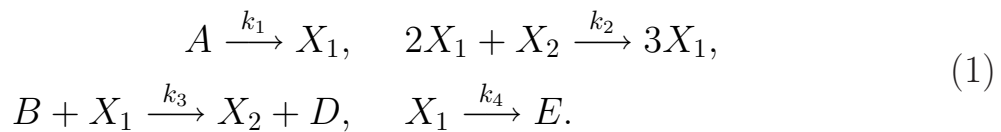


## ЛЕКЦИЯ 4

**Брюсселятор. Диффузионная неустойчивость. Бистабильное поведение химических систем. Процесс Лотки-Вольтерра. Структурная устойчивость динамических систем. Теория катастроф.**

**Брюсселятор**

Система уравнений, исследованная нами ранее (см. Лекцию 2, ф-лу 23), записанная в более общей форме, известна под названием **брюсселятор**. Она возникает, например, при изучении кинетики 4-х сопряженных реакций (Пригожин и Лефевр, 1968):



Дифференциальные уравнения для концентраций веществ  $C_i$ , участвующих в реакции, выглядят следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dC_1}{dt} &= k_1 C_A + k_2 C_1^2 C_2 - k_3 C_B C_1 - k_4 C_1, \\ \frac{dC_2}{dt} &= -k_2 C_1^2 C_2 + k_3 C_B C_1. \end{aligned} \quad (2)$$

С помощью замены переменных

$$\begin{aligned} C_1 &\longrightarrow X_1 \sqrt{k_4/k_2}, & C_A &\longrightarrow A(k_4/k_1) \sqrt{k_4/k_2}, \\ C_2 &\longrightarrow X_2 \sqrt{k_4/k_2}, & C_B &\longrightarrow Bk_4/k_3, \\ t &\longrightarrow \tau/k_4 \end{aligned} \quad (3)$$

эта система уравнений сводится к виду

$$\begin{aligned} \frac{dX_1}{d\tau} &= A - (B + 1)X_1 + X_1^2 X_2, \\ \frac{dX_2}{d\tau} &= BX_1 - X_1^2 X_2, \end{aligned} \quad (4)$$

в котором ее часто можно обнаружить в литературе. Рассмотренный нами в Лекции 2 частный случай соответствует значениям параметров  $A = 1$  и  $B = \lambda$ . Его для простоты мы и будем в дальнейшем придерживаться. Таким образом, если параметры реакции таковы, что  $\lambda > 2$ , то в системе возбуждаются периодические колебания концентраций  $X_1$  и  $X_2$ .

## Диффузионная неустойчивость

Чтобы получить пространственные структуры, подобные тем, что имеются в реакции Белоусова-Жаботинского, надо ввести в уравнение реакций **диффузию**. Для исследования на устойчивость достаточно ограничиться линейным приближением (см. Лекцию 3, уравнения 16):

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= (\lambda - 1)x_1 + x_2 + D_1 \nabla^2 x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} &= -\lambda x_1 - x_2 + D_2 \nabla^2 x_2,\end{aligned}\tag{5}$$

где коэффициенты диффузии  $D_1, D_2 > 0$ .

Решение этой системы уравнений ищем в виде:

$$x_1 \propto x_2 \propto e^{pt + i\mathbf{k}\mathbf{r}}.\tag{6}$$

В результате для определения  $p$  получаем характеристическое уравнение

$$\begin{vmatrix} p - \lambda + 1 + D_1 k^2 & -1 \\ \lambda & p + 1 + D_2 k^2 \end{vmatrix} = 0,\tag{7}$$

или

$$p^2 + cp + d = 0,\tag{8}$$

где

$$\begin{aligned}c &= 2 - \lambda + (D_1 + D_2)k^2 \\ d &= 1 + (D_1 + D_2 - \lambda D_2)k^2 + D_1 D_2 k^4.\end{aligned}\tag{9}$$

Если коэффициенты диффузии для обоих компонент одинаковы, т.е.  $D_1 = D_2 = D$ , то из вида детерминанта следует, что если система устойчива в пространственно однородном случае (т. е. в отсутствие диффузии), то она будет и по-прежнему устойчива при наличии диффузии. Действительно, роль  $p$  в неоднородном случае играет величина  $p + Dk^2$ . И если  $\text{Re } p + Dk^2 < 0$ , то и по-прежнему будет  $\text{Re } p < 0$ .

