

ЗАПИСКИ

по МАТЕМАТИЧЕСКА ЕКОЛОГИЯ

на доц. Йордан Митев

с някои преработки и допълнения

от проф. Надя Златева

2022 г.

Предговор

Нашата планета Земя е, може би, единственото място в необятната, по време и размери Вселена, където е възникнало нещо уникално по своята хармоничност и красота – живата Природа. Човекът – венец на нейното творчество, би трябвало да я пази и защитава, но този венец се оказва от тръни и започва да ѝ нанася жестоки и необратими вреди. Щедрата Природа го дарява с разум, което в голяма степен се оказва непосилно за него бреме, защото дава в ръцете му оръжие, с което може да подчинява и променя всичко в търпеливата Природа.

Принципът „все повече и повече“, който замени природния принцип „толкова, колкото е необходимо“, доведе до хищническа експлоатация на природните ресурси с необратими последствия, застрашаващи само то ѝ съществуване. В резултат на това са и огромното материално неравенство, етническите и религиозни нетърпимости, войните (*n*-годишни, световни, студени, хибридни) също са постоянен спътник на „разумния човек“. Естествено, разумът е и могъща градивна сила, но за съжаление преобладаващата част от постиженията ѝ, в края на краишата, се използват от новия принцип.

Песимизмът, който, както е известно, не е най-доброто състояние на духа, в случая е необходим, за да отвори очите на тези, които не са достатъчно информирани или се колебаят кой от двата принципа да изберат. Надеждата ми е, че тъй като след едно-две поколения ще сме под властта на изкуствения интелект, дано той ни поведе по правилния път, ако все още има път.

Целта на настоящото пособие е да хвърли светлина върху съвременното състояние на биосферата и тенденциите в близко бъдеще, както и плах опит да се използва математиката за тази цел. Курсът „Математическа екология“ (в началото „Опазване на околната среда“), се чете във Факултета по математика и информатика на Софийския университет „Св. Климент Охридски“ без прекъсване от 1986 г., но за съжаление впечатлението ми е, че за студентите най-ценното от него са кредитите, които носи.

София, януари 2022 г.

доц. Йордан Митев



§1. Екология. Биосфера. Основни понятия

Думата *екология* е с гръцки произход: идва от *логос* – наука и *оикос* (еко) – дом. Екологията е наука на Земята – общият дом на човечеството, разглеждана като единно цяло между жива и нежива природа. Основите на екологията като научна дисциплина са положени преди около 100 години.

§1.1. Биосфера. Планетарни особености на биосферата

Понятието *биосфера* е въведено за първи път в началото на XIX век от Ламарк, а в геологията – от немския учен Зюс в края на XIX век. Счита се, че фундаменталното геологическо и геохимическо учение за биосферата е създадено от академик Владимир Иванович Вернадски. Основните положения на неговото учение са изложени в книгата му „Биосфера“, която той издава през 1926 г. в Лондон след като емигрира от Русия. Акад. Вернадски е един от последните т.нар. енциклопедисти – хора със задълбочени познания в различни области на науката – химия, биология, геология и др.

Биосферата на Земята, според Вернадски, представлява планетарната обвивка, чийто състав, структура и енергетика се определят от предишната и настоящата дейност на цялата съвкупност от живи организми (биовеществото) в течение на геологическото време. В нея най-тясно си взаимодействат литосферата, атмосферата, хидросферата, биовеществото и космическата енергия. В резултат се образува био-органичната система на планетата с огромното ѝ многообразие от органични и минерално-органични вещества.

В книгата си Вернадски разглежда следните пет нива в биосферата.

1) Литосфера. Това е най-външната земна обвивка с дебелина 10-50 км. Тя е основна среда за развитие на живота в биосферата. Особено важна роля играе най-горната ѝ част – почвената покривка. Почвата е смес от минерални и органични вещества, образувани от разрушаването и известрянето на минералите и скалите и от разлагането на животинските и растителни остатъци. Вернадски нарича почвата най-активната геохимическа зона на биосферата. По-дълбоката част на литосферата се състои от древни отлагания със сложна история. Като резултат от загиването на минали биосфери са се образували залежи от нефт, въглища, природен газ и разсеяно биовещество. Биовеществото намалява експоненциално в дълбочина: на повърхността има милиони живи организми, а след 100 м. в дълбочина – вкаменелости, газове, растителни отпадъци.

2) Хидросфера. Представлява водната обвивка на планетата и също е основна част за развитие на живота в биосферата. Водата е най-широко разпространената субстанция на Земята. Без нея са немислими

развитието на органичния свят и многообразните геохимични процеси, в които тя участва: образуване на химически разтвори, хидролиза и др. Водата притежава редица уникални физически и химически свойства, определящи огромното ѝ биологическо и екологическо значение:

- тя може да се намира в различни агрегатни състояния – течно, твърдо и газообразно;
- разтваря минерални и органични вещества до разтвори с различна концентрация, киселинност, основност и др.;
- притежава значителна топлоемкост (може да акумулира значително количество топлина). Това е основна причина промените в климата не са толкова резки;
- електропроводима е (поради разтворените в нея минерални соли);
- изключително широко разпространена е и е много мобилна в условията на планетата.

Известно е, че животът на земята е възникнал във водна среда.

3) Атмосфера. Това е третият основен компонент на биосферата.

Газовете, намиращи се в нея, взимат най-активно участие в процесите от неорганичен и органичен характер в биосферата: окисляване, фотосинтеза, дишане и др. Изключително е разнообразието на атмосферните процеси, свързани с дейността на живата материя. В нея протича голяма част от био-геохимичните цикли на азота, кислорода и въглерода (във формата на въглероден двуокис (CO_2)), чрез които те участват в образуването на различните продукти на биосферата. С увеличаването на надморската височина кислородът намалява като в атмосферния слой на височина над 10 км. почти няма кислород.

4) Космическа енергия. Тя участва в биосферата под формата на къси ултравиолетови лъчи, дълги инфрачервени лъчи (носещи топлина), лъчи от видимия светлинен спектър, частици с висока енергия и др. Биосферата е тази област от Земята, където става превръщането на космическата енергия в нови разнообразни форми на земна енергия – електрическа, топлинна и др.

Поради това, че в тях има различни условия за живот на живите организми и човека, различаваме два основни структурни типа биосфера: континентален и океаничен. *Континенталната биосфера* (сушата) заема 149 мил. кв. км. или 29%, а *okeанская биосфера* заема 361 млн. кв. км. или 71% от цялата повърхност на Земята. Следователно господства океанская биосфера. Тя съдържа 1370 млрд. куб. км. вода, или около 98% от цялото количество вода на Земята. За да получим някаква представа, да споменем, че язовир Искър е с вместимост около 0,6 куб. км. (600 млн. куб. м.), а годишният сток на река Дунав е 200 куб. км. (стокът представлява обемът на водата, пропитаща през дадено напречно сечение на руслото на реката за определен интервал от време (обикновено за година) което е обично да се измерва в кубични километри). Прясната вода в хидросферата е само 2%.

Една от най-важните ландшафтни особености на земната повърхност е ясно изразената зоналност по отношение на *географската широта*

на природните фактори: зоналност на климата, на видовете и типове растителност и животни, на състава на повърхностните и подземни води, различен тип релеф, определящ речния сток, начина на отлагане на продуктите на изветрянето и т.н.

Надземната част на биосферата има ясно изразена зоналност и по отношение на *надморската височина*. Тя определя различните физико-географски зони, границите на разпространение на видовете растителност, разпространението на висшите и ниски растения, животните и човека. С увеличаване на надморската височина намалява акумулирането на топлината и се влошават условията за живот. Над 8 000 м. надморска височина се простира т.нар. парабиосферна област, в която животът присъства само в състояние на покой: гъбички, спори, бактерии.

На екватора и на морското равнище условията за живот са най-добри. Изкачването на 1 км. надморска височина е еквивалентно на отдалечаване на 1000 км. на север/юг от екватора, т.е отношението е приблизително 1:1000. Що се отнася до географската ширина, отношението между продуктивността на екватора и на полюса е 1000:1.

По отношение на количеството валежи (което е функция на множество физико-географски фактори като количество получавана топлина, релеф – като напр. големи планински защитни вериги (в Андите няма пустини, Хималаите изменят климата на Сибир и т.н.), морски течения и др.) сушата може да се раздели и на влажна тропическа зона, сухи зони на полярните ширини, сухи зони на пустините и полупустините, влажни зони на умерените ширини – в тях са Средиземноморието и цяла Европа. Водата е голям акумулятор на топлина. Разликата в средната температура на въздуха на полюса и на екватора е около 100° С, а разликата в средната температура на водата е 25° С.

Океанската част на биосферата също се характеризира с ясно изразена зоналност. По условията на живот особено се различават арктическите и екваториално-тропическите зони на хидросферата, а също така повърхностната (евфотична), огравана от Слънцето част и дълбочинната (дисфотична) част, в която не прониква слънчевата светлина. Най-благоприятна за живот е повърхностната част на хидросферата – зоната на континенталните шелфове, заливи и устия. Тази зона обхваща не повече от 10% от обема на Световния океан. Наличието на слънчеви лъчи и енергия тук осигурява живот на хлорофилните растения, следователно условия за фотосинтеза с отделяне на кислород и поглъщане на въглероден двуокис и от тук – за развитие на разнообразен органичен живот. Разнообразието от гръбначни и безгръбначни животни е значително и съществува силно органично отлагане по океанското дъно. По-голямата част от дъното на Световния океан се намира на дълбочина по-голяма от 4 000 м., а 25% от него – под 5 000 м. Средната дълбочина на Световния океан е 4,5 км., най-дълбока е Марианска падина – около 11 км. В големите дълбочини температурата е ниска – между 0,5° С и 4° С и е почти постоянна. Светлина няма, а налягането е много високо. Налягането на морското равнище е една атмосфера или

около 101 kPa (килопаскала). Налягането се повишава с 1 атмосфера при спускане на всеки 10 м. дълбочина. На земната повърхност не може да бъде достигнато такова налягане. Това обуславя наличието на малко разнообразие на приспособили се към тези тежки условия форми на живот.

Развитието на биосферата се гарантира и поддържа от непрекъснатия кръговрат на веществата на Земята и от постоянния поток на енергията. Могат да е определят пет главни геологични и геохимични кръговрата, които протичат в земната кора и биосферата:

(1) енергетичен кръговрат: използване на слънчевата енергия чрез фотосинтеза и акумулирането ѝ в земната кора, както и изразходването на тази енергия в геологически и биологически процеси;

(2) минерален кръговрат: преместване на продукти при магматични и вулканични процеси от земните недра на повърхността, както и на механически и химически продукти на изветрянето и разрушението на различни материали от земната кора;

(3) воден кръговрат: осъществява се чрез хидрогоеологическа и атмосферна циркулация на водата в земната кора и биосферата, а също и чрез растенията (корен-стъбло-листа);

(4) газов кръговрат: преместване (миграция) на различни по произход газове (вулканични, атмосферни, биогенни и др.) в биосферата и участието им в процесите на образуване на минералите и органичните вещества;

(5) биогенен кръговрат: миграция на органични вещества и енергия, участващи в развитието на живите организми и произвеждани от тях в резултат на сложни и многообразни биохимични и биогеохимични процеси на биосинтез.

Развитието на земната кора и биосферата се съпровожда от непрекъснат процес на цикличен обмен и кръговрат на земно и космическо вещество и енергия. Този единен кръговрат на вещества и енергия гарантира развитието и съхранението на растителния и животинския свят, снабдяването му с храна и енергия, поддържането на равновесие в него и между него и окръжаващата го нежива природа и в крайна сметка – на живота и съществуването на човека.

5) Биовеществото е главната структурна единица на биосферата. То налага своя отпечатък на всички природни процеси, ставащи на повърхността: направлява специфичното развитие на ландшафтите и разрушаването и преобразуването на минералите, миграцията и кръговрата на химически, органични и минерални продукти, включва многообразни енергетични функции, свойствени само на живите организми и тяхната биогеохимическа дейност. Химическото състояние на земната обивка се намира изцяло под влиянието на живота, определя се изцяло от живите организми. Те създават безкрайното разнообразие на обкръжаващия ни свят. С дейностите на живите организми: дишане, хранене, размножаване, смърт и разлагане е свързан основният, определящ биосферата процес – миграцията на химическите елементи

(кръговрата на веществата).

Според храненето и дишането си биовеществото може да се раздели на две групи – автотрофни организми и хетеротрофни организми. *Автотрофните организми* (особено зелените хлорофилни) се хранят изключително с мъртва природа. Те използват от минералите различни органични съединения, съдържащи азот, кислород, въглерод и водород за изграждане на биомасата си. Те преобразуват слънчевата енергия и я превръщат в действена енергия на биосферата и в значителна степен на цялата земна кора. *Хетеротрофните организми* използват за храна органични съединения, създадени от други живи организми.

Организмите, които посредством фото- и хемо-синтеза натрупват енергия и преработват минерални вещества са известни като *продуценти*. Организмите, които се хранят със създадените от продуцентите вещества или сложните компоненти на биовеществото и освобождават прости вещества се наричат *консументи*. В хранителната (трофическа) верига се различават три вида консументи:

консументи от първи ред – съществуващи непосредствено за сметка на продуцентите: това са растителноядните животни;

консументи от втори ред – хранещи се с консументи от първи ред: това са месоядните, хранещи се с растителноядни, и накрая

консументи от трети ред – месоядни, хранещи се с месоядни.

Тези трофически вериги в много случаи са сложни и преплетени помежду си – например поради избирателното хранене на някои видове – и образуват т.нар. трофическа мрежа.

По този начин животът създава в околната среда условия, благоприятни за своето собствено съществуване и развитие. Благодарение на функциите на живите организми се поддържа равновесие в биосферата, постоянен състав на атмосферата и хидросферата и т.н. За съжаление, понастоящем много от явленията и връзките в живата и между живата и неживата природа са слабо изучени, особено количествено. Като пример може да се даде ролята на химическите елементи в жизнените процеси. Към макроелементите в състава на биовеществото се включват тези с участие с повече от 10 тегловни процента като кислород и водород; от 1 до 10 тегловни процента – въглерод, азот, калций; от 0.1% до 1% – сяра, фосфор, силиций, калий. Голяма е групата на микроелементите със съдържание от 0.001% до 0.1%. Това са желязо, натрий, хлор, алуминий, цинк, бром, мед, ванадий, хром, йод. Ултраелементите в живите организми имат от 10^{-4} до 10^{-2} процентно участие – кобалт, бисмут, сребро, злато, уран, радий, торий и др. Изобщо, в състава на живите организми присъстват не по-малко от 25 редки химически елемента. Тяхната роля все още е недостатъчно изучена, но всеки елемент има строго определена биохимическа и физиологическа функция. Например, сярата е съставна част на всички белтъци, силицийт влиза в строежа на скелетните образувания, желязото участва и играе най-важната роля в окислително-възстановителните реакции като част от хемоглобина. Натрият и калият осигуряват електропроводимостта. Чо-

вешкото сърце работи благодарение на прецизен баланс между тези два елемента, наречен „калиево-натриева помпа“.

Различните организми имат различна „прагова чувствителност“ към химичните елементи, т.е. добра и горна граница на концентрацията, между които организъмът се развива нормално. Изследванията показват, че редица организми имат механизми на регулация и могат да изменят праговете си на чувствителност дори в рамките на едно поколение. Това качество играе първостепенна роля за запазването на някои видове живи организми при изменения на околната среда. Изучаването на влиянието на микроелементите има голям практически ефект – увеличаване добивите и прираста при животните чрез обогатяване на храната или торене с по-голяма концентрация на даден микроелемент, достигане на по-голяма устойчивост на заболявания и др. При человека това е свързано с премахване на редица заболявания, характерни за дадени географски региони поради недостиг в тях на някои микроелементи.

Какви са количественият и качественият състав на животинския и растителен свят? Понастоящем са изучени и класифицирани около 500 000 вида растения и 1 500 000 животни, в това число 1 000 000 са насекомите, 10 000 са птиците и 6 000 са млекопитаещите. 90% от животинската маса са насекоми. Едно ято скакалци може да има масата на всички хора на Земята. Отношението между организмите на сушата и във водата е 93% към 7% при животните и 92% към 8% при растенията. Очевидно е превъзходството на живота върху сушата. Различните автори различно, но доста близко оценяват общото количество биовещество на планетата на 10^{12} – 10^{14} тона. Според тях биовеществото на сушата превъзхожда по маса 750 пъти това в океаните. Годишната продукция на биовещество представлява 2.34×10^{11} тона, от които 75% се пада на растенията на сушата. От тях пък 80% се падат на растенията в екваториално-тропическия пояс. Биопродуктивността спада от екватора към полярните области 30-35 пъти. По отношение на продуктивността отношението екватор:полюси е 40:1 при растенията и 10:1 при животните. Защо северните животни са по-големи – тюлен, бяла мечка, морж? За да не губят акумулираната в тялото си топлина, те се стремят към по-голям обем на тялото.

§1.2. Вода, въздух, почва

Основните елементи на околната среда са вода, въздух, почва.

Вода. Въпреки многото вода на планетата, прясната вода е само 2% от нея. Основната част от прясната вода се намира в полярните шапки и на практика е неизползваема. Използваемата част от водата е 0.1%. Прясната вода е неравномерно разпространена. Така например, езерото Байкал, което е с големината на България и с дълбочината на Черно

море е огромно водно хранилище в Сибир, докато в пустинна Сахара, естествено такова няма.

Сумата на годишния сток на реките е 39 хил. куб. км., 30% от които е стокът на река Амазонка. В действителност обаче, големите струпвания на хора не са при големите водни хранилища. Докато големи групи хора има в Северна Африка, Близкия изток, Калифорния, големите водоеми са в Сибир и Амазония. Консумацията на вода е около 4 000 куб. км., или приблизително 1/6 от годишния сток. От тях около 3 хил. куб. км. се използват за поливане в селското стопанство, а около 1 хил. куб. км. се използват в бита и промишлеността. Така например, за производството на 1 тон хартия отиват 100 куб. м. вода, за един тон изкуствени влакна – 1 000-1 300 куб. м. вода. Атомните електроцентрали използват 6-8 пъти повече вода от топлоцентралите за единица произведена енергия.

Обемът на промишлените и отпадъчните води е около 500 куб. км., но за очистването на 1 куб. км. отпадни води се използват около 13 куб. км. речна вода. Оценките са, че в близко бъдеще обемът на отпадните води ще се увеличи и дори и при значително по-добрите технологии на пречистване, количествата вода, необходими за това ще достигнат около 1/3 от годишния сток, което е значителна част.

Нещо повече, счита се че понастоящем планетата е в минимума на 200-250 годишния цикъл по отношение на количеството валежи. Водата в Амазония намалява постепенно. Преди около 300 години реките Марица и Искър са били пълноводни, а сега нещата не седят по този начин. Подпочвените води също намаляват поради различни причини.

Някои от причините за засушаването и за намаляването на стока са:

- понижението на подпочвените води в резултат на хидротехнически мероприятия и дейности на человека в земната кора. Голяма част от водите се улавят високо в планините в изкуствените водни басейни (язовири). Така водата не достига до низинните части и се намалява количеството на подпочвените води там. Това изменя екологичната обстановка, дори води до изчезване на животински видове. Пример за това има дори в България – високопланинският язовир Батак.

- изграждането на язовири с голяма площ и от там с голямо изпарение. В Русия на река Волга има 4-5 такива язовира, които са с огромна площ и в резултат на това се получават огромни изпарения, които са причината за отдръпване на Каспийско море. Това е значим екологичен проблем.

- хидромелиоративната дейност, при която се пресушават за земеделски цели големи площи.

- изсичането на горите също е фактор за нездържането на водата в земята. 1 хектар букова гора задържа 5 000 кубични метра вода, 1 хектар обезлесена площ задържа само няколкостотин, докато 1 хектар ливада изобщо не задържа вода. Водата, паднала върху ливада, причинява само ерозия.

Глобален екологичен проблем е състоянието на Световния океан. Той се замърсява с нефт и нефтопродукти, както и с твърди неразградими отпадъци, например пластмаса. Планкtonът (дори в по-голяма степен от тропическите гори!) е основен източник на кислород за пленетата, а замърсяването на океана води до неговото измиране. В океана има места, където теченията правят водовъртещи и там се задържат боклуци. Получава се така нареченото механично замърсяване. Освен океаните, вътрешните морета като Черно море и Каспийско море са замърсени, състоянието на Средиземно море също е много тревожно. Основен замърсител е транспортът на нефт. При аварии на танкери се изливат големи количества нефт, които предизвикват екологични катастрофи. Ярък пример от последните години е разливът в Мексиканския залив.

Последица от повишаването на температурата на атмосферата е намаляването на преноса на влага. Така сухите райони стават по-сухи, а влажните по-влажни. Около средата на века се очаква дефицит на прясна вода на земята. Това е глобален проблем и се предлагат множество възможности за решение: транспортиране на вода, включително от поллярните шапки, обезсоляване на морската вода и др. подобни. Всички тези решения обаче са скъпи и енергоемки. Обезсоляване например се прави за нуждите на атомните електроцентрали на Каспийско море. Има и биологичен начин за отстраняване на солта от водата, но той е много скъп. Друго предложение е да бъдат използвани подземни води. Такива в България има в Горна Тракия и Добруджа. Но тези запаси са на около 150 м. под земята и очевидно също изискват енергия за усвояването им. В Либийската пустиня например има много нефт, но малко вода – водата е подземна и е на много голяма дълбочина. В Калифорния предлагат куриозно решение на проблема с недостига на вода – да се транспортира цял айсберг (от 6 до 10 куб. км. вода). Планът бил да се използва спрей, който да предотвратява размразяването на айсберга, а специални влекачи да подпомагат движението му. Изчисленията обаче показвали, че това ще предизвика огромна промяна в климата – спад в температурите с 6 градуса. В резултат на това в Северна Калифорния климатът би станал подобен на този в Аляска. Този пример идва, за да покаже, че природата не позволява необмислени вмешателства и изисква строг баланс. Трябва да се мисли и да се работи за създаването и използването на безотпадни технологии и за затворени цикли за използване на водата.

Въздухът е слоестата обвивка на земното кълбо, съставена от различни газове, която още се нарича атмосфера. Атмосферата има следния състав: 21% кислород, 78% азот, 0.2% въглероден двуокис, 0.8% газове и водни пари. Един цикъл в атмосферата (времето за преминаване на цялото количество през биовеществото) на въглеродния двуокис е 300 години, на кислорода е 2 000 години, на водата е 2 000 000 години.

Главен генератор на кислорода (O_2) е фотосинтезата. По принцип

атмосферата не страда от недостиг на кислород, но годишно се изгарят 8 млрд. тона въглеродни горива, които се съединяват с чистия кислород и реално се губят 12-13 млрд. тона кислород годишно. Например при един полет от Европа до Америка за 8 часа се изгарят 75 тона кислород. Това количество кислород може да се произведе за 8 години от 20-50 хил. хектара гора, а само в Северна Америка във всеки един момент има 10 хил. самолета във въздуха. Затова изсичането на тропическите гори и измирането на планктона водят до големи загуби на кислород. Пресметнато е, че при 5% увеличение на разхода на въглеродни горива количеството кислород ще се снижи до критично ниво след 150-180 години. САЩ, Япония и Германия потребяват повече кислород, отколкото произвеждат техните биосистеми.

Друг огромен проблем е този с озоновия экран. Горните слоеве (20-35 км.) на атмосферата съдържат озон (O_3). Той представлява нестабилна молекула, която е от голямо значение за планетата ни, тъй като спира ултравиолетовите лъчи от Слънцето, които са смъртоносни. Озон се получава чрез електричество и кислород. В природата това се случва, когато има светкавици. Озоновият еcran се разрушава от фреона, който служи за катализатор при превръщането на озона в кислород. Затова и ООН излиза с директива за забрана на фреона. Оксите на азота – азотен окис (NO) и азотен двуокис (NO_2), изхвърляни от самолетите, чрез реакцията $NO + O_3 \rightarrow NO_2 + O_2$ също задълбочават проблема. Получават се озонови дупки и киселинни дъждове. Как се образуват киселинните дъждове? Ето един пример: въглищата съдържат сяра и когато се изгарят, се получават серни окиси, които се издигат във въздуха и заедно с водата образуват киселина (по подобен начин се образува и азотна киселина). Когато попаднат в почвата, тези киселини се свързват с калция. Така вместо полезния за почвата калций се получават вредните карбонати. Точно поради тази причина – горене на въглища – голяма част от иглолистните гори в Полша и Чехия са изсъхнали. Ето защо вече в Европа почти не се копаят въглища. Дори мината в Рурската област в Германия вече е музей. У нас обаче се копаят и горят лигнитни въглища в ТЕЦ Марица.

Въглеродният двуокис (CO_2) е с незначителен процент в атмосферата, но е жизнено важен за живота – разбивайки го растенията синтезират биомаса. Понастоящем човек изхвърля в атмосферата около 12 млрд. тона въглероден двуокис годишно предимно чрез изгаряне на горива. Някои учени считат, че в резултат на това биомасата на планетата за последните 100 години се е увеличила с 15 млрд. тона. Опасни са топлинните изменения, които въглеродният двуокис може да предизвика. Той има по-голяма погъщаща топлината способност и това предизвиква парников ефект, който може да доведе до общо покачване на температурите с $2-3^\circ C$. Последствията могат да бъдат катастрофални – покриване на Земята с плътна облачност и намаляване на отражателната способност, оттам още по-голямо прегряване, изменение на климата, топене на ледниковите полярни шапки и повишаване на нивото на Све-

товния океан. Количество на въглеродния двуокис в атмосферата се е увеличило от 0.18% до 0.21%, а той, както казахме, е топлоносител. В следствие на това количеството топлина на земята се е увеличило, което от своя страна води до глобално затопляне. Слънчевите лъчи са с висока честота и малка дължина. Те преминават през атмосферата без да я нагряват. Въглеродният двуокис се затопля от топлината, изльзвана от земята. Затопленият въглероден двуокис задържа слънчевите лъчи в по-голяма степен. В предишни геологични епохи, когато въглеродният двуокис е бил в по-ограничени количества, на земята е имало огромно количество растителност, именно защото слънчевите лъчи не са се задържали толкова в атмосферата.

Има много неизяснени моменти. Освен настоящето, геологическата история познава и други значителни повишения на въглеродния двуокис, но не е известно как процесите са се уравновесявали и възможно ли е това да се случи и сега при наличието на човешката дейност. Тези повишения ли са довели до резките (скокообразни) изменения в биосферата на планетата като ледниковите периоди и много други въпроси.

Замърсяването на въздуха – химично и механично – влияе върху здравето на човека и върху фотосинтезата (напр. като се покрият листата с прах). Интересен за отбелнязване е фотохимичният смог – той е описан най-напред през 1950-те години и представлява химична реакция на слънчевата светлина с окисите на азота и различни органични вещества. Сместа, която се получава, е много опасна. Такъв смог се образува над Лондон през декември 1952 г. и трае няколко дни като причинява смъртта на 4,000 души и разболява още 8 000. Това всъщност слага началото на съвременното екологично движение.

Друг възможен проблем е проблемът с ядрените оръжия. При една ядрена война, независимо от победителя, ще загине цялото човечество. Всичко би започнало да гори – дори камъните и металите. Това ще предизвика нови пожари, вдигащи прах и пепел на огромни височини. Така земята ще се покрие с черна пелена и ще се намали количеството слънчева светлина, достигащо до планетата. По този начин ще се достигне до ядрена зима. Тази апокалиптична картина е предвидена от Спилбърг – геофизик и астрофизик (съименник на кинорежисьора). Но ако погледнем назад към едно събитие, случило се през 1883 г., тази хипотеза не изглежда невъзможна. Тогава след избухване на вулкан в Индонезия изчезва остров Кракатоа. Шумът се чува на 10 хил. километра и се образува облак прах и пепел, който дълго след изригването не се разнася.

Почвата е геохимичната лаборатория на планетата. Тя е изключително резултат от дейността на биосферата. Представлява най-горният слой на земята, който е образуван от органични съединения и живи организми. В един грам почва се съдържат няколко милиона микроби – хумус. Реално почвата храни биосферата, поради което някои учени я считат за жив организъм. Един сантиметър почвен слой

се формира в течение на от 50 до 400 години. Почвите имат различна дълбочина в различни точки от планетата – от няколко сантиметра в пустините до няколко метра в Украйна например. В момента състоянието на почвите на планетата е доста притеснително, а за в бъдеще се очаква да става и по-лошо. 70% от почвите са неплодородни: 20% от почвите са вечно замръзнали, 20% са пустинни, 20% са на стръмни склонове, 10% са застроени и похабени от хората. В Европа в момента едва 36% от площта е обработваема и все пак това е добър процент. За сравнение: в Северна Америка процентът е 25%, в Южна Америка – 15%, а Азия – 10-14%. За една година около 58 000 кв. км. се превръщат в пустини (което прави по 44 хектара в минута). В близко бъдеще обработваемата земя ще стигне до 25-30 млн. кв. км. За сравнение, пустините заемат 40 млн. кв. км., а други 10 млн. кв. км. са много сухи и неплодородни области. Увеличаване площта на обработваемите почви може да се постигне чрез пресушаване, което се прави например чрез строене на диги. По този начин, например, Нидерландия се е сдобила с 60% от обработваемата си земя.

Човекът е основен фактор за влошаване състоянието на почвата, най-вече чрез изкуственото торене, в частност – торенето с амониева селитра. Много почви са похабени заради асфалтови пътища – площта на всички пътища в Америка е колкото площта на България. И все пак, най-големият враг на почвата е почвената ерозия – процес на механично разрушаване и отнасяне на почвата под влияние на водата или вятъра. До голяма степен тя се дължи и на дейности на человека като унищожаване на горите и неправилно използване на земята, напр. чрез усилено скотовъдство. Водна ерозия се получава при изсичането на горите, което води до поройни дъждове, отмиващи почвения слой. Ветровата ерозия е голям проблем в Средна Азия, Европейска Русия и Северна Америка. Например, преди 2 000 години в Близкия Изток и Северна Африка (в Египет, в Ливан и т.н.) където е имало плодородни земи, сега там са пустини. В Европа няма ветрова ерозия, но за сметка на това има химическо замърсяване на почвата с тежки метали. В Китай на почвена ерозия са подложени една четвърт от почвите. Това предизвиква наводнения, затлачуване на водохранилища и т.н. Човешката дейност и прекомерната експлоатация постепенно унищожават почвата.

§1.3. Въздействие на човека върху биосферата

Съвременната техническа дейност на човека е най-същественият фактор, определящ геологическите и геохимически процеси в земната кора и биосферата. Още през 30-те години на миналия век акад. Ферсман подчертава, че „*промишлената дейност на човека по своите машаби и значение вече е сравнима с процесите на самата природа*“.

Процесите на въздействие на стопанската и промишлена дейност върху

околната среда той нарича *техногенезис*. От тогава до наши дни мащабите на техногенезиса се увеличиха рязко и продължават да растат поради ръста на населението, увеличаването на обема на промишлената продукция и на селскостопанското производство, използването на нови технологии и т.н. Съвременното влияние на техногенезиса в биосферата е достигнало нива, които позволяват тя вече да се нарича *технобиосфера (антропосфера)*.

Съвременното състояние на биосферата – по думите на Вернадски – представлява последното от многото състояния на нейната еволюция. Но това състояние е коренно различно от всички предишни, тъй като човешкото общество с голяма скорост изменя самата структура на основите на биосферата. Процесът на еволюцията на биосферата до наши дни е бил бавен и плавен, запазвали са се основните равновесия в нея или скоростта им на изменение е била толкова малка, че жизнените форми са успявали да се приспособят към новите условия и дори да вървят напред в развитието си. Намесата на човека коренно изменя тази картина. Със своите действия човечеството вече нарушиava основни връзки и равновесия в биосферата и то с такава скорост, която не позволява на природата да реагира и да включи своите приспособителни и компенсаторни механизми. Следователно, съществува реалната възможност да бъде грубо нарушенa или даже прекъсната някоя от структуроопределящите връзки (равновесия) в биосферата, което неминуемо ще доведе до глобална катастрофа с трудно представими последици. Работата е в това, че всяко нарушение, което излезе извън границите, в които природата сама може да го коригира, влече верижна (експоненциална) промяна в много други, често пъти съвсем неочеквани, области. Тогава вече не само бавните възстановителни и адаптационни механизми на природата няма да помогнат, но и бързите целенасочени действия на човека едва ли ще спасят положението.

Причините за това са много, но като главни могат да се посочат три:

1. Знанията на човека за процесите и закономерностите в биосферата са твърде ограничени, за да може той да вземе бързи и правилни мерки. Експериментирането в тази област е невъзможно, но могат да се използват модели. Липсата на знания и опит е голяма, но се преодолява с труда и усилията на много институции и хора.

2. Мащабите на биосферата са огромни и човек не разполага с достатъчно енергия и технически (в най-общия смисъл) средства за намеса. Въпреки че човек има грандиозни технически средства, те са нищожни по отношение на природата. Така например, около 98% от енергията на Земята се дължи на Слънцето.

3. Най-важната и непреодолима причина е във времевите мащаби. Характерът на мнозинството биосферни и геохимически процеси е такъв, че основен параметър за въздействие е времето, т.е. невъзможно е за малък отрязък от време да се повлияе съществено върху тях. Някои от природните кръговрати имат 200-300 годишни цикли. Черно море е замърсено, но времето за обмен на водата в него е около 2 млн. години

(тъй като се обменя само през Босфора).

Кои основни фактори на икономическата дейност на човека заплашват биосферата и се явяват главни замърсители на околната среда? Ето някои от тях.

Във формата на твърди отпадъци промишлеността и бита изхвърлят годишно в биосферата 40 млрд. тона вещества, 50–60% от които са органични отпадъци. Около 2 млрд т. от тях са киселинни агенти с газов или аерозолен характер: съединения на хлора и солната киселина (140 млн. т.), сероводород (400-500 млн. т.), азотни окиси, амониеви съединения и др. Всички тези съединения при окисляване образуват солна, сярна и азотни киселини, което води до повишаване на киселинността на водите и почвата. В редица страни на Европа киселинният фактор (рН) на дъждовната вода е спаднал до 3-4 при норма 6-7. Установено е, че с повишаване на киселинността растат загубите на калий, магнезий и калций в почвата, фосфорът се свързва в неусвоими от растенията форми, активизира се токсичният ефект на живака, оловото и др., което води до понижаване на добивите и до постоянни агрехимически изменения на почвите. Не бива да се забравя, че под формата на техногенни отпадъци в атмосферата годишно попадат 12 млрд. т. въглеродна киселина.

Основни източници на химическо замърсяване на биосферата са промишлеността и транспорта, нефтодобива и преработката на нефт, радиоактивните отпадъци, миещите препарати. Прекалено големи са количествата сяра, олово, цинк, мед, кадмий, изхвърляни ежегодно в атмосферата. Опасни замърсители са въглеродният окис и серистият газ. Например въглеродният окис е особено токсичен с качеството си да попада в организма да се свързва с хемоглобина, с което се нарушава снабдяването на организма с кислород. Серистият газ е много отровен за растенията – като се свързва, той разлага хлорофилата, което води до тяхната гибел.

За повишаване плодородието на почвите в света ежегодно се внасят в тях под формата на минерални торове 50-60 млрд. тона активно вещество: азот, фосфор, калий. За предпазване на културните растения от болести и плевели се използват около 5 млн. т. пестициди (дори все още ДДТ!). Основен азотен тор е амониевата селитра, чийто създател получава Нобелова награда. Растенията изсмукват натрия, фосфора и калия, но останалите вещества попадат почвата. В селското стопанство, за да имаме продукция, трябва да я пазим от вредни влияния. В резултат на което масово се използват пестициди – отровни химични съединения, специално създадени за борба срещу вредителите. Наименованието им произлиза от лат. *pest* – вреда и *cide* – убивам; т.e. това са вещества, убиващи вредителите. Съществуват различни видове: инсектициди – унищожаващи инсектите;fungициди – убиващи различни видове гъбички, причиняващи болести по растенията; хербициди – унищожаващи плевелите и др. Общо в света се произвеждат повече от 900 химически съединения, използвани в селското стопанство. Някои

от тях са смъртоносни за човека и животните отрови, други не са пряко отровни, но се натрупват в организмите и вредното им действие се запазва с години. Съвременните препарати са хиляди и са усъвършенствани към по-неотровни. Споменатият по-горе ДДТ е фосфорганичен препарат, забранен от ООН за употреба през 1961 г. заедно с всички фосфоорганини съединения. Въпреки това, и сега има региони в света, където се използва.

