

УДК 517.9

Процесс разделения видов в слабо неоднородной среде¹

С. Д. Глызин^{*,**}, В. Е. Фролов^{**}

*НЦ РАН,

Черноголовка 142432. E-mail: glyzin@uniyar.ac.ru

**Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова,

Ярославль 150003. E-mail: onsol.tu@gmail.com

Аннотация. В работе рассмотрена математическая модель процесса разделения вида на два новых в слабо неоднородной среде. В моделирующей такую экосистему краевой задаче при критических значениях параметров реализуется резонанс 1:1. Построена нормальная форма изучаемой краевой задачи и получены условия, при которых устойчиво состояние равновесия, соответствующее синфазным колебаниям исходной системы. Анализ полученных асимптотических формул показал, что процесс видообразования, по всей вероятности, наиболее интенсивен у массовых видов животных, которые достаточно плодовиты и у которых коэффициент подвижности относительно мал. Это дает основание говорить, что получено еще одно объяснение многочисленности близких видов у плодовитых животных. В этом объяснении важную роль играет величина неоднородного сопротивления внешней среды. Этот результат в определенной степени сближает симпатрический и географический принципы видообразования.

Ключевые слова: запаздывание; краевая задача; нормальная форма; бифуркации; автоколебания; задача о конкуренции видов; видообразование.

The Process of Speciation in a Weakly Inhomogeneous Medium

S. D. Glyzin, V. E. Frolov

*NTSCH, Chernogolovka 142432,

**P.G. Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl 150003.

Abstract. We consider a mathematical model of a species separation into two new species in a weakly inhomogeneous environment. The boundary value problem modeling such an ecosystem exhibits for the critical parameter values resonance of 1:1. The normal form of the considered boundary value problem was constructed and the conditions were obtained under which the stationary state corresponding to in-phase oscillations of the original system is stable one. Analysis of obtained asymptotic formulae shows that the speciation process is the most intensive for species with high population density which are fertile enough and whose mobility coefficient is sufficiently small. This gives another explanation of diversity of close species of the fertile animals. In this explanation the value of nonuniform external environment resistance plays an important role. This result brings together sympatric and geographic speciation principles.

¹Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект №14-21-00158).

Keywords: delay, boundary value problem, normal form, bifurcations, auto-oscillations, interspecific competition, speciation.

MSC 2010: 34D12

Введение

Проблема видообразования является одной из центральных в эволюционной теории [11]. К настоящему времени удалось сильно продвинуться в понимании основных механизмов генетических изменений в популяциях (см., например, [14, 15]), однако до конца не известно как происходит их закрепление. Учитывая, что эти изменения в конечном итоге ведут к образованию нового вида, остается не вполне понятным феномен видообразования. Одной из наиболее естественных и плодотворных идей в этом направлении является предположение, что процесс видообразования происходит за счет стремления экосистемы повысить степень своей устойчивости, которое выражается в повышении средней численности и уменьшении размаха ее колебаний.

В статьях [6, 7, 8] и книге [5] был изложен единый подход к моделированию динамики популяций на основе логистического уравнения с запаздыванием. В рамках этого подхода в статье [8] и была предложена идея, рассматривать видообразование как результат стремления экосистемы повысить степень своей устойчивости. Более того, в работах [2, 9] эта идея была применена к объяснению эволюционного процесса, для этого была проанализирована простейшая математическая модель и было показано, что расщепление вида в пределах ареала обитания на два новых приводит к уменьшению размаха колебаний.

В настоящей работе рассмотрена более сложная математическая модель, учитывающая диффузию и неоднородное сопротивление внешней среды. Модель, составленная в соответствии с общей идеологией работы [7], позволила показать, как ведут себя относительно друг друга вновь образовавшиеся виды. В частности, показано, что в слабо неоднородной среде процесс видообразования особенно эффективен для массовых видов животных, которые достаточно плодовиты и у которых коэффициент подвижности относительно мал.