Если же коэффициенты диффузии различны, то устойчивое в пространственно однородном случае стационарное состояние может оказаться неустойчивым при учете диффузии одной из компонент. Рассмотрим эту ситуацию более подробно. Решение характеристического уравнения (8) имеет вид:

$$p_{1,2} = -\frac{c}{2} \pm \sqrt{\frac{c^2}{4} - d}.\tag{10}$$

Нас ниже будет интересовать случай  $\lambda < 2$ . В этом случае, очевидно,  $c > 0$ , и тогда, если  $d < 0$ , то наибольший из двух корней характеристического уравнения (со знаком  $+$  перед квадратным корнем) оказывается вещественным и положительным, а соответствующее пространственно однородное решение неустойчивым. Таким образом, критерий неустойчивости в этом случае принимает вид:

$$1 + (D_1 + D_2 - \lambda D_2)k^2 + D_1 D_2 k^4 < 0. \quad (11)$$

Это неравенство эквивалентно условию

$$\lambda > \lambda_c \equiv \frac{1}{D_2 k^2} + \frac{D_1 + D_2}{D_2} + D_1 k^2. \quad (12)$$

Схематически зависимость  $\lambda_c(k)$  изображена ниже на рис. 1. Как следует

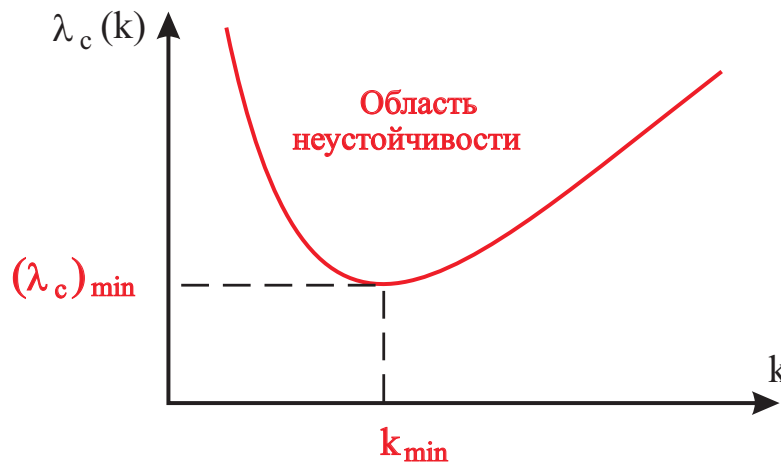


Рис. 1: Граница области устойчивости.

из этого рисунка, функция  $\lambda_c(k)$  имеет минимум при значении  $k = k_{\min}$ :

$$k_{\min}^2 = \frac{1}{\sqrt{D_1 D_2}}. \quad (13)$$

Минимальное значение  $\lambda_c$  при этом равно

$$(\lambda_c)_{\min} = \left(1 + \sqrt{\frac{D_1}{D_2}}\right)^2. \quad (14)$$

Отсюда следует, что в случае, когда отношение коэффициентов диффузии  $D_1/D_2 < 3 - 2\sqrt{2} \approx 0.17$ , значение  $(\lambda_c)_{\min} < 2$  и если управляющий параметр  $\lambda$  удовлетворяет условию  $(\lambda_c)_{\min} < \lambda < 2$ , то **пространственно однородное состояние, устойчивое в отсутствие диффузии, становится неустойчивым при учете диффузии.**



Рис. 2: Полосатая структура на коже зебры.

Неустойчивость при  $(\lambda_c)_{\min} < \lambda < 2$  означает, что в системе возникает неоднородное распределение концентрации, некоторая пространственная структура. Период такой структуры при  $\lambda \approx (\lambda_c)_{\min}$  определяется характерной “длиной волны”  $2\pi/k_{\min}$ . Такая неустойчивость называется **диффузионной**, поскольку она возникает только при наличии диффузии. Впервые она была открыта Тьюрингом в 1952 г. и поэтому часто называется **неустойчивостью Тьюринга**. Он был также первый, кто установил связь между спонтанным образованием неоднородных структур и механизмом морфогенеза в биологии <sup>1</sup>. И действительно, такие структуры очень часто встречаются в живых организмах. Достаточно упомянуть полосы на коже зебры (см. рис. 2), шестиугольники у жирафа и пятна у леопарда.

Тьюринг показал, что при определенных условиях даже два нелинейно взаимодействующих химических компонента могут генерировать неоднородные стационарные пространственные структуры, если один из компонентов (**ингибитор**) диффундирует значительно быстрее, чем другой (**активатор**). Этот результат является далеко не тривиальным, так как обычно считается, что диффузия выравнивает разницу концентраций, а не производит ее.

Получить ответ на вопрос, какая именно пространственная структура возникнет в результате развития неустойчивости, в линейном приближе-

<sup>1</sup> Смотри, например, прекрасный обзор А.Ж.Коч, Н.Мейнхардт, Rev. Mod. Phys., **66**, 1481, (1994), где можно найти много интересных примеров структур Тьюринга в биологии.

нии нельзя. Для этого нужно решать нелинейные уравнения. Разумеется, пространственные структуры могут возникать и там, где неустойчиво (во времени) уже стационарное однородное состояние системы.



Рис. 3: Жираф и леопард.

