

УДК 517.911 + 502.5/8

СРАВНЕНИЕ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ОДНОВИДОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ ГЛОБАЛЬНО ИНФОРМИРОВАННЫХ ОСОБЕЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РЕФЛЕКСИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ

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 одновидового пространственно распределенного сообщества глобально информированных особей. Особи распределены по двум пространственно удаленным станциям. Проводится сравнение динамики численности популяции в зависимости от рефлексивного поведения особей данной популяции. Сравниваются популяция полностью нерефлексирующих особей и популяция, часть особей которой рефлексирует поведение остальной части популяции. Представлены два варианта вычисления численностей в следующем поколении: рефлексирующие и нерефлексирующие особи рассматриваются как один вид и как два подвида. Рефлексирующие и нерефлексирующие особи могут занимать одну из двух станций и совершать перемещения из станции в станцию. Такие перемещения мы будем называть миграцией. В данной модели предполагается, что особи являются глобально информированными, то есть располагают полной информацией об условиях существования в станциях, численности субпопуляций и о цене перемещения из станции в станцию. Мы рассматриваем модель с оптимизационной миграцией, то есть перемещения особей из станции в станцию являются целенаправленными и совершаются при выполнении условий миграции. Проведены численные эксперименты, которые показали, что рефлексивное поведение для одновидовой популяции не имеет существенного влияния на динамику численности. Если рефлексирующие и нерефлексирующие особи рассматриваются как два отдельных подвида, тогда динамика численности в присутствии рефлексирующих особей отличается от динамики полностью нерефлексирующих особей.

Ключевые слова: динамика популяции, оптимизационная миграция, глобальная информированность, уравнение Ферхюльста

COMPARISON OF THE ABUNDANCE DYNAMICS OF A SINGLE-SPECIES POPULATION OF GLOBALLY INFORMED BEINGS IN DEPENDENCE ON IMPLEMENTATION OF REFLEXIVITY

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

A model of spatially distributed population is provided with global information access of the beings. These latter occupy two stations, and the migration is a transfer from station to station. Dynamics of a population is compared for two cases: reflexive vs. non-reflexive behavioural pattern. In particular, the dynamics of two subpopulations is compared where the former realizes reflexivity, and the latter does not. Two versions of the models are considered: once reflexive and non-reflexive subspecies are stipulate to comprise a population, and another version stipulates that reflexive beings comprise a discrete subspecies. Both reflexive and non-reflexive subspecies may occupy a station and transfer between them. These transfers are called migration. The model implies the global information access, i.e. the beings knows everything towards environmental conditions in both stations, subpopulations abundances in both stations, and transfer cost. We study an optimal migration where the migration act is targeted; the migration starts if relevant constrains are met. Numerical simulations were carried out to show that reflexivity has no significant impact on the population dynamics. On the contrary, when reflexive and non-reflexive subpopulations are considered as two distinct species, the reflexivity affects the dynamics.

Keywords: population dynamics, optimization migration, global information access, Ferchulst equation

Модели динамики биологических популяций являются одним из ключевых инструментов современной экологии, биофизики биологических сообществ, популяционной биологии. Особый интерес представляют модели пространственно распределенных сообществ с миграциями. Мы будем рассматривать модели динамики популяции на основе принципа эволюционной оптимальности [1–4], в которых перемещения особей носят целенаправленный характер и должны максимизировать средний по пространству коэффициент размножения (КР). Будем

предполагать, что особи глобально информированы и могут реализовывать рефлексивную стратегию перемещения из станции в станцию. Глобальная информированность означает, что особям известна вся информация о состоянии окружающей среды в месте их пребывания, а также в станции эмиграции, информация о численностях субпопуляций в обеих станциях и цена перемещения (т.е. затраты на перемещение из станции в станцию, выраженные в долях КР). Под рефлексивным поведением будем понимать миграционное поведение особей, которое зависит

от миграционного поведения нерелексирующих особей. Нерелексирующие особи руководствуются в своем миграционном поведении только параметрами окружающей среды и плотностью субпопуляции в стациях. Выясним, оказывает ли влияние рефлективное поведение особей на численность популяции. Для этого сравним динамику численности для модели глобально информированных особей без рефлективного поведения и динамику численности для модели глобально информированных особей с рефлективным поведением. Рассмотрим также два варианта размножения. Первый вариант – считается, что все особи, не зависимо от информированности, относятся к одному виду. Второй вариант – особи разной информированности будут рассматриваться как подвиды исходного вида.

