

МОДЕЛИРОВАНИЕ РЕФЛЕКСИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ ДВУХВИДОВОЙ
ПОПУЛЯЦИИ ДЛЯ СЛУЧАЯ ДВУХ СТАЦИЙ С МИГРАЦИЯМИ

М. Ю. Сенашова, М. Г. Садовский, К. А. Куршакова (Красноярск)

Модели динамики биологических популяций являются одним из ключевых инструментов современной экологии, биофизики экологических сообществ, популяционной биологии. Особую сложность представляет построение моделей пространственно распределенных популяций и/или сообществ. Главная сложность здесь – правильное описание миграции (пространственного поведения, влияющего на динамику сообщества в целом) отдельных особей. Наиболее распространенный подход, основанный на моделях «реакция + диффузия» [1], накладывает на свойства особей слишком жесткие ограничения: они должны перемещаться случайно и бесцельно; такое положение не реализуется ни в каких реальных биологических системах. Альтернативой служат модели, в которых перемещения ведут к максимизации (среднего по пространству) коэффициента размножения [2].

Будем рассматривать сообщество, состоящее из двух видов, связанных между собой отношениями хищник–жертва. Будем считать, что каждая из популяций, составляющих это двухвидовое сообщество, разбита на две субпопуляции, занимающие отделённые друг от друга в пространстве станции (двухъящичная модель). Ситуацией миграции будет считаться перемещение особей какого-нибудь вида (или двух видов сразу) из одной станции в другую; все остальные перемещения внутри станций (неизбежные в реальной ситуации) миграцией считаться не будут и (по предположению) не будут оказывать влияния на динамику сообщества. Будем рассматривать динамику сообщества в дискретном времени.

Рассмотрим **базовую модель** для двух станций, в каждой из которых находятся особи как хищников, так и жертв:

$$\begin{cases} X^I(n+1) = [\varepsilon f^I N^I(n) + h^I X^I(n)] X^I(n); \\ N^I(n+1) = [a^I - b^I N^I(n) - f^I X^I(n)] N^I(n); \\ X^{II}(n+1) = [\varepsilon f^{II} N^{II}(n) + h^{II} X^{II}(n)] X^{II}(n); \\ N^{II}(n+1) = [a^{II} - b^{II} N^{II}(n) - f^{II} X^{II}(n)] N^{II}(n), \end{cases} \quad (1)$$

где X^I (X^{II}) – численность хищников в I (II) станции, N^I (N^{II}) – численность жертв в I (II) станции. Аналогично обозначим все коэффициенты в (1) для каждой станции с верхними индексами: $a^{I(II)}$ характеризует плодовитость популяции жертв (среднее число потомков в следующем периоде при отсутствии внешних условий и давления хищников численностью), $b^{I(II)}$ характеризует площадь, которая необходима особи жертвы для нормального воспроизводства (связан с численностью жертв, наблюдаемых в системе), $h^{I(II)}$ аналогично $b^{I(II)}$, но для хищников, $f^{I(II)}$ – успешность поиска и атаки хищниками жертв, а также успешность пользования жертвами убежищами либо защиты, ε – параметр, характеризующий эффективность превращения биомассы жертв в биомассу хищников ($0 < \varepsilon < 1$). Вероятность перемещения без ущерба для дальнейшего размножения жертв (хищников) обозначим p (соответственно q). Миграцией считаем перемещение из станции в станцию. В процессе миграции особи разных популяций не взаимодействуют между собой либо их взаимодействие учтено в вероятностях перемещения. Перемещения внутри станции не влияют на динамику популяции. Вероятности перемещения в обоих направлениях совпадают для особей одного вида.

Коэффициенты размножения (КР) в общем виде описываются уравнениями:

- для хищников

$$r^I(N^I, X^I) = \varepsilon f^I N^I(n) - h^I X^I(n), \quad r^{II}(N^{II}, X^{II}) = \varepsilon f^{II} N^{II}(n) - h^{II} X^{II}(n); \quad (2)$$

- для жертв

$$k^I(N^I, X^I) = a^I - b^I N^I(n) - f^I X^I(n), \quad k^{II}(N^{II}, X^{II}) = a^{II} - b^{II} N^{II}(n) - f^{II} X^{II}(n). \quad (3)$$

Условия миграции жертв из I в II (из II в I):

$$k^I(N^I, X^I) < p k^{II}(N^{II}, X^{II}) \quad [p k^I(N^I, X^I) > k^{II}(N^{II}, X^{II})]. \quad (4)$$

