

Модели биологических аналогий

Средства и методы моделирования

- Методы моделирования – методы динамической теории систем
- Средства – дифференциальные и разностные уравнения, методы качественной теории дифференциальных уравнений, компьютерная симуляция

Пример. Рост колонии микроорганизмов

- За время Δt прирост численности рав $\Delta x = R - S$,
где R – число родившихся и S – число умерших за время
особей пропорциональные этому промежутку времени:

$$R(\Delta t, x) = R(x)\Delta t, \quad S(\Delta t, x) = S(x)\Delta t$$

В дискретной форме: $\Delta x = [R(x) - S(x)]\Delta t$

В непрерывной форме: $\frac{dx}{dt} = R(x) - S(x)$

Пример. Рост колонии микроорганизмов

- В простейшем случае, когда рождаемость и смертность пропорциональны численности:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x$$

- или

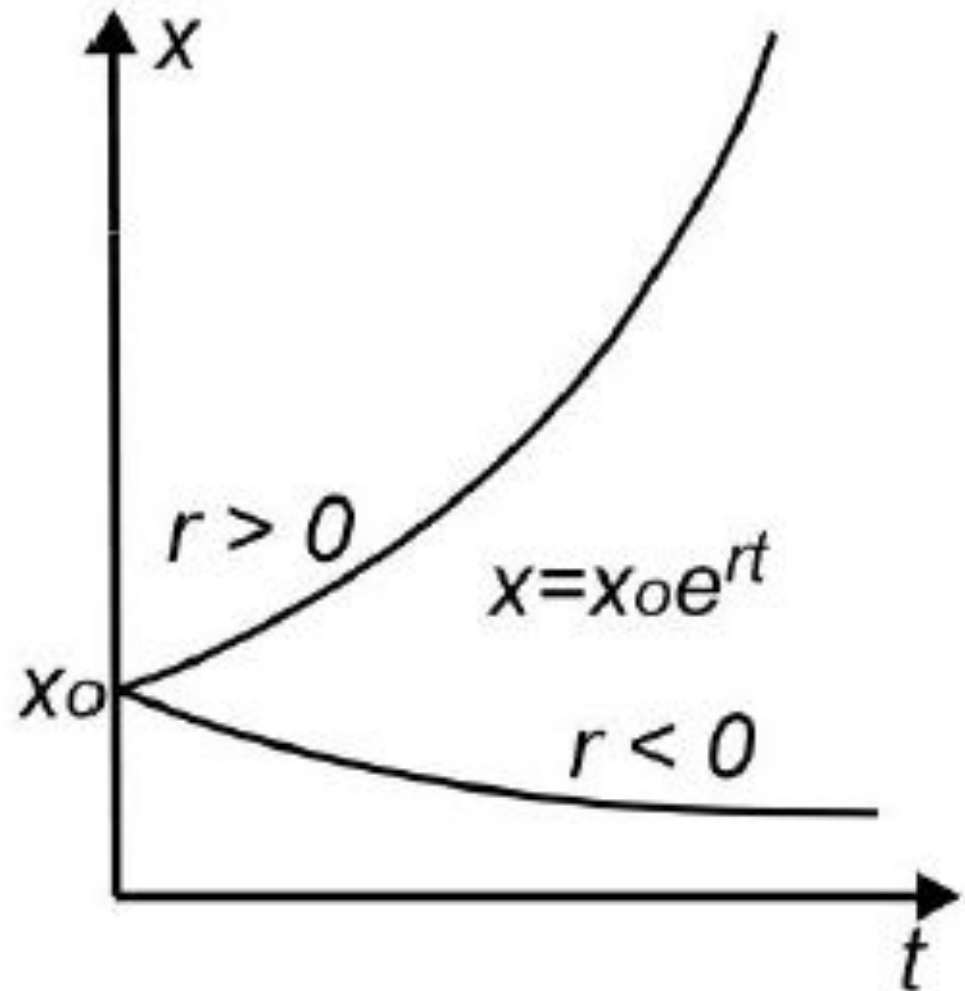
$$\frac{dx}{dt} = rx \quad \alpha - \beta = r$$

- Получим экспоненциальную форму динамики роста

$$x = x_0 e^{rt}, \quad x_0 = x(t = 0)$$

Пример. Рост колонии микроорганизмов

- График функции $x = x_0 e^{rt}$ при положительных (размножение) и отрицательных (вымирание) значениях константы скорости роста



Уравнение Ферхюльста

- *Логистическое уравнение* было предложено Ферхюльстом в 1838 г.

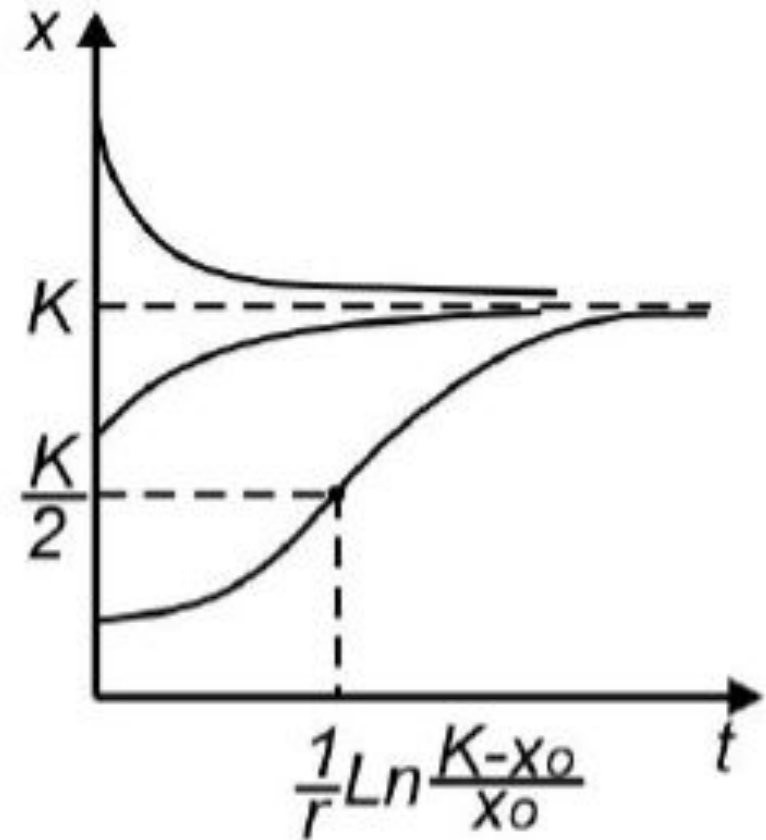
$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right)$$

- При малых x численность x возрастает, при больших – приближается к определенному пределу K .
- Аналитическое решение

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} \quad x_0 = x(t = 0)$$

Динамика численности в логистической модели при разных начальных значениях численности популяции

- Если начальное значение $x_0 < K/2$, кривая роста имеет точку перегиба
-
- Если $x_0 > K$, численность со временем убывает



Системы двух автономных дифференциальных уравнений

- Рассмотрим систему двух автономных дифф. Уравнений

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y).\end{aligned}$$

- $P(x, y)$, $Q(x, y)$ - непрерывные функции, определенные в некоторой области евклидовой плоскости G (x, y – декартовы координаты) и имеющие в этой области непрерывные производные порядка не ниже первого
- x, y – численность видов

