

Краткий обзор моделей популяционной динамики в математической биологии

1 Введение

После широкого внедрения аналитического подхода все естественные науки стали весьма тесно связаны с математикой. Сейчас уже невозможно себе представить открытие нового химического соединения, конструирование двигателя или описание фундаментальных физических принципов без использования "царицы наук". И даже, казалось бы такие далёкие от точных, науки как биология и экология не обходятся без применения математических принципов.

За долгое время в сфере биологии было предложено множество различных аналитических моделей, описывающих широкий спектр процессов, начиная с вытеснения одного биологического вида другим и заканчивая предсказанием распространения эпидемии в отдельно взятом сообществе. Особую роль среди математико-биологических моделей играют модели популяционной динамики. Рассмотрим некоторые из них, чтобы проследить общую тенденцию: усложнение модели в угоду более точного описания реального мира.

2 Одновидовые модели популяционной динамики

Самой первой такой моделью является, как это ни странно, знаменитая последовательность Фибоначчи. Напомним, что данная последовательность начинается с элементов $p_1 = 1$, $p_2 = 1$ и полностью определяется следующим законом:

$$p_{n+2} = p_n + p_{n+1}, \quad n \in \mathbb{N}.$$

Этот ряд чисел приведён в труде Леонардо из Пизы (XIII век) и описывает количество пар кроликов, начинающих размножаться со второго месяца и дающих потомство каждый месяц в виде ещё одной пары кроликов. Достаточно простая концепция привела к серьёзным аналитическим результатам, выходящим далеко за рамки биологической постановки задачи (например, широко известно, что отношение двух соседних элементов последовательности стремится к золотому сечению). Однако именно задача популяционной динамики стала основой для подобного рода изысканий.

Следующей не менее известной попыткой предсказания численности некоторого биологического сообщества является уравнение Томаса Мальтуса. Он применил более общие рассуждения и пришёл к более близким к реальности результатам. Вообще говоря, скорость изменения численности популяции (если не брать во внимание миграционные процессы) напрямую зависит от количества умерших и количества рождённых особей. Мальтус предположил, что обе этих величины пропорциональны текущей численности

сообщества. Таким образом, можно записать следующую формулу

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN = \alpha N, \quad \alpha = b - d.$$

Очевидно, решением данного дифференциального уравнения является функция $N(t) = Ce^{\alpha t}$, $C \equiv \text{const}$ или в более каноничной форме

$$N(t) = N_0 e^{\alpha(t-t_0)}, \quad (1)$$

где N_0 — численность популяции в момент времени t_0 . Видно, что при $\alpha > 0$ численность бесконечно (и экспоненциально по времени) растёт, при $\alpha < 0$ — стремится к нулю, а при $\alpha = 0$ — не меняется во времени. И хоть при некоторых идеальных условиях в отдельно взятых сообществах действительно может наблюдаться экспоненциальный рост, всё же в подавляющем большинстве случаев описанный закон не является сколь-либо адекватным реальной ситуации. Экспоненциальная убыль популяции также наблюдается редко. В случае же $\alpha = 0$ система становится неустойчивой к внешним воздействиям, а учитывая, что в массе своей экологические системы достаточно устойчивы, находясь в равновесии, выходит, что и этот вариант весьма далёк от реальности. И всё же, несмотря на недостатки, данная модель позволяет получить некоторые оценки на численность отдельных сообществ на определённом промежутке времени.

В попытке выявить причину проблем модели Мальтуса Альфред Лотка — один из основоположников математической биологии — в 1925 году предложил иную концепцию, обобщающую идеи предшественников. Суть его подхода заключается в следующем: если в реальном мире мы не наблюдаем экспоненциальных процессов, то, возможно, в уравнении Мальтуса коэффициент α не является константой, а зависит от N , то есть

$$\frac{dN}{dt} = \alpha(N)N.$$

Разложим функцию $\alpha(N)$ в окрестности нуля в ряд Тейлора, отбросив слагаемые порядка малости выше второго. Получим

$$\frac{dN}{dt} = N(a + bN) = aN + bN^2,$$

где $a \equiv \text{const}$ и $b \equiv \text{const}$. Логично предположить, что $a > 0$, а $b < 0$, поскольку в остальных случаях мы получим решение, растущее или убывающее быстрее экспоненты в окрестности нуля, что, как мы уже заметили, не является реалистичным сценарием. Переобозначив константы, запишем полученное соотношение в виде так называемого логистического уравнения, в котором его записывал и сам Лотка:

$$\frac{dN}{dt} = rN \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (2)$$

Здесь r — положительная константа, описывающая потенциальную ёмкость экологи-

ческой системы, определяющуюся доступным количеством ресурсов, а K — также положительная константа, задающая предельно возможную численность популяции на ареале обитания. Решением уравнения (2) является сигмоида, то есть функция вида

