УДК 539.196+577.4

МОДЕЛЬ ХИЩНИК – ЖЕРТВА С УЧЕТОМ ПАМЯТИ

Ю. А. Кулагин, Р. И. Сериков, И. В. Симановский, Л. А. Шелепин

Исследована упрощенная немарковская модель системы "хищник – жертва" и показано, что память о прошлом может существенно влиять на динамику популяций.

Модель "хищник – жертва", предложенная еще в классических работах Вольтерра, в настоящее время играет в экологии базовую роль. Краткий обзор различных вариантов модели и их приложений представлен в [1, 2]. В стандартной модели предполагается, что жертвы получают неограниченное питание из окружающей среды, а хищники питаются только жертвами. Обычно она записывается в виде:

$$dx(t)/dt = [\alpha(x) - V(x)y(t)]x(t)$$
$$dy(t)/dt = [-m + kV(x)x(t)]y(t). \tag{1}$$

Здесь $x(t), y(t)$ – численности жертв и хищников, $\alpha(x)$ – мальтузианская функция жертв, $V(x)$ – трофическая функция, т.е. скорость потребления жертвы одним хищником, k – КПД переработки биомассы жертвы в новую биомассу хищника, m – коэффициент его смертности.

Наиболее часто рассматривается система (1) с постоянными коэффициентами, когда $\alpha(x) = k_1$, $V(x) = a_1$, $kV(x) = a_2$, $m = k_2$:

$$dx(t)/dt = [k_1 - a_1y(t)]x(t)$$
$$dy(t)/dt = [k_2 + a_2x(t)]y(t). \tag{2}$$

Системы уравнений (1) и (2) являются марковскими, в которых предыстория, память о прошлом не играют роли.

Рассмотрим немарковскую модель. Смысл немарковских моделей состоит в том, что они задают зависимость от условий жизни в прошлом. Для случая, аналогичного (2), она может быть представлена в виде

$$dx(t)/dt = [k_1 - a_1y(t)]x(t)$$

$$dy(t)/dt = [-k_2 + a_2 \int_{t-T}^{t} x(s)f(t-s)ds]y(t). \qquad (3)$$

В этой модели рождаемость "хищников" зависит от их питания в течение некоторого времени T, предшествующего появлению потомства. Функция $f(t-s)$ характеризует влияние количества пищи, съеденной "хищником" в момент времени $t-s$, на рождаемость в момент t.

Чтобы оценить качественные элементы различия между марковской и немарковской моделями системы "хищник – жертва", сравним простейшие варианты обеих моделей (ср. [3]).

Рассмотрим конечно-разностный аналог интеграла (3) с переменным нижним пределом интегрирования:

$$\int\limits_{t-T}^{t} x(s)f(t-s)ds = \int\limits_{t-T}^{t} F(s)ds.$$

При равномерной сетке по переменной s шаг интегрирования будет равен $\frac{t-(t-T)}{n} = \frac{T}{n}$, где n – число точек разбиения. Следовательно, $ds = \frac{T}{n}$. Переменную интегрирования s разобьем таким образом, чтобы на концах отрезка значения s_1 и s_n были равны соответственно $t-T$ и t.

Рекуррентное соотношение для переменной интегрирования примет вид

$$s_i = t - T + (i-1)\frac{T}{n-1}, \quad i = 1, 2, ..n.$$

Представим интеграл в (3) в виде суммы $\int\limits_{t-T}^{t} F(s)ds = \sum\limits_{i=1}^{n} F\left(t - T + \frac{i-1}{n-1}T\right)\frac{T}{n}$ и ограничимся в ней двумя членами

$$F(t-T)\frac{T}{2} + F(t)\frac{T}{2} = x(t-T)f(T)\frac{T}{2} + x(t)f(0)\frac{T}{2}.$$

Тогда немарковскую систему можно представить в виде

$$dx(t)/dt = [k_1 - a_1 y(t)]x(t)$$

$$dy(t)/dt = [k_2 + a_2 x(t-T)f(T)(T/2) + a_2 x(t)f(0)(T/2)]y(t). \qquad (4)$$

Будем искать решение марковской (2) и немарковской системы (4) в виде $x(t) = \lambda^t$ и $y(t) = \beta^t$. Для дальнейшего анализа положим $T = 1$.

Подставляя эти выражения в (2) и (4), можно получить точные аналитические решения данных систем из решения следующего характеристического уравнения

$$\lambda^3 + \lambda^2\left(\frac{a_2}{2} - k_2 - 3\right) + \lambda\left(\frac{a_2}{2} + (1+k_1)\left(k_2 - \frac{a_2}{2}\right) + 3\right) - 1 - (1+k_1)\frac{a_2}{2} = 0.$$

В предположении, что $f(1) = f(0) = \frac{1}{\lambda^t}$, имеем

$$\lambda^3 + \lambda^2(-k_2 - 3) + \lambda(3 + k_2 + k_1 k_2) - 1 = 0.$$

В предположении, что $f(1) = f(0) = 0$, имеем частный случай марковского уравнения для $a_2 = 0$.

В более общем виде для различных значений переменных $f(1), f(0), a_2$ получить точные аналитические решения уравнений (2), (4) нельзя из-за наличия в характеристическом уравнении свободных членов, содержащих переменную λ^t. Поэтому, данные уравнения были численно решены методом Рунге – Кутта четвертого порядка точности для различных модельных значений коэффициентов a_1, a_2, k_1, k_2, $f(0)$, $f(1)$.

