Экстремальные принципы в современной математической экологии

Ю. А. Пых

Центр междисциплинарных исследований по проблемам окружающей среды РАН

1. Введение

Современное состояние математической экологии характеризуется существенным возрастанием интереса к использованию экстремальных принципов для построения единой теории экосистем. По мнению одного из ведущих специалистов в этой области лауреата международной премии имени Пригожина известного датского ученого С. Йоргенсена настоящий момент характеризуется ситуацией, когда уже достигнутые научные результаты в математической экологии могут быть положены в основу единого базиса этой науки. Основой для этого, по мнению ведущих специалистов в математической экологии должны служить различные целевые функции экосистем, которые при учете естественных ограничений на ресурсы дают возможность определять динамику развития экосистем и равновесное состояние, к которому они стремятся. Вместе с этим такой подход имеет два существенных недостатка, состоящие в том, что целевые функции «угадываются», а не выводятся, а отбор ограничений при этом остается, в определенной степени, произвольным.

В статье представлен новый подход к определению целевых функций, основанный на прямом методе Ляпунова. На примере обобщенных систем Лотки—Вольтерра и систем Фишера показано, что все введенные до сих пор целевые функции являются для этих систем энергетическими функциями Ляпунова, то есть экосистема в своем развитии эволюционирует в направлении достижения максимума таких функций, а положение равновесия, к которому приближается система, определяется структурой ее матрицы взаимодействий и видом функций отклика. Это, в частности, означает, что все существующие ограничения определяются самой моделью экосистемы. Такой подход позволяет избавиться от указанных выше недостатков.

В предыдущих работах автора показано, что, основываясь на развитой теории, можно естественным образом получить все существующие энтропийные характеристики и «меры» расстояния между различными состояниями экосистем. Это дает возможность решать такие актуальные задачи теории экосистем, как: формирование индексов устойчивого развития экосистем, построение областей притяжения равновесных состояний, оценка «упругости» экосистем и другие.

Несколько теорий экосистем были представлены в научной литературе в течение последних трех десятилетий. На первый взгляд они являются очень разными и несовместимыми, но более внимательное изучение показывает, что они не являются столь разными и, возможно, могут быть объединены в некоторую общую теорию. К настоящему моменту уже можно сделать вывод, что такая общая теория может быть сформирована. Несколько специалистов по математической экологии (H. T. Odum, B. P. Patten, R. Ulanovic, J. Kay, M. Brown, M. Straskraba и S. N. Nielsen) согласились с тем, что предлагаемый подход может являться фундаментом для дальнейшего развития математической экологии. Это чрезвычайно важно для прогресса в математической экологии, потому что, имея общую теорию, мы сможем объяснить многие эмпирические правила, которые приняты в теоретической и прикладной экологии, что опять же даст возможность объяснить многие экологические наблюдения. Другими словами, мы сможем получить теоретический базис, которым характеризуется физика: несколько законов, которые позволяют получить множество выводов. Таким образом, одна из важнейших целей математической экологии в ближайшие годы — установить связь между экологическими правилами и экологическими законами, т. е. сконструировать теоретический «скелет» в экологии.

10–15 лет назад существующие теории казались очень несвязанными и хаотичными. Существовало около десяти различных типов целевых функций экосистем, предложенных разными авторами и, естественно, каждый автор считал, что его подход единственно правильный.

Однако, в последнее время, в результате многочисленных дискуссий возникла некая общая позиция, ведущая к формированию единой теории, основанной на прямом методе Ляпунова.

2. Математические модели популяционной динамики

Обобщенные системы Лотки—Вольтерра. А. Лотка [49] при рассмотрении кинетики химических реакций, а затем независимо от него В. Вольтерра [2] для описания динамики численности групп, составляющих биологическое сообщество, предложили следующую систему обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\dot{N}_i = N_i\left(b_i - \sum_{j=1}^{n} a_{ij} N_j\right),\ i = 1,\ldots,n. \tag{1.1}$$

Здесь N_i — численность (или масса) i-й группы сообщества (или участвующего в химической реакции вещества) в момент $t, \dot{N}_i = dN_i / dt$, постоянные b_i и a_{ii} характеризуют скорость роста i-й группы в отсутствие других, а постоянные a_{ij} при $i \neq j$ характеризуют влияние взаимодействия между группами на скорость роста. Матрица $\mathbf{A} = (a_{ij})$ в соответствии с этим называется *матрицей взаимодействий.*

Система уравнений (1.1) определяет динамику биологического сообщества, для которого относительная скорость роста $\dot{N}_i / N_i$ каждой из популяций не зависит от внутрипопуляционной структуры и линейно зависит от численностей популяций, составляющих сообщество. Перечисленные условия, выделяющие собственно уравнения Лотки—Вольтерра, по сути дела представляют собой некоторую гипотезу о характере взаимодействий между популяциями в сообществе.

Эта гипотеза, известная как «принцип столкновений» или «парных взаимодействий» предполагает аддитивность вклада каждой из популяций в относительную скорость роста $\dot{N}_i / N_i$, что достаточно хорошо обосновано биологически [7], и линейный характер этого вклада, что уже значительно хуже соответствует процессам, происходящим в биологических сообществах [1, 6, 7] и может быть принято только как приближение в некоторой окрестности положения равновесия [16]. Для того чтобы избавиться от этого недостатка, в работах [33, 35, 58] было предложено следующее обобщение классической системы Лотки—Вольтерра (КсЛВ):

$$\text{I.}\qquad \dot{N}_i = g_i(N_i)\left(b_i - \sum_{j=1}^{n} a_{ij} f_j(N_j)\right),\ \ i = 1,\ldots,n, \tag{1.2}$$

где функции $g_i, f_i : \mathbb{R}^1 \to \mathbb{R}^1$ непрерывно дифференцируемы, т. е. принадлежат классу C^1 и удовлетворяют следующим условиям:

$$f_i(0) = 0, \quad i = 1,\ldots,n, \tag{1.3}$$

$$\partial f_i(N_i) / \partial N_i > 0 \ \text{ при } \ N_i \geq 0, \quad i = 1,\ldots,n, \tag{1.4}$$

$$g_i(0) = 0, \quad i = 1,\dots,n, \tag{1.5}$$

$$g_i(N_i) > 0 \text{ при } N_i > 0, \quad i = 1,\dots,n. \tag{1.6}$$

Такое обобщение системы (1.1) снимает ограничения, связанные с линейностью «принципа столкновений» и позволяет рассмотреть значительно более широкий круг задач, возникающих в приложениях.

