Лекція 1. Моделі динаміки ізольованої популяції.

Моделювання взаємодії біологічних видів.

§1. Найпростіші математичні моделі динаміки популяцій

Неперервні моделі

Літерою N будемо позначати чисельність (кількість, густину, щільність, обсяг і т.п.) популяції.

Найпростіша модель росту популяції організмів задається рівнянням Бернуллі (1760):

$$\frac{dN}{dt} = \mu N, \qquad (1)$$

де t – час, $\mu = B - D$.

Розв'язком рівняння (1) при $\mu = const$ та $N(0) = N_0$ є

$$N(t) = N_0 e^{\mu t}. \qquad (2)$$

Із розв'язку (2) видно, що при

$$\mu > 0, \;\; t \to +\infty \quad N(t) \to +\infty,$$

$$\mu < 0, \;\; t \to +\infty \quad N(t) \to 0.$$

При $\mu = const > 0$ закон розвитку (2) відомий як закон Мальтуса.

У природі для багатьох популяцій при $t \to +\infty$ виконується умова $N(t) \to K \;\; (K = const)$. Вченими були запропоновані моделі, що відповідають цій умові.

Модель Гемпертца (1825):

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N\left(1 - \frac{lnN}{lnK}\right) \qquad (3)$$

Розв'язок рівняння (3) за початкової умови $N(0) = N_0$ має вигляд

$$N(t) = K \cdot exp\left(ln\frac{N_0}{K} \cdot e^{-\frac{\varepsilon t}{lnK}}\right) \qquad (4)$$

Модель Верхюльста (1838, частинний випадок рівняння Бернуллі)

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N\left(1 - \frac{N}{K}\right) \qquad (5)$$

називається рівнянням логістичного росту, де ε – коефіцієнт росту, а K – ємність середовища. Ця модель враховує внутрішньовидову конкуренцію (нестача їжі, світла, площі тощо).

Розв'язок рівняння (5) за початкової умови $N(0) = N_0$ має вигляд

$$N(t) = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-\varepsilon t}} \qquad (6)$$

Дискретні моделі

У багатьох випадках потрібно враховувати дискретність величини N. Замінивши похідну $\dot{N}$ в точці i її дискретним аналогом

$$\dot{N}|_{t=i} \cong \frac{1}{\Delta t}(N_{i+1} - N_i) \qquad (7)$$

для рівняння (6) отримаємо модель Ріккера

$$N_{i+1} = N_i exp\left(\varepsilon\left(1 - \frac{N_i}{K}\right)\right) \qquad (8)$$

Розглядалися також рівняння виду

$$N_{i+1} = \frac{\alpha N_i}{(1 + \beta N_i)^{\gamma}} \qquad (9)$$

де параметри α, β, γ визначаються експериментально.

У загальному вигляді дискретні моделі динаміки популяцій мають вигляд

$$N_{i+1} = N_i F(N_i) \qquad (10)$$

де на функцію $F(N_i)$ накладають певні умови, враховуючи особливості поведінки популяції.

§2. Модель Леслі вікової структури

У деяких популяціях врахування вікової структури популяції має істотне значення. Можна виділити кілька стадій розвитку або вікових груп. Вважатимемо, що популяція складається з n вікових груп; спосіб розбиття визначається біологічними особливостями організмів та специфікою задачі. Вікові групи мають різну ймовірність виживання та народжуваності для кожного часового періоду.

Нехай $x_i(t),\ i = \overline{1,n}$ – чисельність $i^{\text{ої}}$ вікової групи (або чисельність самок $i^{\text{ої}}$ вікової групи). Змінна t враховує лише дискретні зміни часу, при переході від однієї вікової групи до наступної.

Введемо вектор вікової структури $X = (x_1, \dots, x_n)^T$.

Вважатимемо, що функції народжуваності та виживання є лінійними:

$$b_i(x) = b_i x_i, \quad s_i(x) = s_i x_i, \quad i = \overline{1,n}.$$

Чисельність кожної з вікових груп описується співвідношеннями

$$\begin{cases} x_1(t+1) = \sum_{i=1}^{n} b_i x_i(t), \quad \overline{i=1,n}, \\ x_{i+1}(t+1) = s_i x_i(t), \;\; i = \overline{1,n-2}, \\ x_n(t+1) = s_{n-1}x_{n-1}(t) + s_n x_n(t). \end{cases} \qquad (1)$$

Коефіцієнти b_i називаються коефіцієнтами народжуваності, s_i $(0 < s_i \leq 1)$ визначають частку осіб і^{ого} віку, що доживають до і+1ого віку.

