

**Динамические режимы модели сообщества двух популяций
конкурирующих видов, описанных рекуррентными уравнениями**

Кобылинский Александр Сергеевич

*Приамурский государственный университет имени Шолом-Алейхема
Студент*

Войтешко Олег Альбертович

*Приамурский государственный университет имени Шолом-Алейхема
Студент*

Фрисман Ефим Яковлевич

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
д.б.н., профессор, директор*

Аннотация

В статье рассматривается модель динамики популяций двух конкурирующих, «видов-близнецов». Данная модель описана математически системой рекуррентных уравнений. Найдены стационарные точки, определены параметрические области их существования, неотрицательности (где они имеют биологический смысл) и устойчивости. Построен подробный параметрический портрет с выделением областей значений параметров, в которых реализуются различные динамические режимы. Проведено сравнение результатов моделирования, полученных на основе дифференциальных и рекуррентных уравнений.

Ключевые слова: Математическое моделирование, динамические режимы, конкурирующие популяции.

**Dynamic modes of the model communities of two populations of competing
species, described by recurrent equations**

Kobylinский Alexander Sergeevich

*Sholom-Aleichem Priamursky State University
Student*

Voyteshko Oleg Albertovich

*Sholom-Aleichem Priamursky State University
Student*

Frisman, Efim Yakovlevich

*Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS
Doctor of Biological Sciences, Professor, Director*

Abstract

In the article the model the population dynamics of two competing "types of twins". This model is described mathematically by system of recurrent equations. Found the stationary points, defined the parametric domain of their existence, nonnegativity (where they have a biological sense) and sustainability. Built detailed parametric portrait with selections of parameter values, which have implemented various dynamic modes. A comparison of the simulation results obtained on the basis of differential and recurrent equations.

Keywords: Mathematical modeling, dynamic modes competing populations.

Исторически сложилось так, что наиболее общие результаты в математической биологии были получены при постановке и решении задач популяционной динамики [1; 2]. Модели динамики численности популяций и сообществ оказались «математическим полигоном» всей математической биологии. Общие результаты легли в основу математического описания биологических сообществ. Моделирование взаимодействия популяций двух и более видов было начато в 20-х годах XX века работами А. Лотки и В. Вольтера [3,4]. Была разработана математическая теория биологических сообществ, аппаратом которой служили системы дифференциальных и интегро-дифференциальных уравнений [4]. Самым важным результатом этих работ следует считать то, что в них было показано, как на основании немногих биологически правдоподобных и допускающих экспериментальную проверку предположений о механизмах внутри- и межпопуляционных взаимодействий можно чисто математическими методами вывести некоторые заключения о характере динамики системы.

В начале 70-х годов, в основном благодаря базовым работам Р. Мэя [5,6] и А.П. Шапиро [7, 8], математическая популяционная биология пополнилась достаточно простыми, но весьма эффективными моделями, основанными на рекуррентных уравнениях. Неожиданно оказалось, что эти достаточно простые модели, обладают колоссальным разнообразием возможных динамических режимов, весьма сложно эволюционирующих при изменении параметров модели. Модели динамики популяций, построенных на основе рекуррентных уравнений, позволяют описать такие реальные эффекты, как возникновение циклов динамики численности лимитированных популяций, псевдослучайное поведение экосистем и др., наблюдаемых на реальных и лабораторных популяциях. Разработка методов построения и исследования дискретных моделей биологических сообществ и, прежде всего сообществ конкурирующих популяций, необходима для описания качественных эффектов динамики численности популяций. Именно анализ возможностей при описании динамики конкурирующих популяций с помощью рекуррентных уравнений на простом примере экологически близких видов-близнецов и является целью исследований, обсуждаемых в данной работе.

Рассмотрим систему рекуррентных уравнений, описывающую динамику популяций двух разных конкурирующих видов. Обозначим через

где X , Y – численности популяций первого и второго вида, соответственно. По аналогии с моделью В.Вольтерра [8] для двух конкурирующих видов получим систему рекуррентных уравнений

$$\begin{cases} X_{n+1} = a_1 X_n (1 - b_1 X_n - c_1 Y_n) \\ Y_{n+1} = a_2 Y_n (1 - c_2 X_n - b_2 Y_n) \end{cases}, \quad (1)$$

где a_1, a_2 – репродуктивные потенциалы, коэффициент внутривидовой конкуренции, c_1, c_2 – коэффициент межвидовой конкуренции для первой и второй популяции, соответственно; n – номер поколения.

