Учет возрастной структуры двух конкурирующих видов*

П. П. Гусятникова, В. В. Дикусар, В. Н. Разжевайкин

Аннотация. Работа посвящена изучению модели двух конкурирующих видов с возрастной структурой. Сначала выписывается обычная непрерывная модель, а затем указываются условия, при которых вместо нее можно ограничиться изучением той или иной системы относительно моментов. Сформулирована теорема об устойчивости системы.

Ключевые слова: *конкурирующие виды, метод моментов, возрастная структура, условия равновесия.*

Введение

Настоящая работа посвящена изучению модели двух конкурирующих видов с учетом возрастной структуры. Сначала приводится стандартная непрерывная модель, а затем выписываются условия, при которых в изучении той или иной системы используются моменты. При этом во избежание излишних нагромождений мы ограничиваемся наиболее простыми случаями, когда размерность фазового пространства моментов достаточно мала. Тем не менее, получаемые в этом направлении результаты об устойчивости стационарных решений являются весьма характерными, они вполне отражают те тенденции, которые становятся существенными при переходе от точечного описания сообществ конкурирующих биологических видов к их описанию, учитывающему наличие распределения особей по возрасту.

1. Описание модели

Предположим, что для двух конкурирующих популяций их плотности по возрасту a в момент времени t задаются функциями $u(t,a)$, $v(t,a)$, $t \geqslant 0$, $a \geqslant 0$. Считая их смертности зависящими только от текущих распределений плотностей

$$M_u = M_u(u(t,.), v(t,.)), \quad M_v = M_v(u(t,.), v(t,.)),$$

можно предполагать, что динамика плотностей популяции с возрастной структурой описывается уравнениями

$$\begin{cases} \partial_t u + \partial_a u = -M_u(u(t,.), v(t,.))u, \\ \partial_t v + \partial_a v = -M_v(u(t,.), v(t,.))v. \end{cases} \tag{1}$$

Здесь $\partial_s = \partial/\partial s$, а точка на месте одного из аргументов функции означает, что эта функция по указанному аргументу не вычисляется, а рассматривается целиком, т. е. как элемент некоторого функционального пространства. На характеристиках $t - a = t_0$ уравнения (1) описывают динамику возрастной когорты, родившейся в момент времени $t = t_0$.

Краевые условия выбираются в виде

$$\begin{cases} u(t,0) = B_u(u(t,.), v(t,.)), \\ v(t,0) = B_v(u(t,.), v(t,.)), \end{cases} \tag{2}$$

а начальные — как

$$\begin{cases} u(0,a) = u_0(a), \\ v(0,a) = v_0(a). \end{cases} \tag{3}$$

Определим набор функций моментов:

$$\begin{cases} \varphi_k(a) = a^k e^{-pa}, & \begin{matrix} k = 0,\dots,m_u, \quad p > 0, \\ \varphi_{-1}(a) \equiv 1, \end{matrix} \\ \psi_k(a) = a^k e^{-qa}, & \begin{matrix} k = 0,\dots,m_v, \quad q > 0, \\ \psi_{-1}(a) \equiv 1. \end{matrix} \end{cases} \tag{4}$$

При этом значения параметров p и q выбираются таким образом, чтобы для некоторых подходящих значений l и h функции $\varphi_l(a)$ и $\psi_h(a)$ с точностью до констант задавали функции рождаемости:

$$b_u(a) = \widetilde{b}_{0u}(u(t,.), v(t,.))\varphi_l(a),$$
$$b_v(a) = \widetilde{b}_{0v}(u(t,.), v(t,.))\psi_h(a)$$

с коэффициентами $\widetilde{b}_{0u}$ и $\widetilde{b}_{0v}$, зависящими от распределений численностей видов. Эти распределения будут уточняться ниже. Реально последние условия следует понимать в приближенном смысле с учетом того, что наблюдаемые на практике функции зависимости рождаемости от возраста имеют профили,

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 09–07–00398, 10–08–00624, 11–07–00201).

