

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПУШКИНСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ МАТЕМАТИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ БИОЛОГИИ

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО МАТЕМАТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ

Сборник научных трудов, посвященный памяти
А.Д.Базыкина

Научный редактор Э.Э.Шноль

ПУЩИНО · 1996

Статьи сборника посвящены математическому моделированию в нескольких разделах биологии: микробиологии, популяционной генетике, экологии, нейрофизиологии. Используемые математические модели – системы обыкновенных дифференциальных уравнений, зависящие от параметров.

Работы сборника, выполненные коллегами и учениками А.Д.Базыкина, примыкают к его исследованиям по теории взаимодействующих популяций.

Большинство статей не предполагает специальных знаний и рассчитано на широкий круг читателей – научных сотрудников, аспирантов, студентов.

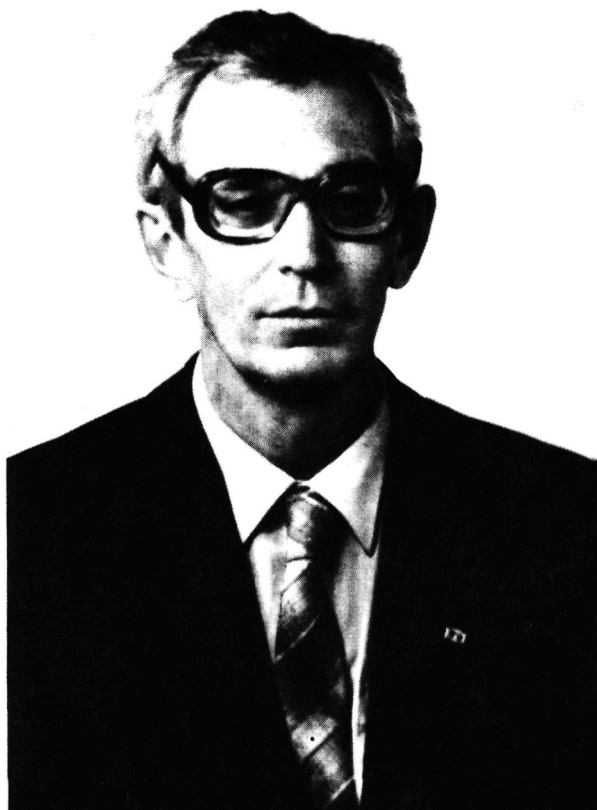
Эта книга издана на средства, собранные коллегами и друзьями А.Д.Базыкина

Финансовую поддержку изданию оказали:

Байбурова Р.М. (Москва); Бикташев В.Н., Борисюк Р.М. (Пушино);
Воронцов Н.Н., Заварзин Г.А., Замятнин А.А. (Москва);
Зархин Ю.Г. (Пушино); Гинзбург Л.Р. (Lev R.Ginzburg, USA);
Денисов Г.А., Казанович Я.Б., Комаров А.С., Левитин В.В.,
Лунин В.Ю. (Пушино); Ляпунова Е.А., Маленков Г.Г. (Москва);
Мурзин А.Г., Панюков В.В., Рева Б.А. (Пушино);
Ризниченко Г.Ю. (Москва); Ройтберг М.А.,
Сарвазян А.П. (Пушино); Сойфер В.Н. (Valery N. Soyfer),
Сойфер Н.И. (USA); Уржумцев А.Г., Хибник А.И. (Пушино);
Чайковский Ю.В. (Москва); Чулаевский В.А., Чуприна В.П.,
Шноль С.Э., Шноль Э.Э. (Пушино); Штамм Е.В. (Москва).

Издание книги поддержано также кафедрой системной экологии Пушинского государственного университета, в создание которой А.Д.Базыкин вложил много сил.

*Памяти
Александра Дмитриевича Базыкина
посвящается*



Александр Дмитриевич
БАЗЫКИН
1940–1994

Александр Дмитриевич Базыкин родился 8 июня 1940 года в Москве. Его отец Дмитрий Александрович был художником, перед войной работал в театре Образцова, где о нем до последнего времени хранили теплые воспоминания. Он ушел на фронт в августе 1941, был командиром саперного взвода и погиб на Карельском фронте в 1944 году. Мать Александра Дмитриевича, профессор Анна Григорьевна Коссовская – известный геолог, всю жизнь работающая в Геологическом институте РАН.

В 1958 г. Саша Базыкин поступил на физфак МГУ, кафедру биофизики которого окончил в 1964 г. Его учителями на кафедре были такие замечательные ученые, как Л.А.Блюменфельд, С.Э.Шноль и другие. Трудно переоценить влияние, которое оказали на А.Д.Базыкина и в эти годы, и позднее Н.В.Тимофеев-Ресовский (Саша был участником знаменитых Миассовских семинаров и приезжал к Николаю Владимировичу в Обнинск) и А.А.Любишев.

Знавшие Сашу в те годы запомнили его ярким и активным студентом. Он был членом совета научного студенческого общества, участвовал в работе кружка для школьников, в 1963 г. принял активнейшее участие в организации II Всесоюзной школьной физической олимпиады. На третьем курсе работал в Институте биофизики под руководством М.М.Бонгардта по теории информации в биологии и цветному зрению. Его дипломная работа была посвящена математическому анализу одной из наиболее острых проблем теории микроразволюции – возможности симпатрического видообразования. Это была одна из первых после разгрома генетики в 1948 году отечественных работ по математической генетике. Опубликованная в 1965 г. в Бюллетене МОИП, она цитируется и по сию пору. С тех пор научное творчество А.Д.Базыкина в основном было посвящено математическому моделированию популяций и экологических сообществ. Его можно назвать одним из основателей этого научного направления у нас в стране.

Весной 1965 г. А.Д.Базыкин переехал в Новосибирский академгородок, где стал сотрудником только что организованной Н.Н.Воронцовым в Институте цитологии и генетики СО АН лабораторией элементарных основ эволюции и кариосистематики (позже переименованной в лабораторию генетики популяций). В этой и других лабораториях института собрался замечательный коллектив моло-



*На конференции в Прибалтике, 1970 г.
Слева направо: А.Борисов, Л.Кайданов, А.Яблоков, А.Базыкин*

дых ученых (Е.Н.Панов, М.Д.Голубовский, С.И.Раджабли, Е.А.Ляпунова, В.А.Ратнер, Э.Х.Гинзбург, А.И.Шерудило и др.). Академгородок был тогда научным оазисом, где бурно развивались столь долго преследовавшиеся в нашей стране генетика, теория эволюции, кибернетика. В институте нашли пристанище и ряд известных генетиков, претерпевших гонения за свои научные взгляды (Р.Л.Берг, Ю.Я.Керкис, З.С.Никоро и др.). Общение с ними, а также с А.А.Ляпуновым и И.А.Полетаевым сыграло существенную роль в становлении А.Д.Базыкина как ученого. Здесь он активно работал над проблемами математического моделирования процессов видообразования, в 1971 г. защитил кандидатскую диссертацию “Отбор и генетическая дивергенция в системах локальных популяций и в популяциях с непрерывным ареалом (математическая модель)”. Кроме того, он принимал активнейшее участие в экспедициях в Закавказье, Среднюю Азию, Казахстан, на Памир, Копет-Даг, Тянь-Шань и Дальний Восток. Эти длительные, 3–4-месячные поездки были очень важны для формирования у него широкого естественнонаучного кругозора, дав возможность в полевых условиях познакомиться с реальной структурой популяций многих видов и экосистем. В экспедициях в неформальной обстановке, на “живом” материале шло обсуждение широкого круга проблем видообразования, роли генетической, этологической и хронологической изоляции в эволюции. Саша был не только активнейшим участником этих дискуссий (равно как и институтских семинаров), но и непревзойденным ловцом тушканчиков во время азартнейшего “ночного лова”.

Среди научных результатов, полученных А.Д.Базыкиным за время работы в Новосибирском академгородке, можно отметить глубокий математический анализ проблемы генетического полиморфизма, в частности, роли стабилизирующего отбора в его становлении. А.Д.Базыкин одним из первых после классических работ Колмогорова и Фишера 30-х годов вернулся к проблемам пространственно-временной организации популяционных процессов. Им была доказана принципиальная возможность неприуроченности генетических границ к ландшафтно-географическим и дан анализ проблемы частичной генетической изоляции.

В 1972 году в Пушкине, в Научном центре биологических исследований Академии наук* был организован вычислительный центр “для биологии”. Он получил статус самостоятельного института и название “Научно-исследовательский вычислительный центр Академии наук СССР”. Организатором и директором НИВЦ стал А.М.Молчанов. В 1973 году по приглашению А.М.Молчанова А.Д.Базыкин переехал в Пушкино, где проработал более двадцати лет, став одним из ученых, сформировавших научный облик этого города. В НИВЦ АН СССР им была создана

* В 100 км к югу от Москвы.



*Школа по этологии в Пущине, 1986 г.
А.Д.Базыкин председательствует на заседании*

лаборатория математических проблем биологии. Позднее он был некоторое время заместителем директора этого института.

Постепенно центр тяжести научных интересов А.Д. смещается в сторону математического анализа элементарных экологических сообществ. Им построена полная теория динамических процессов в таких сообществах, причем особое внимание уделено качественным перестройкам динамического поведения. На основе этих исследований, суммированных в докторской диссертации и монографии “Математическая биофизика взаимодействующих популяций”, А.Д.Базыкиным сформулирована концепция опасных границ интенсивности допустимых динамических и параметрических воздействий на экосистему и разработаны некоторые общие критерии приближения систем к таким опасным границам.

В 1975–1977 годах А.Д.Базыкин в качестве единственного советского участника работает в международном и междисциплинарном научном коллективе, возглавляемом проф. Холлингом (США). Часть этого времени он провел в Вене в качестве сотрудника Международного института прикладного системного анализа. Одним из результатов этой работы стала переведенная на ряд языков монография “Adaptive environmental assessment and management”, Wiley and sons, 1978 (русское издание – “Экологические системы: оценка и управление”, 1981). В этой книге заложены основы современной концепции экологического мониторинга. В ней в форме резкого противопоставления традиционным предлагаются новые подходы к проблеме оценки воздействия на окружающую среду, основывающиеся на опыте работы системными методами и обобщении знаний о функционировании природных систем.

Математические результаты, полученные А.Д.Базыкиным при анализе генетических и экологических процессов, нашли применение в других областях – при анализе иммунологических, микробиологических и иных процессов.

Значительное внимание А.Д.Базыкин уделял научно-общественной работе. С 1974 г. он был одним из постоянных организаторов школ по математическому моделированию сложных биологических систем (эти школы возглавлял А.М.Молчанов), регулярно участвовал в работе школ по математической экологии и экономике Северо-Кавказского научного центра АН (проходивших обычно в Абрау-Дюрсо). Александр Дмитриевич был заместителем председателя секции математического моделирования и системного анализа Научного совета АН СССР по проблемам биосферы. Он входил в состав специализированного совета по присуждению ученых степеней при Институте биофизики АН СССР и в течение 10 лет был членом редакционного совета международного журнала “Ecological modelling”.

Довольно много времени А.Д.Базыкин уделял переводам научной литературы с английского, относясь к этому предельно серьезно, как к своего рода научно-просветительской деятельности. Первым

его удачным опытом было участие в переводе классического труда Э.Майра “Зоологический вид и эволюция” (русск. изд. 1968 г.), после этого он перевел и отредактировал более десятка научных и научно-популярных книг по математической биологии, этологии, экологии.

В 1990 г. Н.Н.Воронцов был назначен сначала председателем Госкомприроды СССР, а затем – министром экологии. Ему удалось собрать в своем министерстве группу ученых – своих единомышленников. А.Д.Базыкин согласился стать его заместителем. Два года (1990–1992) А.Д. посвятил работе в министерстве, где он в основном возглавлял работы по созданию экологических информационных систем и куда привнес присущую ему широту блестяще образованного ученого и глубокое понимание возникавших проблем.

Влияние ученого на коллектив проявляется не только в печатных публикациях, составляющих формальную часть его биографии, но и в живом общении и воздействии личности. Можно назвать много примеров, когда ученые с “низким индексом цитирования” оказывали сильнейшее воздействие на своих современников, создавая блестящие научные школы (как, например, А.Н.Белозерский), именно в силу своих человеческих качеств и тех реплик, которые определяли принципиальные решения в поведении их собеседников. Влияние Александра Дмитриевича даже в далеком от него по жизненным установкам аппаратном окружении было очень сильным, создавая психологическое давление порядочности и служения делу, а не конъюнктуре. Тем более проявлялось оно в научной среде, за рубежом не менее, чем в России.

Во время августовского путча 1991 г. А.Д.Базыкин провел две решающие ночи среди защитников Белого дома и был впоследствии награжден медалью “Защитнику свободной России”. (Ему принесли ее, когда он уже был тяжело болен, но этот знак внимания еще успел доставить ему удовольствие.)

А.Д.Базыкин оказался едва ли не единственным российским ученым, получившим в 1992–1993 гг. стипендию Джорджа Сороса и по математике, и по биологии.

Уже зная о своей неизлечимой болезни, последний год своей жизни Александр Дмитриевич отдал организации Пущинского университета, внося большой вклад в разработку его научных программ и формирование состава лекторов, в создание кафедры системной экологии.

Вообще за последний год, в промежутке между двумя операциями на мозге, А.Д.Базыкин необычайно интенсивно работал, успев написать несколько статей и передать ученикам ряд научных замыслов. 23 января 1994 г. он умер от рака мозга.

Г.А.Заварзин, Е.П.Крюкова (Базыкина)

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ А.Д.БАЗЫКИНА

Базыкин А.Д. О возможности симпатрического видообразования//Бюл. МОИП. 1965. Т. 60. №1. С. 161–165.

Базыкин А.Д. О сравнительной эффективности некоторых способов регуляции плотности популяции//Журн. общей биологии. 1967. Т. 28. №4. С. 463–467.

Базыкин А.Д., Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. В подземельях Туркмении//Природа. 1968. №3. С. 92–96.

Базыкин А.Д., Голубовский М.Д., Гуральник П.И., Ляпунова К.Л., Раджабли С.И., Чернобай С.А. Аннотированное содержание международного журнала Evolution за 1958–1965 гг.//Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1968. Т. 1. С. 237–271.

Базыкин А.Д. Модель динамики численности вида и проблема сосуществования близких видов//Журн. общей биологии. 1969. Т. 30. №3. С. 259–264.

Bazykin A.D. Hypothetical mechanism of speciation//Evolution, 1969. V. 23. №4. P. 685–687.

Базыкин А.Д. Популяционно-генетический анализ понятий дизруптивного и нормализующего отбора//Генетика. 1970. Т. 6. №6. С. 165–173.

Базыкин А.Д. Отбор и генетическая дивергенция в системах локальных популяций и в популяциях с непрерывным ареалом. Дис. на соиск. уч. степ. канд. физ.-мат. наук. 1971.

Базыкин А.Д. О действии дизруптивного отбора на пространственно протяженную популяцию. I. Равная приспособленность гомозигот. II. Неравная приспособленность гомозигот. III. Неоднородный ареал, включающий участок с пониженной миграцией генов// Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1972. Т. 2. С. 219–232.

Базыкин А.Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в системе двух смежных популяций//Генетика. 1972. Т. 8. №11. С. 155–161.

Базыкин А.Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в популяциях с непрерывным ареалом//Генетика. 1972. Т. 8. №11. С. 162–167.

Базыкин А.Д. Популяционно-генетический анализ понятий дизруптивного и стабилизирующего отбора. Сообщение II. Системы смежных популяций и популяций с непрерывным ареалом//Генетика. 1973. Т. 9. №2. С. 156–166.

Базыкин А.Д. Модель “хищник–жертва” с учетом насыщения хищника и конкуренции//Тезисы III Всесоюзного съезда по

управляемому биосинтезу и биофизике популяций. – Красноярск, 1973. С. 67–68.

Базыкин А.Д. Опыт теоретико-игрового подхода к изучению динамики экосистем//Тезисы III Всесоюзного совещания по управляемому биосинтезу и биофизике популяций. – Красноярск, 1973. С. 69.

Базыкин А.Д. Отбор и генетическая дивергенция в системах локальных популяций и популяциях с непрерывным ареалом (математическая модель)//Проблемы эволюции. Т. 3. – Новосибирск: Наука, 1973. С. 231–241.

Базыкин А.Д. Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса–Ментен//Вопросы математической генетики. – Новосибирск: Наука, 1974. С. 103–143.

Багоцкий С.В., Базыкин А.Д. (составители). Математическая экология. Библиографический указатель отечественных работ (1935–1974). – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1975. 45 с.

Bazykin A.D. Structural and dynamic stability of model predator-prey systems//R-3-R. Inst. of Resource Ecology, UBC. Vancouver, 1975. 48 p.

Bazykin A.D. Volterra's system and equation of Michaelis–Menten//Analysis and Computation of Equilibria and Regions of Stability. Records of a workshop/Ed. by H.R.Grümm. CP-75-8. IIASA. Austria, 1975. P. 137–138.

Bazykin A.D. Elementary model of eutrophication//Analysis and Computation of Equilibria and Regions of Stability. Records of a workshop/Ed. by H.R. Grümm. CP-75-8. IIASA. Austria, 1975. P. 197–202.

Bazykin A.D. Equilibria in local and distributed systems//Analysis and Computation of Equilibria and Regions of Stability. Records of a workshop/Ed. by H.R.Grümm. CP-75-8. IIASA. Austria, 1975. P. 226–228.

Bazykin A.D. Structural and dynamic stability of model predator-prey systems//Laxenburg, Austria, IIASA, RM-76-8, 1976. 48 p.

Bazykin A.D. Qualitative theory of dynamic systems//Ecological and Resilience Indicators for Management/Ed. by Ralf Yorque. UBC. Vancouver, 1976. P. 1–7.

Bazykin A.D. Some comments on the “technic criteria” of the progress report, first workshop//Ecological and Resilience Indicators for Management/Ed. by Ralf Yorque. UBC. Vancouver, 1976. P. 7–14.

Aponin Yu.M., Bazykin A.D. Model of eutrophication in predator-prey system//RM-77-16 IIASA. Laxenburg. Austria, 1976. P. 1–20.

Holling C.S., Bazykin A.D., Bunnell P. et al. Adaptive environ-

mental assessment and management/Ed. by C.S.Holling. – Chichester–N.Y.–Brisbane–Toronto: J.Wiley & sons, 1978. 378 p.

Анонин Ю.М., Базыкин А.Д. Модель эвтрофикации в проточной системе хищник–жертва//Математическое моделирование в экологии. Материалы III школы по математическому моделированию сложных биологических систем. – М.: Наука, 1978. С. 101–110.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Модель системы хищник–жертва с нижней критической численностью жертвы//III Всесоюзная конференция по биологической и медицинской кибернетике. Тез. докл. Т. 3. – Сухуми, 1978. С. 214–217.

Базыкин А.Д. Принципы системного анализа в оценке воздействия на окружающую среду//Природные ресурсы и окружающая среда. Достижения и перспективы. – М.: МЦНТИ и КСА АН СССР, 1978. Вып. 5. С. 29–41.

Буриев Т.И., Базыкин А.Д. Влияние эффектов насыщения хищников и внутривидовой конкуренции между ними на динамику системы хищник–жертва//Республиканская конференция молодых ученых. Тез. докл. – Самарканд, 1978. С. 12–13.

Молчанов А.М., Базыкин А.Д. Методы системного анализа и математического моделирования в решении проблем программы “Человек и биосфера” в СССР//Программа “Человек и биосфера” в странах социализма. – М.: ГКНТ, 1979. С. 223–226.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник–жертва//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 2. – Л.: Гидрометеиздат, 1979. С. 161–175.

Базыкин А.Д., Хибник А.И. Об исследовании одной системы в параметрической окрестности негрубой особой точки $(0, \pm i)$ //V Всесоюзная конференция по качественной теории дифференциальных уравнений. Тез. докл. – Кишинев: Штиинца, 1979. С. 10–11.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Нельгина О.Н., Швалова Ю.П. Нижняя критическая плотность популяции хищника и динамика системы хищник–жертва//Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т. 3. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. С. 141–161.

Буриев Т.И., Базыкин А.Д. Динамика системы “хищник–жертва” с учетом эффектов насыщения и внутривидовой конкуренции//Вопросы качественной теории дифференциальных уравнений. – Самарканд: СамГУ, 1980. С. 31–38.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Буриев Т.И. Динамика системы хищник–жертва с учетом насыщения и конкуренции//Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1980. С. 6–33.

Базыкин А.Д., Хибник А.И., Апонина Е.А., Нейфельд А.А. Модель эволюционного возникновения диссипативной структуры в экологической системе//Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1980. С. 33–47.

Базыкин А.Д., Маркман С.Г. О диссипативных структурах в экологических системах//Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. – Пушкино. ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1980. С. 135–149.

Экологические системы. Адаптивная оценка и управление/ К.С.Холлинг, А.Д.Базыкин, П.Бруннелл, У.К.Кларк и др.; Под ред. К.С.Холлинга. Пер. с англ. под ред. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1981. 397 с.

Базыкин А.Д., Апонина Е.А. Модель экосистемы трех трофических уровней с учетом существования нижней критической плотности популяции продуцента//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 4. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 186–203.

Базыкин А.Д., Буриев Т.И. Модель динамики системы хищник—жертва с учетом насыщения хищника, конкуренции хищника за жертву и конкуренции жертв//Studia biophysica. 1981. V. 83. №2. P. 123–130.

Базыкин А.Д., Хибник А.И. Мягкое и жесткое возбуждение колебаний в системе хищник—жертва//Математические модели клеточных популяций. Межвузовский сборник. – Горький: Изд-во ГГУ, 1981. С. 53–69.

Базыкин А.Д., Хибник А.И. О жестком режиме возбуждения автоколебаний в модели типа Вольтерра//Биофизика. 1981. Т. 26. Вып. 5. С. 851–853.

Bazykin A.D., Khibnik A.I. Bilocal model of dissipative structure in ecosystem. Preprint. Pushchino, 1981. 9 с.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Денисов Г.А., Кузнецов Ю.А. Влияние эффектов насыщения хищника и конкуренции между хищниками на динамику системы хищник—жертва//Динамические модели и экология популяций. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 87–103.

Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Denisov G.A., Kuznetsov Yu.A. The influence of predator saturation effect and competition among predators on predator-prey system dynamics//Ecological Modelling. 1981. V. 14. P. 39–57.

Базыкин А.Д., Хибник А.И. Билокальная модель диссипативной структуры//Биофизика. 1982. Т. 27. Вып. 1. С. 132–136.

Базыкин А.Д. Математическое моделирование опасных границ в экологии//Тезисы пленарных лекций и симпозиальных докладов I Всесоюзного биофизического съезда. – М., 1982. С. 127.

Апони́на Е.А., Апо́нин Ю.М., Базыкин А.Д. Сложное поведение в вольтерровской модели сообщества две жертвы—один хищник//Тезисы докладов стендовых сообщений I Всесоюзного биофизического съезда. – М., 3–8 авг. 1982. Т. 3. С. 19.

Апони́на Е.А., Апо́нин Ю.М., Базыкин А.Д. Анализ сложного динамического поведения в модели хищник—две жертвы//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 5. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. С. 163–180.

Четырбоцкий А.Н., Базыкин А.Д., Хибник А.И. Качественное исследование одной из моделей, описывающих динамику системы хищник—жертва, с учетом насыщения и конкуренции. Препринт ИАПУ ДВНЦ АН СССР №19(106). Владивосток, 1983. 32 с.

Базыкин А.Д. Математика и экология//Теоретические проблемы современной биологии. – Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1983. С. 15–23.

Bazykin A.D., Khibnik A.I., Aponina E.A. A model of evolutionary appearance of dissipative structure in ecosystems//J. Math. Biol. 1983. V. 18. No 1. P. 13–23.

Базыкин А.Д., Крюков В.И., Хибник А.И. Работы по математическому моделированию, выполненные в НИВЦ АН СССР с 1972 по 1982 г. – Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1983. 19 с.

Базыкин А.Д. Роль математики в изучении динамики и структуры популяций//Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. – Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1984. С. 16–23.

Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985. 181 с.

Базыкин А.Д., Кузнецов Ю.А., Хибник А.И. Бифуркационные диаграммы динамических систем на плоскости. – Пущино, ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1985. 56 с.

Вельков В.В., Мустафов С.Б., Базыкин А.Д., Ерошин В.К. Хемостатное культивирование штамма *Hansenula polymorpha* DL 1, содержащего векторную плазмиду//Прикладная биохимия и микробиология. 1987. Т. 23. Вып. 6. С. 779–788.

Иваницкая Ю.Г., Базыкин А.Д. Моделирование роста пекарских дрожжей в непрерывных культурах. – Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1988, 32 с.

Базыкин А.Д. Моделирование биологических процессов//Биология в школе. 1988. №4. С. 5–9.

Петрова Т.А., Базыкин А.Д., Смирнова Г.Р. Исследование стационарных режимов проточной культуры микроорганизмов (по интермедимальным моделям)//Тезисы докладов Всесоюзной конференции "Лимитирование и ингибирование роста микроорганизмов". - Пушино, 12-14 декабря 1989 г.

Базыкин А.Д., Кузнецов Ю.А., Хибник А.И. Портреты бифуркаций (Бифуркационные диаграммы динамических систем на плоскости)/Серия "Новое в жизни, науке, технике. Математика, кибернетика" - М.: Знание, 1989. 48 с.

Базыкин А.Д. Теоретическая и математическая экология: проблема опасных границ и критерии приближения к ним//Математика и моделирование. - Пушино, ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. С. 232-238.

Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Zudin S.L. Bifurcation approach to the predator-prey population models. (Version of the computer book)//Internal Report IC/92/403, ICTP: Trieste, 1993. 28 p.

Bazykin A.D. Theoretical and mathematical ecology: dangerous boundaries and criteria of approach them//Mathematics and Modeling/Ed. by A.Bazykin and Yu.Zarkhin. Nova Sci. Publishers, Inc., - N.-Y., 1993. P. 321-328.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Пример колебательного сосуществования пары разнофазных неустойчивых локальных систем//Нелинейные колебания механических систем. Тез. докл. III конф. - Нижний Новгород, 1993. С. 17.

Базыкин А.Д., Комаров А.С. и др. Математическое моделирование в экологии. Программа спецкурса (104 ч.)/Общеуниверситетская кафедра системной экологии. Программы учебных курсов. - Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1993.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Параметрическое обоснование принципа стабильности динамики системы "фитофаг-энтомофаг">//Докл. Академии наук (Общая биология). 1993. Т. 333. №5. С. 673-675.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Зудин С.Л. Бифуркационный анализ модели Вольтерра. Опыт компьютерного учебного пособия//Труды Второй международной конференции "Математика, компьютер, образование". Вып. 2. Москва-Пушино, 1995. С. 9-16.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Анализ стереотипов динамики лесных насекомых//Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56. №2. С. 191-199.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Математическая модель системы "фитофаг-энтомофаг">//Проблемы мониторинга и моделирования динамики лесных экосистем. - Л.: Гидрометеоиздат, 1995.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Математическая модель "универсального активного элемента" // Докл. Академии наук (Информатика). 1996. Т. 345. №1.

Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Isaev A.S., Khlebopros R.G. Bifurcational approach in the analysis of forest insect dynamics // J. of Theoretical Biology, 1996.

ПЕРЕВОДЫ:

Майр Э. Зоологический вид и эволюция/Пер. с англ. под ред. проф. В.Г.Гептнера и В.Н.Орлова. – М.: Мир, 1968, 597 с. (А.Д.Базыкину принадлежат переводы глав III, IV, VIII, IX, X, XI, XII, XVII, XIX, XX).

Дж. Смит. Математические идеи в биологии/Пер. с англ. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1970. 180 с.

Питер Фарб. Популярная экология/Пер. с англ. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1971. 189 с.

М.Джермен. Количественная биология в задачах и примерах/Пер. с англ. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1972. 151 с.

Д. Эренфельд. Природа и люди/Пер. с англ. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1973. 255 с.

Р. Каррингтон. Млекопитающие/Пер. с англ. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1974. 190 с.

М. Уильямсон. Анализ биологических популяций/Пер. с англ. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1975. 271 с.

Дж. М. Смит. Модели в экологии/Пер. с англ. Под ред. и с предисл. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1976. 184 с.

Г. Коли. Анализ популяций позвоночных/Пер. с англ. Под ред. и с предисл. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1979. 362 с.

Дж. Мэйнард Смит. Эволюция полового размножения/Пер. с англ. и предисл. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1981. 271 с.

О. Солбриг, Д. Солбриг. Популяционная биология и эволюция/Пер. с англ. Под ред. и с предисл. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1982. 488 с.

Ф. Айала. Введение в популяционную и эволюционную генетику/Пер. с англ. и предисл. А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1984. 230 с.

Ф. Айала, Дж. Кайгер. Современная генетика (в 3 томах)/Пер. с англ. I, III томов А.Д.Базыкина. – М.: Мир, 1987 (Т. I, 295 с.); 1988 (Т. III, 368 с.).



На ступеньках физфака МГУ, 1964 г.

Слева направо: А.А.Замятнин, Ю.В.Чайковский, Е.П.Рашевская, А.Д.Базыкин, Е.В.Штамм, В.А.Твердислов, А.П.Сарвазян, М.Д.Корзухин

35 лет назад – в ноябре 1960 года – студенты 3-го курса физического факультета МГУ выбирали кафедры для дальнейшей специализации. Создаваемой кафедре биофизики нужно было в свою очередь выбрать только 12 студентов из примерно 30 подавших заявления.

Мы чувствовали себя неуверенно – трудное дело выбор! Все подавшие заявления выражали страстное желание заниматься биофизикой. Речь шла о судьбах, о направлении всей дальнейшей жизни. Как тут принимать решения...

Нас, как и в прошлом, 1959 году, спасли ветераны – студенты 6-го курса, инициаторы создания нашей кафедры – Таня Шальникова, Валерий Иванов, Андрей Маленков, Толя Ванин, Георгий (Джо) Гурский. Они провели отбор “железной рукой”, оставив нам лишь роль болельщиков. Правда, болельщики мы были темпераментные и даже буйные. Эти изверги-шестикурсники задавали такие сложные вопросы, так точно выбирали удары “под дых”, что конкурирующих становилось все меньше. Возможные слезы жертв их не трогали.

На фотографии те, кого они отобрали, через 3,5 года – в январе 1964 года. Слева – Саша Замятнин, Юра Чайковский, Лиза Рашевская, Саша Базыкин, Лена Штамм, Сева Твердислов, Армен Сарвазян и примкнувший к ним (т.е. ко всем нам) уже на 5-м курсе Миша Корзухин.

Они защитили дипломные работы, сдали госэкзамены и в знак окончания университета по традиции нашей кафедры были награждены большими золотыми шоколадными медалями. (Некоторые эти медали съедают, а иные, более сентиментальные, сохраняют многие годы, а совсем иные выедают шоколад и сохраняют лишь золотую фольгу с автографами преподавателей). На фотографии не вся группа – нет Володи Андреяхина, Риммы Байбуровой и еще нескольких выпускников.

Прошло 35 лет. Можно сказать, что опыт конкурсного отбора удался: на фотографии 6 будущих докторов наук, один из них – нынешний заведующий кафедрой биофизики физического факультета МГУ.

Центром на фотографии и центром группы был Александр Базыкин. Это очевидно, т.е. видно при внимательном рассмотрении фотографии.

Те годы – годы быстрого романтического расцвета нашей науки, вызванного открытием двойной спирали ДНК, расшифровкой генетического кода, реабилитацией классической генетики, созданием кибернетики, первых электронных вычислительных машин, началом интенсивного применения дифференциальных уравнений для моделирования в биологии, надеждами на решающую роль квантовой механики в понимании механизмов биохимических процессов, созданием метода ЭПР, успехами в изучении ферментативного катализа и мышечного сокращения.

Этой группе “достался” могучий Тимофеев–Ресовский в Миассово, и на лекциях в Москве, у них вел семинары по распознаванию образов великолепный М.Бонгардт, блистал А.Молчанов, они учились у А.А.Ляпунова, они были в июле 1961 года на Белом море – на ББС, а в августе – на 5-м Международном биохимическом конгрессе, устроенном для них прямо в зданиях МГУ на Ленинских горах. И мы – преподаватели кафедры, отдавали им все, что имели. Это был наш 4-й выпуск. Мы уже “вошли в режим” – прошел первый страх перед студентами (физфак – они и так все знают! – что можно им еще рассказать?), сформировались программы курсов. А разница в возрасте преподавателей и студентов была не очень большой. Был душевный контакт и взаимная приязнь. Возникло то, что лучше всего выражает слово “узы”. Узы эти нерасторжимы и соединяют нас все годы.

Если искать наиболее лаконичную характеристику А.Базыкина, я бы сказал – благородство – в облике, манере поведения, в поступках. Может быть, годится и – аристократизм – в высоком смысле. Ум, такт, доброта и внимательность к ближним и твердость в принятых решениях.

После Миассова летом 1962 года – между 4-м и 5-м курсами – его интересы сконцентрировались на возможности математического анализа биологических процессов. Он решил поработать под руководством А.А.Ляпунова. Это было нелегкое решение. Алексей Андреевич посчитал математическое образование, полученное Сашей на физфаке, совершенно недостаточным и, при полной доброжелательности, очень темпераментно (справедливо ли?) высказывал свое мнение. Саша отнесся к этому безупречно. Я плохо знаю детали. Знаю лишь результат. Он победил – и был признан А.А.Ляпуновым. А вместе и при поддержке Н.Н.Воронцова в ряде экспедиций он дополнил свое образование полевой зоологией и экологией и стал уникальным профессионалом в области математических проблем биологии.

Прошло много лет. Мы работали в соседних зданиях двух институтов в Пушино. Новые поколения студентов в ходе пущинской преддипломной практики слушали лекции Базыкина. Общались мы мало (как это обычно и бывает в наше время). Но это не уменьшало прочность уз и силу приязни.

Нами прожита в сущности прекрасная жизнь. Нам повезло. Мы

были награждены захватывающим душу процессом научного исследования и дружеским общением. Образ Александра Дмитриевича Базыкина жив в моей благодарной памяти.

С.Э.Шноль

Пушино, ноябрь 1995 г.

ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ ГЕНЕТИЧЕСКИ МОДИФИЦИРОВАННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

В.В.Вельков

Институт биохимии и физиологии микроорганизмов РАН
142292, Пущино, Московская обл.
e-mail: velkov@ibpm.serpukhov.su

Другие по живому следу
Пройдут твой путь за пядью пядь...

Б.Пастернак

Сформулированы основные принципы и проблемы создания нового междисциплинарного научного направления – экологии генетически модифицированных микроорганизмов. Кратко рассмотрены актуальные научные и прикладные задачи, которые стоят перед этим направлением, а именно:

- выяснение механизмов влияния генетической модификации на биохимические, физиологические и популяционные характеристики соответствующих микроорганизмов;
- разработка подходов, обеспечивающих генетическое конструирование микроорганизмов с заданными популяционными и экологическими свойствами;
- разработка методов прогнозирования отрицательных экологических последствий при интродукции генетически модифицированных микроорганизмов в окружающую среду.

Впервые проблемы развития экологии генетически модифицированных микроорганизмов были четко сформулированы А.Д.Базыкиным в 1981 году при обсуждении вопросов, связанных с их возможной биологической опасностью. Дело в том, что у многих ведущих специалистов были серьезные опасения, что в процессах генной инженерии самопроизвольно, помимо воли человека, могут образоваться опасные формы организмов [1].

**Популяционная динамика рекомбинантных микроорганизмов:
значение для новой биотехнологии и для ее
экологической безопасности**

Полагалось, что рекомбинантные организмы, созданные без учета их вероятных экологических характеристик и не прошедшие

длительной эволюции в живых сообществах, "вырвавшись из лаборатории на свободу", смогут в ней бесконтрольно размножиться и привести к самым нежелательным последствиям.

Как следствие этих опасений, в 1974 году на эксперименты по генной инженерии был наложен временный мораторий. После разработки правил безопасности, минимизирующих риск случайного попадания рекомбинантных организмов в окружающую среду, этот мораторий был снят. Правила безопасности геноинженерных работ предусматривают разные степени защиты, в зависимости от видов организмов, подвергающихся модификации и от природы чужеродных генов, которые в эти организмы вносятся. Очевидно, что эти правила безопасности должны базироваться на прогнозах, предсказывающих экологические последствия попадания рекомбинантных организмов в окружающую среду.

Насколько обоснованными могут быть такие прогнозы? Оказалось, принципы и методы, которые развивались А.Д.Базыкиным [2], весьма перспективны для решения этого вопроса. План работы, после дискуссий с А.Д., принял следующий вид: построение математических моделей, описывающих размножение гетерогенных популяций микроорганизмов, состоящих из природных и генетически модифицированных штаммов. Модели должны предсказывать: при каких значениях исходных концентраций и кинетических (популяционных) параметров модифицированные штаммы будут более конкурентоспособными, чем природные микроорганизмы.

Благодаря сотрудничеству с Е.А.Апониной и Ю.М.Апониным (Институт математических проблем биологии, г.Пушино), которое началось по инициативе А.Д. и проходило при его активной поддержке, были выполнены работы [3, 4], по математическому моделированию хемостатного роста гетерогенных популяций генетически модифицированных микроорганизмов, содержащих нестабильные рекомбинантные плазмиды (см. также статью Апонина Ю.М. и Апопиной Е.А. в настоящем сборнике).

При работе над этой проблемой стало ясным: учет кинетических (популяционных) параметров генетически модифицированных штаммов жизненно необходим для решения двух разных задач. Во-первых, для прогнозирования особенностей роста рекомбинантных штаммов, а это важно для разработки технологий их промышленного культивирования. И во-вторых: для разработки методологии конструирования рекомбинантных ДНК [3]. Новые генетические конструкции, созданные без учета влияния чужеродных генов на кинетические параметры клеток, с большой вероятностью могут оказаться нестабильными. Чужеродный ген, направляющий чужеродные синтезы, может утрачиваться. И клетки, "освободившиеся от такого энерго- и материалоемкого груза" будут быстро вытеснять из популяции своих рекомбинантных родителей [5]. На современном уровне развития биотехнологии учет популяционных параметров рекомбинантных штаммов продуцентов осуществляется чисто эмпирически. На первом этапе практически наугад создается около

десятка различных генетических конструкций, несущих целевой ген. На втором – их кинетические параметры измеряют при культивировании каждого штамма в лабораторных ферментерах. Отбирают несколько перспективных вариантов. Их культивируют в полупромышленном масштабе и т.д. В итоге именно таким ступенчатым “искусственным отбором” и получают производственные рекомбинантные штаммы. Стоимость всех операций по такому учету популяционных параметров превышает стоимость геноинженерного конструирования примерно в 10–50 раз.

Как уже говорилось, одной из важных популяционных характеристик рекомбинантных штаммов является их стабильность. Для обеспечения стабильности исходно нестабильных рекомбинантных штаммов приходится применять специальные меры. В частности, использовать селективное культивирование, при котором клетки, утрачивающие плазмиду, будут прекращать свой рост.

Именно такая работа и была проведена совместно с А.Д. Исследовался рекомбинантный плазмидный штамм, у которого все время с определенной вероятностью происходила утрата плазмиды. Из предварительных экспериментов было ясно: в условиях, когда делятся как плазмидные и бесплазмидные клетки, клетки бесплазмидные растут быстрее и вытесняют из популяции клетки плазмидные. Но что будет в условиях, когда рост бесплазмидных клеток будет невозможен из-за того, что в плазмиде будет находиться ген, жизненно важный для роста?

Предсказание, которое сделал А.Д. на основе построенной им модели, для генных инженеров было неожиданным. Ожидалось, что при хемостатном (стационарном) росте, при исходной постоянной частоте утраты плазмид и в условиях прекращения деления бесплазмидных клеток, доля плазмидных клеток в популяции все время будет постоянной (в соответствии с частотой утраты плазмид). Ожидалось также, что эта доля будет как-то зависеть от скорости хемостатного роста.

Предсказание А.Д. было противоположным – доля плазмидных клеток в популяции будет возрастать. Эксперименты показали, что А.Д. был прав [6].

Ключевое предположение, заложенное А.Д. в модель, было простым: он предположил, что репликативная стабильность плазмид (вероятность, что плазмиду унаследуют обе дочерние клетки), такой же генетический признак, как и все другие. Значит – стабильность также подвержена спонтанной мутационной изменчивости, как в сторону уменьшения, так и в сторону повышения. А в данном хемостатном культивировании отбор был направлен на клетки с повышенной стабильностью плазмид [6].

Результаты этой работы имеют очевидное биотехнологическое значение, ибо открывают один из путей повышения стабильности рекомбинантных штаммов-продуцентов, успешно реализованный нами в последующих работах [7]. Культивируя исходно нестабильный продуцент в условиях, селективных только для плазмидных

клеток, можно повысить его стабильность и, тем самым, продуктивность [6, 7].

Но не менее важны эти результаты и для понимания всей сложности проблем экологической безопасности рекомбинатных микроорганизмов. В сущности, они являются теоретическим и опытным доказательством того, что при наличии подходящего селективного давления генетическая изменчивость и естественный отбор могут сделать рекомбинантные штаммы, попавшие в природу, более конкурентоспособными, чем они были.

Моделирование популяционной динамики генетически модифицированных микроорганизмов в открытых экосистемах представляет как особый интерес, так и особую сложность.

И хотя экспериментальная информация, накопленная с 1974 года, свидетельствует: опасения, что случайно вырвавшиеся на волю рекомбинантные микроорганизмы вытеснят из экосистем аборигенные штаммы, были преувеличены, поводов для безусловного оптимизма все же нет.

Причина, из-за которой генетически модифицированные микроорганизмы не смогут оказать серьезную конкуренцию штаммам природным, как указывалось, состоит в том, что такие (в особенности, плазмидные) штаммы, нестабильны как генетически (при делении клеток теряют плазмиды), так и метаболически (имеют пониженную скорость роста и пониженный экономический коэффициент) [5].

Однако информация о механизмах влияния генетических модификаций на популяционные и, тем более, на экологические характеристики соответствующих штаммов практически полностью отсутствует. Очевидно, что такая информация может быть получена только на основе взаимодействия разных дисциплин, результатом которого должно стать новое научное направление.

На пути к молекулярной экологии микроорганизмов

Постепенно в многочисленных дискуссиях с А.Д. Базыкиным были сформулированы основные задачи этого нового направления: попытаться построить причинно-следственную цепь событий, начиная от:

- 1) экспрессии чужеродного гена, затем,
- 2) к изменению в конкретных метаболических звеньях, вызванных этим геном, затем,
- 3) к реакции всего метаболизма на это изменение, потом,
- 4) к изменению физиологических и кинетических параметров клетки, и,
- 5) к серии математических моделей, описывающих, в конечном счете, экологические последствия активности чужеродного гена.

В общем, речь шла о новом междисциплинарном подходе, на первом уровне которого должны быть молекулярная генетика и

генная инженерия, на втором – энзимология, на третьем – биохимия метаболизма, на четвертом – физиология, на пятом – модели популяционной динамики и эволюции рекомбинантных штаммов. Главная трудность в решении этой задачи, на которую любил указывать А.Д. – это “как бы строительство этого небоскреба не закончилось на стадии Вавилонской башни”. И вправду, проект требовал сотрудничества таких специалистов, которые встречаются друг с другом так же часто, как белый медведь с пингвином.

Но главной целью было решение обратной задачи. А именно – построение теории генетического конструирования микроорганизмов, имеющих заданные популяционные и экологические характеристики.

Чтобы на практике подойти к решению этих проблем, была проведена серия экспериментов по изучению биохимических и физиологических последствий сверхсинтеза чужеродных белков у рекомбинантных штаммов метилотрофных дрожжей *Hansenula polymorpha* [8, 9].

Оказалось, что в рекомбинантных клетках возникает дефицит АТФ, причина которого – энергетические затраты на чужеродные синтезы. И как результат этого, возникают “узкие места” в тех участках метаболизма, функционирование которых осуществляется за счет АТФ. А “узкие места”, в свою очередь, лимитируют скорость всех последующих реакций.

Стало очевидным, что регуляторные механизмы рекомбинантной клетки “воспринимают” сверхсинтез чужеродного белка как сигнал о снижении поступления субстратов и энергии на собственные биосинтезы. И в ответ на это рекомбинантная клетка снижает интенсивность своих синтезов. Такое уменьшение в условиях, когда интенсивность поглощения субстрата остается прежней, приводит к неполному его окислению, к образованию токсичных продуктов такого неполного окисления и к появлению этих продуктов во внеклеточной среде.

Дальнейший свой биохимический ответ на чужеродный сверхсинтез рекомбинантная клетка направляет уже на детоксикацию.

В итоге, у рекомбинантных клеток снижаются значения основных физиологических параметров, а именно: экономического и дыхательного коэффициентов и максимальной скорости роста.

В дальнейших экспериментах [10], за счет генной инженерии АТФ-зависимое “узкое место” метаболизма “было расширено”. После цепи изменений в активностях некоторых ферментов это действительно привело к повышению эффективности окисления субстрата. Но одновременно и к повышению дыхательного коэффициента. А это свидетельствовало о том, что повышение окисления субстрата шло не на увеличение экономического коэффициента, а на повышение синтеза CO_2 . Было бы весьма интересным узнать, как все эти биохимические и физиологические особенности рекомбинантных штаммов влияют на их поведение в гетерогенных популяциях.

Очевидно, что выяснение молекулярных причин популяционного поведения микроорганизмов это действительно трудная задача, решение которой лежит на стыке многих научных дисциплин. Однако ее актуальность недооценивать нельзя. И прежде всего потому, что наступила новая эра в развитии современной биотехнологии – эра направленной интродукции генетически модифицированных организмов в окружающую среду [11].

Интродукция генетически модифицированных организмов в окружающую среду

Кто бы мог подумать еще 10 лет назад, что уже в XX веке встанет такая проблема?

В 1974 году, сразу же после возникновения генной инженерии возникли опасения, что организмы, созданные с помощью этой новой технологии, могут оказаться опасными для человека и среды его обитания. Правила техники безопасности генноинженерных работ направлены на то, чтобы предотвратить попадание в окружающую среду организмов, несущих чужеродные гены. Преднамеренное внесение в окружающую среду организмов, созданных с помощью генной инженерии, категорически запрещается.

Однако в последнее десятилетие многие научные и промышленные лаборатории приступили к широкомасштабному созданию таких генетически модифицированных организмов (в особенности микроорганизмов), полезное действие которых должно проявляться именно в окружающей среде. И что самое серьезное – это делается в условиях почти полного отсутствия экспериментальной информации о возможных экологических последствиях.

Но можно ли вообще обоснованно прогнозировать последствия интродукции генетически модифицированных микроорганизмов? Например, сначала на основе лабораторных экспериментов и математического моделирования, затем на основе полевых испытаний и снова моделирования?

Возможные негативные последствия интродукции генетически модифицированных микроорганизмов в окружающую среду

Проблема научно обоснованных оценок риска негативных экологических последствий таких интродукций необычайно сложна. Умозрительно предполагается, что интродукция генетически модифицированных микроорганизмов (далее – ГММ) сможет привести к их бесконтрольному размножению в среде и как следствие:

- к вытеснению природных организмов из их экологических ниш;
- к последующей цепной реакции нарушений экологического равновесия;
- к бесконтрольному переносу чужеродных генов в естественных

популяциях; это может привести к активации ранее известных и, что более опасно, к активации ранее неизвестных патогенов;

- к возникновению в результате нарушения нормальных процессов генетической рекомбинации новых патогенных форм [11];
- к уменьшению биоразнообразия.

В целом, проблема сопоставления ожидаемых выгод от интродукций ГММ с вероятными их негативными последствиями приобрела значение уже не только экономическое, но и политическое.

Анализ имеющейся информации позволяет считать, что:

1) Интродукция ГММ в окружающую среду действительно перспективна с точки зрения ожидаемых полезных эффектов. Наиболее перспективны интродукции ГММ для биоремедиации (очистки) окружающей среды и для борьбы с вредителями сельского хозяйства.

2) Вероятность, что интродуцированные ГММ смогут полностью вытеснить природные микроорганизмы из почвенных и водных экосистем, невелика.

3) Вероятность, что из интродуцированных ГММ чужеродные гены смогут массово распространиться в популяциях природных микроорганизмов, мала.

Наибольшую озабоченность в отношении возможных негативных последствий ГММ вызывает реальная возможность их отрицательного влияния на экологические характеристики природных экосистем. Особую озабоченность вызывают случаи, уже зарегистрированные при полевых испытаниях, а именно:

- нарушение равновесия, сложившегося в микробных экосистемах (подавление или активация тех или иных групп природных микроорганизмов);

- образование в среде токсичных и/или генотоксичных соединений за счет метаболической активности интродуцированных ГММ [11].

Основная причина, из-за которой полагается, что безудержного размножения интродуцированных ГММ в природе не будет – в почве и воде для этого просто не хватит субстратов. В открытой среде микроорганизмы пребывают, как правило, в длительных периодах глубокого субстратного лимитирования, чередующихся короткими фазами активного роста. Наступление длительного лимитированного состояния индуцирует комплекс специфических биохимических, генетических и физиологических реакций.

Генетические стратегии выживания микроорганизмов в окружающей среде

Из анализа информации о закономерностях выживания микроорганизмов в окружающей среде можно сделать вывод, что последовательные изменения в физиологии и биохимии микробных кле-

ток, происходящие при длительном субстратном лимитировании, сначала направлены на:

- повышение способности утилизировать малые концентрации субстратов;

- выключение уже ненужных синтезов и на минимизацию количества нужных белковых молекул;

- поддержание в активном состоянии тех ферментов, которые смогут обеспечить быструю утилизацию субстрата, как только он поступит.

Затем наступает следующая фаза выживания и в клетках происходят:

- синтез шаперонов и анфолдаз (особые белки, защищающие другие белки от денатурации);

- (возможное) повышение частоты мутагенеза, что приводит к накоплению мутаций при отсутствии роста (шапероны снижают точность репликации ДНК);

- компактизация нуклеоида.

В этой фазе выживания клетки переходят в покоящееся состояние и приобретают общую устойчивость к стрессам (при отсутствии роста).

При наступлении благоприятных условий одновременно с делением клеток стимулируется внутри и межвидовой перенос генетической информации.

Похоже, существует специальный механизм, который позволяет микробным популяциям за период голодания накапливать генетическое разнообразие, за счет которого, при появлении субстратов, они смогут адаптироваться к неожиданно новым условиям роста.

По-видимому, в окружающей среде находится пульсирующий "генетический котел" микроорганизмов. В покоящемся состоянии он постепенно накапливает генетическое разнообразие, которое, при поступлении субстратов и начале размножения, резко возрастает за счет стимулируемого генетического переноса. Именно это обеспечивает адаптацию популяций к новым, непредсказуемо изменяющимся условиям жизни. По мере исчерпания субстратов такое новое сообщество популяций, имеющее новое генетическое разнообразие, снова переходит в дремлющее состояние.

Построение математических моделей пульсации численности и эволюции таких популяций, прогнозирование их поведения в зависимости от различных ситуаций – все это лежит в русле тех идей и подходов, которые развивались А.Д.Базыкиным [2, 12].

Очевидно, в результате интродукции ГММ между различными микробными сообществами должна возрасти конкуренция за субстрат; за счет ГММ должно резко возрасти генетическое разнообразие. К чему это все приведет, когда появится возможность для размножения, а также для внутри- и межвидового переноса генов? Математическое моделирование динамики гетерогенных популяций с учетом как мутационного процесса, так и переноса генов (и все

это в условиях изменяющегося отбора) – задача достаточно интересная и весьма актуальная для практики.

А что касается принципиальной возможности экспериментального обеспечения такого моделирования, то современный инструментальный уровень позволяет производить весьма широкий спектр операций, начиная от нуклеотидных замен и кончая полевыми испытаниями генетически модифицированных микроорганизмов.

“И создал Бог зверей земных по роду их, и скот по роду его, и всех гадов земных по роду их. И увидел Бог, что это хорошо”, Быт. 1.25.

Но что будет, если создавать новые организмы и наполнять ими сушу и воду начнет человек?

Терминология

Генотоксичность – способность нарушать структуру генов (ДНК).

Нуклеоид – клеточная структура, содержащая бактериальную хромосому.

Плазмида – внехромосомная кольцевая ДНК, реплицирующаяся автономно; рекомбинантная плазмида содержит чужеродные гены.

Рекомбинация – обмен фрагментами ДНК между хромосомами.

Рекомбинантный организм – организм, созданный методами генной инженерии.

Рекомбинантная ДНК – молекула ДНК, полученная методами генной инженерии.

Хемостат – устройство для непрерывного культивирования микроорганизмов в стационарных условиях роста.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вельков В.В. Опасны ли опыты с рекомбинантными ДНК?//Природа. 1982. №4. С. 18–28.
2. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. –М.: Наука, 1985.
3. Апонина Е.А., Апонин Ю.М., Вельков В.В. Кинетические коэффициенты плазмид и методология конструирования рекомбинантных ДНК. –Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1984.
4. Апонин Ю.М., Апонина Е.А., Вельков В.В. Математическое моделирование процессов непрерывного культивирования микроорганизмов, содержащих нестабильные гибридные плазмиды. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1984.
5. Вельков В.В. Нестабильность рекомбинантных молекул//Генетика. 1983. Т. 19. №10. С. 1573–1581.
6. Вельков В.В., Мутафов С.Б., Базыкин А.Д., Ерошин В.К. Хемостатное культивирование штамма *Hansenula polymorpha DL-1*, содержащего векторную плазмиду// Прикл. биохим. микробиол. 1987. Т. 23, №6. С. 779–788.
7. Вельков В.В., Матыс В.Ю., Мутафов С.Б., Ерошин В.К. Способ структурной и репликативной стабилизации экспрессируемых рекомбинантных плазмид в популяциях микроорганизмов. Авт. свид. №1389227 от 30.05.1986.

8. Матыс В.Ю., Соколов Д.М., Вельков В.В. Последствия сверхсинтеза бактериальной бета-галактозидазы у рекомбинантного штамма *Hansenula polymorpha* LAC 56//Микробиология. 1995. Т. 64. №5. С. 610–615.
9. Матыс В.Ю., Соколов Д.М., Сысоева В.И., Вельков В.В. Физиологические и биохимические особенности рекомбинантного штамма *Hansenula HBS-30*//Прикл. биохим. микробиол. 1996 (в печати).
10. Вельков В.В., Матыс В.Ю., Соколов Д.М. Биохимический ответ рекомбинантных штаммов *Hansenula polymorpha* на сверхсинтез гомологичной диоксиацетонкиназы и бактериальной бетагалактозидазы//Прикл. биохим. микробиол. 1996. Т. 32. №1. С. 110–115.
11. Вельков В.В. Интродукция генетически модифицированных микроорганизмов в окружающую среду: перспективы и риск//Генетика. 1994. Т. 30. №5. С. 581–592.
12. Базыкин А.Д. Теоретическая и математическая экология: проблема опасных границ и приближения к ним//Математика и моделирование./Ю.Г.Зархин и А.Д.Базыкин. –Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1990. С. 232–238.

О НЕКОТОРЫХ УСЛОВИЯХ УСТОЙЧИВОГО ПОДДЕРЖАНИЯ НЕСТАБИЛЬНЫХ ПЛАЗМИД В МИКРОБНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ НЕПРЕРЫВНОМ КУЛЬТИВИРОВАНИИ

Ю.М.Апонин, Е.А.Апонина

Институт математических проблем биологии РАН
142292, Пушкино, Московская обл.
e-mail: com@impb.serpukhov.su

Построена математическая модель эволюции гетерогенной популяции микроорганизмов, содержащих нестабильные плазмиды. В модели учитываются основные факторы обеспечиваемой плазмидами генетической изменчивости: конъюгационный перенос, структурные перестройки и элиминация плазмид. Приводятся аналитические оценки значений управляемых параметров процесса непрерывного культивирования микроорганизмов, при которых плазмиды с течением времени сохраняются в микробной популяции.

В связи с задачами направленного конструирования рекомбинантных плазмид и прогнозированием эффективности промышленного использования содержащих их микроорганизмов интерес представляют исследования устойчивости плазмид в микробных популяциях при различных режимах непрерывного культивирования. Одной из основных биотехнологических характеристик плазмидосодержащих штаммов, которые можно оценить в результате таких исследований, является область устойчивости, т.е. область значений управляемых параметров процесса культивирования, при которых данный штамм сохраняется в непрерывной культуре достаточно длительное время. В настоящей статье приводятся некоторые явные аналитические условия, определяющие область устойчивости плазмидосодержащих штаммов микроорганизмов. Эти условия выведены на основе анализа соответствующих математических моделей.

Проблема устойчивости всегда возникает при рассмотрении вопросов эксплуатации биологических популяций и сообществ, когда необходимы количественные оценки допустимых внешних воздействий на систему. Эти оценки лишь тогда являются убедительными, когда они получаются в результате исследования математических моделей и подтверждены данными лабораторных испытаний. Идея создания экспериментальных моделей элементарных экосистем, состоящих из небольшого числа видов, восходит к классическим работам Г.Ф.Гаузе [11, 12]. При математическом моделировании таких экосистем могут быть обнаружены априори неочевидные эффекты, анализ которых может способствовать пониманию происходящего в значительно более сложных природных экосистемах [6].

Разрабатывая математические модели динамики взаимодействующих биологических популяций и исследуя условия устойчивого

сосуществования видов, А.Д.Базыкин проявлял постоянный интерес к возможности проверки моделей в экспериментах с лабораторными микробными экосистемами. Исследования по математическому моделированию процессов управляемого культивирования микроорганизмов всегда пользовались его поддержкой. Светлой памяти Александра Дмитриевича Базыкина посвящается настоящая работа.