В ряде случаев возникает необходимость рассмотрения систем еще более общего вида, чем (1.2), а именно, систем вида

$$\text{II. } \dot{N}_i = g_i(N_i)(b_i - r_i(N_i) - \sum_{j=1}^{n} a_{ij} f_j(N_j)), \quad i = 1,\dots,n, \tag{1.7}$$

где функции $r_i : \mathbb{R}^1 \to \mathbb{R}^1$, $i = 1,\dots,n$, — из класса C^1 и удовлетворяют условию

$$r_i(0) = 0, \quad i = 1,\dots,n. \tag{1.8}$$

Введение функций r_i позволяет более полно учесть влияние внутрипопуляционных взаимодействий на динамику сообщества.

Системы (1.2) и (1.7) мы будем далее называть обобщенными системами Лотки—Вольтерра (ОсЛВ) типа I и II соответственно. Такое разделение этих систем мы приняли потому, что с математической точки зрения, как будет показано далее, они представляют собой существенно различные объекты.

Преимущество обобщенных систем Лотки—Вольтерра заключается также в том, что они в значительной степени свободны от недостатка, присущего классической модели и в свое время отмеченного А. Н. Колмогоровым, а именно, что «все исследование ставится в зависимость от специального и неизбежным образом произвольного выбора математических выражений для закономерностей, управляющих динамикой популяций» [4].

Системы типа Лотки—Вольтерра, кроме экологических задач, возникают также при описании эволюции самых разнообразных взаимодействующих объектов. Так, уравнения этого типа встречаются в исследованиях по кинетике химических реакций [45, 54] и динамике микробных экосистем [10], при моделировании процессов видообразования [14] и активности нейронов [21], в математической экономике [30, 59], социологии [22, 23], астрофизике [17, 44], гидродинамике [3]. Далее мы покажем, что к этому виду приводятся и некоторые уравнения популяционной генетики и эволюции биологических макромолекул.

Такое обилие приложений определило необходимость развития качественной теории систем Лотки—Вольтерра и в первую очередь теорию устойчивости их решений.

В основном имеющиеся к началу 80-х гг. результаты получены для классической системы (1.1). Библиография работ в этой области содержит около ста наименований, и поэтому мы ограничимся указанием на статьи, содержащие достаточно полные обзоры [11, 16, 32, 64, 65]. Значительно меньшее количество результатов получено для обобщенных систем Лотки—Вольтерра [33, 34, 35].

Как уже указывалось выше, интерес к анализу ОсЛВ в последнее время существенно возрос. Мы укажем только на исследования последних лет, содержащих достаточно подробную библиографию. В работе [19] рассмотрены условия притяжения траекторий системы к граням неотрицательного ортанта, в [20] получены необходимые и достаточные условия глобальной устойчивости для КсЛВ, в [24] изучена структура аттракторов КсЛВ, проблемы, возникающие в связи с КсЛВ, рассмотрены в [25], в работе [27] получено аналитическое решение КсЛВ, работа [29] дает необходимые условия существования квази-полиномиальных инвариантов КсЛВ, в статьях [38, 39] получены соотношения между КсЛВ и различными классами нелинейных систем ОДУ, в работе [40] проведено изучение соотношения между КсЛВ и биматричными играми, возникновение грубых гетероклинических циклов рассмотрено в [47], решетки Лотки—Вольтерра изучены в [50], динамика решений КсЛВ, имеющих инвариантную гиперплоскость рассмотрена в работе [55], соотношения между Гамильтоновыми системами и системами Пуассона, градиентными системами и системами, имеющими функцию Ляпунова или первый интеграл, получены в [51], вычисление периода решений КсЛВ на плоскости представлено в работе [61], вопросам вычисления первых интегралов КсЛВ посвящена работа [63]. Большой цикл работ, связанных с ОсЛВ, посвящен нейронным сетям. Достаточно полное представление о развитии исследований в этой области можно получить из диссертации Moreau [53]. Из более поздних работ выделим статьи [31, 62, 28], где на основе теории графов и прямого метода Ляпунова проведен анализ устойчивости решений различных типов ОсЛВ. В заключение этого краткого обзора отметим работы [42, 67] из которых можно получить достаточно полное представление о состоянии исследований по анализу Обобщенных систем Фишера.

Вместе с тем, несмотря на интенсивные усилия, исчерпывающие исследования проведены только для отдельных частных случаев, а в остальных ситуациях обычно приходилось ограничиваться локальными результатами. Так, в [16] было даже подчеркнуто, что «если не накладывать никаких ограничений на матрицу сообщества, то содержательные утверждения относительно устойчивости равновесия могут быть получены лишь путем линеаризации и анализа спектра соответствующей матрицы». Здесь следует обратить внимание на два обстоятельства. Во-первых, биологические сообщества подвержены достаточно сильным флуктуациям, и поэтому анализ экологических моделей на основе уравнений первого приближения без оценки области притяжения не является достаточно удовлетворительным. Во-вторых, локальное исследование ничего не позволяет сказать о наличии или отсутствии у решений системы предельных множеств, отличных от положения равновесия, что с экологической точки зрения также представляет существенный интерес.

Система (1.1), по-видимому, в каком-то смысле близка к линейной, и можно надеяться на построение теории, хотя бы частично аналогичной теории линейных автономных систем, и тем самым в значительной степени свести задачу исследования к алгебраической.

Уравнения динамики структуры и плотности биологических популяций

Рассмотренные в предыдущем разделе уравнения Лотки—Вольтерра относятся к моделям надпопуляционного уровня, т. е. в них не учитывается неоднородность состава входящих в сообщество популяций. Такое допущение вполне естественно при исследовании динамики многовидовых экосистем, поскольку межвидовые различия обычно проявляются значительно сильнее, чем внутривидовые. Вместе с тем, при рассмотрении одной популяции ее общая численность не является хорошим показателем динамики до тех пор, пока популяция не достигнет устойчивого распределения возрастной и генетической структуры. Иными словами, в реалистических моделях следует учитывать влияние внутрипопуляционных характеристик на коэффициенты рождаемости и смертности [8].