сходные с задаваемыми определяемыми выше функциями моментов, особенно при $m_{u,v} \geqslant 2$. В частности, максимум рождаемости достигается при значениях $a_u = l/p$, $a_v = h/q$. Поскольку для правых частей в (2) выполнены соотношения

$$B_u = \int\limits_0^\infty u(t,a) b_u(a) da,$$

$$B_v = \int\limits_0^\infty v(t,a) b_v(a) da,$$

то следует считать

$$B_u(u(t,.)) = \widetilde{b}_{0u} u_l, \quad B_v(v(t,.)) = \widetilde{b}_{0v} v_h \tag{5}$$

для некоторых $\widetilde{b}_{0u} > 0$, $\widetilde{b}_{0v} > 0$.

Определим, наконец, сами моменты как свертки распределения с функциями моментов (4):

$$\begin{cases} u_k(t) = \int\limits_0^\infty u(t,a)\varphi_k(a) da, \quad k = -1, \dots, m_u, \\ v_k(t) = \int\limits_0^\infty v(t,a)\psi_k(a) da, \quad k = -1, \dots, m_v. \end{cases} \tag{6}$$

В силу структуры функций (4) величины (6) имеют содержательный смысл общих численностей популяций (при $k = -1$) и численностей, близких (с точностью до константы) к численностям в возрастных классах, определяемых величинами $a_{ku} = k/p$, $k = 0, \dots, m_u$ для первого вида и $a_{kv} = k/q$, $k = 0, \dots, m_v$ для второго.

Наконец, предположим, что смертность определяется взаимодей-ствиями между различными возрастными классами обоих видов. Для системы, описывающей конкуренцию двух видов, предполагается их формальное равноправие, т. е. симметрия системы уравнений по отношению к перестановке видов местами. Для нее коэффициенты рождаемости считаются имеющими простейший вид:

$$\widetilde{b}_{0u} = b_{0u}, \quad \widetilde{b}_{0v} = b_{0v}, \tag{7}$$

а коэффициенты смертности — как коэффициенты внутри и межвидовой конкуренции между различными возрастными классами:

$$\begin{cases} M_u = d_u + \sum\limits_{k=-1}^{m_u} \alpha_k u_k + \sum\limits_{k=-1}^{m_v} \gamma_k v_k, \\ M_v = d_v + \sum\limits_{k=-1}^{m_u} \delta_k u_k + \sum\limits_{k=-1}^{m_v} \beta_k v_k, \end{cases} \tag{8}$$

где величины $d_{u,v}$ — коэффициенты «естественной» смертности каждого из видов; α_k, β_k — коэффициенты внутренней конкуренции между различными возрастными группами, т. е. величины, определяющие вклад k- ой возрастной группы каждого из видов в величину смертности своего вида; величины γ_k, δ_k представляют собой коэффициенты внешней конкуренции между различными возрастными группами, т. е. определяют вклад k-й возрастной группы каждого из видов (для первого — γ_k, для второго — δ_k) в величину смертности другого вида.

Считая начальные распределения (3) линейными комбинациями функций моментов и учитывая соотношения

$$\int\limits_0^\infty \varphi_k(a)\partial_a u(t,a) da = -u(t,0)\varphi_k(0) - k u_{k-1}(t) + p u_k$$

при $k = 0, \dots, m_u$ и

$$\int\limits_0^\infty \partial_a u(t,a) da = -u(t,0)$$

при $k = -1$, а также аналогичные соотношения для $v(t,a)$, мы можем вместо системы (1), (2) записать систему

$$\begin{cases} \dfrac{du_{-1}}{dt} = \widetilde{b}_{0u} u_l - u_{-1} M_u, \\ \dfrac{du_0}{dt} = \widetilde{b}_{0u} u_l - u_0(p + M_u), \\ \dfrac{du_i}{dt} = i u_{i-1} - u_i(p + M_u), \quad i = 1, \dots, m_u; \\ \dfrac{dv_{-1}}{dt} = \widetilde{b}_{0u} v_l - v_{-1} M_v, \\ \dfrac{dv_0}{dt} = \widetilde{b}_{0v} v_l - v_0(q + M_v), \\ \dfrac{dv_i}{dt} = i v_{i-1} - v_i(q + M_v), \quad i = 1, \dots, m_v. \end{cases} \tag{9}$$

В следующем разделе исследуются условия существования положительных стационарных решений системы (9) и их устойчивости для некоторых простейших случаев.

