ВЫБОР ПОТОКОВЫХ ФУНКЦИЙ И ДИНАМИКА УГЛЕРОДНОГО ЦИКЛА ЭКОСИСТЕМЫ ПЕРЕХОДНОГО БОЛОТА

Н.Н. Завалишин

(Институт физики атмосферы РАН, Москва)

Актуальной задачей экологического моделирования является построение динамической модели экосистемы по найденной в ходе полевых измерений диаграмме “запасы - потоки”. Алгоритм конструирования такой модели был предложен Ю.М. Свирежевым в [1]. Обсуждаются общие свойства алгоритма и получающейся системы ОДУ, метод 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, проведено численное моделирование нетривиального аттрактора.

FLOW FUNCTIONS CHOICE AND DYNAMICS OF THE CARBON CYCLE IN A TRANSITIONAL BOG ECOSYSTEM

N.N. Zavalishin

(Institute of Atmospheric Physics, Russian Academy of Sciences, Moscow)

Properties of a method for constructing dynamical systems by a given storage – flow diagrams, which was suggested by Y.M.Svirezhev in [1], are considered and the resulting system of ordinary differential equations is analysed. This approach 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]. Studied are stability of the given equilibrium, existence of other nontrivial equilibria and their local dynamics as well as the appearing of nontrivial attractor.

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 проблема построения динамической модели экосистемы по заданной диаграмме “запасы-потоки” по-прежнему остается актуальной. Ясно, что знания одной лишь диаграммы потоков и запасов недостаточно для конструирования динамической модели, нужны разумные с биологической точки зрения дополнительные предположения, подкрепленные экспериментальными фактами, чтобы перейти от статической картины, например, к системе ОДУ.

Традиционное представление потоков в виде линейных функций от запасов неспособно воспроизвести качественное многообразие динамических режимов, типичное для явлений экологии [4]. Попытка расширить класс линейных описаний потоков была предпринята в работе [1], где наряду с линейным описанием допускается и так называемое “вольтерровское” описание, т.е. представление потока в виде функции, пропорциональной произведению запасов компартментов, которые данный поток соединяет, - аналогично тому, как взаимодействие “хищник-жертва” описывается в известных популяционных уравнениях Лотки-Вольтерра. В настоящей работе после краткого описания предложенный метод применяется к углеродному циклу экосистемы переходного болота, исследуются комбинации потоковых функций и свойства получающейся динамической системы – равновесия, их бифуркации и устойчивость, странный аттрактор и механизм его возникновения.

I. Общий алгоритм построения динамической модели и ее свойства.

Опишем общий алгоритм построения динамической блоковой модели по одной заданной равновесной диаграмме потоков и запасов [1]. Пусть экосистема состоит из n компартментов, связанных между собой потоками вещества f_{ki} (из k-ого в i-ый), каждый блок может принимать из окружающей абиотической

среды или других экосистем поток q_i, а отдавать поток y_i (рис.1). Тогда скорость изменения запаса x_i как функции времени будет определяться разностью суммарного потока, входящего в i-й компартмент, и суммарного потока, выходящего из него:

$$\frac{dx_i}{dt} = q_i - y_i + \sum_{k=1,k\neq i}^{n}(f_{ki} - f_{ik}); \quad i=1,...,n \tag{1.1}$$

или в векторном виде:

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{q(x)} - \mathbf{y(x)} + \mathbf{f(x)}\,, \tag{1.2}$$

где

$\mathbf{x} = [x_1,...,x_n]; \quad \mathbf{y} = [y_1,...,y_n]; \quad \mathbf{q} = [q_1,...,q_n], \mathbf{f} = [f_1,...,f_n],$

$f_i = \sum_{k\neq i}(f_{ki} - f_{ik}); \; i = 1,2,...,n$.

Такое представление динамической системы предполагает наличие знаний о зависимости каждого потока от связанных им запасов. По причине многообразия взаимодействий в реальных экосистемах экологи обладают такими знаниями далеко не всегда. Поэтому конкретизация потоковых зависимостей требует дополнительных предположений, которые с одной стороны, охватывали бы наиболее употребительные и простые типы взаимодействий, а с другой были бы не слишком ограничительны, оставляя эксперту определенную свободу выбора. Эти базовые предположения модели имеют вид [1]:

1. Заданная диаграмма сбалансирована по потокам, т.е. сумма потоков, входящих в каждый компартмент, равна сумме потоков, исходящих из него, иными словами, система находится в состоянии равновесия: $\mathbf{q}^* + \mathbf{f}^* = \mathbf{y}^*$, где звездочка означает равновесие. В дальнейшем $\mathbf{x}^*$ **-** вектор равновесных запасов, компоненты которого указываются на диаграмме.

2. Межблоковые потоки определяются содержимым только двух участвующих в обмене компартментов:

$$f_{ki} = f_{ki}(x_k, x_i) \text{ и } f_{ik} = f_{ik}(x_i, x_k)\,.$$

Это утверждение связано с тем, что оценить влияние других блоков на обмен между двумя данными довольно сложно, ибо оно осуществляется весьма опо

средованно. Ясно, что $f_{ki}(0,0)=0$, ибо если нет запасов в компартментах, то не может быть и потоков.

3. Входной поток не зависит от значения запаса x_i и является либо постоянным, либо функцией времени. Реально компартмент может быть потребителем внешних ресурсов, и это потребление зависит от его объема, если компартмент соответствует уровню продуцентов (например, растения используют имеющийся часто в избытке солнечный свет для своего роста, и количество энергии, ушедшее на фотосинтез, определяется биомассой растений). Однако в этом случае в модель можно ввести дополнительный фиктивный блок, характеризующий такой ресурс, и входной поток q_i станет межблоковым. Следовательно, без ограничения общности можно принять q_i =const, причем q_i может быть как положительным, так и отрицательным. Последнее может соответствовать изъятию биомассы из компартмента человеком.

Поскольку входные потоки характеризуют внешнее воздействие на экосистему, с их помощью вполне можно моделировать антропогенное влияние на нее, приписывая, например, потокам q_i смысл соответствующих антропогенных нагрузок. Тогда они становятся функциями времени $q_i=q_i(t)$, и нужно исследовать неавтономную систему дифференциальных уравнений.

4. Выходные потоки зависят, очевидно, от соответствующих запасов, и самое простое предположение состоит в том, что эта зависимость линейна: $y_i(x_i(t))=y_i^0+m_i x_i(t)$. Поскольку y_i^0 можно с обратным знаком включить во входной поток i-ого блока, то окончательно $y_i(x_i)=m_i x_i$. Можно было бы и здесь ввести новый фиктивный компартмент “внешней среды”, делая выходной поток межблоковым, но цель моделирования обычно состоит в том, чтобы определить “реакцию” экосистемы на нагрузку непосредственно в терминах выходных потоков.

