МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

Г.Ю.Ризниченко

119992 Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Биологический ф-т, каф. Биофизики, тел (495)9390289; факс (495)9391115;

E-mail: riznich@biophys.msu.ru

План лекции

- *Гипотезы Вольтерра*
- *Аналогии с химической кинетикой*
- *Вольтерровские модели*

  взаимодействий.
- *Классификация типов взаимодействий Конкуренция Хищник-жертва*

План (2)

- *Обобщенные модели взаимодействия видов.*
- *Модель Колмогорова.*
- *Модель взаимодействия двух видов насекомых Макартура.*
- *Параметрический и фазовые портреты системы Базыкина.*
- *Агентные модели популяций*

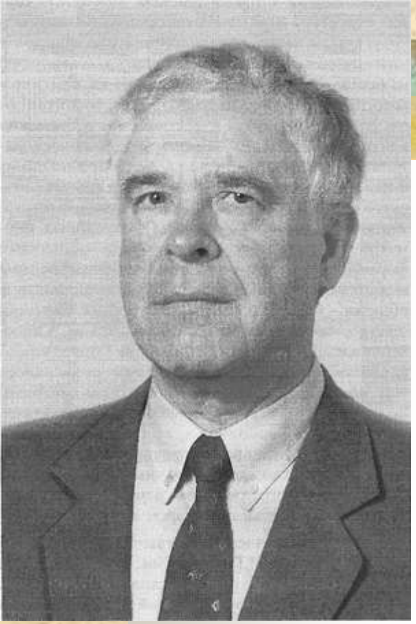
Вито Вольтерра

Vito Volterra. Lecons sur la Theorie
Mathematique de la Lutte pour la Vie. Paris, 1931

Русский перевод книги Вольтерра вышел в 1976 г. под названием: «Математическая теория борьбы за существование»
М., Наука, 1976   Изд. РХД, 2004

Вольтерра Вито (1860 —1940) — выдающийся итальянский математик и физик. Работал в области дифференциальных уравнений с частными производными, теории упругости, интегральных и интегро-дифференциальных уравнений, функционального анализа. Основатель математической теории популяций.

Послесловие Ю. М.Свирежева,
в котором рассматривается история развития математической экологии в период 1931-1976

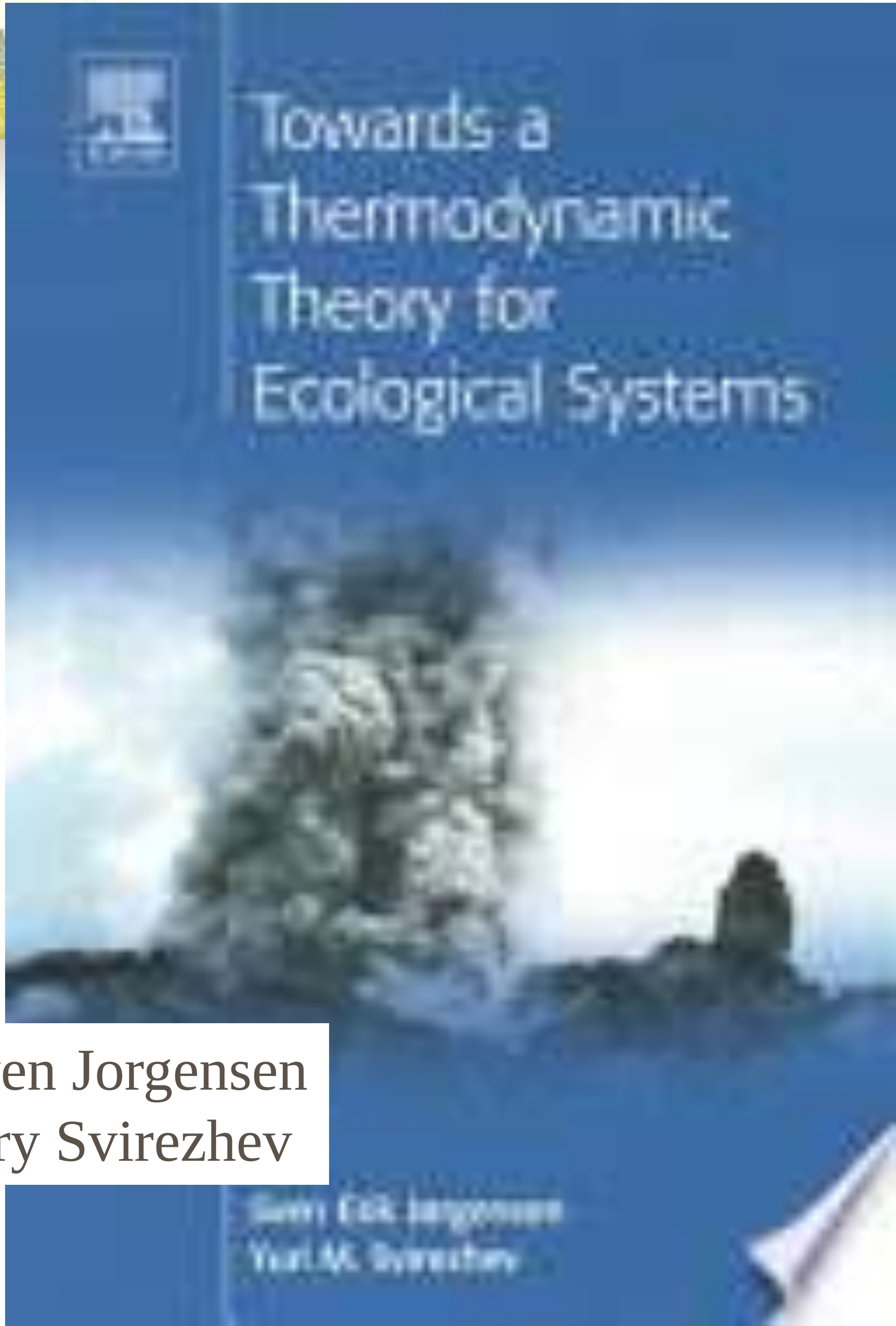


Юрий Михайлович Свирежев (1938-2007

Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ

Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии

Свирежев Ю. М. , Пасеков В. П.   Основы математической генетики



Swen Jorgensen
Yury Svirezhev

Гипотезы Вольтерра (1)

- 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.

Гипотезы Вольтерра (2)

- 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
- 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.
- 7. Если особи одного или разных видов конкурируют за пищу и др. ресурсы, отрицательное воздействие конкуренции пропорционально произведению числа особей конкурирующих групп

Классификация типов взаимодействий в терминах параметров уравнений

- N_1 – численность жертв
- N_2 - численность хищников

- a_i - коэффициенты собственной скорости роста видов,
- c_i - константы самоограничения численности (внутри-видовой конкуренции)
- b_{ij} - константы взаимо-действия видов, (i, j=1,2).

$$\frac{dN_1}{dt} = a_1 N_1 + b_{12} N_1 N_2 - c_1 N_1^2,$$

$$\frac{dN_2}{dt} = a_2 N_2 + b_{21} N_1 N_2 - c_2 N_2^2$$

$$\frac{dN_1}{dt} = a_1 N_1 + b_{12} N_1 N_2 - c_1 N_1^2,$$
$$\frac{dN_2}{dt} = a_2 N_2 + b_{21} N_1 N_2 - c_2 N_2^2$$

ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

СИМБИОЗ	+	+	$b_{12}, b_{21} > 0$
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 системы «конкуренция»

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$
$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

(1). $\bar{x}_1^{(1)} = 0, \quad \bar{x}_2^{(1)} = 0$

Начало координат при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел.

