

Aplikace matematiky

Yu. I. Gil'derman

Дифференциальные уравнения динамики биологических сообществ

Aplikace matematiky, Vol. 21 (1976), No. 3, 185–212

Persistent URL: <http://dml.cz/dmlcz/103638>

Terms of use:

© Institute of Mathematics AS CR, 1976

Institute of Mathematics of the Czech Academy of Sciences provides access to digitized documents strictly for personal use. Each copy of any part of this document must contain these *Terms of use*.



This document has been digitized, optimized for electronic delivery and stamped with digital signature within the project *DML-CZ: The Czech Digital Mathematics Library* <http://dml.cz>

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЕ УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Ю. И. Гильдерман

(Поступило в редакцию 14. X. 1974 г.)

„Я хочу почтить память А. Пуанкаре и его гений, упомянув, как он упорно настаивал в своих классических работах на том значении, которое может иметь в естествознании качественное исследование интегралов дифференциальных уравнений.“

В. Вольтерра

Цель настоящей статьи — дать краткий обзор той области приложения математических методов в биологии, которую можно назвать математической теорией динамики популяций. При этом мы ограничимся рассмотрением непрерывных детерминистских моделей, опирающихся на теорию дифференциальных уравнений, и не будем касаться моделей вероятностных или дискретных.

Как правило, интерес представляет развитие не одной изолированной популяции, а сосуществование нескольких популяций, находящихся между собой в сложных отношениях, включающих, в частности, конкуренцию, симбиоз, угнетение одних видов другими и т. п. Поэтому можно было бы сказать, что наша статья посвящена дифференциальным уравнениям борьбы за существование. Этот термин встречается в заголовках многих литературных источников, на которые мы ссылаемся.

Динамику популяции характеризуют численностью особей всей популяции или некоторых подмножеств популяции, выделенных по признаку пола, возраста или какому-нибудь другому признаку. Вектор состояния $X(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))$ — где $x_i(t)$ — численность i -той группы особей в данной популяции или i -той популяции в данном биоценозе в момент времени t , — и является предметом исследования. Желая использовать дифференциальные уравнения как средство моделирования, мы должны ограничиться только теми популяциями, численности которых достаточно велики и, следовательно, $x_i(t)$ меняются с течением времени как гладкие функции.

1. Простейшей моделью такого рода является уравнение для численности $x(t)$ одной изолированной популяции, развивающейся в условиях неограниченного ареала и неограниченных ресурсов питания в постоянной среде. Изменение численности такой популяции определяется только двумя факторами: рождаемостью и смертностью в популяции, и поэтому прирост (или убыль) $x(t)$ за промежуток времени от t до $t + \Delta t$ зависит только от численности самой популяции и величины Δt . Таким образом,

$$\Delta x \equiv x(t + \Delta t) - x(t) = \Phi(x, \Delta t).$$

По-видимому без особого обсуждения можно считать, что $\Phi(x, \Delta t)$ линейна по Δt :

$$\Phi(x, \Delta t) = f(x) \Delta t.$$

Что же касается функции $f(x)$, то для многих популяций, развивающихся в условиях нашей модели, ее естественно положить равной разности $\alpha x - \beta x$, где $\alpha > 0$, и $\beta > 0$ — коэффициенты рождаемости и смертности. Иными словами, мы считаем, что прирост в силу рождаемости и убыль в силу смертности в единицу времени пропорциональны количеству особей. Таким образом,

$$\Delta x = (\alpha x - \beta x) \Delta t.$$

Откуда, разделив на Δt , переходя к пределу при $\Delta t \rightarrow 0$ и обозначив $\alpha - \beta = \varepsilon$, получаем дифференциальное уравнение

$$(1) \quad x' = \varepsilon x$$

с решением

$$(2) \quad x(t) = x(t_0) e^{\varepsilon(t-t_0)}.$$

Разумеется, естественные популяции не увеличивают свою численность по экспоненте (2). Построенная модель показывает лишь, как могла бы развиваться популяция, если бы её не стесняли и неограниченно подкармливали. На этой тенденции и основано быстрое и массовое производство биохимических препаратов таких, например, как антибиотики.

Уравнение (1) для численности популяций впервые, по-видимому, было получено в 1803 году Т. Р. Мальтусом [46]. Коэффициент ε поэтому называют мальтузианским параметром.

Следующий шаг был сделан в 1845 году П. Ф. Ферхюльстом [52]. Отказавшись от требования неограниченности ареала, Ферхюльст учел влияние излишней плотности организмов. Это влияние в модели Ферхюльста пропорционально квадрату плотности (и, следовательно, квадрату численности) и уменьшает прирост в единицу времени. Таким образом, вместо (1) имеем

$$(3) \quad x' = \varepsilon x - \gamma x^2,$$

где $\varepsilon > 0$ имеет тот же смысл, что и ранее, а $\gamma > 0$ — коэффициент внутривидовой конкуренции.

Уравнение (3) записывают в виде

$$(4) \quad x' = \frac{\varepsilon}{h} (h - x) x, \quad h = \frac{\varepsilon}{\gamma}$$

и функцию $f(x) = \varepsilon(h - x)/h$ трактуют как новый коэффициент прироста, теперь уже зависящий от плотности. Решение этого уравнения с начальным условием $0 < x(t_0) < h$ положительно и имеет горизонтальную асимптоту на высоте h . Таким образом, в условиях ограниченного ареала численность популяции не может увеличиваться неограниченно. Выпуклый вниз при $x(t) < \frac{1}{2}h$, график решения $x(t)$ напоминает вытянутую букву *s*. Поэтому его называют *s*-образной кривой (иногда еще „логистической кривой“). Эта кривая близка к экспериментальным кривым развития многих естественных популяций [15].

Интенсивное изучение популяций посредством математического моделирования началось в двадцатом столетии. Появляются работы А. Дж. Лотка, д'Анкона, Р. А. Фишера и др. Около тридцати работ, посвященных математическому моделированию развития биоценозов, опубликовал В. Вольтерра. В последнее время (возможно, под влиянием возникших проблем сохранения окружающей среды) интерес к этой области усилился. Об этом свидетельствует большое число новых исследований, а также переиздание монографий упомянутых авторов.

Остановимся сначала на моделях Вольтерра [53]. Для описания биоценоза, состоящего из двух взаимодействующих популяций, с численностями $x_1(t)$ и $x_2(t)$, предлагается система дифференциальных уравнений

$$(5) \quad x'_i = x_i f_i(x_1, x_2), \quad i = 1, 2,$$

где функции $f_i(x_1, x_2)$ играют роль коэффициентов прироста численностей. Вид этих функций определяется характером взаимодействия популяций.

Предположим, например, что популяции конкурируют между собой за одну и ту же пищу. Тогда в качестве $f_i(x_1, x_2)$ можно взять

$$(6) \quad f_i(x_1, x_2) = \varepsilon_i - \delta_i f(x_1, x_2), \quad i = 1, 2, \quad \delta_i > 0,$$

где ε_i — мальтузианский параметр, δ_i — коэффициент чувствительности к голоду, а $f(x_1, x_2)$ — количество пищи, выедаемой популяциями с численностями x_1 и x_2 в единицу времени. Функцию f естественно считать положительной, монотонно возрастающей по каждой переменной и обращаемой в нуль в начале координат. В простейшем случае можно положить

$$(7) \quad f(x_1, x_2) = \lambda_1 x_1 + \lambda_2 x_2, \quad \lambda_1, \lambda_2 > 0.$$

Траектория системы (5) (с учетом (6)), начавшаяся в положительном квадранте, не выходит из него. Нетрудно также показать, что компоненты этой траектории $x_1(t)$ и $x_2(t)$ – ограниченные функции. Отсюда и из существования первого интеграла

$$x_1^{\delta_2}/x_2^{\delta_1} = ce^{(\varepsilon_1\delta_2 - \delta_1\varepsilon_2)t}$$

следует, что численность той популяции, у которой отношение коэффициентов ε/δ меньше, стремится к нулю. При этом численность второй из конкурирующих популяций стабилизируется. Таким образом, в рамках модели две популяции, конкурирующие за пищу, не могут существовать. Одна из них с течением времени вытесняет другую.

Эта же модель объясняет вытеснение мутантами с более высоким отношением ε/δ домутантной формы, у которой это отношение ниже.

В других терминах это означает, что, исключая бесконечно мало вероятный случай, когда $\varepsilon_1/\delta_1 = \varepsilon_2/\delta_2$, система имеет три точки покоя: одну в начале координат и две на различных осях координат. В зависимости от того, какое из двух неравенств $\varepsilon_1/\delta_1 \geq \varepsilon_2/\delta_2$ выполняется, одна из этих точек асимптотически устойчива, а другая – не устойчива.

Как мы увидим далее, вопрос о существовании и характере точек покоя является одним из основных при изучении моделей динамики популяций. Наличие устойчивых точек покоя, лежащих внутри положительного ортанта означает бесконечно долгое сосуществование всех рассматриваемых популяций (полиморфизм). Существование асимптотически устойчивых точек покоя на границе положительного ортанта означает, как в рассмотренном примере, что (по крайней мере, для некоторых начальных состояний) одна или несколько популяций с течением времени погибают.

Столь же важное место занимают вопросы существования периодических решений и ограниченных положительных решений, имеющих или неимеющих асимптоту, монотонных или колеблющихся. Мы также будем обращать внимание на эти детали.