Фазовая плоскость

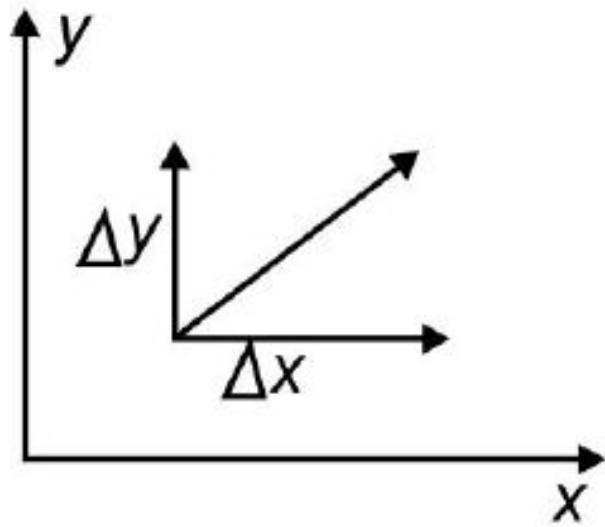
- *Плоскость всех точек $M(x, y)$ называется фазовой плоскостью и изображает совокупность всех состояний системы.*
- *Точка $M(x, y)$ называется изображающей или представляющей точкой*
- *Совокупность точек $M(x(t), y(t))$ на фазовой плоскости, положение которых соответствует состояниям системы в процессе изменения во времени переменных $x(t), y(t)$ согласно уравнениям системы, называется фазовой траекторией*

Фазовый портрет

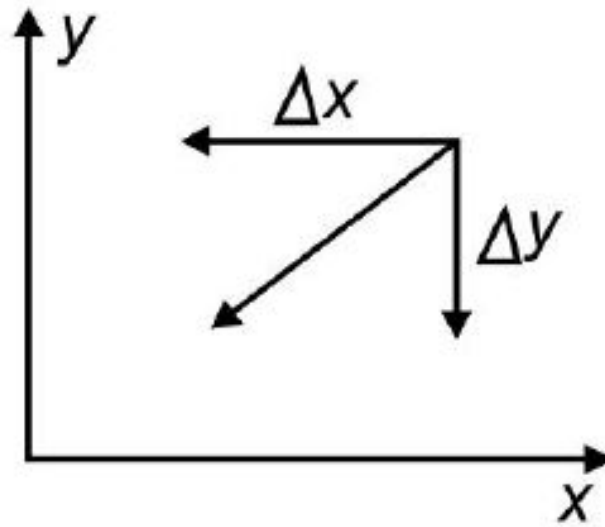
- Совокупность фазовых траекторий при различных начальных значениях переменных дает *фазовый портрет* системы
- Для изображения фазового портрета необходимо построить векторное поле направлений траекторий системы в каждой точке фазовой плоскости $\Delta t > 0$
- Задавая приращение Δt , получим соответствующие приращения Δx и Δy

$$\Delta x = P(x, y)\Delta t, \quad \Delta y = Q(x, y)\Delta t$$

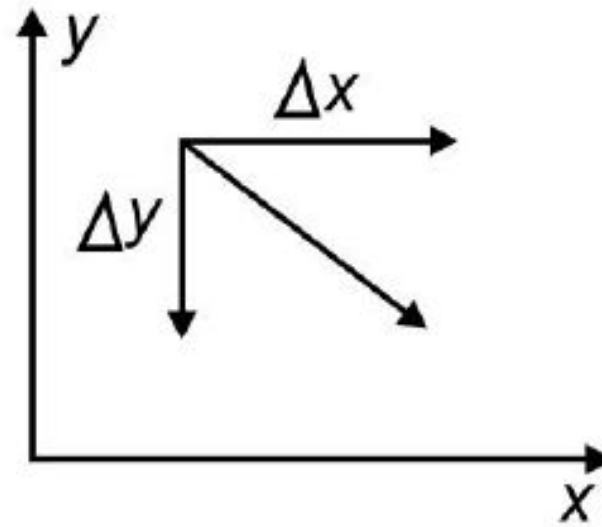
Направление вектора dy/dx



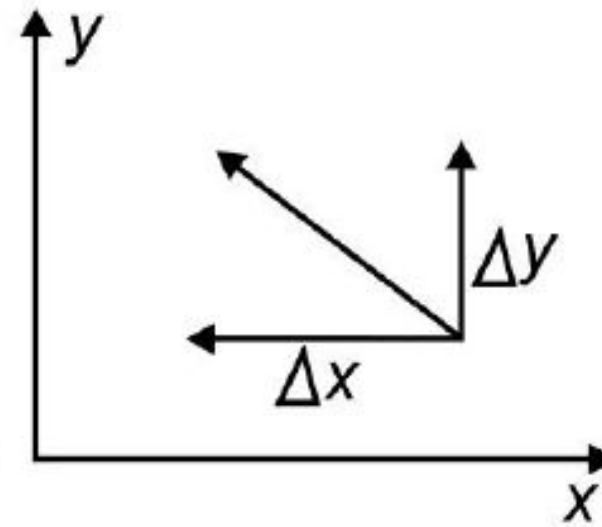
$$P(x, y) > 0, \\ Q(x, y) > 0$$



$$P(x, y) < 0, \\ Q(x, y) < 0$$



$$P(x, y) > 0, \\ Q(x, y) < 0$$



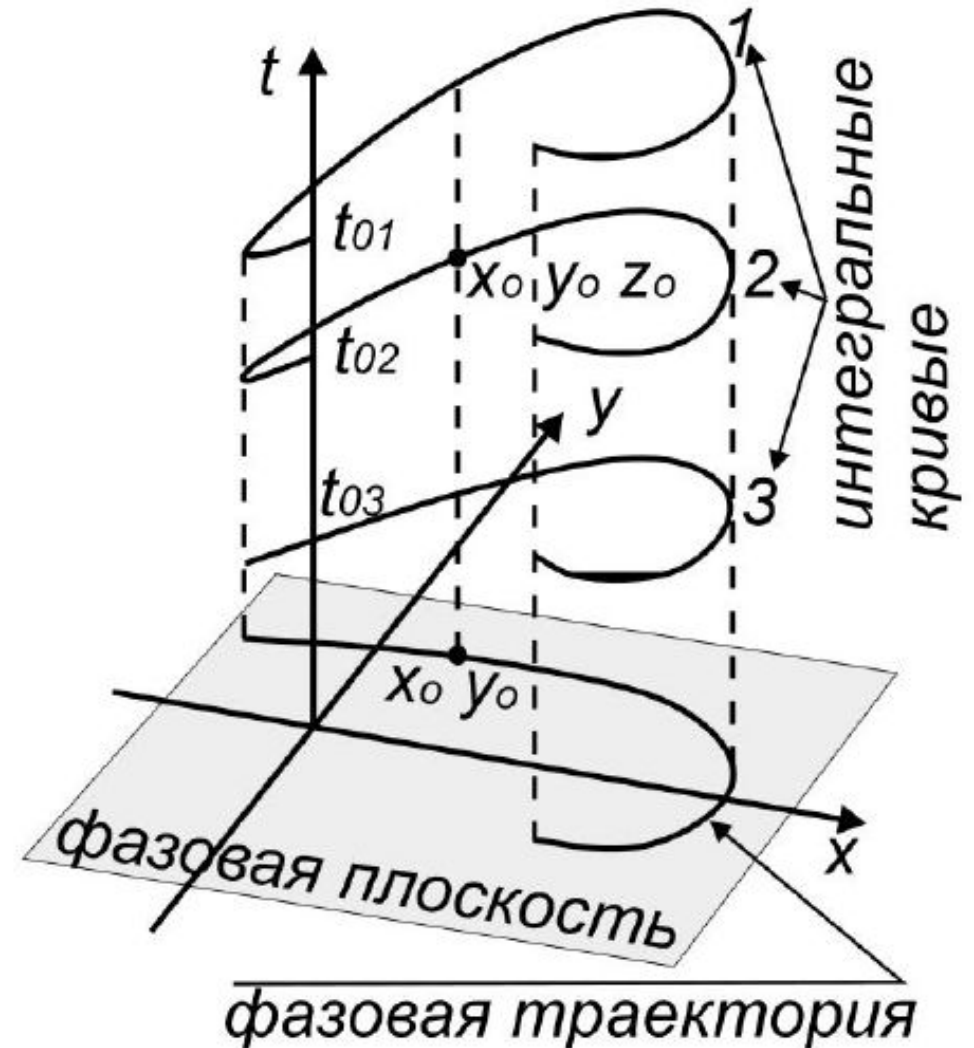
$$P(x, y) < 0, \\ Q(x, y) > 0$$

Фазовые траектории в аналитическом виде

$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}$$

$$F(x, y) = c$$

дает семейство интегральных кривых
уравнения - *фазовых траекторий*
системы на плоскости



