

Компьютерное моделирование

Моделирование динамических систем.

Динамические модели популяций.

Черновик

Кафедра ИВТ и ПМ

2018

План

Прошлые темы

Динамические модели популяций

Balance equations

Модель Лотки — Вольтерры

Outline

Прошлые темы

Динамические модели популяций

Balance equations

Модель Лотки — Вольтерры

Прошлые темы

- ▶ Что такое динамическая система?
- ▶ Примеры?
- ▶ Динамическая система противопоставляется ... ?

Прошлые темы

- ▶ Что такое динамическая система?
- ▶ Примеры?
- ▶ Динамическая система противопоставляется ... ?
- ▶ Примеры статических систем?

Outline

Прошлые темы

Динамические модели популяций

Balance equations

Модель Лотки — Вольтерры

Динамические модели популяций

Популяция (в биологии) - это совокупность особей одного вида, существующих в одно и занимающих определенную территорию.

В классической экологии рассматриваются взаимодействия нескольких типов:

- ▶ взаимодействие организма и окружающей среды;
- ▶ взаимодействие особей внутри популяции;
- ▶ взаимодействие между особями разных видов (между популяциями).

Динамические модели популяций

Зачем это нужно?

- ▶ описание роста количества микроорганизмов
- ▶ предсказание численности популяций промысловых животных
- ▶ предсказание численности популяций диких животных
- ▶ предсказание численности населения ¹

¹см. модель World3

Первая модель популяции

1202 г. Леонардо Пизанский

какое количество пар кроликов будет через год, кролики начинают размножаться со второго месяца и каждый месяц дают потомство в виде пары кроликов?

Первая модель популяции

1202 г. Леонардо Пизанский

какое количество пар кроликов будет через год, кролики начинают размножаться со второго месяца и каждый месяц дают потомство в виде пары кроликов?

Ряд описывающий количество пар кроликов:

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, ...

Динамические модели популяций

- ▶ Число² особей в популяции - $P(t)$
- ▶ При этом $P(0) = 0$
- ▶ На размер популяции влияет только два процесса
 - ▶ рождение особей $B(t)$
 - ▶ смерть особей $D(t)$
- ▶ Тогда *изменение* популяции:

$$\dot{P}(t) = B(t) - D(t)$$

²вместо числа особей может использоваться плотность популяции и другие связанные с количеством особей величины

Динамические модели популяций

Модель Мальтуса

- ▶ Число родившихся особей можно задать как:

$$B(t) = r_b P(t)$$

- ▶ Число умерших особей можно задать как:

$$D(t) = r_d P(t)$$

r_b - темп воспроизводства в расчете на одну особь;

r_d - темп вымирания.

Динамические модели популяций

Модель Мальтуса

$$\dot{P}(t) = r_b P(t) - r_d P(t)$$

обозначим $r = r_b - r_d$,

тогда

$$\dot{P} = rP(t)$$

Решение ДУ³:

³похожий закон роста описывает изменение вклада (сложные проценты) см. другие примеры: en.wikipedia.org/wiki/Exponential_growth

Динамические модели популяций

Модель Мальтуса

$$\dot{P}(t) = r_b P(t) - r_d P(t)$$

обозначим $r = r_b - r_d$,

тогда

$$\dot{P} = rP(t)$$

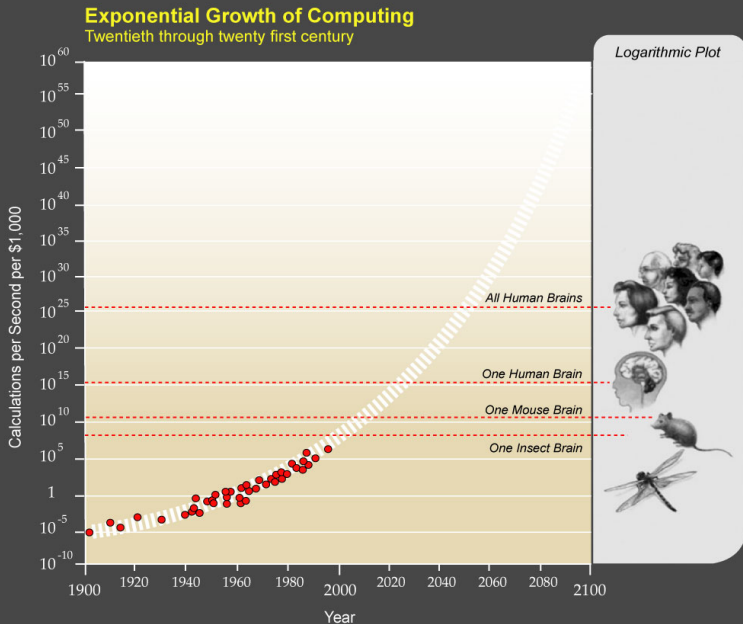
Решение ДУ³:

$$P(t) = P_0 e^{rt}$$

wikimedia: анимация роста бактерий согласно экспоненциальному закону

³похожий закон роста описывает изменение вклада (сложные проценты) см. другие примеры: en.wikipedia.org/wiki/Exponential_growth

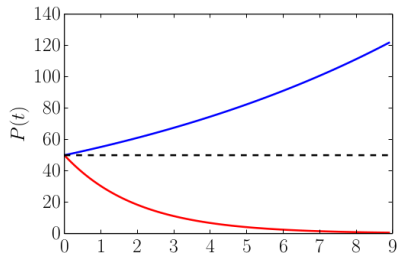
Технологическая сингулярность?



Динамические модели популяций

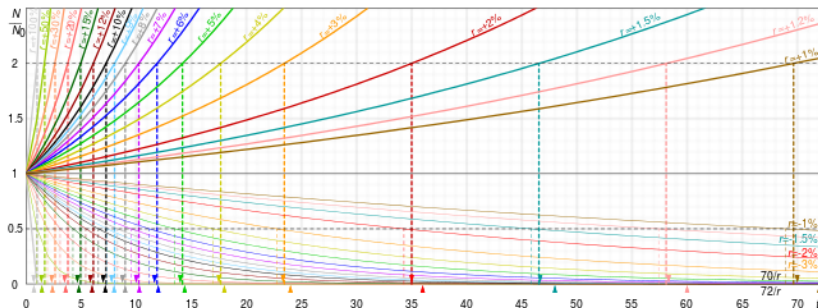
Модель Мальтуса

- ▶ $r > 0$ экспоненциальный рост
- ▶ $r < 0$ экспоненциальное сокращение
- ▶ $r = 0$ численность постоянна



Динамические модели популяций

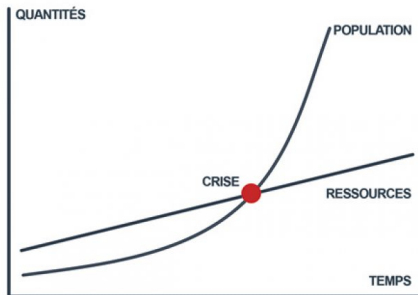
Модель Мальтуса



Линейный рост воспроизводства и экспоненциальный рост популяции.

Динамические модели популяций

Модель Мальтуса



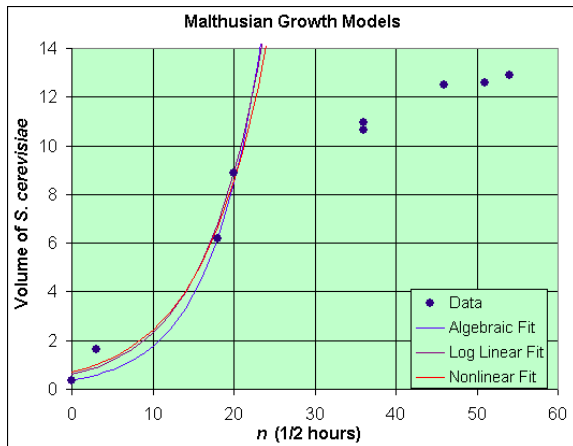
Динамические модели популяций

Модель Мальтуса

Недостатки модели Мальтуса?