Разобьем популяцию на группы таким образом, чтобы в пределах каждой группы коэффициенты рождаемости и смертности были постоянны и менялись только при переходе от одной группы к другой. Обозначим численность i-й группы в момент t через $N_i(t), \quad i = 1,...,n.$. Признаком для такого разбиения (естественно, приближенного) может служить, например, возраст особей, их масса или генотип. В дальнейшем мы будем заниматься исследованием динамики генетической структуры популяций, но при выводе общей системы уравнений эта конкретизация несущественна.

Итак, состояние популяции в момент t определяется вектором $N(t) = (N_1(t),...,N_n(t))$. Допустим нам известны законы, управляющие перестройкой структуры популяции, т. е. задана система дифференциальных уравнений

$$\dot{N}_i = \Phi_i(N_1,...,N_n), \quad i=1,...,n. \tag{1.9}$$

Правые части системы (1.9) определены в неотрицательном ортанте $\mathbb{R}^n_+$, т. е. $\Phi_i : \mathbb{R}^n_+ \to \mathbb{R}^1$, и в дальнейшем будем считать, что они непрерывно дифференцируемы. Для того чтобы эта система имела физически осмысленные решения, необходимо, чтобы неотрицательный ортант был ее положительно-инвариантным множеством. Это имеет место тогда и только тогда, когда выполняются следующие неравенства [5]:

$$\Phi_i(N_1,...,N_{i-1},0,N_{i+1},...,N_n) \ge 0, \quad \mathbf{N} \in \mathbb{R}^n_+, \quad i=1,...,n. \tag{1.10}$$

В дальнейшем будем считать, что условия (1.10) выполнены. Кроме того, будем также считать, что если все $N_i = 0, \quad i=1,...,n,$ то и скорость размножения каждой из групп также равна нулю, т. е.

$$\Phi_i(0) = 0, \quad i=1,...,n. \tag{1.11}$$

Выполнение равенства (1.11) означает, что мы рассматриваем популяцию, замкнутую по отношению к притоку особей извне.

Эти же равенства позволяют утверждать, что имеют место следующие предельные соотношения:

$$\lim_{\sum_{i=1}^{n} N_i \to 0} \left| \frac{\Phi_i(N)}{\sum_{j=1}^{n} N_j} \right| < \infty, \quad i=1,...,n. \tag{1.12}$$

Для доказательства (1.12) достаточно воспользоваться разложением Тейлора функций $\Phi_i, \quad i=1,...,n,$ в окрестности точки $N = 0$.

Теперь, после того как закончены подготовительные построения, перейдем к выводу уравнений динамики структуры и плотности популяции.

Впервые уравнения динамики структуры популяции были, по-видимому, предложены в работе Шарпа и Лотки [60], которые получили интегральное уравнение восстановления для описания эволюции возрастной структуры популяции. Позднее [18, 36] были выведены уравнения динамики генетической структуры популяции. И в том, и в другом случае предполагалось, что популяция развивается в среде с неограниченными ресурсами. Однако уже в 1934 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский [66] опубликовал данные, указывающие на то, что влияние плотности популяции на приспособленности различных генотипов может иметь существенное значение. Затем Р. С. Левонтин [48] в серии экспериментов получил графики, характеризующие это влияние. Суть дела, впрочем, здесь вполне ясна. Если популяция развивается, в условиях лимитирования по ресурсам, то возникает внутривидовая конкуренция, тем более сильная, чем больше плотность популяции $M = \sum_{i=1}^{n} N_i$.

Заметим, что возможна и более общая ситуация, когда каждая из выделенных групп участвует в конкуренции со своим «весом», т. е. количество ресурса, необходимого средней особи из одной группы, не равно количеству ресурса, необходимого средней особи из другой группы. Степень конкуренции тогда определяется взвешенной суммой $\sum_{i=1}^{n} a_i N_i$, где $a_i > 0$ — некоторые коэффициенты. Мы, однако, ограничимся рассмотрением случая $a_i = 1, \quad i = 1,...,n,$ поскольку это несколько упрощает запись, а перенос полученных результатов на ситуацию, когда $a_i \neq 1,$ не представляет труда.

Введем новые переменные, характеризующие состояние популяции, по формулам

$$M(t) = \sum_{i=1}^{n} N_i(t), p_i(t) = \frac{N_i(t)}{M(t)}, \; i = 1,...,n. \tag{1.13}$$

Здесь $M(t)$ — плотность (общая численность) популяции, а $p_i(t)$ — частота (относительная численность) ее i-й группу. Таким образом, состояние популяции в момент t определяется вектором ее структуры $\mathbf{p}(t) = (p_1(t),..., p_n(t))$ и плотностью $M(t)$. Всего $n + 1$ переменная. Увеличение числа переменных определяется наличием связи между частотами $p_i(t)$, которые, как следует из соотношений (1.13), удовлетворяют условию нормировки

$$\sum_{i=1}^{n} p_i(t) = 1 \quad \text{при } t \geq 0. \tag{1.14}$$

Присоединяя к (1.14) условие неотрицательности $p(t) \geq 0,$ получаем, что областью изменения частот является стандартный симплекс

$$\sigma = \left\{ \mathbf{p} : \sum_{i=1}^{n} p_i = 1, \quad p \geq 0 \right\}.$$

Производя в уравнениях (1.9) замену переменных (1.13), получаем уравнения динамики структуры и плотности популяции [9]

$$\begin{aligned} \dot{p}_i &= \mathcal{F}_{\mathrm{i}}(\mathbf{p}, M) - p_i \Theta(, M), \quad i = 1, \ldots, n, \\ \dot{M} &= M\Theta(\mathbf{p}, M). \end{aligned} \tag{1.15}$$

Здесь

$$\mathcal{F}_{\mathrm{i}}(\mathbf{p}, M) = \frac{\mathcal{D}_{\mathrm{i}}(p, M)}{M}, \quad \Theta(\mathbf{p}, M) = \sum_{i=1}^{n} \mathcal{F}_i(\mathbf{p}, M). \tag{1.16}$$