(2). $\bar{x}_1^{(2)} = 0, \quad \bar{x}_2^{(2)} = \dfrac{a_2}{c_2}$

седло при $a_1 > b_{12} / c_2$

устойчивый узел при $a_1 < b_{12} / c_2$

Это условие означает, что вид вымирает, если его собственная скорость роста меньше некоторой критической величины.

(3). $\bar{x}_1^{(3)} = \dfrac{a_1}{c_1}$ $\bar{x}_2^{(3)} = 0$

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$
$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

(3) — седло при $a_2 > b_{21}/c_1$
устойчивый узел при $a_2 < b_{21}/c_1$

(4).

$$x_1 = \frac{a_1c_2 - a_2b_{12}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}, \quad x_2 = \frac{a_2c_1 - a_1b_{21}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}$$

Условие сосуществования видов

$$\frac{a_1 b_{12}}{c_2} < a_1 < \frac{a_2 c_1}{b_{21}}$$

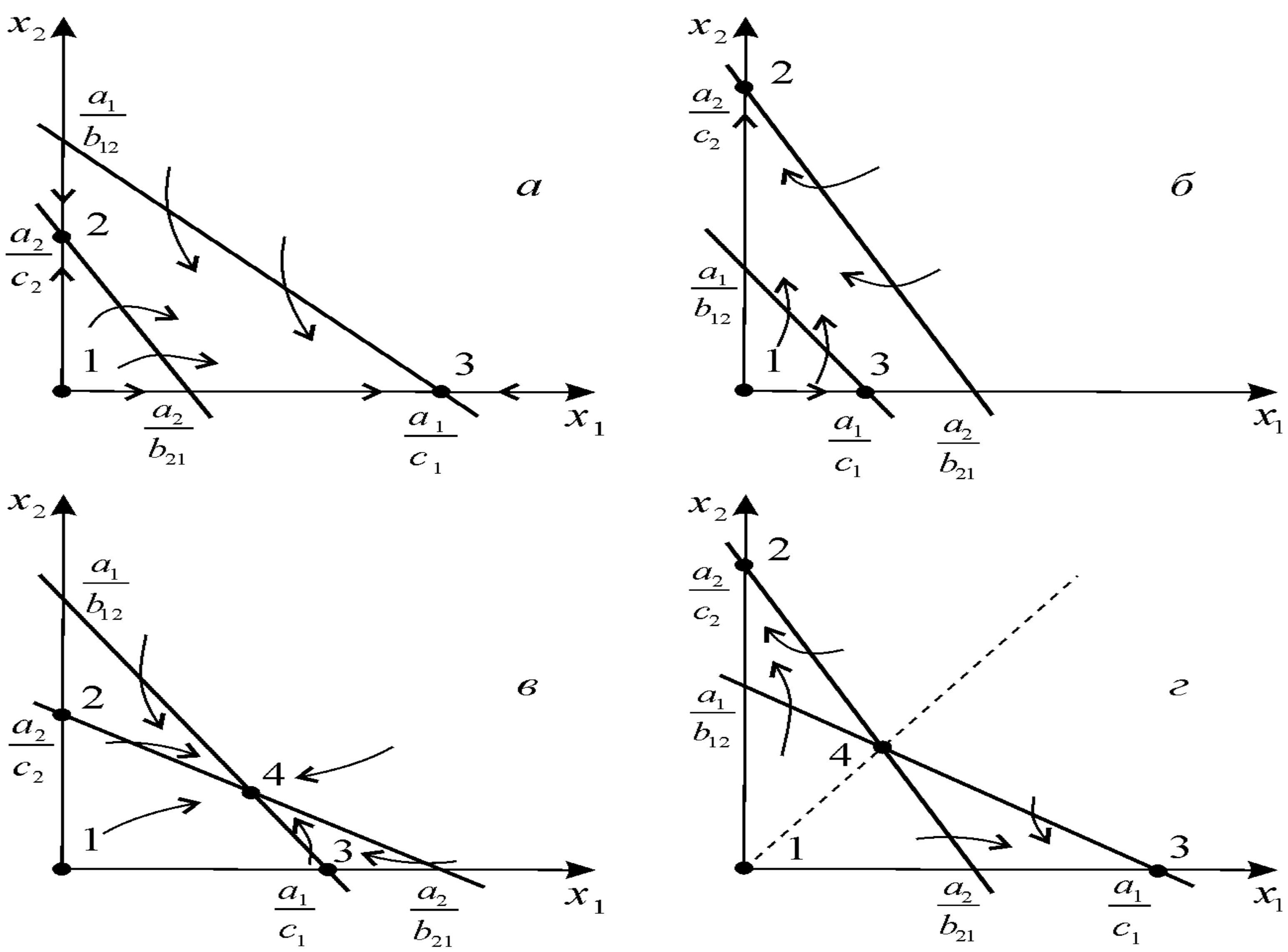
- a_i - коэффициенты собственной скорости роста видов,
- c_i - константы самоограничения численности (внутри видовой конкуренции)
- b_{ij} - константы взаимодействия видов, (i, j=1,2).

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

Произведение коэффициентов межпопуляционного взаимодействия меньше произведения коэффициентов внутри популяционного взаимодействия.

Пусть естественные скорости роста двух рассматриваемых видов a_1, a_2 одинаковы. Тогда необходимым для устойчивости условием будет

