МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ 2004 год, том 16, номер 2, стр. 54-68

УДК 62 501.72:577.4

МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ПАРАМЕТРОВ В МОДЕЛЯХ ЭКОЛОГИИ

© *В.Г. Ильичев*

Ростовский государственный университет, Ростов-на-Дону.

На основе теории биологической конкуренции предложены модели механизмов адаптации параметров популяций. Построены эколого–эволюционные модели небольшой размерности, в которых одновременно прослеживаются динамика переменных и адаптация параметров. Данный подход использован для поиска множества эволюционно – устойчивых параметров водорослей при периодическом изменении температуры среды.

PARAMETERS ADAPTATION MECHANISMS IN ECOLOGICAL MODELS

V.G. Il'ichev

Rostov State University, Rostov-on-Don

On the base of the theory of biological competition the mechanismes models of population parameters adaptation are proposed. The ecology–evolutionary models of small dimensionality are constructed. In this models the variables dynamics and the parameters adaptation are tracked simultaneously. This approach is used for the construction of algae's evolutionary – stable parameters under the periodical changing temperature.

0. Введение. Имитационные модели экологических систем содержат достаточно много “свободных” коэффициентов, значения которых подлежат определению. Однако проблема идентификации таких параметров, зачастую, связана с непреодолимыми трудностями. Действительно, поведение переменных в динамических системах тесно связано с топологической структурой критических поверхностей в пространстве параметров. Когда количество переменных (x) и параметров (α) велико, то бифуркационная "паутина" в пространстве параметров состоит из довольно многочисленных ячеек. Поэтому вариация коэффициентов – основа идентификации – вызывает, как правило, пересечение критических поверхностей и появление новых (порой "странных") динамических режимов в пространстве переменных. Таким образом, практические трудности реализации многомерных моделей связаны не столько с "проклятием размерности" (согласно Р. Беллману), а более всего с "проклятием неустойчивости", поскольку частые качественные перестройки характера модельных траекторий значительно усложняют идентификацию параметров.

С другой стороны, экологические системы “насыщены” различными механизмами адаптации, которые можно разбить на два класса [1]:

1) изменение переменных, связанное с переходом из старого равновесия в новое. Такого сорта адаптация реализуется во всех экологических моделях вида

$$\dot{x} = f(x,\alpha); \tag{0.1}$$

2) изменение параметров в результате действия процесса естественного отбора в популяциях. Здесь динамика переменных сопряжена с поведением параметров, поэтому эколого – эволюционная модель представляется в форме:

$$\dot{y} = F(y,\alpha), \qquad \dot{\alpha} = \varepsilon G(y,\alpha). \tag{0.2}$$

Вектор переменных y является расширением вектора x с учетом внутривидового полиморфизма природных популяций; оператор F – "естественное" расширение отображения f, учитывающее процессы внутривидовой конкуренции; оператор G производит селекцию параметров; ε – "медленная" скорость микроэволюции.

Достоинство схемы (0.2) состоит в том, что она (в идеале) не имеет параметров. По сути, "старый" вектор параметров α "автоматически" идентифицируется в процессе работы модели.

В этой связи, цель настоящей работы - разработка биологически корректных, быстродействующих механизмов адаптации параметров.

1. Эволюционная устойчивость и критерии отбора. Одной из важных характеристик микроэволюционных процессов является понятие об эволюционно устойчивых параметрах популяций. Суть этого понятия заключается в следующем. Пусть динамика исходной формы – популяции $X(a^*)$ – находится в устойчивом равновесном режиме (стационарном, периодическом и т. д.). В какой-то момент времени исходная форма порождает некоторое количество мутантов с малыми начальными численностями. Тогда параметр a^* назовем эволюционно устойчивым (ЭУ-параметром), если популяция $X(a^*)$ не вытесняется в сообществе $\{X(a^*),X(a_1),\ldots,X(a_n)\}$ при любом наборе параметров $a_1,\ldots,a_n$, близких к a^*. Ясно, что в процессе эволюции могут реализоваться только ЭУ-параметры (позволяющие не проигрывать в конкурентной борьбе). В наиболее сильном варианте эволюционной устойчивости n – произвольное натуральное число. В более слабых версиях количество мутантов не превосходит заранее заданного числа N (т.е. $n \le N$). Разумеется, чем больше N, тем "труднее" параметру a^*оказаться эволюционно устойчивым.

В этой связи, актуальна проблема нахождения математических критериев отбора в сообществе близкородственных популяций. Так довольно общая модель динамики численности (x) одной популяции представляется в форме [2]:

$$\dot{x} = xf(x,t), \tag{1.1}$$

где t – время; $f(x,t)$ – гладкая, T – периодическая (по времени) функция роста; $\partial f/\partial x<0$ при всех (x,t) – условие негативного действия внутривидовой конкуренции на рост численности популяции.

При описании динамики конкурентов $\{x_1,\ldots,x_n\} = X$ рост i-й популяции задается гладкой функцией $f_i(x_1,\ldots,x_n,t)$, , убывающей по каждой переменной x_i. Одним из важных видов конкуренции является взаимодействие так называемых "близких" (родственных) популяций. Здесь всякая функция f_i в одинаковой мере убывает по каждой переменной, т.е.

$$\partial f_i(X,t)/\partial x_1 = \ \ldots \ = \partial f_i(X,t)/\partial x_n$$

в любой точке X из R_+^n. Отсюда вытекает: существует двуместная функция g_i, связанная с функцией f_i равенством $g_i(x_1+\ldots+x_n,t)=f_i(x_1,\ldots,x_n,t)$.

Ниже рассмотрим наиболее простую ситуацию: когда условия среды стабильны. В этом случае все функции роста не зависят от времени t, и модель близких конкурентов принимает вид

$$\dot{x}_i = x_i g_i(x_1+\ldots+x_n), \tag{1.2}$$

где $i=1,\ldots,n$; каждая $g_i(z)$ – строго убывающая гладкая функция; $g_i(0)>0$ и $|g_i'(z)|\sim 1$ для всех i и всех $z\ge 0$. Обозначим через r_i положительный корень уравнения $g_i(r_i)=0$. Очевидно, точка $R_1=(r_1,0,\ldots,0)$ – одно из равновесий системы (1.2), в котором первый конкурент вытеснил остальных.

Пусть в модели (1.2) выполняется *условие доминации*

$$r_1 > r_i \text{ для всех } i > 1. \tag{1.3}$$

Утверждение 1.1 [3]. *При условии доминации в системе* (1.2) *равновесие* $R_1=(r_1,0,\ldots,0)$ *глобально устойчиво в* R_+^n.

