



**KAPITEL 9 / CHAPTER 9<sup>9</sup>**  
**SIMULATION OF THE DEVELOPMENT AND BALANCE OF**  
**POPULATIONS OF A PREDATOR SPECIES**

**DOI: 10.30890/2709-2313.2024-28-00-021**

## **Вступ**

В природному середовищі, за відсутністю негативного впливу людини, тваринні та рослинні види регулюють свою чисельність за законами конкуренції, обсягом ресурсів, площею території, наявністю інших видів тощо. Але таких територій залишилось небагато. На більшості ареалів популяції відчувають суттєвий (часто негативний) вплив людини та результатів її діяльності. За умов такого додаткового тиску чисельність популяцій може знизитися до небезпечної кількості, коли вже необхідно втручання людини з метою їх відтворення (позитивний вплив). До таких негативних умов відносяться також стихійні лиха (землетруси, повені, виверження вулканів) та лиха, спричинені людською діяльністю (аварії з викидом великої кількості отрут чи радіаційних відходів або військові дії, внаслідок яких гине велика кількість тварин, а інші мігрують в інші регіони). В таких випадках після усунення наслідків природного лиха або лиха, спричиненого людиною, доводиться відтворювати тваринний світ, що тривалий час існував на цій території. А для цього перш за все треба змодельовати динаміку розвитку біоценозу, враховуючи зв'язки між різними групами тварин. Це стосується також випадків заснування тваринно-промислових виробництв, заповідників, лісових чи рибних господарств, мисливських ферм тощо, коли необхідно започаткувати систему (біоценоз), яка надалі розвиватиметься самостійно і буде вельми стійкою.

Щодо України, то в ній зараз потерпають і гинуть як дикі тварини, так і господарські. Тому відтворювати доведеться як природні популяції і цілі біоценози, так і господарчі, через що це проблема моделювання динаміки та взаємин популяцій, регулювання їх чисельності уявляється вкрай актуальною.

---

<sup>9</sup>*Authors: Romanchuk Lyubov Anatolyivna, Mormul Mykola Fedorovych, Shchytov Dmytro Mykolayovych, Shchytov Olexandr Mykolayovych*



Усі ці питання стануть особливо назрілими після закінчення в Україні воєнних дій та припинення обстрілів територій, що порушило не лише соціально-суспільну, а й біологічну та промислову рівновагу.

## 9.1. Історія питання

Вперше математичний апарат для розрахунку динаміки зростання популяції, застосував Томас Роберт Мальтус, коли у роботі «Досвід закону про народонаселення» 1798 року представив просту одновидову експоненціальну модель залежності чисельності 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  $D$ :  $\mu = B - D$  [32].

Віто Вольтерра у книзі «Математична теорія боротьби за існування» (1928) опублікував рівняння, які описують взаємодії між видом жертви зі щільністю  $x$  і хижаком, який її винищує, із щільністю  $y$  [1], [30]. Оскільки його модель збіглася із моделлю Альфреда Лотки, отриманою майже у той самий час, то її назвали «модель Лотки – Вольтерра».

Надалі суттєвий внесок у питання щодо моделювання розрахунку взаємодії біоценозів роблять: Олександр Ніколсон та Віктор Альберт Бейлі (1930-і роки, модель з дискретним часом для опису динаміки популяції пов'язаної системи хост – паразитоїд), Білл Рікер (1954, детерміністська модель у рибальському господарстві), Майкл Розенцвейг і Роберт Мак-Артур (1963, проста графічна форма взаємодії хижак – жертва [29]), В. Андерсон (1971), С. Кінг, Б. Кларк, М. Балмер, Л. Дімітрис, Х. Баркай, П. Смойс, М. Стабс, Т. Нагілакі, Р. Грін, Є. Фрісман, Е. Піанка (1978, моделі взаємодії між різними популяціями [5, р. 224-227]), В. Федоров та Тагір Гільманов (1980, екстраполяція моделі Лотки – Вольтерра з двох популяцій на структурну матрицю всього біоценозу [30, с. 105-110]), С. Чернишенко (1985, математичні методи в задачах оптимального пригнічення популяцій шкідників пестицидами [31]), Ю. Свіріжев та Д. Логофет



(моделі нелінійних коливань у системі хижак – жертва та моделі поведінки системи у випадковому середовищі [28, с. 113-128]), Дж. Мерді (1971, моделі для трьох видів взаємодій [4, р. 109-125]), О. Базикін, М. Хассел, Дж. Варлі [14, с. 9-13], [18], Рогеро Ардіті та Лев Гінзбург (1989, [22], [29], [13]), Р. МакАртур та Е. Вілсон (2001, рівноважна модель острівної біогеографії, яка описує кількість видів на острові як рівновагу імміграції та вимирання [1], А. Братусь, А. Платонов і О. Новожилов (2010, динамічні системи та моделі біології [12]), О. Жданова (2014, моделі природного відбору в структурованій популяції [17]), Є. Распутіна та Г. Осипов (2017, математичні моделі динаміки популяцій з урахуванням ефекту насичення їх щільності на базі логістичних функцій та аналізу параметрів їх стійкості у середовищі AnyLogic), Т. Борисова та І. Соловійова (2017, проблемні точки у моделюванні популяційних процесів [11]), А. Клименко та А. Мальцев (2018, тривимірні та чотиривимірні модифікації рівнянь Лотки – Вольтерра мовою програмування Python [20]), Т. Аманбаєв та С. Ентоні (2018, SIRDі модель з урахуванням впливу ізоляції особин на динаміку епідемії, а також наявність померлих хворих [9]), А. Щеглов і С. Нетесов (2022, інтегральні формули для чисельних розв'язків прямої задачі та зворотних завдань популяційної динаміки з віковим структуруванням у квазістабільному варіанті [33, с. 85-100]), А. Переварюха (2022, математичні моделі популяційного процесу із запізненням для специфічного сценарію подолання різкої кризи, яка виникає після швидкого зростання популяції [26, с. 147-171]), автори цієї статті (2023, математичне модулювання взаємин біологічних систем з урахуванням смертності та народжуваності [7], [27]).

