# Лекція 1. Моделі динаміки ізольованої популяції.

## *§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 $\alpha, \beta, \gamma$ 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:

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

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 $i^{\text{ого}}$ віку, що доживають до $i{+}1^{\text{ого}}$ 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.