Моделирование и анализ информационных систем. Т. 25, № 3 (2018), с. 268–275
Modeling and Analysis of Information Systems. Vol. 25, No 3 (2018), pp. 268–275

DOI: 10.18255/1818-1015-2018-3-268-275

УДК 517.977

Динамика распределения популяции по ареалам

Кириллов А. Н., Данилова И. В.

получена 30 декабря 2017

Аннотация. Рассматривается задача выбора популяцией ареала в условиях отсутствия у неё полной информации о полезности ареала, то есть об объеме у него энергетических ресурсов. Данная задача относится к теории оптимального фуражирования. У. Дикман (U. Dieckmann) предложил подход к моделированию распределения популяции по ареалам, основанный на функции полезности, учитывающей количество ресурсов в ареале, расстояние от популяции до него и меру информированности популяции о количестве ресурсов в ареале. При этом используется распределение Больцмана для описания распределения популяции по ареалам. Рассматривается статическая задача, не учитывающая изменение положения популяции с течением времени. В настоящей работе предложена динамическая система, описывающая распределение популяции по ареалам, зависящее от полезности ареалов, которая изменяется со временем вследствие изменения расстояния от популяции до ареала. При этом распределение Больцмана является частным решением полученной системы обыкновенных дифференциальных уравнений. Получено условие устойчивости по Ляпунову распределения Больцмана. Введены функции полезности ареалов, зависящие от расстояния до ареала и меры информированности популяции об ареале. В результате, в двумерном случае, пространство R^2 разбивается на области предпочтительной полезности. Такое разбиение является обобщением диаграммы Г.Ф. Вороного.

Ключевые слова: динамика популяции, ареал, функция полезности, устойчивость, распределение Больцмана

Для цитирования: Кириллов А. Н., Данилова И. В., "Динамика распределения популяции по ареалам", *Моделирование и анализ информационных систем*, **25**:3 (2018), 268–275.

Об авторах:
Кириллов Александр Николаевич, orcid.org/0000-0002-3356-1846, д-р физ.-мат. наук,
Институт прикладных математических исследований Карельского научного центра РАН,
Пушкинская ул., 11, г. Петрозаводск, 185910 Россия,
Петрозаводский государственный университет,
просп. Ленина, 33, г. Петрозаводск, 185910 Россия, e-mail: kirillov@krc.karelia.ru

Данилова Инна Владимировна, orcid.org/0000-0001-7031-4580, аспирант,
Институт прикладных математических исследований Карельского научного центра РАН,
Пушкинская ул., 11, г. Петрозаводск, 185910 Россия, e-mail: DanilovaInna1987@mail.ru

Благодарности:
Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 18-01-00249а.

Введение

Теория оптимального фуражирования предполагает, что популяция в поисках пищи действует таким образом, чтобы максимизировать скорость потребления энергии.

Основные задачи теории фуражирования: нахождение условий ухода популяции из ареала, выбор наиболее пригодного ареала, моделирование перемещения популяции между ареалами. Основным результатом в решении задачи об уходе из ареала является теорема о маргинальных значениях: популяция покидает ареал, когда мгновенная скорость потребления энергии в нем снизится до средней скорости потребления энергии [1]. Для моделирования движения популяции предложено большое разнообразие моделей, основанных на случайных процессах [2], [3], [4]. Для решения задачи выбора ареала S. D. Fretwell и H. L. Lukas разработали теорию идеального свободного распределения (Ideal free distribution, IFD) [5], для предсказания выбора популяцией среды обитания. Идеальное свободное распределение – теоретико-игровая концепция, которая предполагает, что популяция перемещается между ареалами мгновенно и имеет точную информацию о качестве ареалов.

Распределение популяции по m ареалам называется идеальным свободным распределением, если выполняются два условия: популяция занимает $k < m$ ареалов и в занятых популяцией k ареалах скорость потребления энергии максимальна и одинакова, а в незанятых достаточно мала. Эмпирические исследования показали расхождение модели идеального свободного распределения с реальностью: ареалы худшего качества также привлекают особей популяции, отсутствие равной конкуренции и точного знания о качестве ареалов, передвижение между ареалами требует затрат.

