

=====МАТЕРИАЛЫ ВТОРОЙ НАЦИОНАЛЬНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ =====  
===== «МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ» =====

УДК: 51+574

## Возможно ли предотвратить «трагедию общего ресурса»?

©2012 Березовская Ф.С.<sup>1\*</sup>, Карева И.Г.<sup>2\*\*</sup>, Карев Г.П.<sup>3\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Говардский университет, Вашингтон, округ Колумбия, США

<sup>2</sup> Университет штата Аризона, Темпе, США

<sup>3</sup> Национальный институт здоровья, Бетесда, США

**Аннотация.** В работе исследуется концептуальная модель популяции, в которой индивидуумы не только конкурируют за общий ресурс, но и участвуют в его возобновлении. Популяция состоит из клонов, каждый из которых имеет собственную интенсивность взаимодействия с ресурсом, так что в популяции могут находиться как «альтруисты», так и «сверх-потребители». Свободный доступ к ресурсу может привести к его исчерпанию с последующей гибелью всей системы, известной как «трагедия общего ресурса». Мы исследуем динамику однородной (по параметру потребления) системы, когда все потребители имеют одинаковую интенсивность потребления ресурса, и затем изучаем неоднородную (бесконечномерную) модель, которая сводится к конечной системе ОДУ специального вида. Модель позволяет изучить эволюцию состава неоднородной популяции; найдено, в частности, что неоднородная популяция существует дольше при прочих равных условиях, но коллапс системы все же возможен. Один из путей предотвратить трагедию общего ресурса состоит в введении «внешнего регулирования» системы, поощряя альтруистов и наказывая сверх-потребителей. Оценивая эффективность различных регуляторов, мы приходим к выводу, что коллапс системы не удастся предотвратить, если ограничиться лишь поощрением альтруистов; необходимо «нелинейно нарастающее» наказание сверх-потребителей, которое существенно зависит от начального распределения клонов в популяции.

**Ключевые слова:** системы «ресурс-потребитель», популяционная неоднородность, естественный отбор, возобновимый ресурс, коллапс системы.

### ВВЕДЕНИЕ

Мы рассматриваем систему ресурс-потребитель, в которой существует общий возобновляемый ресурс, необходимый для поддержания жизнедеятельности популяции потребителей. Если доступ к общему ресурсу никак не регламентируется, то ресурс может подвергнуться истощению. Классический пример, описанный Хардиным [1] – это перевыпас скота на общинных землях. Все пользующиеся ими получают выгоды (или доход) непосредственно себе, а издержки содержания ресурса ложатся на всех равномерно. Значит, рациональный способ действия индивидуума – это увеличить свое стадо. К такому выводу может прийти каждый. Свободный доступ к общему ресурсу

\* [fberezovskaya@howardl.edu](mailto:fberezovskaya@howardl.edu)

\*\* [ikareva@asu.edu](mailto:ikareva@asu.edu)

\*\*\* [karev@ncbi.nlm.nih.gov](mailto:karev@ncbi.nlm.nih.gov)

(пастбищу) может полностью уничтожить ресурс из-за чрезмерного его использования, что потенциально приводит к разрушению системы в целом; подобный сценарий коллапса системы получил название трагедии общего ресурса.

Трагедия общего ресурса встречается в самых разных ситуациях, например, когда рационально мыслящий агент заключает, что связанный с ним ущерб от загрязнения окружающей среды (общего ресурса) меньше, чем расходы на утилизацию отходов. Поскольку такой же вывод делают все рациональные свободные агенты (предприятия, страны), сама система свободного пользования общим ресурсом порождает такие глобальные проблемы, как загрязнение мирового океана, глобальное потепление, и т.д.

Д. Хардин применил развитую им теорию «Трагедии общего ресурса» к демографии. Во многих культурах и странах иметь много детей престижно и полезно (например, в старости); индивидум стремится иметь много детей; став общим правилом, это приводит к перенаселенности, поскольку территории с ограниченными ресурсами способны обеспечивать лишь ограниченное число людей.

В экономическом аспекте проблема изучалась Элино́р Остро́м (лауреат Нобелевской премии по экономике, 2009). Она пришла к выводу, что малые (и относительно однородные) сообщества способны создать такие системы самоуправления, которые не допускают чрезмерного использования общих ресурсов. Эти системы регламентируют, что и как люди могут использовать и каково наказание в случае нарушения установленных правил [2].

Это не противоречит общему выводу, к которому приходят Д. Хардин и другие авторы, состоящему в том, что проблема не имеет «технического решения» внутри системы. Даже если «оптимальная стратегия» найдена, необходимы средства внешнего принуждения для ее осуществления.

Построение не абстрактно оптимальной, а реально работающей стратегии для предотвращения трагедии общего ресурса трудно, а иногда и формально невозможно, т.к. необходимо сравнивать различные критерии и блага, которые несоизмеримы. Возможный выход намечен Хардиным [1]: «В природе... соизмерение несоизмеримого происходит в процессе естественного отбора. Человеку не остается ничего другого, кроме как имитировать этот процесс».

Математическое моделирование даёт принципиальную возможность рассмотреть на качественном уровне задачу «естественного отбора» стратегий взаимодействия потребителей с общим ресурсом.

## 1. Постановка задачи и описание модели

Рассмотрим биологическую систему, в которой организмы не только потребляют общий ресурс и конкурируют за него, но и участвуют в его возобновлении. Если потребление ресурса каждым видом, входящим в систему, не превосходит вклада этого вида в возобновление ресурса, то можно ожидать, что система придет к некоторому устойчивому состоянию (экологической нише, см., например, [3]), в котором трагедия общего ресурса не может возникнуть. Математическая концептуальная модель процесса «построения экологических ниш» предложена в работе Кракауэра с соавторами [4]. Модель не является феноменологической и не может быть использована для предсказания реального поведения сложных систем, но позволяет исследовать возможные качественные режимы динамического поведения. В данной работе мы задаемся следующими вопросами. Если скорость потребления ресурса популяцией в целом или ее частью превышает скорость возобновления ресурса, то какой уровень сверх-потребления может выдержать система? Каковы возможные переходные режимы, в частности, те, которые предшествуют коллапсу системы? При каких условиях и какими методами можно избежать трагедии общего ресурса?

