— С управлением
Модели, перестраивающиеся в зависимости от функционирования (например с лимитирующими факторами)	— Модели, аналитическая форма которых остается неизменной
Модели, обладающие некоторой «гладкостью», функционирование которых допускает простое аналитическое описание	— Модели, характер функционирования которых резко меняется в зависимости от условий. В этих случаях приходится прибегать к моделям автоматного типа

Возможны модели, анализ функционирования которых доступен чисто аналитическим методам. Возможны и такие модели, функционирование которых реализуется машинным путем. Наконец, существуют ситуации, когда в реализации частично используется аналитический аппарат, частично же на основе этого аппарата проводится машинный счет.

На этом фундаменте постепенно формируется аппарат математической биологии. В значительной мере используются уже имеющиеся математические методы. Это может быть аппарат дифференциальных или конечно-разностных уравнений или каких-нибудь других функциональных уравнений (интегральных, опе-

<sup>1</sup> Надо иметь в виду, что марковость или немарковость есть свойство описания, а не свойство самого процесса.

раторных), аппарат теории случайных процессов или, наконец, тот или иной аппарат алгоритмической природы, который можно реализовать аналитически или машинно. Однако в ряде случаев возникают и будут возникать новые математические задачи, которые вызовут создание новых глав математики.

Отметим одно обстоятельство, весьма существенное для построения математических моделей процессов жизнедеятельности. Речь идет о так называемом принципе полноты: при построении математической модели некоторого реального процесса ни в какой возможной ситуации не должно возникать неопределенность, т. е., для каждой ситуации должно быть ясно, что в ней произойдет. Кроме того, относительно каждой компоненты изучаемой системы должно быть ясно, какова ее судьба в данной ситуации. При этом возможны сведения вероятностного характера, т. е. что то или иное происходит в модели с той или иной вероятностью. Только при соблюдении условий полноты можно исследовать функционирование системы и следить за тем, как меняется ее структура со временем. Нужно заметить, что требование полноты описания процесса относится в первую очередь к эмпирическому изучению данного процесса. Если это требование не соблюдается, т. е. если одни компоненты рассматриваемого процесса изучаются подробно, а другие упускаются из виду, то построение замкнутой математической модели процесса окажется невозможным: для этого не хватит содержательных сведений. К сожалению, эмпирическое изучение природных процессов часто оказывается кусочным, а это сильно лимитирует возможности использования математического моделирования в естествознании. Представляется очень важным обратить внимание естествоиспытателей на необходимость соблюдения принципа полноты при изучении природных явлений, если в дальнейшем предполагается их математическое моделирование.

В качестве примера мы можем сослаться на то, что при изучении балансовых соотношений в водных системах, а также при изучении процессов почвообразования или при изучении строения сухопутных биогеоценозов уделяется большое внимание косным составляющим процессов, протекающих в растительных и животных организмах, водных растворах и в атмосфере, и очень недостаточное внимание уделяется процессам, связанным с микроорганизмами. Это обстоятельство сильно затрудняет возможности математического моделирования названных процессов.

По-видимому, значительное место в математической биологии должны занимать разные «предмодели», т. е. построение логических схем будущих моделей, которые должны предшествовать самим моделям. Назначение таких «предмоделей» состоит в том, чтобы в условиях нехватки информации для построения модели в целом по возможности связать воедино имеющиеся представления о течении явления и выяснить, какие дополнительные исследования нужно провести для получения необходимых дан-

ных при построении полной модели. При этом следует считаться с требованиями принципа полноты. В целом ряде случаев сложные процессы жизнедеятельности организованы иерархически. Это означает, что имеется ряд взаимодействующих, но относительно автономных более простых процессов, причем те или иные особенности течения одних процессов существенным образом изменяют течение других процессов. Оказывается при этом, что всю совокупность этих процессов можно упорядочить (частично) по такому признаку: один процесс считается подчиненным другому, если некоторые особенности второго меняют течение первого.

Например, появление определенного сигнала от некоторого отдела нервной системы заставляет некоторую эндокринную железу выбросить в кровь часть накопленного в ней гормона. Это означает, что функционирование данной эндокринной железы подчинено соответствующему отделу нервной системы. Появление гормонов в крови меняет режим работы того органа, в который поступает эта кровь. Это означает, что функционирование данного органа подчинено эндокринной железе, вырабатывающей этот гормон.

При математическом моделировании процессов жизнедеятельности, организованных иерархически, приходится строить иерархически организованные математические модели. В таких моделях выделяются элементы, каждый из которых в свою очередь характеризуется достаточно сложным функционированием. Приходится строить модели отдельных элементов и модель системы в целом. При этом модели элементов нужно вставлять в глобальную модель и согласовывать между собой их совместное функционирование.

Было бы чрезвычайно ценно на основе изложенной точки зрения собрать и каталогизировать различные математико-биологические модели. Например, классическая вольтерровская модель «хищник — жертва» является детерминированной с непрерывным временем. Она обычно рассматривается на бесконечном интервале времени. Это модель бескоординатная, марковская, без управления. Она исследуется чисто аналитическими методами. Модель океанической пеллагали, которая была изучена В. Ф. Крапивинным [1], является детерминированной, с непрерывным временем, координатной, без последействия и управления и изучается на ограниченном отрезке времени. Исследуется она в основном посредством машинного счета. Модель популяции, построенная Г. П. Каревым [2], является вероятностной, с дискретным временем, бескоординатной, без последействия и управления и изучается на неограниченном интервале времени. Модели хозяйственных популяций (стад рогатого скота), которые изучаются Л. Р. Гинзбургом [3], являются детерминированными, с дискретным временем, бескоординатными. Они изучаются на неограниченном промежутке времени, в них учитывается управление, а в некоторых схемах и последействие. Модель эндокринной системы, которая разрабатывается совместно лабораториями

эндокринологии Института цитологии и генетики и теоретической кибернетики Института гидродинамики Сибирского отделения АН СССР является двухъярусной: верхний ярус — модель распределительных функций кровеносной системы, нижний ярус — модели преобразования крови в различных органах. В качестве предмодели можно сослаться на работу А. А. Ляпунова и А. А. Титляновой [4], в которой описана структура возможных моделей биогеоценозов сухих степей.

Естественная программа работ в этом направлении состоит в следующем. Нужно по возможности собрать разнообразный набор существующих математических моделей процессов жизнедеятельности, систематизировать их по используемым математическим методам и дать сводное изложение основной массы этого материала; при этом математические методы, общие для ряда различных задач, до некоторой степени выносятся за скобку. Такое изложение явилось бы первым шагом к систематизации математико-биологического материала как главы математики. Совершенно ясно, что структурирование изучаемых систем и индивидуальные связи между различными элементами изучаемых структур здесь будут играть определенную роль. Такая систематизация математико-биологических моделей должна представлять собой изложение математической биологии как ветви математических наук.

#### АНАЛИЗ ХАРАКТЕРНЫХ ОШИБОК

До сих пор мы старались очертить научную часть математической биологии в позитивном плане. Мы вполне отдаем себе отчет в том, что все это происходит на уровне благих пожеланий. Реализация описанного замысла требует колоссальной работы. В то же время уже сейчас в разных коллективах ведется много различных математико-биологических работ, причем некоторые из этих работ никак не укладываются в описанные рамки. В связи с этим нам хочется высказать некоторые критические соображения, касающиеся современного состояния математико-биологической проблематики и сказать, что с нашей точки зрения, часть того, что сейчас делается, представляется нам не имеющим отношения к математическому естествознанию. Мы рассмотрим ряд таких направлений с общих позиций и не будем цитировать конкретных работ.

**Задачи оптимизации в живой природе.** Появляется много работ, исходящих из того, что те или иные процессы жизнедеятельности протекают так, что они обеспечивают оптимизацию некоторых функционалов. При этом вид функционалов берется достаточно произвольно по некоторой аналогии с теми или иными задачами физики или механики. Такие работы с естественнонаучной точки зрения вносят только путаницу.

Математическая природа оптимизационных задач состоит в следующем. Пусть имеется некоторый процесс, который может

развиваться по-разному, и есть возможности выбора того или иного варианта течения этого процесса. При этом должно быть твердо известно, что можно варьировать и что — нельзя. С другой стороны, есть некоторый критерий, позволяющий сравнить между собой разные возможные варианты течения изучаемого процесса. В буквальной постановке задача оптимизации состоит в том, чтобы выяснить, существует ли вариант течения процесса, при котором выбранный критерий принимает оптимальное значение, и если такой вариант существует, то сконструировать его, т. е. найти оптимальное течение реального процесса. Попутно возникает вопрос о единственности оптимального процесса и о нахождении эффективных способов его построения. В случае если оптимального процесса в строгом смысле не существует, нередко приходится ограничиваться таким вариантом течения процесса, при котором критерий принимает достаточно «благоприятное» значение.

В механике или физике имеются твердые основания для того, чтобы считать, что в определенных процессах осуществляется оптимизация тех или иных функционалов (принцип наименьшего действия, минимизация интеграла энергии и др.). С другой стороны, совершенно ясно, что такие подходы в биологии также имеют полный смысл, если речь идет о процессах, управляемых человеком, например когда человек управляет биологической популяцией или биологическим сообществом в своих интересах. В этих случаях именно человек, а не сама живая природа формулирует критерий качества, в соответствии с которым он управляет природным процессом, а отсюда естественным образом определяется тот функционал, в оптимизации которого человек заинтересован.

В то же время такие подходы к природным процессам бессодержательны, если неизвестны законы, гарантирующие, что процесс, протекающий сам по себе, должен обеспечивать оптимизацию некоторого функционала. Если же такая задача все же ставится, то решение ее, как правило, только дезориентирует биологов. В задаче обычно появляется некоторое число неизвестных параметров, смысл которых подчас остается неясным. После аналитического решения задачи иногда удается так подобрать значения этих параметров, что для некоторого числа экспериментов (весьма небольшого) получается нечто вроде согласия с теорией. Однако этого далеко не достаточно для подтверждения теории.

Бывают случаи, когда изучение тех или других биологических явлений приходится вести с применением общих соображений и методов, исходящих из других наук (механики, физики, химии), и эти методы связаны с использованием математических моделей. Тогда соответствующие математические модели автоматически используются в биологии, хотя и в общеметодическом плане они более жестко связаны с теми науками, на почве которых они возникают непосредственно. В частности, иногда некоторый биологический объект можно рассматривать как физиче-

ский или химический прибор, подчиняющийся соответствующим физическим или химическим закономерностям. В таком случае процессы, протекающие в биологическом объекте, будут подчиняться тем же самым критериям оптимальности, что и процессы в соответствующих приборах. Однако такие ситуации в большей мере относятся к физике, чем к биологии.

**Замена структурных подходов статистическими** (например, при изучении строения и функционирования нервной системы). Многие биологические процессы разворачиваются в тонкоструктурированных системах. Это обусловлено тем, что некоторые элементы этих систем связаны между собой индивидуальными связями. Изучение функционирования таких систем состоит в выяснении того, как в них преобразуется информация, каково их поведение и какие изменения вносят в них их собственное функционирование и взаимодействие с внешней средой. В то же время исследователи нередко пытаются изучать поведение этих систем исходя из того, что связи между элементами носят случайный характер. При этом формулируются, а чаще не формулируются, а используются неявно предположения о том, что по отношению к этим связям выполняются далеко идущие гипотезы о взаимной независимости. При таком подходе задача о переработке информации в таких системах решена быть не может. Такого рода статистические подходы к изучению функционирования сложных управляющих систем совершенно необоснованны, и выводы, к которым такой анализ приводит, не заслуживают доверия.

**Замена вероятностных моделей, к которым естественным образом приводит естественнонаучная задача, моделями детерминированными** (так нередко поступают в математической теории популяций). При такой замене происходит пренебрежение флуктуациями при изучении процессов существенно случайной природы. В случае линейных задач такая замена сводится к тому, что изучение случайного процесса заменяется изучением поведения его математического ожидания. При нелинейных процессах это, вообще говоря, не так. Дискретные схемы не соответствуют даже математическим ожиданиям<sup>1</sup>. В случаях когда доверительные интервалы оказываются достаточно малыми, такая замена может иметь право на существование, так как детерминированные модели часто немного проще, чем вероятностные. Однако, если эти доверительные интервалы не являются малыми, использование детерминированных моделей вместо вероятностных недопустимо.

Заметим, что в интуитивном плане есть некоторые различия между задачами популяционными и задачами, относящимися к сообществам. Обычно изучаются модели таких сообществ, которые сами обеспечивают устойчивость своего поведения. В таких случаях можно думать, что упомянутые доверительные интер-

<sup>1</sup> Тут большую роль играют доверительные интервалы, в которые можно заключить основные параметры этих процессов с высокой доверительной вероятностью.



валы действительно остаются небольшими в рамках принятого описания процесса. Что же касается популяций, то их вероятностные модели описывают режимы, соответствующие доверительные интервалы которых с течением времени существенно расширяются. Реальная устойчивость популяций определяется вовсе не внутривидовыми процессами, а взаимоотношениями этой популяции с тем сообществом, в рамках которого она существует. Поэтому популяции следует моделировать на вероятностном пути, только нужно отдавать себе отчет в том, что несоответствие между поведением этих моделей и реальными популяций для больших отрезков времени обусловлено тем, что чисто популяционные модели не учитывают взаимодействий данной популяции с другими компонентами биогеоценоза. Все это важно для того, чтобы выяснить, в каких пределах целесообразно использовать модели популяций или биогеоценозов того или иного типа.

**Замечание.** Высказанные в двух предыдущих пунктах соображения отнюдь не следует понимать так, что мы в принципе против статистических методов в математической биологии. Наоборот, эти методы весьма плодотворны и чрезвычайно полезны, но каждый раз надо внимательно следить за тем, соответствует ли применение статистических методов постановке решаемой задачи.

**Излишняя детализация.** Распространена точка зрения, что, чем больше особенностей изучаемого процесса находит свое отражение в модели, тем эта модель ближе к действительности. При этом упускают из виду, что сложная модель имеет много степеней логической свободы. С одной стороны, при несоответствии модели действительности трудно выяснить, какие из этих степеней свободы использованы неправильно и поэтому являются ответственными за неувязку между теорией и наблюдениями. С другой стороны, именно это обилие степеней свободы при небольшом числе экспериментов может привести к ложному соответствию теории наблюдениям. Это обусловлено тем, что в пределах выбранной модели одни обстоятельства могут компенсировать другие, и наблюдаемое соответствие на самом деле недостаточно для того, чтобы считать теорию проверенной.

*Всегда следует начинать с возможно более простых математических моделей реальных процессов. Вначале целесообразно сильно огрублять изучаемые явления и, только выяснив, чем огрубленные модели плохи, вводить их усложнение. Последовательность моделей, все лучше и лучше описывающих действительность, сама по себе может представлять интерес. В то же время при построении слишком сложной модели легко зацутаться и стать на ложный путь. При моделировании сколько-нибудь сложных систем необходимо считаться с их структурой, т. е. следовать системному подходу.*

**Игровые модели.** Время от времени появляются работы, в которых пытаются трактовать процесс эволюции с позиций теории

игр. Это соответствует предположению, что реакция живых существ на внешние воздействия должна соответствовать наилучшему возможному прогнозу и именно такая реакция якобы закрепляется отбором. Несостоятельность такой точки зрения не вызывает сомнения. Наихудший прогноз осуществляется редко. Массовая элиминация особей благодаря тем или иным внешним воздействиям очень мало зависит от наилучших возможных внешних воздействий. Поэтому совершенно непонятно, каким образом этот наилучший прогноз, а следовательно и минимаксная стратегия, могут закрепляться в эволюции и играть доминирующую роль в межпопуляционных отношениях в биогеоценозах. Стратегии игрового типа в той или иной мере могут возникать в связи с экстраполяциянными рефлексамии на почве преследования добычи. Однако это далеко не достаточно для того, чтобы на этой основе описывать глобальные взаимодействия между популяциями в сообществах.

В заключение мы хотим сделать еще одно замечание, касающееся использования математических методов в биологии. Нередко естествоиспытатели собирают большой эмпирический материал, недостаточно продумав заранее постановку задачи и не отдав себе отчета в том, как этот материал будет обрабатываться. Затратив на сбор этих материалов большие средства и труд, они приходят к математикам и просят помочь в обработке материала. Такая ситуация превосходно описана в книге Хургина «Ну и что?» В подавляющем большинстве случаев такой материал полноценной обработки не допускает, следовательно, большие средства и труд затрачены просто зря. В связи с этим мы хотим обратиться с призывом к биологам: прежде чем собирать эмпирический материал, необходимо обсудить задачу с математиками и выяснить, как собирать этот материал, чтобы впоследствии его можно было обработать. Здесь необходимо считаться со статистическими методами планирования и обработки экспериментов, причем при совместном обсуждении подходов к задаче математиками и биологами очень часто удается так спланировать эксперименты, что при сравнительно небольшой затрате труда обработка их дает ответ на поставленный вопрос. Во всяком случае большие затраты труда на сбор эмпирического материала при недостаточной продуманности задач очень часто приводят к горьким разочарованиям.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Крапивин В. Ф.— Гидробиол. ж., 1973, 9, № 2, 5.
2. Карев Г. П.— В сб.: Некоторые проблемы математической биологии. Новосибирск, 1973, с. 185.
3. Гинзбург Л. Р.— Проблемы кибернетики, 1970, вып. 23, с. 261.
4. Ляпунов А. А., Титлянова А. А.— Ботан. ж., 1974, 59, № 8, 1081.

## ПОПУЛЯЦИИ, БИОГЕОЦЕНОЗЫ И БИОСФЕРА ЗЕМЛИ

Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ

С феноменологической и функциональной точек зрения все многообразие живого на нашей планете при современном состоянии наших эволюционных знаний может быть подразделено на четыре главных уровня: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой (собственно эволюционный) и биogeоценотический, или биосферный. На молекулярно-генетическом уровне осуществляется любая конвариантная редупликация, лежащая в основе всего эволюционного процесса, и поэтому этот уровень с полным правом можно считать элементарной основой эволюции. На онтогенетическом уровне происходит реализация генетической информации одновременно с приведением этой информации в соответствие с требованиями элементарных эволюционных факторов и (прежде всего) естественного отбора, оказывающего свое направляющее влияние на весь процесс эволюции именно через фенотип. На популяционно-видовом уровне изменения, происходящие на двух первых уровнях, могут «выходить» на уровень эволюционно значимых преобразований: возникновение элементарных эволюционных и адаптивных явлений, работа пусковых механизмов процесса эволюции, завершающихся на определенном качественном этапе видообразованием и продолжающихся непрерывно дальше, что приводит к фило- и онтогенетическим дифференцировкам, возникновению адаптаций и прогрессу живого. На последнем, биogeоценотическом, или биосферном, уровне протекает сложнейшее взаимоприспособление различных групп и видов друг к другу (формирование биogeоценологических равновесий).

Можно видеть, что действующие единицы на каждом из уровней совершенно различны; соответственно различны и взаимодействующие силы. Вместе с тем ясно, что любой уровень тесно связан с соседними, определяется ими и определяет в свою очередь протекание процессов в них. Рассмотрим более подробно каждый из выделенных уровней.

На молекулярно-генетическом уровне основные внутриклеточные управляющие системы (хромосомы и некоторые другие оргanelлы и биологически активные макромолекулы) обеспечивают размножение клеток и организмов и передают наследственную

информацию от поколения к поколению. На этом же уровне через изменение структурных элементов (мутации) определяется элементарная наследственная изменчивость, лежащая в основе эволюционного процесса. Конвариантная редупликация, являясь важнейшей характеристикой молекулярно-генетического уровня жизни, объясняет относительную стабильность дискретных форм живого на Земле. Однако передающаяся посредством конвариантной редупликации генетическая информация, прежде чем появиться на эволюционной арене, должна быть как-то расшифрована и реализована; эта расшифровка происходит на следующем, онтогенетическом, уровне.

Онтогенез совершается, по-видимому, вследствие существования саморегулирующейся иерархической системы управляющих подсистем, определяющей согласованную реализацию наследственных признаков и свойств и координацию этих подсистем во времени и пространстве в пределах особи. Онтогенетический уровень пока теоретически наименее понятен вследствие недостаточной разработанности общей теории индивидуального развития. Исторически сложилось такое положение, при котором в настоящее время мы, вероятно, лучше представляем процессы, протекающие на молекулярно-генетическом уровне, чем процессы, происходящие в период реализации наследственной информации в конкретный фенотип (процесс онтогенеза в широком смысле). Необходимость расширения теоретических исследований в этом направлении неизбежна, так как именно на онтогенетическом уровне организации протекает отбор, происходит оценка в конкретных условиях существования биосферы качественного спектра различий, поставляемых с помощью генетических механизмов (мутаций и их комбинаций). Эта оценка является в свою очередь решающей основой трансформации живого уже на собственно эволюционном, или популяционном, уровне.

На популяционном уровне в совокупностях особей одного вида, населяющих определенный участок биосферы (популяция), в ряду поколений протекает исторический процесс изменения форм организмов, приводящий к образованию пусковых механизмов эволюции, дифференцировке, возникновению адаптации, видообразованию и в конечном итоге к эволюционному прогрессу. Популяция, являясь составной частью биогеоценоза, хотя и представляет собой самостоятельную эволюционную единицу, способную к длительному существованию и трансформации, всегда находится в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. Биогеоценоз выступает при этом рассмотрении как конкретная среда протекания процесса эволюции (идущего в отдельных популяциях) и как единица следующего, более высокого уровня, который сам подвержен определенным эволюционным преобразованиям.

На биогеоценозическом, или биосферном, уровне организации популяции организмов разных видов образуют сообщества, кото-

рые находятся в сложных взаимоотношениях как между собой, так и с косными компонентами среды. Эти взаимодействия обуславливают биогеохимический круговорот веществ и энергии в биосфере нашей планеты. В биосфере Земли жизнь представлена более или менее сложными сообществами (биоценозами), населяющими определенные местообитания. Виды внутри биоценоза связаны друг с другом трофическими, химическими и эдафическими связями. С другой стороны, организмы, входящие в биоценоз, связаны с климатом, гидрологическими условиями, почвой, химизмом среды и другими абиотическими факторами. В этих сложных комплексах живых и косных компонентов первичными продуцентами органического вещества являются аутотрофные организмы: растения-фотосинтетики и хемосинтезирующие бактерии. В целом биосфера, являясь сплошной оболочкой Земли, состоит из большого числа в разной степени отличающихся друг от друга местообитаний и населяющих их биоценозов, т. е. биогеоценозов. Неоднородность биосферы в биогеохимическом отношении является результатом сложнейших вещественно-энергетических круговоротов, протекающих в ней под влиянием живого. В свою очередь неоднородность этих круговоротов обусловлена структурной неоднородностью биосферы, проявляющейся в существовании в природе различных биогеоценозов, или дискретных единиц биосферы. Биогеоценозы — это те блоки, из которых состоит вся биосфера и в которых протекают вещественно-энергетические круговороты, вызванные жизнедеятельностью организмов и в сумме составляющие большой биосферный круговорот. Биогеоценоз представляет собой незамкнутую систему, характеризующуюся стабильностью структуры во времени и пространстве, имеющую вещественно-энергетические «входы» и «выходы», связывающие между собой смежные биогеоценозы в цепи, объединяемые стоком в широком смысле этого понятия. Обмен веществ между биогеоценозами осуществляется в газообразной, жидкой, твердой фазах и, что особенно важно для нашего рассмотрения, — в своеобразной форме живого вещества (динамика популяций растений и животных, миграции организмов и т. п.). С геохимической точки зрения миграция вещества в цепях биогеоценозов может рассматриваться как серия сопряженных процессов рассеивания и концентрирования вещества в организмах, почвах, водах, грунтах и атмосфере.

Из этого краткого рассмотрения биосферного уровня организации живого видно его огромное значение в эволюции жизни: по существу биогеоценозы являются реальной средой протекания процессов эволюции, а кроме того, в связи с эволюцией составляющих их видов сами биогеоценозы претерпевают эволюционные изменения, находясь в постоянном динамическом равновесии.

Необходимо выделить такие элементарные единицы и элементарные их изменения, без которых невозможна какая бы то ни было инициация эволюционных процессов. Надо сразу же ого-

вориться: элементарная эволюционная структура и элементарное эволюционное явление отнюдь не представляют собой эволюционный процесс, а лишь необходимую предпосылку такового. К элементарной эволюционной единице мы должны предъявить следующие требования: 1) она должна быть как таковая далее неподразделима, т. е. наследственно изменяться в ряду биологических поколений; 2) она должна реально и конкретно существовать в природных условиях. Такой единицей, конечно, не может быть индивид, во всяком случае у большинства живых организмов, размножающихся половым путем.

Мы знаем, что практически все виды живых организмов в пределах своего ареала распределены неравномерно: они либо распадаются на территориально (на суше или в воде) разобоченные группы индивидуумов (например, березовые колки в лесостепи), либо, если индивиды распределены по всей территории, плотность населения сильно варьирует от места к месту (при этом территории густонаселенные отделяются друг от друга территориями слабонаселенными). Поэтому, а также в связи с огромной численностью и внутренней гетерогенностью элементарной эволюционной единицей не может быть вся совокупность особей (население) данного вида, вида в целом. Эта неравномерность распределения особей вида в пределах ареала ведет к тому, что вся совокупность особей каждого вида в природных условиях более или менее ясно подразделяется на ряд отдельных более или менее изолированных друг от друга совокупностей, обычно именуемых популяциями. Число таких популяций в пределах вида может быть очень различным: от относительно небольшого, например у островных видов и видов с весьма небольшим ареалом, до огромного (у широко распространенных, эврибионтных видов с большой численностью особей).

Очень существенно, что такие популяции всегда отделяются от соседних той или иной степенью изоляции, всегда неполной. Смысл этого в том, что внутри популяции (представляющей собой, как говорилось выше, либо территориально отделенную от соседних, либо отделенную территорией с меньшей плотностью населения, совокупность особей) случайное скрещивание и «перемешивание» особей осуществляется легче и чаще, чем между соседними популяциями. Итак, популяция реально существует в природе, она выступает во времени и в пространстве как определенное единство, и она, как мы увидим далее, способна изменяться в течение поколений. Таким образом, популяция является элементарной эволюционной структурой, удовлетворяющей поставленным требованиям.

При этом популяции можно дать следующее достаточно точное и строгое определение. *Под популяцией мы понимаем совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенную территорию, внутри которой практически осуществ-*

вляется та или иная степень панмиксии, а также отсутствуют заметные изоляционные барьеры и которая отделена от соседних таких же популяций той или иной степенью (иногда большой, а иногда малой) давления изоляции. Критерий времени существования популяции внесен с тем, чтобы исключить не имеющие прямого эволюционного значения малочисленные группы особей, весьма кратковременно населяющие какой-либо участок территории или акватории. Такие группы особей при слишком малой численности в связи с неизбежными флуктуациями этой численности по закону марковских цепей быстро исчезают (если их численность не возрастает и не ведет к образованию новых «настоящих» популяций).

Характерным примером такого рода изменений могут служить время от времени происходящие вылеты отдельных стаяк саджи или копытки далеко за пределы своего центрально- и среднеазиатского ареала, вплоть до побережья Атлантического океана на западе и Забайкалья на востоке, где они держатся некоторое время и даже пытаются гнездиться, однако скоро исчезают. Другими примерами могут служить миграции песцов и вылеты пустынной саранчи, не приводящие к заселению новых территорий и образованию популяций. Популяция в данном выше определении может, следовательно, считаться элементарной эволюционной структурой, а элементарным эволюционным явлением должно быть наследственное изменение этой эволюционной структуры. Для его точного описания необходимо рассмотреть и ясно себе представить генетическую структуру популяций.

У всех живых организмов постоянно протекает спонтанный мутационный процесс, поэтому всякая существующая в течение ряда поколений совокупность особей по своему генетическому составу неизбежно будет гетерогенной; гомогенными могут быть лишь «свежие», только что образовавшиеся чистые линии и кланы. Популяции, даже если они фенотипически относительно однородны, представляют собой, таким образом, весьма гетерогенную смесь различных генотипов и отдельных редких мутантов, особенно рецессивных, содержащихся в данной популяции в гетерозиготном состоянии в различных концентрациях. При постоянстве и невысокой интенсивности давления различных факторов на популяцию ее генотипический состав, неизбежно флуктуируя, может оставаться в среднем статистически довольно неизменным в течение более или менее длительного времени. Если, однако, популяция испытывает интенсивно направленное давление какого-либо фактора (или достаточно длительное неинтенсивное давление без изменения его вектора), то неизбежно должно наступить смещение или изменение в генотипической смеси, образующей популяцию (в генофонде). Если появление новых (или изменение интенсивности старых) давлений тех или иных факторов на популяцию будет достаточно интенсивно и длительно, то генофонд, или генотипический состав, популяции изменится

также на достаточно длительное время: произойдет эволюционно значимое генетическое изменение популяции.

Таким образом, элементарным эволюционным явлением мы можем считать длительное и векторизованное изменение генотипического состава популяции. Совершенно ясно, что без таких генетических изменений популяции невозможно начало и протекание эволюционного процесса, хотя элементарное эволюционное явление в только что сформулированном смысле само по себе еще отнюдь не является эволюционным процессом.

Здесь следует затронуть один любопытный и пока однозначно неразрешимый вопрос: о длительности существования популяции во времени. В систематике мы привыкли разграничивать таксоны в пространстве и временной проекции в современность. Однако совершенно ясно, что происходит не только дифференцировка одного таксона в два или несколько (в связи с эволюционно появляющимися отличиями), но и изменение видов и других таксонов во времени. Палеонтология дает нам только крайние примеры такого рода, и мы, как правило, лишь в очень немногих случаях можем на основании косвенных показателей судить о границах вида и других таксонов во времени. В связи с этим даже безотносительно к их возможной гибели популяции определенного вида не могут существовать бесконечно долго. Мы коснулись этого вопроса лишь с тем, чтобы подчеркнуть, что вышеописанные элементарные эволюционные явления при сохранении непрерывности популяций во времени и пространстве не являются «популяционными границами» и не нарушают непрерывного существования той же популяции во времени, в пределах границ существования вида в целом.

Таким образом, элементарной эволюционной структурой является популяция, а элементарным эволюционным явлением — изменение ее генотипического состава. Думается, что данные выше формулировки понятий «популяция» и «изменение ее генотипического состава» теоретически достаточно строги и однозначны и в этом смысле удовлетворительны на период предвидимого развития микроэволюционного учения. Однако уже здесь мы сталкиваемся с явлением, с которым будем иметь дело и далее: в комплексных природных явлениях мы всегда встречаемся с нечеткостью и «размазанностью» границ. Особенно это касается всех тех структур и явлений, которые по самой природе своей динамичны, постоянно флуктуируют и меняются в пространстве и времени. А это характерно и для популяций, и для изменений их генотипического состава. Поэтому, несмотря на достаточную строгость теоретических определений и формулировок, необходимо большое число точных описаний популяций, их генотипического состава, флуктуаций и векторизованных изменений этого генотипического состава во времени в конкретных природных условиях. При этом нельзя забывать, что в каждом данном отрезке времени и популяции, подобно видам, могут находиться «in statu



nascendi»: конкретная популяция может находиться в состоянии разделения на две или несколько популяций, отделяющихся друг от друга существующими или возникающими изоляционными барьерами. То же самое может касаться и протекания во времени изменений их генотипического состава, которое, кстати, неизбежно будет сопровождать и всякое популяционное новообразование. Поэтому, несмотря на естественную «текучесть» границ, при изучении и анализе конкретных природных ситуаций необходимо исходить из строгих теоретических формулировок.

Выше было показано, что биосфера на всем своем протяжении состоит из более или менее дискретных комплексов биотических и абиотических компонент — биогеоценозов. Иначе говоря, биогеоценозы и являюся той конкретной средой, в которой протекает процесс эволюции любого вида живых организмов. Конечно, живые организмы всегда испытывают влияния не только определенных абиотических условий, но и сложной совокупности других видов, с которыми они находятся во взаимоотношениях взаимодействия и конкуренции; именно эти совокупности видов — биоценозы — являются средой протекания межвидовой борьбы (в широком смысле этого слова) и связанных с нею бесчисленных проявлений отбора.

Взаимосвязанные в биоценозе виды, естественно, оказывают всегда целый ряд воздействий на абиотические факторы в пределах биогеоценозов. Это в свою очередь неизбежно влечет за собой обратные изменения влияния абиотических факторов на те или иные живые компоненты биогеоценозов. Такие постоянные взаимодействия биоценозов с комплексом абиотических факторов со временем неизбежно ведут к определенным изменениям в биогеоценозах; уже поэтому биогеоценозы — понятие динамическое.

Далее в физико-географической среде могут в силу геологических процессов в широком смысле этого слова происходить более или менее существенные изменения, отражающиеся на населяющих соответствующий биотип организмах. Со своей стороны на достаточно длительных отрезках времени живые организмы, образующие биоценоз, претерпевают определенные эволюционные преобразования; это опять-таки на путях взаимодействия между живыми и косными компонентами повлечет за собою определенные изменения и преобразования биогеоценозов. В этом смысле можно и должно говорить об эволюции биогеоценозов.

Прекрасными примерами достаточно существенных эволюционных преобразований биогеоценозов являются изменения относительно небольших континентальных водоемов, заболоченных участков, некоторых степных и пустынных регионов, сдвиги зональных границ и сукцессий фитоценозов. Следствием эволюции биогеоценозов являются в конечном счете грандиозные преобразования биосферы Земли.

Почти полвека назад крупнейший натуралист нашего столетия В. И. Вернадский указал на то, что промышленно-техническая

деятельность современного человека настолько сильно влияет на лик Земли, что ее можно считать «новым геологическим фактором». В последнее время быстро растет не только численность людей, но и размах, объем и мощь технической и промышленно-хозяйственной деятельности человечества. Поэтому среди большого числа современных научно-технических проблем, которыми так богата наша эпоха, взаимоотношение биосферы и человечества является проблемой номер один, комплексное решение которой составляет задачу всего естествознания, включая математику. Теперь попробуем сформулировать эту проблему несколько иначе и найти пути ее положительного решения.

Наша Земля — живая планета, на которой развилась грандиозная по своеобразию, обилию форм и общей своей массе жизнь. Во Вселенной существует, по-видимому, целый ряд «мертвых» планет, лишенных жизни. Характерной же особенностью Земли как «живой» планеты является особая оболочка, получившая название биосферы. Биосфера представляет собой прежде всего «пленку жизни», покрывающую земной шар. Общая масса живых организмов, или общая биомасса Земли, была подсчитана В. И. Вернадским и его учениками: она составляет около  $10^{15}$  т.

Биосфера — существеннейшая составная часть общей жизни Земли как планеты, энергетический экран между Землей и Космосом, который превращает определенную часть космической, в основном солнечной, энергии, поступающей на Землю, в ценное высокомолекулярное органическое вещество. Поступление солнечной энергии — это энергетический вход в биосферу. В биомассе протекают процессы обмена веществ, одни организмы отмирают, другие нарождаются, они питаются друг другом и так далее. Происходит огромный вечный биологический круговорот в биосфере: целый ряд веществ, целый ряд форм энергии постоянно циркулирует в этом большом круговороте. Часть органического вещества из этого круговорота поступает в почву, на дно водоемов, в водные растворы, используется микроорганизмами-минерализаторами и т. д. Эти продукты минерализации отмирающего органического вещества, не использованные в биологическом круговороте биосферы, включаются в горные породы. Другими словами, из живого круговорота биосферы для части веществ и энергии есть выход в геологию путем формирования осадочных горных пород.

Возникает вопрос: что может этот большой биологический круговорот в биосфере давать людям? Рассмотрим его по трем основным пунктам: на энергетическом «входе»; в биологическом круговороте биосферы; на «выходе» из биологического круговорота в геологию.

На поверхность Земли падает определенное количество солнечной энергии. Конечно, биологически сработать может только та часть ее, которая поглощается в основном зелеными растениями, способными к фотосинтезу. Из всей поступающей на Землю

солнечной энергии лишь определенное количество (подсчитать его точно нелегко, и в разных регионах оно составляет от 1 до 10%) поглощается зелеными растениями. Поглощенная энергия также не вся идет на фотосинтез. Как в технике, так и в живой природе мы можем говорить о коэффициенте полезного действия (к.п.д.). Процент поглощенной солнечной энергии, используемой растениями (опять-таки подсчитать его нелегко), составляет примерно от 2 до 12. При этом очень существенно заметить, что разные виды и группы растений обладают разными к.п.д. Таким образом, уже на энергетическом входе человечество может кое-что сделать для того, чтобы растительность поглощала больше поступающей на Землю солнечной энергии, а для этого необходимо повысить плотность зеленого покрова Земли.

До сих пор в хозяйственной деятельности человек понижает эту плотность, небрежно обращаясь с лесами, лугами, полями. Недостаточно озеленяя пустыни и степи, мы также снижаем ее. Но как раз современная техника и уровень современной промышленности теоретически позволяют нам проделать обратную работу, т. е. всемерно повысить плотность зеленого покрова на всех пригодных площадях земной поверхности и водоемах, особенно пресноводных. Это и увеличит процент поглощенной растениями солнечной энергии и, как показывают расчеты, повысит плотность зеленого покрова, возможно, минимум в 1,5—2 раза. Тем самым удастся соответственно поднять биологическую производительность Земли. Если же выделить для этих целей более «производительные» растения, то уже на энергетическом входе в биосферу можно повысить биологическую производительность Земли, скажем, в 2—3 раза. Напомню, что это нам будет совершенно необходимо через сто лет.

Теперь перейдем к основному, большому круговороту в биосфере. Тут опять-таки человечество распорядится пока что очень небрежно: уничтожает или подрывает воспроизводимые запасы животных и растений на нашей планете. Уже только путем охраны и рационализации использований «дикой» живой природы можно сделать очень многое. При общем повышении плотности зеленого покрова Земли легко будет повысить плотность и ее живого населения, которое в конечном счете прямо или косвенно питается за счет растительного покрова. Путем точного изучения воспроизведения масс растительности, запасов полезных для человека животных — пушных зверей, копытных, морских зверей, птиц, рыб — и целого ряда беспозвоночных, особенно в океане, мы сможем резко повысить полезную для человека продуктивность этого гигантского круговорота в биосфере.

Но мы можем также повышать продуктивность сельскохозяйственных культур, культурных растений и домашних животных. Только за последнее десятилетие в генетике мы все глубже проникаем в структуру и работу генотипа, наследственного кода информации, передаваемого от поколения к поколению в живой

природе. Когда мы будем знать более или менее точно структуру и деятельность этих генотипов, мы сможем резко повысить эффективность и ускорить селекцию сельскохозяйственных культур и домашних животных.

Не следует забывать, что используемые сейчас культурные растения и домашние животные — лишь часть «общего фонда» видов животных, растений и микроорганизмов, населяющих Землю. Человек может извлечь из этого фонда и множество других видов, вероятно, даже более полезных, более высокопродуктивных, чем те, которые он использует сейчас. Поэтому в большом биосферном круговороте человек на основании уже сейчас предвидимых научно-технических возможностей может увеличить прирост продукции полезных для себя веществ в 2—3, а может быть, и в большее число раз по сравнению с тем, что он получает сегодня. В Японии, например, уже сейчас используется более 20 видов водорослей для пищевых и кормовых целей.

Таким образом, если мы на энергетическом входе за счет увеличения процента поглощаемой растениями солнечной энергии и повышения среднего к.п.д. растений сможем увеличить продуктивность, скажем, в 3 раза и на большом биосферном круговороте повысить ее еще в 3—4 раза, то реально ожидать общего увеличения продуктивности биосферы Земли примерно на порядок. И все это можно осуществить на основании того, что уже сейчас научно понятно и апробировано.

Есть еще одна важная, но нерешенная биологическая проблема. Дело в том, что Земля населена более или менее сложными комплексами многих видов живых организмов, сложными сообществами. Мы до сих пор не знаем, почему в течение длительного времени — большого числа поколений живых организмов — такие сложные сообщества, если человек их не подрывает и не видоизменяет, способны находиться в состоянии равновесия между составляющими их видами. Причина возникновения такого равновесия нам понятна. Но механизмы, управляющие этими равновесными системами, пока неизвестны.

Следовательно, когда человек разрешит проблему равновесия в живой природе, он из биосферного круговорота сможет извлечь намного больше, потому что тогда он действительно сознательно, научно, на рациональных основах сможет в свою пользу и по своему усмотрению изменять и улучшать биологические сообщества, населяющие Землю. Если с помощью всех этих мер появится возможность увеличить производительность биосферы еще в 1,5 раза, то мы уже получим вместе с предыдущими возможностями более чем десятикратное увеличение биологической продуктивности Земли.

И наконец, последнее — выход из биосферы. Сейчас мы знаем, что в ряде мест на Земле, например в некоторых озерах, вместо ила, который минерализуется живыми организмами до неорганических солей, постепенно образуется сапропель — чрезвычайно

интересное и ценное органическое вещество, состоящее из углеводов, белков и жиров. В Японии высшие сорта сапропеля превращают в пищевые продукты, более низкие сорта — в корм для скота, а самые низкие сорта — в органические удобрения. В других странах сапропель употребляется в кондитерской промышленности как заменитель желатина и агара. Но тем не менее общее потребление его человеком незначительно.

Дело, однако, не в сапропеле, как таковом. В будущем на выходе из большого круговорота займут посты инженеры-биохимики, задачей которых будет не допускать деградации веществ, выходящих из большого круговорота биосферы, до состояния малочценных, мелких молекул, неорганических солей. Они будут ловить эти вещества в формах значительно более ценных: в виде больших органических молекул углеводов, белков и жиров, бесконечно более полезных для людей. Это третий пункт, где люди смогут повысить продуктивность Земли.

В заключение мне хочется особенно подчеркнуть, обращаясь непосредственно к математикам: даже изображенная мной схематичная картина крайне сложна, поэтому самое опасное для математика — проведение якобы «точного» анализа и построение «строгих» математических моделей недостаточно изученных, описанных и понятных математикам природных объектов и явлений.

# О МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЯХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ И СВЯЗАННЫХ С НИМИ ЗАДАЧАХ УПРАВЛЕНИЯ И ОПТИМИЗАЦИИ

Ю. М. СВИРЕЖЕВ

## 1. ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени в проблеме математического моделирования динамики популяций, биологических сообществ, экосистем и биогеоценозов сложилась достаточно любопытная ситуация: существует и все время растет огромное число различных моделей, использующих самый разнообразный математический аппарат. Причем выбор аппарата определяется в основном личными вкусами и пристрастиями авторов. Если, например, в математической популяционной генетике известны количественные закономерности (законы Менделя), определяющие выбор адекватного математического аппарата, то этого нельзя сказать об экологии, биогеоценологии и теории популяций, где существуют лишь общие концепции, а имеющиеся закономерности сформулированы таким образом, что они допускают различную формализацию.

Можно выделить два класса моделей: модели природных и искусственных сообществ. Если в моделях природных сообществ главным является описание реально существующих динамических закономерностей, основанное на наблюдениях, и лишь потом ищутся (но не всегда находят) некоторые общие критерии, позволяющие сформулировать удобные для нас экстремальные принципы, то в моделях искусственных экосистем (сообществ) заранее заданные критерии кладутся в основу модели, определяя ее структуру и поведение.

Для практических применений наиболее важным классом (уже по другой классификации) является класс портретных моделей, построенных при значениях параметров, близких к реальным. По своей сути эти модели являются феноменологическими и принципиально машинными. Согласно терминологии современного системного анализа, их в какой-то степени можно считать имитационными моделями процессов, протекающих в реальных сообществах. Удобные для машинного эксперимента и диалога «человек — машина», они обычно неудобны для аналитического исследования. Поэтому представляется разумным создавать упрощенные модели поискового типа для элементарных ситуаций в пределах простых сообществ и биосистем с дальнейшим их использованием для построения сложных моделей портретного типа.

Проблема эксплуатации сообществ и биосистем приводит к

ряду интересных задач оптимизации [1], обладающих своей спецификой. Более подробно на этом вопросе мы остановимся в дальнейшем. Но необходимо отметить, что требования максимальной продуктивности системы или сообщества и требования максимальной устойчивости зачастую противоположны. Например, отбирая биомассу некоторого вида, мы тем самым резко снижаем давление естественного отбора и повышаем вероятность закрепления «вредных» мутаций.