Аналогично, условие миграции хищников из I в II (из II в I):

$$r^I(N^I, X^I) < q r^{II}(N^{II}, X^{II}) \quad [q r^I(N^I, X^I) > r^{II}(N^{II}, X^{II})]. \quad (5)$$

Величина миграционного потока выбирается таким образом, чтобы условия (4), (5) превратились в равенство:

- для хищников, для случая из I в II (из II в I)

$$r^I(N^I, X^I - \Theta) = q r^{II}(N^{II}, X^{II} + q\Theta) \quad [q r^I(N^I, X^I + q\Theta) = r^{II}(N^{II}, X^{II} - \Theta)]; \quad (6)$$

- для жертв, для случая из I в II (из II в I)

$$k^I(N^I - \Delta, X^I) = p k^{II}(N^{II} + p\Delta, X^{II}) \quad [k^I(N^I + p\Delta, X^I) = k^{II}(N^{II} - \Delta, X^{II})]. \quad (7)$$

Отсюда величина миграционного потока хищников Θ для случая из II в I (из I в II):

$$\Theta = \frac{q\varepsilon f^I N^I - \varepsilon f^{II} N^{II} + h^{II} X^{II} - q h^I X^I}{h^{II} + q^2 h^I} \quad [\Theta = \frac{q\varepsilon f^{II} N^{II} - \varepsilon f^I N^I + h^I X^I - q h^{II} X^{II}}{h^I + q^2 h^{II}}]. \quad (8)$$

Величина миграционного потока жертв Δ для случая из II в I (из I в II):

$$\Delta = \frac{p a^I - a^{II} + f^{II} X^{II} - p f^I X^I + b^{II} N^{II} - p b^I N^I}{b^{II} + p^2 b^I}, \quad \Delta = \frac{p a^{II} - a^I + f^I X^I - p f^{II} X^{II} + b^I N^I - p b^{II} N^{II}}{b^I + p^2 b^{II}}. \quad (9)$$

В уединенной ситуации миграция приводит к выравниванию КР с учетом затрат на перемещение. Для двух же взаимодействующих популяций равенство КР может не достигаться. Это связано с тем, что условия начала миграционных потоков (т.е. величины миграционных потоков) определяются особями каждой из популяций по тем численностям, которые были до начала миграции, сама же миграция может менять условия, определяющие величины миграционных потоков. Тем не менее будем пользоваться одношаговыми приближениями оптимизации. В реальности, равенства КР достигаться не будут, так как система (скорее всего) попадет в одну из зон покоя.

Модель (1–9) является базовой и работает так: на каждом шаге времени t проверяется факт наступления миграции и её направление. Затем особи перераспределяются: $(N^{I,II}, X^{I,II}) \rightarrow (\tilde{N}^{I,II}, \tilde{X}^{I,II})$ и происходит размножение в соответствии с (1), с изменёнными благодаря миграции численностями. Естественно, величина миграционного потока (определённого согласно (8–9)) не может превзойти полную численность соответствующего вида в станции эмиграции. Если это случается, то миграционный поток считается равным полной численности соответствующего вида в станции.

Перейдём теперь к описанию модели **рефлексивного поведения**. Под рефлексивным поведением мы будем понимать такое, при котором одна из сторон конфликта (либо взаимодействия; в нашем случае взаимодействия по типу хищник–жертва) предугадывает или прогнозирует поведение противоположной стороны. Базовые подходы к описанию и моделированию такого рода поведения были разработаны В. А. Лефевром [3].

Очевидно, что рефлексивное поведение у животных не является разумным; вообще разумность и рефлексивность (и, шире, – целесообразность) не являются синони-

мами и могут реализовываться независимо. Перейдём к описанию моделей, в которых реализуется рефлексивное поведение.

Для начала отметим, что возможны три варианта рефлексивного поведения: (i) жертва рефлектирует поведение хищника; (ii) хищник рефлектирует поведение жертвы; и, наконец, (iii) оба вида рефлектируют поведение друг друга. Рассмотрим первый вариант: *жертва рефлектирует поведение хищника*. Чтобы учесть этот эффект, изменим базовую модель (1–9) следующим образом. Значение Θ по-прежнему будет определяться выражением (8), а Δ – следующими уравнениями:

$$\begin{aligned} \text{для случая из II в I} \quad \tilde{\Delta} &= \frac{pa^1 - a^{II} + f^{II}\tilde{X}^{II} - pf^1\tilde{X}^1 + b^{II}N^{II} - pb^1N^1}{b^{II} + p^2b^1}; \\ \text{для случая из I в II} \quad \tilde{\Delta} &= \frac{pa^{II} - a^1 + f^1\tilde{X}^1 - pf^{II}\tilde{X}^{II} + b^1N^1 + pb^{II}N^{II}}{b^1 + p^2b^{II}}, \end{aligned} \quad (9')$$