Але в цій моделі не враховується зміна параметрів від умов довкілля та загальної чисельності вікових груп.

Введемо матрицю Леслі

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ & & & \dots & & \\ 0 & 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & s_n \end{pmatrix} \qquad (2)$$

Дуже часто в багатьох випадках $s_n = 0$.

Систему рівнянь (1) можна записати в матричному вигляді

$$X(t+1) = LX(t) \qquad (3)$$

Якщо відомий початковий розподіл популяції $X(0)$, то для дискретного часу маємо рівняння

$$X(t) = L^t X(0) \qquad (4)$$

Оскільки величини b_i та s_i невід'ємні, то матриця L також невід'ємна. Для невід'ємних матриць справедлива теорема Перона-Фробеніуса. Матриця L нерозкладна ($b_n \neq 0$), тому вона має найбільше власне число (число Фробеніуса), що означає швидкість росту популяції, та додатній власний вектор (вектор Фробеніуса), що відповідає цьому власному числу, та визначає стійку вікову структуру популяції.

Приклад 1.

Вихідна популяція складається з трьох вікових груп – молодшої, середньої та старшої. Коефіцієнти народжуваності в середній та старшій вікових групах відповідно дорівнюють 9 та 12 (самки молодшої вікової групи не народжують). Коефіцієнти переходу із молодшої вікової групи в середню дорівнюють $\frac{1}{3}$, із середньої вікової групи в старшу $\frac{1}{2}$. Коефіцієнт виживання в старшій віковій групі дорівнює нулю. Знайти стійку вікову структуру популяції та швидкість зростання.

Розв'язання:

Матриця Леслі має вигляд $$L = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Побудуємо характеристичне рівняння

$$\det(L - \lambda E) = \begin{vmatrix} -\lambda & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & -\lambda & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & -\lambda \end{vmatrix} = -\lambda^3 + 2 + 3\lambda = 0.$$

$$-\lambda^3 + 2 + 3\lambda = (2 - \lambda)(\lambda + 1)^2 = 0.$$

Отже, найбільше додатнє серед власних чисел $\lambda_L = 2$ – швидкість росту популяції.

Власний вектор, що відповідає цьому власному значенню

$$\begin{pmatrix} -2 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & -2 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & -2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Маємо систему рівнянь

$$\begin{cases} -2x_1 + 9x_2 + 12x_3 = 0, \\ \frac{1}{3}x_1 - 2x_2 = 0, \\ \frac{1}{2}x_2 - 2x_3 = 0. \end{cases}$$

Звідси, з 2-го та 3-го рівнянь матимемо $\begin{cases} x_1 = 6x_2, \\ x_2 = 4x_3. \end{cases}$

Нехай $x_3 = 1$, тоді отримаємо такий вектор стійкої вікової структури:

$$x_L = \begin{pmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

§3. Модель Леслі вікової структури на випадок врахування обох статей

Розглянемо на прикладі невеликої розмірності.

Приклад 2.

Нехай вихідна популяція складається з двох статей (чоловічої на жіночої) та трьох вікових груп – молодшої, середньої та старшої. Тоді віковий вектор $X(t)$ для дискретного часу t запишеться у вигляді

$$X(t) = \begin{pmatrix} x_{m_0} \\ x_{f_0} \\ x_{m_1} \\ x_{f_1} \\ x_{m_2} \\ x_{f_2} \end{pmatrix}.$$

Тут індекси m та f означають чоловічу та жіночу стать.

Тоді матриця Леслі набуде вигляду

$$L = \begin{pmatrix} 0 & b_{m_0} & 0 & b_{m_1} & 0 & b_{m_2} \\ 0 & b_{f_0} & 0 & b_{f_1} & 0 & b_{f_2} \\ s_{m_0} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_{f_0} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_{m_1} & 0 & s_{m_2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_{f_1} & 0 & s_{f_2} \end{pmatrix}.$$

Тут b_{m_i}, b_{f_i} – кількість самців або самок, яких народжує самка i-ої вікової групи,

s_{m_i}, s_{f_i} – коефіцієнт (ймовірність) виживання або переходу самців або самок з i-го вікового класу до наступного.