## 2. МОДЕЛИ СООБЩЕСТВ И СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ

Экосистемы, биогеоценозы и биологические сообщества представляют собой типичный пример больших систем. По этой причине методы, разработанные для анализа больших систем в экономике, промышленности, индустриальной динамике и т. п., применимы и здесь. Например, техника Форрестера [2] без особых изменений может быть использована и при анализе и моделировании (в классе портретных моделей) биосистем или более сложных структур, включающих в себя биологические (биосферные, демографические), экономические и технологические факторы. Пример этому можно найти в известной книге Медоуза «Пределы роста», где форрестеровская техника была использована для построения «мировой модели».

Разработанный Форрестером графический язык представления потоков может быть легко использован для описания потоков массы, энергии и информации, различных временных задержек, накопления и ухода. Вполне вероятно, что этот язык должен быть модифицирован и дополнен с учетом характера наших конкретных моделей. На этой первой стадии построения имитационной модели мы можем использовать общие закономерности и качественное описание биосистемы в виде трофических, энергетических и информационных графов. После того как система описана графически, можно переходить к построению динамической модели. И здесь возникает весьма важная и сложная задача верификации и проверки модели, где уже нужны количественные данные. Тем самым структура и поведение модели определяют характер экспериментов и наблюдений в реальной биосистеме.

Появление в нашей стране вычислительных систем третьего поколения позволит широко использовать в моделировании биосистем имитационные модели, в которых предусмотрен диалог «человек — машина». Но здесь возникает весьма важная задача разработки машинного языка, ориентированного на эти проблемы и достаточно простого для использования его нематематиками (типа языка ДИНАМО).

Достаточно подробное описание биосистемы требует весьма большого числа фазовых переменных, поэтому даже при наличии современных ЭВМ портретное моделирование биосистем остается трудной задачей. Представляется весьма привлекательным постро-

ение некоторых обобщенных характеристик, описывающих их глобальные параметры, — построение некоторого аналога статистической механики. Такие попытки были сделаны [3]. Для вольтерровских систем «хищник — жертва» на основе разработанных Хинчином методов удалось получить аналоги «температуры», «давления» и т. п. К сожалению, этим характеристикам трудно дать какую-либо содержательную интерпретацию.

Очень интересным и важным является вопрос об устойчивости сообщества. Если мы имеем «хорошую» математическую модель, то на этот вопрос можно ответить при исследовании ее на устойчивость обычными методами. Однако практически это редко удается: опять «проклятия размерности». Поэтому весьма заманчиво найти такую функцию (или функционал), при вычислении которой для конкретного сообщества можно было бы судить о степени его устойчивости или стабильности.

### 3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗАКОНОВ СОХРАНЕНИЯ ПРИ ПОСТРОЕНИИ МОДЕЛЕЙ

Использование различных законов сохранения (массы, энергии и т. п.) является широко распространенным приемом при построении различных механических и физических моделей. Поскольку эти законы универсальны, то вполне естественно использовать их и при построении биологических моделей. Рассмотрим один пример, в котором закон сохранения числа частиц применяется для построения некоторой популяционной модели.

Пусть нам задана популяция биологических объектов (особей), каждый из которых характеризуется набором  $n$  параметров, зависящих от возраста объекта:  $x_1, x_2, \dots, x_n$ . Это могут быть размеры особей, их биомасса, подвижность и т. п. Естественно, что биологическое время (возраст) для каждой особи и астрономическое время (общее для всех особей) могут не совпадать хотя бы потому, что особи отличаются временем своего рождения. Пусть законы изменения этих параметров описываются некоторой динамической системой, где в качестве времени выступает возраст особи  $\tau$  (предположение достаточно очевидное, поскольку характеристики особей зависят от их возраста):

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{d\tau} = f_i(x_1, \dots, x_n), & i = \overline{1, n} \\ x_i(\tau = 0) = y_i. \end{cases} \quad (3.1)$$

Но поскольку возраст — индивидуальная характеристика особи, то, в отличие от астрономического времени  $t$ , он является фазовой переменной. По этой причине система (3.1) не обязательно должна быть динамической —  $\tau$  может входить в правые части этих уравнений. Примем самое простое предположение о связи возраста и времени:  $d\tau/dt = 1$ . Это означает, что скорость изме-



нения возраста равна скорости изменения времени. Тогда, расширяя наше  $n$ -мерное фазовое пространство до  $(n + 1)$ -мерного введением координаты  $\tau$ , мы получаем действительно динамическую систему для описания положения особи в полном фазовом пространстве  $\{x_1, x_2, \dots, x_n, \tau\}$ :

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n, \tau), i = \overline{1, n} \\ \frac{d\tau}{dt} = 1. \end{cases} \quad (3.2)$$

Пусть  $N(x_1, \dots, x_n, \tau, t)$  — число особей с характеристиками  $x_1, x_2, \dots, x_n, \tau$  в момент времени  $t$ . По сути дела функция  $N$  — плотность распределения особей по фазовому пространству. Мы предполагаем, что особи с характеристиками  $x_1, x_2, \dots, x_n, \tau$  гибнут с вероятностью  $D(N, x_i, \tau, t)$ , так что в определенной точке фазового пространства в некоторый момент времени  $t$  гибнет  $DN$  особей. Очевидно, все рождающиеся особи должны быть расположены на фазовой гиперплоскости  $\tau = 0$ . Тогда, если определить вероятность размножения особи с характеристиками  $x_1, x_2, \dots, x_n, \tau$  (с учетом числа потомков) через  $F(N, x_i, \tau, t)$ , общее число новорожденных с характеристиками  $y_1, y_2, \dots, y_n$  равно

$$N(y_1, \dots, y_n, 0, t) = \int_0^a FN d\tau. \quad (3.3)$$

Здесь  $y_1, \dots, y_n$  — начальные условия системы (3.1). Коэффициенты  $D$  и  $F$  будем называть соответственно коэффициентами рождаемости и смертности. На самом деле это, конечно, не коэффициенты, а функции. Величина  $a$  — предельно возможное значение возраста. Эта операция производит по сути дела проектирование вдоль траекторий нашей динамической системы на гиперплоскость  $\tau = 0$ . Само выражение (3.3) будет в дальнейшем выступать в качестве граничного условия для модельной задачи. Заметим, что вместо верхнего предела  $a$  можно взять  $\infty$  и соответствующим образом определить коэффициенты рождаемости и смертности.

Выпишем закон сохранения числа особей для некоторой произвольной области фазового пространства. При этом мы должны учесть, что кроме потока через границы (вызванного изменением характеристик особей с возрастом и временем) существует убыль особей за счет смертности, которую можно рассматривать как распределенные по всей области стоки с распределением, задаваемым  $D$ . Тогда к моменту времени  $t$  в рассматриваемом объеме фазового пространства  $\Omega$  будет  $\int_{\Omega} N(x_1, \dots, x_n, \tau, t) d\omega$  особей.

Поскольку объем не должен захватывать границы фазового про-

странства, то эта величина должна быть равна  $-\int_0^t \int_{\Omega} DN d\omega dt$  особей, т. е. общему числу умерших особей. И окончательно, дифференцируя оба эти выражения по  $t$ , мы для любого момента времени получаем следующее выражение для закона сохранения числа особей:

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} N d\omega = - \int_{\Omega} DN d\omega. \quad (3.4)$$

Переносим операцию дифференцирования под знак интеграла и производя некоторые стандартные операции, мы получаем (учитывая произвольность выбора области  $\Omega$ ):

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \text{div}(N\vec{f}) = -DN; \quad \vec{f} = \vec{f}\{f_1, \dots, f_n, 1\}. \quad (3.5)$$

Вполне естественно предположить, что при  $\tau = \infty$   $N \equiv 0$ . Уравнение (3.5) с граничным условием (3.3) — довольно своеобразным — и с некоторым начальным условием

$$N(x_1, \dots, x_n, \tau, 0) = g(x_1, \dots, x_n, \tau) \quad (3.6)$$

полностью определяет задачу.

Рассмотрим один частный пример — популяцию с учетом возрастной структуры. В этом случае система (3.2) вырождается в одно уравнение:  $d\tau/dt = 1$  и из (3.5) сразу получаем

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial N}{\partial \tau} = -DN. \quad (3.7)$$

Выражение (3.7) — это широко известное уравнение, описывающее динамику популяции с возрастной структурой. Из (3.3) получаем граничное условие для этого уравнения:

$$N(0, t) = \int_0^{\infty} FN(\tau, t) d\tau, \quad (3.8)$$

а из (3.6) — начальное условие:

$$N(\tau, 0) = g(\tau). \quad (3.9)$$

Кроме того,  $N(\infty, t) \equiv 0$ .

Очевидно, помимо возрастной структуры мы можем учесть и другие параметры, характеризующие организмы в популяции, например размер или иммунологические свойства организма при заражении каким-либо болезнетворным агентом. В этом случае мы получим модель распространения некоторого заболевания в популяции (модели эпидемий).

Кроме закона сохранения числа частиц (особей) мы можем воспользоваться законом сохранения вещества. Пример такой модели будет приведен ниже.

#### 4. ЗАКОН СОХРАНЕНИЯ МАССЫ И УРАВНЕНИЯ ПРОЦЕССА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОГО СИНТЕЗА

Рассмотрим единичный объем  $W$ , в котором микроорганизмы  $n$  видов с концентрациями  $x_i$  ( $i = \overline{1, n}$ ) осуществляют процесс микробиологического синтеза. В объем с интенсивностью потока  $Q$  поступают  $m$  растворенных субстратов с концентрациями  $c_j$  ( $j = \overline{1, m}$ ). Из объема с той же интенсивностью  $Q$  отбираются биомасса  $x_i$  и невыведенные субстраты  $c_j$ . Тем самым мы словесно описали так называемый процесс непрерывного культивирования.

Прежде чем переходить к выписыванию законов сохранения, введем некоторые понятия. Во-первых, предположим, что виды не взаимодействуют между собой и межвидовая конкуренция за субстраты отсутствует, т. е. нет никаких энергетических затрат на межвидовую конкуренцию. Во-вторых, будем считать, что единица биомассы  $i$ -го вида выедает  $j$ -й субстрат со скоростью  $V_{ji}$ . В общем случае  $V_{ji} = V_{ji}(c_j, x_i, t)$ . Из единиц съеденного субстрата типа  $j$  (они могут обладать разной энергетической ценностью)  $k_j$  доля идет на образование новой биомассы, а остальное расходуется на поддержание жизненного цикла (дыхание и т. п.). Очевидно, выедание  $V_{ji}$  единиц субстрата единицей биомассы

вида  $i$  обеспечивает построение  $\mu_i = \sum_{j=1}^m k_j V_{ji}$  новых единиц этой биомассы за единицу времени. По сути дела  $k_j$  — это некоторый аналог стехиометрических коэффициентов.

Выпишем закон сохранения для  $j$ -го субстрата. Всего к моменту времени  $t$  в объем поступило  $\int_0^t Q c_j^0 dt$  единиц  $j$ -го субстрата. Из них выведено из объема протоком  $\int_0^t Q c_j dt$  единиц, выведено микроорганизмами  $\int_0^t \sum_{i=1}^n V_{ji} x_i dt$  единиц и находится в объеме  $c_j$  единиц. Учитывая, что эта масса должна сохраняться, мы получим:

$$\int_0^t Q c_j^0 dt = \int_0^t Q c_j dt + c_j + \int_0^t \sum_{i=1}^n V_{ji} x_i dt. \quad (4.1)$$

Переходим к закону сохранения для  $i$ -го вида организмов. К моменту  $t$  на образование биомассы  $i$ -го вида было затрачено  $\int_0^t \sum_{j=1}^m k_j V_{ji} x_i dt$  единиц всех субстратов. Из этого количества в объеме

находится  $x_i$  единиц биомассы и выведено с протоком  $\int_0^t Q x_i dt$

единиц биомассы  $i$ -го вида. Очевидно,

$$\int_0^t \sum_{j=1}^m k_j V_{ji} x_j dt = x_i + \int_0^t Q x_i dt. \quad (4.2)$$

Дифференцируя соотношения (4.1) и (4.2) по времени, мы получаем нужные нам модельные уравнения:

$$\begin{cases} \frac{dc_j}{dt} = Q(c_j^0 - c_j) - \sum_{i=1}^n V_{ji} x_i \\ \frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \sum_{j=1}^m k_j V_{ji} - Q \right). \end{cases} \quad (4.3)$$

Учет различных лимитирующих факторов может производиться либо введением зависимости  $V_{ji}$  от времени, либо зависимости  $k_j(t)$ . Наиболее простое предположение о виде функции  $V_{ji}$  (а для того чтобы модель была полной, необходимо явное их задание) — это предположение о линейности, т. е.

$$V_{ji} = \alpha_{ji} c_j. \quad (4.4)$$

Заметим, что при  $Q \equiv 0$  и при любых  $V_{ji}$  система (4.3) имеет интеграл. Для этого умножим уравнения для  $c_j$  на  $k_j$ , а затем, суммируя по  $j$ , а уравнения для  $x_i$  — по  $i$  и складывая эти выражения, получим:

$$\sum_{i=1}^n x_i + \sum_{j=1}^m k_j c_j = \text{const}. \quad (4.5)$$

По сути дела мы получили многомерный аналог известного интеграла Моно (у Моно  $m = n = 1$ ).

## 5. ПРИМЕР «ОДИН ВИД — ОДИН СУБСТРАТ»

Пусть  $m = n = 1$ , т. е. мы имеем дело с одним видом микроорганизмов, питающихся одним субстратом. Функция  $V$  линейно зависит от  $c$ , так что  $V = \lambda c$ . Тогда уравнения (4.3) запишутся в виде:

$$\begin{cases} \frac{dc}{dt} = Q(c^0 - c) - \lambda c x, \\ \frac{dx}{dt} = x(k\lambda c - Q). \end{cases} \quad (5.1)$$

Исследуем эту систему при  $Q = 0$ , т. е. в отсутствие протока. Она имеет интеграл (интеграл Моно):  $x + kc = \text{const} = P$ . Тогда для  $x$  мы получаем логистическое уравнение:  $dx/dt = \lambda x(P - x)$ , которое описывает логистический закон роста с предельным уровнем  $P = x(0) + kc(0)$ , где  $x(0)$  и  $c(0)$  — начальные концентрации биомассы и субстрата.

Очевидно, более сложная зависимость  $V(c)$  (например, зависимость с насыщением) даст кривую роста, отличную от логисти-

ческой. Пусть, например,  $V = ac/(b + c)$  — зависимость, близкая к линейной при малых  $c$  и имеющая насыщение  $V_\infty = a$  при  $c \rightarrow \infty$ . Тогда

$$\frac{dx}{dt} = \frac{akx(P-x)}{kb + (P-x)}, \quad (5.2)$$

и мы получаем классическую модель Моно с большей скоростью нарастания биомассы по сравнению с логистической моделью.

Вернемся к модели (5.1). В ней удобно перейти к новому масштабу времени  $\tau = \lambda t$ ,  $q = Q/\lambda$ . В новых переменных

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= x(kc - q), & \frac{dc}{d\tau} &= q(c^0 - c) - cx. \end{aligned} \right. \quad (5.3)$$

Эта система интегрируется. Введем новую переменную  $P = kc + x$ . Тогда:

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{dP}{d\tau} &= q(kc^0 - P), & \frac{dx}{d\tau} &= (P - q)x - x^2. \end{aligned} \right. \quad (5.4)$$

Первое уравнение этой системы интегрируется сразу:

$$P(\tau) = kc^0 - P(0) \exp(-q\tau). \quad (5.5)$$

Подставляя это выражение во второе уравнение и вводя новую переменную  $\xi = 1/x$ , получим:

$$\frac{d\xi}{d\tau} + \varphi(\tau)\xi = 1, \quad \varphi(\tau) = P(\tau) - q. \quad (5.6)$$

Это уравнение также легко интегрируется. И окончательно:

$$\left\{ \begin{aligned} x(\tau) &= \frac{x(0) \exp[N(\tau)]}{1 + x(0) \int_0^\tau \exp[N(t)] dt} \\ c(\tau) &= c_0 - \frac{1}{k} [P(0) \exp(-q\tau) + x(\tau)] \\ N(\tau) &= (kc_0 - q)\tau + \frac{P(0)}{q} [\exp(-q\tau) - 1]; \quad P(0) = x(0) + kc(0). \end{aligned} \right. \quad (5.7)$$

Это выражение достаточно сложно, поэтому оценим величину  $x(\tau)$  при больших  $\tau$ . Пренебрегая членом  $P(0)/q [\exp(-q\tau) - 1]$  по сравнению с  $(kc^0 - q)\tau$ , получим:

$$x(\tau) \simeq \frac{x(0) \exp[(kc^0 - q)\tau]}{1 + \frac{x(0)}{kc^0 - q} [\exp[(kc^0 - q)\tau] - 1]}. \quad (5.8)$$

Легко видеть, что это выражение описывает логистический закон роста с предельным значением  $x_\infty = kc^0 - q$ . Таким образом, и при наличии протока закон роста популяции микроорганизмов близок к логистическому (по крайней мере при больших временах).

Построим фазовый портрет системы (5.1). Она имеет две стационарные точки: 1.  $x_1^* = kc^0 - q$ ,  $c_1^* = q/k$  и 2.  $x_2^* = 0$ ,  $c_2^* = c^0$ .

Если  $kc^0 > q$ , то первая точка — устойчивый узел, а вторая — седло. Поскольку нас интересуют траектории, лежащие в положительном квадранте, а  $kc^0 - q = x_1^*$ , то естественно считать, что  $kc^0 > q$ . Если же  $kc^0 < q$ , то вторая точка становится устойчивым узлом и популяция вымирает. На рис. 1 и 2 изображены обе

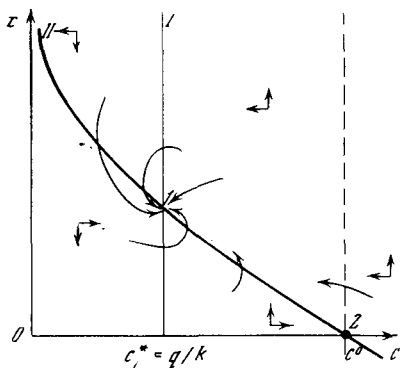


Рис. 1. Фазовый портрет системы (5.1)

$kc^0 > q$ . На прямой  $I$   $dx/dt = 0$ , на кривой  $II$   $dc/dt = 0$ . 1, 2 — стационарные точки. Популяция сохраняется

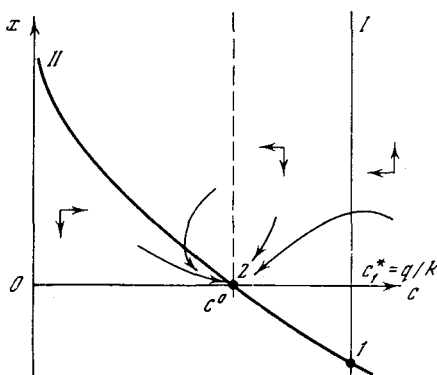


Рис. 2. Фазовый портрет системы (5.1)

$kc^0 < q$ . Обозначения те же, что и на рис. 1. Популяция вымирает

эти ситуации. Таким образом, при выполнении ограничения на скорость протока —  $q < kc^0$  — популяция сохраняется. Фазовый портрет системы (5.1) (рис. 1) наводит на мысль, что здесь может существовать предельный цикл. Однако это не так, и в интересующей нас области предельного цикла нет.

## 6. МОДЕЛЬ «ХИЩНИК — ЖЕРТВА» И ЕЕ ОБОБЩЕНИЕ

Рассмотренный выше пример системы «один вид — один субстрат» можно легко интерпретировать как модель системы «хищник — жертва». Необходимо только ввести в правую часть уравнения для хищника член, описывающий естественную смертность, а скорость роста жертвы считать пропорциональной ее численности. Таким образом, вид — это «хищник», а «субстрат» — «жертва».

Тогда, если не конкретизировать вид функции выедания  $V$  и не рассматривать проток, система модельных уравнений будет иметь вид:

$$\begin{cases} \frac{dc}{dt} = ac - Vx \\ \frac{dx}{dt} = kVx - mx. \end{cases} \quad (6.1)$$

Если опять сделать простое предположение о линейной зависимости функции выедания от численности жертвы:  $V = \lambda c$ , то мы получим классические уравнения Вольтерра:

$$\begin{cases} \frac{dc}{dt} = ac - \lambda cx \\ \frac{dx}{dt} = k\lambda cx - mx. \end{cases}$$

Написано очень много о недостатках вольтерровской модели, поэтому не стоит этого здесь повторять. Основной недостаток — отсутствие в модели устойчивого предельного цикла. Вольтерровские циклы полуустойчивы, и при сколь угодно малых возмущениях система переходит с цикла на цикл.

Конечно, предположение о линейной зависимости функции выедания довольно условно, хотя бы по той причине, что способность хищника к поглощению пищи не безгранична. Поэтому более реалистичным будет следующее предположение о виде функции  $V(c)$ :

$$V = \begin{cases} \lambda c, & 0 \leq c < c^* \\ \lambda c^*, & c \geq c^*. \end{cases} \quad (6.2)$$

Вид этой функции изображен на рис. 3. Можно дать и другую интерпретацию подобной зависимости. Например, пусть жертва обладает хорошей способностью находить убежище или охотничья активность хищника недостаточна для поимки жертвы. Тогда насыщение может наступать довольно быстро при малых значениях  $c^*$ , причем этого количества пищи может быть недостаточно для поддержания жизненной активности хищника.

Выпишем модельные уравнения, соответствующие такому виду функции выедания:

$$\begin{cases} \frac{dc}{dt} = ac - \lambda cx, & \frac{dx}{dt} = k\lambda cx - mx, \end{cases} \quad (6.3a)$$

$$\begin{cases} \frac{dc}{dt} = ac - \lambda c^* x, & \frac{dx}{dt} = (k\lambda c^* - m)x. \end{cases} \quad (6.3б)$$

Исследуем фазовой портрет этой системы. Здесь возможны два варианта: первый — когда граничное значение  $c^*$  достаточно велико и  $c^* > m/k\lambda$  и второй — при достаточно малом значении  $c^*$ , когда  $c^* < m/k\lambda$ . Исследуем первый случай (рис. 4). Левее прямой

$c = c^*$  система (6.3) ведет себя как вольтерровская, и траектории системы — это вольтерровские циклы. Рассмотрим цикл, который пересекает прямую  $c = c^*$  (траектория  $A_0 B_0 C_0$ ). Дойдя до точки  $C_0$ , изображающая точка переходит в область правее прямой  $c = c^*$ , где ее движение описывается уже системой (6.3 б), и далее движется по траектории, отличной от вольтерровской (траектория  $C_0 D_0 A_1$ ). Вопрос состоит в том: будет лежать точка  $A_1$  выше или ниже точки  $A_0$ ? От ответа на этот вопрос зависит тип поведения

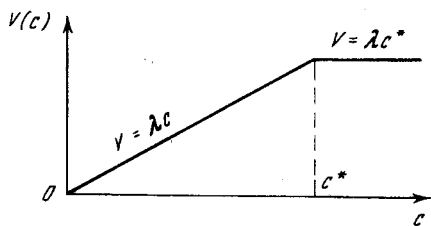


Рис. 3. Конкретный вид функции выедания  $V(c)$

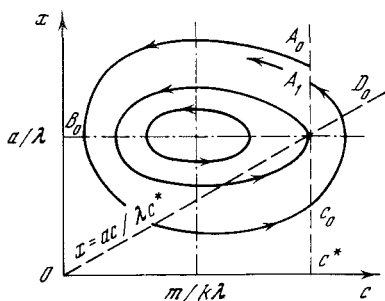


Рис. 4. Фазовый портрет системы (6.3)

$c^* > m/k\lambda$ . Траектория, начинающаяся вне вольтерровского цикла, который касается прямой  $c = c^*$ , наматывается на него

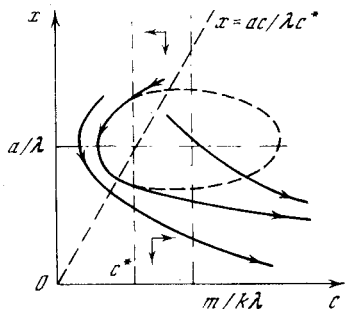


Рис. 5. Фазовый портрет системы (6.3)

$c^* < m/k\lambda$ . Обозначенная пунктиром кривая — часть вольтерровского цикла, лежащая правее прямой  $c = c^*$ . В этом случае все траектории не замкнуты — предельного цикла не существует. Популяция «хищников» вымирает.

всей системы: будет ли изображающая точка переходить на вольтерровские циклы все большей и большей амплитуды, или ее траектория будет наматываться на вольтерровский цикл, касательный к прямой  $c = c^*$ . В последнем случае этот цикл является предельным устойчивым циклом для всех траекторий, начинающихся снаружи. Можно показать (после довольно громоздких выкладок,



которые не имеет смысла здесь приводить), что при некоторых дополнительных предположениях справедливо второе утверждение, и следовательно, снимается одно из основных возражений против вольтерровской модели — отсутствие предельного цикла. Внутри же предельного цикла поведение системы остается вольтерровским.

Перейдем к исследованию второго варианта (рис. 5). В этом случае левее прямой  $c = c^*$  изображающая точка движется по незамкнутым отрезкам вольтерровских циклов. Переходя же через прямую  $c = c^*$ , она движется по траектории, асимптотически приближающейся к прямой  $x = 0$ , т. е. в этом случае популяция хищников вымирает. Этому варианту можно дать следующую интерпретацию: при наличии у жертвы хорошего убежища или при малой охотничьей активности хищника его популяция обречена на вымирание.

В рассмотренной модели мы не предполагали, что ресурсы питания жертвы ограничены. В общем же случае это предположение вполне реально, и мы должны считать, что коэффициент размножения жертвы  $a$  есть функция (убывающая) ее численности. Самое простое предположение:  $a = a_1 - a_2 c$ . Можно показать, что тогда система будет иметь либо устойчивый фокус, либо устойчивый узел (при сильной внутривидовой конкуренции среди жертв). Для этого необходимо, чтобы  $c^* > m/k\lambda$ . Эти ситуации изображены на рис. 6, а, б.

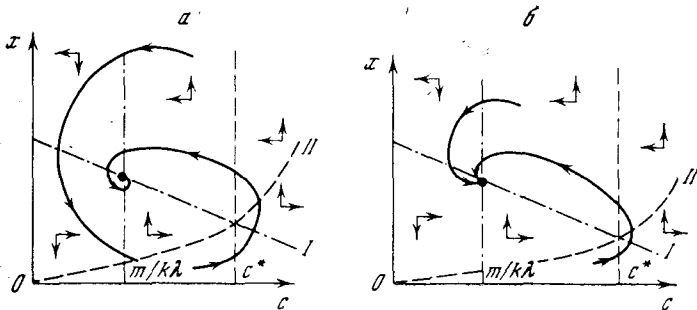


Рис. 6. Фазовый портрет системы «хищник — жертва» с учетом внутривидовой конкуренции среди «жертв»

а — слабая конкуренция; б — сильная конкуренция

Так же как и в разделе 4, эта модель может быть обобщена на случай  $n$  хищников и  $m$  жертв. Пусть  $a_j$  — коэффициенты размножения  $j$ -х жертв (в общем случае это могут быть функции  $c_i$  численностей жертв, например когда есть конкуренция за место размножения или при ограничении ресурсов);  $V_{ji}$  — функции выедания  $j$ -й жертвы особью  $i$ -го хищника;  $k_j$  — доли биомассы  $j$ -й жертвы, идущие на воспроизводство хищников (в общем случае  $k_j = k_j^i$ , т. е. учитывается тип хищника);  $m_i$  — коэффициенты

смертности  $i$ -х хищников, которые при учете конкуренции могут быть функциями численностей хищников. Тогда модельные уравнения будут иметь вид ( $c_j$  — численность  $j$ -й жертвы,  $x_i$  — численность  $i$ -го хищника):

$$\begin{cases} \frac{dc_j}{dt} = a_j c_j - \sum_{i=1}^n V_{ji} x_i, & i = \overline{1, n}, j = \overline{1, m} \\ \frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^m k_j^{(i)} V_{ji} x_i - m_i x_i. \end{cases} \quad (6.4)$$

Если предположить, что  $V_{ji} = \alpha_{ji} c_j$ , т. е. функции выедания линейно зависят от численностей жертв, то система (6.4) переходит в вольтерровскую:

$$\begin{cases} \frac{dc_j}{dt} = a_j c_j - \sum_{i=1}^n \alpha_{ji} c_j x_i \\ \frac{dx_i}{dt} = -m_i x_i + \sum_{j=1}^m k_j^{(i)} \alpha_{ji} c_j x_i. \end{cases} \quad (6.5)$$

## 7. УЧЕТ ВРЕМЕННОГО ЗАПАЗДЫВАНИЯ

До сих пор все рассмотренные нами модели предполагали, что потребляемая пища (вернее, ее часть) немедленно расходуется на производство потомства. На самом деле эти процессы обычно разделены некоторым интервалом времени, т. е. существует временное запаздывание одного процесса относительно другого. Наиболее просто объяснить влияние этого запаздывания на динамику популяции, пользуясь одной из самых простых популяционных моделей — логистической. В своем первоначальном виде эта модель имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{rx}{K} (K - x). \quad (7.1)$$

Здесь  $x$  — численность,  $r$  — репродуктивный коэффициент,  $K$  — максимальное значение равновесной численности, так называемая емкость среды. Член, стоящий в скобках, учитывает влияние конкуренции на увеличение смертности в популяции. Но вполне естественно предположить, что основная смертность приходится на акты взаимодействия молодых и старых особей, в результате чего увеличивается общая смертность. Можно предложить и другую интерпретацию, также связанную с разницей в возрасте молодых и старых особей (заметим, что в этой трактовке мы по сути дела рассматриваем некоторый частный вариант модели с возрастной структурой). В этом случае величина  $x$  в скобках должна зависеть уже не от аргумента  $t$ , а от аргумента  $t - \Delta$ , где  $\Delta$  — времен-

ная разница в возрасте молодых и старых особей. Тогда

$$\frac{dx(t)}{dt} = \frac{rx(t)}{K} [K - x(t - \Delta)]. \quad (7.2)$$

При достаточно малых  $\Delta$  решение этого уравнения (рис. 7) колеблется около уровня, соответствующего «емкости» среды. Вполне можно предположить, что некоторые колебательные процессы в популяциях объясняются наличием различных временных задержек между конкурирующими процессами. В рассмотренной модели — это задержка между процессами репродукции и конкурентной гибели.

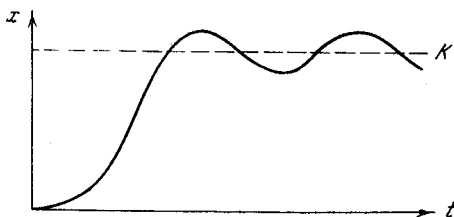


Рис. 7. Динамика популяции при учете временного запаздывания

$K$  — «емкость» среды

Можно было бы рассмотреть и более сложные модели, но мы здесь этого делать не будем, поскольку уже в простейшем случае видно, какое влияние на динамику популяции могут оказать временные запаздывания.

## 8. ОБ УСТОЙЧИВОСТИ СООБЩЕСТВ

Среди экологов считается почти аксиомой, что более сложные по структуре сообщества более устойчивы. Отсюда сразу напрашивается вывод, что измерять степень этой устойчивости, сравнивать по этому показателю какие-либо два сообщества можно некоторой мерой, характеризующей разнообразие ансамбля. Из мер такого типа наиболее известна (и наиболее популярна) информационная энтропия (или различные ее аналоги). Впервые наиболее четко эта идея была сформулирована Маргалефом [4], который предложил использовать для характеристики сообщества так называемое разнообразие:

$$D = -N \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i, \quad (8.1)$$

где  $p_i = N_i/N$ ;  $N = \sum_{i=1}^n N_i$ ;  $N_i$  — численность  $i$ -го вида в сообществе,  $n$  — число видов. Нетрудно видеть, что разнообразие отличается от информационной энтропии только множителем  $N$  — общей численностью сообщества.

Согласно Мак-Артуру [5], стабильность (устойчивость) сообщества можно охарактеризовать следующей величиной:

$$S = - \sum_{i=1}^n p(s_i) \ln p(s_i), \quad (8.2)$$

где  $p(s_i)$  — вероятность переноса энергии по определенному пути  $s_i$ . Чем больше величина  $S$ , тем более устойчивым считается сообщество. По этой мере устойчивость сообщества определяется сложностью структуры трофических связей. Сами  $p(s_i)$  в свою очередь зависят от численностей составляющих сообщество видов. Из всего вышесказанного следует, что устойчивость и разнообразие сообщества связаны между собой, так что биосистема с большим разнообразием более стабильна, т. е. величину  $D$  можно было бы использовать в качестве меры устойчивости сообщества.

Каким же должно быть максимально устойчивое сообщество, если в качестве критерия использовать величины  $D$  и  $S$ ? Другими словами, при каких значениях  $N_i$  и при какой структуре трофических связей  $D$  или  $S$  достигают максимума? После довольно несложных выкладок можно показать, что разнообразие сообщества максимально, если: а) суммарная численность сообщества при заданных условиях среды максимальна и б) все виды в сообществе представлены с одинаковой частотой. Поскольку  $N$  рано или поздно стабилизируется, то сообщество должно эволюционировать к состоянию  $p_i^* = \text{const}$  для всех видов (если считать верной гипотезу, что сообщество всегда стремится к состоянию с максимальной устойчивостью). Таким образом, наиболее устойчивым является сообщество, в котором не существует иерархии видов и все виды представлены в одинаковой пропорции. Но наблюдения над реальными сообществами говорят совсем о другом: любое достаточно долго существующее, а значит и устойчивое, сообщество имеет четко выраженную иерархическую структуру. Все сказанное предполагает, что использование в качестве меры устойчивости его разнообразия не совсем оправданно. То же самое можно сказать и о макартуровой мере  $S$ .

Заметим, однако, что во многих сообществах на стадии сукцессии при движении к климаксу действительно наблюдается увеличение разнообразия. В чем же причина возникновения этих парадоксов? По-видимому, она состоит в формальном применении энтропийной меры. Эта мера имеет смысл лишь для ансамбля слабо взаимодействующих объектов, где общая характеристика ансамбля является аддитивной функцией индивидуальных характеристик объектов. А сообщество, где конкурентные взаимодействия наиболее сильно проявляются вблизи положения равновесия и вся его структура в основном определяется не характеристиками, присущими собственно виду, а особенностями межвидовых взаимоотношений, представляют собой именно системы с сильными взаимодействиями. Более того, устойчивость нетривиального рав-

новесия зависит только от параметров конкуренции (для вольтерровских моделей).

С этой точки зрения понятна применимость энтропийной меры на ранних стадиях сукцессии. Все дело в том, что на этой стадии вдали от положения равновесия конкуренция еще слаба и сообщество вполне можно рассматривать как систему со слабыми взаимодействиями.

Рассмотрим достаточно общую вольтерровскую модель сообщества, состоящего из видов, конкурирующих между собой за ресурс. Используя несколько другие обозначения, чем те, которые мы применяли раньше, модель такого сообщества можно записать в виде:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j \right), \quad i = \overline{1, n}, \quad (8.3)$$

где  $x_i$  — численности видов,  $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$  — коэффициенты конкуренции. Матрицу  $\|\gamma_{ij}\|$  мы будем называть матрицей конкуренции. Конечно, предположение о симметричности матрицы  $\|\gamma_{ij}\|$  — весьма сильное упрощение, в реальных сообществах взаимодействия не всегда симметричны. Но качественная картина сохраняется, а работать с симметричными матрицами гораздо удобнее. Сделаем преобразование переменных  $\xi_i = 2\sqrt{x_i}$ . Тогда модельную систему можно записать в виде уравнений градиентного (наискорейшего) подъема для некоторой функции  $W$ :

$$\frac{d\xi_i}{dt} = \frac{\partial W}{\partial \xi_i}, \quad i = \overline{1, n}, \quad (8.4)$$

где

$$W = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i x_i - \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^n \gamma_{ij} x_i x_j.$$

Если коэффициенты  $\varepsilon_i$  и  $\gamma_{ij}$  явно не зависят от времени, то

$$\frac{dW}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial W}{\partial \xi_i} \frac{d\xi_i}{dt} = \sum_{i=1}^n \left( \frac{\partial W}{\partial \xi_i} \right)^2 \geq 0. \quad (8.5)$$

Но отсюда следует, что  $W$ , вычисляемая вдоль траектории, всегда возрастает, и если сообщество имеет нетривиальное устойчивое состояние, то в этом состоянии  $W$  достигает максимума.

Величина  $V = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i x_i$  характеризует по сути дела скорость прироста биомассы сообщества в случае, когда конкуренция и какое-либо лимитирование по ресурсам отсутствуют, т. е.  $V$  определяет максимальную репродуктивную скорость сообщества. Учитывая все это, назовем  $V$  *репродуктивным потенциалом* сообщества. Таким образом, возрастание  $V$  в процессе эволюции со-

общества можно интерпретировать так, что сообщество стремится максимизировать свой репродуктивный потенциал (член  $V$ ) и минимизировать средние затраты на конкуренцию (член  $\frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^n \gamma_{ij} x_i x_j$  можно рассматривать как некоторое осреднение коэффициентов конкуренции  $\gamma_{ij}$  по всем видам сообществ).

Рассмотрим модель сообщества более общего вида. Пусть  $\|\gamma_{ij}\|$  — нормальная матрица, т. е. должны быть выполнены следующие условия: 
$$\sum_{k=1}^n \gamma_{ik} \gamma_{kj} = \sum_{k=1}^n \gamma_{jk} \gamma_{ki}, \quad i, j = \overline{1, n}.$$

Например, матрица конкуренции для рассмотренного выше случая нормальная; нормальной будет матрица конкуренции и для сообщества, представляющего собой обобщенную вольтерровскую систему «хищник — жертва». В последнем случае  $\gamma_{ij} = -\gamma_{ji}$ .

Пусть наше сообщество имеет нетривиальное положение равновесия и все равновесные значения  $x_i^* > 0$ . При каких условиях это положение будет устойчивым? Выписывая уравнения, линеаризованные около этого состояния равновесия, получим ( $y_i = x_i - x_i^*$ ):

$$\frac{dy_i}{dt} = -x_i^* \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} (x_j - x_j^*) = x_i^* \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} y_j. \quad (8.6)$$

Для устойчивости необходимо и достаточно отрицательности вещественных частей собственных значений матрицы  $\|-x_i^* \gamma_{ij}\|$ . Далее можно показать, что для устойчивости нетривиального положения равновесия необходимо и достаточно, чтобы все вещественные части собственных значений матрицы  $\|\gamma_{ij}\|$  были положительны. Таким образом, можно сделать вывод, что устойчивость нетривиальной равновесной структуры сообщества достаточно произвольного вида определяется только параметрами конкуренции между видами и внутри их.

Сделаем следующее преобразование переменных:  $\eta_i = \ln(x_i/x_i^*)$ , где  $x_i^*$  — положительное решение системы уравнений:

$$\sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j = \varepsilon_i, \quad i = \overline{1, n}.$$

Тогда (8.3) можно записать в виде:

$$\frac{d\eta_i}{dt} = \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \frac{\partial G}{\partial \eta_j}, \quad i = \overline{1, n}. \quad (8.7)$$

где  $G = \sum_{i=1}^n x_i^* (\eta_i - e^{\eta_i})$ , в чем убеждаемся непосредственной проверкой. Вычислим полную производную  $G$  по времени:

$$\frac{dG}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial G}{\partial \eta_i} \frac{d\eta_i}{dt} = \sum_{i,j=1}^n \gamma_{ij} \frac{\partial G}{\partial \eta_i} \frac{\partial G}{\partial \eta_j}. \quad (8.8)$$

Но в том случае, когда матрица  $\|\gamma_{ij}\|$  нормальна (в частности, нормальными матрицами являются симметричные и кососимметричные матрицы — случаи конкуренции видов за ресурс и система типа «хищник — жертва») и вещественные части собственных значений матрицы конкуренции  $\|\gamma_{ij}\|$  положительны, квадратичная форма (8.8) положительно определена и  $dG/dt \geq 0$ . Равенство имеет место только в тех случаях, когда  $\partial G/\partial \eta_i = 0$ ,  $i = \overline{1, n}$ , т. е. в положении равновесия или при  $\gamma_{ij} = -\gamma_{ji}$ , но тогда  $dG/dt \equiv 0$  всюду на траектории, и  $G$  в этом случае является интегралом системы (8.3).

В переменных  $x_i$  функция  $G$  запишется в виде:

$$G = \sum_{i=1}^n x_i^* \ln x_i - \sum_{i=1}^n x_i - \sum_{i=1}^n x_i^* \ln x_i^*.$$

Поскольку  $G$  можно определить с точностью до аддитивной постоянной, то в качестве  $G$  мы выбираем функцию  $G = S - M$ , где

$S = \sum_{i=1}^n x_i^* \ln x_i$  — член, по своей структуре напоминающий информационную энтропию (или маргалефовское разнообразие), с той только разницей, что в  $S$  входят кроме текущих значений  $x_i$  и их стационарные значения. Учитывая все это, мы будем называть

$S$  «квазиэнтропией сообщества». Величина же  $M = \sum_{i=1}^n x_i$  есть не что иное, как суммарная биомасса сообщества.

Так как  $dG/dt = dS/dt - dM/dt \geq 0$ , то отсюда следует, что при эволюции сообщества скорость увеличения его «квазиразнообразия» (в дальнейшем именно эту величину мы будем называть разнообразием) должна быть по крайней мере не меньше скорости прироста суммарной биомассы  $M$ , поскольку  $dS/dt \geq dM/dt$ . Если же суммарная биомасса сообщества уменьшается, то при этом может уменьшаться и разнообразие сообщества.

Поскольку  $dG/dt \geq 0$ , то в состоянии устойчивого равновесия  $G^* = \max_{x_i} G$ . Отсюда сразу следует, что функцию

$$L = G - G^* = \sum_{i=1}^n x_i^* \ln \frac{x_i}{x_i^*} - \sum_{i=1}^n (x_i - x_i^*)$$

можно рассматривать как функцию Ляпунова для системы модельных уравнений сообщества вольтерровского типа. В самом деле,  $L \leq 0$ ,  $dL/dt \geq 0$  (причем равенство имеет место только в стационарной точке) и  $L$  непрерывна вместе со своими частными производными по  $x_i$ .

### 9. ЗАДАЧИ ОПТИМИЗАЦИИ И ТЕОРЕМА О МАКСИМАЛЬНОМ УРОЖАЕ

Пусть наше исследуемое сообщество состоит из  $n$  видов и описывается системой дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_j, \alpha_k), \quad i, j = \overline{1, n}, \quad k = \overline{1, m}, \quad (9.1)$$

где  $\alpha_k$  — некоторые параметры модели.

Пусть в данной системе производится сбор урожая путем отбора части биомассы различных видов и выведения ее из репродуктивного цикла. Процесс сбора урожая предполагается дискретным по времени с равными временными интервалами. Предположим, что нам заданы цены единицы биомассы каждого вида  $c_i$  ( $i = \overline{1, n}$ ). Тогда можно поставить задачу об оптимальном управлении этой системой, т. е. об определении величины отбираемой биомассы каждого вида с тем, чтобы суммарная стоимость всей собранной к концу процесса  $T$  биомассы была максимальной. В конечный момент времени процесс прекращается путем полного отбора биомассы (это требование не принципиально: можно поставить любое ограничение). Предположим также, что интервалы между сборами малы, так что изменение численностей на этом интервале можно считать линейным по времени:

$$x_i^+(t_{k+1}) = x_i^-(t_k) + f_i[x_j^-(t_k), \alpha_s] h; \quad t_k = kh, \quad (9.2)$$

$$i, j = \overline{1, n}, \quad s = \overline{1, m}; \quad k = \overline{0, p}; \quad T = ph.$$

Индексом «+» мы обозначаем состояние системы в момент сбора урожая слева от  $t_k$ , индексом «-» — справа от  $t_k$ . Стоимость собираемого урожая на шаге процесса равна:

$$g(t_k) = \sum_{i=1}^n c_i q_i(t_k). \quad (9.3)$$

Здесь  $q_i(t_k)$  — допустимые управления (количество отбираемой в момент  $t_k$  биомассы  $i$ -го вида). Естественно, что  $q_i$  должны удовлетворять ограничениям типа:

$$0 \leq q_i(t_k) \leq x_i^+(t_k), \quad (9.4)$$

$$i = \overline{1, n}; \quad k = \overline{0, p}.$$

Кроме того, по смыслу задачи:

$$x_i(t_k) \geq 0. \quad (9.5)$$

И окончательно задача сводится к отысканию функций  $q_i(t_k)$ , удовлетворяющих ограничениям (9.4) и доставляющих максимум функционалу

$$G = \sum_{k=0}^p g(t_k) = \sum_{k=0}^p \sum_{i=1}^n c_i q_i(t_k), \quad (9.6)$$



причем траектория системы должна лежать в положительном конусе (9.5).

