# Медицинская и биологическая кибернетика

УДК 517.925.5

## ДИСКРЕТНЫЕ ЭФФЕКТЫ В НЕПРЕРЫВНЫХ МОДЕЛЯХ СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕСОВ

**С.В. Чернышенко, Р.В. Рузич**

***Хмельницкий национальный университет***

Модель разомкнутого гиперцикла Эйгена используется в статье для описания длительных экологических сукцессий. Проанализирован многомерный случай; показано, что во многих случаях исследование поведения *n*-мерной системы может быть сведено к исследованию систем меньшей размерности. Квазидискретная динамика модели объясняется через ее бифуркационные свойства, которые вызывают пошаговое изменение структуры системы.

***Ключевые слова:*** сукцессия, дискретный процесс, непрерывная модель, гиперцикл Ейгена, бифуркация.

Модель розімкнутого гіперциклу Ейгена використовується в статті для опису тривалих екологічних сукцесій. Проаналізовано багатовимірний випадок; показано, що в багатьох випадках дослідження поведінки *n*-вимірної системи може бути зведено до дослідження систем меншої вимірності. Квазі-дискретна динаміка моделі пояснюється біфуркаційними властивостями, що викликають покрокову зміну структури системи.

***Ключові слова:*** сукцесія, дискретний процес, неперервна модель, гіперцикл Ейгена, біфуркація.

### ВВЕДЕНИЕ

Экологические системы сложны и разнообразны: они состоят из большого числа элементов и, соответственно, характер их динамики определяется большим количеством связей между этими элементами. В то же время, существуют динамические свойства, общие для большинства реальных экологических систем. Одним из таких свойств является сукцессионный характер динамики [1], т. е. пошаговое изменение основных свойств системы в процессе ее движения к устойчивому состоянию. Нарушение стабильного режима функционирования экосистемы на некоторой территории обычно не может быть ликвидировано путем простого возврата в исходное состояние; это происходит путем дискретной смены нескольких экологических ассоциаций.

Существует два традиционных пути в моделировании сукцессий: дискретное описание на основе матриц перехода [2, 3] и непрерывное динамическое описание с использованием моделей конкуренции [4, 5].

В настоящей работе рассматриваются модели второго типа. Часто инструментом, с помощью которого можно описать сукцессии, являются дифференциальные модели, например, вольтерровского типа [6]. В этих моделях основной движущей силой сукцессионных процессов считается конкуренция. Заметим, что подобного взгляда на природу сукцессий придерживается достаточно большое количество исследователей [7, 8]. К недостаткам подобных моделей можно отнести отсутствие явных связей между стадиями сукцессии и изменением абиотических элементов системы. Модель отрытого гиперцикла Эйгена позволяет в некоторой степени учесть такую связь; в этом ее явное преимущество перед вольтерровскими системами. Другим достоинством рассматриваемой модели является явно выраженная дискретность ее поведения при непрерывности всех входящих в нее функций. Заметим, что подобный характер динамики присущ большинству экосистем. Модель позволяет показать, что дискретность реальных систем в некоторых случаях может быть объяснена нелинейными эффектами при взаимодействии их элементов.

**Цель** настоящей работы состоит в том, чтобы выявить нелинейные свойства системы, ответственные за дискретность ее поведения.

## МОДЕЛЬ РАЗОМКНУТОГО ГИПЕРЦИКЛА ЕЙГЕНА

Одной из непрерывных моделей сукцессий является специальная модификация известного гиперцикла Ейгена, предложенная одним из авторов в роботе [9]:

$$\dot{x}_i = \left( F_i(x) - \frac{1}{S_0} \sum_{j=1}^{n} x_j F_j(x) \right) x_i , \quad i = \overline{1,n} , \tag{1}$$

где $F_i(x) = a_{i-1}x_{i-1} - x_i$, $i = \overline{1,n}$; $a_i > 0$, $i = \overline{1,n-1}$; $x_0 = 1$, $a_0 = N$, $N > 0$, $S_0 > 0$; $x_i$ — численность (биомасса) ассоциаций; $N$ — коэффициент, который задает значения численности равновесия для первой ассоциации, при отсутствии второй; $a_i$ — коэффициент, отражающий зависимость $(i+1)$-ой ассоциации от $i$-ой; $S_0$ — емкость среды.

В работе представлены некоторые новые результаты исследования динамических свойств модели (1).

