



СИНХРОННЫЕ КОЛЕБАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ДВУХ ВИДОВ, СВЯЗАННЫХ ПРЯМОЙ КОНКУРЕНЦИЕЙ

А. Т. Мустафин

Казахский национальный исследовательский технический университет

Исследована модель конкуренции двух популяций видов, каждый из которых специализируется на своем ресурсе с постоянным притоком. Основной особенностью модели является предположение быстрой динамики потребителей и медленной – ресурсов. Виды взаимно подавляют друг друга так, что удельные потери каждого пропорциональны численности другого. Учтено плотностное самоограничение видов. Ресурсы не взаимодействуют друг с другом. В несвязанном состоянии обе популяции находятся в покое. Методом многих масштабов показано, что при сильной конкурентной связи в системе возникает бистабильность и гистерезис, а при слабой – релаксационные автоколебания популяций в противофазе.

Ключевые слова: Потребитель–ресурс, хищник–жертва, конкуренция, релаксационные колебания, синхронизация.

Введение

В последнее время активно ведутся прикладные исследования синхронизации связанных нелинейных осцилляторов самой различной природы [1–5]. При этом обычно предполагается, что в несвязанном состоянии каждая из синхронизируемых единиц совершает незатухающие колебания. Однако не меньший интерес представляют собой системы, где локальная связь между индивидуально покоящимися единицами служит причиной самого возникновения глобальных колебаний, а не только средством взаимной подстройки частот и фаз.

Еще в начале 1970-х годов Смейл [6] построил противоречащий привычным представлениям пример абстрактной математической модели биологической клетки, в метаболизме которой участвуют четыре вещества с текущими концентрациями x_1, \dots, x_4 . По условию, система соответствующих дифференциальных уравнений химической кинетики $dx/dt = \mathbf{R}(x)$, где $x = (x_1, \dots, x_4)$, обладает глобальным равновесием. Изолированная клетка «мертва» в том смысле, что концентрации всех метаболитов всегда стремятся к своим стационарным уровням. Однако, когда две такие клетки приводятся в контакт посредством включения линейных диффузионных членов вида $M(x_2 - x_1)$, где M – диагональная матрица с элементами $\mu_k \delta_{kl}$,

то, как показывает анализ, в результирующей системе из восьми уравнений возникает глобально устойчивый предельный цикл. Концентрации реагентов начинают осциллировать, и система «оживает». По словам самого Смейла: «Есть нечто парадоксальное в этом примере. Берутся две мертвые (математически мертвые) клетки, связанные диффузионным процессом, который сам по себе также имеет тенденцию уравнивать концентрации. И тем не менее в присутствии связи система бесконечно пульсирует» [6, с. 282].

Кинетические уравнения, фигурирующие в модели Смейла, слишком общи, чтобы претендовать на описание какого-либо конкретного процесса. Но его пионерская работа позднее инициировала появление ряда моделей с биологически реалистичными механизмами, по которым связь между одинаковыми неосциллирующими клетками может приводить к синхронным колебаниям. В большинстве своем это модели электрически связанных клеток с возбудимой мембраной [7–9]. Саттари и Чуа [9] предложили для явления термин «пробуждение» (awakening).

Предметом настоящей статьи является изучение индуцированных связью колебаний в системе двух экологических пар потребитель–ресурс. Выбор связанных уравнений потребитель–ресурс мотивируется повсеместностью и важностью отношений такого типа.

Модели потребитель–ресурс служат строительными блоками при математическом описании и моделировании экосистем. В зависимости от конкретной природы потребителя и ресурса их отношения могут принимать формы хищник–жертва, травоядное–растение, или паразит–хозяин [10]. Однако область применения этих моделей простирается далеко за пределы собственно экологии, и их можно встретить всюду, где только имеет смысл говорить об отношениях выигрыш–проигрыш. В широком понимании ресурс – это любая субстанция, которая при увеличении ее доступности в окружающей среде способствует повышению скорости роста популяции потребителя. При этом ресурс непременно расходуется, что влечет за собой уменьшение его доступности. При внимательном анализе модели типа потребитель–ресурс можно обнаружить в таких областях, как эпидемиология (восприимчивые и инфицированные [11, ch. 10]), лазерная динамика (фотоны и электроны [12, ch. 6]), экономика труда (доля труда и уровень занятости [13, с. 52]), теоретическая иммунология (антигены и В-лимфоциты [14, с. 543]), кинетика цепных химических реакций (молекулы липидов и свободные радикалы [15]), и многих других.

Насколько нам известно, примеры перевода в колебательный режим покоящихся популяций за счет установления связи между ними до сих пор не рассматривались. В настоящей работе показано, что взаимодействие в виде взаимного подавления двух потребителей по типу эффекта «тесноты», формализованного перекрестными билинейными членами в уравнениях роста, способно вызвать в системе периодические синхронные колебания популяций.

1. Модель

Среди всех типов отношений между особями, принадлежащими одному виду (внутривидовые взаимодействия) или различным видам (межвидовые взаимодействия) одного трофического уровня, наиболее часто наблюдается конкуренция. В широком смысле слова конкуренция имеет место всякий раз, когда один вид (особь) оказывает угнетающий эффект на рост другого вида (особи). Под угнетающим влиянием понимается увеличение смертности или уменьшение рождаемости.

Рассмотрим ставшие уже классическими уравнения потребитель–ресурс, предложенные Макартуром [16, 17],

$$dx_j/dt = [r_j(1 - x_j/K_j) - \sum_{i=1}^n c_{ij}y_i]x_j, \quad j = 1, \dots, m, \quad (1a)$$

$$dy_i/dt = \left(\sum_{j=1}^m c_{ij}w_jx_j - b_i \right) y_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (1б)$$

Здесь t – время; x_j – общая биомасса j -го ресурса (жертвы); y_i – общая биомасса i -го потребителя (хищника); r_j – удельная скорость роста j -го ресурса; K_j – емкость среды (carrying capacity) для j -го ресурса; c_{ij} – скорость утилизации единицы j -го ресурса каждой особью i -й популяции потребителей; w_j^{-1} – экономический коэффициент, показывающий, какая доля поглощенного ресурса с номером j идет на построение биомассы i -го потребителя; b_i – частота потерь i -го потребителя вследствие естественной смертности или эмиграции. Все параметры, входящие в (1), неотрицательны.

Макартур [16] предположил, что динамика ресурсов намного быстрее динамики потребителей, и это позволило заменить величины x_j в (1б) их квазистационарными значениями, полученными приравниванием правых частей (1a) нулю. В результате ему удалось свести «медленную» подсистему уравнений (1б) к известной экологической модели Лотки–Вольтерры–Гаузе (ЛВГ) [18]

$$dy_i/dt = \left(k_i - \sum_{s=1}^n a_{is}y_s \right) y_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad (2)$$

где $a_{is} = \sum_{j=1}^m c_{ij}c_{sj}(w_jK_j/r_j)$ и $k_i = \sum_{j=1}^m c_{ij}w_jK_j - b_i$ ($i, s = 1, \dots, n$). Ресурсы явно не входят в уравнения ЛВГ, а параметризуются емкостями среды.

Недавно было показано, что подобную асимптотическую редукцию можно провести и для модели конкуренции среди питающихся постоянно поступающим общим ресурсом потребителей с непрерывно распределенными генетическими признаками [19].

Модель потребитель–ресурс (1) предполагает, что конкуренция между видами чисто трофическая: особи и популяции взаимодействуют не напрямую, а через посредство потребления (или присвоения) общего ресурса, находящегося в дефиците. Напротив, модель ЛВГ (2) описывает конкуренцию как прямую борьбу (direct interference), выражающуюся, например, в агрессивном поведении, при котором потребители (одного или различных видов) наносят друг другу ущерб. В связи с этим нужно подчеркнуть, что макартуровская редукция отнюдь не объявляет прямую конкуренцию неким производным понятием от «более фундаментальной» трофической конкуренции. Результат Макартура следует трактовать так, что при относительно медленной динамике потребителей трофическая конкуренция эффективно неотличима от прямой.

Большинство экологических моделей игнорируют эффекты внутри- и межвидовой прямой конкуренции среди потребителей. Действительно, эмпирические данные, подобные описанным в работе [20], указывают на то, что прямая конкуренция намного слабее трофической. Тем не менее, работы в пользу явного учета прямой конкуренции доказывают, что включение само- и взаимоограничительных членов в уравнения роста потребителей может обеспечить устойчивое сосуществование многих видов на небольшом количестве ресурсов [21], [22, с. 54], [23].

Кроме того, если сделать обратное (по отношению к макартуровскому) предположение, что количества ресурсов изменяются намного медленнее по сравнению с численностями потребителей, то, как мы увидим, учет членов прямой конкуренции в подсистеме (1б) обязателен для сохранения уравнениями биологического смысла.