Отметим, что предположение о видообразовании как процессе, направленном на увеличение устойчивости экосистемы в целом, встречается во многих классических работах по эволюционной биологии и динамике популяций (см. уже цитированные книги [14, 15], а также [12, 13] и списки литературы в них).

1. Постановка задачи

В работе [9] для описания динамики изменения численности вида, обитающего в неоднородной среде, была предложена краевая задача

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D\Delta N + r[1 - AN(t - h, x_1, x_2)]N, \quad (1.1)$$

$$\frac{\partial N}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = 0 \quad (1.2)$$

Здесь Γ — граница ограниченной области Ω , ν — направление нормали к Γ , $N = N(t, x_1, x_2)$ — плотность численности популяции, функция $A = A(x_1, x_2)$ определяет неоднородность сопротивления среды, D — коэффициент подвижности, r — мальтузианский коэффициент линейного роста, h — возраст производителей. Предположим, что вид разделился на два подвида, причем у одного из них изменился коэффициент подвижности D . Очевидно, что вновь образовавшиеся виды должны конкурировать за общую пищу. Модель этого процесса в однородной среде была рассмотрена в [9]. В данном случае математическая модель имеет вид:

$$\dot{N}_1 = D_1 \Delta N_1 + r_1 \left[1 + a_1 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) - \frac{1 + a_1}{\beta_1} A N_1(t - h_1, x_1, x_2) \right] N_1, \quad (1.3)$$

$$\dot{N}_2 = D_2 \Delta N_2 + r_2 \left[1 + a_2 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) - \frac{1 + a_2}{\beta_2} A N_2(t - h_2, x_1, x_2) \right] N_2, \quad (1.4)$$

$$\frac{\partial N_1}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = \frac{\partial N_2}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = 0, \quad (1.5)$$

Здесь $N_1(t, x_1, x_2)$, $N_2(t, x_1, x_2)$ — плотности численности видов, K_1, K_2 — их средние по времени значения, a_1, a_2 — коэффициенты конкуренции, β_1, β_2 — положительные числа такие, что $\beta_1 + \beta_2 = 1$. При $a_1 = a_2 = 0$ эти числа — доли, на которые условно разделен вид. Кроме того, $r_1(1 + a_1) = r_2(1 + a_2) = r$, $h_1 = h_2 = 1$ (последнее — удобная нормировка).

Ниже считаем, что

$$a_1 = \eta, \quad a_2 = a\eta, \quad r = \frac{\pi}{2} + \varepsilon, \quad (1.6)$$

$$D_1 = D + d, \quad D_2 = D, \quad (1.7)$$

$$A(x_1, x_2) = 1 + \mu A_1(x_1, x_2), \quad (1.8)$$

где a — некоторое число, $\eta, \mu, d, \varepsilon$ — малые положительные параметры, причем

$$d \sim \frac{\eta}{\varepsilon} \ll 1 \quad \left(\text{при } \eta \rightarrow 0 \quad \frac{\eta}{\varepsilon} \rightarrow 0 \text{ и } d \rightarrow 0 \right). \quad (1.9)$$

Кроме того,

$$\iint_{\Omega} A_1(x_1, x_2) dx_1 dx_2 = 0. \quad (1.10)$$

При $\eta = 0$ имеем, очевидно, один вид, условно разделенный на два, а (1.3) — (1.5) распадается на две независимые краевые задачи, каждая из которых имеет [7] в окрестности состояния равновесия единственное (с точностью до сдвигов по времени) устойчивое периодическое решение

$$N_j = K_j [1 + n_j(t + \varphi_j, x)] \quad (j = 1, 2), \quad (1.11)$$

Проблема заключается в следующем: при $\eta > 0$ найти, от каких решений семейства (1.11) ответвляются периодические решения и какова их асимптотика.

