МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

Г.Ю.Ризниченко

119992 Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Биологический ф-т, каф. Биофизики, тел (095)9390289;

Факс☹095)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.*

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

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

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).

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

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

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»

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

(1).

Начало координат при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел.

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

(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).

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

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

(4). $$x_1 = \frac{a_1 c_2 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 - b_{12} b_{21}}; x_2 = \frac{c_1 b_{12} - b_{21} a_1}{c_1 c_2 - b_{12} b_{21}}.$$

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).

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

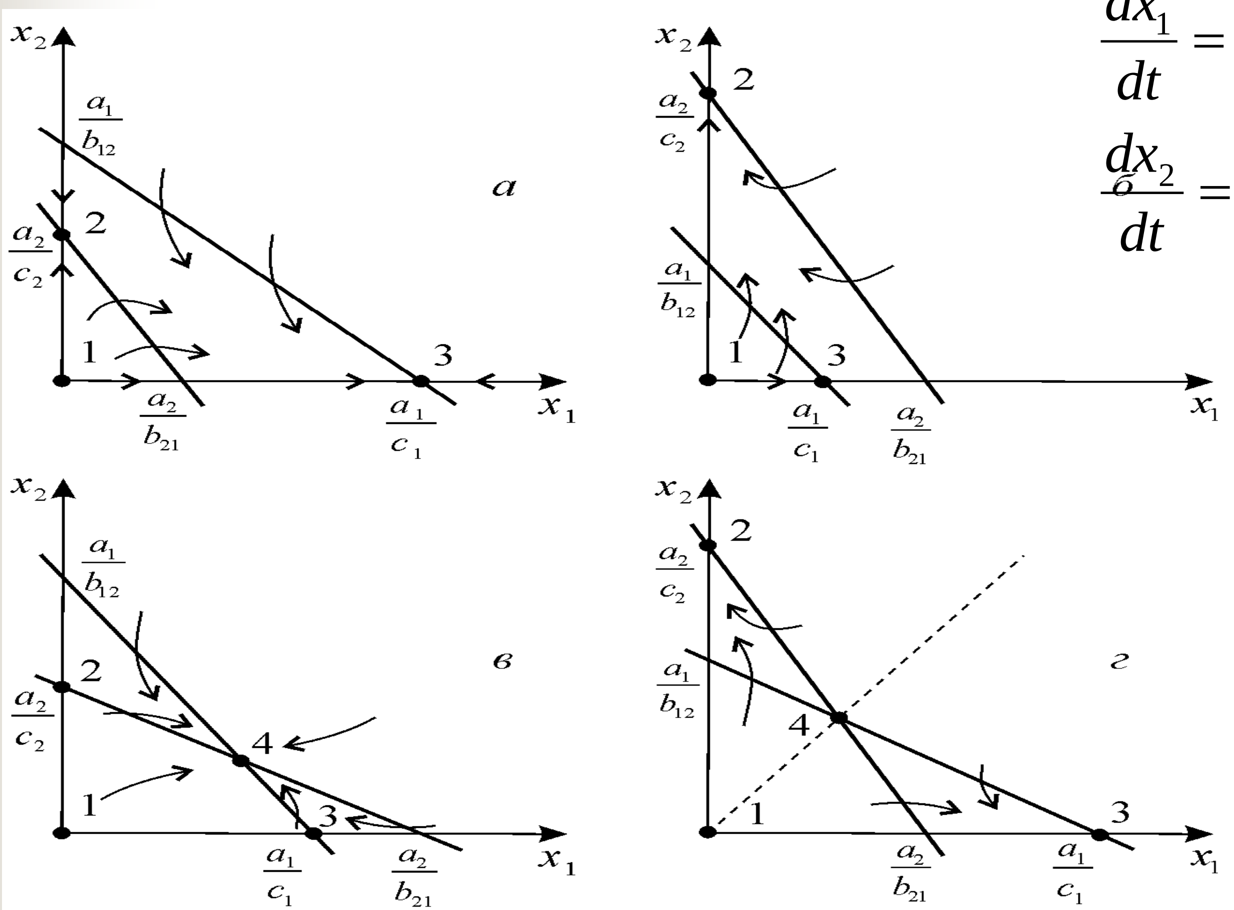
Произведение коэффициентов межпопуляционного взаимодействия меньше произведения коэффициентов внутри популяционного взаимодействия.

