Дельта-функции и парадоксы конкуренции в периодической среде

В. Г. Ильичёв

Ничто в мире не существует.
… А ежели, что и существует, то непознаваемо для человека.
… А ежели всё-таки познаваемо, то непередаваемо ближнему.
… Если мы и сможем что-то рассказать, то никто не заинтересуется.

Д. Фон-дер-Флаасс. Теоремы софиста Горгия и современная математика // Квант. 2010. № 5. С. 16–23

Нелинейные модели экологи — популярная область для применения и развития математических методов исследования динамических систем. В отличие от известных моделей математической физики здесь пока не предложено однозначного описания процессов. Возможно, тут ещё не родился свой Ньютон, но тем не менее усилиями Вольтерра [2] и других учёных описан допустимый класс нелинейных уравнений в экологии. В практических приложениях авторы вольны выбирать те или иные конкретные схемы.

Важно отметить, что не существует «экологии без эволюции». Так, в процессе воспроизводства особей создаются их копии (мутанты) с несколько отличными параметрами. Далее на уровне сообщества мутантов происходит конкуренция, выявляются «сильнейшие», их (т. е. новые) параметры постепенно закрепляются в популяции. Формально, структура таких эколого-эволюционных моделей включает в себя связку уравнений для переменных (= вектор X) и параметров (= вектор α):

$$\dot{X} = F(X, \alpha) \quad \text{и} \quad \dot{\alpha} = G(X, \alpha).$$

Здесь оператор G производит селекцию параметров. Его структура связана с найденными критериями конкурентного вытеснения. Поэтому актуальна проблема поиска признаков отбора.

Здесь существенную роль играет пространственно-временная неоднородность природных факторов. Ниже на основе нового специального класса моделей (D-системы) обсудим один из аспектов данной тематики: «загадочную» динамику конкурентов при периодическом изменении, например, температуры среды. Основная идея в конструкции D-систем заключается в использовании коэффициентов роста популяций, заданных периодическими дельта-функциями. В таких моделях нелинейные взаимодействия проявляются достаточно редко (каждая популяция на периоде имеет лишь одну свою точку роста). Таким образом, от полноценного нелинейного взаимодействия остаётся лишь некоторый «нелинейный скелет», сохраняющий однако конкурентную суть явлений.

Неожиданно оказалось, что поиск периодических режимов сводится к решению некоторой системы линейных алгебраических уравнений[1)]. А для обоснования устойчивости равновесий вполне достаточно элементарных средств (сжатые отображения, теория монотонных операторов и др). D-системы представляют собой своеобразные модели-«разведчики». Так, зачастую полученные в них признаки отбора или

Рис. 1. Сосуществование или вытеснение?

[1)] Заветная мечта каждого интеллектуала — свести логику к вычислениям.

сосуществования (рис. 1) верны и для моделей с произвольными коэффициентами.

Часть простых, но полезных результатов оформлена в статье в форме задач. А определённый набор подстрочных замечаний призван смягчить строгость математического изложения.

§ 1. Основные уравнения математической экологии. Постоянная среда

В этом вводном разделе для простоты считаем среду постоянной.

1. *Динамика одной популяции.* Обозначим через x численность популяции. Тогда её динамика задаётся в традиционной форме

$$\dot{x} = xf(x), \tag{1}$$

где $f(x)$-строго убывающая гладкая функция. Эта результирующая скорость уменьшается с увеличением численности популяции. Приведём примеры: $f(x) = 1 - x$ (Вольтерра [2]) и $f(x) = -1 + 2/(1 + x)$ (Контуа [10]).

Полагаем $f(0) > 0$ и $f(\infty) < 0$. Первое неравенство означает способность популяции возродиться при малой численности, а второе — запрет на её неограниченный рост.

При таких допущениях уравнение (1) имеет ровно два равновесия: тривиальное 0 и положительное $c > 0$. Последнее значение находится единственным образом из уравнения $f(c) = 0$. Ниже величину c будем называть продуктивностью популяции.