Первое лабораторное наблюдение структур Тьюринга (не осцилляторных) было проведено в 1989 г <sup>2</sup>. Используя хлористо-иодистую малоновую кислоту, авторы обнаружили образование стационарных полос и шестиугольников с характерной длиной волны порядка 0.2 мм. Во многих случаях наблюдавшиеся структуры оставались стабильными на протяжении 20 и более часов. Детальное описание этих и им подобных экспериментов дано в замечательной недавно вышедшей книге <sup>3</sup>.

Осциллирующие химические реакции и образование пространственных структур играют важную роль в биологии. Например, нелинейные эффекты особенно ярко проявляются при изучении **гликолиза**. Под гликолизом понимают анаэробное превращение глюкозы в лактат. Биологическое значение этого процесса заключается в том, что выделяющееся тепло используется для поддержания теплового баланса в организме. При экспериментальном изучении процесса гликолиза многие исследователи наблюдали химические осцилляции в клетках и мышечных волокнах, в которых происходит процесс брожения. Гликолитический осциллятор, период колебаний которого около 1 минуты, действует за счет периодической активации и торможения фермента фосфофруктокиназы.

<sup>2</sup> V.Castets, E.Dulos, J.Boissonade, P.de Kepper, Phys.Rev.Lett., **64**, 2953, 1990

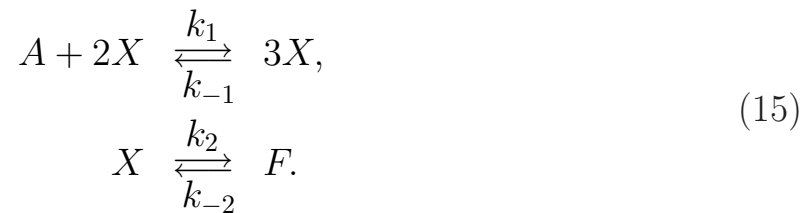
<sup>3</sup> I.R.Epstein, J.A.Poijman, An Introduction to Nonlinear Chemical Dynamics, Oscillations, Waves, Patterns and Chaos, Oxford University-Press, New York, 1998.



## Бистабильное поведение химических систем

Значительный интерес для биологии представляют химические системы с двумя и более устойчивыми состояниями (триггерные системы). Модели с несколькими устойчивыми состояниями важны для объяснения механизмов мышления (химические ячейки памяти, логические элементы), мембранных процессов, а также процесса дифференциации в теории происхождения видов.

Мы проанализируем поведение бистабильной химической системы на примере простой системы с одной степенью свободы (реакция Шлёгеля):



Если обозначить за  $C$  концентрацию элемента  $X$ , то для нее получим следующее уравнение

$$\frac{dC}{dt} = k_1 C_A C^2 - k_{-1} C^3 - k_2 C + k_{-2} C_F. \quad (16)$$

Эти превращения соответствуют автокаталитическому производству вещества  $X$  из исходного вещества  $A$  и последующему разложению в конечный продукт  $F$ . Концентрация исходного вещества и конечного продукта поддерживаются постоянными.

С химической точки зрения реакция Шлёгеля является искусственной, так как соответствует процессу, в котором участвуют 3 молекулы. Обычно считается, что такие процессы происходят очень редко. Намного чаще имеют место бимолекулярные процессы. Можно, однако, получить необходимый нам трехмолекулярный процесс из последовательных бимолекулярных процессов:



если промежуточный процесс очень быстрый и концентрацию промежуточного продукта  $Y$  можно исключить, пользуясь **адиабатическим приближением**.

Переходя к безразмерным переменным, можно эту задачу свести к уравнению:

$$\frac{dX}{d\tau} = -X^3 + X^2 - \beta X + \gamma. \quad (18)$$

Стационарные состояния получают как корни кубического уравнения

$$\gamma = \beta X - X^2 + X^3, \quad (\beta, \gamma, X > 0). \quad (19)$$

Это уравнение в зависимости от параметров  $\beta$  и  $\gamma$  может иметь либо один, либо три действительных корня — рис. 4. Легко видеть, что при

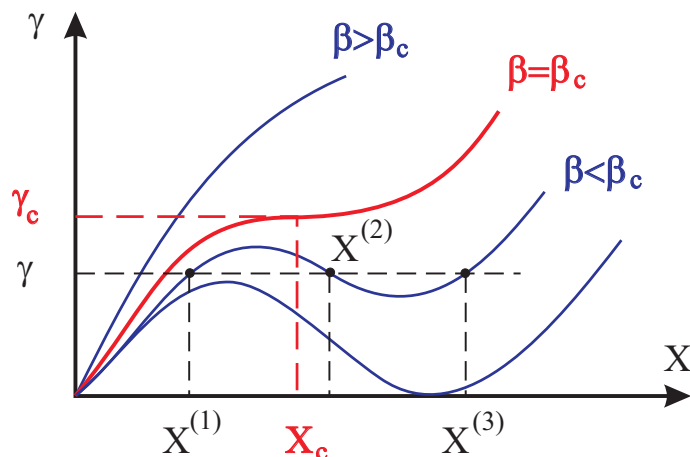


Рис. 4: Зависимость правой части уравнения (19) от переменной  $X$ .