Данная система уравнений имеет 6 параметров. От двух из них можно «избавиться», проводя соответствующее масштабирование переменных. Итак, предлагается следующая замена переменных и параметров:

$$b_1 X_n \rightarrow x_n, \quad b_2 Y_n \rightarrow y_n;$$

$$\frac{c_1}{b_2} = \gamma_1 \quad \frac{c_2}{b_1} = \gamma_2;$$

Результатом замены является переход к безразмерным переменным – «относительным» численностям и к новым параметрам, характеризующим относительную интенсивность внутривидовой конкуренции.

В окончательном виде получаем систему двух уравнений с двумя переменными и четырьмя параметрами

$$\begin{cases} x_{n+1} = a_1 x_n (1 - x_n - \gamma_1 y_n) \\ y_{n+1} = a_2 y_n (1 - \gamma_2 x_n - y_n) \end{cases}. \quad (2)$$

Эту модель уже вполне можно исследовать. Однако наличие четырех параметров затрудняет построение наглядных параметрических портретов. Исходя из соображений содержательности и наглядности, ограничимся подробным анализом важного частного случая, когда конкурирующие виды являются «видами-двойниками» и имеют одинаковые популяционные параметры.

Частный случай конкуренции двух популяций видов «близнецов»

В рассматриваемом, частном случае репродуктивные потенциалы конкурирующих видов оказываются одинаковы, одинаковы и коэффициенты внутривидовой конкуренции, однако коэффициенты межвидовой конкуренции, хотя и совпадают у обоих видов, но могут отличаться от коэффициентов внутривидовой конкуренции. Соответственно полагаем,

$$\begin{aligned} a_1 &= a_2 = a \\ \gamma_1 &= \gamma_2 = \gamma \end{aligned}$$

и приходим к симметричной системе, содержащей два параметра:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n (1 - x_n - \gamma y_n) \\ y_{n+1} = ay_n (1 - \gamma x_n - y_n) \end{cases}. \quad (3)$$

Проведем качественное исследование динамического поведения этой системы. Начнем с нахождения стационарных решений и анализа их устойчивости. Для определения стационарных точек необходимо найти корни системы алгебраических уравнений:

$$\begin{cases} \bar{x} = a_1 \bar{x}(1 - \bar{x} - \gamma_1 \bar{y}) \\ \bar{y} = a_2 \bar{y}(1 - \gamma_2 \bar{x} - \bar{y}) \end{cases}$$

В результате получаем следующие стационарные точки:

- 1) $\bar{x}_1 = 0, \bar{y}_1 = 0$ – точка А всегда существует!
- 2) $\bar{x}_2 = 1 - \frac{1}{a}, \bar{y}_2 = 0$ – точка В положительна при $a > 1$;
- 3) $\bar{x}_3 = 0, \bar{y}_3 = 1 - \frac{1}{a}$ – точка С положительна при $a > 1$;
- 4) $\bar{x}_4 = \frac{a-1}{a(1+\gamma)}, \bar{y}_4 = \frac{a-1}{a(1+\gamma)}$, - точка D положительна при $a > 1$.

Матрицы Якоби для этих точек имеют следующий вид:

для точки А – $\begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & a \end{pmatrix}$

для точки В – $\begin{pmatrix} 2-a & -\gamma(a-1) \\ 0 & a-\gamma a+\gamma \end{pmatrix}$

для точки С – $\begin{pmatrix} a-\gamma a+\gamma & 0 \\ \gamma(1-a) & 2-a \end{pmatrix}$

для точки D – $\begin{pmatrix} a - \frac{(2+\gamma)(a-1)}{\gamma+1} & -\frac{\gamma(a-1)}{\gamma+1} \\ -\frac{\gamma(a-1)}{\gamma+1} & a - \frac{(2+\gamma)(a-1)}{\gamma+1} \end{pmatrix}$

Определим мультипликаторы каждой неподвижной точки и условие их устойчивости. Другими словами, для каждой точки определим значения параметров a и γ системы (3), при которых эти точки устойчивы и значения параметров, при которых они неустойчивы:

Точка А

На основании матрицы Якоби, вычисленной в точке А, получаем следующее характеристическое уравнение для мультипликаторов:

$$(a - \mu)^2 = 0,$$

отсюда

$$\mu_1 = \mu_2 = a$$

Поскольку по биологическому смыслу параметра $a > 0$, то $\mu_1 = \mu_2 > 0$ и $\mu_1 = \mu_2 < 1$ при $a < 1$. Следовательно точка А – нулевая неподвижная точка устойчива при $a < 1$ точка устойчива и неустойчива при $a > 1$. Величина параметра γ не влияет на условие существования и устойчивости этой точки.