Динамические модели популяций

Модель Мальтуса

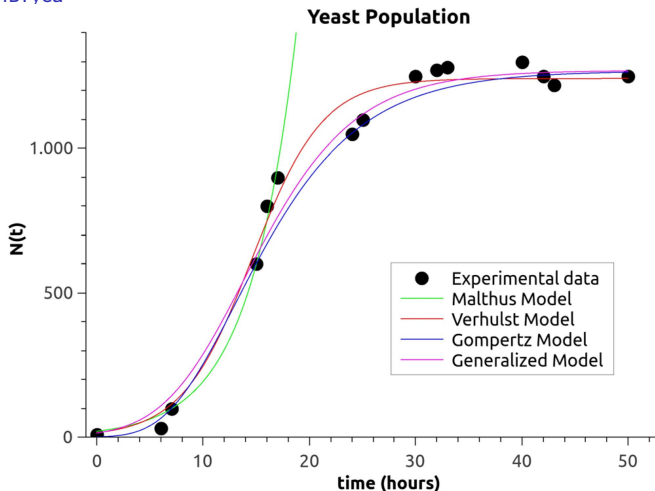


Рост популяции *Saccharomyces cerevisiae* (Пекарские дрожжи)

jmahaffy.sdsu.edu/courses/f06/math636/lectures/competition/competition.html

Динамические модели популяций

Модель Мальтуса



An attempt to unify some population growth models from first principles,
Fabiano L. Ribeiro,

Rev. Bras. Ensino Fís. vol.39 no.1 São Paulo 2017 Epub Nov 21, 2016

Динамические модели популяций

Логистическая модель

- ▶ Необходимо ограничить предельный размер популяции
- ▶ Введём дополнительный параметр C - емкость среды.

Предельная нагрузка биологического вида на среду обитания (**ёмкость среды**) — максимальный размер популяции вида, который среда может безусловно стабильно поддерживать ⁴

- ▶ C - системный фактор (пища, убежища, хищничество, конкуренция с другими видами)

⁴В 2001 году в докладе ООН сообщалось, что две трети оценок ёмкости среды для человечества попадают в диапазон от 4 до 16 млрд (с неопределенным стандартным отклонением) с медианным значением в 10 млрд

Динамические модели популяций

Логистическая модель

- ▶ коэффициент регулирующий прирост (убыль) популяции

$$r = v \left(1 - \frac{P}{C} \right)$$

- ▶ модель (уравнение популяционной динамики Ферхюльста (Verhulst equation)⁵:

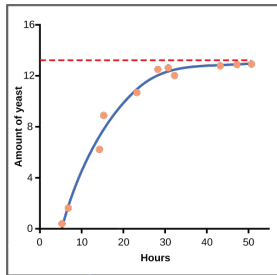
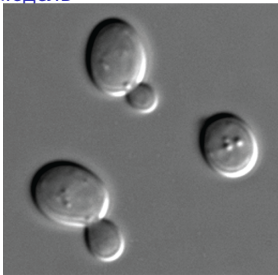
$$\dot{P} = v \left(1 - \frac{P}{C} \right) P \quad (1)$$

- ▶ слагаемое (если раскрыть скобки) $-\frac{v}{C}P^2$ описывает внутривидовую конкуренцию

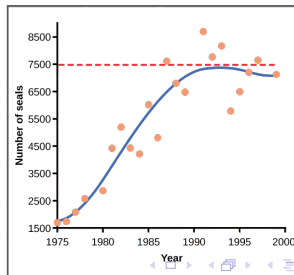
⁵ логистическое уравнение

Динамические модели популяций

Логистическая модель



(a)



(b)

Динамические модели популяций

Логистическая модель

Решение ДУ, описывающего
модель - логистическая
функция

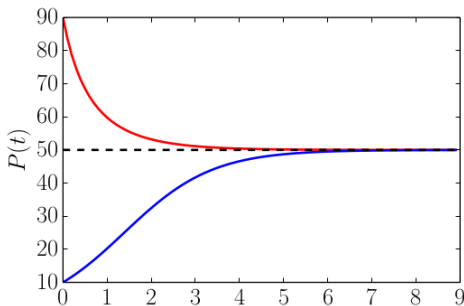
$$P(t) = \frac{C}{1 + \frac{C-P_0}{P_0} e^{-\nu t}}$$

Параметры модели:

$$C = 50, \nu = 1$$

Синяя кривая (логистическая
кривая) $P_0 = 10$

Красная кривая $P_0 = 90$



Динамические модели популяций

Теория r/K-отбора

перепишем уравнение 1:

$$\dot{P} = rP - \delta P^2$$

- ▶ **r - стратегия:** организмы (так называемые «оппортунистические»), стремятся к максимально возможной скорости роста численности (параметр r). Потомство таких видов с большой долей вероятности не доживает до зрелого возраста.
- ▶ **K-стратегии:** организмы («равновесные»), наоборот, находятся в состоянии равновесия со своими ресурсами и воспроизводят относительно мало, однако стремятся вложить в потомство как можно больше.