Область устойчивости микробной популяции в условиях хемостатного культивирования

Хемостатный режим непрерывного культивирования микроорганизмов осуществляется в специальных аппаратах – хемостатах. В зону развития микробной популяции непрерывно с постоянной скоростью подается свежая питательная среда и одновременно с той же скоростью удаляется избыточная часть культуральной жидкости вместе с содержащимися в ней микроорганизмами. Объем культуральной жидкости в хемостате интенсивно перемешивается и остается постоянным.

Идеи непрерывного культивирования нашли свое практическое применение еще в прошлом столетии. Однако теоретическое обоснование метода было дано только в середине нашего века. В 1950 году Новик и Сцилард [28, 29] одновременно с Моно [26] независимо друг от друга разработали математическую теорию хемостата*. Предложенная ими теория основывалась на математической модели, которая в современных обозначениях представляет собой следующую систему дифференциальных уравнений:

$$\dot{S} = D(S_0 - S) - l\mu X, \quad (1)$$

$$\dot{X} = (\mu - D) X,$$

где

$$\mu = \mu(S) = \frac{\mu_m S}{K + S}, \quad (2)$$

μ – удельная скорость роста микроорганизмов, S – концентрация лимитирующего рост субстрата, X – плотность микробной популяции, S_0 – концентрация субстрата в свежей питательной среде, D – скорость протока. Коэффициенты μ_m , K , l характеризуют пищевые потребности и скорость роста микроорганизмов. Фазовые портреты системы (1) и соответствующие им области в плоскости параметров (S_0, D) изображены на рис. 1.

* Термин “хемостат” был предложен Новиком и Сцилардом. Моно называл свой культиватор бактогеном.

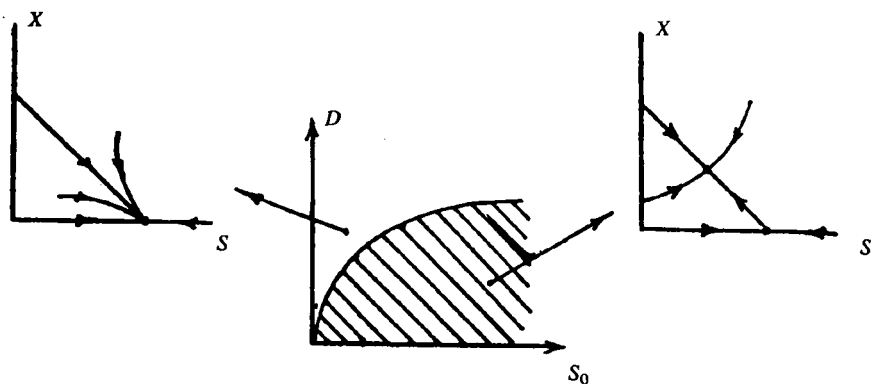


Рис. 1. Параметрический и фазовые портреты математической модели (1)–(2). Заштрихована область устойчивости микробной популяции

Теория метода непрерывного культивирования открыла возможность его использования в качестве инструмента экологических и популяционно-генетических исследований микроорганизмов [14–16]. Ясную экологическую интерпретацию допускает уже простейшая математическая модель (1)–(2).

Классическая модель (1)–(2) зависит от пяти параметров, два из которых S_0 и D задаются исследователем, т.е. являются управляемыми. С экологической точки зрения эти параметры характеризуют условия внешней среды или местообитания микроорганизмов. Микроорганизмы, в свою очередь, характеризуются тремя другими параметрами: μ_m , K , l . Множество всевозможных местообитаний согласно модели (1)–(2) отождествляется с положительной частью плоскости параметров (S_0, D) . При этом каждой популяции бактерий соответствует определенная экологическая ниша, т.е. множество местообитаний, пригодных для существования популяции*. Иначе говоря, ниша представляет собой область устойчивости микробной популяции. Эта область зависит от параметров μ_m , K и определяется следующим неравенством:

$$D < \mu(S_0) = \frac{\mu_m S_0}{K + S_0}. \quad (3)$$

Если точка (S_0, D) лежит за пределами области устойчивости, то клетки бактерий вымываются из ферментера, т.е. местообитание непригодно для длительного существования и эволюции рассматриваемой микробной популяции (см. рис. 1).

Быстрая смена поколений и высокий уровень генетической из-

* История возникновения понятия экологической ниши изложена в книге [18]. В настоящей статье ниша понимается в смысле определения, предложенного Хатчинсоном [23].

менчивости микроорганизмов позволяют в условиях длительного непрерывного культивирования наблюдать эволюционные изменения, происходящие в популяциях вследствие естественного отбора наиболее приспособленных генетических вариантов. Одной из причин, обуславливающих генетическую неоднородность микробных популяций и их необыкновенную способность адаптироваться к условиям окружающей среды, является существование плазмид.

Плазмиды бактерий

Основная генетическая информация, необходимая для жизнедеятельности бактериальной клетки, закодирована в хромосоме – гигантской молекуле ДНК, длина которой может более чем в 1000 раз превышать характерные линейные размеры содержащей ее клетки [1]. Наряду с хромосомой в бактериальной клетке может присутствовать дополнительный генетический материал в виде сравнительно небольших замкнутых в кольцо двухцепочечных молекул ДНК, называемых плазмидами. Плазмиды обладают целым рядом интересных свойств. “Эти дополнительные генетические элементы фактически являются субклеточными организмами, балансирующими на пороге жизни. Плазмиды самостоятельно размножаются в клетках-хозяевах и наследуются более или менее регулярным образом при делении этих клеток. Они наделяют своих хозяев способностью использовать различные сложные субстраты в качестве источников питания. И они придают своим хозяевам свойства устойчивости к широкому спектру токсичных для них агентов, включая антибиотики” [30]. Так называемые конъюгативные плазмиды содержат гены, обеспечивающие перенос этих плазмид из клетки в клетку, способствуя быстрому распространению эволюционных новинок в бактериальных популяциях. В природных популяциях микроорганизмов плазмиды, по-видимому, играют главную роль в создании генетического разнообразия, служащего материалом для естественного отбора [8].

Хотя первые представления о плазмидах возникли еще в 1952 году [24], интенсивное их исследование началось в 60-е годы в связи с открытием в Японии явления быстрого распространения устойчивости к антибиотикам в популяциях патогенных микроорганизмов. После массового применения антибиотиков против возбудителя дизентерии (к этому времени в Японии уже широко использовались такие антибиотики как пенициллин, стрептомицин, тетрациклин, хлорамфеникол) были обнаружены штаммы, оказавшиеся устойчивыми ко всем использованным лекарственным препаратам. Несколько позже японские бактериологи установили возможность переноса множественной устойчивости от выделенных патогенных штаммов ко многим различным видам бактерий. Выяснилось, что столь угрожающее распространение лекарственно устойчивых форм обеспечивается плазмидами, которые получили название R-факто-

ров. После появления таких плазмид устойчивость к лекарственным препаратам может распространяться подобно пожару среди бактериальной флоры [19].

Новый подъем интереса к исследованию плазмид был связан с открытием возможности их использования для клонирования (размножения) в клетках бактерий генов различных организмов [21]. Оказалось, что можно искусственно конструировать так называемые рекомбинантные плазмиды, которые после введения в клетки бактерий наделяют их полезными для человека свойствами. Например, методами генетической инженерии можно конструировать плазмиды, обеспечивающие в бактериальных клетках усиленный синтез полезного продукта. Однако в связи с практическим использованием таких геноинженерных штаммов возникает ряд проблем, важнейшей из которых является обеспечение сохранения рекомбинантных плазмид в популяциях культивируемых микроорганизмов.

Рекомбинантные плазмиды отличаются нестабильностью. Существует два основных типа нестабильности таких плазмид: репликационная и структурная [9]. Репликационная нестабильность связана с тем, что при делении плазмидосодержащей клетки одна из дочерних клеток с определенной вероятностью оказывается бесплазмидной. При структурной нестабильности плаزمида хотя и остается в клетке, но спонтанно изменяется таким образом, что она уже неспособна обеспечивать соответствующую функцию содержащей ее клетки (например, сверхсинтез полезного продукта). Если бесплазмидные клетки или клетки с измененными плазмидами более жизнеспособны при заданных условиях культивирования, то вследствие естественного отбора они постепенно накапливаются в популяции и в конце концов вытесняют исходные плазмидосодержащие клетки.

Математическое моделирование динамики микробных популяций с учетом обеспечиваемой плазмидами генетической изменчивости микроорганизмов

Классическая работа Новика и Сциларда [29] стимулировала целое направление экспериментальных и теоретических исследований эволюции микробных популяций в условиях длительного непрерывного культивирования [27, 14–17]. Однако первые математические модели, описывающие эволюционные изменения генетической структуры популяции, разрабатывались на основе допущения о том, что основным источником генетического разнообразия микроорганизмов является мутационный процесс*. Построение ана-

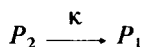
* Заметим, что уже в работе [27] при обосновании математической модели эволюции микробных популяций в качестве механизмов, порождающих новые генетические варианты, наряду с мутациями упоминались также и процессы переноса генетического материала от одной клетки к другой (конъюгация, трансдукция, трансформация). Однако эти процессы в модели не учитывались.

логичных математических моделей, в которых учитывается также и изменчивость микроорганизмов, обеспечиваемая плазмидами, началось только в семидесятые годы (см. обзор литературы [7]), когда были опубликованы экспериментальные данные по динамике численности плазмид в бактериальных популяциях при различных условиях хемостатного культивирования [20, 22, 25, 32]. Ниже дается описание математической модели, которая представляет собой обобщение модели, предложенной Стюартом и Левиным в работе [31].

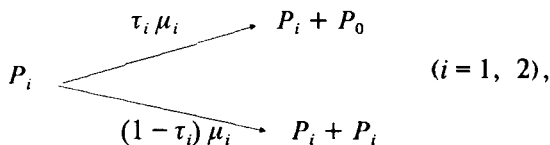
Рассмотрим хемостат, т.е. резервуар с достаточно хорошо перемешиваемой суспензией бактериальных клеток, в который с постоянной скоростью поступает свежая питательная среда; содержимое резервуара непрерывно удаляется из него с той же самой скоростью. Компоненты питательной среды подбираются таким образом, что рост микроорганизмов лимитируется количеством только одного субстрата, а все остальные элементы питания даются в избытке.

Предположим, что рассматриваемая хемостатная культура микроорганизмов проявляет некоторую полезную активность, интенсивность которой определяется концентрацией клеток с "активными" плазмидами (например, обеспечивающими сверхсинтез полезного продукта). Клетки этого типа обозначим через P_2 . Вследствие структурной и репликационной нестабильности плазмид в культуральной жидкости присутствуют также и неактивные клетки двух типов: бесплазмидные клетки P_0 и клетки с измененными плазмидами P_1 . Концентрацию клеток типа P_i обозначим через X_i ($i = 0, 1, 2$).

Относительно механизма снижения полезной активности культуры сделаем следующие предположения. Будем считать, что превращение активных плазмидных клеток в клетки с измененными плазмидами происходит спонтанно, аналогично химической реакции первого порядка:

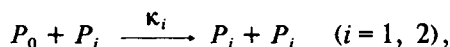


с константой скорости κ , а процессы деления клеток и потери плазмид соответствуют реакциям:



где μ_i — удельная скорость роста популяции клеток i -го типа, τ_i — вероятность появления бесплазмидной клетки при делении клетки, содержащей плазмиду ($0 \leq \tau_i \leq 1$).

Если рассматриваемые плазмиды конъюгативны, то будем также предполагать, что процессы переноса плазмид между клетками аналогичны реакциям второго порядка:



где κ_i – так называемая константа скорости конъюгационного переноса [31].

Пусть S – концентрация лимитирующего субстрата в хемостате. Тогда при сделанных выше предположениях изменения концентраций S , X_0 , X_1 , X_2 описываются следующей системой дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \dot{S} &= (S_0 - S)D - l_0 \mu_0 X_0 - l_1 \mu_1 X_1 - l_2 \mu_2 X_2, \\ \dot{X}_0 &= (\mu_0 - D)X_0 + \tau_1 \mu_1 X_1 + \tau_2 \mu_2 X_2 - \kappa_1 X_1 X_0 - \kappa_2 X_2 X_0, \\ \dot{X}_1 &= (\mu_1 - D)X_1 - \tau_1 \mu_1 X_1 + \kappa X_2 + \kappa_1 X_1 X_0, \\ \dot{X}_2 &= (\mu_2 - D)X_2 - \tau_2 \mu_2 X_2 - \kappa X_2 + \kappa_2 X_2 X_0, \end{aligned} \quad (4)$$

где S_0 – концентрация субстрата в свежей питательной среде, поступающей в ферментер, D – скорость протока; μ_i – удельная скорость роста штамма P_i ; l_i – коэффициент, характеризующий его пищевые потребности.

Заметим, что входящие в систему (4) величины μ_i , l_i , τ_i , κ_i , κ могут зависеть от условий культивирования. Однако при хемостатном культивировании физико-химические факторы среды (рН, температура, интенсивность перемешивания и др.) поддерживаются постоянными. Поэтому величины l_i , τ_i , κ_i , κ естественно считать постоянными, характеризующими свойства микроорганизмов в заданных условиях окружающей среды. Примем также обычное для теории непрерывного культивирования предположение о том, что удельные скорости роста зависят от концентрации лимитирующего субстрата согласно следующим формулам:

$$\mu_i = \mu_i(S) = \frac{\mu_{im} S}{K_i + S} \quad (i = 0, 1, 2), \quad (5)$$

причем при заданных физико-химических условиях параметры K_i , μ_{im} также можно считать постоянными.

Динамика структуры микробной популяции в неселективных условиях хемостатного культивирования

Исследование математической модели (4) естественно начать с рассмотрения неселективных условий культивирования, когда

структурные перестройки плазмид и их потери при делении клеток не влияют на параметры, определяющие удельную скорость роста и пищевые потребности бактерий:

$$\mu_{im} = \mu_m, \quad K_i = K, \quad l_i = l \quad (i = 0, 1, 2). \quad (6)$$

Пусть X – общая концентрация клеток в культуральной жидкости в хемостате, V_i – частота клеток типа P_i :

$$X = X_0 + X_1 + X_2, \quad V_i = X_i/X \quad (i = 0, 1, 2).$$

Переменные V_0, V_1, V_2 , характеризуют генетическую структуру микробной популяции.

Нетрудно показать, что в неселективных условиях культивирования возможные изменения генетической структуры рассматриваемой популяции описываются следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{V}_0 &= (\tau_1 V_1 + \tau_2 V_2) \mu - (\kappa_1 V_1 + \kappa_2 V_2) V_0 X, \\ \dot{V}_1 &= \kappa_1 V_1 V_0 X + \kappa V_2 - \tau_1 V_1 \mu, \\ \dot{V}_2 &= \kappa_2 V_2 V_0 X - \kappa V_2 - \tau_2 V_2 \mu, \end{aligned} \quad (7)$$

где удельная скорость роста μ зависит от S согласно формуле (2). При этом изменения концентрации лимитирующего субстрата S и плотности бактериальной популяции X описываются уравнениями классической математической модели (1).

Таким образом, динамика переменных S, X не зависит от изменений структуры популяции, происходящих вследствие процессов переноса плазмид, а также их репликационной и структурной неустойчивости. Поэтому режимы культивирования, при которых в хемостате устанавливается отличная от нуля плотность популяции X , определяются классическим условием (3). В дальнейшем нам потребуется следующая эквивалентная формулировка этого условия:

$$D < \mu_m, \quad S_0 > \frac{KD}{\mu_m - D}. \quad (8)$$

Неравенства (8), конечно, не гарантируют поддержание плазмид в хемостатной популяции бактерий. Например, если плазмиды неконъюгативны ($\kappa_2 = 0$), то, как следует из последнего уравнения системы (7), даже при выполнении условий (8) в установившемся по переменным S и X стационарном состоянии доля клеток с интактными (неизмененными) плазмидами убывает экспоненциально:

$$V_2(t) = \text{const } e^{-(\tau_2 D + \kappa)t}. \quad (9)$$

Таким образом, для устойчивого поддержания нестабильных плазмид в неселективных условиях хеостатного культивирования необходимо, чтобы эти плазмиды были конъюгативными.

Конкуренция двух штаммов, содержащих структурно устойчивые конъюгативные плазмиды

Продолжим исследование математической модели (4), предполагая вновь, что штаммы P_0 , P_1 , P_2 неразличимы по основным параметрам роста, см. (6). Предположим также, что можно пренебречь структурной нестабильностью плазмид:

$$\kappa = 0. \quad (10)$$

Этот случай соответствует конкуренции двух плазмидных штаммов, содержащих репликационно нестабильные конъюгативные плазмиды, при неселективном культивировании в хеостате.

Пусть точка (S_0, D) лежит в области устойчивости хеостатной популяции бактерий (см. рис. 1), т.е. выполнены неравенства (8), и в ферментере установилось стационарное состояние по переменным S и X (напомним, что при этом переходный процесс описывается уравнениями (1)). Тогда в силу системы уравнений (7) имеет место следующее тождество:

$$\left[V_2(t) \right]^{\kappa_1} / \left[V_1(t) \right]^{\kappa_2} = \text{const } e^{D\tau_1 \tau_2 (\omega_2 - \omega_1)t}, \quad (11)$$

где

$$\omega_i = \kappa_i / \tau_i, \quad i = 1, 2. \quad (12)$$

Как следует из тождества (11), если $\omega_1 \neq \omega_2$, то плазмидные штаммы P_1 и P_2 не могут сосуществовать при длительном культивировании в хеостате: либо вымываются оба штамма, либо остается тот из них, у которого величина ω_i больше. Заметим, что данное утверждение соответствует известному в экологии принципу конкурентного исключения: два близких вида при конкуренции за один субстрат не могут сосуществовать достаточно длительное время [10, 12, 13].

Проведенное исследование математической модели выявило важный параметр ω_i плазмидного штамма, учитывающий два его существенных свойства. Одно из них – это способность штамма передавать свои плазмиды в новые дочерние клетки, возникающие при делении, которая характеризуется величиной $1/\tau_i$. И второе свойство, учтенное в формуле (12), – это способность штамма передавать плазмиды в уже существующие бесплазмидные клетки путем конъюгационного переноса с константой скорости κ_i .

Таким образом, величина ω_i характеризует способность штамма P_i распространять свои плазмиды в микробной популяции. Будем называть эту величину трансмиссивностью плазмидного штамма P_i . В рассматриваемых условиях культивирования (см. предположения (6) и (10)) трансмиссивность играет роль критерия конкурентоспособности: в конкуренции побеждает штамм с более высокой трансмиссивностью. Ниже будет указана связь между трансмиссивностью штамма P_i и шириной его области устойчивости.

**Эволюция микробной популяции в хемостате под действием
нейтральных мутаций и отбора:
расширение области устойчивости плазмидного штамма**

Оставаясь в рамках допущений (6) и (10), рассмотрим случай, когда в хемостате присутствует только один плазмидный штамм P_i . Тогда согласно (7) доля V_i плазмидных клеток P_i в микробной популяции описывается следующим уравнением:

$$\dot{V}_i = \kappa_i X (1 - V_i) V_i - \tau_i \mu V_i. \quad (13)$$

Можно показать, что штамм P_i не вымывается из хемостата только при тех значениях управляемых параметров S_0 и D , которые удовлетворяют неравенству:

$$D < \frac{2 \mu_m S_0}{S_0 + K + \frac{l \mu_m}{\omega_i} + \sqrt{\left(S_0 + K - \frac{l \mu_m}{\omega_i}\right)^2 + 4K \frac{l \mu_m}{\omega_i}}}. \quad (14)$$

Это неравенство представляет собой условие существования положения равновесия системы уравнений (1), (13) в "положительной" части фазового пространства (S, X, V_i) . Глобальная устойчивость этого положения равновесия легко доказывается.

Таким образом, область устойчивости штамма P_i определяется неравенством (14). Эта область лежит в области устойчивости микробной популяции и практически совпадает с ней при достаточно высоких значениях трансмиссивности ω_i (при больших ω_i неравенство (14) переходит в неравенство (3)). С уменьшением трансмиссивности плазмидного штамма P_i его область устойчивости сужается и исчезает при $\omega_i \rightarrow 0$.

Предположим теперь, что точка (S_0, D) лежит в области устойчивости штамма P_i , т.е. выполнено неравенство (14). Тогда после завершения переходного процесса, который описывается дифференциальными уравнениями (1) и (13), в хемостате устанавливается стационарное состояние с отличной от нуля концентрацией клеток P_i . Однако вследствие редких нейтральных мутаций в популяции могут появляться клетки другого штамма P_j . В данном контексте нейтральными мы называем мутации, которые не изменяют основ-

ные параметры роста μ_m , K , l (см. (6)). Если такая мутация повышает трансмиссивность штамма ($\omega_j > \omega_i$), то согласно (11) установившееся ранее стационарное состояние становится неустойчивым и начинается процесс перехода к другому стационарному состоянию, в котором будет доминировать новый штамм P_j . Такие перестройки генетической структуры популяции повторяются в случайные моменты времени и ведут к повышению трансмиссивности плазмидного штамма.

Таким образом, если поставщиком новых генетических вариантов являются редкие нейтральные мутации, то развитие микробной популяции в хемостате характеризуется эволюционными переходами, более или менее отделенными друг от друга. Каждый такой "шаг эволюции" повышает трансмиссивность плазмидосодержащей популяции и, следовательно, расширяет ее экологическую нишу (с увеличением ω_i область устойчивости (14) расширяется).

Условия поддержания нестабильных плазмид в микробной популяции при неселективном культивировании в хемостате

Рассмотрим теперь несколько более общий случай математической модели (4), когда плазмиды, обеспечивающие полезную активность штамма P_2 , нестабильны не только репликационно, но и структурно, т.е. $\kappa \neq 0$. Однако условия культивирования по-прежнему предполагаются неселективными, т.е. выполняются равенства (6). Возможно ли при таких условиях поддержание активного штамма P_2 в хемостате? Другими словами, существует ли экологическая ниша штамма P_2 ?

Как отмечалось ранее (см. раздел 4), для поддержания штамма P_2 необходимо, чтобы интактные плазмиды были конъюгативными. В противном случае доля клеток P_2 убывает и стремится к нулю, см. (9). На основании результатов раздела 5 можно сформулировать и более сильное необходимое условие: $\omega_2 > \omega_1^*$. Оказывается, однако, что и этого условия недостаточно для существования экологической ниши штамма P_2 . Ответ на поставленный выше вопрос зависит также и от уровня структурной нестабильности плазмид, который характеризуется безразмерным параметром $\delta = \kappa / \mu_m$.

Более подробное исследование модели (4) показывает, что для существования экологической ниши плазмидного штамма P_2 в неселективных условиях хемостатного культивирования необходимо и достаточно следующее неравенство:

$$\delta / \tau_2 < (\omega_2 - \omega_1) / \omega_1. \quad (15)$$

Только при выполнении условия (15) в плоскости управляемых

* Если $\omega_2 < \omega_1$, то штамм P_2 не сохраняется при длительном культивировании в хемостате даже в случае структурно устойчивых плазмид, т.е. при $\kappa = 0$, см. тождество (11).

параметров S_0 и D существует область устойчивости штамма P_2 , причем сама эта область определяется следующими неравенствами:

$$D^* < D < \mu_m, \quad (16)$$

$$S_0 > \frac{KD}{\mu_m - D} + \frac{l\mu_m}{\omega_2} \left(\frac{D}{\mu_m} + \frac{\delta}{\tau_2} \right),$$

где

$$D^* = \mu_m \frac{\delta}{\tau_2} \frac{\omega_1}{\omega_2 - \omega_1}. \quad (17)$$

Таким образом, согласно неравенству (15), при неселективном культивировании в хемостате возникают два требования к штамму P_2 , при выполнении которых у этого штамма существует экологическая ниша: а) возможные структурные перестройки плазмид должны понижать трансмиссивность штамма ($\omega_1 < \omega_2$), б) относительная частота таких перестроек δ/τ_2 не должна превышать относительную величину снижения трансмиссивности $(\omega_2 - \omega_1)/\omega_1$. Экологическая ниша штамма P_2 лежит в области устойчивости микробной популяции. Из (8) и (16) следует, что она практически совпадает с этой областью при достаточно высоких значениях трансмиссивности ω_2 .

Обратим внимание на существование нижней критической скорости протока $D = D^*$. При $D < D^*$ плазмидный штамм P_2 не может поддерживаться на протоке ни при каких значениях управляемого параметра S_0 . Поэтому штаммы, полезная активность которых обеспечивается структурно нестабильными плазмидами, могут существовать только в проточных условиях. Непрерывное культивирование является единственным возможным способом хранения некоторых высокоактивных штаммов, которые эволюционно возникают и могут длительно существовать только в состоянии непрерывного размножения в проточных условиях.

Поддержание неконъюгативных плазмид в микробной популяции за счет селективного давления на бесплазмидные клетки

Предположим теперь, что плазмиды неконъюгативны, т.е. $\kappa_1 = \kappa_2 = 0$. Как указывалось ранее, нестабильность таких плазмид делает невозможным поддержание их в микробной популяции при неселективном хемостатном культивировании, см. (9). Возможно ли поддержание таких плазмид при селективном давлении на бесплазмидные клетки?

Предположим, что клетки, утратившие плазмиды, прекращают потребление субстрата и останавливаются в росте. Селективные условия такого рода можно обеспечить, например, добавляя в среду

антибиотик, устойчивость к которому закодирована в плаزمидах. Предположим также, что структурные перестройки плазмид не изменяют уровень репликационной нестабильности популяции плазмидных клеток и значения ее основных параметров роста μ_m , K , l . Эти допущения накладывают следующие ограничения на параметры математической модели (4):

$$\kappa_1 = \kappa_2 = 0, \quad \mu_{0m} = 0, \quad \tau_1 = \tau_2, \quad \mu_{1m} = \mu_{2m}, \quad K_1 = K_2, \quad l_1 = l_2. \quad (18)$$

Обозначим через Y общую концентрацию плазмидных клеток: $Y = X_1 + X_2$. Тогда из (4) и (18) следует, что изменение переменных S , X_0 и Y описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= D(S_0 - S) - l\mu Y, \\ \dot{X}_0 &= \tau\mu Y - DX_0, \\ \dot{Y} &= (\mu - D)Y - \tau\mu Y, \end{aligned} \quad (19)$$

где $l = l_1 = l_2$, $\tau = \tau_1 = \tau_2$; $\mu = \mu(S)$ — удельная скорость роста популяции плазмидных клеток, зависящая от S согласно формуле (2), в которой $K = K_1 = K_2$, $\mu_m = \mu_{1m} = \mu_{2m}$.

Далее будем предполагать, что структурные перестройки плазмид не вызывают изменение полезной биосинтетической активности штамма P_2 . Предположим также, что целевой продукт, синтез которого обеспечивается плазмидами, остается внутри клеток, либо связан с клеточной стенкой. В этом случае для выделения целевого продукта необходимо разрушать клетки и удалять ненужные клеточные обломки, причем продуктивность биотехнологического процесса на стадии культивирования характеризуется величиной $F = YD$ (F равно количеству плазмидных клеток, отбираемых с единицы рабочего объема ферментера за единицу времени).

Нетрудно показать, исследуя систему уравнений (19), что при сделанных выше допущениях необходимым и достаточным условием сохранения плазмид в хемостатной популяции бактерий является следующее неравенство:

$$D < (1 - \tau) \frac{\mu_m S_0}{K + S_0}, \quad (20)$$

которое и определяет область устойчивости популяции плазмидо-содержащих клеток. При условии (20) в системе (19) существует единственное устойчивое положение равновесия, в котором устанавливается следующее значение продуктивности:

$$F = \frac{(1 - \tau) D}{l} \left[S_0 - \frac{KD}{(1 - \tau)\mu_m - D} \right]. \quad (21)$$

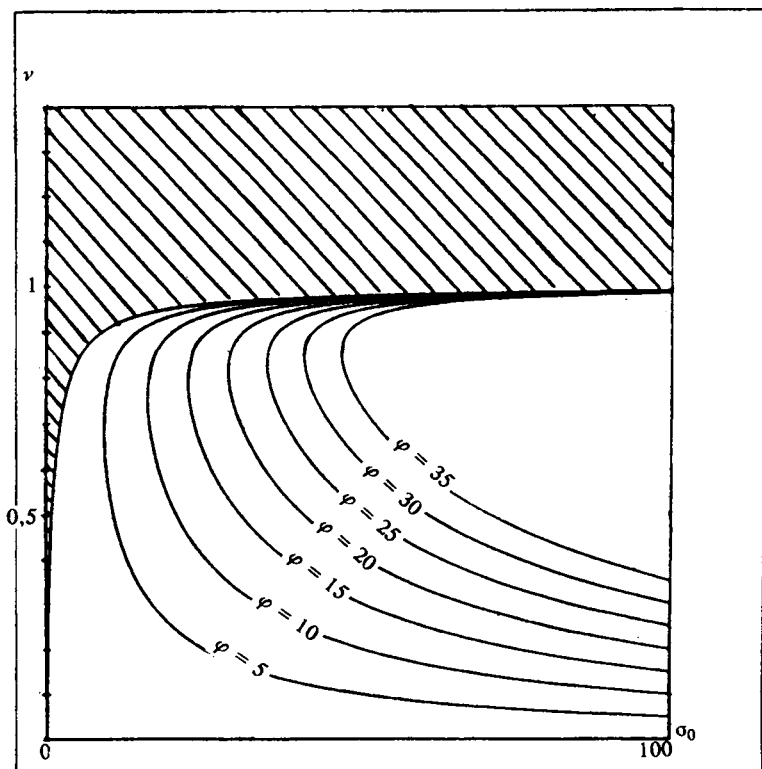


Рис. 2. Линии уровня продуктивности биотехнологического процесса в плоскости безразмерных параметров $\sigma_0 = S_0/K$, $\nu = D/(1-\tau)\mu_m$; $\phi = 1F/(1-\tau)^2\mu_mK$. Штриховкой указана область значений параметров σ_0 , ν , при которых плазмидные клетки вымываются из ферментера

Таким образом, различные точки области устойчивости неравновесны в смысле продуктивности биотехнологического процесса. На рис. 2 построены линии уровня функции F . Оптимальная скорость протока $D = D_m$, при которой продуктивность достигает своего максимума при заданном значении параметра S_0 , рассчитывается по формуле

$$D_m = (1-\tau)\mu_m \left(1 - \sqrt{\frac{K}{K+S_0}} \right), \quad (22)$$

причем максимальное значение продуктивности $F = F_m$ определяется по формуле

$$F_m = (1 - \tau)^2 \frac{\mu_m K}{l} \left(\sqrt{1 + \frac{S_0}{K}} - 1 \right)^2. \quad (23)$$

Таким образом, с ростом параметра τ максимальная продуктивность F_m убывает как квадрат величины $(1 - \tau)$, характеризующей уровень стабильности плазмидного штамма [5] (величина $(1 - \tau)$ равна вероятности деления плазмидной клетки, при котором обе дочерние клетки оказываются плазмидными).

Заметим, что условие (20) гарантирует устойчивый отличный от нуля уровень только общей концентрации плазмидных клеток Y . Соотношение численностей клеток с интактными и структурно измененными плазидами при этом оказывается нестабильным и будет непрерывно изменяться в пользу последних. В самом деле, из (4) при условии (18) следует, что

$$X_2/Y = \text{const } e^{-kt}, \quad (24)$$

т.е. частота клеток с интактными плазидами в популяции плазмидосодержащих клеток стремится к нулю экспоненциально, причем скорость убывания характеризуется уровнем структурной нестабильности плазмид k . Поэтому, если структурные перестройки неконъюгативных плазмид затрагивают гены, ответственные за синтез целевого продукта, поддержание полезной биосинтетической активности плазмидных клеток является трудной задачей. Для этой цели необходимы условия культивирования, при которых возникает определенное различие штамма P_2 и его производных — P_0 , P_1 по основным параметрам роста l , K , μ_m , см. [3, 4].

Заключение

Некоторые частные случаи математической модели (4)–(5) исследованы ранее в работах [2–5], где проанализированы разнообразные типы динамического поведения системы (4): гистерезис и альтернативные стационарные режимы, метастабильные состояния, многостадийные переходные процессы, автоколебания. Такого рода нелинейные эффекты возможны при нарушении условий неселективного культивирования (6).

Однако условия (6) играют важную роль в задаче исследования системы (4). При выполнении условий (6) переменные S и X удовлетворяют уравнениям классической модели (1)–(2). Используя это обстоятельство, нетрудно доказать, что независимо от начальных условий в системе (4) после завершения некоторого переходного процесса устанавливается стационарное состояние, т.е. любая траектория стремится при $t \rightarrow \infty$ к некоторому положению равновесия. Таким образом, условия (6) выделяют тот случай математической модели (4)–(5), для которого оказалось возможным провести полное качественное исследование и вывести сравнительно

простые формулы, определяющие область устойчивости плазмидо-содержащих штаммов.

В заключение заметим, что проведенное здесь и ранее в работах [2–5] исследование математической модели (4)–(5), конечно, не является исчерпывающим. Несомненно, система (4) обладает еще многими неожиданными свойствами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. Общая генетика. – М.: Высшая школа, 1985. 448 с.
2. Апонин Ю.М. Популяционная динамика бактериальных плазмид в условиях хемостатного культивирования. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1982. 18 с.
3. Апонин Ю.М., Апонина Е.А., Вельков В.В. Математическое моделирование процессов непрерывного культивирования микроорганизмов, содержащих нестабильные гибридные плазмиды. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1984. 21 с.
4. Апонин Ю.М., Апонина Е.А., Ванякин Е.Н. Математическое моделирование процессов непрерывного культивирования с учетом гетерогенности микробных популяций. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1989. 31 с.
5. Апонина Е.А., Апонин Ю.М., Вельков В.В. Кинетические коэффициенты плазмид и методология конструирования рекомбинантных ДНК. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1984. 11 с.
6. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985. 182 с.
7. Боронин А.М., Денисов Г.А., Лазарев П.И. Математические модели динамики численностей бактериальных плазмид. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1983. 44 с.
8. Брода П. Плазмиды. – М.: Мир, 1982. 220 с.
9. Вельков В.В. Нестабильность рекомбинантных молекул//Генетика. 1983. Т. 19. №10. С. 1573–1581.
10. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. 286 с.
11. Гаузе Г.Ф. Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum* и *Styloynchia mutilis*//Зоол. журн. 1934. Т. 13. №1. С. 1–17.
12. Гаузе Г.Ф. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1934. Т. 43, №1. С. 69–79.
13. Гаузе Г.Ф. О некоторых основных проблемах биоценологии//Зоол. журн. 1936. Т. 15. №3. С. 363–381.
14. Печуркин Н.С., Терсков И.А. Автоселекционные процессы в непрерывной культуре микроорганизмов. – Новосибирск: Наука, 1973. 64 с.
15. Печуркин Н.С., Терсков И.А. Анализ кинетики роста и эволюции микробных популяций. – Новосибирск: Наука, 1975. 215 с.
16. Печуркин Н.С. Популяционная микробиология. – Новосибирск: Наука, 1978. 277 с.
17. Печуркин Н.С., Брильков А.В., Марченкова Т.В. Популяционные аспекты биотехнологии. – Новосибирск: Наука, 1990. 173 с.
18. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. 399 с.
19. Стент Г., Кэлиндар Р. Молекулярная генетика. – М.: Мир, 1981. 646 с.

20. Adams J., Kinney T., Thompson S., Rublin L., Helling R.B. Frequency-dependent selection for plasmid-containing cells of *E.coli*//Genetics. 1979. V. 91. №4. P. 627-637.
21. Cohen S.N., Chang A.C.Y., Boyer H.W., Helling R.B. Construction of biologically functional bacterial plasmids *in vitro*//Proc. Natl. Akad. Sci. USA. 1973. V. 70. P. 3240-3244.
22. Godwin D., Slater J.H. The influence of the growth environment on the stability of a drug resistance plasmid in *E.coli* K12//J.Gen.Microbiol. 1979. V. 111. P. 201-210.
23. Hutchinson G.E. The niche:an abstractly inhibited hypervolume//The ecological theatre and the evolutionary play. Yale University Press, New Haven, Conn., 1965. P. 26-78.
24. Lederberg J. Cell genetics and hereditary symbiosis.//Physiol. Rev. 1952. V. 32. P. 403-430.
25. Melling J., Ellwood D.L., Robinson A. Survival of R factor carrying *E.coly* in mixed cultures in chemostat//FEMS Lett. 1977. V. 2. P. 87-89.
26. Monod J. La Technique de Culture Continue. Theorie et Applications//Ann. Inst. Pasteur. 1950. V. 79. P. 390-410.
27. Moser H. Structure and dynamics of bacterial populations maintained in the chemostat//Gold Spring Harbor Symposia on quantitative biology. 1957. V. 22. P. 121-137.
28. Novick A., Szilard L. Description of the Chemostat//Science. 1950. V. 112. P. 715.
29. Novick A., Szilard L. Experiments with the chemostat on spontaneous mutations of bacteria//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1950. V. 36. P. 708-719.
30. Novick R.P. Plasmids//Scientific American. 1980. V. 243. №6. P. 76-84, 86-88, 90.
31. Stewart F.M., Levin B.R. The population biology of bacterial plasmids: a priori conditions for the existence of conjugationally transmitted factors//Genetics. 1977. V. 87. №2. P. 209-228.
32. Wouters J.T.M., Andel J.G. R-plasmid persistence in *E.coli* grown in chemostat cultures//Antonie van Leeuwenhock. 1979. V. 45. P. 317-318.

СТЕРЕОТИПЫ ДИНАМИКИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И БИФУРКАЦИИ В МОДЕЛЯХ

Ф.С.Березовская

Центр экологии лесов РАН
117418 Москва, ул.Новочеремушкинская, 69
e-mail:ber@spepl.msk.su

В работе предпринята попытка сопоставления содержательных понятий, описывающих “типичное” поведение экологической системы (стереотипов динамики и их смены), с математическими понятиями структурно устойчивого фазового поведения и бифуркациями в динамических моделях. Рассматривается ситуация, когда заданный набор “типичных фазовых схем поведения системы” может быть описан с помощью единой математической модели, зависящей от параметров, так чтобы каждой схеме отвечала некоторая область в ее параметрическом пространстве, а смене стереотипов динамики в системе отвечали бифуркации в модели. По заданному набору стереотипов может быть выявлена ключевая бифуркация системы, оценено число ее существенных параметров.

Рассмотрены две задачи – описание динамики элемента активной среды и динамики лесных насекомых. Математические модели здесь удалось сконструировать и исследовать на основе бифуркационного подхода.

1. Стереотипы динамики

Динамика экологических систем характеризуется множественностью равновесных режимов и их разнообразием – от стационарных до колебательных и аperiodических. В то же время часто представляется возможным выявить конечное (небольшое) число типов поведения – “стереотипов динамики” и схематически описать их.

Какими свойствами должно обладать поведение системы, чтобы его можно было назвать “стереотипом”? Нам представляется, что это устойчивость относительно (небольших) вариаций параметров системы.

Какие элементы являются существенными при описании стереотипа динамики? Обычно, это число и характер равновесных режимов – стационарных и колебательных – и характер переходных процессов. Важные особенности динамического поведения объекта определяет “экспериментатор”, наряду с оценкой характерных времен реализации стереотипов динамики.

Вопрос об аккуратном определении понятия стереотипа динамики достаточно сложен хотя бы потому, что стереотип поведения системы разный на разных временах ее функционирования. “Выбор” системой того или иного типа поведения в качестве стереотипа связан со свойствами ее процессов жизнедеятельности (например, максимизацией коэффициента размножения). Эти проблемы рассматриваются в работах [7, 12 и др.]; затрагиваются они также в работе [6]. Однако, их обсуждение далеко выходит за рамки настоящей работы.

Выявление стереотипов для конкретной экологической системы – нетривиальная задача, обычно сопряженная с анализом большого экспериментального материала. На достаточно продвинутой стадии таких исследований обычно удается не только описать стереотипы поведения, но и указать характеристики процессов, и их характерные времена (на формальном языке – указать переменные и параметры).

Мы остановимся на случае, когда число существенных переменных равно двум, а число “регулируемых” параметров невелико. Будем изображать стереотип динамики его “фазовой схемой”, на которой стационарным и колебательным режимам отвечают, соответственно, особые точки и предельные циклы (при таком представлении переходный процесс определяется расположением начальной точки на фазовой плоскости). Будем предполагать также, что рассматриваемые процессы можно моделировать с помощью обыкновенных дифференциальных уравнений.

Тогда предложенное описание стереотипа аналогично представлению фазового портрета некоторой (неизвестной пока) математической модели, каждому стереотипу соответствует область в параметрическом пространстве модели, а переход от одного стереотипа к другому сопряжен с бифуркациями в модели.

По имеющейся совокупности стереотипов и их характеру можно попытаться угадать “ключевую” бифуркацию системы (“organizing center” в западной литературе, “точка максимального возрождения”, следуя А. Молчанову [11]). Каноническое параметрическое семейство дифференциальных уравнений, описывающее такую бифуркацию, может быть использовано при составлении модели; число его параметров сопряжено с коразмерностью “ключевой” бифуркации и позволяет оценить минимальное число параметров модели. Наконец, каноническая структура окрестности этой бифуркации может быть использована при анализе типов динамического поведения и их систематизации.

После построения модели задача формулируется следующим образом: 1) построить параметрический и фазовые портреты модели, указав число и тип связей между ее параметрами на границах областей [1, 5], 2) описать поведение модели при вариации ее параметров и начальных значений фазовых переменных и интерпретировать его в терминах исходной задачи.

Ниже мы приводим два примера применения указанного подхода. В обеих задачах стереотипы динамики заданы *a priori* и представлены в виде набора фазовых схем, по предположению, – структурно устойчивых фазовых портретов неизвестных математических моделей. Предположительно известны также бифуркационные диаграммы семейств дифференциальных уравнений, описывающих соответствующие наборы фазовых портретов.

В первой задаче в качестве модели предлагается использовать нормальную форму одной бифуркации коразмерности 3.

Во второй задаче класс моделей определен заранее – искомая



Рис. 1. Стереотипы динамики системы “активный элемент”, соответственно: 1 – моностабильный, 2, 5 – колебательный, 3 – бистабильный, 4 – возбудимый

модель является модификацией системы Вольтерра. Основные вопросы здесь – каково наименьшее число предположений, которые, будучи положены в основу модели, позволят естественно описать весь набор стереотипов и их взаимосвязь друг с другом; каковы примерные значения параметров модели при реализации стереотипов.

2. Математическая модель универсального элемента активной среды [2]

Активную среду принято моделировать как распределенное множество, состоящее из следующих локальных элементов: неактивного, или “моностабильного”, а также трех типов активных – “бистабильного”, “автоколебательного” и “ждущего, или возбудимого” [10]. Названия элементов отражают характерные черты наблюдаемого поведения объекта: число устойчивых равновесий (одно или два), характер установившегося режима (стационарный или колебательный) и свойства переходного процесса (траектория перехода в единственное равновесное состояние зависит от начального состояния элемента; примером возбудимого элемента может служить нейрон).

Предположим, что все четыре элемента задают множество стереотипов динамики некоторого одного универсального элемента. Затем схематически отобразим их поведение на рис. 1 в виде фазовых портретов 1–5. Здесь рис. 1–1 и 1–3 отвечают моностабильному и бистабильному режимам, рис. 1–2, 1–5 – колебательному режиму (точнее, режимам, которые при наблюдениях могут различаться как скоростью выхода на равновесный колебательный, так и его амплитудой), рис. 1–4 отвечает режиму возбудимости.

Какова базовая модель, пригодная для описания полного набора стереотипов и содержащая минимальное число параметров, в параметрических областях которой реализуется каждый из портретов?

В качестве такой модели предлагается использовать систему дифференциальных уравнений [5]:

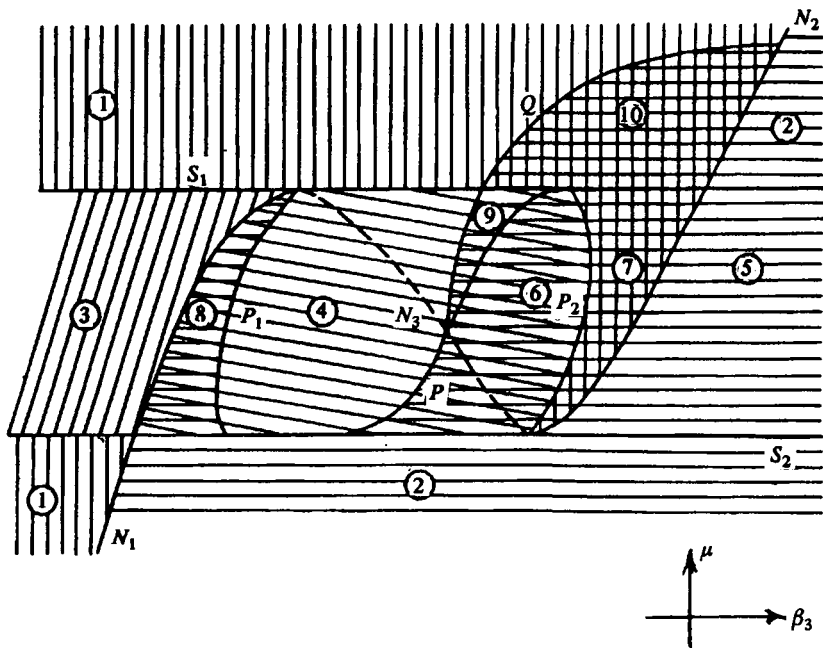


Рис. 2. Параметрический портрет модели (1). Нумерация областей соответствует фазовым портретам, изображенным на рис. 1, 3. Одинарная штриховка – в областях, соответствующих стереотипам, двойная – в переходных областях

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= u_2, \quad \left(\dot{u} = \frac{du}{dt} \right) \\ \dot{u}_2 &= \beta_1 + \beta_2 u_1 + \beta_3 u_2 - a u_1^3 + b u_1 u_2 - c u_1^2 u_2, \end{aligned} \quad (1)$$

зависящую от трех независимых параметров β_k ($k=1-3$) и трех положительных коэффициентов a , b , c^* . Мы назовем систему (1) моделью универсального активного элемента.

В модели могут существовать от одного (неседло) до трех (два неседла–седло) равновесий и до двух предельных циклов, взаимное расположение которых описывается набором параметрических и фазовых портретов [5, 15]. Для произвольных фиксированных коэффициентов a , b , c ($8a < b^2$, c – мало) параметрический портрет модели (1) состоит из десяти областей (рис. 2)**. Соответствующее множество фазовых портретов изображено на рис. 1 и 3 (с согласо-

* Не вполне ясно, чем отличаются “параметры” от коэффициентов. (Прим. редактора).

** На рис. 2 изображен, конечно, не (трехмерный) параметрический портрет, а некоторый его “срез”. Частично это пояснено ниже. (Прим. редактора).

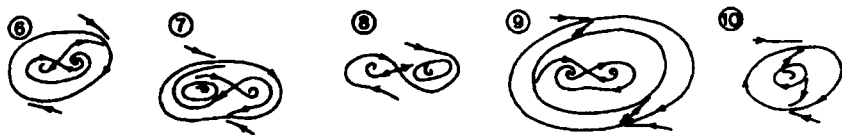


Рис. 3. Переходные фазовые портреты модели (1)

ванной нумерацией областей). Описание границ параметрических областей, изображенных на рис. 2, содержится в разделе 5.

Отметим теперь, что лишь пяти областям параметрического портрета отвечает динамика, характерная, по предположению, для активного элемента (рис. 1).

Остальным областям параметрического портрета (рис. 3) отвечает существование на фазовой плоскости модели двух устойчивых предельных множеств – равновесий или циклов. Если значения параметров системы лежат в этих областях, то при наблюдениях “экспериментатор”, в зависимости от начальных значений переменных, будет “видеть” (фиксировать) один из фазовых портретов, характерных для стереотипов и отраженных рис. 1.

Таким образом, универсальный элемент при разных значениях параметров (точнее, разных областях значений) реализует разные типы простых элементов, но не только их. Параметрические области, отвечающие стереотипам, можно назвать основными, остальным фазовым портретам – “промежуточными”, или переходными. На рис. 2 мы изобразили разбиение пространства параметров $\beta_1, \beta_2, \beta_3$ модели (1) на плоскости (β_3, μ) , где $\mu = (27a/4)^{1/2} \beta_1 \beta_2^{-3/2}$ в виде “типичного среза” при произвольном фиксированном положительном β_2^* . В параметрах μ, β_2, β_3 исходно коническая область существования трех равновесий в модели (1) представляет собой цилиндр (на срезе – полосу, ограниченную прямыми $\mu = 1$ и $\mu = -1$). Другие области исходного трехмерного параметрического портрета здесь сохраняют свою структуру и соседство, а также особенности пересечения поверхностей, ограничивающих их. На β_2 -срезе (рис. 2) поверхности представляют собой кривые, линии их пересечения – точки. Предложенный выбор параметров позволяет “детально рассмотреть” область существования трех равновесий.

Области, отвечающие разным базисным активным элементам, отмечены штриховкой разного вида. Промежуточные области получают двойную штриховку (например, в области б имеются и устойчивые автоколебания, и возбудимость).

Наиболее полный математический анализ системы (1) содержится в работе [14]. Там показано, что система является нормальной формой трехпараметрического семейства дифференциальных урав-

* К сожалению, не объяснено, почему так выбирается новый параметр (μ) и почему картина на “срезе” не зависит от β_2 . (Прим. редактора).

нений, описывающего бифуркацию коразмерности 3 “трехкратное нейтральное равновесие (фокус)”. Эта бифуркация реализуется в окрестности фазовой точки $u_1 = u_2 = 0$ при $\beta_1 = \beta_2 = \beta_3 = 0$ и произвольных значениях коэффициентов $a, b, c > 0, 8a < b^2$. Параметрический и фазовые портреты, содержащиеся на рис. 1–3, отражают бифуркационную диаграмму указанной бифуркации. В работе [14] оцениваются также размеры областей параметрического портрета.

Анализ бифуркаций более низких коразмерностей [1, 5] объясняет “минимальность” модели, выбранной нами в качестве базовой.

Замечание. Система универсальный активный элемент не является экологической. Примером экологической системы, в которой реализуется та же бифуркация, может служить одна из модификаций Вольтерровской схемы, изученная в [3].

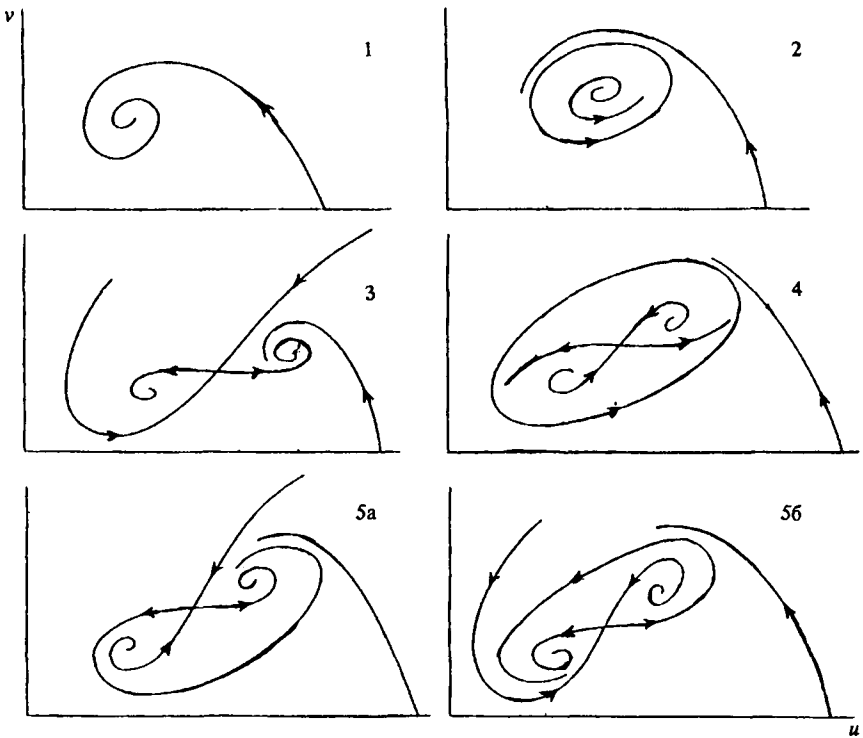


Рис. 4. Стереотипы динамики системы “Фитофаг—энтомофаг”, соответственно: 1 — одно стабильное равновесие, 2 — устойчивые осцилляции вокруг неустойчивого равновесия, 3 — фиксированная вспышка, 4 — перманентная вспышка, 5а — реверсивная вспышка, 5б — собственно вспышка

3. Математический анализ стереотипов динамики лесных насекомых [4]

В работах А.С.Исаева, Р.Г.Хлебопроса и их соавторов (см. [8]), посвященных исследованию поведения лесных насекомых, замечено, что ряд ключевых особенностей динамики пространственно распределенной системы “лес—фитофаг—энтомофаг” может быть описан в рамках динамики двух взаимодействующих популяций “фитофаг—энтомофаг”, и при этом – на языке обыкновенных дифференциальных уравнений. Стереотипы динамики системы “фитофаг—энтомофаг” были заданы шестью фазовыми схемами, отличающимися числом равновесных режимов и их характером (рис. 4). Наиболее интересные фазовые схемы (фазовые портреты, по терминологии авторов [8]) – с тремя положениями равновесия, отражают типы вспышек численности популяции

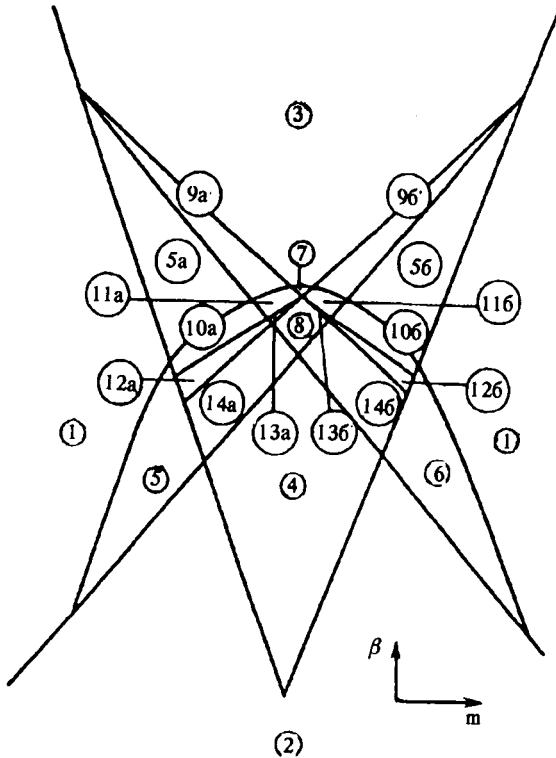


Рис. 5. Схематически изображенный срез типичного параметрического портрета модели (2) на плоскости параметров (m , β). Нумерация областей согласована с нумерацией фазовых портретов, изображенных на рис. 4, 6

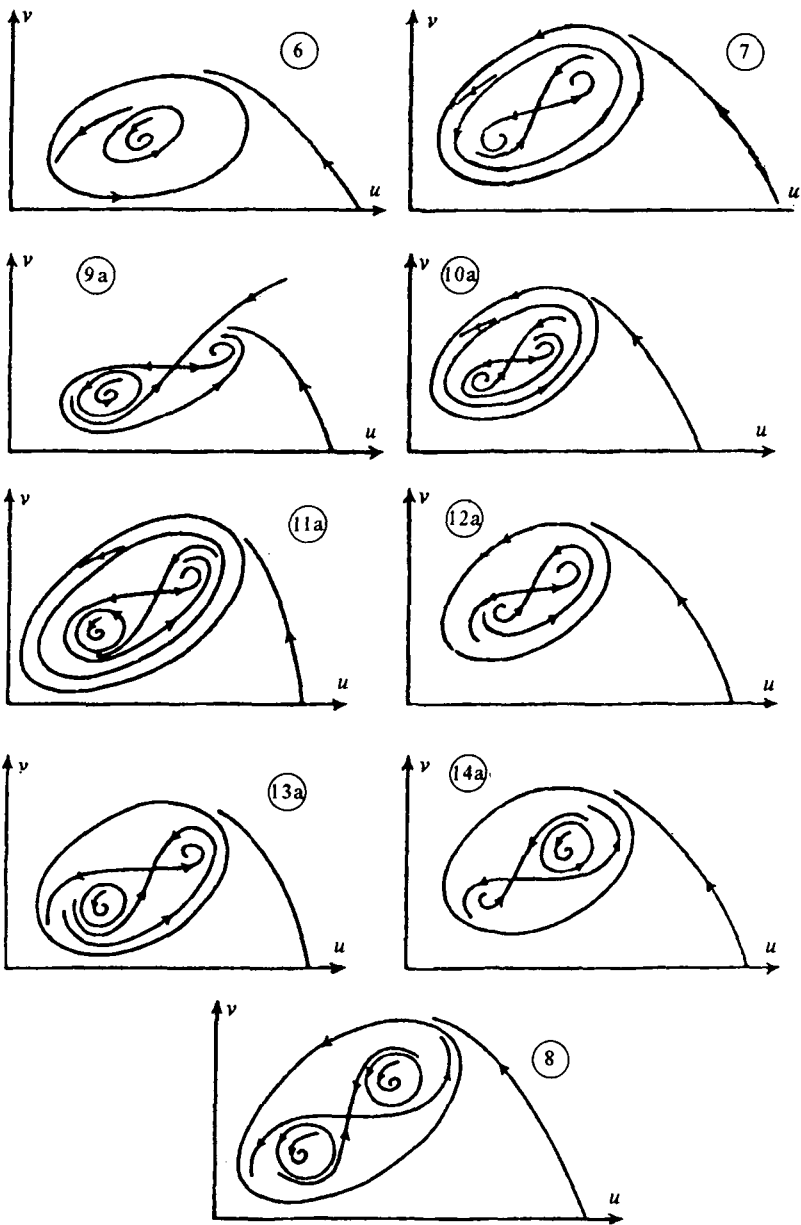


Рис. 6. Переходные фазовые портреты модели (2), выбранные с учетом симметрии параметрического портрета

фитофага – “фиксированную”, “перманентную”, “реверсивную” и “собственно вспышку” (3, 4, 5а, 5б на рис. 4).