В немарковской системе уравнений (4) член с запаздыванием по времени $x(t-1)$ аппроксимировался через значения самой функции $x(t)$ и ее производной по формуле левых разностей

$$\frac{dx(t)}{dt} = \frac{x(t) - x(t-1)}{\Delta t}.$$

Следовательно, $x(t-1) = x(t) - \frac{dx(t)}{dt} = x(t) - k_1 x(t) + a_1 x(t) y(t)$. На основе решений этих уравнений проводились расчеты временных зависимостей численности популяций хищников и жертв.

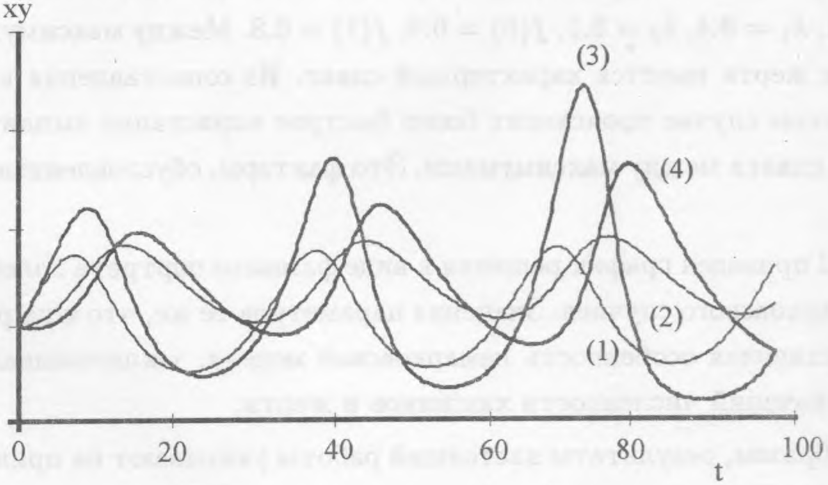

Рис. 1. *Сравнение временных зависимостей численностей популяций хищников и жертв, полученных методом Рунге – Кутта, для марковской и немарковской моделей. (1) – x_M, (2) – y_M, (3) – x_N, (4) – y_N.*

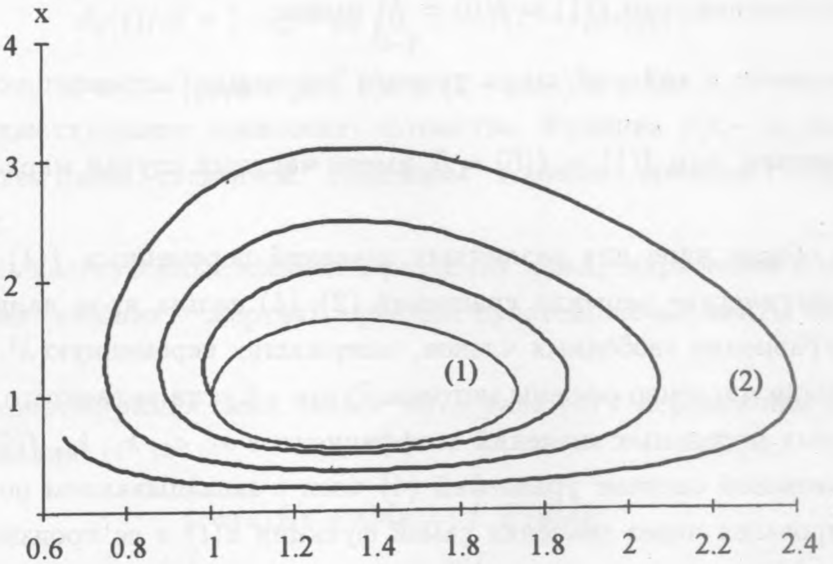

Рис. 2. ***Фазовый портрет колебаний. (1) – марковский случай, (2) – немарковский случай.***

Результаты расчетов численности популяций x_M, y_M для марковской модели и x_N, y_N – для немарковской приведены на рис. 1 – 2. На рис. 1 представлены зависимости численности популяций хищников и жертв от времени для марковской и немарковской модели, полученные методом Рунге – Кутта для следующих значений параметров $a_1 = 0.3$, $a_2 = 0.1$, $k_1 = 0.4$, $k_2 = 0.1$, $f(0) = 0.9$, $f(1) = 0.8$. Между максимумами численности хищников и жертв имеется характерный сдвиг. Из сопоставления кривых видно, что в немарковском случае происходит более быстрое нарастание амплитуды колебаний и увеличение сдвига между максимумами. Это факторы, обусловленные зависимостью от прошлого.

На рис. 2 приведен график решения в виде фазового портрета колебаний для марковского и немарковского случаев. Значения параметров те же, что и на рис. 1. Здесь также видна качественная особенность немарковской модели, заключающаяся в расширении диапазона значений численности хищников и жертв.

Таким образом, результаты настоящей работы указывают на принципиальную роль учета памяти о прошлом в системе "хищник – жертва". Уже на простейшей модели видно качественное изменение временных зависимостей численностей популяций. Поэтому для реальных биологических систем уже нельзя ограничиваться стандартной марковской моделью. Ранее в работе [4] качественно рассматривались различные области приложений немарковских процессов. Проведенное рассмотрение говорит о необходимости перехода к реалистическим немарковским моделям, адекватно учитывающим прошлое. И в этом смысле немарковский подход имеет большие перспективы.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М., Наука, 1976.

[2] Свирежев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М., Наука, 1987.

[3] Бакшеева О. Л., Шелепин Л. А. Краткие сообщения по физике ФИАН, N 2, 22 (1998).

[4] Азроянц Э. А., Шелепин Л. А. Препринт ФИАН N 58, М., 1998.

[5] Кулагин Ю. А., Сериков Р. И., Симановский И. В., Шелепин Л. А. Краткие сообщения по физике ФИАН, N 8, 18 (1999).

Поступила в редакцию 2 ноября 1999 г.