В настоящей работе предлагается подход к решению задачи выбора популяцией ареала. При этом описывается динамика поведения популяции при выборе ареала без описания движения детерминированными или стохастическими моделями. Это связано с тем, что модель движения популяции зависит от вида популяции и условий движения, и поэтому общий подход к моделированию движения, по мнению авторов, невозможен. Предлагаемая модель описывает динамику вероятностей выбора популяцией того или иного ареала. Используется подход, предложенный У. Дикманом (U. Dieckmann) [6], где введена функция полезности, учитывающая количество ресурсов в ареале, расстояние от популяции до него и меру информированности популяции о количестве ресурсов в ареале. В отличие от концепции IFD, недостатки которой анализируются в [6], У. Дикман использует распределение Больцмана для описания распределения популяции по ареалам. При этом рассматривается статическая задача, не учитывающая изменение положения популяции с течением времени.

В настоящей работе предложена динамическая система, описывающая распределение популяции по ареалам, зависящее от полезности ареалов, которая изменяется со временем вследствие изменения расстояния от популяции до ареала. При этом распределение Больцмана является частным решением полученной системы обыкновенных дифференциальных уравнений. Получено условие устойчивости по Ляпунову распределения Больцмана. Введены функции полезности ареалов, зависящие от расстояния до ареала и меры информированности популяции об ареале. В результате, в двумерном случае, пространство R^2 разбивается на области предпочтительной полезности. Такое разбиение является обобщением диаграммы Г.Ф. Вороного.

1. Области предпочтительной полезности

В настоящей работе рассматривается некоторое пространство, содержащее ареалы, т.е. области, в которых содержатся запасы энергии (питательные ресурсы), необходимые популяции. При этом популяция некоторым образом перемещается в данном пространстве и в каждый момент времени t оценивает полезность ареалов с целью выбора наиболее подходящего для неё. Полезность ареала с точки зрения популяции определяется расстоянием до него, мерой информированности о его истинной полезности в данный момент времени и затратами на перемещение к нему.

Пусть $P_i = P_i(t)$ – вероятность выбора популяцией ареала с номером i, $i = 1,..,m$, в момент времени t. Поставим задачу описания динамики изменения вероятностей $P_i(t)$, т.е. задачу построения математической модели динамики распределения популяции по ареалам. При этом будем предполагать, что вероятность $P_i(t)$ зависит от функции полезности $U_i = U_i(d_i)$ ареала i с точки зрения популяции, находящейся от него на расстоянии $d_i = d_i(t)$. В разделе 2 будет предложена динамическая система, описывающая изменение $P_i(t)$, $i = 1,..,m$. При этом в основе этой динамической системы лежит распределение Больцмана, которое также использовано в работе [6]. В разделе 3 доказана устойчивость по Ляпунову распределения Больцмана, являющегося частным решением соответствующей системы обыкновенных дифференциальных уравнений.

В настоящем разделе вводится понятие *области предпочтительной полезности* (ОПП) ареала. Смысл этого понятия состоит в том, что, находясь в области предпочтительной полезности, популяция с большей вероятностью выберет ареал, находящийся в этой области.

Введем следующие обозначения. Пусть m – количество ареалов, под ареалом будем понимать фиксированную точку A_i из пространства R^n и при этом каждый ареал имеет запас энергии V_i, $i = 1,..,m$. Точка $M(t) = M \in R^n$ характеризует положение популяции в пространстве в момент времени t, $d_i(t) = \rho(M(t), A_i)$ – расстояние от популяции до i-го ареала в момент времени t. В работе [6] введена функция полезности U_{ij} для задачи выбора популяцией j-го ареала при условии, что она находится в i-м ареале и неподвижна. В настоящей работе популяция движется, оценивая в каждый момент времени полезность U_i ареалов A_i. Используя подход к понятию полезности из [6], введем функцию полезности $U_i(d_i)$ ареала A_i для популяции, находящейся на расстоянии $d_i = d_i(t)$ от него:

$$U_i(d_i) = I(d_i)V_i - T(d_i) + (1 - I(d_i))\bar{V}, i = 1,..,m, \tag{1}$$

где $U_i(d_i)$ – полезность i-го ареала с точки зрения популяции, находящейся на расстоянии d_i от него; $I(d_i)$ – мера информированности популяции, находящейся на расстоянии d_i от ареала A_i, $I(d_i) \in (0, 1]$; $T(d_i)$ – затраты на перемещение к ареалу A_i; $\bar{V} = \sum_{i=1}^{m} I(d_i)V_i$ – средняя информированность популяции об ареалах.

