

УДК 517.92:517.83

МАТЕМАТИКА

Д. О. ЛОГОФЕТ

ИССЛЕДОВАНИЕ СИСТЕМЫ n ПАР «ХИЩНИК — ЖЕРТВА», СВЯЗАННЫХ ПО КОНКУРЕНЦИИ

(Представлено академиком А. А. Дородницыным 7 IV 1975)

В математической теории биологических сообществ представляет интерес исследование системы $2n$ взаимодействующих видов, трофический граф которой изображен на рис. 1 и которая может быть классифицирована как совокупность n пар «хищник — жертва», взаимосвязанных по конкуренции за ресурсы на уровне жертв.

Динамика такого сообщества может быть описана системой уравнений ⁽¹⁾

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= x_i [a_i - \alpha_i y_i - \varepsilon (x_{i-1} + x_{i+1})], \\ \frac{dy_i}{dt} &= y_i (-b_i + \beta_i x_i), \quad i=1, 2, \dots, n, \end{aligned} \quad (1)$$

где $x_i(t)$ и $y_i(t)$ суть функции, аппроксимирующие численности соответственно жертв и хищников*, a_i , b_i , α_i , β_i — положительные параметры, имеющие определенный биологический смысл. Относительно конкуренции принято допущение, что каждый вид-жертва конкурирует с соседними и что интенсивность конкуренции ε достаточно мала.

Положительное стационарное решение $z^* = (x_1^*, \dots, x_n^*, y_1^*, \dots, y_n^*)$ системы (1) удовлетворяет уравнению

$$Cz^* = a, \quad a = (a_1, \dots, a_n, -b_1, \dots, -b_n)^T$$

C — $(2n \times 2n)$ -матрица вида

$$C = \begin{pmatrix} 0 & \varepsilon & & & 0 & & & \\ \varepsilon & 0 & \varepsilon & & & & & \\ & \varepsilon & 0 & \varepsilon & & & & \\ 0 & & \varepsilon & 0 & \varepsilon & & & \\ & & & \varepsilon & 0 & & & \\ & & & & & & & \\ -\beta_1 & 0 & & & & & & \\ & -\beta_2 & & & & & & \\ 0 & & & & & & & -\beta_n \end{pmatrix} \quad (2)$$

Отсюда стационарные численности

$$x_i^* = b_i / \beta_i, \quad y_i^* = [a_i - \varepsilon (x_{i-1}^* + x_{i+1}^*)] / \alpha_i. \quad (3)$$

* Здесь и далее для удобства записи $x_0(t) \equiv x_{n+1}(t) \equiv 0$.

Ясно, что положительное стационарное решение существует при

$$\varepsilon < \min_i \{a_i / (x_{i-1}^* + x_{i+1}^*)\}. \quad (4)$$

Анализ поведения системы в окрестности равновесия $\mathbf{z}^*$ сводится к исследованию спектра матрицы, полученной в результате линеаризации (1). Можно показать, что характеристическое уравнение имеет вид

$$D_{2n}(\lambda) = \det \|\lambda E + \text{diag}(x_1^*, \dots, x_n^*, y_1^*, \dots, y_n^*) C\| = 0, \quad (5)$$

где E — единичная $(2n \times 2n)$ -матрица, а $\text{diag}(\dots)$ означает диагональную матрицу с элементами, перечисленными в скобках.

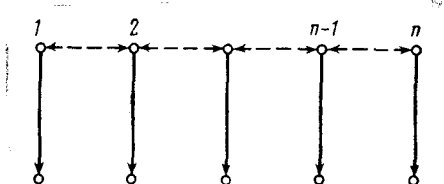


Рис. 1

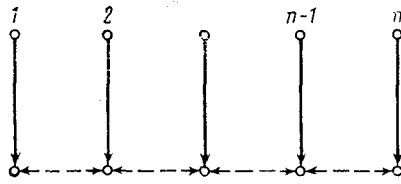


Рис. 2

Рис. 1. Трофическая структура сообщества n пар «хищник — жертва». Сплошные стрелки соответствуют отношениям хищничества (стрелка указывает на хищника), пунктирные — отношениям конкуренции за общие ресурсы

Рис. 2. Трофическая структура сообщества с конкуренцией на уровне хищников

Разлагая определитель (5) по последней строке, затем получившиеся миноры один по n -му, а другой по $(2n-1)$ -му столбцу, получим рекуррентное соотношение

$$D_{2n}(\lambda) = (\lambda^2 + \alpha_n \beta_n x_n^* y_n^*) D_{2(n-1)}(\lambda) - \varepsilon^2 x_n^* x_{n-1}^* D_{2(n-2)}(\lambda); \quad (6)$$

при этом

$$D_0(\lambda) \equiv 1, \quad D_2(\lambda) = \lambda^2 + \alpha_1 \beta_1 x_1^* y_1^*.$$

Отсюда видно, что $D_{2n}(\lambda)$ есть многочлен степени n относительно λ^2 . Это значит, что либо в спектре матрицы имеются числа с положительной действительной частью и система неустойчива, либо все характеристические числа чисто мнимые и поведение в окрестности равновесия представляет собой суперпозицию колебаний с частотами λ_j/i и амплитудами, зависящими от начального отклонения.