§4. Модель Вольтерра «хижак – жертва»

Стосунки з умовною характеристикою «хижак – жертва» є найістотнішими для функціонування екосистем. В основу відповідної моделі покладені «ідеалізовані» уявлення про характер внутрішньо- та міжвидових стосунків у спільноті, що складається з виду «хижак» і виду «жертва»:

1) за умови відсутності хижака жертва розвивається експоненціально;
2) за умови відсутності жертви хижак експоненціально вимирає;
3) сумарна кількість біомаси жертв, що споживається популяцією хижака за одиницю часу, лінійно залежить від густини популяції жертви та від щільності популяції хижака;
4) біомаса жертви, що споживається хижаком, перетворюється на його біомасу з певним коефіцієнтом;
5) будь-які додаткові фактори, що впливають на динаміку популяції жертви та хижака, відсутні.

За цих припущень дана модель може бути описана у наступному вигляді:

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy = x(\varepsilon_1 - \gamma_1 y), \\ \dfrac{dy}{dt} = -\varepsilon_2 y + \gamma_2 xy = y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 x), \end{cases} \qquad (1)$$

де x – густина популяції жертви, y – густина популяції хижака, ε_1 – швидкість розмноження жертви за відсутності хижака, ε_2 – природна смертність хижака, γ_1 – питома швидкість споживання хижаком жертви за одиничної густини обох популяцій, γ_2 – коефіцієнт перетворення біомаси жертви, що була спожита хижаком, на його біомасу.

Для знаходження рівноваги системи (1) потрібно розв’язати систему алгебраїчних рівнянь

$$\begin{cases} x(\varepsilon_1 - \gamma_1 y) = 0, \\ y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 x) = 0, \end{cases} \tag{2}$$

з якої маємо

$$x_1^* = 0, y_1^* = 0,$$

$$x_2^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, y_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}.$$

Проаналізуємо знайдені стани рівноваги на стабільність. Для цього лінеаризуємо систему (1) в околі кожної із стаціонарних точок. Запишемо спочатку в загальному вигляді

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 y^*)(x - x^*) - \gamma_1 x^*(y - y^*), \\ \dfrac{dy}{dt} = \gamma_2 y^*(x - x^*) + (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x^*)(y - y^*), \end{cases} \tag{3}$$

Матриця коефіцієнтів системи (3)

$$A = \begin{pmatrix} (\varepsilon_1 - \gamma_1 y^*) & -\gamma_1 x^* \\ \gamma_2 y^* & (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x^*) \end{pmatrix}$$

Для першої точки $x_1^* = 0, y_1^* = 0$ маємо

$$A = \begin{pmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{pmatrix}$$

Характеристичне рівняння $\det(A - \lambda E) = 0$ матиме вигляд

$$\begin{vmatrix} \varepsilon_1 - \lambda & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 - \lambda \end{vmatrix} = (\varepsilon_1 - \lambda)(-\varepsilon_2 - \lambda) = 0$$

Звідси маємо $\lambda_1 = \varepsilon_1, \lambda_2 = -\varepsilon_2$. Особлива точка сідло, нестійка рівноважна точка.

Для другої точки $x_2^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, y_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$ маємо

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\gamma_1}{\gamma_2}\varepsilon_2 \\ \frac{\gamma_2}{\gamma_1}\varepsilon_1 & 0 \end{pmatrix}$$

Тоді характеристичне рівняння $\det(A - \lambda E) = 0$ матиме вигляд

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -\frac{\gamma_1}{\gamma_2}\varepsilon_2 \\ \frac{\gamma_2}{\gamma_1}\varepsilon_1 & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + \varepsilon_1\varepsilon_2 = 0$$

Звідси маємо $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}, \quad Re\lambda_{1,2} = 0.$

Особлива точка центр. Маємо нескінченну сім'ю концентричних замкнених кривих.