Определим понятие области предпочтительной полезности(ОПП).

Определение. Область предпочтительной полезности D_i ареала A_i – это множество точек M вида

$$D_i = \{M \in R^n : U_i(\rho(M, A_i)) > U_j(\rho(M, A_j)), i \neq j, j = 1,..,m\}.$$

Замечание. Если в формуле (1) отбросить первое и третье слагаемые, т.е. не учитывать информированность, а в качестве функции затрат $T_i(d_i)$ взять d_i, то разбиение пространства с ареалами на ОПП в случае $n = 2$ при $U_i(d_i) = -d_i$ является диаграммой Вороного.

1.1. Двумерный случай

Рассмотрим пример построения области предпочтительной полезности в случае двух ареалов, находящихся в пространстве R^2.

Пусть $M \in R^2$, $M = (x, y)$, $A_1 = (-1, 0)$, $A_2 = (1, 0)$, то есть ареалы − точки из R^2. Расстояния от популяции $M = (x, y)$ до ареалов равны: $d_1 = \sqrt{(x+1)^2 + y^2}$ и $d_2 = \sqrt{(x-1)^2 + y^2}$. Введем функции полезности ареалов, с учетом расстояния до каждого из них и меры информированности:

$$U_i(d_i) = e^{-\beta d_i^2} V_i - \alpha d_i^2. \tag{2}$$

$I(d_i) = e^{-\beta d_i^2}$ − мера информированности об i-м ареале у популяции, находящейся на расстоянии d_i от i-го ареала, β − коэффициент "забывания" информации об ареале. Чем меньше β, тем медленнее "забывается" информация об истинной полезности V_i ареала при удалении популяции от него (см. рис. 1), $T(d_i) = \alpha d_i^2$ − затраты популяции при перемещении к i-му ареалу на расстояние d_i. Пусть $V_2 > V_1$. Заметим, что мера информированности об i-м ареале, $I(d_i)$, максимальна при $d_i = 0$ и $I(d_i) \to 0$ при $d_i \to \infty$.

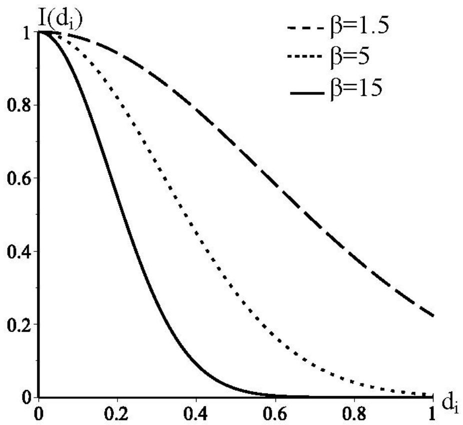

Рис. 1. Мера информированности
Fig. 1. Measure of information

Области предпочтительных полезностей имеют вид: $D_1 = \{(x, y) : U_1(d_1) > U_2(d_2)\}$, $D_2 = \{(x, y) : U_2(d_2) > U_1(d_1)\}$. Найдем общую границу областей D_1 и D_2, приравняв $e^{-\beta d_1^2} V_1 - \alpha d_1^2 = e^{-\beta d_2^2} V_2 - \alpha d_2^2$. Учитывая выражение для d_1 и d_2, после несложных преобразований получаем

$$y^2 = \frac{1}{\beta} \ln \frac{V_1 e^{-2\beta x} - V_2 e^{2\beta x}}{4\alpha e^{\beta(x^2+1)} x}. \tag{3}$$

График кривой (3), являющейся общей границей областей D_1 и D_2, изображен на рис. 2.

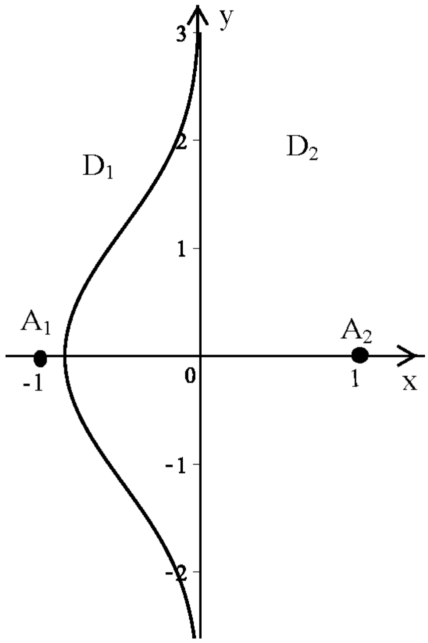

Рис. 2. Кривая (3)
Fig. 2. Curve (3)

