

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР

А.Д.БАЗЫКИН

# Математическая биофизика взаимодействующих популяций

Ответственный редактор

доктор физико-математических наук

профессор А.М. МОЛЧАНОВ



МОСКВА

"НАУКА"

1985

Б а зы к и н А.Д. **Математическая биофизика взаимодействующих популяций.** М.: Наука, 1985.

Проведен анализ режимов динамического поведения в системах нескольких взаимодействующих популяций и их качественных перестроек при изменении условий. Предложена биологическая интерпретация выявленных режимов. Описан механизм квазистохастического поведения в системе трех популяций. Предложена концепция опасных границ воздействия на экологические системы и проанализированы критерии приближения к этим границам.

Для специалистов в области математической экологии и биофизики и всех интересующихся применением математических методов в биологии.

Р е ц е н з е н т ы:

Е.Е. СЕЛЬКОВ, Ю.М. СВИРЕЖЕВ

## ВВЕДЕНИЕ

Воздействие человека на природу неуклонно растет. Избежать его усиления в обозримом будущем, по-видимому, принципиально невозможно, поэтому необходимо стремиться к тому, чтобы минимизировать вредные последствия антропогенных нагрузок на природные системы. Первый шаг на этом пути должен состоять в том, чтобы научиться оценивать характер и масштабы воздействия и предсказывать его последствия. В этом состоит цель создаваемой сейчас в глобальном масштабе и в масштабе нашей страны системы экологического мониторинга [44–46].

Оценка воздействия и предсказание его последствий – это задачи тесно связанные, но и существенно различные. Прогнозирование последствий воздействия – самостоятельная и очень непростая задача, даже если нам с удовлетворительной точностью известно "мгновенное" состояние природной системы и ее динамика за некоторый промежуток времени. Причин тому много, все они к настоящему времени недостаточно хорошо изучены, но с некоторой долей условности можно выделить две, наиболее принципиальные [13, 97].

1. "Буферный" характер реакции природных систем на воздействия. В очень широком круге ситуаций обнаруживается, что существует уровень воздействия, который можно назвать пороговым, или критическим. При относительно слабых допороговых воздействиях система как бы поглощает, адсорбирует воздействия и претерпевает лишь слабые, количественные, зачастую недоступные для наблюдателя изменения. Это свойство природных экологических систем до поры до времени противостоять внешним воздействиям получило название "эластичности" экологических систем [124]. После того как интенсивность внешнего воздействия превышает критический уровень, система не выдерживает внешнего давления, ломается, переходит в качественно иное, как правило, нежелательное состояние.

Важной особенностью такого качественного перехода является его практическая необратимость. Снятие воздействия не приводит к восстановлению прежнего состояния экосистемы. Его также невозможно искусственно синтезировать. Оно может воссоздаться лишь в процессе экологической сукцессии, требующей десятков и сотен лет.

Различие между качественными и количественными, постепенными и скачкообразными изменениями, разумеется, условно – это в первую очередь вопрос о времени, за которое происходят эти изменения относительно характерных времен системы. По-видимому, для экологических систем скачкообразными, качественными уместно считать изменения,

происходящие за времена порядка нескольких лет или немногих десятилетий. Такой масштаб времени, с одной стороны, наиболее актуален для прогнозирования, но, с другой стороны, с привычной человеку точки зрения изменения, происходящие за такое время, представляются постепенными, и в этом заключается психологическая трудность их восприятия как скачкообразных.

2. Контринтуитивный характер реакции природных систем на внешние воздействия. Термин контринтуитивность был введен известным американским специалистом в области системного анализа Форрестером [85, 114] применительно, в частности, к управлению экономическими, демографическими и социальными процессами в больших городах и означает противоречащую "здравому смыслу" реакцию сложной системы на внешнее воздействие. В природных системах подобный характер реакции на внешние воздействия скорее правило, чем исключение: неумеренное применение инсектицидов приводит со временем не к подавлению насекомых-вредителей, а к возникновению серии вспышек их численности; истребление хищников может вызвать не увеличение, а падение численности промысловых животных; избыточное орошение нередко влечет за собой не увеличение плодородия земель, а их засоление и т.п. Ярким примером контринтуитивности последствий антропогенных воздействий может служить явление эвтрофикации пресноводных водоемов. Поступление в озера и водохранилища минеральных удобрений с полей зачастую не только не повышает полезную продуктивность водоемов, как можно было бы ожидать, а коренным образом перестраивает структуру экологической системы и ведет к ее экологической гибели.

Казалось бы, разработка методов прогнозирования по данным о современном состоянии экосистемы и предшествовавшим событиям должна входить в компетенцию теоретической экологии – науки о структуре и функционировании природных сообществ видов, о взаимоотношениях видов между собой и их связях с окружающей средой. Однако при ближайшем рассмотрении оказывается, что теоретической экологии как научной дисциплины, в рамках которой из нескольких основополагающих законов можно было бы вывести любые частные зависимости или прогнозировать ход событий в конкретных ситуациях, не существует. Имеется в лучшем случае некоторая система понятий и набор не всегда тесно связанных между собой концепций и полуэмпирических обобщений с не очень четко очерченной областью применимости. В большинстве случаев неясной остается даже постановка проблемы. Примером может служить очень важный в практических приложениях давно и оживленно обсуждающийся в теоретической экологии вопрос о соотношении сложности экосистемы и ее устойчивости. До сих пор не существует единого мнения ни о критериях измерения сложности и устойчивости экосистем, ни о существовании универсальной зависимости между ними. Таким образом, в настоящее время теоретическая экология, как правило, не может быть рабочим инструментом для решения конкретных задач по прогнозированию последствий человеческой деятельности для природных экосистем.

Ограничеными возможностями обладает также метод прогнозирования поведения экосистем, находящихся под внешним воздействием, на основе экспертных оценок высококвалифицированных специалистов. Основная

причина этого состоит в том, что антропогенные воздействия часто носят беспрецедентный характер и по своим масштабам, и по механизмам. При этом предсказание последствий именно такого рода воздействий, как правило, представляет наибольший интерес. Но в отношении таких воздействий ни у науки, изучающей функционирование экосистем, ни у самих природных экосистем не накоплено никакого опыта, поэтому экспертные оценки, основанные на наблюдении и исследовании экосистем в прошлом, зачастую оказываются ненадежными.

В этой ситуации наиболее многообещающим инструментом прогнозирования реакции природных систем на внешние воздействия представляется математическое моделирование. Но и на этом пути наука сталкивается с серьезными трудностями. Эти трудности характерны для любых попыток применения математики к биологии, но при математическом моделировании экологических систем они выступают, пожалуй, в наиболее обостренной форме и имеют свою специфику. Они проистекают в основном из двух тесно связанных между собой обстоятельств.

Во-первых, экологические системы устроены очень сложно – они состоят из многих десятков и сотен популяций отдельных видов, связанных между собой тысячами различных и, что особенно важно, существенно нелинейных связей. Современная математика, формировавшаяся в первую очередь под влиянием запросов физики и техники, а также в силу логики собственного развития, не располагает удовлетворительным аппаратом исследования такого рода систем.

Во-вторых, все биологические системы уникальны, а в отношении природных экологических систем эта уникальность проявляется в наиболее яркой форме. Природные экосистемы различаются между собой значительно сильнее, чем, например, организмы одного вида или нервные волокна представителей разных видов и т.п. Поэтому при разработке проблем математической биофизики экологических сообществ максимально обостряется противоречие между реалистичностью и точностью модели, с одной стороны, и ее общностью – с другой.

Это противоречие нашло объективное выражение в том, что математическая биофизика экологических сообществ развивается в русле двух в значительной степени самостоятельных течений. Работы, выполненные в русле одного из направлений, получившего наименование имитационного, или портретного, моделирования, ставят своей целью максимальную приближенность модели к конкретному уникальному экологическому объекту, максимальную точность его описания. Работы, ведущиеся в русле второго, собственно математического моделирования, ставят перед собой задачу выявления, математического описания и анализа свойств, присущих максимально широкому кругу экологических систем [83].

Одной из наиболее актуальных и привлекающих наибольшее внимание проблем в математической биофизике экологических сообществ является устойчивость экосистем (см., например. [146, 80]). При этом обычно устойчивость рассматривают как атрибут самой экосистемы, тогда как правильнее рассматривать устойчивость как атрибут того или иного режима функционирования экосистемы. Это придает актуальность систематическому исследованию таких моделей экосистем, в которых реализуется более одного притягивающего (т.е. локально устойчивого) режима пове-

дения. Такие модели наиболее адекватны описанию качественных перестроек поведения экосистем под действием внешних нагрузок.

При этом естественно рассматривать два типа явлений [14]. К первому относятся качественные перестройки режима поведения в результате однократных, импульсных воздействий, когда экосистема перебрасывается из зоны притяжения одного режима поведения в зону притяжения иного, качественно отличного режима. Ко второму типу явлений относятся качественные перестройки поведения под действием постоянно присутствующих нагрузок, интенсивность которых постепенно нарастает. Когда интенсивность нагрузки превышает некоторое критическое значение, область притяжения интересующего нас режима может, например, стягиваться в точку и исчезать. В результате по превышении нагрузкой критического значения экосистема будет скачкообразно (и практически необратимо) менять свое поведение. Адекватным математическим аппаратом при анализе такого поведения служит качественная теория дифференциальных уравнений и теория бифуркаций [6, 7, 10].

Цель настоящей монографии состоит в систематическом исследовании разнообразия динамических режимов в моделях двух и трех взаимодействующих популяций, связанных между собой различными биологически естественными взаимоотношениями. Максимальное внимание при этом уделяется ситуациям, когда моделируемые системы в зависимости от собственного начального состояния и внешних условий могут выходить на разные режимы функционирования, и качественным перестройкам режимов функционирования под действием внешних нагрузок.

Причины, по которым тщательное систематическое исследование сильно упрощенных моделей взаимодействия всего лишь двух-трех популяций представляется интересным для теоретической и практической экологии, состоят в следующем:

1. Существуют веские основания полагать, что такие фундаментальные свойства поведения реальных природных экосистем, как упоминавшиеся выше буферность (эластичность) и континуитивность реакции на внешнее воздействие, обязаны своим существованием не столько сложности (многокомпонентности) экосистем, сколько сильно нелинейному характеру связей между отдельными компонентами. Во всяком случае, эти фундаментальные свойства обнаруживаются уже для модельных экосистем, состоящих из двух-трех компонентов. Анализ и классификация типов континуитивного поведения и критериев приближения интенсивности нагрузок к критическим значениям, по превышении которых экосистема качественно меняет свое поведение, проведенные на простых моделях, могут быть полезными при работе с реальными, несравненно более сложными экосистемами.

2. Поведение сложной системы вблизи границы качественной перестройки режима поведения должно, как правило, хорошо описываться аппроксимирующей ее системой небольшого числа переменных [62, 63].

3. Изучение взаимодействия популяций двух-трех видов изолированно от остальной экосистемы представляется экологически оправданным и практически интересным в ряде важных ситуаций. Примерами могут служить системы типа лес–его вредитель, сельскохозяйственные насаждения

и их вредители, ценный промысловый вид – его основной ресурс – его хищник и т.п.

Интерес автора к качественным перестройкам динамических режимов в экосистемах был в значительной степени стимулирован идеями А.М. Молчанова о роли критических режимов при изучении экосистем [62, 63]. Глубокий отпечаток на работу наложило многолетнее постоянное научное общение автора с сотрудниками лаборатории математического моделирования НИВЦ АН СССР, в особенности с Ф.С. Березовской, А.И. Хибниковым, Ю.А. Кузнецовым, Е.А. и Ю.М. Апонинными, которым автор глубоко признателен.

## ГЛАВА I

### КРАТКИЙ ОЧЕРК ИДЕЙ И МЕТОДОВ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ БИОФИЗИКИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Историю применения математики в экологии справедливо принято исчислять с выхода в свет книги Мальтуса "Опыт о законе народонаселения" [142, 59]. В ней впервые четко сформулировано представление о том, что численность населения (английское слово population породило современный русский термин "популяция"), которому предоставлена возможность неограниченно размножаться, растет во времени в геометрической прогрессии. Используя современную форму записи и терминологию, можно сказать, что динамика численности не ограниченной ресурсами популяции описывается уравнением

$$\dot{x} = ax, \quad (1.1)$$

имеющим решением  $x(t) = x_0 e^{at}$ : и поэтому, естественно, называемым уравнением экспоненциального роста. У Мальтуса, разумеется, были предшественники, начиная с итальянского математика XII–XIII вв., вошедшего в историю под именем Фибоначчи, которому принадлежит известная задача: "Сколько пар кроликов в год от одной пары рождаются?". Однако именно Мальтусу принадлежит четкая и недвусмысленная формулировка универсального закона роста численности популяций. Здесь не место обсуждать экономические и политические взгляды и концепции Мальтуса, подвергаемые жестокой критике начиная с классиков марксизма. В контексте этой работы важно лишь то, что предельно идеализированное представление о совершенно однородной популяции, особи которой полностью тождественны, популяции ничем не ограниченной в своем росте и потому способной достигать сколь угодной большой численности, оказалось для развития математической экологии столь же фундаментальным, как идеализированное представление о лишенной размеров, но обладающей массой материальной точке для развития механики.

Следующий шаг был связан с введением модели популяции, рост численности которой не беспределен, но ограничен некоторым необходимым ей ресурсом. Ферхульст [169] предложил описывать динамику такой популяции уравнением, позднее получившим название логистического:

$$\dot{x} = ax(K - x)/K, \quad (1.2)$$

где  $a$  – показатель экспоненциального роста популяции при малой численности, а  $K$  – стационарная численность популяции, определяемая доступным ресурсом. Впоследствии эта работа была забыта, а уравнение (1.2) "переоткрыто" Пирлом [154, 155] и потому в экологической литературе часто называется уравнением Ферхульста–Пирла.

Упомянутые работы были призваны описывать динамику отдельно взятой популяции, в первую очередь человеческого населения. Первые собственно математико-экологические работы, ставящие целью описание численности взаимодействующих между собой популяций, появились лишь в 20-х годах нашего века [140, 141, 170, 171].

Самым важным результатом этих работ следует считать то, что в них было показано, как на основании немногих биологически правдоподобных и допускающих экспериментальную проверку предложений о механизмах внутри- и межпопуляционных взаимодействий можно чисто математическими методами вывести некоторые заключения о характере динамики системы. Наиболее известным заключением такого рода явился вывод о возможности эндогенных колебаний численности в системе двух популяций, взаимодействующих по принципу хищник–жертва. Экспериментальная проверка результатов Вольтерра и Лотка и некоторое развитие математической стороны его исследований были предприняты в большой серии работ Г.Ф. Гаузе и его соавторов [36, 37, 118], к сожалению рано прервавшихся.

Исследования Вольтерра инициировали также работу А.Н. Колмогорова [53, 132], в которой был предложен качественно новый подход к задачам математической экологии: предложения о характере внутри- и межпопуляционных взаимодействий предполагалось формулировать, не задавая конкретные функциональные зависимости, точный вид которых из эксперимента определить невозможно, а лишь вводя ограничения качественного характера на соответствующие функции. Было показано, что на основе даже такого рода ограничений математическими средствами можно сделать содержательные биологические заключения о характере динамики соответствующих систем. К концу 30-х годов "пионерский этап" развития математической экологии завершился, и хотя отдельные работы в этой области продолжали появляться, тем не менее можно сказать, что в развитии направления в целом наступила продолжительная пауза.

Начало нового — и по сию пору продолжающегося — этапа интенсивного развития математической экологии приходится на 60-е годы и связано с двумя обстоятельствами. Во-первых, катастрофические последствия воздействия человека на природные экосистемы сделали задачу прогнозирования таких последствий весьма актуальной. Одним из наиболее эффективных методов такого прогнозирования представляется построение и последующее исследование математических моделей соответствующих ситуаций. Во-вторых, бурное развитие вычислительной техники и успехи ее применения в решении различных задач породили естественные надежды на ее применение и в экологической проблематике. Результатом явилось возникновение и интенсивное развитие имитационного моделирования [61].

Достоинства метода имитационного моделирования очевидны: построение и реализация на ЭВМ моделей конкретных экосистем в ряде случаев дает достоверный прогноз динамики функционирования экосистемы и (иногда) правильный прогноз реакции экосистемы на внешние воздействия (см., например, [60, 39, 42, 82]). Однако возможности этого метода небезграничны. В первую очередь это связано с тем, что трудно бывает

оценить рамки применимости имитационной модели, в частности срок, на который прогноз может быть построен с требуемой точностью. Кроме того, по своей природе имитационная модель всегда привязана к конкретному объекту и при попытке применения к другому, даже родственному объекту требует коренной перестройки или как минимум значительной модификации. Наконец, последнее. Имитационные модели призваны прогнозировать сравнительно слабые изменения функционирования экосистем при относительно мало меняющихся условиях, тогда как на практике нас зачастую интересуют прежде всего резкие качественные перестройки функционирования экосистем как при слабых, так и при очень значительных нарушениях условий их существования.

Ограничения на возможности имитационного моделирования имеют общую причину. Построение и численный расчет "точной" модели гарантирует успех лишь в тех областях, где существует точная количественная теория, т.е. когда известны уравнения, описывающие те или иные явления, и задача состоит "всего лишь" в том, чтобы решить эти уравнения с требуемой точностью. В тех же областях, где количественной теории не существует, построение точной модели имеет ограниченную ценность.

Осознание ограниченности возможностей имитационного моделирования привело в кругу экологов к смене безудержного энтузиазма разумным скептицизмом [99, 97, 65] и возрождению интереса к собственно математическому моделированию. Собственно математическое моделирование, в русле которого выполнена настоящая работа, развивалось до самого последнего времени фактически изолированно от имитационного моделирования. Тяга к синтезу этих двух направлений наблюдается лишь в последние годы.

Говоря о собственно математическом моделировании в экологии или о математической биофизике популяций и сообществ, следует отметить, что в настоящее время это направление исследований еще не достигло стадии целостной научной дисциплины. В мировой литературе не существует ни одной обобщающей сводки, авторы которой претендовали бы на сколько-нибудь полный обзор биологической проблематики и математической техники экологического моделирования. Довольно многочисленные в настоящее время монографии в этой области обычно посвящены либо применению различных математических средств к исследованию какой-либо определенной (чаще всего достаточно общей) биологической проблемы (например, [146, 80]), либо использованию определенного математического аппарата для анализа различных экологических ситуаций (например, [75, 90]). Существуют, разумеется, и работы промежуточного, конкретического характера [41]. Поэтому в настоящей вводной главе, не ставя целью проанализировать состояние математической биофизики популяций и сообществ в целом, я ограничусь перечнем основных, на мой взгляд, наиболее интересных направлений исследований, смежных по отношению к настоящей работе, и укажу место, которое она тематически среди них занимает.

Построение математической модели любого объекта или явления неизбежно требует принятия некоторых идеализаций. При этом логика математического моделирования такова, что чем более идеализированными, упрощенными понятиями мы оперируем, тем более общие свойства изучаемых

мых объектов зачастую можно анализировать. "Максимальное упрощение модели, уменьшение числа независимых переменных, как это ни парадоксально, ведут, по нашему мнению, к более глубокому пониманию моделируемого явления" ([78], с. 195). С другой стороны, для понимания различных аспектов одного и того же явления необходимыми могут оказаться различные идеализации одного и того же объекта. Перечислим некоторые из них, широко использующиеся в математической биофизике популяций и сообществ, сопоставляя им соответствующую математическую технику и биологические проблемы.

1. В подавляющем большинстве работ по математической экологии принимается предположение о постоянстве внешних условий, так как, прежде чем исследовать роль внешних воздействий, естественно проанализировать свойства автономной системы. Это приводит к моделям, описываемым дифференциальными или разностными уравнениями с постоянными коэффициентами. Были предприняты интересные попытки оценить влияние малых флуктуаций внешних условий на динамику экосистемы [86, 81]. Особенно интересны при этом ситуации, когда система в отсутствие возмущений обладает несколькими притягивающими режимами. Однако при анализе таких систем возникают серьезные математические трудности, и результаты удается получить пока лишь в простейшем случае изолированной популяции с несколькими состояниями равновесия.

2. Реальные популяции обычно состоят из сотен, тысяч, иногда миллионов и много более особей. При рассмотрении популяций очень большой численности принято использовать две идеализации: считать число особей в популяции величиной непрерывной и, что более важно, пренебрегать случайными флуктуациями численности, изучая лишь динамику средних значений. Учет случайных флуктуаций приводит к необходимости использовать математический аппарат теории вероятности и теории случайных процессов [38, 66]. Пренебрежение флуктуациями численности приводит к использованию аппарата дифференциальных или разностных уравнений. Точка зрения, согласно которой или анализе динамики численности отдельных популяций адекватным является аппарат теории случайных процессов, а при анализе динамики сообществ популяций – аппарат дифференциальных уравнений, была обоснована в работах одного из основоположников математического моделирования в биологии в нашей стране А.А. Ляпунова [56, 57]. Методологически естественно в качестве первого шага исследовать модели, пренебрегая флуктуациями, а затем на следующем этапе включать в рассмотрение дополнительные эффекты, возникающие при учете случайных флуктуаций, оценивая при этом характерные времена, на которых учет случайных флуктуаций качественно меняет картину.

3. В математической экологии используют различные идеализации относительно предположений о возрастной структуре популяций. Одна из них состоит в том, что размножение происходит синхронно у всех особей по достижении ими определенного возраста. Такая идеализация приводит к аппарату конечно-разностных уравнений. Впервые этот аппарат в задачах математической экологии применил Лесли [136, 137] при изучении динамики возрастной структуры изолированной популяции. Впоследствии конечно-разностные уравнения успешно использовали при анализе временной динамики отдельных популяций, в частности, промысловых видов, с четко

выраженной сезонностью размножения [156]. При анализе динамики популяций с дискретными непересекающимися поколениями впервые в задачах математической экологии была обнаружена возможность нерегулярных, квазистохастических, "хаотических" колебаний численности при постоянных внешних условиях [89, 147]. Позднее такие квазистохастические динамические режимы были найдены и в модельных экологических системах с непрерывным временем. Как правило, аппарат разностных уравнений используют при анализе особенностей динамики численности отдельных популяций. Некоторое исключение представляет собой серия работ А.П. Шапиро и его сотрудников по исследованию динамики двухкомпонентных сообществ [90].

Вторая распространенная идеализация, относящаяся к возрастной структуре популяций, строится на предположении о том, что поколения перекрываются, но скорость изменения численности популяции определяется ее численностью в некоторый предшествовавший момент времени. Динамика численности таких популяций описывается дифференциальными уравнениями с запаздывающим аргументом, что впервые предложил Хатчинсон [130]. При использовании этого математического аппарата основное внимание исследователей, как правило, сосредоточено на условиях возникновения и характере колебаний в соответствующих системах. В последнее время большую серию работ по анализу динамики численности в системах двух взаимодействующих популяций с учетом запаздывания выполнили и продолжают вести Ю.С. Колесов и его ученики [50–52]. Большое внимание авторы уделяют интересным биологическим и математическим проблемам, возникающим в случае, когда коэффициенты системы удовлетворяют или находятся в окрестности резонансных соотношений.

4. До сих пор мы рассматривали идеализации, связанные с анализом динамики изолированной популяции или очень небольшого числа взаимодействующих популяций. Реальные биогеоценозы состоят из популяций многих десятков и сотен видов. Поэтому исследователи неоднократно предпринимали попытки подойти к описанию динамики биогеоценозов в целом, используя идеологию и методологию статистической механики [132, 133, 72, 73, 5, 2]. Однако, поскольку разработка статистической механики нелинейно взаимодействующих частиц сталкивается с непреодоленными математическими трудностями, при использовании аппарата статистической механики для анализа динамики биогеоценозов приходится принимать очень сильные идеализирующие предположения. В первую очередь это относится к постулату, который принято называть принципом эквивалентов Вольтерра, а также к предположению о строго билинейном характере взаимодействия между видами.

5. Все рассмотренные идеализации относятся к системам локальным или с полным перемешиванием. В терминах популяционной биологии это означает, что особь за время жизни успевает побывать на всей территории обитания популяции. Очевидно, такое условие является очень сильным, поскольку реально протяженность ареала популяции может в десятки, сотни и тысячи раз превышать величину перемещения отдельных особей за поколение. Если при исследовании моделей локальных, или сосредоточенных, сообществ интерес представляет исключительно временная динамика, то в моделях пространственно распределенных сообществ предметом

анализа являются как временная, так и пространственная организации. Математическим аппаратом при этом служат, как правило, уравнения диффузии с нелинейной правой частью, или, по принятой в настоящее время терминологии, системы типа диффузия–кинетика [87]. Модели пространственно распределенных экологических сообществ исследованы несравненно хуже локальных моделей. Фактически работа в этой области лишь начинается. Пока не существует даже исчерпывающей классификации динамических режимов, реализующихся в таких моделях. Наибольшее внимание исследователей привлекают эффекты типа бегущих волн ("фронтов") [54, 77] и стационарных диссипативных структур [17, 26, 76].

В настоящей монографии рассматриваются находящиеся в постоянных внешних условиях сообщества из двух-трех взаимодействующих популяций достаточно большой численности, чтобы можно было пренебречь флуктуациями. Скорости изменений численности популяций определяются мгновенными значениями самих численностей, возрастная структура популяций из рассмотрения исключена. Такие идеализации дают возможность использовать исключительно обыкновенные дифференциальные уравнения с постоянными коэффициентами без запаздывания и исследовать их с помощью качественной теории дифференциальных уравнений и теории бифуркаций.

Какие биологические содержательные вопросы встают при исследовании моделей экологических сообществ в рамках принятых и перечисленных выше идеализаций? Таких вопросов несколько. Перечислим основные из них.

1. Как ведет себя сообщество, предоставленное самому себе?  
Какой динамический режим функционирования в нем устанавливается: стационарный, автоколебательный, квазистохастический?

2. Зависит ли, и если да, то каким образом, динамический режим, устанавливающийся в предоставленном самому себе сообществе, от его исходного начального состояния?

3. К сказанному имеют прямое отношение вопросы о реакции экосистемы на внешние воздействия, из которых выделим два типа: воздействия однократные (фазовые) и постоянные (параметрические).

4. Последняя группа вопросов, возникающих при исследовании моделей в рамках принятых идеализаций, относится к соотношениям между времененной динамикой сосредоточенной экосистемы и пространственно-временной организацией соответствующей распределенной системы.

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В настоящей главе рассматриваются модели динамики численности *изолированной популяции*, и некоторые из них в дальнейшем послужат основой для моделей взаимодействующих популяций. Кроме того, в этой главе будут введены и проиллюстрированы на примерах важные для дальнейшего изложения понятия фазовой и параметрической опасных границ. Мы рассмотрим последовательно модели: 1) динамики ничем не ограниченной ("свободной") популяции, 2) популяции, ограниченной внешними ресурсами и 3) популяций, находящихся под действием различных режимов промысла.

### 2.1. СВОБОДНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ

В этой главе и на протяжении всей дальнейшей работы мы будем рассматривать *однородные* популяции, пренебрегая их возрастной, генотипической и какой бы то ни было иной структурированностью. Кроме того, за исключением последней главы, исследуются лишь локальные популяции, для которых понятия численности и плотности являются синонимами. В этих предположениях уравнение, описывающее динамику численности популяции, естественно записать в общей форме:

$$\dot{x} = F(x) \quad (2.1.1)$$

или

$$\dot{x} = xf(x). \quad (2.1.2)$$

Динамика численности популяции складывается из двух процессов: размножения и гибели особей. Если их рассматривать порознь, то уравнения (2.1.1) и (2.1.2) приобретают вид

$$\dot{x} = B(x) - D(x) \quad (2.1.3)$$

или

$$\dot{x} = x [b(x) - d(x)] \quad (2.1.4)$$

соответственно, где  $B(x)$  и  $D(x)$  – абсолютные скорости рождения и гибели особей, а  $b(x)$  и  $d(x)$  – соответствующие удельные скорости, отнесенные к общей численности популяций, т.е. по существующей терминологии – плодовитость и смертность.

Рассмотрим, какой вид могут иметь функции  $b(x)$  и  $d(x)$ , и проанализируем качественно характер решений уравнения (2.1.4).

При исследовании свободной популяции принято допускать, что смертность не зависит от численности популяции, причем в некоторых случаях представляется естественным считать смертность пренебрежимо малой и рассматривать предельный идеализированный случай  $d(x) \equiv d = 0$ .

В отношении плодовитости дело обстоит сложнее. Простейшим является случай, когда плодовитость, так же как и смертность, не зависит от численности популяции. Мы приходим к классическому уравнению Маль-

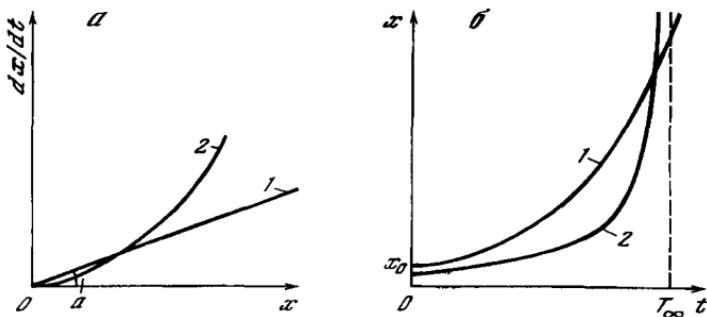


Рис. 2.1.1. Два способа графического представления динамики численности популяции для уравнений:

1 – (2.1.5); 2 – (2.1.7);  $x_0$  – начальная численность

туса, или уравнению экспоненциального роста популяции,

$$\dot{x} = (b-d)x = ax. \quad (2.1.5)$$

Заметим, что при  $b < d$  это же уравнение описывает экспоненциальное вымирание популяции. Динамика численности популяции, описываемая уравнением (2.1.5), показана на рис. 2.1.1.

Предположение о независимости плодовитости от численности лучше всего отвечает представлению о размножении бесполой популяции, например, посредством деления, когда акт размножения особи не зависит от присутствия иных особей.

Рассмотрим теперь популяцию, размножающуюся половым способом. В этом случае естественно ожидать, что абсолютная скорость размножения  $B(x)$  должна быть пропорциональна частоте контактов между особями. Если принять "механистическое" представление о случайном характере блуждания особей, то частота контактов между особями пропорциональна квадрату плотности популяции. Поскольку термины "плотность" и "численность" популяции в рассматриваемых нами локальных моделях – синонимы, то

$$B(x) = xb(x) = kx^2, \quad (2.1.6)$$

откуда в предположении пренебрежимо малой смертности

$$\dot{x} = kx^2. \quad (2.1.7)$$

Решением этого уравнения является гипербола, имеющая вертикальную асимптоту:

$$x(t) = x_0 T_\infty / (T_\infty - t); \quad T_\infty = 1/kx_0. \quad (2.1.8)$$

Другими словами, численность популяции, динамика которой подчиняется закону (2.1.6), мало того, что неограниченно растет, она должна превысить сколь угодно большую величину к моменту времени  $T_\infty$  (см. рис. 2.1.1). Ясно, что такого рода идеализация может быть полезна лишь до некоторых не слишком больших значений плотности популяции. Однако в связи с этим любопытно отметить, что рост численности человечества, начиная со времен, относительно которых имеются достоверные оценки, и примерно до конца 60-х годов нашего века очень хорошо отвечает зави-

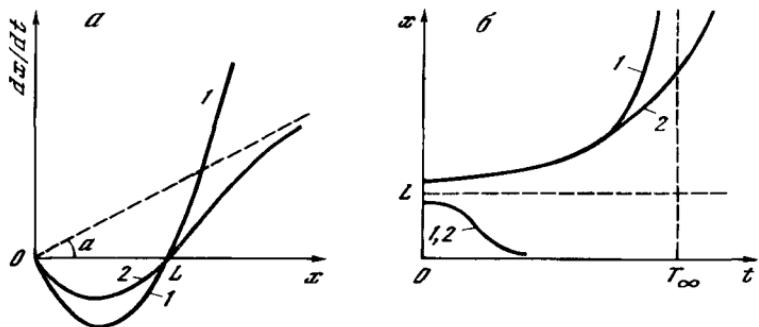


Рис. 2.1.2. Динамика численности популяции, описываемая уравнениями:  
1 – (2.1.9); 2 – (2.1.13)

симости (2.1.8) [113, 84, 96]. Это, в частности, свидетельствует о том, что закон размножения (2.1.6) может возникать не только в силу механизма случайных контактов между особями, но и вследствие других, в том числе еще недостаточно изученных причин. Одной из таких причин может быть "сотрудничество" между особями у колониальных животных [58].

Учет естественной, не зависящей от плотности популяции смертности при сохранении закона размножения (2.1.6) приводит к следующему уравнению динамики численности популяции:

$$\dot{x} = kx^2 - dx = x(kx - d). \quad (2.1.9)$$

При больших значениях численности динамика популяции, подчиняющейся уравнению (2.1.9), не отличается от динамики популяции, удовлетворяющей уравнению (2.1.7): численность превышает любую сколь угодно большую величину за конечное время (рис. 2.1.2). При малых численностях поведение популяции качественно отличается от рассмотренных ранее. На рис. 2.1.2, а и б, видно (кривые 1), что скорость изменения численности популяции меняет знак в зависимости от численности:  $\dot{x} < 0$  при  $x < d/k$  и  $\dot{x} > 0$  при  $x > d/k$ . Это означает, что поведение популяции в отличие от ранее рассмотренных случаев качественным образом зависит от начальных условий: если исходная численность популяции больше некоторой критической численности  $L = d/k$ , то популяция неограниченно размножается, в противном случае вымирает.

Понятие критической численности (плотности) популяции допускает естественную биологическую интерпретацию. Плотность ниже критической – это плотность столь низкая, что, figurально выражаясь, особи чаще погибают, чем встречаются друг с другом. Более строго, критическая плотность – это плотность, при которой среднее время между последовательными контактами потенциальных брачных партнеров равно среднему времени жизни особи, деленному на среднее число потомков в одном акте размножения.

Поведение популяции, подчиняющейся уравнениям (2.1.7) и (2.1.9), при больших численностях явно "небиологично": с течением времени, причем за конечное время, сколь угодно большую величину превышает не только численность, но и относительная скорость роста популяции.

Более биологичной представляется зависимость плодовитости от численности, "компромиссная" между зависимостями (2.1.5) и (2.1.6) [11], а именно

$$b(x) = bx/(N+x). \quad (2.1.10)$$

В рамках такой модели при малых численностях  $x \ll N$  популяция размножается по гиперболическому (2.1.6), а при больших численностях  $x \gg N$  — по экспоненциальному закону (2.1.5).

Зависимость (2.1.10) допускает естественную интерпретацию. Обратим внимание на то, что в двуполой популяции самка после оплодотворения на некоторое время  $\tau$  выбывает из процесса размножения. Из этого следует, что при малых плотностях популяции, когда характерное время между контактами особей много больше  $\tau$ , скорость роста определяется частотой контактов и подчиняется закону (2.1.6). При больших плотностях популяции, когда характерное время между контактами много меньше  $\tau$ , абсолютная скорость роста численности популяции определяется лишь численностью самок и популяция размножается по экспоненциальному закону (2.1.5). Из предыдущего ясен биологический смысл величины  $N$ . Эта величина означает плотность популяции, при которой среднее время между последовательными контактами одной особи равно  $\tau$ , или, другими словами, это плотность популяции, при которой к размножению способна половина самок.

При пренебрежимо малой смертности ( $d = 0$ ) уравнение динамики численности в рассматриваемом случае имеет вид

$$\dot{x} = bx^2/(N+x). \quad (2.1.11)$$

Динамика численности при этом мало отличается от экспоненциальной, мальтусовской, и заметить различия можно, лишь изобразив зависимость численности популяции от времени в полулогарифмическом масштабе.

Сохраняя в качестве закона размножения (2.1.10), но принимая смертность отличной от нуля (и, как и ранее, не зависящей от численности), приходим к следующему уравнению для численности популяции:

$$\dot{x} = bx^2/(N+x) - dx. \quad (2.1.12)$$

Вводя обозначения  $b-d = a$ ,  $dN/(b-d) = L$ , удобно формулу (2.1.12) переписать в виде

$$\dot{x} = ax(x-L)/(N+x). \quad (2.1.13)$$

Как видно на рис. 2.1.2, кривые 2, динамика численности популяции, описываемая уравнением (2.1.13), характеризуется следующими особенностями. Имеется критическое значение численности  $x = L$ . Если исходная численность популяции меньше критической, то популяция вымирает. Если же начальная численность больше критической, то популяция неограниченно растет по закону, близкому к экспоненциальному (и все более приближающемуся к нему по мере роста популяции).

## 2.2. ПОПУЛЯЦИЯ, ОГРАНИЧЕННАЯ ВНЕШНИМИ РЕСУРСАМИ

Очевидно, что беспредельный рост популяций, описанный выше, невозможен из-за ограниченности внешних ресурсов популяции: источников пищи, мест обитания и т.п. Ограничность внешних ресурсов приводит к внутривидовой конкуренции, которая проявляется в зависимости плодовитости, смертности или обеих этих величин от плотности популяции. Вследствие внутривидовой конкуренции плодовитость с ростом плотности падает, смертность — растет. Наиболее простым, общепринятым и подтвержденным во многих случаях экспериментально является предположение о линейном характере этих зависимостей. Таким образом, обозначая через  $b_0(x)$  и  $d_0(x)$  зависимости плодовитости и смертности от плотности в свободной популяции, а теми же буквами без индекса — аналогичные величины в ограниченной ресурсами популяции, можно записать

$$\begin{aligned} b(x) &= b_0(x) - e_b x; \\ d(x) &= d_0(x) + e_d x, \end{aligned} \quad (2.2.1)$$

где  $e_{b,d}$  — соответствующие коэффициенты пропорциональности, характеризующие влияние конкуренции на плодовитость и смертность.

Общее уравнение для динамики численности ограниченной ресурсами популяции при этом имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x [b_0(x) - d_0(x) - ex] = \\ &= B_0(x) - D_0(x) - ex^2 = F_0(x) - ex^2, \end{aligned} \quad (2.2.2)$$

где нулевым индексом обозначены соответствующие зависимости для свободной популяции.

Заметим, что квадратичный член  $ex^2$  в уравнении (2.2.2) указывает на то, что принятый линейный вид зависимости плодовитости и/или смертности от плотности популяции допускает еще одну довольно естественную, хотя и механистическую, интерпретацию внутривидовой конкуренции: абсолютная "недостача" особей в условиях ограниченности ресурсами по сравнению с ростом свободной популяции пропорциональна количеству контактов ("столкновений") между особями.

Рассмотрим, к чему приводит учет ограниченности ресурсов (т.е. внутривидовой конкуренции) в моделях предыдущего раздела.

Уравнение (2.1.5) переходит в

$$\dot{x} = ax - ex^2 = ax(K - x)/K; \quad K = e/a, \quad (2.2.3)$$

т.е. в известное логистическое уравнение Ферхюльста—Пирла (рис. 2.2.1). При любом исходном состоянии популяции ее численность монотонно стремится к значению  $K$ . Если исходная численность меньше  $K/2$ , то кривая зависимости численности от времени имеет на высоте  $K/2$  перегиб.

Уравнение (2.1.7) после введения члена, описывающего внутривидовую конкуренцию:

$$\dot{x} = k_0 x^2 - ex^2 = kx^2; \quad k = k_0 - e > 0, \quad (2.2.4)$$

не меняет вида, т.е. по-прежнему описывает гиперболический рост численности популяции (см. рис. 2.1.1, б, кривая 2).

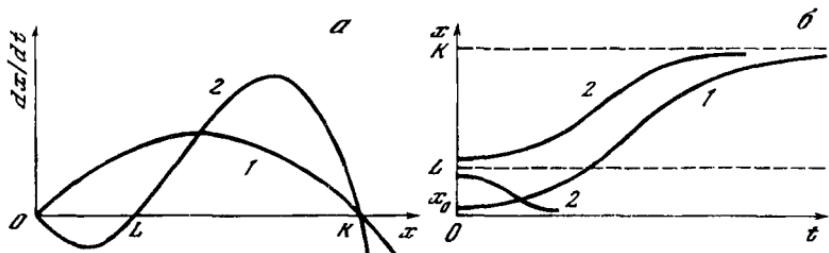


Рис. 2.2.1. Динамика численности популяций, описываемая уравнениями  
1 – логистическим (2.2.3), 2 – (2.2.8)

Совершенно аналогично сохраняет свой вид в этом случае и уравнение (2.1.9):

$$\dot{x} = k_0 x^2 - d_0 x - e x^2 = kx^2 - d_0 x; \quad k = k_0 - e. \quad (2.2.5)$$

Экологическая интерпретация очевидна: в рамках предположений, заложенных в моделях (2.2.4) и (2.2.5), как прибыль, так и убыль особей в популяции происходят в результате действия аналогичных механизмов: случайных контактов между особями. Иными словами, линейной зависимости плодовитости и/или смертности от численности при описании внутривидовой конкуренции в рамках этих моделей недостаточно, чтобы стабилизировать численность популяции. Это еще раз указывает на биологическую некорректность моделей (2.1.7) и (2.1.9) при больших численностях популяций.

Уравнение (2.1.11) после учета внутривидовой конкуренции принимает вид

$$\dot{x} = \frac{b_0 x^2}{N+x} - e x^2 = \frac{bx^2}{N+x} \cdot \frac{K-x}{K}, \quad (2.2.6)$$

где  $b = b_0 - eN$ ,  $K = b_0/e - N$ .

Качественно динамика численности популяции, подчиняющейся уравнению (2.2.6), совпадает с таковой для логистического уравнения (см. рис. 2.2.1, б, кривая 1). Различие носит количественный характер и состоит в том, что, во-первых, популяция медленнее растет при малых численностях и, во-вторых, перегиб кривой зависимости численности от времени лежит выше  $K/2$ . При  $N \gg K$  уравнение (2.2.6) для интересующих нас значений численности популяции, не сильно превышающих  $K$ , хорошо аппроксимируется более простым уравнением

$$\dot{x} = bx^2(K-x)/K. \quad (2.2.7)$$

Учет внутривидовой конкуренции в рамках модели (2.1.13) приводит к уравнению

$$\dot{x} = \frac{b_0 x^2}{N+x} - d_0 x - e x^2 = \frac{ax(x-L)(K-x)}{(N+x)K}, \quad (2.2.8)$$

где  $a = eK$ ,  $L$  и  $K$  – корни уравнения

$$x^2 - [(b_0 - d_0)/e - N]x + d_0 N/e = 0.$$

Соответствующие графики изображены на рис. 2.2.1, кривые 2. Из рисунка следует, что популяция, описываемая формулой (2.2.8), имеет два нетривиальных (т.е. отличных от нулевого) состояния равновесия:  $x = L$  и  $x = K$ . Если начальная численность  $x_0 > L$ , то численность популяции монотонно растет, стремясь к значению  $x = K$ , так же как это происходит у популяции, подчиняющейся логическому уравнению (2.2.3). Если же  $x_0 < L$ , то популяция вымирает. Состояние  $x = K$  – устойчивое,  $x = L$  – неустойчивое равновесие популяции.

Таким образом, если численность популяции, исходно находящейся в состоянии устойчивого равновесия  $x = K$ , в результате однократного воздействия снижается до уровня ниже  $L$ , то популяция обречена на вымирание. Неустойчивое равновесие  $x = L$  – простейший пример опасной границы в отношении однократных или фазовых воздействий.

Представим себе, что исходно популяция находится в состоянии равновесия  $x = K$  и подвергается однократным воздействиям, уменьшающим ее численность. При этом каждый раз после воздействия популяции дают возможность восстановить ее численность, а интенсивность воздействия раз от разу возрастает, т.е. "возмущенная" численность популяции все более приближается к критическому уровню  $x = L$ . С помощью какого критерия мы можем судить о приближении интенсивности воздействия к опасному критическому уровню? Критерий этот прост, наглядно виден на рис. 2.2.1, *a*, кривая 2, и хорошо известен экологам [84]. Он состоит в том, что чем ближе возмущенный уровень численности к критическому, тем медленнее выходит популяция из возмущенного состояния.

Уравнение (2.2.8) представляет собой одну из наиболее простых и естественных форм записи эффекта Олли [102, 69], который состоит в том, что плодовитость зависит от численности популяции немонотонно. Действительно, в силу принятых в рамках модели и проанализированных выше причин зависимость плодовитости от численности популяции в рамках модели (2.2.8) немонотонна. Если считать, как это делалось и ранее, смертность не зависящей от численности, то точки пересечения кривой  $b(x)$  с горизонтальной  $d$  отвечают неустойчивому ( $x = L$ ) и устойчивому ( $x = K$ ) равновесиям популяции.

Эффект Олли сформулирован в качественных терминах (монотонность – немонотонность), а соответствующие зависимости могут описываться различными конкретными функциями. В частности, при  $N \gg K$  уравнение (2.2.8) в области значений численности, не сильно превышающих  $K$ , хорошо аппроксимируется более простой зависимостью

$$\dot{x} = ax(x-L)(K-x). \quad (2.2.9)$$

Графики, иллюстрирующие выражение (2.2.9), качественно совпадают с изображенными на рис. 2.2.1 кривыми 2.

В математической экологии встречаются и более сложные модели динамики численности ограниченной ресурсами популяции, когда популяция может иметь более одного нетривиального состояния устойчивого равновесия [80, 129, 40]. В настоящей работе такие модели не рассматриваются.

### 2.3. ПОПУЛЯЦИЯ, ПОДВЕРЖЕННАЯ ПРОМЫСЛУ

Рассмотрим популяцию, из которой регулярно изымается некоторое число особей, т.е. популяцию под действием промысла. При этом считаем, что интенсивность промысла на протяжении значительных промежутков времени остается неизменной, но, вообще говоря, может принимать различные значения. В этом случае уравнение для изменения численности популяции имеет вид

$$\dot{x} = F(x) - S(x, \alpha), \quad (2.3.1)$$

где функция  $F(x)$  описывает динамику популяции, не подвергающейся промыслу, а  $S(x, \alpha)$  – скорость изъятия особей из популяции. Параметр  $\alpha$  назовем интенсивностью промысла; он может иметь различный смысл в зависимости от вида функции  $S(x, \alpha)$ . Таким образом, промысел с постоянной интенсивностью, которая может принимать различные значения, представляет простейший пример параметрического воздействия на экосистему.

Рассмотрим популяцию, динамика которой в отсутствие промысла подчиняется логистическому уравнению (2.2.3). Исследуем влияние на динамику такой популяции двух режимов промысла при изъятии из популяции в единицу времени постоянного числа особей (1) или постоянной доли особей, т.е. некоторого числа особей, пропорционального численности популяции (2).

В первом случае динамика численности описывается уравнением

$$\dot{x} = ax(K-x)/K - \alpha, \quad (2.3.2)$$

во втором –

$$\dot{x} = ax(K-x)/K - \alpha x, \quad (2.3.3)$$

где  $\alpha$  – интенсивность промысла, имеющая в первом случае смысл числа особей, изымаемых в единицу времени, а во втором – доли популяции, изымаемой в единицу времени.

Рассмотрим в обоих случаях зависимость динамики популяции от интенсивности промысла. При этом удобно воспользоваться следующим графическим приемом: изображать на одной диаграмме одновременно графики функций  $F(x)$  и  $S(x)$ . Абсциссы точек пересечения этих графиков соответствуют равновесным (устойчивым и неустойчивым) численностям популяций, находящихся под действием заданного режима промысла, а ординаты – числу особей, изымаемых при этом в единицу времени из популяции, т.е. "урожаю".

На рис. 2.3.1, *a* изображены три возможные варианта взаимного расположения графиков  $F(x)$  и  $S(x)$  при различных значениях  $\alpha$  для первого режима промысла. Из рисунка видно, что уравнение (2.3.2) в зависимости от значения  $\alpha$  описывает два качественно различных типа динамики популяции. При малой интенсивности промысла ( $\alpha < \alpha_{kp} = aK/4$ ) у популяции существуют два состояния равновесия:  $K'(\alpha)$  и  $L'(\alpha)$ , причем равновесие, отвечающее большей численности популяции  $K'$ , устойчиво, а меньшей  $L'$  – неустойчиво. Поведение популяции в этом случае качественно совпадает с поведением, описываемым уравнением (2.2.9): существует нижняя критическая численность популяции, такая, что если началь-

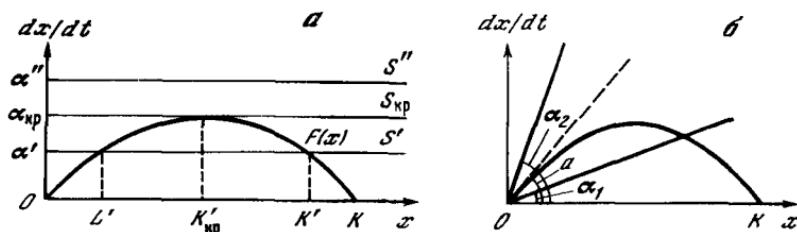


Рис. 2.3.1. Динамика численности популяции, подчиняющейся логистическому закону  
а – первый режим промысла при докритической ( $\alpha'$ ), критической ( $\alpha_{kp}$ ) и закритической ( $\alpha''$ ) интенсивностях промысла; б – второй режим промысла

ная численность меньше критической, то популяция обречена на вымирание. Если же интенсивность промысла велика ( $\alpha > \alpha_{kp} = aK/4$ ), то равновесных состояний у популяции не существует вовсе. Популяция не может противостоять промыслу и обречена на вымирание при любых начальных численностях. В случае  $\alpha = aK/4$  (особом, пограничном, или "вырожденном") устойчивое и неустойчивое равновесия популяции сливаются, образуя полуустойчивое  $K'_{kp}$ .

Интерпретируем полученный результат экологически. Представим себе, что исходная популяция не подвергается промыслу и находится в состоянии равновесия  $x' = K$ . Рассмотрим зависимость устойчивой равновесной численности популяции от  $\alpha$ . По мере нарастания интенсивности промысла устойчивая равновесная численность  $K'$  сначала монотонно уменьшается, затем достигает некоторого критического значения  $K'_{kp}$ , после чего скачком падает до нуля. Критическое значение урожая  $S_{kp}$  при этом равно максимальной скорости роста популяции, не подвергающейся промыслу.

Предположим, что рассмотренная популяция становится объектом промысла с интенсивностью, увеличивающейся время от времени на некоторую конечную величину, причем каждый раз после увеличения интенсивности промысла популяции предоставляется достаточное время для того, чтобы установилось новое значение равновесной численности. Каков в этом случае критерий приближения интенсивности промысла к критической? Критерий этот менее нагляден, чем в рассмотренном выше случае однократных нагрузок, но математически достаточно очевиден. Он состоит в том, что чем ближе интенсивность нагрузки к критической, тем медленнее будет стремиться численность популяции после очередного увеличения интенсивности промысла к новому равновесному значению. Математически это является следствием того обстоятельства, что чем ближе интенсивность промысла к критической, тем меньше собственное значение системы в окрестности равновесия.

Важно подчеркнуть, что в рассматриваемом режиме промысла приближение к максимальному значению урожая (иногда без должных на то оснований называемое оптимальным) опасно: если интенсивность промысла на сколь угодно малую величину превышает ту, при которой урожай максимален, то популяция оказывается обреченной на вымирание. Поэтому такой режим промысла трудно считать оптимальным.

Рассмотрим теперь второй режим промысла, при котором из популя-

ции изымается постоянная доля особей, воспользовавшись тем же графическим приемом (см. рис. 2.3.1, б). На рисунке видно, что в зависимости от значения  $\alpha$  возможны два типа взаимного расположения графиков  $F(x)$  и  $S(x)$  и соответственно два типа динамики популяции. При малой интенсивности промысла поведение популяции [см. формулу (2.3.3)] по-прежнему описывается логистическим уравнением. При этом для каждого значения  $\alpha$  "новые" значения параметров логистического уравнения задаются выражениями  $\alpha' = a - \alpha$ ,  $K' = K(1 - \alpha/a)$ . По мере роста интенсивности промысла равновесная численность популяции монотонно уменьшается, и при интенсивном промысле  $\alpha > a$  популяция обречена на вымирание при любой начальной численности. Урожай зависит от интенсивности промысла немонотонно.

Из проведенного рассмотрения следует важный вывод: хотя максимальный стационарный урожай, который можно снять с популяции, не зависит от режима промысла, различные режимы промысла не являются равнозначными. Режим, при котором при фиксированной интенсивности промысла из популяции изымается определенная ее доля, явно более предпочтителен. В этом случае превышение интенсивности промысла, отвечающей максимальному урожаю, влечет за собой постепенное уменьшение самого урожая. Это обстоятельство сигнализирует о превышении оптимальной интенсивности промысла. В том же случае, когда фиксированная интенсивность промысла отвечает изъятию из популяции в единицу времени определенного числа особей, превышение интенсивности промысла, соответствующей максимальному урожаю, влечет за собой, как мы видели, вымирание популяции.

Рассмотрение режимов промысла, при более сложных видах зависимости количества изымаемых из популяции особей от численности популяции представляется излишним, поскольку такие режимы вряд ли реализуемы практически.

## ГЛАВА 3

### ОТНОШЕНИЯ ХИЩНИК–ЖЕРТВА

В экологии принято выделять три основных типа межвидовых отношений: ++, -- и +- [69]. При этом знаком "плюс" обозначается положительное, благоприятное воздействие одного вида на другой, а знаком "минус" – неблагоприятное. Соответствующие типы межвидовых взаимоотношений получили наименования:

- ++ протокооперация, мутуализм или симбиоз;
- взаимное конкурентное подавление или конкуренция за общий ресурс;
- +- отношения типа хищник–жертва или паразит–хозяин.

Кроме того, принято выделять два типа отношений, при которых один вид, оказывая положительное или отрицательное воздействие на второй, сам не испытывает с его стороны никакого влияния (отношения типа ± 0).

Знаки "+" и "--" в этой символике, кроме общепринятого метафорического, имеют конкретный математический смысл. Если динамика двух

взаимодействующих популяций описывается системой дифференциальных уравнений

$$\dot{x} = xf(x, y), \quad \dot{y} = yg(x, y)$$

и производные  $\partial f / \partial y$  и  $\partial g / \partial x$  имеют постоянный знак при всех значениях переменных, то сочетание знаков этих производных определяет характер межпопуляционных отношений в соответствии с общепринятой классификацией. С этой точки зрения отношения типа  $\pm 0$  являются исключительной, вырожденной ситуацией и рассматриваться не будут.

Трофические отношения или отношения хищник–жертва являются наиболее существенными для функционирования экосистем. Рассмотрим их в первую очередь.

### 3.1. МОДЕЛЬ ВОЛЬТЕРРА И ЕЕ МОДИФИКАЦИИ. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Первая модель, описывающая динамику численности (плотности) двух популяций, взаимодействующих по принципу хищник–жертва, была предложена независимо А. Лотка [140] и Вито Вольтерра [171]:

$$\dot{x} = ax - bxy, \quad \dot{y} = -cy + dxy, \quad (3.1.1)$$

где  $x$  и  $y$  – плотности популяции жертвы и хищника соответственно,  $a$  – скорость размножения популяции жертвы в отсутствие хищника,  $b$  – удельная скорость потребления популяцией хищника популяции жертвы при единичной плотности обеих популяций,  $c$  – естественная смертность хищника,  $d/b$  – коэффициент переработки потребленной хищником биомассы жертвы в собственную биомассу.

В основу модели положены следующие идеализированные представления о характере внутривидовых и межвидовых отношений в системе хищник–жертва:

- 1) в отсутствие хищника популяция жертвы размножается в соответствии с принципом Мальтуса – экспоненциально;
- 2) популяция хищника в отсутствие жертвы экспоненциально вымирает;
- 3) суммарное количество жертвы, потребляемое популяцией хищника в единицу времени, линейно зависит и от плотности популяции жертвы, и от плотности популяции хищника;
- 4) потребленная хищником биомасса жертвы с постоянным коэффициентом перерабатывается в биомассу хищника;
- 5) какие бы то ни было дополнительные факторы, оказывающие влияние на динамику популяций, отсутствуют.

В исходной записи (3.1.1) система зависит от четырех параметров. Заменой переменных

$$x = \frac{a}{d} u, \quad y = \frac{a}{b} v, \quad t = \tau/a$$

приходим к системе уравнений

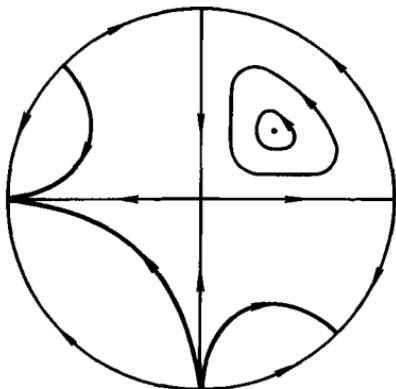
$$\begin{aligned} \dot{u} &= u - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma v + uv, \end{aligned} \quad (3.1.2)$$

включающей лишь один параметр  $\gamma = c/a$ .

Результат исследования системы в первом квадранте фазового пространства общеизвестен. Равновесиями системы являются начало координат — седло — и точка ( $u = \gamma, v = 1$ ) — центр. Система консервативна, все ее траектории образуют замкнутые циклы при любых  $\gamma > 0$ .

Заметим, что хотя при исследовании системы (3.1.2) и в дальнейшем при исследовании всех ее модификаций биологический смысл имеют лишь положительные и конечные значения переменных, однако часто бывает полезным знать характер динамического поведения системы при отрицательных и стремящихся к бесконечности значениях переменных. Полный

Рис. 3.1.1. Схематическое изображение фазового портрета системы (3.1.2) на сфере Пуанкаре при  $\gamma > 0$



фазовый портрет системы (3.1.2) на сфере Пуанкаре имеет вид, изображенный на рис. 3.1.1.

Основная особенность системы Лотка—Вольтерра, благодаря которой она стала классической и в какой-то мере эталонной для многих последующих моделей математической экологии, состоит в том, что на основе очень упрощенных представлений о характере закономерностей, описывающих поведение системы, сугубо математическими средствами было выведено заключение о качественном характере поведения такой системы — о наличии в системе колебаний плотности популяций. Без построения математической модели и ее исследования такой вывод сделать невозможно.

В то же время этой системе присущи два принципиальных и взаимосвязанных недостатка — один математического, другой биологического характера, которые ретроспективно правильнее рассматривать не как недостатки, а как истоки возможности совершенствования и развития. С математической точки зрения, система (3.1.1) негрубая в смысле Андronова—Понtryгина [6] и, более того, консервативная. Это означает, что включение в модель каких бы то ни было дополнительных факторов качественным образом меняет ее поведение. С биологической точки зрения недостатком модели является то, что в рамки ее не включены принципиальные свойства, характерные для любой пары взаимодействующих по принципу хищник—жертва популяций: эффект насыщения хищника, ограниченность ресурсов жертвы и хищника даже при избытке жертвы и т. п.

Развитие порожденных работами Вольтерра и Лотка исследований динамики взаимодействующих популяцийшло по двум направлениям. Истоком первого направления является упоминавшаяся выше работа А.Н. Колмогорова [135, 53], основная идея которой состоит в том, что, описывая

входящие в модельные системы функции, следует задаваться лишь такими их качественными особенностями, как положительность, монотонность, отношения типа больше–меньше и т.п.

В рамках второго направления последовательно рассматривались различные модификации системы (3.1.1), получаемые включением в исходную модель различных дополнительных факторов и закономерностей, описываемых явным образом задаваемыми функциями.

Получили также довольно широкое распространение работы "гибридного" характера, в которых некоторые из входящих в модель функций задаются в явной параметрической форме, а в отношении других делаются лишь некоторые общие предположения типа перечисленных выше. Примером такого рода может служить снискавшая большую популярность модель Розенцвейга–Мак-Артура [158].

Работы, принадлежащие обоим направлениям, имеют свои достоинства и недостатки, которых не лишены и "гибридные" работы. В отношении моделей первого типа возможны формулировка и доказательство некоторых утверждений общего характера, в первую очередь относящихся к числу равновесий в системе и их локальной устойчивости, но невозможным оказывается построение общей картины динамики системы, в частности определение конфигурации областей притяжения отдельных состояний равновесия и устойчивых циклов. Модели второго типа допускают, вообще говоря, более полное исследование, но получаемые результаты обладают ограниченной общностью.

Перспективным представляется синтез обоих направлений исследований, подразумевающий следующие последовательные этапы:

1) выявление основных биологических факторов и закономерностей, которые следует принимать во внимание при моделировании системы хищник–жертва, и удовлетворительным образом описывающих их функций;

2) анализ динамических эффектов, к которым приводит учет выявленных, отдельно взятых факторов;

3) построение и исследование набора моделей системы хищник–жертва, включающих различные комбинации основных биологических факторов, влияющих на динамику системы;

4) выявление особенностей, общих для различных моделей, и формулировка общих утверждений о структуре динамического поведения в таких системах.

Математически намеченная программа означает следующее: рассмотрим систему

$$\begin{aligned}\dot{x} &= A(x) - B(x, y), \\ \dot{y} &= -C(y) + D(x, y),\end{aligned}\tag{3.1.3}$$

являющуюся обобщением системы (3.1.1), в которой все коэффициенты заменены функциями от соответствующих плотностей популяций. Затем перечислим биологически важные факторы и закономерности, не рассматриваемые в модели (3.1.1), и проанализируем явный параметрический вид входящих в систему (3.1.3) функций, с помощью которых эти закономерности могут быть описаны. Далее исследуем конкретные варианты системы (3.1.3) с учетом дополнительных факторов и их различных комбинаций.

### 3.2. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ

Рассмотрим некоторые из наиболее важных факторов, оказывающих принципиальное влияние на меж- и внутрипопуляционные отношения в системе хищник–жертва.

Динамика изолированной популяции подробно исследована в гл. 1. Некоторые из закономерностей, предложенных ранее для ее описания, будут использованы в дальнейшем в качестве функции  $A(x)$  при исследовании системы (3.1.3). Заметим лишь, что в рассмотрение при этом вводятся два новых по отношению к системе (3.1.1) фактора: нелинейный характер размножения популяции жертвы при малых плотностях популяции и внутривидовая конкуренция в популяции жертвы, вызываемая ограниченностью ресурсов.

#### 3.2.1. Выедание жертвы хищником

Функция  $B(x, y)$  описывает скорость выедания жертв в зависимости от плотности популяций жертвы и хищника. Из общих соображений представляется очевидным и экспериментально подтверждено, что  $B(x, y)$  – функция, монотонно возрастающая (более точно – неубывающая) по каждому из аргументов. Поэтому естественно сначала рассмотреть зависимость по каждому из аргументов при произвольном фиксированном значении второго, а затем построить общую функцию от обеих переменных.

**А. Трофическая функция хищника.** Рассмотрим зависимость скорости выедания жертвы от плотности популяции жертвы при фиксированной, например единичной плотности популяции хищника, и обозначим эту функцию символом  $B(x, \cdot)$ . В экологии эту зависимость обычно называют трофической функцией хищника или функциональной реакцией хищника на плотность популяции жертвы [123]. В модели (3.1.1) в качестве трофической выбрана линейная функция  $B(x, \cdot) = bx$ , которая означает, что насыщение хищника отсутствует: удвоение, например, количества предъявляемой хищнику пищи всегда ведет к удвоению ее потребления. Ясно, что такая зависимость может реализовываться лишь при относительно небольших плотностях популяции жертвы.

Вопрос о виде трофической функции подробно экспериментально и теоретически исследован В.С. Ивлевым [43]. Им был предложен следующий вид зависимости:

$$\rho = R(1 - e^{-\xi p}), \quad (3.2.1)$$

где  $\rho$  – рацион, т.е. количество пищи, потребляемое хищником в единицу времени,  $R$  – максимальный рацион, т.е. рацион при избытке пищи;  $p$  – плотность популяции жертвы, или мера количества предъявляемой хищнику пищи;  $\xi$  – постоянная, имеющая размерность обратной плотности популяции. В принятых нами обозначениях формулу (3.2.1) можно переписать в виде

$$B(x, \cdot) = B_{\max}(1 - e^{-\xi x}).$$

Такой же вид зависимости теоретически обосновал, исходя из некоторых соображений о механизме питания, Н. Рашевский. В микробиологии для

описания зависимости скорости потребления микроорганизмом субстрата от его концентрации Моно [150] была предложена формула

$$B(x, \cdot) = bx / (1 + \alpha x). \quad (3.2.2)$$

Эту формулу также естественно использовать для описания трофической функции хищника, считая  $b/\alpha = B_{\max}$  максимальным рационом хищника, а  $\alpha$  — постоянной, имеющей размерность величины, обратной плоскости популяции, и по смыслу близкой к постоянной  $\xi$  в формуле (3.2.1):  $1/\alpha$  — это плотность популяции жертвы, при которой рацион хищника составляет половину максимального [12].

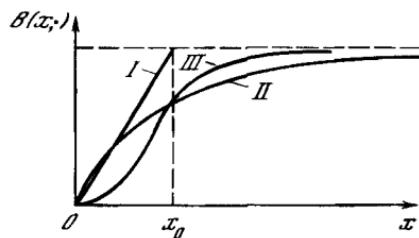


Рис. 3.2.1. Три типа трофической функции по Холлингу [123]

Холлинг [123] обратил внимание на то, что трофическая функция может качественно отличаться от линейной не только при больших значениях плотности популяции жертвы (за счет эффекта насыщения хищника), но и при малых плотностях популяции жертвы. При этом график функции  $B(x, \cdot)$  касается оси абсцисс: в начале координат, и в явном параметрическом виде такая функция хорошо описывается зависимостью

$$B(x, \cdot) = \frac{bx^2}{1 + \alpha x^2} \quad (3.2.3)$$

или в более общей форме

$$B(x, \cdot) = \frac{bx^2}{1 + \alpha_1 x + \alpha_2 x^2}. \quad (3.2.4)$$

Такое поведение трофической функции при малых плотностях популяции жертвы можно объяснить двумя причинами: наличием у хищника второго, альтернативного источника питания и наличием некоторого количества недоступных хищнику убежищ у жертвы [123].

Таким образом, вслед за Холлингом выделим три типа трофической функции, качественно имеющих вид, изображенный на рис. 3.2.1. При этом третий тип трофической функции правильно интерпретировать как результат суммарного учета двух элементарных факторов: нелинейного характера зависимости скорости выедания хищником жертвы от плотности популяции жертвы при малой плотности и насыщения хищника при больших плотностях популяции жертвы.

Заметим, что в работе Холлинга первым типом реакции хищника на плотность популяции жертвы называется кусочно-линейная функция, наклонная на некотором интервале значений  $x_0 > x > 0$ , и горизонтальная при больших значениях  $x > x_0$  (см. рис. 3.2.1). В настоящей работе рассмат-

риваются лишь гладкие функции, и для наших целей удобнее считать первым типом функции просто линейную.

