УДК 517.9

©2014 р. Р.В. Рузич

Хмельницький національний університет

# ПРОЦЕСИ САМООРГАНІЗАЦІЇ В БІОГЕОЦЕНОЗІ

Розглядається процес екологічної сукцесії. Для його опису використовується модель розімкненого гіперциклу Ейгена. Показано деякі особливості дослідження багатовимірної моделі. На прикладі двох- та трьохвимірної моделей показано процеси самоорганізації в екологічній системі.

We consider the process of ecological succession. The model of open Eigen's hypercycle has been used to describe the process. It was shown some features of the study of a multidimensional model. Also two- and three-dimensional models were researched to present the process of self-organization in ecological systems.

**Вступ.** Більшість процесів, що відбувається у навколишньому світі, зокрема й екологічні, є досить складними і характеризуються коливними процесами, процесами самоорганізації, стрибкоподібною зміною стану функціонування системи, ефектами гістерезису тощо. Більшість подібних ефектів пов'язана з наявністю петель зворотного зв'язку між елементами системи. Досвід застосування лінійних моделей показав, що вони не здатні адекватно описувати поведінку реальних систем, а лише відображають найзагальніші тенденції. Тому є актуальною розробка та дослідженні спеціальних нелінійних моделей, що враховують особливості окремих процесів та систем, які вони описують.

Серед властивостей нелінійних систем однією з найбільш цікавих є здатність до самоорганізації, як здатність матерії до розвитку своєї структури, процесів, ускладнення організації у відповідь на вплив зовнішніх сил. Заснована в роботах Пригожина И. [7], Ейгена М.[11], Хакена Г. [8] теорія самоорганізації знаходить відображення і у новітніх працях[1,4,12]. Відмітимо, що процеси самоорганізації спостерігаються не лише в неживій природі, а й при розгляді екологічних систем[2,5].

В роботі розглянемо процеси самоорганізації, що відбуваються в біогеоценозах в ході сукцесій. Для опису таких процесів використаємо модель розімкненого гіперциклу Ейгена [10]:

$$\frac{dx_i}{dt} = \left( F_i\left(x\right) - \frac{1}{S_0}\sum_{j=0}^{n} x_j F_j\left(x\right) \right) x_i, i = \overline{1,n}, \tag{13}$$

де $F_i(x) = a_{i-1}x_{i-1} - x_i, i = \overline{1,n}; x_0 = 1, a_0 = N$; $x_i$ — чисельність (біомаса) асоціацій (тут і надалі розумітимемо залежність змінних від часу), $i = \overline{1,n}$; $N$ — коефіцієнт, що задає значення чисельності рівноваги для першої асоціації, при відсутності другої ($N > 0$); $a_i$ — коефіцієнт, що відображає залежність $(i+1)$-ої асоціації від $i$-ої ($a_i > 0$), $i = \overline{1,n-1}$; $S_0$ — ємність середовища ($S_0 > 0$).

В ході дослідження ми будемо спиратися на деякі означення і теореми.

**Означення 1.** *Особлива точка $n$-вимірної моделі називається точкою "нащадком", якщо перші її координати відповідають координатам особливої точки моделі меншої вимірності, а інші координати — нулі.*

**Теорема 1.** *[6] Якщо координата $x_p$ особливої точки дорівнює нулю, то одне з власних значень матриці Якобі у цій точці обчислюється як*

$$a_{p-1}x_{p-1} - \frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right) \tag{14}$$

*при умові, що попередня перед $x_p$ координата не нульова або $x_p$ — перша координата,* *та як*

$$-\frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right) \qquad (15)$$

*у іншому випадку.*

**Наслідок 1.1.** *Якщо останні $k$ координат особливої точки дорівнюють нулю, то принаймні одне власне значення матриці Якобі обчислюється за формулою (2), а ще $k-1$ — за формулою (3).*

**Теорема 2.** *[6] Нехай особлива точка $A$ $n$-вимірної моделі розімкненого гіперциклу Ейгена є точкою "нащадком"$(n-k)$-вимірної моделі. Вказану $(n-k)$-вимірну модель назвемо базовою. Тоді $(n-k)$ власних значень матриці Якобі в точці $A$ визначається з базової системи, $k-1$ — за формулою (3), а одне дорівнює $a_{n-k}x_{n-k} - \frac{1}{S_0}\sum_{j=1}^{n-k}\left(a_{j-1}x_{j-1}x_j - x_j^2\right)$.*

**Наслідковість.** Під наслідковістю розумітимемо збереження поведінки систем різної складності (вимірності в матиматичному смислі) хоча б на початкових певних етапах її розвитку.