Вернемся к системе (5) и предположим, что популяции взаимодействуют по принципу „хищник–жертва“. Пусть, например, $x_1(t)$ – численность жертвы, а $x_2(t)$ – хищника. В качестве функций $f_i(x_1, x_2)$ Вольтерра предлагается

$$f_1(x_1, x_2) = \varepsilon_1 - \gamma_1 x_2,$$

$$f_2(x_1, x_2) = -\varepsilon_2 + \gamma_2 x_1.$$

Это предложение обосновывается тем, что наличие хищника уменьшает прирост жертвы, а наличие жертвы увеличивает приращение числа хищников, которые в отсутствие жертвы вообще не размножаются. Более подробное объяснение мы получим подставив эти функции в (5):

$$(8) \quad x'_1 = \varepsilon_1 x_1 - \gamma_1 x_1 x_2, \quad x'_2 = -\varepsilon_2 x_2 + \gamma_2 x_1 x_2, \quad \varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2 > 0.$$

Первое слагаемое в уравнении для жертвы отражает естественный прирост численности жертвы из-за превышения рождаемости над смертностью; второе слагаемое соответствует уменьшению прироста жертвы из-за истребления ее хищниками. Это уменьшение пропорционально количеству встреч между хищником и жертвой, т. е. пропорционально произведению их численностей.

Предположение о том, что размножение хищников жестко регулируется их питанием объясняет второе слагаемое в уравнении для хищников (прирост пропорционален питанию, т. е. количеству встреч между хищником и жертвой). Первое же слагаемое в этом уравнении отражает естественную убыль хищников.

Так же, как и в предыдущем случае, траектории системы (8) не покидают положительного квадранта. Кроме начала координат — неустойчивой точки покоя — система имеет еще одну, устойчивую, точку покоя $M = (\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1)$. Первый интеграл

$$(9) \quad e^{\gamma_2 x_1} e^{\gamma_1 x_2} x_1^{-\varepsilon_2} x_2^{-\varepsilon_1} = c$$

имеет своими линиями уровня замкнутые траектории системы, содержащие внутри себя точку M . Таким образом, в условиях модели хищник и жертва могут сосуществовать сколь угодно долго, изменяя свои численности по периодическим законам. При этом координаты точки покоя равны средним значениям численностей за период, т. к. интегрируя, например, первое уравнение, будем иметь в силу периодичности

$$0 = \ln x_1(T) - \ln x_1(0) = \int_0^T \frac{x_1'}{x_1} dt = \varepsilon_1 T - \gamma_1 \int_0^T x_2(t) dt.$$

Если к предыдущим гипотезам добавить предположение об истреблении обоих видов, пропорциональном их численности (например, оба вида эксплуатируются человеком или уничтожаются третьим видом), то придём к системе

$$(10) \quad x_i' = (\varepsilon_i + \sum_{j \neq i} \gamma_{ij} x_j) x_i, \quad i = 1, 2,$$

где знаки коэффициентов ε_i и γ_{ij} зависят от интенсивности и характера взаимодействия видов. Первый интеграл этой системы, аналогичный (9):

$$(11) \quad e^{\gamma_2 x_1} e^{-\gamma_1 x_2} x_1^{\varepsilon_2} x_2^{-\varepsilon_1} = c,$$

и исследование системы первого приближения дают возможность изучить поведение ее траекторий и выяснить условия в терминах коэффициентов, при которых решение системы ограничено, периодически, стремится к нулю или иному стационарному решению.

Те же идеи в случае более чем двух видов, конкурирующих за одну и ту же пищу, приводят к системе

$$(12) \quad x_i' = [\varepsilon_i - \delta_i F(x_1, \dots, x_n)] x_i, \quad \varepsilon_i > 0, \quad \delta_i > 0, \quad F(x) > 0, \quad F(0) = 0.$$

Рассуждая так же, как в случае системы (5), (6), легко показать, что при $t \rightarrow +\infty$ все виды исчезают, за исключением того, у которого наибольшее отношение ε/δ .

Существование нескольких видов, одни из которых являются хищниками по отношению к другим, описываются системой

$$(13) \quad x'_i = [\varepsilon_i + \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} x_j] x_i, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

где знаки коэффициентов ε_i и γ_{ij} определяются характером взаимодействия видов. Если i -тый и j -тый виды нейтральны по отношению друг к другу, то $\gamma_{ij} = \gamma_{ji} = 0$. Коэффициент γ_{ii} (коэффициент внутривидовой конкуренции) неположителен.

Из вида системы (13) следует, что при любом i , если $x_i(t_0) = 0$ то и $x'_i(t_0) = 0$. Таким образом, траектории динамической системы (13), начавшиеся на какой-нибудь координатной плоскости, остаются на этой плоскости для всех моментов времени. Отсюда следует, что решение с положительными начальными условиями всегда положительно.

Из множества систем вида (13) Вольтерра выделяет два непересекающихся класса — консервативные и диссипативные системы.

К первому классу относятся системы (и соответствующие биоценозы), у которых матрица $\|\gamma_{ij}\|$, описывающая взаимодействия видов, такова, что для некоторого набора чисел $\alpha_i > 0$ выполняются равенства

$$(14) \quad \alpha_i \gamma_{ij} + \alpha_j \gamma_{ji} = 0, \quad i, j = 1, 2, \dots, n.$$

Число α_i — некоторая биологическая характеристика i -того вида. (Это может быть средняя биомасса, средний возраст и т. п.). С помощью этих чисел вводится „общее значение“ биоценоза

$$V = \sum_{r=1}^n \alpha_r x_r.$$

Из условия (14) следует, что скорость изменения общего значения

$$V' = \sum_{r=1}^n \alpha_r x'_r = \sum_{r=1}^n \alpha_r \varepsilon_r x_r - \sum_{r=1}^n \alpha_r \sum_{s=1}^n \gamma_{rs} x_r x_s = \sum_{r=1}^n \alpha_r \varepsilon_r x_r$$

не зависит от взаимодействия видов, т. к. квадратичная форма

$$F(x) = \sum_{s=1}^n \sum_{r=1}^n \alpha_r \gamma_{rs} x_r x_s \equiv 0.$$

Если же для указанного набора чисел $\alpha_r > 0$ квадратичная форма $F(x)$ положительно определена, т. е. если взаимодействие видов уменьшает скорость изменения общего значения биоценоза, то система называется диссипативной.

Например, система (8) консервативна; если же в эту систему добавить член внутривидовой конкуренции, то получим диссипативную систему:

$$(15) \quad x'_i = (\varepsilon_i + \sum_{j=1}^2 \gamma_{ij}x_j) x_i,$$

$$\varepsilon_1 > 0, \quad \varepsilon_2 < 0, \quad \gamma_{12} < 0, \quad \gamma_{21} > 0, \quad \gamma_{ii} < 0, \quad i = 1, 2.$$

Аналогично, система с иерархией (первый вид истребляется только вторым, второй — только третьим и т. д.) — консервативна без внутривидовой конкуренции и диссипативна в противном случае.

Для консервативных и диссипативных систем нетрудно показать, что если все $\varepsilon_i < 0$ (например, при истреблении, пропорциональном численности), то все виды исчезают, и если хоть одно из ε_i больше нуля, то все виды исчезнуть не могут.

Если существует положительное стационарное решение (его координаты легко найти), то положительные решения консервативной и диссипативной системы ограничены.

Исследование системы первого приближения показывает, что положительное стационарное состояние у консервативной системы устойчиво неасимптотически, а у диссипативной — асимптотически с затухающими колебаниями около него, когда γ_{ii} малы, или без колебаний, если γ_{ii} значительны.

Основное предположение рассмотренных моделей Вольтерра (и близких к ним моделей д'Анкона [28] и Лотка [45]) заключается в том, что положительное или отрицательное влияние взаимодействия видов на скорость роста численности в данный момент пропорционально числу встреч между особями взаимодействующих видов в этот момент. Это предположение, которое Вольтерра называет „теорией встреч“ приводит к билинейным правым частям в системах уравнений.

Несмотря на слишком сильную идеализацию, модели Вольтерра и их обобщения породили обширную литературу, пополняющуюся до настоящего времени.

В. А. Костицын [42] подробно исследовал ряд систем, более общих, чем системы (8) и (10). Обобщая, эти системы можно записать в виде

$$(16) \quad X' = AX + \text{diag}(x_1, \dots, x_n) BX,$$

(при $n = 2$ исследование подобной системы содержится еще в цитированной работе Лотка).

Матрица A (часто диагональная) описывает рождаемость, смертность, переход из одной возрастной или иной группы в другую. Знаки ее элементов зависят от рассматриваемого биоценоза. Некоторые из них могут быть равны нулю. Матрица B характеризует взаимодействие видов. Ее диагональные элементы —

коэффициенты внутривидовой конкуренции — неположительны. Знаки остальных могут быть различными, и некоторые из них могут быть равны нулю.

