ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXIX, № 5, 1976 г.

УДК 519.95

Г. Г. АПОЯН

ОБ ОДНОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ПРИРОДНОГО МЕХАНИЗМА, РЕГУЛИРУЮЩЕГО СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ

В статье предлагается интерационная система уравнений, моделирующая динамику численности самцов и самок в природной популяции с учетом следующего предположения: вероятность рождения самца в данном цикле воспроизводства возрастает с ростом численности самок и убывает с ростом численности самцов. Доказывается, что отношение численностей (соотношение полов) со временем стабилизируется. Для предельного соотношения полов получена простая формула зависимости от коэффициентов смертности самцов и самок.

Механизм, регулирующий соотношение полов, является интереснейшим природным гомеостатическим механизмом. Проводимые с давних пор исследования половой дифференциации организмов выявили удивительную стабильность соотношения полов при рождении (так называемое, вторичное соотношение полов) во всех тех случаях, когда естественное соотношение полов среди взрослых особей (третичное соотношение полов) не нарушается какими-либо причинами, являющимися внешними по отношению к экологической системе, в которую входит данная популяция (такой внешней причиной может явиться, например, вмешательство в естественный процесс воспроизводства человека). Если же естественно сложившееся третичное соотношение полов по какой-либо причине нарушается, вторичное соотношение также изменяется, причем в противоположном направлении, т. е. таким образом, чтобы со временем компенсировать первоначальное нарушение равновесия. Это позволяет сделать вывод о том, что существует механизм отрицательной обратной связи, регулирующий соотношение полов при рождении в зависимости от соотношения полов среди взрослых, способных к размножению особей, а вся популяция в целом, представляет собой гомеостатическую систему, стремящуюся удержать свои существенные параметры (соотношение полов) на постоянном уровне при неблагоприятных внешних условиях [1].

Исследование проблемы половой дифференциации организмов представляет большой теоретический и практический интерес, поскольку в теоретическом плане здесь имеется достойный внимания случай регуляторной связи от целой популяции к части этой популяции—отдельному организму, а на практике овладение методом целенаправленного регулирования полов позволит выбирать их оптимальное соотношение в сельском хозяйстве [2—5].

В настоящей работе сделана попытка построения математической модели упомянутого природного гомеостатичесокго механизма регулирования полов и, по возможности, подробного анализа этой модели, которая при своей простоте достаточно адекватно описывает, на наш взгляд, исследуемый механизм при некоторых логически обоснованных допущениях.

Рассмотрим динамику роста популяции животных. Обозначим количество самцов в данном цикле воспроизводства через y_n, количество самок—через z_n. Допустим, что вероятность рождения самца в данном цикле воспроизводства в среднем по популяции равна p_n, тогда вероятность рождения самки будет $1—p_n$. Допускаем, что в каждом цикле воспроизводства каждая самка имеет по одному новорожденному; это допущение не является принципиальным, оно лишь позволяет избавиться в математической модели от излишних коэффициентов. Как видно из обозначения, величина p_n также принята переменной, что представляется вполне естественным, ибо именно в переменности p проявляется механизм регулирования полов. Зависимость вероятности рождения самцов от соотношения полов в популяции хорошо изучена: известно, что она возрастает с увеличением количества самок и убывает с ростом количества самцов [1, 3]. Исходя из этой зависимости и учитывая, что p_n как вероятность должна находится в интервале [0,1], выберем для нее следующее выражение:

$$p_n = \frac{kz_n}{kz_n + y_n},$$

где k характеризует скорость измерения p_n.

Введем коэффициенты смертности самцов—μ и самок—ν, определяющие ту часть самцов и самок, которые погибают в течение каждого цикла воспроизводства. Вообще говоря, коэффициенты μ и ν также должны быть переменными и зависеть от общего количества самцов и самок, а также от их соотношения, но чтобы не очень усложнять математическую модель, примем их постоянными, учитывая то обстоятельство, что в механизме регуляции полов это не имеет первостепенного значения, хотя существенно влияет на динамику роста популяции.

Отметим также, что в предлагаемой ниже математической модели всевозможные факторы, могущие повлиять на третичное соотношение полов, отнесены к неконкретизируемым внешним воздействиям, суммарное влияние которых отражается на начальных условиях, которые представляют, по существу, состояние популяции в какой-то момент времени после воздействия каких-то (неважно каких) неблагоприятных внешних факторов.