2. Исследование системы уравнений для моментов

Этот раздел посвящен изучению системы (9) при условиях (7) и (8) в предположении, что

$$m_u = m_v = 0, \quad l = h = 0, \quad \alpha_0 = \beta_0 = 0.$$

В этом случае получается следующая система уравнений:

$$\begin{cases} \dfrac{du_{-1}}{dt} = b_{0u}u_0 - (d_u + \alpha_{-1}u_{-1} + \gamma_{-1}v_{-1})\, u_{-1}, \\ \dfrac{du_0}{dt} = b_{0u}u_0 - (p + d_u + \alpha_{-1}u_{-1} + \gamma_{-1}v_{-1})\, u_9, \\ \dfrac{dv_{-1}}{dt} = b_{0v}v_0 - (d_v + \beta_{-1}v_{-1} + \delta_{-1}u_{-1})\, v_{-1}, \\ \dfrac{dv_0}{dt} = b_{0v}v_0 - (q + d_v + \beta_{-1}v_{-1} + \delta_{-1}u_{-1})\, v_0 \end{cases} \tag{10}$$

с начальными условиями (см. формулу 6)

$$\begin{cases} u_k(0) = \int\limits_0^\infty u(0,a)\varphi_k(a)da, \quad k = -1, \ldots, m_u, \\ v_k(0) = \int\limits_0^\infty v(0,a)\psi_k(a)da, \quad k = -1, \ldots, m_v. \end{cases}$$

Найдем положения равновесия системы (10), считая левую часть в (10) равной нулю:

а) $(\widehat{u}_{-1}, \widehat{u}_0, \widehat{v}_{-1}, \widehat{v}_0) = (0,0,0,0)$;

б) $(\widehat{u}_{-1}, \widehat{u}_0, \widehat{v}_{-1}, \widehat{v}_0) = \dfrac{Z_1}{\alpha_{-1}}\left(1, \dfrac{B_1}{b_{0u}}, 0, 0\right)$;

в) $(\widehat{u}_{-1}, \widehat{u}_0, \widehat{v}_{-1}, \widehat{v}_0) = \dfrac{Z_2}{\beta_{-1}}\left(0, 0, 1, \dfrac{B_2}{b_{0v}}\right)$;

г) $(\widehat{u}_{-1}, \widehat{u}_0, \widehat{v}_{-1}, \widehat{v}_0) = \dfrac{1}{D}\Bigg(Z_1\beta_{-1} - Z_2\gamma_{-1}, \dfrac{B_1}{b_{0u}}\Big(Z_1\beta_{-1} - Z_2\gamma_{-1}\Big), Z_2\alpha_{-1} - Z_1\delta_{-1}, \dfrac{B_2}{b_{0v}}\Big(Z_2\alpha_{-1} - Z_1\delta_{-1}\Big)\Bigg)$.