В работе [4] предложена нелинейная пятипараметрическая модель, фазовые портреты которой в соответствующих параметрических областях отражают стереотипы динамики системы “фитофаг–энтомофаг”. Модель представляет собой модификацию классической системы Вольтерра, простейшим образом учитывающую эффекты миграции насекомых. Она имеет вид:

$$\begin{aligned}u' &= u(u - l)(1 - u) - uv + \alpha \\v' &= -\gamma v(m - u + \beta v)\end{aligned}\quad (2)$$

Здесь u , v – отмасштабированные плотности популяций фитофага и энтомофага, α , β , γ , l , m – параметры, причем $\alpha > 0$ характеризует приток насекомых (ранее в моделях не учитывавшийся [8]).

“Типичный” параметрический портрет модели (рис. 5), отвечающий положительным значениям обеих фазовых переменных, схематически представлен на плоскости параметров m , β при фиксированных значениях остальных трех параметров (его описание – в разделе 5). Портрет содержит двадцать одну область. Соответствующие фазовые портреты имеются на рис. 4 и 6.

Анализ параметрического и фазового поведения модели позволил систематизировать стереотипы, заданные рис. 4.

Замечено сильное различие в размерах параметрических областей (от широких до узких)*. Описанные наблюдателями стереотипы отвечают относительно массивным областям.

Кроме того, областям параметрического пространства, соседним с “базисными”, отвечает существование нескольких устойчивых множеств, к которым будет стремиться траектория системы в зависимости от начальных значений. При наблюдениях это должно выглядеть как зависимость проявления того или иного стереотипа поведения от начальных значений переменных.

Относительно малые размеры “небазисных” параметрических областей и проявляющаяся при наблюдениях неоднозначность динамического поведения, свойственная им, позволяет рассматривать узкие параметрические зоны как “размытые” границы между широкими и ввести понятие “соседства” режимов динамики. Соседними должны являться режимы “реверсивная и фиксированная вспышка” (портреты 4–5а и 4–3), “собственно и фиксированная вспышка” (портреты 4–5б и 4–3), “реверсивная и перманентная вспышка” (портреты 4–5а и 4–4), “собственно и перманентная вспышка” (портреты 4–5б и 4–4), но не “реверсивная и собственно вспышки”, и не “фиксированная и перманентная вспышки”.

Такое представление о границах и соседстве нашло неожиданное

* Не ясно, можно ли судить о размерах областей по портрету, “представленному схематически”. (Прим. редактора).

подтверждение в экспериментальных данных: в одном и том же лесу, в зависимости от его возраста, жук “усач” может давать как фиксированную, так и собственно вспышку (и только их) (сообщение Р.Г.Хлебопроса).

4. Стереотипы динамики и случайные возмущения [13]

Поставим вопрос, как изменится наблюдаемая динамика системы под воздействием случайного изменения некоторых ее параметров (например, описывающих влияние среды) и фазовых переменных?

Нам представляется, что в параметрических зонах, соответствующих стереотипам, качественного изменения не произойдет. Флуктуации фазовых переменных сильнее всего скажутся в промежуточных параметрических областях, усиливая “элемент неопределенности” визуализации того или иного стереотипа. Флуктуации параметров могут привести к “перескоку” через узкую параметрическую зону. С точки зрения наблюдателя динамика численности популяций будет в этих ситуациях восприниматься как хаотическая.

5. Некоторые математические аспекты моделей

1. Описание параметрического портрета модели (1). Малая окрестность параметрической точки $(\beta_1, \beta_2, \beta_3) = (0, 0, 0)$ разбивается на десять связных областей. Границы между областями – поверхности, отвечающие бифуркациям коразмерности 1. К ним относятся:

поверхности кратности $S(S_1, S_2)$ – границы областей моно- и мультистабильности (одно нетривиальное равновесие вне области и три – внутри),

поверхности нейтральности $N(N_1, N_2)$ – границы устойчивости одного равновесия в области моностабильности или одного из трех в области мультистабильности,

поверхности, отвечающие смене числа периодических режимов: поверхность кратных циклов Q , параметрическому пересечению которой соответствует фазовое рождение пары циклов, три поверхности петель сепаратрис седлового равновесия – P_1, P_2 (вокруг каждого из фокусов) и P (вокруг всех трех равновесий).

Поверхности, отвечающие бифуркациям $codim 1$, соприкасаются по линиям $codim 2$. На плоском параметрическом портрете (рис. 2) поверхности выглядят линиями, а линии – точками.

2. Описание параметрического портрета модели (2). На параметрическом портрете модели (2), как и на параметрическом портрете модели (1), имеются кривые кратных и нейтральных равновесий, кратных циклов и петель сепаратрис седлового

равновесия. Отметим, что в модели (2) происходят перестройки всех пар сепаратрис седлового равновесия. Следствием этого является определенная симметричность параметрического портрета модели (2), объясняющая введение индексов а и б в нумерацию областей портрета.

Есть веские основания полагать [16], что в модели (2) при значении параметра $m = 0$ реализуется бифуркация коразмерности 4 – “трехкратное нейтральное равновесие с дополнительным рождением.”

3. Исследование моделей проводилось сочетанием аналитических [1, 5, 14, 16] и численных [9, 15] методов.

Основные идеи статьи возникли в результате многолетней работы под руководством А.Д.Базыкина, ныне безвременно ушедшего.

Автор приносит глубокую благодарность Р.Г.Хлебопросу, А.И.Хибнику и Э.Э.Шнолю за многочисленные глубокие обсуждения работы.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, код 93-04-20941.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольд В.И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. – М.: Наука, 1978. 304 с.
2. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Математическая модель универсального элемента активной среды//ДАН. 1995. 345 (1). С. 28–31.
3. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Буриев Т.И. Динамика системы хищник—жертва с учетом насыщения и конкуренции//Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. – Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. 1980. С. 6–33.
4. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Параметрическое обоснование принципа стабильности динамики системы “фитофаг—энтомофаг”//ДАН. 1993. 333(5). С. 673–675.
5. Базыкин А.Д., Кузнецов Ю.А., Хибник А.И. Портреты бифуркаций. – М.: Знание, 1989. 47 с.
6. Березовская Ф.С., Хлебопрос Р.Г. Роль миграции в динамике лесных насекомых//Наст. сборник. С. 61.
7. Грозозова Е.Н., Садовский М.Г. Эволюционные механизмы адаптационных перестроек в морфологии некоторых грибов. N 79-Б. СО АН СССР, Институт физики. 1988. 32 с.
8. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Динамика численности лесных насекомых. – Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
9. Левитин В.В. Изображение траекторий динамических систем на ЭВМ типа IBM PC/XT. – Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1988, 26 с.
10. Лоскутов А.Ю., Михайлов А.С. Введение в синергетику. – М.: Наука, 1990. 270 с.
11. Молчанов А.М. Критические точки биологических систем//Математическое моделирование в биологии. – М.: Наука, 1975. С. 142–153.
12. Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. – Л.: Гидрометеонадат, 1982. 326 с.

13. *Berezovskaya F.S., Khlebopros R.G.* Parametric domains of visualized stochastics on forest insect model dynamical regimes//Proceeding of International conference on Dynamical Systems and Chaos. – Tokyo, 1994.
14. *Dumortier F., Roussarie R., Sotomayor J.* Generic 3-parameters families of planar vector fields, unfoldings of saddle, focus and elliptic singularities with nilpotent linear parts//Springer Lecture Notes in Mathematics. 1480, 1991. P. 1–164.
15. *Khibnik, A.I.* “LINLBF”: A program for continuation and bifurcation analysis of equilibria up to codimension three//Continuation and Bifurcations: Numer. Techniques and Appl. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 1989. P. 1–23.
16. *Khibnik A.I., Rousseau C.* A three parameter family of vector fields (in preparing).

РОЛЬ МИГРАЦИИ В ДИНАМИКЕ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

Ф.С.Березовская¹, Р.Г.Хлебопрос²

¹Центр экологии лесов РАН
117418, Москва, ул.Новочеремушкинская, 69
e-mail: Ber@spepl.msk.su

²Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск-36, Академгородок
email: Rem@fsf.krasnoyarsk.su

В работе моделируется возникновение и динамика миграционных волн размножения в популяции насекомых-фитофагов. Показано, что существенными факторами, определяющими скорость таких волн, служат два типа миграционных явлений: случайные диффузионные перемещения и перемещения, направленные против градиента (от большей плотности к меньшей). Анализируется также роль направленного притока или перемещения насекомых (от меньшей плотности к большей), обеспечивающих возможность локального расселения популяции с плотностью Олли, в динамике миграционных волн размножения.

При описании динамики двух взаимодействующих популяций насекомых (фитофага—энтомофага) выделяется предельный случай, когда скорость размножения энтомофагов во много раз превышает скорость размножения фитофагов (порождающий т.н. “узкие фазовые портреты” [4]). В этом случае локальная динамика системы может быть описана одним феноменологическим уравнением [2]:

$$\frac{du}{dt} = f(u), \quad (1)$$

где функция $f(u)$ (после соответствующего масштабирования) принимает вид:

$$f(u) = u(-\beta + 2u - u^2) + \alpha. \quad (1')$$

Здесь u — нормированная плотность популяции фитофага, α , $\beta > 0$ — параметры.

Величина $Q = \frac{1}{u} \frac{du}{dt}$ называется относительной скоростью размножения.

При составлении модели (1-1') в простейшей форме учтены две особенности динамики популяции подвижных насекомых: эффект Олли [8], заключающийся в том, что величина Q максимальна при некотором значении плотности популяции*, называемой плотностью Олли и являющейся постоянной вида и возможность существования в двух устойчивых равновесных состояниях с ненулевыми плотностями [4]. Последнее обстоятельство обусловлено как откры-

* Авторы имеют в виду максимум $f(u)/u$ при $\alpha = 0$. (Прим. редактора).

тостью локальной системы, так и внутривидовыми миграциями, которые совершают насекомые для того, чтобы обеспечить себе расселение с плотностью Олли [3]. Параметр α , отражающий эти явления, в дальнейшем будем (не строго) называть параметром внутривидовой миграции.

Анализ особенностей расселения и динамики популяций подвижных особей будет посвящена отдельная публикация.

В данной работе мы рассмотрим следующую проблему. Известно, что вспышки численности насекомых, зарождаясь локально, распространяются на значительных территориях (в виде "волн численности").

Какова пространственная динамика этого распространения? Традиционное рассмотрение такой проблемы опирается на представление о случайных ("диффузионных") потоках насекомых. Мы полагаем, что в результате естественного отбора у многих популяций выработались механизмы направленных миграций, целью которых является увеличение числа потомков у каждой особи популяции.

Простейшая модель пространственно распределенной системы, построенная на основе уравнения (1-1'), имеет вид [6]:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + \mu \frac{\partial u}{\partial r} + D \frac{\partial^2 u}{\partial r^2} \quad (2)$$

Здесь r – пространственная переменная, слагаемое $D \frac{\partial^2 u}{\partial r^2}$ отражает существование диффузионно распределенных мигрантов (следствие случайных перемещений особей), а член $\mu \frac{\partial u}{\partial r}$ описывает их миграционный поток, направленный от больших плотностей к меньшим*. Мы ограничимся рассмотрением монотонных решений уравнения (2), и в этом случае знак параметра μ совпадает со знаком $\frac{\partial u}{\partial r}$.

Краткий анализ особенностей динамики популяции, обусловленных миграционными механизмами, и составит содержание статьи.

ЛОКАЛЬНАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ

Зависимость $f(u)$ от u в модели (1) изображена на рисунках 1а, 1б. Внутривидовые миграции насекомых могут менять структуру фазового портрета, порождая равновесие с малой нену-

* При записи (2) в виде $\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial j}{\partial r} + f(r)$ поток $j = -D \frac{\partial u}{\partial r} - \mu u$. Таким образом, дополнительный "миграционный" поток равен $-\mu u$. (Прим. редактора).

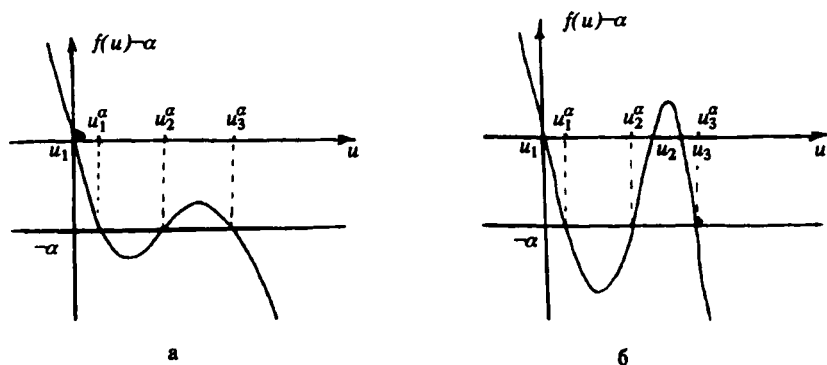


Рис. 1. В модели (1) при $\alpha = 0$: а) одно устойчивое равновесие, б) два устойчивых равновесия. При выбранном $\alpha > 0$ два устойчивых равновесия в обоих случаях

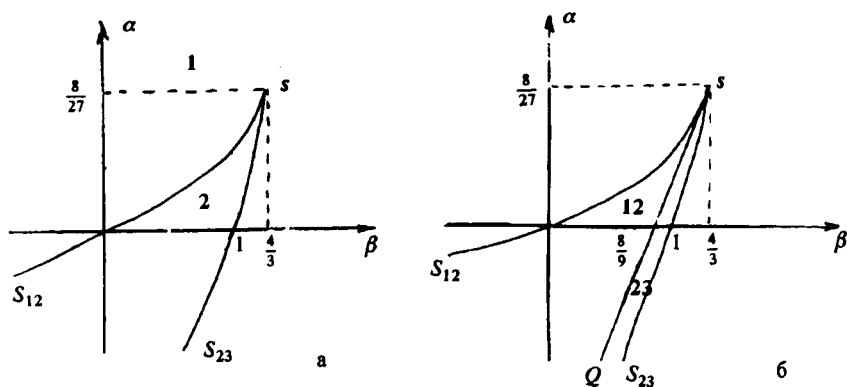


Рис. 2. а - параметрический портрет модели (1). У полинома $f(u)$ один корень в области 1, три - в области 2. Граница между областями задается уравнением: $3(2\beta - 9\alpha)^2 - 8(2\beta - 9\alpha)(4 - 3\beta) + 4\beta(4 - 3\beta)^2 = 0$ ($\beta \leq 4/3$); б - параметрический портрет модели (A.1) при $C + \mu = 0$

левой численностью и меняя координаты остальных равновесий (приложение, п.2). Область существования трех равновесий в уравнении (1) представляет собой угол (рис. 2а), стороны которого S_{12} и S_{23} отвечают попарному слиянию двух соседних корней полинома $f(u)$ (соответственно u_1 и u_2 , u_2 и u_3), а вершина s - слиянию всех трех корней u_1 , u_2 и u_3 (рис. 1).

Опишем свойства уравнения (2) [5, 6].

В области бистабильности 2 (рис. 2а) уравнение (2) имеет пространственно однородные решения, соответствующие его локально устойчивым равновесиям u_1 и u_3 . Имеются также пространственно

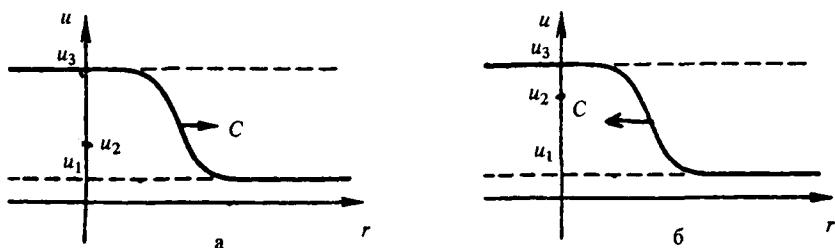


Рис. 3. Волны переключения в модели (2): а - волна "размножения", б - волна "вымирания"

неоднородные решения уравнения (2) - волны переключения $u = u(r - Ct)$ (рис. 3). Пусть, для определенности, граничные условия для уравнения (2) имеют вид: $u(r \rightarrow -\infty) = u_3$, $u(r \rightarrow \infty) = u_1$.

В каждый момент времени фронт волны переключения делит пространство r на два домена - с "заселенностями близкими к u_1 и к u_3 ". Волне размножения отвечают положительные C (волна движется направо); волне вымирания отвечают отрицательные C (волна движется налево). Наконец, при $C = 0$ - стоячая волна.

Скорость C движения волны переключения из одного равновесного состояния в другое удовлетворяет соотношению (см. приложение, п.1):

$$C = -\mu + (D/2)^{1/2} (u_1 + u_3 - 2u_2). \quad (3)$$

В линейном по α приближении выражение (3) может быть представлено в виде:

$$C = C_0 + k\alpha - \mu \quad (4)$$

Здесь C_0 - скорость волны, обусловленной случайными перемещениями особей (аналогичным диффузионному перемещению молекул) в отсутствие всяческих миграций, то есть при $\alpha = \mu = 0$. В соответствии со сказанным выше эта волна могла бы быть как волной размножения, так и волной вымирания. Во втором члене суммы (4) коэффициент k выражается через коэффициенты уравнения (2) (приложение, п.2):

$$k = \frac{3}{2} (D/2)^{1/2} (\beta + \Delta^{1/2}) / (\beta \Delta^{1/2}), \quad \Delta = 1 - \beta \quad (5)$$

Таким образом, этот член определяет добавку к скорости движения волны, вызванную внутривидовыми миграциями.

Член $-\mu$ в сумме (4) имеет знак $-du/dr$ и, следовательно, положительный. Он определяет поправку к скорости, вызванную миграционными потоками насекомых от "большей плотности к меньшей".

Значениям $C + \mu = 0$ отвечает линия Q на плоскости (α, β) (см.

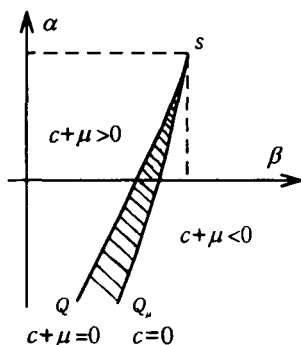


Рис. 4

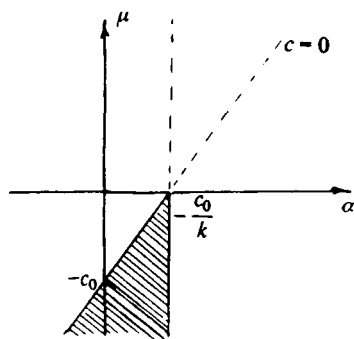


Рис. 5

Рис. 4. Изолинии постоянных скоростей $C = -\mu$ ($\mu \neq 0$) и $C = 0$ распространения волн в модели (2) на плоскости (α, β)

Рис. 5. Пороговая кривая $\mu = C_0 + k\alpha$ с нулевой относительной скоростью размножения

приложение 1), на которой наличие волны переключения связано только с наличием направленной миграции особей (рис. 4).

Наконец, смена направления движения волны происходит при $C = 0$ и соответствует линиям Q_* (рис. 4).

По-видимому, у многих видов подвижных насекомых выработались механизмы, обуславливающие направленные миграционные потоки (они определяют величину параметра μ для данного вида). Те особи, которые "умеют регистрировать" градиент плотности популяции* и двигаться в сторону уменьшения плотности, получают преимущество при естественном отборе, так как им удастся "создать" или ускорить волну размножения, либо замедлить скорость волны вымирания (см. формулу (4)).

Важно отметить, что градиентные потоки ($\mu \neq 0$) проявляются в однородных (по корму и другим параметрам) местах обитания вида.

На рис. 5 на плоскости миграционных параметров (α, μ) изображена пороговая линия

$$\mu = C_0 + k\alpha, \quad (6)$$

разделяющая области с относительной скоростью размножения больше и меньше нуля**. Пороговым кривым отвечает негрубый случай стоячих волн-перепадов, на которых относительная скорость

* Напомню, что в рассматриваемом авторами приближении миграционный поток равен $-\mu u$ и не зависит от градиента u . (Прим. редактора).

** По-видимому, относительной скоростью размножения называется здесь (зависящая от r и t) величина $\frac{1}{u} \frac{\partial u}{\partial t}$. (Прим. редактора).

размножения нулевая. На плоскости (β, α) им соответствуют линии Q_μ (рис. 4). В области, ограниченной линиями Q и Q_μ на рис. 4 (линиями $\alpha = -C_0/k$ и $\mu = C_0 + k\alpha$ ($\mu \leq 0$) на рис. 5), происходит увеличение относительной скорости размножения, обусловленное направленными миграциями. Волны переключения здесь “медленные” [5].

Заметим, что увеличение относительной скорости размножения может быть достигнуто вариацией параметров α и μ . Однако природа и роль этих параметров, как уже говорилось выше, различны.

Параметр α важен для “запуска” волны (приложение, 3); при положительных значениях он отражает движение от меньшей плотности к большей. Параметр μ отражает движение от большей плотности к меньшей; он “служит” для увеличения скорости движения волны размножения.

Решения уравнения (2) – волны переключения, которые возникают вследствие направленных миграций, можно назвать миграционными волнами размножения. Им, по-видимому, нет аналогов в неживой природе.

Приложение

1) Скорость движения C разыскивается переходом к переменной $\xi = r - Ct$ в уравнении (2). Волне переключения отвечают сепаратрисы системы

$$\begin{aligned} u_\xi &= \omega \\ D\omega_\xi &= -(C + \mu)\omega - f(u) \end{aligned} \quad (A.1)$$

соединяющие седла $(u_1, 0)$ и $(u_2, 0)$ (рис. 6).

Формулу (3) получаем методом неопределенных коэффициентов,

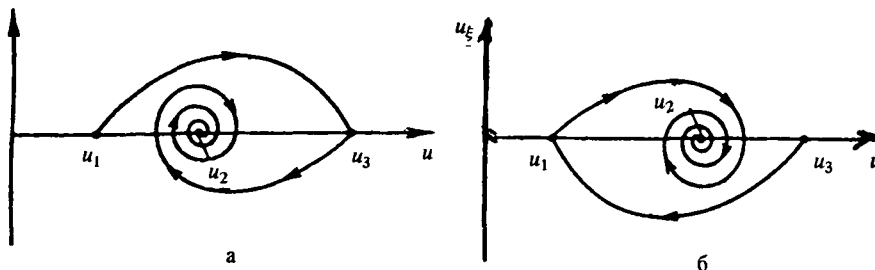


Рис. 6. Описание волн переключения на фазовой плоскости (u, u_ξ) : а – волна “размножения” ($A \equiv \int_{u_1}^{u_3} f(u)du > 0$), б – волна “вымирания” ($A < 0$)

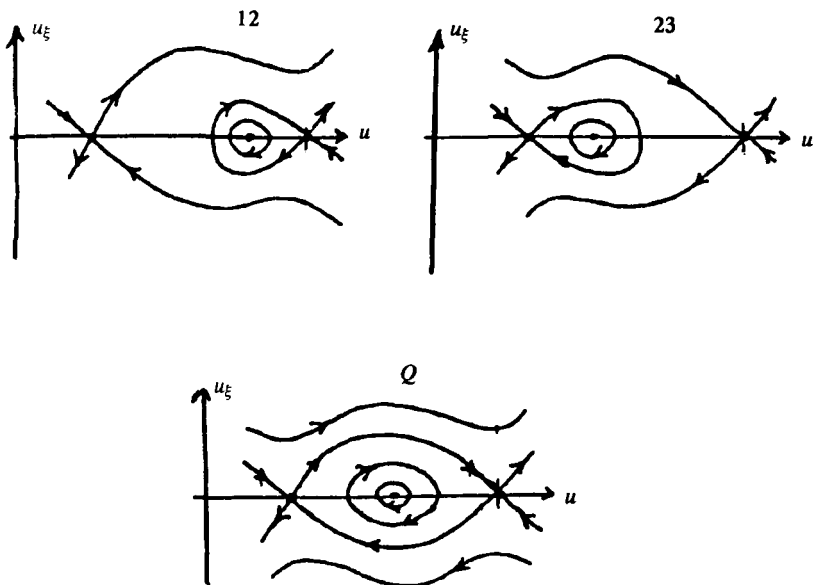


Рис. 7. Фазовые портреты системы (А.1) при $C + \mu = 0$ в областях 12, 23 и на линии Q ее параметрического портрета (см. рис. 2б)

примененным к системе (А.1) в области бистабильности 2 (рис. 2), представив функции $f(u)$ и $\omega(u)$ в виде

$$f(u) = -(u - u_1^a)(u - u_2^a)(u - u_3^a), \quad \omega(u) = k(u - u_1^a)(u - u_3^a). \quad (\text{А.2})$$

При $C + \mu = 0$ система (А.1) гамильтонова; ее фазовые портреты в областях 12 и 23 и на границе Q между ними (рис. 4) представлены на рис. 7 (см. [7]). На плоскости (β, α) линия Q — прямая, уравнение которой

$$\alpha = \frac{2}{3}(\beta - \frac{8}{9}) \quad (\text{А.3})$$

легко может быть получено (при $C + \mu = 0$) из системы

$$\begin{aligned} u_1 + u_3 - 2u_2 &= (2/D)^{1/2}(C + \mu) \\ u_1 + u_2 + u_3 &= 2 \\ u_1u_2 + u_2u_3 + u_1u_3 &= \beta \\ u_1u_2u_3 &= \alpha \end{aligned} \quad (\text{А.4})$$

Отметим две точки на кривой Q : точку $(\beta, \alpha) = (4/3, 8/27)$ — вершину s области (S_{12}, S_{23}) , и точку $(\beta, \alpha) = (8/9, 0)$.

При $C = 0$ из системы (А.4) получаем уравнение поверхности Q_μ :

$$\alpha = \frac{1}{3}(2 - G\mu) \left[\beta - \frac{1}{9}(2 - G\mu)(4 + G\mu) \right]; \quad G = (2/D)^{V_2}. \quad (\text{А.5})$$

Уравнение кривой пересечения этой поверхности с поверхностью кратности $u_1 = u_2$ и $u_2 = u_3$ имеет вид:

$$\begin{aligned} \alpha &= \frac{2}{27}(2 - G\mu)^2(1 + G\mu), \\ \beta &= \frac{1}{9}(2 - G\mu)^2 + \frac{4}{9}(1 + G\mu)(2 - G\mu). \end{aligned} \quad (\text{А.6})$$

На плоскости (β, α) линия Q_μ пересекает ось β в точке, приближенная координата которой $\beta = 8/9 - 4\mu/D$.

2) При $\alpha = 0$ корни полинома $f(u)$:

$$u_1 = 0, \quad u_{2,3} = (1 \pm \Delta^{V_2}), \quad \Delta = 1 - \beta. \quad (\text{А.7})$$

Разлагая полином $f(u)$ в его корнях по степеням α и оставляя лишь члены линейные по α , имеем:

$$\begin{aligned} u_1^\alpha &= \alpha/\beta = u_1 + \alpha/\beta, \\ u_2^\alpha &= u_2 - \alpha/(u_2\Delta^{V_2}) = u_2 - 2\alpha/((1 - \Delta^{V_2})\Delta^{V_2}), \\ u_3^\alpha &= u_3 + \alpha/(u_3\Delta^{V_2}) = u_3 + 2\alpha/((1 + \Delta^{V_2})\Delta^{V_2}). \end{aligned} \quad (\text{А.8})$$

Подставляя (А.8) в формулу (3), получаем формулу (5).

3) В области 1 параметрического портрета, изображенного на рис. 2а, полином $f(u)$ при $\alpha = 0$ имеет один корень $u_1 = 0$. Введение миграции $\alpha > 0$ породит пару близких корней u_2^α, u_3^α (рис. 1а). Следовательно, вблизи ветви S_{23} границы между областями 1 и 2 на рис. 2а, которая соответствует рождению этой пары, волна переключения движется от u_1^α к u_3^α и ее примерная скорость $C_1 \cong (D/2)^{V_2}(u_1^\alpha - u_3^\alpha)$.

При дальнейшем увеличении α имеем $u_2^\alpha \rightarrow u_1^\alpha$, волна переключения начнет двигаться от u_3^α к u_1^α и ее скорость (вблизи ветви S_{12} границы между областями 1 и 2) $C_1 \cong (D/2)^{V_2}(u_3^\alpha - u_1^\alpha)$.

Авторы благодарят Г.П.Карева и Э.Э.Шноля за многочисленные полезные обсуждения.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, код 93-04-20941.

ЛИТЕРАТУРА

1. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Эффект Олли, нижняя критическая чис-

ленность популяции и динамика системы хищник—жертва//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоздат, 1979. Т. 2. С. 161–175.

2. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Параметрическое обоснование принципа стабильности динамики системы “фитофаг—энтомофаг”// ДАН. 1993. Т. 333(5). С. 673–675.

3. Горбань А.Н., Охонин В.А., Садовский М.Г., Хлебопрос Р.Г. Простейшее уравнение математической экологии//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоздат, 1984. Т. 6. С. 161–175.

4. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В. Динамика численности лесных насекомых. – Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.

5. Лоскутов А.Ю., Михайлов А.С. Введение в синергетику. – М.: Наука, 1990. 270 с.

6. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. – М.: Наука, 1987. 367 с.

7. Antonovsky M.Ya., Aponina E.A., Kuznetsov Yu.A. Spatial-temporal structure of mixed-age forest boundary. The simplest mathematical model. WP-89-54. Laxenburg, Austria; International Institute for Applied Systems Analysis, 1989.

8. Alle W.C. Animal aggregation: a study in general sociology//Chicago: Chicago Univ. Press. 1931.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕРИОДИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ В ВОЛЬТЕРРОВСКИХ МОДЕЛЯХ СООБЩЕСТВА ТРЕХ ПОПУЛЯЦИЙ

Т.Э.Буриев, В.Э.Эргашев

Самаркандский государственный университет,
Кафедра дифференциальных уравнений и математической физики,
Узбекистан, Самарканд, Университетский просп., 15
e-mail: rustam@samarkand.silk.glas.apc.org

Показано, что при некоторых условиях система трех взаимодействующих популяций может находиться в устойчивом автоколебательном режиме.

1. Рассматриваются вопросы существования периодических режимов в системах трех дифференциальных уравнений вида

$$\dot{x}_i = a_i x_i + \sum_j a_{ij} x_j \quad (i, j = 1, 2, 3) \quad (1)$$

описывающих динамику численности сообщества трех популяций, взаимодействующих по принципу “хищник–жертва”. Здесь x_i – численности популяций, коэффициенты a_i характеризуют автотрофность ($a_i > 0$) или гетеротрофность ($a_i < 0$) i -й популяции, коэффициенты a_{ij} характеризуют внутри- и межпопуляционные взаимодействия. Пусть $A = (a_{ij})$ – матрица, составленная из коэффициентов системы.

Исследуются две системы вида (1). Первая система имеет вид:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c_1 x_1 - c_{11} x_1^2 - c_{12} x_1 x_2 + c_{13} x_1 x_3 \\ \dot{x}_2 = c_2 x_2 + c_{21} x_1 x_2 - c_{22} x_2^2 - c_{23} x_2 x_3 \\ \dot{x}_3 = c_3 x_3 - c_{31} x_1 x_3 + c_{32} x_2 x_3 - c_{33} x_3^2 \end{cases} \quad (2)$$

где $x_i \geq 0$, $c_{ij} \geq 0$, $c_i > 0$. Элементы c_{ij} матрицы C системы (2) суть модули элементов a_{ij} матрицы A , а система (2) – форма представления системы (1), наглядно демонстрирующая направления популяционных потоков.

Замечание 1*

В системе (2) каждая популяция играет роль как хищника, так и жертвы. Относительно системы (2) при отсутствии внутривидовой конкуренции ($c_{ii} = 0$) и симметрической матрице C (кососимметрической матрице A) имеется общая теорема Вольтера [3], согласно которой при любых начальных условиях численности популяций неограниченно возрастают. Здесь рассматриваются эффекты нарушения условий Вольтера.

* “Замечания” написаны Ф.С.Березовской.

Заменой

$$x_1 = c_1 x / c_{11}, \quad x_2 = c_2 y / c_{22}, \quad x_3 = c_3 z / c_{33}, \quad t = \tau / c_1, \quad (3)$$

система (2) приводится к виду:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - b_1 y + d_1 z) \\ \dot{y} = \gamma_1 y(1 - y - b_2 z + d_2 x) \\ \dot{z} = \gamma_2 z(1 - z - b_3 x + d_3 y). \end{cases} \quad (2')$$

Здесь

$$b_1 = c_{12} c_2 / c_1 c_{22}, \quad d_1 = c_{13} c_3 / c_1 c_{33}, \quad b_2 = c_{22} c_3 / c_2 c_{33},$$

$$d_2 = c_{21} c_1 / c_2 c_{11}, \quad (2'')$$

$$b_3 = c_{31} c_1 / c_3 c_{11}, \quad d_3 = c_{32} c_1 / c_3 c_{22}, \quad \gamma_1 = c_2 / c_1, \quad \gamma_2 = c_3 / c_1.$$

Вторая система имеет следующий вид:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c_1 x_1 - c_{12} x_1 x_2 - c_{11} x_1^2 \\ \dot{x}_2 = -c_2 x_2 + c_{21} x_1 x_2 - c_{22} x_2^2 - c_{23} x_2 x_3 \\ \dot{x}_3 = -c_3 x_3 + c_{32} x_2 x_3 - c_{33} x_3^2, \end{cases} \quad (4)$$

где $x_i \geq 0$, $c_{ij} \geq 0$, $c_i > 0$ ($i, j = 1, 2, 3$).

Она моделирует динамику численности сообщества трех популяций, связанных между собой по схеме $1 \Rightarrow 2 \Rightarrow 3$ ("продуцент-консумент-хищник"). Эта система, в отсутствие внутривидовой конкуренции в популяциях 2 и 3 ($c_{22} = c_{33} = 0$), описана в монографии [1]. Там было показано, что популяции сосуществуют в устойчивом стационарном равновесии. Здесь мы рассматриваем случай $c_{22} > 0$, $c_{33} > 0$.

Той же заменой (3) система (4) приводится к виду

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - b_1 y) \\ \dot{y} = -\gamma_1 y(1 - y - b_2 z + d_2 x) \\ \dot{z} = -\gamma_2 z(1 + z - d_3 y) \end{cases} \quad (4')$$

где коэффициенты b_i , d_i , γ_i определены в (2'').

2. Исследуем сначала систему (2). Она имеет следующие состояния равновесия: начало координат, и точки, лежащие на осях координат или координатных плоскостях. Система может иметь также "пространственное" состояние равновесия $B(x^*, y^*, z^*)$ в первом октанте, координаты которого находятся из линейной системы:

$$\begin{cases} 1 - x - b_1 y = 0 \\ 1 - y - b_2 z + d_2 x = 0 \\ 1 + z - d_3 y = 0 \end{cases} \quad (5)$$

Покажем возможность существования замкнутой интегральной кривой в окрестности особой точки $B(x^*, y^*, z^*)$. Для этого рассмотрим систему (2) при коэффициентах $c_1 = c_2 = c_3 = 1$ и с матрицей A специального вида:

$$A = \begin{pmatrix} 1 + d & -2 & -d \\ -d & 1 + d & -2 \\ -2 & -d & 1 + d \end{pmatrix}. \quad (6)$$

где параметр $d < -1$. Тогда координаты точки B : $x^* = y^* = z^* = 1$.

Характеристическое уравнение для особой точки B имеет вид:

$$\lambda^3 - 3(1 + d)\lambda^2 + 3(1 + d^2)\lambda + 3d^2 + 3d + 7 = 0. \quad (7)$$

При значениях параметра d близких к $-4/3$, один из корней (λ_1) отрицателен; вещественная часть двух других $\lambda_2 = \bar{\lambda}_3$ отрицательна при $d < -4/3$ и положительна при $d > -4/3$. Следовательно, точка B в первом случае устойчивый, а во втором — неустойчивый узло-фокус. При $d = -4/3$ уравнение (7) представляется в виде:

$$(\lambda + 1)(\lambda^2 + 25/3) = 0.$$

Таким образом, здесь точка B — сложный узло-фокус с одним устойчивым направлением. Его первая ляпуновская (третья фокусная [2]) величина L_3 отрицательна (из-за громоздкости выражения для L_3 мы не приводим вычисления).

Согласно теореме Андронова-Хопфа [2], при значении параметра $d = -4/3$ вокруг неустойчивого узло-фокуса рождается и при близких значениях $d > -4/3$ в системе имеется устойчивый предельный цикл.

Система (2') исследовалась нами также на ЭВМ. Численные расчеты проводились на ЕС-1055 и IBM PC/AT. При этом использовались комплексы программ для качественного анализа систем дифференциальных уравнений, разработанные в НИВЦ АН СССР (ныне ИМПБ РАН) [4]. Результаты расчетов системы (2') показали, что в пространстве параметров $(b_1, b_2, b_3, d_1, d_2, d_3)$ имеется область, точкам которой соответствует существование устойчивого предельного цикла вблизи состояния равновесия $B(x^*, y^*, z^*)$. Это означает, что в этой области в сообществе реализуется устойчивое сосуществование всех трех популяций в автоколебательном режиме.

3. Переходим к исследованию модели (4), взятой в "отмасштабированном" виде (4'). Как и в случае $a_{22} = a_{33} = 0$ [1], "пространственное" равновесие

$$B(x^*, y^*, z^*) \quad (x^* = 1 - b_1 y, \quad z^* = d_3 y^* - 1)$$

в первом октанте является устойчивым. Анализ поведения системы на бесконечности при помощи обобщенного преобразования Пуанкаре [5]* показал, что все состояния равновесия на сфере Пуанкаре неустойчивы. Учитывая это, можно предполагать, что бесконечно удаленная часть положительного октанта системы (4') абсолютно неустойчива.

Покажем теперь, что у системы (4') не может существовать замкнутых интегральных поверхностей. Для этого воспользуемся обобщенным критерием Бендиксона-Дюлака для трехмерных систем дифференциальных уравнений. Именно, достаточным условием отсутствия в некоторой области пространства замкнутых интегральных поверхностей является существование непрерывно дифференцируемой функции $\Phi(x, y, z)$ такой, что сохраняет знак выражение

$$D = \frac{\partial}{\partial x}(P\Phi) + \frac{\partial}{\partial y}(Q\Phi) + \frac{\partial}{\partial z}(R\Phi), \quad (8)$$

где $P(x, y, z) = xP_1(x, y, z)$, $Q(x, y, z) = yQ_1(x, y, z)$, $R(x, y, z) = zR_1(x, y, z)$ — правые части системы.

Будем искать функцию $\Phi(x, y, z)$ в виде:

$$\Phi(x, y, z) = x^{k-1} y^{m-1} z^{n-1}. \quad (9)$$

Если k , m и n удовлетворяют линейной системе

$$\begin{cases} k - \gamma_1 d_2 m + 1 + \gamma_2 b_3 n = 0 \\ b_1 k + \gamma_2 d_3 n + \gamma_1 = 0 \\ \gamma_1 b_2 m + \gamma_2 n + \gamma_2 = 0, \end{cases} \quad (10)$$

то выражение (8) принимает вид:

$$D(x, y, z) = (k - \gamma_1 m - \gamma_2 n) \Phi(x, y, z).$$

При

$$k - \gamma_1 m - \gamma_2 n \neq 0 \quad (11)$$

D обращается в нуль только на координатных плоскостях, интегральных для системы (4'). Следовательно, при условии (11) система (4') в первом октанте фазового пространства не имеет замкнутых интегральных поверхностей.

Замечание 2

Приведем выражение функции D для системы (1) и функции Φ , заданной в (9). Имеем

* Преобразование $z = 1/u$, $x = v/u$, $y = w/u$ для "концов" оси OZ , $x = 1/u$, $y = v/u$, $z = w/u$ и $y = 1/u$, $x = v/u$, $z = w/u$ соответственно для "концов" осей OX и OY .

$$D = \Phi \times \left(kP_1 + mQ_1 + nR_1 + x_1 \frac{\partial P_1}{\partial x_1} + x_2 \frac{\partial Q_1}{\partial x_2} + x_3 \frac{\partial R_1}{\partial x_3} \right) = \\ = \Phi \times (K_0 + K_1x_1 + K_2x_2 + K_3x_3).$$

Здесь

$$K_0 = ka_1 + ma_2 + na_3, K_1 = (k + 1)a_{11} + ma_{21} + na_{31},$$

$$K_2 = ka_{12} + (m + 1)a_{22} + na_{32}, K_3 = ka_{13} + ma_{23} + (n + 1)a_{33}.$$

Функция D положительна, если $K_1 = K_2 = K_3 = 0$, $K_0 > 0$.

ЛИТЕРАТУРА

1. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. —М.: Наука, 1985.
2. Баутин Н.Н., Леонтович Е.А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. —М.: Наука, 1976.
3. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. —М.: Наука, 1976.
4. Минц Р.М. Исследование траекторий системы трех дифференциальных уравнений в бесконечности//Памяти А.А.Андропова.—М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 499–534.
5. Левитин В.В. Изображение траекторий динамических систем на ЭВМ типа ИВМ РС/ХТ. —Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1988. 26 с.

ЭВОЛЮЦИЯ ХАРАКТЕРА ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ: ПЕРЕХОД К ХАОСУ

Е. Я. Фрисман

Институт автоматки и процессов управления ДВО РАН
690041, Владивосток, ул. Радио, 5
e-mail: frisman@iapu2.marine.su

Подробно обсуждаются механизмы возникновения и поддержания колебаний численности природных популяций. Предполагается, что одним из таких механизмов может служить монотонный рост средней индивидуальной приспособленности особей в экологически лимитированных популяциях. Строится и исследуется простейшая математическая модель эволюции (динамики генных частот и численности) менделевской однолокусной популяции, находящейся под действием естественного отбора, независимого от уровня плотности. Вместе с тем учитывается зависимость скорости роста популяции от плотности, т.е. вводится экологическое лимитирование. Анализ этой и обсуждение результатов исследования более сложных моделей популяционной динамики позволяют заключить, что эволюционное изменение генетической структуры, сопровождающееся ростом средней приспособленности, может привести к возникновению циклических и хаотических режимов динамики численности популяции.

Проблема динамики численности в современной популяционной экологии

Поведение численности популяций во времени – одна из основных характеристик биологического вида. Не существует ни одной популяции, численность которой не испытывала бы изменений.

Некоторые из этих изменений носят сезонный характер и связаны с колебаниями климатических условий в течение года, другие затрагивают периоды времени, включающие годы и десятилетия. Колебания численности обладают различной регулярностью и размахом, могут сопровождаться существенными перестройками структуры популяций, приводить к изменению роли и значимости различных видов в биосистемах. Описанию и анализу динамики численности посвящены тысячи специальных исследований. Написаны десятки монографий, в которых обобщаются материалы этих исследований и предлагаются теории, предназначенные для объяснения механизмов динамики.

Вместе с тем до сих пор нет единой точки зрения на то, какие же факторы являются ведущими, определяющими колебания численности, ее подъемы и спады. Подавляющее большинство исследователей склоняются в настоящее время к мысли о том, что изменения численности популяций обуславливаются весьма сложным переплетением большого числа факторов как биотической, так и абиотической природы, однако они весьма по-разному оценивают роль каждого из этих факторов. Анализ публикаций последних лет позволяет провести классификацию представлений экологов и вы-

делить несколько групп гипотез о ведущих механизмах популяционной динамики.

В большинстве ранних работ все значительные изменения, происходящие с численностью популяции, связывали со случайными и периодическими воздействиями на популяцию со стороны внешней среды. Авторы этих работ изучали влияние метеорологических, климатических условий (температуры, влажности, кислотности и т.п.) на изменение величин рождаемости и смертности особей и, соответственно, на поведение численности популяций. Ряд исследователей приводят аргументы в пользу существования связи между циклами динамики численности животных и солнечной активностью.

К климатическим теориям динамики численности примыкает трофоклиматическая, основателем которой считается К.Ф.Рулъе [8]. В рамках этой теории предполагается, что климатические факторы не только и не столько определяют интенсивность размножения и выживаемость особей популяции животных, сколько влияют на состояние их кормовой базы.

Следующий шаг в развитии динамической теории — формирование представлений, согласно которым популяционные циклы объясняются сложными трофическими взаимоотношениями внутри биоценоза. В рамках этих представлений считается, что количество пищи не только регулирует состояние популяций ее потребителей, но и само контролируется численностью последних. Такое взаимодействие популяций рассматривается теперь как частный случай системы “хищник—жертва” или как одно из звеньев сложной трофической цепи.

В ходе развития биоценологических концепций колебаний численности постепенно стали накапливаться факты, свидетельствующие о том, что если колебания численности “жертвы” и ведут к цикличности хищников, то роль хищников в поддержании колебаний жертвы явно преувеличена. На основе этих фактов сложилась достаточно стройная система представлений о существовании регуляции численности, связанной с зависимостью параметров популяции, определяющих скорость роста, от плотности ее населения. Временное запаздывание механизмов авторегуляции приводит к возникновению колебаний даже в одновидовых системах “жертвы”, которые в свою очередь отслеживаются хищниками, если такие существуют на данном местообитании жертвы. В наиболее полном виде эти представления были изложены в работе Б.Я.Виленкина [3].

Существует несколько гипотез о конкретных механизмах внутрипопуляционной регуляции уровня численности через изменение плодовитости, смертности, скорости созревания и т.п. Наиболее популярны две из них: гипотеза стресса и гипотеза генетического контроля [6]. Согласно первой, при излишне высоких плотностях населения в пиках численности у животных появляются признаки стресс-синдрома: увеличиваются надпочечники, крайне усиливается

агрессивность и, в связи с этим, резко падает рождаемость и растет смертность [5]. В рамках второй гипотезы колебания численности популяций связывают с изменением их генетического состава [15]. Предполагается, что поскольку в период минимумов и пиков численности популяция оказывается в разных экологических условиях, то она должна испытывать действие разнонаправленного естественного отбора. Это, в свою очередь, может приводить к изменению генетической структуры при каждом переходе от минимума к максимуму и наоборот. Запаздывание такого перехода и поддерживает колебания.

Заметим, что в рамках первой гипотезы остается не понятен эволюционный механизм, закрепивший закономерные резкие снижения приспособленности в пиках численности. Вторая же гипотеза вызывает сомнение в силу того, что наличие плотно зависящего отбора является скорее всего следствием колебаний численности, а не их причиной, так как такой отбор может появляться только в флуктуирующих популяциях.

Следует искать какие-то плотно независимые формы естественного отбора, действие которых в условиях экологического лимитирования могло бы вызвать изменение характера динамики численности.

Отсутствие работ в этом направлении связано, по-видимому, с тем, что до последнего времени трудно было предполагать возможность получения здесь каких-либо новых результатов, отличных от хорошо известных для случаев отбора в нелимитированной популяции. Однако неожиданные эффекты, полученные в дискретных моделях динамики численности, существенно изменяют наше представление о роли плотно зависящих факторов в эволюции. Оказалось, что совместное действие этих факторов и дифференциальной выживаемости генотипических групп может изменить характер динамики численности и привести к возникновению регулярных колебаний и более сложных режимов динамики даже в одновидовых системах.

Независимый от плотности отбор в изолированной лимитированной популяции

С тех пор, как Чарльзом Дарвином был предложен механизм эволюционного процесса, концепция естественного отбора является важнейшей частью теоретической биологии. Не удивительно поэтому, что одной из первых задач математической популяционной генетики оказался количественный анализ результатов действия отбора в изолированной популяции диплоидных организмов. При этом предполагалось, что популяция не лимитирована внешними ресурсами и динамика ее численности не рассматривалась. Мы попытались перенести полученные здесь результаты на лимитированные популяции и неожиданно обнаружили, что чисто количе-

ственные изменения генетической структуры приводят к существенным качественным изменениям динамики численности таких популяций.

Для понимания основных закономерностей эволюции динамического поведения численности лимитированной популяции ограничимся подробным рассмотрением простой модельной ситуации, когда все адаптивное разнообразие в популяции определяется одним диаллельным локусом A с аллеломорфами A и a , причем фенотип особи жестко определяется ее генотипом. Мы предположим также, что популяция панмиктична, в ней действуют менделевские правила наследования, а смежные поколения особей не перекрываются.

В этом случае действие отбора можно описать количественно, поставив в соответствие каждому из трех генотипических классов особей AA , Aa , и aa по одному коэффициенту W_1 , W_2 , и W_3 , называемому приспособленностью (fitness). W_k равно половине отношения числа гамет, произведенных данным генотипическим классом и вошедших в зиготы следующего поколения, к численности этого генотипического класса (это определение приспособленности формально эквивалентно предложенному Р.А.Фишером [16], [7]).

Результаты рассмотрения более сложных моделей кратко обсудим в заключительной части работы.

Введем следующие обозначения: пусть q – концентрация гамет, несущих аллель A , и N – численность популяции.

Сделанные предположения позволяют получить рекуррентные уравнения, связывающие значения этих переменных в смежных поколениях:

$$\begin{aligned} q(n+1) &= q(n) [W_1 q(n) + W_2 (1 - q(n))] / W(n), \\ N(n+1) &= W(n) N(n), \end{aligned} \quad (1)$$

где n – номер поколения, $W(n) = W_1 q(n)^2 + 2W_2 q(n) (1 - q(n)) + W_3 (1 - q(n))^2$ – средняя приспособленность популяции.

Рассмотрим ситуацию, когда действие отбора не зависит от численности (плотности населения) популяции. Вместе с тем будем учитывать влияние плотностно зависимых факторов, лимитирующих рост популяции. Такое представление, по-видимому, вполне соответствует реальному действию отбора на те признаки, природная генотипическая изменчивость по которым никак не коррелирована с изменениями плотности в популяции.

Подобным образом должны, по-видимому, отбираться многие физиологические мутации, влияющие на общую жизнеспособность. Наличие плотностно зависимого отбора в этом случае следует ожидать скорее в виде исключения, нежели в виде правила. Однако можно привести достаточно ограниченное число работ, опубликованных за последние годы, где бы демонстрировалось плотностно независимое поведение генетической структуры популяции. Так,

например, в работе [17] показано отсутствие какой-либо корреляции между изменениями численности и динамикой частот аллелей для трех (из пяти изученных) полиморфных белковых локусов в четырех сильно флуктуирующих популяциях степных полевков *Microtus ochrogaster*. В работе [18] обнаружена стабильность генетической структуры по пяти полиморфным ферментным локусам в географически изолированной популяции однолетнего растения *Stephanomeria exigua* (Compositae). Аллельные частоты этих локусов практически не изменились в течение четырех последовательных поколений, несмотря на то, что численность популяции испытывала в этот период значительные изменения (отношения численностей в разные годы были близкими к 50:1).

Перечисление примеров можно было бы продолжить, но нас больше интересует объяснение механизмов, которые приводят к некоррелированным с плотностью изменениям или даже к постоянству генетической структуры популяции, несмотря на сильные флуктуации численности. Одно из возможных и, нам кажется, наиболее правдоподобных объяснений такого поведения генетической структуры заключается в предположении о независимости действия естественного отбора (на рассматриваемые признаки) от численности (или плотности) популяции. Это означает, что относительные приспособленности (отношения W_i/W^* , где W_i приспособленность i -го генотипа, а W^* — приспособленность одного из генотипов) не зависят от численности популяции и их можно считать константами.

Иначе дело обстоит с абсолютными приспособленностями (W_i). Если популяция находится под действием плотностно зависимых лимитирующих факторов, то абсолютные приспособленности каждого генотипического класса должны функционально зависеть от численности популяции. Обоим этим требованиям (независимости относительной приспособленности и обязательной зависимости абсолютной приспособленности от численности популяции) можно удовлетворить, если предположить, что абсолютные приспособленности зависят от численности следующим образом:

$$W_i(N) = a_i f(N); \quad (i = 1, 2, 3) \quad (2)$$

Здесь $f(N)$ — функция, характеризующая плотностную регуляцию численности, одинаковую для каждого генотипа, a_i — коэффициенты, равные относительным генотипическим приспособленностям. Такое действие отбора мы предлагаем называть F -отбором, подчеркивая этим названием тот факт, что отбор осуществляется при постоянных относительных приспособленностях (fitnesses). Поскольку речь идет о факторах, лимитирующих рост численности, то функцию $f(N)$ мы будем считать монотонно убывающей с ростом численности, причем $f(0) = 1$. Подставляя (2) в уравнения (1), получаем

$$q(n+1) = q(n) [a_1 q(n) + a_2(1 - q(n))] / a(n), \quad (3)$$

$$N(n+1) = a(n) f(N(n)) N(n), \quad (4)$$

где $a(n) = a_1 q(n)^2 + 2a_2 q(n)(1 - q(n)) + a_3(1 - q(n))^2$.

Обратим внимание на то обстоятельство, что уравнение (3), характеризующее изменение генетической структуры популяции, не зависит от динамики численности популяции и может быть исследовано независимо от (4). Кроме того, это уравнение совпадает с точностью до обозначений с уравнениями динамики генетической структуры нелимитированной популяции. Следовательно, для этой подсистемы справедливо утверждение теоремы Фишера ([19]), которое в наших обозначениях имеет вид

$$a(n+1) \geq a(n), \quad (5)$$

т.е. среднее значение коэффициентов a_i может лишь возрастать в процессе эволюции. Понятно, что в общем случае (т.е. в случае многоаллельного отбора с рекомбинациями, наличия мутаций, миграций и т.п.) это утверждение несправедливо, и динамика генетической структуры, вообще говоря, может приводить к убыванию $a(n)$. Однако, все адаптивные факторы (в том числе селекция вновь возникших мутаций) могут лишь увеличивать $a(n)$.

Эволюция динамического поведения численности популяций

Теперь рассмотрим уравнение (4), описывающее изменение численности популяции. Очевидно, что динамика численности существенно связана с изменением величины $a(n)$. Для того, чтобы понять, к чему может привести изменение средней приспособленности, рассмотрим вначале как зависит характер динамики численности популяции, описываемой уравнением (4), от параметра $a(n)$ при фиксированных его значениях, т.е. $a(n) = a$ при всех n . Вместо уравнения (4) имеем

$$N(n+1) = aF(N(n)), \quad F(N) = Nf(N). \quad (6)$$

В начале 70-х годов появились глубокие исследования моделей динамики численности, подобных (6), связанные в первую очередь с именами дальневосточного ученого А.П.Шапира [13], [14] и его американского коллеги Р.М.Мэя [20]. В этих работах было показано, что динамика численности популяции, описываемая уравнением (6), может быть весьма сложной, если функция $F(N)$ убывает достаточно быстро (например, быстрее чем $1/N^2$). Рассмотрим кратко характер этой динамики.

Пусть $N(a)$ нетривиальное стационарное значение численности, т.е. решение уравнения $N = aF(N)$. При малых значениях коэффициента a ($1 < a < a^0$; $F'(N(a^0)) = 0$; $0 < aF'(N(a)) < 1$) каждое решение

уравнения (6) ведет себя аналогично решению соответствующего дифференциального уравнения – его можно изобразить последовательностью точек (значений численности), лежащих на S -образной кривой в плоскости $\{n, N\}$. Каждая из таких последовательностей монотонно сходится к равновесному значению численности $N(a)$. Однако при больших значениях коэффициента a динамическая картина существенно меняется. Так, при $a^0 < a < a^*$ ($F'(N(a^*)) = -1$) решения уравнения (6) сходятся к равновесию $N(a)$ уже не монотонно, а в виде затухающих колебаний.

При $a > a^*$, (но $a < a^{**}$, см. ниже) решения уравнения (6) уже не сходятся к $N(a)$ (если начальное значение не совпадало с $N(a)$), а дают картину устойчивых незатухающих колебаний. Так, потеря устойчивости равновесной точки $N(a)$ при $a = a^*$ сопровождается возникновением предельного цикла длины два, который представляет собой единственное устойчивое решение уравнения (6) при $a^* < a < a_1^*$. При $a_1^* < a < a_2^*$ почти все решения уравнения (6) сходятся к устойчивому предельному циклу длины четыре, при $a_2^* < a < a_3^*$ к предельному циклу длины восемь, при $a_3^* < a < a_4^*$ – к предельному циклу длины 16 и т.д.

Последовательность значений параметра $a \{a_k^*\}$, при которых происходит удвоение периода, удовлетворяет следующему закону, полученному М.Фейгенбаумом [10], [12]: отношения интервалов $(a_k^* - a_{k-1}^*) / (a_{k+1}^* - a_k^*)$ образуют сходящуюся последовательность, предел которой есть некоторое число δ ($\delta = 4,6692\dots$). Параметр δ называется числом Фейгенбаума и носит универсальный характер: существует целый класс функций $F(N)$, при которых для уравнения (6) выполняется закон Фейгенбаума с числом δ .