**Б. Конкуренция хищников за жертву.** Переайдем к рассмотрению зависимости скорости выедания жертвы от плотности популяции хищника при некоторой фиксированной, например единичной плотности популяции жертвы. Обозначим эту функцию символом  $B(\cdot, y)$ . В исходной модели (3.1.1) эта функция, так же как и трофическая функция хищника, принималась линейной:  $B(\cdot, y) = by$ .

Анализу трофических функций хищника и их использованию при построении моделей системы хищник–жертва посвящено большое число работ, в то время как зависимость скорости выедания от плотности популяции хищника не привлекла такого внимания, и в большинстве исследований функция записывается в виде

$$B(x, y) = yB(x). \quad (3.2.5)$$

Очевидно, это означает, что из рассмотрения исключается процесс конкуренции хищников за жертву. Действительно, при такой записи удельная скорость потребления жертв в расчете на единичную плотность популяции хищника (или в расчете на одного хищника) от самой плотности популяции хищника не зависит. Другими словами, предполагается, что какие бы то ни было взаимодействия между хищниками, в частности конкуренция между ними, отсутствуют. Подобный подход к описанию динамики питания полностью оправдывает себя в микробиологии, когда в роли "хищника" выступает популяция микроорганизмов, находящихся в растворе питательных веществ, а в роли "жертвы" – находящиеся в растворе питательные вещества. Однако, вообще говоря, он вряд ли применим в большинстве экологических задач. Таким образом, зависимость (3.2.5) естественно рассматривать в качестве предельного случая, асимптотически описывающего ситуацию, когда напряженность конкуренции хищников за жертв стремится к нулю, т.е. при стремящейся к нулю плотности популяции хищника.

Мыслим и противоположный предельный случай крайне острой конкуренции, когда удельная скорость потребления в расчете на одного хищника пропорциональна не общей численности (плотности) популяции жертв, а числу жертв, "приходящихся на его долю". Такая ситуация впервые рассмотрена Лесли [137]. Очевидно, что при этом суммарная скорость потребления жертв не зависит от плотности популяции хищника.

Естественно предположить, что пренебрежимо слабая конкуренция хищников за жертв реализуется при стремящейся к нулю плотности популяции хищника, а предельно острая конкуренция – при неограниченно растущей плотности популяции хищников. Для промежуточных плотностей популяции хищников принимаем следующий вид зависимости:

$$B(\cdot, y) = by/(1 + \beta y), \quad (3.2.6)$$

где  $1/\beta$  – плотность популяции хищника, при которой его рацион вдвое меньше, чем в отсутствие конкуренции за жертв.

Возможны, разумеется, и другие способы описания конкуренции хищников за жертв, однако предлагаемый – прост, естествен и не противоречит экспериментальным данным. Форма записи (3.2.6) допускает следующую схематическую интерпретацию: при малых плотностях популяции хищники

Таблица 1

Наличие конкуренции	Тип трофической функции		
	I	II	III
Отсутствует	$bxy$	$\frac{bxy}{1 + \alpha x}$	$\frac{bx^2y}{1 + \alpha x^2}$
Присутствует	$\frac{bxy}{1 + \beta y}$	$\frac{bxy}{(1 + \alpha x)(1 + \beta y)}$	$\frac{bx^2y}{(1 + \alpha x^2)(1 + \beta y)}$

не мешают друг другу и добывают жертву независимо; при больших — хищники изымают из популяции жертвы максимально возможное при данной ее плотности количество жертвы, и дальнейший рост популяции хищников не ведет к увеличению суммарной добычи.

**В. Общий вид функции выедания.** Выше мы описали правдоподобные формы зависимости функции  $B(x, y)$  от каждого из аргументов при фиксированных значениях второго аргумента. Как выглядит общая функция зависимости скорости выедания от плотностей популяций хищника и жертвы? Автору неизвестны специальные экспериментальные работы, посвященные исследованию взаимосвязи между эффектом насыщения хищника и эффектом конкуренции хищников за жертву. Косвенно на основе исследований В.С. Ивлева [43] можно предположить, что в довольно широком интервале плотностей популяции хищников и жертв эти эффекты можно считать независимыми. При этом функция  $B(x, y)$  имеет вид

$$B(x, y) = B(x, \cdot) \cdot B(\cdot, y). \quad (3.2.7)$$

Таким образом, суммируя соображения, высказанные выше относительно вида функции, описывающей зависимость скорости выедания жертвы хищником от плотности обеих популяций, можно сказать следующее: в нулевом приближении и в соответствии с классической схемой Вольтерра (3.1.1) функцию естественно считать линейной по обоим аргументам (билинейной). При уточнении вида функции в рассмотрение целесообразно включать: 1) насыщение хищника (II тип трофической функции по Холлингу); 2) нелинейный (квадратичный) характер зависимости скорости выедания от плотности популяции жертвы при малых ее значениях (при учете нелинейности насыщения хищника — III тип трофической функции по Холлингу); 3) конкуренцию хищников за жертв, т.е. снижение при фиксированной плотности популяции жертвы скорости выедания жертвы одним хищником при росте плотности популяции хищника.

Очевидно, что при этом первые два фактора относятся к зависимости скорости выедания от плотности популяций жертвы, а третий — от плотности популяции хищника.

Итак, в зависимости от учета тех или иных факторов функция  $B(x, y)$  может описываться одной из зависимостей, приведенных в табл. 1.

### 3.2.2. Размножение и смертность хищника

В.С. Ивлев [43] указывал, что вопрос о зависимости скорости роста популяции от условий ее питания очень сложен. Напомним, что в исходной модели (3.1.1) принято предположение о существовании постоянного коэффициента переработки потребляемой хищником пищи в собственную биомассу. Сохраним это предположение в качестве отправного, введя в рассмотрение лишь один дополнительный фактор. По аналогии с рассмотрением динамики численности изолированной популяции учтем, что при малых плотностях популяции хищника скорость размножения может лимитироваться не недостатком пищи, а нехваткой потенциальных брачных партнеров и потому может быть пропорциональной не самой плотности популяции, а квадрату плотности (см. разд. 2.1). В этом случае выражение для функции  $D(x, y)$  принимает вид

$$D(x, y) = \frac{dy}{N_y + y} \cdot B(x, y), \quad (3.2.8)$$

где  $N_y$  – плотность популяции хищника, при которой скорость размножения равна половине максимальной при условии избытка жертвы.

Смертность хищника в модели (3.1.1) принята постоянной, т.е. не зависящей от плотности его популяции. Дополним это предположение учетом конкуренции хищника за отличные от жертвы ресурсы. Выше при описании вида функции  $B(x, y)$  мы анализировали лишь характер конкуренции хищников за жертву. Однако в реальных условиях популяция хищников может лимитироваться недостатком не только пищи, но и множества других ограниченных ресурсов, например территории, пригодной для обитания и размножения. В этом случае по аналогии с описанием динамики изолированной популяции естественно учесть эффект конкуренции хищников, введя в уравнение для скорости изменения плотности популяции хищников отрицательный квадратичный член. Тогда функция  $C(y)$  принимает вид

$$C(y) = -cy - hy^2, \quad (3.2.9)$$

где  $h$  – коэффициент конкуренции хищника за отличные от жертвы ресурсы.

### 3.2.3. Перечень элементарных факторов

Итак, приняв в качестве нулевого приближения при описании динамики численности пары популяций, взаимодействующих по принципу хищник–жертва, классическую систему (3.1.1), мы рассмотрели последовательно набор дополнительных факторов. Перечислим их:

- 1) нелинейность (квадратичность) зависимости скорости размножения популяции жертвы от плотности при малых значениях плотности;
- 2) конкуренция в популяции жертв;
- 3) смертность жертв (при учете нелинейного характера размножения при малых плотностях популяции);
- 4) насыщение хищника;
- 5) нелинейный (квадратичный) характер зависимости скорости выедания хищниками жертв от плотности популяции жертвы при малых значениях плотности;

- 6) конкуренция хищников за жертв;
- 7) конкуренция хищников за отличные от жертвы ресурсы;
- 8) нелинейный (квадратичный) характер зависимости скорости размножения хищника от плотности популяции при малых значениях плотности.

Введение в модель и рассмотрение динамических эффектов, связанных с каждым отдельно взятым фактором, с математической точки зрения означает исследование некоторого однопараметрического возмущения системы (3.1.1). Одновременный учет пары каких-либо факторов соответствует двупараметрическому возмущению, и т.д. Таким образом, формально задача изучения совместного влияния перечисленных факторов и их сочетаний на динамику системы хищник–жертва подразумевает проведение полного качественного исследования 8-параметрического возмущения системы (3.1.1), т.е. системы, зависящей после приведения к безразмерному виду от девяти параметров. Однако понимаемая таким образом задача, предполагающая построение разбиения 9-мерного пространства параметров на области, соответствующие качественно различному поведению системы, не только нереалистична, но и бессмыслена. Результаты такого исследования с неизбежностью оказались бы необозримо громоздкими и недоступными для интерпретации. Поэтому мы пойдем по пути последовательного усложнения исследования и сначала проанализируем однопараметрические возмущения системы (3.1.1). Затем на основе полученных результатов дадим классификацию введенных в рассмотрение факторов, а после этого уточним, какие из двупараметрических и более сложных модификаций имеет смысл исследовать для полного понимания особенностей динамического поведения системы хищник–жертва.

### **3.3. ОДНОФАКТОРНЫЕ МОДИФИКАЦИИ МОДЕЛИ ВОЛЬТЕРРА**

Анализ однопараметрических модификаций системы (3.1.1), совпадающих или аналогичных интересующим нас, отчасти был проведен различными исследователями ранее, отчасти не представляет труда, поскольку нетривиальное равновесие всегда единственно, а его устойчивость однозначно определяется взаимным расположением нуль-изоклин [158]. Поэтому ограничимся тем, что выпишем соответствующие системы дифференциальных уравнений в исходной форме и в безразмерном виде и приведем схематические фазовые портреты. Заметим, что поскольку исходная система (3.1.2) в этом случае зависит от одного параметра, то все ее однофакторные модификации зависят от двух параметров.

#### **3.3.1. Нелинейность размножения, конкуренция и смертность жертв**

Учет фактора нелинейности размножения в популяции жертв дает систему

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \frac{ax^2}{N+x} - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy,\end{aligned}\tag{3.3.1}$$

где  $N$  – плотность популяции жертвы, при которой скорость размножения

Рис. 3.3.1. Фазовый портрет системы (3.3.1)

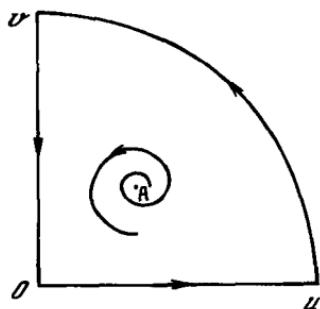
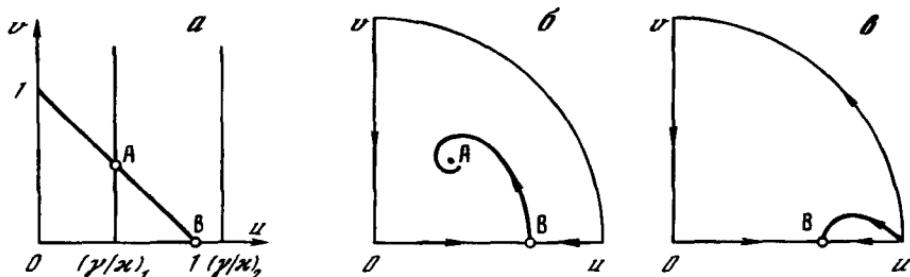


Рис. 3.3.2. Два варианта взаимного расположения нуль-изоклинов (а) и фазового портрета (б, в) системы (3.3.4)



составляет половину максимальной. Замена  $t = \tau/a$ ,  $x = Nu$ ,  $y = \frac{a}{b} v$  приводит систему (3.3.1) к виду

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \frac{u^2}{1+u} - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \kappa uv,\end{aligned}\tag{3.3.2}$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $\kappa = dN/a$ .

На фазовом портрете системы (3.3.2) при любых значениях параметров внутри первого квадранта имеется одно неустойчивое равновесие A (рис. 3.3.1). Все траектории представляют собой разматывающиеся спирали, притягивающиеся к бесконечно удаленному "треугольному" предельному циклу.

Учет конкуренции жертв приводит к системе

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax \frac{K-x}{K} - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy,\end{aligned}\tag{3.3.3}$$

которая заменой  $t = \tau/a$ ,  $x = Ku$ ,  $y = \frac{a}{b} v$  переводится в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1-u) - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \kappa uv.\end{aligned}\tag{3.3.4}$$

Возможны два варианта взаимного расположения нуль-изоклинов и соответственно два варианта фазового портрета системы (рис. 3.3.2). При

$\gamma/k < 1$  имеется устойчивое равновесие А { $u = \gamma/k$ ;  $v = 1 - \gamma/k$ } внутри первого квадранта и седло В { $u = 1$ ,  $v = 0$ } на оси абсцисс (см. рис. 3.3.2, б). При увеличении значения  $\gamma/k$  равновесия А и В сближаются, сливаясь при  $\gamma/k = 1$  и образуя устойчивый седлоузел с узловым сектором в первом квадранте. При дальнейшем увеличении  $\gamma/k$  точка равновесия А уходит в отрицательную область, а В становится устойчивым узлом (см. рис. 3.3.2, в).

Это означает, что в случае, когда внутривидовая конкуренция в популяции жертв сильна, т.е. ее ресурсы сильно ограничены, популяция жертв не в состоянии "прокормить" хищника и популяция хищника обречена на вымирание при любом исходном состоянии системы.

Заметим, что здесь и везде в дальнейшем, говоря о равновесиях системы, мы не будем останавливаться на различии между узлом и фокусом (если только обратное не оговорено особо), обращая внимание лишь на топологический характер равновесия.

Как следует из рассмотрения, проведенного в разд. 2.1, учет смертности жертв не меняет вида системы (3.1.1) в отсутствие предположения о нелинейном характере размножения жертв при малой плотности популяции.

### 3.3.2. Насыщение хищника (второй тип трофической функции)

Учет этого фактора приводит к системе

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - \frac{bxy}{1 + Ax}, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dxy}{1 + Ax},\end{aligned}\tag{3.3.5}$$

которая заменой  $t = \tau/a$ ,  $x = \frac{a}{d} u$ ,  $y = \frac{a}{b} v$  переводится в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{uv}{1 + \alpha u}, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{uv}{1 + \alpha u}.\end{aligned}\tag{3.3.6}$$

Из уравнений нуль-изоклин ( $\dot{u} = 0$ ,  $v = 1 + \alpha u$ ;  $\dot{v} = 0$ ,  $u = \gamma/(1 - \alpha\gamma)$ ) видим, что внутри первого квадранта равновесие существует лишь при  $\alpha\gamma < 1$ . Этот формальный результат допускает естественную интерпретацию. Действительно, максимальная скорость прироста популяции хищника при избытке жертвы составляет  $1/\alpha$ . Соответственно при  $\alpha\gamma > 1$  производная  $\dot{y} < 0$  для любых значений переменных, нетривиального равновесия не существует и популяция хищника обречена на вымирание. При  $\alpha\gamma < 1$  равновесие внутри первого квадранта существует, но всегда неустойчиво. Фазовый портрет системы при различных значениях параметров представлен на рис. 3.3.3.

Обратим внимание на одну особенность поведения системы в бесконечно удаленной части плоскости. При  $\alpha = 0$  система консервативна, ее траектории – замкнутые линии. При  $1/(1 + \gamma) > \alpha > 0$  (см. рис. 3.3.3, а) равновесие

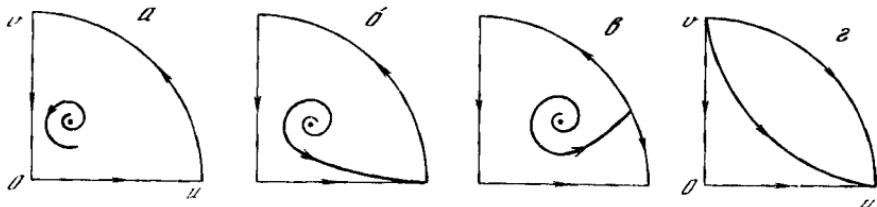


Рис. 3.3.3. Варианты фазового портрета системы (3.3.6) при  $\alpha\gamma < 1$  (a–c) и  $\alpha\gamma > 1$  (d)

становится неустойчивым, а бесконечно удаленный предельный цикл — притягивающим. Это означает, что происходят колебания плотности популяций жертвы и хищника с неограничено возрастающей амплитудой. На каждом пике численности хищник как бы "нагоняет" в популяционном смысле жертву и возвращает плотность ее популяции после каждого пика в область все меньших значений.

Однако при дальнейшем росте  $\alpha$  поведение системы на бесконечности меняется. При  $\alpha = 1/(1 + \gamma)$  точка, соответствующая "концу" абсциссы, становится седлоузлом (рис. 3.3.3, б), а при  $\alpha > 1/(1 + \gamma)$  — глобально притягивающим бесконечно удаленным узлом, отцепляя от себя седло "верх" по экватору сферы Пуанкаре (рис. 3.3.3, в). Интерпретируем этот фазовый портрет следующим образом. Рост параметра отвечает уменьшению биотического потенциала хищника, т.е. максимально возможной скорости прироста его популяции. При  $\alpha > 1/(1 + \gamma)$  и при больших плотностях популяции жертвы хищник оказывается не в состоянии ее "настигнуть" и вернуть в область малых плотностей. В результате плотность популяции жертвы монотонно и неограниченно растет. Плотность популяции хищника при этом также увеличивается. Подобный эффект популяционного ускользания жертвы от хищника ранее был описан для совсем иной модели [166].

### 3.3.3. Нелинейный характер выедания хищником жертвы при малых плотностях популяции жертвы

Характер взаимодействия между хищником и жертвой, описываемый трофической функцией третьего типа, характеризуется двумя особенностями: во-первых, нелинейным ростом абсолютной скорости выедания хищником жертвы с ростом плотности популяции жертвы и, во-вторых, рассмотренным только что эффектом насыщения хищника. Система

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax - \frac{bx^2y}{1+Px}, \\ \dot{y} &= cy + \frac{dx^2y}{1+Px}, \end{aligned} \quad (3.3.7)$$

где  $P$  — величина, обратная плотности популяции жертвы, описывает квадратичный характер зависимости скорости выедания жертвы хищником при малой плотности популяции жертвы и асимптотически переходит в исходную систему (3.3.1) при больших плотностях популяции жертвы.

Замена  $t = \tau/a$ ,  $x = \sqrt{aP/d}u$ ,  $y = \frac{\sqrt{adP}}{b}v$  переводит систему (3.3.7) в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{u^2 v}{1 + \alpha u}, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{u^2 v}{1 + \alpha u},\end{aligned}\quad (3.3.8)$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $\alpha = \sqrt{a/Pd}$ .

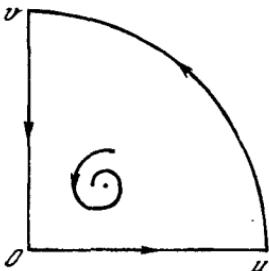


Рис. 3.3.4. Фазовый портрет систем (3.3.8) и (3.3.10) при  $\beta < 1$  (при  $\beta > 1$  нетривиальное равновесие отсутствует и фазовый портрет аналогичен изображенному на рис. 3.3.3, 2)

Нетривиальное равновесие всегда существует и при любых значениях параметров устойчиво (рис. 3.3.4).

### 3.3.4. Конкуренция хищника за жертву и за отличные от жертвы ресурсы

Конкуренция хищника за жертву учитывается системой

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - \frac{bxy}{1 + By}, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dxy}{1 + By},\end{aligned}\quad (3.3.9)$$

которая заменой  $t = \tau/a$ ,  $x = \frac{a}{d}u$ ,  $y = \frac{a}{b}v$  приводится к виду

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{uv}{1 + \beta v}, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{uv}{1 + \beta v},\end{aligned}\quad (3.3.10)$$

где  $\beta = aB/b$ .

При  $\beta < 1$  нетривиальное равновесие существует и устойчиво. (Фазовый портрет аналогичен изображенному на рис. 3.3.4). По мере роста параметра  $\beta$  равновесные численности популяций хищника и жертвы растут. Неравенство  $\beta > 1$  отвечает ситуации, когда скорость роста популяции жертвы всегда, при любой сколь угодно большой плотности популяции

хищника, большие скорости выедания. Популяция жертвы неограниченно растет, нетривиальное равновесие отсутствует.

Учет конкуренции хищника за отличные от жертвы ресурсы приводит к системе

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy - hy^2.\end{aligned}\quad (3.3.11)$$

Заметим, что умножение обоих уравнений (3.3.9) на  $(1 + By)$  (что эквивалентно соответствующей замене масштаба времени) приводит их к виду

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - (b - aB)xy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy - Bcy^2,\end{aligned}\quad (3.3.12)$$

с точностью до обозначений параметров совпадающему с выражениями (3.3.11). Это означает, что системы (3.3.9) и (3.3.11) качественно эквивалентны. Поэтому фазовый портрет системы (3.3.11) также тождествен изображенному на рис. 3.3.4.

### 3.3.5. Нелинейность размножения хищника при малой плотности популяции

Учет этого фактора приводит к системе

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{y}{N+y} \cdot dxy,\end{aligned}\quad (3.3.13)$$

которую замена  $t = \tau/a$ ,  $x = \frac{aN}{d}u$ ,  $y = \frac{a}{b}v$  переводит в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{uv^2}{1+vv},\end{aligned}\quad (3.3.14)$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $v = a/bN$ . Уравнения нуль-изоклин:  $\dot{u} = 0, v = 1$ ;  $\dot{v} = 0, u = \gamma(1 + vv)/v$ . Нетривиальное равновесие всегда существует и неустойчиво. Все траектории уходят на бесконечность. Фазовый портрет аналогичен изображенному на рис. 3.3.1.

### 3.3.6. Классификация элементарных факторов

Проведенное рассмотрение позволяет сделать следующее заключение. Модификация системы Вольтерра (3.2.1) с учетом одного из перечисленных в предыдущем разделе факторов приводит к тому, что единственное равновесие, соответствующее "нейтрально устойчивому" (более строго – устойчивому, но не асимптотически устойчивому) сосуществованию популяций хищника и жертвы в системе (3.2.1), либо приобретает устойчивость и становится глобально притягивающим, либо, напротив, теряет устойчивость, и тогда все траектории уходят на бесконечность. Это позволяет разделить рассмотренные факторы на стабилизирующие равновесие и дестабилизирующие его.

**Стабилизирующие факторы:** конкуренция жертв, конкуренция хищников за жертву и за отличные от жертвы ресурсы, нелинейность функции выедания хищником жертвы при малой плотности популяции жертв.

**Дестабилизирующие факторы:** нелинейности размножения популяций жертвы и хищника при малой плотности, насыщение хищника.

Нетрудно показать, что одновременный учет двух или более только стабилизирующих факторов или только дестабилизирующих факторов не приводит к новым эффектам: новые состояния равновесия не появляются и комбинация стабилизирующих факторов всегда влечет за собой устойчивость единственного равновесия, а комбинация дестабилизирующих факторов – его неустойчивость. Поэтому интерес представляет лишь исследование комбинаций стабилизирующих и дестабилизирующих факторов, к которому мы и переходим.

### **3.4. ДВУФАКТОРНЫЕ МОДИФИКАЦИИ СИСТЕМЫ ВОЛЬТЕРРА**

Сделаем некоторые предварительные замечания. Исходная система (3.1.1) после перехода к безразмерному виду (3.1.2) зависит от одного параметра  $\gamma$  и при любых его значениях остается консервативной.

Учет отдельно взятых факторов, влияющих на динамику плотности популяций хищника и жертвы, проведенный в предыдущем разделе, приводит к однопараметрическим модификациям исходной системы (3.1.2), т.е. к системам, зависящим от двух параметров. Можно было бы ожидать существования на плоскости этих двух параметров линий, соответствующих бифуркациям коразмерности один и разделяющих плоскость параметров на области, отвечающие различному качественному поведению системы. Однако проведенное выше исследование показало, что качественное поведение таких систем либо остается единообразным при любых значениях параметров, либо претерпевает качественные изменения при некоторых значениях "возмущающего" параметра, по-прежнему оставаясь независимым от значения параметра  $\gamma$  в исходной системе (3.1.2).

Одновременный попарный учет противоположно направленных – стабилизирующих и дестабилизирующих – факторов приводит к двупараметрическим модификациям системы (3.1.2), или к системам, зависящим от трех параметров. Разбиение трехмерного параметрического пространства на области, соответствующие качественно различному динамическому поведению системы, – задача, вообще говоря, не простая. Поэтому при построении трехпараметрических портретов в дальнейшем будем считать параметры неравноправными и исследовать структуру двупараметрического портрета системы в "возмущающих" параметрах при различных фиксированных значениях параметра  $\gamma$ , "унаследованного" от исходной системы (3.2.1). Более точно это означает намерение строить портрет системы в виде однопараметрического семейства двупараметрических срезов, проведенных параллельно одной из координатных плоскостей пространства, а именно срезов  $\gamma = \text{const}$ .

Далее, анализируя каждую конкретную систему, мы будем по возможности придерживаться следующей последовательности изложения:

- 1) запись исходного вида системы и обезразмеривание;

- 2) математическое исследование системы;
- 3) описание полученных параметрического и фазовых портретов;
- 4) описание динамических режимов, реализующихся в системе, и реакции системы на возмущения динамических переменных;
- 5) описание эволюции динамических режимов при изменении значений параметров, в частности при переходе параметров через бифуркационные значения;
- 6) экологическая интерпретация результатов исследования.

Перейдем к исследованию конкретных систем, учитывающих попарное влияние стабилизирующих и дестабилизирующих факторов на вольтерровскую систему (3.1.2).

### 3.4.1. Конкуренция жертв и насыщение хищника

Учет этих факторов приводит к системе

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax \frac{K - x}{K} - \frac{bxy}{1 + Ax}, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dxy}{1 + Ax}.\end{aligned}\quad (3.4.1)$$

Уравнения (3.4.1) представляют собой частный случай системы, предложенной Розенцвейгом и Мак-Артуром [158]. Существование устойчивого предельного цикла в этой модели при некоторых значениях параметров было практически одновременно установлено в работах [119, 144, 162]. Позднее та же система была исследована в работе [131]. Из соображений единства изложения проведем ее исследование в используемой в настоящей работе параметризации.

Замена  $t = t/a$ ,  $x = \frac{c}{d} u$ ,  $y = \frac{a}{b} v$  переводит систему (3.4.1) в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{uv}{1 + \alpha u} - \epsilon u^2, \\ \dot{v} &= \gamma v \left(1 - \frac{u}{1 + \alpha u}\right),\end{aligned}\quad (3.4.2)$$

где  $\alpha = A c/d$ ,  $\epsilon = c/Kd$ ,  $\gamma = c/a$ . Уравнения нуль-изоклин:  $\dot{u} = 0$ ,  $v = (1 + \alpha u)(1 - \epsilon u)$ ;  $\dot{v} = 0$ ,  $u = 1/(1 - \alpha)$ . Из рис. 3.4.1, а легко устанавливается область существования нетривиального равновесия: условие пересечения нуль-изоклин в первом квадранте, очевидно, имеет вид  $\alpha + \epsilon < 1$ . Область неустойчивого равновесия задается условием расположения вертикальной изоклины  $\dot{v} = 0$  левее максимума изоклины  $\dot{u} = 0$ ;  $\epsilon < \alpha(1 - \alpha)/(1 + \alpha)$ . Соответствующие линии на плоскости  $\{\alpha, \epsilon\}$  определяют параметрический портрет системы (см. рис. 3.4.1, б). Первая ляпуновская (третья фокусная) величина [28] при всех значениях параметров положительна. Это означает, что при переходе значений параметров из области 2 в область 3 равновесие теряет устойчивость с рождением вокруг него устойчивого предельного цикла. Заметим, что качественное поведение системы (3.4.2)

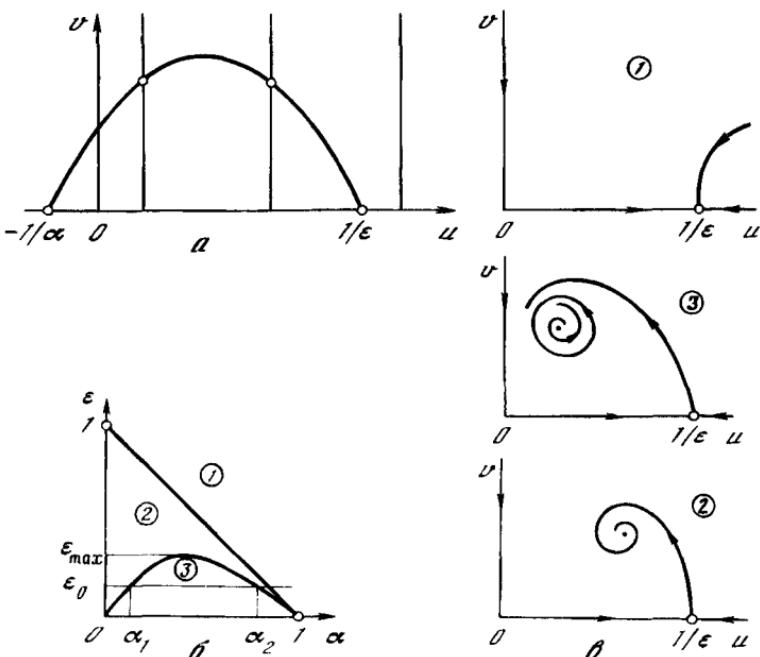


Рис. 3.4.1. Три варианта взаимного расположения нуль-изоклинов (а), параметрический (б) и фазовые (в) портреты системы (3.4.2). Здесь и везде в дальнейшем нумерация областей параметрического портрета отвечает нумерации фазовых портретов

не зависит от значений параметра  $\gamma$ . Полный набор фазовых портретов системы изображен на рис. 3.4.1, в.

Подведем итог проведенного исследования. Анализ совместного действия стабилизирующего (конкуренция жертв) и дестабилизирующего (насыщение хищника) факторов показывает, что на плоскости параметров, характеризующих интенсивность этих факторов, существуют область устойчивого равновесия [выше линии, называемой линией нейтральности,  $\epsilon = \alpha(1 - \alpha)/(1 + \alpha)$ ], где доминирует первый фактор, и область неустойчивого равновесия (ниже линии нейтральности), где существование популяций хищника и жертвы возможно лишь в автоколебательном режиме. Можно сказать, что постепенное ослабление действия стабилизирующего фактора (уменьшение  $\epsilon$ ) может приводить к потери устойчивости равновесия с мягким рождением автоколебаний.

Заметим, что если конкуренцию жертв можно считать безусловно стабилизирующим фактором, то фактор насыщения хищника при анализе их совместного действия назвать безусловно дестабилизирующим уже нельзя. Действительно, рассмотрим изменения, происходящие с фазовым портретом при движении по параметру  $\alpha$  при фиксированном значении  $\epsilon_0 < \epsilon_{max} \approx 0,17$  (см. рис. 3.4.1, б). При малых значениях  $\alpha < \alpha_1$  равновесие устойчиво. По мере увеличения  $\alpha$  значение параметра пересекает критическую величину  $\alpha_1$  и на фазовом портрете рождается малый устойчивый предельный цикл, что отвечает мягкому режиму возбуждения автоколебаний. С дальнейшим ростом  $\alpha$  размер предельного цикла сначала увеличи-

вается, но затем, достигнув максимального значения, начинает уменьшаться. В момент, когда  $\alpha$  пересекает критическое значение  $\alpha = \alpha_2$ , предельный цикл стягивается в точку и равновесие снова становится устойчивым. Таким образом, увеличение значения параметра  $\alpha$ , характеризующего интенсивность насыщения хищника, может приводить как к потере равновесием устойчивости, так и к ее приобретению.

### 3.4.2. Конкуренция жертв и нелинейность размножения популяции жертв при малых плотностях популяции

Одновременный учет действия этих факторов приводит к системе [24, 25]

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \frac{ax^2}{N+x} - \frac{K-x}{K} - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy,\end{aligned}\tag{3.4.3}$$

которую замена  $t = \tau/a$ ,  $x = Ku$ ,  $y = \frac{a}{b}v$  переводит в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \frac{u^2(1-u)}{n+u} - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma v(m-u),\end{aligned}\tag{3.4.4}$$

где  $n = N/K$ ,  $m = c/dK$ ,  $\gamma = dK/a$ .

Заметим, что в этом случае и иногда в дальнейшем нам удобно применять замену переменных, при которой в роли параметра обезразмеренной системы выступает равновесное значение  $u = m$ . Вообще следует сказать, что систему, зависящую от нескольких параметров, можно обезразмеривать различными способами, приходя к различным параметрическим видам записи окончательной системы. Формально все способы обезразмеривания равноправны, однако с точки зрения удобства исследования системы, а главное, естественности интерпретации результатов, некоторые способы оказываются явно более предпочтительными. Однозначных рецептов при этом не существует. Выбор параметризации системы в значительной степени — дело интуиции исследователя.

Нуль-изоклины системы (3.4.4) описываются уравнениями

$$\dot{u} = 0, v = \frac{u(1-u)}{n+u}; \dot{v} = 0, u = m.$$

Два варианта их взаимного расположения представлены на рис. 3.4.2, а. На параметрическом портрете  $\{m, n\}$  системы существуют по меньшей мере две бифуркационные линии (3.4.2, б). Одна из них ( $m = 1$ ) соответствует отщеплению от седлоузла АВ устойчивого узла А внутрь первого квадранта. Вторая, отвечающая значениям параметров, при которых вертикальная нуль-изоклина  $\dot{v} = 0$  проходит через максимум нуль-изоклины  $\dot{u} = 0$ , соответствует потери устойчивости равновесием А. Уравнение

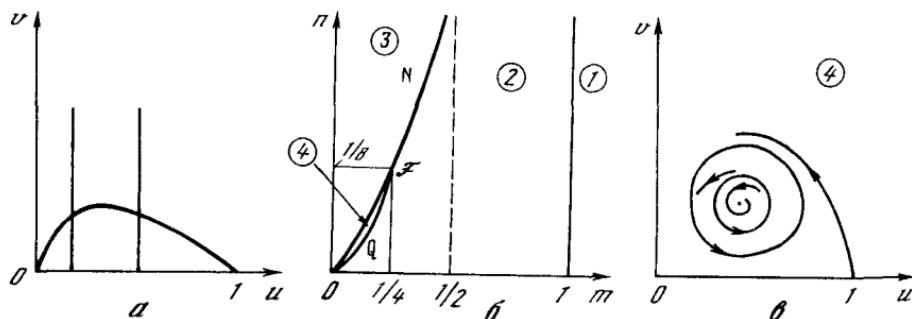


Рис. 3.4.2. Два варианта расположения нуль-изоклинов (а), параметрический (б) и фазовый (в) для области 4 портреты системы (3.4.4)

этой линии (нейтральности  $N$ ) задается условием

$$n = m^2 / (1 - 2m).$$

Рассмотрим возможные изменения в фазовом портрете при пересечении в пространстве параметров  $\{m, n\}$  линии  $N$ . Известно, что при этом фокус  $A$  теряет устойчивость. Это может происходить двумя способами. Во-первых, на фазовом портрете может рождаться малый устойчивый предельный цикл и, во-вторых, стягиваясь в точку, "умирать" малый неустойчивый предельный цикл. Рассмотрим, что происходит в системе (3.4.4), вычисляя третью фокусную величину  $L_1$  на линии нейтральности равновесия [28]. Для уравнений (3.4.4) значение  $L_1$  задается выражением

$$L_1 = - \frac{\pi}{4} \frac{(1 - 2m)(4m - 1)}{m(1 - m)^2},$$

положительным выше точки  $\mathcal{F}$   $\left\{ m = \frac{1}{4}, n = \frac{1}{8} \right\}$  на линии нейтральности и

отрицательным ниже ее. Таким образом, при пересечении в пространстве параметров линии нейтральности выше этой точки на фазовом портрете системы рождается малый устойчивый предельный цикл. При пересечении же линии нейтральности справа налево ниже  $n = 1/8$  на фазовом портрете стягивается в точку малый неустойчивый предельный цикл. Это с необходимостью означает существование на параметрическом портрете еще одной бифуркационной кривой  $Q$ , лежащей между линией нейтральности и вертикалью  $m = 1$ . Такой кривой является линия бифуркации рождения пары циклов из сгущения траекторий или, другими словами, линия бифуркации кратных циклов. Один ее конец находится в точке  $\mathcal{F}$  на линии нейтральности [10], второй – в начале координат параметрического портрета.

Линия  $Q$  кратных циклов является на плоскости параметров одной из границ области, отвечающей существованию на фазовом портрете двух вложенных друг в друга предельных циклов, из которых внешний устойчив. Второй границей этой параметрической области является линия нейтральности (см. рис. 3.4.2, б).

Отметим два существенных обстоятельства. Во-первых, качественный характер поведения системы (3.4.4) по-прежнему, как и всех ранее ис-

следованных систем, не зависит от значения параметра  $\gamma$ ; во-вторых, в отличие от ранее исследованных систем он не полностью определяется взаимным расположением нуль-изоклины: положение вертикальной нуль-изоклины  $\dot{v} = 0$  правее максимума нуль-изоклины  $\dot{v} = 0$  может отвечать как глобальной устойчивости равновесия A (см. рис. 3.4.1, в, область 2), так и существованию на фазовом портрете пары устойчивых циклов (см. рис. 3.4.2, в). Фазовые портреты для областей 1, 2, 3 тождественны изображенным на рис. 3.4.1, в.

Рассмотрим, что происходит в системе при изменении значения параметра  $m$  для фиксированного значения  $n < 1/8$ . Пусть первоначально  $1 > m > 1/2$ . Тогда существует одно глобально притягивающее равновесие A. По мере уменьшения  $m$  в пространстве параметров пересекается линия кратных циклов, но это никак не сказывается на локальной устойчивости равновесия A и остается незамеченным для наблюдателя, следящего за состоянием равновесия системы. Изменяется лишь область притяжения равновесия: она становится ограниченной внутренним, неустойчивым предельным циклом. При этом любое достаточно сильное возмущение выводит систему за границу области притяжения равновесия и переводит в режим автоколебаний.

По мере дальнейшего уменьшения  $m$  уменьшается и область притяжения A. В момент, соответствующий пересечению в пространстве параметров линии нейтральности, область притяжения A стягивается в точку. Равновесие A при этом теряет устойчивость, и траектории системы накручиваются изнутри на "большой" предельный цикл. Происходит жесткое возбуждение автоколебаний.

При движении по параметру в обратном направлении наблюдатель, следящий за автоколебательным режимом, напротив, не замечает пересечения значением параметра линии нейтральности. Предельный цикл при этом продолжает существовать и остается устойчивым. При дальнейшем увеличении  $m$  в момент, когда значение  $m$  пересекает линию кратных циклов, происходит "жесткий срыв" автоколебаний, они становятся затухающими и система приходит в состояние равновесия.

Для экологических приложений важное значение может иметь характерное для жесткого режима возбуждения автоколебаний явление гистерезиса. При движении по параметру в прямом и обратном направлениях *одинаковым* значением параметра могут соответствовать *разные* режимы функционирования экосистемы. Другими словами, восстановление условий существования системы не гарантирует восстановления режима ее функционирования.

Заметим, что в физике термин "жесткий режим возбуждения автоколебаний" часто употребляется в двух тесно связанных, но все же различных значениях. В физическом смысле жестким режимом возбуждения автоколебаний называется ситуация, когда на фазовом портрете системы существует устойчивое равновесие, область притяжения которого ограничена неустойчивым предельным циклом, заключенным, в свою очередь, в устойчивый предельный цикл (см. рис. 3.4.4, в). При малых возмущениях равновесие системы в процессе затухающих колебаний восстанавливается, а при достаточно больших возмущениях система переходит в автоколебательный режим.

В параметрическом смысле жестким возбуждением автоколебаний называется описанный выше процесс возникновения в системе автоколебаний сразу "большой" (т. е. конечной, а не бесконечно малой) амплитуды при пересечении параметром критического значения. В экологических приложениях полезны оба эти понятия. Какое именно имеется в виду, обычно ясно из контекста.

Впервые на возможность существования нескольких вложенных друг в друга предельных циклов в модели хищник–жертва указывал Колмогоров [135]. Мэй [144, 145] считал, однако, что в этой системе может реализовываться либо устойчивое равновесие, либо устойчивый предельный цикл. Альбрехт и другие авторы работ [100, 101] сформулировали требования на вид входящих в модель хищник–жертва функций, обеспечивающих одновременное существование устойчивого и неустойчивого циклов, однако не дали экологической интерпретации этих требований.

В экологических моделях жесткий режим возбуждения автоколебаний был обнаружен в работах [84, 85] для исследованной выше системы и в работе [121] для системы, с трудом допускающей экологическую интерпретацию.

Основной результат исследования системы (3.3.4) состоит в том, что комбинация стабилизирующего и дестабилизирующего факторов может приводить как к мягкому, так и к жесткому режимам возбуждения автоколебаний в системе хищник–жертва.

### 3.4.3. Нелинейность выедания хищником жертвы при малой плотности популяции жертвы и насыщение хищника (третий тип трофической функции)

При анализе трофических функций для различных типов функциональной реакции хищника на жертву указывалось, что трофическую функцию для третьего типа реакции естественно записывать в виде

$$b(x) = bx^2 / (1 + A_1x + A_2x^2).$$

Возможна и упрощенная запись функции в предположении  $A_1 = 0$ .

Таким образом, рассмотрим систему

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a x - \frac{bx^2 y}{1 + Ax^2}, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dx^2 y}{1 + Ax^2}. \end{aligned} \tag{3.4.5}$$

После замены  $t = \tau/a$ ,  $x = \frac{b}{d}u$ ,  $y = \frac{ad}{b^2}v$  получаем

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u - \frac{u^2 v}{1 + au^2}, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{u^2 v}{1 + au^2}, \end{aligned} \tag{3.4.6}$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $a = Ab/d^2$ .

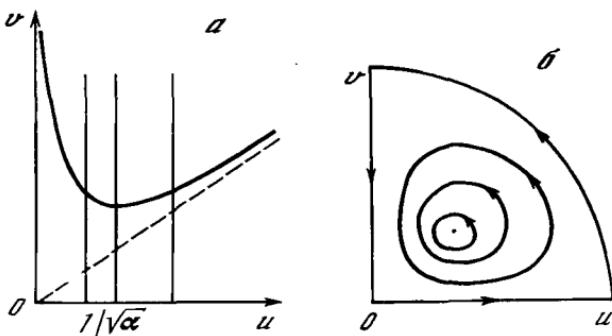


Рис. 3.4.3. Возможные варианты взаимного расположения нуль-изоклинов (а) и фазовый портрет (б) системы (3.4.6) при  $u_0 = 1/\sqrt{\alpha}$ , соответствующий прохождению нуль-изоклины  $v = 0$  через минимум нуль-изоклины  $\dot{u} = 0$

Уравнения нуль-изоклинов системы имеют вид

$$\dot{u} = 0, v = \frac{1 + au^2}{u}; \quad \dot{v} = 0, \quad u = \sqrt{\frac{\gamma}{1 - a\gamma}}.$$

При  $a\gamma > 1$  нетривиальных равновесий в положительном квадранте не существует:  $\dot{v} < 0$  при любых значениях переменных. При исследовании в качестве параметра удобно воспользоваться абсцессой равновесия  $u_0 = \sqrt{\gamma/(1-a\gamma)}$ . Тогда в соответствии с графическим критерием устойчивости равновесие локально устойчиво при  $u_0 < 1/\sqrt{\alpha}$  (рис. 3.4.3, а). Более того, построение функции Дюлака [28] в предложенной Шу [125] форме обнаруживает [25], что у системы при этом не существует предельных циклов, т. е. равновесие устойчиво глобально (см. тождественный портрет на рис. 3.3.4). Что происходит с фазовым портретом системы при переходе параметром  $u_0$  по мере его возрастания критического значения  $1/\sqrt{\alpha}$ ? Вычисление первой ляпуновской величины  $L_1$  не дает ответа на поставленный вопрос, поскольку оказывается, что в пространстве параметров  $(u_0, \alpha)$  на линии нейтральности  $u_0 = 1/\sqrt{\alpha}$  величина  $L_1 \equiv 0$ . (Параметрический портрет системы (3.4.6) тривиален — он состоит из одной линии  $u_0 = 1/\sqrt{\alpha}$  и потому на отдельный рисунок не вынесен.) Более того, А.И. Хибником [25] было установлено, что та же самая функция Дюлака позволяет доказать отсутствие циклов в системе (3.4.6) при  $u_0 > 1/\sqrt{\alpha}$ . Из этого следует, что равновесие А при  $u_0 > 1/\sqrt{\alpha}$  неустойчиво глобально — все траектории уходят на бесконечность (аналогично портрету на рис. 3.3.1). Это, в свою очередь, означает, что на линии нейтральности система консервативна (см. рис. 3.4.3, б).

Таким образом, можно сказать, что при пересечении параметром  $u_0$  критического значения в системе происходит не локальная, а глобальная перестройка фазового портрета. В физических терминах это можно назвать жестким параметрическим возбуждением из глобально устойчивого равновесия автоколебаний бесконечно большой амплитуды.

Остановимся на полученном результате подробнее. Выше было сказано, что в случае общего положения линия нейтральности отвечает бифуркации коразмерности один и ее пересечение в пространстве параметров отве-

чает рождению (гибели) на фазовом портрете малого предельного цикла. Подчеркнем слова "в случае общего положения". В этом случае первая ляпуновская величина  $L_1$  обращается в нуль, вообще говоря, лишь в отдельных точках линии нейтральности. Однако при конкретной параметрической записи системы может оказаться, например, что  $L_1 \equiv 0$  на всей линии нейтральности. В случае системы (3.4.6), более того, на линии нейтральности тождественно обращается в нуль не только первая, но и вся бесконечная последовательность ляпуновских величин более высоких порядков. Это означает, что бифуркация условной коразмерности один, соответствующая выполнению одного условия типа равенства, накладываемого на параметры конкретной системы, может в действительности в силу системы отвечать коразмерности более высокого порядка. В случае системы (3.4.6) выполнение равенства  $u_0 = 1/\sqrt{a}$  формально отвечает бифуркации бесконечно большой коразмерности.

Фактически мы уже встречались с этой ситуацией в разд. 3.3. при анализе однопараметрических модификаций исходной модели (3.1.2). Система (3.1.2) является консервативной, поэтому каждый раз обращение в нуль "возмущающего" параметра формально отвечает бифуркации бесконечно высокой коразмерности. Содержательно эта ситуация в отличие от рассмотренной в настоящем пункте не представляет большого интереса, так как соответствующие бифуркационные значения параметров лежат каждый раз на границе области значений, имеющих биологический смысл.

Интерпретируем полученный результат. Система (3.4.6) описывает динамику пары популяций хищник–жертва при третьем типе функциональной реакции хищника на плотность популяции жертвы. Этот тип реакции учитывает одновременно существование двух факторов, один из которых – квадратичная зависимость скорости выедания от плотности популяции жертвы – является стабилизирующим, а второй – насыщение хищника – дестабилизирующим. Результат исследования уравнений (3.4.6) состоит в том, что преобладающая роль того или иного фактора приводит к глобальной стабилизации или соответственно дестабилизации равновесия.

#### 3.4.4. Конкуренция хищника за отличные от жертвы ресурсы и насыщение хищника

Система, учитывая одновременное действие стабилизирующего фактора конкуренции хищника за отличные от жертвы ресурсы и дестабилизирующего фактора насыщения хищника, описываемого вторым типом функциональной реакции хищника на плотность популяции жертв, имеет вид [12]

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy/(1 + Ax), \\ \dot{y} &= -cy + dxy/(1 + Ax) - ey^2.\end{aligned}$$

Замена  $t = \tau/a$ ,  $x = \frac{a}{d}u$ ,  $y = \frac{a}{b}v$  переводит эту систему в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - uv/(1 + au), \\ \dot{v} &= -\gamma v + uv/(1 + au) - \delta v^2,\end{aligned}\tag{3.4.7}$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $a = Aa/d$ ,  $\delta = ea/b$ .

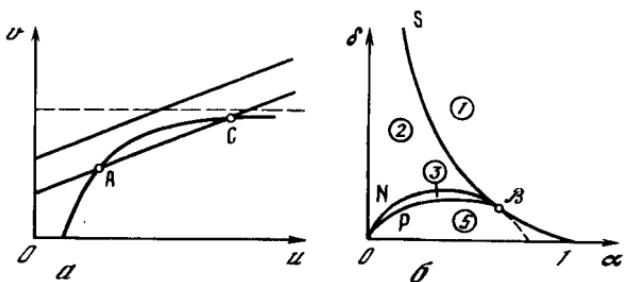


Рис. 3.4.4. Два варианта взаимного расположения нуль-изоклин (а) и параметрический портрет (б) системы (3.4.8)

Воспользуемся приемом, предложенным во введении к разделу 3.4, и сначала исследуем уравнения (3.4.7) при  $\gamma = 1$ , а затем рассмотрим эволюцию двупараметрического портрета  $\{a, \delta\}$  при изменении параметра  $\gamma$ .

Таким образом, рассмотрим систему

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - uv/(1+av), \\ \dot{v} &= -v + uv/(1+av) - \delta v^2.\end{aligned}\quad (3.4.8)$$

Уравнения нуль-изоклин имеют вид

$$\dot{u} = 0, v = 1 + au; \quad \dot{v} = 0, v = \frac{(1-a)u - 1}{\delta(1+au)}.$$

При  $a > 1$  при любых значениях переменных  $\dot{v} < 0$ .

Описание и интерпретация поведения такой системы даны при исследовании уравнений (3.3.6).

При  $a < 1$  либо равновесий в первом квадранте нет вовсе, либо имеются два равновесия А и С (рис. 3.4.4, а).

Графический критерий, до сих пор использовавшийся для определения характера локальной устойчивости нетривиальных равновесий, в отношении системы (3.4.8) неприменим. Кроме того, это первая из исследуемых нами систем, в которой реализуется больше одного нетривиального равновесия.

Линеаризация уравнений (3.4.8) в окрестности точки показывает, что С – седло при любых значениях параметров, а А – неседло (т. е. узел или фокус) и в зависимости от значений параметров может быть устойчивым или неустойчивым.

Условие

$$\delta = (1-a)^2/4a \quad (3.4.9)$$

отвечает касанию нуль-изоклин и является уравнением линии, разделяющей на плоскости параметров  $\{a, \delta\}$  области, для которых на фазовом портрете равновесий нет вовсе или имеется пара равновесий (см. рис. 3.4.4, б). Оно соответствует бифуркации коразмерности один слияния и "аннигиляции" двух равновесий: седла С и узла А. Таким образом, выражение (3.4.9) является также условием существования на фазовом портрете системы вырожденной особой точки типа "седлоузел". Здесь и в даль-

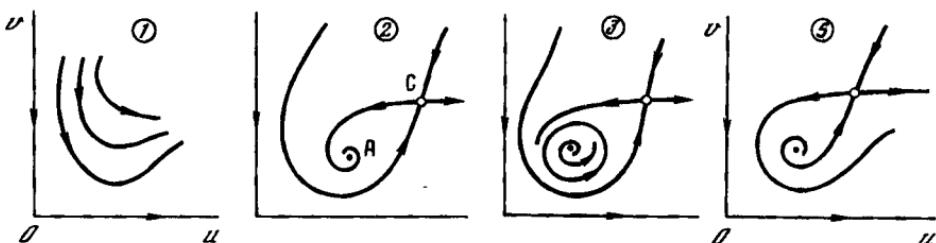


Рис. 3.4.5. Грубые фазовые портреты системы (3.4.8)

нейшем линию на параметрическом портрете, отвечающую существованию седлоузла на фазовом портрете системы, будем называть линией седлоузлов и обозначать буквой  $S$ .

Линеаризация системы (3.4.8) в окрестности точки  $A$  показывает, что на параметрическом  $\{a, \delta\}$  портрете системы существует линия, на которой обращается в нуль действительная часть пары комплексно сопряженных собственных значений системы — линия нейтральности  $N$  равновесия  $A$  (см. рис. 3.4.4, б). Линия нейтральности выходит из начала координат и касается линии седлоузлов  $S$  в точке  $\mathcal{B}$ .

При значениях параметров, лежащих выше линии  $N$ , равновесие  $A$  устойчиво, в противном случае — неустойчиво. Первая ляпуновская величина  $L_1 > 0$  на всей линии нейтральности. Таким образом, при пересечении в пространстве параметров линии  $N$  сверху вниз на фазовом портрете системы равновесие  $A$  теряет устойчивость с рождением малого устойчивого предельного цикла (рис. 3.4.5).

Параметрическая точка  $\mathcal{B}$  касания линии  $S$  и  $N$  отвечает бифуркации коразмерности два существования на фазовом портрете системы двукратно вырожденной точки — равновесия с двумя нулевыми собственными числами, или вырожденного седлоузла. Параметрическая окрестность этой точки и соответствующие фазовые портреты в случае общего положения исследованы в работах Богданова [31, 32], доказавшего, что в параметрическую точку касания линий нейтральности  $N$  и линий седлоузлов  $S$  входит еще одна бифуркационная линия. Это линия значений параметров, при которых на фазовом портрете системы одна из сепаратрис, выходящих из седла, совпадает с одной из сепаратрис, входящих в седло, образуя петлю сепаратрис, или сепаратрисный цикл (рис. 3.4.6, б). В этих же работах установлено взаимное расположение линий нейтральности  $N$  и линии петли сепаратрис в окрестности точки максимального вырождения. Линию петли сепаратрис обозначим буквой  $P$ .

На параметрическом портрете системы (3.4.8) линия  $P$  располагается ниже линии  $N$ . Один конец линии  $P$  входит в начало координат — в параметрическую точку, которая, как говорилось выше, формально отвечает бифуркации бесконечно большой коразмерности.

Нанесенные на плоскости  $\{a, \delta\}$  линии исчерпывают параметрический портрет системы. Нетрудно показать, что взаимное расположение бифуркационных линий остается одним и тем же при любых значениях  $\gamma$ . Заметим, что все четыре области имеют общую точку, а именно точку  $\mathcal{B}$ . Таким образом, бифуркационные события, происходящие в системе, мо-

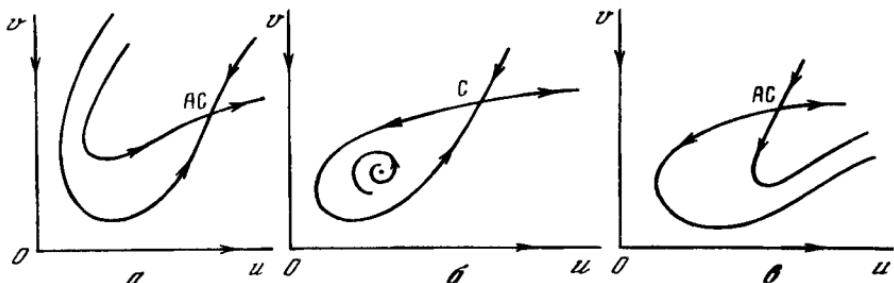


Рис. 3.4.6. Фазовые портреты системы (3.4.8) при значениях параметров на бифуркационных линиях

*a* – S (левее и выше точки  $\mathcal{B}$ ); *b* – P; *c* – S (правее и ниже точки  $\mathcal{B}$ )

гут быть описаны при движении в окрестности точки  $\mathcal{B}$  вокруг нее. Начнем с области 1 и будем двигаться вокруг точки  $\mathcal{B}$  в направлении против часовой стрелки (см. рис. 3.4.4, *б*).

При значениях параметров, лежащих в области 1, на фазовом портрете система равновесий в первом квадранте, как уже указывалось, не существует вовсе и все траектории уходят на бесконечность.

При пересечении в пространстве параметров линии седлоузлов S выше точки  $\mathcal{B}$  и переходе в параметрическую область 2 на фазовом портрете системы рождается устойчивый седлоузел AC (см. рис. 3.4.6, *а*), расщепляющийся затем на устойчивый узел A и седло C.

При продолжении движения по плоскости параметров в указанном направлении параметрическая точка пересекает не обозначенную на параметрическом портрете линию, отвечающую нетопологической перестройке равновесия A из узла в фокус (см. рис. 3.4.5, область 2).

Заметим, что на рис. 3.4.5, область 2, входящая в седло C сепаратриса является границей области притяжения устойчивого равновесия A и отделяет, таким образом, область начальных условий, из которых траектории системы притягиваются к A, от области начальных условий, из которых траектории уходят на бесконечность.

Следующая бифуркация, происходящая в системе, – это потеря устойчивости фокусом A при пересечении значениями параметров линии нейтральности N и переходе параметрической точки в область 3. Как указано выше, при этом вокруг равновесия A рождается малый устойчивый предельный цикл (см. рис. 3.4.5, область 3).

При значениях параметров, лежащих в области 3, входящая в седло C сепаратриса ограничивает область притяжения устойчивого предельного цикла, и в зависимости от начальных условий траектории системы либо наматываются на цикл, либо уходят на бесконечность.

При дальнейшем движении по параметру в указанном направлении цикл растет и наконец в момент, когда параметры системы принимают значения, лежащие на параметрической линии петли сепаратрисы, устойчивый предельный цикл на фазовом портрете "влипает" в петлю сепаратрисы (см. рис. 3.4.6, *б*). Затем значения параметров переходят в параметрическую область 5, и сепаратрисный цикл на фазовом портрете системы разрушается ("лопается") (см. рис. 3.4.5, область 5).

Изменения фазового портрета при пересечении значениями параметров линии Р имеют принципиальное значение: если при значениях параметров, лежащих в области 3, на фазовом портрете системы существует большая область начальных условий, при которых траектории системы сколь угодно долго оставались в конечной части плоскости, наматываясь на устойчивый предельный цикл, то для параметров области 5 все траектории системы при любых начальных условиях уходят на бесконечность.

События, происходящие при дальнейшем движении по параметру в том же направлении, большого значения не имеют, поскольку соответствующие перестройки фазового портрета не меняют основного – все траектории системы уходят на бесконечность.

Таким образом, описание параметрического и фазовых портретов завершено. Заметим, что хотя взаимное расположение линий N и Р a priori неизвестно, тем не менее сам факт существования параметрической линии петли сепаратрис и ее вхождения в параметрическую точку максимального вырождения  $\mathcal{B}$  очевиден: при движении по параметру вокруг точки  $\mathcal{B}$  без пересечения линии Р петли сепаратрис невозможно осуществить переход от фазового портрета при значениях параметров в области 2 к фазовому портрету при значениях параметров в области 5.

Перейдем к интерпретации полученных результатов. В зависимости от значений параметров и начальных условий в системе возможны три типа функционирования: неограниченное размножение популяции жертв и асимптотическая стабилизация плотности популяции хищника на уровне  $v = (1/a - 1)/\delta$ , устойчивое сосуществование популяций хищника и жертвы в стационарном режиме (равновесие А) и устойчивое сосуществование популяций хищника и жертвы в автоколебательном режиме – устойчивый предельный цикл.

При значениях параметров в областях 1 и 5 поведение системы не зависит от начальных условий: популяция жертвы всегда неограниченно размножается. При значениях параметров, лежащих в областях 2 и 3, фазовое пространство системы распадается на две части: область притяжения устойчивого равновесия или устойчивого предельного цикла и область притяжения бесконечно удаленной точки, соответствующая неограниченному размножению популяции жертвы.

Естественно интерпретировать область начальных условий, при которых система сколь угодно долго остается в конечной части плоскости, как область "нормального функционирования экосистемы", а границу этой области в фазовом пространстве – как "опасную" для нормального функционирования экосистемы границу.

Проиллюстрируем сказанное примером. Представим себе, что  $u$  и  $v$  – плотности популяций насекомых–вредителей леса и насекомоядных птиц, контролирующих численность вредителей. Тогда сосуществование обеих популяций в стационарном или автоколебательном режиме можно рассматривать как нормальное функционирование экосистемы, а неограниченное размножение вредителей – как катастрофу. В действительности, разумеется, размножение вредителей не может быть неограниченным, но здесь мы не будем на этом останавливаться, так как учет этого обстоятельства требует введения в модель дополнительных факторов, которые будут рассмотрены в дальнейшем.

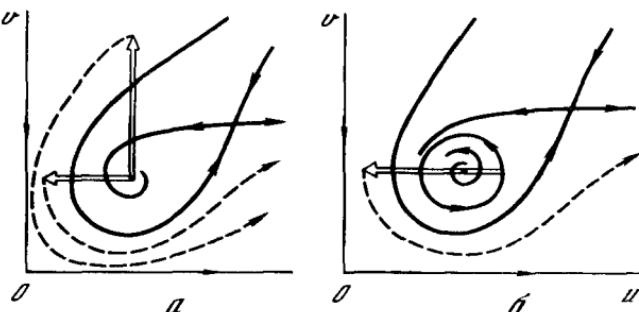


Рис. 3.4.7. При существовании хищника и жертвы в стационарном (а) и автоколебательном (б) режимах резкое снижение численности жертвы и увеличение численности хищника приводят к неограниченному росту популяции жертв

Итак, в рамках рассматриваемой модели границы области притяжения устойчивого равновесия или устойчивого цикла можно интерпретировать как фазовые границы области нормального функционирования экосистемы. Поэтому интересно понять, какого рода фазовые возмущения системы выводят ее за границы области нормального функционирования (рис. 3.4.7).

Для наглядности опишем ситуацию, используя терминологию приведенного выше примера. Пусть исходно популяции насекомых-вредителей и насекомоядных птиц находятся в равновесном состоянии. Тогда интуитивно понятно, что к катастрофе может привести однократное резкое уменьшение численности птиц (отстрел, отравление и т. п.). Ясно также, что катастрофическими последствиями может быть чревато резкое повышение численности вредителей, например, вследствие заноса извне.

Модель, однако, предсказывает и менее очевидные явления. Допустим, что равновесная численность вредителя представляется нам излишне высокой, и мы в некоторый момент времени ее резко снижаем, например посредством массированного применения инсектицидов. В модели содержится возможность катастрофических последствий такой акции (на рис. 3.4.7, а — стрелка влево и идущий из конца стрелки пунктир), т. е. получаем "контринтуитивный" эффект: резкое уменьшение количества насекомых влечет за собой гибель питающихся ими птиц, а затем "недобитая" часть популяции насекомых размножается, "ускользая" из-под контроля ослабленной популяции своих хищников.

Рассмотренная модель в силу своей предельной упрощенности не претендует, разумеется, на описание какой-либо конкретной экологической ситуации, но лишь обращает внимание на возможность контринтуитивных эффектов в реальных экосистемах. Любопытно, что сходное динамическое поведение было независимо описано в модели совсем другого явления, а именно иммунитета к болезнетворным микроорганизмам [64]. В заключение отметим, что к такого же рода катастрофическим последствиям могут приводить неумеренные попытки снижения численности вредителей и в том случае, когда нормальным режимом функционирования экосистемы является автоколебательный (например, режим перманентных вспышек [67] (см. рис. 3.4.7, б).

Если в фазовом пространстве границу области притяжения равновесия или устойчивого предельного цикла естественно назвать фазовой границей нормального функционирования экосистемы (или опасной границей в фазовом смысле), то в параметрическом пространстве естественно выделить область, в которой этот режим (или совокупность режимов) вообще реализуется. Границы этой области в параметрическом пространстве называют опасной параметрической границей системы. Рассмотрим с этой точки зрения параметрический портрет системы (3.4.8) (см. рис. 3.4.4, б). Параметрически опасной границей в этом случае служит совокупность бифуркационных линий, ограничивающих область значений параметров, которые соответствуют существованию на фазовом портрете системы устойчивых равновесий и устойчивых предельных циклов. Для системы (3.4.8) соответствующая область значений параметров складывается из областей 2 и 3. Опасная параметрическая граница состоит соответственно из двух касающихся друг друга кривых: участка линии седлоузлов  $S$  выше точки  $\mathfrak{B}$  и линии петли сепаратрисы седла  $C$ .

Из рис. 3.4.4, б ясно, что при любом значении параметра опасным является как увеличение, так и уменьшение параметра  $\delta$ , хотя явления, происходящие при этом, совершенно различны. При увеличении параметра  $\delta$  равновесие остается устойчивым, но все более приближается к границе области своего притяжения и, наконец, при критическом значении  $\delta$ , соответствующем пересечению линии  $S$ , выходит на границу области 2 (образуется седлоузел) и погибает. При уменьшении  $\delta$  равновесие сначала теряет устойчивость с образованием малого устойчивого предельного цикла (мягкое возбуждение автоколебаний), затем размеры цикла увеличиваются, а сам цикл принимает характерную угловатую форму, т. е. увеличивается амплитуда колебаний и колебания становятся релаксационными и, наконец, цикл разрушается на петле сепаратрисы.

Интерпретируем явления, происходящие в системе при изменении параметра  $\delta$ , в экологических терминах. Увеличение  $\delta$  означает усиление внутривидовой конкуренции хищников за отличные от жертвы ресурсы. Другими словами, увеличение  $\delta$  отвечает уменьшению предельной плотности популяции хищника  $v_{\max} = (1 - a)/ab$ , которой он достигает при избытке жертвы, т. е. сокращению емкости экологической ниши хищника. При достаточно большом  $\delta$  емкость экологической ниши хищника столь мала, что даже максимально возможной плотности популяции хищника становится недостаточно для того, чтобы контролировать популяцию жертвы, и популяция жертвы "ускользает" от хищника при любой собственной начальной плотности.

Напротив, с уменьшением  $\delta$  фактор ограниченности хищника отличными от жертвы ресурсами оказывается все менее заметно, превалирующим становится дестабилизирующий систему фактор насыщения хищника, и равновесие по мере уменьшения становится сначала локально, а затем глобально неустойчивым.

### 3.4.5. Конкуренция хищника за жертву и насыщение хищника

Одновременный учет дестабилизирующего фактора насыщения хищника и стабилизирующего фактора конкуренции за жертву приводит к системе [18, 105]

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - \frac{bxy}{(1+Ax)(1+By)}, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dxy}{(1+Ax)(1+By)},\end{aligned}\quad (3.4.10)$$

которая заменой  $t = \tau/a$ ,  $x = \frac{a}{d} u$ ,  $y = \frac{a}{b} v$  приводится к

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{uv}{(1+\alpha u)(1+\beta v)}, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{uv}{(1+\alpha u)(1+\beta v)},\end{aligned}\quad (3.4.11)$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $\alpha = Aa/d$ ,  $\beta = aB/b$ .