Для ответа на эти вопросы рассмотрим следующую модификацию модели Кракауэра. Предположим, что популяция потребителей, конкурирующих за общий

возобновляемый ресурс, может быть разбита на некоторое число клонов так, что все индивидуумы в клоне характеризуется одним и тем же значением Мальтузианского параметра роста  $c$ , пропорционального интенсивности потребления ресурса. Предположим, что численность каждого клона  $x_c(t)$  растет по логистическому закону, но верхняя граница численности популяции есть динамическая переменная, зависящая в каждый момент времени от количества ресурса  $z(t)$ . Ресурс, в свою очередь, возобновляется естественным образом с постоянной скоростью  $\gamma$ , разлагается с относительной скоростью  $d$  и восстанавливается каждым клоном  $x_c(t)$  со скоростью  $e(1-c) = \frac{x_c(t)}{N(t)+z(t)}$ , где  $N(t) = \sum_c x_c(t)$  - полная численность популяции. Параметр  $c$ ,

определяющий скорости роста клона и восстановления ресурса, в модели Кракауэра может принимать значения в интервале  $(0,1)$ ; таким образом, чем выше Мальтузианская скорость роста клона, тем меньше его вклад (хотя и положительный) в возобновление общего ресурса. Эти предположения приводят к следующему варианту модели Кракауэра:

$$\begin{aligned} \frac{dx_c}{dt} &= x_c \left( c - \frac{bN}{kz} \right) \\ \frac{dz}{dt} &= \gamma + \frac{e}{N+z} \sum_c x_c (1-c) - \delta z \end{aligned} \quad (1)$$

В отличие от исходной модели Кракауэра, мы будем предполагать, что параметр  $c$  может принимать значения в интервале  $c \in [0, c_f]$ , где верхняя граница  $c_f$  возможных значений  $c$  не обязательно равна 1. При  $c_f \leq 1$ , все клоны популяции участвуют в процессе возобновления ресурса вплоть до достижения системой стационарного состояния. Мы хотим рассмотреть ситуацию, когда  $c_f > 1$  и следовательно возможны значения параметра  $c$ , при которых некоторые клоны («сверх-потребители») обеспечивают себе высокую скорость роста за счет того, что только потребляют общий ресурс, не участвуя в его возобновлении. Далее, без потери общности, мы полагаем масштабный параметр  $r = 1$ .

Наша задача состоит в исследовании естественной эволюции состава неоднородной популяции в модели (1) и изучения возможностей предотвратить трагедию общего ресурса путем добавления «внешнего регулирования» системы, направленного на поощрение «альтруистов», у которых  $c < 1$  и наказывая сверх-потребителей, у которых  $c > 1$ .

## 2. Поведение однородной модели

Необходимым первым шагом является определение всех возможных типов асимптотического поведения системы и нахождения переходных режимов при вариации параметров модели, в которой популяция параметрически однородна, то есть состоит из единственного клона, так что  $N(t) = x_c(t)$  (см. подробности в [5]).

Параметрически однородная модель записывается в виде

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N \left( c - \frac{N}{\phi z} \right), \\ \frac{dz}{dt} &= \gamma + \frac{e(1-c)N}{N+z} - \delta z. \end{aligned} \quad (2)$$

где  $\phi = k / b$ .

## 2.1. Замена переменных

Система (2) сингулярна в точке  $O(N = 0, z = 0)$ . Замена переменных  $dt = z(N + z)d\tau$  преобразует систему (2) в полиномиальную

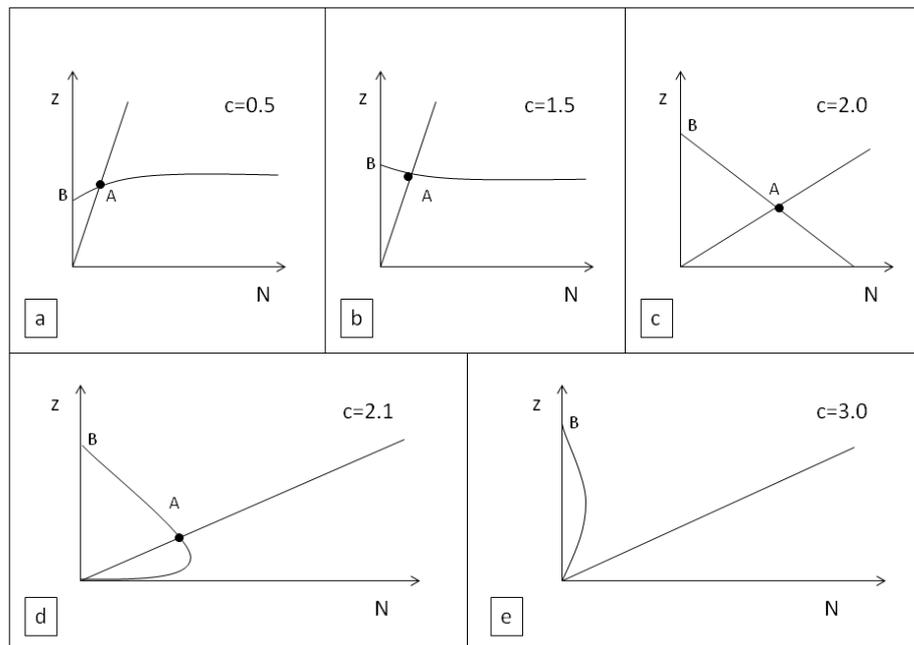
$$\begin{aligned} N' &= N(cz - N/\varphi)(N + z), \\ z' &= ((\gamma - \delta z)(N + z) + eN(1 - c))z \end{aligned} \quad (3)$$

у которой точка  $O$  – особая. Внутри первого квадранта системы (3) и (2) топологически орбитально эквивалентны.

Качественное поведение системы (3) зависит от значений параметров  $c$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $e$  и  $\varphi$ ; далее предполагается, что  $\varphi = 1$  и  $e$  – произвольное фиксированное число. Мы разделим параметрическое пространство на области, соответствующие топологически различным фазовым портретам системы (3); границы между областями соответствуют бифуркациям рассматриваемой системы.