Здесь $Z_{1,2}$ обозначают биологические потенциалы соответствующих видов:

$$\begin{cases} B_1 = b_{0u} - p, B_2 = b_{0v} - q, \\ D = \alpha_{-1}\beta_{-1} - \gamma_{-1}\delta_{-1}, \\ Z_1 = b_{0u} - p - d_u, \\ Z_2 = b_{0v} - q - d_v. \end{cases} \tag{11}$$

Условие

$$Z_{1,2} > 0 \tag{12}$$

в предположении $\alpha_{-1} \neq 0, \quad \beta_{-1} \neq 0$ обеспечивает положительность стационарных значений для первого и второго видов в случаях б) и в) соответственно. В случае г) будем предполагать, что

$$D \neq 0. \tag{13}$$

Условия положительности стационарного решения в этом случае имеют вид

$$\frac{Z_1\beta_{-1} - Z_2\delta_{-1}}{D} > 0, \tag{14}$$

$$\frac{Z_2\alpha_{-1} - Z_1\gamma_{-1}}{D} > 0. \tag{15}$$

Действительно, если выполнены условия (14), (15), то верны также и (12), из которых, в свою очередь, следует $B_{1,2} > 0$. В дальнейших рассуждениях нам также понадобятся условия вида

$$Z_1\beta_{-1} > Z_2\delta_{-1}, \tag{16}$$

$$Z_2\alpha_{-1} > Z_1\gamma_{-1}. \tag{17}$$

Заметим, что в случае г) условия (14), (15) вместе с условием $D > 0$ эквивалентны условиям (16), (17) вместе с условиями (12) (ибо произведение условий (16), (17) с учетом (12) влечет положительностьD).

Далее рассмотрим вопрос об устойчивости равновесных состояний а)–г). Введем переменные $\xi_k = u_k - \widehat{u}_k$, $\zeta_k = v_k - \widehat{v}_k$, $k = -1, 0$, и с учетом а)–г) получим уравнения первого приближения в окрестности положения равновесия.

а) Легко проверить, что тривиальное положение равновесия устойчиво тогда и только тогда, когда $Z_{1,2} < 0$.

б) Для равновесного состояния в этом случае получим следующую линеаризованную систему:

$$\begin{cases} \dfrac{d\xi_{-1}}{dt} = -(d_u + 2\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1})\xi_{-1} + b_{0u}\xi_0 - \gamma_{-1}\zeta_{-1}\widehat{u}_{-1}, \\ \dfrac{d\xi_0}{dt} = -\alpha_{-1}\xi_{-1}\widehat{u}_0 - \gamma_{-1}\zeta_0\widehat{u}_0, \\ \dfrac{d\zeta_{-1}}{dt} = b_v\zeta_0 - (d_v + \delta_{-1}\widehat{u}_{-1})\xi_0, \\ \dfrac{d\zeta_0}{dt} = (Z_2 - \delta_{-1}\widehat{u}_{-1})\zeta_{-1}. \end{cases} \tag{18}$$

Отсюда находим характеристическое уравнение

$$(-d_v - \delta_{-1}\widehat{u}_{-1} - \lambda)(Z_2 - \delta_{-1}\widehat{u}_{-1} - \lambda) \times \\ \times \left(\lambda^2 + (2\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + \alpha_0)\lambda + B_1 Z_1\right) = 0.$$

Его корни, соответствующие двум первым множителям, имеют вид:

$$\lambda_1 = -d_v - \delta_{-1}\widehat{u}_{-1} < 0, \quad \lambda_2 = \frac{Z_2\alpha_{-1} - Z_1\delta_{-1}}{\alpha_{-1}}.$$

Видно, что $\lambda_2 < 0$, если выполнено неравенство, противоположное неравенству (16). Корни выражения в квадратных скобках имеют отрицательные вещественные части при выполнении первого из условий (12), обеспечивающего положительность $\widehat{u}_{-1}$.

в) Результаты для этого случая в точности совпадают с результатами для случая б) при перестановке первых индексов, т. е. при выполнении второго из условий (12) не обеспечивается положительность положения равновесия. Для его устойчивости должно выполняться неравенство, противоположное неравенству (17).