**Теорема 3.** *Якщо до всіх особливих точок $n$-вимірної моделі розімкненого гіперциклу Ейгена додати $(n+1)$-шу нульову координату, то в утворених точках буде дорівнювати нулю векторне поле й $(n+1)$-вимірної системи.*

**Доведення.** Прирівняємо в системі (1) до нуля зміну $x_n$ , тоді з отриманої системи визначаються особливі точки $n-1$-вимірної системи. Далі прирівняємо $x_{n-1}$ до нуля, тоді інші $n-2$ координати обчислюються як для $(n-2)$-вимірної системи і т.д. При розгляді цього процесу в оберненому порядку можна говорити про те, що, додавши до стаціонарної точка $n$-вимірної моделі розімкненого гіперциклу Ейгена $(n+1)$-у координату нуль, отримана точка буде особливою для $(n+1)$-вимірної моделі. Що й потрібно було довести.

Таким чином, серед множини особливих точок моделі (1) існує підмножина точок з декількома останніми нульовими координатами. Розглянемо особливу точку з $k(k \geq 2)$ нульовими координатами $n$-вимірної моделі. Згідно з теоремою 2 перші $n-k$ власні значення матриці Якобі у цій точці відповідають власним значенням у точці $(n-k)$-вимірного простору, утвореній відкиданням останніх $k$ координат точки, що розглядається. Інші $k$ власні значення обчислюються за формулами (2), (3):

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

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

Різниця власних значень $\lambda_1 - \lambda_i = a_{n-k}x_{n-k}$, $i = \overline{2,k}$ , додатня, оскільки розглядається лише невід'ємна область фазового простору. Звідси, можемо стверджувати, що виконується нерівність $\lambda_1 \geq \lambda_i$ . Таким чином, якщо власне значення $\lambda_1$ від'ємне, то й інші власні значення $\lambda_i$ також від'ємні. Отже, якщо особлива точка з останньою координатою нуль $(n-k+1)$-вимірної моделі стійка, то і стійка точка "нащадок" $n$-вимірної моделі. Отриманий результат запишемо у формі теореми.

**Теорема 4.** *Якщо особлива точка з останьою нульовою координатою $n$-вимірної моделі розімкненого гіперциклу Ейгена стійка, то стійка і точка "нащадок" моделі вищої вимірності, причому проміжок параметрів, при яких точка стійка, не змінюється. У іншому випадку точка "нащадок" нестійка.*

На основі даної теореми можемо сформулювати наступне твердження.

**Наслідок 4.1.** *При збільшенні вимірності $n$ -вимірної моделі розімкненого гіперциклу Ейгена на одиницю перші $n-1$ умови зміни стійких станів нової системи відповідають умовам початкової моделі.*

Відмітимо, що при переході до моделей більшої вимірності біфуркації, які існують при розгляді лише невід'ємної області фазового простору і пов'язані з набуттям стійкості особливими точками, зберігаються.

**Самоорганізаційні процеси в екосистемі.** Розглянемо двовимірну модель розімкненого гіперциклу Ейгена. На фазовому портреті існує шість стаціонарних точок: $(0,0)$; $(0,S_0)$; $(N,0)$; $(S_0,0)$; $(N,a_1N)$; $\left(\frac{S_0+N}{a_1+2},\frac{S_0(a_1+1)-N}{a_1+2}\right)$. Дані точки було досліджено за допомогою прямого метода Ляпунова. Проміжні обчислення досить прості, тому наводити їх не будемо. Результати подано у формі таблиці 1.

Також визначено, що складними точками типу сідло-вузол є $(0,0)$ при будь-яких додатних значеннях параметрів, $(N,0)$ — при $S_0/N=1$, $(N,a_1N)$ — при $S_0/N=a_1+1$, $(S_0,0)$ — при $S_0/N=(a_1+1)^{-1}$

З дослідження бачимо, що при малому розмірі екологічної ніші в системі може існувати лише одна асоціація. Якщо $((a_1+1)^{-1})N<S_0<(a_1+1)N$, то в системі достатньо ресурсів для існування двох асоціацій. При $S_0>(a_1+1)N$ біогеоценоз також складається з двох асоціацій, проте в системі існує надлишок ресурсів. Природньо розглянути поведінку системи при надлишку ресурсів та визначити механізм залучення нової асоціації.