2. Асимптотический анализ модели

Среднее значение численности одного вида K_D является решением краевой задачи

$$D\Delta K_D + r(1 - AK_D)K_D = 0, \quad \frac{\partial K_D}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = 0. \quad (2.1)$$

Из самой структуры системы (1.3) – (1.5) следует

$$K_j = \frac{\beta_j}{1 + a_j} K_{D_j} + O(\eta) \quad (j = 1, 2). \quad (2.2)$$

Учитывая (2.2), выполним в (1.3) – (1.5) замены

$$N_j = \frac{\beta_j}{1 + a_j} K_{D_j} (1 + n_j) \quad (j = 1, 2). \quad (2.3)$$

В результате, вспоминая о (1.6), (1.9) и отбрасывая слагаемые с малыми параметрами высокого порядка малости (это не повлияет на окончательный результат), получаем

$$\begin{aligned} \frac{\partial n_1}{\partial t} = D_1 \Delta n_1 - \left[\tilde{\eta} n_2 + \left(\frac{\pi}{2} + \varepsilon_1 \right) AK_{D_1} n_1(t-1, x_1, x_2) \right] (1 + n_1) + \\ + \frac{2D_1}{K_{D_1}} \sum_{j=1}^2 \frac{\partial K_{D_1}}{\partial x_j} \frac{\partial n_1}{\partial x_j}, \end{aligned} \quad (2.4)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial n_2}{\partial t} = D_2 \Delta n_2 - \left[a\tilde{\eta} n_1 + \left(\frac{\pi}{2} + \varepsilon_2 \right) AK_{D_2} n_2(t-1, x_1, x_2) \right] (1 + n_2) + \\ + \frac{2D_2}{K_{D_2}} \sum_{j=1}^2 \frac{\partial K_{D_2}}{\partial x_j} \frac{\partial n_2}{\partial x_j}. \end{aligned} \quad (2.5)$$

$$\frac{\partial n_1}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = \frac{\partial n_2}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = 0. \quad (2.6)$$

Здесь

$$\varepsilon_1 = \varepsilon - \tilde{\eta}, \quad \varepsilon_2 = \varepsilon - a\tilde{\eta}, \quad \tilde{\eta} = \frac{\pi}{2}\eta. \quad (2.7)$$

При $\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \tilde{\eta} = \mu = 0$ в задаче об устойчивости нулевого решения системы (2.4) – (2.6) имеет место критический случай двух совпадающих пар чисто мнимых корней $\pm i\pi/2$ с элементарными делителями. Тем самым, к краевой задаче (2.4) – (2.6) применим асимптотический метод построения устойчивого интегрального многообразия и соответствующей системы обыкновенных дифференциальных уравнений на нем (используется алгоритм, развитый в работе [7] в варианте, предложенном в [1]). Для этого выполним в (2.4) – (2.6) замену переменных

$$n_1(t, x_1, x_2) = \xi_1 \cos \frac{\pi}{2} \tau_1 + \sum_{i,j=1}^2 \xi_i \xi_j u_{ij}^{(1)} + \dots, \quad (2.8)$$

$$n_2(t, x_1, x_2) = \xi_2 \cos \frac{\pi}{2} \tau_2 + \sum_{i,j=1}^2 \xi_i \xi_j u_{ij}^{(2)} + \dots, \quad (2.9)$$

где $u_{ij}^{(1)}(\tau_1, \tau_2, x_1, x_2)$, $u_{ij}^{(2)}(\tau_1, \tau_2, x_1, x_2)$ принадлежат классу тригонометрических полиномов аргументов τ_1, τ_2 , а ξ_1, ξ_2 — функции времени. Из условий разрешимости соответствующих задач в этом классе получаем следующую систему:

$$\begin{aligned} \dot{\xi}_1 &= \varphi_1 \varepsilon_1 \xi_1 + \varphi_2 (D_1) \mu^2 \xi_1 + \varphi_3 \xi_1^3 + b \tilde{\eta} \xi_2 \cos \left(\frac{\pi}{2} (\tau_2 - \tau_1) + \gamma \right), \\ \dot{\xi}_2 &= \varphi_1 \varepsilon_2 \xi_2 + \varphi_2 (D_2) \mu^2 \xi_2 + \varphi_3 \xi_2^3 + ab \tilde{\eta} \xi_1 \cos \left(\frac{\pi}{2} (\tau_1 - \tau_2) + \gamma \right), \\ \dot{\tau}_1 &= 1 + \frac{4}{\pi^2} f(D_1) \mu^2 + c_1 \varepsilon_1 + c_3 \xi_1^2 + \frac{2}{\pi} b \tilde{\eta} \frac{\xi_2}{\xi_1} \sin \left(\frac{\pi}{2} (\tau_2 - \tau_1) + \gamma \right), \\ \dot{\tau}_2 &= 1 + \frac{4}{\pi^2} f(D_2) \mu^2 + c_1 \varepsilon_2 + c_3 \xi_2^2 + \frac{2}{\pi} ab \tilde{\eta} \frac{\xi_1}{\xi_2} \sin \left(\frac{\pi}{2} (\tau_1 - \tau_2) + \gamma \right), \end{aligned} \quad (2.10)$$

в которой отброшены слагаемые высших порядков малости. Здесь

$$f(D) = D \iint_{\Omega} \sum_{j=1}^2 \left(\frac{\partial K_D^{(1)}}{\partial x_j} \right)^2 dx_1 dx_2,$$

где $K_D^{(1)}$ — решение эллиптической краевой задачи

$$D \Delta K_D^{(1)} - \frac{\pi}{2} (K_D^{(1)} + A_1) = 0, \quad \frac{\partial K_D^{(1)}}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = 0, \quad (2.11)$$

$$\varphi_1 = \frac{2\pi}{4 + \pi^2}, \quad \varphi_2(D) = -\varphi_1 \left(1 + \frac{2}{\pi} \right) f(D),$$

$$b = \frac{2}{\sqrt{4 + \pi^2}}, \quad \varphi_3 = -\frac{\pi(3\pi - 2)}{20(4 + \pi^2)},$$

$$\gamma = \arccos \left(-\frac{2}{\sqrt{4 + \pi^2}} \right),$$

$$c_1 = \frac{8}{\pi(4 + \pi^2)}, \quad c_3 = -\frac{\pi + 6}{10(4 + \pi^2)}.$$

Положим $\eta_1 = \tilde{\eta}/\varepsilon$. В силу (1.9) η_1 — малый параметр. Ниже считаем, что $\mu^2 = m\eta_1$. При этом условии найдем то значение a , при котором уравнения для медленных переменных имеют устойчивое состояние равновесия, которому соответствуют синхронизированные по времени колебания

$$\tau_1 - \tau_2 = 0. \quad (2.12)$$

Непосредственные выкладки показывают, что равенство (2.12) возможно только при

$$a = 1 + 2.429m df'(D). \quad (2.13)$$

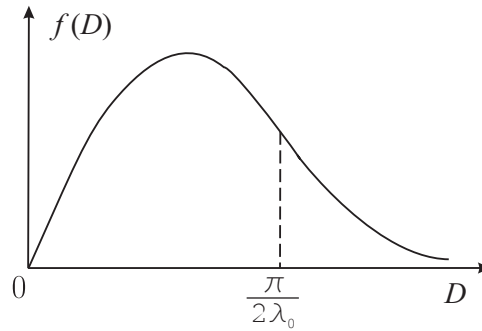


Рис. 1.