В [42] показано, что помимо сосуществования двух видов, конкурирующих за одну пищу, или находящихся в отношении хищник—жертва системой (16) с соответствующими матрицами A и B можно описать динамику фаз развития насекомых при наложении фаз ($n = 2$); систему „хищник—жертва“, когда жертва разделена на два возраста, один из которых более доступен хищнику ($n = 3$); систему „хищник—жертва“, когда хищник представлен двумя видами ($n = 3$); иерархическую систему, когда первый вид истребляется вторым, а второй третьим ($n = 3$); симбиоз, когда рост численности увеличивает приращение сосуществующих видов ($n = 2-5$); паразитизм, оставляющий без изменения рождаемость, смертность и внутривидовую борьбу или влияющий на эти факторы ($n = 2$) и т. п. Для исследуемых систем в терминах элементов матриц A и B находятся условия существования точек покоя внутри положительного квадранта или на его границе, а также условия и характер устойчивости этих точек.

Многие выводы этих исследований иллюстрируются экспериментальными наблюдениями.

Н. Бейли [2] (см. также [3] и [33]) использовал системы типа (16) для описания эпидемических процессов. Матрица A в этих моделях отражает рождаемость, смертность и переход от больных к здоровым после выздоровления; матрица B описывает внутривидовую и межвидовую борьбу, а также переход от незараженных к зараженным, интенсивность которого пропорциональна числу встреч между теми и другими. Наличие устойчивых или неустойчивых точек покоя в этом случае соответствует исчезающему очагу инфекции или, соответственно, развитию эпидемии.

В [27] исследуются точки покоя иерархических био- и биогеоценозов, когда каждый последующий вид истребляет предыдущий и все виды пополняют нулевую (косную) компоненту, потребляющуюся первым видом. При отсутствии внутривидовой конкуренции матрица B системы (16) в этом случае имеет отличные от нуля элементы только над главной диагональю (отрицательные) и под ней (положительные).

В [4], [5] система (16) используется для описания динамики популяций, разделенных по половому признаку. Показывается, что общая численность при больших t растет так же, как в моделях без разделения по полу, причем определяющую роль играют параметры женской группы. Доказывается еще, что отношение численностей полов при $t \rightarrow \infty$ имеет предел.

В [6] описывается динамика популяции, разделенной на n возрастных групп ($x_i(t)$ — численность i -той возрастной группы). Предполагается, что конкуренция внутри групп и между ними отсутствует. Поэтому $B = 0$, и система (16) превращается в систему

$$(17) \quad X' = AX.$$

Первая строка матрицы A имеет вид $(\varepsilon_1 - \beta_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n)$, главная диагональ — $(\varepsilon_1 - \beta_1, -\beta_2, \dots, -\beta_n)$, под главной диагональю стоят соответственно $\delta_1, \delta_2, \dots, \delta_{n-1}$, а остальные элементы равны нулю. Здесь ε_i, β_i — коэффициенты рождаемости и смертности i -той возрастной группы, а δ_i — коэффициент перехода i -той группы в группу $i + 1$. Исследуются свойства решения этой системы и, в частности, его асимптотика. Показывается, например, что при $t \rightarrow +\infty$ решение $X(t)$ ведет себя как экспонента $\tilde{X}(t) = CX_0 e^{\lambda t}$, где C — постоянная, зависящая от начальных данных, λ — простое положительное максимальное по модулю характеристическое число матрицы A , а X_0 — ему соответствующий собственный вектор; i -тая компонента этого вектора равна $\prod_{k=1}^i \delta_{k-1} / \prod_{k=1}^i (\mu_k + \lambda)$, $\delta_0 = 1$.

В [1], [7] модель Лотка-Вольтерра используется для обоснования биологического метода борьбы с нежелательным видом. Этот метод заключается в том, что во вредную популяцию вводится поток стерильных особей. Участвуя во внутривидовой борьбе, но не участвуя в процессах размножения, стерильные особи вытесняют с течением времени нормальных. В простейшем случае для численностей $x_1(t)$ и $x_2(t)$ нормальных и стерильных особей можем написать

$$(18) \quad x_1' = \varepsilon_1 x_1 - \gamma x_2 x_1 - \gamma x_1^2, \quad x_2' = n(t) - \gamma x_2 x_1 - \gamma x_2^2,$$

где ε_1 — коэффициент естественного прироста нормальных особей, γ — коэффициент внутривидовой борьбы, а $n(t)$ — поток стерильных особей извне. Положив $n(t) = \varepsilon_2 x_2(t)$, мы придем к системе вида (5)–(7). Отсюда следует, что если коэффициент потока ε_2 больше ε_1 , то численность нормальных особей $x_1(t)$ будет стремиться к нулю, а численность $x_2(t)$ стабилизируется около $h = \varepsilon_2 / \gamma$. После того, как $x_1(t)$ станет меньше нужного уровня, поток стерильных особей можно прекратить. Не размножаясь, стерильные особи погибнут естественной смертью, и вся популяция исчезнет.

В [44] эта же модель применяется для обоснования эксплуатации промышленной популяции.

В [50], [34], [39] и др. продолжены начатые Вольтерра исследования общих свойств систем (16). В [40], например, приводятся в терминах матриц A и B некоторые достаточные условия для ограниченности решения. В [34], [39] модели Вольтерра и их обобщения подвергаются анализу методами статистической механики.

Многие работы посвящены анализу (16) с помощью электронно-вычислительных машин и экспериментальным исследованиям, связанными с этими моделями. Библиографию можно найти в [34].

2. Системы типа (16) популярны и в других приложениях — в экономике, военном деле [43], [49] и, особенно, в химической кинетике [21], [45]. Видимо этим объясняется тот факт, что С. Улам [26] включил исследование таких

систем в список важных проблем математики. В то же время, с самого начала было ясно, что билинейные слагаемые далеко не всегда адекватно описывают соответствующие эффекты. Будучи оправданными в моделях эпидемий или конкурентной борьбы, они менее подходят, например, для моделей „хищник – жертва“. Поэтому многие авторы (включая и Вольтерра) строили модели с другими правыми частями в системах.

В [36] биоценоз „хищник – жертва“ описывается системой (5) с функцией $f_i(x_1, x_2) = a_i - bx_i - cx_i^2$. В [40] для системы (5) с более общей квадратичной функцией $f_i(x_1, x_2)$ доказывалось существование предельного цикла.

Укажем еще две модели, обобщающие модели Вольтерра, но поиному учитывающие ограничительные факторы [18], [19]. Вместо системы (8) рассматривается система

$$(20) \quad \begin{aligned} x_1' &= a_1 \min(x_1, E) - a_2 x_1 - a_3 \min(x_2, \lambda x_1 x_2, F), \\ x_2' &= b_1 \min(x_2, \lambda x_1 x_2, F) - b_2 x_2. \end{aligned}$$

Здесь $a_2 > 0$ и $b_2 > 0$ коэффициенты естественной смертности, $a_1 > 0$ коэффициент естественного прироста жертвы. Этот прирост может лимитироваться либо численностью жертвы, либо некоторой функцией E , отражающей влияние внешних факторов (освещенность, размеры ареала, количество корма, доступного в единицу времени и т. п.). Последнее слагаемое в первом уравнении и первое во втором соответствуют убыли жертвы, истребляемой хищником, и приросту численности хищника, пропорциональному его питанию. Эти величины могут лимитироваться либо численностью хищника (когда жертвы слишком много), либо числом встреч хищника и жертвы, как в модели Вольтерра, либо, наконец, внешними факторами, которым соответствует функция F .

При фиксированных коэффициентах и постоянных E и F фазовую плоскость x_1, x_2 можно разбить на пять областей, в каждой из которых минимумы в правой части системы реализуются только на одной какой-нибудь компоненте и, следовательно, система (20) превращается в некоторую фиксированную гладкую систему (в частности, в одной из областей, в систему Вольтерра). Так как правая часть системы (20) непрерывна (и даже удовлетворяет условию Липшица), то траектории при переходе из одной области в другую остаются гладкими.

Заметим, что принцип, согласно которому в разных областях фазового пространства модель задается различными гладкими системами, хотя и не в такой отчетливой форме и без сохранения гладкости использовался Костицыным [42] при исследовании различных форм симбиоза. Фазовые картины системы (20) зависят от соотношений коэффициентов системы и могут быть достаточно сложными. Нетрудно, например, показать, что при $E\lambda > 1$ система (20) в области $\mathcal{D}_1 = \{0 < x_1 < 1/\lambda, 0 < x_2 < F/\lambda x_1\}$ превращается в систему Вольтерра

с точкой покоя (типа центр), принадлежащей этой области. В то же время в соседней области $\mathcal{D}_2 = \{F/\lambda x_2 < x_1 < E, x_2 > F\}$ система (20) превращается в систему

$$\begin{aligned}x'_1 &= (a_1 - a_2)x_1 - a_3F, \\x'_2 &= b_1F - b_2x_2\end{aligned}$$

с седлом в этой области, а в области $\mathcal{D}_3 = \{x_1 > E, x_2 > F\}$ в систему

$$\begin{aligned}x'_1 &= a_1E - a_3F - a_2x_1, \\x'_2 &= b_1F - b_2x_2\end{aligned}$$

с устойчивым узлом в этой области.

Таким образом, исключая две траектории, входящие в седло, и сепаратрисы, выходящие из седла и входящие в узел, все остальные траектории либо циклы Вольтерра, либо спирали, навивающиеся на крайний из этих циклов, либо кривые, обходящие сепаратрисы и входящие в узел.

Аналогично исследуются и другие возможности, среди которых есть и такие, когда один или оба вида вымирают.