Рассмотрим следующую модификацию уравнений (1), описывающую взаимодействие двух пар потребитель–ресурс:

$$dx_1/dt = p_1 - (c_1y_1 + q_1)x_1, \quad (3a)$$

$$dx_2/dt = p_2 - (c_2y_2 + q_2)x_2, \quad (3б)$$

$$dy_1/dt = (c_1w_1x_1 - b_1 - d_1y_1 - h_2y_2)y_1, \quad (3в)$$

$$dy_2/dt = (c_2w_2x_2 - b_2 - d_2y_2 - h_1y_1)y_2. \quad (3г)$$

Вместо самовоспроизводящегося ресурса, присутствующего в уравнениях Макартура, приток которого регулируется логистическим законом, в нашей модели принят «равномерный» (equable) (по Стюарту и Левину [24]) способ эксплуатации ресурса, подобный тому, что имеет место в хемостате [25]. Согласно уравнениям (3а) и (3б), j -й ресурс ($j = 1, 2$) с постоянной скоростью p_j поступает в определенный объем, где потребляется, а неиспользованный ресурс покидает объем с удельной скоростью q_j . В природных условиях равномерный способ эксплуатации ресурса можно найти на первом трофическом уровне экосистем среди автотрофов, потребляющих абиотические субстраты.

Предполагается линейность функционального отклика потребителей на ресурс. Задание нелинейных (и даже неодинаковых) функциональных откликов представляется преждевременным усложнением модели. Как показали Абрамс и Хольт [26], расширение базовой модели Макартура в таком направлении может привести к интересным режимам поведения системы, включая сосуществование видов путем периодического чередования. Однако связанные колебания в их модели скорее вынужденные, чем «пробужденные», потому что одна из двух популяций способна осциллировать в свободном состоянии.

Что касается прочих параметров нашей модели, константа d_i ($i = 1, 2$) в (3в) и (3г) служит мерой прямой внутривидовой конкуренции особей в i -й популяции потребителей, которая выражается дополнительными потерями $d_i y_i$ в расчете на одну особь; константа h_s ($s = 1, 2; s \neq i$) характеризует степень подавления i -го потребителя s -м потребителем при прямой межвидовой конкуренции, в результате которой i -й вид несет дополнительные потери $h_s y_s$ в расчете на одну особь.

Уравнения (3) содержат два важных допущения. Во-первых, считается, что ресурсы не взаимодействуют между собой. На более высоких трофических уровнях, однако, ресурсы могут взаимодействовать. На возможность конкуренции среди ресурсов впервые указал Левин [27], и это эмпирически подтвердил Линч [28]. С тех пор был опубликован целый ряд теоретических работ по системам два хищника–две жертвы с прямой конкуренцией между самовоспроизводящимися видами жертв [21, 29, 30].

Как видно из (3а) и (3б), прямой внутривидовой конкуренции в популяциях ресурсов также нет (в отличие от модели Макартура). Тем не менее, проточность

системы обеспечивает конечность концентрации ресурсов даже в отсутствие потребителей.

Во-вторых, виды в системе (3) могут взаимодействовать только путем прямой конкуренции. Трофическая конкуренция между ними невозможна, поскольку каждый вид специализируется на своем ресурсе. В этом еще одно отличие нашей модели от моделей чисто трофической конкуренции как с логистическим [31], так и с равномерным [24, 32] режимами питания, в которых каждый хищник способен поедать жертвы обоих типов.

В модели также учтена возможность прямой внутривидовой конкуренции у потребителей. Благодаря этому предположению размер популяции каждого из потребителей остается конечным даже при постоянстве концентраций ресурсов.

Новизна модели (3) в том, что в ней постулирована обратная (по сравнению с классическими уравнениями потребитель–ресурс Макарута) иерархия характерных времен в предположении относительно быстрой динамики потребителей и медленной динамики ресурсов. Кроме того, в рамках этого допущения акцентируется важность механизмов прямой конкуренции.

Отличительные особенности упомянутых выше версий базовой модели Макарута, включая и рассматриваемую нами модель, представлены графически на рис. 1.

После замены переменных и параметров по формулам $u_1 = c_1 w_1 x_1 / b_1 - 1$, $u_2 = c_2 w_2 x_2 / b_2 - 1$, $v_1 = c_1 y_1 / q_1$, $v_2 = c_2 y_2 / q_2$, $\gamma_1 = c_1 p_1 w_1 / (b_1 q_1) - 1$, $\gamma_2 = c_2 p_2 w_2 / (b_2 q_2) - 1$, $\delta_1 = d_1 q_1 / (b_1 c_1)$, $\delta_2 = d_2 q_2 / (b_2 c_2)$, $\kappa_1 = h_1 q_1 / (b_2 c_1)$, $\kappa_2 = h_2 q_2 / (b_1 c_2)$, $\beta = q_1 / q_2$, $\varepsilon_1 = q_1 / b_1$, $\varepsilon_2 = q_2 / b_2$ и $t' = q_1 t$, уравнения (3) принимают безразмерный вид

$$\begin{aligned} du_1/dt' &= \gamma_1 - u_1 v_1 - u_1 - v_1, \\ \beta du_2/dt' &= \gamma_2 - u_2 v_2 - u_2 - v_2, \\ \varepsilon_1 dv_1/dt' &= (u_1 - \delta_1 v_1 - \kappa_2 v_2) v_1, \\ \varepsilon_2 dv_2/dt' &= (u_2 - \delta_2 v_2 - \kappa_1 v_1) v_2. \end{aligned} \tag{4}$$

В системе (4) фигурирует безразмерное «медленное» время t' , измеряемое в единицах времени жизни ресурса $1/q_1$, как это определено выбранным преобразованием масштабов.

Параметры β^{-1} , ε_1^{-1} и ε_2^{-1} характеризуют быстроту динамики переменных u_2 , v_1 и v_2 по отношению к переменной u_1 . Предполагается, что $\beta = \mathcal{O}(1)$, $\varepsilon_{1,2} \ll 1$ и $\delta_{1,2} \ll 1$.

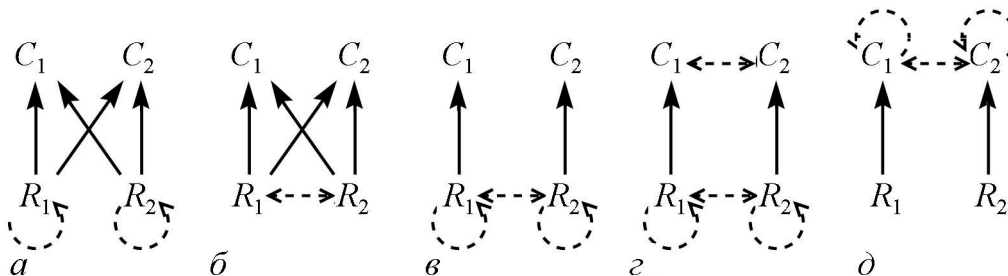


Рис. 1. Вариации на тему модели Макарута у различных авторов. C_1 и C_2 – потребители, R_1 и R_2 – ресурсы. Сплошными стрелками обозначены отношения хищничества, штриховыми – прямой конкуренции. а – [16, 31]; б – [27, 29]; в – [21, 30]; г – [21]; д – настоящая работа

Для простоты, но не в ущерб общности полагаем $\beta = 1$, $\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \varepsilon$, $\delta_1 = \delta_2 = \delta$ и, кроме того, опускаем штрихи при t . В то же время оставляем притоки ресурсов γ_1, γ_2 и константы связи κ_1, κ_2 в качестве свободных контрольных параметров модели. Окончательно уравнения модели принимают вид

$$\begin{aligned} du_1/dt &= \gamma_1 - (u_1 + 1)v_1 - u_1, \\ du_2/dt &= \gamma_2 - (u_2 + 1)v_2 - u_2, \\ \varepsilon dv_1/dt &= (u_1 - \delta v_1 - \kappa_2 v_2)v_1, \\ \varepsilon dv_2/dt &= (u_2 - \delta v_2 - \kappa_1 v_1)v_2. \end{aligned} \quad (5)$$

Нужно заметить, что переменная v_i , будучи пропорциональной своему размерному прототипу y_i , непосредственно представляет плотность популяции i -го потребителя и всегда неотрицательна. Переменная u_i , однако, не есть относительное содержание i -го ресурса в системе в подлинном смысле слова. Она по существу является аффинным преобразованием x_i , введенным в целях математического удобства. В отличие от чисто линейного преобразования, аффинное отображение не сохраняет нулевую точку, так что в уравнениях (5) действительно нулевому уровню i -го ресурса соответствует $u_i = -1$. Тем не менее, в дальнейшем для краткости будем называть u_i «ресурсом».