Для решения этой задачи мы будем использовать метод динамического программирования Беллмана. Введем функцию дохода  $F_l(x_i)$ , равную доходу, полученному за  $l$  шагов сбора урожая, при условии, что на предыдущих шагах использовались оптимальные управления. Справедливо следующее рекуррентное соотношение для этой функции:

$$\begin{cases} F_1(x_i) = \max_{q_i} \left[ \sum_{i=1}^n c_i q_i \right] \\ F_l(x_i) = \max_{q_i} \left\{ \sum_{i=1}^n c_i q_i + F_{l-1}[P(x)] \right\} \\ x_i = x_i^+ \end{cases} \quad (9.7)$$

Здесь  $P(x)$  — оператор, описывающий переход из точки  $\{x_i^+(t_k)\}$  в точку  $\{x_i^+(t_{k+1})\}$ . Поскольку  $x_i^-(t_k) = x_i^+(t_k) - q_i(t_k)$ , то

$$P: x_i^+(t_{k+1}) = x_i^+(t_k) - q_i(t_k) + f_i[x_j^+(t_k) - q_j(t_k), \alpha_s] \cdot h.$$

Так как

$$F_1(x_i) = \max_{q_i} \left[ \sum_{i=1}^n c_i q_i \right] = \sum_{i=1}^n c_i x_i, \quad q_i = x_i,$$

то

$$F_2(x_i) = \max_{q_i} \left\{ \sum_{i=1}^n c_i q_i + \sum_{i=1}^n [x_i - q_i + f_i(x_i - q_i, \alpha_s) h] \cdot c_i \right\}.$$

Здесь возможны два случая: когда максимум лежит внутри допустимой области для  $q_i$  и когда он лежит на границе. В последнем случае управление нулевое, т. е. сбор урожая запрещен (по тем видам, для которых значения  $q_i$  лежат на границе). Необходимые условия максимума для первого случая имеют вид:

$$\sum_{j=1}^n c_j \frac{\partial f_i(\xi_j, \alpha_s)}{\partial \xi_j} = 0, \quad \xi_j = x_j^+ - q_j, \quad i, j = \overline{1, n}. \quad (9.8)$$

И окончательно:

$$\begin{cases} q_i^* = x_i^+(t_k) - \bar{x}_i^+(t_k) \text{ при } x_i^+ \geq \bar{x}_i^+ \\ q_i^* = 0 \text{ при } x_i^+ < \bar{x}_i^+, \quad q_i^* = \{q_i(t_k)\}_{\text{опт}} \end{cases} \quad (9.9)$$

Здесь  $\bar{x}_i^+$  — решение системы  $\sum_{j=1}^n c_j \frac{\partial f_i(x_j, \alpha_s)}{\partial x_j} = 0, i, j = \overline{1, n}$ . Далее продолжаем по индукции. Любопытно, что если на каком-либо шаге

процесса управление ненулевое, то оно будет ненулевым и на всех последующих шагах.

Если предположить, что управление на всей траектории ненулевое (а это всегда можно сделать соответствующим выбором начальных условий), то система уравнений для нахождения оптимальных значений есть система (9.8).

Суммарную «стоимость» всего сообщества можно записать в виде:

$$\bar{M} = \sum_{i=1}^n c_i x_i. \quad (9.10)$$

Продифференцировав это соотношение по  $t$ , мы получим уравнение, описывающее изменение стоимости неэксплуатируемого сообщества во времени:

$$\frac{d\bar{M}}{dt} = \sum_{i=1}^n c_i \frac{dx_i}{dt} = \sum_{i=1}^n c_i f_i(x_j, \alpha_s), \quad i = \overline{1, n}. \quad (9.11)$$

Нетрудно найти точку, в которой  $d\bar{M}/dt$  достигает максимума. Эту точку  $\{\bar{x}_i; i = \overline{1, n}\}$  мы будем называть оптимальным состоянием сообщества. В этой точке

$$\sum_{j=1}^n c_j \frac{\partial f_i(x_j, \alpha_s)}{\partial x_j} = 0, \quad i, j = \overline{1, n}. \quad (9.12)$$

Но система (9.12) при замене  $x_j$  на  $\xi_j$  тождественна системе (9.8), из которой находятся оптимальные значения управления. Из тождественности следует, что

$$\bar{x}_i = \bar{\xi}_i = x_i - q_i^*, \quad i = \overline{1, n}$$

и

$$q_i^* = (q_i)_{\text{опт}} = x_i(t) - \bar{x}_i.$$

Это означает, что оптимальным является состояние, в котором прирост стоимости сообщества (прирост определенным образом взвешенной биомассы) максимален. В качестве урожая снимается вся биомасса, прироста над уровнем, определяемым этим состоянием. Если же биомасса некоторого вида ниже этого уровня, то сбор ее вообще запрещен до тех пор, пока она его не достигнет. Таким образом, мы доказали «теорему о максимальном урожае»: для получения максимального дохода от сбора урожая сообщество должно быть приведено в состояние, в котором производная  $d\bar{M}/dt$  максимальна (максимальна скорость прироста стоимости сообщества), и затем должно удерживаться в этом состоянии за счет сбора урожая до конца процесса.

## 10. ОПТИМАЛЬНЫЙ СБОР УРОЖАЯ В ОДНОРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В качестве приложения к рассмотренной выше теории подробно разберем задачу об оптимальном сборе урожая в популяции, динамика которой описывается одной переменной — общей численностью.

Пусть нам задана функция  $f(x)$ , так что

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (10.1)$$

Тогда оптимальным состоянием популяции будет состояние, в котором  $\partial f/\partial x = 0$  и  $f(x)$  достигает максимума. Оптимальным управлением будет сбор всей биомассы, превышающей этот уровень. Конкретизируем вид функции  $f(x)$ :

$$f = \alpha x - \beta x^2. \quad (10.2)$$

Это есть не что иное, как логистический закон роста популяции. Отсюда сразу следует, что оптимальным состоянием популяции будет точка  $\bar{x} = \alpha/2\beta$ , а оптимальное управление

$$\begin{cases} q^*(t) = x(t) - \alpha/2\beta; & x \geq \alpha/2\beta. \\ q^*(t) = 0, & x < \alpha/2\beta. \end{cases} \quad (10.3)$$

Достаточно легко определяется и суммарный урожай, полученный за время  $T$  (для простоты мы предположили, что управление всюду ненулевое):

$$G(T) = x(t_0) + \frac{\alpha^2 T}{4\beta}.$$

Здесь мы предполагали малость шага сбора  $h$ , т. е. по сути дела рассматривали непрерывный процесс сбора урожая. Если отказать от этого предположения, то задача усложнится, но и она имеет аналитическое решение. Ход ее решения будет таким же, как и выше (снова применяем метод динамического программирования), но результаты несколько отличаются. Не приводя подробностей решения, выпишем окончательный результат.

Оптимальное управление:

$$\begin{cases} q^*(t_k) = x^+(t_k) - \alpha/\beta(\lambda + 1) & \text{при } x^+(t_k) \geq \alpha/\beta(\lambda + 1) \\ q^*(t_k) = 0 & \text{при } x^+(t_k) < \alpha/\beta(\lambda + 1), \quad \lambda = e^{\alpha h/2}. \end{cases} \quad (10.4)$$

Функция дохода:

$$F_p(x^+) = \frac{\alpha x^+(t_0) e^{\alpha \Delta T}}{\alpha + \beta x^+(t_0) [e^{\alpha \Delta T} - 1]} + \frac{(p - I - 1)\alpha}{\beta} \cdot \frac{\lambda - 1}{\lambda + 1}. \quad (10.5)$$

Здесь  $I = E(\Delta T/h) + 1$ ,  $E(z)$  — целая часть числа  $z$ ,  $\Delta T$  — корень уравнения:

$$\frac{\alpha}{\beta(\lambda + 1)} = \frac{\alpha x^+(t_0) e^{\alpha \Delta T}}{\alpha + \beta x^+(t_0) [e^{\alpha \Delta T} - 1]}.$$

Заметим, что  $q^* \equiv 0$  только на первых  $I$  шагах процесса, там, где не выполняется условие  $x^+ \geq \alpha/\beta (\lambda + 1)$ ; на последующих шагах управление отлично от нулевого. Таким образом, при определенных условиях оптимальной политикой является полное запрещение сбора урожая. Как это видно из (10.5), суммарная величина собранного урожая зависит от величины шага процесса. Можно показать, что она достигает максимума при непрерывном сборе (при  $h \rightarrow 0$ ).

Здесь мы разобрали очень небольшое число постановок и решений оптимальных задач, которые могут рассматриваться для различных биосистем. Можно надеяться, что применение достаточно хорошо разработанного аппарата теории оптимальных процессов к таким новым и интересным объектам, как модели биологических популяций и сообществ, даст нам многое для понимания структуры наших взаимоотношений с природой, которые, по-видимому, должны строиться оптимальным образом (причем критерии должны учитывать не только наши текущие интересы и локальную выгоду, но и интересы более отдаленного будущего).

\* \* \*

То, что мы здесь изложили, ни в коей мере не может претендовать на какое-либо обобщение или существенную новизну. Мы попытались чисто фрагментарно обрисовать ситуацию, которая обычно возникает при попытке построения тех или иных моделей биологических популяций и сообществ. Обычно у нас есть какие-то представления о функционировании системы, мы можем что-то сказать о характере взаимоотношений между видами (грубо говоря, кто кого ест), о структуре сообществ. И мы записываем эти сведения на другом, более формальном языке. С другой стороны, у нас есть некоторые фундаментальные закономерности (типа законов сохранения), которые справедливы для любых систем. Комбинация этих сведений и образует модель.

И наконец, наше мнение, что в математическом моделировании биосистем важно не столько исследование построенной модели (хотя это тоже необходимо), сколько разработка технологии построения моделей, обеспечивающей овладевшему ею человеку возможность строить любой набор моделей, с учетом любых конкретных закономерностей и при использовании небольшого набора стандартных приемов.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Свирежев Ю. М., Елизаров Е. Я. Математическое моделирование биологических систем. М., «Наука», 1972.
2. Forrester J. W.— Principles of systems. Cambridge, Mass., Wrightallen Press, 1968.
3. Kerner E. H.— Bull. Math. Biophys., 1957, 21, 121.
4. Margalef D. R. — Invest. Pesquera, 1956, 3, 99.
5. Mac Arthur R.— Ecology, 1955, 36, 533.

# УРАВНЕНИЯ ТЕОРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Л. Р. ГИНЗБУРГ

## 1. ВВЕДЕНИЕ

Математическая теория биологических сообществ — совокупностей взаимодействующих популяций различных видов — представляет собой сравнительно развитый раздел математической биологии. Зародившись еще в 20-х годах в работах В. Вольтерра [2, 43] и его последователей [33, 40], это направление привлекает в настоящее время все большее внимание, в особенности в связи с проблемой разумной эксплуатации природных ресурсов [26]. Теория сообществ развивалась в основном в двух направлениях. Первое из них связано с различными модификациями уравнений вольтерровского типа [1, 6, 7, 29]. Второе направление, берущее начало от работ А. Н. Колмогорова [16, 39], посвящено качественному изучению траекторий соответствующих систем дифференциальных уравнений при очень общих предположениях относительно характера межпопуляционных взаимодействий [31, 32, 42].

Так как основным аппаратом исследования в последнем случае является качественная теория дифференциальных уравнений, развитая более всего для двумерных динамических систем, то и большинство работ этого типа анализирует поведение элементарных двухвидовых сообществ при различных типах взаимодействия между популяциями (хищник — жертва, конкуренция, симбиоз и т. п.). Во всех названных работах каждая популяция описывается только величиной ее численности (или биомассы), т. е. не принимается во внимание внутривидовая структура. Особое положение занимают некоторые исследования последних лет, в которых уравнения получены с учетом более тонких биологических особенностей описываемых явлений. К этим работам относятся, например, исследования А. А. Ляпунова по гидробиологии [17] и новое направление, развиваемое И. А. Полетаевым, основанное на идее лимитирующих факторов [23]. Все эти работы, а также исследования по машинному моделированию динамики биологических сообществ, развиваемые В. В. Меншуткиным [20], А. П. Шапиро [28] и другими, выходят за рамки нашего рассмотрения, направленного на построение более грубой и относительно простой теории аналитического типа.

Математической основой развиваемой здесь теории служит, так же как у В. Вольтерра и А. Н. Колмогорова, система обыкновен-

ных дифференциальных уравнений:

$$\frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, \dots, N_n, \theta) \cdot N_i, \quad i = \overline{1, n} \quad (1.1)$$

где  $N_i$  — численность  $i$ -й популяции, входящей в сообщество;  $n$  — число популяций, образующих сообщество;  $\theta$  — формальный параметр, символизирующий совокупность характеристик среды, в которой обитает сообщество;  $f_i$  — разность между коэффициентом рождаемости и смертности  $i$ -й популяции, зависящая от состояния среды  $\theta$  и, вообще говоря, всего биологического окружения  $N_1, \dots, N_n$ .

Постулирование основной модели в виде системы дифференциальных уравнений (1.1) накладывает ряд естественных ограничений на круг описываемых моделью явлений. Прежде всего детерминистический характер модели требует, чтобы промежутки времени, на которых рассматриваются те или иные задачи, были не слишком велики, чтобы популяции, образующие сообщество, можно было считать неизменными в эволюционном плане, а сам процесс перестройки сообщества — близким к своему математическому ожиданию [18]. С другой стороны, эти промежутки времени должны быть не слишком малы (во всяком случае значительно больше величин репродуктивных периодов для входящих в сообщество популяций), чтобы можно было не принимать во внимание возрастную и другие структуры популяций и придать естественный смысл производным  $dN_i/dt$ . Наконец, численности популяций должны быть достаточно велики как для того, чтобы пользоваться детерминистическими соображениями, так и для того, чтобы можно было считать величины  $N_i$  непрерывными.

Цель настоящей статьи состоит в последовательном развитии теории сообществ, занимающей промежуточное положение между теорией Вольтерра и уравнениями типа Колмогорова. Дело в том, что уравнения вольтерровского типа, в которых функции  $f_i$  приняты линейными, являются в большой степени переупрощенными и не объясняют целого ряда экспериментальных фактов. По-видимому, эти уравнения обладают достаточно узкой областью применения в тех случаях, когда изменения численностей не слишком велики и линейная аппроксимация функций  $f_i$  оправдана. С другой стороны, при качественном подходе на функции  $f_i$  накладываются ограничения очень общего типа, например только на знаки частных производных  $\partial f_i / \partial N_j$ . Такое рассмотрение плодотворно при получении общетеоретических результатов для сообществ со сравнительно небольшим числом видов, но при описании реальных экспериментальных данных отсутствие явного параметрического вида функций нужно считать скорее недостатком, чем преимуществом. Поэтому в настоящей работе делается попытка построения уравнений, которые обобщают уравнения Вольтерра, входят как частный случай в уравнения Колмогорова и в которых функции  $f_i$  имеют явный параметрический вид. Параметры функций  $f_i$  носят

ясный биологический смысл, и их численные значения определяются при анализе конкретных биологических экспериментов.

Установим некоторые общие свойства системы уравнений (1.1), исходя из биологического смысла описываемого явления. Прежде всего величины  $N_i$  неотрицательны, и траектория системы (1.1), начавшись в неотрицательном ортанте  $\{N_i \geq 0, i = \overline{1, n}\}$ , не должна покидать его с течением времени. Следовательно, если численность какой-нибудь популяции  $N_i \rightarrow 0$ , то величина скорости  $dN_i/dt$  должна быть неотрицательной, т. е.

$$\lim_{N_i \rightarrow 0} f_i(N_1, \dots, N_n, \theta) \cdot N_i \geq 0, \quad i = \overline{1, n}. \quad (1.2)$$

Мы примем более жесткое условие, вытекающее из предположения изолированности исследуемого сообщества, т. е. отсутствия притока особей извне:

$$\lim_{N_i \rightarrow 0} f_i(N_1, \dots, N_n, \theta) \cdot N_i = 0, \quad i = \overline{1, n}. \quad (1.3)$$

Математически последнее условие означает, что траектория  $N(t)$ , попав на гиперплоскость  $N_i = 0$ , остается на ней далее с течением времени. Функции  $f_i$  будем считать гладкими настолько, насколько это потребуется для проведения тех или иных рассуждений. Впрочем, обычно бывает достаточно потребовать, чтобы они были дважды непрерывно дифференцируемы всюду в неотрицательном квадранте, за исключением разве лишь точки  $N_1 = \dots = N_n = 0$ . По биологическому смыслу величины  $f_i$  — удельные скорости роста численности популяций — ограничены сверху максимально возможной для данной популяции скоростью размножения. Поэтому функции  $f_i$  ограничены равномерно во всем неотрицательном квадранте:

$$f_i(N_1, \dots, N_n, \theta) \leq \varepsilon_i, \quad i = \overline{1, n}. \quad (1.4)$$

Последнее условие, несомненно имеющее отчетливый смысл, нарушается, например, в моделях типа Вольтерра, где функции линейны по численностям и среди коэффициентов присутствуют положительные. Это обстоятельство сужает область применимости этих моделей, хотя в реальных условиях величины  $f_i$  весьма сильно отличаются от своих предельных значений. Этим исчерпываются предположения общего характера, не связанные с конкретными типами межпопуляционных взаимодействий.

Центральным вопросом динамической теории сообществ [в рамках постулированной базовой модели вида (1.1)] является разумный выбор явного вида или хотя бы некоторых специфических свойств функций  $f_i$ , отражающий известные типы межпопуляционных взаимодействий, однако некоторые результаты можно получить и в достаточно общих случаях. Поэтому, первый раздел посвящен качественной теории, а далее, во втором разделе, предложен путь построения явного параметрического вида функций  $f_i$ , т. е.

выделен класс моделей, достаточно простой и в то же время достаточно общий, отражающий большинство из известных типов межпопуляционных взаимодействий. В рамках этого класса моделей формулируется и решается ряд задач, касающихся существования, структуры и устойчивости равновесных состояний. Особенно подробно исследуются модели двухвидовых сообществ. Изучение этих моделей иллюстрируется сопоставлением теоретических результатов с известными экспериментальными данными.

Несмотря на сравнительно большое число публикаций, математическая теория сообществ находится сейчас еще в стадии становления. Поэтому основное внимание в настоящей статье отводится формулировке и точному определению некоторых основных понятий теории, естественнонаучному обоснованию этих определений и постановке новых задач. Для удобства чтения статьи ряд доказательств перенесен в Приложение.

## 2. КАЧЕСТВЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

Мы начнем исследование с введения ряда новых понятий и построения полезной в дальнейшем классификации моделей сообществ по типам описываемых этими моделями взаимодействий. Центральным понятием теории является понятие приспособленности популяции и сообщества в целом.

### О количественном определении понятия приспособленности

Одно из основных понятий биологии — понятие приспособленности — несет различную смысловую нагрузку, когда оно употребляется для характеристики объектов, принадлежащих к различным уровням организации живых систем. Так, например, понятие приспособленности популяции не сводится непосредственно к понятию приспособленности составляющих ее особей. Популяция, состоящая из «более приспособленных» особей, вообще может оказаться менее приспособленной как целое [34, 38]. Поэтому понятие приспособленности требует при его обсуждении четкого определения того объекта, к которому оно относится. Здесь речь идет только о приспособленности популяции и сообщества как целого и о возможной количественной мере величины приспособленности. Заранее подчеркнем, что предложенная мера приспособленности ни в коем случае не охватывает того многогранного смысла, который вкладывает в это понятие современная биология. Речь идет лишь об одной грани, о той «проекции» этого понятия, которая необходима нам в пределах данной теории на принятом в ней уровне абстракции.

Даже в пределах популяционной проблематики вопрос о количественном определении величины приспособленности остается дискуссионным. В большой степени это связано с некоторой нечет-



костью постановки вопроса, а именно, спор часто идет не об определении понятия, а о том, от чего зависит величина приспособленности, или, другими словами, нужно ли при ее определении учитывать, например, возрастную, половую, генетическую структуры популяции и т. д. На самом деле необходимо выделить два вопроса: 1) какая величина может служить количественной мерой приспособленности популяции (феноменологическое определение) и 2) от чего эта величина зависит (биологическая закономерность).

При разумном определении величина приспособленности популяции должна, по-видимому, зависеть от возрастной, половой, генетической и других мыслимых внутривидовых структур. Характер этой зависимости будет специфичным для различных популяций и будет определяться как биологическими особенностями самой популяции, так и средой, в которой она обитает. Здесь же мы в основном рассматриваем только первый из двух вопросов, т. е. проблему выбора количественной меры приспособленности.

Динамика численности популяции может рассматриваться как обобщенная характеристика изменения ее внутреннего состояния во времени. Кривая динамики численности вбирает в себя в некоторой обобщенной форме информацию о тех или иных внутренних перестройках популяционной структуры, будь то генетическая, возрастная, половая, территориальная или иная структура. Поэтому из всех возможных характеристик состояния выберем самую простую и в то же время общую — кривую изменения численности популяции во времени  $N(t)$ . На принятом уровне абстракции интересующая нас мера приспособленности (далее — «приспособленность»)  $f(t)$  должна определяться некоторым преобразованием, действующим на функцию  $N(t)$ :

$$f(t) \equiv F[N(t)]. \quad (2.1)$$

Таким образом, задача построения меры приспособленности сводится к нахождению некоторого преобразования (оператора), заданного на множестве кривых динамики численности  $\{N(t) \geq 0\}$ . Попытаемся теперь, исходя из биологического смысла понятия приспособленности, сформулировать основные свойства этого преобразования.

1. Понятие приспособленности — локальное понятие во времени. Мера приспособленности популяции в момент времени  $t$  определяется лишь ее динамикой в момент времени  $t$ .

2. Понятие приспособленности стационарно в том смысле, что мера приспособленности популяции зависит только от ее состояния и не зависит от того, в какой момент времени популяция находится в этом состоянии.

3. Понятие приспособленности непрерывно в том смысле, что близким состояниям популяции соответствуют близкие значения величины ее приспособленности.

4. Для формулировки четвертого свойства мысленно рассмотрим следующий эксперимент. Пусть две популяции развиваются независимо друг от друга, и пусть кривые динамики их численности равны  $N_1(t)$  и  $N_2(t)$ , а приспособленности соответственно  $f_1(t)$  и  $f_2(t)$ . Предположим, что, несмотря на отсутствие взаимодействия популяций, мы хотим рассматривать эти две популяции как одну. Кривая динамики численности такой суммарной популяции будет, очевидно, суммой  $N_1(t) + N_2(t)$ . Какова же будет величина ее приспособленности? Содержание свойства 4 и заключается в том, что мы постулируем соотношение:

$$f(t) = \frac{N_1(t)}{N_1(t) + N_2(t)} \cdot f_1(t) + \frac{N_2(t)}{N_1(t) + N_2(t)} \cdot f_2(t). \quad (2.2)$$

Другими словами, приспособленность суммарной популяции есть средневзвешенная приспособленность ее частей.

Из свойств 3 и 4 следует (лемма 1)<sup>1</sup>, что приспособленность популяции не меняется, если кривая динамики ее численности увеличивается или уменьшается в некоторое постоянное число раз, т. е. при всех  $c > 0$

$$F [cN(t)] \equiv F [N(t)]. \quad (2.3)$$

Это обстоятельство интуитивно понятно, так как мера приспособленности популяции, по-видимому, не должна быть связана непосредственно с абсолютным уровнем ее численности, а скорее должна характеризовать тенденцию к изменению этого уровня. Из (2.3) следует, что приспособленность популяции принимает некоторое постоянное значение при постоянных численностях популяции

$$F [N(t) = N_0] = a = \text{const} \quad (2.4)$$

при всех значениях  $N_0$ . Далее из свойства 4 непосредственно следует, что понятие приспособленности определено с точностью до линейного преобразования, т. е. если  $F$  — оператор, удовлетворяющий свойству 4, то оператор  $\alpha F + \beta$  также удовлетворяет свойству 4 при всевозможных  $\alpha$  и  $\beta$  (лемма 2). Как будет видно из дальнейшего, мера приспособленности определена перечисленными свойствами с точностью до выбора начала отсчета приспособленности  $\beta$  и единицы измерения приспособленности  $\alpha$ . Начало отсчета приспособленности естественно выбрать так, чтобы величина приспособленности была отрицательной для гибнущей популяции, положительной для растущей и равной нулю для популяции с постоянной численностью. Соотношение (2.4) наводит на мысль об устранении неоднозначности в выборе начала отсчета при помощи следующего предположения, которое мы будем считать пятым свойством меры приспособленности.

<sup>1</sup> Здесь и далее доказательства всех лемм и теорем, указанных в скобках, см. в Приложении.

5. Приспособленность популяции равна нулю тогда и только тогда, когда ее численность постоянна. Другими словами, константу  $a$  в соотношении (2.4) будем считать равной нулю.

Перечисленные выше пять свойств понятия приспособленности позволяют конструктивно построить требуемое преобразование. Можно показать, что для выполнения всех пяти свойств необходимо и достаточно, чтобы оператор  $F$  имел вид (теорема 1)

$$F [N(t)] = \alpha \frac{1}{N(t)} \cdot \frac{dN}{dt}. \quad (2.5)$$

Таким образом, приспособленность популяции  $t$  есть величина, пропорциональная ее удельной (относительной) скорости роста:

$$f = \alpha \frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt}. \quad (2.6)$$

Приспособленность положительна, когда популяция растет, отрицательна, когда численность популяции убывает, и равна нулю при постоянной численности. Наличие в определении меры приспособленности множителя, равного удельной скорости изменения численности популяции  $1/N \cdot dN/dt = d/dt \ln N$ , не является неожиданным. Именно так определялась величина приспособленности еще в классических популяционных работах, хотя этот термин использовался не всегда.

Если мы положим  $\alpha \equiv 1$ , то тем самым определим меру приспособленности  $f$  как величину относительной скорости изменения численности популяции  $f = 1/N \cdot dN/dt$ .

С учетом введенного понятия задание модели сообщества в виде (1.1) есть не что иное, как задание зависимостей приспособленностей всех популяций от характеристик среды  $\theta$  и численностей популяций, входящих в сообщество:

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = f_i = f_i(N_1, \dots, N_n, \theta), \quad i = \overline{1, n}. \quad (2.7)$$

Общая численность особей, составляющих сообщество, есть, очевидно, сумма  $N = \sum_{i=1}^n N_i$ .

Во многих случаях суммировать нужно не численности, а биомассы популяций. В рамках принятых предположений это изменение сводится к введению дополнительных коэффициентов, имеющих смысл средней биомассы особи  $i$ -й популяции. Чтобы не загромождать текст, будем считать, что соответствующий пересчет сделан, и сохраним далее везде более привычный термин «численность», хотя в необходимых случаях под ним можно разуметь биомассу или любую другую характеристику, пропорциональную численности. Поступая по аналогии, определим меру приспособленности сообщества как относительную скорость изменения его

суммарной численности

$$f = \frac{1}{\sum_{i=1}^n N_i} \frac{d}{dt} \sum_{i=1}^n N_i. \quad (2.8)$$

Принимая во внимание (2.7), нетрудно заметить, что определенная таким образом приспособленность сообщества есть средняя приспособленность составляющих его популяций:

$$f = \sum_{i=1}^n \frac{N_i}{\sum_{j=1}^n N_j} f_i. \quad (2.9)$$

Для дальнейшего нам потребуется другая форма записи исходной системы уравнений (1.1). Для того чтобы получить ее, перейдем к новым переменным. Определим частоту  $i$ -й популяции в сообществе

$$p_i = \frac{N_i}{\sum_{j=1}^n N_j}$$

и перейдем от переменных  $N_1, \dots, N_n$  к переменным  $p_1, \dots, p_n, N$ . Увеличение числа переменных связано с тем, что частоты подчинены условию нормировки  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$ . Дифференцируя частоты и численность по времени, с учетом уравнений (1.1), получим:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dp_i}{dt} &= p_i(f_i - f), \quad i = \overline{1, n} \\ \frac{dN}{dt} &= f \cdot N \end{aligned} \right\}. \quad (2.10)$$

Здесь приспособленности  $f_i$  и  $f$  выражены как функции частот и численности:

$$\left. \begin{aligned} f_i &= f_i(p_1, \dots, p_n, N, \theta), \quad i = \overline{1, n} \\ f &= \sum_{i=1}^n p_i f_i \end{aligned} \right\}.$$

Следовательно, мы видим, что скорость изменения частоты  $i$ -й популяции в сообществе пропорциональна самой этой частоте и отклонению приспособленности популяции от средней приспособленности сообщества. Траектория системы уравнений (2.10) лежит на множестве  $\{p_i \geq 0; \sum_{i=1}^n p_i = 1; N \geq 0\}$ . Вектор частот  $p_1, \dots$

...,  $p_n$  будем называть «структурой» сообщества. Таким образом, в новых переменных состояние сообщества характеризуется не набором численностей популяций, а его структурой и общей численностью.

Введенные здесь понятия приспособленности популяции и сообщества, а также понятия структуры и численности позволяют построить интересную классификацию моделей сообществ по типам описываемых ими взаимодействий.

### Типы взаимодействий и классификация моделей

Начнем с классификации типов взаимодействия сообщества со средой, основанной на характере зависимости приспособленности от численности. В экологии общепринятым является деление факторов среды на факторы, зависящие от плотности, и факторы, не зависящие от плотности [26]. Здесь под плотностью понимают территориальную плотность численности изучаемого сообщества, густоту населения. Поскольку мы будем вести речь только об изолированных сообществах, населяющих некоторый фиксированный ареал, то мы можем для удобства отказаться от термина «плотность» и говорить о факторах среды, зависящих и не зависящих от численности. К факторам среды, не зависящим от численности, относятся, например, метеорологические: температура, давление, влажность и т. д. К факторам, зависящим от численности, относятся размер и форма ареала, обеспеченность пищей, светом и т. п. Рассмотрим последние более подробно.

Проведем следующий мысленный эксперимент. Пусть численность сообщества  $N$ , развивающегося в некоторой среде  $\theta$ , мгновенно увеличена в  $c$  раз при неизменной структуре  $p_1, \dots, p_n$ . Что произойдет с приспособленностью сообщества  $f$ ? Разумеется, это зависит от целого ряда обстоятельств: от обеспеченности сообщества пищей, территорией и т. п. Если все компоненты среды присутствуют в достаточном количестве, то увеличение численности не изменит величины приспособленности. Такую среду будем называть «нейтральной». Если в среде, отсутствует в достаточном количестве хотя бы один из необходимых для жизнедеятельности сообщества компонент, то его недостаток будет лимитировать рост численности. Следовательно, в этом случае увеличение численности понизит приспособленность. Такую среду будем называть «лимитирующей». Помимо рассмотренных случаев возможна ситуация, когда увеличение численности повышает приспособленность сообщества [19]. Явления такого рода возможны, когда вступают в действие так называемые факторы сотрудничества особей, составляющих сообщество при освоении среды обитания [19, 26]. В этом случае будем называть среду «стимулирующей».

Дадим теперь более строгое определение введенных трех типов описываемых нашей моделью взаимодействий сообщества со сре-

дой. Будем называть среду лимитирующей, нейтральной или стимулирующей по отношению к данному сообществу, если при всех  $p_1, \dots, p_n$  и при любом  $c > 1$  имеет место соответственно:

$$\left. \begin{aligned} f(p_1, \dots, p_n, cN, \theta) &\leq f(p_1, \dots, p_n, N, \theta) \\ f(p_1, \dots, p_n, cN, \theta) &\equiv f(p_1, \dots, p_n, N, \theta) \\ f(p_1, \dots, p_n, cN, \theta) &\geq f(p_1, \dots, p_n, N, \theta) \end{aligned} \right\}, \quad (2.11)$$

причем неравенства в (2.11), хотя бы при одном наборе  $p_1, \dots, p_n$ ,  $c$ ,  $N$  являются строгими. Введенные три класса моделей, конечно, не исчерпывают всех возможных типов поведения функции  $f$  приспособленности сообщества с ростом его численности. При различных структурах сообщества  $p_1, \dots, p_n$  и при разных значениях численности приспособленность может вести себя различно. Но можно показать, что введенные три типа являются базисными в том смысле, что любую функцию  $f$  можно представить в виде суммы  $f = f_- + f_0 + f_+$ , так что каждое слагаемое будет удовлетворять одному из трех условий классификации (2.11), т. е. эти слагаемые играют роль лимитирующей, стимулирующей и нейтральной «составляющих» среды (теорема 2).

Аналогичные понятия можно ввести и на уровне отдельной популяции, следя за изменением приспособленности этой популяции с ростом численности сообщества. Легко показать, что в силу введенных понятий имеет место следующее: если среда для каждой популяции относится к одному из трех базисных типов, то и сообщество в целом относится к этому типу. Таким образом, классификация на уровне отдельной популяции и сообщества в целом согласованы между собой.

Перейдем теперь к классификации моделей по типу описываемых ими межпопуляционных отношений. Для этого проведем следующий мысленный эксперимент. Объединим два сообщества с численностями  $N'$  и  $N''$  и структурами  $p'_1, \dots, p'_n$  и  $p''_1, \dots, p''_n$  соответственно в одно целое и проследим за величинами приспособленности частичных и суммарного сообществ. При этом будем считать, что оба исходных сообщества развивались в одной и той же среде  $\theta$  и именно в эту среду помещено и суммарное сообщество.

Численность объединенного сообщества будет, очевидно, суммой  $N = N' + N''$ . Введем параметр  $\lambda$ , характеризующий удельный вес первого сообщества в объединенном сообществе:

$$\lambda = N' / (N' + N'') = N' / N.$$

Очевидно,  $\lambda$  изменяется от 0 до 1. Частоты  $p_1, \dots, p_n$  популяций в объединенном сообществе выражены следующим образом:

$$p_i = \lambda p'_i + (1 - \lambda) p''_i, \quad i = \overline{1, n} \quad (2.12)$$

или в векторной записи  $p = \lambda p' + (1 - \lambda) p''$ . Если приспособленность нового сообщества меньше средневзвешенной приспособ-

ленности частичных сообществ, т. е.  $f(p, N, \theta) \leq \lambda f(p', N', \theta) + (1 - \lambda)f(p'', N'', \theta)$ , то соединение частей в целое тормозит рост и мы будем говорить, что взаимодействие между популяциями относится к конкурентному типу. Если приспособленность при объединении повышается, то соединение частей в целое стимулирует рост численности, и мы будем относить взаимодействие между популяциями к симбиотическому типу. Наконец, если указанный эксперимент приводит к тому, что  $f(p, N, \theta) = \lambda f(p', N', \theta) + (1 - \lambda)f(p'', N'', \theta)$ , то объединение не приводит к изменению темпа роста, и мы будем говорить о консервативном типе взаимодействия между популяциями. Более точно будем говорить, что межпопуляционные взаимодействия относятся к конкурентному, консервативному или симбиотическому типам, если при всех векторах  $p'$  и  $p''$  и при всех  $N'$  и  $N''$  (при любом  $0 \leq \lambda \leq 1$ ) выполнено соответственно:

$$\left. \begin{aligned} f(\lambda p' + (1 - \lambda)p'', N, \theta) &\leq \lambda f(p', N', \theta) + (1 - \lambda)f(p'', N'', \theta) \\ f(\lambda p' + (1 - \lambda)p'', N, \theta) &\equiv \lambda f(p', N', \theta) + (1 - \lambda)f(p'', N'', \theta) \\ f(\lambda p' + (1 - \lambda)p'', N, \theta) &\geq \lambda f(p', N', \theta) + (1 - \lambda)f(p'', N'', \theta) \end{aligned} \right\}, \quad (2.13)$$

причем неравенства хотя бы при одном наборе переменных становятся строгими. Введенные три класса, так же как и в предыдущем случае, не исчерпывают всех возможных типов поведения функции  $f$ , но являются базисными в том смысле, что любую функцию можно представить в виде суммы:  $f = f_- + f_0 + f_+$ , так что слагаемые будут удовлетворять одному из трех условий классификации (2.13). Эти слагаемые можно интерпретировать как конкурентную, консервативную и симбиотическую «составляющие» межпопуляционных взаимодействий (следствие теоремы 3). Аналогичные понятия можно ввести и на уровне отдельной популяции, входящей в сообщество. В этом случае речь идет о типе взаимодействия одной  $i$ -й популяции со всем сообществом. При проведении того же мысленного эксперимента нужно следить только за приспособленностью  $i$ -й популяции.

В результате придем к аналогичным условиям классификации, неравенства (2.13) будут выполняться для функций  $p_i f_i$ , т. е.

$$(\lambda p'_i + (1 - \lambda)p''_i) f_i(\lambda p'_i + (1 - \lambda)p''_i, N, \theta) \geq \lambda p'_i f_i(p', N', \theta) + (1 - \lambda)p''_i f_i(p'', N'', \theta).$$

Можно показать также, что понятия конкурентного, нейтрального и симбиотического типов взаимодействий применительно к отдельной популяции и к сообществу в целом согласованы друг с другом, т. е. если каждая популяция в сообществе относится к одному из трех базисных типов, то все сообщество в целом относится к тому же типу.

Остановимся на некоторых особенностях построенных классификаций. Прежде всего отметим, что они не являются независимыми. Зависимость между этими двумя классификациями моделей сообществ отражает тот естественнонаучный факт, что характер среды, в которой обитает сообщество, предопределяет в некоторой степени (разумеется, не однозначно) свойства межпопуляционных взаимодействий, т. е. можно показать следующее: 1) в лимитирующей среде межпопуляционные взаимодействия имеют ненулевую конкурентную составляющую; 2) в стимулирующей среде внутренние взаимодействия имеют ненулевую симбиотическую составляющую; 3) консервативный тип взаимодействия возможен только в нейтральной среде (теорема 4).

Т а б л и ц а  
Классификация уравнений динамики сообществ

Внутренняя структура	Среда			
	лимитирующая	нейтральная	стимулирующая	произвольная
Конкурентная			×	
Консервативная	×		×	×
Симбиотическая	×			
Произвольная				

Окончательная схема классификации представлена в таблице. Крестом намечены невозможные комбинации типов среды и типов межпопуляционных взаимодействий. Базисные типы заключены в рамку. Все остальные — суть суперпозиции базисных типов. Следует подчеркнуть, что всевозможные типы межпопуляционных взаимодействий возможны только в нейтральной среде. Любые отклонения среды от нейтральной ограничивают разнообразие типов межпопуляционных взаимодействий.

Отметим в заключение, что первая классификация для дифференцируемых функций  $f$  означает просто разбиение по знаку частной производной  $df/dN$  ( $p_1, \dots, p_n, N, \theta$ ). Вторая классификация для нейтральной среды ( $\partial f/\partial N \equiv 0$ ) есть классификация по свойству выпуклости — вогнутости функции приспособленности по частотам [неравенства (2.13)]. При конкурентном типе взаимодействия функция  $f$  выпуклая, при симбиотическом — вогнутая, а при консервативном — представляет собой линейную зависимость.



## Равновесие и рост в нейтральной и лимитирующей средах

Перейдем теперь к исследованию некоторых свойств поведения траекторий моделей сообществ в нейтральной и лимитирующей средах. Начнем с рассмотрения случая нейтральной среды. Будем считать среду нейтральной как для сообщества в целом, так и для каждой составляющей его популяции. Такое рассмотрение имеет смысл только в той ситуации, когда отсутствует лимитирование по какому-либо из факторов среды, зависящих от численности. Поэтому область применимости таких моделей ограничена начальными стадиями развития сообществ, заселяющих новый для них ареал, когда численности популяций не слишком велики.

Назовем траекториями сбалансированного роста траектории системы (2.10), обладающие свойством

$$\begin{cases} p_i = p_i^* = \text{const} \\ N = N(t) \neq \text{const}. \end{cases} \quad (2.14)$$

При качественном изучении траекторий уравнений теории сообществ интересным является вопрос о существовании, числе и устойчивости подобных траекторий, описывающих рост сообщества с сохранением его структуры. Установим необходимое условие существования у системы (2.10) траектории сбалансированного роста. Из условий (2.14) имеем в общем случае  $p_i^*(f_i - f) = 0$ , т. е. либо  $p_i^* = 0$ , либо приспособленность  $i$ -й популяции равна средней приспособленности сообщества. В последнем случае, дифференцируя по  $N$ , получаем  $\partial f_i / \partial N(p^*, N, \theta) = \partial f / \partial N(p^*, N, \theta)$ . Таким образом, для всех популяций, численность которых отлична от нуля на траектории сбалансированного роста, необходимо, чтобы влияние факторов среды, зависящих от численности, было равным. Для нейтральной среды это условие заведомо выполнено, так как  $\partial f_1 / \partial N = \dots = \partial f_n / \partial N = 0$ .

Уравнения динамики частот в этом случае отделяются, и существование и все свойства траекторий сбалансированного роста сводятся к изучению свойств равновесных состояний замкнутой системы уравнений для частот:

$$\frac{dp_i}{dt} = p_i(f_i - f), \quad i = \overline{1, n}. \quad (2.15)$$

Каждому из положений равновесия этой системы  $p_1^*, \dots, p_n^*$  соответствует траектория роста численности  $N(t) = N_0 e^{f(p_1^*, \dots, p_n^*) \cdot t}$ .

Рассмотрим поэтому положения равновесия системы (2.15). Прежде всего система уравнений (2.15), очевидно, обладает тривиальными положениями равновесия вида:

$$p_i^* = 1, \quad p_j^* = 0 \quad (j \neq i, \quad j = \overline{1, n}). \quad (2.16)$$

Эти состояния соответствуют вырождению сообщества в одну популяцию. Линеаризуя уравнение динамики в окрестности равновесного состояния, можно получить достаточные условия устойчивости этого состояния в виде  $(n - 1)$ -го неравенства:  $f_j(p^*) < f(p^*)$  ( $j \neq i, j = \overline{1, n}$ ), т. е. для устойчивости достаточно, чтобы средняя приспособленность  $f$  была в равновесном состоянии выше значений приспособленности всех популяций, частоты которых равны нулю. Нарушение хотя бы одного из этих неравенств является достаточным условием неустойчивости.

Рассмотрим теперь общую задачу об устойчивости нетривиального положения равновесия  $p^* \neq 0$ . Можно показать, что задача устойчивости полутривиальных равновесных состояний (часть координат вектора  $p^*$  равна нулю, а остальные ненулевые) сводится к раздельному анализу тривиальных и нетривиальных компонент равновесного состояния. Итак, пусть все  $p_i^* > 0$ . Введем

в качестве функции Ляпунова функцию  $V = - \sum_{i=1}^n p_i^* \ln p_i$ . Эта функция

впервые была предложена автором [12] как мера «разнообразия приспособленностей» для моделей математической генетики в случае одного полиаллельного локуса. Эта же функция предложена Ю. А. Пыхом [25] в качестве функции Ляпунова для анализа устойчивости уравнений типа (2.15). Производная этой

функции в силу системы (2.15) имеет вид:  $\frac{dV}{dt} = - \sum_{i=1}^n p_i^* (f_i - f)$ .

Представим функции  $f_i$  в окрестности точки  $p^*$  линейными членами разложения в ряд Тейлора:  $f_i = f_i^* + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} (p_j - p_j^*) + \dots$

Опуская выкладки, выпишем окончательный результат:

$$\frac{dV}{dt} \approx \sum_{i, j=1}^n (p_i - p_i^*) \alpha_{ij} (p_j - p_j^*). \quad (2.17)$$

Если квадратичная форма в правой части отрицательно определена на симплексе<sup>1</sup> в окрестности точки  $p^*$ , то, по теореме Ляпунова, положение равновесия  $p^*$  устойчиво. Положительная знакоопределенность квадратичной формы (2.17) является достаточным условием неустойчивости. Не выписывая условие знакоопределенности формы на симплексе в терминах параметров  $\alpha_{ij}$ , отметим особенно существенную для нас связь полученных условий с классификацией типов межпопуляционных взаимодействий. Действительно, условия знакоопределенности формы (2.17) при некото-

<sup>1</sup> Симплексом здесь и далее будем называть множество

$$S: \left\{ p_i \geq 0, \quad \sum_{i=1}^n p_i = 1, \quad i = \overline{1, n} \right\}.$$

рых дополнительных ограничениях есть не что иное, как условия выпуклости — вогнутости средней приспособленности  $f$  в окрестности точки  $p^*$ , т. е. условия классификации моделей сообществ по типу межпопуляционных взаимодействий.

