УДК 51-76

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ КОНКУРЕНЦИИ ГРУППЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Андреева У.Ю.

студент,

Санкт-Петербургский государственный университет,

Санкт-Петербург, Россия

Полина С.Г.

студент,

Санкт-Петербургский государственный университет,

Санкт-Петербург, Россия

Колпак Е.П.

профессор, доктор физико-математических наук,

Санкт-Петербургский государственный университет,

Санкт-Петербург, Россия

Аннотация

Проводится аналитический и количественный анализ систем обыкновенных дифференциальных уравнений, моделирующих конкуренцию в биологических сообществах. Исследуется устойчивость особых точек, определяются условия гибели одной из двух конкурирующих популяций. Для большего числа популяций на основе статистического подхода строится распределение доли «выживших» популяций в зависимости от их численности. Полученные результаты сопоставляются с отдельными положениями теории нейтрализма.

Ключевые слова: математическое моделирование, устойчивость, конкуренция, дифференциальные уравнения, теория нейтрализма

MATHEMATICAL MODELS OF COMPETITION POPULATION GROUPS

Andreeva U.Y.

student,

Saint Petersburg State University,

Saint-Petersburg, Russia

Polina S.G.

student,

Saint Petersburg State University,

Saint-Petersburg, Russia

Kolpak E.P.

professor, doctor of physical and mathematical sciences,

Saint Petersburg State University,

Saint-Petersburg, Russia

Annotation

Analytical and quantitative analysis of systems of ordinary differential equations modeling competition in biological communities is carried out. The stability of singular points is investigated, and the conditions for the death of one of the two competing populations are determined. For a larger number of populations, the distribution of the proportion of "surviving" populations, depending on their number, is based on a statistical approach. The results obtained are compared with certain provisions of the theory of neutralism.

Key words: mathematical modeling, stability, competition, differential equations, theory of neutralism

Введение

Конкуренция в экосистемах подразумевает такое взаимодействие между живыми организмами, при котором одни организмы используют ресурс, необходимый другим организмам. Такое взаимодействие возможно, как между различными видами, так и внутри одного вида. Особи одного вида имеют сходные потребности в ресурсах, обеспечивающих их выживание, рост и размножение. При внутривидовой конкуренция распределение трофического ресурса, в качестве которого могут выступать свет, жизненное пространство, женские особи, пища и многое другое [2, 7, 8, 12], между особями становится неравномерным. Недостаток ресурса для отдельных групп особей в популяции снижает выживаемость и уменьшает плодовитость. Участниками межвидовой конкуренции являются несколько видов, использующих один и тот же ресурс, необходимый для выживания особей.

Обобщенная модель Вольтерра

Сегодняшние принципы построения математических моделей популяционной динамики, основаны Вольтерра [3]. В современных моделях учитывается большее, чем в [3], число факторов, определяющих динамику популяций. В моделях Вольтерра не учитывались такие факторы, как ограниченность ресурса, внутривидовая конкуренция, зависимость конкуренции от изменяющихся во времени факторов. Как следует из полевых наблюдений, в условиях конкуренции выживают далеко не единичные популяции [2], в то время как первые варианты моделей видов, оспаривающих одну и ту же пищу, предсказывают выживание только одной популяции [3]. В связи с этим разрабатывается и теория нейтрализма, которая предполагает, что конкуренция, приводящая к гибели популяций, если и была, то была в далеком прошлом [4].

Количественные оценки численности реальных популяций имеют низкую точность. Внешнее вмешательство человека в окружающую среду приводит к фрагментации территории, ее загрязнению, вытеснению видов из их экологических ниш [2, 5, 11, 16]. То есть в модели необходимо вводить антропогенный фактор, как конкурента, не только ограничивающего ресурсы жизнедеятельности популяций, но и изменяющего их структуру [6, 13].