$\gamma < \gamma_c$  и  $\beta < \beta_c$  ( $\gamma_c = 1/27$ , а  $\beta_c = X_c = 1/3$ ) возможны 3 действительных корня  $X^{(1)}$ ,  $X^{(2)}$ ,  $X^{(3)}$  из которых только два крайних,  $X^{(1)}$  и  $X^{(3)}$ , соответствуют устойчивым стационарным состояниям. Значение  $X^{(2)}$  — соответствует состоянию неустойчивого равновесия.

Можно провести тесную аналогию между этой химической реакцией и фазовым переходом I рода, в частности, с уравнением состояния реального газа, уравнением Ван-дер-Ваальса. Двум фазам соответствует в бистабильном режиме стационарные устойчивые состояния  $X^{(1)}$  и  $X^{(2)}$ .

### Процесс “хищник-жертва” или процесс Лотки-Вольтерра.

Этот процесс играет важную роль в динамике популяций. Рассмотрим биологическую систему с двумя видами рыб. Один вид — это рыбы-хищники, например, щуки, а другой вид — это рыбы-жертвы, например, караси. Пусть концентрация рыб-хищников будет  $N_1$ , а рыб-жертв —  $N_2$ . Рыбы-жертвы живут на неограниченных запасах пищи и размножаются со скоростью  $\gamma_2 N_2$ . Рыбы-хищники живут за счет рыб-жертв и в их отсутствии вымирают со скоростью  $-\gamma_1 N_1$ . В результате динамика обеих популяций определяется следующей системой дифференциальных

уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{N}_1 &= -\gamma_1 N_1 + \alpha N_1 N_2, & \text{хищники,} \\ \dot{N}_2 &= \gamma_2 N_2 - \alpha N_1 N_2, & \text{жертвы.} \end{aligned} \quad (20)$$

Стационарное решение этой системы уравнений находим из уравнений

$$N_1(\alpha N_2 - \gamma_1) = 0, \quad N_2(\gamma_2 - \alpha N_1) = 0. \quad (21)$$

Тривиальное стационарное решение  $N_1 = N_2 = 0$ , как нетрудно убедиться, представляет собой седло и, следовательно, неустойчиво. Другим стационарным решением является

$$N_1^{(s)} = \gamma_2/\alpha, \quad N_2^{(s)} = \gamma_1/\alpha. \quad (22)$$

Предположим, что численность популяций близка к этому стационарному решению:

$$N_1 = \frac{\gamma_2}{\alpha} + n_1, \quad \text{и} \quad N_2 = \frac{\gamma_1}{\alpha} + n_2, \quad (23)$$

где  $n_1, n_2$  — малые отклонения от стационарных значений. Тогда имеем уравнения

$$\dot{n}_1 = -\gamma_1 \left( n_1 + \frac{\gamma_2}{\alpha} \right) + \alpha \left( n_1 + \frac{\gamma_2}{\alpha} \right) \left( n_2 + \frac{\gamma_1}{\alpha} \right), \quad (24)$$

$$\dot{n}_2 = \gamma_2 \left( n_2 + \frac{\gamma_1}{\alpha} \right) - \alpha \left( n_1 + \frac{\gamma_2}{\alpha} \right) \left( n_2 + \frac{\gamma_1}{\alpha} \right). \quad (25)$$

Или

$$\begin{aligned} \dot{n}_1 &= \gamma_2 n_2 + \alpha n_1 n_2, \\ \dot{n}_2 &= -\gamma_1 n_1 - \alpha n_1 n_2. \end{aligned} \quad (26)$$

В линейном приближении

$$\begin{aligned} \dot{n}_1 &= \gamma_2 n_2, \\ \dot{n}_2 &= -\gamma_1 n_1. \end{aligned} \quad (27)$$

Нетривиальным решением этой системы уравнений является  $n_1 \propto n_2 \propto e^{i\omega t}$ , где частота

$$\omega = \sqrt{\gamma_1 \gamma_2}. \quad (28)$$

Таким образом, численность обеих популяций осциллирует с частотой  $\omega$  (т. е. соответствующее устойчивое состояние является центром).



