

УДК 577.95

Ю. М. Свирижев

## Нелинейные колебания в математической экологии

В популяционной динамике и экологии можно отметить, что наблюдения за реальными популяциями, сообществами и экосистемами показывают, что гладкие монотонные кривые, описывающие, например, динамику численностей различных популяций, встречаются в природе крайне редко. Обычно мы видим циклическую динамику, либо нерегулярные хаотические

колебания численности. Конечно, самое простое объяснение — это объяснение, связывающее колебания численности с регулярными или случайными колебаниями внешней среды. И хотя во многих случаях это объяснение было правильным, но далеко не всегда подобная гипотеза могла объяснить наблюдавшиеся явления. Сторонники этой гипотезы находили связи между колебаниями численности и циклическими процессами все более и более глобального масштаба. В популяционной динамике появились 11-летние солнечные циклы, чем доказывалось непосредственное влияние колебаний солнечной активности на всевозможные популяции (от бактерий до человека), лунные 9-, 6-летние циклы — для зайца-беляка в Канаде, таинственные 8-летние циклы — для насекомых — вредителей леса и др.

Однако только после классической работы Вито Вольтерра о колебаниях в системе «хищник—жертва» [1] в экологии появилось ясное понимание того, что для объяснения колебаний численности зачастую не нужно использовать внешние факторы и что колебания могут быть присущи самой системе в постоянной среде.

1. Система «хищник — жертва» и проблема возникновения колебаний в экосистемах. Вольтерровская модель «хищник—жертва» является классическим примером возникновения нелинейных колебаний в экологической системе. Она описывается системой вида

$$dx/dt = \alpha x - V(x)y, \quad dy/dt = kV(x)y - my. \quad (1)$$

Здесь  $x(t)$  и  $y(t)$  — численности популяций «жертвы» и «хищника» соответственно,  $\alpha$  — коэффициент естественного прироста жертв,  $m$  — коэффициент естественной смертности хищника,  $V(x)$  — так называемая трофическая функция, описывающая удельную скорость потребления жертвы,  $k$  — КПД переработки биомассы жертв в биомассу хищников.

Строго говоря, В. Вольтерра рассматривал случай линейной трофической функции  $V = \gamma x$ . Он показал, что (1) имеет семейство периодических решений, амплитуды и период которых зависят от начальных условий (так называемые вольтерровские овалы). Однако «негрубость» циклов и нереальность трофической функции вызвала суровую «экологическую» критику этой модели, поэтому дальнейшее усложнение классической модели шло по пути а priori заданного условия: модель должна иметь предельный цикл.

Такому условию удовлетворяет модель Колмогорова [2]:

$$dx/dt = \alpha(x)x - V(x)y, \quad dy/dt = P(x)y. \quad (2)$$

Здесь  $\alpha'_x < 0$ ,  $\alpha(0) > 0 > \alpha(\infty)$ , т. е. в отсутствие хищников коэффициент естественного прироста жертв убывает с возрастанием их численности;  $P'_x > 0$ ,  $P(0) < 0 < P(\infty)$ , т. е. с ростом численности жертв (пищи) скорость прироста хищников возрастает. И наконец, трофическая функция  $V(x)$ , т. е. скорость потребления жертвы хищников, удовлетворяет следующим условиям:  $V(0) = 0$ ,  $V(x) > 0$  при  $x > 0$ . А. Н. Колмогоров показал, что при определенных ограничениях на эти функции и их производные система (2) имеет устойчивый предельный цикл.

Однако в этой модели есть одно существенное допущение: поскольку  $\alpha'_x < 0$  и  $\alpha(\bar{x}) = 0$  при  $\bar{x} < \infty$ , то это означает, что популяция жертв сама регулирует свою численность даже в отсутствие хищников. К сожалению, подобная формулировка сразу перечеркивает очень важную проблему, вокруг которой в последнее время ведется много споров: может ли (и при каких условиях) хищник регулировать популяцию жертвы? А если жертва сама себя регулирует, то вопрос становится бессмысленным.