Функции $\mathcal{F}_i$ будем в дальнейшем называть *функциями перехода.* Они как это видно из (1.16), характеризуют скорость роста i-группы, отнесенную к плотности M. Функция Θ представляет собой относительную скорость роста популяции в целом и обычно ее называют *приспособленностью популяции.*

Заметим, что корректность определения функций перехода определяется соотношениями (1.12), т. е. в конечном итоге изолированностью рассматриваемой популяции. Из предположений, сделанных о характере функций $\mathcal{D}_i$, вытекает, что функции $\mathcal{F}_i$ непрерывно дифференцируемы и удовлетворяют условию неотрицательности на гранях $\sigma^i = \{\mathbf{p} : \mathbf{p} \in \sigma, p_i = 0\}$ симплекса σ при $M \geq 0$:

$$\mathcal{F}_i(\mathbf{p} \in \sigma^i, M) \geq 0, \quad i = 1, \ldots, n. \tag{1.17}$$

Если функции $\mathcal{F}_i$ не зависят от общей численности популяции $M(t)$, то очевидно что первые n уравнений системы (1.15) определяют перестройку структуры популяции и могут быть рассмотрены независимо. Впервые такие уравнения ввел в рассмотрение Р. Фишер при исследовании проблем популяционной генетики. Позднее эти уравнения появились в задачах математической экономики под названием репликаторных уравнений. Именно эти уравнения и будут объектом нашего дальнейшего рассмотрения.

3. Построение энтропийных характеристик на основе репликаторных уравнений с несимметричными матрицами взаимодействий

Полученные далее результаты являются продолжением работы [13], где было построено семейство энергетических функций Ляпунова для обобщенных репликаторных уравнений с симметричной матрицей взаимодействий и показано, что практически все существующие энтропийные характеристики и меры расстояния между вероятностными распределениями принадлежат к этому семейству функций. Требование симметричности матрицы взаимодействий является достаточно существенным ограничением и ниже мы покажем, что оно может быть заменено значительно более «мягким» условием.

Обобщенные репликаторные уравнения определяют эволюцию вероятностных распределений

$$\mathbf{p}(t)=\left(p_1(t),\ldots,p_n(t)\right)\in\sigma,$$

где $\sigma=\left\{\mathbf{p}\in\mathbb{R}^n\colon p_i\geq 0, i=1,\ldots,n, \mathbf{e}^T\mathbf{p}=1\right\}$ — стандартный симплекс в n-мерном Евклидовом пространстве $\mathbb{R}^n$, $\mathbf{e}$ — единичный вектор.

Эти уравнения записываются следующим образом [57]:

$$\dot{\mathbf{p}}=h(\mathbf{p})D(\mathbf{f})\left(\mathbf{Wf}-\mathbf{e}\theta^{-1}(\mathbf{p})\langle\mathbf{f},\mathbf{Wf}\rangle\right). \tag{2.1}$$

Здесь вектор $\mathbf{f}(\mathbf{p})=\left(f_1(p_1),\ldots,f_n(p_n)\right)$ где f_i нелинейные функции отклика, удовлетворяющие условиям: $f_i(0)=0$, $\partial f_i/\partial p_i>0$ при $p_i>0$ и $\partial f_i/\partial p_i$ 0 при $p_i=0$; $D(\mathbf{f})=diag(f_1,\ldots,f_n)$; $\mathbf{W}=\left(w_{ij}\right)$ — матрица взаимодействий, функция $h:\sigma\to(0,\infty]$ определяется конкретной рассматриваемой задачей; $\theta(\mathbf{p})=\langle\mathbf{e},\mathbf{f}(\mathbf{p})\rangle$, где $\langle\cdot,\cdot\rangle$ — скалярное произведение. Так как $\langle\dot{\mathbf{p}}(t),\mathbf{e}\rangle\equiv 0$ и $f_i(0)=0$, то очевидно, что симплекс σ и каждая из его граней являются инвариантными множествами системы (2.1). Заметим, что система (2.1) как и обобщенные уравнения Лотки—Вольтерра [56,12] определяют динамику объектов с нелинейными парными взаимодействиями, при этом матрица $\mathbf{W}$ определяет структуру, а функции отклика — тип взаимодействий.

Если матрица $\mathbf{W}$ невырожденная, то система (2.1) имеет не более одного изолированного положения равновесия в $\mathrm{Int}\sigma$, которое мы будем называть нетривиальным.

Утверждение 1. [57]. *Система (2.1) имеет единственное нетривиальное положение равновесия* $\hat{\mathbf{p}}\in\mathrm{Int}\sigma$ *тогда и только тогда, когда вектор* $\mathbf{W}^{-1}\mathbf{e}$ *либо строго положителен либо строго отрицателен.*

Координаты этого положения равновесия определяются из следующей системы уравнений:

$$\hat{\mathbf{f}} \quad \left\langle \hat{\mathbf{f}}, \mathbf{e} \right\rangle = \mathbf{W}^{-1}\mathbf{e} \quad \left\langle \mathbf{e}, \mathbf{W}^{-1}\mathbf{e} \right\rangle, \tag{2.2}$$

где $\hat{\mathbf{f}} = \left(f_1\left(\hat{p}_1\right), ..., f_n\left(\hat{p}_n\right) \right)$, с дополнительным ограничением. Введем обозначение $\mathbf{W}^{-1}\mathbf{e} = \mathbf{a}$, тогда для определения $\hat{\mathbf{p}}$ получаем систему из $(n+1)$ уравнения $\hat{p}_i = f_i^{-1}\left(\mu a_i\right) \quad i = 1, ..., n$, $\sum_{i=1}^{n} \hat{f}_i^{-1}\left(\mu a_i\right) = 1$, где μ — некоторая вспомогательная переменная аналогичная множителю Лагранжа. Очевидно, что эта система имеет единственное решение, если все a_i имеют одинаковый знак.