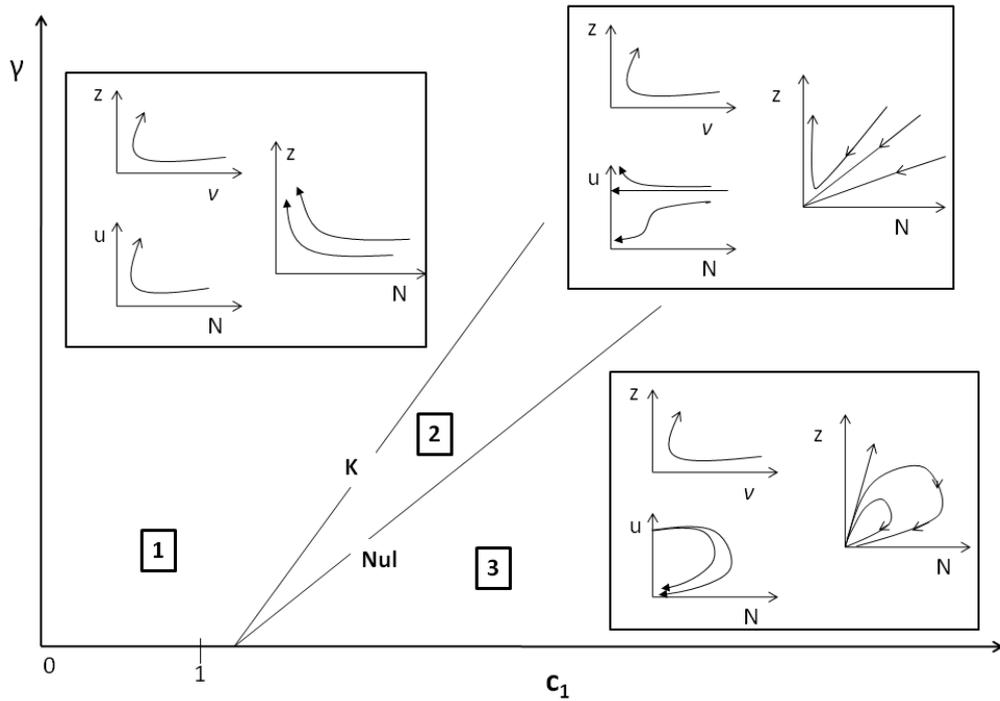
## 2.2. Структура особых точек

Расположение нуль-изоклин системы (3) приведено на рис. 1. Для всех допустимых значений параметров система (3) имеет тривиальную особую точку  $O(0, 0)$ , а также точку на оси  $z$  для  $\gamma > 0$ . Кроме того, система может иметь особую точку внутри первого квадранта.



**Рис 1.** Расположение нуль-изоклин системы (3) в зависимости от параметра  $c$ . Остальные параметры взяты единичными. Особая точка  $O$  существуют для всех значений параметров,  $B$  существуют для всех положительных значений параметров, особая точка  $A$  – лишь в областях (a-d).

$O$  – сложная (негиперболическая) особая точка системы (3), так как оба собственных числа якобиевой матрицы в точке  $O$  – нулевые. Расположение траекторий в положительной окрестности точки  $O$ , в зависимости от параметров модели, показано на рис. 2.



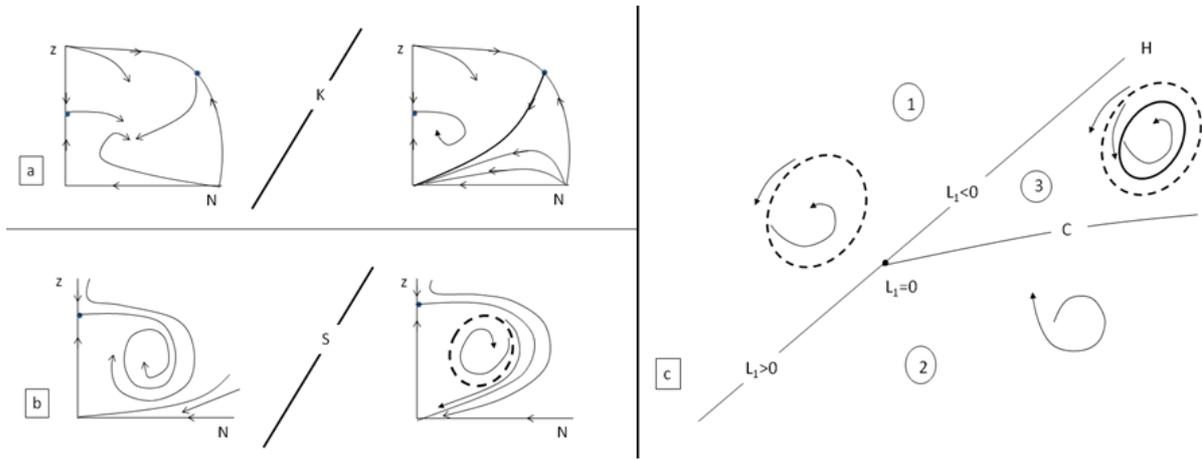
**Рис. 2.** Бифуркационная диаграмма особой точки  $O$  системы (3), показанная с помощью преобразований  $N = z/N, u = z/N$  и  $z = z, v = N/z$ . В областях 1, 2, 3 наблюдаются три типа разного фазового поведения в окрестности точки  $O$ .

**Предложение 1.**

(1) При любых положительных фиксированных значениях параметров  $e$  и  $\delta$ , параметрический квадрант ( $\gamma \geq 0, c \geq 0$ ) разбивается на три области разного качественного поведения системы (3) в положительной окрестности точки  $O$  (см. рис. 2): гиперболический сектор в области 1, гиперболический и устойчивый параболический сектора в области 2, эллиптический сектор в области 3.

(2) Граница между областями 1 и 2 выражается как  $K: \frac{\gamma}{e} = c - 1$ . При значениях параметров, отвечающих  $K$ , сепаратриса особой точки, расположенной на экваторе сферы Пуанкаре, «входит» в точку  $O$  (гетероклиническое соединение двух сепаратрис, см. рис. 3а). Границей между областями 2 и 3 служит  $Nul: \frac{\gamma}{e} = \frac{c(c-1)}{c+1}$ . При значениях параметров, отвечающих  $Nul$ , особые точки  $A$  и  $O$  сливаются и образуется эллиптический сектор.

(3) Асимптотика нетривиальных орбит, стремящихся к точке  $O$  выражается как  $N = -\frac{\gamma}{(1-c)e + \gamma} z(1 + o(1))$ , где  $0 < \frac{\gamma}{e} < c - 1$ .



**Рис. 3.** Бифуркационное поведение системы (3) вблизи параметрических границ.

- (a)  $K$  – появление притягивающего параболического сектора в окрестности точки  $O(0,0)$ ,
- (b)  $S$  – появление неустойчивого предельного цикла из петли сепаратрис седла  $B$  и седло-узла  $O$ ,
- (c)  $C$  – смена устойчивости точки  $A$  вблизи границы ее «нейтральности» там, где первая Ляпуновская величина  $L_1=0$ ,  $L_2 \neq 0$ .

Доказательство предложения 1 проводится с помощью замен переменных  $N = N, u = z/N$  и  $z = z, v = N/z$ , «раздувающих» точку  $(N, z) = (0,0)$  соответственно в оси  $u, v$  (см. рис. 2). Применяемый метод исследования изложен в [6] и ссылках к этой статье.

**Предложение 2.** При  $\delta > 0, \gamma > 0, c \geq 0$  система (3) в положительном квадранте имеет следующие особые точки:

- (1)  $B(N = 0, z = \frac{\gamma}{\delta})$  – седло,
- (2)  $A(N = \frac{c}{\delta} (\frac{c(1-c)e}{1+c} + \gamma), z = \frac{1}{\delta} (\frac{c(1-c)e}{1+c} + \gamma))$  для  $\frac{\gamma}{e} > \frac{c(c-1)}{c+1}$ .

Точка  $A$  – топологический узел, устойчивый, если  $\frac{\gamma}{e} > \frac{c(c-1)(c+c^2+2\delta+c\delta)}{(1+c)^2(c+\delta)} > \frac{c(c-1)}{(1+c)}$

и неустойчивый, если  $\frac{c(c-1)}{(1+c)} < \frac{\gamma}{e} < \frac{c(c-1)(c+c^2+2\delta+c\delta)}{(1+c)^2(c+\delta)}$ .

Доказательство предложения 2 осуществляется прямым вычислением собственных чисел якобиевой матрицы  $J(N, z)$  системы в особых точках  $B$  и  $A$ .

