

Е.Н. Павлович, А.С.Братусь

ИСКЛЮЧЕНИЕ ДОМИНИРУЕМЫХ ВИДОВ В ОТКРЫТЫХ РЕПЛИКАТОРНЫХ СИСТЕМАХ

1. Введение

Общее репликаторное уравнение включает в себя многие хорошо обоснованные с точки зрения биологии математические модели, которые возникают в самых разных аспектах эволюции (см. [1,2,6]). В частности, это уравнение возникает в областях теоретической популяционной динамики [6], предбиологической молекулярной эволюции [4,13,14] и эволюционной теории игр [1,15,16].

Одно из простейших репликаторных уравнений имеет вид

$$\dot{v}_i = v_i((Av)_i - f^{loc}(t)), \quad i = 1, \dots, n. \quad (1)$$

Здесь $v = v(t) = (v_1(t), \dots, v_n(t)) \in R^n$ — вектор функция из n компонент, A — постоянная матрица $n \times n$ с элементами $a_{ij} \in R$, $(Av)_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}v_j(t)$ — i -й элемент вектора Av , f^{loc} — функция, которая будет описана ниже. Каждая функция $v_i(t)$ отражает относительную концентрацию i -того вида в момент времени t . При этом суммарная концентрация $\sum_{i=1}^n v_i$ предполагается постоянной. Без потери общности можно считать ее равной 1. Поэтому фазовое пространство системы (1) представляет из себя симплекс

$$S^n = \{v: \sum_{i=1}^n v_i = 1, \quad v_i \geq 0, \quad i = 1, \dots, n\}.$$

Симплекс S^n будет инвариантен под действием (1), если положить $f^{loc} = \langle Av, v \rangle$. Величина $(Av)_i$ отражает скорость прироста i -го вида в системе в зависимости от состояния популяции и называется Мальтузианским фитнесом вида, в то время как f^{loc} это средний фитнес всей системы в момент времени t . Матрицу A можно интерпретировать ориентированным графом на рис. 1, где каждая стрелка отражает влияние одного вида на другой. Система (1) — хорошо изученный объект, см. например [1,6,17].

Модель (1) предполагает концентрацию видов постоянной, что сложно осуществимо в реальных условиях. Рассматриваемая в этой работе открытая репликаторная модель снимает ограничение постоянства суммарной концентрации и является обобщением модели (1).

2. Постановка задачи

Рассмотрим открытую репликаторную систему вида

$$\dot{u}_i = u_i((Au)_i e^{-f} - g_i) = u_i f_i, \quad (2)$$

$$i = 1, 2, \dots, n, \quad t > 0, \quad u_0(t) = u_n(t), \quad u_i(0) = u_i^0.$$

Здесь $u_i(t)$ — неотрицательная функция, задающая концентрацию макромолекулы i -ого типа, u_i^0 — начальные значения, $A = (a_{ij})$ — матрица $n \times n$ с неотрицательными элементами, характеризующая взаимодействие видов, g_i — положительные постоянные, характеризующие скорости диссипации, $f(t)$ — неотрицательная функция времени, отражающая численность суммарной популяции:

$$f(t) = \sum_{i=1}^n u_i(t). \quad (3)$$

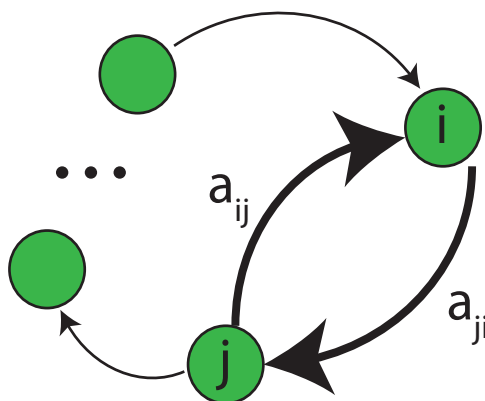


Рис. 1. Взаимодействие видов, представленное с помощью графа.

Отметим, что, в отличие от замкнутых репликаторных моделей [3,4,5,6], в этом случае не предполагается выполнение равенства $f(t) = const, t \geq 0$.

Матрицу A можно интерпретировать ориентированным графом, представленным на рис. 1, где a_{ij} — значение, соответствующее стрелке, соединяющей j -й и i -й элементы.