Упомянутые дополнительные ограничения связаны с гипотезой достаточной малости вторых частных производных  $\partial f_i / \partial p_j \partial p_k$ , которая имеет ясный биологический смысл, указывая на то, что главный вклад в динамику процесса вносят парные взаимодействия (их интенсивности  $\partial f_i / \partial p_j$ ), а взаимодействиями высших порядков можно пренебречь. Вторые производные  $\partial f_i / \partial p_j \partial p_k$  характеризуют, например, интенсивность влияния  $k$ -й популяции на взаимодействия между  $i$ -й и  $j$ -й. Последнее станет более ясным после изложения аксиомы парных взаимодействий (см. ниже). Нами получены, таким образом, следующие утверждения: 1) если взаимодействия между популяциями локально симбиотические в окрестности равновесного состояния  $p^*$ , то это равновесие устойчиво; 2) если межпопуляционные взаимодействия локально конкурентные в окрестности этого состояния, то оно неустойчиво. Эти результаты являются важным подтверждением осмысленности построенной классификации; они указывают, каким образом тип взаимодействия влияет на устойчивость равновесных состояний.

Мы остановились на сравнительно простых достаточных условиях устойчивости и неустойчивости, получаемых при помощи функции Ляпунова. Методом линеаризации можно получить более полные условия. А именно можно показать, что устойчивость и неустойчивость связаны со знаками вещественных частей собственных чисел матрицы первого приближения, которую после некоторых выкладок можно представить в виде матрицы частных производных  $\left\| \frac{\partial f_i}{\partial p_j} \right\|$ . Эту матрицу назовем матрицей взаимодействий.

Видно, что полученное нами условие (2.17) связано с наложением свойств знакоопределенности именно на матрицу взаимодействий, вычисленную в точке равновесия.

Пусть теперь среда будет лимитирующей, т. е.  $\partial f / \partial N \leq 0$ . Естественно считать, что в этом случае при достаточно большой численности смертность превосходит рождаемость, т. е. приспособленность  $f$  становится отрицательной, или существует такое  $N^*$ , что при всех  $N > N^*$  и при любой структуре  $p$   $f(p, N, \theta) < 0$ . В этом случае все траектории системы (2.10) входят с течением времени в конечную область фазового пространства. Поэтому траектории сбалансированного роста, если они существуют, стремятся к некоторому постоянному уровню численности. Если усилить необходимое условие существования таких траекторий и потребовать, чтобы интенсивность лимитирования  $\partial f_i / \partial N$  равнялась нулю для всех популяций независимо от структуры сообщества, то уравнения динамики частот, так же как и для нейтральной среды, отделяются, так как  $\partial / \partial N (f_i - f) = 0$ ,  $i = \overline{1, n}$ .

Задача исследования траекторий сбалансированного роста тогда сводится к предыдущей, за исключением того, что вместо экспоненциального роста численности ее динамика подчинена уравнению:  $dN/dt = f(p^*, N, \theta) \cdot N$ .

В общем же случае, когда условия отделимости и необходимые условия не выполняются, траектории сбалансированного роста в лимитированном сообществе отсутствуют за исключением тривиальных:

$$\begin{cases} p_i^* = 1, & p_j^* = 0 \quad (j = \overline{1, n}, j \neq i) \\ \frac{dN}{dt} = f(p^*, N, \theta) \cdot N, \end{cases}$$

т. е. имеет смысл говорить о положениях равновесия для полной системы уравнений (2.10), имея в виду постоянную структуру и численность. Если нас интересуют равновесные состояния с ненулевой численностью, то из системы уравнений (2.10) получаем алгебраическую систему для определения равновесных состояний:

$$p_i f_i(p, N, \theta) = 0, \quad i = \overline{1, n}, \quad (2.18)$$

которую следует дополнить условием нормировки частот.

Рассмотрим теперь задачу устойчивости равновесного состояния  $(p^*, N^*)$  для среды, отличной от нейтральной. Для вырожденных положений равновесия эти условия не отличаются по смыслу от тех, что получены для нейтральной среды. Поэтому рассмотрим сразу случай, когда все  $p_i^* \neq 0$ . Матрица линейного приближения имеет вид:

$$\begin{vmatrix} \frac{\partial (f_1 - f)}{\partial p_1} p_1^* & \frac{\partial (f_1 - f)}{\partial p_2} p_1^* & \dots & \frac{\partial (f_1 - f)}{\partial p_n} p_1^* & \frac{\partial (f_1 - f)}{\partial N} p_1^* \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{\partial (f_n - f)}{\partial p_1} p_n^* & \frac{\partial (f_n - f)}{\partial p_2} p_n^* & \dots & \frac{\partial (f_n - f)}{\partial p_n} p_n^* & \frac{\partial (f_n - f)}{\partial N} p_n^* \\ \frac{\partial f}{\partial p_1} N^* & \frac{\partial f}{\partial p_2} N^* & & \frac{\partial f}{\partial p_n} N^* & \frac{\partial f}{\partial N} N^* \end{vmatrix}. \quad (2.19)$$

Нетрудно показать, что у этой матрицы имеется нулевое собственное значение. Это связано с тем, что траектории лежат на

симплексе  $\left( \sum_{i=1}^n p_i \equiv 1 \right)$ . Для устойчивости достаточно, чтобы все

остальные собственные значения лежали в левой полуплоскости. В общем случае для осмысленной интерпретации этих условий необходимы конкретные предположения относительно характера взаимодействий. Укажем здесь только два частных случая, когда исследование устойчивости в общем случае сводится к предыдущей задаче. Во-первых, если выполнены условия существования траектории сбалансированного роста, то в последнем столбце

все элементы, кроме последнего, равны нулю, и тогда для устойчивости достаточно, чтобы среда была лимитирующая, т. е.  $\partial f/\partial N < 0$ , и имела место устойчивость в соответствующей задаче для нейтральной среды. Во-вторых, если в равновесной точке приспособленность  $f$  достигает экстремума по переменным  $p_1, \dots, p_n$  ( $\partial f/\partial p_i = 0$  и в последней строке все элементы, кроме последнего, равны нулю), то имеется аналогичное сведение. В силу непрерывной зависимости собственных чисел от элементов матрицы все сказанное относится и к ненулевым, но достаточно малым значениям производных  $\partial(f_i - f)/\partial N$  или  $\partial f/\partial p_i$ . Другими словами, если интенсивности влияния среды для разных популяций достаточно близки либо если равновесная точка достаточно близка к точке экстремума приспособленности  $f$ , то задача устойчивости лимитированного сообщества сводится к задаче для нейтральной среды.

Стимулирующая составляющая среды имеет смысл лишь при достаточно малых значениях численности, так как с увеличением численности лимитирующие факторы неизбежно вступают в силу. Несмотря на то что стимулирующая составляющая проявляется в сравнительно малом диапазоне численности, она имеет исключительно важное значение при качественном анализе траекторий динамики сообществ. Примером тому может служить указанная еще в работе А. Н. Колмогорова возможность наличия в системе «хищник — жертва» предельного цикла при условии того, что среда является стимулирующей для хищника и лимитирующей для жертвы.

Качественный анализ траекторий сообществ в общем случае представляет собой важную и пока еще очень мало исследованную область теории. Гораздо больше результатов получено для двухкомпонентных сообществ с использованием развитой теории двумерных динамических систем [8—11, 31, 32, 42]. Исследование моделей двухкомпонентных сообществ в рамках обычных предположений представляет собой наиболее развитую и в большей степени исчерпанную часть теории. Новые интересные задачи возникают либо с увеличением размерности, либо с усложнением самой модели с учетом более тонких биологических свойств моделируемых взаимодействий.

### 3. ПАРНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

В этом разделе мы предложим явный параметрический вид функций приспособленности  $f_i$ . Основой выбора этого явного вида служат две главные аксиомы, которые назовем «аксиомой парных взаимодействий» и «обобщенной гипотезой Вольтерра». Далее будут исследованы некоторые общие свойства уравнений теории сообществ с учетом выбранного класса функций приспособленности.

## Аксиома парных взаимодействий и обобщенная гипотеза Вольтерра

Предположим, что особи, образующие сообщество, вступают между собой только в парные взаимодействия. Хорошо известны явления, например, тройного симбиоза и другие подобные эффекты, в которых существенную роль играют взаимодействия более чем двух популяций. Но мы сознательно ограничимся рассмотрением только парных взаимодействий как в связи с тем, что они наиболее широко распространены, так и с целью упрощения рассуждений.

Будем вести речь сначала только о нейтральной среде и рассмотрим приспособленности сообщества в целом  $f(p, \theta)$ . Объединим мысленно два сообщества с численностями  $N'$  и  $N''$  и структурами соответственно  $p'$  и  $p''$  в одно целое. Среду для всех трех сообществ будем считать одной и той же. Обозначим через  $\lambda$  отношение  $(N'/(N' + N'')) = N'/N$ . Приспособленность первого сообщества равняется  $f(p', \theta)$ , второго —  $f(p'', \theta)$ , а приспособленность суммарного сообщества есть  $f(p, \theta)$ , где  $p = \lambda p' + (1 - \lambda)p''$ . Поскольку приспособленность сообщества образуется в результате парных взаимодействий как внутри частичных сообществ, так и между ними, то попытаемся вычислить  $f(p, \theta)$  через  $f(p', \theta)$  и  $f(p'', \theta)$ . При условии случайных равновероятных встреч процент пар, образованных индивидами первого сообщества, есть  $\lambda^2$ , процент пар, образованных индивидами второго сообщества, —  $(1 - \lambda)^2$ , а процент пар, в котором одна особь из первого сообщества, а одна из второго, —  $2\lambda(1 - \lambda)$ . Очевидно,  $\lambda^2 + (1 - \lambda)^2 + 2\lambda(1 - \lambda) = 1$ . На основании этого подсчета постулируем тождество:

$$f(p, \theta) = \lambda^2 f(p', \theta) + (1 - \lambda)^2 f(p'', \theta) + 2\lambda(1 - \lambda) g(p', p'', \theta), \quad (3.1)$$

имеющее место при всех векторах  $p'$  и  $p''$  из симплекса и при всех  $0 \leq \lambda \leq 1$ . Здесь  $g(p', p'', \theta)$  — неизвестная функция, характеризующая взаимодействие между частичными сообществами. Тождество (3.1) наряду с условием непрерывности и дважды непрерывной дифференцируемости функции  $f(p, \theta)$  и представляет собой точную формулировку аксиомы парных взаимодействий для нейтральной среды. Основываясь на этой аксиоме, можно показать (теорема 5), что функцию  $f$  можно представить в виде квадратичной формы частот:

$$f = \sum_{i, j=1}^n f_{ij}(\theta) p_i p_j. \quad (3.2)$$

Проведя все аналогичные рассуждения для приспособленности отдельной популяции, мы получим, что произведение  $p_j f_i$  является также квадратичной формой частот:

$$p_j f_i = \sum_{j, k=1}^n h_{jk}^i(\theta) p_j p_k. \quad (3.3)$$

Условие изолированности сообщества в форме (1.3) даёт нам  $\lim_{p_i \rightarrow 0} p_i f_i = 0$ ,  $i = \overline{1, n}$ . Отсюда сразу следует, что квадратичная форма в правой части (3.3) есть произведение  $p_i$  на линейную форму. Окончательно имеем:

$$f_i = \sum_{j=1}^n f_{ij}(\theta) p_j, \quad i = \overline{1, n}, \quad (3.4)$$

так что формулы (3.2) и (3.4) согласованы с определением средней приспособленности.

Мы провели рассуждения для случаев, когда сообщество развивается в нейтральной среде. Если среда отлична от нейтральной, т. е. функции  $f_i$  и  $f$  зависят также и от общей численности, то нужно несколько изменить словесную формулировку аксиомы, исключив влияние численности на приспособленность частичных и суммарного сообществ. Математическая запись тождества для  $f$  будет иметь тот же вид, что и (3.1), но в числе аргументов функции приспособленности будет кроме частот присутствовать и численность  $N$ . Окончательный результат примет вид:

$$\left. \begin{aligned} f_i &= \sum_{j=1}^n f_{ij}(N, \theta) \cdot p_j \\ f &= \sum_{i, j=1}^n f_{ij}(N, \theta) p_i p_j \end{aligned} \right\} \quad (3.5)$$

Рассмотрим теперь зависимость приспособленностей популяции от численности  $N$ . Предположим, что интенсивность влияния факторов среды на приспособленность нарастает пропорционально росту численности так, как это имеет место, например, в модели Вольтерра, т. е. при всяком  $c > 1$ ,  $N$  и  $p$ :

$$f_i(p, cN, \theta) - f_i(p, N, \theta) = (c - 1) r_i(p, N, \theta), \quad (3.6)$$

где  $r_i$  — некоторая функция, характеризующая скорость изменения интенсивности влияния факторов среды с ростом численности;  $r_i$  характеризует в соответствии с первой классификацией тип среды, в которой развивается сообщество. Тождество (3.6) наряду с условием дважды непрерывной дифференцируемости функций  $f_i$  будем называть обобщенной гипотезой Вольтерра. На основе этой гипотезы можно показать (теорема 6), что функции  $f_i$  представимы в виде:

$$f_i = l_i(p, \theta) + m_i(p, \theta) \cdot N, \quad i = \overline{1, n}, \quad (3.7)$$

а средняя приспособленность  $f$  имеет вид:

$$f = l(p, \theta) + m(p, \theta) \cdot N. \quad (3.8)$$

Сопоставляя представление (3.5) с (3.7) и (3.8), нетрудно видеть, что коэффициенты  $f_{ij}$  с необходимостью представляются в виде:  $f_{ij}(N, \theta) = \alpha_{ij}(\theta) + \beta_{ij}(\theta) \cdot N$ , т. е. приспособленности популяций окончательно принимают вид:

$$f_i(p, N, \theta) = \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij}(\theta) + \beta_{ij}(\theta) \cdot N) \cdot p_j, \quad (3.9)$$

а приспособленность всего сообщества:

$$f(p, N, \theta) = \sum_{i,j=1}^n (\alpha_{ij} + \beta_{ij}N) p_i p_j. \quad (3.10)$$

Принимая  $\alpha_{ij} = \varepsilon_i$  ( $j = \overline{1, n}$ ) и вспоминая, что  $p_j N = N_j$ , получим в этом частном случае функции  $f_i$ , соответствующие наиболее общей модели типа Вольтерра <sup>1</sup>:

$$f_i = \varepsilon_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} N_j, \quad i = \overline{1, n}.$$

Итак, мы построили на основе принятых предположений явный вид функций приспособленности. Принятый класс содержит две матрицы параметров  $\alpha$  и  $\beta$ . Эти матрицы мы условно назовем матрицей межпопуляционных взаимодействий и матрицей влияния среды (имея в виду, конечно, только факторы среды, зависящие от численности). Сами же элементы матрицы  $\alpha$  и  $\beta$  являются функциями, вообще говоря, от всех параметров среды, не связанных с численностью:  $\alpha = \alpha(\theta)$ ,  $\beta = \beta(\theta)$ . В дальнейшем, предполагая среду стационарной, будем опускать при написании параметр  $\theta$ .

### Задача отыскания равновесных состояний. Структура доминирования

Из системы уравнений (2.10) были получены уравнения для отыскания равновесных состояний (2.18). В данном случае они имеют вид:

$$p_i \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij} + \beta_{ij}N) p_j = 0, \quad i = \overline{1, n}. \quad (3.11)$$

Если мы положим последовательно различные компоненты вектора  $p$  равными нулю, то мы получим  $(2^n - 1)$  задач на отыскание равновесных значений на гранях симплекса  $\sigma$  различной размерности. Каждая из этих задач соответствует отысканию равновесных состояний сообщества при условии вытеснения части попу-

<sup>1</sup> Интересно, что при  $\beta_{ij} = 0$ , т. е. в случае нейтральной среды, мы приходим к известным моделям детерминистической генетики для одного локуса, построение которых также основано на идее парных взаимодействий [36].



ляций. Рассмотрим задачу общего вида: пусть  $p_i \neq 0$  ( $i = \overline{1, m}$ ), а  $p_j = 0$  ( $j = \overline{m+1, n}$ ). Тогда из (3.11) имеем

$$\sum_{j=1}^m (\alpha_{ij} + \beta_{ij}N) p_j = 0, \quad i = \overline{1, m} \quad (3.12)$$

или в векторно-матричных обозначениях.

$$(\alpha + N\beta) p = 0. \quad (3.13)$$

Искомые состояния равновесия представляют, таким образом, неотрицательные собственные векторы пучка матриц  $(\alpha + N\beta)$ , соответствующие неотрицательному значению параметра  $N$  — численности сообщества. За счет однородности уравнения (3.13) условия нормировки частот выполняются автоматически.

Требование ограниченности сверху функций приспособленности  $f_i$  (см. Введение) исключает рассмотрение положительных  $\beta_{ij}$ , т. е. в рамках принятого явного вида мы должны отказаться от рассмотрения стимулирующей составляющей среды. На первых порах этот отказ не слишком ограничен, так как стимулирующая составляющая имеет смысл обычно только при малых численностях, т. е. в случае, не охватываемом нашим рассмотрением. Таким образом, считая  $\beta_{ij} \leq 0$ , обозначим  $\gamma_{ij} = -\beta_{ij} \geq 0$ .

Если  $\det \|\gamma\| \neq 0$ , то равновесные численности популяций суть собственные числа матрицы  $\gamma^{-1}\alpha$  — неотрицательные корни уравнения  $\det(\gamma^{-1}\alpha - NI) = 0$ . Последнее уравнение является естественным обобщением формулы равновесной численности для логистического уравнения  $N = \alpha/\gamma$ . Домножая (3.12) на  $p_i$  и суммируя, получим в нашем случае

$$N^* = \frac{\sum_{i,j=1}^n \alpha_{ij} p_i^* p_j^*}{\sum_{i,j=1}^n \gamma_{ij} p_i^* p_j^*}.$$

Одним из достаточных условий существования равновесия  $(p^*, N^*)$  является неотрицательность элементов матрицы  $\gamma^{-1}\alpha$ . Теорема Фробениуса гарантирует в этом случае существование неотрицательного собственного числа и соответствующего ему неотрицательного собственного вектора. Другим достаточным условием служит неотрицательность матрицы  $\alpha^{-1}$ . В этом случае матрица  $\alpha^{-1}\gamma$  неотрицательна при всех  $\gamma \geq 0$  и уравнение  $\det(\alpha^{-1}\gamma - 1/NI) = 0$  всегда имеет неотрицательный корень с соответствующим неотрицательным собственным вектором. В обоих случаях теорема Фробениуса гарантирует также единственность осмысленного решения, так что число равновесных состояний не превосходит  $(2^n - 1)$ .

Получим теперь простое необходимое условие существования искомого равновесного состояния, дающее одновременно оценку

интервала, в котором лежит равновесная численность. Введем в рассмотрение матрицу  $\delta_{ij}$ , считая, что  $\gamma_{ij} \neq 0$ :  $\delta_{ij} = \alpha_{ij}/\gamma_{ij}$ . Из (3.12) следует, что среди элементов строки  $(\alpha_{ij} - \gamma_{ij}N)$  либо все нули, либо должны быть элементы разных знаков ( $j = \overline{1, n}$ ). Следовательно, величина  $N$  лежит в интервале:  $\min_j \delta_{ij} \leq N \leq \max_j \delta_{ij}$ .

Для того чтобы система (3.12) имела осмысленное решение, эти неравенства должны выполняться одновременно для каждой строки, т. е. имеем окончательно:

$$\max_i \min_j \delta_{ij} \leq N \leq \min_i \max_j \delta_{ij}. \quad (3.14)$$

Выполнение этого неравенства является необходимым условием существования равновесия. Его можно использовать для исключения тех из  $(2^n - 1)$  задач, в которых оно заведомо нарушено, т. е.

$$\min_i \max_j \delta_{ij} > \max_i \min_j \delta_{ij}.$$

В случае равенства  $\min \max = \max \min$  остается проверить, является ли это значение собственным числом пучка матриц  $(\alpha - N\gamma)$  с неотрицательным собственным вектором. Нарушение необходимых условий, например, для всей исходной  $(n \times n)$ -матрицы означает, что сообщество несовместимо в том смысле, что равновесие может иметь место только при вымирании одной или нескольких популяций. На основе этого неравенства можно построить регулярный алгоритм, который непосредственно по элементам матрицы будет выбраковывать популяции, заведомо отсутствующие в равновесном сообществе. Этот и подобный ему алгоритмы имеют, конечно, немалый теоретический интерес, однако они предполагают знание параметров  $\alpha$  и  $\gamma$ . С естественно-научной точки зрения гораздо большее значение имеет обратная задача. Для ее формулировки введем хорошо известное в экологии понятие доминирования популяции или группы популяций в сообществе.

Будем говорить, что популяция (или группа популяций) является доминантной, если ее исключение из сообщества приводит к гибели всех остальных популяций. Примером доминант служат популяции, вносящие энергию в сообщество: фотосинтезирующие водоросли в морском сообществе, летучие мыши в некоторых типах пещерных сообществ и т. п. В терминах нашей модели доминирование означает, что при исключении доминантных видов в оставшейся подсистеме отсутствуют неотрицательные равновесные состояния, т. е. для целого ряда подматриц матрицы  $(\alpha - N\gamma)$  решений уравнений (3.12) заведомо не существует. Можно сформулировать и понятие субдоминанты, под которой будем понимать популяцию (или их группу), изъятие которой ведет к гибели ряда других популяций. Указание субдоминант также отбракует це-

лтый ряд задач на отыскание равновесных состояний, которые заведомо не должны иметь решений. Вообще задание всей структуры доминирования в сообществе, которая часто хорошо известна специалисту-экологу из чисто качественных соображений, значительно сужает круг моделей, описывающих сообщество. В частности, в терминах нашей модели значительно ограничиваются интервалы изменения параметров, что облегчает в дальнейшем определение их численных значений. Кроме того, из естественно-научных соображений часто известны знаки элементов матрицы взаимодействий  $\partial f_i / \partial p_j$  (т. е. в нашем случае знаки элементов матрицы  $\alpha$ ), что еще более сужает задачу.

Совокупность равновесных значений численности сообщества  $N^*$  можно назвать спектром численности сообщества. Каждой точки спектра соответствует вектор  $p^*$  равновесной структуры. Чаще всего это соответствие однозначное, но возможны случаи вырождения спектра, когда одному значению численности соответствует некоторое подпространство равновесных структур. Изучение свойств спектра равновесной численности имеет большое значение, так как наблюдаемые в природе сообщества часто находятся именно вблизи равновесных состояний и возмущения, вызываемые внешними условиями (в частности, человеком), переводят сообщество из одного равновесного состояния в другое. Для оценки интервала, в котором лежит спектр, можно взять объединение интервалов (3.14) по всем главным подматрицам матрицы  $\delta_{ij}$ .

В спектр численности имеет смысл включать только устойчивые равновесные состояния. Поэтому важную роль играют условия устойчивости равновесия, получаемые в терминах элементов матриц  $\alpha$  и  $\gamma$ . Отметим, что при принятом нами явном виде функций  $f_i$  вторые производные  $\partial^2 f_i / \partial p_j \partial p_k = 0$ , т. е. гипотеза парных взаимодействий приводит к тому, что сформулированные в разделе 2 результаты об устойчивости справедливы без дополнительных ограничений на малость взаимодействий высших порядков. Это связано с тем, что в нашем случае гессиан приспособленности  $f$  совпадает с симметризованной матрицей взаимодействий:

$$\left\| \frac{\partial^2 f}{\partial p_i \partial p_j} \right\| = \frac{1}{2} \left( \left\| \frac{\partial f_i}{\partial p_j} \right\| + \left\| \frac{\partial f_j}{\partial p_i} \right\| \right).$$

Это и позволяет формулировать результаты об устойчивости сразу в терминах приспособленности  $f$ .

### Симметрия взаимодействий

Рассмотрим задачу равновесия и устойчивости для случая, когда матрицы  $\alpha$  и  $\gamma$  симметричны. Система алгебраических уравнений для отыскания равновесных состояний ( $p^*$ ,  $N^* > 0$ ) имеет вид:

$$p_i f_i(p, N) = 0, \quad i = \overline{1, n}. \quad (3.15)$$

Если нас интересует равновесие, в котором частоты всех популяций отличны от нуля, то уравнения (3.15) сводятся к виду  $f_i = 0$ , или в матричных обозначениях:

$$(\alpha - N\gamma)p = 0. \quad (3.16)$$

К системе (3.16) следует присоединить еще условие нормировки частот, но мы его не выписываем, так как оно всегда может быть удовлетворено за счет однородности уравнения. Задача отыскания равновесия ( $N > 0$ ,  $p > 0$ ) свелась, таким образом, к отысканию положительных собственных чисел пучка матриц  $(\alpha - N\gamma)$ , которым соответствуют положительные собственные векторы. Если отыскивать равновесные состояния, в которых некоторые частоты обращаются в нуль, то для них система (3.15) приводится к виду, аналогичному (3.16), но для некоторой главной подматрицы матрицы. В крайнем случае для полностью вырожденного сообщества ( $p_i^* = 1$ ,  $p_j^* = 0$ ,  $j \neq i$ ,  $j = \overline{1, n}$ ) имеем  $N^* = \alpha_{ii}/\gamma_{ii}$ . Таким образом, имеет смысл рассматривать сразу задачу общего вида (3.16).

Покажем, что для пучка матриц  $\alpha - N\gamma$  при необременительном условии простоты спектра задача на отыскание равновесия не может иметь более одного решения  $N > 0$ ,  $p > 0$ . Будем рассуждать от противного. Пусть имеются два различных осмысленных решения ( $N_1 > 0$ ,  $p_1 > 0$ ) и ( $N_2 > 0$ ,  $p_2 > 0$ ), удовлетворяющих уравнению (3.16). В силу естественного предположения простоты спектра, которое оправдывается соображениями грубости модели,  $N_1 \neq N_2$ . Итак, по предположению:

$$\left. \begin{aligned} \alpha p_1 &= N_1 \gamma p_1 \\ \alpha p_2 &= N_2 \gamma p_2 \end{aligned} \right\}. \quad (3.17)$$

Умножая первое равенство скалярно на  $p_2$ , а второе на  $p_1$ , пользуясь симметрией матриц, вычтем второе соотношение из первого. Получаем:

$$(N_2 - N_1)(p_1, \gamma p_2) = 0. \quad (3.18)$$

Следовательно,  $(p_1, \gamma p_2) = 0$ . Из поэлементной положительности матрицы  $\gamma$  следует, что хотя бы один из векторов  $-p_1$  или  $p_2$  должен иметь отрицательные координаты. Это противоречие и доказывает единственность положительного равновесия. Окончательно: число равновесных состояний системы не превосходит  $(2^n - 1)$  — числа главных подматриц матрицы  $\gamma$  всех порядков, так как для каждой подматрицы осмысленных решений уравнений равновесия не больше одного.

Рассмотрим теперь вопрос об устойчивости равновесия. Для этого нужно рассмотреть матрицу уравнений первого приближения, построенных вблизи равновесного состояния ( $N^*$ ,  $p^*$ ). Опущенная вычисления, приведем без доказательства следующий результат: для того чтобы равновесное состояние ( $N^* > 0$ ,  $p^* > 0$ ) было устойчивым, достаточно, чтобы у матрицы  $(\alpha - N^*\gamma)$  все

собственные числа за исключением одного <sup>1</sup> были отрицательными. Для устойчивости равновесного состояния, в котором часть популяций отсутствует ( $p_i = 0, i = \overline{1, k}$ ), достаточно, чтобы имели место неравенства:

$$f_i(p^*, N^*) = \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij} - N^* \gamma_{ij}) p_j^* < 0, i = \overline{1, k} \quad (3.19)$$

и главная подматрица матрицы  $(\alpha - N^* \gamma)$ , полученная вычеркиванием соответствующих  $k$  строк и столбцов, имела  $(n - k - 1)$  отрицательное собственное значение. При  $k = 0$ , очевидно, получается предыдущий результат. Отметим, что речь идет здесь об асимптотической устойчивости по первому приближению.

Обозначим через  $\varphi(p)$  отношение средней интенсивности взаимодействий к средней интенсивности лимитирования:

$$\varphi(p) = \frac{(p, \alpha p)}{(p, \gamma p)}. \quad (3.20)$$

В нашей модели вопросы существования и устойчивости равновесий тесно связаны со свойствами функции  $\varphi(p)$ , к рассмотрению которых мы и перейдем. Умножая уравнения равновесия (3.16) скалярно на  $p$ , замечаем, что  $N^* = \varphi(p^*)$ . Будем искать экстремум функции  $\varphi(p)$  на симплексе  $\left\{ p \geq 0, \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\}$ . Составляя функцию Лагранжа  $L = \varphi(p) + \lambda \left( 1 - \sum_{i=1}^n p_i \right)$  и дифференцируя, получим:

$$\frac{\partial \varphi}{\partial p_i} = \lambda, \quad i = \overline{1, n}. \quad (3.21)$$

Функция  $\varphi$  по определению (3.20) удовлетворяет тождеству Эйлера для однородных функций  $\sum_{i=1}^n \frac{\partial \varphi}{\partial p_i} p_i = 0$ . Отсюда немедленно следует, что  $\lambda = 0$ . Вычисляя производные, получим необходимые условия экстремума в виде:

$$(\alpha - \varphi(p) \gamma) p = 0. \quad (3.22)$$

Итак, всякая равновесная точка ( $N^* > 0, p^* > 0$ ) является точкой экстремума функции  $\varphi$ . Наоборот, всякая точка экстремума функции  $\varphi : p^* > 0$ , в которой  $\varphi(p^*) > 0$ , есть положение

<sup>1</sup> Матрица  $(\alpha - N^* \gamma)$  всегда имеет одно нулевое собственное число, так как из (3.16) следует, что  $\det(\alpha - N^* \gamma) = 0$ . Нулевое собственное число не приводит, однако, к необходимости рассматривать критический случай, так как система имеет первый интеграл  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$ .

равновесия. Равновесные точки ( $N^* > 0, p^* \geq 0$ ), лежащие на гранях симплекса  $(n - k)$ -й размерности, есть, очевидно, также точки экстремума  $\varphi(p)$ , но при дополнительном условии  $p_i = 0, i = \overline{1, k}$ . Далее можно показать, что матрица Гессе функции  $\varphi$  в равновесной точке имеет вид:

$$\left\| \frac{\partial^2 \varphi}{\partial p_i \partial p_j} \right\|_{p^*} = \frac{2}{(p^*, \gamma p^*)} (\alpha - N^* \gamma), \quad (3.23)$$

т. е. она с точностью до положительного множителя совпадает с матрицей системы линейного приближения. Кроме того, нетрудно заметить, что для крайних равновесий неравенств (3.19) есть условия максимума на границе, а отрицательная определенность матрицы  $(\alpha - N^* \gamma)$  (на симплексе!) есть условие максимума функции во внутренней равновесной точке.

Мы пришли к следующему результату: положение равновесия  $(N^*, p^*)$  системы устойчиво тогда и только тогда, когда функция  $\varphi(p)$  имеет в точке  $p^*$  локальный максимум. Отсюда легко видеть, что, например, достаточным условием единственности устойчивого равновесия является выпуклость функции  $\varphi(p)$  на симплексе.

Несимметричные матрицы  $\alpha$  и  $\gamma$  представляют большую трудность для исследования. Здесь могут быть случаи, когда на одной грани симплекса располагается несколько равновесных состояний.

Грубая оценка их числа это  $-\left(\sum_{i=1}^n i C_n^i\right) - 1$ . Продвижение в направлении изучения этих моделей может быть достигнуто на пути разумного сужения постановок с учетом биологического смысла моделируемых явлений.

### Двухкомпонентные сообщества

Проведем качественный анализ моделей двухкомпонентных сообществ в рамках принятых предположений. При этом будем в основном следовать работе [11]. Начнем со случая нейтральной среды, т. е. положим  $\gamma_{ij} = 0$ . В силу условия нормировки функции приспособленности  $f_1$  и  $f_2$ , зависящие от частот  $p_1$  и  $p_2$ , можно представить в виде:

$$\left. \begin{aligned} f_1 &= \varepsilon_1 + \alpha_1 p_2 \\ f_2 &= \varepsilon_2 + \alpha_2 p_1 \end{aligned} \right\},$$

где  $\varepsilon_1, \varepsilon_2$  — интенсивности размножения (гибели) популяций в отсутствие партнера,  $\alpha_1, \alpha_2$  — параметры интенсивности межпопуляционного взаимодействия. Рассмотрим сначала задачу конкуренции близких видов. Для простоты примем  $\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \varepsilon > 0, \alpha_1 = \alpha_2 = \alpha < 0$ . Можно показать, что эти предположения не меняют качественного поведения траекторий в случае различных  $\varepsilon$  и  $\alpha$ . Опуская вычисления, приведем общее решение соответ-

ствующей системы дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} N_1(t) = \frac{A}{2} e^{\epsilon t} \left( -1 + \sqrt{1 + \frac{4B}{A^2} e^{-\alpha t}} \right) \\ N_2(t) = \frac{A}{2} e^{\epsilon t} \left( 1 + \sqrt{1 + \frac{4B}{A^2} e^{-\alpha t}} \right), \end{cases}$$

где  $A$  — разность начальных значений численностей, а  $B$  — их произведение:

$$\left. \begin{aligned} A &= N_2(0) - N_1(0) \\ B &= N_1(0) \cdot N_2(0) \end{aligned} \right\}$$

Решение записано в предположении, что  $A > 0$ , т. е. в начальный момент численность второго вида превосходит численность первого. Это предположение в силу симметрии не уменьшает общности рассмотрения. Если же  $A = 0$ , то легко видеть, что  $N_1 = N_2 = \exp\{(\epsilon - \alpha/2)t\}$ . Из решения видно, что оба конкурирующих вида неограниченно растут, если коэффициент собственного роста больше коэффициента взаимодействия ( $\epsilon > \alpha$ ), т. е., несмотря на конкуренцию сохраняется положительная скорость роста численности видов. Если же имеет место обратное ( $\alpha > \epsilon$ ), то первый вид погибает, а численность второго растёт<sup>1</sup>. Теоретически мыслима ситуация, когда коэффициенты роста и взаимодействия одинаковы ( $\epsilon = \alpha$ ). При этом численность первого вида достигает некоторого равновесного уровня, определяемого начальными численностями. Однако такой случай малоинтересен, так как требует выполнения строгого равенства, и трудно ожидать, чтобы это условие практически соблюдалось в течение всего хода процесса.

Из сказанного можно сделать следующие выводы: во-первых, если один из видов погибает, то это тот вид, начальное количество которого меньше; во-вторых, модель даёт неограниченный рост одного или обоих видов. Это объясняется тем, что гипотеза нейтральной среды, даже если она справедлива на начальном этапе конкуренции, не может оставаться справедливой бесконечно долгое время. Следовательно, модель может давать объяснение экспериментальных результатов лишь на ограниченном интервале времени. Учет лимитирования устранит этот недостаток.

В модели взаимодействия хищника и жертвы приспособленности  $f_1$  и  $f_2$  популяций представим в виде:

$$\begin{cases} f_1 = \epsilon_1 - \alpha p_2 \\ f_2 = -\epsilon_2 + \alpha p_1, \end{cases}$$

<sup>1</sup> Исследование решения показывает, что кривая динамики вытесняемого вида будет в этом случае иметь локальный максимум в момент времени  $t_{\max}(\alpha, \epsilon, A, B)$ , если выполнены условия существования  $\epsilon < \alpha$  и  $B/A > \epsilon(\alpha - \epsilon)/(4\epsilon^2 + \alpha^2)$ .

где все константы положительны. Знаки констант  $\epsilon_1$  и  $\epsilon_2$  выбраны так, что в отсутствие хищника жертва размножается бесконечно, что естественно в рамках предположения нейтральной среды. Хищник в отсутствие жертвы гибнет. Общее решение этой системы уравнений имеет вид:

$$\begin{cases} N_1(t) = N_1(0) e^{\epsilon_1 t} (p_1(0) + p_2(0) e^{-(\epsilon_1 + \epsilon_2 - \alpha)t})^{\frac{\alpha}{\epsilon_1 + \epsilon_2 - \alpha}} \\ N_2(t) = N_2(0) e^{-\epsilon_2 t} \left( p_2(0) + \frac{p_2^2(0)}{p_1(0)} e^{-(\epsilon_1 + \epsilon_2 - \alpha)t} \right)^{\frac{\alpha}{\epsilon_1 + \epsilon_2 - \alpha}}, \end{cases}$$

где  $p_1(0)$  и  $p_2(0)$  — начальные пропорции популяций  $p_1(0) = N_1(0)/(N_1(0) + N_2(0))$ ,  $p_2(0) = 1 - p_1(0)$ .

Анализируя это решение с точки зрения конечного результата процесса взаимодействия, можно выделить три случая: 1) оба вида гибнут; 2) оба вида сосуществуют бесконечно долго; 3) популяция хищника гибнет, а жертва выживает. Интересной особенностью процесса взаимодействия является то, что существуют моменты времени  $t_1$  и  $t_2$ , в которые кривые численности популяций  $N_1(t)$  и  $N_2(t)$  могут иметь локальный максимум или минимум. Причем  $t_2 > t_1$ , т. е. наблюдается запаздывание реакции популяции хищника на вспышку или понижение уровня численности жертвы.

Рассмотрим возможные типы кривых динамики биоценоза более подробно.

1. Если взаимное влияние популяций достаточно велико ( $\alpha > \epsilon_1 + \epsilon_2$ ), то хищник уничтожает жертву, а затем гибнет сам. Обе кривые динамики численности имеют локальный максимум, причем максимум жертвы наступает раньше максимума хищника.

2. Если интенсивность взаимодействия несколько меньше ( $\max\{\epsilon_1, \epsilon_2\} < \alpha < \epsilon_1 + \epsilon_2$ ), то популяции сосуществуют. Однако на начальном этапе взаимодействия может наблюдаться некоторое уменьшение численности хищника, которое, достигнув некоторой минимальной величины, далее снова начинает расти.

3. Если интенсивность взаимодействия еще меньше ( $\epsilon_2 < \alpha < \epsilon_1$ ), то популяции по-прежнему сосуществуют, но на начальном этапе процесса можно наблюдать временное понижение численности обеих популяций. При этом минимум жертвы наступает раньше минимума хищника.

4. Если имеет место неравенство, противоположное предыдущему ( $\epsilon_1 < \alpha < \epsilon_2$ ), то популяция хищника гибнет, а популяция жертвы сохраняется, хотя на начальном этапе может наблюдаться некоторое понижение ее численности.

5. Если интенсивность взаимодействия очень низка ( $\alpha < \min\{\epsilon_1, \epsilon_2\}$ ), то популяция хищника гибнет, а численность популяций жертв монотонно возрастает.

Таким образом, соотношение параметров  $\epsilon_1$ ,  $\epsilon_2$  и  $\alpha$  полностью определяет исход процесса взаимодействия популяций хищника и жертвы. Исход этого процесса, в отличие от рассмотренного ра-



ранее процесса конкуренции, не зависит от начальных численностей популяций.

Мы сознательно не рассматривали случаи точного равенства:  $\alpha = \varepsilon_1$ ,  $\alpha = \varepsilon_2$ ,  $\alpha = \varepsilon_1 + \varepsilon_2$ , так как они вряд ли имеют биологический смысл. Общим недостатком рассмотренных двух моделей является бесконечный рост выживших популяций. Он, очевидно, может быть устранен учетом лимитирующего влияния среды. Рассмотрим простейшую модель конкуренции близких видов с учетом лимитирования. Приспособленности  $f_1$  и  $f_2$  примем равными:

$$\left. \begin{aligned} f_1 &= \varepsilon - \alpha p_2 - kN \\ f_2 &= \varepsilon - \alpha p_1 - kN \end{aligned} \right\}.$$

Конкурентное сообщество имеет два устойчивых стационарных состояния, в каждом из которых один из конкурирующих видов погибает, а другой достигает равновесного уровня численности. Этот уровень, таким образом, определяется только параметрами выжившего вида, и состояния равновесия находятся так:

$$\left. \begin{aligned} N_1 &= 0 \\ N_2 &= \frac{\varepsilon}{k} \end{aligned} \right\} \text{ или } \left. \begin{aligned} N_1 &= \frac{\varepsilon}{k} \\ N_2 &= 0 \end{aligned} \right\}.$$

Если удвоенный коэффициент собственного роста популяции больше коэффициента лимитирования  $2\varepsilon > \alpha$ , то существует еще одно стационарное состояние:  $N_1 = N_2 = (2\varepsilon - \alpha)/4k$ . Однако это состояние неустойчивое, т. е. даже слабое нарушение равновесия в пользу одного из видов приводит сообщество в одно из указанных ранее устойчивых состояний.

Качественный анализ системы уравнений позволяет установить, что в зависимости от начального соотношения численностей видов возможны следующие типы течения процесса конкуренции: 1)  $N_1(0) > N_2(0)$ . Второй вид погибает, а численность первого достигает равновесной величины:  $N_1 = \varepsilon/k$ ; 2)  $N_2(0) > N_1(0)$ . В этом случае всегда погибает первый вид, а численность второго устанавливается к уровню  $N_2 = \varepsilon/k$ ; 3)  $N_1(0) = N_2(0)$ . В этом исключительном случае, когда начальные численности равны, можно получить решение системы в явном виде:

$$N_1(t) - N_2(t) = \frac{N_0 e^{(\varepsilon - \frac{\alpha}{2})t}}{1 + \frac{4k}{2\varepsilon - \alpha} \left[ e^{(\varepsilon - \frac{\alpha}{2})t} - 1 \right]}.$$

Это известное уравнение логистической кривой. Если  $2\varepsilon > \alpha$ , то существует стационарное состояние, и численности видов с течением времени стремятся к этому состоянию; в противном случае оба вида погибают. По-видимому, третий из рассмотренных типов

поведения сообщества не имеет большого биологического смысла. Отметим, что во всех остальных случаях, так же как и ранее, выживает тот вид, который имеет в начальный момент большую численность.

Рассматривая сообщество типа «хищник — жертва», мы будем предполагать, что среда лимитирует только численность популяции жертвы, для хищника она является нейтральной. Это предположение оправданно во многих случаях, когда численность хищника находится на значительно более низком уровне, чем численности жертвы. Приспособленности  $f_1$  и  $f_2$  в этом случае имеют вид:

$$\begin{cases} f_1 = \varepsilon_1 - \alpha p_2 - kN \\ f_2 = -\varepsilon_2 + \alpha p_1. \end{cases}$$

В зависимости от соотношений между входящими в уравнения коэффициентами в сообществе могут иметь место процессы трех различных типов.

1. Пусть коэффициент взаимодействия больше коэффициента собственного роста хищника  $\varepsilon_1 < \alpha < \varepsilon_2$ , либо при произвольном соотношении между параметрами  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  коэффициент взаимодействия меньше каждого из них  $\alpha < \min\{\varepsilon_1, \varepsilon_2\}$ . Тогда существует единственное устойчивое стационарное состояние, в котором хищник погибает, а численность жертвы устанавливается к равновесному уровню, равному  $\varepsilon_1/k$ . Каковы бы ни были численности видов в начальный момент, биоценоз приходит в указанное состояние.

2. Пусть коэффициент взаимодействия больше абсолютной величины коэффициента собственного роста хищника, но меньше коэффициента роста жертвы  $\varepsilon_2 < \alpha < \varepsilon_1$ , либо при любом соотношении между коэффициентами  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  коэффициент взаимодействия больше каждого из них, но меньше их суммы  $\max\{\varepsilon_1, \varepsilon_2\} < \alpha < \varepsilon_1 + \varepsilon_2$ . В этом случае оба вида выживают и сосуществуют бесконечно долго, а численности их всегда стремятся к равновесным величинам, которые определяются по формулам:

$$N_1 = \frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1 + \varepsilon_2 - \alpha)}{\alpha k}, \quad N_2 = \frac{(\alpha - \varepsilon_2)(\varepsilon_1 + \varepsilon_2 - \alpha)}{\alpha k}.$$

3. Если соотношение между коэффициентами собственного роста хищника и жертвы произвольно, но коэффициент взаимодействия больше суммы  $\alpha > \varepsilon_1 + \varepsilon_2$ , то оба вида всегда погибают.

