

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ АДАПТАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ В МОДЕЛЯХ ЭКОЛОГИИ

© 2018 г. В.Г. Ильичев, О.А. Ильичева\*

*Институт аридных зон Южного научного центра РАН, 344006, Ростов-на-Дону, ул. Чехова, 41*

*\*Донской государственный технический университет, 344022, Ростов-на-Дону, ул. Социалистическая, 162*

*E-mail: vityaly369@yandex.ru, oaili@yandex.ru*

Поступила в редакцию 23.06.17 г.

После доработки 04.10.17 г.

Предложена дискретная динамическая модель популяций, в которой пространственная миграция задается конечномерной марковской матрицей, а рост и нелинейное взаимодействие определяется возрастающими и вогнутыми функциями. Это позволяет эффективно анализировать процессы динамики и поведения на основе теории монотонных операторов. Исследованы механизмы адаптации, в которых эволюционирует матрица миграции популяции. Оказалось, что финальная матрица зависит от выбора начальной матрицы, однако положительные собственные (перроновские) вектора всех финальных матриц почти одинаковы. Здесь компоненты перроновского вектора соответствуют относительному времени пребывания популяции в том или ином районе. Пространственная адаптация сводится к перестройке времен пребывания популяции в отдельных районах ареала. На основе компьютерных расчетов дана новая трактовка явления пространственной коадаптации как «притяжения» (в случае хищничества) или «отталкивания» (в случае конкуренции) перроновских векторов популяций.

*Ключевые слова: модель, пространственная адаптация, эволюционная устойчивость, времена пребывания.*

Построение моделей биологических, в частности, рыбных популяций является одной из актуальных тем развития теоретической и прикладной биологии (см. работы [1,2] и многие другие). В математической экологии традиционным средством при описании перемещений популяций являются непрерывные модели, задаваемые системами дифференциальных уравнений в частных производных ([3–6] и др.). Так, простейший способ учета пространственного фактора заключается в добавлении процесса диффузии к точечной динамике популяций. Для пассивно двигающихся микроорганизмов (водорослей и бактерий) это вполне адекватная форма описания. А для популяций высокого трофического уровня характерна целенаправленная миграция. Здесь движение задается пространственным градиентом кормовых ресурсов. Возможны различные формализации такого перемещения. Например, во многих статьях используют закон Фика (скорость пропорциональна градиенту), а в других работах градиент определяет ускорение движения популяции [7]. Соответствующие нелинейные модели являются сложными и трудно поддаются аналитическому исследованию даже для простых пространственных областей.

В прикладных и теоретических задачах возникает потребность в разработке специальных дискретных моделей миграции популяций, допускающих эффективный анализ. Ранее [8] было обнаружено, что нелинейные дискретные модели с монотонными и вогнутыми функциями роста позволяют провести достаточно полное исследование. Здесь математической основой является теория соответствующих операторов [9], которые сохраняют некоторый частичный порядок в фазовом пространстве. Естественным дополнением к нелинейной динамике оказывается миграция, задаваемая некоторой матрицей. Выбор таких матриц достаточно велик, и это позволяет рассматривать самые разнообразные ситуации.

Особое (и порой загадочное) значение имеет положительный собственный (так называемый *перроновский*) вектор матрицы миграции. Компоненты перроновского вектора можно рассматривать как характеристику относительного времени пребывания популяции в соответствующем районе. Так, в процессе адаптации маршрута миграции могут реализовываться различные финальные матрицы миграции, однако все они имеют похожие перроновские вектора. А при коадаптации взаимодействующих популяций происходит или «притяжение» пер-

роновских векторов (в системе «хищник–жертва»), или их «отталкивание» (в системе конкурентов). В зависимости от запасов корма и управления выловом происходит пространственная адаптация, заключающаяся в перестройке времен пребывания популяций в различных районах водоема.

### МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ МИГРАЦИЙ ПОПУЛЯЦИЙ

Обсудим естественные допущения, которые приводят к построению специальных матричных моделей в тех или иных процессах обмена.

Пусть водоем разбит на  $n$  районов. Рассмотрим модель «чистой» миграции, например рыбной популяции, в форме линейной непрерывной модели

$$\dot{X} = AX, \quad (1)$$

где  $X = (x_1, \dots, x_n)$  является вектор-столбцом численностей популяции по всем районам. Квадратная матрица  $A = (a_{ij})$  характеризует скорости обменных процессов между данными субпопуляциями. Так, элементы первой строки  $A$  означают следующее:  $a_{11}$  – это убыль первой субпопуляции из «своего» первого района;  $a_{1j}$  – приток  $j$ -й субпопуляции в «чужой» первый район. Аналогично интерпретируются и остальные элементы данной матрицы.

Поэтому  $a_{ii} \leq 0$  при всех  $i$  и  $a_{ij} \geq 0$  для всех  $j \neq i$ . Дополнительно считаем, что миграция «не портит» общую сумму численности популяции. Отсюда вытекает, что сумма элементов в каждом столбце  $A$  равна нулю.

Эта традиционная схема формализации дискретной миграции в сочетании с нелинейной динамикой роста популяций до сих пор используется при теоретическом поиске пространственно-временных закономерностей в экосистемах [10].

