Введение

Одним из классических объектов приложения математической экологии является система хищник-жертва. Цикличность поведения этой системы в стационарной среде была показана ещё Вольтеррой (1931) и Лоттки (1925). Их модель описывает эволюцию двухкомпонентной системы, обладающей временной и пространственной однородностью и представляет систему двух зацепленных уравнений типа:

$$\frac{dV}{dt} = \alpha_v V - \beta_v VP - \gamma_v V^2$$

$$\frac{dP}{dt} = -\alpha_p P + \beta_p VP - \gamma_p P^2.$$

Здесь V и P —популяции соответственно жертв и хищников; $\alpha_{v,p}; \beta_{v,p}; \gamma_{v,p} \geqslant 0$ Популяция хищников увеличивается лишь за счёт поедания ими жертв–сами по себе они вымирают. Жертвы, наоборот, обладают неограниченным источником питания и при слабой связи рост их популяции ограничен внутренними причинами, которые представлены соответствующим параболичным членом.

Квадратичные члены в модели Вольтерры играют роль нелинейного трения– именно они приводят к появления на фазовой плоскости положений равновесия типа "фокус", т.е. энергия системы не сохраняется и, что существеннее, к неэквивалентности обоих направлений времени. В принципе так и должно быть, ведь реальная биологическая система, очевидно, не обладает подобной симметрией.

Таким образом, модель Вольтерра есть простейшая модель со слябой нелинейной связью. Её можно легко обобщить, разрушив пространственную или временную однородность. Это, однако, не вносит ничего нового в плане поведения системы как таковой; качественно новое поведение может быть реализовано лишь введением дополнительных сильно нелинейных взаимодействий в исходные уравнения. Другой возможностью для модификации модели является введение эффекта насыщения, что приводит к добавлению ещё одного уравнения первого порядка. Следует отметить, что это, строго говоря, реального смысла не имеет, поскольку любая динамическая система должна описываться чётным числом уравнений первого порядка. Поэтому данное обобщение представляет лишь математический интерес.

Ниже мы рассмотрим модифицированную модель Вольтерры, а именно, введём сильное нелинейное взаимодействие между хищником и жертвой, что позволит (при некоторых значениях параметров модели) заменить устойчивые фокусы на предельные циклы, которые и означают устойчивые осцилляции численности популяций около их равновесной населённости.

Модель

Перейдём непосредственно к модификации модели Вольтерры. Прежде всего отметим, что в любой реальной системе есть (или хотя бы должно быть) некое характерное время, задающее все остальные временные параметры. Например, в случае математического маятника такое характерное время суть период колебаний, для обращения планеты вокруг своего Солнца–это год и т.д.. Значение такого параметра чрезвычайно велико: он позволяет сформулировать уравнения движения (т.е. соотношения, определяющие временную эволюцию системы) в терминах рекуррентных соотношений между координатами системы в моменты, отстоящие друг от друга на наш временной параметр. Так, для приведённого примера с маятником эти соотношения имеют вид:

$$x_{n+1} = x_n$$

$$p_{n+1} = \sqrt{2\varepsilon - x_n^2},$$

где x и p- координата и импульс маятника, ε-его энергия , а период принят за единицу. Данное уравнение описывает систему в некоторые фиксированные моменты времени (отстоящие на период в данном примере). Это очень удобно, если нас не интересует динамика системы между этими выбранными моментами. Такие системы носят названия систем с дискретным временем или отображений (в случае с осциллятором отображение двумерно). С точки зрения математики сведение дифференциального уравнения к отображению является всего лишь грубой аппроксимацией производной по времени. С нашей, естественнонаучной позиции это всегда можно сделать, коль скоро мы имеем дело с реальными системами. В нашем случае таким шагом по времени может быть выбрано среднее время жизни животного. Такие сечения, ортогональные оси времени, называются сечениями Пуанкаре и являются одним из самых распрочтпанённых методов исследования систем сложных дифференциальных уравнений. Теперь мы знаем как переходить от системы дифференциальных уравнений к отображениям и обратно. Ниже все выражения будут иметь вид отображений.