2. Анализ модели

2.1. Изолированная система потребитель–ресурс. При $\kappa_{1,2} = 0$ потребители независимы. Несвязанная пара потребитель–ресурс описывается системой уравнений

$$\begin{aligned} du/dt &= \gamma - (u + 1)v - u, \\ \varepsilon dv/dt &= (u - \delta v)v, \end{aligned} \quad (6)$$

которая имеет два неотрицательных равновесия

$$\bar{u} = \gamma, \quad \bar{v} = 0; \quad (7a)$$

$$\bar{u} = \frac{1}{2}[\sqrt{1 + (4\gamma + 2 + \delta)\delta} - 1 - \delta] = \gamma\delta + \mathcal{O}(\delta^2),$$

$$\bar{v} = \frac{1}{2\delta}[\sqrt{1 + (4\gamma + 2 + \delta)\delta} - 1 - \delta] = \gamma - \gamma(\gamma + 1)\delta + \mathcal{O}(\delta^2). \quad (7b)$$

Точка (7a) всегда седловая. Точка (7b) – устойчивый узел/фокус. В отдельно взятой паре производитель–ресурс (6), таким образом, всегда устанавливается единственное ненулевое стационарное состояние. Анализ собственных чисел показывает, что фокус имеет место (в предположении малости ε и δ) при

$$\delta = o(\varepsilon^{1/2}). \quad (8)$$

Вспоминая смысл параметра δ , можно сделать вывод, что усиление внутривидовой конкуренции способствует демпфированию собственных затухающих колебаний в системе потребитель–ресурс.

2.2. Связанные популяции: устойчивость равновесий. В дальнейшем будем различать два типа связи: сильную, $\kappa_{1,2} > 1$, и слабую, $\kappa_{1,2} < 1$.

Биологический смысл имеют те стационарные состояния системы (5), для которых $\bar{v}_{1,2} \geq 0$. Среди них могут оказаться как «смешанные», где виды сосуществуют, так и «чистые», в каждом из которых ненулевую численность имеет только один из видов. Будем обозначать «смешанное» равновесие символом $F_{12} = (\bar{u}_1, \bar{u}_2, \bar{v}_1, \bar{v}_2)$, где индексы при F указывают на соответствующих потребителях. Отсутствие какого-либо индекса в аналогичном обозначении «чистого» равновесия означает, что этот потребитель вымер. Таким образом, $F_1 = (\bar{u}_1, \bar{u}_2, \bar{v}_1, 0)$ и $F_2 = (\bar{u}_1, \bar{u}_2, 0, \bar{v}_2)$ обозначают «чистые» стационарные состояния с доминированием соответственно первого и второго вида, тогда как $F = (\bar{u}_1, \bar{u}_2, 0, 0)$ обозначает равновесие, в котором нет ни одного из потребителей.

Модель (5) имеет четыре биологически осмысленных стационарных состояния. В нулевом порядке по δ имеем

$$\begin{aligned}
 F & : \bar{u}_1 = \gamma_1, \quad \bar{u}_2 = \gamma_2, \quad \bar{v}_1 = 0, \quad \bar{v}_2 = 0; \\
 F_1 & : \bar{u}_1 = 0, \quad \bar{u}_2 = \gamma_2, \quad \bar{v}_1 = \gamma_1, \quad \bar{v}_2 = 0; \\
 F_2 & : \bar{u}_1 = \gamma_1, \quad \bar{u}_2 = 0, \quad \bar{v}_1 = 0, \quad \bar{v}_2 = \gamma_2; \\
 F_{12} & : \bar{u}_1 = \frac{\kappa_1\gamma_1 - \kappa_2\gamma_2 - \kappa_1\kappa_2 + 1 \pm R}{2(\kappa_1 - 1)}, \\
 & \quad \bar{u}_2 = \frac{-\kappa_1\gamma_1 + \kappa_2\gamma_2 - \kappa_1\kappa_2 + 1 \pm R}{2(\kappa_2 - 1)}, \\
 & \quad \bar{v}_1 = \bar{u}_2/\kappa_1, \quad \bar{v}_2 = \bar{u}_1/\kappa_2,
 \end{aligned} \tag{9}$$

где $R = [(\kappa_1\gamma_1 - \kappa_2\gamma_2 - \kappa_1\kappa_2 + 1)^2 + 4\kappa_2(\kappa_1 - 1)(\kappa_1\gamma_1 - \gamma_2)]^{1/2}$. При сильной связи в формулах для F_{12} в (9) перед R берется знак «плюс», при слабой – знак «минус».

Условия существования и устойчивости равновесий (9) сведены в таблице.

Таблица

Условия существования и устойчивости неотрицательных стационарных состояний (9) системы (5)

Равновесие	Существование	Устойчивость
F	Всегда	Никогда
F_1	Всегда	$\gamma_2/\gamma_1 < \kappa_1$
F_2	Всегда	$\gamma_2/\gamma_1 > 1/\kappa_2$
F_{12}	$1/\kappa_2 < \gamma_2/\gamma_1 < \kappa_1$ при $\kappa_{1,2} > 1$ (сильная связь) $\kappa_1 < \gamma_2/\gamma_1 < 1/\kappa_2$ при $\kappa_{1,2} < 1$ (слабая связь)	Никогда $\kappa_{1,2} = o(\varepsilon^{1/2})$

2.3. Сильная связь: бистабильность и гистерезис. Как видно из таблицы, сильная связь между популяциями делает возможным неединственность «чистых» стационарных состояний. Когда F_1 и F_2 одновременно устойчивы при неустойчивом «смешанном» равновесии F_{12} , в системе (5) может наблюдаться гистерезис.

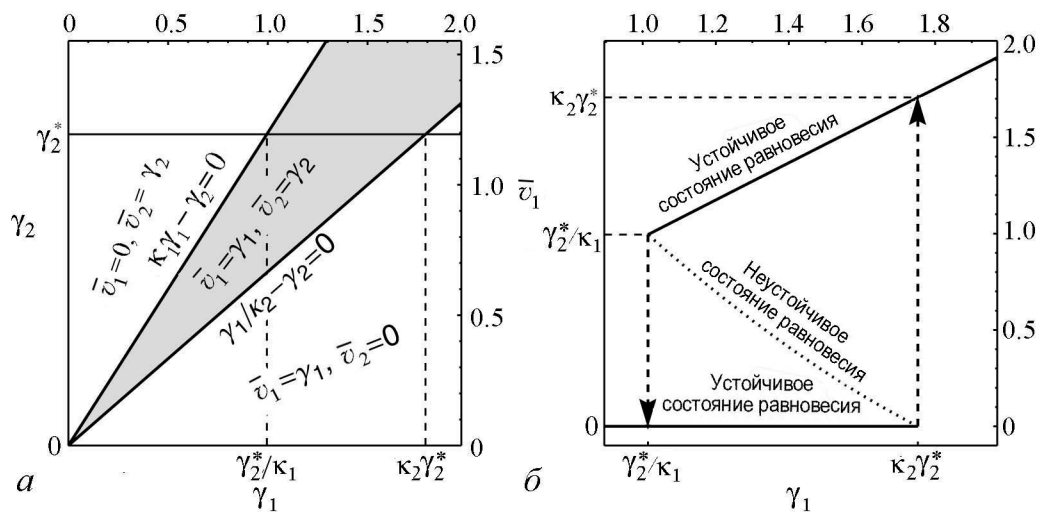


Рис. 2. Гистерезис в системе два потребителя–два ресурса (5). Эффект имеет место при сильной связи между потребителями: $\kappa_{1,2} > 1$. *a* – Параметрическая плоскость притоков ресурсов (γ_1, γ_2) . Вид 1 доминирует ниже линии $\gamma_1 - \kappa_2\gamma_2 = 0$, вид 2 – выше линии $\kappa_1\gamma_1 - \gamma_2 = 0$. Оба «чистых» стационарных состояния одновременно устойчивы в растворе угла, образованного указанными линиями и отмеченного серым цветом. Какой из видов доминирует в области бистабильности – зависит от начальных условий. *б* – Стационарная численность вида 1 в зависимости от притока потребляемого им ресурса. Значения констант связи: $\kappa_1 = 1.2$, $\kappa_2 = 1.5$

Рассмотрим параметрическую плоскость притоков ресурсов (γ_1, γ_2) (рис. 2, *a*). Допустим, в условиях сильной связи приток ресурса 2 поддерживается на постоянном уровне $\gamma_2 = \gamma_2^*$, в то время как приток ресурса 1, γ_1 , постепенно увеличивается от некоторого значения, меньшего γ_2^*/κ_1 . Вначале в системе доминирует вид 2: состояние F_1 неустойчиво, F_2 устойчиво, а F_{12} не существует. Внутри интервала $\gamma_2^*/\kappa_1 < \gamma_1 < \kappa_2\gamma_2^*$ стационарное состояние F_1 становится устойчивым, но оно пусто. Одновременно появляется и «смешанное» состояние F_{12} , но оно неустойчиво. Таким образом, вид 2 сохраняет доминирование. По достижении притоком ресурса 1 величины $\kappa_2\gamma_2^*$ со стороны меньших значений стационарное состояние F_2 внезапно теряет устойчивость в пользу F_1 . Вид 2 вымирает; доминирование переходит к виду 1. Если теперь начать уменьшать приток γ_1 , система будет оставаться в равновесии F_1 с доминированием вида 1, пока скорость поступления ресурса 1 не упадет до критического уровня γ_2^*/κ_1 , ниже которого состояние F_1 не может быть устойчивым. После этого произойдет обратный скачок в равновесие F_2 . Иными словами, при движении параметра γ_1 вправо вдоль линии $\gamma_2 = \gamma_2^*$ имеет место резкое переключение доминирования от вида 2 к виду 1 в точке $\kappa_2\gamma_2^*$, тогда как при обратном ходе переключение от вида 1 к виду 2 происходит в точке γ_2^*/κ_1 . На рис. 2, *б* показан отклик стационарной численности вида 1 на медленное изменение притока собственного ресурса. Гистерезис возможен благодаря бистабильности обоих «чистых» состояний и неустойчивости «смешанного» состояния при $\gamma_1 \in (\gamma_2^*/\kappa_1, \kappa_2\gamma_2^*)$. В терминах электроники это триггер.