Модель глобально информированных особей без рефлективного поведения

Будем рассматривать сообщество, состоящее из одного вида, особи в котором распределены по двум стациям. Ситуацией миграции будем считать перемещение особей из одной станции в другую. Все остальные перемещения внутри станций, в реальной ситуации неизбежные, миграцией считаться не будут. Будем рассматривать динамику в дискретном времени.

Пусть динамика сообщества в каждой из станций (в отсутствие миграции) описывается уравнением Ферхюльста

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t \cdot (a) - bN_t; \\ M_{t+1} &= M_t \cdot (c) - dM_t \end{aligned} \quad (1)$$

где $N_t(M_t)$ – численность особей в момент времени t в I (соответственно, во II станции); a и c описывают плодовитость, b и d описывают плотностно зависимые факторы саморегуляции. Функции, стоящие в скобках, будем называть коэффициентами размножения (КР) соответственно в первой и второй станции.

Определим условия миграции. Миграция из станции в стацию происходит в том и только в том случае, когда условия существования в станции иммиграции оказываются лучше, чем в станции пребывания, с учетом цены перемещения p . Величина p ($0 < p \leq 1$) описывает вероятность перемещения из станции в стацию без ущерба для дальнейшего размножения.

Условие наличия миграции из станции I в стацию II (соответственно из II в I):

$$\begin{aligned} a - bN_t &< p(c - dM_t) \\ (c - dM_t &< p(a - bN_t), \text{соответственно}). \end{aligned} \quad (2)$$

Перемещается такое количество особей Δ , которое обращает неравенство (2) в равенство. Очевидно, что $\Delta \leq N_t$ (либо $\Delta \leq M_t$). Если на шаге t миграция происходит, то Δ определяется одним из двух соотношений:

$$\bar{\Delta} = \min \left(N_t, \frac{a - bN_t + pc - pdM_t}{b + p^2d} \right)$$

либо

$$\bar{\Delta} = \min \left(M_t, \frac{c - dM_t + pa - pbN_t}{d + p^2b} \right). \quad (3)$$

Модель (1)–(3) необратима по времени: операция, соответствующая акту миграции, является проектированием. Отметим, что в данной модели миграционный поток однонаправлен. Встречных потоков миграции быть не может.

Еще раз коротко опишем, как работает модель. На каждом шаге времени t проверяются условия возникновения миграции, вычисляется величина миграционного потока Δ и происходит перераспределение особей по станциям. Вычисляются новые численности \tilde{N}_t и \tilde{M}_t по следующим формулам:

$$\begin{aligned} \tilde{N}_t &= N_t - \Delta; \\ \tilde{M}_t &= M_t + p\Delta, \end{aligned} \quad \text{I} \rightarrow \text{II}$$

или

$$\begin{aligned} \tilde{N}_t &= N_t + p\Delta; \\ \tilde{M}_t &= M_t - \Delta, \end{aligned} \quad \text{II} \rightarrow \text{I}. \quad (4)$$

Для полученных численностей \tilde{N}_t и \tilde{M}_t вычисляются численности на шаге $t + 1$ по формуле (1).

Модель глобально информированных особей с рефлективным поведением

Перейдем теперь к описанию модели с рефлективным поведением. Под рефлективным поведением мы будем понимать такое, при котором одна из сторон конфликта (или взаимодействия) предугадывает или прогнозирует поведение противоположной стороны. Базовые подходы к описанию и моделированию такого поведения были разработаны В.А. Лефевром [5].

Будем предполагать, что популяция у нас делится на два подвида: рефлексирующих особей R_t и нерелексирующих особей NR_t , которые могут быть распределены по обеим станциям. Считаем, что на начальном шаге по времени каждый из подвидов занимает свою стацию, например $N_0 = NR_0^I$, $M_0 = R_0^{II}$. На следующих шагах по времени численности в станциях являются суммой