Итак, состояние популяции в какой-то $n+1$-ый момент времени можно описать следующей системой нелинейных разностных уравнений:

$$\left|\begin{array}{l} y_{n+1} = (1-\mu)\,y_n + p_n z_n \\ z_{n+1} = (1-\nu)\,z_n + (1-p_n)z_n \\ p_n = \dfrac{z_n}{z_n + y_n}. \end{array}\right. \qquad (1)$$

Коэффициент k, характеризующий скорость изменения p_n, принят для простоты равным 1.

Решение этой системы уравнений, если оно вообще возможно, сопряжено с очень большими трудностями, поэтому ограничимся вначале анализом интересующего нас отношения y_n/z_n, которое обозначим через φ_n:

$$\varphi_n = \frac{y_n}{z_n}.$$

Из (1) получим

$$p_n = \frac{1}{1+\frac{y_n}{z_n}} = \frac{1}{1+\varphi_n},$$

$$\varphi_n = \frac{1-p_n}{p_n}.$$

Разделив в системе (1) первое уравнение на второе, получим:

$$\varphi_{n+1} = \frac{1-\mu}{2-\nu-p_n}\varphi_n + \frac{p_n}{2-\nu-p_n}.$$

Допустим, что существует такое p^*, к которому сходится p_n. Тогда существует и такое $\varphi^* = \frac{1-p^*}{p^*}$, к которому сходится φ_n. Значит можно написать:

$$\varphi^* = \frac{1-\mu}{2-\nu-p^*}\varphi^* + \frac{p^*}{2-\nu-p^*},$$

$$\frac{1-p^*}{p^*} = \frac{1-\mu}{2-\nu-p^*}\cdot\frac{1-p^*}{p^*} + \frac{p^*}{2-\nu-p^*}.$$

Откуда

$$p^* = \frac{1-\nu+\mu}{2-\nu+\mu} \text{ и } \varphi^* = \frac{1-p^*}{p^*} = \frac{1}{1-\nu+\mu}.$$

Следовательно, если p_n и φ_n сходятся, то они сходятся соответственно к p^* и φ^*.

Докажем сходимость p_n, чем будет доказана сходимость и φ_n. Ограниченность p_n очевидна:

$$0 \leqslant p_n = \frac{z_n}{z_n+y_n} \leqslant 1, \quad z_n > 0, \quad y_n > 0,$$

$$p_{n+1} = \frac{z_{n+1}}{z_{n+1}+y_{n+1}} = \frac{(2-\nu-p_n)z_n}{(2-\nu-p_n)z_n+(1-\mu)y_n+p_nz_n},$$

$$p_{n+1} = \frac{2-\nu-p_n}{1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)}p_n.$$

Рассмотрим

$$p_{n+1} - p_n = p_n \frac{2-\nu-p_n}{1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)} - p_n =$$

$$= p_n \frac{1-\nu+\mu-p_n(2-\nu+\mu)}{1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)} = \frac{(2-\nu+\mu)(p^*-p_n)}{1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)} p_n.$$

Знаменатель этого выражения больше ноля; выражение $2-\nu+\mu$ также всегда больше ноля. Следовательно, $p_{n+1}-p_n>0$, если $p^*-p_n>0$, т. е. $p_n<p^*$ и $p_{n+1}-p_n<0$, если $p^*-p_n<0$, т. е. $p_n>p^*$.

Таким образом, в промежутке $[0, p^*]$ p_n возрастает, а в промежутке $[p^*, 1]$—убывает, но поскольку p_n дискретная функция, не исключена возможность «перескока» p_n через p^* и обратно, причем характер ее поведения в этом случае пока еще не ясен, так что вопрос о сходимости остается открытым. Для его окончательного решения необходимо доказать, что

$$p_{n+1}-p^* < p^*-p_n, \quad \text{т. е.} \quad p_{n+1}+p_n<2p^*,$$

когда $p_n<p^*$, и

$$p^*-p_{n+1}<p_n-p^*, \quad \text{т. е.} \quad p_{n+1}+p_n>2p^*,$$

когда $p_n>p^*$.

$$p_{n+1}+p_n = p_n\left(\frac{2-\nu-p_n}{1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)}+1\right)=$$

$$= p_n \frac{3-\nu-\mu+p_n(\mu-\nu)}{1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)}.$$