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}, \quad (3)$$

где N_0 — численность сообщества в момент времени $t = 0$. График этой функции также иногда называют логистической кривой (от французского "logistique" — искусство вычислять). Интересно, что применять логистический закон к описанию динамики популяций начал ещё Пьер-Франсуа Ферхюльст в XVIII веке, однако делал он это без какого-либо аналитического фундамента, в то время как Альфред Лотка впервые дал строгое математическое обоснование данной идее.

Впрочем, даже модель Лотки достаточно далека от реальных данных. К примеру, у решения вида (3) перегиб всегда располагается в точке $t = K/2$, что противоречит многим реальным наблюдениям. Однако как приближённое описание биологических систем данная функция может быть применима. Вообще говоря, любая модель (будь то биологическая, физическая или другая) является лишь приближением реального мира. И чем ближе мы хотим приблизиться к реальности, тем сложнее становится модель (это видно даже на приведённых выше трёх примерах). Попытаемся прийти к более реалистичным данным, усложнив модель. Всюду до этого мы рассматривали динамику уединённого вида, однако в реальном мире невозможно найти такой вид: биосфера пронизана межвидовыми взаимодействиями. Одним из самых ярких примеров данного рода взаимодействий является взаимодействие хищника и жертвы.

3 Модель Лотки–Вольтерры

Рассмотрим некоторый ареал обитания, в котором присутствует в избытке корма для некоторого травоядного вида. Численность популяции этого вида будем обозначать за x . Ввиду предположения о неограниченности корма численность данного вида описывается уравнением Мальтуса (1) с параметром $\alpha > 0$ (при этом мы дополнительно предполагаем, что миграция отсутствует). Рассмотрим также популяцию хищников, чью численность мы будем обозначать за y . Пищей для хищников являются представители обозначенного выше травоядного вида, поэтому в их отсутствие популяция хищного вида также описывается уравнением Мальтуса (1), но уже с отрицательным параметром $\alpha = -\beta < 0$. Теперь предположим, что оба вида делят между собой один и тот же ареал, а миграция хищников также равна нулю. Теперь нам необходимо дополнить описание модели. Логично предположить, что особи видов встречаются друг с другом с вероятностью пропорциональной величине xu . Во время данной встречи хищники поедают жертв, при этом сытые хищники способны к воспроизводству. Будем обозначать соответствующие этим событиям коэффициенты пропорциональности за $\gamma > 0$ и $\delta > 0$.

Таким образом, результирующая система уравнений, описывающая динамику популяций хищников и жертв, имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha x - \gamma xy, \\ \frac{dy}{dt} = -\beta y + \delta xy. \end{cases} \quad (4)$$

Альфред Лотка вывел и исследовал данную систему уравнений в 1925 году. Независимо от него в 1926 году такую же систему уравнений получил другой выдающийся математик и один из основоположников математической биологии Вито Вольтерра. В связи с этим система уравнений (4) носит название системы Лотки–Вольтерры. Описанную модель часто называют моделью ”хищник–жертва“, однако она применима не только для описания динамики популяции хищников и жертв. С её помощью можно описывать взаимодействия паразитов и хозяина и даже некоторые химические процессы. Данная модель стала основным толчком развития математической биологии в первой половине XX века, поскольку относительно точно описывала довольно сложную биологическую ситуацию. Скорее всего, это самая известная из существующих биологических моделей. Как видно, аналитический подход снова стал более сложным: теперь необходимо иметь дело с системой нелинейных дифференциальных уравнений.