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



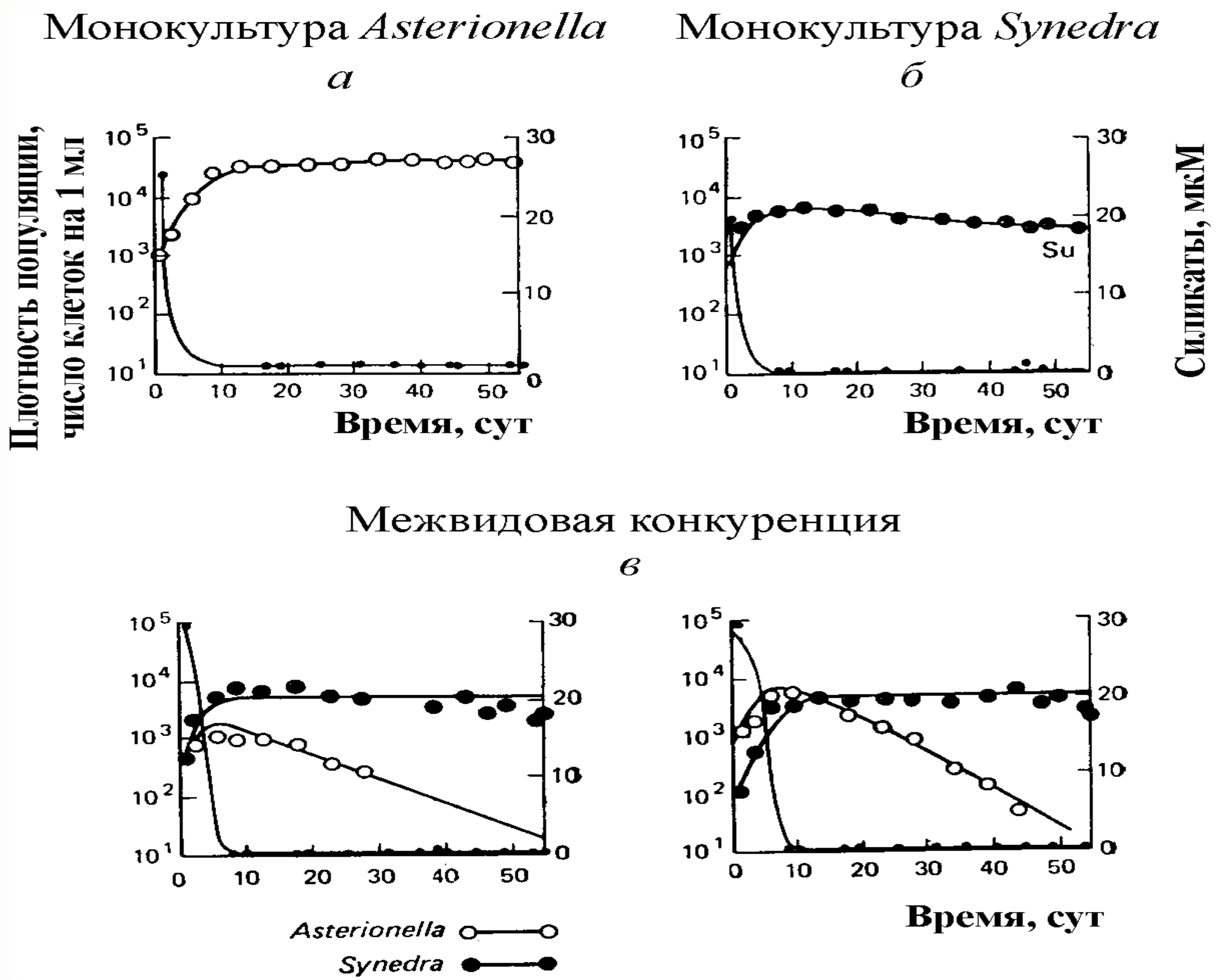
ФАЗОВЫЕ ПОРТРЕТЫ конкуренции

Прямые – нуль -изоклины

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

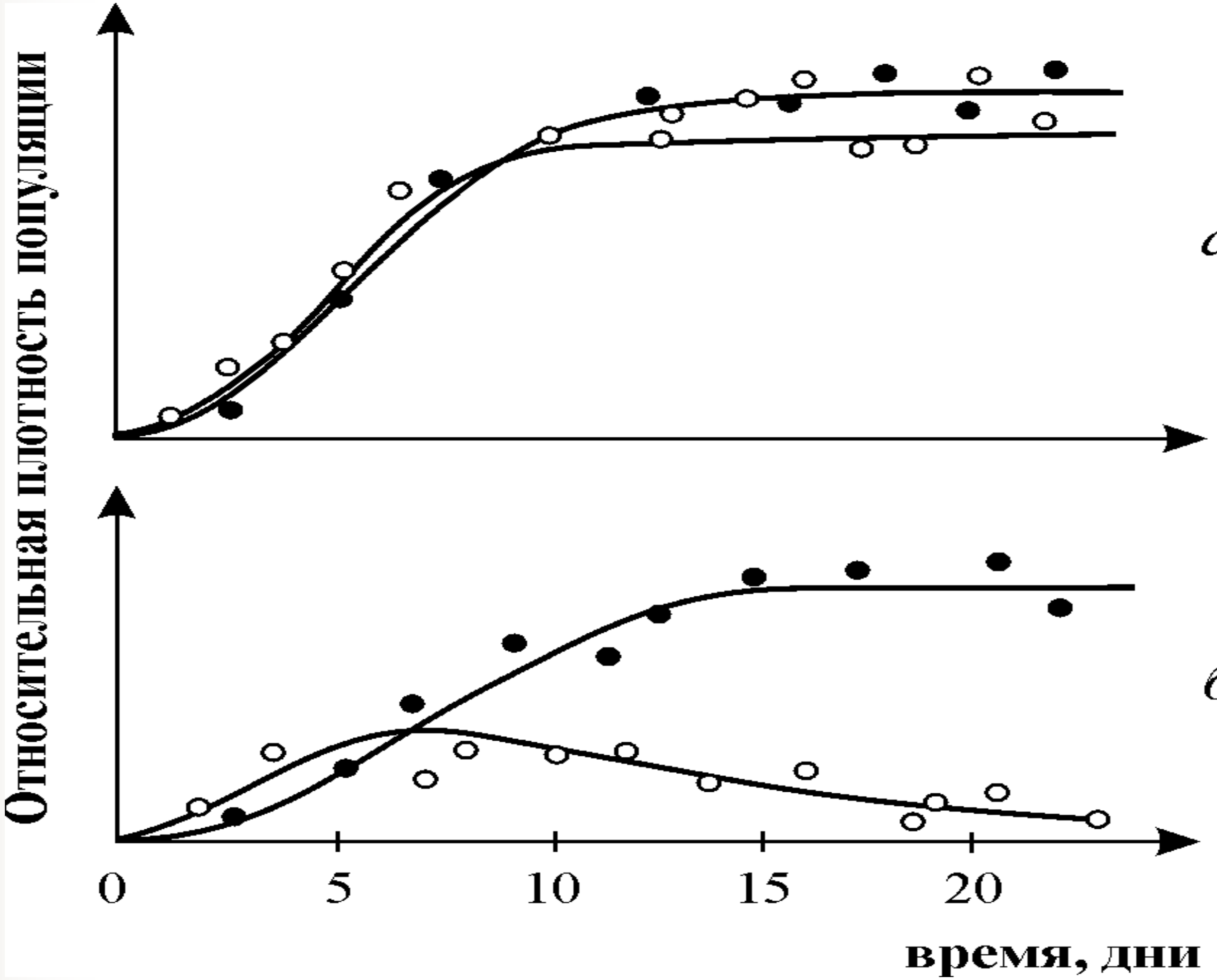
$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

Конкуренция у диатомовых водорослей. *а* - при выращивании в монокультуре Asterionella Formosa выходит на постоянный уровень плотности и поддерживает концентрацию ресурса (силиката) на постоянно низком уровне. *б* - при выращивании в монокультуре Synedrauina ведет себя сходным образом и поддерживает концентрацию силиката на еще более низком уровне. *в* - при совместном культивировании (в двух повторностях) Synedruina вытесняет Asterionella Formosa. (Tilmanetal, 1981)



М.Бигон, Дж. Харпер, К.Таусенд Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1, 2

а - Кривые роста популяций двух видов Parametium в одновидовых культурах.
Черные кружки – P. aurelia, белые кружки – P. caudatum
б - Кривые роста P. aurelia и P. caudatum в смешанной культуре.
По Gause, 1934



Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, The Williams and Wilkins Company, 1934

Гаузе Г.Ф.Борьба за существование.
 Изд. РХД   2002

ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

$$\frac{dN_1}{dt} = a_1N_1 + b_{12}N_1N_2 - c_1N_1^2,$$
$$\frac{dN_2}{dt} = a_2N_2 + b_{21}N_1N_2 - c_2N_2^2$$

СИМБИОЗ	+	+	$b_{12}, b_{21}>0$
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}, $b_{21}=0$