Структура строк матрицы Якоби системы (1) имеет вид:

$$\underbrace{f_1 \cdots f_1}_{m} \ \underbrace{f_2 \cdots f_2}_{l} \ f_3 \ \underbrace{f_4 \cdots f_4}_{d} ,$$

где $f_1 = -\frac{x_i}{S_0}\left(a_{k-1}x_{k-1} - 2x_k + a_k x_{k+1}\right)$, $f_2 = a_{i-1}x_i - \frac{x_i}{S_0}\left(a_{i-2}x_{i-2} - 2x_{i-1} + a_{i-1}x_i\right)$,

$$f_3 = \begin{cases} a_{i-1}x_{i-1} - 2x_i - \frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right) - \frac{x_i}{S_0}\left(a_{i-1}x_{i-1} - 2x_i + a_i x_{i+1}\right), \ k < n, \\ a_{i-1}x_{i-1} - 2x_i - \frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right) - \frac{x_i}{S_0}\left(a_{i-1}x_{i-1} - 2x_i\right), \ k = n, \end{cases}$$




ISSN 0452-9910. **Кибернетика и вычисл. техника. 2015. Вып. 180**

$$f_4 = \begin{cases} -\dfrac{x_i}{S_0}\left(a_{k-1}x_{k-1} - 2x_k + a_k x_{k+1}\right),\ k < n, \\ -\dfrac{x_i}{S_0}\left(a_{k-1}x_{k-1} - 2x_k\right),\ k = n, \end{cases}$$

где $m, l, d$ — количества ячеек в строке матрицы Якоби, значения которых вычисляются следующим образом:

$$m = \ \left(i-2\right), \quad l = \begin{cases} 1, i > 1, \\ 0, i = 1, \end{cases} \quad d = n - m - l - 1\,, \quad \left(x\right) = \begin{cases} x, x \ge 0, \\ 0, x < 0, \end{cases}$$

где $k$ — номер столбца матрицы Якоби, $k = \overline{1,n}$, $i$ — номер строки матрицы Якоби, $i = \overline{1,n}$.

Пусть некоторая координата $x_p$ стационарной точки $D$ системы (1) равна нулю. Тогда строку $p$ матрицы Якоби можно записать как

$$\underbrace{0...0}_{p-1} \quad a_{p-1}x_{p-1} - \frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right) \quad \underbrace{0...0}_{n-p}.$$

Характеристическое уравнение матрицы Якоби имеет вид:

$$\left|J - \lambda I\right| = 0\,,$$

где $J$ — матрица Якоби, $I$ — единичная матрица, $\lambda$ — собственное значение.

Запишем характеристическое уравнение матрицы Якоби в точке $D$

$$\left(\lambda^* - a_{p-1}x_{p-1} + \frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right)\right)A_p = 0\,,$$

где $A_p$ — минор по диагональному элементу, который находится в строке $p$ определителя.

Тогда одно собственное значение матрицы Якоби в этой точке может быть рассчитано как

$$a_{p-1}x_{p-1} - \frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right)$$

или как

$$-\frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right)$$

в случае $x_{p-1} = 0$. Полученный результат сформулируем в форме теоремы.

**Теорема 1.** *Если координата* $x_p$ *стационарной точки модели* (1) *равна нулю, то одно из собственных значений матрицы Якоби в этой точке может быть получено из выражения*

$$a_{p-1}x_{p-1}-\frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j-x_j^2\right) \tag{2}$$

*при условии, что предшествующая ей координата ненулевая или* $x_p$ — *первая координата.*

*В случае предшествующей нулевой координаты это выражение имеет вид*:

$$-\frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j-x_j^2\right). \tag{3}$$

**Определение 1.** *Особая точка* $n$*-мерной модели называется точкой-«потомком», если первые ее координаты соответствуют координатам особой точки модели меньшей размерности, а другие координаты — нули.*

Используя теорему 1, легко доказать следующее утверждение.

**Теорема 2.** *Пусть особая точка* $A$ $n$*-мерной модели разомкнутого гиперцикла Эйгена является точкой-«потомком»* $(n-k)$*-мерной модели. Указанную* $(n-k)$*-мерную модель назовем базовой. Тогда* $n-k$ *собственных значений матрицы Якоби в точке* $A$ *определяются из базовой системы,* $(k-1)$ — *из формулы* (3), *а одно значение равно*

$$a_{n-k}x_{n-k}-S_0^{-1}\sum_{j=1}^{n-k}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j-x_j^2\right).$$

## ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Рассмотрим особую точку $n$-мерной модели (1) с последними $k$ ($k\geq 2$) нулевыми координатами. В соответствии с теоремой 2 первые $n-k$ собственных значений совпадают с собственными значениями в точке $(n-k)$-мерного пространства базовой модели. Если соответствующая особая точка $(n-k)$-мерной модели устойчива, то $n-k$ собственных значений матрицы Якоби для $n$-мерной модели имеют отрицательные действительные части. Остальные собственные значения определяются формулами

$$\lambda_1=a_{n-k}x_{n-k}-\frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n-k}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j-x_j^2\right)$$

и

$$\lambda_i=-\frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n-k}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j-x_j^2\right),\ i=\overline{1,k-1}\,.$$