Точки В и С

На основании матрицы Якоби, вычисленной в точках В или С, получаем следующее характеристическое уравнение для мультипликаторов:

$$(2 - a - \mu)(a - a\gamma + \gamma - \mu) = 0,$$

отсюда

$$\mu_1 = 2 - a, \mu_2 = a + \gamma - a\gamma$$

Легко видеть, что $|\mu_1| < 1$ при $-1 < 2 - a < 1$ или $1 < a < 3$ (рис.1)

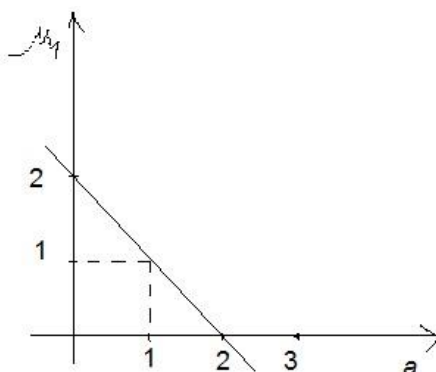


Рисунок 1 – Зависимость величины мультипликатора μ_1 для точек В и С от значения параметра a

Исследуем второй мультипликатор. Условие $|\mu_2| < 1$ или $-1 < a + \gamma - a\gamma < 1$.

эквивалентно неравенствам:

$$0 < (a - 1)(\gamma - 1) < 2$$

Точнее, при $a > 1$ условие $\mu_2 < 1$, выполняется только тогда, когда $\gamma > 1$, условие $\mu_2 > -1$, только если

$$\gamma < \frac{2}{a-1} + 1$$

Таким образом, область значений параметров, в которой точки В и С существуют и $|\mu_2| < 1$, оказывается ограничена снизу по a прямой $a = 1$, снизу по γ прямой $\gamma = 1$ и сверху по γ кривой $\gamma = 1 + \frac{2}{a-1}$, или, эквивалентно,

сверху по a кривой $a = 1 + \frac{2}{\gamma-1}$. Если еще учесть условие $|\mu_1| < 1$, то область

существования и устойчивости точек В и С оказывается ограничена еще и сверху по a прямой $a = 3$ (рис.20).

Проведенное исследование показывает, что при $a < 1$ существует единственная стационарная точка А (нулевая точка) и эта точка устойчива с ростом параметра a и переходом через границу $a=1$ точка А теряет устойчивость, и появляются положительные точки В, С и D. Точки В и С устойчивы при $\gamma > 1$ и неустойчивы при $\gamma < 1$. При дальнейшем росте параметра a (при $\gamma > 1$) и переходе через $a=3$ или через $a = 1 + \frac{2}{\gamma-1}$ точки В и

С теряют устойчивость и вокруг каждой из них возникает устойчивый цикл длины 2.

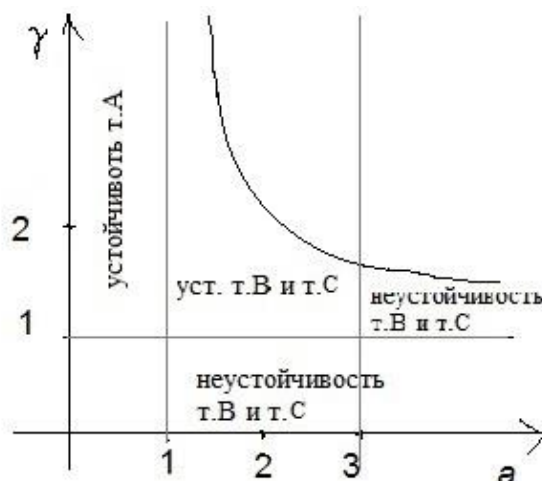


Рисунок 2 – Области существования и устойчивости точек А, В и С в пространстве параметров модели

Точка D

На основании матрицы Якоби, вычисленной в точке D, получаем следующее характеристическое уравнение для мультипликаторов

$$\left(a - \frac{(2 + \gamma)(a - 1)}{\gamma + 1} - \mu \right)^2 - \left(\frac{\gamma(a - 1)}{\gamma + 1} \right)^2 = 0$$

Разность квадратов представим в виде двух множителей

$$\left(a - \frac{(2 + \gamma)(a - 1)}{\gamma + 1} - \mu - \frac{\gamma(a - 1)}{\gamma + 1} \right) \left(a - \frac{(2 + \gamma)(a - 1)}{\gamma + 1} - \mu + \frac{\gamma(a - 1)}{\gamma + 1} \right) = 0$$