Исследуем выражение

$$p_n \frac{3-\nu-\mu+p_n(\mu-\nu)}{1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)} = f(p_n).$$

Продифференцируем $f(p_n)$.

$$f'(p_n) = \frac{3-\nu-\mu+p_n(\mu-\nu)}{1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)} +$$

$$+ p_n \frac{(\mu-\nu)[1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)]-(1-\nu+\mu)[3-\nu-\mu+p_n(\mu-\nu)]}{[1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)]^2},$$

$$f'(p_n) = \frac{p_n^2(\mu-\nu)(1-\nu+\mu)+2p_n(\mu-\nu)(1-\mu)+(3-\nu-\mu)(1-\mu)}{[1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)]^2}.$$

Знаменатель этого выражения не может быть отрицательным. Если $\mu>\nu$, то и числитель также больше ноля, т. е. $f'(p_n)>0$ для всех p_n.

Если же $\mu<\nu$, то $f'(p_n)$ приобретает вид:

$$f'(p_n) = \frac{(3-\nu-\mu)(1-\mu)-p_n^2(\nu-\mu)(1-\nu+\mu)-2p_n(\nu-\mu)(1-\mu)}{[1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)]^2} >$$

$$> \frac{(3-\nu-\mu)(1-\mu)-p_n(\nu-\mu)(1-\nu+\mu)-2p_n(\nu-\mu)(1-\mu)}{[1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)]^2} =$$

$$= \frac{(3-\nu-\mu)[(1-\mu)-p_n(\nu-\mu)]}{[1-\mu+p_n(1-\nu+\mu)]^2} > 0.$$

При $\mu = \nu$

$$f'(p_n) = \frac{(3-2\mu)(1-\mu)}{1-\mu+p_n} > 0.$$

Поскольку $f'(p_n) > 0$ при любых μ и ν, $f(p_n)$ является возрастающей функцией от p_n.

Возрастание $f(p_n)$ означает, что

$$p_{n+1} + p_n > p^* + p^* = 2p^*, \quad \text{если} \quad p_n > p^*, \text{ и}$$

$$p_{n+1} + p_n < p^* + p^* = 2p^*, \quad \text{если} \quad p_n < p^*,$$

что и требовалось доказать.

Итак, p_n сходится к p^* во всех случаях независимо от начальных условий, и, следовательно, φ_n сходится к φ^*.

Таким образом, каково бы ни было первоначальное соотношение полов φ_0, с течением времени оно стремится к постоянной величине $\varphi^* = \frac{1}{1-\nu+\mu}$.

Как видно, эта величина зависит только от коэффициентов μ и ν и может находится в пределах 1/2—∞.

Вернемся к системе уравнений (1). Представим ее в виде

$$\begin{cases} y_{n+1} = (1-\mu)\, y_n + p^* z_n + (p_n - p^*)\, z_n, \\ z_{n+1} = (2-\nu)\, z_n - p^* z_n - (p_n - p^*)\, z_n. \end{cases}$$

Анализ показывает (из-за сложности и большого объема он здесь не приводится), что скорость сходимости p_n к p^* такова, что выражения $(p^* - p_n)\, z_n \to 0$ при $n \to \infty$, из чего следует, что при достаточно больших n процесс достаточно точно описывается линейной системой уравнений.

$$\begin{cases} y_{n+1} = (1-\mu)\, y_n + p^* z_n, \\ z_{n+1} = (2-\nu)\, z_n - p^* z_n. \end{cases}$$

Решая эту систему методом преобразования Лапласа для дискретных функций, получим:

$$z_n = z_0 (2 - \nu - p^*)^n,$$

$$y_n = y_0 (1-\mu_0)^n + \frac{(2-\nu-p^*)^n - (1-\mu)^n}{1+\mu-\nu-p^*}\, p^* z_0.$$

Очевидно, что z_0 и y_0 не начальные значения y_n и z_n, а их значения в тот момент времени n_0, начиная с которого система рассматривается как линейная, т. е. когда p_n достаточно близко к p^*.

