Модель эволюционной адаптации в системах Лотки-Вольтеры

Братусь Александр Сергеевич[1]
Корушкина Анастасия Вячеславовна[2]

[1]Российский университет транспорта,
Московский центр фундаментальной и прикладной математики МГУ,
e-mail: **alexander.bratus@yandex.ru**

[2]Факультет вычислительной математики и кибернетики МГУ,
e-mail: **akorushkina@yandex.ru**

Москва 02.11.2020
Институт вычислительной математики РАН

Невырожденные системы Лотки-Вольтеры

$$\frac{du_i(t)}{dt} = u_i(r_i - (Au)_i), \ u \in \mathbb{R}^n_+$$

$$u_i(0) = u_i^0 > 0, \ i = 1, 2, \dots, n,$$

где

$$A = (a_{ij}), \ i, j = 1, 2, \dots, n, \ \det(A) \neq 0$$

$$(Au)_i = \sum_{j=1}^{n} a_{ij} u_j(t)$$

1. $u(t; u_0), \ u_0 \in \mathrm{M} \subset \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+, \ \forall i \ \exists K > 0 :$

$$\lim_{t \to +\infty} \sup_i u(t; u_0) \leq K$$

2. $u_0 \in \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+, \ u_i^0 \geq \delta > 0 \ \forall i$, тогда

$$\exists \varepsilon > 0 : \ \lim_{t \to +\infty} \inf_i u(t; u_0) \geq \varepsilon$$

Необходимое условие невырожденности

1. $\exists! \; \overline{u} = (\overline{u}_1, \overline{u}_2, \ldots, \overline{u}_n) \in \mathbb{R}^n_+$

$$A\overline{u} = r, \quad r = (r_1, r_2, \ldots, r_n)$$

При выполнении этих условий:

$$\lim_{t\to\infty} \frac{1}{t} \int_0^t u_i(t; u_0)dt = \overline{u}_i, \quad i = 1, 2, \ldots n.$$

2.

$$A = B + C,$$

$$B \;\; \text{— положительно определена,}$$

$$B = \frac{A + A^T}{2}, \; C = \frac{A - A^T}{2}$$

$$B = B^T, \; C = -C^T.$$

Ландшафт приспособленности состоит из вектора $r = (r_1, r_2, \dots, r_n)$ и элементов матрицы A.

$$r(\varepsilon t),\ (a_{ij}(\varepsilon t))_{i,j=1}^{n},\ 0 < \varepsilon << 1$$

$$\frac{du_i(t;\varepsilon t)}{dt} = u_i(t;\varepsilon t)(r_i(\varepsilon t) - (A(\varepsilon t)u(t;\varepsilon t))_i),$$

$$i = 1, 2, \dots, n,$$

$$\tau = \varepsilon t.$$

Уравнение динамики в эволюционном времени

$$\varepsilon \frac{du_i\left(\frac{\tau}{\varepsilon};\tau\right)}{d\tau} = u_i\left(\frac{\tau}{\varepsilon};\tau\right)\left(r_i(\tau) - \left(A(\tau)u\left(\frac{\tau}{\varepsilon};\tau\right)\right)_i\right),$$

$$\varepsilon \to 0$$

$$r(\tau) = (r_1(\tau), r_2(\tau), \ldots, r_n(\tau))$$

$$A(\tau)\overline{u}(\tau) = r(\tau),$$

$$\overline{u}(\tau) = \lim_{\varepsilon\to 0} u\left(\frac{\tau}{\varepsilon};\tau\right)$$

$$r(\tau) \in R, \quad A(\tau) \in \mathcal{M}$$

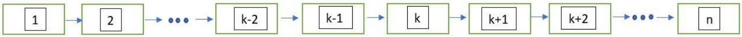
$$R \subset \mathbb{R}^n, \qquad \mathcal{M} \subset \mathbb{R}^{n\times n}.$$

Управление пищевой цепью путем изменения показателей смертности

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ -a_{21} & a_{22} & a_{23} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & -a_{n,n-1} & a_{nn} \end{pmatrix},$$

$$a_{ij} > 0, \quad i, \ j = 1, \dots, n$$

$$r = (r_1, -r_2, \dots, -r_n), \quad r_i > 0, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$



Расширение (сокращение) квот на добычу видов $2, 3, \ldots, n$ с целью максимизации функционала.

$$S_p(\tau) = \sum_{i=1}^{n} p_i \overline{u}_i(\tau) \to \max,$$

$$\sum_{k=2}^{n} r_k(\tau) \le R, \quad R \ - \text{const}.$$

Основная теорема

$$A(\tau)\overline{u}(\tau) = r(\tau)$$

Рассмотрим уравнение

$$A^T(\tau)\overline{v}(\tau) = P, \quad P = (p_1, p_2, \dots, p_n).$$

$K^+(K^-)$ — множество индексов $2, 3, \dots, n$, для которых компоненты решения уравнения имеют положительные (отрицательные) значения.