Переважає же більшість дослідників зайняті розробкою моделей динаміки популяцій конкретних видів, що частково звужує проблему [3], [6], [10].

У дослідженні ми використовуватимемо неперервні динамічні моделі, а в окремих випадках – дискретні та детерміновані.



## 9.2. Методи

В математичній екології застосовують детерміновані (засновані на внутрішньому опису системи та зв'язків між її компонентами), стохастичні (які включають випадкові функції), емпірико-статистичні (які використовують описану емпіричну інформацію про систему для побудови необхідних функціональних залежностей (регресійних моделей) між вхідними та вихідними змінними системи, це методи математичної статистики та економетрики) та динамічні (які враховують зміну показників системи у часі) математичні методи. Математичні моделі поділяють також на: 1) моделі з урахуванням диференціальних рівнянь; 2) різницеві моделі; 3) матричні; 4) оптимізаційні; 5) імітаційні, побудовані на межі знань про об'єкт і реалізовані на комп'ютері за блочним принципом; 6) регресійні (вони дають функціональні зв'язки між вхідними та вихідними змінними, ґрунтуючись на методі апроксимації статистичних даних [24], [11]).

## 9.3. Постановка задачі

Припустимо, нам відома кількість хижаків віку до  $\tau$  років в  $(i - 1)$ -й інтервал року. І ми хочемо дізнатися, скільки хижаків буде в  $i$ -му інтервалі. Позначимо:

$v'(\tau, T_1)$  – кількість всіх особин жертви, яких поїдає хижак віку до  $\tau$  впродовж року (ця функція характеризує мисливські здібності хижака);

$v''(T_2, \tau)$  – кількість особин жертви  $x$  віку до  $\tau$ , що поїдаються усіма хижаками впродовж року;

$f_2(T_2, \tau)$  – кількість особин жертви у віці до  $\tau$ , що поїдаються усіма хижаками в одиницю часу чи за 1 сезон;

$f_1(\tau, T_1)$  – кількість всіх особин жертви, що поїдаються хижаками у віці до  $\tau$  в одиницю часу чи за один сезон;

$T_2$  – максимальний час життя хижаків;



$T_1$  – максимальний час життя жертв;

$S_i(\tau)$  – смертність хижаків віку  $\leq \tau$  в  $i$ -му інтервалі року.

Тоді

$$v'(\tau, T_1) = \sum_{i=1}^{\tau} f_1(i, T_1) \cdot \frac{1}{\tau},$$

$$v''(T_2, \tau) = \sum_{i=1}^{\tau} f_2(T_2, i) \cdot \frac{1}{\tau}.$$

Очевидно, що  $v'(T_2, T_1) = v''(T_2, T_1)$ , або  $\frac{1}{T_2} \sum_{i=1}^{T_2} f_1(i, T_1) = \frac{1}{T_1} \sum_{i=1}^{T_1} f_2(T_2, i)$ .

#### 9.4. Розв'язання задачі

Очевидно, що кількість особин виду у наступний проміжок часу визначатиметься за формулою:

$$y_{n+1}(\tau) = y_n(\tau - 1) - S \cdot y_n(\tau - 1) - v(\tau - 1) \cdot y_n(\tau - 1) + a(T) \cdot [y_n(T - 1) - S(T - 1) \cdot y_n(T - 1) - v(T - 1) \cdot y_n(T - 1)],$$

де  $y_n(\tau - 1) - S \cdot y_n(\tau - 1) - v(\tau - 1) \cdot y_n(\tau - 1) = \psi_n(\tau)$  – кількість особин віку  $\leq \tau$ , які дожили до наступного сезону,

$a(T) \cdot \psi_n(T)$  – нащадки, народжені усіма особинами, які вижили.

Перепишемо це рівняння у більш компактному вигляді.

$$y_{n+1}(\tau) = y_n(\tau - 1) \cdot [1 - S - v(\tau - 1)] + a(T) \cdot y_n(T - 1) \cdot [1 - S(T - 1) - v(T - 1)]. \quad (1)$$

Крайові умови:  $y_n(0) = 0$ ;  $S(\tau) < 1$ ;  $v(\tau) < 1$ .

Очевидно, що  $y_n(T + 1) = y_n(T)$  для будь-якого  $n$ , оскільки максимальний термін існування особини не перевищує  $T$  років, після чого вона вмирає.

Приплід  $y_{n+1}(T)$  у наступному році складе

$$y_{n+1}(T) = a(T) \cdot y_n(T - 1) \cdot [1 - S(T - 1) - v(T - 1)]. \quad (2)$$

Аби популяція зростала, необхідно, щоб  $S(T - 1) + v(T - 1) < 1$ . Це не потребує додаткових пояснень. У протилежному випадку популяція вимиратиме.



Напишемо вирази для  $y_{n+1}(T+1)$  за отриманою формулою (1).

$$y_{n+1}(T+1) = y_n(T) \cdot [1 - S(T) - v(T)] + a(T) \cdot y_n(T-1) \cdot [1 - S(T-1) - v(T-1)].$$

(3)

Аналогічно

$$y_{n+1}(T) = y_n(T-1) \cdot [1 - S(T-1) - v(T-1)] + a(T) \cdot y_n(T-1) \cdot [1 - S(T-1) - v(T-1)].$$

Після приведення подібних членів вираз набуває вигляду:

$$y_{n+1}(T) = y_n(T-1) \cdot [1 - S(T-1) - v(T-1)] \cdot [1 + a(T)].$$

Звідки

$$y_n(T-1) = \frac{y_{n+1}(T)}{[1 - S(T-1) - v(T-1)] \cdot [1 + a(T)]}. \quad (4)$$

Підставимо даний вираз у формулу (3):

$$y_{n+1}(T) = y_n(T) \cdot [1 - S(T) - v(T)] + a(T) \cdot \frac{y_{n+1}(T)}{1 + a(T)}.$$

Або

$$y_{n+1}(T) - y_n(T) \cdot \left[ \frac{[1 - S(T) - v(T)] \cdot [1 + a(T)]}{1} \right] = 0.$$