Обобщенная модель Вольтерра для двух популяций предложена А.Д. Базыкиным в [1] в следующем варианте

$$\frac{du_1}{dt} = u_1(1 - u_1 - \gamma_1 u_2),$$
$$\frac{du_2}{dt} = \gamma u_2(1 - u_2 - \gamma_2 u_1), \qquad (1)$$

где u_1 и u_2 - доли особей популяций от максимально возможного их количества в общей среде обитания, γ_1, γ_2, γ - параметры. Внутривидовая конкуренция в (1) характеризуется слагаемыми u_1^2 и u_2^2 в первом и втором уравнениях, а слагаемыми $\gamma_1 u_1 u_2$ и $\gamma\gamma_2 u_1 u_2$ - межвидовая конкуренция. Модель (1) при $\gamma_1 = 0$ и $\gamma_2 = 0$ переходит в модель двух не взаимодействующих популяций с лимитированным ростом [1, 9, 17].

Особое решение $u_1 = 0$ и $u_2 = 0$ уравнений (1) является неустойчивым, а особые решения $u_1 = 1$, $u_2 = 0$ и $u_1 = 0$, $u_2 = 1$ могут быть устойчивыми, в зависимости от значений, принимаемых параметрами: $\gamma_2 > 1$ или $\gamma_1 > 1$.

Стационарная точка

$$u_1 = (1 - \gamma_1)/(1 - \gamma_1\gamma_2), \quad u_2 = (1 - \gamma_2)/(1 - \gamma_1\gamma_2)$$

будет устойчивой [1, 15], при одновременном выполнении неравенств $\gamma_1 < 1$ и $\gamma_2 < 1$. При этом наступит устойчивое равновесное состояние между численностями двух конкурентов.

Конкуренция группы популяций

Для n видов система уравнений (1) принимает вид

$$\frac{du_i}{dt} = \mu_i \left[u_i(1-u_i) - u_i \sum_{k=1,k\neq i}^{n} \gamma_{ik} u_k \right], \quad (i=1,2,...,n) \qquad (2)$$

где μ_i и γ_{ik} - параметры. С учетом условий существования двух популяций в модели (1), принимается, что $0 < \gamma_{ik} < 1 \; (i=1,2,...,n; \quad k=1,2,...,n)$. Эти условия обеспечат существование стационарного решения с двумя нетривиальными компонентами. Стационарное состояние системы уравнений (2) находится как положительное решение системы линейных уравнений

$$u_i + \sum_{k=1,k\neq i}^{n} \gamma_{ik} u_k = 1, \quad (i=1,2,...,n).$$

При $\gamma_{ik} = 0 \quad (i=1,2,...,n; \quad k=1,2,...,n)$ устойчивым неподвижным решением системы уравнений (2) будет $u_i = 1 \quad (i=1,2,...,n)$. Непрерывность решения уравнений (2), как функции параметров γ_{ik}, обеспечивает существование устойчивого решения с положительными компонентами при малых значениях параметров γ_{ik}.

В обобщенной модели Вольтера (1) в контактах участвуют все особи популяций. Однако популяции обычно группируются в своих территориальных нишах [2], а конкурентное взаимодействие происходит в пограничных зонах с разной степенью стрессового давления особей друг на друга. В модели (1) это можно учесть, полагая, что в контактах участвует только часть особей. Это предположение учитывается в системе уравнений

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{dt} &= u_1 \left(1 - u_1 - \gamma_1 \frac{u_2}{b_1 + u_2} \right), \\ \frac{du_2}{dt} &= \gamma u_2 \left(1 - u_2 - \gamma_2 \frac{u_1}{b_2 + u_1} \right), \end{aligned} \qquad (3)$$

в которой b_1 и b_2 - параметры.