Отметим в заключение, что величина коэффициента лимитирования  $k$  не влияет на то, какого типа процесс будет протекать в сообществе. Требуется лишь, чтобы этот коэффициент был отличен от нуля, т. е. в данном случае важен сам факт наличия лимитирования.

Проведем сравнение рассмотренных моделей с результатами классических экспериментов Г. Ф. Гаузе по хищничеству и конкуренции у простейших [3, 4, 37]. На рис. 1 представлены экспериментальные данные, изображающие ход кривых динамики числен-

Рис. 1. Рост изолированных популяций *P. aurelia* и *P. caudatum* (Гаузе, 1934)

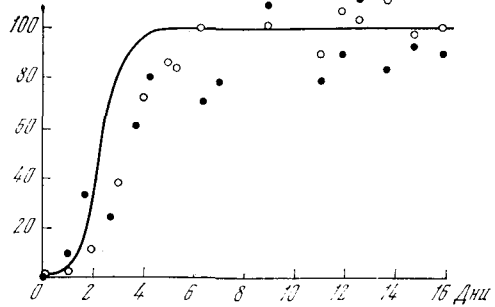


Рис. 2. Ход конкуренции между популяциями *P. aurelia* и *P. caudatum* (Гаузе, 1934).

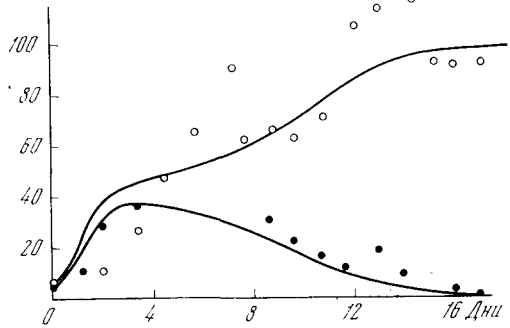
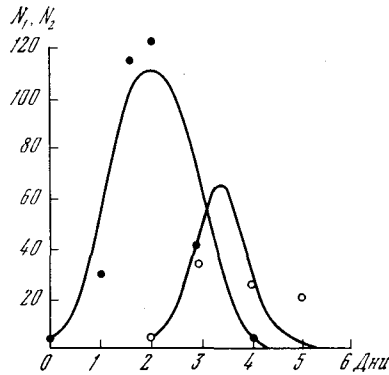


Рис. 3. Ход взаимодействия между популяциями хищника (*D. nasutum*) и жертвы (*P. caudatum*) (Гаузе, 1934).



ности популяций *Paramecium aurelia* и *Paramecium caudatum* в процентах к равновесному уровню. При раздельном культивировании численности обеих популяций с течением времени выходят на равновесный уровень. Теоретическая кривая, полученная из уравнений конкуренции при  $\alpha_1 = 0$  и  $\alpha_2 = 0$ , дает удовлетворительное совпадение с экспериментом при  $\varepsilon = 2,0$ ;  $k = 0,02$ .

На рис. 2 представлен ход конкуренции между этими видами. Кривая рассчитана по уравнениям конкуренции при  $\alpha = 0,6$ .

Параметры  $\epsilon$  и  $\alpha$  выбирались исходя из предыдущего опыта. Характерно наличие максимума численности у вытесняемой популяции.

На рис. 3 изображена характерная кривая динамики численности *Paramecium caudatum* (жертва) и *Didinium nasutum* (хищник). Кривая рассчитана по уравнениям динамики при  $\epsilon_1 = 3,0$ ;  $\epsilon_2 = 4,0$ ;  $\alpha = 7,5$ ;  $k = 2,6 \cdot 10^{-2}$ . Видно качественное соответствие теоретической кривой экспериментальным данным. Несколько более быстрое вымирание хищника, следующее из теории, связано с тем, что в модели не учтены биологические особенности популяции *Didinium*, заключающиеся в том, что она может продолжать некоторое время размножаться в отсутствие пищи. Характерен сдвиг максимума численности хищника относительно максимума численности жертвы.

Отметим, что, хотя результаты вычислений представлены в численностях, расчет велся на основе величин биомассы популяций.

При этом мы исходили из того, что биомасса одной особи *Paramecium caudatum* равна в среднем 0,002 мг, а биомасса *Didinium nasutum* — 0,0009 мг [27]. Гипотеза нейтральной среды для хищника оправдана тем, что численность популяции *Didinium* далека от насыщения, в то время как популяция жертвы достигает уровня численности, близкого к равновесному.

Удовлетворительное совпадение теории и эксперимента демонстрирует плодотворность применения предложенных гипотез к описанию динамических процессов в элементарных двухкомпонентных сообществах. Заметим, что уравнения типа Вольтерра не дают всех тех типов динамического поведения, которые следуют из предлагаемых нами моделей. В частности, ход эксперимента, представленный на рис. 3, не может быть объяснен на основе вольтерровской теории. Интересно, что некоторым изменением численных значений параметров последней модели можно прийти к ситуации, когда взаимодействие приведет к установлению равновесного уровня, соответствующего сосуществованию популяций, т. е. в экспериментах, близких к описанному, по-видимому, можно получить устойчивое сосуществование популяций хищника и жертвы.

Можно показать, что небольшое видоизменение параметров модели приводит к возможности возникновения в системе «хищник — жертва» устойчивого предельного цикла.

Суммируя результаты исследования двухкомпонентных сообществ в рамках принятого нами явного вида функций приспособленности, мы можем подчеркнуть, что построенные модели дают большое разнообразие типов динамического поведения сообществ. Практически все эффекты, которые можно описать общими уравнениями типа уравнений Колмогорова, можно качественно моделировать и в пределах предложенного, достаточно узкого, класса моделей. При этом, поскольку параметры модели имеют

ясную интерпретацию, удастся четко разделить различные типы поведения траекторий в терминах интенсивностей тех или иных взаимодействий, имеющих ясный биологический смысл. Таким образом, построенный здесь явный параметрический вид уравнений теории сообществ позволяет надеяться на построение в дальнейшем достаточно простой и осмысленной с биологической точки зрения теории, имеющей сравнительно четко очерченную область применения.

#### 4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходные предпосылки, на которых основана идея описания динамики сообществ в терминах численностей популяций при помощи дифференциальных уравнений типа (1.1), весьма жестки. Поэтому трудно надеяться на то, что модели теории сообществ в готовом виде могут использоваться для решения серьезных задач управления естественными сообществами. Рассмотрение каждой конкретной задачи часто требует гораздо более полного учета специфики биологических явлений, без которого модель была бы неудовлетворительной. Эта специфика (например, учет половозрастной, генотипической и территориальной структур популяций) не всегда укладывается в рамки наших исходных постановок. Исключения составляют более простые задачи управления искусственно культивируемыми популяциями и сообществами.

И все же теория сообществ типа той, о которой идет речь в настоящей работе, совершенно необходима, так как она вырабатывает общую точку зрения на широкий класс явлений, позволяет получить важные качественные результаты, имеющие четкую естественнонаучную интерпретацию. При построении сложных моделей с учетом большого числа факторов такие теории играют роль отдельных блоков, дающих в параметрической форме необходимые количественные соотношения.

#### ПРИЛОЖЕНИЕ

##### Доказательства теорем раздела 2

*Лемма 1.* Пусть непрерывный оператор  $F$ , заданный на множестве  $\{N(t)\}$ , обладает свойством

$$F [N_1 + N_2] = \frac{N_1}{N_1 + N_2} F [N_1] + \frac{N_2}{N_1 + N_2} F [N_2] \quad (*)$$

при всех  $N_1, N_2 \in \{N(t)\}$ . Тогда при всех  $c > 0$  имеем  $F [cN] = F [N]$ .

*Доказательство.* Положим  $N_1 = N_2$ . Тогда имеем:  $F [2N] = F [N]$ . По индукции устанавливаем, что  $F [kN] = F [N]$  при

всех натуральных  $k$ . Выбирая  $N = m/k$ , получаем из последнего соотношения, что равенство справедливо для всех рациональных  $c$ . В силу непрерывности предельным переходом устанавливаем, что это свойство справедливо и при всех вещественных  $c$ .

*Лемма 2.* Если  $F$  — оператор, удовлетворяющий свойству (\*), то  $\alpha F + \beta$  также удовлетворяет этому свойству при всех  $\alpha$  и  $\beta$ .

*Доказательство.* Домножим соотношение (\*) на  $\alpha$  и прибавим к обеим частям равенства  $\beta$ . В силу очевидного тождества

$$\beta = \left( \frac{N_1}{N_1 + N_2} + \frac{N_2}{N_1 + N_2} \right) \beta$$

имеем:

$$\alpha F [N_1 + N_2] + \beta = (\alpha F [N_1] + \beta) \frac{N_1}{N_1 + N_2} + (\alpha F [N_2] + \beta) \frac{N_2}{N_1 + N_2},$$

что и требовалось доказать.

*Теорема 1.* Локальный, стационарный, непрерывный оператор  $F$ , обладающий свойством (\*) и имеющий в качестве ядра множество всех функций вида  $N(t) = N_0 = \text{const}$ , имеет вид:

$$F[N(t)] = \alpha \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}.$$

*Доказательство.* Домножая обе части этого соотношения (\*) на  $N_1 + N_2$ , имеем:  $(N_1 + N_2) F [N_1 + N_2] = N_1 F [N_1] + N_2 F [N_2]$ . Кроме того, в силу леммы 1 при всех  $c > 0$ ,  $cNF [cN] = = cNF [N]$ . Таким образом, устанавливаем, что оператор  $N \cdot F [N]$  — линейный. Но линейный непрерывный оператор локального действия есть дифференциальный оператор [30]

$$NF [N] = \beta + \alpha \frac{dN}{dt} + b_2 \frac{d^2N}{dt^2} + b_3 \frac{d^3N}{dt^3} + \dots$$

В силу последнего предположения теоремы имеем  $\beta = 0$ ,  $b_2 = = b_3 = \dots = 0$ . Следовательно,  $F [N] = \alpha 1/N dN/dt$ , что и требовалось доказать.

*Теорема 2.* Всякую непрерывно дифференцируемую функцию  $f(p_1, \dots, p_n, N)$ , заданную в области  $\left\{ p_i \geq 0, \sum_{i=1}^n p_i = 1, N \geq 0 \right\}$ .

можно представить в виде:  $f = f_- + f_0 + f_+$ , так что при всех  $p_1, \dots, p_n, N$  имеют место соотношения:  $\partial f_- / \partial N \leq 0$ ;  $\partial f_0 / \partial N = 0$ ;  $\partial f_+ / \partial N \geq 0$ .

*Доказательство.* Определим производные от искомым функций следующим образом:

$$\frac{\partial f_-}{\partial N} = \begin{cases} \frac{\partial f}{\partial N}, & \text{если } \frac{\partial f}{\partial N} < 0 \\ 0, & \text{если } \frac{\partial f}{\partial N} \geq 0, \end{cases}$$

$$\frac{\partial f_0}{\partial N} \equiv 0,$$

$$\frac{\partial f_+}{\partial N} = \begin{cases} 0, & \text{если } \frac{\partial f}{\partial N} < 0 \\ \frac{\partial f}{\partial N}, & \text{если } \frac{\partial f}{\partial N} \geq 0. \end{cases}$$

В силу определения необходимые соотношения выполнены. Определяем далее искомые функции  $f_-$ ,  $f_0$ ,  $f_+$ , интегрируя производные по  $N$ :

$$f_- = \int_0^N \frac{\partial f_-}{\partial N} dN, \quad f_0 = f(p_1, \dots, p_n, 0), \quad f_+ = \int_0^{-N} \frac{\partial f_+}{\partial N} dN.$$

Нетрудно видеть, что  $f = f_- + f_0 + f_+$ . Теорема 2 доказана.

*Теорема 3.* Всякую аналитическую<sup>1</sup> в конусе неотрицательных переменных  $N'_1, \dots, N'_n$  функция  $\Phi(N_1, \dots, N_n)$ , обращающаяся в 0 в начале координат, можно представить в виде:  $\Phi = \Phi^- + \Phi^0 + \Phi^+$ , так что при всех  $N'_1, \dots, N'_n, N''_1, \dots, N''_n$  имеют место соотношения:

$$\begin{cases} \Phi^-(N'_1 + N''_1, \dots, N'_n + N''_n) \leq \Phi^-(N'_1, \dots, N'_n) + \Phi^-(N''_1, \dots, N''_n) \\ \Phi^0(N'_1 + N''_1, \dots, N'_n + N''_n) \equiv \Phi^0(N'_1, \dots, N'_n) + \Phi^0(N''_1, \dots, N''_n) (**) \\ \Phi^+(N'_1 + N''_1, \dots, N'_n + N''_n) \geq \Phi^+(N'_1, \dots, N'_n) + \Phi^+(N''_1, \dots, N''_n). \end{cases}$$

*Доказательство.* Представим функцию  $\Phi$  абсолютно сходящимся степенным рядом:

$$\Phi = a_0 + \sum_{i=1}^n a_i N_i + \sum_{i,j=1}^n a_{ij} N_i N_j + \sum_{i,j,k=1}^n a_{ijk} N_i N_j N_k + \dots$$

<sup>1</sup> Требования аналитичности не принципиально, но оно существенно упрощает доказательство.

Поскольку  $\Phi(0, \dots, 0) = 0$ , то  $a_0 = 0$ . Определим далее

$$\left\{ \begin{array}{l} \Phi^0 = \sum_{i=1}^n a_i N_i \\ \Phi^- = \sum_{i, j=1}^n a_{ij}^- N_i N_j + \sum_{i, j, k=1}^n a_{ijk}^- N_i N_j N_k + \dots \\ \Phi^+ = \sum_{i, j=1}^n a_{ij}^+ N_i N_j + \sum_{i, j=1}^n a_{ijk}^+ N_i N_j N_k + \dots \end{array} \right.$$

Здесь через  $a^-$  обозначены только отрицательные коэффициенты ряда  $\Phi$  при членах не ниже второй степени, а через  $a^+$  обозначены все положительные коэффициенты ряда  $\Phi$ . В силу абсолютной сходимости частичные ряды  $\Phi^-$  и  $\Phi^+$  также сходятся. Непосредственной проверкой убеждаемся, что построенные функции удовлетворяют требуемым в теореме соотношениям. Теорема доказана.

*Следствие.* Сделав замену переменных  $p_i = \frac{N_i}{N}$ ;  $N = \sum_{j=1}^n N_j$

и обозначив  $f = 1/N \Phi$ , придем вместо соотношений (\*\*) к условиям классификации (2.13). Таким образом, полнота классификации типов межпопуляционных взаимодействий доказана.

*Теорема 4.*

1) В лимитирующей среде внутренние взаимодействия имеют ненулевую конкурентную составляющую.

2) В стимулирующей среде внутренние взаимодействия имеют ненулевую симбиотическую составляющую.

3) Консервативные взаимодействия могут иметь место только при нейтральной среде.

*Доказательство.* 1. Выбирая в условиях классификации межпопуляционных взаимодействий  $p'_1 = p''_1, \dots, p'_n = p''_n$ ,  $\lambda = 1/2$  имеем  $F(p_1, \dots, p_n, N) \geq F(p_1, \dots, p_n, 1/2N)$ . Если среда лимитирующая, то хотя бы при некоторой структуре  $p$  и численности  $N$  в этом соотношении имеем строгое неравенство ( $<$ ). Следовательно, при указанных структурах  $p'$ ,  $p''$  и  $\lambda$  взаимодействия конкурентные.

2. Второе утверждение доказывается аналогично первому.

3. Пусть взаимодействия между популяциями консервативны. Выберем структуры сообществ так же, как в пункте 1, тогда получим  $f(p, N) = \lambda f(p, N') + (1 - \lambda) f(p, N'')$ . Выбирая  $N' = N''$ , получим  $f(p, 2N') = f(p, N')$ . По индукции устанавливаем, что



для всех натуральных  $k$   $f(p, kN) = f(p, N)$ . Выбирая  $N$  в виде дроби  $m/k$ , получим, что при всех рациональных  $N$  приспособленность  $f$  также принимает одно и то же значение. В силу предположения непрерывности функции  $f$  это утверждение распространяется и на все вещественные числа. Таким образом, мы доказали, что среда нейтральна. Теорема 4 доказана.

### Доказательства теорем раздела 3

*Теорема 5.* Пусть дважды непрерывно дифференцируемая функция  $f(p)$  задана на симплексе:

$$\sigma = \left\{ p_i \geq 0, \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\}$$

и удовлетворяет на нем тождеству:

$$f(\lambda p' + (1 - \lambda) p'') \equiv \lambda^2 f(p') + (1 - \lambda)^2 f(p'') + 2\lambda(1 - \lambda) g(p', p'')$$

при всех  $p', p'' \in \sigma$  и при любом  $0 \leq \lambda \leq 1$ , где  $g(p', p'')$  — некоторая дважды непрерывно дифференцируемая функция своих переменных. Тогда функция  $f$  может быть представлена в виде

$$\text{квадратичной формы: } f = \sum_{i,j=1}^n f_{ij} p_i p_j.$$

*Доказательство.* Вычислим вторую производную от левой и правой частей тождества по  $p'_i, p'_j$ :

$$\frac{\partial^2 f}{\partial p'_i \partial p'_j} \Big|_{\lambda p' + (1-\lambda)p''} \cdot \lambda^2 = \lambda^2 \frac{\partial^2 f}{\partial p'_i \partial p'_j} \Big|_{p'} + 2\lambda(1 - \lambda) \frac{\partial^2 g}{\partial p'_i \partial p'_j}.$$

Разделив обе части тождества на  $\lambda^2$ , получим:

$$\frac{\partial^2 f}{\partial p'_i \partial p'_j} \Big|_{\lambda p' + (1-\lambda)p''} - \frac{\partial^2 f}{\partial p'_i \partial p'_j} \Big|_{p'} = \frac{2\lambda(1 - \lambda)}{\lambda} \frac{\partial^2 g}{\partial p'_i \partial p'_j}.$$

По теореме Вейерштрасса, функции в левой части равномерно ограничены как непрерывные, заданные на замкнутом множестве  $\sigma$ . Правую же часть можно сделать сколь угодно большой, выбирая  $\lambda$  достаточно малым. Следовательно, для того чтобы тождество имело место, необходимо, чтобы  $\frac{\partial^2 g}{\partial p'_i \partial p'_j} \equiv 0$ ,

а раз так, то из первого соотношения имеем:

$$\frac{\partial^2 f}{\partial p'_j \partial p'_j} \Big|_{\lambda p' + (1-\lambda)p''} = \frac{\partial^2 f}{\partial p'_i \partial p'_j} \Big|_{p'}.$$

Устремляя  $\lambda$  к нулю, в силу непрерывности получим:

$$\left. \frac{\partial^2 f}{\partial p_i \partial p_j} \right|_{p''} = \left. \frac{\partial^2 f}{\partial p_i \partial p_j} \right|_{p'}.$$

Поскольку точки  $p'$  и  $p''$  выбираются на  $\sigma$  независимо, то  $\frac{\partial^2 f}{\partial p_i \partial p_j} = \tilde{f}_{ij} = \text{const}$ . Следовательно,

$$f \equiv f_0 + \sum_{i=1}^n f_i p_i + \sum_{i, j=1}^n \tilde{f}_{ij} p_i p_j.$$

Ввиду условия нормировки домножим свободный член  $f_0$  на  $\sum_{i=1}^n p_i$ ,

а линейный член на  $\left(\sum_{i=1}^n p_i\right)^2$ . Приведя подобные члены, получим

окончательно требуемое представление:  $f = \sum_{i, j=1}^n f_{ij} p_i p_j$ .

Теорема 5 доказана.

*Теорема 6.* Если дважды непрерывно дифференцируемая функция  $f(N)$  удовлетворяет при всех  $N \geq 0$  и  $c > 1$  тождеству  $f(cN) - f(N) = (c-1)r(N)$ , где  $r(N)$  — некоторая произвольная функция, то  $f(N)$  — линейная функция.

*Доказательство.* Дифференцируя тождество дважды по  $c$ , получим

$$N^2 \left. \frac{\partial^2 f}{\partial N^2} \right|_{cN} = 0.$$

Устремляя  $c$  к единице, по непрерывности при  $N \neq 0$  имеем  $\frac{\partial^2 f}{\partial N^2} = 0$ . В силу непрерывности это имеет место также и при  $N = 0$ . Следовательно,  $f$  — линейная функция, что и требовалось доказать.

В тождестве (3.6) вектор частот  $p$  и символ среды  $\theta$  играют роль параметров, поэтому они и входят в окончательный результат (3.7).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Булгакова Т. И. — Проблемы кибернетики, 1968, вып. 20, с. 263.
2. Вольтерра В. — Усп. физ. наук, 1928, 8, 13.
3. Гаузе Г. Ф. — Зоол. ж., 1934, 13, вып. 1, 18.
4. Гаузе Г. Ф. — Зоол. ж., 1935, 14, вып. 2, 243.
5. Гильдерман Ю. И. — Проблемы кибернетики, 1966, вып. 16, с. 203.
6. Гинзбург Л. Р. — В сб.: Математические методы в агрофизике и биологии. Л., Гидрометиздат, 1971, с. 12.
7. Гинзбург Л. Р. — В сб.: Математические методы в агрофизике и биологии. Л., Гидрометиздат, 1971, с. 16.

8. Гинзбург Л. Р., Гольдман Ю. И., Раилкин А. И.— Ж. общ. биол., 1971, 32, № 6, 724.
9. Гинзбург Л. Р., Гольдман Ю. И., Раилкин А. И.— Ж. общ. биол., 1972, 33, № 4, 450.
10. Гинзбург Л. Р.— Ж. общ. биол., 1973, 34, № 2, 464.
11. Гинзбург Л. Р., Коновалов Н. Ю., Эпельман Г. С.— Ж. общ. биол., 1974, 35, № 4, 613.
12. Гинзбург Л. Р.— Ж. общ. биол., 1972, 33, № 1, 77.
13. Гинзбург Л. Р., Коновалов Н. Ю.— В сб.: Исследования по математической генетике. Новосибирск, 1974, с. 24.
14. Гинзбург Л. Р.— В сб.: Исследования по математической генетике. Новосибирск, 1974, с. 36.
15. Елизаров Е. Я., Свирежев Ю. М.— Ж. общ. биол., 1972, 33, № 3, 251.
16. Колмогоров А. Н.— Проблемы кибернетики, 1972, вып. 25, с. 100.
17. Ляпунов А. А.— Ж. общ. биол., 1968, 29, № 6, 629.
18. Ляпунов А. А.— Проблемы кибернетики, 1972, вып. 25, с. 5.
19. Макфедьен Э. Экология животных. М., «Мир», 1965.
20. Меншуткин В. В. Метод моделирования в динамике численности рыб. М., ВНИРО, 1964.
21. Моришима М. Равновесие, устойчивость, рост. М., «Мир», 1972.
22. Мильн А.— В сб.: Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964, с. 55.
23. Полетаев И. А.— Проблемы кибернетики, 1968, вып. 16, с. 174.
24. Пых Ю. А.— В сб.: Исследования по теоретической генетике. Новосибирск, 1972, с. 27.
25. Пых Ю. А.— Докл. АН СССР, 1972, 203, 766.
26. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., «Мир», 1971.
27. Чорик Ф. П.— В сб.: Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев, 1968, с. 37.
28. Шапиро А. П.— Проблемы кибернетики, 1972, вып. 25, с. 161.
29. Эман Т. И.— Проблемы кибернетики, 1966, вып. 16, с. 191.
30. Шеварц Л. Комплексные аналитические многообразия. Эллиптические уравнения с частными производными. М., «Мир», 1964.
31. Rescigno A.— Bull. Math. Biophys., 1967, 29, 337.
32. Rescigno A.— Bull. Math. Biophys., 1968, 25, 25.
33. Ancona U. D. The struggle for existence. Leiden, 1954.
34. Ayala F. G.— Canad. J. Genet. Cytol., 1968, 11, 439.
35. Dawson P.— Genetics, 1968, 60, 172.
36. Fisher R. A. The genetic theory of natural selection. N. Y., Dover Publ., 1958.
37. Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore, Williams and Wilkins, 1934.
38. Kempthorne O., Pollak E.— Genetics, 1970, 64, 125.
39. Kolmogoroff A. N. [Колмогоров А. Н.]— In: Giorn. Inst. degli attuari, anno VII. 1936, N 1.
40. Kostitsyn V. A. Biologie mathématique. Paris, 1937.
41. Smith F. E.— Ecology, 1952, 33, 441.
42. Uts W. R., Waltman P. E.— Bull. Math. Biophys., 1963, 25, 75.
43. Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris, 1931.

## МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ И ЗАДАЧИ УПРАВЛЕНИЯ

А. И. БРЕЖНЕВ, Л. Р. ГИНЗБУРГ, Р. А. ПОЛУЭКТОВ,  
И. А. ШВЫГОВ

При выработке рациональных методов эксплуатации воспроизводимых природных ресурсов возникают два типа задач управления, в которых должна учитываться специфика биологического звена, ответственного за воспроизводство того или иного ресурса. Задачи первого рода относятся к описанию такой ситуации, когда особи контролируемой популяции сами по себе не имеют хозяйственной ценности и в то же время поддержание размера этой популяции на определенном уровне необходимо для нормального протекания технологических процессов в системе или для сбалансированного развития биоценоза. Примерами такого рода могут служить технологические процессы биологической очистки загрязненных органическими веществами сточных вод, борьбы с вредителями сельского хозяйства и т. п.

Другой тип задач возникает тогда, когда составляющие популяцию особи или вырабатываемые ими продукты обладают непосредственной потребительской ценностью, а сама популяция культивируется с целью получения этих продуктов. Воспроизводство и эксплуатация крупного рогатого скота, вылов рыбы или отстрел дичи дают нам такого рода примеры, перечень которых без труда можно продолжить.

Очевидно, подход к постановке задач управления в этих двух случаях должен быть существенно различным. Если в первом из них в качестве критерия нормального функционирования системы выступает ее устойчивость, то при решении задач второго типа мы, как правило, дополнительно стремимся получить максимальный доход или максимальный выход готовой продукции. Отметим, однако, что при описании объекта управления, и в частности его биологического звена, в обоих случаях имеется, пожалуй, больше сходства, чем различия. И в том и в другом случае необходимо описать основные трофические связи, учесть специфику биологических взаимодействий особей, участвующих в процессе воспроизводства, и т. д. Поэтому можно говорить о возможности создания единой теории — математической теории управления эксплуатируемыми и подавляемыми популяциями, в рамках которой на базе общих моделей должны ставиться и решаться различные задачи управления. Исследованию некоторых конкретных задач такого рода и посвящена настоящая работа. В ее первых разделах

содержится математический анализ двух весьма перспективных технологических приемов: биологического способа очистки сточных вод и биологического способа борьбы с вредителями сельского хозяйства. В двух последующих разделах работы даны постановка и решение ряда задач оптимального управления эксплуатируемыми популяциями.

## 1. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПРОЦЕССОВ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЧИСТКИ СТОЧНЫХ ВОД

Процесс очистки промышленных сточных вод заключается в последовательном удалении содержащихся в них разнообразных загрязнений. При этом механическими методами удаляются крупные взвешенные частицы, а биологическими — тонкие суспензии, коллоиды и растворенные вещества. Для очистки сточных вод в больших количествах широкое применение получили аэротенки, в которых изъятие растворенных веществ осуществляется биологически активным илом, состоящим из хлопьевидных скоплений бактерий и простейших. На хлопьях активного ила сорбируются органические вещества, которые в дальнейшем окисляются микробным ценозом. Из аэротенков смесь сточных вод и активного ила поступает в отстойники, где ил оседает и вновь поступает в аэротенки, а очищенная вода спускается в естественные водоемы или специальные пруды — отстойники, в которых происходит ее окончательная очистка. Прирастающая часть биомассы ила периодически удаляется из очистного сооружения, в результате чего в аэротенках устанавливается постоянная средняя плотность активного ила.

Степень загрязненности сточных вод чаще всего определяется по величине интегральных показателей биологического и химического потребления кислорода (БПК и ХПК), численно равных количеству кислорода, необходимому соответственно для полного биологического или химического окисления органики, содержащейся в единице объема сточной жидкости. Недостатком этих показателей является то, что они не позволяют судить о химическом составе органических загрязнений. Поэтому при проектировании систем очистного сооружения на первый план выдвигается знание типа того производства, для которого проектируется сооружение. Основными исходными данными при этом служат БПК и ХПК сточных вод, тип производства, расход воды в единицу времени и значение верхней границы по БПК или ХПК в очищенной жидкости, определяемые существующими санитарными нормами. В остальном проектировщик полагается на предшествующий опыт и старается минимизировать такой важный показатель, как общая стоимость сооружения. Эта общая стоимость, во-первых, зависит от объема аэротенков, а во-вторых, от выбора технологической схемы, определяющей стоимость единицы объема аэротенка. Естественно, что количественная модель процесса очистки мо-

жет оказать существенную помощь как при проектировании, так и при выборе режима эксплуатации очистного сооружения.

При построении модели процесса необходимо учесть такие его особенности, как гетерогенность органического субстрата, представляющего собой смесь большого числа различных органических соединений; многовидовой состав микрофлоры в аэротенке и отстойнике; относительно высокую плотность активного ила. Эти особенности делают невозможным прямое перенесение на рассматриваемый случай идей и методов, развитых при математическом моделировании одновидовых культур, развивающихся на моносубстратах.

Высокая начальная концентрация органики, а также затрудненный массообмен в хлопках активного ила приводят к тому, что покомпонентное изъятие субстрата идет по линейному закону (концентрация органики в широких пределах ее изменения не лимитирует скорость процесса биоокисления). Сформулируем основные качественные постулаты, в рамках которых будет строиться модель: процесс покомпонентного окисления идет по линейному закону; порядок изъятия компонент фиксирован, видовой состав микрофлоры активного ила может меняться при изменении режима очистки. Введем следующие обозначения:  $X_{0j}$  — начальная концентрация микроорганизмов  $j$ -го типа в углеродных единицах;  $S_{0j}$  — концентрация  $j$ -го органического вещества в углеродных единицах в загрязненной воде;  $y$  — коэффициент утилизации;  $a_{ij}$  — удельная скорость роста микроорганизмов  $j$ -го типа на  $i$ -м субстрате. Пронумеруем органические компоненты в порядке возрастания их устойчивости к биологическому окислению. Тогда  $S_{01}$  — концентрация наиболее легкоокисляемой фракции, а  $S_{0n}$  — наиболее трудноокисляемой. Матрицу  $A$ , характеризующую интенсивность процессов роста микроорганизмов, выберем в следующем виде:

$$A = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ 0 & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ 0 & 0 & \dots & a_{3n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & a_{nn} \end{vmatrix}. \quad (1.1)$$

Такой вид матрицы  $A$  соответствует следующим биологическим представлениям: 1) для каждого органического вещества есть тип микроорганизмов, которые способны окислять это соединение; 2) клетки, окисляющие  $j$ -е соединение, способны также утилизировать и все более легкоокисляемые компоненты, т. е. окисляют соединения с номером, меньшим чем  $j$ . Целый ряд различных микробиологических исследований показывает, что у микробных клеток существуют регуляторные механизмы, позволяющие им переключать свою ферментативную систему с потребления од-

ного субстрата на другой. Как правило, сначала потребляется наиболее легкоокисляемое соединение, а затем — трудноокисляемое. Так, например, в сточных водах целлюлозно-бумажного производства в первую очередь микрофлора потребляет простые сахара и в последнюю — наиболее трудноокисляемую фракцию — лигнин. Поэтому в модели примем строго фиксированный порядок утилизации компонент исходного субстрата от первой до последней по порядку возрастания их номеров. Поскольку за время прохождения единицы объема жидкости через аэротенк-вытеснитель прирост биомассы активного ила составляет лишь несколько процентов первоначального количества, будем считать, что в течение этого времени

$$\dot{S}_j = -\frac{1}{y} \cdot \sum_{l=j}^n a_{jl} x_{0l}, \quad (1.2)$$

где  $x_{0l}$  — концентрация биомассы  $l$ -го вида микроорганизмов в начале аэротенка. Тогда для времен изъятия 1-й, 2-й и последующих компонент субстрата получаем следующие выражения:

$$T_1 = \frac{y \cdot S_{01}}{\sum_{j=1}^n a_{1j} x_{0j}}, \quad T_2 = \frac{y \cdot S_{02}}{\sum_{j=2}^n a_{2j} x_{0j}}, \quad \dots, \quad T_k = \frac{y \cdot S_{0k}}{\sum_{j=k}^n a_{kj} x_{0j}}. \quad (1.3)$$

Обозначим через  $I = \sum_{j=1}^n \beta_j \cdot S_j$ , интегральный показатель загрязнения (например, ХПК). Тогда коэффициент  $\beta_j$  численно равен расходу кислорода при окислении одной углеродной единицы органического вещества  $j$ -го типа. Для стока конкретного произ-

водства можно записать  $S_{0j} = \frac{m_j}{\beta_j} \cdot I_0$ , где  $I_0 = \sum_{j=1}^n \beta_j \cdot S_{0j} a$ ,  $\sum_{j=1}^n m_j = 1$ .

Будем рассматривать систему лишь в дискретные моменты времени, соответствующие полному изъятию активным илом соответственно одной, двух, трех органических компонент и т. д. Через  $\gamma(t) = I(t)/I_0$  обозначим показатель степени очистки, достигнутой к моменту времени  $t$ . Вообще-то  $\gamma(t)$  в процессе очистки непрерывно изменяется от 1 до 0, а моменту времени  $t_k$  (времени изъятия  $k$  первых компонент) соответствует определенное значение  $\gamma_k$ :

$$\gamma_k = \frac{\sum_{k=j+1}^n \beta_k \cdot S_{0k}}{I_0} = \frac{I_0 \cdot \sum_{k=j+1}^n m_k}{I_0} = \sum_{k=j+1}^n m_k. \quad (1.4)$$

Для достижения изъятия  $\gamma_j$  требуется время пребывания единицы объема сточной жидкости в аэротенке  $t_j$ :

$$t_j = \sum_{l=1}^j T_l. \quad (1.5)$$

Предположим, что в начале аэротенка вместе со сточной жидкостью поступает некоторый фиксированный донорный ил с постоянным видовым составом микрофлоры. Тогда

$$x_{0j} = p_{0j} \cdot x_0, \quad \sum_{j=1}^n p_{0j} = 1. \quad (1.6)$$

Здесь  $p_{0j}$  — частота микроорганизмов  $j$ -го типа, а  $x_0$  — концентрация биомассы активного ила. Для  $t_j$  имеем следующее выражение:

$$t_j = \frac{I_0}{x_0} \cdot \frac{y \cdot \sum_{l=1}^j \frac{m_l}{\beta_l}}{\sum_{l=1}^j \sum_{i=1}^n a_{li} p_{0i}} = c_j \cdot \frac{I_0}{x_0}. \quad (1.7)$$

Теперь можно сформулировать некоторое общее утверждение. Действительно, из выражения (1.7) следует, что

$$\frac{t_j x_0}{I_0} = c_j = \text{const}. \quad (1.8)$$

Таким образом, множеству всех режимов работы очистного сооружения (при условии подачи в аэротенк фиксированного донорного ила), удовлетворяющих условию (1.8), соответствует один и тот же эффект очистки  $\gamma_j$ . Этот вывод согласуется с практикой экспериментальных исследований работы очистных сооружений. Непосредственно из выражения (1.7) видно, что при фиксированном загрязнении  $I_0$  и фиксированной концентрации биомассы активного ила время очистки существенно зависит от видового состава микрофлоры, т. е. от вектора  $p_0$ .

Обозначим через  $v$  расход воды через аэротенк в единицу времени. Поскольку объем аэротенка непосредственно зависит от времени  $T$ , необходимого для очистки заданной степени

$$V = v \cdot T, \quad (1.9)$$

то снижение времени очистки  $T$  влечет за собой уменьшение объема очистного сооружения.

Рассмотрим далее системы очистки с рециркуляцией, т. е. системы, в которых активный ил после прохождения через аэротенк оседает в специальных отстойниках и опять возвращается на вход аэротенка. В этом случае в равновесном режиме работы вынужденным образом устанавливается некоторый видовой состав микрофлоры активного ила. При изменении режима работы сооружения видовой состав, как правило, изменяется. В равновесии для каждого типа микроорганизмов должно выполняться условие:

$$\Delta x_j = \Delta x_j^*, \quad (1.10)$$

где  $\Delta x_j$  — прирост биомассы  $j$ -го вида за время однократного про-





Поскольку  $T_1, T_2, \dots, T_j$  зависят от компонент вектора  $\mathbf{P}$ , то (1.15) представляет собой систему  $n$  нелинейных уравнений относительно  $n$  неизвестных  $\mathbf{P}_1, \mathbf{P}_2, \dots, \mathbf{P}_n$ . На элементы матрицы  $A$  можно наложить следующие условия:

$$a_{ij} > a_{ij+1} \quad \text{при любых } i, j, \quad (1.16)$$

$$a_{ij} > a_{i+1, j} \quad \text{при любых } i, j. \quad (1.17)$$

Условие (1.16) отражает тот факт, что на любом фиксированном субстрате вид микроорганизмов с узкой специализацией размножается более эффективно, чем вид с широкой специализацией. Неравенство (1.17) указывает, что конкретный вид микроорганизмов быстрее размножается на легкоокисляемых органических веществах, чем на трудноокисляемых. Эти соображения вполне оправданы и имеют определенный биологический смысл. Теперь легко доказать, что в такой системе в равновесии не могут одновременно существовать два вида с номерами, большими или равными  $j$ . Следовательно, в равновесии  $\mathbf{P}_{j+1} = \mathbf{P}_{j+2} = \dots = \mathbf{P}_n = 0$ . Теперь система уравнений (1.15) имеет вид:

$$\mathbf{P}_k \cdot \sum_{i=1}^j a_{ik} \cdot T_i = y \cdot \hat{m}_j \frac{I_0}{x_0} (1 - \alpha) \mathbf{P}_k, \quad k = \overline{1, j} \quad (1.18)$$

Если предположить, что все  $\mathbf{P}_k \neq 0$  при  $1 \leq k \leq j$ , то получим систему линейных уравнений относительно времен последовательного изъятия компонент субстрата

$$A^* \cdot T = y \cdot \hat{m}_j \frac{I_0}{x_0} (1 - \alpha). \quad (1.19)$$

Здесь  $A^*$  — транспонированная матрица, а  $\mathbf{T}$  — вектор,  $i$ -я компонента которого означает время изъятия  $i$ -й фракции субстрата. Определив из этой системы  $T_1, \dots, T_j$ , получим вторую систему линейных уравнений для определения равновесного вектора  $\mathbf{P}$ :

$$A \cdot \mathbf{P} = \mathbf{B}. \quad (1.20)$$

Здесь  $\mathbf{B}$  — вектор с компонентами  $B_k$ :

$$B_k = \frac{I_0}{T_k \cdot x_0} \cdot y \cdot \frac{m_k}{z_k} (1 - \alpha). \quad (1.21)$$

Не вдаваясь в подробности решения и исследования этих линейных систем, остановимся более подробно на тех практических вопросах, которые можно исследовать, используя предыдущие рассуждения. В первую очередь построенную модель можно применить для получения качественных выводов по сравнению как различных технологических схем очистных сооружений, так и различных режимов их эксплуатации. Одним из возможных направлений дальнейшего развития модели служит учет зависимости элементов матрицы  $A$  от концентрации растворенного кислорода.

Эта зависимость может носить достаточно сложный характер, так как у многих бактериальных клеток, как правило, существует механизм переключения с аэробного типа жизнедеятельности на анаэробный и обратно. Поэтому постоянство элементов матрицы в ходе очистки может быть выполнено лишь при достаточно хорошей обеспеченности системы растворенным кислородом.

Изложенная модель процесса биологической очистки качественно хорошо согласуется с известными данными поведения нагруженных аэротенков. Так, например, многие исследователи отмечали, что основные характеристики процесса очистки зависят от отношения  $I_0/x_0$ , а не от  $I_0$  и  $x_0$  в отдельности. Можно надеяться, что построенная модель окажется полезным инструментом в руках инженеров, занимающихся проектированием и эксплуатацией очистных сооружений.

## 2. ЭФФЕКТИВНОСТЬ МЕТОДА СТЕРИЛИЗАЦИИ В БОРЬБЕ С ВРЕДИТЕЛЯМИ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА

Среди биологических способов борьбы с вредителями сельского хозяйства метод половой стерилизации насекомых является одним из наиболее эффективных. Высказанная А. С. Серебровским [1] идея этого метода заключается в том, что в природную популяцию добавляются стерильные особи. Это приводит к снижению рождаемости и, как следствие, к уменьшению размера популяции. Математическому описанию процесса развития популяций в связи с применением метода стерилизации посвящены сравнительно немногочисленные работы [2—5]. Ниже даются постановка и решение задачи об оценке норм выпуска в популяцию полностью стерильных самцов.

Опишем динамику численности двуполой популяции насекомых уравнениями:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dG}{dt} &= F(G, M, S) - \gamma G \\ \frac{dM}{dt} &= F(G, M, S) - \gamma M \end{aligned} \right\} \quad (2.1)$$

где  $G(t)$  и  $M(t)$  — численности нормальных особей женского и мужского пола в момент времени  $t$ ;  $F(G, M, S)$  — функция рождаемости;  $S$  — уровень численности стерильных особей, который в дальнейшем будем считать постоянным;  $\gamma$  — коэффициент естественной смертности. Здесь принято, что функция рождаемости  $F$  и коэффициент смертности  $\gamma$  одинаковы для обоих полов и не зависят явно от времени.

Нетрудно видеть, что из (2.1) следует, что  $G(t) - M(t) = A_0 e^{-\gamma t}$ , где  $A_0 = G(0) - M(0)$  — разность начальных численностей самцов и самок в популяции. Поэтому если допустить, что в начальный момент времени  $G(0) = M(0)$ , то тогда  $G(t) = M(t)$  в любой момент времени и вместо системы (2.1) можно ис-

пользовать одно уравнение для суммарной численности нормальных самцов и самок  $N = G + M$ :

$$\frac{dN}{dt} = 2F(G, M, S) - \gamma N, \quad (2.2)$$

Функцию особей одного пола  $F$  для популяции, в которой самцы полигамны, а самки — моногамны, как и в работе [5], представим в виде:

$$F(G, M, S) = \alpha G \frac{M}{M + \beta S} = \frac{1}{2} \alpha \frac{N^2}{N + 2\beta S}, \quad (2.3)$$

где  $\alpha$  — коэффициент общей рождаемости,  $\beta$  — коэффициент конкурентоспособности стерильных самцов (по сравнению с нормальными), т. е. мы предположили, что рождаемость пропорциональна числу нормальных самок и относительной доле нормальных самцов среди всех самцов популяции. Подставляя (2.3) в уравнение (2.2) и обозначив  $V = 2\beta S$ , получим:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{(\alpha - \gamma)N - \gamma V}{N + V} \cdot N. \quad (2.4)$$

Это уравнение имеет интеграл

$$B_0 N e^{\gamma t} = [(\alpha - \gamma)N - \gamma V]^{\frac{\alpha}{\alpha - \gamma}}, \quad (2.5)$$

где  $B_0$  — произвольная постоянная, определяемая из начальных условий. Для начального момента времени  $t = 0$  имеем:

$$B_0 N_0 = [(\alpha - \gamma)N_0 - \gamma V]^{\frac{\alpha}{\alpha - \gamma}}. \quad (2.6)$$

Здесь  $N_0$  — начальная общая численность нормальных особей в популяции.

Пусть в конечный момент времени  $t = T$  численность нормальных особей должна быть уменьшена в  $k$  раз ( $N_T = N_0/k$ ). Из уравнения (2.5) для момента времени  $T$  имеем:

$$B_0 N_T \cdot e^{\gamma T} [(\alpha - \gamma)N_T - \gamma V]^{\frac{\alpha}{\alpha - \gamma}}. \quad (2.7)$$

Тогда, поделив соотношение (2.7) на (2.6), получим:

$$\frac{(\alpha - \gamma)N_T - \gamma V}{(\alpha - \gamma)N_0 - \gamma V} = \left(\frac{e^{\gamma T}}{k}\right)^{\frac{\alpha - \gamma}{\alpha}}, \quad (2.8)$$

откуда после несложных преобразований найдем:

$$V = \frac{\alpha - \gamma}{\gamma} N_0 \left[ 1 - \frac{1 - \frac{1}{k}}{1 - \left(\frac{e^{\gamma T}}{k}\right)^{\frac{\alpha - \gamma}{\alpha}}} \right]. \quad (2.9)$$

Для нормы выпуска стерильных самцов  $\rho = S/N_0$  с учетом обозначения  $\tilde{V} = 2\beta S$  окончательно получим:

$$\rho = \frac{\alpha - \gamma}{2\beta\gamma} \left[ 1 - \frac{1 - \frac{1}{k}}{1 - \left(\frac{e^{\gamma T}}{k}\right)^{\frac{\alpha - \gamma}{\alpha}}} \right]. \quad (2.10)$$

Таким образом, задаваясь параметрами  $\alpha$ ,  $\gamma$  и  $\beta$ , характеризующими популяцию, и временем  $T$ , за которое надо уменьшить численность природной популяции в  $k$  раз, по соотношению (2.10) можно определить искомую норму и далее численность полностью стерильных самцов  $S = \rho \cdot N_0$ , которую необходимо для этого поддерживать.