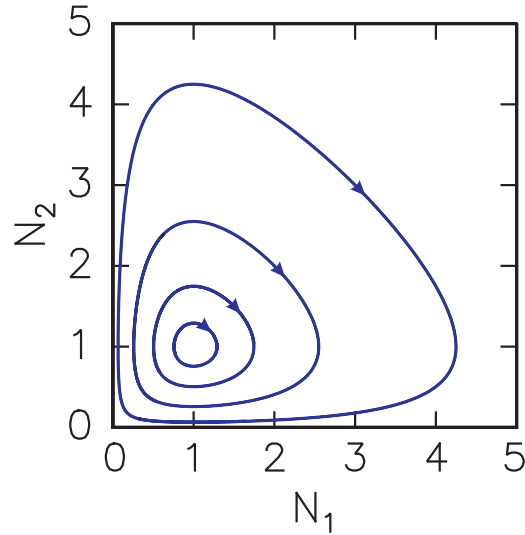


Рис. 5: Интегральные кривые задачи Лотки-Вольтерра ( $\gamma_1 = \gamma_2 = \alpha = 1$ ).

Для случая больших отклонений от положения равновесия оказывается тоже возможным проинтегрировать систему уравнений (20). Для этого, поделив первое уравнение на второе, получим

$$\frac{dN_1}{dN_2} = \frac{-\gamma_1 N_1 + \alpha N_1 N_2}{\gamma_2 N_2 - \alpha N_1 N_2}. \quad (29)$$

Это можно переписать в виде

$$\frac{dN_1}{N_1}(\gamma_2 - \alpha N_1) = \frac{dN_2}{N_2}(\alpha N_2 - \gamma_1). \quad (30)$$

Интегрируя это уравнение, получаем:

$$\gamma_2 \ln N_1 - \alpha N_1 = \alpha N_2 - \gamma_1 \ln N_2 + \text{const}. \quad (31)$$

Разные значения константы дают нам множество интегральных кривых, окружающих стационарную точку — рис. 5. Движение по этим кривым происходит по часовой стрелке. Зависимость от времени популяций хищников и жертв (для самой большой из интегральных кривых на рис. 5) изображена на рис. 6.

Экспериментально динамика популяций в системе хищник-жертва была прослежена на примере парамеции (хищник), которая питалась дрожжами (жертва). Изменение со временем обеих популяций показано ниже на рис. 7. Из обоих рисунков хорошо видно, как изменения в концентрации хищников запаздывают относительно аналогичных изменений в концентрации жертв.

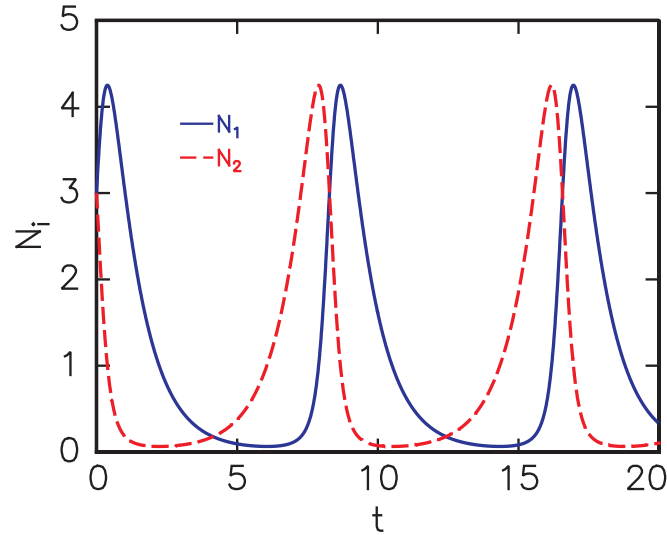


Рис. 6: Динамика популяций.

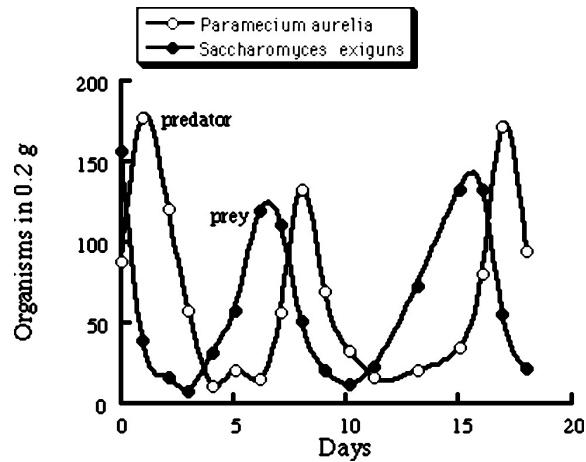


Рис. 7: Осцилляции в численности парамеций и дрожжей.

## Структурная устойчивость динамических систем

Большое значение для качественного анализа динамических систем, описываемых уравнениями

$$\frac{d\mathbf{X}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{X}, \mathbf{V}), \quad (32)$$

где  $\mathbf{X}$  и  $\mathbf{F}$  — векторы в  $n$ -мерном пространстве состояний, имеет понятие **структурной устойчивости**. Оно было введено в 1937 г. в работах А.А.Андропова и Л.С.Понтрягина.