Основная теорема

Теорема

Если решение $\overline{v}$ *вспомогательного уравнения представляет вектор, компоненты которого имеют различные знаки, то можно увеличить суммарную численность видов в стационарном положении равновесия за счет увеличения квот на добычу видов из множества* K^- *и уменьшения квот на добычу видов с номерами* K^+.

Пример 1

Количество популяций $n = 6$.

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -7 & 1 & 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -3 & 1 & 4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -6 & 1 & 7 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -8 & 2 & 8 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -10 & 1 \end{pmatrix},$$

$$r = (6, -1, -2, -1, -1, -1), \qquad P = (1, 1, 1, 1, 1, 1),$$

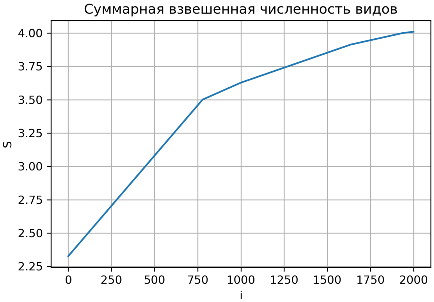
$$u(\tau) \geq \delta = 0.05, \qquad 0.2 = m_1 \leq r_i(\tau) \leq m_2 = 3,$$

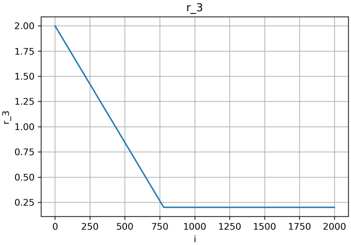
$$|\delta r_i| \leq \varepsilon = 0.05, \;\; i = 2, \dots, 5.$$

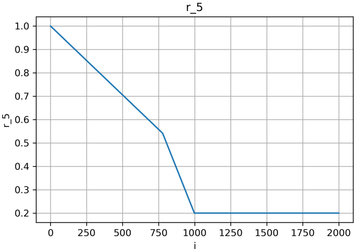
При данных условиях:

$$K^+ = \{3, 5\}, \qquad K^- = \{2, 4, 6\}.$$

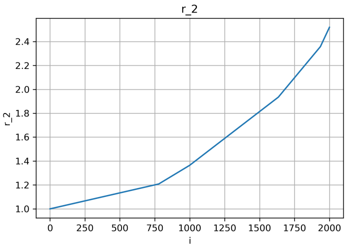
Суммарная взвешенная численность видов приблизительно увеличилась на 72%.

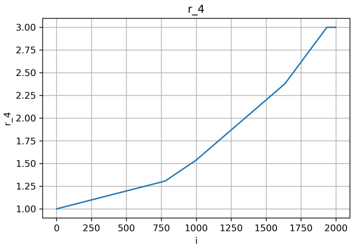


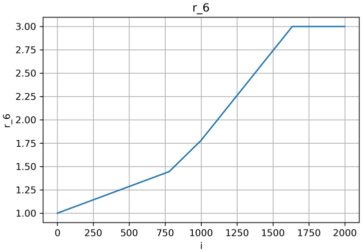




Коэффициенты смертности видов из множества K^+.







Коэффициенты смертности видов из множества K^-.

Пример 2

Количество популяций $n = 10$.

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -4 & 1 & 6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -7 & 1 & 5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -6 & 1 & 3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -8 & 1 & 6 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -7 & 1 & 9 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -2 & 1 & 3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -4 & 1 & 5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -2 & 1 & 9 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -3 & 1 \end{pmatrix},$$

$$r = (16, -1, -1, -1, -1, -1, -1, -1, -1, -2),$$

$$P = (10, 20, 30, 40, 50, 60, 10, 10, 10, 10),$$

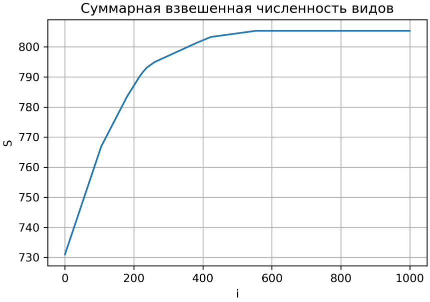
$$u(\tau) \geq \delta = 0.1, \qquad 0.2 = m_1 \leq r_i(\tau) \leq m_2 = 3,$$