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

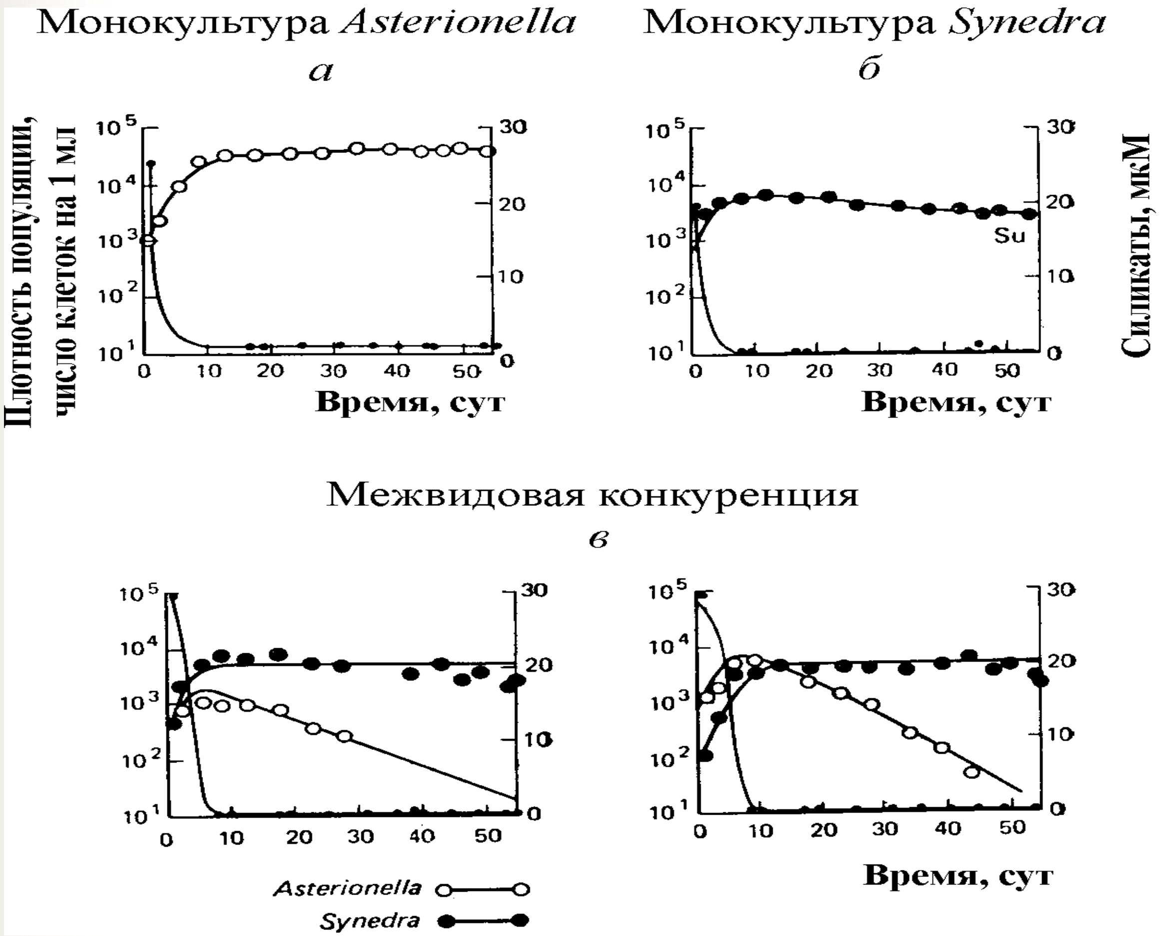
Прямые – нуль -изоклины



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

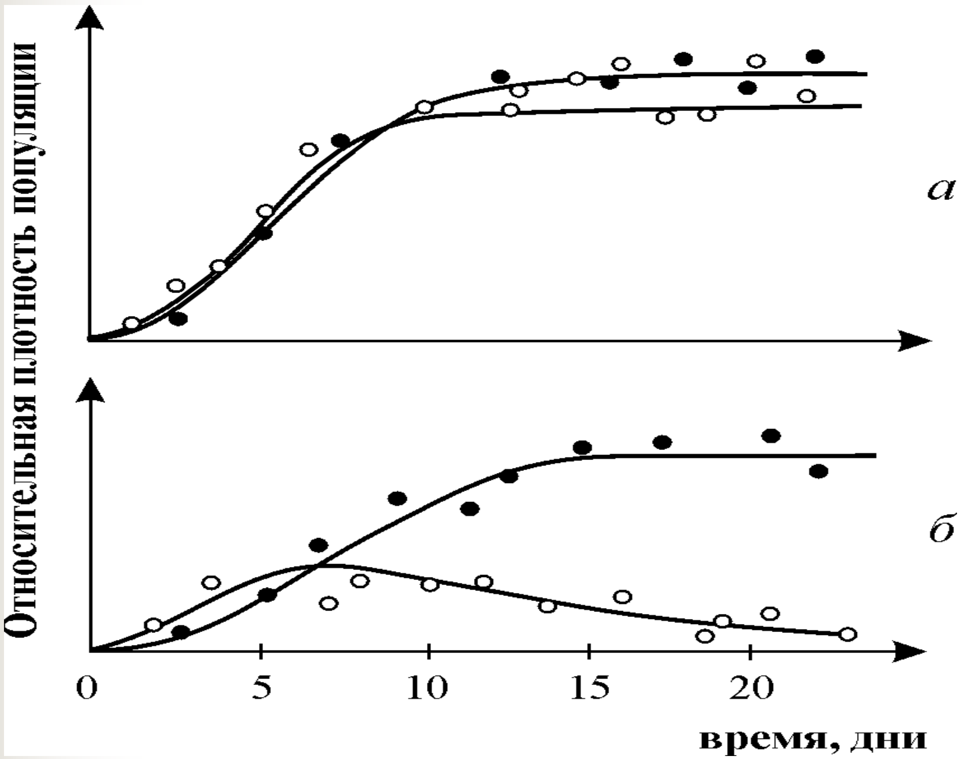
$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

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

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

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

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

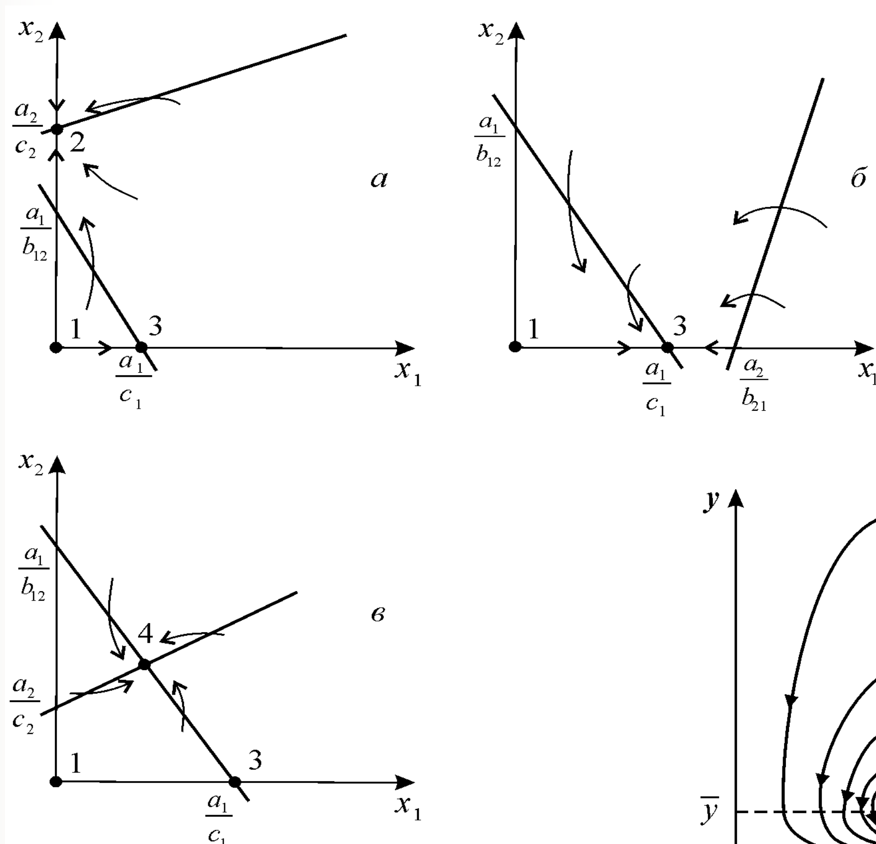
$$x_1^{(2)} = 0, x_2^{(2)} = \frac{a_2}{c_2}$$