отсюда

$$\mu_1 = a - \frac{(2 + \gamma)(a - 1)}{\gamma + 1} - \frac{\gamma(a - 1)}{\gamma + 1} = 2 - a$$

$$\mu_2 = a + \frac{(2 + \gamma)(a - 1)}{\gamma + 1} - \frac{\gamma(a - 1)}{\gamma + 1} = \frac{a\gamma - a + 2}{\gamma + 1}$$

Таким образом, первый мультипликатор для точки D совпадает с первым мультипликатором для точек В и С. Также как и для этих точек $|\mu_1| < 1$ при

$$1 < a < 3,$$

причем, $\mu_1=1$ при $a=1$ и $\mu_1=-1$ при $a=3$.

Для второго мультипликатора $|\mu_2| < 1$ при

$$-1 < \frac{a\gamma - a + 2}{\gamma + 1} < 1$$

или

$$0 < (1 - \gamma)(a - 1) < 2(\gamma + 1)$$

Неравенство $(1 - \gamma)(a - 1) > 0$, определяет условие $\mu_2 < 1$. При $a > 1$ это условие выполняется только тогда, когда $\gamma < 1$.

Условие $\mu_2 > -1$, задается неравенством $(1-\gamma)(a-1) < 2(\gamma+1)$, которое эквивалентно неравенству

$$a < \frac{2(\gamma+1)}{(1-\gamma)} + 1$$

Таким образом, область значений параметров, в которой точка D существует и $|\mu_2| < 1$, оказывается ограничена: снизу по a - прямой $a = 1$, сверху по a кривой

$$a = 1 + \frac{2(1+\gamma)}{(1-\gamma)},$$

снизу по γ - прямой $\gamma = 0$ и сверху по γ - прямой $\gamma = 1$. Если еще учесть условие $|\mu_1| < 1$, то область существования и устойчивости точки D оказывается просто прямоугольником, ограниченным сверху по a прямой $a=3$ (рис.21).

Проведенное исследование показывает, что при $a < 1$ существует единственная стационарная точка A (нулевая точка) и эта точка устойчива. При увеличении параметра a и переходом через границу $a=1$ точка A теряет устойчивость, и появляются положительные точки B, C и D. Точки B и C устойчивы при $\gamma > 1$ и неустойчивы при $\gamma < 1$, точка D устойчива при $\gamma < 1$ и неустойчива при $\gamma > 1$. При дальнейшем росте параметра a , при $\gamma > 1$, точки B и C теряют устойчивость при переходе через $a=3$ или через $a = 1 + \frac{2}{(\gamma-1)}$.

При $\gamma < 1$ точка D теряет устойчивость при переходе a через $a=3$. При этой потере устойчивости вокруг каждой из точек B, C и D возникает устойчивый цикл длины 2.

Параметрический портрет и возможные типы динамики двух конкурирующих популяций видов «близнецов»

Теперь мы можем построить достаточно подробный параметрический портрет системы (3) и проанализировать характер и особенности динамических режимов в различных областях этого портрета (рис.3)

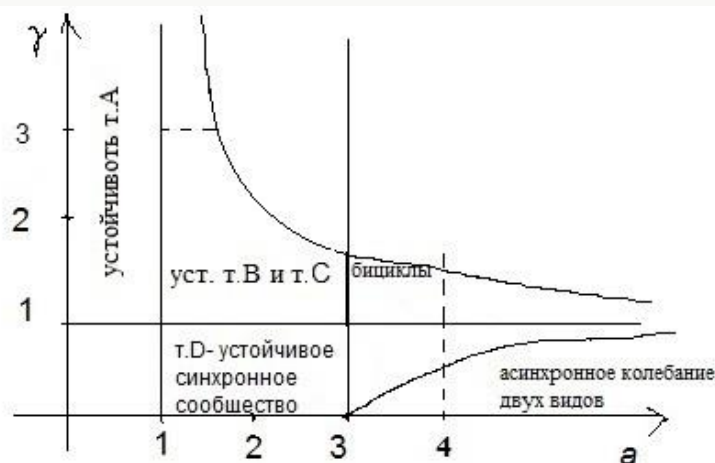


Рисунок 3 – Параметрический портрет системы (4)

Так в положительной области фазового портрета в полосе $0 < a < 1$ существует единственная стационарная точка А (нулевая точка) и эта точка устойчива. Весьма естественно, что при репродуктивном потенциале ниже единицы из любой начальной численности сообщество вымирает. (рис.4)