В сообществе близких конкурентов, зачастую, происходит обмен мутантными формами. Например, в следующей системе

$$\dot{x}_i = x_i[g_i(x_1+\ldots+x_n)-\mu n]+\mu(x_1+\ldots+x_n), \tag{1.4}$$

где $i=1,\ldots,n$, величина μx_j соответствует скорости "притока" j-й формы в i-ю (т. е. $0<\mu<<1$). При сделанных ранее допущених относительно функции g_i, уравнение $g_i(S)-\mu n=0$ имеет гладкое положительное решение $S=\varphi_i(\mu)\sim 1$. Очевидно, $\varphi_i(\mu)=r_i+\varphi_i'(0)\mu+O(\mu^2)$, и функция $\varphi_i(\mu)$ является убывающей.

Пусть в модели (1.4) выполняется следующее *условие сильной доминации*:

$$\varphi_1(\mu)-\varphi_i(\mu)>\sqrt{\mu} \text{ для всех } i>1. \tag{1.5}$$

Тогда при достаточно малых μ справедливо

Утверждение 1.2. *За конечное время траектория* (1.4) *попадает и остается навечно* в $\sqrt[3]{\mu}$ *– окрестности точки* $R_1=(r_1,0,\ldots,0)$.

Обоснование этого и ряда других утверждений приведено в приложении.

Таким образом, если в точке a^* достигается локальный максимум функции φ, то значение a^* является ЭУ-параметром. Верно и обратное: каждый ЭУ-параметр a^* должен доставлять локальный максимум функции φ.

2. Модели механизмов адаптации. На основе полученного критерия отбора построим модельный механизм адаптации параметров популяций в постоянной среде. Пусть динамика одной (исходной) популяции задается моделью

$$\dot{x}=xf(x,\alpha), \tag{2.1}$$

где гладкая функция $f(x,\alpha)$ удовлетворяет прежним ограничениям. А именно, f строго убывает по переменной x; существуют неотрицательные константы d_f и D_f, при которых $-D_f \le f_x'(x,\alpha)\le -d_f$ для всех x,α; $f(0,\alpha)>0$ и $f(x,\alpha)<0$ при больших x для каждого α.

При сделанных ограничениях уравнение $f(x,\alpha)=0$ имеет положительное решение $x=\varphi(\alpha)$. Легко видеть, что $\varphi(\alpha)$ – глобально устойчивое в R_+ равновесие модели (2.1). Здесь будем дополнительно предполагать: 1) $\varphi(\alpha)$ отделена от нуля, т.е. $\varphi(\alpha)\sim 1$ для всех α; 2) производная φ равномерно ограничена, т.е. при некоторой константе $D_\varphi \sim 1$ выполняется неравенство $|\varphi'(\alpha)|\le D_\varphi$; 3) все критические точки (локальные минимумы и максимумы) функции φ невырождены, т.е. если $\varphi'(\alpha^*)=0$, то $\varphi''(\alpha^*)\ne 0$..

Пусть параметр α может изменяться в процессе эволюции. Разумеется, движение α прекращается, если достигается одно из его эволюционно–устойчивых значений. Напомним, что в постоянной среде ЭУ-параметры (и только они) доставляют локальный максимум функции φ. Поэтому адаптивная конструкция (0.2) может быть реализована в следующей форме:

$$\dot{x}=xf(x,\alpha), \qquad \dot{\alpha}=\varepsilon\varphi'(\alpha),$$

где ε положительно и мало. По сути, второе уравнение представляет собой движение α по градиенту функции φ к одной из её точек локального максимума.

В периодически изменяющейся среде естественным кандидатом на такую целевую функцию представляется средняя за период численность популяции. Однако как показывают примеры [4], максимизация указанной величины не гарантирует конкурентного преимущества. Поэтому остается актуальной проблема построения универсального механизма поиска ЭУ-параметров, основанного на прямом действии процессов конкуренции (здесь постоянная среда

может использоваться в качестве теста).

Рассмотрим следующую конструкцию ("Триаду"), в которой исходная популяция (x_1) – носитель базового параметра α – порождает двух мутантов (x_2 и x_3) – носителей параметров $\alpha_2=\alpha+\delta$ и $\alpha_3=\alpha-\delta$ соответственно. Константа δ положительна и мала. Конкурентное взаимодействие данных популяций с учетом взаимных мутаций описывается системой

$$\dot{x}_1 = x_1 f(S,\alpha_1) + \mu(x_2 + x_3 - 2x_1), \tag{2.2}$$

$$\dot{x}_2 = x_2 f(S,\ \alpha_2) + \mu(x_1 + x_3 - 2x_2),$$

$$\dot{x}_3 = x_3 f(S,\ \alpha_3) + \mu(x_1 + x_2 - 2x_3),$$

где μ положительно и мало; $S=x_1+x_2+x_3$; $\alpha_1=\alpha$.

Будем называть популяцию, например, x_1 *доминирующей* в семействе $\{x_1,x_2,x_3\}$, если при всех других индексах j ($\neq 1$) выполняется неравенство

$$x_1 > x_j Dom,$$

где Dom – достаточно большая константа "доминирования" из диапозона $1 \sim Dom \ll 1/\mu$. В этой связи, считаем, что изменение базового параметра α возникает в следующих случаях:

1) при доминировании мутанта x_2, т.е. при

$$x_2 > x_1 Dom \quad \text{и} \quad x_2 > x_3 Dom \tag{2.3}$$

происходит увеличение α;

2) при доминировании мутанта x_3, т.е. при

$$x_3 > x_1 Dom \quad \text{и} \quad x_3 > x_2 Dom\,, \tag{2.4}$$

происходит уменьшение α.

Разумеется, при доминировании исходной популяции никакого изменения базового параметра не должно происходить.

Отметим, что в переменной среде не исключена ситуация, когда оба мутанты "сильнее" исходной популяции, т.е.

$$x_2 > x_1 Dom \quad \text{и} \quad x_3 > x_1 Dom\,.$$

С эволюционной точки зрения это может соответствовать *дивергенции* исходной популяции, когда она расщепляется на две субпопуляции с разными параметрами. Здесь, чтобы проследить *бифуркацию* параметра α требуются две "Триады". В простейшем варианте можно ограничиться одной "Триадой", в которой движение α происходит в сторону параметра одного из мутантов (например, мутанта с большей численностью).

Определим "индикатор отбора" $Sel=Sel(x_1,x_2,x_3)$ следующим образом:

$Sel = 1$ при доминировании мутанта x_2;

$Sel = -1$ при доминировании мутанта x_3;

$Sel = 0$ в остальных случаях.

