

# Метапопуляционная динамика с учетом межвидового взаимодействия

Кириллов А.Н.

*ИПМИ КарНЦ РАН*

В ареале (patch) присутствуют  $n(t)$  популяций с количественными характеристиками

$$x_{i_1}, \dots, x_{i_{n(t)}}$$

Популяция  $i$ , присутствующая в ареале, может находиться в одном из состояний:

колонизация  $(c_i)$

взаимодействие - развитие  $(d_i)$

эмиграция  $(e_i)$

**Структура ареала**  $W = (\gamma, s, A)$

*Внешняя структура*  $\gamma = (\gamma_1, \dots, \gamma_N)$

$\gamma_i = 1$ , если популяция  $i$  в ареале

$\gamma_i = 0$ , иначе

*Внутренняя структура*  $s = (\gamma_1 s_1, \dots, \gamma_N s_N)$

$$s_i = \begin{cases} c_i \\ e_i \\ d_i \end{cases}$$

*Структура взаимодействий*  $A = \{\gamma_i \gamma_j a_{ij}\} = \{b_{ij}\}$

$a_{ij} = 0$  или  $1$

# Динамика структуры

Многозначный оператор  $F$

$$F: W \rightarrow F(W) \subset \{\gamma, s, A\}$$

Траекторный ансамбль

$$\{F^k(W)\}, \quad k \geq 0$$

Задача: исследовать поведение  $\{F^k(W)\}$

# Динамическая система с переменной структурой, порождающая оператор $F$

Динамика популяции  $i$

$$\gamma_i \dot{x}_i = \gamma_i f_i^c(b_{11}x_1, \dots, b_{1N}x_N)$$

колонизация

$$\gamma_i \dot{x}_i = \gamma_i f_i^e(b_{11}x_1, \dots, b_{1N}x_N)$$

эмиграция

$$\gamma_i \dot{x}_i = \gamma_i f_i^d(b_{11}x_1, \dots, b_{1N}x_N)$$

взаимодействие  
развитие

Эволюционное время  $k_i$  популяции  $i$

$$R^N = \bigcup_{j=1}^{m_i} \Omega_j^i$$

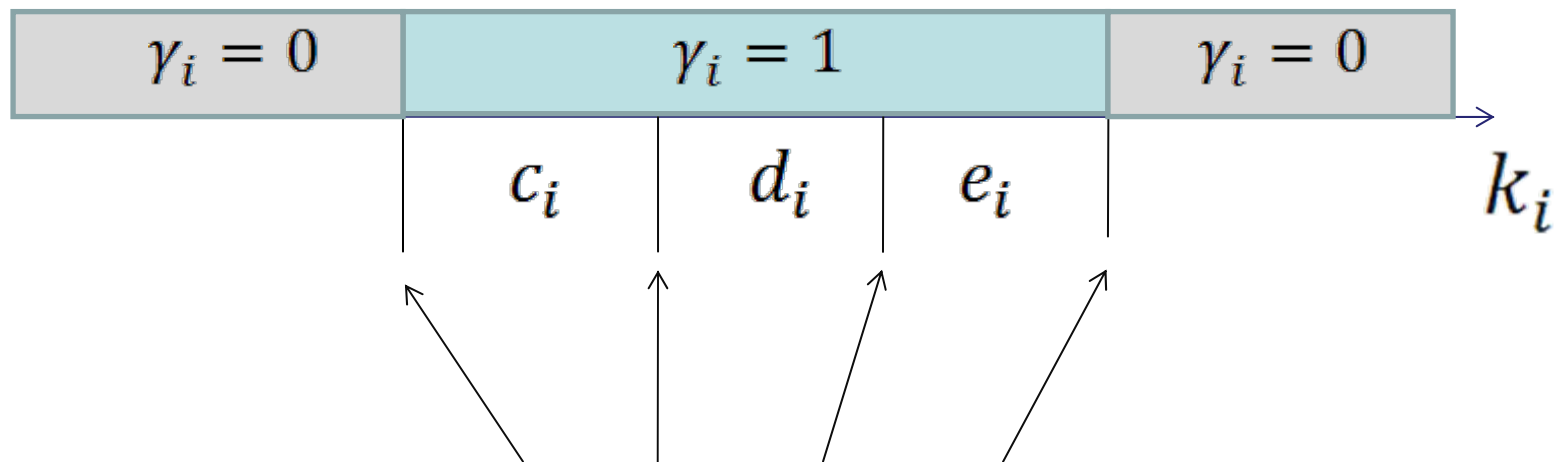
$$\dot{k}_i = g_j^i(\gamma_1 x_1, \dots, \gamma_N x_N) \quad x = (x_1, \dots, x_N) \in \Omega_j^i$$