Замечание. *Единственность положения равновесия, как нетрудно видеть, существенным образом определяется неравенствами* $\partial f_i / \partial p_i > 0$ *при* $p_i > 0$. *Если отказаться от этого условия и выбрать функции* f_i, *например, унимодальными или бимодальными, то возможно появление нескольких положений равновесия системы* (*2.1*) *в* $Int\sigma$. *Рассмотрение этой задачи будет предметом дальнейших исследований.*

Для формулировки основной теоремы нам понадобится следующее определение.

Определение [52]. *Непрерывная на фазовом пространстве динамической системы функция называется энергетической функцией Ляпунова, если она имеет непрерывную производную по времени в силу системы, положительную на множестве неблуждающих точек.*

Теперь мы можем перейти к основному результату.

Теорема. *Если у системы* (*2.1*) *существует нетривиальное положение равновесия* $\hat{\mathbf{p}} \in Int\sigma$, *а матрица* $\left(\mathbf{W}^T + \mathbf{W}\right)$ *имеет ровно* $(n-1)$ *отрицательное характеристическое число, то функция*

$$H(\mathbf{p}) = \sum_{i=1}^{n} \int_{\hat{p}_i}^{p_i} \frac{\hat{f}_i dx}{f_i(x)}, \tag{2.3}$$

является энергетической функцией Ляпунова для системы (*2.1*).

Доказательство. Для производной от функции $H(\mathbf{p})$ на траекториях системы (1) получаем:

$$\dot{H}(\mathbf{p}) = h(\mathbf{p})\hat{\mathbf{f}}^T \left(\mathbf{Wf} - \mathbf{e}\theta^{-1}\langle \mathbf{f}, \mathbf{Wf}\rangle\right). \tag{2.4}$$

Введем в рассмотрение набор величин $x_i(\mathbf{p})$, определив их следующим образом:

$$x_i(\mathbf{p}) = f_i(p_i)/\theta(\mathbf{p}).$$

Вектор $\mathbf{x} = (x_1, ..., x_n)$ известен под названием «сопровождающего распределения» [57] и удовлетворяет очевидному включению: $\mathbf{x}(t) \in \sigma$. В терминах сопровождающего распределения соотношение (2.4) можно записать следующим образом:

$$\dot{H}(\mathbf{p}) = h(\mathbf{p})\hat{\theta}\theta^{-1}\left(\hat{\mathbf{x}}^T \mathbf{Wx} - \langle \mathbf{x}, \mathbf{Wx}\rangle\right). \tag{2.5}$$

Здесь учтено, что $\hat{\mathbf{x}}^T \mathbf{e} = 1$. Введем вспомогательные переменные $y_i = x_i - \hat{x}_i,\ \ i = 1, ..., n$. Очевидно, что вектор $\mathbf{y} = (y_1, ..., y_n)$ принадлежит «смещенному» симплексу:

$$\sigma^0 = \left\{\mathbf{y} : \mathbf{e}^T\mathbf{y} = 0, -\hat{x}_i \quad y_i \quad 1 - \hat{x}_i\right\}.$$

Переписывая в новых переменных формулу (2.5), после приведения подобных членов получаем:

$$\dot{H}(\mathbf{p}) = -h(\mathbf{p})\hat{\theta}\theta^{-1}\langle \mathbf{y}, \mathbf{Wy}\rangle. \tag{2.6}$$

По условию теоремы матрица $\left(\mathbf{W} + \mathbf{W}^T\right)$ имеет ровно $(n-1)$ отрицательное характеристическое число и, следовательно [46], квадратичная форма $\langle \mathbf{y}, \mathbf{Wy}\rangle$ отрицательно определена на симплексе σ^0, что и доказывает теорему.

Прежде чем переходить к обсуждению теоремы, остановимся на свойствах функции $H(\mathbf{p})$. Несложный анализ показывает, что эта функция достигает своего максимума в точке $\mathbf{p} = \hat{\mathbf{p}}$ и при этом $H(\hat{\mathbf{p}}) = 0$, а во всех остальных точках $\mathbf{p} \in \sigma$ функция $H(\mathbf{p})$ отрицательна и может быть неограничена снизу на границах σ. Утрата энтропийной характеристикой ограниченности снизу, как указано в [15], вполне естественна и известна уже на примере энтропии Шеннона. Таким образом, теорема имеет следующее очевидное.

Следствие 1. *Если выполняются условия Теоремы, то положение равновесия* $\hat{\mathbf{p}}$ *системы* (2.1) *устойчиво «в целом» в* $Int\sigma$.

Заметим, что формула (2.6) формально определяет производство энтропии в системе и, следовательно, представляет интерес вопрос об условиях на матрицу взаимодействий $\mathbf{W}$ при которых эта формула может быть переписана в терминах «энергии», [57] т. е. функции $E(\mathbf{p}) = \theta^{-2} \langle \mathbf{f}, \mathbf{Wf} \rangle$. Имеет место следующее следствие.

Следствие 2: *Если выполняются условия Теоремы и матрица* $\mathbf{W}$ *такова, что произведение* $\mathbf{W}^T \mathbf{W}^{-1}$ *является стохастической матрицей, то есть:*

$$\mathbf{W}^T \mathbf{W}^{-1} \mathbf{e} = \mathbf{e}, \tag{2.7}$$

то производство энтропии определяется следующей формулой:

$$\dot{H}(\mathbf{p}) = h(\mathbf{p}) \theta \hat{\theta} \left(E(\hat{\mathbf{p}}) - E(\mathbf{p}) \right) \quad 0. \tag{2.8}$$

Доказательство. Для доказательства следствия достаточно заметить, что из условия $\mathbf{W}^T \mathbf{W}^{-1} \mathbf{e} = \mathbf{e}$ с учетом (2.2) вытекает, что

$$\mathbf{W}^T \hat{\mathbf{f}} = \mathbf{e} \left(\hat{\theta} / \left\langle \mathbf{e}, \mathbf{W}^{-1} \mathbf{e} \right\rangle \right) ,$$

и использовать формулу для функции $E(\mathbf{p})$.