Дело в том, что фазовое пространство системы (пространство состояний) обладает некоторой структурой — расположением в нём всевозможных фазовых траекторий. Топологически эта структура вполне определяется своими особыми структурными элементами в области движения.

К ним относятся особые точки, **сепаратрисы** (траектории, проходящие через особые точки) и предельные циклы. Их взаимное расположение в фазовом пространстве и определяет его структуру.

При изменении управляющих параметров  $\mathbf{V}$  эта структура может меняться. Это происходит при некоторых критических значениях параметров  $\mathbf{V}$ , называемых бифуркационными. Однако структура фазового пространства может меняться и при добавлении малых возмущений к функциям  $\mathbf{F}$ . Если же  $\mathbf{F}$  таковы, что структура фазового пространства качественно не меняется при таком возмущении, то говорят, что данная динамическая система обладает структурной устойчивостью.

С этой точки зрения, например, динамическая система хищник-жертва не является структурно устойчивой. Например, ограничение запасов пищи для рыб жертв модифицирует уравнения следующим образом:

$$\begin{aligned} \dot{N}_1 &= -\gamma_1 N_1 + \alpha N_1 N_2, & \text{хищники,} \\ \dot{N}_2 &= \gamma_2 N_2 - \alpha N_1 N_2 - \beta N_2^2, & \text{жертвы,} \end{aligned} \quad (33)$$

где  $\beta$  — пусть некоторый малый коэффициент. Благодаря ему в отсутствие хищников популяция рыб жертв не растет неограниченно, а насыщается на уровне  $N_2^{(s)} = \gamma_2/\beta$ .

Таким образом, ограничение запасов пищи приводит к появлению новой особой точки

$$N_1^{(3)} = 0, \quad N_2^{(3)} = \gamma_2/\beta, \quad (34)$$

в добавлении к двум старым

$$N_1^{(1)} = N_2^{(1)} = 0, \quad \text{и} \quad N_1^{(2)} = \frac{\gamma_2}{\alpha} - \beta \frac{\gamma_1}{\alpha^2}, \quad N_2^{(2)} = \frac{\gamma_1}{\alpha}, \quad (35)$$

причем при малых  $\beta$  вторая из них лишь слабо сдвигается от своего прежнего положения, влево по горизонтальной оси.

Новая особая точка является седловой (докажите это). Это приводит к тому, что вторая особая точка — устойчивый центр — превращается в устойчивый фокус. Характеристические значения  $p$  вблизи точки 2 при малых  $\beta$  имеют вид:

$$p_{1,2} = -\frac{\beta\gamma_1}{2\alpha} \pm i\sqrt{\gamma_1\gamma_2}. \quad (36)$$

Фазовый портрет меняется следующим образом — рис. 8. Таким образом, уже бесконечно малое возмущение приводит к качественным изменениям фазового портрета системы. Появляется новая особая точка, а старый центр превращается в устойчивый фокус.

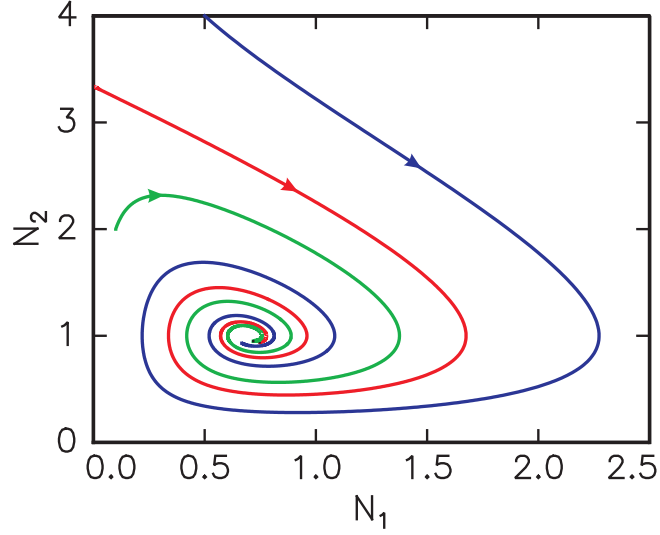


Рис. 8: Изменение фазового портрета при ограничении запасов пищи для рыб жертв ( $\gamma_1 = \gamma_2 = \alpha = 1$ ,  $\beta = 0.3$ ).