Линейные системы

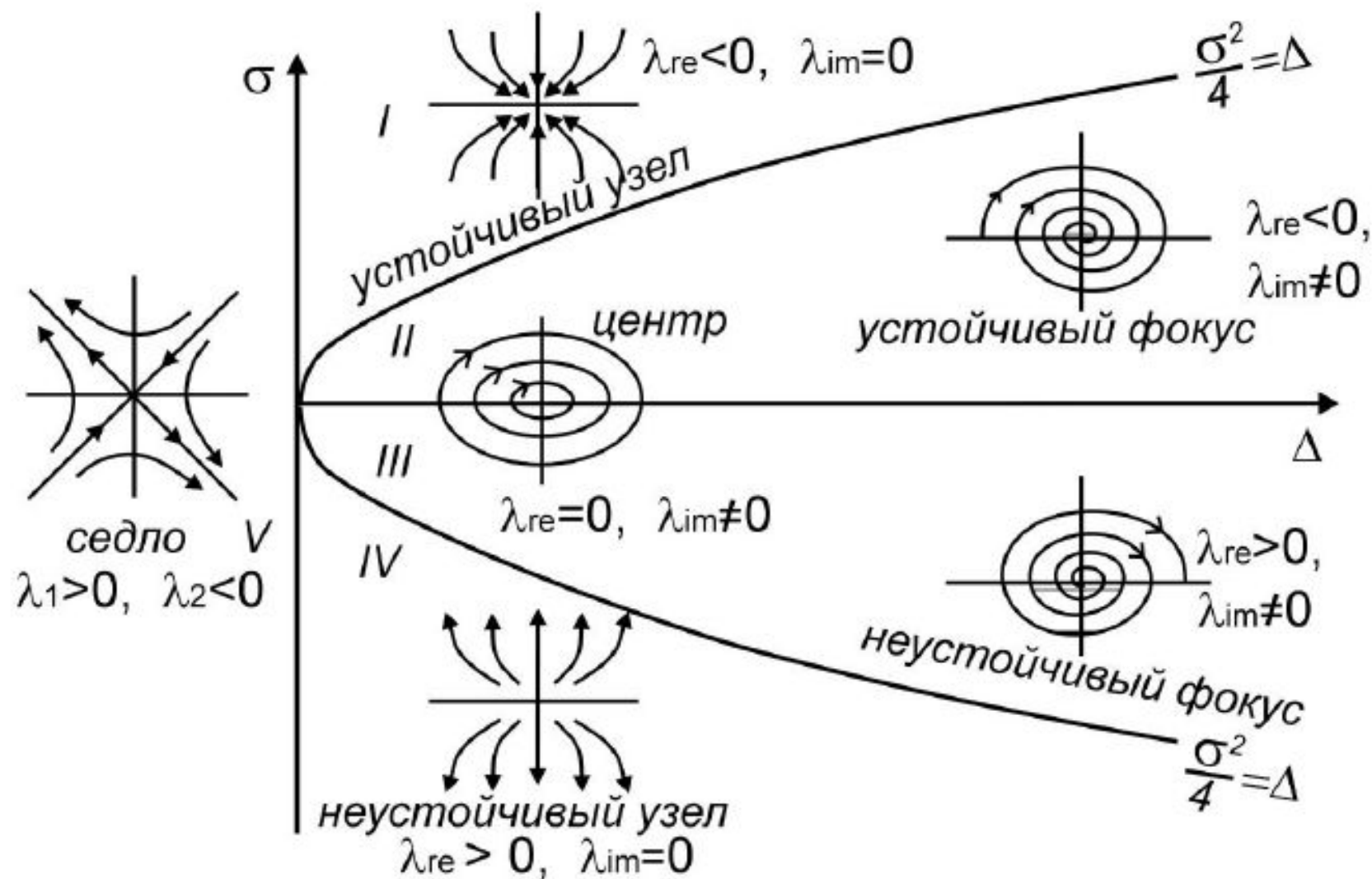
- Рассмотрим систему

$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy$$

$a, b, c, d = \text{const}$

$$\sigma = -(a + d); \quad \Delta = \begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix}$$

Вид фазовых траекторий



Математические модели взаимодействия двух видов. Гипотезы Вольтерра

1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.
2. Особи каждого вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей.
3. Хищные виды поедают жертв, причем в единицу времени количество съеденных жертв всегда пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению количества хищников на количество жертв.

Математические модели взаимодействия двух видов. Гипотезы Вольтерра

4. Если имеется пища в ограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемой видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятому с некоторым коэффициентом, зависящим от вида (модели межвидовой конкуренции).

5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида.

6. Если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, т.е. за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи.

Уравнения Вольтерра

- x_1, x_2 – численности видов

$$\frac{dx_1}{dt} = a_1x_1 + b_{12}x_1x_2 - c_1x_1^2$$

$$\frac{dx_2}{dt} = a_2x_2 + b_{21}x_1x_2 - c_2x_2^2$$

a_i – константы собственной скорости роста видов,

c_i – константы самоограничения численности (внутривидовой конкуренции),

b_{ij} – константы взаимодействия видов, $(i, j=1, 2)$

Знаки этих коэффициентов определяют тип взаимодействия

Основные типы взаимодействий

симбиоз (мутуализм)	+	+	$b_{12}b_{21} > 0$
комменсализм	+	0	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
хищник - жертва	+	-	$b_{12} > 0, b_{21} < 0$
аменсализм	0	-	$b_{12} = 0, b_{21} < 0$
конкуренция	-	-	$b_{12}b_{21} < 0$
нейтрализм	0	0	$b_{12}b_{21} = 0$

Уравнения конкуренции

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 + b_{12}x_2 - c_1x_1)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

Стационарные решения

1	$\bar{x}_1^{(1)} = 0, \bar{x}_2^{(1)} = 0$	Начало координат, при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел.
2	$\bar{x}_1^{(2)} = 0,$ $\bar{x}_2^{(2)} = a_2/c_2$	при $a_1 > b_{12}/c_2$ седло и при $a_1 < b_{12}/c_2$ устойчивый узел. Эти условия означают, что вид вымирает, если его собственная скорость роста меньше некоторой критической величины
3	$\bar{x}_1^{(3)} = a_1/c_1,$ $\bar{x}_2^{(3)} = 0$	при $a_2 > b_{21}/c_1$ стационарное решение – седло и при $a_2 < b_{21}/c_1$ – устойчивый узел
4	$\bar{x}_1^{(4)} = \frac{a_1 c_2 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 - b_{12} b_{21}}$ $\bar{x}_2^{(4)} = \frac{c_1 b_{12} - a_1 b_{21}}{c_1 c_2 - b_{12} b_{21}}$	Данное стационарное состояние характеризует сосуществование двух конкурирующих видов и представляет собой устойчивый узел в случае выполнения соотношения: $\frac{a_1 b_{12}}{c_2} < a_1 < \frac{c_1 a_2}{b_{21}}.$