где $\tilde{X}^1 = X^1 + q\Theta$, $\tilde{X}^{II} = X^{II} - \Theta$ или $\tilde{X}^1 = X^1 - \Theta$, $\tilde{X}^{II} = X^{II} + q\Theta$, в зависимости от направления миграции хищников. Если *хищник рефлектирует поведение жертвы*, то выражения, определяющие Θ , становятся аналогами (8):

$$\begin{aligned} \text{для случая из II в I} \quad \tilde{\Theta} &= \frac{q\varepsilon f^1\tilde{N}^1 - \varepsilon f^{II}\tilde{N}^{II} + h^{II}X^{II} - qh^1X^1}{h^{II} + q^2h^1}; \\ \text{для случая из I в II} \quad \tilde{\Theta} &= \frac{q\varepsilon f^{II}\tilde{N}^{II} - \varepsilon f^1\tilde{N}^1 + h^1X^1 - qh^{II}X^{II}}{h^1 + q^2h^{II}}, \end{aligned} \quad (8')$$

где $\tilde{N}^1 = N^1 + p\Delta$, $\tilde{N}^{II} = N^{II} - \Delta$ или $\tilde{N}^1 = N^1 - \Delta$, $\tilde{N}^{II} = N^{II} + p\Delta$, в зависимости от направления миграции жертв.

Наконец, случай, когда *оба вида рефлектируют* поведение друг друга, может быть представлен следующей модификацией модели. По базовой модели (1–9) определяются направления и величины Δ и Θ , а затем значения численностей $\tilde{N}^{1,II}$, $\tilde{X}^{1,II}$. После чего заново определяются направление и величины миграционных потоков $\tilde{\Delta}$ и $\tilde{\Theta}$ по значениям $\tilde{N}^{1,II}$, $\tilde{X}^{1,II}$, вычисленным по базовой модели. При этом особи каждого из видов ориентируются при выборе $\tilde{\Delta}$ и $\tilde{\Theta}$ на текущие значения численности субпопуляций собственного вида и те, которые могут сложиться в результате миграции – у противоположного вида:

$$\begin{aligned} \text{для случая миграции хищников из II в I} \quad \tilde{\Theta} &= \frac{q\varepsilon f^1\tilde{N}^1 - \varepsilon f^{II}\tilde{N}^{II} + h^{II}\tilde{X}^{II} - qh^1\tilde{X}^1}{h^{II} + q^2h^1}; \\ \text{для случая миграции хищников из I в II} \quad \tilde{\Theta} &= \frac{q\varepsilon f^{II}\tilde{N}^{II} - \varepsilon f^1\tilde{N}^1 + h^1\tilde{X}^1 - qh^{II}\tilde{X}^{II}}{h^1 + q^2h^{II}}; \quad (7'') \\ \text{для случая миграции жертв из II в I} \quad \tilde{\Delta} &= \frac{pa^1 - a^{II} + f^{II}\tilde{X}^{II} - pf^1\tilde{X}^1 + b^{II}\tilde{N}^{II} - pb^1\tilde{N}^1}{b^{II} + p^2b^1}; \\ \text{для случая миграции жертв из I в II} \quad \tilde{\Delta} &= \frac{pa^{II} - a^1 + f^1\tilde{X}^1 - pf^{II}\tilde{X}^{II} + b^1\tilde{N}^1 + pb^{II}\tilde{N}^{II}}{b^1 + p^2b^{II}}. \end{aligned} \quad (9'')$$

Затем особи перераспределяются по станциям и происходит размножение в силу уравнений (1) с соответствующими численностями «противоположных» видов $\tilde{N}^{1,II}$, $\tilde{X}^{1,II}$.

Сравнение относительной (микрорезволюционной) эффективности различных стратегий пространственного перемещения проводилась в серии вычислительных эксперимен-

тов; вычислялись значения численностей $X^{I,II}$ хищников и $N^{I,II}$ жертв для базовой модели и трёх её модификаций. Значения параметров $a^{I,II}$, $b^{I,II}$, $f^{I,II}$, $h^{I,II}$, p , q , ε у всех четырёх моделей были одинаковыми. Затем определялись средние по пространству (по двум станциям) значения численностей двух видов. Модели сравнивались между собой по этим значениям. Стратегия, обеспечивающая большее среднее значение численности какого-либо вида по сравнению с другой, считалась эволюционно оптимальной.

