Доклады Академии наук СССР
1974. Том 218, № 3

УДК 51:155.001.57+577.4.08 ЭКОЛОГИЯ

А. П. ШАПИРО

ДИСКРЕТНАЯ МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ ДВУХ ПОПУЛЯЦИЙ

(Представлена академиком А. А. Вороновым 15 VII 1974)

Моделям простейших биоценозов посвящено много работ как классических, рассматривающих модели Лотка — Вольтерра [1], так и современных — работы Т. И. Эман [2], Ю. И. Гильдермана [3], Ю. М. Свирежева и Е. Я. Елизарова [4], Л. Р. Гинзбурга [5] и др.

В этих моделях связь между компонентами биоценозов в последовательные моменты времени («оператор эволюции») задана конкретными функциями. Вид функций во многом определяет качественные выводы, полученные в результате исследования этих моделей. Во всяком случае остается неясным, какие заключения связаны не с конкретным видом зависимости, а с естественными качественными предположениями, наложенными на эту зависимость. Естественно попытаться получить качественные выводы из качественных предпосылок, задавая оператор эволюции произвольными функциями, удовлетворяющими некоторым свойствам. Такого рода исследование проделано А. Н. Колмогоровым [6] для обобщения модели Лотка — Вольтерра.

В настоящей работе рассматривается «качественная» модель конкуренции двух популяций за произвольные ресурсы и ставится вопрос об устойчивости рассматриваемого сообщества. Под устойчивостью понимается сохранение обеих популяций неограниченно долго.

Считаем, что состояние системы в n-м году (или в n-м поколении) определяется только численностями x_n, y_n изучаемых популяций. Оператор эволюции задается преобразованием, определяющим некоторую динамическую систему

$$x_{n+1}=x_n f(x_n, y_n), \quad y_{n+1}=y_n g(x_n, y_n). \tag{1}$$

Функции $f(x, y)$ и $g(x, y)$ отражают способность видов к воспроизводству и выживаемость особей в условиях конкуренции.

Очевидно, функции $f(x, y)$ и $g(x, y)$ заданы в первом октанте и

$$f(x, y)>0, \quad g(x, y)>0 \text{ при } x\geqslant 0,\ y\geqslant 0. \tag{2}$$

Кроме того, естественно считать эти функции непрерывными.

Ввиду конкурентных связей между популяциями функции $f(x, y)$ и $g(x, y)$ должны монотонно убывать по обоим аргументам. Поэтому если $f(0, 0)<1$, то $f(x, y)<1$ для любых x, y и сообщество тривиально неустойчиво ($x_n\to 0$). Следовательно, имеет смысл рассматривать систему (1) лишь при условии

$$f(0, 0)>1, \quad g(0, 0)>1. \tag{3}$$

Ограниченность ресурсов лимитирует численность рассматриваемых популяций, поэтому существует постоянная, такая, что

$$xf(x, y)\leqslant c, \quad yg(x, y)\leqslant c \tag{4}$$

следовательно, (1) при $n>1$ есть преобразование квадрата $0\leqslant x\leqslant c$, $0\leqslant y\leqslant c$ в себя.

Чем больше численность конкурента, тем меньше коэффициент выживаемости, поэтому естественно считать, что

$$
\begin{aligned}
&f(x,\ y) \to 0 \quad \text{при} \quad y \to \infty, \\
&g(x,\ y) \to 0 \quad \text{при} \quad x \to \infty.
\end{aligned}
\tag{5}
$$

Определение. Будем говорить, что система, описываемая преобразованием (1), отделена от оси абсцисс, если существует замкнутая инвариантная относительно (1) область, не пересекающаяся с этой осью и такая, что любая точка, не лежащая на оси, попадает в эту область за конечное число итераций (1).

Будем говорить, что система притягивается к оси абсцисс, если любая траектория, попавшая в некоторую область, прилегающую к оси абсцисс, стремится к этой оси ($y_n \to 0$). Аналогично вводятся отделенность от оси ординат и притяжение к ней. Имеет место следующая

Теорема 1. *Пусть система описывается преобразованием* (1), *и непрерывные, монотонно убывающие функции* $f(x,\ y)$ *и* $g(x,\ y)$ *удовлетворяют условиям* (2)–(5). *Тогда, если существует положительная, непрерывная справа ограниченная на сегменте* $0 \leqslant x \leqslant c$ *функция* $\Phi(x)$, *удовлетворяющая неравенству*

$$\Phi(xf(x,\ 0)) < \Phi(x) g(x,\ 0), \tag{6}$$

то система отделена от оси абсцисс. Если же существует такая функция, удовлетворяющая неравенству

$$\Phi(xf(x,\ 0)) > \Phi(x) g(x,\ 0), \tag{7}$$

то система притягивается к оси абсцисс.

Доказательство теоремы вытекает из утверждения, что существует такое $a > 0$, что любая траектория, начиная с некоторого номера n, остается в области $x+y \geqslant a$ (это следует из (3)), а также из сформулированной ниже леммы.