Трехмерный параметрический портрет системы  $\{\alpha, \beta, \gamma\}$  будем строить в виде однопараметрического семейства двумерных срезов  $\{\alpha, \beta\}$  при различных фиксированных значениях третьего параметра  $\gamma$ . Рассмотрим систему (3.4.11) при  $\gamma = 1$

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{uv}{(1+\alpha u)(1+\beta v)}, \\ \dot{v} &= -v + \frac{uv}{(1+\alpha u)(1+\beta v)}.\end{aligned}\quad (3.4.12)$$

Уравнения нуль-изоклин имеют вид

$$\begin{aligned}\dot{u} = 0, \quad u &= \frac{1}{\alpha} \frac{(1-\beta)v-1}{1+\beta v}; \\ \dot{v} = 0, \quad v &= \frac{1}{\beta} \frac{(1-\alpha)u-1}{1+\alpha u}.\end{aligned}$$

Нуль-изоклины либо не пересекаются, либо пересекаются в двух точках рис. 3.4.8, *a* соответствующих равновесиям А и С.

Линеаризация уравнений (3.4.11) в окрестности равновесий показывает, что точка С при любых значениях параметров – седло, а точка А – неседло, т.е. узел или фокус.

Условие слияния равновесий А и С соответствует бифуркации коразмерности один образования седлоузла, или, другими словами, касанию нуль-изоклин на фазовом портрете системы.

Условие нейтральности равновесия А для системы (3.4.12) задается равенством  $\alpha = \beta$ .

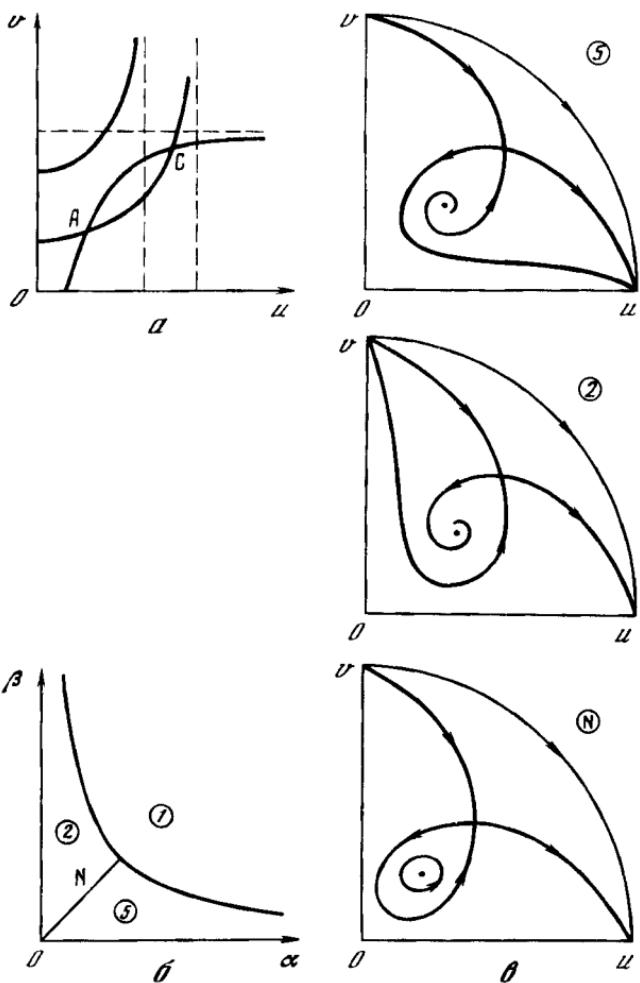


Рис. 3.4.8. Взаимное расположение нуль-изоклинов (а),  $\{\alpha, \beta\}$ -срез трехпараметрического портрета (б) при  $\gamma = 1$  и фазовые портреты (в) системы (3.4.12) при значениях параметров, лежащих в областях 2, 5 и на линии нейтральности N

Ф.С. Березовская и Ю.А. Кузнецов показали [18], что система (3.4.12) при  $\alpha=\beta$  является гамильтоновой, а при  $\alpha \neq \beta$  в системе нет замкнутых траекторий. Это, в частности, означает, что на параметрическом  $\{\alpha, \beta\}$ -портрете системы линия N нейтральности равновесия A и линия P петли сепаратрисы седла C совпадают. Параметрический портрет системы (3.4.12) полностью задается бифуркационными линиями: S седлоузла и N – нейтральности равновесия A, являющейся для уравнений (3.4.12) линией гамильтоновых систем (см. рис. 3.4.8, б и в).

Заметим, что консервативность системы (3.4.12) при  $\alpha = \beta$  можно пояснить следующим простым соображением: система переходит сама в себя при одновременной замене  $u$  на  $v$  (и наоборот) и направления времени на обратное.

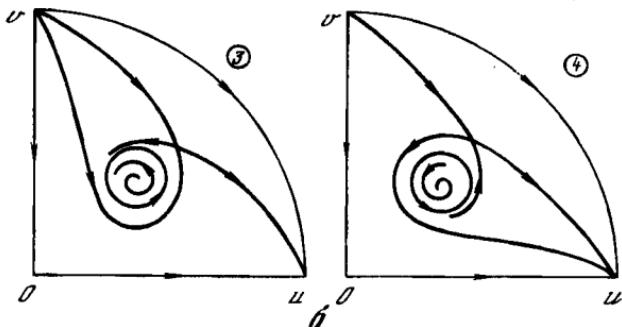
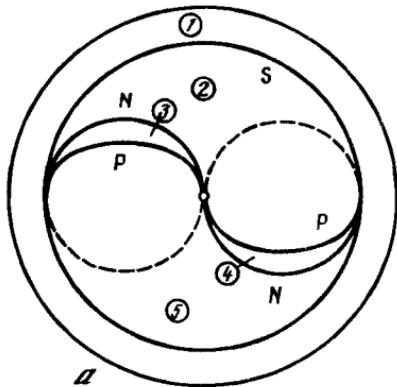


Рис. 3.4.9. Структура параметрической окрестности точки  $\mathcal{B}^\pm$  максимального вырождения (а) и фазовые портреты (б) системы (3.4.11) при значениях параметров в областях 3 и 4

Фазовые портреты уравнений (3.4.12) для бифуркационных значений параметров, лежащих на линии  $S$  седлоузлов, аналогичны таковым для системы (3.4.8), изображенным на рис. 3.4.6, а и в, а для области 1 – на рис. 3.3.3, г.

Рассмотрим теперь систему (3.4.11) при  $\gamma \neq 1$ . Направление касания линии  $S$  седлоузлов и линии  $N$  нейтральности различно в зависимости от знака неравенства  $\gamma \neq 1$ . Параметрическая точка  $\mathcal{B}$  отвечает бифуркации коразмерности два – существованию на фазовом портрете вырожденного седлоузла, т.е. равновесия с двумя нулевыми собственными числами. Параметрический портрет  $\{\alpha, \beta\}$  системы (3.4.11) при  $\gamma < 1$  качественно совпадает с таковым для системы (3.4.8) в параметрах  $\{\alpha, \delta\}$ , а при  $\gamma > 1$  симметричен ему относительно диагонали первого квадранта  $\{\alpha, \beta\}$  (см. рис. 3.4.4, б).

Трехпараметрический портрет  $\{\alpha, \beta, \gamma\}$  в окрестности точки  $\mathcal{B}^\pm$  максимального вырождения  $\{\alpha = 1/4, \beta = 1/4, \gamma = 1\}$ , в которую сходятся все параметрические области системы (рис. 3.4.9), построен с использованием следующего графического приема, предложенного автору А. И. Хибником. Мысленно окружим точку  $\mathcal{B}^\pm$  малой сферой. Затем разрежем сферу по

большому кругу и две ее половины спроецируем на плоскость. Разбиение одного из двух получившихся кругов на области дает полное представление о структуре параметрической окрестности точки  $\mathcal{B}^\pm$ . Второй круг целиком относится к параметрической области  $I$ . Сама точка  $\mathcal{B}^\pm$  на диаграмме, естественно, отсутствует. Точки на диаграмме соответствуют точкам пересечения в трехпараметрическом пространстве линий, отвечающих бифуркациям  $\text{codim } 2$ , со сферой. Линиям на диаграмме отвечают линии пересечения со сферой поверхностей, отвечающих бифуркациям  $\text{codim } 1$ .

Подчеркнем, что структура параметрической окрестности точки  $\mathcal{B}^\pm$  системы (3.4.11) не является случаем общего положения, поскольку в этой окрестности имеется линия значений параметров, при которых система гамильтонова.

Первая ляпуновская величина на линии нейтральности  $L_1 < 0$  при  $\gamma < 1$  и  $L_1 > 0$  при  $\gamma > 1$ . Это означает, в частности, что при пересечении при  $\gamma > 1$  линии нейтральности слева направо значениями параметров на фазовом портрете равновесие А теряет устойчивость в результате стягивания в точку малого неустойчивого предельного цикла (см. рис. 3.4.9, б).

Итак, построение параметрического портрета и полного набора фазовых портретов системы завершено. Заметим, что система (3.4.11) – первая из исследованных нами, качественное поведение которой зависит от параметра  $\gamma$ .

Опишем структуру параметрического портрета  $\{\alpha, \beta, \gamma\}$  подробнее. Она задается взаимным расположением трех поверхностей: S (седлоузлов АС), N (нейтральности равновесия А) и Р (петли сепаратрисы седла С). Все три поверхности отвечают бифуркациям коразмерности один. Линия касания  $\mathcal{B}$  поверхности S с поверхностями N и Р отвечает бифуркации коразмерности два существования на фазовом портрете вырожденного седлоузла – особой точки с двумя нулевыми собственными значениями. Линия NP пересечения в пространстве параметров бифуркационных поверхностей N и Р в случае общего положения должна была бы отвечать бифуркации коразмерности "один плюс один". Это означает, что при значениях параметров, удовлетворяющих двум условиям типа равенства, на фазовом портрете системы бифуркациям коразмерности один подвержены два фазовых объекта: меняется знак устойчивости равновесия А и взаимное расположение сепаратрис седла С. При этом в случае общего положения первая ляпуновская величина из параметрической линии NP может, вообще говоря, принимать любые значения и обращаться в нуль лишь в некоторых точках. В конкретном случае системы (3.4.11) на параметрической линии NP, задаваемой условиями  $\gamma = 1$ ,  $\alpha = \beta$ , первая ляпуновская величина  $L_1 \equiv 0$ . Тождественно равны нулю на этой линии и все ляпуновские величины высших порядков. Это означает, что параметрическая линия NP, отвечающая условной коразмерности "один плюс один", для системы (3.4.11) является линией консервативных систем, т.е. формально отвечает бифуркации бесконечно большой коразмерности.

Все фазовые портреты системы (3.4.11), за исключением фазового портрета при значениях параметров, принадлежащих параметрической области 4, качественно аналогичны соответствующим фазовым портретам системы (3.4.7) и уже описаны и интерпретированы в предыдущем пункте. Совпадение естественно, поскольку системы (3.4.7) и (3.4.11) описывают дей-

ствие одних и тех же факторов: насыщения хищников и конкуренции между ними, и различие состоит лишь в объекте конкуренции. Система (3.4.11) описывает конкуренцию за жертву, а система (3.4.7) – за отличные от жертвы ресурсы. Различие между системами (3.4.7) и (3.4.11) проявляется в появлении на параметрическом портрете уравнений (3.4.11) области 4, отсутствовавшей для системы (3.4.7). Этой параметрической области соответствует фазовый портрет, изображенный на рис. 3.4.9, б, на котором устойчивое равновесие заключено в неустойчивый предельный цикл, являющийся границей области притяжения равновесия. Таким образом, если при значениях параметров, лежащих в параметрической области 2, на фазовом портрете границей области притяжения равновесия служит разомкнутая кривая (входящая сепаратриса седла), то при значениях параметров в области 4 граница области притяжения равновесия является замкнутой и любое достаточно сильное возмущение выводит систему за границу области притяжения равновесия.

Рассмотрим бифуркции, происходящие в системе (3.4.11) при  $\gamma > 1$  и при переходе значений параметров из области 2 в область 5 через область 4. При переходе значений параметров через линию Р петли сепаратрисы, разделяющую параметрические области 2 и 4, на фазовом портрете системы из петли сепаратрисы рождается "большой" неустойчивый предельный цикл. По мере дальнейшего изменения параметров в том же направлении, например по мере увеличения значения  $\alpha$ , размер предельного цикла на фазовом портрете уменьшается. При пересечении значениями параметров поверхности N нейтральности равновесия A предельный цикл на фазовом портрете стягивается в точку ("садится на равновесие"), равновесие теряет устойчивость и все траектории системы уходят на бесконечность.

Рассмотрим структуру опасной параметрической границы системы (3.4.11). При  $\gamma < 1$  на двумерном  $\{\alpha, \beta\}$ -срезе полного параметрического портрета системы опасная граница устроена так же, как на плоскости  $\{\alpha, \delta\}$  системы (3.4.8), и состоит из участков аналогичной природы.

Как устроена опасная параметрическая граница на двумерном  $\{\alpha, \beta\}$ -срезе параметрического портрета при  $\gamma > 1$ ? Нетрудно видеть, что параметрические области 2 и 4 отвечают существованию устойчивого равновесия A в первом квадранте системы, а параметрические области 1 и 5 – его отсутствию. Следовательно, опасной параметрической границей системы при  $\gamma > 1$  является совокупность границ между областями 1 и 2 с одной стороны и областями 4 и 5 – с другой. Заметим, что в отличие от случая  $\gamma < 1$  при  $\gamma > 1$  опасная параметрическая граница в координатах  $\{\alpha, \beta\}$  представляет собой гладкую линию.

Таким образом, опасной параметрической границей системы (3.4.11) в целом в пространстве  $\{\alpha, \beta, \gamma\}$  является совокупность участков трех поверхностей – седлоузла, нейтральности равновесия A и петли сепаратрис седла C, причем общая структура границы определяется ее локальной структурой в параметрической точке, общей для всех трех поверхностей и отвечающей бифуркации условной коразмерности три для системы (3.4.11).

### 3.4.6. Нелинейность размножения хищника и конкуренция жертв

Сочетание этих двух факторов, из которых нелинейность размножения хищника является дестабилизирующим, а конкуренция жертв – стабилизирующим, приводит к системе [19]

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax \cdot \frac{K - x}{K} - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dx \frac{y^2}{N + y},\end{aligned}\quad (3.4.15)$$

которая заменой  $t = \tau/a$ ,  $x = (a/d)u$ ,  $y = (a/b)v$  преобразуется к виду

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - uv - \epsilon u^2, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{uv^2}{n + v},\end{aligned}\quad (3.4.16)$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $\epsilon = a/dK$ ,  $n = bK/a$ . В зависимости от значений параметров возможны два способа взаимного расположения нуль-изоклин (рис. 3.4.10, а).

Начало координат фазового портрета системы (3.4.16) при всех значениях параметров является, как и у всех ранее исследованных систем, равновесием типа седло. Кроме того, при всех значениях параметров существует равновесие  $B\{u = 1/\epsilon, v = 0\}$  на оси абсцисс. Это равновесие при всех значениях параметров – устойчивый узел.

Условие касания нуль-изоклин задает в пространстве параметров  $\{\gamma, \epsilon, n\}$  поверхность, отделяющую область значений параметров, при которых на фазовом портрете нетривиальные равновесия в первом квадранте отсутствуют, от области значений параметров, при которых на фазовом портрете существуют два нетривиальных равновесия А и С:

$$R = (1 - \gamma\epsilon) - 4\gamma\epsilon n = 0. \quad (3.4.17)$$

Выполнение этого равенства отвечает слиянию на фазовом портрете двух равновесий и существованию вырожденной особой точки АС типа седлоузел. Соответственно заданную этим условием параметрическую поверхность, отвечающую бифуркации коразмерности один, мы будем называть поверхностью седлоузлов  $S$ .

Воспользуемся тем же приемом, что и ранее, и будем строить трехпараметрический  $\{\gamma, \epsilon, n\}$ -портрет системы (3.4.16) в виде однопараметрического семейства двупараметрических  $\{\epsilon, n\}$ -портретов при различных фиксированных значениях  $\gamma$ . Тогда, при любом значении  $\gamma$  условие (3.4.17) задает на плоскости  $\{\epsilon, n\}$  уравнение бифуркационной линии  $S$  седлоузлов, разбивающей плоскость параметров на две области (см. рис. 3, 4, 10, б). При значениях параметров, лежащих выше  $S$ , на фазовом портрете системы нетривиальных равновесий в первом квадранте не существует. При значениях параметров, лежащих ниже  $S$ , существует пара равновесий А и С с коорди-

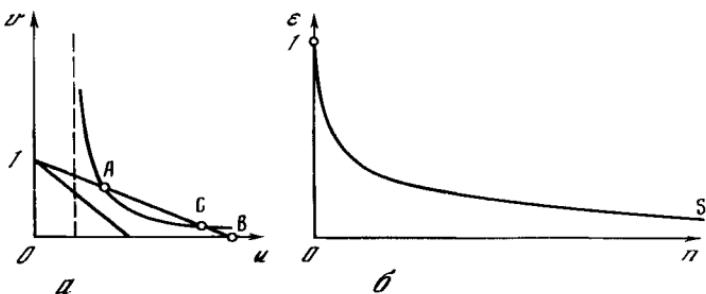


Рис. 3.4.10. Два варианта взаимного расположения нуль-изоклин (a) и линия S седлоузлов (б) на плоскости параметров  $\{n, \epsilon\}$  для системы (3.4.16)

натами

$$u_A = \frac{1}{2\epsilon} (1 + \gamma\epsilon + \sqrt{R}); \quad v_A = \frac{1}{2} (1 - \gamma\epsilon - \sqrt{R}); \quad (3.4.18)$$

$$u_C = \frac{1}{2\epsilon} (1 + \gamma\epsilon - \sqrt{R}); \quad v_C = \frac{1}{2} (1 - \gamma\epsilon + \sqrt{R}).$$

Равновесие С при любых значениях параметров – седло, равновесие А – неседло, т.е. узел или фокус.

Равновесие А в зависимости от значений параметров может быть устойчивым или неустойчивым. На плоскости параметров  $\{n, \epsilon\}$  при фиксированном значении  $\gamma$  условие смены устойчивости равновесия А задается равенством

$$\gamma n / (n + v_A) - \epsilon u_A = 0, \quad (3.4.19)$$

которое назовем уравнением линии нейтральности равновесия А. При пересечении линии нейтральности в сторону возрастания  $n$  равновесие А на фазовом портрете системы теряет устойчивость. В зависимости от знака первой ляпуновской величины  $L_1$ , на линии нейтральности  $N_A$  потеря устойчивости А сопровождается либо рождением малого устойчивого предельного цикла  $T_+$ , либо сжатием в точку и гибелю малого неустойчивого предельного цикла  $T_-$ . К вопросу о знаке  $L_1$  на линии нейтральности  $N_A$  мы вернемся ниже.

Какие еще бифуркации коразмерности один возможны в системе? Таких бифуркаций две, и обе они носят нелокальный характер и происходят при значениях параметров, отвечающих рождению большого предельного цикла. С такого рода бифуркациями мы уже встречались. Это бифуркации рождения предельного цикла из петли separatрис и пары циклов из сгущения траекторий.

Таким образом, построение  $\{\epsilon, n\}$ -параметрического портрета системы при различных фиксированных значениях  $\gamma$  требует установления взаимного расположения следующих бифуркационных линий: S седлоузла АС,  $N_A$  нейтральности А, Р петли separatris седла С, Q двукратных циклов  $T_{\pm}$ .

Сложность построения параметрического портрета системы состоит в том, что положение лишь двух из четырех линий, а именно линий S и  $N_A$ ,

соответствующих локальным бифуркациям, задается в явном параметрическом виде. Для линий нелокальных бифуркаций Р и Q таких аналитических условий не существует, и отыскание с заданной точностью соответствующих значений параметров требует, вообще говоря, применения численных методов. Однако в рамках качественного исследования нас интересует не точное положение, а лишь характер взаимного расположения бифуркационных линий, которое локально задается структурой параметрических точек, общих для различных бифуркационных линий, т.е. параметрических точек, отвечающих бифуркациям коразмерности два. Знание локального взаимного расположения бифуркационных линий иногда полностью определяет глобальную структуру параметрического портрета и в любом случае радикальным образом позволяет сократить вычисления на ЭВМ при отыскании их точного расположения.

Таким образом, ключевой идеей при построении параметрического портрета системы служит отыскание параметрических точек, соответствующих бифуркациям коразмерности два (и выше), и изучение структуры их окрестности. Этот прием оказывается тем более эффективным, что параметрические точки, отвечающие бифуркациям коразмерности два, являются концевыми для некоторых бифуркационных линий. Зная взаимное расположение концов, мы можем судить о взаимном расположении бифуркационных линий в целом.

Полный набор линий, входящих в параметрическую точку, соответствующую бифуркации коразмерности два, их взаимное расположение и характер касания задаются версальной деформацией соответствующей вырожденной системы дифференциальных уравнений в окрестности этой точки [10]. К сожалению, в настоящее время версальные деформации известны не для всех интересующих нас точек коразмерности два.

Перечислим возможные в системе (3.4.16) параметрические точки, соответствующие бифуркациям коразмерности два и являющиеся концевыми для бифуркационных линий.

1. Начало координат  $O\{\epsilon = 0, n = 0\}$ . Эта точка отвечает исходной консервативной системе Вольтерра (3.1.2). Эта точка, как уже отмечалось ранее, имеет лишь условную коразмерность два, поскольку отвечает выполнению двух условий типа равенства, наложенных на параметры системы. Формально эта точка отвечает бифуркации бесконечно высокой коразмерности. Для нас это важно, так как означает, что в системе (3.4.16) точка 0 может быть концевой для любых линий, отвечающих бифуркациям коразмерности один.

2. Точка  $\mathcal{B}$ , общая для линии седлоузлов  $S$  и линии  $N_A$  нейтральности равновесия  $A$ . С этой точкой, отвечающей бифуркации коразмерности два существования на фазовом портрете вырожденного седлоузла (особой точки с двумя нулевыми собственными значениями), мы уже неоднократно встречались. Нам важно, что она является концевой для двух бифуркационных линий: линии  $N_A$  нейтральности равновесия  $A$  и линии  $P$  петли сепаратрис седла  $C$  (рис. 3.4.11). Обе эти линии в точке  $\mathcal{B}$  касательны к линии  $S$  седлоузлов  $AC$ . Направление входления линий в точку  $\mathcal{B}$  и соответственно взаимное расположение линий  $N_A$  и  $P$  на плоскости  $\{\epsilon, n\}$  определяются знаком условия отсутствия дополнительного вырождения точки  $\mathcal{B}$  [31, 32].

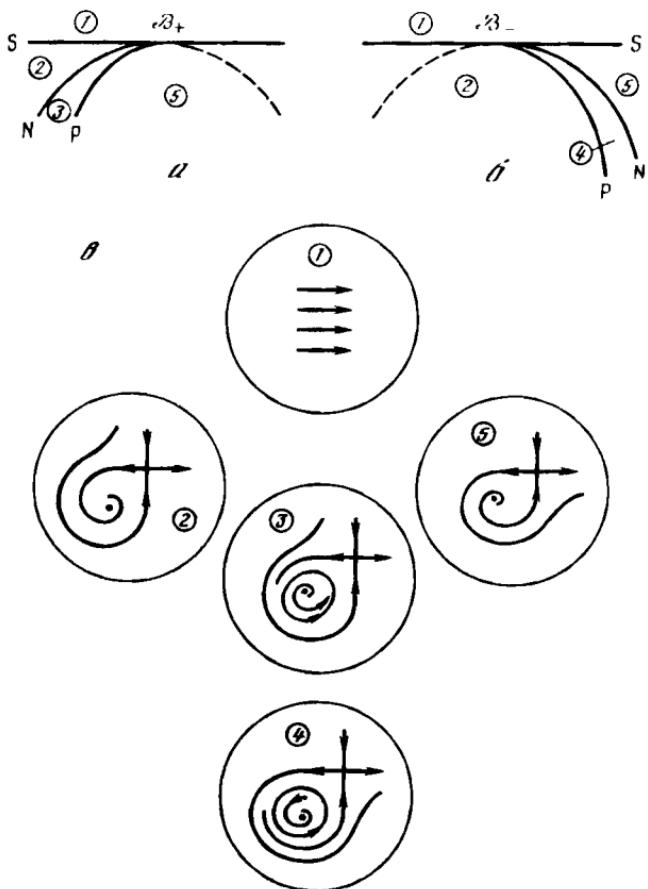


Рис. 3.4.11. Возможные варианты структуры параметрической окрестности точки коразмерности два, отвечающей двум нулевым собственным значениям системы (а, б), и соответствующие фазовые портреты (в) (по Богданову [32])

Смена направления вхождения при движении по параметру  $\gamma$  отвечает бифуркации коразмерности три, которая будет рассмотрена ниже.

Заметим, что продолжение линии  $N_A$  за точку  $\mathcal{F}$ , удовлетворяющее уравнению

$$\gamma_n/(n + v_c) - \epsilon u_c = 0, \quad (3.4.20)$$

где  $u_c, v_c$  – координаты седла С (на рис. 3.4.11 обозначена пунктиром), хотя бифуркационной линией не является, но тем не менее в дальнейшем окажется полезным. Эта линия отвечает обращению в нуль суммы собственных значений (седловой величины) седла С. В дальнейшем будем называть ее линией  $N_C$  нейтральности седла С.

3. Точка  $\mathcal{F}$ , общая для линии  $N_A$  нейтральности А или линии  $Q$  кратных циклов  $T_{\pm}$ . Этой точке соответствует обращение в нуль первой ляпуновской величины  $L_1$  на линии  $N_A$  нейтральности А [28]. При пересечении линии  $N_A$  по одну сторону точки  $\mathcal{F}$  на фазовом портрете рождается устой-

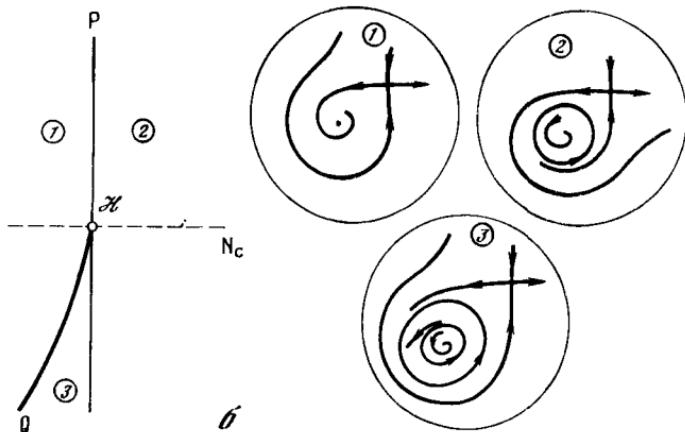
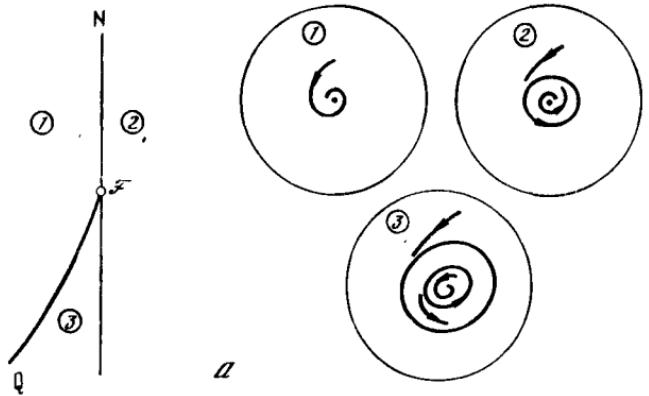


Рис. 3.4.12. Структура параметрических окрестностей точек  $\mathcal{F}_i$ , общей для линии нейтральности  $N$  и линии  $Q$  кратных циклов, и  $\mathcal{K}$ , общей для линии  $P$  петли сепаратрисы и линии  $Q$  кратных циклов, и соответствующие фазовые портреты

чивый предельный цикл, по другую сторону — стягивается в точку и умирает неустойчивый предельный цикл (рис. 3.4.12, а).

Мы уже встречались с этой бифуркацией коразмерности два при исследовании системы (3.4.3). Подчеркнем, что хотя положение самой линии кратных циклов не имеет аналитического выражения, положение ее конца на линии нейтральности  $N_A$  задается условием равенства нулю первой ляпуновской величины  $L_1$  на этой линии.

4. Точка  $\mathcal{K}$ , общая для линии сепаратрис и линии кратных циклов. Она соответствует существованию на фазовом портрете системы нейтрального сепаратрисного цикла, из которого в зависимости от направления движения по параметру может рождаться как устойчивый, так и неустойчивый предельный цикл (см. рис. 3.4.12, б).

При пересечении значениями параметров линии петли сепаратрис на фазовом портрете системы рождается предельный цикл, устойчивость которого определяется знаком седловой величины в параметрической точке пересечения линии петли сепаратрис. Таким образом, хотя линия  $N_C$  ней-

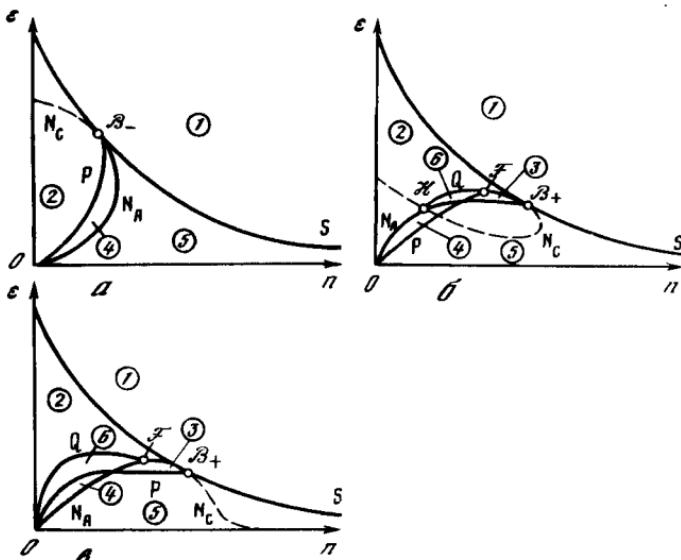


Рис. 3.4.13.  $\{n, \epsilon\}$ -срезы полного  $\{\gamma, \epsilon, n\}$ -параметрического портрета системы (3.4.16) при  $\gamma > 4/3$  (а),  $4/3 > \gamma > 1$  (б),  $\gamma < 1$  (в)

тральнойности седла С и не бифуркационная, точка ее пересечения с линией Р сепаратрис седла С соответствует бифуркации коразмерности два (точка  $\mathcal{J}$ ) и является концевой для линии кратных циклов (см. рис. 3.4.12, б). Структура параметрической окрестности точки  $\mathcal{J}$  в случае общего положения исследована в работе [68].

Приведенные соображения позволяют полностью установить качественную структуру трехпараметрического  $\{\gamma, \epsilon, n\}$ -портрета системы (3.4.16). Опишем структуру портрета в форме однопараметрического семейства двупараметрических  $\{\epsilon, n\}$ -срезов при различных фиксированных значениях параметра  $\gamma$ .

В зависимости от  $\gamma$  реализуются три качественно различных, но обладающих некоторыми общими чертами типа  $\{\epsilon, n\}$ -параметрического портрета системы (3.4.16). При любых значениях  $\gamma$  на  $\{\epsilon, n\}$ -портретах имеются по меньшей мере три бифуркационные линии, отвечающие бифуркациям коразмерности один: линия S седлоузлов АС, линия  $N_A$  нейтральности А и линия Р петли сепаратрис седла С. При любых значениях  $\gamma$  эти линии имеют общую точку  $\mathcal{B}$ , отвечающую бифуркации коразмерности два.

Характер фазового портрета при значениях параметров, лежащих на плоскости  $\{\epsilon, n\}$  выше линии седлоузлов S, т.е. в параметрической области 1, не зависит от значения  $\gamma$  (рис. 3.4.13, 3.4.14). В этом случае равновесия внутри первого квадранта отсутствуют. Единственным глобально притягивающим равновесием является  $B$ .

Не зависящий от значения параметра  $\gamma$  вид имеют также фазовые портреты, отвечающие значениям параметров, лежащим на плоскости  $\{\epsilon, n\}$  ниже линии седлоузлов S в ее ближайшей окрестности, т.е. в параметрических областях 2 и 5 соответственно (см. рис. 3.4.13 и 3.4.14).

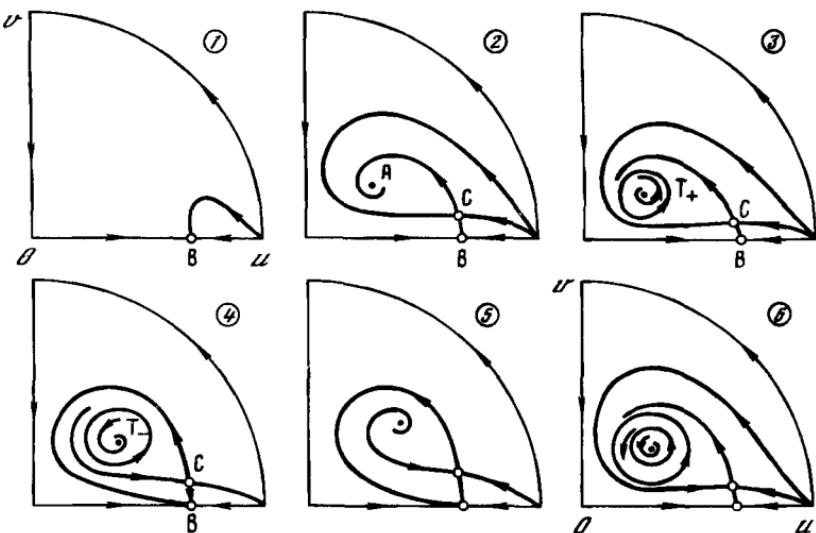


Рис. 3.4.14. Фазовые портреты системы (3.4.16)

Таким образом, исследование параметрических портретов  $\{\epsilon, n\}$  сводится по сути дела к построению набора возможных бифуркаций, переводящих фазовый портрет, соответствующий параметрической области 2, в таковой для параметрической области 5.

При  $\gamma > 4/3$  вид  $\{\epsilon, n\}$ -параметрического портрета системы (3.4.16) качественно совпадает с  $\{\alpha, \beta\}$ -параметрическим портретом системы (3.4.11) при  $\gamma > 1$ . В системе (3.4.11), как было показано выше, перестройка параметрического портрета  $\{\alpha, \beta\}$  при движении по параметру  $\gamma$ , связанная с изменением направления вхождения линий нейтральности  $N_A$  и петли сепаратрис  $P$  в точку  $\mathcal{B}$ , происходит при значении  $\gamma = 1$  в результате образования при  $\gamma = 1$  линии гамильтоновых систем  $\alpha = \beta$ .

Рассмотрим подробнее, что происходит с  $\{\epsilon, n\}$ -портретом системы (3.4.16) при переходе параметром  $\gamma$  критического значения  $\gamma = 4/3$ .

Ранее отмечалось, что в параметрической точке  $\mathcal{B}$ , соответствующей существованию на фазовом портрете системы вырожденного седлоузла, т.е. особой точки с двумя нулевыми собственными значениями, в случае общего положения параметрические линии  $N_A$  нейтральности равновесия  $A$  и  $P$  петли сепаратрис седла  $C$  касаются параметрической линии  $S$  седлоузла  $AC$ . При движении по третьему параметру может возникнуть дополнительное вырождение: при пересечении третьим параметром критического значения меняется направление вхождения линий  $N_A$  и  $P$  в точку  $\mathcal{B}$ , что отвечает бифуркации коразмерности три. Именно это происходит в системе (3.4.16) при  $\gamma = 4/3$ .

Заметим, что изменение направления вхождения линий  $N_A$  и  $P$  в точку  $\mathcal{B}$  меняет их взаимное расположение в окрестности этой точки. К каким дополнительным событиям на двупараметрическом  $\{\epsilon, n\}$ -срезе трехпараметрического портрета приводит это обстоятельство?

При  $4/3 > \gamma > 1$  параметрический портрет системы принимает вид, изображенный на рис. 3.4.13, б. Поясним структуру портрета. Изменение

направления вхождения линий  $N_A$  и  $P$  в точку  $\mathcal{B}$  приводит к тому, что в окрестности точки  $\mathcal{B}$  возникает точка  $\mathcal{K}$  пересечения линии  $P$  петли сепаратрисы с линией  $N_C$  нейтральности седла, изображенной на рисунке пунктиром. Мы знаем, что точке  $\mathcal{K}$  соответствует бифуркация коразмерности два существования на фазовом портрете нейтральной петли сепаратрисы, из которой в зависимости от направления движения по параметру может возникнуть как устойчивый, так и неустойчивый предельный цикл. Эта параметрическая точка является концевой для линии  $Q$  значений параметров, соответствующих существованию на фазовом портрете системы двукратного цикла. Возникает вопрос: где находится второй конец линии  $Q$  кратных циклов? Естественная гипотеза состоит в том, что вторым концом линии кратных циклов является точка  $\mathcal{F}$  на линии  $N_A$  нейтральности фокуса  $A$ , в которой обращается в нуль первая ляпуновская величина  $L_1$ . Численный расчет подтверждает справедливость этого предположения и показывает, что искомая точка расположена на линии нейтральности фокуса выше точки ее пересечения с линией петли сепаратрисы (см. рис. 3.4.13, б).

Таким образом, можно сказать, что на  $(\epsilon, n)$ -параметрическом срезе полного параметрического портрета системы прохождение параметром  $\gamma$  критического значения  $\gamma = 4/3$ , соответствующего бифуркации коразмерности три изменения направления вхождения линий  $N_A$  и  $P$  в точку  $\mathcal{B}$ , сопровождается одновременно рождением двух параметрических точек, отвечающих бифуркациям коразмерности два ( $\mathcal{K}$  и  $\mathcal{F}$ ), и одной точки (пересечения линий  $N_A$  и  $P$ ), отвечающей бифуркации коразмерности "один плюс один". Эти точки отвечают соответственно существованию на фазовом портрете системы нейтральной петли сепаратрисы, дважды вырожденного фокуса и одновременному существованию петли сепаратрисы и нейтрального фокуса. Другими словами, прохождение параметром  $\gamma$  критического значения  $\gamma = 4/3$  приводит к появлению на двупараметрическом  $(\epsilon, n)$ -срезе новой бифуркационной линии, соответствующей бифуркации коразмерности один, а именно линии  $Q$  кратных циклов.

Можно высказать предположение, что эта бифуркация коразмерности три, исследованная в настоящем пункте применительно к конкретной системе (3.4.16), отражает случай общего положения. Взаимное расположение бифуркационных поверхностей и линий в окрестности этой точки коразмерности три в трехпараметрическом пространстве схематически изображено на рис. 3.4.15.

При этом удобно воспользоваться описанным выше графическим приемом, состоящим в проектировании на плоскость сферы, окружающей в пространстве параметров точку максимального вырождения системы. На рис. 3.4.15 изображена проекция одной полусфера. Проекция второй полусфера полностью принадлежит параметрической области 1. Можно предположить, что изображенная на рис. 3.4.15 структура отражает структуру параметрической окрестности бифуркации  $\text{codim } 3$ , отвечающей нарушению одного из условий невырожденности по Богданову [31, 32] в случае общего положения.

Результат проведенного исследования может служить иллюстрацией мысли В.И. Арнольда о том, что "с увеличением числа параметров семейства при локальном исследовании бифуркаций особых точек начинают

играть роль глобальные бифуркации меньших коразмерностей" ([10]. с. 255).

Вторая перестройка  $\{\epsilon, n\}$ -среза полного параметрического портрета  $\{\gamma, \epsilon, n\}$  при уменьшении  $\gamma$  происходит при  $\gamma = 1$ . По мере уменьшения  $\gamma$  на  $\{\epsilon, n\}$ -портрете точка вхождения изображенной пунктиром линии нейтральности седла в ось ординат опускается, приближаясь к началу координат. При  $\gamma = 1$  линия нейтральности седла претерпевает качественную перестройку, становясь при  $\gamma < 1$  асимптотичной оси абсцисс.

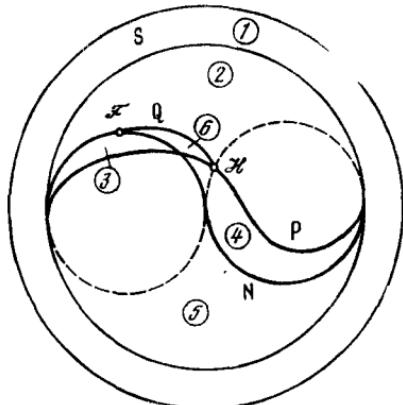


Рис. 3.4.15. Структура параметрической окрестности точки  $B \pm$  коразмерности три в системе (3.4.16)

Соответственно по мере уменьшения  $\gamma$  от  $4/3$  до  $1$  от точки  $B$  до начала координат  $\{\epsilon, n\}$ -портрета перемещается по линии Р петли сепаратрисы точки  $J$  нейтральности петли, являющаяся концевой для линии  $Q$  кратных циклов. При  $\gamma \leq 1$  линия кратных циклов входит в начало координат  $\{\epsilon, n\}$ -параметрического портрета. Напомним, что начало координат параметрического портрета отвечает консервативной системе и потому может быть концевой точкой для любых бифуркационных линий.

Заметим, что перестройка, происходящая с параметрическим портретом  $\{\epsilon, n\}$  при прохождении параметром  $\gamma$  критического значения  $\gamma = 1$ , малосущественна, так как она не приводит ни к появлению, ни к исчезновению на параметрическом портрете новых областей, соответствующих качественно новым фазовым портретам. Единственное отличие  $\{\epsilon, n\}$ -портрета при  $\gamma \leq 1$  от портрета при  $4/3 > \gamma > 1$  – это невозможность непосредственного перехода при движении по параметру из области 2 в область 4 (см. рис. 3.4.13, б, в).

Перейдем к описанию фазовых портретов, реализующихся в системе (3.4.16) при различных значениях параметров. Всего существует шесть различных типов фазовых портретов. При значениях параметров, лежащих в области 1, единственным, глобально притягивающим является равновесие  $B\{u = 1/\epsilon, v = 0\}$ . Заметим сразу, что это равновесие существует и является по меньшей мере локально устойчивым и при любых других значениях параметров.

При значениях параметров, лежащих в областях 2–6, на фазовом портрете системы имеются два равновесия, А и С, внутри первого квадранта системы. Равновесие С – седло при любых значениях параметров, а А

может быть в зависимости от значений параметров как устойчивым, так и неустойчивым узлом или фокусом. При значениях параметров, лежащих в области 5, на фазовом портрете системы единственным глобально притягивающим равновесием является В, так же как и при значениях параметров в области 1 (см. рис. 3.4.14).

При значениях параметров в областях 2–4 и 6 существуют нетривиальные притягивающие режимы, т.е. такие, при которых ни одна из фазовых переменных системы не обращается в нуль.

Притягивающим при этом может быть равновесие А (параметрические области 2, 4 и 6) или устойчивый предельный цикл  $T_+$  вокруг равновесия А (параметрические области 3 и 6). Область притяжения равновесия А может быть ограничена либо окружающим его неустойчивым предельным циклом  $T_-$  (области 4 и 6), либо входящей сепаратрисой седла С (область 2). Область притяжения устойчивого предельного цикла всегда ограничена снаружи входящей сепаратрисой седла С (области 3 и 6) и, кроме того, может быть ограничена изнутри неустойчивым предельным циклом (область 6).

Поведение системы при значениях параметров, лежащих в области 6, заслуживает более подробного рассмотрения. В этой области впервые среди изучаемых нами ситуаций в системе одновременно реализуются три притягивающих режима, а именно нетривиальное равновесие А, устойчивый предельный цикл  $T_+$  и "полутривиальное" равновесие В. При этом первый квадрант фазового пространства, естественно, подразделяется на три области притяжения. Границами областей являются входящая в седло С сепаратриса и неустойчивый предельный цикл  $T_-$ , лежащий внутри устойчивого и окружающий равновесие А.

Интерпретируем полученные результаты. То обстоятельство, что равновесие В, отвечающее вымиранию хищника, существует и является локально устойчивым при любых значениях параметров, легко понять. Учет фактора конкуренции жертв ограничивает рост численности популяции жертв в отсутствие хищника. Учет нелинейности размножения популяции хищника, или, другими словами, замедленного характера роста численности популяции хищника при малой плотности его популяции, приводит к эффекту существования нижней критической плотности популяции хищника. Начальные значения плотности популяции хищника, ниже которых популяция обречена на вымирание, зависят, естественно, от начальной плотности популяции жертв.

При значениях параметров в областях 2, 4 и 6 в системе возможен режим устойчивого стационарного сосуществования популяций хищника и жертвы, а в областях 3 и 6 – сосуществование в колебательном режиме. При значениях параметров, лежащих в узкой параметрической зоне 6, сосуществование жертв и хищника возможно как в стационарном, так и в автоколебательном режимах в зависимости от начального состояния системы. С этим явлением мы уже встречались при исследовании системы (3.4.3). При этом достаточно большие возмущения системы, находящейся в стационарном состоянии, всегда переводят ее в режим устойчивых автоколебаний. Другими словами, при значениях параметров, лежащих в области 6, в системе может реализовываться режим жесткого возбуждения колебаний в фазовом значении слова.

Заканчивая описание фазовых портретов системы, обратим внимание на одно общее для них свойство. Область притяжения устойчивого равновесия может ограничиваться либо неустойчивым предельным циклом, либо входящей сепаратрисой седла. Очевидно, что в первом случае любое достаточно сильное возмущение выводит систему за границу области притяжения равновесия. Как обстоит дело во втором случае?

Из исследования особых точек на бесконечности, в частности из того обстоятельства, что бесконечно удаленная точка на "конце" оси абсцисс является неустойчивым узлом, следует, что и в том случае, когда область притяжения ограничена входящей в седло сепаратрисой, "почти любое" достаточно большое возмущение выводит систему за границу области притяжения. Исключение составляет лишь узкий класс возмущений, при которых плотность популяции хищника уменьшается, а плотность популяции жертвы одновременно увеличивается таким образом, что изображающая точка на фазовом портрете остается в секторе, образуемом на фазовом портрете ветвями входящей в седло С сепаратрисы, выходящими из бесконечно удаленного узла (см. рис. 3.4.14, области 2, 3, б).

Интерпретируем то обстоятельство, что практически любое достаточно большое возмущение выводит систему за границу области притяжения режима устойчивого сосуществования популяций хищника и жертвы. Наиболее противоречит интуиции предсказание модели, согласно которому достаточно большое увеличение плотности популяции хищника всегда должно в конечном счете повлечь за собой его вымирание. Этот результат можно экологически интерпретировать следующим образом: однократное резкое увеличение плотности популяции хищника влечет за собой уменьшение плотности популяции жертвы до уровня, при котором плотность популяции хищника, в свою очередь, неизбежно падает до уровня ниже критического, после чего популяция хищника вымирает. Заметим, что, как всегда в таких случаях, сказанное является не объяснением явления, а лишь словесным описанием результата исследования модели.

Проследим, какие события могут происходить в системе при постепенном изменении значений параметров. Наиболее богатым  $\{\epsilon, n\}$ -срезом полного параметрического портрета является срез при  $4/3 > \gamma > 1$ . На нем представлены все параметрические области системы, и рассмотреть события, происходящие в системе при движении по параметру, удобнее всего именно на нем. Пусть исходно параметры системы лежат в области 2 и сама система находится в устойчивом равновесии А. К чему при этом может приводить увеличение и уменьшение параметра  $\epsilon$ ?

Нетрудно видеть, что пока значения параметров находятся в области 2, постепенный рост  $\epsilon$  приводит к уменьшению равновесной плотности популяции хищника и к росту равновесной плотности популяции жертвы. Это явление можно интерпретировать следующим образом. Увеличение параметра означает уменьшение емкости экологической ниши популяции жертвы. Хищник реагирует на это уменьшением своей равновесной плотности популяции. Что касается равновесной плотности популяции жертвы, то она находится под контролем двух факторов: емкости собственной экологической ниши и пресса хищников. Второй фактор оказывается в исследуемой ситуации более существенным, и ослаб-

ление давления хищников из-за уменьшения их равновесной плотности оказывается важнее уменьшения емкости экологической ниши. В результате плотность популяции жертвы растет, несмотря на уменьшение емкости ее экологической ниши.

При дальнейшем увеличении  $\epsilon$  система, вне зависимости от значений остальных параметров выходит на границу параметрических областей 2 и 1. В этот момент на фазовом портрете устойчивое равновесие (узел) сливаются с седлом С, образуя седлоузел, и при дальнейшем увеличении  $\epsilon$  оба равновесия аннигилируют. Все траектории системы притягиваются к "полутривиальному" равновесию В. Происходит жесткий срыв нетривиального равновесия А. Интерпретировать это можно следующим образом: по мере уменьшения емкости экологической ниши жертв равновесная плотность популяции хищника падает настолько, что становится ниже критической, после чего популяция хищника обречена на вымирание при любых исходных значениях плотностей популяции жертвы и хищника.

При увеличении значения  $\epsilon$  события, происходящие в системе, развиваются единообразно безотносительно к значению параметра  $n$ . Что происходит в системе, исходно находящейся в состоянии равновесия А при значениях параметров в области 2, по мере уменьшения значения  $\epsilon$ ?

В этом случае до тех пор, пока значения параметров остаются внутри области 2, события также развиваются единообразно: равновесная плотность популяции хищника растет, а жертвы – убывает, оставаясь при этом выше некоторого минимального значения  $n_{\min} = \gamma$ . Интерпретация этого эффекта уже дана выше при описании явлений, происходящих в системе при увеличении  $\epsilon$ .

Бифуркационные события, происходящие по мере уменьшения параметра  $\epsilon$  на границе параметрической области 2, зависят от значения параметра  $n$  (см. рис. 3.4.13, б). Рассмотрим их, последовательно увеличивая исходное фиксированное значение  $n$ . При малом  $n < n_{\text{rf}}$  уменьшение  $\epsilon$  приводит к выходу значений параметров на границу области 4. На параметрическом портрете системы при этом образуется петля сепаратрисы седла С, из которой при дальнейшем уменьшении  $\epsilon$  на фазовом портрете рождается "большой" неустойчивый предельный цикл. Для внешнего наблюдателя, следящего за равновесием А, это событие остается незамеченным, поскольку устойчивость равновесия сохраняется. При прохождении параметром бифуркационного значения изменяется лишь граница области притяжения равновесия; при значениях параметров, лежащих в области 2, ею была входящая сепаратриса седла С; при значениях параметров, лежащих в области 4, ею становится неустойчивый предельный цикл Т<sub>-</sub>.

По мере дальнейшего уменьшения  $\epsilon$  равновесие А остается устойчивым, пока значение параметров лежит в области 4, однако, область притяжения равновесия – неустойчивый предельный цикл Т<sub>-</sub> – постепенно уменьшается. При значениях параметров, соответствующих границе параметрических областей 4 и 5, на фазовом портрете системы неустойчивый предельный цикл Т<sub>-</sub> стягивается в точку. Равновесие А при этом жестко – в параметрическом смысле – теряет устойчивость. Единственным притягивающим режимом остается "полутривиальное" равновесие В, соответствующее вымиранию хищника.

Точно так же с точки зрения внешнего наблюдателя, следящего за равновесием А, разворачиваются события по мере уменьшения  $\epsilon$  при  $n_{NP} > n > n_{\mathcal{K}}$ . Бифуркация образования на фазовом портрете системы пары циклов из стирания траекторий при прохождении параметром  $\epsilon$  бифуркационного значения, соответствующего границе параметрических областей 2 и 6, остается для внешнего наблюдателя незамеченной, так как устойчивость равновесия А при этом сохраняется.

Наиболее сложным образом развиваются события по мере уменьшения  $\epsilon$  при  $n_{\mathcal{F}} > n > n_{NP}$ . Образование на фазовом портрете пары циклов при прохождении бифуркационного значения, соответствующих границе параметрических областей 2 и 6, по-прежнему остается незамеченным для внешнего наблюдателя, следящего за равновесием А. По мере дальнейшего уменьшения значения параметра  $\epsilon$  в границах области 6 равновесие А остается устойчивым, однако сужается область его притяжения – неустойчивый предельный цикл  $T_-$ . При прохождении значением  $\epsilon$  бифуркационного значения, отвечающего границе параметрических областей 6 и 3, на фазовом портрете системы неустойчивый предельный цикл  $T_-$  стягивается в точку и равновесие А теряет устойчивость. При этом происходит жесткое параметрическое возбуждение автоколебаний: траектории системы выходят на устойчивый предельный цикл  $T_+$ .

При дальнейшем уменьшении параметра  $\epsilon$  в границах параметрической области 3 размер предельного цикла растет. Наконец, при бифуркационном значении параметра, соответствующего границе параметрических областей 3 и 5, устойчивый предельный цикл разрушается, "влипая" в петлю сепаратрисы седла С. Сосуществование хищника и жертвы становится невозможным, и хищник вымирает.

Похоже развиваются события по мере уменьшения  $\epsilon$  при  $n_{\mathcal{F}} > n > n_{\mathcal{K}}$ . Отличие от предыдущего случая состоит в том, что при прохождении  $\epsilon$  бифуркационного значения, отвечающего границе параметрических областей 2 и 3, в системе происходит мягкое возбуждение колебаний: на фазовом портрете системы рождается малый устойчивый предельный цикл из потерявшего устойчивость равновесия А. При дальнейшем уменьшении  $\epsilon$  устойчивый предельный цикл, так же как и в предыдущем случае, растет и, наконец, разрушается ("лопается"), вливая в петлю сепаратрисы С.

Остановимся подробнее на структуре опасной параметрической границы системы (3.4.16). Такой границей правильно считать поверхность в пространстве  $\{n, \epsilon, \gamma\}$ , отделяющую область значений параметров, при которых на фазовом портрете системы существуют нетривиальное устойчивое равновесие или устойчивый предельный цикл, от области значений параметров, при которых на фазовом портрете глобально протягивающим является "полутривиальное" равновесие, отвечающее вымиранию хищника. Такая постановка вопроса представляется естественной, поскольку в рамках рассматриваемой модели сосуществующая пара популяций хищник–жертва – это экосистема, явно качественно отличная от отдельно взятой популяции жертвы. С этой точки зрения различия между сосуществованием пары популяций хищник–жертва в стационарном и автоколебательном режимах можно считать второстепенными.

При такой постановке опасной параметрической границей системы

(3.4.16) естественно считать совокупность бифуркационных поверхностей, отделяющих параметрические области 2, 3, 4 и 6 с одной стороны от параметрических областей 1 и 5 – с другой (см. рис. 3.4.13). Рассмотрим структуру опасной параметрической границы подробнее на двупараметрическом  $\{n, \epsilon\}$ -срезе полного  $\{n, \epsilon, \gamma\}$ -параметрического портрета системы при  $4/3 > \gamma > 1$ .

Прежде всего заметим, что к разрушению режима сосуществования популяций хищника и жертвы приводит как увеличение, так и уменьшение значения параметра  $\epsilon$ . Однако механизм разрушения режима сосуществования при этом качественно различен. При пересечении  $\epsilon$  опасной границы по мере его увеличения на фазовом портрете исчезает само состояние равновесия. При уменьшении  $\epsilon$  разрушение режима сосуществования может происходить двояко, в зависимости от значения остальных параметров. Равновесие может либо жестко терять устойчивость с последующим вымиранием хищника, либо по мере уменьшения  $\epsilon$  сначала терять устойчивость мягко, с переходом стационарного режима сосуществования в автоколебательный, затем к возникновению и усилению релаксационности колебаний и, наконец, к разрушению автоколебательного режима сосуществования опять же с последующим вымиранием хищника.

Таким образом, опасная параметрическая граница системы (3.4.16) на плоскости  $\{n, \epsilon\}$  при фиксированном значении  $4/3 > \gamma > 1$  состоит из участков трех различных бифуркационных линий: линии S седлоузла АС, линии  $N_A$  нейтральности равновесия А и линии Р петли сепаратрис седла С (см. рис. 3.4.13).

В трехпараметрическом пространстве  $\{n, \epsilon, \gamma\}$  опасная граница модельной экосистемы представляет собой некоторую совокупность участков различных бифуркационных поверхностей, отвечающих бифуркациям коразмерности один. Эти поверхности могут попарно взаимодействовать тремя способами. Во-первых, они могут пересекаться, образуя "ребра" – линии, отвечающие бифуркациям "один плюс один" (пример: граница областей 3, 4 и 5). Во-вторых, они могут касаться друг друга, образуя заострение (пример: граница областей 1, 3 и 5). В-третьих, они могут касаться друг друга, образуя гладкую поверхность, и тогда на гладкой поверхности находится стык между двумя участками опасной границы, имеющими различную природу (пример: граница областей 1, 2 и 4 на рис. 3.4.13, а).

Точки, общие для трех бифуркационных поверхностей, отвечающих опасным границам различной природы, соответствуют "углам" опасных границ. Таким точкам, естественно, соответствуют бифуркации коразмерности три. Для системы (3.4.16) такой точкой является  $\mathcal{B}_\pm$ , отвечающая существованию на фазовом портрете системы дважды вырожденного седлоузла – бифуркация "заострения" [28]. Взаимное расположение бифуркационных поверхностей в окрестности этой точки задает локальную структуру опасной границы модельной экосистемы. Нормальная форма для этой бифуркации не построена, но можно высказать предположение, что взаимное расположение бифуркационных поверхностей, найденное для системы (3.4.16) и изображенное на рис. 3.4.15, отвечает случаю общего положения.

### 3.4.7. Остальные двуфакторные модификации

В начале этого раздела была поставлена цель исследовать динамические эффекты, возможные в системах, представляющих собой двуфакторные модификации систем Вольтерра, возникающие при одновременном учете одного стабилизирующего и одного дестабилизирующего фактора. Поскольку в рассмотрение включены четыре стабилизирующих и три дестабилизирующих фактора, то всего таких систем двенадцать (табл.).

Выше исследованы шесть из них. Изложение было построено таким образом, что в каждой из последовательно рассмотренных систем возникали качественно новые и, как правило, более сложные динамические эффекты. Остальные комбинации факторов 1–6, представленные в таблице, приводят к системам, в которых качественно новые динамические эффекты по сравнению с исследованными выше не возникают, и приводить их исследование здесь нет необходимости, поскольку целью настоящей работы является не столько анализ конкретных систем, сколько выявление общих для них особенностей поведения. Заметим лишь, что в каждой из систем 1–6 реализуется не более одного нетривиального равновесия, которое в зависимости от конкретного вида системы и значений параметров может быть как устойчивым (локально или глобально), так и неустойчивым.

### 3.4.8. Нижняя критическая плотность жертвы

В п. 3.3.1. при исследовании однофакторных модификаций системы Вольтерра указывалось, что учет линейной зависимости абсолютной смертности жертв от плотности популяции не меняет вида исходной системы (3.1.1). Другими словами, смертность жертв в ней уже учтена. Аналогично обстоит дело с любыми модификациями исходной системы, в которых сохраняется предположение о линейном характере размножения популяции жертвы: можно сказать, что при этом автоматически учитывается и линейная смертность жертв. Однако в тех случаях, когда предполагается нелинейный характер размножения популяции жертв, дополнительный учет линейной смертности жертв приводит к качественно новому эффекту, а именно к появлению минимальной критической плотности популяции жертв, как это было показано в разд. 2.1.

Таблица

Стабилизирующие факторы	Дестабилизирующие факторы		
	Насыщение хищника	Нелинейность размножения жертв	Нелинейность размножения жертв
Конкуренция жертв	(3.4.1)	(3.4.3)	(3.4.6)
Конкуренция хищников за жертву	(3.4.11)	1	4
Конкуренция хищников из за жертву	(3.4.7)	2	5
Нелинейность выедания жертв	(3.4.5)	3	6

Перейдем к исследованию модификации исходной системы Вольтерра (3.1.1), возникающей при одновременном учете двух факторов: нелинейного характера размножения жертвы при малой плотности популяции и линейной смертности. Другими словами, исследуем динамику системы хищник–жертва в предположении, что динамика популяции жертвы в отсутствие хищника подчиняется уравнению (2.1.12). Эта система отличается от ранее исследованных в настоящем разделе тем, что предыдущие системы включали в рассмотрение по одному стабилизирующему и одному дестабилизирующему фактору, а в данном случае фактор линейной смертности жертв не может быть отнесен ни к тем, ни к другим.

Итак, рассмотрим систему

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax^2 / (N + x) - gx - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy,\end{aligned}\tag{3.4.20}$$

где  $g$  – смертность жертв. Замена  $t = \tau/a$ ,  $x = Nu$ ,  $y = (a/b)v$  переводит систему (3.4.20) в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u^2 / (1 + u) - \xi u - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \kappa uv,\end{aligned}\tag{3.4.21}$$

где  $\xi = g/a$ ,  $\gamma = c/a$ ,  $\kappa = dN/a$ .

В используемой параметризации величина  $l = \xi/(1 - \xi)$  представляет собой нижнюю критическую плотность популяции жертв.

Взаимное расположение нуль-изоклин в зависимости от значений параметров может быть двояким (рис. 3.4.16, а). Фазовые портреты при этом имеют вид, изображенный на рис. 3.4.16, б, в соответственно.

Равновесие в начале координат при любых значениях параметров устойчиво в отличие от всех остальных систем, исследованных в настоящем параграфе. Точка  $B\{u = l, v = 0\}$  – неустойчивый узел при  $\gamma/\kappa < l$  и седло с входящей из первого квадранта сепаратрисой при  $\gamma/\kappa > l$ . Нетривиальное равновесие существует в первом квадранте фазового портрета лишь при  $\gamma/\kappa > l$  и всегда неустойчиво.

Фазовые портреты, изображенные на рис. 3.4.16, б, в, допускают естественную интерпретацию. Если плотность популяции жертв  $\gamma/\kappa$ , необходимая для поддержания существования популяции хищника, ниже критической  $l$ , то внутри первого квадранта не имеется равновесий – сосуществование жертвы и хищника невозможно. Если же равновесная плотность популяции жертвы, поддерживающая существование хищника, больше нижней критической плотности  $l$ , то нетривиальное равновесие, соответствующее сосуществованию популяций хищника и жертвы, существует, однако является неустойчивым, и единственным глобально притягивающим состоянием остается по-прежнему начало координат. Таким образом, учет эффекта нижней критической численности популяции жертвы в системе хищник–жертва приводит к тому, что при любых значениях параметров обе популяции оказываются обреченными на вымирание.

Напомним, что учет отдельно взятого фактора нелинейности размножения жертвы [система (3.3.2)] приводит к тому, что нетривиальное равновесие при любых значениях параметров существует, но является глобально неустойчивым: траектории системы, раскручиваясь, наматываются на

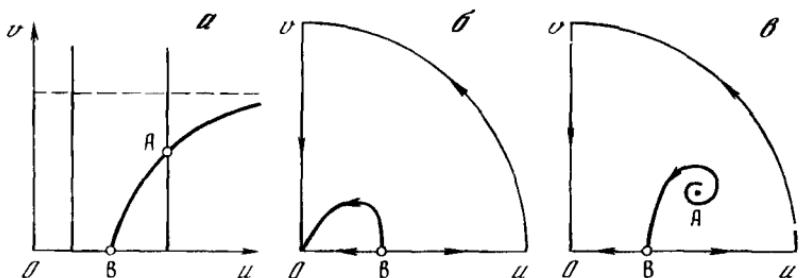


Рис. 3.4.16. Два варианта взаимного расположения нуль-изоклин (a) и соответствующие им фазовые портреты (b, в) в системе (3.4.21)

бесконечно удаленный предельный цикл. Другими словами, численности популяций хищника и жертвы претерпевают колебания неограниченно растущей амплитуды. Поэтому полученный в настоящем пункте результат о неизбежности вымирания обеих популяций может быть интерпретирован следующим образом: дестабилизирующий фактор нелинейности размножения популяции жертв влечет за собой возникновение колебаний численности обеих популяций со все возрастающей амплитудой. Когда размах колебаний становится столь велик, что в фазе минимума численность популяции жертв становится меньше критической, то популяция жертв, а вслед за ней и популяция хищников вымирают.

Выше мы рассмотрели полный набор двуфакторных модификаций системы Вольтерра, возникающих при учете одного стабилизирующего и одного дестабилизирующего факторов. Во всех случаях проведено полное качественное исследование соответствующих систем дифференциальных уравнений. В рассмотренных моделях реализуются три нетривиальных, т.е. не сопряженных с вымиранием одной из популяций или обеих популяций, динамических режима: а) стационарное существование обеих популяций, б) существование обеих популяций в автоколебательном режиме, в) неограниченное размножение популяции жертвы или обеих популяций.

В зависимости от конкретного вида модели каждый из перечисленных режимов может быть либо глобально устойчивым, либо обладать ограниченной областью притяжения. В последнем случае при фиксированных значениях параметров в зависимости от начальных условий в системе устанавливается один из двух возможных динамических режимов.

При изменении значений параметров системы возможны качественные перестройки режима ее функционирования, а именно:

а) мягкий и жесткий режим возбуждения автоколебаний, причем во втором случае возможно возбуждение автоколебаний как ограниченной, так и неограниченно растущей амплитуды;

б) срыв равновесия, ведущий либо к вымиранию одной (или обеих) популяций, либо к неограниченному размножению;

в) разрушение автоколебаний на петле сепаратрисы.

### 3.5. ТРЕХФАКТОРНЫЕ МОДИФИКАЦИИ СИСТЕМЫ ВОЛЬТЕРРА

Введем фактор конкуренции жертв в биологически некорректные модели (3.4.5), (3.4.7), (3.4.11) и (3.4.20), тем самым учитывая в рамках соответствующих новых моделей невозможность неограниченного размножения популяции жертв даже в отсутствие хищника. Это приводит к одновременному учету трех факторов, влияющих на динамику системы хищник–жертва, дополнительно к включенными в классическую вольтерровскую модель. Таким образом, объектом исследования в настоящем разделе являются некоторые трехпараметрические возмущения системы (3.1.1), или системы дифференциальных уравнений второго порядка, зависящие от четырех параметров.

#### 3.5.1. Насыщение хищника, нелинейность выедания им жертв (третий тип трофической функции хищника) и конкуренция жертв

Учет этих трех факторов в исходной модели (3.1.1) или, другими словами, дополнительный учет конкуренции жертв в модели (3.4.5) приводит к уравнениям

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - \frac{bx^2y}{1+Ax^2y} - cx^2, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dx^2y}{1+Ax^2y}.\end{aligned}\tag{3.5.1}$$

Система (3.5.1) была исследована без построения параметрического портрета в работе [131]. Проведем полное ее исследование.

Замена переменных  $t = \tau/a$ ,  $x = (b/d)u$ ,  $y = (ad/b^2)v$  переводит систему (3.5.1) в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - u^2v/(1+\alpha u^2) - \epsilon u^2, \\ \dot{v} &= -\gamma v + u^2v/(1+\alpha u^2),\end{aligned}\tag{3.5.2}$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $\alpha = A b^2/d^2$ .