Дискретный аналог модели (1) имеет вид

$$X^{t+h} = MX^t, \quad (2)$$

где  $M = E + hA$ . При достаточно малых  $h > 0$  все элементы матрицы  $M = (m_{ij})$  неотрицательны и сумма ее элементов в каждом столбце равна единице. Далее считаем, что перемещение (миграция) популяции задается матрицей  $M = (m_{ij})$  с неотрицательными элементами. Величина  $m_{ij}$  характеризует долю популяции, переходящую из  $j$ -го района в  $i$ -й район. В силу закона сохранения массы (здесь – численности), сумма элементов в каждом столбце  $M$  равна единице. В теории вероятностей такие матрицы называются марковскими [11]. Они используются при

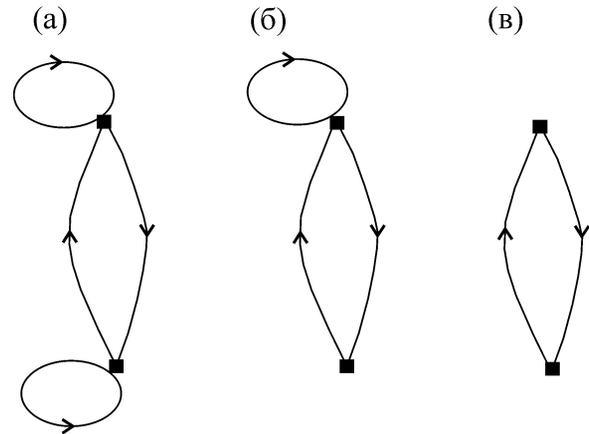


Рис. 1. Матрицы  $2 \times 2$  и их графы: (а) – все элементы  $M$  положительны, (б) – один из диагональных элементов равен нулю, (в) – оба элемента диагонали равны нулю.

описании процессов случайного блуждания, когда заданы определенные вероятности перехода частиц из одного состояния в другое.

В работе [12] рассмотрен вариант сплошной среды в рамках интегро-дифференциальной модели динамики популяции:

$$\dot{x}(r) = \int_{\Omega} K(r, y)F[u(y)]dy.$$

Здесь  $\Omega$  – область изменения  $y$  при фиксированном  $r$ ,  $F$  – оператор воспроизводства, ядро  $K(r, y)$  отвечает за миграцию. При каждом фиксированном  $r$  оно является плотностью некоторого распределения вероятностей, поэтому

$$K(r, y) \geq 0 \text{ и } \int_{\Omega} K(r, y)dy = 1.$$

За прошедшие годы данная схема, основанная на конструкции непрерывных марковских цепей, приобрела широкую популярность. Так, в работе [13] исследуются полезные теоретико-вероятностные (времена пребывания) и динамические (бифуркации) характеристики.

Полезно также иметь в виду и чисто детерминистскую трактовку  $M$ :  $m_{ij}$  – это доля  $j$ -й субпопуляции, переходящей в  $i$ -й район. Удобно изобразить структуру  $M$  в форме графа, состоящего из  $n$  вершин. Если  $m_{ij} \geq 0$ , то проводим ориентированное ребро из  $j$ -й вершины в  $i$ -ю (см. рис. 1). Такой геометрический подход используется в «гуманитарных» исследованиях (см. раздел «Влияние и власть в социальных группах» в монографии [14]).

О ДИСКРЕТНЫХ МОДЕЛЯХ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПОПУЛЯЦИЙ

Довольно редко для описания динамики популяций используются дискретные модели, хотя данная формализация предоставляет гораздо большие возможности, чем непрерывная [15]. Более того, удается построить модели, допускающие математическое исследование. Так, рассмотрим следующую непрерывную по времени и дискретную по пространству динамику популяции

$$\dot{X} = G(X) + AX, \tag{3}$$

где  $X = (x_1, \dots, x_n)$  – вектор численности популяции, распределенной по всем районам. Дискретный аналог уравнения (3) имеет вид

$$X^{t+h} = F(X^t) + MX^t, \tag{4}$$

где  $F(X) = hG(X)$  и  $M = E + hA$ . Согласно предыдущему разделу при малых  $h$  матрица  $M$  оказывается марковской. В простейшем нелинейном варианте считаем компоненты отображения  $F = (f_1, \dots, f_n)$  монотонно возрастающими, вогнутыми и гладкими функциями одной переменной. Формально при  $h = 1$  процесс «чистого» воспроизводства описывается набором независимых одномерных разностных уравнений

$$x_i^{t+1} = f_i(x_i^t), \tag{5}$$

где  $i = 1, \dots, n$ . При условии  $f_i(0) = 0$  из гладкости  $f_i(x)$  вытекает представление  $f_i(x) = x\phi_i(x)$  при некоторой гладкой функции  $\phi_i(x)$ . Из вогнутости функции  $f(x)$  (индекс  $i$  здесь опущен) следует, что скорость роста  $\phi(x)$  строго уменьшается с ростом  $x$ .

Ниже будем считать:  $\phi(0) > 1$  и  $\phi(\infty) < 1$ . Например, имеем  $\phi(x) = 2\ln(1+x)/x$  или зависимость Контуа  $\phi(x) = d + \frac{2K}{K+x}$  при  $0 < d < 1$  [16]. Отметим, что последняя зависимость является однородной функцией нулевой степени относительно переменных  $K$  и  $x$ . Значит, переход от численности популяции и корма к их концентрации оказывается «безобидным», поскольку не требует пересчета каких-либо констант. Поэтому ниже будем использовать такого сорта функции роста.

При сделанных ограничениях в одномерной модели (5) существует одно положительное равновесие  $(\bar{x})$ , удовлетворяющее условию  $\phi(\bar{x}) = 1$ . С ним связаны следующие неравенства:  $f(x) > x$  при  $x < \bar{x}$  и  $f(x) < x$  при  $x > \bar{x}$ . Здесь в простейшей форме возникает монотонный оператор, а именно из  $a < b$  вытекает  $f(a) < f(b)$ .

Отсюда следует глобальная устойчивость данного равновесия в  $R_+$ .