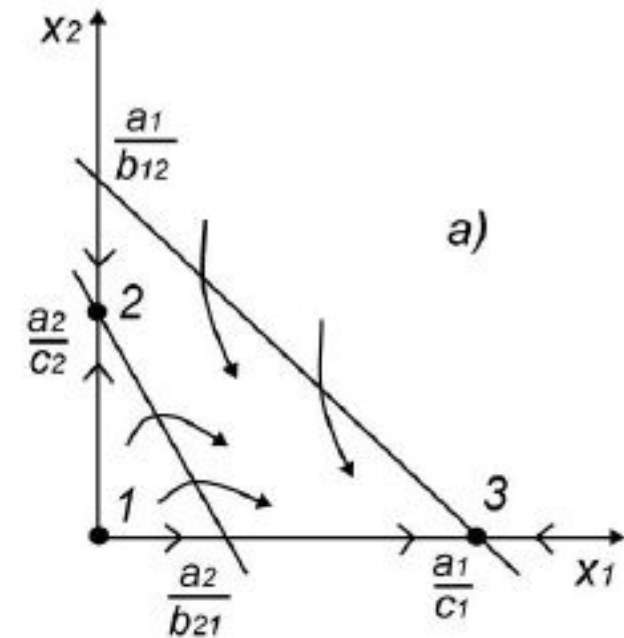
Условие сосуществования видов

$$b_{12}b_{21} < c_1c_2$$

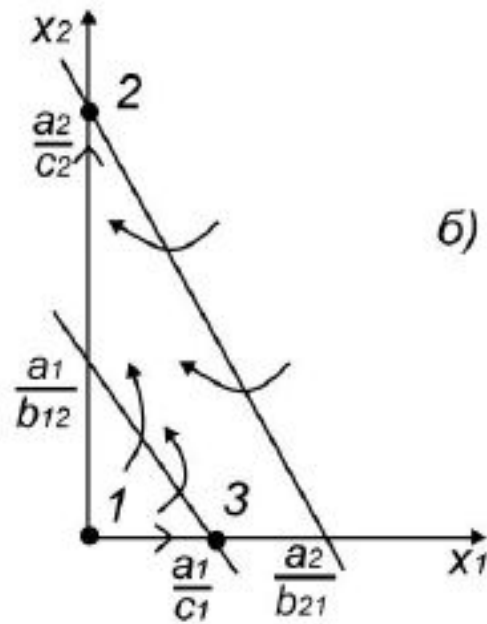
- Необходимое условие устойчивости

$$c_2 > b_{12}, \quad c_1 > b_{21}$$

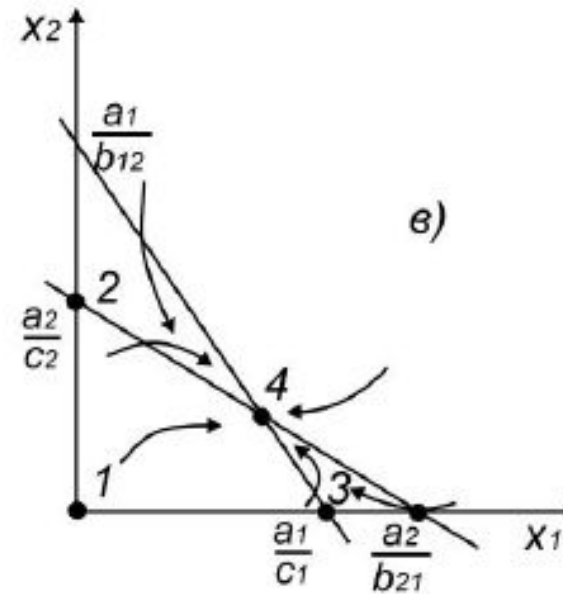
Расположение главных изоклин на фазовом портрете



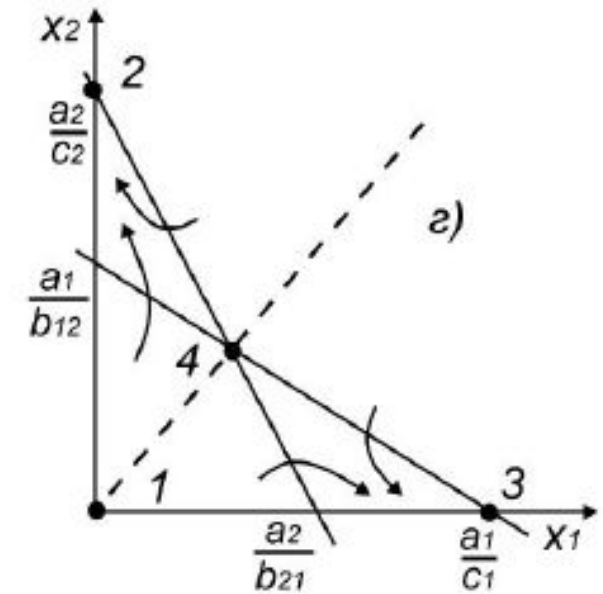
Выживание x_1



Выживание x_2



Сосуществование видов



Триггерная система

Система «хищник-жертва»

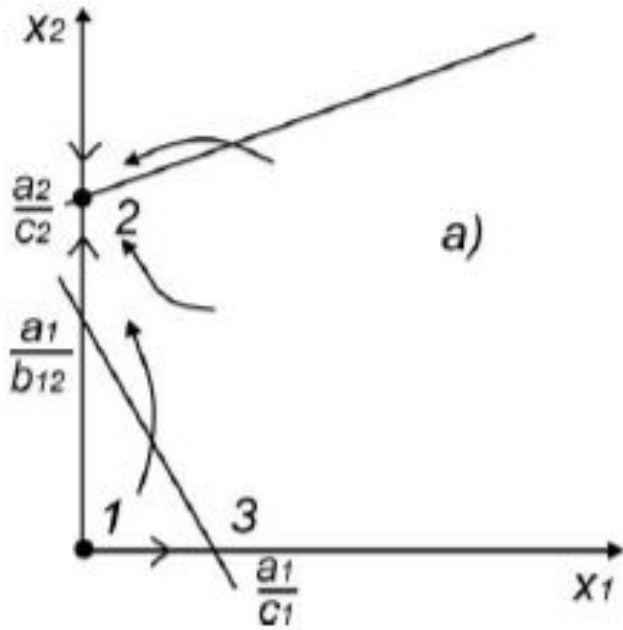
$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2).$$

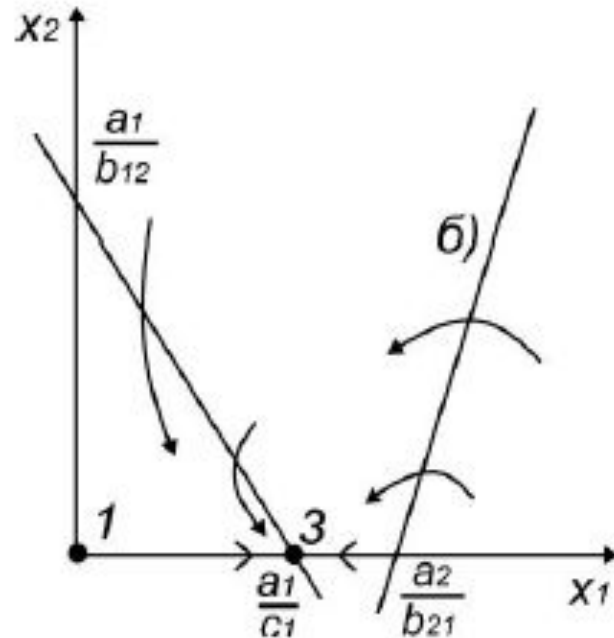
Стационарные решения системы

1	$\bar{x}_1^{(1)} = 0, \bar{x}_2^{(1)} = 0$	Начало координат, при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел.
2	$\bar{x}_1^{(2)} = 0,$ $\bar{x}_2^{(2)} = a_2/c_2$	Выживание только хищника
3	$\bar{x}_1^{(3)} = a_1/c_1,$ $\bar{x}_2^{(3)} = 0$	Выживание только жертвы
4	$\bar{x}_1^{(4)} = \frac{a_1c_2 - a_2b_{12}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}$ $\bar{x}_2^{(4)} = \frac{c_1b_{12} + a_1b_{21}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}$	Сосуществование обоих видов