Если учесть смертность стерильных самцов и рассмотреть дополнительное уравнение  $dS/dt = -\tilde{\gamma} S + u(t)$  ( $\tilde{\gamma}$  — коэффициент смертности), то для поддержания их постоянной численности  $S(t) = \text{const}$  необходимо выпускать в единицу времени

$$u = \tilde{\gamma} S = \frac{\alpha - \gamma}{2\beta\gamma} \tilde{\gamma} N_0 \left[ 1 - \frac{1 - \frac{1}{k}}{1 - \left(\frac{e^{\gamma T}}{k}\right)^{\frac{\alpha - \gamma}{\alpha}}} \right] \quad (2.11)$$

полностью стерильных самцов<sup>1</sup>.

Предшествовавшее рассмотрение относилось к тому случаю, когда параметры рождаемости  $\alpha$  и смертности  $\gamma$  особей можно считать постоянными и заранее известными. При этом по любым двум из трех интересующих нас величин (норма выпуска  $\rho$ , коэффициент понижения численности  $k$  и промежуток времени  $T$ ) третья находится однозначно. На самом же деле параметры, характеризующие развитие природной популяции, в значительной степени нестабильны. Их практическое определение является отдельной достаточно сложной задачей. В лучшем случае на практике мы можем получить лишь некоторые оценки этих параметров, причем диапазон их изменения обусловлен как нестабильностью по внешним условиям, так и погрешностью используемого метода измерения.

Вместе с тем в большинстве случаев из биологических соображений для каждой конкретной популяции можно указать (с достаточно высокой достоверностью) верхнюю и нижнюю границы

<sup>1</sup> Отметим, что величины  $V$ ,  $\rho$  и  $u$  в формулах (2.9) — (2.11) по самой постановке задачи (стерильные особи только добавляются в популяцию, а не отлавливаются) должны быть положительными. Нетрудно видеть, что это условие выполняется при  $k < e^{\gamma T}$ . Смысл этого ограничения заключается в том, что даже при неограниченном выпуске стерильных особей мы не в состоянии превысить скорость естественной смертности (стерильные особи влияют только на рождаемость).

изменения параметров популяции. Предположим, что эти границы известны:

$$\begin{cases} \alpha_{\min} \leq \alpha \leq \alpha_{\max}, \\ \beta_{\min} \leq \beta \leq \beta_{\max}, \\ \gamma_{\min} \leq \gamma \leq \gamma_{\max}. \end{cases}$$

Тогда, проведя все расчеты дважды: для самого благоприятного сочетания параметров —  $\alpha_{\min}$ ,  $\beta_{\max}$ ,  $\gamma_{\max}$  (заниженный биотический потенциал) и для самого неблагоприятного —  $\alpha_{\max}$ ,  $\beta_{\min}$ ,  $\gamma_{\min}$  (завышенный биотический потенциал), получим интервал, например, для нормы выпуска:  $\rho_{\min} \leq \rho \leq \rho_{\max}$ , который и будет являться требуемой оценкой. Ширина полученного интервала определяется, конечно, тем, насколько велики промежутки изменения исходных данных. Однако не в меньшей степени она будет зависеть и от задаваемых значений величин  $k$  и  $T$ , что позволяет исследовать эффективность и оценить надежность применения метода половой стерилизации насекомых.

### 3. ОПТИМАЛЬНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТЬЮ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ ПОПУЛЯЦИЙ

Как указывалось во введении, в применении к биологическим системам, какими являются популяции (совокупности особей данного вида) и биоценозы (совокупности популяций), задачи оптимального управления формулируются в основном как задачи о максимальной продуктивности популяции либо биоценоза или о сборе максимального урожая [7—9]. В данном разделе предлагаются постановка и решение на основе принципа максимума Понтрягина [10, 11] задачи синтеза оптимального управления численностью популяций [8].

Изменение численности популяции, отражающее естественно-биологические процессы размножения и гибели особей, обычно описывается уравнением вида:  $dN/dt = g(N, t) \cdot N = f(N, t)$ , где  $N(t) \geq 0$  — численность популяции в момент времени  $t$ . Скорость свободного развития популяции  $f(N, t)$  принимается пропорциональной численности  $N(t)$ , а удельная скорость роста  $g(N, t)$  учитывает зависимость рождаемости и смертности особей от различных факторов (влияние среды, влияние факторов, зависящих от численности: конкуренции особей за пищу, ограниченности территории и т. д.). В конкретных, наиболее часто используемых моделях функция  $g(N, t)$  имеет вид:  $g(N, t) = \alpha - \beta = \epsilon$  — экспоненциальное развитие,  $g(N, t) = \alpha - \gamma \cdot N$  — развитие с насыщением (по «логистической» кривой),  $g(N, t) = \alpha - \kappa / (\delta - N)$  — развитие с насыщением,  $g(N, t) = \alpha - \gamma \cdot \ln N$  и др. Здесь  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\epsilon$  — коэффициенты рождаемости, естественной смертности и выживаемости соответственно,  $\gamma$ ,  $\kappa$  — коэффициенты конкурентоспособности.

Вводя управление  $u(t)$  — скорость искусственного изъятия особей из популяции, получим:

$$\frac{dN}{dt} = g(N, t) \cdot N - u(t). \quad (3.1)$$

Ограниченность имеющихся ресурсов, используемых при сборе урожая, определяет область  $U$  допустимых управлений:

$$0 \leq u \leq u^+, \quad (3.2)$$

где  $u^+$  — максимальная возможная скорость сбора урожая.

Под продуктивностью популяции будем понимать общий доход (в денежном или натуральном выражении), получаемый от сбора урожая за время  $t$ , который можно представить в виде функционала

$$P(t) = \int_0^t c(t) u(t) dt, \quad (3.3)$$

где величина  $c(t)$  имеет смысл цены единицы собираемой продукции или биомассы, содержащейся в единице продукции. Задача оптимизации сбора урожая (в том числе и задача максимизации продуктивности популяции) сводится к отысканию управления  $u(t)$  из области допустимых значений (3.2), переводящего в силу (3.1) популяцию из заданного начального состояния  $N(0) = N_0$  в заданное конечное состояние  $N(T) = N_T$  и обеспечивающего экстремум функционала в заданный конечный момент времени  $T$ . В случае когда критерием является  $\max P(T)$ , введением новой переменной  $I(t) = -P(t)$  получим требование  $I(T) = \min$ .

Дифференцируя (3.3) по времени, получим эквивалентную систему:

$$\begin{cases} \dot{I} = -c(t) \cdot u, \\ \dot{N} = g(N, t) N - u \end{cases} \quad (3.4)$$

с граничными условиями на переменные:

$$\left. \begin{aligned} I(0) = 0, & \quad I(T) = \min, \\ N(0) = N_0, & \quad N(T) = N_T \end{aligned} \right\} \quad (3.5)$$

и ограничением на управление (3.2).

В случае когда управление  $u(t)$  не является безынерционным, этот факт можно учесть путем введения дополнительного уравнения  $du/dt = v$  с ограничением на новое управление  $v(t)$ :

$$v^- \leq v(t) \leq v^+, \quad (3.6)$$

где  $v^+$  и  $v^-$  — максимальное и минимальное допустимые ускорения

при сборе урожая. Тогда эквивалентная система примет вид:

$$\begin{cases} \dot{I} = -c(t) \cdot u, \\ \dot{N} = g(N, t) \cdot N - u, \\ \dot{u} = v. \end{cases} \quad (3.7)$$

Граничные условия будут следующими:

$$\left. \begin{aligned} I(0) = 0, \quad I(T) = \min, \\ N(0) = N_0, \quad N(T) = N_T, \\ u(0) = 0. \end{aligned} \right\} \quad (3.8)$$

Если же условия (3.2) и (3.6) действуют одновременно, то (3.2) совместно с неравенством  $N(t) \geq 0$  ограничивают значения фазовых координат полосой в положительном квадранте.

Сформулированные задачи оптимального управления продуктивностью популяций в такой постановке могут быть решены с помощью принципа максимума Понтрягина [10, 11]. Особенности, возникающие из рассмотрения различных конкретных задач (задание граничных условий и ограничений на фазовые координаты и управления, автономность или неавтономность эквивалентной системы, задание времени сбора урожая и т. д.), обуславливают использование принципа максимума в соответствующей формулировке.

Остановимся более подробно на случаях, когда  $c(t) = \text{const}$  и  $g(N, t) = g(N)$ , т. е. системы (3.4) и (3.7) являются автономными.

**Ограничение на скорость.** Рассмотрим вначале систему

$$\left. \begin{aligned} \dot{I} &= -c \cdot u, \\ N &= g(N)N - u \end{aligned} \right\}$$

с условиями (3.5) и (3.2). Используя принцип максимума для автономных систем с заданным временем и закрепленными концами, составим функцию Гамильтона:

$$H = -\psi_0 c u + \psi_1 [g(N)N - u] = \psi_1 g(N)N - u (\psi_0 c_1 + \psi_1). \quad (3.9)$$

Функции  $\psi_0(t)$  и  $\psi_1(t)$  удовлетворяют сопряженной системе:

$$\left. \begin{aligned} \dot{\psi}_0 &= -\frac{\partial H}{\partial I} = 0; \quad \psi_0 = \text{const} \leq 0; \\ \dot{\psi}_1 &= -\frac{\partial H}{\partial N} = -\psi_1 \frac{\partial f}{\partial N} \quad \psi_1(t) = A_0? \end{aligned} \right\} \quad (3.10)$$

Из (3.9) видно, что  $H$  — линейная функция  $u$ , поэтому оптимальным управлением  $u(t)$ , определяемым из условия  $\max_{u(t) \in U} H$ , яв-



ляется управление релейного типа с числом переключений равным числу перемен знака функции переключения:

$$\varphi(t) = \psi_0 c + \psi_1(t). \quad (3.11)$$

Моменты переключения находятся из условия

$$\varphi(t) = 0. \quad (3.12)$$

Знак функции переключения определяет управление:

$$u(t) = \begin{cases} u^+ & \text{при } \varphi(t) < 0 \\ 0 & \text{при } \varphi(t) > 0. \end{cases} \quad (3.13)$$

Условие  $u(t) = 0$  соответствует свободному росту популяции; при  $u(t) = u^+$  осуществляется сбор урожая с максимальной возможной скоростью.

Проверим наличие в системе особых управлений, т. е. управлений, при которых соотношение (3.12) выполняется на некотором, отличном по длительности от нуля непрерывном интервале времени  $(t_1, t_2)$ . Дифференцируя (3.11) с учетом (3.10) и (3.12), получим для этого интервала времени

$$\dot{\varphi} = \dot{\psi}_1 = -\psi_1 \frac{\partial f}{\partial N} = c\psi_0 \cdot \frac{\partial f}{\partial N} = 0. \quad (3.14)$$

Поскольку по основной теореме принципа максимума функции  $\psi_0$  и  $\psi_1$  не могут одновременно обращаться в нуль при оптимальном управлении, то  $\psi_0 \neq 0$ . Действительно, в противном случае из (3.12) следует, что и  $\psi_1 = 0$ , что противоречит указанной теореме. Следовательно, либо  $\partial f / \partial N = 0$ , либо особое управление отсутствует. В первом случае мы получили условие непрерывного сбора урожая в точке  $N^* = \text{const}$ , соответствующей экстремальной скорости свободного роста популяции  $u^* = f(N^*)$ , где  $N^*$  определяется из условия  $\frac{\partial f}{\partial N} \Big|_{N=N^*} = 0$ . Во втором случае, когда  $\partial f / \partial N \neq 0$  ни при каких  $N$ , оптимальным будет релейное управление (3.13) не более чем с одним переключением, момент которого определяется из (3.12).

Если в качестве дополнительных ограничений в задаче оптимизации продуктивности популяции выступают заданное число участков непрерывного сбора урожая  $n$  или суммарная длительность этих участков, то, разбивая рассматриваемый промежуток времени  $(0, T)$  на интервалы длительностью  $\tau_i = t_i - t_{i-1}$ , из (3.12) и (3.10), опуская выкладки, получим для моментов переключения  $t_i$  уравнения:

$$\int_0^{t_i} \frac{\partial f}{\partial N} dt = \ln \left| \frac{\psi_0 c}{A_0} \right|, \quad (i = \overline{1, n}). \quad (3.15)$$

Вычитая из каждого последующего уравнения предыдущее, получим для последовательных моментов переключений:

$$\left. \begin{aligned} \int_0^{t_1} \frac{\partial f}{\partial N} dt &= \ln \left| \frac{\psi_{0c}}{A_0} \right| \\ \int_{t_{i-1}}^{t_i} \frac{\partial f}{\partial N} dt &= 0 \quad (i = 2, 3, \dots, n) \end{aligned} \right\}. \quad (3.16)$$

Так как на интервалах разбиения  $u = \text{const}$  и численность является монотонной функцией, проинтегрируем (3.16). Соотношения между значением скорости свободного роста  $f(N)$  в конце и в начале каждого участка (сбора урожая или свободного роста) имеют вид:

$$\left. \begin{aligned} f(N(t_1)) &= \left| \frac{\psi_{0c}}{A} \right| \cdot f(N_0) \\ f(N(t_i)) &= f(N(t_{i-1})) \quad (i = 2, 3, \dots, n) \end{aligned} \right\}. \quad (3.17)$$

Таким образом, точки пересечения прямой  $f(N) = \text{const} = |\psi_{0c}/A_0| \cdot f(N_0)$  с заданной функцией  $f(N)$  определяют численность популяции в моменты переключений  $N(t_i)$ . Можно показать, что условие (3.17) при  $n \rightarrow \infty$  эквивалентно наличию в системе особого управления в точке  $N^*$ , где  $\frac{\partial f}{\partial N} \Big|_{N=N^*} = 0$ .

Для случая когда  $f(N) = \alpha N - \gamma N^2$  (рост численности по «логистической» кривой), условия переключений (3.17) приводят к симметрии крайних значений численности  $N(t)$  (относительно уровня  $N^* = \alpha/2\gamma$ ) на каждом участке, кроме первого и последнего:

$$\mu_i + \mu_{j-1} = \frac{\alpha}{\gamma}, \quad (i = 2, 3, \dots, n), \quad (3.18)$$

где  $\mu_i = N(t_i)$ . Условия сопряжения соседних участков приводят к циклическому сбору урожая ( $\mu_1 = \mu_3 = \dots = \mu_{n-1}$ ;  $\mu_2 = \mu_4 = \dots = \mu_n$ ) на интервале времени от  $t_1$  до  $t_n$ , где  $t_1$  и  $t_n$  — первый и последний моменты переключения. При этом длительность одного цикла  $\tau^u = \tau^p + \tau^c$ , где  $\tau^p$  — длительность участка свободного роста, а  $\tau^c$  — длительность участка сбора урожая. Приведем окончательные формулы для  $\tau^p$  и  $\tau^c$ :

$$\left. \begin{aligned} \tau^p &= \frac{2}{\alpha} \ln \left( \frac{\alpha}{\gamma \mu_2} - 1 \right) = -\frac{2}{\alpha} \ln \left( \frac{\alpha}{\gamma \mu_1} - 1 \right) \\ \tau^c &= -\frac{4}{\sqrt{\Delta}} \text{arctg} \left[ \frac{2\gamma}{\sqrt{\Delta}} \left( \frac{\alpha}{2\gamma} - \mu_1 \right) \right] \end{aligned} \right\}, \quad (3.19)$$

где  $\Delta = 4\gamma u^+ - \alpha^2 > 0$ .

Как видно из (3.19), условия физической реализуемости  $\tau > 0$  допускают наличие участков сбора урожая в оптимальном цикли-

ческом режиме только при начальных значениях численности  $\mu_1 = \mu_3 = \dots = \mu_n > \alpha/2\gamma$  и участков свободного роста при  $\mu_2 = \mu_4 = \dots = \mu_n < \alpha/2\gamma$ . Дополнительными условиями для определения значения численности популяции  $\mu_1(t_1)$  и момента времени  $t_1$  являются соотношение  $\tau^0 + 2n\tau^n + \tau^T = T$  и граничное условие на правом конце  $N(T) = N_T$ . Первый участок  $(0, t_1)$  будет участком свободного роста при  $N_0 < \alpha/2\gamma$  или участком сбора урожая при  $N_0 > \alpha/2\gamma$ .

**Ограничение на ускорение.** Рассмотрим систему

$$\left. \begin{aligned} \dot{I} &= -c \cdot u \\ \dot{N} &= g(N)N - u \\ \dot{u} &= v \end{aligned} \right\} \quad (3.7')$$

с условиями (3.8) и (3.6). Составим функцию Гамильтона:

$$H = -\psi_0 c u + \psi_1 [g(N)N - u] + \psi_2 v = \psi_1 g(N)N - u(\psi_0 c + \psi_1) + v \psi_2, \quad (3.20)$$

где функции  $\psi_0(t)$ ,  $\psi_1(t)$  и  $\psi_2(t)$  удовлетворяют сопряженной системе:

$$\left. \begin{aligned} \dot{\psi}_0 &= -\frac{\partial H}{\partial I} = 0 \\ \dot{\psi}_1 &= -\frac{\partial H}{\partial N} = -\psi_1 \frac{\partial f}{\partial N} \\ \dot{\psi}_2 &= -\frac{\partial H}{\partial u} = \psi_0 c + \psi_1 \end{aligned} \right\} \quad (3.21)$$

Откуда  $\psi_0 = \text{const} (\leq 0$  — по условиям принципа максимума),

$$\left. \begin{aligned} \psi_1(t) &= A_0 e^{-\int_0^t \frac{\partial f}{\partial N} dt} \\ \psi_2(t) &= \psi_0 c t + \int_0^t \psi_1(t) dt + D_0 \end{aligned} \right\}, \quad (3.22)$$

где  $A_0$  и  $D_0$  — произвольные постоянные.

Управление  $v$  входит в  $H$  линейно, поэтому, как и ранее, оптимальным будет управление релейного типа:

$$v(t) = \begin{cases} v^+ & \text{при } \psi_2(t) > 0 \\ v^- & \text{при } \psi_2(t) < 0 \end{cases}$$

с функцией переключения  $\psi_2(t)$ . В моменты переключения

$$\psi_2(t) = 0. \quad (3.23)$$

Условие  $v(t) = v^+$  соответствует ускоряющемуся сбору урожая с максимальной возможной скоростью разгона; при  $v(t) =$

$= v^-$  — осуществляется замедляющийся сбор урожая с максимально возможной скоростью торможения. Нетрудно показать, что наличие участка особого управления, как и ранее, соответствует условию непрерывного сбора урожая с постоянной скоростью в точке экстремальной скорости свободного роста популяции. В случае же когда  $\partial f/\partial N \neq 0$  ни при каких  $N$ , в системе будет конечное число переключений, моменты которых определяются из (3.23).

#### 4. ОПТИМИЗАЦИЯ ПОЛОВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

В настоящем разделе обсуждается математическая модель динамики возрастного состава и численности популяции, отражающая протекающие в ней естественнобиологические процессы (размножение, старение, гибель), и на ее основе дается постановка и рассматривается метод решения задачи оптимизации возрастной структуры популяции.

В качестве критерия оптимальности при управлении естественными (развивающимися без вмешательства человека) и искусственными популяциями (стадами) могут быть использованы как экономические показатели, так и показатели «валового типа». К экономическим показателям должны быть отнесены такие, как прибыль, получаемая от эксплуатации популяции за рассматриваемый период времени, себестоимость получаемого от популяции продукта, затраты на содержание популяции и т. п. «Валовые» показатели характеризуют выход определенного вида продукта, производимого популяцией, например шерсти, мяса, молока, яиц, шкур и т. д. Именно зависимость этих показателей от возраста и пола особей приводит к необходимости использования модели динамики половозрастной структуры популяции при решении задачи оптимизации. При этом сама задача оптимизации, сформулированная как некоторая задача математического программирования, включает в себя как составную часть, а точнее, в качестве ограничений уравнения предлагаемой модели. О других дополнительных ограничениях небиологического характера будет сказано ниже.

Введем функцию  $f(x, t)$  — плотность численности особей возраста  $x$  в момент времени  $t$ , определенную так, что численность

особей возраста от  $x_1$  до  $x_2$  в момент времени  $t$  есть  $\int_{x_1}^{x_2} f(x, t) dx$

для всех  $x_2 \geq x_1 \geq 0$ . Процесс старения и смертность могут быть описаны уравнением типа уравнения неразрывности:

$$\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial f}{\partial t} = -d_1(x, t) - u(x, t), \quad (4.1)$$

где  $d_1(x, t)$  — коэффициент естественной смертности,  $u(x, t)$  — интенсивность изъятия особей из популяции ( $u \geq 0$ ). Для рож-

даемости имеем:

$$f(0, t) = \int_A^B \alpha(x, t) f(x, t) dx, \quad (4.2)$$

где  $f(0, t)$  — плотность новорожденных в момент времени  $t$ ;  $\alpha(x, t)$  — коэффициент рождаемости;  $A, B$  — начало и конец репродуктивного периода. Системы (4.1) и (4.2) полностью описывают динамику возрастного состава бесполой популяции, если задано начальное распределение  $f(x, 0)$ .

Для двуполой популяции соотношения (4.1) и (4.2), относящиеся к особям женского пола, останутся в силе, если принять, что процесс размножения не лимитируется недостатком самцов, т. е. коэффициент рождаемости  $\alpha$  не зависит от численности особей мужского пола.

Уравнения, описывающие динамику возрастной плотности самцов  $g(x, t)$ , имеют аналогичный вид<sup>1</sup>:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial g}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial t} &= -d_2(x, t)g(x, t) - v(x, t) \\ g(0, t) &= \int_A^B \beta(x, t)f(x, t)dx \end{aligned} \right\}, \quad (4.3)$$

где  $d_2(x, t)$  — коэффициент естественной смертности самцов;  $g(0, t)$  — плотность новорожденных;  $\beta(x, t)$  — коэффициент рождаемости;  $v(x, t)$  — интенсивность изъятия самцов ( $v \geq 0$ ). Иногда можно принять независимость коэффициентов рождаемости и естественной смертности от пола ( $d_1 = d_2, \alpha = \beta$ ).

В общем случае рассматриваемую задачу оптимизации можно сформулировать следующим образом: требуется найти такую половозрастную структуру популяции, которая обеспечивает заданный характер воспроизводства популяции, удовлетворяет некоторым дополнительным условиям, вытекающим из конкретной постановки задачи, и является оптимальной по отношению к одному из критериев, перечисленных выше. Говоря о дополнительных условиях, мы здесь имеем в виду ограничения, не относящиеся непосредственно к процессу воспроизводства, например ограничение на общую численность популяции, на затраты по содержанию популяции, ограничения по кормовому балансу и т. д. Эти условия для каждого типа используемого ресурса можно представить в виде:

$$W = \int_0^T \int_0^D (\rho_1 f + \rho_2 g) dx dt \leq W^*, \quad (4.4)$$

<sup>1</sup> Более подробный вывод и качественное исследование модели см. в [12]. Дискретную модель динамики возрастной структуры и ее исследование см. в [13, 14].

где  $\rho_1(x, t)$  и  $\rho_2(x, t)$  — интенсивности потребления ресурса особями женского и мужского пола возраста  $x$  в момент времени  $t$ ;  $W^*$  — общий запас ресурса на рассматриваемый период времени длительностью  $T$ ;  $D$  — предельный возраст особей.

Оптимизируемый функционал является линейным, если в качестве критерия выбраны максимум прибыли от эксплуатации популяции, минимум затрат на ее содержание и максимум получаемого продукта. Например, для прибыли имеем:

$$I = \int_0^T \int_0^D [c_\mu(\mu_1 u + \mu_2 v) + c_v(v_1 f + v_2 g) - c_x(f + g)] dx dt, \quad (4.5)$$

где все величины под знаком интеграла зависят, вообще говоря, от возраста  $x$  и времени  $t$ ; коэффициенты  $\mu_1$ ,  $\mu_2$ ,  $v_1$  и  $v_2$  — показатели продуктивности;  $c_v$  и  $c_\mu$  — соответствующие цены;  $c_x$  — коэффициент затрат на содержание популяции. Видно, что величина функционала  $I$  складывается из дохода, получаемого от эксплуатации живущих особей и особей, изымаемых из процесса воспроизводства. Вид функционала для других упомянутых критериев может быть получен соответствующим выбором коэффициентов  $c$ . Управлениями в данной задаче оптимизации являются функции  $u(x, t)$  и  $v(x, t)$ . Характер воспроизводства популяции приводит к различным режимам динамики половозрастной структуры, из которых мы рассмотрим три наиболее типичных.

*Оптимизация в стационарном режиме.* В этом случае все величины, входящие в функционал, и ограничения не зависят от времени. Уравнения (4.1) — (4.3) примут вид:

$$\begin{aligned} \frac{df}{dx} &= -d_1 f - u, & \frac{dg}{dx} &= -d_2 g - v, \\ f(0, t) &= \int_A^B \alpha(x) f(x) dx, & g(0, t) &= \int_A^B \beta(x) g(x) dx. \end{aligned}$$

*Оптимизация в периодическом режиме.* Здесь учитывается то обстоятельство, что все параметры модели оптимизации могут быть периодическими функциями времени (сезонность размножения, цен, продуктивности и т. д.). При этом следует в системы (4.1—4.3) ввести дополнительные ограничения:  $f(x, 0) = f(x, T)$ ,  $g(x, 0) = g(x, T)$ , где  $T$  — рассматриваемый период.

*Оптимизация переходного процесса.* Такая постановка задачи соответствует выбору оптимального управления, переводящего популяцию с одного режима эксплуатации (стационарного или периодического) на другой за заданное время. Здесь в качестве дополнительных ограничений задаются начальная и конечная половозрастные структуры популяции:

$$\begin{aligned} f(x, 0) &= f_0(x), & f(x, T) &= f_T(x), & g(x, 0) &= g_0(x), \\ g(x, T) &= g_T(x). \end{aligned}$$

Сформулированная выше модель оптимизации может быть сведена к конечномерной задаче линейного программирования приближенной заменой интегральных выражений конечными суммами, а дифференциальных уравнений — конечно-разностными соотношениями. Выбор способа дискретизации как по возрасту, так и по времени обуславливается требованиями точности решения и характером изменения параметров модели. При этом, естественно, выделяются наиболее характерные для данной популяции возрастные группы. Разумеется, дискретизация осуществляется также на основе возможностей используемой программы для решения задачи линейного программирования.

В качестве примера остановимся на возрастной структуре искусственной популяции — стада крупного рогатого скота. Ясно, что задача оптимизации структуры стада является только одной из задач внутрихозяйственного планирования, тесно связанной с решением вопросов оптимального сочетания отраслей, оптимизации развития кормовой базы и рядом других вопросов планирования сельскохозяйственного производства. Различные конкретные постановки позволяют определить оптимальную специализацию хозяйства (молочное или мясное направление и др.), оптимальный оборот стада в заданных условиях, т. е. оптимально управлять возрастной структурой и численностью стада. Полученные решения (оптимальная структура стада) далее могут быть использованы при построении моделей оптимизации сочетания отраслей в хозяйстве, и путем итеративного решения обеих моделей могут быть получены окончательные данные по структуре стада и кормовой базе. Задачи оптимизации возрастной структуры стада могут представлять практический интерес не только в рамках системы моделей внутрихозяйственного планирования, но и при планировании на более высоких уровнях (район, область). Это особенно существенно при определении перспективных планов развития животноводства в данном экономическом районе и при достаточно жестких ограничениях на производство продукции.

Расчеты по предлагаемой модели оптимизации в двух постановках (стационарный и периодический режимы) проводились по данным совхоза им. Дзержинского Ленинградской области. Учитывались ограничения по плану производства мясной и молочной продукции, по затратам на содержание стада. Оптимизация проводилась по критерию максимума прибыли. Для оптимизации переходного процесса — на уровне области — задача решалась по данным Ленинградского областного управления сельского хозяйства. При решении последней задачи в качестве конечной структуры стада области в 1975 г. принималась структура, оптимальная в смысле стационарной постановки.

Расчеты проводились по программе «Симплекс-метод» [15] на машине БЭСМ-4. Размерность матриц в задачах линейного программирования в трех постановках при различных вариантах дискретизации находилась в пределах от  $30 \times 50$  до  $150 \times 300$

(первая цифра — число ограничений), а время счета одного варианта — от 2 минут до 1 часа соответственно. Результаты расчетов при сравнении их с реально сложившейся половозрастной структурой стада показали, что оптимизация может дать увеличение прибыли от эксплуатации стада на  $5 \div 7\%$ . Таким образом, предлагаемая модель оптимизации может быть реализована в применении к различным задачам управления половозрастной структурой и численностью эксплуатируемых популяций, к задачам определения сезонных цен на продукцию и их влияния на структуру популяций и т. п.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Серебровский А. С.— Зоол. ж., 1940, 19, вып. 4, 618.
2. Berryman A. A.— Canad. Entomol., 1967, 90, 858.
3. Knipling E. F. Principles of insect chemosterilization, G. C. Labreque, C. N. Smith (Eds). N. Y., 1968.
4. Базыкин А. Д.— Ж. общ. биол., 1967, 38, 463.
5. Алексеев В. Н., Гинзбург Л. Р.— Ж. общ. биол., 1969, 30, 616.
6. Вронский М. Д.— Ж. общ. биол., 1971, 32, 287.
7. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., «Мир», 1971.
8. Свирижев Ю. М., Елизаров Е. Я. Математическое моделирование биологических систем. М., «Наука», 1972.
9. Менишуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. М., «Наука», 1971.
10. Болтянский В. Г. Математические методы оптимального управления. М., Физматгиз, 1966.
11. Лейтман Дж. Введение в теорию оптимального управления. М., «Наука», 1968.
12. Гинзбург Л. Р.— Проблемы кибернетики, 1970, вып. 23, с. 261.
13. Leslie P. H.— Biometrika, 1945, 1, 30.
14. Зубер И. Е., Колкер Ю. И., Полуэктов Р. А.— Проблемы кибернетики, 1972, вып. 25, с. 129.
15. Андреева М. М.— В сб.: Оптимальное планирование, вып. 4. Новосибирск, 1966, с. 5.



# МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ КЛЕТОЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

И. А. ШВЫТОВ

## 1. О СВОЙСТВАХ КЛЕТОЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

В настоящее время нашло широкое признание представление о том, что все одноклеточные организмы, в том числе и бактерии, обладают целым рядом признаков и свойств, сходных с клетками высших организмов [4, 18—19, 25—26].

Мы будем употреблять термины «клетка» в отношении как соматических клеток, так и микроорганизмов, «клеточная популяция» — применительно к совокупности однотипных клеток. В настоящей работе рассматриваются лишь популяции клеток, взвешенных в питательном растворе.

Следует различать рост в точном смысле этого слова, выражающийся в увеличении размеров клетки, и рост целой культуры (клеточной популяции), под которым подразумевается увеличение ее суммарной биомассы не только за счет роста клеток, но и за счет их размножения (путем деления, почкования, спорообразования и т. д.) [14, 48]. Под развитием клетки понимают изменение ее морфофизиологических свойств в процессе прохождения жизненного цикла.

Основным показателем роста культуры считают величину прироста биомассы (урожай). Биомассу культуры измеряют и выражают по-разному: весовыми единицами, количеством азота или углерода, содержащегося во всей массе клеток, и численностью клеток.

Можно выделить два характерных типа культивирования клеточной популяции: периодическое и непрерывное. Периодическое культивирование соответствует обычному выращиванию клеток в замкнутом объеме. В течение лаг-фазы, наступающей после высева клеток в свежую среду, удельная скорость роста численности (отношение скорости роста к общему числу клеток) постепенно повышается. Достигнув максимума, она в течение некоторого времени держится почти на одном уровне, и биомасса популяции возрастает по экспоненциальной кривой. Этот период называется логарифмической фазой роста. В дальнейшем удельная скорость роста начинает постепенно уменьшаться, пока не достигнет нуля.

Отсутствие видимого роста в этой новой фазе вызвано, с одной стороны, переходом клеток в покоящееся состояние, а с дру-

гой, — установлением подвижного равновесия между рождением и отмиранием клеток.

В заключительной фазе клетки отмирают и биомасса культуры уменьшается. Таким образом, рост культуры распадается на четыре основные фазы: лаг-фазу, логарифмическую, стационарную и фазу вымирания.

При непрерывном культивировании общая численность клеток в популяции остается более или менее постоянной. Это связано с тем, что часть клеток непрерывно удаляется, а убыль их компенсируется образованием новых клеток. На короткий срок такое равновесие устанавливается во время стационарной фазы роста обычных культур.

В значительно более четкой форме это наблюдается в проточных культурах с непрерывно обновляемой средой. Нечто подобное происходит и в природных условиях (в почве, водоемах), где наряду с размножением микроорганизмы вымирают или поедаются протистами. Если при этом численность клеток и не остается строго постоянной, то изменяется крайне медленно в связи с сезонной или суточной цикличностью условий обитания.

Перейдем к рассмотрению математических моделей динамики численности клеточных популяций, описывающих процессы роста при периодическом и непрерывном культивировании.

## 2. ДЕТЕРМИНИРОВАННЫЕ МОДЕЛИ РОСТА КЛЕТОЧНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

При построении математических моделей роста клеточной популяции обычно вводят в рассмотрение переменную величину  $X(t)$ , зависящую от времени, которая означает число клеток в момент  $t$  в бактериальной колонии или концентрацию взвеси клеток в питательном растворе. Простейшее дифференциальное уравнение, описывающее динамику популяции в логарифмической фазе роста, имеет вид [70]:

$$\frac{dX}{dt} = k \cdot X, \quad (1)$$

где  $k$  — удельная скорость роста численности.

Для синхронной популяции имеем:

$$X_{n+1} = (1 + k \cdot \Delta t) \cdot X_n, \quad (2)$$

где  $X_n$  — численность в  $n$ -м поколении, а  $\Delta t$  — время генерации. Кривая роста численности популяции — решение уравнения (1) — имеет вид:

$$X(t) = X(0) \cdot e^{k \cdot t}. \quad (3)$$

Такая зависимость, как правило, описывает реальную ситуацию лишь на ограниченном промежутке времени — в фазе логарифмического роста. Уравнение Ферхюльста — Пирла [55, 82] является

наиболее распространенным обобщением предыдущей модели. Оно учитывает влияние лимитирующих факторов на динамику численности клеточной популяции.

$$\frac{dX}{dt} = (k - \varepsilon \cdot X) \cdot X. \quad (4)$$

Через  $\varepsilon > 0$  обозначен коэффициент, характеризующий степень влияния лимитирующих факторов. Решение этого уравнения имеет вид:

$$X(t) = \frac{X(0) \cdot k \cdot e^{k \cdot t}}{k - \varepsilon \cdot X(0) + X(0) \cdot \varepsilon \cdot e^{k \cdot t}}. \quad (5)$$

Это соотношение отражает черты начального логарифмического роста, фазы линейного роста и фазы насыщения.

В работе Каперона [52] для описания динамики роста микроорганизмов при ограниченном запасе питания используется уравнение вида:

$$\frac{dX}{dt} = \left( k - \frac{a}{b - X} \right) \cdot X, \quad (6)$$

проводится сравнение уравнений (4) и (6) и делается вывод о возможности более точной аппроксимации экспериментальных кривых роста при использовании уравнения (6).

При учете самоотравления клеточной популяции продуктами собственного метаболизма в уравнение (4) добавляется еще один член, отражающий зависимость общего количества метаболита в популяции от всей ее предыстории. В этом случае уравнение для динамики развития клеточной популяции имеет вид [68]:

$$\frac{dX}{dt} = (k - \varepsilon \cdot X) \cdot X - c \cdot X \cdot \int_0^t f(t - \tau) \cdot X(\tau) d\tau, \quad (7)$$

где  $f(z)$  характеризует накопление и распад вредных метаболитов.

Рассмотрим модели динамики численности, учитывающие возрастную структуру, т. е. распределение клеток по возрастам. Изучается динамика поведения функции  $u(x, t) \Delta x$  — число или концентрация клеток возраста от  $x$  до  $x + \Delta x$  в момент времени  $t$ . Под возрастом клетки будем понимать время, прошедшее с момента ее рождения. Основная система уравнений, описывающая возрастную структуру изолированной популяции в стационарных внешних условиях, имеет вид [7—9]:

$$\begin{cases} \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} + \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} = -d(x) \cdot u(x, t) \\ u(0, t) = \int_0^{\infty} b(x) \cdot u(x, t) dx \\ u(x, 0) = g(x), \end{cases} \quad (8)$$

где  $d(x)$  — коэффициент смертности особой возраста  $x$ ;  $b(x)$  — коэффициент рождаемости;  $g(x)$  — возрастное распределение в начальный момент времени. Общее решение первого уравнения системы (8) можно записать в виде:

$$u(x, t) = \Omega(t - x) \cdot e^{-\int_0^x d(z) dz}, \quad (9)$$

где  $\Omega$  — некоторая произвольная функция. Уравнение для нахождения функции  $\Omega(t)$  сводится к хорошо известному уравнению восстановления:

$$\Omega(t) = f(t) + \int_0^t k(x) \cdot \Omega(t - x) dx. \quad (10)$$

В заключение рассмотрим дискретную модель динамики возрастной структуры, первоначально построенную Лесли [13, 69]. Пусть  $x_n^k$  — численность  $n$ -й возрастной группы в  $k$ -й момент времени;  $b_n$  — коэффициент рождаемости  $n$ -й возрастной группы;  $c_n$  — коэффициент выживаемости при переходе в  $(n + 1)$ -ю группу. Тогда система уравнений имеет вид:

$$x^{(k+1)} = A \cdot x^{(k)}, \quad \text{где} \quad (11)$$

$$A = \begin{vmatrix} b_0 & b_1 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ c_0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & c_1 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & c_{m-1} & 0 \end{vmatrix}, \quad (12)$$

в  $x^{(k)}$  — вектор с компонентами  $x_0^{(k)}, x_1^{(k)}, \dots, x_m^{(k)}$ . Для частного случая клеточной популяции, размножающейся путем однократного бинарного деления, матрица  $A$  имеет следующий вид:

$$A = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 0 & 2 \\ c_0 & 0 & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & c_{m-1} & 0 \end{vmatrix}. \quad (13)$$

Если разбить митотический цикл клетки на какие-либо фазы и обозначить через  $x_n^{(k)}$  — число клеток, находящихся в  $n$ -й фазе развития в  $k$ -й момент времени, то для описания динамики такой популяции можно воспользоваться аналогичной системой уравнений.

Рассмотренные в этом разделе модели роста численности клеточных популяций относятся к классу так называемых детерминированных моделей, т. е. моделей, не учитывающих случайного характера явления. Вполне естественно, что такой подход оправ-

дан лишь в том случае, если есть реальные предпосылки, позволяющие не принимать во внимание случайный характер процесса. В противном случае только стохастические модели, т. е. модели, учитывающие случайный характер производящих явлений, будут вполне адекватны описываемому процессу.

### 3. СТОХАСТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ

Вероятностный подход к математическому моделированию процессов развития биологических популяций вообще и клеточных популяций в частности прекрасно изложен в монографии Харриса [41] и книгах Баруча-Рида, Бартлетта, Феллера [2, 3, 40]. Ниже излагаются только те основные результаты теории случайных процессов в приложении к биологическим популяциям, которые используются в данной работе. Будем рассматривать только такие процессы, в которых предполагается, что различные частицы (клетки) независимо друг от друга производят другие частицы (клетки), например, делением или почкованием. Такие процессы называются ветвящимися. Рассмотрим кратко основные результаты теории дискретных ветвящихся процессов с конечным числом типов частиц [20—22, 35, 36, 46, 47, 54]. Пусть  $T$  является множеством всех  $k$ -мерных векторов-строк с неотрицательными целыми компонентами. Через  $e_i$  ( $1 \leq i \leq k$ ) обозначим вектор,  $i$ -я компонента которого равна единице, а остальные — нулю. Рассмотрим однородный во времени марковский процесс  $Z_0, Z_1, Z_2, \dots$ , состояниями которого являются векторы-строки множества  $T$ . Предположим, что вектор  $Z_0$  всегда задан;  $i$ -ю компоненту  $Z_n^i$ -вектора  $Z_n$  будем рассматривать как число частиц  $i$ -го типа в  $n$ -м поколении. Если  $Z_0 = e_i$ , то  $Z_1$  имеет производящую функцию вероятностей  $f^i(s_1, \dots, s_k)$

$$f^i(s_1, \dots, s_k) = \sum_{r_1, \dots, r_k=0}^{\infty} P^i(r_1, \dots, r_k) \cdot s_1^{r_1} \dots s_k^{r_k}, \quad (14)$$

где  $P^i(r_1, \dots, r_k)$  — вероятность того, что частица типа  $i$  за одно поколение дает  $r_1$  потомков типа 1,  $r_2$  потомков типа 2, ...,  $r_k$  потомков типа  $k$ . Пусть  $M = (m_{ij})$  является матрицей первых моментов, т. е.

$$m_{ij} = \frac{\partial f^i(1, \dots, 1)}{\partial s_j}, \quad i, j = \overline{1, k}. \quad (15)$$

Тогда для математического ожидания вектора  $Z_n$  имеем выражение:

$$E(Z_n | Z_0) = Z_0 \cdot M^n. \quad (16)$$

В дальнейшем через  $E$  будем обозначать математическое ожидание, а через  $D$  — дисперсию. Через  $V_i$  обозначим дисперсию

$DZ_1$ , вычисленную при  $Z_0 = e_1$ , а через  $C_n$  — матрицу  $E(Z_n^i \cdot Z_n^j)$ , вычисленную при любом начальном векторе  $Z_0$ . Для  $C_n$  получен следующий результат:

$$C_n = M^{*n} C_0 M^n + \sum_{j=1}^n M^{*(n-j)} \left[ \sum_{i=1}^k V_i E Z_{i-1}^i \right] M^{n-j}, \quad (17)$$

здесь  $M^*$  — транспонированная матрица.

Зная  $C_n$  и  $E Z_n$ , легко найти и ковариационную матрицу компонента, в которой диагональные члены дадут дисперсию числа частиц  $i$ -го типа в  $n$ -м поколении, т. е.  $DZ_n^i$ .

Рассмотрим вопрос о вычислении вероятности вырождения популяции. Пусть матрица первых моментов  $M$  такая, что она неотрицательна, и существует такое натуральное число  $N$ , что матрица  $M^N$  положительна. Тогда  $M$  имеет положительный характеристический корень  $\rho$ , который является простым и который больше абсолютной величины любого другого характеристического корня. Тогда справедлива следующая теорема: если  $\rho \leq 1$ , то вероятность вырождения  $q = 1$ , если  $\rho > 1$ , то  $0 \leq q < 1$  и  $q$  удовлетворяет уравнению

$$q = f(q), \quad (18)$$

где  $q$  — вектор с компонентами  $q_1, \dots, q_k$ ,  $q_i$  — вероятность вырождения процесса при условии, что он начался с одной частицы  $i$ -го типа,  $f(s)$  — вектор с компонентами  $f^1(s_1 \dots s_k) \dots f^k(s_1 \dots s_k)$ . Следовательно, если рассматривать размножение клеточной популяции как дискретный ветвящийся процесс, в принципе можно найти среднее и дисперсию числа клеток в  $n$ -м поколении, а также вероятность вырождения.

Исследуем непрерывные во времени и дискретные в пространстве состояния стохастические процессы в применении к описанию роста биологических популяций. Рассмотрим модели, использующие дифференциально-разностные уравнения Колмогорова [12, 20]. В 1939 г. Феллер [56] исследовал задачи роста популяции в рамках теории вероятностных процессов. В этой работе впервые систематически рассматривались стохастические модели процессов роста популяции. Целочисленная случайная величина  $X(t)$  использовалась для обозначения размера популяции в момент времени  $t$ , а постулируемый механизм роста популяции выражался через вероятности определенных элементарных событий, происходящих за малые промежутки времени. Большинство таких моделей использует процессы пуассоновского типа, являющиеся простейшими из класса разрывных марковских процессов.