Поскольку рассматривается только неотрицательная область фазового пространства, то разница $\lambda_1 - \lambda_i = a_{n-k} x_{n-k}$, $i = \overline{1, k-1}$, положительная, что, в свою очередь, подтверждает справедливость неравенства $\lambda_1 \geq \lambda_i$. Таким образом, если собственное значение $\lambda_1$ отрицательное, то и другие собственные значения $\lambda_i$ также отрицательные. Следовательно, если особая точка с последней координатой ноль $(n-k+1)$-мерной модели устойчива, то устойчива и точка-«потомок» $n$-мерной модели. Причем интервалы для параметров, при которых точка устойчива, не меняются. Полученный результат сформулируем в виде теоремы.

**Теорема 3.** *Если особая точка с последней нулевой координатой $n$-мерной модели разомкнутых гиперциклов Эйгена устойчива, то устойчива и точка-«потомок» модели высшей размерности, причем промежуток параметров, при которых точка устойчива, не меняется. В противном случае точка-«потомок» неустойчива.*

Этот результат можно усилить. Отметим, что $n$-мерная система (1) имеет $n+1$ потенциально устойчивое равновесное состояние. Первые $n-1$ точки могут рассматриваться как точки-«потомки» системы размерности $(n-1)$. Все эти точки имеют нулевую последнюю координату, т.е. для них справедлива теорема 3. Изменение топологии системы с ростом $S_0$ (бифуркации) сводится к последовательному обмену устойчивостью между $n-1$ потенциально устойчивыми точками (при этом переход из $n$-го состояния к $(n-1)$-му состоянию, которое соответствует избытку ресурсов в экологической системе, не является бифуркацией).

Справедливо утверждение.

**Теорема 4.** *Первые $n-2$ бифуркационные условия для $n$-мерной модели разомкнутого гиперцикла Эйгена совпадают с первыми $n-2$ бифуркационными условиями для модели размерности $n-1$.*

Для полного описания эволюции системы необходимо показать, что особая точка с одной (и последней) нулевой координатой $(n+1)$-мерной системы, которая является потомком устойчивой особой точки $n$-мерной системы, устойчива. Пока не удалось доказать справедливость данного утверждения в общем случае. Оно верно для трехмерного случая [10]; покажем его справедливость для четырехмерного случая. Рассмотрим точку

$$\left( \frac{S_0 + N(a_2+2)}{a_1a_2 + a_1 + a_2 + 3}, \frac{(a_1+1)S_0 + N(a_1-1)}{a_1a_2 + a_1 + a_2 + 3}, \frac{(a_1a_2 + a_2 + 1)S_0 - N(a_1 + a_2 + 1)}{a_1a_2 + a_1 + a_2 + 3}, 0 \right).$$

Согласно теореме 2, три собственных значения матрицы Якоби в этой точке являются отрицательными при $\frac{S_0}{N} \in \left( \frac{a_1 + a_2 + 1}{a_2 + a_1a_2 + 1}, a_1 + a_1a_2 + 1 \right)$, а четвертое значение

$$\lambda_4 = \frac{1 + a_3 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3}{3 + a_1 + a_2 + a_1 a_2} S_0 - \frac{1 + a_1 + a_3 + a_1 a_2 + a_1 a_3 + a_2 a_3}{3 + a_1 + a_2 + a_1 a_2} N .$$

Таким образом, указанная точка устойчива, если

$$\frac{S_0}{N} \in \left( \frac{a_1 + a_2 + 1}{a_2 + a_1 a_2 + 1}, \frac{1 + a_1 + a_3 + a_1 a_2 + a_1 a_3 + a_2 a_3}{1 + a_3 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3} \right).$$

Другое важное утверждение: когда размер экологической ниши (параметр $S_0$) превышает некоторое критическое значение, точка $\left( N, a_1 N, a_1 a_2 N, \ldots, N \prod_{j=1}^{n-1} a_j \right)$ становится устойчивой. Докажем справедливость этого утверждения для четырехмерного случая.

Характеристическое уравнение матрицы Якоби в точке $(N, a_1 N, a_1 a_2 N, a_1 a_2 a_3 N)$ имеет вид

$$\lambda^4 + \left(S_0\left(1 + a_1 + a_1 a_2 + a_1 a_2 a_3\right) - N\right) S_0^{-1} N \lambda^3 +$$

$$+ a_1 \left( S_0 \left( a_1 a_2 + a_1 a_2 a_3 + a_2 a_3 + a_1 a_2^2 + a_2 + 1 \right) - \left( a_2 + a_1 + a_2 a_3 + 1 \right) N \right) S_0^{-1} N^3 \lambda^2 +$$

$$+ a_1 a_2 \left( a_1^2 a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3 + a_1 a_3 + a_1 \right) N^3 \lambda -$$

$$- a_1 a_2 \left( a_1^2 a_2 + a_1 a_2 a_3 + a_1 + a_1 a_3 + a_1^2 + a_1^2 a_3 \right) S_0^{-1} N^4 \lambda +$$

$$+ N^4 a_1^3 a_2^2 a_3 \left( S_0 - \left( a_1 a_2 a_3 + a_1 a_2 + a_1 + 1 \right) N \right) = 0 .$$