2.4. Слабая связь: релаксационные колебания. Асимптотическое условие устойчивости «смешанного» равновесия F_{12} при слабой связи, приведенное в таблице, следует из критерия Рауса–Гурвица. Если оно нарушается, то два из четырех корней соответствующего характеристического уравнения будут комплексно сопряженными с положительной действительной частью. Практически, ввиду малости

параметра ε условие $\kappa_{1,2} = o(\varepsilon^{1/2})$ нарушено для всех, сколько-нибудь биологически значимых связей – даже очень слабых.

Согласно таблице, существование F_{12} несовместимо с устойчивостью обоих «чистых» равновесий F_1 и F_2 . В этих условиях в системе (5) имеются четыре неотрицательных стационарных состояния, и все они неустойчивы. Поскольку неустойчивость развивается путем колебаний с растущей амплитудой, то следует ожидать появления в четырехмерном фазовом пространстве системы (5) предельного цикла.

С прикладной точки зрения, область исчезающе слабых связей вблизи бифуркации Андронова–Хопфа, где колебания квазилинейны и квазигармоничны, намного менее интересна по сравнению с областью не слишком слабых связей, соответствующих развитым и существенно нелинейным колебаниям.

Наше предположение $0 < \varepsilon \ll 1$ означает, что система (5) – сингулярно возмущенная. Медленными переменными являются ресурсы u_1 и u_2 , а быстрыми – потребители v_1 и v_2 . Общеупотребительным подходом к анализу подобных систем служит метод многих масштабов [33], в котором быстрые переменные адиабатически исключаются. Правомочность адиабатического исключения устанавливается в каждом конкретном случае. В частности, известная теорема Тихонова [34] требует устойчивости квазистационарных состояний быстрых уравнений.

Для расщепления полной системы (5) на быструю и медленную подсистемы введем быстрое время $\tau = t/\varepsilon$. Заменяя в (5) t на $\tau\varepsilon$ и полагая $\varepsilon = 0$, получаем быструю подсистему

$$\begin{aligned} du_1/d\tau &= du_2/d\tau = 0, \\ dv_1/d\tau &= (u_1 - \delta v_1 - \kappa_2 v_2)v_1, \\ dv_2/d\tau &= (u_2 - \delta v_2 - \kappa_1 v_1)v_2, \end{aligned} \quad (10)$$

в которой переменные u_1 и u_2 заменены их начальными значениями и рассматриваются как параметры. Она дает внутреннее решение, справедливое для $t = \mathcal{O}(\varepsilon)$.

Полагая $\varepsilon = 0$ в (5), получаем медленную подсистему

$$du_1/dt = \gamma_1 - (u_1 + 1)v_1 - u_1, \quad (11a)$$

$$du_2/dt = \gamma_2 - (u_2 + 1)v_2 - u_2, \quad (11б)$$

$$0 = (u_1 - \delta v_1 - \kappa_2 v_2)v_1, \quad (11в)$$

$$0 = (u_2 - \delta v_2 - \kappa_1 v_1)v_2, \quad (11г)$$

которая порождает внешнее решение, пригодное для $t = \mathcal{O}(1)$. В сингулярном пределе $\varepsilon \rightarrow 0$ подсистема (11) определяет медленный поток на поверхности (медленном многообразии), задаваемой уравнениями (11в) и (11г). Внешнее решение справедливо для тех значений u_1 и u_2 , при которых квазистационарные состояния быстрой подсистемы (10) устойчивы.

Ожидается, что динамика полной системы (5) в четырехмерном фазовом пространстве (u_1, u_2, v_1, v_2) состоит из двух типов движений: быстрой «посадки» на медленное многообразие и медленного скольжения по нему до точки отрыва (где решение исчезает). Затем изображающая точка может перескочить на другую ветвь решения уравнений (11в) и (11г).

Таким образом, необходимо отыскивать все квазистационарные состояния быстрой подсистемы (10), нанести области их устойчивости на фазовую плоскость медленных переменных (u_1, u_2) и исследовать динамику медленной подсистемы (11) с помощью кусочно-непрерывных функций.

Быстрая подсистема (10) есть не что иное, как классическая модель ЛВГ. В ней четыре квазистационарных состояния: нулевое, два «чистых» и «смешанное», обозначаемые символом Q (медленные переменные считаются «замороженными»),

$$Q : \tilde{v}_1 = 0, \quad \tilde{v}_2 = 0; \quad (12a)$$

$$Q_1 : \tilde{v}_1 = u_1/\delta, \quad \tilde{v}_2 = 0; \quad (12б)$$

$$Q_2 : \tilde{v}_1 = 0, \quad \tilde{v}_2 = u_2/\delta; \quad (12в)$$

$$Q_{12} : \tilde{v}_1 = \frac{\kappa_2 u_2 - \delta u_1}{\kappa_1 \kappa_2 - \delta^2}, \quad \tilde{v}_2 = \frac{\kappa_1 u_1 - \delta u_2}{\kappa_1 \kappa_2 - \delta^2}. \quad (12г)$$

Состояния Q , Q_1 и Q_2 существуют при любых положительных u_1 и u_2 . При не слишком слабой связи, такой что $\kappa_1 \kappa_2 > \delta^2$, «смешанное» состояние Q_{12} существует при u_1 и u_2 , удовлетворяющих условию $\delta u_1 / \kappa_2 < u_2 < u_1 \kappa_1 / \delta$, то есть в растворе угла, образованного линиями $\delta u_1 - \kappa_2 u_2 = 0$ и $\kappa_1 u_1 - \delta u_2 = 0$ на рис. 3. Область существования Q_{12} сужается по мере ослабления связи.

Анализ равновесий (12) показывает, что Q – неустойчивый узел при всех положительных u_1 и u_2 ; Q_1 и Q_2 – устойчивые узлы соответственно при $\delta u_2 < \kappa_1 u_1$ и $\delta u_1 < \kappa_2 u_2$, иначе это седла; точка Q_{12} всегда седловая.

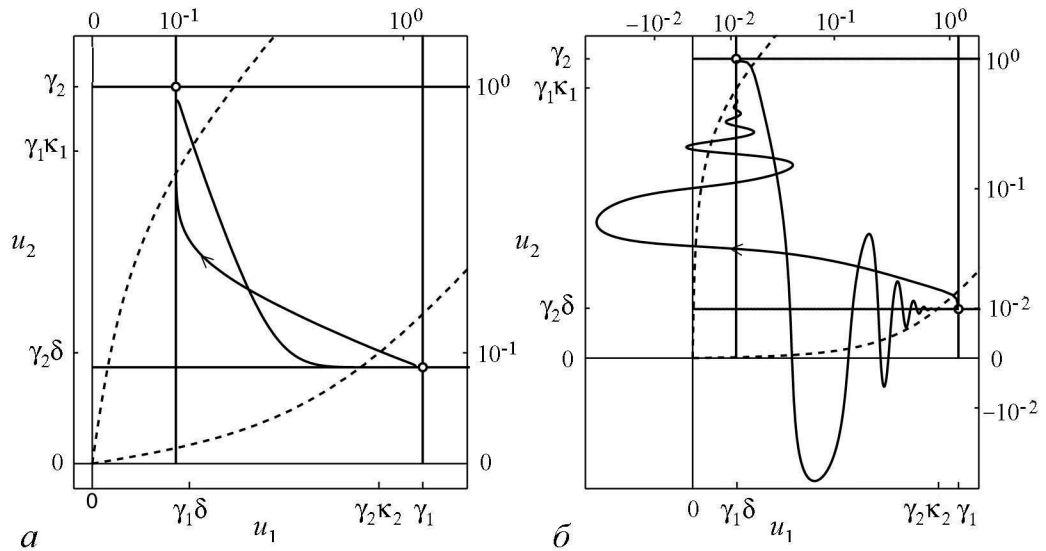


Рис. 3. Проекция предельного цикла системы (5) на плоскость ресурсов в случаях сильной (а) и слабой (б) внутривидовой конкуренции. Для наглядности использовано преобразование координат $u_i \rightarrow \operatorname{arsinh}(u_i/(\gamma_i \delta))$ ($i = 1, 2$). Направление движения показано стрелкой. Светлые кружки – особые точки (14) и (17). Потребитель 1 находится в устойчивом ненулевом квазиравновесии при любом сочетании ресурсов ниже прямой $\kappa_1 u_1 - \delta u_2 = 0$ (верхняя штриховая линия), потребитель 2 – выше прямой $\delta u_1 - \kappa_2 u_2 = 0$ (нижняя штриховая линия). Значения параметров модели: $\varepsilon = 0.727273 \cdot 10^{-3}$, $\gamma_1 = 1.19375$, $\gamma_2 = 1$, $\kappa_1 = 0.5$, $\kappa_2 = 0.8$, $\delta = 0.1$ (а) и $\delta = 0.01$ (б)