Отже, ми отримали рівняння у скінчених різницях I порядку. Його розв'язком буде:

$$\begin{aligned} y_n(T) &= \left( -\frac{a}{b} \right)^n \cdot y_0(T); \\ y_n(T) &= ((1 + a(T)) \cdot [1 - S(T) - v(T)])^n \cdot y_0(T). \end{aligned} \quad (5)$$

Тут  $b = 1$ ;  $a = -[1 - S(T) - v(T)] \cdot [1 + a(T)]$ .

$$\frac{y_{n+1}(T)}{y_n(T)} = [1 + a(T)] \cdot [1 - S(T) - v(T)].$$

Складемо тепер рівняння відносно чисельності особин, розподілених за віком.

$$y_{n+1}(\tau) = y_n(\tau-1) \cdot [1 - S(\tau-1) - v(\tau-1)] + a(T) \cdot y_n(T-1) \cdot [1 - S(T-1) - v(T-1)].$$



$$1 - S(\tau - 1) - v(\tau - 1) = \varphi(\tau - 1),$$

Позначимо  $\psi_n(T) = a(T) \cdot y_n(T - 1) \cdot \varphi(T - 1)$ . (6)

Тоді отримаємо більш компактне рівняння:

$$y_{n+1}(\tau) = y_n(\tau - 1) \cdot \varphi_n(\tau - 1) + \psi_n(T).$$

Для часу  $N \leq T$

$$y_{n+1}(N) = y_{n-N}(1) \cdot \prod_{i=1}^{N-1} \varphi(i) + \psi_{n-N}(T) \cdot \prod_{i=2}^{N-1} \varphi(i) + \psi_{n-N+1}(T) \cdot \prod_{i=3}^{N-1} \varphi(i) + \dots + \varphi(N) \cdot \psi_{n-1}(T) + \psi_n(T).$$

Або 
$$y_{n+1}(N) = y_{n-N}(1) \cdot \prod_{i=1}^N \varphi(i) + \sum_{j=2}^{N-1} \psi_{n-N+j}(T) \cdot \prod_{i=j}^{N-1} \varphi(i) + \psi_n(T)$$
 (7)

$N$  – вік особин, які цікавлять нас. Підставивши вирази (2) і (5) в рівняння (7), отримаємо:

$$\begin{aligned} y_{n+1}(N) &= a(T) \cdot y_{n-N-2}(T - 1) \cdot \varphi(T - 1) \cdot \prod_{i=0}^{N-1} \varphi(i) + \\ &+ \sum_{j=1}^{N-1} a(T) \cdot y_{n-N+j}(T - 1) \cdot \varphi(T - 1) \cdot \prod_{i=1}^{N-1} \varphi(i) + a(T) \cdot y_n(T - 1) \cdot \varphi(T - 1). \\ y_{n+1}(N) &= a(T) \cdot y_{n-N-2}(T - 1) \cdot \varphi(T - 1) \cdot \prod_{i=0}^{N-1} \varphi(i) + \\ &a(T) \cdot \varphi(T - 1) \cdot \left[ \sum_{j=1}^{N-1} y_{n-N+j}(T - 1) \cdot \prod_{i=j}^{N-1} \varphi(i) + y_n(T - 1) \right]. \end{aligned}$$
 (8)

За формулою (4) 
$$y_n(T - 1) = \frac{y_{n+1}(T)}{\varphi(T - 1) \cdot [1 + a(T)]}.$$

Тоді

$$y_{n+1}(N) = a(T) \cdot \frac{y_{n-N-1}(T)}{[1 + a(T)]} \cdot \prod_{i=0}^{N-1} \varphi(i) + a(T) \cdot \frac{1}{1 + a(T)} \cdot \left[ \sum_{j=1}^{N-1} y_{n-N+j+1}(T) \cdot \prod_{i=j}^{N-1} \varphi(i) + y_{n+1}(T) \right].$$

Застосувавши формулу (5), остаточно отримаємо:

$$\begin{aligned} y_{n+1}(N) &= a \cdot y_0(T) \cdot [1 + a(T)]^{n-N-1} \cdot \varphi^{n-N-1}(T) \cdot \\ &\left[ \prod_{i=1}^{N-1} \varphi(i) + \sum_{j=1}^{N-1} \{[1 + a(j)] \cdot \varphi(j)\}^{j+1} \cdot \prod_{i=j}^{N-1} \varphi(i) + \{[1 + a(T)] \cdot \varphi(T)\}^{N+1} \right]. \end{aligned}$$
 (9)

$y_{m+1}(1) = a \cdot (1 + a)^n \cdot (1 - S)^{n+1} \cdot y_n(T)$  за умови, що хижак поїдають незмінний



відсоток особин виду-жертви –  $v(T)$  – при будь-якій його чисельності;  $S(T)$  і  $a(T)$  не залежать від чисельності популяції (тобто є достатня кількість ресурсу і місць для розміщення всіх особин).

Розглянемо випадок самообмеження виду, коли  $S(\tau) = S(\tau, y_n(T))$ ,  $a = a(y_n(T))$ .

Тоді формула (14) набуває вигляду:

$$y_n(T) = y_0(T) \cdot \prod_{i=0}^{n-1} [1 + a(y_i(T))] \cdot \prod_{i=0}^{n-1} [1 - S(T, y_i(T))] \quad (10)$$

### 9.5. Урахування сезонності полювання

А тепер припустимо, що рік поділяється на  $w$  часових інтервалів – термін полювання хижаків. Якщо за цей інтервал хижак не знаходить жертву, то він гине; якщо ж знаходить, то доживає до наступного інтервалу, коли знов вимушений буде вийти на полювання. Тобто інтервал  $w$  – це час з'їдання, переварювання і перетворення особини жертви у біомасу хижака. Взагалі-то кажучи, тривалість інтервалів  $w(\tau)$  залежить від вікових відмінностей хижаків.