Теперь дополним систему (2.2) уравнением для базового параметра

$$\dot{\alpha} = \varepsilon Sel(x_1, x_2, x_3), \tag{2.5}$$

где скорость микроэволюции ε положительна и мала. Поскольку функция *Sel* - разрывная, то модель (2.2)+(2.5) относится к классу кусочно–непрерывных систем [5,6], в которой переменные изменяются непрерывным образом.

Отметим, что данная модель представляет собой усовершенствование адаптивной схемы из [7].

Для "правильной" работы системы (2.2) + (2.5) следует указать относительный порядок малости параметров δ,μ,ε. Так будем полагать

δ – мало, μ – очень мало, ε – совсем мало.

Более формально, положим $\delta = \sqrt[5]{\mu}$ и $\varepsilon=\mu^2$. Теперь при почти всех начальных условиях в модели (2.2)+(2.5) реализуется основное

Утверждение 2.1. *При достаточно малом μ параметр α попадает и остается навечно в δ-окрестности одной из точек локального максимума функции φ.*

Обоснуем данную теорему. Предположим, что в модели конкуренции (2.2) параметр α является переменным и изменяется в диапозоне $I=[a,A]$. Тогда справедлива простая (доказательство опускается)

Лемма об ограниченности. *Существуют константы M_1~1, M_2~1 и m~μ такие, что при всех достаточно больших t выполняются оценки*:

1) $M_1 < x_1 + x_2 + x_3 < M_2$; (2.6)

2) $x_i > m$ *для всех* i. (2.7)

Обозначим через $\{a_i\}$ и $\{A_i\}$ точки локального минимума и локального максимума функции φ соответственно. Пусть имеет место следующий порядок:

$a_1 < A_1 < a_2 < A_2 < \ldots.$

Для определенности предположим, что в начальный момент времени параметр α принадлежит $W=[a_1,A_1]$ – участку возрастания функции φ. При заданном малом μ обозначим $S=\psi(\alpha,\mu)$ – положительное решение уравнения $f(S,\alpha)-3\mu=0$. Разумеется, ψ – гладкая функция, и имеет место соотношение $\psi(\alpha,0)=\varphi(\alpha)$. Отсюда получаем $\psi'_\alpha(\alpha,\mu)=\varphi'(\alpha)+\mu C(\alpha,\mu)$. Если α не выходит за пределы компакта W, то выполняется универсальная оценка $\left|\psi'_\alpha(\alpha,\mu)\right| \le 2D_\varphi$.

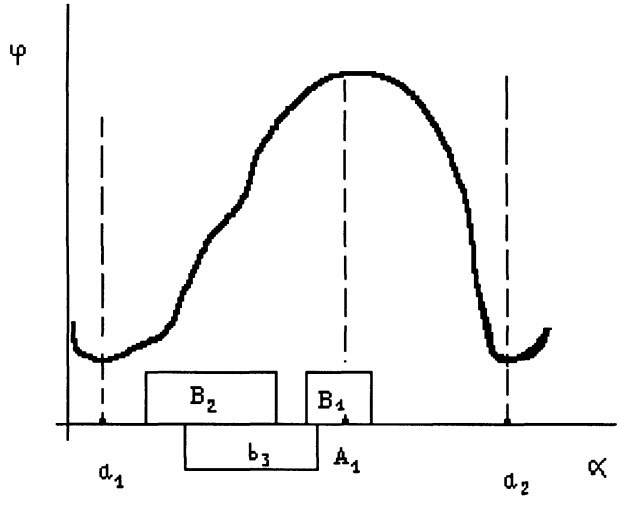

Рис.1. Функция φ и типичное расположение множеств B_1,B_2,b_3.

Напомним, $\delta = \sqrt[5]{\mu}$. Ниже важную роль играет расположение на отрезке W следующих трех открытых интервалов (см. рис. 1):

1) B_1, где конкурентное преимущество имеет популяция x_1. Согласно утверждению 1.2 здесь достаточно потребовать одновременного выполнения условий

$$\psi(\alpha,\mu) > \psi(\alpha+\delta,\mu)+\sqrt{\mu} \quad (x_1 \text{ сильнее } x_2) \quad \text{и} \quad \psi(\alpha,\mu) > \psi(\alpha-\delta,\mu)+\sqrt{\mu} \quad (x_1 \text{ сильнее } x_3).$$

По сути, B_1 – зона наибольшего благоприятствования для x_1;

2) B_2, где конкурентное преимущество имеет мутант x_2. Аналогично,

$$\psi(\alpha+\delta,\mu) > \psi(\alpha,\mu)+\sqrt{\mu} \quad \text{и} \quad \psi(\alpha+\delta,\mu) > \psi(\alpha-\delta,\mu)+\sqrt{\mu}.$$

Фактически, B_2 – зона наибольшего благоприятствования для x_2;

3) b_3, где мутант x_3 слабее каждой из субпопуляций x_1 и x_2. Иными словами, каждая из двух последних популяций сильнее x_3. Поэтому имеет место

$$\psi(\alpha-\delta,\mu) < \psi(\alpha,\mu)-\sqrt{\mu} \quad \text{и} \quad \psi(\alpha-\delta,\mu) < \psi(\alpha+\delta,\mu)-\sqrt{\mu}.$$

По сути, b_3 – зона наименьшего благоприятствования для x_3.

Справедлива (обоснование опускается)

Лемма о трех интервалах. *При малых* μ *имеет место:*

1. B_1 *является окрестностью точки* A_1 *радиуса* $\sim \sqrt[5]{\mu}$ *;*

2. B_2 *не пересекается с* B_1 *и расстояние от правой границы* B_2 *до левой границы* B_1 *составляет* $\sim \mu^{3/10}$. *При* $\mu \to 0$ *интервал* B_2 *заполняет весь промежуток* (a_1, A_1)*;*

3. b_3 *пересекается и с* B_1, *и с* B_2.

Далее, рассмотрим три функции Ляпуновского типа:

$$L_1 = \max\{\psi(\alpha,\mu)-x_1, x_2+x_3\};$$

$$L_2 = \max\{\psi(\alpha+\delta,\mu)-x_2, x_1+x_3\};$$

$$L_3 = \max\{\min[\psi(\alpha,\mu),\psi(\alpha+\delta,\mu)]-x_1-x_2, x_3\}.$$

Каждая $L_i(t)$ – непрерывная функция времени. Однако в некоторых "плохих" точках t^* она может быть недифференцируемой, поскольку значения ее производных слева и справа могут не совпадать. В этом случае положим

$$L_i^{/}(t^*) = \max\{L_i^{/}(t^*-0),\ L_i^{/}(t^*+0)\}.$$

Будем говорить: функция L быстро убывает, если $L_i^{/} \le -\mu^{3/2}$. Считаем, что модель (2.2)+(2.5) проработала уже достаточное время, и поэтому её переменные удовлетворяют ограничениям (2.6) и (2.7). Справедлива

Лемма о L-функциях. *На траекториях системы* (2.2)+(2.5)*:*

1) *функция* L_1 *быстро убывает при* $L_1 > \sqrt[3]{\mu}$ *и* $\alpha \in B_1$;

2) *функция* L_2 *быстро убывает при* $L_2 > \sqrt[3]{\mu}$ *и* $\alpha \in B_2$;

3) *функция* L_3 *быстро убывает при* $L_3 > \sqrt[3]{\mu}$ *и* $\alpha \in b_3$.