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

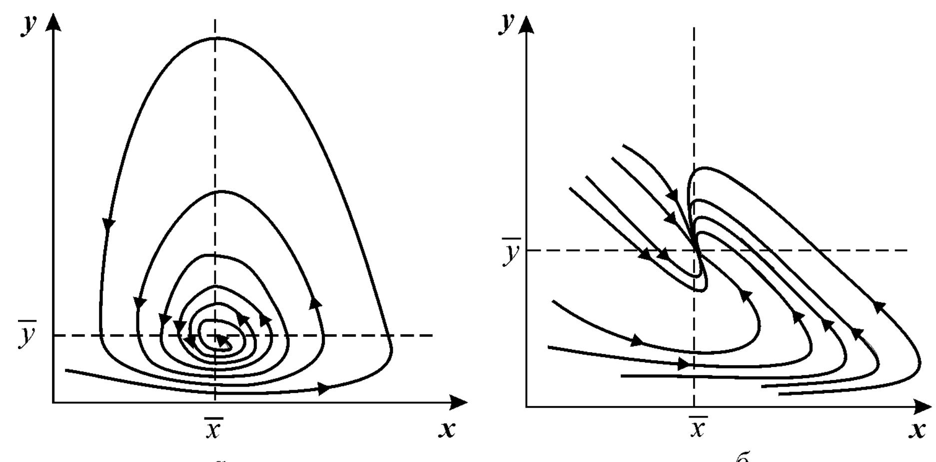
$$x_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1}, x_2^{(3)} = 0,$$

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

Изоклины на фазовом портрете хищник-жертва

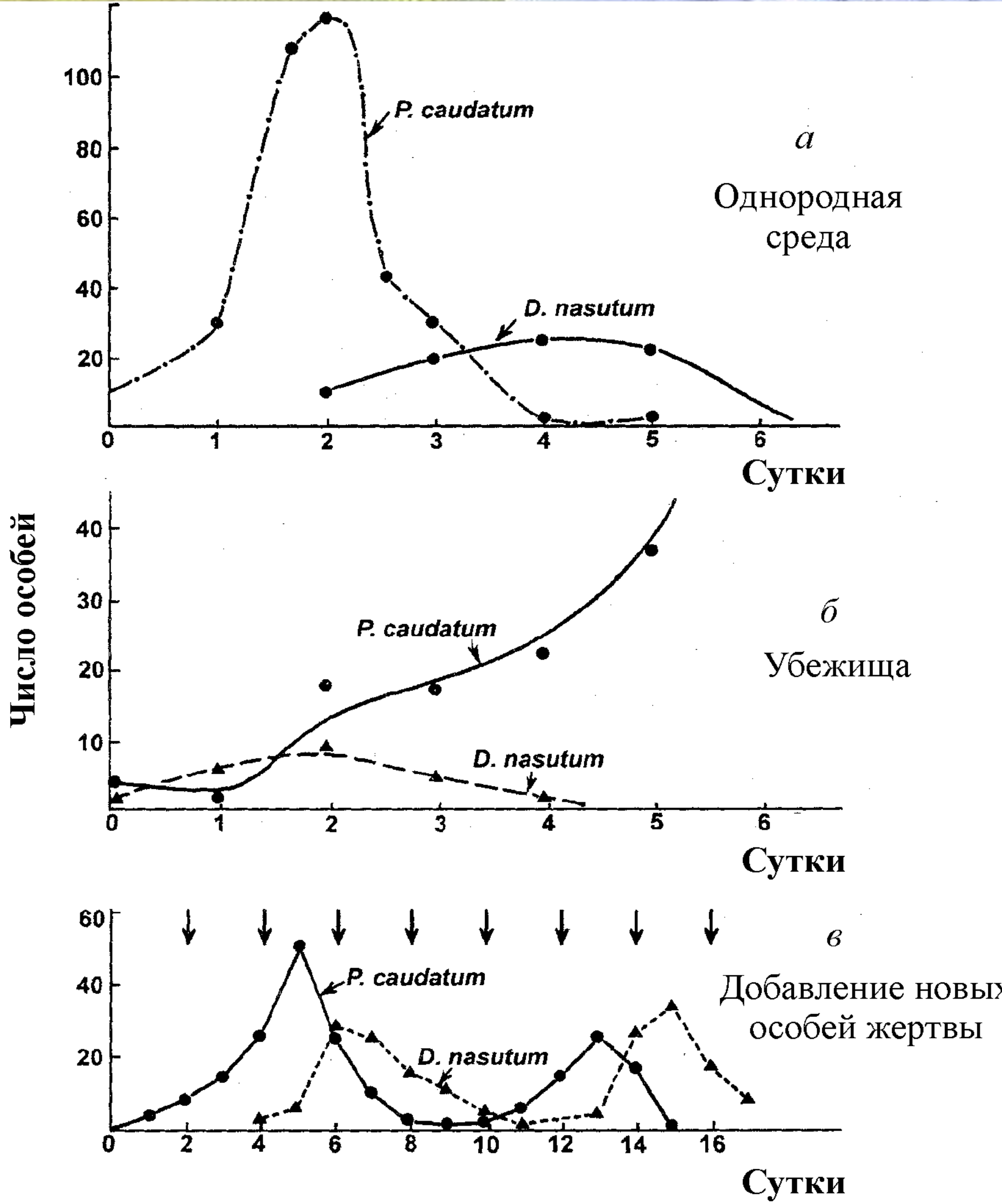


Фазовые портреты для случая в



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

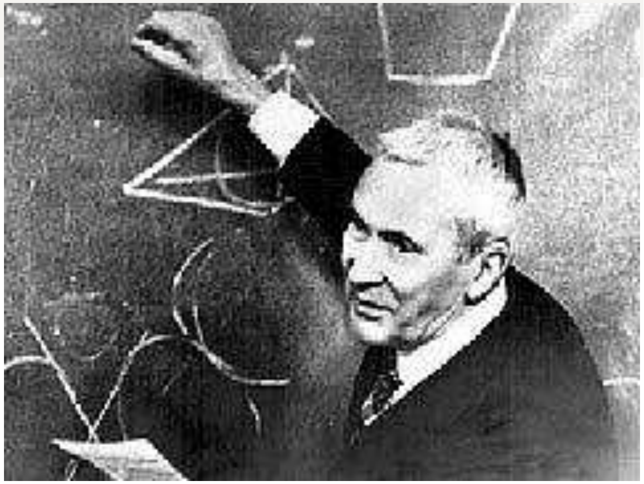


Гаузе Георгий Францевич (1910-1986)