Неожиданная на первый взгляд “катастрофа” происходит, если ввести отлов жертв. При малых популяциях  $N_2$  отлов должен быть пропорционален  $N_2$  и мал, а при больших популяциях он, в силу технических возможностей, ограничивается на каком-то уровне. Качественно эту ситуацию можно описать, введя в правую часть уравнения (20) для  $\dot{N}_2$  дополнительное слагаемое, характеризующее отлов рыб-жертв  $-c \operatorname{th} N_2$ :

$$\begin{aligned} \dot{N}_1 &= -\gamma_1 N_1 + \alpha N_1 N_2, & \text{хищники,} \\ \dot{N}_2 &= \gamma_2 N_2 - \alpha N_1 N_2 - c \operatorname{th} N_2, & \text{жертвы.} \end{aligned} \quad (37)$$

Тогда, если  $c$  мало ( $c \ll \gamma_2$ ), особыми точками являются по-прежнему неустойчивое седло в начале координат

$$N_1^{(1)} = N_2^{(1)} = 0, \quad (38)$$

и вторая особая точка (слегка перенормированная)

$$N_2^{(2)} = \frac{\gamma_1}{\alpha}, \quad N_1^{(2)} = \frac{\gamma_2}{\alpha} - \frac{c}{\gamma_1} \operatorname{th} \frac{\gamma_1}{\alpha}. \quad (39)$$

Анализ на устойчивость показывает, однако, что теперь эта точка является неустойчивым фокусом. Характеристические значения  $p$  равны

$$p_{1,2} = \frac{ck}{2} \pm i\sqrt{\gamma_1\gamma_2}, \quad (40)$$

где

$$k = \frac{\alpha}{\gamma_1} \operatorname{th} \frac{\gamma_1}{\alpha} - \frac{1}{\operatorname{ch}^2 \frac{\gamma_1}{\alpha}} > 0. \quad (41)$$

Таким образом, в результате отлова популяция хищников и жертв осциллирует, причем амплитуда осцилляций неограниченно растет со временем, а их период увеличивается — рис. 9! Радоваться, однако, рано.

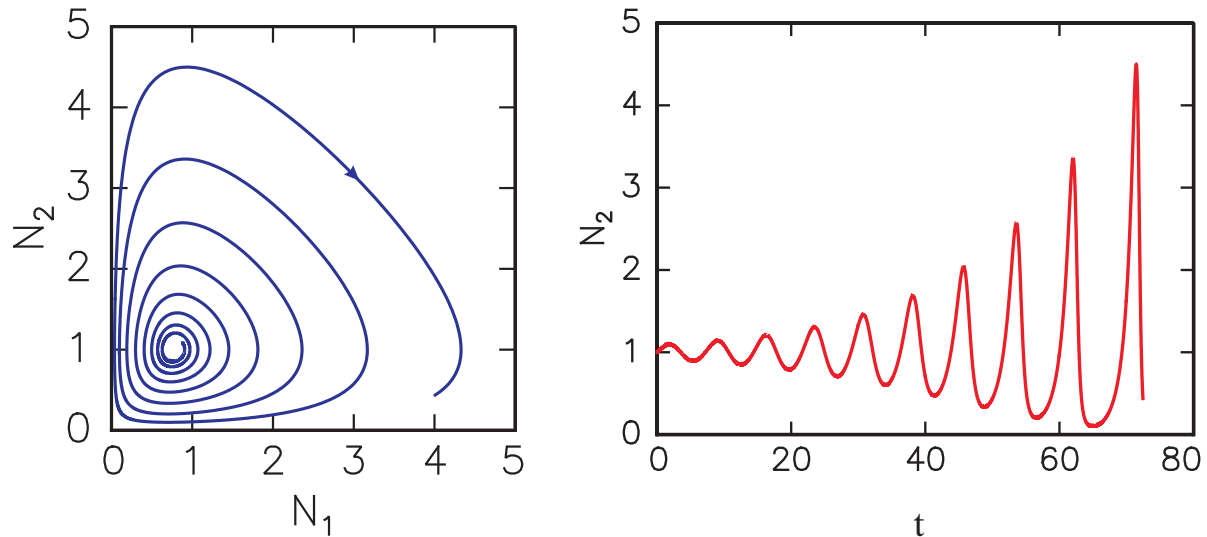


Рис. 9: Поведение системы при малом отлове жертв.

С течением времени обе популяции достигают как очень больших, так и очень малых значений, причем минимальные значения в процессе осцилляций все время уменьшаются. С другой стороны, численность популяции по смыслу не может стать меньше единицы. Поэтому как только она уменьшится до значения меньшего единицы, эту популяцию следует считать вымершей. Таким образом, отлов жертв приводит в конце концов к исчезновению обеих популяций!

## Теория катастроф

Сформулировать в общем виде условия структурной устойчивости произвольной динамической системы не представляется возможным. Полный анализ структурной устойчивости существует только при размерности фазового пространства  $n = 1, 2$ . Для любого  $n$  исследован пока только частный случай **градиентных систем**, описываемых уравнениями вида

$$\frac{dX_i}{dt} = \frac{\partial}{\partial X_i} V(X_1, X_2, \dots, X_n, \mathbf{B}). \quad (42)$$

Под влиянием популярных работ французского математика Рене Тома исследования по структурной устойчивости градиентных систем получили название **теория катастроф**. Катастрофами называются скачкообразные изменения, возникающие в виде внезапного ответа системы на

плавное изменение внешних условий. Источниками теории катастроф являются теория особенностей гладких отображений Уитни и теория бифуркаций динамических систем Пуанкаре и Андронова. Математические модели катастроф выявляют общие черты разнообразных явлений: скачкообразного изменения поведения системы при плавном изменении внешних условий.

