

АНАЛИЗ КАЧЕСТВЕННЫХ СВОЙСТВ СТОХАСТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ С КОНКУРЕНЦИЕЙ И МУТУАЛИЗМОМ

Демидова А.В.¹, Дружинина О.В.², Масина О.Н.³

¹*Российский университет дружбы народов, Москва, Россия*

ademidova@sci.pfu.edu.ru

²*ФИЦ ИУ РАН, ИПУ РАН, Москва, Россия*

ovdruzh@mail.ru

³*ЕГУ им. И.А. Бунина, Елец, Россия*

olga121@inbox.ru

Аннотация: Изучены модели динамики популяций, учитывающие конкуренцию и мутуализм. Проведено качественное исследование моделей в детерминированном случае. Выполнен переход к соответствующим недетерминированным моделям и проведен анализ устойчивости. Сформулированы правила перехода к стохастическим дифференциальным уравнениям в форме Ланжевена и исследованы стохастические модели «конкурент–конкурент–мутуалист» и «конкурент–мутуалист–конкурент–мутуалист».

1. Введение

Одной из центральных проблем математической биологии является проблема устойчивости моделей популяционной динамики (Александров и др., 2006; Базыкин, 2003; Пых, 1983; Свирежев, 1978; Шестаков, 2007). Важным направлением является анализ устойчивости недетерминированных моделей. Развитие методов исследования устойчивости недетерминированных динамических систем представлено в (Шестаков, 2007; Меренков, 2004; Дружинина, 2009; Демидова и др., 2015). В этих работах описан системный подход к качественному исследованию, позволяющий с единой точки зрения рассматривать свойства устойчивости моделей, описываемых дифференциальными уравнениями различных типов. Указанный подход базируется на переходе от детерминистического описания модели к стохастическому и на принципе редукции задачи об устойчивости решений дифференциального включения к задаче об устойчивости других типов уравнений.

Большинство моделей популяционной динамики, встречающихся в литературе, являются детерминированными. Как известно (Oksendal, 2003), при детерминистическом описании модели не учитываются вероятностные факторы, влияющие на поведение модели. Распространенным методом введения стохастики в модель является аддитивное добавление стохастического члена, который описывает лишь внешнее воздействие и не связан со структурой самой модели. В (Геворкян и др., 2014) разработан метод построения самосогласованных стохастических моделей, который учитывает структуру моделей и базируется на идее комбинаторной методологии, описанной в (Van Kampen, 1992).

Некоторые детерминированные математические модели динамики популяций с учетом конкуренции и мутуализма рассматривались в (Rai et al., 1983; Freedman et al., 1995; Дружинина и др., 2016) и в других работах. В настоящей работе детерминированное описание каждой из моделей дается системой обыкновенных нелинейных дифференциальных уравнений. Проведено качественное исследование, на основе принципа редукции выполнен анализ устойчивости. Осуществлен синтез стохастических моделей «конкурент–конкурент–мутуалист» и «конкурент–мутуалист–конкурент–мутуалист». Описана структура стохастических моделей, записаны уравнения Фоккера–Планка, сформулированы правила перехода к стохастическим уравнениям в форме Ланжевена. Проведен сравнительный анализ детерминированных и стохастических моделей.

2. Анализ детерминированных моделей

Рассматривается динамическая популяционная модель «конкурент–конкурент–мутуалист», описываемая системой вида

$$\dot{x}_1 = ax_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \frac{a\beta x_1 x_2}{1 + mx_3}, \quad \dot{x}_2 = \delta x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) - \eta x_1 x_2, \quad \dot{x}_3 = \gamma x_3 \left(1 - \frac{x_3}{L_0 + lx_1}\right), \quad (1)$$

где использованы следующие обозначения: x_i – численности популяций соответственно первого конкурента, второго конкурента и мутуалиста ($i = 1, 2, 3$), $\gamma, L_0, l, a, K_1, K_2, \beta, m, \delta, \eta$ – положительные постоянные. Модель (1) является модификацией модели, рассмотренной в (Rai et al., 1983), и характеризуется логистическим типом роста популяций конкурентов. В отсутствие мутуализма модель (1) представляет собой классическую модель Лотки–Вольтерра конкурентного взаимодействия.

Кроме того, рассматривается динамическая популяционная модель «конкурент–мутуалист–конкурент–мутуалист», описываемая системой вида

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= ax_1 \left(1 - \frac{x_1}{b}\right) - \frac{cx_1 x_2}{1 + dx_3}, & \dot{x}_2 &= px_2 \left(1 - \frac{x_2}{q}\right) - \frac{x_1 x_2}{(1 + sx_4)}, \\ \dot{x}_3 &= kx_3 \left(1 - \frac{x_3}{l + mx_1}\right), & \dot{x}_4 &= vx_4 \left(1 - \frac{x_4}{u + wx_2}\right), \end{aligned} \quad (2)$$

где x_1, x_2 – численности популяций первого и второго конкурентов соответственно, x_3, x_4 – численности популяций мутуалистов для x_1, x_2 в любой момент времени t . Модель (2) является частным случаем модели, рассмотренной в (Freedman et al., 1995).