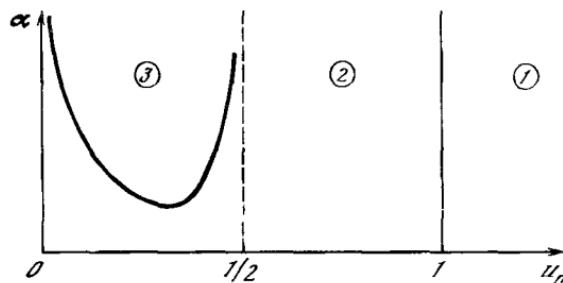


Рис. 3.5.1. Параметрический портрет системы (3.5.2)

Параметрический портрет удобно изобразить, выбрав в качестве одной из координатных осей значение параметра  $\alpha$ , а другой —  $u_0 = \sqrt{\gamma/(1 - \alpha\gamma)}$  (рис. 3.5.1).

Фазовые портреты системы (3.5.2) совпадают с портретом системы (3.4.1) (см. рис. 3.4.1, в), и их интерпретация аналогична. Никаких качественно новых эффектов в системе (3.5.2) не возникает.

### 3.5.2. Насыщение хищника, конкуренция хищника за отличные от жертвы ресурсы и конкуренция жертв

Учет этих трех факторов или, другими словами, введение фактора конкуренции жертв в модель (3.4.7) приводит к системе

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy/(1 + Ax) - ex^2, \\ \dot{y} &= -cy + dxy/(1 + Ax) - hy^2.\end{aligned}\tag{3.5.3}$$

Эта система была предложена в статьях [1, 12], частично, а затем и полностью исследована в работах [12, 104, 17]. После замены  $t = \tau/a$ ,  $x = (a/d)u$ ,  $y = (a/b)v$  система (3.5.3) переходит в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - uv/(1 + \alpha u) - \epsilon u^2, \\ \dot{v} &= -\gamma v + uv/(1 + \alpha u) - \delta v^2,\end{aligned}\tag{3.5.4}$$

где  $\gamma = c/a$ ,  $\alpha = Ad/a$ ,  $\delta = g/b$ .

Таким образом, предстоит исследовать систему, зависящую от четырех параметров. Задача облегчается тем, что поведение системы (3.5.4) при  $\delta = 0$  и  $\epsilon = 0$  исследовано ранее [уравнения (3.4.2) и (3.4.8) соответственно].

Анализ системы (3.5.4) построим следующим образом. По-прежнему рассматривая параметр  $\gamma$  как выделенный, унаследованный от невозмущенной системы Вольтерра, зафиксируем на первом этапе его значение и рассмотрим уравнения (3.5.4) при  $\gamma = 1$ . После того как параметрический портрет  $\{\alpha, \delta, \epsilon\}$  при  $\gamma = 1$  будет построен, проследим его эволюцию с изменением значения  $\gamma$ .

Трехпараметрический  $\{\alpha, \delta, \epsilon\}$ -портрет системы естественно строить в виде однопараметрического семейства двухмерных  $\{\alpha, \delta\}$ -срезов при различных фиксированных значениях  $\epsilon$ . При  $\epsilon = 0$   $\{\alpha, \delta\}$ -портрет системы (3.5.4) совпадает с параметрическим портретом системы (3.4.8). Рассмотрим, как он выглядит при  $1 \gg \epsilon > 0$ . При этом сначала нанесем на плоскость параметров  $\{\alpha, \delta\}$  линии отвечающие бифуркациям положений равновесия, а затем — предельных циклов.

**Бифуркации равновесий.** Уравнения нуль-изоклин системы:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= 0, \quad v = (1 + \alpha u)(1 - \epsilon u); \\ \dot{v} &= 0, \quad v = \frac{1}{\delta} \left( \frac{u}{1 + \alpha u} - 1 \right).\end{aligned}\tag{3.5.5}$$

В случае общего положения возможны три варианта взаимного расположения нуль-изоклин системы: когда они не пересекаются, имеют в первом

Рис. 3.5.2. Три варианта взаимного расположения нуль-изоклинов системы (3.5.4) в случае общего положения

квадранте одну (A) и три ( $A_1$ , C,  $A_2$ ) точки пересечения соответственно (рис. 3.5.2).

При любых значениях параметров равновесиями системы являются начало координат 0 (всегда седло) и точка В ( $u = 1/\epsilon, v = 0$ ).

Точка В — это глобально устойчивый узел при значениях параметров, при которых нуль-изоклины не пересекаются в первом квадранте, и седло — при всех остальных значениях параметров. Седлом также является "промежуточное" положение равновесия С при значениях параметров, при которых на фазовом портрете системы имеются три равновесия. Равновесия A,  $A_1$  и  $A_2$  — неседла. Характер их устойчивости будет рассмотрен ниже.

Условия слияния точек  $A_1$  и С, во-первых, и точек  $A_2$  и С, во-вторых, задают на плоскости параметров  $\{\alpha, \delta\}$  две кривые, соответствующие бифуркациям коразмерности один седлоузлов  $A_1C$  и  $A_2C_1$ , соответственно.

Аналитически эти условия отвечают двукратным корням кубического уравнения

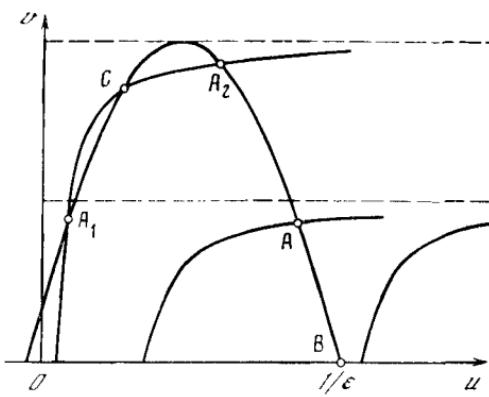
$$\delta(1 + \alpha u)^2(1 - \epsilon u) = (1 - \alpha)u - 1. \quad (3.5.6)$$

На плоскости параметров  $\{\alpha, \delta\}$  бифуркационные кривые, соответствующие существованию на фазовом портрете седлоузлов  $A_1C$  и  $A_2C$ , имеют общие точки  $\mathcal{A}_1$  и  $\mathcal{A}_2$  (рис. 3.5.3) и ограничивают замкнутую серповидную "двуугольную" область. Эти точки отвечают бифуркациям коразмерности два существования на фазовом портрете трехкратной особой точки, возникающей при одновременном слиянии двух узлов одинаковой устойчивости и седла. В параметрических точках  $\mathcal{A}_1$  и  $\mathcal{A}_2$  бифуркационные кривые касаются, асимптотически образуя полукубическую параболу.

Таким образом, кривые  $S_1$  и  $S_2$  седлоузлов  $A_1C$  и  $A_2C$  разбивают плоскость параметров на две области: параметрическим точкам, лежащим внутри двуугольника, соответствует существование на фазовом портрете системы трех нетривиальных равновесий, параметрическим точкам вне двуугольника — существование на фазовом портрете одного нетривиального равновесия.

При  $\epsilon \rightarrow 0$  нижняя дуга двуугольника, соответствующая бифуркации образования на фазовом портрете седлоузла  $A_2C$ , "влипает" в координатный угол  $\{\alpha, \delta\}$ , причем точка  $\mathcal{A}_1$  стремится к  $(\alpha = 0, \delta = \infty)$ , а  $\mathcal{A}_2$  — к  $(\alpha = 1, \delta = 0)$ , и параметрический портрет (см. рис. 3.5.3) приобретает вид, изображенный на рис. 3.4.4, б.

Проанализируем устойчивость точек A,  $A_1$  и  $A_2$ . Качественно это можно сделать, не прибегая к математическим выкладкам, зная лишь параметри-



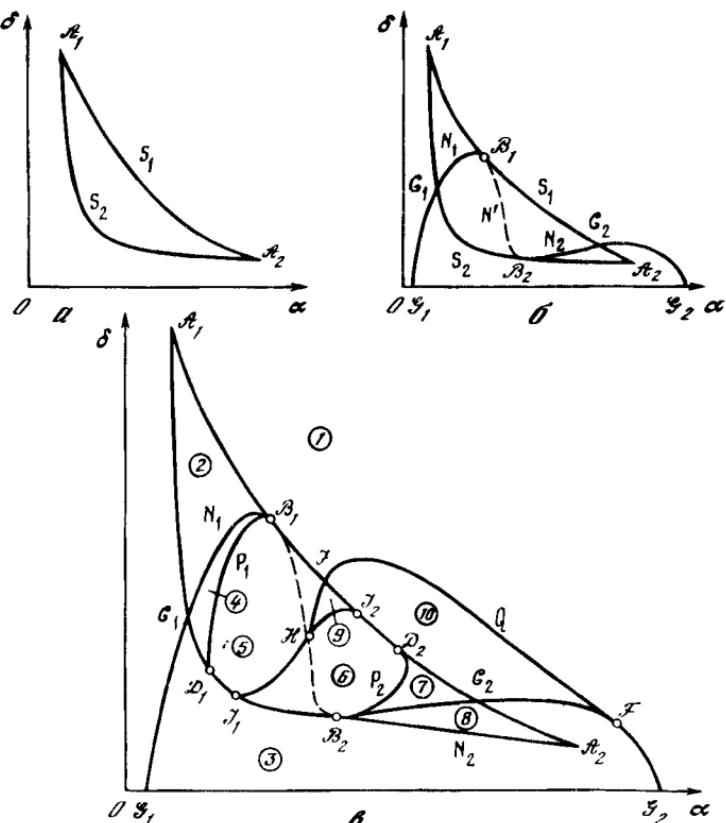


Рис. 3.5.3. Последовательные этапы построения параметрического портрета системы (3.5.4)

*a* – линии седлоузлов; *б* – линия нейтральности; *в* – линии петель сепаратрис и кратных циклов (полный портрет)

ческий портрет системы (3.5.4) при  $\epsilon = 0$  [совпадает с параметрическим портретом системы (3.4.8) (см. рис. 3.4.4, б)] и при  $\delta = 0$  [совпадает с портретом системы (3.4.2) (см. рис. 3.4.1, б)] и руководствуясь соображениями непрерывности.

Рассмотрим положение линии нейтральности на  $\{\alpha, \delta\}$ -плоскости. Из сопоставления с параметрическим портретом (см. рис. 3.4.1, б) системы (3.4.2) следует, что ось абсцисс  $\{\alpha, \delta\}$ -портрета системы (3.5.4) имеет две общие точки с линией нейтральности  $\mathcal{G}_1$ , ( $\alpha = \alpha_1$ ,  $\delta = 0$ ) и  $\mathcal{G}_2$  ( $\alpha = \alpha_2$ ,  $\delta = 0$ ) (см. рис. 3.5.3, б).

Из сопоставления с параметрическим портретом (см. рис. 3.4.4) системы (3.4.8) и соображений непрерывности следует, что линия нейтральности должна касаться верхней дуги двуугольника в точке  $\mathcal{B}_1$  (см. рис. 3.5.3, б). Между точками  $\mathcal{G}_1$  и  $\mathcal{B}_1$  линия нейтральности, следовательно, пересекает нижнюю дугу двуугольника в точке  $\mathcal{C}_1$ . При этом значения параметров, лежащие на отрезке  $\mathcal{G}_1 \mathcal{C}_1$ , соответствуют на фазовом портрете нейтральности единственного равновесия А, а значения параметров, лежащие на отрезке  $\mathcal{C}_1 \mathcal{B}_1$ , соответствуют на фазовом портрете нейтральности

равновесия  $A_1$ . Параметрическая точка  $\mathcal{C}_1$  соответствует бифуркации ко-размерности "один плюс один" – слиянию на фазовом портрете седла С с узлом  $A_2$  и нейтральности  $A_1$ . Точка  $\mathcal{B}_1$  соответствует бифуркации ко-размерности два вырожденного седлоузла  $A_1C$  (равновесия с двумя нулевыми собственными числами), аналогичной уже встречающейся нам, в частности при исследовании системы (3.4.8). При этом участок  $\mathcal{A}_1 \mathcal{B}_1$  верхней дуги двуугольника отвечает существованию на фазовом портрете *устойчивого* седлоузла  $A_1C$ , а участок  $\mathcal{B}_1 \mathcal{A}_2$  – *неустойчивого* седлоузла  $A_1C$ .

Простудим расположение линии нейтральности между точками  $\mathcal{B}_1$  и  $\mathcal{S}_2$  (см. рис. 3.5.3, б). Заметим, что поскольку точки  $\mathcal{A}_1$  и  $\mathcal{A}_2$  соответствуют бифуркации ко-размерности два, то они должны быть общими для линий седлоузлов *одинаковой устойчивости*: параметрическая точка  $\mathcal{C}_1$  соответствует слиянию на фазовом портрете седла С и двух *устойчивых* узлов  $A_1$  и  $A_2$ , а точка  $\mathcal{A}_2$  – слиянию седла С и двух *неустойчивых* узлов  $A_1$  и  $A_2$ . Это означает, что на нижней дуге двуугольника существует точка  $\mathcal{B}_2$  такая, что участок дуги  $\mathcal{A}_1 \mathcal{B}_2$  отвечает существованию на фазовом портрете устойчивого седлоузла  $A_2C$ , а участок  $\mathcal{B}_2 \mathcal{A}_2$  – неустойчивого седлоузла  $A_2C$ . Точка  $\mathcal{B}_2$  соответствует бифуркации ко-размерности два вырожденного седлоузла  $A_2C$  и является точкой касания линии нейтральности и нижней дуги двуугольника. Дальнейший ход линии нейтральности очевиден: она пересекает верхнюю дугу двуугольника в точке  $\mathcal{C}_2$  и затем входит в ось абсцисс в точке  $\mathcal{S}_2$ . Точка  $\mathcal{C}_2$  отвечает бифуркации ко-размерности "один плюс один": слиянию на фазовом портрете седла С с узлом  $A_1$  и изменению устойчивости точки  $A_2$ . Линия нейтральности на  $\{\alpha, \delta\}$ -портрете системы (3.5.4) построена полностью. Подчеркнем, что различные участки линии нейтральности соответствуют нейтральности различных равновесий на фазовом портрете системы: участок  $\mathcal{S}_1 \mathcal{C}_1$  отвечает нейтральности единственного равновесия А,  $\mathcal{C}_1 \mathcal{B}_1$  – нейтральности  $A_1$ ,  $\mathcal{B}_1 \mathcal{B}_2$  – нейтральности седла С ( $|\lambda_1^C / \lambda_2^C| = 1$ ),  $\mathcal{B}_2 \mathcal{C}_2$  – нейтральности  $A_2$  и, наконец,  $\mathcal{C}_2 \mathcal{S}_2$  – снова нейтральности единственного равновесия А. Участок  $\mathcal{B}_1 \mathcal{B}_2$ , соответствующий нейтральности седла С, формально бифуркационным не является, но на нем лежит точка  $\mathcal{H}$ , отвечающая важной бифуркации ко-размерности два.

Характер взаимного расположения линий седлоузлов и линии нейтральности, проведенной выше на основе общих соображений, был подтвержден непосредственным расчетом [33].

**Бифуркации предельных циклов.** На параметрическом портрете системы (3.5.4), кроме нанесенных уже линий (рис. 3.5.3, б), отвечающих бифуркациям особых точек, присутствуют линии, отвечающие бифуркациям предельных циклов. Рассмотрим характер бифуркаций и взаимное расположение соответствующих бифуркационных линий. Из точки  $\mathcal{B}_1$  внутрь двуугольника выходит линия  $P_1$  значений параметров, при которых на фазовом портрете системы существует петля сепаратрисы седла С вокруг точки  $A_1$ . Эта линия имеет общую точку  $\mathcal{D}_1$  с нижней дугой двуугольника и, естественно, не имеет продолжения вне двуугольника, поскольку соответствующие значения параметров отвечают отсутствию седла на фазовом портрете системы.

Структура параметрической окрестности точки, общей для линии седло-

узлов и линии петли сепаратрисы, в случае общего положения исследована в работе [55]. Асимптотика линий седлоузлов и петли сепаратрисы в окрестности точки  $\mathcal{D}$  не изучены, но есть основания полагать, что эти линии в случае общего положения касаются.

Совершенно аналогично из точки  $\mathcal{B}_2$  внутрь двуугольника выходит линия  $P_2$  значений параметров, при которых на фазовом портрете системы существует петля сепаратрис седла С вокруг точки  $A_2$ . Эта линия имеет общую точку  $\mathcal{D}_2$  с верхней дугой двуугольника.

Построим фазовые портреты для некоторых параметрических областей, чтобы проанализировать, какие еще бифуркационные линии с необходимостью присутствуют на параметрическом портрете системы.

На рис. 3.5.4. видно, что фазовые портреты для параметрических областей 5 и 6 различаются лишь большим предельным циклом, охватывающим все три равновесия. Ясно, что портрет 5 в портрет 6 с необходимостью переводит бифуркацию образования на фазовом портрете "большой" петли сепаратрисы седла С, охватывающей оба равновесия  $A_1$  и  $A_2$ . Другими словами, на параметрическом портрете системы с необходимостью должна существовать линия значений параметров, отвечающих существованию на фазовом портрете системы "большой" петли сепаратрис. Эта параметрическая линия, естественно, целиком лежит внутри двуугольника, поскольку значения параметров, лежащие вне двуугольника, соответствуют отсутствию седла С на фазовом портрете, и имеет общие точки  $\mathcal{I}_1$  и  $\mathcal{I}_2$  с дугами двуугольника. Как показано на рис. 3.5.3, в, точка  $\mathcal{I}_1$  расположена между  $\mathcal{B}_2$  и  $\mathcal{D}_1$ , а точка  $\mathcal{I}_2$  – между  $\mathcal{B}_1$  и  $\mathcal{D}_2$ .

Полный параметрический портрет системы не исчерпывается перечисленными линиями. Линия  $\mathcal{I}_1 \mathcal{I}_2$  значений параметров, отвечающих существованию на фазовом портрете большой петли сепаратрис, как видно на рис. 3.5.3, в, пересекает линию  $\mathcal{B}_1 \mathcal{B}_2$  нейтральности седла С (точка  $\mathcal{K}$ ). Точка  $\mathcal{K}$  пересечения соответствует исследованной в работе [68] бифуркации коразмерности два существования на фазовом портрете системы нейтральной петли сепаратрисы. Это означает, что если значения параметров пересекают линию  $\mathcal{I}_1 \mathcal{I}_2$  большой петли сепаратрис сверху вниз на участке  $\mathcal{I}_1 \mathcal{K}$ , то на фазовом портрете из петли сепаратрисы рождается устойчивый предельный цикл. Если же значения параметров в том же направлении пересекают линию  $\mathcal{I}_1 \mathcal{I}_2$  на участке  $\mathcal{K} \mathcal{I}_2$ , то на фазовом портрете при этом "влипает" в петлю сепаратрис и разрушается неустойчивый предельный цикл. Это, в частности, означает, что точка  $\mathcal{K}$  является концевой для линии Q значений параметров, соответствующих существованию на фазовом портрете системы двукратных циклов.

Таким образом, при переходе значений параметров из области 6 в область 5 на фазовом портрете системы события могут разворачиваться двояко: либо большой устойчивый предельный цикл разрушается ("лопается") на петле сепаратрис, либо сначала внутри устойчивого предельного цикла из петли сепаратрис рождается неустойчивый (параметрическая область и фазовый портрет 9), а затем при дальнейшем движении по параметру оба цикла слипаются и аннигилируют при пересечении значениями параметров линии Q кратных циклов.

Остается последний вопрос. Где находится второй конец линии Q значений параметров, при которых на фазовом портрете системы существуют

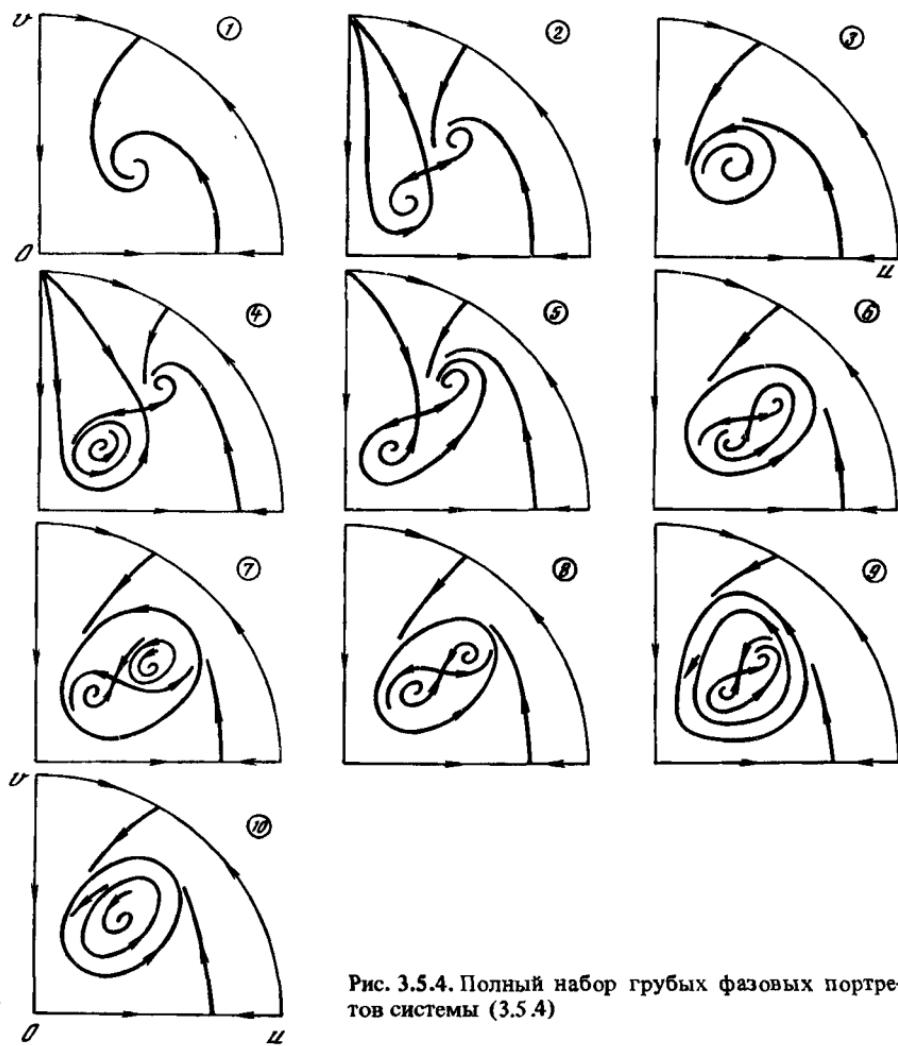


Рис. 3.5.4. Полный набор грубых фазовых портретов системы (3.5.4)

двукратные предельные циклы (линии кратных циклов)? Естественно предположить, что на участке линии нейтральности между точками  $\mathcal{C}_2$  и  $\mathcal{G}_2$  существует точка  $\mathcal{F}$ , в которой обращается в нуль первая ляпуновская величина. Эта параметрическая точка отвечает бифуркации коразмерности два и является концевой для линии кратных циклов. Прямой расчет подтвердил правильность этого предположения [33]. На этом построение  $\{\alpha, \delta\}$ -параметрического портрета при  $\gamma = 1$  системы (3.5.4) завершено (см. рис. 3.5.3, в). Грубые фазовые портреты для параметрических областей 1–10, представлены на рис. 3.5.4.

В соответствии с намеченным планом исследования системы (3.5.4) рассмотрим, как изменяется  $\{\alpha, \delta\}$ -портрет системы при увеличении  $\epsilon$ . Заметим, что вид  $\{\alpha, \delta\}$ -портрета при  $\epsilon \ll 1$  не зависит от значения параметра  $\gamma$ . Вид  $\{\alpha, \delta\}$ -среза при  $\epsilon > 1/4$  также не зависит от значения  $\gamma$ : весь

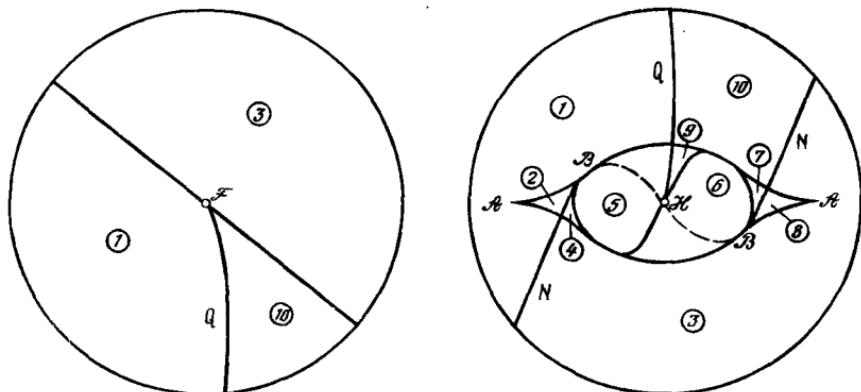


Рис. 3.5.5. Трехмерная структура окрестности параметрической точки коразмерности три, общей в пространстве параметров  $\{\alpha, \delta, \epsilon\}$  для линии А бифуркации коразмерности два трехкратных точек и поверхности N нейтральности коразмерности один

первый квадрант  $\{\alpha, \delta\}$ -среза представляет собой параметрическую область I, поскольку из соответствующих алгебраических уравнений следует, что с возрастанием  $\epsilon$  при любых  $\gamma$  сближаются, а затем сливаются и исчезают пары точек  $\mathcal{A}_1$  и  $\mathcal{A}_2$ ,  $\mathcal{G}_1$  и  $\mathcal{G}_2$ .

Какие перестройки  $\{\alpha, \delta\}$ -параметрического портрета, происходящие с увеличением  $\epsilon$ , должны предшествовать слиянию точек  $\mathcal{A}_1$  и  $\mathcal{A}_2$ ? Очевидно, что в случае общего положения обе точки  $\mathcal{A}_1$  и  $\mathcal{A}_2$  в момент, предшествующий при движении по параметру  $\epsilon$  их слиянию и исчезновению с параметрического портрета, должны находиться либо выше, либо ниже линии нейтральности N. Другими словами, прежде чем исчезнуть с параметрического портрета, двугольник должен целиком либо опуститься под линию N, либо подняться над ней. Последовательность перестроек, происходящих при этом с параметрическим  $\{\alpha, \delta\}$ -портретом, была численно исследована Т.И. Буриевым [33]. Основное событие состоит в том, что при некотором критическом значении параметра  $\epsilon$  линия нейтральности N проходит через один из "углов двугольника" (точку  $\mathcal{A}_1$  или  $\mathcal{A}_2$ ). Эта ситуация соответствует бифуркации коразмерности три, в общем случае не исследованной. Параметрическая структура окрестности этой точки для системы (3.5.4) получена посредством проекции на плоскость окружающей ее сферы (рис. 3.5.5). Можно предположить, что эта структура отвечает случаю общего положения для окрестности параметрической точки, общей для линии трехкратных фазовых точек и поверхности нейтральности в трехпараметрическом пространстве, другими словами, соответствует нарушению одного из условий невырожденности по Богданову [31, 32].

Эволюция  $\{\alpha, \delta\}$ -портрета с увеличением  $\epsilon$  сопровождается некоторыми перестройками параметрических линий кратных циклов и петель сепаратрис. Рассматривать всю последовательность перестроек параметрического портрета  $\alpha, \delta$  нет необходимости, поскольку они не приводят к появлению новых бифуркационных линий и параметрических областей. Отметим лишь, что, как было показано Т.И. Буриевым [33], при  $\gamma < \gamma_{kp} \approx 1,4$  увеличение  $\epsilon$  приводит к поднятию двугольника над линией N, а при  $\gamma > \gamma_{kp}$  – к его опусканию под линию N.

Таким образом, построение параметрического портрета и полного набора фазовых портретов системы (3.5.4) можно считать завершенным.

**Фазовые портреты и их бифуркации.** Из результатов проведенного выше исследования следует, что в зависимости от значений параметров в системе (3.5.4) могут реализоваться десять различных типов динамического поведения, соответствующих фазовым портретам, представленным на рис. 3.5.4. Рассмотрим, что общего у этих типов поведения между собой, какие между ними существуют различия, какие динамические события могут происходить при изменении значений параметров.

Прежде всего проведем классификацию фазовых портретов системы (3.5.4) по характеру и числу притягивающих режимов:

Одно равновесие	1, 5
Один цикл	3, 8
Два равновесия	2
Равновесие и цикл	4, 6, 7, 9, 10

Остановимся подробнее на структуре отдельных фазовых портретов. Портрет 1 аналогичен многим рассмотренным выше при анализе различных моделей хищник–жертва. Он отвечает существованию одного глобально притягивающего равновесия и особого интереса не представляет. При значениях параметров, лежащих в области 5, система также имеет единственное глобально устойчивое равновесие. Поведение системы при этом отличается от предыдущего случая лишь характером переходных процессов при возвращении в равновесие после возмущения. При анализе конкретных экологических ситуаций эти различия, однако, могут оказаться весьма существенными.

Параметрические области 3 и 8 отвечают существованию у системы глобально притягивающего автоколебательного режима – ситуация, также уже встречавшаяся в ранее изученных системах. Качественно новым является поведение системы (3.5.4) при значениях параметров, лежащих в области 2. На фазовом портрете при этом реализуются два нетривиальных устойчивых равновесия, в одно из которых в зависимости от начальных условий попадает система. Заметим, что любое достаточно сильное возмущение системы, находящейся в равновесии  $A_1$ , в сторону увеличения или уменьшения численности любой из популяций при постоянной численности другой переводит систему в область притяжения равновесия  $A_2$  (см. рис. 3.5.4, режим 2).

Наиболее богат набор режимов динамического поведения системы (3.5.4), когда на фазовом портрете одновременно имеются устойчивое равновесие и предельный цикл. Следует различать прежде всего два случая: устойчивое равновесие находится вне (4) и внутри цикла (6, 7, 9, 10). В первом случае поведение системы близко к поведению на фазовом портрете 2, с тем отличием, что вместо устойчивого равновесия  $A_1$  имеется устойчивый предельный цикл вокруг равновесия. Любое достаточно сильное возмущение автоколебательного режима по каждой из компонент переводит систему в область притяжения равновесия  $A_2$ .

Параметрические области 6, 7, 9 и 10 соответствуют ситуации жесткого (в фазовом смысле) режима возбуждения автоколебаний. Любое достаточно сильное возмущение системы, находящейся в состоянии равновесия,

переводит ее в область притяжения автоколебаний "вокруг" этого равновесия. При этом при значениях параметров в областях 7, 9 и 10 на фазовых портретах границей области притяжения равновесия является неустойчивый предельный цикл вокруг этого равновесия. При значениях параметров в области 6 на фазовом портрете область притяжения равновесия устроена более сложно. Она ограничена двумя сматывающимися с неустойчивого равновесия  $A_1$  полусепаратрисами, входящими в седло С, и представляет собой некое подобие "улитки", скручивающейся с равновесия  $A_1$ .

Такая структура области притяжения равновесия  $A_2$  приводит к двум взаимосвязанным следствиям. Во-первых, в окрестности равновесия  $A_1$  имеет место ситуация "динамической неопределенности" [29]: сколь угодно малое возмущение начальных условий в любом направлении может переводить систему из области притяжения равновесия в область притяжения предельного цикла, и наоборот. Во-вторых, постепенное увеличение возмущения равновесия  $A_2$  в определенном направлении, например вдоль прямой, соединяющей на фазовом портрете равновесия  $A_1$  и  $A_2$ , приводит к "чересполосице", т.е. к качественно немонотонной реакции системы на возрастание возмущения: система попадает то в одну, то в другую область притяжения.

Описав фазовые портреты, перейдем к описанию событий, которые могут происходить в системе (3.5.4) при постепенном изменении значений параметров с притягивающими объектами, т.е. с устойчивыми равновесиями и устойчивыми предельными циклами.

При изменении значений параметров с устойчивыми равновесиями могут происходить события пяти различных типов:

1. *Срыв равновесия на новое равновесие.* При значениях параметров, лежащих в области 2, система может находиться в одном из двух состояний устойчивого равновесия:  $A_1$  или  $A_2$ . Если система находится в равновесии  $A_1$ , то изменение значений параметров, при котором на параметрическом портрете пересекается граница  $\mathcal{A}_1 \mathcal{C}_1$ , никак не сказывается на поведении системы. Если же значения параметров пересекают линию  $\mathcal{A}_1 \mathcal{B}_1$ , то происходит срыв равновесия: устойчивый узел  $A_1$  сливаются с седлом С, и система "скакком" переходит в равновесие  $A_2$ . Аналогично, если исходно значения параметров лежат в области 2, то система, находящаяся в равновесии  $A_2$  при изменении значений параметров, соответствующих переходу в параметрическую область 1 через линию  $\mathcal{A}_1 \mathcal{B}_2$ , скакком переходит в равновесие  $A_1$ .

2. *Мягкое возбуждение колебаний.* При изменении значений параметров, соответствующих переходу  $1 \rightarrow 3$ , происходит мягкое возбуждение колебаний вокруг единственного равновесия — явление, уже знакомое нам, в частности по исследованию систем (3.4.2) и (3.4.8). При изменении значений параметров, соответствующих переходу  $2 \rightarrow 4$ , в системе происходит мягкое возбуждение колебаний, если она исходно находилась в равновесии  $A_1$ , и не происходит никаких событий, если она находилась в равновесии  $A_2$ .

3. *Жесткое возбуждение колебаний.* При изменении значений параметров, соответствующих переходам  $6, 10 \rightarrow 3$  и  $7 \rightarrow 8$ , в системе происходит жесткое параметрическое возбуждение колебаний — явление, знакомое нам, в частности, по исследованию системы (3.4.3). Исходные равновесия

ные значения переменных при этом находятся внутри диапазона жестко возбудившихся колебаний.

4. Срыв устойчивого равновесия на удаленный предельный цикл. При изменении значений параметров, соответствующих переходу  $4 \rightarrow 3$  в системе, исходно находившейся в состоянии равновесия  $A_2$ , происходит срыв равновесия на автоколебательный режим. Отличие от предыдущего случая (жесткого возбуждения колебаний) состоит в том, что исходные равновесные значения переменных лежат, вообще говорят, вне диапазона измененияй переменных в новом установившемся автоколебательном режиме.

5. Рождение автоколебаний из петли седлоузла. При изменении значений параметров, соответствующих переходу  $5 \rightarrow 3$ , в системе также происходит возбуждение колебаний, причем сразу большой амплитуды. Отличие от двух предыдущих случаев состоит в том, что форма колебаний носит релаксационный характер и большую часть времени система проводит в окрестности состояния, до бифуркации бывшего равновесным.

Рассмотрим события, которые могут происходить при изменении значений параметров с системой, находящейся в автоколебательном режиме. Существуют четыре типа таких событий.

1. Мягкое затухание колебаний. Явление, обратное мягкому возбуждению колебаний из устойчивого равновесия, происходит при переходе значений параметров  $3 \rightarrow 1$ , а также  $4 \rightarrow 2$ , если при значениях параметров в области 4 система находилась в автоколебательном режиме.

2. Жесткое затухание автоколебаний – явление, обратное жесткому возбуждению автоколебаний. Происходит при переходе значений параметров  $9 \rightarrow 5$  и  $10 \rightarrow 1$ .

3. Разрушение автоколебаний на петле сепаратрисы происходит при переходе значений параметров  $4 \rightarrow 5$ , если при значениях параметров в области 4 система находилась в автоколебательном режиме. По мере приближения к бифуркационным значениям параметров амплитуда колебаний увеличивается и колебания приобретают релаксационную форму.

4. Остановка автоколебаний в седлоузле на цикле – явление, обратное рождению автоколебаний из петли седлоузла. Происходит при переходе значений параметров  $5 \rightarrow 3$ . По мере приближения к бифуркационным значениям параметров, автоколебания, сохраняя большую амплитуду, приобретают релаксационную форму.

Этим исчерпывается перечень бифуркационных событий, приводящих к качественным изменениям поведения системы (3.5.4) при изменении значений параметров.

Экологическая интерпретация. Рассмотрим экологическую интерпретацию фазовых портретов системы (3.5.4) при фиксированных значениях параметров и событий, происходящих с устойчивыми равновесиями и автоколебаниями при изменении значений параметров. Наибольший интерес при этом представляют ситуации, при которых на фазовом портрете системы имеется более одного притягивающего объекта.

При значениях параметров, лежащих в области 2, на фазовом портрете системы имеются два устойчивых равновесия  $A_1$  и  $A_2$ , области притяжения которых разделены входящей сепаратрисой седла С. Экологически  $A_1$  – это равновесие, "унаследованное" от исходной системы Вольтерра, в котором популяции хищника и жертвы взаимно лимитируют численность

друг друга. Качественно иную природу имеет равновесие  $A_2$ ; ее легко представить, рассматривая предельный случай  $\epsilon \rightarrow 0$ . При этом равновесная

численность хищника  $v_{A_2} \rightarrow v_{\max} = \frac{1}{\delta}(1/\alpha - \gamma)$ . Смысл этого выражения

вполне прозрачен:  $1/\alpha$  – максимальная скорость прироста популяции хищника в отсутствие смертности и при избытке жертвы;  $(1/\alpha - \gamma)$  – максимальная скорость роста популяции хищника с учетом смертности;  $1/\delta$  – величина, обратная интенсивности внутривидовой конкуренции хищника за ресурсы, отличные от жертвы, т.е. пропорциональная емкость экологической ниши хищника при избытке жертвы. В целом величина  $v_{\max}$  характеризует емкость экологической ниши хищника и аналогична величине  $K$  в логистическом уравнении.

При  $\epsilon \rightarrow 0$  равновесная численность популяции жертвы  $v_{A_2} \rightarrow 1/\epsilon$ , т.е. к максимальной плотности, допускаемой ресурсами жертвы.

Таким образом, в равновесии  $A_2$  популяция жертвы лимитируется не хищниками, но доступными ей ресурсами, а популяция хищника лимитируется ресурсами, отличными от жертвы.

Поведение системы при значениях параметров, лежащих в области 4, близко к поведению при значениях параметров в области 2, с тем отличием, что популяции хищника и жертвы, взаимно лимитируя численность друг друга, находятся не в стационарном, а в автоколебательном режиме существования, соответствующем устойчивому циклу вокруг равновесия  $A_1$ .

Экологическая интерпретация поведения системы при возмущениях равновесия  $A_1$  аналогична изложенной при исследовании системы (3.4.8), с тем отличием, что популяция жертвы, "ускользнув" (в популяционном смысле) от хищника, размножается не беспредельно, а стабилизируется вблизи численности, допускаемой уровнем доступных ей ресурсов.

Перейдем к экологической интерпретации событий, происходящих в системе при изменении значений параметров.

Из рассмотрения параметрического портрета системы ясно, что к одним и тем же качественным перестройкам режима функционирования экосистемы могут приводить изменения различных параметров. Ограничимся рассмотрением событий, происходящих при изменении параметра  $\delta$  при различных фиксированных значениях всех остальных параметров. Напомним, что  $\delta$  характеризует интенсивность конкуренции хищников за ресурсы, отличные от жертвы, а  $1/\delta$  – соответственно величина, пропорциональная емкости экологической ниши хищника при избытке жертвы. Параметр  $\epsilon$  считаем малым ( $\epsilon \ll 1$ ). Это экологически означает, что плотность популяции жертвы, определяемая доступными ей ресурсами в отсутствие хищника, много больше, чем плотность, при которой поддерживается популяция жертвы, когда определяющим фактором является ее истребление хищником.

События, происходящие при изменении параметров с равновесием  $A_1$ , аналогичны событиям с единственным равновесием  $A$  в ранее исследованной системе (3.4.8). Единственное отличие состоит в том, что и при срыве равновесия, и при разрушении автоколебаний на петле сепаратрисы численность популяции жертвы в системе (3.5.4) в отличие от системы

(3.4.8) не растет неограничено, а стабилизируется, в результате чего система переходит в равновесие  $A_2$ .

Рассмотрим, что происходит при изменении параметров с равновесием  $A_2$ . Заметим при этом, что при значениях параметров, лежащих в областях 1, 3 и 10, когда в системе существует единственное равновесие, различие между равновесиями  $A_1$ , обусловленным взаимодействием между хищником и жертвой, и  $A_2$ , обусловленным взаимодействием каждой из популяций со своим ресурсом, естественно, теряется. Однако, помня о том, что в системе (3.4.8), в которую переходит (3.5.4) при  $\epsilon = 0$ , сосуществование популяций хищника и жертвы при значениях параметров, лежащих выше линии седлоузлов, невозможно, полезно с некоторой долей условности считать, что совокупность значений параметров, лежащих правее и выше двуугольника, отвечает существованию равновесия типа  $A_2$ , а область левее и ниже двуугольника – существованию равновесия  $A_1$ . Условность состоит в том, что четкой границы между этими совокупностями значений параметров не существует, однако для интерпретаций, не претендующих на абсолютную строгость, такое разделение удобно.

События, происходящие с равновесием  $A_2$  при изменении емкости экологической ниши хищника ( $1/\delta$ ), качественным образом зависят от биотического потенциала хищника при избытке жертвы. Эта величина, как уже говорилось, пропорциональна  $1/\alpha$ . Будем рассматривать события, происходящие в системе при изменении емкости экологической ниши хищника, последовательно увеличивая фиксированное значение его биотического потенциала. При этом весь диапазон значений параметра  $\alpha$  распадается на семь интервалов (см. рис. 3.5.3, в).

1.  $\alpha > \alpha_{\mathcal{G}_2}$ . При любых значениях  $\delta$  в системе существует единственное и притом устойчивое равновесие типа  $A_2$ . Биотический потенциал хищника очень мал, и хищник не в состоянии контролировать популяцию жертвы. Равновесные численности популяций хищника и жертвы определяются доступными им ресурсами.

2.  $\alpha_{\mathcal{G}_2} > \alpha > \alpha_{\mathcal{F}}$ . Довольно узкий интервал значений параметров, в котором при уменьшении емкости экологической ниши хищника равновесие мягко теряет устойчивость (граница  $\mathcal{F}\mathcal{G}_2$ ). Как и всякое мягкое возбуждение колебаний, это явление обратимо: при движении по параметру  $\delta$  в обратном направлении равновесие становится устойчивым при том же критическом значении параметра. Это явление может служить иллюстрацией положения об условности выделения равновесий различного типа в случае, когда значения параметров лежат в окрестности "уголка двуугольника".

3.  $\alpha_{\mathcal{F}} > \alpha > \alpha_{\mathcal{U}_1}$ . В этом интервале значений биотического потенциала увеличение емкости экологической ниши хищника влечет за собой жесткое возбуждение автоколебаний, т.е. возникновение автоколебаний сразу большой амплитуды.

Важно подчеркнуть, что хотя феноменология явления одинакова во всем рассматриваемом интервале значений биотического потенциала, лежащие в его основе механизмы различны: это может быть либо потеря устойчивости фокусом с исчезновением на нем неустойчивого предельного цикла (пересечение линии  $\mathcal{F}\mathcal{C}_2\mathcal{B}_2$ ), либо слияние устойчивого узла с седлом внутри устойчивого цикла (линия  $\mathcal{B}_2\mathcal{J}_1$ ). Это замечание

существенно, поскольку совершенно различны при этом критерии приближения к параметрической "опасной границе".

Возникновение автоколебаний большой амплитуды в рассматриваемой ситуации локально параметрически необратимо вне зависимости от бифуркационного механизма: уменьшение емкости экологической ниши после возникновения автоколебаний до значений, меньших того, при котором автоколебания возникли, не влечет за собой их прекращения. Лишь дальнейшее значительное сокращение емкости экологической ниши (пересечение линии  $\mathcal{FI}_1$ ) влечет за собой "жесткое" восстановление стационарного режима существования. Бифуркационный механизм этого восстановления опять же может быть различным. Это либо слияние пары циклов (линии  $\mathcal{FH}$ ), либо гибель устойчивого цикла на петле сепаратрис (линия  $\mathcal{H}_1$ ) со срывом траекторий внутрь цикла.

4.  $\alpha_{\mathcal{Y}_1} > \alpha > \alpha_{\mathcal{D}_1}$ . В этом интервале значений биотического потенциала увеличение емкости экологической ниши влечет за собой интересное и ранее для задач математической экологии не описанное явление. При увеличении емкости сверх некоторой критической (линия  $\mathcal{Y}_1 \mathcal{D}_1$ ) в системе, как и в предыдущем случае, возникают автоколебания сразу большой амплитуды. Характерной особенностью этих автоколебаний является очень большой (порядка  $T \approx 1/(\delta_{kp} - \delta)$ ) период, и то, что большую часть времени система проводит в окрестности состояния, которое при докритических значениях параметра было устойчивым. Наиболее интересно то, что в отличие от только что рассмотренных механизмов жесткого возбуждения колебаний в данном случае явление гистерезиса не наблюдается: при движении по параметру в обратном направлении автоколебания исчезают и равновесие восстанавливается при том же самом критическом значении параметра.

Экологическая интерпретация этого явления с использованием представлений о "стабилизирующих" и "дестабилизирующих" факторах, по-видимому, невозможна, поскольку оно возникает лишь как результат взаимодействия всех учтенных в рамках данной модели факторов.

5.  $\alpha_{\mathcal{D}_1} > \alpha > \alpha_{\mathcal{C}_1}$ . В этом интервале значений биотического потенциала увеличение емкости экологической ниши также приводит к возникновению автоколебаний большой амплитуды, однако в отличие от ранее рассмотренных случаев значения переменных, бывшие равновесными в докритический момент, лежат вне диапазона возникающих автоколебаний. Поэтому в данном случае правильно говорить не о возбуждении колебаний, а о срыве равновесия на автоколебания. Так же как и при  $\alpha_{\mathcal{F}} > \alpha > \alpha_{\mathcal{Y}_1}$ , явление параметрически локально необратимо — имеет место гистерезис.

6.  $\alpha_{\mathcal{C}_1} > \alpha > \alpha_{\mathcal{A}_1}$ . Увеличение емкости экологической ниши приводит к срыву равновесия  $A_2$  на  $A_1$ . Последующее уменьшение емкости ниши не приводит сразу к восстановлению равновесия  $A_2$  — имеет место гистерезис. Для восстановления требуется более значительное уменьшение емкости ниши (пересечение линии  $\mathcal{A}_1 \mathcal{B}_1$ ).

Экологический смысл этого явления состоит, по-видимому, в следующем. При малой емкости экологической ниши популяция хищника немногочисленна и не может контролировать популяцию жертвы, которая лимитируется собственными ресурсами (равновесие  $A_2$ ). С увеличением емкости

кости ниши равновесная плотность популяции хищника растет и наконец достигает такого уровня, при котором хищник "уже может взять на себя" контроль над популяцией жертвы. Плотность популяции жертвы (а за ней и хищника) сокращается, и система скачком переходит в равновесие  $A_1$ , в котором популяции хищника и жертвы взаимно контролируют друг друга.

Если после установления равновесия  $A_1$  отличные от жертвы ресурсы хищника снова начинают сокращаться, то плотность популяции хищника несколько сокращается, хотя в основном она определяется взаимодействием с популяцией жертвы. Соответственно ослабевает давление хищника на популяцию жертвы, и равновесная плотность популяции жертвы возрастает. При дальнейшем сокращении емкости экологической ниши хищника равновесная плотность популяции жертвы достигает значения столь высокого, что хищник оказывается "уже не в состоянии" контролировать популяцию жертвы. Плотность популяции жертвы (а за ней и хищника) увеличивается, и система скачком переходит в состояние  $A_2$ .

Описанные выше события, происходящие при изменении емкости экологической ниши хищника, когда  $\alpha_D > \alpha > \alpha_{A_1}$ , интерпретируются совершенно аналогично, с той разницей, что стационарное сосуществование популяций хищника и жертвы в условиях взаимной регуляции плотности неустойчиво и они могут сосуществовать, взаимно регулируя численность друг друга, лишь в автоколебательном режиме, соответствующем устойчивому предельному циклу вокруг равновесия  $A_1$ .

7.  $\alpha < \alpha_{A_1}$ . Вне зависимости от емкости экологической ниши хищника в системе существует единственное состояние равновесия. Экологически это означает, что биотический потенциал хищника столь высок, что хищник всегда контролирует плотность популяции жертвы. Впрочем, стационарное сосуществование может при этом быть неустойчивым, и популяции могут сосуществовать в автоколебательном режиме.

На этом экологическая интерпретация динамических режимов и их перестроек, реализующихся в системе (3.5.4), завершена.

Наиболее интересными представляются следующие результаты:

а) возможность устойчивого сосуществования хищника и жертвы в различных состояниях при одних и тех же условиях (значениях параметров);

б) связанные с этим разнообразные гистерезисные эффекты при изменении условий, другими словами, необратимость качественных перестроек режимов функционирования при изменении условий;

в) возможность безгистерезисного возникновения автоколебаний большой амплитуды при изменении условий.

**Замечание.** Модель, имеющая много общего с системой (3.5.4), исследовалась в серии работ А.С. Исаева и его сотрудников [47–49, 67]. Общей особенностью этих моделей является то, что в отличие от подавляющего большинства других моделей математической экологии в них исследуются ситуации, когда на фазовом портрете системы может существовать более одного устойчивого нетривиального равновесия. Отличие состоит в том, что в исследованиях Исаева и др. используется восходящий к работе Колмогорова [53, 135] подход, при котором оговариваются лишь ограничения общего характера, накладываемые на вид функций, тогда как в

настоящей работе анализируется конкретная параметрическая форма соответствующих функций. Оставаясь в рамках более общего колмогоровского подхода, удается установить лишь некоторые общие свойства динамики (число равновесий и иногда их локальную устойчивость). В отношении иных, не менее существенных для практики особенностей динамики, связанных, например, со взаимным расположением сепаратрис и предельных циклов, при таком подходе приходится довольствоваться утверждениями типа того, что тот или иной вид фазового портрета "не противоречит ограничениям, наложенным на вид правых частей системы обыкновенных дифференциальных уравнений" [67, с. 33], но отнюдь не обязательно реализуется.

С другой стороны, параметрический портрет, полученный в настоящей работе, будучи структурно грубым, очевидно, сохраняет свой вид при малом "шевелении" правых частей дифференциальных уравнений и поэтому справедлив не только для исследованной системы, но и для любых систем, близких к исследованной.

### 3.5.3. Насыщение хищника, конкуренция хищника за жертву и конкуренция жертв

Учет этих трех факторов приводит к системе [20, 21]

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - \frac{bxy}{(1+Ax)(1+By)} - ex^2, \\ \dot{y} &= -ey + \frac{dxy}{(1+Ax)(1+By)},\end{aligned}\tag{3.5.7}$$

которая заменой  $t = \tau/a$ ,  $x = (a/d)u$ ,  $y = (a/b)v$  приводится к виду

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{uv}{(1+\alpha u)(1+\beta v)} - \epsilon u^2, \\ \dot{v} &= -\gamma v + \frac{uv}{(1+\alpha u)(1+\beta v)}.\end{aligned}\tag{3.5.8}$$

Уравнения (3.5.8) зависят от четырех параметров. При построении полного параметрического портрета воспользуемся тем, что система (3.5.8) при  $\epsilon = 0$  переходит в систему (3.4.11), параметрический портрет которой построен ранее (см. рис. 3.4.8, б; 3.4.4, б). Напомним, что поведение системы (3.4.11) зависит от знака неравенства  $\gamma \neq 1$ .

Исследование системы (3.5.8) проведем следующим образом. На первом этапе зафиксируем некоторое значение  $\gamma \leq 1$  и построим однопараметрическое семейство двупараметрических  $\{\alpha, \beta\}$ -срезов трехпараметрического  $\{\alpha, \beta, \epsilon\}$ -портрета системы, возникающее при последовательном увеличении параметра  $\epsilon$  начиная от нуля. Затем повторим ту же процедуру для произвольного фиксированного значения  $\gamma > 1$ .

Предваряя описание результатов исследования, заметим, что в зависимости от значений параметров в системе существуют одно или три нетривиальных равновесия либо нетривиальные равновесия отсутствуют ( $\alpha + \epsilon > 1/\gamma$ ), и этот случай далее не рассматривается.

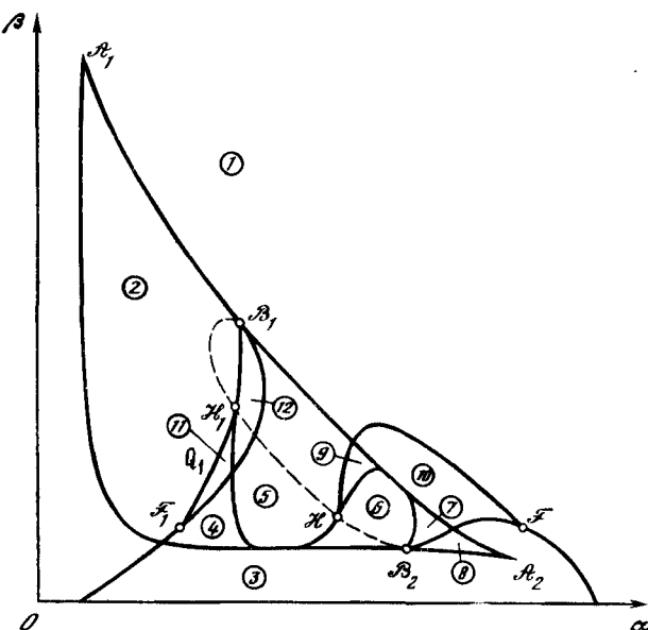


Рис. 3.5.6. Срез параметрического портрета  $\{\alpha, \beta\}$  системы (3, 5, 8) при  $\epsilon \ll 1$  и  $\gamma > 1$

Порядок исследования системы (3.5.8) при  $\gamma \leq 1$ , параметрические и фазовые портреты системы в точности совпадают с таковыми для системы (3.5.4). Единственным отличием является замена параметра  $\delta$ , характеризовавшего в системе (3.5.4) интенсивность конкуренции хищников за отличные от жертвы ресурсы, параметром  $\beta$ , характеризующем в системе (3.5.8) интенсивность конкуренции хищника за жертву. Поскольку близки по биологическому смыслу факторы, учтенные в моделях (3.5.4) и (3.5.7), то аналогична, естественно, и интерпретация результатов исследования моделей.

Параметрический портрет системы (3.5.8) при  $\gamma > 1$  и  $\epsilon = 0$  совпадает с параметрическим портретом системы (3.4.11). При  $\gamma > 1$  и  $\epsilon \ll 1$  на  $\{\alpha, \beta\}$ -срезе полного  $\{\alpha, \beta, \epsilon\}$ -параметрического портрета системы существует, так же как и на аналогичном срезе при  $\gamma \leq 1$ , серповидная двугольная область значений параметров, при которых на фазовом портрете существуют три нетривиальных равновесия. Что касается линии нейтральности, то она на  $\{\alpha, \beta\}$ -срезе при  $\gamma > 1$  выглядит иначе, чем при  $\gamma \leq 1$ . Представление о ее расположении относительно координатных осей и бифуркационных линий седлоузлов можно получить из сравнения портретов системы (3.5.8) при  $\epsilon = 0$  и при  $\beta = 0$ , используя соображения непрерывности. Качественный характер расположения трех линий петель сепаратрис устанавливается на основе соображений, использованных при исследовании системы (3.5.4), и подтвержден численным расчетом, проведенным Т.И. Буриевым [21].

Существенно, что участок линии нейтральности, соответствующий нейтральности седла (пунктирная линия  $\mathcal{B}_1 \mathcal{B}_2$  на рис. 3.5.6) пересекает не только линию "большой" петли сепаратрис, но и линию "малой" петли

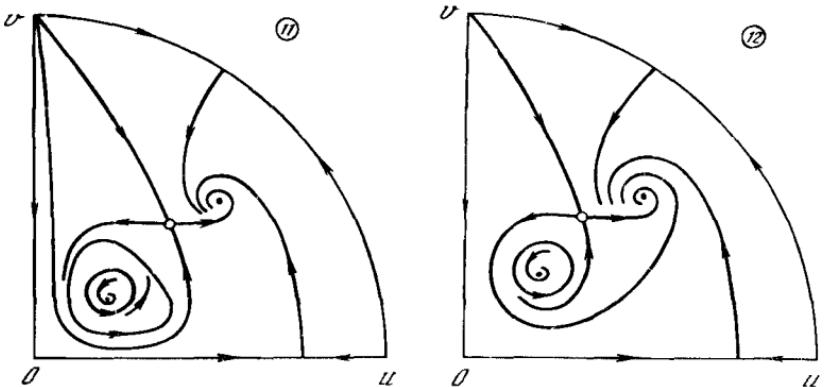


Рис. 3.5.7. Фазовые портреты системы (3.5.8) при значениях параметров, лежащих в областях параметрического портрета 11 и 12

сепаратрис, охватывающей равновесие  $A_1$ . Соответствующая точка пересечения  $\mathcal{H}_1$  является концевой для линии кратных циклов, охватывающих равновесие  $A_1$ . Второй конец линии кратных циклов расположен на участке линии нейтральности, отвечающем нейтральности равновесия  $A_1$ , и определяется из условия равенства нулю первой ляпуновской величины на этой линии (точка  $F_1$ ). На этом процедуре построения  $\{\alpha, \beta\}$ -среза параметрического портрета при произвольном  $\gamma > 1$  и  $\epsilon \ll 1$  завершена.

Большинство параметрических областей на рис. 3.5.6 отвечает фазовым портретам, аналогичным описанным при исследовании системы (3.5.4). (Нумерация сохранена той же.) Лишь при значениях параметров в областях 11 и 12 в системе (3.5.8) реализуются фазовые портреты, отличные от фазовых портретов системы (3.5.4) (рис. 3.5.7).

Рассмотрим эволюцию  $\{\alpha, \beta\}$ -среза с ростом  $\epsilon$  при  $\gamma > 1$ .

При увеличении  $\epsilon$  параметрический портрет, изображенный на рис. 3.5.6, претерпевает последовательно две существенные перестройки, связанные с бифуркациями коразмерности три, встречавшимися ранее. Первая из них отвечает изменению характера касания линий нейтральности и седлоузлов в точке  $\mathcal{B}_1$ . Одновременно при том же значении  $\epsilon_{kp}(\gamma)$  в ту же точку  $\mathcal{B}_1$  стягиваются оба конца линии Q кратных циклов  $F_1$  и  $\mathcal{H}_1$ . Аналогичная бифуркация коразмерности три наблюдалась при исследовании системы (3.4.16) (см. рис. 3.4.15). При дальнейшем росте  $\epsilon$  параметрический  $\{\alpha, \beta\}$ -срез принимает вид, изображенный на рис. 3.5.3, в. При этом параметрические области 11 и 12 стягиваются в точку и исчезают со среза. Новые параметрические области не образуются.

При дальнейшем увеличении  $\epsilon$  эволюция  $\{\alpha, \beta\}$ -среза происходит качественно так же, как и эволюции  $\{\alpha, \delta\}$ -среза системы (3.5.4). Основная перестройка  $\{\alpha, \beta\}$ -параметрического среза связана при этом с бифуркацией коразмерности три, проявляющейся на  $\{\alpha, \beta\}$ -срезе в прохождении линии нейтральности через "уголок" линии седлоузлов. При достаточно большом  $\epsilon$  двуугольник оказывается в зависимости от значения  $\gamma$  либо над, либо под линией нейтральности, а затем при дальнейшем росте  $\epsilon$  стягивается в точку и исчезает с  $\{\alpha, \beta\}$ -среза. Новые параметрические области

и соответственно новые фазовые портреты при этом не возникают. Таким образом, полное качественное исследование системы (3.5.8) завершено.

Опишем подробнее фазовые портреты 11 и 12, не встречавшиеся ранее, и перестройки, происходящие с ними при изменении значений параметров. Динамическое поведение, соответствующее портрету 12, близко к поведению системы при значениях параметров, лежащих в области 5: на фазовом портрете существуют одновременно два локально устойчивых равновесия  $A_1$  и  $A_2$ . Отличие состоит лишь в характере границы, разделяющей области притяжения этих равновесий. При значениях параметров, лежащих в области 5, на фазовом портрете, как уже указывалось, область притяжения  $A_1$  ограничена входящей в седло сепаратрисой. При значениях параметров, лежащих в области 12, на фазовом портрете границей области притяжения равновесия  $A_1$  является окружающий равновесие неустойчивый предельный цикл.

Более разнообразно поведение системы при значениях параметров, находящихся в области 11. В этом случае (впервые среди систем, изученных в настоящей работе) при фиксированных значениях параметров одновременно реализуются три нетривиальных притягивающих режима: устойчивое равновесие  $A_1$ , окружающий его устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие  $A_2$ . Из этого, в частности, следует, что возмущения равновесия  $A_1$  в зависимости от характера и интенсивности могут приводить к трем различным исходам: при слабых возмущениях система возвращается в то же самое состояние равновесия, при средних – переходит в устойчивый автоколебательный режим вокруг этого равновесия, и, наконец, при сильных возмущениях происходит переход системы в новое состояние равновесия  $A_2$ . Область слабых возмущений заключена внутри неустойчивого предельного цикла, окружающего равновесие  $A_1$ ; область средних возмущений лежит между неустойчивым предельным циклом и входящей сепаратрисой седла С; сильные возмущения выводят систему за пределы области, ограниченной входящей сепаратрисой седла С.

При исследовании системы (3.5.4) мы перечислили события, которые могут происходить с устойчивыми равновесиями и циклами при изменении значений параметров. Какие события, отличные от перечисленных, могут происходить в системе (3.5.8)?

1. *Срыв равновесия.* Для системы (3.5.4) был описан срыв равновесия, происходящий при переходе  $2 \rightarrow 1$  через линию устойчивых седловых узлов, сопровождающийся исчезновением устойчивого равновесия. В системе (3.5.8), кроме этого, срыв равновесия происходит при переходе  $12 \rightarrow 5$  через линию нейтральности равновесия  $A_1$ . Равновесие  $A_1$  при этом теряет устойчивость, а единственным притягивающим объектом на фазовом портрете остается равновесие  $A_2$ . Феноменологически это событие близко к происходящему с равновесием  $A_1$  при переходе  $2 \rightarrow 1$  через линию  $A_1 \mathcal{B}_1$ , однако механизм явления и критерии приближения к параметрической границе совершенно иные.

2. *Жесткое возбуждение колебаний.* Для системы (3.5.4) описано жесткое возбуждение колебаний при потере устойчивости единственным состоянием равновесия А при переходе значений параметров  $10 \rightarrow 3$  и равновесием  $A_2$  при переходах  $6 \rightarrow 3$  и  $7 \rightarrow 8$ . В системе (3.5.8), кроме этих эффектов, возможно также жесткое возбуждение колебаний вокруг рав-

новесия  $A_1$ . Оно происходит при переходе  $1I \rightarrow 4$ . Обратное явление – жесткое затухание колебаний с выходом системы в равновесие происходит с автоколебательным режимом при переходе  $1I \rightarrow 2$ .

Резюмируя результаты исследования системы (3.5.8), можно сказать, что при учете факторов насыщения хищника и конкуренции жертв дополнительный учет конкуренции хищников за жертву приводит к несколько более богатому набору режимов динамического поведения, чем учет фактора конкуренции хищников за отличные от жертвы ресурсы. Основные черты динамического поведения при этом остаются теми же. Существенно новой является лишь возможность одновременного существования при фиксированных значениях параметров трех нетривиальных притягивающих режимов: двух устойчивых равновесий и устойчивого предельного цикла вокруг одного из них.

### 3.5.4. Конкуренция жертв и конкуренция хищника за отличные от жертвы ресурсы при третьем типе трофической функции хищника

Учет этих трех факторов приводит к системе

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bx^2y/(1+Ax^2) - ex^2, \\ \dot{y} &= -cy + dx^2y/(1+Ax^2) - hy^2,\end{aligned}\tag{3.5.9}$$

которая после соответствующей замены переменных принимает вид

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - u^2v/(1+\alpha u^2) - \epsilon u^2, \\ \dot{v} &= -\gamma v + u^2v/(1+\alpha u^2) - \delta v^2.\end{aligned}\tag{3.5.10}$$

Эта модель отличается от системы (3.5.2) тем, что в ней учтен эффект конкуренции хищников, и от системы (3.5.4) – предположением о нелинейном характере выедания жертвы хищником при малой плотности популяции жертв.

Система хищник–жертва с расположением нуль-изоклин, качественно совпадающим с таковым для системы (3.5.10), исследована в работе [115], где констатирована возможность существования двух нетривиальных равновесий и срыва одного из них при изменении значений параметров.

Последовательные этапы исследования системы (3.5.10) полностью повторяют исследование системы (3.5.8) и поэтому здесь не приводятся. Результаты исследования свидетельствуют о том, что структура  $\{\alpha, \beta, \epsilon, \gamma\}$ -портрета системы (3.5.10) качественно совпадает со структурой  $\{\alpha, \beta, \epsilon, \gamma\}$ -портрета системы (3.5.8), хотя конкретные бифуркационные значения параметров, разумеется, различны. Биологическая интерпретация различных режимов динамического поведения и перестроек поведения, происходящих при изменении значений параметров, аналогична приведенной в п. 3.5.3.

### 3.5.5. Нижняя критическая плотность жертвы и конкуренция жертв

В гл. 2 было показано, что учет фактора нелинейности размножения изолированной популяции при малой плотности наряду с фактором естественной смертности приводит к эффекту нижней критической плотности популяции. Учет возникающего таким образом эффекта нижней критической плотности популяции жертвы в системе хищник–жертва приводит (см. п. 3.4.8) к биологически некорректной в некотором смысле модели, в рамках которой при любых отличных от нуля начальных численностях популяций обе популяции обречены на вымирание.

Примем уравнение (2.2.9) в качестве описывающего динамику плотности популяции жертвы в отсутствие хищника, а для популяции хищника сохраним исходное второе уравнение системы Вольтерра. Таким образом приходим [16] к системе

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax(x - L)(K - x) - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy.\end{aligned}\tag{3.5.11}$$

Замена переменных  $t = \tau/a$ ,  $x = ku$ ,  $y = (aK/b)v$  приводит ее к виду

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(u - l)(1 - u) - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma v(m - u),\end{aligned}\tag{3.5.12}$$

где  $l = L/K$ ,  $\gamma = d/a$ ,  $m = c/dK$ .

Биологический смысл входящих в систему параметров достаточно очевиден:  $l$  – отношение нижней критической плотности популяции жертвы к плотности, обусловленной ресурсами жертвы в отсутствие хищника;  $\gamma$  – коэффициент переработки биомассы потребленных хищником жертв в биомассу хищника (в нормированных переменных он может быть как меньше, так и больше единицы);  $m$  – параметр, который можно интерпретировать по-разному. Во-первых,  $m$  – стационарная плотность популяции жертвы при существовании с хищником. Величину  $m$  естественно считать мерой приспособленности хищника к жертве: чем меньшая плотность популяции жертвы может обеспечить стационарное существование хищника, тем лучше он приспособлен к жертве. Во-вторых,  $m$  можно рассматривать как меру смертности хищника (при фиксированном значении  $\gamma$ ), т.е. опять же как величину, убывающую с ростом приспособленности хищника.