Понякога замърсяването действа шоково върху даден биорегион. Класически пример е случаят с езерото Клиърлейк в Калифорния, САЩ. Неколкократно то е било обработвано с инсектициди близки до ДДТ с цел унищожаване на един вид малка муха. Препаратурт е разхвърлян в ниска дозировка – 0.014 части на 1 млн. В планктона съдържанието му вече е 5 части/1 млн., в рибите, хранещи се с планктона – 20-40 части/1 млн., в хищните риби до 2400 части/1 млн. В края на тази трофическа верига – в телата на птиците, хранещи се с риба, концентрацията е надхвърлила допустимото и се е наблюдавало масово измиране на тези птици. На края на веригата концентрацията на химикала се е увеличила повече от 100 000 пъти в сравнение с първоначалната.

Перилните и миещите препарати също са силно отровни. Към момента не съществуват напълно безвредни миещи средства. Не само в бита се мие, мие се и в промишлеността. Например, преди години наши колеги работят по проблема как да бъде оптимизиран процесът на боядисване на тъканите в текстилната фабрика „8-ми март“ в София. Оказва се, че при смяна на всеки вид от 20-те вида бои е необходимо инсталациите да бъдат щателно измивани, за което отива над един тон препарат. Поставената задача била да се направи такъв ред на смяна на боите, че боядисването да става с възможно най-малък разход на миещи препарати (например: боядисване в жълто след бяло е добре, в бяло след синьо не е добро и т.н.).

Освен споменатото ДДТ, други кумулативни отрови са тежките метали – олово (Pb) и живак (Hg). Една от теориите за изчезването на Западната Римска империя гласи, че за това до голяма степен е допринесло това, че канализацията и съдовете им за готовни били направени от олово, което довело до масово отравяне на населението с тежки метали. До преди 10-20 години бензините бяха оловни – с добавено олово за равновесие на горивния процес. Оловни бензини вече не се произвеждат, вместо олово се добавят органични добавки. Живакът (Hg) също е силно отровен. При разливане на живак, е необходимо той да се покрие със сяра.

Незабележимо, но много опасно е *радиоактивното замърсяване*. То се дължи на разпада на атомите на радиоактивните елементи. В зависимост от това дали са тежки или леки частиците, има α лъчение (тежки частици), β лъчение (по-леки частици) и γ лъчение (най-леките частици, които могат да прелетят космически разстояния и са най-опасни при продължително излагане на тяхното въздействие).

Алфа частицата е просто хелиево ядро без никакви електрони – два

протона и два неutrona. Обикновено тя се движи с около една десета от скоростта на светлината. Лист хартия или повърхностният слой на кожата ви са достатъчни, за да спрете алфа частиците, така че те имат относително малка проникваща сила. Те са по-опасни, ако материалът, излъчващ алфа частици, е бил внесен в човешкото тяло, в този случай те стават изключително опасни.

Бета частицата е електрон. Бета частиците пътуват с около 90% от скоростта на светлината и имат сто пъти по-голяма проникваща сила от алфа частиците. Лист алуминий обаче ще ги спре и те проникват само около сантиметър в човешката плът.

Гама лъчите са високочестотна форма на електромагнитно излъчване, така че те пътуват със скоростта на светлината. Гама лъчите имат много по-голяма проникваща сила от алфа или бета частиците – всъщност толкова голяма, че могат да проникнат през сгради или тела. Обикновено са необходими плътни бетонни или оловни екрани, за да се осигури пълна защита. Високочестотните гама лъчи имат достатъчно енергия за йонизиране на молекулите в тялото ви, което може да причини увреждане на важни макромолекули като ДНК във вашите клетки.

Чувствителността към радиоактивното замърсяване на различните организми силно варира: смъртоносната доза за бактериите е 10^6 рада, за насекомите 10^5 рада, а за млекопитаещите 10^3 рада. Тя се изменя и с възрастта – най-чувствителна е младата възраст – децата до 4 годишна възраст натрупват стронций-90 неколкократно по-бързо от възрастните при еднакви външни условия. Период на полуразпад на радиоактивния елемент наричат времето, необходимо за разпадане на 50% от неговата маса. Елементите с малък период на полуразпад не представляват екологична опасност. Но при някои елементи този период е хиляди години и тяхното натрупване в биосферата вече е много опасно. Източници на радиоактивно заразяване най-често са дъждовете и отлаганията, които се получават след ядрени взривове, както и отпадъците от атомната енергетика, които все още не могат да се обезвреждат – обикновено се поставят в контейнери в океана, в почвата, в космоса. Такъв източник са и ядрените оръжия – атомни бомби, които използват освободената енергия и други разрушителни ефекти, причинени от ядрени реакции.

Договорът за неразпространение на ядрени оръжия (на английски: Treaty on the Non-Proliferation of Nuclear Weapons) е международен договор за ограничаване на разпространението на ядрени оръжия, ядрени материали, технологии и информация с потенциал за военно приложение. Той влиза в сила на 5 март 1970 г. и към него са се присъединили 189 страни, пет от които са официално признати за ядрени сили: САЩ, Русия, Великобритания, Франция и Китай (те са и петте постоянни членки на Съвета за сигурност на ООН). Смята се, че четири страни, които не членуват в договора, притежават ядрени оръжия: Индия, Пакистан и Северна Корея открито са провели ядрени оръжия и са обявили, че притежават такива оръжия, а Израел води двойствена

политика спрямо разоръжаването, изразена в собствената му ядрена програма.

За съжаление са измислени термоядриeni оръжия – водородни бомби, които използват принципа на термоядрения синтез (сливане на атомните ядра), при който се отделя огромно количество енергия. Името им се дължи на това, че веществото, което се използва за синтез, е някой от двата тежки изотопа на водорода – деутерий или тритий. „8-ми март“ Тъй като термоядреният синтез изисква влагането на изключително количество енергия, устройството на водородната бомба включва като „детонатор“ „обикновена“ атомна бомба (т.е. такава, базирана на ядрен разпад). Задействането на устройството протича на два етапа – първо се взривява детонаторът – атомната бомба, който отделя достатъчно енергия, за да започне неконтролируема синтезна реакция, която предизвиква същинската експлозия.

При сливането на ядрата на леки елементи се отделя повече енергия, отколкото при ядрения разпад. Това означава, че термоядрените бомби могат да бъдат много по-мощни от ядрените. Температурата при термоядрените реакции е от порядъка на милиони келвини.

Опитите с ядрени оръжия са забранени, но при авариите в ядрени централи като тези в Чернобил и Фукушима се изхвърля огромно количество радиоактивен материал. Най-голяма част от радиоактивното заразяване се пада на някои често срещани изотопи (разновидности на атомите, някои устойчиви, други не толкова) – стронций-90 (Sr-90), йод-131 (I-131), цезий-137 (Cs-137), които се натрупват в тъканите на човека. Вредата от това натрупване може да бъде индивидуална (тези изотопи имат канцерогенна функция – например когато стронцият замества калция в костите това причинява рак на костите) и генетична (поява на потомство с вродени дефекти). Радиоактивните вещества подобно на химикалите имат свойството да се натрупват по хранителните вериги. Експериментите с радиоактивен фосфор във водна среда показват, че насекомите увеличават концентрацията му 500 пъти, птиците – 7 500 пъти, а техните яйца 200 000 пъти. Растенията също ги натрупват в стъблата, листата и особено в плодовете си.

Атомната енергия е с много малко вредни емисии в атмосферата, но има рисък от замърсяване в следствие на човешка грешка като в Чернобил или от природно бедствие като във Фукушима. Някои страни имат политика за избягване на атомната енергия, така например Германия забранява изграждането на нови атомни централи. Използването като източници на енергия на нефт и въглища предизвиква глобалното затопляне. Човечеството се стреми не само към използване на възстановяеми източници на енергия – Слънце, вятър, вода, но и към подобряване и контролиране на термоядрения процес и към създаване на термоядриeni електроцентрали. За да бъде продължителен процесът на термоядрен синтез обаче са необходими няколко хиляди атмосфери налягане и няколко млн. градуса температура. Всичко това е много трудно постижимо и в момента е измислена система, която задържа та-

кава енергия само няколко секунди. Термоядрените електроцентрали, ако съществуват един ден, няма да имат отпадъци.

Вредно въздействие, особено за човека и висшите животни има *шумовото замърсяване* на околната среда. Шумът, произведен от човека се е увеличил стократно само през последните 100-150 години. В някои големи градове, наситени с транспорт и промишленост средното деноночно ниво е 85 децибела, което е значително по-високо от нормите. Шумът влияе върху нервите, повишава кръвното налягане, понижава работоспособността (особено умствената!). Шумът има честота (измервана в Hz) и сила (интензивност) (измервана в dB). Особено вредни са някои честоти (инфразвук 5-7 Hz в секунда), които са смъртоносни даже и когато са не особено силни. Известна е легендата за изчезналия кораб, наречен Летящият холандец. По-късно, когато го намерили, установили че дори плъховете на кораба са умрели. Изказана била хипотезата, че вината е в конструкцията на кораба, който имал платна, които вибрирали с честота 7-9 Hz и когато влезли в резонанс (който се получава, когато вълните се наслагват) те оказали смъртоносно влияние върху всичко живо на кораба. Други честоти влияят на сърдечния ритъм и шумът се смята за един от важните фактори за увеличаване на сърдечно-съдовите заболявания. Човешкият организъм има прагове на поносимост на шума – шум над 100 dB разбива нервната система, над 120 dB е смъртоносен. Известни са резултати от експерименти със селскостопански животни – продуктивността им спада рязко при незначително покачване на шумовия фон около тях.

Големи са измененията, които човекът предизвиква в околната среда посредством добива на различни *полезни изкопаеми* и осъществяването на инженерно-строителни работи. С тях е свързано разкопаването на земната кора, извлечането на повърхността на голямо количество минерални и органични продукти, вода и газове, което води до изменение на релефа на цели области, до изменение на режима на подпочвените води и др. Много от полезните изкопаеми (злато, мед, желязо, камък) човек е използвал още в праисторическата епоха, но към началото на XX век вече се използват 59 извлечени от земята елемента, а понастоящем повече от 80. При това количествата са огромни. Според оценките само след Втората световна война човечеството е извлякло толкова полезни изкопаеми, колкото през цялата останала своя история. Количество въглища, нефт, сол, камък се изчисляват с милиарди тонове, количествата желязна, уранова, медна и други руди на стотици милиони тонове. Потреблението на въглища, желязо, мед, никел се е увеличило 50-60 пъти в сравнение със средата на XIX век, а на алуминий, ванадий, молибден до 1000 пъти. Но основната беда идва от това, че мнозинството от рудите са много бедни и за извлечането на 1 тон метал се извличат и натрупват десетки и стотици тонове скална маса. От всички запаси на метални руди само 5% са богати, а 95% са бедни. Някои руди на редки метали съдържат до 0.1% метал! За разлика от биологическите ресурси те не се възстановяват и в бъдеще ще се обра-

ботват все по-бедни запаси, което води до все по-голямо натрупване и замърсяване на големи райони. Възстановяването (рекултивацията) на тези площи е скъпа и бавна дейност – за да станат годни за използване са необходими значителни средства и десетки години. Извличането на големи обеми материал от земната кора води и до изменение на подпочвените води – празните галерии и освободените от нефта пори се запълват с вода, което води до сериозни изменения на водния баланс на големи територии.

От единния комплекс от динамични равновесия в биосферата най-голям интерес представляват трите главни естествени равновесия: *геохимическо, енергетическо, и биологическо*. Между тях съществува тясна зависимост и никое от тях не може да се разглежда и оценява независимо от останалите. Веществата непрекъснато преминават от неживата природа в организмите и от тях отново в неживата природа – извършва се *кръговрат на веществата*. За да протича този процес, е необходимо да има растения, които образуват органични вещества, животни, които да ги приемат като храна и бактерии, които да разграждат растенията и животните след смъртта им.

Накратко, кръговратът на веществата протича по следния начин. Зелените растения, с помощта на хлорофил и светлинната енергия, образуват от неорганични вещества органични вещества (въглехидрати, белтъци и мазнини). В органичните вещества е включена светлинната енергия, преобразувана като химична. С други думи, зелените растения са енергиен мост между Слънцето и Земята. Чрез енергията, която те преобразуват и натрупват във вид на органични съединения, се поддържа живота на Земята. Растенията използват част от образуваните от самите тях органични вещества за своите жизнени процеси. Останалите органични вещества служат за храна на растителноядните животни, които са храна на месоядните. Телата на умрелите растения и животни се разграждат от сапрофитни бактерии в почвата и се превръщат в минерални соли в нея. Растенията използват минералните соли при фотосинтезата.

В природата кръговратът на веществата е протичал и преди появата на живота на Земята. Тогава този кръговрат не е преминавал през организмите (не е имало такива) и се нарича геологичен кръговрат. Извършва се и в момента. Например водата под действието на температурата на въздуха и ветровете се изпарява от водните басейни. Парите се охлаждат и се образуват облаци. Водата отново пада на земята във вид на валежи: сняг, дъжд, роса. В течение на геологичното време се установява **геохимическото равновесие** – стабилност в разпределението и миграцията на химичните елементи, дължаща се на еволюцията в състава на водите, атмосферата и твърдите геологични образования. Според Вернадски „*равновесието в миграцията на елементите, което се е установило в течение на геологичното време, се нарушава от разума и действията на човека*“. За съжаление нарастващата геологичка сила на човешкото общество води до отрицател-

но въздействие върху природата. Техногенното замърсяване на водата, въздуха и почвата променя с нарастваща скорост качествените, както и количествените характеристики на естествените геохимични процеси. Множество изследвания показват изменения в количествата на тежки метали като олово и металоиди, радиоактивни елементи, летливи и високомолекулни органични съединения. Достоверните оценки на техногения/антропогения привнос се основават на сравняването на геохимичния баланс с естествения геохимичен фон. За да се установи какъв е естественият геохимичен фон се прави сравнителното изучаване на земното и космичното вещество, което става чрез изследване на метеорити, на проби от Луната, от други космически обекти като астероиди и т.н.

След появата на живота на Земята кръговратът на веществата се усложнява, т.к. започва да преминава и през организмите и вече се говори за био-геохимически кръговрат. Отнесен към биосферата, този термин означава обмена на химични елементи между живите организми и неорганичната среда, който се осъществява вътре в екосистемата. Чрез този обмен екосистемата се саморегулира (хомеостаза) и постига устойчивост – удивително постоянство на процентното съдържание на химичните елементи в различните свои компоненти.

Кръговратът на веществата в екосистемите е сложен процес. При взаимодействие на живите организми със средата или помежду им се осъществява непрекъсната редуваща се смяна на органични с минерални вещества. Различните организми постоянно погълъщат необходимите за техния жизнен цикъл вещества при което изхвърлят повече или по-малко сложни, неусвоени от метаболизма им минерални и органични продукти. Неорганични йони се погълъщат от автотрофните растения, след което те се използват от хетеротрофните видове: животните и след това от микроорганизмите – деструктори. Последните, минерализират мъртвата биоорганика т.е растителните и животински остатъци, до разтворими или газообразни съединения, които се връщат отново в почвата, водата и въздуха. Химични елементи (като въглерод, водород, азот, сяра и поне още 30 други такива), жизнено необходими за образуването на живата клетка, непрекъснато се преобразуват в органични вещества (мазнини, белтъчини, въглехидрати или техни предшественици и производни). Така, различните биогенни елементи са в постоянна циркулация.

Кръговратът на веществата осигурява непрекъснатото им повторно използване. Растенията от минерални соли, вода и CO_2 синтезират сложни органични вещества. В този процес енергията, получена от Слънцето, се превръща от растенията в химична енергия. По хранителните вериги тази енергия се предава на различни други организми и непрекъснато намалява, защото се изльчва постепенно в пространството като топлина.

Следователно, докато материята извършва кръговрат и се използва многократно, енергията тече само в една посока и не се използва

повторно. Ето защо говорим за поток на енергията. Той тече само в една посока – от Слънцето през организмите в пространството.

Слънчевата енергия постоянно достига земната повърхност, трансформира се и се натрупва от биовеществото. Стабилността на този процес се нарича **енергетическо равновесие**. Слънцето изльчва огромно количество енергия в пространството. До Земята достига малка част от тази енергия – от порядъка на 10^{24} J (джаула) за година. Повече от половината от тази енергия се разсейва в атмосферата. Частта достигнала до земната повърхност се оползотворява единствено от растенията. Оттук и тяхното огромно значение за поддържане на това равновесие. Растенията обаче успяват да оползотворят малка част от тази енергия и утилизираната от тях енергия е от порядъка на 10^{20} J годишно. Това всъщност е енергията, която се използва от живите организми. Част от получената енергия се изразходва от тях като разсейна топлина в резултат на жизнените процеси, част се натрупва в земните недра. Но след намесата на човека има опасност това равновесие да се наруши. Понастоящем човечеството използва годишно 10^{21} джаула, а както казахме, биосферата утилизира (обработва и съхранява) само 10^{20} джаула за година, т.е. 10 пъти по-малко. При това тенденциите са обратни – човекът удвоява изразходваната от него енергия за няколко десетилетия, а възможностите на биосферата (пак поради неговата намеса) намаляват. Общата енергия на масата на Земята в покой се изчислява на 10^{46} джаула и се счита, че колкото повече се приближава към тази стойност използваната от човека енергия, толкова повече ще се наруши енергетическото равновесие.

10^{46} J	– енергия на масата на Земята в покой
10^{30} J	– съхранена в биосферата енергия
10^{24} J	– идваща до Земята от Слънцето енергия за 1 г.
10^{21} J	– използвана от човека енергия за 1 г.
10^{20} J	– утилизирана от биосферата енергия от Слънцето за 1 г.
10^{16} J	– енергия за изхранване на човечеството за 1 г.

Биологическото равновесие обезпечава способността на биосферата да поддържа непрекъснатото развитие на живите организми. Тази функция се осъществява чрез циклични колебания на максимума и минимума на броя, плътността и отношението между различните популации и видове. Нарушаване на биологическото равновесие имаме при намаляване на генетичното разнообразие, наруширане на хранителните (трофическите) вериги и при цялостно наруширане на структурата на екосистемите.

От 1600 г. до днес са изчезнали 162 вида и подвида птици, а 381 вида са застрашени от изчезване. Около 100 вида млекопитаещи вече практически са изчезнали, а 255 са на същия път.

Една от причините за наруширане на биологическото равновесие е замърсяването. Така например, поради силното промишлено замър-

съване на езерото Ери (Чикаго, САЩ) с цианиди, феноли, нитрати, битови отпадъци, в него много бързо се развиват няколко вида водорасли, натрупва се голяма маса гниещо биовещество, откъдето следва липса на кислород и измиране на останалия живот в него. Понастоящем дори да се прекрати замърсяването, връщането на езерото към живот би отнело няколко десетки години.

Друга причина за нарушаване на биоравновесието е внасянето на чужди за средата видове. Така например, заселниците в Австралия донасят със себе си и започват да развъждат зайци. Там обаче зайците нямат естествен враг. В резултат на това, популацията им се разраства и те се превръщат в голям проблем. Друг пример, който може да се даде е този с колорадският бръмбар – основен вредител по картофите, пренесен заедно с тях от Америка. Много бързо се размножава в Европа пак поради това, че няма естествени врагове и борбата с него е трудна. Не е препоръчително нещо подобно да се прави дори и с добри намерения. Така например, в Южна Америка започват да развъждат африканска оса, която да унищожава комарите, но като резултат почти напълно унищожават пчеларството.

Биоравновесието е много крехко и не винаги са ясни механизмите, на които то се дължи. По времето на културната революция на Мао в Китай настъпва глад и хората започват да се изтребват в рабчетата. В резултат на това, по неизвестни връзки, последва бум на мишките.

В последно време човекът осъзнава влиянието си върху природата и започва да полага грижи за опазване на биологичното разнообразие. Освен грижата за застрашените видове, се изграждат биогенни банки – за запазване на наследствеността. Биобанка за царевицата има в Америка. Банката за ориза сдържа 22 хил. прobi. Съществуват банки на най-разпространените селскостопански растения – царевица, ориз, пшеница, картофи. Целта е да се съхранят генофонда. Преди години се появява много опасен вирус по пшеницата. Налага се да бъде създадена по-устойчива на вируса пшеница, но всички култивирани видове са податливи. За щастие в Мала Азия откриват дива пшеница, която е устойчива на вируса и внедряват нейните гени в гените на културните сортове.

Някои искрено се възмущават от отношението на човека към собствения му дом и представяйки си апокалиптичните последици от това отношение се питат: след като всички разумни хора са убедени, че трябва да се вземат бързи мерки, защо не се вземат? Правят се и различни градивни предложения: да се спре изсичането на горите, да се намалят вредните емисии автомобилите, да не се тори с изкуствени торове и т.н., и т.н. За съжаление тези неща са неосъществими, поне в настоящия момент и в близко бъдеще. Причината е, че всички вмешателства в биосферата са резултат на икономическата, обществената и политическата дейности на човека и в крайна сметка страничен продукт на възходящото развитие на човечеството, а за част от него – на стремежа му да опелее. Няколко примера. Без употребата на изкуствени торове в

селското стопанство и на химически средства за защита производството на храни ще спадне рязко и ще се осъкъпи значително, което е равносилно на гладна смърт на голяма част от населението на развиващите се страни (което и сега е недохранено). Не е възможно да се обясни на един беден земеделец, че не бива да паля гората, за да освободи орна площ или че не бива да използва ДДТ, или че отглежда добитъка си неефективно и така унищожава растителността и способства за увеличаване на пустеещите земи – ако не прави всичко това, той и семейството му ще умрат от глад. Не могат да се убедят правителствата на развитите страни, че трябва да намалят производството на енергия – това би означавало понижаване на жизнения стандарт и колкото и да е пародоксално, ще доведе най-напред до изключване на пречиствателните съоръжения.

Решението се крие другаде и то е твърде комплексно: от премахването на икономическите и социални неравенства в световен мащаб, до качествено нови постижения на науката и техниката във всички области – от селското стопанство до генното инженерство и новите източници на енергия. Най-общо казано прогресът на човечеството и решаването на глобалните екологически проблеми са в много тясна зависимост. Не е възможно едното да се реализира за сметка на другото.

§2. Биосфера. Математическо моделиране на биологични системи. Устойчивост

§2.1. Емпириически обобщения в биосферата

Новото в учението на В. И. Вернадски за биосферата е в това, че той разглежда живота върху планетата не само като краен продукт от съществуването и като най-висша форма на проявленето, а като определящ елемент в нейната еволюция. Според него: „*Изучавайки проявите на живота в обкръжаващата ни среда, в планетарен мащаб, трябва да се откажем от традиционното изучаване на отделния организъм [...] животът представлява неотделима част от организацията на биосферата.*“ Цялото съвременно състояние на планетата е продукт на дейността на биовеществото: „*на земната повърхност няма химическа сила, действаща по-постоянно и поради това по-могъща по своите крайни резултати, от живите организми, взети заедно.*“ Вернадски вижда и изключителното място, което биовеществото заема в енергетиката на планетата: „*по същество биосферата може да се разглежда като област от земната кора, заета от трансформатори, превръщащи космическите излъчвания в действена земна енергия – електрическа, химическа, механическа, топлинна и др.*“

Агрегирайки огромното разнообразие от факти, отразяващи водещата роля на живото вещество в еволюцията на биосферата, Вернадски формулира т. нар. емпириически обобщения. По същество те представляват система от аксиоми, които отразяват нивото на знанията и се взимат като основа основа при по-нататъшно развитие на теорията. При това основният подход – цялостното разглеждане на явленията, до известна степен гарантира изпълнението на основното изискване към всяка система от аксиоми – изискването за нейната пълнота. Вернадски е формулира следните емпириически обобщения, наречени още аксиоми на Вернадски:

1. *В течение на всички геологически периоди не се наблюдава непосредствено създаване на живи организми от нежива материя.*

Това твърдение може да се нарече аксиома за единородност или хомогенност. В биологията негов аналог е законът на Реди (Франческо Реди) формулиран като „*живо само от живото*“, който се среща и при Луи Пастъор като „*Omne vivus ex vivo*“ (лат.). Основание да се употреби термина единородност (хомогенност) ни дават следните разсъждения. Ако опишем изменението във времето на масата N на биовеществото с диференциално уравнение, то общият вид на това уравнение ще бъде следният:

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

където $N(t)$ е масата на живото вещество в момент t , а $f(N)$ е отно-

сителната (краяна) скорост на нейното изменение, която освен от N зависи и от никакви параметри. Очевидно е, че при $N(t_0) = 0$ ще имаме $N(t) \equiv 0$ и в този смисъл операторът F , който на N съпоставя fN е хомогенен оператор.

2. Съществуващите факти не могат да отговорят на въпроса за произхода на живота на Земята.

Тази аксиома може да се нарече *аксиома за ергодичност*, тъй като процесът на еволюция на биосферата е детерминиран и устойчив по отношение на началните условия (ранните периоди на нейната история). Действително, за да се отговори на въпроса за произхода на живота, са необходими хипотези за предбиосферния период от историята на Земята. За да се избегнат спекулативни построения, е разумно да се предположи, че независимо от предбиосферната история, еволюцията на биосферата я е довела до съвременното ѝ състояние.

3. Геологически периоди, лишени от живот не е имало.

Тази аксиома може да се нарече *аксиома за непрекъснатост*. Тя ни гарантира, че съвременното биовещество е генетически свързано с това от миналите епохи.

Следващите емпирически обобщения могат да се нарекат *аксиоми за стационарност*. По същество, те отразяват добре познатите ни от физиката закони за запазване (за съхранение).

4. Постоянен химически състав.

Химическият състав на биовеществото и на земната кора е приблизително постоянен във всички геологически епохи. И най-простите, и най-сложните организми имат еднакви пропорции на химичните елементи.

5. Постоянна биомаса.

Средното количество биоещество е постоянно през цялото геологическо време.

Аксиомите за стационарност пораждат най-много възражения от страна на някои биолози, геолози и други учени, но сериозни доказателства за обратното все още няма. Измененията на химическия състав и общата маса на биовеществото могат да се считат за флукутуации около техните постоянни средни стойности.

Следващите и последни две аксиоми ни дават в най-общ смисъл механизмите на функциониране на биосферния механизъм.

6. Енергията, която се натрупва или отделя от живите организми, е личистата енергия на Слънцето.

Посредством живите организми слънчевата енергия регулира химическите процеси на Земята.

7. Основна роля при усвояването и разпределението на слънчевата енергия играят зелените растения.

В последно време бяха открити бактерии и многоклетъчни организми, дължащи съществуването си на веществата и енергията, доставяни им от подводни гейзери от земните недра. Те очевидно представляват изключение от предпоследното емпирическо обобщение, но техният дял

в енергетиката и обмена на веществата в биосферата е толкова малък, че може да бъде пренебрежнат. Естествено, ако в бъдеще този механизъм за преработка на неорганично вещество в органично бъде използван от человека в широки мащаби за производство на биомаса (което, както изглежда, ще се окаже перспективно), аксиома 7 ще бъде ревизирана и обогатена.

След като се приеме постулата за постоянството на общото количество биовещество в течение на геологическото време (аксиома 5), остава да се предполага, че еволюцията на биосферата е вървяла по пътя на структурното усложняване на биовеществото – както в увеличаването на броя на видовете, така и в повишаване на разнообразието им във функционално отношение. Тъй като животът заема цялата област на биосферата, за появяването на нови видове е необходимо или измиране, или рязко намаляване на биомасата на някои от старите видове. При това несиметрично – скоростта на отмиране на старите видове трябва да бъде по-голяма от скоростта на размножаване на новите. Това е логическо следствие от аксиомата за постоянно количество биомаса.

Действително, нека $N_i(t)$ е биомасата на i -ия вид в момент t и да предположим, че $N_i(t)$ са диференцируеми функции. Нека $n(t)$ е броят на видовете в момент t . Общата биомаса е

$$\bar{N}(t) = \sum_{i=1}^{n(t)} N_i(t) = \text{const.}$$

Ако през интервала от време $(t, t+\Delta t]$ се образува нов $(n+1)$ -ви вид, то $N_{n+1}(t) = 0$, $N_{n+1}(t+\Delta t) > 0$. Тъй като предполагаме, че функцията N_{n+1} е диференцируема, ще имаме, че

$$N_{n+1}(t + \Delta t) = N_{n+1}(t) + \frac{dN_{n+1}(t)}{dt} \Delta t + o(\Delta t) = \frac{dN_{n+1}(t)}{dt} \Delta t + o(\Delta t),$$

където $\frac{o(\Delta t)}{\Delta t} \rightarrow 0$ когато $\Delta t \rightarrow 0$. Стойността $\frac{dN_{n+1}(t)}{dt}$ характеризира скоростта на еволюцията на новия вид. Общата биомаса в момент $t + \Delta t$ е

$$\bar{N}(t + \Delta t) = \sum_{i=1}^{n(t)} N_i(t + \Delta t) + N_{n+1}(t + \Delta t).$$

Тъй като предполагаме, че функциите N_i също са диференцируеми, имаме че $N_i(t + \Delta t) = N_i(t) + \frac{dN_i(t)}{dt} \Delta t + o(\Delta t)$, където $\frac{o(\Delta t)}{\Delta t} \rightarrow 0$ при $\Delta t \rightarrow 0$ за всяко i . Заместваме и получаваме

$$\begin{aligned} \bar{N}(t + \Delta t) &= \sum_{i=1}^{n(t)} \left(N_i(t) + \frac{dN_i(t)}{dt} \Delta t \right) + \frac{dN_{n+1}(t)}{dt} \Delta t + o(\Delta t) \\ &= \bar{N}(t) + \sum_{i=1}^{n(t)} \frac{dN_i(t)}{dt} \Delta t + \frac{dN_{n+1}(t)}{dt} \Delta t + o(\Delta t). \end{aligned}$$

Но $\bar{N}(t + \Delta t) = \bar{N}(t)$ тъй като е константа, откъдето получаваме

$$0 = \sum_{i=1}^{n(t)} \left(\frac{dN_i(t)}{dt} \Delta t \right) + \frac{dN_{n+1}(t)}{dt} \Delta t + o(\Delta t).$$

Като разделим на Δt имаме

$$0 = \sum_{i=1}^{n(t)} \frac{dN_i(t)}{dt} + \frac{dN_{n+1}(t)}{dt} + \frac{o(\Delta t)}{\Delta t}.$$

Като направим граничен переход при $\Delta t \rightarrow 0$ и използваме, че $\frac{o(\Delta t)}{\Delta t} \rightarrow 0$ ще получим

$$0 = \sum_{i=1}^{n(t)} \frac{dN_i(t)}{dt} + \frac{dN_{n+1}(t)}{dt}$$

или

$$\frac{dN_{n+1}(t)}{dt} = - \sum_{i=1}^{n(t)} \frac{dN_i(t)}{dt}.$$

Следователно, за да имаме положителна скорост на еволюцията на новия вид $\frac{dN_{n+1}(t)}{dt} > 0$ е необходимо $\sum_{i=1}^{n(t)} \frac{dN_i(t)}{dt} < 0$. С други думи каза- но, за да има еволюция в посока на увеличаване на видовете, биомасата на съществуващите видове трябва да намалее. Колкото повече старите видове губят биомаса, толкова по-голяма е скоростта на еволюцията на новия вид. Така намаляването на биомасата на старите видове предразполага към появата и усъвършенстването на нови видове.

Като изхождаме от основните предположения, еволюцията на биосферата може да се раздели на два етапа. Първият етап е сравнително кратък и през него се осъществява разпространението на живота във всички възможни местообитания върху планетата. Вторият етап продължава и до днес и е характерен със структурно усложняване на живота и колебание на сумарната биомаса около една средна стойност, наричана капацитет (обем) на биосферата. През първия етап основни движещи сили на еволюцията са размножаването и конкуренцията за хранителни вещества и енергия (светлина). През втория етап се наблюдава функционална специализация на видовете и възникване на дълги трофически вериги. В условията на увеличаване на общата биомаса през първия етап отделните видове максимизират репродуктивния си потенциал и минимизират загубите от конкурентната борба помежду си. Възникват много къси и отворени по отношение на циркулацията на веществата трофически вериги. Именно тогава са се оформили основните запаси от полезни изкопаеми и геохимическата среда на биосферата. През втория етап дългите трофически вериги се затварят благодарение на видове-разлагатели и сумарната биомаса започва да се колебае около определена средна стойност.

§2.2. Математическо моделиране

Понятието модел съществува още от древността. Моделът е описание на реален обект, или на система от обекти, с адекватни средства. Моделите, построени със средствата на математиката, са математически модели. От училище е добре известно, че математиката е неразделна част от физиката. Погрешно е да се смята обаче, че другите природни науки могат да минат „без математика“. Значимите постижения в биологията, екологията, епидемиологията и др. в последно време се дължат на използването на математически методи и средства като например решаването на големи комбинаторни задачи за свързване на белтъци в аминокиселините, от които се произвеждат ваксините.

Системите представляват съвкупност от различни, свързани по между си, обекти. За описание на сложни системи се използва т. нар. *системен анализ*. Системният анализ е съвкупност от методи за изследване на сложни системи, в чиято основа е обработката на информация чрез използване на изчислителна техника. Това води до необходимост от *математическо моделиране* – описание на формалния език на математиката на изучаваните процеси. Определението *сложна система* напълно важи за коя да е биологична или екологична система. Тук проблемите са интердисциплинарни: биология, физикохимия, климатология, икономика, социология, медицина и др. Математическият модел играе ролята на *скелет* – свързващо звено между методите на всяка една от тези науки. Може да се каже, че той е *транслаторът*, чрез който понятията и резултатите на всяка от науките стават понятни и разбирами за останалите.

Едно възможно деление на математическите модели е на *аналитични* и *имитационни* в зависимост от обема и качеството на знанията за реалния обект. Ако те са от количествен характер ние можем да опишем функционално зависимостите между фазовите координати и между тях и средата и да построим аналитичен модел. Използваните средства ще бъдат обикновени или частни диференциални уравнения, или диференчни уравнения (и системи), или методи за оптимизация и т.н. Ако в модела преобладават качествените оценки и много хипотези, се строи имитационен модел. Използваните основни средства са статистическа обработка, теория на случаите процеси, многокритериална оптимизация, размити множества и т.н. Основен момент тук е участието на компютрите не само като пасивен инструмент за смятане, но и като активен помощник – чрез диалогови системи, изкуствен интелект и т.н. Човекът създава сценарий, компютърът пресмята и накрая човекът взема неформалните решения. Най-често се правят смесени модели – нещата, които могат да се описват аналитично, се описват аналитично, а останалите се имитират. Често пъти такива модели се наричат още *аеродинамични*. Терминът е свързан с това, че по подобен начин се създават новите модели самолети – аналитичната част от модела са диференциални уравнения, друга част са данни, получени от симулаци-

тори, в които се тестват прототипи. Шо се отнася до използването на аеродинамични модели в екологията, например процесите на преработка на енергията и веществото в една трофическа верига могат да се запишат аналитично (с диференциални уравнения или с диференчни уравнения), но случайните влияния на външната среда, включването на нови видове във веригата и др. трябва да се имитират. Често пъти имитационният модел спомага за откриването на нови качествени явления, които е невъзможно да се открият с аналитичния. Това е така, защото аналитичният запис е въсъщност интерполяция на процеса в границите, в които малко или много го познаваме, така че със самия аналитичен запис ние предопределяме (детерминираме) поведението на модела. Имитационният модел до голяма степен е свободен от детерминираност и може да се окаже адекватен в много широки граници – много по-широки от тези на аналитичния.

