

УДК 517.911 + 502.5/8

О МОДЕЛИРОВАНИИ ДИНАМИКИ ДВУХВИДОВОГО СООБЩЕСТВА ПРИ УСЛОВИИ ОПТИМИЗАЦИОННОЙ МИГРАЦИИ И ЛОКАЛЬНОЙ ИНФОРМИРОВАННОСТИ ОСОБЕЙ

Сенашова М.Ю., Садовский М.Г.

ФГБУН «Институт вычислительного моделирования Сибирского отделения Российской академии наук», Красноярск, e-mail: msad@icm.krasn.ru, msen@icm.krasn.ru

В работе описана модель динамики двухвидового пространственно распределенного сообщества. Виды взаимодействуют между собой по типу «хищник–жертва». Динамика сообщества в каждой из стаций в отсутствие миграции описывается разностным аналогом классического уравнения Лотки–Вольтерры. Особи каждого из видов занимают одну из двух стаций и могут совершать перемещения из стации в стацию. Такие перемещения мы будем называть миграцией. В данной модели предполагается, что особи являются локально информированными, то есть располагают информацией об условиях существования в стации пребывания, численности своей субпопуляции в этой стации, численности субпопуляции второго вида и о цене перемещения из стации в стацию. Мы рассматриваем модель с оптимизационной миграцией, то есть перемещение особей из стации в стацию являются целенаправленными и совершаются при превышении некоторой оптимальной численности для данного вида. Оптимальная численность – это такая численность, которая обеспечивает максимальную рождаемость (число потомков в первом поколении) вида на следующем шаге. Проведено сравнение оптимизационной и диффузионной моделей миграции. Показано, что оптимизационная модель миграции более выгодна в плане выживания популяции, т.к. вымирание особей происходит при больших значениях коэффициента плодовитости особей.

Ключевые слова: динамика популяции, оптимизационная миграция, локальная информированность, Лотка–Вольтерра

A MODEL OF A DYNAMICS OF TWO-SPECIES COMMUNITY WITH OPTIMAL MIGRATION AND LOCALLY INFORMED BEINGS

Senashova M.Y., Sadovskiy M.G.

Institute of Computational Modeling of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, e-mail: msad@icm.krasn.ru, msen@icm.krasn.ru

The model of two species spatially distributed community is present. The species are related through prey-predator interaction. The dynamics of each subpopulation in a station follows the discrete version of classical Lotka-Volterra equations. The being of each species may occupy a station, and transfer from station to station. Such transactions are call migrations. The beings are supposed to be locally informed; that is they have an access to the information towards environmental conditions from the station of the occupation, only. This information includes the knowledge of abundances of each species, and the transfer cost from station to station. The model implements an optimal migration with targeted non-random migrations and has a threshold pattern. It means that emigration starts as soon, as the abundance of the species exceeds the optimal figure. Here the optimal abundance corresponds to that one providing the maximal off-spring number in the next generation. The model is compared to the diffusion models. It is shown the optimal migration improves the survival of the population.

Keywords: population dynamics, optimization migration, local information access, Lotka-Volterra

Модели динамики пространственно распределённых биологических сообществ часто основываются на уравнениях «реакция–диффузия», которые требуют, чтобы особи перемещались по пространству случайно и бесцельно. Модели динамики на основе принципа эволюционной оптимальности [2, 3] свободны от этого противоречия: перемещения особей носят целенаправленный характер и должны максимизировать средний по пространству коэффициент размножения (КР). Однако открытым остаётся вопрос о том, какой информацией располагают особи, принимая решение о перемещении. В зависимости от количества информации рассматривают модели:

– глобальной информированности – особям известна вся информация о состоянии окружающей среды в месте их пребывания, а также в стации эмиграции, информация

о численностях субпопуляций в обеих стациях и цена перемещения (т.е., затраты на перемещение из стации в стацию, выраженные в долях КР);

– полной неинформированности;

– локальной информированности, в которой особи располагают частичной информацией, необходимой для принятия решения о миграции.

Модели глобальной информированности были рассмотрены ранее [3–6]. В настоящей работе будет рассмотрена модель с локальной информированностью особей.

