



## KAPITEL 6 / CHAPTER 6<sup>6</sup>

### MATHEMATICAL MODELING OF RELATIONSHIPS OF BIOLOGICAL SYSTEMS TAKING INTO ACCOUNT MORTALITY AND BIRTH RATE

DOI: 10.30890/2709-2313.2023-22-01-012

#### **Вступ**

Проблема відтворення популяцій чи вирощування тварин є в наші дні вкрай актуальною. Її значущість в Україні ще більш посилюється через війну, яку Росія розпочала на її території, оскільки за воєнних умов гинуть не лише люди (солдати та мирні мешканці), а й маса представників тваринного світу (як домашні, так і дикі, що живуть в природному середовищі чи у заповідниках та заказниках або вирощуються в рибних промислових підприємствах, підприємствах тваринництва, мисливських господарствах тощо). Руйнуються природні біоценози, зникають чи переміщуються до інших країв спільноти та популяції господарчого призначення.

Між тваринами, що проживають на одній території (якщо не враховувати вплив людини), можливі три види взаємодій: конкуренція (кожен із видів має переважну дію на зростання та розвиток іншого виду), коменсалізм (кожен з видів прискорює зростання іншого виду) та хижацтво (один вид – хижак або паразит – пригнічує розвиток іншого виду (жертви), а жертва, навпаки, прискорює розвиток популяції хижака). Втім, екосистема не є статичною спільнотою видів, що взаємодіють один з одним, вона динамічна, бо види рухаються у просторі і постійно змінюють свою чисельність. На всі популяції, які існують в екосистемі, додатково впливають різноманітні абіотичні та антропогенні чинники. Особливо негативно на дикі види впливає господарська діяльність людини, яка поступово та незворотно призводить до змін багатьох природних систем. Їх відновлення та найбільш раціональне експлуатування є на сьогоднішній день одним із найважливіших завдань, оскільки подальше благополучне існування та розвиток суспільства можливі лише у повній гармонії з природою.

Перш, ніж розпочати відновлення природних популяцій чи створення підприємств тваринництва, агробіоценозів, біотехнологічних систем, заказників чи заповідників, необхідно провести моделювання біоценозів з використанням комп'ютера, щоб визначити, скільки на тій чи іншій території необхідно «посадити» особин-жертв, особин-хижаків і особин-паразитів того чи іншого

---

<sup>6</sup>*Authors: Romanchuk Lyubov Anatolyivna, Mormul Mykola Fedorovych, Shchytov Olexandr Mykolayovych*



виду та роду; яка має бути щільність відновлюваної популяції, залежної як від насиченості ресурсами навколишнього середовища (запаси корму, розмір досяжного для існування виду ареалу і т. ін.), так і від наявності по сусідству хижаків, а також стану середовища (рівня його забруднення отрутохімікатами або іншими токсичними продуктами, температурного режиму і т. ін.) з тим, щоб популяційна система в результаті була рівноважною.

Невід'ємною частиною моделювання екосистем є математичне моделювання, яке не тільки допомагає привести знання про об'єкт до формальної моделі, але й дає кількісний опис процесу, дозволяє передбачити його перебіг та ефективність і надати рекомендації щодо оптимізації управління цим процесом. Це особливо важливо для тих біологічних процесів, які мають велике як прикладне, так і промислове значення – біотехнологічних систем, агробіоценозів, штучних природних екосистем, продуктивність яких визначається закономірностями розвитку популяцій живих організмів.

## 6.1. Огляд джерел

Моделювати динаміку популяцій на прикладі розвитку гіпотетичної популяції кроликів в XIII столітті намагався ще Леонардо Фібоначчі, використовуючи однойменний ряд, в якому кожне наступне число дорівнює сумі двох попередніх. Результати своїх розрахунків він виклав у «Книзі абака» («Liber abaci»). Першим же, хто застосував власне математичний апарат для розрахунку динаміки зростання популяції (на цей раз людської), був англієць Томас Роберт Мальтус. У роботі «Досвід закону про народонаселення» 1798 року він представив просту одновидову експоненційну модель залежності чисельності всієї людської популяції від часу (модель необмеженого зростання):  $N(t) = N(0) \cdot e^{\mu t}$ , де  $t$  – час,  $\mu$  – величина, яка є різницею коефіцієнтів народжуваності  $B$  та смертності  $D$ :  $\mu = B - D$ . Чисельність популяції не обмежується зверху, наприклад, кількістю ресурсів, які необхідні для її зростання, у чому бачиться головний недолік моделі Мальтуса (рис. 1).



Рис. 1. - Модель Мальтуса



До того ж його формула не враховує низку природних обмежень, які регулюють чисельність популяції без штучного втручання. Так, у ній не враховуються фактори народжуваності та смертності. У першій половині XIX століття П'єр Франсуа Ферхюльст поліпшив модель Мальтуса, додавши до неї обмеження щодо зростання популяції. Він висунув гіпотезу, що у разі її швидкого зростання мають спрацювати механізми саморегуляції. Обмежуючим чинником слугувала площа займаного населенням регіону. Модель виглядала так:  $\dot{x} = \frac{ax(K-x)}{K}$ , де  $x$  – чисельність популяції,  $a$  – коефіцієнт народжуваності,  $K$  – межа чисельності популяції,  $\dot{x}$  – швидкість зміни чисельності. У цьому диференціальному рівнянні враховуються дві важливі властивості: при малих  $x$  чисельність зростає експоненційно (як у рівнянні Мальтуса), а при великих – наближається до певної межі  $K$ . Величина  $K$  у даному випадку називається ємністю популяції та визначається обмеженістю низки чинників, які можуть бути різними для різних видів: харчові ресурси, місця для гніздування, притулки, кліматичні умови тощо. Розв'язанням цього рівняння є функція, яка називається сигмоїдою або логістичною кривою (рис. 2).