г) Рассмотрим нетривиальное положение равновесия. Исходя из линеаризованной системы для этого случая, получим характеристическое уравнение вида

$$\lambda^4 + R_1\lambda^3 + R_2\lambda^2 + R_3\lambda + R_4 = 0,$$

где

$$R_1 = B_1 + B_2 + \alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + \beta_{-1}\widehat{v}_{-1},$$
$$R_2 = D\widehat{u}_{-1}\widehat{v}_{-1} + (B_1 + B_2)(\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + \beta_{-1}\widehat{v}_{-1}) + B_1B_2,$$
$$R_3 = D(B_1 + B_2)\widehat{u}_{-1}\widehat{v}_{-1} + B_2(B_1\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + B_2\beta_{-1}\widehat{v}_{-1}),$$
$$R_4 = DB_1B_2\widehat{u}_{-1}\widehat{v}_{-1}.$$

Критерий Рауса—Гурвица выполняется, если $R_{1,2,3,4} > 0$, и величина $R_1R_2R_3 - R_1^2R_4 - R_3^2 > 0$. Легко видеть, что все коэффициенты характеристического уравнения положительны, если $D > 0$. Выражение последнего неравенства может быть представлено в виде

$$\begin{aligned} &R_1R_2R_3 - R_1^2R_4 - R_3^2 = \\ &= D(\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + \beta_{-1}\widehat{v}_{-1})\widehat{u}_{-1}\widehat{v}_{-1} \times \\ &\times ((B_1 + B_2)(D\widehat{u}_{-1}\widehat{v}_{-1} + B_1^2) + \\ &+ (\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + \beta_{-1}\widehat{v}_{-1})(B_1^2 + B_2^2 + B_1B_2) + \\ &+ B_2(B_1\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + B_2\beta_{-1}\widehat{v}_{-1})) + \\ &+ B_2(B_1\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + B_2\beta_{-1}\widehat{v}_{-1}) \times \\ &\times ((B_1 + B_2)(\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + \beta_{-1}\widehat{v}_{-1})^2 + B_1(\alpha_{-1}\widehat{u}_{-1} + \\ &+ \beta_{-1}\widehat{v}_{-1})(B_1 + 2B_2) + B_1B_2(B_1 + B_2 + \beta_{-1}\widehat{v}_{-1})). \end{aligned}$$

Отсюда видно, что условия критерия Рауса—Гурвица выполняются при $D > 0$. Полученные результаты могут быть сформулированы в виде теоремы.

Теорема 1. *Справедливы утверждения*:

1. *Положения равновесия б), в) и г) системы* (10) *являются положительными тогда и только тогда, когда* $Z_1 > 0$, $Z_2 > 0$ *и условия* (14) - (15) *соответственно.*

2. *Тривиальное положение равновесия устойчиво тогда и только тогда, когда* $Z_{1,2} < 0$.

3. *Положение равновесия б) (соответственно в)) устойчиво тогда и только тогда, когда выполняется неравенство, противоположное неравенству* (16) (*соответственно* (17)) *и условие* $Z_1 > 0$ (*соответственно* $Z_2 > 0$), *обеспечивающее положительность положения равновесия* $\widehat{u}_{-1}$ (*соответственно* $\widehat{v}_{-1}$).

4. *В случае г) следующие утверждения эквивалентны*:

1) *положение равновесия г) устойчиво*;
2) *выполнены условия* (14), (15), *обеспечивающие положительность положения равновесия г*), *и* $D > 0$;
3) *выполнены условия* (12), (16) *и* (17).

Замечание. Численные расчеты для случаев б) и г) показывают, что построенные устойчивые равновесные решения являются фактически глобальными аттракторами траекторий системы (10).

3. Обсуждение результатов

Полученные в предыдущем разделе результаты имеют естественные биологические интерпретации. Существование положительного равновесия для какого-либо одного из конкурирующих видов эквивалентно положительности его биологического потенциала Z_1 или Z_2. При этом его устойчивость, т. е. биологическая реализуемость, обуславливается исключительно превышением его конкурентного потенциала (произведения биологического потенциала Z_1 или Z_2 на коэффициент внешней конкурентной активности, представляющий собой отношение коэффициентов внешней и внутренней конкуренции) над биологическим потенциалом другого вида (неравенство, противоположное (16) или (17)). Нарушение этих условий устойчивости для обоих конкурирующих видов в условиях положительности их биологических потенциалов ведет к появлению устойчивого стационарного состояния, в котором будут представлены уже оба вида. То, что оно устойчиво лишь при $D > 0$ (см. (11)), означает возможность сосуществования видов исключительно в условиях превышения внутривидовой конкуренции над межвидовой.