Можно рассмотреть задачу (2) в более общем виде, то есть:

$$\dot{u}_i = u_i((Au)_i Y(f) - g_i), \quad (4)$$

$$i = 1, 2, \dots, n, \quad t > 0, \quad u_0(t) = u_n(t), \quad u_i(0) = u_i^0.$$

Нас будет интересовать вид функции $Y(f)$, где $f = \sum_{i=1}^n u_i$, так как каждая такая функция порождает систему уравнений (4).

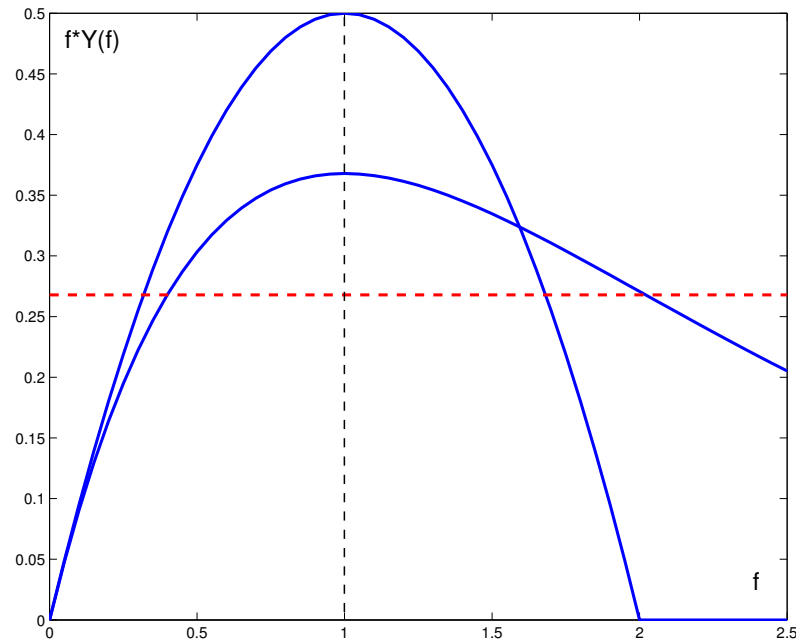


Рис. 2. Общий вид функции $fY(f)$.

Рассмотрим класс функций $Y(f)$, обладающих следующими свойствами: функция $Y(f)$ определена, непрерывна и положительна на множестве $[0, \chi)$, где $\chi = +\infty$ или $\chi = K > 0$,

1. $fY(f) \rightarrow 0$ при $f \rightarrow 0$.
2. $fY(f) \rightarrow 0$ при $f \rightarrow \chi$. Это условие является

существенным, исходя из биологической интерпретации системы. В этом случае функция $Y(f)$ играет роль ограничителя роста числа макромолекул.

3. Функция $fY(f)$ имеет единственный экстремум на множестве $[0, \chi)$ в точке $0 < M < \chi$, $(fY)' > 0$, $f \in [0, M]$, $(fY)' < 0$, $f \in (M, \chi)$

С л е д с т в и е 1. 1. Уравнение $fY(f) = \Omega$ может иметь два, одно или ни одного решения в зависимости от значения Ω . 2. Максимум функции $fY(f)$ достигается при $f = M$.

Не теряя общности, будем далее рассматривать случай $M = 1$.

С л е д с т в и е 2. Если функция $Y(f)$ удовлетворяет наложенным на нее ограничениям, то найдется такая положительная функция

$v(f) > 0, \quad f > 0$, что

$$(fY)' = fY' + Y = v(f)(M - f), \quad (5)$$

Действительно, последнее условие вытекает из того, что $(fY)'$ должна поменять знак при $f = M$.

З а м е ч а н и е 1. Класс функций, удовлетворяющих поставленным ограничениям и, как следствие, условию (5), содержит как минимум две функции: $Y = e^{-f}$ с $v(f) = e^{-f}$ и $Y = 2 - f$ с $v(f) = 2$. Эти функции представлены на рис. 2.

