

## О ПРИНЦИПЕ КОНКУРЕНТНОГО ИСКЛЮЧЕНИЯ С ПОЗИЦИЙ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ В ЭКОЛОГИИ

Г. А. ТОНОЯН, С. М. СЕМЕНОВ

Анализируется принцип конкурентного исключения с позиций современного математического аппарата эволюционной экологии. Изучается совместная динамика конкурирующих популяций некоторых видов из некоторой совокупности, когда естественный отбор действует на целый спектр весьма близких форм, который целесообразно при изучении считать непрерывным.

*Ключевые слова:* биоценоз, математическое моделирование, динамика популяции, естественный отбор, логистическое уравнение, принцип конкурентного исключения.

Со времен работ Гаузе [5], Вольтерра [7] и Лотки [6] теоретическая экология неоднократно возвращалась к одному из фундаментальных законов биологии—к принципу конкурентного исключения. Этот закон формулировался в различные времена по-разному, однако если попытаться найти то общее, что было в этих формулировках, то его следует сформулировать следующим образом: в сложившемся климаксом биоценозе не могут сосуществовать популяции биологических видов, обладающие близкими системами отношений со средой. Под системой отношений вида со средой здесь следует понимать пищевую нишу, комплексы хищников, паразитов, болезней и т. д. Математическая экология как зарубежная, так и отечественная немало продвинулась в понимании и формализации принципа конкурентного исключения. Из суммирующих изданий следует упомянуть монографии Смита [4], Свищева и Логофета [1]. В настоящей статье авторы еще раз возвращаются к этому вопросу, анализируя его с позиций современного математического аппарата эволюционной экологии.

Известно, что динамика популяции успешно моделируется при помощи логистического уравнения.

$$\dot{x}(t) = (r - Ax(t))x(t), \quad (1)$$

где  $x(t)$  — есть текущая численность (плотность) популяции в момент времени  $t$ ,  $r$  — не зависящий от плотности коэффициент размножения (в непрерывном времени),  $Ax$  — удельная смертность. Константы  $r > 0$  и  $A > 0$  определяют уровень равновесия численности популяции  $x^* = \frac{r}{A}$ .

а также режим стремления численности популяции к этому равновесию при положительном начальном условии  $x(0)$ :

$$x(t) = \frac{x(0) e^{rt}}{1 + x(0) \frac{A}{r} (e^{rt} - 1)}.$$

Уравнение (1) можно обобщить так, чтобы оно описывало не только динамику популяции в классическом смысле, т. е. изменения фазовых переменных системы (численности популяции), но и одновременно моделировало процесс естественного отбора из некоторой исходной совокупности видов. Будем изучать совместную динамику конкурирующих популяций некоторых видов из некоторой совокупности, которую мы будем параметризовать («нумеровать») элементами множества  $A$ .

Это множество  $A$  мы для определенности будем полагать метрическим локально компактным сепарабельным пространством с мерой Лебега  $da$ . Такая общность рассмотрения, заведомо превышающая потребности исследования динамики  $N$ —видового сообщества, обусловлена необходимостью анализа динамики популяций на фоне внутривидовой изменчивости и внутривидовой конкуренции, когда естественный отбор действует на целый спектр весьма близких форм, который целесообразно при изучении считать непрерывным.

Состояние биоценоза в момент времени  $t$  мы будем характеризовать распределением  $x_a(t)$  суммарной численности всех особей биоценоза по параметру  $a \in A$ . Динамика биоценоза будет характеризоваться дифференциальным уравнением

$$\dot{x}_a(t) = \left( r(a) - A \int_A x_a(t) da \right) x_a(t), \quad (2)$$

где непрерывная функция  $r(a) > 0$  есть не зависящий от плотности коэффициент размножения особей типа  $a \in A$  (в непрерывном времени),

а  $A \int_A x_a(t) da$  — неспецифическая удельная смертность особей в био-

ценозе, зависящая от суммарной численности особей биоценоза. При любом начальном условии  $x_a(0) \geq 0$  уравнение (2) имеет решение

$$x_a(t) = \frac{x_a(0) e^{r(a)t}}{1 + A \int_A \frac{x_a(0)}{r(a)} (e^{r(a)t} - 1) da}.$$

Если не зависящий от плотности коэффициент размножения  $r(a)$  максимален для типа особей с параметром  $a_0 \in A$ , т. е.  $r(a) < r(a_0) = r_{\max}$  при  $a \neq a_0$ , то можно показать, что при  $a_0$ , принадлежащем носителю распределения  $x_a(0)$ ,

$$x_a(t) \rightarrow \frac{r_{\max}}{A} \delta(a, a_0),$$

где  $\delta(a, a_0)$  — дельта-функция Дирака, сосредоточенная в точке  $a_0 \in A$ .

Это означает, что популяции особей всех типов, кроме типа  $a_0$ , обладающего максимальным, не зависящим от плотности коэффициентом размножения, будут в описанной выше системе элиминироваться, а численность популяций особей (суммарная) будет стремиться к  $\frac{\Gamma_{\max}}{A}$ , как это должно быть в силу уравнения (1).

Если непрерывная функция  $\gamma(a) > 0$  достигает своего глобального максимума  $\Gamma_{\max}$  на некотором подмножестве  $B \subseteq A$ , состоящем более чем из одной точки, то для любого начального условия  $x_a(0)$ , пересечение носителя которого с  $B$  не пусто, будет справедливо следующее утверждение: для любой  $a \in A$ ,  $a \notin B$  существует такая окрестность  $U^a$ , что  $\int_{U^a} x_a(t) da \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ ; в то же время  $\int_A x_a(t) da \rightarrow \frac{\Gamma_{\max}}{A}$  при  $t \rightarrow \infty$ .

