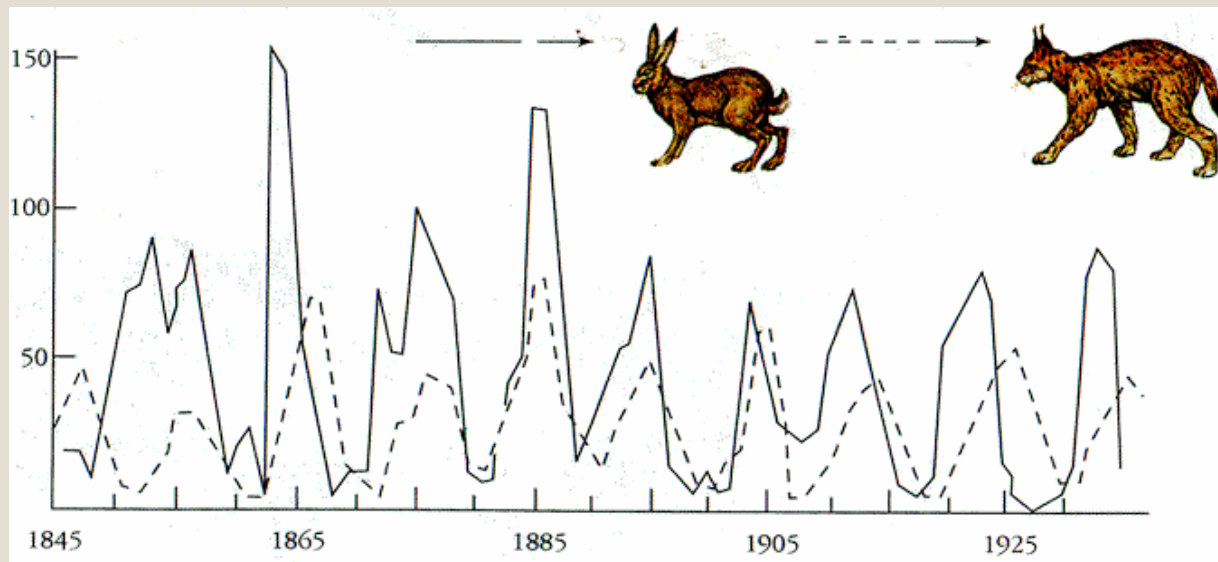


Динаміка чисельності популяції

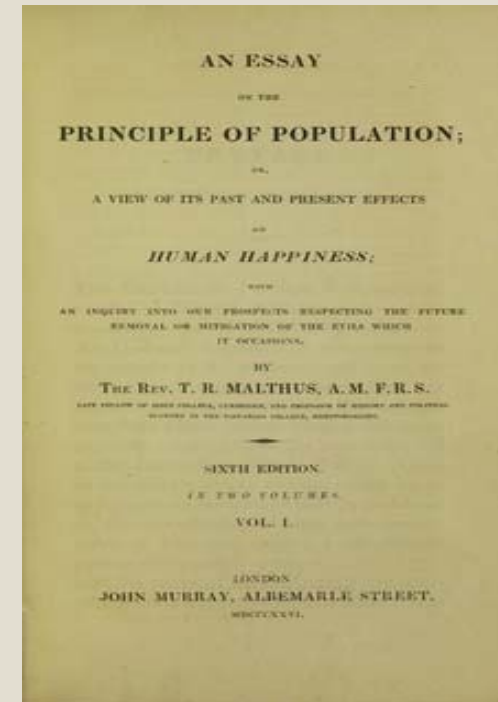
Математичні моделі

- ✓ Модель Мальтуса
- ✓ Модель Ферхюльста
- ✓ Модель Лотки-Вальтерра.



Основні припущення в математичних моделях динаміки популяцій

- Сталість зовнішніх умов у часі
- Однорідність середовища у просторі (локальні системи, точкові моделі)
- Динаміка чисельності популяції у точкових моделях визначається процесами народження та смерті. Показники народжуваності та смертності - узагальнені параметри та характеризують взаємодію популяції із середовищем проживання.
- Генетична однорідність популяції. Вікова та статевая структура популяції не враховується.
- Для ізольованої популяції швидкість зміни чисельності за період t залежить від локальних значень чисельності на даний час t .



То́мас Ма́льтус (1766—1834) - англійський священик, вчений, демограф, економіст.

«Досвід про закон народонаселення» (1798): в людському суспільстві, як і у всій живій природі, існує абсолютний закон безмежного розмноження особин. При цьому зростання населення Землі йде в геометричній прогресії, тоді як засоби існування збільшуються лише в арифметичній.