2. Вероятность выбора ареала

В работе [6] для описания распределения популяции по ареалам U. Dieckmann использует распределение Больцмана для m ареалов

$$P_{ij} = \frac{e^{\gamma U_{ij}}}{\sum_{k=1}^{m} e^{\gamma U_{ik}}}, i, j = 1, .., m,$$

где P_{ij} – вероятность перехода популяции из ареала A_i в ареал A_j, если популяция находится в ареале A_i. В настоящей работе распределение Больцмана используется для описания распределения популяции по ареалам в случае, если популяция находится в движении

$$P_i(t) = \frac{e^{qU_i(d_i)}}{\sum_{i=1}^{m} e^{qU_i(d_i)}},$$

где $d_i = d_i(t)$, t – время, q – положительный параметр. Продифференцировав распределение Больцмана по времени, получим систему m нелинейных неавтономных дифференциальных уравнений, описывающих скорость изменения вероятности выбора популяцией i-го ареала:

$$\begin{cases} \dot{P}_1 = q \cdot P_1 \cdot (P_2 \cdot \varphi_{12}(t) + ... + P_m \cdot \varphi_{1m}(t)) \\ \dot{P}_2 = q \cdot P_2 \cdot (P_1 \cdot \varphi_{21}(t) + ... + P_m \cdot \varphi_{2m}(t)) \\ \dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots \\ \dot{P}_m = q \cdot P_m \cdot (P_1 \cdot \varphi_{m1}(t) + ... + P_{m-1} \cdot \varphi_{mm-1}(t)), \end{cases}$$

где $\varphi_{ij}(t) = \dot{U}_i - \dot{U}_j$.

Рассмотрим случай двух ареалов, $m = 2$:

$$\begin{cases} \dot{P}_1 = q \cdot P_1 \cdot P_2 \cdot \varphi(t) \\ \dot{P}_2 = -q \cdot P_1 \cdot P_2 \cdot \varphi(t), \end{cases} \tag{4}$$

где $\varphi_{12}(t) = \varphi(t)$.

Найдем решения $P_1(t)$ и $P_2(t)$ системы дифференциальных уравнений (4). Учитывая, что $P_1 + P_2 = 1$, получим $\dot{P}_1 = q \cdot P_1 \cdot (1 - P_1) \cdot \varphi(t)$. Интегрируя это уравнение, получим

$$P_1(t) = \frac{P_{10}e^{q\Phi(t)}}{1 + P_{10}(e^{q\Phi(t)} - 1)}, P_2(t) = \frac{1 - P_{10}}{1 + P_{10}(e^{q\Phi(t)} - 1)} \tag{5}$$

где $\Phi(t) = U_1(t) - U_2(t) - U_1(0) + U_2(0)$, $P_{10} = P_1(0)$ и $P_{20} = P_2(0)$. Несложно показать, что решение (5) совпадает с распределением Больцмана

$$\tilde{P}_1(t) = \frac{e^{qU_1(t)}}{e^{qU_1(t)} + e^{qU_2(t)}}, \tilde{P}_2(t) = \frac{e^{qU_2(t)}}{e^{qU_1(t)} + e^{qU_2(t)}}$$

при $P_{10}e^{-U_1(0)} = P_{20}e^{-U_2(0)}$.

3. Устойчивость распределения Больцмана

Исследуем устойчивость распределения Больцмана в случае двух ареалов ($m = 2$).

Теорема 1. *Пусть $\varphi(t)$ непрерывна, тогда решение системы (4), являющееся распределением Больцмана, устойчиво по Ляпунову.*