Описанные изменения характера динамики численности, связанные с изменением параметра модели и заключающиеся в возникновении серии устойчивых циклических траекторий с длинами циклов, равными целым степеням числа два, принято называть первой серией бифуркаций. Эта серия заканчивается при $a = a^{**}$, называемой “точкой накопления” [12].

Если параметр a превосходит точку накопления a^{**} , то появляются области его значений, в которых поведение численности популяции теряет сколько-нибудь регулярный характер и становится хаотическим. Однако, как показали исследования последних лет, при $a > a^{**}$ зоны хаотического поведения численности перемежаются с “окнами” периодического, т.е. регулярного поведения [12].

Если конкретизировать вид функции $f(N)$, то для уравнения (6) с помощью компьютера можно построить бифуркационную диаграмму, характеризующую предельные траектории в зависимости от величины коэффициента a . Чаще всего рассматривается один из двух частных случаев уравнения (6): дискретный аналог модели

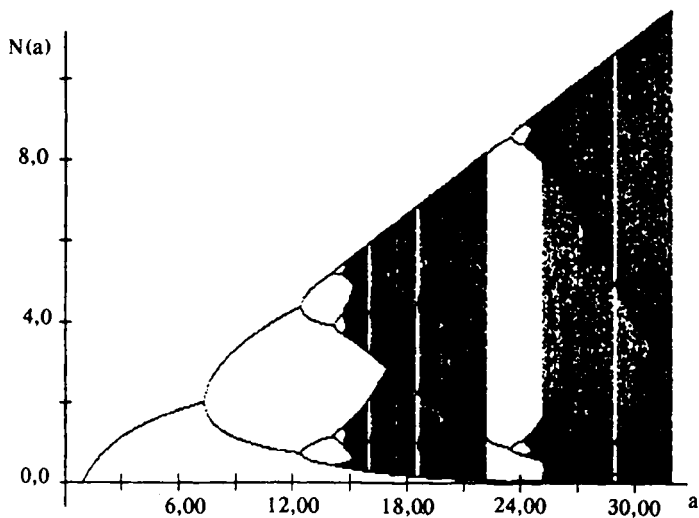
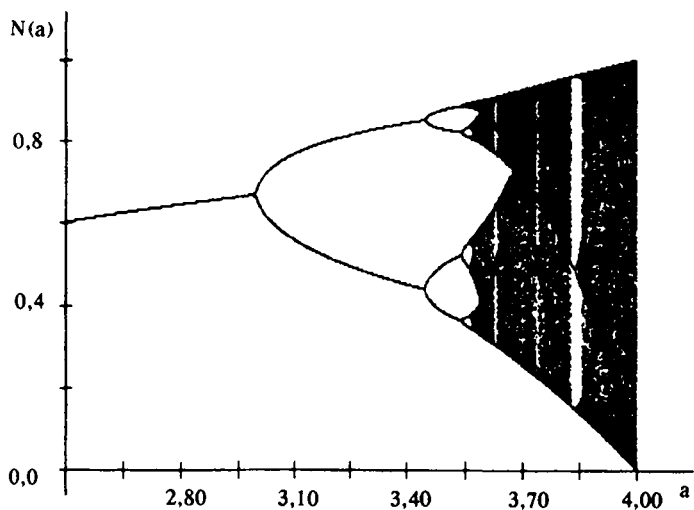


Рис. 1. Распределение численности в предельных траекториях (аттракторах) модели (б) в зависимости от величины коэффициента a . Линии соответствуют стационарным точкам и предельным циклам длины 2, 4 и т.д.; в "заштрихованной" области точки каждой предельной траектории заполняют некоторый интервал значений численности.

а) $f(N) = 1 - N$, б) $f(N) = \exp(-N)$

Ферхюльста, для которого $f(N) = 1 - N$ или модель Риккера, для которой $f(N) = \exp(-N)$ [21] (рис. 1).

Вернемся теперь к уравнению (4), описывающему изменение численности популяции при переменном значении величины $a(n)$. По-видимому, в естественных популяциях должно наблюдаться медленное и весьма неравномерное увеличение параметра $a(n)$, вызванное селекцией вновь возникших адаптивных мутаций, причем начальное значение этого параметра в популяциях примитивных организмов должно быть весьма небольшим. Это позволяет предполагать, что в некоторые промежутки времени численность популяции должна успевать выходить на устойчивый стационарный уровень $N(a)$. Однако в дальнейшем с ростом $a(n)$ динамика численности может измениться. Вначале это изменение будет иметь только количественный характер, заключающийся в росте $N(a)$, затем при переходе $a(n)$ через некоторое бифуркационное значение картина меняется качественно: возникают циклические режимы динамики. Если рост $a(n)$ продолжается, то цикличность становится все более и более сложной.

На рис. 2 приведены изменения численности и $a(n)$, полученные путем численного решения системы уравнений (3)–(4) для линейного вида функции $f(N)$, т.е. системы

$$\begin{aligned} q(n+1) &= q(n) [a_1 q(n) + a_2(1 - q(n))] / a(n), \\ x(n+1) &= a(n) x(n) (1 - x(n)) \end{aligned} \quad (7)$$

при различных значениях a_1, a_2, a_3 . Здесь $f(x) = 1 - x$, где $x = N/M$, а M – максимально возможное значение численности популяции (при $N \geq M$ популяция вырождается).

Как видим, на этих графиках монотонное изменение величин $q(n)$ и $a(n)$ сопровождается весьма сложным динамическим поведением численности популяции, которая проходит стадии затухающих колебаний, монотонного поведения, расходящихся колебаний разного периода и, наконец, хаотического поведения.

Более того, при наличии групповой агрегации, обуславливающей эффект Олли, неограниченное увеличение величины $a(n)$ может стать трагическим для популяции, так как это увеличение может привести в конечном случае к резким динамическим колебаниям и вывести популяцию на такой низкий уровень численности, из которого она уже не может восстановиться.

По-видимому, основное отличие реальной популяционной динамики от полученных динамических картин заключается в существенно более медленном и значительно менее равномерном росте $a(n)$ (вследствие мутаций и рекомбинаций), а соответственно, значительно более медленном и менее регулярном характере изменения типов динамического поведения природных популяций [4].

Таким образом, мы видим, что для лимитированных популяций с перекрывающимися поколениями прогрессивное возрастание средней приспособленности может оказаться в диссонансе со ста-

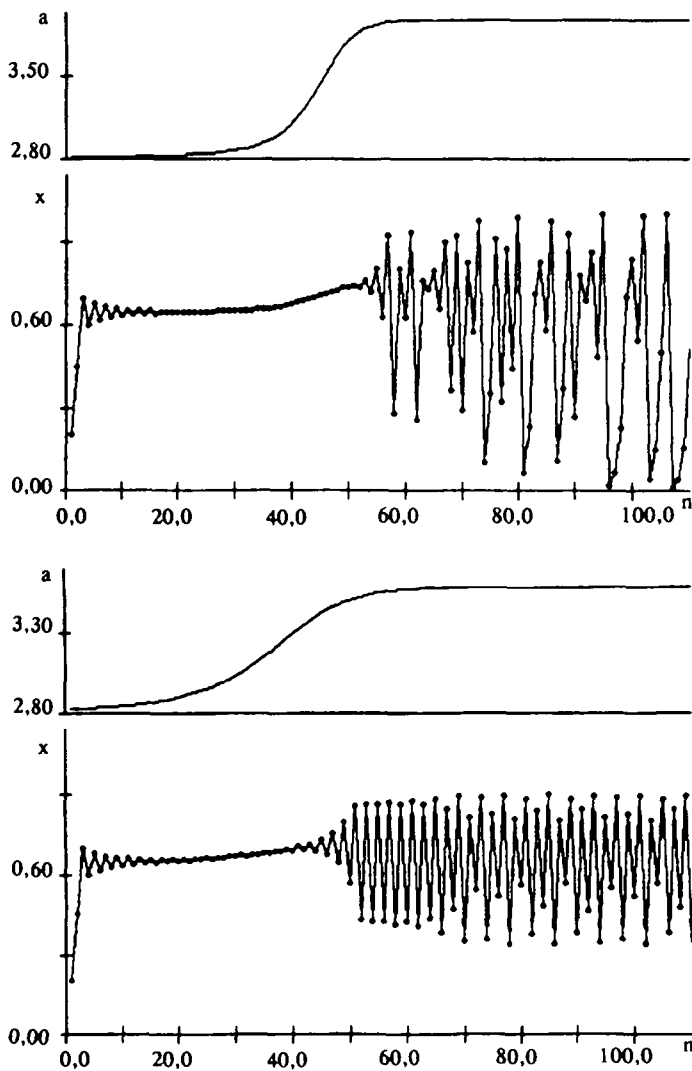


Рис. 2. Динамика $a(n)$ и $x(n)$, полученная в модели 7 при $q(0) = 0,05$ и $x(0) = 0,2$.

а) $a_1 = 3,58$, $a_2 = 3,0$, $a_3 = 2,8$. После "стабильного" периода возникают колебания численности с периодом в два поколения, которые переходят в колебания с периодом четыре, затем восемь поколений;

б) $a_1 = 3,99$, $a_2 = 2,85$, $a_3 = 2,8$. После "стабильного" периода динамика численности приобретает хаотический характер без видимых закономерностей

бильностью роста популяции. Этот факт был подмечен в работе [22] и находится в явном противоречии с интуитивным представлением об увеличении стабильности популяции с ростом ее средней приспособленности.

Мы показали, как эволюционное изменение качественных (однолокусных) признаков, сопровождающееся ростом средней приспособленности популяции, может привести к циклическим и хаотическим режимам динамики численности популяции.

Если рассмотреть более сложные нелинейные модели динамики популяций с возрастной структурой, то можно показать, что увеличение средней индивидуальной приспособленности (точнее коэффициента плодовитости или коэффициентов выживаемости) приводит к возникновению хаотических аттракторов, структура и размерность которых меняются при изменении параметров модели [11].

Весьма интересные результаты получены при анализе моделей динамики пространственно распределенных популяций. Увеличение средней индивидуальной приспособленности особей приводит здесь не только к потере стабильности во времени, но к появлению неоднородных пространственных структур – скоплений особей, возникающих на однородном ареале. При этом часто оказывается, что появление пространственной неоднородности предшествует потере временной стабильности [9].

В работах А.Д.Базыкина [1, 2] показано, что естественный отбор в одной из популяций, составляющих сообщество, может приводить к качественной перестройке режима функционирования сообщества. В результате такой эволюции сообщество из стационарного во времени и однородного по пространству режима может переходить в режим автоколебательный во времени и однородный по пространству или в режим стационарный по времени, но пространственно неоднородный.

Следовательно, действие эволюционных факторов может приводить к сложному циклическому или хаотическому динамическому поведению численности популяции как во времени, так и в пространстве, порожденному, в частности, внутренними популяционными причинами. Проведенный анализ еще раз убеждает нас в необходимости выделения среди сложных механизмов, обеспечивающих флуктуации численности, двух альтернативных составляющих. Одна из них вызвана внешними воздействиями (скорее всего межвидовыми, но, возможно, и абиотическими). Вторая обусловлена сугубо внутренними, описанными выше эволюционными факторами. Роль этой эволюционной составляющей в возникновении нерегулярных режимов динамики численности явно недооценивается.

В заключение обратим внимание еще на то, что не чувствительный к размеру численности отбор в лимитированных популяциях приводит к циклическим или хаотическим режимам динамики численности, т. е. создает условия для осуществления плотностно зависимого отбора. Действительно, изменение численности, сопро-

вождающееся фазами роста и падения, непременно должно приводить к тому, что отдельные генотипические группы особей будут иметь преимущество в фазе роста, а другие – в фазе падения численности. Это и есть плотностно зависимый отбор, который может на фоне периодических или хаотических изменений численности вызвать периодические изменения генотипической структуры популяций, что может привести к регуляризации динамики популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. –М.: Наука. 1985. 182 с.
2. Базыкин А.Д., Хибник А.И., Апонина Е.А., Нейфельд А.А. Модель эволюционного возникновения диссипативной структуры в экологической системе//Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. –Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1980. С. 33–47.
3. Виленкин Б.Я. Периодические изменения численности популяций животных//Проблемы космической биологии. –М.: Наука, 1980. Т. 41. С. 166–185.
4. Гречаный Г.В., Никитин А.Я., Сосунова А.И. Генетический состав и динамика численности экспериментальных популяций дафний//5-й съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Тез. докл. –Тольятти, 1986. Т. 1. С. 140–141.
5. Дэвис Д.Е., Кристьян Дж. Популяционная регуляция у млекопитающих//Экология. 1976. №1. С. 15–31.
6. Пианка Э. Эволюционная экология. –М.: Мир, 1981. 400 с.
7. Ратнер В.А. Математическая популяционная генетика. –Новосибирск: Наука. 1977. 126 с.
8. Рудь К.Ф. Жизнь животных по отношению к внешним условиям. –М.: Наука, 1952. 121 с.
9. Тузинкевич А.В. Переход к хаотическому поведению в простой интегральной модели динамики численности//Журн. выч. мат. и мат. физ. 1989. Т. 29. №4. С. 608–614.
10. Фейгенбаум М. Универсальность и поведение нелинейных систем//Успехи физ. наук. 1983. Т. 141. Вып. 2. С. 343–374.
11. Фрисман Е.Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяции с возрастной структурой//ДАН. 1994. Т. 338. №2. С. 282–286.
12. Хакен Г. Синергетика: Иерархии неустойчивостей в самоорганизующихся системах и устройствах. –М.: Мир. 1985. 423 с.
13. Шаниро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях//Управление и информация. –Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. Вып. 3. С. 96–118.
14. Шаниро А.П., Луннов С. П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. –М.: Наука, 1983. 132 с.
15. Chitty D. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations//Proc. Ecol. Soc. Australia. 1967. V. 2. P. 51–78.
16. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. –Oxford: Clarendon Press, 1930.
17. Gottlieb L.D. Genetic stability in a peripheral isolate of *stephanomeria exigua* spp. coronaria that fluctuates in population size//Genetics. 1974. V. 76. №3. P. 551–556.
18. Graines M.S., McClenaghay L.R., Rose R.R. Temporal patterns of allozymic variation in luctuating populations in *Microtus ochrogaster*//Evolution. 1978. V. 32. №4. P. 723–739.

19. *Kingman J.F.C.* A mathematical problem in population genetics//Proc. Can. Phil. Soc. 1961. V. 57. P. 574-582.
20. *May R.M.* Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos//J.Theor. Biol. 1975. V. 51. №2. P. 511-524.
21. *Ricker W.E.* Stock and recruitment//Th.J.Fisheries Res. Bard. Can. 1954. V. 11. №5. P. 559-623.
22. *Witten M.* Fitness and survival in logistic models. J.Theor. Biol. 1978. V. 74. №1. P. 23-32.

ЭКОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ КАК БЫСТРО-МЕДЛЕННЫЕ СИСТЕМЫ

А.С.Кондрашов^{1,2}, А.И.Хибник^{1,3}

¹Институт математических проблем биологии РАН
142292, Пущино, Московская обл.

²Section of Systematics and Ecology, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA
e-mail: ask@crux2.cit.cornell.edu

³Theory Center, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA
e-mail: khibnik@cam.cornell.edu

Динамика численности и генетического состава популяций обычно изучаются раздельно, хотя в природе они могут быть тесно взаимосвязаны. Одна из возможных причин такого положения дел состоит в том, что изменения численностей обычно происходят гораздо быстрее. Однако на больших временах коэволюционные модели, учитывающие и экологические и генетические процессы, могут быть необходимы. В этой работе мы рассматриваем такие модели как быстро-медленные системы и используем для их исследования математический аппарат теории сингулярных возмущений. Мы даем классификацию эффектов, возможных в системах с различным числом экологических и генетических переменных, и приводим примеры их реализации. В частности, в экосистеме, состоящей из двух видов, конкурирующих за общий ресурс, коэволюция может приводить к релаксационным колебаниям, в ходе которых виды попеременно вытесняют друг друга.

1. Введение

Характеристики популяций традиционно делятся на экологические (численность, возрастная и пространственная структура) и генетические (частоты генотипов, способы размножения). Обычно они изучаются раздельно. Однако в природе их изменения происходят одновременно, так что возможность такого разделения имеет свои пределы. Генетические изменения можно изучать отдельно, если экологические переменные остаются неизменными или если относительные приспособленности всех генотипов не зависят от значений этих переменных [см. Ginzburg, 1983]. Экологические изменения не зависят от генетических на коротких интервалах времени, если генетические изменения медленны.

В прочих случаях экологические и генетические процессы должны изучаться совместно. Если рассматривается единственная популяция, соответствующие экогенетические модели называются моделями плотностно-зависимого отбора [Chitty, 1960; Пасеков и Сингх, 1991; Yi and Songling, 1992], а если популяций более одной – моделями коэволюции. Для создания таких моделей используют несколько подходов [см. Case and Taper, 1986; Taper and Case, 1992]. Иногда динамика явно не рассматривается, а используется теоретико-игровой подход [Abrams, 1986, 1989; Vasco et al., 1987; van Baalen and Sabelis, 1993; Brown and Vincent, 1992; Marrow and Cannings, 1993]. В динамических моделях генетические пере-

менные могут быть как частотами клонов [Bazykin et al., 1983; Marrow et al., 1992; Rand et al., 1994; Frank, 1991, 1993, 1994] или аллелей отдельных локусов [Levin and Udovic, 1977; Auslander et al., 1978; Levin, 1983; May and Anderson, 1983; Selgrade and Namkoong, 1984, 1985, 1986a,b; Desharnais, 1986; Seger, 1988; Thompson and Burdon, 1992; Leonard, 1994; Frank, 1992, 1994], так и средними значениями полигенных признаков [Slatkin, 1980; Pease, 1984, 1985; Rummel and Roughgarded, 1983, 1985; Taper and Case, 1985; Abrams, 1986; Seger, 1992; Saloniemi, 1993].

Экогенетические модели обычно содержат много переменных и параметров и сложны для исследования, что часто заставляет прибегать к различным упрощающим предположениям. Одно из таких предположений состоит в том, что генетические изменения гораздо медленнее экологических. Наличие двух масштабов времени упрощает динамику модели по сравнению с общим случаем и позволяет использовать теорию сингулярных возмущений. Эта теория применялась к ряду задач экологии и эпидемиологии [например, Колесов, 1991; Grasman, 1987; Rinaldi and Muratori, 1992; Watts and May, 1992] и генетики [Nagylaki, 1993; Iwasa and Pomiankowsky, 1994; Kondrashov, 1995]. Как ни странно, к экогенетическим моделям она применялась мало [Пасеков и Сингх, 1991; van der Laan and Hogeweg, 1995].

В этой работе мы используем предположение о медленности генетических изменений для упрощения моделей, в которых генетические характеристики популяций представлены средними значениями количественных признаков. Будет предложена общая схема исследования простых моделей такого рода и рассмотрено несколько конкретных моделей.

Структура работы следующая. В п.2 обсуждается генетическое уравнение для признака и его связь с соответствующим экологическим уравнением. Необходимые сведения из математической теории быстро-медленных систем собраны в п.3. При первом чтении этот раздел можно пропустить и вернуться к нему позднее. Центральным в работе является п.4, где описанная теория применяется к экогенетическим моделям. В п.5 обсуждаются следствия из полученных результатов и возможные направления дальнейших исследований.

Анонсируем основные результаты п.4. В нем рассмотрены модели одно- и двухвидовых экосистем. В первом случае при произвольном числе генетических признаков показано, что экогенетическая система стремится к равновесию, максимизирующему плотность популяции. Заметим, что этот результат неожиданным не является, а лишь подтверждает имеющуюся биологическую интуицию. Во втором случае мы ограничились рассмотрением экосистем типа "хищник—жертва" и "конкуренция" с одним и двумя признаками. В этих двух случаях получены достаточно общие условия для возникновения экогенетических колебаний. При этом колебания с малой амплитудой генетического признака продемонстрированы на

примере системы хищник—жертва, а с большой (релаксационные колебания) – на примере системы конкурирующих видов.

2. Описание генетических изменений

Если генотипы, отличающиеся единственным аллелем или малым их числом, имеют заметно различные экологические характеристики (взаимодействие “ген на ген”), генетику отдельных популяций можно описывать частотами аллелей. Если же экологические свойства особей зависят от их количественных полигенных признаков, популяцию следует характеризовать посредством функций распределения этих признаков. Мы ограничимся рассмотрением эволюции средних значений признаков.

Запишем экологическое уравнение на численность x некоторой популяции в форме

$$\frac{dx}{dt} = xf(x, y_1, y_2, \dots, \alpha_1, \sigma_1^2, \alpha_2, \sigma_2^2, \dots). \quad (2.1)$$

Здесь f – удельная скорость роста, y_1, y_2, \dots – численности других популяций в экосистеме, $\alpha_1, \sigma_1^2, \alpha_2, \sigma_2^2, \dots$ – средние значения и стандартные отклонения некоторых количественных признаков u_1, u_2, \dots .

Пусть распределение признака u_1 в популяции с численностью x задается функцией $p(u_1)$, так что $\alpha_1 = \int_{-\infty}^{\infty} u_1 p(u_1) du_1$. Тогда изменения α_1 могут быть описаны уравнением

$$\frac{d\alpha_1}{dt} = \varepsilon \frac{\partial f}{\partial \alpha_1}(x, y_1, y_2, \dots, \alpha_1, \sigma_1^2, \alpha_2, \sigma_2^2, \dots). \quad (2.2)$$

Это уравнение (равно как и его аналог в случае дискретного времени) верно при любом действующем на признак отборе, если $p(u_1)$ гауссово [Lande, 1976; Slatkin and Maynard Smith, 1979, стр. 237; Pease, 1984; Saloniemi, 1993], и при любом $p(u_1)$, если действующий на признак отбор слаб [Rummel and Roughgarden, 1983; Iwasa et al., 1991; Taper and Case, 1992; de Jong, 1994; Matsuda and Abrams, 1994 a, b]. Когда (2.2) верно, отбор стремится увеличить удельную скорость роста популяции, а ε характеризует способность популяции к эволюции под действием отбора [Houle, 1992]. В данном случае мы имеем $\varepsilon = h^2 \sigma^2$, где h^2 – наследуемость в узком смысле слова [Falconer, 1989]. Мы будем предполагать, что ε остается постоянным [Roughgarden, 1979], хотя можно также допустить его изменения, например за счет изменений σ^2 .

3. Динамические системы и сингулярные возмущения

Мы будем исходить из предположения, что генетические изменения происходят намного более медленно, чем экологические. Для экогенетической системы (2.1–2.2) это означает, что ε мало. Асимптотически при $\varepsilon \rightarrow 0$ мы получаем так называемую быстро-медленную динамическую систему, анализ которой может быть осуществлен в рамках теории сингулярных возмущений [Мищенко, Розов, 1975; Арнольд и др., 1986; Мищенко и др., 1995]. Напомним основные идеи этой теории. Главным образом нас будет интересовать геометрия, связанная с быстро-медленной динамикой, в духе Феничеля [Fenichel, 1979].

3.1. Быстро-медленные системы: две формы записи. Быстро-медленные системы описывают изменение во времени быстрых переменных $x = (x_1, \dots, x_n)$, и медленных переменных $\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_m)$. При этом используется одна из двух возможных форм записи:

$$\frac{dx}{dt} = F(x, \alpha), \quad (3.1a)$$

$$\frac{d\alpha}{dt} = \varepsilon G(x, \alpha). \quad (3.1b)$$

или

$$\varepsilon \frac{dx}{d\tau} = F(x, \alpha), \quad (3.2a)$$

$$\frac{d\alpha}{d\tau} = G(x, \alpha). \quad (3.2b)$$

Здесь t обозначает “быстрое”, а $\tau = \varepsilon t$ – “медленное” время, $0 < \varepsilon \ll 1$. В нашей проблеме t измеряет “экологическое”, а τ – “генетическое” время, и отношение соответствующих единиц измерения предполагается малым. Экологическая шкала времени, т.е. система (3.1), будет использоваться тогда, когда ведущую роль играют экологические процессы, а генетика, наоборот, изменяется незначительно. Если же скорости экологических и генетических процессов сравнимы – мы будем использовать систему (3.2).

3.2. Быстрые движения. Назовем движение быстрым в тех областях фазового пространства, где F и G близки по порядку величины (или F превосходит G). В пределе $\varepsilon = 0$ быстрые движения описываются невозмущенной “быстрой” системой

$$\frac{dx}{dt} = F(x, \alpha), \quad (3.3a)$$

$$\frac{d\alpha}{dt} = 0. \quad (3.3b)$$

При этом медленные переменные не изменяются и играют роль параметров. Геометрически быстрые движения в невозмущенной системе (3.3) – “вертикальны”, они происходят в вертикальных плоскостях, заданных соотношениями вида $\alpha = \text{const}$ (рис. 1,а). Движения в возмущенной системе (3.1) отличаются от вертикальных на величину $O(\varepsilon)$ на временах $t \sim 1$. Заметим, что за конечное время система (3.3а) попадает (говорят “падает”) в окрестность некоторого стационарного режима (предельного множества), который и будет нас далее интересовать. Им может быть устойчивое положение равновесия, устойчивый предельный цикл или более сложный аттрактор. Мы ограничимся в данной статье лишь случаями равновесия и цикла. Рассмотрим вначале случай равновесий, то есть предположим, что быстрое движение приводит систему в окрестность множества, где $F \sim \varepsilon$. При заданных $x(0)$ и α предель-

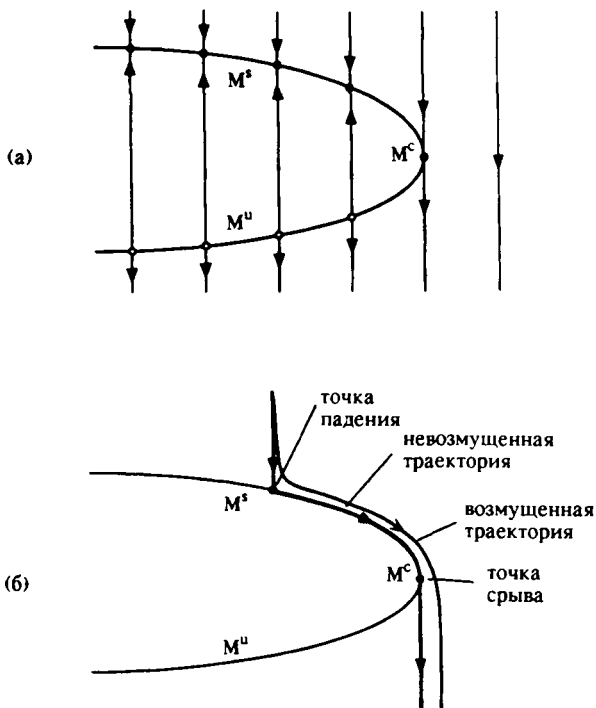


Рис. 1. а – Фазовый портрет быстрой подсистемы; б – фазовая траектория возмущенной быстро-медленной системы и приближающая ее невозмущенная траектория, содержащая четыре участка: быстрое движение до точки падения, медленное движение вдоль устойчивой ветви медленного многообразия, срыв в точке бифуркации седло-узла и снова быстрое движение

ное положение равновесия для системы (3.3а) принято называть в этом случае точкой “падения”.

3.3. Медленные движения. Движение называется медленным в тех областях фазового пространства, где F много меньше G , $F \sim \varepsilon G$. В пределе $\varepsilon = 0$ медленные движения описываются невозмущенной “медленной” системой

$$0 = F(x, \alpha), \quad (3.4a)$$

$$\frac{d\alpha}{dt} = G(x, \alpha). \quad (3.4b)$$

Заметим, что система (3.4) – не дифференциальная, а дифференциально-алгебраическая. Это означает, что дифференциальные уравнения (3.4b) действуют на некотором m -мерном многообразии M , (неявно) заданном с помощью алгебраических уравнений (3.4a). Оно называется многообразием медленных движений или, для краткости, “медленным многообразием”.

Очевидно, что медленное многообразие M состоит из положений равновесия $\bar{x}(\alpha)$ быстрой подсистемы (3.3а). Их устойчивость играет принципиальную роль для теории возмущений: движение вдоль M в силу невозмущенной системы (3.4) и движение в силу возмущенной системы (3.2) отличаются мало на временах $\tau \sim 1$, если соответствующие положения равновесия $\bar{x}(\alpha)$ для невозмущенного движения устойчивы в линейном приближении. Разобьем M на три непересекающихся подмножества M^s , M^u и M^c , содержащих устойчивые, неустойчивые и критические положения равновесия $\bar{x}(\alpha)$, соответственно, где критичность означает наличие собственных чисел на мнимой оси (рис. 1). Если невозмущенное движение лежит в M^s , то соответствующее возмущенное движение отличается от него мало на временах $\tau \sim 1$, а если оно лежит в M^u – то на гораздо меньших временах $\tau \sim \ln(1/\varepsilon)$ (после чего, в силу неустойчивости быстрой подсистемы, траектория “выбрасывается” из окрестности M^u).

В соответствии со сделанным выше предположением, после начального участка быстрого движения траектория системы (3.1) оказывается в окрестности M^s . Нас будет интересовать ее дальнейшая судьба не только на конечных, но, возможно, и на бесконечных временах, т.е. ее асимптотическое поведение при $\tau \rightarrow \infty$. Имеются две возможности: (1) невозмущенное движение неограниченно долго остается в M^s и (2) невозмущенное движение покидает M^s и выходит на его границу M^c за конечное время. Рассмотрим первую из них.

Отметим прежде всего, что устойчивое многообразие M^s сохраняется при возмущении; это означает, что возмущенная система (3.2) имеет близкое к M^s устойчивое инвариантное многообразие M^s_ε ($M^s_0 = M^s$). Предположим, что M^s содержит устойчивое предельное множество K_0 системы (3.4) и начальные условия для невоз-

мушенного движения лежат в области его притяжения. Тогда возмущенное движение будет лежать в ε -окрестности M^s для любых t , приближаясь при $t \rightarrow \infty$ к возмущенному предельному множеству $K_\varepsilon \subset M_\varepsilon^s$. Два важных и наиболее хорошо изученных частных случая – это когда K_0 является устойчивым положением равновесия или устойчивым предельным циклом. Если K_0 – положение равновесия, то, очевидно, $K_\varepsilon = K_0$: положения равновесия возмущенной и невозмущенной систем совпадают. Если K_0 – предельный цикл, то при $t \rightarrow \infty$ траектория будет стремиться к близкому предельному циклу невозмущенной системы (3.2) [Аносов, 1960].

3.4. Срыв с медленного многообразия. Предположим теперь, что при движении вдоль M^s траектория выходит на его границу M^c (рис. 1,б). Значения α , отвечающие M^c , являются бифуркационными для быстрого уравнения (3.3а) – лежат в его бифуркационном множестве. Иначе говоря, медленное движение происходит до тех пор, пока медленная переменная не попадает в бифуркационное множество быстрого уравнения, после чего система снова переключается в режим быстрых движений (говорят, что происходит “срыв” с медленного многообразия).

Исследование бифуркаций быстрого уравнения составляет, таким образом, неотъемлемую часть анализа динамики быстро-медленной системы. Простейших (т.е. однопараметрических) бифуркаций положений равновесия, как известно, две: бифуркация седло-узла и бифуркация Андронова–Хопфа. Если критическое положение равновесия быстрой подсистемы – седло-узел, то срыв с медленного многообразия происходит по единственной выходящей из седло-узла траектории. Это – наиболее распространенный механизм перехода от медленного движения к быстрому и единственно возможный – в системах общего положения – при числе быстрых переменных $n = 1$. Заметим, что отличие возмущенного движения от невозмущенного в окрестности точки срыва типа седло-узел имеет порядок $\varepsilon^{2/3}$ (а не ε).

Для бифуркации Андронова–Хопфа требуются как минимум две быстрые переменные, и механизм срыва с медленного многообразия здесь отличен от случая седло-узла. Первое – это возможность так называемого затягивания потери устойчивости [см. Арнольд и др., 1986]. Суть этого явления состоит в том, что траектория возмущенного движения продолжает отслеживать положение равновесия быстрой подсистемы еще некоторое (конечное) время t после потери им устойчивости (т.е. траектория следует вдоль M^u), и только затем происходит срыв (см. пример далее в п.4.4). Вторым отличием является зависимость результата срыва от типа бифуркации. Если бифуркация Андронова–Хопфа “докритическая”, т.е. она не приводит к рождению устойчивого предельного цикла в системе (3.3а), то имеется аналогия со случаем седло-узла, состоящая в том, что в результате срыва траектория быстрого движения уходит “далеко” от M . Если бифуркация “закритическая”, в результате которой

рождается устойчивый предельный цикл, то в возмущенной системе происходит переход от режима квазиравновесия, соответствующего медленному дрейфу вдоль M , к колебательному режиму, соответствующему медленному дрейфу вдоль трубки периодических орбит быстрой подсистемы (в точке ответвления от M эта трубка имеет форму параболоида). Рассмотрим последний режим подробнее.

3.5. Быстро-медленные движения. Предположим, что (при $n \geq 2$) в быстрых уравнениях имеется устойчивый предельный цикл и быстрое движение выводит систему в окрестность этого цикла. Как будет эволюционировать система далее?

Рассмотрим в фазовом пространстве невозмущенной системы (3.3) гладкое многообразие ("трубку") \tilde{M} размерности $m + 1$, слоенное на периодические орбиты Γ_α быстрой подсистемы (каждая орбита отвечает своему значению переменной α). Назовем это многообразие быстро-медленным, а движения вдоль него в возмущенной системе, происходящие в ϵ -окрестности \tilde{M} , — быстро-медленными. Выделим в \tilde{M} подмножество \tilde{M}^s , состоящее из тех периодических орбит Γ_α , которые устойчивы как предельные циклы быстрой подсистемы. Нормально, быстро-медленные движения происходят в окрестности \tilde{M}^s . Аналогично сохранению при возмущении устойчивого медленного многообразия (см. п.3.3), сохраняется и "трубка" \tilde{M}^s , т.е. возмущенная система имеет близкую к \tilde{M}^s устойчивую инвариантную "трубку" \tilde{M}_ϵ^s , $\tilde{M}_0^s = \tilde{M}^s$ [Алымкулов, 1989].

Быстро-медленное движение легче всего представить себе при $m = 1$, где оно выглядит как спиралевидное движение вдоль трубки \tilde{M}^s (шаг спирали имеет порядок ϵ). Для $m > 1$ также имеем близкие к периодическим колебания в быстрых переменных и плавный дрейф в медленных, однако картина этого дрейфа может выглядеть более сложно, чем в одномерном случае. Для описания медленного дрейфа естественно провести усреднение по быстрым колебаниям [Понтрягин, Родыгин, 1960а], что приводит к уравнениям для α , играющим здесь ту же роль, что и уравнения (3.4b) в случае равновесий.

Пусть $x = \varphi(t; \alpha)$ есть периодическое решение быстрой подсистемы с периодом $T(\alpha)$, отвечающее Γ_α . Назовем усредненными медленными уравнениями для быстро-медленного движения вдоль \tilde{M}^s следующую систему дифференциальных уравнений для $\alpha(\tau)$:

$$\frac{d\alpha}{d\tau} = H(\alpha); \quad H(\alpha) = \frac{1}{T(\alpha)} \int_0^{T(\alpha)} G(\varphi(t; \alpha), \alpha) dt. \quad (3.5)$$

Решения системы (3.5) аппроксимируют — при условии устойчивости Γ_α — медленные компоненты решения возмущенной системы (3.2), причем точность аппроксимации есть $O(\epsilon)$ на временах $\tau \sim 1$.

Очевидно, что дрейф вдоль “трубки” \tilde{M}^s может завершиться срывом с \tilde{M}^s или продолжаться бесконечно долго. Пусть D есть область устойчивости циклов Γ_α в пространстве α . Первая возможность реализуется, если медленное движение в силу (3.5) попадает на границу области D . Заметим, что границе может отвечать как бифуркация потери устойчивости предельного цикла Γ_α быстрой подсистемы, так и его разрушение, например, бифуркация петли сепаратрисы (см. п.3.6).

Предположим теперь, что медленное движение в (3.5) стремится при $t \rightarrow \infty$ к устойчивому предельному множеству $K_0 \subset D$. Тогда реализуется вторая из указанных возможностей. Пусть $\tilde{K}_0 = \{\Gamma_\alpha, \alpha \in K_0\}$ есть “поднятие” K_0 на трубку \tilde{M}^s . Естественно ожидать, что возмущенная система также будет иметь предельное множество $\tilde{K}_\epsilon \subset \tilde{M}_\epsilon^s$, которое является близким к \tilde{K}_0 ; к нему и будут стремиться соответствующие быстро-медленные движения.

Простейший случай [Понтрягин, Родыгин, 1960б]: K_0 – положение равновесия, $K_0 = \{\alpha_0\}$, α_0 есть решение уравнения $H(\alpha) = 0$. Тогда \tilde{K}_0 имеет вид периодической орбиты Γ_{α_0} . В предположении гиперболичности равновесия α_0 возмущенная система имеет предельный цикл Γ , близкий к Γ_{α_0} . Этот цикл наследует тип устойчивости равновесия α_0 (имеется в виду устойчивость или неустойчивость Γ “по медленным переменным”; устойчивость “по быстрым переменным” следует из устойчивости Γ_α в быстрой подсистеме). В частности, если медленная переменная одна, то уравнение (3.5) скалярно, и условие рождения периодических орбит из соответствующих орбит невозмущенной системы имеет вид $H(\alpha_0) = 0$, $H'(\alpha_0) \neq 0$. Если $H'(\alpha_0) < 0$, то рождающийся предельный цикл Γ устойчив, в противном случае он неустойчив.

При $m \geq 2$ возможен следующий по сложности случай [Мищенко и др., 1995], когда множество K_0 является предельным циклом. В этом случае \tilde{K}_0 будет инвариантным двумерным тором. При условии гиперболичности K_0 возмущенная система имеет двумерный инвариантный тор, близкий к \tilde{K}_0 .

3.6. Срыв с быстро-медленного многообразия. Бифуркации предельных циклов быстрой подсистемы снова приводят к ситуации срыва и смены типа движения. В случае бифуркации двукратного цикла картина срыва аналогична случаю бифуркации седло-узла для положений равновесия. Бифуркации удвоения периода и рождения тора (см. п.3.4) связаны с явлением затягивания потери устойчивости [Neishtadt et al., 1995]. Если эти бифуркации “закрытые”, то система переключается в режим быстро-медленных движений вдоль многообразия периодических орбит удвоенного периода или вдоль многообразия инвариантных торов, соответственно. (Стоит отметить, что здесь мы попадаем в малоизученную

область: математическая теория быстро-медленных движений с квазипериодической (тем более – хаотической) быстрой компонентой еще не построена.)

Срыв с быстро-медленного многообразия может также происходить в окрестности его края, например, при вырождении предельного цикла Γ_α в петлю сепаратрисы седла. Сопутствующие этому явления изучены пока мало. Краем является также точка, в которой предельный цикл Γ_α стягивается в положение равновесия (обратная бифуркация Андронова–Хопфа). В этом случае быстро-медленное движение мягко, без срыва, переходит в медленное.

3.7. Релаксационные колебания. Из сказанного выше ясно, что движение в полной системе (3.1) может быть представлено как состоящее из участков быстрого, медленного и быстро-медленного движений. Существенно различать случаи, когда проекция движения на пространство медленных переменных пересекает бифуркационное множество быстрой подсистемы конечное или бесконечное число раз. Предположим для простоты, что стационарными режимами быстрой подсистемы являются лишь положения равновесия. В первом случае система совершает несколько перескоков (быстрых движений) между ветвями медленного многообразия и затем стабилизируется вблизи одной из них. Во втором – возникает колебательный режим. В частном случае, когда колебания – периодические, они носят название релаксационных колебаний, а в пределе $\varepsilon = 0$ – “разрывных” колебаний.

Для возникновения релаксационных колебаний достаточно иметь одну быструю и одну медленную переменную. Классическим примером здесь является система Ван-дер-Поля $\varepsilon \dot{x} = y - \chi(x)$, $\dot{y} = -x$, где $0 < \varepsilon \ll 1$ и $\chi(x) = x^3/3 - x$ (на самом деле, для получения релаксационных колебаний годится любая медленная кривая $y = \chi(x)$, имеющая форму кубической параболы, при условии $\chi'(0) < 0$ [см. Мищенко, Розов, 1975]). Релаксационный предельный цикл в системе Ван-дер-Поля состоит из двух быстрых и двух медленных участков, со срывами в точках бифуркации седло-узла быстрого уравнения (см. п.3.4). Возможны и другие механизмы срыва, в частности, ниже (п.4.5) мы встретимся с релаксационными колебаниями в экогенетической системе, где механизм срыва связан с транскритической бифуркацией и включает явление затягивания потери устойчивости (см. п.3.8).

3.8. Один специальный случай затягивания потери устойчивости*. До сих пор мы исходили из предположения, что быстрая подсистема является системой общего положения. Однако, это предположение не всегда применимо к моделям, возникающим в экологии. В частности, в таких моделях некоторые координатные плоскости являются инвариантными (см., например, уравнение (2.1)),

* Материал этого раздела, относительно менее известный, понадобится нам далее в п.4.5 для нахождения нулевого приближения релаксационного предельного цикла.

и в этом случае бифуркации равновесий, лежащих в координатных плоскостях, имеют свою специфику. Рассмотрим простейшую быстро-медленную систему, обладающую указанным свойством:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 f(x, \alpha)$$

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x, \alpha), \quad i = 2, \dots, n \quad (3.6a)$$

$$\frac{d\alpha}{dt} = \varepsilon G(x, \alpha), \quad (3.6b)$$

где медленная переменная для простоты предполагается скалярной. Рассмотрим ветвь медленного (одномерного) многообразия положений равновесия M_1 , заданную условием $x_1 = F_2 = \dots = F_n = 0$. Предположим, что положение равновесия $\bar{x}(\alpha)$ быстрой подсистемы (3.6a) на этой ветви устойчиво при $\alpha < 0$ и неустойчиво при $\alpha > 0$, причем при $\alpha = 0$ эта ветвь пересекается с другой ветвью медленного многообразия M_2 , заданной условием $f = F_2 = \dots = F_n = 0$ (рис. 2).

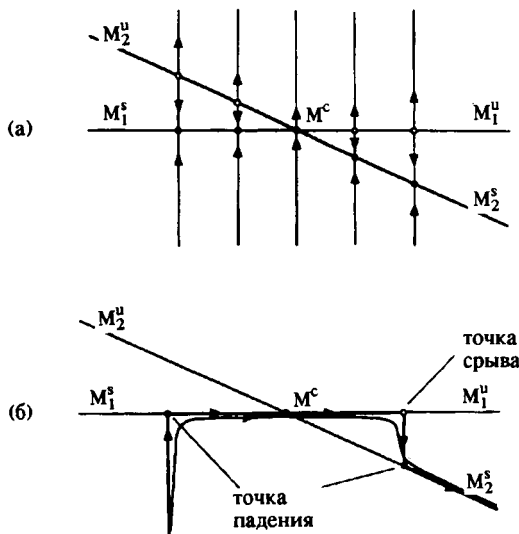


Рис. 2. а - Фазовый портрет быстрой подсистемы в окрестности транскрипционной бифуркации; б - явление затягивания потери устойчивости: фазовая траектория возмущенной системы, притянувшись к устойчивому куску ветви M_1 и следуя вдоль него, проходит точку бифуркации, продолжая движение вдоль неустойчивого куска; когда накопленный запас устойчивости исчерпывается за счет вновь возникшей неустойчивости, происходит срыв и перескок на устойчивый кусок ветви M_2

Потеря устойчивости связана с прохождением собственного числа $\lambda(\alpha) = f'(\bar{x}(\alpha), \alpha)$ матрицы линеаризации $J(\alpha)$ системы (3.6а) через нуль и образованием положения равновесия типа седло-узел в результате слияния устойчивого и седлового положений равновесия. Однако, в отличие от общего случая, положения равновесия быстрой подсистемы после слияния не аннигилируют, а снова расходятся, обмениваясь характером устойчивости (такая бифуркация называется транскритической).

Пусть медленная динамика на ветви M_1 такова, что α , возрастая, проходит через значение $\alpha = 0$. В возмущенной системе мы имеем медленное движение вдоль устойчивой части M_1 . Когда равновесие \bar{x} быстрой подсистемы теряет устойчивость в точке $\alpha = 0$, система продолжает еще некоторое время медленное движение, следуя вдоль неустойчивой части M_1 , пока не будет исчерпан накопленный запас устойчивости. Затем происходит срыв с M_1 , и система переходит в фазу быстрого движения (рис. 2,б). Это явление, во многом аналогичное затягиванию потери устойчивости в случае бифуркации Андронова-Хопфа, описано в связи с изучением так называемых траекторий-уток [см. Звонкин, Шубин, 1984; Арнольд и др., 1985; Мищенко и др., 1995].

Замечание. Траектории-утки – это такие траектории возмущенной системы, которые содержат участки медленного движения сначала вдоль устойчивой, а затем вдоль неустойчивой части медленного многообразия, причем длина обоих этих участков не стремится к нулю при $\varepsilon \rightarrow 0$. Заметим, что интересующая нас траектория возмущенной системы (3.6) является траекторией-уткой: она начинается вблизи устойчивой части M_1 и продолжается вдоль его неустойчивой части, пока не произойдет срыв.

Для дальнейшего нам понадобятся формулы, позволяющие находить точку срыва. Оказывается, существует тесная связь между координатами точки срыва и координатами предыдущей точки "падения" на медленное многообразие, т.е. точки начала медленного движения. Пусть точка падения и следующая за ней точка срыва на медленной кривой M_1 имеют, соответственно, координаты (x_{in}, α_{in}) , $x_{in} = \bar{x}(\alpha_{in})$ и (x_{out}, α_{out}) , $x_{out} = \bar{x}(\alpha_{out})$, где $\alpha_{in} < 0 < \alpha_{out}$. При $n = 1$ в [Звонкин, Шубин, 1984] показано существование так называемой функции "входа-выхода" $\alpha_{out} = \theta(\alpha_{in})$, связывающей медленные координаты точки падения ("входа") и срыва ("выхода"). Эта функция определяется неявным образом как решение уравнения

$$\Phi(\alpha_{out}, \alpha_{in}) = 0, \quad (3.7)$$

где

$$\Phi(\alpha, \alpha_{in}) = \int_{\alpha_{in}}^{\alpha} \frac{\lambda(s)}{G(\bar{x}(s), s)} ds \quad (3.8)$$

и $\alpha_{out} > 0$ есть наименьший корень уравнения (3.7). Поскольку $G(x_{in}, \alpha_{in}) > 0$, то функция $\Phi(\alpha, \alpha_{in})$ отрицательна внутри интер-

вала $(\alpha_{in}, \alpha_{out})$, обращается в нуль на его концах и достигает минимума в точке $\alpha = 0$. При вычислении интеграла (3.8) мы очевидным образом должны предположить, что медленная скорость $G(\bar{x}(\alpha), \alpha)$ не обращается в нуль на участке интегрирования. Если G обращается в нуль при некотором $\alpha = \alpha' > 0$, то в общем случае $\Phi(\alpha, \alpha_{in}) \rightarrow +\infty$ при $\alpha \rightarrow \alpha'$, откуда следует, что $\alpha_{out} < \alpha'$, т.е. срыв всегда произойдет раньше, чем G обратится в нуль.

Для случая $n > 1$ функция "входа-выхода" строится аналогично. При этом мы должны предположить, что на неустойчивом участке $(0, \alpha_{out})$ $\lambda(\alpha)$ является единственным собственным числом в правой полуплоскости, т.е. положение равновесия $\bar{x}(\alpha)$ является седлом с одномерным неустойчивым направлением.

4. Динамика быстро-медленных экогенетических систем

В экогенетических системах наблюдается большая часть описанных выше явлений. Пусть имеются n взаимодействующих популяций с численностями x и i -ый вид имеет $l(i)$ признаков α_{ij} , $j = 1, \dots, l(i)$. В соответствии с (2.1), запишем экогенетическую систему в виде

$$\frac{dx_i}{dt} = x f_i(x_1, \dots, x_n, \alpha) \quad (4.1a)$$

$$\frac{d\alpha_{ij}}{dt} = \varepsilon_{ij} \frac{\partial}{\partial \alpha_{ij}} f_i(x_1, \dots, x_n, \alpha), \quad (4.1b)$$

где $\alpha = (\alpha_{11}, \alpha_{1, l(1)}, \dots, \alpha_{n1}, \dots, \alpha_{n, l(n)})$ – вектор всех признаков. Полагая, что все ε_{ij} имеют одинаковый порядок малости, $\varepsilon_{ij} \sim \varepsilon \ll 1$, мы приходим к системе вида (3.1) с n быстрыми и m медленными переменными, где $m = l(1) + \dots + l(n)$.

Полученная система имеет весьма специальный вид, в частности из-за градиентной формы генетических уравнений. Изучение таких систем представляет самостоятельный интерес, однако выходит за рамки данной статьи. Мы ограничимся здесь рассмотрением нескольких простейших ситуаций. Основные результаты этого параграфа следующие.

В случае одной популяции, при произвольном числе генетических признаков, показано, что экогенетическая система стремится к равновесию, максимизирующему плотность популяции. В случае двух популяций и одного признака получены, наряду с равновесиями, экогенетические колебания; колебания с малой амплитудой генетического признака продемонстрированы на примере системы хищник-жертва, а с большой (релаксационные колебания) – на примере системы конкурирующих видов.

Терминологическое замечание. Ниже мы будем называть систему вида (4.1) при $0 < \varepsilon \ll 1$ возмущенной, а получаемые из нее

в пределе $\varepsilon = 0$ быстрые или медленные системы типа (3.3)–(3.5) – невозмущенными. Из контекста всегда будет ясно, о какой невозмущенной системе идет речь.

4.1. Одна популяция – один признак. Экогенетическая система для этого случая имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = x f(x, \alpha) \quad (4.2a)$$

$$\frac{d\alpha}{dt} = \varepsilon f_\alpha(x, \alpha), \quad (4.2b)$$

где $x > 0$, α – скалярные переменные. Поскольку быстрая подсистема одномерна, в ней не может быть колебаний. Оказывается, при $0 < \varepsilon \ll 1$ система (4.2) в целом также не может иметь колебаний, т.е. траектории либо уходят на бесконечность, либо достигают равновесия полной системы. Мы покажем, что для каждого решения системы (4.2) $x(t)$ (с некоторого момента) не убывает, из чего следует невозможность колебаний.

Типичная схема движения в невозмущенной системе (4.2) такова: траектория достигает устойчивого положения равновесия быстрого уравнения и затем следует вдоль медленной кривой $f(x, \alpha) = 0$, пока не придет к положению равновесию системы (4.2) или не достигнет точки срыва на этом многообразии, после чего картина повторится. Медленное движение описывается уравнением

$$\frac{d\alpha}{dt} = f_\alpha(x(\alpha), \alpha), \quad (4.3)$$

где $x(\alpha)$ находится из уравнения $f(x, \alpha) = 0$. Дифференцируя тождество $f(x, \alpha) = 0$, получим:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{dx}{d\alpha} \frac{d\alpha}{dt} = \frac{dx}{d\alpha} f_\alpha = -f_x^{-1} (f_\alpha)^2 \geq 0, \quad (4.4)$$

поскольку в силу устойчивости положения равновесия быстрого уравнения $-\frac{\partial}{\partial x} [xf(x, \alpha)] < 0$ при $x = x(\alpha)$, т.е. $f_x < 0$. Если в некоторой точке $(\bar{x}, \bar{\alpha})$ на медленной кривой имеем $f_\alpha = 0$, то уравнение (4.3) достигает равновесия $\alpha = \bar{\alpha}$, и $(\bar{x}, \bar{\alpha})$ есть положение равновесия полной системы (4.2). Заметим, что при этом плотность популяции x достигает максимума вдоль траектории.

Предположим теперь, что траектория невозмущенной системы попала в точку срыва на медленной кривой (где $f_x = 0$, $f_\alpha \neq 0$). Поскольку точке срыва соответствует полуустойчивое положение равновесия быстрого уравнения, устойчивое слева и неустойчивое справа, то на траектории быстрой подсистемы, выходящей из сед-

го-узла, имеем $\frac{dx}{dt} > 0$, т.е. x продолжает возрастать, только гораздо быстрее. Таким образом, вдоль траектории невозмущенной системы, состоящей из участков траекторий быстрой и медленной подсистем, x возрастает, плавно или скачками, пока не достигнет максимума на медленной кривой или не уйдет в бесконечность. Применяя теперь стандартные рассуждения теории сингулярных возмущений [Мищенко, Розов, 1975], получаем, что такое же поведение сохраняется и в возмущенной системе (4.2).

4.2. Одна популяция – несколько признаков. Пусть имеется изолированная популяция с численностью x , характеризуемая вектором признаков $\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_m)$. Экогенетическая система для этого случая имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = xf(x, \alpha) \quad (4.5a)$$

$$\frac{d\alpha_j}{dt} = \varepsilon \frac{\partial}{\partial \alpha_j} f(x, \alpha), \quad j = 1, \dots, m \quad (4.5b)$$

Оказывается, увеличение числа признаков не привносит ничего нового в динамику экогенетической системы. Легко показать, используя те же идеи, что и выше, что плотность популяции x в системе (4.5) по-прежнему растет, пока не достигает максимума. Как и ранее, максимум достигается на медленном многообразии, которое в этом случае m -мерно. Отметим, что, несмотря на монотонность изменения плотности популяции x , динамика собственно генетических изменений может оказаться более сложной, однако в итоге и экология, и генетика приходят к равновесию.

Отсюда следует важный вывод: в отсутствие экологического взаимодействия, при любом числе признаков экогенетическая система стремится максимизировать плотность (единственной) популяции. То есть не только локально во времени, но и глобально эволюция ведет к увеличению плотности популяции. Мы увидим далее, что уже в случае двух популяций ситуация может быть иной из-за того, что при оптимизации условий существования каждого из взаимодействующих видов могут возникать конфликты интересов.

4.3. Две популяции – один признак: общая теория. Пусть имеются две взаимодействующие популяции с плотностями x_1 и x_2 и признак α , характеризующий одну из популяций, например, x_2 . Экогенетическая система в этом случае имеет вид:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 f_1(x_1, x_2, \alpha) \quad (4.6a)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 f_2(x_1, x_2, \alpha) \quad (4.6b)$$

$$\frac{d\alpha}{dt} = \varepsilon \frac{\partial}{\partial \alpha} f_2(x_1, x_2, \alpha). \quad (4.6c)$$

В системе (4.6) имеются две быстрые переменные и одна медленная. Нетривиальные, т.е. не лежащие на координатных осях $x_1 = 0$ или $x_2 = 0$, положения равновесия экологической системы (4.6а, б) находятся из системы уравнений

$$f_1(x_1, x_2, \alpha) = 0, f_2(x_1, x_2, \alpha) = 0. \quad (4.7)$$

Эта система задает медленное многообразие для (4.6), являющееся кривой, (локально) параметризованной посредством α , $(x_1, x_2) = (\bar{x}_1(\alpha), \bar{x}_2(\alpha))$. На этой кривой получаем уравнение

$$\frac{d\alpha}{d\tau} = h(\alpha); h(\alpha) = \frac{\partial}{\partial \alpha} f_2(\bar{x}_1(\alpha), \bar{x}_2(\alpha), \alpha); \tau = \varepsilon t. \quad (4.8)$$

Положения равновесия на медленном многообразии находятся из условия $h(\alpha) = 0$. Напомним, что эти положения равновесия являются также положениями равновесия полной системы (4.6). При исследовании их устойчивости естественно предположить, что медленное многообразие отвечает устойчивому экологическому равновесию. Тогда полная устойчивость будет обеспечена, если равновесие устойчиво вдоль медленного многообразия, то есть если функция $h(\alpha)$ — убывающая.

Поскольку экологическая система (4.6а, б) двумерна, в ней возможны не только равновесия, но и периодические колебания. В этом случае для невозможной системы получаем двумерное быстро-медленное многообразие, имеющее вид трубки и содержащее периодическую орбиту Γ_α в каждом ее сечении. При возмущении это многообразие сохраняется, и на нем происходит быстро-медленное спиралевидное движение. Медленный дрейф вдоль трубки приближенно описывается усредненным уравнением (3.4), имеющим в данном случае вид

$$\frac{d\alpha}{d\tau} = H(\alpha); H(\alpha) = \frac{1}{T(\alpha)} \int_{\Gamma_\alpha} \frac{\partial}{\partial \alpha} f_2(x_1, x_2, \alpha) dt, \quad (4.9)$$

где $\Gamma_\alpha = \{(x_1, x_2) = (\varphi_1(t; \alpha), \varphi_2(t; \alpha)), 0 \leq t < T(\alpha)\}$ есть периодическое решение экологической системы (4.6а, б) для данного α , и $T(\alpha)$ — его период. Напомним, что невырожденные нули функции $H(\alpha)$ отвечают периодическим орбитам экологической системы, сохраняющимся при возмущении. Такие орбиты обладают следующим характерным свойством: амплитуда изменения генетической переменной α имеет порядок ε , тогда как амплитуда изменения экологических переменных имеет порядок 1. Иначе говоря, в этом режиме экогенетическое взаимодействие выражается в том, что значение признака α начинает слабо флуктуи-

ровать при ярко выраженных флуктуациях численностей популяций.

Представим f_2 в виде суммы членов, отвечающих различным механизмам регуляции численности популяции, и предположим, для простоты, что каждый член зависит от признака мультипликативным образом. Для случая двух регуляторных механизмов получаем f_2 в следующем виде:

$$f_2(x_1, x_2, \alpha) = c_1(\alpha) v_1(x_1, x_2) + c_2(\alpha) v_2(x_1, x_2). \quad (4.10)$$

Мы покажем, что в этом случае анализ экогенетических уравнений значительно упрощается. Будем предполагать, что $c_1(\alpha) \neq 0$, $c_2(\alpha) \neq 0$, $v_1(x_1, x_2) > 0$, $v_2(x_1, x_2) > 0$.