Модель Т.Мальтуса

$N(t)$ – чисельність популяції в момент часу t

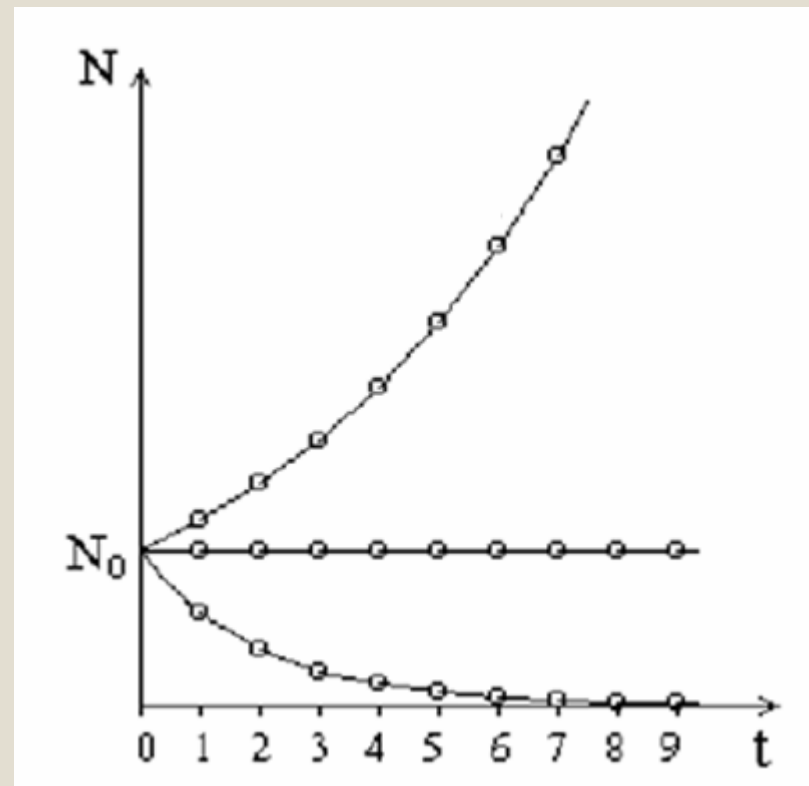
$N(0)$ - чисельність популяції в момент часу $t=0$

Швидкість приросту популяції

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$$

r – біотичний потенціал

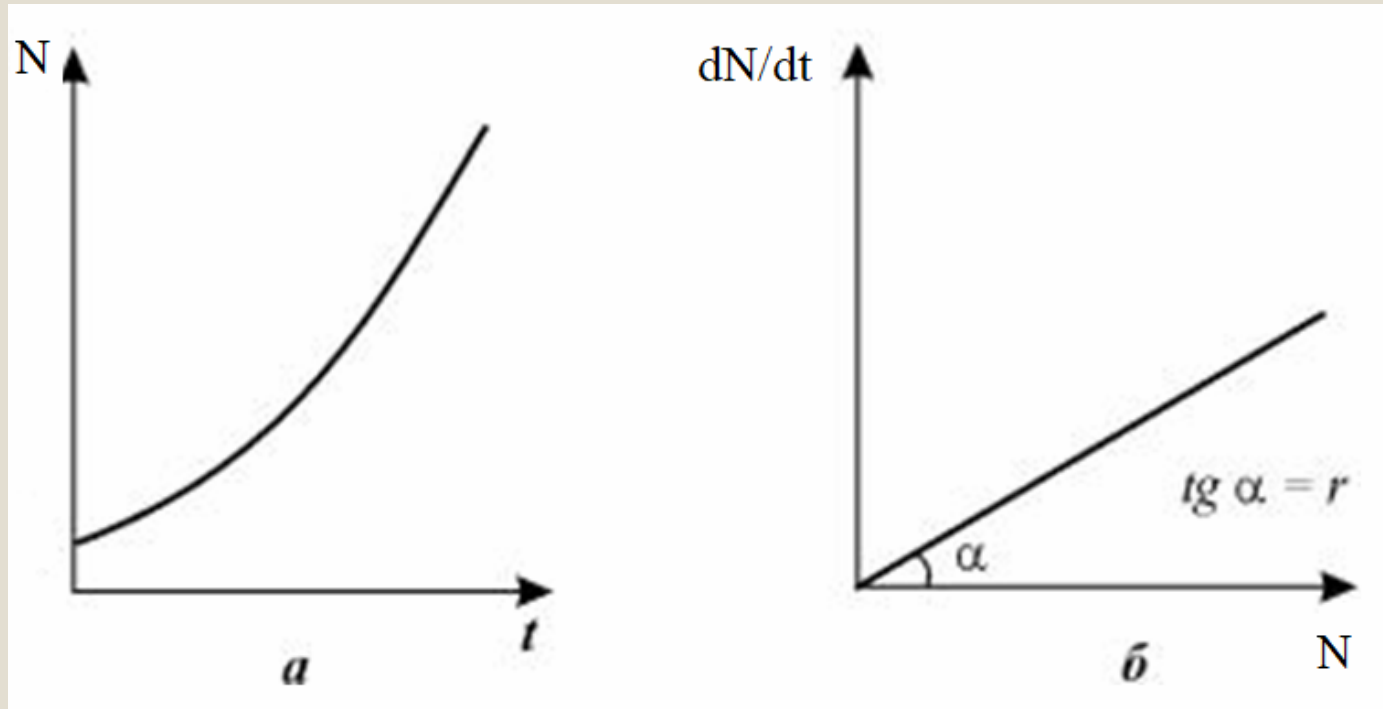
$$N(t) = N(0) \cdot \exp(r \cdot (t-t_0))$$