Уравнения нуль-изоклин системы задаются выражениями

$$\begin{aligned}\dot{u} &= 0, \quad v = (u - l)(1 - u); \\ \dot{v} &= 0, \quad u = m.\end{aligned}$$

Возможные варианты их взаимного расположения представлены на рис. 3.5.8, а.

Заметим, что форма и положение нуль-изоклин, а значит, и координаты особых точек и их устойчивость не зависят от значения параметра  $\gamma$ . Поэтому представляется естественным, как и ранее, построить двумерный  $\{l, m\}$ -срез полного  $\{l, m, \gamma\}$ -параметрического портрета при произвольном фиксированном  $\gamma$ , а затем проследить за его эволюцией с изменением значения  $\gamma$ . При этом биологический смысл имеет единичная полоса первого октанта параметрического пространства  $1 \geq l \geq 0$ .

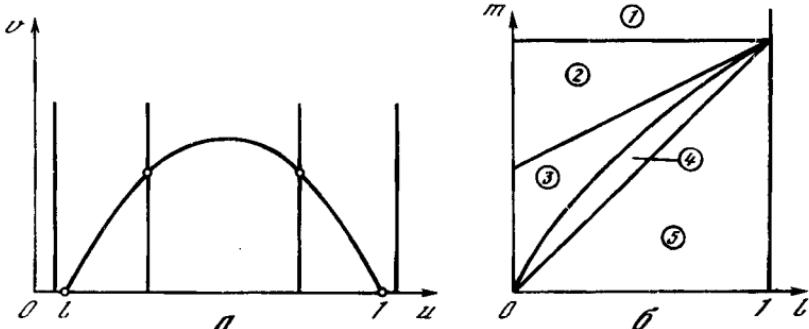


Рис. 3.5.8. Взаимное расположение нуль-изоклинов (а) (четыре варианта) и параметрический портрет (б) системы (3.5.12)

Расположение некоторых из бифуркационных линий на плоскости  $\{l, m\}$  очевидно без каких бы то ни было выкладок. При любых значениях параметров в системе существуют равновесия  $O\{u = v = 0\}$ ,  $B_1\{u = 1, v = 0\}$ ,  $B_2\{u = l, v = 0\}$ . Начало координат — всегда устойчивый узел. Рассмотрим некоторые из событий, происходящих на фазовом портрете системы по мере уменьшения параметра  $m$ :

1.  $m > 1$ .  $B_2$  — седло,  $B_1$  — устойчивый узел. Входящая сепаратриса седла  $B_2$  разделяет области притяжения  $O$  и  $B_1$ .

2.  $1 > m \geq \frac{1}{2}(l+1)$ .  $B_1$  — седло,  $B_2$  — седло,  $A$  — устойчивый узел или фокус;  $m = \frac{1}{2}(l+1)$  — бифуркационное значение, отвечающее существованию на фазовом портрете устойчивого седлоузла  $AB_1$ .

3.  $\frac{1}{2}(l+1) > m > l$ .  $B_1$  — седло,  $B_2$  — седло,  $A$  — неустойчивый фокус или узел;  $m = \frac{1}{2}(l+1)$  — бифуркационное значение, при котором  $A$  теряет устойчивость. Механизм потери устойчивости будет рассмотрен ниже.

4.  $l > m > 0$ .  $B_2$  — неустойчивый узел,  $B_1$  — седло. Единственный притягивающий объект — начало координат. Бифуркационное значение  $m = l$  соответствует образованию неустойчивого седлоузла  $AB_2$  при переходе  $A$  в отрицательную область.

Нанесем на параметрический портрет системы три бифуркационные линии, задаваемые условиями  $m = 1$ ,  $m = \frac{1}{2}(l+1)$ ,  $m = l$ . Мы получаем полное представление о фазовых портретах при значениях параметров, лежащих в областях 1 и 5, а также 2 и 4 в окрестности бифуркационных линий  $m = 1$  и  $m = l$  соответственно (см. рис. 3.5.8, б). Вид фазовых портретов при значениях параметров, лежащих в окрестности линии нейтральности  $m = \frac{1}{2}(l+1)$ , по обе ее стороны, пока неизвестен.

Из рассмотрения фазовых портретов 2 и 4 (рис. 3.5.9) очевидно, что на параметрическом портрете системы в треугольнике, ограниченном осью ординат и бифуркационными прямыми  $m = 1$  и  $m = l$ , с необходимостью должна присутствовать по меньшей мере еще одна бифуркационная линия, а именно линия значений параметров, при которых сепаратриса, выходящая из седла  $B_1$  внутрь первого квадранта, совпадает с сепаратрисой, входящей в седло  $B_2$ .

**Замечание.** При значениях параметров, лежащих в рассматриваемом треугольнике, на фазовом портрете выходящая сепаратриса седла  $B_2$

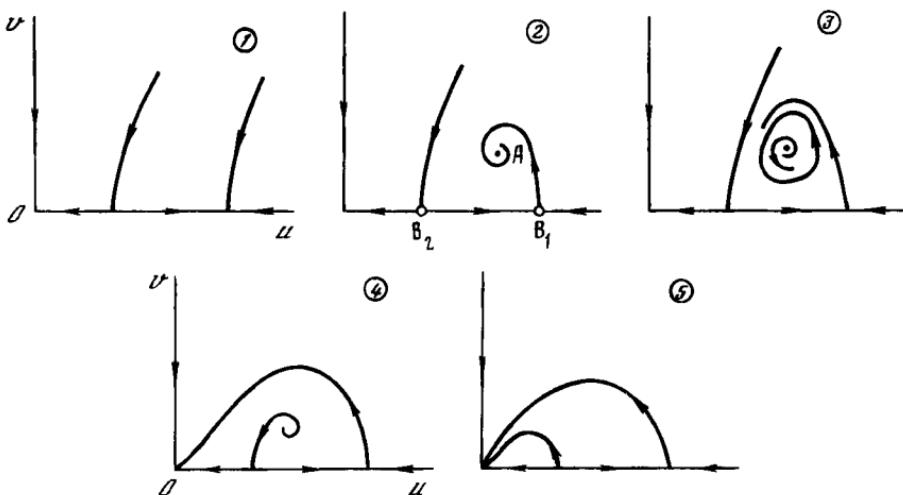


Рис. 3.5.9. Набор грубых фазовых портретов системы (3.5.12)

в силу системы совпадает с входящей сепаратрисой седла  $B_1$ , поскольку обе они совпадают с осью абсцисс фазового портрета. Это означает, что значения параметров, при которых сепаратриса, выходящая из седла  $B_1$ , совпадает с сепаратрисой, входящей в седло  $B_2$ , отвечают существованию на фазовом портрете сепаратрисного цикла, образованного сепаратрисами двух седел  $B_1$  и  $B_2$ . Поэтому в дальнейшем соответствующую бифуркационную линию мы будем называть линией сепаратрисного цикла. Заметим, что, вообще говоря, бифуркация образования замкнутого контура (цикла) сепаратрисами двух седел имеет коразмерность два (точнее, "один плюс один"), но для конкретного вида системы (3.5.12) в силу того, что в рассматриваемой параметрической области выходящая сепаратриса седла  $B_2$  и входящая сепаратриса седла  $B_1$  совпадают с координатной осью, эта бифуркация имеет условную коразмерность один и ей соответствует линия на двумерном параметрическом портрете.

Кроме линии петли сепаратрис на параметрическом портрете, вообще говоря, не исключено присутствие линий кратных циклов. Как линия петли сепаратрис, так и линии кратных циклов не имеют аналитического выражения и должны отыскиваться численно. Численное построение параметрического портрета значительно облегчается следующими аналитическими соображениями:

1. Первая ляпуновская величина на линии  $m = \frac{1}{2}(l+1)$  нейтральности равновесия А везде положительна. Это означает, что при изменении значений параметров, соответствующих пересечению линии нейтральности сверху вниз, на фазовом портрете системы равновесие А теряет устойчивость с рождением малого устойчивого предельного цикла.

2. Проведенное Ф.С. Березовской [16] исследование структуры бесконечно удаленных особых точек фазового портрета и сложных особых точек, лежащих в конечной части фазового портрета и возникающих при критических значениях параметров  $l=0$ ,  $l=1$ ,  $m=0$ ,  $m=1$ , показывает, что: а) линия сепаратрисных циклов на параметрическом портрете выходит из точки  $m=l=1$ , причем ниже линии нейтральности равновесия А, и входит

в точку  $m = l = 0$ , т.е. она либо не пересекает линии нейтральности равновесия А, либо пересекает ее четное число раз; б) линия кратных циклов (если она существует) не имеет концевых точек на линиях  $m = l$  и  $m = 1$ . Это означает, что линия кратных циклов, если она существует и незамкнута, должна иметь концевые точки на линии сепаратрисных циклов. Эти точки, если они присутствуют на параметрическом портрете, соответствуют бифуркации коразмерности два нейтральности сепаратрисного цикла.

3. Условие нейтральности сепаратрисного цикла задается простым локальным условием, а именно соотношением собственных чисел системы в седлах  $B_1$  и  $B_2$ . Сепаратрисный цикл устойчив при

$$\left| \lambda_{B_1}^{(1)} \lambda_{B_2}^{(1)} / \lambda_{B_1}^{(2)} \lambda_{B_2}^{(2)} \right| > 1,$$

где верхний индекс (1) отвечает отрицательным, а (2) – положительным собственным числам, и неустойчив при обратном знаке неравенства. Для системы (3.5.12) условие нейтральности сепаратрисного цикла имеет вид  $m = 2l/(1+l)$ . На параметрическом портрете эта линия соединяет начало координат с  $m = l = 1$  и лежит ниже линии нейтральности равновесия А.

На этом аналитические соображения о структуре параметрического портreta системы (3.5.12) исчерпываются. Сравнительно несложное численное определение взаимного расположения выходящей сепаратрисы седла  $B_1$  и входящей сепаратрисы седла  $B_2$  при значениях параметров, удовлетворяющих условию нейтральности сепаратрисного цикла, позволяет убедиться в том, что в широком диапазоне значений  $\gamma$  сепаратрисный цикл всегда устойчив. Таким образом, параметрический портрет системы (3.5.12) построен (см. рис. 3.5.8,б).

Интерпретируем полученные результаты в биологических терминах. Модель предсказывает возможность четырех различных режимов динамики системы. Перечислим их последовательно в порядке возрастания приспособленности хищника к жертве (т.е. уменьшения параметра  $m$ ). Все остальные значения параметров, характеризующих систему, можно считать фиксированными.

1. При малой приспособленности хищника к жертве ( $m > 1$ ) популяция хищника всегда вымирает. Другими словами, плотности популяции жертвы, обусловленной доступными ей ресурсами, недостаточно, чтобы прокормить хищника. Популяция жертвы при этом в зависимости от начальных условий либо также вымирает, либо стабилизируется.

2. Увеличение приспособленности хищника создает возможность устойчивого стационарного сосуществования хищника с жертвой.

3. При дальнейшем возрастании приспособленности хищника сосуществование становится возможным лишь в автоколебательном режиме, причем амплитуда колебаний тем больше, чем выше приспособленность хищника.

4. Наконец, если приспособленность хищника становится слишком велика ( $m < m_{\text{сп}}$ , где  $m_{\text{сп}}$  – значение, соответствующее образованию сепаратрисного цикла), хищник "переприспособлен", т.е. мог бы довольствоваться плотностью популяции жертвы ниже критической. Обе популяции при любых начальных условиях обречены на вымирание.

Подчеркнем в заключение одно важное обстоятельство. Структура параметрического  $\{m, l\}$ -портрета, в частности взаимное расположение линии нейтральности и линии сепаратрисного цикла, а также отсутствие на порт-

рете линии кратных циклов определяются конкретным видом функции, описывающей динамику популяции жертв в отсутствие хищника. Однако основные результаты, а именно вымирание хищника при его низкой приспособленности, возможность существования хищника и жертвы при промежуточных приспособленностях и вымирание обеих популяций, при избыточной приспособленности хищника остаются в силе для значительно более широкого класса моделей типа

$$\dot{x} = ax(x - l)(1 - x)f(x) - bxy,$$

$$\dot{y} = -cy + dxy,$$

где  $f(x)$  – любая положительная функция с биологически естественными ограничениями на непрерывность и гладкость. Другими словами, основные результаты, полученные при исследовании системы (3.5.12), справедливы, если популяция жертвы в отсутствие хищника лимитирована внешними ресурсами и обладает нижней критической плотностью.

Резюмируя, можно сказать, что наиболее интересный результат рассмотрения трехпараметрических модификаций системы Вольтерра с учетом конкуренции жертв состоит в исследовании модели, в рамках которой реализуется полный набор динамических режимов, возникающих при суперпозиции триггерного и колебательного поведения системы.

В рамках конкретной системы исследована структура параметрической окрестности точки максимального вырождения (коразмерности три), в которой реализуются все указанные режимы. Описанная ситуация является структурно устойчивой, поэтому справедливой не только для конкретной модели, но и для всех близких к ней.

## ГЛАВА 4

### КОНКУРЕНЦИЯ И СИМБИОЗ

Из трех основных типов межпопуляционных отношений – конкуренции, симбиоза и отношений типа хищник–жертва – рассмотренные в гл. 3 отношения хищник–жертва дают значительное разнообразие динамических режимов поведения взаимодействующих популяций. Конкурентные и симбиотические отношения, которые мы рассмотрим в настоящей главе, с этой точки зрения заметно беднее, однако биологические следствия таких отношений могут играть важную роль в функционировании экосистем.

#### 4.1. КОНКУРЕНЦИЯ

##### 4.1.1. "Логистические" популяции

Для описания динамики численности двух конкурирующих популяций Вольтерра [170], Лотка [140] и затем Г.Ф. Гаузе [36] была предложена система уравнений

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= a_1 x_1 (K_1 - x_1 - \alpha_2 x_2)/K_1, \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 (K_2 - x_2 - \alpha_1 x_1)/K_2,\end{aligned}\tag{4.1.1}$$

представляющая собой естественное обобщение логистического уравнения. Здесь  $a_1$  и  $a_2$  – коэффициенты экспоненциального роста обеих популяций при малых плотностях (т.е. в отсутствие внутри- и межвидовой конкуренции),  $K_1$  и  $K_2$  – емкости экологических ниш для обеих популяций,  $\alpha_1$  и  $\alpha_2$  – коэффициенты межвидовой конкуренции. Система (4.1.1) может быть переписана в эквивалентной форме:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= a_1 x_1 - e_{11} x_1^2 - e_{12} x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 - e_{22} x_2^2 - e_{21} x_2 x_1,\end{aligned}\quad (4.1.2)$$

где  $e_{ij}$  – коэффициенты внутри- и межвидовой конкуренции. Система (4.1.2) заменой  $t = \tau/a_1$ ,  $x_1 = \frac{a_1}{e_{11}} u_1$ ,  $x_2 = \frac{a_2}{e_{22}} u_2$  приводится к виду

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1(1 - u_1 - \epsilon_1 u_2), \\ \dot{u}_2 &= \gamma u_2(1 - u_2 - \epsilon_2 u_1),\end{aligned}\quad (4.1.3)$$

где  $u_1$  и  $u_2$  – плотности популяций, нормированные к емкости экологических ниш обоих видов,  $\epsilon_1 = a_2 e_{12}/a_1 e_{22}$  и  $\epsilon_2 = a_1 e_{21}/a_2 e_{11}$  – коэффициенты межвидовой конкуренции в нормированных переменных,  $\gamma = a_1/a_2$ . Параметрический и фазовый портреты системы (4.1.3) имеют очень простой вид (рис. 4.1.1). Поведение системы не зависит от значения параметра  $\gamma$ . Условие  $\epsilon_1 > 1$ ,  $\epsilon_2 < 1$  означает, что второй вид во всех отношениях уступает первому и потому всегда вытесняется им (см. рис. 4.1.1, б, режим 1). Условие  $\epsilon_1 < 1$ ,  $\epsilon_2 > 1$  эквивалентно предыдущему с точностью до изменения нумерации видов (см. рис. 4.1.1, б, режим 2). Условие  $\max\{\epsilon_1, \epsilon_2\} < 1$  означает, что интенсивность межвидовой конкуренции для каждого из видов меньше интенсивности внутривидовой конкуренции. Это обеспечивает возможность существования конкурирующих видов (рис. 4.1.1, б, режим 3). Предельной в этом случае является ситуация  $\epsilon_1 = \epsilon_2 = 0$ , т.е. межвидовая конкуренция отсутствует и виды "не обращают внимания друг на друга". Напротив, условие  $\min\{\epsilon_1, \epsilon_2\} > 1$  означает, что межвидовая конкуренция для каждого из видов сильнее внутривидовой. В этом случае устойчивое сосуществование видов невозможно и в зависимости от начальных условий одна из популяций всегда вытесняет конкурента (рис. 4.1.1, б, режим 4). Области притяжения равновесий  $A_1$  и  $A_2$ , соответствующих вытеснению каждой из популяций своего конкурента, разделены сепаратрисой седла  $C$ , отвечающего неустойчивому сосуществованию обеих популяций.

Бифуркации, происходящие в системе при изменении значения параметров, также допускают естественную биологическую интерпретацию. Наибольший интерес представляет бифуркация, происходящая в случае, когда исходно значения параметров лежат в области 4. Предположим, не ограничивая общности, что система при этом находится в состоянии равновесия  $A_2\{u_1 = 0, u_2 = 1\}$ . Допустим, что значение параметра  $\epsilon_1$  в дальнейшем остается неизменным, а значение параметра  $\epsilon_2$  постепенно уменьшается. Уменьшение значения параметра  $\epsilon_2$  не оказывается на устойчивости состояния равновесия системы и потому остается незаметным для "внешнего наблюдателя". Если при этом существует слабый приток особей второго вида в систему извне, то их равновесная концентрация будет поддержи-

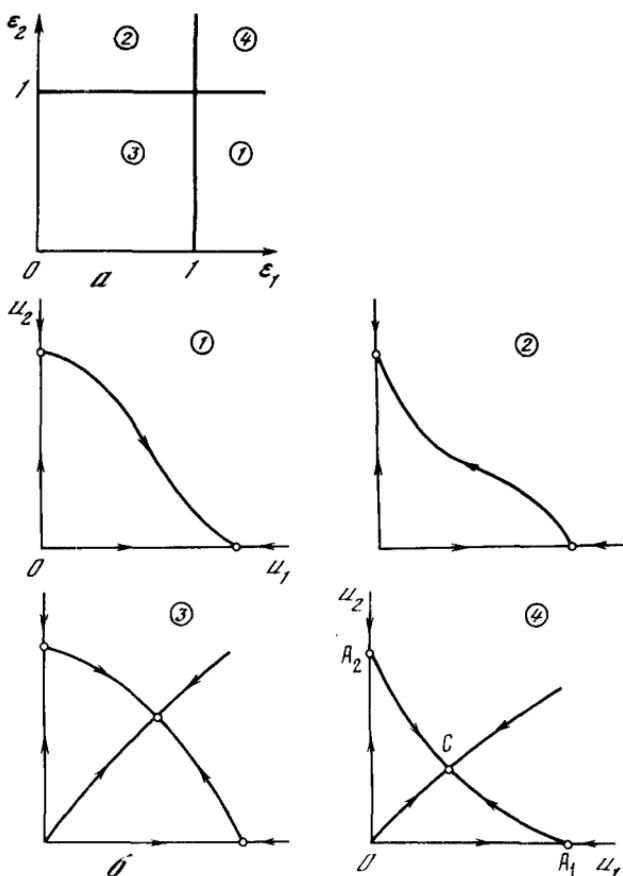


Рис. 4.1.1. Параметрический (а) и фазовые (б) портреты системы (4.1.3)

ваться на некотором низком уровне, обеспечиваемом миграцией извне. Однако по мере уменьшения значения параметра  $\epsilon_2$  уменьшается область притяжения равновесия  $A_2$ , ограниченная осью абсцисс и сепаратрисой седла С. Наконец, в момент, когда значение параметра  $\epsilon_2$  пересекает критическое значение, равное единице, область притяжения стягивается в единичный отрезок и исчезает. Равновесие  $A_1\{u_1 = 1, u_2 = 0\}$ , соответствующее вытеснению второго вида первым, становится глобально устойчивым. При наличии сколь угодно слабого притока извне в систему особей второго вида внешний наблюдатель будет регистрировать срыв равновесия и внезапное вытеснение первым видом второго.

#### 4.1.2. Одна из популяций обладает нижней критической численностью

В этом случае уравнения динамики численности популяций принимают вид

$$\dot{x}_1 = ax_1(x_1 - L)(K - x_1) - e_{12}x_1x_2,$$

$$\dot{x}_2 = ax_2 - e_{22}x_2^2 - e_{21}x_1x_2. \quad (4.1.4)$$

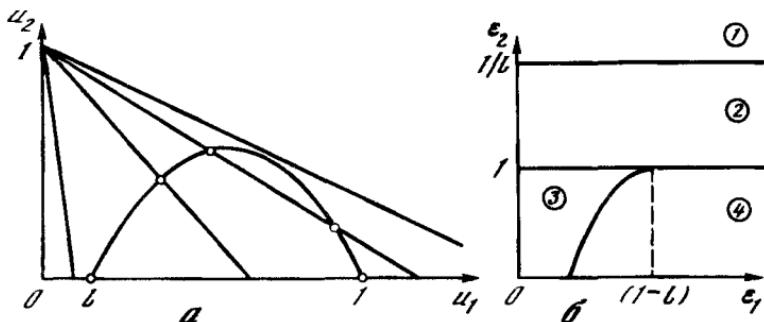


Рис. 4.1.2. Возможные варианты взаимного расположения нуль-изоклий (а) и параметрический портрет (б) системы (4.1.5)

Замена  $t = \tau/a_1 K^2$ ,  $x_1 = Ku_1$ ,  $x_2 = (a^2/e_2)u_2$  переводит эту систему в

$$\dot{u}_1 = u_1(u_1 - l)(1 - u_1) - \epsilon_1 u_1 u_2,$$

$$\dot{u}_2 = \gamma u_2(1 - u_2 - \epsilon_2 u_1), \quad (4.1.5)$$

где  $l = L/K$  — нижняя критическая численность первой популяции;  $\epsilon_1 = a_2 e_{12} / a_1 e_2$ ,  $\epsilon_2 = e_{21} K / a_2$  — коэффициенты межвидовой конкуренции;  $\gamma = a_2 / a_1 K^2$ .

Уравнения нуль-изоклий системы имеют вид

$$\dot{u}_1 = 0, \quad u_2 = (1/\epsilon_1)(u_1 - l)(1 - u_1);$$

$$\dot{u}_2 = 0, \quad u_2 = 1 - \epsilon_2 u_1.$$

Нетрудно видеть, что существуют четыре варианта взаимного расположения нуль-изоклий (рис. 4.1.2, а). Различным вариантам взаимного расположения нуль-изоклий отвечают определенные области на параметрическом портрете системы  $\{\epsilon_1, \epsilon_2\}$  (рис. 4.1.2, б) и соответствующие фазовые портреты (рис. 4.1.3). От значений  $\gamma$  фазовые портреты не зависят, и вид фазовых портретов полностью определяется характером взаимного расположения нуль-изоклий.

Параметрический и фазовые портреты системы допускают естественную биологическую интерпретацию. В системе возможны три устойчивых равновесия:  $A_2$  соответствует устойчивому существованию второго вида (без критической численности) в отсутствие первого,  $A_1$  — напротив, устойчивому существованию первого вида в отсутствие второго и, наконец, равновесие  $B$  — устойчивому сосуществованию обеих популяций. Равновесие  $A_2$  существует и локально устойчиво при любых значениях параметров, равновесия  $A_1$  и  $B$  — лишь при некоторых. То, что одиночное существование второго вида всегда локально устойчиво, понятно: в такой ситуации миграция извне малых количеств представителей первого вида, не превышающих нижней критической численности этого вида, естественно, не может привести к его закреплению в экосистеме.

Основное отличие от ранее рассмотренного случая конкуренции двух "логистических" популяций состоит в том, что существует область значений параметров  $\beta$ , при которых локально устойчивы как одиночное су-

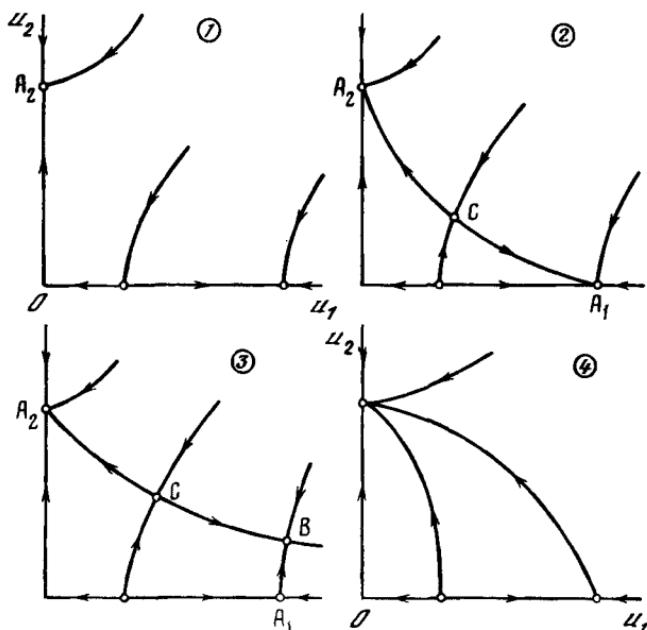


Рис. 4.1.3. Фазовые портреты системы (4.1.5)

ществование популяции второго вида, так и существование обеих популяций. Предположим, что исходно значения параметров лежат в области 3, параметр  $\epsilon_1$  не слишком мал  $\epsilon_1 > (1 - l)^{2/4}$  и система находится в состоянии равновесия В, отвечающем устойчивому существованию популяций обоих видов. Рассмотрим, что происходит в системе при постепенном изменении значения параметра  $\epsilon_2$ , характеризующего конкурентоспособность первого вида по отношению ко второму. По мере постепенного увеличения  $\epsilon_2$  отрицательное воздействие первого вида на второй усиливается. Соответственно равновесная численность второго вида постепенно уменьшается и, наконец, обращается в нуль. Второй вид вымирает. Равновесная численность первого вида постепенно растет, достигая предельного значения  $u_1 = 1$ , обусловленного емкостью экологической ниши.

При постепенном уменьшении параметра  $\epsilon_2$  события развиваются качественно иным образом. Пока значения  $\epsilon_2$  лежат выше кривой, разделяющей параметрические области 3 и 4, постепенное уменьшение  $\epsilon_2$  приводит, как и следовало ожидать, к постепенному уменьшению равновесной численности первого вида и увеличению численности второго вида. Так продолжается, пока значение  $\epsilon_2$  не достигает критического значения, отвечающего границе параметрических областей 3 и 4. Существенно, что при этом равновесие В, отвечающее устойчивому существованию популяций, постепенно приближается к границе своей области притяжения, т.е. ситуация приближается к опасной, хотя общая площадь области притяжения равновесия В при этом даже увеличивается. Наконец, в ничем не примечательный для внешнего наблюдателя момент, когда параметр  $\epsilon_2$  достигает критического значения, отвечающего границе параметрических областей 3 и 4, равновесие В выходит на границу своего

притяжения, становится "полустойчивым". Другими словами, это значение отвечает бифуркации образования седлоузла ВС. При дальнейшем уменьшении  $\epsilon_2$  происходит срыв равновесия: первый вид вымирает, второй достигает равновесной численности  $u_2 = 1$ , определяемой емкостью его экологической ниши. Подчеркнем еще раз, что в момент, предшествующий по мере движения по параметру  $\epsilon_2$  вымиранию первого вида, его равновесная численность в состоянии сосуществования со вторым видом весьма значительна: составляет заметно более половины равновесной численности, обусловленной емкостью его экологической ниши в отсутствие второго вида.

#### 4.1.3. Обе популяции обладают нижней критической численностью

Уравнения, описывающие в этом случае динамику численности, естественно записать в виде

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= a_1 x_1 (x_1 - L_1)(K_1 - x_1) - \epsilon_1 x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 (x_2 - L_2)(K_2 - x_2) - \epsilon_2 x_1 x_2.\end{aligned}\quad (4.1.6)$$

Замена  $t = \tau/a_1 K_1^2$ ,  $x_1 = K_1 u_1$ ,  $x_2 = K_2 u_2$  приводит эту систему к виду

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1(u_1 - l_1)(1 - u_1) - \epsilon_1 u_1 u_2, \\ \dot{u}_2 &= \gamma u_2 [(u_2 - l_2)(1 - u_2) - \epsilon_2 u_1],\end{aligned}\quad (4.1.7)$$

где  $\gamma = a_2 K_2^2 / a_1 K_1^2$ ,  $\epsilon_1 = \epsilon_1 K_1 / a_1 K_1^2$ ,  $\epsilon_2 = \epsilon_2 K_1 / a_1 K_1^2$ . Уравнения нуль-изоклины системы имеют вид

$$\dot{u}_1 = 0, u_2 = \frac{1}{\epsilon_1} (u_1 - l_1)(1 - u_1);$$

$$\dot{u}_2 = 0, u_1 = \frac{1}{\epsilon_2} (u_2 - l_2)(1 - u_2).$$

Возможны три варианта взаимного расположения нуль-изоклинов системы (рис. 4.1.4, а), отвечающие трем областям параметрического портрета  $\{\epsilon_1, \epsilon_2\}$  системы (рис. 4.1.4, б). Взаимное расположение нуль-изоклинов в исследуемом случае полностью определяет характер фазовых портретов системы (рис. 4.1.5). Качественный характер  $\{\epsilon_1, \epsilon_2\}$ -срезов полного четырехпараметрического портрета системы сохраняется при любых значениях  $l_1$  и  $l_2$  между нулем и единицей.

На фазовых портретах системы видно, что локально устойчивыми при всех значениях параметров являются тривиальное состояние, соответствующее нулевым численностям обеих популяций, и состояния  $A_1$  и  $A_2$ , отвечающие изолированному существованию каждой из популяций в отсутствие конкурента. Локальная устойчивость этих состояний биологически очевидно следует из существования у обеих популяций нижней критической численности. Кроме того, имеется область значений параметров  $l$ , при которых, помимо перечисленных выше состояний 0,  $A_1$  и  $A_2$ , локально устойчивым является также состояние В, отвечающее сосуществованию

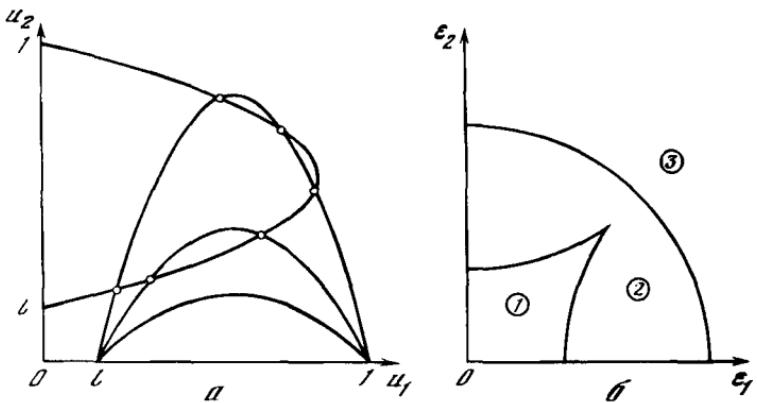


Рис. 4.1.4. Возможные варианты взаимного расположения нуль-изоклин (а) и параметрический портрет (б) системы (4.1.7)

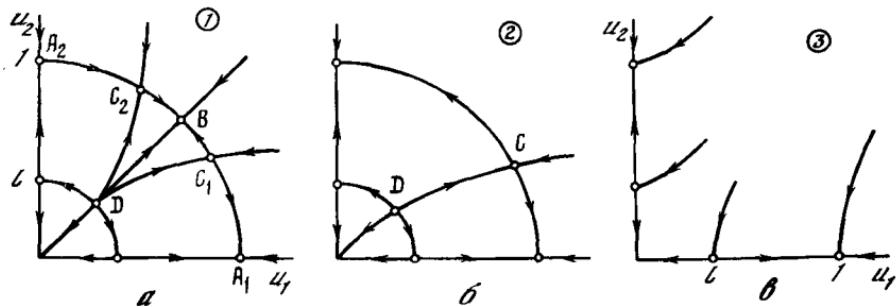


Рис. 4.1.5. Набор фазовых портретов системы (4.1.7)

конкурирующих популяций. Область притяжения этого состояния ограничена входящими сепаратрисами седел  $C_1$  и  $C_2$ , имеющими общую точку – неустойчивый узел  $D$ .

События, происходящие с состоянием равновесия  $B$  при изменении параметров, допускают естественную биологическую интерпретацию. По мере уменьшения конкурентоспособности вида происходит постепенное снижение равновесной плотности популяции этого вида в состоянии сосуществования и увеличение плотности популяции конкурента. Следует заметить, что эти изменения могут быть не очень значительными и мало заметными для внешнего наблюдателя. При дальнейшем снижении конкурентоспособности значение соответствующего параметра достигает критического, при котором устойчивое равновесие  $B$ , отвечающее сосуществованию обеих популяций, выходит на границу области своего притяжения. При переходе значения параметра через критическое бифуркационное значение состояние равновесия  $B$  исчезает и происходит внезапное вымирание вида, оказавшегося неконкурентоспособным.

Итак, в сообществе двух популяций, связанных конкурентными отношениями, возможны два типа притягивающих режимов: а) стационар-

ное сосуществование популяций; б) изолированное существование популяций, устойчивое относительно инвазии конкурента.

Оба эти режима могут быть как глобально, так и локально устойчивыми. При наличии у каждой из популяций нижней критической численности локально устойчивым может быть как сосуществование популяций, так и изолированное существование каждой из них. При измерении условий существования возможен жесткий срыв каждого из двух типов равновесий.

## 4.2. СИМБИОЗ

Принято выделять симбиотические отношения двух типов: 1) протокооперация, при которой межвидовое взаимодействие полезно для обоих видов, но не является облигатным (обязательным), и каждая популяция может существовать в отсутствие партнера и 2) мутуализм, при котором межпопуляционные взаимодействия являются облигатными, т.е. необходимым условием существования каждого из видов, и в отсутствие партнера каждый из видов вымирает ([69], с. 273).

Рассмотрим эти типы взаимодействия последовательно.

### 4.2.1. Протокооперация

Предположим, что динамика численности обеих популяций, находящихся в отношении протокооперации, в отсутствие партнера описывается логистическим уравнением, коэффициенты которого, вообще говоря, различны для обеих популяций. Что касается влияния на динамику численности самих отношений протокооперации, то в первом приближении представляется естественным предположить, что они могут быть описаны аналогично отношениям хищник–жертва, т.е. билинейными членами, входящими в оба уравнения с положительными знаками. Соответствующая система дифференциальных уравнений имеет вид

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= a_1 x_1 \frac{K_1 - x_1}{K_1} + P_1 x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 \frac{K_2 - x_2}{K_2} + P_2 x_1 x_2.\end{aligned}\tag{4.2.1}$$

Замена  $t = \tau/a_1$ ,  $x_1 = K_1 u_1$ ,  $x_2 = K_2 u_2$  переводит эту систему в

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1(1 - u_1 + p_1 u_2), \\ \dot{u}_2 &= \gamma u_2(1 - u_2 + p_2 u_1),\end{aligned}\tag{4.2.2}$$

где  $\gamma = a_2/a_1$ ,  $p_1 = P_1 K_1 K_2 / a_1$ ,  $p_2 = P_2 K_1 K_2 / a_2$ .

На рис. 4.2.1 изображены два варианта возможного взаимного расположения нуль-изоклин системы и соответствующие фазовые портреты.

Естественная следующая интерпретация полученных результатов. При  $p_1 p_2 < 1$  существует единственное состояние устойчивого равновесия системы, отвечающее устойчивому сосуществованию обеих взаимодей-

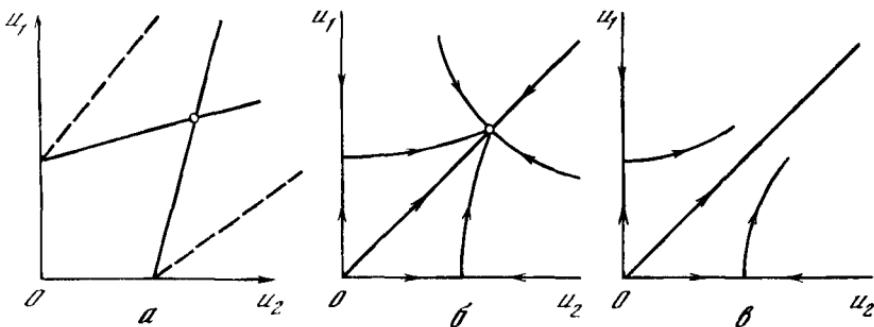


Рис. 4.2.1. Возможные варианты взаимного расположения нуль-изоклин (a) при  $p_1 p_2 < 1$  (сплошные прямые),  $p_1 p_2 > 1$  (пунктир), и набор фазовых портретов (б, в) системы (4.2.2)

ствующих популяций. При этом равновесная численность обеих популяций больше равновесной численности в отсутствие партнера. Этим ситуация отличается от существования при конкуренции и в этом проявляется положительный для обеих популяций характер отношений типа протокооперация.

При  $p_1 p_2 > 1$  устойчивого равновесия не существует и обе популяции при любых ненулевых начальных численностях неограниченно растут, несмотря на существование внутривидовой конкуренции в обеих популяциях, описываемой логистическими уравнениями. Интерпретация полученного результата состоит в том, что при выбранной математической форме описания влияния протокооперации на динамику популяций оказывается, что положительный эффект протокооперации может при всех численностях доминировать над отрицательным эффектом внутривидовой конкуренции. Это безусловно свидетельствует об ограниченной области применимости билинейного описания эффекта протокооперации. С аналогичным обстоятельством мы встречались ранее при билинейном описании эффекта взаимодействия между хищником и жертвой. В случае системы (4.2.1) билинейное представление эффекта протокооперации означает, что неограниченное увеличение численности популяции вида-партнера должно приводить к неограниченному увеличению удельной скорости размножения рассматриваемого вида, что биологически абсурдно. Выход из положения очевиден и аналогичен использованному уже при описании системы хищник – жертва: при описании эффекта протокооперации следует учесть эффект, аналогичный эффекту насыщения хищника. Система, описывающая динамику взаимодействующих популяций, принимает при этом вид

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= a_1 x_1 \frac{K_1 - x_1}{K_1} + \frac{P_1 x_1 x_2}{1 + D_1 x_2}, \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 \frac{K_2 - x_2}{K_2} + \frac{P_2 x_1 x_2}{1 + D_2 x_1}. \end{aligned} \quad (4.2.3)$$

Коэффициенты  $D_1$  и  $D_2$  аналогичны коэффициенту насыщения в системе

(3.3.5). Такой вид записи означает, что при неограниченном росте численности популяции, например второго вида, удельная скорость роста численности первого вида при малой плотности популяции растет, асимптотически приближаясь к величине  $a_{\max} = a_1 + P_1/D_1$ .

Замена  $t = \tau/a_1$ ,  $x_1 = K_1 u_1$ ,  $x_2 = K_2 u_2$  переводит систему (4.2.3) в

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1(1 - u_1) + \frac{p_1 u_1 u_2}{1 + \delta_1 u_2}, \\ \dot{u}_2 &= \gamma u_2 \left(1 - u_2 + \frac{p_2 u_1}{1 + \delta_2 u_1}\right),\end{aligned}\quad (4.2.4)$$

где  $\delta_1 = D_1 K_1$ ,  $\delta_2 = D_2 K_2$ ,  $\gamma = a_2/a_1$ .

Взаимное расположение нуль-изоклинов системы качественно одинаково при всех значениях параметров и соответствует существованию на фазовом портрете системы, совпадающем с изображенным на рис. 4.2.1, б, одного глобально притягивающего состояния равновесия, отвечающего существованию обеих популяций. Равновесные численности обеих популяций при существовании выше, чем равновесные численности изолированных популяций.

В заключение рассмотрим протокооперацию популяций, динамика каждой из которых при изолированном существовании характеризуется наличием нижней критической численности. Динамика такой пары популяций в предположении билинейного характера протокооперации описывается системой

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= a_1 x_1 (x_1 - L_1)(K_1 - x_1) + P_1 x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 (x_2 - L_2)(K_2 - x_2) + P_2 x_1 x_2.\end{aligned}\quad (4.2.5)$$

Стандартная замена переменных приводит эти уравнения к виду

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1(u_1 - l_1)(1 - u_1) + p_1 u_1 u_2, \\ \dot{u}_2 &= \gamma u_2 [(u_2 - l_2)(1 - u_2) + p_2 u_1].\end{aligned}\quad (4.2.6)$$

Нуль-изоклины системы представляют собой параболы с вершинами, расположенными в отрицательных квадрантах, и с ветвями, ориентированными в положительных направлениях. В первом квадранте параболы могут иметь от двух до четырех пересечений. Параметрический и полный набор фазовых портретов представлены на рис. 4.2.2 и 4.2.3.

Биологическая интерпретация полученных результатов весьма естественна. При любых значениях параметров локально устойчивыми являются состояние существования обеих популяций и тривиальное состояние равновесия, соответствующее вымиранию обеих популяций. Заметим, что в режиме существования равновесная плотность каждой из популяций выше ее устойчивой равновесной плотности в отсутствие партнера. В этом проявляется один из положительных эффектов протокооперации.

Относительно устойчивости изолированного существования популяции одного из видов при инвазии малого количества особей второго вида можно сказать следующее. В зависимости от значений параметров устой-

Рис. 4.2.2. Параметрический портрет системы (4.2.6)

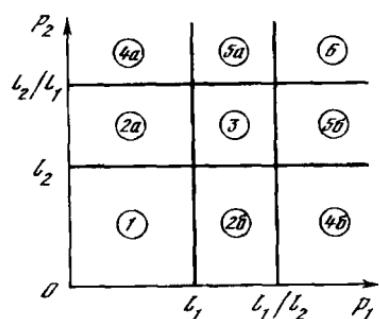
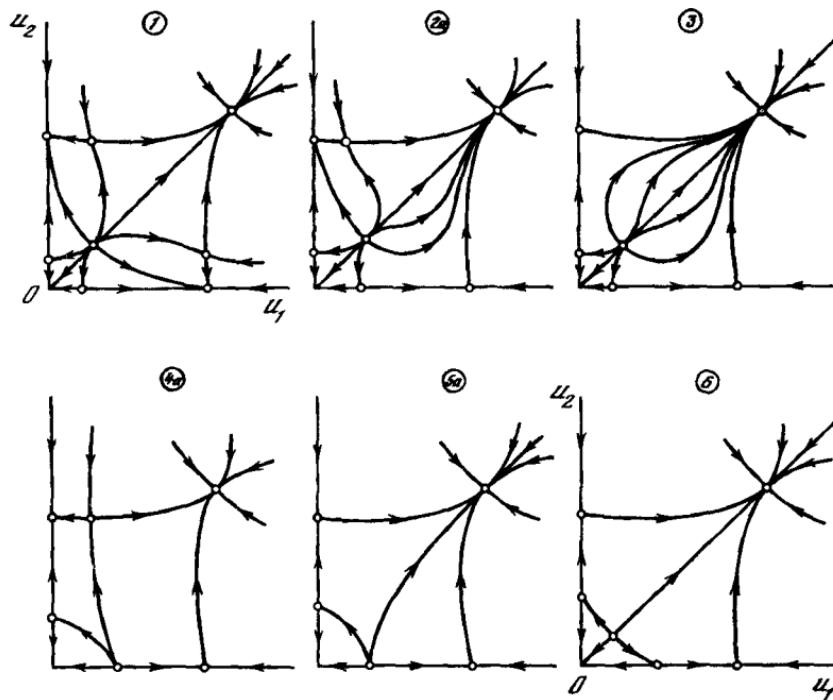


Рис. 4.2.3. Фазовые портреты системы (4.2.6). При замене  $\mu_1$  на  $\mu_2$  и наоборот портреты с индексом "а" переходят в портреты с индексом "б" и наоборот



чивым может быть изолированное существование каждой из популяций (параметрическая область 1), одной из них (области 2a, б и 4a, б) и, наконец, при значениях параметров, лежащих в областях 3, 5 и 6, изолированное существование ни одной из популяций не устойчиво.

Таким образом, основной результат можно сформулировать следующим образом: в условиях протокооперации присутствие вида-партнера всегда снижает нижнюю критическую численность, причем при достаточно интенсивной протокооперации может снижать ее до нуля.

#### 4.2.2. Мутуализм

Динамику пары популяций, связанных мутуалистическими отношениями, естественно в первом приближении описать системой

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -c_1 x_1 + P_1 x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= -c_2 x_2 + P_2 x_1 x_2,\end{aligned}\tag{4.2.7}$$

предполагая, что каждая из популяций в отсутствие партнера экспоненциально вымирает (подобно тому, как это происходит с популяцией хищника в отсутствие жертвы), а мутуалистические взаимоотношения описываются положительными билинейными членами.

Нуль-изоклины системы представляют собой прямые, параллельные координатным осям, и фазовый портрет системы имеет качественно единобразный вид при любых значениях параметров (рис. 4.2.4, *a*). Фазовое пространство системы распадается на две области, разделенные сепаратрисой седла С: при начальных значениях переменных в области, прилежащей к координатным осям, обе популяции вымирают; если же начальные плотности популяций достаточно велики, то обе популяции неограниченно размножаются. В этом проявляется неадекватность билинейного описания эффекта мутуализма, уже отмеченная при исследовании протокооперации. Воспользуемся описанным выше приемом и введем в рассмотренные при описании мутуализма фактор, аналогичный фактору насыщения хищника. Система (4.2.7) при этом принимает вид

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -c_1 x_1 + \frac{P_1 x_1 x_2}{1 + D_1 x_2}, \\ \dot{x}_2 &= -c_2 x_2 + \frac{P_2 x_1 x_2}{1 + D_2 x_1}.\end{aligned}\tag{4.2.8}$$

Нетрудно видеть, что качественно картина не меняется. Нуль-изоклины остаются прямыми, параллельными осям координат, и в зависимости от значений параметров обе популяции либо вымирают при любых начальных условиях, либо при некоторых начальных условиях вымирают, а при других – неограниченно размножаются, как это изображено на рис. 4.2.4, *a*.

Более реалистичное описание динамики двух мутуалистических популяций можно получить, вводя дополнительно в рассмотрение фактор внутривидовой конкуренции. Система (4.2.8) переходит при этом в

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -c_1 x_1 + \frac{P_1 x_1 x_2}{1 + D_1 x_2} - e_1 x_1^2, \\ \dot{x}_2 &= -c_2 x_2 + \frac{P_2 x_1 x_2}{1 + D_2 x_1} - e_2 x_2^2.\end{aligned}\tag{4.2.9}$$

Если исключить тривиальный случай вымирания обеих популяций при любых начальных условиях, то фазовый портрет системы (4.2.9) всегда выглядит так, как это изображено на рис. 4.2.4, *b*. Множество начальных состояний системы распадается на две области, разделенные сепаратрисой седла С. При малых начальных энчаниях плотностей популяции, представ-

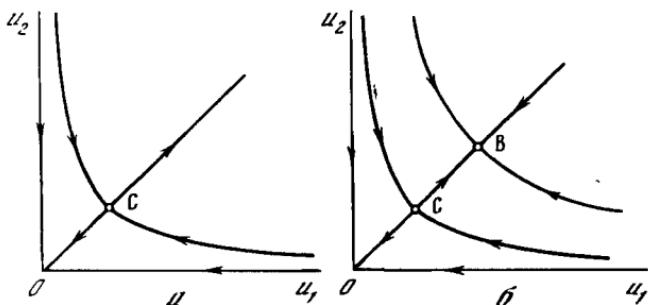


Рис. 4.2.4. Фазовые портреты систем (4.2.7) и (4.2.9), соответственно а и б

ленных фазовыми точками, лежащими левее и ниже сепаратрисы, обе популяции обречены на вымирание. При значительных исходных плотностях в системе устанавливается состояние устойчивого сосуществования обеих популяций.

Симбиотические отношения – как типа протокооперации, так и мутуализма – влекут за собой устойчивое сосуществование связанных такими отношениями популяций. При симбиотических отношениях между популяциями, обладающими нижней критической численностью, всегда устойчиво тривиальное состояние, соответствующее вымиранию обеих популяций. Состояние, соответствующее изолированному существованию одной популяции (или обеих) может быть в зависимости от интенсивности симбиотических отношений как устойчиво относительно инвазии партнера, так и неустойчиво. Другими словами, при достаточно интенсивных симбиотических отношениях они могут подавлять эффект нижней критической численности.

## ГЛАВА 5

### ЛОКАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ТРЕХ ПОПУЛЯЦИЙ

В третьей и четвертой главах книги было показано, что для пары взаимодействующих популяций возможно провести полную в разумном смысле слова классификацию факторов, которые следует учитывать при анализе их совместной динамики численности, и был дан по возможности полный анализ динамических следствий, к которым приводят отдельно взятые факторы и их различные сочетания. Постановка задачи об аналогичном исследовании для модельных экосистем, состоящих из трех и большего числа популяций, в настоящее время представляется нереалистичной или по меньшей мере преждевременной по целому ряду причин.

Во-первых, многообразие возможных модельных систем, состоящих из трех популяций, при учете хотя бы лишь факторов, проанализированных во второй части работы, становится плохо обозримым.

Во-вторых, качественная теория дифференциальных уравнений, являющаяся основным математическим инструментом настоящего исследова-

ния, которую можно считать в определенном смысле завершенной для систем второго порядка, далека от такого состояния для систем третьего и более высокого порядков. В частности, в значительной степени открытым остается вопрос о структуре и классификации притягивающих объектов в фазовых пространствах размерности выше двух.

Третье соображение тесно связано со вторым. Системы дифференциальных уравнений, описывающие динамику трех и более взаимодействующих популяций, даже после нормировки переменных содержат большое число параметров. Выше уже говорилось, что наиболее удобным приемом полного качественного исследования является анализ параметрической окрестности бифуркаций высоких, а в идеале – максимально высоких в данной системе коразмерностей [62]. Таким образом, для исследования систем третьего порядка, зависящих от большого числа параметров, требуется знание нормальной формы бифуркаций высоких коразмерностей в трехмерном фазовом пространстве. Для многих бифуркаций коразмерности выше первой нормальные формы бифуркаций неизвестны.

Поскольку в настоящее время дать полную классификацию динамических режимов и их перестроек в модельных экологических системах, включающих более двух популяций, не представляется возможным, то в настоящей главе мы сконцентрируемся на изучении трофических взаимоотношений в системах трех взаимодействующих популяций в отсутствие и при наличии внутри- и межвидовой конкуренции. Наибольший интерес при этом представляет анализ динамических режимов, реализующихся в локальных системах трех взаимодействующих популяций, но отсутствующих в системах двух взаимодействующих популяций.

### 5.1. КЛАССИФИКАЦИЯ ТРОФИЧЕСКИХ СТРУКТУР

Выше указывалось, что существуют три основных типа межпопуляционных отношений: конкуренция, симбиоз и отношения типа хищник–жертва, или трофические отношения [69]. В настоящем разделе остановимся исключительно на трофических отношениях и дадим классификацию трофических структур, возможных в системе трех взаимодействующих популяций.

Обозначим популяции точками, а трофические отношения между ними – стрелками, указывающими направления потоков вещества. Очевидно, что существуют лишь два типа собственно трофического графа системы. Граф, изображенный на рис. 5.1.1 слева, назовем циклом, а изображенный справа – ячейкой сети.



Рис. 5.1.1. Два типа трофических связей в системе трех популяций

Эти графы задают лишь межпопуляционные отношения в системе. Для того чтобы представить себе функционирование системы, мы должны, кроме того, знать, как ведет себя каждая из трех входящих в экосистему популяций, будучи предоставленной самой себе. Другими словами, следует

знать, какие популяции являются автотрофными, какие – гетеротрофными, т. е. какие популяции, будучи предоставлены сами себе, размножаются, а какие – вымирают. Автотрофность популяции естественно изобразить стрелкой, входящей в соответствующую вершину графа, а гетеротрофность соответственно – выходящей стрелкой.

Нетрудно из соображений комбинаторики видеть, что циклу при учете всех возможных комбинаций авто- и гетеротрофности популяций соответствуют четыре типа трофических структур, а ячейке – восемь типов (рис. 5.1.2). Таким образом, формально в системе трех взаимодействующих популяций возможны двенадцать типов различных трофических структур.

Каждой трофической структуре из числа изображенных на рис. 5.1.2 сопоставим систему Вольтерра дифференциальных уравнений третьего порядка, считая, что входящие и выходящие стрелки отвечают линейным членам, а стрелки, связывающие пары популяций – билинейным членам.

Например, графу  $a$  отвечает система

$$\begin{aligned}\dot{x} &= a_1x - b_{12}xy - b_{13}xz, \\ \dot{y} &= a_2y + d_{12}xy + d_{23}yz, \\ \dot{z} &= a_3z - b_{23}yz + d_{13}xz.\end{aligned}\quad (5.1.3)$$

Прежде чем переходить к исследованию систем дифференциальных уравнений, соответствующих трофическим структурам рис. 5.1.2, дадим интерпретацию и на ее основе исключим большинство трофических структур из дальнейшего рассмотрения.

**Замечание 1.** При изменении направления всех стрелок на рис. 5.1.2 графы  $a'$  и  $e'$  переходят в графы  $b'$  и  $g'$  соответственно и графы среднего

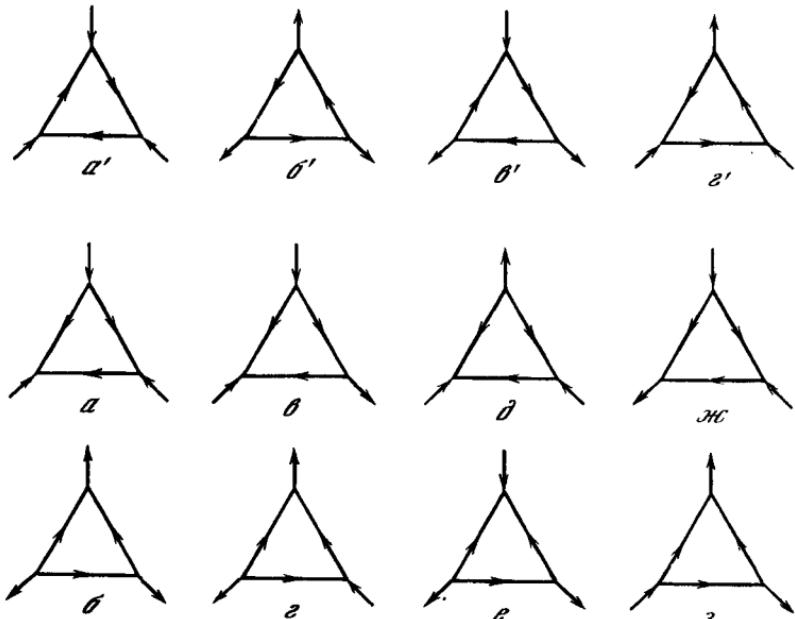


Рис. 5.1.2. Трофические структуры типа "цикл" (графы  $a'-e'$ ) и "ячейка" ( $f-z$ )

ряда переходят в соответствующие графы нижнего ряда, и наоборот. Это означает, что отвечающие этим графикам системы дифференциальных уравнений переводятся друг в друга изменением направления времени. Обращение направления времени означает переход от одной схемы трофических отношений к другой, в которой направления всех потоков вещества—энергии заменены на противоположные. При этом автотрофы "превращаются" в гетеротрофов, жертвы — в хищников, и наоборот. Напомним, что вольтерровская система хищник—жертва (3.1.1) переходит (с точностью, конечно, до численных значений коэффициентов) при обращении времени сама в себя.

**Замечание 2.** В отношении систем, отвечающих графикам  $a$  и  $a'$  (см. рис. 5.1.2), существует общая теорема Вольтерра [171, 35]: если все коэффициенты при линейных членах положительны, то траектории системы при любых начальных условиях уходят на бесконечность.

Аналогичная теорема имеет место и для систем, представленных графиками  $b'$  и  $b$ : если все коэффициенты при линейных членах отрицательны, то глобально притягивающим равновесием является начало координат.

Интерпретация этих теорем очевидна. Графы  $a'$  и  $a$  описывают модельную экосистему, состоящую из трех автотрофов, связанных между собой некоторыми трофическими взаимоотношениями. При этом каждый компонент системы, предоставленный самому себе, неограниченно размножается. Естественно, в такой ситуации неограниченно размножается и система в целом.

Напротив, графы  $b'$  и  $b$  описывают модельную экологическую систему, состоящую из трех связанных между собой некоторыми трофическими отношениями популяций гетеротрофов. Каждая популяция, предоставленная самой себе, вымирает. Естественно, что заложенное в модель отсутствие притока извне вещества и энергии в такую систему обрекает ее на вымирание.

**Замечание 3.** В теоретической экологии существует несколько идеализаций, связанных с трофическими отношениями:

а) трофическая цепь: "перенос энергии пищи от ее источника — растений, происходящий путем поедания одними организмов другими" [69, с. 85];

б) сплетение трофических (пищевых) цепей часто называют пищевой сетью [Там же];

в) организмы, получающие свою пищу от растений через одинаковое число этапов, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню.

Из этого следует, что в рамках математической экологии имеет смысл рассматривать не любые мыслимые из комбинаторных соображений трофические сети, но в первую очередь ориентированные трофические сети, в которых можно выделить односторонний поток вещества — энергии. Если придерживаться этой точки зрения, то из рассмотрения следует исключить два типа в принципе возможных трофических сетей. Во-первых, это сети, некоторые из вершин графов которых имеют лишь входящие или лишь выходящие потоки вещества—энергии. Это соображение представляется очевидным. Во-вторых, следует исключить из рассмотрения сети, графы которых содержат циклы. Это соображение может встретить два возражения. Во-первых, поток вещества в экосистемах не односторонний, а образует круговороты. Это несомненно так, но в динамике такого рода

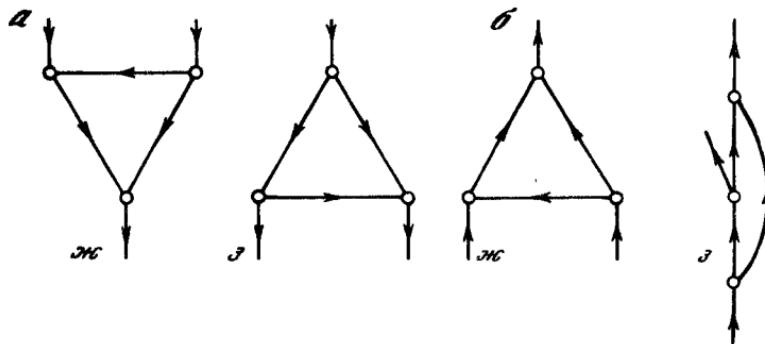


Рис. 5.1.3. Трофические графы (а) схем "два автотрофа—гетеротроф" (ж) и "автотроф—два гетеротрофа" (з) и их альтернативное представление (б) при реализации факультативного хищничества

круговоротов с необходимостью важную роль играет косное вещество. Системы такого рода находятся за рамками нашего рассмотрения. Они подробно исследованы, в частности в работах В.В. Алексеева и его сотрудников [3, 4, 74]. Во-вторых, в природе все-таки, по-видимому, существуют примеры противонаправленных или замкнутых циклических потоков вещества в трофических сетях (плотоядные растения типа росянки и т. п.). Однако такие явления — скорее исключение, чем правило, и их естественно отнести к "эффектам второго порядка".

Рассмотрим теперь, какие из трофических структур, представленных на рис. 5.1.2, удовлетворяют двум сформулированным выше требованиям и тем самым заслуживают дальнейшего рассмотрения. Очевидно, что структуры а'-г' исключаются из рассмотрения как содержащие циклы по построению. Из числа структур среднего и нижнего рядов графы а, в и д включают вершины с тремя входящими потоками вещества—энергии, а графы б, г и е — с тремя исходящими потоками и потому также должны быть исключены из рассмотрения.

Таким образом, из всех возможных из комбинаторных соображений трофических графов сообщества трех популяций к категории ориентированных трофических сетей могут быть отнесены лишь графы ж и з, переходящие друг в друга при обращении направления времени.

**Терминологическое замечание.** При описании трофических взаимоотношений в системе трех популяций естественно использовать термин "продуцент" или сохранить термин "жертва" для вида, являющегося пищей для двух других популяций сообщества, и термин "хищник" для вида, потребляющего обоих партнеров по сообществу. Для вида, являющегося хищником по отношению к жертве и жертвой по отношению к хищнику, можно использовать понятие "консумент".

Какова возможная экологическая интерпретация графов ж и з на рис. 5.1.2? Она становится очевидной, если видоизменить рисунки так, чтобы авто- и гетеротрофы были расположены на разных вертикальных уровнях (рис. 5.1.3, а). Граф ж отвечает ситуации два автотрофа—один гетеротроф, причем один из автотрофов — факультативный хищник по отношению к другому. Граф з отвечает ситуации один автотроф—два ге-

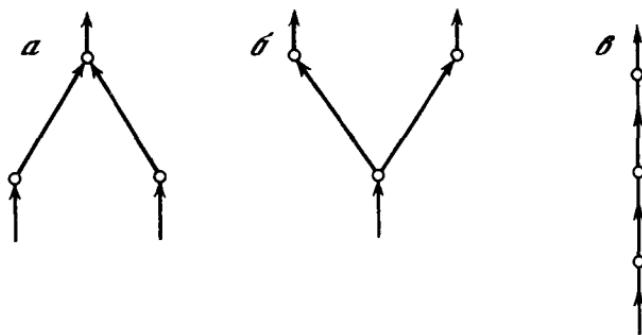


Рис. 5.1.4. Три наиболее интересных случая вырождения трофических структур, реализующихся в системе трех популяций

теротрофа, причем один из гетеротрофов — факультативный хищник по отношению к другому.

Заметим, что терминология и способы графического представления в этой области не вполне устоялись: с одной стороны, хищников принято считать верхним трофическим уровнем, с другой стороны, поток вещества-энергии, проходящий через экосистему, изображать текущим сверху вниз. Если разместить компоненты анализируемой модельной системы на трех трофических уровнях, считая хищника верхним, то графы на рис. 5.1.3, *α* принимают вид рис. 5.1.3, *б*.

Выше мы исключили из рассмотрения ситуации, в которых система содержит автотрофного хищника, как экзотические. Таким образом, трофический граф *ж*, изображенный на рис. 5.1.3, *α*, также оказывается за рамками нашего анализа. Напротив, трофический график *з* (см. рис. 5.1.3, *б*), отвечающий факультативной "травоядности" хищника, описывает очень распространенную экологическую ситуацию и в дальнейшем будет проанализирован подробно.

До сих пор мы рассматривали лишь полные трофические графы, в которых с тем или иным знаком реализовывались все возможные трофические связи между популяциями. Однако интерес представляют также неполные трофические графы, в которых отдельные возможные трофические связи отсутствуют. Очевидно, что в реальных экологических системах осуществляются лишь немногие из принципиально возможных трофических связей. В системе трех взаимодействующих популяций интерес представляют три типа вырожденных (неполных) трофических структур, являющихся частными случаями полных трофических структур, при отсутствии одной из трофических связей: две жертвы—один хищник, два хищника—одна жертва, продуцент—консумент—хищник без факультативной "травоядности" хищника (рис. 5.1.4, графы *α*—*γ*).

Первые два из этих случаев переходят друг в друга при обращении направления времени. С анализа этих частных случаев мы начнем исследование систем дифференциальных уравнений, описывающих системы трех взаимодействующих популяций.

## 5.2. СООБЩЕСТВА БЕЗ КОНКУРЕНЦИИ

Рассмотрим дифференциальные уравнения, описывающие системы трех популяций, связанных между собой трофическими взаимоотношениями в соответствии с графиками, проанализированными в предыдущем разделе. Предполагается, что трофические отношения между популяциями количественно отвечают схеме Вольтерра, т. е. описываются билинейными членами, и какие-либо иные, в частности конкурентные, отношения отсутствуют.

### 5.2.1. Система один хищник—две жертвы и одна жертва—два хищника

Трофическому графу  $a$  (см. рис. 5.1.4) отвечает следующая система дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= a_1 x_1 - b_1 x_1 y, \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 - b_2 x_2 y, \\ \dot{y} &= -cy + d_1 x_1 y + d_2 x_2 y,\end{aligned}\tag{5.2.1}$$

которая заменой

$$t = \tau/a_1, \quad x_1 = \frac{a_1}{d_1} u_1, \quad x_2 = \frac{a_2}{d_2} u_2, \quad y = \frac{a_1}{b_1} v$$

переводится в

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1(1 - v), \\ \dot{u}_2 &= \gamma_1 u_2(n - v), \\ \dot{v} &= -\gamma_2 v(1 - u_1 - u_2),\end{aligned}\tag{5.2.2}$$

где  $\gamma_1 = b_2/b_1$ ,  $\gamma_2 = c/a_1$ ,  $n = a_2 b_1/a_1 b_2$ .

Координатные плоскости системы являются интегральными. При  $n \neq 1$  система не имеет нетривиальных (лежащих не на координатных плоскостях) равновесий. Равновесные точки системы, кроме начала координат, следующие:

$$A_1 (u_1 = 1, u_2 = 0, v = 1),$$

$$A_2 (u_1 = 0, u_2 = n, v = 1).$$

На координатных плоскостях  $\{u_1, v\}$  и  $\{u_2, v\}$  точки  $A_1$  и  $A_2$  соответственно являются центрами, а траектории образуют однопараметрические семейства замкнутых траекторий.

Не ограничивая общности, можно считать  $n > 1$ . Тогда из точки  $A_1$  траектория выходит внутрь первого фазового октанта и, напротив, в точку  $A_2$  траектория входит из октанта (рис. 5.2.1). При  $n < 1$  ситуация обратная. При  $n = 1$  на фазовом портрете имеется прямая неизолированных особых точек  $u_1 + u_2 = 1, v = 1$ .

Для того чтобы понять, как устроены траектории системы глобально, рассмотрим случай  $\gamma_1 = 1$  и перейдем в цилиндрическую систему координат:  $u_1 = \rho \cos \varphi$ ,  $u_2 = \rho \sin \varphi$ .