Кількість хижаків у віці до  $\tau$  в  $(i-1)$ -й інтервал року –  $y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau)$ . Якщо позначити через  $x_n(T_1)$  чисельність популяції жертви, що за її рахунок живе хижак, то в  $i$ -му інтервалі часу чисельність хижаків складе:

$$y_{n+\frac{i}{w}}(\tau) = \begin{cases} y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w}) - S_i(\tau) \cdot y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w}), & \text{якщо } \frac{v'_i(\tau, T_1) \cdot x_n(T_1)}{y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w})} > 1 \\ v'_i(\tau, T_1) \cdot x_n(T_1) - S_i(\tau) \cdot y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w}), & \text{в іншому випадку.} \end{cases}$$

$$\frac{v'_i(\tau, T_1) \cdot x_n(T_1)}{y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w})} - \text{кількість з'їдених особин жертви на одного хижака.}$$

Іншими словами,





$$y_{n+\frac{i}{w}}(\tau) = \min \left\{ y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w}), v'_i \frac{\tau-1}{w}, T_1 \right\} \cdot x_n(T_1) - S_i(\tau-1) \cdot y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w}) \quad (11)$$

При достатній кількості жертв максимальна чисельність хижаків, які доживуть до наступного сезону, визначається за формулою:

$$z_{n+1}^{\max}(\tau) = y_n(\tau+1) \cdot \prod_{i=1}^w [1 - S_i(\tau)] \cdot \frac{w-i}{w} \quad (12)$$

Мінімальна же чисельність хижаків (при постійному браку ресурсу, тобто

за умови  $\frac{v'_i(\tau, T_1) \cdot x_n(T_1)}{y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w})} < 1$  для будь-якого  $i$ ), дорівнюватиме:

$$z_{n+1}^{\min}(\tau) = x_n(T_1) \cdot \sum_{i=0}^{w-1} v'_{w-i}(\tau) \cdot (-1)^i \cdot \prod_{j=1}^i S_j(0 - \frac{w-j}{w} - S_w(\tau) \cdot y_n \tau) \cdot v'(\tau, T_1) = \frac{1}{w} \sum_{i=1}^w v'_i(\tau, T_1) < 1 \quad \text{для } \forall i \text{ и } \forall \tau. \quad (13)$$

Визначимо умови достатньої кількості жертв ( $i$  максимальної чисельності хижаків) у початковій системі.

$$\frac{v'_i(\tau, T_1) \cdot x_n(T_1)}{y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w})} \geq 1 \quad \text{для } \forall i.$$

Тоді

$$\sum_{i=1}^w v'_i(\tau, T_1) \geq \frac{1}{x_n(T_1)} \cdot \sum_{i=0}^{w-1} y_{n+\frac{1}{w}}(\tau), \quad \text{або}$$

$$v'_i(\tau, T_1) \geq \frac{1}{x_n(T_1)} \cdot \frac{1}{w} \sum_{i=0}^{w-1} y_{n+\frac{1}{w}}(\tau)$$

Чим більша чисельність жертви, тим менший відсоток її особин може бути з'їдений хижаками для їх виживання, і навпаки.

Смертність  $S(\tau)$  становить згладжену функцію;  $S(T) \leq 1$ .

$$S(\tau) = \sum_{i=1}^{\tau} S_1(i)$$



При такому заданні функцій  $a_i(T_2)$ ,  $S_i(\tau)$  і  $v'_i(\tau, T_1)$ , які враховують сезонність, можна від моделі (17) перейти до (23). Тобто

$$y(t + \Delta t, \tau) = \min \left\{ y(t, \tau - \Delta t) \cdot \int_t^{t+\Delta t} v'(\tau, t, T_1) dt \cdot x(t, T_1) \right\} - \frac{1}{\Delta t} \int_t^{t+\Delta t} S(t, \tau) dt \cdot y(t, \tau - \Delta t) + \frac{1}{\Delta t} \int_t^{t+\Delta t} a(t, T_2) dt \cdot [\min \{ y(t, T_2 - \Delta t), v'(t, T_1) \} \cdot x_n(T_1) - S(t, T_2) \cdot y(t, T_2 - \Delta t)] \tag{14}$$

Отже, ми склали два рівняння (жертви і хижака), на підставі яких можна виконувати розрахунки і досліджувати міру взаємного впливу видів один на одного залежно від різних умов. З урахуванням сезонності рівняння набудуть вигляду:

$$\left\{ \begin{aligned} x_{n+i}(\tau) &= x_n(\tau - 1) \cdot [1 - S(\tau - 1) - v''(T_2, \tau - 1)] + a(T_1) \cdot x_n(T_1 - 1) \cdot [1 - S(T_1 - 1) - v''(T_2, T_1 - 1)] \\ \text{де } a_i(T_2) &= \begin{cases} 0, & i = 1, 2, 3, \dots, w-1 \\ a(T_2), & i = w \end{cases} \\ y_{n+\frac{i}{w}}(\tau) &= \min \left\{ y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w}), v'_i(\tau - 1, T_1) \right\} - S'_i(\tau) \cdot y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau - \frac{1}{w}) + \\ & a_i(T_2) \cdot \left[ \min \left\{ y_{n+\frac{i-1}{w}}(T_2 - 1), v'_i(T_2 - 1, T_1) \cdot x_n(T_1) \right\} - S'_i(T_2 - 1) \cdot y_{n+\frac{i-1}{w}}(T_2 - 1) \right], \\ v'_i(T_2, T_1) &= v''_i(T_2, T_1). \end{aligned} \right. \tag{15}$$

Оскільки усі особини віку  $\tau$  наступного року досягнуть віку  $\tau + 1$ , то замість

всіх  $y_{n+\frac{i}{w}}(\tau - \frac{1}{w})$  логічно брати одразу  $y_{n+\frac{i}{w}}(\tau - 1)$ .

Іншими словами, ми розглядаємо покоління до  $(i - 1)$ -го в  $n$ -му році і простежуємо їх розвиток до  $(n + 1)$ -го року.

