

УДК 51 : 155.001.57+577.4.08

ЭКОЛОГИЯ

А. П. ШАПИРО

## ОБ ОДНОЙ МОДЕЛИ КОНКУРИРУЮЩИХ ВИДОВ

(Представлено академиком А. А. Вороновым 2 XI 1973)

Постановка задачи управления экологической системой предполагает формализацию основных процессов, происходящих в системе. В настоящей работе рассматривается модель конкуренции нескольких видов.

Состояние экологической системы в некоторый момент можно приблизенно описать  $n$ -мерным вектором  $X$ , компонентами которого  $X^{(k)}$  ( $X^{(k)} \geq 0$ ) являются численности видов, входящих в систему, численности возрастных групп или другие характерные величины. Мы изучим значения  $X_i$  вектора  $X$  через равные промежутки времени, характерные для данной экосистемы (например, через год или через поколение). Переход от состояния  $X_i$  в состояние  $X_{i+1}$  описывается оператором эволюции  $F$ , зависящим от многомерного параметра  $\beta$ :

$$X_{i+1} = F(\beta) X_i. \quad (1)$$

Компонентами  $\beta$  являются параметры системы, которые в первом приближении можно считать постоянными. Последовательность  $\{X_i\}_{i=0}^{\infty}$ , удовлетворяющая рекуррентному соотношению (1), называется траекторией системы,  $X_0$  — начальным состоянием.

Траекторию  $\{X_i\}$  будем называть невырожденной, при начальном состоянии  $X_0$  и параметре  $\beta$ , если все компоненты векторов  $X_i$  равномерно ограничены снизу положительным числом, т. е.  $\inf_i \{X_i^{(k)}\} > 0$ ,  $k = 1, 2, \dots, n$ , и вырожденной в противном случае.

Траекторию  $\{X_i\}$  будем называть параметрически невырожденной при  $\beta = \beta_0$ , если она не вырождается при изменении  $\beta$  в некоторой  $m$ -мерной окрестности  $\beta_0$  и  $X$  в  $n$ -мерной окрестности  $X_0$ . Аналогично определяется параметрическая вырожденность.

1. Пусть  $n$  видов, численности которых  $X^{(k)}$ , конкурируют за  $m$  ресурсов. Считаем, что  $s$ -й ресурс восстанавливается до постоянного уровня  $Q_s$  после каждого шага системы ( $s = 1, 2, \dots, m$ ). Обозначим  $r_{ks}$  потребность особей  $k$ -го вида в  $s$ -м ресурсе. Напряженность конкурентных отношений, соответствующую  $s$ -му ресурсу, на  $i$ -м шаге назовем, следяя (1),

$$\varkappa_{si} = \frac{1}{Q_s} \sum_{k=1}^n r_{ks} X_i^{(k)}. \quad (2)$$

Пусть выживаемость  $k$ -го вида  $X_{i+1}^{(k)} / X_i^{(k)}$  экспоненциально зависит от  $\varkappa$ , т. е.

$$X_{i+1}^{(k)} = A_k X_i^{(k)} \exp \left( - \sum_{s=1}^m \beta_{ks} \varkappa_{si} \right), \quad (3)$$

где  $A_k$  — постоянные коэффициенты, включающие плодовитость, соотношение полов в стаде и т. п.,  $\beta_{ks} \geq 0$  характеризуют чувствительность особей  $k$ -го вида к недостатку  $s$ -го ресурса.

Выбор экспоненциальной связи между выживаемостью и напряженностью вызван поведением системы в крайних случаях при больших и малых  $\kappa$ . Априори можно было бы под знаком экспоненты поставить любую строго убывающую функцию  $\kappa_{si}$  (линейная форма взята как первое приближение). Формулы (2), (3) определяют оператор эволюции рассматриваемой экосистемы. Построенная модель является далеким обобщением модели Риккера (2).

2. Обозначим  $B$  —  $(m \times n)$ -матрицу  $\{\beta_{hs}\}$ ,  $R$  —  $(m \times n)$ -матрицу  $\{\frac{1}{Q_{hs}} r_{hs}\}$ .