Более общая формулировка гипотезы о потоках выхода имеет вид:

$y_i = m_i x_i + \sum_{k,j \in \omega_i} \mu_{ij}^k x_i x_j$, где ω_i - множество индексов, соответствующих компартментам, конкурирующим за одинаковые ресурсы. Таким образом можно учесть эффект конкуренции за ресурсы между различными компонентами экосистемы. Однако диаграмма “запасы-потоки” не может дать достаточно ин

формации для вычисления всех коэффициентов в этих формулах, и чтобы преодолеть эту трудность, нужно либо использовать несколько диаграмм, либо привлекать какие-то другие постулаты, которые могли бы дать дополнительные математические соотношения (например, “принцип плотной упаковки” Мак-Артура [9]). Как это сделать и какие нужно использовать соображения, в настоящее время остается неясным.

5. Каждый межблоковый поток может принадлежать лишь одному из трех возможных типов:

а) поток f_{ki} зависит только от запаса посылающего компартмента x_k линейно, т.е. $f_{ki}=\alpha_{ki} x_k$ - *донорный* тип;

б) поток f_{ki} определяется только запасом принимающего компартмента x_i , от которого зависит также линейно, т.е. $f_{ki} = \beta_{ki}x_i$ - *реципиентный* тип. Примером здесь может служить поток мертвой органики в потребляющий ее блок организмов-разлагателей;

в) поток f_{ki} зависит лишь от произведения запасов обоих компартментов, что соответствует классическому вольтерровскому типу взаимодействия *“хищник-жертва”* $f_{ki} = \gamma_{ki}x_ix_k$.

Если в общем случае поток задается формулой $f_{ki} = \alpha_{ki} x_k +\beta_{ki}x_i +\gamma_{ki}x_ix_k$, то в рассмотренных случаях имеем:

а) $\beta_{ki} = 0$, $\gamma_{ki} = 0$, б) $\alpha_{ki} =0$, $\gamma_{ki} = 0$, в) $\alpha_{ki} =0$, $\beta_{ki} = 0$.

Все функции потоков монотонны по каждой переменной, что вполне соответствует биологическим представлениям, и неограничены. Последнее свойство, скорее всего, является недостатком модели, поскольку из эксперимента известно, что функции обмена веществом часто обладают свойством насыщения по одной из переменных. Однако именно это свойство позволяет по заданной диаграмме найти значения всех априори неизвестных коэффициентов:

$$\alpha_{ki}= \frac{f_{ki}}{x_k^*}, \beta_{ki} = \frac{f_{ki}}{x_i^*}, \ \gamma_{ki} = \frac{f_{ki}}{x_k^* x_i^*}, m_i = \frac{y_i}{x_i^*} \qquad (1.3)$$

Ограничения, вводимые предположением 5, давая значительную гибкость при описании межблоковых потоков в условиях неопределенности знаний об их форме, накладывают в то же время и серьезное ограничение, по-

видимому, непреодолимое в рамках концепции равновесности данных и наличия только одной измеренной схемы. Например, любое двупараметрическое представление потока (скажем, функция с насыщением) требует большего количества данных для идентификации модели. Преодоление этой трудности с точки зрения общей теории компартментальных схем является трудной и нерешенной математической задачей. Кроме того, степень общности систем, часто описываемых блоковыми схемами, требует специального изучения.

Из сделанных предположений следуют уравнения компартментальной модели экосистемы в виде:

$$\frac{dx_i}{dt} = q_i - m_i x_i + \sum_{k\neq i}\alpha_{ki}x_k + x_i\sum_{k\neq i}\beta_{ki} + x_i\sum_{k\neq i}(\gamma_{ki}-\gamma_{ik})x_k - x_i\sum_{k\neq i}\alpha_{ik} - \sum_{k\neq i}\beta_{ik}x_k =$$

$$= q_i - m_i x_i + \sum_{k\neq i}(\alpha_{ki}-\beta_{ik})x_k + x_i\sum_{k\neq i}(\beta_{ki}-\alpha_{ki}) + x_i\sum_{k\neq i}(\gamma_{ki}-\gamma_{ki})x_k =$$

$$= q_i + \sum_{s=1}^{n} b_s^i x_s + x_i\sum_{s=1}^{n} c_{is}x_s \text{ , i,s=1...n,} \qquad (1.4)$$

где коэффициенты определяются, как несложно убедиться, формулами:

$$b_i^s = \begin{cases} -m_i + \sum_{k\neq i}(\beta_{ki}-\alpha_{ik}), i = s; \\ \alpha_{si} - \beta_{is}, i \neq s. \end{cases}, \; c_{is} = \gamma_{si} - \gamma_{is}. \qquad (1.5)$$

В векторно-матричной форме система (1.4) имеет вид:

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{q} + \mathbf{B}\mathbf{x} + diag(x_1,...,x_n)\mathbf{C}\mathbf{x} \qquad (1.6)$$

Таким образом, общий алгоритм Свирежева перехода от диаграммы потоков-запасов к динамической модели при допущениях 1-5 состоит в следующем:

а) выбрать, исходя из биологической информации, типы управления межблоковыми потоками;

б) вычислить коэффициенты межблоковых потоков с помощью формул (1.3);

в) определить вектор **m** из коэффициентов выходных потоков;

г) построить матрицы B и C коэффициентов системы дифференциальных уравнений (1.6).

Нужно отметить, что при выводе основных уравнений модели не использовалось предположение 1 о равновесности имеющегося по числовой диаграмме состояния фазовых переменных. В то же время формулы (1.3) никак не связаны с предположением о сбалансированности заданной диаграммы, что дает, вообще говоря, возможность один из потоков в каждом блоке представлять в двупараметрическом виде, получая не одно, а два соотношения для определения коэффициентов – вид потока и равновесное уравнение. Однако такой вариант нарушает целостность алгоритма построения модели и ставит вопрос о дополнительном произволе – выборе тех *n* «счастливых» потоков, которые нужно представить в двупараметрическом виде.

Если же баланса потоков на диаграмме нет, то коэффициенты уравнений вычисляются прежним способом, поскольку способ их нахождения не зависит от равновесности, но заданная диаграмма является обыкновенной точкой их фазового пространства , а равновесие неизвестно, и можно попытаться отыскать его численными методами.