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 состояния

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

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

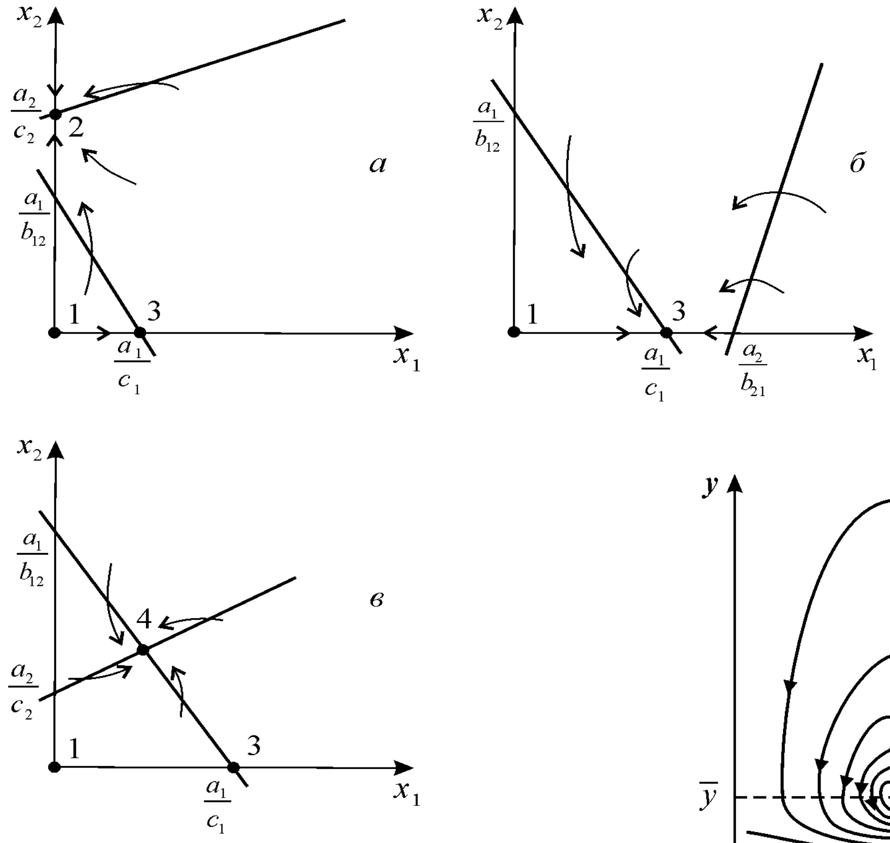
$$x_1^{(1)} = 0, x_2^{(1)} = 0$$

$$x_1^{(2)} = 0, x_2^{(2)} = \frac{a_2}{c_2}$$

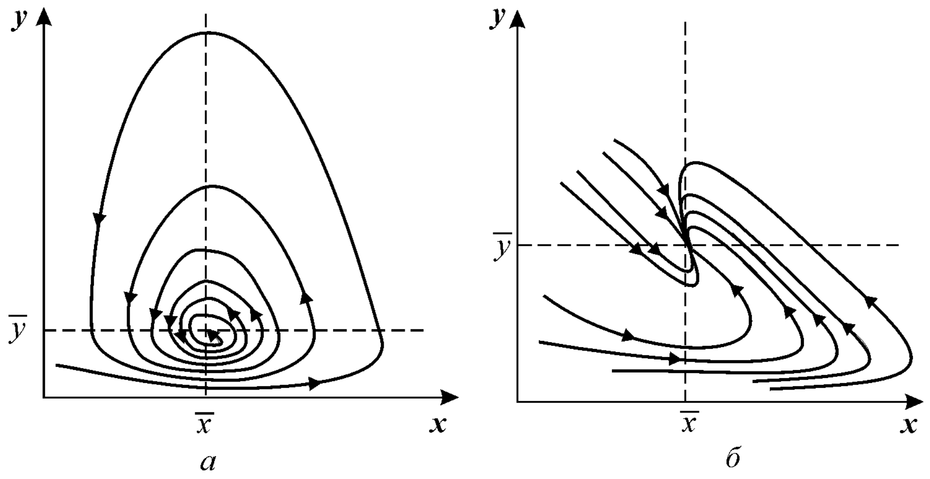
$$x_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1}, x_2^{(3)} = 0,$$

$$x_1^{(4)} = \frac{a_1c_1 - a_2b_{12}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}, \quad x_2^{(4)} = \frac{a_2c_1 + a_1b_{21}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}$$