Теперь рассмотрим модель Вольтерры с неким конкретным набором параметров:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= 0.98\, p_n + 0.03\, p_n v_n - 0.03\, p_n^2 \\ v_{n+1} &= 1.30\, v_n - 0.02\, v_n p_n - 0.01\, v_n^2. \end{aligned} \tag{1}$$

Фазовый портрет этой системы приведён на рис.1 и рис.1а. Мы видим, в данном описании система чрезвычайно устойчива и падает в фокус за очень малое относительное время. Видно также, что этот фокус – общий для всех траекторий и является единственным положением равновесия в рассматриваемой системе. В действительности, такую стабильность системе обеспечивает нелинойное ограничение для хищников. Здесь существенен тот факт, что этот член неограничен по абсолютной величине и эффективно действует при больших населённостях популяции хищников. С одной стороны такое ограничение вполне логично: при перенаселённости "эффект группы" приводит к снижению рождаемости и уменьшению популяции. Важно отметить, что данный член описывает *собственное* ограничение для хищников, совершенно не зависящее от численности популяции жертв. В данном контексте, однако, действие этого ограничителя представляется тривиальным–такие системы математиками изучаются уже давно. Кроме того, отсутствие в системе неустойчивых равновесий делает её неполной.

Теперь рассмотрим взаимодействие видов. Прежде всего замечаем, что оно достаточно слабо в том смысле, что численность популяция хищников оказывается мало чувствительной к колебаниям численности жертв. Такая ситуация, очевидно, не всегда имеет место в природе, скорее наоборот, в реальных экосистемах связь хищников и жертв достаточно чувствительна, что является одним из источников устойчивости экосистем (ведь при слабой связи мыслимы сценарии, когда система "проскакивает"положение равновесия и уходит в область нестабильности на своей фазовой плоскости и далее её движение становится инфинитным–система уходит на бесконечность или, по крайней мере, далеко от положения равновесия). Далее, мы видим, что взаимодействие видов факторизовано, а это означает, что если написать некое выражение, являющееся функцией Гамильтона–Рэлея H для данной системе, а также ввести "температуру" T как меру влияния термостата–внешней среды, то, как это давно известно, такое взаимодействие в неком производящем функционале системы (проще говоря, в статсумме $Z = \int Dp_n Dv_n exp(-H/T)$) сравнительно легко расцепляется (в том или ином приближении – в том смысле, что оно приводит к появлению так называемых "виртуальных" взаимодействий) с перенормировкой, вообще говоря, всех коэффициентов в системе (1). Иными словами, данная система распадается на две невзаимодействующие подсистмы: подсистему "хищников" и подсистему "жертв". Поэтому, представляет интерес рассмотреть взаимодействие, которое в общем случае не расцепляется ни при каких допустимых приближениях. Существенно, что взаимодействие в системе (1) не подавляет фокусы, что также свидетельствует о его квазилинейности. Это соответствует давно известному в теории нелинейных процессов правилу: взаимодействие, не подавляющее фокусы, всегда перенормируемо. Ниже мы рассмотрим неперенормируемое взаимодействие, причём будем искать его в классе ограниченных сильно нелинейных функций, т.е. функций, которые не могут быть линеаризованы ни в какой существенной области изменения наших переменных.

В классе ограниченных функций мы знаем всего несколько элементарных: косинус, арктангенс и всевозможнае их модификации. Арктангенс является довольно плавной функцией: он может быть легко линеаризован везде кроме больших значений аргумента. Поэтому, нам остаётся выбрать косинус, и его степени. Здесь, однако, есть проблема, состояшая в том, что все эти функции будут периодическими, и это существенно повлияет на эволюцию системы, так как внесёт в неё "паразитные" периоды, которые в ряде случаев могут подавить или исказить естественные циклы системы. Этой проблемы можно избежать, рассматривая функции типа $sin(sin(x))$. Такие конструкции существенно нелинейны и содержат в своём спектре большое число гармоник примерно равной амплитуды, что очень полезно для наших целей, так как существование такого спектра говорит о том, что данная функция хаотична. Это позволяет исследовать новые свойства системы, связанные с наличием в ней хаоса.