Модель оптимизационной миграции с локальной информированностью особей

Будем рассматривать двухвидовое сообщество, особи в котором взаимодействуют по типу «хищник–жертва». Оба вида

распределены по двум станциям; ситуацией миграции будем считать перемещение особей какого-либо вида (или двух сразу) из одной станции в другую. Все остальные перемещения внутри станций, в реальной ситуации неизбежные, миграцией считаться не будут и (по предположению) не будут оказывать влияния на динамику сообщества. Будем рассматривать динамику в дискретном времени. Дискретный характер модели в части пространственного поведения обусловлен также биологическими соображениями: едва ли можно ожидать, что инфинитезимальные перемещения особей в пространстве (составляющие подавляющее большинство перемещений в рамках диффузионных моделей) дадут выигрыш больший, чем сами затраты на перемещения.

Пусть динамика сообщества в каждой из станций (в отсутствие миграции) описывается разностным аналогом классического уравнения Лотки–Вольтерры:

$$\begin{aligned} N_{n+1} &= N_n \cdot (a - bN_n - fX_n); \\ X_{n+1} &= X_n \cdot (\varepsilon fN_n - hX_n), \end{aligned} \quad (1)$$

где $N_n(X_n)$ – численность жертв (хищников) в момент времени n ; a характеризует плодovitость популяции жертв (среднее число потомков в следующем периоде при условии отсутствия внешних воздействий и давления хищников); b характеризует площадь, которая необходима особи жертвы для нормального воспроизводства; h аналогичен b , но характеризует хищников; параметр f описывает успешность поиска и атаки хищниками жертв, а также успешность использования жертвами убежищ либо защиты; ε – параметр, характеризующий эффективность превращения биомассы жертв в биомассу хищников ($0 < \varepsilon < 1$).

В случае наличия миграции жизненный цикл разделен на два этапа – размножение и миграция; они независимы и протекают поочередно: на каждом шаге времени происходит перераспределение особей между станциями (если оно имеет место), а затем – размножение.

В нашей работе рассмотрен случай, в котором локальная информированность понимается как знание особями условий существования в станции пребывания, а также знание текущей численности всех субпопуляций, населяющих станцию пребывания, на которые они и ориентируются. При этом состояние окружающей среды и значения численностей любых субпопуляций в станции иммиграции считаются неизвестными. Особи мигрируют, если их число превышает некоторую оптимальную численность. Оптимальная численность – это такая чис-

ленность, которая обеспечивает максимальную рождаемость (число потомков в первом поколении) вида на следующем шаге. Это предположение справедливо всегда, когда фертильность (рождаемость), т.е. число потомков в следующем поколении является немонотонной функцией численности соответствующей субпопуляции [1].

Зависимость численности субпопуляции (для определенности) жертв в следующем поколении от численности жертв в текущем поколении в соответствии с формулой (1) определяется формулой

$$N_{n+1}(N_n) = [aN_n - bN_n^2 - fX_n N_n].$$

Максимальное значение численности $N_{n+1}(N_n)$ может быть легко определено. Пусть N_n^* – оптимальная численность жертв на шаге n , тогда

$$\frac{d(N_{n+1}(N_n^*))}{dN_n} = 0,$$

откуда

$$N_n^* = \frac{a - fX_n}{2b} \text{ и } \Delta = N_n - N_n^*.$$

Следовательно, особи мигрируют, если оптимальная численность меньше текущей численности особей, т.е. $N_n > N_n^*$.

Для хищников оптимальная численность и величина миграционного потока вычисляются аналогично:

$$X_n^* = \frac{\varepsilon fN_n}{2h} \text{ и } \Theta = X_n - X_n^*.$$

Модель работает следующим образом: на каждом шаге времени n определяются величины миграционных потоков Θ и Δ , для хищников и жертв соответственно. Затем происходит перераспределение особей между станциями. После него идёт размножение в силу уравнений (1), после чего весь цикл повторяется снова.

Например, для случая перемещения из второй станции в первую имеем

$$\begin{aligned} \tilde{N}_n^I &= N_n^I + p \cdot \Delta; \\ \tilde{N}_n^{II} &= N_n^{II} - \Delta \end{aligned}$$

и

$$\begin{aligned} \tilde{X}_n^I &= X_n^I + q \cdot \Theta; \\ \tilde{X}_n^{II} &= X_n^{II} - \Theta, \end{aligned}$$

где p и q – коэффициенты перемещения для жертв и хищников соответственно ($0 \leq p \leq 1$, $0 \leq q \leq 1$). Эти коэффициенты могут быть интерпретированы как вероятность успешного перемещения из станции

в стацию без ущерба для дальнейшего размножения.