Для равновесного режима экологической системы генетика изменяется в соответствии с медленным уравнением (4.8), которое в данном случае приобретает вид

$$\frac{d\alpha}{dt} = C_e(\alpha) \kappa'(\alpha), \quad (4.11)$$

где $C_e(\alpha) = c_1(\alpha) v_2(\bar{x}_1(\alpha), \bar{x}_2(\alpha))$ и $\kappa(\alpha) = c_2(\alpha) / c_1(\alpha)$. Равновесия медленного уравнения удовлетворяют условию $\kappa'(\alpha) = 0$; они устойчивы (неустойчивы), если $c_1(\alpha) \kappa''(\alpha) < 0$ (> 0).

Для периодического режима экологической системы генетика изменяется в соответствии с медленным уравнением (4.9), которое также может быть упрощено. Интегрируя уравнение (4.6b), записанное в виде $\frac{d}{dt} (\ln(x_2)) = f_2(x_1, x_2, \alpha)$, вдоль периодического решения $x_1 = \varphi_1(t; \alpha)$, $x_2 = \varphi_2(t; \alpha)$ системы (4.6a, b), получаем тождество

$$\int_{\Gamma_\alpha} f_2(x_1, x_2, \alpha) dt = 0.$$

Подставляя в него (4.10), получим:

$$\int_{\Gamma_\alpha} [c_1(\alpha) v_1(x_1, x_2) + c_2(\alpha) v_2(x_1, x_2)] dt = 0,$$

то есть

$$\begin{aligned} H(\alpha) &= \frac{1}{T(\alpha)} \left[c_1' \int_{\Gamma_\alpha} v_1(x_1, x_2) dt + c_2' \int_{\Gamma_\alpha} v_2(x_1, x_2) dt \right] = \\ &= \frac{1}{T(\alpha)} \left[-\frac{c_2(\alpha)}{c_1(\alpha)} c_1' + c_2' \right] \int_{\Gamma_\alpha} v_2(x_1, x_2) dt. \end{aligned}$$

Уравнение (4.9), тем самым, упрощается и приобретает вид

$$\frac{d\alpha}{dt} = C_p(\alpha)\kappa'(\alpha), \quad (4.12)$$

аналогичный уравнению (4.10), где

$$C_p = C_p(\alpha) = \left[c_1(\alpha)/T(\alpha) \right] \int_{\Gamma_\alpha} v_2(x_1, x_2) dt.$$

Из (4.12) вытекает, что если $\kappa(\alpha)$ зависит от α монотонно, то есть $\kappa'(\alpha) \neq 0$, то дрейф α вдоль трубки периодических орбит будет также монотонным: α возрастает, если $c_1(\alpha)\kappa'(\alpha) > 0$, и убывает, если $c_1(\alpha)\kappa'(\alpha) < 0$. Если же при некотором $\alpha = \beta$ выполняется $\kappa'(\beta) = 0$, и при этом $\kappa''(\beta) \neq 0$, то данному значению генетической переменной отвечает периодическая орбита $\Gamma_\beta(\varepsilon)$ в полной экогенетической системе (4.6), близкая к $\Gamma_\beta = \Gamma_\beta(0)$. Устойчивость этой орбиты в направлении α (т.е. вдоль трубки) определяется так же, как и для равновесия на медленном многообразии: если $c_1(\alpha)\kappa''(\alpha) < 0$ – орбита устойчива, если $c_1(\alpha)\kappa''(\alpha) > 0$ – неустойчива. Напомним, что в направлении, трансверсальном трубке, $\Gamma_\beta(\varepsilon)$ наследует устойчивость невозмущенной орбиты Γ_β . Таким образом, характер устойчивости орбиты $\Gamma_\beta(\varepsilon)$ известен полностью.

Предположим, что при изменении α положение равновесия экологической системы теряет устойчивость через бифуркацию рождения устойчивого предельного цикла. Тогда медленное устойчивое многообразие положений равновесия в невозмущенной системе (4.6) имеет естественное продолжение в форме быстро-медленного устойчивого многообразия периодических орбит. Будем рассматривать все это как единое “медленное” устойчивое многообразие.

Отметим, что для f_2 в форме (4.10) характер эволюции медленной переменной вдоль этого многообразия не зависит от f_1 (и v_1, v_2) и полностью определяется поведением функции $\kappa(\alpha)$, т.е. ее монотонностью, наличием и характером критических точек. Отсюда следует важный вывод: в этом случае направление дрейфа генетической переменной не зависит от того, какой режим реализуется при данном α в экологической системе; это может быть как равновесный, так и колебательный режим. Далее, если при данном α экологическая система имеет несколько устойчивых режимов (равновесий, циклов), и при этом $\kappa'(\alpha) = 0$ и $\kappa(\alpha) \neq 0$, то порождаемые ими режимы в полной экогенетической системе будут все устойчивы или неустойчивы одновременно. Если эволюция α приводит к тому, что траектория срывается с одной ветви устойчивого многообразия и устремляется к другой его ветви, то по достижении ее α продолжает дрейфовать в том же направлении, что и раньше. Отсюда следует, что в такого рода системе невозможны релаксационные экогенетические колебания, т.е. в установившемся режиме генетика либо стационарна, либо совершает колебания малой амплитуды.

Замечание. Если функции f_i имеют специальный вид (4.10), то релаксационные колебания невозможны при произвольном числе взаимодействующих видов и произвольном числе признаков. Это можно показать, используя аналогичные аргументы, что и выше. При числе признаков два и более остается, однако, возможность экогенетических колебаний на медленном многообразии. Этот случай подробно нами не исследовался.

4.4. Две популяции – один признак: система хищник–жертва. Рассмотрим экологическую систему хищник–жертва с функциями f_1, f_2 следующего вида [Базыкин, Хибник, 1981; Базыкин, 1985]:

$$\begin{aligned} f_1 &= Ax(1-x) - By \\ f_2 &= Cx - D. \end{aligned} \quad (4.13)$$

Эта система имеет единственное нетривиальное равновесие $\bar{x} = D/C, \bar{y} = A\bar{x}(1-\bar{x})/B$. Оно устойчиво, если $\bar{x} > 0,5$, и неустойчиво, если $\bar{x} < 0,5$, причем при $\bar{x} = 0,5$ собственные числа являются чисто мнимыми. При $\bar{x} < 0,5$ рождается устойчивый предельный цикл.

Пусть популяция хищника характеризуется признаком α , влияющим на ее плотность таким образом, что с увеличением α растет эффективность охоты хищника за жертвой, но увеличивается также и смертность в популяции хищника. Иначе говоря, коэффициенты $B = B(\alpha), C = C(\alpha)$ и $D = D(\alpha)$ есть возрастающие функции α ; коэффициент A , очевидным образом, от α не зависит.

Экогенетическая система хищник–жертва имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(Ax(1-x) - B(\alpha)y) \\ \frac{dy}{dt} &= y(C(\alpha)x - D(\alpha)) \\ \frac{d\alpha}{dt} &= \varepsilon(C'(\alpha)x - D'(\alpha)). \end{aligned} \quad (4.14)$$

Заметим, что f_2 – удельная скорость роста хищника – имеет здесь вид (4.9), что позволяет применять описанные выше результаты. Критическую роль при этом играет функция $\kappa(\alpha) = -D(\alpha)/C(\alpha)$, которая должна быть немонотонной – возрастающей при малых α и убывающей при больших – чтобы значение α не убывало и не возрастало бесконечно. Предполагая, что x, y находятся на устойчивом “медленном” многообразии (в определенном выше расширенном смысле), в силу (4.10) и (4.12) α должно эволюционировать в направлении локального максимума функции $\kappa(\alpha)$, т.е. в направлении локального минимума x -координаты положения равновесия как функции α . Если $\kappa(\alpha)$ имеет единственный максимум $\bar{\kappa}$, то при $\bar{\kappa} < 0,5$ он отвечает предель-

ному циклу экологической системы, окружающему неустойчивое положение равновесия, а при $\bar{\kappa} > 0,5$ – положению равновесия, максимально близкому к границе устойчивости (на оси κ).

Пример 1. Выберем коэффициенты в (4.14) в форме

$$A = 1, B = \alpha - 1, C = \delta(\alpha - 1), D = \gamma\alpha^2, \quad (4.15)$$

где $\alpha > 1, \gamma > 0, \delta > 0$. Динамика экологической системы зависит от двух параметров – $\tilde{\gamma} = \gamma/\delta$ и α . Будем предполагать $\tilde{\gamma}$ фиксированным и рассмотрим зависимость только от α . Функция $\kappa(\alpha)$ имеет вид $\kappa(\alpha) = -\tilde{\gamma}\alpha^2/(\alpha - 1)$. Ее график имеет единственный максимум в точке $\bar{\alpha} = 2$. При увеличении α x -координата равновесия $\bar{x} = -\kappa(\alpha)$ убывает, достигая минимума $\bar{x}_{\min} = 4\tilde{\gamma}$ при $\alpha = \bar{\alpha}$, и затем возрастает. Рассмотрим два случая: $\tilde{\gamma} > 0,125$ и $\tilde{\gamma} < 0,125$.

Пусть $\tilde{\gamma} > 0,125$, тогда положение равновесия устойчиво при всех α . Следовательно, устойчивое “медленное” многообразие состоит только из положений равновесия, $\bar{x} = -\kappa(\alpha), \bar{y} = -\kappa(\alpha)(1 + \kappa(\alpha))$, и эволюция вдоль него, в силу генетического уравнения (4.11), направлена к равновесному значению $\bar{\alpha} = 2$. В экогенетической системе хищник–жертва (4.14) устанавливается равновесие с минимальной равновесной численностью популяции жертвы и максимальной равновесной численностью популяции хищника.

Пусть теперь $\tilde{\gamma} < 0,125$. Тогда имеется интервал $I = (\alpha_1, \alpha_2)$ значений признака α , $\alpha_{1,2} = (1 \pm \sqrt{1 - 8\tilde{\gamma}})/4\tilde{\gamma}$, такой, что вне этого интервала положение равновесия устойчиво, а внутри – неустойчиво. Для значений $\alpha \in I$ устойчивое “медленное” многообразие имеет форму эллипсоида, состоящего из периодических орбит экологической системы и сужающегося к концам интервала. Это многообразие продолжается в обе стороны вне интервала в виде кривых $\bar{x} = -\kappa(\alpha), \bar{y} = -\kappa(\alpha)(1 + \kappa(\alpha))$. Поскольку $\alpha \in I$, то α монотонно возрастает и убывает, соответственно, на левой и правой кривой пока α не попадает, наконец, внутрь I . Быстро-медленное движение вдоль параболоида, при котором численности популяций совершают, приближенно, периодические колебания и признак α эволюционирует в силу (4.12), приводит генетику к равновесному значению $\alpha = \bar{\alpha}$, которому соответствует периодическая орбита в экосистеме хищник–жертва (рис. 3). Таким образом, динамика экогенетической системы хищник–жертва приводит к установлению режима периодических колебаний с малой амплитудой колебаний признака α и с большими амплитудами колебаний численностей популяций. Рис. 4 содержит пример таких колебаний при $(\delta, \tilde{\gamma}, \epsilon) = (4, 0,1125, 0,01)$. Замечательно, что более выгодным для экосистемы здесь оказывается не стационарный, а периодический режим. Заметим, что в этом режиме среднее значение численности популяции жертвы, равное $\kappa(\bar{\alpha})$ и совпадающее с ее значением в неустойчивом положении равновесия, достигает минимально возможной величины, однако среднее значе-

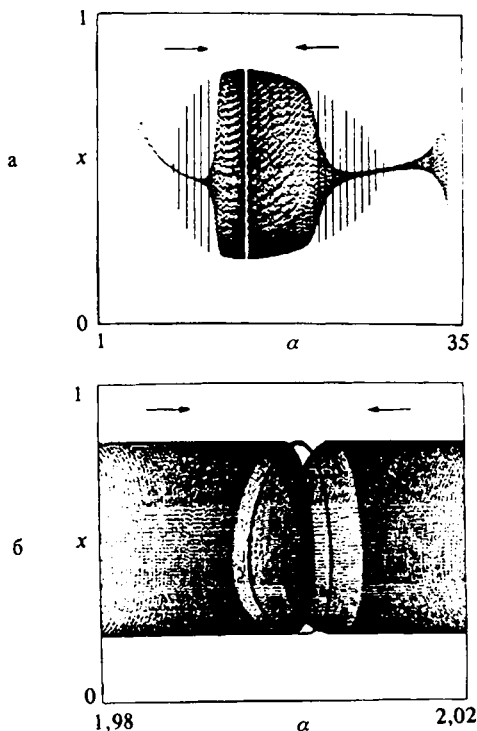


Рис. 3. Динамика экогенетической системы хищник—жертва (4.13), (4.15) при $(\delta, \tilde{\gamma}, \epsilon) = (4, 0,1125, 0,002)$; а — две траектории с начальным значением признака $\alpha > 2$ и $\alpha < 2$ "сваливаются" в окрестность предельного цикла, лежащего приблизительно в плоскости $\alpha = 2$. Вертикальные отрезки изображают предельные циклы экологической системы для отдельных значений признака. Стрелки указывают направление эволюции признака в возмущенной системе после усреднения. Вблизи точек бифуркации Андронова—Хопфа наблюдается эффект затягивания потери устойчивости; б — те же две траектории и финальный предельный цикл в увеличенном масштабе

ние популяции хищника здесь уже меньше максимально возможного на допустимом интервале изменения α (ср. с предыдущим случаем).

Добавление. Хотя в этой работе мы интересуемся, в основном, асимптотическим поведением экогенетической системы при $\epsilon \rightarrow 0$, представляет интерес поведение системы в случае не очень малых ϵ . Из численного анализа системы (4.14) следуют два важных наблюдения. Во-первых, в случае $\tilde{\gamma} < 0,125$ периодические колебания исчезают с увеличением ϵ , т.е. и экология и генетика стремятся к равновесию. Это означает, что если способность популяции хищника к эволюции возрастает, то равновесный режим

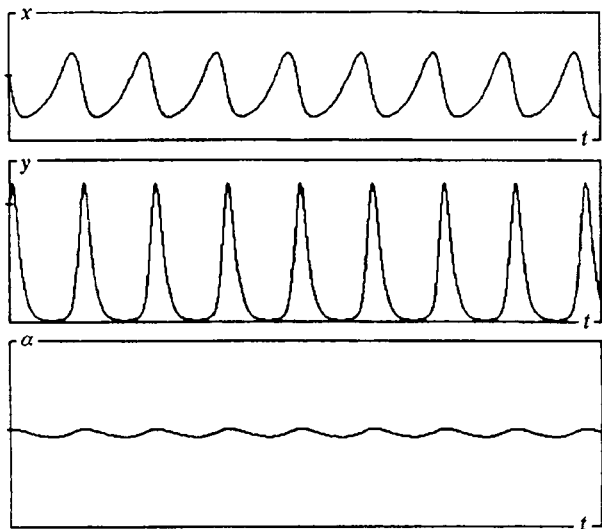


Рис. 4. Периодические колебания в системе (4.13), (4.15) при $(\delta, \tilde{\gamma}, \epsilon) = (4, 0, 1125, 0, 01)$

как результат коэволюции становится в каком-то смысле более выгодным. Насколько общим является этот вывод – сказать трудно, однако расчеты, проведенные с различными экогенетическими моделями хищник–жертва, говорят в его пользу. Во-вторых, в качестве промежуточного состояния при переходе от режима периодических колебаний со слабо флуктуирующей генетикой к полному экогенетическому равновесию могут появляться хаотические колебания. Для этого, впрочем, требуется, чтобы численность хищника изменялась существенно медленнее, чем жертвы. Пример хаотических колебаний, при $(\delta, \tilde{\gamma}, \epsilon) = (0, 064, 0, 1125, 0, 15)$, приведен на рис. 5. На границах области хаотического поведения на плоскости $(\tilde{\gamma}, \epsilon)$ наблюдаются каскады удвоения периода предельного цикла, а также явление перемежаемости. Таким образом, хаотизация экогенетической динамики возможна уже в относительно простых экогенетических моделях.

4.5. Две популяции – один признак: конкуренция двух видов. В экогенетической системе хищник–жертва мы показали возможность, при достаточно малых ϵ , двух типов динамики: установление равновесия и выход в режим колебаний с малыми флуктуациями генетического признака. Мы хотим исследовать теперь возможность экогенетических колебаний с большой амплитудой изменений генетического признака. В быстро-медленных системах имеются два механизма, приводящих к таким колебаниям (см. п.3): наличие периодической орбиты на медленном многообразии

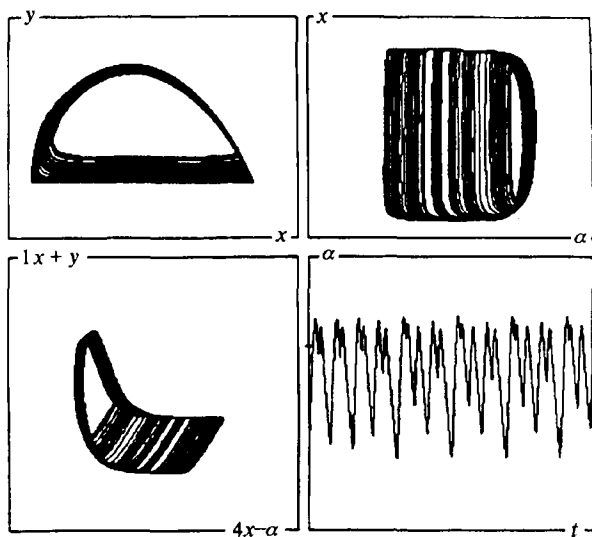


Рис. 5. Хаотические колебания в системе (4.13), (4.15) при $(\delta, \tilde{\gamma}, \varepsilon) = (0,064, 0,1125, 0,15)$

и релаксационные колебания. В системах с одним генетическим признаком первый механизм невозможен, и остается лишь второй механизм.

Для возникновения релаксационных колебаний экогенетическая система должна удовлетворять следующим условиям: 1) экологическая подсистема имеет два альтернативных устойчивых режима в некотором диапазоне изменения генетического признака, 2) направление генетической эволюции в этих режимах противоположно, 3) срыв с одного из этих режимов приводит к перескоку во второй и наоборот.

Выше было показано, что если удельная скорость эволюционирующей популяции имеет вид (4.10), то в альтернативных режимах признак эволюционирует “однонаправленно”. Для получения “разнонаправленной” эволюции добавим в (4.10) еще один регуляторный механизм, т.е. запишем f_2 в виде

$$f_2(x_1, x_2, \alpha) = c_1(\alpha)v_1(x_1, x_2) + c_2(\alpha)v_2(x_1, x_2) + c_3(\alpha)v_3(x_1, x_2).$$

В качестве примера экосистемы системы с альтернативными режимами возьмем систему двух конкурирующих видов, такую, что в зависимости от начальных условий выживает либо один вид, либо другой. Заметим, что альтернативные режимы возможны и в системе хищник-жертва [Базыкин, 1985].

Динамика двух конкурирующих видов описывается вольтерровской моделью

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= x_1 (A_1 - B_1 x_1 - C_1 x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (A_2 - B_2 x_1 - C_2 x_2).\end{aligned}\tag{4.16}$$

Предположим, что коэффициенты модели отвечают условию $B_1 C_2 < B_2 C_1$, которое означает, грубо говоря, что интегрально межвидовая конкуренция сильнее внутривидовой. Тогда один вид всегда вытесняет другой, т.е. траектории стремятся к одному из двух равновесий $S_1 (A_1/B_1, 0)$ либо $S_2 (0, A_2/C_2)$. При этом в зависимости от конкретных значений коэффициентов возможны две ситуации: либо один вид вытесняет другой при любых начальных данных, либо результат конкурентной борьбы зависит от начальных данных; границей, разделяющей два множества начальных данных, являются устойчивые сепаратрисы седла

$$S_3 ((A_1 C_2 - A_2 C_1)/(B_1 C_2 - B_2 C_1), (B_1 A_2 - B_2 A_1)/(B_1 C_2 - B_2 C_1)).$$

Первая ситуация реализуется при (i) $A_1/A_2 > C_1/C_2$ (побеждает первый вид) либо при (iii) $A_1/A_2 < B_1/B_2$ (побеждает второй вид), а вторая ситуация – при наличии седлового равновесия, т.е. при (ii) $B_1/B_2 < A_1/A_2 < C_1/C_2$.

Пусть второй вид характеризуется признаком α , влияющим на его динамику таким образом, что с увеличением α увеличивается рождаемость особей этого вида, т.е. $A_2 = A_2(\alpha)$ растет. Предположим, что при этом, в качестве компенсирующего эффекта, второй вид начинает чаще проигрывать в конкурентной борьбе, т.е. $B_2 = B_2(\alpha)$ растет, а $C_1 = C_1(\alpha) = \gamma/B_2(\alpha)$ убывает (предполагается, что $B_2 C_1 = \gamma$ не зависит от α). Таким образом, с увеличением α первый вид будет вытесняться вторым ($x_1 \rightarrow 0$, $x_2 \rightarrow A_2/C_2$), однако затем, из-за падения шансов второго (победившего) вида в конкурентной борьбе, он может быть снова вытеснен первым ($x_1 \rightarrow A_1/B_1$, $x_2 \rightarrow 0$). Если указанные зависимости таковы, что в случае победы второго вида α растет, а в случае победы первого – убывает, то появляются условия для релаксационных колебаний. Для этого достаточно предположить, что $B_2(\alpha)$ растет быстрее, чем $A_2(\alpha)$, более точно, что функция $\delta(\alpha) = A_2(\alpha)/B_2(\alpha)$ – убывающая.

Перепишем условия (i), (ii), (iii) в виде

- (i) $\delta(\alpha) < A_1 C_2 / \gamma$ – побеждает первый вид,
- (ii) $A_1 C_2 / \gamma < \delta(\alpha) < A_1 / B_1$ – побеждает первый или второй вид,
- (iii) $A_1 / B_1 < \delta(\alpha)$ – побеждает второй вид.

Для параметра α получаем два критических значения: $\alpha_{\min 0}$ и $\alpha_{\max 0}$, — которые находятся из условий $\delta(\alpha_{\min 0}) = A_1/B_1$ и $\delta(\alpha_{\max 0}) = A_1 C_2/\gamma$.

Модель (4.16), учитывающая также динамику признака α , будет иметь вид:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= x_1 (A_1 - B_1 x_1 - C_1(\alpha)x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (A_2(\alpha) - B_2(\alpha)x_1 - C_2 x_2) \\ \frac{d\alpha}{dt} &= \varepsilon(A'_2(\alpha) - B'_2(\alpha)x_1).\end{aligned}\tag{4.17}$$

Проанализируем динамику невозмущенной системы (4.17) на медленных многообразиях, соответствующих равновесиям S_1 и S_2 . В равновесии $S_1 = S_1(\alpha)$ имеем $x_1 = A_1/B_1$, $x_2 = 0$ и

$$\frac{d\alpha}{dt} = A'_2(\alpha) - A_1 B'_2(\alpha)/B_1.\tag{4.18}$$

Аналогично, в равновесии $S_2 = S_2(\alpha)$ имеем $x_1 = 0$, $x_2 = A_2(\alpha)/C_2$ и

$$\frac{d\alpha}{dt} = A'_2(\alpha).\tag{4.19}$$

Пусть в начальный момент мы находимся в условиях (iii), т.е. победил второй вид. В силу уравнения (4.18) и условия $A'_2(\alpha) > 0$ признак α возрастает на многообразии S_2 . Соответственно, увеличивается равновесная численность второго вида. При этом $\delta(\alpha)$ уменьшается, что приводит к переходу из области (iii) в область (ii) и затем в (i). Равновесие S_2 теряет устойчивость в экологической системе, и происходит перескок в равновесие S_1 , которое к этому моменту, наоборот, приобрело устойчивость. Первый вид побеждает второй.

Теперь, когда остается лишь первый вид, следует рассмотреть эволюцию α в силу уравнения (4.18). Из условия $\delta(\alpha) < 0$ имеем $A'_2(\alpha)/B'_2(\alpha) < A_2(\alpha)/B_2(\alpha) = \delta(\alpha)$. Отсюда следует, что в областях (i) и (ii) правая часть уравнения (4.17) отрицательна, т.е. α убывает, а $\delta(\alpha)$, соответственно, возрастает. Переход из области (i) в область (ii) и затем в область (iii) оказывается, таким образом, неизбежным. Равновесие S_1 теряет устойчивость, и происходит перескок в равновесие S_2 . Второй вид побеждает первый.

В результате получаем замкнутую невозмущенную орбиту, состоящую из двух участков медленного движения, соответствующих эволюции одного вида в отсутствие второго, и из двух перескоков, когда происходит полное вытеснение одного вида другим. При воз-

мушении эта орбита порождает релаксационный предельный цикл (см. ниже). При движении по этому циклу также происходит попеременное вытеснение одного вида другим, но уже не полное, а тем большее, чем медленнее генетика.

При описании механизма генерации релаксационных колебаний мы допустили одну существенную неточность. Мы предполагали, что в результате потери устойчивости положения равновесия быстрой подсистемы в возмущенной системе сразу же происходит срыв с медленного многообразия. Это было бы справедливо, если бы соответствующая бифуркация в быстрой подсистеме в точках $\alpha_{\min 0}$ и $\alpha_{\max 0}$ была бы бифуркацией стандартного седло-узла. Здесь, однако, мы имеем дело с системой специального вида, описанной в п.3.8, для которой характерно явление затягивания потери устойчивости. Действительно, в системе (4.17) медленные многообразия $x_1 = 0$ и $x_2 = 0$ являются инвариантными многообразиями быстрой подсистемы, и вместо слияния и аннигиляции двух равновесий мы имеем транскритическую бифуркацию.

Пусть, например, возмущенная система отслеживает положение равновесия S_2 быстрой подсистемы, и α возрастает. При пересечении границы $\alpha = \alpha_{\max 0}$ равновесие S_2 теряет устойчивость, однако поскольку к этому моменту x_1 достигает экспоненциально малых значений, требуется некоторое конечное (в генетической шкале)

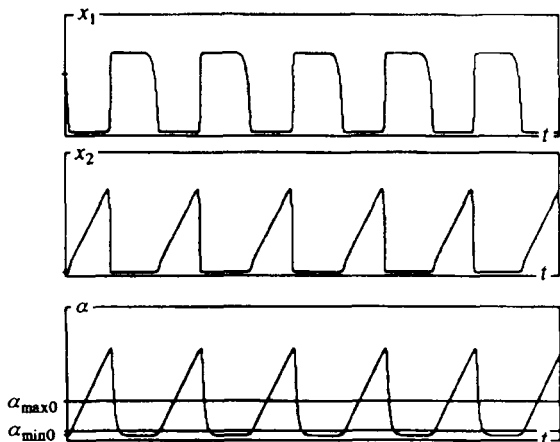


Рис. 6. Динамика двух конкурирующих видов, один из которых обладает изменяемым признаком, носит релаксационный характер. Заметим, что виды попеременно и почти полностью вытесняют друг друга, и этот процесс повторяется периодически. Расчет проведен для системы (4.17), (4.21) при $\epsilon = 0,01$. Выход за пределы горизонтальной полосы на нижнем графике указывает на затягивание потери устойчивости в точках транскритической бифуркации. Диапазон изменения переменных на графике: $x_1 [-0,1, 3]$, $x_2 [-0,5, 15]$, $\alpha [0, 4]$, $t [0, 1500]$

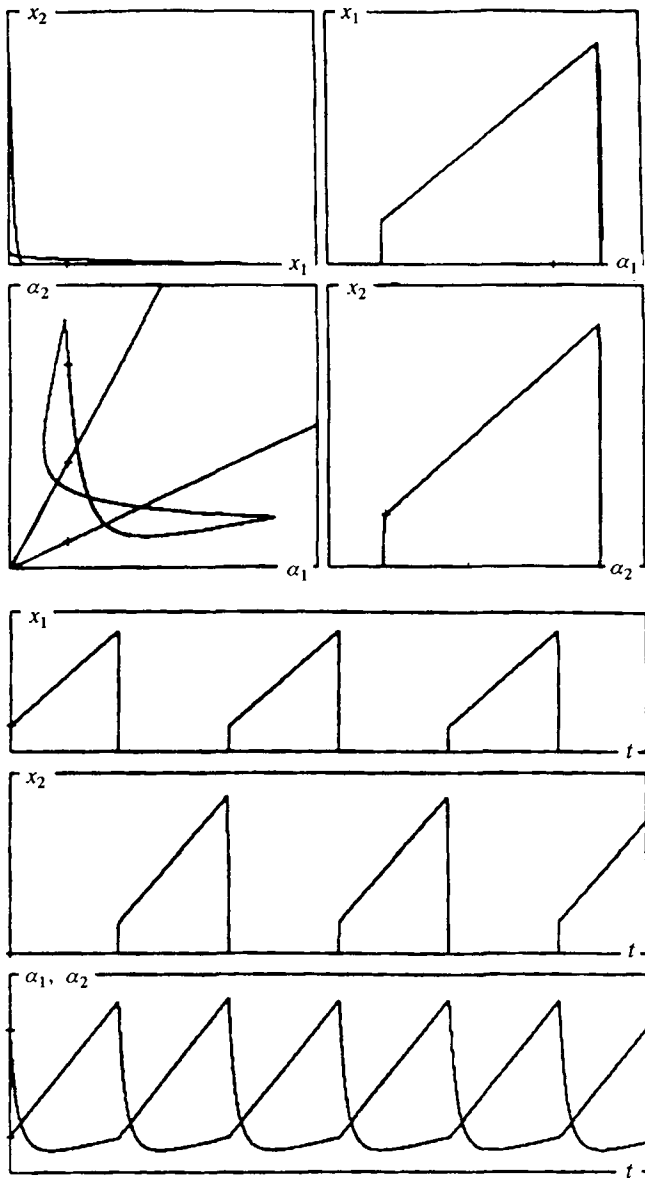


Рис. 7. Расчет релаксационных колебаний в системе (4.22), (4.23), описывающей динамику двух конкурирующих видов, каждый из которых характеризуется изменяемым признаком. Выход за пределы сектора в проекции на плоскость признаков α_1, α_2 означает затягивание потери устойчивости – аналогично выходу за пределы полосы на рис. 6. Диапазон изменения переменных на графике: $x_1, x_2 \in [0, 40]$, $\alpha_1, \alpha_2 \in [0, 10]$, $t \in [0, 2000]$, при $\varepsilon = 0,01$

время, чтобы уравновесить прошлое притяжение к равновесию S_2 вновь возникшим отталкиванием от него, и только после этого происходит срыв с S_2 . Естественно, что за указанное конечное время признак α успевает измениться на конечную величину, вызывая соответствующее изменение в положении равновесия. Аналогичная ситуация имеет место и со срывом с равновесия S_1 , когда α убывает. Отсюда следует, что признак α будет колебаться не в интервале $[\alpha_{\min 0}, \alpha_{\max 0}]$, а в некотором более широком интервале $[\alpha_{\min}, \alpha_{\max}] \supset [\alpha_{\min 0}, \alpha_{\max 0}]$. Найдем координаты точек срыва α_{\min} и α_{\max} .

Используя формулы (3.6–3.8), построим функции входа–выхода $\alpha_{out}^1 = \theta_1(\alpha_{in}^1)$ и $\alpha_{out}^2 = \theta_2(\alpha_{in}^2)$ для положений равновесия S_1 и S_2 , соответственно. Функцию $\theta_1(\alpha_{in}^1)$ найдем из уравнения $\Phi_1(\theta_1, \alpha_{in}^1) = 0$, где $\Phi_1(\theta_1, \alpha_{in}^1)$ вычисляется по формуле (3.8) с $\lambda(\alpha) = A_2(\alpha) - A_1 B_2(\alpha) / B_1$ и $G = A'_2(\alpha) - A_1 B'_2(\alpha) / B_1$. Аналогично, функцию $\theta_2(\alpha_{in}^2)$ найдем из уравнения $\Phi_2(\theta_2, \alpha_{in}^2) = 0$, где $\Phi_2(\theta_2, \alpha_{in}^2)$ вычисляется по формуле (3.8) с $A\lambda(\alpha) = A_1(\alpha) - A_2 C_1(\alpha) / C_2$ и $G = A'_2(\alpha)$.

Чтобы движение в вырожденной системе было периодическим, необходимо, чтобы точка срыва с равновесия S_1 совпадала с точкой падения на равновесие S_2 , $\alpha_{in}^2 = \alpha_{out}^1 \equiv \alpha_{\min}$, и, наоборот, точка срыва с равновесия S_2 совпадала с точкой падения на равновесие S_1 , $\alpha_{in}^1 = \alpha_{out}^2 \equiv \alpha_{\max}$. В итоге получаем два равенства

$$\Phi_1(\alpha_{\min}, \alpha_{\max}) = 0, \quad (4.20a)$$

$$\Phi_2(\alpha_{\max}, \alpha_{\min}) = 0, \quad (4.20b)$$

определяющих искомые α_{\min} и α_{\max} .

Замечание. Рассмотрим дискретную динамическую систему $(\alpha_{in}^1)_{k+1} = \Omega((\alpha_{in}^1)_k) \equiv \theta_2(\theta_1((\alpha_{in}^1)_k))$, $k = 0, 1, \dots$, на оси признака α , получаемую последовательным применением функций входа–выхода $\alpha_{out}^1 = \theta_1(\alpha_{in}^1)$ и $\alpha_{out}^2 = \theta_2(\alpha_{in}^2)$, с отождествлением соответствующих точек падения и срыва $\alpha_{in}^2 = \alpha_{out}^1$, $\alpha_{in}^1 = \alpha_{out}^2$. Неподвижные точки этой динамической системы дают корни уравнений (4.20), а устойчивость этих точек определяет устойчивость соответствующих периодических орбит исходной экогенетической системы (4.17). Отметим принципиальную возможность сосуществования нескольких периодических орбит невозмущенной системы, порождающих соответствующие (устойчивые или неустойчивые) релаксационные периодические колебания в возмущенной системе.

Пример 2. Чтобы проиллюстрировать режим релаксационных колебаний, рассмотрим следующие значения коэффициентов в (4.17):

$$A_1 = 1, B_1 = \frac{1}{2}, C_1(\alpha) = \frac{2}{7\alpha^2}, \quad (4.21)$$

$$A_2(\alpha) = 2\alpha, B_2(\alpha) = \frac{7\alpha^2}{2}, C_2 = \frac{1}{2}.$$

Здесь $B_1 C_2 - B_2(\alpha) C_1(\alpha) = 0,25 - 1 < 0$ и функция $\delta(\alpha) = \frac{4}{7\alpha}$ является монотонно убывающей, что позволяет применить описанную выше теорию. Вычислим интегралы (3.8) для равновесий S_1 и S_2 , соответственно, и после подстановки в (4.19) получим систему:

$$49\alpha^2 - 14\alpha - 2 \ln(1 - 7\alpha) \Big|_{\alpha_{\max}}^{\alpha_{\min}} = 0,$$

$$7\alpha - 8 \ln \alpha \Big|_{\alpha_{\max}}^{\alpha_{\min}} = 0.$$

Эта система имеет единственное решение $\alpha_{\min} = 0,14\dots$, $\alpha_{\max} = 3,68\dots$, которому отвечает устойчивая периодическая орбита. Заметим, что точки потери устойчивости равновесиями S_2 , S_1 в быстрой подсистеме имеют, соответственно, α -координаты $\alpha_{\min 0} = 2/7 = 0,28\dots$, $\alpha_{\max 0} = 8/7 = 1,14\dots$. Эффект затягивания потери устойчивости должен быть, таким образом, хорошо заметен. На рис. 6 показаны экогенетические релаксационные колебания в модели (4.17), (4.21), вычисленные при $\varepsilon = 0,01$.

Замечание. То обстоятельство, что численность каждой из конкурирующих популяций уменьшается почти до нуля, и при этом популяция не вымирает полностью, а, наоборот, восстанавливает свою численность, есть следствие выбранной модели. Оно нуждается в некотором пояснении, поскольку в природных ситуациях возможно вымирание в силу каких-то случайных факторов. Если предположить открытость экосистемы, так что виды x_1 , x_2 могут мигрировать в нее извне со скоростями η_1 , η_2 , где η_1 , η_2 – малые положительные константы, то релаксационные колебания в экосистеме сохранятся, но их свойства станут уже более реалистичны.

4.6. Две популяции – два признака: конкуренция двух видов. Выше мы рассмотрели конкурентную модель в предположении, что только один из рассматриваемых видов обладает способностью к адаптации, выражающейся в изменении соответствующего генетического признака. Рассмотрим более симметричную ситуацию, предположив, что каждый из конкурирующих видов обладает некоторым генетическим признаком. Запишем экогенетическую модель с двумя признаками в следующем виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 (A_1(\alpha_1) - B_1 x_1 - C_1(\alpha_1, \alpha_2) x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (A_2(\alpha_2) - B_2(\alpha_1, \alpha_2) x_1 - C_2 x_2) \\ \frac{d\alpha_1}{dt} &= \varepsilon(A_1'(\alpha_1) - \frac{\partial C_1(\alpha_1, \alpha_2)}{\partial \alpha_1} x_2) \\ \frac{d\alpha_2}{dt} &= \varepsilon(A_2'(\alpha_2) - \frac{\partial B_2(\alpha_1, \alpha_2)}{\partial \alpha_2} x_1), \end{aligned} \tag{4.22}$$

где

$$\begin{aligned} C_1(\alpha_1, \alpha_2) &= \gamma_1 \tilde{C}_1(\alpha_1) / \tilde{B}_2(\alpha_2), \\ B_2(\alpha_1, \alpha_2) &= \gamma_2 \tilde{B}_2(\alpha_2) / \tilde{C}_1(\alpha_1). \end{aligned}$$

По аналогии с предыдущей моделью мы предположим, что коэффициенты $A_1(\alpha_1)$, $\tilde{C}_1(\alpha_1)$, $A_2(\alpha_2)$ и $\tilde{B}_2(\alpha_2)$ являются возрастающими функциями соответствующих признаков и $B_1 C_2 < \gamma_1 \gamma_2$. Мы также предположим, что $\tilde{C}_1(\alpha)$ растет быстрее, чем $A_1(\alpha)$, и $\tilde{B}_2(\alpha)$ растет быстрее, чем $A_2(\alpha)$, более точно, что функции $\delta_1(\alpha) = A_1(\alpha) / \tilde{C}_1(\alpha)$ и $\delta_2(\alpha) = A_2(\alpha) / \tilde{B}_2(\alpha)$ — убывающие. Обратим внимание, что как и в предыдущей модели, в (4.21) произведение коэффициентов при членах вида $x_1 x_2$, описывающих конкуренцию, предполагается независимым от генетических признаков. Снова имеем три области с различными типами поведения:

- (i) $\delta_1(\alpha_1) / \delta_2(\alpha_2) < C_2 / \gamma_1$ — побеждает первый вид,
- (ii) $C_2 / \gamma_1 < \delta_1(\alpha_1) / \delta_2(\alpha_2) < \gamma_2 / B_1$ — побеждает первый или второй вид,
- (iii) $\gamma_2 / B_1 < \delta_1(\alpha_1) / \delta_2(\alpha_2)$ — побеждает второй вид.

В этих предположениях мы можем показать, что при малом α_1 и большом α_2 в конкуренции побеждает первый вид, после чего α_1 начинает возрастать, а α_2 , наоборот, убывать. В конечном счете равновесие S_1 ($x_1 = A_1 / B_1$, $x_2 = 0$) теряет устойчивость, и система релаксирует к другому равновесию S_2 ($x_1 = 0$, $x_2 = A_2 / C_2$). В этом равновесии, наоборот, α_1 убывает, а α_2 возрастает, что приводит в некоторый момент к потере устойчивости равновесием S_2 с последующей релаксацией к равновесию S_1 . Заметим, что и в том и в другом случае наблюдается затягивание потери устойчивости. Как легко видеть, механизм возникновения релаксационных колебаний здесь практически не отличается от рассмотренного выше случая с

одним признаком. Однако в системе с двумя признаками колебания будут носить более регулярный и правильный характер, как показывает следующий пример.

Пример 3. Пусть числовые и функциональные параметры в модели (4.22) имеют следующие значения:

$$A_1(\alpha_1) = 2\alpha_1, B_1 = \frac{1}{2}, \tilde{C}_1(\alpha_1) = \frac{7}{2}\alpha_1^2, \gamma_1 = 1, \quad (4.23)$$

$$A_2(\alpha_2) = 2\alpha_2, \tilde{B}_2(\alpha_2) = \frac{7}{2}\alpha_2^2, C_2 = \frac{1}{2}, \gamma_2 = 1.$$

Заметим, что при данном выборе виды входят в модель симметричным образом; это сделано для простоты и не нарушает общности полученных результатов. Результаты численных расчетов релаксационных колебаний для $\epsilon = 0,01$, приведенные на рис. 7, показывают, что виды периодически вытесняют друг друга. При этом время “жизни” каждого из видов существенно превосходит время смены одного вида другим.

Замечание. Рассмотренный пример носит, на самом деле, несколько вырожденный характер, поскольку, качественно, динамика не зависит от ϵ . Действительно, от ϵ можно избавиться, отмасштабировав все переменные в $\epsilon^{1/2}$ раз и сделав соответствующую замену времени. Это “вырождение” исчезает, если в (4.22) взять, например, $\tilde{C}_1(\alpha_1) = \frac{7}{2}\alpha_1^3$ и $\tilde{B}_2(\alpha_2) = \frac{7}{2}\alpha_2^3$.

5. Обсуждение результатов

Наш анализ основан на допущении, что генетические изменения гораздо медленнее экологических, т. е. что ϵ мало. Безусловно, это не всегда так, и глубокие генетические изменения могут происходить всего за несколько поколений, как это неоднократно наблюдалось при возникновении устойчивости к пестицидам. Однако такие скорости эволюции требуют очень сильного отбора и наличия в популяции значительной генетической изменчивости. Поэтому медленность генетических изменений является, видимо, скорее правилом нежели исключением. Данные палеонтологии показывают, что обычно признаки меняются медленно [Vermeij, 1994], в то время как численности популяций меняются быстро.

Накопленные на сегодня результаты показывают, что а priori коэволюция нескольких популяций может приводить к самым разнообразным результатам, причем исход может качественно меняться от небольших изменений вида экологических взаимодействий [Abrams, 1990; Matsuda and Abrams, 1994b; Leon, 1990; Levin et al., 1990]. Никакой общей теории здесь пока нет.

Это обстоятельство мотивировало нашу попытку провести возможно более систематический анализ экосистем, состоящих из одной или двух популяций, в которых можно достичь, при использовании принятых нами упрощающих допущений, известной степени полноты. В случае плотно-зависимого отбора в рассматриваемой изолированно единственной популяции оказалось, что при любом числе признаков медленные генетические изменения ведут к увеличению квазиравновесной численности популяции, что означает невозможность колебательных режимов. Для случая одного локуса с двумя аллелями аналогичный результат был получен Пасековым и Сингхом (1991). Таким образом, только сильный плотно-зависимый отбор может приводить к циклическим изменениям численности [Chitty, 1960].

Козволюция двух популяций, как и следовало ожидать, может приводить к гораздо большему богатству возможностей, даже если допустить, что эволюция возможна только в одной популяции, и только по одному признаку. В частности, медленная коэволюция может вызывать глубокие и быстрые, хотя и редкие, изменения численностей конкурирующих популяций. Такого рода повторяющиеся изменения, когда каждый из близких видов доминирует в течение длительного времени, но затем каждый раз быстро и почти полностью вытесняется другим, наблюдались на временах порядка десятков лет (сотен поколений) у дафний [Mills and Forney, 1988] и на временах порядка тысяч лет (миллионов поколений, численности оценивались по концентрации особей в донных отложениях) у диатомей [Kilham et al., 1986]. Хотя такие наблюдения обычно объясняют изменениями внешних условий (климата), наши результаты показывают, что они могут быть результатом процессов внутри экосистемы.

Длительные периоды относительной стабильности, перемежаемые краткими периодами резких изменений, могут быть весьма распространенным способом существования экосистем [Gould and Eldredge, 1993]. Возможность того, что это явление вызвано медленной коэволюцией некоторых из входящих в экосистему видов, заслуживает серьезного внимания. Несомненно, медленная коэволюция в экосистемах с большим числом популяций, по сравнению с рассмотренными здесь, и по большему числу признаков может приводить к еще более сложным явлениям.

Мы видели также, что уже в случае двух популяций и одного признака коэволюция, если она не слишком медленная, может приводить к качественно новому явлению – квазистохастическим колебаниям, невозможным в этой ситуации ни в чисто генетической, ни в чисто экологической системах. Таким образом, асимптотическая теория может быть лишь первым шагом к пониманию процессов, возможных в природе. Можно допустить, что улучшение способности входящих в экосистему популяций реагировать на отбор приводит (всегда или “обычно”) к стабилизации экосистемы

за счет демпфирования изменений численностей. Однако мы не видим пока подходов к изучению этой гипотезы.

Авторы выражают благодарность Дж.Гугенхеймеру, С.Левину, А.И.Нейштадту и в особенности Э.Э.Шнюлю за интересные обсуждения и конструктивные замечания. Работа А.И.Хибника поддержана грантом Министерства энергетики [Department of Energy] США.

Для численного анализа моделей в работе использовались программы TraX [Levitin, 1989; Khibnik, 1990] и LOCBIF [Khibnik et al., 1993a, 1993b].

ЛИТЕРАТУРА

Алымкулов К. О задаче сингулярного возмущения с предельным циклом в подсистеме с быстрым временем//Мат. заметки, 1989. Т. 46, вып. 5. С. 89–91.

Аносов Д.В. О предельных циклах систем дифференциальных уравнений с малым параметром при старших производных//Матем. сборник, 1960. Т. 50. С. 299–334.

Арнольд В.И., Афраймович В.С., Ильяшенко Ю.С., Шильников Л.П. Теория бифуркаций//Динамические системы 5. (Современные проблемы математики. Фундаментальные направления). М.: ВИНТИ, 1986.

Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985.

Базыкин А.Д., Хибник А.И. Мягкое и жесткое возбуждение колебаний в системе хищник–жертва//Математические модели клеточных популяций. Горький, ГГУ, 1981. С. 55–69.

Звонкин А.К., Шубин М.А. Нестандартный анализ и сингулярные возмущения обыкновенных дифференциальных уравнений//Успехи мат. наук, 1984. Т. 39. Вып. 3. С. 77–127.

Колесов А.Ю. Специфические релаксационные циклы сингулярно-возмущенных систем типа Лотки–Вольтерра//Изв. АН СССР, Сер. матем. 1991. Т. 55. С. 515–536.

Мищенко Е.Ф., Колесов Ю.С., Колесов А.Ю., Розов Н.Х. Периодические движения и бифуркационные процессы в сингулярно-возмущенных системах. М.: Физматлит. 1995.

Мищенко Е.Ф., Розов Н.Х. Дифференциальные уравнения с малым параметром и релаксационные колебания. М.: Наука. 1975.

Понтрягин Л.С., Родыгин Л.В. Приближенное решение одной системы обыкновенных дифференциальных уравнений с малым параметром при производных//Докл. АН СССР. 1960а. Т. 131. С. 255–258.

Понтрягин Л.С., Родыгин Л.В. Периодическое решение одной системы обыкновенных дифференциальных уравнений с малым параметром при производных//Докл. АН СССР. 1960б. Т. 132. С. 537–540.

Abrams P.A. Adaptive responses of predators to prey and prey to predators: the failure of the arms-race analogy//Evolution. 1986. V. 40. P. 1229–1247.

Abrams P.A. The importance of intraspecific frequency-dependent selection in modelling competitive coevolution//Evolutionary Ecology. 1989. V. 3. P. 215–220.

Abrams P.A. The evolution of anti-predator traits in prey in response to evolutionary change in predators//Oikos. 1990. V. 59. P. 147–156.

Auslander D., Guckenheimer J. and Oster G. Random evolutionarily stable strategies//Theor. Pop. Biol. 1978. V. 13. P. 276–293.

- Bazykin A.D., Khibnik A.I. and Aponina E.A.* A model of evolutionary appearance of dissipative structure in ecosystem//*J.Math. Biol.* 1983. V. 18. P. 13–23.
- Van Baalen M. and Sabelis M.W.* Coevolution of patch selection strategies of predator and prey and the consequences for ecological stability//*American Naturalist.* 1993. V. 142. P. 646–670.
- Brown J.S. and Vincent T.L.* Organisation of predator-prey communities as an evolutionary game//*Evolution.* 1992. V. 46. P. 1269–1283.
- Case T.J. and Taper M.L.* On the coexistence and coevolution of asexual and sexual competitors//*Evolution.* 1986. V. 40. P. 366–387.
- Chitty D.* Population processes in the vole and their relevance to general theory//*Canadian J. of Zoology.* 1960. V. 38. P. 99–113.
- Desharnais R.A.* Natural selection, fitness entropy, and the dynamics of coevolution//*Theor. Pop. Biol.* 1986. V. 30. P. 309–340.
- Falconer D.C.* Introduction to quantitative genetics. Wiley, New York. 1989.
- Fenichel N.* Geometric singular perturbation theory for ordinary differential equations//*J. Diff. Eqs.* 1979. V. 31. P. 53–98.
- Frank S.A.* Ecological and genetic models of host-pathogen coevolution//*Heredity.* 1991. V. 67. P. 73–83.
- Frank S.A.* Models of plant-pathogen coevolution//*Trends in Genetics.* 1992. V. 8. P. 213–219.
- Frank S.A.* Evolution of host-parasite diversity//*Evolution.* 1993. V. 47. P. 1721–1732.
- Frank S.A.* Coevolutionary genetics of hosts and parasites with quantitative inheritance//*Evolutionary Ecology.* 1994. V. 8. P. 74–94.
- Ginzburg L.R.* Theory of Natural Selection and the Population Growth. Benjamin-Cummings, Menlo Park. 1983.
- Gould S.L. and Eldredge N.* Punctuated equilibrium comes to age//*Nature.* 1993. V. 366. P. 223–227.
- Grasman J.* Asymptotic methods for relaxation oscillations and applications. (Appl. Math. Sciences 63) New York: Springer. 1987.
- Houle D.* Comparing evolvability and variability of quantitative traits//*Genetics.* 1992. V. 130. P. 195–204.
- Iwasa Y., Pomiankowsky A. and Nee S.M.* The evolution of costly mate preferences II. The “handicap” principle//*Evolution.* 1991. V. 45. P. 1431–1442.
- Iwasa Y. and Pomiankowsky A.* The evolution of mate preferences for multiple sexual ornaments//*Evolution.* 1994. V. 48. P. 853–867.
- de Jong G.* The fitness of fitness concepts and the description of natural selection. *The Quarterly Review of Biology.* 1994. V. 69. P. 3–29.
- Khibnik A.I.* Using TraX: A Tutorial to Accompany TraX, A Program for Simulation and Analysis of Dynamical Systems (version 1.1). Exeter Software, NY, 1990.
- Khibnik A.I., Kuznetsov Yu.A., Levitin V.V. and Nikolaev E.V.* LOCBIF: Interactive local bifurcation Analyser (version 2). Computer Algebra Netherlands Expertise Centre, Amsterdam, 1993a.
- Khibnik A.I., Kuznetsov Yu.A., Levitin V.V. and Nikolaev E.V.* Continuation techniques and interactive software for bifurcation analysis of ODEs and iterated maps//*Physica D.* 1993b. V. 62. P. 360–371.
- Kilham P., Kilham S.S. and Hecky R.E.* Hypothesized resource relationships among African planktonic diatoms//*Limnology and Oceanography.* 1986. V. 31. P. 1169–1181.
- Kondrashov A.S.* Modifiers of reproduction under the mutation-selection balance: general approach and the evolution of mutability//*Genetical Research,* 1995. In press.
- van der Laan J.D. and Hogeweg P.* Predator-prey coevolution: interactions across different timescales//*Proc. Roy. Soc. London ser. B.* 1995. V. 259. P. 35–42.

Leon A. Coevolution: new thermodynamic theorems//*J. Theor. Biol.* 1990. V. 147. P. 205–212.

Leonard K.J. Stability of equilibria in a gene-for-gene coevolution model of host-parasite interactions//*Phytopathology*, 1994. V. 84. P. 70–77.

Levin S.A. Some approaches to the modelling of coevolutionary interactions. In: Nitecki M.H. (ed.) *Coevolution*. Univ. of Chicago Press. 1983. P. 21–65.

Levin S.A. and Udovic J.D. A mathematical model of evolving populations//*American Naturalist*, 1977. V. 111. P. 657–675.

Levin S.A., Segel L.A. and Adler F.R. Diffuse coevolution in plant-herbivore communities//*Theor. Pop. Biol.* 1990. V. 37. P. 171–191.

Levitin V.V. *TraX: Simulation and Analysis of Dynamical Systems* (version 1.1). Exeter Software, NY. 1989.

Marrow P., Queen R. and Cannings C. The coevolution of predator-prey interactions: ESS and Red Queen dynamics. *Proc. Royal Soc. London B.* 1992. V. 250. P. 133–141.

Marrow P. and Cannings C. Evolutionary instability in predator-prey systems//*J. Theor. Biol.* 1993. V. 160. P. 135–150.

Matsuda H. and Abrams P.A. Timid consumers: self-extinction due to adaptive change in foraging and anti-predator effort//*Theor. Pop. Biol.* 1994a. V. 45. P. 76–91.

Matsuda H. and Abrams P. Plant-herbivore interactions and theory of coevolution//*Plant Species Biology*. 1994b. V. 9. P. 155–161.

May R.M. and Anderson R.M. Epidemiology and genetics in the coevolution of parasites and hosts//*Proc. Royal Soc. Lond. B.* 1983. V. 219. P. 281–313.

Mills E.L. and Forney J.L. Trophic dynamics and development of freshwater pelagic food webs//*Complex Interaction in Lake Communities* (S.R.Carpenter, ed.). Springer, New York. 1988. P. 11–30.

Nagylaki T. Evolution of multilocus systems under weak selection//*Genetics*. 1993. V. 134. P. 627–647.

Neishtadt A., Simo C. and Treschev V. Stability loss delay for a periodic trajectory in a system with a slowly varying parameter. (In preparation). 1995.

Pease C.M. On the evolutionary reversal of competitive dominance//*Evolution*. 1984. V. 38. P. 1099–1115.

Rand D.A., Wilson H.B. and McGlade J.M. Dynamics and evolution: evolutionarily stable attractors, invasion exponents and phenotype dynamics//*Phil. Trans. Royal Soc. London B.* 1994. V. 343. P. 261–283.

Rinaldi S., Muratory S. Slow-fast limit cycles in predator-prey models//*Ecological Modelling*. 1992. V. 61. P. 287–308.

Rinaldi S., Muratory S. Limit cycles in slow-fast forest-pest models//*Theor. Pop. Biol.* 1992. V. 41. P. 26–43.

Rosenzweig M.L., Brown J.S. and Vincent T.L. Red Queen and ESS: the coevolution of evolutionary rates//*Evolutionary Ecology*. 1987. V. 1. P. 59–94.

Roughgarden J. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. Macmillan, New York. 1979.

Roughgarden J.D., Heckel D. and Fuentes E.R. Coevolutionary theory and the biogeography and community structure of *Anolis*. In: Huey R.B., Pianka E.R. and Schoener T.W. (eds.). *Lizard Ecology*. Harvard Univ. Press, Cambridge. 1983. P. 371–410.

Rummel J.D. and Roughgarden J. A theory of faunal build-up for competition communities//*Evolution*. 1985. V. 39. P. 1009–1033.

Saloniemi I. A coevolutionary predator-prey model with quantitative characters. *American Naturalist*. 1993. V. 141. P. 880–896.

Seger J. Dynamics of some simple host-parasite models with more than two genotypes in each species. *Phil. Trans. Royal Soc. Lond. B.* 1988. V. 319. P. 554–555.

Seger J. Evolution of exploiter-victim relationships//Crawley M.J. (ed.). *Natural Ene-*

mies: the Population Biology of Predators, Parasites and Diseases. Blackwell Scientific, Oxford. 1992. P. 3-25.

Selgrade J.F. and Namkoong G. Dynamical behavior of differential equation models of frequency and density dependent populations//*J.Math. Biol.* 1984. V. 19. P. 133-146.

Selgrade J.F. and Namkoong G. Stable periodic solutions for two species, density dependent coevolution//*J.Math. Biol.* 1985. V. 22. P. 69-80.

Selgrade J.F. and Namkoong G. Mathematical analysis of density-dependent coevolution with interspecific competition//*Mathematical Biosciences.* 1986a. V. 82. P. 201-220.

Selgrade J.F. and Namkoong G. Examples of the effect of genetic variation on competing species//*J.Math. Biol.* 1986b. V. 24. P. 193-206.

Slatkin M. Ecological character displacement//*Ecology.* 1980. V. 61. P. 163-177.

Slatkin M. and Maynard Smith J. Models of coevolution//*Quarterly Review of Biology.* 1979. V. 54. P. 233-263.

Stenseth N.C. and Maynard Smith J. Coevolution in ecosystems: Red Queen evolution or stasis?//*Evolution.* 1982. V. 38. P. 870-880.

Taper M.L. and Case T.J. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement//*Ecology.* 1985. V. 66. P. 355-371.