Динамические модели популяций

Теория r/K -отбора

- ▶ Теория r/K -отбора хорошо описывает рост организмов без возрастной структуры
- ▶ к ним относятся бактерии, дрожжи, микроводоросли и др.

Динамические модели популяций

Логистическая модель

- ▶ $P_0 < C$ популяция растёт, $P \rightarrow C$
- ▶ $P_0 > C$ популяция сокращается, $P \rightarrow C$
- ▶ $P_0 = 0$ популяция не растёт $P(t) = 0$.
- ▶ Система имеет две фиксированных точки: C - к которой популяция стремится, 0 - от которой стремится популяция.
- ▶ Использование модели затруднено из-за того, что параметр r часто не известен или является объектом исследования.

Динамические модели популяций

- ▶ Предыдущие модели хорошо описывают бесполое размножение
- ▶ На прирост популяции при половом размножении отличается:
- ▶ При малых P частота контактов $b(P)$ пропорциональна P^2
- ▶ При больших P частота контактов $b(P)$ пропорциональна числу самок $\alpha \frac{\beta P^2}{\beta + \gamma P}$

$$\dot{P} = \alpha \frac{\beta P^2}{\beta + \gamma P} - \gamma P$$

Динамические модели популяций

Рассмотрим подробнее множитель, отвечающее за прирост популяции

$$\alpha \frac{\beta}{\beta + \tau P}$$

- ▶ τ - среднее время вынашивания плода
- ▶ обозначим
 - ▶ T - среднее время между оплодотворениями
 - ▶ $t_{\text{ср}}$ - среднее время в течении которого может состоятся оплодотворение
- ▶ тогда $t_{\text{ср}} = T - \tau$
- ▶ Вероятность встречи ведущей к оплодотворению зависит от: $t_{\text{ср}}/T$
- ▶ тогда коэффициент определяющий прирост популяции

$$r = \alpha \frac{t_{\text{ср}}}{T} = \alpha \frac{t_{\text{ср}}}{t_{\text{ср}} + \tau}$$

Динамические модели популяций

$$r = \alpha \frac{t_{\text{ср}}}{T} = \frac{t_{\text{ср}}}{t_{\text{ср}} + \tau}$$

- ▶ с увеличением плотности популяции среднее время между оплодотворениями T уменьшается
- ▶ значит уменьшается и $t_{\text{ср}}$
- ▶ $t_{\text{ср}} = \beta/P$
- ▶ тогда

$$r = \alpha \frac{\beta/P}{\beta/P + \tau} = \alpha \frac{\beta}{\beta + \tau P}$$

Динамические модели популяций

Учёт наименьшей критической численности

$$\dot{P} = \alpha \frac{\beta P^2}{\beta + \tau P} - \gamma P$$

Особые точки уравнения?

Динамические модели популяций

Учёт наименьшей критической численности

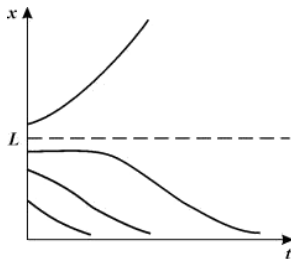
$$\dot{P} = \alpha \frac{\beta P^2}{\beta + \tau P} - \gamma P$$

Особые точки уравнения?

$$P = 0$$

$$P = \dots = L$$

При $P_0 > L$ популяция растёт, при $P_0 < L$ погибает.



При падении численности популяции ниже критической величины из-за неблагоприятных условий, или в результате хищнического промысла, восстановление популяции становится невозможным

Динамические модели популяций

Учёт наименьшей критической численности

- ▶ Величина нижней критической плотности L различна для разных видов:
- ▶ это одна пара особей на тысячу квадратных километров в случае ондатры
- ▶ сотни тысяч особей для американского странствующего голубя.
- ▶ американский странствующий голубь вымер в начале XX века
- ▶ Для голубых китов критическая граница общей численности оказалась равной десяткам – сотням. Вид находится под угрозой вымирания.



