



УДК 519.8

© 2014 г. **А.И. Абакумов**, д-р физ.-мат. наук
(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
Дальневосточный федеральный университет, Владивосток)

ВЛИЯНИЕ СОСТОЯНИЙ ОРГАНИЗМОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТЕЙ ВИДОВ В СООБЩЕСТВЕ*

Построена модель, учитывающая взаимосвязи состояний особей с динамикой популяций и сообществ. На примере популяции показано, что модель с учетом разнообразия состояний особей обладает свойствами самоадаптации: организмы «концентрируются» около тех характеристик своих состояний, которые адекватны условиям среды и потребностям сообщества.

Ключевые слова: математическая модель, состояние особи, сообщество, популяция, динамика биомассы, микроорганизм.

Введение

Математическое моделирование для популяций и сообществ начиналось с аналогов моделей физических процессов. К этому направлению можно отнести популяционные модели Мальтуса и Ферхюльста-Пирла, модели Лотки-Вольтерра и Колмогорова для сообщества "хищник – жертва" [1, 2], достаточно общую модель Вольтерра для многовидового сообщества [3], многие модели микробных культур и природных сообществ [2, 4], что ни в коей мере не умаляет достоинств этих моделей. Затем были подключены модельные описания химических процессов [2, 5], различных структур – возрастных, размерных, генетических и пр. [1, 6, 7].

В этой работе акцент сделан на влиянии различных вариантов учета состояния особей на динамику численности видов в сообществе. Делается попытка рассмотреть различные способы связи «физических» моделей с моделями, учитывающими разнообразие состояний особей в сообществе. Проблема состоит в том, что состояния особей могут оказывать существенное влияние на популяционную динамику, но характеристики этих состояний зачастую трудноопределимы или могут быть оценены только достаточно грубо. Эту проблему мы и исследуем. Для популяции приведен пример.

* Работа выполнена при поддержке комплексной программы фундаментальных исследований Дальневосточного отделения РАН "Дальний Восток", проекты 2.10 и 20.4.1.

Общая схема

Состояние биосистемы в момент времени t описываем вектором $y(t) \in D \subset R_+^m$, компоненты которого суть численности или биомассы видов в сообществе. Состояния особей характеризуются вектором $q(t) \in Q \subset R^{pm}$, подвектор q_i для вида номер i с биомассой y_i может иметь произвольную конечную размерность, но мы будем считать все эти подвекторы одинаковой размерности p . К такому случаю можно прийти, выбрав наибольшую размерность и дополняя по необходимости векторы фиктивными компонентами. Через $\theta(t) \in \Theta \subset R^n$ обозначаем вектор факторов-стимулов для сообщества. Чаще всего это характеристики внешней среды. Чтобы сосредоточиться на обсуждаемой проблеме состояний особей и их связи с динамикой сообщества, функцию $u(t)$ будем определять внешним образом. Тогда динамика такой системы описывается системой дифференциальных уравнений:

$$\frac{dy}{dt} = f(q(t), Y, \theta) \circ y, \quad (1)$$

с начальным условием

$$y(0) = y_0 \quad (2)$$

и заданными функциями $q(t)$, $u(t)$. Здесь и далее в правой части систем уравнений значком « \circ » обозначается покомпонентное произведение векторов одинаковой размерности. Через $Y(t) = \varphi(q, y(t, q))$ обозначена выбранная характеристика обилия популяций в сообществе. В частности, это может быть та же численность или биомасса ($Y = y$), но может быть и какая-либо иная характеристика. Функция φ определяется соответствующим образом. В классических моделях динамики численности [8] функции $q(t)$, $u(t)$ выступают в виде констант или зависящих от времени t параметров и $Y = y$. Тогда правая часть системы уравнений (1) записывается в привычном виде $f(y)u$. Все обсуждаемые системы дифференциальных уравнений предполагаем обладающими решениями в указанных выше множествах значений для $t \in [0, \infty]$, решения единственны при начальных условиях из тех же множеств. Систему уравнений (1) с начальным условием (2) при фиксированном y_0 назовем *начальной* моделью.