Используя теорему Ньютона [11], легко показать, что точка $(N, a_1 N, a_1 a_2 N, a_1 a_2 a_3 N)$ устойчива при $S_0 > (1 + a_1 + a_1 a_2 + a_1 a_2 a_3) N$.
Важно заметить, что существует интервал

$$\frac{S_0}{N} \in \left( \frac{1 + a_1 + a_3 + a_1 a_2 + a_1 a_3 + a_2 a_3}{1 + a_3 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3}, \quad 1 + a_1 + a_1 a_2 + a_1 a_2 a_3 \right),$$

на котором, как минимум, еще одна стационарная точка является устойчивой. Предположим, что такой точкой является

$$M = \Big( \left( S_0 + N\left( a_2 + a_3 + a_2 a_3 + 3 \right) \right) K, \left( S_0 \left( a_1 + 1 \right) + N \left( 2a_1 + a_1 a_3 - 1 \right) \right) K,$$
$$S_0 \left( 1 + a_2 + a_1 a_2 \right) K + N \left( a_2 a_1 - a_1 - a_2 - 1 \right) K,$$
$$\left( S_0 \left( a_3 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3 + 1 \right) - N \left( a_1 + a_3 + a_1 a_2 + a_1 a_3 + a_2 a_3 + 1 \right) \right) K \Big),$$

где $K = (a_1 + a_2 + a_3 + a_1 a_2 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3 + 4)^{-1}$.

Запишем характеристическое уравнение матрицы Якоби в точке $M$:

$$\left( \lambda - \frac{S_0 - \left( 1 + a_1 + a_1 a_2 + a_1 a_2 a_3 \right) N}{a_1 + a_2 + a_3 + a_1 a_2 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3 + 4} \right) \left( \lambda^3 + c_1 \lambda^2 + c_2 \lambda + c_3 \right) = 0 , \qquad (4)$$

где

$$c_1 = (S_0 + N)\left(S_0\left(a_1 + a_2 + a_3 + a_1 a_2 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3 + 3\right) - N\left(a_2 + a_3 + a_2 a_3 + 3\right)\right),$$

$$\begin{aligned} c_2 = S_0^{-1}&(a_1 + a_2 + a_3 + a_1 a_2 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3 + 4)^{-2}\Big(S_0^3\Big(\left(a_2 a_3 + a_2^2 a_3 + a_2\right)a_1^2 + \\ &+\left(4a_2 a_3 + a_3 + 2a_2^2 a_3 + 3a_2 + 2\right)a_1 + 3a_2 a_3 + a_2^2 a_3 + \\ &+2a_2 + 2a_3 + 3\Big) + S_0^2 N\Big(\left(3a_2 + 3a_2^2 a_3 + 3a_2 a_3 - a_3 + a_2 a_3^2 + a_2^2 a_3^2 - 2\right)a_1^2 + \\ &+\left(7a_2 a_3 + a_2^2 + a_3^2 + 3a_2 a_3^2 + 5a_2 + 2 + 2a_2^2 a_3^2 + 3a_2^2 a_3 + 2a_3\right)a_1 + \\ &+ a_2^2 + a_3^2 + a_2^2 a_3^2 + a_2 + a_2 a_3 + a_3 + 2a_2 a_3^2\Big) + S_0 N^2\Big(\Big(2a_2^2 a_3 + \\ &+ a_2^2 a_3^2 - a_3^2 - 5a_3 + a_2 - 7\Big)a_1^2 - \\ &-\left(5a_2 + 3a_3 + 3a_2^2 a_3 + a_3^2 + 7a_2 a_3 + a_2^2 a_3^2 + 2a_2 a_3^2 + 4\right)a_1 - 9 - 11a_2 a_3 - \\ &-2a_2^2 a_3^2 - 8a_3 - 2a_3^2 - 8a_2 - 2a_2^2 - 3a_2^2 a_3 - 4a_2 a_3^2\Big) + N^3\Big(-a_1^2\Big(a_3^2 + 2a_2 + 5a_3 + \\ &+3a_2 a_3 + a_2 a_3^2 + 6\Big) - a_1\left(a_2 a_3^2 + 4a_2 a_3 + a_2^2 + 3a_2 + a_2^2 a_3^2 + 2a_2^2 a_3\right) + \\ &+2a_2^2 a_3 + 7a_2 a_3 + 6 + 5a_2 + a_2^2 + a_3^2 + 5a_3 + a_2^2 a_3^2 + 2a_2 a_3^2\Big)\Big), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} c_3 = N^4 S_0^{-1}&(a_1 + a_2 + a_3 + a_1 a_2 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3 + 4)^{-3}(a_1 + 1)\left(1 + a_3 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3\right)\times \\ &\times\left(a_2 + a_1 a_2 + 1\right)\left(\frac{S_0}{N} + a_2 a_3 + a_3 + a_2 + 2\right)\left(\frac{S_0}{N} + \frac{a_1 a_2 - a_1 - a_2 - 1}{1 + a_2 + a_1 a_2}\right)\times \\ &\times\left(\frac{S_0}{N} + \frac{a_1 a_3 + 2a_1 - 1}{1 + a_1}\right)\left(\frac{S_0}{N} - \frac{1 + a_1 + a_3 + a_1 a_2 + a_2 a_3 + a_1 a_3}{1 + a_3 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3}\right). \end{aligned}$$