Для модели (1) в результате решения соответствующих алгебраических уравнений найдены стационарные состояния: $F_0(0, 0, 0)$, $F_1(0, 0, L_0)$, $F_2(0, K_2, 0)$, $F_3(0, K_2, L_0)$, $F_4(K_1, 0, 0)$, $F_5(K_1, 0, K_1 l + L_0)$, $F_6(K_1 \delta (K_2 \beta - 1) / (K_1 K_2 \beta \eta - \delta), K_2 (K_1 \eta - \delta) / (K_1 K_2 \beta \eta - \delta), 0)$, $F_7(x_1^*, x_2^*, x_3^*)$.

Получены условия существования $F_0, \dots, F_7$ и построены фазовые портреты модели (1). Для модели (2) также выполнено качественное исследование.

Численные эксперименты проводились с помощью разработанного программного комплекса для численного решения систем обыкновенных и стохастических дифференциальных уравнений методами Рунге–Кутты (Еферица и др., 2014). Библиотека написана на языке python с использованием модулей numpy и scipy. Реализованы алгоритмы генерирования траекторий винеровского процесса и многоточечных распределений, аппроксимация кратных стохастических интегралов и численные алгоритмы стохастического метода Рунге–Кутты. Для детерминированных моделей с конкуренцией и мутуализмом программный комплекс дает результаты, согласующиеся с аналитическими выводами.

Целью экспериментов являлся сравнительный анализ динамики поведения, а также оценка влияния появления в системе второго мутуалиста. Для моделирования выбраны соответствующие конкретизации моделей (1) и (2) с начальными значениями $(x_1, x_2, x_3) = (150, 165, 125)$ и $(y_1, y_2, y_3, y_4) = (150, 165, 125, 125)$, найдены стационарные состояния. Численный эксперимент показал, что появление в системе второго мутуалиста качественно не меняет поведение системы, однако приводит к смещению стационарных состояний. В качестве второго примера моделировалось поведение систем с начальными значениями $(x_1, x_2, x_3) = (150, 165, 125)$ и $(y_1, y_2, y_3, y_4) = (150, 165, 125, 125)$ и с другим набором модельных параметров. Численный эксперимент показал, что отсутствие в системе второго мутуалиста приводит к гибели одного из конкурирующих видов. В качестве третьего примера рассматривались системы с начальными значениями $(x_1, x_2, x_3) = (250, 100, 125)$ и

$(y_1, y_2, y_3, y_4) = (250, 100, 125, 125)$ и с другими параметрами. Численный эксперимент показал, что появление в системе второго мутуалиста не приводит к смещению стационарных состояний.

3. Построение и анализ недетерминированных моделей

Для моделей (1), (2) построены соответствующие дифференциальные включения, нечеткие и стохастические дифференциальные уравнения. С помощью принципа редукции получены условия устойчивости стохастических уравнений, соответствующих моделям (1), (2). Доказано, что если нулевое решение нечеткого уравнения α -устойчиво по Ляпунову при каждом $\alpha \in (0, 1)$, то нулевое решение соответствующего стохастического уравнения устойчиво по вероятности. Получены условия устойчивости почти наверное и в среднем.

С помощью метода построения самосогласованных стохастических моделей (Геворкян и др., 2014; Demidova et al., 2017) выполнено построение стохастических моделей, соответствующих моделям (1), (2). Записаны схемы взаимодействия, которые содержат символическую запись всех взаимодействий между элементами. Для этого использованы операторы состояния системы и операторы изменения состояния системы.

С учетом соответствующих интенсивностей переходов от основного кинетического уравнения с помощью формального разложения в ряд можно перейти к приближенному уравнению Фоккера–Планка. Далее нетрудно получить эквивалентное стохастическое дифференциальное уравнение в форме Ланжевена. Схемы взаимодействия элементов и операторы изменения состояния R для моделей (1), (2) представлены в соответствующем виде. Состояние системы описано с помощью вектора $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$, где n – размерность рассматриваемой системы. Интенсивности переходов из состояния x в состояние $x + R^A$ в единицу времени определяются соответствующими соотношениями, что позволяет записать соответствующее модели уравнение Фоккера–Планка и соответствующие ему стохастическое дифференциальное уравнение в форме Ланжевена в виде $dx = a(x, t)dt + b(x, t)dW$, где $x \in R^n$ – вектор состояния системы, $W \in R^n$ – стандартное n -мерное броуновское движение.

Показано, что уравнения в моментах для полученных уравнений в форме Ланжевена совпадают соответственно с уравнениями моделей (1), (2) и могут служить для исследования детерминистического поведения.