Taper M.L. and Case T.J. Models of character displacement and the theoretical robustness of taxon cycles//*Evolution.* 1992. V. 46. P. 317-333.

Thompson J.N. and Burdon J.J. Gene-for-gene coevolution between plants and parasites//*Nature.* 1992. V. 360. P. 121-125.

Vasco D.A., Nazarea A.D. and Richardson R.H. Dynamics and stability in coevolutionary ecological systems I. Community stability and coevolutionarily stable states//*Theor. Pop. Biol.* 1987. V. 31. P. 273-305.

Vermeij G.J. The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution//*Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1994. V. 25. P. 219-236.

Watts C.H. and May R.M. The influence of concurrent partnerships on the dynamics of HIV/AIDS//*Mathematical Biosciences.* 1992. V. 108. P. 89-104.

Yi T. and Songling Z. Resource-dependent selection//*J.Theor. Biol.* 1992. V. 159. P. 387-395.

ИЗУЧЕНИЕ РЕЖИМОВ СИНХРОНИЗАЦИИ В НЕЙРОННЫХ СЕТЯХ ФАЗОВЫХ ОСЦИЛЛЯТОРОВ С ЦЕНТРАЛЬНЫМ ЭЛЕМЕНТОМ

Я.Б.Казанович, Р.М.Борисюк

Институт математических проблем биологии РАН
142292, Пушкино, Московская обл.
e-mail: kazanov@impb.serpukhov.su, borisyuk@impb.serpukhov.su

Рассматривается модель нейронной сети, состоящая из центрального осциллятора и периферических осцилляторов, взаимодействующих с центральным по схеме фазовой автоподстройки частоты. Исследуется динамическое поведение сети в зависимости от величины параметров связей и соотношения собственных частот осцилляторов. Найдены границы областей параметров, при которых имеет место полная синхронизация всей сети или частичная синхронизация, когда центральный осциллятор синхронизируется с одной из групп периферических осцилляторов с близкими собственными частотами. В случае сети из двух периферических осцилляторов описаны бифуркации, возникающие при изменении режимов синхронизации. Обсуждается роль полученных результатов для моделирования внимания.

1. Введение

Большая часть статей сборника посвящена популяционным (экологическим) моделям. В данной работе изучается динамика нейронной сети и моделируется функция внимания. Существуют глубокие связи между популяционными и нейросетевыми моделями. Отметим два обстоятельства, которые показывают близость этих подходов. Во-первых, в основе разработки как популяционных, так и нейросетевых моделей лежит принцип кооперации и конкуренции, во-вторых, многие задачи связаны с качественным исследованием динамического поведения моделей, и здесь основным инструментом является теория бифуркаций. По-видимому, Александр Дмитриевич Базыкин понимал общность тех и других моделей; занимаясь, в основном, популяционными моделями, он всегда проявлял живой интерес и внимание к моделям нейронных сетей.

В работе исследуются различные типы синхронизации, которые могут возникать в осцилляторных нейронных сетях в зависимости от величины параметров. Биологическими предпосылками такого исследования служат многочисленные данные об осцилляторной и синхронной электрической активности различных областей мозга при решении некоторых задач обработки информации [Gray, 1994]. Так, были обнаружены высокочастотные колебания в первичной зрительной коре кошек в ответ на стимуляцию движущейся световой полоской [Eckhorn et al., 1988; Gray et al., 1989]. При определенных условиях наблюдалась синхронизация этих колебаний как в близких, так и далеких друг от друга популяциях нейронов. Во многих работах получены косвенные свидетельства появления синхронной активности нейронных структур при решении психологи-

ческих задач [см., например, Pfurtscheller, Klimesch, 1992; Ива-
ницкий, 1993]. Как предположил фон дер Мальсбург [Malsburg,
1981], синхронизация нейронной активности может быть ключевым
механизмом при решении задачи интеграции отдельных признаков
объекта в цельный образ.

При математическом моделировании явлений синхронизации в
мозге широкое распространение получили осцилляторные нейрон-
ные сети [Борисюк и др., 1992]. В частности, удобным аппаратом
в таких исследованиях оказались сети фазовых осцилляторов, в
которых поведение осциллятора описывается одной переменной,
фазой колебания, а взаимодействие между осцилляторами реали-
зуется с помощью фазовой автоподстройки частоты [Kuramoto et
al., 1992; Sompolinsky et al., 1990; Schuster, Wagner, 1990a, б]. Срав-
нительная простота делает их доступными математическому ана-
лизу, направленному на выяснение условий, при которых синхро-
низация имеет место. Важные теоретические результаты в данной
области содержатся в работах [Kuramoto, Nishikawa, 1987; Daido,
1988, 1990; Strogatz, Mirollo, 1988].

Крюков [Крюков, 1991] предложил использовать сеть фазовых
осцилляторов для моделирования внимания. Соответствующая сеть
представляет собой систему из периферических осцилляторов (ПО),
взаимодействующих с центральным осциллятором (ЦО) через пря-
мые и обратные связи. Предполагается, что роль ЦО может играть
септо-гиппокампальная область, а ПО представлены кортикальны-
ми колонками. Внимание интерпретируется как результат синхро-
низации колебаний между септо-гиппокампальной областью и ча-
стью кортекса. Те ПО, которые работают синхронно с ЦО, счита-
ются включенными в фокус внимания. Непосредственное взаимо-
действие между кортикальными колонками не учитывается для
упрощения анализа модели.

Данная работа продолжает исследование синхронизации в сети
с центральным элементом, начатое в работе Казановича и Бори-
сюка (1994). Аналогичная сеть с запаздыванием в связях изучалась
Лузяниной [Luzyanina, 1994]. Идея использования центрального
элемента как глобального источника синхронизации обсуждалась
также в работах [Kammen et al., 1990; Lumer, Huberman, 1991],
в которых рассматривались сети с другой архитектурой связей.

В работе рассматривается нейронная сеть фазовых осцилляторов,
образующих систему с центральным элементом. Предполагается,
что ПО образуют две группы, группу *A* и группу *B*, активность
которых представляет собой результат воздействия на систему вни-
мания двух стимулов. Для каждой группы собственные частоты
выбираются случайно на определенном интервале, причем интер-
валы не пересекаются. Предполагается, что все ПО одной группы
имеют одинаковую величину взаимодействия с ЦО. Таким образом,
система содержит три параметра: величины взаимодействия ПО
первой и второй группы с ЦО и собственная частота ЦО.

Основная задача состоит в изучении динамических режимов и

синхронизации сети при изменении трех параметров. Результаты исследования используются для объяснения в терминах синхронизации колебаний условий, при которых в модели внимания происходит формирование фокуса внимания.

Нас будут интересовать следующие три типа динамического поведения сети:

- режим полной синхронизации, когда все осцилляторы сети работают с одной и той же текущей частотой (этот режим интерпретируется как включение в фокус внимания обоих имеющихся стимулов);

- режим частичной синхронизации, когда ЦО синхронизируется с осцилляторами одной из групп *A* или *B*; так что текущие частоты осцилляторов этой группы и ЦО близки друг другу, в то время как текущие частоты осцилляторов другой группы сильно от них отличаются (этот режим интерпретируется как включение в фокус внимания одного из конкурирующих стимулов);

- режим отсутствия синхронизации, когда текущие частоты ЦО и ПО из обеих групп *A* и *B* достаточно сильно различаются (в этом случае фокус внимания считается не сформированным).

Рассматриваются два предельных случая, когда каждая из групп содержит один ПО и когда каждая группа содержит большое число ПО. В обоих случаях аналитическими и численными методами получены границы областей параметров, при которых имеет место каждый из указанных режимов динамического поведения сети. Второй случай представляется более адекватным биологической реальности, но рассмотрение первого случая также очень важно. Как будет видно из дальнейшего, результаты, получаемые в обоих случаях, оказываются качественно сходными, поэтому первый случай можно рассматривать как аппроксимацию второго, когда группа осцилляторов заменяется одним осциллятором. В то же время, математический анализ первого случая может быть сделан более детальным и строго обоснованным, тогда как во втором случае нам пришлось прибегнуть к некоторым эвристическим соображениям.

В разделе 2 приводится описание сети фазовых осцилляторов с центральным элементом и постановка задачи. Раздел 3 посвящен анализу сети из двух ПО, в нем приведены результаты вычисления бифуркационных границ для различных режимов синхронизации, что позволяет управлять переходами от одного режима к другому. Раздел 4 посвящен анализу сети с большим числом ПО, в нем показано, что границы областей параметров могут быть достаточно точно определены аналитически (за исключением случаев, когда сеть близка к полной синхронизации). Анализ динамического поведения сети позволяет также установить, при каких значениях параметров взаимодействия установление финального режима работы сети может зависеть от выбора начальных фаз. В разделе 5 полученные результаты обсуждаются с точки зрения их роли для моделирования внимания и дается интерпретация ряду известных

психологических экспериментов по вниманию. В частности, рассматривается процесс формирования фокуса внимания и возможность спонтанного переключения внимания, формулируются новые гипотезы о деталях функционирования “внимательной” системы.

2. Описание модели и постановка задачи

Для описания динамики нейронной сети используются общепринятые уравнения взаимодействующих фазовых осцилляторов (обоснование такого подхода см., например, в работах [Schuster, Wagner, 1990a; Крюков, 1991; Kuramoto et al., 1992]). Динамика фазового осциллятора описывается одной переменной θ – фазой движения изображающей точки по окружности. При отсутствии взаимодействий между осцилляторами предполагается, что частота движения отдельного осциллятора, называемая собственной частотой этого осциллятора, является постоянной величиной ($\frac{d\theta}{dt} = \omega$). Заметим, что обычно взаимодействие двух фазовых осцилляторов описывается нечетной функцией (чаще всего синусом) разности фаз двух взаимодействующих осцилляторов, а различные воздействия суммируются друг с другом [см. Kuramoto et al., 1992; Strogatz, 1994] и уравнения (1) ниже).

В рассматриваемой сети взаимодействие между осцилляторами

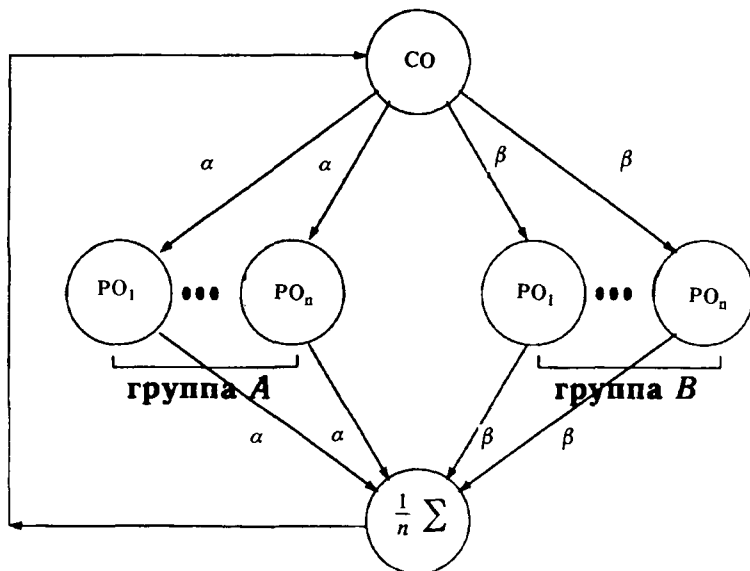


Рис. 1. Схема взаимодействия осцилляторов в сети

осуществляется по схеме с "центральным элементом": один осциллятор, называемый центральным (ЦО), действует на все остальные осцилляторы, называемые периферическими (ПО), а каждый ПО действует на ЦО. Непосредственное взаимодействие между ПО отсутствует. Предполагается, что все ПО разделены на две группы, отличающиеся силой взаимодействия с ЦО. Схема взаимодействия показана на рис. 1.

К группе *A* относятся ПО, у которых собственные частоты ω_A^i равномерно и независимо распределены на интервале $(\omega_A - l, \omega_A + l)$. К группе *B* относятся ПО, у которых собственные частоты ω_B^j равномерно и независимо распределены на интервале $(\omega_B - l, \omega_B + l)$. Предполагается, что $\omega_B > \omega_A$ и $\omega_B - \omega_A > 2l$, что означает отсутствие перекрытия интервалов. Пусть $\theta_A^1(t), \theta_A^2(t), \dots, \theta_A^n(t)$ – фазы ПО группы *A*; $\theta_B^1(t), \theta_B^2(t), \dots, \theta_B^n(t)$ – фазы ПО группы *B*; $\theta_0(t)$ – фаза ЦО и ω_0 – собственная частота ЦО. Тогда динамика сети фазовых осцилляторов с центральным элементом описывается уравнениями

$$\frac{d\theta_0}{dt} = \omega_0 + \frac{\alpha}{n} \sum_{i=1}^n \sin(\theta_A^i - \theta_0) + \frac{\beta}{n} \sum_{j=1}^n \sin(\theta_B^j - \theta_0), \quad (1a)$$

$$\frac{d\theta_A^i}{dt} = \omega_A^i + \alpha \sin(\theta_0 - \theta_A^i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (1b)$$

$$\frac{d\theta_B^j}{dt} = \omega_B^j + \beta \sin(\theta_0 - \theta_B^j), \quad j = 1, \dots, n, \quad (1в)$$

где α и β – параметры, определяющие величину взаимодействия ЦО с осцилляторами группы *A* и группы *B*, соответственно. Все собственные частоты ПО выбраны в соответствии с их распределениями и зафиксированы. Величины в правой части (1) по определению являются текущими частотами осцилляторов.

Замечание 1. В уравнении (1a) величина воздействия на ЦО нормирована на n – количество осцилляторов в каждой из групп. Такая нормировка обычно используется, когда количество фазовых осцилляторов в системе стремится к бесконечности. Таким образом, в рассматриваемом далее случае сети с большим числом осцилляторов количество осцилляторов в группе (и, следовательно, число ПО, воздействующих на ЦО) неограниченно растет, а величина воздействия каждого конкретного ПО на ЦО убывает с ростом n .

Замечание 2. Для описания взаимодействия ЦО с группой ПО используется один и тот же параметр: α для группы *A* и β для группы *B*, который характеризует как прямое воздействие ПО на ЦО, так и обратное воздействие ЦО на каждый из ПО. Это предположение упрощает исследование и графическое представление его результатов. Методы данного исследования пригодны и для

использования в общем случае, когда прямое и обратное взаимодействие описывается двумя различными параметрами.

С помощью замены переменных и времени можно изменить величины параметров ω_A и ω_B , поэтому, без ограничения общности исследования, можно считать эти параметры фиксированными. Выберем параметр l , задающий интервал распределения собственных частот, равным нулю при $n = 1$ и большим нуля при $n > 1$. В последнем случае наше исследование будет ограничено фиксированной величиной l , на порядок меньшей, чем $\omega_B - \omega_A$. Таким образом, мы изучаем динамику системы (1) в зависимости от трех параметров: ω_0 , α и β . Заметим, что для полного исследования системы (1) достаточно рассматривать значения параметра $\omega_0 \geq \frac{\omega_A + \omega_B}{2}$, при других значениях ω_0 результаты переформулируются очевидным образом (группы A и B меняются местами). В рассматриваемых далее компьютерных экспериментах $\omega_A = 0$, $\omega_B = 10$ и $l = 0$ ($n = 1$) или $l = 1$ ($n > 1$).

Будем говорить, что сеть работает в режиме полной синхронизации, если этому режиму соответствует устойчивое решение системы (1), для которого все осцилляторы имеют одинаковую постоянную текущую частоту Ω при всех значениях t :

$$\Omega = \frac{d\theta_0}{dt} = \frac{d\theta_A^i}{dt} = \frac{d\theta_B^j}{dt}, \quad i, j = 1, \dots, n.$$

В случае полной синхронизации разности фаз между ЦО и ПО не меняются со временем. Складывая правые части уравнений системы (1), находим

$$\Omega = \frac{\omega_0 + \langle \omega_A \rangle + \langle \omega_B \rangle}{3}, \quad (2)$$

где $\langle \omega_A \rangle$ и $\langle \omega_B \rangle$ – средние значения собственных частот ПО в группах A и B соответственно,

$$\langle \omega_A \rangle = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \omega_A^i, \quad \langle \omega_B \rangle = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \omega_B^j.$$

Другой режим синхронизации, возможный в нейронной сети, – это режим частичной синхронизации. Будем говорить, что группа осцилляторов A работает синхронно с ЦО, если этому режиму отвечает устойчивое (по крайней мере локально) решение такое, что для некоторой константы C при любом t имеет место

$$|\theta_0(t) - \theta_A^i(t)| < C, \quad i = 1, \dots, n.$$

Данное определение синхронизации осцилляторов одной группы не запрещает, чтобы приведенное неравенство одновременно

выполнялось бы для каких-то осцилляторов из другой группы. В дальнейшем нас будет интересовать также режим, когда синхронно с ЦО работают все осцилляторы одной группы, но в эту синхронизацию не входит ни один осциллятор из другой группы. В связи с этим будем говорить, что с ЦО синхронизована строго группа A , если эта группа синхронизована с ЦО и соответствующее этому режиму решение таково, что для любого осциллятора j группы B и любой константы C_1 существует такой момент t , что имеет место

$$|\theta_0(t) - \theta_B^j(t)| > C_1.$$

Таким образом, из строгой синхронизации группы следует ее синхронизация, но не наоборот. Синхронизация и строгая синхронизация группы B определяются аналогично. Если режим работы сети отличен от полной синхронизации, а ЦО синхронизован с одной из групп A или B , то в этом случае будем говорить, что сеть работает в режиме частичной синхронизации. Всюду в дальнейшем, где речь будет идти о синхронизации ЦО с одной из групп осцилляторов, предполагается, что сеть работает в режиме частичной синхронизации.

Для устойчивых решений, отличных от режимов полной синхронизации и частичной синхронизации, мы говорим о режиме отсутствия синхронизации в нейронной сети.

Основная задача исследования режимов синхронизации состоит в определении областей пространства параметров ω_0 , α , β , для которых могут наблюдаться следующие динамические режимы:

- режим полной синхронизации;
- режим частичной синхронизации;
- режим отсутствия синхронизации.

Как уже отмечалось, сформулированная задача будет изучаться для двух предельных случаев: малое число ПО ($n = 1$) и большое число ПО ($n \rightarrow \infty$).

Введем следующие обозначения для областей на плоскости параметров (β, α) , соответствующих различным типам синхронизации или ее отсутствию (ω_0 предполагается фиксированным):

GS (*General Synchronization*) – область параметров, для которых существует режим полной синхронизации сети;

PS_A, PS_B (*Partial Synchronization*) – области параметров, для которых существует режим синхронизации ЦО со всеми ПО группы A или B , соответственно;

NS (*No-Synchronization*) – область параметров, в которой существует режим отсутствия синхронизации.

Заметим, что из данных определений следует возможность пересечения указанных областей, поскольку различные типы синхронизации или ее отсутствие могут реализовываться в зависимости от начальных условий.

3. Динамика сети с двумя периферическими осцилляторами

Рассмотрим случай сети, содержащей два ПО ($n = 1$), один из которых принадлежит группе A и имеет собственную частоту $\omega_A^1 = \omega_A$, а другой — группе B и имеет собственную частоту $\omega_B^1 = \omega_B$. Частота полной синхронизации для данного случая имеет вид

$$\Omega = \frac{\omega_0 + \omega_A + \omega_B}{3}.$$

Для исследования системы (1) в этом случае удобно перейти к разностям фаз $\varphi_1 = \theta_0 - \theta_A^1$, $\varphi_2 = \theta_0 - \theta_B^1$, которые изменяются в диапазоне $[-\pi, \pi]$. Динамика новых переменных описывается системой двух уравнений на двумерном торе $T: = \{(\varphi_1, \varphi_2) | -\pi \leq \varphi_1 \leq \pi; -\pi \leq \varphi_2 \leq \pi\}$

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi_1}{dt} &= (\omega_0 - \omega_A) - 2\alpha \sin \varphi_1 - \beta \sin \varphi_2, \\ \frac{d\varphi_2}{dt} &= (\omega_0 - \omega_B) - \alpha \sin \varphi_1 - 2\beta \sin \varphi_2. \end{aligned} \quad (3)$$

3.1. Стационарные состояния. Грубые стационарные решения системы (3) определяются из уравнений

$$\sin \varphi_1 = \frac{\Omega - \omega_A}{\alpha}, \quad \sin \varphi_2 = \frac{\Omega - \omega_B}{\beta}. \quad (4)$$

При условии

$$\begin{cases} |\Omega - \omega_A| < \alpha \\ |\Omega - \omega_B| < \beta \end{cases} \quad (5)$$

уравнения (4) имеют четыре решения: $A_1(\xi_1, \xi_2)$, $A_2(\xi_1, \eta_2)$, $A_3(\eta_1, \xi_2)$, $A_4(\eta_1, \eta_2)$, здесь

$$\xi_1 = \arcsin \frac{\Omega - \omega_A}{\alpha}, \quad \xi_2 = \arcsin \frac{\Omega - \omega_B}{\beta}, \quad \eta_1 = \pi - \xi_1, \quad \eta_2 = \pi - \xi_2.$$

Анализ устойчивости стационарных решений показывает, что при всех α, β , удовлетворяющих неравенствам (5), A_1 — устойчивый узел, A_2 и A_3 — седловые точки, A_4 — неустойчивый узел. Соответствующий фазовый портрет системы представлен на рис. 2. Заметим, что устойчивое стационарное решение системы (3) соответствует режиму полной синхронизации сети. Для случая, представленного на рис. 2, система (3) имеет единственное устойчивое состояние, соответствующее устойчивому узлу A_1 , и тем самым уста-

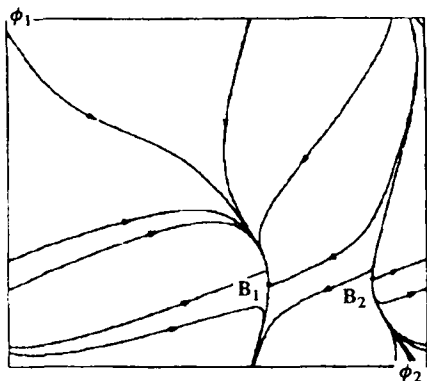
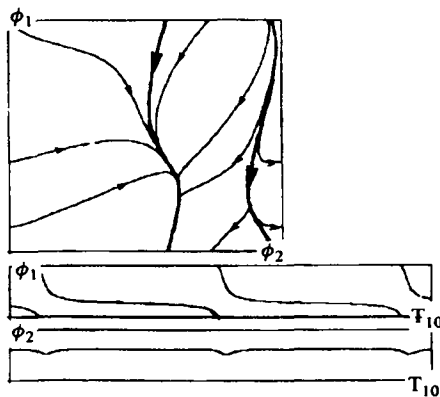
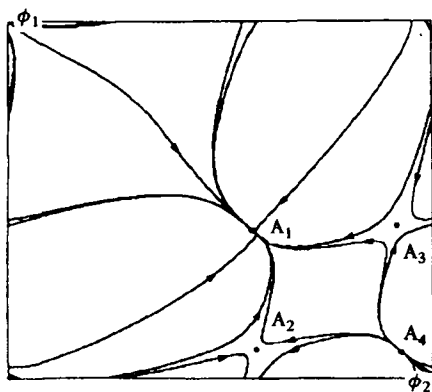


Рис. 2а. Фазовый портрет системы в случае полной синхронизации, $\omega_0 = 5$, $\alpha = \beta = 10$

Рис. 2б. Фазовый портрет системы на границе области полной синхронизации (образование седло-узлов), $\omega_0 = 5$, $\alpha = 7$, $\beta = 5$

Рис. 2в. Фазовый портрет системы в случае частичной синхронизации (устойчивый и неустойчивый предельные циклы с гомотопическим типом $(1, 0)$), $\omega_0 = 5$, $\alpha = 7$, $\beta = 4,8$



новившийся режим в системе соответствует полной синхронизации (при любых начальных условиях). Отметим, что фазовый портрет системы получен вычислениями на компьютере и вывод о единственности устойчивого решения не является строго доказанным.

На рис. 3 для различных значений собственной частоты ЦО показаны области параметров на плоскости (β, α) , которые соответствуют различным динамическим режимам. Область, соответствующая режиму полной синхронизации (GS), определяемая условиями (5), имеет форму угла с границами параллельными осям координат. Отметим, что рис. 3г соответствует особому случаю, когда $\Omega = \omega_B = 10$ ($\omega_0 = 20$). В этом случае вертикальная граница области GS совпадает с осью ординат, так что полная синхронизация достигается здесь при нулевой связи между ЦО и осциллятором B , несмотря на то, что собственные частоты этих осцилляторов различны.

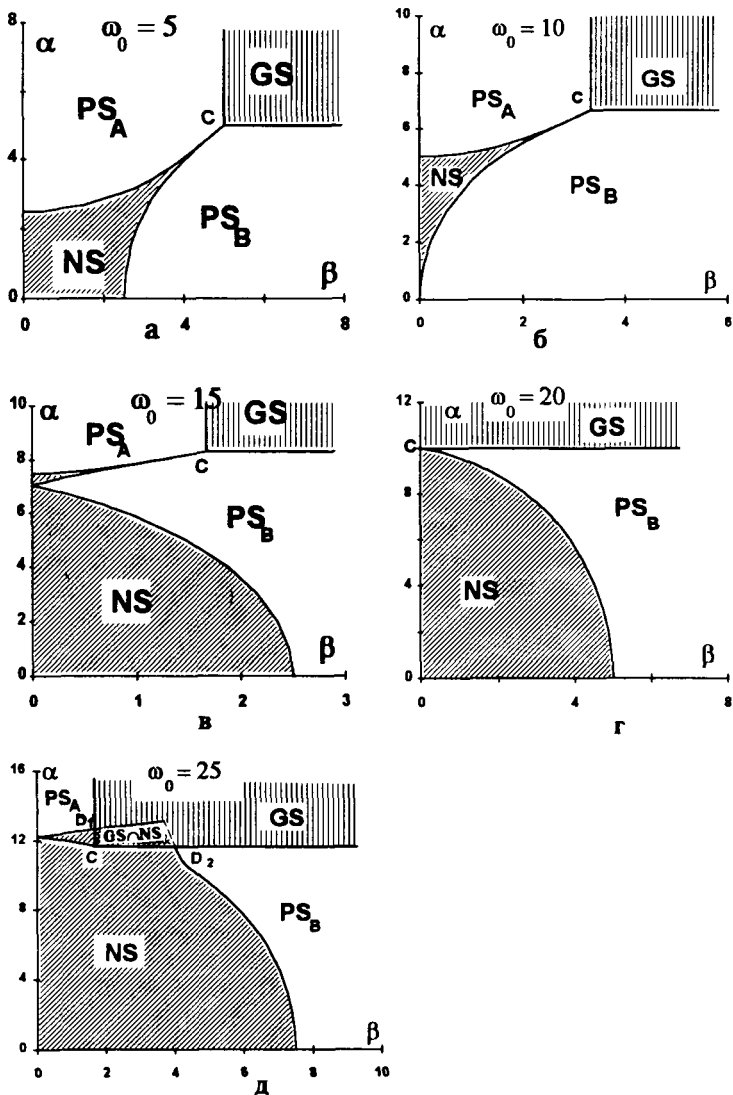


Рис. 3. Бифуркационные диаграммы на плоскости (β, α) для различных значений собственной частоты ЦО в случае двух ПО: GS – область полной синхронизации, PS_A и PS_B – области частичной синхронизации ЦО с одним из ПО, NS – область, где отсутствует как полная, так и частичная синхронизация

При любом фиксированном значении параметра ω_0 существуют такие значения параметров взаимодействия (β, α) , что условия (5) будут выполнены. Бифуркация стационарных решений (3) имеет место при нарушении по крайней мере одного из условий (5). Пусть, например, параметр взаимодействия α принимает критическое значение $\alpha_* = \Omega - \omega_A$, и первое из неравенств (5) обращается в равенство (нарушение второго из условий (5) рассматривается аналогично). Тогда $\xi_1 = \eta_1 = \pi/2$, и в результате слияния A_1 с A_3 и A_2 с A_4 возникает два седло-узла $B_1 = (\pi/2, \xi_2)$ и $B_2 = (\pi/2, \eta_2)$. Фазовый портрет системы в момент бифуркации приведен на рис. 2б. При значениях параметра $\alpha < \alpha_*$ из сепаратрисного контура седло-узла рождается предельный цикл. Таким образом, для значений параметра $\alpha < \alpha_*$ положений равновесия нет и существуют два предельных цикла – устойчивый цикл C_1 и неустойчивый C_2 (рис. 2в).

3.2. Предельные циклы. Предельный цикл системы (3) характеризуется гомотопическим типом – парой чисел (m, k) , где m и k – число оборотов, совершаемых за один период цикла соответственно фазами φ_1 и φ_2 . Очевидно, что в режиме частичной синхронизации ПО синхронизован с ЦО тогда и только тогда, когда динамика системы (3) представляет собой предельный цикл с гомотопическим типом $(0, 1)$ (для осциллятора A) или $(1, 0)$ (для осциллятора B)*.

Рассмотренная в разделе 3.1 бифуркация стационарных решений приводит к появлению предельных циклов типа $(1, 0)$ или $(0, 1)$, т.е. к частичной синхронизации. Режим частичной синхронизации перестает существовать, когда предельные циклы сливаются и исчезают. Тем самым границей области частичной синхронизации на плоскости (β, α) , отделяющей ее от области отсутствия синхронизации, являются линии кратных предельных циклов. Для вычисления этих линий мы использовали программу *LOCBIF* [Khibnik et al., 1993].

На рис. 3 представлены типичные бифуркационные диаграммы на плоскости (β, α) для различных значений ω_0 . Перечислим полученные результаты в терминах режимов синхронизации.

1. При $5 \leq \omega_0 \leq 10$ (рис. 3а,б) плоскость (β, α) разделена на четыре области:

GS – полная синхронизация (один устойчивый стационар, рис. 2а);

PS_A – синхронизация с осциллятором A (один устойчивый предельный цикл гомотопического типа $(0, 1)$, рис. 2в);

PS_B – синхронизация с осциллятором B (один устойчивый предельный цикл гомотопического типа $(1, 0)$);

NS – отсутствие синхронизации (намотка на торе, рис. 4а).

* Напомним, что частичная синхронизация ЦО с осциллятором A означает существование решения, для которого соответствующая разность фаз ограничена при всех t . Очевидно, что предельные циклы с гомотопическим типом $(0, m)$ при $m > 1$ не могут существовать на двумерном торе.

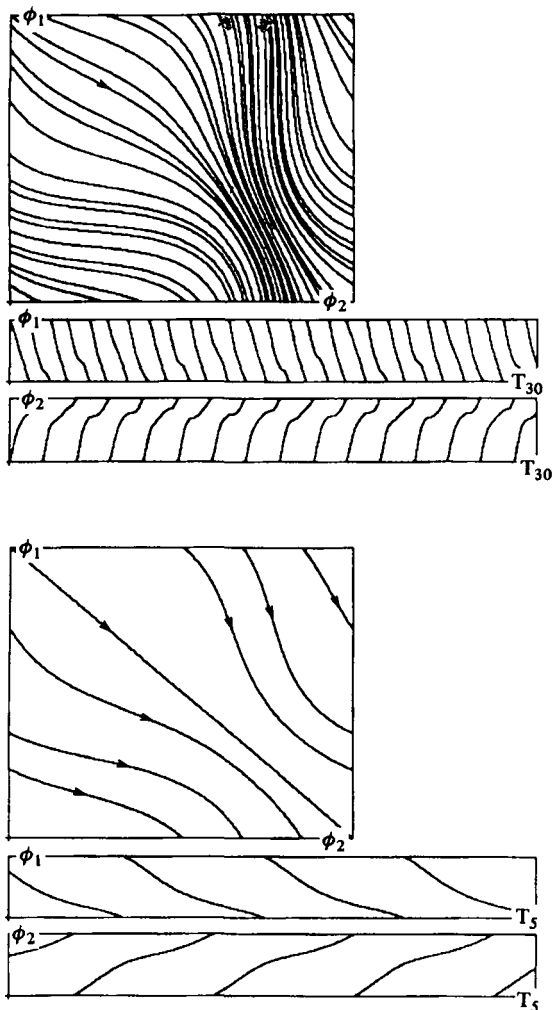


Рис. 4. Примеры фазовых портретов в случае отсутствия синхронизации:
 а) $\omega_0 = 5$, $\alpha = 2$, $\beta = 1$; б) $\omega_0 = 5$, $\alpha = 1$, $\beta = 1$

2. При $10 < \omega_0 < 20$ (рис. 3в) диаграмма устроена аналогично, но в этом случае область отсутствия синхронизации состоит из двух частей.

3. При $\omega_0 = 20$ (рис. 3г) на плоскости имеются три области: GS , PS_B и NS , синхронизация с осциллятором A невозможна.

4. При $\omega_0 > 20$ (рис. 3д) плоскость разбита на 5 областей: кроме упомянутых выше четырех областей появляется область $GS \cap NS$ – область бистабильности: в зависимости от начальных условий в

системе реализуется либо режим полной синхронизации, либо режим отсутствия синхронизации (типичный для этого случая фазовый портрет представлен на рис. 6).

Справедливость приведенных результатов проверялась компьютерными экспериментами. Стартуя из различных начальных состояний, мы не обнаружили других режимов, отличных от перечисленных выше.

Далее мы подробнее остановимся на полученных результатах и обсудим их с точки зрения теории бифуркаций. *Читатель, не заинтересованный в таких деталях, может без ущерба для дальнейшего понимания пропустить весь текст до начала следующего пункта.*

Рассмотрим бифуркационные диаграммы, представленные на рис. 3.

На рис. 3а показана типичная бифуркационная диаграмма для $5 \leq \omega_0 < 10$. В этом случае исчезновение режима частичной синхронизации (переход в область NS) означает появление в фазовом пространстве T квазипериодических колебаний (исключение составляет "симметричный случай $\omega_0 = 5$ и $\alpha = \beta$, когда в области NS фазовый портрет состоит из множества замкнутых траекторий). Примеры фазовых портретов в случае отсутствия синхронизации представлены на рис. 4.

На рис. 3б ($\omega_0 = 10$) представлен единственный случай, когда граница между PS и NS проходит через начало координат.

При $10 < \omega_0 < 20$ (рис. 3в) область NS разделяется на две части с единственной общей точкой между ними. Проследим, как в этом случае меняются режимы синхронизации с изменением α . Пусть, например, $\omega_0 = 15$ и $\beta = 1$. Будем постепенно увеличивать величину α , начиная от нуля. Это приведет к постепенному смещению среднего значения частоты ЦО в сторону меньших значений [Казанович, Борисюк, 1994]. При достаточно малой величине α средняя частота ЦО превосходит $\omega_B = 10$ настолько, что величина β оказывается слишком малой для того, чтобы синхронизовать ЦО с B . С ростом α наступает такой момент, когда средняя частота ЦО оказывается близкой к ω_B , и, таким образом, синхронизация ЦО и B становится возможной. При дальнейшем увеличении α средняя частота ЦО отдаляется от ω_B в сторону меньших значений, и синхронизация ЦО и B снова становится невозможной. При достаточно больших значениях α средняя частота ЦО становится близкой к ω_A и наступает синхронизация осциллятора A .

Очередное преобразование топологии бифуркационной диаграммы происходит при $\omega_0 = 20$ (рис. 3г). В этом случае синхронизация возможна только для осциллятора B . При $\omega_0 < 20$ левая граница GS сдвигается влево с увеличением ω_0 , а при дальнейшем увеличении ω_0 ($\omega_0 > 20$) она сдвигается вправо.

При $\omega_0 > 20$ появляется новая особенность бифуркационной диаграммы (типичную бифуркационную диаграмму для случая $\omega_0 > 20$

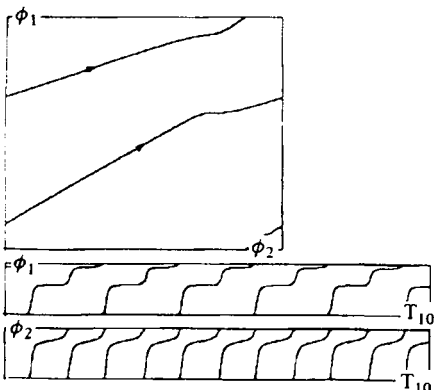
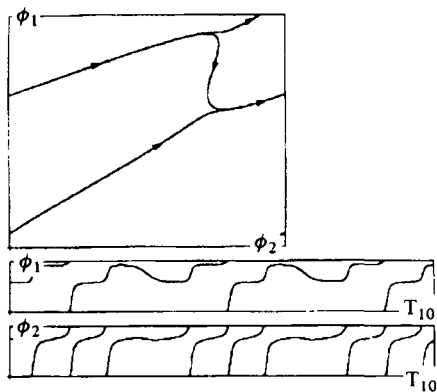
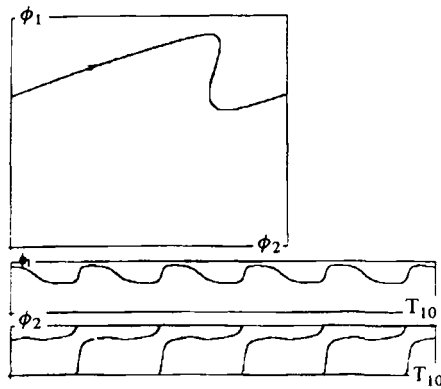


Рис. 5. Примеры предельных циклов вблизи бифуркации петли сепаратрисы седло-узлов: а) $\omega_0 = 5$, $\alpha = 2$, $\beta = 1$; б) $\omega_0 = 25$, $\alpha = 11$, $\beta = 4,14$; в) $\omega_0 = 25$, $\alpha = 11$, $\beta = 4,13$

см. на рис. 3д) – переход от полной синхронизации к отсутствию синхронизации становится возможным не в одной точке (вершине C), а вдоль некоторого отрезка, лежащего вблизи этой вершины на границе между GS и PS . Такими отрезками являются $[C, D_1]$ на вертикальной и $[C, D_2]$ на горизонтальной частях этой границы.

При $\omega_0 < 20$ рассмотренные выше типы бифуркаций дают полное описание изменений фазовых портретов, связанных с изменением типов динамического поведения системы (3). При $\omega_0 > 20$ переходы между областями GS , PS и NS могут сопровождаться другими, более сложными бифуркациями. Рассмотрим, например, окрестность точки D_2 (окрестность точки D_1 устроена аналогично). Справа от точки D_2 пересечение границы области полной синхронизации приводит к рождению пары предельных циклов (устойчивого и неустойчивого) с гомотопическим типом $(1, 0)$, и тем самым возникает режим частичной синхронизации. При пересечении границы слева от D_2 образуется пара предельных циклов с гомотопическим типом $(1, 2)$. Причина состоит в том, что в точке D_2 , лежащей на границе (линия седло-узлов), происходит бифуркация ко-

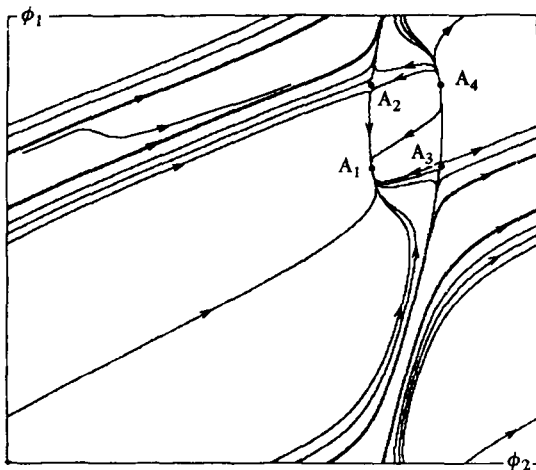


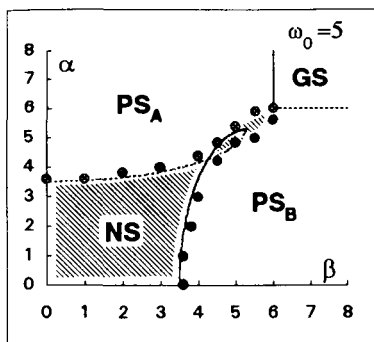
Рис. 6. Фазовый портрет системы в случае сосуществования устойчивого узла (полная синхронизация) и устойчивого предельного цикла с гомотопическим типом $(1, 1)$ (отсутствие синхронизации), $\omega_0 = 25$, $\alpha = 12,7$, $\beta = 2$

размерности 2: сепаратриса, выходящая из седло-узла с устойчивым узловым сектором, приходит в седло-узел с неустойчивым седловым сектором. Нам неизвестна точная диаграмма для этой бифуркации, похожие ситуации бифуркаций на торе рассмотрены в работе [Baesens et al., 1991]. Отметим, что линия кратных предельных циклов с гомотопическим типом $(0, 1)$ оканчивается, по-видимому, в точке D_2 ; в окрестности этой точки наблюдаются циклы с различным гомотопическим типом, примеры таких циклов приведены на рис. 5. Заметим, что в рассматриваемом случае область NS неоднородна. В ней содержатся как точки, соответствующие предельным циклам, индексы вращения которых отличны от $(0, 1)$ и $(1, 0)$, так и точки, соответствующие квазипериодическим колебаниям.

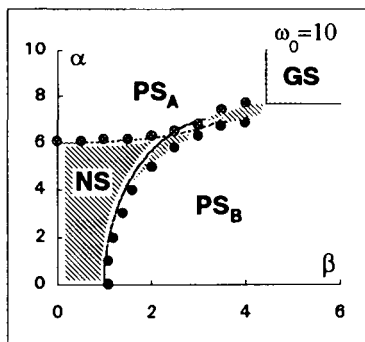
При $\omega_0 > 20$ предельные циклы, гомотопический тип которых отличен от $(0, 1)$ и $(1, 0)$, имеются также в области GS , сосуществуя со стационарными решениями (см. область $GS \cap NS$ на рис. 3д). В этом случае установление режима полной синхронизации или же режима отсутствия синхронизации (как полной, так и частичной) зависит от выбора начальных фаз (см. рис. 6).

4. Динамика сети с большим числом периферических осцилляторов

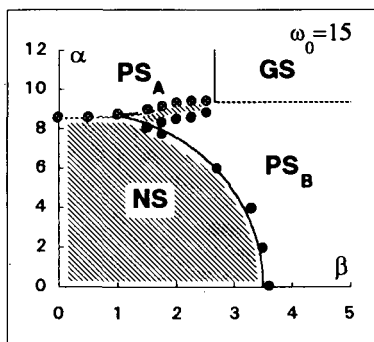
Рассмотрим сеть с большим числом осцилляторов в группах A и B . В этом случае для определения границ областей GS , PS_A , PS_B ,



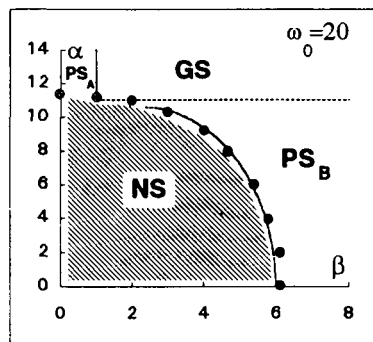
а



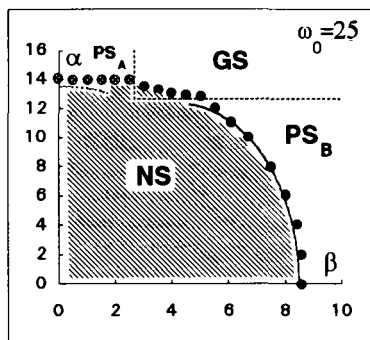
б



в



г



д

Рис. 7. Области параметров взаимодействия, соответствующие различным режимам синхронизации в сети из 100 периферических осцилляторов. Аналитические результаты аппроксимации границ областей показаны сплошными линиями, темными кружками показаны границы, полученные путем компьютерного моделирования динамики сети. Рисунки (а)–(д) соответствуют различным значениям собственной частоты центрального осциллятора

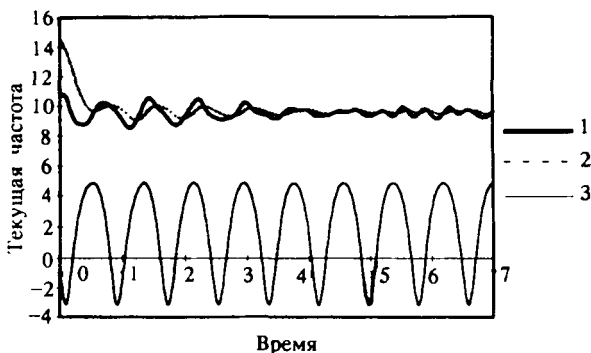


Рис. 8. Графики текущих частот центрального (1) и двух периферических осцилляторов из групп А (3) и В (2), $\omega_0 = 10$, $\alpha = 4$, $\beta = 5$, $n = 50$

NS используются аналитические методы и компьютерное моделирование.

4.1. Аналитические результаты. Так же, как и в случае $n = 1$, режим полной синхронизации соответствует существованию устойчивого стационарного решения в системе уравнений для разностей фаз ЦО и соответствующего ПО. Необходимое условие полной синхронизации имеет вид

$$|\Omega - \omega_A^i| \leq \alpha, \quad |\Omega - \omega_B^j| \leq \beta, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad (6)$$

где Ω задается формулой (2). Соответствующая граница на плоскости (β, α) имеет вид прямого угла с вершиной в точке $C = (\max |\Omega - \omega_A^i|, \max |\Omega - \omega_B^j|)$ и сторонами, параллельными осям координат (см. рис. 7). Подчеркнем, что хотя условие (6) гарантирует существование устойчивого стационарного режима, выполнение (6) не достаточно для того, чтобы этот режим мог реализоваться при любых начальных условиях.

Перейдем к рассмотрению границы, отделяющей область отсутствия синхронизации от области частичной синхронизации. Пусть для определенности это будет граница между *NS* и *PS_B*. На самом деле, как показывают компьютерные эксперименты, области *NS* и *PS_B* пересекаются, однако пересечение это имеет место в узкой полосе, так что при выводе формул мы этим пересечением пренебрежем. Последующие формулы дают возможность приблизительно вычислить границу между *NS* и той частью *PS_B*, где имеет место синхронизация строго группы В. Как будет видно из дальнейшего, эта граница является частью границы между *NS* и *PS_B*.

Определение указанной границы опирается на уравнение, описывающее зависимость среднего значения частоты ЦО за достаточно большой интервал времени $(t_0, t_0 + T)$ от параметров связи [Казанович и Борисюк, 1994]. Приведем вывод этого уравнения.

Обозначим среднее значение частоты ЦО через

$$\langle \omega \rangle = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} \frac{d\theta_0}{dt}(\tau) d\tau.$$

С использованием (1б) и (1в) уравнение (1а) может быть записано в виде

$$\frac{d\theta_0}{dt} = \omega_0 - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left(\frac{d\theta_A^i}{dt} - \omega_A^i \right) - \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \left(\frac{d\theta_B^j}{dt} - \omega_B^j \right). \quad (7)$$

Искомое уравнение для $\langle \omega \rangle$ мы получим путем усреднения (7) по времени. Это усреднение опирается на дополнительное предположение о том, что, если n велико, а l не слишком мало по сравнению с $\langle \omega \rangle$, то в режиме синхронизации осцилляторов строго одной из групп текущая частота ЦО (начиная с некоторого момента t_0) достаточно мало отличается от $\langle \omega \rangle$, так что при вычислении средних значений текущих частот ПО можно приближенно заменить текущую частоту ЦО на $\langle \omega \rangle$. Зависимостью $\langle \omega \rangle$ от T (если T достаточно велико) при таком предположении также можно пренебречь.

Это предположение основывается на результатах компьютерного моделирования динамики сети. (Пример, дающий представление об изменчивости текущих частот осцилляторов в зависимости от времени приведен на рис. 8.) Как показывают компьютерные эксперименты, при указанных условиях текущие частоты осцилляторов из A меняются более или менее независимо друг от друга (эта независимость проявляется тем больше, чем больше l), поэтому из-за "несогласованности действий" этих осцилляторов их суммарное воздействие на ЦО усредняется и меняется мало по величине. В то же время осцилляторы из B имеют текущие частоты, близкие к текущей частоте ЦО, поэтому эти частоты также изменяются мало.

Итак, найдем средние частоты осцилляторов в группах A и B в предположении, что частота ЦО постоянна и равна $\langle \omega \rangle$. Это предположение позволяет рассматривать парное взаимодействие каждого ПО с ЦО независимо от других ПО. Поэтому условие синхронизации осцилляторов строго группы B эквивалентно неравенствам*

* Напомним, что для системы из двух осцилляторов вида

$$\begin{aligned} \frac{d\theta_0}{dt} &= \omega_0, \\ \frac{d\theta_1}{dt} &= \omega_1 + \gamma \sin(\theta_0 - \theta_1) \end{aligned}$$

необходимым и достаточным условием синхронизации является $|\omega_0 - \omega_1| \leq \gamma$ [см. Витерби, 1970].

$$|\langle \omega \rangle - \omega_B^j| \leq \beta, \quad j = 1, \dots, n, \quad (8)$$

$$|\langle \omega \rangle - \omega_A^i| > \alpha, \quad i = 1, \dots, n. \quad (9)$$

Чтобы гарантировать выполнение последнего неравенства для любой выборки собственных частот осцилляторов группы A , будем далее предполагать, что $\langle \omega \rangle$ лежит за пределами интервала $(\omega_A - l, \omega_A + l)$. Пусть для определенности

$$\langle \omega \rangle - \omega_A^i > \alpha, \quad i = 1, \dots, n$$

(случай $(\omega_A^i - \langle \omega \rangle) > \alpha$ ($i = 1, \dots, n$) рассматривается аналогично). В силу (8), осцилляторы из B будут работать на частоте $\langle \omega \rangle$, поэтому

$$\left\langle \frac{d\theta_B^j}{dt} \right\rangle = \langle \omega \rangle, \quad j = 1, \dots, n. \quad (10)$$

Рассмотрим один из осцилляторов группы A (с номером i) и обозначим $\varphi = \theta_0 - \theta_A^i$. Дифференцируя это равенство и учитывая (16) имеем

$$\frac{d\varphi}{dt} = \langle \omega \rangle - \omega_A^i - \alpha \sin \varphi. \quad (11)$$

Интегрируя (11), получаем, что производная от его решения $d\varphi/dt$ является периодической функцией времени t , и ее среднее значение (за период) равно*

$$\left\langle \frac{d\varphi}{dt} \right\rangle = (\langle \omega \rangle - \omega_A^i) \sqrt{1 - \frac{\alpha^2}{(\langle \omega \rangle - \omega_A^i)^2}} = \sqrt{(\langle \omega \rangle - \omega_A^i)^2 - \alpha^2} \quad (12)$$

(в последнем равенстве мы учли, что $\langle \omega \rangle - \omega_A^i > 0$). Из (12) следует, что

$$\left\langle \frac{d\theta_A^i}{dt} \right\rangle = \langle \omega \rangle - \sqrt{(\langle \omega \rangle - \omega_A^i)^2 - \alpha^2}. \quad (13)$$

Подставляя в (7) результаты (10) и (13), получаем уравнение для определения $\langle \omega \rangle$,

* Если в уравнении $\frac{d\varphi}{dt} = g(\varphi)$ функция g имеет период 2π и $g(\varphi) \geq \varepsilon > 0$, то $\frac{d\varphi}{dt}$ является периодической функцией t и $\left\langle \frac{d\varphi}{dt} \right\rangle = \frac{2\pi}{\int_0^{2\pi} \frac{ds}{g(s)}}$.

$$\langle \omega \rangle = \omega_0 - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left(\langle \omega \rangle - \omega_A^i - \sqrt{(\langle \omega \rangle - \omega_A^i)^2 - \alpha^2} \right) - \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \left(\langle \omega \rangle - \omega_B^j \right). \quad (14)$$

Так как n предполагается большим, то $\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \omega_A^i$ заменяем на ω_A и

$\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \omega_B^j$ заменяем на ω_B . Тогда (14) можно представить в виде

$$3 \langle \omega \rangle = h(\langle \omega \rangle, \alpha) + \omega_0 + \omega_A + \omega_B, \quad (15)$$

где

$$h(x, \alpha) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sqrt{(x - \omega_A^i)^2 - \alpha^2}.$$

Снова, учитывая, что n велико, можно вычислить $h(\langle \omega \rangle, \alpha)$ как математическое ожидание случайной величины $\sqrt{(\langle \omega \rangle - \omega_A^i)^2 - \alpha^2}$. В результате имеем

$$h(\langle \omega \rangle, \alpha) = g(\langle \omega \rangle - \omega_A + l) - g(\langle \omega \rangle - \omega_A - l),$$

где

$$g(x) = \frac{1}{4l} \left[x \sqrt{x^2 - \alpha^2} - \alpha^2 \ln(x + \sqrt{x^2 - \alpha^2}) \right].$$

С учетом этого выражения искомую зависимость ω от α можно найти из (15) методом продолжения по параметру с помощью программы LOCBIF.

Как следует из (15), при $\alpha = 0$

$$\langle \omega \rangle = \frac{\omega_0 + \omega_B}{2}.$$

Кроме того, $\langle \omega \rangle$ с ростом α монотонно приближается к ω_A . Пусть $\tilde{\alpha}$ — максимальное значение α , при котором еще имеет место неравенство $|\langle \omega \rangle - \omega_A| \geq l + \alpha$. Выполнение условия $\alpha < \tilde{\alpha}$ влечет справедливость (9). В этом диапазоне значений α уравнение для границы области синхронизации строго группы B вытекает из (8) и имеет вид

$$\beta = \max_j |\langle \omega \rangle - \omega_B^j|, \quad j = 1, \dots, n, \quad (16)$$

где $\langle \omega \rangle$ задается формулой (15). При $\alpha > \tilde{\alpha}$ формула (15) перестает

работать. Условие синхронизации осцилляторов строго группы A выводится аналогично. Полученные таким образом границы представлены на рис. 7 непрерывными кривыми.

4.2. Компьютерное моделирование. Опишем теперь, как границы областей, соответствующие различным типам синхронизации, определялись с помощью компьютерного моделирования. При численном интегрировании системы (1) использовался метод Рунге-Кутты с адаптивным шагом и точностью на шаге не меньшей, чем 10^{-5} . Число осцилляторов в каждой группе $n = 50$. Начальные фазы осцилляторов выбирались равномерно распределенными на интервале $(0, 2\pi)$. В ходе работы сети осуществлялся контроль за разностями фаз между ЦО и ПО.

В компьютерных экспериментах сеть демонстрирует следующие варианты поведения.

1. Для всех ПО разность фаз между ЦО и ПО, начиная с некоторого момента t , стабилизируется. Это соответствует режиму полной синхронизации сети.

2. Разность фаз ЦО и некоторого ПО, начиная с какого-то момента t , изменяется в пределах интервала, размер которого не превосходит 2π . Это соответствует синхронизации данного ПО с ЦО.

3. Модуль разности фаз между ЦО и ПО постепенно возрастает. Этот рост может быть монотонным или скачкообразным. В последнем случае разность фаз какое-то время колеблется в окрестности некоторого значения, а затем происходит скачок (проскальзывание фазы) и разность фаз начинает колебаться вблизи нового значения, сдвинутого по отношению к предыдущему на 2π . Это соответствует отсутствию синхронизации между данным ПО и ЦО.

Тип динамики сети определялся при фиксированных значениях α, β в 50 идентичных экспериментах, отличающихся только случайным выбором собственных частот и начальных фаз осцилляторов. Использование 50 повторений позволило воспроизводимо определять координаты точек границ областей, соответствующих различным типам синхронизации, с точностью не меньшей 0,1.

Результаты компьютерного определения границы области NS при различных значениях собственной частоты ЦО показаны на рис. 7 кружками. Границы областей PS_A и PS_B лежат внутри NS в непосредственной близости от границ этой области. Таким образом, между границами области частичной синхронизации и отсутствия синхронизации расположена узкая полоса мультистабильности. В частности, в узких частях области NS (такие узкие части имеются на рис. 7а-в) при одних и тех же параметрах взаимодействия сосуществуют режимы синхронизации групп A и B и режим отсутствия синхронизации.

Как показывает рис. 7, при $\omega \leq 20$ граница между GS и NS состоит из одной угловой точки C . При $\omega > 20$ часть области параметров взаимодействия вблизи угла C принадлежит одновременно

NS и GS (рис. 7д). С этой областью пересекаются также области PS_A и PS_B . Других пересечений PS_A и PS_B с GS обнаружено не было.

Из рис. 7 видно, что аналитически вычисленные границы между областями строгой частичной синхронизации и областью отсутствия синхронизации хорошо согласуются с результатами, полученными с помощью компьютерного моделирования. При тех значениях параметров взаимодействия, где (15) имеет смысл, компьютерные эксперименты показали, что границы областей частичной синхронизации и строгой частичной синхронизации совпадают. Низкая точность аналитического определения границы имеет место лишь в случае $\omega_0 = 25$ при определении границы области строгой частичной синхронизации группы A . Это связано с тем, что при выбранных параметрах сети разброс собственных частот осцилляторов из A относительно ω_A становится слишком малым по сравнению с $\langle \omega \rangle$, что приводит к нарушению предположения о "независимом" друг от друга действии осцилляторов из A на ЦО.

5. Обсуждение результатов

Проведенное исследование динамических режимов, возникающих в сетях фазовых осцилляторов с центральным элементом, позволило получить полное описание (в терминах параметров сети) условий возникновения различных типов синхронизации, полной или частичной. Основные результаты этого исследования представлены на рис. 3 для случая двух периферических осцилляторов и на рис. 7 для случая, когда группы состоят из большого числа осцилляторов. Сравнение областей параметров связи, соответствующих различным типам синхронизации, в случае сети с двумя периферическими осцилляторами и сети с большим числом осцилляторов показывает, что геометрия этих областей имеет сходный характер. В частности, при малых значениях собственной частоты ЦО переход из области GS в область NS возможен лишь в одной точке C . При увеличении собственной частоты ЦО протяженная граница (отличная от точки) между областями GS и NS появляется в обоих случаях при одном и том же значении собственной частоты ЦО.