- 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 С определяется из уравнений:

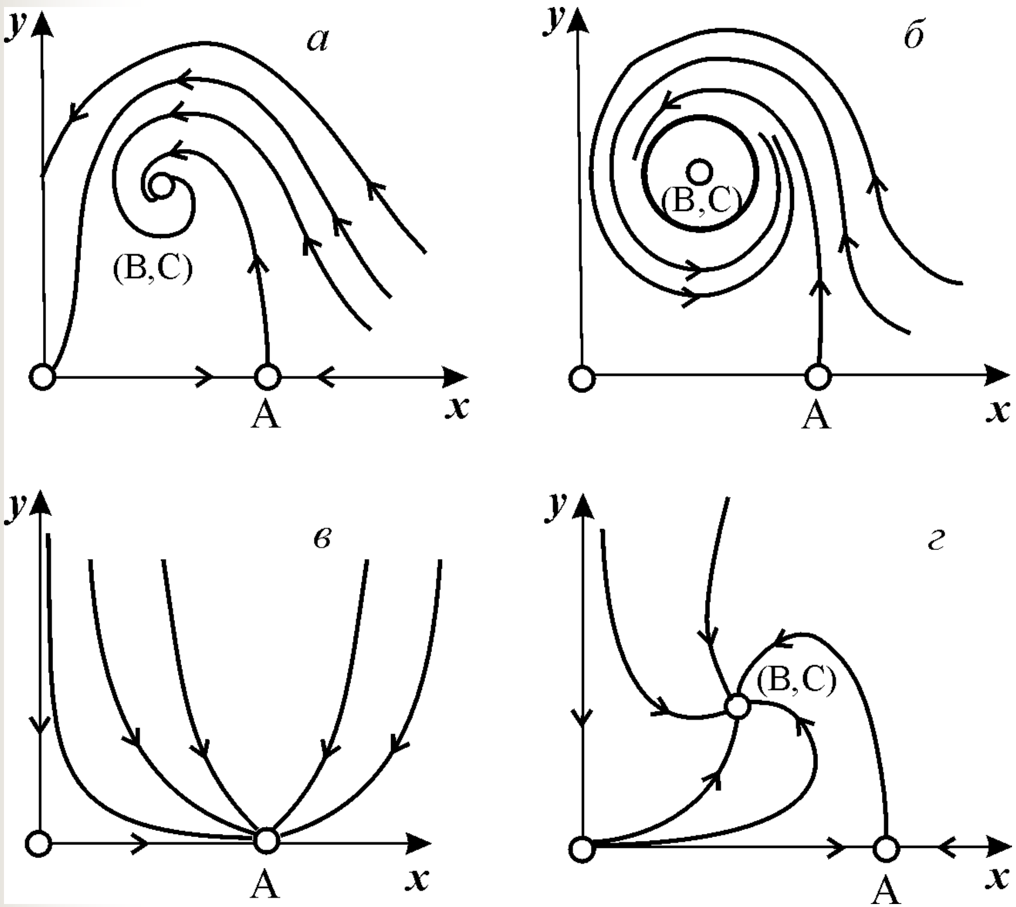
$$k_2(B) = 0;\ k_1(B)B - L(B)C = 0$$

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



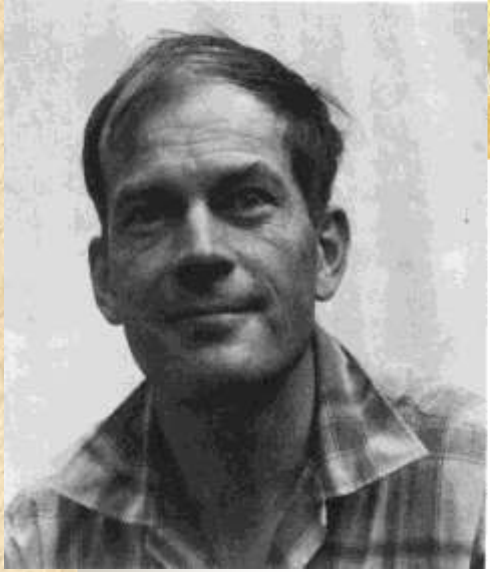
$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

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

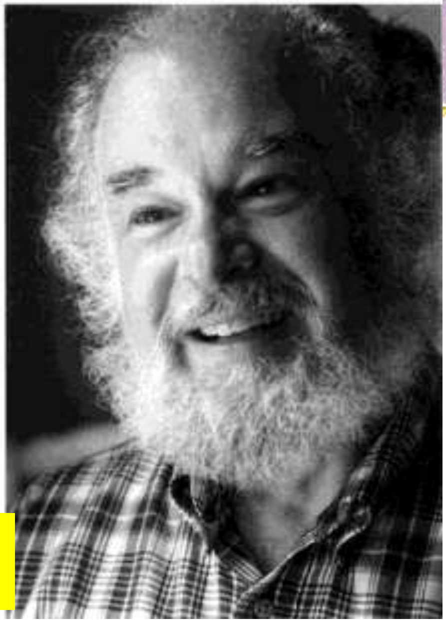
(1). $\bar{x}=0$; $\bar{y}=0$.