Предложения 1 и 2 выявляют три параметрические границы

$$O_\gamma : \gamma = 0; \quad Nul : \frac{\gamma}{e} = \frac{c(c-1)}{c+1}; \quad H : \frac{\gamma}{e} = \frac{c(c-1)(c+c^2+2\delta+c\delta)}{(1+c)^2(c+\delta)},$$

разделяющие области с разным фазовым поведением системы (3), см. рис. 3.

При пересечении снизу вверх границ  $O_\gamma$  и  $Nul$  в первом квадранте появляется седло  $B$  и неустойчивая точка  $A$  соответственно. На границе  $H$  особая точка  $A$  меняет устойчивость, порождая или поглощая предельный цикл (бифуркация Андронова-Хопфа). Детальный анализ поведения системы (3) в окрестности точки  $A$  вблизи параметрической границы  $H$  будет дан в разделе 2.3.

### 2.3. Бифуркации Андронова-Хопфа и бифуркации сепаратрис

**Предложение 3.** Пусть  $e$  – произвольное фиксированное число и  $H$ - граница, на которой особая точка  $A$  системы (3) меняет устойчивость ( $\text{Tr}(A) = 0$ ):

$$H: \left( \frac{\gamma}{e} = \frac{c(c-1)(c+c^2+2\delta+c\delta)}{(1+c)^2(c+\delta)} \right). \text{ Тогда:}$$

(1) Для каждого  $\delta^* \in (5 + \sqrt{24}, \infty)$  в окрестностях параметрических точек

$$(\delta^*, c_{\pm}^* = \frac{\delta^* - 1 \pm \sqrt{1 - 10\delta^* + \delta^{*2}}}{2}, \frac{\gamma_{\pm}^*}{e} = \frac{c_{\pm}^*(c_{\pm}^* - 1)(c_{\pm}^* + c_{\pm}^{*2} + 2\delta^* + \delta^* c_{\pm}^*)}{(1 + c_{\pm}^*)^2(c_{\pm}^* + \delta^*)})$$

в системе (3) происходит бифуркация Баутина (коразмерности 2), схематическая бифуркационная диаграмма которой изображена на рис. 3с, обл. 1,2,3. Границами областей служат:  $\{H, L_1 < 0\}$ ,  $\{H, L_1 > 0\}$ , где  $L_1$  – первая Ляпуновская величина, и  $S$ , отвечающая седло-узловой бифуркации предельных циклов.

(2) При пересечении параметрической границы  $H$  в системе (3) происходит субкритическая бифуркация Андронова-Хопфа (коразмерности 1), если  $\{\delta \in (0, 5 + \sqrt{24})\} \cup \{\delta > \delta^* \in (5 + \sqrt{24}, \infty)\}$  (рис. 3с, обл. 1,2) и суперкритическая бифуркация Андронова-Хопфа (коразмерности 1), если  $\{\delta \in (5 + \sqrt{24}, \delta^*)\}$  (рис. 3с, обл. 2,3).

Доказательство. Первая Ляпуновская величина  $L_1$  (см. [7]) на границе  $H$  с точностью до положительного множителя равна  $L_1 = \frac{(c-1)^4 c^2 \delta e^4 (c+c^2+2\delta-c\delta)}{(1+c)^7 (c+\delta)^3}$  и обращается в нуль при  $c^2 + c(1-\delta) + 2\delta = 0$ . Для положительных  $\delta$  последнее, очевидно, возможно лишь если  $\delta \geq 5 + \sqrt{24}$ . Следовательно,  $L_1 > 0$  при  $\delta < 5 + \sqrt{24}$ ; при пересечении  $H$  неустойчивый предельный цикл «садится» на устойчивую особую точку  $A$  и «превращает» ее в неустойчивую (см. рис. 3с, области 1,2). Для  $\delta > 5 + \sqrt{24}$  величина  $L_1$  может быть как отрицательной, так и положительной. В первом случае точка  $A$  теряет устойчивость, «рождая» устойчивый предельный цикл (рис. 3с, области 1,3); второй случай рассмотрен выше. Заметим, что выражение  $\frac{d\text{Tr}(J(A))}{d(\gamma/e)} = \frac{c(1-c)}{(1+c)\delta} \neq 0$  при  $c \neq 1$ . Второе утверждение доказано.

Пусть  $L_1 = 0$  для некоторого  $\delta = \delta^*$ . Тогда  $c_{\pm}^* = c(\delta^*)$ ,  $\gamma_{\pm}^* = \gamma(c_{\pm}^*, \delta^*)$ ,  $\frac{dL_1}{dc}(c = c_{\pm}^*) \neq 0$ .

Вторая Ляпуновская величина  $L_2$  имеет тот же знак, что и выражение:

$$L_{2t} = (-4 + 28\delta^* - 55\delta^{*2} + 7\delta^{*3}) + (4 - 20\delta^* + 7\delta^{*2})\sqrt{1 - 10\delta^* + \delta^{*2}},$$

которое является положительным при  $\delta^*$ .

Таким образом, все условия теоремы Баутина (см. [8]) выполнены, и бифуркационная диаграмма имеет вид, представленный на рис. 3с. Предложение 3 полностью доказано.

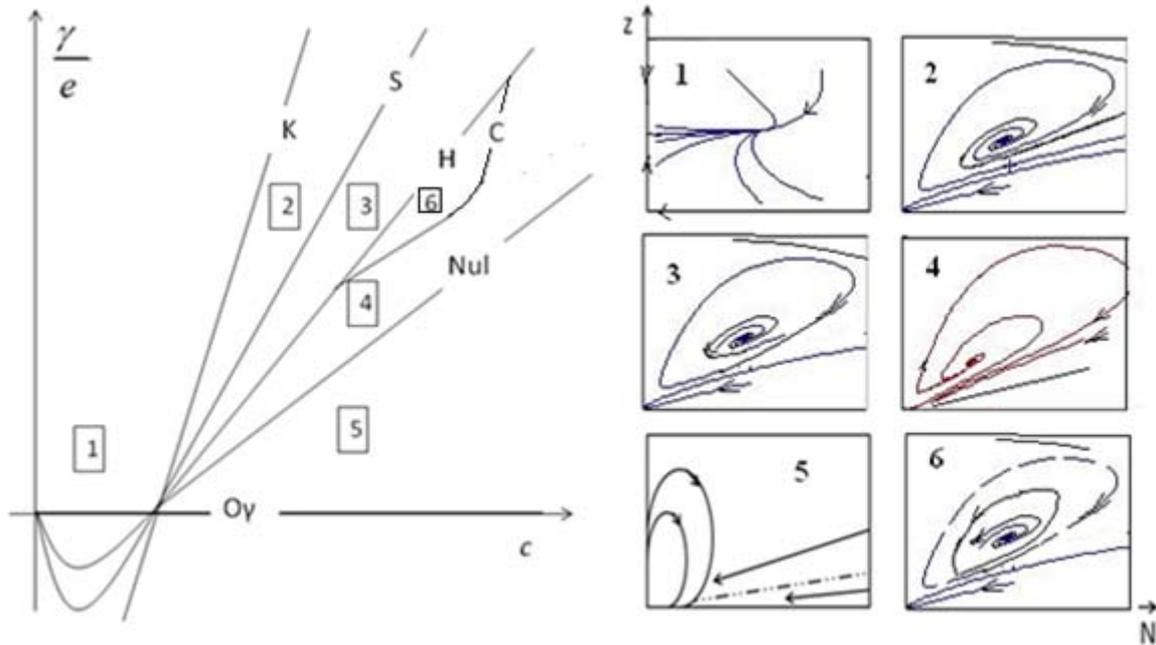
Отметим теперь, что неустойчивый предельный цикл, содержащий внутри себя точку  $A$  (см. рис. 3с, область 1), появился при значениях параметров, отвечающих границе  $S$ , из гетероклинического цикла, образованного сепаратрисами седла  $B$  и седло-узла  $O$  (см. рис. 3б). Не имея аналитического выражения для границы  $S$ , мы численно идентифицировали этот цикл для нескольких параметрических точек, то есть