Например, устойчивый установившийся режим (режим работы реактора, экологический или экономический режим) обычно погибает либо при столкновении с неустойчивым, либо вследствие самоподдерживающихся колебаний. Скорость приближения катастрофы неограниченно возрастает по мере приближения к ней. Это объясняет, почему так трудно бороться с катастрофой, когда ее признаки сделались заметными.

Рассмотрим коротко, как к катастрофической потере устойчивости может приводить оптимизация и интенсификация. Например, возьмем простейшую модель рыболовства

$$\frac{dx}{dt} = x - x^2 - c \equiv y(x), \quad (43)$$

где  $x$  — популяция рыбы, а  $c$  — скорость её отлова. Линейный член в этом уравнении описывает размножение рыбы, а квадратичный — ограниченность пищевых ресурсов и связанное с этим насыщение популяции на уровне  $x = 1$  в отсутствие отлова<sup>4</sup>.

Если мы изобразим правую часть уравнения (43) как функцию  $x$ , то получим 3 качественно различных картинки в зависимости от значения управляющего параметра  $c$  — рис. 10. В первом случае  $c < 1/4$  уравнение

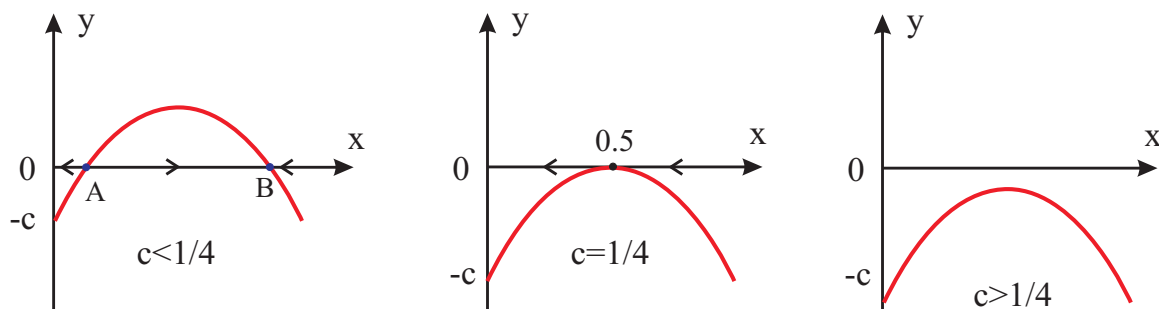


Рис. 10: Зависимость  $\dot{x}$  от  $x$  при разных  $c$ .

(43) имеет 2 особые точки  $A$  и  $B$ , причем первая неустойчивая, а вторая устойчивая. Стремление увеличить отлов приводит к случаю 2, где  $c = 1/4$  — максимально возможная квота в данной ситуации. Единствен-

<sup>4</sup> Изменением масштабов времени и величины  $x$  можно коэффициенты перед  $x$  и  $x^2$  сделать равными 1.



ная особая точка при  $x = 0.5$  оказывается неустойчивой — популяция уничтожается малыми случайными колебаниями.

Устойчивость в этой системе не теряется, если ввести **обратную связь**: жесткий план отлова  $c$  заменить величиной, пропорциональной фактически имеющимся ресурсам (популяции). В модели с обратной связью

$$\frac{dx}{dt} = x - x^2 - kx, \quad (44)$$

(см. график на рис. 11), устойчивая особая точка  $x_0 = 1 - k$ . При этом

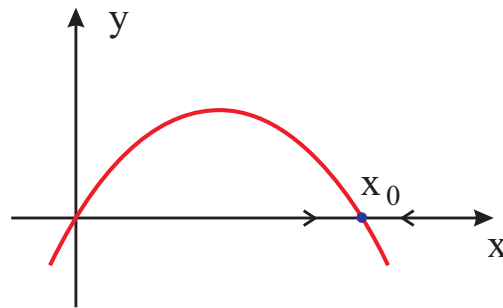


Рис. 11: Скорость изменения популяции в модели с обратной связью.

отлов  $kx_0 = k(1 - k)$  будет максимальным при  $k = 1/2$  и равен  $1/4$ . Это такой же вылов, как и максимально жесткий план отлова! Но тогда как при максимальном жестком плане система теряет устойчивость и самоуничтожается, введение обратной связи стабилизирует ее и, например, небольшие изменения коэффициента  $k$  (или другие случайности) приведут лишь к небольшому уменьшению производительности, а вовсе не к катастрофе.