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

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



Модель Розенцвейга-Макартура (1965)



МакА́ртур Роберт
(MacArthur Robert,
1930-1972)

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

Функция хищничества

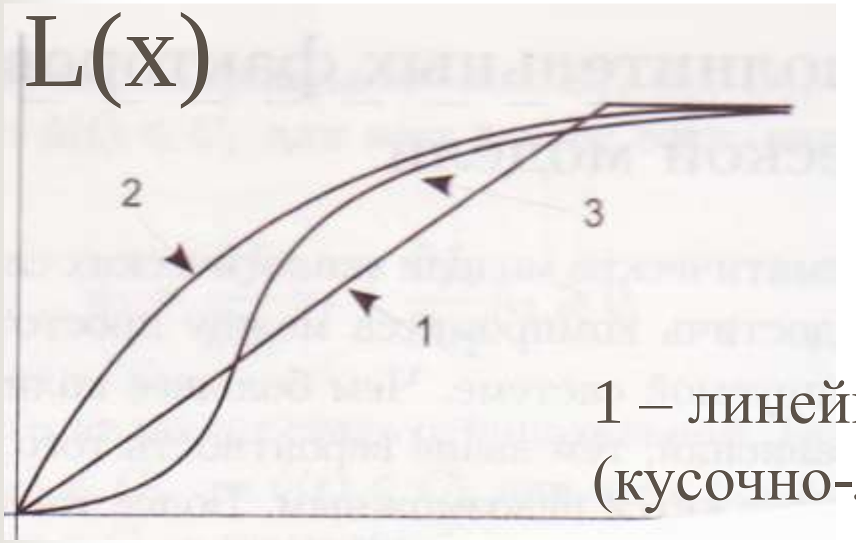
$$\frac{dx}{dt} = f(x) - yL(x),$$

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

Розенцве́йг Майкл Л.
(Rosenzweig Michael L.)

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

Функции хищничества Классификация Холлинга



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

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

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

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

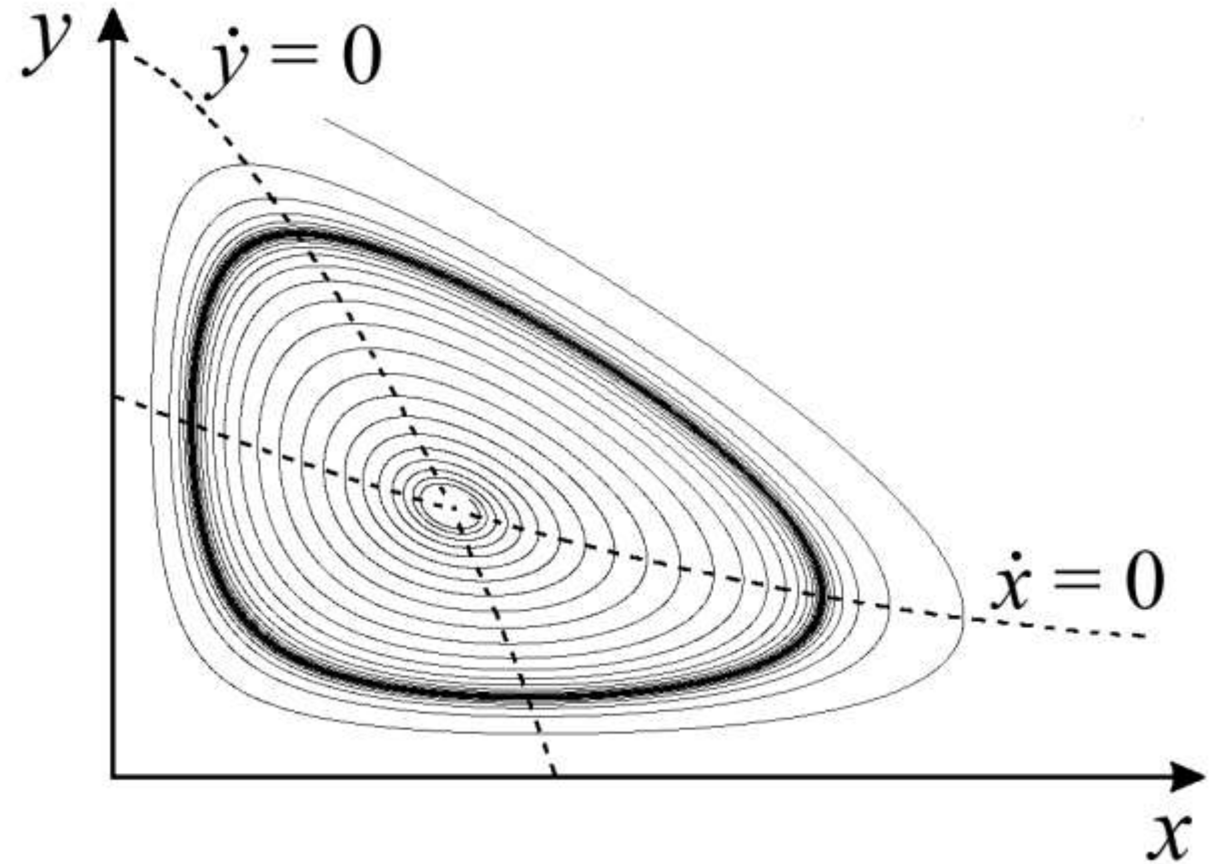
$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6 y - k_7 x + k_8 xy + k_9 x^2)$$

Первое уравнение. Насекомые вида x поедают личинок вида y (член $+ k_3 y$), 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:

($k_1 - k_2 x - x^2 < 0$ при малых x).

Во втором уравнении член k_5 отражает естественный прирост вида y; $-k_6 y$ – самоограничение этого вида, $-k_7 x$ – поедание личинок вида y насекомыми вида x, $k_8 xy$, $k_9 x^2$ – 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

Александр Дмитриевич Базыкин
1940-1954

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

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

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:

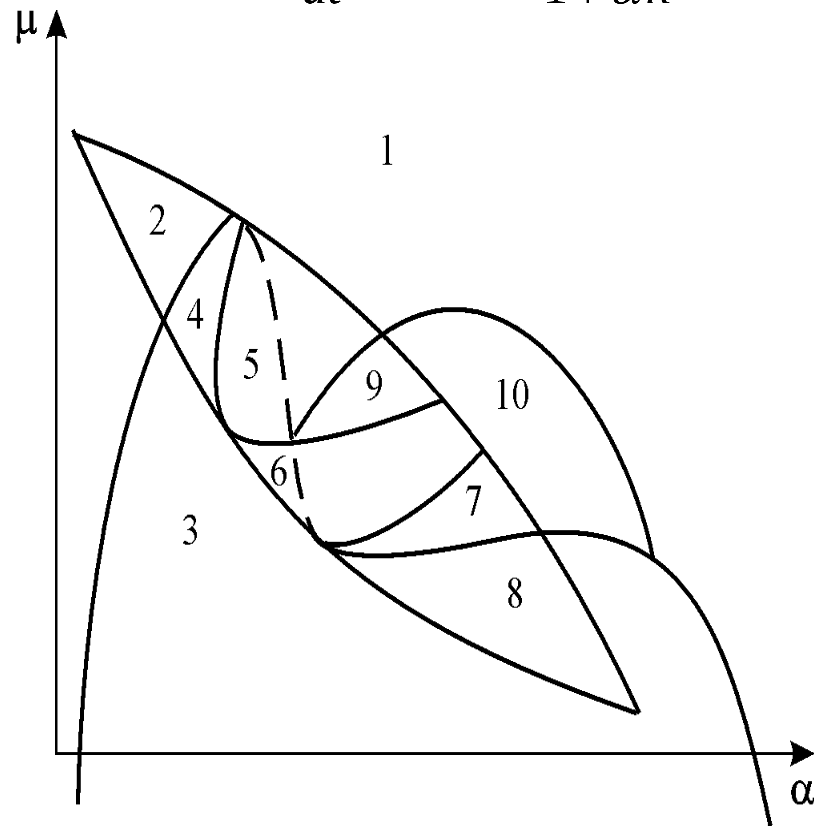
1) одно устойчивое равновесие (области 1 и 5);

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

3) два устойчивых равновесия (область 2)

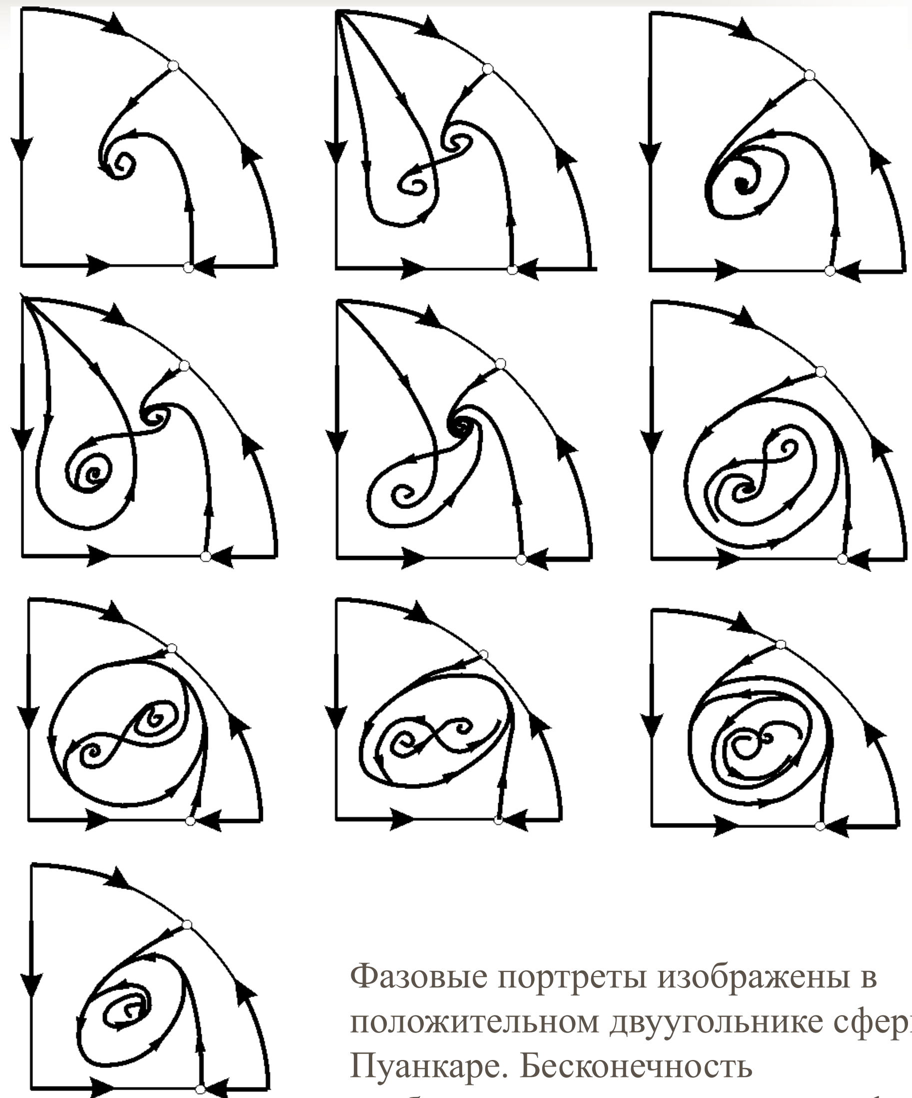
4) устойчивый предельный цикл и неустойчивое равновесие внутри него (области 6, 7, 9, 10)

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



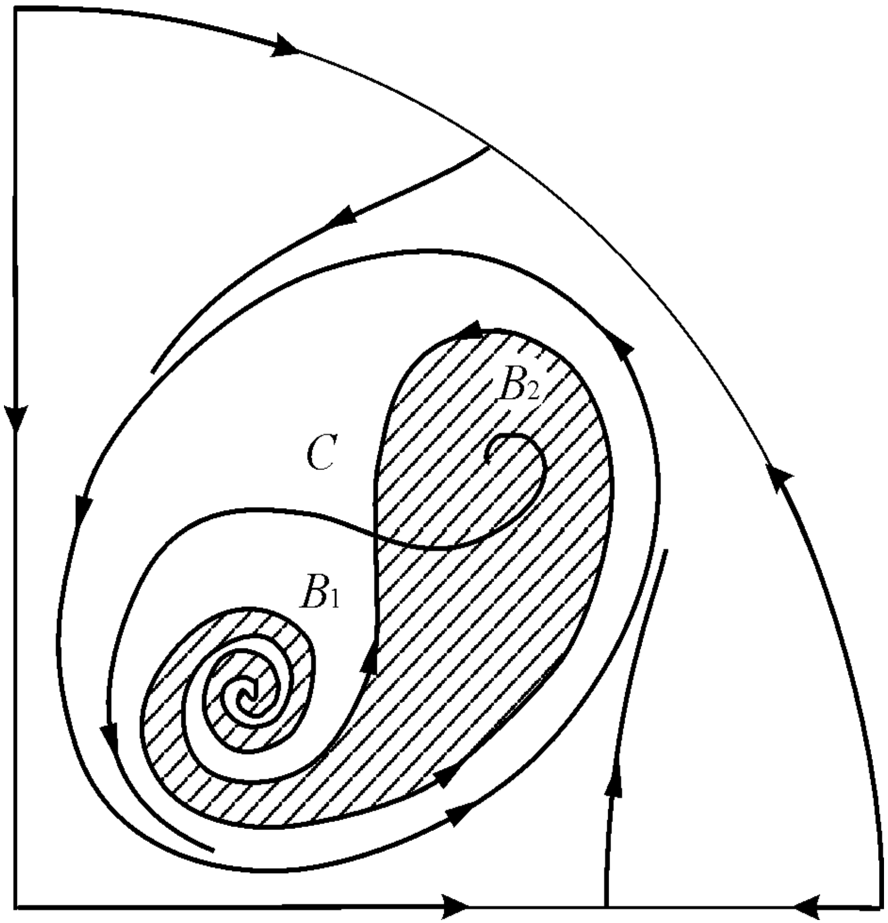
Набор фазовых портретов системы возможных в конечной части первого квадранта и соответствующих областям 1 - 10 параметрического портрета