Итак, рассмотрим систему (1) с конкретным взаиодействием указанного типа:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= \alpha\, p_n + \beta\, p_n v_n - \gamma\, p_n sin\, cos\, v_n^2 \, - \delta\, p_n^2 \\ v_{n+1} &= \epsilon\, v_n - \theta\, v_n p_n - \mu\, v_n^2. \end{aligned} \tag{2}$$

Здесь α, δ, ϵ, μ-собственные амплитуды для каждой популяции, β, γ, θ-константы связи, определяющие взаимоотношения видов.

Взаимодействие здесь имеет вид $V = sin\, cos\, x^2$. Для того, чтобы убедиться в отсутствии в нём какой–либо периодичности, посторим его Фурье–образ. Иными словами, разложим его в ряд типа:

$$V(x) = \sum_n V_n\, e^{in\omega\, x}.$$

Обратное преобразование:

$$V_n - \sum_x V(x)\, e^{-in\omega\, x}.$$

Суммирование по n и x ведётся по всей области их определения. Если в спектре V_n будет доминировать одна или несколько гармоник, мы можем говорить о квазипериодичной функции и вынуждены будем её отвергнуть, если же спектр будет содержать много одинаковых гармоник, то такая функция будет для нас вполне приемлема, так как она не будет содержать какого–либо одного ярко выраженного периода. Для нашего взаимодействия результаты разложения представлены на рис.2. Мы видим, что для рассматриваемого взаимодействия реализуется вторая ситуация, поэтому данный конкретный его вид для нас вполне приемлим. Так как взаимодействие есть вещественная функция, его Фурье–разложение обязано быть зеркально симметричным относительно оси ординат. В нашем случае это действительно так, что свидетельствует о правильности проведённого анализа. Сразу же отметчу, что несмотря на достаточно беспорядочный спектр, функция в действительности не является хаотичной. Другими словами, она будет вести себя как квазипериодическая функция. Это отразится на виде фазового портрета системы. Здесь важно то, что гармоники можно с большой степенью точности считать распределёнными в спектре беспорядочно, поэтому никакого дополнительного сильно выраженного периода, связанного с конкретным выбором функции взаимодействия, не возникнет. Абсолютные же значения переменных в конкретных областях фазовой плоскости нас, очевидно, не интересуют.

Выбранное взпимодействие обладает ещё одним важным свойством: оно ограничено при любых значениях переменных. Его введение делает пищевую цепь очень "хрупкой", т.е. любое, сколь угодно малое изменение численности жертв сильно сказывается на численности популяции хищников. Таким образом, численность хищников оказывается сильно зависящей от населённости жертв. При этом, данная зависимость оказывается гораздо более сильной, нежели взаимодействия, рассматривавшиеся до сих пор.

Такая связь между популяциями, как известно, почти всегда и имеет место в природе. Действительно, при увеличении численности жертв популяция хищников будет сначала нарастать (синус в нашем взаимодействии мал), а затем вступят в силу естественные ограничения роста её численности как то болезни, снижение рождаемости из-за перенаселённости и т.д., причём все взаимодействия, очевидно, сильно нелинейны, как и всякий реальный процесс. При этом, если мы рассматриваем особи с достаточно большой плодовитостью, то при малом уменьшении популяции жертв численность хищников быстро вернётся к равновесному состоянию. Совершенно очевидно, что рассматриваемое взаимодействие не отражает всех особенностей упомянутого процесса. В частности, оно не содержит первоначальное быстрое повышение численности хищников, которое ведёт к перенаселённости. Тем не менее, оно модержит многие из упомянутых факторов ограничения роста в перенормированном виде. Поэтому, использование такой связи представляется интересным с точки зрения применения к неким более точным моделям, которые всё же достаточно сложны, чтобы быть решёнными точно.

Преходя от экологических аспектов к математическим, необходимо сказать, что данное взаимодействие, несмотря на свою ограниченность, замечательно тем, что эффективно подавляет фокусы, обусловленные собственным ограничителем для хищников.