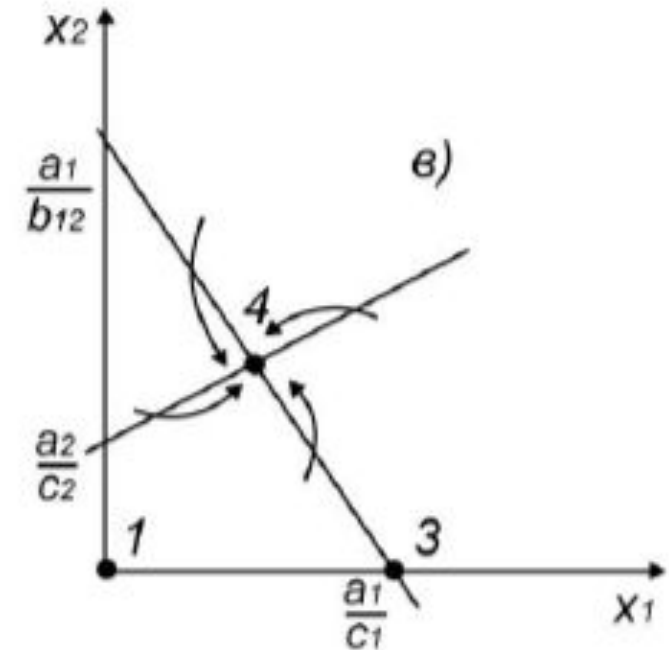
Расположение главных изоклин на фазовом портрете



Точки 1 и 3
неустойчивые



Популяция
хищников
вымерла



Устойчивое
сосуществован
ие

Моделирование динамики популяций с помощью уравнений Лотка-Вольтерра

- Модель взаимодействия хищников и их добычи, когда между особями одного вида нет соперничества
- x_1 — ЧИСЛО ЖЕРТВ. x_2 — ЧИСЛО ХИЩНИКОВ

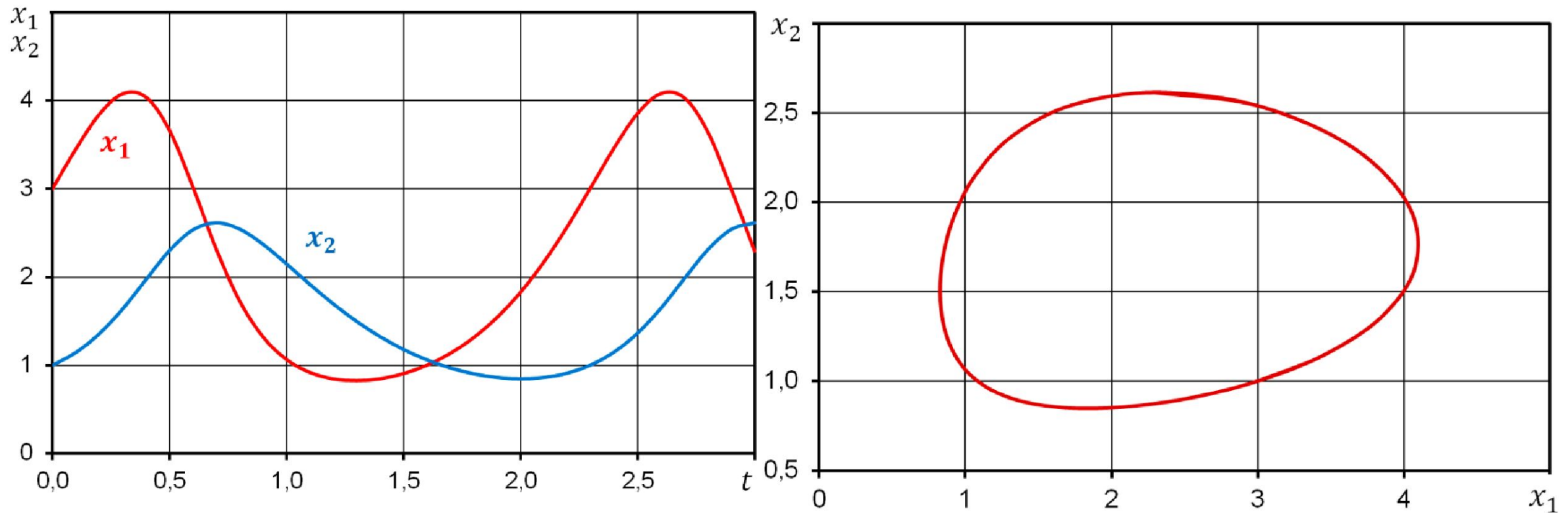
$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = (a - bx_2)x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} = (-c + dx_1)x_2, \end{cases} \quad \text{где } a, b, c, d > 0$$

a — скорость размножения жертв в отсутствие хищников,

$-bx_2$ — потери от хищников

$-c$ — относительная скорость изменения популяции хищников

Решение системы Лотка-Вольтерра

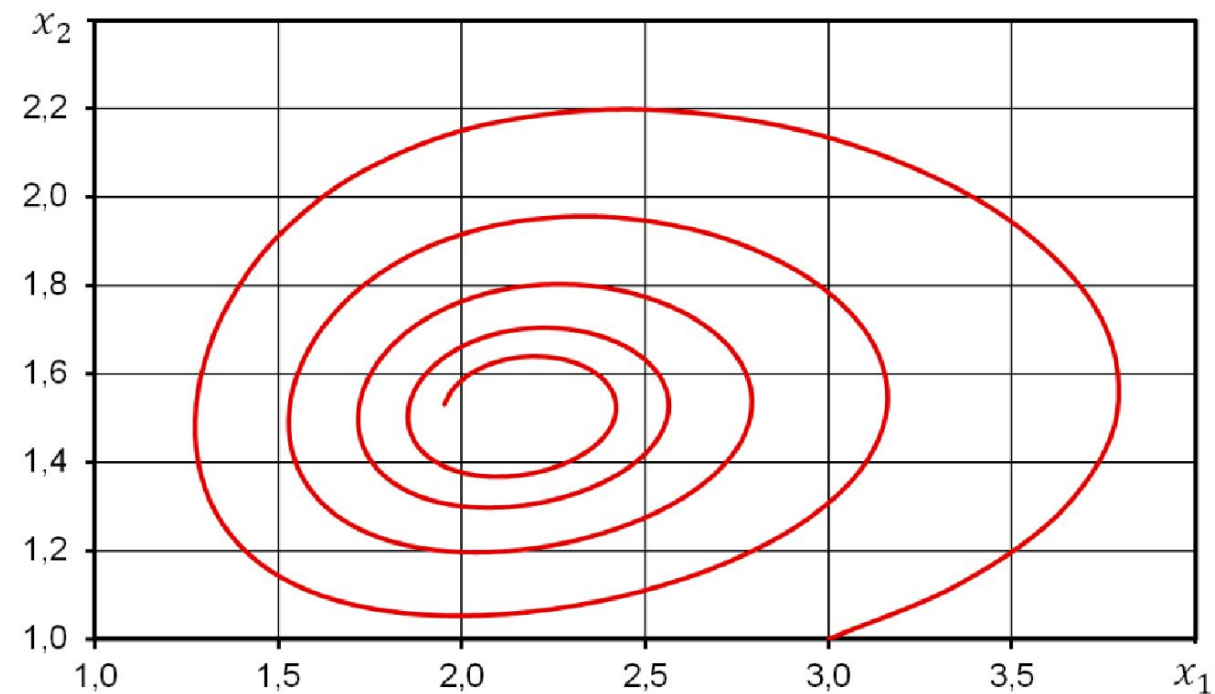
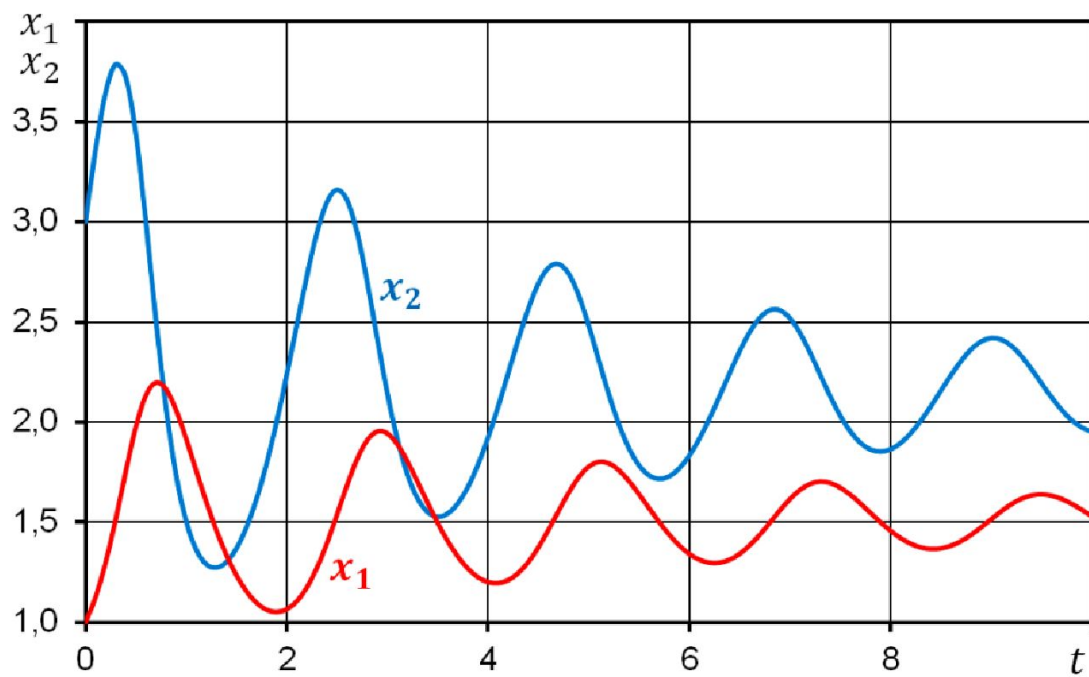