§5. Модель Лоткі-Вольтерра, «хижак – жертва» з врахуванням внутрішньовидової конкуренції серед жертв.

Як зазначалось вище, модель Вольтерра має певні недоліки. Наприклад, за відсутності хижаків чисельність жертви може необмежено зростати. Насправді цього не відбувається завдяки конкуренції всередині популяції. Модель Лоткі-Вольтерра пропонує враховувати внутрішньовидову конкуренцію серед жертв:

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = x(\varepsilon_1 - \gamma_1 y - \beta x), \\ \dfrac{dy}{dt} = y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 x), \end{cases} \qquad (1)$$

де β – коефіцієнт внутрішньовидової конкуренції серед жертв

Система (1) має три рівноважні точки:

$$\begin{cases} x(\varepsilon_1 - \gamma_1 y - \beta x) = 0, \\ y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 x) = 0, \end{cases} \qquad (2)$$

$$x_1^* = 0, y_1^* = 0,$$

$$x_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\beta}, y_2^* = 0,$$

$$x_3^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, y_3^* = \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \beta\varepsilon_2}{\gamma_1\gamma_2}.$$

Проаналізуємо знайдені стани рівноваги на стабільність. Для цього лінеаризуємо систему (1) в околі кожної із стаціонарних точок.

Запишемо спочатку в загальному вигляді

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 y^* - 2\beta x^*)(x - x^*) - \gamma_1 x^*(y - y^*), \\ \dfrac{dy}{dt} = \gamma_2 y^*(x - x^*) + (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x^*)(y - y^*), \end{cases} \quad (3)$$

Матриця коефіцієнтів системи (3)

$$A = \begin{pmatrix} (\varepsilon_1 - \gamma_1 y^* - 2\beta x^*) & -\gamma_1 x^* \\ \gamma_2 y^* & (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x^*) \end{pmatrix}$$

Для першої точки $x_1^* = 0, y_1^* = 0$ результат дослідження такий як для моделі Вольтерра.

Для другої точки $x_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\beta}, y_2^* = 0$ маємо

$$A = \begin{pmatrix} -\varepsilon_1 & -\frac{\gamma_1}{\beta}\varepsilon_1 \\ 0 & -\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2}{\beta}\varepsilon_1 \end{pmatrix}$$

Тоді характеристичне рівняння $\det(A - \lambda E) = 0$ матиме вигляд

$$\begin{vmatrix} -\varepsilon_1 - \lambda & -\frac{\gamma_1}{\beta}\varepsilon_1 \\ 0 & -\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2}{\beta}\varepsilon_1 - \lambda \end{vmatrix} = (-\varepsilon_1 - \lambda)\left(-\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2}{\beta}\varepsilon_1 - \lambda\right) = 0$$

Звідси маємо

$$\lambda_1 = -\varepsilon_1 < 0, \quad \lambda_2 = \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \beta\varepsilon_2}{\beta} > 0 \quad \text{в силу додатності } y_3^*.$$

Особлива точка – сідло. Отже, друга стаціонарна точка є нестійкою.

Розглянемо третій випадок. Для стаціонарної точки $x_3^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, y_3^* = \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \beta\varepsilon_2}{\gamma_1\gamma_2}$ маємо

$$A = \begin{pmatrix} -\frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2} & -\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} \\ \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta}{\gamma_1} & 0 \end{pmatrix}$$

Тоді характеристичне рівняння $\det(A - \lambda E) = 0$ матиме вигляд

$$\begin{vmatrix} -\frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2} - \lambda & -\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} \\ \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta}{\gamma_1} & -\lambda \end{vmatrix} = (-\lambda)\left(-\frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2} - \lambda\right) + \frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2}\left(\frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta}{\gamma_1}\right) = \lambda^2 + \frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2}\lambda + \frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta)}{\gamma_2} = 0.$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}\left(-\frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2} \pm \sqrt{\frac{\varepsilon_2^2\beta^2}{\gamma_2^2} - 4\frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta)}{\gamma_2}}\right).$$

Все залежить від знаку дискримінанту *D*.

Якщо *D*<0, отримаємо стійкий фокус, якщо *D*≥0 – стійкий вузол.