Користовуючи теореми 1 і 2, а також дослідження двовимірного випадку легко показати, що т. $P_1$ та т. $P_2$ — складні особливі точки; т. $P_3$ — сідло з двома нестійкими многовидами, якщо $\frac{S_0}{N}\in(0,a_1+1)$, та з одним нестійким многовидом, якщо $\frac{S_0}{N}\in(a_1+1,+\infty)$; т. $P_5$ — стійкий вузол, якщо $\frac{S_0}{N}\in(0,(a_1+1)^{-1})$, сідло з одним нестійким многовидом, якщо $\frac{S_0}{N}\in((a_1+1)^{-1},1)$, та нестійкий вузол, якщо $\frac{S_0}{N}\in(1,+\infty)$; т. $P_6$ — нестійкий вузол; т. $P_8$ — стійкий вузол, якщо $\frac{S_0}{N}\in((a_1+1)^{-1},(1+a_1+a_2)(1+a_2+a_1a_2)^{-1})$, сідло з одним нестійким многовидом, якщо $\frac{S_0}{N}\in(0,(a_1+1)^{-1})\bigcup((1+a_1+a_2)(1+a_2+a_1a_2)^{-1},1+a_1)$, та з двома нестійкими многовидами, якщо $\frac{S_0}{N}\in(a_1+1,+\infty)$.

Спираючись на стандартну процедуру методу Ляпунова, можна показати, що т. $P_7$ — нестійкий вузол; т. $P_{10}$ — сідло з двома нестійкими многовидами; т. $P_9$ — сідло з двома нестійкими многовидами при $\begin{cases}\frac{S_0}{N}\in((1-a_1)(1+a_1)^{-1},1)\cup(1,+\infty),\\ a_1\in(0,1),\end{cases}\cup\begin{cases}\frac{S_0}{N}\in(0,1)\cup(1,+\infty),\\ a_1\in[1,+\infty),\end{cases}$ та з одним нестійким многовидом при $\begin{cases}\frac{S_0}{N}\in(0,(1-a_1)(1+a_1)^{-1}),\\ a_1\in(0,1);\end{cases}$ т. $P_{11}$ — стійка особлива точка при

Табл. 1: Прості особливі точки

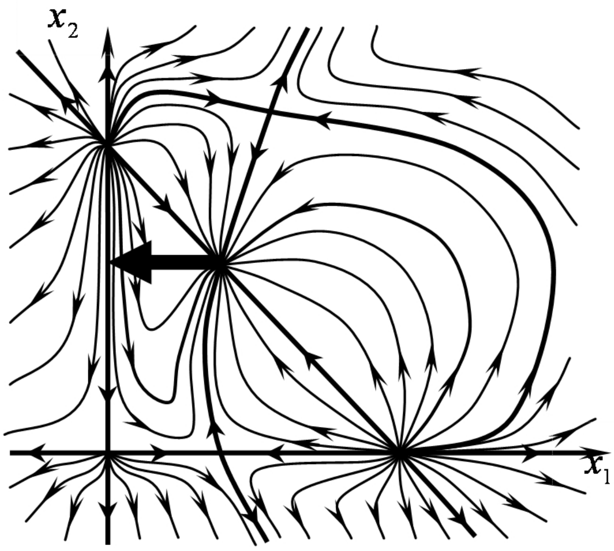
| $\frac{S_0}{N}\in$ | $(0,(a_1+1)^{-1})$ | $((a_1+1)^{-1},1)$ | $(1,a_1+1)$ | $(a_1+1,+\infty)$ |
|---|---|---|---|---|
| $(0,S_0)$ | Нестійкий вузол | Нестійкий вузол | Нестійкий вузол | Нестійкий вузол |
| $(N,0)$ | Нестійкий вузол | Нестійкий вузол | Сідло | Сідло |
| $(S_0,0)$ | Стійкий вузол | Сідло | Нестійкий вузол | Нестійкий вузол |
| $\left(\frac{S_0+N}{a_1+2},\frac{S_0(a_1+1)-N}{a_1+2}\right)$ | Сідло | Стійкий вузол | Стійкий вузол | Сідло |
| $(N,a_1N)$ | Сідло | Сідло | Сідло | Стійкий вузол |