Моделите могат да служат поне за две цели. Първо, те могат да се използват за правене на конкретни количествени прогнози за бъдещето. Вероятно това е, което повечето хора свързват с понятието „математически модел“. Прогнозните модели се стремят да отговорят на въпроси като: как климатичните промени ще повлият на популацията от коали в Куинсланд? Колко души се очаква да умрат при възникването на следващото огнище на ебола в Африка? Колко рано трябва да започне лечението с даден нов антибиотик, за да се избегне образуването на мутантни бактерии, които са устойчиви на този антибиотик? Не е изненадващо, че прогнозните модели изискват много информация за биологичната система, за която трябва да се правят прогнози. Тези модели обикновено са много сложни, включващи много променливи и параметри, описващи всички основни характеристики на изучавания проблем. Дори една от тях да се ползва с приоритет, т.е. изследването да се върши заради нея, всички останали задължително се разглеждат и се отчита техният ефект. Действително, както се уверихме досега, в екологията маловажни фактори няма. Това е и основната разлика между прогнозните математически модели за анализ на сложни системи и чистите науки, които разглеждат нещата малко или много изолирано. Например, климатологията изучава преноса на влага в атмосферата качествено и количествено, но без да го свързва причинно например със съдържанието на въглероден двуокис, с антропогенните фактори – извършваните от человека пресушавания и изгражданите от него водохранилища, изсичането на горите и т.н. Също така, не я интересуват и последствията ...

Вторият тип математически модели са „концептуалните модели“ и те служат за доказване на концепция. Това са модели, които се изучават, за да се получи общо разбиране за типа биологична система. Често моделът помага и за оценка на словесни аргументи, чиято валидност не е ясна без формализация. Например, концептуалните модели биха могли да отговорят на въпроси като: сложните екосистеми, включващи много видове, по-устойчиви ли са към изчезване от по-простите еко-

системи? Може ли ваксинирането само на подгрупа на популация да доведе до изчезване на болестта? Дали новите полезни мутации се разпространяват по-бързо в добре смесени популации или в популации, разделени на много малки субпопулации? Често концептуалните модели са сравнително прости по дизайн, тъй като те са лишени от всичко, което е встриани от проблема и бият право в същността на изследователския въпрос. Поради тяхната простота ще се занимаваме най-вече с концептуални модели, но методите, използвани за тяхното изследване, са същите като при по-сложните прогнозни модели.

§2.2.1. Какво представляват математическите модели?

Има доста различни видове математически модели. Често срещани са статистическите модели. Други модели са моделите за оптимизация, които изследват какви стойности на една или няколко променливи трябва да се вземат, така че функция, която зависи от тях, да има максимална или минимална стойност. Моделите от теория на игрите, които често се използват в поведенческата екология, също принадлежат към този клас модели. Тук ще се занимаваме и с друг голям клас модели: динамичните системи. Динамичните системи са модели, в които една или няколко променливи се променят във времето според определени правила. Примерите, с които ще се сблъскаме, включват екологични модели за това как размерът на популацията се променя с течение на времето, епидемиологични модели за това как разпространението на болест в популация гостоприемник се променя с времето и др. Важно е обаче да се подчертая, че тези модели са изключително общи: точно същите техники за моделиране, които ще разгледаме в този курс, могат да се използват и във физиката (например за изследване на промяната в броя на различните видове атоми по време на ядрен синтез), химия (за изследване на промяната в броя на молекулите по време на химична реакция), климатология (например как се изменя температурата на въздуха във времето), икономика (как се изменят цените на акциите), лингвистика (как се изменя употребата на думи с течение на времето) и т.н. и т.н. Така че методите, които ще научите в този курс, са много широко приложими в различни научни области, а и извън тях.

Динамичната система е уравнение или система от уравнения, които определят как една или няколко променливи ще се изменят с течение на времето. В допълнение към тези променливи, повечето динамични системи съдържат параметри – те могат да приемат различни стойности в модела, но не се променят с времето. Имайте предвид, че това, което е променлива в един модел, може да бъде параметър в друг. Например, размерът на популацията често е ключова променлива в екологичните модели, но обикновено е параметър в популационните генетични модели, където се приема, че размерът на популацията е постоянен във времето. И за променливите, и за параметрите в уравненията се използват букви (малки или главни). Изборът на това коя

буква да се използва е произволен, но обикновено е добра идея да се следват конвенциите, установени от предишни изследвания, напр. чрез използване на N за обозначаване на размера на популацията.

Съществена част от всички модели са предположенията, върху които те почиват. Реалният свят е много сложен и затова е необходимо да бъдат направени предположения, за да се създаде модел, който е по-прост от реалността. Някои предположения могат да бъдат безспорни и лесни за проверяване, докато други предположения могат да се окажат много силни и така сериозно да ограничат приложимостта на модела. Следователно, за всеки модел е важно ясно да се посочат предположенията и да се обоснове защо са направени, а самите предположения да се имат предвид при интерпретирането на резултатите от модела и при обсъждането на ограниченията на този модел.

§2.2.2. Какви видове модели за динамични системи съществуват?

Има няколко начина, по които математическите модели могат да бъдат класифицирани. При всеки тип модел се правят различни предположения, а моделът идва със свои собствени отличителни характеристики и трябва да бъде анализиран по специфичен начин. Следователно изборът на вида модел, който да пасва добре на конкретната биологична система, която се стремим да изучаваме, е много важен. Трите най-основни класификации на моделите са:

1) С дискретно или с непрекъснато време. Моделите с дискретно време приемат, че времето тече на интервали. Променливите на модела приемат определени стойности в дискретни моменти от време (краищата на интервалите), но моделът не предвижда какво ще се случи между два такива последователни момента от време. Например, в популяционен модел с дискретно време, размерът на популацията може да бъде предвиден за всяка поредна година, но моделът няма да предвиди по-фини промени, които биха се случили в течение на дадена година. Обратно, моделите с непрекъснато време приемат, че времето е реално число, така че по принцип моделът ще предскаже как променливите се променят на много малки (технически: „безкрайно малки“) времеви стъпки. По принцип, моделите с непрекъснато време са малко по-трудни за разбиране от моделите с дискретно време. Въпреки това, от математическа гледна точка, моделите с непрекъснато време често са по-лесни за анализ и като цяло „се държат по-добре“. Ще видим примери за това по-нататък в курса.

2) С една или с повече от една променливи. Това е ясна класификация според това колко променливи има в модела. Моделите с една променлива са често срещани и важни модели, но в повечето биологични системи представляват интерес повече от една променливи, изменението на стойностите на които трябва да бъдат проследени, за да се получат смислени резултати за системата. Не е изненадващо, че

моделите само с една променлива са по-лесни за анализ от тези с много променливи. По тази причина няма да можем да обхванем многопроменливите модели в същата дълбочина като моделите с една променлива в този курс.

3) Детерминирани или стохастични. В детерминиран модел, след като всички параметри и начални условия са зададени, променливите се променят по един „предопределен“ начин и множество повторение на модела водят до един и същи резултат. В стохастичните модели променливите са случаини числа. Следователно всяко повторение на модела може да доведе до различен резултат. Стохастичните модели са много важни, но много по-трудни за анализ от детерминираните модели, така че в този курс ще се спрем бегло на такива модели.

Повечето използвани на практика модели са комбинации на тези три типа и ще срецнем примери за това.

§2.2.3. Как работи моделирането?

Процесът на моделиране на биологична (или друга) система може да бъде разделен на следните седем стъпки.

Стъпка 1. *Формулиране на въпроса.* Да измислите изследователски въпрос, който е нов, интересен и важен, обикновено е трудно, но това е съществена първа стъпка във всеки изследователски проект (свързана не само с моделирането). Тази стъпка обаче излиза извън обхвата на този курс и ще се ограничим до добре познати въпроси.

Стъпка 2: *Определяне на характеристиките на модела.* Най-важната част на модела са променливите. Наричат се още фазови координати. Съвкупността от стойности на фазовите координати описва състоянието на системата във всеки отделен момент. Трябва да обмислите внимателно какви променливи трябва да включва модела и какви други величини, които също се променят с течение на времето, могат да бъдат игнорирани. Добре е да помислите също за биологично правдободни диапазони от стойности, които могат да приемат променливата или променливите.

След това избирайте как трябва да бъде представено времето в модела (дискретно или непрекъснато) и дали моделът трябва да бъде детерминиран или стохастичен. И накрая определяйте кои параметри трябва да включва модела. Взимането на всички тези решения често включва компромиси между биологичния реализъм и проследимостта на модела. В идеалния случай моделът трябва да улови ключовите характеристики на биологичната система, но нищо повече. Намирането на правилния баланс тук е решаваща част от изкуството на моделирането.

Стъпка 3: *Качествено описание на модела.* Преди да запишете уравненията, обикновено е добра идея да се уверите, че сте достатъчно наясно с това как моделът би следвало да работи и да направите кратко словесно описание.

Стъпка 4: Записване на уравненията. Сега трябва да сте готови да запишете уравненията, които определят вашата динамична система. В зависимост от типа на модела, това могат да бъдат рекурсивни уравнения, диференчни уравнения, диференциални уравнения или уравнения, описващи събитията в стохастичен модел.

Стъпка 5: Анализиране на модела. Време е да се опитате да разберете как се държи моделът. Има много техники за това. Добра от правна точка често е програмирането на модела и симулиране как променливите се изменят при конкретни стойности на параметрите. По систематичните анализи включват математически техники като намиране на равновесия и определяне на тяхната стабилност, както и изчислителни подходи като скриниране на пространството от параметри по смислен начин.

Стъпка 6: Проверки и верификация. Често първоначалните анализи могат да разкрият грешки в модела или да идентифицират негови нежелани характеристики. Ето защо е изключително важно да бъдете напърек за такива проблеми, да проверявате няколко пъти уравненията си и да правите корекции, ако е необходимо. Също така добре е да тествате модела си върху реални данни. Събирането на реални данни е дълъг и труден процес със свои собствени особености, който изисква допълнителни усилия. Често се събират данни от различни източници като данните са в различни формати. Тези данни се агрегират и се пускат за статистическа обработка, което също изисква специфични умения. Индикират се тези данни, които са съмнителни, за да се вземе решение остават ли в модела или не. При обработката могат да се откроят полезни закономерности в данните, които да се включат в модела. Верификацията (установяване на истинността) се състои в тестово изпробване на модела. Извършва се (за съжаление) върху наличните данни, които са служили и за построяването на модела. Следователно тя не дава пълна гаранция за верността на модела. Служи предимно за откриване на формални несъответствия и доизглеждане. Погрешно е един модел да се приеме за адекватен само въз основа на верификацията.

Стъпка 7: Анализ на резултатите. След като се уверите, че вашият модел работи и сте разбрали добре неговото поведение, е време да свържете тези резултати с реалността и с поставения изследователски въпрос. Имайки предвид предположенията, които сте направили, трябва да си дадете сметка какво ви назва вашият модел за това как трябва да се държи биологичната система, която сте изучавали. Вашият модел може да направи интересни прогнози, които биха могли да бъдат основа на експериментални тестове или на други модели, които да изследват тези прогнози по-подробно. Когато резултатът не е смислен (верен), трябва да се продължи работата по модела: връщане назад по стъпките и коригиране на модела.

Интересно е да се отбележи, че първият глобален екологичен модел

е направен по инициатива на т. нар. *Римски клуб*, създаден през 1961 година. The Limits to Growth (LTG) е доклад от 1972 г. на Римския клуб за експоненциалния икономически растеж и експоненциалния растеж на населението в условията на ограничено количество ресурси, изучавани чрез компютърна симулация. Изследването използва компютърния модел на Jay Forrester от Масачузетския технологичен институт (MIT), описан в неговата книга *World Dynamics*, за да симулира последствията от взаимодействието между Земята и човешкото общество. Автори на доклада са Donella H. Meadows, Dennis L. Meadows, Jorgen Randers, and William W. Behrens III, като в него са представени резултатите от работата на екип от 17 изследователи. Използвани са 5 фазови координати: население, капитал, производство на хrани, изтощаване на природните ресурси и замърсяване. Очертаните перспективи пред планетата ни са неомалтузиански и апокалиптични. Докладът заключава, че без съществени промени в потреблението на ресурси „най-вероятният резултат ще бъде доста внезапно и неконтролируемо намаляване както на населението, така и на производствения капацитет“. Въпреки че моделът има някои слабости като това, че не отчита техническия прогрес, работи с опростени уравнения за демографския ръст и др., той изиграва положителна роля – подтикva към нови, по-задълбочени изследвания. Работата по валидиране на прогнозите продължава да потвърждава, че от 1972 г. насам са направени недостатъчни промени, за да се промени значително тази мрачна прогноза. След публикуването му, докладът се превръща в бестселър – от него са продадени около 30 miliona екземпляра като и досега той продължава да предизвиква дебати и да бъде обект на публикации.

§2.3. Устойчивост на биологичните системи

Независимо от това дали става дума за простите едноклетъчни организми или за сложно устроените млекопитаещи, общото между тях е, че те не могат да съществуват дълго време отделно от себеподобните си. Това без съмнение важи и за човека. Организмите от даден вид образуват групи, които заемат определено място в пространството по едно и също време. Тези групи от едновидови организми се наричат *популяции*. Във всяка популация съществуват сложни взаимодействия – определена организация на съвместното съществуване на членовете ѝ. Не по-малко сложни са и взаимодействията между отделните популации и между тях и заобикалящата ги среда. Съвкупността от съвместно съществуващи популяции от различни видове и жизнената им среда се нарича *биогеоценоза* или *екосистема*.

С други думи, екосистемата е такава част от биосферата, която е заета от определени популяции, в идеализирания случай не взаимодействащи си с популяции или биосферни обекти, принадлежащи на други екосистеми.

Както вече отбелязахме, *популацията* представлява съвкупност от организми от един и същ вид, заемащи едно и също пространство по едно и също време. Тя е най-ниското ниво на организация на организмите. Размерът на една популация се движи между горна и долна граница. Горната граница се определя от количеството на постъпваща енергия. Тъй като при много ниска численост на популацията има голяма вероятност някоя флукутация да унищожи популацията, долната граница се определя статистически така, че това да не се случи. Популацията е най-малкото структурно образувание, което е обект на изследване в екологията. Изучаването на явленията и процесите на ниво организъм е предмет на отделните биологически науки (зоология, ботаника, физиология и др.), като установените на това ниво закономерности от екологична гледна точка се интерпретират в рамките на популацията. Докато, например, фитопатологът разглежда влиянието на киселинните дъждове върху боровете, като се интересува основно какво е влиянието на повишената киселинност върху отделните органи и процеси в бора и поради каква причина той загива, то основната цел на еколога е да определи как реагира цялата екосистема на боровата гора: от изменението на почвените микроорганизми до оцеляването на обитаващите екосистемата животински видове и какъв е пътят за повишаване на съпротивителните ѝ способности.

С дадения пример се доближихме до понятието устойчивост (или още стабилност) на дадена биологична система. Това е основно понятие в екологията и устойчивостта е обект на изучаване от математическата екология и от популационната теория. *Устойчивост* е способността на една биологична система или биоценоза да съществува в сравнително неизменен вид достатъчно дълго време, притежавайки вътрешна способност да се противопоставя на външни смущения.

Основните изисквания (необходимите условия) към факторите на средата и населяващата я биологична система за съществуването на устойчивост могат да бъдат обединени в три групи:

1. *Неизменност във времето на основните геохимически процеси в региона, който се обитава от биологическата система.* Тези процеси трябва да бъдат сравнително постоянни във времето, без особени флукутации и резки изменения, така че да осигуряват за дълго време подходящи жизнени параметри за населяващите областта видове. Действително, историята на биосферата познава много случаи, в които измененията на средата (разко застудяване или пък затопляне, промяна във влажността или в геохимическите условия) са довеждали до гибел на големи екосистеми, до изчезване на видове и до възникване на нови.

2. *Запазване на броя популации от различните видове в биологическата система.* Тя се смята за устойчива, ако броят на съществуващите в нея различни видове остава постоянен достатъчно дълго време. Това изискване отразява същността на концепцията за биологична система – отделните популации не са произволно (случайно) разхвърляни в биосферата, а образуват системи с високо ниво на организация

и съществуват в условията на сложни междувидови взаимоотношения и иерархични трофически връзки между тях. Съществуването на всеки отделен вид е жизнено важно за цялата система и тя може да бъде устойчива, ако броят на видовете в нея е постоянен.

3. Числеността на всяка отделна популация не се колебае рязко. Това е и физичното (термодинамичното) определение на стабилна система – една система се счита стабилна, ако са малко вероятни големи флуктуации, които могат да отклонят системата далеч от равновесното ѝ състояние и дори да я разрушат.

От многообразни наблюдения, както на съществуващи в природата, така и на създадени в лабораторни условия биологични системи, пък и поради естествения стремеж за всяко сложно понятие да се търсят прости и лесни за наблюдение характеристики, в екологията почти като аксиома се приема твърдението, че една система е толкова по-устойчива, колкото по-голямо е разнообразието (богатството) на видовете в нея. Действително, различните видове са приспособени различно към характеристиките на околната среда и могат да реагират по различен начин, за да се адаптират към измененията в нея. По-голямото разнообразие на биологичната система я прави по-гъвкава и по-жизнена.

Като мярка на видовото разнообразие (и съответно за количествени характеристики на устойчивостта на системата), се използват различни индекси.

Популярен индекс на разнообразието в екологичната литература е Shannon diversity index, който е известен още като индекс на Shannon–Wiener и (погрешно) като индекс на Shannon–Weaver. Тази мярка за разнообразие произхожда от теория на информацията и първоначално е предложена от Claude Shannon през 1948 г. за количествено измерване на ентропията в текст. Идеята е, че колкото повече букви има и колкото по-равномерно се срещат те в даден текст, толкова по-трудно е да се предвиди правилно коя буква ще бъде следващата, появила се в текста. Индексът на Shannon определя количествено несигурността (ентропията), свързана с това прогнозиране. В екологията индексът на Shannon, означаван с H , определя количествено несигурността при прогнозиране на видовата идентичност на индивид, взет на случаен принцип от системата. Изчислява се по следния начин:

$$H := - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i = \ln \left(\frac{1}{\prod_{i=1}^n p_i^{p_i}} \right),$$

където n е броят на видовете в системата, N_i е числеността на i -ия вид, $N = \sum_{i=1}^n N_i$, а $p_i = \frac{N_i}{N}$ (пропорционално изобилие на i -ия вид).

Ясно е, че стойността на индекса е малка, ако една от популациите е доминираща по численост и че е толкова по-голяма колкото по-близки по численост са популациите.

Съществуват и други индекси на разнообразието. Така например, индексът на Simpson (въведен през 1949 г. от Edward H. Simpson), означаван с λ , за измерване на степента на концентрация на видовете се среща в два варианта. Първият

$$\lambda = \sum_{i=1}^n p_i^2 = \sum_{i=1}^n \left(\frac{N_i}{N} \right)^2$$

е равен на вероятността два индивида, взети на случаен принцип от системата, да бъдат от един и същи вид. Това число представлява пре-теглената средна аритметична стойност на пропорционалните изобилия p_i , като самите пропорционални изобилия се използват като тегла.

Тълкуването на λ като вероятността два индивида, взети на случаен принцип от набора от данни (т.е. от системата) да бъдат от един и същи вид, предполага, че първият индивид е върнат обратно в набора от данни, преди да вземе втория индивид. Ако наборът от данни е много голям, това дава приблизително същия резултат, но при малки набори от данни разликата може да бъде значителна. Ако наборът от данни е малък и се предполага, че първият изтеглен индивид не се връща обратно в набора, преди да се вземе вторият, вероятността двата индивида да бъдат от един и същи вид при двете случайни тегления е:

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

Тази форма на индекса на Simpson е известна още като индекс на Hunter–Gaston в микробиологията.

Тъй като средното пропорционално изобилие на видовете $\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n p_i$

се увеличава с намаляването на броя на видовете и с увеличаването на изобилието на най-разпространения вид, индексите λ и l получават малки стойности в набори от данни с голямо разнообразие и големи стойности в набори от данни с ниско разнообразие. Това е противоположно поведение за индекс, отразяващ разнообразието, така че често индексите λ и l се трансформират така, че да се увеличават с увеличаване на разнообразието. Най-популярен сред тях е индексът S на Gini–Simpson, който се дефинира като $(1 - l)$, т.е.

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

Съгласно тази дефиниция, S е вероятността при случаен избор на два индивида от съвкупността от N -те индивида, те да бъдат от различни видове.

При голямо N и равномерно разпределение на видовете, $S \approx H$:

$$S = 1 - l \approx 1 - \lambda = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2 = \sum_{i=1}^n p_i - \sum_{i=1}^n p_i^2 =$$

$$\sum_{i=1}^n p_i(1 - p_i) \approx - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i = H,$$

тъй като при $p_i < 1$ и близки до нея, имаме че $\ln p_i \approx p_i - 1$.

Максимално разнообразие и съответно максимална устойчивост на биологичната система би трябвало да се достига при такава пропорционални изобилия p_1, \dots, p_n , при които индексът H , и съответно индексът S , като функции от тях приемат най-голяма стойност. Това става при $p_i^* = 1/n$, $i = 1, \dots, n$, т.е. когато няма доминиращи и подчинени видове и йерархични отношения. С други думи казано, биологичната система ще има максимално видово разнообразие и максимална устойчивост, когато всички видове в нея са еднакви по численост $N_i^* = N/n$, т.е. липсват доминиращи видове и няма йерархични отношения.

Наблюденията на реални биологични системи обаче говорят обратното: большинството от биологичните системи са устойчиви и съществуват достатъчно дълго, въпреки че в тях има доминиращи видове – такива които доминират по численост и биомаса и вършат основната част от работата по преработката на енергията и веществата в системата. Това показва, че съществува ярко изразена йерархична структура и неравномерност в численостите. Това говори, че използването на индекси на разнообразие от типа на H или S не е достатъчно за характеризиране на устойчивостта. Защо? Ако се проследи развитието на една биологична система, то в ранните стадии на нейното развитие когато тя се стреми към равновесно състояние се наблюдава увеличаване на стойностите на H (съответно на S), но с навлизането ѝ в зрелите стадии на нейното развитие, се наблюдава намаляване на стойностите на тези индекси. Това е така, заподо информационният ентропичен индекс H е най-добре приложим към системи със слабо взаимодействие между елементите. Докато физичните (термодинамични) системи се състоят от елементи със слаби взаимодействия помежду им, то биологичните системи са със силни взаимодействия между съставящите ги елементи. Биологичните системи могат да се разглеждат приблизително като такива със слабо взаимодействие в ранните си стадии на развитие, когато има достатъчно ресурси, конкуренцията е слаба, както и междувидовите взаимодействия. С развитието на биологичната система и появата на конкуренция между видовете за ограничения ресурс, тя става със силно взаимодействие и индексите вече не я характеризират добре. С приближаването към равновесно положение, наличните ресурси все попълно се използват, наблюдава се остра конкурентна борба за ресурси и жизнено пространство и в биологичната система определящи стават не вътрешно-популационните, а конкурентните взаимоотношения между видовете.

Ние ще изследваме устойчивостта не на самата биологична система като такава, а на математическия модел, описващ нейната динамика. За описание на биологичната система математическият модел използва

едно или няколко диференциални или диференчни уравнения. Определини решения на уравненията (съответстващи на режими на функциониране на биологичната система във времето) ще наричаме *устойчиви*, ако не напускат дадена ограничена област във фазовото пространство. Ще казваме, че *биологичната система е устойчива*, ако е устойчиво някое нетривиално положително решение на системата уравнения, които я моделират. Особен интерес за нас ще представляват стационарните решения, в които числеността на нито един вид не е нула или безкрайност. Това са т.нар. *нетривиални равновесия*. Изчезването на един или на няколко вида от системата е нарушение на устойчивостта: въпреки че може да се получи пак устойчива система това ще бъде друга система. Това, че не допускаме числеността на някой вид да бъде неограничена също е естествено, защото това не се наблюдава в природата и защото поради ограничения ресурс неограниченият ръст на числеността на един вид ще доведе до изчезването на друг и следователно, до неустойчивост.

В теорията на устойчивостта едно от основите понятия е т.нар. устойчивост по Ляпунов. Незаменимо при изследване на физически, инженерни и други проблеми, това понятие е твърде силно при разглеждане на биологични системи. По-близко до тяхното поведение и с по-широк спектър на приложение е споменатата по-горе устойчивост на системите в смисъл на ограниченост на траекториите, която се нарича още устойчивост по Лагранж. Тя се разбира като ограниченост на координатите на решението (численостите на отделните видове) отгоре и отдолу от някакви положителни числа. Действително, от ограниченост на траекториите на модела ще следва, че числеността на нито един вид няма да стане нула, нито да нарасне безкрайно. Следователно броят на видовете ще се запази непроменен с изменящи се числености на всеки вид. Такова решение не е устойчиво по Ляпунов, но е прието, че удовлетворява условията за *екологическа стабилност*.

§2.4. Принцип на равновесието

Принципът на равновесието, наричан още принцип на лъ Шателие-Браун е принцип от химията, използван за предвиждане на ефекта от промяна в условията на химическо равновесие. Принципът носи името на Анри Луи лъ Шателие¹ и на Карл Фердинанд Браун², който го открива независимо от лъ Шателие. Принципът гласи: *когато една система, намираща се в равновесно състояние за дълъг период от време е подложена на промяна в концентрацията, температурата, обема*

¹Анри Луи лъ Шателие (1850-1936) (на френски: Henri Louis le Chatelier) е френски учен, химик.

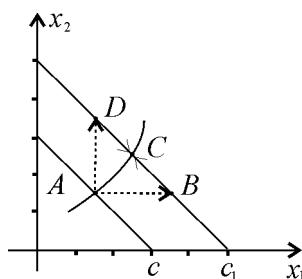
²Карл Фердинанд Браун (1850-1918) (на немски: Karl Ferdinand Braun) е немски физик, лауреат на Нобелова награда за физика през 1909 година, която споделя с Гулиелмо Маркони за създаването на безжичната телеграфия. Известен е като изобретател на кинескопа (катодно-лъчевата тръба или Браунова тръба).

или налягането, системата преминава към ново равновесие и при това преминаване противодейства на настъпилата промяна.

Принципът се използва и при наблюдение на системи (не само химически), при което гласи: *когато равновесието в дадена система се наруши, тя ще се приспособи, за да намали промените, настъпили в нея*. Грубо казано, всяка промяна в статуквото предизвиква противоположна реакция в системата.

Да разгледаме следния пример. Сумата на въглеродния двуокис в атмосферата и в почвата е константа. Това означава, че системата почва-атмосфера е затворена по отношение на циркулацията на въглеродния двуокис. Ако означим с x_1 количеството въглероден двуокис в атмосферата, а със x_2 количеството въглероден двуокис в почвата ще имаме че $x_1 + x_2 = \text{const}$.

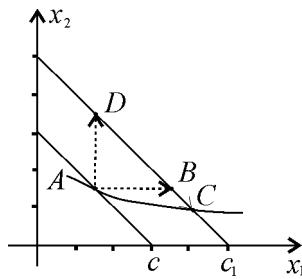
Нека принципът на равновесието е в сила за тази система. Нека общото количество на въглеродния двуокис е c . Нека при това количество, системата се намира в равновесно състояние – точката A . Ако количество въглероден двуокис се увеличи от c на c_1 , то новото равновесно състояние C на системата ще се намира някъде по отсечката BD , която лежи върху правата $x_1 + x_2 = c_1$. Защо? Да допуснем, че увеличението е било рязко и се е случило само в атмосферата. Тогава $A \rightarrow B$, но тъй като, съгласно принципа, системата се стреми да неутрализира това покачване в атмосферата, ще последва намаляване на количеството в атмосферата за сметка на увеличаване на количеството в почвата. Това означава, че от състояние B системата ще се придвижи нагоре по отсечката до равновесната точка C и ще имаме $A \rightarrow B \rightarrow C$. Следователно, ако принципът е в сила, кривата на равновесните състояния ще бъде растяща функция на x_1 . Илюстрация е дадена на фиг. 2.1.



Фигура 2.1.

Нека сега принципът не е в сила за разглежданата система. В този случай, вместо намаляване, ще имаме засилване на ефекта на външното въздействие: при увеличаване на въглеродния двуокис в атмосфера ще имаме $A \rightarrow B$ последвано от $B \rightarrow C$ (въглеродният двуокис в атмосферата се увеличава още повече). В този случай кривата на равновесните състояния ще бъде намаляваща функция на x_1 , вж. фиг. 2.2.

Изглежда, че засега покачването на количеството въглероден двуокис на Земята поражда в системата процеси, отслабващи неговото въз-



Фигура 2.2.

действие, т.е. принципът на равновесието към момента е в сила. Не е известно обаче до какви нива на покачване това ще бъде така. Има ли някаква граница, някаква стойност на c , отвъд която принципът ще бъде нарушен?

Голяма част от повърхността на Земята (на сушата или под океана) заема т. нар. Вечна замръзнатост (на руски Вечная мерзлота, Permafrost на английски). Това са почви, чиято температура остава под нулата в продължение на години. Най-често срещаните места на вечна замръзнатост са в Северното полукълбо. Около 15% от Северното полукълбо или 11% от общата повърхност на Земята са вечно замръзнали – значителни по площ райони на Аляска, Гренландия, Канада и Сибир. Вечно замръзнатата земя представлява лед, съдържащ различни видове почва, пясък и скали. Тя съдържа големи количества биомаса, която се съхранява в нея във вид на метан (CH_4) и въглероден двуокис (CO_2) и това я превръща във въглероден приемник. Тъй като глобалното затопляне нагрява екосистемата и причинява размразяване на почвата, въглеродният цикъл на вечно замръзнатата земя ускорява и освобождава голяма част от тези съдържащи се в почвата парникови газове в атмосферата, което води до още по-голямо повишаване на температурите и до изменение на климата. Ако размразяването продължи с бързи темпове, възможно е това да наруши принципа на равновесието и би довело до много тежки последици за живота на Земята какъвто го познаваме.

§3. Популационни модели с дискретно време

Моделите с дискретно време и с една променлива са най-простият тип динамични модели. За да бъдат разбрани тези модели, не са необходими познания за сложни математически техники. Изхождайки от математическата концепция за рекурентни редици, ще разгледаме редица класически модели на растеж на популацията: модела на Фибоначи, експоненциалния модел и модела на логистичния растеж. Ще въведем важната концепция за равновесие и как можем да определим неговата стабилност.

§3.1. Рекурентни редици

Добра отправна точка, когато става дума за модели с дискретно време са редиците от числа, които следват определени правила. Да разгледаме няколко примера:

- 1) 1, -2, 4, -8, 16, -32, ...
- 2) 4, 8, 32, 512, 131 072, ...
- 3) 4, 5, 7, 10, 14, 19, ...
- 4) 2, 4, 8, 7, 5, 1, ...

Можете ли да намерите правилото, по което са образувани тези редици? (Подобни въпроси често се срещат при тестове за интелигентност.) Понякога правилото за образуване на редица, както е в случая с редиците от примерите по-горе, може да бъде записано с рекурентно уравнение. Това означава, че ако редицата се състои от числата $a_0, a_1, a_2, a_3, \dots$, връзка от вида

$$a_{i+1} = F(a_i)$$

е в сила за всички $i \geq 0$. Функцията F приема някакво число като аргумент и го трансформира, за да даде следващото число в редицата. Имайте предвид, че a_0 , първият член на редицата, трябва да бъде посочен отделно, тъй като не съществува предишън член на редицата, върху който F може да работи.

Рекурентното уравнение за пример 1) може да бъде записано като

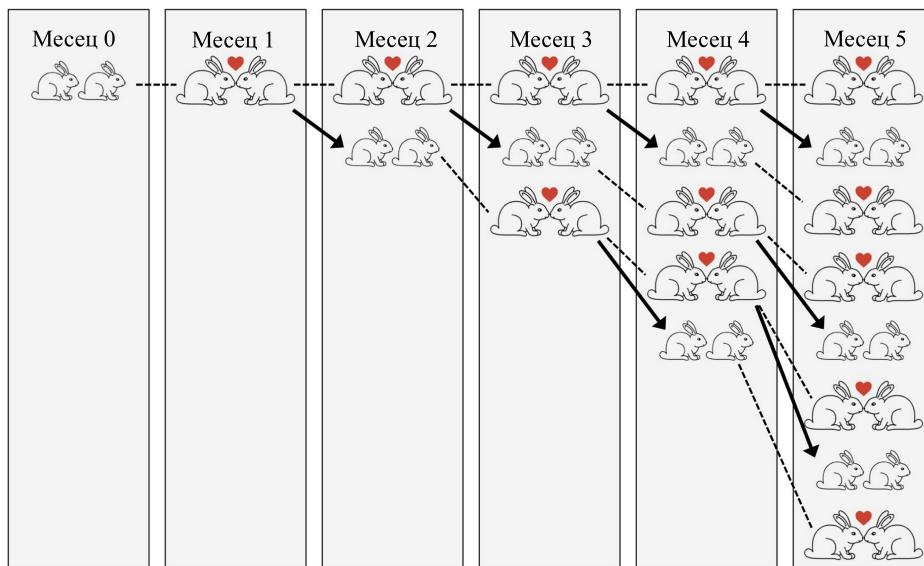
$$(3.1) \quad a_{i+1} = -2a_i,$$

с $a_0 = 1$. Следователно функцията F , определяща рекурентното уравнение, е $F(x) = -2x$. Опитайте се да запишете рекурентните уравнения за другите примери. С какви проблеми се сблъсквате?

§3.2. Модел на Фиbonачи

За да видим какво общо имат рекурентните редици с биологичните модели, преминаваме към това, което е може би първият модел на растеж на популация. Този модел е дело на Леонардо от Пиза – италиански математик, който е живял в края на Средновековието и е по-известен като Фиbonачи.

Да предположим, че имаме двойки зайци, които достигат половозрелост и започват да се чифтосват след един месец живот и след това неопределено дълго време правят по една двойка бебета зайци всеки месец. Така, като се започне с новородена двойка в месец нула, след един месец все още ще има една двойка. След два месеца ще има две двойки, защото първоначалната двойка се е възпроизвела. След три месеца ще има три двойки, тъй като първоначалната двойка се е възпроизвела отново, но втората двойка все още не се е възпроизвела. След четири месеца ще има пет двойки, тъй като първите две двойки са произвели по един нов чифт зайци и така нататък. Обясненията са илюстриирани на фиг. 3.1



Фигура 3.1.

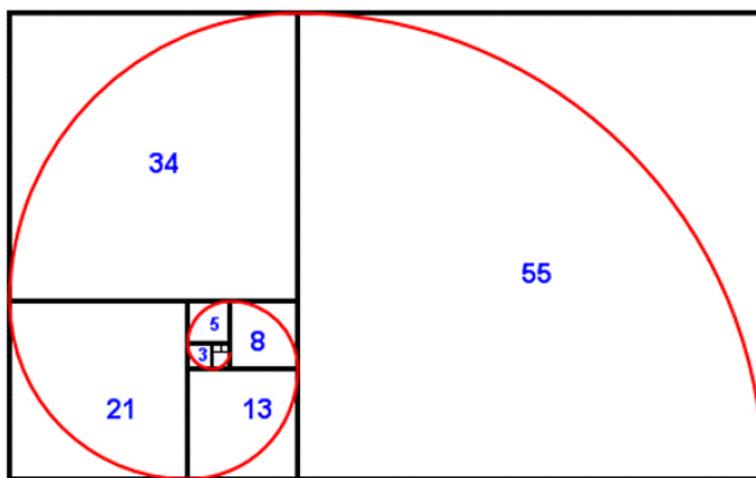
Това води до известната редица на Фиbonачи:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, \dots$$

При внимателна проверка се вижда простото правило, по което се получава тази рекурентна редица: всяко число е сумата от двете предходни числа, като първите две числа са зададени като единици, или

$$a_{i+1} = a_i + a_{i-1}, \quad a_0 = a_1 = 1.$$

Така, за разлика от уравнението (3.1), в което за да получим нов член на редицата трябваше да се върнем само до предходния член, сега трябва да се върнем два члена назад в редицата, за да получим новия член. Редицата на Фибоначи се появява на невероятни места: в компютърните науки, в биологията (например, при моделите за разклоняване на растенията), в математиката. При $i \rightarrow \infty$ отношенията на два последователни члена на редицата на Фибоначи $\frac{a_{i+1}}{a_i} \rightarrow \varphi$, където $\varphi \approx 0,618$ е т.нар. златно число или златно сечение. Ако числата $a > b > 0$ са такива, че $\frac{a+b}{a} = \frac{a}{b} = \varphi$, се казва, че те са в златна пропорция.