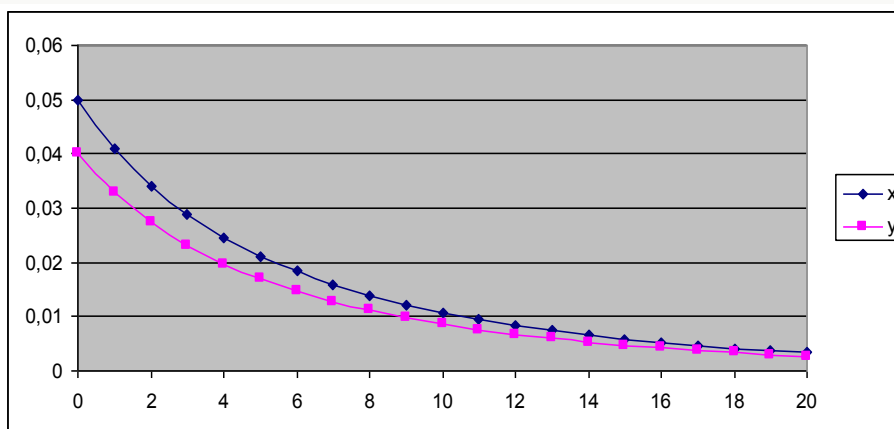


Рисунок 4– Пример динамики системы (4) при $a < 1$: $a = 0.9$ и $\gamma = 1$

При $a > 1$ в прямоугольнике, ограниченном прямыми $a = 1$, $a = 3$, $\gamma = 0$ и $\gamma = 1$, т.е. при $a < 3$, и $\gamma < 1$, существуют все четыре стационарные точки, причем точка D устойчива, а точки A, B, и C неустойчивы. При значениях параметров принадлежащих этой области из любого ненулевого (по каждой из переменных) начального состояния сообщество будет сходиться к устойчивому равновесию. При этом виды будут сосуществовать, а численности популяций, в силу симметрии модели, будут выравниваться (рис.5).

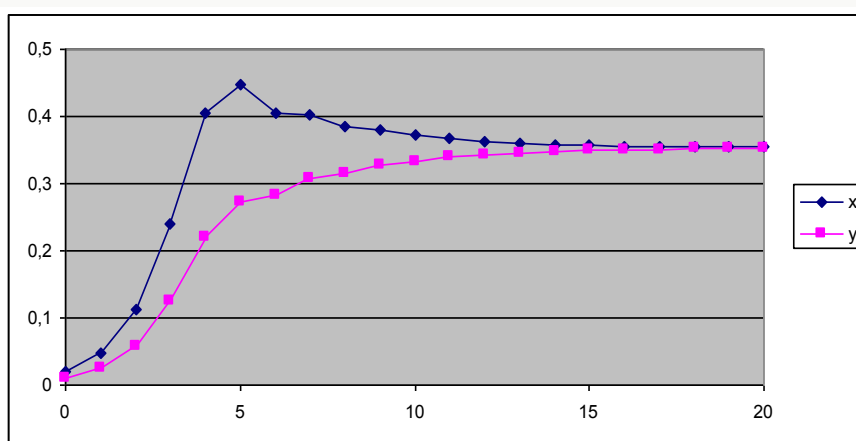


Рисунок 5 – Пример динамики системы (4) при $1 < a < 3$, $\gamma < 1$:
 $a = 2.5$ и $\gamma = 0.7$

Если параметр $\gamma < 1$, а параметр a превосходит 3, то все четыре неподвижные точки неустойчивы. Виды продолжают существовать, но численности популяций находятся в колебательном режиме, причем с ростом параметра a колебания становятся все более и более сложными, вплоть до хаотических (рис.24, 25)

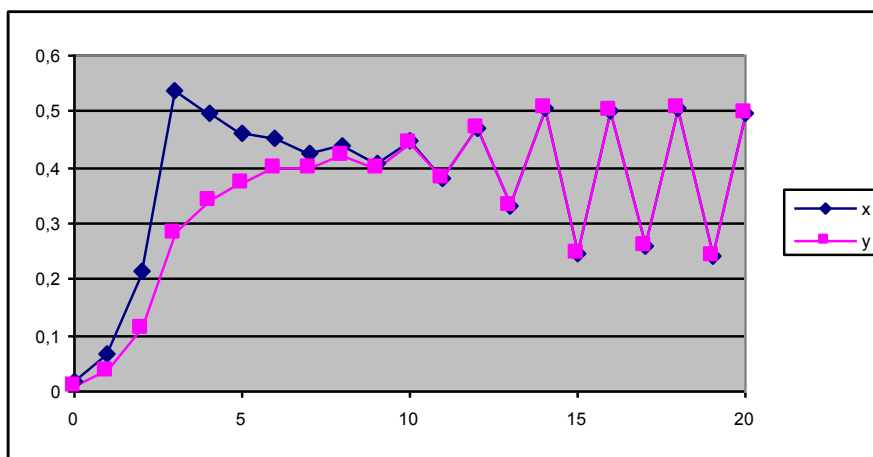


Рисунок 6 – Пример динамики системы (4) при $a > 3$, $\gamma < 1$:
 $a = 3.5$ и $\gamma = 0.7$

