Экологическая стабильность в моделях биологических сообществ и уточненный принцип Гаузе[1]

Разжевайкин В.Н., Вычислительный Центр РАН им. А.А. Дородницына
razzh@mail.ru

1. Нелинейная покомпонентно подразделенная система

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x,t),\ i = 1,\dots,n,\ t \geq t_0 \qquad (1)$$

$x = (x_1,\dots,x_n)^T$, $F_i(x,t) = g_i(x_i) f_i(x,t),\ i = 1,\dots,n$, $t_0 \in \mathbf{R}$,

в случае $g_i(x_i) = x_i$ и линейных функций $f_i(x,t) = f_i(x)$ совпадает с системой Лотки – Вольтерра, t -- время, $x_i = x_i(t) \geq 0$ -- численность i -го вида, $f_i(x,t)$ -- мальтузианская функция.

$$(x,y)_n = \sum_{i=1}^{n} x_i y_i .\ \mathbf{R}_+^{\mathrm{n}} = \{x : x_i \geq 0, i = 1,\dots,n\},\ \mathbf{R}_+^{\mathrm{n+1}} = \{(x,t) : x \in \mathbf{R}_+^{\mathrm{n}}, t \geq t_0\}.$$

(G) Функции $g_i(s)$ определены и непрерывны при всех $s \geq 0$; кроме того $g_i(s) > 0$ при $s > 0$.

(F) Функции $f_i(x,t)$ непрерывны в $\mathbf{R}_+^{\mathrm{n+1}}$, причем $f_i(x,t) \geq 0$ для тех (x,t) с $x_i = 0$, для которых $g_i(0) > 0$.

(C) Существуют вектор $c \subset \mathbf{R}^{\mathrm{n}}$ и постоянная $\delta > 0$ такие, что для любых $x \in \mathbf{R}_+^{\mathrm{n}}$ и $t \geq t_0$ выполнено неравенство $(f,c)_n > \delta$ для вектора мальтузианских функций $f = (f_1,\dots,f_n)^T$ с компонентами $f_i = f_i(x,t)$.

Орты $e_j = (0,\dots,0,1,0,\dots,0)^T$ (единица стоит на j-м месте).

Дополнительное условие к (C)

(E) В условии (C) в качестве допустимого вектора c фигурируют один из каждой пары векторов $\pm e_j$ для $j \in J = \{1,\dots,|J|\}$, $|J| \leq n$

$J^+ \subset J$ набор тех $j \in J$, для которых в условии (E) стоит знак «+», $J^- \subset J$ -- для которых стоит знак «-».

Достаточное для (C) условие

(V) Существует замкнутое выпуклое подмножество $V \subset \mathbf{R}^{\mathrm{n}}$ такое, что начало координат $\mathbf{0} \in \mathbf{R}^{\mathrm{n}}$ удовлетворяет условию исключения $\mathbf{0} \notin V$, и для любых $x \in \mathbf{R}_+^{\mathrm{n}}$ и $t \geq t_0$ выполнено включение $f(x,t) \in V$ для вектора мальтузианских функций $f = (f_1,\dots,f_n)^T$ с компонентами $f_i = f_i(x,t)$.

[1] Работа выполнена при поддержке РФФИ. Код проекта
15-07-06947

Компоненты x_i (а также их номера $i=1,\dots,n$) *значимые,* если расходится интеграл $\int\limits_{+0}^{\varepsilon}\frac{ds}{g_i(s)}$, $\varepsilon>0$. Для вектора $c\in\mathbf{R}^n$ значимая компонента x_i c *-значима,* если $(c,e_i)_n\neq 0$.

Теорема 1 (см. [1]). При выполнении условий (G), (F) и (C) для любой пары $(x_1,t_1)\in\mathbf{R}_+^{n+1}$ и любого неотрицательного решения $x(t)=\left(x_1(t),\dots,x_n(t)\right)^T$ задачи Коши для (1) найдется такое максимальное $T'\in(t_0,+\infty]$, что это решение определено на полуинтервале $t\in[t_0,T')$. При этом в случае ограниченности этого решения будет $T'=+\infty$ и найдутся такой c -значимый номер $j(c)$ и такая последовательность $t_k\to+\infty$, что $x_{j(c)}(t_k)\to 0$.

Замечание. В экологической терминологии логарифмическая ограниченность решений системы (1) интерпретируется как их экологическая стабильность. Если таковая отсутствует для любого решения, то система называется *экологически нестабильной.* Теорема 1 дает достаточные условия такой нестабильности.