Уравнение (1) в фазовом пространстве $\mathbb{R}_+ = (0, \infty)$ задаёт векторное поле, направленное к точке c. Формально, справедлива простая

Теорема 1. *Равновесие c глобально устойчиво в $\mathbb{R}_+$.*

Идея обоснования. Построим непрерывную функцию так называемого ляпуновского типа $L(x) = |c - x|$. Она положительна и дифференцируема за исключением одной точки $x = c$; $L(c) = 0$. Легко убедиться, что функция Ляпунова L убывает на всякой траектории (1) при положительном начальном условии. Более того, $L[x(t)] \to 0$ при $t \to \infty$. Поэтому $x(t)$ монотонно стремится к c.

2. *Динамика двух близких конкурентов.* Пусть x, y — численности двух конкурентов. Тогда их совместная динамика задаётся моделью:

$$\dot{x} = xf(x, y) \quad \text{и} \quad \dot{y} = yg(x, y), \tag{2}$$

в которой f и g — убывающие функции по всем аргументам. Ниже мы будем предполагать, что конкуренты — это мутанты одной популяции, определяющие процессы отбора. Поэтому они оказывают одинаковое давление на скорость роста. Формально выполняется равенство:

$$f'_x(x, y) = f'_y(x, y) \quad \text{для всех } x, y. \tag{3}$$

Аналогично совпадают частные производные и у функции g.

Оказывается, из (3) вытекает, что f на самом деле является функцией одной переменной и зависит лишь от $(x+y)$. Действительно, рассмотрим вспомогательную функцию $h(z) = f(x+z, y-z)$. Из (3) сразу получаем $h'_z(z) = 0$ для всех z. При $z = y$ получаем $f(x, y) = f(x+y, 0)$.

Теперь удобно в модели (2) положить

$$\dot{x} = xf(x+y) \quad \text{и} \quad \dot{y} = yg(x+y). \tag{4}$$

Как и ранее считаем, что f и g — строго убывающие гладкие функции, удовлетворяющие «граничным» условиям:

$$f(0) > 0,\ f(\infty) < 0 \quad \text{и} \quad g(0) > 0,\ g(\infty) < 0.$$

В этом случае существуют положительные величины a, b — корни уравнений $f(a) = 0$ и $g(b) = 0$. Разумеется, точки $(a, 0)$ и $(0, b)$ — точки равновесия для (4). При этом первая точка соответствует вымиранию (= вытеснению) второй популяции, а вторая точка возникает при вымирании первой популяции.

Пусть заданы положительные начальные значения переменных, тогда каков исход конкуренции в модели (4)? Справедлива

Теорема 2. *Если $a > b$, то x-популяция вытесняет y-популяцию.*

Идея обоснования. В первом квадранте плоскости (x, y) построим непрерывную неотрицательную функцию

$$L(x, y) = \max\{|a-x|, y\}.$$

Она почти всюду дифференцируема и равна нулю лишь в одной равновесной точке. Самое главное, на каждой траектории системы (4) данная функция убывает и стремится к 0. Поэтому фазовая точка (x, y) стремится к $(a, 0)$.

Задача 1. Приведите строгое доказательство данной теоремы.

Этот простой результат иллюстрирует так называемый *принцип Гаузе*: при наличии одного кормового ресурса в постоянной среде может выжить лишь одна (наиболее продуктивная) популяция. Имеет место и более общий результат: при наличии m кормовых ресурсов выживает не более m конкурентов [3].

Последнее замечание. Формально в процессе эволюции как-то деформируются нелинейные[2)] функции скорости роста f в модели (1). Согласно теореме 2 это должно приводить к росту численности популяции.

§ 2. Рост популяции в периодической среде. Дельта-функции

Представляет интерес проблема о возможных явлениях в динамике конкурентов при периодическом (период обозначим T) изменении какого-либо из факторов среды. Известный пример физического маятника с колеблющейся точкой подвеса показывает, что здесь могут возникать парадоксальные ситуации (= стабилизация неустойчивого равновесия) [1]. Неожиданно оказалось, что в периодической среде на одном ресурсе может устойчиво сосуществовать любое конечное число конкурентов [9]. Авторы указанной статьи использовали простую нелинейную модель с кусочно-постоянными скоростями роста популяций. Путём прямых и очень громоздких вычислений они получили искомый результат. Ниже мы предлагаем более эффективную технику, основанную на применении периодических дельта-функций в качестве коэффициентов размножения:

$$\dot{x} = x\Big(-1 + \frac{\beta(t)}{1+x}\Big), \tag{5}$$

где $\beta(t)$ — скорость размножения. Считаем, что $\beta(t)$ — неотрицательная непрерывная функция с условием $\beta(t) = \beta(t+T)$ для всех t.