Изоклины на фазовом портрете хищник-жертва



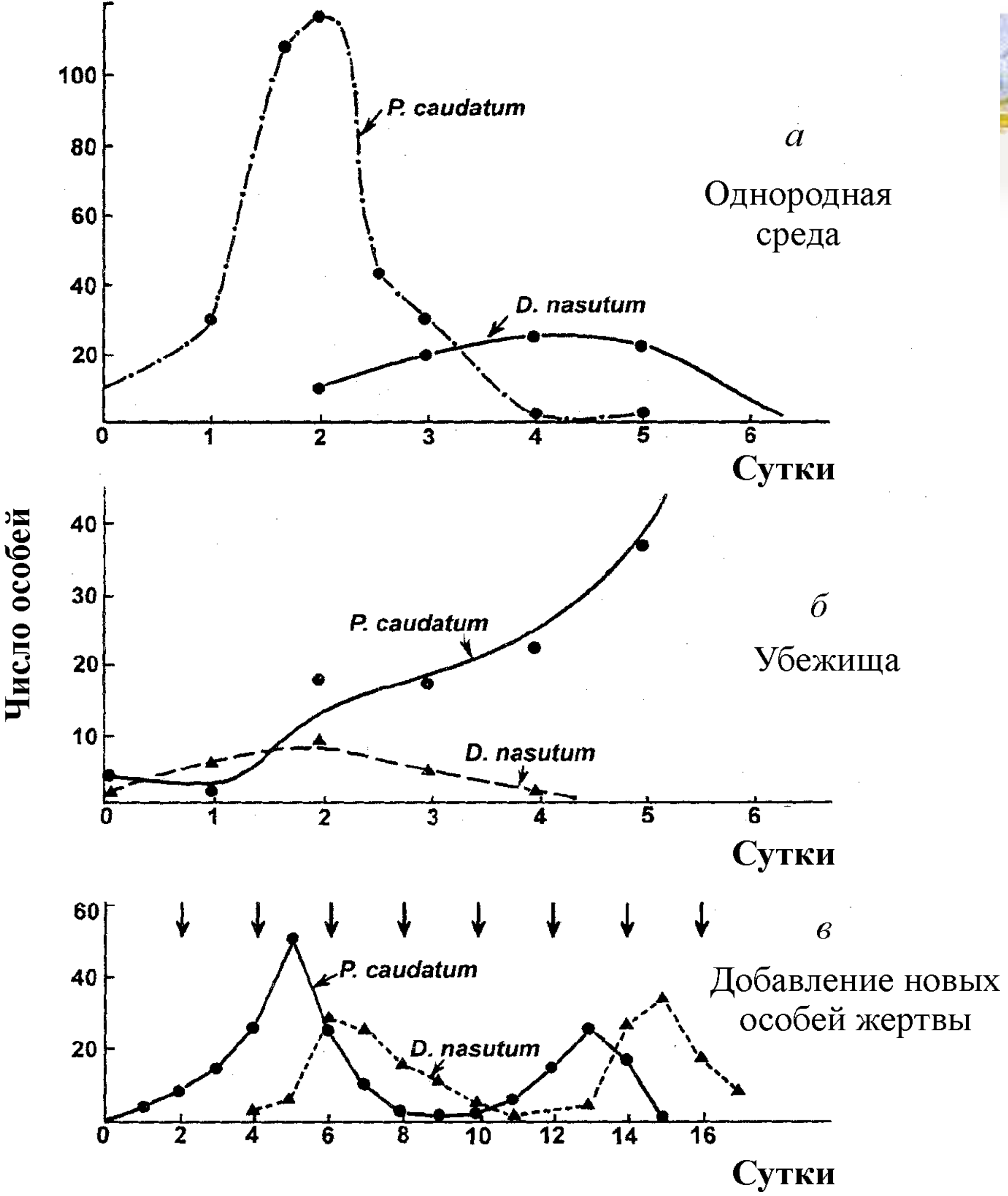
Фазовые портреты для случая в



Рост *Parametium caudatum* и хищной инфузории *Dadinium nasutum*.

Из: Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934.

Г.Ф.Гаузе. Борьба за существование. Москва-Ижевск, 2002

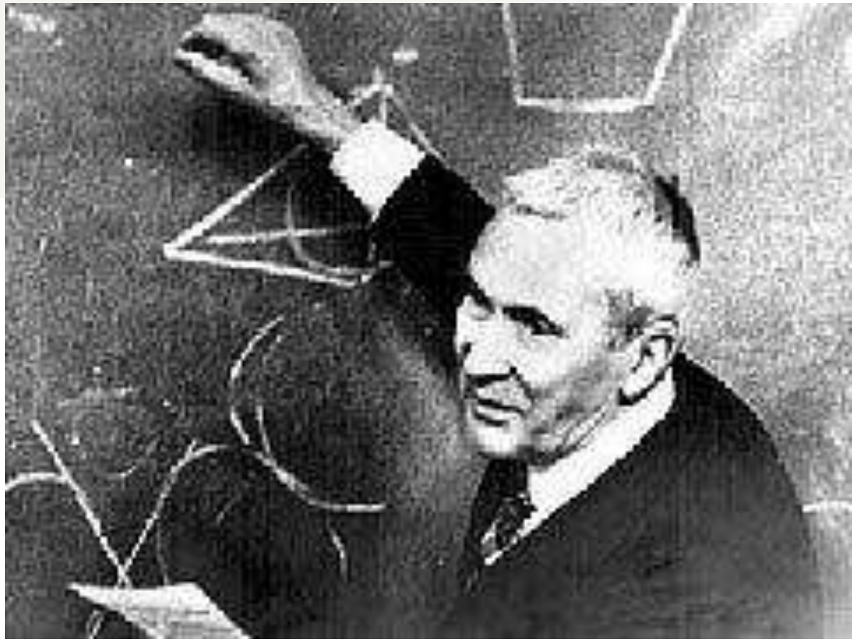


Гаузе Георгий Францевич (1910-1986)

- советский биолог, внес вклад в самые разные области биологии и медицины: исследовал проблемы экологии, эволюционной теории и цитологии, является одним из основоположников современного учения об антибиотиках.
- В 1942 г. Г.Ф. Гаузе и М.Г. Бражникова открыли первый в нашей стране оригинальный антибиотик грамицидин С (советский), который был внедрён в медицинскую практику и использовался для лечения и профилактики раневых инфекций в период Великой Отечественной войны.

Модель А.Н.Колмогорова (1935);

Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. // Проблемы кибернетики. М., 1972, Вып.5.



$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

Андрей Николаевич Колмогоров (1903-1987)

великий советский математик, один из основоположников современной теории вероятностей. Фундаментальные результаты в топологии, математической логике, теории турбулентности, теории сложности алгоритмов и других областях математики и её приложений. Много сделал для математического образования и популяризации математики.

Предположения в модели Колмогорова (1)

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

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, $y \geq 0$.

Предположения в модели Колмогорова (2)

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

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

4) $dk_2 / dx>0$, $k_2(0) < 0 < k_2(\infty)$.

С ростом численности жертв коэффициент размножения хищников монотонно возрастает, переходя от отрицательных значений, (когда нечего есть) к положительным.

5) Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени $L(x)>0$ при $x>0$; $L(0)=0$.

Стационарные решения в модели Колмогорова

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

(1). $\bar{x}=0; \quad \bar{y}=0.$

Начало координат при любых значениях параметров представляет собой седло

(2). $\bar{x}=A, \ \bar{y}=0.$

A определяется из уравнения:

$k_1(A)=0.$

Стационарное решение (2) - седло, если $B<A$

B определяется из уравнения $k_2(B)=0$

если $B>A$, (2) - устойчивый узел.

Стационарные решения в модели Колмогорова (2)

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

(3). $\bar{x}=B, \ \bar{y}=C.$

Величина C определяется из уравнений:

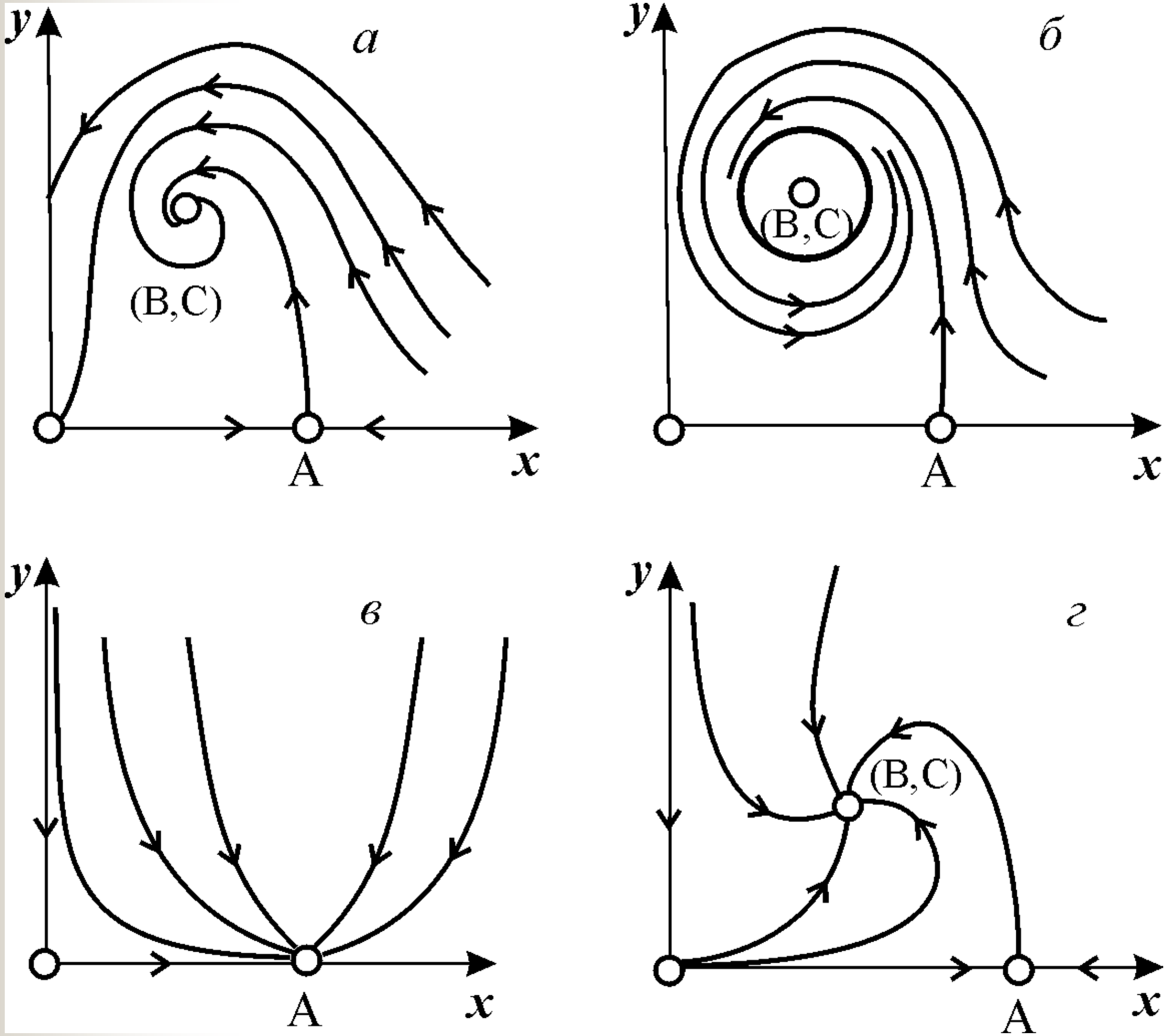
$$k_2(B) = 0; \ k_1(B)B - L(B)C = 0$$

Точка (3) – фокус или узел устойчивость которых зависит от знака величины σ

$\boldsymbol{\sigma^2 = -k_1(B) - k_1(B)B + L(B)C}$.

Если σ>0**,** точка устойчива, если σ<0 - точка неустойчива, и вокруг нее могут существовать предельные циклы

Фазовые портреты в модели Колмогорова

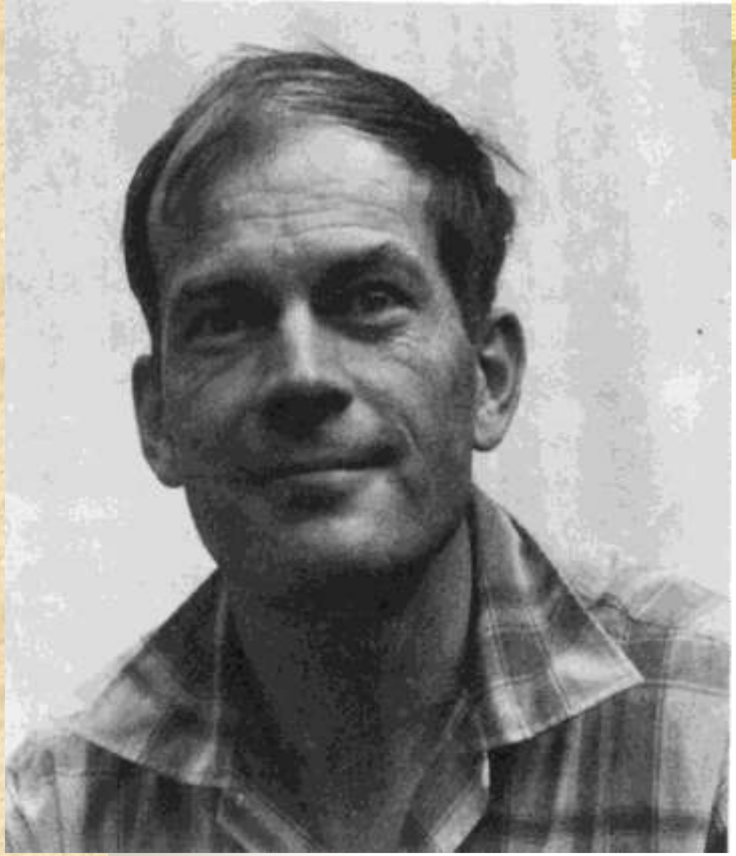


$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

(1). $\bar{x}=0;\quad \bar{y}=0.$

(2). $\bar{x}=A,\ \bar{y}=0$

(3). $\bar{x}=B,\ \bar{y}=C$



Модель Розенцвейга-Макартура (1965)

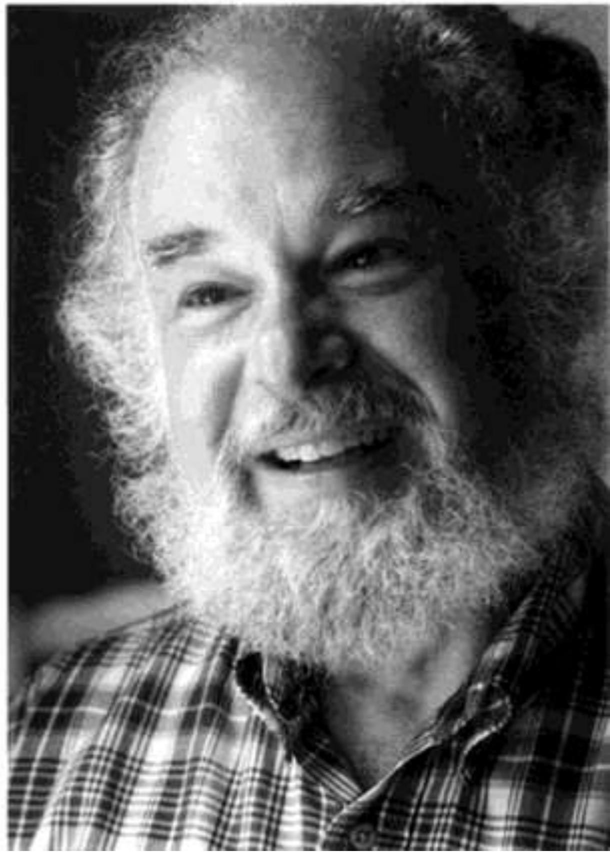
Функция хищничества

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

$$\frac{dy}{dt} = -ey + kyL(x).$$

МакÁртур Роберт (MacArthur Robert,
1930-1972)

Американский биолог, эколог. Работы по динамике популяций и разнообразию экологических сообществ



Розенцвéйг Майкл Л. (Rosenzweig Michael L.)