Обратимся к плоскости ресурсов, показанной на рис. 3. Пусть вначале Q_1 устойчиво, а Q_2 неустойчиво. Доминирует потребитель 1. Это соответствует исходному положению изображающей точки (u_1, u_2) где-то ниже линии $\delta u_1 - \kappa_2 u_2 = 0$. Динамика ресурсов (рассматриваемых как бифуркационные параметры по отношению к потребителям) описывается системой двух независимых уравнений

$$du_1/dt = \gamma_1 - [(u_1 + 1)/\delta + 1] u_1, \quad (13a)$$

$$du_2/dt = \gamma_2 - u_2, \quad (13b)$$

которая является локальной версией медленной подсистемы (11) для (12б). Система (13) имеет устойчивое стационарное состояние

$$\begin{aligned} \hat{u}_1^{(1)} &= \frac{1}{2} [\sqrt{1 + (4\gamma_1 + 2 + \delta)\delta} - 1 - \delta] \\ &= \gamma_1 \delta + \mathcal{O}(\delta^2), \end{aligned} \quad (14)$$

$$\hat{u}_2^{(1)} = \gamma_2.$$

На пути к (14) изображающая точка пересечет линию $\delta u_1 - \kappa_2 u_2 = 0$ и войдет в область бистабильности Q_1 и Q_2 . Однако там по-прежнему будет сохраняться доминирование потребителя 1.

Заметим, что в силу малости параметра δ переменная u_1 в уравнениях (13) изменяется быстрее переменной u_2 . Поэтому траектория приблизится к вертикальной линии $u_1 = \hat{u}_1^{(1)} \approx \gamma_1 \delta$ раньше, чем к горизонтальной линии $u_2 = \hat{u}_2^{(1)} = \gamma_2$. Дальнейший характер поведения изображающей точки зависит от того, насколько сильно демпфирована индивидуальная пара потребитель–ресурс.

При заметной внутривидовой конкуренции собственные колебания в популяциях подавлены, и изображающая точка будет плавно скользить вдоль изоклины $du_1/dt = 0$ по направлению к (14) (рис. 3, а).

Но если параметр внутривидовой конкуренции δ мал в смысле условия (8), то каждая из связанных пар потребитель–ресурс слабо демпфирована. В непосредственной близости от $\hat{u}_1^{(1)}$ деление переменных на медленные и быстрые утрачивает смысл, и редуцированное уравнение (13а) уже не корректно. Вместо него следует записать систему

$$du_1/dt = \gamma_1 - (u_1 + 1)v_1 - u_1, \quad (15a)$$

$$\varepsilon dv_1/dt = (u_1 - \delta v_1)v_1, \quad (15b)$$

которая идентична уравнениям (7) несвязанной пары потребитель–ресурс и имеет решение в виде затухающих колебаний. На фазовой плоскости медленных переменных (u_1, u_2) эти колебания происходят в горизонтальном направлении и наложены на независимое вертикальное движение изображающей точки вдоль нуль-изоклины $du_1/dt = 0$ ($u_1 = \hat{u}_1^{(1)} \approx \gamma_1 \delta$) по направлению к особой точке (14) (рис. 3, б).

Продолжая движение к (14), изображающая точка обязательно пересечет линию $\kappa_1 u_1 - \delta u_2 = 0$. В этот момент в быстрой подсистеме (10) произойдет поглощение устойчивого узла Q_1 седлом Q_{12} . Единственным устойчивым квазиравновесием теперь будет Q_2 , потребитель 1 исчезнет, и доминирование перейдет к потребителю 2.

Для наблюдателя в четырехмерном пространстве полной системы (5) изображающая точка окажется на другом устойчивом листе медленного многообразия, задаваемого решением (12в) уравнений (11в) и (11г). Движение по этому листу описывается локальной системой

$$du_1/dt = \gamma_1 - u_1, \quad (16a)$$

$$du_2/dt = \gamma_2 - [(u_2 + 1)/\delta + 1] u_2 \quad (16б)$$

с начальными условиями $u_1(0) = \gamma_1 \delta$ и $u_2(0) = \gamma_1 \kappa_1$. Ее динамика совершенно аналогична уже описанному поведению системы (13). Система (16) имеет устойчивое равновесие

$$\begin{aligned} \hat{u}_1^{(2)} &= \gamma_1, \\ \hat{u}_2^{(2)} &= \frac{1}{2} [\sqrt{1 + (4\gamma_2 + 2 + \delta)\delta} - 1 - \delta] = \gamma_2 \delta + \mathcal{O}(\delta^2). \end{aligned} \quad (17)$$

По достижении окрестности изоклины $du_2/dt = 0$, задаваемой формулой $u_2 = \hat{u}_2^{(2)} \approx \gamma_2 \delta$, изображающая точка в зависимости от величины δ продолжит приближение к изоклине либо монотонно (см. рис. 3, а), либо путем затухающих осцилляций согласно уравнениям

$$du_2/dt = \gamma_2 - (u_2 + 1)v_2 - u_2, \quad (18a)$$

$$\varepsilon dv_2/dt = (u_2 - \delta v_2)v_2 \quad (18б)$$

(см. рис. 3, б). Система (18) описывает собственные затухающие колебания потребителя 2 при малых значениях δ .

В то же время переменная u_1 независимо монотонно стремится к $\hat{u}_1^{(2)} = \gamma_1$. Поскольку точка (17) расположена ниже линии $\delta u_1 - \kappa_2 u_2 = 0$, то траектория непременно пересечет эту линию в точке $(\gamma_2 \kappa_2, \gamma_2 \delta)$, после чего в быстрой подсистеме узел Q_2 будет поглощен седлом Q_{12} . Система скачком вернется на первый лист медленного многообразия. Там потребители 1 и 2 вновь поменяются ролями и начнется новый цикл незатухающих колебаний.

3. Результаты и обсуждение

На рис. 4 показаны результаты численного интегрирования системы (5). Связанные пары потребитель–ресурс совершают синхронные релаксационные колебания в противофазе.

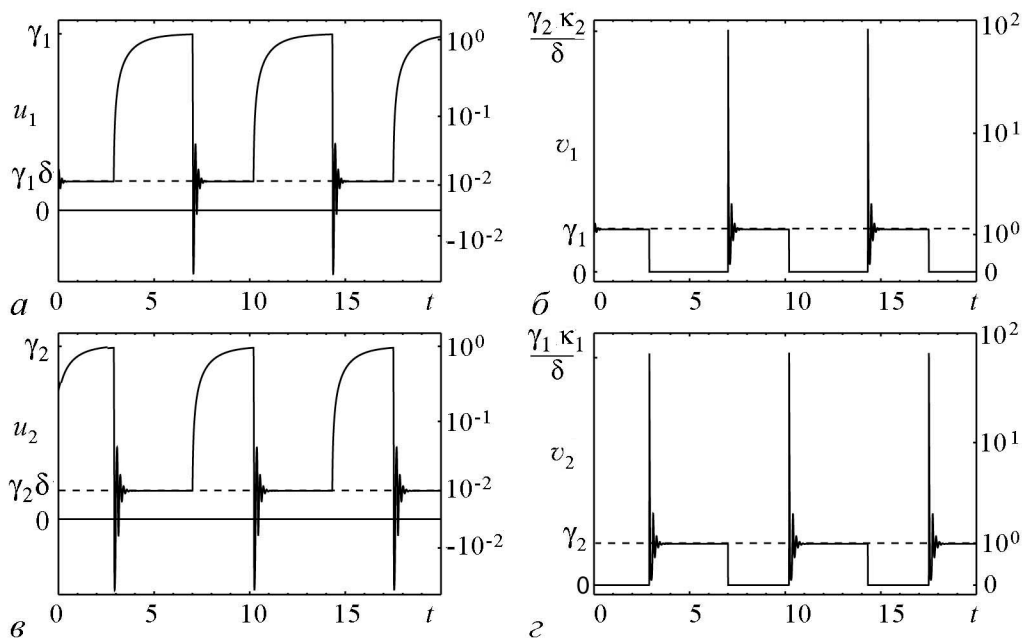


Рис. 4. Временные развертки синхронных релаксационных колебаний связанных пар производитель-ресурс при слабой внутривидовой конкуренции. *a* – ресурс 1, *б* – потребитель 1, *в* – ресурс 2, *г* – потребитель 2. Значения параметров уравнений (5) те же, что и на рис. 3, *б*

Форма колебаний ресурсов u_1 и u_2 напоминает пилообразную. Размах колебаний ресурсов остается конечным и, что важно, не зависит от параметра внутривидовой конкуренции δ .