Уравнения Лотка-Вольтерра с логистической поправкой

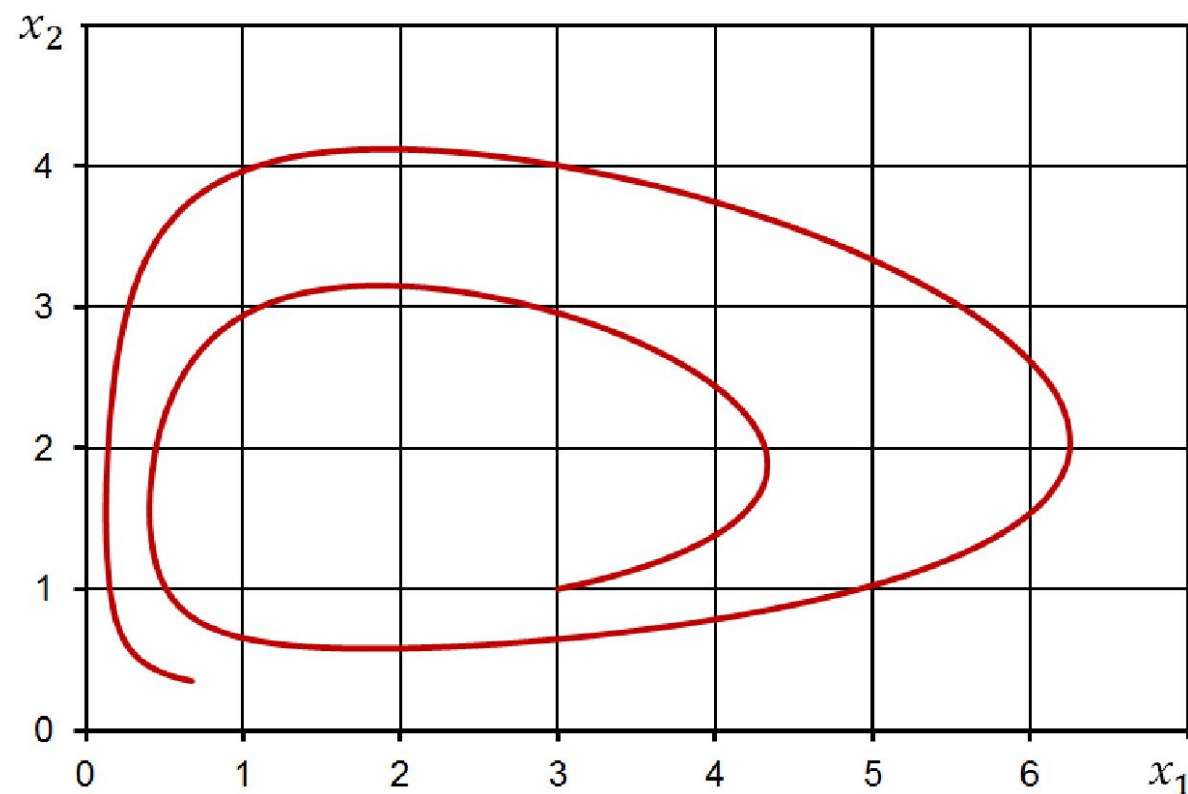
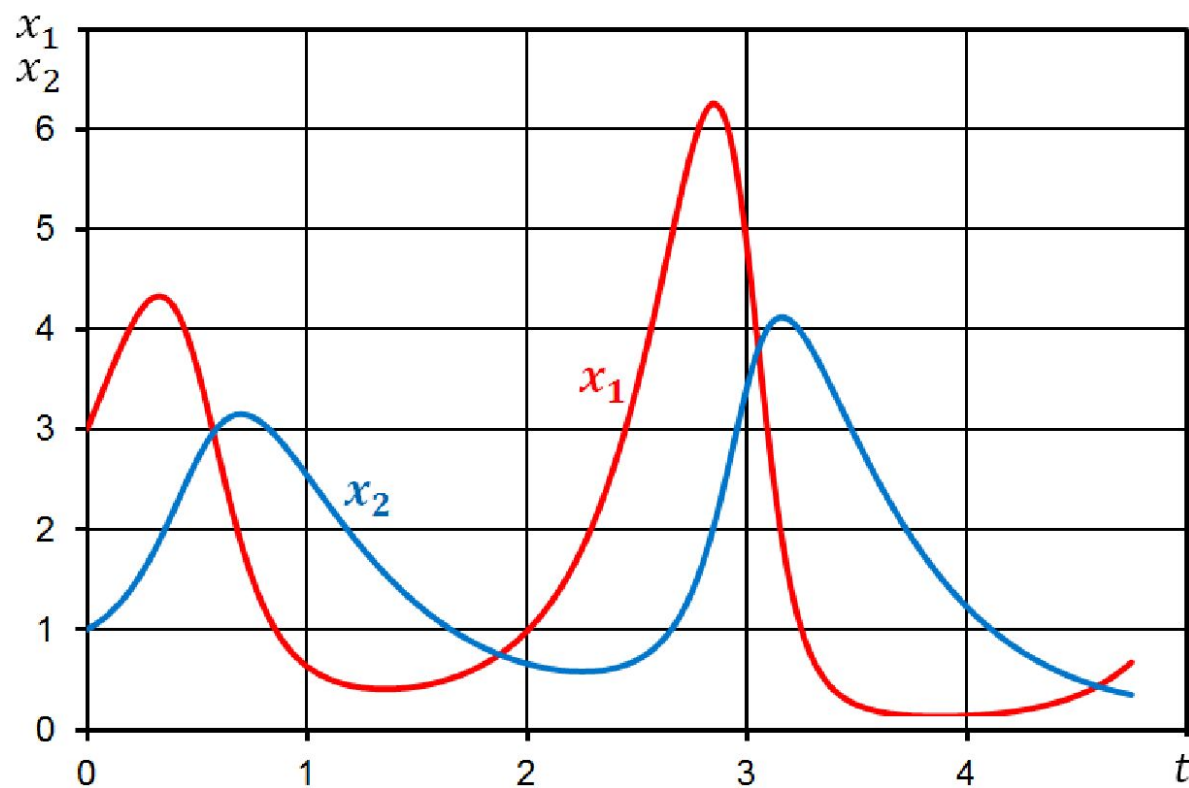
- Модель конкурирующих видов с логистической поправкой