$$y_n = y_0 (1-\mu)^n + \frac{z_n - z_0 (1-\mu)^n}{1+\mu-\nu} = (1-\mu)^n (y_0 - z_0 \varphi^*) + z_n \varphi^*,$$

$$\varphi_n = \frac{y_n}{z_n} = \left(\frac{1-\mu}{2-\nu-p^*}\right)^n \left(\frac{y_0}{z_0} - \varphi^*\right) + \varphi^*,$$

$y_0/z_0 = \varphi_0$ — это значение φ_n в такой момент времени n_0, когда p_n достаточно близко к p^*, следовательно, φ_0 достаточно близко к φ^*. Кроме того, $\frac{1-\mu}{2-\nu-p^*} < 1$ при любых μ и ν, так что

$$\left(\frac{1-\mu}{2-\nu-p^*}\right)^n\left(\frac{z_0}{z_0}-\varphi^*\right) \to 0$$

при $n \to \infty$ и $\varphi_n \to \varphi^*$, как и должно было быть.

Итак, для достаточно больших n имеем право писать

$$y_n = z_n\varphi^*,$$

$$y_n = \frac{z_0(2-\nu-p^*)^n}{1-\nu+\mu},$$

$$z_n = z_0(2-\nu-p^*)^n.$$

Тогда

$$\psi = \frac{y_{n+1}}{y_n} = \frac{z_{n+1}}{z_n} = 2-\nu-p^* = 2-\nu-\frac{1-\nu+\mu}{2-\nu+\mu},$$

$$\psi = \frac{\nu^2-3\nu-\mu\nu+\mu+3}{2-\nu+\mu}. \tag{2}$$

Из выражения (2) следует, что $\psi = \frac{y_{n+1}}{y_n} = \frac{z_{n+1}}{z_n} = 1$, если

$$\nu^2-2\nu-\mu\nu+1=0,$$

$$\psi > 1, \quad \text{если} \quad \nu^2-2\nu-\mu\nu+1>0, \ \text{и}$$

$$\psi < 1, \quad \text{если} \quad \nu^2-2\nu-\mu\nu+1<0.$$

Отсюда видно, что y_n и z_n могут возрастать, убывать или оставаться неизменными в зависимости от коэффициентов μ и ν.

Поскольку в природе в конце концов все приходит в равновесное состояние, очевидно, что величина φ не может быть постоянно больше или меньше единицы; со временем она должна стабилизироваться очень близко у единицы (при условии, конечно, что данная популяция выживает). Стабилизация величины φ достигается в периоде, по-видимому, за счет переменности коэффициентов μ и ν, которые возрастают с увеличением y_n и z_n и убывают с их уменьшением.

В настоящее время проводится исследование модели, учитывающей переменность коэффициентов смертности μ и ν, что существенно обогащает ее, но создает значительные трудности для анализа.

АрмНИИ научно-технической информации
и технико-экономических исследований

Поступило 20.VI 1975 г.

Գ. Գ. ԱՓՈՅԱՆ

ՍԵՌԵՐԻ ՀԱՐԱԲԵՐԱԿՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԿԱՐԳԱՎՈՐՈՂ ԲՆԱԿԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԻ ՄԱԹԵՄԱՏԻԿԱԿԱՆ ՄԻ ՄՈԴԵԼԻ ՄԱՍԻՆ

Ամփոփում

Սեռերի հարաբերակցությունը կարգավորող բնական մեխանիզմի հետազոտությունը մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում, քանի որ այս ասպարեզում ստացված արդյունքները կարող են ունենալ ինչպես տեսական, այնպես էլ գործնական մեծ արժեք։

Հոդվածը նվիրված է նշված մեխանիզմի մի հնարավոր մոդելի մշակմանը և նրա մանրակրկիտ հետազոտմանը։

Մոդելի հետազոտությունը ցույց է տվել, որ որոշ, ոչ շատ մեծ սահմանափակումների դեպքում առաջարկված մոդելը բավական ճշտությամբ նկարագրում է բնության մեջ տեղի ունեցող երևույթները։

ЛИТЕРАТУРА

1 *Геодакян В. А.* Сб. Проблемы кибернетики, вып. 13, 187—195, М., 1965.
2. *Геодакян В. А.* Сб. Проблемы кибернетики, вып. 25, 81—93, М., 1972.
3 *Камалян В. Ш.* Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 11, 4, 97, 1958.
4. Динамическая теория биологических популяций. М., 1974.
5. *Уильямсон М.* Анализ биологических популяций. М., 1975.