Особая точка $u_1 = 0$, $u_2 = 0$ системы уравнений (3) будет неустойчивой, точка $u_1 = 1$ и $u_2 = 0$ устойчивой при выполнении неравенства $\gamma_2 < 1 + b_2$, а точка $u_1 = 0$ и $u_2 = 1$ устойчивой, если выполняется неравенство $\gamma_1 < 1 + b_1$. Четвертая неподвижная точка находится из системы уравнений

$$1 - u_1 - \gamma_1 \frac{u_2}{b_1 + u_2} = 0,$$

$$1 - u_2 - \gamma_2 \frac{u_1}{b_2 + u_1} = 0$$

при выполнении неравенств $\gamma_1 < 1 + b_1$ и $\gamma_2 < 1 + b_2$. Решение в этой точке удовлетворяет неравенствам $0 < u_1 < 1$ и $0 < u_2 < 1$. При этих условиях характеристический полином

$$P(\lambda) = \lambda^2 + (u_1 + \gamma u_2)\lambda\gamma + u_1 u_2 \left[1 - \frac{b_1}{(b_1 + u_2)} \frac{b_2}{(b_2 + u_1)} (1 - u_2)(1 - u_1) \right]$$

будет иметь корни с отрицательными вещественными частями. Поэтому эта стационарная точка будет устойчивой.

Для случая n популяций, согласно (3), система уравнений (2) принимает вид

$$\frac{du_i}{dt} = \mu_i \left[u_i (1 - u_i) - u_i \sum_{k=1, k \neq i}^{n} \gamma_{ik} \frac{u_k}{b_{ik} + u_k} \right], \quad (i = 1, 2, ..., n). \tag{4}$$

При $\gamma_{ik} = 0 \quad (i = 1, 2, ..., n; \quad k = 1, 2, ..., n)$ устойчивой стационарной точкой системы уравнений (4) будет $u_1 = 1, u_2 = 1, ..., u_n = 1$. В силу непрерывной зависимости решения системы уравнений (4) от параметров γ_{ik} она при малых значениях параметров γ_{ik} будет иметь стационарное решение, на котором все его компоненты будут положительными, и это решение будет устойчивым.

Анализ распределения «выживших» в условиях конкуренции популяций из общего количества n осуществлялось следующим образом. Начальные условия $u_i(t=0)\ \ (i=1,2,...,n)$ и компоненты матрицы $[\gamma_{ik}]$ формировалась из набора случайных чисел равномерно распределенных на интервале $[0,1]$. Системы уравнений (2) и (4) решались в среде программирования математического пакета Matlab с использованием встроенной функции ode**.

На рис. 1 приведено распределение долей «выживших» популяций из 50 изначальных для 5 000 вариантов выбора компонент матрицы $[\gamma_{ik}]$ в зависимости от их числа (зависимость I на рис. 1) при среднем значении 11. То есть из 50 конкурирующих популяций в среднем «выживает» 11.

Аналогичный результат для системы уравнений (4) на рис. 1 представлен зависимостью II. Параметры b_{ik} выбирались случайным образом из интервала $[0,2]$. Среднее значение выживших популяций составило 22. Увеличение диапазона изменения параметров b_{ik} приводит и к увеличению среднего значения числа «выживших» популяций.

Таким образом, из обобщенной модели конкуренции Вольтерра следует, что не все популяций выдержат конкурентные взаимоотношения (рис. 1). Некоторые из них «погибнут». Число «погибших» популяций будет тем меньше, чем меньшее число особей будет участвовать в конкуренции (рис. 1, кривая 2).