Лемма. *В условиях теоремы* 1, *если существует положительная непрерывная справа ограниченная функция* $\Phi(x)$ *такая, что при достаточно малом* $\varepsilon > 0$ *образ кривой* $y = \varepsilon\Phi(x)$ *при преобразовании* (1) *целиком погружен во множество* $y > \varepsilon\Phi(x)$, *то при некотором* $\varepsilon_0 > 0$ *множество* $y \geqslant \varepsilon_0 \Phi(x)$ *инвариантно относительно преобразования* (1).

Аналогичную лемму можно доказать для случая притяжения.

В силу условий (3)–(5) и непрерывности функций $f(x,\ y)$ и $g(x,\ y)$ эти функции на обеих осях обращаются в единицу. Точки пересечения кривой $f=1$ с осями обозначим соответственно x_f, y_f. Аналогично введем x_g, y_g. Необходимым условием существования функции $\Phi(x)$, удовлетворяющей условию (6), является неравенство $x_f < x_g$. Для существования $\Phi(x)$, удовлетворяющей (7), необходимо $x_f > x_g$. Но эти условия недостаточны.

Теорема 2. *Если* $x_f < x_g$ *и из* $x > x_f$ *следует* $xf(x,\ 0) > x_f$, *то система отделена от оси абсцисс.*

Если $x_f > x_g$ *и из* $x < x_f$ *следует* $xf(x,\ 0) < x_f$, *то система притягивается к оси абсцисс.*

Для доказательства первого утверждения теоремы 2 строится функция

$$\Phi(x) = \begin{cases} k & \text{при } x < \alpha, \\ x^{\alpha} & \text{при } x \geqslant \alpha. \end{cases} \tag{8}$$

Нетрудно подобрать такие k и α, чтобы неравенство (6) выполнялось для любых $x \in [0,\ c]$.

Аналогично доказывается второе утверждение теоремы.

Замечание. Как первое, так и второе дополнительное условие выполнены, если $xf(x,\ 0)$ монотонно возрастает. В этом случае поведение системы вблизи оси абсцисс полностью зависит от знака $x_f - x_g$. Очевидно, система отделена от оси абсцисс, если существует такое $\alpha > 0$, что $f^\alpha(x, 0) < g(x, 0)$ для всех $x \in [0, c]$. Более сложно доказывается следующее условие.

Теорема 3. *Если* $g(x, 0) g(xf(x, 0), 0) > 1$, *для* $x \leqslant x_f$, *то система отделена от оси абсцисс.*

Если считать, что $f(x, y)$ и $g(x, y)$ монотонно возрастают или выполнены другие достаточные условия, то устойчивость динамической системы зависит только от знаков $x_f - x_g$ и $y_f - y_g$. Возможны четыре типа систем (1):

1) $x_f < x_g$, $y_f > y_g$. Система отделена от обеих осей и виды сосуществуют сколь угодно долго. Неравенства соответствуют преимущественной внутривидовой конкуренции. (При больших x и малых y выживаемость второго вида выше, чем первого. При малых x и больших y преимущество имеет первый вид).

2) $x_f > x_g$, $y_f < y_g$. Система притягивается к оси абсцисс и к оси ординат. Если один из видов становится относительно малочислен, он вымирает. Этот вариант отвечает превалированию межвидовой конкуренции.

3) $x_f < x_g$, $y_f < y_g$. Второй вид имеет преимущество вблизи обеих осей. Система отделена от оси абсцисс. Ось ординат притягивающая. Первый вид элиминирует, если он малочислен.

4) $x_f > x_g$, $y_f > y_g$. Вариант аналогичен предыдущему. Преимущество имеет первый вид.

Вывод из модели конкуренции грубо можно сформулировать так: при постоянстве условий среды два конкурента сосуществуют неограниченно долго, если внутривидовая конкуренция превалирует над межвидовой. Если же преимущество имеет межвидовая конкуренция, один из видов элиминирует.

Частный случай рассмотренной модели исследован С. П. Лупповым, С. В. Спасским и автором ([7]). Вытеснение одного из конкурентов рассмотрено в ([8]). Условие, аналогичное теореме 1, может быть получено для модели конкуренции популяций, но автору не удалось найти сколько-нибудь общих достаточных условий для выполнения соответствующих неравенств.

В заключение автор приносит благодарность В. И. Арнольду за полезное обсуждение проблем.

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

Поступило
4 VI 1974

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] *V. Volterra,* Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie, Paris, 1931 [2] *Т. И. Эман,* Проблемы кибернетики, в. 16, 191 (1966). [3] *Ю. И. Гильдерман,* там же, в. 16, 203 (1966). [4] *Ю. М. Свирежев, Е. Я. Елизаров,* Математическое моделирование биологических систем, «Наука», 1972. [5] *Л. Р. Гинзбург,* Сб. тр. Агрофизич. инст., в. 23, 139 (1969). [6] *А. Н. Колмогоров,* Проблемы кибернетики, в. 25, 101 (1972). [7] *А. П. Шапиро, С. П. Луппов, С. В. Спасский,* Сб.: Управление и информация, Владивосток, в. 3, 1972, стр. 118. [8] *А. П. Шапиро,* Проблемы кибернетики, в. 25, 161 (1972).