Очевидно, что одно из собственных значений отрицательно, если $\frac{S_0}{N} \in \left(0; 1 + a_1 + a_1 a_2 + a_1 a_2 a_3\right)$.

Согласно теореме Ньютона [11], условие отсутствия положительных корней у второго множителя в левой части уравнения (4) имеет вид: $c_i > 0,\ i = 1, 2, 3$.

Легко показать, что полиномы $c_1$ и $c_3$ положительны, если

$$\frac{S_0}{N} \in \left(\frac{1 + a_1 + a_3 + a_1 a_2 + a_1 a_3 + a_2 a_3}{1 + a_3 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3},\quad 1 + a_1 + a_1 a_2 + a_1 a_2 a_3\right), \tag{5}$$

или

$$\begin{cases} \dfrac{S_0}{N} \in \left(\dfrac{a_2 + a_3 + a_2 a_3 + 3}{a_1 + a_2 + a_3 + a_1 a_2 + a_2 a_3 + a_1 a_2 a_3 + 3},\quad \dfrac{1 + a_1 + a_2 - a_1 a_2}{1 + a_2 + a_1 a_2}\right), \\ a_2 < 1. \end{cases} \tag{6}$$

Исследуем полином $c_2$. Для этого рассмотрим

$$z_2 = \frac{S_0}{N^3}(a_1 + a_2 + a_3 + a_1a_2 + a_2a_3 + a_1a_2a_3 + 4)^2 c_2$$

как функцию от $\frac{S_0}{N}$. Подставим в $z_2$ правый и левый концы интервала (5) поочередно, получим соответственно:

$$z_2^{(1)} = \frac{a_1^2 a_2 (a_1 + a_2 + a_3 + a_1a_2 + a_2a_3 + a_1a_2a_3 + 4)^2}{(1 + a_3 + a_2a_3 + a_1 a_2a_3)^3}(1 + a_3 + a_2a_3)\times$$

$$\times(1 + a_3)(3 + a_1 + a_2 + a_1 a_2),$$

$$z_2^{(2)} = a_1^2 a_2 (a_1 + a_2 + a_3 + a_1a_2 + a_2a_3 + a_1a_2a_3 + 4)^2 (a_1 a_3 (a_3 + 1)a_2^2 +$$

$$+(a_1 + 3a_3 + 1 + 3a_1 a_3 + a_1 a_3^2 + a_3^2)a_2 + a_1 a_3 + a_1 + 3a_3 + 3).$$

Таким образом, функция $z_2$ положительная на концах указанного интервала. Покажем, что на этом же промежутке она монотонна. Найдем производную функции $z_2$ по $\frac{S_0}{N}$:

$$z_2' = 3\frac{S_0^2}{N^2}((a_2a_3 + a_2^2a_3 + a_2)a_1^2 + (4a_2a_3 + a_3 + 2a_2^2a_3 + 3a_2 + 2)a_1 + 3a_2a_3 +$$

$$+ a_2^2a_3 + 2a_2 + 2a_3 + 3) + 2\frac{S_0}{N}((3a_2 - a_3 + 3a_2^2a_3 + 3a_2a_3 + a_2a_3^2 + a_2^2a_3^2 -$$

$$-2)a_1^2 + (7a_2a_3 + a_2^2 + a_3^2 + 3a_2a_3^2 + 5a_2 + 2 + 2a_2^2a_3^2 + 3a_2^2a_3 + 2a_3)a_1 +$$

$$+ a_2^2 + a_3^2 + a_2^2a_3^2 + a_2a_3 + a_2 + a_3 + 2a_2a_3^2) + (2a_2^2a_3 + a_2^2a_3^2 - 5a_3 +$$

$$+ a_2 - a_3^2 - 7)a_1^2 - (5a_2 + 3a_3 + 3a_2^2a_3 + a_3^2 + 7a_2a_3 + a_2^2a_3^2 + 2a_2a_3^2 +$$

$$+4)a_1 - 9 - 11a_2a_3 - 2a_2^2a_3^2 - 8a_3 - 2a_3^2 - 8a_2 - 2a_2^2 - 3a_2^2a_3 - 4a_2a_3^2.$$