3. Замена переменных

Перейдем в уравнении (2) от абсолютных численностей популяции к частотам. Пусть $y_i = u_i / f$, тогда уравнения для частот принимают вид:

$$\dot{y}_i = y_i \left(((Ay)_i)Y - g_i - \langle y, A u f e^{-f} - \bar{g} \rangle \right). \quad (6)$$

Заметим, что эти уравнения не учитывают изменения f . Поэтому потребуется еще одно уравнение для функции $f(t, y)$. Из вида функции f имеем:

$$\dot{f} = f \langle y, A u f e^{-f} - \bar{g} \rangle. \quad (7)$$

Далее будем рассматривать уравнение (6) для равных коэффициентов смертности $g_i = g$, тогда оно эквивалентно:

$$\begin{aligned} \dot{y}_i &= y_i \left[(Ay)_i fY - g - \sum_{j=1}^n ((Ay)_j fY - g) y_j \right] = \\ &= y_i \left[(Ay)_i fY - g - \sum_{j=1}^n ((Ay)_j fY) y_j + \sum_{j=1}^n g y_j \right]. \end{aligned}$$

Так как $\sum_{j=1}^n y_j = 1$, то

$$\dot{y}_i = y_i \left((Ay)_i - \langle y, Ay \rangle \right) fY(f), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (8)$$

$$\dot{f} = \langle y, Ay \rangle f^2 Y - gf. \quad (9)$$

Заметим, что динамика изменения частот в уравнении (8) зависит от произведения $fY(f)$ только как от коэффициента, регулирующего скорость изменения частот. Этот коэффициент изменяется одинаково $\forall i = 1, 2, \dots, n$. Более того, функция $fY(f)$ является на множествах

$f \in (0,1), (1,\infty)$ строго монотонной и обратимой, а следовательно, в этих областях можно говорить о топологической орбитальной эквивалентности системы (8) и системы (1) [8]. Это позволяет применять для оценки предельного поведения системы (8) результаты, полученные ранее для замкнутых репликаторных систем [7,9].

С помощью приведенной выше замены переменных можно оценивать поведение частот в уравнении (4). Поведение общей численности популяции при этом требует отдельного рассмотрения.

4. Доминирование строк

Существует параллель между поведением репликаторной системы (1) и теорией матричных игр с матрицей A [10]. Пусть у матрицы A некоторая строка i доминируется в классическом смысле. То есть $\exists \bar{\gamma} \in S_n$ такой, что $\forall u \in S^n$

$$(Au)_i < \bar{\gamma}^T Au. \quad (10)$$

Найдем условия, которые надо наложить на вид открытого репликаторного уравнения, чтобы из того, что строка матрицы A с номером i доминируется, следовало, что $f_i = (Au)_i Y(f) - g_i$ доминировалась бы другими функциями (то есть чтобы i -тый вид был бы эволюционно менее эффективен, чем комбинация других видов). Это свойство репликаторных систем известно под названием выпуклой монотонности [10]. Условие (10) эквивалентно:

$$\sum_{j=1}^n a_{ij} u_j < \sum_{k=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_k a_{kj} u_j.$$

Требуется показать, что

$$f_i < \langle \bar{\gamma}^T, AuY(f) - g \rangle, \quad (11)$$

что эквивалентно

$$(Au)_i Y(f) - g_i < \sum_{k=1}^n \gamma_k (Au)_k Y(f) - \sum_{k=1}^n \gamma_k g_k. \quad (12)$$

Последнее верно, если

$$g_i \geq \sum_{k=1}^n \gamma_k g_k. \quad (13)$$

То есть условие (13) является достаточным для того, чтобы f_i доминировалась другими функциями.

З а м е ч а н и е 2. Если коэффициенты смертности видов $g_i = g$ одинаковы для всех видов, то условие (13) трансформируется в условие $\sum_{k=1}^n \gamma_k \leq 1$, которое выполняется как равенство, для $u \in S_n$.

Т е о р е м а 1. Если для системы (4) существует вектор $\bar{y} \in S_n$ такой, что выполняется неравенство (10) и (13), то частота $y_i \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$.

Д о к а з а т е л ь с т в о. Для доказательства этой теоремы воспользуемся тем, что система (4) при $g_i = g$ эквивалентна совокупности систем (8),(9). При этом

$$\dot{y}_i = y_i \left((Ay)_i - \langle y, Ay \rangle \right) fY \leq Y(1) y_i \left((Ay)_i - \langle y, Ay \rangle \right).$$

Последнее уравнение полностью повторяет репликаторное уравнение с точностью до положительного ограниченного множителя. В [10] доказано, что для репликаторного уравнения при выполнении аналогичных условий доминирования строки (10) и условия выпуклой монотонности динамики (13) частоты видов y_i стремятся к нулю при $t \rightarrow \infty$. Так как $Y(0) = const < \infty$, то эти результаты верны и для системы (8).