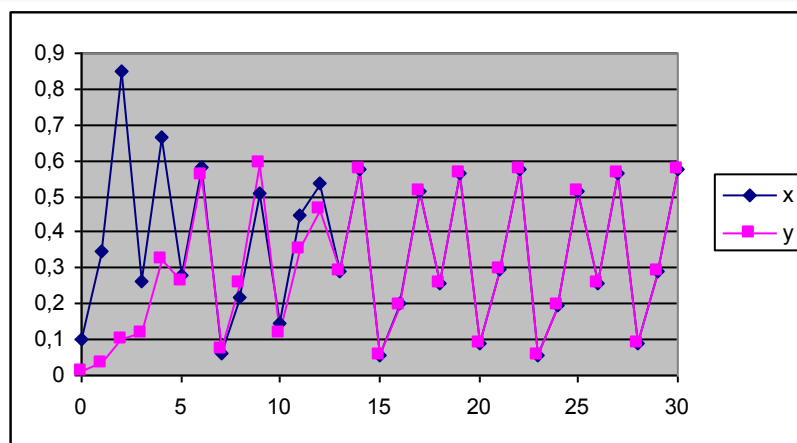


Рисунок 7 – Пример динамики системы (4) при $a > 3$, $\gamma < 1$: $a = 3.9$ и $\gamma = 0.7$

Заметим, что, пока параметры находятся в полосе $0 < \gamma < 1$, в области до (или над) кривой $a = 1 + \frac{2(1+\gamma)}{\gamma-1}$ численности популяций разных видов, составляющих сообщество, выравниваются и колебания их численности оказываются строго синхронны (рис. 24), хотя и могут быть весьма сложными и даже хаотическими (рис.25). Если же параметры пересекают эту кривую и оказываются за (или под) ней, то не выравнивания численности ни синхронизации колебаний не происходит (рис.7)

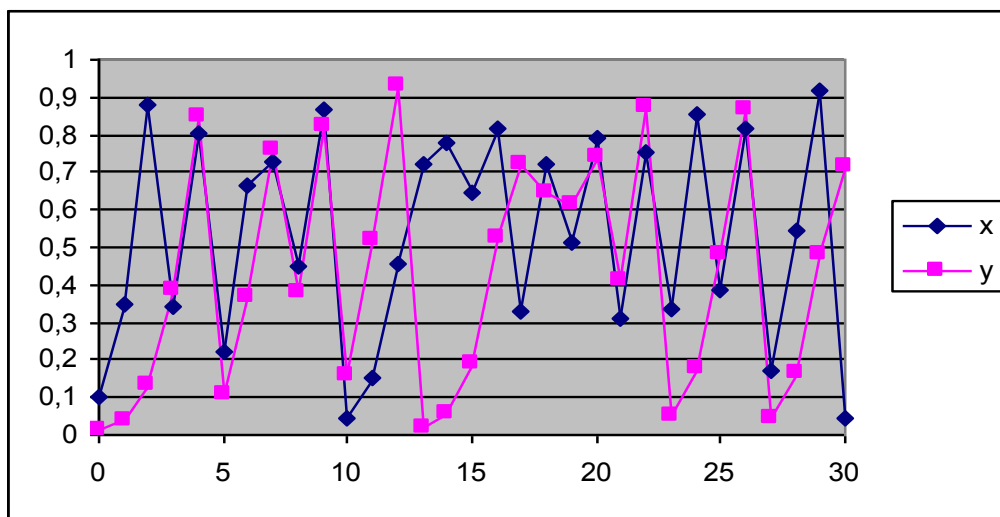


Рисунок 7 – Пример динамики системы (4) при $a > 3$, $\gamma < 1$,
 $a < 1 + 2(1 + \gamma)/(1 - \gamma)$: $a = 3.9$ и $\gamma = 0.15$