В новых координатах при  $\gamma_1 = 1$  система (5.2.2) принимает вид

$$\dot{\rho} = \rho [1 - v + (n+1) \sin^2 \varphi],$$

$$\dot{\varphi} = \frac{1}{2} (n-1) \sin 2\varphi,$$

$$\dot{v} = -\gamma v [1 - \rho (\sin \varphi + \cos \varphi)]. \quad (5.2.3)$$

Из вида системы (5.2.3) следует, что интегральная плоскость  $\varphi = 0$  (в "старых" переменных координатная плоскость  $\{u_1, v\}$ ) в целом отталкивающая, а плоскость  $\varphi = \pi/2$  (координатная плоскость  $\{u_2, v\}$ ) притягивающая.

Теперь можно представить себе структуру фазового пространства в целом. Траектория, выходящая из точки  $A_1$  внутрь первого октанта, притягивается к некоей замкнутой траектории на координатной плоскости

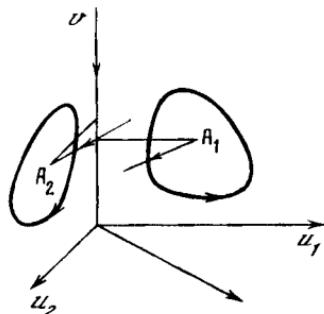


Рис. 5.2.1. Фазовый портрет системы (5.2.2)

$\{u_2, v\}$ . Соответственно траектория, входящая в точку  $A_2$  из первого октанта, сматывается с некоторой замкнутой траектории на координатной плоскости  $\{u_1, v\}$ . Это, в частности, означает, что траектории, сматывающиеся внутрь октанта с произвольной замкнутой траектории на плоскости  $\{u_1, v\}$ , наматываются не на какую-то определенную замкнутую траекторию на плоскости  $\{u_2, v\}$ , а на множество траекторий, заключенных внутри некоторого кольца на этой плоскости. Аналогично траектории, притягивающиеся к некоторой произвольной замкнутой траектории на плоскости  $\{u_2, v\}$ , сматываются с множества замкнутых траекторий на плоскости  $\{u_1, v\}$ , заключенных на этой плоскости внутри некоторого кольца. Другими словами, внутри октанта происходит как бы перемешивание траекторий. Рассматриваемая ситуация не груба: учет любых дополнительных факторов динамики численности, отражающийся в введении в правые части системы (5.2.1) новых членов, качественным образом меняет ее поведение. Однако свойство перемешивания траекторий, не имеющее аналога в динамических системах второго порядка, сохраняется, как мы увидим ниже, в некоторых уже грубых модификациях системы (5.2.1).

Биологическая интерпретация результатов исследования системы (5.2.1) очевидна. В случае билинейного характера взаимодействия каждой из двух популяций жертв с популяцией хищника и в отсутствие каких-либо иных факторов, влияющих на динамику численности, одна из популяций жертвы всегда полностью вытесняет другую. Победителем при этом оказывается популяция, обеспечивающая более высокую стационарную плотность

популяции хищника. Это может происходить, например, за счет более высокого биотического потенциала одной из популяций жертв при равенстве их прочих характеристик. Амплитуда колебаний в системе в процессе вытеснения одной из популяций жертв может как уменьшаться, так и увеличиваться.

Система двух хищника–жертва, описываемая дифференциальными уравнениями

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - b_1xy_1 - b_2xy_2, \\ \dot{y}_1 &= -c_1y_1 + d_1xy_1, \\ \dot{y}_2 &= -c_2y_2 + d_2xy_2,\end{aligned}\tag{5.2.4}$$

ведет себя совершенно аналогичным образом. Одна из популяций хищника всегда вытесняет другую, причем победителем в этом случае оказывается хищник, обеспечивающий минимальную стационарную плотность популяции жертвы. Очевидно, что при этом также происходит перемещение траекторий, поскольку система (5.2.4), как уже указывалось, переходит в систему (5.2.1) обращением направления времени.

### 5.2.2. Система трех трофических уровней

Трофическому графу, изображенному на рис. 5.1.4, *в*, отвечает система уравнений

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - b_1xy, \\ \dot{y} &= -c_1y + d_1xy - b_2yz, \\ \dot{z} &= -c_2z + d_2yz,\end{aligned}\tag{5.2.5}$$

которая заменой

$$t = \tau/a, \quad x = \frac{c_1}{d_1} u, \quad y = \frac{a}{b_1} v, \quad z = \frac{c_1}{b_2} w\tag{5.2.5'}$$

приводится к

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1-u), \\ \dot{v} &= -\gamma_1 v(1-v+w), \\ \dot{w} &= -\gamma_2 w(\alpha - v),\end{aligned}\tag{5.2.6}$$

где  $\gamma_1 = c_1/d_1$ ,  $\gamma_2 = c_2/b_2$ ,  $\alpha = c_2b_1/ad_2$ .

Особыми точками системы являются начало координат и точка А ( $u = v = 1$ ,  $w = 0$ ). Начало координат, очевидно, – трехмерный седлоузел с выходящим направлением, совпадающим с осью абсцисс, и с входящими направлениями, совпадающими с остальными координатными осями. Точка А в плоскости  $\{u, v\}$  является центром, окруженным однопараметрическим семейством замкнутых траекторий. Ее устойчивость по направлению  $w$  определяется знаком величины  $\dot{w}|_{w=0} = -\gamma_2(\alpha - 1)$ . Фазовые портреты системы (5.2.4) при  $\alpha > 1$  и  $\alpha < 1$  изображены на рис. 5.2.2. При бифуркационном значении параметра  $\alpha = 1$  система имеет прямую неизолированных неподвижных точек  $u = 1 + w$ ,  $v = 1$ .

Биологическая интерпретация результата состоит в следующем. Плот-

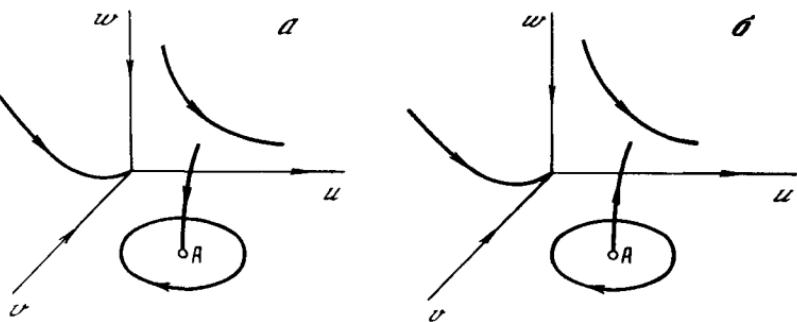


Рис. 5.2.2 Фазовые портреты системы (5.2.6) при  $\alpha > 1$  (а) и  $\alpha < 1$  (б)

нность популяции консумента  $v$  в системе трех трофических уровней регулируется двумя факторами: ограниченностью добычи — продуцента и давлением со стороны хищника. Если равновесная плотность популяции консумента в отсутствие хищника меньше плотности популяции консумента, обеспечивающей стационарное существование хищника, т. е.  $\alpha > 1$ , то хищник обречен на вымирание, а популяции консумента и продуцента взаимно контролируют численности друг друга.

В противном случае хищник настолько подавляет численность консумента, что популяция продуцента выходит из-под контроля последнего и неограниченно размножается. Неограничено размножается также и популяция хищника.

Некорректность модели (5.2.5), проявляющаяся в возможности неограниченного роста численности популяции хищника, связана с двумя обстоятельствами. Первое очевидно — это предположение об экспоненциальном росте численности популяции продуцента в отсутствие консумента. Второе состоит в предположении билинейного характера взаимодействий между продуцентом и консументом, с одной стороны, и консументом и хищником — с другой. Вследствие этого предположения оказывается, что *ограниченная* популяция продуцента способна с *неограниченной* скоростью поглощать продуцента, перерабатывая его биомассу в собственную, и соответственно обеспечивать неограниченный рост популяции хищника. Ясно, что оба эти предположения могут быть приняты лишь для некоторого диапазона плотностей популяций.

### 5.2.3. Ячейка трофической сети

В предыдущих пунктах настоящего параграфа мы рассматривали системы дифференциальных уравнений, отвечающие неполным трофическим графикам, в которых одна из трофических связей отсутствовала. Рассмотрим теперь полный трофический график З ячейки трофической сети, изображенный на рис. 5.1.3, б. Ему соответствует следующая система дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax - b_1xy - b_3xz, \\ \dot{y} &= -c_1y + d_1xy - b_2yz, \\ \dot{z} &= -c_2z + d_2yz + d_3xz, \end{aligned} \tag{5.2.7}$$

которая заменой

$$t = \tau/a, \quad x = \frac{c_1}{d_1} u, \quad y = \frac{a}{b_1} v, \quad z = \frac{c_1}{b_2} w \quad (5.2.7')$$

приводится к

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u(1 - v - \beta w), \\ \dot{v} &= -\gamma_1 v(1 - u + w), \\ \dot{w} &= -\gamma_2 w(\alpha - v - \delta w), \end{aligned} \quad (5.2.8)$$

где  $\gamma_1 = c_1/a$ ,  $\gamma_2 = d_2/b_1$ ,  $\alpha = b_1 c_2 / ad_2$ ,  $\beta = c_1 b_3 / ab_2$ ,  $\delta = b_1 c_1 d_3 / ad_1 d_2$ .

Особые точки системы:

$$0(u = v = w = 0); \quad A_1(u = v = 1, w = 0);$$

$$A_2(u = \alpha/\delta, v = 0, w = 1/\beta),$$

$$A_3\left(u = \frac{1 + \beta - \alpha}{\beta - \delta}, \quad v = \frac{\alpha\beta - \delta(\beta + 1)}{\beta - \delta}, \quad w = \frac{1 - \alpha + \delta}{\beta - \delta}\right).$$

Заметим, что (5.2.8) – первая из рассматриваемых в этой главе "невольтерровских" систем. Действительно, хотя терминология в этой области не вполне устоялась, вольтерровскими часто называют системы, удовлетворяющие следующим требованиям: трофические отношения описываются билинейными членами; матрица коэффициентов, описывающих трофические отношения, знакосимметрична; выполняется "принцип эквиалентов", состоящий в том, что для систем вида  $\dot{x}_r = x_r(a_r + (1/b_r) \sum_s d_{rs} x_s)$  выполняется условие  $d_{rs} = -d_{sr}$ .

Применительно к системе (5.2.8) это условие означает  $\beta = \delta$ . Нас интересует общий случай, когда вообще говоря  $\beta \neq \delta$ .

Рассмотрим бифуркации, происходящие с особыми точками системы, ограничиваясь, как всегда при этом, положительным октантом фазового пространства. Таких бифуркаций две: слияние нетривиального, лежащего внутри октанта равновесия  $A_3$  с равновесиями  $A_1$  и  $A_2$  соответственно. Уравнения, определяющие соответствующие бифуркационные поверхности в пространстве параметров, имеют вид  $a_{13} : \delta = \alpha - 1$ ;  $a_{23} : \delta = \beta / (\beta + 1)$ .

Полное представление о структуре параметрического пространства  $\{\alpha, \beta, \delta\}$  в отношении бифуркаций, происходящих в первом октанте фазового пространства, дает произвольный  $\{\alpha, \delta\}$  срез при любом значении  $\beta$  (рис. 5.2.3, а). Пунктирами обозначены прямые, отвечающие бифуркациям, происходящим вне первого октанта фазового пространства системы. Фазовые портреты системы для соответствующих параметрических областей представлены на рис. 5.2.3, б.

Таким образом, при значениях параметров, лежащих в областях 2 и 4, нетривиальные равновесия в системе отсутствуют. При значениях параметров в областях 1 и 3 нетривиальное равновесие существует, но неустойчиво. Характер неустойчивости равновесия  $A_3$  при значениях параметров в областях 1 и 3 различен: в первом случае  $\lambda_1 < 0$ ,  $\operatorname{Re} \lambda_{2,3} > 0$ , во втором, напротив,  $\lambda_1 > 0$ ,  $\operatorname{Re} \lambda_{2,3} < 0$ . Заметим, что при пересечении на плоскости

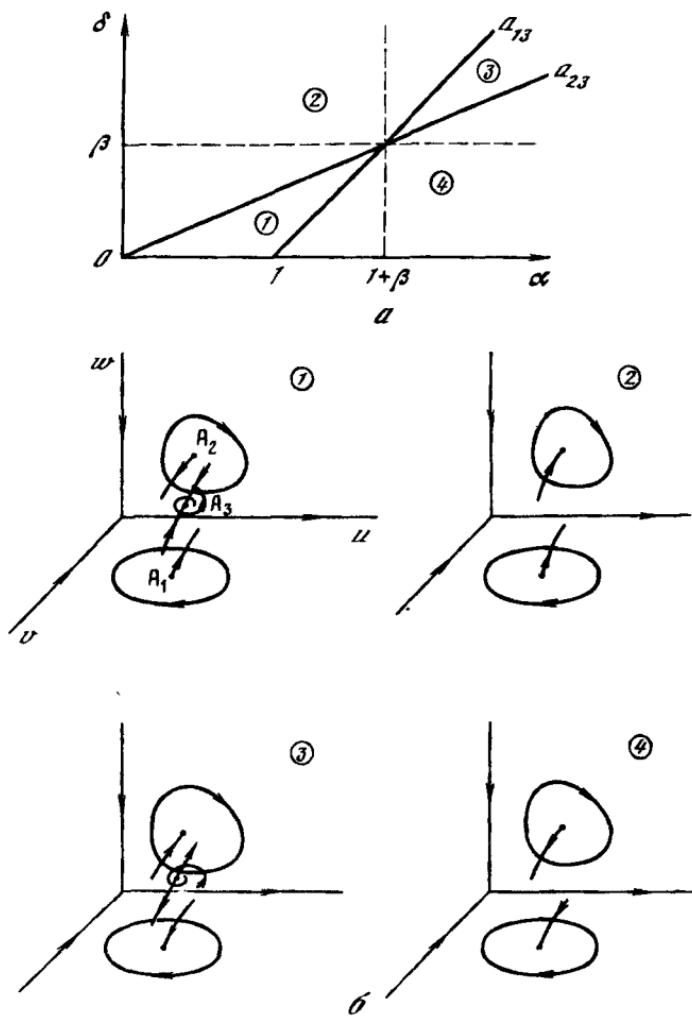


Рис. 5.2.3. Параметрический портрет и набор фазовых портретов системы (5.2.8)

параметров  $\{\alpha, \delta\}$  бифуркационных линий  $a_{13}$  и  $a_{23}$  в нуль обращаются одновременно и действительное собственное значение  $\lambda_1$ , и действительная часть комплексной пары собственных значений  $\text{Re } \lambda_{2,3}$ . Другими словами, можно сказать, что соответствующие бифуркации имеют условную коразмерность один в силу конкретного вида системы.

В чем состоит биологическая интерпретация полученных результатов? Рассмотрим сначала частный случай системы (5.2.8), когда удовлетворяется принцип эквивалентов  $\beta = \delta$ . Биологический смысл принципа эквивалентов состоит в том, что при построении системы, описывающей динамику некоторой трофической сети, принимается существование постоянного для каждого вида коэффициента переработки либо в его собственную биомассу биомассы любой из потребляемых им жертв, либо его биомассы в биомассу любого из потребляющих его хищников [79]. Заметим, что

оба эти допущения весьма искусственны. Известная общая теорема [35] относительно систем, удовлетворяющих принципу эквивалентов, состоит в том, что при нечетном числе видов одновременное сосуществование (даже неустойчивое) всех видов невозможно.

В системе (5.2.8) при соблюдении принципа эквивалентов возможен один из двух исходов. При  $\alpha < 2$  консумент вымирает и остается сообщество двух видов — продуцента и хищника, причем хищник, естественно, полностью переходит на "травоядное" питание; при  $\alpha > 2$  хищник вымирает и остается сообщество, содержащее популяции продуцента и консумента. Таким образом, при соблюдении принципа эквивалентов поведение описываемой системы (5.2.8) ячейки трофической сети не отличается от поведения системы два хищника—жертва.

При отказе от принципа эквивалентов оба описанных только что режима поведения при некоторых значениях параметров по-прежнему реализуются при любом знаке неравенства  $\beta \neq \delta$ . При достаточно больших значениях  $\alpha$  хищник, как и в случае соблюдения принципа эквивалентов, вымирает (параметрическая область и фазовый портрет 4). Однако при  $\beta \neq \delta$  возникают параметрические области, в которых одновременное сосуществование всех трех видов оказывается возможным, но неустойчивым. Характер поведения системы в целом при этом определяется знаком неравенства  $\beta \neq \delta$ .

При  $\beta < \delta$  сравнительно высока эффективность потребления хищником продуцента и в результате при значениях параметров, лежащих в области 3, каждое из равновесий  $A_1$  и  $A_2$ , соответствующих сосуществованию продуцента с консументом и с хищником, оказывается устойчивым относительно инвазии третьего вида.

При  $\beta > \delta$  эффективность потребления хищником продуцента невысока, и каждое из равновесий  $A_1$  — продуцент—консумент и  $A_2$  — продуцент—хищник оказывается неустойчивым относительно инвазии третьего вида при значениях параметров в области 1. Сосуществование всех трех видов, однако, по прежнему неустойчиво. В системе реализуются колебания неограниченно нарастающей амплитуды.

Одной из причин такой некорректности модели является, очевидно, предположение о неограниченном экспоненциальном росте популяции продуцента в отсутствие консумента, т.е. предположение о неограниченности ресурсов популяции продуцента. или, другими словами, об отсутствии внутривидовой конкуренции в популяции продуцента.

Исследование системы (5.2.8) показало, как отказ от биологически малообоснованного принципа эквивалентов приводит к появлению качественно новых особенностей поведения простейшей ячейки трофической сети, в частности к возможности сосуществования, хотя и неустойчивого, трех составляющих трофическую ячейку видов. Это делает сомнительной оправданность применения принципа эквивалентов при исследовании более сложных трофических сетей.

### 5.3. КОНКУРЕНЦИЯ ПРОДУЦЕНТОВ В СООБЩЕСТВЕ ТРЕХ ПОПУЛЯЦИЙ, СВЯЗАННЫХ ТРОФИЧЕСКИМИ ОТНОШЕНИЯМИ

#### 5.3.1. Сообщество трех трофических уровней

При исследовании модели сообщества трех популяций, связанных между собой по принципу продуцент–консумент–хищник [п. 5.2.2, система (5.2.5)], было показано, что при некоторых значениях параметров популяции продуцента и хищника неограниченно размножаются.

Модифицируем систему (5.2.5) с учетом внутривидовой конкуренции в популяции продуцента;

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - b_1xy - ex^2, \\ \dot{y} &= -e_1y + d_1xy - b_2yz, \\ \dot{z} &= -c_2y + d_2yz.\end{aligned}\tag{5.3.1}$$

Система (5.3.1) для трофической цепочки произвольного числа видов с конкуренцией на нижнем трофическом уровне была исследована в работе [98]. Из соображений полноты изложения построим параметрический и фазовый портреты системы (5.3.1) и дадим их экологическую интерпретацию. Заменой (5.2.5'), уравнения (5.3.1) приводятся к виду

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - v - \epsilon u), \\ \dot{v} &= -\gamma_1 v(1 - u + w), \\ \dot{w} &= -\gamma_2 w(\alpha - v),\end{aligned}\tag{5.3.2}$$

где все нормированные параметры выражаются через исходные так же, как в системе (5.2.6), и  $\epsilon = ec_1/ad_1$ .

Особыми точками системы являются

$$O(u = v = w = 0);$$

$$A_1(u = 1/\epsilon, v = w = 0);$$

$$A_2(u = 1, v = 1 - \epsilon, w = 0);$$

$$A_3[u = \frac{1}{\epsilon}(1 - \alpha), v = \alpha, w = \frac{1}{\epsilon}(1 - \alpha) - 1].$$

На плоскости параметров  $(\alpha, \epsilon)$  линии, задаваемые уравнениями  $a_{12}: \epsilon = 1$ ;  $a_{23}: \alpha = \epsilon - 1$ , отвечают бифуркациям слияния равновесий  $A_1$ ,  $A_2$  и  $A_2$ ,  $A_3$  соответственно (рис. 5.3.1). Нетривиальное равновесие  $A_3$ , соответствующее существованию всех трех видов, лежит внутри положительного октанта фазового пространства системы лишь при значениях параметров из области 3, т.е. при  $\alpha < 1 - \epsilon$ . Равновесие  $A_3$  в первом октанте всегда устойчиво. Параметрические линии  $a_{12}$  и  $a_{23}$  исчерпывают параметрический портрет системы. Соответствующие фазовые портреты изображены на рис. 5.3.1, б.

Экологически условие  $\epsilon > 1$  означает малую емкость экологической ниши продуцента. Соответственно стационарная численность популяции продуцента, определяемая доступными ей ресурсами, столь низка, что популяция продуцента не в состоянии "прокормить" популяцию консу-

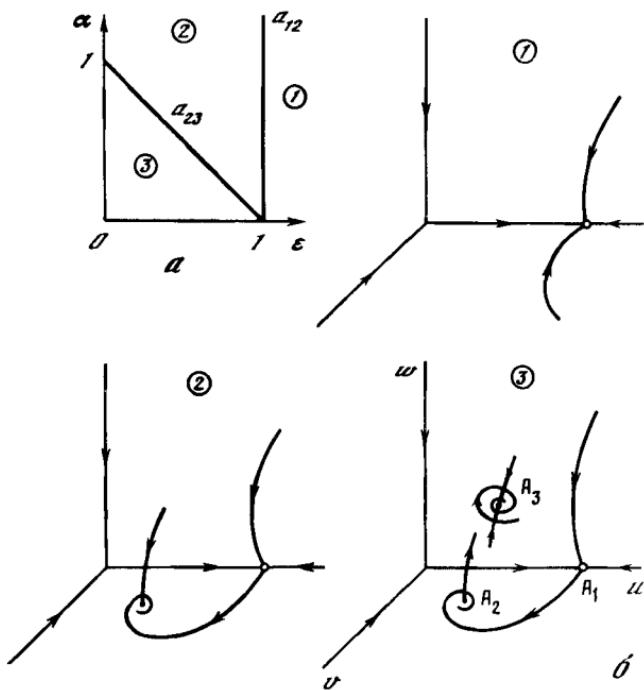


Рис. 5.3.1. Параметрический портрет (а) и набор фазовых портретов (б) системы (5.3.2)

мента. Изолированная популяция продуцента устойчива относительно инвазии консумента.

Условие  $1 > \epsilon > 1 - \alpha$  означает, что емкость ниши популяции продуцента достаточна для того, чтобы популяция продуцента могла обеспечить существование популяции консумента. Однако стационарная численность популяции консумента при этом столь низка, что обеспечить существование хищника популяция консумента не может. Равновесие  $A_2$ , отвечающее сосуществованию продуцента и консумента, устойчиво относительно инвазии хищника.

Наконец, условие  $\epsilon < 1 - \alpha$  означает, что емкость ниши популяции продуцента настолько велика, что численность популяции консумента, потребляющего продуцента, оказывается достаточной для того, чтобы обеспечить существование хищника. Сосуществование всех трех видов является при этом устойчивым.

### 5.3.2. Сообщество два хищника–жертва

Как отмечалось, формально системы дифференциальных уравнений, описывающие динамику сообщества два хищника–жертва и две жертвы–хищник, эквивалентны, поскольку переводятся друг в друга обращением направления времени. Положение меняется при учете конкуренции. Система, описывающая динамику сообщества два хищника–жертва с учетом

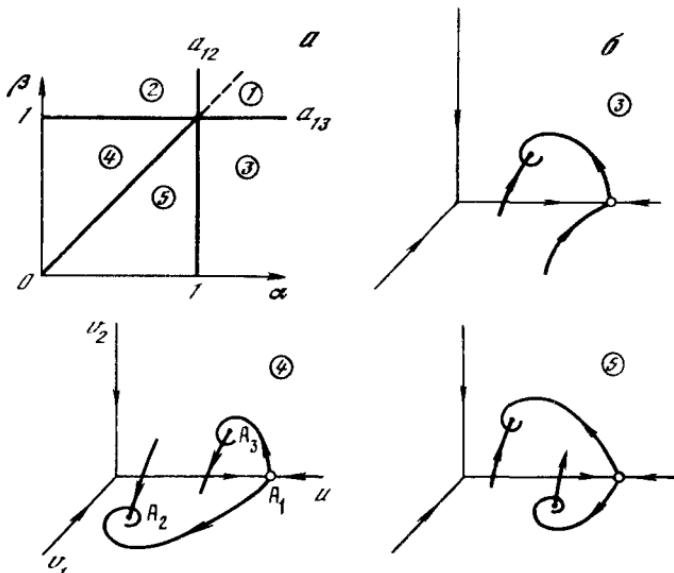


Рис. 5.3.2. Параметрический портрет и набор фазовых портретов системы (5.3.4)

конкуренции жертв, имеет вид

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - b_1xy_1 - b_2xy_2 - ex^2; \\ \dot{y}_1 &= -c_1y + d_1xy_1, \\ \dot{y} &= -c_2y + d_2xy_2.\end{aligned}\quad (5.3.3)$$

Заменой  $t = \tau/a$ ,  $x = \frac{a}{e}u$ ,  $y_1 = \frac{a}{b_1}v_1$ ,  $y_2 = \frac{a}{b_2}v_2$  она сводится к

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - v_1 - v_2 - u), \\ \dot{v}_1 &= -\gamma_1v_1(\alpha - u), \\ \dot{v}_2 &= -\gamma_2v_2(\beta - u),\end{aligned}\quad (5.3.4)$$

где  $\gamma_1 = d_1a/e$ ,  $\gamma_2 = d_2a/e$ ,  $\alpha = c_1e/\alpha d_1$ ,  $\beta = c_2e/\alpha d_2$ .

Равновесия системы:

$$\begin{aligned}O(u = v_1 = v_2 = 0); \quad A_1(u = 1, v_1 = v_2 = 0); \\ A_2(u = \alpha, v_1 = 1 - \alpha, v_2 = 0); \quad A_3(u = \beta, v_1 = 0, v_2 = 1 - \beta).\end{aligned}$$

Точки  $A_2$  и  $A_3$  находятся в первых квадрантах "своих" координатных плоскостей при  $\alpha < 1$  и  $\beta < 1$  соответственно и при этом в координатных плоскостях всегда являются устойчивыми узлами или фокусами.

Таким образом, поведение системы (5.3.4) не зависит от параметров  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$ . Параметрический портрет на плоскости параметров  $\{\alpha, \beta\}$  и соответствующие фазовые портреты изображены на рис. 5.3.2. Фазовые портреты для областей 1 и 2 совпадают с таковыми для системы (5.3.4), изображенными на рис. 5.3.1. При  $\alpha = \beta < 1$  на фазовом портрете имеется прямая неизолированных особых точек.

На рис. 5.3.2 видно, что в системе в случае общего положения существует одно глобально устойчивое равновесие. В зависимости от значений па-

метров оно отвечает либо вымиранию обоих хищников, когда емкость ниши продуцента не обеспечивает стационарной численности популяции продуцента, достаточной для существования хотя бы одного из хищников, либо вытеснению одним из хищников другого, менее эффективно использующего ресурс жертвы.

Система двух хищника—жертва с учетом конкуренции в популяции жертвы и насыщения хищников исследовалась в работах [134, 126, 128, 163]. Было показано, что при некоторых значениях параметров насыщение хищников может приводить к возможности их существования при потреблении одного вида жертв, но лишь в колебательном режиме.

### 5.3.3. Ячейка трофической сети

Рассмотрим динамику элементарной ячейки трофической сети, введя в рассмотрение фактор внутривидовой конкуренции в популяции продуцента. Сообщество трех популяций при этом описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - b_1xy - b_3xz - ex^2, \\ \dot{y} &= -c_1y + d_1xy - b_2yz, \\ \dot{z} &= -c_2z + d_2yz + d_3xz,\end{aligned}\tag{5.3.5}$$

которая заменой (5.2.7') приводится к

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - v - \beta w - \epsilon u), \\ \dot{v} &= -\gamma_1 v(1 - u + w), \\ \dot{w} &= -\gamma_2 w(\alpha - v - \delta u),\end{aligned}\tag{5.3.6}$$

где  $\epsilon = e c_1 / ad_1$ , а остальные параметры также выражаются через исходные, как и в случае системы (5.2.8).

Система имеет пять особых точек:

$$O(u = v = w = 0); \quad B(u = 1/\epsilon, \quad v = w = 0);$$

$$A_1(u = 1, \quad v = 1 - \epsilon, \quad w = 0); \quad A_2\left[u = \frac{\alpha}{\delta}, \quad v = 0, \quad w = \frac{1}{\beta} \left(1 - \frac{\epsilon\alpha}{\delta}\right)\right];$$

$$A_3\left[u = \frac{1 - \beta - \alpha}{\beta - \delta + \epsilon}, \quad v = \frac{\alpha(\beta + \epsilon) - \delta(\beta + 1)}{\beta - \delta + \epsilon}, \quad w = \frac{1 - \alpha + \delta - \epsilon}{\beta - \delta + \epsilon}\right].$$

Полное представление о структуре  $\{\alpha, \beta, \delta, \epsilon\}$ -параметрического портрета системы дают его  $\{\alpha, \delta\}$ -срезы при произвольных значениях  $\beta$ . Срезы  $\{\alpha, \delta\}$  полного портрета выглядят по-разному в зависимости от знака неравенства  $\epsilon \neq 1$ .

Рассмотрим сначала  $\{\alpha, \delta\}$ -параметрический портрет при малых значениях  $\epsilon \ll 1$  (рис. 5.3.3, a). На портрете, так же как и на портрете системы (5.2.8), описывающей динамику ячейки трофической сети в отсутствие конкуренции продуцентов, имеются бифуркационные линии, отвечающие бифуркациям слияния равновесия  $A_3$  с равновесиями  $A_1$  и  $A_2$ . Их уравнения задаются условиями  $a_{13} : \delta = \alpha + \epsilon - 1$ ;  $a_{23} : \delta = \alpha(\beta + \epsilon) / (\beta + 1)$ .

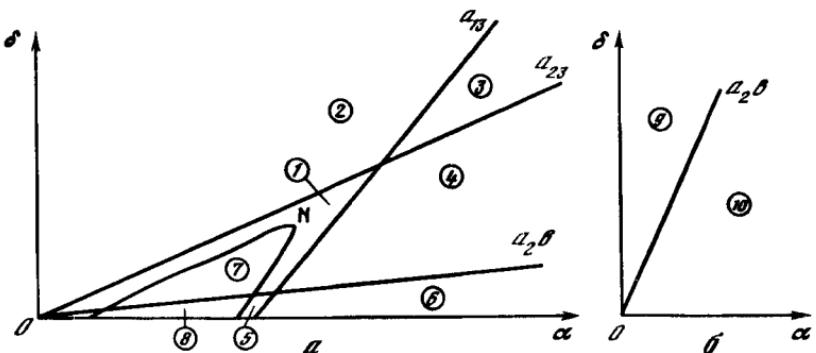


Рис. 5.3.3 Срез  $\{\alpha, \delta\}$  параметрического портрета системы (5.3.6) при  $\epsilon < 1$  (а) и  $\epsilon > 1$  (б)

Кроме того, появляется еще одна линия, отвечающая бифуркации слияния равновесий  $A_2$  и  $B$ , уравнение которой задается условием  $a_2b: \delta = \epsilon\alpha$ . Линиями бифуркаций, отвечающих слияниям равновесий, параметрический портрет системы не исчерпывается. На нем присутствует линия  $N$  ("нейтральности"), при пересечении которой в пространстве параметров равновесие  $A_3$  теряет устойчивость с рождением малого устойчивого предельного цикла. Уравнение линии нейтральности довольно громоздко, однако из соображений непрерывности очевидно, что при  $\epsilon \rightarrow 0$  она "влипает" в угол, образованный бифуркационными линиями  $a_{13}$  и  $a_{23}$ . Численный расчет линии нейтральности, проведенный Е.А. Апониной при  $\epsilon = 0,01$  и  $\epsilon = 0,1$ , подтвердил правильность схематического изображения параметрического портрета, представленного на рис. 5.3.3, а.

При  $\epsilon > 1$  параметрический портрет системы имеет вид, изображенный на рис. 5.3.3, б. Напомним, что при этом нанесены лишь линии, отвечающие бифуркациям, происходящим в положительном октанте фазового пространства.

Полный набор фазовых портретов системы для соответствующих параметрических областей изображен на рис. 5.3.4.

Таким образом, система (5.3.6) имеет довольно сложную структуру параметрического портрета и обнаруживает весьма богатый набор режимов динамического поведения. В зависимости от значений параметров в фазовом пространстве может быть либо один, либо два притягивающих объекта. Единственным притягивающим объектом могут быть: точка  $B$  – при значениях параметров в области 10;  $A_1$  – параметрические области 4 и 6;  $A_2$  – области 2 и 9;  $A_3$  – области 1 и 5 и трехмерный устойчивый предельный цикл – параметрические области 7 и 8.

При значениях параметров, лежащих в области 3, в системе реализуется триггерный режим, и в зависимости от начальных условий устанавливается состояние  $A_1$  или  $A_2$ . Расположение сепаратрисной поверхности, разделяющей области притяжения равновесий  $A_1$  и  $A_2$ , специально не исследовалось, но ясно, что она проходит через ось  $w$  и точку  $A_3$ .

Интерпретируем полученные результаты экологически. Смысл ограничений, определяющих границы параметрической области 10, и поведение системы при значениях параметров, лежащих в этой области, очевидны: условие  $\epsilon > \max\{1, \alpha/\delta\}$  означает столь малую емкость экологической

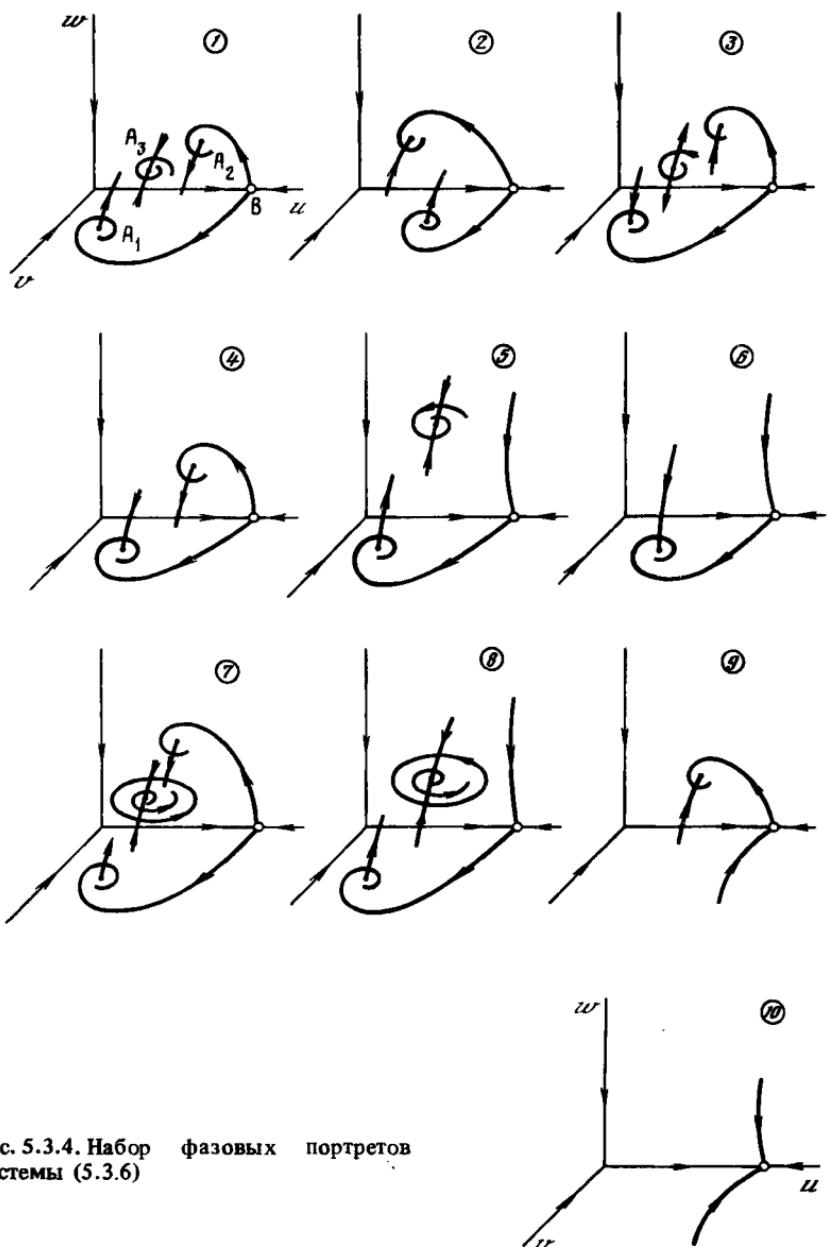


Рис. 5.3.4. Набор фазовых портретов системы (5.3.6)

ниши продуцента, что популяция продуцента не может обеспечить ни существование консумента ( $\epsilon > 1$ ), ни хищника в отсутствие консумента ( $\epsilon > \alpha/\delta$ ).

Сходным образом можно интерпретировать условия, определяющие границу параметрической области 9 и поведение системы при значениях параметров, лежащих в этой области. Условие  $\alpha/\delta > \epsilon > 1$  означает, что

емкость экологической ниши продуцента и эффективности потребления продуцента консументом и хищником таковы, что популяция продуцента не в состоянии прокормить консумента, но может поддерживать стационарное существование популяции хищника в отсутствие консумента. "Хищник" при этом формально теряет право на такое наименование, поскольку полностью переходит на травоядное питание.

Условие  $(1 > \epsilon > \alpha/\delta)$ , определяющее границу совокупности параметрических областей 5, 6 и 8, описывает ситуацию, при которой емкость ниши продуцента достаточна для того, чтобы популяция продуцента была в состоянии прокормить консумента, но хищник в отсутствие консумента существовать не может.

При этом возможны два варианта. В первом, которому соответствуют значения параметров в области 6, стационарной численности популяции консумента недостаточно для того, чтобы обеспечить существование хищника, и последний обречен на вымирание. При значениях параметров, лежащих в областях 5 и 8, популяция продуцента в состоянии прокормить популяцию хищника. При значениях параметров в области 5 реализуется устойчивое сосуществование всех трех популяций в стационарном режиме, а в области 8 – автоколебательный режим.

Рассмотрим теперь условия, при которых емкость ниши продуцента и эффективность его потребления консументом и хищником позволяют популяции продуцента обеспечить существование отдельно взятых популяций как консумента, так и хищника:  $\epsilon < \min\{1, \alpha/\delta\}$ . Заметим, что в этом случае популяции консумента и хищника можно рассматривать не только как расположенные на последовательных трофических уровнях, но и с точки зрения их взаимодействия при потреблении общего ресурса – продуцента.

Если рассматриваемую систему редуцировать, исключив трофическое взаимодействие между консументом и хищником, то она переходит в систему два хищника–жертва, исследованную в предыдущем разделе. При этом в зависимости от значений параметров один из двух видов, потребляющих продуцента, полностью вытесняет второй при любых начальных условиях.

Что сохраняется и что появляется нового в поведении системы два консумента–продуцент при введении трофических отношений между консументами, т.е. при превращении системы два консумента–продуцент в систему продуцент–консумент–хищник с факультативной травоядностью хищника?

Из рис. 5.3.4 следует, что при  $\delta > \alpha + \epsilon$  хищник всегда вытесняет продуцента. Другими словами, если хищник использует продуцента значительно более эффективно, чем консумент, то консумент вымирает, а хищник переходит на травоядное питание.

При  $\delta < \alpha(\beta + \epsilon)/(\beta + 1)$  и  $\alpha > 1$  хищник всегда вымирает. Эти неравенства отвечают ситуации, когда, во-первых, консумент использует продуцента много более эффективно, чем хищник, и, во-вторых, стационарная плотность популяции консумента, обеспечиваемая продуцентом, недостаточна для поддержания существования популяции хищника. Эти два режима аналогичны режимам, наблюдавшимся в системе два хищника–жертва.

Кроме того, существует некоторый промежуточный диапазон значений

$\delta/\alpha$ , отвечающий на параметрическом портрете конусу, образованному бифуркационными прямыми  $a_{13}$  и  $a_{23}$ . Характер динамического поведения системы при значениях параметров, лежащих внутри этого конуса, может быть двояк. При значениях параметров, лежащих в левом нижнем углу конуса, в системе существует единственное нетривиальное устойчивое равновесие (область 1) или трехмерный устойчивый предельный цикл (область 7), отвечающие устойчивому сосуществованию всех трех видов в стационарном или автоколебательном режиме соответственно.

При значениях параметров, лежащих в правом верхнем углу конуса (область 3), в системе реализуется триггерный режим, когда при фиксированных значениях параметров в зависимости от исходных значений численности вымирает либо популяция хищника, либо популяция консумента.

Таким образом, исследованная элементарная ячейка трофической сети является, по-видимому, наиболее простым модельным экологическим объектом, в котором в зависимости от значений параметров реализуется как триггерный режим, сопряженный с полным вымиранием того или иного вида в зависимости от начальных условий, так и режим стационарного или автоколебательного сосуществования всех входящих в сообщество видов. Ранее возможность реализации автоколебательных режимов в системе Вольтерра, описывающей взаимодействие шести видов, расположенных на трех трофических уровнях, была обнаружена в численных экспериментах [117, 148] и более подробно исследована для экологических моделей, описывающих замкнутый круговорот веществ в системе четырех и шести видов [14].

Отметим, что если в сообществе хищник–жертва, описываемом системой дифференциальных уравнений второго порядка, для возникновения устойчивых автоколебаний недостаточно билинейного взаимодействия между хищником и жертвой и необходимо наличие дополнительных дестабилизирующих факторов, то в элементарной ячейке трофической сети и, разумеется, в более сложных сообществах автоколебания возникают уже при билинейном характере взаимодействия между видами при некоторых значениях параметров.

### 5.3.4. Сообщество две жертвы–хищник

Рассмотрим качественно новые эффекты, к которым в сообществе хищник–две жертвы приводит межвидовая конкуренция жертв.

Динамика численности популяций описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= a_1 x_1 - b_1 x_1 y - e_{11} x_1^2 - e_{12} x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 - b_2 x_2 y - e_{21} x_1 x_2 - e_{22} x_2^2, \\ \dot{y} &= -cy + d_1 x_1 y + d_2 x_2 y,\end{aligned}\tag{5.3.7}$$

которая заменой  $t = \tau/c$ ,  $x_1 = \frac{c}{e_{11}} u_3$ ,  $x_2 = \frac{c}{e_{22}} u_2$ ,  $y = v$  приводится к

$$\dot{u}_1 = u_1 (\alpha_1 - \beta_1 v - u_1 - \epsilon_1 u_2),$$

$$\begin{aligned}\dot{u}_2 &= u_2 (\alpha_2 - \beta_2 v - u_2 - \epsilon_2 u_1), \\ \dot{v} &= v (1 - \delta_1 u_1 - \delta_2 u_2),\end{aligned}\quad (5.3.8)$$

где  $\alpha_{1,2} = \alpha_{1,2}/c$ ,  $\beta_{1,2} = b_{1,2}/c$ ,  $\epsilon_1 = e_{1,2}c/e_{2,2}$ ,  $\epsilon_2 = e_{2,1}c/e_{1,1}$ ,  
 $\delta_1 = d_1/e_{1,1}$ ,  $\delta_2 = d_2/e_{2,2}$ .

Нормировкой по  $u$  можно было бы "убрать" один из коэффициентов  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ , но мы этого делать не будем, чтобы сохранить симметрию обозначений.

Впервые система (5.3.7) была рассмотрена в работе [153]. Было показано, что при некоторых значениях параметров присутствие хищника в сообществе может обеспечить существование конкурирующих популяций жертв, невозможное в отсутствие хищника. Известны экспериментальные работы (например, [152]), иллюстрирующие это теоретическое заключение и, по-видимому, подтверждающие адекватность модели (5.3.7). Впоследствии тот же качественный эффект при некоторых специальных условиях типа равенств, наложенных на значения параметров, исследовали в работах [127, 108]. В работе [116] была установлена возможность существования и единственность устойчивого предельного цикла в этой системе в некоторой области значений параметров.

Систему (5.3.7), дополненную членом, описывающим конкуренцию хищников, численно исследовали при различных значениях параметров. Венс [168] обнаружил существование сложных периодических режимов и нанес некоторые бифуркационные линии на плоскость параметров  $\{\alpha_1, (\epsilon_1 - \epsilon_2)\}$  (в наших обозначениях) при определенных фиксированных значениях всех остальных параметров. В работе [120] при фиксированных значениях всех параметров был численно исследован фазовый портрет, на котором было обнаружено квазистохастическое поведение, названное Гиллиным, использовавшим терминологию Ресслера [159], "спиральным хаосом". Арендо и др. [103] изучали поведение системы (5.3.7) в зависимости от параметра  $\alpha_2$  (в наших обозначениях) при фиксированных значениях остальных параметров. Было обнаружено сложное динамическое поведение и высказаны некоторые соображения относительно бифуркационного механизма его возникновения. К сожалению, выбранные авторами знаки коэффициентов не допускают экологической интерпретации.

Ниже мы предпримем попытку по возможности полного исследования поведения системы (5.3.8) в зависимости от значений всех входящих в нее параметров. Система (5.3.8) имеет смесь особых точек (рис. 5.3.5):

$$O(u_1 = u_2 = v = 0);$$

$$A_1(u_1 = \alpha_1, u_2 = v = 0);$$

$$A_2(u_1 = 0, u_2 = \alpha_2, v = 0);$$

$$\begin{aligned}B_1 &\left( u_1 = 1/\delta, u_2 = 0, v = \frac{\alpha_1 \delta_1 - 1}{\beta_1 \delta_1} \right); \\ B_2 &\left( u_1 = 0, u_2 = 1/\delta_2, v = \frac{\alpha_2 \delta_2 - 1}{\beta_2 \delta_2} \right);\end{aligned}\quad (5.3.9)$$

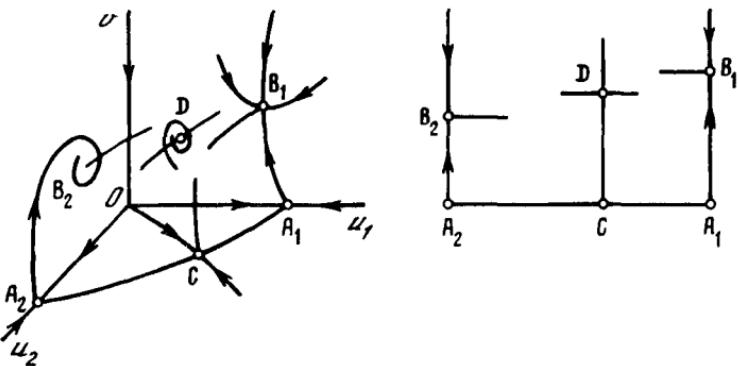


Рис. 5.3.5. Расположение и обозначения особых точек на фазовом портрете системы (5.3.8) и его схематическое представление

$$C \left( u_1 = \frac{\alpha_1 - \alpha_2 \epsilon_1}{1 - \epsilon_1 \epsilon_2}, u_2 = \frac{\alpha_2 - \alpha_1 \epsilon_2}{1 - \epsilon_1 \epsilon_2}, v = 0 \right);$$

D (Координаты определяются из соответствующей системы алгебраических уравнений.)

Система (5.3.8) зависит от восьми параметров. Исследование построим следующим образом: рассмотрим вид двумерных  $\{ \alpha_1, \alpha_2 \}$ -портретов в зависимости от условий типа неравенств, налагаемых на остальные параметры.

Бифуркациями, задающими "каркас" параметрического портрета, являются бифуркации слияния равновесий. Рассмотрим их последовательно. Начнем с бифуркаций, происходящих на плоскости  $v = 0$ . Их две: слияние равновесий  $A_1 C$  и  $A_2 C$  соответственно. Уравнения бифуркационных прямых имеют вид

$$\begin{aligned} A_1 C: \alpha_2 &= \epsilon_2 \alpha_1, \\ A_2 C: \alpha_1 &= \epsilon_1 \alpha_2, \end{aligned} \tag{5.3.10}$$

т.е. на плоскости  $\{ \alpha_1, \alpha_2 \}$  бифуркационные прямые проходят с положительным наклоном через начало координат. Возможны два варианта их взаимного расположения в зависимости от знака неравенства  $\epsilon_1 \epsilon_2 \neq 1$ . Рассмотрим сначала случай  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$  (рис. 5.3.6)

Здесь и в дальнейшем в этом разделе мы будем обозначать без индексов номера фазовых портретов, не изменяющихся качественно при замене  $u_2$  на  $u_1$ , и наоборот, а номерами с индексами 1 и 2 — портреты, переходящие при такой замене друг в друга.

Рассмотрим бифуркации, происходящие на координатных плоскостях  $u_2 = 0$  и  $u_1 = 0$ . Это соответственно бифуркации слияния равновесий  $A_1 B_1$  и  $A_2 B_2$ . Соответствующие бифуркационные прямые задаются уравнениями

$$\begin{aligned} A_1 B_1: \alpha_1 &= 1/\delta_1, \\ A_2 B_2: \alpha_2 &= 1/\delta_2 \end{aligned} \tag{5.3.11}$$

и параллельны координатным осям.

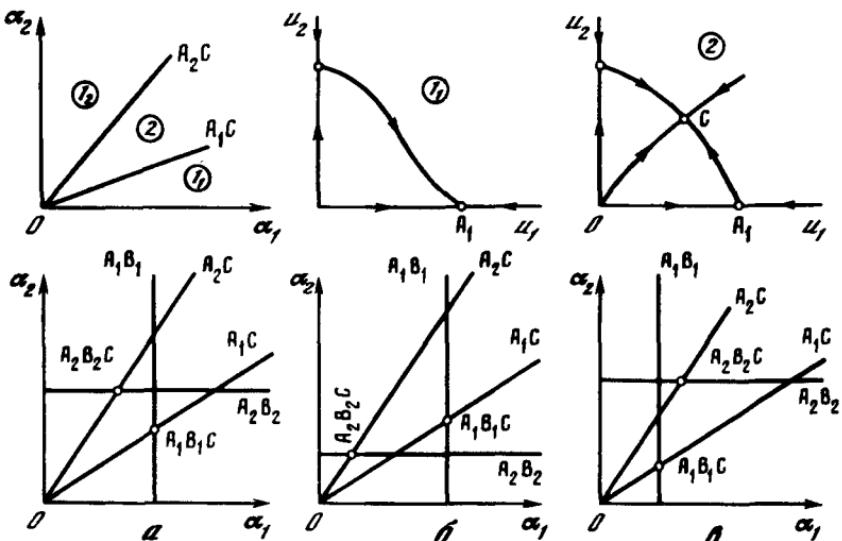


Рис. 5.3.6. Взаимное расположение бифуркационных линий на параметрическом портрете системы (5.3.8) при  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$  и фазовые портреты на плоскости  $v = 0$  для областей  $I_1$  и  $2$

Возможны три варианта взаимного расположения прямых  $A_1B_1$  и  $A_2B_2$  относительно лучей  $A_1C$  и  $A_2C$  (см. рис. 5.3.6):

- a)  $\epsilon_1 \delta_1 < \delta_2, \epsilon_2 \delta_2 < \delta_1$ , б)  $\epsilon_1 \delta_1 > \delta_2, \epsilon_2 \delta_2 < \delta_1$ ,
- в)  $\epsilon_1 \delta_1 < \delta_2, \epsilon_2 \delta_2 > \delta_1$ .

Портреты б и в, представленные на рис. 5.3.6, эквивалентны в том смысле, что переходят друг в друга при смене индексов в системе, и потому для полного исследования достаточно рассмотреть один из них.

Точки пересечения бифуркационных прямых  $A_1B_1$  и  $A_1C$ , и прямых  $A_2B_2$  и  $A_2C$  отвечают бифуркациям условной коразмерности два одновременного слияния трех равновесий:  $A_1B_1C$  и  $A_2B_2C$ , соответственно.

Перечисленными выше исчерпываются бифуркации слияния равновесий, лежащих на координатных плоскостях. Кроме того, в системе (5.3.8) возможны три бифуркации типа слияния пары равновесий, а именно бифуркации слияния точки D с точками  $B_1$ ,  $B_2$ , и C. Уравнения соответствующих бифуркационных линий имеют вид

$$B_1D: \alpha_2 = \frac{\beta_2(\alpha_1 \delta_1 - 1) + \epsilon_2 \beta_1}{\beta_1 \delta_1},$$

$$B_2D: \alpha_1 = \frac{\beta_1(\alpha_2 \delta_2 - 1) + \epsilon_1 \beta_2}{\beta_2 \delta_2}, \quad (5.3.12)$$

$$CD: \alpha_1(\delta_1 - \delta_2 \epsilon_2) + \alpha_2(\delta_2 - \delta_1 \epsilon_1) = 1 - \epsilon_1 \epsilon_2.$$

Нетрудно видеть, что прямая CD проходит через обе точки  $A_1B_1C$  и

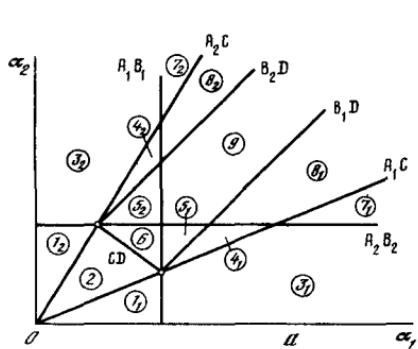


Рис. 5.3.7. Параметрический портрет системы (5.3.8) при  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$ ,  $\epsilon_1 < \delta_2 / \delta_1$ ,  $\epsilon_2 < \delta_1 / \delta_2$  и  $a > 1/\epsilon_1$ : а)  $\beta_2 / \beta_1 > \epsilon_2$ ; б)  $\beta_2 / \beta_1 < \epsilon_2$

$A_1 B_2 C$ , а прямые  $B_1 D$  и  $B_2 D$  – через точки  $A_1 B_1 C$  и  $A_2 B_2 C$  соответственно, причем имеют одинаковый положительный наклон  $\beta_2 / \beta_1$ .

Заметим, что точки  $A_1 B_1 C$  и  $A_2 B_2 C$ , имеющие условную коразмерность два, т.е. отвечающие выполнению двух условий типа равенств, наложенных на коэффициенты системы, соответствуют одновременному слиянию на фазовом портрете четырех равновесий:  $A_1, B_1, C, D$  и  $A_2, B_2, C, D$ .

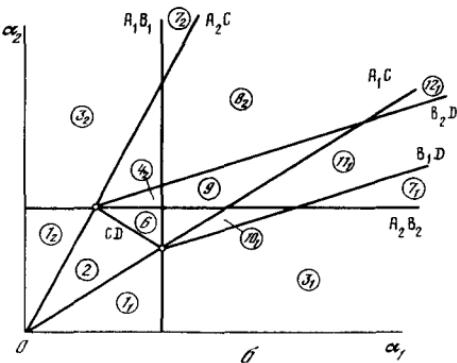
На рис. 5.3.7 и 5.3.8 представлены все возможные варианты взаимного расположения бифуркационных линий для рассматриваемого случая  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$ . Соответствующие фазовые портреты на рис. 5.3.9 изображены схематически (см. рис. 5.3.5).

Заметим, что точки  $B_1$  и  $B_2$  всегда устойчивы в "своих" координатных плоскостях, но в зависимости от значений параметров могут быть как узлами, так и фокусами. Как выяснится в дальнейшем, общее динамическое поведение системы в этих двух случаях может быть существенно различным. Отложим рассмотрение случая, когда одна из точек  $B_1$  или  $B_2$  или они обе являются фокусами, на конец настоящего раздела и начнем с рассмотрения параметрической окрестности бифуркационных линий  $A_1 B_1$  и  $A_2 B_2$ , т.е. со значений параметров, при которых точки  $B_1$  и  $B_2$  являются устойчивыми узлами. В этом случае трехмерные фазовые портреты системы можно адекватно схематически изобразить их двумерными проекциями на плоскость  $u_1/\alpha_1 + u_2/\alpha_2 = 1$ . На параметрических портретах изображены лишь участки бифуркационных прямых, отвечающие бифуркациям, происходящим в первом октанте фазового пространства системы. Заметим, что для рассматриваемого случая  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$  параметрический портрет системы исчерпывается прямыми, отвечающими бифуркациям слияния равновесий.

Перед тем как переходить к рассмотрению случая  $\epsilon_1 \epsilon_2 > 1$ , дадим экологическую интерпретацию полученным результатам. Прежде всего заметим, что неравенство  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$  означает, что межвидовая конкуренция жертв слабее внутривидовой, и поэтому возможно устойчивое существование обеих популяций жертвы в отсутствие хищника. При введении в сообщество хищника возможны, как следует из рассмотрения фазовых портретов, следующие режимы:

1. Равновесие глобально устойчиво:

а) популяция одного из видов жертвы в отсутствие хищника (1, 13);



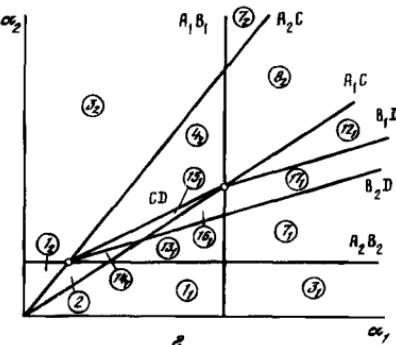
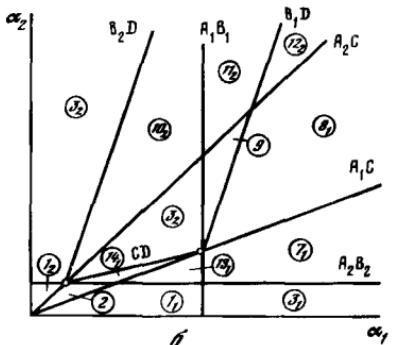
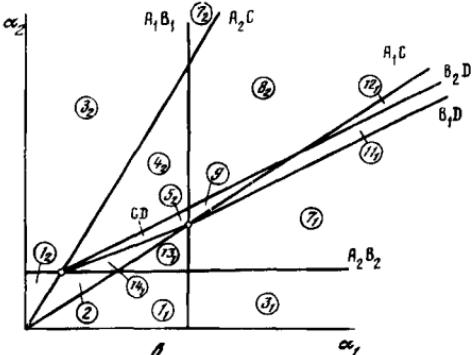
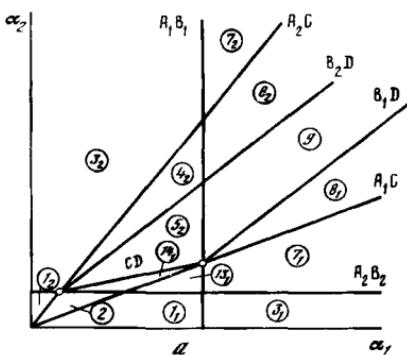


Рис. 5.3.8. Параметрический портрет системы (5.3.8) при  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$ ,  $\epsilon_1 > \delta_2 / \delta_1$ ,  $\epsilon_2 < \delta_1 / \delta_2$  и:

$$a) 1/\epsilon_1 > \beta_2 / \beta_1 > \epsilon_2$$

$$b) \beta_2 / \beta_1 > 1/\epsilon_1; b) \epsilon_2 > \beta_2 / \beta_1 > -\frac{\delta_1 - \delta_2 \epsilon_2}{\delta_2 - \delta_1 \epsilon_1}; c) \beta_2 / \beta_1 <$$

$$< -\frac{\delta_1 - \delta_2 \epsilon_2}{\delta_2 - \delta_1 \epsilon_1}.$$

б) существующие популяции жертвы без хищника (2, 14);

в) популяция одного из видов жертвы, существующая с хищником (3, 4, 7, 8, 12);

г) существование всех трех видов (5, 6, 9, 10, 11);

2. Триггерные режимы:

а) либо одна из популяций жертвы существует с хищником, либо вторая существует без него (16);

б) с хищником существует либо одна популяция жертвы, либо другая, но не обе одновременно (17);

в) существование одной из популяций жертвы с хищником либо обеих популяций жертвы отсутствие хищника (15).

Заметим, что если наличие в системе четырех типов глобально притягивающих режимов очевидно, то появление триггерных режимов при введении хищника в сообщество, где в его отсутствие либо одна из популяций жертвы вытесняла конкурента, либо популяции устойчиво сосуществовали, представляется весьма интересным.

Перейдем к рассмотрению случая  $\epsilon_1 \epsilon_2 > 1$  (рис. 5.3.10). Основное отли-

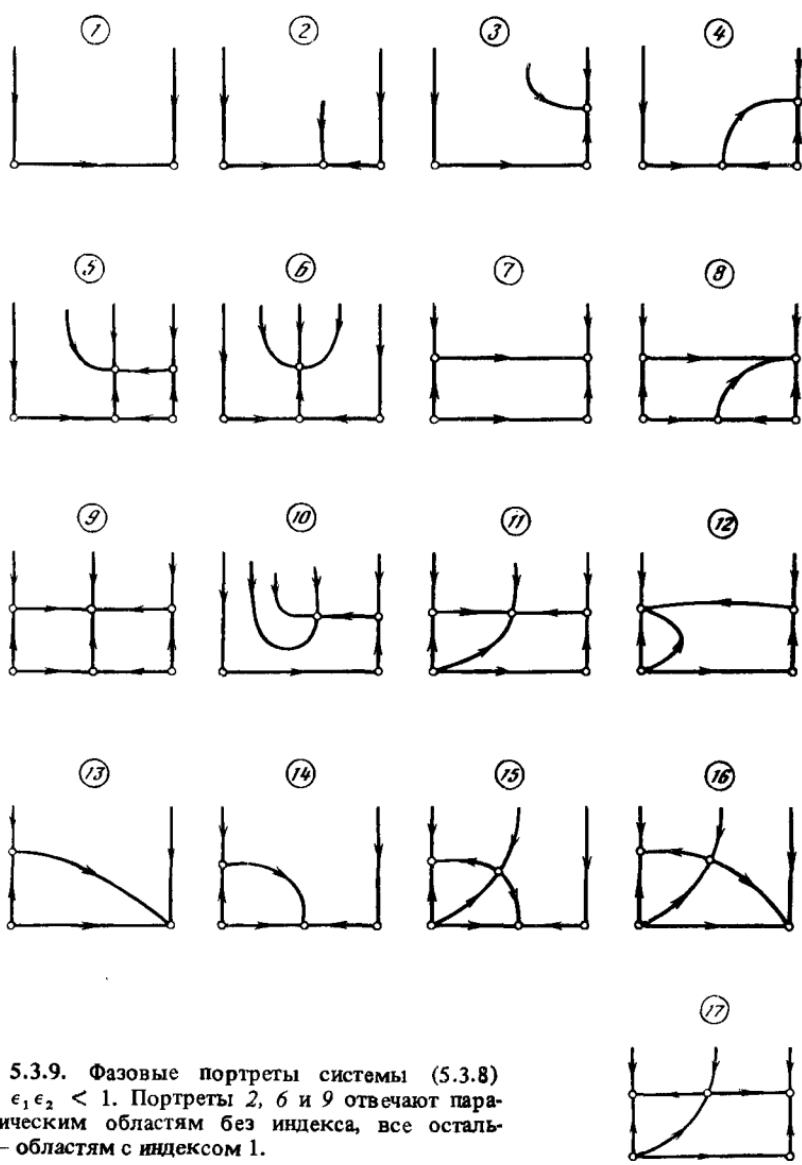


Рис. 5.3.9. Фазовые портреты системы (5.3.8) при  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$ . Портреты 2, 6 и 9 отвечают параметрическим областям без индекса, все остальные – областям с индексом 1.

чие этого случая от ранее рассмотренного состоит в том, что если при  $\epsilon_1 \epsilon_2 > 1$  равновесие С является в плоскости  $v = 0$  устойчивым узлом, то при  $\epsilon_1 \epsilon_2 > 1$  точка С – седло (см. рис. 5.3.10), и существование жертв в отсутствие хищника невозможно.

Бифуркационные прямые, отвечающие бифуркациям слияния равновесий, задаются теми же уравнениями (5.3.10–5.3.12), что и в предыдущем случае. Все возможные варианты их взаимного расположения представлены на рис. 5.3.11 и 5.3.12, а соответствующие фазовые портреты – на рис. 5.3.13.

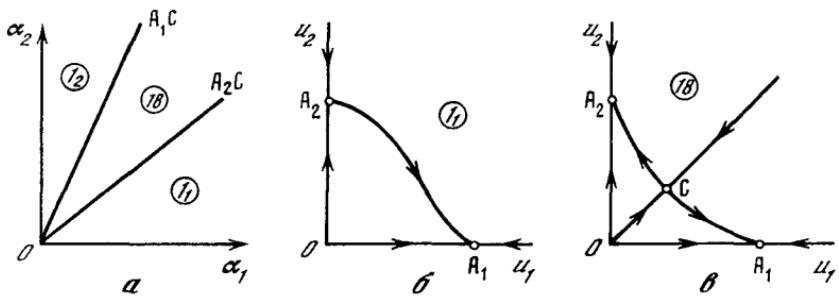


Рис. 5.3.10. Взаимное расположение на плоскости параметров  $\{\alpha_1, \alpha_2\}$  бифуркационных линий  $A_1C$  и  $A_2C$  при  $\epsilon_1 \epsilon_2 > 1$  (а) и отвечающие ему фазовые портреты на плоскости  $v = 0$  (б, в). Номер 18 означает, что продолжается нумерация фазовых портретов системы (3.5.8), начатая при исследовании случая  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$ .

Существенно, что во всех случаях, кроме одного, параметрические портреты исчерпываются совокупностью бифуркационных линий, отвечающих бифуркациям слияния равновесий. Единственным исключением (и наиболее интересным случаем) является портрет, представленный на рис. 5.3.12 г, для которого выполняются следующие неравенства:

$$\begin{aligned} \beta_2/\beta_1 &> -\frac{\delta_1 - \delta_2 \epsilon_2}{\delta_2 - \delta_1 \epsilon_1}, \\ \delta_2 &> \delta_1 \epsilon_1, \\ \delta_1 &< \delta_2 \epsilon_2. \end{aligned} \quad (5.3.13)$$

Ситуация остается той же, если все три неравенства имеют обратный знак, поскольку это соответствует смене индексов у параметров. Графическое выполнение неравенств (5.3.13) означает, что наклон пары бифуркационных прямых  $B_1D$  и  $B_2D$  больше наклона прямой  $CD$ .

В этом случае (рис. 5.3.14) точки  $A_1B_1C$  и  $A_2B_2C$  параметрического портрета соединяются прямой, отвечающей бифуркации слияния равновесий  $C$  и  $D$  на фазовом портрете, и по меньшей мере еще двумя бифуркационными линиями, а именно линией  $N$  нейтральности равновесия  $D$  и линией значений параметров, при которых на фазовом портрете траектория, выходящая из точки  $B_2$  внутрь первого октанта, совпадает с траекторией, входящей из первого октанта в точку  $C$ . Эту параметрическую линию назовем "линией  $L$  сепаратрисного контура".