Поэтому более интересно исследовать в каком-то смысле вырожденную задачу при  $\alpha = \text{const}$ . Оказывается, что и в этом случае при определенном типе трофической функции в системе «хищник — жертва» возникает предельный цикл, причем возникновение это происходит по «жесткому» типу; но прежде несколько слов о типах трофических функций.

Канадский биолог Холлинг [3] в своих изящных экспериментах показал, что во многих случаях хищничества трофическую функцию можно отнести к одному из двух классов (рис. 1). Первый класс (рис. 1, а) характерен для беспозвоночных хищников и некоторых видов хищных рыб, а второй (рис. 1, б) — для позвоночных, т. е. для хищников, проявляющих достаточно сложное поведение (например, способность к обучению).

Пусть  $(x^*, y^*)$  — нетривиальное равновесие системы (1) функцией  $v$   $V(x)$ , приводящей к одному из двух классов, и величина  $w(x) = [V(x) \times$

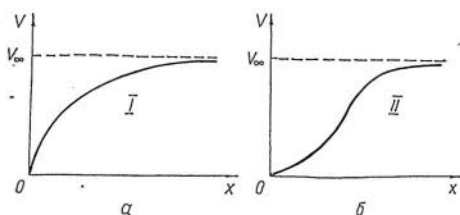
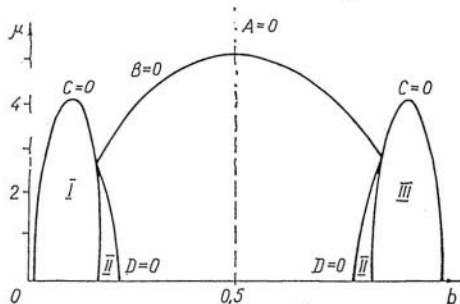


Рис. 1. Типы трофических функций в системе «хищник — жертва».

Рис. 2. Область различных типов динамики системы «хищник — жертва».



$\times x^*/V(x^*)x]$  незначительно отличается от единицы для всех  $x$  из окрестности  $x^*$ . Обозначим через  $S_c$  область, ограниченную вольтерровским овалом с константой  $c$ :  $e^{\alpha+m} + \Delta < c < \infty$ . Рассмотрим интеграл

$$\Psi = \iint_{S_c} [V(x)/x]_x dx dy.$$

Тогда, если существует такое  $c^*$ , что  $\Psi(c^*)=0$ ,  $\Psi'_c(c^*) \neq 0$ , то существуют  $\mu$ ,  $\Delta > 0$  такие, что

а) для любого  $\varepsilon < \Delta$  ( $\varepsilon \sim \max_x |\omega(x) - 1|$ ) система (1) имеет в  $\mu$ -окрестности вольтерровского овала с  $c^*$  предельный цикл, стягивающийся к этой кривой при  $\varepsilon \rightarrow 0$ ;

б) этот цикл устойчив при  $\Psi'_c(c^*) > 0$  и неустойчив при  $\Psi'_c(c^*) < 0$ .

Отсюда сразу следует, что возникновение предельного цикла в системе (1) возможно только при трофической функции второго типа [4].

Переходя в (1) к переменным  $\xi = \ln(x/x^*)$ ,  $\eta = \ln(y/y^*)$ ,  $\tau = \alpha t$ , получаем

$$d\xi/d\tau = 1 - \omega(\xi)e^\eta, \quad d\eta/d\tau = \mu [\omega(\xi)e^\xi - 1], \quad \mu = m/\alpha. \quad (3)$$

Пусть  $\omega(\xi) = 1 + \varepsilon\varphi(\xi)$ , где  $\varepsilon$  — малый параметр. Если теперь предположить, что предельный цикл лежит в достаточно малой окрестности  $\{x^*, y^*\}$ , то вольтерровский овал может быть заменен эллипсом  $H = \mu\xi^2/2 + \eta^2/2 = \text{const}$ . Тогда вместо (3) можно рассматривать систему

$$d\xi/d\tau = -\eta - \varepsilon\varphi(\xi)e^\eta, \quad d\eta/d\tau = \mu\xi + \varepsilon\delta\varphi(\xi)e^\xi. \quad (4)$$

Применение метода Крылова — Боголюбова к этой системе дало следующие результаты [4, 5]. Введем обозначения:  $A = \varphi'$ ;  $B = \frac{1}{8}(\mu\varphi' + \varphi'')$ ;  $C = \frac{1}{192}(\mu^2\varphi' + 2\mu\varphi''' + \varphi^{(IV)})$ ;  $D = B^2 - 4AC$ ; производные вычисляются в точке  $\xi = 0$ .