Для скорости роста переменной в (5) имеют место оценки:

$$\dot{x} \geqslant -x \quad \text{и} \quad \dot{x} \leqslant x(-1+\beta(t)). \tag{6}$$

Поэтому данное решение растёт не быстрее экспоненты и, значит, продолжается вперёд и назад неограниченно.

Разумеется, при $x_0 > 0$ выполнено $x_t > 0$ для всех t.

Также выполняется условие Липшица (= ограниченность производной правой части (5) по x), гарантирующее существование и единственность решения [1].

Напомним традиционную схему исследования моделей с T-периодической правой частью, основанную на тех или иных свойствах отображения Пуанкаре $P\colon x_0 \to x_T$. Очевидно, $P(0) = 0$. Справедлива (рис. 2 *a*)

[2)] На их (динозавров и др.) могилах можно было написать «Они были слишком линейны для этого мира» (А. М. Молчанов).

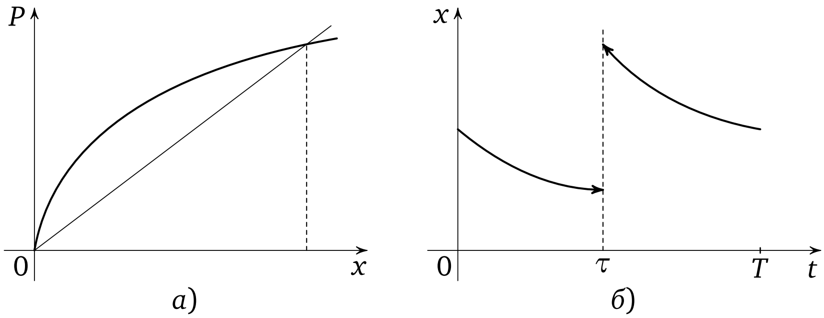

Рис. 2. *а*) Отображение Пуанкаре для (5); *б*) вид решения (11)

Теорема 3. *Функция P монотонно возрастает и вогнута.*

Идея обоснования. Для краткости представим (5) в форме

$$\dot{x} = F(x, t). \tag{7}$$

1. *Монотонность P.* Предположим противное: для некоторых двух значений аргумента одновременно выполняются противоположные неравенства $x_0 < y_0$ и $x_T > y_T$. Значит, существует точка θ из $[0, T]$, в которой $x_\theta = y_\theta$. Обратим время в уравнении (7), тогда из точки $t = \theta$ выходят две траектории. Но это противоречит теореме единственности.

2. *Вогнутость P.* В качестве иллюстрации рассмотрим частный случай выпуклой комбинации переменных — их полусумму. Положим $z = (x + y)/2$ и через $\Gamma_x, \Gamma_y, \Gamma_z$ обозначим траектории, выходящие из точек x_0, y_0, z_0. Из вогнутости F по первому аргументу следует: для всех $t \geqslant 0$ выполняется

$$\dot{z} = F(z, t) > \frac{F(x,t) + F(y,t)}{2} = \frac{\dot{x} + \dot{y}}{2}.$$

Поэтому при $z_0 = (x_0 + y_0)/2$ получаем $z_t > (x_t + y_t)/2$ для всех $t > 0$. Иными словами, Γ_z всегда лежит выше кривой $(\Gamma_x + \Gamma_y)/2$. Значит, P — вогнутая функция.

Пусть

$$\lambda = \int_0^T \beta(t)\, dt.$$

С помощью (6) легко решается

Задача 2. Доказать соотношения: $P(x) \approx x \cdot e^{-T+\lambda}$ для малых x и $P(x) \approx x \cdot e^{-T}$ для больших x.

При $\lambda > T$ график P пересекается с биссектрисой первого ортанта в единственной точке x^*. Очевидно, $P(x^*) = x^*$. Точка x^* соответствует началу и концу T — периодического решения.

При выбранном $x_0 > 0$ построим бесконечную рекурсию $x_{k+1} = P(x_k)$.