По-видимому, самым важным эффектом локальной информированности на динамику численности оптимально перемещающихся особей, который обнаружи-

вается в моделях подобного рода, следует считать эффект встречных миграций: в любой момент времени миграция может происходить в обоих направлениях, если превышены пороговые численности в обеих стациях.

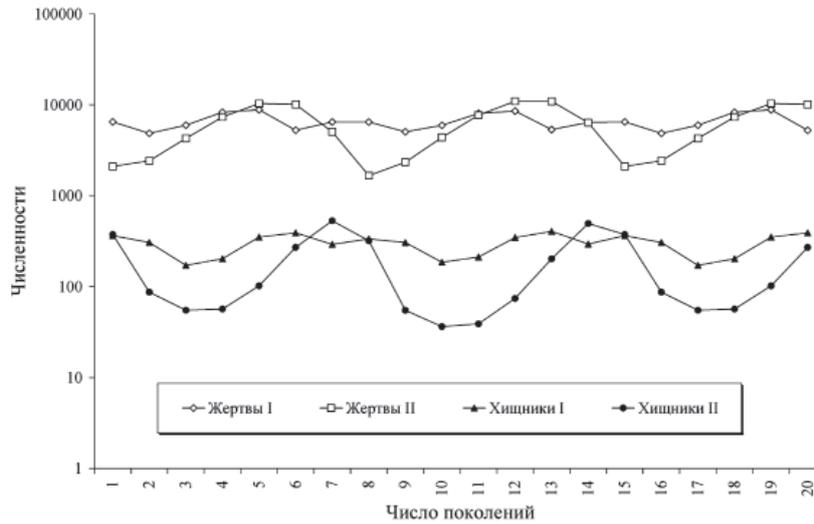


Рис. 1. Пример динамики двухвидового сообщества, занимающего две стации и реализующего стратегию оптимального пространственного перемещения при локальной информированности особей каждого из видов. Значения параметров: $a_1 = 2,5, b_1 = b_{II} = 0,0001, f_1 = 0,003, a_{II} = 2,3, f_{II} = 0,0028, h_{II} = 0,0008, \varepsilon = 0,09, p = 0,5, q = 0,5$. Численности особей показаны в логарифмической шкале

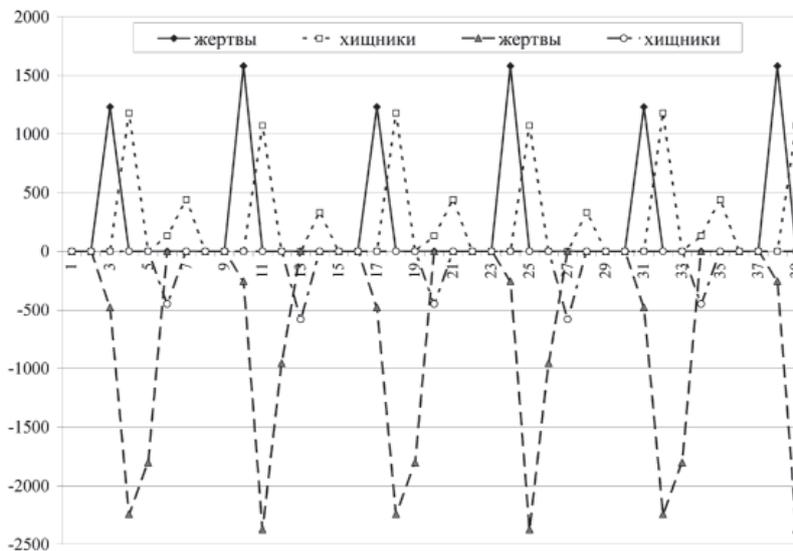


Рис. 2. Миграционные потоки жертв и хищников для набора параметров, указанного на рис. 1

Например, для перемещения жертв:

$$\tilde{N}_n^I = N_n^I + p \cdot \Delta_{II \rightarrow I} - \Delta_{I \rightarrow II};$$