$$|\delta r_i| \leq \varepsilon = 0.1, \; i = 2, \dots, 10.$$

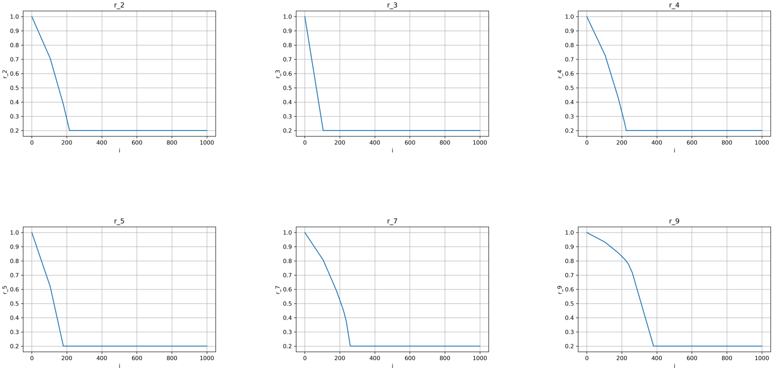
При данных условиях:

$$K^+ = \{2, 3, 4, 5, 7, 9\}, \qquad K^- = \{6, 8, 10\}.$$

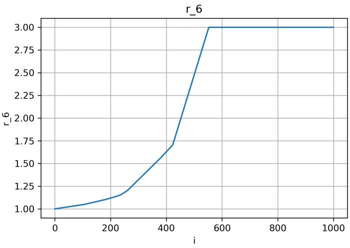
Суммарная взвешенная численность видов приблизительно увеличилась на 10.1%.

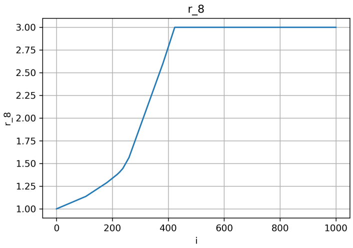


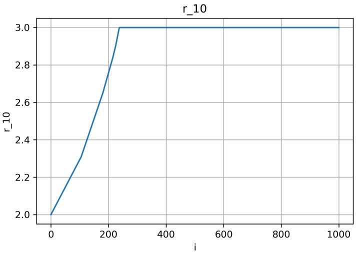
Критериальная функция



Коэффициенты смертности видов из множества K^+.



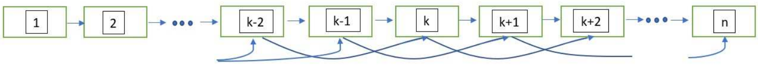




Коэффициенты смертности видов из множества K^-.

Управление пищевой цепью за счет модификации ее графа

Пусть вектор r остается неизменным,
$Q_R = \{A \in \mathbb{R}^{n\times n} \mid \sum_{i,j=1}^{n} a_{ij}^2 \leq R^2,\ R = \text{const}\}$.
Рассмотрим малые возмущения элементов матрицы $A \in Q_R$, которые переводят классическую систему пищевой цепи в модифицированную.



Граф модифицированной пищевой цепи.

Удтверждение

Модифицированная система пищевой цепи обеспечивает большую суммарную численность видов в стационарном положении равновесия по сравнению с классической формой пищевой цепи, если линейная форма от приращений матрицы A

$$L = -\sum_{k=1}^{n} \langle l_k, \overline{u} \rangle \overline{v}_k$$

может принимать положительное значение на множестве приращений, удовлетворяющих неравенству

$$\sum_{i,j=1} a_{ij} \delta a_{ij} \leq 0$$

и ограничениям $|\delta a_{ij}| \leq \varepsilon, \quad i,j = \overline{1,n}$

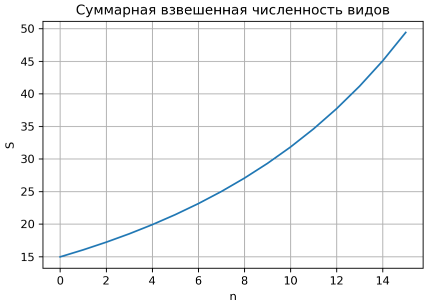
Пример 3

Количество популяций $n = 6$.