Основной постулат пуассоновского процесса в применении к биологической популяции можно сформулировать так: пусть численность популяции в момент времени  $t$  равна  $x$ , тогда вероятность того, что в интервале  $(t, t + \Delta t)$  число особей в популяции возрастет на единицу, равна  $\lambda(x, t) \Delta t + O(\Delta t^2)$ , где  $\lambda(x, t) > 0$  —

вероятность того, что в интервале времени  $(t, t + \Delta t)$  численность уменьшится на единицу, равна  $\mu(x, t) \Delta t + O(\Delta t^2)$ ,  $\mu(x, t) > 0$ . Вероятность отсутствия изменений в этом интервале времени равна  $1 - [\lambda(x, t) + \mu(x, t)] \Delta t + O(\Delta t^2)$ . Система дифференциально-разностных уравнений Колмогорова имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dP_x(t)}{dt} = \lambda(x-1, t) \cdot P_{x-1} - [\lambda(x, t) + \mu(x, t)] \cdot P_x + \\ \quad + \mu(x+1, t) \cdot P_{x+1} \\ \frac{dP_0(t)}{dt} = \mu(1, t) \cdot P_1 \\ P_{x_0}(0) = 1, \quad x = 1, 2, \dots \end{cases} \quad (19)$$

Здесь  $P_x(t)$  — вероятность того, что к моменту  $t$  численность популяции равна  $x$ , а  $\lambda(x, t)$  и  $\mu(x, t)$  характеризуют соответственно интенсивности размножения и гибели в популяции. В предположении линейной зависимости  $\lambda$  и  $\mu$  от  $x$ , т. е.

$$\begin{cases} \lambda(x, t) = \lambda(t) \cdot x \\ \mu(x, t) = \mu(t) \cdot x, \end{cases} \quad (20)$$

систему (19) исследовал Кендалл [66]. Он нашел в явном виде выражения для производящей функции вероятностей процесса  $F(s, t)$ , математического ожидания  $E$ , дисперсии числа особей в популяции, и для вероятности вырождения  $P_0(t)$

$$F(s, t) = \left[ \frac{\alpha(t) + [1 - \alpha(t) - \beta(t)] \cdot s}{1 - \beta(t) \cdot s} \right]^{x_0}, \quad (21)$$

$$E\{X(t)\} = x_0 \cdot e^{-v(t)}, \quad (22)$$

$$D\{X(t)\} = x_0 e^{-2v(t)} \cdot \int_0^t [\lambda(\tau) + \mu(\tau)] e^{v(\tau)} d\tau \quad (23)$$

$$P_0(t) = \left[ \frac{\int_0^t \mu(\tau) e^{v(\tau)} d\tau}{1 + \int_0^t \mu(\tau) e^{v(\tau)} d\tau} \right]^{x_0}. \quad (24)$$

Для параметров имеют место соотношения:

$$\alpha(t) = 1 - \frac{e^{-v(t)}}{W(t)}, \quad \beta(t) = 1 - \frac{1}{W(t)}, \quad (25)$$

$$v(t) = \int_0^t [\mu(\tau) - \lambda(\tau)] d\tau, \quad (26)$$

$$W(t) = e^{-v(t)} \left[ 1 + \int_0^t \mu(\tau) e^{v(\tau)} d\tau \right]. \quad (27)$$

Многие авторы анализировали различные частные случаи системы (19). Так, например, Джон [63, 64] исследовал свойства квадратичного процесса рождения и гибели, т. е.

$$\begin{cases} \lambda(x, t) = \lambda \cdot (x^2 + \alpha \cdot x) \\ \mu(x, t) = \mu \cdot (x^2 + \alpha \cdot x), \end{cases} \quad (28)$$

где  $\lambda > 0$ ,  $\mu > 0$ ,  $\alpha \geq 0$ . Карлин [65] приводит детальное рассмотрение линейных процессов рождения и гибели с коэффициентами  $\lambda \cdot x + \alpha$  и  $\mu \cdot x + \beta$ . Интересно, что во всех этих моделях коэффициент вариации, определяемый как отношение корня квадратного из дисперсии к математическому ожиданию, с течением времени не стремится к нулю. Предельное значение коэффициента вариации прямо пропорционально  $1/\sqrt{x_0}$ , где  $x_0$  — начальная численность популяции, т. е. коэффициент вариации убывает с ростом начальной численности. Этот факт может служить критерием целесообразности стохастического подхода к конкретным проблемам.

#### 4. ДЕТЕРМИНИРОВАННЫЕ И СТОХАСТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ НЕПРЕРЫВНОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

**Основные принципы непрерывного культивирования.** Процесс непрерывного культивирования может протекать неограниченное время только в том случае, если условия, при которых он осуществляется, сохраняются постоянными в течение всего его хода. Изменение условий приводит к установлению нового равновесного состояния или же процесс прерывается. Постоянство условий культивирования дает возможность сформулировать математические закономерности достижения равновесных состояний в достаточно простой форме. Основы математической теории непрерывной ферментации первоначально были разработаны Моно, Новияком и Сцилардом [72, 81], а в дальнейшем развиты другими авторами [15, 16, 57, 59, 61].

Математическая теория непрерывного культивирования построена на основе изучения кривой роста численности при обычном периодическом процессе. На кривой роста различают несколько фаз в зависимости от скорости роста: фазу приспособления (лаг-фазу), фазу экспоненциального роста, фазу роста с отрицательным ускорением и стационарную фазу. Фаза экспоненциального роста является периодом самого быстрого развития микроорганизмов, когда все питательные вещества присутствуют в избытке и развитие не тормозится продуктами обмена веществ. В замкнутой системе питательные вещества (или одно из них) в конце концов исчерпываются и недостаток их (его) становится лимитирующим фактором роста. Кроме того, накапливаются продукты обмена, тормозящие рост клеток. Принцип непрерывного культивирования заключается в использовании притока свежей



среды и оттока прирастающей части популяции, так что концентрация питательных веществ и продуктов обмена неизменно поддерживается на определенном постоянном уровне, обеспечивающем требуемые физиологические свойства культуры.

Моно [72] занимался исследованием зависимости удельной скорости роста численности  $\mu$  от концентрации субстрата  $S$ , и ему удалось установить приближенное математическое выражение зависимости экспоненциальной скорости роста от концентрации субстрата:

$$\mu = \mu_{\text{макс}} \cdot \frac{S}{(K_S + S)}. \quad (29)$$

Эта формула обнаруживает определенную аналогию с уравнением Михаэлиса — Ментен для ферментативных реакций. На графике получается гиперболическая кривая, и величина  $\mu_{\text{макс}}$  является ее асимптотой. Константа насыщения  $K_S$  равняется концентрации субстрата, при которой удельная скорость роста равна половине максимальной скорости. Концентрация субстрата — не единственный фактор, лимитирующий скорость роста. Н. Д. Иерусалимский [14—17] в своих работах по выращиванию *Propionibacterium schermani* пришел к выводу, что удельная скорость роста зависит от плотности популяции и от концентрации продуктов клеточного метаболизма. По результатам экспериментов им разработана эмпирическая формула, отражающая эту зависимость [17]. Как будет показано ниже, именно вид зависимости удельной скорости роста от различных лимитирующих факторов играет определенную роль в способности клеточной культуры к саморегулированию при непрерывной ферментации. Рассмотрим последовательно основные типы непрерывного культивирования.

*Переход от полунепрерывного культивирования к непрерывному.* При регулярном удалении через определенные промежутки времени части использованной среды и замены ее свежим субстратом кривая изменения численности микроорганизмов в зависимости от времени в рабочем объеме культиватора будет иметь пилообразный вид. Пусть  $\Delta t$  — длительность одного периода, тогда изменение численности за период можно выразить уравнением [57]:

$$X(t_0 + \Delta t) = X(t_0) \cdot e^{\mu \Delta t} \cdot (1 - D \Delta t). \quad (30)$$

Здесь  $\mu$  — удельная скорость роста, а  $D$  — удельная скорость разбавления, определяемая отношением скорости потока среды к рабочему объему культиватора. Из условия  $X(t_0 + \Delta t) = X(t_0)$  находим зависимость  $D$  от  $\mu$  и величины периода  $\Delta t$ :

$$D = \frac{1 - e^{-\mu \Delta t}}{\Delta t}. \quad (31)$$

Устремляя  $\Delta t \rightarrow 0$ , переходим от полунепрерывного процесса культивирования к непрерывному. Для непрерывного процесса

получаем, что  $D = \mu$ . Следовательно, равенство удельных скоростей роста и разбавления обеспечивает непрерывное протекание процесса ферментации.

*Саморегулирование при непрерывном процессе.* Рассмотрим непрерывный процесс, т. е. пусть выполнено условие  $D = \mu$ . Какие изменения произойдут в системе, если установившийся режим будет нарушен изменением скорости разбавления? Подробный разбор этого вопроса был проведен Моно и Гербертом [59, 61, 72]. Когда скорость разбавления становится больше удельной скорости роста, т. е.  $D > \mu$ , число клеток в культиваторе начинает уменьшаться, т. е. микроорганизмы постепенно вымываются. В результате этого повышается концентрация субстрата в ферментере, поскольку уменьшается скорость его утилизации (уменьшается число микроорганизмов). Поскольку  $\mu < \mu_{\text{макс}}$ , то повышение концентрации субстрата положительно влияет на удельную скорость роста, и величина ее возрастает согласно уравнению (29). Когда  $\mu$  станет равной  $D$ , в системе установится новое положение равновесия. В случае уменьшения скорости разбавления  $D$ , число клеток в реакторе будет возрастать, а концентрация субстрата уменьшаться. Следовательно,  $\mu$  будет уменьшаться до тех пор, пока не станет равным  $D$ , и тогда опять установится новое положение равновесия. Из этого вытекает, что непрерывные процессы обладают способностью к саморегуляции. Отметим, что эти рассуждения верны при  $D < \mu_{\text{макс}}$ , в противном случае, т. е. когда  $D \geq \mu_{\text{макс}}$ , микроорганизмы всегда вымываются из культиватора.

*Хемостат и турбидостат.* В зависимости от способа, которым достигается выполнение равенства  $D = \mu$ , процессы непрерывного культивирования делятся на хемостатный и плотностатный (турбидостатный). Термин «хемостат» был предложен Новиком и Сцилардом [80, 81]. В хемостате скорость разбавления  $D$  задается произвольно, а микроорганизмы сами выбирают свою концентрацию и поддерживают свою удельную скорость роста  $\mu$  равной  $D$  (в соответствии с вышеизложенной способностью к саморегулированию). Турбидостат (плотностат) был разработан Брайсоном [49—51], Нортропом [75—78] и Андерсоном [44], создавшими прибор и разработавшими теоретическую основу плотностатного культивирования. В турбидостате задается постоянная концентрация клеток при помощи регулирующего устройства, которое автоматически выбирает соответствующую скорость разбавления  $D$ . Концентрация микроорганизмов в турбидостате обычно регистрируется непосредственно в культиваторе при помощи физических или физико-химических методов. Наиболее часто измеряется оптическая плотность взвеси клеток, иногда применяют косвенный метод измерения, например измерение рН или других величин, связанных с концентрацией микробных клеток [30, 31]. Скорость притока свежей питательной среды регулируется специальным устройством. Как только концентрация клеток достигает заранее выбранной величины, автоматическое устройство открывает приток

свежей среды. Концентрация клеток снижается до величины, при которой автоматическое устройство закрывает приток среды.

*Многоступенчатые системы.* Последовательное соединение нескольких культиваторов приводит к многоступенчатому непрерывному культивированию. Подобная система названа Гербертом [61] многопоточной многоступенчатой. В каждом ферментере имеются свои условия установившегося режима.

*Система с частичной рециркуляцией.* Описанные выше системы могут быть дополнены рециркуляцией определенной части общей численности клеток. Взвесь клеток, выходящая из определенной ступени, концентрируется в непрерывно-поточной центрифуге или в осадочном сосуде. Часть клеток рециркулирует (возвращается из центрифуги) в ту же или в другую (предшествующую) ступень. Оставшийся в центрифуге субстрат вместе с оставшимися клетками вытекает для дальнейшей обработки [80, 85].

**Модели динамики численности микроорганизмов при проточном культивировании.** Основные модели динамики численности микроорганизмов при непрерывном одноступенчатом культивировании построены и частично исследованы во многих работах [24, 30, 31, 33, 39, 67, 71, 83, 86, 88]. Во всех этих моделях используется математический аппарат обыкновенных дифференциальных уравнений. Можно выписать систему дифференциальных уравнений, обобщающую все эти модели:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -D \cdot X + \mu (S_1 \dots S_n) \cdot X \\ \frac{dS_i}{dt} = D \cdot (S_{i0} - S_i) - \frac{1}{y_i} \cdot \mu (S_1 \dots S_n) \cdot X. \end{cases} \quad (32)$$

Здесь приняты следующие обозначения:  $X$  — концентрация микроорганизмов в ферментере;  $S_i$  — концентрация  $i$ -го вещества в ферментере (это может быть субстрат, продукт жизнедеятельности микробов или просто какой-то химический элемент);  $D$  — удельная скорость разбавления;  $S_{i0}$  — концентрация  $i$ -го вещества в подающейся среде;  $y_i$  — коэффициент утилизации  $i$ -го вещества микробами;  $\mu (S_1 \dots S_n)$  — удельная скорость роста численности, которая зависит от  $S_1, S_2, \dots, S_n$ . Домножая  $i$ -е уравнение на  $y_i$ , складывая все уравнения попарно с первым и интегрируя, находим  $n$  независимых интегралов системы. Они имеют вид:

$$X(t) + y_i S_i(t) = \{X(0) + y_i [S_i(0) - S_{i0}]\} e^{-Dt} + y_i S_{i0}, \quad (33)$$

где  $X(0)$  — начальная концентрация клеток в ферментере; а  $S_i(0)$  — начальная концентрация  $i$ -го вещества. Эти интегралы являются уравнениями материального баланса. Выражая из каждого  $i$ -го уравнения (33)  $S_i$  через  $X$  и подставляя в первое уравнение системы (32), можно получить уравнение для  $X(t)$ :

$$\frac{dX}{dt} = -D \cdot X + \Phi(x, t) \cdot X. \quad (34)$$

Все известные динамические модели для хемостата отличаются друг от друга видом функции  $\mu(S_1 \dots S_n)$  и набором переменных  $S_i$ , т. е. набором рассматриваемых веществ.

Когда [67] исследовал динамическую модель для хемостата в предположении, что

$$\mu(S) = \mu_{\max} \cdot \frac{S}{K_S + S}. \quad (35)$$

Система (32) сводилась к двум дифференциальным уравнениям с переменными  $X(t)$  и  $S(t)$ , которые автор изучал на фазовой плоскости методами качественной теории дифференциальных уравнений. Такими же методами исследуется динамика поведения популяции микроорганизмов в хемостате в предположении, что используется ингибиторный субстрат, т. е.

$$\mu(S) = \frac{\mu_{\max}}{1 + \frac{K_S}{S} + \frac{S}{K_i}}. \quad (36)$$

Н. В. Степанова с соавторами [38, 39] исследовала модель динамики непрерывного культивирования анаэробных пропионово-кислых бактерий, скорость размножения которых зависит не только от концентрации субстрата  $S_1$  (лактата), но и от концентрации продуктов брожения  $S_2$  (ацетата), оказывающих ингибирующее действие на культуру. Изучалась система трех уравнений с переменными  $X(t)$ ,  $S_1(t)$  и  $S_2(t)$  в предположении, что

$$\mu(S_1, S_2) = \frac{\mu_{\max} \cdot S_1}{(K_{S_1} + S_1) \cdot (K_{S_2} + S_2)}. \quad (37)$$

Система уравнений исследовалась на аналоговой машине. Как видно из приведенных примеров, знание вида зависимости  $\mu(S_1 \dots S_n)$  является необходимым условием для построения и исследования динамических моделей непрерывной ферментации. Вопросами определения коэффициентов, входящих в уравнения, описывающие процессы непрерывного культивирования, подробно занимались П. И. Николаев, Д. П. Соколов и другие [28, 29].

При плотностатном способе непрерывного культивирования должно выполняться условие  $dX/dt = 0$ ,  $X(t) = X(0)$ . Поэтому система (32) в этом случае примет вид <sup>1</sup>

$$\begin{cases} X(t) = X(0) \\ \mu = D \\ \frac{dS_i}{dt} = D \cdot (S_{i0} - S_i) - \frac{1}{y_i} \cdot \mu \cdot X, \quad i = 1 \dots n. \end{cases} \quad (38)$$

<sup>1</sup> Предполагается, что ни один из субстратов не лимитирует удельной скорости роста  $\mu$ .

Интегрируя каждое  $i$ -е уравнение системы, находим

$$y_i (S_i - S_{i0}) = y_i \left[ S_i(0) - S_{i0} - \frac{1}{y_i} X(0) \right] e^{-Dt} + X(0) \quad (39)$$

или в пределе при  $t \rightarrow \infty$

$$y_i (S_i - S_{i0}) = X(0). \quad (40)$$

Такие соотношения материального баланса для турбидостата изучали И. И. Гительзон и соавторы [10].

Рассмотрим кратко обобщенную модель однопоточного многоступенчатого культивирования (последовательное соединение  $m$  ферментеров). Через  $X_k(t)$ ,  $S_{ik}(t)$ ,  $D_k(t)$  обозначим соответственно концентрацию микроорганизмов, концентрацию  $i$ -го вещества и удельную скорость разбавления в  $k$ -м ферментере.

Система уравнений для многоступенчатого процесса имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dX_k}{dt} = D_k \cdot (X_{k-1} - X_k) + \mu(S_{1k} \dots S_{nk}) \cdot X_k \\ \frac{dS_{ik}}{dt} = D_k (S_{ik-1} - S_{ik}) - \frac{1}{y_i} \mu(S_{1k} \dots S_{nk}) \cdot X_k \end{cases} \quad (41)$$

Стационарные состояния такой системы для некоторых частных случаев изучены Максоном [71]. В результате исследований получены соотношения для равновесных концентраций питательных веществ и микроорганизмов в предыдущем и последующем ферментерах.

**Процессы восстановления популяции на протоке.** В процессе непрерывной ферментации в хемостате или плотностате, как правило, все параметры культивирования поддерживаются на постоянном уровне. Однако в силу каких-либо физико-химических или сугубо технических причин некоторые параметры могут изменяться, что естественно приводит к нарушению процесса ферментации. Многими авторами [33, 73, 87] экспериментально исследовался вопрос о характере поведения культивируемой популяции при резком, скачкообразном изменении одного или нескольких параметров, таких, как удельная скорость разбавления  $D$ , концентрация субстрата  $S$ , температура, интенсивность освещения (для фотосинтезирующих организмов). В результате исследований показано, что после скачкообразного изменения какого-либо параметра возникает переходный процесс, вследствие которого система переходит в новое стационарное состояние (или же процесс ферментации прекращается вообще).

При резком изменении численности культивируемой популяции система, как правило, возвращается в исходное стационарное состояние. Процесс возвращения называют процессом восстановления. Резкое уменьшение числа клеток (в результате их гибели) может быть вызвано, например, сильной дозой радиоактивного излучения или каким-нибудь другим воздействием [5, 32, 34].

Математические вопросы процесса восстановления популяции в хемостате рассмотрены Н. С. Печуркиным. Основная система уравнений имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -D \cdot X + \mu(S_1 \dots S_n) \cdot X \\ \frac{d\tilde{X}}{dt} = -D \cdot \tilde{X} \\ \frac{dS_i}{dt} = D \cdot (S_{i0} - S_i) - \frac{1}{y_i} \mu(S_1 \dots S_n) \cdot X, \quad i = 1 \dots n. \end{cases} \quad (42)$$

С учетом уравнения (34) можно получить систему двух уравнений, описывающую изменение с течением времени числа живых и мертвых микроорганизмов:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -D \cdot X + \Phi(X, t) \cdot X \\ \frac{d\tilde{X}}{dt} = -D \cdot \tilde{X}. \end{cases} \quad (43)$$

Здесь  $X$  — концентрация живых клеток, а  $\tilde{X}$  — концентрация мертвых клеток в ферментере. Н. С. Печуркин исследовал наиболее простые случаи вида функции  $\mu(S_1 \dots S_n)$ , а именно:

$$\begin{aligned} \mu &= \text{const}, \\ \mu &= \mu_{\text{макс}} \cdot \frac{S}{K_S + S}. \end{aligned} \quad (44)$$

Для случаев более сложного вида функции  $\mu(S)$  исследовались только стационарные состояния. Показано, что с течением времени величина  $X(t) + \tilde{X}(t)$ , как правило, проходит через минимум; относительная доля мертвых клеток  $-\frac{\tilde{X}(t)}{(X(t) + \tilde{X}(t))} \rightarrow 0$ , а относительная доля живых клеток  $-\frac{X(t)}{(X(t) + \tilde{X}(t))} \rightarrow 1$ .

По результатам проведенных теоретических и экспериментальных исследований можно сделать следующие выводы: 1) при непрерывном культивировании происходит «самовосстановление» популяции в благоприятных для роста условиях после снятия действия неблагоприятного фактора; 2) основные закономерности процесса восстановления определяются при помощи простой математической модели (32), использующей дифференциальные уравнения. Модель позволяет оценить время восстановления в зависимости от начального состояния популяции и степени ее поражения; 3) процесс восстановления происходит при  $D < \mu_{\text{макс}}$ .

**Автоселекция на протоке.** В популяции микроорганизмов почти всегда присутствуют мутантные формы. Теоретические основы динамики численности микроорганизмов при непрерывной фермен-

тации с учетом мутаций одних форм в другие даются в работах Мозера, Нортропа, Н. С. Печуркина, Кунитца [30, 31, 74, 79].

Система дифференциальных уравнений, описывающая динамику многокомпонентной популяции в хемостате, имеет следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{dX_i}{dt} = -D \cdot X_i - \alpha_i X_i + \mu (S_1 \dots S_m) \cdot X_i + \sum_{j \neq i} \gamma_{ij} X_j \\ \frac{dS_k}{dt} = D \cdot (S_{k0} - S_k) - \sum_{j=1}^n \frac{1}{y_{jk}} \cdot \mu_j (S_1 \dots S_m) \cdot X_j. \end{cases} \quad (45)$$

Здесь  $X_i$  — концентрация клеток  $i$ -го мутантного штамма;  $\alpha_i$  — удельная скорость мутирования  $i$ -го штамма во все остальные;  $\gamma_{ij}$  — удельная скорость мутирования клеток  $i$ -го штамма в  $j$ -й штамм;  $y_{jk}$  — коэффициент утилизации  $k$ -го вещества  $j$ -м штаммом. Подробно исследована только модель с двумя штаммами, одним лимитирующим субстратом и следующим видом зависимости удельной скорости роста численности от  $S$ :

$$\mu(S) = \mu_{\max} \cdot \frac{S}{K_S + S}. \quad (46)$$

В хемостате концентрация лимитирующего субстрата, как правило, невелика, так как удельные скорости роста для обоих штаммов значительно меньше  $\mu_{\max}$ , т. е.  $\mu(S) \approx \frac{\mu_{\max}}{K_S} \cdot S$ .

Исследование системы (45) в указанном частном случае показывает, что с течением времени в культиваторе автоматически происходит отбор в сторону увеличения  $\mu_{\max}/K_S$ , т. е. штамм с максимальным  $\mu_{\max}/K_S$  вытесняет из ферментера все остальные, концентрации которых в конце концов устанавливаются на низких равновесных уровнях. Это следствие из модели подтверждается целым рядом экспериментальных данных.

Теоретические вопросы автоселекции в турбидостате рассмотрены в работах В. Е. Семененко, В. А. Дарга, Л. Н. Цоглина [6, 11, 42, 43]. Культивирование микроорганизмов в турбидостате производится на нелIMITирующих средах, и удельная скорость роста численности микроорганизмов близка к максимальной возможной, т. е.  $\mu \approx \mu_{\max}$ . Как будет показано ниже, ферментация в плотностате приводит к тому, что автоматический отбор идет в сторону увеличения  $\mu_{\max}$ , т. е. штамм с максимальным значением  $\mu_{\max}$  вытесняет из ферментера все остальные. Система уравнений, описывающая динамику многокомпонентной популяции в турбидостате с учетом мутирования одних штаммов в другие, имеет вид:

$$\frac{dX_i}{dt} = \mu_i X_i - D X_i - \alpha_i X_i + \sum_{j \neq i} \gamma_{ij} X_j. \quad (47)$$

Здесь  $X_i$  — концентрация микроорганизмов  $i$ -го штамма. Складывая все уравнения и используя тот факт, что общая численность постоянна, т. е.  $\sum_{i=1}^n X_i = \text{const}$ , получаем:

$$D = \frac{\sum \mu_i X_i}{\sum X_j}, \quad (48)$$

т. е. удельная скорость разбавления равна средней удельной скорости роста численности всей многокомпонентной популяции. Без учета мутирования решение системы (47) имеет вид:

$$X_i(t) = \frac{X_i(0) \cdot e^{\mu_i t}}{\sum_{j=1}^n X_j(0) \cdot e^{\mu_j t}} \cdot \sum_{j=1}^n X_j(0), \quad (49)$$

т. е. с течением времени концентрация микроорганизмов штамма с максимальным  $\mu$  стремится к  $\sum_{j=1}^n X_j(0)$ , а концентрация всех остальных штаммов стремится к нулю. Таким образом, происходит автоматический отбор в сторону увеличения  $\mu$ . С учетом мутирования для случая двухкомпонентной популяции систему (47) исследовал Н. С. Печуркин. В этом случае не происходит полного вытеснения одного штамма другим, а концентрация клеток штамма с меньшей удельной скоростью роста устанавливается на низком равновесном уровне.

**О вероятности вырождения мутантного штамма на протоке.** Вероятностный анализ процесса вымывания или сохранения мутантного штамма на протоке проведен первоначально в работе Пауэлла и далее в работе В. А. Дарга с соавторами [11, 84]. Рассмотрим стохастическую модель развития мутантного штамма на протоке при условии, что процесс начался с одной мутантной клетки. Пусть  $N_0$  — общая численность клеток в культиваторе, постоянная для любого момента времени, а  $\tau_1$  и  $\tau$  — времена генерации соответственно мутанта и исходного штамма. Число клеток, удаляемых из культиватора за  $\tau_1$ , обозначим через  $Q$ . Тогда для вероятности сохранения мутантной клетки в ферментере до ее первого деления  $p$  имеем:

$$p = \left(1 - \frac{1}{N_0}\right)^Q \approx e^{-\frac{Q}{N_0}}, \quad (50)$$

так как  $N_0$  на практике достаточно велико:  $N_0 \sim 10^{12}$ . Если через  $m$  и  $m_1$  обозначить число потомков за одну генерацию, даваемых соответственно основной и мутантной клетками, то для удельных скоростей роста основной и мутантной культур получим:

$$K = \frac{\ln m}{\tau}, \quad K_1 = \frac{\ln m_1}{\tau_1}. \quad (51)$$



Учитывая, что  $Q = K \cdot N_0 \cdot \tau_1$ , для  $p$  получим следующее выражение:

$$p = e^{-\tau_1 \cdot \frac{\ln m}{\tau}} = m^{-\gamma}, \quad \gamma = \tau_1 / \tau. \quad (52)$$

Будем рассматривать развитие мутантного штамма, начавшееся с одной мутантной клетки (т. е. предполагается, что в процессе развития новых мутантов этого типа не образуется), как дискретный ветвящийся процесс с одним типом частиц и с одношаговой производящей функцией  $f(s)$ :

$$f(s) = q + p \cdot s^{m_1}, \quad q = 1 - p. \quad (53)$$

Из общей теории ветвящихся процессов следует, что при  $f'_s(1) \leq 1$ , т. е.  $m_1/m^\gamma \leq 1$ , или, что то же самое, при  $K_1 \leq K$  процесс всегда вырождается. В случае  $f'_s(1) > 1$  вероятность вырождения равна корню уравнения  $s = f(s)$  из интервала  $(0,1)$ . Приближенное значение этого корня находится по формуле:

$$\lambda = \exp \left[ -2 \frac{\frac{m_1}{m^\gamma} - 1}{\left(\frac{m_1}{m^\gamma}\right)^2 \cdot (m^\gamma - 1)} \right]. \quad (54)$$

Легко оценить то критическое значение числа мутантных клеток в ферментере  $r^*$ , начиная с которого с вероятностью  $1 - \varepsilon$  мутантная культура вытеснит основную:

$$r^* = \frac{\left(\frac{m_1}{m^\gamma}\right)^2 \cdot (m^\gamma - 1)}{2 \cdot \left(\frac{m_1}{m^\gamma} - 1\right)} \cdot \ln \frac{1}{\varepsilon}. \quad (55)$$

Основные выводы можно сформулировать так: если удельная скорость роста мутантного штамма меньше или равна удельной скорости роста исходного штамма, то мутантный штамм всегда вымывается из ферментера, если же удельная скорость роста мутантного штамма больше чем у основного, то вероятность вырождения для мутантного штамма меньше единицы и вычисляется по формуле (54).

**Оптимизация процессов непрерывного культивирования.** Развитие теории оптимизации процессов непрерывного культивирования происходит в трех основных направлениях, соответствующих трем различным критериям: увеличению продуктивности системы по выходу биомассы, увеличению выхода какого-либо продукта клеточной ферментации и, наконец, минимизации стоимости производства, определяемой как разность между затратами (на субстрат) и доходом (от получаемого продукта) [1, 23, 24, 27, 45, 53, 58, 60, 62, 89].

Рассмотрим одноступенчатый процесс непрерывной ферментации с лимитированием скорости размножения клеток одним суб-

стратом. Поскольку продуктивность  $P = DX$ , то, используя систему (32), имеем:

$$P = Dy \cdot \frac{\mu_{\max} \cdot S_0 - D \cdot (K_s + S_0)}{\mu_{\max} - D}. \quad (56)$$

В общем случае точка максимальной продуктивности не совпадает с точкой максимума отношения выхода биомассы к концентрации субстрата. Таким образом, максимальная продуктивность всегда связана с повышенной концентрацией субстрата в вытекающей среде. Поэтому следует различать максимум продуктивности и экономический оптимум. Оптимум зависит от стоимости сырья, от возможности использовать в дальнейшем вытекающий вместе со средой субстрат и от эксплуатационных расходов.

В процессе одноступенчатого непрерывного культивирования при некоторых условиях часть клеток подвергают рециркуляции с целью повышения их концентрации в культиваторе и увеличения продуктивности. Концентрацию микробного материала в рециркулируемой части среды повышают при помощи сепарации (в дрожжевом производстве) и путем осаждения (в спиртовом) [1].

Для улучшения использования субстрата применяют схему многоступенчатого культивирования. При этом не использованный в первом ферментере субстрат поступает в следующий ферментер, где еще раз частично утилизируется. Доказано, что такой способ культивирования более экономичен.

Таким образом, начальный этап построения детерминированной теории процессов культивирования близок к завершению. Однако решение целого ряда практически важных проблем требует рассмотрения культивируемой клеточной популяции как случайной управляемой системы. Стохастической же теории процессов культивирования практически не существует. Можно надеяться, что данный обзор в какой-то степени будет стимулировать скорейшее построение стохастической теории процессов непрерывного культивирования и дальнейшее совершенствование детерминированной теории.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Андреев К. П.— I симпозиум по непрерывному культивированию микроорганизмов. Прага, 1958, с. 186.
2. Бартлетт М. С. Введение в теорию случайных процессов. М., ИЛ, 1958.
3. Баруча-Рид А. Т. Элементы теории марковских процессов и их приложения. М., «Наука», 1969.
4. Безбородов А. М. Биосинтез биологически активных веществ микроорганизмами. М., «Медицина», 1969.
5. Векшина Л. К., Коган И. Г., Кудряшов Е. И., Пятыйшев Д. Р., Сакович И. С., Шевченко В. А.— Космическая биология и медицина, 1969, № 5, с. 34.
6. Владимировна М. Г., Семеновна В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М., Изд-во АН СССР, 1962.

7. Гинзбург Л. Р.— Проблемы кибернетики, 1970, вып. 23, с. 261.
8. Гинзбург Л. Р., Полуэктов Р. А.— Труды II Всес. конф. по биосинтезу и биофизике популяций. Красноярск, 1969, с. 236.
9. Гинзбург Л. Р.— Бюлл. научн.-техн. информ. по агр. физ., 1969, № 13, 23.
10. Гительзон И. И., Ковров Б. Г., Терсков И. А.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, серия биол. и мед. наук, 1966, № 8, вып. 2, 3.
11. Дарг В. А., Ковров Б. Г., Лисовский Г. М. Проблемы создания замкнутых экологических систем. М., «Наука», 1967.
12. Заславский Б. Г.— В сб.: Математические методы в биологии и агрофизике. Л., Гидрометиздат, 1971, с. 157.
13. Зубер И. Е., Колкер Ю. И., Полуэктов Р. А.— Проблемы кибернетики, 1972, вып. 25, с. 120.
14. Иерусалимский Н. Д.— В сб.: Физиология и биохимия микроорганизмов. М., Изд-во АН СССР, 1959, с. 20.
15. Иерусалимский Н. Д. Непрерывное брожение и выращивание микроорганизмов. М., Пищепромиздат, 1960.
16. Иерусалимский Н. Д.— I симпозиум по непрерывному культивированию микроорганизмов. Прага, 1958, с. 53.
17. Иерусалимский Н., Геронова Н.— Докл. АН СССР, 1965, 161, 437.
18. Имшенецкий А. А. Строение бактерий. М., Изд-во АН СССР, 1940.
19. Имшенецкий А. А.— Микробиология, 1945, 14, 65.
20. Колмогоров А. Н.— Усп. матем. наук, 1938, 5, 5.
21. Колмогорова А. Н., Севастьянов Б. А.— Докл. АН СССР, 1947, 56, 783.
22. Колмогоров А. Н., Дмитриев Н. А.— Докл. АН СССР, 1947, 56, 7.
23. Максимова Е. А., Устинников Б. А., Максимов В. Н., Федоров В. Д.— Прикл. биохим. и микробиол., 1968, 4, № 4, 373.
24. Малек И. Непрерывное культивирование микроорганизмов, М., «Пищевая пром-сть», 1968.
25. Мейсель М. Н., Корчагин В. Б.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1952, 33, 49.
26. Мейсель М. Н. Функциональная организация дрожжевых организмов. М., Изд-во АН СССР, 1950.
27. Мильво Е. С., Борисова О. К., Работнова И. Л.— Прикл. биохим. и микробиол., 1966, 2, № 4, 409.
28. Николаев П. И., Соколов Д. П.— Прикл. биохим. и микробиол., 1968, 4, 493.
29. Николаев П. И., Соколова Е. А.— Прикл. биохим. и микробиол., 1969, 5, 523.
30. Печуркин Н. С., Позмогова И. Н., Терсков И. А.— Прикл. биохим. и микробиол., 1969, 5, 158.
31. Печуркин Н. С., Позмогова И. Н., Садовская Г. М., Терсков И. А., Гительзон И. И.— Прикл. биохим. и микробиол., 1969, 5, № 4, 409.
32. Родичева Э. К., Гительзон И. И., Терсков И. А.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, серия биол. и мед. наук, 1966, № 12, вып. 3, 33.
33. Сакович В. И., Мелешко Г. И.— Косм. биол. и мед., 1970, № 2, 124.
34. Сакович И. С., Векишина Л. К.— Косм. биол. и мед., 1969, № 3, 24.
35. Севастьянов Б. А.— Усп. матем. наук, 1951, № 6, 47.
36. Севастьянов Б. А.— Докл. АН СССР, 1948, 59, 1407.
37. Семенов В. Е., Владимиров М. Г., Цоглин Л. Н., Попова М. А.— В сб.: Управляемый биосинтез. М., «Наука», 1966, с. 128.
38. Степанова Н. В., Романовский Ю. М., Иерусалимский Н. Д.— В сб.: Управляемый биосинтез. М., «Наука», 1966, с. 24.
39. Степанова Н. В., Чернавский Д. С., Иерусалимский Н. Д.— В сб.: Коллебательные процессы в биологических и химических системах. М., «Наука», 1967, с. 317.
40. Феллер В. Введение в теорию вероятностей и ее приложение, т. 1. М., «Мир», 1967.
41. Харрис Т. Теория ветвящихся случайных процессов. М., «Мир», 1966.
42. Цоглин Л. Н., Владимиров М. Г., Семенов В. Е.— Физиол. раст., 1970, 17, 846.

43. Цоглин Л. Н., Семенов В. Е., Поляков А. К.— Биофизика, 1967, 12, 704.
44. Anderson P. A.— Rev. Scient. Instrum., 1956, 27, 48.
45. Baidya T. K. N., Webb F. C.— Biotechn. and Bioengng, 1967, N 2, 195.
46. Bartlett M. S.— Biometrika, 1969, N 2, 315.
47. Bartlett M. S.— Biometrika, 1970, N 3, 456.
48. Braun W. Bacterial genetics. London, 1953.
49. Brison V., Szybalski W. — Science, 1952, 116, 45.
50. Brison V., Tunevall G.— In: Recent progress in microbiology. Stockholm, 1959, p. 372.
51. Brison V.— In: Atti. VI Congr. internaz. microbiologia, v. 1, 1953, p. 804.
52. Caperon J.— Ecology, 1967, 48, N 5, 1356.
53. Elsworth R., Telling R. C., East D. W.— J. Appl. Bacteriol., 1959, 22, 138.
54. Everett C., Ulam S.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1948, 34, 403.
55. Feller W.— Acta biotheoret., 1940, 6, 2.
56. Feller W.— Acta biotheoret., 1939, 5, 403.
57. Fencel Z., Sillinger V., Nusl J., Malek J.— Folia microbiol., 1961, 6, 94.
58. Gerieves R. B., Rao R.— Biotechn. and Bioengng, 1968, N 4, 510.
59. Herbert D.— In: Continuous culture of microorganisms. London, 1961, p. 21.
60. Herbert D.— In: Continuous cultivation of microorganisms. I sympos. Prague, 1958, p. 45.
61. Herberg D.— In: Continuous cultivation of microorganisms. Proc. Sympos. Prague, 1964, p. 23.
62. Holzberg I., Finn R. K.— Biotechn. and Bioengng, 1967, N 3, 413.
63. John P. W. M.— Ann. Math. Statistics, 1956, 27, 550.
64. John P. W. M.— Ann. Math. Statistics, 1956, 27, 865.
65. Karlin S., Mc Gregor J. L.— J. Math. Mech., 1958, 7, 643.
66. Kendall D. G.— Ann. Math. Statistics, 1948, 19, 1.
67. Koga S. Humphrey A. E.— Biotechn. and Bioengng, 1967, N 3, 375.
68. Kostitsyn V. A.— Biologie mathématique. Paris, 1937.
69. Leslie P. H.— Biometrika, 1945, 33, 334.
70. Malthus T. B. First essay on population (1798). Reprinted in London, 1926.
71. Mazon W. D. — Appl. Microbiol., 1955, N 2, 110.
72. Monod J. Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes. Paris, 1942.
73. Mor J. R., Fichter A. Biotechn. and Bioengng, 1968, N 6, 668.
74. Moser H. The dynamics of bacterial population maintained in the chemostat. Washington, 1958.
75. Northrop J. H.— J. Gen. Physiol., 1960, 43, 234.
76. Northrop J. H.— In: Continuous cultivation of microorganisms. I sympos. Prague, 1958, p. 106.
77. Northrop J. H.— J. Gen. Physiol., 1957, 40, 547.
78. Northrop J. H.— J. Gen. Physiol., 1954, 38, 105.
79. Northrop J. H., Kunitz.— J. Gen. Physiol., 1957, 41, 119.
80. Novick A., Szilard L.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1950, 36, 708.
81. Novick A., Szilard L.— Science, 1950, 112, 715.
82. Pearl L., Reed L. J.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1920, 6, 275.
83. Pipes W. O., Konstoyannis S. P.— Appl. Microbiol., 1962, N 1, 89.
84. Powell O.— J. Gen. Microbiol., 1958, 18, 259.
85. Powell O., Lowe J.— In: Continuous cultivation of microorganisms. Proc. Sympos. Prague, 1964, p. 45.
86. Ramkrishna D., Fredrickson A. G., Tsuchiya H. M.— Biotechn. and Bioengng, 1967, N 2, 129.
87. Ryu D. Y., Matels R. J.— Biotechn. and Bioengng, 1968, N 3, 148.
88. Saidel G. M.— J. Theor. Biol., 1968, N 3, 326.
89. Wen C. Y., Chang T. M. Fan L. T., Ko Y. C., Knieper P. J.— Biotechn. and Bioengng, 1967, N 2, 113.

# МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В ЭКОЛОГИИ. РОЛЬ КРИТИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ

А. М. МОЛЧАНОВ

## ВВЕДЕНИЕ

Экология — одна из наиболее сложных биологических дисциплин. Экосистемы едва ли не самые трудные для изучения системы из всех, с которыми приходится иметь дело в науке. Сама постановка вопроса об изучении экосистем стала возможной только в XX в. Уже это достаточно выразительно характеризует объемность проблемы.

В любую экосистему входят как биотические, так и косные (абиотические) элементы. Поэтому изучение экосистем невозможно без самого прямого участия наук геологического и географического цикла (при описании и изучении геологических, ландшафтных, гидрографических и климатических характеристик). Методы химии и физики абсолютно необходимы (но, к сожалению, совершенно недостаточны) при изучении составных элементов косной компоненты экосистемы. Суть и содержание экосистемы — живые существа, растения и микроорганизмы — предмет изучения всего комплекса наук биологического цикла.

При изучении экосистем невозможно обойтись и без социально-экономических наук, ибо основная цель экологии — использование биосферы для нужд человечества. Стоит, видимо, добавить — для человечества, поднимающегося над чисто эгоистическим «использованием» и вырастающего до понимания своей роли хранителя биосферы. Непросто взаимодействие экосистем с быстро развивающейся техникой, остро нуждающейся в разнообразных типах сырья, которое она черпает в экосистемах. С другой стороны, уже становится «противоположным общим местом» мысль об опасности необратимого загрязнения окружающей среды.

Науки математического цикла также должны найти свое место в этой важной проблеме. Можно указать, например, на статистические методы при количественных оценках структуры экосистем, на системный подход при описании и классификации многообразных внешних и внутренних связей экосистем и на более традиционные аспекты изучения изменения систем во времени как в эволюционном плане, так и в плане сукцессионном (возрастном).

Этот беглый перечень наглядно демонстрирует всю громадность проблемы. Возникает даже невольное сомнение: а готова ли сегодняшняя наука, состоящая из весьма разобщенных разделов,

к решению подобных комплексных проблем? На это можно сказать только одно: вопрос поставлен самой жизнью, и стихийное его решение дорого обойдется и человечеству, и биосфере. Наиболее правильна, по-видимому, постановка вопроса о выделении самых острых, животрепещущих проблем.

## ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

Правильное выделение главных направлений исследования и моделирования требует четкого понимания специфических особенностей биологических систем. Очень обобщенно можно указать на четыре важнейшие особенности живого: 1) сложность внутреннего строения каждой отдельной особи; 2) полифакторность внешней среды (условий жизнедеятельности); 3) незамкнутость (проточность) как в энергетическом, так и в структурном или информационном смысле; 4) существенная нелинейность — огромный диапазон внешних характеристик, при которых сохраняется жизнеспособность систем. Приведем несколько замечаний по каждому из этих разделов.

**1. Сложность внутреннего строения.** Этот раздел можно было бы — при желании — озаглавить иначе: «Уважение к биологическому объекту». Сколько-нибудь полное описание даже простейшего биологического объекта требует всей суммы знаний, накопленных в «предбиологическом» естествознании. Поясним простым примером эту мысль. В популярной литературе всегда приводят пример колеса, когда хотят польстить самолюбию человечества и показать, что биология «до колеса не додумалась». Но если понимать под «принципом колеса» идею замены трения скольжения трением качения, то любые шагающие, прыгающие и бегающие животные реализуют этот принцип намного более гибко, чем неудобное и громоздкое техническое сооружение, именуемое колесом. Если же поставить вопрос более глубоко — о циклических процессах преобразования энергии, то биология «придумала» совершенно великолепный принцип «химического колеса» — преобразование химической энергии в механическую во всех процессах мышечного сокращения. О таком преобразователе в технике можно пока только мечтать.