Модель необмеженого зростання популяції

$$\frac{dN}{dt} = N_0 \cdot r$$

$$N(t) = N_0 \cdot e^{r \cdot t}$$



Залежність чисельності від часу (а) та швидкості зростання від чисельності (б)

*Модель обмеженого зростання
(з урахуванням ресурсів середовища)*

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{\ln N}{\ln K} \right) \quad \text{Модель Б. Гомпертца (1825)}$$

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad \text{Модель Ферхюльста-Пірла}$$

Ємність середовища

Модель обмеженого зростання з урахуванням ефекту Оллі

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) \cdot (N - l)$$

$$0 < l < K$$

Кожен вид характеризується своїм мінімальним та максимальним специфічним розміром популяції, при мінімумі виникає загроза зникнення популяції (виду в цілому), а при певних сприятливих умовах населення досягає стану перенаселення, що також супроводжується обмеженням подальшого зростання чисельності популяції. (Уордер Оллі, 1931 г.)

l - критична нижня границя чисельності популяції

K – верхня границя чисельності популяції

Модель популяційного спалаху комах

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K} \right) - p(N)$$

$p(N)$ – описує знищення комах хижаками

Модель справедлива для невеликих проміжків часу, які можна порівняти з тривалістю популяційного спалаху.

Модель впливу ліків на заражені вірусом клітини

$$\frac{dm}{dt} = r \cdot m \cdot \left(1 - \frac{m}{k} \right) - \gamma \cdot m \cdot f(h)$$

m – кількість заражених клітин

$f(h)$ – функція терапії, яка залежить від параметра h , що характеризує ефективність лікарського впливу

r, k, γ – позитивні коефіцієнти

Логістичне рівняння Ферхюльста

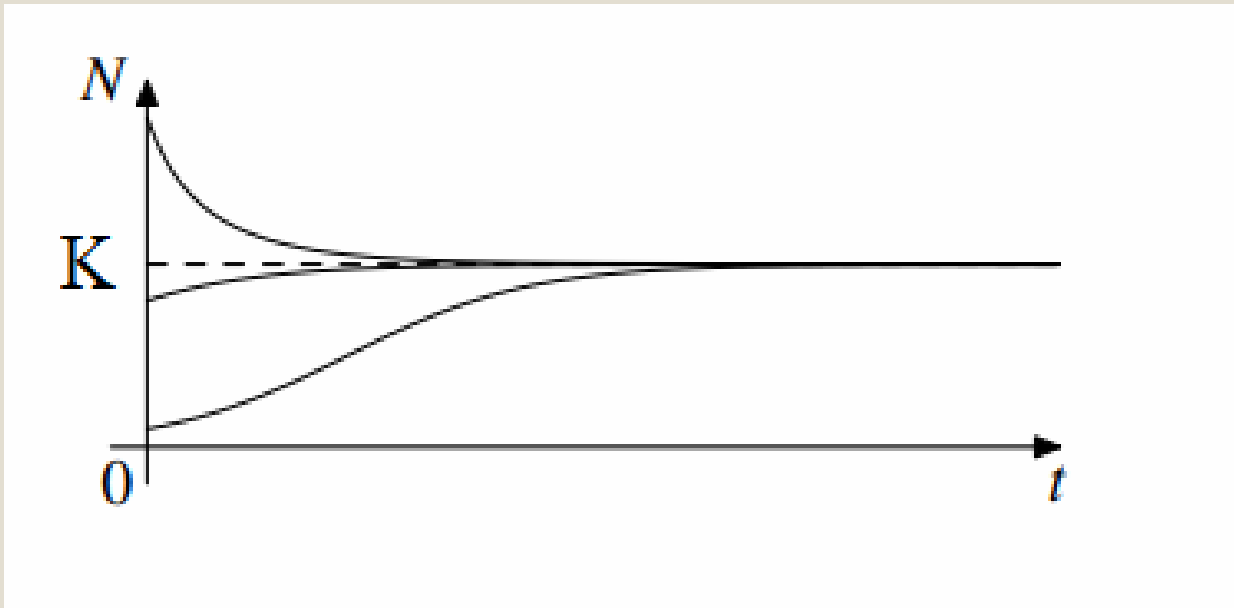
Припущення: питома швидкість зростання популяції лінійно зменшується зі зростанням чисельності; існує гранична чисельність популяції (K) при досягненні якої поява нових особин можливо лише при умові загибелі наявних особин.

