МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

том 13 номер 4 год 2001

ДИНАМИЧЕСКИЕ БЛОКОВЫЕ МОДЕЛИ УГЛЕРОДНОГО ЦИКЛА В ЭКОСИСТЕМЕ ПЕРЕХОДНОГО БОЛОТА

© *Н.Н.Завалишин, Д.О.Логофет*

Институт физики атмосферы РАН, Москва

Предложенный и обоснованный в работах [1,2] метод построения динамических моделей экосистем по заданным диаграммам "запасы–потоки" применяется к углеродному циклу переходного болота средней полосы России. Рассмотрены математически возможные для этой системы разложимые компартментальные модели, и показано, что они приводят к биологически некорректным результатам. Последовательный отбор разных вариантов зависимостей потоков от запасов позволяет остановиться на комбинации, предложенной в [2]. Исследована устойчивость заданного равновесия, найдены другие нетривиальные равновесия экосистемы, и изучена их локальная динамика.

DYNAMICAL COMPARTMENT MODELS OF THE CARBON CYCLE IN A TRANSITIONAL BOG ECOSYSTEM

N.N.Zavalishin, D.O.Logofet

Institute of Atmospheric Physics, Russian Academy of Sciences, Moscow

A method for constructing dynamical systems by a given storage–flow diagrams, that was suggested and analysed in [1,2], is applied to the carbon cycle in a typical transitional bog ecosystem of middle – European Russia. We consider decomposable compartment models which are mathematically possible for this system and show them to yield biologically incorrect results. Selecting successively different variants of flow dependence on storage allows one to establish the combination suggested in [2]. Stability of the given equilibrium, existence of other nontrivial equilibria and their local dynamics are studied

Введение

В практике экологического моделирования компартментальные (блоковые) модели экосистем применяются для изучения разнородных и разномасштабных систем – от локальных уровня леса, поля, болота до глобальных циклов основных химических элементов. Примеров блоковых моделей, реализованных в виде диаграмм "запасы - потоки", к настоящему моменту существует уже очень много, из последних работ можно упомянуть [3,4]. В большинстве случаев исследование блоковых моделей, построенных на базе полевых данных, сводится к статическому анализу их функционирования, неявно основанному на марковских гипотезах и развиваемому, в основном, американской школой системных экологов [5,6]. Поэтому пробле-

ма построения динамической модели экосистемы по заданной диаграмме "запасы-потоки" по-прежнему остается актуальной.

Достаточно простым и эффективным методом построения нелинейных компартментальных моделей является метод Ю.М.Свирежева [1,2]. Среди достоинств последнего – возможность построить динамическую систему по всего лишь одной измеренной диаграмме, достаточная свобода выбора типов управления потоками для наиболее адекватного отражения экспертных знаний о механизмах функционирования данной экосистемы, несмотря на ограниченность класса потоковых зависимостей тремя типами функций (донорный, реципиентный, вольтерровский). Справедливы общие теоремы о таких качественных свойствах траекторий модели, как диссипативность, инвариантность некоторого конуса в неотрицательном ортанте фазового пространства [2]. У этого метода есть и "недостатки роста": пока он разработан лишь для одной измеренной статической схемы, которая должна к тому же быть сбалансированной по потокам, т.е. находиться в равновесии; предусмотренные три однопараметрических типа потоковых зависимостей не учитывают такие важные с точки зрения экологии эффекты, как насыщение. Преодоление этих недостатков – если оно вообще возможно в условиях значительной неполноты данных, которая, как правило, сопровождает компартментальное моделирование – сулит большую универсальность данного метода и повышение его приспособленности к специфике экологических данных и механизмов взаимодействия разных компонент экосистемы между собой.

В данной работе показано, как последовательный выбор различных сочетаний типов потоков в модели конкретной экосистемы ведет к отсечению неадекватных, с точки зрения практики или здравого смысла, вариантов и остановке на одном, наименее противоречивом. Этот вариант выбора потоковых функций для углеродного цикла экосистемы переходного болота Таежный Лог (Новгородская обл.) дает динамическую систему 4-го порядка, с которой уже ранее проводились численные эксперименты [2]. Теперь целью является более подробное и упорядоченное численно-аналитическое исследование изменения качественной структуры фазового портрета при изменениях экологически осмысленных параметров.

I. Разложимые модели переходного болота

Схема круговорота углерода в терминах запасов и потоков, приведенная на рис.1, показывает, что один из блоков (растительность) не принимает углеродных потоков из других компартментов, кроме окружающей среды, а лишь служит для них источником органического вещества. Это дает основание предположить, в отсутствие данных о влиянии динамики запасов нерастительных блоков на растительность, что она воздействует на остальные блоки и взаимодействует с окружающей средой, не испытывая влияния со стороны других частей экосистемы. Такой блок можно назвать *выделенным*.

Наличие выделенных блоков в экосистеме может приводить к упрощению динамических уравнений или матрицы Якоби в равновесии, что позволяет в ряде случаев аналитически исследовать зависимость поведения системы от параметров. В частности, упрощение матрицы Якоби может состоять в ее *разложимости*. Матрица размера $n\times n$ называется *разложимой*, если одноименной перестановкой строк и столбцов ее можно привести к виду: $A=\begin{bmatrix} B & 0 \\ C & D \end{bmatrix}$, где $\dim B=m$, $\dim D=n-m$, или к виду $A=\begin{bmatrix} B & C \\ 0 & D \end{bmatrix}$. В этом случае ее спектр является объединением спектров матриц B и D, что позволяет свести задачу о собственных числах матрицы A к алгебраическим уравнениям меньшей размерности.

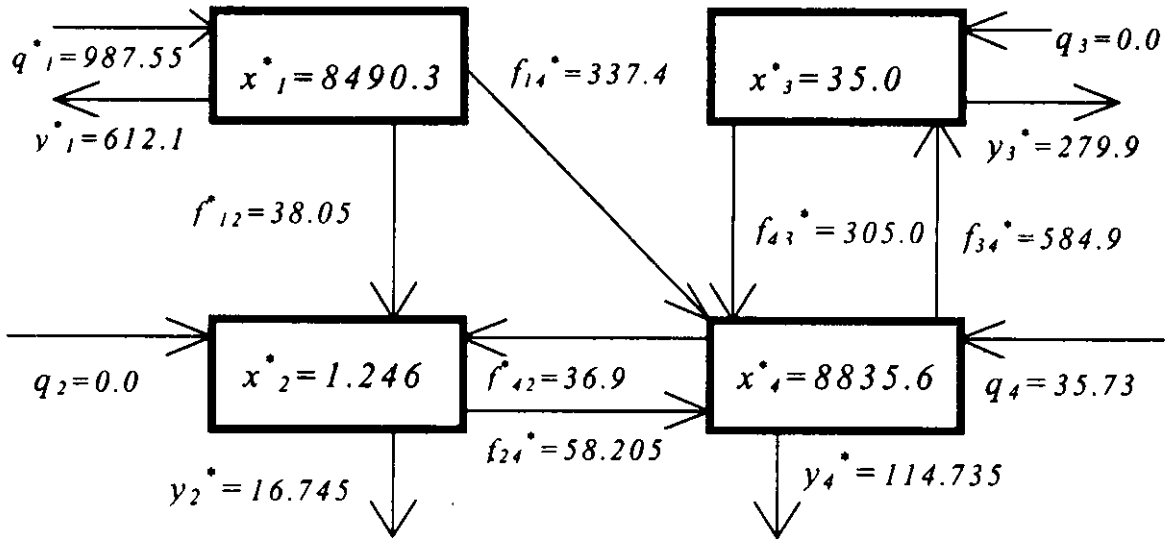


Рис.1.