Система (1.6), как показано в [2], обладает некоторыми содержательными с экологической точки зрения свойствами. В частности, условия инвариантности неотрицательного фазового конуса имеет вид:

$$q_i + \sum_{s \neq i} (\alpha_{si} - \beta_{is})\, x_s \geq 0 \quad ,i=1,...,n. \tag{1.7}$$

Вместе с условиями $x_i \geq 0$, условия (1.7) образуют множество в *n*-мерном пространстве, ограниченное гиперплоскостями, отвечающими знакам равенства. В частном случае это может быть конус, целиком лежащий в $\Re_+^n$, или отделенное от нуля неограниченное множество в положительном ортанте. Если все межблоковые потоки нелинейны, то система становится частным случаем вольтерровской, и весь неотрицательный ортант инвариантен. Кроме того, справедлива

Т е о р е м а . *Если* $m_i \geq 0$ *и* $\sum_{i=1}^{n} q_i \geq 0$*, то система (1.6) диссипативна.*

Это утверждение гарантирует, что траектория системы при разумных свойствах входных и выходных потоков не уйдет в бесконечность.

Таким образом, среди достоинств описанного метода – 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.

II. Разложимые модели углеродного цикла переходного болота.

На рис. 2 показана компартментальная модель круговорота углерода в экосистеме переходного болота умеренного пояса, полученная после агрегирования данных наблюдений, проводившихся в течение нескольких лет на эксперементальном полигоне Института Географии РАН “Таежный Лог” (Новгородская область)[см.10,11].

Схема круговорота углерода в терминах запасов и потоков, приведенная на рис.2, 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.

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.2) 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 пото

ков 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 биомассы 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:

$$\begin{cases} d\,x_1/dt = q_1 - m_1 x_1 - \beta_{14} x_4 - \beta_{12} x_2 \\ d\,x_2/dt = -m_2 x_2 + \beta_{12} x_2 + (\gamma_{42} - \gamma_{24}) x_2 x_4 \\ d\,x_3/dt = -m_3 x_3 + (\gamma_{43} - \gamma_{34}) x_4 x_3 \\ d\,x_4/dt = q_4 - m_4 x_4 + \beta_{14} x_4 + (\gamma_{24} - \gamma_{42}) x_4 x_2 + (\gamma_{34} - \gamma_{43}) x_4 x_3 \end{cases} \quad (2.1)$$

матрица Якоби: $J_A=\begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{42}^* - f_{24}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* - f_{34}^* \\ 0 & f_{24}^* - f_{42}^* & f_{34}^* - f_{43}^* & -q_4 \end{bmatrix} D=\begin{bmatrix} a & b & 0 & e \\ 0 & 0 & 0 & f \\ 0 & 0 & 0 & g \\ 0 & c & d & h \end{bmatrix}$, (2.2)

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:

$$\begin{cases} d\,x_1/dt = q_1 - m_1 x_1 - \beta_{14} x_4 - \beta_{12} x_2 \\ d\,x_2/dt = -m_2 x_2 + \beta_{12} x_2 - \alpha_{24} x_2 + \gamma_{42} x_2 x_4 \\ d\,x_3/dt = -m_3 x_3 + (\gamma_{43} - \gamma_{34}) x_4 x_3 \\ d\,x_4/dt = q_4 - m_4 x_4 + \beta_{14} x_4 + \alpha_{24} x_2 - \gamma_{42} x_4 x_2 + (\gamma_{34} - \gamma_{43}) x_4 x_3 \end{cases}$$ 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:

$$\begin{cases} d\,x_1/dt = q_1 - m_1 x_1 - \beta_{14} x_4 - \beta_{12} x_2 \\ d\,x_2/dt = -m_2 x_2 + \beta_{12} x_2 - \beta_{24} x_4 + \beta_{42} x_2 \\ d\,x_3/dt = -m_3 x_3 + (\gamma_{43} - \gamma_{34}) x_4 x_3 \\ d\,x_4/dt = q_4 - m_4 x_4 + \beta_{14} x_4 + \beta_{24} x_4 - \beta_{42} x_2 + (\gamma_{34} - \gamma_{43}) x_4 x_3 \end{cases} \quad (2.3)$$

с матрицей Якоби: $$J_\Gamma = \begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & \dfrac{f_{24}^*}{x_2^*} & 0 & -f_{24}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* - f_{34}^* \\ 0 & -f_{42}^* & f_{34}^* - f_{43}^* & -q_4^* + f_{42} \end{bmatrix} D. \quad (2.4)$$

Для данных рис.1 среди собственных чисел J_Γ есть $\lambda_1=46.7$, 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:

$$\begin{cases} d\,x_1/dt = q_1 - m_1 x_1 - \beta_{14} x_4 - \beta_{12} x_2 \\ d\,x_2/dt = -m_2 x_2 + \beta_{12} x_2 - \alpha_{24} x_2 + \alpha_{42} x_4 \\ d\,x_3/dt = -m_3 x_3 + (\gamma_{43} - \gamma_{34}) x_4 x_3 \\ d\,x_4/dt = q_4 - m_4 x_4 + \beta_{14} x_4 + \alpha_{24} x_2 - \alpha_{42} x_4 + (\gamma_{34} - \gamma_{43}) x_4 x_3 \end{cases} \quad (2.5)$$

с матрицей Якоби

$$J_Д = \begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & \frac{f_{24}^*}{x_2^*} & 0 & f_{42}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* - f_{34}^* \\ 0 & f_{24}^* & f_{34}^* - f_{43}^* & -q_4^* - f_{24} \end{bmatrix} D = \begin{bmatrix} a & b & 0 & c \\ 0 & d & 0 & e \\ 0 & 0 & 0 & f \\ 0 & g & h & r \end{bmatrix}. \quad (2.6)$$

Вычисление спектра $J_Д$ 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:

$$\begin{cases} d\,x_1/dt = q_1 - m_1 x_1 - \beta_{14} x_4 - \beta_{12} x_2 \\ d\,x_2/dt = -m_2 x_2 + \beta_{12} x_2 - \beta_{24} x_4 + \gamma_{42} x_2 x_4 \\ d\,x_3/dt = -m_3 x_3 + \gamma_{43} x_4 x_3 - \beta_{34} x_3 \\ d\,x_4/dt = q_4 - m_4 x_4 + \beta_{14} x_4 + \beta_{24} x_4 - \gamma_{42} x_2 x_4 + \beta_{34} x_3 - \gamma_{43} x_4 x_3 \end{cases}, \quad (2.7)$$

матрица Якоби в равновесии: $$J_E = \begin{bmatrix} -y_1^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ 0 & -f_{24}^* & 0 & f_{42}^* - f_{24}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* \\ 0 & -f_{42}^* & f_{34}^* - f_{43}^* & -q_4^* - f_{34} \end{bmatrix} D, \quad (2.8)$$

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:

$$\begin{cases} d\,x_1/dt = q_1 - m_1 x_1 - \alpha_{14} x_1 - \gamma_{12} x_1 x_2 \\ d\,x_2/dt = -m_2 x_2 - \alpha_{24} x_2 + \beta_{42} x_2 + \gamma_{12} x_1 x_2 \\ d\,x_3/dt = -m_3 x_3 - \alpha_{34} x_3 + \gamma_{43} x_4 x_3 \\ d\,x_4/dt = q_4 - m_4 x_4 + \alpha_{14} x_1 + \alpha_{34} x_3 + \alpha_{24} x_2 - \gamma_{43} x_3 x_4 + \beta_{42} x_2 \end{cases} \qquad (2.9)$$