Обоснование утверждения 2.1 представляет собой описание последовательности развития событий в модели (2.2)+(2.5). Приведем его краткое изложение.

Считаем, что начальный параметр $\alpha(0)$ находится в (a_1, A_1). Тогда при достаточно малом μ он оказывается в интервале B_2.

1. Сначала покажем: за время пребывания (T) параметра α в B_2 *возникает доминация переменной* x_2. Действительно, предположим противное: для всех $t \le T$ популяция x_2 не является

доминантой. Тогда L_2 имеет порядок 1, и согласно последней лемме функция L_2 быстро убывает со скоростью, не меньшей чем $-\mu^{3/2}$. В свою очередь, параметр α или неподвижен или медленно перемещается по B_2 со скоростью, не превосходящей μ^2. Поэтому за конечное время (τ_1) функция L_2 достигает величины $\sqrt[3]{\mu}$, а параметр $\alpha(\tau_1)$ все еще остается в B_2. Значит, в момент времени τ устанавливаются неравенства

$$x_2 > \psi(\alpha,\mu) - \sqrt[3]{\mu} \quad \text{и} \quad 0 < x_1 + x_3 < \sqrt[3]{\mu}.$$

Поэтому популяция x_2 становится доминантой. Противоречие.

2. Пусть переменная x_2 оказалась доминирующей, тогда уравнение (2.5) приобретает вид $\dot{\alpha} = \varepsilon$. В силу положительности ε, происходит движение параметра α вправо и сохраняется неравенство $L_2 \le \sqrt[3]{\mu}$. В какой–то момент времени (τ_2) параметр α достигает правой границы B_2. Очевидно, *имеет место* $L_2(\tau_2) \le \sqrt[3]{\mu}$, поэтому выполняются оценки:

$$\psi(\alpha+\delta,\mu) - x_2 \le \sqrt[3]{\mu}, \qquad x_1 \le \sqrt[3]{\mu}, \qquad x_3 \le \sqrt[3]{\mu}. \tag{2.8}$$

3. После момента времени τ_2 параметр α оказывается в "мертвой зоне"$= b_3 \setminus (B_1 \cup B_2)$. Здесь нельзя гарантировать возникновение какой–то доминирующей популяции. Зато можно констатировать, что *мутант x_3 не станет доминирующим*. Действительно, в момент времени τ_2 оценим значение функции L_3. Во-первых, имеет место очевидное неравенство

$$\min[\psi(\alpha,\mu), \psi(\alpha+\delta,\mu)] \le \psi(\alpha+\delta,\mu).$$

Отсюда с учетом (2.8) получаем

$$L_3(\tau_2) \le \max\{\sqrt[3]{\mu}, \sqrt[3]{\mu}\} = \sqrt[3]{\mu}.$$

Далее, из леммы о L–функциях вытекает: при $t > \tau_2$ функция $L_3(t)$ не превысит значения $\sqrt[3]{\mu}$, пока параметр α находится в b_3. Из вида функции L_3 следует: $x_3(t) \le \sqrt[3]{\mu}$ для всех таких t. Значит данный мутант не станет доминирующим, поэтому здесь у параметра α не возникает движения влево.

Теперь рассмотрим возможные варианты поведения x_2, когда α находится в "мертвой зоне".

4а. Переменная x_2 перестает быть доминирующей. С учетом того, что и переменная x_3 не может быть здесь доминирующей, получаем Sel=0. Поэтому движение параметра α прекращается, и α *"навечно застревает"* в *"мертвой зоне"* на расстоянии порядка $\sqrt[5]{\mu}$ от точки A_1.

4б. Переменная x_2 остаётся доминирующей. Тогда в некоторый момент времени (τ_3) движущийся вправо параметр α оказывается во множестве B_1. Разумеется, в данный момент времени выполняются неравенства

$$x_2 \sim 1, \quad x_1 \le x_2 / Dom, \quad x_3 \le x_2 / Dom.$$

Отсюда находим $l = L_1(\tau_3) \sim 1$. Согласно последней лемме функция L_1 будет быстро убывать. Значит, за время (Δ) произойдет её уменьшение

$$L_1(\tau_3 + \Delta) \le l - \mu^{3/2}\Delta. \tag{2.9}$$

Теперь, оказывается, параметр α не может покинуть промежуток (I) от точки A_1 до правой границы множества B_2.

В самом деле, чтобы достичь A_1 требуется время $\Delta \sim \sqrt[5]{\mu}/\mu^2$. Но с учетом (2.9) функция L_1 "успеет" еще раньше принять значение $\sqrt[3]{\mu}$. Тогда получаем

$$\psi(\alpha,\mu)-x_1 \le \sqrt[3]{\mu}, \quad x_2 \le \sqrt[3]{\mu}, \quad x_3 \le \sqrt[3]{\mu}.$$

Значит, переменная x_1 становится доминирующей. Следовательно, *Sel*=0, и *движение параметра* α *вправо прекращается.*

Правая граница B_2 также не достижима, поскольку время преодоления "мертвой зоны" составляет $\sim \mu^{3/10}/\mu^2$. Согласно (2.9) функция L_3 "успеет" еще раньше принять значение $\sqrt[3]{\mu}$. Значит, x_3 становится не больше $\sqrt[3]{\mu}$, и тогда *движение параметра* α *влево прекращается.*

Последнее. Данный промежуток I находится в окрестности A_1 радиуса $\sim \sqrt[5]{\mu}$. Поэтому утверждение 2.1 доказано.

3. Адаптация водорослей к температуре среды. Пусть температура среды изменяется периодическим образом. На основе предложенных модельных схем построим множество ЭУ-параметров, "ответственных" за рост водорослей. В качестве базовой модели используем схему Контуа [8]

$$\dot{x} = x[-1+\beta(\theta,a,d)/(1+x)]. \tag{3.1}$$

Здесь температура среды $\theta=\theta(t)$ является T – периодической функцией. Ниже при расчетах будет использована (t) 1 4 –10cos(2 t/T).