Диаграмма "запасы - потоки" для углеродного цикла в экосистеме переходного болота. Запасы: x_1 – растения, x_2 -- животные, x_3 -- грибы и бактерии, x_4 -- отмершие части за исключением торфа (в единицах г/м^2). Входные потоки: q_1 -- ассимиляция и фотосинтез, q_4 – поступление со стоком и из других систем. Выходные потоки: y_1 – дыхание растений и закрепление в приросте, y_2 – дыхание животных, y_3 – дыхание грибов и бактерий, y_4 – вынос со стоком, торфообразование, абиотическое окисление (в единицах г/(м^2 год)).

Заметим, что для динамической модели компартментальной схемы разложимость потоковой матрицы не эквивалентна разложимости матрицы Якоби в равновесии из-за наличия трех видов зависимостей потоков от запасов. Поэтому нужно рассмотреть те сочетания типов потоков, которые приводят к ее разложимости на 2 блока размерностью 1×1 и 3×3 соответственно. При этом можно сформулировать и разумные ограничения, налагаемые на динамические модели, которые получаются для таких сочетаний:

1) сохранение модели в классе автономных систем, что ведет к отбрасыванию тех систем, где какое-либо уравнение решается в явном виде, поскольку в этом случае возникает неавтономная система ОДУ меньшей размерности;

2) структурная невырожденность матрицы Якоби в равновесии, что означает отсутствие в ее спектре тождественных 0 и чисто мнимых собственных чисел;

3) отсутствие сильной неустойчивости заданной равновесной конфигурации, поскольку такая неустойчивость может свидетельствовать о неадекватном выборе типов управления потоками.

По структуре экосистемы переходного болота (рис.1) можно выписать матрицу Якоби в самом общем виде: $J=\begin{bmatrix} a & b & 0 & c \\ d & e & 0 & f \\ 0 & 0 & g & h \\ m & p & r & v \end{bmatrix}$. Отсюда видно, что блок x_1 выделяется в двух случаях: 1) b=0, c=0; 2) d=0, m=0. Случай 1) означает, что потоки f_{12} и f_{14} не зависят от x_1, а случай 2) говорит о независимости тех же потоков от x_2 и x_4 соответственно. Последнее означает, что правая часть уравнения для $\dot{x}_1$ зависит лишь от x_1 линейно в силу алгоритма построения модели, что противоречит ограничению 1. Остается рассмотреть вариант b=0, c=0, т.е. $f_{12}=\beta_{12}x_2$, $f_{14}=\beta_{14}x_4$ – потоки зависят только от запасов принимающих компартментов. Для f_{14} это может считаться некорректным с биологической точки зрения, поскольку объем отмирающей био-

массы растений едва ли зависит от запаса углерода в подстилке, а внутренние процессы ее переработки блоковой моделью не учитываются.

Заслуживает также внимания организация потоков f_{34} и f_{43}. Ясно, что если они зависят только от запаса x_3, то уравнение для $\dot{x}_3$ решается в явном виде, что противоречит ограничению 1. Значит, один из потоков f_{34} и f_{43} должен зависеть от x_4. Если оба они нелинейны, то $g = 0$ в силу условия равновесия.

Далее рассмотрим другие варианты выбора остальных потоков.

А) все потоки, кроме f_{12}, f_{14} вольтерровские. Тогда система ОДУ имеет вид

$$\begin{cases} dx_1/dt = q_1 - m_1x_1 - \beta_{14}x_4 - \beta_{12}x_2, \\ dx_2/dt = -m_2x_2 + \beta_{12}x_2 + (\gamma_{42} - \gamma_{24})x_2x_4, \\ dx_3/dt = -m_3x_3 + (\gamma_{43} - \gamma_{34})x_4x_3, \\ dx_4/dt = q_4 - m_4x_4 + \beta_{14}x_4 + (\gamma_{24} - \gamma_{42})x_4x_2 + (\gamma_{34} - \gamma_{43})x_4x_3, \end{cases} \tag{1.1}$$

матрица Якоби

$$J_A = \begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{42}^* - f_{24}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* - f_{34}^* \\ 0 & f_{24}^* - f_{42}^* & f_{34}^* - f_{43}^* & -q_4 \end{bmatrix} D = \begin{bmatrix} a & b & 0 & e \\ 0 & 0 & 0 & f \\ 0 & 0 & 0 & g \\ 0 & c & d & h \end{bmatrix}, \tag{1.2}$$

где $D=\mathrm{diag}(1/x_1^*,\ldots,1/x_4^*)$. Характеристическое уравнение имеет вид $\det(J_A-\lambda I)=\lambda^2(h-\lambda)+cf\lambda+dg\lambda=0$. Среди корней имеется $\lambda_1=0$ при всех допустимых значениях параметров, т.е. система структурно вырождена;

Б) $f_{24}=\alpha_{24}x_2$, $f_{42}=\beta_{42}x_2$ – уравнение для $\dot{x}_2$ решается явно;

В) $f_{24}=\alpha_{24}x_2$, f_{42}, f_{34}, f_{43} – вольтерровские. Система ОДУ имеет вид

$$\begin{cases} dx_1/dt = q_1 - m_1x_1 - \beta_{14}x_4 - \beta_{12}x_2, \\ dx_2/dt = -m_2x_2 + \beta_{12}x_2 - \alpha_{24}x_2 + \gamma_{42}x_2x_4, \\ dx_3/dt = -m_3x_3 + (\gamma_{43} - \gamma_{34})x_4x_3, \\ dx_4/dt = q_4 - m_4x_4 + \beta_{14}x_4 + \alpha_{24}x_2 - \gamma_{42}x_4x_2 + (\gamma_{34} - \gamma_{43})x_4x_3. \end{cases}$$

с матрицей Якоби

$$J_B = \begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{42}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* - f_{34}^* \\ 0 & f_{24}^* - f_{42}^* & f_{34}^* - f_{43}^* & -q_4^* - f_{24} \end{bmatrix} D = \begin{bmatrix} a & b & 0 & c \\ 0 & 0 & 0 & d \\ 0 & 0 & 0 & e \\ 0 & f & g & h \end{bmatrix}.$$

Характеристическое уравнение имеет вид $(a-\lambda)[\lambda^2(h-\lambda)+(fd+ge)\lambda]=0$, что сразу дает $\lambda_1=0$, т.е. структурную вырожденность модели.

Г) $f_{24}=\beta_{24}x_4$, $f_{42}=\beta_{42}x_2$, f_{34}, f_{43} – вольтерровские. Система ОДУ имеет вид

$$\begin{cases} dx_1/dt = q_1 - m_1x_1 - \beta_{14}x_4 - \beta_{12}x_2, \\ dx_2/dt = -m_2x_2 + \beta_{12}x_2 - \beta_{24}x_4 + \beta_{42}x_2, \\ dx_3/dt = -m_3x_3 + (\gamma_{43} - \gamma_{34})x_4x_3, \\ dx_4/dt = q_4 - m_4x_4 + \beta_{14}x_4 + \beta_{24}x_4 - \beta_{42}x_2 + (\gamma_{34} - \gamma_{43})x_4x_3 \end{cases} \tag{1.3}$$

с матрицей Якоби

$$J_{\Gamma}=\begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & \dfrac{f_{24}^*}{x_2^*} & 0 & -f_{24}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^*-f_{34}^* \\ 0 & -f_{42}^* & f_{34}^*-f_{43}^* & -q_4^*+f_{42} \end{bmatrix} D. \qquad (1.4)$$