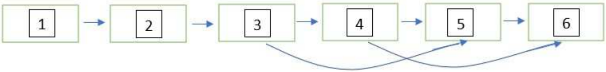
$$A = \begin{pmatrix} 1 & 4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -6 & 1 & 3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -5 & 1 & 7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -4 & 1 & 6 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -8 & 1 & 9 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -10 & 1 \end{pmatrix},$$

$$r = (8, -1, -2, -1, -1, -1), \qquad P = (1, 2, 3, 4, 5, 6),$$

$$|\delta a_{ij}| \le \varepsilon = 0.1.$$



В данном примере появились потоки энергии между 4 - 6 и 3 - 5 видами.



Граф модифицированной пищевой цепи.

Эволюционная адаптация с целью увеличения средней приспособленности (фитнеса)

Основная теорема естественного отбора Р. Фишера (1930). Средний фитнес

$$F(\overline{u}(\tau)) = \sum_{i=1}^{n} r_i(\tau)\overline{u}_i(\tau) - \frac{1}{2}\langle A(\tau)\overline{u}(\tau), u(\tau)\rangle,$$

$$\sum_{i=1}^{n} r_i^2(\tau) \leq R, \qquad \sum_{i,j=1}^{n} a_{ij}^2(\tau) \leq Q$$

Вариация фитнеса

$$A(\tau)\overline{u}(\tau) = r(\tau),\ \overline{u} \in \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+$$

$$A^T(\tau)\overline{v}(\tau) = r(\tau),\ \overline{v} \in \mathbb{R}^n$$

$$\delta F = \frac{1}{2}\left[\sum_{i=1}^{n}(\overline{u}_i + \overline{v}_i)\delta r_i - \sum_{i,j=1}^{n}\overline{u}_i\overline{v}_j\delta a_{ij}\right] \to \max,$$

$$\sum_{i=1}^{n} r_i(\tau)\delta r_i \leq 0, \quad \sum_{i,j=1}^{n} a_{ij}(\tau)\delta a_{ij} \leq 0,$$

$$|\delta r_i| \leq \varepsilon, \quad |\delta a_{ij}| \leq \varepsilon.$$

Пример 4

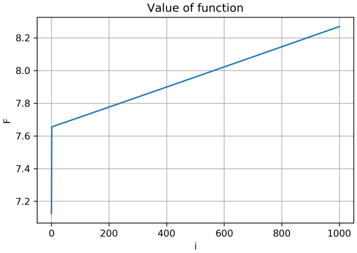
Количество популяций $n = 5$.

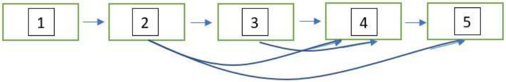
$$A = \begin{pmatrix} 1 & 3 & 0 & 0 & 0 \\ -3 & 1 & 6 & 0 & 0 \\ 0 & -6 & 1 & 4 & 0 \\ 0 & 0 & -4 & 1 & 7 \\ 0 & 0 & 0 & -7 & 1 \end{pmatrix},$$

$$r = (6, -2, -2, -1, -3),$$

$$\varepsilon = 0.01.$$

Средний фитнес увеличился на 16%.





Граф модифицированной пищевой цепи.

Список литературы

1. Свирежев Ю. М. Возможные пути обощения фундаментальной теоремы естественного отбора Р. Фишера, Журнал общей биологии, 1974, 35, № 4, с. 590-601.
2. Свирежев Ю. М., Елизаров Е. Я. Математическое моделирование биологических систем. — Москва : Наука, 1972.
3. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. — Москва: Наука, 1978.
4. Cohen J. E., Briand F. B., Newman C. M. Community food webs: data and theory, Biomathematics, v. 20, 1990.
5. Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. — Oxford: Clarendon Press, 1930.
6. Lotka A. J. Natural selection as a phisical principle. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1922, 8, № 6, p. 151 - 154.

7. Lotka A. J. Elements of mathematical biology. — N. Y. Dower, 1956.
8. MacArthur R. H. Fluctuations of animal population, and measure of community stability, Ecology, 1955, 36, № 3, p. 533 - 536.
9. Margalef R., A practical proposal to stability, Publ. de Inst. de Biol. Apl. Univ. de Barcelona, 1951, 6, № 1, p. 5 - 19.
10. Margalef R., Perspectives in Ecological Theory. — Chicago: Univ. Chicago Press, 1968.
11. Odum H. T., Environment, power and society. — N. Y.: Wiley (Interscience), 1971.