Другая модель того же автора [18] также учитывает внешние ограничительные факторы, но, кроме того, в ней рассматриваются ограничения на активность, с которой могут протекать те или иные биологические процессы. Остановимся на одном из самых простых примеров такого типа: одна популяция использует один тип корма.

Пусть $x_1(t)$ — количество корма в момент t , а $x_2(t)$ — численность популяции. Пусть p_1 — активность (измеренная в тех или иных единицах), с которой один экземпляр популяции потребляет корм, p_0 — активность основного обмена (дыхание, кровообращение и т. д.) и p_2 — активность, связанная с процессом размножения. Активности p_1 и p_2 , вообще говоря, функции времени, численности и количества корма.

Предполагая, как и ранее, что скорость размножения пропорциональна наличному количеству особей, мы должны написать

$$(21) \quad x'_2 = \varepsilon p_2 x_2 - \varepsilon_1 x_2,$$

где ε — коэффициент рождаемости, а ε_1 — коэффициент естественной смертности.

Так как в самых благоприятных условиях активности p_i не могут быть произвольно большими, то можем написать

$$(22) \quad \sum_{i=0}^2 \alpha_i p_i \leq h \quad \alpha_i > 0, \quad h > 0.$$

Кроме того, проявление любой активности требует расхода энергии или какого-то вещества, поступающего с кормом. Поэтому имеем еще одно нера-

венство

$$(23) \quad \alpha x_1 \geq \sum_{i=0}^2 \beta_i p_i, \quad \alpha > 0, \quad \beta_i > 0,$$

смысл которого в том, чтобы расход энергии (правая часть) не превосходил доход.

В неравенство (23) входит величина x_1 . Она не остается постоянной. В предположении, что извне существует приток корма, мы можем написать для x_1 дифференциальное уравнение

$$(24) \quad x_1' = c - bp_1 x_1 x_2,$$

где c — величина, характеризующая приток корма извне, а прямое $-bp_1 x_1 x_2$ убыль корма в единицу времени, объясняющаяся потреблением корма популяцией. Эта убыль, как обычно, пропорциональна произведению $x_1 x_2$, но еще и активности p_1 .

Итак, развитие популяции описывается двумя дифференциальными уравнениями (21) и (24) и двумя неравенствами (22) и (23).

Величины $\alpha_0 p_0$ в неравенстве (22) и $\beta_0 p_0$ в неравенстве (23), связанные с основным обменом, есть некоторые постоянные, значение которых определяется только биологическими особенностями самой популяции и не зависит от внешних условий. Что же касается активностей p_1 и p_2 , то их значение во многом определяется внешними условиями. Например, при недостатке корма может повышаться активность его добычи, т. е. p_1 . В других условиях поведение популяции может сводиться к тому, чтобы активность p_2 была бы наибольшей. Возможны, наверное, и такие ситуации, когда популяция „стремится“ сделать наибольшей линейную комбинацию $\gamma_1 p_1 + \gamma_2 p_2$ или более сложную функцию $f(p_1, p_2)$. При этом максимум этой функции ищется не для всех значений p_1 и p_2 , а лишь для тех, которые удовлетворяют неравенствам (22), (23).

Так как активности p_1 и p_2 всегда положительны, то эти неравенства определяют некоторую область G в первом квадранте плоскости, граница которой зависит от x_1 как от параметра.

Если расчлнить процесс развития биоценоза на отдельные моменты, то динамику популяции можно представить таким образом. В каждый момент t определяется значение $x_1(t)$, для этого x_1 строится область G и в ней ищутся такие значения p_1 и p_2 , для которых функция $f(p_1, p_2)$ принимает наибольшее значение. Эти оптимальные значения p_1 и p_2 вставляются в уравнения (21) и (24), из которых определяются значения $x_1(t)$ и $x_2(t)$ для следующего момента времени. Этот процесс повторяется неограниченно.

Рассмотренная модель естественным образом модифицируется для более сложных биоценозов. Так, вместо одного ограничения (23) могут быть рассмотрены несколько ограничений подобного типа. Например, одно из ограничений может быть связано со временем (организм не может находиться в бодр-

ствующем состоянии дольше определенного времени), другое – с объемом (организм не может перерабатывать корма больше некоторого объема). Аналогично, может быть несколько балансовых неравенств типа (23). Разумеется, можно рассматривать и большее число активностей, и больше число кормов, и большее число популяций.

3. В перечисленных моделях, обобщающих модели Вольтерра, правые части систем задавались конкретными функциями (полиномами, линейными комбинациями минимумов из нескольких полиномов и т. п.). Вместе с тем имеются работы, в которых вообще отказываются от конкретного вида функций в правых частях. Исходя из определенных биологических предпосылок, эти функции подчиняют тем или иным общим условиям качественного характера, опираясь на которые, оказывается возможным сделать достаточно содержательные качественные же выводы относительно решений. На таком подходе еще в 1936 году настаивал А. Н. Колмогоров [12]. Для биоценоза „хищник – жертва“ им предлагалась модель

$$(25) \quad \begin{aligned} x' &= a(x)x - b(x)y, \\ y' &= c(x)y, \end{aligned}$$

где $a(x)$ – коэффициент размножения жертвы, $b(x)$ – коэффициент истребления жертвы хищником (число жертв, истребляемых в единицу времени одним хищником), и $c(x)$ – коэффициент размножения хищника. Независимость $b(x)$ и $c(x)$ от y объясняется предположением, что хищники не „взаимодействуют“ друг с другом. Функции $a(x)$, $b(x)$ и $c(x)$ предполагаются заданными на положительной полуоси и непрерывно дифференцируемыми. Кроме того предполагается:

$$(26) \quad a'(x) < 0, \quad a(0) > 0 > a(\infty) > -\infty,$$

т. е. скорость размножения жертвы в отсутствии хищников монотонно убывает с ростом численности жертвы и становится отрицательной, что вполне естественно в условиях ограниченного ареала или ограниченных ресурсов питания;

$$(27) \quad c'(x) > 0, \quad c(0) < 0 < c(\infty),$$

т. е. коэффициент размножения хищника монотонно возрастает с ростом численности жертвы; и, наконец,

$$(28) \quad b(x) > 0, \quad b(0) \geq 0.$$

Из первого уравнения (25) видно, что при $b(0) > 0$ функция $x(t)$, проходя через нуль, становится отрицательной и траектория покидает положительный квадрант. Поэтому надо дополнительно предположить, что система (25) действует только в положительном квадранте. Если же $x(t)$ обратилась в нуль в некоторый

момент времени t_1 , то она остается равной нулю для всех $t > t_1$, а численность хищника продолжает изменяться согласно второму уравнению (25).

Предположение $b(0) = 0$ означает, что при малой численности жертва становится недоступной хищнику.

Система (25) имеет три точки покоя: начало координат $(0, 0)$; точку $(x_1, 0)$, где x_1 определяется из уравнения $a(x_1) = 0$; и точку (x_2, y_2) , координаты которой определяются из уравнений

$$c(x_2) = 0, \quad a(x_2)x_2 - b(x_2)y_2 = 0.$$

Последняя точка принадлежит положительному квадранту и отлична от точки $(x_1, 0)$ только при условии $a(x_2) > 0$, т. е. $x_2 < x_1$.

Линеаризуя систему в окрестностях ее точек покоя и используя условия (26)–(28), можно установить тип этих точек и исследовать их устойчивость. При этом начало координат всегда оказывается седлом. Точка $(x_1, 0)$ является седлом, если $x_2 < x_1$, и устойчивым узлом в противном случае. Точка (x_2, y_2) не может быть седлом. Ее устойчивость зависит от знака $\sigma = -a(x_2) - a'(x_2)x_2 + b'(x_2)y_2$, а тип (фокус или узел) от того, действительны или комплексны корни характеристического уравнения. И в том и в другом случае система может иметь предельный цикл. Т. к. из условий (26)–(28) следует, что траектории системы не могут уходить в бесконечность, то существование предельного цикла определяется поведением двух сепаратрис – выходящей из точки $(x_1, 0)$ и входящей в точку $(0, 0)$.

Подобные системы рассмотрены в [51] и [53]. В [51] устанавливаются условия ограниченности решений системы

$$x' = \alpha_1 x [k_1 - x - f(y)],$$

$$y' = \alpha_2 y [k_2 - y - g(x)],$$

а также условия отграниченности компонент решения от нуля и условия существования периодических решений.

Вводится понятие прямоугольника стабильности, т. е. такого прямоугольника (со сторонами, параллельными осям координат), что любая траектория, начавшаяся в этом прямоугольнике, остается в нем во все последующие моменты времени. Доказывается, например, что если $f(y)$ и $g(x)$ ограничены, а $\inf_y [k_1 - f(y)] > 0$ и $\inf_x [k_2 - g(x)] > 0$, то существует прямоугольник стабильности, не содержащий начала координат.

Рассматривается также система

$$x' = x F(y),$$

$$y' = y G(x).$$

Достаточное условие существования положительного периодического решения этой системы состоит в том, чтобы функции G и F имели изолированные положительные нули a и b , для которых $G'(a) > 0$, $F'(b) < 0$, и чтобы

$$G(0) < 0, \quad F(0) > 0, \quad \text{и} \quad \int_0^{\infty} \frac{F(y)}{y} dy = -\infty, \quad \text{а} \quad \int_0^{\infty} \frac{G(x)}{x} dx = +\infty.$$

В [53] рассматривается система с параметром

$$\begin{aligned} x' &= \alpha x f(x, y), \\ y' &= y g(x, y) \end{aligned}$$

с гладкими функциями f и g , обращающимися в нуль в точке (a, b) . При условии

$$f_y(a, b) g_x(a, b) > f_x(a, b) g_y(a, b) \neq 0$$

доказывается существование числа α , при котором система имеет периодическое решение, траектория которого содержит внутри точку (a, b) .