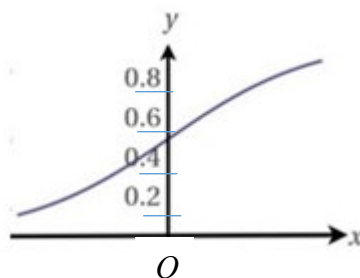


Рис. 2 - Логістична крива (сигмоїда)

Відчутний внесок у питання щодо моделювання розрахунку щільності популяцій, розвитку та взаємодії біоценозів у першій половині XX століття зробив італійський математик Віто Вольтерра. Складені ним і опубліковані у книзі «Математична теорія боротьби за існування» (1928 рік) рівняння у спрощеному вигляді описують взаємодії між видом жертви зі щільністю  $x$  і хижаком, який її винищує, із щільністю  $y$ :

$$\dot{x} = ax - bx^2 - cxy \quad (\text{для жертви}), \quad \dot{y} = -ey + c'xy \quad (\text{для хижака}),$$

де  $x$  – біомаса (чисельність) популяції жертви;  $y$  – чисельність популяції хижака;  $a$  – коефіцієнт природного приросту популяції жертв, тобто народжуваність;  $b$  – коефіцієнт впливу популяції «хижаків» на чисельність популяції «жертв» (поїдання);  $c$  – коефіцієнт природної смертності популяції



«хижаків»;  $c'$  – коефіцієнт засвоєння біомаси «жертв» популяцією «хижаків»;  $e$  – експонента в першому степені [1], [2]. При цьому Вольтерра виходив із припущень: 1) за відсутності хижацтва зростання чисельності жертви відбуватиметься відповідно до логістичних рівнянь, зі швидкістю зростання  $a$  та ємністю середовища  $a/b$ ; 2) швидкість виїдання жертви (трофічна функція) пропорційна приросту щільностей хижака та жертви; 3)  $\dot{x} = 0$ , коли  $a - bx - cy = 0$ ;  $\dot{y} = 0$ , коли  $-e + c'x = 0$ ; 4)  $(x_0, y_0)$  – точка спокою у фазовому просторі  $(x, y)$  системи:

$$x_0 = \frac{e}{c}; y_0 = \frac{a}{c} - \frac{b \cdot e}{c \cdot c'}$$

Оскільки модель Вольтерра збіглася із практично водночас отриманою моделлю Альфреда Лотки, її назвали на честь двох учених «модель Лотки – Вольтерра». Ця модель досі відіграє велику роль у сучасній екології [3].

У 1930-х роках Олександр Ніколсон та Віктор Альберт Бейлі розробили модель з дискретним часом для опису динаміки популяції пов'язаної системи хост – паразитоїд. Ця модель може бути використана і для системи паразит – господар і жертва – хижак. Це простіший дискретний варіант моделі Лотки – Вольтерра. Модель Ніколсона – Бейлі не передбачає існування двох паразитоїдів з одним видом-господарем, проте таке існування укладається в модель Хассела – Варлі (1970-і роки), якщо припустити, що внутрішньовидова взаємодія між паразитоїдами, зайнятими пошуками господаря, сильніша, ніж міжвидова. Селективна перевага, яку дає така внутрішньовидова взаємодія, полягає в тому, що паразит, який не намагається піти з ділянки, на якій ведуть пошуки багатьох особин його виду, ризикує відкласти яйця в личинку, яка вже заражена [4].

Після другої світової війни свою модель розвитку популяції в умовах лімітування субстрату запропонував лауреат Нобелівської премії біохімік Жак Моне. За формою вона збіглася з моделлю Е. Міхаеліса і М. Л. Ментен (1913), яка описує залежність швидкості реакції, що каталізується ферментом, від концентрації субстрату при певних загальноприйнятих припущеннях:  $\dot{x} = x(b(x) - c(x))$ . Але в цій моделі були відсутні хижаки. Модель, запропонована в 1954 році Б. Рікером в контексті запасів і набору в рибальському господарстві, теж відноситься до розряду детерміністських, що забезпечують плавні неперервні «аналітичні» результати, і описує детерміністську просту популяцію:  $N_{t+1} = r \cdot N_t e^{-cN_t}$ , де  $N_t$  – чисельність популяції в момент часу  $t$ ,  $N_{t+1}$  – чисельність популяції в наступний момент часу,  $r$  – фіксована величина, відповідальна за збільшення популяції,  $c$  – параметр. За особливий тип параметра можна прийняти параметр початкового значення  $N_0$ . Якщо відомі  $r$  і початкове



значення  $N_0$ , детерміноване рівняння Рікера розраховує майбутню чисельність популяції у всіх моментах часу  $t = 1, 2, \dots$