Отметим, что в модели (4) процессы воспроизводства и миграции действуют одновременно (параллельно). Это несколько противоречит наблюдениям и существенно затрудняет теоретическое исследование. Дискретная форма позволяет преодолеть этот биологический артефакт. А именно, будем считать, что указанные факторы действуют последовательно: например, сначала происходит воспроизводство, а затем реализуется миграция. Тогда модель (4) трансформируется в композицию двух отображений:

$$X^{t+h} = M \circ F(X^t). \tag{6}$$

Последовательное действие процессов воспроизводства и миграции приводит к соответствующей модели. В частности, при  $h = 1$  в двумерном случае возникает система:

$$\begin{aligned} x_1^{t+1} &= m_{11}f_1(x_1^t) + m_{12}f_2(x_2^t), \\ x_2^{t+1} &= m_{21}f_1(x_1^t) + m_{22}f_2(x_2^t). \end{aligned}$$

Обычно распараллеливание сильно упрощает модельный анализ. Разумеется, реализация последовательного процессов в рамках непрерывного формализма весьма затруднительна.

Выбор простых нелинейных скоростей роста популяции позволяет применить известные методы теории монотонных операторов для обоснования следующего результата [17]:

**Утверждение 1.** *В модели популяции (6) существует положительное равновесие, которое глобально устойчиво в  $R_+^n$ .*

Разумеется, такое положительное равновесие единственно.

Аналогичный подход применим и к анализу дискретной модели Лесли [18]. Так, рассмотрим классическую версию с тремя возрастными группами:

$$x_1^{t+1} = f(x_3^t), \quad x_2^{t+1} = s_1x_1^t, \quad x_3^{t+1} = s_2x_2^t.$$

Здесь  $x_1, x_2$  и  $x_3$  – численности самой младшей, средней и самой старшей групп соответственно;  $0 < s_i < 1$  для всех  $i$ . Пусть положительная функция воспроизводства  $f$  является возрастающей, вогнутой и  $f(0) = 0$ , тогда можно применить к анализу модели Лесли указанные выше методы. Так, оказывается, что если в данной модели существует положительное равновесие, то оно глобально устойчиво в  $R_+^3$ .

## МЕХАНИЗМ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ АДАПТАЦИИ. ПЕРРОНОВСКИЙ ВЕКТОР

Под действием факторов среды начальная матрица миграции  $M_0$  может в силу ряда эколого-эволюционных факторов) как-то изменяться до некоторой (эволюционно-устойчивой) матрицы  $M^*$ . Ниже на ряде примеров будут продемонстрированы возникающие здесь закономерности адаптации и коадаптации популяций.

Для дальнейшего полезно выделить своеобразный базис в семействе марковских матриц. Так, каждую матрицу  $M = (m_{ij})$  изобразим точкой, координаты которой последовательно составлены из всех строк  $M$ . Например, для  $n = 2$  это соответствие имеет вид

$$\begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix} \rightarrow (m_{11}, m_{12}, m_{21}, m_{22}).$$

Множество всех таких точек образует замкнутый, выпуклый многогранник ( $S$ ) в евклидовом пространстве размерности  $n^2$ , а семейство вершин компакта  $S$  образуют специальные матрицы  $\{E_i\}$ . Показано [8], что марковская матрица является вершиной  $S$  лишь в том случае, если в каждом ее столбце находится одна единица, а остальные элементы равны нулю. Каждая внутренняя точка  $S$  является выпуклой комбинацией его вершин. Поэтому «матричные вершины» составляют некоторую базу в семействе марковских матриц. Их число равно  $n^n$ . Так, при  $n = 2$  существуют четыре «базисных» матрицы:

$$E_1 = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, E_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}, E_3 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}, E_4 = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}.$$

Приведем геометрическую трактовку данных матриц:  $E_1$  означает поглощение районом 1;  $E_2$  – цикл;  $E_3$  – покой;  $E_4$  – поглощение районом 2.

Пусть корм описывается вектором  $Q = (k_1, \dots, k_n)$ , который преобразуется своей матрицей  $K$ . В этом разделе обсуждается простейшая ситуация, когда популяция потребляет, но не выдает компоненты  $Q$  (т.е. все  $k_i$  сразу восстанавливаются). Более сложный вариант взаимодействия популяции и корма описан в последующих разделах статьи.

Далее предположим, что перемещение исходной популяции ( $X_0$ ) задается матрицей  $M_0$  размера  $n \times n$ . Механизм пространственной адаптации популяции можно реализовать посредством задания конкурентного отбора в сообществе исходной популяции ( $X_0$ ) и близких субпопуляций, например, ее «облака» мутантов  $\{X_1, \dots, X_z\}$ . Такой подход соответствует идеологии эволюционного моделирования ([19] и

другие). Так, обозначим через  $\{\mu_1, \dots, \mu_m\}$  маршруты миграции мутантов, которые мало отличаются от  $M_0$  – маршрута исходной популяции. Разумеется, таких матриц-мутантов существует бесконечное множество. Поэтому следует выделить конечный, но представительный набор матриц. Например, положим

$$\mu_i = (1 - \delta)M_0 + \delta E_i, \quad (7)$$

где  $\delta$  положительно и мало ( $0 < \delta \ll 1$ ), а  $E_i$  – какая-либо из базисных матриц с номером  $i$ . Можно считать, что  $\delta$  характеризует, насколько «возмущается» исходная матрица. Несмотря на довольно ограниченный выбор таких возможных направлений, справедливо следующее [20]:

**Предложение 1.** Любую марковскую матрицу  $\mu$  можно сколь угодно точно получить из начальной матрицы  $M_0$  с помощью композиции формул вида (7) при «правильном» выборе базисных матриц.