численностей рефлексиирующих и неререфлексиирующих особей: $NR_t^I + R_t^I$ и $NR_t^{II} + R_t^{II}$. Модель при этом меняется следующим образом. Проверяются условия наличия миграции для общих численностей в станциях:

$$a - b(NR_t^I + R_t^I) < p(c - d(NR_t^{II} + R_t^{II}))$$

или

$$c - d(NR_t^{II} + R_t^{II}) < p(a - b(NR_t^I + R_t^I)).$$

Если какое-то из условий выполнено, определяется величина миграционного потока Δ и происходит миграция неререфлексиирующих особей. В случае, если миграционный поток по величине больше, чем численность неререфлексиирующих особей в данной станции, то величина миграционного потока приравнивается к количеству таких особей в станции. После этого вычисляются численности \widetilde{NR}_t^I и \widetilde{NR}_t^{II} :

$$\widetilde{NR}_t^I = NR_t^I + p\Delta; \quad \widetilde{NR}_t^{II} = NR_t^{II} - \Delta \quad \text{II} \rightarrow \text{I}$$

или

$$\widetilde{NR}_t^I = NR_t^I - \Delta; \quad \widetilde{NR}_t^{II} = NR_t^{II} + p\Delta \quad \text{I} \rightarrow \text{II},$$

которые сложатся в результате миграции неререфлексиирующих особей на данном шаге. Для этих численностей снова проверяются условия существования миграции:

$$a - b(\widetilde{NR}_t^I + R_t^I) < p(c - d(\widetilde{NR}_t^{II} + R_t^{II}))$$

или

$$c - d(\widetilde{NR}_t^{II} + R_t^{II}) < p(a - b(\widetilde{NR}_t^I + R_t^I)).$$

В случае если какое-то из условий выполняется, вычисляется величина миграционного потока Δ для рефлексиирующих особей и происходит перераспределение по станциям уже этих особей, то есть вычисляются новые численности \widetilde{R}_t^I и \widetilde{R}_t^{II} :

$$\widetilde{R}_t^I = R_t^I + p\Delta; \quad \widetilde{R}_t^{II} = R_t^{II} - \Delta \quad \text{II} \rightarrow \text{I}$$

или

$$\widetilde{R}_t^I = R_t^I - \Delta; \quad \widetilde{R}_t^{II} = R_t^{II} + p\Delta \quad \text{I} \rightarrow \text{II}.$$

Численности на шаге $t + 1$ вычисляются следующим образом:

$$NR_{t+1}^I = \widetilde{NR}_t^I (a - b(\widetilde{NR}_t^I + \widetilde{R}_t^I));$$

$$R_{t+1}^I = \widetilde{R}_t^I (a - b(\widetilde{NR}_t^I + \widetilde{R}_t^I));$$

$$NR_{t+1}^{II} = \widetilde{NR}_t^{II} (a - b(\widetilde{NR}_t^{II} + \widetilde{R}_t^{II}));$$

$$R_{t+1}^{II} = \widetilde{R}_t^{II} (a - b(\widetilde{NR}_t^{II} + \widetilde{R}_t^{II})).$$

То есть численности неререфлексиирующих и рефлексиирующих особей на шаге $t + 1$ зависят от общей численности особей в станциях.

Мы также рассматриваем случай, когда рефлексиирующие и неререфлексиирующие особи при размножении представляют собой отдельные подвиды. В этом случае численности на шаге $t + 1$ вычисляются по следующим формулам:

$$\widetilde{NR}_{t+1}^I = \widetilde{NR}_t^I (a - b\widetilde{NR}_t^I);$$

$$\widetilde{R}_{t+1}^I = \widetilde{R}_t^I (a - b\widetilde{R}_t^I);$$

$$\widetilde{NR}_{t+1}^{II} = \widetilde{NR}_t^{II} (a - b(\widetilde{NR}_t^{II} + \widetilde{R}_t^{II}));$$

$$\widetilde{R}_{t+1}^{II} = \widetilde{R}_t^{II} (a - b(\widetilde{NR}_t^{II} + \widetilde{R}_t^{II})).$$

Численные эксперименты

Для сравнения динамики численностей рефлексиирующих и неререфлексиирующих особей были проведены численные эксперименты. Проводилось сканирование области параметров для следующих значений: a и c изменялись от 2 до 10 с шагом 0,16, b и d изменялись от 0,0001 до 0,0005 с шагом 0,000008, p изменялось от 0,1 до 1 с шагом 0,1. То есть для каждого параметра делалось 50 шагов в интервале его изменения. Для каждого набора параметров количество шагов по времени равнялось 1000 и начальные численности в каждой из станций равнялись 1000 особей.