Заметим, что параметрические точки  $A_1B_1C$  и  $A_2B_2C$  являются точками, отвечающими слиянию на фазовом портрете трех равновесий, т.е. точками, отвечающими значениям параметров, при которых в нуль обращаются два собственных значения системы (при наличии, кроме того, дополнительного вырождения, обусловленного конкретным видом системы). Таким образом, вхождение в эти точки параметрических линий нейтральности равновесия и сепаратрисного контура – случай общего положения. При значениях параметров, отличных от удовлетворяющих условию (5.3.13), эти линии отвечают бифуркациям, происходящим вне положительного октанта фазового пространства системы, и на предыдущих рисунках не изображены.

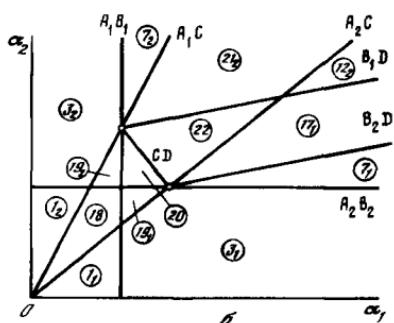
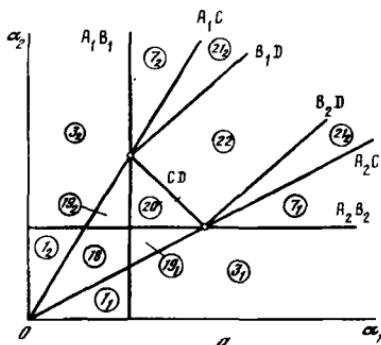


Рис. 5.3.11. Параметрические портреты системы (5.3.8) при  $\epsilon_1 \epsilon_2 > 1$ ,  $\epsilon_1 > \delta_2 / \delta_1$ ,  $\epsilon_2 > \delta_1 / \delta_2$  и а)  $\epsilon_2 > \beta_2 / \beta_1 > 1/\epsilon_1$ , б)  $\beta_2 / \beta_1 < 1/\epsilon_1$

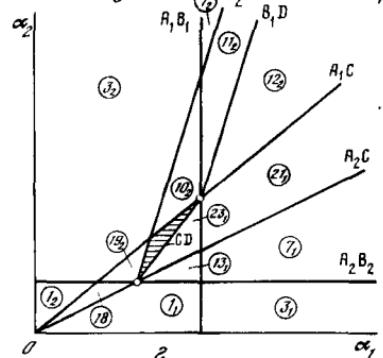
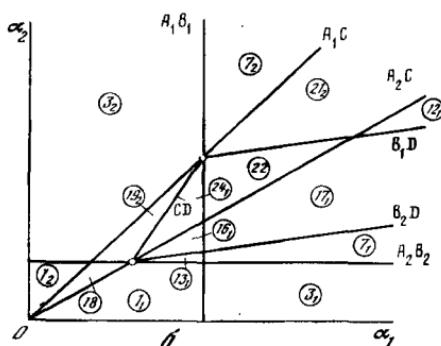
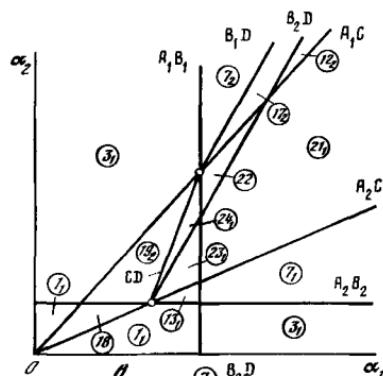
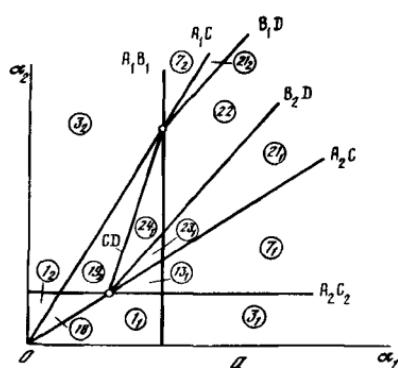


Рис. 5.3.12. Параметрические портреты системы (5.3.8) при  $\epsilon_1 \epsilon_2 < 1$ ,  $\epsilon_1 < \delta_2 / \delta_1$ ,  $\epsilon_2 > \delta_1 / \delta_2$  и:

а)  $\epsilon_2 > \beta_2 / \beta_1 > 1/\epsilon_1$ , б)  $\beta_2 / \beta_1 < 1/\epsilon_1$ , в)  $\frac{\delta_1 - \delta_2 \epsilon_2}{\delta_2 - \delta_1 \epsilon_1} > \beta_2 / \beta_1 > \epsilon_2$ , г)  $\beta_2 / \beta_1 > \frac{\delta_1 - \delta_2 \epsilon_2}{\delta_2 - \delta_1 \epsilon_1}$ . Структура заштрихованной области изображена на рис. 5.3.14

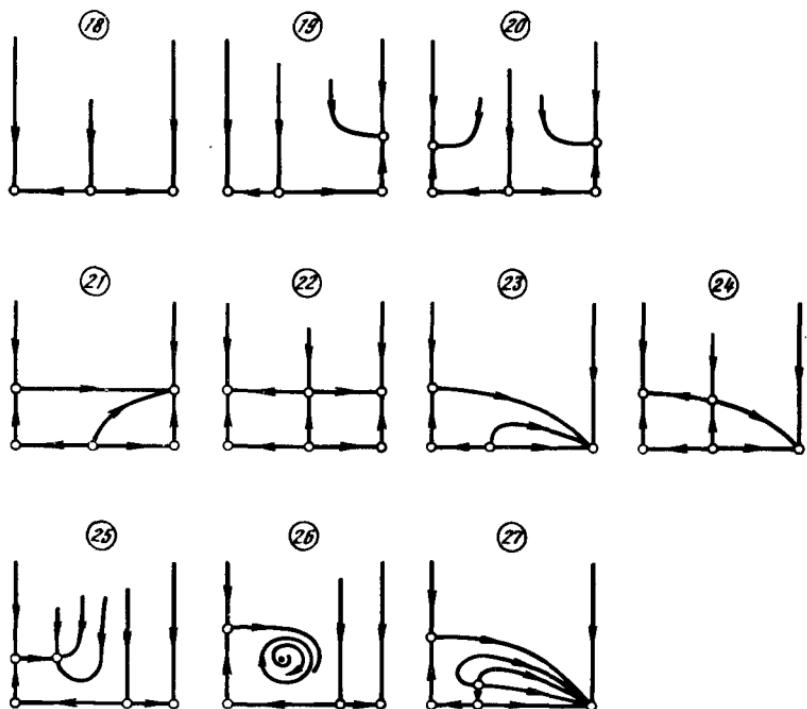


Рис. 5.3.13. Фазовые портреты системы (5.3.8) при  $\epsilon_1 \epsilon_2 > 1$ . Нумерация соответствует нумерации областей на параметрических портретах рис. 5.3.11 и 5.3.12. Портреты 18, 20 и 22 отвечают параметрическим областям без индекса, все остальные – областям с индексом 1

Интерпретируем экологически полученные результаты. Напомним, что рассматривается ситуация ( $\epsilon_1 \epsilon_2 > 1$ ), когда в отсутствие хищника сосуществование двух конкурирующих популяций жертвы невозможно. При введении в сообщество хищника могут реализовываться следующие возможности:

1. Глобально притягивающие режимы:

а) одна популяция жертвы без хищника;

б) одна популяция жертвы с хищником;

в) стационарное сосуществование всех трех популяций.

2. Триггерные режимы:

а) в отсутствие хищника либо одна, либо другая популяция жертвы;

б) либо одна популяция жертвы сосуществует с хищником, либо вторая существует без хищника;

в) с хищником существует либо одна, либо другая популяция жертвы;

г) устойчивое стационарное сосуществование всех трех популяций либо существование одной из популяций жертвы в отсутствие хищника и конкурента;

д) то же, но сосуществование всех трех видов возможно лишь в автоколебательном режиме.

Наиболее интересными представляются следующие результаты исследования из числа перечисленных выше:

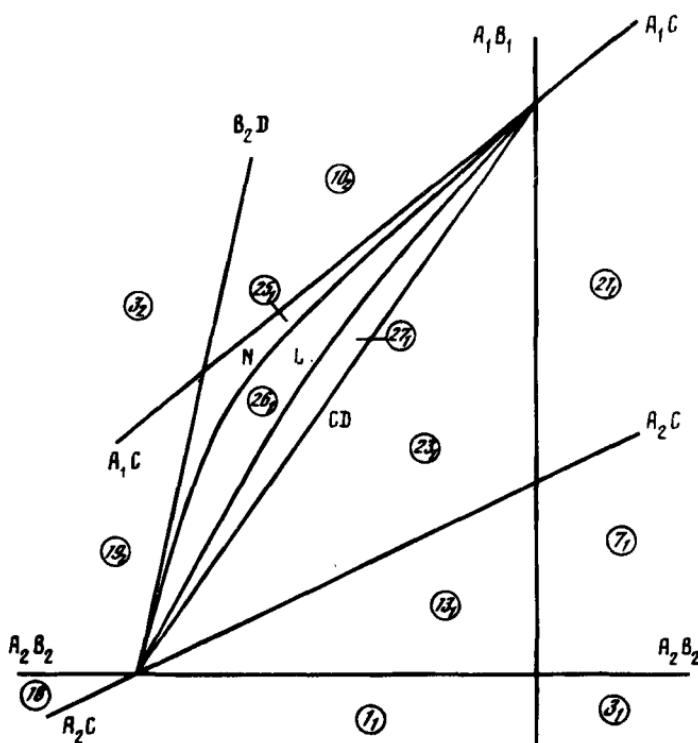


Рис. 5.3.14. Структура параметрической области, заштрихованной на рис. 5.3.12, г

1. Введение в сообщество хищника может обеспечить устойчивое сосуществование конкурирующих видов жертвы, невозможное в отсутствие хищника.

2. Режим существования всех трех популяций может быть либо глобально устойчивым, либо иметь в фазовом пространстве границу области притяжения.

3. Существование всех трех видов может происходить в стационарном или в автоколебательном режиме в отсутствие каких-либо специальных дестабилизирующих факторов.

Выше мы упоминали о том, что для общего динамического поведения системы может быть существенно, является ли точка  $B_2$  в плоскости  $\mu_1 = 0$  устойчивым узлом или фокусом. Для большинства параметрических областей это различие не сказывается качественно на характере поведения системы. Однако оно оказывается принципиальным при значениях параметров, лежащих в окрестности границы параметрических областей 26 и 27. Рассмотрим ситуацию подробнее.

Основные результаты относительно характера динамического поведения системы дифференциальных уравнений третьего порядка при значениях параметров, близких к тем, при которых на фазовом портрете системы существует замкнутая траектория типа петли седлоузла или седлофокуса, принадлежат Б.П. Шильникову [92–95]. Суть их состоит в следующем. В зависимости от того, является ли особая точка седлоузлом или седлофо-

кусом, во-первых, и от знака седловой величины, во-вторых, возможны три варианта динамического поведения в окрестности петли, два из которых аналогичны соответствующему поведению систем второго порядка, а третий является качественно новым:

1.  $\sigma > 1$ . Из петли сепаратрисы при движении по параметру вне зависимости от того, является ли особая точка седлоузлом или седлофокусом, рождается одно периодическое движение — устойчивый предельный цикл. Соответственно при движении по параметру в противоположном направлении устойчивый предельный цикл разрушается на петле сепаратрисы;

2.  $\sigma < 1$ , особая точка — седлоузел. Из петли сепаратрисы рождается только одно периодическое движение и притом седлового типа;

3.  $\sigma < 1$ , особая точка — седлофокус. Это наиболее сложный случай, когда в любой малой окрестности петли сепаратрисы существует бесконечное (счетное) множество замкнутых траекторий, не исчерпывающее, однако, всего множества траекторий, лежащих в окрестности петли сепаратрисы. Бифуркационные явления, происходящие в этой области, могут быть весьма сложными и в общем случае до конца не изучены. К некоторым из них мы вернемся при описании результатов численного исследования. Параметрическая структура окрестности точек, отвечающих бифуркациям коразмерности два и соответствующих пересечению параметрической линии петли сепаратрисы небифуркационной линией узел-фокус при  $\sigma < 1$  и переходу  $\sigma$  через единичное значение при движении по линии петли сепаратрис, исследована в работе [30].

Изложенные результаты Шильникова легко переносятся на систему (5.3.8), с той лишь разницей, что вместо петли сепаратрисы фигурирует сепаратристический контур  $A_2B_2CA_2$ , а седловая величина определяется выражением

$$\sigma = \left| \frac{\lambda(A_2)\lambda(C) \cdot \max \operatorname{Re} \lambda_{1,2}(B_2)}{\mu(A_2)\mu(C)\mu(B_2)} \right|, \quad (5.3.14)$$

где  $\lambda$  — отрицательные, а  $\mu$  — положительные собственные значения системы в соответствующих точках по направлению движения по сепаратристическому контуру.

Рассмотрим бифуркационные явления, происходящие в окрестности сепаратристического контура на конкретном численном примере. В совместной работе автора с Е.А. и Ю.М. Апонинами [8, 9] исследовалась следующая система хищник—две жертвы:

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_1(\alpha_1 - u_1 - 6u_2 - 4v), \\ \dot{u}_2 &= u_2(\alpha_2 - u_2 - u_1 - 10v), \\ \dot{v} &= -v(1 - 0,25u_1 - 4u_2 - v). \end{aligned} \quad (5.3.15)$$

В этой системе в отличие от системы (5.3.8) дополнительно учтен фактор внутривидовой конкуренции в популяции хищника. Вид параметрического портрета при этом меняется незначительно: единственное отличие состоит в том, что бифуркационные прямые  $B_1\mathcal{D}$  и  $B_2\mathcal{D}$  в координатах  $\{\alpha_1, \alpha_2\}$  перестают быть параллельными и, кроме того, линия  $N$  нейтральности равновесия  $D$  пересекает бифуркационные прямые  $A_1C$  и  $A_1B_1$ , так что параметрический портрет принимает вид, изображенный на рис. 5.3.15. Значения коэффициентов в системе (5.3.15) выбраны так, чтобы расположение

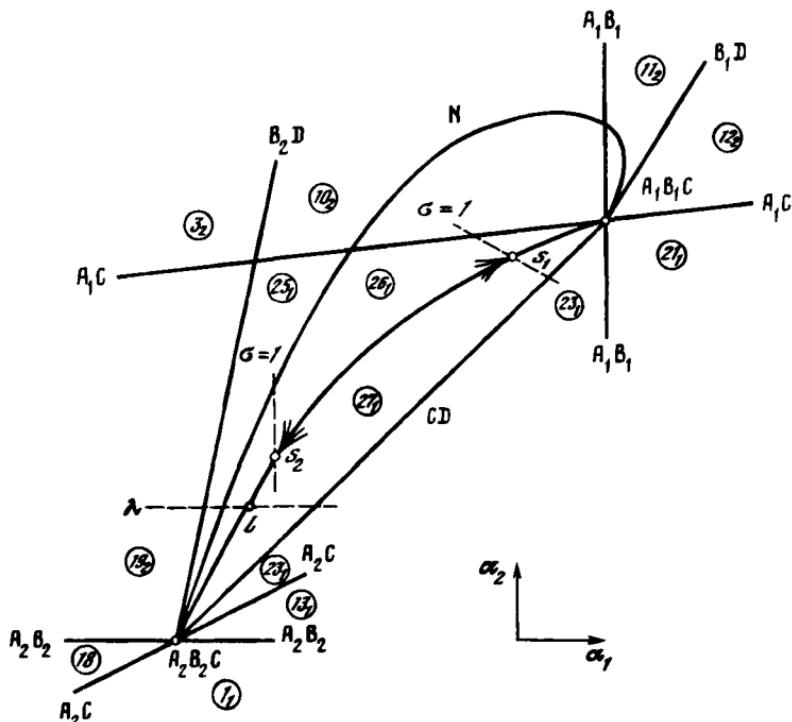


Рис. 5.3.15. Схематическое изображение окрестности параметрической линии сепаратрисного контура на плоскости  $\{\alpha_1, \alpha_2\}$  для системы (5.3.15). Нумерация областей соответствует рис. 5.3.10–5.3.14

жение бифуркационных прямых в координатах  $\{\alpha_1, \alpha_2\}$  качественно совпадало с изображенным на рис. 5.3.12, г и 5.3.14. Координаты точек, отвечающих в системе (5.3.15) бифуркациям коразмерности два, имеют вид

$A_1 B_2 C$ ;  $\alpha_1 = 4$ ,  $\alpha_2 = 4$ ;

$A_2 B_2 C$ :  $\alpha_1 = 1.5$ ,  $\alpha_2 = 0.25$ .

Рассмотрим, как выглядят на плоскости параметров  $\{\alpha_1, \alpha_2\}$  условия Шильникова. Линия  $\lambda$  узел-фокус для точки  $A_2$  представляет собой горизонтальную прямую  $\alpha_2 \approx 0,265$ , пересекающую линию сепаратрисного контура в точке  $l(\alpha_1 \approx 1,509)$ . Линия  $\sigma = 1$  [см. выражение (5.3.14)] пересекает линию сепаратрисного контура в точках  $s_1(\alpha_1 \approx 3,67, \alpha_2 \approx 3,65)$  и  $s_2(\alpha_1 \approx 1,60, \alpha_2 \approx 1,27)$ . Таким образом, линия сепаратрисного контура разбивается на три различных участка, так что при пересечении линии по мере движения по параметру на каждом из этих участков качественно различны происходящие при этом перестройки фазового портрета.

Рассмотрим бифуркационные явления, происходящие в системе по мере уменьшения  $\alpha_2$  при различных фиксированных значениях  $\alpha_1$ .

$1.4 > \alpha_1 > \alpha_{s_1}$ . Седловая величина  $\sigma > 1$ , ситуация соответствует первому из описанных выше случаев. По мере уменьшения  $\alpha_2$  при пересечении параметрической точкой линии N нейтральности равновесия D на фазовом портрете вокруг равновесия D рождается малый, устойчивый предельный

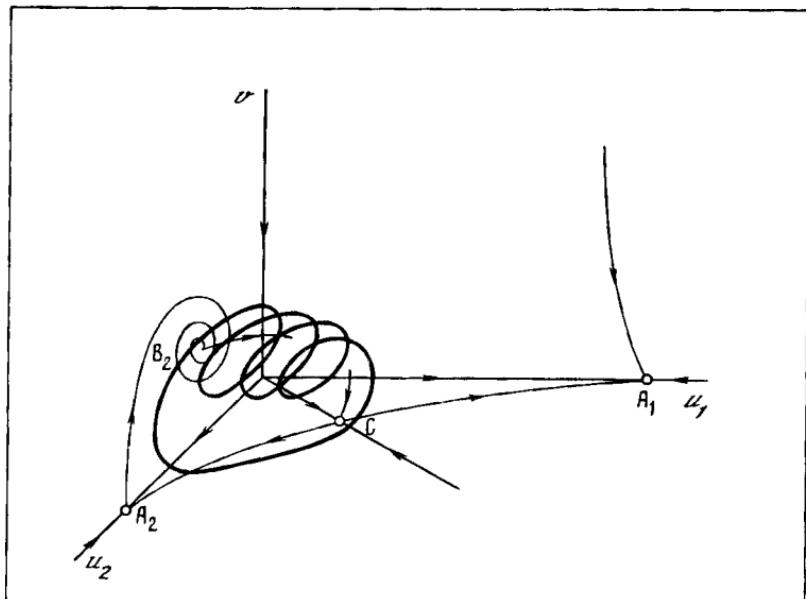


Рис. 5.3.16. Схематическое изображение характера предельного цикла в системе (5.3.15) при значениях параметров, лежащих в окрестности линии сепаратрисного контура

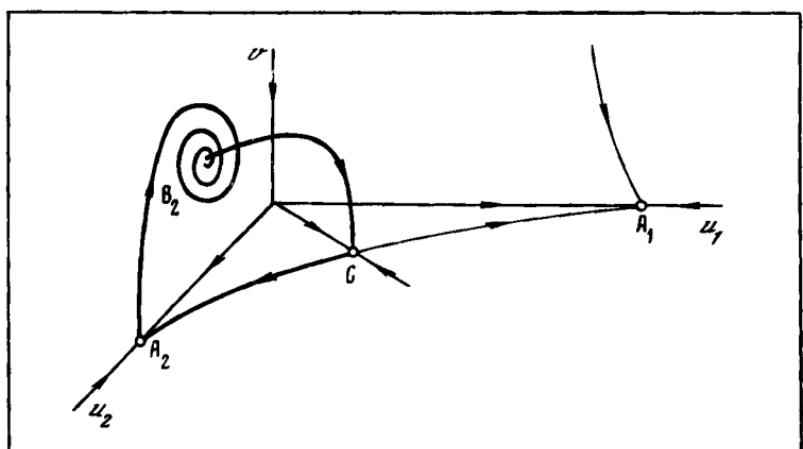


Рис. 5.3.17. Схематическое изображение сепаратрисного контура в системе (5.3.15)

цикла. При дальнейшем уменьшении  $\alpha_2$  предельный цикл растет, на нем появляются участки, проходящие вблизи равновесий  $B_2$ ,  $A_2$  и  $C$ , причем часть предельного цикла, проходящая вблизи седлофокуса  $A_2$ , начинает скручиваться в спираль (точнее, в некоторую винтовую линию — рис. 5.3.16). Наконец, при дальнейшем уменьшении  $\alpha_2$  предельный цикл “влипает” в сепаратрисный контур (рис. 5.3.17) при значении  $\alpha_2$ , соответствующем пересечению параметрической точкой линий  $L$  сепаратрисного

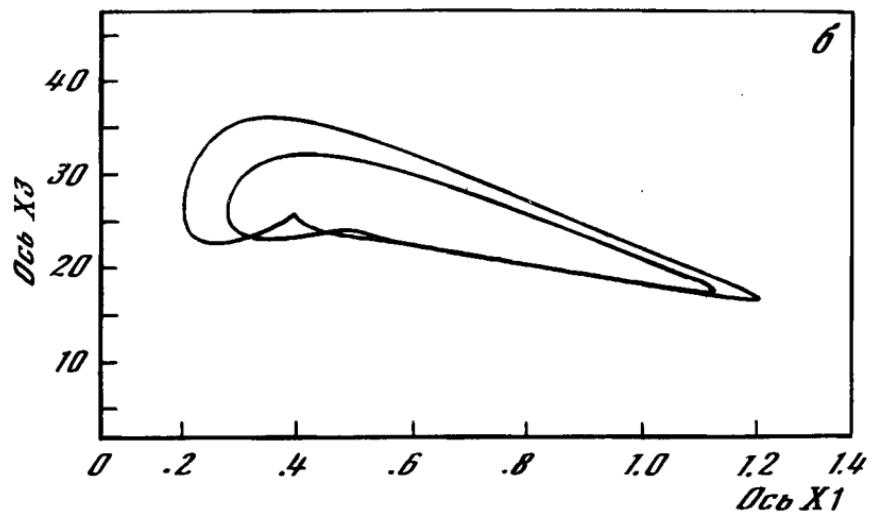
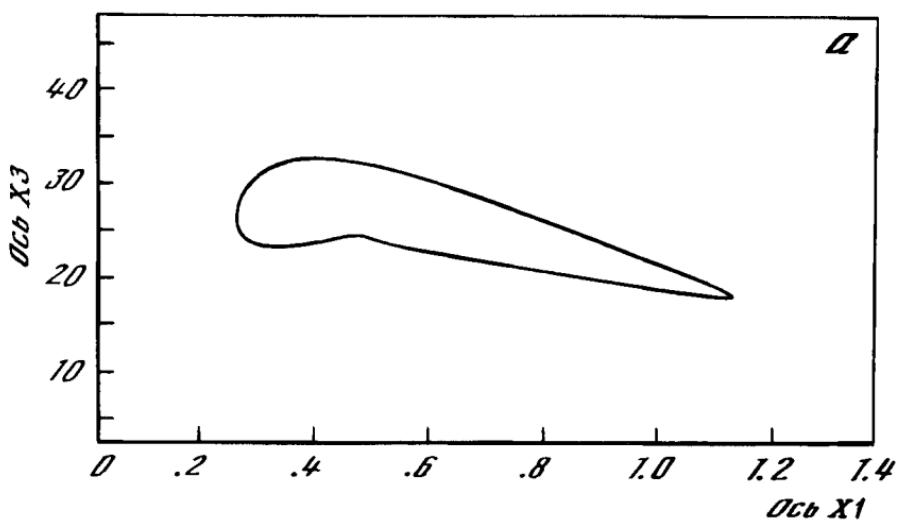
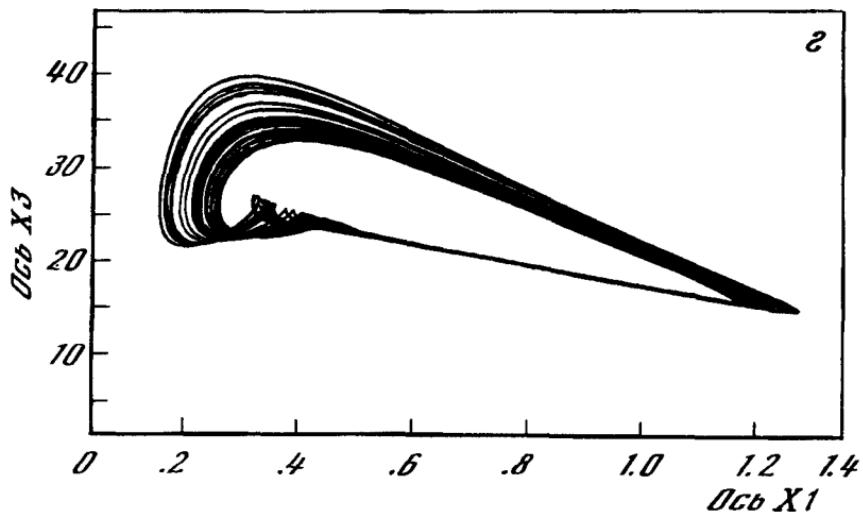
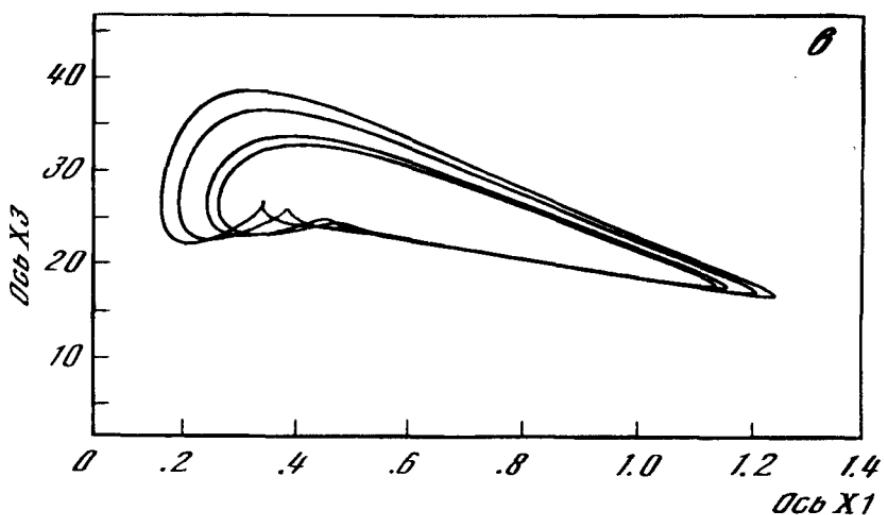


Рис. 5.3.18. Проекции трехмерной притягивающей траектории на координатную плоскость  $\{u_1, v\}$  фазового пространства для системы (5.3.15) при  $\alpha_1 = 2,4$  и  $\alpha_2$ : а) 1,7537, б) 1,7533, в) 1,7532, г) 1,7531 (результаты численного эксперимента). Символы  $X_1$  и  $X_3$  соответствуют величинам  $u_1$  и  $v$  [9]

контура, и разрушается. Чтобы не загромождать фазовый портрет, на нем не изображена структура нетривиального равновесия D. Равновесие  $A_1$  становится глобально устойчивым.

2.  $\alpha_{s_1} > \alpha_1 > \alpha_{s_2}$ . Бифуркационные явления, происходящие с предельным циклом при уменьшении  $\alpha_2$  в этом интервале значений  $\alpha_1$ , могут быть весьма сложными. Рассмотрим одну из последовательностей бифуркаций, наблюдавшуюся в численном эксперименте при  $\alpha_1 = 2,4$  (рис. 5.3.18). По мере уменьшения параметра  $\alpha_2$  в границах областей 26, 27 наблюдается



серия последовательных удвоений периода цикла. В некотором диапазоне значений  $\alpha_2$  из результатов численного эксперимента создается впечатление, что траектории системы полностью заполняют некоторый фазовый объем. Можно сказать, что при этих значениях параметров поведение системы неотличимо от случайного, т.е. по принятой ныне терминологии является квазистохастическим. Притягивающий объект в фазовом пространстве при этом может быть назван "странным аттрактором". Впечатление от результатов численного эксперимента совпадает с известными математическими результатами о возможности существования в изучаемой системе при данных значениях параметров притягивающего гиперболического множества.

При дальнейшем уменьшении  $\alpha_2$  серия бифуркации удвоения периода цикла отслеживается в обратной последовательности. Процесс завершается бифуркацией слияния "последнего" устойчивого предельного цикла с седловым циклом (аннигиляция пары циклов). Равновесие  $A_2$  становится глобально устойчивым.

3.  $\alpha_{s_2} > \alpha_1 > 1,5$ . В этом случае последовательность событий по мере движения по параметру  $\alpha_2$  аналогична рассмотренной выше для случая  $4 > \alpha_1 > \alpha_{s_1}$ , с одним небольшим уточнением. Точка  $B_2$  является фокусом при  $\alpha_2 > \alpha_l$  и узлом при  $\alpha_2 < \alpha_l$ . Горизонтальная прямая  $\alpha_2 = \alpha_l \approx 0,265$  пересекает линию сепаратрисного контура в точке  $i$  ( $\alpha_1^i \approx 1,509$ ). Соответственно при  $\alpha_{s_2} > \alpha_1 > \alpha_1^i$  последовательность бифуркационных событий в точности аналогична таковой при  $4 > \alpha_1 > \alpha_{s_1}$ , а при  $\alpha_1^i > \alpha > 1,5$  отличается лишь тем, что предельный цикл, прежде чем разрушиться на сепаратрисном контуре, сохраняет довольно простую форму, а не претерпевает спирального закручивания в окрестности точки  $B_2$ .

Дадим экологическую интерпретацию рассмотренным бифуркационным последовательностям. Выше указывалось, что один из наиболее интересных режимов системы хищник–две жертвы отвечает ситуации, когда присутствие хищника обеспечивает существование двух конкурирующих популяций жертвы, невозможное без него (параметрическая область и фазовый портрет 25). Рассмотрим возможные пути эволюции режима существования трех видов по мере уменьшения  $\alpha_2$ . Заметим, что уменьшение  $\alpha_2$  можно трактовать как возникновение и нарастание нагрузки на сообщество, проявляющейся в форме промысла второго вида жертвы. Исход при этом всегда (т.е. при любых значениях  $\alpha_1$ ) одинаков: увеличение нагрузки сверх некоторой критической приводит к разрушению сообщества, а именно к вымиранию промышляемого вида жертвы, а при низком биотическом потенциале первого вида жертвы ( $\alpha_1 < 4$ ) – к вымиранию также и хищника. В последнем случае одновременное вымирание промышляемого вида жертвы и хищника происходит не в процессе постепенного уменьшения до нуля их численностей по мере роста нагрузки, а резко, скачком, в результате пересечения опасной параметрической границы. Однако природа этой опасной границы и соответственно критерии приближения к ней могут быть различны. Впрочем, для исследованной системы первый "намек" на приближение к опасной границе носит универсальный характер: это мягкое возникновение автоколебаний. Более тонкие критерии приближения к опасной параметрической границе могут быть различны в зависимости от значения биотического потенциала первого вида  $\alpha_1$ . При больших и малых значениях биотического потенциала критерием приближения к опасной границе является возникновение характерной релаксационности и, возможно, усложнение формы колебаний. При промежуточных значениях биотического потенциала  $\alpha_1$  критерием приближения к опасной границе является серия последовательных удвоений периода автоколебаний и возникновение режима квазистохастических колебаний.

## 5.4. НИЖНЯЯ КРИТИЧЕСКАЯ ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ПРОДУЦЕНТА В СИСТЕМЕ ТРЕХ ТРОФИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ

Рассмотрим, к каким новым динамическим эффектам приводит в модели сообщества продуцент–консумент–хищник учет существования нижней критической плотности популяции продуцента. Такая постановка приводит к системе [15].

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax(x - L)(K - x) - b_1xy, \\ \dot{y} &= -c_1y + d_1xy - b_2yz, \\ \dot{z} &= -c_2z + d_2yz.\end{aligned}\tag{5.4.1}$$

Замена  $x = Ku$ ,  $y = \frac{aK}{b_1}v$ ,  $z = \frac{d_1K}{b_2}w$ ,  $t = \tau/aK$  переводит систему (5.4.1) в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(u - l)(1 - u) - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma_1v(m_1 - u + w), \\ \dot{w} &= -\gamma_2w(m_2 - v),\end{aligned}\tag{5.4.2}$$

где  $\gamma_1 = d_1/a$ ,  $\gamma_2 = d_2/b_2$ ,  $m_1 = c_1/d_1K$ ,  $m_2 = c_2b_1/ad_2K$ ,  $l = L/K$ . Координаты особых точек находятся из соответствующих алгебраических уравнений:

$$0(u = v = w = 0); A_1(u = l, v = w = 0); A_2(u = 1, v = w = 0);$$

$$B[u = m, v = (m_1 - l)(1 - m_1), w = 0];$$

$$D, E \quad \begin{cases} u_{D, E} = \frac{l}{2}[1 + l \pm \sqrt{(1 - l)^2 - 4m_2}], \\ v_{D, E} = m_2, \\ w_{D, E} = \frac{l}{2}[1 + l - 2m_1 \pm \sqrt{(1 - l)^2 - 4m_2}], \end{cases}\tag{5.4.3}$$

где знак "+" соответствует координатам точки D, а знак "-" – точке E.

Построение параметрического портрета начнем с исследования устойчивости и бифуркаций равновесий на координатных плоскостях фазового портрета. Фазовые портреты на координатных плоскостях  $u = 0$  и  $v = 0$  инвариантны относительно значений всех параметров (рис. 5.4.1).

На плоскости  $u = 0$  начало координат является глобально притягивающим. На координатной плоскости  $v = 0$  существует сепаратриса  $u = l$ , разделяющая области притяжения начала координат и точки  $(u = 1, w = 0)$ . Поведение системы на координатной плоскости  $w = 0$  подробно исследовано в разд. 3.5.5. Параметрический портрет  $\{l, m_1\}$  и полный набор фазовых портретов приведен на рис. 3.5.8 и 3.5.9.

Перейдем к исследованию нетривиальных равновесий D и E. Определим границы параметрических областей, для которых в первом октанте фазового пространства присутствуют два нетривиальных равновесия D и E или одно из них или нетривиальные равновесия отсутствуют. Эти границы задаются параметрическими уравнениями, отвечающими бифуркациям слияния равновесий D и E друг с другом, а также слияний каждого из

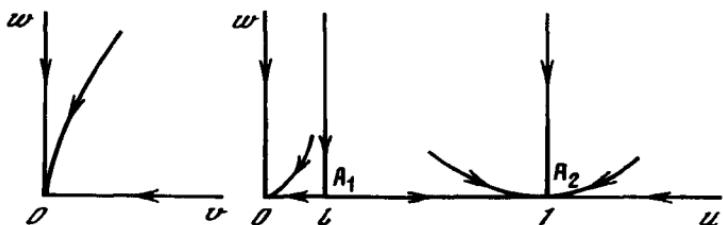


Рис. 5.4.1. Фазовые портреты системы (5.4.2) на координатных плоскостях  $w = 0$  и  $v = 0$

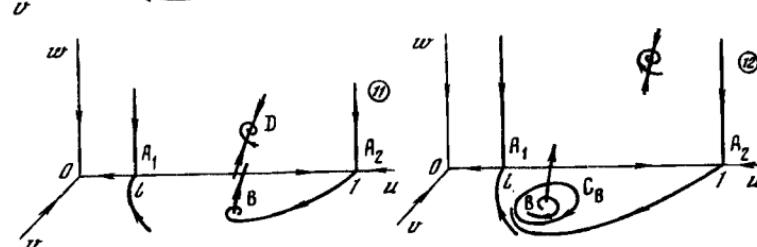
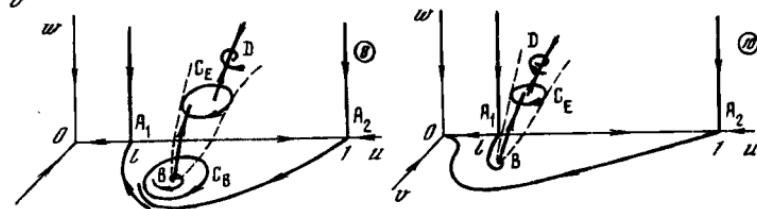
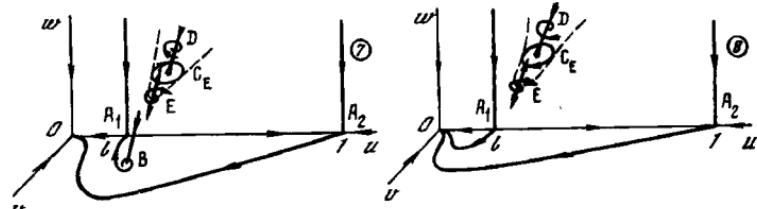
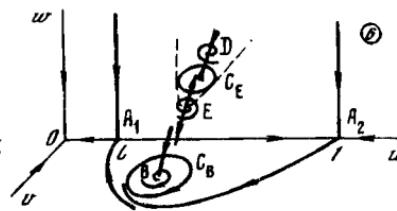
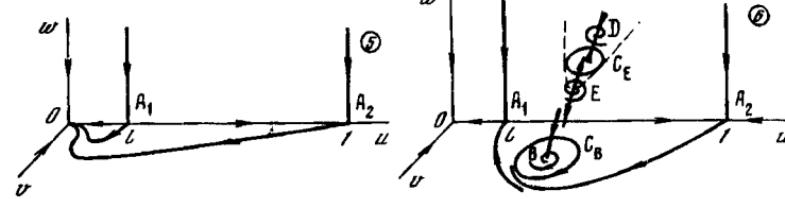
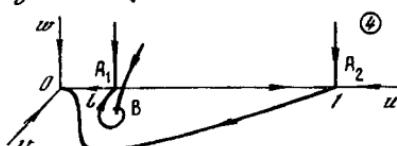
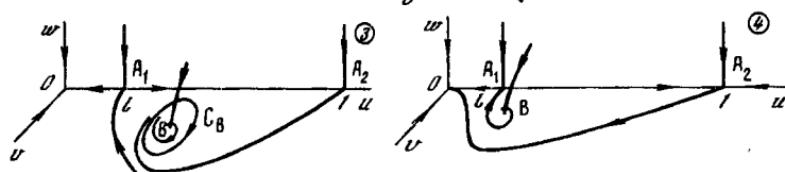
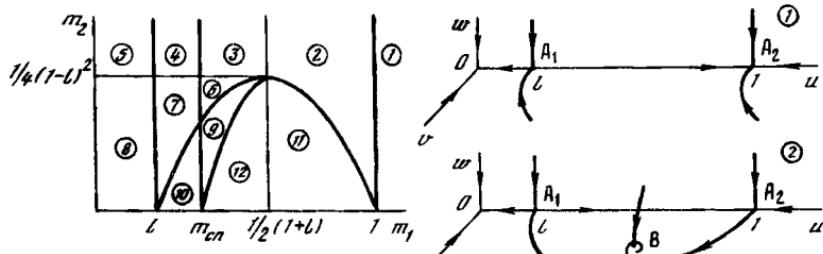
них с равновесием В:

$$\begin{aligned} \text{DE : } & 4m_2 = (1-l)^2, \\ \text{BD : } & m_2 = (m_1 - l)(1 - m_1), \quad m_1 > \frac{1}{2}(1+l), \\ \text{BE : } & m_2 = (m_1 - l)(1 - m_1), \quad m_2 < \frac{1}{2}(1+l). \end{aligned} \quad (5.4.4)$$

Исследование устойчивости точек D и E показывает, что в первом октанте фазового пространства при любых значениях параметров точка D устойчива ( $\lambda_1^D < 0, \operatorname{Re}\lambda_{2,3}^D < 0$ ), а точка Е неустойчива ( $\lambda_1^E > 0, \operatorname{Re}\lambda_{2,3}^E > 0$ ). Это, в частности, означает, что при  $4m_2 = (1-l)^2$  происходит бифуркация, имеющая условную коразмерность один, но истинную коразмерность два, поскольку при этом в силу конкретного вида системы в нуль обращаются одновременно действительное собственное значение и действительная часть пары комплексных собственных значений. Соответственно при пересечении в пространстве параметров этого бифуркационного многообразия в фазовом пространстве одновременно с рождением пары точек D и E рождается малый гиперболический предельный цикл.

Однозначное представление о взаимном расположении в трехпараметрическом пространстве  $\{m_1, m_2, l\}$  бифуркационных поверхностей (5.4.4) дает при любом значении  $1 > l > 0$  двумерный  $\{m_1, m_2\}$ -срез. Бифуркациям, происходящим на координатной плоскости фазового пространства  $w = 0$ , отвечают вертикальные бифуркационные прямые в координатах  $\{m_1, m_2\}$  (рис. 5.4.2). Участок бифуркационной прямой  $4m_2 = (1-l)^2$  нанесен на параметрическом портрете лишь левее точки  $m_1 = (1+l)/2$  как соответствующий бифуркации слияния равновесий D и E, происходящей в положительном октанте фазового пространства.

Описанными выше бифуркациями (5.4.4) параметрический портрет не исчерпывается. В системе возможна еще одна, нелокальная бифуркация, а именно слияние устойчивого плоского цикла  $C_B$ , лежащего в координатной плоскости  $w = 0$ , с гиперболическим циклом  $C_E$ . На параметрическом портрете (см. рис. 5.4.2) этой бифуркации соответствует граница параметрических областей 9 и 12. Цикл  $C_E$  в результате этой бифуркации уходит из положительного октанта, а цикл  $C_B$  становится гиперболическим, т.е. остается устойчивым в координатной плоскости  $w = 0$ , но становится отталкивающим в попечном направлении внутрь октанта. Бифуркация слияния циклов нелокальна, и соответствующая бифуркационная кривая не имеет аналитического выражения. Из общих соображений ясно, что она соединяет точки  $(m_1 = l, m_2 = 0)$  и  $[m_1 = m_{\text{сп}}, m_2 = \frac{1}{4}(1-l)^2]$ . Для значений  $l = 0, 1$  эта кривая была прослежена численно на ЭВМ Е.А. Апо-



ниной [16] с помощью программы CIRCLE [88]. Полный набор фазовых портретов системы также изображен на рис. 5.4.2.

Перейдем к интерпретации полученных параметрического и фазовых портретов. При значениях параметров, лежащих в областях 1–5, в фазовом пространстве координатная плоскость  $w = 0$  является притягивающей. Другими словами, в этом случае хищник всегда вымирает, и поведение системы (5.4.2) не отличается от поведения системы 5.3.12. Хищник столь плохо приспособлен к популяции консумента [ $m_2 < (1 - l)^2 / 4$ ], что последняя ни при каких обстоятельствах не в состоянии "прокормить" хищника, и он всегда обречен на вымирание.

В отсутствие хищника популяции продуцента и консумента сосуществуют в стационарном (область 11) или автоколебательном (12) режиме. Ситуация неустойчива в отношении интродукции хищника. При появлении в сообществе хищника он размножается, и сообщество выходит на стационарное состояние D, соответствующее устойчивому сосуществованию всех трех популяций. Заметим, что при значениях параметров, лежащих в области 12, появление хищника стабилизирует колебания, происходящие в сообществе продуцент–консумент в отсутствие хищника. Отметим также, что при значениях параметров, лежащих в области 11, равновесная плотность популяции консумента в отсутствие хищника больше, чем при сосуществовании всех трех популяций ( $v_B > v_D$ ), а продуцента, напротив, меньше, что вполне соответствует интуитивным представлениям.

Кроме того, при значениях параметров, лежащих в областях 11 и 12, как и при любых других значениях параметров, устойчивым является начало координат фазового портрета. Области притяжения равновесий O и D разделяются сепаратрисной поверхностью седлоузла A<sub>1</sub>.

При значениях параметров в областях 7, 8 и 10, так же как и в 11 и 12, в фазовом пространстве существуют два притягивающих объекта: начало координат (вымирание всех трех популяций) и точка D (их устойчивое сосуществование). Различие состоит лишь в характере сепаратрисной поверхности, разделяющей области притяжения этих равновесий: область притяжения D ограничена чащебразной поверхностью, либо целиком лежащей внутри первого октанта фазового пространства (параметрические области 7 и 8), либо касающейся координатной плоскости  $w = 0$  в точке В (область 10) (см. рис. 5.4.2).

Наиболее разнообразно поведение системы при значениях параметров в областях 6 и 9. При этом на фазовом портрете присутствуют одновременно три притягивающих объекта: начало координат, равновесие D и устойчивый предельный цикл С<sub>B</sub> в координатной плоскости  $w = 0$ . Область притяжения начала координат ограничена сепаратрисной поверхностью седлоузла A<sub>1</sub>. Области притяжения точки D и предельного цикла С<sub>B</sub> разделяются чащебразной поверхностью, либо лежащей целиком внутри первого октанта (область 6), либо касающейся координатной плоскости  $w = 0$  в точке В (область 9).

Рис. 5.4.2. Параметрический портрет и полный набор фазовых портретов системы (5.4.2):

1–12 – области параметрического пространства;  $m_{\text{сп}}$  – значения параметра  $m_1$ , при котором в плоскости  $w = 0$  сепаратриса, выходящая из седла A<sub>2</sub>, входит в седло A<sub>1</sub>. Пунктиром схематически обозначена граница области притяжения равновесия D.

Итак, полностью описаны все возможные фазовые портреты, реализующиеся при различных значениях параметров. Перечислим теперь притягивающие режимы, порознь или одновременно реализующиеся в системе при фиксированных значениях параметров.

1. Тривиальное равновение  $O$  – начало координат фазового портрета. Соответствует вымиранию всех трех популяций. Устойчиво при всех значениях параметров.

2. Равновесие  $A_2$  – отвечает изолированному существованию популяции продуцента в отсутствие консумента и соответственно хищника. Устойчиво при значениях параметров, лежащих в области 1.

3. Равновесие  $B$  – отвечает стационарному сосуществованию популяций продуцента и консумента в отсутствие хищника. Устойчиво при параметрах в области 2.

4. Предельный цикл  $C_B$  – отвечает сосуществованию популяций продуцента и консумента в автоколебательном режиме. Устойчив при параметрах в областях 6 и 9.

5. Равновесие  $D$  – отвечает стационарному сосуществованию всех трех популяций. Устойчиво при значениях параметров в областях 6–12.

Рассмотрим подробнее характер области притяжения равновесия  $D$  при значениях параметров, лежащих в различных областях и соответственно характер возмущений, выводящих систему за пределы области притяжения равновесия  $D$ .

Как уже отмечалось выше, характер области притяжения точки  $D$  качественно различен при значениях параметров, лежащих в областях 11–12, с одной стороны, и в областях 6, 10 – с другой. В первом случае при  $u > l$  и сколь угодно малых начальных значениях  $v$  и  $w$  система всегда приходит в состояние  $D$ . Во втором случае, напротив, любое достаточно сильное возмущение системы, находящейся в состоянии  $D$ , в сторону уменьшения  $v$  и (или)  $w$  выводит ее за границу области притяжения  $D$ . При этом хищник вымирает всегда, а оставшаяся пара популяций продуцент–консумент может либо перейти в режим автоколебательного сосуществования (при значениях параметров в областях 6 и 9), либо также полностью вымереть.

Перечислим бифуркации, затрагивающие режим стационарного сосуществования всех трех популяций и происходящие при изменении значений параметров.

1. При  $m_1 > \frac{1}{2}(l + 1)$  в процессе уменьшения параметра  $m_2$  система при  $m_2 = (m_1 - l)(1 - m_1)$  переходит из параметрической области 2 в область 11. Стационарное сосуществование продуцента и консумента становится неустойчивым относительно инвазии хищника и появляется равновесие  $D$ , отвечающее стационарному сосуществованию всех трех популяций. При движении по параметру в обратном направлении плотность популяции хищника постепенно уменьшается и при том же значении  $m_2 = (m_1 - l)(1 - m_1)$  обращается в нуль – происходит "мягкое" вымирание хищника.

2. При  $(1 + l)/2 > m_1 > m_{\text{сп}}$  и при достаточно больших значениях  $m_2$ , соответствующих параметрической области 3, единственным притягивающим режимом является предельный цикл  $C_B$ , лежащий в координатной плоскости  $w = 0$  и отвечающий сосуществованию продуцента и консумен-

та в автоколебательном режиме в отсутствие хищника. По мере уменьшения  $m_2$  при критическом значении, соответствующем границе между параметрическими областями 9 и 12, происходит жесткая потеря устойчивости циклом  $C_B$  и система "срывается" в равновесие D, отвечающее устойчивому существованию всех трех популяций в стационарном режиме. В биологических терминах это означает, что если в сообществе постоянно существует некоторый небольшой приток хищников извне, то при значениях параметра  $m_2$ , больших критического, плотность их популяции будет поддерживаться на очень низком уровне, обусловленном исключительно эмиграцией. Когда же значение  $m_2$  становится меньше критического, плотность популяции хищников сразу резко возрастает и выходит на уровень  $w_D$ . Одновременно демпфируются колебания численностей популяций продуцента и консумента.

При обратном движении по параметру  $m_2$  и том же самом значении  $m_1$  происходит обратное явление: жесткий срыв равновесия D (его исчезновение при слиянии с равновесием E) с выходом системы на предельный цикл  $C_B$ . При переходе параметра  $m_2$  через критическое значение хищник вымирает, а в оставшемся сообществе продуцент–консумент возникают колебания сразу большой амплитуды. Важно подчеркнуть, что это явление происходит при другом, большем значении  $m_2$ , а именно при  $m_2 = (1 - l)^2/4$ , отвечающем границе параметрических областей 6 и 3, и таким образом имеет место своеобразный гистерезис.

3. При  $m_1 < m_{cn}$  и  $m_2 < (1 - l)^2/4$  в системе реализуется устойчивый режим стационарного существования всех трех компонентов сообщества, отвечающий равновесию D. По мере роста параметра  $m_2$  область притяжения равновесия D сокращается, и при  $m_2 = (1 - l)^2/4$  происходит жесткий срыв равновесия, причем единственным притягивающим объектом в фазовом пространстве остается начало координат, т.е. все три популяции вымирают.

Резюмируем основные результаты исследования, проведенного в настоящем разделе. Что нового дает появление в системе третьего трофического уровня – хищника в сообществе продуцент–консумент с учетом критической численности продуцента (см. п. 3.5.5)? При низкой приспособленности консумента появление хищника не дает ничего нового: поскольку продуцент не в состоянии прокормить консумента, то и хищник, естественно, обречен на вымирание. При средней приспособленности консумента достаточно приспособленный к консументу хищник может закрепиться в сообществе. При этом постепенное ухудшение условий его существования будет приводить к постепенному снижению уровня его равновесной численности до нулевого. При высокой, но не чрезмерной приспособленности консумента хищник также может закрепиться в сообществе, причем это приводит к стабилизации колебаний плотностей популяции продуцента и консумента, происходивших в отсутствие хищника.

Наибольший интерес представляет случай чрезмерной приспособленности консумента к продуценту. Оказывается, что присутствие хищника в такой ситуации создает возможность устойчивого стационарного существования популяций продуцента, консумента и хищника, тогда как существование продуцента и консумента в отсутствие хищника невозможны.

можно. Подчеркнем, что в этом случае как значительное однократное снижение численности хищника, так и постепенное ухудшение условий его существования приводят к полному вымиранию сообщества. При этом постепенное ухудшение условий существования хищника не влечет за собой в отличие от случая средней приспособленности консумента постепенного снижения уровня равновесной численности хищника до нулевого. Равновесная численность популяции по мере ухудшения условий, разумеется, снижается, но лишь до некоторого критического ненулевого уровня. Дальнейшее же сколь угодно малое ухудшение условий влечет за собой полную гибель сообщества.

Полученные результаты относительно динамики сообщества продуцент–консумент–хищник в случае чрезмерной приспособленности консумента к продуценту легко проиллюстрировать на нарочито схематизированном примере: "трава–олени–волки". Истребление волков позволяет оленям размножаться настолько, что они выедают почти всю траву, подрывая основу собственного существования, затем вымирают, а трава замещается, например кустарником, и возникает совершенно новая экосистема.

Еще более интересно, что к столь же катастрофическим последствиям может приводить однократное резкое снижение численности консумента. В этом случае удобным схематизированным иллюстративным примером может служить сообщество "лес–вредители (насекомые)–хищники (птицы)". Последовательность событий может быть в рамках рассмотренной схемы такова. Значительное однократное искусственное снижение численности консумента (насекомых–вредителей) ведет к уменьшению плотности популяции хищника (насекомоядных птиц). Ослабление пресса хищников влечет за собой вспышку численности насекомых, "ускользающих" от контроля со стороны хищника. Вспышка численности насекомых вызывает выедание ими их ресурса (хвои или листвы) до уровня ниже критического, после чего исходный лес гибнет и надолго замещается качественно иной экосистемой.

Динамика природных экосистем в действительности, разумеется, не сравнено сложнее. Однако при всем предельном и умышленном схематизме такого рода примеров они, по-видимому, могут находить аналогии в реальной действительности.

## ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ В СИСТЕМЕ ХИЩНИК–ЖЕРТВА

В настоящей главе мы воспользуемся аппаратом качественной теории обыкновенных дифференциальных уравнений и теории бифуркаций для исследования пространственно-временного поведения численностей популяций в модельных экосистемах, представляющих собой совокупность миграционно связанных локальных сообществ. В простейшем случае – это билокальная система, т.е. система двух локальных сообществ, связанных между собой потоками мигрантов из составляющих сообщества популяций.

Можно считать [138], что применение математики к экологическим задачам развивалось в двух направлениях. Во-первых, это исследование временной динамики экологических сообществ – и к этому направлению относятся все исследования, рассматривавшиеся в настоящей работе. Во-вторых, это направление, связанное с исследованием пространственной структуры экологических сообществ. Это направление развивалось совершенно самостоятельно и независимо в основном под влиянием запросов геоботаники и до последнего времени состояло главным образом лишь в применении статистических методов к описанию структуры растительного покрова.

В последнее десятилетие сделаны первые шаги в направлении синтеза этих ранее изолированных направлений и переход от независимых исследований временной динамики пространственно однородных экологических сообществ, с одной стороны, и стационарной пространственной структуры распределенных сообществ, с другой стороны, к их комплексному анализу и моделированию.

Стимулом к такому синтезу послужили в первую очередь потребности практики в тех областях экологии, в которых ни абстракция пространственной однородности сообщества, ни его стационарности не являются адекватными – в первую очередь это относится, по-видимому, к исследованиям пятнистой и высоко динамичной структуры распределения планктона в океане [139, 160, 161, 110, 164, 165, 143]. Кроме того, на растущий интерес к исследованиям в области пространственно-временной динамики экологических систем оказали сильное влияние успехи в исследовании аналогичных явлений в химии, нейрофизиологии и т.п., т.е. того круга явлений, которые являются сейчас объектом новой научной дисциплины, получившей название синергетика [87].

Математическим аппаратом исследования пространственно-временной динамики в распределенных "активных" средах является аппарат нелинейных дифференциальных уравнений в частных производных, как правило, уравнения типа диффузия–кинетика [167]. В настоящей работе не исследуются собственно распределенные системы, описываемые уравнениями диффузии с нелинейными кинетическими членами. Мы ограничимся исследованием в первую очередь билокальной системы, полагая, что, во-первых, исследования билокальных систем представляют самостоятельный экологический интерес и, во-вторых, результаты, полученные

при таком исследовании, могут быть полезны для понимания динамики истинно распределенных систем.

Из всего разнообразного круга явлений, возможных в пространственно распределенных экологических системах, мы остановимся лишь на исследовании стационарных диссипативных структур и их связи с временной динамикой соответствующих локальных систем. За границами нашего рассмотрения остается очень интересный круг явлений, связанных с распространением в распределенных экологических системах нелинейных волн ("волн жизни" в одном из возможных пониманий этого распространенного термина).

Заключительный раздел главы посвящен модели возникновения стационарной диссипативной структуры в билокальной экологической системе в результате дарвиновской эволюции одного из входящих в сообщество видов.

## 6.1. БИЛОКАЛЬНАЯ СИСТЕМА

Целью настоящего раздела является исследование возможных режимов динамического поведения в модельном экологическом сообществе, представляющем собой две локальные системы хищник–жертва, связанные между собой двусторонним потоком мигрантов. При этом основной интерес для нас представляет соотношение между автоколебательным режимом функционирования соответствующей локальной системы хищник–жертва и стационарными неоднородными по пространству режимами в билокальной системе. Поэтому исходная система дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned}\dot{u} &= f(u, v, \alpha), \\ \dot{v} &= g(u, v, \alpha)\end{aligned}\tag{6.1.1}$$

выбирается таким образом, что в некоторой области значений параметра  $\alpha$  система имеет решение типа устойчивого предельного цикла.

Поскольку, как было сформулировано во введении к настоящей главе, билокальная система интересует нас в первую очередь как простейший способ описания пространственно распределенного сообщества, то запишем исходную систему в частных производных, описывающих пространственно-временную динамику распределенного на одномерном ареале экологического сообщества, в локальном случае описываемого системой (6.1.1):

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= f(u, v, \alpha) + D_u \frac{\partial^2 u}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= g(u, v, \alpha) + D_v \frac{\partial^2 v}{\partial r^2},\end{aligned}\tag{6.1.2}$$

где  $D_u$  и  $D_v$  – коэффициенты диффузии для жертвы и хищника соответственно; переменная  $r$  изменяется на отрезке  $[0, 1]$ , на концах которого заданы условия непроницаемости

$$\left. \frac{\partial v}{\partial r} \right|_{r=0} = \left. \frac{\partial u}{\partial r} \right|_{r=0} = 0.$$

Соответствующая билокальная система имеет вид [27]

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= f(u_1, v_1, \alpha) - m_u(u_1 - u_2), \\ \dot{u}_2 &= f(u_2, v_2, \alpha) - m_u(u_2 - u_1),\end{aligned}\tag{6.1.3}$$

$$\begin{aligned}\dot{v}_1 &= g(u_1, v_1, \alpha) - m_v(v_1 - v_2), \\ \dot{v}_2 &= g(u_2, v_2, \alpha) - m_v(v_2 - v_1),\end{aligned}$$

где индексы 1 и 2 относятся к плотностям популяций в первой и второй локальных подсистемах соответственно, а коэффициенты  $m_u$  и  $m_v$ , описывают интенсивность миграции между подсистемами для жертвы и для хищника соответственно и аналогичны коэффициентам диффузии в системе (6.1.2).

Накопленный опыт исследования диссипативных структур в пространственно распределенных системах свидетельствует о том, что их существование обычно связано с сильным различием коэффициентов диффузии у различных компонентов системы. Поэтому сосредоточим внимание на исследовании предельного случая очень большого значения коэффициента миграции одного из компонентов системы (6.1.3). Из экологических соображений в качестве такого компонента принимаем хищника. Таким образом, рассмотрим случай  $m_v \gg 1$ , когда можно считать, что в отношении хищника в системе все время реализуется ситуация полного перемешивания. Тогда систему (6.1.3) можно редуцировать к системе третьего порядка:

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= f(u_1, v, \alpha) - m(u_1 - u_2), \\ \dot{u}_2 &= f(u_2, v, \alpha) - m(u_2 - u_1), \\ \dot{v} &= [g(u_1, v, \alpha) + g(u_2, v, \alpha)]/2,\end{aligned}\tag{6.1.4}$$

где  $v = (v_1 + v_2)/2$ ,  $m = m_u$ .

В качестве конкретной системы типа (6.1.1) нас устраивает любая модификация классической модели Вольтерра–Лотка, в которой при любых значениях входящих в нее параметров существует не более одного нетривиального решения, причем в одной области значений параметров это решение устойчиво, а в другой – неустойчиво и потеря устойчивости происходит мягко, с образованием малого устойчивого предельного цикла.

Рассмотрим систему хищник–жертва:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax^2 \frac{K - x}{K} - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy - hy^2,\end{aligned}\tag{6.1.5}$$

в которой учтены нелинейность размножения популяции жертвы при малых ее плотностях и внутривидовая конкуренция в популяциях жертвы и хищника. Выбирая конкретный вид системы (6.1.5), мы руководствовались чисто техническими соображениями, облегчающими качественное исследование системы (6.1.4).

Заметим, что система (6.1.4) по смыслу своему инвариантна относительно замены индексов 1 и 2. Это, в частности, означает, что плоскость  $u_1 = u_2$  является плоскостью симметрии фазового пространства. Искусственным стационарным диссипативным структурам распределенной системы (6.1.2) в билокальной модели (6.1.4) естественно сопоставить стационарные состояния, лежащие вне инвариантной плоскости  $u_1 = u_2$ .

Замена переменных  $t = \tau/aK$ ,  $x = Ku$ ,  $y = \frac{aK}{b}v$  приводит систему (6.1.5)



Рис. 6.1.1. Фазовые портреты системы (6.1.6) при  $1 > \alpha > (1 - \delta)^2 / (1 - 2\delta)$  (слева) и  $\frac{(1 - \delta)^2}{(1 - 2\delta)} > \alpha > 0$  (справа) и системы (6.3.2) при  $1 < \alpha < 1/2$  (слева) и  $\alpha < 1/2$  (справа)

Рис. 6.1.2. Параметрический портрет системы (6.1.7)

к виду

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u^2(1-u) - uv, \\ \dot{v} &= -\gamma v(\alpha - u + \delta v),\end{aligned}\quad (6.1.6)$$

где  $\gamma = d/a$ ,  $\alpha = c/dK$ ,  $\delta = ac/bd$ .

Фазовые портреты при различных значениях параметров  $\alpha$  и  $\delta$  изображены на рис. 6.1.1. От значения параметра  $\gamma$  качественное поведение системы (6.1.6) не зависит. В дальнейшем мы ограничимся рассмотрением поведения при  $\gamma = 1$  и  $\delta < 1$  в зависимости от значения  $\alpha$ . При  $\alpha > 1$  поведение системы неинтересно — нетривиальное равновесие отсутствует. При  $1 > \alpha > (1 - \delta)^2 / (1 - 2\delta)$  существует и притом устойчивое нетривиальное равновесие. При пересечении параметром  $\alpha$  критического значения  $\alpha = (1 - \delta)^2 / (1 - 2\delta)$  равновесие теряет устойчивость и на фазовом портрете рождается малый устойчивый предельный цикл.

Таким образом, исследуем систему (6.1.4) в следующей конкретной форме [26, 27, 106] :

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1^2(1-u_1) - u_1 v - m(u_1 - u_2), \\ \dot{u}_2 &= u_2^2(1-u_2) - u_2 v - m(u_2 - u_1), \\ \dot{v} &= v \left( \frac{u_1 + u_2}{2} - \alpha - \delta v \right).\end{aligned}\quad (6.1.7)$$

На параметрическом портрете системы (рис. 6.1.2) квадрант положительных значений параметров распадается на девять областей, отвечающих качественно различному динамическому поведению системы. Границами этих областей являются линии, отвечающие бифуркациям коразмерности один фазового портрета системы. Фазовые портреты, отвечающие областям (1–8), представлены на рис. 6.1.3.

Опишем последовательно фазовые портреты системы и бифуркации, происходящие с ними при изменении значений параметров. При  $\alpha > 1$  (область 0) единственное устойчивое равновесие ( $u_1 = u_2 = \alpha$ ;  $v = 0$ ) соответствует вымиранию хищника. При значениях параметров, лежащих в области 1, в системе имеется единственное нетривиальное глобально

устойчивое равновесие  $A$ , соответствующее стационарному сосуществованию популяций хищника и жертвы. При достаточно большом значении коэффициента миграции  $m$  уменьшение параметра  $\alpha$  приводит к переходу системы в область 2; равновесие  $A$  мягко теряет устойчивость, и на фазовом портрете системы рождается устойчивый предельный цикл  $\Gamma_A$ . Этот цикл отвечает автоколебательному режиму, при котором плотности популяций жертвы в обеих подпопуляциях совершают синхронные и идентичные колебания. Описанные пока фазовые портреты билокальной системы (6.1.7) и их бифуркации полностью тождественны таковым в локальной системе (6.1.6).

При малых значениях параметра  $m$  поведение билокальной системы значительно разнообразней поведения локальной. Рассмотрим сначала последовательно фазовые портреты системы и перестройки, происходящие с ними, по мере изменения значений параметров, отвечающего обходу на параметрическом портрете точки  $\mathcal{J}$  (см. рис. 6.1.2). При значениях параметров, соответствующих точке  $\mathcal{J}$ , в нуль одновременно обращается действительное собственное значение системы и действительная часть пары собственных значений ( $\lambda_1^A = 0, \operatorname{Re} \lambda_{2,3}^A = 0$ ). Другими словами, точка  $\mathcal{J}$  параметрического портрета отвечает бифуркации коразмерности два типа  $\{0 \pm i\}$  трехмерного фазового портрета системы с дополнительным вырождением за счет симметрии системы.

При переходе значений параметров  $2 \rightarrow 3$  знак  $\lambda_1^A$  меняется на положительный, и на фазовом портрете от точки  $A$  отщепляется пара седловых состояний равновесия  $B_1$  и  $B_2$ , характеристические показатели которых  $\lambda_1^B < 0, \operatorname{Re} \lambda_{2,3}^B > 0$ . Единственным притягивающим объектом в фазовом пространстве по-прежнему, как и при значениях параметров в области 2, остается устойчивый предельный цикл  $\Gamma_A$  в плоскости  $u_1 = u_2$ .