Далее, когда численность одного из мутантов, например  $X_1$ , существенно превышает (например, в 10 раз) численность исходной популяции  $X_0$ , тогда деформируем матрицу  $M_0$  в сторону матрицы данного «успешного» мутанта  $\mu_1$ :

$$M_0 \rightarrow (1 - \varepsilon)M_0 + \varepsilon \mu_1,$$

где  $\varepsilon$  – скорость адаптации (положительна и мала). Если таких доминирующих мутантов оказывается несколько штук, то выбираем мутанта с наибольшей численностью. Иными словами, происходит реализация одной из возможных ветвей эволюционного процесса.

Если в данном наборе мутантов нет доминирующего, то удаляем слабейшего (с минимальной численностью) и генерируем нового мутанта с матрицей вида (7).

Когда, наконец, данный процесс генерации не приводит к возникновению успешных мутантов, поиск так называемой эволюционно-устойчивой матрицы ( $M^*$ ) прекращается. Здесь исходная популяция с маршрутом  $M^*$  не проигрывает своим близким мутантам в конкурентной борьбе. Достижение популяцией эволюционно-устойчивых параметров имеет «оборонное значение». При этом зачастую реализуется и побочный эффект – максимизация ее численности. Сложная проблема взаимосвязи устойчивости и конкуренции обсуждается в работе [21].

Разумеется, нельзя исключать возможность того, что, начиная с некоторого момента времени, возникает циклический процесс порождения матриц. В этом случае можно говорить,

что имеет место циклический микроэволюционный процесс. Однако при проведении компьютерных расчетов данное явление пока не наблюдалось.

В простейшем варианте этого подхода (который и был реализован ниже) можно использовать лишь одного мутанта. Его маршрут движения является малой деформацией маршрута исходной популяции согласно выражению (7), в котором  $E_i$  – номер некоторой базисной матрицы.

Перед расчетами задаются начальные численности мутантов – малые случайные числа, а численность исходной популяции значительна. Итог конкурентной борьбы исходной популяции и мутантов определяется при расчетах на 100 лет.

При анализе процесса пространственной адаптации в системе «корм – потребитель (Y)» возникает основной вопрос.

*Пусть маршрут корма описывается матрицей K, тогда какой вид будет иметь матрица M\* – финальный маршрут популяции Y?*

Здесь следует уточнить два аспекта данной проблемы.

Во-первых, типичная матрица K не имеет нулей, значит, под многократным действием матрицы K вектор корма преобразуется в некоторый предельный [22]. Поэтому при расчетах можно сразу взять предельный вектор, а в качестве матрицы K выбрать единичную матрицу. Разумеется, если K осуществляет циклическое перемещение корма, то данная замена K на единичную матрицу не корректна.

Во-вторых, вектор корма  $Q = (k_1, \dots, k_n)$  должен состоять из компонент, которые не сильно близки друг к другу. В противном случае все маршруты потребителя практически равноценны с точки зрения продуктивности, поэтому отбора не происходит. С другой стороны, если в каком-то районе находится корм в большом количестве, то все «эволюционно-устойчивые» маршруты будут привязаны к этому району. Это также не очень хорошо, так как теряется «свобода выбора маршрута». Поэтому наиболее интересный вариант распределения корма – разные его значения по районам, но одного порядка. Например, при  $n = 3$  таким подходящим набором является вектор  $Q = (100, 120, 140)$ .

Естественно полагать, что популяция-потребитель должна следовать за кормом. Поэтому представляется весьма правдоподобным следующее.

**Предположение 1.** Матрицы M\* и K должны быть очень похожи.

Для проверки этой гипотезы проведены модельные эксперименты для водоема, разбитого на три района со следующими параметрами и

функциями:  $\delta = 0,1$  (возмущение исходной матрицы);  $\varepsilon = 0,025$  (скорость адаптации);  $\phi_i(z) = 0,5 + 2 \frac{k_i}{k_i + z}$ ;  $k_1 = 100$ ,  $k_2 = 120$ ,  $k_3 = 140$  – корм в первом, втором и третьем районах.

Здесь скорости роста во всех районах описываются одной и той же функцией, а значения корма не сильно отличаются друг от друга, поэтому решающее значение для конкурентной борьбы имеет выбор матрицы миграции.

Пусть сначала движение корма циклическое. Обозначим через  $M_0$  и  $M^*$  начальную и финальную матрицы популяции Y. Тогда в эколого-эволюционной модели реализуются следующие трансформации:

$$M_0 = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \end{pmatrix} \rightarrow M^* \approx \begin{pmatrix} 0,14 & \mathbf{0,82} & 0,00 \\ 0,05 & 0,14 & \mathbf{0,77} \\ \mathbf{0,81} & 0,04 & 0,23 \end{pmatrix}$$

$$M_0 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \rightarrow M^* \approx \begin{pmatrix} 0,08 & 0,02 & \mathbf{0,83} \\ \mathbf{0,90} & 0,15 & 0,00 \\ 0,02 & \mathbf{0,83} & 0,17 \end{pmatrix}$$

Таким образом, циклическое движение корма индуцирует почти периодическое поведение популяции-потребителя. В какой-то мере это подтверждает выдвинутую выше гипотезу.