Профессор. Университета Аризона, США основатель и главный редактор журнала “Evolutionary Ecology” (с 1986)

Модели Розенцвейга-Макартура и Колмогорова

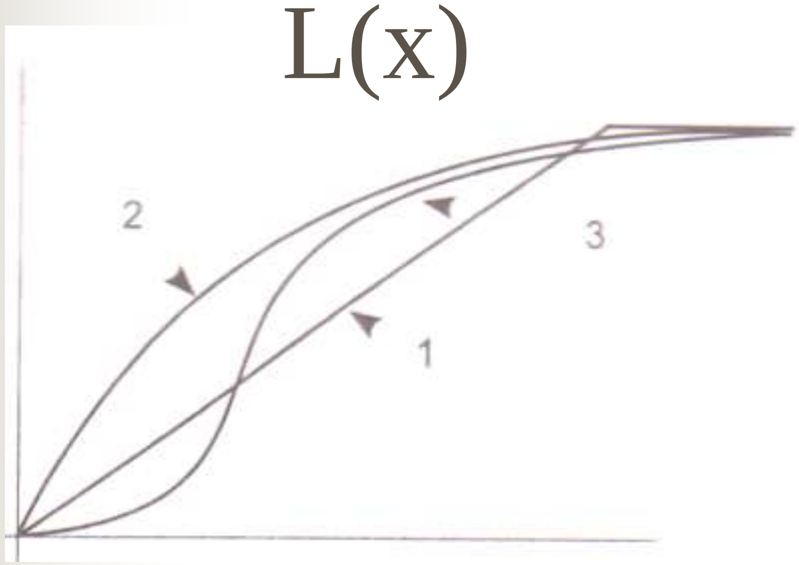
$$\frac{dx}{dt} = f(x) - yL(x),$$

$$\frac{dy}{dt} = -ey + kyL(x).$$

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

Функции хищничества
Классификация Холлинга



Crawford Stanley Holling

1 – линейная функция (кусочно-линейная)

$$L(x) = b\left(1 - e^{-ax}\right)$$

2 – насыщение хищника

$$L(x) = \frac{bx}{1+cx}$$

$$L(x) = \frac{bx^2}{1+ax+cx^2}$$

3 – альтернативный источник питания или наличие убежищ жертв

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

$$\frac{dy}{dt} = -ey + kyL(x).$$

Модель взаимодействия двух видов насекомых

MacArtur R. Graphycal analysis of ecological systems// Division of biology report Princeton University. 1971

$$\frac{dx}{dt} = x(k_1 - k_2 x - x^2 + k_3 y - k_4 xy - y^2),$$

$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6 y - k_7 x + k_8 xy + k_9 x^2)$$

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

$$\frac{dy}{dt} = -ey + kyL(x).$$

Модель взаимодействия двух видов Макартура

$$\frac{dx}{dt} = x(k_1 - k_2x - x^2 + k_3y - k_4xy - y^2),$$

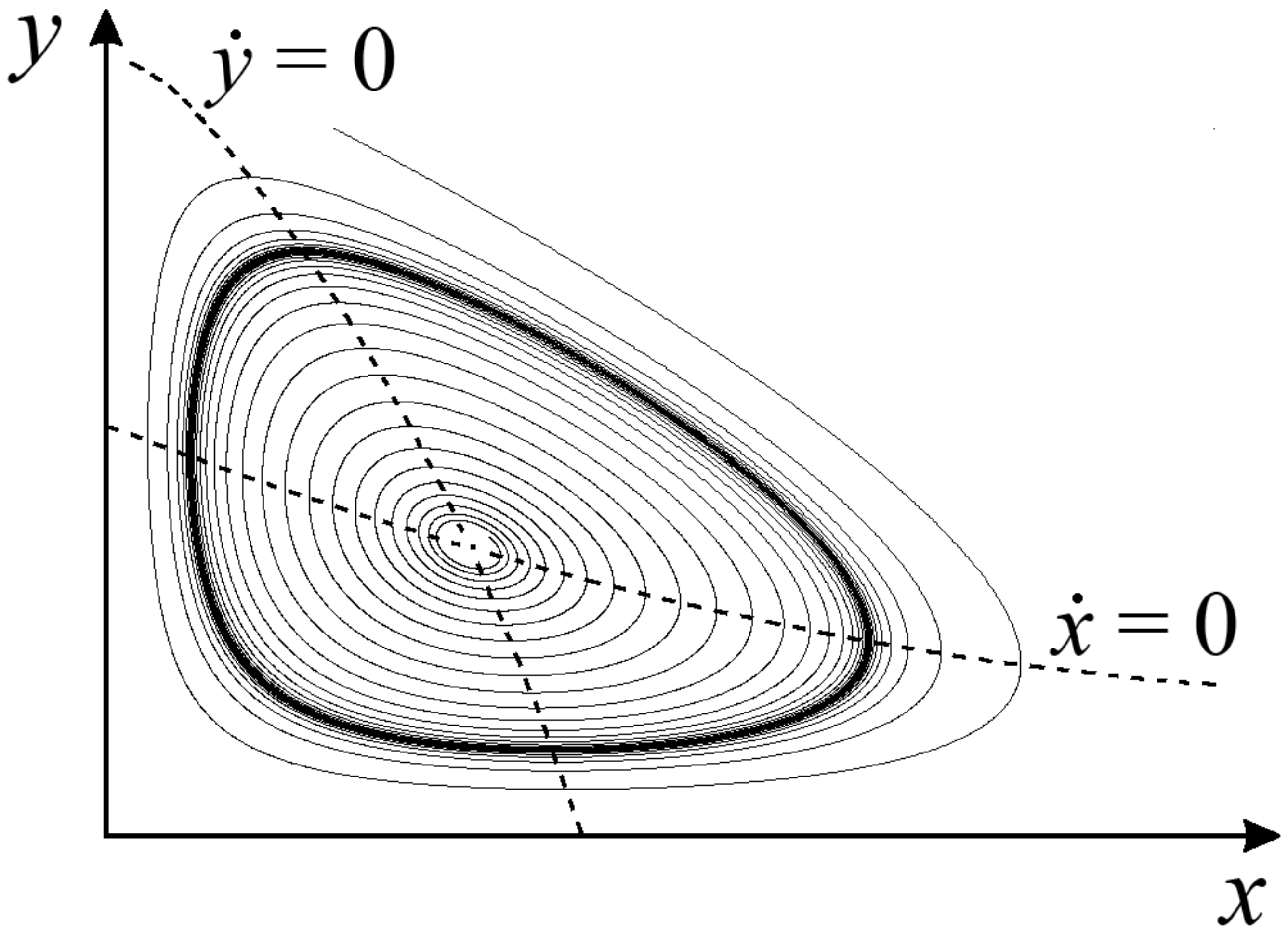
$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6y - k_7x + k_8xy + k_9x^2)$$

Первое уравнение. Насекомые вида x поедают личинок вида y (член $+ k_3y$), но взрослые особи вида y поедают личинок вида x при условии высокой численности видов x или y или обоих видов (члены $- k_4 xy$, $- y^2$). При малых x смертность вида x выше, чем его естественный прирост:

($k_1 - k_2x - x^2 < 0$ при малых x).

Во втором уравнении член k_5 отражает естественный прирост вида y; $-k_6y$ – самоограничение этого вида, $-k_7x$ – поедание личинок вида y насекомыми вида x, $k_8 xy$, k_9x^2 – прирост биомассы вида y за счет поедания взрослыми насекомыми вида y личинок вида x.