Для каждого значения цены перемещения p перебирались 50^4 наборов параметров a, b, c, d и вычислялись суммарные средние численности по обеим станциям за 1000 шагов по времени. Вычислялись следующие суммарные численности: N – средняя суммарная численность по двум станциям для модели без рефлексивного поведения особей; NR – средняя суммарная численность по двум станциям для модели с рефлексивным поведением; NRO – средняя суммарная численность по двум станциям при условии, что рефлексиирующие и неререфлексиирующие особи размножаются как отдельные подвиды. Для каждого набора параметров вычислялся максимум среди этих численностей. Для каждого значения p вычислялись: SN – количество максимальных значений для модели без рефлексии, SNR – количество максимальных значений для модели

p	$SN, \%$	$SNR, \%$	$SNRO, \%$	$SRavn, \%$	$SS, \%$
0,1	8,80934	13,8686	71,5804	5,64206	0,0996
0,2	3,43894	16,6697	74,4578	5,31491	0,118576
0,3	1,80178	21,8464	71,6109	4,61678	0,12416
0,4	1,35586	27,7823	66,7888	3,9427	0,130352
0,5	1,50704	29,9224	65,0931	3,33198	0,145536
0,6	1,89078	27,5213	68,1184	2,29227	0,177216
0,7	2,36827	23,7701	72,1693	1,49742	0,194912
0,8	2,32942	19,2125	77,5926	0,687136	0,178272
0,9	2,33538	16,1955	81,0601	0,195728	0,213248
1	1,74896	19,9887	78,0033	0,040256	0,218848

с рефлексией и $SNRO$ – количество максимальных значений для модели с рефлексией и размножением как отдельные подвиды. Таким образом, мы выяснили, какая стратегия поведения особей дает им преимущество по численности для каждого набора параметров. В случае, когда для набора параметров все три средние суммарные численности были равны, вычислялось $SRavn$ – количество совпавших средних суммарных численностей. В случае, когда совпали не все три, а две из средних численностей, вычислялось SS – количество таких случаев. В таблице показано процентное соотношение SN , SNR , $SNRO$, $SRavn$ и SS к общему количеству наборов параметров (50^4 наборов) для каждого значения.

Как видно из таблицы, наиболее эффективным с точки зрения средней численности является рефлексивное поведение, когда рефлексиирующие и нерефлексиирующие особи размножаются как отдельные подвиды. Следующим по эффективности можно считать рефлексивное поведение особей, когда рефлексиирующие и нерефлексиирующие особи рассматриваются как один вид. Поведение при отсутствии рефлексии является наименее эффективным. Процент наборов параметров, при которых средние численности при различном поведении совпадают, монотонно убывает при росте параметра p .

Список литературы

1. Горбань А.Н. Системы с наследованием и эффекты отбора // Эволюционное моделирование и кинетика. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 40–71.

2. Горбань А.Н., Садовский М. Г. Оптимальные стратегии пространственного распределения: эффект Олли // Журн. общ. биологии. – 1989. – Т. 50, № 1. – С. 16–21.

3. Садовский М.Г. Математическое моделирование в биологии и химии. Эволюционный подход. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 36–67.

4. Садовский М.Г., Сенашова М.Ю. К проблеме моделирования рефлексивного поведения в конфликте на примере биологических сообществ // Сибирский журнал промышленной математики. – 2014. – Т. XVII, № 2(58). – С.107–118.

5. Lefebvre V.A. The law of self-reflexion // Reflexive Processes and Control. – 2002. – Vol. 1, № 2. – P. 361–391.

References

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

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

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

4. Sadovskiy M.G., Senashova M.Yu. K probleme modelirovaniya reflektivnogo povedeniya v konflikte na primere biologicheskikh soobschestv // Sibirskiy zhurnal industrialnoy matematiki, 2014, V. XVII, no. 2(58), pp. 107–118.

5. Lefebvre V.A. The law of self-reflexion // Reflexive Processes and Control. 2002. Vol. 1, no. 2, pp. 361–391.

Рецензенты:

Денисенко В.В., д.ф.-м.н., профессор, ведущий научный сотрудник, Институт вычислительного моделирования СО РАН, г. Красноярск;

Сомова Л.А., д.б.н., ведущий научный сотрудник, Институт биофизики СО РАН, г. Красноярск.