Подставляя (2) в (3), получим

$$X_{i+1}^{(h)} = A_h X_i^{(h)} \exp \left( - \sum_{p=1}^n \gamma_{hp} X_i^{(p)} \right), \quad k=1, 2, \dots, n. \quad (4)$$

При этом матрица  $C = \{\gamma_{hp}\} = BR^T$  ( $R^T$  — транспонированная  $R$ ).

**Теорема 1.** Если в описанной модели число ресурсов меньше числа видов, то все траектории системы параметрически вырождены почти для всех значений  $(n^2+n)$ -мерного параметра  $(\{\gamma_{hp}\}, A_h)$ .

Доказательство основано на том, что в этом случае ранг матрицы  $C$  меньше  $n$ . Теорема 1 означает, что системы, состоящие из большого числа видов конкурентов, вырождаются.

Рассмотрим случай  $m > n$ . Если определитель  $\Delta$  матрицы  $C$  равен нулю, то система параметрически вырождена. В противном случае существенную роль играют свойства решения  $\bar{X} = \{\bar{X}^{(p)}\}$  линейной системы уравнений

$$\sum_{p=1}^n \gamma_{hp} \bar{X}^{(p)} = \ln A_h, \quad (5)$$

$\bar{X}$  — неподвижная точка оператора  $F$ .

**Теорема 2.** Если  $\Delta \neq 0$  и хотя бы одна из компонент решения системы (5)  $\bar{X}^{(p)}$  отрицательна или равна нулю, то все траектории системы параметрически вырождены.

Заметим, что, если  $\bar{X}^{(p)} \leq 0$ , к нулю стремится не обязательно  $p$ -я компонента вектора  $X_i$ , описывающего состояние экосистемы.

Поведение траекторий в среднем описывается следующей теоремой.

**Теорема 3.** Если траектория системы параметрически не вырождена, то существует предел средних арифметических векторов  $X_i$  и этот предел равен  $\bar{X}$ , т. е.

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N X_i = \bar{X}. \quad (6)$$

3. Циклом длины  $l$  называется такая траектория  $\{X_i\}_{i=0}^\infty$  системы, что  $X_l = X_0$  для некоторого  $l$ .

Из теоремы 3 следует, что неподвижная точка  $\bar{X}$  является центром тяжести элементов цикла.

Для случая двух видов изложенные результаты могут быть усилены.

**Теорема 4.** Пусть  $m=2$ , неподвижная точка  $\bar{X}$  лежит в первом квадранте. Если  $\Delta > 0$ , то траектории не вырождены при любых начальных состояниях. Если  $\Delta < 0$ , то существуют области  $Q_1$  и  $Q_2$  такие, что траектории, попадающие в область  $Q_1$  (в область  $Q_2$ ), сходятся к точке  $(0, \frac{1}{\gamma_{22}} \ln A_2)$  (к точке  $(\frac{1}{\gamma_{11}} \ln A_1, 0)$ ). При  $\Delta = 0$  одна из компонент вектора  $X$  стремится к нулю.

Представляет интерес исследование условий образования циклов. При машинной реализации модели (в случае  $n=2$ ) наблюдались циклы длины 2, 6, 11 и некоторые другие. Не выяснено, может ли одна траектория запол-

нять всюду плотно некоторую двухмерную область. Построенную модель можно рассматривать как первое приближение микроэволюции биосистемы, состоящей из конкурирующих видов. Введенная в работе формализация процесса конкуренции позволяет ставить задачи оптимального управления экологической системой. Например, если задана цена единицы каждого ресурса, то можно поставить задачу минимизации суммарных затрат при фиксированном среднем объеме общей биомассы системы. Указанная задача возникает при оптимизации управления прудовым хозяйством, если используется искусственная подкормка популяций рыб.

Институт автоматики и  
процессов управления  
Дальневосточного научного центра  
Академии наук СССР  
Владивосток

Поступило  
8 X 1973

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> *B. B. Меншуткин, Ю. А. Кисляков*, Зоол. журн., т. 46, № 6 (1967). <sup>2</sup> *W. Ricker*,  
J. Fish Res. Board of Canada, v. 11, № 5 (1954).