$$\frac{dx}{dt} \cdot \frac{1}{x} = r - \frac{r}{K} \cdot x$$

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot r - \frac{r}{K} \cdot x^2$$

необмежене зростання

внутрішньовидова конкуренція



Динаміка популяції в моделі Ферхюльста

Аналітичне рішення рівняння Ферхюльста

$$x(t) = \frac{x_0 \cdot K \cdot \exp(r \cdot t)}{K - x_0 + x_0 \cdot \exp(r \cdot t)}$$

Модель конкуренції популяцій

Модель міжвидової конкуренції популяцій за загальний ресурс

$$\frac{dN}{dt} = r_1 \cdot N \cdot \frac{K_1 - N - \alpha_1 M}{K_1}$$

$$\frac{dM}{dt} = r_2 \cdot M \cdot \frac{K_2 - M - \alpha_2 \cdot N}{K_2}$$

$$N_{t+1} = r_1 \cdot N_t \cdot \frac{K_1 - N_t - \alpha_1 M_t}{K_1} + N_t$$

$$M_{t+1} = r_2 \cdot M_t \cdot \frac{K_2 - M_t - \alpha_2 \cdot N_t}{K_2} + M_t$$

Коефіцієнт боротьби за існування особин N та M виду

Ємність середовища для особин N та M виду

Результат конкуренції

При $\alpha_1 < K_1/K_2$ і $\alpha_2 > K_2/K_1$ - виживає лише вид N

При $\alpha_1 > K_1/K_2$ і $\alpha_2 < K_2/K_1$ - виживає лише вид M

При $\alpha_1 > K_1/K_2$ і $\alpha_2 > K_2/K_1$ - виживає тільки один із видів, який має більший коефіцієнт r (біотичний потенціал)

При $\alpha_1 < K_1/K_2$ і $\alpha_2 < K_2/K_1$ - виживає обидва види

Приклади

Рослини: перехоплення мінеральних солей та вологи кореневою системою, сонячного світла – листям.

У змішаних посівах трав перевагу набувають види з довшими листовими черешками.

У змішаних посадках дерев екземпляри, що швидко ростуть, затінюватимуть і пригнічуватимуть повільно зростаючі дерева.

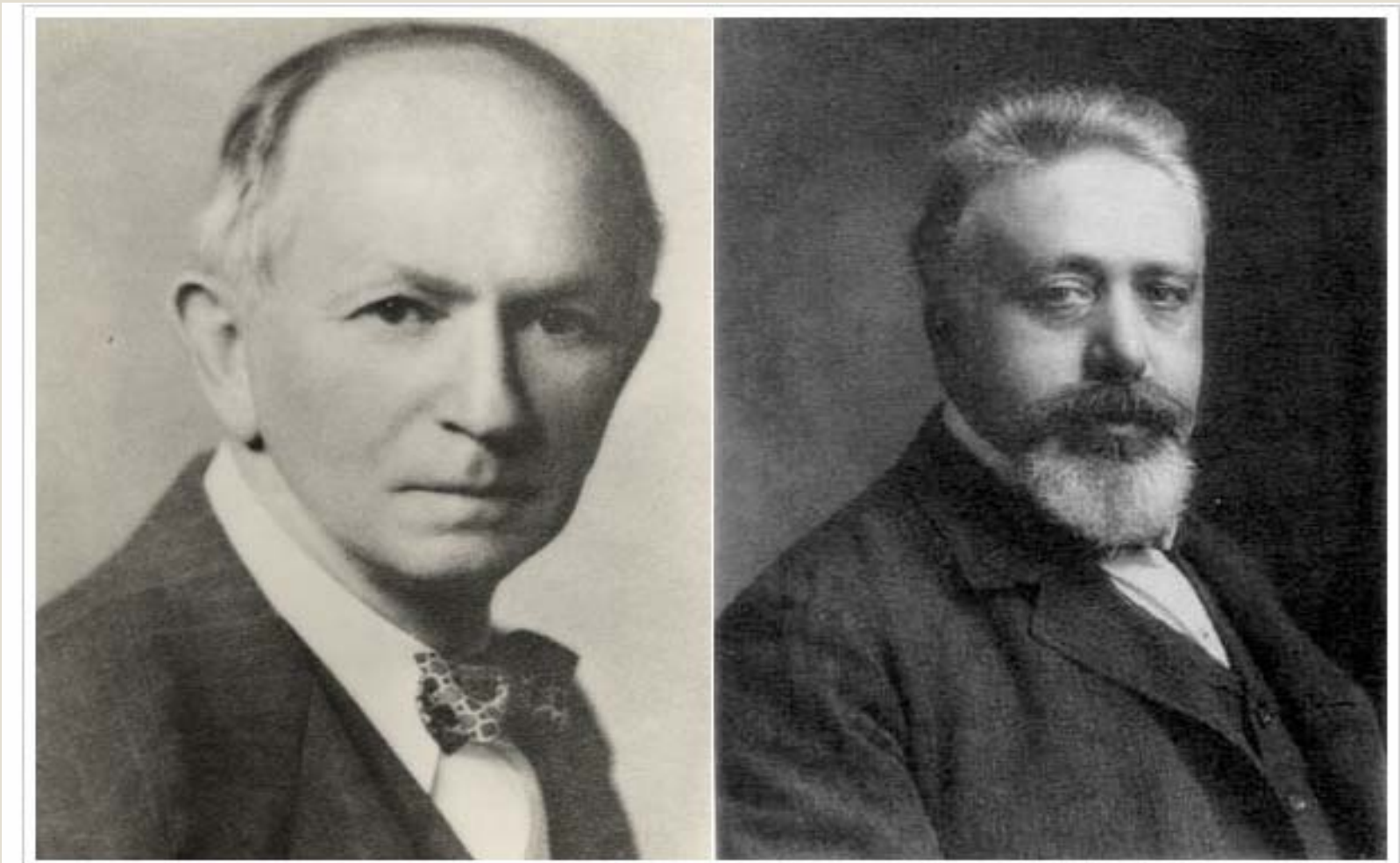
Гриби перешкоджають зростанню бактерій шляхом вироблення антибіотиків