Задача 3. Покажите, что $\{x_k\}$ монотонно сходится к x^*.

Значит, найденное периодическое решение глобально устойчиво в $\mathbb{R}_+$.

В рамках модели Контуа (см. (5)) многие вычисления сильно упрощаются. Это будет продемонстрировано в следующих разделах. Пока неявно подсчитаем среднюю численность популяции в периодическом режиме. Перепишем (5) в форме соотношения

$$\frac{\dot{x}}{x} + \dot{x} + x = \beta(t) - 1.$$

После его интегрирования в промежутке $[0, T]$ с учётом $x(0) = x(T)$ находим

$$\frac{1}{T}\int_0^T x(t)\,dt = \frac{\lambda}{T} - 1 \tag{8}$$

Поэтому λ — мера продуктивности популяции. Неравенство $\lambda/T > 1$ является необходимым и достаточным условием невымирания популяции.

Следующий важный шаг на пути упрощений заключается в специальном выборе коэффициентов роста популяций $\beta(t)$. Как правило, у каждого фактора есть свой диапазон (= интервал толерантности), в котором он оказывает благоприятное воздействие на рост популяции, и поэтому здесь β достаточно велико. А вне данного интервала значение β равно нулю. Поэтому график β на $[0, T]$ имеет один или несколько горбов. Ограничимся случаем одного горба. Предельным случаем одного горба (в точке τ) является дельта-функция $\delta(t - \tau)$ С наивной точки зрения — это бесконечно узкий и одновременно бесконечно высокий горб с площадью, равной 1. Разумеется, такой математический объект как «вещь в себе» не может существовать. Однако в рамках теории дифференциальных уравнений его можно определить как «вещь для нас» вполне допустимым образом. Так, формально рассмотрим дифференциальное уравнение

$$\dot{x} = F(x, \delta(t - \tau)) \tag{9}$$

с начальным условием x_0. Согласно известной методологии [8] решение уравнения (9) является поточечным пределом решений

$$\dot{x}_n = F(x_n, h_n(t - \tau)) \tag{10}$$

с начальным условием $x_n(0) = x_0$ для всех n. Здесь каждая h_n является гладкой функцией, положительной на своём отрезке $I_n = [\tau - a_n, \tau + b_n]$;

вне I_n функция h_n равна нулю; интеграл h_n по I_n равен 1. Положительные параметры a_n и b_n стремятся к 0 при $n \to \infty$.

Решение считается корректным, если от выбора дельтаобразной последовательности $\{h_n\}$ оно не зависит[3)]. Но, как показывают простые примеры, такое определение оказывается слишком жёстким (см. приложение 1).

Поэтому будем считать решение корректным, если существуют однозначные пределы слева и справа в точках разрыва.

Рассмотрим на отрезке $[0, T]$ чуть более сложную модель Контуа

$$\dot{x} = x\left(-1 + \frac{\lambda\delta(t-\tau)}{1+K+x}\right), \tag{11}$$

где K — положительная константа, например, численность конкурента в момент τ. Ясно, что решение (11) является почти всюду убывающей экспонентой за исключением τ — точки скачка (рис. 2 *б*).

В приложении 2 приведено вычисление пределов решения слева и справа в точке разрыва. Получена следующая формула:

$$\varphi(x_+, K) = \varphi(x_-, K) + \lambda, \tag{12}$$

где

$$\varphi(z, K) = (1+K)\ln(z) + z; \quad x_+ = x(\tau+0),\ x_- = x(\tau-0).$$

Далее будем считать, что δ является T-периодической функцией, т. е. $\delta(t+T) = \delta(t)$ для всех t. Теперь решение (11) продолжается вперёд неограниченно. На каждом отрезке $[m \cdot T,\ m \cdot T + T]$ обозначим через

$$y^m = x(m \cdot T + \tau + 0)$$

значение решения в точке разрыва справа. Как вычислить y^{m+1}? Воспользуемся соотношением (12), положив $x_+ = y^{m+1}$ и $x_- = y^m \cdot e^{-T}$. Тогда после элементарных преобразований получаем

$$\varphi(y^{m+1}, K) = \varphi(y^m, K) + T\left(\mu - K - \frac{y^m}{r}\right), \tag{13}$$

где $1/r = (1-e^{-T})/T$ и $\mu = \lambda/T - 1$. Эти обозначения будут использованы в дальнейшем. Если μ не слишком мало, то рекурсия (13) сходится к положительному равновесному значению $y^* = (\mu - K)/r$.