Таким образом, при исследовании динамики и предельного поведения системы (4) можно исключить из рассмотрения виды, строки матрицы A для которых доминируются другими строками. Это позволит понизить размерность системы. При этом процедуру удаления строк можно итеративно повторять до тех пор, пока не останется доминируемых строк.

Пример 1. Гиперцикл с паразитом

Рассмотрим взаимодействие видов, задаваемое графом на рис. 3. Гиперциклы с паразитами рассмотрены в работах [11,12].

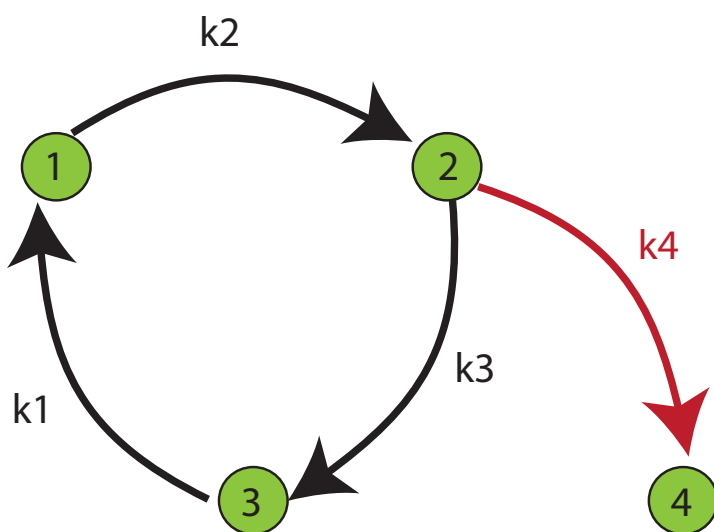


Рис. 3. Взаимодействие видов с паразитирующей ветвью.

Такой граф эквивалентен матрице

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & k_1 & 0 \\ k_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & k_3 & 0 & 0 \\ 0 & k_4 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad k_i \neq 0, \quad i = 1, 2, 3, 4.$$

Возможны два случая:

1) $k_1 > k_4$. Тогда четвертая строка доминируется первой и по теореме (1) четвертый вид заведомо вымирает и остается система размерности 3 с обратимой матрицей

$$\tilde{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & k_1 \\ k_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k_3 \end{pmatrix}$$

Такой вид матриц подробно рассмотрен в работе [18]: доказано, что все три вида u_1, u_2, u_3 могут сосуществовать, и их концентрации стремятся к устойчивому положению равновесия с тремя ненулевыми координатами.

2) $k_1 < k_4$. В этом случае первая строка доминируется, и по теореме (1) первый вид вымирает, а вместе с ним постепенно и второй с третьим. Это можно понять, поочередно вычеркивая доминируемые строки и соответствующие им столбцы. В конце этого процесса мы получим, что четвертый, паразитирующий, вид тоже вымрет, так как для воспроизведения ему нужен третий вид. Динамика видов представлена на рис. 4.

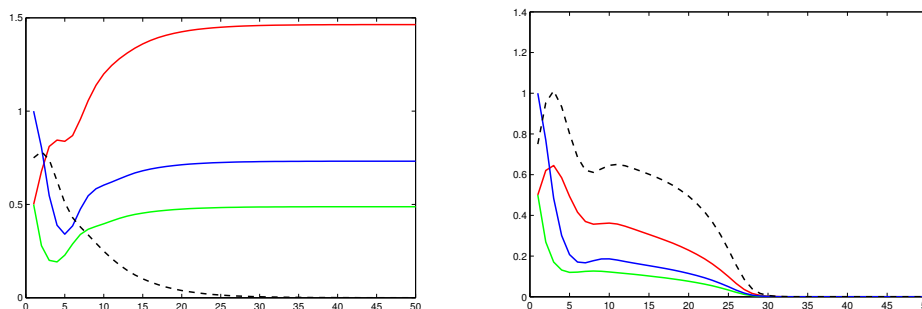


Рис. 4. Взаимодействие видов с паразитирующей ветвью. Слева: $k_1 = 20$, $k_2 = 10$, $k_3 = 30$, $k_4 = 16$, $g = 1$. Так как $k_4 < k_1$, то происходит вымирание паразитирующего вида (черная пунктирная линия). Справа: $k_1 = 20$, $k_2 = 10$, $k_3 = 30$, $k_4 = 20.4$, $g = 1$. Так как $k_4 > k_1$, то гиперцикл из первых трех видов вымирает, а как следствие, гибнет и паразит.