Если учитываются изменения внутренних состояний q особей, то система уравнений может быть записана в виде:

$$\begin{cases} \frac{dy}{dt} = f(q, Y, \theta) \circ y, \\ \frac{dq}{dt} = g(q, Y, \theta). \end{cases} \quad (3)$$

При этом начальные условия выбираем в виде

$$\begin{cases} y(0) = y_0, \\ q(0) = q_0 \end{cases} \quad (4)$$

и решаем задачу Коши (3), (4) с фиксированными y_0 , q_0 . В таком варианте модели

состояния одинаковы у всех особей и меняются одинаково во времени. Систему уравнений (3) с начальными условиями (4) при фиксированных значениях y_0, q_0 назовем *консолидированной* моделью в знак того, что все особи имеют одинаковые состояния.

Но особи могут различаться своими состояниями, что может оказывать иное влияние на общую динамику. Тогда приходится считать, что q_0 пробегает все множество своих значений Q , а особи своими состояниями распределены с плотностью $y(t, q_0)$ по q_0 на множестве Q . В этом случае начальные условия имеют вид:

$$\begin{cases} y(0, q_0) = y_0(q_0), \\ q(0, q_0) = q_0 \end{cases} \quad (5)$$

для каждого $q_0 \in Q$. Задача Коши (3), (5) решается для каждого $q_0 \in Q$. В этом случае $y(t, q_0)$ и $q(t, q_0)$ оказываются плотностями распределения численности (биомассы) и множества внутренних состояний по начальному состоянию особей.

Численность (биомасса) видов в сообществе определяется как $y(t) = \int_Q y(t, q_0) dq_0$,

а обилие вычисляется по формуле: $Y(t) = \int_Q \varphi(q(t, q_0), y(t, q_0)) dq_0$. Систему уравне-

ний (3) с начальными условиями (5) при заданной функции $y_0(q_0)$ плотности распределения особей по всем возможным состояниям $q_0 \in Q$ назовем *вариативной* моделью по причине учета распределенности особей по множеству Q возможных состояний.

Пример для популяции

Пример построен на основе модели для непрерывной культуры одновидового сообщества растительных микроорганизмов. В некоторой ограниченной области пространства в водной среде обитают микроорганизмы и находятся питательные вещества. Область предполагается однородной по распределению организмов и веществ. Модель описывает динамику у объемной плотности биомассы популяции. Параметр q обозначает содержание минеральных питательных веществ в клетках микроорганизмов. Эту величину называют «клеточной квотой» [10]. Содержание минеральных веществ в среде обозначается u . Потребление питательных веществ микроорганизмами осуществляется с удельной скоростью $\nu(q, \theta)$, а рост биомассы происходит с удельной скоростью $\mu(q)$. Изъятие микроорганизмов происходит с некоторой скоростью $e(t)$. Концентрация $u(t)$ питательных веществ регулируется внешним образом. Процессы культивирования рассматриваются в течение 150 суток. Этот период может соответствовать достаточно длительным лабораторным экспериментам. В природных водных экосистемах такой период времени определяется процессами роста численности (биомассы) фитопланктона весной и в начале лета.

Модель непрерывной культуры выбираем в одном из используемых [4, 9] видов:

$$\begin{cases} f(q, Y, \theta) = \mu(q(t)) - e(t), \\ g(q, Y, \theta) = v(\theta, q) - \mu(q) \cdot q. \end{cases} \quad (6)$$

При скорости элиминации $e(t)$, равной константе и означающей скорость протока D в среде, получаем модель культивирования в хемостате [9]. Все входящие в указанные формулы функции обладают свойствами монотонности, гладкости и в классическом варианте выбираются в достаточно конкретном формульном виде. Например, используется классическая зависимость Михаэлиса-Ментен в виде дробно-линейной функции [11]. Учитывается предложенная М. Друпом зависимость скорости роста биомассы от клеточной квоты [10]. В нашем случае в формулах (6) функция u зависит не только времени t , но и от обилия популяции Y : $u = u(t, Y)$. При вычислении обилия Y функция u имеет вид: $u(q, y) = qy$. По времени функция u имитирует трендовое улучшение условий среды от зимы к лету, с незначительными колебаниями вокруг тренда. По показателю обилия она является убывающей, имитируя зависимость от той или иной характеристики объема популяции (в нашем случае – от суммарного содержания питательных веществ в клетках популяции).