Просту графічну форму взаємодії хижак – жертва у 1963 році запропонували М. Розенцвейг і Р. Мак-Артур, а саме залежність щільностей популяцій жертви і хижака. Модель Розенцвейга – Мак-Артура набагато реалістичніша, ніж рівняння Лотки – Вольтерра. У ній враховується, що на зростання як хижака, так і жертви впливають чинники взаємодії між ними. Крім того, ця модель показує, що співіснування хижака та жертви можливе лише в тому випадку, коли природний відбір не допускає надмірного підвищення ефективності хижака [5]. Поглиблене теоретичне дослідження моделей, які тісно залежать одна від одної, наведено в роботах В. Андерсона (1971), С. Кінга, Б. Кларка, М. Балмера, Л. Дімітруса, Х. Баркая, П. Смойса, М. Стабса, Т. Нагілакі, Р. Гріна, Є. Фрісмана та інших. Ерік Піанка в «Еволюційній екології» (1978) розглядає різні моделі взаємодії між популяціями, а модель Лотки – Вольтерра удосконалює запровадженням показників конкурентного придушення популяції хижака [6, с. 224-227]. В. Федоров та Т. Гільманов у 1980 році екстраполювали модель Лотки – Вольтерра з двох на декілька популяцій, склавши структурну матрицю всього біоценозу [7, с. 105-110].

Ю. Антономов наводить можливі математичні відповідності між біосистемою та середовищем, зазначаючи, що у разі статичної адекватності комплекс біосистема – середовище аналогічний системі стабілізації зі зворотним зв'язком, а у разі динамічної адекватності – системі, яка стежить [8, с. 35-36]. Ю. Свіріжев та Д. Логофет тоді ж додали до розгляду взаємодій популяцій моделі нелінійних коливань у системі хижак – жертва, а також моделі поведінки цієї системи у випадковому середовищі та аналогічні моделі у нескінченності [9, с. 113-128]. Оригінальність свіріжевської теорії полягає в заміні члена приросту в рівнянні для первинного ресурсу ( $R$ ) на постійну швидкість ( $Q$ ) надходження цього ресурсу в систему, що складається з кількох трофічних рівнів. Дж. Мерді розглядає та будує моделі для трьох видів взаємодій [10, с. 109-125]. Альтернативами вольтеррівської моделі у тому чи іншому плані є: модель Гейзе – Колмогорова, модель Леслі – Гауера (1960), в яких не відтворення, а смертність хижаків залежить від відношення чисельностей популяцій  $P$  і  $N$ , модель Ардіті – Гінзбурга – Контуа (1989), модель О. Базикіна, модель М. Хассел та Дж. Варлі та інші [14, с. 9-13]. Але й вони не звільнені від недоліків та неточностей, оскільки не враховують тих чи інших факторів [15].

Інтерес до цього напрямку досліджень значною мірою стимулювала жвава дискусія, яка виникла в наукових колах після виходу у 1989 році статті Р. Ардіті



та Л. Гінзбурга. Автори звернули увагу на невідповідності динаміки природних спільнот, що спостерігаються, якісним властивостям тих класичних моделей системи хижак – жертва, де використовуються загальноприйняті трофічні функції, які не враховують інтерференцію хижаків. Порушивши питання необхідності ревізії існуючих теоретичних моделей, Ардіті та Гінзбург запропонували замість загальноприйнятих трофічних функцій, аргументом яких є щільність популяції жертв, використовувати трофічну функцію, аргументами якої є відношення чисельностей популяцій жертв і хижаків:  $g(N, P) = g(N/P)$  [12], [5], [13].

Справжня революція у розвитку математичного моделювання відбулася після появи обчислювальних машин. Моделі стали включати все більше рівнянь, містити велику кількість параметрів, що відображають екологічні фактори і взаємозв'язки в навколишньому середовищі. На початку 1970-х років Джей Форрестер розробив першу в історії модель глобального розвитку «Мир-1», яка прогнозувала розвиток людства та його взаємини з біосферою і включала вже 40 нелінійних рівнянь. Вона враховувала зростання населення, споживання природних ресурсів, капіталовкладення, розвиток сільського господарства та забруднення довкілля [11]. Цікаві дослідження у 1971 році провели Дж. Райгарден і Б. Чарлзуорс. Райгарден проаналізував на ЕОМ дискретну математичну модель динаміки частот алелів у менделівської однолокусної діалельної популяції для випадків стаціонарного і флюктуючого середовища проживання і запропонував виражати пристосованості генотипних груп ( $w_i$ ) не константами, а лінійними функціями (по аналогії з моделлю Ферхюльста). Чарлзуорс досліджував аналітично більш загальну дискретну модель еволюції однолокусної менделівської популяції, що розвивається у стаціонарному середовищі. Він вважав коефіцієнти відбору  $h_i$  довільними гладкими спадними функціями чисельності популяції, тобто вводив у модель залежність пристосованості від чисельності [5, с. 15-16].