Ниже модели конкуренции в форме Контуа и с коэффициентами в виде периодических дельта-функций будем называть D-системами [4].

[3)] По сути, это запрет: в одной и той же реке нельзя утонуть дважды.

§ 3. D-система двух конкурентов

Сначала обсудим случай двух конкурентов. Тогда модель имеет вид:

$$\dot{x}_1 = x_1\left(-1 + \frac{\lambda_1\delta(t-\tau_1)}{1+x_1+x_2}\right), \quad \dot{x}_2 = x_2\left(-1 + \frac{\lambda_2\delta(t-\tau_2)}{1+x_1+x_2}\right). \tag{14}$$

Здесь $0 < \tau_1 < \tau_2 < T$. Обозначим $\mu_i = \lambda_i/T - 1 > 0$ для всех i.

Обозначим $y_i^m = x_i(m\cdot T + \tau_i + 0)$ при целых $m \geqslant 0$. Положим

$$b_{12} = e^{\tau_2-\tau_1-T} \quad \text{и} \quad b_{21} = e^{\tau_1-\tau_2}.$$

Согласно рекурсии (13) находим

$$\varphi_1(y_1^{m+1}, y_2^m) = \varphi_1(y_1^m, y_2^m) + T\left(\mu_1 - \frac{y_1^m}{r} - y_2^m b_{12}\right), \tag{15}$$

где

$$\varphi_1(y_1, y_2) = (1 + b_{12}y_2)\ln(y_1) + y_1.$$

Для второй переменной устанавливаем, что

$$\varphi_2(y_1^{m+1}, y_2^{m+1}) = \varphi_2(y_1^{m+1}, y_2^m) + T\left(\mu_2 - y_1^{m+1}b_{21} - \frac{y_2^m}{r}\right), \tag{16}$$

где

$$\varphi_2(y_1, y_2) = (1 + b_{21}y_1)\ln(y_2) + y_2.$$

Отметим, что коэффициенты b_{ij} можно рассматривать как выражение $e^{-\rho_{ij}}$, в котором ρ_{ij} является расстоянием от точки τ_j до точки τ_i при движении по часовой стрелке на циклической шкале времени длины T. Эта трактовка полезна при построении отображения Пуанкаре для D-систем произвольной размерности.

Далее, отображение Пуанкаре

$$P\colon (y_1^m, y_2^m) \to (y_1^{m+1}, y_2^{m+1})$$

допускает явное расщепление в композицию двух «простых» отображений $g_2 \circ g_1$, где

$$g_1\colon (y_1^m, y_2^m) \to (y_1^{m+1}, y_2^m) \quad \text{и} \quad g_2\colon (y_1^{m+1}, y_2^m) \to (y_1^{m+1}, y_2^{m+1}).$$

Очевидно, каждое простое отображение изменяет только одну («свою») координату, при этом оно является монотонно возрастающей и вогнутой функцией. Поэтому здесь возникает ступенчатое движение фазовой точки, подобное перемещению ладьи на шахматной доске (рис. 3).

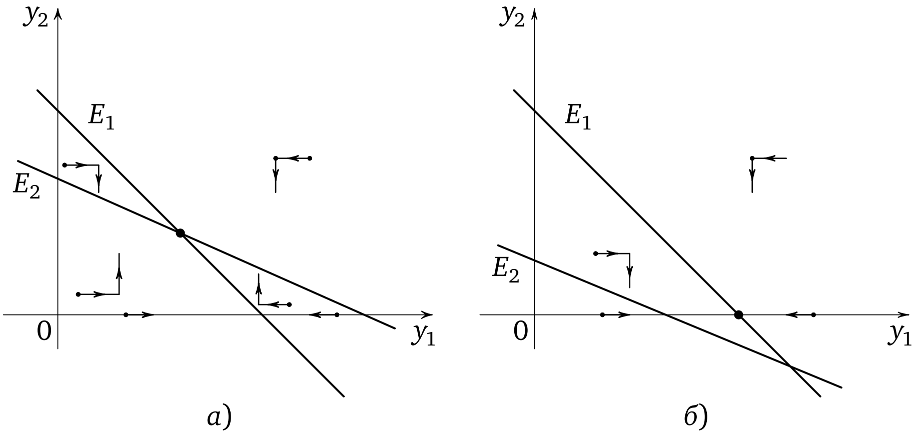

Рис. 3. Исход конкуренции в зависимости от расположения изоклин: *а*) сосуществование; *б*) первый вытесняет второго