Рассмотрим теперь характер динамики сообщества при $a > 1$ и $\gamma > 1$. Как следует из проведенного исследования, при этих ограничениях существует все четыре стационарные точки. Точки А и D неустойчивы при всех значениях $a > 1$ и $\gamma > 1$, а точки В и С устойчивы если $a < 3$ и $a < 1 + 2/(\gamma - 1)$. Фактически, при значениях параметрах из области, ограниченной неравенствами $a > 1$, $\gamma > 1$, $a < 3$ и $a < 1 + 2/(\gamma - 1)$, в системе (4) наблюдается бистабильность: в зависимости от начальных значений переменных они стремятся либо к устойчивой точке В, либо к устойчивой точке С. С биологической точки зрения можно заключить, что при $\gamma > 1$ один из видов вытесняет другой вид и численность оставшейся популяции стремиться к равновесию. Какой вид сохраниться, зависит от начальной численности видов. В данном случае это будет тот вид, начальная численность которого окажется больше (рис. 8).

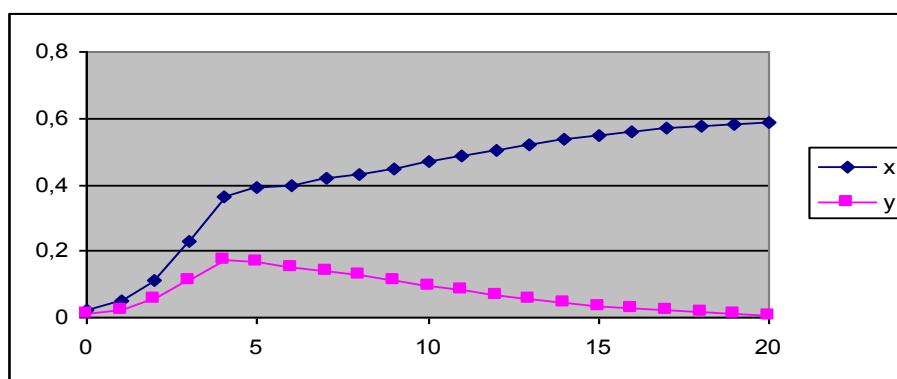


Рисунок 8 – Пример динамики системы (4) при $\gamma > 1$, $a < 3$,
 $a < 1 + \frac{2}{1 - \gamma}$: $a = 2.5$, $\gamma = 1.2$, $x_0 = 0.02$, $y_0 = 0.01$

При переходе параметров модели через границы устойчивости $a=3$ или через $a = 1 + \frac{2}{1-\gamma}$ точки В и С теряют устойчивость и вокруг каждой из них возникает устойчивый цикл длины 2. При этом бистабильность системы сохраняется: в зависимости от начальных значений переменных они стремятся либо к циклу, возникшему вокруг точки В, либо к циклу, возникшему вокруг точки С. Каждый из этих циклов имеет только одну периодическую ненулевую переменную, а вторая переменная обнуляется. С биологической точки зрения можно заключить, что и в этом случае один из видов вытесняет другой вид, однако численность оставшейся популяции уже не стремится к равновесию, а периодически меняется во времени (рис.9).

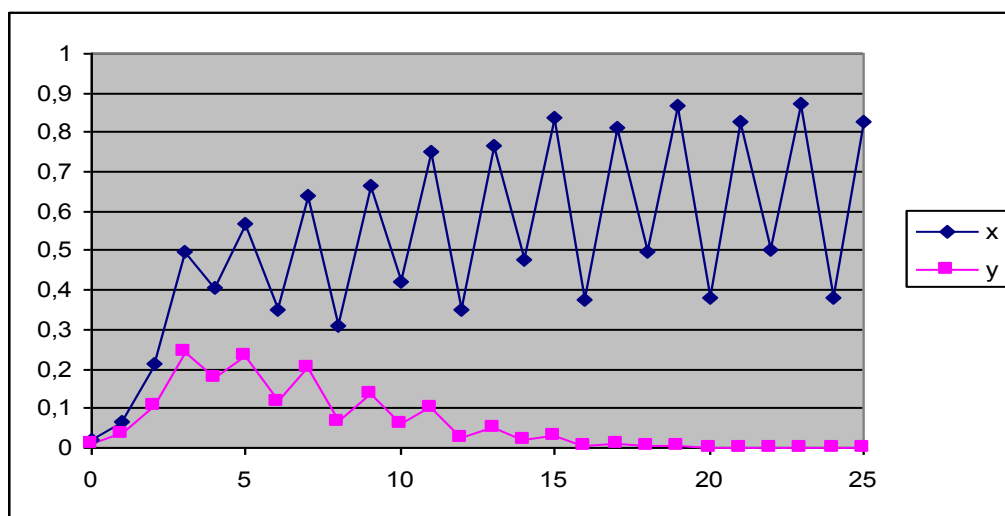


Рисунок 9 – Пример динамики системы (4) при $\gamma > 1$, $a > 3$:
 $a = 3.5$, $\gamma = 1.1$, $x_0 = 0.02$, $y_0 = 0.01$