Более общие модели рассмотрены в [47], [48], [8–11]. Динамика двух популяций описывается системой

$$\begin{aligned} x' &= f_1(x, y) x, \\ y' &= f_2(x, y) y, \end{aligned}$$

где „коэффициенты прироста“ $f_1(x, y)$ и $f_2(x, y)$ предполагаются гладкими функциями, заданными в положительном квадранте R_2^+ , и характер взаимодействия популяций определяется с помощью некоторых общих свойств этих функций.

Так, например, если популяции конкурируют между собой, и, кроме того, имеется внутривидовая конкуренция, то естественно предположить, что при малых численностях обе популяции растут, а при достаточно больших из-за ограниченности ареала — убывают. Это означает, что коэффициенты прироста $f_1(x, y)$ и $f_2(x, y)$ положительны в окрестности начала, убывают по обеим переменным и отрицательны вне круга достаточно большого радиуса в R_2^+ . Из непрерывности f_1 и f_2 следует, что в R_2^+ существуют две кривые L_1 и L_2 с уравнениями $f_1(x, y) = 0$ и $f_2(x, y) = 0$, пересекающиеся с осями координат.

Из системы видно, что кроме начала координат имеются еще две точки покоя, лежащие на осях, $A = (0, y_1)$ и $B = (x_2, 0)$, для которых $f_2(0, y_1) = 0$ и $f_1(x_2, 0) = 0$. Отличные от нуля координаты этих точек имеют определенный биологический смысл: x_2 и y_1 это верхние грани численности видов.

Понятно, что в зоне G_1 , заключенной между осями координат и кривой L_{\min} с уравнением

$$\min(f_1(x, y), f_2(x, y)) = 0,$$

обе популяции растут; в зоне G_2 , расположенной выше кривой L_{\max} с уравнением

$$\max (f_1(x, y), f_2(x, y)) = 0,$$

обе популяции убывают. Поведение траекторий между кривыми L_{\min} и L_{\max} зависит от количества точек пересечения кривых L_1 и L_2 . Куски этих кривых между точками их пересечения являются изоклинами системы (в точках L_1 вектор поля лежит на прямой, параллельной оси Oy , а в точках L_2 — параллельной оси Ox).

Если кривые L_1 и L_2 не пересекаются, то внутри R_2^+ точек покоя нет. При этом та из точек A, B , которая лежит на границе зоны G_2 , асимптотически устойчива, а другая — неустойчива. При любых начальных данных выживает только одна популяция. (Начало координат всегда неустойчиво.)

Если имеется только одна точка пересечения кривых L_1 и L_2 , то, очевидно, что это точка покоя. Она неустойчива, если A и B лежат на границе области G_2 . В этом случае A и B устойчивы. В зависимости от начальных данных выживает либо одна, либо другая популяция. Если же A и B лежат на границе области G_1 , то они неустойчивы, а точка пересечения кривых L_1 и L_2 асимптотически устойчива. При любых начальных данных существуют обе конкурирующие популяции, стабилизируясь без затухающих колебаний к отличной от нуля численности.

Подобным образом исследуется качественная картина в случае двукратного и большего (конечного) числа пересечения кривых L_1 и L_2 . Та из точек A и B , которая лежит на границе области G_2 , устойчива, ближайшая к ней точка пересечения кривых L_1 и L_2 — неустойчива, следующая — устойчива и т. д. Все устойчивые точки — узлы, а неустойчивые — седла. Устойчивыми узлами являются те точки пересечения кривых L_1 и L_2 , в которых наклон касательной к L_1 более крутой, чем к L_2 . Этот качественно наглядный вывод можно получить также, исследуя в окрестностях точек покоя линеаризованные системы и пользуясь условием монотонного убывания

$$\frac{\partial f_i}{\partial x} \leq 0, \quad \frac{\partial f_i}{\partial y} \leq 0, \quad i = 1, 2.$$

Аналогично исследуются и другие типы взаимодействия популяций — симбиоз и „хищник — жертва“. В первом случае предположение о том, что рост численности одного вида ускоряется увеличением численности другого, приводит к условиям $\partial f_1/\partial y > 0, \partial f_2/\partial x > 0$; ограниченность ареала и, следовательно, внутривидовая конкуренция, как и ранее, дает $\partial f_1/\partial x < 0, \partial f_2/\partial y < 0$. Эти условия вместе с предположением о росте популяций при малых численностях приводят к выводу о существовании в R_2^+ двух кривых L_1 и L_2 с уравнениями $f_1(x, y) = 0$ и $f_2(x, y) = 0$. Анализ точек пересечения этих кривых, подобно предыдущему, позволяет построить фазовую картину.

Взаимодействие типа „хищник – жертва“ характеризуется функциями f_1 и f_2 , удовлетворяющими условиями

$$\frac{\partial f_1}{\partial x} < 0, \quad \frac{\partial f_1}{\partial y} < 0$$

(скорость численности жертвы убывает с ростом обеих численностей) и

$$\frac{\partial f_2}{\partial x} > 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial y} < 0$$

(скорость роста численности хищника растет с ростом численности жертвы и убывает с ростом численности хищника). Кроме того, естественно предположить, что при малых численностях скорость размножения жертвы положительна, а хищника – отрицательна. Этим условиям достаточно для существования в R_2^+ кривой L_1 с уравнением $f_1(x, y) = 0$, пересекающейся с осями координат в точках $A = (x_1, 0)$ и $B = (0, y_2)$, и кривой L_2 с уравнением $f_2(x, y) = 0$, пересекающейся только с осью $0x$ в точке $C = (x_3, 0)$. Эти кривые либо не пересекаются (когда $x_3 > x_1$), либо пересекаются только в одной точке. В первом случае хищник вымирает, а численность жертвы стабилизируется (A – асимптотически устойчивая точка покоя). Во втором случае оба вида стабилизируются к ненулевым численностям, т. к. точка пересечения кривых L_1 и L_2 – асимптотически устойчивая точка покоя.

В [48] подобный анализ проведен для системы трех уравнений.

4. Все перечисленные модели можно назвать марковскими, т. к. эффект, уменьшающий или увеличивающий скорость воспроизводства в данный момент, определяется вектором численностей в этот же момент. Нетрудно указать иные ситуации, когда изменение состояния системы определяется ее состоянием не только в данный момент, но и в некоторые предшествующие моменты, как например, в моделях динамики популяций насекомых с их фазами развития. Эти модели приводят к дифференциально-разностным уравнениям. Примером может служить уравнение

$$(30) \quad x'(t) = [a - x(t-1)]x(t), \quad a > 0,$$

в котором коэффициент прироста уменьшается с увеличением численности предшествующего поколения. В [37], [38] и др. содержится исследование уравнения (30). Доказано существование и единственность положительного решения на полуоси $t \geq 0$, если оно задано на промежутке $[0, 1]$. Если на этом промежутке множество нулей функции $x(t) - a$ конечно, то на всей оси это множество дискретно. Если $e^{-1} < a \leq 1$, то всякое решение представляет собой затухающие колебания с пределом, равным a . Для других значений a , решение может

стремиться к a без колебаний или быть непостоянным периодическим (при $a > \frac{1}{2}\pi$).

В [55] рассматривается модель „хищник – жертва“, в которой скорость размножения хищника в момент t пропорциональна числу встреч в предшествующий момент.

Наконец, имеются и такие модели, вектор скоростей в которых есть функция от некоторой интегральной характеристики предшествующего развития. Подобные модели были предложены еще д'Анкона [28] и Вольтерра [53].

В случае одной популяции и ограниченного ареала предшествующее развитие может приводить к накоплению в ареале вредного метаболита, выделяемого организмами популяции. Это накопление приводит к самоотравлению популяции. Если интенсивность выделения метаболита пропорциональна численности, а функция $f(t)$ характеризует распад метаболита ($f'(t) \leq 0$, $f(0) = 1$), то для численности популяции $x(t)$ вместо (3) мы должны написать уравнение

$$(31) \quad x'(t) = \left[\varepsilon - \gamma x - \delta \int_{-\infty}^t x(\tau) f(t - \tau) d\tau \right] x.$$

В простейшем случае, когда $f(t) \equiv 1$, уравнение (31) дифференцированием приводится к интегрируемому дифференциальному уравнению второго порядка, решение которого достигнув максимума, асимптотически стремится к нулю, [42].

В моделях „хищник – жертва“ интегральный эффект состоит в том, что плодовитость хищника пропорциональна его питанию в предшествующий промежуток времени. Таким образом вместо (8) мы приходим к системе

$$(32) \quad \begin{aligned} x' &= (\varepsilon_1 - \gamma_1 y) x, \\ y' &= \left[-\varepsilon_2 + \int_{-\infty}^t F(t - \tau) x(\tau) d\tau \right] y, \end{aligned}$$

одно из уравнений которой интегро-дифференциальное.

Функция влияния $F(t)$ предполагается непрерывной, положительной и суммируемой на положительной полуоси.