Тварини:

Зебри обривають верхівки трав; антилопи годуються тим, що залишають їм зебри; газелі вищипують найнижчі трави, а антилопи їдять сухі стебла, що залишилися після інших травоядних.

У результаті конкуренції в біогеоценозі спільно вживаються лише ті види, які змогли розійтися у своїх вимогах до умов життя.

Модель Лотки-Вальтерра



Альфред Джеймс Лотка
(A.J. Lotka)
1880-1949

Vито Вольтерра
(V. Volterra)
1860-1940

Модель Лотки-Вальтерра

Математична модель спільного існування двох біологічних видів (популяцій) на кшталт «хижак – жертва».

Стаціонарна система (карась - щука)

S - кількість щук,

N - кількість карасів.

(x, y) – стан моделі.

Задача: визначити стан моделі з часом



$\frac{dN}{dt}$ – швидкість зміни чисельності карасів (без хижака число жертви зростає).

r – коефіцієнт, що залежить від умов життя карасів, їхньої природної смертності та народжуваності (питома швидкість популяційного зростання жертв)

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$$

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N - a \cdot N \cdot C$$

Питома швидкість популяційного зростання жертв

Коефіцієнт вимирання жертв у результаті зустрічей із хижаком

Якщо карасів немає, то кількість щук зменшується (не має їжі), вони вимирають.

$\frac{dC}{dt}$ – швидкість зміни чисельності щук (якщо немає карасів), залежить лише від кількості щук у.

$$\frac{dC}{dt} = -q \cdot C$$

Коефіцієнт смертності

$$\frac{dC}{dt} = f \cdot N \cdot C - q \cdot C$$

Коефіцієнт розмноження $f = a \cdot \delta$

Коефіцієнт переробки хижаком біомаси жертви у власну масу

Модель взаємодії хижак-жертва Вольтерри-Лотки

Нульові ізокліни

Нульова ізокліна для жертви – безліч точок у просторі (N, C) , для яких швидкість зростання чисельності жертви дорівнює нулю

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N - a \cdot N \cdot C$$

$$\frac{dN}{dt} = 0$$

$$0 = r \cdot N - a \cdot N \cdot C$$

$$\hat{C} = \frac{r}{a}$$

Нульова ізокліна для жертви показує, скільки потрібно хижаків, щоб утримати популяцію жертв у рівновазі. Нульова ізокліна для жертви не залежить від кількості жертв!

Нульова ізокліна для хижака – безліч точок у просторі (N, C) , для яких швидкість зростання чисельності хижака дорівнює нулю

$$\frac{dC}{dt} = f \cdot N \cdot C - q \cdot C$$

$$\frac{dC}{dt} = 0$$

$$0 = f \cdot N \cdot C - q \cdot C$$

$$\hat{N} = \frac{q}{f}$$

Нульова ізокліна для хижака показує, скільки потрібно жертв, щоб утримати популяцію хижаків у рівновазі. Нульова ізокліна для хижака не залежить від чисельності хижаків!