Фазовый портрет модели Макартура



Значения параметров: $k_1 = 9$, $k_2 = 5$, $k_3 = 11$, $k_4 = 1$, $k_5 = 7$, $k_6 = 4$, $k_7 = 8$, $k_8 = 2$

А.Д. Базыкин

Биофизика взаимодействующих популяций. М., Наука, 1985;
Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М., ИКИ, 2003
Nonlinear dynamics of interacting populations. World Scientific. 1998

$$\frac{dx}{dt} = Ax - \frac{Bxy}{1+px} - Ex^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -Cy + \frac{Dxy}{1+px} - My^2.$$

Александр Дмитриевич Базыкин
1940-1994

Российский биолог и биофизик
Работы по динамике популяций

Модель Базыкина в безразмерных переменных

$x \to (A/D)x;\ y \to (A/D)y; t \to (1/A)t;\ \gamma = c/A;$
$\alpha = PD/A;\ \varepsilon = E/D;\ \mu = M/B$

$$\frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2,$$
$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \mu y^2$$

Модель Колмогорова

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

Параметрический портрет системы Базыкина при фиксированных γ и малых ε

$$\frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} + \mu y^2$$

В системе возможны:

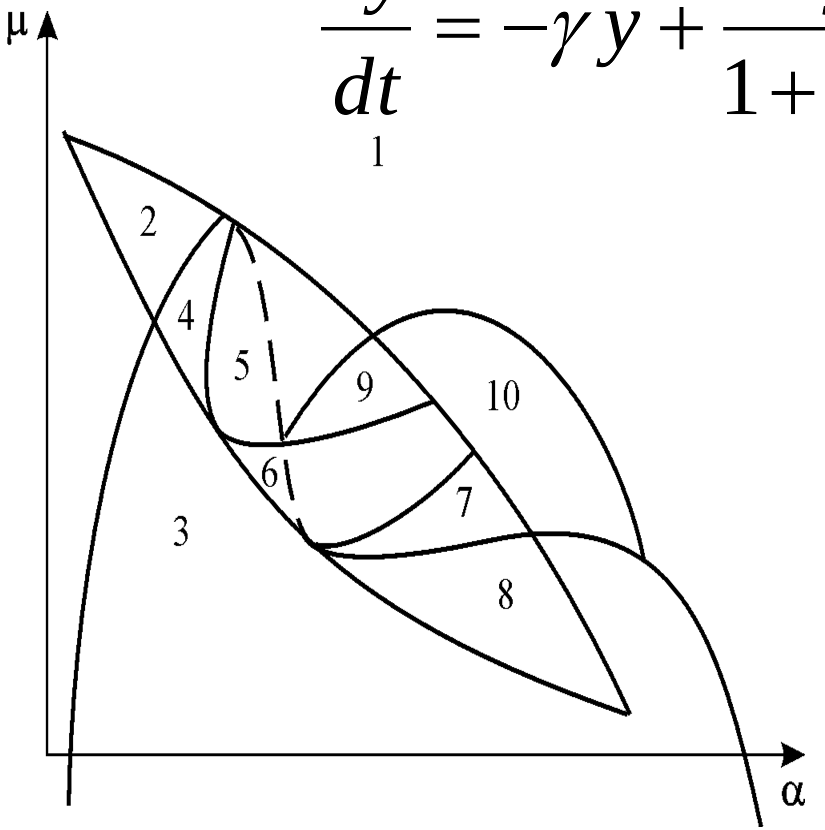
1) одно устойчивое равновесие (области 1 и 5);

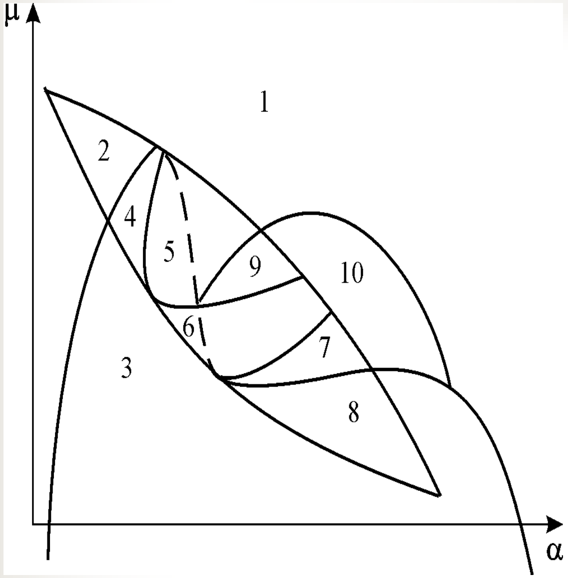
2) один устойчивый предельный цикл (области 3 и 8);

3) два устойчивых равновесия (область 2)

4) устойчивый предельный цикл и неустойчивое равновесие внутри него (области 6, 7, 9, 10)

5) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие вне его (область 4).

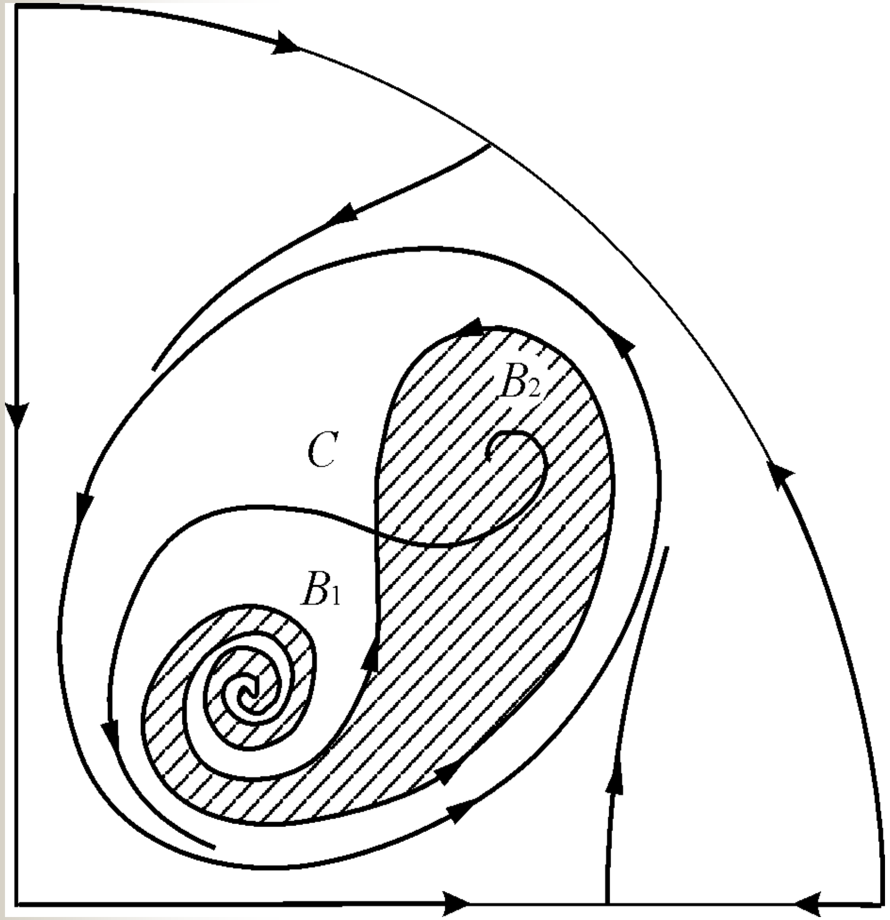




Набор фазовых портретов системы, возможных в конечной части первого квадранта и соответствующих областям 1 - 10 параметрического портрета (Базыкин, 1985)

Фазовые портреты изображены в положительном двуугольнике сферы Пуанкаре. Бесконечность отображается на внутренность сферы конечного радиуса

Фазовый портрет системы для параметрической области 6. Область притяжения B_2 заштрихована



А.Д.Базыкин “Биофизика взаимодействующих популяций”. М., Наука, 1985.

A.D.Bazykin. Nonlinear Dynamics of Interacting Populations. World Sci. Publ. 1998