Если же (2.13) выполнено, то

$$\xi_j = \sqrt{\frac{40\varepsilon}{3\pi - 2}} (1 + b_j^{(1)}\eta_1 + o(\eta_1)) \quad (j = 1, 2),$$

$$b_1^{(1)} = -\frac{\pi + 1}{4} - 0.818f(D)m - 0.818dmf'(D) + o(d),$$

$$b_2^{(1)} = -\frac{\pi + 1}{4} - 0.818f(D)m - 2.515dmf'(D) + o(d),$$

Для анализа вида функции $f(D)$ введем в рассмотрение ненулевые собственные числа и соответствующие им собственные функции краевой задачи (см. [7])

$$-\Delta e_n = \lambda_n e_n, \quad \frac{\partial e_n}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = 0, \quad (2.14)$$

где $0 < \lambda_0 \leq \lambda_1 \leq \dots$. Решение краевой задачи (2.11) выражается тогда формулой

$$K_D^{(1)} = \frac{\pi}{2} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\alpha_n}{D\lambda_n + \pi/2} e_n,$$

где α_n ($n = 0, 1, \dots$) — коэффициенты разложения $A_1(x_1, x_2)$ в ряд Фурье по собственным функциям краевой задачи (2.14). Отсюда получаем

$$f(D) = \frac{\pi^2}{4} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{D\lambda_n}{(D\lambda_n + \pi/2)^2} \alpha_n^2. \quad (2.15)$$

Опираясь на представление (2.15), нетрудно видеть, что $f(D)$ имеет вид, представленный на рис. 1. Точка $D = \pi/(2\lambda_0)$ находится на ниспадающем участке кривой $f(D)$, поскольку из формулы (2.15) следует, что $f'(\frac{\pi}{2\lambda_0}) < 0$, напомним, что λ_0 — наибольшее из собственных чисел краевой задачи (2.14).

Выберем D такое, что $f'(D) \neq 0$. Из (2.13) тогда вытекает, что $a > 1$ (< 1) при $f'(D) > 0$ (< 0). Таким образом, при $f'(D) > 0$ более подвижный вид оказывает большее давление на менее подвижный вид. Однако размах колебаний у него

больше. Если же $f'(D) < 0$, то у обоих видов колебания гасятся менее эффективно. Процесс видообразования наиболее интенсивен у массовых видов животных, которые достаточно плодовиты и у которых коэффициент подвижности D относительно мал. В силу показанного на рисунке у таких видов $f'(D) > 0$.

Заключение

Таким образом, при наличии неоднородного сопротивления среды процесс видообразования у плодовитых видов с малым коэффициентом подвижности приводит к стабилизации колебаний и, следовательно, увеличению устойчивости системы в целом. Тем самым, получено еще одно объяснение многочисленности близких видов у массовых видов животных. В этом объяснении важную роль играет величина неоднородного сопротивления внешней среды. Ярким примером, иллюстрирующим данное явление, является существование большого числа близких видов среди мышевидных, которые как раз обладают высокой плодовитостью.

Отметим еще, что полученный результат сближает симпатрический и географический принципы видообразования.

Динамические свойства рассмотренной модели изучены в данной постановке еще далеко не полностью. В частности, для системы (2.10) необходимо выполнить численный анализ, цель которого состоит в нахождении ее грубых устойчивых режимов. На основании утверждения о соответствии существование грубых режимов нормальной формы (2.10) влечет существование грубых режимов той же устойчивости у краевой задачи (1.3) – (1.5). Такое исследование представляет несомненный интерес. Особую ценность имело бы сопоставление устойчивых решений, полученных для нормальной формы, и устойчивых режимов исходной краевой задачи. Это позволит прогнозировать вид пространственно неоднородных режимов краевой задачи (1.3) – (1.5) и находить режимы в максимальной степени соответствующие поставленной задаче о повышении степени устойчивости экосистемы. Непосредственное изучение распределенных задач популяционной динамики сталкивается с существенными трудностями (см., например, [16, 10, 4, 3]), некоторых из которых можно избежать за счет предварительного изучения нормальной формы задачи.

Список цитируемых источников

1. Глызин С.Д., Колесов А.Ю. Локальные методы анализа динамических систем: учебное пособие. — Ярославль: ЯрГУ, 2006. — 92 с.
Glyzin S.D., Kolesov A.Yu. (2006). Local methods for analyzing dynamical systems (in Russian). Yaroslavl': YarGU.
2. Глызин С.Д. О стабилизирующей роли процесса видообразования // Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1983. — С. 101–106.
Glyzin S.D. (1983). On the stabilizing role of the speciation process (in Russian) // Issledovaniya po ustoychivosti i teorii kolebaniy. Yaroslavl', 101-106.