При переходе параметров в область 4 становятся отрицательными  $\operatorname{Re} \lambda_{2,3}^B$  и равновесия  $B_1$  и  $B_2$  приобретают устойчивость. При этом от каждого из равновесий  $B_1$  и  $B_2$  отделяется седловой предельный цикл  $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$  соответственно, т.е. происходит "обратная бифуркация Андронова–Хопфа". Сепаратрисные поверхности циклов  $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$  отделяют области притяжения равновесий  $B_1$  и  $B_2$  от области притяжения устойчивого цикла  $\Gamma_A$ . Как упоминалось выше, устойчивые стационарные состояния  $B_1$  и  $B_2$ , лежащие вне плоскости  $u_1 = u_2$ , являются в рамках рассматриваемой постановки задачи аналогом стационарных диссипативных структур.

При переходе  $4 \rightarrow 5$  седловые циклы  $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$  сливаются с устойчивым циклом  $\Gamma_A$ , в результате чего цикл  $\Gamma_A$  становится седловым. Притягивающими объектами в фазовом пространстве остаются лишь равновесия  $B_1$  и  $B_2$  ("диссипативные структуры"). Сепаратрисной поверхностью, разделяющей области их притяжения, становится плоскость  $u_1 = u_2$ .

При переходе  $5 \rightarrow 6$  происходит обратная бифуркация Андронова–Хопфа с равновесием  $A$ : цикл  $\Gamma_A$  "схлопывается" на равновесии  $A$  и равновесие из "полностью неустойчивого" становится седловым  $\lambda_1^A > 0, \operatorname{Re} \lambda_{2,3}^A < 0$ . Наконец, при переходе  $6 \rightarrow 1$  циклическая последовательность бифуркаций завершена: равновесия  $B_1$  и  $B_2$  сливаются с равновесием  $A$ , в результате чего последнее становится глобально устойчивым.

Кроме областей, непосредственно примыкающих к точке  $\mathcal{J}$ , на параметрическом портрете системы присутствуют еще две области, а именно

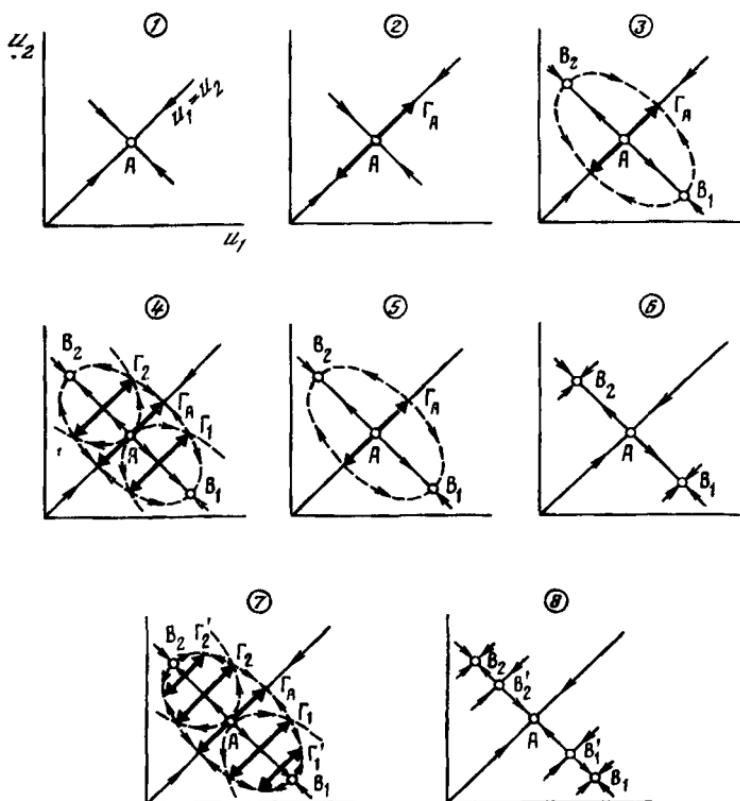


Рис. 6.1.3. Схематическое изображение трехмерных фазовых портретов системы (6.1.7) для соответствующих областей параметрического портрета. Ось  $v$  перпендикулярна плоскости рисунка. Жирные линии соответствуют "проекциям" предельных циклов, пунктирные – интегральным поверхностям

7 и 8 (см. рис. 6.1.3). При значениях параметров, лежащих в области 7, на фазовом портрете системы одновременно существуют пять предельных циклов, из которых два ( $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$ ) являются седловыми, а три ( $\Gamma_A$ ,  $\Gamma'_1$  и  $\Gamma'_2$ ) – устойчивыми. Цикл  $\Gamma_A$  отвечает, как и при значениях параметров, лежащих в других областях, синхронным и тождественным колебаниям плотности популяции жертвы в обеих подсистемах. Устойчивые циклы  $\Gamma'_1$  и  $\Gamma'_2$  соответствуют колебаниям плотности популяций жертв вокруг разных равновесных значений. Этот режим назовем нестационарной диссипативной структурой.

Параметрическая линия, разделяющая области 7 и 4, отвечает прямой бифуркации Андронова–Хопфа равновесий  $B_1$  и  $B_2$ : при переходе  $4 \rightarrow 7$  равновесия  $B_1$  и  $B_2$  мягко теряют устойчивость с рождением малых устойчивых предельных циклов  $\Gamma'_1$  и  $\Gamma'_2$ .

Параметрическая линия, разделяющая области 7 и 3, отвечает бифуркации слияния двух симметричных пар циклов  $\Gamma_1$  с  $\Gamma'_1$  и  $\Gamma_2$  с  $\Gamma'_2$ . Параметрическая точка  $Z$  отвечает бифуркации коразмерности два обращения в нуль первой ляпуновской величины  $L_1$  на линии нейтральности равновесий  $B_1$  и  $B_2$ .

Значениям параметров области 8 отвечает существование на фазовом портрете системы пяти равновесий: двух седловых ( $B'_1$  и  $B'_2$ ) и трех устойчивых ( $A$ ,  $B_1$  и  $B_2$ ). Другими словами, при этих значениях параметров в зависимости от начальных условий в системе могут реализовываться как равновесие  $A$ , аналогичное устойчивому равновесию в локальной системе, так и одно из равновесий  $B_{1,2}$ , отвечающих диссипативной структуре.

Параметрическая линия, разделяющая области 1 и 8, отвечает бифуркации слияния двух симметричных пар равновесий:  $B'_1$  с  $B_1$  и  $B'_2$  с  $B_2$  и их исчезновению. Параметрическая точка  $M$  отвечает бифуркации коразмерности два одновременного слияния всех пяти равновесий.

Завершая описание параметрического и фазового портретов системы (6.1.7), можно сказать, что в системе в зависимости от значений параметров и начальных условий реализуются притягивающие режимы четырех типов.

1. Однородное по пространству равновесие, аналогичное таковому в локальной системе, — точка  $A$ , параметрические области 1 и 8.

2. Однородные по пространству автоколебания, аналогичные автоколебаниям в локальной системе — устойчивый предельный цикл  $\Gamma_A$ , области 2, 3, 4, 7.

3. Стационарная диссипативная структура — точки  $B_1$  и  $B_2$ , области 4, 5, 6, 8.

4. Нестационарная диссипативная структура — устойчивые предельные циклы  $\Gamma'_1$  и  $\Gamma'_2$ , область 7. По терминологии, предложенной в работе В.А. Васильева [34], — динамическая диссипативная структура.

Мягкие и жесткие перестройки притягивающих режимов, происходящие при изменениях значений параметров, очевидны из рис. 6.1.2 и 6.1.3 и частично описаны выше. В частности, в системе (6.1.7) возможно как мягкое, так и жесткое возбуждение диссипативной структуры. Первому случаю отвечает непосредственный переход из параметрической области 1 в область 6, второму (жесткому режиму возбуждения диссипативной структуры) отвечает либо переход  $1 \rightarrow 6$  через область 8, и при этом диссипативная структура жестко возбуждается из состояния равновесия, либо последовательное прохождение через параметрические области  $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 4 \rightarrow 5$ , и при этом в системе сначала из состояния равновесия мягко возникает режим автоколебаний, а затем он жестко срывается на стационарную диссипативную структуру.

Математическую основу проведенного исследования составило изучение бифуркационных событий, происходящих в системе вида (6.1.4) в окрестности параметрической точки типа  $(0 \pm i)$ , т.е. параметрической точки, отвечающей пересечению на плоскости параметров системы бифуркационных линий, отвечающих одному нулевому и паре чисто мнимых собственных значений системы [23].

В связи с этим возникает два вопроса: во-первых, в какой мере все изложенное относится к системам типа (6.1.4), а в какой мере характеристично лишь для конкретной системы (6.4.7)?

Ответ состоит в следующем. В билокальной системе кинетика–миграция, описываемой системой дифференциальных уравнений (6.1.4), однородное по пространству состояние равновесия при изменении значений параметров может терять устойчивость в случае общего положения

двумя способами. В первом случае пересекает нулевое значение и становится положительной действительная часть пары комплексных собственных значений системы. При этом в системе происходит колебательная потеря устойчивости, аналогичная таковой в соответствующей локальной системе. Колебательная потеря устойчивости может быть необязательно мягкой, как в рассмотренном выше случае, но, вообще говоря, и жесткой.

Второй возможный тип потери устойчивости однородным равновесием в системе типа (6.1.4) сопряжен с тем, что через нулевое значение проходит и становится положительным действительное собственное значение системы. При этом происходит диффузионная потеря устойчивости, и в системе может возникать диссипативная структура. Возникновение диссипативной структуры при изменении значений параметра может быть как мягким, так и жестким.

В случае, когда система зависит от двух или более параметров, естественно описать суперпозицию колебательной и диффузионной потерь устойчивости. Ситуация в целом описывается при этом бифуркационной структурой параметрической окрестности точки пересечения на плоскости параметров двух линий, отвечающих колебательной и диффузионной потере устойчивости соответственно.

В общем случае структура параметрической окрестности этой точки автору неизвестна. Однако ясно, что на плоскости параметров в эту точку, кроме описанных выше линий, должны входить еще по крайней мере две линии, отвечающие двум типам бифуркаций коразмерности один, а именно бифуркации колебательной потери устойчивости равновесиями, неоднородными по пространству, и бифуркации смены устойчивости однородным предельным циклом. Взаимное расположение всех бифуркационных линий в окрестности точки  $\{0 \pm i\}$  задает полный набор фазовых портретов системы и их бифуркаций. Комбинаторика возможного расположения бифуркационных линий довольно богата.

Резюмируя, можно сказать, что результат исследования системы (6.1.7) дает пример одного из возможных расположений бифуркационных линий в окрестности точки типа  $\{0, \pm i\}$ . При этом оказывается возможным выделить все четыре типа притягивающих режимов, реализуемых в билокальных системах вида (6.7.4).

Второй вопрос: какое отношение имеет исследованное поведение билокальной системы к истинно распределенной системе, описываемой системой дифференциальных уравнений типа диффузия–кинетика (6.1.1)? Некоторой попытке представить себе возможный ответ посвящен следующий раздел.

## 6.2. КОЛЬЦЕВОЙ АРЕАЛ

Гипотеза состоит в том, что исследование билокальной модели позволяет предсказать значения параметров, при которых те или иные динамические режимы реализуются в системе распределенной. Одним из наиболее интересных режимов в билокальной системе (6.1.7) является режим триггерного типа, при котором в зависимости от начальных условий в системе устанавливаются либо стационарная диссипативная структура, либо синхронные и тождественные автоколебания в обеих подсистемах (параграф 162)

метрическая область 4). Предмет настоящего раздела состоял в численной проверке предположения о том, что знание параметрической области 4 для билокальной системы (6.7.1) позволяет предсказать значения параметров, при которых аналогичные режимы триггерного типа, когда при одних начальных условиях устанавливается диссипативная структура, а в других — однородные по пространству автоколебания реализуются в истинно распределенной системе.

Численно исследовалась система [22]:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_u \frac{\partial^2 u}{\partial z^2} + u^2(1-u) - uv, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_v \frac{\partial^2 v}{\partial z^2} - \gamma v(\alpha - u + \delta v) \end{aligned} \quad (6.2.1)$$

при следующих значениях параметров:  $D_u = 0,01$ ,  $D_v = 100$ ,  $\gamma = 1$ ,  $\delta = 0$ ,  $\alpha = 0,4$ . Коэффициенты диффузии выбраны произвольными и сильно различными, коэффициенты локальной системы выбраны таким образом, что в локальной системе реализуется автоколебательный режим, а в билокальной — режим триггерного типа, отвечающий параметрической области и фазовому портрету 4 (см. рис. 6.1.2 и 6.1.3).

Выше отмечалось, что естественной областью определения системы (6.1.2) является единичный отрезок с условиями непроницаемости на концах. Возможен и еще один тип экологически естественной области определения и краевых условий для системы (6.1.2) — это единичное кольцо, т.е. условия типа

$$\begin{aligned} u(0, t) &= u(1, t); \quad \frac{\partial u}{\partial r}(0, t) = \frac{\partial u}{\partial r}(1, t); \\ v(0, t) &= v(1, t); \quad \frac{\partial v}{\partial r}(0, t) = \frac{\partial v}{\partial r}(1, t). \end{aligned} \quad (6.2.2)$$

Экологически условия (6.2.2) отвечают распределению сообщества на кольцевом ареале. Такие ареалы самого различного пространственного масштаба широко распространены в природе: это береговые линии прудов и озер, уровни постоянной высоты вокруг горных систем и отдельных гор, циркумполярные области и т.п.

Заметим также, что при анализе диссипативных структур условия непроницаемости на концах единичного отрезка и условия непрерывности и гладкости на кольце (6.2.2) очень близки по смыслу.

Результаты расчетов на ЭВМ, проведенные Г.С. Маркманом [22], подтвердили гипотезу. На рис. 6.2.1 представлены некоторые из начальных распределений, приводящих к установлению однородных по пространству колебаний плотности популяций и к устойчивой стационарной диссипативной структуре. Начальное распределение  $v(r, 0)$  во всех случаях полагали однородным  $v(r, 0) \equiv v_0$ , причем  $v_0$  принималось равным неустойчивому стационарному значению для решения локальной системы (6.1.6) (для выбранных значений параметров  $v_0 \equiv 0,6$  для всех реализаций модели).

Начальные распределения  $u(r, 0)$  задавались таким образом, что минимум концентрации  $u(r)$  в диссипативной структуре (в случаях, когда

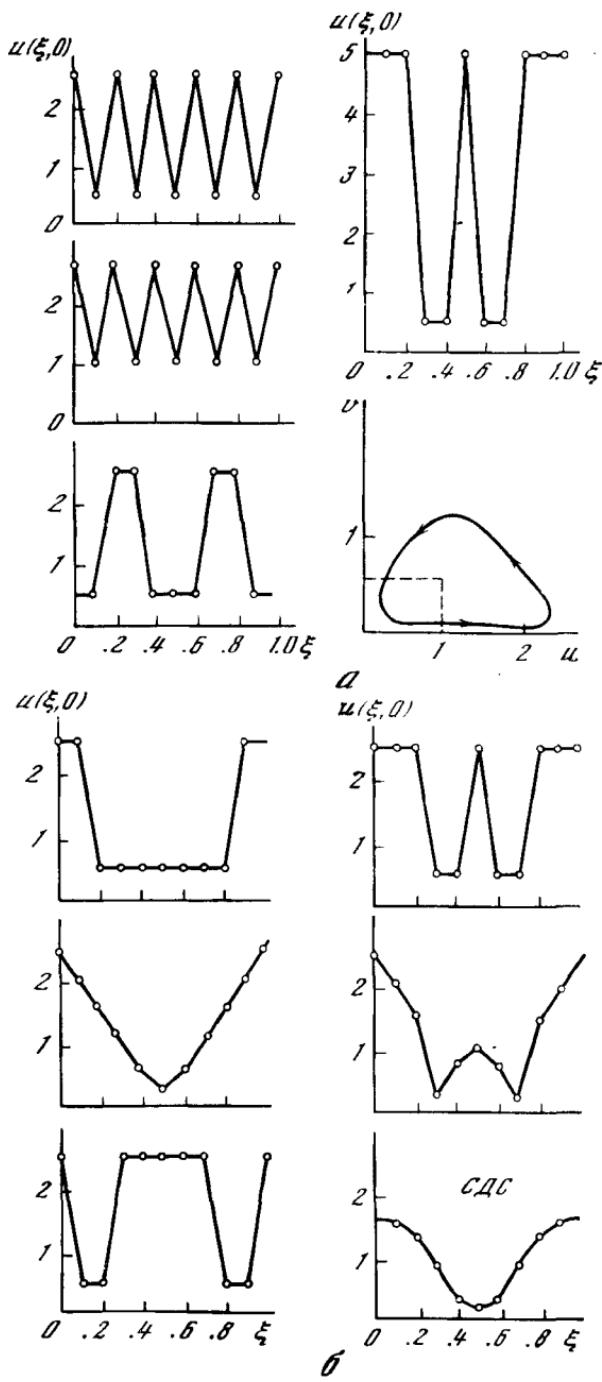


Рис. 6.2.1. Начальные распределения плотности популяции жертвы, приводящие к синхронным однородным колебаниям по всему кольцевому ареалу (а) и к установлению стационарной диссипативной структуры (б)

она устанавливалась) приходился на  $r = 0,5$ , а максимум – соответственно на  $r = 0$  и  $r = 1$ .

Исследовалась лишь первая гармоника диссипативной структуры, т.е. периодическое решение  $u(r)$ , у которого на кольце укладывается только один период. Возможно существование при некоторых значениях параметров и более высоких гармоник диссипативных структур, когда на единичном кольце укладываются два, три и более периода изменения концентрации. В настоящей работе такие гармоники не отыскивались.

Таким образом, основной результат состоит в том, что автоколебательная и диффузионная неустойчивость могут быть связаны между собой следующим образом: автоколебательная неустойчивость локальной системы (существование решения типа устойчивого предельного цикла) может приводить в соответствующей распределенной системе с сильно различающимися коэффициентами диффузии различных компонент как к автоколебательной неустойчивости, аналогичной локальной, так и к диффузионной неустойчивости, влекущей за собой установление стационарной диссипативной структуры. Можно сказать, что периодическому по времени решению локальной системы отвечает периодическое по пространству решение, соответствующее стационарной диссипативной структуре. Такая интерпретация представляется тем более оправданной, что амплитуды колебаний во времени в первом случае и в пространстве во втором (для медленно диффундирующей компоненты) оказываются очень близкими. Что касается быстро диффундирующей компоненты (хищника), то ее пространственное распределение в случае стационарной диссипативной структуры почти однородно, т.е. почти постоянно по всему ареалу. При этом такая устойчивая и почти не зависящая от пространственной координаты плотность популяции хищника оказывается близка к неустойчивой стационарной плотности популяции хищника для локальной системы. Таким образом, наряду с диффузионной дестабилизацией однородного пространственного распределения по медленно диффундирующей компоненте можно говорить о диффузионной стабилизации локально неустойчивого значения концентрации для быстро диффундирующей компоненты.

### 6.3. ЭВОЛЮЦИОННОЕ ВОЗНИКНОВЕНИЕ ДИССИПАТИВНОЙ СТРУКТУРЫ

Настоящий раздел посвящен анализу некоторых возможных типов перестройки динамического режима функционирования экологических сообществ в результате естественной дарвиновской эволюции входящих в сообщество популяций. Наибольший интерес при этом представляет эволюционное возникновение диссипативной структуры в билокальной системе хищник–жертва в результате закрепления в популяции нового преимущественного типа ("мутанта").

Прежде чем приступить к изложению основного содержания, напомним следующее. Применение математики к исследованию биологических объектов и явлений надорганизменного уровня развивалось и развивается независимо в рамках двух самостоятельных наук: популяционной генетики и теоретической экологии. В рамках популяционной генетики тра-

диционная постановка задачи такова: исходно существует некоторое генетическое и фенотипическое разнообразие в популяции. Извне a priori заданы некоторые факторы эволюции: фон мутаций, уровень рекомбинаций, направление и интенсивность отбора и т.п. Вопрос состоит в том, в каком направлении, с какой скоростью будет происходить при этом эволюция популяции, и к чему она приведет. Популяция рассматривается изъятой из экологического сообщества, часть которого она представляет. Напротив, в постановке, традиционной для математической экологии, рассматривается совокупность популяций, состоящих из генетически и фенотипически тождественных особей, и исследуется динамика численности составляющих сообщество популяций. Эволюция популяций остается при этом за рамками рассмотрения.

При этом едва ли не общим местом современной теоретической биологии является представление о том, что эволюция популяций определяется в первую очередь факторами отбора, возникающими в процессе взаимодействия с другими составляющими сообщество популяциями, а сами сообщества представляют собой продукт коэволюции входящих в них популяций.

Поэтому на современном этапе развития математической и теоретической биологии актуален синтез популяционно-генетического и экологического подходов, который может состоять, в частности, в следующем. Рассмотрим сообщество популяций, состоящих из генетически и фенотипически различных особей, взаимодействующих между собой по известным законам. Исследуем направления отбора, создаваемые внутри популяции межпопуляционными взаимодействиями, во-первых, и последствия, к которым приводит внутрипопуляционная эволюция в отношении функционирования сообщества популяций, во-вторых. Содержание настоящего раздела представляет собой одну из попыток сделать первые шаги в указанном направлении. При этом мы не будем сосредотачивать внимание на собственно генетических аспектах эволюции. Составляющие популяцию разновидности будут рассматриваться генетически изолированными, аналогично клонам в бесполых популяциях. Учет полового размножения не меняет качественно полученных результатов.

Заметим, что в терминах эволюции популяций и сообществ можно интерпретировать некоторые из рассмотренных выше моделей. Так, систему хищник–две жертвы (5.2.1) можно рассматривать как модель сообщества, состоящего из популяций хищника и жертвы, причем популяция жертвы включает в себя две разновидности. Если эти две разновидности различаются, например, лишь значениями коэффициента размножения, то в процессе эволюции разновидность с большим коэффициентом вытесняет разновидность с меньшим коэффициентом. При этом возникает некоторое следствие и экологического толка: средняя плотность популяции хищника в установившемся режиме в результате эволюции популяции жертвы становится ниже. Еще любопытнее то, что средняя плотность популяции жертвы по завершении процесса эволюции остается такой же, как и до него.

Аналогичную интерпретацию допускает, естественно, система жертва–два хищника (5.2.4). Общим для этих простейших моделей эволюции популяций в рамках сообществ является то, что качественный характер

динамики сообщества в процессе эволюции не изменяется. Однако вытеснение исходной разновидности, например хищника, мутантной может приводить к изменению качественного характера динамики сообщества, в частности смене равновесного сосуществования автоколебательным [157]. Рассмотрим простейший пример того, как эволюция одной из составляющих сообщество популяций под действием факторов, определяемых ее взаимодействием с другими популяциями, приводит к качественным изменениям в динамике сообщества.

Рассмотрим систему хищник–жертва с учетом нелинейности размножения жертвы при малой плотности популяции и конкуренции жертв (3.4.3), для простоты ограничившись предельным случаем  $N \gg K$ . При этом система (3.4.3) асимптотически аппроксимируется системой

$$\begin{aligned}\dot{x} &= a' x^2 \frac{K - x}{K} - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dxy,\end{aligned}\tag{6.3.1}$$

которая заменой переменных  $t = \tau/a$ ,  $x = Ku$ ,  $y = (a/b)v$  приводится к виду

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u^2(1 - u) - uv, \\ \dot{v} &= \gamma v(\alpha - u),\end{aligned}\tag{6.3.2}$$

где  $\gamma = dK/a'$ ,  $\alpha = c/dK$ .

Характер фазового портрета системы полностью определяется знаком неравенства  $\alpha \neq 1/2$  (см. рис. 6.1.1).

Рассмотрим теперь систему жертва – два хищника, предположив, что хищники отличаются лишь значением параметра  $\alpha$ :

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u^2(1 - u) - u(v_I + v_{II}), \\ \dot{v}_I &= v_I(u - \alpha_I), \\ \dot{v}_{II} &= v_{II}(u - \alpha_{II}).\end{aligned}\tag{6.3.3}$$

Замена

$$w = v_I + v_{II}, z = v_I/v_{II}\tag{6.3.3'}$$

переводит уравнения (6.3.3) в

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u^2(1 - u) - uw, \\ \dot{w} &= w(u - \alpha) - \frac{w}{z + 1} \Delta\alpha, \\ \dot{z} &= -\Delta\alpha z,\end{aligned}\tag{6.3.4}$$

где  $\alpha = \alpha_I$ ,  $\Delta\alpha = \alpha_I - \alpha_{II}$ .

Из вида уравнений (6.3.4) следует, что при  $\alpha_I > \alpha_{II}$  в исходном фазовом пространстве  $\{u, v_I, v_{II}\}$  системы (6.3.3) интегральная координатная плоскость  $v_{II} = 0$  отталкивающая, а плоскость  $v_I = 0$  притягивающая. В экологических терминах это означает, что хищник, характеризующийся меньшим значением  $\alpha$ , оказывается более приспособленным и при  $t \rightarrow \infty$  полностью вытесняет конкурента. Так как  $\alpha = c/dK$ , более приспособленным оказывается хищник с меньшей смертностью и (или) более успешно

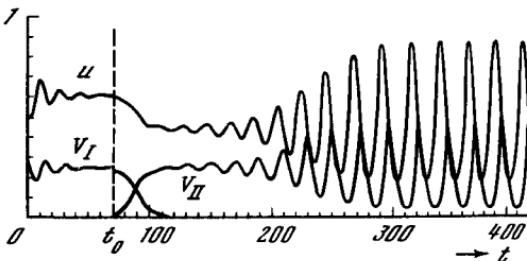


Рис. 6.3.1. Установление автоколебаний в результате эволюции хищника в системе (6.3.3) при  $\alpha_I = 0,6$ ,  $\alpha_{II} = 0,435$ . Из начального состояния  $u = 0,5$ ,  $v_I = 0,3$ ,  $v_{II} = 0$  система приходит в равновесие  $\bar{u} = 0,6$ ,  $\bar{v}_I = 0,24$ ,  $\bar{v}_2 = 0$ . В момент  $t_0$  в результате "мутации" система переводится в состояние  $u = 0,6$ ,  $v_I = 0,23$ ,  $v_{II} = 0,01$ . Вторая разновидность хищника вытесняет первую, и в системе возникают автоколебания

преследующий жертву, что соответствует интуитивному представлению о приспособленности. Таким образом, естественный отбор в популяции хищника, входящей в сообщество хищник–жертва, ведет к уменьшению параметра  $\alpha$ .

К каким последствиям это приводит для динамики системы хищник–жертва? Если  $1 > \alpha_I > \alpha_{II} > 1/2$ , то вытеснение первой разновидности хищника приводит лишь к уменьшению равновесной плотности популяции хищника. Более интересные события происходят в случае  $1 > \alpha_I > 1/2 > \alpha_{II}$ . Пусть исходно в популяции хищника присутствует лишь первая разновидность, характеризующаяся  $1 > \alpha_I > 1/2$ , и популяции хищника и жертвы находятся в состоянии устойчивого сосуществования. Затем в результате "мутации" возникает некоторая малая концентрация хищников второй разновидности, характеризующаяся значением параметра  $\alpha_{II} < 1/2$ , например меньшей смертностью. Тогда хищники второй, мутантной разновидности со временем вытесняют своих конкурентов. При этом победившая разновидность хищников уже не может устойчиво сосуществовать с популяцией жертвы при постоянных равновесных плотностях популяции и в сообществе возникают устойчивые автоколебания плотностей популяции хищника и жертвы (рис. 6.3.1). Если величина  $1/2 - \alpha_{II} \ll 1/2$ , то амплитуда таких эволюционно возникающих автоколебаний мала и можно говорить о мягком эволюционном рождении автоколебаний.

Таким образом, построен модельный пример ситуации, когда дарвиновская эволюция одной из входящих в сообщество популяций приводит к изменению характера функционирования сообщества, а именно к переходу от равновесного состояния к автоколебательному режиму. Не следует думать, что исследованное в рассмотренном примере мягкое эволюционное возникновение автоколебаний в системе хищник–жертва – единственно возможный тип перестройки функционирования сообщества в процессе дарвиновской эволюции одной из популяций, составляющих сообщество. Рассмотрим пример более интересного типа перестройки функционирования сообщества в процессе эволюции.

Рассмотрим ситуацию, когда в билокальном сообществе хищник–жертва, динамика которого описывается системой (6.1.7), присутству-

ют две разновидности хищника, отличающиеся значением параметра  $\alpha$ . Тогда система дифференциальных уравнений, описывающая динамику такого сообщества, имеет вид

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1^2(1-u_1) - u_1(v_I + v_{II}) - m(u_1 - u_2), \\ \dot{u}_2 &= u_2^2(1-u_2) - u_2(v_I + v_{II}) - m(u_2 - u_1), \\ \dot{v}_I &= v_I \left[ \frac{u_1 + u_2}{2} - \alpha_I - \delta(v_I + v_{II}) \right], \\ \dot{v}_{II} &= v_{II} \left[ \frac{u_2 + u_1}{2} - \alpha_{II} - \delta(v_I + v_{II}) \right].\end{aligned}\quad (6.3.5)$$

Исследуем уравнения (6.3.5) при  $\delta < 1$ .

Подчеркнем, что арабские и римские индексы в системе имеют совершенно различный смысл. Арабскими индексами пронумерованы две подпопуляции жертвы, пространственно разобщенные и тождественные экологически, а римскими — две экологически различные разновидности в рамках единой популяции хищников.

Воспользовавшись заменой (6.3.3'), приходим к системе

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &= u_1^2(1-u_1) - u_1(v_I + v_{II}) - m(u_1 - u_2), \\ \dot{u}_2 &= u_2^2(1-u_2) - u_2(v_I + v_{II}) - m(u_2 - u_1), \\ \dot{w} &= w \left[ \frac{u_1 + u_2}{2} - \alpha - \delta w \right] + \frac{w}{z+1} \Delta \alpha, \\ \dot{z} &= -\Delta \alpha z.\end{aligned}\quad (6.3.6)$$

Очевидно, что в этой ситуации, так же как и в ситуации, описываемой системой (6.3.3), побеждает хищник, характеризующийся меньшим значением параметра  $\alpha$ . Другими словами, естественный отбор в популяции хищников ведет к уменьшению  $\alpha$ . К каким последствиям для динамики сообщества в целом это может приводить?

Не ставя перед собой цель полного исследования системы (6.3.5), ограничимся лишь наиболее интересным и принципиальным случаем, когда исходные значения параметров  $\alpha$  и  $\delta$  таковы, что в "экологически однородном" сообществе, описываемом системой (6.1.7), существует лишь одно устойчивое состояние равновесия, т.е. значения параметров лежат в области I на параметрическом портрете системы (см. рис. 6.1.2). Другими словами, исходное значение параметра  $\alpha$  таково, что хищник устойчиво сосуществует с жертвой, причем равновесное значение плотности популяции жертв одинаково в обеих локальных подпопуляциях. Билокальная система при таких значениях параметров ничем не отличается от локальной.

Предположим теперь, что в результате мутации в единой популяции хищника возникает малая концентрация новой, второй разновидности, характеризующейся меньшим значением  $\alpha$ . Оказывается, что это может приводить к одному из двух качественно разных результатов.

Если интенсивность миграции между подпопуляциями жертвы велика [ $m > m_{kp}$  (см. рис. 6.1.2)], то при уменьшении значения параметра  $\alpha$

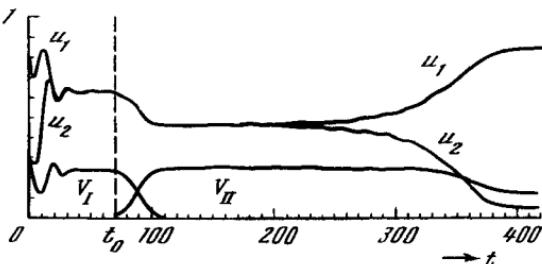


Рис. 6.3.2. Возникновение диссипативной структуры в результате эволюции хищника в системе (6.3.5) при  $\delta = 0,1$ ,  $m = 0,005$ ,  $\alpha_1 = 0,6$ ,  $\alpha_{II} = 0,435$ . Из начального состояния  $u_1 = 0,8$ ,  $u_2 = 0,3$ ,  $v_1 = 0,3$ ,  $v_{II} = 0$  система переходит в состояние равновесия. В момент  $t_0$  в результате "мутации" система переводится в состояние  $v_1 = 0,23$ ,  $v_{II} = 0,01$ . Вторая разновидность хищника вытесняет первую, и в системе возникает диссипативная структура "по жертве".

система попадает в параметрическую область 2 структурного портрета. Эта область соответствует глобально притягивающему автоколебательному режиму, при котором плотности обеих подпопуляций жертвы претерпевают синхронные и тождественные колебания. Другими словами, при достаточно интенсивной миграции между подпопуляциями жертв эволюция хищника приводит к мягкому возникновению автоколебаний, в частности аналогичных возникающим в локальной системе. Интуитивно это понятно: при достаточно интенсивной миграции пары сцепленных популяций ведет себя как единое целое.

Качественно иное поведение у системы, если миграция достаточно слабая ( $m < m_{kp}$ ). Пусть по-прежнему значение параметра  $\alpha$  для первой, исходной разновидности хищника лежит в параметрической области 1, а для второй, мутантной — в области 6. Поскольку область 6 отвечает меньшим значениям параметра  $\alpha$ , то мутантная разновидность хищника будет вытеснять исходную. При этом, если для исходной разновидности хищника единственным притягивающим режимом поведения сообщества было устойчивое сосуществование, при котором плотности обеих подпопуляций жертвы были одинаковы, то для мутантной разновидности хищников (соответствующей области 6) притягивающими являются стационарные состояния, в которых плотности подпопуляций жертв различны (рис. 6.3.2).

Это означает, что вытеснение хищниками мутантными хищниками исходных влечет за собой установление неоднородного стационарного состояния, т.е. диссипативной структуры. Заметим, что в силу симметрии системы в процессе эволюции она "сваливается" в одно из двух равноправных состояний равновесия, причем в какое именно — дело случая.

Отметим одну интересную особенность исследованной системы. При значениях параметров, лежащих в области 6 вблизи границы с областью 1, т.е. "малых, но не очень" значениях коэффициента миграции  $m$ , равновесные плотности в первой и второй подпопуляциях жертв при рождении диссипативной структуры отличаются мало. В этом случае имеет смысл говорить о механизме мягкого эволюционного возникновения в билокальной системе устойчивой диссипативной структуры из одно-

родного стационарного состояния. Для значений параметров, лежащих в области  $b$  вблизи с границей области  $\delta$ , значения плотности популяции жертв в состояниях  $B_1$  и  $B_2$ , отвечающих диссипативной структуре, различаются сильно, и поэтому значения параметра  $\alpha$  для исходной и мутантной разновидностей хищника, лежащие по разные стороны этой границы, соответствуют событию, которое назовем жестким эволюционным рождением диссипативной структуры.

Таким образом, построены модельные примеры того, как естественный отбор в одной из популяций, составляющих сообщество, приводит к качественной перестройке режима функционирования сообщества. В результате такой дарвиновской эволюции сообщество из стационарного во времени и однородного по пространству режима может переходить в режим автоколебательный во времени и однородный по пространству и в режим стационарный во времени, но пространственно неоднородный.

## ВЫВОДЫ

1. Сформулировано представление об опасных границах динамических и параметрических воздействий на экосистемы. Выявлено существование опасных и безопасных стратегий промысла изолированных популяций. Указан критерий приближения к опасной границе интенсивного промысла.
2. Проведен полный анализ динамических режимов и их совокупностей, реализующихся в модельных системах двух взаимодействующих популяций. Исчерпывающие рассмотрены перестройки динамических режимов, происходящие при изменении внешних условий для систем, зависящих от двух и трех параметров. Полученные результаты применимы при исследовании систем дифференциальных уравнений, возникающих в различных областях математической биологии: ферментативной кинетике, нейрофизиологии, иммунологии и т.п. Выявлена каноническая структура параметрического портрета при суперпозиции триггерного и автоколебательного режимов.
3. Описан новый для задач математической биофизики режим безгистерезисного жесткого возбуждения автоколебаний для системы хищник–жертва.
4. Описан механизм возникновения сложного ("квазистохастического") поведения в системе трех популяций, взаимодействующих по принципу хищник–две конкурирующие жертвы, и показано, что возникновение квазистохастического поведения может интерпретироваться как критерий приближения к опасной параметрической границе системы.
5. Установлена возможность устойчивого сосуществования трех видов в системе продуцент–консумент–хищник при невозможности сосуществования продуцента и консумента в отсутствие хищника.
6. Установлена связь между колебательной и диффузионной потерей устойчивости однородным стационарным состоянием в билокальной экологической системе. Описан режим типа нестационарной диссипативной структуры в такой системе.
7. Описан механизм эволюционного возникновения пространственной структурированности в модельной экологической системе.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев В.В. Влияние фактора насыщения на динамику системы хищник–жертва. – Биофизика, 1973, т. 18, вып.5, с. 922–926.
2. Алексеев В.В. О применимости методов статистической механики для описания биоценозов. – Биофизика, 1975, т.20, вып.6, с. 1133–1136.
3. Алексеев В.В. Биогеноцизы – автогенераторы и триггеры. – Журн. общ. биологии, 1976, т.37, № 5, с. 738–744.
4. Алексеев В.В., Крымов И.И., Полякова М.С., Сазыкина Т.Г. Динамика и статистическая механика биогеноценозов с фиксированной массой биогенного элемента. – В кн.: Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1978, вып.2, с. 42–102.
5. Алексеев В.И., Полищук Е.М., Юзлович Г.И. Некоторые математические вопросы статистической механики биологических систем. – В кн.: Сб. тр. по агрономической физике. Л.: Гидрометеоиздат, 1969, вып. 23, с. 101–127.
6. Андронов А.А., Леонтьевич Е.А., Гордон И.И., Майер А.Г. Качественная теория динамических систем второго порядка. М.: Наука, 1966.
7. Андронов А.А., Леонтьевич Е.А., Гордон И.И., Майер А.Г. Теория бифуркаций динамических систем на плоскости. М.: Наука, 1967.
8. Апонина Е.А., Апонин Ю.М., Базыкин А.Д. Сложное поведение в вольтерровской модели сообщества две жертвы–один хищник. – В кн.: Тез. докл. стендовых сообщ. I Всесоюзн. биофиз. съезда. М., 3–8 авг. 1982, т.3, с.19.
9. Апонина Е.А., Апонин Ю.М., Базыкин А.Д. Анализ сложного динамического поведения в модели хищник–две жертвы. – В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с.163–180.
10. Арнольд В.И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М.: Наука, 1978. 304 с.
11. Базыкин А.Д. Модель динамики численности вида и проблема существования близких видов. – Журн. общ. биологии, 1969, т. 30, № 3, с. 259–264.
12. Базыкин А.Д. Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса–Ментен. – В кн.: Вопросы математической генетики. Новосибирск, 1974, с. 103–143.
13. Базыкин А.Д. Принципы системного анализа при оценке воздействия на окружающую среду. – В кн.: Природные ресурсы и окружающая среда: Достижения и перспективы. М.: 1978, вып. 5, с. 29–41.
14. Базыкин А.Д. Математическое моделирование опасных границ в экологии. – В кн.: Тез. пленар лекций и симпоз. докл. I Всесоюз. биофиз. съезда. М., 1982, с. 127.
15. Базыкин А.Д., Апонина Е.А. Модель экосистемы трех трофических уровней с учетом существования нижней критической плотности популяции продуцента. – В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, т. 4, с. 186–203.
16. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник–жертва. – В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1979, т. 2, с. 161–175.

17. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Буриев Т.И. Динамика системы хищник–жертва с учетом насыщения и конкуренции. – В кн.: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пущино, 1980, с. 6–33.
18. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Денисов Г.А., Кузнецов Ю.А. Влияние эффектов насыщения хищника и конкуренции между хищниками на динамику системы хищник–жертва. – В кн.: Динамические модели и экология популяций. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 87–103.
19. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Нельгина О.Н., Швалова Ю.Л. Нижняя критическая плотность популяции хищника и динамика системы хищник–жертва. – В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, т. 3.
20. Базыкин А.Д., Буриев Т.И. Динамика системы хищник–жертва с учетом эффектов насыщения и внутривидовой конкуренции. – В кн.: Вопросы качественной теории дифференциальных уравнений. Самарканд, СамГУ, 1980, с. 31–38.
21. Базыкин А.Д., Буриев Т.И. Модель динамики системы хищник–жертва с учетом насыщения хищника, конкуренции хищника за жертву и конкуренции жертв. – *Studia biophysica*, 1981, vol. 83, № 2, p. 123–130.
22. Базыкин А.Д., Маркман Г.С. О диссипативных структурах в экологических системах. – В кн.: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пущино, 1980, с. 135–149.
23. Базыкин А.Д., Хибник А.И. Об исследовании одной системы дифференциальных уравнений в окрестности параметрической точки  $(0, \pm i)$ . – в кн.: Всесоюз. конф. по качеств. теории дифференц. уравнений. Кишинев, 1979, с. 10–11.
24. Базыкин А.Д., Хибник А.И. О жестком режиме возбуждения автоколебаний в модели типа Вольтерра. – Биофизика, 1981, т. 26, вып. 5, с. 851–853.
25. Базыкин А.Д., Хибник А.И. Мягкое и жесткое возбуждение колебаний в системе хищник–жертва. – В кн.: Математические модели клеточных популяций: Межвуз. сб. Горький: Горьк. ун-т, 1981, с. 53–69.
26. Базыкин А.Д., Хибник А.И. Билокальная модель диссипативной структуры. – Биофизика, 1982, т. 27, вып. 1, с. 132–136.
27. Базыкин А.Д., Хибник А.И., Апопнина Е.А., Нейфельд А.А. Модель эволюционного возникновения диссипативной структуры в экологической системе. – В кн.: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пущино, 1980, с. 33–47.
28. Баутин Н.Н., Леонович Е.А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. М.: Наука, 1976.
29. Баутин Н.Н., Шильников Л.П. Поведение динамических систем вблизи границ областей устойчивости состояний равновесия и периодических движений (опасные и безопасные границы). – В кн.: Марсден Дж, Мак-Кракен М. Бифуркация рождения цикла и ее приложения. М.: Мир, 1980, Доп. I, с. 294–316.
30. Беляков Л.А. О структуре бифуркационных множеств в системах с петлей сепаратрисы седлофокуса. – В кн.: IX Междунар. конф. по нелинейным колебаниям, Киев, 1981.
31. Богданов Р.И. Приведение к орбитальной нормальной форме векторного поля на плоскости. – Функциональный анализ и его прил., 1976, т. 10, вып. 1, с. 73–74.
32. Богданов Р.И. Версальная деформация особой точки векторного поля на плоскости в случае нулевых собственных чисел. – В кн.: Тр. семинара им. Петровского. М.: МГУ, 1976, вып. 2, с. 37–65.
33. Буриев Т.И. Анализ динамики взаимодействующих популяций в стационарных и переменных внешних условиях (математические модели): Автoref. дис. . . канд. физ.-мат. наук. Пущино, 1983. 19 с.
34. Васильев В.А. Динамические диссипативные структуры. – В кн.: Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976, с. 197–210.
35. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование / Пер. с фр. под ред. Ю.М. Свирижева. М.: Наука, 1976. 286 с.
36. Гаузе Г.Ф. Математический подход

- к проблемам борьбы за существование. — Зоол. журн., 1933, т. 12, № 3, с. 170—177.
37. Гаузе Г.Ф., Витт А.А. О периодических колебаниях численности популяций. Математическая теория релаксационного взаимодействия между хищниками и жертвами и ее применение к популяции двух простейших. — Изв. АН СССР. Отд. мед., мат. и естеств. наук, 1934, № 10, с. 1551—1559.
38. Горбань А.Н., Охонин В.А., Садовский М.Г., Хлебопрос Р.Г. Простейшее уравнение математической экологии. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1982. Препр.
39. Горстко А.Б. Имитационная система "Азовское море". — Тр. ВНИРО, 1976, вып. 118, с. 48—55.
40. Денисов Г.А., Кузнецов Ю.А. Качественное исследование математической модели эксплуатации животных ресурсов. — В кн.: Математическое моделирование агробиоценотических процессов. М.: Наука, 1981, с. 152—164.
41. Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Р.А. Поплавского. М.: Наука, 1974. 456 с.
42. Жданов Ю.А., Горстко А.Б. Математическая модель рационального использования водных ресурсов Азовского бассейна. — Вод. ресурсы, 1975, № 3, с. 188—192.
43. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
44. Изразель Ю.А. Допустимая антропогенная нагрузка на окружающую природную среду. — В кн.: Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. II Сов.-амер. симпоз. Л.: Гидрометеоиздат, 1976, с. 12—20.
45. Изразель Ю.А. Концепция мониторинга состояния биосфера. — В кн.: Мониторинг состояния окружающей природной среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1977, с. 10—26.
46. Изразель Ю.А., Филиппова Л.М., Инсаров Г.Э. и др. Экологический мониторинг и регулирование состояния природной среды. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, т. 4, с. 6—19.
47. Исаев А.С., Недорезов Л.В., Хлебопрос Р.Г. "Бумеранг-эффект" в моделях отдельных популяций и элементарных биоценозов. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1979. Препр.
48. Исаев А.С., Недорезов Л.В., Хлебопрос Р.Г. Математическая модель эффекта ускользания во взаимодействии хищника и жертвы. — В кн.: Математический анализ компонентов лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979, с. 74—82.
49. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. Качественный анализ феноменологической модели динамики численности лесных насекомых. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1979. Препр.
50. Колесов Ю.С. Математические модели экологии. — В кн.: Исследование по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1979.
51. Колесов Ю.С., Швирга Д.И. Роль запаздывания в математических моделях. — Литов. мат. сб., 1979, т. 19, № 1, с. 115—128.
52. Колесов Ю.С., Швирга Д.И. Автоколебания в системах с запаздыванием. Вильнюс, 1979.
53. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. — В кн.: Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1972, вып. 25, с. 100—106.
54. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме. — Бюл. МГУ. Сер. математика и механика, 1937, т. 1, с. 1—26.
55. Лукьянов В.И. О бифуркациях динамических систем с петлей сепаратрисы "седло—узла". — Дифференц. уравнения, 1982, т. 18, № 9, с. 1493—1506.
56. Ляпунов А.А. О кибернетических вопросах биологии. — В кн.: Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1972, вып. 25, с. 5—39.
57. Ляпунов А.А., Багриновская Г.П. О методологических вопросах математической биологии. — В кн.: Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975, с. 5—18.
58. Макфедден Э. Экология животных. М.: Мир, 1965. 375 с.

59. Мальтус Т.Р. Опыт о законе народонаселения. СПб., 1895.
60. Менишуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука, 1971.
61. Мoiseев Н.Н. Математика ставит эксперимент. М.: Наука, 1979. 225 с.
62. Молчанов А.М. Критические точки биологических систем (математические модели). — В кн.: Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975, с. 142–153.
63. Молчанов А.М. Математические модели в экологии. Роль критических режимов. — В кн.: Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975, с. 133–141.
64. Молчанов А.М., Назаренко В.Г., Шатурный И.Г. Биофизика сложных систем: Математические модели. — Биофизика, 1971, т. 16, вып. 4.
65. Молчанов А.М., Базыкин А.Д. Методы системного анализа и математического моделирования в решении проблем программы "Человек и биосфера" в СССР. — В кн.: Программа "Человек и биосфера" в странах социализма. Тр. I совещ. Нац. ком. соц. стран по программе МАБ. М.: Гос. ком. по науке и технике, 1979, с. 223–226.
66. Моран П. Статистические процессы эволюционной теории. М.: Наука, 1973. 287 с.
67. Недорезов Л.В. Динамика вспышек массовых размножений лесных насекомых фитофагов (математическая модель). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1979.
68. Ноздрачева В.П. Бифуркация негрубой петли сепаратрисы. — Дифференц. уравнения, 1982, т. 18, № 9, с. 1551–1558.
69. Одум Ю. Основы экологии/Пер. с англ. под ред. Н.П. Наумова. М.: Мир, 1975. 740 с.
70. Охонин В.А. Кинетические уравнения популяций. — В кн.: Математический анализ компонентов лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1979, с. 119–131.
71. Охонин В.А., Хлебопрос Р.Г. Кинетические уравнения состояния популяций. Красноярск: Ии-т леса и древесины СО АН СССР, 1978. Препр.
72. Полищук Е.М. и др. Некоторые математические вопросы статистической механики биологических систем. — В кн.: Сб. тр. по агрономической физике. Л.: Гидрометеоиздат, 1969, вып. 23, с. 101–127.
73. Полищук Е.М. О некоторых статистических критериях стабильности многокомпонентных биоценозов. — В кн.: Сб. тр. по агрономической физике. Л.: Гидрометеоиздат, 1971, вып. 30, с. 202–211.
74. Полякова М.С., Сазыкина Т.Г. Структура и устойчивость модельного биогеоценоза из шести видов. — Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 5, с. 745–751.
75. Пых Ю.А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М.: Наука, 1983.
76. Разжевайкин В.Н. О возникновении диссипативных структур в системе типа "хищник–жертва". — В кн.: Автоволновые процессы в системах с диффузией. Горький, 1981, с. 243–249.
77. Разжевайкин В.Н. Пространственно-распределенные двухуровневые экосистемы. — В кн.: Математические методы в экологии и генетике. М.: Наука, 1981, с. 36–50.
78. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975. 343 с.
79. Свирежев Ю.М. Вито Вольтерра и современная математическая экология: Послесловие. — В кн.: Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976, с. 245–283.
80. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978.
81. Сидорин А.П. Поведение популяции с несколькими стационарными состояниями в случайной среде. — В кн.: Математические модели в экологии и генетике. М.: Наука, 1981, с. 71–74.
82. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. М.: Наука, 1979. 165 с.
83. Смит Дж.М. Модели в экологии/Пер. с англ. под ред. А.Д. Базыкина. М.: Мир, 1976. 184 с.
84. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 464 с.
85. Форрестер Дж. Динамика развития города. М.: Прогресс, 1974.

86. Фрейдлин М.И., Светлосанов В.А. О влиянии малых случайных возмущений на устойчивость состояний экологических систем. — Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 5, с. 715.
87. Хакен. Синергетика/Пер. с англ. под ред. Ю.Л. Климонтовича, С.М. Осовца. М.: Мир, 1980. 404 с.
88. Хибник А.И. Периодические решения системы дифференциальных уравнений. Алгоритмы и программы на ФОРТРАНе. — В кн.: Материалы по математическому обеспечению ЭВМ. Пущино: ОНТИ НЦБИ. 1979.
89. Шапиро А.П. Математические модели конкуренции. — В кн.: Управление и информация. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974, вып. 10, с. 5—75.
90. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983.
91. Шарковский А.Н. Существование циклов непрерывного преобразования прямой в себя. — Укр. мат. журн., 1964, т. 16, № 1, с. 61—65.
92. Шильников Л.П. О некоторых случаях рождения периодических движений из особых траекторий. — Мат. сб., 1963, т. 61, с. 443—446.
93. Шильников Л.П. Об одном случае существования счетного множества периодических движений. — ДАН СССР, 1965, т. 160, № 3, с. 558—561.
94. Шильников Л.П. К вопросу о структуре расширенной окрестности грубого состояния равновесия типа седло-фокус. — Мат. сб., 1970, т. 81, № 1, с. 92—103.
95. Шильников Л.П. Теория бифуркаций и модель Лоренца. — В кн.: Марсден Дж., Мак-Кракен М. Бифуркация рождения цикла и ее приложения. М.: Мир, 1980 Доп. II, с. 317—336.
96. Шкловский И.С. Вселенная. Жизнь. Разум. М.: Наука, 1965. 284 с.
97. Экологические системы: Адаптивная оценка и управление/К.С. Холлинг, А.Д. Базыкин, П. Бруннелл, У.К. Кларк и др.; Под ред. К.С. Холлинга; Пер. с англ. под ред. А.Д. Базыкина. М.: Мир, 1981. 397 с.
98. Эман Т.И. О некоторых математических моделях биогеоценозов. — В кн.: Проблемы кибернетики, 1966, вып. 16, с. 19—202.
99. Adaptive environmental assessment and management/Ed. C.S. Holling. Wiley-Intersci., 1978. 377 p.
100. Albrecht F., Gatzke H., Haddad A., Wax N. The dynamics of two interacting populations. — J. Math. Anal. and Appl., 1974, vol. 46, N 3, p. 658—670.
101. Albrecht F., Gatzke H., Wax N. Stable limit cycles in prey-predator populations. — Science, 1973, vol. 181, N 4104, p. 1073—1074.
102. Allee W.C., Emerson A.E., Park O. et al. Principles of animal ecology. Philadelphia: W.B. Saunders Co, 1949.
103. Arendo et al. Occurrence of strange attractor in three dimensional Volterra equations. — Phys. Lett. A, 1980, vol. 79, N 4, p. 259—263.
104. Bazykin A.D. Structural and dynamic stability of model predator-prey systems. Laxenburg, 1976. 44 p. (Intern. Inst. Appl. Syst. Anal.; RM-76-8).
105. Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Denisov G.A., Kuznetsov Yu.A. The influence of predator saturation effect and competition among predators on predator-prey system dynamics. — Ecol. Modell., 1981, vol. 14, p. 30—57.
106. Bazykin A.D., Khibnik A.I., Aponina E.A. A model of evolutionary appearance of dissipative structure in ecosystems. — J. Math. Biol., 1983, vol. 18, p. 13—23.
107. Caswell H. A simulation study of the time-lag population model. — J. Theor. Biol., 1972, vol. 34, p. 419—439.
108. Cramer N.F., May R.M. Interspecific competition, predation and species diversity: A comment. — J. Theor. Biol., 1972, vol. 34, p. 289—293.
109. Cohen D.S., Murray J.D. A generalized diffusion model for growth and dispersal in a population. — J. Math. Biol., 1981, vol. 12, p. 237—249.
110. Dubois D.M. A model of patchiness for prey-predator plankton population. — Ecol. Modell., 1975, vol. 1, p. 67—80.
111. Fife P.C. Pattern formation in reacting and diffusing systems. — J. Chem. Phys., 1976, vol. 64, p. 554—564.
112. Fife P.C. Mathematical aspects of reacting and diffusing systems. — Lect. Notes Biomath., N.Y., 1979.
113. Forrester H.V., Mora P.M., Amiot L.W. Doomsday: Friday, 13, November, A.D. 2026. — Science, 1960, vol. 132, p. 1291—1295.
114. Forrester J. Principles of system.

- Cambridge (Mass.): Wright-Allen press, 1971.
115. *Freedman H.J.* Stability analysis of a predator-prey system with mutual interference and density dependent death rates. — *Bull. Math. Biol.*, 1979, vol. 41, p. 67–78.
116. *Fujii K.* Complexity-stability relationship of two prey-one predator species system model: Local and global stability. — *J. Theor. Biol.*, 1979, vol. 69, p. 613–623.
117. *Garfinkel G., Richard S.* — *Ecology*, 1964, vol. 45, N 3, p. 502–507.
118. *Gause G.F.* The struggle for existence. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934.
119. *Gilpin M.E.* Enriched predator-prey systems: Theoretical stability. — *Science*, 1972, vol. 177, p. 902–904.
120. *Gilpin M.E.* Spiral chaos in a predator-prey model. — *Amer. Natur.*, 1979, vol. 113, N 2, p. 306–308.
121. *Hastings A.* Multiple limit cycles in a predator-prey models. — *J. Math. Biol.*, 1981, vol. 11, p. 51–63.
122. *Hirata H.* A model of hierarchical ecosystems with migration. — *Bull. Math. Biol.*, 1980, vol. 42, N 1, p. 119–130.
123. *Holling C.S.* The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation. — *Mem. Entomol. Soc. Canada*, 1965, vol. 45, p. 1–60.
124. *Holling C.S.* Resilience and stability of ecological systems. — *Annu. Rev. Ecol. and Syst.*, 1973, vol. 4, p. 1–23.
125. *Hsu S.B.* On the global stability of a predator-prey system. — *Math. Biosci.*, 1978, vol. 39, N 1/2, p. 1–10.
126. *Hsu S.B.* Competing predators. — *J. Appl. Math.*, 1978, vol. 35, N 4.
127. *Hsu S.B.* Predator mediated coexistence and extinction. — *Math. Biosci.*, 1981, vol. 54, p. 231–248.
128. *Hsu S.B., Hubbel S.P., Waltman P.* Contribution to the theory of competing predators. — *Ecol. Monogr.*, 1978, vol. 48, p. 337–349.
129. *Huberian C.* Qualitative behavior of fishery system. — *Math. Biosci.*, 1978, vol. 42, N 1/2, p. 1–14.
130. *Hutchinson G.E.* Circular causal systems in ecology. — *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1948, vol. 50, p. 221–246.
131. *Kasarinoff N., Deiesch P. van der* A model of predator-prey system with functional response. — *Math. Biosci.*, 1978, vol. 39, p. 124–134.
132. *Kerner E.H.* A statistical mechanics of interacting biological species. — *Bull. Math. Biophys.*, 1957, vol. 19, p. 121–146.
133. *Kerner E.N.* Further consideration on the statistical mechanics of biological associations. — *Bull. Math. Biophys.*, 1955, vol. 21, p. 217–255.
134. *Koch A.L.* Competitive coexistence of two predators utilizing the same prey under constant environmental conditions. — *J. Theor. Biol.*, 1974, vol. 44, p. 373–386.
135. *Kolmogoroff A.* Sulla teoria di Volterra della lotta per l'essistenza. — *G. Inst. Ital. degli attuari*, 1936, a, VII, N 1, p. 74–80.
136. *Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics. — *Biometrika*, 1945, vol. 33, N 3, p. 183–212.
137. *Leslie P.H.* Some further notes of the use of matrices in population mathematics. — *Biometrika*, 1948, vol. 35, p. 213–245.
138. *Levin S.A.* Non-uniform stable solutions to reaction-diffusion equations: Applications to ecological pattern formation. — In: *Proc. Intern. sympos. on synergetics*, 1980.
139. *Levin S.A., Segal S.A.* An hypothesis to explain the origin of planktonic patchiness. — *Nature*, 1976, vol. 259, p. 659.
140. *Lotka A.J.* Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 460 p.
141. *Lotka A.J.* Elements of mathematical biology. N.Y., 1956.
142. *Malthus T.R.* An essay of the principle of population. L., 1798.
143. *Masayasu M.* Asymptotic behaviors of parabolic system related to a plankton prey and predator model. — *SIAM J. Appl. Math.*, 1979, vol. 37, N 3, p. 499–512.
144. *May R.M.* Limit cycles in predator-prey communities. — *Science*, 1972, vol. 177, p. 900–902.
145. *May R.M.* Comment to Albrecht's et al. paper. — *Science*, 1973, vol. 181, N 4104, p. 1074.
146. *May R.M.* Stability and complexity in model ecosystems. Princeton: Univ. press, 1974.
147. *May R.M.* Biological populations obeying difference equations: Stable points, stable cycles and chaos. —

- J. Theor. Biol., 1975, vol. 51, p. 511–524.
148. *Maynard Smith J.* Models in ecology. Cambridge: Univ. press, 1974.
149. *Mimura M., Murray I.D.* On a diffusive predator-prey model which exhibits patchiness. — J. Theor. Biol., 1978, vol. 75, p. 249–252.
150. *Monod J.* Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes, Paris: Hermann, 1942.
151. *Nicholson A.I.* An outline of the dynamics of animal populations. — Austral. J. Zool., 1954, vol. 2, p. 9–65.
152. *Paine R.T.* Food web complexity and species diversity. — Amer. Natur., 1966, vol. 100, p. 65–75.
153. *Parish J.D., Sails S.B.* Interspecific competition: Predator and species diversity. — J. Theor. Biol., 1970, vol. 27, p. 207–220.
154. *Pearl R.* The growth of populations. — Quart. Rev. Biol., 1927, vol. 2, p. 532.
155. *Pearl R.* The biology of population growth. N.Y., 1930.
156. *Ricker W.E.* Stock and recruitment. — J. Fish. Res. Board Canada, 1954, vol. 11, p. 559–663.
157. *Rosenzweig M.L.* Evolution of the predator isocline. — Evolution, 1973, vol. 27, N 1, p. 84–94.
158. *Rosenzweig M.L., MacArthur R.H.* Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. — Amer. Natur., 1963, vol. 97, N 893, p. 209–223.
159. *Rössler.* Different types of chaos in two simple differential equations. — Ztschr. Naturforsch. B, 1976, Bd. 31, S. 1664–1670.
160. *Segal L.A., Jackson J.* Dissipative structure: An explanation and an ecological example. — J. Theor. Biol., 1972, vol. 37, p. 545–559.
161. *Segal L.A., Levin S.A.* Application of nonlinear stability theory to studies of the effects of diffusion on predator-prey interactions. — Proc. AJP Conf., 1973, vol. 27, p. 123–152.
162. *Shimazu Y., Sugiyama K., Kojima T., Tomida E.* Some problems in ecology oriented environmentology. II. Terrestrial environmentology. — J. Earth Sci. Nagoya Univ., 1972, vol. 20, p. 31–89.
163. *Smith H.L.* The interaction of steady-state and Hopf bifurcations in a two predator-one prey competition model. — SIAM J. Appl. Math., 1982, vol. 42, N 1, p. 27–43.
164. *Steel J.H.* Spatial heterogeneity and population stability. — Nature, 1974, vol. 83, p. 83.
165. *Steel J.H.* Stability of plankton ecosystems. — In: Ecological stability. L., 1974, p. 179–191.
166. *Takahashi F.* Reproduction curve with two equilibrium points: A consideration on the fluctuation of insect population. — Res. Pop. Ecol., 1964, vol. 6, N 1, p. 28–36.
167. *Turing A.M.* The chemical basis of morphogenesis. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1952, vol. 237, p. 37–72.
168. *Vance R.R.* Predation and resource partitioning in one predator-two prey model communities. — Amer. Natur., 1978, vol. 119, p. 797–813.
169. *Verhulst P.F.* Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. — Corr. math. et phys., 1838, vol. 10, p. 113–121.
170. *Volterra V.* Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. — Mem. Accad. naz. Lincei. Ser. 6, 1926, vol. 2, p. 31–113.
171. *Volterra V.* Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. P.: Gauthiers-Villars, 1931.
172. *Wangersky P.I., Cunningham W.J.* Time lag in prey-predator population models. — Ecology, 1957, vol. 3 p. 136–139.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	3
Г л а в а 1	
Краткий очерк идей и методов математической биофизики экологических сообществ . . . . .	8
Г л а в а 2	
Динамика численности изолированной популяции . . . . .	14
2.1. Свободная популяция . . . . .	14
2.2. Популяция, ограниченная внешними ресурсами . . . . .	18
2.3. Популяция, подверженная промыслу . . . . .	21
Г л а в а 3	
Отношения хищник–жертва . . . . .	23
3.1. Модель Вольтерра и ее модификации.	
Постановка задачи . . . . .	24
3.2. Элементарные факторы внутри- и межпопуляционных отношений	27
3.2.1. Выедание жертвы хищником . . . . .	27
3.2.2. Размножение и смертность хищника . . . . .	31
3.2.3. Перечень элементарных факторов . . . . .	31
3.3. Однофакторные модификации модели Вольтерра . . . . .	32
3.3.1. Нелинейность размножения, конкуренция и смертность жертвы . . . . .	32
3.3.2. Насыщение хищника (второй тип трофической функции) . . . . .	34
3.3.3. Нелинейный характер выедания хищником жертвы при малых плотностях популяции жертвы . . . . .	35
3.3.4. Конкуренция хищника за жертву и за отличные от жертвы ресурсы . . . . .	36
3.3.5. Нелинейность размножения хищника при малой плотности популяции . . . . .	37
3.3.6. Классификация элементарных факторов . . . . .	37
3.4. Двухфакторные модификации системы Вольтерра . . . . .	38
3.4.1. Конкуренция жертв и насыщение хищника . . . . .	39
3.4.2. Конкуренция жертв и нелинейность размножения популяции жертв при малых плотностях популяции . . . . .	41
3.4.3. Нелинейность выедания хищником жертвы при малой плотности популяции жертвы и насыщение хищника (третий тип трофической функции) . . . . .	44
3.4.4. Конкуренция хищника за отличные от жертвы ресурсы и насыщение хищника . . . . .	46
3.4.5. Конкуренция хищника за жертву и насыщение хищника . . . . .	53
3.4.6. Нелинейность размножения хищника и конкуренция жертв . . . . .	58
3.4.7. Остальные двухфакторные модификации . . . . .	72
3.4.8. Нижняя критическая плотность жертвы . . . . .	72

<b>3.5. Трехфакторные модификации системы Вольтерра . . . . .</b>	<b>75</b>
3.5.1. Насыщение хищника, нелинейность выедания им жертв (третий тип трофической функции хищника) и конкуренция жертв . . . . .	75
3.5.2. Насыщение хищника, конкуренция хищника за отличные от жертвы ресурсы и конкуренция жертв . . . . .	76
3.5.3. Насыщение хищника, конкуренция хищника за жертву и конкуренция жертв . . . . .	90
3.5.4. Конкуренция жертв и конкуренция хищника за отличные от жертвы ресурсы при третьем типе трофической функции хищника . . . . .	94
3.5.5. Нижняя критическая плотность жертвы и конкуренция жертв	95
<b>Г л а в а 4</b>	
<b>Конкуренция и симбиоз . . . . .</b>	<b>99</b>
4.1. Конкуренция . . . . .	99
4.1.1. "Логистические" популяции . . . . .	99
4.1.2. Одна из популяций обладает нижней критической численностью .	101
4.1.3. Обе популяции обладают нижней критической численностью .	104
4.2. Симбиоз . . . . .	106
4.2.1. Протокооперация . . . . .	106
4.2.2. Мутуализм . . . . .	110
<b>Г л а в а 5</b>	
<b>Локальные системы трех популяций . . . . .</b>	<b>111</b>
5.1. Классификация трофических структур . . . . .	112
5.2. Сообщества без конкуренции . . . . .	117
5.2.1. Система один хищник–две жертвы и одна жертва–два хищника	117
5.2.2. Система трех трофических уровней . . . . .	119
5.2.3. Ячейка трофической сети . . . . .	120
5.3. Конкуренция продуцентов в сообществе трех популяций, связанных трофическими отношениями . . . . .	124
5.3.1. Сообщество трех трофических уровней . . . . .	124
5.3.2. Сообщество два хищника–жертва . . . . .	125
5.3.3. Ячейка трофической сети . . . . .	127
5.3.4. Сообщество две жертвы–хищник . . . . .	131
5.4. Нижняя критическая плотность популяции продуцента в системе трех трофических уровней . . . . .	148
<b>Г л а в а 6</b>	
<b>Диссипативные структуры в системе хищник–жертва . . . . .</b>	<b>155</b>
6.1. Билокальная система . . . . .	156
6.2. Кольцевой ареал . . . . .	162
6.3. Эволюционное возникновение диссипативной структуры . . . . .	165
<b>Выводы . . . . .</b>	<b>172</b>
<b>Литература . . . . .</b>	<b>173</b>