Вважаємо (і це логічно припустити), що мисливські здібності хижаків прагнуть бути постійними, тобто вони такі, що хижак відшукує собі необхідну кількість жертв навіть при малій щільності популяції виду-жертви. Очевидно, еволюція видів і природний відбір ведуть до того, що для жертви і хижака прагне стабілізуватися величина кількості знищуваних особин, яка не перевищує допустимого значення і при малій щільності популяції жертви. Тобто, особини жертви, прагнучи вижити, покращують параметри, які рятують їх від хижаків:



збільшують територію мешкання, кількість притулків, бігові якості і таке інше. А хижак при будь-якій найменшій щільності популяції жертви завжди намагатиметься, розвиваючи свої мисливські здібності і збільшуючи територію пошуків, відшукувати постійне число жертв, необхідне для його виживання і відтворення роду. З часом в стійкій системі мають встановитися такі чисельності популяцій жертви і хижака, щоб кількість з'їдених жертв була такою, щоб не стати причиною вимирання одного з видів. За параметром  $\tau_1$  функція  $v(\tau_1, \tau_2)$  монотонно зростає. А за  $\tau_2$  – має положово-параболічний вигляд, оскільки мисливські здібності молодих особин ще дуже малі, потім починають зростати, досягають піку у зрілому віці, а у старих хижаків, які наближаються до віку  $T_2$  знову різко падають. Тоді можна переписати систему рівнянь у такому вигляді:

$$\begin{cases} x_{n+i}(\tau) = x_n(\tau-1) \cdot [1 - S(\tau-1)] \cdot v(\tau-1, T_2) \cdot y_n(T_2) + \\ A \cdot [x_n(T_1-1) - S(T_1-1) \cdot x_n(T_1-1) - v(T_1-1, T_2) \cdot y_n(T_2)], \\ y_{n+\frac{i}{w}}(\tau) = \min \left\{ y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau-1), v_i(\tau-1, T_1) \cdot x_n(T_1) \right\} - S'_i(\tau-1) \cdot y_{n+\frac{i-1}{w}}(\tau-1) + \\ a_i(T_2) \cdot \left[ \min \left\{ y_{n+\frac{i-1}{w}}(T_2-1), v_i(T_2-1, T_1) \cdot x_n(T_1) \right\} - S'_i(T_2-1) \cdot y_{n+\frac{i-1}{w}}(T_2-1) \right], \\ y_{n+1}(\tau) = \lim_{n+\frac{i}{w}} y_{n+\frac{i}{w}}(\tau) \quad \text{при } i \rightarrow w. \end{cases} \quad (16)$$

Ця модель описує коливання чисельності видів. До речі, наявність притулків для жертви не грають ролі стабілізуючого чинника. Так, нехай  $x_c$  – кількість жертв, що уникають нападу хижаків в притулках впродовж зими. Тоді в рівняннях для  $(x_{t+1}, y_{t+1})$   $x_t$  заміниться членом  $(x_t - x_c)$ . Як показують імітаційні моделі, наявність притулків не підвищує вірогідності тривалого співіснування видів, а, навпаки, може навіть знизити її. В результаті коливальна система, яка могла впродовж досить тривалого часу зберігати стійкість, перетворюється на систему, в якій хижаки вимирають.

## 9.6. Область рівноваги для однорічного виду



Дослідимо тепер систему щодо рівноваги. Спочатку візьмемо вид, незалежний явно від інших видів. Нехай час життя особин популяції  $T = 1$  рік. Залишивши нащадків, особини вмирають. Чисельність такого виду виразиться рівнянням:  $y_{n+1} = A \cdot (y_n - S_n \cdot y_n - v_n \cdot y_n)$ ,  $A = \text{const}$ . Або  $y_{n+1} = A \cdot y_n \cdot (1 - S_n - v_n)$ . Це так

звані покоління, що не перекриваються. Тоді  $\frac{y_{n+1}}{y_n} = A \cdot (1 - S_n - v_n)$ .

### Теорема

Рівновага між видами для чисельності  $y_n$  стійка (асимптотична), а відхилення від неї затухають монотонно, якщо

$$\frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} < S'_y(y_n^*) < \frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} + \frac{1}{A(y_n^*) \cdot y_n^*}.$$

Відбуваються затухаючі коливання біля  $y_n^*$ , якщо

$$\frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} + \frac{1}{A(y_n^*) \cdot y_n^*} < S'_y(y_n^*) < \frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} + \frac{2}{A(y_n^*) \cdot y_n^*}.$$

Відхилення від рівноваги зростає, якщо

$$S'_y(y_n^*) < \frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)}.$$

І коливання наростають по амплітуді, якщо

$$S'_y(y_n^*) > \frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} + \frac{2}{A(y_n^*) \cdot y_n^*}.$$

### Доведення

Враховуючи вищезгадану ітераційну формулу, отримуємо

$y_n = y_0 \cdot A^n \cdot (1 - S)^n$ . Аби вид існував, необхідно, щоб  $\frac{y_{n+1}}{y_n} \geq 1$ . Отже,



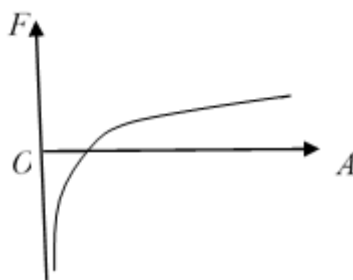
$$S_n + v_n \leq 1 - \frac{1}{A}$$

$$R = \frac{y_{n+1} - y_n}{y_n}$$

Швидкість розмноження  $y_n$ ;  $R = A \cdot (1 - S_n - v_n) - 1$ . При

$$S_n + v_n \leq 1 - \frac{1}{A}$$

вона невід'ємна:  $R \geq 0$ . Сумарна функція  $F$  негативного впливу на вид ( $S$  плюс  $V$ ) має такий графік (рис. 1):



**Рис. 1 - Залежність народжуваності від сумарного негативного впливу**

При  $A < 1$  вид вимирає за будь-яких  $S_n, v_n$ . При  $A = 1$  відбувається просте відтворення виду, при  $A > 1$  – зростання популяції.