Ключевую роль в исследовании динамики дискретной модели (15)–(16) играет взаимное расположение двух изоклин[4]:

$$E_1 = \{Y = (y_1, y_2) \mid g_1(Y) = Y\} \quad \text{и} \quad E_2 = \{Y = (y_1, y_2) \mid g_2(Y) = Y\}.$$

Разумеется, здесь каждая изоклина является прямой, а их точка пересечения определяет равновесие (y_1^*, y_2^*), которое удовлетворяет системе линейных алгебраических уравнений:

$$\frac{y_1^*}{r} + y_2^* b_{12} = \mu_1, \quad y_1^* b_{21} + \frac{y_2^*}{r} = \mu_2. \tag{17}$$

Определитель системы (17) равен $\Delta = 1/r^2 - e^T$ и больше нуля при всех $T > 0$. Поэтому возникает такое пересечение изоклин, которое порождает устойчивость положительного равновесия (рис. 3 *а*).

Далее, пусть при решении (17) одна из компонент, скажем y_i^*, оказалась отрицательной, тогда в D-системе переменная x_i стремится к 0.

В результате анализа системы (17) при $T = 3$ обнаружены следующие парадоксальные явления [6].

1. *Слабо продуктивная популяция может вытеснять сильно продуктивную.* В частности, положим $\tau_1 = 0{,}01$, $\tau_2 = 2{,}99$ и $\mu_1 = 3$, $\mu_2 = 2{,}9$.

Теперь из (17) находим $y_1^* < 0$, $y_2^* > 0$. Значит, менее продуктивная (с меньшим μ) популяция вытесняет более продуктивную (первую) популяцию.

[4] Изоклимна дифференциального уравнения первого порядка — это кривая на плоскости, вдоль которой векторное поле, имеет один и тот же наклон. Здесь E_1 и E_2 определяют горизонтальное и вертикальное направления соответственно.

Таким образом, исход конкуренции зависит не только от параметров $\{\mu_i\}$, но и от расположения точек роста популяций. В данном случае вторая популяция находится сравнительно далеко на циклической шкале времени от первой, формально, $\rho_{21} > \rho_{12}$. Поэтому конкурентное давление второй более сильное.

2. *Нетранзитивность вытеснения.* Положим $x_i \succ x_j$, когда i-я популяция вытесняет j-ю. Тогда возможна ситуация:

$$x_1 \succ x_2, \quad x_2 \succ x_3 \quad \text{и} \quad x_3 \succ x_1.$$

Например, это имеет место при $\tau_1 = 1/2$, $\tau_2 = 3/2$, $\tau_3 = 5/2$ и $\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = 6$.

3. *Нетранзитивность сосуществования.* Положим $x_i \sim x_j$, когда i-я и j-я популяция сосуществуют. Тогда следующее вполне допустимо[5]:

$$x_1 \sim x_2 \quad \text{и} \quad x_2 \sim x_3, \quad \text{но} \quad x_3 \quad \text{вытесняет} \quad x_1.$$

Это наблюдается при $\tau_1 = 0{,}01$, $\tau_2 = 4/3$, $\tau_3 = 8/3$ и $\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = 6$.

Последние два парадокса дополнительно демонстрируют, как тонкое расположение точек роста популяций влияет на исход конкуренции.

И при большем числе (n) конкурентов поиск равновесия сводится к решению линейной системы алгебраических уравнений. Это связано с удачным выбором нелинейной схемы Контуа. Такое равновесие будет всегда устойчивым [6] при достаточно большом T. Отсюда сразу вытекает классический результат о возможности устойчивого сосуществования любого числа конкурентов на одном кормовом ресурсе в периодической среде. Действительно, рассмотрим D-систему с параметрами $\tau_i = (i-1)T/n$ при $i = 1, \ldots, n$ и $\lambda_1 = \ldots = \lambda_n > T$. Здесь при любом T существует положительное равновесие с $y_1^* = \ldots = y_n^*$. Когда T достаточно велико, оно является глобально устойчивым.