Далее, $\beta=\beta(\theta,a,d)$ – скорость роста водорослей – задается выражением

$$\beta = \gamma[d^2-(\theta-a)^2]/d^3 \text{ при } |\theta-a|<d$$

и β=0 в противном случае. Здесь γ – положительная константа. В биологической литературе отрезок $I=[a-d,a+d]$ называют интервалом температурной толерантности. Внутри указанного интервала график функции имеет колоколообразный вид. Здесь площадь "колокольчика" не зависит от параметров a и d. Данное обстоятельство согласуется с гипотезой Пианки [9] о примерном равенстве площадей "колокольчиков" у всех близких популяций. Поэтому чем более узким является интервал I, тем выше график функции β.

Пусть задан радиус интервала толерантности (d), тогда определим ЭУ-значения параметра a. Поиск таких параметров осуществим с помощью расширения вида (2.2) + (2.5) для базовой модели (3.1):

$$\dot{x}_1 = x_1 f(S,\theta,a,d)+\mu(x_2+x_3-2x_1), \tag{3.2}$$

$$\dot{x}_2 = x_2 f(S,\theta,a+\delta,d)+\mu(x_1+x_3-2x_2),$$

$$\dot{x}_3 = x_3 f(S,\theta,a-\delta,d)+\mu(x_1+x_2-2x_3),$$

$$\dot{a} = \varepsilon Sel(x_1,x_2,x_3),$$

где $S=x_1+x_2+x_3$; на параметры δ,μ,ε системы (3.2) наложены прежние ограничения; $f(S,\theta,a,d)=-1+\beta(\theta,a,d)/(1+S)$ – трофическая функция Контуа.

В общем случае f – гладкая, T – периодическая (по переменной t) функция; $f(x,t,a,d)$ строго убывает по переменной x; существуют неотрицательные константы d_f и D_f, при которых $-D_f \le f'_x(x,t,a,d) \le -d_f$ для всех x,a,d,t; интеграл от функции $f(0,t,a,d)$ по переменной t на отрезке $[0,T]$ положителен хотя бы для некоторых параметров (a,d). В этом случае сообщество конкурентов не вымирает, и возникает содержательная проблема поиска ЭУ-параметров.

Результаты компьютерных расчетов представлены на рис.2а. Здесь при малых d эволюционно–устойчивые параметры a располагаются вблизи критических значений температурной кривой θ.

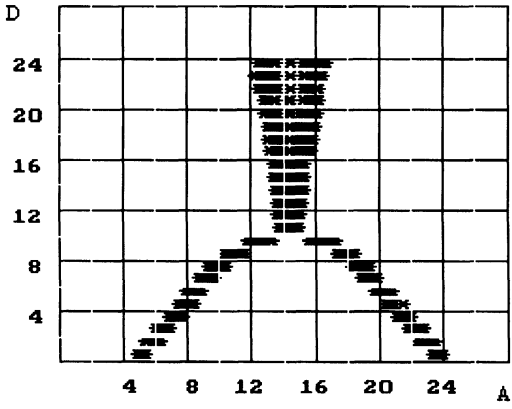

Рис.2а. Генерация двух мутантов. При каждом фиксированном значении d (ось ординат) указаны модельные ЭУ-параметры a (ось абсцисс).

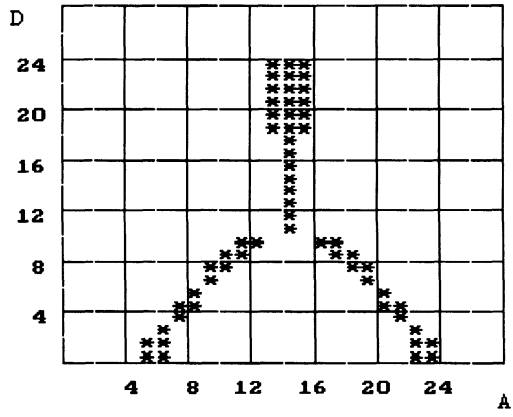

Рис.2б. Генерация двух мутантов. При каждом фиксированном значении d указаны фактические ЭУ-параметры a.

При больших d установлено, что эволюционно–устойчивые параметры близки к среднему значению θ. В целом, возникает λ–образная область эволюционно–устойчивых параметров.

Отметим следующие обстоятельства. Во-первых, в данной схеме допускалось возникновение ровно двух мутантов. Во-вторых, функция *Sel* производит более жесткий отбор, чем реальный "естественный" отбор. В–третьих, величина δ фиксированна. Поэтому "испытание" на эволюционную устойчивость исходной популяции с параметром a неполное. В этой связи, были проведены дополнительные расчеты, в которых задавались иные значения M, *Dom* и δ. Так, обнаружено, что во всех случая множество ЭУ-параметров имеет λ-образную структуру, но с добавлением или удалением малых фрагментов.

Кроме того, при движении парамента α начальные значения мутантов не полагаются малыми, поэтому возникает проблема:

являются ли найденные параметры эволюционно – устойчивыми ?

В этой связи, на рис.2б численно построено множество ЭУ-параметров a в модели конкуренции "исходная популяция против двух мутантов" (см. первые три уравнения системы (3.2) при μ=0). Здесь согласно определению эволюционной устойчивости начальные условия выбирались из малой окрестности равновесной точки $(x_1^*, 0, 0)$. Очевидно, выделенные области параметров на рис.2а и рис.2б почти совпадают. Вероятно, ответ на поставленный вопрос утвердительный.

Приведем и обсудим простейшую адаптивную модель, содержащую исходную популяцию (x_1) и лишь одного мутанта (x_2). Формализуем модельный процесс адаптации параметра a в следующем общем виде:

$$\dot{x}_1 = x_1 f(x_1 + x_2, t, a, d) + \mu(x_2 - x_1), \tag{3.3}$$

$$\dot{x}_2 = x_2 f(x_1 + x_2, t, a + \delta, d) + \mu(x_1 - x_2),$$

$$\dot{a} = \varepsilon Sl(x_1, x_2, \delta),$$

где δ – некоторая величина, принадлежащая малому отрезку $[-\eta, \eta]$.

В силу малости η, будем генерировать лишь два (крайних) значения для δ, т.е. $\delta = \pm\eta$. Формально, это более слабый вариант определения эволюционной устойчивости. Дополнительные компьютерные расчеты показали, что найденные здесь финальные значения параметров являются, в типичном случае, эволюционно устойчивыми.

Новая функция отбора Sl задается выражением:

$Sl = sign(\delta)$ при $x_2 > x_1 Dom$ (условие доминирования мутанта);

$Sl = 0$ в противном случае.

"Логика" функции Sl задает движение параметра a исходной популяции в направлении параметра доминирующего мутанта. Это соответствует Дарвиновскому принципу естественного отбора.