При попадании  $x \in \Omega_j^i$  на границу  $\partial\Omega_j^i$   
под действие переходного отображения  
 $x$  переводится в  $\Omega_j^l$

$$\dot{k}_i = g_j^l(\gamma_1 x_1, \dots, \gamma_N x_N)$$

# Изменение структуры

- Ось эволюционного времени



пороговые значения  
зависят от состояния системы

## Динамика (дискретно-непрерывная)

Динамика популяций - процессы колонизации, взаимодействия, эмиграции

$$(x_1, \dots, x_N)$$

Динамика эволюционного времени

$$(k_1, \dots, k_n)$$

Динамика структуры  $W = (\gamma, s, A)$

$$W_{n+1} \in F(W_n)$$



Построенная система описывает динамику ареала с переменным количеством  $n(t)$  популяций

$$n(t) = \gamma_1 + \dots + \gamma_N$$

и переменной структурой  $W = (\gamma, s, A)$

Изменение структуры происходит при прохождении эволюционным временем  $(k_1, \dots, k_n)$  пороговых значений.

Проблема:

моделирование динамики эволюционного времени

# Модель ареала со взаимодействием “хищник – жертва”

$x_1, x_2$  – численности (плотности) популяций жертв, хищников

## *Миграция популяции хищников*

$W_g$  – средний вес особи хищника

Тенденция к миграции  $W_g \leq \bar{\lambda}$

Миграция начинается при дополнительных условиях

Индивидуальный декремент  $\bar{W} = W_g - \bar{\lambda}$

Условия миграции особи хищника

$$\bar{\lambda} + \int_{t_0}^t \bar{W}(\tau) d\tau \leq \bar{\Lambda}$$

## Условия миграции популяции хищников

$$k_2(t) = k_2(t_0) + \int_{t_0}^t x_2(\tau) \bar{W}(\tau) d\tau \leq \Lambda$$

$k_2(t)$  - эволюционное время  
популяции хищников -  
*пищевая привлекательность ареала*

$k_1(t)$  - эволюционное время  
популяции жертв  
*постоянно – жертва не мигрирует*

## Динамика эволюционного времени

$$\dot{k}_1 = 0 \qquad \dot{k}_2 = x_2 \bar{W}$$

Пусть вес особи хищника имеет вид

$$W_g(t) = \lambda_1 \cdot \frac{x_1(t)}{x_2(t)}, \quad \frac{x_1(t)}{x_2(t)} \leq \text{const}$$

$$W_g(t) = \text{const}, \quad \frac{x_1(t)}{x_2(t)} > \text{const}$$

Тогда  $\dot{k}_2 = x_1 - \lambda x_2$   $\lambda = \frac{\bar{\lambda}}{\lambda_1}$

Пусть  $k_2(t) = n(t)$

## Динамика популяций

$$n > \Lambda: \dot{x}_1 = x_1(a - bx_2), \quad \dot{x}_2 = x_2(kbx_1 - m), \quad \dot{n} = x_1 - \lambda x_2 \quad (P_2)$$

$$n \leq \Lambda, x_2 > \tilde{\varepsilon}(x_1): \dot{x}_1 = ax_1, \quad \dot{x}_2 = -mx_2, \quad \dot{n} = x_1 - \lambda x_2 \quad (P_{21})$$

$$n \leq \Lambda, x_2 < \tilde{\varepsilon}(x_1): \dot{x}_1 = 0, \quad \dot{x}_2 = -c, \quad \dot{n} = 0 \quad (P_-)$$

$$n < \Lambda, x_2 = 0: \dot{x}_1 = ax_1, \quad \dot{x}_2 = 0, \quad \dot{n} = x_1 \quad (P_1)$$

$$n = \Lambda, x_2 \leq \tilde{\varepsilon}(x_1): \dot{x}_1 = 0, \quad \dot{x}_2 = c, \quad \dot{n} = 0 \quad (P_+)$$

$$\tilde{\varepsilon}(x_1) = \varepsilon\lambda, \quad \text{если } x_1 \geq \varepsilon\lambda,$$

$$\tilde{\varepsilon}(x_1) = \frac{1}{\lambda}\varepsilon x_1, \quad \text{если } 0 < x_1 < \varepsilon\lambda$$