Fibonacci Sequence: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 84, ...

Фигура 3.2.

Редицата на Фибоначи обаче не е особено добър модел за нарастване на популацията, тъй като се опира на редица силни, но нереалистични предположения (кои?). Затова сега ще разгледаме някои други, по-реалистични модели, които са често използвани в популационната динамика.

По-нататък ще разглеждаме популации, в които числеността на дадено поколение зависи само от числеността на предишното. Във всяко поколение всеки индивид създава потомство, след което цялото родителско поколение умира. Това предположение често се нарича „без застъпване на поколенията“ и се среща при различни растителни и животински видове. Такива например са популациите на много видове насекоми – възрастните снасят яйца и умират. Обърнете внимание, че такова предположение не е в сила за модела на Фибоначи.

§3.3. Модел на експоненциален растеж с дискретно време

Да разгледаме популация без застъпване на поколенията. Нека във всяко поколение всеки индивид създава (средно) a потомствени индивида, след което цялото родителско поколение умира. Популацията е напълно хомогенна (без полове, без възрастови групи, без географска структура). Ако означим с N_t броя индивиди в поколение t , можем да запишем дискретното уравнение на този модел като

$$(3.2) \quad N_{t+1} = aN_t.$$

Това е *уравнението на модела с дискретно време* на експоненциален растеж на популация.

Като странична забележка, нека да отбележим, че абсолютно същото се случва и с парите ви в банкова сметка, олихвявана с постоянен лихвен процент. За да предвидите как се умножава състоянието ви, можете просто да зададете a като едно плюс лихвения процент за единица време.

За да видим как се държи този модел, нека да запишем размерите на популацията, произтичащи от този модел, за няколко поколения. Като започнем с произволно избран първоначален размер на популацията N_0 , получаваме

$$\begin{aligned} N_1 &= aN_0, \\ N_2 &= aN_1 = a(aN_0) = a^2N_0, \\ N_3 &= aN_2 = a(a^2N_0) = a^3N_0, \\ N_4 &= aN_3 = a(a^3N_0) = a^4N_0, \dots \end{aligned}$$

Сега става очевидно, че в общия случай

$$(3.3) \quad N_t = a^t N_0.$$

Така че, ако искаме да знаем какво прогнозира нашият модел за поколение t , можем просто да използваме (3.3), вместо да изчисляваме всички предишни поколения. Изразът (3.3) може да се разбира като *решение на рекурентното уравнение на модела* (3.2). За съжаление, такова решение – решение в явен вид, обикновено може да се намери само за много прости модели.

Какво казва решението за дългосрочното поведение на нашата моделна популация? Решението (3.3) представлява експоненциална връзка между поколенията. Когато $a < 1$, a^t става много малко (приближава се до нула) за големи t , така че можем да очакваме с течение на времето популацията да изчезне. Това има смисъл: когато всеки индивид създава средно по-малко от един потомък, популацията не може да се поддържа. Обратно, когато $a > 1$, популацията ще расте. По-точно, размерът на популацията много бързо ще достигне астрономически цифри и ще продължи да расте за неопределено дълго време. Това отново не е много реалистично, така че по-нататък ще разгледаме модела на логистичен растеж, при който размерът на популацията е ограничен.

§3.4. Модел на логистичен растеж с дискретно време

Сега ще приемем, че (средният) брой потомци a , които един индивид създава, не е постоянен (какъвто беше случая в модела на експоненциален растеж), а зависи от размера на популацията N , т.е. имаме $a(N)$ и нещо повече – намалява при увеличаване на размера на популацията:

$$(3.4) \quad a = a(N) = b \left(1 - \frac{N}{M} \right),$$

където b и M са положителни константи.

Когато популацията е много малка ($N \approx 0$), $a(N)$ е приблизително равно на числото b , което се нарича *индекс на възпроизводство* и представлява максималния брой потомци, които индивидът може да има при липса на конкуренция с други индивиди. С увеличаването на N към M , $a(N)$ намалява към нула, отразявайки нарастващата конкуренция за ресурси. Когато размерът на популацията е M , конкуренцията е толкова ожесточена, че $a(N)$ става нула, т.е. нямаме възпроизвоство и цялата популация се срива. Това означава, че M е максимално възможната численост на популацията. Използвайки този нов, зависещ от размера на популацията брой потомци, $a(N)$ в уравнението (3.2) получаваме *дискретното уравнение на модела на логистичен растеж*

$$(3.5) \quad N_{t+1} = b \left(1 - \frac{N_t}{M} \right) N_t.$$

За по-нататъшен анализ на уравнението, е по-удобно първо да го трансформираме в по-проста, но еквивалентна форма. За тази цел, разделяме двете страни на M , при което получаваме

$$\frac{N_{t+1}}{M} = b \left(1 - \frac{N_t}{M} \right) \frac{N_t}{M}$$

и дефинираме нова променлива x като отношението на размера на популацията N към максималния възможният размер на популацията M , т.е. $x := \frac{N}{M}$. Тъй като $0 \leq N \leq M$, очевидно $x \in [0, 1]$. С помощта на тази нова променлива можем да запишем уравнението (3.5) като еквивалентното на него уравнение

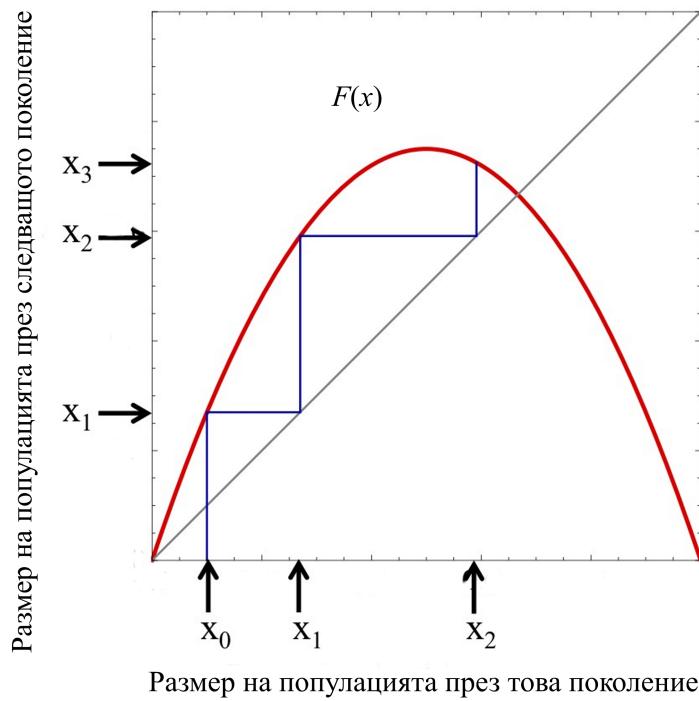
$$(3.6) \quad x_{t+1} = b(1 - x_t)x_t.$$

Да забележим, че в дясното на равенството имаме квадратен тричлен на x_t , чийто максимум се достига при $x_t = 1/2$ и е равен на $b/4$. Тъй като $x_t \in [0, 1]$, максимално възможната стойност на b е 4. Наистина, при $b > 4$ стойността на x_{t+1} в (3.6) може да стане по-голяма от 1, което ще доведе до $x_{t+2} < 0$. Последното е лишено от смисъл тъй като е биологически некоректно – не е възможен отрицателен размер на популацията. Това илюстрира основно ограничение на модела, което винаги трябва да се има предвид.

Нека сега се опитаме да разберем как се държи нашият модел на логистичен растеж. Гледайки уравнението (3.6) можем да очакваме, че то също е толкова лесно за решаване, колкото беше уравнението на експоненциалния модел и че моделът винаги ще се държи по лесно предсказуем начин. Простотата на уравнението (3.6) обаче е измамна. Всъщност не може да се намери решение в явен вид и моделът е известен с това, че произвежда много богата динамика, която може да включва циклично или дори хаотично поведение на решенията! Подробното проучване на това е извън обхвата на този курс, но можем да хвърлим малко светлина върху тази тема, като използваме две важни техники: графичният метод и анализа на равновесията на модела.

§3.5. Графичният метод

Графичният метод е чудесен начин за интуитивно схващане на модели с дискретно време с една променлива.



Фигура 3.3.

Първата стъпка се състои в това да се определи функция F , дефинираща рекурсията в модела, т.e. такава, за която

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

За записаното в еквивалентна форма логистично уравнение (3.6) функцията F очевидно е $F(x) = b(1 - x)x$.

След това изчертаваме графиката на функцията на модела F . По оста x нанасяме стойността в текущия момент (x_t) а по оста y нанасяме стойността след една времева стъпка (x_{t+1}). Започвайки от никаква начална стойност x_0 , от тази графика веднага виждаме какво ще бъде x_1 . Как да направим една крачка в бъдещето? По същество това, което трябва да направим, е да използваме стария си бъдещ времеви момент (стойността по оста y) като нов текущ времеви момент. Това може да бъде постигнато чрез гениален малък трик: можем да се преместим хоризонтално до ъглополовящата на първи квадрант (т.е. графиката на функцията с уравнение $G(x) = x$) и оттам отново вертикално към графиката нашата функция F , за да получим стойността на променливата в следващия момент от време. За модела на логистичния растеж (3.6) и съответната му функция $F(x) = b(1 - x)x$, този процес е илюстриран на фиг. 3.3.

§3.6. Равновесни състояния и тяхната стабилност

Графичният метод показва, че можем да разберем динамиката на модела, като се движим напред-назад между графиката на функцията F описваща рекурсията в модела и графиката на функцията $G(x) = x$. Какво се случва, когато тези две графики се пресекат?

Отговорът е, че такива пресичания представляват равновесни състояния, наричани още равновесни точки или неподвижни точки на модела. Това са точки, в които стойността на променливата изобщо не се променя от един момент от време до следващия. Идентифицирането на тези равновесия и изучаването на техните свойства е една от основните задачи на анализа на всеки динамичен модел. Можем да дефинираме равновесната точка x^* като такава, при която прилагането на функцията на модела F няма да даде никакъв ефект, т.е. където

$$F(x^*) = x^*.$$

При логистичния модел (3.6) имаме $F(x) = b(1 - x)x$ и за да намерим равновесията на модела, трябва да решим уравнението $F(x) = x$, или

$$b(1 - x)x = x$$

относно x .

Неговите две решения са двете равновесни точки на модела: $x_1^* = 0$ и $x_2^* = \frac{b - 1}{b}$.

Първото равновесие, $x_1^* = 0$, понякога се нарича тривиално равновесие или тривиална равновесна точка. Това просто означава, че когато няма индивиди в популацията, никога няма и да има (тъй като няма кой да ги роди, а миграция в този модел не се разглежда).

Второто равновесие е по-интересно. Можете да видите, че това равновесие приема положителни стойности (а само такива ни интересуват, защото в модела $x \in [0, 1]$), когато $b > 1$. Това има смисъл, тъй като (както и при експоненциалния модел), популацията не е устойчива, когато всеки индивид има по-малко от един потомък. Колкото по-голям е индексът на възпроизводство b , толкова по-голямо е равновесието x_2^* , достигайки максимална стойност $x_2^* = \frac{4 - 1}{4} = \frac{3}{4}$ при модел с $b = 4$.

Важно свойство на равновесието е неговата стабилност. Какво ще стане ако популацията по една или друга причина се отклони от това равновесно положение? Възможностите са две: популацията ще остане близо до това равновесно състояние, възвръщайки се към него или колебаейки се около него с неголяма амплитуда. В този случай говорим за стабилност на равновесието. В другия случай, отклонението от равновесното състояние ще започне да нараства във времето. Това е случаят на нестабилно равновесие. Т.е. при (локално) стабилно равновесие системата се приближава към него от състояния, които са достатъчно близо до него. Обратно, при (локално) нестабилно равновесие малките смущения около равновесието водят до това, че системата се отдалечава от него.

За щастие има проста рецепта, която позволява да се определи дали дадено равновесие на даден дискретен модел е стабилно или нестабилно:

(1) Намираме производната F' на функцията F , дефинираща модела.

(2) Пресмятаме стойността ѝ $F'(x^*)$ в равновесната точка x^* и опростяваме.

(3) Ако $|F'(x^*)| < 1$, равновесието x^* е локално стабилно, а ако $|F'(x^*)| > 1$, е нестабилно. Освен това, ако $F'(x^*) < 0$, ще има колебания на размера на популацията около това равновесие.

Нека да използваме тази рецепта, за да определим стабилността на двете равновесия в конкретния случай на логистичния модел. Знаем, че функцията, дефинираща модела, е $F(x) = bx(1 - x)$. Производната на тази функция е

$$F'(x) = b(1 - x) - bx = b(1 - 2x).$$

При $x_1^* = 0$ получаваме $F'(x_1^*) = F'(0) = b$. Прилагайки горния критерий, можем да видим, че „тривиалното“ равновесие $x_1^* = 0$ е стабилно, ако $b < 1$, и е нестабилно, ако $b > 1$. Това е в съответствие с нашите очаквания. Когато $b > 1$, дори при малък първоначален размер на популацията ще имаме нарастване на нейната численост, така че ще се отдалечим от това равновесие.

При второто равновесие, $x_2^* = \frac{b - 1}{b}$ за стойността на производната в него получаваме $F'(x_2^*) = 2 - b$. Абсолютната стойност на този израз

е по-малка от единица когато $1 < b < 3$, така че за тези стойности на b равновесието x_2^* ще бъде стабилно. Освен това $F'(x_2^*) < 0$ когато $b > 2$, така че в този случай очакваме колебания на размера на популацията около него.

Нека да разгледаме различни резултати от модела и да видим дали нашите прогнози за стабилността на нетривиалното равновесие x_2^* са в сила. На фиг. 3.4 е показана динамиката на модела на логистичен растеж (3.6) при три различни стойности на b и при един и същи първоначален размер на популацията. Графиките отляво илюстрират графичния метод, а графиките отдясно показват как се изменят относителните размери на популацията спрямо времето. Параметърът b приема стойности от 2,8 (A), 3,3 (B) и 3,9 (C), а първоначалният относителен размер на популацията е $x_0 = 0.01$ и в трите примера.

На фиг. 3.4 (A) $b = 2,8$ и системата се приближава към равновесието. Това се очаква, тъй като $b < 3$ в този пример. Въпреки това може да се види, че първоначално има известно „превишаване“, т.e. размерът на популацията става по-голям от равновесния и след това се колебае между по-малки и по-големи стойности, преди да се сближи с равновесието. Това се случва, защото в този пример $b > 2$ и имаме колебания.

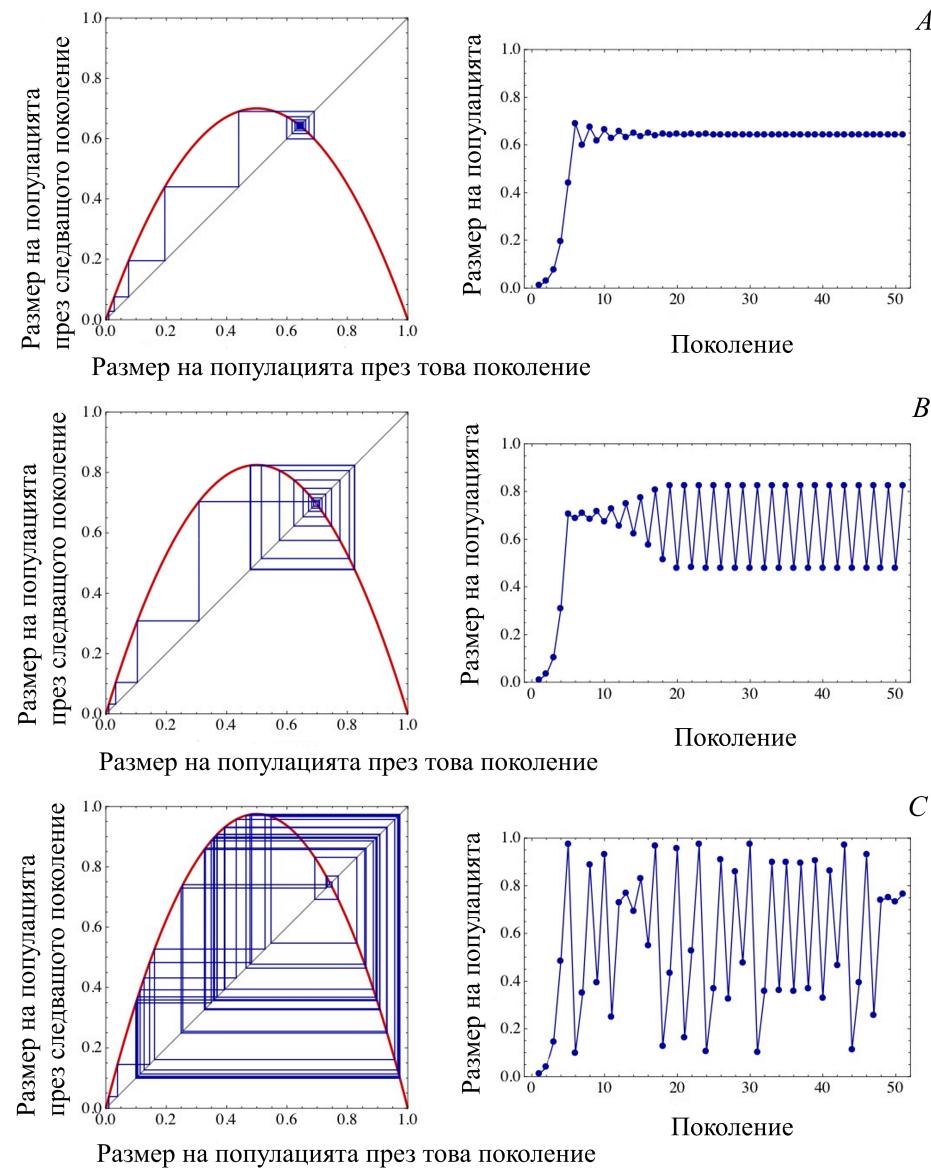
На фиг. 3.4 (B) $b = 3,3$ и това е пример, при който $b > 3$ и следователно равновесието x_2^* е нестабилно. Вместо да се сближи с равновесието, системата сега прави стабилни осцилации (цикли) между две различни стойности, различни от равновесната.

На фиг. 3.4 (C), където $b = 3,9$ се случва нещо още по-изненадващо. Системата нито се приближава до стабилно равновесие както беше в случай A, нито проявява стабилни осцилации, както беше в случай B, а вместо това се държи напълно хаотично. Това на пръв поглед случайно поведение, наречено хаос, е стряскащо, защото рекурсията на модела не само е много проста, но и напълно детерминирана.

Важен урок от модела на логистичен растеж с дискретно време е, че и много простите модели могат да имат много сложна динамика. То-ва откритие е от 70-те години на миналия век (1976 г.) и предизвика доста вълнения тогава. То също така допринася за развитието на теорията на хаоса, т.e. теорията за това как непредсказуемостта възниква в детерминирани динамични системи.

§3.7. Общ модел с дискретно време

Естественият подход, както видяхме от разгледаните примери, е да се използва апаратът на диференчните уравнения и да се работи само с размера на популацията в определени дискретни моменти от времето. Този подход се подкрепя и от практиката – и в лабораторни, и в естествени популации измерването на числеността обикновено се прави периодично или съобразено с определени етапи във възрастовото



Фигура 3.4.

развитие на популацията.

Диференчно уравнение от ред k има следния вид

$$(3.7) \quad N_t = F(N_{t-1}, \dots, N_{t-k}, t),$$

където в случая N_i е размера на популацията във фиксирани моменти t_i , $i = 0, 1, \dots$. В действителност изменението на външните и вътрешните фактори на популацията (популационната динамика) е трудно забележимо за къси периоди, несъизмерими с еволюционните. По тази причина, естествено е да предположим, че параметрите в дясната част са постоянни във времето, т.е. че не зависят от t , и че размерът на популацията N_t в момента t зависи само от размерите ѝ в предишните k момента:

$$(3.8) \quad N_t = F(N_{t-1}, \dots, N_{t-k}).$$

Така например при модела на Фибоначи

$$N_t = N_{t-1} + N_{t-2}$$

имаме, че размерът на популацията в даден момент t зависи от размерите ѝ в предходните два момента $t - 1$ и $t - 2$.

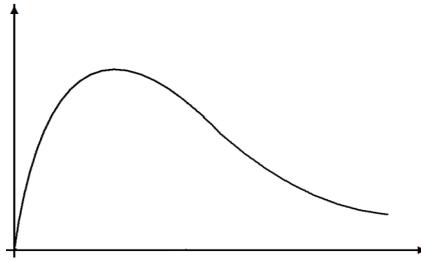
Най-прост е случаят $k = 1$, т.е. когато числеността на дадено поколение зависи само от числеността на предходното. Моментите от време $0, 1, \dots, t, \dots$ са такива, че стъпката съвпада с дължината на жизнения цикъл. Да напомним, че това се наричаше незастъпващи се поколения. Когато $k = 1$ и размерът на популацията в даден момент зависи само от размера ѝ в предходния, имаме диференчно уравнение от първи ред:

$$(3.9) \quad N_{t+1} = F(N_t).$$

Обърнете внимание, че от този вид са експоненциалното и логистичното уравнение.

Естествени съображения налагат функцията $F(N)$ в (3.9) да има следните свойства:

- $F(N) \geq 0$ при $N > 0$ (тъй като числеността трябва да е неотрицателна, т.е. $N_t \geq 0$);
- $F(0) = 0$ (в унисон с аксиомата на Вернадски, че не може да се получи живо от неживо);
- $F(N)$ расте при малки стойности на N (т.е. тривиалното равновесие е неустойчиво);
- $F(N)$ клони към нула, когато N расте неограничено (поради ограниченност на ресурсите).



Фигура 3.5.

На фиг. 3.5 е показана типичната форма на графиката на функция $F(N)$, удовлетворяваща горните условия.

Под решение (или траектория) на уравнението (3.9) се разбира такава редица от числа $\{N_t\}$, $t = 0, 1, 2, \dots$, която удовлетворява уравнението (3.9) за всички стойности на $t = 0, 1, 2, \dots$. Очевидно при различни N_0 ще имаме различни решения (редици).

Решение $\{N_t^*\}$ на (3.9) се нарича *устойчиво*, ако за всяко $\varepsilon > 0$ съществува $\delta(\varepsilon) > 0$, такова че при $|N_0 - N_t^*| < \delta$ за $t = 1, 2, \dots$ имаме $|N_t - N_t^*| < \varepsilon$, т.е. както и при диференциалните уравнения – ако началната стойност на дадена траектория N_0 е достатъчно близко до N_0^* , то и цялата траектория $\{N_t\}$ остава близко до траекторията $\{N_t^*\}$.

Решение от вида $\{N_t^*\} = \{N^*\}$, т.е.

$$(3.10) \quad N_t^* = \text{const} = N^*, \quad \forall t,$$

е равновесна точка и очевидно удовлетворява уравнението

$$(3.11) \quad N = F(N),$$

т.е. удовлетворява $N^* = F(N^*)$. Ако освен това е устойчиво, то е устойчива равновесна точка или устойчиво равновесие. Нетривиално равновесие имаме в положителен корен $N^* > 0$ на уравнението (3.11). Нека изследваме поведението на траектория $\{N_t\}$ близо до $\{N^*\}$, такова че $N^* > 0$. Полагаме разликите

$$z_t := N_t - N^*, \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

Развиваме функцията F около точката N^* в ред на Тейлър по степените на разликите z_t

$$(3.12) \quad F(N^* + z_t) = F(N^*) + F'(N^*)z_t + o(z_t), \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

и отчитаме това, че

$$F(N^* + z_t) = F(N_t) = N_{t+1} = z_{t+1} + N^* = z_{t+1} + F(N^*),$$

като последното равенство следва от $N^* = F(N^*)$. Приравняваме двата израза и получаваме

$$z_{t+1} = F'(N^*)z_t + o(z_t), \quad t = 0, 1, 2, \dots,$$

след което линеаризираме (изпускаме членовете с по-висока степен от първата), за да получим

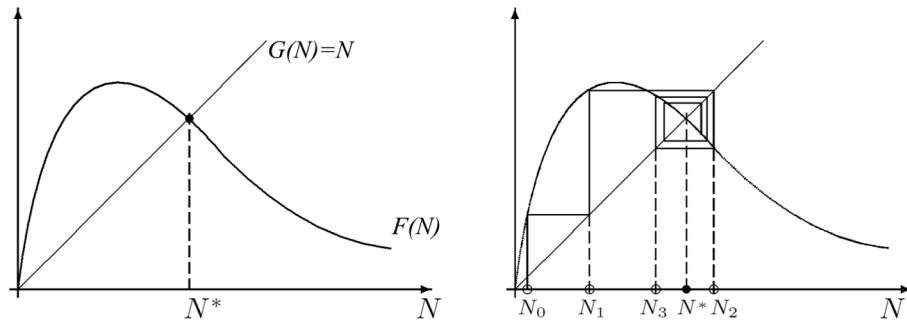
$$(3.13) \quad z_{t+1} = F'(N^*)z_t, \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

Редицата $z_t, t = 0, 1, 2, \dots$ очевидно е геометрична прогресия с частно $F'(N^*)$. В зависимост от неговата стойност $|z_t| \rightarrow 0$ или $|z_t| \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$. По-точно, ако

$$(3.14) \quad |F'(N^*)| < 1,$$

то $|z_t| \rightarrow 0$ и $\{N^*\}$ е (асимптотически) устойчиво равновесие: в този случай към $\{N^*\}$ се приближават всички, започващи достатъчно близко до N^* траектории. При това, при $-1 < F'(N^*) < 0$ отклоненията от N^* намаляват чрез затихващи колебания, а при $0 < F'(N^*) < 1$ затихват монотонно.

Определянето на равновесната точка N^* – пресечната точка на функцията $G(N) = N$ с графиката на функцията $F(N)$ е показано в лявата част на фиг. 3.6. При устойчиво равновесие се получава т. нар. цикъл на паяжината, илюстриран в дясната част на фиг. 3.6, който показва доближаването до равновесната точка N^* . Разбира се, такова беше поведението в устойчиво равновесие, което наблюдавахме при модела на логистичен растеж, вж. фиг. 3.4 A.



Фигура 3.6.

Ако

$$|F'(N^*)| > 1$$

решението $\{N^*\}$ е асимптотически неустойчиво – всички траектории се отдалечават от него като при $F'(N^*) > 1$ отдалечаването е монотонно, а при $F'(N^*) < -1$ е колебателно.

Ако $F'(N^*) = 0$, то в (3.12) се развива до първата различна от нула производна от по-висок ред $F^p(N^*)$ и устойчивостта на равновесието зависи от нейната стойност. Ако $F'(N^*) = 1$ са необходими допълнителни изследвания, за които е нужно да се пресметнат и производните от по-висок ред в развитието (3.12).

Често вместо с логистичното уравнение

$$N_{t+1} = b \left(1 - \frac{N_t}{M}\right) N_t,$$

(вж. (3.5)), се работи с биологически по-коректното уравнение

$$(3.15) \quad N_{t+1} = e^{b\left(1 - \frac{N_t}{M}\right)} N_t.$$

За разлика от логистичното уравнение, при което при $N_t > M$ изразът в скобите става отрицателен и уравнението няма биологически смисъл, при уравнението (3.15) това, че изразът в скобите е отрицателен не води до проблеми. Функцията на модела (3.15) е $F(N) = e^{b\left(1 - \frac{N}{M}\right)} N$.

Единственото нетривиално равновесие на модела (3.15) намираме от условието $F(N) = N$, в случая $e^{b\left(1 - \frac{N}{M}\right)} = 1$. Получаваме $N^* = M$. За да установим дали N^* е устойчиво равновесие намираме производната на F

$$F'(N) = e^{b\left(1 - \frac{N}{M}\right)} - \frac{Nb}{M} e^{b\left(1 - \frac{N}{M}\right)}$$

и пресмятаме стойността ѝ в $N^* = M$:

$$F'(N^*) = e^{b\left(1 - \frac{N^*}{M}\right)} - \frac{N^* b}{M} e^{b\left(1 - \frac{N^*}{M}\right)} = 1 - b.$$

От условието $|F'(N^*)| = |1 - b| < 1$ получаваме, че $N^* = M$ е устойчиво равновесие при $0 < b < 2$ и неустойчиво при $b < 0$ и $b > 2$. По-точно, при $0 < b < 1$ имаме монотонна сходимост, а при $1 < b < 2$ – колебателна.

§3.8. Цикли и хаос в решенията

Освен равновесните решения $\{N^*\}$, които получаваме от $N = F(N)$, други характерни решения на диференчното уравнение (3.9) са т.нар. цикли, т.е. в редицата на решението имаме повтаряща се група от няколко стойности като броят им се нарича дължина на цикъла. По точно, решение $\{N_t^*\}$ на (3.9), състоящо се от краен брой T стойности се нарича цикъл с дължина T или T -цикъл:

$$N_{t+T}^* = N_t^*, \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad N_t^* \neq N_{t+j}^*, \quad j = 1, 2, \dots, T-1.$$

Така например при $T = 2$ решение $\{N_t^*\}$ ще бъде 2-цикъл, ако $N_t^* = N_{t+2}^* = N_{t+4}^* = \dots$ или

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

Следователно решение, което е 2-цикъл е възможно да съществува, ако съществуват две различни положителни решения N_1^* и N_2^* на системата

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

От тук получаваме, че N_1^* и N_2^* трябва да удовлетворяват

$$(3.16) \quad N = F^{(2)}(N),$$

т.e. N_1^* и N_2^* трябва да бъдат равновесни решения на рекурентното уравнение (3.16), в което функцията е $F^{(2)}$, т.e. функцията F приложена два пъти.

За да изследваме цикличното решение $\{N_1^*, N_2^*\}$ за устойчивост, на мираме производната на съставната функция $F^{(2)}$ в равновесието N_2^* .

$$(F^{(2)})'(N_2^*) = (F(F))'(N_2^*) = F'(F(N_2^*))F'(N_2^*) = F'(N_1^*)F'(N_2^*).$$

Аналогично за производната на $F^{(2)}$ в равновесието N_1^* ще получим

$$(F^{(2)})'(N_1^*) = F'(N_2^*)F'(N_1^*).$$

Изразите в дясно на равенствата са равни, следователно и изразите в ляво на равенствата трябва да са равни и следователно ще имаме едновременно $|(F^{(2)})'(N_i^*)| < 1$, $i = 1, 2$, или $|(F^{(2)})'(N_i^*)| > 1$, $i = 1, 2$, което означава че в 2-цикъл или и двете равновесия са устойчиви, или и двете са неустойчиви.

Подобни разсъждения могат да се направят и за T -цикъл $\{N_1^*, \dots, N_T^*\}$ с дължина $T > 2$. Ако означим

$$\lambda^{(T)} := \prod_{j=1}^T \frac{dF}{dN}(N_j^*),$$

то приета е следната терминология:

- при $\lambda^{(T)} < 1$ цикълът е притеглящ (асимптотически устойчив);
- при $\lambda^{(T)} > 1$ цикълът е отблъстващ (неустойчив);
- при $\lambda^{(T)} = 0$ цикълът е неутрален (неасимптотически устойчив).

В сила е следната

Теорема 3.1. *Ако едно диференчно уравнение*

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

има решение, което е 3-цикъл, то има и решения, които са T -цикли за всяко $T \in \mathbb{N}$. Освен това, за такова уравнение съществуват неизброимо много начини стойности N_0 , които пораждат хаотични решения.

Именно огромното разнообразие на решенията в описания от теоремата случай е причина за успешното използване на диференчни уравнения при изследване на популациите.

Ще покажем че уравнението

$$N_{t+1} = e^{b(1 - \frac{N_t}{M})} N_t$$

(вж. (3.15)) има 3-цикъл. Ще построим 3-цикъл за това уравнение във вида $N_1^* = \alpha M$, $N_2^* = \beta M$, $N_3^* = \gamma M$, $0 < \alpha < \beta < \gamma$, което не ограничава общността на разсъжденията.

След заместване и отчитане, че

$$N_2 = F(N_1), \quad N_3 = F(N_2), \quad N_1 = F(N_3),$$

за α , β и γ получаваме системата

$$(3.17) \quad \begin{cases} \beta = \alpha e^{b(1-\alpha)} \\ \gamma = \beta e^{b(1-\beta)} \\ \alpha = \gamma e^{b(1-\gamma)}. \end{cases}$$

След като логаритмуваме трите равенства се получават равенствата

$$\begin{cases} \ln \beta = \ln \alpha + b(1 - \alpha) \\ \ln \gamma = \ln \beta + b(1 - \beta) \\ \ln \alpha = \ln \gamma + b(1 - \gamma), \end{cases}$$

които събрани почленно дават $0 = b(3 - \alpha - \beta - \gamma)$ или $\alpha + \beta + \gamma = 3$. Оттук изразяваме $\gamma = 3 - \alpha - \beta$, заместваме го в третото уравнение на системата (3.17) и след това заместваме β , изразено от първото уравнение на (3.17), за да получим

$$\alpha = (3 - \beta - \alpha)e^{b(1-3+\beta+\alpha)} = (3 - \alpha e^{b(1-\alpha)} - \alpha)e^{b(-2+\alpha e^{b(1-\alpha)}+\alpha)}.$$

Следователно

$$e^{b(2-\alpha e^{b(1-\alpha)}-\alpha)} = \frac{3 - \alpha e^{b(1-\alpha)} - \alpha}{\alpha} = \frac{3}{\alpha} - e^{b(1-\alpha)} - 1,$$

откъдето след логаритмуване получаваме

$$b(2 - \alpha e^{b(1-\alpha)} - \alpha) = \ln \left(\frac{3}{\alpha} - e^{b(1-\alpha)} - 1 \right).$$

Численото решаване на това уравнение показва, че то има две положителни решения при $b > \bar{b} \approx 3,102$. Следователно, при $b < \bar{b}$ няма цикли с дължина 3, а при $b > \bar{b}$ има два такива цикъла и според цитираната по-горе теорема, има цикли с произволна дължина и хаотични решения.

§4. Дискретен модел на Лесли на популация с възрастова структура

Знаем вече, че популацията е група индивиди от един биологичен вид, които населяват трайно част от ареала на вида, имат сходни екологични изисквания, кръстосват се свободно помежду си и оставят плодовито поколение.

В разглежданите в предишния въпрос модели не взимахме предвид зависимостта на коефициента на прираст от възрастта на индивидите. В тях разглеждахме индивидите от дадена популация като неразличими един от друг по отношение на тази характеристика, която зависеше само от общата численост на популацията. Основните функции на популация от нисши организми, като амебите например, са храненето и размножаването. При такива популации няма възрастова структура и те добре се моделират с моделите от предходния въпрос. По-дълбокото разглеждане на процесите в преобладаващата част от популациите показва, че размножаването (разждаемостта) и оцеляването (смъртността) много силно зависят от възрастта на индивидите. Следователно, моделирането на такива популации е необходимо да включва по някакъв начин възрастовата им структура в модела. Най-простият възрастово структуриран модел е моделът на Лесли³, който той разработва през 40-те години на миналия век. Това е дискретен популационен модел, при който популация от индивиди от един пол (обикновено женски) е разделена на n възрастови групи с постоянни характеристики на индивидите във всяка от тях или, ако това не е така, механично жизненият им цикъл се разделя на равни интервали от време (години). Естествено, към колкото по-висш вид принадлежи популацията, толкова по-добре обособени са възрастовите групи в нея. Този модел предоставя ценен инструмент за изучаване на ръста на населението и определяне на относителния размер на всяка от възрастовите групи.