Далее, устанавливается счетчик "непрерывного плохого" времени (τ), в течение которого мутант не был доминирующим. Так в начальный момент времени полагаем $\tau = 0$. Если в течение времени Ω мутант не был ни разу доминирующим (т.е. при $\tau = \Omega$), то производится новая генерация его параметра по циклической (период=2) схеме

$$(a+\eta) \to (a-\eta) \to (a+\eta) \to \dots,$$

и одновременно начинается новый отсчет величины τ.

А когда мутант становится доминирующим, то сразу полагаем $\tau = 0$.

Поиск ЭУ-параметра прекращается, если две последовательные генерации δ не порождают доминирующего мутанта.

На рис.3а приведены результаты расчетов по модели (3.3). Для сравнения на рис.3б представлены фактические ЭУ-параметры, полученные на основе модели конкуренции исходной популяции с одним мутантом

$$\dot{x}_1 = x_1 f(x_1 + x_2, t, a, d), \tag{3.4}$$

$$\dot{x}_2 = x_2 f(x_1 + x_2, t, a+\delta, d).$$

А именно, если популяция x_1 с параметром a^* не вытесняется мутантом x_2 с параметром $a^* + \delta$ (где $\delta = \pm\eta$), то a^* является ЭУ-параметром.

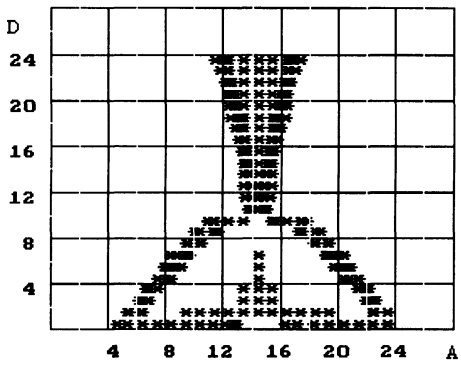

Рис.3а. Генерация одного мутанта. При каждом фиксированном значении d выделена область модельных ЭУ-параметров a.

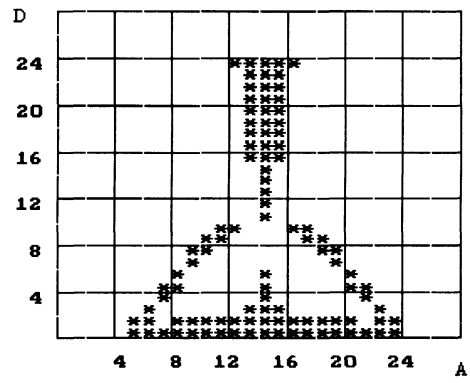

Рис.3б. Генерация одного мутанта. При каждом фиксированном значении d выделена область фактических ЭУ-параметры a.

Совпадение модельных и фактических ЭУ-параметров не случайно. Имеются веские основания (см. приложение) в пользу следующей гипотезы.

Компьютерная теорема 3.1. *Пусть в системе* (3.3) *получено финальное значение параметра* a^*. *Тогда он является эволюционно-устойчивым.*

Далее, адаптация по двум параметрам (a,d) реализуется в той же форме:

$$\dot{x}_1 = x_1 f(x_1 + x_2, a, d, t) + \mu(x_2 - x_1), \tag{3.5}$$

$$\dot{x}_2 = x_2 f(x_1 + x_2, a + \delta, d + \rho, t) + \mu(x_1 - x_2),$$

$$\dot{a} = \varepsilon Sl(x_1, x_2, \delta), \qquad \dot{d} = \varepsilon Sl(x_1, x_2, \rho),$$

где ρ – некоторая величина, принадлежащая малому отрезку $[-\xi, \xi]$. Отметим, что при генерации новых параметров мутанта целесообразно воспользоваться следующей циклической (периода=4) схемой:

$$(a+\eta, d) \to (a, d-\xi) \to (a-\eta, d) \to (a, d+\xi) \to \quad (a+\eta, d) \to \ldots.$$

Как показали, компьютерные эксперименты такой набор возможных параметров оказывается довольно представительным. Поэтому поиск ЭУ-параметров прекращается, если в течение этого цикла не возникает доминации мутанта.

Результаты расчетов по модели (3.5) с $\eta = \xi = 1$ представлены на рис.4а. Как и в предыдущем случае для сравнения было построено (см. рис.4б) множество фактических ЭУ-параметров (a,d). Оказалось, что выделенные области на рис.4а и рис.4б близки. Таким образом, и в данном случае предложенная модель адаптации биологических параметров является вполне адекватной.

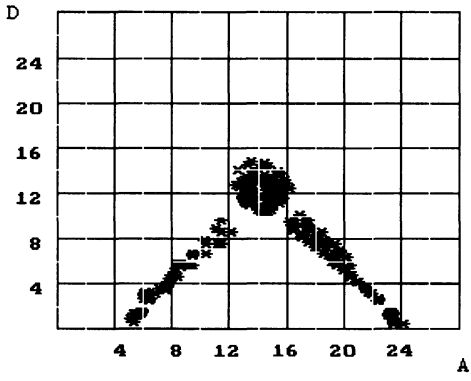

Рис.4а. Генерация одного мутанта. Выделена область модельных ЭУ-параметров (ad).

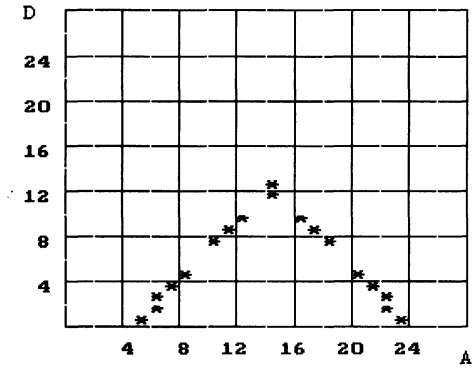

Рис.4б. Генерация одного мутанта. Выделена областьфактических ЭУ-параметров (ad).

4. Заключение. Данная адаптивная схема может быть использована и для описания коадаптации взаимодействующих популяций. Так, пусть параметры a_1 и a характеризуют оптимальные температуры размножения хищника и жертвы соответственно. Представляет интерес построение в плоскости (a и a) множества эволюционно–устойчивых параметров. Здесь может реализоваться своеобразный эффект "погони": параметр хищника устремляются к параметру жертвы, а параметр жертвы убегает от параметра хищника. Кроме того, не исключено возникновение скрытых неустойчивых режимов: в фазовом пространстве реализуется устойчивое равновесие, а в пространстве параметров возникает колебательный процесс.

Приложение

Идея доказательства утверждения 1.2. Положим $\xi_k = \varphi_k(\mu)$ для всех k. Пусть для определенности $\xi_1 > \xi_2 \geq \ldots \geq \xi_n$. Обоснование данной теоремы состоит из двух последовательных этапов.