Розглянемо трьохвимірну модель розімкненого гіперциклу Ейгена. В фазовому просторі існує одинадцять особливих точок: $P_1:(0,0,0)$; $P_2:(N,0,0)$; $P_3:(N,a_1N,0)$; $P_4:(N,a_1N,a_1a_2N)$; $P_5:(S_0,0,0)$; $P_6:(0,S_0,0)$; $P_7:(0,0,S_0)$; $P_8:\left(\frac{S_0+N}{a_1+2},\frac{S_0(a_1+1)-N}{a_1+2},0\right)$; $P_9:\left(\frac{S_0+N}{2},0,\frac{S_0-N}{2}\right)$; $P_{10}:\left(0,\frac{S_0}{a_2+2},\frac{S_0(a_2+1)}{a_2+2}\right)$; $P_{11}:\left(\frac{S_0+N(a_2+2)}{a_1a_2+a_1+a_2+3};\frac{(a_1+1)S_0+N(a_1-1)}{a_1a_2+a_1+a_2+3},\frac{(a_1a_2+a_2+1)S_0-N(a_1+a_2+1)}{a_1a_2+a_1+a_2+3}\right)$. Використовуючи

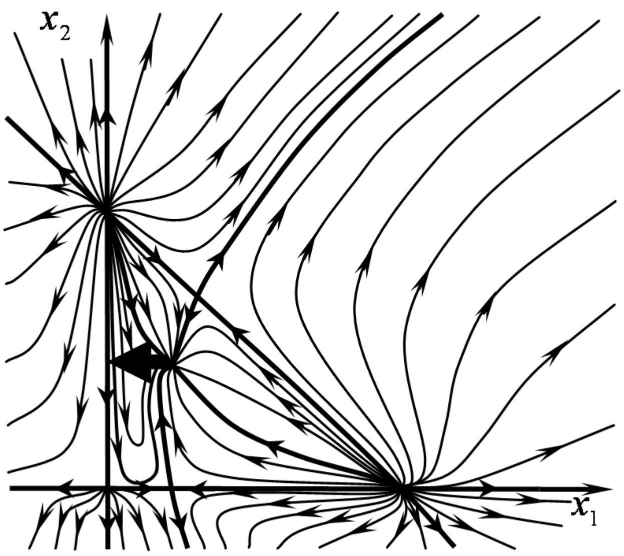
$\frac{S_0}{N}\in((a_1+a_2+1)(1+a_2+a_1a_2)^{-1},1+a_1+a_1a_2)$, нестійка з двома нестійкими многовидами при $\begin{cases}\frac{S_0}{N}\in(0,(1-a_1)(a_1+1)^{-1}),\\ a_1\in(0,1),\end{cases}$ та одним нестійким многовидом при $\begin{cases}\frac{S_0}{N}\in\left(\frac{1-a_1}{a_1+1},\frac{a_1+a_2+1}{a_2+a_1a_2+1}\right),\\ a_1\in(0,1),\end{cases}\cup\begin{cases}\frac{S_0}{N}\in\left(0,\frac{a_1+a_2+1}{a_2+a_1a_2+1}\right),\\ a_1\in[1,+\infty),\end{cases}\cup\ \frac{S_0}{N}\in$

$(a_1 + a_1a_2 + 1, +\infty)$.

Для дослідження характеристичного рівняння матриці Якобі в т. $P_{11}$ використано правило Декарта[3]. Визначено, що т. $P_{11}$ — стійка особлива точка при $\frac{S_0}{N} \in (1 + a_1 + a_1a_2, +\infty)$ та нестійка з одним нестійким многовидом при $\frac{S_0}{N} \in (0, 1 + a_1 + a_1a_2)$.




а)




б)

Рис. 1: Занепад системи у випадку: а) обмежених ресурсів та б) надлишку ресурсів

Інтерпретуючи результати дослідження особливих точок трьохвимірної моделі розімкненого гіперциклу Ейгена, можна стверджувати, що еволюція трьохвимірної системи відбувається подібно до еволюції двохвимірної системи: при однакових значеннях розміру екологічної ніші $S_0$ системі існує лише одна асоціація, а потім включається друга. Як відзначалось вище, якщо розмір екологічної ніші становить $S_0 > (a_1 + 1)N$, то в двовимірній системі існує надлишок ресурсів. Якщо системі притаманє існування деякої третьої асоціації, то остання може бути включена в систему. Проте з виконаного дослідження трьохвимірної моделі, можна побачити, що третя асоціація з'являється в системі дещо раніше, ніж виникає надлишок ресурсів, а саме — при $S_0 > \frac{1+a_1+a_2}{1+a_2+a_1a_2}N$. Надлишок ресурсів в системі з трьома асоціаціями з'являється, якщо $S_0 > (1+a_1+a_1a_2)N$, і ситема (біогеоценоз) готова до залучення нової асоціації.