Факт этот до некоторой степени неожидан. Дело в том, что при $n = 1$ ЦО и ПО равноправны в своем взаимодействии друг с другом, а при больших n в сети имеется один "сильный" центральный элемент, на который слабо действуют отдельные периферические элементы. Обнаруженное качественное сходство этих двух случаев показывает, что в некотором смысле группа периферических осцилляторов с близкими собственными частотами функционирует как один "большой" осциллятор.

Основное отличие этих двух случаев состоит в условиях возникновения мультистабильности, когда в зависимости от начальных условий в сети могут возникать разные режимы синхронизации или

ее отсутствие. В первом случае ($n = 1$) зависимость от начальных фаз проявляется лишь при достаточно больших значениях собственной частоты ЦО в небольшой области параметров взаимодействия (область $GS \cap NS$ на рис. 3д), когда в зависимости от начальных условий сеть либо полностью синхронизируется, либо не может синхронизоваться ни с одной из групп ПО. В случае большого числа ПО дополнительно к этому имеет место мультистабильность вблизи границ областей PS_A , PS_B и NS , которая приводит к возможности сосуществования режимов частичной синхронизации (синхронизации каждой из двух групп ПО) и отсутствия синхронизации.

Данные в работе определения типов синхронизации при $n > 1$ не являются единственно возможными. Для того, чтобы установить тип синхронизации группы осцилляторов, совсем не обязательно требовать, как это сделано выше, чтобы данным типом синхронизации обладали все осцилляторы данной группы. Можно было бы ввести более "мягкие" критерии, выполняющиеся лишь для достаточно большого числа осцилляторов в группах. По-видимому, достаточно общий подход состоит в том, чтобы рассматривать части пространства параметров вблизи границ, приведенных на рис. 7, как переходные области от одного типа синхронизации к другому. Заметим, что ширина этих переходных областей убывает с уменьшением l .

Рассмотрим например, переход от частичной синхронизации к полной синхронизации на диаграмме рис. 7а. Пусть $\beta > 6$, а α меняется от 0 до 6. При малых значениях α группа A почти не действует на систему из ЦО и осцилляторов группы B , которые работают в режиме (строгой) синхронизации на частоте, близкой к $\frac{\omega_0 + \omega_B}{2} = 7,5$. При увеличении α средняя частота ЦО $\langle \omega \rangle$ под влиянием группы A будет постепенно убывать. При $\langle \omega \rangle < (\alpha + 1)$ в синхронизацию с ЦО начнут вовлекаться осцилляторы группы A (критическое значение α может быть вычислено с помощью (15) и в данном случае равно 5,05). При дальнейшем увеличении α в синхронизацию с ЦО будет вовлекаться все большее число осцилляторов из A , пока при $\alpha = 6$ не наступит полная синхронизация на частоте $\Omega = 5$.

Рассмотрим переход от частичной синхронизации к отсутствию синхронизации. Предположим, что значения параметров соответствуют точке области PS_B , лежащей вне NS . Будем двигаться от этой точки влево, постепенно уменьшая значение β . Переход через границу NS будет означать, что в группе B появились осцилляторы, не попадающие в синхронизацию с ЦО. Пока этих осцилляторов немного, формула (15) продолжает работать, так что с ее помощью (вычислив $\langle \omega \rangle$ и проверив условие (8)) можно установить, сколько осцилляторов из B не входит в синхронизацию при данных параметрах взаимодействия. При дальнейшем уменьшении β все осцилляторы группы B выйдут из синхронизации. Соответствующие зна-

чения параметров взаимодействия можно вычислить с помощью уравнения, вывод которого аналогичен (15), с той разницей, что исходно предполагается, что осцилляторы обеих групп *A* и *B* не входят в синхронизацию с ЦО.

Проведенное исследование динамических режимов нейронной сети дает возможность обсудить в терминах рассматриваемой модели возможные механизмы формирования фокуса внимания. Предположим, что на вход “внимательной” системы, состоящей из ЦО и нескольких ПО, подаются два стимула. Каждому стимулу соответствует набор признаков, которые, как предполагается, вызывают осцилляторную активность кортикальных колонок. Признакам одного стимула соответствует компактная группа собственных частот ПО (группа *A*), и, соответственно, признакам второго стимула соответствует вторая группа ПО с компактным множеством собственных частот (группа *B*). Одновременно воздействие стимулов приводит к возникновению осцилляторной активности центрального элемента.

Процесс формирования фокуса внимания мы будем представлять как установление в системе режима синхронизации между ЦО и ПО. Как показывают результаты исследования модели, фокус внимания, формируемый системой, может объединять оба стимула в единый образ (режим полной синхронизации), в фокус внимания может быть включен один из двух конкурирующих стимулов (режим частичной синхронизации), фокус внимания может не формироваться вовсе (режим отсутствия какой-либо синхронизации).

В зависимости от соотношения собственных частот центрального и периферических осцилляторов в режиме частичной синхронизации отвлекающий стимул может как облегчить, так и затруднить формирование фокуса внимания на целевом стимуле. Предположим, что группа *B* представляет целевой стимул, а группа *A* отвлекающий стимул, то есть параметры системы выбраны так, чтобы привести к частичной синхронизации группы *B*. Если $\omega_A < \omega_0 < \omega_B$ (этот случай представлен на рис. 3а и 7а), частичная синхронизация *B* может быть получена при меньших значениях параметра взаимодействия β , если группа *A* не активна ($\alpha = 0$), по сравнению со случаем, когда она активна ($\alpha > 0$). Если же имеет место $\omega_A < \omega_B < \omega_0$ (этот случай представлен на рис. 3в и 7в), то имеется интервал значений β такой, что при постепенном увеличении величины α (начиная от 0) система будет работать в режиме отсутствия синхронизации при небольших значениях α , но попадет в область синхронизации с *B*, когда величина α станет достаточно большой. Таким образом, в последнем случае наличие группы *A* дает возможность синхронизовать группу *B* при меньших значениях β .

Указанное различие в условиях достижения частичной синхронизации может быть использовано для интерпретации результатов психологических экспериментов, в которых изучалась роль “подсказки” для переключения фокуса внимания [Posner, 1988]. В этих

экспериментах испытуемый получает задание зафиксировать взгляд в центре экрана и при появлении на периферии поля зрения, справа или слева (сторона выбирается случайно) "целевого" стимула нажать на соответствующую кнопку. Измеряется время реакции, то есть время от момента предъявления "целевого" стимула до момента нажатия на кнопку. При этом, иногда появлению "целевого" стимула предшествует "подсказка": на короткое время слева или справа включается яркая подсветка. Оказывается, что если "целевой" стимул появляется в той же стороне, где была "подсказка", то время реакции уменьшается, если же "целевой" стимул появляется с противоположной стороны, то увеличивается по сравнению с экспериментом без "подсказки". В терминах модели мы рассматриваем "подсказку" как отвлекающий стимул. Наша гипотеза состоит в том, что различное расположение "подсказки" (слева или справа) соответствует различным соотношениям собственных частот осцилляторов, представляющих стимулы и центральный элемент. Если эти соотношения таковы, как в приведенных выше случаях, то результаты моделирования будут качественно правильно отражать результаты психологических экспериментов.

Другим важным следствием результатов моделирования является тот факт, что уменьшение взаимодействия ЦО с осцилляторами, представляющими один из двух стимулов, включенных в фокус внимания, может привести не к фокусировке внимания на втором стимуле, а к разрушению фокуса внимания. Эта ситуация иллюстрируется диаграммами рис. 3д и 7д. Поскольку в данном случае между GS и NS имеется граница, отличная от точки, то переход от GS к NS можно осуществить путем уменьшения одного из параметров взаимодействия α или β .

Обнаруживаемая в модели (при определенных соотношениях между параметрами) зависимость динамического поведения от начальных фаз колебаний может интерпретироваться как возможность спонтанного изменения фокуса внимания, если предположить, что спонтанное переключение внимания связано с внешним (по отношению к сети) сигналом, вызывающим перестройку фазовых соотношений осцилляторов. Тогда, как следует из анализа модели, спонтанное переключение внимания с одного стимула на другой может иметь место, если эти стимулы представлены не одним, а несколькими осцилляторами.

Мы благодарны редактору сборника Э.Э.Шнолю за многие полезные замечания. Данная работа была выполнена при поддержке Фонда Мак-Доннелла (грант №93-9), Международного научного фонда (грант №RMQ000), Международного научного фонда и правительства России (грант №RMQ300), Российского фонда фундаментальных исследований (грант №94-01-01270-а) и гранта INTAS-93-893.

ЛИТЕРАТУРА

Борисюк Г.Н., Борисюк Р.М., Казанович Я.Б., Лузянина Т.Б., Турова Т.С., Цымбалюк Г.С. Осцилляторные нейронные сети. Математические результаты и приложения//Матем. моделирование. 1992. Т. 4, №1. С. 3–43.

Виттерби Э.Д. Принципы когерентной связи. М.: Советское радио, 1970.

Иваницкий А.М. Фокусы взаимодействия, синтез информации и психическая деятельность//Журнал высшей нервной деятельности. 1993. Т. 43. №2. С. 219–227.

Казанович Я.Б., Борисюк Р.М. Синхронизация в нейронной сети фазовых осцилляторов с центральным элементом//Мат. моделирование. 1994. Т. 6. №8. С. 45–60.

Baensens C., Guckenheimer J., Kim S., MacKay R.S. Three coupled oscillators: mode-locking, global bifurcations and toroidal chaos//Physica D. 1991. V. 49. P. 387–475.

Daido H. Lower critical dimension for populations of oscillators with randomly distributed frequencies: a renormalization-group analysis//Phys. Rev. Lett. 1988. V. 61. P. 231–234.

Daido H. Intrinsic fluctuations and a phase transition in a class of large populations of interacting oscillators//J. Stat. Phys. 1990. V. 60. P. 753–800.

Eckhorn R., Bauer R., Jordan W., Brosch M., Kruse W., Munk M., Reitboeck H.J. Coherent oscillations: a mechanism of feature in the visual cortex?//Biol. Cybern. 1988. V. 60. P. 121–130.

Gray C.M. Synchronous oscillations in neuronal systems: Mechanisms and functions//J. Comput. Neurosci. 1994. V. 1. P. 11–38.

Gray C.M., Konig P., Engel A.K., Singer W. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit intercolumnar synchronization which reflects global stimulus properties//Nature. 1989. V. 338. P. 334–337.

Kammen D.M., Holmes P.J., Koch C. Origin of oscillations in visual cortex: feedback versus local coupling//Models of Brain Function (ed. R.M.J. Cotterill). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. P. 273–284.

Khibnik A.I., Kuznetsov Yu.A., Levitin V.V., Nikolaev E.V. Continuation techniques and interactive software for bifurcation analysis of ODEs and iterated maps//Physica D. 1993. V. 62. P. 360–371.

Kryukov V.I. An attention model based on the principle of dominantia//Neurocomputers and Attention I. Neurobiology, Synchronization and Chaos (eds. A.V. Holden. V. I. Kryukov). Manchester: Manchester University Press, 1991. P. 319–352.

Kuramoto Y., Aoyagi T., Nishikawa I., Chawanya T., Okuda I. Neural network model carrying phase information//Progr. Theor. Phys. 1992. V. 87. P. 1119–1126.

Kuramoto Y., Nishikawa I. Statistical macrodynamics of large dynamical systems. Case of a phase transition in oscillator communities//J. Stat. Phys. 1987. V. 49. P. 569–605.

Lumer E.D., Huberman B.A. Hierarchical dynamics in large assemblies of interacting oscillators//Phys. Lett. A. 1991. V. 160. P. 227–232.

Luzyanina T.B. Synchronization in an oscillator neural network model with time delayed coupling//Network. 1994. V. 6. P. 43–59.

Malsburg C. von der. The correlation theory of brain function. – Internal Report 81–2, Department of Neurobiology, Max-Planck-Institute for Biophysical Chemistry. Göttingen, 1981.

Niebur E., Kammen D.M., Koch C. Phase-locking in 1-D and 2-D networks of oscillating neurons//Non-Linear Dynamics and Neuronal Networks (eds. W.Singer, H.G.Schuster). Weinheim: VCW Verlag, 1991.

Pfirscheller G., Klimesch W. Event-related synchronization and desynchronization of alpha and beta waves in a cognitive task//Induced Rhythms in the Brain (eds. E. Basar, T. Bullock). Boston: Birkhauser, 1992. P. 117–128.

Posner M. Structures and functions of selective attention//Master Lectures in Clinical

Neurophysiology (eds. T.Boll, B.Bryant). Washington: Am. Psych. Assoc., 1988. P. 173-202.

Sompolinsky H., Golomb D., Kleinfeld D. Global processing of visual stimuli in a neural network of coupled oscillators//Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). 1990. V. 87. P. 7200-7204.

Schuster H.G., Wagner P. (a) A model for neuronal oscillations in the visual cortex. 1. Mean field theory and derivation of the phase equations//Biol. Cybern. 1990. V. 64. P. 77-82.

Schuster H.G., Wagner P. (6) A model for neuronal oscillations in the visual cortex. 2. Phase description of the feature dependent synchronization//Biol. Cybern. 1990. V. 64. P. 83-85.

Strogatz H.G. Norbert Wiener's Brain Waves//Lecture Notes in Biomathematics. V. 100. Berlin: Springer (in press).

Strogatz S.H., Mirollo R.E. Phase-locking and critical phenomena of coupled nonlinear oscillators with random intrinsic frequencies//Physica D. 1988. V. 31. P. 143-168.

О СТРУКТУРНЫХ МОДЕЛЯХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Г.П.Карев

Центр экологии лесов РАН
117418, Москва, ул.Новочеремушкинская, 69
e-mail: Karev@spepl.msk.su

Современное состояние математического моделирования лесных экосистем связано с тремя различными научными направлениями. В теоретической экологии сформировалась ярусно-мозаичная концепция пространственно-возрастного строения лесных экосистем. В математической биологии развита теория структурных моделей популяций; на основе этой теории построены и исследованы аналитические модели древесных популяций и сообществ. В компьютерном моделировании лесных экосистем разработаны и получили широкое распространение имитационные гэп-модели.

Цель настоящей работы – показать, что эти направления являются составными частями единой формирующейся теории.

1. Ярусно-мозаичная концепция

Ярусно-мозаичная концепция (или “гэп-парадигма”) является альтернативой традиционным представлениям о лесном ценозе как однородном образовании.

Исходная идея концепции, известная с начала века, состоит в том, что “элементарной единицей” леса является не отдельное дерево, а ассоциация деревьев. Лесной ценоз рассматривается как пространственная мозаика, состоящая из асинхронно развивающихся элементов – “пятен”, которые находятся на разных стадиях развития и изменяются во времени в результате внутренних динамических процессов. В цикле возобновления леса выделяются три основных стадии: 1) стадия окна (gap), образующегося в результате вывала одного дерева или группы деревьев; 2) стадия построения, на которой доминирует молодое поколение; 3) стадия зрелости, образованная взрослыми деревьями. Устойчивое существование ценоза возможно лишь при закономерном сочетании элементов ярусно-мозаичной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

Ярусно-мозаичная концепция оформилась, по-видимому, после работ [5, 23, 42] и интенсивно развивается в последние годы. Подробное изложение концепции дано в [13, 20] и в монографии [18], где на основе фактических данных проанализированы основные положения концепции в применении к широколиственным лесам, состоящим из древесных ассоциаций – локусов, характеризующихся в каждый момент времени определенным видовым, породным и возрастным составом, густотой, пространственными размерами и т.п.; исследованы особенности развития и процессы формирования локусов как ячеек в пространстве. Сформулирована вербальная модель, реализованная затем в виде подробной имитаци-

онной компьютерной модели [18], которая основана на следующих положениях:

1) все пространство расчленяется на трехмерные ячейки конечного размера;

2) биологические свойства древесных особей изменяются дискретно во времени, в соответствии с периодами онтогенеза;

3) временная последовательность состояний каждой ячейки замкнута в цикл;

4) переход каждой ячейки из одного состояния в другое определяется состоянием ячейки и состоянием смежных с ней ячеек.

Менее детальная вербальная модель предложена в работе [4], где введено понятие ценона как элементарной структурной единицы древесного сообщества. Ценон – это часть сообщества древесных растений, характеризующаяся единством стадии смены поколений и единством занимаемой территории. В работе выявлена ценонная (ячеистая) структура древесных популяций на примере пихты сибирской и описана следующая схема эндогенной динамики.

В ценоне в результате ослабления конкурентного давления деревьев верхнего яруса как следствия отпада или катастрофического внешнего воздействия происходит поселение зачатков древесной породы. По мере роста растения смыкаются, что приводит к прекращению поселения проростков и гибели подростка. Ценон становится относительно замкнутым и однородным по возрасту. После прохождения стадии существенного изреживания возникают условия для формирования нового поколения, старый ценон гибнет, на его месте образуется новый. Этот процесс происходит во множестве ценонов, не синхронизированных между собой по стадиям развития.

В разновозрастном древостое линейные размеры территории, занимаемой ценоном, соизмеримы с высотой взрослого дерева (в разновозрастном они могут быть много больше). Взаимодействие деревьев ощутимо проявляется также на расстояниях, соизмеримых с размерами крупных деревьев; на участках таких размеров (соответствующих размерам ценонов) может проявляться скоррелированность развития деревьев. Напротив, конкурентные взаимоотношения между удаленными деревьями практически неощутимы.

Работа [4] посвящена исследованию одного из основных вопросов, возникающих при изучении биологических сообществ – вопросу о виде и характеристиках предельного режима (стационарного, колебательного, хаотического), который устанавливается в сообществе, в данном случае – в лесном ценозе, при отсутствии внешних возмущений. Длительность характерных времен динамики популяций деревьев затрудняет решение этого вопроса на основе натуральных наблюдений и экспериментов.

В.А.Сукачевым [21] предложены две теоретически возможные схемы эндогенной динамики древостоев. Одна из них приводит к устойчивому стационарному возрастному распределению, другая – к периодическим колебаниям. Существуют модели, в которых реализуется либо та, либо другая теоретическая возможность. Сле-

довательно, решение вопроса о виде предельного возрастного распределения требует более тщательного анализа исходных предположений, используемых в моделях.

Основные положения "ценонной концепции" работы [4] можно суммировать в виде следующей вербальной модели:

1. Лесное сообщество представляет собой метапопуляцию ценон (локусов, гэпов).

2. Каждый ценон является субпопуляцией деревьев одного поколения, которая занимает фиксированную территорию, возникает, развивается и гибнет как целостное образование.

3. Рождение нового ценона на данной территории происходит лишь после гибели старого ценона, занимавшего эту территорию.

4. Рост индивидуального дерева зависит от взаимодействия с другими деревьями, составляющими данный ценон, и не зависит от деревьев, принадлежащих другим ценонам.

Анализ предложенной вербальной модели привел авторов к следующим выводам:

1) наблюдаемые в ряде случаев незатухающие колебания численности в некоторых возрастных интервалах, происходящие на больших площадях и отличные от стохастического шума, нельзя объяснить целиком эндогенными причинами;

2) существует стабильное возрастное распределение, возникающее в пределе эндогенного развития древесного ценоза (распределение климатского типа);

3) эндогенное развитие и смена поколений преобразуют одно-возрастный древостой в разновозрастный, в пределе – абсолютно разновозрастный со стабильным возрастным распределением, являющимся монотонно убывающей функцией возраста.

Соответствующие математические модели развиты и исследованы в работах [1, 7, 10], где теоретические выводы работы [4] приобрели характер точных математических утверждений.

2. Гэп-модели лесных экосистем

Гэп-модели эффективно используются для кратко- и среднесрочных прогнозов динамики конкретных лесных экосистем, находящихся в определенных внешних условиях на относительно небольших (1–1000 га) территориях [35, 36].

Основой всех гэп-моделей является модель отдельного гэпа, описывающая динамику деревьев на участках фиксированной площади (обычно 10×10 м). В каждый момент времени каждое дерево данной породы характеризуется определенным набором переменных: высота, диаметр и т.п. Уравнение роста зависит от светового режима, температуры и других параметров среды; может учитываться также конкуренция деревьев за ресурсы. Влияние соседних гэпов в подавляющем большинстве моделей не учитывается. Возобновление и гибель деревьев на участке задаются каким-либо

случайным процессом; случайным является также начальное распределение. Поскольку модель является стохастической, прогнозируемое состояние гэта вычисляется как среднее по достаточно большому (80–100) числу независимых реализаций.

Первой гэт-моделью была модель JABOWA [24], создававшаяся как большая имитационная компьютерная система, в которой декларировалось намерение “ввести минимальное число предположений и найти простейшее математическое выражение для каждого фактора, которое совпадало бы с наблюдениями”. Модель строилась, начиная с роста отдельного дерева в оптимальных условиях, с последующим учетом влияния на рост и численность деревьев уменьшения количества света и питательных веществ вследствие конкуренции.

Модель JABOWA послужила прообразом для построения в дальнейшем различных гэт-моделей (Foret, Forska, Zelig, Borfor и др.), предназначенных для прогноза динамики лесных экосистем в различных условиях произрастания. Все эти модели имеют общую методологическую основу; их программная реализация и проведение расчетов требуют достаточно мощных современных компьютеров и значительных затрат времени.

Несмотря на значительную близость рассмотренных понятий “элементарных единиц” лесного покрова (“гэт-локус-ценон”), между ними имеются качественные отличия; отметим некоторые из них.

Гэт является условной “географической” ячейкой – участком фиксированной площади, на котором имитируется рождение, рост и гибель каждого отдельного дерева.

Локус – реальная структурная единица леса, выделение которой в “географическом” пространстве отражает происходящие в действительности сложные процессы возобновления и развития лесного покрова на освободившихся участках.

Ценон – это ячейка не только в “географическом”, но и в “фазовом” пространстве лесного покрова, в том смысле, что составляющие ценон деревья образуют сравнительно однородную субпопуляцию, причем степень однородности увеличивается с возрастом, а взаимодействия между деревьями внутри ценона значимо выше взаимодействия между деревьями, принадлежащими различным ценонам.

Механизм образования ценонов в “географическом” пространстве тот же, что и для локусов (и в этом смысле понятие ценона практически совпадает с однородным одновозрастным локусом). Выделение ценона как ячейки в фазовом пространстве обусловлено действием дискриминационного отпада, состоящего в резком увеличении интенсивности гибели деревьев, оставших в росте (по диаметру) от среднего дерева в субпопуляции. Это явление, приводящее к образованию однородной субпопуляции – ценону – было обнаружено в работе [3] на натурном материале; соответствующие математические модели образования ценона построены в [10].

Вербальные модели, использующие разные “элементарные единицы”, существенно различаются в вопросе учета параметров окон, прежде всего – их пространственных размеров.

Очень большое внимание этому вопросу уделяется в работах, развивающих ярусно-мозаичную концепцию (см. [17], гл. 2, 6 и соответствующие ссылки). Например, установлено, что во многих лиственных лесах малые окна (такие, что $D/H < 0,5$, где D – диаметр окна, H – высота полога) обычно закрываются вследствие бокового разрастания крон, в средних окнах ($0,5 \leq D/H < 1-2$) создаются условия для развития теневыносливых видов, в крупных окнах возобновляются светолюбивые виды. Различные виды требуют для нормального возобновления окон с собственными минимальными размерами. Размеры окон могут изменяться как по завершению цикла внутренней динамики (большое окно может разбиться на несколько средних или маленьких), так и внутри цикла, когда соседние маленькие окна сливаются в одно большое, что может привести к смене видов. На формирование окон, их размеры и видовой состав существенно влияют внешние факторы – пожары, вспышки численности фитофагов, жизнедеятельность бобров, копытных и т.д. Таким образом, возникает необозримое количество вариантов развития мозаичной структуры лесного ценоза, для полного описания которого, вероятно, потребуется модель, по сложности сравнимая с моделируемым объектом.

В гЭп-моделях размер гЭпа достаточно произволен и обычно выбирается равным 8×8 м или 10×10 м (но иногда вынужденно увеличивается вплоть до 120×120 м, что диктуется размерами моделируемой экосистемы и возможностями компьютера). По-видимому, размер гЭпа в $0,01$ га, приблизительно равный площади окна, образующегося на месте вывала крупного дерева, соответствует “главному звену” в реальной мозаике разномасштабных пятен лесного ценоза. Описанная выше зависимость видового состава окна от его размеров отчасти моделируется тем, что видовая принадлежность новорожденных деревьев выбирается случайно из списка возможных видов, определяемого заданными внешними условиями.

В случае однопородной популяции деревьев размеры окна, вероятно, не имеют решающего значения, поэтому в “ценовной модели” параметры окон (достаточно больших в случае, например, пихты сибирской) фактически не учитываются.

От размеров окна зависит, очевидно, степень влияния окружающих окно деревьев. Поэтому решение вопроса об учете в модели размеров окон существенно определяет ответ на другой важный вопрос – о включении в модель взаимодействия между локусами. Последовательная реализация положений ярусно-мозаичной концепции требует создания детальных имитационных моделей, существенно более подробных, чем обычные гЭп-модели. Одна из таких моделей ([17], гл. 8) рассматривает объемную структуру биоценоза и оперирует с пространственными ячейками размерами $5 \times 5 \times 10$ м

и менее, учитывая процессы взаимодействия (именно, конкуренции за свет) деревьев, находящихся в соседних ячейках.

В менее детальных моделях с большими ячейками предположение об отсутствии существенного взаимодействия между деревьями из разных ячеек представляется оправданным, что подтверждают результаты расчетов по моделям, в которых принято это предположение, а именно: 1) с помощью гэп-моделей получены удовлетворительные прогнозы динамики различных лесных экосистем, от бореальных до влажных тропических лесов; 2) отсутствие взаимодействий влечет быструю сходимость распределения ансамбля ячеек к стабильному распределению, что наблюдается в компьютерных экспериментах, в том числе и в модели ([17], гл. 8), учитывающей явно процессы взаимодействия, и может быть доказано в аналитических моделях. С другой стороны, при “достаточно сильном” взаимодействии между ячейками, очевидно, может произойти синхронизация их развития, в результате чего система в целом выйдет на колебательный режим, который не наблюдается в ненарушенных лесах, не подвергаемых широкомасштабным одновременным воздействиям.

Таким образом, предположение об отсутствии значимого взаимодействия между ячейками может рассматриваться как приемлемое первое (а во многих случаях и достаточное) приближение.

3. Проблема расширения пространственно-временных масштабов и построения математической теории гэп-моделей

Первоначальной целью гэп-моделей являлось прогнозирование локальной динамики лесной экосистемы в масштабах одного гэпа (как “типичного представителя” экосистемы). Попытки расширения пространственных и временных масштабов и построения моделей ландшафтного уровня на основе гэп-моделей предпринимались достаточно давно. Обзор соответствующих результатов дан в [35], гл. 6, 7, 9, см. также [36, 38, 40, 41].

Успехи, достигнутые в применении гэп-моделей (в своем большинстве достаточно простых и даже примитивных в части моделирования процессов роста, размножения и гибели), связаны не только с возможностями, предоставляемыми современными компьютерами в использовании больших имитационных моделей. По-видимому, основные методологические предположения, заложенные в конструкцию гэп-моделей и продиктованные первоначально соображениями возможностей и удобства компьютерной реализации, соответствуют, хотя и в “карикатурном виде” [35, глава 4], реальной структуре древесных сообществ. Современные представления об этой структуре отражает ярусно-мозаичная концепция. В свою очередь, гэп-моделирование оказало существенное влияние на формирование концепции в ее современном виде и может рассматриваться как широкомасштабный компьютерный эксперимент по

проверке основных положений и следствий ярусно-мозаичной концепции.

Исследование влияния глобальных климатических изменений, а также долговременных последствий антропогенных воздействий на состояние лесной растительности требует перехода к большим временным масштабам и должно включать в себя изучение асимптотического поведения модели при различных сценариях состояния окружающей среды. Поэтому в настоящее время основной целью гэд-моделирования является создание больших имитационных моделей, позволяющих на временах до 500 лет описывать динамику конкретных лесных экосистем на площадях в несколько тысяч гектаров.

Однако расширение пространственно-временных масштабов вступает в противоречие с "индивидуальной ориентированностью" гэд-модели, "отслеживающей" динамику каждого отдельного гэпа (и даже каждого отдельного дерева в гэпе), вследствие чего пространственный масштаб модели ограничен возможностями компьютера.

При увеличении временных масштабов и учете смены достаточно большого числа поколений к вычислительным трудностям добавляется следующая проблема принципиального характера. Результатом работы ландшафтной гэд-модели является "карта" лесной экосистемы, представляющая собой мозаику гэпов, имеющих определенные географические координаты и находящихся в различных состояниях. Стохастический характер процессов рождения и гибели деревьев и их начального распределения, учитываемый в модели, приводит к тому, что для каждого отдельного гэпа достаточная близость вычисленного состояния (как одной из реализаций случайного процесса либо среднего по нескольким реализациям) с тем, которое будет наблюдаться, оказывается маловероятной. Напротив, статистические характеристики "карты" в целом, например, возрастное распределение, средняя высота и диаметр деревьев, запас древесины и т.п. могут приближаться к реальным значениям соответствующих величин, при этом вопрос о степени приближения к предельному состоянию (существование которого также не гарантировано) решается "экспериментально" (дальнейший счет не дает значимого изменения результата по выбранному критерию).

Таким образом, важнейшее преимущество гэд-моделей – "индивидуальная ориентированность" – превращается в главный тормоз на пути расширения их пространственно-временных масштабов, без чего гэд-моделирование, оставаясь полезным инструментом локального краткосрочного прогнозирования, не может превратиться в аппарат математического исследования основных, качественных закономерностей динамики лесных экосистем.

Выход подсказывает статистическая динамика, которая, отказавшись "отслеживать" траекторию каждого отдельного объекта, перешла к изучению ансамблей. Этот подход лежит в основе структурного моделирования лесных экосистем, которое можно рассматривать как математическую теорию гэд-моделирования.

4. Структурные модели популяций

4.1. Цель и конструкция структурных моделей популяций. Простейшее описание состояния популяции или сообщества состоит в задании ее численности или численности каждого вида, входящего в сообщество, при этом предполагается, что составляющие популяцию особи тождественны и не изменяются со временем. Соответствующие математические модели динамики численности представляют собой обыкновенные дифференциальные уравнения либо простые случайные процессы; классические примеры – модель Вольтерра и процесс Гальтона-Ватсона.

Как правило, такое описание является совершенно недостаточным. Основные характеристики, влияющие на динамику численности популяции – вероятности рождения и гибели – существенно зависят от “состояния” особи, то есть от возраста и других характеристик; использование “средних по популяции” интенсивностей рождения и гибели вступает в противоречие с реальными данными. Основные механизмы, управляющие поведением популяции, могут быть прямо связаны с дифференциацией особей. С другой стороны, при моделировании, например, динамики древостоев наибольший интерес представляет не столько численность, сколько запас (стволовой древесины), возрастная структура, средняя высота и диаметр (и их дисперсии) и т.п. Стратегия управления или эксплуатации популяции должна принимать во внимание не только ее общий размер, но и “структуру”, например, разбиение древостоя на возрастные классы с учетом запаса в каждом. Таким образом, для построения реалистических моделей необходимо перейти от аморфных моделей численности к моделям, “структурированным” внутренними переменными, которые описывают состояния отдельных особей. Теоретическая цель таких моделей – описать поведение популяции в терминах поведения индивидуумов.

Исторически первой структурной моделью была модель Лотки [34] возрастной динамики популяции, в которой отдельная особь характеризовалась единственной переменной – возрастом. Эта классическая модель многократно описывалась и использовалась в литературе [16]. Интерес к моделям возрастной динамики резко возрос после появления работы [30], вызвавшей поток публикаций по исследованию и применению нелинейных моделей возрастной структуры (см. [25]). Обобщение этих моделей на случай, когда отдельная особь описывается не единственной переменной – возрастом, а многими переменными (биомасса, размеры и т.п.), которыми “структурируется” популяция, привело к формированию теории структурных моделей популяций (“individual-based models”), являющейся одной из наиболее интенсивно развивающихся за последние 20 лет ветвей математической биологии.

Структурная модель популяции имеет два уровня описания – индивидуальный и популяционный. На индивидуальном уровне прежде всего определяется набор фазовых (“структурных”) пере-

менных (x_1, \dots, x_n) ; в каждый момент времени индивидуум характеризуется возрастом a и “состоянием” $X = (x_1, \dots, x_n)$. Затем необходимо задать: а) пространство состояний индивидуума (обычно это область в \mathbb{R}^n); б) динамику состояния индивидуума (как правило, это система обыкновенных дифференциальных уравнений); в) интенсивность гибели индивидуумов; г) интенсивность рождения (от одной особи) и распределение новорожденных в пространстве состояний; д) влияние внешней среды и состояния популяции в целом на скорость роста индивидуума и интенсивности рождения и гибели.

Популяционный уровень задается: а) начальным распределением $l_0(a, X)$ индивидуумов; б) уравнением на текущее распределение $l(t, a, X)$ популяции (это – уравнение неразрывности либо прямое уравнение Колмогорова); в) общим количеством новорожденных в единицу времени, вычисляемым по интенсивности рождения и текущему распределению популяции.

В математической форме структурная модель состоит из трех связанных блоков: динамическая система, описывающая развитие особи в популяции (с учетом процессов взаимодействия), уравнение неразрывности на плотность популяции в пространстве состояний и интегральное граничное условие на плотность популяции, описывающее процесс возобновления. Прекрасное введение в теорию с многочисленными примерами содержится в работе [33].

4.2. Нелинейные и автономные модели. Влияние общего состояния популяции и процессов взаимодействия между особями на скорости роста, интенсивности рождения и гибели формально описываются в структурных моделях так называемыми “регулирующими функционалами” – некоторыми средними по распределению популяции (см. [39]). Примерами являются общая численность или биомасса популяции, от которых может зависеть количество внешних ресурсов, приходящихся на одну особь. Структурная модель называется нелинейной (не вполне удачный термин, предложенный в основополагающей работе [30]), если ее уравнения зависят от регулирующих функционалов, и автономной (линейной) в противном случае.

Нелинейным структурным моделям посвящено большое количество работ (см. [25]), однако общих результатов получено сравнительно немного даже для нелинейных моделей возрастной структуры. Практически единственным общим результатом является теорема существования и единственности, а общим методом для изучения нелинейных моделей – теория полугрупп операторов [39, 44].

Иначе обстоит дело с автономными моделями, которые являются прямым обобщением модели Лотки на случай многих структурных переменных, описывающих отдельную особь. Отсутствие взаимодействий между особями в модели Лотки может привести к неограниченному росту объема популяции, так что в этом случае модель может быть использована для описания лишь начальной стадии

развития популяций, когда взаимовлияние особей пренебрежимо мало (что и послужило причиной создания нелинейных обобщений модели Лотки). Тем не менее на основе автономных моделей с внутренней структурой, не ограничивающейся возрастом, могут быть построены содержательные модели метапопуляций (см. ниже). Кроме того, автономные модели являются необходимым звеном для исследования широкого класса нелинейных отделимых моделей [31].

Основным результатом относительно модели Лотки является теорема Лотки-Шарпа об асимптотическом поведении популяционной плотности. Ее строгое доказательство дано Феллером [34] на основе теории восстановления. Современная формулировка этой теоремы и “полугрупповое” доказательство содержатся в работе [43].

По-видимому, наиболее прямой подход для обобщения теоремы Лотки-Шарпа на случай автономных структурных моделей дают методы марковской теории восстановления [22]. Их применение позволило полностью исследовать асимптотическое поведение автономных моделей.

Доказано ([6, 7]), что существует постоянная “скорость роста” популяции λ , такая, что “нормированная” плотность распределения популяции $l(t, a, X) \exp(-\lambda t)$ сходится (при $t \rightarrow \infty$) к плотности единственного стабильного распределения, при этом скорость сходимости при любом начальном распределении экспоненциально велика. Найден точный вид плотности предельного распределения, предложен удобный метод ее вычисления. Исследованы “переходные эффекты”, возникающие при рассмотрении не одной, а некоторого множества структурных моделей (различающихся, например, только интенсивностями рождения и гибели), когда скорость роста $\lambda \rightarrow 0$. Основные результаты переносятся на случай моделей с пространственной структурой. Отметим, что оценка величины λ во многих случаях, например, в моделях распространения эпидемий, является наиболее важным и достаточно трудным вопросом.

4.3. Моделирование взаимодействий. Моделирование процессов взаимодействия является самостоятельной задачей. В существующих математических моделях из различных типов взаимодействия прежде всего учитываются процессы конкуренции за внешние ресурсы. Для их описания применяются несколько подходов (см. обзор [2]). В аналитических моделях наиболее распространенным является функциональный подход: описание процессов взаимодействия сводится к подсчету доли внешнего ресурса, которая приходится на отдельное дерево; результат выражается через некоторые средние от локального (на единице площади) распределения популяции. Именно такой вид имеют многие модели конкуренции за свет и за площадь роста, что позволяет включить модели динамики древостоев в общие рамки структурных моделей популяций.

Пример. Модель конкуренции за свет.

Растительный полог представляется в виде “мутного слоя” пе-

ременной плотности, который создается кронами всех деревьев, расположенных на единичном участке. Поэтому, согласно закону Ламберта-Бэра, световой поток J_z на уровне z равен

$$J_z = J_0 \exp(-kL_z), \quad (1)$$

где L_z – суммарная листовая поверхность (на единицу площади) древостоя выше уровня z , k – коэффициент экстинкции (это – модель Монси-Саеки).

Пусть Φ – суммарная листовая поверхность деревьев на единичной площади. Из формулы (2) легко следует, что средняя освещенность единицы листовой поверхности равна

$$J = J_0 (1 - \exp(-k\Phi)) / (k\Phi). \quad (2)$$

Пусть индивидуальное дерево характеризуется единственной структурной переменной – высотой H , $l(t, H)$ – плотность популяции, то есть количество деревьев на единичной площади, имеющих в момент t высоту H . Если $S(H)$ – листовая поверхность дерева, то очевидно

$$\Phi(t) = \int_0^{\infty} S(H)l(t, H) dH. \quad (3)$$

Для определения интенсивности фотосинтеза в зависимости от светового потока J используются различные формулы, например,

$$f(J) = \min(c_1 J, f_{\max}),$$

где c_1 – постоянная.

Интенсивность фотосинтеза для отдельного дерева высотой H равна

$$P(H, J) = S(H) f(J).$$

Таким образом, интенсивность фотосинтеза для отдельного дерева с учетом конкуренции за свет с другими деревьями вычисляется с помощью величины Φ , имеющей вид среднего по распределению популяции.

5. Структурные модели метапопуляций

В терминах структурных моделей очень естественно формулируются многие задачи динамики популяций и сообществ; многочисленные примеры приведены в [25, 33]. Однако нелинейные структурные модели весьма трудны для исследования, вследствие чего многие авторы ограничиваются формальным описанием моделируемого сообщества в виде структурной модели с последующим компьютерным счетом.

Дальнейшим развитием теории стало построение и исследование структурных моделей метапопуляций, то есть моделей, в которых “индивидуум” является субпопуляцией, состоящей из более простых объектов. Стимулом для этого обобщения послужило желание построить модели сообществ, состоящих из почти изолированных популяций со слабой диффузией особей между ними, а также моделей популяций со сложным жизненным циклом [29]; с другой стороны, оказалось, что агрегирование особей в крупную “квази-частицу” (например, ценон) позволяет существенно упростить нелинейные модели [1, 7].

В описании структурной модели метапопуляции вместо одного популяционного уровня возникают два: субпопуляционный и метапопуляционный. Субпопуляция характеризуется текущей численностью и распределением в пространстве состояний составляющих ее особей. Кроме того, необходимо определить взаимодействие особей внутри субпопуляции, вероятность гибели субпопуляции в целом, интенсивность возникновения новых субпопуляций и их начальные численности и распределения, влияние внешней среды и состояния метапопуляции на вероятности рождения и гибели субпопуляций и на динамику составляющих ее особей. Описание метапопуляционного уровня совпадает с описанием популяционного уровня в структурной модели популяции, если заменить “индивидуум” на “субпопуляцию”.

Структурные модели популяций деревьев, где индивидуальным объектом является отдельное дерево, неоднократно предлагались; сложные конкурентные взаимодействия между деревьями приводят к существенной нелинейности таких моделей, которые поэтому не допускают качественного исследования и трудны даже для компьютерной реализации.

Положение принципиально меняется при переходе, в соответствии с ярусно-мозаичной (либо “ценонной”) концепцией, к новому индивидуальному объекту – субпопуляции деревьев (локусу, ценону, гэпу) и рассмотрению популяции деревьев как метапопуляции ценонов или гэпов.

Все взаимодействия между деревьями оказываются “внутри” ценона, модель которого может быть поэтому довольно сложной. Однако структурная модель метапопуляции ценонов в предположении, достаточно обоснованном выше, что взаимодействием между ценонами можно пренебречь, оказывается автономной. Это обстоятельство принципиально важно, поскольку, как отмечалось выше, асимптотическое поведение всех автономных структурных моделей и некоторых их обобщений может быть (в отличие от нелинейных моделей) полностью описано. Именно поэтому оказывается возможным конструктивный синтез упомянутых во введении направлений моделирования лесных экосистем на основе структурных моделей метапопуляций.

Такие модели строятся следующим образом. На первом этапе строится модель локальной динамики древесной популяции. Типич-

ными примерами являются модели отдельного гэпа. Основной трудностью при построении моделей локальной динамики является учет процессов взаимодействия деревьев, то есть зависимость уравнений роста от регулирующих функционалов. Для моделей субпопуляций одного поколения эту трудность помогает преодолеть выбор начального распределения либо некоторые предположения о характере текущего распределения деревьев. Простейшим предположением, фактически принимаемым в большинстве математических моделей, является предположение о том, что все деревья в субпопуляции одинаковы (обычная интерпретация: модель описывает рост среднего дерева). Более реалистичными являются модели неоднородных популяций следующих классов: а) начальное распределение является ступенчатым (это – модель многоярусного древостоя); б) начальное распределение является равномерным в некоторой области – это предположение принято во многих компьютерных гэп-моделях; в) начальное (либо текущее) распределение имеет пренебрежимо малые моменты порядков $> \kappa$, где обычно $\kappa = 2$ (“приближение массы”). Модели этих классов удастся свести (точно или приближенно) к системам обыкновенных дифференциальных уравнений [7, 10].

Переход от модели древесной субпопуляции (гэпа), описывающей динамику только среднего значения структурной переменной, к той или иной модели неоднородной субпопуляции, учитывающей также, например, вторые моменты распределения внутри гэпа, является первым этапом расширения пространственных масштабов гэп-модели. Следующий этап связан с рассмотрением лесной экосистемы как метапопуляции, состоящей из большого числа гэпов. Для этого необходимо прежде всего найти интенсивности гибели индивидуальных гэпов как целостных образований. Решение этой задачи существенно зависит от выбора модели гэпа. При этом оказывается, в частности [13], что такие фундаментальные характеристики, как вероятность гибели и продолжительность жизни гэпа, а также продолжительность жизни метапопуляции в целом зависят от начальной численности и других характеристик начального распределения деревьев внутри гэпа (например, вторых моментов).

Эти результаты еще раз указывают на критическую важность размеров гэпов (локусов), которая отмечалась как в теоретических работах [20], так и в экспериментах с компьютерными гэп-моделями [35].

Далее теми же методами, что и при построении моделей субпопуляций а)–в), с заменой “дерева” на “гэп”, строятся различные классы моделей метапопуляций [11]. Среди них наибольший интерес представляют модели неоднородных метапопуляций. Новым и важным элементом является появление в этих моделях двух распределений (вместо одного в субпопуляционных моделях) – “внутреннего”, по которому распределены деревья внутри субпопуляции, и “внешнего”, которому подчинены субпопуляции как

целостные элементы метапопуляции. При этом не предполагается, что "внутренние" распределения одинаковы для всех субпопуляций. Эти модели позволяют изучать динамику пространственно неоднородных древесных популяций, оставаясь в рамках аппарата обыкновенных дифференциальных уравнений (хотя обычно такие системы описываются уравнениями в частных производных).

На третьем этапе можно перейти к исследованию поведения модели на больших промежутках времени. Соответствующая структурная модель метапопуляции, учитывающая процессы гибели и воспроизводства гэпов как целостных образований, оказывается автономной, причем скорость ее роста $\lambda = 0$. Поэтому из общих результатов об автономных структурных моделях следует, что для метапопуляции в целом существует единственное стабильное распределение (по возрасту и "состоянию" гэпа), скорость сходимости к которому экспоненциально велика из любого начального распределения. Предельное распределение и соответствующие ему значения регулирующих функционалов находятся в явном виде.

Предельное распределение описывает единственное устойчивое состояние "динамического равновесия", представляющего собой мозаику находящихся в различных состояниях и возрастах гэпов, каждый из которых возникает, развивается и гибнет по внутренним законам, однако распределение всей совокупности гэпов является стационарным. Очевидно, это утверждение не входит в противоречие с результатами, где установлена возможность колебательного режима в древесной популяции (см., например, [12], глава 6), если интерпретировать последний как режим, устанавливающийся локально, внутри субпопуляции, являющейся элементом более широкой метапопуляции.

Описанные результаты позволяют на новом уровне подойти к применению гэп-моделей на больших промежутках времени и исследованию с их помощью влияния различных внешних условий, в том числе глобальных климатических изменений, на лесные экосистемы. Выделяя в компьютерной гэп-модели ее аналитическое ядро (модель локальной динамики гэпа, правила гибели и рождения гэпов и их начальное распределение), можно, минуя стадию расчетов переходного режима, непосредственно исследовать асимптотическое поведение соответствующей модели метапопуляции гэпов при различных значениях входящих в модель параметров, что соответствует анализу климаксных состояний лесной экосистемы при разных климатических условиях. Плотность предельного распределения как функция возраста при заданных начальных значениях структурных переменных может быть найдена из соответствующего обыкновенного дифференциального уравнения, решаемого совместно с моделью локальной динамики гэпа, поэтому ее зависимость от внешних параметров можно изучать с помощью известных программных средств (типа TRAX), без прогонки громоздкой имитационной модели до получения стабильного режима для каждого набора внешних параметров.

6. Динамика лесных территорий

Приведенные выше результаты описывают асимптотическое поведение древесной метапопуляции в двух предположениях: 1) в начальном состоянии лесная растительность уже имеет мозаичную ценонную структуру; 2) все ценоны принадлежат одному "типу" леса (тип леса определяется породным составом и бонитетом), иными словами, метапопуляция состоит из квазичастиц одного типа. Оба предположения могут оказаться излишне ограничительными. Так, если исходное состояние растительности было относительно однородным (например, после быстрого заселения территории, освободившейся в результате катастрофического внешнего воздействия – пожаров, нападения насекомых, рубок и т.п.), то образование мелкомасштабной ячеистой структуры возможно лишь в процессе смены нескольких поколений. Поэтому на территориях, подверженных сильным внешним воздействиям на временах порядка продолжительности жизни одного поколения, динамику лесной растительности следует моделировать в более крупных пространственных масштабах. Эта задача решается в рамках структурной модели динамики лесных территорий [8].

Величинами, определяемыми из этой модели, являются площади $S_i(t, a, X)$, занимаемые в каждый момент лесом определенного "типа" i , возраста a и "состояния" X . Состояние леса в момент t определяется текущими значениями средних характеристик деревьев – диаметра, высоты и т.п., а также числом стволов и запасом на единице площади. Примером модели локальной динамики состояния является модель отдельного ценона (гэпа).

Далее, предполагается, что задана скорость уменьшения площадей вследствие естественной гибели, пожаров, болезней, воздействия вредителей, рубок и т.п. Динамика площадей определяется соответствующим уравнением неразрывности, а площади нулевого сукцессионного возраста вычисляются с помощью стохастической матрицы сукцессионных переходов (ее элементами являются вероятности того, что на единице территории, освобожденной лесом j -го типа, возникнет лес i -го типа).

Обратим внимание на следующее обстоятельство. Пусть в модели метапопуляции ценонов все ценоны имеют одинаковую площадь. Тогда количество ценонов, имеющих в данный момент времени заданный возраст a и значения структурных переменных X , пропорционально площади, занимаемой лесной растительностью того же возраста a и состояния X . Отсюда ясно, что описания динамики лесной экосистемы в терминах площадей и в терминах распределения метапопуляций различаются лишь на уровне интерпретаций. С формально-математической точки зрения структурные модели динамики территорий и структурные модели метапопуляций с несколькими типами ценонов совпадают с точностью до обозначений.

Эта же модель может быть использована для описания растительных сукцессий. Подход основан на развиваемом в работах Ра-

зумовского [19] положении о том, что элементарной единицей растительности является территория, занятая одной стадией одной сукцессии. До настоящего времени существовали два основных не связанных друг с другом класса моделей лесных сукцессий: гэп-модели, описанные выше, и марковские модели [37], которые сводятся к дискретным марковским цепям с конечным числом состояний, отвечающим разным стадиям сукцессии, и с вероятностями переходов, равными обратным длительностям стадий. В работе [32] построен новый класс структурных моделей динамики лесного покрова, позволяющий описывать (на феноменологическом уровне) процесс естественной смены типов леса на данной территории совместно и в зависимости от внутренней динамики леса. Частными случаями являются марковские и гэп-модели сукцессий, а также модели популяций с возрастной и функциональной структурами.

Для структурных моделей динамики лесных территорий (и для модели сукцессий) доказано [32], что естественная динамика экосистемы приводит к единственному стабильному состоянию – распределению площадей $S_i(a, X)$, занятых лесами каждого типа при заданном возрасте a и состоянии X , которое достигается с экспоненциальной скоростью из любого начального состояния. В стабильном (климаксном) состоянии на каждом фиксированном участке происходят естественные процессы роста, гибели, смены и возобновления лесного покрова, однако распределение площадей лесной экосистемы является стационарным.

С этими результатами тесно связана “эргодическая гипотеза в биологии”, сформулированная А.М.Молчановым [14].

Рассмотрим ассоциацию биоценозов, составляющих сукцессионный ряд, и пусть

$$\sum_i = \int_0^{\infty} \int_{\Omega} S_i(a, X) da dX -$$

общая площадь i -го биоценоза в климаксном состоянии ассоциации.

Гипотеза состоит в том, что площади \sum_i должны быть пропорциональны собственным временам T_i их развития в сукцессионном ряду, то есть

$$\sum_i : T_i = K = \text{const для всех } i. \quad (4)$$

Предложено практическое применение равенств (4) для оценки состояния лесов по результатам аэрофотоснимков.

Значение этой гипотезы состоит в том, что для оценки состояния процесса, разворачивающегося во времени, используется его мгновенное состояние, но развернутое в пространстве. В биоценологии возможность такой замены особенно актуальна при изучении сукцессионных процессов растительных ассоциаций, характерные времена которых существенно превосходят продолжительность жизни человека.

Красивая гипотеза (4) вызывала широкий спектр эмоциональных оценок – от “тривиальности” до “неверности”, что отчасти объясняется тем, что в сформулированном виде она не является точным утверждением. По нашему мнению, эта гипотеза является (весьма ярким) обозначением направления исследования, которое должно включать в себя следующие этапы:

1) Построение математической модели, в рамках которой могут быть точно определены и вычислены все необходимые понятия и величины: сукцессионный ряд (система); климаксное состояние системы; площади, занимаемые биоценозами в каждый момент времени; характерные времена развития биоценозов в сукцессионном ряду.

2) Доказательство (или опровержение) эргодической гипотезы в терминах сформулированной математической модели; независимый метод вычисления постоянной K , если таковая существует.

3) Исследование всех стационарных состояний сукцессионной системы и их свойств (эргодическая гипотеза (4) – одно из таких свойств).

4) Решение обратной задачи: нахождение совокупности свойств исследуемого состояния сукцессионной системы (в формулировке которых исключена временная динамика), при которых это состояние необходимо является стационарным.

В рамках структурной модели сукцессий может быть точно сформулирована и доказана эргодическая гипотеза, причем в усиленной форме [9, 32]: существуют универсальные (для выбранной модели) постоянные c_1 , c_2 , K такие, что

$$\left| \sum_i(t) : T_i - K \right| < c_1 \exp(-c_2 t) \quad (5)$$

где $\sum_i(t) = \int_0^{\infty} \int_{\Omega} S_i(t, a, X) da dX$ – общая площадь, занимаемая в момент t i -м биоценозом, $K = V/m$, V – общая площадь всей сукцессионной системы, m – среднее время ее возобновления в климаксном состоянии (которое точно определяется в терминах структурной модели).

Более того, справедлива обобщенная эргодическая гипотеза, состоящая в том, что соотношения вида (4), (5) справедливы не только для площадей, но и для любых величин (“регулирующих функционалов”) вида

$$Q_i(t) = \int_0^{\infty} \int_{\Omega} q(a, X) S_i(t, a, X) da dX.$$

Значение обобщенной эргодической гипотезы состоит в том, что выполняется и обратное утверждение: из справедливости обобщенной эргодической гипотезы следует, что сукцессионная система находится в климаксном состоянии. Таким образом, намеченную

выше программу можно считать реализованной в рамках структурной модели сукцессий.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Березовская Ф.С., Карев Г.П.* Концепция мозаичности пространственно-временной структуры и моделирование динамики древостоев//Международный симпозиум "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие". М.: Наука, 1990. Ч. 3. С. 3–11.
2. *Березовская Ф.С., Карев Г.П., Швиденко А.З.* Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход. М.: ВНИИЩЛесресурс. 1991. 83 с.
3. *Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г.* Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 98 с.
4. *Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Хлебопрос Р.Г.* Структура древесных ценозов//Чтения памяти академика В.И.Сукачева. М.: Наука, 1987. Вып. 5. С. 64–91.
5. *Дылис Н.В.* Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с.
6. *Карев Г.П.* Динамика и асимптотическое поведение моделей структурных популяций//Моделирование процессов экологического развития. Сб. трудов ВНИИСИ. М.: Наука, 1987. Т. 12. С. 82–94.
7. *Карев Г.П.* Структурные модели и динамика древесных популяций. Автореф. докт. дисс. Красноярск, 1994.
8. *Карев Г.П.* Структурные модели естественной динамики лесного покрова//ДАН. 1994. Т. 337. №2. С. 273–275.
9. *Карев Г.П.* Эргодические теоремы в биологии//Тезисы международной конференции "Критерии самоорганизации в физических, химических и биологических системах". Суздаль, 1995. С. 40.
10. *Карев Г.П.* Модели динамики одного поколения древесной популяции и формирования ценозов//Проблемы мониторинга и моделирование лесных экосистем. М.: АО "Журнал Экос-информ", 1995. С. 228–243.
11. *Карев Г.П.* Динамика лесной экосистемы как метапопуляции ценонов//Там же. С. 201–219.
12. *Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н.* Синэкология леса. С-П.: Гидрометеиздат, 1992. 192 с.
13. *Коротков В.Н.* Новая парадигма в лесной экологии//Биологические науки, 1991. Т. 8. С. 7–19.
14. *Молчанов А.М.* Экология и эргодичность//Имитационное моделирование в экологии. М.: Наука, 1975. С. 49–50.
15. *Одум Ю.* Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 742 с.
16. *Полуэктов Р.А.* (ред.) Динамическая теория биологических популяций. М.: Наука, 1974. 456 с.
17. *Попадюк Р.В., Чистякова А.А.* и др. Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 364 с.
18. *Попадюк Р.В., Чумаченко С.И.* Имитационная биоэкологическая модель развития многовидового разновозрастного древостоя//Биологические науки, 1991. Т. 8. С. 67–77.
19. *Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.
20. *Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В.* и др. Популяционная организация покрова лесных территорий на примере широколиственных лесов европейской части СССР. Информационный материал. Пущино: НЦБИ АН СССР. 1990. 92 с.
21. *Сукачев В.Н.* Проблемы фитоценологии. Л.: Наука, 1975.