Для данных рис.1 среди собственных чисел J_{Γ} есть λ_1=46.7, что дает сильную неустойчивость равновесия, причем эта неустойчивость не устраняется ни изменением экологически важного параметра y_4^*, обозначающего скорость антропогенного разрушения подстилки, ни изменением типов потоков f_{34}, f_{43}. Такой результат моделирования не удовлетворяет ограничению 3;

Д) $f_{24}=\alpha_{24}x_2$, $f_{42}=\alpha_{42}x_4$, f_{34}, f_{43} – вольтерровские. Система ОДУ имеет вид

$$\begin{cases} dx_1/dt = q_1 - m_1x_1 - \beta_{14}x_4 - \beta_{12}x_2, \\ dx_2/dt = -m_2x_2 + \beta_{12}x_2 - \alpha_{24}x_2 + \alpha_{42}x_4, \\ dx_3/dt = -m_3x_3 + (\gamma_{43}-\gamma_{34})x_4x_3, \\ dx_4/dt = q_4 - m_4x_4 + \beta_{14}x_4 + \alpha_{24}x_2 - \alpha_{42}x_4 + (\gamma_{34}-\gamma_{43})x_4x_3 \end{cases} \qquad (1.5)$$

с матрицей Якоби

$$J_{\text{Д}}=\begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & \dfrac{f_{24}^*}{x_2^*} & 0 & f_{42}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^*-f_{34}^* \\ 0 & f_{24}^* & f_{34}^*-f_{43}^* & -q_4^*-f_{24} \end{bmatrix} D=\begin{bmatrix} a & b & 0 & c \\ 0 & d & 0 & e \\ 0 & 0 & 0 & f \\ 0 & g & h & r \end{bmatrix}. \qquad (1.6)$$

Вычисление спектра $J_{\text{Д}}$ показывает асимптотическую устойчивость равновесия при заданном y_4^* и ее потерю при больших значениях параметра. Однако этот вариант типов потоков не может считаться биологически адекватным, поскольку скорость поглощения углерода животными едва ли может зависеть только от запаса его в подстилке. При ином возможном выборе потоков f_{34} или f_{43} устойчивость равновесия теряется;

Е) $f_{24}=\beta_{24}x_4$, $f_{42}=\gamma_{42}x_2x_4$, $f_{43}=\gamma_{43}x_3x_4$, остальные потоки – реципиентного типа. Тогда система ОДУ принимает вид

$$\begin{cases} dx_1/dt = q_1 - m_1x_1 - \beta_{14}x_4 - \beta_{12}x_3, \\ dx_2/dt = -m_2x_2 + \beta_{12}x_2 - \beta_{24}x_4 + \gamma_{42}x_2x_4, \\ dx_3/dt = -m_3x_3 + \gamma_{43}x_4x_3 - \beta_{34}x_3, \\ dx_4/dt = q_4 - m_4x_4 + \beta_{14}x_4 + \beta_{24}x_4 - \gamma_{42}x_2x_4 + \beta_{34}x_3 - \gamma_{43}x_4x_3, \end{cases} \qquad (1.7)$$

матрица Якоби в равновесии:

$$J_{\text{E}}=\begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & -f_{24}^* & 0 & f_{42}^*-f_{24}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* \\ 0 & -f_{42}^* & f_{34}^*-f_{43}^* & -q_4^*-f_{34} \end{bmatrix} D, \qquad (1.8)$$

которая, как показывает численное исследование, имеет большое положительное собственное число (λ_1=46.715). На его значение не влияет ни изменение выбранного параметра, ни перемена типа потоков f_{34}, f_{43}, что ведет к противоречию с требованием 3.

Таким образом, анализ динамических систем с одним выделенным блоком показывает, что ни одна из возможных комбинаций типов потоков не дает удовлетворительного результата, за исключением, возможно, лишь варианта (Д), который не отвечает экологической корректности. Таким образом, далеко не всегда первоначальное простое представление об экосистеме приводит к математической модели, дающей осмысленные результаты.

Попытка выделить 2 блока (первый и второй в простейшем случае), ведет к меньшему числу сочетаний типов управления потоками: либо $c=0$, $f=0$, либо $m=0$, $p=0$ в общем виде якобиевой матрицы. Последнее означает, что f_{14} зависит только от x_4 ($f_{14}=\beta_{14}x_4$), а f_{24}, f_{42} не зависят от x_2. В первом случае, наоборот, f_{24}, f_{42} не зависят от x_4. Общим для обоих сочетаний является то, что поток f_{12} должен быть вольтерровским, чтобы не нарушалось требование 1. Сохраняется все, что сказано выше о потоках f_{34} и f_{43}. Рассмотрение двух вариантов дает следующие результаты:

Ж) $c=0$, $f=0$.

$$f_{14}=\alpha_{14}x_1,\ f_{24}=\beta_{24}x_4,\ f_{43}=\gamma_{43}x_3x_4,\ f_{12}=\gamma_{12}x_1x_2,\ f_{34}=\alpha_{34}x_3,\ f_{42}=\beta_{42}x_2.$$

Динамическая система, отвечающая данному выбору потоков, имеет вид

$$\begin{cases} dx_1/dt = q_1 - m_1x_1 - \alpha_{14}x_1 - \gamma_{12}x_1x_2, \\ dx_2/dt = -m_2x_2 - \alpha_{24}x_2 + \beta_{42}x_{42} + \gamma_{12}x_1x_2, \\ dx_3/dt = -m_3x_3 - \alpha_{34}x_3 + \gamma_{43}x_4x_3, \\ dx_4/dt = q_4 - m_4x_4 + \alpha_{14}x_1 + \alpha_{34}x_3 + \alpha_{24}x_2 - \gamma_{43}x_3x_4 + \beta_{42}x_2 \end{cases} \tag{1.9}$$

с матрицей Якоби:

$$J_{Ж}=\begin{bmatrix} -q_1 & -f^*_{12} & 0 & 0 \\ \dfrac{f^*_{12}}{x^*_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & f^*_{43} \\ f^*_{14} & f^*_{24}-f^*_{42} & f^*_{34}-f^*_{43} & -y_4-f^*_{43} \end{bmatrix} D, \tag{1.10}$$

которая разложима и позволяет записать характеристическое уравнение в виде произведения двух квадратичных полиномов:

$$\det(J_{Ж}-\lambda I)=[\lambda(m_4+\lambda+\frac{f^*_{43}}{x^*_4})-\frac{f^*_{43}(f^*_{34}-f^*_{43})}{x^*_4x^*_3}][\lambda(\lambda+\frac{q_1}{x^*_1})+\frac{f^{*2}_{12}}{x^*_1x^*_2}]=0.$$

Оно сразу дает формулы для собственных чисел и условия Рауса–Гурвица отрицательности их действительных частей:

$$1)\ \lambda_{1,2}=1/2(-m_4-\frac{f^*_{43}}{x^*_4}\pm\sqrt{(m_4+\frac{f^*_{43}}{x^*_4})^2+4\frac{f^*_{43}(f^*_{34}-f^*_{43})}{x^*_4x^*_3}})\quad\text{и}\quad\begin{cases} -m_4-\dfrac{f^*_{43}}{x^*_4}<0, \\ -\dfrac{f^*_{43}(f^*_{34}-f^*_{43})}{x^*_4x^*_3}>0, \end{cases}$$

из которых первое выполнено всегда, а второе – только если $f^*_{43}-f^*_{34}>0$;

$$2)\ \lambda_{1,2}=1/2(-\frac{q_1}{x^*_1}\pm\sqrt{(\frac{q_1}{x^*_1})^2-4\frac{f^{*2}_{12}}{x^*_1x^*_2}})\ \text{и}\ \begin{cases} -q_1<0, \\ \dfrac{f^{*2}_{12}}{x^*_1x^*_2}>0, \end{cases}$$

что также выполнено при положительном входном потоке в первый компартмент.