Заметим, что формула (2.8) аналогична по структуре соотношению (2.6) из [13], где она получена для случая симметричной матрицы взаимодействий, однако, в рассматриваемой ситуации функция $E(\mathbf{p})$ не обязательно монотонно возрастает на траекториях системы (2.1) и, мы можем лишь утверждать, что с течением времени она достигнет своего максимального значения на σ. Отметим также, что соотношение (2.7) с очевидностью выполняется для симметричных и дважды-квазистохастических матриц. Вместе с тем, как показывает исследование с помощью пакета Maple V, уже в случае $n=3$ существует 12 типов матриц удовлетворяющих условию (2.7). Таким образом появляется задача описания всех типов вещественных матриц, удовлетворяющих условию (2.7).

Полезным при исследовании свойств системы (2.1) является следующее утверждение.

Утверждение 2. *Система* (2.1) *инвариантна по отношению к замене матрицы взаимодействий* $\mathbf{W}$ *на матрицу* $\mathbf{W}_\zeta = \left(\mathbf{W} + \mathbf{e}\zeta^T\right)$, *где* $\boldsymbol{\zeta}$ *— произвольный вектор из* $\mathbb{R}^n$.

Доказательство. Для скобки в правой части системы (1) с матрицей $\left(\mathbf{W} + \mathbf{e}\zeta^T\right)$ получаем:

$$\left(\left(\mathbf{W} + \mathbf{e}\boldsymbol{\zeta}^{\mathbf{T}}\right)\mathbf{f} - \mathbf{e}\theta^{-1}\left(\mathbf{f}^{\mathbf{T}}\left(\mathbf{W} + \mathbf{e}\boldsymbol{\zeta}^{\mathbf{T}}\right)\mathbf{f}\right)\right) =$$
$$= \left(\mathbf{Wf} + \mathbf{e}\boldsymbol{\zeta}^{\mathbf{T}}\mathbf{f} - \mathbf{e}\theta^{-1}\left(\mathbf{f}^{\mathbf{T}}\mathbf{Wf}\right) - \mathbf{e}\theta^{-1}\mathbf{f}^{\mathbf{T}}\mathbf{e}\boldsymbol{\zeta}^{\mathbf{T}}\mathbf{f}\right).$$

Так как $\mathbf{f}^T\mathbf{e} = \theta$, то последнее выражение переписывается следующим образом:

$$\left(\mathbf{Wf} - \mathbf{e}\theta^{-1}\langle \mathbf{f}, \mathbf{Wf}\rangle\right),$$

что и доказывает утверждение.

Это утверждение позволяет в ряде случаев существенно упростить анализ свойств системы (2.1). Например, если диагональные элементы матрицы $\mathbf{W}$ одновременно наибольшие или наименьшие в своих столбцах, то выбором вектора $\boldsymbol{\zeta}$ мы можем добиться того, что у матрицы $\mathbf{W}_\zeta$ все диагональные элементы будут иметь один знак, а внедиагональные — другой и, следовательно, по теореме Хокинса—Саймона [37] у системы (2.1) существует нетривиальное положение равновесия $\hat{\mathbf{p}} \in \mathrm{Int}\sigma$. Другой пример: в некоторых случаях выбором вектора $\boldsymbol{\zeta}$ можно добиться того, что матрица $\mathbf{W}_\zeta$ будет симметричной и, следовательно, к системе (2.1) применимы все результаты работы [13]. В частности это всегда можно сделать если матрица $\mathbf{W}$ — трехдиагональная. Еще одно важное наблюдение заключается в том, что выбором вектора ζ мы всегда можем сделать матрицу $\mathbf{W}_{\zeta}^{T}$ квазистохастической, т. е. такой, что

$$\mathbf{W}_{\zeta}^{T}\mathbf{e} = \alpha\mathbf{e} \text{ где } \alpha > 0 .$$

Это в частности означает, что формула (2.8) будет также справедлива и для квазистохастических матриц.

Перейдем к вопросу построения на основе доказанной Теоремы энтропийных характеристик и «расстояний» между вероятностными характеристиками. Прежде всего заметим, что если $F:\mathbb{R}^1 \to \mathbb{R}^1$ некоторая монотонно возрастающая гладкая функция, а C и C_1 два числа, то функция

$$H_F = F\left(H\left(\mathbf{p}\right)+C\right)+C_1 \tag{2.9}$$

также будет энергетической функцией Ляпунова для системы (2.1). Очевидно, что область определения функции F совпадает с областью значений функции $\left(H\left(\mathbf{p}\right)+C\right)$, $\mathbf{p}\in\sigma$.

Энтропийные характеристики. Заметим, что результат полученный в Теореме, можно использовать двояким образом:

Находить функции отклика для уже существующих энтропийных характеристик. Соответствующие примеры для энтропии Шеннона и Тсаллиса были приведены в работе [13]. Нетрудно показать, что предложенный подход позволяет получить функции отклика для всех энтропийных характеристик предложенных в обзоре [26].

Получать новые энтропийные характеристики на основе некоторых функций, удовлетворяющих условиям, сформулированным для функций отклика. В качестве примера рассмотрим логистическую функцию, находящую широкое применение в задачах математической экологии и экономики. Эта функция записывается следующим образом:

$$f\left(x\right)=\frac{c}{\left(b+c\right)}\frac{\left(1-e^{-\alpha x}\right)}{\left(b+ce^{-\alpha x}\right)},$$

где $b>0,\ c>0,\ \alpha>0$.

Очевидно, что $f\left(0\right)=0$, $f\left(+\infty\right)=c/b\left(b+c\right)$. Вычисляя соответствующий интеграл, и используя для освобождения от сомножителей и слагаемых свободу выбора параметров в функции (9), получаем для логистической энтропии $H_l(\mathbf{p})$ следующее выражение

$$H_l(\mathbf{p}) = \sum_{i=1}^{n} \ln\left(1 - e^{-\alpha p_i}\right).$$

Напомним, что для того, чтобы функция $H_l(\mathbf{p})$ была энергетической функцией Ляпунова для системы (2.1), необходимо, чтобы выполнялись условия Теоремы и чтобы положение равновесия $\hat{\mathbf{p}}$ было равномерным распределением, т. е. $\hat{p}_i = n^{-1}$. Нетрудно видеть, что так как в рассматриваемом случае все функции отклика одинаковы, то для этого необходимо и достаточно, чтобы матрица $\mathbf{W}$ была квазистохастической. Заметим также, что в последние годы заметно возросла активность в изучении объектов, характеризующихся неканоническими распределениями [15], а именно такого типа распределения можно получать основываясь на предложенной формуле (2.9) для энтропийных характеристик. Дальнейшее использование этих характеристик естественно проводить основываясь на принципе Джейнса [43] о максимуме информационной энтропии.