Тут ми спостегіраємо процес, названий Г. Хакеном [9] самоорганізацією через зміну керуючого параметра. В ролі такого керуючого параметру, очевидно, виступає розмір екологічної ніші $S_0$. При його повільній зміні в певних критичних точках, які вказані вище, система переходить в нові стани, що відрізняються структурою системи. Таким чином, під впливом потоку енергії та речовини, що проходить через систему, остання самоорганізується у напрямку ускладнення своєї структури.

З результатів дослідження особливих точок можна помітити: якщо справа від нульової координати особливої точки моделі розімкненого гіперциклу Ейгена існує ненульова координата, то така точка нестійка при будь-яких додатних значеннях параметрів. Згідно з цим твердженням, якщо в екологічній системі існує деяка асоціація, то існують і асоціації попередники. Вилучення якоїсь з асоціацій викликає дестабілізацію системи. Знищення ж першої асоціації призводить до повної деградації системи як у випадку обмежених ресурсів (рисунок 1, а), так і у випадку надлишку ресурсів (рисунок 1, б). Слід зазначити, що початок координат є нестійкою особливою точкою, тому поява представників першої асоціації запускає механізм відновлення системи (причому для обох випадків цей механізм однаковий).

В даному випадку спостерігається самоорганізація системи через зміну кількості компонентів, причому процес має деградаційний характер: вилучення компонента системи призводить до спрощення останньої. Таким чином, структуру системи визначає потік інформації, яку можна інтерпретувати як генофонд, що визначається асоціаціями. При цьому знищення асоціації означає не лише вилучення генетичного матеріалу, а й руйнацію інформаційних каналів між асоціаціями (механізмів обміну речовиною та енергією).

**Висновок.** В даній роботі розглянута модель розімкненого гіперциклу Ейгена. Для багатовимірного випадку показано особливості дослідження стійкості особливих точок. Визначено, що динаміка зміни стійких станів на початкових етапах зберігається зі зростанням вимірності моделі. Це означає, що система більшої складності проходить той же шлях розвитку, що й система меншої складності.

На прикладі дво- та трьохвимірної систем розглянуто механізм самоорганізації елементів біогеоценозу. Визначено, що в системі можливі два типи самоорганізації: самоорганізація через зміну керуючого параметра та самоорганізація системи через зміну кількості компонентів. Перший тип має еволюційний характер, другий - деградаційний, спрямований на стабілізацію потоку інформації. Таким чином, показано, що потік енергії та речовини є важливим, але не визначальним в процесі еволюції системи. При відсутності необхідного інформаційного потоку з відповіднимим взаємозв'язками між елемантами неможливе ускладнення структури (й відповідно еволюція) системи.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ


1. *Артюхов В. В.* Общая теория систем: Самоорганизация, устойчивость, разнообразие, кризисы – М. : ЛИБРОКОМ, 2009. – 224 с.

2. *Афанасьев И. В.* Клеточно-автоматная модель динамики численности организмов озера Байкал // Дискретные модели реальных процессов – 2012. – **1**. – С. 121-132.

3. *Березич И. С., Житков Н. П.* Методы вычислений. Т. 1. – М.: Гл. изд. физ.-мат. лит-ры, 1959. – 620 с.

4. *Жихаревич В., Остапов С.* Моделирование процессов самоорганизации и эволюции систем методом непрерывных асинхронных клеточных автоматов // Компьютеринг. – 2009. – **8**, Вып. 3. – С. 61-71.

5. *Колобов А. Н., Фрисман Е.Я.* Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределенных растительных сообществах // Матем. биология и биоинформ. – 2008. – **3**. – С. 85-102.

6. *Рузич Р.В.* Особливості розвитку екосистем в ході філоценогенезу // Актуал. проб. підготовки спеціалістів ІКТ : міжнар. наук.-практ. конф., 16-18 травня 2013 р. : мат. конф.. – Суми, 2013. – С. 140-146.

7. *Николис Г., Пригожин И.* Самоорганизация в неравновесных системах: От диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации. – М. : Мир, 1979. – 512 с.

8. *Хакен Г.* Синергетика. – М. : Мир, 1980. – 404 с.

9. *Хакен Г.* Синергетика: Иерархии неустойчивостей в самоорганизующихся системах и устройствах. – М. : Мир, 1985. – 424 с.

10. *Чернышенко С. В.* Нелинейные методы динамики лесных биогеоценозов. – Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2005. – 500 с.

11. *Эйген М., Шустер П.* Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул. – М. : Мир, 1982. – 270 с.

12. *Bohner B., Schuszter G., Berkesi O., Horvath D., Toth A.* Self-organization of calcium oxalate by flow-driven precipitation // Chem. Commun. – 2014. – **50**. – P. 4289-4291.