## Режимы

Внутренняя  
структура

Внешняя  
структура

$P_2$  – взаимодействие

$$s = (d_1, d_2)$$

$$\gamma = (1, 1)$$

$P_{21}$  – развитие популяции жертвы  
эмиграция популяции хищника

$$s = (d_1, e_2)$$

$$\gamma = (1, 1)$$

$P_-$  – завершение эмиграции

$P_1$  – развитие популяции жертвы  
в отсутствие хищников

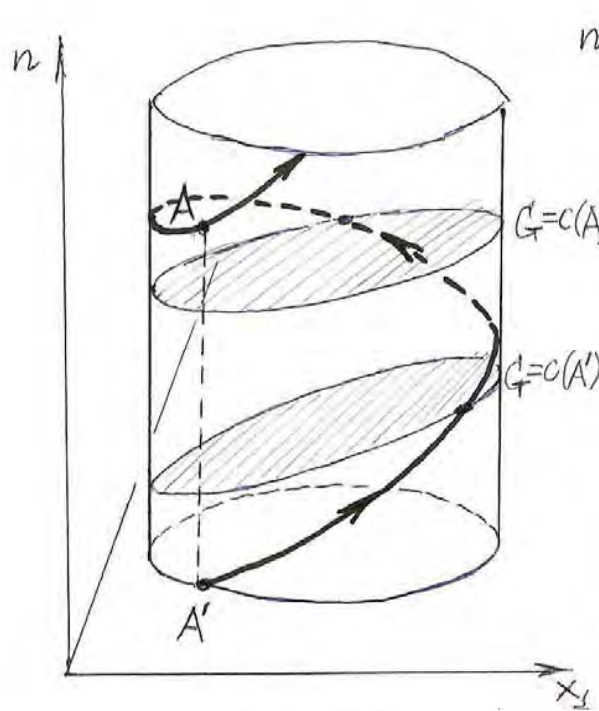
$$s = (d_1, 0)$$

$$\gamma = (1, 0)$$

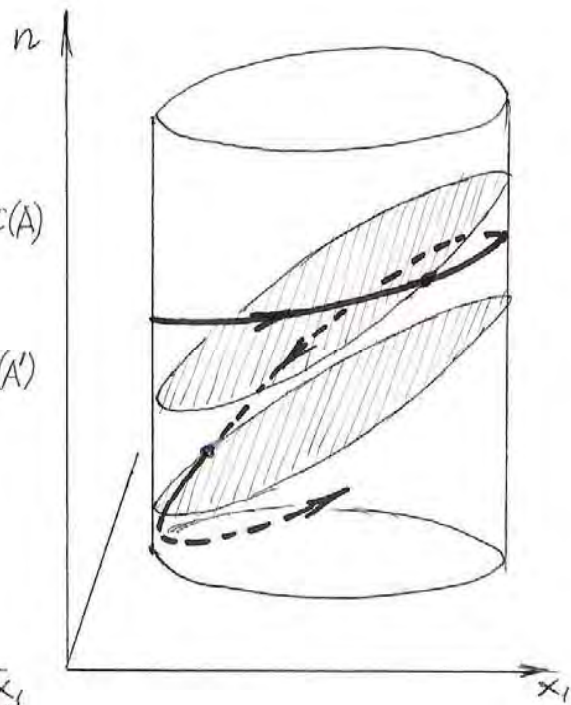
$P_+$  – колонизация

$$s = (d_1, c_1)$$

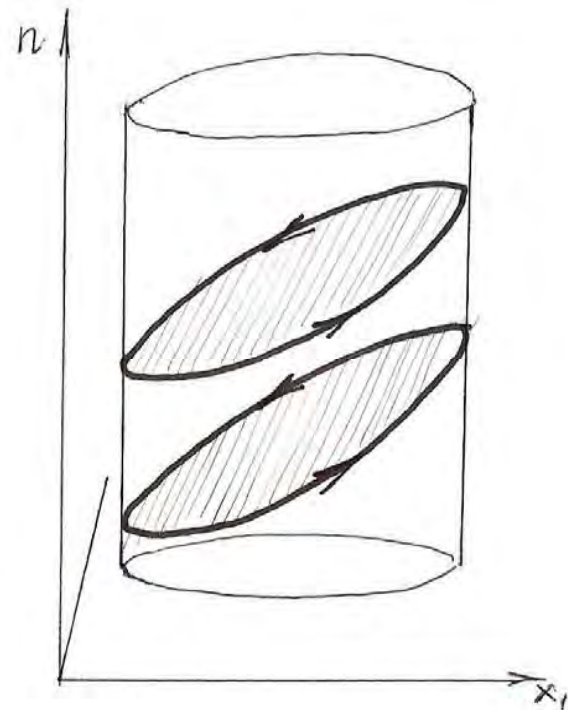
$$\gamma = (1, 1)$$



$$\gamma < \frac{m}{ak}$$



$$\gamma > \frac{m}{ak}$$



$$\gamma = \frac{m}{ak}$$

## Динамика популяций и структур

Теорема 1.  $\lambda < \frac{m}{ak} \Rightarrow \forall M_0(x_{10}, x_{20}, n_0) \exists T(M_0)$  при  $t > T(M_0)$

$P_2$

Теорема 2.  $\lambda = \frac{m}{ak} \Rightarrow \forall M_0 \notin O_1q \cup Eq \exists T(M_0):$  при  $t > T(M_0)$

$P_2$

или

$P_2P_{21}$

$Eq = \{(x_1, x_2, n): n > \Lambda, x_1 = \frac{m}{bk}, x_2 = \frac{a}{b}\}$  равновесия Вольтерра