В зависимости от знаков  $A, B, C, D$  получим различные варианты динамики системы ( $r^*$  — амплитуда предельного цикла):

1)  $r^* = 0$  — устойчивое равновесие:  $A, B, C > 0$ , или  $A, C > 0, B, D < 0$ ; предельных циклов нет;

2)  $r^* = 0$  — устойчивое равновесие, неустойчивый предельный цикл с амплитудой  $r = r_2^*$ ;  $A > 0, B > 0, C < 0$ , либо  $A > 0, B < 0, C < 0$ ;

3)  $r^* = 0$  — устойчивое равновесие,  $r = r_2^*$  — неустойчивый предельный цикл,  $r = r_1^*$  — устойчивый цикл ( $r_1^* > r_2^*$ );  $A > 0, B < 0, C > 0, D > 0$ ;

4)  $r^* = 0$  — неустойчивое равновесие;  $A, B, C < 0$ , или  $A < 0, B > 0, C < 0, D < 0$ , предельных циклов нет;

5)  $r^* = 0$  — неустойчивое равновесие,  $r = r_1^*$  — устойчивый предельный цикл с самовозбуждением из нуля  $A < 0, B > 0, C > 0$ , либо  $A < 0, B < 0, C > 0$ ;

6)  $r^* = 0$  — неустойчивое равновесие,  $r = r_1^*$  — устойчивый предельный цикл с самовозбуждением,  $r = r_2^* > r_1^*$  — неустойчивый цикл:  $A < 0, B > 0, C < 0, D > 0$ .

Таким образом, вид трофической функции  $V$  задает соотношение между производными  $\phi', \phi'', \phi^V$ , которое, в свою очередь, определяет знаки  $A, B, C, D$  и, тем самым, поведение системы в окрестности равновесия.

Если использовать достаточно простую параметризацию функции:  $V = V_\infty x^2 / (K + \alpha x + x^2)$ ,  $\sigma^2 \ll K$ , то эту классификацию можно изобразить

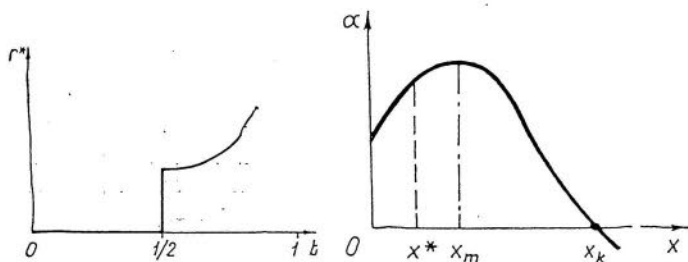


Рис. 3. Зависимость амплитуды цикла от параметра  $b = m/kV_\infty$ .

Рис. 4. Мальтузианская функция популяций типа Олли.

графически, в плоскости параметров  $\mu, b = m/kV_\infty$  (рис. 2). При  $b < 1/2$   $r^* = 0$  соответствует устойчивой стационарной точке и, кроме того, в области I существует неустойчивый предельный цикл, в области II — внешний по отношению к нему устойчивый цикл. Справа от критического значения  $b = 1/2$   $r^* = 0$  — неустойчивое равновесие.