Приведенные ниже результаты расчетов получены при классически выбранных функциях (6) и параметрах, аналогичных популяции растительных водных микроорганизмов [12 – 14]. При одинаковых функциях (6) сравниваются результаты расчетов для начальной, консолидированной и вариативной моделей. Расчет сделан для 150 суток весенне-летнего периода роста биомассы фитопланктона в море после зимнего периода замедленного развития. Нас интересуют особенности поведения решений вблизи начальной точки, в данном случае существенно именно это. Мы не занимаемся асимптотическими свойствами решений и различными проблемами для больших промежутков времени.

На всех рисунках по горизонтальной оси отложено время в сутках, а по вертикальной – плотность биомассы y на первых трех рисунках и доля q питательных веществ в растительных клетках – на последнем рисунке.

В начальной модели состояние особей меняется от начального значения в соответствии с изменением условий среды. Изменение начального состояния особей существенно влияет на динамику биомассы – от падения биомассы до существенного роста (рис. 1). Подобные модели являются предметом постоянных исследований динамических свойств их решений [12].

В консолидированной модели (рис. 2) состояние особей меняется во взаимодействии их со средой. В этой модели влияние состояний особей на динамику не так значительно, но существенно. Такие модели применяются при изучении, например, природных фитопланктонных сообществ [13].

Самые интересные процессы происходят в вариативной модели (рис. 3). Динамика биомассы похожа на динамику в консолидированной модели при $q(0) = 1.0$. Но эта сравнимость чисто внешняя. В вариативной модели динамика биомассы является интегральной характеристикой множества кривых плотности биомассы при вариации состояний особей по всему множеству возможных состояний.

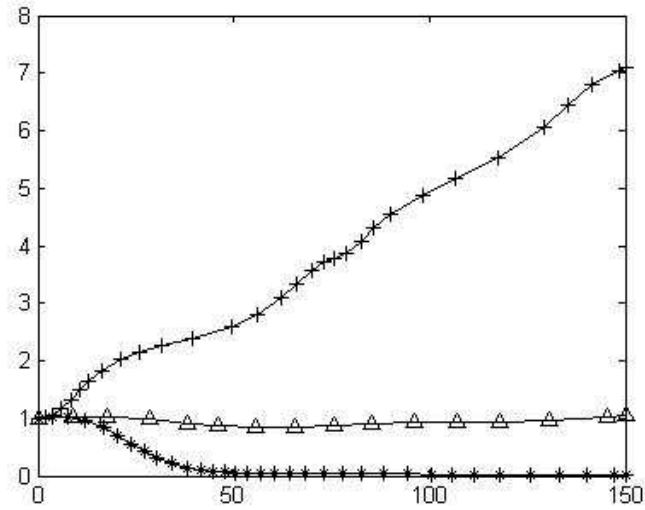


Рис. 1. Динамика плотности биомассы в начальной модели при $q(0) = 0.0$ (*), $q(0) = 0.05$ (^) и $q(0) = 1.0$ (+).