22. *Шуренков В.М.* Эргодические процессы Маркова. М.: Наука. 1989. 334 с.
23. *Aubreville A.* Regeneration patterns in the closed forest of Ivory Coast//World Vegetation Types. N.-Y.: Columbia Univ. Press. 1971. P. 41-55.
24. *Botkin D.B., Janak J.K., Wallis J.R.* Some ecological consequences of a computer model of forest growth//J.Ecol., 1972. V. 60. P. 849-873.
25. Computer and Mathematics with Applications, special issue, 1983. V. 9. N 3.
26. *Deikmann O.* On semigroups and populations//F.Fusco, I.Ianelli, L.Salvatori (eds). Advanced Topics in the Theory of Dynamical Systems. Acad. Press, 1989. P. 125-135.
27. *Deikmann O., Metz J.A.J., Kooijman S.A.L.M., Heijmans H.J.A.M.* Continuum population dynamics with an applications to daphnia magna. NIEUW Archief voor Wiskunde (4). V. 2. 1984. P. 82-109.
28. *Feller W.* On the integral equation of renewal theory//Ann. Math. Stat. 1941. V. 12. P. 243-267.
29. *Gulpin M.E., Hanski I.* (eds). Metapopulation dynamics. London, Acad. Press, 1991.
30. *Gurtin M., MacCamy R.* Population dynamics with age-dependence//Nonlinear Anal. and Mech. 1977. V. 3. P. 1-35.
31. *Karev G.P.* Age-dependent population dynamics with several interior variables and spatial spread//Ecol. Modeling. 1993. V. 70. P. 277-288.
32. *Karev G.P.* Structural models of phytocenosis succession dynamics and the problem of global climate change//Global and regional ecological problems. Krasnoyarsk, 1994. P. 57-69.
33. *Metz J.A.J., Deikmann O.* (eds). The Dynamics of Physiologically Structured Populations. Lecture Notes in Biomath., 68. Springer, 1986.
34. *Sharp F.R., Lotka A.J.* A problem in age distribution//Phil. Mag. 1911. V. 21. P. 435 -438.
35. *Shugart H.H.* Theory of Forest Dynamics. N.-Y., Springer, 1984. 278 p.
36. *Shugart H.H.* System analysis of the boreal forests. N.-Y., Springer, 1992. 265 p.
37. *Shugart H.H., West D.C.* Forest succession models//Bioscience. 1980. V. 30. P. 308-313.
38. *Solomon A., Shugart H.H.* Integrating forest-stand simulations with paleontological records to examine long-term forest dynamics//State and change of Forest Ecosystems. Agreen G.I.(ed). Uppsala, Sweden. 1984. P. 333-357.
39. *Tucker S.L., Zimmerman S.O.* A non-linear model of population dynamics containing an arbitrary number of continuous structure variables//SIAM J.Appl. Math. 1988. P. 3549-551.
40. *Urban D.L., Smith T.M.* Extending individual-based forest models to simulate large-scale environmental patterns//Bulletin of the Ecological Society of America. 1989. V. 70. P. 284.
41. *Urban D.L., Bonan G.B., Smith T.M., Shugart H.H.* Spatial application of gap models//Forest Ecology and Management. 1991. V. 42. P. 95-110.
42. *Watt A.S.* Patterns and processes in the plant community//J.Ecol. 1947. V. 35. P. 1-22.
43. *Webb G.* A semigroup proof of the Sharpe-Lotka theorem//Lect. Notes Math. 1984. V. 1076. P. 254-268.
44. *Webb G.* Theory of non-linear age-dependent population dynamics. Monographs and text books in pure and appl. math. ser. Dekker, 1985. V. 89.

О ПОЗНАВАТЕЛЬНЫХ МОДЕЛЯХ

Ю.В. Чайковский

Институт истории естествознания и техники РАН
103012, Москва, Старопанский пер. 1/5
e-mail: dab@ihst.msk.su

Познавательная модель (ПМ) – совокупность приемов и утверждений, через которые в данном сообществе принято объяснять (к ним сводить, ими моделировать) все основные факты и понятия. Сформулированы донаучная и шесть научных ПМ. Первые четыре – знаковая, механическая, статистическая и системная – характеризуют историю европейской науки; пятая, диатропическая (от греч. diatropos разнообразный) формируется в наше время, а шестая, пропенсивная (от лат. prorepensio – склонность) предполагается как ПМ скорого будущего. На примере понятия “случайность” показано, как меняется не только смысл слов, но и характер исследований в зависимости от того, какой ПМ придерживается данный ученый. В частности, господство статистической ПМ привело к фактическому отождествлению случайности и вероятности, тогда как понятие вероятности разумно прилагать лишь к такому массовому явлению действительности, в котором имеет место устойчивость частоты. А наибольший интерес (например, для теории эволюции) представляют явления, в которых нет частот либо они неустойчивы. Здесь успех возможен, только если рассуждать в рамках более новых ПМ – системной, диатропической и пропенсивной.

В 1961 году, читая нам, студентам-биофизикам, лекцию по эмбриологии, А.А.Нейфах поставил на доске жирную точку и произнес: “Это половая клетка, гамета, а вот это, – тут он артистически обвел вокруг точки контур мышки, – все то, что нужно, чтобы содержащаяся в ней генетическая информация передавалась следующему поколению, становилась потенциально бессмертной”. Я был поражен – ведь в моем представлении все было наоборот: система размножения существует для того, чтобы делать организм (т.е. реальную мышку, ту, что так бесшумно проникает повсюду и грызет пакеты с провизией) потенциально бессмертным.

После лекции мы с Сашей Базыкиным обсудили эту двойственность – Саша уже тогда был тонким ценителем парадоксальных формулировок. Насколько помню, сам я простодушно счел свою позицию лучшей, тогда как Базыкин посмеивался, видимо, как-то чувствуя взаимодополнительность позиций. А впоследствии оказалось, что я буквально ни о чем не могу договориться с Нейфахом, столь различны наши установки.

Вскоре Л.А.Блюменфельд, читая нам курс молекулярной биологии, изложил ту мысль Э.Шредингера, что организм, питаясь, извлекает из среды отрицательную энтропию (упорядоченность), и назвал эту мысль ошибочной; по его же мнению, организм извлекает из среды материю и свободную энергию, тогда как упорядоченность свою создает сам, каждый раз заново. Тут я целиком был согласен с лектором, мысль его была для меня непреложным фак-

том, зато я не мог убедить (ни тогда, ни впоследствии) в ней тех, кто стоял на стороне Шредингера.

Теперь мне ясно, в чем дело – разные люди пользуются разными *познавательными моделями* и потому видят по-разному один и тот же факт. Если так, то ясно, насколько важно таковые модели выявить: ведь чтобы найти общий язык, надо сперва понять, что говоришь с оппонентом на разных языках. Однако до этой ясности было еще лет 30.

Первый лучик блеснул в 1972 г., когда я рассказывал друзьям-биофизикам свою модель генетического поиска. Все мы выросли правоверными дарвинистами, но затем оказалось, что одних продолжает удовлетворять та мысль, что все сущее создано путем постепенной отбраковки случайных вариаций, тогда как другие не видят в такой схеме ничего научного, а науку эволюции видят в поиске законов, по которым образуется новое. Первые уверены, что случайные вариации (мутации и т.п.) как раз и являются механизмом возникновения нового, а вторые уверяют, что ничто новое случайно не делается, что мутации лишь болтанка вокруг нормы; норма же меняется в ходе эволюции посредством иных механизмов. Мне захотелось примирить обе позиции в рамках схемы генетического поиска.

Данные генетики (прежде всего – феномен пострепликативной репарации*) убедили меня тогда, что генетическую систему можно моделировать с помощью теории разумно-инерционных автоматов (в смысле М.Л.Цетлина [1, гл. 1]). Такой автомат может обучаться в том смысле, что избегает совершать те действия, за которые среда его штрафует. Если рассматривать акт повреждения ДНК (действие мутагена или срыв отдельного акта репарации) как штраф, а мутацию – как смену действия автомата, то окажется, что автомат редко меняет действие в “хороших” средах и часто – в “плохих”. Открытие пострепликативной репарации впервые показало, что такое обучение может требовать более чем одного поколения.

В моей модели коллектив автоматов (клон), применявший удачные в данной среде действия, увеличивал свою численность, а применявший неудачные – уменьшал. Снижение численности до нуля означало вымирание данного клона (акт отбора), но в принципе генетическая адаптация достижима здесь и без отбора: попав в скверную ситуацию, клон, естественно, уменьшал численность, но и увеличивал мутабельность (частоту смены действий); если он успевал, то мог адаптироваться (автоматы, нашедшие выгодное действие, восстанавливали численность клона).

Однако вымирание неудачных клонов резко повышало эффек-

* Тип репарации ДНК, при котором повреждения в одной цепи исправляются путем вставки нужных оснований, считываемых с комплементарной ей цепи после репликации, когда на месте первичного повреждения оказывается брешь. Исправление, тем самым, происходит в следующем за повреждением клеточном поколении, тогда как типы репарации, известные до этого открытия (опубликованного в 1968 г.), исправляют ДНК лишь сразу или не исправляют вообще.

тивность поиска в коллективе клонов, таким образом отбор выступал как мощный ускоритель генетического поиска. Удалось показать, что адаптивная пара неадаптивных точковых мутаций, заведомо недостижимая в обычной “дарвинской” схеме, может быть достижима в данной модели. Другими словами, если адаптация достижима посредством пары мутаций, каждая из которых сама по себе вредна, и если при обычных частотах мутаций данная пара недостижима – клон вымрет быстрее, – то в указанной схеме она достижима. (Подробнее см. [2, п. 4.1]). Это я и рассказывал.

Один из слушавших ошарашил меня репликой: “Может быть это и красиво, но зачем это, если и без того все ясно?” От такой позиции веяло обскурантизмом, но по сути оппонент лишь честно выражал то, что другие обычно маскируют: он не оспаривал самого результата, он честно заявлял, что не нуждается в нем. И это было мне полезно – ведь другие облекали точно ту же позицию в форму научной критики, лишь маскировавшей эмоциональное неприятие. Кстати, Базыкин так никогда не делал.

С 1980 г. я работаю в Институте истории естествознания и техники. Узнав, что я занимаюсь становлением дарвинизма, мой новый коллега А.П.Огурцов, известный методолог, предложил мне выяснить, какой познавательной моделью пользовался Дарвин, и тут же объяснил смысл понятия познавательной модели (ПМ).

Ею он именует совокупность приемов и утверждений, которые для данного ученого или данных ученых настолько наглядны и самоочевидны, что через них принято объяснять (к ним сводить, ими моделировать) все факты и понятия. Мы с Огурцовым быстро сошлись на том, что ПМ Дарвина была статистической (о статистической ПМ см. ниже, а о статистическом характере раннего дарвинизма см. [3]).

Важное достижение Огурцова состояло в том, что он ясно понял малозаметный факт – ПМ естественных наук обычно заимствуются из наук общественных и из техники. Поэтому приходится говорить о ПМ данной эпохи в целом. Сам Огурцов вскоре надолго потерял интерес к ПМ, а жаль: с их помощью оказалось возможным вчерне описать развитие европейского научного мировоззрения примерно за последнюю тысячу лет – с X по XX век. Античность и Восток таким образом описать не удастся [4].

Перечень познавательных моделей

До рождения европейской науки в обществе царил не оформленное логически почитание природы как благого или как злобного начала. Это почитание удобно описать как господство нулевой (донаучной) познавательной модели, которую можно назвать *этико-эстетической* (религиозной) моделью. В ее рамках мир (природа и общество) понимался как храм.

Огурцов ввел две познавательные модели – *семиотическую* и

механическую *, основные при рождении европейской науки. Семиотическая (знаковая) ПМ – такой тип описания знания, при котором мир выступает как текст, а познание – как чтение, расшифровка. Эта модель исторически была исходной для европейской науки, первой научной – ею пользовались Высокое средневековье и Возрождение, когда познание понималось как разгадывание замысла Творца. С нею в науку вошли понятие закона природы и идея математизации науки. Хотя нынешняя наука, в общем-то, отошла от знаковой трактовки знания, таковая все еще характерна для начальных стадий формирования научных дисциплин. Знаковая модель безраздельно господствовала в ранней генетике, где и сейчас термин “генетический текст” является одним из главных, хотя мы все больше убеждаемся, что представление генетической информации как линейной и знаковой чересчур упрощено.

Термин Огурцова точен, но, как выяснилось, натуралистам часто непонятен; поэтому мне удобнее оказалось называть первую научную ПМ *схоластической*: ведь под схоластикой обычно понимают приоритет знания текстов над знанием природы.

Вторая (механическая) ПМ сменила в XVI–XVII веках схоластическую. Она строит систему мира как механизм, автомат. В ее рамках утвердились принцип причинности и идея эволюции (точнее, прогресса – как социального, так и биологического). До сих пор мы говорим “понять механизм явления”, хотя бы явление было вовсе не механическим. Идея целостности занимает мало места в данной модели, но все же присутствует: каждый объект определяется, как деталь, своим местом в целом механизме.

Дальнейшее развитие рациональной европейской науки связано, на мой взгляд, с тремя ПМ – *статистической, системной и диатропической*. Вся пятерка сменяющих друг друга научных моделей грубо, но в общем, по-моему, верно описывает процесс научного познания как социальное явление.

Третья (статистическая) ПМ видит мир как совокупность балансов, средних и инвариантов. С нею в науку вошли такие понятия, как закон сохранения, торговый баланс, баланс природы, однородное и изотропное пространство, процент. Возникла она в параллель со схоластической: впервые понятие баланса родилось в бухгалтерии XV века, отсюда идет традиция видеть государство и природу как исконно сбалансированные Богом (прообраз идей равновесия властей и экологии) и приводить доли к единой форме – процентной. Однако эта ПМ завоевала науку лишь в XVIII–XIX веках; она до сих пор занимает в науке центральное положение, и в ее терминах принято трактовать все, что связано со случайностью.

Четвертая (системная) ПМ видит во всем целостность, уподобляет мир организму. С нею в науку вошли идея оптимальности

* Свое понимание их, как и вообще ПМ, он опубликовал лишь недавно [5]. Оно оказалось достаточно отличным от излагаемого ниже и являющего собой мою разработку его ранних устных замечаний.

(экстремальные принципы) и идея самоорганизации. В мировоззрение ученых эта ПМ входит в настоящее время, хотя отдельные ее положения (например, принцип наименьшего действия) утвердились давно.

Пятая (диатропическая, от греч. *диатропос* разнообразный) ПМ едва нарождается как социальное явление и представляется мне как ПМ начала XXI века. Она видит в мире прежде всего разнообразие, видит природу как сад или как ярмарку (а не как огород или рынок), она моделирует природу обществом или иной совокупностью, в которой ни один элемент не обязателен, но в которой некоторая трудно уловимая целостность (часто – не функциональная, а эстетическая) есть.

Разнообразие имеет свои собственные законы, достаточно общие и существенные, но не формальные и не строго однозначные. Поэтому, несмотря на общую упорядоченность, фундаментальную роль в нем обычно играет случайность; но это – не та случайность, что в третьей ПМ и в теории вероятностей, о чем скажем позже.

До последнего времени эти шесть ПМ представлялись мне набором, достаточным для анализа социальной истории европейской науки. Однако методолог Н.Ф.Овчинников высказал мне недавно мысль о том, что зародыш еще одной (шестой научной) ПМ можно видеть в концепции *предрасположенности* К.Поппера. Хотя тут еще нельзя всерьез говорить о социальном явлении (каковым по определению является ПМ), однако мысль Овчинникова кажется мне интересной, и параллели со взглядами других ученых просматриваются. Я рискну отнести концепции предрасположенности место в ряду ПМ. *Пропенсивная* (от лат. *propensio* – расположение, склонность) ПМ (шестая научная) видит мир как систему предпочтений, потенциалов и склонностей. В рамках шестой модели однородное изотропное пространство (основное понятие физики) – лишь одна из моделей реальности, тогда как возможны другие модели мира, с избранными направлениями.

Чтобы лучше понять суть анализа науки с помощью ПМ, рассмотрим одну из них немного подробнее. Для этого удобнее всего третья ПМ – она и исследована лучше, и положение пока что занимает ведущее (хотя уже и не царит в науке, как было сто лет назад).

Становление статистической познавательной модели

Первоначально, до середины XVII века, статистика (от лат. *status* – государство, состояние) не была связана с анализом каких бы то ни было случайностей, а была попросту частью ведущей тогдашней научной дисциплины – государственоведения, – той частью, которая приводила данные к единообразной форме. В 1662 г. Дж.Граунт открыл, что в массовых единообразных записях смертности лондонских жителей имеет место *устойчивость частот*, и

этим открытием сразу же воспользовались многие отрасли знания; однако математическое осмысление этого феномена началось всерьез лишь через двести лет, когда статистик В.Лексис (1879 г.) сформулировал само понятие устойчивости частоты, связав его с величиной дисперсии случайной величины: чем выше относительная дисперсия, тем ниже устойчивость. В качестве распределения со стандартной устойчивостью было взято нормальное (гауссово) распределение [6].

Но вопрос о том, возможна ли частота, совсем неустойчивая, еще не был поставлен – предметом интереса были лишь конечные выборки, а потому считалось, что бесконечные дисперсии интереса не представляют.

Другой математический аспект третьей ПМ явила идея баланса. Сперва она носила чисто арифметический характер – нормальный ход финансовых дел трактовался как ежевечернее равенство кредита и дебета в бухгалтерской книге. Бухгалтерский баланс – понятие мысленное: он соблюдается (при отсутствии ошибок записи) всегда, независимо от того, богатеет заведение или разоряется. Однако этот формальный прием контроля записей помогал от разорения и понемногу превратился в новое понимание мира как совокупности балансов: в естествознании с XVII в. стали говорить о балансе природы, а в экономике – о ее рыночной природе. Затем и тут и там стали считать конкуренцию ведущим фактором развития.

В действительности, как показал в 1970-е годы историк хозяйства Ф.Бродель [7], рыночная конкуренция именно в Новое время стала отходить на задний план экономики. Могу добавить: в XIX веке она была официально ограничена (картелями, синдикатами и т.п.); капитализму как особой формации свойственно резкое ограничение сферы действия рынка: торговля рабочей силой перестала быть торговлей самими рабочими, армия перестала быть наемной (и снова становится наемной при посткапитализме), торговля чинами стала преступлением, стали финансироваться государством отрасли жизни, до тех пор бывшие почти целиком сферой купли-продажи – лечение, обучение и культура. Почему же именно это время запомнилось как эпоха становления рыночной системы?

Думаю, что важную (если не главную) роль сыграла тогдашняя экспансия статистической идеологии. Ища повсюду баланс и его атрибуты, их находили повсюду, даже там, где мы их нынче не видим. Математическое описание понималось как нахождение условий равновесия (и в покое, и в движении), причем неустойчивое (как мы теперь понимаем) равновесие трактовалось как устойчивое. В частности, конкуренцию – процесс в принципе неустойчивый [8] (т.е. описываемый системой дифференциальных уравнений, неустойчивой по Ляпунову), описывали как устойчивый. Точнее, положительную обратную связь описывали как отрицательную.

Только такой модой я могу объяснить тот факт, что основой и даже сутью биологического взаимодействия стали тогда считать ту

же конкуренцию и что огромная антиконкурентная литература (наиболее известное для русского читателя имя – анархист П.А.Кропоткин) даже не критиковалась, а просто игнорировалась. Даже в эмбриологии, где конкуренция вряд ли описывает хоть что-то, вводили термин “внутренний отбор”. В других же областях, где она описывает (с системной точки зрения) лишь частности, она господствовала, а кое-где и господствует. В этом нет ничего удивительного, если вспомнить, что идеология не раз понуждала массу людей к делам, казавшимся потомкам абсурдными. В делах общественных таких примеров не счесть, а среди дел научных напомним хотя бы проекты вечного двигателя, евгенику и методы омоложения.

Звездный час третьей ПМ настал в 1859 г., когда одновременно три известных англичанина выступили со своими учениями: Ч.Дарвин – о происхождении видов, Дж.Максвелл – о движении молекулы газа и Г.Спенсер – об “общественном организме”. Все три были ярко статистическими. Так, по Спенсеру, мозг усредняет интересы различных органов тела так же, как парламент усредняет интересы различных классов общества.

К сожалению, анонимная публикация Спенсера [9] и ей подобные остались малоизвестными (тогда как концепции Максвелла и Дарвина быстро стали знамениты), и потому остался в тени социальный контекст статистического естествознания. Чуждые философского подхода натуралисты полагали, что лишь обобщают успехи знания о природе, тогда как философ Спенсер, видимо, сознавал, что вводит в науку новое мировоззрение, хоть и не называл его статистическим – термин “статистическое мировоззрение” появился в начале XX века. Как обычно, утверждение нового мировоззрения было связано с социальным кризисом, сперва затронувшим Англию – росли профсоюзы, стали популярны прежде малоизвестные социалистические идеи (во все времена основанные на идеях усреднения и баланса), изменились стили в искусстве и т.п. В связи с этим см. [3, 10].

Как раз с этого времени баланс все чаще стали трактовать как равнодействующую разнонаправленных случайностей, а с тем сама третья ПМ расслоилась на две субмодели: описательную, где случайностей может и не быть, и математическую (точнее вероятностную), где случайности (у которых предполагаются устойчивые частоты) играют ведущую роль. Будучи достаточно различны по существу, субмодели легко (подчас – неоправданно легко) заимствуют друг у друга стереотипы мышления, и именно поэтому их приходится рассматривать в рамках единой ПМ.

В частности, у Дарвина эволюция была процессом описательной статистики (недаром прототипом ему служила, как он сам не раз указывал, статистика населения Т.Мальгуса), тогда как круг аргументов дарвинизма XX века – чисто вероятностный. Однако дарвинизм искренне полагает Дарвина своим наиболее важным автором. Но можно ли для эволюционных актов вообще ввести понятие

вероятности? Этот вопрос требует анализа природы случайности вообще и в первую очередь природы вероятности.

Вероятность—мера и вероятность—частота*

В теории вероятностей вопрос о природе вероятности не рассматривается: существование вероятностей вводится тут как некоторое априорное свойство изучаемых объектов. Правда, в предисловиях обычно говорится, что теория вероятностей ограничивается такими явлениями, где имеет место устойчивость частот, но она тоже предполагается заданной и редко обсуждается**. Странно, но вопрос не обсуждается и в математической статистике, хотя заданными тут считаются не вероятности, а именно эмпирические частоты — они тоже молчаливо предполагаются устойчивыми (даже если рассматриваются неограниченно растущие выборки). В качестве примера беспечности можно взять любое руководство, вплоть до самого объемистого [11]. В нем, как и всюду, используется только вероятность—мера, однако к концу (т. 2, с. 1197) заявлено: “в данных томах мы приняли частотную точку зрения...”. Можно сказать, что в основе науки лежит особая аксиома, никем не формулируемая, но всеми принимаемая: вероятность—мера отождествляется с вероятностью—частотой (*аксиома эквивалентности*)***⁽¹⁾.

Это похоже на ситуацию с понятием массы в физике, где гравитационная масса отождествляется с инерционной. Но эквивалентность масс нигде, насколько мне известно, не нарушается, тогда как эквивалентность вероятностей имеет, как увидим, вполне реальные границы.

Существует много работ (начиная с П.Леви, 20-е годы) по теории таких распределений вероятностей, у которых дисперсии бесконечны, без попыток увязать их с реальным феноменом устойчивости частот. А связь достаточно очевидна: у распределений с бесконечной дисперсией, т.е. с неустойчивой (исторически справедливо будет сказать: *с неустойчивой по Лексису*) частотой, нельзя утверждать (ни в каком приближении) справедливость сформулированной выше аксиомы****⁽²⁾.

* В этом (и следующем) разделе автор не всегда отличает термины математической теории вероятностей от понятий, относящихся к реальным экспериментам. На мой взгляд, это делает непонятной значительную часть текста. Несколько замечаний, отмеченных цифрами, приведены в конце статьи. (*Прим. редактора*).

** Если обсуждается, то в следующем смысле: демонстрируется на практических примерах, что относительный разброс наблюдаемых частот уменьшается с ростом числа испытаний. Затем относительный разброс эксплицируется в понятии относительной дисперсии, но уже никогда никем не ставится вопрос о том, что означает ее неограниченный рост.

*** Не стоит говорить об *отождествлении* математического понятия “вероятность” с понятиями, описывающими что-либо в реальном мире. В лучшем случае можно говорить о сопоставлении или связи этих понятий. См. также примечание 1 в конце статьи. (*Прим. редактора*).

**** Весь абзац непонятен. См. прим. 2 в конце статьи. (*Прим. редактора*).

Такие распределения известны в практической статистике, и называют их *длиннохвостыми*, поскольку в соответствующих им выборочных распределениях приходится учитывать значения случайных величин, очень далекие от максимума плотности (значения выборочных средних существенно зависят от размера выборки) [12]. Если говорить о теоретических распределениях, то у них хвосты плотностей бесконечны, и я бы предпочел называть те из них, у которых бесконечны дисперсии, *толстохвостыми*.

Бывают и такие распределения, где вообще бесполезно “набирать статистику”, т.е. ставить массовый опыт, ибо с ростом числа испытаний точность опыта не растёт. Таково знаменитое *распределение Коши*. Его плотность $1/(\pi(1+x^2))$ колоколообразна, т.е. внешне похожа на гауссоиду, но убывает с ростом $|x|$ столь медленно, что распределение не имеет ни дисперсии, ни даже математического ожидания; поэтому не имеет места закон больших чисел, и “средние не накапливаются вокруг нуля, как можно бы предположить по аналогии с законом больших чисел” [13, с. 67]. Тут с помощью осреднения нельзя добиться повышения точности, поскольку плотность суммы равна плотности каждого слагаемого.

Что же означает само слово “вероятность” в задачах, где устойчивость частот не предполагается? Вообще в теории вероятностей (ТВ) оно означает нормированную меру, т.е. является понятием теории функций действительного переменного, но не какой бы то ни было теории случайности. Со случайностью ее связывает только упомянутая аксиома эквивалентности. Она-то, по-моему, и является той “аксиомой вероятности”, на которую указывал Дж. Литтлвуд вскоре по рождении колмогоровского варианта ТВ [14]. Отчасти, границу области эквивалентности указывает центральная предельная теорема ТВ (гласящая, что сумма случайных величин, обладающих некоторыми свойствами регулярности, с ростом числа слагаемых сходится к гауссову распределению): там, где она справедлива, эквивалентность место имеет.⁽³⁾

Вот уже 200 лет, со времен П.-С. Лапласа, выяснение этих свойств регулярности является одной из главных задач ТВ, однако, к сожалению, анализ ведется путем выявления и ослабления свойств, достаточных для сходимости (суммы случайных величин к случайной величине, распределенной нормально), тогда как вопрос о необходимых свойствах, насколько мне известно, вообще не ставится (хотя фактически, разумеется, некоторые из них найдены). Почему?

Потому, думаю, что феномен устойчивости частот настолько распространен в природе (даже если включать в нее и общество), что неустойчивые частоты можно было столетиями не замечать, как и делают до сих пор те математики, которые выбирают ТВ в качестве профессии. С их точки зрения, устойчивость частот лежит в основе мироустройства; тогда естественно желание еще и еще расширять осознанную часть этого мира, а оказавшись вне его, стараться описать новый мир в понятиях старого.

Что это за старый мир? Мне представляется, что это – мир, понимаемый в рамках третьей ПМ, мир, в котором принято обращаться с вероятностями вместо реальных частот и со средними значениями случайных величин вместо самих этих величин. В действительности такая замена может приводить к потере самой сути дела.

Во-первых, упускается из виду, что реально взаимодействуют не средние, а сами единичные объекты в их разнообразии. Если они хоть чуть сложнее, чем объекты статистической физики, то траектории средних величин, даваемые решением дифференциальных уравнений, ничему в природе, как правило, не соответствуют.

В частности, много лет считалось, что система дифференциальных уравнений Вольтерра–Лотки (одна из исходных моделей популяционной биологии) качественно верно описывает взаимодействие “хищник–жертва”, что ее структурная неустойчивость (*негробость*) не так уж существенна и легко может быть скорректирована.⁽⁴⁾ Однако в ходе ее дискретного анализа “было продемонстрировано, как дискретизация явно безобидной системы дифференциальных уравнений привела к невообразимо богатому и сложному поведению” [14, с. 107]. В разных участках фазовой плоскости мы видим поведения абсолютно различных типов, не имеющих ничего общего с классификацией Пуанкаре [14, с. 108]. Мир дифференциальных уравнений оказался гораздо беднее, чем думали и чем нужно для практики*.

Во-вторых, игнорируются распределения неустойчивых частот, хотя они вполне реальны в практике. Так, распределение Коши возникает при измерении углов и известно астрономам; по Коши распределены арктангенсы углов**, распределенных равномерно, так что если произвольно выбирать угол с равномерной частотой–вероятностью, то частота его арктангенса оказывается неустойчивой. Распределение Коши – простейший пример, показывающий необходимость исходить при построении моделей из факта принципиального разнообразия случайностей. Принципиально здесь то, что вероятность–меру ввести можно, но нельзя утверждать, что вероятность–частота к ней сходится, если распределение толстохвостое⁽⁵⁾.

Новые ПМ, случайность без вероятности и эволюция

Четвертая и пятая познавательные модели оперируют с более сложными и менее регулярными случайностями, нежели теория вероятностей. Я уже старался показать это в главах 3 и 4 книги

* Общепринятая точка зрения противоположна: мир дифференциальных уравнений оказался богаче, чем думали – уже решения системы третьего порядка могут иметь очень сложное, “стохастическое” поведение. (*Прим. редактора*).

** Автор, видимо, имел в виду тангенсы: арктангенс может принимать значения лишь в интервале $(-\pi/2, \pi/2)$. Как и выше, не объясняется, что такое частота случайной величины (в данном случае – тангенса угла). (*Прим. редактора*).

[2], а здесь скажу лишь, что такие случайности обычно возникают в системах с нежесткими связями, где типичны распределения частот с бесконечными (точнее, с неограниченно растущими) дисперсиями, чаще всего выступающие в опыте как гиперболические распределения. Об этом мною написано, но без понятия ПМ затруднительно понять, что речь идет не о каких-то экзотических вариантах статистики, но о корпусе фактов и идей, требующем нового мировоззрения – системного.

В частности, анализ статистических данных, с которыми имеет дело теория **микроразволюции**, показывает, что здесь довольно типичны гиперболические распределения. Они толстохвосты, поэтому утверждать эквивалентность или хотя бы близость вероятности–меры и вероятности–частоты нет оснований, следовательно вероятностный подход дает мало.

Еще меньше дает он там, где система может качественно менять свой тип при изменении ее параметров. Тут больше надежд на теорию *динамического хаоса* – тоже являющую собой вариант системного подхода⁽⁶⁾.

В последние 20 лет родился новый раздел математики – теория *фракталов* (самоподобных структур дробной размерности), привлекающий многих красотой объекта, о чем они прямо заявляют [14]. Одним из простейших фракталов является *ветвящийся процесс**, в частности – процесс размножения особей в обычной модельной популяции. Статистическое (диффузионное) описание лишило его биологического смысла (анализ см. в работе [15]) и всей красоты, присущей фракталам. Поэтому я очень надеюсь, что популяционная теория отойдет от аналогий (в прошлом полезных, но ныне, по-моему, исчерпанных) со статистической физикой; что она, вслед за другими главами биоматематики (такими, как математическая физиология или математическая систематика), обратится к фракталам, являющим примеры диатропической случайности. Дело в том, что дискретное описание посредством фракталов часто приводит к моделям, проявляющим при разных значениях параметров случайность различных типов. Это хорошо видно на замечательных иллюстрациях книги [14].

Еще 20 лет назад ведущий американский дарвинист встревожено писал о дифференциальных уравнениях статистической генетики популяций: “...в бункеры теории-машины в изобилии посыпались факты. Но на выходе не появилось ничего!.. Очевидно, необходимо тщательно пересмотреть соотношение между теорией и фактами” [16, с. 194]. Увы, задача оказалась ему не по силам – человек умный и ищущий, но связанный статистическим подходом, он не смог пойти дальше разговора о соотношении мутаций, миграции генов и отбора. На этом пути ничего интересного для биологии дарвинизма не оказалось, и популяционная генетика находится, на

* Автор, по-видимому, имеет в виду некое схематическое изображение процесса. (Прим. редактора).

мой взгляд, в давнем и глубоком тупике. Новейший и самый наглядный пример этого дает руководство по статистической генетике [17]: хотя там есть объемистый параграф “Выявление действия естественного отбора”, но в нем, в отличие от других разделов книги, нет и намека на возможность сопоставления уравнений с биологической практикой.

Можно взять любое другое руководство и убедиться, что статистический дарвинизм все более уподобляется “игре в бисер” Германа Гессе. Нет, я вовсе не хочу никого обидеть – в математике много “бисера”, дающего наслаждение многим поколениям интеллектуалов. (Достаточно вспомнить задачу Фибоначчи о популяции кроликов, размножающихся без умирания: ничего не дав биологии, она породила теорию чисел Фибоначчи.) Хочу только объяснить, почему не вижу тут биологически осмысленных задач, почему вижу их пусть и рядом, но вне доступности при нынешнем умонастроении специалистов. Эти задачи требуют иного подхода, иных ПМ.

И вот уж совсем ничего вероятностный подход не дает там, где языком случайности пытаются описать качественное разнообразие, в частности – в задачах макроэволюции. Тут приходится прибегать к таким случайностям, у которых не только нарушается аксиома эквивалентности, но может попросту отсутствовать вероятность-мера. Поясню сказанное.

Еще философ-эволюционист А.Бергсон высказывал в 1907 г. мысль, что эволюционную случайность естественно понимать как свободный выбор. Известно, что если ввести свободный выбор в теорию множеств, то среди подмножеств множества точек отрезка окажутся не имеющие меры. Пример дал Дж.Витали (1905 г.). Замкнем единичный отрезок в окружность. Назовем две точки родственными, если расстояние между ними рационально, и чуждыми, если оно иррационально. Счетное множество всех точек, родственных данной, назовем семейством. Очевидно, что два семейства либо совпадают, либо не имеют общих точек. Вся совокупность точек окружности при этом – объединение несчетного множества семейств. Произвольно выберем из каждого семейства по одному представителю u . Множество $\{u\}$ всех этих представителей будет неизмеримым [18, с. 148].

Увидеть, каким образом в этом примере рождается невероятная случайность, легко. Рассмотрим действительное число z , образующее семейство, как точку, на которую указала, остановившись после долгого вращения, бесконечно тонкая стрелка, ось которой – в центре нашей окружности. Это – обычная вероятностная процедура (“рулетка Пуанкаре”), причем случайная величина $\{z\}$ распределена равномерно на единичном отрезке. Чтобы получить произвольное число этого семейства, надо прибавить к z произвольное рациональное число m/n , т.е. выбрать произвольно пару натуральных m и n . В совокупности актов выбора пар нет распределения вероятностей (акт выбора не имеет вероятности-меры), по-

тому что, ввиду произвольности выбора, все у могут оказаться на любом (в том числе и сколь угодно малом) отрезке. При вероятностном выборе это невозможно, поскольку в колмогоровской ТВ каждое подмножество рассматривается вместе с симметричными ему (по всем мыслимым типам симметрии) подмножествами, т.е. случайные акты в целом там несвободны.

Смена познавательных моделей

В любой исторический момент обычно господствует одна ПМ (иногда две), формирующая научную парадигму, а другие модели оппозиционны ей, и это часто делает познание односторонним, ущербным. (В настоящее время третья модель начинает уступать место четвертой, а это значит, что обе имеют достаточно много приверженцев.) Хотя каждая ПМ удобна для описания лишь какого-то своего круга явлений, однако на практике господствующая модель привлекается для объяснения всего на свете. Это, на мой взгляд, и служит одной из главных причин однобокости ряда теорий.

Каждая ПМ заимствует у предыдущей много черт, и потому их часто путают; столь же характерно и более интересно сходство (но в других отношениях) моделей одинаковой четности; четные модели (начиная с нулевой) тяготеют к целостному знанию (особенно четвертая, системная), а нечетные – к расчленяющему, элементному знанию (особенно третья, статистическая). Если от одной четной модели к другой человеку перейти довольно легко, то от четной к нечетной и обратно – отнюдь.

Поэтому многие ученые черпают аргументацию равным образом, например, из семиотического и статистического арсенала. Вот почему дарвинизм из всего арсенала науки XX века всерьез предпочел только формальную генетику, а дарвинист Нейфах так уверенно дал чисто знаковую схему смены поколений. Наоборот, знаково-статистический взгляд Шредингера с трудом уступает механической аргументации Блюменфельда. Зато тем, кто ее принял, легко усвоить новый (системный) способ мышления.

Если моя студенческая позиция и была чем-то лучше, чем Нейфаха, то лишь тем, что ПМ, которой я тогда придерживался (системная), более нова, чем его (статистическая). Однако вряд ли стоит объяснять, что ни одна ПМ не должна претендовать на монополию. В каком-то смысле это, возможно, и выражала саркастическая улыбка юного Базыкина.

Метод ПМ и эволюционная проблематика

В силу своего междисциплинарного характера, различным людям представление о ПМ может быть полезно в самых разных отношениях. Мне более всего ПМ интересны в том плане, в каком они

могут помочь в решении вековых эволюционных проблем. Не входя в детали, отмечу, что ламаркизм – по преимуществу механическая, дарвинизм – статистическая, а номогенез – системная концепции. Спор между ними неконструктивен, пока адепты лишь подбирают аргументы в свою пользу. По мере смены симпатий общества от статистики к системности неизбежен рост популярности номогенеза, но не надо на сей счет обольщаться – в этом может не оказаться более глубокого понимания природы явлений. Попросту, теперь нуждается в доказательствах то, что прежде считалось самоочевидным, и наоборот.

(История науки полна подобных примеров. Так, если до работ Фарадея общепринятым было объяснять электричество в механических терминах, то после Максвелла, наоборот, механические силы стали трактовать через электрические. Ни то, ни другое до наших дней не дожило. Точно так же, никто сейчас не вспоминает, что в начале века многие пытались понять гравитацию статистически, как результирующую столкновений неведомых частиц, по аналогии с давлением газа.)

На сегодня все три концепции эволюции далеки от практической полезности, тогда как общество, пораженное глобальным кризисом, нуждается, кроме прочего, в работоспособной теории эволюции. Таковую естественно искать в форме синтеза, а он требует усвоения новых ПМ.

Прежде всего, на мой взгляд, следует уяснить, что в биоэволюции общего с другими эволюциями, что специфично, а что взято у других отраслей знания без достаточных оснований. Одно из таких заимствований детально описано в англоязычном дарвиноведении: заимствование Дарвином идей конкуренции и отбора из политэкономии. Остается добавить, что при господстве третьей ПМ это было почти неизбежно. Любопытно: если российские дарвинисты 130 лет отрицали такое заимствование, будучи уверены, что схема Дарвина описывает специфику биологии, то теперь многие склонны прямо отождествлять ее с рынком и видеть в ней обоснование нынешних реформ. (Обсуждение см., например, в статье [19].) Учитывая, что роль конкуренции и тут и там требует детального изучения (на взгляд многих, она радикально завышена) с привлечением нового теоретического аппарата, можно уверенно предсказать, что без системной ПМ не обойтись. Однако и ее, на мой взгляд, недостаточно.

Диатропический подход к эволюции среди ученых только еще начинается, но уже влияет на общество, которое начало понимать, что надо сохранять разнообразие, тогда как еще недавно оно стремилось сохранять и создавать “полезные” виды и даже “бороться с природой”.

Пропенсивный подход к эволюции начат вообще лишь отдельными учеными (такова, например, концепция “привычек природы” Р.Шелдрейка [20]), но и его преимущества уже можно видеть: если в пространствах, с которыми имеет дело эволюционизм, есть из-

бренные направления (что, по сути, и утверждают ученые типа Шелдрейка), то дарвинизм сам собой смыкается с номогенезом, и надо не спорить, кто прав, а вместе работать.

Как не вспомнить идею предустановленной гармонии Лейбница: если он, рассуждая в рамках тогдашней (второй) ПМ, трактовал взаимообусловленность явлений как взаимоподгонку деталей в часах, то в рамках шестой ПМ мы можем говорить о нежесткой взаимообусловленности.

Вот, вкратце, итоги работы, начатой когда-то после полусерьезной беседы с А.Д.Базыкиным и всерьез занимающей основную часть моего времени последние лет 15. Увы, концепцию познавательных моделей обсудить с ним не пришлось.

ЛИТЕРАТУРА

1. Цетлин М.Л. Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. М.: Наука, 1969.
2. Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М., 1990.
3. Чайковский Ю.В. Рождение дарвинизма//Теоретические проблемы современной биологии. Пушино, 1983.
4. Чайковский Ю.В. Познавательные модели, плюрализм и выживание//Путь. Международный философский журнал. 1992, № 1.
5. Карпинская Р.С., Лисеев И.К., Огурцов А.П. Философия природы: коэволюционная стратегия. М.: Наука, 1995.
6. Лексис В. О теории стабильности статистических рядов//О теории дисперсии. М.: Статистика, 1968.
7. Бродель Ф. Динамика капитализма. Смоленск: Полиграмма, 1993.
8. Артур У. Механизмы положительной обратной связи в экономике//В мире науки, 1990, № 4.
9. [H.Spencer]. The social organism//Westminster Rev. 1860, N 1. 10. 1859: Entering in age of crisis./Ed. Ph.Appleman, W.A.Madden, M.Wolf. Bloomington, Indiana Univ. Press, 1959.
11. Kendall's advanced theory of statistics. 5th edition. L., 1987. V. 1; 1991. V. 2.
12. Хайтун С.Д. Проблемы количественного анализа науки. М.: Наука, 1989.
13. Феллер В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. М.: Мир, 1984. Т. 2.
14. Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем. М.: Мир, 1993.
15. Чайковский Ю.В. Выживание мутантного клона//Генетика, 1977, № 8.
16. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978.
17. Вейр Б. Анализ генетических данных. М.: Мир, 1995.
18. Шилов Г.Е. Математический анализ. Специальный курс. М.: Физматгиз, 1960.
19. Заварзин Г.А. Анти-рынок в природе//Природа, 1995, № 3.
20. Sheldrake R. Habits of nature//One Earth. 1988, N 3.

Примечания редактора (к статье Ю.В.Чайковского)

1. Глубокий вопрос о связи математической теории вероятностей с явлениями реального мира не сводится, конечно, к "всеми при-

нимаемой” аксиоме. Имеются математические книги, в которых эта связь обсуждается. См., в частности:

А.Н.Колмогоров. Основные понятия теории вероятностей. Наука, 1974, с. 12–13.

В.Н.Тутубалин. Теория вероятностей. Изд-во МГУ, 1972, с. 5–7 и 143–148.

2. В первой фразе речь идет, по-видимому, о “распределениях” (функциях или плотностях распределения) как термине математической теории. Если это так, то без дополнительных, внематематических предположений невозможно “увязать” доказанные теоремы с устойчивостью (эмпирических) частот. Во второй фразе, возможно, имеются в виду эмпирические распределения. Логически допустимо, что с удлинением серии опытов выборочные дисперсии будут неограниченно возрастать. Однако, если наблюдаемая величина X ограничена (все $|x_k| < c$), то это невозможно. К сожалению, в тексте не объясняется, что такое “частота распределения” и как она связана с частотами появления тех или иных значений в серии опытов.

3. Не вполне ясно, как может теорема математической теории указывать границы применимости этой теории.

4. То, что модель Вольтерра–Лотки сильно идеализирована, хорошо известно. [См., в частности, книгу А.Д.Базыкина “Математическая биофизика взаимодействующих популяций”. Наука, 1985]. Двумерные системы с дискретным временем по сложности приблизительно соответствуют системам трех дифференциальных уравнений и, действительно, богаче, чем дифференциальные системы второго порядка.

5. Из любой случайной величины, имеющей плотность распределения, можно, взяв функцию от нее, изготовить “плохую” величину. Например, если ζ распределена нормально, то $1/\zeta$ (или $\operatorname{tg} \zeta$) имеет бесконечную дисперсию (точнее, не имеет среднего значения и дисперсии). Как связан этот математический трюк с процессом измерения “физической” случайной величины, нужно обсудить отдельно.

6. Открытие “динамического хаоса” – сложного поведения решений простых систем уравнений – произвело революцию в математическом естествознании. Из текста не ясно, какова связь этого замечательного открытия с системным анализом.

ПОСЛЕСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Мысль издать сборник научных работ, посвященный памяти А.Д.Базыкина, возникла весной 1994 года. Инициативная группа из 4 человек (Ф.С.Березовская, Р.М.Борисюк, Р.Г.Хлебопрос, Э.Э.Шноль) наметила лиц, которые могли бы участвовать в сборнике, и обсудила научный облик предполагаемой книги. В качестве авторов статей были приглашены ближайшие сотрудники А.Д.Базыкина, его коллеги по работе в Пушкино и Москве и несколько других ученых, хорошо знавших Александра Дмитриевича.

Чтобы сделать круг возможных читателей более широким, было решено, что статьи должны быть максимально популярными. Более точно: основная часть текста каждой статьи должна быть доступна любому человеку, знакомому с дифференциальными уравнениями и математическим моделированием (но не с обсуждаемыми конкретными проблемами). Что касается представляемых нам более специальных статей, то мы договорились, что будем просить авторов направлять их в соответствующие “профильные” журналы.

Определившись с научной стороной дела, инициативная группа начала размышлять о средствах для издания сборника. Было решено обратиться за поддержкой в Российский фонд фундаментальных исследований (РФФИ), представив соответствующий издательский проект. Осенью была подана заявка в РФФИ и начали поступать от авторов первые статьи для сборника. Через полгода, в марте 1995, выяснилось, что в поддержке РФФИ нам отказано. До июля мы пытались найти источники финансирования в других организациях. Попытки наши не увенчались успехом и летом пушинская половина инициативной группы – Р.М.Борисюк и я – приняла решение вспомнить забытые традиции и открыть “подписной лист”. На нашу просьбу о финансовой поддержке издания Базыкинского сборника откликнулись многие его коллеги и друзья*. К осени 1995 г. требуемая сумма была собрана и началось наше сотрудничество с Пушинским издательством (Отделом научно-технической информации Пушинского научного центра); основную заботу по взаимодействию с издателями взял на себя Р.М.Борисюк. Сотрудники издательства, хорошо знавшие А.Д.Базыкина, отнеслись к нашим просьбам с максимальной благожелательностью и реализация проекта вступила в завершающую стадию.

Подготовка статей, удовлетворяющих сформулированному выше жесткому требованию, потребовала от авторов значительных дополнительных усилий. Три члена инициативной группы сами являются авторами. Поэтому мне пришлось взять на себя работу по выполнению принятого решения**: тщательный анализ представлен-

* Все они указаны на отдельном листе в начале книги.

** Исключение составляет статья Т.Э.Буриева и В.Э.Эргашева, редактирование которой в основном выполнено Ф.С.Березовской.

ленных текстов, написание подробных отзывов и обсуждение статей с авторами (эти обсуждения длились иногда часами и были нелегкими для участников). Я исходил при этом из убеждения, что непонятное редактору может быть непонятно и читателям.

По-видимому, совместные усилия авторов и редактора сделали статьи более доступными, хотя, конечно, достичь желаемого удалось не всегда. В наибольшей степени это относится к двум статьям: "Роль миграции в динамике лесных насекомых" Ф.С.Березовской и Р.Г.Хлебопроста и "О познавательных моделях" Ю.В.Чайковского. В первой из них мне остались не ясными несколько мест. Во второй статье, помимо отдельных мест, мне почти целиком непонятны два раздела: "Вероятность-мера и вероятность-частота" и следующий за ним. Надеюсь, что некоторым читателям они покажутся более понятными, чем редактору.

В нескольких случаях я просил специалистов написать краткие (неофициальные) отзывы о статьях или высказаться о них устно, но ответственность за окончательные решения лежит целиком на мне.

Э.Э.Шноль

Ноябрь 1995 г.

STUDIES IN MATHEMATICAL BIOLOGY IN MEMORIAM OF ALEXANDR D. BAZYKIN

Edited by Emmanuil E.Shnol

This volume contains papers on mathematical modeling in several fields of biology, including microbiology, population genetics, ecology, and neurophysiology. Formally, the models are systems of ordinary differential equations depending on parameters. Together, the papers, written by colleagues and students of Bazykin, continue the tradition of modeling that he developed while investigating systems of interacting populations. Most of the papers are accessible to a reader with only limited knowledge of mathematics, and will be of interest to researchers, graduate students, and advanced undergraduates.

PROBLEMS OF ECOLOGY OF GENETICALLY MODIFIED MICROORGANISMS

V.V.Velkov

Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms
Russian Academy of Sciences
Pushchino, Moscow region, 142292, Russia
e-mail: velkov@ibpm.serpukhov.su

The basic principles and problems concerning elaboration of new interdisciplinary scientific approach, a ecology of genetically modified microorganisms, are formulated. Scientific and applied problems which could be solved by this approach are reviewed briefly, namely:

- elucidation of the mechanisms of the effect of genetic modification on the biochemical, physiological and population characteristics of corresponding microorganisms;
- developing of the methods which provide genetic engineering of microorganisms with the preset population and ecological properties;
- forecasting negative ecological consequences of release of genetically modified microorganisms into environment.

ON SOME CONDITIONS OF PERSISTENT MAINTENANCE OF UNSTABLE PLASMIDS IN MICROBIAL POPULATIONS UNDER PROLONGED CONTINUOUS CULTIVATION

Yu.M.Aponin, E.A.Aponina

Institute of Mathematical Problems of Biology
Russian Academy of Sciences
Pushchino, Moscow Region, 142292, Russia
e-mail: com@impb.serpukhov.su

A mathematical model for the evolution of a heterogeneous microbial population possessing unstable plasmids is developed. Account is taken of the main factors of plasmid-dependent genetic instability, such as the conjugation transfer, structural rearrangements, and elimination of plasmids. An analytical estimate is obtained for the values of controlled parameters of the continuous cultivation process when plasmids are retained in the microbial population under cultivation.

DYNAMICAL STEREOTYPES OF ECOLOGICAL SYSTEMS AND BIFURCATIONS IN MATHEMATICAL MODELS

F.S. Berezovskaya

Center of Forest Ecology
Russian Academy of Sciences
Novoccheremushkinskaya str., 69, Moscow, Russia
e-mail: ber@spepl.msk.su

An attempt is made to compare a description of an ecological system typical behavior (i.e., the stereotypes of ecological system dynamics) with mathematical notions of structurally-stable phase behavior and bifurcations in dynamical models. It is supposed that a given set of "typical phase schemes of the system behavior" is described by a unified parameter-dependent mathematical model, so that each scheme corresponds to a certain region in the parametric space and the change of the stereotypes corresponds to bifurcations in the model. Under a given set of stereotypes, one can reveal the key bifurcation and estimate the number of relevant parameters.

The dynamics of an active medium and the dynamics of forest insects are considered. The relevant mathematical models are developed and analyzed using the bifurcation approach.

THE ROLE OF MIGRATIONS IN FOREST INSECT DYNAMICS

*F.S. Berezovskaya*¹, *R.G. Khlebopros*²

¹Center of Forest Ecology
Russian Academy of Sciences
Novoccheremushkinskaya str., 69, Moscow, Russia
e-mail: ber@spepl.msk.su

²Institute of Biophysics
Russian Academy of Sciences
Akademgorodok, Krasnoyarsk-36, 660036, Russia
e-mail: rem@fsf.krasnoyarsk.su

It is well known that insect populations can increase the relative rate of their density reproduction by direct space migration of a wave type. In this work we suggest the simplest model of appearance and dynamics of such waves taking into account possible stochastic and anti-gradient migration flows. Also for the dynamics of reproduction migration waves the role of directed flow of insects is analyzed. The flow provides the local distribution of the population setting with Ally's density.

PERIODICAL REGIMES IN VOLTERRA MODELS OF THREE POPULATIONS

T.E.Buriev, V.E.Ergashev

Department of differential equations and mathematical physics
Samarkand State University
University Ave. 15, Samarkand, Uzbekistan
e-mail: rustam@samarkand.silk.glas.apc.org

It is shown that under certain conditions a system of three interacting populations can be in stable self-oscillatory regime.

EVOLUTION OF POPULATION DENSITY DYNAMICS: TRANSITION TO CHAOS

E. Ya. Frisman

Institute of Automation and Control Processes
Russian Academy of Sciences
Radio str., 5, Vladivostok, 690041, Russia
e-mail: frisman@iapu2.marine.su

The mechanisms of the occurrence and maintenance of density oscillations in natural populations are discussed. It is hypothesized that such mechanism can serve for a monotonous growth of average adaptation of individuals in ecologically-limited populations. A simple mathematical model is developed and analyzed for the evolution (the dynamics of gene frequencies and density) of a Mendel single-locus population under density-independent natural selection. Ecological limitation is introduced by taking into the dependence of the population growth rate on the population density. The analysis of this and more sophisticated models shows that the evolution change of the genetic structure accompanied by the growth of average adaptation can result in cyclic and chaotic regimes of population density dynamics.

ECOGENETICAL MODELS AS FAST-SLOW SYSTEMS

A.S.Kondrashov^{1,3}, *A.I.Khibnik*^{1,2}

¹Institute of Mathematical Problems of Biology Russian Academy of Sciences
Pushchino, Moscow Region, 142292, Russia

²Section of Systematics and Ecology Cornell University
Ithaca, NY 14853, USA

e-mail: ask@crux2.cit.cornell.edu

³Theory Center Cornell University
Ithaca, NY 14853, USA

e-mail: khibnik@cam.cornell.edu

The theory of singular perturbations is applied to the analysis of models of coevolution, where the dynamics of sizes of one or several populations and of their genetic structures are considered together. We assume that genetical changes are much slower than the ecological ones, which implies that the models can be described by fast-slow dynamical systems. We classify possible dynamical regimes in such models with small numbers of ecological and genetical variables and study several examples. In particular, it is shown that in the system of two competing species, coevolution can produce relaxational oscillations if species alternatively outcompete each other.

SYNCHRONIZATION MODES IN NEURAL NETWORKS OF PHASE OSCILLATORS WITH A CENTRAL ELEMENT

Ya.B.Kazanovich, *R.M.Borisyuk*

Institute of Mathematical Problems of Biology
Russian Academy of Sciences

142292 Pushchino, Moscow Region, Russia

e-mail: kazanov@impb.serpukhov.su, borisyuk@impb.serpukhov.su

A neural network is considered which is designed as a system of phase oscillators and contains a central oscillator that interacts with a number of peripheral oscillators. Analytical and simulation methods are used to study the dynamics of the system that is conditioned by the interaction parameters and natural frequencies of the oscillators. The boundaries of parameter regions are found that correspond to the synchronization of the whole network or to partial synchronization between the central oscillator and a group of peripheral oscillators with similar natural frequencies. For a system with two peripheral oscillators the bifurcation analysis is applied to describe the changes of synchronization modes. The implications of the results for attention modeling are discussed.

ON STRUCTURED MODELS OF FOREST ECOSYSTEMS

G.P.Karev

Center of Forest Ecology
Russian Academy of Sciences
Novoccheremushkinskaya str., 69, Moscow, Russia
e-mail: kar@spepl.msk.su

The modern mathematical studies of forest ecosystems go in three different directions. The layer-mosaic conception of spatial-age construction of forest ecosystems is formed in theoretical ecology and the theory of structured (or "individual-based") population models is developed in mathematical biology. Basing on this theory some analytical models of tree populations and communities are suggested and investigated. Simulation gap-models are constructed and applied in simulations of forest ecosystem dynamics. This article is aimed to demonstrate that these directions can be considered as the compartments of a new theory developed now.

ON COGNITIVE MODELS

Yu.V.Chaitkovsky

Institute of History of Natural Science and Engineering
Russian Academy of Sciences
Staropansky per., 1/5, Moscow, 103012, Russia
e-mail: dab@ihst.msk.su

A cognitive model (CM) includes approaches and statements which are conventionally used by a community to account for (to model) all the main facts and concepts. We formulate a pre-scientific and six scientific CM. The first four models, i.e. the semiotic, mechanical, statistical and system ones, are characteristic for the history of European science. The fifth, diatropic model (from Greek "diatropos", i.e. diversified), is being formed nowadays, and the sixth, propensive model (from Latin "propensio", i.e. propensity) will probably be used in the coming years. The concept of "chance" is taken to illustrate how the meaning of words and even the character of investigations changes depending on the CM. In particular, as a result of predominance of statistical CM, the concept of "chance" becomes practically identical to the concept of "probability", while the latter should reasonably be referred to phenomena of reality, which occur with a certain frequency. At the same time, the phenomena with unstable frequencies of occurrence are most attractive (for example, for theory of evolution). In this case, the success can be achieved only within the most recent CMs, such as the system, diatropic and propensive ones.

СОДЕРЖАНИЕ

Биографический очерк (<i>Базыкина Е.П., Заварзин Г.А.</i>) . . .	5
Список научных трудов А.Д.Базыкина	11
О А.Д.Базыкине (<i>Шноль С.Э.</i>)	19
<i>Вельков В.В.</i> Проблемы экологии генетически модифицированных микроорганизмов	22
<i>Апонин Ю.М., Апонина Е.А.</i> О некоторых условиях устойчивого поддержания нестабильных плазмид в микробных популяциях при длительном непрерывном культивировании . . .	32
<i>Березовская Ф.С.</i> Стереотипы динамики экологических систем и бифуркации в моделях	49
<i>Березовская Ф.С., Хлебопрос Р.Г.</i> Роль миграции в динамике лесных насекомых	61
<i>Буриев Т.Э., Эргашев В.Э.</i> Исследование периодических режимов в вольтерровских моделях сообщества трех популяций	70
<i>Фрисман Е.Я.</i> Эволюция характера динамики численности популяции: переход к хаосу	75
<i>Кондрашов А.С., Хибник А.И.</i> Экогенетические модели как быстро-медленные системы	88
<i>Казанович Я.Б., Борисюк Р.М.</i> Изучение режимов синхронизации в нейронных сетях фазовых осцилляторов с центральным элементом	124
<i>Карев Г.П.</i> О структурных моделях лесных экосистем . . .	151
<i>Чайковский Ю.В.</i> О познавательных моделях	170
Послесловие редактора (<i>Шноль Э.Э.</i>)	186
Резюме	188

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО МАТЕМАТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ

Сборник научных трудов, посвященный памяти А.Д.Базыкина

Подготовлено к печати в Отделе научно-технической информации
Пушкинского научного центра РАН.

Подписано в печать 11.04.96 г. Формат 60×90/16. Печать офсетная.
Гарнитура Dutch. Уч.-изд. л. 11,0. Усл. печ. л. 12,25. Тираж 500 экз.
Заказ 7015Р. Изд. №157.

Отпечатано в Отделе научно-технической информации
Пушкинского научного центра РАН.

142292. г.Пушино Московской обл., проспект Науки, 3. ОНТИ ПНЦ РАН.