2. Случай вырожденного мальтузианского вектора

L_V=Lin $\{V-b\}=\left\{y=\sum\limits_{j=1}^{N}\alpha_j y_j, N\in\mathbf{N}, \alpha_j\in\mathbf{R}, y_j\in V-b\right\}$.

(VL) Выполнено условие (V) с $V=b+L_V$ при $\dim V=m<n$ и опорным вектором b к V в точке b .

Из (VL) в частности следует, что $b\notin L_V$ и вектор $b\neq 0$ ортогонален V , т.е. для любого $v\in V$ выполнено равенство $(v-b,b)_n=0$.

P_V проектор в евклидовом пространстве $\mathbf{R}^n$ на $L_V\subset\mathbf{R}^n$ вдоль b , так что $b\in L_V{}^{\perp}=\operatorname{Ker}P_V\subset\mathbf{R}^n$.

Поскольку $\dim L_V{}^{\perp}=n-m$, то для пересечения в $\mathbf{R}^n$ с любым линейным пространством $L\subset\mathbf{R}^n$ размерности большей m будет $\dim\left(L_V{}^{\perp}\cap L\right)\geq 1$. В качестве подходящих будем выбирать линейные оболочки минимального числа ортов.

Ключевое условие для теоремы 2.

Положим $\mathrm{M}_{m+1}=\{M\in 2^{\{1,\dots,n\}}:|M|=m+1\}$.

(Z) Для любого множества индексов $M\in\mathrm{M}_{m+1}$ найдется вектор $c_M\in L_V{}^{\perp}\cap\operatorname{Lin}\{e_j\}_{j\in M}$, удовлетворяющий условию $(c_M,b)_n\neq 0$.

В силу соотношения размерностей выполнение условия (Z) является случаем общего положения.

Теорема 2 (см. [2]). При выполнении условий (G), (F), (VL) и (Z) для любого ограниченного неотрицательного решения $x(t) = \left(x_1(t), \ldots, x_n(t)\right)^T$ задачи Коши для (1) найдутся $(n-m)$ значимых индексов $i \in \{1, \ldots, n\}$, для каждого из которых существует такая последовательность $t_k \to +\infty$, что $x_i(t_k) \to 0$.

Замечание. Из утверждения теоремы в частности следует, что число значимых индексов не меньше $(n-m)$, т.е. такая оценка является необходимым условием для выполнения всех условий теоремы.

Пусть $\dim V = m < n$, $V = b + L_V$, причем известны линейно независимые векторы $a_j^{\ T} \in \mathbf{R}^n$, $j \in \{1, \ldots, m\}$ такие, что L_V=Lin $\{a_j^{\ T}\}_{j \in \{1, \ldots, m\}}$ и опорный к V вектор $0 \neq b \in \mathbf{R}^n$, так что $(b, a_j^{\ T})_n = 0$ для $j \in \{1, \ldots, m\}$. Пусть $a^T = \left(a_{ij}\right)$ – $n \times m$ матрица ранга m, составленная из столбцов $a_j^{\ T}$. Сопоставим каждому упорядоченному набору $M = \{i_1, \ldots, i_{m+1}\}$, $i_l \in \{1, \ldots, n\}$, ее $m \times (m+1)$-минор a_M, составленный из столбцов матрицы a, попавших в набор M. Пусть $\operatorname{rank} a_M = k \leq m$ и $a_{M'}$ – некоторый невырожденный $k \times k$ -минор матрицы a_M, построенный на столбцах упорядоченного набора $M' = \{i_1', \ldots, i_k'\} \subset M$. Предположим, что векторы в наборе $\{a_j^{\ T}\}_{j \in \{1, \ldots, m\}}$ упорядочены таким образом, что минор $a_{M'}$ расположен в первых k строках матрицы a_M. В случае такой перенумерации матрица a_M приобретает вид $a_M = \begin{pmatrix} a_{M'} & a_{M \setminus M'} \\ & a_{m-k} \end{pmatrix}$, где $a_{M \setminus M'}$ – $k \times (m+1-k)$-матрица, составленная из $(m+1-k)$ укороченных (т.е. ограниченных на первые k строк) столбцов $a_i = \left(a_{M \setminus M'}\right)_i \in \mathbf{R}^k$ матрицы a_M, не попавших в $a_{M'}$ (т.е. с $i \in M \setminus M'$), а a_{m-k} – $(m-k) \times (m+1)$ -матрица, составленная из последних $(m-k)$ строк матрицы a_M. Упорядочим теперь элементы вектора $b \in \mathbf{R}^n$ в соответствии с выбором набора M таким образом, чтобы на первых $(m+1)$ местах стояли элементы с номерами из M в соответствии с установленным выше внутри набора M порядком, так что укороченный до этих первых $(m+1)$ мест вектор b имеет вид $b_M = (b_{M'}, b_{M \setminus M'}) \in \mathbf{R}^{m+1}$ с $b_{M'} \in \mathbf{R}^k$ и $b_{M \setminus M'} \in \mathbf{R}^{m+1-k}$. Обозначим как обычно через b_i элемент вектора b, стоящий в соответствии с указанным порядком на месте $i \in M \setminus M'$. Соответствующее набору M условие будет иметь вид:

(ZM) Для заданного набора $M \in \mathrm{M}_{m+1}$, соответствующих ему ранга $k \leq m$ матрицы a_M и порядка внутри $M = \{M', M \setminus M'\}$ найдется номер $i \in M \setminus M'$ такой, что

$$\left(a_{M'}^{\ -1}\left(a_{M \setminus M'}\right)_i, b_{M'}\right)_k \neq b_i.$$

Предложение (см. [2]). Выполнение условий (ZM) для всех $M \in \mathrm{M}_{m+1}$ достаточно для (Z).

3. Пример необходимости условий

В случае нарушения условий теоремы 2 могут возникать ситуации, при которых наблюдается исчезновение меньшего числа компонент, чем это указано в утверждении теоремы.

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x)\ ,\ \ x = (x_1, x_2, x_3, x_4)\ ,\ \ f_1(x) = 1 - x_2\ ,\ \ f_2(x) = x_1 - 1\ ,\ \ f_3(x) = -1\ ,\ \ f_4(x) = 0\ ,$$

$x_i(0) > 0$, $i = (1, \dots, 4)$.

Вектор-функция $f = f(x) = (f_1, f_2, f_3, f_4)$ независимо от ее аргумента принимает значения в двумерной плоскости, задаваемой как $V = \{x = (x_1, x_2, -1, 0)\}$. Для построенной системы выполняются условия теоремы 1.

Из условий теоремы 2 выполняются все, кроме условия (Z), причем для выполнения последнего не хватает одного условия (ZM) для $M = \{1, 2, 4\}$. Такого прокола достаточно, чтобы вместо ожидаемых в соответствии с теоремой 2 двух переменных исчезала всего одна – а именно переменная $x_3(t) = x_3(0)e^{-t} \to 0$, в то время как остальные переменные оставались ограниченными и отделенными от нуля (ибо $x_4(t) \equiv x_4(0) > 0$, а переменные $x_{1,2}(t)$ задают решение системы Вольтерра «хищник – жертва», т.е. колеблются вдоль замкнутой траектории в ограниченной области строго положительных значений $0 < C_1 < x_{1,2}(t) < C_2 < \infty$.

4. Проколы

Представляет интерес связь размера сокращения с числом проколов.

Следствие 1 (см. [2]).. Пусть выполнены все условия теоремы 2, кроме условия (Z), вместо которого предполагаются выполненными условия (ZM) для $M \in Q \subset \mathrm{M}_{m+1}$ с общим числом $|Q| \leq |\mathrm{M}_{m+1}| = C_n^{\,m+1}$. Тогда утверждение теоремы 2 будет выполняться не менее чем для $\kappa \leq n - m$ значимых компонент, где $\kappa = \max\{l \in \mathbf{N} : C_{n-l+1}^{\;\;m+1} > C_n^{\,m+1} - |Q|\}$.

Замечание. При выполнении остальных (кроме (Z)) условий теоремы 2 очевидно выполнено неравенство $|Q| \geq 1$ (ибо в противном случае вектор b был бы ортогонален всем e_i). Отсюда следует, что максимум всегда достижим и локализован в пределах $\kappa \in \{1, \dots, n - m\}$. Будем множества $M \in \mathrm{M}_{m+1} \setminus Q$ называть *проколами*, так что $q = |\mathrm{M}_{m+1} \setminus Q| = C_n^{\,m+1} - |Q| \geq 0$ -- число проколов. Для крайних значений находим соответственно $|Q| = 1$ при $\kappa = 1$ (случай теоремы 1) и $q = 0$ при $\kappa = n - m$ (случай теоремы 2). Для некоторых других значений согласно формуле также находим: $q \in \{1, \dots, m+1\}$ влечет $\kappa = n - m - 1$, $q \in \left\{m + 2, \dots, \dfrac{(m+2)(m+3)}{2} - 1\right\}$ влечет $\kappa = n - m - 2$, и т.д.