Рассматривая подобные (и более общие) системы, Вольтерра [53] показал, что если существует положительное непрерывное ограниченное решение на промежутке $(-\infty, t_0)$, то оно непрерывно и единственным образом продолжается на любой промежуток (t_0, t_1) и остается там положительным. Этот же вывод имеет место в случае ограниченного последствия, т. е. тогда, когда $F(t) = 0$ при $t \geq T_0$. В этом случае $x(t)$, $y(t)$ задаются на промежутке $(t_0 - T_0, t_0)$.

Из других результатов Вольтерра отметим, что компоненты решения $x(t)$, $y(t)$ не могут стремиться к нулю или $+\infty$ при $t \rightarrow +\infty$. Они либо не имеют предела, либо решение стремится к стационарному решению (c_1, c_2) . Если $x(t)$,

$y(t)$ не имеют предела, то они колеблются, не затухая, около стационарного состояния (c_1, c_2) . При этом существуют пределы средних

$$\lim_{t_1 \rightarrow +\infty} \frac{1}{t_1 - t_0} \int_{t_0}^{t_1} x(t) dt = c_1, \quad \lim_{t_1 \rightarrow +\infty} \frac{1}{t_1 - t_0} \int_{t_0}^{t_1} y(t) dt = c_2.$$

В [29] рассматривается уравнение

$$(33) \quad x'(t) = \left[k - \int_{t-a}^{t-b} f(t-s) \psi[x(s)] ds \right] x(t), \quad a > b > 0,$$

в котором, подобно (31), учитывается интегральный эффект предыдущих поколений, уменьшающий коэффициент роста. В отличие от (31) здесь предполагается, что численность поколений, слишком удаленных от момента t и слишком близких к этому моменту не оказывает влияние на коэффициент роста. (Кроме того, численность $x(s)$ входит под интеграл не обязательно линейно.)

Заменой переменных под интегралом уравнение (33) приводится к интегродифференциальному уравнению с постоянными пределами интегрирования. Если уравнение $\psi(x) = h$, где $h \int_0^a f(\xi) d\xi = k$, имеет единственное положительное решение x^* , то все решения уравнения (33) положительны и ограничены. Если кроме того, $\psi(x) \leq kx$ при $x \leq x^*$ и $\psi(x) \geq kx$ при $x \geq x^*$, то все решения — колеблющиеся. Если при этом k достаточно велико, то существует (непостоянное) периодическое решение.

5. До сих пор мы рассматривали однородные ареалы и не интересовались распределением организмов в пространстве. Учет неоднородности ареала приводит к уравнениям с частными производными. Так, например, диффузия микроорганизмов в плоской ограниченной области вместе с механизмом модели Ферхюльста приводит к предельной задаче для уравнения

$$(34) \quad \frac{\partial u}{\partial t} = k \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right) + \varepsilon u - \delta u^2$$

с условиями

$$(35) \quad u(x, y, 0) = f(x, y), \quad u(x, y, t) = g(x, y, t), \quad (x, y) \in \Gamma.$$

Исследование этого нелинейного параболического уравнения и его биологического аспекта было проведено в 1937 году И. Г. Петровским, А. Н. Колмогоровым и Н. С. Пискуновым [17] и для несколько иной биологической задачи — Фишером [30]. Если ареал неоднороден, и кроме диффузии существуют предпочтительные направления движения организмов или организмы увлекаются течениями в ареале, то вместо уравнения (24), мы должны написать квазилинейное параболическое уравнение второго порядка более общего вида. В настоящее время теория подобных уравнений и систем развита подробно

[13]. В то же время при исследовании динамики популяций возникают системы, не охватываемые этой теорией. Приведем для примера одну из самых простых моделей морского ценоза, предложенную А. А. Ляпуновым [14]. Пусть $u_i(x, t)$, $i = 1, 2, 3$, соответственно интенсивность солнечного света, концентрация углекислоты и, наконец, плотность живых организмов на глубине x , отмеряемой от поверхности океана, в момент времени t . Рассматриваются только те организмы, которые размножаются, благодаря фотосинтезу, и океан в горизонтальных направлениях считается однородным. Тогда поглощение солнечной энергии с ростом глубины и благодаря процессу фотосинтеза можно описать уравнением

$$(36) \quad \frac{\partial u_1}{\partial x} = -\alpha u_1 - \beta u_3 \min\left(\frac{u_1}{a}, \frac{u_2}{b}\right),$$

где интенсивность фотосинтеза, пропорциональная плотности организмов и минимуму из потока углекислоты и солнечного света описывается вторым слагаемым справа.

Для плотности живых организмов можем написать уравнение

$$(37) \quad \frac{\partial u_3}{\partial t} = \varepsilon u_3 \min\left(\frac{u_1}{a}, \frac{u_2}{b}\right) - \gamma u_3 - \delta u_3^2 + k_1 \frac{\partial^2 u_3}{\partial x^2},$$

которое только тем и отличается от уравнения (34), что вместо постоянного коэффициента рождаемости в нем стоит переменный коэффициент, пропорциональный интенсивности процесса фотосинтеза.

Наконец, для концентрации углекислоты имеем уравнение

$$(38) \quad \frac{\partial u_2}{\partial t} = \sigma - \eta u_3 \min\left(\frac{u_1}{a}, \frac{u_2}{b}\right) + k_2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2},$$

где σ описывает поток углекислоты из придонной зоны, а остальные слагаемые справа соответствуют расходу углекислоты в процессе фотосинтеза и ее диффузии. Вместо потока σ можно было бы написать приток углекислоты от разложения погибших организмов, добавив еще одно уравнение для плотности последних.

Система (36)–(38) „неудобна“ не только тем, что первое уравнение не содержит производную по времени, но, главным образом, тем, что нелинейные слагаемые правой части не имеют непрерывных производных по u_1 , u_2 , а это обычно требуется для доказательства существования решения предельных задач (см. теорему 7.1 в [13]).

Другим источником уравнений с частными производными является непрерывное распределение по возрастам. Если в системе (17), например, толщину возрастных слоев считать бесконечно малой, то для потомства в момент вре-

мени t вместо конечной суммы получим интеграл

$$(39) \quad x(0, t) = \int_0^{\infty} \varepsilon(\tau) x(\tau, t) d\tau,$$

где $x(\tau, t)$ — численность особей возраста τ в момент времени t . Трансформируя i -тое уравнение системы (17) для непрерывного изменения возраста, получим, что $x(\tau, t)$ удовлетворяет уравнению

$$(40) \quad \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} = \gamma(\tau, t) x.$$

Условие (39) является для этого уравнения предельным. В качестве еще одного предельного условия можно взять начальное распределение по возрастам

$$(41) \quad x(\tau, 0) = g(\tau).$$

Задача (39)–(41) поставлена и исследована в [6], где, в частности, установлены незатухающие колебания решения $x(t, \tau)$ по t , если начальное распределение отлично от равновесного.

6. Рассмотренные модели допускают различные оптимизационные задачи [24], [6], [20]. Остановимся на некоторых из них.

Пусть три вида с численностями $x_1(t)$, $x_2(t)$, $x_3(t)$ взаимодействуют по принципу „хищник–жертва“ так, что второй вид питается первым, а третий — вторым. Это может быть, например, биоценоз — растительность, травоядные и хищники, питающиеся травоядными. Предположим, что механизм их взаимодействия описывается вольтерровой теорией встреч и, следовательно, численности $x_i(t)$ удовлетворяют системе уравнений

$$(42) \quad x'_i = x_i f_i(x_1, x_2, x_3), \quad i = 1, 2, 3,$$

где

$$f_1(x_1, x_2, x_3) = (\varepsilon_1 - \gamma_1 x_2 - \delta_1 x_1),$$

$$f_2(x_1, x_2, x_3) = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x_1 - \gamma_3 x_3 - \delta_2 x_2),$$

$$f_3(x_1, x_2, x_3) = (-\varepsilon_3 + \gamma_4 x_2 - \delta_3 x_3),$$

$$\varepsilon_i > 0, \quad \gamma_i > 0, \quad \delta_i > 0.$$

Предположим, что все три вида имеют промысловую ценность (свою для каждого вида), и эксплуатация биоценоза ведется так, что в фиксированные моменты времени из биоценоза изымается некоторое количество особей (или биомассы) каждого вида. При этом естественно потребовать, чтобы такая эксплуатация носила стационарный характер, не приводила к гибели биоценоза.

Последнее требование сводится к неотрицательности производных, т. е. к выполнению неравенств

$$(43) \quad \begin{aligned} \varepsilon_1 - \gamma_1 x_2 - \delta_1 x_1 &\geq 0, \\ -\varepsilon_2 + \gamma_2 x_1 - \gamma_3 x_3 - \delta_2 x_2 &\geq 0, \\ -\varepsilon_3 + \gamma_4 x_2 - \delta_3 x_3 &\geq 0, \\ x_1 \geq 0, \quad x_2 \geq 0, \quad x_3 &\geq 0. \end{aligned}$$

Если зафиксировать длину промежутка Δt между двумя последующими изъятиями, то задача заключается в максимизации дохода за один шаг, т. е. в максимизации функции

$$(44) \quad F(x) = \sum_{i=1}^3 c_i \Delta x_i = \sum_{i=1}^3 c_i x_i f_i(x_1, x_2, x_3),$$

где c_i — цена той или иной единицы i -го вида, а x_i ограничены неравенствами (43).