Если в выражении (6) пренебречь членами порядка ε^2 и выше (вторым слагаемым), получим

$$D_{2n}(\lambda) \approx (\lambda^2 + \alpha_n \beta_n x_n^* y_n^*) (\lambda^2 + \alpha_{n-1} \beta_{n-1} x_{n-1}^* y_{n-1}^*) \dots (\lambda^2 + \alpha_1 \beta_1 x_1^* y_1^*),$$

откуда корни

$$\lambda_{\pm j} = \pm i \sqrt{b_j [a_j - \varepsilon (x_{j-1}^* + x_{j+1}^*)]}. \quad (7)$$

Заметим, что изолированные пары «хищник — жертва» в окрестности равновесия проявляют колебания с частотами $\sqrt{a_j b_j}$ (²), т. е. малая конкуренция на уровне жертв приводит к уменьшению частот колебаний в системе.

Тот факт, что пренебрежение некоторыми членами при решении (6) качественно не меняет спектра (все корни остаются мнимыми) легко проверить на примере $n=2$:

$$D_4(\lambda) = \lambda^4 + (\alpha_1 \beta_1 x_1^* y_1^* + \alpha_2 \beta_2 x_2^* y_2^* - \varepsilon^2 x_1^* x_2^*) \lambda^2 + \alpha_1 \beta_1 \alpha_2 \beta_2 x_1^* x_2^* y_1^* y_2^*, \quad (8)$$

откуда необходимое и достаточное условие чистой мнимости корней

$$\varepsilon < \frac{1}{2} \sqrt{(\beta_1 + \beta_2) + 4 \beta_1 \beta_2 (a_1/a_4 + a_2/a_1) - (\beta_1 + \beta_2)}. \quad (9)$$

Кроме того, можно показать, что абсолютные величины корней (8) не превосходят соответствующих $\sqrt{a_j b_j}$. Совместно с условиями (4) и (9) это значит, что при малых ε спектр (5) дает качественно ту же картину, что и формула (7). Строгое доказательство аналогичных утверждений для любого n слишком громоздко.

При возрастании конкуренции настолько, что перестают выполняться условия (4) или (9), в первом случае система эволюционирует так, что происходит элиминация некоторых пар из сообщества до образования устойчивой структуры, а во втором случае пока лишь можно утверждать, что точка равновесия (3) неустойчива.

Если предположить наличие конкуренции на уровне не жертв, а хищников (см. рис. 2), причем конкуренции не за виды-жертвы, а за какие-либо неистребляемые ресурсы (например, местообитание), то динамика системы будет описываться уравнениями

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(a_i - \alpha_i y_i), \quad i=1, 2, \dots, n, \quad (10)$$

$$\frac{dy_i}{dt} = y_i[-b_i + \beta_i x_i - \varepsilon(y_{i-1} + y_{i+1})].$$

Положительное стационарное решение системы (10)

$$x_i^* = [b_i + \varepsilon(y_{i-1}^* + y_{i+1}^*)]/\beta_i, \quad y_i^* = a_i/\alpha_i. \quad (11)$$

существующее, очевидно, при любом значении $\varepsilon > 0$, исследуется на устойчивость аналогичным методом. Для характеристического многочлена получается выражение, аналогичное (6):

$$D_{2n}(\lambda) = (\lambda^2 + \alpha_n \beta_n x_n^* y_n^*) D_{2(n-1)}(\lambda) - \varepsilon^2 y_n^* y_{n-1}^* D_{2(n-2)}(\lambda), \quad (12)$$

откуда характеристические числа

$$\lambda_{\pm j} \approx \pm i \sqrt{\alpha_j \beta_j x_j^* y_j^*} = \pm i \sqrt{a_j [b_j + \varepsilon(y_{j-1}^* + y_{j+1}^*)]},$$

т. е. частоты колебаний в такой системе увеличиваются по сравнению с частотами изолированных пар «хищник — жертва». Условие, аналогичное (9), выглядит так:

$$\varepsilon < 1/2 [(\alpha_1 + \alpha_2) + \sqrt{(\alpha_1 + \alpha_2)^2 + 4\alpha_1 \alpha_2 (b_1/a_2 + b_2/a_1)}].$$

Институт медико-биологических проблем
Москва

Поступило
12 III 1975

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- 1 Ю. М. Свирижев, Е. Я. Елизаров, Математическое моделирование биологических систем. М., «Наука», 1972. 2 R. M. May, Math. Biosci., v. 12, № 1—2, 57 (1971).