с матрицей Якоби: $J_Ж = \begin{bmatrix} -q_1 & -f^*_{12} & 0 & 0 \\ \frac{f^*_{12}}{x^*_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & f^*_{43} \\ f^*_{14} & f^*_{24} - f^*_{42} & f^*_{34} - f^*_{43} & -y_4 - f^*_{43} \end{bmatrix} D, \qquad (2.10)$

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

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

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

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

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

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

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:

$$\begin{cases} d\,x_1/dt = q_1 - m_1 x_1 - \beta_{14} x_4 - \gamma_{12} x_1 x_2 \\ d\,x_2/dt = -m_2 x_2 - \beta_{24} x_4 + \alpha_{42} x_4 + \gamma_{12} x_1 x_2 \\ d\,x_3/dt = -m_3 x_3 - \alpha_{34} x_3 + \gamma_{43} x_4 x_3 \\ d\,x_4/dt = q_4 - m_4 x_4 + \beta_{14} x_4 + \alpha_{34} x_3 + \beta_{24} x_4 - \gamma_{43} x_3 x_4 - \alpha_{42} x_4 \end{cases}, \qquad (2.11)$$

а матрица Якоби:

$$J_3 = \begin{bmatrix} -q_1 + f_{14}^* & -f_{12}^* & 0 & -f_{14}^* \\ f_{12}^* & -y_2 + f_{12}^* & 0 & f_{42}^* - f_{24}^* \\ 0 & 0 & 0 & f_{43}^* \\ 0 & 0 & f_{34}^* - f_{43}^* & -q_4 - f_{34}^* \end{bmatrix} D = \begin{bmatrix} a & b & 0 & c \\ d & e & 0 & f \\ 0 & 0 & 0 & g \\ 0 & 0 & h & r \end{bmatrix}, \qquad (2.12)$$

для которой 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:

1) $\lambda_{1,2}=1/2(-\frac{q_4}{x_4^*}-\frac{f_{34}^*}{x_4^*} \pm \sqrt{(\frac{q_4}{x_4^*}+\frac{f_{34}^*}{x_4^*})^2 - 4\frac{f_{43}^*(f_{34}^*-f_{43}^*)}{x_4^* x_3^*}})$ 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;

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

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

III. Локальная динамика выбранной модели углеродного цикла: равновесия, их устойчивость и бифуркации.

Проведенный в предыдущем разделе 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. Экологически это вполне оправдано, ибо поток углерода в составе мертвого органического вещества из блоков животных и грибов зависит лишь от их биомассы, а обратные потоки и поступление из растительного компартмента в блок “животные” можно разумно определить зависящими от биомассы обоих участвующих в обмене объектов. Применение алгоритма построения динамической модели к такому выбору потоков дает нелинейную систему ОДУ:

$$\begin{cases} d\,x_1/dt = q_1 - m_1 x_1 - \alpha_{14} x_1 - \gamma_{12} x_1 x_2 \\ d\,x_2/dt = -m_2 x_2 - \alpha_{24} x_2 + (\gamma_{42} x_4 + \gamma_{12} x_1) x_2 \\ d\,x_3/dt = -m_3 x_3 - \alpha_{34} x_3 + \gamma_{43} x_4 x_3 \\ d\,x_4/dt = q_4 - m_4 x_4 + \alpha_{14} x_1 + \alpha_{34} x_3 + \alpha_{24} x_2 - x_4(\gamma_{43} x_3 + \gamma_{42} x_2) \end{cases}, \qquad (3.1)$$

для которой матрица Якоби в равновесии имеет вид:

$$\mathrm{J} = \begin{bmatrix} -\frac{q_1}{x_1^*} & \frac{-f_{12}^*}{x_2^*} & 0 & 0 \\ \frac{f_{12}^*}{x_1^*} & 0 & 0 & \frac{f_{42}^*}{x_4^*} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{f_{43}^*}{x_4^*} \\ \frac{f_{14}^*}{x_1^*} & \frac{f_{24}^* - f_{42}^*}{x_2^*} & \frac{f_{34}^* - f_{43}^*}{x_3^*} & -m_4 - \frac{f_{43}^* + f_{42}^*}{x_4^*} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a & d & 0 & 0 \\ b & 0 & 0 & g \\ 0 & 0 & 0 & h \\ c & e & f & p \end{bmatrix}. \qquad (3.2)$$

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.

Анализ устойчивости заданного равновесия удобно провести, используя критерий Рауса – Гурвица. Разлагая определитель (3.2) по первой строке, можно получить характеристическое уравнение заданного равновесия:

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

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

$$\lambda^4 - (a+p)\lambda^3 + \lambda^2[ap - (ge+fh+bd)] + \lambda[a(ge+fh) + d(bp-cg)] + bdfh = 0, \qquad (3.3)$$

из которого следуют условия Рауса - Гурвица устойчивости равновесия:

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

$\Delta_4 = \Delta_3 \det J > 0$, 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 которой одно из собственных чисел равно 0, и обращением в нуль предпоследнего минора Гурвица, при котором в спектре появляются 2 чисто мнимых числа [7,8]. Поскольку detJ>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:

$$a_2 > 0 \Leftrightarrow m_4 > \frac{f_{42}^{*} x_1^{*}(f_{24}^{*} - f_{42}^{*})}{q_1 x_2^{*} x_4^{*}} + \frac{f_{43}^{*} x_1^{*}(f_{34}^{*} - f_{43}^{*})}{q_1 x_3^{*} x_4^{*}} - \frac{f_{12}^{*2}}{q_1 x_2^{*}} - \frac{f_{43}^{*} + f_{42}^{*}}{x_4^{*}},$$

$a_3 > 0 \Leftrightarrow$

$$m_4 > \left(\frac{q_1}{x_1^{*}}\left(\frac{f_{42}^{*}(f_{24}^{*} - f_{42}^{*})}{x_2^{*} x_4^{*}} + \frac{f_{43}^{*}(f_{34}^{*} - f_{43}^{*})}{x_3^{*} x_4^{*}}\right)\frac{x_2^{*}}{f_{12}^{*}} - \frac{f_{14}^{*} f_{42}^{*}}{x_1^{*} x_4^{*}}\right)\frac{x_1^{*}}{f_{12}^{*}} - \frac{f_{43}^{*} + f_{42}^{*}}{x_4^{*}} \qquad (3.4)$$

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 дает кубическое неравенство относительно бифуркационного параметра m_4:

$$M_0 m_4^3 + M_1 m_4^2 + M_2 m_4 + M_3 > 0, \qquad (3.5)$$

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 $(-2.95*10^{-5}, +\infty)$, 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.