Найдя точку экстремума \tilde{x} функции $F(x)$, нетрудно установить условия на коэффициенты, при которых эта точка попадает в область (43). При выполнении этих условий стационарная оптимальная политика состоит в том, чтобы, исходя из состояния \tilde{x} системы, изымать за шаг Δt положительные приращения Δx_i и после этого предоставить системе возможность возвращаться в состояние \tilde{x} .

Подобный вывод остается верным и для систем с произвольным числом компонент и с правой частью общего вида.

Более сложные оптимизационные задачи возникают при непрерывной эксплуатации. Для одной популяции с численностью $x(t)$, в которой особи с промысловой точки зрения не различаются по возрасту и полу имеем уравнение (ср. с (3)):

$$(45) \quad x' = -q + x[a - bx],$$

где $q(t)$ скорость изъятия особей из популяции в момент t . Эксплуатация ведется на протяжении промежутка $[0, T]$ и таким образом, чтобы максимизировать по q функционал

$$(46) \quad G(q) = \int_0^T q(t) dt, \quad q(t) \in G.$$

Описанная задача естественно обобщается на случай нескольких взаимодействующих популяций. Если особи разного пола и возраста имеют различную промысловую ценность (например, в стаде крупного рогатого скота), то динамика развития популяции с эксплуатацией может быть описана системой (ср.

с ур. (40):

$$\frac{\partial x_i}{\partial t} + \frac{\partial x_i}{\partial \tau} = [\gamma_i(\tau, t) - k_i(\tau, t)] x_i,$$

$$x_i(0, t) = \int_0^{\infty} \varepsilon_i(\tau) x_i(\tau, t) d\tau, \quad i = 1, 2,$$

где $x_i(\tau, t)$ $i = 1, 2$ — численности особей женского и мужского пола возраста τ в популяции в момент времени t , а

$$(47) \quad 0 \leq k_1(\tau, t) \leq 1, \quad 0 \leq k_2(\tau, t) \leq 1$$

управляющие коэффициенты эксплуатации.

Оптимальная промысловая политика заключается в том, чтобы выбором функции $k_i(\tau, t)$ максимизировать функционал дохода Q , который может иметь вид

$$Q' = \int_0^T \int_0^{\infty} [a_1(\tau, t) (-x'_{1,\tau}) + a_2(\tau, t) (x_2)] d\tau dt$$

или

$$Q'' = \int_0^T \int_0^{\infty} [b_1(\tau, t) x_1 + b_2(\tau, t) x_2] d\tau dt,$$

или быть линейной комбинацией Q' и Q'' . При этом кроме ограничений (47) биологического характера могут быть еще ограничения на экономические затраты типа

$$\int_0^{\infty} c_k(\tau, t) x_i(\tau, t) d\tau \leq c_{ik}(t), \quad i = 1, 2; \quad k = 1, 2, \dots, n$$

и т. п.

7. Коснемся теперь еще одной, может быть, наиболее интересной области приложения дифференциальных уравнений к динамике популяций. Речь идет о динамике генетических популяций. Первые работы в этой области появились в 20-х—30-х годах, [35], [32], [56] и др. Особенно интенсивные исследования проводятся в последнее время. Их библиографию можно найти в [16] и [23].

Исследуя генетические популяции, следят не столько за изменением численности особей, сколько за частотой (концентрацией) того или иного признака, меняющейся от поколения к поколению.

В самом простом случае изучается только один признак, например цвет глаз, и, следовательно, только один ген (или локус). Этот ген может иметь несколько аллелей, например, аллель голубоглазости и аллель кареглазости, и предметом исследования является частота аллелей в популяции.

Гены содержатся в гаметах. Причем в каждой гамете имеется только одна какая-нибудь аллель данного гена. При переходе от n -ного поколения к $n + 1$ -му в диплоидной менделевской популяции гаметы с аллелями A_i объединяются в зиготы с генотипами $A_i A_k$. Зиготы, развивающиеся во взрослый организм, порождают гаметы нового, $n + 1$ -го поколения. Частота аллели A_i в $n + 1$ -поколении определяется многими факторами: выживаемостью этой аллели в предыдущем поколении, выживаемостью и гаметопродукцией зигот, в которые входит эта аллель, мутацией генов и многими другими.

Пусть ген имеет l аллелей A_1, A_2, \dots, A_l . Обозначим $N_i(n)$ численность гаметы A_i в n -ном поколении, $N(n)$ — численность всех гамет в n -ном поколении и $p_i(n) = N_i(n)/N(n)$ — частоту гаметы A_i в n -ном поколении. (Гамету с аллелью A_i обозначаем также A_i).

Пусть $p(n)$ вектор частот в n -ном поколении. В силу того, что гаметы $n + 1$ -го поколения образуются из зигот, в которые гаметы предыдущего поколения входят попарно, можем написать

$$(48) \quad p_i(n + 1) = \frac{1}{W[p(n), n]} \sum_{j,k} \omega_{ijk}(n) p_j(n) p_k(n),$$

где $\omega_{ijk}(n) \geq 0$ коэффициент, соответствующий вкладу зигот $A_j A_k$ n -ного поколения в частоту i -той гаметы $n + 1$ -го поколения (явная аналогия с теорией встреч Вольтерра), а $W[p(n), n]$ — коэффициент нормировки. Из условия нормировки

$$\sum_{i=1}^l p_i = 1$$

следует, что

$$(49) \quad W[p(n), n] = \sum_i \sum_{j,k} \omega_{ijk}(n) p_j(n) p_k(n).$$

В каждом конкретном случае, при учете того или иного генетического фактора функция $F_i[p(n), n] = \sum_{j,k} \omega_{ijk}(n) p_j(n) p_k(n)$ имеет свой специальный вид. Мы ограничимся рассмотрением одного простого случая. Предположим, что генетические факторы не меняются от поколения к поколению. Это значит, что $\omega_{ijk}(n) = \omega_{ijk} = \text{const}$. Предположим далее, что мутации отсутствуют и, следовательно, гаметы A_i могут происходить только от зигот их содержащих, т. е. от зигот $A_i A_j$. Это значит, что $\omega_{ijk} = 0$ при $i \neq k$ и $i \neq j$. В этих предположениях функция F_i принимает вид

$$(50) \quad F_i(p) = \sum_{j=1}^l \omega_{ij} p_i p_j,$$

где $\omega_{ij} = \omega_{ijj} + \omega_{iji}$, а функция $W(p)$ превращается в квадратичную форму

$$(51) \quad W(p) = \sum_{i=1}^l \sum_{j=1}^l \omega_{ij} p_i p_j.$$

Матрица $\omega = \|\omega_{ij}\|$ этой формы, которая, вообще говоря, не симметрична, играет важную роль во многих вопросах, связанных с динамикой вектора $p(n)$. Она называется матрицей приспособленностей, а функция $W(p) = p\omega p^*$ — средней приспособленностью популяции.

Сохраняя наши предположения относительно ω_{ijk} , заменим дискретное уравнение (48) дифференциальным. Для этого вычтем из обеих частей $p_i(n)$ и перейдем к непрерывному времени. Получим

$$(52) \quad p'_i = \frac{F_i(p) - W(p) p_i}{W(p)}, \quad i = 1, 2, \dots, l.$$

Вместо (52), перейдя к новому времени $\tau = \int_0^t W(p)^{-1} dt$, можно было бы рассмотреть систему в форме Кимуры [41]

$$(53) \quad p'_i = F_i(p) - W(p) p_i, \quad i = 1, 2, \dots, l.$$

Для точек покоя системы (52) имеем

$$(54) \quad p_i \left[\sum_{j=1}^l \omega_{ij} p_j - W(p) \right] = 0.$$

Отсюда, выбирая только те точки, в которых $p_i > 0$, получим

$$(55) \quad \omega p = W(p) e^*,$$

где $e = (1, 1, \dots, 1)$.

Предполагая $|\omega_{ij}| \neq 0$, будем иметь $p = \omega^{-1} W(p) e^*$. Вместе с условием нормировки $\sum_{i=1}^l p_i = e p = 1$ отсюда следует, что

$$W(p) = \frac{1}{e \omega^{-1} e^*}$$

и, следовательно, вектор состояния равновесия

$$(56) \quad p_0 = \frac{\omega^{-1} e^*}{e \omega^{-1} e^*}.$$

Легко проверить, что равенство (56) не только необходимое, но и достаточное условие того, чтобы вектор p_0 , определенный этим равенством, был решением системы (52), т. е. вектором точки покоя. Для того, чтобы этот вектор был положительным, необходимо и достаточно, чтобы все компоненты вектора $\omega^{-1} e^*$ были одного знака. Кроме указанного состояния равновесия система (52) имеет еще $2^l - 2$ состояний равновесия, в которых некоторые, но не все p_i равны нулю.