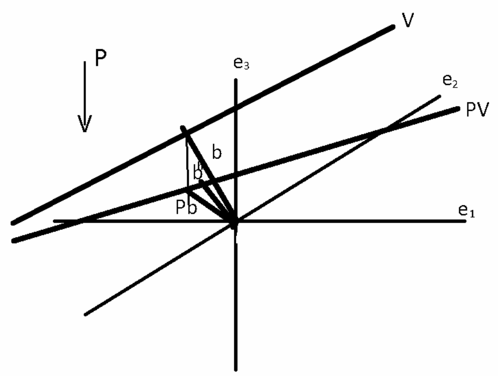
5. Укороченная система

Пусть как и прежде $m = \dim V < n$. Фиксируем некоторое подмножество $M^h \subset \{1, \dots, n\}$ такое, что $|M^h| = h \geq m + 1$, и положим $\mathrm{M}_{m+1}{}^h = \left\{M \in \mathrm{M}_{m+1} : M \subset M^h\right\}$. Пусть $P_h = P_{M^h}$, где P_M -- проектор на пространство, натянутое на орты $\left\{e_i\right\}_{i \in M}$, вдоль остальных, т.е. $P_M\left(\sum_{i=1}^{n} x_i e_i\right)=\sum_{i\in M} x_i e_i$. Обозначим $\mathbf{R}^h = P_h\left(\mathbf{R}^n\right)$ и будем вместо условия (VL) рассматривать более сильное условие, означающее выполнение условия (VL) лишь для части переменных.

(VP) Выполнено условие (VL) с $m=\dim V<n$, в котором вместо исключения $\mathbf{0}\notin V$ стоит исключение $\mathbf{0}\notin P_h V$.

То, что из $\mathbf{0}\notin P_h V$ вытекает $\mathbf{0}\notin V$, является следствием равенства $P_h\mathbf{0}=\mathbf{0}$, так что в случае выполнения условия (VP) наряду с вектором $b\neq\mathbf{0}$ существует также единственный вектор $b^h\neq\mathbf{0}$, задающий проекцию $\mathbf{0}\in\mathbf{R}^h$ на $P_h V$.

Предложение (см. [2]). При выполнении условия (VP) для заданного $M\in \mathrm{M}_{m+1}{}^{h}$ условие (ZM) эквивалентно ему же с заменой вектора b на b^h .



На рисунке изображен случай для $n=3$, $m=1$, $P=P_h$ с $M_h=\{1,2\}$.

Выбирая часть переменных, для которой выполнено условие (VP), эквивалентное условию (VL) для укороченной системы, мы получаем следующее

Следствие 2 (см. [2]). Утверждения теоремы 2 (ее следствия 1) остается в силе в случае справедливости ее (его) условий для решений, рассматриваемых как решения укороченной системы относительно некоторой части (например, значимых) переменных.

6. Приложение. Обобщенный принцип конкурентного исключения

Пусть динамика биологического сообщества описывается неотрицательными решениями следующей системы уравнений:

$$\frac{dx_i}{dt}=g_i(x_i)\left(\beta_i+\sum_{j=1}^{m}\alpha_{ij}R_j(t)\right),\ i\in\{1,\ldots,n\}, \qquad (2)$$

где функции $g_i(s)$ определены при всех $s\geq 0$, непрерывны и положительны при $s>0$, причем $g_i(0)=0$. Функции $R_j(t)$, $j\in\{1,\ldots,m\}$ -- произвольные непрерывные функции времени, служащие для описания динамики ресурсов. Все остальные коэффициенты считаются вещественными постоянными. Без ограничения общности можно считать, что $n\times m$ матрица $\mathrm{A}=\left(\alpha_{ij}\right)$ имеет ранг m , причем не вырожден ее минор $\mathrm{M}=\left(\alpha_{ij}\right)$ с $i,j\in\{1,\ldots,m\}$. В грубом случае при $m<n$ вектор

мальтузианских функций не обращается в нуль, а следовательно не покидает некоторого линейного многообразия размерности m, отделенного от нуля, так что согласно теореме 1 из ограниченности решения следует исчезновение по крайней мере одной из его значимых компонент.

Оказывается, что теорема 2 позволяет относительно системы (2) утверждать большее – в грубом случае исчезать будут не один, а $(n-m)$ видов. Более тонкие случаи описываются ее следствием 1, так что в общем случае имеет место приводимое ниже предложение. Для его формулировки введем следующие обозначения.