У 2010 році А. Братусь, А. Платонов і О. Новожилов за допомогою ЕОМ досліджують і систематизують динамічні системи та моделі біології [16]. У 2014 році О. Жданова, провівши детальне дослідження еволюції однорідної популяції, що розвивається в умовах обмежених життєвих ресурсів, розробила моделі природного відбору в структурованій популяції: за пристосованістю в дорепродуктивній групі, виживанню в репродуктивній групі; а також інтегральну модель з дискретним часом однолокусної менделівської популяції диплоїдних організмів [17]. У 2017 році Є. Распутіна та Г. Осипов на основі дослідження класичної моделі «хижак – жертва» та характеру фазових



траєкторій отримують загальний інтеграл системи і вибудовують математичні моделі динаміки популяцій з урахуванням ефекту насичення їх щільності на базі логістичних функцій та аналізу параметрів їх стійкості у середовищі AnyLogic. Т. Борисова з І. Соловйовою досліджують проблемні точки у моделюванні популяційних процесів [18]. Через рік А. Клименко спільно з А. Мальцевим, розглядаючи тривимірні та чотиривимірні модифікації рівнянь Лотки – Вольтерра, створюють на високорівневій мові програмування Python програмний продукт для моделювання класичної моделі Лотки – Вольтерра та її більш складних модифікацій [19]. У тому ж році Т. Аманбаєв та С. Ентоні на основі SIR моделі будують SIRD<sub>i</sub> модель, де враховується вплив ізоляції особин популяції на динаміку епідемії, а також наявність померлих хворих [20]. А у 2022 році А. Щеглов і С. Нетесов розглядають і реалізують у комп'ютерному продукті інтегральні формули для чисельних розв'язків прямої задачі та зворотних завдань популяційної динаміки з віковим структуруванням у квазістабільному варіанті, які залежать від: 1) часу та рівномірної за віком інтенсивності смертності клітин; 2) щільності репродуктивності клітин, яка залежить від їх віку [21, с. 85-100]. У тому ж році А. Переварюха пропонує математичні моделі популяційного процесу із запізненням для специфічного сценарію подолання різкої кризи, яка виникає після швидкого зростання популяції з високим параметром [22, с. 147-171].

Більшість же дослідників зайняті розробкою моделей динаміки конкретних популяцій: морських екосистем (С. Бердніков, У. Селютін, Ф. Сурков, Ю. Тютюнов, 2022) [23], інтродукційних популяцій, переселених за межі їхніх природних ареалів (2018) [24], фітомаси в тундрі (В. Михайлов, А. Спесівцев, 2020) [25], біомаси виноградного слимака (І. Грод, Л. Шевчик, 2015) [26], штаму Covid-19 у Мексиці (О. Родрігес, Р. Гутьєррес та А. Ернандес-Хав'єр, 2019) [27], видів трав'яно-чагарничкового ярусу (І. Коваленко, 2007) [4] і таке інше.

## **6.2. Методи**

Математичні моделі, які застосовують в математичній екології, прийнято розділяти на детерміновані, стохастичні, емпірико-статистичні та динамічні. Детерміновані математичні моделі засновані на внутрішньому опису самої системи та зв'язками між компонентами цієї системи. Математичні моделі, які включають випадкові функції, зазвичай відносять до стохастичних. Емпірико-статистичні моделі використовують описану емпіричну інформацію про систему



для побудови необхідних функціональних залежностей (регресійних моделей) між вхідними та вихідними змінними системи. При побудові емпірико-статистичних моделей застосовуються методи математичної статистики та економетрики. Моделі, які враховують зміну показників системи у часі, прийнято називати динамічними. Моделі, що описують стан системи незалежно від часу, називають стаціонарними. Розрізняють також неперервні та дискретні математичні моделі. Неперервні моделі описують зміну показників системи у будь-який випадковий момент часу. Дискретні моделі дають значення змінних системи у певні проміжки часу (наприклад, щогодини, щомісяця, щороку тощо).

За способом побудови та видами розв'язань моделі поділяють на аналітичні та чисельні. Якщо рівняння моделі можуть бути розв'язані в аналітичному вигляді, тобто на виході отримуємо певні явні або неявні функції для змінних, то такі моделі називають аналітичними. Але зазвичай коло таких моделей досить обмежене, більшість реальних математичних моделей найчастіше не допускає отримання аналітичного розв'язку. У цьому випадку знаходження розв'язку моделі досягається чисельними методами, а результатом стають табличні функції, які задаються у точках.

Математичні моделі поділяють також на: 1) моделі з урахуванням диференціальних рівнянь; 2) різницеві моделі; 3) матричні моделі; 4) оптимізаційні моделі; 5) імітаційні моделі, побудовані на межі наших знань про об'єкт і реалізовані на комп'ютері за блочним принципом; 6) регресійні моделі (вони дають функціональні зв'язки між вхідними та вихідними змінними, ґрунтуючись на методі апроксимації статистичних даних [28], [18]).

Ми будемо використовувати неперервні динамічні моделі, а в окремих випадках – дискретні та детерміновані.