Имеются критерии устойчивости точек покоя в терминах функции $F_i(p)$, [20], [22]. В самом простом случае, когда матрица ω симметрична (что означает одинаковую приспособленность гамет A_i и A_k), нетрудно показать, что в точке покоя (56) функция $W(p) = p^* \omega p$ достигает экстремума на симплексе $\sum_{i=1}^l p_i = 1$. Если ω такова, что этот экстремум является максимумом, то можно составить функцию

$$R(p) = W(p) - W(p_0) \leq 0, \quad R(p_0) = 0,$$

производная которой в силу системы

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= \frac{dW}{dt} = \sum_{i,j=1}^l \left[\frac{dp_i}{dt} \omega_{ij} p_j + p_i \omega_{ij} \frac{dp_j}{dt} \right] = 2 \sum_{i,j=1}^l \omega_{ij} p_j \frac{dp_i}{dt} = \\ &= 2 \sum_{i=1}^l \frac{1}{p_i} F_i [F_i - W(p) p_i] \frac{1}{W(p)} = 2 \sum_{i=1}^l p_i [F_i/p_i - W(p)]^2 \frac{1}{W(p)} \geq 0. \end{aligned}$$

Отсюда и из теоремы Ляпунова заключаем, что точка p_0 асимптотически устойчива. По пути мы выяснили, что в случае симметрической матрицы ω средняя приспособленность $W(p)$ при движении по траектории к устойчивой точке не убывает. Этот случай впервые был исследован Фишером [31] и вывод о неубывании $W(p)$ носит название фундаментальной теоремы естественного отбора Фишера.

Нетрудно убедиться, что в случае несимметрической матрицы ω эта теорема неверна. Однако и в этом случае имеют место некоторые экстремальные теоремы [16], [25], [41].

Заканчивая обзор, отметим, что рассмотренные методы как правило, удобны либо при небольшом числе компонент (или, говоря физически, степеней свободы), либо, наоборот, при слишком большом, так что усреднением можно перейти к небольшому числу макрохарактеристик. Если же компонент несколько десятков или сотни, как это бывает в естественных биоценозах, то механизм их взаимодействия так сложен, а исследование систем настолько затруднительно, что употребление рассмотренных моделей становится нецелесообразным.

Автор благодарен Л. Р. Гинзбургу (Агрофизический институт, Ленинград) за помощь в работе над обзором.

Литература

- [1] Базыкин А. Д. Журнал общей биологии, т. 28, № 4, 1967, 463.
- [2] Бейли Н.: Математика в биологии и медицине. „Мир“, М., 1970.
- [3] Гильдерман Ю. И.: В сб. Некоторые проблемы математической биологии, Новосибирск, 1973, 123.
- [4] Гинзбург Л. Р., Юзефович Г. И.: Генетика, т. 4, № 12, 1968, 116.

- [5] Гинзбург Л. Р.: В сб. Математические методы в исследованиях по агрофизике и биологии, Ленинград, 1969, 139.
- [6] Гинзбург Л. Р.: Проблемы кибернетики, 23, М., „Наука“, 1970, 261.
- [7] Гинзбург Л. Р., А. И. Брежнев: Журнал общей биологии, т. 33, № 4, 1974.
- [8] Гинзбург Л. Р. и др.: Журнал общей биологии, т. 32, № 6, 1971, 724.
- [9] Гинзбург Л. Р. и др.: Журнал общей биологии, т. 33, № 4, 1972, 456.
- [10] Гинзбург Л. Р.: Журнал общей биологии, т. 34, № 3, 1973, 464.
- [11] Гинзбург Л. Р. и др.: Журнал общей биологии, т. 35, 2, 1974.
- [12] Колмогоров А. Н.: Проблемы кибернетики, 25, М., „Наука“, 1972, 100.
- [13] Ладыженская О. А., Соловников В. А., Уральцева Н. Н.: Линейные и квазилинейные уравнения параболического типа, М., „Наука“, 1967.
- [14] Ляпунов А. А.: Журнал общей биологии, т. 29, № 6, 1968, 629.
- [15] Макфедьен Э.: Экология животных, М., „Мир“, 1965.
- [16] Моран П.: Статистические процессы эволюционной теории, М., „Наука“, 1973.
- [17] Петровский И. Г., Колмогоров А. Н., Пискунов Н. С.: Бюлл. ун-та (А) 1 : 6, М., 1937, 1.
- [18] Поletaев И. А.: Проблемы кибернетики, 16, М., „Наука“, 1966, 171.
- [19] Поletaев И. А.: Журнал общей биологии, т. 34, № 1, 1973, 43.
- [20] Динамическая теория биологических популяций под ред. Р. А. Полуэктова, М., „Наука“, 1974.
- [21] Применение вычислительной математики в химической и физической кинетике, М., „Наука“, 1969.
- [22] Пых Ю. А.: В сб. „Исследования по теоретической генетике“, Новосибирск, 1972, 27.
- [23] Ратнер В. А.: Проблемы эволюции, III, 1973, 151.
- [24] Свиричев Ю. М., Елизаров Е. Я.: Математическое моделирование биологических систем, М., „Наука“, 1972.
- [25] Свиричев Ю. М.: В сб. „Исследования по теоретической генетике“, Новосибирск, 1972, 86.
- [26] Улам С.: Нерешенные математические задачи, М., „Наука“, 1964.
- [27] Эман Т. И.: Проблемы кибернетики, 16, М., „Наука“, 1972, 191.
- [28] D'Ancona V.: The struggle for existence, Brill. Leiden, 1954.
- [29] Dunkel G.: В кн. Seminar of Differential Equations und Dynamical Systems, ed. by Jones G. S. Springer N.Y., 1968.
- [30] Fisher R. A.: Ann. Eugen. 7, 1937, 355.
- [31] Fisher R. A.: The genetical theory of natural selection 2nd ed., Dover Press, 1958.
- [32] Fisher R. A.: The Genetical Theory of Natural Selection, Clarendon Press, Oxford, 1930.
- [33] Gart J.: Biometrics v. 24, N 3, 1968, 557.
- [34] Goel N. S., Maitra S. C., Montrol E. W.: Reviews of modern physics v. 43, N 2, part I, 1971, 231.
- [35] Haldane J. B. S.: Trans. Cambr. Philos. Soc. v. 23, N 2, 1924, 19.
- [36] Hutchinson G. E.: Ecology v. 28, 1947, 319.
- [37] Jones G. S.: Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. v. 47, 1961, 879.
- [38] Kakutany S., Marcus L.: В кн. Contribution to the Theory of Nonlinear Oscillations, ed. by S. Lefshetz, Princeton U.P. Princeton N.Y., 1958.
- [39] Kerner E. H.: Gibbs Ensemble; Biological Ensemble, Gordon & Breach, N.Y., 1971.
- [40] Kilmer W. L.: J. Theor. Biol. v. 36, N I, 1972, 9.
- [41] Kimura M.: Heredity, 12, 1958, 145.
- [42] Kostitzin V. A.: Biologie mathématique. Paris, Librairie Armand Colin., 1937.
- [43] Lanchester F. W.: Aircraft in warfare; the dawn of fourth arm. London, Constable & Co, 1916.
- [44] Larkin P. A.: J. Fish. Res. Board. Canada, v. 20, N 3, 1963, 647.
- [45] Lotka A. J.: Elements of Mathematical Biology, N.Y., Dover Publ. Inc., 1956.

- [46] *Malthus T. R.*: Essay on Population, London, Rew. edn. 1803.
- [47] *Rescigno A., Richardson I. W.*: Bull. of Math. Biophys. v. 29, 1967, 377.
- [48] *Rescigno A.*: Bull. of Math. Biophys. v. 30, N 2, 1968.
- [49] *Richardson L. F.*: В кн. Arms & Insecurity ed. N. Rashevsky & E. Trucco Quadrangle Books, Chicago, 1960.
- [50] *Slobodkin L. V.*: Growth & Regulation of Animal Populations. Holt, Rinehart & Winston, N.Y. 1961.
- [51] *Utz W. R., Waltman P. E.*: Bull. Math. Biophys. v. 25, 1963, 75.
- [52] *Verhulst P. E.*: Nuov. Mem. Acad. Roy. Bruxelles, 18, 1845, 1.
- [53] *Volterra V.*: Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie, Paris, Gauthier Villar, 1931.
- [54] *Waltman P. E.*: Bull. Math. Biophys. v. 26, N 1, 1964, 39.
- [55] *Wangersky P. J., Cannigham W. J.*: Ecology v. 38, 1957, 136.
- [56] *Wright S.*: Genetics v. 16, N 1, 1931, 97.

Souhrn

DIFERENCIÁLNÍ ROVNICE DYNAMIKY BIOLOGICKÝCH SPOLEČENSTEV

JU. I. GILDERMAN

Článek obsahuje přehled modelů vývoje biologických společenstev. Uvažují se pouze deterministické modely dostatečně velkých společenstev, což dovoluje použít diferenciální a integrodiferenciální rovnice a vzít v úvahu vzájemné vztahy a působení typu konkurence, symbiózy, parasitismu, „dravec – oběť“ atp. Z obsáhlé literatury na toto téma, mající v současné době i praktické aplikace, si autor zpravidla podrobněji všimá těch prací, které „objevovaly“ dané téma a obsahují hlavní ideu toho kterého směru.

Práce použité v přehledu jsou mimoto spjaty matematickými ideami, spočívajícími v kvantitativním studiu modelových systémů diferenciálních rovnic. Existence stacionárních bodů, jejich rozložení, stabilita a charakter, omezenost nebo periodicitu řešení, obecný fázový portrét studovaného systému – to vše jsou otázky, na něž dávají odpovědi výsledky studia biologických problémů.

Адрес автора: Ю. И. Гильдерман, Институт математики, СО АН СССР, Новосибирск, 90, СССР.