Несмотря на все преимущества модели Лотки–Вольтерры она (как и все описанные до неё модели) имеет один существенный недостаток — пространственную гомогенность. Иными словами, в рамках модели мы не принимаем во внимание влияние пространственных характеристик сообщества на его численность, а это может играть решающую роль. Конкретно, в реальности жертвы могут встречать хищников с частотой непропорциональной произведению их численностей. Типичный пример — быстрые жертвы. Они могут успешно избегать хищников, даже если те максимально агрессивны. В итоге, данное поведение жертв будет приводить к их кластеризации, группированию в разных частях ареала обитания, и говорить о пространственной гомогенности мы уже никак не сможем.

4 Модель Дикмана–Лоу

Выходом из данной ситуации стали так называемые IBM модели (Individual Based Models), то есть модели, принимающие во внимание влияние каждого индивида на популяцию в целом. Сложность данного рода моделей заключается в том, чтобы адекватно описать это влияние. На поверку оказывается, что простыми уравнениями здесь обойтись нельзя и приходится использовать так называемый симуляционный подход, то есть подход, основанный на симуляции реального мира в рамках какой-то совокупности случайных процессов. Настоящий расцвет IBM моделей пришёлся на конец XX – начало XXI века, когда в мире стало достаточно вычислительных мощностей, чтобы проводить симуляции на компьютерах без космических финансовых и временных

затрат. Вообще говоря, симуляционный подход до сих пор является главенствующим в разделе биоинформатики, связанном с популяционной динамикой, однако очевидно, что это не самый экономный вариант исследований. Чтобы прояснить ситуацию, давайте рассмотрим модель биологических сообществ, предложенную Ульфом Дикманом и Ричардом Лоу в 2000 году.

В основе данной модели лежит рассмотрение одного или нескольких сообществ неподвижных индивидов, например, растений. Каждая особь считается материальной точкой, то есть мы пренебрегаем её размерами на масштабах рассматриваемого ареала обитания, а кроме того постулируем, что в одном и том же месте не могут находиться два различных организма. Любой индивид испытывает на себе неблагоприятные условия внешней среды, которые считаются всюду однородными и постоянными, а также конкурирует с другими особями (того же или другого вида). Внутривидовая конкуренция может происходить в результате ограниченности ресурсов, например, дерево может создавать тень, препятствующую росту сородичей. Помимо этого каждый индивид может также порождать новые особи того же вида. Мы считаем этот процесс мгновенным, то есть потомок мгновенно становится взрослой особью, оказываясь на некотором расстоянии от родителя. Это краткие постулаты, описывающие модель. Рассмотрим параметры модели более подробно, дав им математическую интерпретацию.

Будем считать, что ареал обитания особей это некая область A в евклидовом пространстве \mathbb{R}^n , где $n = 1, 2, 3$. Занумеруем все рассматриваемые виды, обитающие в этой области, натуральными числами от 1 до s . Обозначим за $X_j \subset \mathbb{R}^n$ — множество позиций всех особей вида j . Принимая во внимание тот факт, что в каждой точке пространства находится лишь один индивид, мы можем отождествлять позицию особи с самой особью, то есть считать, что X_j — это множество всех представителей вида j в области A . Неблагоприятные условия среды для вида j будем описывать неотрицательной константой d_j .

Мы также упоминали о конкуренции и воспроизводстве. Именно в этой части кроется основное отличие данной модели от той же модели Лотки–Вольтерры. Конкуренция, а также воспроизводство новых представителей вида считаются неравномерными в пространстве. Данные явления описываются специальными функциями, называемыми ядрами. Ядро рождения описывает вероятность появления новой особи на заданном сдвиге от родителя, а ядро конкуренции описывает вероятность некоторого индивида погибнуть от конкуренции с другим индивидом, находящимся от него на заданном сдвиге. Фактически данные функции являются плотностями вероятностей некоторых случайных величин. Опишем класс функций, представителями которого являются все ядра:

$$\mathcal{K} = \left\{ f \in L_1(\mathbb{R}^n) : f(x) \geq 0, \|f\|_{L_1(\mathbb{R}^n)} = 1, f(x) = F(\|x\|_{\mathbb{R}^n}), \lim_{r \rightarrow +\infty} F(r) = 0 \right\}. \quad (5)$$

Таким образом, любое ядро обязано быть неотрицательной суммируемой радиально симметричной функцией, исчезающей на бесконечности, норма которой равна единице.