приблизительно определили местоположение  $S$ , и численно же убедились в неустойчивости цикла в области его существования.

Наконец, мы показали существование в системе (3) еще одной гетероклинической бифуркации, определяющей появление устойчивого параболического сектора в положительной окрестности особой точки  $O$ . Этот сектор появляется при значениях параметров, принадлежащих границе  $K$ , для которых сепаратриса «бесконечно удаленной» особой точки на сфере Пуанкаре (в координатах  $y = \frac{1}{N}$ ,  $u = \frac{z}{N}$ ) входит в точку  $O$  на фазовой плоскости  $(N, z)$ , и точка  $O$  становится седло-узлом (рис. 3а и обл. 2 на рис. 2).

#### 2.4. Бифуркационная диаграмма и динамика модели

Опишем теперь бифуркационную диаграмму системы (3), приведенную в схематическом виде на рис. 4.



**Рис. 4.** Бифуркационная диаграмма системы (3). Нумерация параметрических областей на левой части рисунка соответствует фазовым областям в правой части. Бифуркационные границы описаны на рис. 2 и 3 и в тексте.

Для каждого фиксированного положительного  $e$  пространство параметров  $(\gamma, c, \delta)$  модели разбивается на 5 областей качественно (топологически) различных фазовых портретов, если параметр  $0 < \delta < 5 + \sqrt{24}$ , и на 6 областей, если  $\delta > 5 + \sqrt{24}$ . Границами областей служат поверхности, отвечающие бифуркациям коразмерности 1; они изображаются линиями на приведенном  $\delta$ -срезе. Бифуркации коразмерности 2 – точки пересечения или касания этих линий.

Для каждого фиксированного  $0 < \delta < 5 + \sqrt{24}$  и фиксированного неотрицательного  $\gamma/e$  система равновесно устойчива для любых начальных данных при  $c < 1$  в области 1 рис. 4. С увеличением  $c$  мы переходим в область бистабильности 2, рис. 4, в которой наряду с устойчивым нетривиальным равновесием имеется притягивающий сектор вблизи нуля. Таким образом, система «выживает», если начальные значения взяты достаточно близко от этого равновесия и «вымирает» при других начальных значениях, например, если  $N_0$  относительно велико,  $z_0$  относительно мало. При дальнейшем росте  $c$  и переходе в область 3, нетривиальное устойчивое равновесие сохраняется, но область его притяжения уменьшается; система «выживает» только если начальные значения ресурса и численности популяции находятся внутри неустойчивого предельного цикла.

Наконец, система «вымирает» в областях 4 и 5 при любых начальных значениях  $(N_0, z_0)$ . Заметим, что в области 5 модель не имеет устойчивого нетривиального равновесия; потребители начинают расти при малых плотностях и достигают некоторой максимальной плотности, но затем их плотность уменьшается и они вымирают (эллиптический сектор). Область 6 появляется в модели при относительно больших  $\delta > 5 + \sqrt{24}$ ; здесь нетривиальным устойчивым режимом является колебательный.

### 3. Моделирование параметрически неоднородных систем

#### 3.1. Вывод модели

Выше мы в деталях изучили эффекты сверх-потребления в системе, где популяция потребителей однородна в том смысле, что все индивидуумы имеют одно и то же значение параметра  $c$  ( $> 1$ ), определяющего скорость роста популяции, при этом величина  $1-c$  равна интенсивности восстановления общего ресурса (отрицательной в данном случае). Качественное поведение однородной системы зависит только от начальных условий и значений параметров модели.

Рассмотрим теперь модель системы, в которой популяция является неоднородной по параметру  $c$ , то есть состоит из некоторого числа однородных субпопуляций (клонов), отличающихся друг от друга по значению параметра  $c$ . Обозначим  $x_c(t)$  численность (биомассу) клона с определенным значением параметра  $c$ . Обозначим  $\mathbb{A}$  множество возможных значений параметра  $c$ . Полный размер популяции равен  $N(t) = \sum_{c \in \mathbb{A}} x_c$  если множество  $\mathbb{A}$  дискретно, и  $N(t) = \int_{\mathbb{A}} x_c dc$  если параметр  $c$  принимает значения из некоторого интервала.

Определим *распределение* параметра  $c$  в момент времени  $t$  по формуле  $P_t(c) = \frac{x_c(t)}{N(t)}$  и среднее значение параметра  $E^t[t] = \int_{\mathbb{A}} c P_t(c) dc$ . Используя параметризацию из предыдущего раздела и введенные выше обозначения, мы можем записать систему (1) в виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx_c}{dt} &= x_c \left( c - \frac{N}{z} \right), \\ \frac{dz}{dt} &= \gamma + e(1 - E^t[c]) \frac{N}{N+z} - \delta z. \end{aligned} \tag{4}$$

Эта система является много- или даже бесконечномерной, однако может быть сведена к двумерной неавтономной системе (общий метод изложен в [9]).

Определим вспомогательную переменную  $q(t)$  как решение задачи Коши

$$\frac{dq}{dt} = \frac{N(t)}{z}, \quad q(0)=0. \tag{5}$$

Тогда  $\frac{dx_c}{dt} = x_c \left( c - \frac{dq}{dt} \right)$ , следовательно,  $x_c(t) = x_c(0) e^{c t - q(t)}$ . Поэтому

$$N(t) = \int_{\mathbb{A}} x_c(t) dc = N_0 e^{-q(t)} \int_{\mathbb{A}} e^{c t} P_0(c) dc = N_0 e^{-q(t)} M_0(t), \tag{6}$$

где  $P_0 = x_c(0)/N(0)$  – начальное распределение параметра  $c$  в популяции и  $M_0(t) = \int_0^\infty e^{c t} P_0(c) dc$  – производящая функция моментов (*нфм*) начального распределения. Распределение параметра  $c$  в момент времени  $t$ , следовательно, равно

$P_t(c) = \frac{x_c(t)}{N(t)} = P_0(c) \frac{e^{ct}}{M_0(t)}$ ; это распределение не зависит от вспомогательной переменной и полностью определяется начальным распределением.