Точка рівноваги:

- 1)  $y_n = 0$  (нестійка);
- 2) за відсутності хижаків ( $v_n = 0$ )  $y_n = y_0$  (стійка, при якій відбувається просте щорічне відтворення виду);

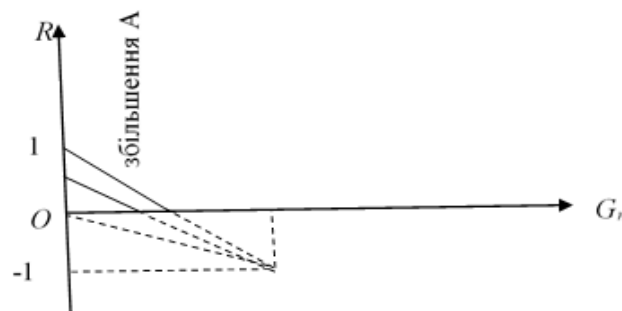
3) при  $R = 0$ , тобто при  $S_n + v_n = 1 - \frac{1}{A}$  здійснюється просте щорічне відтворення виду.

Побудуємо графік залежності швидкості розмноження  $R$  від народжуваності  $A$ , вважаючи, що  $1 - S_n - v_n = K$  – константа. Отримуємо прямо-пропорційну залежність.  $S_n + v_n < 1$ . Чим більше  $S_n + v_n$ , тим ближче графік функції до осі абсцис (рис. 2).



**Рис. 2 - Графік залежності швидкості розмноження  $R$  від народжуваності  $A$**

Залежність швидкості розмноження  $R$  від негативного впливу  $G_n = S_n + v_n$  має такий вигляд (рис. 3):



**Рис. 3 - Залежність швидкості розмноження  $R$  від негативного впливу**

При самообмеженні виду та відсутності хижаків ( $v_n = 0$ ):  $S_n = S(y_n)$ ,  $A = A(y_n)$ .

$$\frac{y_{n+1}}{y_n} = A(y_n) \cdot [1 - S(y_n)]$$

Отримуємо:  $y_n$  .

В окремому випадку  $S_n(y_n) = S_n \cdot y_n$  (лінійна залежність).

Знайдемо точку рівноваги, коли  $y_{n+1} = y_n$ . Вона визначиться із рівняння:

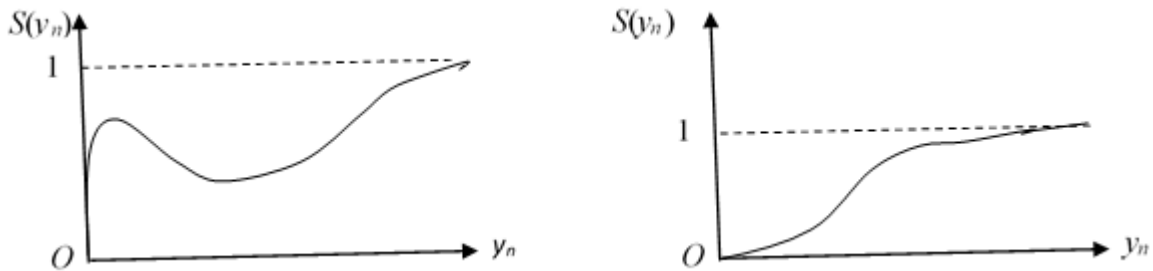
$$S(y_n^*) = \left[1 - \frac{1}{A(y_n^*)}\right], \text{ де}$$

$S(y_n)$  – ймовірність загибелі однієї особини за чисельності  $y_n$ . Можна припустити,



що з часом показники виду не змінюються, а залежать лише від його чисельності та навколишнього середовища (їжі, погодних умов).

Вид функції  $S(y_n)$  може бути одним із наступних (рис. 4):



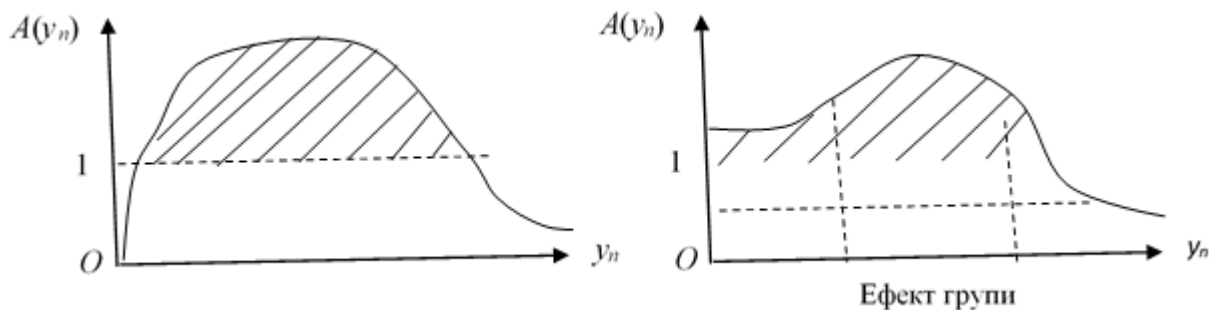
**Рис. 4 - Залежність функції  $S(y_n)$  від чисельності виду  $y_n$**

Наприклад, 
$$S(y_n) = \frac{y_n}{1 + y_n}$$

$$S(y_n) \rightarrow 1 \quad \text{при} \quad y_n \rightarrow \infty;$$

$$A(y_n) \rightarrow 0 \quad \text{при} \quad y_n \rightarrow \infty.$$

Функція народжуваності  $A(y_n)$  може приймати один з таких видів (рис. 5):



**Рис. 5 - Залежність функції  $A(y_n)$  від чисельності виду**

Заштриховані частини на графіках показують сфери стійкості.

Рівняння рівноваги можна розв'язати шляхом поєднання графіків функцій  $S(y_n)$  та  $G(y_n)$ , або чисельно, наприклад, методом ітерації [7]. Залежно від цих функцій може бути одна точка рівноваги чи дві. Досліджуємо цю точку  $y_n^*$  на

стійкість. Рівновага стійка (асимптотична), якщо  $\left| \frac{dF}{dy} \Big|_{y^*} \right| < 1$ , де  $y_{n+1} = F(y_n)$ . у



нашому випадку  $F(y_n) = y_n \cdot (A(y_n) - A(y_n) \cdot S(y_n))$ .