Доказательство. Введем для удобства обозначения $\tilde{P}_1(t) = \tilde{P}(t)$, $P_1(t) = P(t)$, $\tilde{P}_1(0) = \tilde{P}_0$, $P_1(0) = P_0$, $U_{20} = U_2(0)$ и $U_{10} = U_1(0)$. После несложных преобразований получим $\tilde{P}(t) = \frac{1}{1+e^{q(U_2(t)-U_1(t))}}$ и $P(t) = \frac{P_0}{P_0+(1-P_0)e^{-q\Phi(t)}}$. Пусть $g(t) = e^{q(U_2(t)-U_1(t))}$, $g(0) = e^{q(U_{20}-U_{10})}$ и $P_0 - \tilde{P}_0 = P_0 - \frac{1}{1+g(0)} = \alpha$. Тогда $|P(t) - \tilde{P}(t)| = |\frac{g(t)}{(1+(\frac{1}{P_0}-1)\frac{g(t)}{g(0)})(1+g(t))}(1 - \frac{\frac{1}{P_0}-1}{g(0)})|$, где $1 - \frac{\frac{1}{P_0}-1}{g(0)} = \frac{\alpha(1+g(0))^2}{g(0)(1+\alpha+\alpha g(0))} = h(\alpha)$. Пусть $\beta = \alpha(1 + g(0))$, тогда $h(\alpha) = \frac{\beta(1+g(0))}{g(0)(1+\beta)}$. Отсюда следует $|P(t) - \tilde{P}(t)| = |\frac{g(t)}{(1+(\frac{1}{P_0}-1)\frac{g(t)}{g(0)})(1+g(t))}(1 - \frac{\frac{1}{P_0}-1}{g(0)})| < C|\frac{\beta(1+g(0))}{g(0)(1+\beta)}| < \varepsilon$, где $C = const$ и $C > 0$, очевидно, что $|\frac{g(t)}{(1+(\frac{1}{P_0}-1)\frac{g(t)}{g(0)})(1+g(t))}| < C$ при любом поведении $g(t)$. Отсюда следует, что $-A < \frac{\beta}{(1+\beta)} < A$, где $A = \frac{\varepsilon}{C(\frac{1+g(0)}{g(0)})}$. Пусть ε достаточно мало, что согласуется с определением устойчивости, тогда $0 < A < 1$ и $-\frac{A}{1+A} < \beta < \frac{A}{1-A}$. Отсюда следует, что $-\frac{\varepsilon g(0)}{C+\frac{\varepsilon g(0)}{1+g(0)}} < \alpha < \frac{\varepsilon g(0)}{C-\frac{\varepsilon g(0)}{1+g(0)}}$. Пусть $B_1 = \frac{\varepsilon g(0)}{C+\frac{\varepsilon g(0)}{1+g(0)}}$, $B_2 = \frac{\varepsilon g(0)}{C-\frac{\varepsilon g(0)}{1+g(0)}}$, и $B = min(B_1, B_2)$. Тогда если $-B < \alpha < B$, то $|P_0 - \tilde{P}_0| = |\alpha| < B$, то есть достаточно взять $\delta = B$. Отсюда следует устойчивость по Ляпунову. Теорема доказана. □

Вид решения системы (4) зависит от вида функции $\varphi(t)$. На рисунках 3 и 4 показаны решения системы (4) при $\varphi(t) = \cos(t)$ и $\varphi(t) = t^2e^{-t^2}$. На рисунке 3 показано, что решения системы (4) являются периодическими, если $\varphi(t)$ – ограниченная периодическая функция. На рисунке 4 показано, что решения системы (4) не являются периодическими, если $\varphi(t)$ – ограниченная функция.

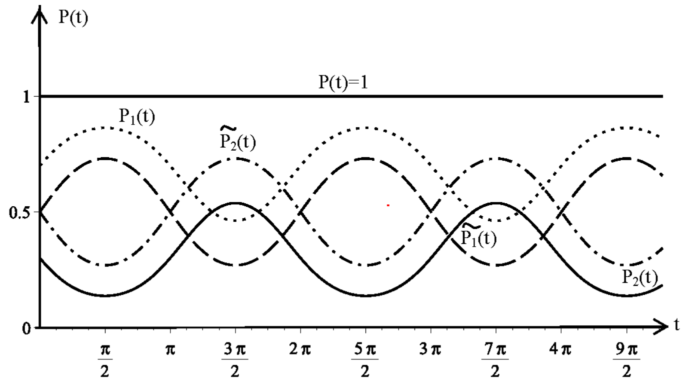

Рис. 3. Периодическое решение при $\varphi(t) = \cos(t)$, $P_{10} = 0,7$
Fig. 3. Periodical solution with $\varphi(t) = \cos(t)$, $P_{10} = 0,7$

