УДК 52—17:591.5

А. Ф. Лаговский, Д. Ю. Стукалин

АНАЛИЗ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЛОТКИ — ВОЛЬТЕРРЫ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ТЕОРИИ УСТОЙЧИВОСТИ

Исследована система «хищник — жертва» и определены параметры, при которых ее функционирование стабильно. Математически определено биологическое равновесие участвующих в ней видов.

A system predator-prey is explored and the parameters, by which its operating is stable. Biological balance of the system species is defined by mathematic methods.

1

Ключевые слова: математическое моделирование, устойчивость экосистема, система«хищник — жертва».

Keywords: mathematical simulation, stability of ecosystem, predator-prey.

Математическое моделирование динамики *биологических популяций* не только актуальная, но и чрезвычайно интересная проблема. Существование биологического объекта в составе экосистемы обусловливается как закономерными внутренними процессами (репродукция, рост, питание, смертность и др.), так и случайными внешними явлениями, которые оказывают непосредственное влияние на протекание процессов жизнедеятельности. Для описания процессов воспроизводства и смертности существует ряд аналитических моделей Мальтуса (1798 г.), Ферхюльста — Пирла (Verhulst, 1838) и Риккера (Ricker, 1954). Простейшая модель питания была предложена Лоткой (Lotka, 1925) и Вольтеррой (Volterra, 1926, 1931) и послужила толчком к развитию современной математической экологии. Разработан класс матричных и непрерывных моделей, учитывающих внутреннюю возрастную структуру популяции, простейшей из которых является модель Лесли (1945).

Системы обыкновенных дифференциальных уравнений Лотки — Вольтерры, которые будут рассмотрены в данной работе, используются для моделирования взаимодействия между *конкурирующими* биологическими видами.

Анализ устойчивости непосредственно связан с определением условий равновесия. В линейных системах существуют только одно состояние равновесия, поэтому зависимые переменные, характеризующие состояние системы, с течением времени приближаются либо к состоянию покоя, либо периодического изменения. В нелинейных же системах возможны ситуации, когда существуют несколько состояний равновесия. Причем достаточно малого возмущения, чтобы начался переходный процесс, который приведет систему к новому состоянию равновесия, существенно отличающемуся от первоначального. Следовательно, при рассмотрении подобных систем необходимо проанализировать особенности их поведения в непосредственных окрестностях всех возможных состояний равновесия.

Если достаточно малое (независимо от того, какими причинами оно вызвано) возмущение приводит к существенному отклонению режима от исходного (установившегося) состояния или от невозмущенного движения, то говорят о нестабильности или неустойчивости положения равновесия или невозмущенного движения.

Если же после прекращения действия возмущения система не отклоняется существенно от своего исходного состояния, то такой режим называют устойчивым.

Определим устойчивость. Поведение широкого класса физических систем часто описывается дифференциальными уравнениями n-го порядка, которое всегда может быть преобразовано в эквивалентную систему n дифференциальных уравнений 1-го порядка в виде

$$\dot{y}_k = Y_k(y_1, y_2, \ldots, y_n), \quad k = 1, 2, \ldots n. \tag{1}$$

где $\dot{y}_k(t)$ — зависимые переменные, связанные с «движением» (в свете механики), т. е. с временным (динамическим) протеканием процесса.

$$\dot{f}_k = Y_k(t, y_1, y_2, \ldots, y_n), \quad k = 1, 2, \ldots, n$$

соответствует частному решению $f_k(t)$ одного из системы уравнений (1) и описывает движение системы, которое назовем невозмущенным движением в противоположность другому движению, которое обозначим как возмущенное движение $\dot{y}_k(t)$. Очевидно, что $f_k(t)$ удовлетворяет следующей системе уравнений:

$$y_k(t) - f_k(t) = x_k(t) .$$

Различие значений возмущенного $y_k(t)$ и невозмущенного $f_k(t)$ движений в каждый момент времени t назовем возмущением $x_k(t)$:

$$\left|x_k(t = t_0)\right| \leqslant \delta, \tag{2}$$

$$\left|x_k(t > t_0)\right| \leqslant \varepsilon(\delta), \tag{3}$$

$$\lim_{t \to \infty} \left|x_k(t)\right| = 0. \tag{4}$$

Ляпунов дал следующее определение устойчивости. Невозмущенное движение называется устойчивым, если для всякого положительного числа $\delta > 0$ может быть найдено другое такое число $\varepsilon(\delta)$, чтобы для всех возмущенных движений $y_k(t)$ для начального момента времени $t = t_0$ выполнялось неравенство (2), а во все последующие моменты времени $t > t_0$ было справедливо неравенство (3). В противном случае невозмущенное движение неустойчиво. Иными словами, невозмущенное движение устойчиво, если, будучи возмущено в начальный момент времени, оно в дальнейшем целиком проходит в непосредственной окрестности своего первоначального состояния и не покидает эту соседнюю область. Из данного определения устойчивости движения получается устойчивость положения равновесия как частный случай, когда все функции $f_k(t) = C_k$, т. е. являются постоянными величинами.

Более жестко, определяется асимптотическая устойчивость. Точнее, невозмущенное движение называется асимптотически устойчивым, если оно, во-первых, устойчиво в смысле вышеуказанного определения (2—3), и, во-вторых, если можно выбрать число δ такое, чтобы для всех возмущенных движений, которые удовлетворяют неравенству (2) дополнительно выполнялось условие (4). Другими словами, это означает, что при возмущенном в начальный момент времени $t = t_0$ асимптотически устойчивом движении возмущения не только остаются внутри окрестности первоначального состояния ε(δ), как при нормальной устойчивости, но и с течением времени затухают до нуля.

Итак, возмущенное движение устойчиво, если возмущенное в начальный момент времени движение проходит в его непосредственной окрестности и не покидает определенную соседнюю область. Оно асимптотически устойчиво, если возмущенное движение асимптотически стремится к невозмущенному.

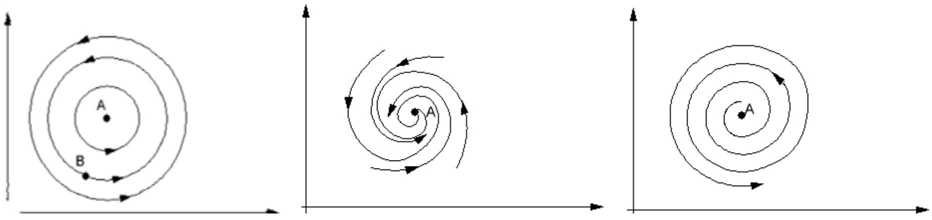
Приведенное определение устойчивости называется устойчивым «в малом». Наряду с ним часто пользуются понятием о глобальной устойчивости, которое характеризует поведение движения по отношению к большим начальным возмущениям из определенной области или даже для произвольных начальных возмущений. Такие случаи часто имеют существенное значение в некоторых задачах.

Устойчивость — один из значимых критериев модели. Это означает, что выводы должны предусматривать несущественное изменение параметров и функций, которые описывают модель. Для описанной модели характерно свойство структурной устойчивости. В качестве примера модели, которая не обладает подобным свойством, можно привести известную модель борьбы за существование Лотка — Волтерра:

$$\begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2), \\ \dfrac{dN_2}{dt} = -N_2(\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1), \end{cases}$$

где $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2 > 0$; N_1 — величина популяции шпрот; N_2 — величина популяции трески. Коэффициент $-\varepsilon_2$ описывает естественный процесс гибели трески, лишенной шпрот. Возможность взаимодействия двух видов рыб пропорциональна: популяция шпрот сокращается, а популяция трески увеличивается (члены $-\gamma_1 N_1 N_2$ и $\gamma_2 N_1 N_2$ в правой части уравнения).

Согласно проведенному анализу модели заключаем, что существует стационарное состояние (А на рис. 1*а*). Любое другое исходное состояние В способствует колебанию численности шпрот и трески. Следовательно, с течением времени система вернется в состояние В.