1. За достаточно большое время T величина $S = x_1 + ... + x_n$ в системе (1.4) попадает в отрезок $[\xi_n - \sqrt{\mu},\ \xi_1 + \sqrt{\mu}]$ и остается там навечно.

2. Теперь при $t > T$ непрерывная функция

$$L(X) = \max\ \{|\xi_1 - x_1|,\ \ x_2 + \ \dots\ + x_n\}$$

на траекториях (1.4) достаточно быстро убывает в точках X, удовлетворяющих условию $L(X) > \sqrt[3]{\mu}$. Поэтому L достигает значения $\sqrt[3]{\mu}$ за конечное время, и траектория (1.4) оказывается в области $L(x_1,...,x_n) \le \sqrt[3]{\mu}$. Поскольку $\xi_1 = r_1 + O(\mu)$, то фазовая точка попадает и остается в $\sqrt[3]{\mu}$ -окрестности точки R_1.

Идея доказательства леммы о L-функциях. Прежде всего заметим, что функции φ и ψ связаны соотношением $\psi(\alpha,\mu) = \varphi(\alpha) + O(\mu)$. Поэтому из неравенства $\varphi(\beta) - \varphi(\gamma) > \sqrt{\mu}$ следует $\psi(\beta,\mu_1) - \psi(\gamma,\mu_1) > \sqrt{\mu_1}$ при некотором μ_1, меньшем μ. Это обстоятельство будет ниже молчаливо использоваться.

Напомним обозначение $S = x_1 + x_2 + x_3$. Рассмотрим поведение Ляпуновской функции $L_2 = \max\{\psi(\alpha+\delta,\mu) - x_2, x_1 + x_3\}$ на "своих" аргументах. Возможны варианты:

а) $L_2 = \psi(\alpha+\delta,\mu) - x_2$. Тогда $S \le \psi(\alpha+\delta,\mu)$ и значит, $f(S,\alpha+\delta) - 3\mu \ge 0$. Отсюда с учетом $S \ge M_1$ (см. левое неравенство (2.6)) получаем

$$\dot{x}_2 = x_2[f(S,\alpha+\delta) - 3\mu] + \mu S \ge \mu M_1 .$$

Следовательно, имеет место

$$\dot{L}_2 = \dot{\alpha}\psi'_\alpha(\alpha+\delta,\mu) - \dot{x}_1 \le \mu^2(2D_\varphi) - \mu M_1 \le -\mu M_1/2 , \qquad (\text{П. 1})$$

где положительная константа D_φ описана в начале параграфа 2. Итак, L_2 быстро убывает;

б) $L_2 = x_1 + x_3$. Тогда $S \ge \psi(\alpha+\delta,\mu)$. Напомним, что параметр α из B_2, поэтому при малых μ также имеет место $S > \psi(\alpha,\mu) + \sqrt{\mu}$. Отсюда получаем

$$f(S,\alpha) \le f[\psi(\alpha,\mu) + \sqrt{\mu}\ ,\ \alpha] = -k_1\sqrt{\mu} + O(\mu) ,$$

где $k_1 = -f'_S[\psi(\alpha,\mu),\ \alpha]$. Данная положительная константа имеет порядок 1.

Аналогично, из $S \ge \psi(\alpha-\delta,\mu) + \sqrt{\mu}$ вытекает неравенство

$$f(S,\alpha-\delta) \le -k_3\sqrt{\mu} + O(\mu)$$

для некоторой положительной константы $k_3 \sim 1$. Положим $k = \min(k_1,k_3) \sim 1$, тогда находим оценки

$$\dot{L}_2 = \dot{x}_1 + \dot{x}_3 \le -k(x_1 + x_3)\sqrt{\mu} + O(\mu) . \qquad (\text{П.2})$$

Согласно допущению $L_2 = x_1 + x_3 \ge \sqrt[3]{\mu}$, значит при малых μ в (П.2) первое слагаемое является наиболее значительным. Поэтому и здесь можно считать, что

$$\dot{L}_2 \le -k\mu^{5/6}/2 . \qquad (\text{П.3})$$

Итак, каждый аргумент (см. (П.1) и (П.3)) функции L_2 быстро убывает. Значит, и сама функция L_2 быстро убывает.

Данная схема может быть использована и для обоснования быстрого убывания функций L_1 и L_3.

Доказательство компьютерной теоремы 3.1. Данный анализ опирается на взаимосвязь геометрического расположения изоклин в укороченной адаптивной модели (3.3) и модели конкуренции с мутациями:

$$\dot{x}_1 = x_1 f(x_1 + x_2, a^*, d, t) + \mu(x_2 - x_1), \qquad (П.4)$$

$$\dot{x}_2 = x_2 f(x_1 + x_2, a^* + \delta, d, t) + \mu(x_1 - x_2).$$

Согласно определению [3] изоклиной называется множество

$$E_k = \{(x_1^0, x_2^0) \big| \cdots x_k^0 = x_k^T \text{ и } x_k^0 > 0\},$$

где $k = 1,2$ и T – период правой части данных моделей.

Отметим, что система (3.4) совпадает с системой (П.4) при $\mu = 0$ и $a = a^*$.

Показано [3], что в модели (3.4) каждая изоклина является ограниченной непрерывной кривой (см. рис.5а) Например, изоклина E_1 задается гладкой функцией $x_2 = E_1(x_1)$, заданной в некотором промежутке $(0, x_1^*]$. Величина x_1^* является равновесной численностью для исходной популяции в отсутствие конкурента. Очевидно, E_1 – непрерывная кривая, соединяющая оси координат.

Аналогично, изоклина E_2 - график своей гладкой функции $x_1 = E_2(x_2)$, определенной в некотором промежутке $(0, x_2^*]$.

Взаимное положение изоклин задает монотонные свойства сдвиг–отображения за период в системе (3.4). Так будем говорить: точка X находится ниже изоклины E_k, если начало координат и точка X лежат по одну сторону от E_k. Оказывается [3], если фазовая точка (x_1^0, x_2^0) находится ниже изоклины E_k, то $x_k^T > x_k^0$. А если точка (x_1^0, x_2^0) находится выше E_k, то $x_k^T < x_k^0$. Грубо говоря, изоклина E_k притягивает по своей (k-й) координате фазовую точку. При этом притяжение довольно "мягкое":

а) точки (x_1^0, x_2^0) и (x_1^T, x_2^0) находятся по одну сторону от E_1;

б) точки (x_1^0, x_2^0) и (x_1^0, x_2^T) находятся по одну сторону от E_2.