Таким образом, разложимая модель этого типа дает непротиворечивый результат, ценность которого, однако, невелика – заданное состояние равновесия асимптотически устойчиво при всех значениях m_4. Численное изучение этого варианта модели показывает, что асимптотическая устойчивость равновесия сохраняется для широкого диапазона начальных условий. При перемене типа потоков f_{34}, f_{43} равновесие становится неустойчивым.

3) $m=0$, $p=0$.

$f_{14}=\beta_{14}x_4$, $f_{24}=\beta_{24}x_4$, $f_{43}=\gamma_{43}x_3x_4$, $f_{12}=\gamma_{12}x_1x_2$, $f_{34}=\alpha_{34}x_3$, $f_{42}=\alpha_{42}x_4$. Система дифференциальных уравнений имеет вид

$$\begin{cases} dx_1/dt = q_1 - m_1x_1 - \beta_{14}x_4 - \gamma_{12}x_1x_2, \\ dx_2/dt = -m_2x_2 - \beta_{24}x_4 + \alpha_{42}x_4 + \gamma_{12}x_1x_2, \\ dx_3/dt = -m_3x_3 - \alpha_{34}x_3 + \gamma_{43}x_4x_3, \\ dx_4/dt = q_4 - m_4x_4 + \beta_{14}x_4 + \alpha_{34}x_3 + \beta_{24}x_4 - \gamma_{43}x_3x_4 - \alpha_{42}x_4, \end{cases} \tag{1.11}$$

а матрица Якоби:

$$J_3=\begin{bmatrix} -q_1+f_{14}^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ f_{12}^* & -y_2+f_{12}^* & 0 & f_{42}^*-f_{24}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* \\ 0 & 0 & f_{34}^*-f_{43}^* & -q_4-f_{34}^* \end{bmatrix} D=\begin{bmatrix} a & b & 0 & c \\ d & e & 0 & f \\ 0 & 0 & 0 & g \\ 0 & 0 & h & r \end{bmatrix}, \tag{1.12}$$

и для нее характеристическое уравнение также записывается в виде произведения квадратичных полиномов:

$$\mathrm{Det}(J_3-\lambda I)=-(\lambda(r-\lambda)+hg)(-(a-\lambda)(e-\lambda)+db)=0.$$

Отсюда следуют формулы для собственных чисел и условия Рауса–Гурвица:

$$\lambda_{1,2}=1/2\left(-\frac{q_4}{x_4^*}-\frac{f_{34}^*}{x_4^*}\pm\sqrt{\left(\frac{q_4}{x_4^*}+\frac{f_{34}^*}{x_4^*}\right)^2-4\frac{f_{43}^*(f_{34}^*-f_{43}^*)}{x_4^*x_3^*}}\right) \text{ и } \begin{cases} -q_4-f_{43}^*<0, \\ f_{34}^*-f_{43}^*>0 \end{cases},$$

из которых первое выполнено всегда, а второе для данных рис.1 не выполняется;

$$1)\ \lambda_{1,2}=1/2\left(\left(\frac{f_{24}^*-f_{42}^*}{x_2^*}+\frac{f_{14}^*-q_1}{x_1^*}\right)\pm\sqrt{\left(\frac{f_{24}^*-f_{42}^*}{x_2^*}+\frac{f_{14}^*-q_1}{x_1^*}\right)^2-4\frac{f_{12}^{*2}}{x_1^*x_2^*}}\right)$$

и

$$\begin{cases} \dfrac{f_{24}^*-f_{42}^*}{x_2^*}+\dfrac{f_{14}^*-q_1}{x_1^*}<0, \\ \dfrac{f_{12}^{*2}}{x_1^*x_2^*}>0, \end{cases}$$

откуда следует нетривиальное условие асимптотической устойчивости:

$$q_1>x_1^*\frac{f_{24}^*-f_{42}^*}{x_2^*}+f_{14}^*.$$

Оно, однако, не играет роли, поскольку не выполняется одно из условий п.1, и равновесие остается неустойчивым при любых значениях выбранного параметра. Перемена типов потоков f_{34}, f_{43} только ухудшает свойства устойчивости равновесия.

Приведенные результаты показывают, что попытка создать упрощенную разложимую модель углеродного цикла переходного болота ведет либо к противоречиям с элементарными разумными требованиями к такой модели, либо к неадекватным с экологической точки зрения представлениям.

II. Динамическое поведение выбранной модели переходного болота

Проведенный выше анализ вариантов выбора типов потоков показывает, что потоки f_{12}, f_{14} не могут быть реципиентными, хотя бы один в каждой паре потоков (f_{34}, f_{43}), (f_{24}, f_{42}) должен быть нелинейным. Естественно выбрать скорость поглощения углерода растений животными зависящей от запасов и тех, и других ($f_{12}=\gamma_{12}x_1x_2$), скорость отмирания биомассы растений считать зависящей только от запаса углерода в ней ($f_{14}=\alpha_{12}x_1$), и аналогично потоки f_{24}, f_{34} рассматривать как донорные, а f_{42}, f_{43} – в качестве вольтерровских. Применение алгоритма построения динамической модели [2] к такому выбору потоков дает нелинейную систему ОДУ:

$$\begin{cases} dx_1/dt = q_1 - m_1x_1 - \alpha_{14}x_1 - \gamma_{12}x_1x_2, \\ dx_2/dt = -m_2x_2 - \alpha_{24}x_2 + (\gamma_{42}x_4 + \gamma_{12}x_1)x_2, \\ dx_3/dt = -m_3x_3 - \alpha_{34}x_3 + \gamma_{43}x_4x_3, \\ dx_4/dt = q_4 - m_4x_4 + \alpha_{14}x_1 + \alpha_{34}x_3 + \alpha_{24}x_2 - x_4(\gamma_{43}x_3 + \gamma_{42}x_2), \end{cases} \tag{2.1}$$

для которой матрица Якоби в равновесии имеет вид

$$J = \begin{bmatrix} -\frac{q_1}{x_1^*} & \frac{-f_{12}^*}{x_2^*} & 0 & 0 \\ \frac{f_{12}^*}{x_1^*} & 0 & 0 & \frac{f_{42}^*}{x_4^*} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{f_{43}^*}{x_4^*} \\ \frac{f_{14}^*}{x_1^*} & \frac{f_{24}^* - f_{42}^*}{x_2^*} & \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*} & -m_4 - \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a & d & 0 & 0 \\ b & 0 & 0 & g \\ 0 & 0 & 0 & h \\ c & e & f & p \end{bmatrix}. \tag{2.2}$$

Далее проводится анализ динамического поведения этой модели при изменении параметра m_4, имеющего смысл скорости оттока углерода из подстилки в результате выветривания и смыва в соседние экосистемы. Важность этого параметра объясняется тем, что при добыче торфа происходит нарушение поверхностного слоя почвы, вследствие чего выветривание ускоряется. Поскольку сам процесс торфообразования, запас торфа и его добыча в данной модели не рассматриваются, то антропогенное влияние приходится учитывать таким опосредованным способом.