Число поколений в наших вычислительных экспериментах составляло 10^4 . В таблице приведены некоторые результаты вычислений средних значений численностей для всех четырёх моделей при одних и тех же значениях параметров. Значения параметров, для которых проводились вычисления, представленные в таблице, были такими:

- № 1 $a=3,1$; $c=1,49999$; $b=0,00098$; $d=0,00099$; $h=0,00052$; $k=0,0005$;
 $f=g=0,00542$; $\varepsilon=0,099$; $p=q=0,99$.
- № 2 $a=2,5$; $c=1,49999$; $b=0,00098$; $d=0,00099$; $h=k=0,0005$; $f=g=0,0054$; $\varepsilon=0,099$;
 $p=q=0,99$.
- № 3 $a=c=1,5$; $b=d=0,0001$; $h=0,0001$; $k=0,0005$; $f=g=0,0059$; $\varepsilon=0,05$; $p=q=0,99$.
- № 4 $a=c=1,5$; $b=d=0,0001$; $h=k=0,00001$; $f=0,0059$; $g=0,0049$; $\varepsilon=0,05$; $p=q=0,99$.
- № 5 $a=1,7$; $c=1,5$; $b=d=0,0001$; $h=k=0,00001$; $f=g=0,005$; $\varepsilon=0,05$; $p=q=0,99$.
- № 6 $a=2,2$; $c=2,1$; $b=d=0,0001$; $h=k=0,00001$; $f=g=0,005$; $\varepsilon=0,05$; $p=q=0,99$.

Сравнение различных рефлексивных стратегий пространственного распределения

S*	N^I	X^I	N^{II}	X^{II}	S	N^I	X^I	N^{II}	X^{II}
Набор параметров № 1					Набор параметров № 2				
1	2089	5	4539	6	1	1513.5	1.4	1952.5	56.2
2	1930	20.5	2368	50	2	1438.8	4.1	2244.6	55.6
3	1692.9	43.7	1849.9	41.7	3	1524.5	0.47	1938.6	56.7
4	2142	0.1	5040	0.1	4	1530	0.01	5047	0.01
Набор параметров № 3					Набор параметров № 4				
1	3697	18	3698	18	1	3542	20.9	4073	14.3
2	4999	0.01	4999	0.01	2	4997	0.01	4998	0.01
3	3873	6.4	3869	6.5	3	3619	11.2	3739	8
4	4189	13.8	4190	13.8	4	4325	12.5	4384	11.5
Набор параметров № 5					Набор параметров № 6				
1	6994	0.05	4996	0.01	1	5.4	0.1	4.4	0.04
2	5688	32.1	4122	11.6	2	8406	80.5	7172	69.3
3	4664	19.5	2961	13.9	3	3.6	0.07	3.6	0.1
4	5412	30.5	4086	18.7	4	8404	80.5	7171	69.3
*S – тип стратегии; 1 – базовая модель; 2 – жертвы рефлектируют хищника; 3 – хищник рефлектирует жертву; 4 – оба вида рефлектируют друг друга.									

Выводы. Данные, приведённые в таблице, показывают, что рефлексивное поведение оказывает существенное влияние на динамику сообщества: численности субпопуляций слагающих сообщество видов могут меняться на порядки в результате реализации ими рефлексивных стратегий пространственного перемещения. Подчеркнём, что мы оцениваем эффективность реализации таких стратегий по общей (суммарной по двум станциям) численности особей каждого из видов. Влияние реализации рефлексив-

ных стратегий на складывающиеся предельные динамические режимы в нашей работе не исследовалось.

Отметим также, что все рассмотренные здесь модели являются моделями так называемой глобальной информированности особей, т. е. предполагается, что особи знают состояние окружающей среды (выражаемое в коэффициентах уравнений) как в стадии пребывания, так и в стадии иммиграции. Кроме того, им известны значения численностей (плотностей) каждой из субпопуляций, а также цена перемещения из станции в станцию. Такое приближение не является самым реалистичным; однако в любом случае оно точнее приближения глобально неинформированных особей (приближение диффузионного перераспределения). По-видимому, самым точным будет случай локальной информированности, однако его рассмотрение выходит за рамки настоящей работы.

Литература

1. **Gourley S. A., Britton N. F.** A predator-prey reaction-diffusion system with nonlocal effects//*J. Math. Biol.* 1995. 34. P. 299–333.
2. **Садовский М. Г.** Оптимизационные модели миграции глобально информированных особей//*Математическое моделирование в биологии и химии. Эволюционный подход.* Новосибирск: Наука, 1992. С. 36–37.
3. **Лефевр В. А.** Конфликтующие структуры. М.: Советское радио, 1973. 158 с.