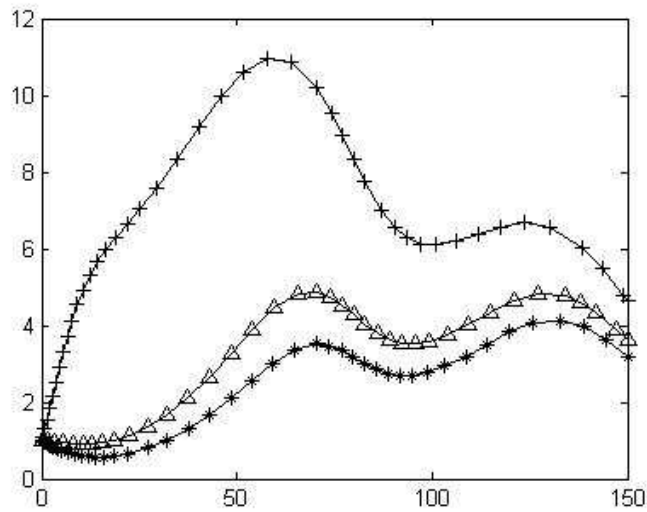


Рис. 2. Динамика плотности биомассы в консолидированной модели при $q(0) = 0.0$ (*), $q(0) = 0.05$ (^) и $q(0) = 1.0$ (+).

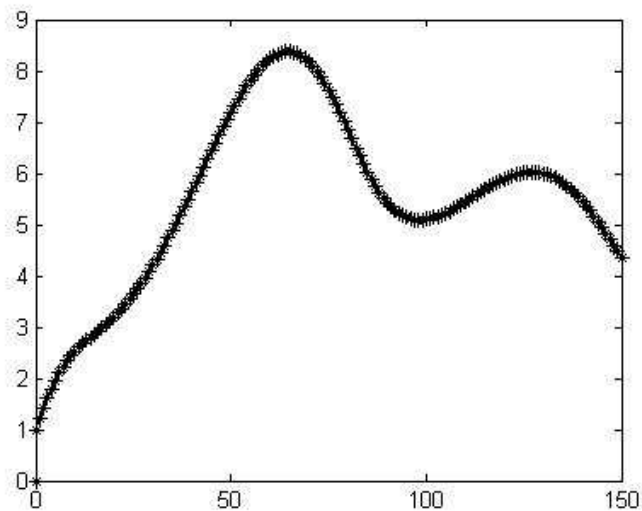


Рис. 3. Динамика биомассы популяции в вариативной модели в случае равномерного начального распределения особей по параметру q .

В этом примере со временем происходит консолидация состояний (рис. 4), что и приводит к аналогии с динамикой в консолидированной модели. В иных ситуациях при отсутствии консолидации по состояниям особей динамика биомасс имеет иные, отличные от двух предыдущих моделей, особенности.

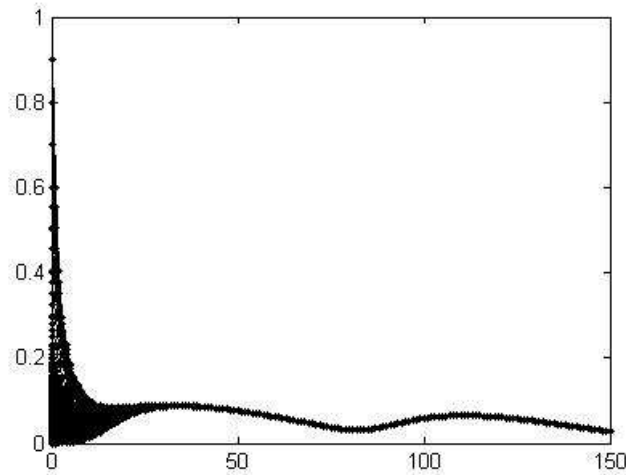


Рис. 4. Динамика состояний $q(t)$ особей в вариативной модели при начальном равномерном распределении этих состояний.

Во всех вариантах вариативная модель демонстрирует свойство адаптации популяции к условиям среды: состояния особей со временем принимают адекватные условиям среды значения. В нашем примере эти значения одинаковы для всех особей (см. рис. 4), хотя это не обязательно. Наличие в начальный момент времени всех возможных состояний приводит к слабому влиянию конкретных состояний на динамику биомасс. В начальной модели такая адаптация не предусмотрена. В консолидированной модели адаптация в какой-то мере происходит, но из-за одинаковости состояний особей отсутствует должная гибкость их поведения, влияние начального общего состояния на динамику биомасс в первой трети рассматриваемого периода времени оказывается значительным.