Рассмотрим теперь случай, когда корм жестко закреплен в своем районе (напомним:  $k_1 = 100$ ,  $k_2 = 120$ ,  $k_3 = 140$  – для первого, второго и третьего районов). При разных начальных стартовых матрицах популяции-потребителя получено:

$$M_0 = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \rightarrow M_1^* \approx \begin{pmatrix} 0,38 & 0,32 & 0,27 \\ 0,30 & 0,34 & 0,32 \\ 0,32 & 0,34 & 0,41 \end{pmatrix}$$

$$M_0 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \rightarrow M_2^* \approx \begin{pmatrix} 0,41 & 0,27 & 0,15 \\ 0,34 & 0,43 & 0,35 \\ 0,25 & 0,30 & 0,50 \end{pmatrix}$$

$$M_0 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 \end{pmatrix} \rightarrow M_3^* \approx \begin{pmatrix} 0,42 & 0,22 & 0,18 \\ 0,18 & 0,44 & 0,29 \\ 0,40 & 0,34 & 0,53 \end{pmatrix}$$

Очевидно, что финальные матрицы совсем не похожи на единичную матрицу и, более того, не совпадают друг с другом. Это опровергает высказанное выше предположение.

Тем не менее у всех этих матриц имеется скрытое сходство. Оно заключается в следующем. У каждой марковской матрицы (H) всегда существует неотрицательный неподвижный вектор ( $\pi$ ), который удовлетворяет условию  $H\pi = \pi$ . Из теоремы Перрона (цит. по работе [22]) следует: если марковская матрица состоит из положительных элементов, то вектор  $\pi$  является

положительным и единственным. Ниже будем называть его перроновским.

Зачастую, перроновский вектор обладает определенной устойчивостью. В этом случае при  $k \rightarrow \infty$  последовательность векторов  $M^k W$  сходится к  $\pi$  независимо от выбора начального вектора  $W > 0$ . Согласно работе [14] такая устойчивость имеет место для положительных матриц  $M$  (рис. 1а) и для сильно связанных матричных графов, в которых есть хотя бы одна петля (рис. 1б). Если же матричный граф является циклом (рис. 1в), то указанной устойчивости нет, но возникает цикл.

Эти соображения позволяют предложить, хотя и очень грубый, признак применения матричной модели миграции для конкретной рыбной популяции. А именно, рассмотрим суточный шаг в модели для периода между нерестом и зимовкой (обычно этот временной интервал составляет около 270 сут). Пусть матрица  $M$  описывает суточную миграцию и  $\Omega^t$  – вектор частот численности популяции по всем районам в момент времени  $t$ . Тогда под действием миграции каждые сутки происходит преобразование  $\Omega^{t+1} = M\Omega^t$ . Если, согласно наблюдениям, компоненты  $\Omega^t$  стремятся к определенным значениям (они составляют компоненты перроновского вектора) или возникает циклический процесс, то допущение о марковской схеме миграции является вполне допустимым.

Далее, для ряда «хороших» матриц с нулевыми элементами также существует неотрицательный собственный вектор  $\pi$ , который также является единственным. Существуют и «плохие» матрицы, у которых может быть сразу несколько положительных собственных векторов, в частности, матрица  $\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$  является «плохой».

В дальнейшем удобно считать каждый собственный вектор  $\pi = (\pi^1, \dots, \pi^n)$  «нормированным», т.е.  $\pi^1 + \dots + \pi^n = 1$ . Согласно [9] компонента перроновского вектора  $\pi^i$  является вероятностью нахождения популяции в  $i$ -м районе. Отсюда следует, что  $\pi^i$  характеризует относительное время пребывания в  $i$ -м районе. Концепция времени пребывания эффективна при решении многих проблем экологии [23]. Так, у приведенных финальных матриц  $M_1^*$ ,  $M_2^*$ ,  $M_3^*$  перроновские вектора имеют вид:  $\pi_1 \approx \begin{pmatrix} 0,32 \\ 0,32 \\ 0,36 \end{pmatrix}$ ,  $\pi_2 \approx \begin{pmatrix} 0,27 \\ 0,37 \\ 0,36 \end{pmatrix}$ ,  $\pi_3 \approx \begin{pmatrix} 0,25 \\ 0,31 \\ 0,44 \end{pmatrix}$ . Очевидно, эти вектора достаточно близки между собой (покомпонентная разность не превышает 0,1). Отметим, что принятый при расчетах нормиро-

ванный вектор корма имеет вид  $\hat{Q} = \begin{pmatrix} 0,28 \\ 0,33 \\ 0,39 \end{pmatrix}$  и

также мало отличается от данных векторов  $\pi_1$ ,  $\pi_2$ ,  $\pi_3$ . Вероятно, для «неподвижного корма» имеет место следующая гипотеза.

**Гипотеза 1.** Перроновские вектора всех финальных матриц миграции близки к нормированному вектору корма.

Отметим, что в случае генерации двух мутантов исходной популяцией у финальной матрицы миграции возникает почти тот же самый перроновский вектор.

### КОЭФФИЦИЕНТ КОРРЕЛЯЦИИ ПЕРРОНОВСКИХ ВЕКТОРОВ И КОАДАПТАЦИЯ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Одной из эффективных мер близости двух векторов (например,  $A$  и  $B$ ) является коэффициент корреляции  $r$ . Напомним, для векторов  $A = (a_1, \dots, a_n)$  и  $B = (b_1, \dots, b_n)$  расчет  $r$  производится следующим образом:

1) построение средних значений:  $\bar{a} = \frac{a_1 + \dots + a_n}{n}$  и  $\bar{b} = \frac{b_1 + \dots + b_n}{n}$ ;

2) построение центрированных векторов:  $\bar{A} = (\bar{a}_1, \dots, \bar{a}_n)$  и  $\bar{B} = (\bar{b}_1, \dots, \bar{b}_n)$ , где  $\bar{a}_i = a_i - \bar{a}$  и  $\bar{b}_i = b_i - \bar{b}$  для всех  $i$ ;

3) построение  $r(A, B) = \cos(\bar{A}, \bar{B}) = \frac{\bar{a}_1 \bar{b}_1 + \dots + \bar{a}_n \bar{b}_n}{\sqrt{\bar{a}_1^2 + \dots + \bar{a}_n^2} \sqrt{\bar{b}_1^2 + \dots + \bar{b}_n^2}}$ .