Теперь мы можем вычислить среднее значение параметра в любой момент времени:

$$E^t[c] = \int_A c P_t(c) dc = \int_A \frac{ce^{ct}}{M_0(t)} P_0(c) dc = \frac{M_0'(t)}{M_0(t)} = \frac{d(\ln M_0(t))}{dt}. \quad (7)$$

Окончательно, бесконечномерная модель неоднородной системы ресурс-потребитель (4) сводится к двумерной системе

$$\frac{dq}{dt} = \frac{N}{z}, \quad (8)$$

$$\frac{dz}{dt} = \gamma - \delta z + e \frac{N(1 - E^t[c])}{z},$$

где  $N(t)$  и  $E^t[c]$  определены формулами (6), (7). Система полностью определена, если известно начальное распределение параметра  $c$ .

Чтобы лучше понять, как связаны между собой модели однородной и неоднородной систем, проинтегрируем по  $c$  обе части первого уравнения (4); получим систему:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N \left( E^t[c] - \frac{N}{z} \right) \\ \frac{dz}{dt} &= \gamma - \delta z + \frac{eN}{N+z} (1 - E^t[c]). \end{aligned} \quad (9)$$

Теперь связь между моделями однородной и неоднородной систем становится ясной – надо лишь заменить фиксированные значения параметра  $c$  на его среднее значение в момент  $t$ ; проблема в том, что это среднее значение неизвестно. Легко проверить, что, в соответствии с Фундаментальной теоремой Фишера [10], скорость изменения  $E^t[c]$  равна дисперсии распределения параметра в момент  $t$ . Из этого следует, в частности, что  $E^t[c]$  может быть постоянным только в том случае, когда популяция однородна. Однако теорема Фишера не дает практического метода вычисления  $E^t[c]$ .

Выше показано, как обойти эту трудность – вместо незамкнутой системы (9) надо решать систему (6) – (8). Однако модель в форме (9) не является бесполезной – она показывает, что для понимания качественного поведения неоднородной системы необходимым первым шагом является построение фазово-параметрического портрета однородной системы. В нашем случае  $E^t[c]$  вычисляется по формуле (7) и полностью определяется начальным распределением параметра.

Из формулы (7) видно, что  $E^t[c]$  изменяется со временем в процессе эволюции системы, в результате чего параметрическая точка  $(\frac{\gamma}{e}, E^t[c])$  «путешествует» по параметрическому портрету однородной модели (2), изображенному на рис.4. Теперь мы можем понять качественное поведение траекторий неоднородной системы; поведение индивидуальной траектории в различные промежутки времени зависит от того, в какой области портрета системы (2) находится точка  $(\frac{\gamma}{e}, E^t[c])$  в соответствующие моменты времени.

### 3.2. Экспоненциальное начальное распределение

Достоверные данные о начальном распределении клонов в популяции могут быть известны лишь в исключительных случаях (таких, как искусственные или лабораторные системы). В большинстве реальных ситуаций из экспериментальных данных можно оценить средние значения и, в лучшем случае, дисперсию. Если среднее значение неотрицательной случайной величины является единственной информацией о неизвестном распределении, которая может быть получена из экспериментальных данных, то наиболее правдоподобной гипотезой для оценки неизвестного распределения является, согласно принципу максимума энтропии, экспоненциальное распределение с этим средним. Более того, если известно дополнительно, что случайная величина принимает значения в некотором интервале, то наилучшей оценкой неизвестного распределения является усеченное экспоненциальное распределение в этом интервале (см. [11]).

Поэтому предположим, что в модели (8) параметр  $c$  экспоненциально распределен в начальный момент времени со средним значением  $\mu$ ; предположим вначале, что  $c$  принимает значения в  $[0, \infty)$ , тогда, производящая функция моментов:  $M_0(t) = \frac{\mu}{\mu - t}$ . По

формуле (7), среднее значение параметра в момент  $t$  равно:  $E^t[c] = \frac{d(\ln M_0(t))}{dt} = \frac{1}{\mu - t}$ ,

так что система (9) принимает вид:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N\left(\frac{1}{\mu - t} - \frac{N}{z}\right) \\ \frac{dz}{dt} &= \gamma - \delta z + \frac{eN}{N + z}\left(1 - \frac{1}{\mu - t}\right). \end{aligned} \quad (10)$$

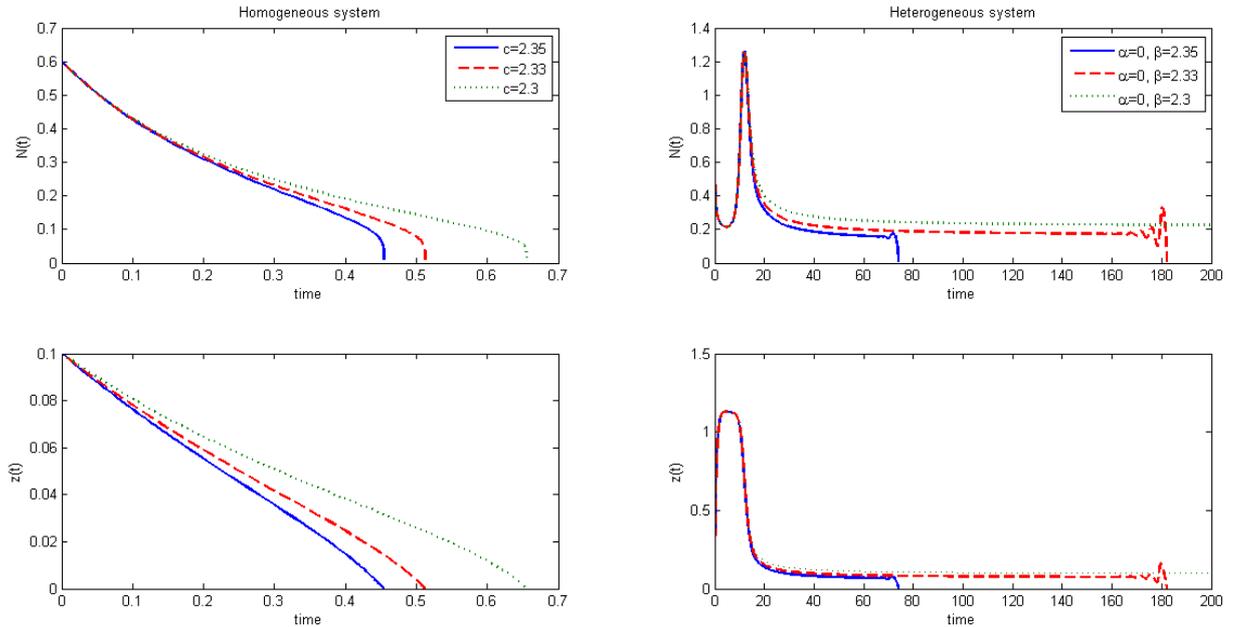
Очевидно,  $E^t[c] \rightarrow \infty$  при  $t \rightarrow \mu$ , так что система (10) определена лишь при  $t < \mu$ . Причина столь «некорректного» поведения модели, когда  $E^t[c] \rightarrow \infty$  в конечный момент времени, кроется в предположении, что параметр  $c$  может принимать сколь угодно большие значения с положительной вероятностью. Поэтому предположим, что параметр  $c$  может принимать значения только в ограниченном интервале,  $c \in [0, c_f]$ , и в начальный момент времени экспоненциально распределен в этом интервале. Производящая функция моментов усеченного экспоненциального распределения равна