Помимо заданного равновесия система (3.1) может иметь и другие точки покоя. В общем виде метод их нахождения по диаграмме «запасы-потоки» неизвестен, в каждом конкретном случае поиск положений равновесия является самостоятельной задачей. Положения равновесия системы (3.1) удобно искать, приведя ее к локальным координатам в окрестности заданного равновесия.

Уравнения альтернативных равновесий в координатах окрестности заданного имеют вид:

$$\begin{cases} a_{11}\tilde{x}_1 + a_{12}\tilde{x}_2 + c_{12}\tilde{x}_1\tilde{x}_2 = 0, \\ a_{21}\tilde{x}_1 + a_{24}\tilde{x}_4 - (c_{42}\tilde{x}_4 + c_{12}\tilde{x}_1)\tilde{x}_2 = 0, \\ a_{34}\tilde{x}_4 - c_{43}\tilde{x}_4\tilde{x}_3 = 0, \\ a_{41}\tilde{x}_1 + a_{42}\tilde{x}_2 + a_{43}\tilde{x}_3 + a_{44}\tilde{x}_4 + \tilde{x}_4(c_{43}\tilde{x}_3 + c_{42}\tilde{x}_2) = 0 \end{cases}, \qquad (3.6)$$

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

Из третьего уравнения (3.6) следует, что либо 1) $\tilde{x}_4 = 0$, либо 2) $\tilde{x}_3 = \frac{a_{34}}{c_{43}}$. В случае 1 равновесие находится аналитически, случай 2 приводит к громоздкому кубическому уравнению, которое поддается численному анализу.

1) Подставляя $\tilde{x}_4^{(1)} = 0$ в уравнения, можно сразу найти, что $\tilde{x}_2^{(1)} = \frac{a_{21}}{c_{12}}$, после чего $\tilde{x}_1^{(1)} = -\frac{a_{21}a_{12}}{a_{11}+a_{21}}$, $\tilde{x}_3^{(1)} = \frac{a_{41}a_{21}a_{12}}{a_{43}(a_{11}+a_{21})} - \frac{a_{42}a_{21}}{a_{43}c_{12}}$. В исходных координатах найденная неподвижная точка имеет вид:

$$\begin{aligned} &[x_1^{(1)} = x_1^* + \frac{f_{12}^{*2}}{x_2^*(f_{12}^* - q_1)} > 0; x_2^{(1)} = 0; \\ &x_3^{(1)} = x_3^* + \frac{f_{12}^{*2} f_{14}^* x_3^*}{x_1^* x_2^*(f_{34}^* - f_{43}^*)(f_{12}^* - q_1)} - \frac{(f_{24}^* - f_{42}^*)x_3^*}{(f_{34}^* - f_{43}^*)} > 0; x_4^{(1)} = x_4^*] \end{aligned} . \qquad (3.7)$$

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: $\boldsymbol{x}^{(1)}$*=[8489.1; 0; 37.6702; 8835.6],* но не зависит от бифуркационного параметра.

Пользуясь общим видом зависимости матрицы Якоби от коэффициентов динамической системы [2], можно получить вид якобиана для равновесия $\tilde{x}_4^{(1)}$:

$$J^{(1)}=\begin{bmatrix} -m-\frac{f_{14}^*}{x_1^*} & -\gamma_{12}(x_1^*+\frac{f_{12}^{*2}}{x_2^*(f_{12}^*-q_1)}) & 0 & 0 \\ 0 & -m_2-\frac{f_{24}^*}{x_2^*}+(\gamma_{12}(x_1^*+\frac{f_{12}^{*2}}{x_2^*(f_{12}^*-q_1)})+\gamma_{24}x_4^*) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -m_3-\frac{f_{34}^*}{x_3^*}+\gamma_{43}x_4^* & \gamma_{43}x_3^{(1)} \\ \frac{f_{14}^*}{x_1^*} & \frac{f_{24}^*}{x_2^*}-\gamma_{42}x_4^* & \frac{f_{34}^*}{x_3^*}-\gamma_{43}x_4^* & -m_4-\gamma_{43}x_3^{(1)} \end{bmatrix}. \quad (3.8)$$

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

$\lambda(m_3+\frac{f_{34}^*-f_{43}^*}{x_3^*}+m_4+\gamma_{43}x_3^{(1)})+m_3m_4+m_3\gamma_{43}x_3^{(1)}+m_4\frac{f_{34}^*-f_{43}^*}{x_3^*}=0$, откуда

$$\lambda_{3,4}^{(1)}=-\frac{1}{2}(m_3+\frac{f_{34}^*-f_{43}^*}{x_3^*}+m_4+\gamma_{43}x_3^{(1)})\pm \frac{1}{2}\sqrt{(m_3+\frac{f_{34}^*-f_{43}^*}{x_3^*}+m_4+\gamma_{43}x_3^{(1)})^2-4(m_4(m_3+\frac{f_{34}^*-f_{43}^*}{x_3^*})+m_3\gamma_{43}x_3^{(1)}} \quad (3.9)$$

Несмотря на то, что благодаря положительности $\lambda_2^{(1)}$ особая точка всегда остается седловой, из формулы (3.9) 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 $O^{3,1}+I^{2,3}\rightarrow O^{1,3}$, либо вид

$O^{3,1} \to O^{1,3} + I^{3,2}$, где $O^{p,q}$ обозначает равновесие с p собственными числами с отрицательными действительными частями и q – с положительными, а $I^{p,q}$ - периодическое движение с мультипликаторами соответственно внутри и вне единичного круга. Рождение или исчезновение предельного цикла при $m_4^{\text{кр}}$ зависит от знака ляпуновской величины, однако в любом из этих случаев предельный цикл неустойчив.

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

Таким образом, хотя система (3.1) не является классически вольтерровской, располагающееся на границе равновесие, как и в вольтерровских системах, является седловым.