Поэтому  $r$  всегда заключен между  $-1$  и  $1$ . Чем ближе  $r(A, B)$  к  $1$ , тем более похожи эти вектора, и наоборот,  $r(A, B) = -1$  означает, что вектора совсем не похожи.

В качестве примера приведем также значения  $r$  для нормированного вектора корма  $\hat{Q}$  и трех перроновских векторов из предыдущего раздела:

$$r(\hat{Q}, \pi_1) \approx 0,89, r(\hat{Q}, \pi_2) \approx 0,79, r(\hat{Q}, \pi_3) \approx 0,99.$$

В результате взаимодействия двух популяций в пространственно неоднородной среде как-то изменяются их перроновские вектора. Возникает основной вопрос: как эволюционирует соответствующий коэффициент корреляции  $r$ ?

Сначала рассмотрим систему «хищник ( $X$ ) – жертва ( $Y$ )». Здесь базовая модель выбрана в виде:

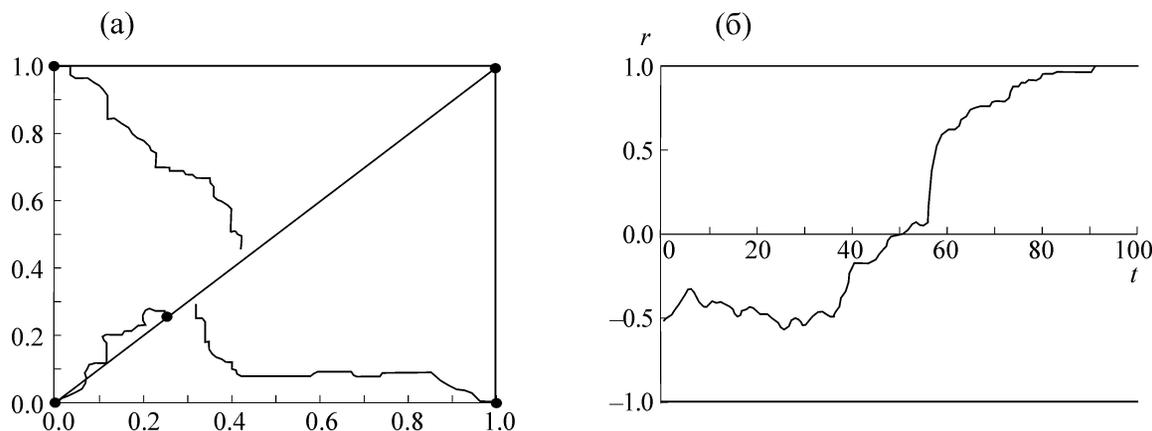


Рис. 2. (а) – Траектории  $(\pi_x^i, \pi_y^i)$  в системе «хищник–жертва» для всех  $i = 1, 2, 3$ ; (б) – динамика коэффициента корреляции  $r(\pi_x, \pi_y)$ .

$$y_{t+1} = y_t \left( 1 - \alpha + \beta \frac{k}{k + x_t + y_t} \right),$$

$$x_{t+1} = x_t \left( 1 - \alpha + \beta \frac{y_t}{y_t + x_t} \right),$$

где  $\alpha = 0,5$ ,  $\beta = 2$ . Индекс номера района опущен.

Пусть заданы начальные маршруты миграции  $M_y^0$  и  $M_x^0$  популяций  $Y$  и  $X$ . При  $n = 3$  и  $Q = (100, 120, 140)$  были получены следующие результаты:

1.  $Y$  стартует из первого района,  $X$  стартует из второго района, тогда:

$$\pi_y = \begin{pmatrix} 0,33 \\ 0,28 \\ 0,39 \end{pmatrix}, \pi_x = \begin{pmatrix} 0,33 \\ 0,33 \\ 0,34 \end{pmatrix}, r(\pi_y, \pi_x) \approx 0,89.$$

2.  $Y$  стартует из второго района,  $X$  стартует из третьего района, тогда:

$$\pi_y = \begin{pmatrix} 0,30 \\ 0,36 \\ 0,34 \end{pmatrix}, \pi_x = \begin{pmatrix} 0,27 \\ 0,36 \\ 0,37 \end{pmatrix}, r(\pi_y, \pi_x) \approx 0,91.$$

3.  $Y$  стартует из третьего района,  $X$  стартует из первого района, тогда:

$$\pi_y = \begin{pmatrix} 0,21 \\ 0,37 \\ 0,42 \end{pmatrix}, \pi_x = \begin{pmatrix} 0,28 \\ 0,32 \\ 0,40 \end{pmatrix}, r(\pi_y, \pi_x) \approx 0,89.$$

В результате этого и других многочисленных расчетов представляется весьма правдоподобной следующая гипотеза.

**Гипотеза 2.** В процессе коадаптации перроновские вектора финальных матриц миграции хищника и жертвы оказываются близкими.

На рис. 2 приведены два графических «обоснования» сближения векторов  $\pi_x = (\pi_x^1, \pi_x^2, \pi_x^3)$  и  $\pi_y = (\pi_y^1, \pi_y^2, \pi_y^3)$ . Так, в первом обосновании определим  $i$ -ю кривую  $(\pi_x^i, \pi_y^i)$  для  $i = 1, 2, 3$ . Оказывается, каждая такая кривая стартует из одной из сторон квадрата и довольно близко подходит к диагонали (рис. 2а). Это означает, что  $\pi_x^i \approx \pi_y^i$  для всех  $i$ . Второе обоснование (рис. 2б) опирается на соотношение  $r(\pi_x, \pi_y) \approx 1$  при больших временах расчета.