Предполага се, че популацията е затворена за миграция и се разглеждат само разжданията и смъртните случаи в отделните възрастови групи (или етапи от живота). Популацията се представя с n -мерен вектор \mathbf{x} , който варира дискретно с времето. Да означим с $x_i(t)$ числеността на възрастовата група i , $i = 1, 2, \dots, n$. Времето t се взима в дискретни моменти, съвпадащи с моментите на переход от една възрастова група в друга, т.е. предполагаме, че в моментите $t, t+1, t+2, \dots$ всяка възрастова група преминава едновременно в следващата по възраст. Най-просто е предположението, че *функцията на разждаемост* $b_i(x_1, x_2, \dots, x_n)$ за i -та група е линейна и зависи само от числеността

³Patrick Holt Leslie (1900-1974).

x_i на тази група:

$$b_i(x_1, x_2, \dots, x_n) = b_i x_i, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

където коефициентите на раждаемост b_i са неотрицателни $b_i \geq 0, i = 1, 2, \dots, n$. Числеността на първата възрастова група (на новородените) е

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

Функцията на преживяемост $s_i(x_1, x_2, \dots, x_n)$, която показва колко индивида, които са в i -та група в момент t ще преминат в следващата $i + 1$ -ва група в момент $t + 1$ също приемаме, че зависи линейно само от x_i :

$$s_i(x_1, x_2, \dots, x_n) = s_i x_i, \quad i = 1, 2, \dots, n - 1,$$

където коефициентите на преживяемост s_i са такива, че $0 < s_i \leq 1, i = 1, 2, \dots, n - 1$. Тогава

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

В модела на Лесли не се отчитат измененията в параметрите под влияние на външни фактори, както и влиянието на общата численост на популацията върху раждаемостта и смъртността.

Ако разгледаме квадратната матрица от ред n (т.нар. матрица на Лесли)

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & \cdots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & s_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \quad \begin{array}{l} b_i \geq 0, i = 0, 1, \dots, n; \\ 0 < s_j \leq 1, j = 0, 1, \dots, n - 1 \end{array}$$

и означим $\mathbf{L} = \{l_{ij}\}$, т.e. l_{ij} е елемента в i -ия ред и j -ия стълб на матрицата \mathbf{L} , то l_{ij} е броят индивиди, произхождащи от j -та група, които в следващият момент ще бъдат в i -та група. Това, че $l_{nn} = 0$ означава, че всички от n -та група преминават в следващата по възраст и има групи от по-стари индивиди, които не се разглеждат в модела.

За вектора $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))$, чиито координати са численостите на възрастовите групи в момент t като използваме матрицата на Лесли можем да запишем рекурентната връзка като

$$(4.1) \quad \mathbf{x}(t+1) = \mathbf{L}\mathbf{x}(t).$$

Това е система от n диференчни уравнения с постоянни коефициенти. Нейното решение е еднозначно определено от началното разпределение $\mathbf{x}(0)$ на численостите на групите:

$$(4.2) \quad \mathbf{x}(t) = \mathbf{L}^t \mathbf{x}(0), \quad t = 1, 2, \dots$$

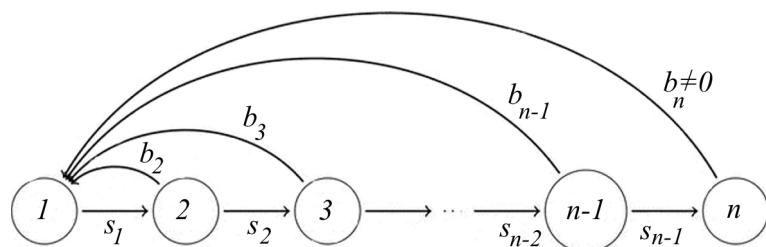
Матрицата \mathbf{L} дефинира линеен оператор в n -мерното евклидово пространство (той се нарича оператор на Лесли) и понеже $x_i(t)$ са числености, т.е. са неотрицателни числа, ни интересува действието на \mathbf{L} в положителния ортант \mathbb{R}_+^n . Тъй като елементите на матрицата \mathbf{L} са неотрицателни числа, то при $\mathbf{x}(0) \geq \mathbf{0}$ траекторията не напуска положителния ортант, т.е. $\mathbf{x}(t) \geq \mathbf{0}$ за всяко $t = 1, 2, \dots$.

За да се изследва асимптотическото поведение на решението (4.2) на системата (4.1) трябва да се определят спектралните свойства на матрицата \mathbf{L} . Това става като се използва

Теорема 4.1. (на Перон-Фробениус⁴) Ако \mathbf{A} е квадратна матрица от ред n с неотрицателни елементи, която е неособена и неразложима (т.е. $\mathbf{A} \neq \begin{bmatrix} \mathbf{B} & \mathbf{0} \\ \mathbf{D} & \mathbf{C} \end{bmatrix}$, където \mathbf{B} и \mathbf{C} са квадратни подматрици), то максималната собствена стойност на \mathbf{A} е реално положително число $r > 0$, което е прост корен на характеристичния полином $\det(\mathbf{L} - \lambda \mathbf{I}) = 0$, а собственият вектор, съответстващ на r , има положителни координати.

Очевидно матрицата \mathbf{L} е с неотрицателни елементи. Преди да проверим, че е неразложима, ще разгледаме един интересен, свързан с неразложимостта, въпрос.

Съществува връзка между неразложимостта на дадена матрица и понятието свързаност в теория на графите. Нека \mathbf{L} е квадратна матрица от ред n и построим ориентиран граф $G_{\mathbf{L}}$ с n върха и толкова на брой дъги, колкото са ненулевите елементи на матрицата – ако елемента $l_{ij} \neq 0$, то в $G_{\mathbf{L}}$ има дъга от върха j към върха i . Един граф се нарича силно свързан, ако между всеки два негови върха съществува ориентиран път. Доказва се, че матрицата \mathbf{L} е неразложима тогава и само тогава, когато съответният ѝ граф $G_{\mathbf{L}}$ (построен по описания начин) е силно свързан.



Фигура 4.1.

На фиг. 4.1 е показан съответният на матрица на Лесли \mathbf{L} от ред n граф $G_{\mathbf{L}}$. Ясно е, че за да бъде графът силно свързан е необходимо и

⁴Oskar Perron (1880 – 1975) и Ferdinand Georg Frobenius (1849 – 1917) са немски математици.

достатъчно да съществува ребро от n -ия към първия връх, или $b_n \neq 0$. Следователно матрицата на Лесли ще бъде неразложима, точно когато като последна група се взима последната репродуктивна група на популацията, а не въобще последната по възраст. Действително, влияние върху числеността на по-младите групи пост-репродуктивните групи могат да окажат само при изискване за ограниченност на размера на популацията. Но в модела на Лесли такова изискване няма и следователно можем да се ограничим с разглеждане само на репродуктивните групи. Все пак (ако ни интересуват) численостите на пост-репродуктивните групи могат да се определят от числеността на последната репродуктивна група. Ако $x_n(t)$ е числеността на последната репродуктивна група и имаме k пост-репродуктивни групи:

$$\begin{aligned}x_{n+1}(t+1) &= s_n x_n(t) \\x_{n+2}(t+1) &= s_{n+1} x_{n+1}(t) \\&\dots \\x_{n+k}(t+1) &= s_{n+k-1} x_{n+k-1}(t)\end{aligned}$$

или

$$x_{n+j}(t) = s_n s_{n-1} \dots s_{n+j-1} x_n(t-j), \quad j = 1, 2, \dots, k.$$

Остана да проверим, че \mathbf{L} е неособена. Като развием детерминантата на \mathbf{L} по елементите на последния стълб получаваме

$$\det \mathbf{L} = (-1)^{n+1} b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1},$$

която при направеното предположение ($b_n \neq 0$) и тъй като $s_i > 0$ за всяко i , е различна от нула и следователно \mathbf{L} е неособена.

От казаното до тук следва, че можем да приложим Теоремата на Перон-Фробениус за матрица на Лесли \mathbf{L} , за която $b_n > 0$. Ако максималната собствена стойност r на такава матрица \mathbf{L} е $r = 1$, то уравнението (4.1) има равновесна точка \mathbf{x}^* удовлетворяваща

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

В този случай \mathbf{x}^* е собственият вектор, отговарящ на $r = 1$ и съгласно Теоремата на Перон-Фробениус е вектор с положителни координати. Това решение е локално устойчиво. Наистина, ако означим $\Delta\mathbf{x}(0) := \mathbf{x}(0) - \mathbf{x}^*$ и $\Delta\mathbf{x}(t) := \mathbf{x}(t) - \mathbf{x}^* = \mathbf{L}^t(\Delta\mathbf{x}(0))$, то $\Delta\mathbf{x}(t) \rightarrow 0$ при $\Delta\mathbf{x}(0) \rightarrow 0$.

Ако $r > 1$ решението $\mathbf{x}^*(t)$ е неустойчиво.

Ако $r < 1$ решението $\mathbf{x}^*(t)$ е глобално устойчиво – стреми се към нулевото разпределение – популацията умира.

Пример. Проучване на женското население в САЩ показва, че ако то се раздели на три групи от по 20 години всяка, така че x_1 да бъдат жените на възраст 0-20 години, x_2 да бъдат жените на възраст 20-40

години, а x_3 да бъдат жените на възраст 40-60, модел на Лесли за динамиката на тези възрастови групи в САЩ се дава с:

$$\mathbf{x}(t+1) = \begin{bmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,4271 & 0,8498 & 0,1273 \\ 0,9924 & 0 & 0 \\ 0 & 0,9826 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \end{bmatrix}.$$

Матрица на Лесли показва, че жените на възраст 0-20 произвеждат 0,4271 женско потомство за период от двадесет години. Жените на възраст 20-40 години произвеждат най-много женско потомство (пикова плодовитост) с коефициент от 0,8498, докато жените на възраст 40-60 години имат значително по-малко женско потомство – само 0,1273 на жена в тези по-улегнали години. Кофициентът на преминаване в следващата група е много висок, като 0-20-годишните имат 99,24% шанс да преминат във възрастовата група 20-40 години, а 20-40-годишните имат 98,26% шанс да преминат в групата в 40-60 години. Собствените стойности на тази матрица на Лесли са $r = \lambda_1 = 1,2093$, $\lambda_2 = -0,6155$ и $\lambda_3 = -0,1668$. От тази информация лесно виждаме, че прираствът на популацията е приблизително 21% за период от двадесет години. Нормализираният собствен вектор, съответстващ на собствената стойност r е

$$\boldsymbol{\xi} = \begin{bmatrix} 0,4020 \\ 0,3299 \\ 0,2681 \end{bmatrix},$$

което показва, че разпределението на жените трябва да бъде приблизително 40,2% в 0-20 възрастовата група, 33% във възрастовата група 20-40 и 26,8% във възрастовата група 40-60.

В чистия си вид моделът на Лесли има ограничено приложение. Типичните за много популации цикли в числеността могат да бъдат получени с него само ако дължината на времевия интервал е по-малка от максималната продължителност на живота на отделния индивид. Поради това ограничение разнообразието на траекториите рязко намалява.

За да се комбинира простотата на модела на Лесли и реалното поведение на популациите се използват нелинейни обобщения на модела на Лесли

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

в които матрицата зависи от численостите на групите. Така например, в метода на матричния скок се използва

$$\mathbf{L}(\mathbf{x}(t)) = \begin{cases} \mathbf{L}_1, & \text{при } \sum_{i=1}^n x_i(t) \leq \bar{N}, \\ \mathbf{L}_2, & \text{при } \sum_{i=1}^n x_i(t) \geq \bar{N}, \end{cases}$$

където матрицата \mathbf{L}_1 е такава, че $r(\mathbf{L}_1) > 1$ и това води до увеличаване на числеността, а матрицата \mathbf{L}_2 е такава че $r(\mathbf{L}_2) < 1$, което води до намаляване на числеността. Аналитично това трудно се изследва, но на компютър се получава голямо разнообразие от квази-цикли (т.е. когато пресметнатите числености се закръглят до цели числа), от които се получава цикъл.

§5. Популационни модели с непрекъснато време

Моделите с непрекъснато време обикновено приемат формата на диференциални уравнения. Тъй като това е доста сложна част от математиката, а и не всички са слушали курс по диференциални уравнения, ще започнем с много кратко въведение в тях. След това ще разгледаме някои примери за непрекъснати времеви модели на популационен растеж, отразяващи примерите с дискретно време, обхванати в предишната тема. И накрая, като най-важни свойства на динамичните модели, отново ще разгледаме равновесията и тяхната стабилност в моделите с непрекъснато време.

§5.1. Какво представляват диференциалните уравнения?

Уравненията, с които от училище сте запознати, са нещо подобно на

$$x^2 + x = 6.$$

След известно размишление и припомняне на училищната математика, ще откриете, че решенията на това уравнение са $x = 2$ и $x = -3$. В уравнения като това търсим *числа*, които, когато се вмъкнат като стойности на променливата (в този случай x), превръщат уравнението във вярно числово равенство. Уравнение може да има едно решение, няколко решения (както в примера), безкрайно много решения или изобщо да няма решение.

Диференциалните уравнения са уравнения, в които неизвестният обект не е число, а *функция*. Освен това, тези уравнения включват не само функцията, а и производни на тази функция. Да разгледаме следния пример:

$$(5.1) \quad y(t)(1 - 2t) = ty'(t).$$

Искаме да решим това диференциално уравнение относно y , което е неизвестна функция на променливата t . Уравнението включва самата функция $y(t)$, първата ѝ производна $y'(t)$ и променливата t . Намирането на решението на диференциално уравнения може да бъде много трудно, но това не трябва да ни тревожи в този курс. Диференциалните уравнения, които ще решаваме са лесни, ако не са – решението ще бъде дадено наготово. Ако разполагаме с възможно решение, е доста лесно да проверим дали то наистина е решение. Така например, лесно може да се убедим, че функцията

$$(5.2) \quad y(t) = te^{-2t}.$$

е решение на диференциално уравнение (5.1). За да покажем, че това наистина е така, първо пресмятаме производната на $y(t)$,

$$y'(t) = (1 - 2t)e^{-2t}.$$

След като заместим $y(t)$ и $y'(t)$ в уравнението (5.1) и опростим, се убеждаваме, че (5.2) наистина е решение на (5.1). За да завършим с този пример, можете лесно да покаже (опитайте!), че всяка функция от вида

$$y(t) = cte^{-2t},$$

където c е произволно реално число, също е решение на уравнението (5.1). Това означава, че има безкрайно много решения $y(t)$ на нашия пример за диференциално уравнение.

И накрая, малко основна терминология, за да класифицираме различните видове диференциални уравнения. Уравнение (5.1) и всъщност всяко диференциално уравнение, с което ще се занимаваме тук, е обикновено диференциално уравнение или кратко ОДУ. Това просто означава, че неизвестната функция е функция само на една-единствена променлива – променливата t . Диференциалните уравнения с повече от една променлива се наричат частни диференциални уравнения и са много по-трудни. Уравнението (5.1) е от първи ред, което означава, че в него освен функцията участва само първата ѝ производна. Накрая, уравнението (5.1) е линейно диференциално уравнение, защото представлява линейна връзка между производната $y'(t)$ и функцията $y(t)$ (с други думи, не се срещат нелинейни членове като $y^2(t)$, $\sqrt{y(t)}$, $\cos(y(t))$ и други подобни).

§5.2. Експоненциален модел с непрекъснато време

В първия модел с дискретно време за растеж на популация с не-застъпвани се поколения (експоненциалния модел) предположихме, че във всеки определен момент от времето t всеки индивид произвежда фиксиран брой потомци. Така че, нека се опитаме да направим същото с непрекъснато време и с помощта на ОДУ. Това означава, че сега ще приемем, че индивидите в популацията се размножават непрекъснато – през цялото време, а не в определени моменти. Неформално можем да стигнем до ОДУ, като приемем, че има постоянен темп, с който се създават нови потомци от един родител за единица време. С други думи, скоростта, с която популацията расте (т.е. темпът на нарастване на популацията) е пропорционална на броя на вече присъстващите в нея индивиди:

$$N'(t) = rN(t).$$

В това ОДУ N е функцията, която търсим, а t е независимата променлива на тази функция. Това е линейно ОДУ от първи ред.

Това диференциално уравнение също така можем да получим по-формално, като започнем от съответния модел с дискретно време

$$N_{t+1} = aN_t$$

(вж. (3.2)). Можем да запишем

$$\Delta N := N_{t+1} - N_t = aN_t - N_t = (a - 1)N_t,$$

което се нарича уравнение с крайна разлика. То може да се запише и като

$$N(t+1) - N(t) = (a-1).1.N(t),$$

или

$$N(t + \Delta t) - N(t) = (a-1)\Delta t N(t),$$

където $\Delta t = 1$. В модела с дискретно време видяхме, че стъпката е $\Delta t = 1$, но сега бихме искали да намалим размера на стъпката Δt до безкрайно малка стойност. Разделянето на двете страни на Δt дава

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = \frac{(a-1)\Delta t N(t)}{\Delta t} = (a-1)N(t).$$

Сега, като пуснем Δt да клони към нула, лявата страна ще клони към производната на N в t , така че стигаме до

$$N'(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = (a-1)N(t).$$

Като положим $r = a - 1$ и запишем $N'(t)$ като $\frac{dN}{dt}$ получаваме диференциалното уравнение

$$(5.3) \quad \frac{dN}{dt} = rN.$$

Параметърът r се нарича *естествен прираст*. Той представлява темпа на растеж на популацията. В това уравнение r е константа и не зависи от размера на популацията. Уравнението (5.3) описва популация с постоянен ръст на числеността. Модели, при които естественият прираст r зависи от размера на популацията N ще разгледаме в следващия параграф.

Уравнението (5.3), което се нарича още *експоненциално уравнение*, описва добре известния закон за експоненциален ръст на популация в неограничена среда, известен още като закон на Малтус⁵. Фундаменталното заключение, което Малтус извежда от модела се състои в това, че човечеството (като биологическа популация) може да съществува само ако периодите на експоненциален ръст на числеността се прекъсват от периоди на катастрофални бедствия, т. нар. малтузиански катастрофи (епидемии или войни).

Да решим уравнението (5.3). Разделяме променливите като го записваме във вида

$$\frac{dN}{N} = r dt$$

⁵Thomas Robert Malthus (1766 – 1834) е английски икономист, който пръв забелязва, че много биологични популации се увеличават със скорост, пропорционална на числеността на популацията. Оригиналното есе на Малтус от 1798 г. е препечатвано многократно. Разсъжденията му за т. нар. днес малтузиански катастрофи са предизвикали широк отзвук и дискусия през 19-ти век.

и интегрираме

$$\int \frac{dN}{N} = r \int dt.$$

Получаваме

$$\ln N = rt + c,$$

където c е интеграционната константа. Следователно

$$N(t) = e^{rt+c} = e^c e^{rt} = s e^{rt},$$

където за константата s сме положили $s = e^c$. Стойността на s ще получим като вземем t да е равно на началния момент, т.е. $t = 0$. Ще имаме $s = N(0) = N_0$, което е началният размер на популацията. Като заместим така полученото s , за решението на (5.3) окончателно получаваме

$$(5.4) \quad N(t) = N_0 e^{rt}.$$

Решението (5.4) на уравнението (5.3) ни дава всичко необходимо, за да разберем как ще се държи моделът.

Когато $t = 0$, $N(t) = N(0) = N_0$, така че, както и се очакваше, в началото размерът на популацията приема първоначалната си стойност, подхващащо наречена N_0 .

Когато $N_0 = 0$ (няма индивиди в началото), размерът на популацията остава на нула, без значение колко голям е естественият прираст, което е много смислено.

Когато $N_0 > 0$, размерът на популацията $N(t)$ нараства експоненциално във времето, когато $r > 0$, т.е. при положителен прираст. При отрицателен прираст $r < 0$ (който всъщност е смъртност) размерът на популацията намалява експоненциално към нула. Когато $r = 0$ размерът на популацията остава постоянен във времето.

Пример 5.1. Предполагаме, че населението на Земята се подчинява на закона на Малтус (5.3). В момент $t = 0$ (1650 г.) населението е 6×10^8 (600 милиона), а в момент $t = 300$ (1950 г.) е $2,8 \times 10^9$ (2,8 милиарда). Намерете:

- a) коефициента на прираст на човечеството;
- б) ако Земята не може да изхрани повече от 25×10^9 (25 милиарда) души, кога най-късно ще настапи малтузианска катастрофа.

Отг. а) $r \approx 0,01243$; б) през 2376 г.

Да разгледаме по-подробно експоненциалното нарастване и експоненциалното намаляване.

§5.2.1. Експоненциално нарастване

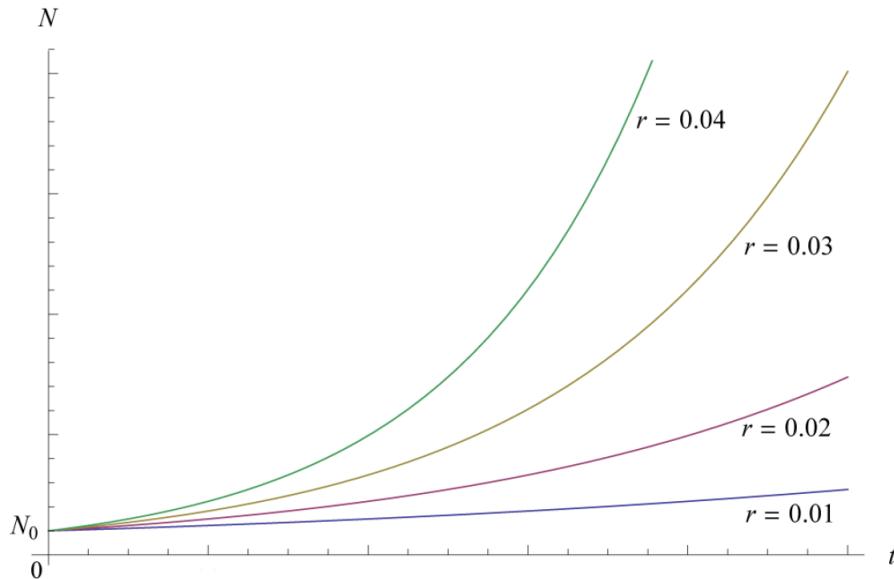
Експоненциално нарастване имаме, когато в уравнението (5.3)

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

имаме $N_0 > 0$ и естественият прираст $r > 0$. Тогава размерът на популацията

$$N(t) = N_0 e^{rt}.$$

(вж. (5.4)) нараства безкрайно във времето. Колкото по-голямо е r , толкова по-бързо нараства размера на популацията, което е илюстрирано на фиг. 5.1.



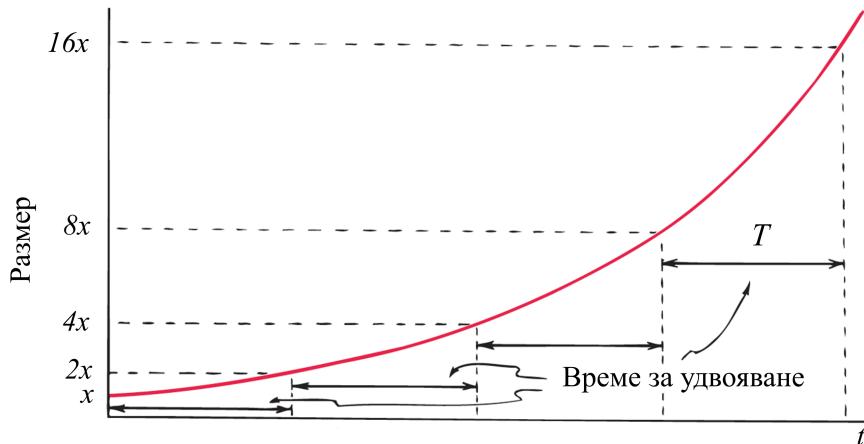
Фигура 5.1.

При експоненциално нарастване, ако в момент t размерът на популацията е $N(t)$, то времето, за което числеността на популацията се удвои, т.е. става $2N(t)$, не зависи от t . Това време се нарича *време за удвояване* и се означава с T . Да се убедим в това:

$$\begin{aligned}
 N(t+T) &= 2N(t) \Rightarrow \\
 N_0 e^{r(t+T)} &= 2N_0 e^{rt} \Rightarrow N_0 e^{rt} e^{rT} = 2N_0 e^{rt} \Rightarrow \\
 e^{rT} &= 2 \Rightarrow \ln e^{rT} = \ln 2 \Rightarrow rT = \ln 2 \Rightarrow \\
 T &= \frac{\ln 2}{r}
 \end{aligned} \tag{5.5}$$

и очевидно времето за удвояване T зависи само от r , но не и от t . Това ясно личи на фиг. 5.2.

Тъй като прирастът r обикновено се дава в проценти и понеже $\ln 2 \approx 0,69$, то за да получим времето за удвояване на популация, динамиката на която се описва с уравнението (5.3), е достатъчно да разделим числото 69 на този процент. Нарича се „правило 69“. Среща се и като



Фигура 5.2.

„правило 70“, ако $\ln 2$ се закръгли като 0,7. Така по-лесно се смята: например при постоянен годишен прираст от 5% времето за удвояване е $\approx 70/5 = 14$ години, а време за удвояване 10 години съответства на годишен прираст от $\approx 7\%$. Съществува и аналогично „правило 72“, което е малко по-неточно, но с с което по-лесно се смята, защото 72 има повече делители от 69 и 70.

Пример 5.2. Ако през 2006 г. Канада има естествен прираст от 0,9% (т.e. $r = 0,009$), то като разделим 72 на 0,9 ще получим приблизително време за удвояване от 80 години. Това означава, че ако естественият прираст се запази постоянно, населението на Канада ще се удвои от 31 млн. през 2006 г. (по данни от последното преброяване на населението там) на 62 млн. през 2086 г.

С уравнението

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

се описва и потреблението с постоянно ръст на даден ресурс. Общото количество от ресурса, което се потребява за един период на удвояване е равно на общото количество, потребено през цялото време преди този период. Наистина, ако $t_2 - t_1 = T$, то количеството потребено през периода за удвояване е $N(t_2) - N(t_1) = 2N(t_1) - N(t_1) = N(t_1)$, което е количеството, потребено от началния момент до t_1 – началният момент на периода.

Това позволява на президента на САЩ Джими Къртър да отбележи в една своя реч от 1977 г., че във всяко от предходните две десетилетия светът е използвал повече петрол, отколкото през цялата си предишна история (т.e. световното потребление на петрол има период на удвояване от по-малко от десетилетие).

§5.2.2. Експоненциално намаляване

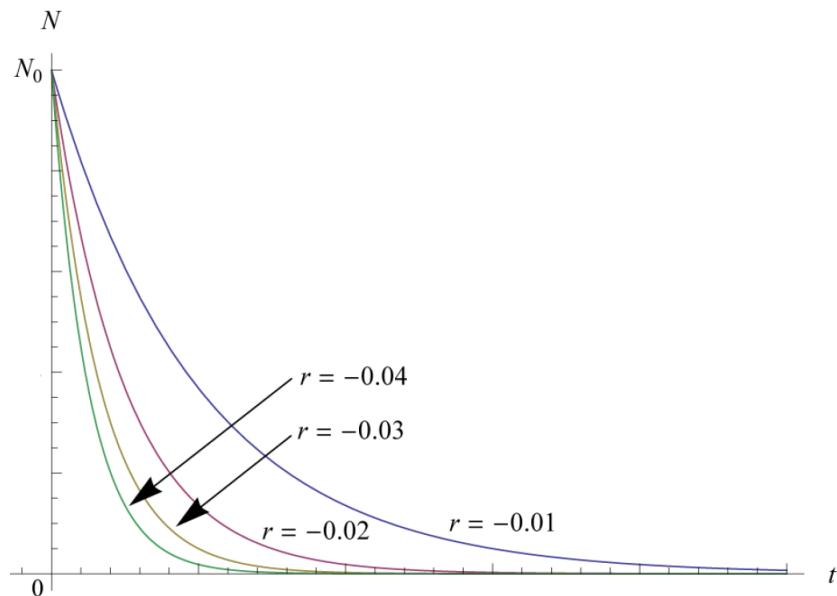
За експоненциално намаляване говорим когато в уравнението

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

$N_0 > 0$ и прираствът r е отрицателен. Тогава от вида на решението

$$N(t) = N_0 e^{rt}.$$

става ясно, че в случая $N(t)$ клони към нула при нарастване на t . Колкото по-малко е r , толкова по-бързо намалява $N(t)$ с времето, както се вижда от графиките на фиг. 5.3.



Фигура 5.3.

Да означим $\mu := -r$. Следователно $\mu > 0$, уравнението можем да запишем като

$$(5.6) \quad \frac{dN}{dt} = -\mu N,$$

а решението му като

$$N(t) = N_0 e^{-\mu t}$$

(сравнете с (5.4)).

Времето, за което числеността на популацията намалява наполовина (нарича се още време на полуживот) също се означава с T и също не зависи от t :

$$N(t + T) = \frac{1}{2}N(t)$$

$$\begin{aligned} N_0 e^{-\mu(t+T)} &= \frac{1}{2} N_0 e^{-\mu t} \Rightarrow e^{-\mu t} e^{-\mu T} = \frac{1}{2} e^{-\mu t} \Rightarrow \\ e^{-\mu T} &= \frac{1}{2} \Rightarrow \ln e^{-\mu T} = \ln \frac{1}{2} \Rightarrow -\mu T = -\ln 2 \Rightarrow \end{aligned}$$

$$(5.7) \quad T = \frac{\ln 2}{\mu}.$$

Интересна интерпретация на уравнението (5.6) е свързана с разпадането на радиоактивни субстанции. Да напомним, че радиоактивното разпадане представлява химическа реакция, при която даденото вещества се превръща постепенно в две или повече вече нерадиоактивни субстанции. При това е ясно, че колкото е по-голяма масата $M = M(t)$ на веществото, толкова по-голяма е скоростта му на разпадане, т.e.

$$(5.8) \quad \frac{dM}{dt} = -\mu M.$$

(сравнете с уравнението (5.6) – имаме същото уравнение, което моделира друг процес).

Решението на уравнението (5.8) е

$$(5.9) \quad M(t) = M_0 e^{-\mu t}.$$

Времето T , за което масата на радиоактивния елемент намалява наполовина, се нарича време на полуразпад и от (5.7) за него вече пресметнахме, че е равно на $T = \frac{\ln 2}{\mu}$.

Пример 5.3. Като знаете, че полоний-210 има време на полуразпад 138 дни, напишете експоненциалното уравнение (5.8) на неговия разпад.

Пример 5.4. Времето на полуразпад на радий-226 е 1620 години⁶. За колко време дадена маса от това вещества ще намалее с $1/4$?

Отг. ≈ 672 год.

Моделът (5.8) играе важна роля в археологическите изследвания. С негова помощ се определя възрастта на находки с органичен произход. В основата на метода⁷ е фактът, че организмите по време на жизнения си цикъл акумулират C^{14} (въглерод-14, радиоактивен изотоп на въглерода). След смъртта им този изотоп започва да се разпада. Тъй като времето на полуразпад на C^{14} е голямо (приблизително 5 600 год.), то

⁶E.A. Waller, R.Z. Stodilka, K. Leach and L. Prud'homme-Lalonde, Literature Survey on Decoration of Radionuclides from the Human Body, Technical Memorandum DRDC Ottawa TM 2002-042, April 2002, Defence R&D Canada – Ottawa

⁷Методът е разработен от американския химик Willard Frank Libby (1908 – 1980) през 50-те години на миналия век. Заради този метод Либи е удостоен с нобелова награда за химия за 1960 г.

остатъчното му количество може да се определи достатъчно точно след десетки хиляди години. С подходящи лабораторни измервания може да се определи също и началното количество M_0 на изотопа, а чрез него и отношението $\frac{M(t)}{M_0}$. На свой ред формулата за решението (5.9), позволява да определим t , т. е. възрастта на археологическата находка, знаейки това отношение. (Константата μ се определя от известното време на полуразпад $T \approx 5600$ на C^{14} като $\mu = \frac{\ln 2}{T}$). Съвременната измервателна техника позволява подобна радиовъглеродна датировка на археологически останки, чиято възраст достига 100 000 години. Любопитно е, че количеството C^{14} след този период е само 4×10^{-6} от началното.

Пример 5.5. В дървесни останки е измерено количество C^{14} което е 20% от първоначалното. Определете възрастта им.

Отг. ≈ 13000 год.

§5.3. Логистичен модел с непрекъснато време

Да се върнем към експоненциалното уравнение

$$\frac{dN}{dt} = rN,$$

което при $N_0 > 0$ и $r > 0$ предсказаваше експоненциален ръст на броя на индивидите. Такъв ръст, разбира се, е факт в самото начало на развитието на всяка популация, но той не може да трае дълго. Източниците на храна и вода, местообитанието и т.н. са винаги ограничени и това ограничава по естествен начин броя на индивидите без да се налагат малтузиански катастрофи. Този факт се отчита в популационните модели като вместо постоянен естествен прираст r (константа не зависи от размера на популацията) се въвежда функционална зависимост $r(N)$ на пристраста от броя на индивидите N в популацията.

С многообразни наблюдения на популации, участващи в стабилни биологически системи, е установена достоверна отрицателна корелация между естествения прираст и числеността (с едно единствено изключение – човешката популация!). Отрицателната корелация означава, че колкото повече нараства числеността на популацията, толкова повече намалява естественият прираст и обратното. Най-простата такава зависимост е линейната зависимост, т.е.

$$r(N) = \alpha - \gamma N, \quad \text{където } \alpha > 0, \gamma > 0.$$

Такъв е пристраста на популации с по-голям брой организми. Да запишем константите α и γ във вида $\alpha := r$ и $\gamma = \frac{r}{K}$. Тогава константите $r > 0$, $K > 0$ и

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

Като сложим тази функция $r(N)$ на мястото на константата r в експоненциалното уравнение

$$\frac{dN}{dt} = rN,$$

получаваме така нареченото *логистично уравнение*

$$(5.10) \quad \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N.$$

Моделът се нарича логистичен модел или още модел на Ферхулст-Пърл⁸. Той е широко използван в популационната теория. Константата K в него ограничава числеността на популацията като следствие на ограниченността на жизнените ресурси на средата. Поради това тя се нарича *ниво на насищане* или *капацитет на средата*.

Да забележим още, че това уравнение изглежда много подобно на дискретното логистично уравнение:

$$N_{t+1} = b \left(1 - \frac{N_t}{M}\right) N_t,$$

което разглеждахме в предишния въпрос. Има обаче важни разлики в тълкуването на параметрите на двете уравнения. В дискретното уравнение b е броят на потомците на всеки индивид в популацията, докато тук r е естественият прираст на популацията в началото – когато размрът ѝ е малък. Освен това, в дискретното уравнение M е максималният възможен размер на популацията (който като бъде достигнат, популацията се срива), докато тук K е капацитетът на средата, т.е. размера на популацията, при който нетният растеж на числеността ѝ е нулев.

Да предположим, че в началния момент $t = 0$ числеността на популацията N_0 е положителна и естественият прираст r е положителен. Да решим логистичното уравнение (5.10). Записваме го във вида

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N,$$

разделяме променливите

$$\frac{K}{(K - N)N} dN = r dt$$

и интегрираме

$$\int \frac{K dN}{(K - N)N} = \int r dt.$$

⁸Pierre Verhulst (1804 – 1849) е белгийски математик. Той въвежда през 1838 г. уравнението (5.10) като модел за ръста на населението на земята, по-реалистичен от малтусовия. Ферхулст нарича ръста на популацията, подчиняващ се на (5.10), логистичен, което и дава наименованието на модела. Поради липса на точни данни от преброявания той не е в състояние да провери адекватността на своя модел. Статията му остава незабелязана почти един век, до работа на Raymond Pearl (1879 – 1940), в която предсказанията на модела на Ферхулст намират разумно потвърждение за популации на плодовата муха (*Drosophila melanogaster*).