«Расстояния» между распределениями. Сначала подчеркнем, что функции «расстояния» определяются в ситуации, когда равновесное распределение в системе (2.1) не является равномерным. Как и в предыдущем случае возможны два варианта использования Теоремы.

Нахождение функций отклика для уже существующих функций «расстояния». Такой пример с получением функций отклика для относительной энтропии Кулльбака—Лейблера приведен в работе [13].

Получение новых функций «расстояния» между распределениями по заданным функциям отклика. Рассмотрим как и прежде пример логистической функции. Пусть выполняются условия Теоремы. Вычисляя интеграл в (2.3) и используя формулу (2.9) получаем функцию

$$H_l(\mathbf{p},\hat{\mathbf{p}}) = \sum_{i=1}^{n} \hat{f}_i \ln\left(\frac{1 - e^{-\alpha p_i}}{1 - e^{-\alpha \hat{p}_i}}\right),$$

которую по аналогии естественно назвать относительной логистической энтропией.

В заключение отметим, что предложенный подход к построению энтропийных характеристик и «расстояний» между вероятностными распределениями, основанный на применении прямого метода Ляпунова к кинетическим репликаторным уравнениям (т. е. уравнениям определяющим динамику систем с нелинейными парными взаимодействиями) позволяет с новых позиций подойти к развитию макроскопического анализа сложных открытых объектов в самых различных областях естествознания [41]. Подчеркнем также, что этот подход позволяет ввести в рассмотрение «смешанную» энтропию, т. е. энтропийную характеристику возникающую в том случае, когда взаимодействующие подсистемы имеют различные функции отклика.

Литература

1. *Алексеев В. В.* Динамические модели водных биогеоценозов // Человек и биосфера, вып. I. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1976. С. 3–137.
2. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976.
3. *Должанский Ф. В., Кляцкин В. И., Обухов А. М., Чусов М. А.* Нелинейные системы гидродинамического типа. М., 1974.
4. *Колмогоров А. Н.* Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. Вып. 25. М.: Наука, 1972. С. 100–106.
5. *Красносельский М. А.* Положительные решения операторных уравнений. М.: Физматгиз, 1962.
6. *Маценко В. Г.* Анализ задач динамики возрастной структуры биологических популяций. Автореф. ... канд. дисс. М.: ВЦ АН СССР, 1981. 12 с.
7. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975.
8. *Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Швытов И. А.* Динамические модели экологических систем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980.
9. *Пых Ю. А.* Уравнения эволюции структуры и плотности синхронных относительно стационарных биологических сообществ // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 5. С. 699–708.
10. *Пых Ю. А.* Математический анализ модели культивирования микроводорослей на многокомпонентной среде // Сборник трудов по агрономической физике. Вып. 38. Ленинград, 1976. С. 82–84.
11. *Пых Ю. А.* Устойчивость решений дифференциальных уравнений Лотки—Вольтерра // Прикл. матем. и мех. 1977. Т. 41. № 2. С. 262–270.
12. *Пых Ю. А.* Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М.: Наука, 1983. 184 с.
13. *Пых Ю. А.* Построение энтропийных характеристик на основе энергетических функций Ляпунова // ДАН, 2004. Т. 396. № 2. С. 162–165.
14. *Розоноэр Л. И., Седых Е. И.* О механизмах эволюции самовоспроизводящихся систем, III // Автоматика и телемеханика. 1979. № 5. С. 137–148.
15. *Рудой Ю. Г.* Обобщенная информационная энтропия и неканоническое распределение в равновесной статической механике // Теоретическая и математическая физика. 2003. Т. 135. № 1. С. 3–54.

16. *Свирежев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978.
17. *Чандрасекар С.* Введение в учение о строении звезд. М.: ИЛ, 1950.
18. *Четвериков С. С.* О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. экспер. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54.
19. *Ahmad S., Lazer A. C.* Necessary and sufficient average growth in a Lotka—Volterra system // Nonlinear Analysis. 1998. V. 34. P. 191–228.
20. *Caifeng T., Jifa J.* The necessary and sufficient conditions for the global stability of type-*K* Lotka—Volterra system // Proceedings of the American Mathematical Society. 1999. V. 127. № 11. P. 3181–3186.
21. *Cowan J. D.* A statistical mechanics of nervous activity. Lectures on mathematics in the life sciences. 1970. V. 2.
22. *Dasarathy B. V.* Dynamics of a class of social interaction systems // Intern. J. Syst. Sci. 1974. V. 5. № 4. P. 329–333.
23. *Dasarathy B. V.* On a generalized dynamic model of bistate social interaction process // Intern. J. Syst. Sci. 1974. V. 5. P. 499–506.
24. *Duarte P., Fernandes R. L., Oliva W. M.* Dynamics of the attractor in the Lotka—Volterra Equations // J. of Differential Equations. 1998. V. 149. P. 143–189.
25. *Dubovik V. M., Galperin A. G., Richvitsky V. S.* Around Lotka—Volterra kind equations and nearby problems // Nonlinear Phenomena in Complex Systems. 2000. V. 3. № 3. P. 242–246.
26. *Esteban M. D.* and *Morales D.* A summary on entropy statistics // Kybernetica. 1995. Vol. 31. № 4. P. 337–346.
27. *Evans C. M., Findley G. L.* Analytic solutions to a class of two-dimensional Lotka—Volterra dynamical systems // Proceedings of the International Conference on Dynamical Systems and Differential Equations, 2000. Atlanta, USA. P. 137–142.
28. *Fiedler B., Gedeon T.* A class of convergent neural network dynamics // Physica D. 1998. V. 111. P. 288–294.
29. *Figueiredo A., Rocha Filho T. M., Brenig L.* Necessary conditions for the existence of quasi-polynomial invariants: the quasi-polynomial and Lotka—Volterra systems // Physica A. 1999. V. 262. P. 158–180.
30. *Gandolfo G.* Mathematical methods and models in economic dynamics. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 1971.
31. *Gedeon T.* Structure and dynamics of artificial neural networks. Fields Institute Communications. 1999. V. 21. P. 1–6.
32. *Goel N. S., Maitra S. C., Montroll E. W.* On the Volterra and other nonlinear models of interacting populations. N. Y.: Acad. Press, 1971.
33. *Grossberg S.* Pattern formation by the global limits of a nonlinear competitive interaction in *n* dimensions // J. Math. Biol. 1977. V. 4. № 3. P. 237–256.
34. *Grossberg S.* Decisions, patterns and oscillations in nonlinear competitive systems with applications to Volterra—Lotka systems // J. Theor. Biol. 1977. V. 73. № 1. P. 101–130.