(Базыкин, 1985)



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

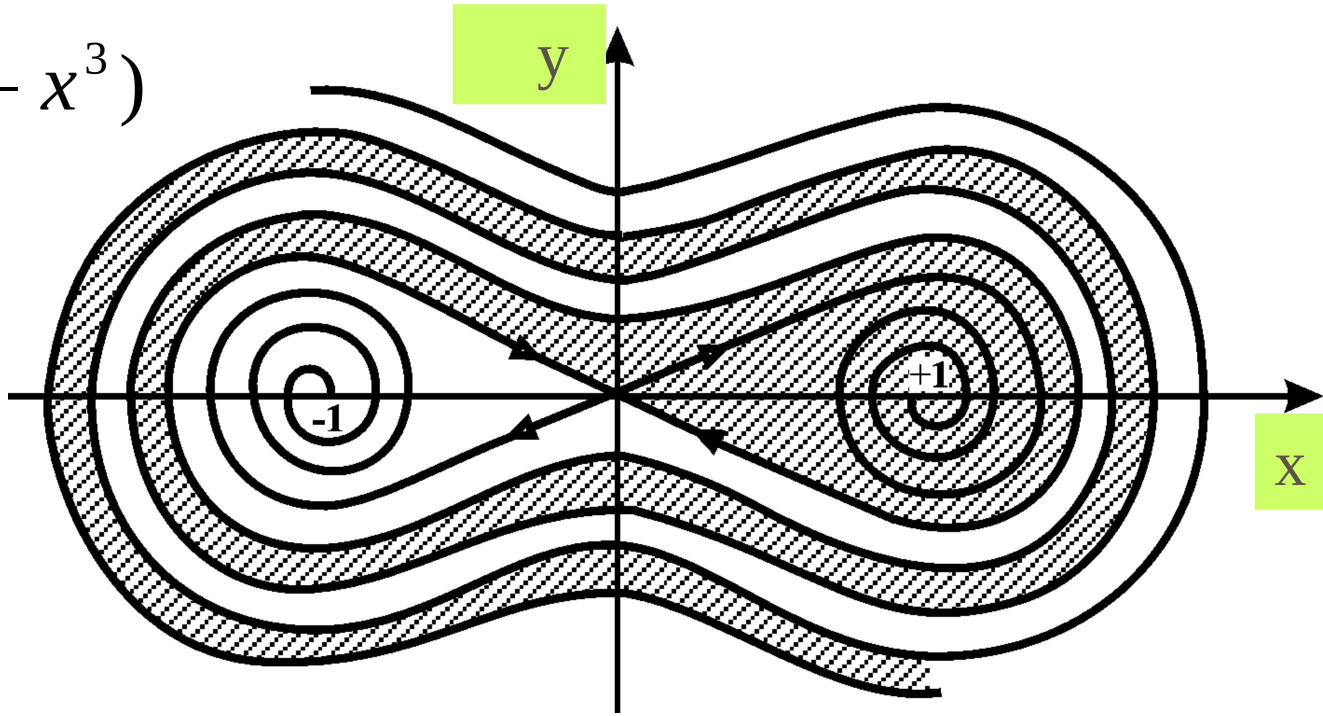
Фазовый портрет системы для параметрической области 6. Область притяжения B_2 заштрихована