Теперь рассмотрим случай двух конкурентов, задаваемых векторами  $X_t = (x_t^1, \dots, x_t^n)$  и  $Y_t = (y_t^1, \dots, y_t^n)$ . Базовая модель имеет вид

$$x_{t+1} = x_t \left( 1 - \alpha + \beta \frac{k}{k + x_t + y_t} \right),$$

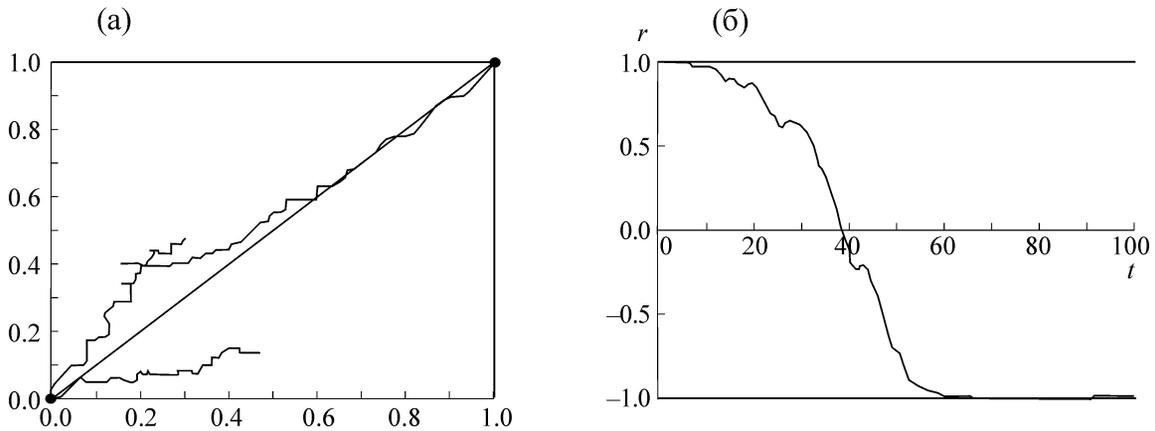
$$y_{t+1} = y_t \left( 1 - \alpha + \beta \frac{k}{k + x_t + y_t} \right),$$

здесь индекс номера района опущен у переменных  $x, y, k$ . Данные конкуренты имеют близкие экологические характеристики, но могут различаться маршрутами миграции.

При  $n = 3$  проведены расчеты с модельными параметрами  $\alpha = 0,5$ ,  $\beta = 2$  и прежними запасами корма  $k_1 = 100, k_2 = 120, k_3 = 140$ . Рассматривались варианты, когда изначально конкуренты обитают в одном районе, а затем как-то распределяются по районам. Для финальных матриц  $M_x^*$  и  $M_y^*$  вычислены соответствующие перроновские вектора  $\pi_x$  и  $\pi_y$ . Получены следующие результаты.

1. Старт из первого района:

$$\pi_x \approx \begin{pmatrix} 0,14 \\ 0,40 \\ 0,46 \end{pmatrix}, \pi_y \approx \begin{pmatrix} 0,53 \\ 0,17 \\ 0,30 \end{pmatrix}, r(\pi_x, \pi_y) \approx -0,86.$$



**Рис. 3.** (а) – Траектории  $(\pi_x^i, \pi_y^i)$  в системе двух конкурентов для всех  $i = 1, 2, 3$ ; (б) – динамика  $r(\pi_x, \pi_y)$ . Здесь выполняется условие  $r \approx -1$  при больших временах.

2. Старт из второго района:

$$\pi_x \approx \begin{pmatrix} 0,17 \\ 0,38 \\ 0,44 \end{pmatrix}, \pi_y \approx \begin{pmatrix} 0,75 \\ 0,14 \\ 0,11 \end{pmatrix}, r(\pi_x, \pi_y) \approx -0,99.$$

3. Старт из третьего района:

$$\pi_x \approx \begin{pmatrix} 0,14 \\ 0,40 \\ 0,46 \end{pmatrix}, \pi_y \approx \begin{pmatrix} 0,53 \\ 0,17 \\ 0,30 \end{pmatrix}, r(\pi_x, \pi_y) \approx -0,86.$$

На основании этого и других расчетов сформируем соответствующую закономерность (см. рис. 3).

**Гипотеза 3.** В процессе коадаптации перроновские вектора финальных матриц миграции двух конкурентов «разбегаются».

Заметим, что из рис. 3а совсем не очевидно «отталкивание» перроновских векторов конкурентов. Но коэффициент корреляции показывает, что оно имеет место (рис. 3б).

Любопытно также отметить, что при конкуренции распределение популяции  $X$  по районам – «правильное», так как почти повторяет пространственное расположение корма (см. гипотезу 1). А распределение популяции  $Y$  – «неправильное» из-за противоположной направленности к вектору корма. «Расплатой» за неправильное поведение является более низкая численность  $Y$  по сравнению с  $X$ . Вероятно, другого шанса выжить у популяции  $Y$  нет.

Согласно рис. 2 и 3 временная динамика коэффициента корреляции не всегда монотонна, поэтому ее нельзя использовать в качестве ляпуновской функции процесса приближения системы к равновесному режиму. Однако данный параметр адекватно отражает свойства финального состояния.