а *б* *в*

Рис. 1. Взаимодействие популяций шпрот и трески в модели Лотка — Вольтерра:
а — исходная модель; *б* — система с глобальной устойчивостью;
в — система с глобальной неустойчивостью

При незначительном изменении модели справедливы уравнения

$$\begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1 + \varphi(x, y), \\ \dfrac{dN_2}{dt} = -(\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1) N_2 + \chi(x, y). \end{cases}$$

Здесь в правой части используются малые члены, которые учитывают, допустим, борьбу шпрот за пищу и трески за шпроты.

В итоге вывод о периодичности (возвращение системы в начальное состояние B), справедливый для системы Лотка — Вольтерра, теряет свою силу. Вид малых поправок φ и χ формирует различные вариации (например, рис. 1*б*, 1*в*).

На рисунке 1*б* обозначено устойчивое равновесное состояние А. Оно может возникнуть при любых исходных состояниях через большой промежуток времени.

Рисунок 1*в* демонстрирует, что система становится нестабильной. Данное состояние можно охарактеризовать как неустойчивое. Борьба за выживание и конкуренция способствует резкому увеличению одного класса или сокращению другого. Таким образом, система перемещается в область настолько больших или малых значений N_1 и N_2 так, что модель не может быть применимой.

Могут быть представлены и другие структурно-устойчивые варианты, например предполагающие наличие более чем двух популяций.

Рассмотрим обобщенное уравнение Лотки — Вольтерры с внутривидовой конкуренцией:

$$\begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = (a_1 - b_1 N_1 - c_1 N_2) N_1, \\ \dfrac{dN_2}{dt} = (a_2 - b_2 N_2 + c_2 N_1) N_2. \end{cases}$$

Заменой переменных $N_1 = \alpha \overline{N}_1$, $N_2 = \beta \overline{N}_2$, $t = \gamma\tau$ и их переобозначением вышеуказанное уравнение может быть приведено к следующему виду:

$$\begin{cases} \dfrac{d\overline{N}_1}{d\tau} = (1 - \lambda_1 \overline{N}_1 - \overline{N}_2)\overline{N}_1, \\ \dfrac{d\overline{N}_2}{d\tau} = (\mu - \lambda_2 \overline{N}_2 + \overline{N}_1)\overline{N}_2. \end{cases}$$

Анализ полученных уравнений позволяет оценить параметры $\lambda_1, \lambda_2, \mu$, при которых возможно оптимальное развитие и сосуществование двух видов. При условии $\lambda_2 > \mu > -1/\lambda_1$ популяции трески и шпрот находятся в биологическом равновесии, т. е. система глобально устойчива. Если же выполняется одно из двух соотношений $\lambda_2 < \mu$ или $\mu < -1/\lambda_1$, то стабильность системы нарушается, а популяция жертв (в первом случае) или хищников (во втором случае) вымирает. Данные расчеты дают возможность прогнозировать развитие биопопуляций, чтобы регулировать их численность извне.

Список литературы

1. *Александров А. Ю., Платонов А. В.* Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ. СПб., 2006.

2. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. М., 1976.

3. *Горелов А. А.* Концепции современного естествознания. Курс лекций. М., 1998.

4. *Жирмунский А. В.* Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990.

5. *Марчук Г. И.* Математическое моделирование в проблеме окружающей среды. М., 1982.

6. *Николис Г., Пригожин И.* Самоорганизация в неравновесных системах. М., 1979.

7. *Опарин А. И.* Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., 1968.

8. *Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. М., 1993.

9. *Свирежев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. М., 1978.

10. *Шмальгаузен И. И.* Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.; Л., 1965.

11. *Medawar P. B.* Size, shape and age // Essays on growth and form. London, 1945.

12. *Московский* центр непрерывного математического образования. URL: http://www. mccme.ru.

Об авторах

А. Ф. Лаговский — канд. техн. наук, проф., РГУ им И. Канта.

Д. Ю. Стукалин — асп., РГУ им. И. Канта, e-mail: dimidron85@rambler.ru.

Authors

Dr A. F. Lagovsky — professor, IKSUR.

D. Yu. Stukalin — PhD student, IKSUR, e-mail: dimidron85@rambler.ru.