$O_1q = \{(x_1, x_2, n): n = \Lambda, x_1 - \lambda x_2 = 0, x_1 > \frac{m}{bk}, x_2 > \frac{a}{b}\}$

устойчивые равновесия



Теорема 3.  $\lambda > \frac{m}{ak} \Rightarrow \forall M_0 \in O_1 h$

$$\boxed{\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = \infty} \quad i = 1, 2$$

$$O_1 h = \{(x_1, x_2, n) : n = \Lambda, x_1 - \lambda x_2 = 0, x_2 > \varepsilon\}$$

луч скольжения

$M_0 \notin O_1 h \Rightarrow$  периодический режим  $P_2 P_{21}$

с выходом в режим  $P_1$  при малых  $x_1, x_2$

## Экологический смысл

$\lambda < \frac{m}{ak}$  – с некоторого момента времени миграция прекратится  
ареал привлекателен

$\lambda = \frac{m}{ak}$  – периодические режимы  $P_2 P_{21}$  (вторичная миграция)  
или вольтеровские режимы  $P_2$

$\lambda > \frac{m}{ak}$  – активная миграция с возможностью полного ухода  
ареал непривлекателен

$\frac{1}{\lambda}$  – показатель пищевой привлекательности  
ареала для популяции хищника

- Модель с самолимитированием популяции жертвы:

$$\dot{x}_1 = x_1(a - cx_1)$$

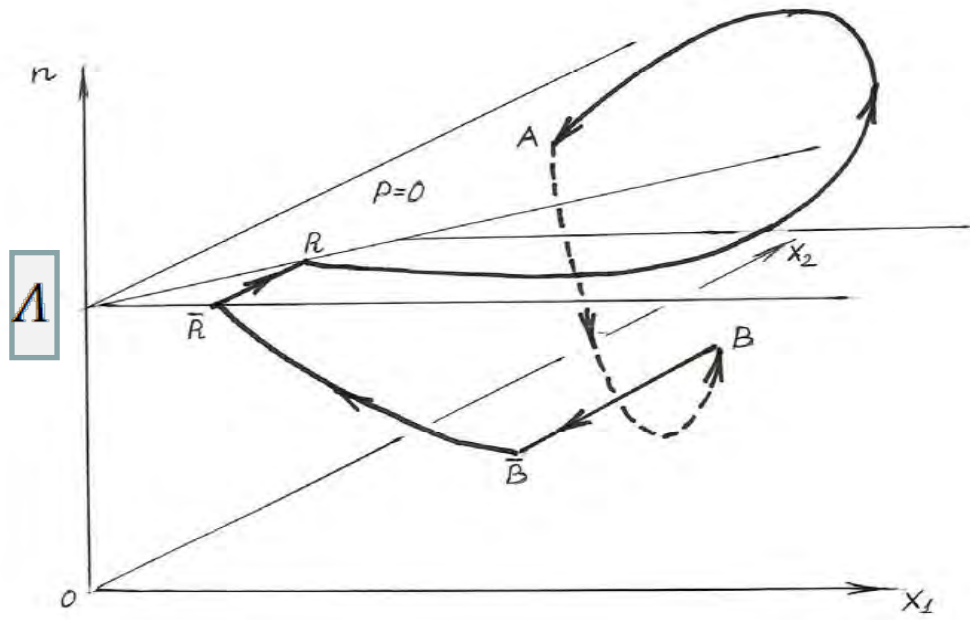
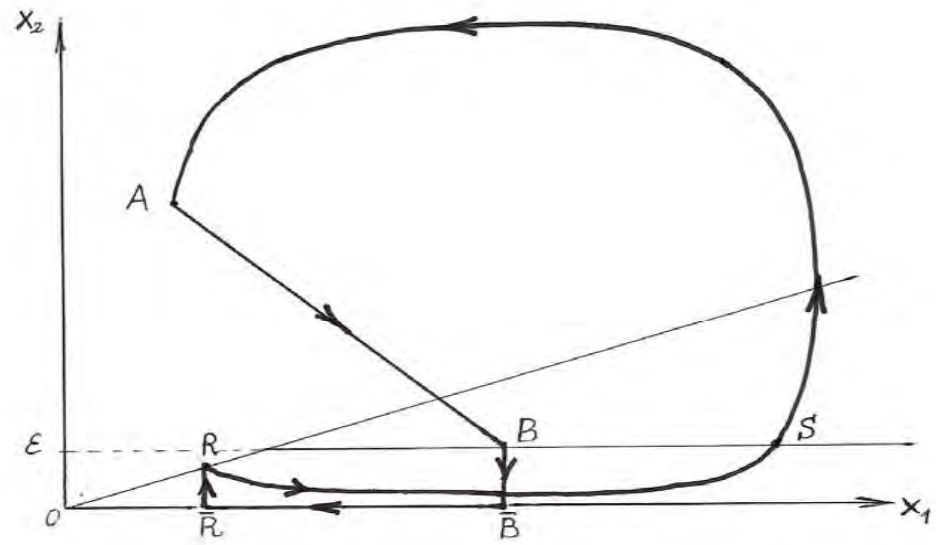
- Исследована возможность полной вторичной миграции.  
Найдены условия существования периодических режимов.

**Теорема.**  $\lambda > \frac{m}{ak} \Rightarrow$  в режиме полной вторичной миграции

существует периодический структурный режим

$$(P_1 P_2 P_{21})$$

полная миграция – выход в режим  $P_1$



# Выводы

В отличие от классической модели Вольтерра и основанных на ней моделях, предложенная модель позволяет исследовать устойчивость не только равновесных состояний, но и структурных траекторий. При этом системе Вольтерра соответствует одна из структур, устойчивая при некоторых условиях.

Подход к моделированию позволяет исследовать основные задачи теории метапопуляций: миграцию, колонизацию, исчезновение, выживаемость.

Показана возможность колебания структур, описывающих взаимодействие и миграцию.

Из полученных результатов следует, что миграция может как стабилизировать режим взаимодействия, так и нарушить его устойчивость. В работах Ю.М.Свирижева этот результат получен в локальном случае с помощью методов линеаризации и малого параметра. Для предложенной модели все результаты носят глобальный характер как для структур, так и для равновесий.