При этом возможно появление устойчивого предельного цикла (область III) и содержащего его неустойчивого цикла (область IV). Заметим, что в системе два предельных цикла возможны лишь при  $\mu < 17/7$  в узком диапазоне изменения параметра  $b$ . В свою очередь, один предельный цикл возможен при  $\mu \leq 4$  в несколько более широком интервале значений  $b$ . Поскольку  $\mu = m/\alpha$ , то предельный цикл в системе может возникать лишь при сравнительно небольших по отношению к продуктивности жертвы смертностях хищника —  $\mu \leq 4\alpha$ , а два предельных цикла — при еще меньших:

$$m < 2 \frac{3}{7} \alpha.$$

Предположим, что при  $b < 1/2$  система находится в равновесии ( $r^* = 0$ ). Будем медленно (по сравнению с длительностью переходных режимов) увеличивать  $b$ , так что при переходе к новому значению параметра система успевала бы выйти на новый стационарный режим. Вплоть до достижения критического значения  $b = 1/2$  система находится в покое, но при переходе через это значение равновесие  $r^* = 0$  теряет устойчивость, и в системе сразу возникают колебания с конечной амплитудой (рис. 3). Это классическая ситуация «жесткого самовозбуждения» в теории нелинейных колебаний или «катастрофы» в теории катастроф.

И наконец, еще один пример возникновения колебаний в системе «хищник — жертва». Пусть трофическая функция — вольтерровская, а мальтузианская функция  $\alpha(x)$  принадлежит так называемому классу Олли, т. е. немонотонна (рис. 4). Система (1) с  $V(x) = \beta x$  имеет нетривиальное рав-

новесие  $x^* = m/k\beta$ ,  $y^* = \alpha(x^*)/\beta$ . Если теперь рассматривать  $\beta$  как бифуркационный параметр, а  $\beta_m = m/kx_m$  как его бифуркационное значение, то в малой окрестности  $\beta_m$ , определяемой неравенством  $\beta^2 > \frac{m}{4k^2} \frac{[\alpha'(x^*)]^2}{\alpha(x^*)}$ ,

имеем типичную ситуацию бифуркации Андронова — Хопфа. Применяя стандартную технику, получаем:

а) для  $\alpha''(x_m)x_m < -2\alpha''(x_m)$  и при  $\beta > \beta_m$  в окрестности  $\{x^*, y^*\}$  возникает устойчивый предельный цикл;

б) для  $\alpha''(x_m)x_m > -2\alpha''(x_m)$  и при  $\beta < \beta_0$  в окрестности  $\{x^*, y^*\}$  возникает неустойчивый предельный цикл. Так как траектории (1) в этом случае ограничены и точка  $\{x_h, 0\}$  — седло ( $\alpha(x_h) = 0$ ), этот неустойчивый цикл обязательно должен быть окружен устойчивым. Вопрос о существовании третьего, четвертого и т. д. циклов остается открытым. В заключение замечим, что здесь мы имеем типичную ситуацию «мягкого самовозбуждения» колебаний.

2. Система «хищник — жертва» в случайной среде. Перейдем к изучению динамики системы «хищник — жертва» в случайной среде [5]. В качестве модели случайной среды будем рассматривать  $\delta$ -коррелированные белые шумы постоянной интенсивности. Соответствующая стохастическая система для амплитуды и фазы имеет вид

$$dr/d\tau = -\frac{\epsilon r}{2}(A + Br^2 + Cr^4) + \sigma_1 n_1, \quad (5)$$

$$d\psi/d\tau = \sqrt{\mu} + \frac{\epsilon}{2}(A + Br^2 + Cr^4) + \sigma_2 n_2,$$

где  $n_1, n_2$  — случайные возмущения. Получение замкнутой системы для моментов или решение уравнений Колмогорова в общем виде невозможно. Однако для стационарной функции плотности переходной вероятности трудно получить явное выражение

$$P_0(r) = Er \exp \left\{ -\frac{r^2}{\sigma_1^2} \left( A + \frac{B}{2} r^2 + \frac{C}{3} r^4 \right) \right\}, \quad (6)$$

$E$  — нормировочная константа. Экстремумы функции  $P_0(r)$  определяют наиболее и наименее вероятные значения амплитуды колебаний  $r_m$  в системе. Легко показать, что в зависимости от значений параметров эта функция имеет либо один максимум, либо два максимума и один минимум. Заметим, что наиболее вероятные значения амплитуды колебаний лежат в окрестностях устойчивого равновесия и устойчивого цикла, а наименее вероятные — в окрестности неустойчивого цикла.