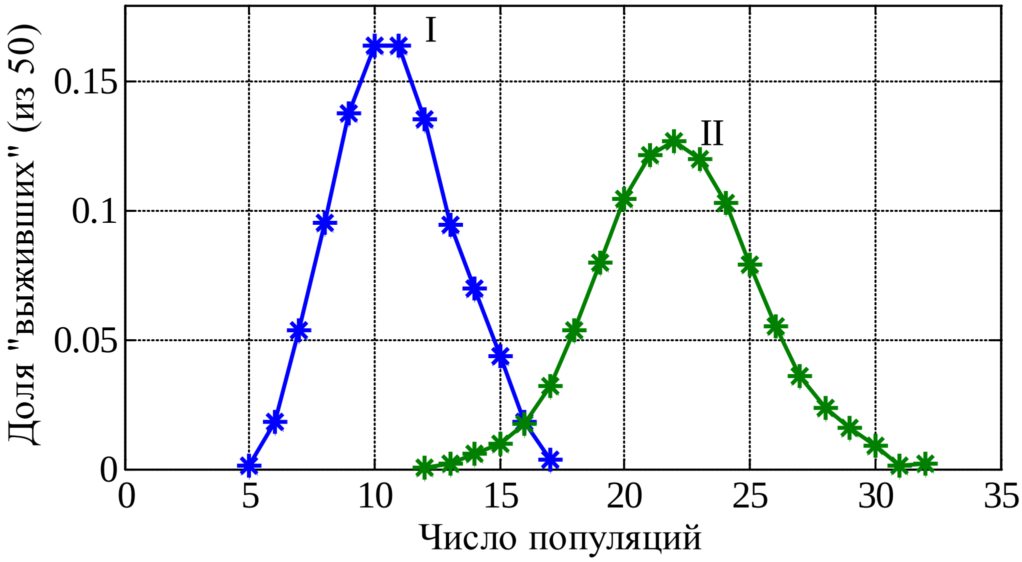

Рис. 1. Распределение числа «выживших» конкурирующих популяций: для модели (2) - распределение I, для модели (4) – распределение II.

Жизнедеятельность популяций зависит от времени года, сезонного наличия трофического ресурса, периода размножения, биоритмов организма, периодического вмешательства в жизнь популяций человека и многих факторов, чередующихся во времени [7, 8]. Соответственно и активность конкурентных взаимоотношений между популяциями изменяется во времени. Учет временной зависимости конкуренции приводит, с учетом (2), к системе уравнений

$$\frac{du_i}{dt} = \mu_i \left[u_i(1-u_i) - u_i f_i(t) \sum_{k=1, k\neq i}^{n} \gamma_{ik} u_k \right], \quad (i = 1, 2, ..., n),$$

$$f_i(t) = 1\text{-}\sin\left((\mathrm{t}+\alpha_i)\frac{\pi}{365} \right), \quad (i = 1, 2, ..., n),$$

где α_i - случайное число из промежутка $[0,365]$. За период конкуренции принимался один год.

На рис. 2 приведена зависимость числа конкурирующих популяций от времени из 50 вступивших в конкурентные взаимоотношения. Популяция считалась не участвующей в конкуренции, если ее численность становилась меньше 0.001. Горизонтальной пунктирной линией на рис. 2 отмечено среднее значение конкурирующих популяций. Изменение численности двух из 50 популяций во времени отражено на рис. 3. Одна популяция все время является участником конкуренции (кривая 2), а численность второй (кривая 2) постепенно уменьшается до минимума, но через некоторое время ее численность восстанавливается, и, соответственно, она снова становится «активным» участником конкуренции.