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = (a - bx_2) \cdot x_1 - \alpha \cdot x_1^2 \\ \frac{dx_2}{dt} = (-c + dx_1) \cdot x_2 - \alpha \cdot x_2^2 \end{cases}$$

Графики решений и фазовая кривая, $\alpha > 0$



Графики решений и фазовая кривая, $\alpha < 0$



Модель Холлинга-Тэннера

- Скорость роста популяции жертв dx_1/dt в этой модели равна сумме трех величин

скорости размножения в отсутствие хищников	$rx_1,$
влиянию межвидовой конкуренции за пищу при ограниченных ресурсах (для случая конкурирующих производителей это влияние ограниченных сырьевых ресурсов)	$r \cdot x_1 \frac{x_1}{K},$
влиянию хищников, в предположении, что хищник перестает убивать, когда насыщается	$w \cdot x_2 \frac{x_1}{D + x_1}.$

Модель Холлинга-Тэннера

- Скорость роста популяции хищников dx_2/dt строится так же, как в модели Вольтерра–Лотка, в предположении, что жертвы встречаются редко
- Если для поддержания жизни одного хищника нужно J жертв, то популяция из жертв сможет обеспечить пищей x_1/J хищников. Модель роста популяции хищников, в которой их число не может превысить эту критическую величину

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 \left(s - \frac{sJ}{x_1} x_2 \right)$$

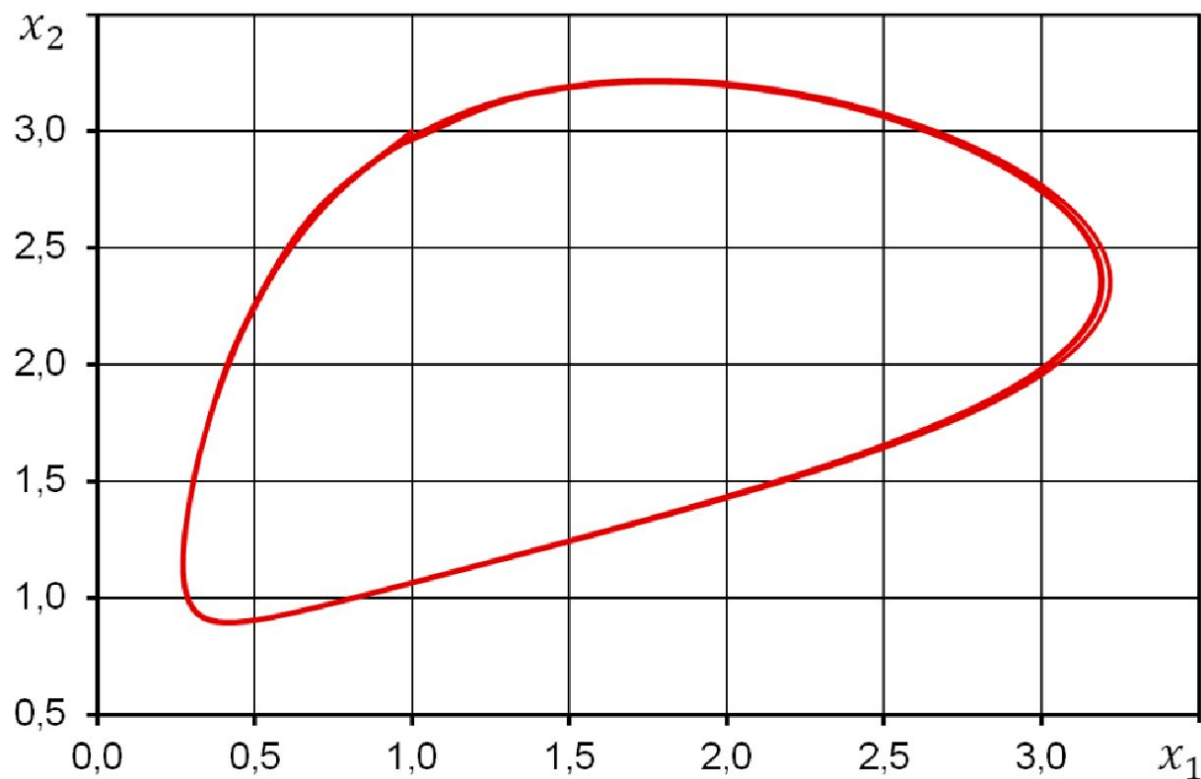
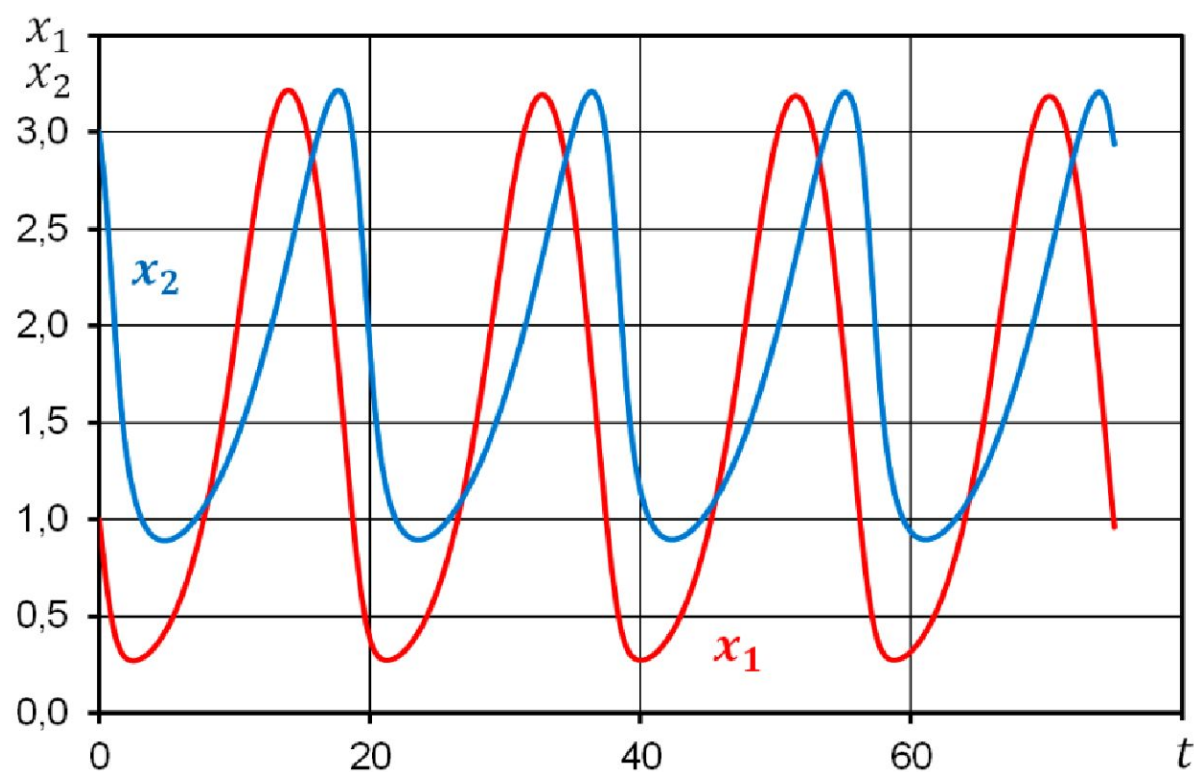
Модель Холлинга-Тэннера