Времена движения по каждому листу медленного многообразия вносят основной вклад в период колебаний T . Эти времена определяются динамикой ресурсов и в нулевом порядке по ε и δ могут быть найдены как решения уравнений движения (16а) и (13б) с соответствующими граничными условиями $(0, \gamma_2 \kappa_2)$ и $(0, \gamma_1 \kappa_1)$. В результате получается простая оценка длительности периода

$$T = \int_0^{\gamma_2 \kappa_2} \frac{dz}{\gamma_1 - z} + \int_0^{\gamma_1 \kappa_1} \frac{dz}{\gamma_2 - z} = \ln \frac{1}{1 - \kappa_2(\gamma_2/\gamma_1)} + \ln \frac{1}{1 - \kappa_1(\gamma_1/\gamma_2)}. \quad (19)$$

Интересно, что согласно формуле (19) период является функцией отношения притоков ресурсов γ_1 и γ_2 , но не каждого из притоков индивидуально, и совсем не зависит от конкретной величины δ .

Численности потребителей v_1 и v_2 периодически изменяются между полным исчезновением* и соответствующими постоянными уровнями γ_1 и γ_2 . Короткий переход от нулевого к почти горизонтальному ненулевому уровню в каждом цикле сопровождается отчетливо выраженным проскоком в виде пичка. В соответствии с формулами (12б) и (12в) при $\delta \rightarrow 0$ высота пичка стремится к бесконечности. В зависимости от степени внутривидовой конкуренции за проскоком может последовать «хвост» быстрозатухающих высокочастотных колебаний, прежде чем пере-

*В действительности точное решение полной системы (5) дает ненулевые v_1 и v_2 в любой момент времени, несмотря на то, что они могут принимать очень малые значения порядка $\ln v \propto -\varepsilon^{-1}$. Следует подчеркнуть, что конкурирующие виды периодически «вымирают» только в рамках использованного нами приближенного метода многих масштабов. Это не более чем удобная идеализация.

менная выйдет на плато. В обработке сигналов такой вид переходных колебаний называется «звоном» (ringing). «Звона» нет, если участвующие пары потребитель–ресурс сильно задемпфированы внутривидовой конкуренцией. «Звон» наблюдается, когда внутривидовая конкуренция слаба и динамика несвязанных сообществ характеризуется затухающими колебаниями. Частота «звона» совпадает с частотой этих собственных колебаний.

Можно заметить, что когда один из потребителей находится на грани вымирания, то связанная система ведет себя как изолированная пара потребитель–ресурс (6). Другой важной особенностью динамики является роль ресурсов в определении того, когда потребители появляются и исчезают. Например, когда u_1 увеличивается выше порогового уровня (определяемого потерями v_1), то v_1 становится доминирующим, вытесняя v_2 . Поэтому за исключением коротких переходных времен проскока и «звона» численности потребителей принимают только два значения – нулевое или стационарное, следуя циклическому ходу своих ресурсов.

Рассматривая цикл колебаний системы, можно выделить в нем четыре фазы.

1. Численность вида 1 практически нулевая, в то время как численность вида 2 приблизительно равна ее стационарному значению γ_2 в несвязанном состоянии. За счет постоянного притока количество ресурса 1 возрастает, пока не будет восстановлен его запас.
2. При достаточном запасе 1-го ресурса происходит вспышка численности потребителя 1. Резкий рост популяции съедает весь доступный ресурс, так что уровень последнего снижается. Потребитель 2 «вымывается» из-за перекрестных потерь.
3. Величины v_1 и u_1 устанавливаются на своих стационарных значениях, как если бы никакой связи со вторым потребителем не было. Численность потребителя 2 при этом почти нулевая. Количество ресурса 2 возрастает, так же как это происходило с ресурсом 1 в фазе 1.
4. Ресурс 2 восстанавливается, «оживает» потребитель 2, и сопутствующие перекрестные потери подавляют потребителя 1. Вспышка численности потребителя 2 обедняет запасы соответствующего ресурса. Последовательность повторяется.

Представляя свою известную модель, Смейл заметил, что «труднее уменьшить число веществ в задаче до двух или даже до трех» [6, с. 282]. В отличие от примера Смейла, билинейная связь в нашей модели делает возможными колебания уже для двух переменных.

Как мы видели, изображающая точка в фазовом пространстве системы совершает циклическое движение между окрестностями неустойчивых равновесий F_1 и F_2 , в каждом из которых доминирует соответствующий вид. Подобный тип траектории получил название «гетероклинического цикла» [21]. Гетероклинический цикл возникает, когда выходящая сепаратриса (неустойчивое многообразие) одной седловой точки становится входящей сепаратрисой (устойчивым многообразием) другой седловой точки, и наоборот. Он тесно связан с другим понятием нелинейной динамики – гомоклиническим циклом, который появляется, когда устойчивое и неустойчивое многообразия одного и того же седла образуют замкнутую петлю.

Гомо- и гетероклинические циклы негрубы в том смысле, что малые изменения параметров системы могут их разрушить. Однако в практическом смысле любой

предельный цикл, проходящий вблизи седловых точек, неотличим от гетероклинического (рис. 5). Единственной разницей является строгая периодичность, хотя период предельного цикла в окрестности гетероклинической траектории может быть длинным. Кроме того, на пороге гомо-/гетероклинической бифуркации период сильно подвержен внешним шумам.

В контексте нашей модели, по мере усиления связи между сообществами устойчивый предельный цикл увеличивается в размерах и проходит все ближе к «чистым» неседловым равновесиям, лежащим на координатных осях. В зависимости от соотношения между параметрами цикл может «влипнуть» в одно или оба из этих равновесий, образовав соответственно гомоклинический или гетероклинический цикл. Это имеет место при $\gamma_2/\gamma_1 = \kappa_1$ и $\gamma_1/\gamma_2 = \kappa_2$. При дальнейшем увеличении силы связи цикл разрушается.

Стоит отметить, что гетероклинический цикл был впервые найден Мэем и Леонардом [35] в классической системе ЛВГ трех конкурирующих видов. В их модели цикл не периодичен: со временем изображающая точка остается у каждого очередного равновесия все дольше, так что полное время на один оборот оказывается пропорциональным времени от начала движения системы. Кроме того, авторы утверждают, что феномен требует для наблюдения не менее трех конкурентов и поэтому невозможен в моделях с меньшим их числом. Это мнение разделяет и Вандермеер [36], который распространил теорию на более высокие размерности. Согласно ему, эффект имеет место для нечетного числа видов, а конкуренция четного их числа приводит к вымиранию половины участников и независимому сосуществованию остальной половины в пределах емкостей их ниш. В свете наших результатов это заключение несомненно справедливо, если оставаться в рамках классических уравнений ЛВГ, которые подразумевают относительную быстроту изменения ресурсов. В нашей модели всего лишь с двумя конкурентами относительная медленность ресурсов является обязательной предпосылкой возникновения колебаний, так как она обеспечивает необходимую инерцию системе.

Реалистичность предложенной модели (5) тесно связана с оправданностью постулированной в ней иерархии времен. В экосистемах наиболее типичным случаем является быстрое потребление пищи видами. Однако представляется резонным предположить, что модель пригодна для описания первого уровня экосистем, на котором потребители – это автотрофы, а ресурсы – минеральные субстраты. Дивергентная эволюция – это всегда появление новых видов. Вследствие мутаций от общего предшественника возникают две популяции организмов, обладающих общим генетическим кодом, но имеющих ферменты, способные к переработке различных субстратов. Если условия окружающей среды сравнительно стабильны на эволюционной шкале времени, то притоки неорганических субстратов будут примерно постоянными, а времена вымывания субстратов могут оказаться дольше продолжительности жизни видов (вспомним, что по определению $\varepsilon = q/b$).

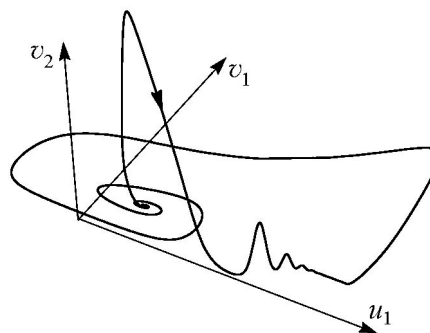


Рис. 5. Трехмерная проекция предельного цикла системы (5) при значениях параметров в окрестности гетероклинического цикла

С неэкологической точки зрения, похожие в целом отношения конкуренции имеют место между связанными продольными модами лазера с внутриврезонаторной генерацией вторичной гармоник. Баэр [37] экспериментально наблюдал противофазные колебания двух (и более) мод в мультимодовом лазере на алюмо-иттриевом гранате ($\text{Nd}^{3+}:\text{Y}_3\text{Al}_5\text{O}_{12}$), легированном ионами неодима (Nd), в резонатор которого был помещен кристалл калий-титанил-фосфата (KTiPO_4), удваивающий частоту. Он также предложил модель явления в терминах так называемых «скоростных уравнений» (например, [12, ch. 6]). В оригинальных обозначениях уравнения для инверсных заселенностей G_1, G_2 и интенсивностей излучения I_1, I_2 имеют следующий вид:

$$\tau_f dG_1/dt = G_1^0 - (\beta_1 I_1 + \beta_{12} I_2 + 1)G_1, \quad (20a)$$

$$\tau_f dG_2/dt = G_2^0 - (\beta_2 I_2 + \beta_{21} I_1 + 1)G_2, \quad (20б)$$

$$\tau_c dI_1/dt = (G_1 - \alpha_1 - \varepsilon I_1 - 2\varepsilon I_2)I_1, \quad (20в)$$

$$\tau_c dI_2/dt = (G_2 - \alpha_2 - \varepsilon I_2 - 2\varepsilon I_1)I_2, \quad (20г)$$

где τ_f, τ_c – соответственно время флуоресценции и время пролета фотонов в резонаторе; β_1, β_2 – параметры самонасыщения, определяющие, насколько соответствующие интенсивности обедняют усиление; β_{12}, β_{21} – параметры перекрестного насыщения; G_1^0, G_2^0 – параметры накачки; α_1, α_2 – удельные потери в полости соответствующих мод; ε – нелинейный коэффициент связи, обусловленный наличием внутриврезонаторного кристалла. В уравнениях (20в) и (20г) квадратичные члены I_1^2, I_2^2 и $I_1 I_2$ описывают потери интенсивности излучения на фундаментальных частотах вследствие генерации второй гармоники и генерации суммарной частоты.