Outline

Прошлые темы

Динамические модели популяций

Balance equations

Модель Лотки — Вольтерры

Balance equations

Пример с популяцией (слайд 7 и далее) показывает, что при описании динамических моделей используются уравнения вида

$$\text{изменение величины} = \text{прирост} - \text{убыль}$$

или для непрерывной системы

$$\dot{s} = f(s) = \text{creation rate} - \text{destruction rate}$$

Balance equations

Аналогично для дискретного случая:

$$s(t + \Delta t) - s(t) = (\text{creation rate} - \text{destruction rate})\Delta t$$

При $\Delta t \rightarrow 0$ дискретный случай переходит в непрерывный, т.к.

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{s(t + \Delta t) - s(t)}{\Delta t} = \dot{s}$$

Outline

Прошлые темы

Динамические модели популяций

Balance equations

Модель Лотки — Вольтерры

Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)

- ▶ a - популяция антилоп; c - популяция гепардов
- ▶ животные не иммигрируют и не эмигрируют
- ▶ Численность антилоп растёт экспоненциально (бесконечное количество еды)
- ▶ Шанс антилопы быть пойманной гепардом пропорционален вероятности их встречи
- ▶ Гепарды вымирают с голода экспоненциально
- ▶ Воспроизводство гепардов пропорционально их шансам поймать на охоте антилопу

Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)

- ▶ a - популяция антилоп; c - популяция гепардов
- ▶ животные не иммигрируют и не эмигрируют
- ▶ Численность антилоп растёт экспоненциально (бесконечное количество еды)
- ▶ Шанс антилопы быть пойманной гепардом пропорционален вероятности их встречи
- ▶ Гепарды вымирают с голода экспоненциально
- ▶ Воспроизводство гепардов пропорционально их шансам поймать на охоте антилопу

Как будут выглядеть дифференциальные уравнения описывающие такую модель?

Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)

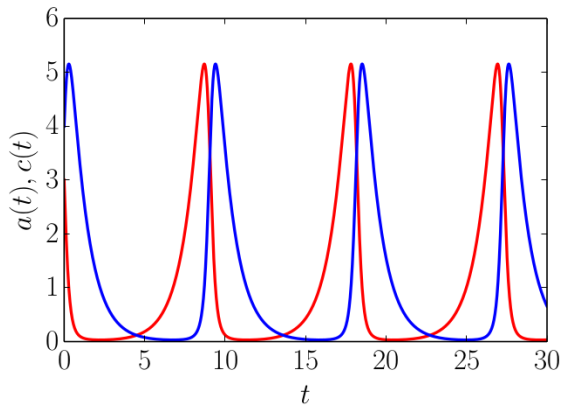
- ▶ a - популяция антилоп; c - популяция гепардов
- ▶ животные не иммигрируют и не эмигрируют
- ▶ Численность антилоп растёт экспоненциально (бесконечное количество еды)
- ▶ Шанс антилопы быть пойманной гепардом пропорционален вероятности их встречи
- ▶ Гепарды вымирают с голода экспоненциально
- ▶ Воспроизводство гепардов пропорционально их шансам поймать на охоте антилопу

Как будут выглядеть дифференциальные уравнения описывающие такую модель?

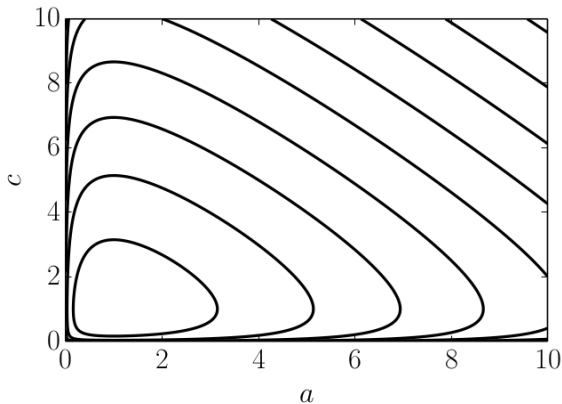
$$\frac{da}{dt} = k_a a(t) - k_{c,a} c(t) a(t)$$

$$\frac{dc}{dt} = -k_c c(t) + k_{a,c} c(t) a(t)$$

Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)



Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)



Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)