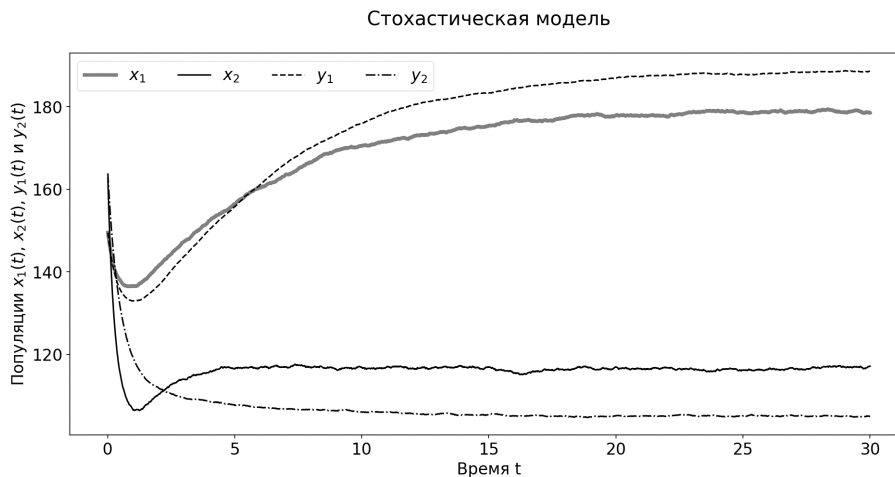


Рисунок 1 – Сравнение поведения решений для стохастических моделей

С помощью разработанного комплекса программ для стохастических моделей проведены численные эксперименты с выбором тех же параметров, что и для численного

анализа детерминированных моделей (1) и (2). Часть результатов представлена на рисунке 1.

Численный эксперимент для моделей «конкурент–конкурент–мутуалист» и «конкурент–мутуалист–конкурент–мутуалист» показал значительную близость траекторий для стохастического и детерминированного случаев. Как и в детерминированном случае, траектории средних значений различных реализаций выходят на стационарный режим. Выявлено слабое влияние стохастики на устойчивость, поэтому можно ограничиться рассмотрением детерминистических приближений, которые определяются матрицей $A(x)$ в уравнении Фоккера–Планка. В ходе численного эксперимента возникла проблема выбора допустимых границ для параметров моделирования. С одной стороны, указанная проблема связана с выявлением промежутков сохранения физического смысла, а с другой стороны, с отслеживанием изменения качественного поведения в зависимости от выбора параметров.

6. Заключение

Для исследования динамических моделей взаимодействия популяций с учетом конкуренции и мутуализма использовано сочетание метода построения стохастических самосогласованных моделей и принципа редукции. На основе применения метода построения стохастических самосогласованных моделей осуществлен синтез соответствующих стохастических моделей. На основе принципа редукции получены достаточные условия устойчивости. Численные эксперименты позволили провести оценку согласованности расчетов для детерминированного и стохастического случаев.

Работа подготовлена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-07-08795) и Минобрнауки России (соглашение № 02.а03.21.0008).

Литература

- Александров А.Ю., Платонов А.В., Старков В.Н., Степенко Н.А. Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ. СПб.: Соло, 2006.
- Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Москва–Ижевск: ИКИ, 2003.
- Геворкян М.Н., Демидова А.В., Егоров А.Д., Кулябов Д.С., Королькова А.В., Севастьянов Л.А. Влияние стохастизации на одношаговые модели // Вестник РУДН. Сер. «Математика. Информатика. Физика». 2014. № 1. С. 71–85.
- Демидова А.В., Дружинина О.В., Масина О.Н. Исследование устойчивости модели популяционной динамики на основе построения стохастических самосогласованных моделей и принципа редукции// Вестник РУДН. Сер. «Математика. Информатика. Физика». 2015. №3. С. 18–29.
- Дружинина О.В., Масина О.Н. Методы исследования устойчивости и управляемости нечетких и стохастических динамических систем. М.: ВЦ РАН, 2009.
- Дружинина О.В., Масина О.Н., Щербаков А.В. Структура и качественный анализ математических моделей динамики популяций при наличии мутуализма // Нелинейный мир. 2016. Т. 14. № 6. С. 32–42.
- Еферица Е.Г., Королькова А.В., Геворкян М.Н., Кулябов Д.С., Севастьянов Л.А. Программный комплекс стохастического моделирования одношаговых процессов // Вестник РУДН. Серия «Математика. Информатика. Физика». 2014. № 3. С. 46–59.
- Меренков Ю.Н. Об абстрактном эволюционном уравнении // Дифференц. уравнения. 2004. Т.40. №2. С. 274–276.
- Пых Ю.А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М.: Наука, 1983.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978.
- Шестаков А.А. Обобщенный прямой метод Ляпунова для систем с распределенными параметрами. М.: УРСС, 2007.
- Freedman H. I., Rai B. Can mutualism alter competitive outcome: a mathematical analysis // Rocky Mountain. 1995. V. 25. № 1. P. 217–230.
- Demidova A.V., Druzhinina O.V., Jacimovic M., Masina O.N. Construction and analysis of nondeterministic models of population dynamics // Communications in Computer and Information Science. Springer, 2017. P. 498–510.
- Oksendal B.K. Stochastic differential equations: An introduction with applications. Berlin: Springer, 2003.
- Rai B., Freedman H.I., Addicott J.F. Analysis of three species models of mutualism in predator-prey and competitive systems // Math. Biosci. 1983. № 63. С. 13–50.
- Van Kampen N.G. Stochastic processes in physics and chemistry. Elsevier, 1992. V. 1.