Отляво имаме интеграл от рационална функция. Представяме я във вида $\frac{K}{(K-N)N} = \frac{A}{K-N} + \frac{B}{N}$ и определяме A и B по метода на неопределените коефициенти: $A = 1$, $B = 1$. Заместваме и получаваме

$$\int \frac{dN}{(K-N)} + \int \frac{dN}{N} = r \int dt.$$

Сега да предположим, че $N < K$. Имаме

$$-\ln(K-N) + \ln N = rt + c,$$

където c е интеграционната константа. Следователно

$$\ln \frac{N}{K-N} = rt + c,$$

или

$$\frac{N}{K-N} = e^{rt+c} = se^{rt},$$

където като константата s сме положили $s := e^c$. Оттук последователно получаваме

$$N = Kse^{rt} - Nse^{rt} \Rightarrow N(1 + se^{rt}) = Kse^{rt} \Rightarrow$$

$$(5.11) \quad N(t) = \frac{Kse^{rt}}{1 + se^{rt}}.$$

Стойността на s определяме от N_0 (числеността на популацията в началния момент $t_0 = 0$) като заместим в (5.11) $t = 0$, за да получим $N_0 = N(0) = \frac{Ks}{1+s}$ и оттук да изразим $s = \frac{N_0}{K - N_0}$.

Така полученото s поставяме в (5.11) и за решението на логистичното уравнение получаваме

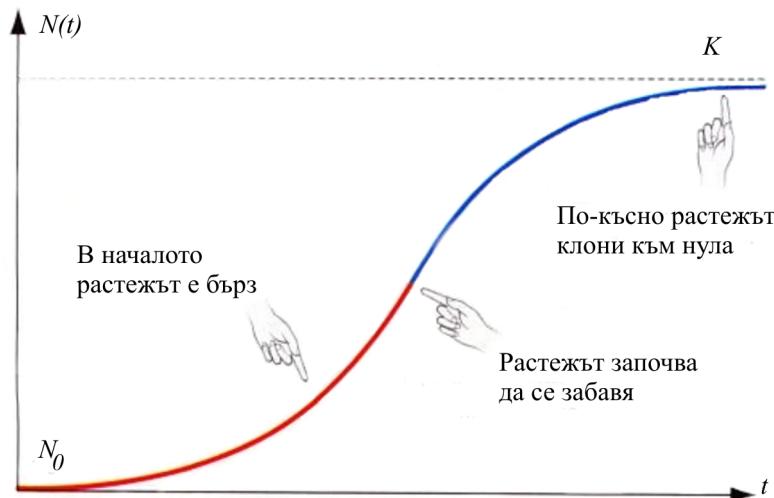
$$N(t) = \frac{\frac{KN_0}{K-N_0}e^{rt}}{1 + \frac{N_0}{K-N_0}e^{rt}},$$

или

$$(5.12) \quad N(t) = \frac{K}{1 + \frac{K-N_0}{N_0}e^{-rt}}.$$

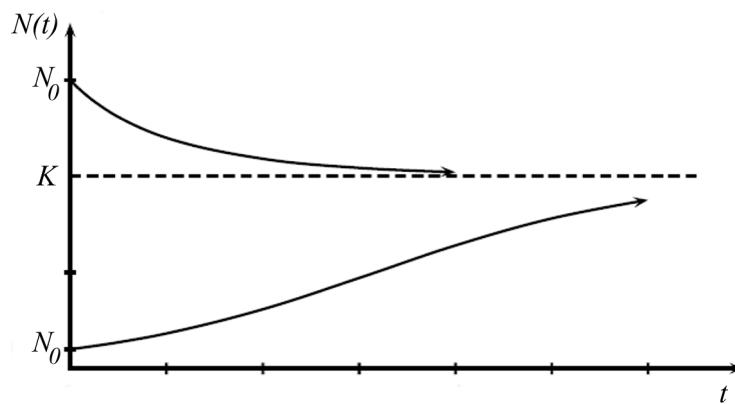
Следователно, тръгвайки от начален размер на популацията $0 < N_0 < K$ (виж направеното предположение), решението $N(t)$ на уравнението расте с нарастването на t . Като направим граничен переход в (5.12) при $t \rightarrow \infty$ ще получим

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{K}{1 + \frac{K-N_0}{N_0}e^{-rt}} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{K}{1 + \frac{K-N_0}{N_0e^{rt}}} = K.$$



Фигура 5.4.

Това означава, че за всяко t е изпълнено $N(t) < K$ и графиката на решението има хоризонтална асимптота $N = K$, където K е капацитетът на средата. В началото започва бърз растеж, който от даден момент нататък (когато размерът на популацията стане $K/2$) започва да намалява. При приближаването на числеността $N(t)$ към капацитета на средата K скоростта на увеличаване $N'(t)$ намалява към нула и затова правата $N = K$ е хоризонтална асимптота на решението, към която то клони отдолу. Графиката на това решение представлява S -образна крива (логистична крива), чиято инфлексна точка съответства на момента t , при който $N(t) = K/2$. В този момент популацията расте най-бързо. След това растежът се забавя и става почти нулев с нарастване на времето. Графика на логистична крива е дадена на фиг. 5.4.



Фигура 5.5.

При $N_0 = K$ размерът на популацията не се мени с времето и остава

равен на константата K .

При $N_0 > K$ началният размер на популацията е по-голям от капацитета на средата и числеността започва да намалява като клони към същата асимптота $N = K$, но този път отгоре. Графиките на решението във всеки от тези три случая са дадени на фиг. 5.5.

Пример 5.6. *Логистичният модел (5.10) е приложен от ихтиолози за оценка на количеството биомаса в различни райони на Тихия океан. За един от тях параметрите на модела са оценени като $r = 0,71/\text{год.}$ и $K = 80,5 \times 10^6 \text{ кг}$. Намерете:*

- биомасата след две години, ако в началния момент тя е $0,25K$;*
- след колко време биомасата ще нарасне до $0,75K$?*

$$\text{Отг. а)} \frac{K}{1 + 3e^{-2r}} \approx 0,58K \approx 46,66 \times 10^6 \text{ кг.}; \text{ б)} t = \frac{\ln 9}{r} \approx 3,09 \text{ г.}$$

§5.4. Модел на лимитирана популация

Да обърнем внимание, че в логистичното уравнение за функцията на растежа имаме

$$r(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

и следователно $r(N)$ намалява монотонно и линейно при нарастването на N . Възможно е функцията на растежа $r(N)$ да намалява монотонно, но нелинейно при нарастването на N , т.е. да има вида

$$r(N) = r(1 - L(N)), \quad r > 0,$$

за някаква растяща функция $L(N)$, а съответният модел да има вида

$$N'(t) = r(1 - L(N))N.$$

Популации, чиято численост се моделира с такова уравнение се наричат лимитирани. Тук $L(N)$ е функцията на лимитирането, която е специфична за всеки конкретен модел. Естествените изисквания към тази функция са

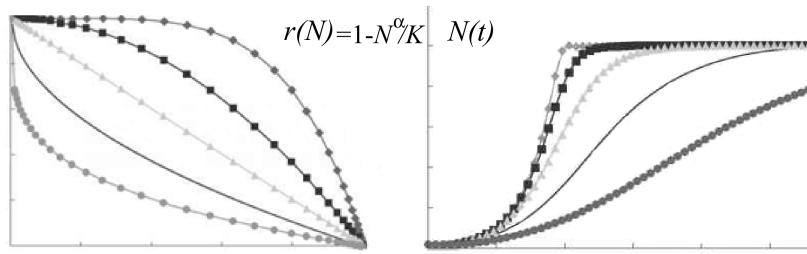
- $L(0) = 0$ – при малка численост лимитирането е пренебрежимо;
- $L'(N) > 0$ – лимитиращото въздействие нараства при увеличаване на числеността на популацията, т.е. $L(N)$ е строго монотонно растяща функция на N .

Очевидно в логистичния модел функцията на лимитирането е $L(N) = \frac{N}{K}$.

Да разгледаме други други функции на лимитирането, като например

- $L(N) = \frac{\ln N}{K}$ – при което се получава модел на Гомперц⁹;
- $L(N) = \frac{N^\alpha}{K}$, $\alpha > 0$ – степенен модел.

При тях монотонното намаляване на $r(N) = r(1 - L(N))$ не е линейно. При степенния модел графиката на решението е подобна на графиката на решението на логистичното уравнение, както може да се види на фиг. 5.6, където са дадени графиките на различни лимитиращи степенни функции (за различни стойности на α) и графиките на решенията на съответните им уравнения.



Фигура 5.6.

Да отбележим, че историческият моделът на Гомперц датира от 1825 г. и така предхожда този на Ферхулст. Това е първият модел, в който се появява идеята за лимитирането, и за целта се предлага конкретна функция – логаритмичната. Експериментите с конкретни популации показват, че доближаването към капацитета на средата (насищането) в модела на Гомперц е много по-бавно от реално наблюдаваното и поради това той е неприложим в популационната динамика. Оказва се обаче, че този модел описва много добре ръста на тъкани и на туморни образования в организмите.

Освен моделите от вида

$$N'(t) = r(N)N,$$

при които прирастът $r(N)$ е монотонно намаляваща (линейно или не) функция, съществуват и модели, в които функцията $r(N)$ не е монотонна. Графиката на $r(N)$ в този случай се нарича *крива на Оли*¹⁰. Такъв прираст е характерен за популации с изразен групов начин на съществуване – птици, стадни животни и др. Тук ще разгледаме немонотонен прираст $r(N)$ в модел на лимитирана популация с граница на оцеляване.

⁹Benjamin Gompertz (1779 – 1865) е британски самоук математик и актиор, който става член на лондонското кралско научно общество Royal Society. Гомперц сега е най-известен с този свой демографски модел, публикуван през 1825 г.

¹⁰Warder Clyde Allee (1885–1955) е един от пионерите на американската екология, специалист по социално поведение.

§5.5. Модел на лимитирана популация с граница на оцеляване

Да разгледаме следната немонотонна функция

$$r(N) := r \left(\frac{N}{A} - 1 \right) \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad r > 0, \quad 0 < A < K.$$

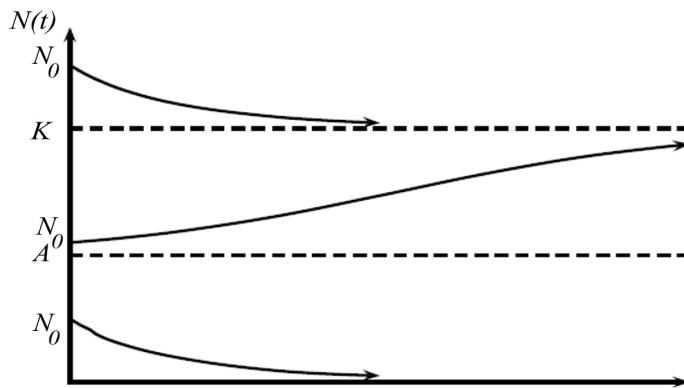
Моделът на растеж на популация с прираст, описан с тази функция $r(N)$, съответно е

$$(5.13) \quad \frac{dN}{dt} = r(N)N = r \left(\frac{N}{A} - 1 \right) \left(1 - \frac{N}{K} \right) N.$$

Ако броят на индивидите в началния момент N_0 е такъв, че $K > N_0 > A$, поведението на решението е същото както и в логистичният модел на Ферхулст – популацията се множи и се стреми към нивото на насищане K .

Ако N_0 превишава K , то храната е недостатъчна и числеността намалява към нивото на насищане K , отново както беше в логистичният модел.

Разликата е в случая когато броят на индивидите в началото N_0 е по-малък от A . Тогава популацията изчезва. По тази причина A може да се интерпретира като граница на оцеляване на популацията. Нарича се още праг на Оли. Графиките на решението на модела (5.13) във всеки от трите случая са дадени на фиг. 5.7.



Фигура 5.7.

Ще отбележим в заключение, че моделът (5.13) не е формално упражнение. Този модел описва динамиката на популацията на американски пощенски гълъб, широко разпространен в САЩ през 19-ти век. В резултат на интензивно ловуване броят на тези гълъби драстично намалява и през 80-те години на века е наложена забрана за отстрелването му. Тази забрана идва твърде късно. Макар че броят на

останалите в страната гълъби като цяло да не е малък, те не могат да се концентрират в достатъчно количество за успешно размножаване в отделен район и в началото на 20-ти век този вид изчезва.

§5.6. Равновесия и тяхната стабилност в моделите с непрекъснато време

В моделите с дискретно време дефинираме равновесието като липса на промяна, т.e. където $N_{t+1} = N_t$ за всеки момент t . Същото определение се прилага и за моделите с ОДУ. Сега обаче „без промяна“ означава без промяна по отношение на непрекъснатото време, което се превежда като $\frac{dN}{dt} = N'(t) = 0$. (Не забравяйте, че производната на функция може да се тълкува като това колко бързо и в каква посока (нарастване или намаляване) се променя стойността на функцията.)

В общия случай можем да запишем уравнението на модела във вида

$$N'(t) = f(N).$$

Тогава тези N , за които $N'(t) = 0$ очевидно са N , такива че

$$f(N) = 0.$$

Следователно равновесните точки на модел с ОДУ са точките N^* , които удовлетворяват $f(N^*) = 0$ и са такива, че $N^* \geq 0$ (заради биологичния смисъл).

За да определим стабилността на равновесието N^* , можем отново да следваме проста рецепта:

- (1) Намираме производната f' на функцията f , която определя модела.
- (2) Пресмятаме стойността ѝ $f'(N^*)$ в равновесната точка N^* и опростяваме.
- (3) Ако стойността на получения израз е $f'(N^*) < 0$, равновесието е локално стабилно; а ако стойността му е $f'(N^*) > 0$, равновесието е нестабилно.

Сравнете тази рецепта с тази, която използвахме за модели с дискретно време: двете са много сходни, но критерият (3) за стабилност е различен. Интуиция за този критерий може да се получи, като се използва отново графичният метод, при който се изчертава функцията f , определяща уравнението.

Разгледаните в този въпрос три модела с непрекъснато време (експоненциалния (5.3), логистичният (5.10) и на лимитирана популация с граница на оцеляване (5.13)) са от вида

$$N' = r(N)N,$$

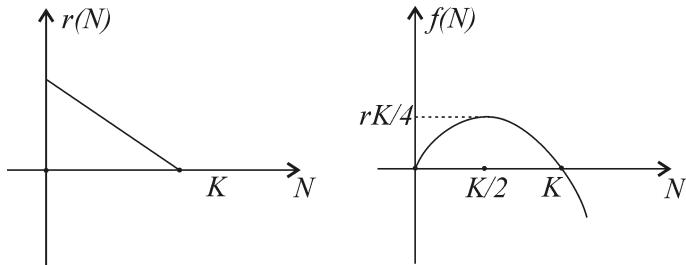
т.е. при тях функцията дефинираща уравнението на модела е $f(N) := r(N)N$, където $r(N)$ е съответната за уравнението функция на прираст. Следователно равновесните точки на модела са неотрицателните корени на уравнението

$$r(N)N = 0.$$

Оттук получаваме тривиалното равновесие $N = 0$ и за трите модела. Други равновесия бихме получили от $r(N) = 0$.

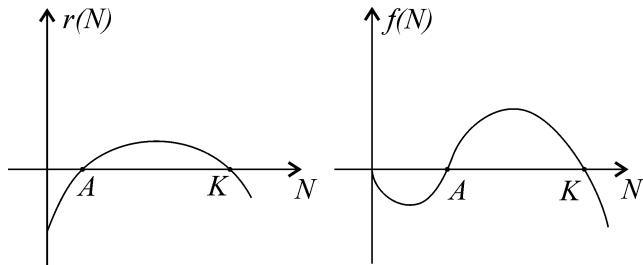
В експоненциалния модел $r(N) = r$, т.е. стойностите на функцията са една и съща ненулева константа r , която не зависи от N . Следователно експоненциалното уравнение няма друго равновесие освен тривиалното.

При логистичният модел, в който функцията на прираст $r(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right)$ е линейна и монотонна по отношение на N , от $r(N) = 0$, което в случая е $r \left(1 - \frac{N}{K}\right) = 0$ ще получим точно още едно равновесие на модела: $N = K$, вж. фиг. 5.8.



Фигура 5.8.

При логистичният модел с граница на оцеляване, в който функцията на прираст $r(N) = r \left(\frac{N}{A} - 1\right) \left(1 - \frac{N}{K}\right)$ е немонотонна, от $r(N) = 0$ ще получим още две равновесия: $N = A$ и $N = K$, вж. фиг. 5.9.



Фигура 5.9.

Очевидно за модел от вида

$$N' = r(N)N,$$

при монотонно намаляваща линейна функция $r(N)$ освен тривиалното ще имаме точно още едно равновесие, а при немонотонна функция $r(N)$ равновесията могат да бъдат и повече.

За изследване на устойчивостта на тези равновесни състояния ще използваме т. нар. *метод на фазовите диаграми*, т.е. ще използваме графиката на функцията, определяща модела $f(N)$.

На фиг. 5.10 е изобразена графиката на $f(N) = r(N)N$ в случаи на монотонно намаляващата линейна функция на прираст $r(N) = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)$ от логистичното уравнение, а на фиг. 5.11 е изобразена графиката на $f(N) = r(N)N$ в случаи на немонотонната функция на прираст от модела на лимитирана популация с граница на оцеляване $r(N) = r\left(\frac{A}{K} - 1\right)\left(1 - \frac{N}{K}\right)$.

От графиките се вижда, как устойчивостта на равновесието N^* зависи от знака на $f'(N^*)$ – производната на функцията f в равновесната точка N^* . Ако тя е *отрицателна*, то равновесната точка е *устойчива*, а ако е положителна е неустойчива. Да пресметнем

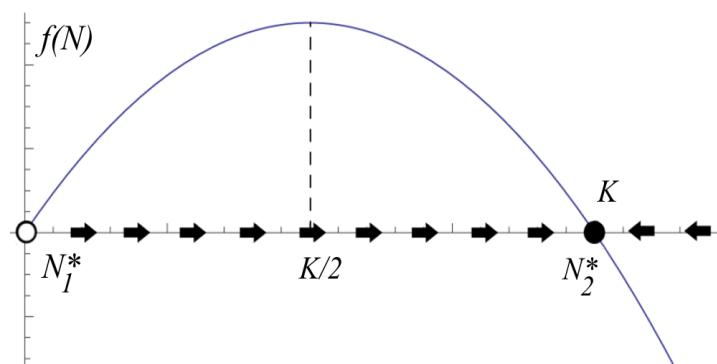
$$(5.14) \quad f'(N) = (r(N)N)' = r'(N)N + r(N).$$

Тъй като в равновесна точка N^* имаме

$$0 = f(N^*) = r(N^*)N^*,$$

то ако равновесната точка е нетривиална (т.е. $N^* > 0$) ще имаме че $r(N^*) = 0$. Това означава, че знакът на израза след второто равенството в (5.14) при $N = N^*$ се определя от знака на производната $r'(N^*)$. Така при $r'(N^*) > 0$ (при нарастване на естествения прираст) имаме неустойчиво, а при $r'(N^*) < 0$ (намаляване на естествения прираст) имаме устойчиво равновесие.

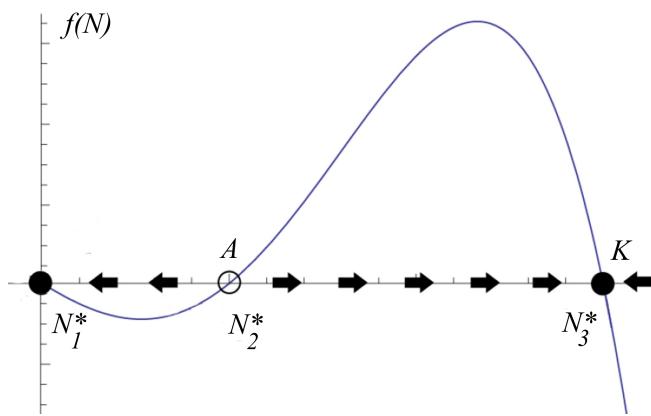
На фиг. 5.10 описваща фазовата диаграма на логистичния модел, тривиалното равновесие $N_1^* = 0$ е неустойчиво ($f'(N_1^*) = f'(0) = r(0) = r > 0$), а равновесието $N_2^* = K$ е устойчиво ($f'(N_2^*) = f'(K) = -r < 0$).



Фигура 5.10.

В близки точки $N < N_2^*$ имаме положителна производна $N' = f(N) > 0$ и числеността расте към N_2^* , а в близки точки $N > N_2^*$ производната $N' = f(N_2)$ е отрицателна и числеността намалява към равновесието N_2^* .

На фиг. 5.11 е изобразена фазовата диаграмма на модела на лимитирана популация с граница на оцеляване. Тривиалното равновесие $N_1^* = 0$ и равновесието $N_3^* = K$ са устойчиви. Равновесието $N_2^* = A$ е неустойчиво равновесие: $N' = f(N)$ за близки $N < N_2^*$ е отрицателна, т.е. числеността ще намалява и системата ще се стреми към равновесна точка N_1^* , а $N' = f(N)$ за близки $N > N_2^*$ е положителна, т.е. числеността ще се увеличава и системата ще се стреми към равновесна точка N_3^* . Достигайки численост по-малка от A (т.нар. праг на Оли) популацията започва да измира. Тъй като $N_1^* = 0$ е устойчиво равновесие, веднъж тръгнала към него, числеността на популацията не може да бъде възстановена. Такъв е случаят с изчезването на популацията на американския пощенски гълъб.



Фигура 5.11.

Интересен е и един друг въпрос: съществува ли в модел от вида

$$N'(t) = r(N)N$$

такава функция на прираст $r(N)$, при която се получават циклични колебания на числеността на популацията, т.е. циклични решения, каквито наблюдавахме в дискретните модели? При циклично изменение на числеността на популацията N ще съществуват два момента $t_1 \neq t_2$, за които $N(t_1) = N(t_2)$, но $\frac{dN}{dt}(t_1) \neq \frac{dN}{dt}(t_2)$. Тогава обаче уравнението на модела няма да се удовлетворява, защото ще имаме

$$r(N(t_1))N(t_1) = \frac{dN}{dt}(t_1) \neq \frac{dN}{dt}(t_2) = r(N(t_2))N(t_2)$$

и от това, че $N(t_1) = N(t_2)$ ще следва, че $r(N(t_1)) \neq r(N(t_2))$, което пък ще означава, че $r(N)$ не е еднозначна зависимост, т.е. не е функция. Следователно циклични колебания в числеността на популация,

моделирана с такова уравнение могат да възникнат при нееднозначна (нефункционална) зависимост на r от N .

В лабораторни условия (където единствено може да се наблюдава напълно изолирана популация) в ранната фаза на експоненциален ръст или във фаза на деградация и измиране действително се наблюдава нефункционална зависимост на естествения прираст от числеността. В реално съществуващи популации, очевидно цикличните колебания в числеността се дължат преди всичко на външните смущения и между-популационните зависимости, за които ще стане дума по-нататък.

§6. Модели с влияние на средата върху динамиката на популация

Досега изследвахме развитието на популацията, разглеждайки я изолирано – сама за себе си и без да отчитаме взаимодействията ѝ със средата и с други популации, т.е. разглеждахме вътревидовата динамика. Сега ще се спрем на някои модели, отразяващи влиянието на средата върху динамиката на популацията.

§6.1. Популация с експоненциален ръст сред хищници

Растежът на популация се възпрепятства не само от изчерпването на хранителните ресурси, но и от факта, че в действителност тя никога не е изолирана. В едно враждебно обкръжение съществуват „хищници“, които унищожават да кажем p екземпляра от популацията за единица време. В най-простия случай числеността на популацията ще се моделира с модификация на експоненциалното уравнение

$$N'(t) = rN$$

от следния вид

$$(6.1) \quad N'(t) = rN - p, \quad r > 0, \quad p > 0.$$

Знаем, че равновесните точки на модел от вида

$$N' = f(N)$$

са решенията N^* на уравнението $f(N^*) = 0$. В случая имаме $f(N) = rN - p$ и единствената равновесна точка на този модел е

$$N^* = \frac{p}{r}.$$

Тъй като $f'(N^*) = r > 0$, то това равновесие е неустойчиво.

Уравнението (6.1) се решава подобно на експоненциалното уравнение и неговото решение е (Проверете!)

$$(6.2) \quad N(t) = \left(N_0 - \frac{p}{r} \right) e^{rt} + \frac{p}{r},$$

където N_0 е числеността на популацията в началния момент $t_0 = 0$.

Поведението на решението зависи от знака на израза $\left(N_0 - \frac{p}{r} \right)$, или което е еквивалентно, от знака на $rN_0 - p$.

Ако $rN_0 - p > 0$, то $N(t) \rightarrow \infty$ когато $t \rightarrow \infty$, т.е. наблюдава се неограничен ръст на популацията, както беше и при експоненциалното уравнение.

Ако $rN_0 - p < 0$, то $N(t)$ намалява с нарастване на t и за някое t^* ще имаме, че $N(t^*) = 0$. Ще определим t^* като използваме решението:

$$\begin{aligned} 0 &= N(t^*) = \left(N_0 - \frac{p}{r} \right) e^{rt^*} + \frac{p}{r}, \\ 0 &= (rN_0 - pt)e^{rt^*} + p \Rightarrow e^{rt^*} = \frac{p}{p - rN_0} \Rightarrow rt^* = \ln \frac{p}{p - rN_0} \Rightarrow \\ (6.3) \quad t^* &= \frac{1}{r} \ln \frac{p}{p - rN_0}. \end{aligned}$$

Следователно, популацията изчезва при $t > t^*$.

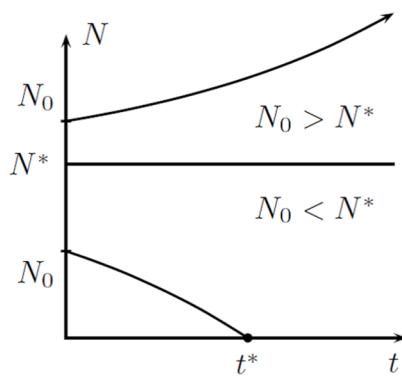
Да отбележим за пълнота, че ако $rN_0 - p = 0$, то $N(t) \equiv \frac{p}{r}$ за всяко $t \geq t_0$, т.е. числеността на популацията се запазва постоянна и е равна на равновесието N^* , ако числеността в началния момент е $N_0 = N^*$.

Интерпретацията на тези резултати е очевидна. Величината rN_0 е вътрешната скорост на нарастване на популацията в началния момент, а p е скоростта на намаляването ѝ в следствие на обкръжаващите я хищници. Съдбата на популацията е в ръцете на разликата

$$N_0 - N^* = \frac{1}{r}(rN_0 - p).$$

Ако тази разлика е положителна, то популацията се възпроизвежда по-бързо отколкото бива унищожавана и резултатът е малтузиански (експоненциален) ръст. Ако е отрицателна, то възпроизводството не може да компенсира унищожаването и популацията изчезва след определен краен интервал от време. Ако е нула, то унищожаването изцяло се компенсира от възпроизводството и числеността на популацията остава постоянна (и равна на равновесието N^*). По такъв начин равновесието $N^* = \frac{p}{r}$ играе ролята на граница на оцеляване на популацията, в смисъл че за да оцелее тя в едно хищническо обкръжение, началната ѝ численост трябва да бъде не по-малка от N^* . С подобна граница на оцеляване вече се срещнахме в модела на лимитирана популация с граница на оцеляване, но появата ѝ там беше резултат от спецификата на вътревидовата динамика, отразена във функцията на естествения пристраст $r(N)$. Тук тази граница е естествено следствие от присъствието на външни за вида фактори – хищниците. Графиките на решениета на модела в зависимост от знака на $rN_0 - p$ е показано на фиг. 6.1.

Пример 6.1. Броят N на комарите в дадена област се подчинява на закона на Малтус (5.3), като числеността им се удвоява всяка седмица. В началния момент $t = 0$ (1 юли) $N_0 = 200\,000$. Хищниците



Фигура 6.1.

(птици, жаби и др.) изядват по 20 000 комара дневно. Определете броя $N = N(t)$ на комарите в тази област през лятото. В частност, колко ще бъдат те на 15 септември?

Решение. За единица време приемаме едно денонощие. Коефициентът на прираст на комарите определяме с помощта на (5.5):

$$r = \frac{\ln 2}{T} \approx \frac{0,693}{7} \approx 0,099,$$

щом времето им за удвояване е една седмица, т.e. $T = 7$. В случая $p = 20\ 000$ (комари/денонощие) и следователно

$$rN_0 - p = 0,099 \times 200\ 000 - 20\ 000 \approx 19\ 804,25 - 20\ 000 \approx -195,795.$$

Знакът минус ни информира, че популацията на комарите е обречена – след определен интервал от време, тя ще изчезне.

Броят на комарите през лятото (след 1 юли), т.e. функцията $N = N(t)$ ще намерим като конкретизираме (6.2) с помощта на зададените или вече намерените стойности на съответните параметри:

$$\begin{aligned} N(t) &= \left(N_0 - \frac{p}{r}\right) e^{rt} + \frac{p}{r} \\ &= -2\ 020e^{0,099t} + 202\ 020. \end{aligned}$$

Очевидно при нарастване на t числеността $N(t)$ намалява. Това означава, че хищниците успешно (от тяхна и от наша гледна точка, разбира се) се борят с комарите в разглежданата област. Броят на последните намалява. Периодът, за който комарите изчезват напълно ще определим с помощта на (6.3):

$$t^* = \frac{1}{r} \ln \frac{p}{p - rN_0} \approx 46,52$$

денонощия, т.е. около средата на август. В частност, на 15 септември (76 дни след 1 юли) комари в областта няма да има.

Ще завършим разглеждането на този пример с една забележка. Малко че изчезването на комарите може да изглежда като благо за нас, то е трагедия за всички „хищни“ видове, за които те са основна храна. Това ще доведе до екологична катастрофа за тези видове – те ще изчезнат заедно с комарите. Но в опростения модел (6.1) не е отчетен един съществен ефект. А именно, че намаляването на комарите ще доведе до намаляване и на броя на „хищниците“ им. На свой ред това ще увеличи броя на комарите и т.н. Подобни ефекти на по-сложно взаимодействие в екосистема „хищник-жертва“ се отчитат в класическия модел на Лотка-Волтера, който се описва не с едно уравнение, както в случая, а със система от две диференциални уравнения, както ще видим по-късно.

§6.2. Популация с логистичен ръст в обкръжение на хищници

Да разгледаме накратко и случая, когато ръстът на популацията е логистичен, а хищниците унищожават p екземпляра от нея за единица време. Динамиката в числеността на такава популация се описва с уравнението

$$N' = f(N),$$

където

$$f(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - p, \quad p > 0.$$

Следователно графиката на $f(N)$ е параболата от логистичното уравнение (вж. фиг. 5.8 дясно), преместена вертикално надолу с p единици.

Оттук е ясно, че ако $p < rK/4$ моделът ще има две равновесни точки N_1^* и N_2^* като

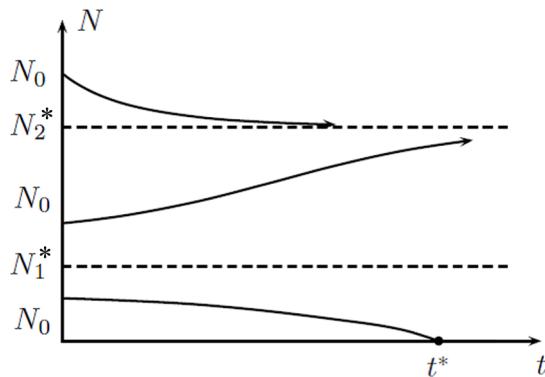
$$0 < N_1^* < \frac{1}{2}K < N_2^* < K.$$

Да припомним, че $rK/4$ е максималната стойност на функцията f от логистичния модел $f(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N$. Тъй като $f'(N_1^*) > 0$, то N_1^* е неустойчиво равновесие, а тъй като $f'(N_2^*) < 0$, то N_2^* е устойчиво равновесие.

Ако началната численост $N_0 < N_1^*$, решението $N(t)$ намалява и след краен интервал от време t^* популацията изчезва.

Ако $N_1^* < N_0 < N_2^*$, решението нараства като при $t \rightarrow \infty$ числеността $N(t)$ клони асимптотично отдолу към N_2^* .

Ако $N_0 > N_2^*$ функцията $f(N)$ е отрицателна и решението $N(t)$ намалява като при $t \rightarrow \infty$ $N(t)$ клони асимптотично отгоре към N_2^* . Казаното е илюстрирано на фиг. 6.2.



Фигура 6.2.

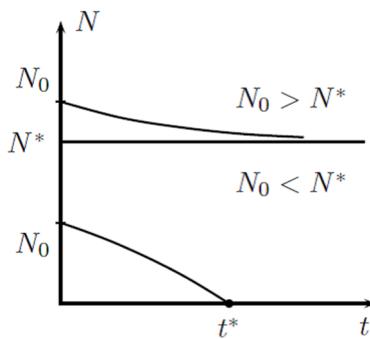
Забележете, че и тук, както и при модела на популация с граница на оцеляване, съществува граница на оцеляване на популацията – началният брой на индивидите или коефициентът им на прираст трябва да бъдат достатъчно големи, за да компенсират загубите от хищното обкръжение. В случая тази граница е N_1^* – по-малкото от двете равновесия (т. е. по-малкият от корените на уравнението $f(N) = 0$).

Ако $p = rK/4$, равновесните точки съвпадат:

$$N^* = N_1^* = N_2^* = \frac{1}{2}K,$$

тъй като уравнението $f(N) = 0$ има двоен корен. В този случай и производната $f'(N) = 0$, така че използваният до момента прост анализ на устойчивостта с помощта на първата производна не ни носи информация. Ясно е, че ако $N > N^*$, то $f(N) < 0$ и решението ще намалява към равновесието N^* . Ако обаче $N < N^*$, то също $f(N) < 0$, решението ще намалява и ще се анулира след краен период от време. Да отбележим, че равновесия от подобен тип се наричат *полуустойчиви*: от едната им страна (в случая $N > N^*$) се наблюдава устойчивост, но от другата (в случая $N < N^*$) устойчивост няма. Това е илюстрирано на фиг. 6.3.

И накрая, при $p > rK/4$ равновесни точки няма. Функцията $f(N)$ е отрицателна за всички N . Това означава, че независимо от началната численост на популацията, тя ще намалява и ще изчезне след краен период от време.



Фигура 6.3.

§6.3. Оптимизация на промишления риболов

Предполагаме, че числеността $N(t)$ на риба, която се лови в промишлени количества, се моделира с логистичният модел (5.10):

$$N' = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N.$$

Тук отново се сблъскваме с популация в обкръжение на хищници. В случая това са риболовните кораби.

Ясно е, че ако риболовът е много интензивен, популацията може да намалее драстично и да изчезне. Затова следва да се разработи оптимална риболовна стратегия, при която уловът да е максимално възможният, като в същото време рибният запас се поддържа на едно стабилно ниво без опасност от изчезване.

Да предположим, че скоростта на улов е пропорционална на броя на рибите: колкото повече са те, толкова по-лесно е да бъдат уловени. С други думи, предполагаме, че скоростта на улов е EN , където E е положителна константа, характеризираща интензитета на риболова (например E е пропорционално на броя на едновременно използвани риболовни кораби). За да отчетем този улов, модифицираме логистичното уравнение (5.10):

$$N' = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - EN$$

по очевиден начин:

$$(6.4) \quad N' = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - EN.$$

Забележете, че константата E в този модел може да се интерпретира като коефициент на смъртност сред рибите, предизвикана от външни

фактори (интензивен риболов). Като положим

$$(6.5) \quad \bar{K} := \left(1 - \frac{E}{r}\right) K, \quad \bar{r} := r - E,$$

можем да запишем уравнението (6.4) във вида

$$(6.6) \quad N' = \bar{r} \left(1 - \frac{N}{\bar{K}}\right) N,$$

което е логистично уравнение. В него както коефициентът на прираст \bar{r} така и капацитетът на средата \bar{K} са намалели в следствие на риболова. От (6.5) е ясно, че риболовът като промишленост има смисъл само при естественото условие $\bar{r} > 0$ или

$$r > E.$$

В противен случай рибата ще изчезне след краен интервал от време.