Оскільки  $S(y_n^*) = 1 - \frac{1}{A(y_n^*)}$ , то

$$\frac{dF}{dy} = A(y_n) - A(y_n) \cdot S(y_n) + y_n \cdot [A'_{y_n}(y_n) - A'_{y_n}(y_n) \cdot S(y_n) - A(y_n) \cdot S'_{y_n}(y_n)],$$

$$\frac{dF}{dy} |_{y^*} = A(y_n^*) \cdot [1 - (1 - \frac{1}{A(y_n^*)})] + y_n^* \cdot [A'_{y_n}(y_n^*) \cdot [1 - (1 - \frac{1}{A(y_n^*)})] - A(y_n^*) \cdot S'_{y_n}(y_n^*)],$$

$$\frac{dF}{dy} |_{y^*} = 1 + y_n^* \cdot \left[ \frac{A'_y(y_n^*)}{A(y_n^*)} - A(y_n^*) \cdot S'_y(y_n^*) \right].$$

При  $0 \leq \frac{dF}{dy} |_{y^*} \leq 1$  відхилення від рівноваги зникають монотонно. Ці

нерівності призводять до умови:  $\frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} < S'_y(y_n^*) < \frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} + \frac{1}{A(y_n^*) \cdot y_n^*}$ .

Оскільки  $A(y_n) \geq 1$  для будь-якого  $n$ , то  $S(y_n) \geq 0, y_n \geq 0$ .

При  $-1 < \frac{dF}{dy} |_{y^*} < 0$  відбуваються затухаючі коливання біля  $y_n^*$ , тобто ці

нерівності призводять до умови:

$$\frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} + \frac{1}{A(y_n^*) \cdot y_n^*} < S'_y(y_n^*) < \frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} + \frac{2}{A(y_n^*) \cdot y_n^*}.$$

При  $\frac{dF}{dy} |_{y^*} \geq 1$  або  $S'_y(y_n^*) < \frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)}$  відхилення від рівноваги зростає, а при

$\frac{dF}{dy} |_{y^*} \leq -1$  або  $S'_y(y_n^*) > \frac{A'_y(y_n^*)}{A^2(y_n^*)} + \frac{2}{A(y_n^*) \cdot y_n^*}$  відбуваються коливання, що

наростають по амплітуді, біля  $y_n^*$ . Розв'язкою рівняння буде:

$$x_n = A^n \cdot x_0 \prod_{i=0}^{n-1} (1 - S(x_i)) \tag{17}$$

А тепер уведемо в систему хижака. Нехай кількість жертв, які поїдають усі хижаки віку  $\leq \tau$ , залежно від чисельності хижаків, а також чисельності жертв,





виражається функцією  $K(x_n, y_n)$ . Природно припустити, що  $K$  лінійно залежить від  $y_n$ , тобто  $K(x_n, y_n) = \varphi(x_n) \cdot y_n$ .

Тоді рівняння, що визначає чисельність популяції хижака, набуде вигляду:

$$x_{n+1} = x_n \cdot A(x_n) \cdot [1 - S_n(x_n)] - \varphi(x_n) \cdot y_n.$$

Нехай  $f$  – мінімальна кількість жертв, необхідних 1 хижакові на рік для підтримки своїх життєвих здібностей. Якщо  $\varphi(x_n) > f$ , то всім хижакам вистачить їжі. Якщо ж  $\varphi(x_n) < f$ , то частина хижаків помре з голоду, і виживе

лише  $\frac{\varphi(x_n) \cdot y_n}{f}$  хижаків. Тоді рівняння для жертви і хижака виглядатимуть так:

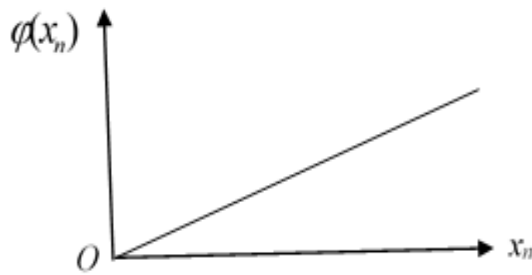
$$\begin{cases} y_{n+1} = A_2 \cdot \left[ \min \left\{ y_n, \frac{\varphi(x_n)}{f} \cdot y_n \right\} - S_2(y_n) \cdot y_n \right] = A \cdot y_n \cdot \left[ \min \left\{ 1, \frac{\varphi(x_n)}{f} \right\} - S_2(y_n) \right]; \\ x_{n+1} = A_1 \cdot x_n \cdot [1 - S_1(x_n)] - \varphi(x_n) \cdot y_n. \end{cases} \quad (18)$$

$A_1$  та  $A_2$  – функції народжуваності для жертви та хижака відповідно. Точка

рівноваги, при якій  $\frac{x_{n+1}}{x_n} = 1$ ;  $\frac{y_{n+1}}{y_n} = 1$ , визначається із системи рівнянь:

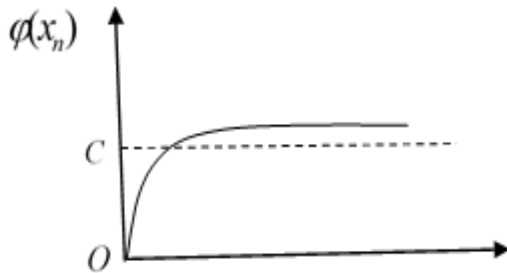
$$\begin{cases} y_n^* = \frac{1}{\varphi(x_n^*)} \cdot [A_1 \cdot x_n^* \cdot (1 - S(x_n^*)) - x_n^*]; \\ S(y_n^*) = \min \left\{ 1, \frac{\varphi(x_n^*)}{f} \right\} - \frac{1}{A_2}. \end{cases} \quad (19)$$

Вигляд функції  $\varphi(x_n)$  може бути: лінійним; логарифмічним (рис. 6); логарифмічним з відступом (за наявності сховищ); експоненційно-логарифмічним (рис. 7). Якщо хижак не залежить від жертви та споживає її з постійною швидкістю, то  $\varphi(x_n) = C$  (пряма лінія).