Приведенные выше монотонные свойства сразу позволяют решить проблему устойчивости данных равновесий. Так, точка $A = (x_1^*, 0)$ локально устойчива, если в малой окрестности точки A изоклина E_1 лежит выше E_2 (см. рис.5а). В противном случае точка A неустойчива, но тогда оказывается устойчивой некоторая точка B – точка пересечения данных изоклин (см. рис.5б).

В теоретическом отношении зависимость изоклин от параметра $\mu > 0$ в системе (П.4) слабо изучена. Численно установлено следующее (рис. 6)

μ – свойство. *Пусть в системе* (3.4) *изоклина* E_1 *лежит ниже* E_2. *Тогда при малом* $\mu > 0$ *в системе* (П.1) *изоклины пересекаются в положительной точке* $(\hat{x}_1, \hat{x}_2)$, *в которой* $\hat{x}_1 \sim \mu$ и $\hat{x}_2 \sim 1$.

Следовательно, если в адаптивной модели (3.3) параметр достиг финального значения a^*, то в системе (П.4) изоклины пересекаются в точке $(\hat{x}_1, \hat{x}_2)$, в которой

$$\hat{x}_1 Dom \geq \hat{x}_2. \qquad (П.5)$$

Для доказательства эволюционной устойчивости a^* проследим поведение траекторий модели (3.4) с началом в малой окрестности точки $A = (x_1^*, 0)$. Так, рассмотрим типичные варианты расположения изоклин в (3.4) при $a = a^*$.

1. Изоклина E_1 лежит выше E_2. В этом случае данная траектория возвращается обратно в точку A (см. рис.5а).

2. Изоклины пересекаются в R_+^2. Тогда данная траектория или возвращается в точку A, или притягивается к одной из точек пересечения (см. рис. 5б).

Заметим, что в обоих вариантах исходная популяция не вымирает. Осталось обсудить следующий вариант.

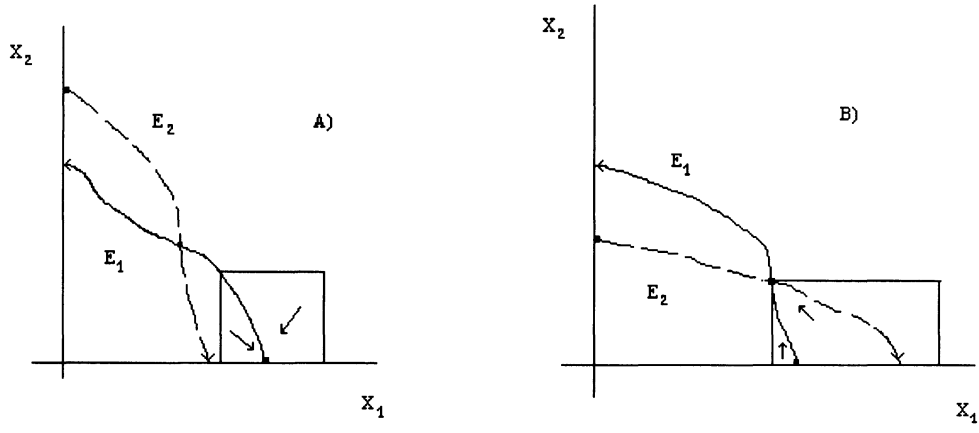

Рис.5. Расположение изоклин и характер устойчивости равновесий в системе (3.4)

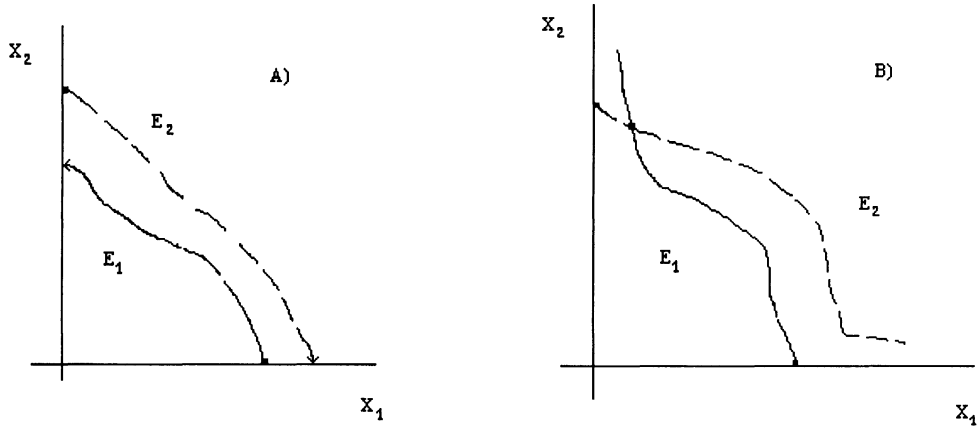

Рис.6. Иллюстрация к μ–свойству. Изоклины в модели (3.4) – А) и их деформация в системе (II.4) – В.

3. Изоклина E_1 лежит ниже E_2. Согласно μ–свойству в системе (П.4) происходит пересечение изоклин в точке $(\hat{x}_1, \hat{x}_2)$, в которой $\hat{x}_1 \sim \mu$ и $\hat{x}_2 \sim 1$. С учетом $Dom \sim 1$ отсюда получаем $\hat{x}_1 Dom < \hat{x}_2$. Однако это неравенство противоречит (П.5). Поэтому данный вариант невозможен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Тимофеев-Ресовский Н.Н., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1969, 407 с.
2. *Vance R.R., Coddington E.A.* A nonautonomus model of population growth // J. Math. Biology, 1989, v. 27, № 5, p. 491-506.
3. *Ильичев В.Г., Ильичева О.А.* Анализ моделей конкуренции в постоянной и периодической среде// Математическое моделирование, 2002, т. 14, № 3, с. 71-83.
4. *Ильичев В.Г.* Фрагмент математической теории конкуренции биологических видов в переменной среде // Дифференциальные уравнения, 1991, т. 27, № 3, с. 437-447.
5. *Филиппов А.Ф.* Дифференциальные уравнения с разрывной правой частью. – М.: Наука, 1985, 224 с.
6. *Бутенин Л.В., Неймарк Ю.И., Фуфаев Н.А.* Введение в теорию нелинейных колебаний. – М.: Наука, 1976, 384 с.
7. *Ильичев В.Г.* Адаптация параметров в моделях экологических систем // Автоматика и телемеханика, 1990, № 6, с.102-111.
8. *Contois D.E.* Kinetics of bacterial growth relationship between population density and specific growth rate of continuous culture // J. Gen. Microbiol., 1959, № 1-2, p. 40.
9. *Пианка Э.* Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981, 399 с.

Поступила в редакцию 12.05.2003.