35. *Grossberg S.* Competition, decision and consensus // J. of Math. Anal. Appl. 1978. V. 66. № 2. P. 470–493.
36. *Haldane J. B. S.* A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I. Trans. Camb. Phil. Soc., 1924. V. 23. № 2. P. 19–41.
37. *Hawkins D., Simon H. A.* Note: Some conditions of macroeconomic stability // Econometrica. 1949. V. 17. № 3.
38. *Hernández-Bermejo B., Fairen V.* Lotka—Volterra representation of general nonlinear systems — Mathematical Biosciences. 1997. V. 140. P. 1–32.
39. *Hernández-Bermejo B., Fairen V.* Local stability and Lyapunov functionals for *n*-dimensional quasipolynomial conservative systems // J. of Mathematical Analysis and Applications. 2001. V. 256. P. 242–256.
40. *Hofbauer J.* Evolutionary dynamics for bimatrix games: a Hamilton system? // J. Math. Biol. 1996. V. 34. P. 675–688.
41. *Hofbauer J.* and *Sigmund K.* Evolutionary Game Dynamics // Bulletin of the Am. Math. Soc. 2003. Vol. 40. № 4. P. 479–519.
42. *Hofbauer J., Sigmund K.* Evolutionary games and population dynamics. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
43. *Jaynes E. T.* Concentration of distributions at entropy maxima // Phys. Rev. 1957. V. 106. P. 620; V. 108. P. 171.
44. *Jones C. W.* On reducible non-linear differencial equations occurring in mechamics // Proc. Roy. Soc., 1953. V. 217. № 1130.
45. *Kerner E.* A dynamical approach to chemical kinetics: mass-action laws as generalized // Bull. Math. Biophys. 1972. V. 34. № 2. P. 243–275.
46. *Kingman J. F. C.* A mathematical problem in population genetics // Proc. Cambr. Phil. Soc. 1961. V. 57. P. 574–582.
47. *Krupa M.* Robust heteroclinic cycles // J. Nonlinear Sci. 1997. V. 7. P. 129–176.
48. *Lewontin R. C.* The effects of population density and composition on viability in drosophila melanogaster // Evolution. 1955. V. 9. № I. P. 27–41.
49. *Lotka A.* Elements of physical biology. Baltimora: Williams and Wilkins, 1925.
50. *Maruno K., Oikawa M.* Bilinear structure and determinant solution for the relativistic Lotka-Volterra equation // Physics Letters A. 2000. V. 270. P. 122–131.
51. *McLachlan R. I., Quispel G. R. W., Robidoux N.* United approach to Hamiltonian systems, Poisson systems, Gradient systems, and systems with Lyapunov functions or first integrals // Physical Review Letters. 1998. V. 81. № 12. P. 2399–2403.
52. *Meyer K.* Energy functions for Morse-Smale systems // Amer. J. Math. 1968. Vol. 90. № 4. P. 1031–1040.
53. *Moreau Y.* Dynamical neural networks and composition networks for system modeling. Doctoral Dissertation, Katholieke Universiteit Leuven. 1998.
54. *Oster G. F., Perelson A. S.* Chemical reaction dynamics, I. Arch. Rat. Mech. and Analysis. 1974. V. 55. № 3. P. 230–274.
55. *Plank M.* On the dynamics of Lotka—Volterra equations having an invariant hyperplane // SIAM J. Appl. Math. V. 59. № 5. P. 1540–1551.

56. *Pykh Yu. A.* Lyapunov function for Lotka—Volterra systems: an overview and problems. Proceedings of 5th IFAC Symposium «Nonlinear Control Systems», 2001 (IFAC Publ.). P. 1655–1660.
57. *Pykh Yu. A.* Energy Lyapunov function for generalized replicator equations. Proceedings of International Conference «Physics and Control» (IFEE Publ. 2003). Vol. 1. P. 271–276.
58. *Rescigno A., Richardson I. W.* On the competitive exclusion principle // Bull. Math. Biophysics. 1965. V. 27. P. 85–89.
59. *Samuelson R. A.* Generalized pedator-prey oscillations in ecological and economic equilibrium // Proc. Nat. Acad. Sci. 1971. V. 68. № 3. P. 980–983.
60. *Sharpe F. R., Lotka A. J.* A problem in age-distribution // Philosophical Mag. 1911. V. 21. P. 435–438.
61. *Shih S.-D.* The period of a Lotka—Volterra system. Taiwanese Journal of Mathematics. 1997. V. 1. № 4. P. 451–470.
62. *Shih C.-W., Weng C.-W.* Cycle-symmetric matrices and convergent neural networks. Physica D, 2000. V. 146. P. 213–220.
63. *Slepnyov S. K.* Integrals of Lotka—Volterra systems with partially broken symmetry. Computer Physics Communications. 2000. V. 126. P. 165–167.
64. *Takeuchi Y., Adachi N., Tokumaru H.* The stability of generalized Volterra equations // J. Math. Anal. Appl. 1978. V. 62. № 3. P. 453–473.
65. *Takeuchi Y., Adachi N., Tokumaru H.* Global stability of ecosystems of the generalized Volterra type // Math. Biosci. 1978. V. 42. № 1/2. P. 119–136.
66. *Timofeeff-Ressovsky N. W.* Über den Einfluss des genecypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotypes // Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biol. 1934. V. 1. № 6. P. 53–106.
67. *Watanabe N., Togawa Y., Sawada K.* Hamiltonians which are induced from antisymmetric replicator equations // Nonlinear Analysis. 1999. V. 36. P. 655–660.