Чим більша швидкість зростання чисельності жертви r , тим більше потрібно хижаків, щоб утримати популяцію жертви в рівновазі

$$\hat{C} = \frac{r}{a}$$

Чим більший раціон хижака (коефіцієнт функціональної реакції a), тим менше потрібно хижаків, щоб утримати популяцію жертви в рівновазі

Чим більша смертність хижака q , тим більше потрібно жертв, щоб утримати популяцію хижака в рівновазі

$$\hat{N} = \frac{q}{f}$$

Чим більша народжуваність хижака при розрахунку на одну з'їдену жертву (f), тобто, чим вища ефективність трансформації енергії хижаком, тим менше потрібно жертв, щоб утримати популяцію хижака у рівновазі

Система рівнянь для хижака та жертви

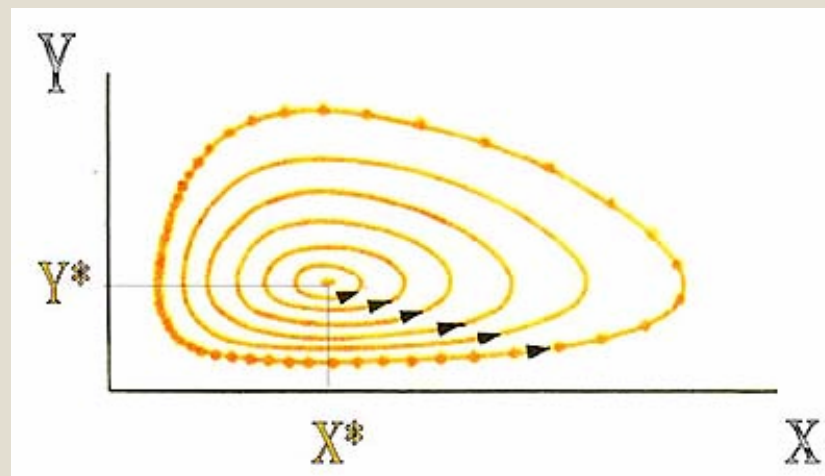
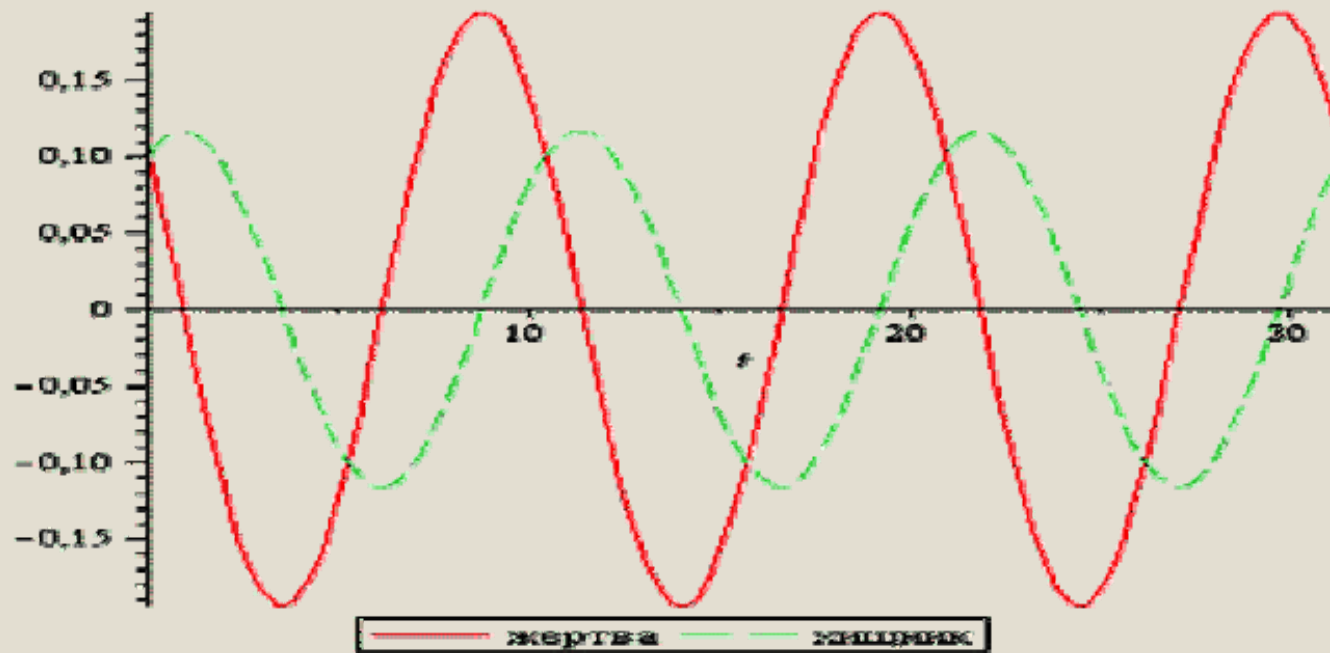
N – чисельність (щільність популяції) жертв

C – чисельність (щільність популяції) хижаків

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN}{dt} = r \cdot N - a \cdot N \cdot C \\ \frac{dC}{dt} = f \cdot N \cdot C - q \cdot C \end{array} \right.$$