Этот анализ позволяет выделить следующие четыре варианта поведения системы в случайной среде на больших интервалах времени.

1. Уход траекторий системы из окрестности равновесия, т. е. потеря устойчивости. При этом уход может быть быстрым, если в этой окрестности нет устойчивого цикла ( $A < 0, C < 0$ ), либо медленным, если есть устойчивый внутренний и неустойчивый внешний предельные циклы ( $A < 0, B < 0, C < 0, D < 0$ ). Тогда система может некоторое время провести в окрестности устойчивого цикла.

2. Диффузия траекторий вокруг устойчивого равновесия имеет место при отсутствии предельных циклов. Наиболее вероятное значение амплитуды случайных колебаний лежит в окрестности устойчивой точки ( $A > 0, B > 0, C > 0$ ).

3. Размывание устойчивого предельного цикла имеет место, если равновесное положение неустойчиво ( $A < 0, C > 0$ ). При этом стационарное распределение унимодально и максимум его лежит правее амплитуды предельного цикла.

4. Диффузия траекторий с наиболее вероятными значениями амплитуды случайных колебаний — в окрестности устойчивого равновесия и внешнего

устойчивого предельного цикла ( $A > 0, B < 0, C > 0, D > 0$ ) и интенсивность возмущений достаточно мала. Возможны и другие экологические интерпретации, но мы их здесь рассматривать не будем.

### 3. Циклы и хаос в более сложных сообществах. Трофические цепи.

Рассмотрим естественное обобщение системы «хищник — жертва» — так называемые трофические цепи [4]. Трофическими цепями называются сообщества, динамика которых описывается уравнениями

$$\begin{aligned} dN_0/dt &= Q - V_0(N_0)N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \\ dN_i/dt &= k_i V_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1} - m_i N_i, \\ N_{n+1} &\equiv 0, \quad i = \overline{1, n}. \end{aligned} \quad (7)$$

Здесь  $V_i(N_i)$  — трофические функции, либо линейные вольтерровские, либо принадлежащие к одному из двух упомянутых выше классов,  $N_0$  — ко-

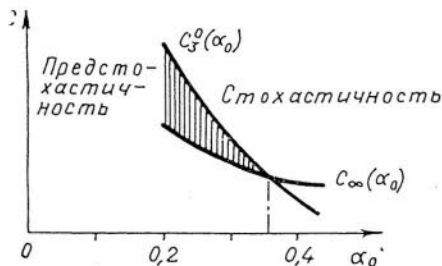


Рис. 5. Область существования различных динамических режимов для замкнутой трофической цепи.

личество ресурса (свет, биогенные элементы),  $Q$  — скорость его поступления в систему;  $k_i \leq 1$  — КПД переработки биомассы  $i$ -го вида в биомассу  $(i+1)$ -го,  $m_i$  — коэффициенты естественной смертности,  $a_i \leq 1$  — коэффициенты замыкания биологического круговорота.

Анализ этой системы показал, что она обладает очень богатым набором териодических решений [6, 7]. Интересно, что при вольтерровских трофических функциях циклы появляются только в так называемых замкнутых трофических цепях, когда  $Q = 0, k_i = a_i = 1, i = \overline{1, n}$ , и система (7) имеет интеграл  $C = \sum_{i=0}^n N_i = \text{const}$ , выражающий закон сохранения вещества.

Но циклы могут возникнуть только при  $n \geq 4$ , т. е. только в достаточно сложном вольтерровском сообществе. Если же трофические функции не вольтерровские, более реалистические, то колебания возникают и в цепях меньшей длины, не обязательно замкнутых.

В последнее время появилось много работ, посвященных отысканию сложного динамического квазистохастического поведения в системах обыкновенных дифференциальных уравнений, — так называемым странным аттракторам. Оказывается, что такое поведение не является экзотикой для моделей даже достаточно простых экосистем типа замкнутых трофических цепей [8].