### 6.3. Постановка задачі

Позначимо через  $y(t, \tau)$  кількість особин популяції віку  $\leq \tau$  в момент часу  $t$ ;  $y(\tau, t)$  – чисельність всієї популяції до віку  $\tau$  в момент часу  $t$ , тобто – ємність середовища;

$S(\tau)$  – функція миттєвої смертності особин віку  $\leq \tau$ ;

$S_1(\tau)$  – функція смертності особин віку  $\tau$  (ці функції можуть мати графічний вид, представлений на рис. 3);

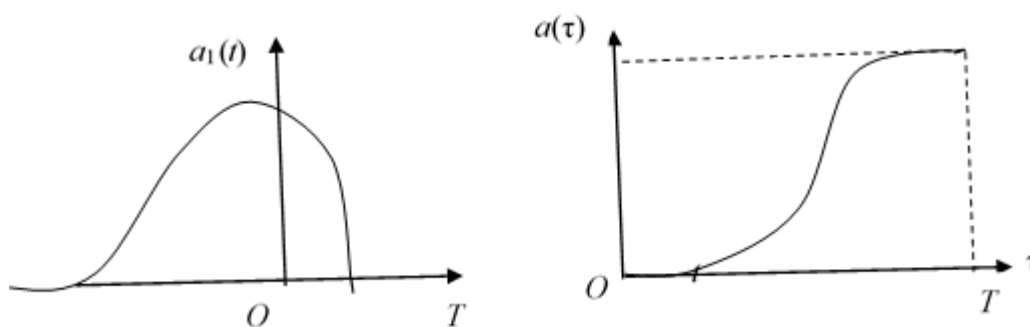
$T$  – максимальний час життя особини цього виду;

$A$  – народжуваність особин (середня) за одиницю часу;





$a_1(\tau)$  – відсоток народжуваності для особин віку  $\tau$  (див. рис. 3).

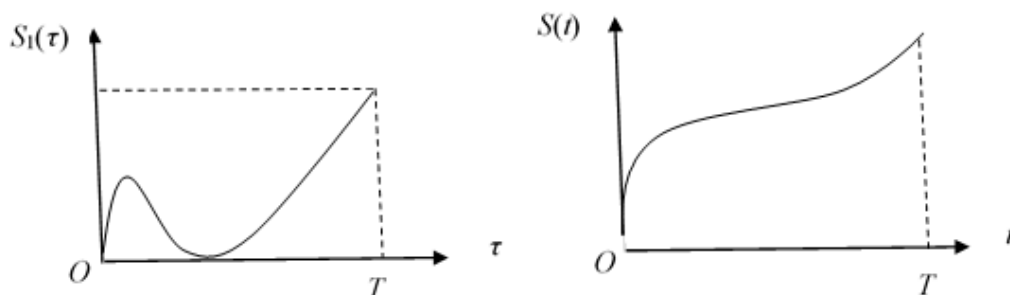


**Рис. 3 - Можливі графіки функцій народжуваності**

Очевидно, що  $S(\tau) = \frac{1}{\tau} \int_0^{\tau} S_1(t) dt$ ;  $a(\tau) = \frac{1}{\tau} \int_0^{\tau} a_1(t) dt$ ;  $A_{\max} = \frac{1}{T} \int_0^T a_1(\tau) d\tau$ .

Вважаємо коефіцієнт народжуваності  $a(t)$  для всієї популяції сталим, незалежним від кількості особин різного віку (звичайно, насправді він може коливатися залежно від того, особи якого віку переважають: найбільш плідні або вже безплідні, тобто чисельність виду сильно залежить від початкового розподілу за віком. Якщо переважають старі особини, то через  $n$  років  $y_n = 0$ ,  $i = 1, \dots, T - 1$ ; якщо ж молоді, то через рік отримаємо бурхливий сплеск чисельності виду. Однак отримане з урахуванням цього рівняння було б надто складним для розв'язання та дослідження).

Аналогічно покладемо коефіцієнт смертності  $S(\tau) = S$  при будь-кому  $\tau$ . Іншими словами, припустимо, що він не залежить від віку: старі особини частіше помирають у зв'язку з хворобами і втратою бігових якостей, зовсім юні – через свою слабкість та незахищеність, а молоді – через недосвідченість (рис. 4). Найвища виживаність притаманна особинам середнього віку, коли вони набули великий досвід і максимальні бігові якості, але частково її знижують сезонні шлюбні бої за самиць і надмірна ризикованість поведінки, спричинена гормонами. Так що не буде перебільшенням прийняти смертність сталою величиною для усіх віків як жертви, так і хижака.



**Рис. 4 - Функції смертності**



Усі ці коефіцієнти або функції (народжуваності, смертності, поїдання жертв) визначаються для кожного виду емпіричним шляхом, за даними спостережень, тобто табличним методом. Так само функції  $v(T)$  і  $a(T)$  вважаємо незмінними в часі, тобто збільшення чисельності особин виду-жертви незмінно спричиняє збільшення чисельності хижаків, що поїдають їх. Із зростанням  $a(\tau)$  з деяким запізненням зростає  $v(\tau)$  і без запізнення –  $S(\tau)$ , що зменшує значення  $a(\tau)$ , і рівновага відновлюється.

Введемо в систему хижака або конкурента, або інший позитивний чи вид, що негативно впливає (паразит).