А если равновесие неустойчиво, то происходит так называемое «самоизреживание» сообщества — часть конкурентов вымирает, а для оставшихся популяций реализуется устойчивый равновесный режим.

Правильная трактовка парадокса 1 следующая: простого превосходства в продуктивности для конкурентной победы недостаточно. Но, вероятно, продуктивность с некоторым запасом всё-таки может обеспечить конкурентное преимущество. Так, в рамках D-систем обнаружено: *при условии $\lambda_1 > \lambda_i \cdot e^T$ для всех $i = 2, \ldots, n$ первая популяция вытесняет остальные.* Замечательно, что константа запаса равномерно ограничена по n. Оказалось, что аналогичный результат справедлив и для моделей конкурентов с традиционными непрерывными скоростями роста [5].

[5] Каждый хочет жить среди людей, но без соседей (В. Коняхин).

Последнее. В математическом плане взаимодействие «хищник (x) — жертва (y)» сложнее конкуренции. Так, даже в простейшей модели Вольтерра с постоянными параметрами положительное равновесие окружено семейством циклов (некоторого периода w). Теперь представим себе, что здесь некоторые коэффициенты выбраны T-периодическими. Тогда какие динамические режимы следует ожидать в такой модели? Наверное, ответ зависит от отношения w/T. В качестве «разведчика» можно использовать модель с T-периодическими дельта-функциями:

$$\dot{x} = \delta(t-\tau_1)xy - x \quad \text{и} \quad \dot{y} = y - \delta(t-\tau_2)xy \tag{18}$$

при $0 < \tau_1 < \tau_2 < T$. Читателю предлагается простая

Задача 4. Построить отображение Пуанкаре для системы (18).

В работе [6, с. 75] указано, что его можно преобразовать к виду

$$\ln X^{m+1} = \ln X^m - T + Y^m \quad \text{и} \quad \ln Y^{m+1} = \ln Y^m + T - X^{m+1}. \tag{19}$$

В системе (19) имеется равновесие $X^* = Y^* = T$, которое неустойчиво при всех T. При $T = 1$ возникает локально устойчивый цикл длины 6.

§ 4. Мистическая эффективность дельта-функций

Давно замечено, что решение многих задач в линейной алгебре или функциональном анализе сильно зависит от выбора базиса пространства. Так, при удачном выборе линейный оператор приобретает совсем простой вид. Например, искомая матрица становится диагональной или превращается в набор жордановых клеток.

Нечто подобное имеет место и при обсуждении скоростей роста популяций с фиксированной площадью их графиков на $[0, T]$. В самом деле, их семейство представляет собой выпуклое, но, к сожалению, некомпактное множество. Как такое «плохое» множество сделать «хорошим»? Воспользуемся здесь аналогиями из теории Шоке [7], в которой обсуждается геометрия теоретико-вероятностных функций плотности $\{p(t)\}$. Считаем, что они заданы для неотрицательных t, а интеграл от p равен 1. Рассмотрим сильное сжатие этого множества путём применения вещественного преобразования Лапласа:

$$L\colon p(t) \to q(s) = \int_0^\infty e^{-st} \cdot p(t)\, dt \quad \text{при } s \geqslant 0.$$

Очевидно, $q(0) = 1$. Основное свойство таких функций — это последовательное чередование знаков их производных: $q'(s) < 0$, $q''(s) > 0$,

… (такие функции называются вполне монотонными). Данное семейство (Q) допускает компактификацию в рамках специальной метрики Фреше. Напомним, что компактификация — это добавка к семейству несобственных элементов (= присоединение «горизонта»), после чего семейство становится компактным.

Поскольку Q — выпуклый компакт, представляет интерес описание всех его крайних точек (=вершин), поскольку всякая его точка Q является выпуклой комбинацией крайних точек (теорема Крейна — Мильмана). Здесь С. Н. Бернштейн установил замечательный результат:

крайние точки Q — это экспоненты вида $e^{-\tau s}$ при $\tau \geqslant 0$.