Рассмотрим систему (7) для  $n = 3$  и при  $Q = 0, k_i = a_i = 1, V_0 = \alpha_0 N_0, V_i = aN_i/(1 + bN_i), i = 1, 2, 3$ . Можно показать аналитически, что для достаточно больших  $\alpha_0$  в системе возникает устойчивый предельный цикл (как результат бифуркации Андронова—Хопфа). Затем система исследовалась численно для  $m_1 = 0,1; m_2 = m_3 = 0,2; a = b = 0,2$  и для различных значений параметров  $C = \sum_{i=0}^3 N_i$  и  $\alpha_0$  ( $0,2 < \alpha_0 < 0,38$ ). Система

Развивалась следующим образом: при  $G = G_1^0 = G^0(\alpha_0)$  в результате бифуркации Андронова—Хопфа рождается устойчивый предельный цикл  $\gamma_1 =$

$= \gamma_1(G)$ ; при  $G = G_2^0$  рождаются два цикла—устойчивый  $\gamma_2$  и неустойчивый  $\gamma_3$  (т. е. при  $G \rightarrow G_2^0$  они сливаются через  $+1$ ); при  $G = G_3^0$  циклы  $\gamma_1$  и  $\gamma_3$  сливаются и исчезают. Следовательно, в точках  $G_1, G_2, G_3, \dots$  происходят бифуркации удвоения, т. е. при  $G = G_1$  цикл  $\gamma_2$  теряет устойчивость, его мультипликатор переходит через  $-1$  и около него рождается устойчивый цикл удвоенного периода, с которым при  $G = G_2$  происходит такая же бифуркация и т. д., когда  $G_n \rightarrow G_\infty = G_\infty(\alpha_0)$ . При  $\alpha_0 = 0,34$  получены следующие значения этих параметров:  $G_1^0 = 9,447$ ;  $G_2^0 = 30,55$ ;  $G_3^0 = 36,251$ ;  $G_4 = 33,04$ ;  $G_5 = 34,835$ ;  $G_6 = 35,41$ ;  $G_7 = 35,541$ ; ... ;  $G_\infty \simeq 35,58$ . Вычисленная по значениям  $G_3, G_4, G_5$  константа Фейгенбаума  $k \simeq \frac{G_4 - G_3}{G_5 - G_4} = 4,5 + \beta$ ,  $0 < \beta < 0,1$  довольно близка к теоретической  $k = \lim \frac{G_n - G_{n-1}}{G_{n+1} - G_n} \simeq 4,66$ .

Рассмотрев график функций  $G_\infty(\alpha_0)$  и  $G_\infty^0(\alpha_0)$ , мы обнаружим следующую картину (рис. 5): в заштрихованной области существует так называемый режим предтурбулентности (предстохастичности), когда имеется странный аттрактор, родившийся в результате бесконечной цепочки удвоений, и устойчивый предельный цикл. Полная стохастичность наступает при  $G > G_3^0$ , т. е. когда устойчивый цикл исчезает. Заметим, что предстохастичность наблюдалась ранее в классической системе Лоренца, но там странный аттрактор рождался не в результате бифуркационного удвоения. Все это указывает на возможность возникновения даже в простых экологических системах странных аттракторов различных типов.

1. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976. — 288 с.
2. *Колмогоров А. Н.* Качественное изучение математических моделей популяций. — Пробл. кибернетики. — 1972. — Вып. 25. — С. 100—106.
3. *Holling C. S.* The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation // Mem. Entomol. Soc. Canada. — 1965. — 45. — P. 1—60.
4. *Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.
5. *Сидорин А. П., Свирижев Ю. М.* Динамика системы хищник — жертва в условиях случайных возмущений // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1980. — № 4. — С. 573—578.
6. *Яцало Б. И.* О динамике замкнутых экологических систем // Динамика биологических популяций. — Горький: Горьк. ун-т, 1984. — С. 3—16.
7. *Яцало Б. И.* Влияние фактора насыщения на динамику замкнутых экологических систем // Журн. биологии. — 1985. — 45, № 4. — С. 480—484.
8. *Svirizhev Yu. M.* Modern Problems of Mathematical Ecology // Proc. Int. Congress of Math. — Warszawa, 1983. — 1. — P. 1677—1693.