В приведенных расчетах предполагалось, что скорости адаптации популяций примерно одинаковы; в противном случае не исключено возникновение в системе «хищник–жертва» «вечного движения»:  $\pi_x$  пытается «догнать»  $\pi_y$  и, напротив,  $\pi_y$  стремится «убежать» от  $\pi_x$ . Редкий пример такой «погоны – убегания» в пространстве параметров найден в модели коадаптации хищника и жертвы при вариации температуры среды [24].

## ВЫВОДЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. На основе аппарата марковских цепей предложено описание динамики и эволюции дискретных процессов миграции популяций. Установлено, что основное значение имеет не вид марковской матрицы, а ее положительный собственный (перроновский) вектор. Координаты этого вектора характеризуют относительное время пребывания популяции в конкретном районе. В результате изменения климата и ряда экологических факторов происходит деформация перроновских векторов популяций. Компьютерные расчеты показали, что при коадаптации перроновские вектора хищника и жертвы «сближаются», а у конкурентов – «разбегаются».

2. Кажется, что два типа миграции – целенаправленная (= таксис) и случайная (= марковская цепь) принципиально отличаются друг от друга. В данной статье неожиданно обнаружено, что добавление «эволюционной начинки» (поиска эволюционной устойчивости) к случайному перемещению также приводит к целесообразному пространственному поведению популяций.

3. В предложенном подходе одной из перспективных задач является выяснение того, на-

сколько сохраняются изложенные выше результаты, если расширить «облако мутантов». Здесь возможны следующие гипотезы. Сильная гипотеза: при увеличении числа мутантов результаты мало изменяются. Слабая гипотеза: начиная с некоторого числа мутантов, увеличение их количества не приводит к новым явлениям.

Решение данных проблем актуально и при решении других вопросов эволюционной экологии.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИАЗ ЮНЦ РАН «Современное состояние и многолетняя изменчивость прибрежных экосистем южных морей России» (№ госрегистрации 01201363187) и поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (№ 15-05-0854).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. W. E. Ricker, J. Fish. Res. Board of Canada **11** (5), 569 (1954).
2. В. А. Меншуткин и А. Б. Казанский, Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем **9**, 277 (1986).
3. Дж. Марри, *Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях* (Мир, Москва, 1983).
4. Г. Ю. Ризниченко и А. Б. Рубин, *Биофизическая динамика продукционных процессов* (ИКИ, Ижевск, 2004).
5. А. Б. Медвинский, С. Е. Петровский, И. А. Тихонова и др. Успехи физ. наук **172**(1), 31 (2002).
6. Ф.С. Березовская и Г.П. Карев, Успехи физ. наук **169** (9), 1011 (1999).
7. Yu. Tyutyunov, L. Titova, and R. Arditi, *Ecol. Complexity* **5** (1), 48 (2008).
8. В. Г. Ильичев, *Мат. моделирование* **4**, 90 (2007).
9. В. Босс, *Лекции по математике: функциональный анализ* (URSS, Москва, 2005).
10. М. П. Кулаков, Т. И. Аксенович и Е. Я. Фрисман, *Региональные проблемы* **16** (1), 5 (2013).
11. Б. В. Гнеденко, *Курс теории вероятностей* (Физматлит, Москва, 1969).
12. H. F. Weinberger, *SIAM J. Math. Anal.* **13**, 353 (1982).
13. C. Carrillo and P. Fife, *J. Math. Biol.* **50** (2), 161 (2005).
14. Ф. С. Робертс, *Дискретные математические модели с приложением к социальным биологическим и экологическим задачам* (Наука, Москва, 1986).
15. А. Г. Топаж, А. В. Абрамов и С. Е. Толстопятов, *Компьютерные исследования и моделирование* **8** (2), 267 (2016).
16. D. E. Contois, *J. Gen. Microbiol.* **21**, 40 (1959).
17. В. Г. Ильичев, *Мат. моделирование* **23** (2), 125 (2011).
18. Р. Н. Leslie, *Biometrika* **33**, 183 (1945).
19. В. В. Емельянов, В. М. Курейчик и В. В. Курейчик, *Теория и практика эволюционного моделирования* (Физматлит, Москва, 2003).
20. В. Г. Ильичев, *Мат. моделирование* **24** (10), 15 (2012).
21. В. Г. Ильичев и О. А. Ильичева, *Биофизика* **59** (3), 591 (2014).
22. Р. Беллман, *Введение в теорию матриц* (Наука, Москва, 1976).
23. Г. Г. Матишов и В. Г. Ильичев, *Докл. РАН* **448** (4), 468 (2013).
24. В. Г. Ильичев, *Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах* (Физматлит, Москва, 2009).

## Spatial Adaptation of Populations in Ecological Models

V.G. Il'ichev\* and O.A. Il'icheva\*\*

\**Institute of Arid Zones of Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences,  
ul. Chekhova 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

\*\**Don State Technical University, ul. Socialisticheskaya 162, Rostov-on-Don, 344022 Russia*

We present a discrete dynamical population model based on state space of the finite-state Markov chain described by transition matrix, and the growth and non-linear interaction are defined by the convex and concave functions. This makes it possible to analyze efficiently the dynamical process and the behaviour of a system based on a theory of the monotone operators. The adaptation mechanisms in which a population of the Markov chain evolves are investigated. It turned out that the finite state depends on the choice of the initial state, although positive eigenvectors (Perron vectors) of all these matrices are identical. Components of a Perron vector correspond to the relative residence time of population in one location or another. Spatial adaptation indicates optimization of residence time of the population in certain regions of an area. From computer calculations a new interpretation of the phenomenon of a spatial coadaptation as “attractions” (in case of predation) or “repulsions” (in case of competition) of the Perron vectors of populations is given.

*Keywords: model, spatial adaptation, evolutionary stability, residence times*