С чисто математической точки зрения сложность строения системы означает, что описание ее или задание ее состояния требует задания многих чисел. На математическом языке это можно сформулировать так: *фазовое пространство биологической системы многомерно.*

**2. Полифакторность внешней среды.** Биологические объекты сложны не только внутренне. Они функционируют в сложной, нередко быстро меняющейся среде. Более того, есть серьезные основания думать, что сама сложность их строения носит «компенсаторный» характер. Они именно потому и сложны, чтобы в ответ на любое воздействие среды развить внешнюю защитную реакцию

таким образом, чтобы сохранить максимально неизменной свою внутреннюю структуру. Особенно тщательно оберегается, конечно, генная, наследственная структура. Можно сказать, что сегодняшняя сложность биологической особи — это запасенный впрок «опыт общения со средой» ее «мамы», «бабушки» и «прапра...бабушки».

*Математическое следствие:* математическая модель биологической системы должна содержать много параметров (непрерывных и дискретных), задающих сложную среду, в которой функционирует изучаемая система.

**3. Незамкнутость.** Биологические системы никогда не бывают замкнутыми энергетически — это знают сейчас даже школьники. Существуют, однако, и более тонкие аспекты этого важного свойства. Так, например, у большинства высших растений орган фотосинтеза — это лист. Но в средней полосе деревья на зиму сбрасывают листву, которая становится частью среды. Еще более сложно взаимодействие со средой у насекомых, проходящих, например, стадии гусеницы и куколки. Эту особенность живого можно назвать «морфологической, структурной проточностью», или незамкнутостью. Почти очевидны примеры информационной проточности, скажем «химическое общение» у социальных насекомых. Но отсюда вытекает принципиальный (хотя и грустный для математика-«модельера») вывод: *необходимо совместное моделирование как биологической системы, так и среды ее функционирования.*

**4. Существенная нелинейность.** Диапазон изменения условий, в которых нормально работают биологические системы (например, органы зрения и слуха), значительно больше диапазона, к примеру, амплитуд и частот физических приборов или технических устройств. Во многих физических теориях вполне эффективно линейное приближение, описывающее малые отклонения от положения равновесия. Учет квадратичных поправок обычно существенно повышает точность модели. Необходимость введения нелинейности более высокого порядка нечасто встречается в «предбиологическом» естествознании.

Совсем иное положение в биологии. Там невозможно ограничиться даже сколь угодно высокими степенями. Нелинейность в биологии имеет *экспоненциальный характер*. Наиболее ясным выражением этого является физиологический «закон Вебера — Фехнера», устанавливающий логарифмическую зависимость реакции от воздействия. *Эволюционный смысл столь мощной нелинейности вполне понятен: надо услышать шорох ползущей змеи и не ослепнуть при близкой вспышке молнии.* Те биологические системы, которые не смогли охватить громадный диапазон жизненно значимых воздействий среды, попросту вымерли, не выдержав борьбы за существование. На их могилах можно было бы написать: «Они были слишком линейны для этого мира». *Но такая же судьба ожидает и математические модели, не учитывающие этой важной особенности жизни.*

## СЛОЖНЫЕ ПРЕДБИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ. ГРАНИЦЫ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОЙ ТЕХНИКИ

В естествознании существуют объекты, для которых построены достаточно полные математические модели. Так, например, небесная механика предсказывает движение планет со всей точностью, на которую способны современные средства наблюдения. В этом смысле можно говорить о точной модели явления. Другой крайний случай — квантовая механика, описывающая структуру атома. В принципе нет оснований сомневаться, что уравнение Шредингера описывает поведение молекул с весьма высокой точностью. Это во всяком случае должно быть справедливо для небольших молекул, таких, например, как бензольное кольцо  $C_6H_6$ .

На этом примере можно наглядно продемонстрировать границы возможностей вычислительной техники. Попробуем (мысленно) просчитать на ЭВМ простейшую квантовомеханическую модель бензола — уравнение Шредингера для 24 электронов. Мы берем только по четыре валентных электрона на каждый из шести атомов углерода, откидывая внутренние (спаренные электроны) и пренебрегая движением ядер. Даже при таком упрощении возникает уравнение в частных производных для  $\psi$ -функции, зависящей от 72 переменных ( $24 \times 3$ ). Применяя стандартные вычислительные методы, используем разностную схему, взяв только лишь десять точек (а это очень мало, надо бы сто) по каждой из переменных. Всего у нас получится внушительное число точек:  $N = 10^{72}$ .

Чтобы оценить всю громадность этого числа, заметим, что современные ЭВМ способны производить не более миллиарда ( $n = 10^9$ ) операций в секунду. Если предположить, что инженерам удастся повысить мощность ЭВМ еще в миллиард раз, то  $n = 10^{18}$  операций в секунду. Даже и в этом (ныне совершенно фантастическом) предположении потребуется время  $T = 10^{54}$  сек, невообразимо превышающее время существования Земли  $T_0$ :  $T \gg T_0 = 5 \cdot 10^9$  лет  $= 4,5 \cdot 10^{17}$  сек, для того только, чтобы сделать единственный шаг по расчету безвольного кольца прямым методом.

### ТОЧНЫЕ, ПРИБЛИЖЕННЫЕ И ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ МОДЕЛИ

Технически прямой просчет точной модели какого-нибудь явления неосуществим, конечно, не только в биологии, но здесь это случается особенно часто. Это ни в малейшей степени не означает бесполезности точных моделей. Но это предполагает необходимость тесного взаимодействия с чистой и прикладной математикой. Хорошо отработанная приближенная модель нередко радикально уменьшает объем вычислительной работы. Так, например, квантовая химия есть не что иное, как приближенный метод решения уравнения Шредингера для молекул. Квантовая химия позволяет вычислить важные (обычно энергетические) характеристики не



слишком сложных, но достаточно типичных молекул и активных групп. Хотя мы и не можем найти решение точной квантовомеханической задачи, но знание точного уравнения Шредингера дает возможность оценить теоретически точность приближенного решения.

Точная, пусть даже крайне сложная математическая модель явления позволяет строить приближенные модели, отвечающие на частные вопросы. Происходит своеобразная «амансипация» теории от эксперимента. Решающее слово остается, разумеется, за экспериментом. Но «Его Величеству Эксперименту» предоставляется возможность дать однозначный, «незамутненный» ответ. Справедливость квантовой механики, например, не нужно проверять на молекулах. Проверка теории идет на элементарном объекте (в данном случае на атоме), и притом достаточно простыми и точными экспериментами.

*Мораль для математика: частные и предельные случаи теории важны не только сами по себе, но и как способ экспериментальной проверки полной, точной модели.*

### ВОЗМОЖНА ЛИ АКСИМАТИКА БИОЛОГИИ

До последнего времени развитие математики стимулировали главным образом запросы механики, физики и техники. Возникла даже метафора «точное естествознание». Именно в рамках этого сравнительно узкого цикла дисциплин сформировался аксиоматический идеал построения науки. Суть идеала — установление (пусть даже экспериментальное) основных постулатов, но затем строго логическое построение всей остальной теории. Этот идеал буквально выстрадан всей историей становления естествознания как общественной и духовной силы. Привлекательность его очевидна. Тщательному уточнению и скрупулезной экспериментальной проверке подлежит лишь сравнительно небольшой набор постулатов. Следствия из них (модели частных явлений, как сейчас принято говорить) автоматически улучшаются по мере уточнения постулатов.

В наиболее прозрачной, классической форме этот идеал реализован в эллиптической (Евклидовой) геометрии. Значительно сложнее аксиоматическая структура следующего крупного этапа научной мысли — небесной механики. В ней роль аксиом играют уравнения движения, опирающиеся на закон всемирного тяготения. Далеко не все следствия легко обозримы. Так, например, «проблема трех тел» до сих пор не имеет удовлетворительного решения, хотя любое частное движение нетрудно найти современными вычислительными средствами.

Еще сложнее аксиоматика квантовой механики. Ее основной постулат — уравнение Шредингера — является уравнением в частных производных. Оно допускает точное решение только в простейших (хотя и важнейших) частных случаях. Чисто вычислитель-

ные подходы, как уже было сказано, чрезвычайно трудоемки и пока нереальны.

Все это, по-видимому, показывает, что аксиоматический идеал характерен, к сожалению, для «предбиологического» естествознания. Однако этот грустный вывод относится только к биологии в целом. *Совершенно несомненно, что ее значительные отрасли (и притом совсем не обязательно близкие к ее нынешнему подразделению на частные дисциплины) не только могут, но и должны быть построены именно по аксиоматическому идеалу.* Ниже приводятся некоторые соображения в пользу этой точки зрения.

### «ИЕРАРХИЯ» И МАЛЫЙ ПАРАМЕТР

В прошлом веке была создана клеточная теория строения животных и растений. Это, вероятно, наиболее трудный и принципиальный шаг к «атомизму» в биологии, исторический сдвиг в понимании иерархичности, дискретности, «некисельности» форм существования жизни. Популяция состоит из организмов. Организм состоит из клеток. При всем глубочайшем различии между популяцией и организмом они имеют и глубокое сходство, позволяющее употребить оба раза один и тот же глагол «состоит». Клетки органа (или ткани), конечно, взаимодействуют друг с другом. Однако эта связь значительно слабее внутриклеточных связей. Относительная слабость межклеточных связей эффективно используется в эксперименте. Исследователь подбирает внешние воздействия (механические, химические или физические) настолько сильными, чтобы они могли вызвать распад ткани на отдельные клетки. Замечательно, что экспериментатор может этого добиться, сохранив полностью неповрежденными структуры и функции каждой отдельной клетки.

Отношение величины (неважно, чего именно — силы или кислотности, напряжения или температуры) воздействия «разъединяющего» к величине «разрушающего» воздействия есть, как говорят в математике, «безразмерный малый параметр»  $\epsilon$ . Подобные малые параметры характеризуют количественно меру индивидуальности клетки в ткани. Обобщение этой идеи «вверх и наружу» — к биогеоценозам и биосфере, а также «вниз и внутрь» — к клеточным органеллам и макромолекулам очевидно. *Невозможно переоценить значение этой замечательной особенности живого для эффективности математических методов в биологии.*

### СОСЕДНИЕ УРОВНИ

Математика имеет дело с той же реальностью, что и все остальное естествознание. Отличаются, однако, методы, подход, точка зрения. Математика чаще изучает связи, отношения, аналогии явлений, нежели их фактическое воплощение, реализацию. Неизбежен, конечно, проигрыш в конкретности. Но он с избыт-

ком (а только такие темы и стоят труда) компенсируется выигрышем в общности и количестве приложений. Ихтиолог, например, прогнозирующий численность некоторого вида рыб, работает обычно на уровне популяционном, не «опускаясь» до молекулярного, но и не «поднимаясь» до биосферного уровня. Эта возможность не учитывать соседние (вверх и вниз) уровни имеет общий характер и тесно связана с идеей малого параметра, точнее, двух малых параметров, причем эти параметры приобретают иную — кинетическую, временную — интерпретацию.

Среду можно считать почти постоянной: она меняется весьма медленно в масштабах времен и расстояний, характерных для изучаемого объекта. Это и есть иное — кинетическое — обличье малого параметра, меры индивидуальности. Внутреннюю среду объекта также можно считать постоянной, точнее, зависящей только от существенных переменных, описывающих изучаемый объект. Однако причина в некотором смысле противоположна. Субъединицы (например, особи в популяции или клетки в особи) движутся, изменяются, колеблются столь быстро, что имеют значение только средние значения этих быстрых переменных. Наиболее глубокое выражение эта идея находит в известной теореме А. Н. Тихонова об уравнениях с малым параметром при старшей производной. Впрочем, ее частные приложения формулировались, по-видимому, и независимо: например, «метод стационарных концентраций» в химической кинетике.

Стоит ли «ломиться в открытую дверь» и «доказывать математически» возможность исследований в пределах одного уровня? Разумеется, не стоило бы, если бы не два обстоятельства. Во-первых, невозможно оставаться в рамках одного уровня, нужно знать границы применимости «одноуровневой» схемы. Нельзя, например, понять закономерности важнейших миграционных явлений только на популяционном уровне без физиологического (и даже биохимического) анализа стрессовых факторов. Математика помогает понять общую причину «прорыва» соседнего уровня — потерю устойчивости изучаемой системой. Во-вторых, математические аналогии позволяют иногда смоделировать изучаемое явление на другом (более доступном эксперименту) уровне. Уже одно упоминание о «лавином» характере некоторых миграционных процессов есть указание на возможную физическую модель — аналогию.

## КРИТИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ, В ЧАСТНОСТИ КОЛЕБАТЕЛЬНЫЕ

Сложность биологических явлений обычно очень велика. Даже в рамках одного уровня, даже «занулив» все дополнительные малые параметры, упростив и откинув все, что только можно упростить и откинуть, редко получают обозримую модель. В таких случаях может помочь следующий методологический прием. Изменением параметров модели (или условий эксперимента, а лучше и

«условий эксперимента») сознательно и целенаправленно выводят систему на границу устойчивости. В таких критических ситуациях число существенных переменных обычно невелико, часто их всего только две. Разумеется, в других условиях «критичными» могут оказаться совсем другая пара или несколько переменных. Но если удалось добиться выхода на «линию нейтральности», то структура и свойства изучаемой системы во многом проясняются.

Можно уже чисто математически найти все возможные типы кинетики любой системы, попавшей в подобную критическую ситуацию. Это (хорошо известные из радиотехники) мягкий и жесткий режимы возбуждения автоколебаний. Возможны, кроме того, релаксационный аналог этих режимов (взрыв или мономолекулярный распад), а также комбинация этих режимов (например, дифференцировка тканей в эмбриогенезе). Все эти режимы, конечно, давно и хорошо изучены теоретически.

Существенно, однако, что в любой какой угодно сложной системе простейший тип потери устойчивости стационарного режима непременно будет протекать по одному из четырех указанных типов. *Математические модели радиоактивного распада (важнейший пример мономолекулярной реакции) или лампового генератора — это не примеры, а типичные представители, канонические формы самых сложных систем.* Очевидно, насколько возрастает с усвоением этой идеи наше уважение к подобным моделям.

### ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ МЕТОДА КРИТИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ

Экологические системы относятся к таким объектам, где следовало бы законодательно запретить применение методов, столь сочувственно описанных в предыдущем разделе. В сущности в этом и состоит одна из важнейших цепей всей программы «Человек и биосфера» — научиться не выводить экосистемы на край гибели. Именно для этого надо научиться «загонять» в кризис их модели. «Знай край, да не падай!» Хорошо известно, что немало различных экосистем поставлены как раз в критические условия (и сейчас уже несущественно, по невежеству или по другим причинам). Приходится поэтому превращать нужду в добродетель и ставить вопрос о первоочередном и тщательном, максимально объективном изучении, сборе материалов, наблюдении и разумном вмешательстве в кризисных ситуациях. *Итак, метод моделирования критических режимов наиболее эффективен именно в таких ситуациях, когда моделирование всего более необходимо.*

Подходы системного анализа, тщательный учет всевозможных сложнейших, труднообнаруживаемых связей должны быть дополнены количественными оценками относительно вклада этих связей. Необходимо сопоставить различные модели, исходящие из альтернативных гипотез о ведущих переменных, и сравнить модельные выводы с экспериментальными, полевыми данными.

## «УЗКОЕ МЕСТО» И РЕГУЛЯЦИЯ

После создания Дарвином теории эволюции мы уже довольно ясно представляем себе процесс возникновения регуляторных механизмов. Идея малого параметра, независимо возникшая и в химии (а особенно в биохимии) под названием «узкое место в реакции», помогает понять картину эволюционного становления управляющих систем, во всяком случае некоторых из них. Первоначально это — «наиболее обнаженное», «самое уязвимое» место или стадия. Затем система либо вымирает (как вид), либо «берет в свои руки» контроль над узким местом (так, например, повышение концентрации углекислого газа возбуждает дыхательный центр). Вообще закрепление бывшего «отравителя» и постепенное превращение его в нынешнего «управителя» есть, по-видимому, одно из самых удивительных изобретений эволюции.

Может быть стоит поэтому предоставить все благотельному воздействию времени? Так, конечно, поступить можно. Вопрос только в цене, которую заплатят биосфера, человечество и особенно цивилизация за стихийное регулирование. *К сожалению, в экологических системах мы не располагаем эволюционным временем. Мы вынуждены заменить последовательную эволюцию параллельным анализом.* Если, однако, мы хотим (а мы этого хотим!), чтобы к моменту окончания анализа было *что* регулировать, а самое главное, было *кому* регулировать,— этот анализ неминуемо должен быть модельным.

Приведенные соображения призваны осветить роль и место математического моделирования в экологических вопросах.

# КРИТИЧЕСКИЕ ТОЧКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

(математические модели)

А. М. МОЛЧАНОВ

Последние несколько лет характеризуются бурным развитием исследований, посвященных колебательным явлениям в биохимии [1]. Однако интерес к нестандартной (в частности, колебательной) кинетике нередко принимает несколько сенсационный характер. Колебательный характер процессов воспринимается скорее как свидетельство изощренности автора очередной статьи (безразлично — экспериментатора или теоретика), а не как проявление глубинных свойств изучаемых объектов. Такое отношение к проблеме свойственно не только биохимикам. Аналогичное отношение математиков зафиксировано даже терминологически: исключительные ситуации называют случаями «вырождения». Терминологии соответствует и точка зрения: такие системы рассматриваются как досадные препятствия, мешающие применять привычные общие методы.

Между тем критические ситуации — это не только рубежи, отделяющие один тип поведения от другого, хотя одного этого было бы достаточно для серьезного их изучения. Биологическое значение критических ситуаций, по-видимому, еще глубже: это «реликты» важных этапов биологической эволюции. Полезен, вероятно, следующий эвристический принцип. *Если постепенное усиление воздействия на биохимическую систему (нормально, *in vivo*, работающую в стационарном неколебательном режиме) вызывает затягивание ее в колебательный режим, то колебательными становятся прежде всего параметры, характеризующие эволюционно наиболее позднюю связь системы.* Грубо говоря, эволюционно юная система распадается на эволюционно более древние подсистемы.

Этот «принцип слабого звена» вытекает из более общей идеи о роли кинетического резонанса в процессах усложнения биоструктур [2]. Если система эволюционно возникла в результате резонансного объединения первоначально независимых подсистем, то естественно предположить, что «обращение» эволюции усилением внешнего воздействия приведет к выделению исходных подсистем. Большинство систем утратило, разумеется, в процессе эволюции ту «рыхлость» строения, которая необходима для затягивания в колебательный режим и расщепления на подсистемы. Тем ин-

интереснее с этой точки зрения каждый случай колебательной кинетики.

С другой стороны, биологические системы далеко не всегда стремятся избавиться от колебательных свойств. Имеются, по-видимому, случаи, когда колебательная кинетика является существенным функциональным элементом. Можно высказать рабочую гипотезу, что именно так обстоит дело в сократительных системах.

Миллиарды лет эволюции привели к отбору тонкого ферментативного механизма — «химического колеса». Этот механизм, действующий, вероятно, в циклическом режиме, реализован морфологически системой актиновых и миозиновых субъединиц [3], образующих основу сократительного аппарата. Конечно, сказанное есть не более чем постановка вопроса.

### 1. СООТНОШЕНИЕ СТРОЕНИЯ И КИНЕТИКИ

В работе [4] найден канонический вид любой системы вблизи критической точки. Выяснено, что кинетика системы, определяемая амплитудным уравнением

$$\frac{dz}{dt} = pz + qz^2 + az^3, \quad (4)$$

не зависит от происхождения (строения, морфологии) системы и полностью определяется характером критической ситуации.

По-видимому, это частное проявление общей закономерности. *Кинетика является эволюционно первичной категорией.* Так как эволюция состоит в отборе устойчивых образований, на каждом уровне организации снова и снова возникает проблема стабилизации системы. Исходный материал меняется на каждом шагу эволюции, и соответственно его новым свойствам возникает новая комбинаторика (морфология) элементов, обеспечивающая данную кинетику. Разнообразие строения системы является фактором, компенсирующим разнообразие структурных элементов<sup>1</sup>.

Изложенные соображения уточняют роль и место математических моделей в биохимических исследованиях. В каждой проблеме выделяются два вопроса, дополняющие друг друга. Один вопрос — *какова кинетика данной системы* — допускает чисто математическое изучение, независимое от структуры изучаемой системы. Другой вопрос — *какова структура системы, обеспечивающая именно данную кинетику*, существенно опирается на знание конкретных свойств составляющих элементов. Однако даже в этом случае предварительное изучение кинетики позволяет указать наиболее вероятный тип связей в системе. Более того, такое предсказание опирается во многом опять-таки на кинетические характеристики элементов, а не на детали их строения.

<sup>1</sup> Хорошо известные механико-электрические, электрико-акустические и другие аналогии [5] можно рассматривать с этой точки зрения как различные реализации одной и той же простейшей кинетики, задаваемой линейными уравнениями.

## 2. СТРУКТУРНЫЙ ПОРТРЕТ СИСТЕМЫ

В теории колебаний [6] весьма полезно понятие фазового портрета системы. Так называют поведения полного семейства траекторий в фазовом пространстве. Это понятие допускает различные модификации. В некоторых случаях достаточно изобразить проекцию фазового портрета на подпространство. Иногда удобно выделить подсистему и ее фазовый портрет называть фазовым портретом всей системы. В нашем случае, когда от времени зависят только две переменные, а остальные сохраняют постоянное значение, целесообразно поступить именно так.

Однако это понятие относится к индивидуальной системе, а в приложениях, особенно биологических, система обычно содержит параметры. Их смысл может быть весьма различен (например, количество фермента, скорость поступления субстрата, длина реактора, давление, температура и т. д.), но в математической схеме излишняя детализация противопоказана. Предположим для определенности, что система зависит от двух параметров  $\alpha$  и  $\beta$ . Тогда коэффициенты канонической формы (1) будут функциями этих параметров:

$$p = p(\alpha, \beta), \quad q = q(\alpha, \beta), \quad a = a(\alpha, \beta). \quad (2)$$

В плоскости параметров  $\alpha, \beta$  каждая точка изображает индивидуальную систему и каждой точке соответствует фазовый портрет системы. Но так как изобразить все эти портреты невозможно, то приходится ввести еще одно понятие — структурный портрет системы. При этом следует понимать в широком смысле слова, а именно как двухпараметрическое семейство систем (конечно, число параметров может быть и больше). Под структурным портретом целесообразно понимать изображение критических линий в пространстве (в нашем случае плоскости) параметров. В нашем конкретном случае такими линиями будут линии нейтральности

$$p = 0 \quad (3)$$

и линии кратных корней

$$4ap - q^2 = 0. \quad (4)$$

Отсюда сразу видно, что особую роль играет точка *максимальной критичности*.

$$\left. \begin{aligned} p(\alpha, \beta) &= 0 \\ q(\alpha, \beta) &= 0 \end{aligned} \right\}, \quad (5)$$

лежащая на пересечении этих двух критических линий. Вполне естественна мысль о переходе от сравнительно случайных «экспериментальных» параметров  $\alpha$  и  $\beta$  к структурным «каноническим» параметрам  $p$  и  $q$ .

Возникшая ситуация весьма характерна для математического моделирования. Исходные параметры  $\alpha$  и  $\beta$  обычно весьма нагляд-



ны. Экспериментатор знает, что́ нужно делать, чтобы изменить  $\alpha$  или  $\beta$ , он понимает их «физический» (или химический, или еще какой-нибудь) смысл. Обычно нелегко бывает убедить, что «формально» введенные канонические параметры  $p$  и  $q$  имеют значительно более глубокий, более адекватный задаче смысл. Полезно проследить эту коллизия на излагаемом конкретном примере.

Предположим, что функции  $p(\alpha, \beta)$  и  $q(\alpha, \beta)$  устроены так, что систему уравнений

$$\begin{cases} p = p(\alpha, \beta) \\ q = q(\alpha, \beta) \end{cases} \quad (6)$$

можно решить относительно экспериментальных параметров  $\alpha$  и  $\beta$ :

$$\alpha = \alpha(p, q), \quad \beta = \beta(p, q). \quad (7)$$

Для наших целей достаточно, чтобы это условие было выполнено в некоторой окрестности точки *максимальной критичности*. Точное условие состоит в том, что якобиан не равен нулю

$$\frac{\partial(p, q)}{\partial(\alpha, \beta)} = \begin{vmatrix} \frac{\partial p}{\partial \alpha} & \frac{\partial p}{\partial \beta} \\ \frac{\partial q}{\partial \alpha} & \frac{\partial q}{\partial \beta} \end{vmatrix} \neq 0 \quad (8)$$

именно в самой критической точке. Обращение якобиана в нуль приходится рассматривать как «вырожденный» случай, и тогда все негодование, высказанное вначале, оказывается огнем, выжженным на себя.

Выход заключается в том, что каждая задача должна ставиться на определенном уровне сложности, исключающем *любые* дополнительные условия *типа равенства*, — принцип «общего положения». Но именно эти «мешающие» равенства при переходе к более высокому уровню организации (включая, в частности, большее число параметров и поэтому большую адаптивную свободу) становятся условиями, определяющими *новую точку максимальной критичности*.

Структурный портрет нашей системы в канонических переменных определяется функцией

$$a = a(p, q), \quad (9)$$

возникающей при подстановке в  $a(\alpha, \beta)$  вместо  $\alpha$  и  $\beta$  их выражений через  $p$  и  $q$ . Однако в окрестности критической точки имеет значение только величина  $a$ :

$$a = a(p, q)|_{p=0, q=0}, \quad (10)$$

которую согласно принципу общего положения, надлежит считать отличной от нуля:

$$a \neq 0. \quad (11)$$



нарастание размаха колебаний до бесконечных размеров происходит за конечное время

$$T = \frac{1}{2az_0^2}, \quad (15)$$

определяемое величиной начального возмущения  $z_0$ .

Когда формула дает ответ «бесконечность», это всегда означает, что мы пытаемся применить ее за пределами применимости. В нашей задаче амплитудное уравнение было получено разложением в ряд и *отбрасыванием* членов более высокого порядка малости. Для отрицательных  $a$  колебательный режим, на который выходит решение, остается вблизи стационарной точки (в фазовом пространстве). Разложение в ряд поэтому законно.

Если же (при  $a > 0$ ) решение выходит за пределы малой окрестности, то замена системы амплитудным уравнением незаконна. Поэтому уход решения на бесконечность не следует принимать слишком близко к сердцу: свойств реальной системы он, конечно, не отражает. Это не значит, однако, что ключевое уравнение бессмысленно. Напротив, оно совершенно правильно описывает не только факт ухода из малой окрестности, но и детали кинетики этого ухода (например, число оборотов). Но финальное движение оно описывает совершенно неверно. Это как раз то, чего следовало ожидать. Система уходит куда-то далеко, на «большой» предельный цикл или в другую стационарную точку. Для амплитудного уравнения, «рассматривающего» окрестность данной стационарной точки в микроскоп с бесконечно большим увеличением ( $\epsilon \rightarrow 0$ ), эти точки находятся на бесконечности, о чем уравнение и «сообщает» единственно доступным ему способом.

Случай отрицательного коэффициента

$$a < 0 \quad (16)$$

характеризуется устойчивостью стационарной точки. Решение имеет в точности тот же вид (14), что и для случая положительного  $a$ . Но смысл решения совершенно иной: начальное возмущение  $z_0$  за время  $T$

$$T = \frac{1}{2|a|z_0^2} \quad (17)$$

уменьшается в  $\sqrt{2}$  раз. Поэтому решение при всех  $t$  остается в области применимости амплитудного уравнения, которое описывает, следовательно, асимптотически точно поведение системы.

#### 4. МЯГКИЙ И ЖЕСТКИЙ РЕЖИМЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ КОЛЕБАНИЙ

Анализ, проведенный в работе [4] и приведший к выводу амплитудного уравнения (1), позволяет заключить, что характер возбуждения колебаний с кинетической точки зрения одинаков во

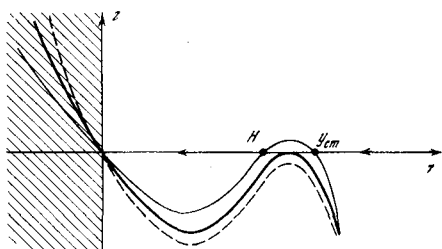


Рис. 2. Точка А. Жесткий срыв колебаний

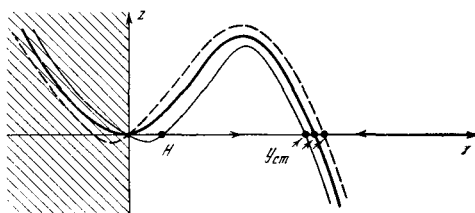


Рис. 3. Точка В. Жесткое возбуждение колебаний

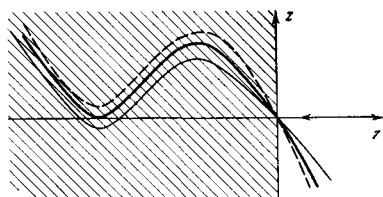


Рис. 4. Точка D. Сохранение стационарного режима

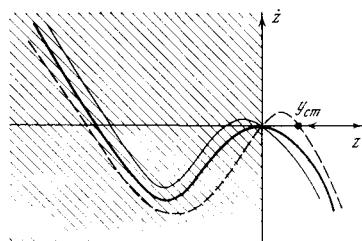


Рис. 5. Точка С. Мягкое возбуждение колебаний

всех системах, независимо от их строения и происхождения. Можно поэтому ожидать, что понятие мягкого и жесткого режимов возбуждения колебаний, возникшее при исследовании [7] ламповых генераторов в радиотехнике, применимо к любым системам. Это ожидание оправдывается. Некоторое отличие обусловлено тем, что общие системы имеют многомерные фазовые пространства, в то время как уравнения в радиотехнике обычно второго порядка

и фазовый портрет можно рисовать на плоскости. Но в малой окрестности критической ( $p = 0, q = 0$ ) точки дополнительные степени свободы не проявляются и картина возбуждения колебаний может быть описана в привычных терминах мягкого и жесткого режимов.

Известный графический метод изучения одного уравнения [8] состоит в построении графика правой части. Пересечение кривой с осью  $z$  дает стационарные точки, а знак функции указывает направление движения. В нашем случае достаточно построить четыре графика, соответствующие типичным точкам критических линий  $A, B, C$  и  $D$  рис. 1. На приведенных графиках (рис. 2—5) область отрицательных  $z$  заштрихована, так как для исходной системы эти значения не имеют смысла, что не мешает им быть весьма полезными при изучении амплитудного уравнения. Толстые сплошные линии на этих графиках дают поведение правой части ( $\dot{z}$ ) как функции  $z$  в точках на критических линиях. Тонкие сплошные линии показывают результат небольшого сдвига параметров в область между параболой и касательной к ней осью  $q$ . Пунктиром дан сдвиг внутрь параболы, и, наконец, штрих-пунктир использован при сдвиге в закритическую ( $p > 0$ ) область. Буквой  $H$  обозначен возникающий при сдвиге неустойчивый цикл, Уст. — устойчивые циклы. Двойные стрелки показывают направление движения в силу амплитудного уравнения изображающей точки  $z$ .

## 5. НЕИЗБЕЖНОСТЬ ГИСТЕРЕЗИСА В ЖЕСТКОМ РЕЖИМЕ

Наиболее ярким (и экспериментально легче всего обнаруживаемым) оказывается явление гистерезиса в жестком режиме колебаний. Это явление вызывается «набуханием» и «сморщиванием» (при изменении параметров) неустойчивого предельного цикла. Сливаясь с охватывающим его устойчивым предельным циклом, он заставляет систему «свалиться» в положение равновесия. Наоборот, сжимаясь в точку, он делает неустойчивым положение равновесия, вынуждая переход системы в колебательный режим.

На графиках, изображающих зависимость  $\dot{z}$  от  $z$  (см. рис. 2—5), жесткому режиму соответствуют два положительных корня. Движение меньшего из них (он дает амплитуду неустойчивого предельного цикла) перераспределяет (рис. 6) области притяжения положения равновесия и колебательного режима.

## 6. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ПОСТРОЕНИЕ СТРУКТУРНОГО ПОРТРЕТА СИСТЕМЫ

Проведенный анализ позволяет указать план проведения серии экспериментов по построению структурного портрета системы (рис. 7). Основная цель — экспериментальное отыскание точки  $O$  максимальной критичности и построение критических линий

$OA$ ,  $OB$  и  $OC$ . Предполагается, конечно, что техника эксперимента обработана настолько, чтобы достаточно уверенно фиксировать экспериментальные параметры  $\alpha$  и  $\beta$ .

Элементарный анализ, на котором нет смысла останавливаться подробнее, позволяет построить серию графиков, показывающих изменение амплитуды колебаний вдоль кривых на плоскости параметров. На рис. 8—12 приведены типичные «экспериментальные» кривые. Принадлежность точки к критической линии  $OC$  проявляется изломом в экспериментальной кривой (рис. 8). По мере приближения точки  $C$  к точке  $O$  излом увеличивается. Мягкий режим становится все более жестким. Максимального значения излом достигает при движении вдоль линии  $O'O''$ , проходящей

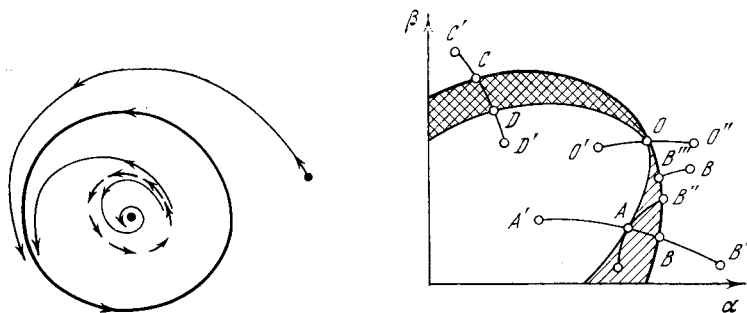


Рис. 6. Фазовый портрет системы с жестким возбуждением

Рис. 7. Различные воздействия на систему, описываемые изменением экспериментальных параметров

Случай  $\alpha < 0$ .  $OC$  — линия мягкого возбуждения колебаний;  $OB$  — линия жесткого возбуждения колебаний;  $OA$  — линия жесткого срыва колебаний

через критическую точку  $O$  (рис. 9). Гистерезис в жестком режиме позволяет построить не только линию  $OB$ , но и линию  $OA$ . Первое экспериментальное «соприкосновение» с явлением гистерезиса оставляет ощущение необратимости, если изменение параметров производить достаточно плавно (рис. 10). Лишь возвращение достаточно далеко назад, за точку  $A$ , восстанавливает состояние равновесия — тоже скачком (рис. 11).

Таким образом, точка  $B$  обнаруживает себя скачкообразным возбуждением колебаний при движении  $A'ABB'$ . Очень существенно, что движение начинается именно в точке  $A'$ . При обратном движении точка  $B$  ничем не выделяется, зато происходит срыв колебаний в точке  $A$ , переход через которую был незаметен при движении  $A' \rightarrow B$ . Общий качественный рецепт экспериментального обнаружения точки  $O$  состоит в том, чтобы мягкий режим стараться сделать более жестким, а жесткий — более мягким.

В заключение полезно указать на возможность инверсных ситуаций. Нормально срыв колебаний в точке  $A$  происходит при

Рис. 8. Мягкий режим  
Движение вдоль кривой  $O'OC'$   
на рис. 7

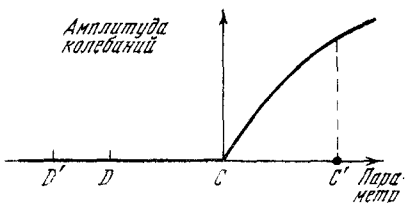


Рис. 9. Граница мягкого  
и жесткого режимов  
В точке максимальной критичности  
касательная вертикальна

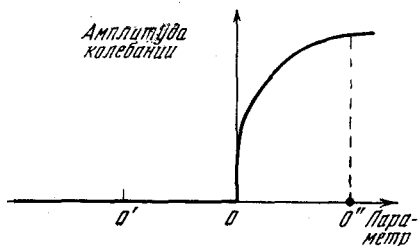


Рис. 10. Возбуждение колеба-  
ний в точке  $B$  и «невозмо-  
жность вернуться к равновесию»

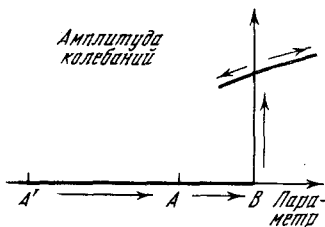


Рис. 11. Полная петля гистерезиса в жестком режиме

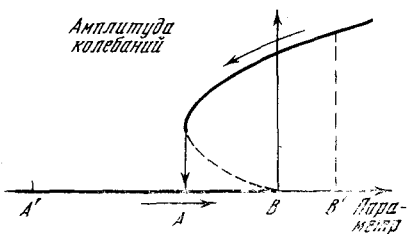
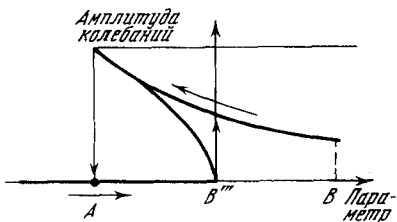


Рис. 12. Срыв колебаний при  
растущей амплитуде  
Предельная линия соответствует  
критической линии  $OA$  на рис. 7



падающей амплитуде. Можно, однако, добиться срыва колебаний при постоянной или даже растущей амплитуде.

Для этого необходимо (ясно, что экспериментально это трудная задача) менять параметры вдоль такой кривой  $AB''B$ , которая в плоскости канонических параметров лежит между параболой  $AO$  и касательной  $AB''$ , проведенной к параболе в точке  $A$  (рис. 12). Движению точно по касательной соответствуют сохранение амплитуды и внезапный срыв колебаний в точке  $A$  (см. рис. 12). Однако экспериментальное обнаружение этих инверсных явлений требует поистине ювелирной техники, так как работать приходится в очень малой области  $AB''A$ .

## 7. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Разобранный пример возбуждения колебаний помогает понять общее значение математических моделей. Вывод системы на линию нейтральности оказывается настолько важным событием в ее истории, что строение или происхождение системы оказываются второстепенными «подробностями»: *в критических условиях логика поведения диктует логику строения*. Вдали от кризисной ситуации на первый план выступают специфика системы и особенности функционирования. Однако качественная схема сохраняется полностью и может измениться только при переходе через очередную границу устойчивости.

Качественный скачок сложности (возникновение колебательной степени свободы в нашем примере), происходящий в критической точке, невольно наводит на мысль о важнейшем эволюционном понятии — *ароморфозе* [9]. Тогда медленные количественные изменения между двумя кризисами естественно сопоставляются с *идиоадаптациями*.

Разумеется, прямое отождествление этих понятий было бы вульгаризацией. Однако противоположная крайность — отрицание какого бы то ни было сходства в этих двух рядах понятий — непростительное легкомыслие. Самое разумное поэтому при классификации разнообразнейших типов переходов через критические точки искать черты сходства и различия с теорией ароморфоза и иметь в виду построение в будущем простейшей математической модели ароморфоза.

В заключение стоит подчеркнуть, что изучение сложных систем стимулирует постановку задач, весьма непривычную для математика. Если понимать сложность (в самом простом варианте) как число параметров, от которых зависит система, то, чем сложнее система, тем «вырожденнее» ее точка максимальной критичности. Придется, например, изучать стационарные точки, где есть два нулевых корня, три корня — чисто мнимые с двумя резонансными соотношениями между ними и, кроме того, один из коэффициентов (типа  $a$  в нашем примере) канонической формы равен нулю. Математик склонен свысока относиться к таким задачам. Не исключе-



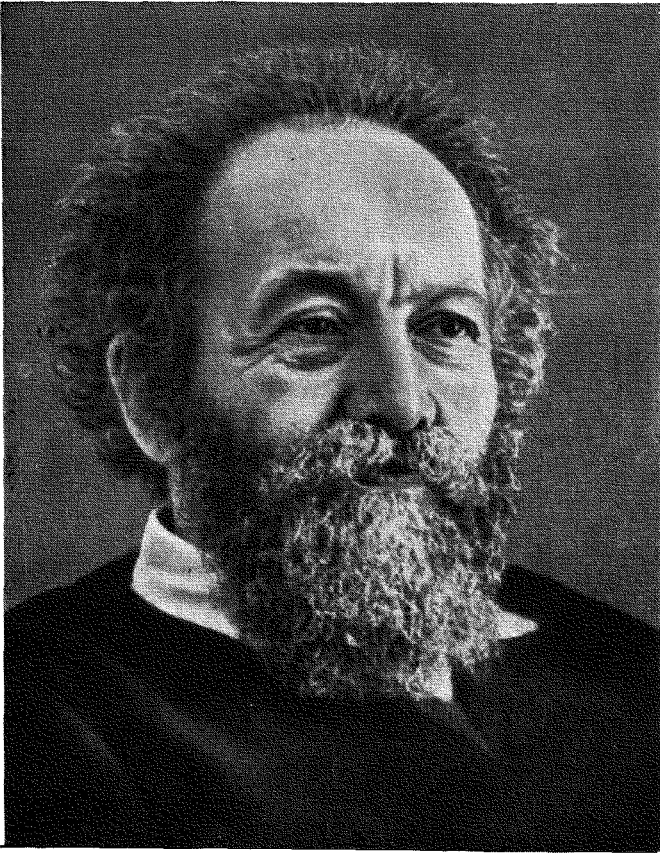
но, однако, что классификация типов кинетики в критических точках неизбежно приведет и к таким «вырожденным» системам. Возможно, что термин «вырожденность» полезно в этих видах заменить термином «сложность».

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Колебательные процессы в биологических и химических системах. Труды симпоз. Пущино-на-Оке. М., «Наука», 1967.
2. Молчанов А. М. — В сб.: Колебательные процессы в биологических и химических системах. М., «Наука», 1967, с. 285.
3. Децеровский В. И. Кинетическая модель мышечного сокращения и ее экспериментальная проверка. Автореф. канд. дисс. М., 1970.
4. Молчанов А. М. Нормальная форма нелинейной системы вблизи критической точки. Препринт № 6, ИПМ-ИБФ, 1969.
5. Ольсон Г. Ф. Динамические аналогии. М., ИЛ, 1947.
6. Боголюбов Н. Н., Митропольский Ю. А. Асимптотические методы в теории нелинейных колебаний, I. М., Гостехиздат, 1955, с. 12.
7. Андронов А. А., Хайкин С. Э. Теория колебаний. М., Физматгиз, 1959.
8. Боголюбов Н. Н., Митропольский Ю. А. Асимптотические методы в теории нелинейных колебаний. II. М., Гостехиздат, 1955, с. 19.
9. Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.—Л., Биомедгиз, 1934.

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . . . . .	3
<u>А. А. Ляпунов</u> , Г. П. Багриновская. О методологических вопросах математической биологии . . . . .	5
Н. В. Тимофеев-Ресовский. Популяции, биогеоценозы и биосфера Земли . . . . .	19
Ю. М. Свирижев. О математических моделях биологических сообществ и связанных с ними задачах управления и оптимизации . . . . .	30
Л. Р. Гинзбург. Уравнения теории биологических сообществ . . . . .	53
А. И. Брежнев, Л. Р. Гинзбург, Р. А. Полуэктов, И. А. Швытов. Математические модели биологических сообществ и задачи управления . . . . .	92
И. А. Швытов. Математические модели роста численности клеточных популяций . . . . .	113
А. М. Молчанов. Математические модели в экологии. Роль критических режимов . . . . .	133
А. М. Молчанов. Критические точки биологических систем (математические модели) . . . . .	142



А. А. ЛЯПУНОВ

## **Математическое моделирование в биологии**

*Утверждено к печати Научным советом по проблемам биосферы АН СССР*

Редактор *В. Д. Мильграм*. Редактор издательства *И. С. Левитина*

Художественный редактор *Н. Н. Власик*. Художник *С. А. Смирнов*

Технические редакторы *В. В. Волкова, Ф. М. Хенох*

Корректор *Р. А. Тютин*

Сдано в набор 9/XII 1974 г. Подписано к печати 13/III 1975 г.

Формат 60×90<sup>1/8</sup>. Бумага типографская № 2. Усл. печ. л. 9,75+1 вкл. Уч.-изд. л.10,3

Тираж-4300. Т-02096. Тип. зак. 1485. Цена 69 коп.

Издательство «Наука». 103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21  
2-я типография издательства «Наука». 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10