где

$$\Delta_{i \rightarrow j} = N_n^{(i)} - N_n^{*(i)}, \quad i, j = I, II,$$

и

$$\tilde{N}_n^{II} = N_n^{II} + p \cdot \Delta_{I \rightarrow II} - \Delta_{II \rightarrow I},$$

а для перемещения хищников:

$$\tilde{X}_n^I = X_n^I + q \cdot \Theta_{II \rightarrow I} - \Theta_{I \rightarrow II}$$

и

$$\tilde{X}_n^{\text{II}} = X_n^{\text{II}} + q \cdot \Theta_{\text{I} \rightarrow \text{II}} - \Theta_{\text{II} \rightarrow \text{I}},$$

где

$$\Theta_{i \rightarrow j} = X_n^{(i)} - X_n^{*(i)}, \quad i, j = \text{I, II}.$$

Затем, как говорилось выше, происходит размножение в силу системы уравнений (1) с теми численностями, которые складываются в результате перераспределения особей, то есть $\tilde{N}_n^{\text{I}}, \tilde{N}_n^{\text{II}}, \tilde{X}_n^{\text{I}}, \tilde{X}_n^{\text{II}}$.

На рис. 1 показан пример динамики такой модели: цикл длины 14, что является нетипичным для динамики пространственно распределенных сообществ: в случае отсутствия миграции: область устойчивости для такого режима чрезвычайно мала. На рис. 2 показаны миграционные потоки для того же режима, что и на рис. 1. Значения миграционных потоков в разные станции показаны разными знаками; сами по себе миграционные потоки, безусловно, положительны. Значения миграционных потоков для хищников увеличены в 10 раз для наглядности.

Сравнение оптимизационной и диффузной миграции

Модели локальной информированности можно сравнить с диффузионными моделями. Для нашего случая (ящичная миграция) диффузионное приближение состоит в случайном блуждании особей между тремя узлами, два из которых соответствуют станциям, а один – перемещению для случая цены перемещения $p < 1$. Кроме того, диффузионное приближение требует определения собственно процесса диффузии: каково должно быть распределение вероятностей эмиграции k особей? В рамках настоящей статьи мы использовали равномерное по интервалу $[0, N_n]$ распределение.

В таблице показаны средние по 1000 поколениям значения численностей жертв и хищников в каждой из станций; в левой части таблицы представлены расчёты для модели локальной информированности, в правой – для диффузионной миграции. Один из параметров (a_1) менялся в указанных в таблице пределах, все остальные были такими же, как на рис. 1.

Сравнение динамики локально информированных особей и диффузионной миграции.

$X_i(N_i)$ – численность хищников (жертв) в i -й станции, угловыми скобками показаны средние для ста реализаций диффузионной миграции

| a_1 | N_{I} | N_{II} | X_{I} | X_{II} | $\langle N_{\text{I}} \rangle$ | $\langle N_{\text{II}} \rangle$ | $\langle X_{\text{I}} \rangle$ | $\langle X_{\text{II}} \rangle$ |
|-------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|--------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|
| 2 | 5192,91 | 6093,82 | 162,73 | 20,29 | 7190,91 | 9136,14 | 26,83 | 31,39 |
| 2,1 | 5337,38 | 6112,33 | 192,68 | 210,50 | 7702,20 | 9015,78 | 41,09 | 46,29 |
| 2,2 | 5574,67 | 6030,9 | 219,74 | 210,92 | 8385,42 | 9096,10 | 48,02 | 52,82 |
| 2,3 | 5834,47 | 6154,03 | 246,91 | 204,47 | 9344,17 | 9379,46 | 45,29 | 48,59 |
| 2,4 | 6180,12 | 6218,34 | 272,29 | 197,57 | 10123,20 | 9443,52 | 50,74 | 52,86 |
| 2,5 | 6564,23 | 6130,96 | 296,73 | 192,41 | 11376,30 | 9861,63 | 38,63 | 39,21 |
| 2,6 | 7068,70 | 5840,50 | 307,39 | 214,05 | 12656,50 | 10224,00 | 26,98 | 26,64 |
| 2,7 | 7744,96 | 5755,85 | 308,49 | 222,85 | 13898,30 | 10476,20 | 18,17 | 17,51 |
| 2,8 | 19186,3 | 12196,10 | 10,62 | 8,33 | 15006,30 | 10572,00 | 14,33 | 13,44 |
| 2,9 | 20779,7 | 12037,40 | 6,49 | 3,87 | 16232,80 | 10700,80 | 7,22 | 6,59 |