Повторим процедуру: подставим в $z_2'$ правый и левый концы интервала (5) поочередно, получим соответственно:

$$z_2'^{(1)} = \frac{a_1}{(1 + a_3 + a_2a_3 + a_1 a_2a_3)^2}(a_1 + a_2 + a_3 + a_1a_2 + a_2a_3 + a_1a_2a_3 + 4)\times$$

$$\times((a_2^3a_3^3 + 3a_2^3a_3^2 + 3a_2^3a_3 + 2a_2^2a_3^3 + 7a_2^2a_3^2 + 9a_2^2a_3 + 3a_2^2 + 3a_2a_3^2 + 5a_2a_3 +$$

$$+ a_2a_3^3 + 3a_2)a_1^2 + (2a_2^3a_3^3 + 7a_2^3a_3^2 + 5a_2^3a_3 + 7a_2^2a_3^3 + 22a_2^2a_3^2 + 25a_2^2a_3 +$$

$$+ 6a_2^2 + 6a_2a_3^3 + 21a_2a_3^2 + 30a_2a_3 + 15a_2 + 4a_3^2 + 5a_3 + a_3^3 + 2)a_1 + 6 +$$

$$+10a_2+15a_3+4a_2^3a_3^2+24a_2a_3^2+3a_3^3+27a_2a_3+5a_2^2a_3^3+16a_2^2a_3^2+$$
$$+7a_2a_3^3+2a_2^3a_3+a_2^3a_3^3+16a_2^2a_3+12a_3^2+2a_2^2\Big),$$

$$z_2'^{(2)}=a_1\left(a_1+a_2+a_3+a_1a_2+a_2a_3+a_1a_2a_3+4\right)\Big(\Big(3a_2^3a_3^2+3a_2^3a_3+$$
$$+3a_2^2a_3^2+9a_2^2a_3+3a_2^2+3a_2a_3+3a_2\Big)a_1^2+\Big(3a_2^3a_3^2+3a_2^3a_3+8a_2^2a_3^2+$$
$$+21a_2^2a_3+6a_2^2+2a_2a_3^2+18a_2a_3+15a_2+a_3+2\Big)a_1+6+2a_2a_3^2+$$
$$+10a_2+3a_3+13a_2a_3+2a_2^2+2a_2^2a_3^2+6a_2^2a_3\Big).$$

Таким образом, функция $z_2'$ положительная на концах интервала (5). Покажем, что она монотонна на указанном интервале. Для этого рассмотрим производную функции $z_2'$ по $\dfrac{S_0}{N}$:

$$z_2''=6\frac{S_0}{N}\Big(\Big(a_2a_3+a_2^2a_3+a_2\Big)a_1^2+\Big(4a_2a_3+a_3+2a_2^2a_3+3a_2+2\Big)a_1+$$
$$+3a_2a_3+a_2^2a_3+2a_2+2a_3+3\Big)+2\Big(\Big(3a_2-a_3+3a_2^2a_3+3a_2a_3+a_2a_3^2+$$
$$+a_2^2a_3^2-2\Big)a_1^2+\Big(7a_2a_3+a_2^2+a_3^2+3a_2a_3^2+5a_2+2+2a_2^2a_3^2+3a_2^2a_3+$$
$$+2a_3\Big)a_1+a_2+a_3+a_2^2+a_3^2+a_2^2a_3^2+a_2a_3+2a_2a_3^2\Big).$$

Определим точку изменения монотонности функции $z_2''$:

$$MN=\frac{S_0}{N}=-\frac{1}{3}\Big(\Big(a_2a_3+a_2^2a_3+a_2\Big)a_1^2+\Big(4a_2a_3+a_3+2a_2^2a_3+3a_2+2\Big)a_1+$$
$$+a_2^2a_3+2a_2+2a_3+3\Big)^{-1}\Big(\Big(3a_2-a_3+3a_2^2a_3+3a_2a_3+a_2a_3^2+a_2^2a_3^2-$$
$$-2\Big)a_1^2+\Big(7a_2a_3+a_2^2+a_3^2+3a_2a_3^2+5a_2+2a_2^2a_3^2+3a_2^2a_3+2a_3+2\Big)a_1+$$
$$+a_2+a_3+a_2^2+a_3^2+a_2a_3+2a_2a_3^2+a_2^2a_3^2\Big).$$