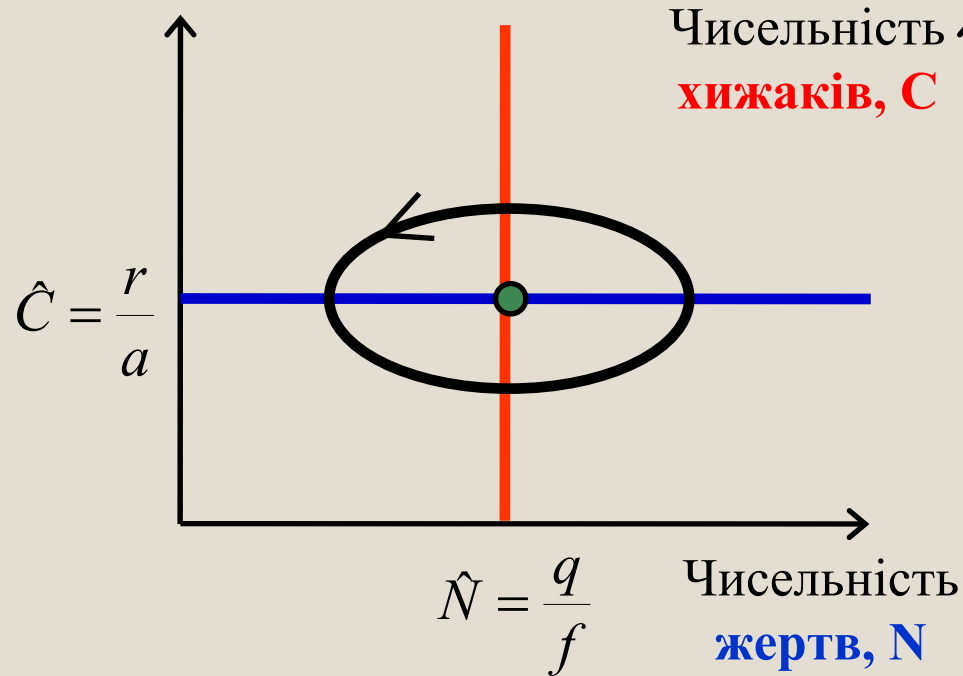


Графік залежності чисельності жертв від хижаків

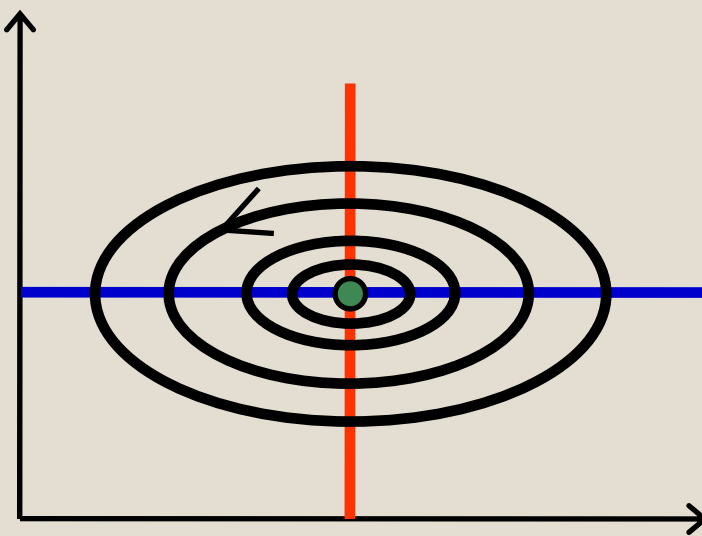


Фазовий портрет системи «хижак-жертва»

Траєкторія руху системи хижак-жертва та розмах коливань



Траєкторії руху системи хижак-жертва при різних початкових умовах



Система, що виведена з положення рівноваги, не повертається до нього і не віддаляється від нього, а продовжує «крутитися» навколо цього положення на певній відстані, яка залежить від початкових умов.

Екологічний погляд: рівновага нестійка, тому як найменша зовнішня дія переводить систему на нову траєкторію, без повернення системи до старої траєкторії.

Система Лотки — Вольтерри описує гіпотетичну трьохстадійну реакцію:



$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = k_0 - k_1xy, \\ \frac{dy}{dt} = k_1xy - k_2y. \end{cases}$$

$$\begin{cases} k_0 - k_1xy = 0, \\ k_1xy - k_2y = 0. \end{cases}$$

Координати особливої точки

$$\bar{x} = \frac{k_2}{k_1}, \quad \bar{y} = \frac{k_0}{k_2}.$$



Провести моделювання чисельності популяції для 3-го покоління при реалізації моделі необмеженого зростання, якщо початкова кількість чисельності популяції 250, а біотичний потенціал 0.056

Розв'язок

$$N_0 = 250, r=0.056$$

$$N(t) = N_0 \cdot e^{r \cdot t}$$

$$N_2 = 250 \cdot \exp(0.056 \cdot 2) = 279$$

$$N_3 = 279 \cdot \exp(0.056 \cdot 3) = 330$$



Два види конюшини (M і N) конкурують за світло в період вегетації (модель міжвидової конкуренції за загальний ресурс) відповідно до моделі:

$$dN/dt = 0.6 \cdot N - 0.12 \cdot N^2 - 0.22 \cdot N \cdot M$$

$$dM/dt = 0.4 \cdot M - 0.07 \cdot M^2 - 0.12 \cdot M \cdot N$$

Який вид отримає перевагу у розвитку?