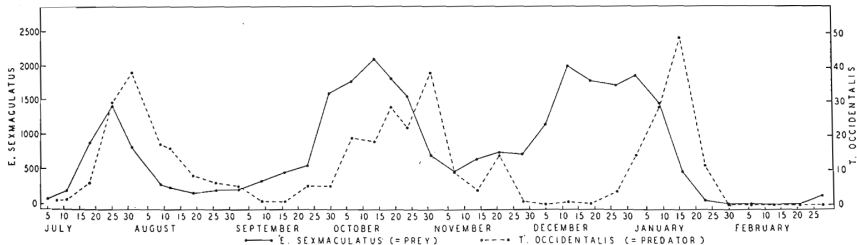
Хищные и травоядные клещи



Typhlodromus occidentalis (светлый клещ) атакует
Большой клещ, не *Eotetranychus sexmaculaus*, это Красный плодовый клещ

Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)

Хищные и травоядные клещи: экспериментальные данные



Huffaker's mite experiment, 1958

Лабораторный эксперимент (среда обитания смоделирована) с травоядным клещём *Eotetranychus sexmaculatus* и нападающего на него хищным *Typhlodromus occidentalis*.

Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)

Канадская рысь и Американский беляк



Модель Лотки — Вольтерры (хищник-жертва)

Канадская рысь и Американский беляк

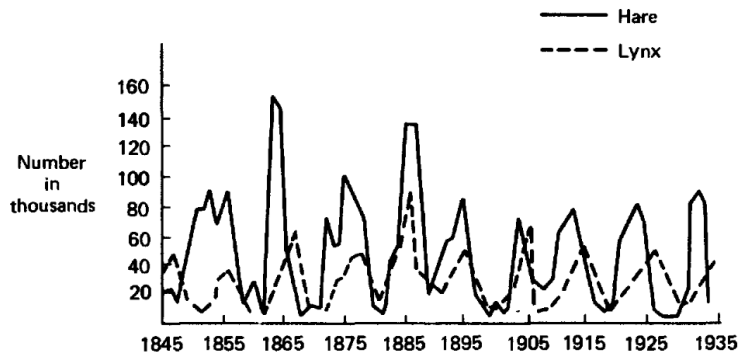


Figure 48-1 Oscillation observed in Canada of populations of lynx and hare (data from E. P. Odum, *Fundamentals of Ecology*, Philadelphia: W. B. Saunders, 1953).

Другие модели

Конкуренция видов

Используем логистическую модель:

$$\dot{P} = v \left(1 - \frac{P}{C} \right) P$$

Рассмотрим популяции двух видов животных: P_1 и P_2 ;
Каждая популяция имеет своё ёмкость среды: C_1 и C_2
соответственно.

Выражение в скобках, определяющее прирост, должно
учитывать потребление ресурса двумя видами:

$$\frac{P_1 + \alpha_{12} P_2}{C_1} \text{ и } \frac{P_2 + \alpha_{21} P_1}{C_2}$$

где α_{12} - коэффициент учитывающий влияние популяции вида
2 на вид 1 и α_{21} соответственно наоборот

Другие модели

Конкуренция видов

Система ДУ описывающая конкуренцию двух видов

$$\dot{P}_1 = \nu \left(1 - \frac{P_1 + \alpha_1 P_2}{C_1} \right) P_1$$

$$\dot{P}_2 = \nu \left(1 - \frac{P_2 + \alpha_2 P_1}{C_2} \right) P_2$$

Моделирование популяций

Вопросы

- ▶ Как учесть некоторый постоянный фактор уменьшающий прирост популяции? например в логистической модели
- ▶ Как учесть некоторый фактор уменьшающий прирост популяции, постоянно действующий в течении определённого интервала времени? например в логистической модели
- ▶ Какая система ДУ описывает популяции трёх видов X , Y , Z , где Y охотится (потребляет) на X , Z охотится (потребляет) Y ?
- ▶ Как решается система однородных дифференциальных уравнений первого порядка?
- ▶ Учитывает ли модель Лотки-Вольтерры возрастной фактор?
- ▶ Учитывает ли модель Лотки-Вольтерры распределение хищников и жертв в пространстве?
- ▶ Учитывает ли модель Лотки-Вольтерры внутривидовую конкуренцию?

Другие виды отношений между видами

В каких ещё отношениях могут состоять биологические виды?

Другие виды отношений между видами

В каких ещё отношениях могут состоять биологические виды?



- ▶ «Жесткие» и «мягкие» математические модели, Арнольд В.
- ▶ `scipy` - Modeling a Zombie Apocalypse

Использованы материалы курса Simulation and modeling of
natural processes
coursera.org/learn/modeling-simulation-natural-processes/

Материалы курса

github.com/ivtipm/computer-simulation