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r \cdot x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - w \cdot x_2 \frac{x_1}{D + x_1}, \\ \frac{dx_2}{dt} = s \cdot x_2 \left(1 - \frac{J}{x_1} x_2\right). \end{cases} \quad \text{где } r, s, K, D, J > 0$$

При $s < \frac{r}{K} \cdot \frac{K-D-2}{D+1}$ на фазовом портрете системы будет устойчивый предельный цикл

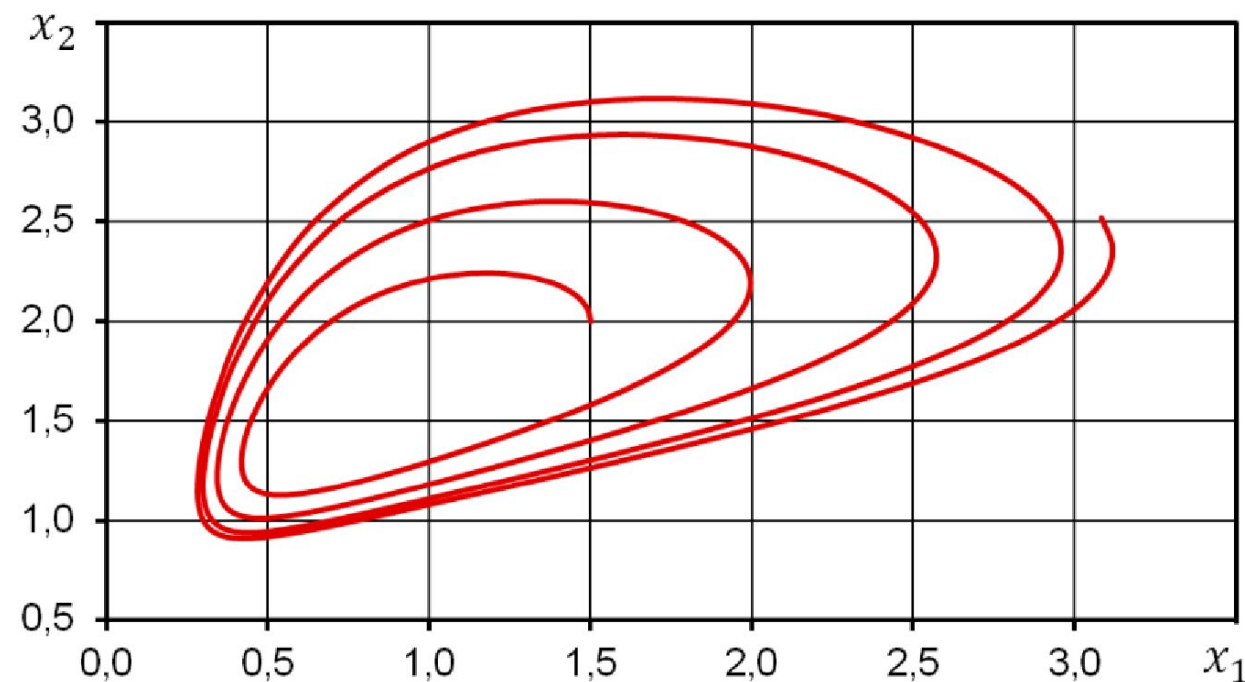
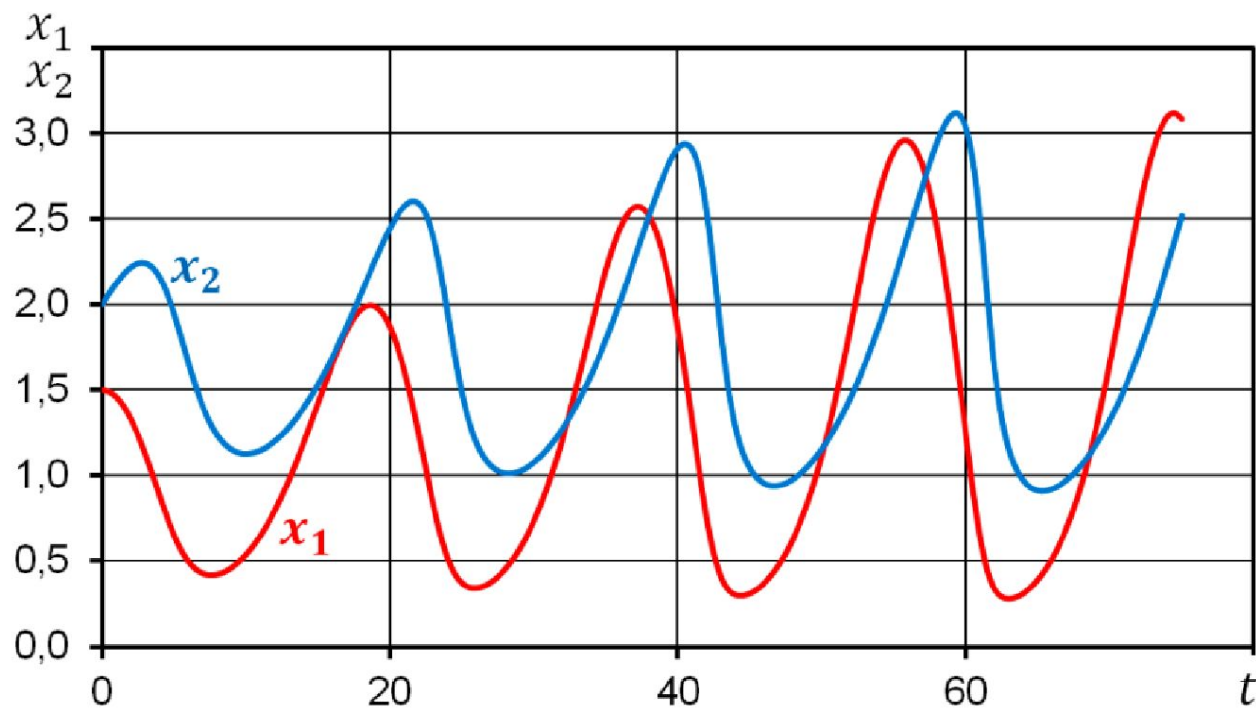
Графики решений и фазовый портрет при

$$x_1(0) = 1 \text{ и } x_2(0) = 3$$



Графики решений и фазовый портрет при

$$x_1(0) = 1.5 \text{ и } x_2(0) = 2$$



Обобщенная модель взаимодействия двух видов А. Н. Колмогорова

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_1(x)x - L(x)y \\ \frac{dy}{dt} &= k_2(x)y.\end{aligned}$$

Обобщенная модель взаимодействия двух видов А. Н. Колмогорова

- 1) Хищники не взаимодействуют друг с другом, т.е. коэффициент размножения хищников k_2 и число жертв L , истребляемых в единицу времени одним хищником, не зависит от y .
- 2) Прирост числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Функции $k_1(x)$, $k_2(x)$, $L(x)$ – непрерывны и определены на положительной полуоси $x, y \geq 0$.
- 3) Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени $L(x) > 0$ при $x > 0$; $L(0) = 0$.

Обобщенная модель взаимодействия двух видов А. Н. Колмогорова

4) $dk_1/dx < 0$. Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.

5) $dk_2/dx > 0$, $k_1(0) < 0 < k_1(\infty)$. С ростом численности жертв коэффициент размножения хищников монотонно возрастает, переходя от отрицательных значений, когда нечего есть, к положительным.

Обобщенная модель взаимодействия двух видов Розенцвейга-МакАртура

$f(x)$ – скорость изменения численности жертв x в отсутствие хищников,

$\Phi(x,y)$ – интенсивность хищничества,

k – коэффициент, характеризующий эффективность переработки биомассы жертвы в биомассу хищника,

e – смертность хищника

$$\frac{dx}{dt} = f(x) - \Phi(x, y),$$

$$\frac{dy}{dt} = -ey + k\Phi(x, y)$$