Последнее означает, что суммарная численность особей биоценоза стремится по-прежнему к  $\frac{\Gamma_{\max}}{A}$ , а популяции особей тех типов  $a \in A$ , которые не принадлежат совокупности  $B$ , элиминируются в ходе естественного отбора.

Заметим, что подмножество  $B$  обычно беднее множества  $A$ . Более точно, если в пространстве  $C(A)$  непрерывных функций на  $A$  с равномерной нормой рассмотреть шар  $S_R = \{h | h \in C(A), \|h\| \leq R\}$ , то существует такое подмножество  $S \subset S_R$ , что  $S_R \setminus S$  есть множество первой категории, а множество  $B$  точек достижения любой функцией  $h \in S$  глобального максимума на  $A$  является нигде не плотным на  $A$ .

Последнее утверждение можно распространить на обобщенное уравнение математической экологии [2, 3]:

$$\dot{X}(t) = (h + K(X(t)), c(t)) X(t), \quad (3)$$

где  $X$  — неотрицательная мера на  $A$ ,  $h \in C(A)$ ,  $c(t)$  — непрерывная ограниченная функция времени, со значениями в некотором метрическом пространстве  $Z$ , и  $K: C^*(A) \times Z \rightarrow C(A)$  — непрерывно по совокупности аргументов, компактно и равномерно липшицево по  $X$ .

Пусть открытое множество  $O$  в конусе неотрицательных мер на  $A$  и  $R > 0$  таковы, что для любого начального момента времени  $t_0$ , начального условия  $X_0 \in O$  и  $h \in S_R$  соответствующее решение уравнения (3) продолжается на  $[t_0, +\infty)$  и является ограниченным на  $[t_0, +\infty)$  равномерно по  $h \in S_R$  и  $X_0 \in O$ . Для любого решения  $X(t)$  определим разбиение множества  $A$  на два:  $A = A_0 \cup B$ . К множеству  $A_0$  отнесем такие точки  $a \in A$ , для которых существует такая окрестность  $U^a$ , что для любой  $f \in C(A)$ ,  $\|f|_{A \setminus U^a}\| = 0$  выполнено:  $\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t)(f) = 0$ .

Множество  $B$  определим как дополнение до  $A_0$ . Подмножество  $A_0$  естественно интерпретируется как подмножество типов особей, популяции которых элиминируются в ходе естественного отбора в биоценозе, функционирующем в силу уравнения (3). Множество  $B$  — закрепившиеся в биоценозе типы особей.

В высказанных выше предположениях существует такое  $S \subseteq S_R$ , причем  $S \cap S$  — первой категории, что для любых  $h \in S$  и  $X_0 \in O$  построенное по соответствующему решению  $X(t)$  множество  $B$  будет нигде не плотно на  $A$ .

Таким образом, в том случае, когда в динамике биоценоза определяющим фактором динамики численности, специфическим для особей различных видов (типов), является удельная скорость воспроизводства, а остальные факторы можно рассматривать приближенно как неспецифичные, естественный отбор идет в пользу видов (типов), обладающих максимальной скоростью воспроизводства. Остальные исключаются из биоценоза. В общей типичной ситуации вследствие отбора из биоценоза исключаются все виды (типы) особей, кроме некоторого подмножества, весьма бедного по сравнению с исходной совокупностью в любой ее части.

Ереванский государственный университет,  
кафедра высшей математики

Поступило 23.IX 1981 г.

# ԷԿՈԼՈԳԻԱՅԻՆ ՄՐՅՈՒՅԹԱՅԻՆ ԲԱՅԱՌՄԱՆ ՍԿԶԵՄՈՒՆԷՐԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ՝ ՄԱԹԵՄԱՏԻԿԱԿԱՆ ՄՈԳԵԼԱՎՈՐՄԱՆ ԴԻՐՔԵՐԻՑ

Գ. Ա. ՏՈՆՈՅԱՆ, Ս. Մ. ՍԵՄՅՈՆՈՎ

Վերլուծվում է էվոլյուցիոն էկոլոգիայի ժամանակակից մաթեմատիկական ապարատի դիրքերից մրցույթային բացառման սկզբունքը:

Ուսումնասիրվել է որոշ համարմբի մի քանի տեսակի մրցող պոպուլյացիաների համատեղ դինամիկան, երբ բնական ընտրությունը գործում է բավականին մերձավոր ձևերի ամբողջ սպեկտրի վրա, որը նպատակահարմար է ուսումնասիրման ժամանակ համարել անընդհատ:

## ON THE PRINCIPLE OF COMPETITIVE EXCLUSION FROM THE POSITION OF MATHEMATICAL MODELLING IN ECOLOGY

G. A. TONOIAN, S. M. SEMIONOV

The principle of competitive exclusion from the position of modern mathematical apparatus of evolutionary ecology has been analysed.

The combined dynamics of competitive populations of some species from certain integrity when natural selection effects the whole spectrum (which is expediently to consider as continuous) of similar forms has been studied.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических популяций. 352. М., 1978.
2. Семенов С. М. Междунар. симпоз. по комплексному глобальному мониторингу загрязнения окружающей природной среды. Тез. докл. Л., 1978.

3. Семенов С. М. В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 4, 250—262, Л., 1981.
4. Смит Дж. М. Модели в экологии. 184. М., 1976.
5. Gause G. F. The struggle for existence, Baltimore, 1934.
6. Lotka A. I. Elements of physical biology, Baltimore, 1925.
7. Volterra V. Variazione e fluttuazioni del d'individui in specie animali conviventi, Met. Acad. Nazionale Lincei (ser. 6), 2, 31—113, 1926.