При исследовании поведения системы в зависимости от какого-либо потока (в нашем случае в силу алгоритма построения модели – от y_4^*) необходимо выяснить, как будет меняться заданное равновесие, по которому вычислялись коэффициенты модели. Из экологических соображений ясно, что равновесие такого масштабного процесса, как круговорот углерода, не может измениться мгновенно под действием флуктуаций одного из параметров, что дает основание считать процесс квазистационарным. Это означает, что заданное равновесие не изменяется, а порождаемый изменением потока «излишек» или «недостаток» вещества компенсируется другими потоками. Такая компенсация может происходить по-разному, и поскольку полевых данных об этом нет, примем самый простейший вариант – компенсация происходит за счет одного лишь входного потока q_4 в блок отмершей биомассы.

Проведенное в [2] численное исследование (2.1) в окрестности равновесного состояния показывает существование странного аттрактора в фазовом пространстве. Однако оказывается возможным и аналитическое исследование условий устойчивости и существования равновесий.

II.1. Устойчивость заданного равновесия. Численный эксперимент показывает асимптотическую устойчивость x^* в большом диапазоне изменения m_4 [2], однако для более полного анализа устойчивости необходимо пользоваться критерием Рауса–Гурвица.

Разлагая определитель по первой строке, можно получить характеристическое уравнение заданного равновесия:

$$\mathrm{Det}\,(J-\lambda I) = (a-\lambda)\begin{vmatrix} -\lambda & 0 & g \\ 0 & -\lambda & h \\ e & f & p-\lambda \end{vmatrix} - d\begin{vmatrix} b & 0 & g \\ 0 & -\lambda & h \\ c & f & p-\lambda \end{vmatrix} =$$

$$=(a-\lambda)[\lambda^2(p-\lambda)+ge\lambda+fh\lambda]-d[-b\lambda(p-\lambda)+cg\lambda-bfh]= \lambda^4 +a_1\lambda^3 + a_2\lambda^2+ a_3\lambda + a_4 =$$

$$=\lambda^4 -(a+p)\lambda^3 + \lambda^2[ap-(ge+fh+bd)] + \lambda[a(ge+fh) + d(bp-cg)] + bdfh = 0, \qquad (2.3)$$

из которого следуют условия Рауса–Гурвица устойчивости равновесия:

$$\Delta_1=-(a+p)>0,\quad \Delta_2=-a_2(a+p)-a_3>0,\quad \Delta_3 = \begin{vmatrix} -(a+p) & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & -(a+p) \\ 0 & bdfh & a_3 \end{vmatrix} >0,\ \Delta_4=\Delta_3\det J>0,$$

где

$$\det J=bdfh=-\frac{f_{12}^{*2} f_{43}^{*}(f_{34}^{*}-f_{43}^{*})}{x_4^{*}x_1^{*}x_2^{*}x_3^{*}}>0$$

– якобиан для имеющихся данных – положителен независимо от значений бифуркационного параметра m_4. Первый определитель Гурвица, совпадающий с коэффициентом при λ^3, также положителен при имеющихся значениях потоков и всех положительных m_4:

$$\Delta_1=-(a+p)=\frac{q_1}{x_1^{*}}+m_4+\frac{f_{43}^{*}+f_{42}^{*}}{x_4^{*}}>0.$$

Границами области устойчивости равновесия служат поверхности в пространстве параметров, определяемые обращением в нуль якобиана $\det J$, на которых одно из собственных чисел равно 0, и обращением в нуль предпоследнего минора Гурвица, при котором в спектре появляются два чисто мнимых числа [7,8]. Поскольку $\det J>0$ и не зависит от выбранного параметра, нулевого собственного числа возникнуть не может, и нарушения устойчивости равновесия зависят только от Δ_3 и Δ_2. Условие $\Delta_2 > 0$ сводятся к условиям $a_2>0$, $a_3>0$ [7], которые приобретают вид

$$a_2>0 \Leftrightarrow m_4>\frac{f_{42}^{*}x_1^{*}(f_{24}^{*}-f_{42}^{*})}{q_1x_2^{*}x_4^{*}}+\frac{f_{43}^{*}x_1^{*}(f_{34}^{*}-f_{43}^{*})}{q_1x_3^{*}x_4^{*}}-\frac{f_{12}^{*2}}{q_1x_2^{*}}-\frac{f_{43}^{*}+f_{42}^{*}}{x_4^{*}},$$

$$a_3 > 0 \Leftrightarrow$$

$$m_4>\left(\frac{q_1}{x_1^{*}}\left(\frac{f_{42}^{*}(f_{24}^{*}-f_{42}^{*})}{x_2^{*}x_4^{*}}+\frac{f_{43}^{*}(f_{34}^{*}-f_{43}^{*})}{x_3^{*}x_4^{*}}\right)\frac{x_2^{*}}{f_{12}^{*}}-\frac{f_{14}^{*}f_{42}^{*}}{x_1^{*}x_4^{*}}\right)\frac{x_1^{*}}{f_{12}^{*}}-\frac{f_{43}^{*}+f_{42}^{*}}{x_4^{*}}. \qquad (2.4)$$

Непосредственный подсчет дает сильное превышение первой из правых частей (2.4) над второй (-5.18 против –252.8), и обе они отрицательны.

Вычисление величины Δ_3 в силу громоздкости получающихся выражений вынесено в Приложение 1. Окончательным результатом является кубическое неравенство относительно бифуркационного параметра m_4

$$M_0 m_4^3 + M_1 m_4^2 + M_2 m_4 + M_3 > 0, \qquad (2.5)$$

коэффициенты которого выражаются через равновесные значения потоков и запасов. Соответствующее этому неравенству уравнение имеет 3 действительных корня: $m_4^{кр}$=[–4138; –0.2351; $-2.95*10^{-5}$], которые все отрицательны. Поскольку M_0>0, имеются 2 интервала асимптотической устойчивости заданного равновесия: (–4138,–0.2351) и ($-2.95*10^{-5}$, +∞), что свидетельствует в пользу корректности выбранного сочетания потоковых зависимостей. На границах интервалов устойчивость теряется, и происходят, по-видимому, и прямые, и обратные бифуркации Хопфа, однако эти области изменения m_4 находятся уже вне нашего поля зрения.

II.2. Альтернативные равновесия модели. Ввиду того, что метод нахождения точек покоя общей динамической системы, построенной по диаграмме «запасы-потоки», неизвестен, в каждом конкретном случае поиск положений равновесия является самостоятельной задачей. Положения равновесия системы (2.1) удобно искать, приведя ее к локальным координатам в окрестности заданного равновесия. Справедливо общее для всех систем, построенных методом Свирежева, простое

У т в е р ж д е н и е. *Пусть* $\tilde{\mathbf{x}} = \mathbf{x} - \mathbf{x}^*$ *– координаты с центром в заданном равновесии. Тогда система динамических уравнений в этих координатах имеет вид*

$$\frac{d\tilde{\mathbf{x}}}{dt} = A\tilde{\mathbf{x}} + diag(\tilde{x}_1,...,\tilde{x}_n)\mathbf{C}\tilde{\mathbf{x}}, \qquad (2.6)$$

где A – матрица Якоби в равновесии $\mathbf{x}^*$.