Съвпадането на (6.6) с логистичното уравнение (5.10) позволява да повторим всички разъждения и изводи, направени при неговото разглеждане. В частност, при условието $r > E$ моделът има единствено равновесие

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

което е устойчиво и равновесното решение е $N(t) \equiv N^*$. Това означава, че промишленият риболов в случая може да продължава произволно дълго, без да се изчерпва запасът от риба. (Рибната популация има възможност да се самовъзстановява щом е изпълнено неравенството $r > E$.) Количество риба, което ще се улови за единица време при равновесното решение е

$$Y = Y(E) = EN^* = \left(1 - \frac{E}{r}\right) KE.$$

Величината Y се нарича *ефективност на риболова*. При фиксиран прираст r на рибния ресурс тя зависи само от интензитета E . Веднага възниква естественият въпрос: при какъв интензитет E ефективността на риболова е максимална? Отговорът е прост: функцията $Y(E)$ е квадратична, приема положителни стойности в интервала $[0, r]$ и се нулира в двата му края. Максималната стойност Y_{\max} на $Y(E)$ се достига в средата на този интервал – при $E^* = r/2$ като

$$Y_{\max} = Y\left(\frac{r}{2}\right) = \frac{1}{4}rK.$$

Следователно оптималната стратегия в промишления риболов е за единица време да се улови количество риба E^*N^* , равно на половината от приаста на рибния ресурс, т.е. на $\frac{r}{2}N^*$. По-интензивен риболов

може да доведе за кратко време до по-голям улов в началото, но това ще попречи рибата да се самовъзстановява до по-високи нива и скоро уловът ще намалее.

Пример 6.2. Определете оптималния годишен улов на морска биомаса за района на Тихия океан от Пример 5.6. Колко е нивото на насещане \bar{K} при такъв улов?

$$\text{Отг. } \approx 14,29 \times 10^6 \text{ кг.}; \bar{K} = K/2 = 40,25 \times 10^6 \text{ кг.}$$

§7. Модели на взаимодействащи си популации

Основното предположение за скоростта на ръста на отделна популация

$$N' = r(N)N$$

се запазва и при разглеждането на популации на няколко биологически вида:

$$(7.1) \quad N'_i = r_i(N_1, \dots, N_k)N_i, \quad i = 1, \dots, k.$$

Функцията $r_i = r_i(N_1, \dots, N_k)$ е функцията на прираст на вида i . Зависимостта на тази функция не само от числеността на вида i , но и от численостите на всички останали видове, отразява спецификата на взаимодействието между видовете. Динамиката на разглежданата биологическа общност, като следствие от (7.1) се описва със системата диференциални уравнения

$$(7.2) \quad \frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, \dots, N_k), \quad i = 1, \dots, k,$$

където функциите f_i , определящи уравненията са

$$f_i(N_1, \dots, N_k) := r_i(N_1, \dots, N_k)N_i, \quad i = 1, \dots, k.$$

Както и в случая на една популация, особен интерес представляват равновесията на системата (7.2)

$$N_i(t) = N_i^*, \quad i = 1, \dots, k.$$

Ясно е, че $N_i^* = 0$, $i = 1, \dots, k$ са тривиални равновесия. Нетривиалните равновесия очевидно трябва да се търсят сред решенията на системата

$$r_i(N_1^*, \dots, N_k^*) = 0, \quad i = 1, \dots, k.$$

Изследването на равновесията за устойчивост е по-сложно отколкото в случая $k = 1$. Нека да отбележим само, че спецификата на поведението на решенията на системата (7.2) в околното на равновесните точки е много по-богато от случая $k = 1$.

Ако моделът (7.2) има равновесия, които са устойчиви, това означава, че за моделираната система съществува екологично равновесие. Флуктуациите в числеността на всеки един от видовете остават ограничени във времето и се компенсират от флуктуации в численостите на останалите видове. Класически пример, илюстриращ това, е системата на Лотка-Волтера, която ще разгледаме. Ако моделът (7.2) няма нетривиални равновесия или ако притежава такива, но те са неустойчиви, то екологично равновесие в моделираната система е невъзможно. Числеността на един или няколко от видовете ще клони към нула при $t \rightarrow \infty$, което говори за изчезването им. След това изчезване, останалите видове ще потърсят на свой ред устойчиви (също ненулеви) равновесия и т.н. докато сред оцелелите не се установи екологичен баланс.

§7.1. Два вида „борещи се“ за обща храна

Да означим с $N_1(t)$ и $N_2(t)$ численостите на двата вида. Въвеждаме функцията $F(N_1, N_2)$ – това е количеството храна, изяддана съвместно от двата вида за единица време. Системата от уравнения на модела е

$$(7.3) \quad \begin{aligned} N'_1 &= (r_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2))N_1 \\ N'_2 &= (r_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2))N_2, \end{aligned}$$

където $r_i > 0$, $\gamma_i \geq 0$, $i = 1, 2$. Тук r_i са коефициентите на прираст на двата вида, ако те не си взаимодействат, т.е. ако ги разглеждаме като изолирани популации, а коефициентите γ_i отразяват потребността на вида i от общата храна – колкото по-голямо е γ_i , толкова „по-лаком“ е видът i .

Тривиалното решение $N_1 = N_2 = 0$ е равновесна точка на модела. Нетривиална равновесна точка съществува очевидно само ако е изпълнено условието

$$(7.4) \quad \frac{r_1}{\gamma_1} = \frac{r_2}{\gamma_2}.$$

Ако това условие не е изпълнено, екологичното равновесие е невъзможно и един от двата вида неминуемо ще изчезне. За да се убедим в това, записваме системата (7.3) във вида

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{N_1} &= r_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2)dt & \frac{d \ln N_1}{dt} &= r_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{N_2} &= r_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2)dt & \frac{d \ln N_2}{dt} &= r_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2) \end{aligned}$$

и изключваме $F(N_1, N_2)$ от двете последни уравнения. Резултатът е

$$\gamma_2 \frac{d \ln N_1}{dt} - \gamma_1 \frac{d \ln N_2}{dt} = \gamma_2 r_1 - \gamma_1 r_2$$

или

$$\gamma_2 d \ln N_1 - \gamma_1 d \ln N_2 = (\gamma_2 r_1 - \gamma_1 r_2)dt.$$

Интегрираме двете страни и получаваме

$$\gamma_2 \ln N_1 - \gamma_1 \ln N_2 = (\gamma_2 r_1 - \gamma_1 r_2)t + c,$$

където c е интеграционната константа. Следователно

$$\ln \left(\frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}} \right) = (\gamma_2 r_1 - \gamma_1 r_2)t + c,$$

$$\frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}} = e^{(\gamma_2 r_1 - \gamma_1 r_2)t + c}.$$

Стойността на константата e^c получаваме като заместим в последното уравнение $t = 0$ и използваме началните числености на двете популации N_1^0 и N_2^0 :

$$\frac{(N_1^0)^{\gamma_2}}{(N_2^0)^{\gamma_1}} = e^c.$$

Окончателно

$$(7.5) \quad \frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}} = C e^{(\gamma_2 r_1 - \gamma_1 r_2)t},$$

$$\text{където константата } C := \frac{(N_1^0)^{\gamma_2}}{(N_2^0)^{\gamma_1}}.$$

Параметърът в скобите в степента на експонентата в (7.5) $\xi := \gamma_2 r_1 - \gamma_1 r_2 = \gamma_1 \gamma_2 \left(\frac{r_1}{\gamma_1} - \frac{r_2}{\gamma_2} \right)$ определя съдбата на двета вида в следния смисъл:

- 1) ако $\xi > 0$, то $\frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}} \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$ и вторият вид изчезва, тъй като N_1 трябва да остава крайно;
- 2) ако $\xi < 0$, то $\frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}} \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, т.e. първият вид изчезва, тъй като N_2 трябва да остава крайно.

Оттук веднага се вижда, че при един и същи коефициент на прираст $r_1 = r_2$ ще изчезне „по-лакомият“ вид, т.e. този, чийто коефициент γ е по-голям.

В тези два случая параметърът $\xi \neq 0$, т.e. условието (7.4) не е изпълнено. Оттук следва, че системата (7.3) няма равновесно състояние (N_1^*, N_2^*) , следователно няма и равновесно решение. По тази причина екологичен баланс между двета вида е невъзможен: единият от тях неминуемо изчезва.

- 3) ако $\xi = 0$ условието (7.4) е изпълнено и от (7.5) следва че

$$(7.6) \quad N_1^{\gamma_2} = C N_2^{\gamma_1} \Rightarrow N_1 = (C N_2^{\gamma_1})^{\frac{1}{\gamma_2}}.$$

Равновесните състояния се определят от

$$F(N_1^*, N_2^*) = \frac{r_2}{\gamma_2},$$

което заедно с (7.6) води до уравнението

$$F((C N_2^{*\gamma_1})^{\frac{1}{\gamma_2}}, N_2^*) = \frac{r_2}{\gamma_2}$$

спрямо неизвестното N_2^* . Ако това уравнение има биологически смислено решение $N_2^* > 0$, то N_1^* определяме от него като използваме (7.6).

Да се върнем към случая $\xi \neq 0$, когато единият вид изчезва, да кажем вторият, т.e. $N_2 = 0$. След изчезването му¹¹ числеността $N_1 =$

¹¹Строго погледнато имаме, че отношението $N_1^{\gamma_2}/N_2^{\gamma_1}$ клони към нула или безкрайност, т.e. от теоретична гледна точка нямаме зануляване на числеността на някой от видовете. На практика обаче съответната популация ще изчезне за крайно време – достатъчно е N_1 или N_2 да стане по-малко от 1.

$N_1(t)$ на преживелия вид се описва с уравнението

$$N'_1 = r_1(1 - L(N_1))N_1,$$

където

$$L(N_1) := \frac{\gamma_1}{r_1} F(N_1, 0)$$

е монотонно растяща функция. Защо монотонна? Защото повече индивиди изядват повече храна. Очевидно става дума за модел на лимитирана популация, който разглеждахме в миналия въпрос и разсъжденията и заключенията от него са в сила тук за оцелялата популация. В частност, тя ще се намира в екологично равновесие с окръжаващата я среда, като числеността ѝ ще се мени около равновесната стойност N_1^* . Тази стойност е единственият корен на уравнението $L(N_1^*) = 1$.

§7.2. Модел хищник-жертва

Моделите от тип хищник-жертва са едни от най-старите модели в популационната теория. Първият модел от този вид е моделът на Лотка¹²-Волтера¹³. Вито Волтера имал свой близък ихтиолог, който му рассказал, че в Йонийско море (намира се между Хърватия и Италия) се наблюдават основно два вида риби – големи и малки. И двата вида били хищни, но интересното било, че един път доминирали едните, друг път – другите. Това подтикнало Волтера да направи опит да опише биологическите взаимоотношения между видовете с математически модел.

В този класически модел на популационната динамика се разглежда биологическа съобщност, в която си взаимодействват два вида – жертвите (да кажем, зайци) и хищниците (да кажем, лисици). Броят и на жертвите, и на хищниците е функция на времето (става въпрос за непрекъснато време). Нека популацията на жертвите при отсъствие на хищници (като изолирана популация) има експоненциален растеж с коефициент на прираст $r_1 > 0$. В Австралия по време на колонизацията ѝ от Великобритания заселниците донесли със себе си зайците на този континент. Но там те нямали естествен враг и когато били пуснати на свобода, това довело до изключително многобройни популации от зайци, което се превърнало в голям проблем за земеделието.

Нека популацията на хищниците при отсъствие на жертвии има експоненциално намаляване с коефициент на смъртност $-r_2 < 0$ (при липса на жертвии хищниците намаляват поради недостиг на храна).

¹²Alfred James Lotka (1880 – 1949) е американски математик, физикохимик и статистик, известен с работите си в областта на популационната динамика и енергетика. Въпреки, че е биофизик, той е най-известен с модела хищник-жертва разработен едновременно, но независимо от Вито Волтера. Моделът на Лотка-Волтера все още е в основата на много модели, използвани в популационната динамика в екологията.

¹³Vito Volterra (1860 – 1940) е италиански математик и физик, известен с приноса си към математическата биология и интегралните уравнения и като един от основателите на функционалния анализ.

Ако N_1 е числеността на жертвите, а N_2 е числеността на хищниците, Волтера предположил, че при взаимодействието на двата вида, прирастът им съответно ще бъде

$$\text{на жертвите: } r_1 - \gamma_1 N_2, \quad \gamma_1 > 0;$$

$$\text{на хищниците: } -r_2 + \gamma_2 N_1, \quad \gamma_2 > 0.$$

Интерпретацията на тези предположения е проста: прирастът на жертвите е толкова по-малък, колкото повече са хищниците. Аналогично, прирастът на хищниците е толкова по-голям, колкото повече храна, т.e. жертвии, има наоколо.

Предположенията на Волтера, които изглеждат съвсем разумно и реалистично, водят до системата диференциални уравнения

$$(7.7) \quad \begin{cases} N'_1 = (r_1 - \gamma_1 N_2)N_1 \\ N'_2 = -(r_2 - \gamma_2 N_1)N_2, \end{cases}$$

известна като система на Лотка-Волтера. Тя описва математически най-простиия възможен модел от типа хищник-жертвa. С положителните коефициенти γ_i , $i = 1, 2$ се оценява реалният брой срещи, които могат да се осъществят между хищник и жертвa. При първото уравнение имаме намаляване на числеността на вида на жертвите, а при второто уравнение имаме увеличаване на числеността на вида на хищниците, поради това, че така този вид си набавя храна.

В случая на противоборстващи си хищници (какъвто е този с двата вида хищни риби, провокирал първоначалния интерес на Волтера към темата) моделът се нарича хищник-хищник и се описва със системата

$$(7.8) \quad \begin{cases} N'_1 = (r_1 - \gamma_1 N_2)N_1 \\ N'_2 = (r_2 - \gamma_2 N_1)N_2. \end{cases}$$

И двете системи (7.7) и (7.8) са от вида

$$(7.9) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = F(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = G(N_1, N_2), \end{cases}$$

където F и G са функции независещи от времето t . По тази причина можем да изключим времето:

$$(7.10) \quad \frac{dN_1}{dN_2} = \frac{G(N_1, N_2)}{F(N_1, N_2)}.$$

Ако ни интересува само връзката между N_1 и N_2 без моментите от време t , когато тя е налице, уравнението (7.10) ни дава пълната информация за това. Нека началните числености на двете популации са $N_1(0) = N_1^0 > 0$, $N_2(0) = N_2^0 > 0$. В сила е следната

Теорема 7.1. Ако в околност на (N_1^0, N_2^0) частните производни на функциите F и G са непрекъснати, то съществува единствено решение на системата (7.10), започващо от (N_1^0, N_2^0) при $t = 0$. Решението или не зависи от t , или описва гладка крива. Решението $(N_1(t), N_2(t))$ непрекъснато зависи от началните условия (N_1^0, N_2^0) .

В случая траекторията не зависи от началния момент, т.e. ако $N_1(t_0) = N_1^0$ и $N_2(t_0) = N_2^0$ траекторията ще бъде същата, както при $N_1(0) = N_1^0$ и $N_2(0) = N_2^0$. През всяка точка минава единствена траектория и никои две траектории не се пресичат.

Възниква въпросът: има ли системата (7.9) равновесни точки? В тях $F = G = 0$.

Ако (N_1^0, N_2^0) не е равновесна точка, траекторията е гладка крива и тя не може да достигне равновесна точка (т.к. две траектории биха се пресекли), но може да се доближава до такава точка асимптотично при $t \rightarrow \infty$.

Ако (N_1^0, N_2^0) е близо до равновесие и траекторията се приближава към него, то равновесието е устойчиво.

Ако (N_1^0, N_2^0) е близо до равновесие, но траекторията се отдалечава от него, то равновесието е неустойчиво. Тъй като траекториите не се пресичат, приближаването или отдалечаването стават по спирали.

Ако (N_1^0, N_2^0) е далеч от равновесие, траекторията е затворена крива и движението е циклично около точка на равновесие.

За да намерим равновесните точки на модела хищник-жертвa приравняваме на нула десните страни на уравненията и получаваме

$$\begin{cases} (r_1 - \gamma_1 N_2)N_1 = 0 \\ (r_2 - \gamma_2 N_1)N_2 = 0, \end{cases}$$

откъдето получаваме две равновесни точки – $(0, 0)$ и $\left(\frac{r_2}{\gamma_2}, \frac{r_1}{\gamma_1}\right)$. Следователно, ако $N_1^0 > 0$ и $N_2^0 > 0$, то за получената траектория ще имаме $N_1(t) > 0$ и $N_2(t) > 0$.

За да добием представа какъв е видът на решениета, ще използваме следната

Теорема 7.2. Поведението на решениета на (7.10) близо до равновесна точка може да се определи като се вземат само линейните членове на Тейлоровото развитие на F и G в равновесната точка. Решенията на получените линейни уравнения имат същото поведение като точните решения в околност на равновесната точка.

Ако положим

$$\begin{cases} u := N_1 - \frac{r_2}{\gamma_2} \\ v := N_2 - \frac{r_1}{\gamma_1}, \end{cases}$$

то ще имаме, че

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \frac{dN_1}{dt} = (r_1 - \gamma_1 N_2)N_1 = -\frac{r_2 \gamma_1}{\gamma_2}v - \gamma_1 uv \\ \frac{dv}{dt} = \frac{dN_2}{dt} = -(r_2 - \gamma_2 N_1)N_2 = \frac{r_1 \gamma_2}{\gamma_1}u + \gamma_2 uv, \end{cases}$$

или

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -\frac{r_2 \gamma_1}{\gamma_2}v - \gamma_1 uv \\ \frac{dv}{dt} = \frac{r_1 \gamma_2}{\gamma_1}u + \gamma_2 uv. \end{cases}$$

Съгласно Теорема 7.2 качествените свойства на решението на една нелинейна система уравнения се определят от линейната ѝ част. Следователно вида на траекториите ще определим като разгледаме линейната система, получена от горната система:

$$(7.11) \quad \begin{cases} \frac{du}{dt} = -\frac{r_2 \gamma_1}{\gamma_2}v \\ \frac{dv}{dt} = \frac{r_1 \gamma_2}{\gamma_1}u. \end{cases}$$

Диференцираме първото уравнение, заместваме в него $\frac{dv}{dt}$ от второто и получаваме

$$\frac{d^2u}{dt^2} = -\frac{r_2 \gamma_1}{\gamma_2} \frac{dv}{dt} = -\frac{r_2 \gamma_1}{\gamma_2} \frac{r_1 \gamma_2}{\gamma_1} u = -r_1 r_2 u.$$

Аналогично, диференцираме второто уравнение, заместваме в него $\frac{du}{dt}$ от първото и получаваме

$$\frac{d^2v}{dt^2} = \frac{r_1 \gamma_2}{\gamma_1} \frac{du}{dt} = \frac{r_1 \gamma_2}{\gamma_1} \left(-\frac{r_2 \gamma_1}{\gamma_2} v \right) = -r_1 r_2 v,$$

т.е. получаваме същото диференциално уравнение. Това уравнение е от вида

$$z'' = -w^2 z$$

и описва периодично движение на хармоничен осцилатор. Общото му решение е от вида $z(t) = A \sin(wt)$, където A е константа, или от вида $z(t) = B \cos(wt)$, където B е константа. Ако решението на първото уравнение в системата (7.11) вземем от първия вид, а на второто от втория вид, решенията на системата (като отчетем, че $w^2 = r_1 r_2$) ще бъдат

$$u(t) = A \sin(\sqrt{r_1 r_2} \cdot t), \quad v(t) = B \cos(\sqrt{r_1 r_2} \cdot t)$$

за някои константи A и B . Тъй като $\cos^2(\sqrt{r_1 r_2} \cdot t) + \sin^2(\sqrt{r_1 r_2} \cdot t) = 1$ получаваме, че $\frac{u^2}{A^2} + \frac{v^2}{B^2} = 1$, което е уравнение на елипса. Това означава, че траекториите ще имат вид близък до елипса.

За да получим точните траектории (решенията), разглеждаме

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{-N_2(r_2 - \gamma_2 N_1)}{N_1(r_1 - \gamma_1 N_2)}$$

откъдето получаваме

$$\frac{(r_1 - \gamma_1 N_2)dN_2}{N_2} = \frac{(-r_2 + \gamma_2 N_1)dN_1}{N_1},$$

$$\frac{r_1}{N_2}dN_2 - \gamma_1 dN_2 = -\frac{r_2}{N_1}dN_1 + \gamma_2 dN_1,$$

$$\int \frac{r_1}{N_2}dN_2 - \int \gamma_1 dN_2 = \int -\frac{r_2}{N_1}dN_1 + \int \gamma_2 dN_1,$$

$$r_1 \ln N_2 - \gamma_1 N_2 = -r_2 \ln N_1 + \gamma_2 N_1 + \text{const.}$$

Получаваме траектория

$$\ln N_2^{r_1} - \ln(e^{\gamma_1 N_2}) = -\ln N_1^{r_2} + \ln(e^{\gamma_2 N_1}) + c,$$

където c е интеграционната константа. Преобразуваме и получаваме

$$\ln \left(\frac{N_2^{r_1} N_1^{r_2}}{e^{\gamma_1 N_2 + \gamma_2 N_1}} \right) = c,$$

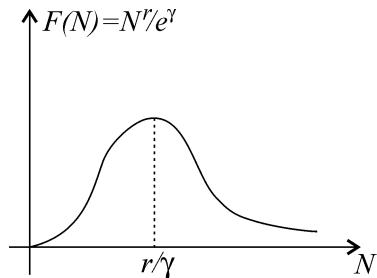
или траекторията е

$$\frac{N_1^{r_2}}{e^{\gamma_2 N_1}} \frac{N_2^{r_1}}{e^{\gamma_1 N_2}} = k,$$

където константата k е $k = e^c$. Тъй като константата k не зависи от t , то

$$k = \frac{(N_1^0)^{r_2}}{e^{\gamma_2 N_1^0}} \frac{(N_2^0)^{r_1}}{e^{\gamma_1 N_2^0}}.$$

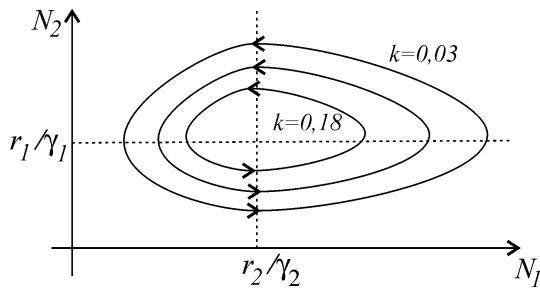
Функциите от вида $F(N) = \frac{N^r}{e^{\gamma N}}$ приемат всяка своя стойност по два пъти (за две различни стойности на аргумента N) с изключение на екстремума. Графика на функция от този вид е дадена на фиг. 7.1.



Фигура 7.1.

Следователно за всяка стойност на N_1, N_2 приема две стойности и обратно, т.e. ще имаме прости затворени криви. Тези криви изглежда

като като неправилна елипса, по-точно като картоф – илюстрация е дадена фиг. 7.2. Да забележим, че $\max(\min)$ на N_2 е при $N_1 = \frac{r_2}{\gamma_2}$, а $\max(\min)$ на N_1 е при $N_2 = \frac{r_1}{\gamma_1}$. Да определим посоката на движение: $\frac{dN_1}{dt} > 0$ ако $N_2 < \frac{r_1}{\gamma_1}$. Следователно в долната половина на траекторията N_1 расте, а в горната намалява. Тъй като точката (N_1, N_2) се движи по фазовата си траектория в една и съща посока, тя след определено време T ще се върне в изходното си положение. Това означава, че решенията на системата са периодични функции.



Фигура 7.2.

Средните стойности на функциите $N_1(t)$ и $N_2(t)$ върху един цикъл $[0, T]$ са равни съответно на $\frac{r_2}{\gamma_2}$ и $\frac{r_1}{\gamma_1}$. Наистина, от

$$\frac{dN_1}{dt} = (r_1 - \gamma_1 N_2)N_1$$

получаваме

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = r_1 - \gamma_1 N_2 \Rightarrow \frac{1}{N_1} dN_1 = (r_1 - \gamma_1 N_2) dt.$$

Интегрираме по t в интервала $[0, T]$ на един цикъл

$$\int_0^T \frac{1}{N_1} dN_1 = \int_0^T (r_1 - \gamma_1 N_2) dt,$$

$$\ln(N_1(T)) - \ln N_1(0) = r_1 T - \gamma_1 \left(\int_0^T N_2 dt \right) = r_1 T - \gamma_1 T \bar{N}_2,$$

където с $\bar{N}_2 := \frac{1}{T} \int_0^T N_2(t) dt$ е означена средната стойност на $N_2(t)$ в интервала $[0, T]$. Тъй като имаме цикъл, то $N_1(T) = N_1(0)$ и лявата страна се анулира. Следователно $\bar{N}_2 = \frac{r_1}{\gamma_1}$. Аналогично получаваме

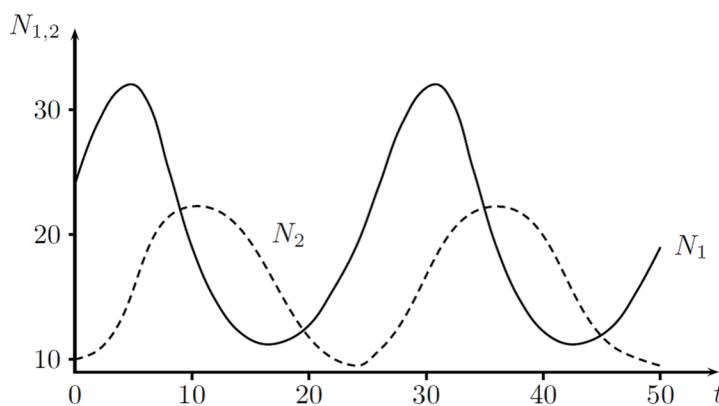
$$\bar{N}_1 = \frac{r_2}{\gamma_2}.$$

Този резултат отразява аксиомата за запазване на средните стойности: макар броят на индивидите да варира около равновесните стойности $\frac{r_1}{\gamma_1}$ и $\frac{r_2}{\gamma_2}$, средният им брой за един период е винаги равен на тези равновесни стойности.

Пример 7.1. Нека да разгледаме системата (7.7) при конкретни (произволно подбрани) стойности на съответните параметри:

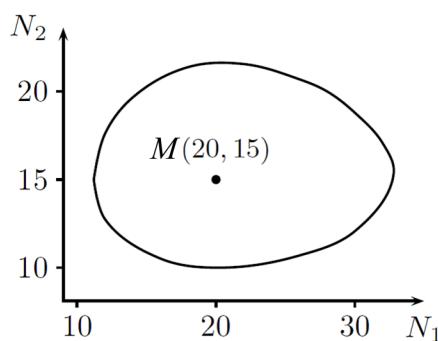
$$\begin{cases} N'_1 = (0,3 - 0,02N_2)N_1 \\ N'_2 = -(0,2 - 0,01N_1)N_2 \end{cases}$$

при начални условия $N_1^0 = 25$ и $N_2^0 = 10$, т.e. имаме 25 жертви и 10 хищника.



Фигура 7.3.

Стойностите на параметрите, разбира се, са нереалистични, но численото решение достатъчно добре илюстрира периодичността на решението на системата на Лотка-Волтера. Това решение и съответната фазова траектория са показани на фиг. 7.3 и фиг. 7.4 съответно.



Фигура 7.4.

Равновесната точка в случая е точката M на фиг. 7.4, която има координати $N_1^* = 20$, $N_2^* = 15$.

§8. Модел на трофическа верига

Екосистемата е биосистема, съставена от съвместно функциониращи живи организми. Това е съобщество (биоценоза) на дадена територия (биотоп), което взаимодейства с физическата среда по такъв начин, че се осъществява кръговрат на веществата, а чрез потока на енергията се създава ясно определена юрархична структура.

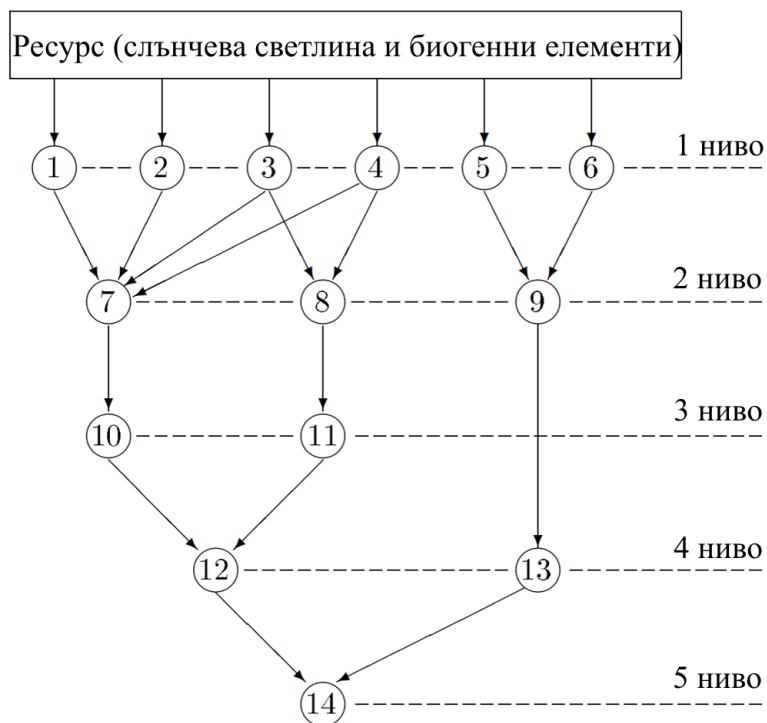
За описание на взаимодействащи си популации се използва т. нар. трофическа мрежа. Това е граф, в който върховете обозначават видовете, влизащи в екосистемата, а ориентираните дъги – трофическите връзки, съществуващи между тези видове. Посоката на дъгите показва кой кого (или какво) яде. Дъгите на графа са насочени от храната към този, който я яде, т.е. показват пътя на движение на енергията в екосистемата. Трофично ниво се нарича група от видове, между които няма пряка връзка. Видовете на едно ниво или са в конкуренция за жизнените ресурси, или са в коалиция за тяхното използване. Трофичните графи отразяват отношения от типа хищник-жертвa, но не описват взаимодействия между видове от едно и също ниво. На фиг. 8.1 е даден пример на трофически граф, описващ езерна екосистема.

Трофически граф, в който на всяко ниво има само един вид, се нарича *тrophическая верига* или *хранителна верига*. Например,



Организмите на *по-ниско* ниво в хранителната верига са източник на енергия за организмите на *по-високо* ниво. С други думи, хранителната верига показва преноса на енергия от едни организми към други. Пирамидалният характер на хранителните вериги, съществуващи между тези трофически нива, се изразява в това, че преминаването на веществата и енергията от едно трофическо ниво в следващото винаги е съпроводено с известни загуби.

Първото трофическо ниво се заема от т. нар. *продуценти*: това са автотрофните организми (растенията), които с помощта на слънчевата



Фигура 8.1. Езерна екосистема. 1–4 зелени, синьо-зелени и диатомови водорасли; 5–6 зелени водорасли; 7–9 фито-планктон; 10–11 зоопланктон; 12 риби, хранещи се със зоо-планктон; 13 риби, хранещи се с фито-планктон; 14 хищни риби

енергия произвеждат (фотосинтезират) органични вещества от неорганичните вещества на биотопа, в който се намират.

Второто трофическо ниво заемат т.нар. *консументи*: хетеротрофните организми, които консумират органична материя. Към организите от това ниво се числят от една страна растителноядните животни (фитофаги, консуматори от първи ред), а от друга страна – хищниците (зоофаги, консуматори от втори ред). Самите консументи от втори ред също могат да служат за храна на други хищници, и така в това трофическо ниво се появяват консуматори и от трети и по-висок ред, но в природата рядко се срещат толкова дълги хранителни вериги.

Третото трофическо ниво се заема от т.нар. *редуценти*, които са организми, разраждащи органичните вещества до неорганични.

За да се образува една трофическа верига от трофическата мрежа се взима верига, свързваща последователни трофически нива или нивата се агрегират. Условно може да се счита, че в трофическата верига единственият вид на всяко ниво представлява нещо като обобщен вид,

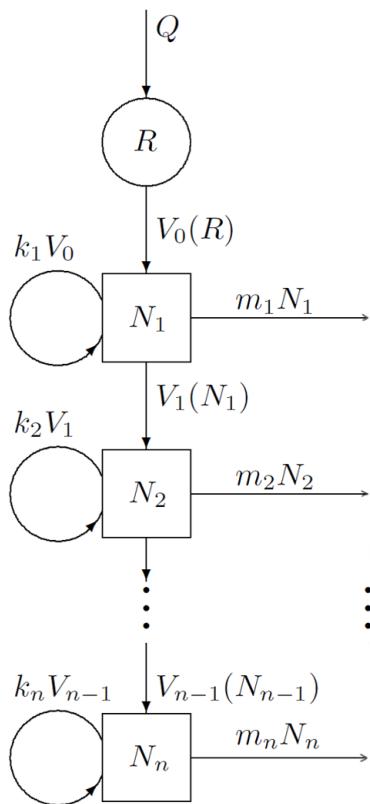
описващ свойствата на всички реални видове на съответното ниво. По хранителната (трофическата) верига се извършва пренос на хранителната енергия. Трофичните вериги имат различна дължина.

Растенията използват за свои енергийни нужди около половината от слънчевата енергия, достигаща Земята. За консументите остава по-малко енергия. При всеки преход от един ред към друг при консументите се губи около 80-90% от енергията под формата на топлина. Ето защо консументите са най-много от втори и трети ред.

Колкото един консуматор е по-близо до началото на хранителната верига, до продуцентите, с толкова по-голямо количество енергия ще разполага. Това означава още, че толкова по-голяма ще бъде и числеността му. И наистина най-многобройни в природата са растителноядните животни. Хищниците са значително по-малко. Един условен пример добре илюстрира това: 1000 т. трева е необходима за изхранването на 27 милиона скакалци в течение на една година. С тези скакалци могат да преживеят 90 000 жаби. С тези жаби обаче ще могат да се хранят само 300 пъстърви. Ако човек изяде по една пъстърва на ден, те ще стигнат само за 1 човек, и то за по-малко от 1 година. Следователно, тъй като човекът е консуматор от четвърти ред, за един човек енергията от 1000 т. трева ще стигне, за да преживее 300 дни. Ако човекът е консуматор от трети ред (хани се с жаби), то 10 души ще преживеят цяла година, ако е консуматор от втори ред (хани се със скакалци), то 1000 души ще преживеят 1 година. И накрая, ако е консуматор от първи ред, то с 1000 т. трева ще могат да се хранят цяла година няколко хиляди души.

Във всяка трофическа верига постъпва поток Q от някакъв външен ресурс R – енергия (светлина, топлина) или вещества (азот, водород, фосфор). По отношение на енергията системата е отворена – тя преминава през нея без да се регенерира. По отношение на веществата тя е относително затворена – част от веществото се върти в системата (мъртвата органика се разлага от микроорганизми до изходните вещества и пак се включва във веригата).