Будем обозначать ядро рождения вида j за $m_j(x)$, а ядро конкуренции вида i с видом j за $w_{ij}(x)$. Ядра сами по себе описывают только пространственную структуру конкуренции и воспроизводства. Для описания интенсивности данных процессов используются неотрицательные константы b_j и s_{ij} , которые имеют биологический смысл плодовитости вида j и агрессивности вида i по отношению к виду j соответственно.

На этом описание модели как таковой полностью исчерпано, но уже видны трудности, связанные с её изучением. Основная трудность состоит в стохастичности описанных процессов. Действительно, рождение и смерть особей происходят случайно и мгновенно. То есть, даже зная множества X_j , $j = \overline{1, s}$ в момент времени t , невозможно предсказать, какими будут эти множества в момент времени $t + \varepsilon$, даже если ε очень мало. В такого рода ситуациях стандартным подходом является изучение модели в среднем. Иными словами, мы не пытаемся точно описать сообщество в каждый момент времени, но рассматриваем динамику его некоторых усреднённых характеристик. Обычно под этим подразумевается запуск некоторого количества симуляций для одних и тех же начальных условий с последующим усреднением. Если нам необходимо изучить характеристики на продолжительном промежутке времени, данная операция может оказаться весьма и весьма долгой.

Конечно, можно найти более мощный компьютер, применить подходы с распараллеливанием алгоритма, но это лишь временное решение, оно не влияет на суть возникновения проблемы. Необходимо найти более радикальный способ. И для модели типа модели Дикмана–Лоу такой способ был найден с применением математического аппарата. Так появился метод моментов.

5 Метод моментов

Говоря общими словами, пространственные моменты — это средние пространственные статистические характеристики сообщества, вот только усреднение в данном случае производится не по конечному числу реализаций случайного процесса, а сразу по всему пространству реализаций. Таким образом, моменты являются неотъемлемой частью модели в целом и зависят они только от конкретной конфигурации видов как таковых, а не от случайных флуктуаций в процессе эволюции сообщества.

Мы не будем приводить строгое математическое определение пространственных моментов, отметим лишь их биологический смысл. Все пространственные моменты являются функциями от времени, таким образом, можно говорить об их динамике. Первые пространственные моменты обычно обозначаются $N_j(t)$ и несут смысл средней плотности вида j в конкретный момент времени, то есть нормированное на меру области A среднее количество особей данного вида. Вторые моменты являются уже функциями двух переменных: одной временной и одной пространственной. Они обозначаются $C_{ij}(x, t)$ и несут смысл средней плотности пар индивидов, в которых первая особь принадлежит виду i , а вторая является представителем вида j и сдвинута относительно

первой особи на вектор x . Здесь также проводится нормировка на меру рассматриваемой области. Третьи моменты по аналогии являются функциями трёх переменных и обозначаются $T_{ijk}(x, y, t)$. Это средние плотности троек из особей (представителей видов i, j и k соответственно), в которых второй индивид сдвинут относительно первого на x , а третий — на y . Вполне понятно, что из себя представляют четвёртые и последующие моменты.

Для моментов была выведена система уравнений динамики. И если всюду до этого мы имели дело с обыкновенными дифференциальными (может быть, нелинейными) уравнениями, то теперь нам придётся рассмотреть счётную систему интегродифференциальных уравнений. И снова мы наблюдаем усложнение модели в угоду повышения точности. Приведём систему динамики моментов в случае одновидового сообщества. Опустим все индексы, относящиеся к номерам видов, и будем обозначать за G_k пространственный момент порядка k :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{k} \frac{\partial G_k}{\partial t}(x_1, x_2, \dots, x_{k-1}, t) = \\ b \int_{\mathbb{R}^n} m(x_0) G_k(x_1 - x_0, x_2 - x_0, \dots, x_{k-1} - x_0, t) dx_0 + \\ b \sum_{j=1}^{k-1} m(x_j) G_{k-1}(x_2 - x_1, x_3 - x_1, \dots, x_{k-1} - x_1, t) - \\ s \sum_{j=2}^k w(x_j) G_k(x_1, x_2, \dots, x_{k-1}, t) - d G_k(x_1, x_2, \dots, x_{k-1}, t) - \\ s \int_{\mathbb{R}^n} w(x_k) G_{k+1}(x_1, x_2, \dots, x_k) dx_k \end{array} \right. \quad k \in \mathbb{N} \quad (6)$$

Здесь мы обозначаем дифференциалы прямой буквой d , дабы не вызвать путаницы с параметром модели d .