Заключение

Полученные результаты соответствуют результатам, установленным для точечной системы с конкуренцией в [4]. Главное отличие, определяющее направление изменения результатов при учете возрастной структуры, заключается в виде конкурентных биологических потенциалов видов. Если для точечных моделей такими потенциалами служили их мальтузианские параметры (рождаемость минус смертность) то при учете возрастной структуры из них вычитается экспоненциальная скорость убывания рождаемости взрослых особей. Биологическая интерпретация этого результата достаточно прозрачна — быстрая потеря плодовитости с возрастом отягощает популяцию, переводя старших в разряд популяционного балласта, понижающего конкурентоспособность популяции. Если сопоставить эту конкурентоспособность со способностью выживания популяции в процессе эволюции, то следующий напрашивающийся здесь вывод — это преимущественное закрепление видов, имеющих более или менее ровную функцию рождаемости по возрасту.

Сопоставление полученных здесь результатов с результатами потери устойчивости тривиальных решений (см., например, [5]) систем уравнений с частными производными позволяет также сделать вывод о том, что возникающие «в малом» устойчивые стационарные решения будут оставаться устойчивыми также и в случае достаточно больших отклонений возможных параметров моделей от критических значений в направлении формирования устойчивых нетривиальных стационарных распределений.

Литература

1. *Хакен Г.* Синергетика. М.: Мир, 1980.
2. *Разжевайкин В. Н.* Вопросы исследования структурированных экологических систем посредством математического моделирования // Ж. общ. биол. 1991. Т. 52. № 6.
3. *Свирежев Ю. М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и волны в экологии. М.: Наука, 1987. 366 с.
4. *Смит Дж. М.* Модели в экологии. (Пер. с англ.) М.: Мир, 1976. 184 с.
5. *Webb G. F.* Theory of nonlinear age-dependent population dynamics // Monographs and textbooks in pure and applied mathematics. 1985. V. 89. N.-Y. 294 p.
6. *Ниренберг Л.* Лекции по нелинейному функциональному анализу. М.: Мир, 1977.
7. *Gurtin M. E.*, *MacCamy R. C.* Non-linear age-dependent population dynamics // Arch. Rational Mech. Anal.. 1974. V. 54. P. 281–300.
8. *Кузнецов В. И.*, *Разжевайкин В. Н.* Влияние факторов возрастного распределения на устойчивость в модели конкуренции двух видов // Труды ИСА РАН. Динамика неоднородных систем. Вып. 10. № 1. М.: КомКнига/URSS, 2006. С. 248–259.

Гусятникова Полина Петровна. Аспирантка ВЦ РАН, окончила МФТИ в 2009 г. Количество печатных работ: 3. Область научных интересов: математическое моделирование, численные методы, оптимальное управление, теория и методы устойчивости.
E-mail: pol@gdx.ru

Дикусар Василий Васильевич. Гл. н. с. ВЦ РАН, д. ф.-м. н. Окончил МФТИ в 1966 г. Количество печатных работ: более 126. Область научных интересов: математическое моделирование, численные методы, опт. управление, теория и методы устойчивости, распределенные вычисления, исследование операций.
E-mail: dikussar@yandex.ru

Разжевайкин Валерий Николаевич. Гл. н. с. ВЦ РАН, д. ф.-м. н. Окончил МФТИ в 1978 г. Количество печатных работ: более 113. Область научных интересов: математическое моделирование, биология, экономика, опт. управление.
E-mail: razzh@mail.ru