Д о к а з а т е л ь с т в о состоит в прямой проверке:

$$d\tilde{x}_i/dt = q_i + \sum_{s=1}^{n} b_s^i(\tilde{x}_s + x_s^*) + (\tilde{x}_i + x_i^*)\sum_{s\neq i} c_{is}(\tilde{x}_s + x_s^*) = q_i + \sum_{s=1}^{n} b_s^i x_s^* + x_i^* \sum_{s\neq i} c_{is} x_s^* +$$

$$+ \sum_{s\neq i} \tilde{x}_s(b_s^i + c_{is}x_i^*) + \tilde{x}_i \sum_{s\neq i} c_{is}x_s^* + \sum_{s\neq i} c_{is}\tilde{x}_i\tilde{x}_s = \sum_{s=1}^{n} A_{is}\tilde{x}_s + \tilde{x}_i \sum_{s\neq i} c_{is}\tilde{x}_s,$$

где сумма первых трех слагаемых после знака равенства равна нулю в силу условия равновесия заданной диаграммы, а из остальных слагаемых выделяется линейная часть с матрицей Якоби, выражение которой через коэффициенты системы дано в [2].□

Уравнения альтернативных равновесий в координатах окрестности заданного имеют вид

$$\begin{cases} a_{11}\tilde{x}_1 + a_{12}\tilde{x}_2 + c_{12}\tilde{x}_1\tilde{x}_2 = 0, \\ a_{21}\tilde{x}_1 + a_{24}\tilde{x}_4 - (c_{42}\tilde{x}_4 + c_{12}\tilde{x}_1)\tilde{x}_2 = 0, \\ a_{34}\tilde{x}_4 - c_{43}\tilde{x}_4\tilde{x}_3 = 0, \\ a_{41}\tilde{x}_1 + a_{42}\tilde{x}_2 + a_{43}\tilde{x}_3 + a_{44}\tilde{x}_4 + \tilde{x}_4(c_{43}\tilde{x}_3 + c_{42}\tilde{x}_2) = 0, \end{cases} \qquad (2.7)$$

где через a_{ij} обозначен элемент матрицы Якоби J_{ij}.

Из третьего уравнения следует, что либо 1) $\tilde{x}_4 = 0$, либо 2) $\tilde{x}_3 = a_{34}/c_{43}$. В случае 1 равновесие находится аналитически, случай 2 приводит к громоздкому кубическому уравнению, вывод которого отнесен в Приложение 2.

В случае 1), подставляя $\tilde{x}_4^{(1)} = 0$ в уравнения, можно сразу найти, что $\tilde{x}_2^{(1)} = a_{21}/c_{12}$, после чего

$$\tilde{x}_1^{(1)} = -\frac{a_{21}a_{12}}{a_{11}+a_{21}},\quad \tilde{x}_3^{(1)} = \frac{a_{41}a_{21}a_{12}}{a_{43}(a_{11}+a_{21})} - \frac{a_{42}a_{21}}{a_{43}c_{12}}.$$

В исходных координатах найденная неподвижная точка имеет вид

$$\begin{aligned}&[x_1^{(1)} = x_1^* + \frac{f_{12}^{*2}}{x_2^*(f_{12}^* - q_1)} > 0; \qquad x_2^{(1)} = 0;\\ &x_3^{(1)} = x_3^* + \frac{f_{12}^{*2} f_{14}^* x_3^*}{x_1^* x_2^* (f_{34}^* - f_{43}^*)(f_{12}^* - q_1)} - \frac{(f_{24}^* - f_{42}^*)x_3^*}{(f_{34}^* - f_{43}^*)} > 0; \qquad x_4^{(1)} = x_4^*].\end{aligned} \tag{2.8}$$

При заданных значениях потоков эта точка лежит на одном из ограничивающих положительный ортант гиперпространств и отвечает случаю полного отсутствия биомассы в блоке животных. Легко заметить, что это альтернативное равновесие, отвечающее вымиранию животных, располагается весьма близко к заданному в терминах расстояния в евклидовом пространстве: $x^{(1)}$=[8489.1; 0; 37.6702; 8835.6], но не зависит от бифуркационного параметра.

В случае 2) $(\tilde{x}_3^{(2)} = a_{34}/c_{43})$ из второго и третьего уравнений (2.7) получаем выражения двух других координат через $\tilde{x}_1^{(2)}$:

$$\tilde{x}_2^{(2)} = -\frac{a_{11}\tilde{x}_1^{(2)}}{a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}},\qquad \tilde{x}_4^{(2)} = -\frac{a_{21}\tilde{x}_1^{(2)}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) - a_{11}\tilde{x}_1^{(2)2}c_{12}}{a_{24}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) + a_{11}c_{42}\tilde{x}_1^{(2)}}. \tag{2.9}$$

В приложении 2 выведено кубическое уравнение для $\tilde{x}_1^{(2)}$:

$$p_0\tilde{x}_1^{(2)3} + p_1\tilde{x}_1^{(2)2} + p_2\tilde{x}_1^{(2)} + p_3 = 0, \tag{2.10}$$

и даны явные выражения (П.2.1) коэффициентов через параметры модели. Численное решение (2.10) для заданного значения параметра m_4 дает одно равновесие, выходящее за рамки инвариантного конуса: $x^{(1)}$=[8843;-0.454;0; 30019], в то время, как остальные 2 корня уравнения (2.10) комплексно сопряжены.

II.3. Локальные бифуркации равновесий. Проще всего исследовать локальные бифуркации и устойчивость первого альтернативного равновесия. Пользуясь общим видом зависимости матрицы Якоби от коэффициентов динамической системы [2], можно получить вид якобиана для равновесия $\tilde{x}_4^{(1)}$:

$$J^{(1)} = \begin{bmatrix} -m - \frac{f_{14}^*}{x_1^*} & -\gamma_{12}(x_1^* + \frac{f_{12}^{*2}}{x_2^*(f_{12}^* - q_1)}) & 0 & 0 \\ 0 & -m_2 - \frac{f_{24}^*}{x_2^*} + (\gamma_{12}(x_1^* + \frac{f_{12}^{*2}}{x_2^*(f_{12}^* - q_1)}) + \gamma_{24}x_4^*) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -m_3 - \frac{f_{34}^*}{x_3^*} + \gamma_{43}x_4^* & \gamma_{43}x_3^{(1)} \\ \frac{f_{14}^*}{x_1^*} & \frac{f_{24}^*}{x_2^*} - \gamma_{42}x_4^* & \frac{f_{34}^*}{x_3^*} - \gamma_{43}x_4^* & -m_4 - \gamma_{43}x_3^{(1)} \end{bmatrix}. \tag{2.11}$$

Матрица $J^{(1)}=\begin{bmatrix} B & 0 \\ C & D \end{bmatrix}$, как легко заметить, разложима, из чего следуют выражения для собственных чисел двух ее блоков:

$$1)\ \lambda_1^{(1)} = -m_1 - \frac{f_{14}^*}{x_1^*};\ \lambda_2^{(1)} = -m_2 + \frac{f_{12}^*}{x_2^*} + \frac{f_{12}^{*3}}{x_2^{*2} x_1^* (f_{12}^* - q_1)} = 17.0943 > 0;$$

$$2)\ \det(D-\lambda I)=(-m_3 - \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*} -\lambda)(-m_4 - \gamma_{43} x_3^{(1)} -\lambda) - \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*}\gamma_{43} x_3^{(1)} = \lambda^2 +$$

$$+\lambda(m_3 + \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*} + m_{4+}\gamma_{43} x_3^{(1)}) + m_3 m_4 + m_3 \gamma_{43} x_3^{(1)} + m_4 \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*} = 0,$$

откуда

$$\lambda_{3,4}^{(1)} = -\frac{1}{2}(m_3 + \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*} + m_4 + \gamma_{43} x_3^{(1)}) \pm$$
$$\pm \frac{1}{2}\sqrt{(m_3 + \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*} + m_4 + \gamma_{43} x_3^{(1)})^2 - 4(m_4 (m_3 + \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*}) + m_3 \gamma_{43} x_3^{(1)})}. \qquad (2.12)$$

Несмотря на то, что благодаря положительности $\lambda_2^{(1)}$ особая точка всегда остается седловой, из формулы (2.12) следует возможность реализации 2-х основных в однопараметрических семействах бифуркаций – Андронова-Хопфа и "седло – узел". Пара собственных чисел $\lambda_{3,4}^{(1)}$ становится чисто мнимой при

$$m_4^{кр} = -m_3 - \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*} - \gamma_{43} x_3^{(1)} = -0.0712 < 0$$

(для сравнения - при заданных равновесных параметрах m_4=0.013).