При дальнейшем изменении параметров внутри области неустойчивости колебания численности оставшейся популяции становятся все более и более сложными (рис.28). Еще большее увеличение параметров модели приводит появлению отрицательных значений переменных и потере содержательного смысла данной модели.

Итак, в случае сообщества, состоящего из двух популяций конкурирующих видов, на математических моделях, основанных на дифференциальных уравнениях, достаточно давно (в работах В. Вольтерра) было показано, что возможно три принципиально разных сценария конкурентной борьбы. Первый сценарий: один вид лучше использует ресурсы среды, его внутривидовая конкурентная активность меньше, чем межвидовая, и он всегда вытесняет другой вид, у которого больше внутривидовая конкуренция и меньше межвидовая. Вторым сценарий: виды активно конкурируют, причем внутривидовая конкуренция меньше межвидовой, система оказывается бистабильна и в зависимости от начальных условий (начальных значений численности) в конкурентной борьбе побеждает либо один из видов, либо другой. Третий сценарий: виды успешно

используют общий ресурс и внутривидовая конкуренция больше межвидовой. В этом случае сообщество конкурентных популяций успешно сосуществует и стремится к равновесию.

Похожие сценарии мы наблюдаем при моделировании динамики конкурирующих популяций путем построения и исследования системы рекуррентных уравнений. Поскольку мы рассматривали случай видов-близнецов, т.е. изначально симметричную ситуацию, то сценарий, связанный с исходной асимметрией, когда один из видов, всегда вытесняет своего конкурента, у нас никак не мог появиться. Остальные два сценария, приводящие к разным исходам конкурентной борьбы, в нашей модели, безусловно, присутствуют. Так, при преобладании межвидовой конкуренции над внутривидовой ($\gamma > 1$), в рекуррентной системе (3) появляется бистабильность и реализуется сценарий, когда в зависимости от начальных условий происходит вытеснение либо одного, либо другого вида. При преобладании внутривидовой конкуренции, над межвидовой ($\gamma < 1$), в рекуррентной системе (4) конкурентные виды успешно сосуществуют.

Основное отличие модели, являющейся системой рекуррентных уравнений, от модели – системы дифференциальных уравнений, это существенно и принципиально большее количество динамических режимов, которые могут наблюдаться в системе рекуррентных уравнений. В модели, основанной на дифференциальных уравнениях, сообщество конкурирующих популяций всегда переходит в устойчивое равновесное состояние, и никакие колебательные режимы оказываются здесь невозможны. В модели, которая является системой рекуррентных уравнений, возможны каскады бифуркаций параметров, приводящие к потере устойчивости равновесия, возникновению колебаний и их дальнейшей эволюции, вплоть до детерминированного хаоса. Эти переходы от устойчивых равновесий к регулярным, а затем и хаотическим колебаниям сопровождают и сценарий, приводящий к вытеснению видов, и сценарий, приводящий к сосуществованию разновидовых конкурентов. В первом случае в асимптотических режимах мы наблюдаем те или иные колебания одновидовых популяций, во втором – колебания численности двух популяций, составляющих сообщество. Относительная величина межвидовой конкуренции γ (относительно внутривидовой, принимаемой за 1) может в этом случае рассматриваться как мера связи системы. При больших γ ($a > 1 + 2(1 + \gamma)/(1 - \gamma)$) система жестко связана и колебания конкурирующих популяций строго синхронизируются. При малых γ ($a < 1 + 2(1 + \gamma)/(1 - \gamma)$) популяции конкурентов связаны слабо и синхронизации их колебаний не происходит.

Библиографический список

1. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М: Наука, 1978. 352 с.
2. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Биофизическая динамика продукционных процессов. Москва Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004.

464 с.

3. Lotka A.J. Elements of Mathematical Biology: Baltimore, 1925. 435 с.
4. Volterra V. Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. 1926.
5. May R.M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. Science. 1974. V. 186. P. 645–647.
6. May R.M. Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. J. Theor. Biol. 1975. V.51. № 2. P.511-524.
7. Шапиро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях. В: Управление и информация. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С.96-118.
8. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.