3. Глызин С. Д. Разностные аппроксимации уравнения «реакция-диффузия» на отрезке // Моделирование и анализ информационных систем. — 2009. — Т. 16, № 3. — С. 96–116.
Glyzin S. D. (2009). Difference approximations of “reaction – diffusion” equation on a segment (in Russian). Modeling and Analysis of Information Systems, 16:3, 96-116.
4. Глызин С. Д. Учет возрастных групп в уравнении Хатчинсона // Моделирование и анализ информационных систем. — 2007. — Т. 14, № 3. — С. 29 – 42.
Glyzin S.D. A registration of age groups for the Hutchinson’s equation (in Russian). Modeling and Analysis of Information Systems, 14:3, 29-42.
5. Колесов А. Ю., Колесов Ю. С. Релаксационные колебания в математических моделях экологии — М.: Наука, 1993. (Тр. МИАН. — Т. 199. — С. 3–124.)
Kolesov A. Yu., Kolesov Yu. S. (1995). Relaxational oscillations in mathematical models of ecology. Proceedings of the Steklov Institute of Mathematics, 199, 1–126.
6. Колесов Ю. С. Инварианты экологических уравнений // Математические модели в биологии и медицине. Институт математики и кибернетики АН Лит. ССР, Вильнюс, 1985. — № 1. — С. 30–59.
Kolesov Yu.S. (1985). Invariants of ecological equations (in Russian). Matematicheskie modeli v biologii i medicine. — Institut matematiki i kibernetiki AN Lit. SSR, Vilnyus, no.1, 30–59.
7. Колесов Ю. С. Математические модели экологии // Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1979. — С. 3 – 40.
Kolesov Yu.S. (1979) Mathematical models of ecology (in Russian). Issledovaniya po ustoichivosti i teorii kolebaniyj. — Yaroslavl’, 3–40.
8. Колесов Ю. С. Некоторые задачи математической экологии // Дифференциальные уравнения и их применение. Вильнюс, 1981. — Вып. 29. — С. 27–34.
Kolesov Yu.S. (1981). Some problems of mathematical ecology (in Russian). Differentsial’nyye uravneniya i ikh primeneniye. Vil’nyus, 29, 27-34.
9. Колесов Ю. С., Федотов Н. Б. К проблеме видообразования // Дифференциальные уравнения и их применение. Вильнюс, 1981. — Вып. 29. — С. 41–49.
Kolesov YU.S., Fedotov N.B. (1981). To the problem of speciation (in Russian). Differentsial’nyye uravneniya i ikh primeneniye. Vil’nyus, 29, 41-49.
10. de Aguiar M.Á. M., Baranger M., Baptistini E. M., Kaufman L., Bar-Yam Y. Global patterns of speciation and diversity // Nature. — 2009. — V. 460. — P. 384-387.
11. Darwin C. R. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. — London: John Murray. 6th edition; with additions and corrections. — 1872.
12. deQueiroz, K. Species concepts and species delimitation // Systematic Biology, — 2007. — V. 56. — P. 879–886.
13. Eldredge, N. Macroevolutionary Dynamics: Species, Niches, and Adaptive Peaks. — New York, McGraw-Hill Publishers, 1989. — 226 p.
14. Evolutionary Biology: Genome Evolution, Speciation, Coevolution and Origin of Life / Editors: Pierre Pontarotti. — Springer, 2014.

15. *Mayr E.* Animal Species and Evolution. — Cambridge, Belknap, 1963. — 811 p.
16. *Sayama H, de Aguiar M.A.M., Bar-Yam Y., Baranger M.* Spontaneous pattern formation and genetic invasion in locally mating and competing populations // Physical Review E 65 (5). — 051919.

Получена 22.02.2016