Сравним $MN$ с левым концом интервала (5):

$$MN<\frac{1+a_1+a_3+a_1a_2+a_1a_3+a_2a_3}{1+a_3+a_2a_3+a_1a_2a_3}.$$

Преобразуем полученное неравенство. Получим, что

$$-\frac{1}{3}\Big(\Big(a_2+a_2a_3+a_2^2a_3\Big)a_1^2+\Big(2a_2^2a_3+3a_2+a_3+4a_2a_3+2\Big)a_1+3a_2a_3+$$
$$+a_2^2a_3+2a_2+2a_3+3\Big)^{-1}\Big(1+a_3+a_2a_3+a_1a_2a_3\Big)^{-1}\Big(\Big(9a_2^2a_3+2a_2a_3^2+$$
$$+3a_2^3a_3+a_2^3a_3^3+6a_2^2a_3^2+3a_2+3a_2^2+4a_2a_3+3a_2^3a_3^2+a_2^2a_3^3\Big)a_1^3+$$
$$+\Big(26a_2^2a_3^2+20a_2a_3^2+36a_2a_3+2a_2a_3^3+3a_2^3a_3^3+9a_2^2+5a_2^2a_3^3+21a_2+$$
$$+6a_3+9a_2^3a_3^2+2a_3^2+35a_2^2a_3+7a_2^3a_3+4\Big)a_1^2+\Big(34a_2^2a_3^2+37a_2a_3^2+$$

$$
+5a_2^3a_3+9a_2^3a_3^2+29a_2+62a_2a_3+17+7a_2^2+a_3^3+7a_2^2a_3^2+12a_3^2+
$$
$$
+3a_2^3a_3^3+5a_2a_3^3+28a_3+37a_2^2a_3\Big)a_1+9+14a_2^2a_3^2+19a_2a_3^2+a_3^3+
$$
$$
+3a_2^3a_3^2+3a_2a_3^3+11a_2^2a_3+a_2^3a_3+26a_2a_3+a_2^3a_3^3+16a_3+3a_2^2a_3^3+
$$
$$
+a_2^2+7a_2+8a_3^2\Big)<0.
$$

Таким образом, функция $z_2''$ монотонна на интервале (5), и, следовательно, функции $z_2'$ и $z_2$ тоже монотонны на этом интервале. Поскольку функция $z_2$ монотонная на интервале (5) и положительна на его концах, то полином $c_2$ положительный на этом интервале. Используя этот же метод, легко показать, что полином $c_2$ отрицательный на интервале (6). Следовательно, точка $M$ устойчива лишь в промежутке (5).

Итак, на примере четырехмерной модели разомкнутого гиперцикла Эйгена удалось показать, что теоретически рассмотренная экосистема в процессе эволюции проходит $n+1$ этап.

## Выводы

В работе рассмотрена многомерная модель разомкнутого гиперцикла Эйгена. Показано, что исследование $n$-мерной системы может быть сведено к исследованию систем меньшей размерности. Доказано, что первые $(n-2)$ бифуркационные условия для $n$-мерной модели разомкнутого гиперцикла Эйгена совпадают с первыми $(n-2)$ бифуркационными условиями для модели размерности $(n-1)$.

Экологическая сукцессия, для описания которой используется $n$-мерная модель разомкнутого гиперцикла Эйгена, имеет потенциально $(n+1)$ стадию. Первая из них соответствует очень небольшому размеру экологической ниши $\left\{0<S_0<(1+a_1)^{-1}N\right\}$, и в экологической макросистеме может существовать только одна ассоциация. Каждая новая стадия (кроме последней) означает появление новой ассоциации в экосистеме. Перестройка структуры системы является, с математической точки зрения, последовательностью бифуркаций в положительной области фазового пространства модели и определяет квазидискретную динамику последней.


1. Clements F.E. Plant Succession: Analysis of the Development of Vegetation / F.E. Clements. — Washington D.C.: Publ. Carnegi Inst., 1916. — 512p.
2. Aaviksoo K. Simulating Vegetation Dynamics and Land Use in a Mire Landscape Using a Markov Model / K. Aaviksoo // Landscape and Urban Planning. — 1995. — Vol. 31. — P. 129–142.
3. Логофет Д.О. Неоднородные марковские модели сукцессии растительности: новые перспективы старой парадигмы / Д.О. Логофет, Е.А. Денисенко, Л.Л. Голубятников // Известия РАН. Серия биологическая. — 1997. — № 5. — С. 613–622.
4. Исаев А.С. Сукцессионные процессы в лесных сообществах: модели фазовых переходов / А.С. Исаев, В.Г. Суховольский, А.И. Бузыкин, Т.М. Овчинникова // Хвойные бореальной зоны. — 2008. — Том XXV, № 1–2. — С. 9–16.