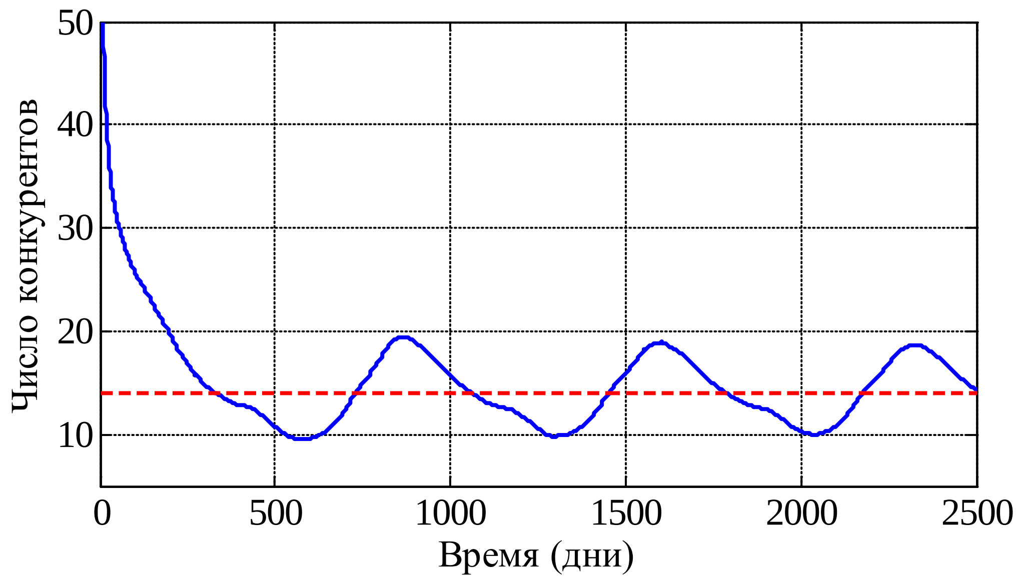

Рис. 2. Динамика числа конкурирующих популяций

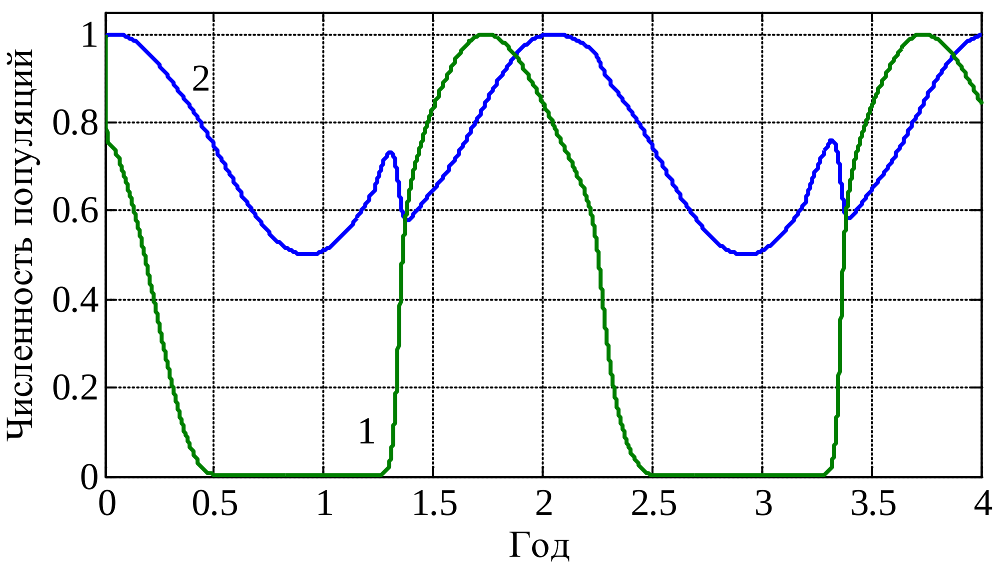

Рис. 3. Динамика численности двух из 50 популяций

Как следует из анализа полученных результатов, «выживает» только часть популяций из вступивших в конкурентные взаимоотношения в начальный момент времени. В группе «выживших» популяций численность каждой из них будет изменяться во времени, любая из них может стать доминирующей на некотором временном интервале. Периодическая малочисленность популяций на отдельных временных интервалах наблюдается и в отдельных ареалах [12]. Период колебаний в зависимости от внешних факторов может изменяться. Несмотря на это начальный этап конкуренции со временем будет «забыт», а среди «выживших» популяций конкуренция сохранится. То есть со временем группа самых приспособленных к конкуренции популяций будет доминировать в ареале, периодически изменяя свою численность [10, 14].

Результаты, представленные на рисунках 1, 2, 3, получены авторами в рамках разработанных моделей.

Заключение

Вступление группы популяций в конкурентные взаимоотношения приводит к уменьшению конкурирующих популяций, а сдвиг во времени и к периодическому изменению их численности. То есть со временем в ареале остается несколько конкурирующих популяций, изначально вступивших в конкурентные взаимоотношения, их количество будет тем больше, чем меньшее число особей будет участвовать в конкуренции. Сезонность факторов, влияющих на конкуренцию, приводит к периодическому изменению численности особей в популяции, а начальные условия со временем «забываются». То есть в системе конкурирующих популяции со времен наступает равновесное состояние в численности популяций, в котором конкуренция уже не является причиной гибели популяций, а численность особей популяций периодически изменяется во времени. Это теоретически подтверждает отдельные концепции теории нейтрализма.