2) Если $\widetilde{x}_3^{(2)} = \dfrac{a_{34}}{c_{43}}$, то из второго и третьего уравнений (3.6) получаем выражения двух других координат через $\widetilde{x}_1^{(2)}$:

$$\widetilde{x}_2^{(2)} = -\frac{a_{11}\widetilde{x}_1^{(2)}}{a_{12} + c_{12}\widetilde{x}_1^{(2)}}, \widetilde{x}_4^{(2)} = -\frac{a_{21}\widetilde{x}_1^{(2)}(a_{12} + c_{12}\widetilde{x}_1^{(2)}) - a_{11}\widetilde{x}_1^{(2)2} c_{12}}{a_{24}(a_{12} + c_{12}\widetilde{x}_1^{(2)}) + a_{11}c_{42}\widetilde{x}_1^{(2)}}. \qquad (3.10)$$

Использование метода подстановки дает кубическое уравнение для $\widetilde{x}_1^{(2)}$:

$$p_0 \widetilde{x}_1^{(2)3} + p_1 \widetilde{x}_1^{(2)2} + p_2 \widetilde{x}_1^{(2)} + p_3 = 0, \qquad (3.11)$$

где

$$p_0 = c_{43}(a_{44} + a_{34})c_{12}^2(a_{21} - a_{11}) - a_{21}c_{42}a_{11}c_{12}c_{43} + a_{11}^2 c_{12}c_{42}c_{43} - a_{24}a_{41}c_{43}c_{12}^2 - a_{11}c_{42}c_{12}a_{41}c_{43},$$
$$p_1 = 2c_{43}(a_{44} + c_{43})a_{12}a_{21}c_{12} - c_{43}(a_{44} + c_{43})a_{11}a_{21}c_{12} - a_{12}a_{21}c_{42}a_{11}c_{43} - 2a_{24}a_{12}c_{12}a_{41}c_{43} -$$
$$a_{24}c_{12}^2 a_{34}a_{43} + a_{24}a_{42}a_{11}c_{43}c_{12} - a_{11}c_{42}a_{12}a_{41}c_{43} - a_{11}c_{42}c_{12}a_{43}a_{34} + a_{11}^2 c_{42}a_{42}c_{43},$$
$$p_2 = c_{43}(a_{44} + a_{34})a_{21}a_{12}^2 - a_{24}a_{12}^2 a_{41}c_{43} - 2a_{24}a_{12}c_{12}a_{43}a_{34} + a_{24}a_{42}a_{11}c_{43}a_{12} - a_{11}c_{42}a_{12}a_{43}a_{34},$$
$$p_3 = -a_{24}a_{12}^2 a_{43}a_{34}.$$

Численное решение (3.11) для заданного значения параметра m_4 дает одно равновесие, выходящее за рамки инвариантного конуса: $\boldsymbol{x}^{(1)}$=*[8843;-0.454;0; 30019]*, в то время, как остальные 2 корня уравнения (3.11) комплексно сопряжены.

Устойчивость второго альтернативного равновесия исследована численно для равновесного значения m_4. Это равновесие неустойчиво благодаря по

следнему из собственных чисел его якобиана. В промежутке *(0, 0.2)* по m_4 оно остается седловым и отдаляется от неотрицательного ортанта.

IV. Периодические колебания и странный аттрактор.

Поведение системы уравнений (3.1), моделирующей функционирование углеродного цикла переходного болота, не ограничивается простой локальной динамикой в окрестности равновесных состояний. Численное исследование свидетельствует о наличии сложных динамических режимов у этой системы в широком диапазоне значений выбранного параметра. При этом, как следует из предыдущего раздела, сохраняется асимптотическая устойчивость заданного равновесия, что позволяет сделать вывод о сохранении адекватности модели при вариации параметра. Обнаружено, что в диапазоне значений q_4 [*20.0,180.0*] область притяжения равновесия в фазовом пространстве, по-видимому, мала, ибо относительно небольшое смещение в начальных условиях выводит траекторию на совсем другое притягивающее множество: замкнутую (в пределах точности вычислений) кривую, похожую на предельный цикл (рис. 3), которому отвечают периодические функции времени. Интересно, что период колебаний 2-х первых запасов углерода (в блоках растений и животных) кратен двум, период[1] колебаний остальных (в блоках разлагателей и подстилки) в 2 раза меньше и кратен четырем, что соответствует большей интенсивности процессов в 3-м и 4-м компартментах. Самое интересное происходит при уменьшении плотности оттока углерода: область устойчивости равновесия не увеличивается, а периодическое решение продолжает существовать с тем же двукратным различием в периодах колебаний двух пар компартментов.

На рис. 4 показано, во что оно превращается с падением плотности выходного потока из четвертого компартмента: колебания перестают быть периодическими и приобретают стохастический характер, оставаясь ограниченными по амплитуде. Аналогичные графики получаются и для других фазовых переменных. Это свидетельствует о существовании странного аттрактора в фазовом пространстве, что косвенно доказывается вычислением показателей Ляпунова, служащих характеристиками хаотичности системы. Два из них положительны,

[1] “Период” понимается здесь и далее не в строго математическом смысле, а как расстояние между соседними пиками траектории.

что указывает на сильную стохастичность. Однако колебания остаются ограниченными, как это и характерно для детерминированного хаоса. В содержательном смысле можно интерпретировать получившийся результат так,что

при усилении искусственного оттока углерода из подстилки периодические колебания биомассы могут терять устойчивость и становиться хаотическими.

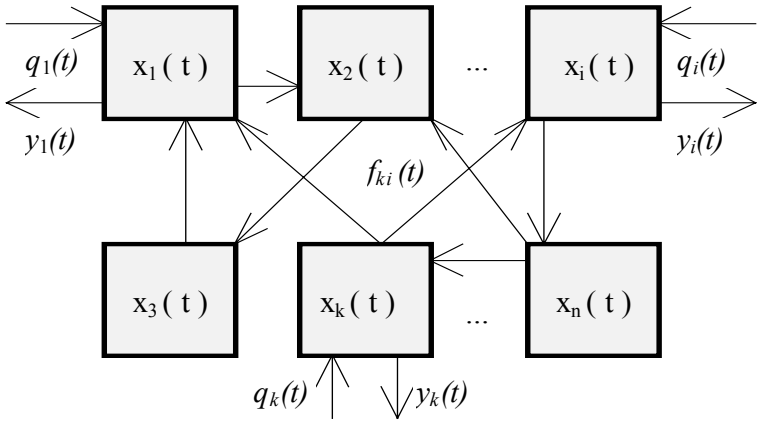
Вид колебаний запасов углерода (рис. 5,6) подтверждает наблюдавшееся в природе и моделируемое уравнениями популяционной биологии смещение по фазе в колебаниях запасов “хищника” и “жертвы”, в роли которых здесь выступают блоки растений и животных. Эти экспериментальные результаты демонстрируют также возможный смысл перехода экосистемы в состояние странного аттрактора, заключающийся в том, что при определенных значениях “бифуркационного” параметра возникают опасные для существования ее компонент непериодические колебания большой амплитуды.