Розв'язок

$$\frac{dN}{dt} = r_1 \cdot N \cdot \frac{K_1 - N - \alpha_1 M}{K_1}$$

$$r_1 = 0.6, \frac{r_1}{K_1} = 0.12, \frac{r_1 \cdot \alpha_1}{K_1} = 0.22$$

$$\frac{dM}{dt} = r_2 \cdot M \cdot \frac{K_2 - M - \alpha_2 \cdot N}{K_2}$$

$$r_2 = 0.4, \frac{r_2}{K_2} = 0.07, \frac{r_2 \cdot \alpha_2}{K_2} = 0.12$$

$$r_1 = 0.6, K_1 = 5, \alpha_1 = 9.17$$

$$\alpha_1 = 9.17 > 0.88 = \frac{K_1}{K_2}$$

$$r_2 = 0.4, K_2 = 5.71, \alpha_2 = 1.71$$

$$\alpha_2 = 1.71 > 1.14 = \frac{K_2}{K_1}$$

$$r_1 > r_2 (0.6 > 0.4)$$

N - вид



Провести моделювання чисельності популяцій M і N при реалізації міжвидової конкуренції для наступних умов:

1) $r_N = r_M = 2$, $N = M = 100$, $K_N = K_M = 250$, $\alpha_1 = 0.5$, $\alpha_2 = 0.35$

$$\frac{dN}{dt} = r_1 \cdot N \cdot \frac{K_1 - N - \alpha_1 M}{K_1}$$

$$\frac{dM}{dt} = r_2 \cdot M \cdot \frac{K_2 - M - \alpha_2 \cdot N}{K_2}$$

$$\frac{dN}{dt} = r_N \cdot N \cdot \frac{K_N - N - \alpha_1 \cdot M}{K_N} \rightarrow N_1 = 2 \cdot 100 \cdot \frac{250 - 100 - 0.5 \cdot 100}{250} + 100 = 180$$

$$\frac{dM}{dt} = r_M \cdot M \cdot \frac{K_M - M - \alpha_2 \cdot N}{K_M} \rightarrow M_1 = 2 \cdot 100 \cdot \frac{250 - 100 - 0.35 \cdot 100}{250} + 100 = 192$$



$$2) r_N = r_M = 2, N = 100, M = 85, K_N = K_M = 250, \alpha_1 = 0.5, \alpha_2 = 0.35$$

$$\frac{dN}{dt} = r_N \cdot N \cdot \frac{K_N - N - \alpha_1 \cdot M}{K_N} \rightarrow N_1 = 2 \cdot 100 \cdot \frac{250 - 100 - 0.5 \cdot 85}{250} + 100 = 186$$

$$\frac{dM}{dt} = r_M \cdot M \cdot \frac{K_M - M - \alpha_2 \cdot N}{K_M} \rightarrow M_1 = 2 \cdot 85 \cdot \frac{250 - 85 - 0.35 \cdot 100}{250} + 85 = 173$$

$$3) r_N = r_M = 2, N = 100, M = 85, K_N = K_M = 250, \alpha_1 = 0.5, \alpha_2 = 0.5$$

$$\frac{dN}{dt} = r_N \cdot N \cdot \frac{K_N - N - \alpha_1 \cdot M}{K_N} \rightarrow N_1 = 2 \cdot 100 \cdot \frac{250 - 100 - 0.5 \cdot 85}{250} + 100 = 186$$

$$\frac{dM}{dt} = r_M \cdot M \cdot \frac{K_M - M - \alpha_2 \cdot N}{K_M} \rightarrow M_1 = 2 \cdot 85 \cdot \frac{250 - 85 - 0.5 \cdot 100}{250} + 85 = 163$$



Провести моделювання динаміки чисельності популяцій в системі хижак – жертва для наступних параметрів моделі

$$1) N_0=110, C_0=7, r=3, q=2, f=0.03, \alpha=0.1$$

Розв'язок

$$N_1 = r \cdot N_0 - \alpha \cdot N_0 \cdot C + N_0 \quad C_1 = f \cdot N \cdot C_0 - q \cdot C + C_0$$

$$N_1 = 3 \cdot 110 - 0.1 \cdot 7 \cdot 110 + 110 = 363$$

$$C_1 = 0.03 \cdot 7 \cdot 110 - 2 \cdot 7 + 7 = 16$$