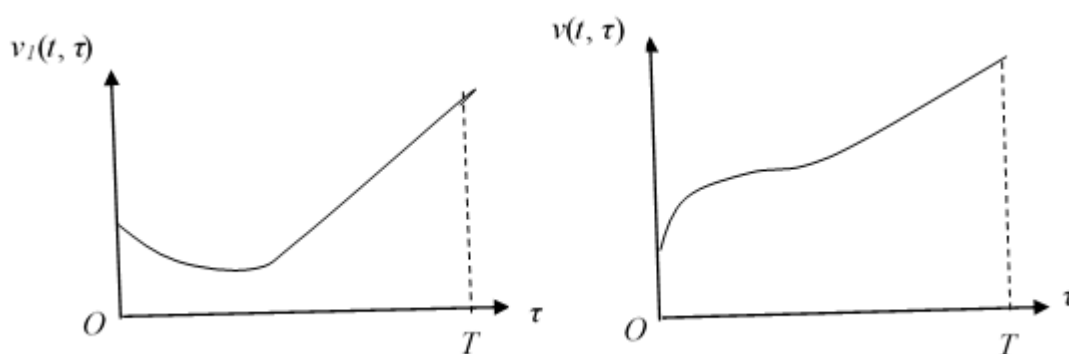
$v(t, \tau)$  – функція миттєвого впливу іншого виду на особину першого виду віку  $\tau$  у вигляді збільшення або зменшення його чисельності в момент часу  $t$ . Тобто кількість  $l(\tau)$  особин жертви віку  $\leq \tau$ , знищених хижаком в одиницю часу  $t$ , віднесена до загального числа особин жертви віку  $\leq \tau$  (рис. 5).

$$v(t, \tau) = \frac{l(\tau)}{y(t, \tau)}.$$

$v(t, \tau) > 0$ , якщо вплив негативний (у разі хижака чи паразита);

$v(t, \tau) < 0$ , якщо вплив позитивний (у разі симбіозу чи наявності необхідного ресурсу для життя).

$v_1(t, \tau)$  – функція впливу одного хижака на жертву у віці  $\tau$ ; при її народженні та в старості вплив хижака найбільший. Тобто  $v(t, \tau) = \frac{1}{\tau} \int_0^{\tau} v_1(t, x) dx$ .



**Рис. 5 - Функція впливу хижака на жертву**

Отже, функції  $S(t, \tau)$ ,  $v(t, \tau)$ ,  $a(t, \tau)$  вважаємо незмінними в часі, оскільки збільшення чисельності особин виду жертви незмінно тягне за собою збільшення чисельності хижаків, які їх поїдають, так що відсоткове співвідношення у функції  $v(t, \tau)$  залишиться тим самим. Зі зростанням народжуваності  $a(t, \tau)$  зростає  $S(t, \tau)$  і з деяким запізненням зростає відсоток особин жертви, що поїдаються хижаком, що зменшує значення  $a(t, \tau)$ , і рівновага таким чином



відновлюється. Передбачається, що є достатньо ресурсу та місця розміщення всіх особин популяції жертви і хижака (тобто відсутній чинник самообмеження системи).

Кількість особин виду жертви будь-якого віку в будь-який рік можна обчислити, знаючи: чисельність всієї популяції у початковий момент часу, коефіцієнт народжуваності щодо всієї популяції (кількість дитинчат, що припадає на кожну особину популяції), смертність особин від природних причин та поїдання їх хижаками. У разі конкуренції  $v(t, \tau)$  становить кількість особин віку  $\leq \tau$  даного виду, що гинуть у момент часу  $t$  внаслідок браку ресурсу, викликаного впливом конкуруючого виду, віднесене до загальної кількості особин даного виду віку  $\leq \tau$ .

Нашим завданням є, виходячи з вихідних даних (вікової структури, функцій народжуваності, смертності від природних причин, загибелі від хижаків тощо): побудувати динамічні та дискретні математичні моделі взаємодії популяцій жертви та хижака в одновидовому та двовидовому випадках; перевірити їх на рівновагу та стійкість; знайти способи розв'язання. Зазначимо, що окремим випадком моделі «жертва – хижак» можна вважати ситуацію «забруднення – природа», де природа виступає в ролі жертви, а забруднення – в ролі хижака [29].

#### 6.4. Розв'язання

В екосистемах запізнення регуляції спричинено одним з трьох чинників:

1) часом розвитку. Якщо  $x$  – чисельність дорослих особин, то диференціальне рівняння  $\frac{dx}{dt} = f(x)$ , що описує найпростіше зростання популяції, слід замінити на рівняння  $\frac{dx}{dt} = f(x_{x-T})$ , де  $x_{x-T}$  – чисельність статевозрілих особин у час  $t-T$ ,  $T$  – час реакції системи на будь-яку зміну в середовищі;

2) дискретністю сезонів розмноження. Тоді рівняння  $x = f(x)$  слід замінити на  $x_{n+1} = \alpha(x_n)$ , де  $x_n$  – чисельність популяції у  $n$ -му році.

3) запізнювальною дією факторів, що обмежують чисельність [30].

Тоді, згідно з рівнянням Г. Хатчинсона,  $x(t+1) = x(t) \cdot a(t) \cdot (1 - b_{t-h})$ , де  $h$  – час запізнення,  $b_{t-h}$  – величина ділення чисельності виду  $x(t-h)$  на ємність середовища. У міру збільшення щільності виду доступні йому ресурси скорочуються. Однак у реальній екосистемі ресурси здатні до самовідновлення,



тому дійсний рівень ресурсів, доступних у часі, залежатиме від щільності регульованого виду у якийсь час  $t - T$  у минулому, де  $T$  – «час існування» виду, який слугує ресурсом. Якщо  $T \geq \frac{1}{a}$ , то рівняння Хатчинсона (логістичне із запізненням) призводить до коливань, що розбігаються, хоча рівняння з  $T = 0$  завжди дає стійку непохитну рівновагу.