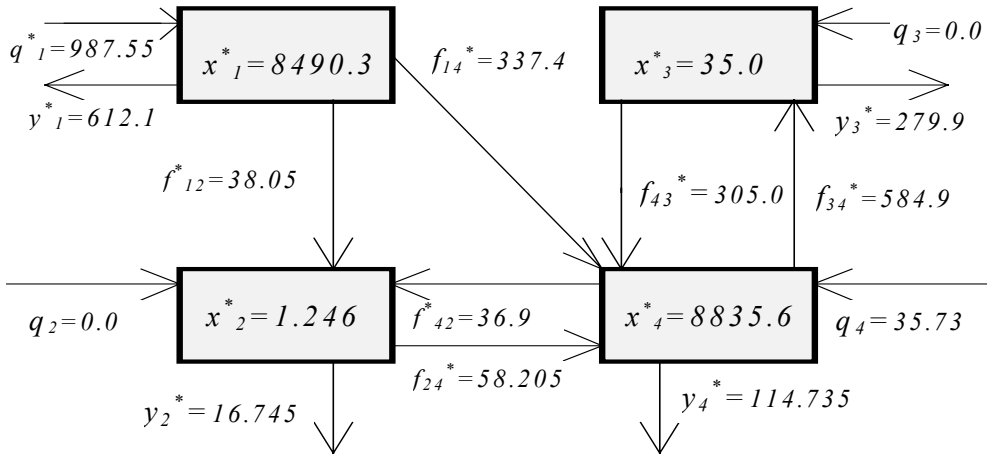
Выводы.

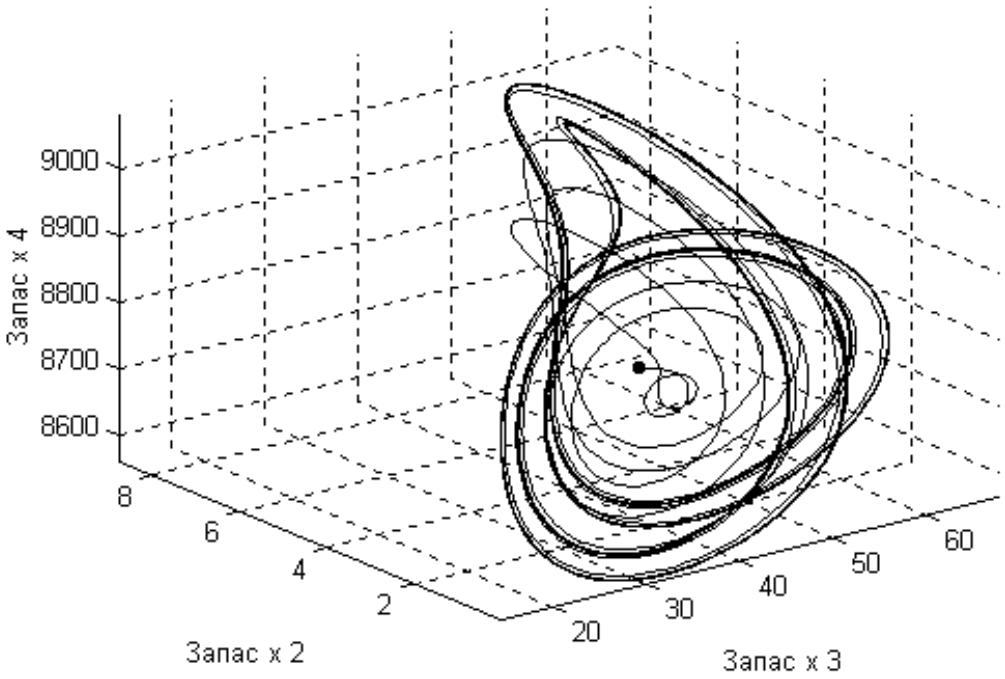
Предложенный в работе [1] метод построения динамической модели по заданной диаграмме “запасы - потоки” позволяет не только получать уравнения, используя минимальный объем полевых данных об экосистеме, но и сравнивать варианты с различными сочетаниями потоковых зависимостей в биологически содержательных терминах. В то же время упомянутый метод при всех его ограничениях способен дать систему с весьма нетривиальным поведением. Моделирование углеродного цикла переходного болота показало, что несмотря на асимптотическую устойчивость наблюдающегося в природе равновесия, существуют и другие равновесные конфигурации, расположенные близко к заданной и выводящие из системы блок животных. Резкий сдвиг в запасах углерода под влиянием случайного внешнего воздействия, может принципиально изменить динамику экосистемы, нарушив ее устойчивое функционирование.

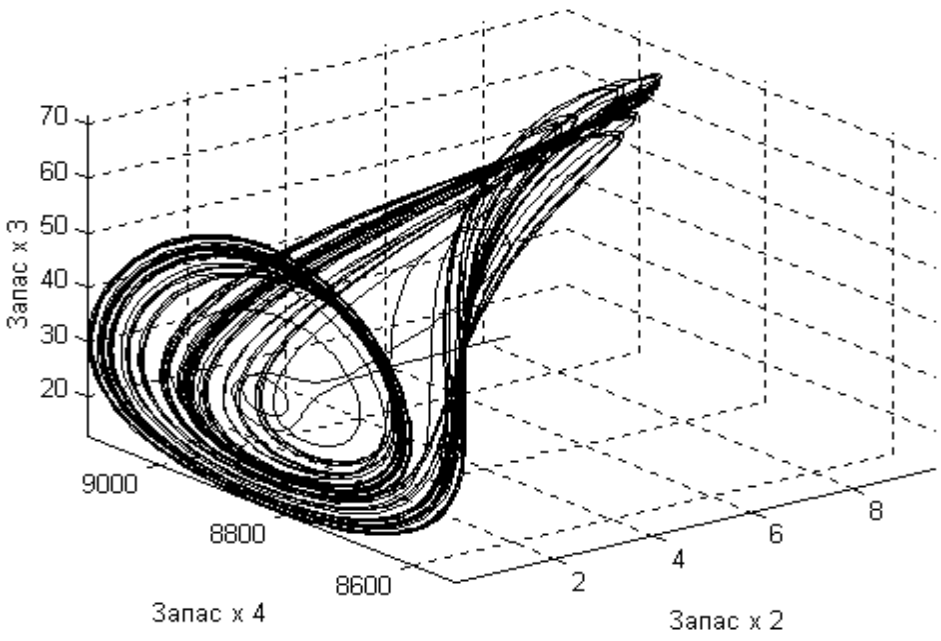
Список литературы.