Динамика для диффузионного и целенаправленного перемещения особей, показанная в таблице, существенно различается. Дело в том, что для моделей диффузионной миграции наверняка наступает вымирание хищников при $a_1 > 2,2$, в то время как для целенаправленной миграции такое вымирание наступает лишь при $a_1 > 2,8$. В таблице отсутствуют нулевые значения численностей для тех наборов параметров, при которых наблюдается вымирание. Это связано с тем, что усреднение проводилось по всему временному диапазону, включая релаксационные процессы.

Следует подчеркнуть, что совпадение либо различие предельных динамических

режимов в моделях оптимизационной и диффузионной миграции не может служить критерием правильности модели либо её преимуществ: это связано с тем, что для моделей подобного рода всегда можно найти область существования сколь угодно сложного предельного динамического режима. Главным преимуществом модели оптимизационной миграции является отказ от предположения о случайности и бесцельности перемещения особей. Кроме того, модель с локальной информированностью обладает ещё одним важным свойством: она существенно расширяет области устойчивого существования циклов длины, кратной простым числам > 5 .

Список литературы

1. Брычев П.А., Садовский М.Г., Сенашова М.Ю. Локальная информированность особей в модели оптимизационной миграции // Доклады АН. – 2009. – Т. 427, № 2. – С. 176–178.
2. Горбань А.Н. Системы с наследованием и эффекты отбора. // Эволюционное моделирование и кинетика. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 40–71.
3. Горбань А.Н., Садовский М.Г. Оптимальные стратегии пространственного распределения: эффект Олли. // Журн. общ. биологии. – 1989. – Т. 50, № 1. – С. 16–21.
4. Садовский М.Г. Математическое моделирование в биологии и химии. Эволюционный подход. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 36–67.
5. Садовский М.Г., Сенашова М.Ю., Куршакова К.А. Простейшая модель пространственного поведения особей, реализующих рефлексивные стратегии // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70, № 2. – С. 99–109.
6. Садовский М.Г., Сенашова М.Ю., Сачивко С.А. Модели оптимизационной миграции глобально информированных особей в случае нескольких станций // Журнал проблем эволюции открытых систем. – Алматы, 2008. – Вып. 10, Т. 2. – С. 291–295.

References

1. Brychev P.A., Sadovskiy M.G., Senashova M.Yu. Lokalnaya informirovannost' osobey v modeli optimizatsionnoy migratsii. // Doklady AN. 2009. T. 427, no. 2. pp. 176–178.

2. Gorban A.N. Sistemy s nasledovaniem i ehffekty ot bora. // Evolyucionnoe modelirovanie i kinetika. Novosibirsk: Nauka, 1992. pp. 40–71.

3. Gorban A.N., Sadovskij M.G. Optimalnye strategii prostranstvennogo raspredeleniya: effekt Olli. // Zhurn. obsch. biologii. 1989. T. 50, no. 1. pp. 16–21.

4. Sadovskiy M.G. Matematicheskoe modelirovanie v biologii i himii. Evolyucionnyy podhod. Novosibirsk: Nauka, 1992. pp. 36–67.

5. Sadovskiy M.G., Senashova M.Yu., Kurshakova K.A. Prosteyshaya model prostranstvennogo povedeniya osobey, realizuyuschih refleksivnye strategii. // Zhurnal obschey biologii. 2009. T. 70, no. 2. pp. 99–109.

6. Sadovskiy M.G., Senashova M.Yu., Sachivko S.A. Modeli optimizatsionnoy migratsii globalno informirovannykh osobey v sluchae neskolkih stacy. // Zhurnal problem evolyucii otkrytykh sistem.- Almaty, 2008. Vyp. 10, T. 2. pp. 291–295.

Рецензенты:

Белолипецкий В.М., д.ф.-м.н., профессор, зав. отделом Института вычислительного моделирования СО РАН, г. Красноярск;
Сомова Л.А., д.б.н., ведущий научный сотрудник Института биофизики СО РАН, г. Красноярск.

Работа поступила в редакцию 31.01.2014.