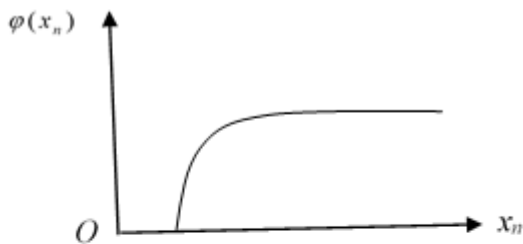
$$\varphi(x_n) = C ; 0 < C < 1.$$

Лінійна залежність, як у моделі Вольтерра

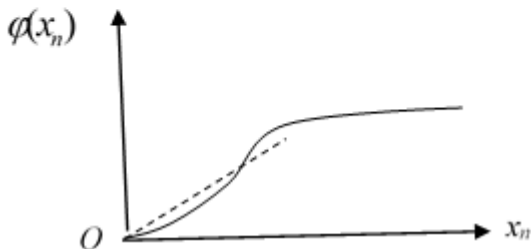


$C$  – максимальна кількість жертв, достатня для проживання одного хижака

**Рис. 6 - Види функції  $\varphi_{\min}(x_n)$ , яка визначає ступінь поїдання жертв хижаками (лінійна та логарифмічна залежність)**



Наявність у жертви сховищ



Жертва залежить від хижака, а хижак – від жертви (для хребетних)

**Рис. 7 - Види функції  $\varphi_{\min}(x_n)$ , яка визначає ступінь поїдання жертв хижаками (, логарифмічний з відступом, експоненціально-логарифмічний)**

## 9.7. Область рівноваги для двох багаторічних видів

Швидкість розмноження виду виражається співвідношенням:



$$R = \frac{y_{n+1}(T) - y_n(T)}{y_n(T)};$$

$$R = [1 + a(T)] \cdot [1 - S(T) - v(T)] - 1;$$

$$R = a(T) \cdot [1 - S(T) - v(T)] - [S(T) + v(T)].$$

Позначимо  $b = S(T) + v(T)$ . Тоді  $R = a \cdot (1 - b) - b$ .

Очевидно, що при  $a \geq \frac{b}{1-b}$   $R \geq 0$  (тобто популяція зростає).

При  $R < 0$  популяція, навпаки, вимирає (коливання розходяться). При критичному значенні  $R = 0$  чисельність популяції жертви не змінюється з часом. Ясно, що за будь-яких найкращих умов завжди  $R < a$ ,  $b < 1$ .

Отже, при  $-1 < R < 0$  отримуємо область нестійкості, при  $0 \leq R < a$  – рівноважного співіснування двох видів. На відміну від виду з часом життя  $T = 1$  рік, вид з  $T \gg 1$  рік не вмирає і при  $a(T) < 1$ , якщо тільки  $S(T) + V(T)$  відповідають умовам рівноваги.

Очевидно, для існування виду-жертви протягом тривалого часу необхідно,

щоб  $\frac{y_{n+1}(T)}{y_n(T)} \geq 1$ , звідки

$$S(T) + v(T) \leq \frac{a(T)}{1 + a(T)},$$

$$a(T) \geq \frac{S(T) + v(T)}{1 - S(T) - v(T)}, \quad \text{або} \quad S(T) + v(T) \leq 1 - \frac{1}{1 + a(T)}.$$

Це – умова рівноваги або умова для співіснування двох видів: жертви і хижака.

Умова рівноваги всієї популяції:  $\frac{y_{n+1}(T)}{y_n(T)} = 1$ ;  $1 = [1 + a(y_n(T))] \cdot [1 - S(T, y_n(T))]$

А тепер отримаємо рівняння для визначення рівноважної точки  $y_n^*(T)$ .

$$S(T, y_n^*(T)) = 1 - \frac{1}{1 + a(y_n^*(T))}. \quad (20)$$

Досліджуємо цю точку на стійкість.

Позначимо  $y_n(T) \cdot [1 + a(y_n(T))] \cdot [1 - S(T, y_n(T))] = F(y_n)$ . Тоді



$$\frac{dF}{dy} = [1 + a(y_n)] \cdot [1 - S(T, y_n)] + y_n \cdot \{a'_{y_n}(y_n) \cdot [1 - S(t, y_n)] - [1 + a(y_n)] \cdot S'_{y_n}(T, y_n)\}$$

$$\left. \frac{dF}{dy} \right|_{y_n^*} = 1 + y_n^* \cdot \left[ \frac{a'_{y_n}(y_n^*)}{1 + a(y_n^*)} - [1 + a(y_n^*)] \cdot S'_{y_n}(T, y_n^*) \right] \quad (21)$$

$$0 < \left. \frac{dF}{dy} \right|_{y_n^*} < 1,$$

КОЛИ

$$\frac{a'_{y_n}(y_n^*)}{[1 + a(y_n^*)]^2} < S'_{y_n}(T, y_n^*) < \frac{a'_{y_n}(y_n^*)}{[1 + a(y_n^*)]^2} + \frac{1}{y_n^* \cdot [1 + a(y_n^*)]} \quad (22)$$

Отже, точка рівноваги  $y_n^* = Y$  асимптотично стійка, відхилення від рівноваги зникають монотонно.

## Висновки

Ми розглянули 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 (для жертви та хижака), що дозволяє розрахувати кількість особин того чи іншого виду у будь-який момент часу. Розв'язується отримана система кінцево-різницеvim 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 тільки від загальної чисельності популяції (це справедливо для видів, які розмножуються рівномірно протягом усього свого життя – у здебільшого це стосується комах).



Попри очікування, в отриманих моделях будь-які притулки для жертви не відіграють ролі стабілізуючого чинника. Імітаційні моделі показують, що наявність сховищ не підвищує ймовірності тривалого співіснування видів і може навіть зменшити її. В результаті система, яка хоч і була коливальною, але тривалий час зберігала стійкість, перетворюється на систему, в якій хижаки вимирають. Звичайно, в реальності кількість видів, що взаємодіють, набагато більше двох: серед них можуть бути паразити, конкуренти, хижаки інших популяцій, люди. Однак, як правило, вплив одного або двох хижаків на вид жертви виявляється визначальним, а рештою взаємодій можна знехтувати. 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 мігруючих) популяцій.