Для коэффициентов из (2) положим $\beta = (\beta_1, \dots, \beta_n)^T$, $a_{ij} = \alpha_{ji}$ и $\mathrm{A}^T = (a_{ij})$. Будем считать, что $\beta \notin \ker \mathrm{A}^T$. Матрица A^T может быть представлена в виде $\mathrm{A}^T = \begin{pmatrix} \mathrm{M}^T & \mathrm{N} \end{pmatrix}$, где N -- некоторая $m \times (n-m)$ матрица, дополняющая M^T до A^T. Рассмотрим расширение матрицы A до $n \times n$ матрицы A_n и вспомогательную матрицу B вида:

$$\mathrm{A}_n = \begin{pmatrix} \mathrm{M} & -\left(\mathrm{M}^T\right)^{-1} \mathrm{N}^T \\ \mathrm{N} & \mathrm{E} \end{pmatrix}, \ \mathrm{B} = \begin{pmatrix} \mathrm{M}^T & 0^T \\ 0 & \mathrm{E} \end{pmatrix}$$

где E -- единичная $(n-m) \times (n-m)$ матрица, а 0 -- нулевая $m \times (n-m)$ матрица. Матрица A_n не вырождена, поскольку таковой является матрица B, а матрица $\mathrm{BA}_n + (\mathrm{BA}_n)^T$ положительно определена. Отсюда следует единственность решения уравнения $\mathrm{A}_n u = \beta$ относительно вектора $u = \begin{pmatrix} u^1 & u^2 \end{pmatrix} \in \mathbf{R}^n$ с $u^1 \in \mathbf{R}^m$ и $u^2 \in \mathbf{R}^{n-m}$. Нетрудно проверить, что вектор $b = \begin{pmatrix} -\left(\mathrm{M}^T\right)^{-1} \mathrm{N}^T u^2 & u^2 \end{pmatrix} \in \mathbf{R}^n$ ортогонален к линейному многообразию $\beta + \operatorname{Ran} \mathrm{A}$, содержащему все возможные значения мальтузианского вектора, и заканчивается на нем, т.е. представляет собой опорный вектор, фигурирующий в формулировке теоремы 2.

Предложение (см. [3]). Пусть для вектора b и матрицы A^T выполнены $r \le C_n^{m+1}$ условий (ZM). Тогда любое ограниченное неотрицательное решение системы (2) будет иметь не менее, чем $\kappa = \max\{l \in \mathbf{N} : C_{n-l+1}^{m+1} > C_n^{m+1} - r\}$ исчезающих значимых компонент $x_i(t)$, т.е. таких, для которых найдется последовательность $t_k \to +\infty$ такая, что $x_i(t_k) \to 0$ (исчезновение) и расходится интеграл $\int_{+0}^{\varepsilon} \frac{ds}{g_i(s)}$ для $\varepsilon > 0$ (значимость).

Замечание. Формально уравнения в системе (2) независимы. Их взаимосвязь имеет значение только в связи с условиями (ZM). С учетом следствия 2 теоремы 2 мы можем вместо этой системы рассматривать ее укороченный вариант, в котором $i \in M^h = \{i_1, \dots, i_h\} \subset \{1, \dots, n\}$ с $m < h < n$ и тем единственным условием, чтобы для укороченных на M^h вектора β и матрицы A, задаваемых соответственно как $\mathrm{A}_h = (\alpha_{ij})_{i \in M^h, j \in \{1, \dots, m\}}$ и $\beta^h = (\beta_{i_1}, \dots, \beta_{i_h})^T$, выполнялось условие $\beta^h \notin \ker \mathrm{A}_h^T$. В этом случае при выполнении условий предложения (достаточны лишь те $r^h \le \min\{C_h^{m+1}, r\}$ условий из (ZM), которые касаются подмножеств набора M^h) ограниченные решения системы (2) будут иметь исчезающие компоненты из числа входящих в набор M^h в количестве, определяемом приведенным в формулировке предложения расчетом с заменой n на h и r на r^h.

Литература

1. *Разжевайкин В.Н.* К вопросу об экологической нестабильности в моделях биологических сообществ. // Исследование операций (модели, системы, решения). Т. 1 (10). М.: ВЦ РАН, 2015. С. 20-42.

2. *Разжевайкин В.Н.* Случай вырожденного мальтузианского вектора в моделях экологической нестабильности биологических сообществ. // Исследование операций (модели, системы, решения). Т. 2 (11). М.: ВЦ РАН, 2016. С. 20 - 39

3. *Разжевайкин В.Н.* Ресурсная модель конкурентного исключения нескольких видов.// Исследование операций (модели, системы, решения). Т. 2 (11). М.: ВЦ РАН, 2016. С. 57-63