Заключение

Представленная вариативная модель учитывает состояния особей в их возможном разнообразии. Пример для популяции показывает адаптационные свойства модели. В случаях отсутствия учета состояний особей (начальная модель) или частичного учета (консолидированная модель) динамика численностей (биомасс) видов в сообществе может быть разной в зависимости от начальных состояний. В вариативной же модели влияние начального состояния популяции на динамику ее биомассы минимально из-за ее адаптационных свойств. В нашем примере для вариативной модели динамика биомассы популяции очень слабо зависит от начальных состояний особей, эти состояния как бы автоматически подстраиваются под условия среды, чем в свою очередь, определяется динамика биомассы популяции. Это означает грубость вариативной модели по отношению к начальным данным, что уменьшает ее требовательность по отношению к исходной информации. Это важное качество для моделей биологических систем в условиях принципиальной неточности данных для моделирования.

Вариативную модель можно строить и на основе систем дифференциальных уравнений в частных производных вида $\frac{\partial y}{\partial t} + \frac{\partial (g(q, Y, \theta)y)}{\partial q} = \frac{\partial}{\partial q} (k \frac{\partial y}{\partial q}) + f(q, Y, \theta)$, используемую в разных исследованиях [15 – 19]. Дальнейшим обобщением является модель на основе систем интегро-дифференциальных уравнений, учитывающая нелокальные взаимодействия между особями и их совокупностями. Здесь мы хотели подчеркнуть важность учета различных характеристик особей при изучении биологических систем во всем их одновременном разнообразии.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978.
2. *Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. – М.: Изд-во МГУ, 1993.
3. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976.
4. *Абросов Н.С., Боголюбов А.Г.* Экологические генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988.
5. *Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* Математическая биофизика. – М.: 1984.
6. *Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985.
7. *Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А.* Динамические модели экологических систем. – Л.: Гидрометеиздат, 1980.
8. *Murray J.D.* Mathematical Biology. An Introduction. Third Edition. – Springer, 2002.
9. *Силкин В.А., Хайлов К.М.* Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. – Л.: Наука, 1988.
10. *Droop M.R.* The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Marine Biology of Association of U.K. – 1974. – Vol. 54. – P. 825-855.
11. *Monod J.* The growth of bacterial cultures // Ann. Rev. Microbiology. – 1949. – Vol. 111, No. 2. – P. 371-394.
12. *Degermendzhi A.* Coexistence of microbial populations and autostabilization of regulating factors in continuous culture: theory and experiments // Aquatic Ecology. – 2010. – Vol. 44. – P. 541-560.
13. *Silkin V.A., Abakumov A.I., Pautova L.A., Mikaelyan A.S., Chasovnikov V.K., Lukashova T.A.* Coexistence of non-native and the Black sea phytoplankton species. Invasion hypotheses discussion // Russian Journal of Biological Invasions. – 2011. – Vol. 2, No. 4. – P. 256–264.
14. *Williams P.J.B.* Phytoplankton productivity. – NY.: J. Wiley and Sons Ltd., 2007.
15. *Keller E.F., Segel L.A.* Model for chemotaxis // Theoretical Biology. – 1971. – Vol. 30. – P. 225-234.
16. *Cantrell R.S., Cosner C.* Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. – NY.: J. Wiley and Sons Ltd, 2003.
17. *Тютюнов Ю.В., Загребнева А.Д., Сурков Ф.А., Азовский А.И.* Моделирование потока популяционной плотности организмов с периодическими миграциями // Океанология. – 2010. – Т. 50, № 1. – С. 72-81.
18. *Blanchet A., Dolbeault J., Perthame B.* Two-dimensional Keller-Segel model: optimal critical mass and qualitative properties of the solutions // Electronic Journal of Differential Equations, url: <http://ejde.math.unt.edu>. – 2006. – Vol. 2006, No. 44. – P. 1-33.
19. *Caswell, H., Neubert M.G.* Chaos and closure terms in plankton food chain models. // Plankton Research. – Vol. 20. – P. 1837-1845.

E-mail:

Абакумов Александр Иванович – abakumov@iacp.dvo.ru.