Знайдемо чисельність популяції у час  $t + \Delta t$ , віку  $\leq \tau$ .

$$y(t + \Delta t, \tau) = y(t, \tau - \Delta t) + A \cdot y(t, T) \cdot \Delta t - S(\tau - \Delta t) \cdot \Delta t \cdot y(t, \tau - \Delta t).$$

Або

$$\frac{y(t + \Delta t, \tau) - y(t, \tau) + y(t, \tau) - y(t, \tau - \Delta t)}{\Delta t} = A \cdot y(t, T) - S(\tau - \Delta t) \cdot y(t, \tau - \Delta t).$$

При  $\Delta t \rightarrow 0$  отримуємо:

$$y'_t(t, \tau) + y'_\tau(t, \tau) = A \cdot y(t, T) - S(\tau) \cdot y(t, \tau). \quad (1)$$

Крайові умови:  $y(0, \tau) = y_0(\tau)$ ;  $y(t, 0) = 0$ .

Більш точне рівняння, що описує чисельність особин у момент часу  $t$ , виглядатиме так:

$$y'_t(t, \tau) + y'_\tau(t, \tau) = \frac{1}{T} \int_0^T a(t, \tau) \cdot y(t, \tau) d\tau - \frac{1}{T} \int_0^\tau S(t, x) \cdot y(t, x) dx. \quad (2)$$

За наявності в системі хижака до рівняння (2) додадуться члени:

$v(t, \tau - \Delta t) \cdot y(t, \tau - \Delta t) \cdot \Delta t$  – кількість особин віку  $\tau - \Delta t$  у момент часу  $t$ , з'їдених хижаком під час  $\Delta t$  у разі  $v(t, \tau) > 0$ , або які збільшили свою біомасу у разі  $v(t, \tau) < 0$ ;

$\Delta t \cdot A \cdot y(t, T)$  – приплід за час  $\Delta t$ ;

$v(t, \Delta t) \cdot \Delta t \cdot A \cdot y(t, T)$  – кількість знищеного приплоду віку  $\leq \Delta t$ .

Поправка до величини приплоду, обумовлена наявністю хижака, замість приплоду у нормальних умовах  $A \cdot \Delta t \cdot y(t, T)$  буде:

$$A \cdot \Delta t \cdot \left[ y(t, T) - \int_{\tau - \Delta t}^T v(t, x) \cdot y(t, x) dx \right].$$

Це кількість всіх знищених особин, які могли би дати нащадків.

З урахуванням усіх цих поправок отримаємо наступне рівняння, що визначає зміну чисельності популяції за проміжок часу  $\Delta t$ :

$$y(t + \Delta t, \tau) = y(t, \tau - \Delta t) - S(\tau - \Delta t) \cdot \Delta t \cdot y(t, \tau - \Delta t) + A \cdot \Delta t \cdot \left[ y(t, T) - \int_{\tau - \Delta t}^T v(t, x) \cdot y(t, x) dx \right] - v(t, \tau - \Delta t) \cdot y(t, \tau - \Delta t) \cdot \Delta t - v(t, \Delta t) \cdot A \cdot \Delta t \cdot [y(t, T) - v(t, T) \cdot y(t, T)].$$

Або, при  $\Delta t \rightarrow 0$



$$y'_t(t, \tau) + y'_\tau(t, \tau) = A \cdot \left[ y(t, T) - \int_\tau^T v(t, x) \cdot y(t, x) dx \right] - A \cdot v(t, 0) \cdot [y(t, T) - v(t, T) \cdot y(t, T)] - v(t, \tau) \cdot y(t, \tau) - S(\tau) \cdot y(t, \tau).$$

Спростимо рівняння, враховуючи, що  $v(t, 0) = 0$ , і отримаємо наступне диференціальне рівняння у частинних похідних:

$$y'_t(t, \tau) + y'_\tau(t, \tau) = A \cdot y(t, T) - A \cdot y(t, T) \cdot v(t, T) - y(t, \tau) \cdot (v(t, \tau) + s(\tau)). \quad (3)$$

Множник  $A$  не вносить істотних змін у поведінку системи, характер її стійкості та рівноваги. В основному два рівняння з хижаком і без нього відрізняються членом  $v(t, \tau) \cdot y(t, \tau)$ .

А тепер представимо точніше функції внутрішньовидової смертності  $S(\tau)$  і міжвидового впливу  $v(t, \tau)$ .

$$y'_t(t, \tau) + y'_\tau(t, \tau) = \int_0^T a(t, \tau) \cdot y(t, \tau) d\tau - \int_\tau^T a(t, \tau) \cdot v(t, \tau) \cdot y(t, \tau) d\tau - \int_0^\tau v(t, \tau) \cdot y(t, \tau) d\tau - \int_0^\tau S(t, \tau) \cdot y(t, \tau) d\tau. \quad (4)$$

Отримали інтегральне рівняння (4) із частинними похідними.