Формально такое бифуркационное значение не представляет интереса, ибо теорема о диссипативности общей системы ОДУ, построенной по диаграмме "запасы - потоки" [2], доказана для случая $m_i \geq 0$, однако при переходе через это значение может родиться предельный цикл, который может существовать и при положительных значениях m_4. Согласно [8,9], поскольку при бифуркации число собственных чисел с положительной вещественной частью увеличивается на 2, то она либо имеет вид $O^{3,1}+\Gamma^{2,3} \to O^{1,3}$, либо вид $O^{3,1} \to O^{1,3}+\Gamma^{3,2}$, где $O^{p,q}$ обозначает равновесие с p собственными числами с отрицательными действительными частями и q – с положительными, а $\Gamma^{p,q}$ – периодическое движение с мультипликаторами соответственно внутри и вне единичного круга. Рождение или исчезновение предельного цикла при $m_4^{кр}$ зависит от знака ляпуновской величины, однако в любом из этих случаев предельный цикл неустойчив.

Бифуркации типа "седло – узел" в данной системе не происходит, так как $m_4^0 = -\dfrac{m_3 \gamma_{43} x_3^{(1)}}{m_3 + \dfrac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*}} \to -\infty$, коль скоро знаменатель этого выражения равен 0 по условиям равновесия.

Таким образом, хотя система (2.1) не является классически вольтерровской, располагающееся на границе равновесие, как и в вольтерровских системах, является седловым.

Устойчивость второго альтернативного равновесия исследована численно для равновесного значения m_4. Это равновесие неустойчиво благодаря последнему из собственных чисел его якобиана. В промежутке (0, 0.2) по m_4 оно остается седловым и отдаляется от неотрицательного ортанта.

Выводы

Построение разложимой в смысле разложимости якобиана динамической модели системы "запасы - потоки" по разложимой структуре статической диаграммы не всегда дает адекватный в экологически разумных терминах результат. Экосистема переходного болота представляет собой пример того, как вытекающий из экспертного знания выбор потоковых зависимостей противоречит более простым интуитивным сочетаниям потоковых функций, приводящим к сомнительным с точки зрения практики результатам. В то же время выбранная неразложимая модель экосистемы демонстрирует довольно сложное поведение, а условия устойчивости заданного и альтернативных равновесных состояний определяется запутанными сочетаниями потоков и запасов. Система, как следует из численных экспериментов [2], имеет в окрестности заданного равновесия странное притягивающее множество. Соотнесение этих свойств с динамикой реального переходного болота в рамках описанного подхода не представляется возможным, так как требует привлечения дополнительных данных об углеродном цикле. Тем не менее, локальный анализ альтернативных равновесных состояний показывает, что, как и в классической системе Лотки–Вольтерра, существует равновесие седлового типа на границе неотрицательного ортанта, расположенное близко к заданному в терминах евклидовой нормы. Это значит, что самым уязвимым с точки зрения внешнего антропогенного воздействия является компартмент животных: конечные возмущения заданного равновесия легко могут привести к исчезновению животных из системы.

Приложение 1. Вычисление определителя Гурвица Δ_3 заданного равновесия

Выражение Δ_3 через коэффициенты характеристического уравнения имеет вид

$$\Delta_3=a_3\Delta_2-a_4\Delta_1^2=$$

$$=\left(\frac{q_1}{x_1^*}+m_4+\frac{f_{43}^*+f_{42}^*}{x_4^*}\right)^2\frac{f_{12}^{*2}f_{43}^*(f_{34}^*-f_{43}^*)}{\prod_{i=1}^{4}x_i^*}+\left[\frac{q_1}{x_1^*}\left(m_4+\frac{f_{43}^*+f_{42}^*}{x_4^*}\right)\left(\frac{q_1}{x_1^*}+m_4+\frac{f_{43}^*+f_{42}^*}{x_4^*}\right)+\right.$$

$$+\left(m_4+\frac{f_{43}^*+f_{42}^*}{x_4^*}\right)\left(\frac{f_{42}^*(f_{24}^*-f_{42}^*)}{x_2^*x_4^*}+\frac{f_{43}^*(f_{34}^*-f_{43}^*)}{x_3^*x_4^*}\right)+\frac{f_{12}^{*2}}{x_1^*x_2^*}\left(\frac{q_1}{x_1^*}-\frac{f_{14}^*}{x_4^*}\right)\Big][\frac{f_{12}^*}{x_2^*}\Big(\frac{f_{12}^*}{x_1^*}(m_4+$$

$$\left.+\frac{f_{43}^*+f_{42}^*}{x_4^*}\right)+\frac{f_{14}^*f_{42}^*}{x_1^*x_4^*}\Big)-\frac{q_1}{x_1^*}\left(\frac{f_{42}^*(f_{24}^*-f_{42}^*)}{x_2^*x_4^*}+\frac{f_{43}^*(f_{34}^*-f_{43}^*)}{x_3^*x_4^*}\right)\Big].$$

Если представить Δ_2 в виде

$$\Delta_2=\frac{q_1}{x_1^*}m_4^2+m_4\left(2\frac{q_1}{x_1^*}\left(\frac{f_{43}^*+f_{42}^*}{x_4^*}+\frac{q_1}{2x_1^*}\right)-\Phi_1\right)+\frac{f_{43}^*+f_{42}^*}{x_4^*}\left(\frac{q_1^2}{x_1^{*2}}-\Phi_1\right)+\Phi_2,$$

где

$$\Phi_1=\frac{f_{42}^*(f_{24}^*-f_{42}^*)}{x_2^*x_4^*}+\frac{f_{43}^*(f_{34}^*-f_{43}^*)}{x_3^*x_4^*},\quad \Phi_2=\frac{f_{12}^{*2}}{x_1^*x_2^*}\left(\frac{q_1}{x_1^*}-\frac{f_{14}^*}{x_4^*}\right),$$

то выделяя в произведениях члены, зависящие от параметра m_4, и группируя остальные в отдельные функции Ψ_0, Ψ_1, Ψ_2, можно получить:

$$\Delta_3 = (\frac{q_1}{x_1^*} + m_4 + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*})^2 \Psi_0 (\frac{q_1}{x_1^*}(m_4 + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}) + \Psi_1)(\frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*}(m_4 + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}) + \Psi_2) =$$

$$\Psi_0 m_4^2 + 2\Psi_0(\frac{q_1}{x_1^*} + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*})m_4 + \Psi_0(\frac{q_1}{x_1^*} + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*})^2 + \frac{f_{12}^{*2} q_1}{x_1^* x_2^* x_1^*} m_3^3 + m_4^2(2\frac{q_1}{x_1^*}\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*} + \frac{q_1^2}{x_1^{*2}} -$$

$$- \Phi_1)\frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*} + m_4 \frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*}(\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}(\frac{q_1^2}{x_1^{*2}} - \Phi_1) + \Phi_2) + m_4^2 \frac{q_1}{x_1^*}(\Psi_2 + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}) + m_4(\frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*}\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*} +$$

$$+ \Psi_2)(2\frac{q_1}{x_1^*}\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*} + \frac{q_1^2}{x_1^{*2}} - \Phi_1) + (\Psi_2 + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*})(\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}(\frac{q_1^2}{x_1^{*2}} - \Phi_1) + \Phi_2),$$