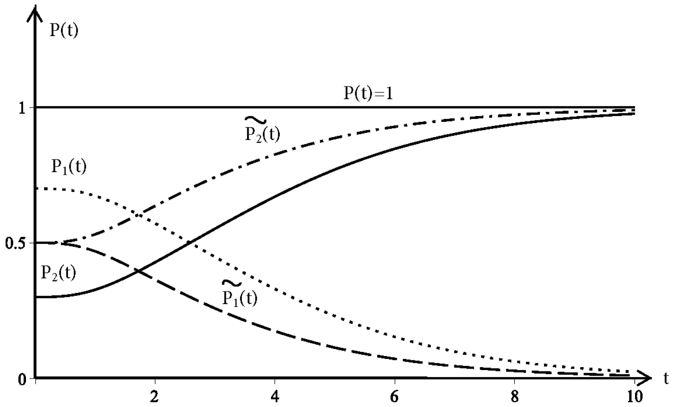

Рис. 4. Непериодическое решение при $\varphi(t) = t^2 e^{-t^2}$, $P_{10} = 0,7$
Fig. 4. Not periodical solution with $\varphi(t) = t^2 e^{-t^2}$, $P_{10} = 0,7$

4. Заключение

В работе была построена функция полезности в задаче выбора одного из двух ареалов, с учетом расстояния до каждого из них, меры информированности об ареале и затрат на перемещение к нему. Была предложена система дифференциальных уравнений, описывающих динамику вероятности выбора ареала и проведен анализ устойчивости распределения Больцмана.

Список литературы / References

[1] Charnov E. L., "Optimal foraging, the marginal value theorem", *Theoretical Population Biology*, **9** (1976), 129–136.

[2] Patlak C. S., "Random walk with persistence and external bias", *Bulletin of Mathematical Biophysics*, **15** (1953), 311–338.

[3] Hoffmann G., "Optimization of Brownian search strategies", *Biological Cybernetics*, **49** (1983), 21–31.

[4] Bovet P., Benhamou S., "Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model", *Journal of Theoretical Biology*, **131**:4 (1988), 419–433.

[5] Fretwell S. D., Lucas H. L., "On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds", *Acta Biotheoretica*, **19** (1970), 16–36.

[6] Shuichi M., Arlinghaus R., Dieckmann U., "Foraging on spatially distributed resources with sub-optimal movement, imperfect information, and travelling costs: departures from the ideal free distribution", *Synthesising Ecology*, **119**:9 (2010), 1469–1483.

Kirillov A. N., Danilova I. V., "Dynamics of Population Patch Distribution", *Modeling and Analysis of Information Systems*, **25**:3 (2018), 268–275.

DOI: 10.18255/1818-1015-2018-3-268-275

Abstract. The problem of selection by the patch population in the absence of information on the utility of the patch, that is, the volume of its energy resources, is considered. This problem relates to the theory of optimal foraging. U. Dieckman proposed an approach to modeling the population patch distribution. The approach is based on a utility function that takes into account the amount of resources in a patch, the population − patch distance, and the measure of information certainty on patch utility. In this case, the Boltzmann distribution is used to describe the population patch distribution. And U. Dieckman considered a static problem that does not take into account the change in the position of the population with time. In this paper, we propose a dynamic system that describes the population patch distribution, which depends on the utility of the patch. In addition the utility varies with time as a result of distance variations. The Boltzmann distribution is a particular solution of the proposed system of differential equations. The Lyapunov stability condition for the Boltzmann distribution is obtained.The utility functions of the patches, which depend on the population − patch distance and on the measure of the information certainty, are introduced. As a result, in the two-dimensional case, a space R^2 is divided into areas of preferred utility. Such a partition is a generalization of the Voronoi diagram.

Keywords: population dinamics, the patch, utility function, stability, Boltzmann distribution

On the authors:
Alexander N. Kirillov, orcid.org/0000-0002-3356-1846, Doctor of Science,
Institute of Applied Mathematical Research of the Karelian Research Centre RAS,
11 Pushkinskaya Str., 185910 Petrozavodsk, Russia,
Petrozavodsk State University,
33 Lenina prosp., 185910 Petrozavodsk, Russia, e-mail: kirillov@krc.karelia.ru

Inna V.Danilova, orcid.org/0000-0001-7031-4580, graduate student,
Institute of Applied Mathematical Research of the Karelian Research Centre RAS,
11 Pushkinskaya Str., 185910 Petrozavodsk, Russia, e-mail: DanilovaInna1987@mail.ru

Acknowledgments:
This paper was supported by the RFBR (18-01-00249a).