Отже, вплив іншого виду впливає на характеристики регульованої популяції:

1) воно алгебраїчно змінює смертність усередині популяції (згідно з Вельяміном Гомпертцем в моделі Гомпертца-Мейкхама 1825 року, смертність експоненційно зростає з віком (рис. 6));

2) впливає на народжуваність більш складним чином.

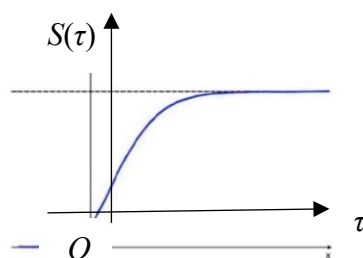


Рис. 6. Зростання смертності з віком

Диференціюємо обидві частини рівняння (3) по  $t$ :

$$y''_{tt}(t, \tau) + y''_{\tau\tau}(t, \tau) = a(t, T) \cdot y(t, T) - a(t, 0) \cdot y(t, 0) - [a(t, T) \cdot v(t, T) \cdot y(t, T) - a(t, \tau) \cdot v(t, \tau) \cdot y(t, \tau)] - y(t, \tau) \cdot v(t, \tau) + y(t, 0) \cdot v(t, 0) - S(t, \tau) \cdot y(t, \tau) + S(t, 0) \cdot y(t, 0). \quad (5)$$



Оскільки  $y(t, 0) = 0$ , то

$$y''_{tt}(t, \tau) + y''_{\tau\tau}(t, \tau) = a(t, T) \cdot y(t, T) - y(t, \tau) \cdot v(t, \tau) - y(t, \tau) \cdot S(t, \tau) - \\ - a(t, T) \cdot v(t, T) \cdot y(t, T) + a(t, \tau) \cdot v(t, \tau) \cdot y(t, \tau).$$

Диференціюємо тепер обидві частини вихідного рівняння (4) по  $\tau$  (перший член перетворюється на нуль):

$$y''_{t\tau}(t, \tau) + y''_{\tau\tau}(t, \tau) = a(t, \tau) \cdot v(t, \tau) \cdot y(t, \tau) - y(t, \tau) \cdot v(t, \tau) - S(t, \tau) \cdot y(t, \tau). \quad (6)$$

Із (6) віднімемо (5):

$$y''_{\tau\tau}(t, \tau) - y''_{tt}(t, \tau) = a(t, \tau) \cdot v(t, \tau) \cdot y(t, \tau) - v(t, \tau) \cdot y(t, \tau) - S(t, \tau) \cdot y(t, \tau) - \\ - a(t, T) \cdot y(t, T) \cdot v(t, T) + y(t, \tau) \cdot S(t, \tau) + a(t, T) \cdot y(t, T) \cdot v(t, T) - \\ - a(t, \tau) \cdot v(t, \tau) \cdot y(t, \tau).$$

Після приведення подібних членів рівняння отримаємо:

$$y''_{\tau\tau}(t, \tau) - y''_{tt}(t, \tau) = a(t, T) \cdot y(t, T) \cdot (v(t, T) - 1) \quad (7)$$

$$\text{або} \quad y''_{\tau\tau}(t, \tau) - y''_{tt}(t, \tau) = \Psi(t, \tau). \quad (8)$$

Це диференціальне рівняння з частинними похідними, що належить до гіперболічного типу. Крайові умови:

$$y(0, \tau) = y_0(\tau), y(t, 0) = 0. \quad (9)$$

Крайові умови задаються без урахування самообмеження чисельності жертви. Розв'язується рівняння (8) із крайовими умовами (9) кінцево-різницеvim методом (наближеним). Тобто відповідно до рівняння (8) отримано різницю між прискоренням зміни чисельності особин за віком у фіксований момент часу та прискоренням зміни чисельності особин віку  $\leq \tau$  за часом.

## Висновки

Розглянуто вікову систему жертва-хижак в екосистемі із запізненням регуляції, спричиненим: а) часом розвитку; б) дискретністю сезонів розмноження; в) дією факторів, що обмежують чисельність. Зазвичай при моделюванні біологічних популяцій не враховують вік особин, а коефіцієнти народжуваності, смертності, степені виїдання хижаками вважають постійними, хоча насправді вони змінюються залежно від віку особини. Ми вказані коефіцієнти замінили функціями, які залежать від віку особин.

За допомогою методу неперервного динамічного математичного



моделювання побудована система диференціальних рівнянь із частинними похідними (окремо для жертви та окремо для хижака) та систему рівнянь у кінцевих різницях I порядку (разом для жертви та хижака), що дозволяє розраховувати кількість особин того чи іншого виду у будь-який момент часу.

Розв'язується отримана система кінцево-різницею методом або ітераційним методом. Отримуємо висновок, що розподіл особин жертви за віком через кількість років, що перевищує максимальний вік життя особин, стає незалежним від початкового розподілу за віком, а залежить лише від загальної чисельності популяції (це справедливо для видів, які розмножуються рівномірно протягом усього свого життя – у здебільшого це стосується комах).

Надалі можна додавати інші чинники впливу, отримуючи більш точну систему рівнянь. Застосовувати їх можна у мисливських господарствах, промислових підприємствах або при відтворенні ланцюжка загублених (загиблих або мігрованих) популяцій.