Пример 2. Дублирующая ветвь эволюции

Рассмотрим граф с дублированным циклом (рис. 5).

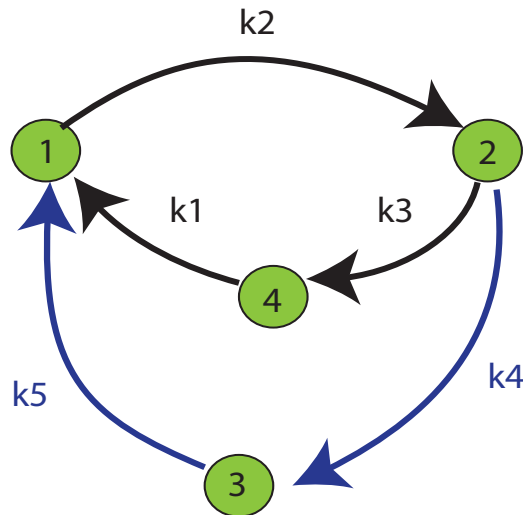


Рис. 5. Взаимодействие видов с двумя возможными ветвями эволюции.

Он эквивалентен матрице

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & k_1 & k_5 \\ k_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & k_3 & 0 & 0 \\ 0 & k_4 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad k_i \neq 0, \quad i = 1, 2, 3, 4, 5.$$

В зависимости от того, какой из коэффициентов, k_3 или k_4 больше, мы заключаем, какой из видов, третий или четвертый, продолжит свое существование. То есть по теореме (1) вид j вымирает, если строка A_j доминируется другими строками. Заметим, что выживание того или иного цикла 1-2-3 или 1-2-4 совершенно не зависит от соотношения между k_1 и k_5 . Динамику видов можно посмотреть на рис. 6.

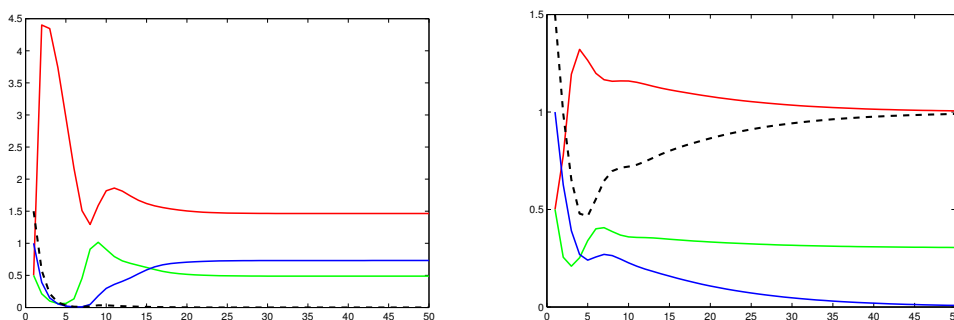


Рис. 6. Взаимодействие видов с конкурирующей ветвью. Слева: $k_1 = 20$, $k_2 = 10$, $k_3 = 30$, $k_4 = 20$, $k_5 = 500$, $g = 1$. Так как $k_4 < k_3$, то происходит вымирание второй ветви, соответствующей k_4, k_5 (черная пунктирная линия). Это происходит даже несмотря на то, что коэффициент k_5 на порядок превосходит k_1 . Справа: $k_1 = 20$, $k_2 = 10$, $k_3 = 30$, $k_4 = 33$, $k_5 = 10$, $g = 1$. Так как $k_4 > k_3$, то погибает ветвь, соответствующая k_2, k_3 .

Пример 3. Конкурирующие циклы

Рассмотрим взаимодействие двух циклов, имеющих общие вершины (см. рис. 7). Матрица A имеет вид:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & k_1 & 0 & 0 \\ k_2 & 0 & 0 & 0 & k_6 \\ 0 & k_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & k_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & k_5 & 0 \end{pmatrix}.$$

Заметим, что поведение системы зависит от соотношения коэффициентов k_3, k_4 . То есть, если $k_3 > k_4$, то третья строка доминирует четвертую, и по теореме (1) четвертый вид вымирает, что влечет выживание цикла (1-2-3), иначе же выживает цикл (2-4-5).