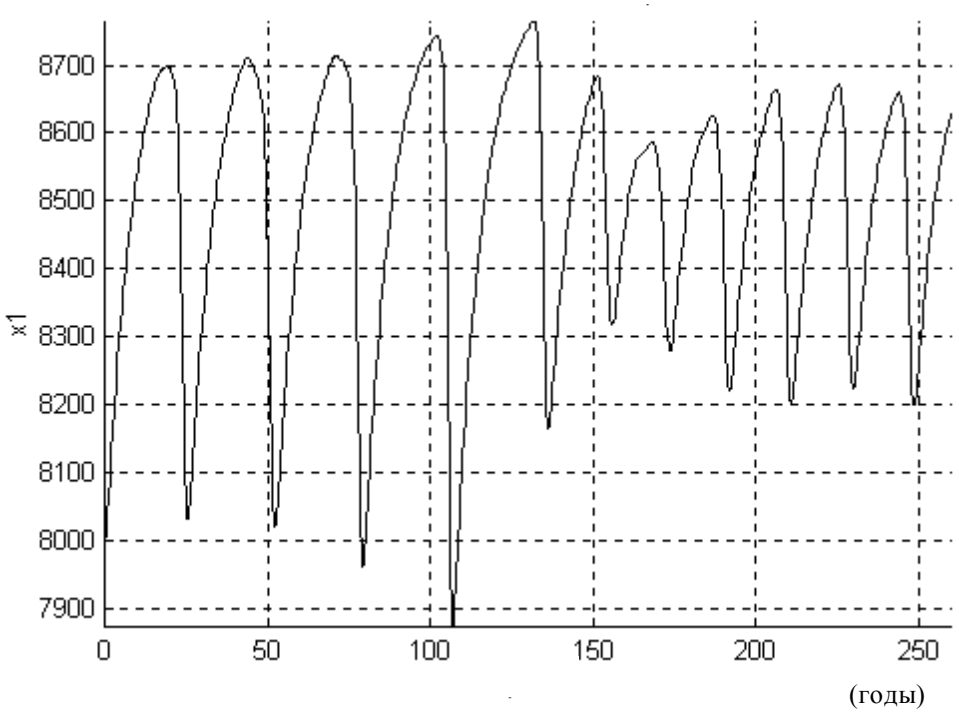
1. *Svirezhev Y.M.* On some general properties of trophic networks. // “Ecological modeling”, 1997, v.94, p.209-214.
2. *Завалишин Н.Н., Логофет Д.О.* Моделирование экологических систем по заданной диаграмме “запасы-потоки”. // “Математическое моделирование”, 1997, т. 9, №9, стр. 3-17.
3. *Halfon E.,Schito N., Ulanowicz R.E.* "Energy flow through the lake Ontario food 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 the nothern 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. *Свирежев Ю.*М., *Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ, М., “Наука”, 1978.
10. *Alexandrov G.A., Logofet D.O.* Modelling of matter cycle in a mesotrophic bog ecosystem. I.Linear analysis of carbon evirons. // “Ecological Modelling”, v. 21, p. 247-258.
11. *Alexandrov G.A., Bazilevich N.I., Logofet D.O., Tishkov A.A., Shytikova T.E.* Conceptual and mathematical modelling of matter cycling in Tajozhny Log bog ecosystem // B.C.Patten et al. (eds), Wetlands and Shallow Continental Water Bodies, vol. 2, pp. 45-93. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 1994.

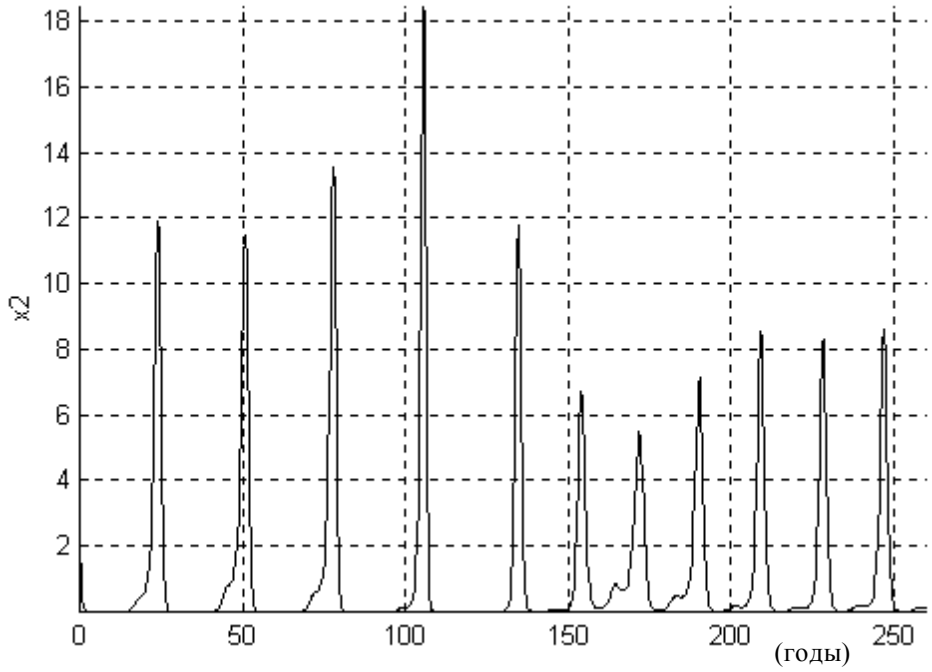

q1(t)
x1 (t)
x2 (t)
...
xi (t)
qi(t)
y1(t)
yi(t)
fki (t)
x3 (t)
xk (t)
...
xn (t)
qk(t)
yk(t)


$q^*_1 = 987.55$
$x^*_1 = 8490.3$
$y^*_1 = 612.1$
$f^*_{14} = 337.4$
$x^*_3 = 35.0$
$q_3 = 0.0$
$y_3^* = 279.9$
$f^*_{12} = 38.05$
$f_{43}^* = 305.0$
$f_{34}^* = 584.9$
$q_2 = 0.0$
$x^*_2 = 1.246$
$f^*_{42} = 36.9$
$x^*_4 = 8835.6$
$q_4 = 35.73$
$f_{24}^* = 58.205$
$y_2^* = 16.745$
$y_4^* = 114.735$


9000
8900
8800
8700
8600
Запас х 4
8
6
4
2
Запас х 2
20
30
40
50
60
Запас х 3


70
60
50
40
30
20
Запас х 3
9000
8800
8600
Запас х 4
2
4
6
8
Запас х 2


8700
8600
8500
8400
8300
8200
8100
8000
7900
x1
0
50
100
150
200
250
(годы)


18
16
14
12
10
8
6
4
2
x2
0
50
100
150
200
250
(годы)

Подписи к рисункам.

Рис. 1.

Общий вид диаграммы “запасы-потоки”.

Рис. 2.

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)).

Рис. 3.

Проекция предельного цикла при y^*_4=110.735 и $\mathbf{x}^0$=[8400.0, 7.0, 60.0, 8550.0].

Рис. 4.

Проекция странного аттрактора на 3-мерное пространство. y^*_4=34.735.

Рис. 5.

Рис. 6.

Смещение по фазе в колебаниях “хищника” и “жертвы”. “Опасные” скачки амплитуды запасов. y^*_4=32.735, $\mathbf{x}^0$=[8000.0, 2.0, 50.0, 8700.0]