5. Connell J.H. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization / J.H. Connell, R.O. Slatyer // The American Naturalist. — 1977. — Vol. 111. — P. 1119–1144.
6. Chakrabarti C.G. Non-equilibrium Thermodynamics of Lotka-Volterra Ecosystems: Stability and Evolution / C.G. Chakrabarti, S. Ghosh, S. Bhadra // Journal of Biological Physics. — 1995. — Vol. 21. — P. 273–284.
7. McNauhghton S.J. Dominance and the Niche in Ecological Systems / S.J. McNauhghton, L.L. Wolf // Science. — 1970. — Vol. 167. — P. 131–139.
8. Работнов А.Т. Фитоценология / А.Т. Работнов — [3-е изд., перераб. и доп.]. — М. : Изд-во МГУ, 1992. — 352 с.
9. Чернышенко С.В. Нелинейные методы динамики лесных биогеоценозов / С.В. Чернышенко. — Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2005. — 500 с.
10. Chernyshenko S.V. Bifurcation Model of Successions in Ecosystems // S.V. Chernyshenko, R.V. Ruzich // ECMS2013, 27-th European conference on modelling and simulation, Alesund, Norway, May 27–30, 2013. — 2013. — P. 767–774.
11. Березич И.С. Методы вычислений / И.С. Березич, Н.П. Жидков: В 2 т. — М. : Гл. изд. физ.-мат. лит-ры, 1959. — Т. 2. — 620 с.

UDC 517.925.5

## DISCRETE EFFECTS IN CONTINUOUS MODELS OF SUCESSIONS

**S.V. Chernyshenko, R.V. Ruzich**

***Khmelnitsky National University***

**Introduction.** In article a long-term ecological successions are considered. It is step-by-step process. The continuous model (model of open Eigen’s hypercycle) is used to describe this process.

**The purpose** of the paper is to investigate non-linear properties of the system, which define discrete processes that occur in the one.

**Results.** The multi-dimension case of the model of open Eigen’s hypercycle has been analyzed. It is shown that in many cases the consideration of dynamics of the $n$-dimensional system can be simplified by partial reduction to $(n-1)$-dimensional cases.

It is mathematically shown that evolution of system, which is described by the $n$-dimensional model of open Eigen’s hypercycle has, as maximum, $n+1$ stages. Presence and duration of each stage are determined by the size of the ecological niche, as a characteristics of the environment. As an example: if the niche is very small ($0 < S_0 < (1+a_1)^{-1} N$), there is only one association in the stable state of the ecosystem.

**Conclusion.** It is shown that the continuous model can describe discrete processes of sucessions. The quasi-discrete dynamics of the system is explained by its bifurcation properties, produced step-by-step changing of the system structure.

***Keywords:*** succession, discrete process, continuous model, Eigen’s hypercycle, bifurcation.

1. Clements F.E. *Plant Succession*: *Analysis of the Development of Vegetation.* Washington D.C.: Publ. Carnegi Inst. 1916. 512p.

2. Aaviksoo K. Simulating Vegetation Dynamics and Land Use in a Mire Landscape Using a Markov Model. *Landscape and Urban Planning,* 1995, vol. 31, pp. 129–142.
3. Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Denisenko E.A. Nonhomogeneous Markov Model of Vegetation Succession: A New Perspective of the Old Paradigm. *Izvestiya RAS. Biology Series,* 1997, no. 5, pp. 613–622 (in Russian).
4. Isaev A.S., Suhovolsky V.G., Buzykin A.I., Ovchinikov T.M. Successional Processes in Forest Communities: Models of Phase Transitions. *Khvojnyje borealnoy zony,* 2008, vol. XXV, no. 1–2, pp. 9–16 (in Russian).
5. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist,* 1977, vol. 111, pp. 1119–1144.
6. Chakrabarti C.G., Ghosh S., Bhadra S. Non-equilibrium Thermodynamics of Lotka-Volterra Ecosystems: Stability and Evolution. *Journal of Biological Physics,* 1995, vol. 21, pp. 273–284.
7. McNauhghton S.J., Wolf L.L. Dominance and the Niche in Ecological Systems. *Science,* 1970, vol. 167, pp. 131–139.
8. Rabotnov A.T. *Phytocenology*. Moscow: MGU Press. 1992. 352 p. (in Russian).
9. Chernyshenko S.V. *Nonlinear Analysis of Forest Ecosystems Dynamics*. Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk University Press. 2005. 500 p. (in Russian).
10. Chernyshenko S. V., Ruzich R. V. Bifurcation Model of Successions in Ecosystems. *Proceedings of 27th European Conference on Modelling and Simulation ECMS 2013*. May 27–30 2013. Alesund, Norway, pp. 767–774.
11. Berezich I. S., Zitkov N. P. *Methods of Calculations*. Vol. 1–2. Moscow: Phys.-math. Liter. Main Press, 1959. 620 p. (in Russian).

Получено 17.03.2015