Численный эксперимент

После того, как модель сформулирована, перейдём непосредственно к численному моделированию системы (2). Нашей задачей является проследить эволюцию системы при изменении параметров задачи.

Для начала установим общий вид фазового портрета системы. С этой целью рассмотрим некий конкретный набор параметров, например: $\alpha = 0.98$; $\beta = 0.03$; $\gamma = 0.07$; $\delta = 0.03$; $\epsilon = 1.30$; $\theta = 0.20$; $\mu = 0.01$. Результаты рассчётов приведены на рис.3. На фазовой плоскости появляется предельный цикл, как уже упоминалось выше. Мы видим, что такое поведение системы является универсальным, т.е. у системы нет других положений равновесия, кроме данного. На рис.4 изображена эволюция системы в пространстве начальных условий, т.е. при проходе от 1 до 4 начальнае условия подбирались таким образом, чтобы "прочесать" весь предельнвй цикл. Траектории, находящиеся внутри цикла разматываются к нему (см. 1—3), а траектории, начавшиеся вне его, наоборот, смаиываются циклу (см. 4), что свидетельствует о его абсолютной устойчивости.

Данная структура появилясь вместо фокуса, существовавшего в отсутствии нелинейного члена (см. рис.1). Кроме того, исчезновение фокуса, по-видимому, также является универсальным явлением: при данном наборе параметров он не появляется ни при каких начальных условиях. То, что предельный цикл возник на месте фокуса является причиной столь быстрого наматывания траекторий на цикл, как это видно из рис.3, 4. Лишь если начать траекторию далеко от цикла, будут происходить некме её блуждания.

Рассмотрим теперь эволюцию предельного цикла при изменении параметров задачм по отношению к γ. Прежде всего следует отметить, что нелинейной взаимодействие полностью подавляет квазилинейный факторизованный член. Это проиллюстрировано на рис.5. Параметр β полагался равным 0.06, 0.09 и 0.11 (в предыдущих рассуждениях он был равен 0.03). Мы видим, что вид фазовых траекторий качественно не меняется и, поэтому, за β можно далее не следить. Ниже я буду считать его равным 0.03.

Далее, будем цикл оказывается инвариантным по отношению к изменению парамеира θ (выше он был 0.2). Этот факт иллюстрируется на рис.6 для $\theta = 0.87$ и является очевидным, поскольку система уравнений (2) является в известной степени симметричной при замене хищников на жертв и наоборот. Поэтому, ниже примем θ равным 0.2.

Наконец, рассмотрим изменения параметра δ, который выше принимался равным 0.03. Будем держать все остальные параметры постоянными, принимая для них значения, определённые выше, в частности, $\gamma = 0.07$. Совершенно очевидно, что при малых δ вид предельного цикла меняться не должен. Так на самом деле и происходит. На рис.7 рассмотрен случай $\delta = 0.01$ и приведены различные нач. условия. Как и следовало, уменьшение собственной нелинейности хищников не ведёт к существенной перестройке цикла.

При увеличении δ предельный цикл размывается и система стохастизуется. На рис.8 приведены фазовые траектории для $\delta = 0.2,\ 0.30.4$. Видно, что всё пространство внутри цикла заполнено, как и должно быть для сильно нелинейной диссипатмвной модели, находящейся в режиме хаоса.

При меньших значениях δ с циклом ничего особенно интересного не происходит. Здесь выделяются, однако значения, близкие к 0.05. При этих значениях предельный цикл при некоторых нач. условиях переходит в фокус и процесс этот–периодический по нач. условиям. Очевидно, поскольку это происходит при конкретном значении δ, такое явление есть исключительно свойство рассматриваемой модели. Результаты рассчётов на эту тему приведены на рис.9.

Заключение

В заключение, было рассмотрено обобщение модели Вольтерры с помощью введения дополнительного нелинейного взаимодействия между хищником и жертвой. Полученая модель имеет на своей фазовой плоскости предельный цикл, что означает колебания численности обеих популяций около некоторого равновесного значения. Данный предельный цикл является очень устойчивым. Это говорит об устойчивости полученной экосистемы по отношению к внешним воздействиям.