Очевидно, что система (20) представляет собой связанные уравнения потребитель–ресурс, где интенсивности излучения играют роль потребителей, а инверсные заселенности выступают ресурсами. В структурном отношении модель Баэра весьма близка к системе (3), рассмотренной в настоящей работе. Сходна и иерархия времен: $\tau_c/\tau_f = (0.5\text{нс})/(0.24\text{мс}) = \mathcal{O}(10^{-6})$, то есть «ресурсы» изменяются намного медленнее «потребителей». Есть, однако, два отличия. Во-первых, в уравнениях (20в) и (20г) параметры внутри- и межвидовой конкуренции не независимы, но оба пропорциональны силе связи. Во-вторых, в уравнениях (20а) и (20б) моды могут конкурировать за активную среду, так что пары потребитель–ресурс оказываются связанными еще и трофически.

Баэр провел численные эксперименты с уравнениями (20) для различной силы связи ε и различных начальных условий. Выяснилось, что при уменьшении ε период связанных колебаний уменьшается, приближаясь к периоду собственных колебаний мод. При дальнейшем уменьшении ε синхронные колебания пропадают, и система переходит в статическое равновесие. При увеличении ε период колебаний удлиняется, а их форма становится все более похожей на прямоугольные импульсы (как и в нашей модели). Численные расчеты верно предсказали, что колебания мод происходят в противофазе.

Впоследствии Эрнэ [38, pp. 318–325] свел систему (20) к уравнениям связанных квазиконсервативных осцилляторов и доказал существование устойчивого противофазного периодического решения для мод с одинаковыми параметрами G^0, α и β .

Однако его результаты относятся к вопросу рождения квазигармонических колебаний малой амплитуды. Мы же исследовали развитые существенно нелинейные колебания большой амплитуды.

Интересные вопросы возникают по поводу того, как могут измениться результаты эксплуатации ресурсов и прямой конкуренции, если притоки ресурсов не постоянны, или если межвидовая конкуренция необязательно сопровождается взаимными потерями (то есть каждый потребитель несет убытки от воздействия на него конкурентов, но выигрывает от своего воздействия на них) [39]. Изучение этих вопросов может составить направление дальнейшей работы с моделью.

Заключение

Рассмотрена модель двух пар потребитель–ресурс, связанных прямой межвидовой конкуренцией. При отсутствии связи каждая из пар находится в устойчивом равновесии. При достаточно сильной межвидовой конкуренции связанная система не осциллирует; в ней возможны бистабильность и гистерезис.

При умеренно слабой связи модель демонстрирует противофазные релаксационные колебания конкурирующих видов. Потребители не могут сосуществовать даже в динамическом режиме: в каждом из периодически чередующихся состояний доминирует один из видов, а другой находится на грани вымирания. Наиболее интригующей особенностью модели является то, что каждая из участвующих пар потребитель–ресурс сама по себе находится в покое, однако во взаимодействии, при наложении нелинейной связи в виде билинейных взаимных потерь, результирующая система превращается в релаксационный осциллятор.

Библиографический список

1. *Balanov A., Janson N., Postnov D., Sosnovtseva O.* Synchronization: From Simple to Complex. Berlin: Springer, 2009. 425 p.
2. *Hoppensteadt F.C., Izhikevich E.M.* Weakly Connected Neural Networks. New York: Springer, 1997. 400 p.
3. *Pikovsky A., Rosenblum M., Kurths J.* Synchronization: A Universal Concept in Nonlinear Sciences. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 411 p.
4. *Strogatz S.* Sync: The Emerging Science of Spontaneous Order. New York: Hyperion, 2003. 338 p.
5. *Vandermeer J.* Oscillating populations and biodiversity maintenance // *Bioscience*. 2006. Vol. 56, № 12. P. 967.
6. *Смейл С.* Математическая модель взаимодействия двух клеток, использующая уравнение Тьюринга / Марсден Дж., МакКракен М. Бифуркация рождения цикла и ее применения. М.: Мир, 1980. С. 274.
7. *Loewenstein Y., Yarom Y., Sompolinsky H.* The generation of oscillations in networks of electrically coupled cells // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001. Vol. 98, № 14. P. 8095.
8. *Gomez-Marin A., Garcia-Ojalvo J., Sancho J.M.* Self-sustained spatiotemporal oscillations induced by membrane-bulk coupling // *Physical Review Letters*. 2007. Vol. 98, № 16. Article ID 168303.

9. Szatmári I., Chua L.O. Awakening dynamics via passive coupling and synchronization mechanism in oscillatory cellular neural/nonlinear networks // International Journal of Circuit Theory and Applications. 2008. Vol. 36, № 5–6. P. 525.
10. Murdoch W.W., Briggs C.J., Nisbet R.M. Consumer-Resource Dynamics. Princeton: University Press, 2003. 462 p.
11. Murray J.D. Mathematical Biology: I. An Introduction. New York: Springer, 2002. 553 p.
12. Carroll J.E. Rate Equations in Semiconductor Electronics. New York: Cambridge University Press, 1985. 177 p.
13. Чжан В.-Б. Синергетическая экономика. Время и переменны в нелинейной экономической теории. М.: Мир, 1999. 335 с.
14. Волькенштейн М.В. Общая биофизика. М.: Наука, Главная редакция физико-математической литературы, 1978. 592 с.
15. Chernavskii D.S., Palamarchuk E.K., Polezhaev A.A., Solyanik G.I., Burlakova E.B. A mathematical model of periodic processes in membranes (with application to cell cycle regulation) // BioSystems. 1977. Vol. 9, № 4. P. 187.
16. MacArthur R. Species packing and competitive equilibrium for many species // Theoretical Population Biology. 1970. Vol. 1, № 1. P. 1.
17. Chesson P. MacArthur's consumer-resource model // Theoretical Population Biology. 1990. Vol. 37, № 1. P. 26.
18. Gause G.F., Witt A.A. Behavior of mixed populations and the problem of natural selection // The American Naturalist. 1935. Vol. 69, № 725. P. 596.
19. Mirrahimi S., Perthame B., Wakano J.Y. Direct competition results from strong competition for limited resource // Journal of Mathematical Biology. 2014. Vol. 68, № 4. P. 931.
20. Devetter M., Sedâ J. The relative role of interference competition in regulation of a Rotifer community during spring development in a eutrophic reservoir // International Review of Hydrobiology. 2008. Vol. 93, № 1. P. 31.
21. Kirlinger G. Permanence in Lotka–Volterra equations: Linked prey-predator systems // Mathematical Biosciences. 1986. Vol. 82, № 2. P. 165.
22. Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.: Институт компьютерных исследований. 2003. 368 с.
23. Kuang Y., Fagan W.F., Loladze I. Biodiversity, habitat area, resource growth rate and interference competition // Bulletin of Mathematical Biology. 2003. Vol. 65, № 3. P. 497.
24. Stewart F.M., Levin B.R. Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition: A model and some general considerations // The American Naturalist. 1973. Vol. 107, № 954. P. 171.
25. Herbert D., Elsworth R., Telling R.C. The continuous culture of bacteria: A theoretical and experimental study // Journal of General Microbiology. 1956. Vol. 14, № 3. P. 601.
26. Abrams P.A., Holt R.D. The impact of consumer-resource cycles on the coexistence of competing consumers // Theoretical Population Biology. 2002. Vol. 62, № 3. P. 281.
27. Levine S.H. Competitive interactions in ecosystems // The American Naturalist. 1976. Vol. 110, № 976. P. 903.