$M_0(t) = \left(\frac{\mu}{e^{c_f \mu} - 1}\right) \left(\frac{e^{c_f t} - e^{c_f \mu}}{\mu - t}\right)$ . Тогда система (9) принимает вид:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N\left(\frac{c_f e^{c_f t}}{e^{c_f t} - e^{c_f \mu}} + \frac{1}{\mu - t} - \frac{N}{z}\right) \\ \frac{dz}{dt} &= \gamma - \delta z + \frac{eN}{N + z}\left(1 - \frac{c_f e^{c_f t}}{e^{c_f t} - e^{c_f \mu}} - \frac{1}{\mu - t}\right). \end{aligned} \quad (11)$$

Для модели с ограниченным множеством допустимых значений параметра вопрос об уровне *сопротивляемости* системы сверх-потреблению является особенно важным. Если граница  $c_f$  возможных значений параметра  $c$  не превосходит уровня сопротивляемости, то есть точка  $\left(\frac{\gamma}{e}, c_f\right)$  остается вне областей 4 и 5 на рис. 4, то, хотя среднее значение параметра  $c$  растет и его распределение сдвигается в сторону наибольших возможных значений, популяция не сможет исчерпать весь ресурс,

которого остается достаточно для выживания системы в целом. Но если граница  $c_f$  превосходит уровень сопротивляемости системы, то среднее значение параметра  $c$ , увеличиваясь в процессе эволюции системы, пересекает уровень сопротивляемости. Точка  $(\frac{\gamma}{e}, E'[c])$  попадает в области 4 или 5 фазово-параметрического портрета (рис. 4), в результате чего траектория системы ведет к исчерпанию ресурса и гибели всей системы в целом (см. рис. 5).



**Рис. 5.** Траектории численности популяции  $N(t)$  и ресурса  $z(t)$  для параметрически однородной (слева) и параметрически неоднородной (справа) популяций, иллюстрирующие переходные режимы, через которые может проходить неоднородная система, в зависимости от начального распределения клонов в популяции.

Отметим, что эффект «колебательного сосуществования» потребителя с ресурсом наблюдается, когда велика скорость деградации ресурса  $\delta$ . Параметр  $\delta$  отвечает за появление области 6 на рис. 4 сосуществования двух предельных циклов, один из которых устойчив (эта область существует при  $\delta > 5 + \sqrt{24}$  (согласно предложению 3). «Продолжительность жизни» потребителя в распределенной модели, чьи начальное распределение принадлежит области 6, дольше (см. рис. 5).

Интересно сравнить уровни сопротивляемости сверх-потреблению для однородной и неоднородной систем. Можно ожидать, что сопротивляемость сверх-потреблению у неоднородной системы будет выше, чем у однородной. Даже если в неоднородной системе находится больше сверх-потребителей, в ней есть также и «альтруисты», которые участвуют в возобновлении ресурса, тем самым препятствуя его истощению сверх-потребителями (это отличает неоднородную систему от однородной, где все потребители имеют одно и то же значение параметра  $c$ ). Поэтому неоднородная система имеет большие шансы на выживание или по крайней мере может существовать дольше, чем однородная, поскольку сверх-потребление компенсируется, хотя бы временно, деятельностью «альтруистов». Этот вывод подтверждается компьютерными экспериментами, см. рис. 5.

#### 4. Предотвращение трагедии общего ресурса через наказание сверх-потребителей

Можно ли предотвратить трагедию общего ресурса? Д. Хардин [1] и другие авторы подчеркивали, что проблема не имеет «технического» решения на уровне индивидуумов; по-видимому, необходимо регулирование индивидуальных действий

потребителей со стороны популяции в целом. Одна из простых возможностей регулирования состоит в том, чтобы ввести «плату» потребителей за пользование ресурсом, наказывая за сверх-потребление и поощряя за вклад в восстановление ресурса. В модели это может быть сделано добавлением в первое уравнение системы (4) «регулятора»  $f(c)$ , который уменьшает скорость роста сверх-потребителей, то есть  $f(c) < 0$ , при  $c > 1$ , и увеличивает скорость роста альтруистов, то есть  $f(c) > 0$ , при  $0 < c < 1$ .

$$\begin{aligned} \frac{dx_c}{dt} &= x_c \left( c - \frac{N(t)}{\phi z(t)} \right) - x_c f(c), \\ \frac{dz}{dt} &= \gamma + \frac{eN(t)(1 - E^t[c])}{N(t) + z(t)} - \delta z. \end{aligned} \quad (12)$$

Бесконечномерная модель (12) может быть сведена к двумерной системе уже описанным выше способом. Определим вспомогательную переменную  $q(t)$  как решение задачи Коши:

$$\frac{dq}{dt} = \frac{N(t)}{z}, \quad q(0) = 0$$

так что система (12) запишется в виде:

$$\begin{aligned} \frac{x_c(t)'}{x_c(t)} &= c + f(c) - q(t)' \\ z(t)' &= \gamma - \delta z(t) + e \frac{N(t)(1 - E^t[c])}{N(t) + z(t)} \end{aligned} \quad (13)$$

Тогда:

$$x_c(t) = x_c(0) e^{-q(t) + t(c + f(c))},$$

так что общий размер популяции равен:

$$N(t) = N(0) e^{-q(t)} \int_c e^{t(c + f(c))} P_0(c) dc, \quad (14)$$

текущее распределение параметра будет:

$$P_t(c) = \frac{e^{t(c + f(c))}}{\int_A e^{t(rc + f(c))} P_0(c) dc} \quad (15)$$

и среднее значение параметра в момент  $t$ :

$$E^t[c] = \frac{\int_c c e^{t(rc + f(c))} P_0(c) dc}{\int_c e^{t(rc + f(c))} P_0(c) dc}. \quad (16)$$

Окончательно получаем систему:

$$\begin{aligned} z(t)' &= \gamma - \delta z(t) + e \frac{N(t)(1 - E^t[c])}{N(t) + z(t)} \\ q'(t) &= \frac{N(t)}{z(t)}, \end{aligned} \quad (17)$$

которая формально совпадает с (9); разница в том, что теперь  $N(t)$  и  $E^t[c]$  вычисляются по формулам (15) и (16).