Библиографический список:

1. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций / А.Д. Базыкин. – Москва-Ижевск. Институт компьютерных технологий, 2003. 368 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в двух томах / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсед // - М.: Мир, 1989. Т. 1. – 667 с. Т. 2. – 477 с.
3. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. Москва-Ижевск, Институт компьютерных технологий, 2004. – 288 с.
4. Гиляров А. М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журнал общей биологии. - 2010. - Т. 71. - № 5. - С. 386-401.
5. Гончарова А.Б., Кривополенова С.Д. Первичный анализ данных для построения систем поддержки принятия решений // Процессы управления и устойчивость. - 2019. - Т. 6. - № 1. - С. 250-254.
6. Гончарова А.Б., Поборчий И.В. Исследование методов решения задачи коммивояжера при управлении транспортными потоками предприятия // Процессы глобальной экономики: Сборник научных трудов XX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2015. - С. 418-419.
7. Запара Е.В., Белевич Т.А., Ильяш Л.В. Структура сообщества и конкурентные отношения между планктонными водорослями Белого моря при разных источниках азота / Запара Е.В., Белевич Т.А., Ильяш Л.В. // Журнал общей биологии. - 2007. - Т. 68. - № 3. - С. 195-204.
8. Зотин А.А. Биоритмы роста европейской жемчужницы margaritifera margaritifera (bivalvia, margaritiferidae). Популяция реки Варзуга (Мурманская область) / А.А Зотин. // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. - 2020. - № 4. - С. 393-400.

9. Колпак Е.П. Математические модели одиночной популяции: учебное пособие / Е.П. Колпак, Е.А. Ефремова. - Казань: Изд-во «Бук», 2017. – 122 с
10. Маслов А.А. Пространственно-временная динамика популяций лесных растений и проверка "карусельной модели" на примере сосняка-черничника / Маслов А.А. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. - 2001. - Т. 106. - № 5. - С. 59-65.
11. Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Пресноводная популяция атлантического лосося (salmo salar linnaeus, 1758) реки Свири (бассейн Ладожского озера): численность, структура и сохранение / Мурза И.Г., Христофоров О.Л. // Труды Зоологического института РАН. - 2019. - Т. 323. - № 4. - С. 451-475.
12. Письмам Т.И. Конкуренция популяций в трофической цепи консумент-продуцент в водной замкнутой системе / Письмам Т.И. // Экология. - 2003. - № 4. - С. 302-306.
13. Романова А.Б., Колпак Е.П. Математическая модель выживаемости популяций на загрязненной территории / Романова А.Б., Колпак Е.П. // Дневник науки. - 2020. - № 11 (47). - С. 28.
14. Сингх А., Самант С.С. Популяция и структура сообществ juniperous polycarpos k. koch под влиянием климатических изменений в холодной пустыне Гималаев (Индия) / Сингх А., Самант С.С. // Аридные экосистемы. - 2020. - Т. 26. - № 1 (82). - С. 21-32.
15. Kolpak E. P., Gorynya E. V. Mathematical models of ecological niches search // Applied mathematical sciences. - 2016. - Vol. 10. - No 38. - P. 1907-1921.
16. Kolpak E., Kondrashev S., Chernega T., Petunina I. Metropolis as a source of aerosol pollution - assessment of hazardous factors and ways to minimize negative impact / Kolpak E., Kondrashev S., Chernega T., Petunina I. //

Asian Journal of Water, Environment and Pollution. - 2020. - Т. 17. - № 2. С. 7-14.

17. Murray J. D. Mathematical Biology / J. D. Murray New York: Springer-Vergal Heidelberg, 2002. – 776 p.

Оригинальность 86%