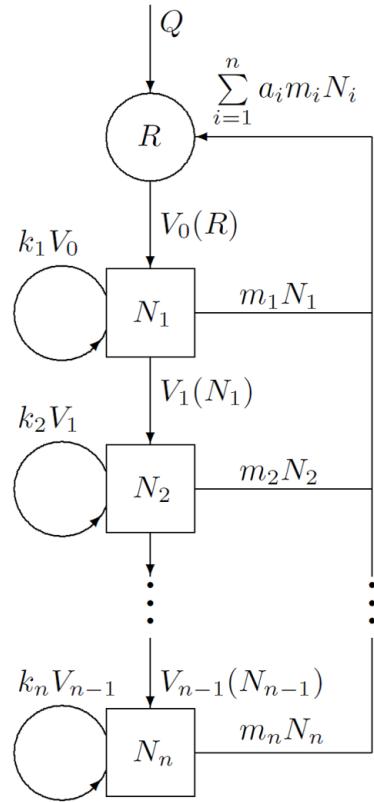
Да означим с N_i биомасата (или броят на индивидите) на i -ия вид, с $V_0(R)$ – трофическата функция на първия вид (количеството ресурс, което използва единица биомаса (един индивид) от първия вид за единица време). От общото употребено количество $V_0(R)$ само k_1 част от него отива за натрупване на нова биомаса от първия вид (КПД на преработване на ресурса от първия вид). Освен това, биомасата на първия



Фигура 8.2. Отворена трофическа верига

вид отмира с постоянна скорост m_1 . Вторият вид използва в качество на ресурс биомасата на първия вид, потребявайки я със скорост $V_1(N_1)$ и отмира със скорост m_2 , третият вид използва биомасата на втория и т.н. Веригата се завършва от n -ия вид, биомасата на който никой не потребява. На фиг. 8.2 е дадена схема на отворена трофическа верига. В нея $V_i(N_i)$ е трофическата функция на $i+1$ -ия вид по отношение на i -ия вид; k_i , m_i са съответно коефициентите на натрупване и на смъртност на i -ия вид.

При затворена трофическа верига неявно се приема съществуването на опе един вид – редуцент, който като ресурс използва мъртвата биомаса на първите n вида и в резултат от неговата дейност частично се възстановява ресурса R . Тогава ще има и коефициенти a_i на връщане на отмрялата биомаса от вид i към ресурса. Общото върнато количество ще бъде $\sum_{i=1}^n a_i m_i N_i$. Предполага се, че разлагането на мъртвата биомаса става бързо, а скоростта на нарастване на вида редуцент е толкова



Фигура 8.3. Затворена трофическа верига

голяма, че той на практика мигновено може да утилизира произволно количество мъртва биомаса, т.е. отмрялата биомаса веднага се връща в ресурса. На фиг. 8.3 е дадена схема на затворена трофическа верига.

Възниква естественият въпрос: какъв трябва да бъде потокът Q , че при зададени V_i , k_i , m_i (и a_i при затворена верига) да съществува устойчива верига с дължина $q \leq n$ ($N_i > 0$ за $i = 1, 2, \dots, q$)? Става дума очевидно за първите q вида, защото не може $N_i = 0$, а пък $N_{i+j} > 0$).

Динамиката на отворена трофическа верига се описва от система диференциални уравнения:

$$\begin{cases} \frac{dR}{dt} = Q - V_0(R)N_1 \\ \frac{dN_1}{dt} = -m_1 N_1 + k_1 V_0(R)N_1 - V_1(N_1)N_2 \\ \frac{dN_i}{dt} = -m_i N_i + k_i V_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1}, \quad i = 2, 3, \dots, n-1, \\ \frac{dN_n}{dt} = -m_n N_n + k_n V_{n-1}(N_{n-1})N_n. \end{cases}$$

Динамиката на затворена верига се описва със система диференциални уравнения, която е същата като горната, с изключение само на първото уравнение, което в този случай изглежда така

$$\frac{dR}{dt} = Q - V_0(R)N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i.$$

Нека в отворена верига допуснем, че няма излишък на ресурс, т.e. трофическите връзки са напрегнати и имаме линейни трофически функции $V_0(R) = \alpha_0 R$, $V_i(N_i) = \alpha_i N_i$, $i = 1, 2, \dots, n-1$ (такива вериги се наричат волтериански) и нека формално положим $R = N_0$ и $N_{n+1} = 0$. От уравненията ще получим

$$\begin{cases} \frac{dN_0}{dt} = Q - \alpha_0 N_0 N_1 \\ \frac{dN_i}{dt} = N_i(-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = 2, 3, \dots, n. \end{cases}$$

Равновесните точки на системата имат вида

$$N^* = (N_1^*, N_2^*, \dots, N_q^*, 0, \dots, 0),$$

където $q = 0, 1, \dots, n$ и $N_i^* > 0$, $i = 1, 2, \dots, q$. Устойчиво равновесие, в което численостите на първите q вида ($1 \leq q \leq n$) са различни от нула, а численостите на следващите са нули се нарича трофична верига с дължина q .

Последният вид от веригата е важен – това е или човекът или важен за екосистемата вид (напр. хищна риба). Този вид не трябва да се унищожава в прекалено големи количества. За да съществува този вид трябва да има достатъчно ресурси. Голяма част от мъртвата биомаса е следствие от дейности на човека, т.e. не става дума за естествена смъртност, което означава застрашаване на последния вид във веригата. Важни фактори за този вид са естествената смъртност, убиването, условията за живот и това каква част от биомасата се утилизира. Например, при човека се утилизират най-много 7% от приетата биомаса – това се случва, когато човек е дете: изядайки 1 килограм телешко месо, то увеличава теглото си със 70 грама.

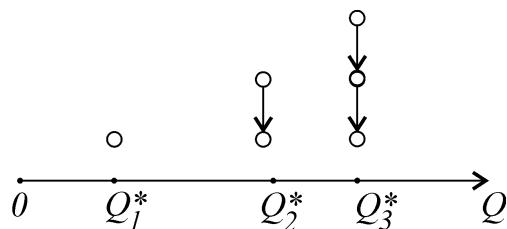
Някои примери:

1) появя на следващ вид и удължаване на трофичната верига, например



За да се случи това, трябва да се увеличи Q (внасяне на храна за фито-планктона). Защото не напразно до този момент дължината на веригата е била 3. Ако Q е било достатъчно, то неизбежно вече е щял да се появи 4-ти вид.

2) изземване на биомаса, например улов на скариди. Това може да стане причина за изчезване на някой вид риба, хранеща се със скариди. Ако означим с Q_k^* минималния поток на ресурса, необходим за съществуване на верига с дължина k , то очевидно $Q_1^* < Q_2^* < \dots$, вж. фиг. 8.4.



Фигура 8.4.

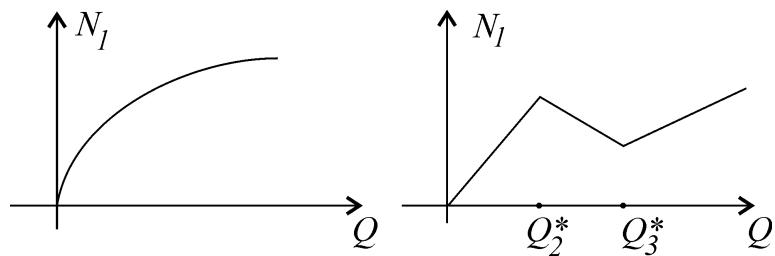
В примера, изземването на биомаса от вид i можем да разглеждаме като намаляване на потока на ресурс във верига с начало i .

3) Наторяването като Q . Нека, например имаме хранителна верига



На теория колкото повече торим (увеличаваме Q), толкова повече ще нараства количеството пшеница N_1 , т.e. очакваме че количеството N_1 ще нараства както е показано на лявата графика на фиг. 8.5. На

практика нарастването става до някакво ниво Q_2^* при което количеството пшеница е достатъчно за появата на вредител. След появата на вредителя, пшеницата намалява, а мишките се увеличават и така докато се създадат условия за поява на ястриби, които започват да унищожават мишките и количеството пшеница се увеличава, или на практика количеството на пшеницата се мени както е показано на дясната графика на фиг. 8.5.



Фигура 8.5.

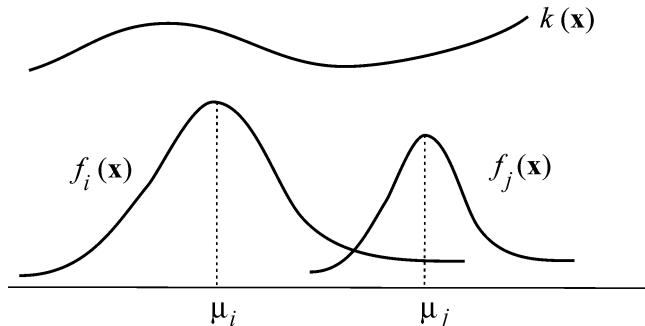
§9. Екологична ниша. Конкуренция

Нека няколко вида обитават една и съща територия и се стремят към едни и същи жизнено важни ресурси (в най-общ смисъл). Това поражда естествена конкуренция между видовете за използването на наличните ресурси.

Ресурсите (храна, светлина, вода, особености на релефа и др.) можем да разглеждаме като n -мерни вектори. Нека $\mathbf{x}(x_1, \dots, x_n)$ е вектор на ресурса и нека $k(\mathbf{x})$ е количеството, достъпен за потребление ресурс с характеристика \mathbf{x} (спектър на ресурса). Нека функцията $f_i(\mathbf{x})$ е вероятностно разпределение с математическо очакване μ_i и дисперсия σ_i^2 която наричаме функция на потребление на i -ия вид, $i = 1, 2, \dots, n$. Като функция на потребление $f(\mathbf{x})$ може да се разгледа например Гаусово разпределение (наричано още нормално разпределение):

$$f(\mathbf{x}) = \prod_{j=1}^n \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{-\frac{(x_j - \mu_j)^2}{2\sigma^2}}$$

с математическо очакване $\mu(\mu_1, \dots, \mu_n)$ и дисперсия σ . Графиката на $f(\mathbf{x})$ може да се оприличи на камбана като най-високата част на камбаната е при $\mathbf{x} = \mu$, а σ определя ширината на камбаната.



Фигура 9.1.

Разпределението $(\mu_i, \sigma_i^2, f_i(\mathbf{x}))$ се нарича екологична ниша на i -ия вид. Екологичната ниша е област от спектъра на ресурса, в която видът може да съществува. В биоценозата популацията на всеки вид заема различна екологична ниша. Тя зависи от приспособеността на популацията към факторите на средата и от сложните взаимоотношения с популациите на другите видове. Обособяването на екологични ниши е начин за намаляване на конкуренцията, което увеличава възможностите на популацията за адаптиране в рамките на биоценозата.

При $i \neq j$ имаме, че $\mu_i \neq \mu_j$ което отразява принципа на конкурентното изключване, а именно, че „не могат да съществуват два вида с единакви изисквания“, т.е. винаги единият вид надделява. Ако $\sigma_i^2 > \sigma_j^2$, то i -ият вид е по-приспособен, а j -ият е по-специализиран, вж. фиг. 9.1.

Тъй като i -ия вид се чувства най-добре в μ_i , то в μ_i той е универсален вид. Нека в другата ниша е разположен по-специализиран вид j . Графиката на неговото разпределение е по-тясна от тази на универсалния вид. Например, универсален вид е заекът, тъй като той е лесно приспособим към условията на средата, а специализиран вид е пандата, тъй като тя яде само бамбук, който се среща само в някои части на света. Това я прави трудно приспособима към средата. Ако нишите на два различни вида се пресичат, то съществува конкуренция между тях.

Известно е, че ако един случаен процес е резултат от много други процеси, сред които няма преобладаващ, то резултатът винаги е Гаусово разпределение.

Нека означим с $N_j(t)$ числеността на видовете $j = 1, 2, \dots, n$. Използваният от всеки вид j ресурс възлиза на произведението от неговата численост и неговата функция на потребление, т.е. е $f_j(\mathbf{x})N_j$. Общо видовете използват $\sum_{j=1}^n f_j(\mathbf{x})N_j$ от ресурса. Неизползваният ресурс получаваме като от спектъра на ресурса извадим тази сума:

$$(9.1) \quad k(\mathbf{x}) - \sum_{j=1}^n f_j(\mathbf{x})N_j.$$

Като разделим този израз на $k(\mathbf{x})$ ще получим

$$\frac{k(\mathbf{x}) - \sum_{i=j}^n f_i(\mathbf{x})N_i}{k(\mathbf{x})} = 1 - \sum_{i=j}^n \frac{f_i(\mathbf{x})}{k(\mathbf{x})} N_i,$$

което е число между 0 и 1, което служи за мярка за изтощаване на ресурса. Колкото е по-близо до нула, толкова по-изтощен е ресурсът, а това от своя страна лимитира численостите на популациите.

Като умножим десните страни на всяко от уравненията

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

описващи динамиката на отделните популации, с този коефициент (за да отразим по този начин междувидовата конкуренция водеща до намаляване на естествения прираст с коефициента, отразяващ изтощението на ресурса), получаваме системата

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \frac{k(\mathbf{x}) - \sum_{j=1}^n f_j(\mathbf{x})N_j(t)}{k(\mathbf{x})}, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

която е система от волтеров тип – има линейна част и квадратични членове.

Умножаваме i -то уравнение с $k(\mathbf{x})f_i(\mathbf{x})$ и получаваме

$$k(\mathbf{x})f_i(\mathbf{x})\frac{dN_i}{dt} = r_i k(\mathbf{x})f_i(\mathbf{x})N_i - r_i N_i f_i(\mathbf{x}) \sum_{j=1}^n f_j(\mathbf{x})N_j, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Интегрираме по целия спектър на ресурса Ω :

$$\int_{\Omega} k(\mathbf{x}) f_i(\mathbf{x}) \frac{dN_i}{dt} d\mathbf{x} = \int_{\Omega} \left(r_i k(\mathbf{x}) f_i(\mathbf{x}) N_i - r_i N_i f_i(\mathbf{x}) \sum_{j=1}^n f_j(\mathbf{x}) N_j \right) d\mathbf{x},$$

$i = 1, 2, \dots, n$. Полагаме $k_i := \int_{\Omega} k(\mathbf{x}) f_i(x) d\mathbf{x}$ – обемът на нишата, т.е. общото количество ресурс, потребявано от i -ия вид; $\alpha_{ij} := \int_{\Omega} f_i(\mathbf{x}) f_j(\mathbf{x}) d\mathbf{x}$ – коефициентите на конкуренция между видовете i и j и получаваме системата

$$k_i \frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(k_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Разделяйки двете страни на i -то уравнение на k_i стигаме до

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i - \frac{r_i}{k_i} \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_i N_j, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Видовете са в постоянна конкуренция помежду си и в непрестанна борба за ресурси като всеки вид иска да спечели борбата. В природата съществуват основно две стратегии за постигане на тази цел. Едната стратегия се нарича r -стратегия. В нейната основа стои увеличаване на r_i (естествения прираст на конкретния i -ти вид), което е екстензивен начин, характерен за нисшите видове. Другият вид стратегия е k -стратегията. При нея се увеличава k_i – обемът на нишата на вида i , т.е. видът се справя с конкуренцията чрез усъвършенстване на приспособяването си. Тази стратегия е интензивна и е характерна за висшите видове – като хищниците например.

С помощта на израза (9.1) се дефинира т. нар. мярка на опаковката

$$D(N_1, \dots, N_n) := \sqrt{\int_{\Omega} \left(k(\mathbf{x}) - \sum_{j=1}^n f_j(\mathbf{x}) N_j \right)^2 d\mathbf{x}}.$$

Конкурентните съобщества се стремят към намаляване на D и D намалява като в устойчивото състояние на системата достига минимума си. Това се нарича „принцип на пълната опаковка“. Ако се появи нов $(n+1)$ -ви вид с численост N_{n+1} , се търси новият минимум $\min D(N_1, \dots, N_n, N_{n+1})$. Нека той се достига в точката $(N_1^*, \dots, N_n^*, N_{n+1}^*)$. Тогава, ако

- $N_{n+1}^* = 0$, то интродукцията на новия вид е невъзможна. Той отстъпва пред конкуренцията на старите видове, не може да измести никой от тях и ще изчезне;

- $N_{n+1}^* > 0$, но $N_i^* = 0$ за едно или повече $i \in \{1, 2, \dots, n\}$, то новият вид е жизнеспособен и измества един или няколко от старите видове;
- $N_i^* > 0$ за всяко $i = 1, \dots, n, n+1$, то екологичната ниша на новия вид се различава съществено от тези на старите видове, т.e. той използва незает ресурс.

§9.1. Съобщества от n вида. Конкуренция. Уравнения от волтеров тип

Уравненията от волтеров тип служат за описание на динамиката на няколко взаимодействащи си популации от различни видове. За всеки два вида, влиянието на взаимодействието между тях върху числеността на двата вида може да се изрази така:

+	+	симбиоза
+	-	хищник-жертвa
+	0	коменсализъм
-	-	конкуренция
-	0	аменсализъм
0	0	неутрализъм

Неутрализъмът е рядко срещан, както и симбиозата. Хищничеството и конкуренцията са много често срещани – те са около 98-99% от взаимоотношенията между животните.

Ако видовете са повече, взаимодействията между всеки два от тях образуват т.нар. знакова матрица на взаимодействието $\mathbf{S} = (s_{ij})$, където $s_{ij} \in \{+, -, 0\}$ в зависимост от отношението между вид i и вид j .

Ако популациите са n на брой, означаваме с $N_i(t)$ числеността на i -та популация, $i = 1, \dots, n$. Уравненията са

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = F_i(N_1, \dots, N_n, t), \quad i = 1, \dots, n.$$

Ако естественият прираст е линеен, а взаимодействието между видовете е квадратично, получаваме уравнения от волтеров тип

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i N_i + \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_i N_j, \quad i = 1, \dots, n.$$

Тук r_i е коефициентът на естествен прираст на i -ия вид, $\Gamma = (\gamma_{ij})$ е матрица, която зависи от екосистемата и е такава, че $\text{sign } \Gamma = \mathbf{S}$, където \mathbf{S} е матрицата на взаимодействието между видовете в екосистемата.

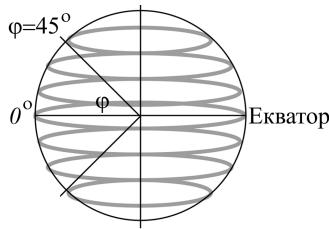
§11. Глобален модел за пренос на влага

Как Земята компенсира излишната топлина? Отговорът е: чрез количеството на въглероден двуокис в атмосферата. Увеличаването на въглеродния двуокис спомага за затоплянето на планетата, докато намаляването му спомага за охлажддането ѝ. Тази регулация е възникнала още в началото на геологическото време и учените смятат, че това е главната причина, поради която Земята поддържа константна температура през последните 4 билиона години, въпреки промените в слънчевото грееене, структурата на Земята, състава на океаните и други изменения. Температурата на планетата Земя продължава да се повишава заради по-големите количества въглероден двуокис и други инерти газове в атмосферата, които се загряват от лъчите на Слънцето. В последните години количеството на въглероден двуокис постоянно се повишава, в резултат на което се повишава температурата на Земята и се получава т. нар. парников ефект. Доказано е, че температурата ще се повиши повече към полюсите и така ще се намали разликата между температурата на екватора и полюсите. Как ще повлияе това върху преноса на влага и в частност върху количеството на валежите?

Да означим температурата на екватора с T . Увеличаването на T води до

- увеличаване на изпарението (сумарната влага в атмосферата);
- намаляване на температурния градиент (скоростта на придвижване на влагата от екватора към полюсите) и оттук до намаляване на преноса на влага.

Да означим с $E(T)$ изпарението (от evaporation на англ.) като функция на температурата на екватора, а с $M(T, \varphi)$ да означим средната за една и съща географска ширина φ влажност (от moisture на англ.) на въздуха при температура на екватора T ($\varphi = 0^\circ$ на екватора, а на северния полюс $\varphi = 90^\circ = \pi/2$), вж. фиг. 11.1.



Фигура 11.1.

Количеството валеж $W(T, \varphi)$ също е функция на температурата на екватора и на географската ширина. Счита се, че съществува линейна зависимост между влажността на въздуха и средното количество валеж, т.е. че съществува константа $k > 0$ такава, че

$$(11.1) \quad W(T, \varphi) = kM(T, \varphi).$$

Да означим с g скоростта на придвижване на влагата от екватора към северния полюс, т.e. $g = \varphi'(t)$. Да фиксираме T . Влажността на въздуха намалява с количеството на валежите, т.e.

$$\frac{dM}{dt} = -W.$$

От друга страна

$$\frac{dM}{dt} = \frac{\partial M}{\partial \varphi} \frac{d\varphi}{dt} = \frac{\partial M}{\partial \varphi} g.$$

Като приравним двата израза получаваме

$$-W = \frac{\partial M}{\partial \varphi} g.$$

От последното равенство и от (11.1) получаваме

$$\frac{\partial M}{\partial \varphi} = -\frac{W}{g} = -\frac{k}{g} M,$$

или

$$\frac{\partial M}{M} = -\frac{k}{g} \partial \varphi.$$

Интегрираме

$$\int \frac{\partial M}{M} = \int -\frac{k}{g} \partial \varphi$$

и получаваме

$$\ln M = -\frac{k}{g} \varphi + c \Rightarrow M(\varphi) = e^{-\frac{k}{g} \varphi} e^c,$$

където c е интеграционната константата. Като заместим $\varphi = 0$ получаваме $e^c = M(0)$ (влажността на екватора). Окончателно

$$(11.2) \quad M(\varphi) = M(0) e^{-\frac{k}{g} \varphi}.$$

Да обърнем внимание, че на полюса $\varphi = \frac{\pi}{2}$ и тъй като на полюса $M\left(\frac{\pi}{2}\right) \approx 0$, имаме $e^{-\frac{k}{g} \frac{\pi}{2}} \approx 0$.

Ако означим с \bar{W} сумата на валежите в полукълбото, а с \bar{M} сумарното количество влага, от (11.1) имаме че $\bar{W} = k\bar{M}$. Тогава (т.к. изменението на влажността е разликата от изпарението на екватора и валежите)

$$\frac{d\bar{M}}{dt} = E - \bar{W} = E - k\bar{M}.$$

Тъй като общото количество влага е постоянно ($\bar{M} = \text{const}$), то $\frac{d\bar{M}}{dt} = 0$. Като заместим в горното равенство, получаваме

$$(11.3) \quad \bar{M} = \frac{E}{k}.$$

От друга страна като интегрираме (11.2) имаме

$$\begin{aligned}\overline{M} &= M(0) \int_0^{\pi/2} e^{-\frac{k}{g}\varphi} d\varphi = M(0) \left(-\frac{g}{k}\right) e^{-\frac{k\varphi}{g}} \Big|_0^{\pi/2} \\ &= M(0) \left(-\frac{g}{k}\right) \left(e^{-\frac{k\pi}{2}} - 1\right) \approx \frac{g}{k} M(0).\end{aligned}$$

Следователно

$$\overline{M} \approx \frac{g}{k} M(0).$$

Заместваме така изразеното \overline{M} в (11.3) и получаваме

$$\frac{g}{k} M(0) = \frac{E}{k} \Rightarrow M(0) = \frac{E}{g}.$$

Заместваме $M(0)$ в (11.2) и получаваме

$$M(\varphi, T) = \frac{E(T)}{g(T)} e^{-\frac{k}{g(T)}\varphi},$$

откъдето за валежите ще имаме

$$(11.4) \quad W(\varphi, T) = k \frac{E(T)}{g(T)} e^{-\frac{k}{g(T)}\varphi}.$$

На екватора (при $\varphi = 0$) от последното равенство имаме $W(T) = k \frac{E(T)}{g(T)}$. Диференцираме (11.4) и получаваме

$$\frac{dW}{dT} = k \frac{E'g - Eg'}{g^2}.$$

В следствие на наблюдения е установена следната зависимост: при $E' = \frac{dE}{dT} > 0$ (увеличаване на скоростта на изпарението) имаме $g' = \frac{dg}{dT} < 0$ (се намалява скоростта на преноса на влага). Следователно, ако се увеличи температурата T на екватора, ще се увеличи скоростта на изпарението и ще се намали скоростта на преноса на влага, откъдето

$$\frac{dW}{dT} = k \frac{E'g - Eg'}{g^2} > 0,$$

т.е. и валежите ще се увеличат.

Какво се случва на ненулева географска ширина (т.е. при $\varphi \neq 0$)? Като диференцираме (11.4) по T ще получим

$$\begin{aligned}\frac{dW}{dT} &= k \left(\frac{E'g - Eg'}{g^2} e^{-\frac{k\varphi}{g(T)}} + \frac{E}{g} e^{-\frac{k\varphi}{g(T)}} \frac{k}{g^2} g' \varphi \right) = \\ &= \frac{k}{g^2} e^{-\frac{k}{g(T)}\varphi} \left(E'g - Eg' + \frac{k}{g} Eg' \varphi \right).\end{aligned}$$

Проверяваме дали има равновесна точка (т.е. дали има стойност φ_0 , за която производната $\frac{dW}{dT} = 0$):

$$\frac{k}{g^2} e^{-\frac{k}{g(T)}\varphi} \left(E'g - Eg' + \frac{k}{g} Eg'\varphi \right) = 0.$$

Това се случва когато изразът в скобите е нула, т.е. когато

$$\varphi_0 = \frac{g}{k} \left(\frac{Eg' - E'g}{Eg'} \right)$$

което е положително число (поради $E' > 0$ и $g' < 0$) и следователно равновесна точка φ_0 съществува. При $\varphi > \varphi_0$ имаме, че $\frac{dW}{dT} < 0$, което означава, че на север от φ_0 валежите ще намаляват. При $\varphi < \varphi_0$ имаме, че $\frac{dW}{dT} > 0$, което означава, че на юг от φ_0 и в частност на екватора валежите ще се увеличават. Сухите райони ще стават по-сухи, а влажните – по-влажни.

Ако разгледаме равновесната точка φ_0 като функция на T , т.е. $\varphi_0 = \varphi_0(T)$, то имаме че $\frac{d\varphi_0}{dT} < 0$, т.е. с повишаване на T ъгълът φ_0 ще се придвижва към нула, т.е. към екватора. Ако предположим, че g и E са в линейна зависимост от T , т.е. че $g = aT$ и $E = bT$ за никакви константи $a > 0$, $b > 0$, за φ_0 ще получим

$$\varphi_0 = \frac{g}{k} \left(\frac{bTa - baT}{bTa} \right) = 0,$$

т.е. в този случай намаляването на валежите ще бъде повсеместно в цялото полукълбо, с изключение на екватора.

Както следва от изложения тук математически модел на глобален пренос на влага и от прогнозите за глобалния климат, валежите в умерения пояс вероятно ще намалеят – това е лоша прогноза, защото тук е основната плодородна част от почвите (например Аржентина – една от най-големите страни със силно развито селско стопанство и земеделие) и това ще доведе до редица негативни явления. От друга страна, количеството слънчева светлина постепенно намалява, което компенсира увеличението на температурата на Земята. Целият процес, провеждан с активното участия на въглеродния двуокис, представлява един терморегулатор на Земята – количеството на въглеродния двуокис за формиране на реакция изключително много зависи от температурата. Ако температурата се увеличи, реакциите се увеличават, изсмуквайки много бързо въглеродния двуокис от атмосферата. Тогава намаленото ниво на въглеродния двуокис помага да се охлади атмосферата. Ако температурата спадне, реакциите се забавят. Количеството на въглероден двуокис се увеличава и температурата нараства. Този естествен терморегулатор позволява температурата на планетата да остава в граници, позволяващи Земята да бъде обитаема. Там, където има големи водни масиви, регулацията протича по-лесно. На полюсите, обаче, се наблюдава значително увеличаване на температурата, което ще доведе до световни екологични проблеми като увеличаване на нивото на Световния океан и увеличаване на броя на застрашените от изчезване биологични видове.

§12. Глобален икономически модел

За да се моделират интересите на обществото се използва т.нр. функция на полезност (utility function) наречена още функция на благоденствието $U(C, P)$. Тя има два аргумента, единият от които е консумацията C (като за него използваме означението C заради consumption (консумация, потребление на англ.)), а другият е обемът на замърсяването P (а за него използваме означението P заради pollution (замърсяване на англ.)).

Тъй като благоденствието расте при увеличаване на консумацията и намалява при увеличаване на замърсяването, за частните производни на функцията за полезност предполагаме, че е изпълнено

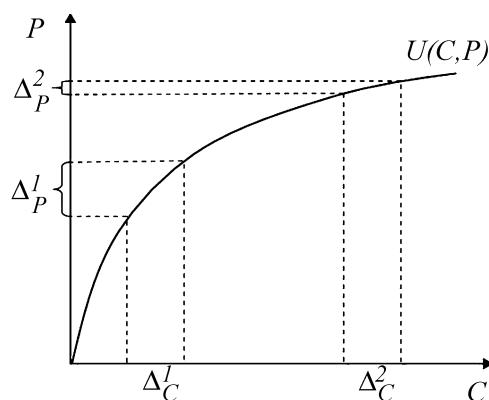
$$\frac{\partial U}{\partial C} > 0, \quad \frac{\partial U}{\partial P} < 0.$$

Предполага се още, че

$$\frac{\partial^2 U}{\partial C^2} < 0, \quad \frac{\partial^2 U}{\partial P^2} < 0,$$

т.е. че U е вдълбната функция.

На фиг. 12.1 е показана типична графика на линия на ниво на функция на полезност $U(C, P)$, т.е. $U(C, P) = \text{const}$. Вижда се, че при фиксирана стойност $U(C, P) = \text{const}$ е изпълнено, че $\lim_{C \rightarrow 0} \frac{dP}{dC} = \infty$, а $\lim_{C \rightarrow \infty} \frac{dP}{dC} = 0$.



Фигура 12.1.

Графиката е доста показателна: като се увеличава консумацията, се увеличава и замърсяването. Този проблем е най-тежък при бедните страни. Нека на желанието на една бедна страна да увеличи консумацията си (означаваме го с Δ_C^1) да съпоставим замърсяването, което

директно следва от това увеличение (и което означаваме с Δ_P^1). Аналогично, съпоставяме на желаното увеличение на консумацията Δ_C^2 на една по-богата страна от първата замърсяването Δ_P^2 , което следва от това увеличение. От графиката ясно личи, че при един и същи размер на увеличаване на консумацията при по-бедните страни замърсяването е значително по-голямо от това при по-богатите: $\Delta_P^1 \gg \Delta_P^2$.

Обикновено се предполага, че функцията $U(C, P)$ има следния аналитичен вид:

$$U(C, P) = AC^\alpha - BP^\beta,$$

където $A > 0$ и $B > 0$ са положителни константи, а $0 < \alpha < 1 < \beta$.

Общата полезност получаваме като интегрираме

$$\int_0^\infty U(C, P)e^{-rt} dt,$$

където $r > 0$, а e^{-rt} , се нарича дисконтиращ множител и се въвежда поради икономически съображения.

Да означим с K капитала (средствата за производство). Нека $y = f(K)$ е функцията на производство, за която предполагаме, че е растяща (т.e. $f'(K) > 0$) вдлъбната функция (т.e. $f''(K) < 0$).

Капиталът намалява с постоянна скорост $a > 0$ – коефициент на естествена амортизация на капитала. Обемът на замърсяване P е страничен продукт на производството и е пропорционален на него. Замърсяването P намалява със скорост $b > 0$. Коефициентът b представлява естественото самопречистване (саморазлагане на отпадния материал). Разходът за единица продукция намалява P с d единици.

Нека $\alpha > 0$ е частта от производството за потребление, $\beta > 0$ е частта от производството за борба със замърсяванията и решаване на екологични проблеми като $\alpha + \beta < 1$.

Получаваме следната система за потреблението C и за производните на капитала K и на замърсяването P :

$$\begin{cases} C = \alpha f(K) \\ \frac{dK}{dt} = (1 - \alpha - \beta)f(K) - aK \\ \frac{dP}{dt} = (1 - \beta d)f(K) - bP. \end{cases}$$

Производната на капитала представлява разликата на производството (с изключение на частите, отиващи за консумация и опазване на околната среда) и амортизираните a части от капитала. Във второто уравнение, коефициентът d представлява ефикасността на частта, отделена от производството за опазване на околната среда $\beta f(K)$. Като следствие от третото уравнение, при липса на борба със замърсяването (т.e. при $\beta = 0$), имаме че $\frac{dP}{dt} = f(K) - bP$, т. е. имаме линейна връзка между производството и скоростта на замърсяване.

Нека началните стойности на капитала и замърсяването са съответно $K(0) = K_0$ и $P(0) = P_0$.

В случая това да се намери максималната полезност, т.е. максимума на определения интеграл при зададените със системата ограничения се явява задача на оптималното управление: как да изберем α и β така, че производството да е възможно най-голямо, а замърсяването и неговите отрицателни ефекти възможно най-малки? Това е трудна задача. В началото на 1960-те години руският математик, лишен от зрение, но с феноменални математически способности акад. Лев Понтрятин създава метод за решаване на задачата на оптималното управление, който носи неговото име – метод на максимума на Понтрятин. Математическата общност счита намирането на този метод за най-голямото математическо откритие на XX век.

Да проверим съществуват ли точки на равновесие на модела, т.е. такива K и P , за които траекторията е константа. От

$$\left| \begin{array}{l} \frac{dK}{dt} = 0 \\ \frac{dP}{dt} = 0. \end{array} \right.$$

получаваме

$$\left| \begin{array}{l} (1 - \alpha - \beta)f(K) = aK \\ (1 - \beta d)f(K) = bP. \end{array} \right.$$

Разглежданият тук модел има две равновесни точки. Например, при функция на полезност $U(C, P) = C^{0,5} - \frac{1}{5000}P^{1,1}$ и функция на производство $f(K) = 10K^{0,5}$ и при зададени коефициент на амортизация на капитала $a = 0,06$; коефициент на естествено самопречистване $b = 0,1$ и ефикасност на отделените средства за борбата със замърсяването $d = 10$ и дисконтиращ множител $r = 0,05$, имаме следните две равновесни точки:

	I равновесие	II равновесие
Капитал K	1673,6	2080,3
Производство $y = f(K)$	409,1	456,1
Коефициент на потребление α	0,68	0,726
Потребление C	280,1	331,3
Коефициент за екология β	0,0069	0
Замърсяване P	1230,4	4561
Полезност $U(C, P)$	16,234	16,08

Първата равновесна точка се нарича *равновесие на Златния век*. Това равновесие е характерно за развитите страни. При него имаме

по-малки капитал и производство, но имаме значително по-малки замърсявания на околната среда и ненулев коефициент на частта от производството, отделена за борбата със замърсяването.

Втората равновесна точка се нарича *равновесие на Тьмния век*. За него са характерни повече капитал и производство, но последствията от това са значително замърсяване и нулев коефициент на частта от производството, отделена за борба със замърсяването. Това равновесие е неустойчиво.

Оптималната стойност на коефициента на частта, отделена от производството за борба със замърсяването, е $\beta = 0,07$. При $\beta > 0,07$ консумацията значително намалява, а при $\beta < 0,07$ не се обуславят необходимите изисквания за борба със замърсяването, което довежда до неустойчивост.

Забележка: при ръст на населението и дефиниране на полезнота като зависеща от потреблението на единица население, равновесни точки няма!

Литература

- [1] А. С. Братусь, А. С. Новожилов, Е. В. Родина, Дискретные динамические системы и математические модели в экологии, Москва, МИИТ, 2005.
- [2] В. Веселинов, Математическа икономика, София, Наука и изкуство, 1982.
- [3] К. Марков, Математическо моделиране, София, УИ „Св. Климент Охридски“, 2002.
- [4] В. Ф. Крапивин, Ю. М. Свиражев, А. М. Тарко, Математическое моделирование глобальных биосферных процессов, Москва, Наука, 1982.
- [5] Л. А. Петросян, В. В. Захаров, Введение в математическую экологию, Ленинград, Издательство Ленинградского Университета, 1986.
- [6] Е. Е. Семенова, Е. В. Кудрявцева, Математические методы в экологии. Сборник задач и упражнений, Петрозаводск, Изд-во ПетрГУ, 2005.
- [7] Jan Engelstaedter, BIOL3360 Analysis and Communication of Biological Data: Mathematical Modelling, 2019, <https://bookdown.org/janengelstaedter/biol3360modelling3/>