Известно, что дельта-функция $\delta(t-\tau)$ есть L-прообраз экспоненты $e^{-\tau s}$. Поэтому набор дельта-функций — это «удачный» базис в множестве скоростей роста, «затаившихся за горизонтом».

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. *О корректности.* При $\tau > 0$ рассмотрим уравнение $\dot{x} = \delta(t-\tau)$ с начальным условием x_0. Для каждого $\alpha \in [0,1]$ зададим α-параметрическое семейство «ступенек»

$$W_n(t) = \begin{cases} \alpha \cdot n & \text{при } t \in \left[\tau - \dfrac{1}{n}, \tau\right], \\ (1-\alpha)\cdot n & \text{при } t \in \left(\tau, \tau + \dfrac{1}{n}\right]. \end{cases}$$

Очевидно, площадь всякой ступеньки равна 1.

Пусть $h_n(t-\tau)$ — гладкое приближение к $W_n(t)$. Тогда имеем:

$$x_n(t) = x_0 \quad \text{при } t \leqslant \tau - \frac{1}{n}; \quad x_n(\tau) = x_0 + \alpha;$$
$$x_n\left(\tau + \frac{1}{n}\right) = x_0 + 1 \quad \text{при } t \geqslant \tau + \frac{1}{n}.$$

Для предельного решения устанавливаем: оно является кусочно-постоянной функцией с точкой разрыва τ. При этом находим

$$x(\tau - 0) = x_0, \quad x(\tau) = x_0 + \alpha, \quad x(\tau + 0) = x_0 + 1.$$

Разумеется, с точкой τ «дела совсем плохи», поскольку решение зависит от α. Но зато однозначно определяются пределы решения (9) слева и справа от точки τ.

2. *Формула скачка.* Выберем какую-либо гладкую функцию $h_n(t-\tau)$ и для соответствующего решения x_n получим уравнение:

$$(1+K)\frac{\dot{x}_n}{x_n} + \dot{x}_n + x_n = \lambda h_n(t-\tau) - 1 - K. \tag{П.1}$$

Проинтегрируем каждое слагаемое (П. 1) в малом промежутке I_n. Отметим, что интеграл от x_n будет мал, поскольку данная функция медленно изменяется (не быстрее экспоненты). Поэтому в пределе находим

$$\varphi(x_+, K) = \varphi(x_-, K) + \lambda, \tag{П.2}$$

где $\varphi(z, K) = (1 + K)\ln z + z$. Очевидно, $x_- = x_0 \cdot e^{-\tau}$.

Соотношение (П. 2) задаёт отображение $x_0 \to x_T$, которое является монотонно возрастающей и вогнутой функцией (см. теорему 3).

Список литературы

[1] *Арнольд В. И.* Обыкновенные дифференциальные уравнения. М.: Наука, 1984.

[2] *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976.

[3] *Дегерменджи А. Г.* Динамика гетерогенной популяции в постоянных и периодически меняющихся условиях среды // Динамика микробных популяций в открытых системах. Красноярск: СО АН СССР. 1975. С. 55–78.

[4] *Ильичёв В. Г.* Фрагмент математической теории конкуренции биологических видов в переменной среде // Дифференц. уравнения. 1991. Т. 27, № 3. С. 437–447.

[5] *Ильичёв В. Г.* Универсальные константы запаса и критерии отбора в переменной среде // Матем. заметки. 2001. Т. 70, вып. 5. С. 691–704.

[6] *Ильичёв В. Г.* Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах. М.: Физматлит, 2009.

[7] *Фелпс Р.* Лекции о теоремах Шоке. М.: Мир, 1968.

[8] *Филиппов А. Ф.* Дифференциальные уравнения с разрывной правой частью. М.: Наука, 1985.

[9] *Armstrong R. A., Mc. Gehee R.* Coexistence of species competing for shared resources // Theor. Pop. Biol. 1976. Vol. 9, № 3. P. 317–328.

[10] *Contois D. E.* Kinetics of bacterial growth relationship between population density and specific growth rate of continuous culture // J. Gen. Microbiol. 1959. Vol. 21, № 1. P. 40–50.

Виталий Григорьевич Ильичёв, Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону

vitaly369@yandex.ru