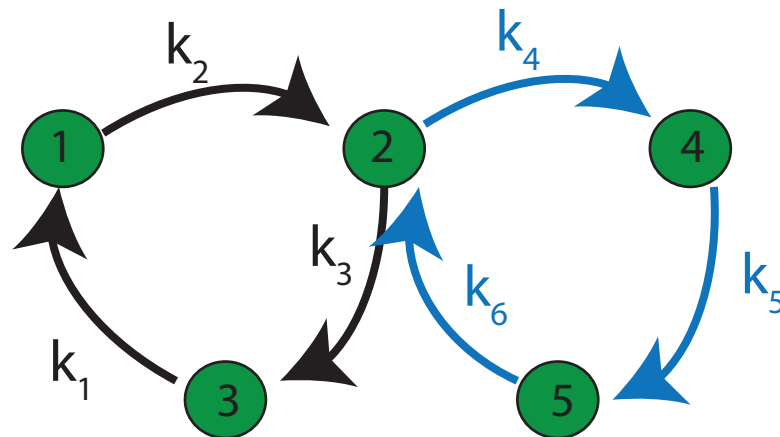


Рис. 7. Два конкурирующих цикла, имеющие общий вид.

5. Выводы

С помощью теоремы (1) при изучении динамики репликаторного уравнения можно исключить из рассмотрения виды, если соответствующие им строки репликаторной матрицы доминируются другими строками этой матрицы. При этом существенно снижается размерность системы (4) и количество входящих в нее параметров.

Литература

- [1] J. Hofbauer, K. Sigmund. Evolutionary game dynamics // Bull. of American Math. Society. N 40(4). P. 479-519. 2003.
- [2] P. Schuster, K. Sigmund. Replicator Dynamics // J. of Theor. Biology. N 100. P. 533-538. 1983.
- [3] M. Eigen. Self-organization of matter and the evolution of biological

macromolecules // *Naturwissenschaften*. 1971. N 58. P. 465-532.

[4] M. Eigen, P. Schuster. *The Hypercycle*. New-York: Springer, 1979.

[5] J. Hofbauer, K. Sigmund. *The Theory of Evolution and Dynamical Systems*. Cambridge University Press, 1988.

[6] J. Hofbauer, K. Sigmund. *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge University Press, 1998.

[7] J. Mallet-Paret, H.L. Smith. The Poincare-Bendixson theorem for monotone cyclic feedback systems // *Journal of Dynamics and Differential Equations*. 1990. 2. N 4. P. 367-421.

[8] В.И. Арнольд. *Геометрические Методы в Теории Обыкновенных Дифференциальных Уравнений*. Издательство Удмуртского университета, "НИЦ Регулярная и хаотическая динамика". 2000.

[9] O. Diekmann, S.A. Gils. On the cyclic replicator equation and the dynamics of Semelparous Populations // *SIAM J. applied dynamical systems*. 8. N 3. P. 1160-1189. 2009.

[10] J. Hofbauer, J.W. Weibull. Evolutionary selection against dominated strategies// *J. econ. theory*. N 71. P 558-573. 1996.

[11] J. Maynard Smith. Hypercycles and the origin of life// *Nature* **280**. N 5722. P. 445-446. 1979.

[12] U. Niesert, D. Harnasch, C. Bresch. Origin of life between Scylla and Charybdis // *J. Mol. Evol.* **17**. N 6. P. 348-353. 1981.

[13] А.С. Братусь, В.П. Посвянский. Стационарные решения в замкнутой распределенной системе гиперцикла // *Дифференциальные уравнения*. **42**. N 12. P. 1762-1774. 2006.

[14] A.S. Bratus, V.P. Posvyanskii, A.S. Novozhilov. A note on the replicator equation with explicit space and global regulation // *Math. Biosciences and Engineering (MBE)*. 8(3). P. 659-676. 2011.

[15] J. Maynard Smith. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, 1982.

[16] J. Maynard Smith, G.R. Price. The logic of animal conflict // *Nature*. 246(5427). P. 15-18. 1973.

[17] R. Cressman. *Evolutionary Dynamics and Existence Form Games*. The MIT Press, 2003.

[18] А.С. Братусь, Е.Н. Лукашева. Устойчивость и предельное поведение открытой распределенной системы гиперцикла // *Дифференциальные уравнения*. **45**. N 11, P. 1530-1542. 2009.