Качественное поведение параметрически однородного варианта системы (13), очевидно, совпадает с поведением системы (2) и описывается тем же фазово-параметрическим портретом (рис. 4) с очевидным сдвигом значений параметра, соответствующим значению функции  $f(c)$ . В неоднородной модели (4) без наказания  $E'[c]$  увеличивается со временем вплоть до максимально возможного значения, что может привести к коллапсу всей системы.

Предотвратить трагедию общего ресурса – означает «сдвинуть» динамику системы в области устойчивого сосуществования с ресурсом. Построенная модель (15) – (17) позволяет исследовать возможности ограничить рост  $E'[c]$  при помощи подходящего регулятора. Качественные особенности, которыми должен обладать регулятор, отражает двухпараметрическое семейство функций  $f(c) = \rho(1 - c^\eta)$ , где параметр  $\rho$  отвечает в первую очередь за поощрение «альтруистов», а параметр  $\eta$  определяет степень наказания сверх-потребителей. Произойдет или нет коллапс системы при одних и тех же параметрах поощрения и наказания, может зависеть от начального распределения клонов в популяции, как видно из рис. 6.

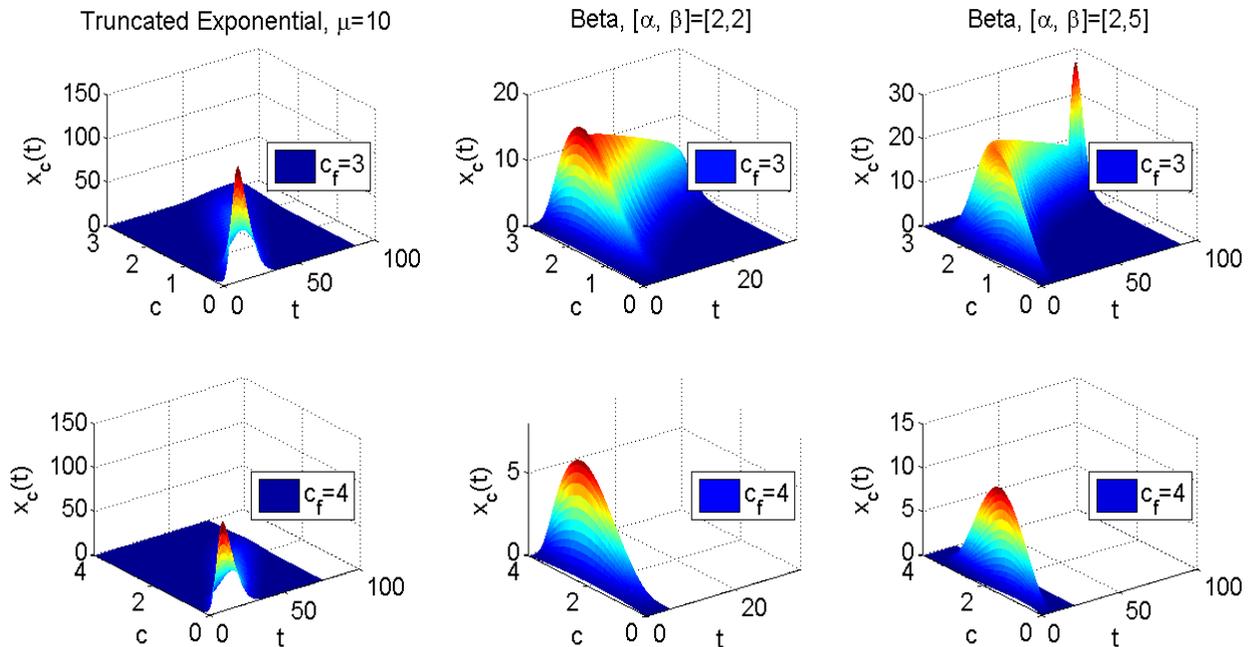


Рис. 6. Эффективность функции наказания вида  $f(c) = \rho(1 - c^\eta)$ , при фиксированных параметрах  $\rho = 0.6$ ,  $\eta = 1.2$  и разных начальных распределениях.

В частности (что ожидаемо), чем больше сверх-потребителей изначально присутствует в популяции, тем более суровым должно быть наказание для предотвращения коллапса системы. В нашей модели этот эффект наблюдается при вычислении решений для популяций с начальным усечённым экспоненциальным распределением и с начальным Бета распределением с параметрами [2,2] и [2,5].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование качественного поведения параметрически неоднородной модели типа ресурс-потребитель, где каждый индивидум может не только потреблять ресурс, но и участвовать в его восстановлении, показало следующее. При увеличении среднего значения параметра потребления, обусловленного естественной динамикой модели, система может проходить через ряд переходных режимов, от устойчивого равновесия до неустойчивых колебаний и затем до истощения ресурса, ведущего к гибели

популяции и коллапсу системы в целом. Это явление известно в литературе как «трагедия общего ресурса», наблюдаемое как в экологических, так и в экономических и социальных системах. Возможный вариант предотвращения коллапса системы в результате истощения общего ресурса состоит в регулировании поведения потребителей в виде наказания за сверх-потребление и поощрения альтруизма. Проведенный анализ показал, что такое регулирование может предотвратить «трагедию общего ресурса», если наказание нелинейно растет вместе с уровнем сверх-потребления. Эффективность системы наказания-поощрения также сильно зависит от начального распределения клонов в популяции, и поэтому параметры поощрения и наказания должны подбираться отдельно для каждой популяции.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hardin G. The tragedy of the Commons. *Science*. 1968. V.162. P. 1243–1248.
2. Ostrom E. *Governing the commons. The evolution of institution for collective action*. Cambridge University Press, 1990.
3. Odling–Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton University Press, 2003.
4. Krakauer D.C., Karen M.P., Douglas H.E. Diversity, dilemmas, and monopolies of niche construction. *The Amer. Nat.* 2009. V. 173. № 1. P. 26–40.
5. Kareva I., Berezovskaya F., Castillo–Chavez C. Niche Construction and Sustainability in Resource–Dependent Competition Models. *J. of Math. Biosci.* In press.
6. Berezovskaya F., Novozhilov A., Karev G. Population models with singular equilibrium. *J. of Math. Biosci.* 2007. V. 208. № 1. P. 270–299.
7. Баутин Н.Н., Леонтович, Е.А. *Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости*. Москва: Наука, 1976.
8. Kuznetsov Yu. *Elements of applied bifurcation theory*. New York: Springer, 1998.
9. Karev G.P. On mathematical theory of selection: continuous time population dynamics. *J. of Math. Biol.* 2010. V. 60. № 1. P. 107–129.
10. Fisher R.A. *The Genetical Theory of Natural Selection: A Complete Variorum Edition*. Oxford: Oxford University Press, 1999.
11. Kapur J.N. *Maximum entropy models in science and engineering*. John Wiley&Sons, 1989.

Материал поступил в редакцию 05.12.2011, опубликован 10.01.2012.