Совершенно ясно, что невозможно работать с системой (6) напрямую, в силу её бесконечности. Одним из основных подходов при работе с подобными системами является метод замыканий. Основная идея такого подхода заключается в том, что рассматривается лишь часть системы (6), описывающая динамику моментов вплоть до некоторого момента порядка p . В этой системе будет $p + 1$ неизвестная функция, соответственно, нам необходимо дополнить её ещё одним уравнением, чтобы можно было говорить о разрешимости. В качестве такого уравнения берётся некоторая формула, выражающая момент старшего порядка через оставшиеся моменты.

Нахождение данной формулы опирается на эвристические подходы, что вносит некоторую долю ошибки в аналитическую модель. Проблема поиска наиболее подходящего замыкания всё ещё остаётся открытой. Ряд работ, посвящённых данной теме, показал, что наиболее простые варианты замыканий являются наименее удачными. В некоторых случаях получающиеся системы разрешимы только при условиях, которые неадекватны реальным биологическим параметрам.

6 Заключение

В целом, весьма очевидно, что будущее популяционной динамики, как раздела математической биологии и информатики, за IBM моделями. Данные модели хоть и сложны в изучении и порой требуют достаточных вычислительных мощностей, но дают результаты наиболее близкие к реальности, а также не имеют существенных недостатков, присущих так называемым хорошо перемешанным моделям, в число которых входят модель Мальтуса и модель Лотки–Волтерры. Основным преимуществом IBM моделей является, безусловно, возможность учитывать пространственные процессы, влияющие на динамику популяции. Это достигается путём рассмотрения вклада каждого индивида в эволюцию сообщества, в то время как хорошо перемешанные модели рассматривают лишь взаимодействие совокупности особей в целом. Между тем, не стоит забывать, что во многих частных случаях хорошо перемешанные модели также могут быть весьма полезны, например, для изучения ситуации в первом приближении, а кроме того, они достаточно просты для изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] Malthus T. R. An essay of the principle of population, as it affects the future improvement of society with remarks on the speculations of Mr. Godwin, Mr. Condorcet, and other writers // London: Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard. **1798**.
- [2] Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement // Correspondance mathématique et physique. P. 113 – 121. **1838**.
- [3] Lotka A.J. Elements of physical biology // Baltimore: Williams & Wilkins Company, P. 460. **1925**.
- [4] Kingsland S.E. The Refractory Model: the Logistic Curve and the History of Population Ecology // The Quaterly Reveiw of Biology, 57. P. 29-52. **1982**.
- [5] Bolker B., Pacala S. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems // Theor. Population Biol. 52. №3. P. 179–197. **1997**.
- [6] Dieckmann U., Law R. Moment approximations of individual-based models // The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity / Ed. by U. Dieckmann, R. Law, J. Metz. Cambridge University Press. P. 252–270. **2000**.
- [7] Dieckmann U., Law R. Relaxation projections and the method of moments // The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity / Ed. by U. Dieckmann, R. Law, J. Metz. Cambridge University Press. P. 412–455. **2000**.
- [8] Murrell D. J., Dieckmann U. On moment closures for population dynamics in continuous space // J. Theor. Biology. 229. P. 421–432. **2004**.
- [9] Давыдов А.А., Данченко В.И., Звягин М.Ю. Существование и единственность стационарного распределения биологического сообщества // Труды математического института имени В.А. Стеклова, т. 267, С. 46 – 55. **2009**.
- [10] Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П. Динамические системы и модели биологии // М.: Физматлит. **2010**.
- [11] Николаев М.В., Никитин А.А. Исследование интегрального уравнения равновесия с ядрами-куртозианами в пространствах различных размерностей // Вестник Московского университета. Сер 15: Вычисл. матем. и киберн. № 3. С. 11–19. **2018**.
- [12] Николаев М.В., Никитин А.А. Принцип Лере-Шаудера в применении к исследованию одного нелинейного интегрального уравнения // Дифференциальные уравнения. Т. 55, №9. С. 1209–1217. **2019**.
- [13] Галкин Е.Г., Никитин А.А. Стохастическая геометрия для моделирования популяционной динамики: модель Ульфа Дикмана с неподвижными особями // Вестник Московского университета. Серия 15: Вычислительная математика и кибернетика. №2. С. 11-18. **2020**