где

$$\Psi_0 = \frac{f_{12}^{*2} f_{43}^*(f_{34}^* - f_{43}^*)}{\prod_{i=1}^{4} x_i^*}, \qquad \Psi_1 = \frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*} - \frac{f_{43}^*(f_{34}^* - f_{43}^*)}{x_3^* x_4^*} - \frac{f_{42}^*(f_{24}^* - f_{42}^*)}{x_2^* x_4^*},$$

$$\Psi_2 = \frac{f_{12}^* f_{14}^* f_{42}^*}{x_1^* x_2^* x_4^*} - \frac{q_1}{x_1^*}(\frac{f_{43}^*(f_{34}^* - f_{43}^*)}{x_3^* x_4^*} + \frac{f_{42}^*(f_{24}^* - f_{42}^*)}{x_2^* x_4^*}).$$

Отсюда вытекает кубическое соотношение относительно m_4:

$$\Delta_3 = M_0 m_4^3 + M_1 m_4^2 + M_2 m_4 + M_3,$$

коэффициенты которого имеют вид

$$M_0 = \frac{f_{12}^{*2} q_1}{x_1^* x_2^*}\Psi_1,$$

$$M_1 = \Psi_0 + \frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*}(\frac{q_1^2}{x_1^{*2}} + 2\frac{q_1}{x_1^*}\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*} - \Phi_1) + \frac{q_1}{x_1^*}(\Psi_2 + \frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*}\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}),$$

$$M_2 = 2\Psi_0(\frac{q_1}{x_1^*} + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}) + \frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*}(\Phi_2 + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}(\frac{q_1^2}{x_1^{*2}} - \Phi_1)) + (\Psi_2 +$$

$$+ \frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*}\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*})(\frac{q_1^2}{x_1^{*2}} + 2\frac{q_1}{x_1^*}\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*} - \Phi_1),$$

$$M_3 = \Psi_0(\frac{q_1}{x_1^*} + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*})^2 + (\Psi_2 + \frac{f_{12}^{*2}}{x_1^* x_2^*}\frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*})(\Phi_2 + \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*}(\frac{q_1^2}{x_1^{*2}} - \Phi_1)).$$

Приложение 2. Вывод уравнения альтернативных равновесий

Из уравнений (2.7) в случае $\tilde{x}_3^{(2)} = a_{34}/c_{43}$ имеем

$$\tilde{x}_2^{(2)} = -\frac{a_{11}\tilde{x}_1^{(2)}}{a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}}, \qquad \tilde{x}_4^{(2)} = -\frac{a_{21}\tilde{x}_1^{(2)}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) - a_{11}\tilde{x}_1^{(2)2}c_{12}}{a_{24}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) + a_{11}c_{42}\tilde{x}_1^{(2)}}.$$

При подстановке этих выражений в последнее из уравнений (2.7) получается равенство:

$$a_{41}\tilde{x}_1^{(2)} - \frac{a_{42}a_{11}\tilde{x}_1^{(2)}}{a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}} + \frac{a_{43}a_{34}}{c_{43}} = \frac{a_{21}\tilde{x}_1^{(2)}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) - a_{11}c_{12}\tilde{x}_1^{(2)2}}{a_{24}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) + a_{11}c_{42}\tilde{x}_1^{(2)}}(a_{44} +$$

$$+ a_{34} - \frac{c_{42}a_{11}\tilde{x}_1^{(2)}}{a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}}),$$

эквивалентное

$$\frac{a_{41}c_{43}\tilde{x}_1^{(2)}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) - a_{42}a_{11}c_{43}\tilde{x}_1^{(2)} + a_{43}a_{34}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)})}{c_{43}} =$$

$$= \frac{(a_{21}\tilde{x}_1^{(2)}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) - a_{11}c_{12}\tilde{x}_1^{(2)2})((a_{44}+a_{34})(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) - c_{42}a_{11}\tilde{x}_1^{(2)})}{a_{24}(a_{12}+c_{12}\tilde{x}_1^{(2)}) + a_{11}c_{42}\tilde{x}_1^{(2)}}.$$

Умножая эти дроби и приводя подобные члены, можно получить кубическое уравнение относительно $\tilde{x}_1^{(2)}$:

$$p_0\tilde{x}_1^{(2)3} + p_1\tilde{x}_1^{(2)2} + p_2\tilde{x}_1^{(2)} + p_3 = 0,$$

коэффициенты которого выражаются через заданные потоки и запасы следующим образом:

$$p_0 = c_{43}(a_{44}+a_{34})c_{12}^2(a_{21}-a_{11}) - a_{21}c_{42}a_{11}c_{12}c_{43} + a_{11}^2c_{12}c_{42}c_{43} - a_{24}a_{41}c_{43}c_{12}^2 - a_{11}c_{42}c_{12}a_{41}c_{43},$$

$$p_1 = 2c_{43}(a_{44}+c_{43})a_{12}a_{21}c_{12} - c_{43}(a_{44}+c_{43})a_{11}a_{21}c_{12} - a_{12}a_{21}c_{42}a_{11}c_{43} - 2a_{24}a_{12}c_{12}a_{41}c_{43} -$$

$$- a_{24}c_{12}^2a_{34}a_{43} + a_{24}a_{42}a_{11}c_{43}c_{12} - a_{11}c_{42}a_{12}a_{41}c_{43} - a_{11}c_{42}c_{12}a_{43}a_{34} + a_{11}^2c_{42}a_{42}c_{43},$$

$$p_2 = c_{43}(a_{44}+a_{34})a_{21}a_{12}^2 - a_{24}a_{12}^2a_{41}c_{43} - 2a_{24}a_{12}c_{12}a_{43}a_{34} + a_{24}a_{42}a_{11}c_{43}a_{12} - a_{11}c_{42}a_{12}a_{43}a_{34},$$

$$p_3 = -a_{24}a_{12}^2a_{43}a_{34}. \qquad (\text{П}.2.1)$$

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Svirezhev Y.M.* On some general properties of trophic networks. // "Ecological modeling", 1997, v.99, p.7-17.
2. *Завалишин Н.Н., Логофет Д.О.* Моделирование экологических систем по заданной диаграмме "запасы-потоки". // "Математическое моделирование", 1997, т. 9, №9, стр. 3-17.
3. *Halfon E.,Schito N., Ulanowicz R.E.* "Energy flow through the lake Ontariofood web: conceptual model and attempt at mass balance", Ecological Modeling, 1996, v.86, p. 1-36;
4. *Heymans J.J., Baird D.* "A carbon flow model and network analysis of thenothern Benguela upwelling system, Namibia", Ecological Modeling, 2000, v.126, p. 9-32.
5. *Patten B.C.* "Network integration of ecological extremal priciples: exergy, emergy, power, ascendency, and indirect effects", Ecological Modeling, 1995, v.79, p. 75-84.

6. *Fath B.D., Patten B.C.* "Network synergism: emergence of positive relations in ecological systems", Ecological Modeling, 1998, v.107, p.127-143.
7. *Баутин Н.Н.* Поведение динамических систем вблизи границы области устойчивости. – М., "Наука", 1984.
8. *Неймарк Ю.И., Ланда П.С.* Стохастические и хаотические колебания. – М., "Наука", 1987.
9. *Бутенин Н.В., Неймарк Ю.И., Фуфаев Н.А.* Введение в теорию нелинейных колебаний. – М., "Наука", 1987.

Поступила в редакцию 19.06.2000.