28. *Lynch M.* Complex interactions between natural coexploiters—Daphnia and Ceriodaphnia // *Ecology*. 1978. Vol. 59, № 3. P. 552.
29. *Vandermeer J.* Indirect mutualism: Variations on a theme by Stephen Levine // *The American Naturalist*. 1980. Vol. 116, № 3. P. 441.
30. *Xiang Z., Song X.* Extinction and permanence of a two-prey two-predator system with impulsive on the predator // *Chaos, Solitons and Fractals*. 2006. Vol. 29, № 5. P. 1121.
31. *Hsu S.B., Hubbell S.P.* Two predators competing for two prey species: An analysis of MacArthur's model // *Mathematical Biosciences*. 1979. Vol. 47, № 34. P. 143.
32. *Tilman D.* Resource Competition and Community Structure. Princeton: Princeton University Press, 1982. 296 p.
33. *Verhulst F.* Methods and Applications of Singular Perturbations: Boundary Layers and Multiple Timescale Dynamics. New York: Springer, 2005. 324 p.
34. *Тихонов А.Н.* Системы дифференциальных уравнений, содержащие малые параметры при производных // Математический сборник. 1952. Т. 31(73), № 3. С. 575.
35. *May R.M., Leonard W.J.* Nonlinear aspects of competition between three species // *SIAM Journal on Applied Mathematics*. 1975. Vol. 29, № 2. P. 243.
36. *Vandermeer J.* Intransitive loops in ecosystem models: From stable foci to heteroclinic cycles // *Ecological Complexity*. 2011. Vol. 8, № 1. P. 92.
37. *Baer T.* Large-amplitude fluctuations due to longitudinal mode coupling in diode-pumped intracavity-doubled Nd:YAG lasers // *Journal of the Optical Society of America B: Optical Physics*. 1986. Vol. 3, № 9. P. 1175.
38. *Erneux T., Glorieux P.* Laser Dynamics. New York: Cambridge University Press, 2010. 361 p.
39. *Amarasekare P.* Interference competition and species coexistence // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2003. Vol. 269, № 1509. P. 2541.

SYNCHRONOUS OSCILLATIONS OF TWO POPULATIONS OF DIFFERENT SPECIES LINKED VIA INTERSPECIFIC INTERFERENCE COMPETITION

A. T. Mustafin

Kazakh National Research Technical University, Almaty, Kazakhstan

A model for competition of two different species is considered. It is assumed that each consumer specializes on one resource only. The resource uptake rates are held constant. The basic feature of the model is that the dynamics of the resource is much slower than that of the consumer. The two consumers are coupled through direct reciprocal inhibition. Besides, self-limitation of the consumers due to overcrowding is also taken into account. The resources are noninteractive. When uncoupled, each population is completely nonoscillatory. The application of multiple-scale analysis yields that strong competition leads to bistability and hysteresis in the system, while weak coupling results in synchronous antiphase relaxation oscillations of the populations.

Keywords: Consumer-resource, predator-prey, competition, relaxation oscillations, synchronization.

References

1. *Balanov A., Janson N., Postnov D., Sosnovtseva O.* Synchronization: From Simple to Complex / Springer Series in Synergetics. Berlin: Springer, 2009. 425 p.
2. *Hoppensteadt F.C., Izhikevich E.M.* Weakly Connected Neural Networks. New York: Springer, 1997. 400 p.
3. *Pikovsky A., Rosenblum M., Kurths J.* Synchronization: A Universal Concept in Nonlinear Sciences. Cambridge, MA: Cambridge University Press, 2001. 411 p.
4. *Strogatz S.* Sync: The Emerging Science of Spontaneous Order. New York: Hyperion, 2003. 338 p.
5. *Vandermeer J.* // Bioscience. 2006. Vol. 56, № 12. P. 967.
6. *Smale S.* A mathematical model of two cells via Turing's equation / Some Mathematical Questions in Biology V, ed. by Cowan J.D. Providence, RI: American Mathematical Society, 1974. P. 15. Vol. 6 of Lectures on Mathematics in the Life Sciences.
7. *Loewenstein Y., Yarom Y., Sompolinsky H.* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2001. Vol. 98, № 14. P. 8095.
8. *Gomez-Marin A., Garcia-Ojalvo J., Sancho J.M.* // Physical Review Letters. 2007. Vol. 98, № 16. Article ID 168303.
9. *Szatmari I., Chua L.O.* // International Journal of Circuit Theory and Applications. 2008. Vol. 36, № 5–6. P. 525.
10. *Murdoch W.W., Briggs C.J., Nisbet R.M.* Consumer-Resource Dynamics. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003. 462 p.
11. *Murray J.D.* Mathematical Biology: I. An Introduction. 3rd edition. New York: Springer, 2002. 553 p.
12. *Carroll J.E.* Rate Equations in Semiconductor Electronics. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 1985. 177 p.
13. *Zhang W.-B.* Synergetic Economics: Time and Change in Nonlinear Economics. Berlin; New York: Springer, 1991. Vol. 53 of Springer Series in Synergetics. 246 p.
14. *Volkenstein M.V.* General Biophysics. New York: Academic Press, 1983. 314 p.
15. *Chernavskii D.S., Palamarchuk E.K., Polezhaev A.A., Solyanik G.I., Burlakova E.B.* // BioSystems. 1977. Vol. 9, № 4. P. 187.
16. *MacArthur R.* // Theoretical Population Biology. 1970. Vol. 1, № 1. P. 1.
17. *Chesson P.* // Theoretical Population Biology. 1990. Vol. 37, № 1. P. 26.
18. *Gause G.F., Witt A.A.* // The American Naturalist. 1935. Vol. 69, № 725. P. 596.
19. *Mirrahimi S., Perthame B., Wakano J.Y.* // Journal of Mathematical Biology. 2014. Vol. 68, № 4. P. 931.
20. *Devetter M., Seda J.* // International Review of Hydrobiology. 2008. Vol. 93, № 1. P. 31.
21. *Kirlinger G.* // Mathematical Biosciences. 1986. Vol. 82, № 2. P. 165.
22. *Bazykin A.D.* Nonlinear Dynamics of Interacting Populations. Singapore; River Edge, NJ: World Scientific Publishing, 1998. Vol. 11 of World Scientific series on nonlinear science. Series A. 193 p.
23. *Kuang Y., Fagan W.F., Loladze I.* // Bulletin of Mathematical Biology. 2003. Vol. 65, № 3. P. 497.
24. *Stewart F.M., Levin B.R.* // The American Naturalist. 1973. Vol. 107, № 954. P. 1718.

25. *Herbert D., Elsworth R., Telling R.C.* // Journal of General Microbiology. 1956. Vol. 14, № 3. P. 601.
26. *Abrams P.A., Holt R.D.* // Theoretical Population Biology. 2002. Vol. 62, № 3. P. 281.
27. *Levine S.* // The American Naturalist. 1976. Vol. 110, № 976. P. 903.
28. *Lynch M.* // Ecology. 1978. Vol. 59, № 3. P. 552.
29. *Vandermeer J.* // The American Naturalist. 1980. Vol. 116, № 3. P. 441.
30. *Xiang Z., Song X.* // Chaos, Solitons and Fractals. 2006. Vol. 29, № 5. P. 1121.
31. *Hsu S., Hubbell S.* // Mathematical Biosciences. 1979. Vol. 47, № 34. P. 143.
32. *Tilman D.* Resource Competition and Community Structure. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1982. 296 p.
33. *Verhulst F.* Methods and Applications of Singular Perturbations: Boundary Layers and Multiple Timescale Dynamics. New York: Springer, 2005. 324 p.
34. *Tikhonov A.N.* // Matematicheskii Sbornik, 1952. Vol. 31(73), № 3. P. 575. (In Russian)
35. *May R.M., Leonard W.J.* // SIAM Journal on Applied Mathematics. 1975. Vol. 29, № 2. P. 243.
36. *Vandermeer J.* // Ecological Complexity. 2011. Vol. 8, № 1. P. 92.
37. *Baer T.* // Journal of the Optical Society of America B: Optical Physics. 1986. Vol. 3, № 9. P. 1175.
38. *Erneux T., Glorieux P.* Laser Dynamics. New York: Cambridge University Press, 2010. 361 p.
39. *Amarasekare P.* // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2003. Vol. 269, № 1509. P. 2541.

Поступила в редакцию 4.06.2015

Мустафин Алмаз Тлемисович – родился в 1955 году в Караганде (Казахстан), окончил Московский физико-технический институт в 1978 году. По окончании МФТИ поступил стажером-исследователем в ФИАН, потом аспирантом в МГУ. В 1984–2001 годах. работал в исследовательских институтах Академии Наук Казахстана, в 2001–2007 годах. преподавал на физическом факультете Мэрилендского университета (США). С 2007 года – профессор кафедры общей и теоретической физики Казахского национального исследовательского технического университета. Кандидат физико-математических наук (МГУ, 1984) по теоретической биофизике и доктор технических наук (Институт математики НАН Казахстана, 2001) по математическому моделированию. Область научных интересов – применение нелинейной динамики в физике, биологии и экономике. Опубликовал около 50 научных статей, две монографии и два учебных пособия по направлениям, указанным выше.



Казахстан, 050013, Алматы, ул. Сатпаева, 22
 Казахский национальный исследовательский технический университет
 E-mail: mustafin_al@kazntu.kz