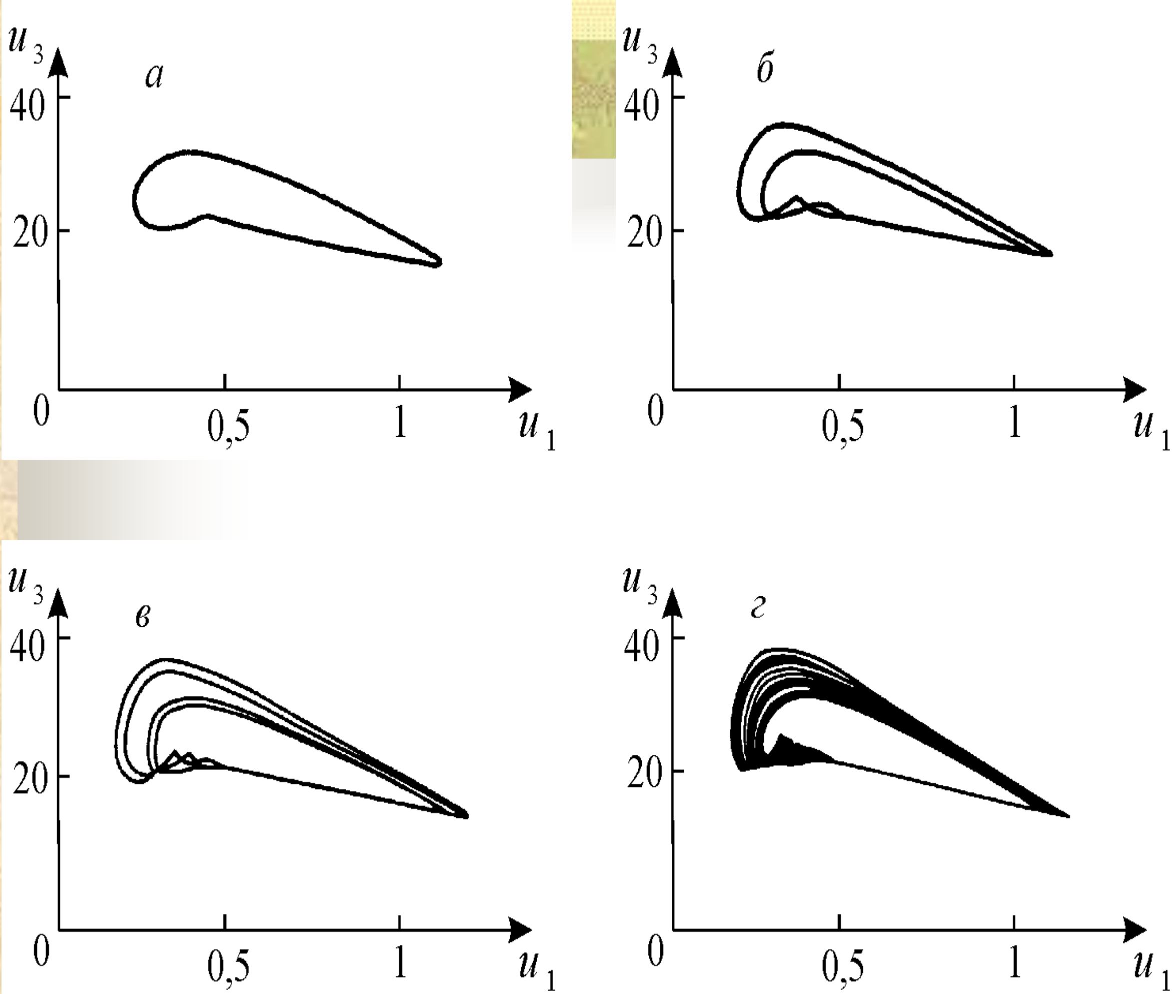
Фазовый портрет «слоистой» системы: “шарик в ложбине с двумя лунками”. Темным обозначена область притяжения стационарного состояния (+1) (Д.С.Чернавский)

$$\frac{dx}{dt} = y,$$

$$\frac{dy}{dt} = -ay + b(x - x^3)$$



Странный аттрактор в системе хищник – две жертвы

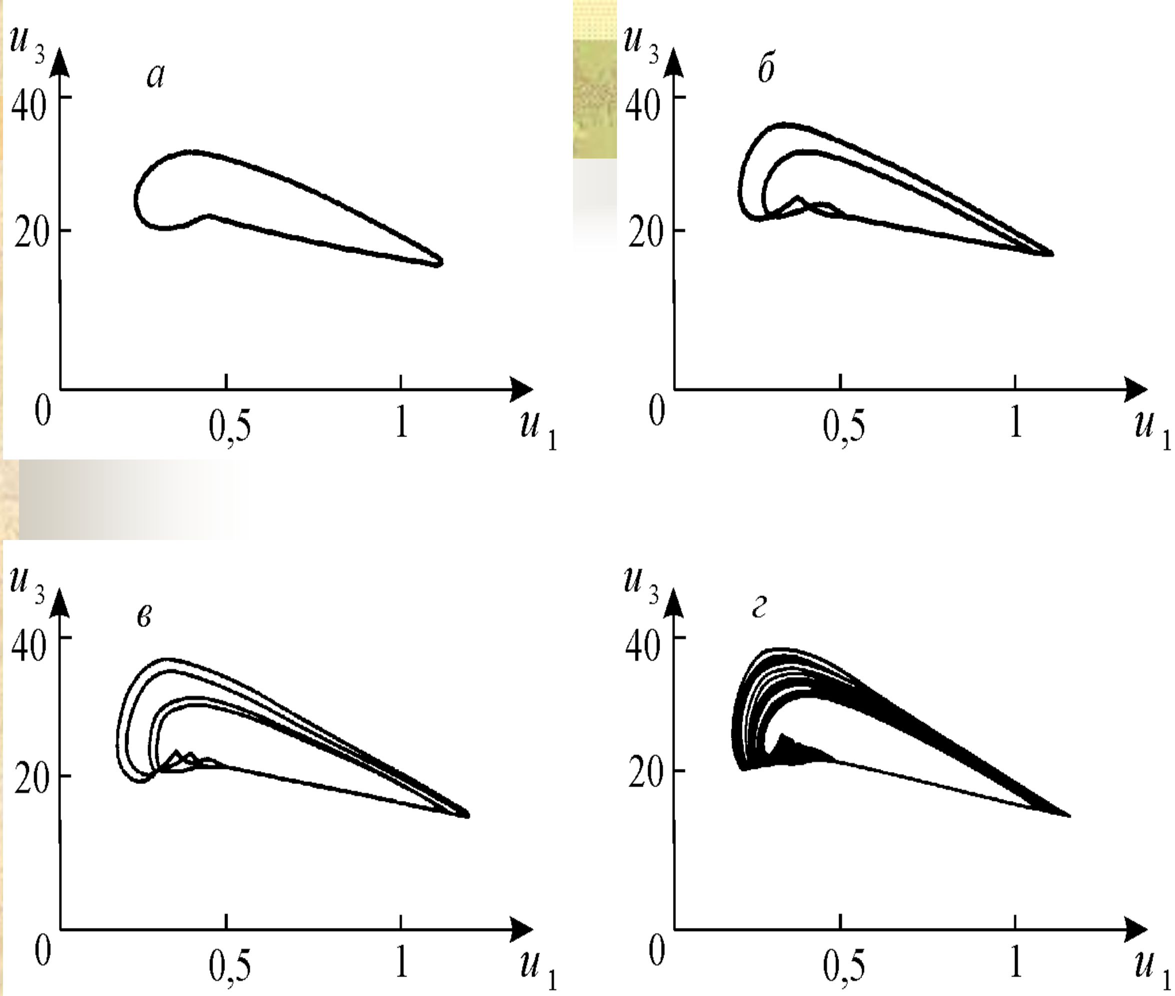


$$\frac{du_1}{dt} = u_1(\alpha_1 - u_1 - 6u_2 - 4u_3),$$

$$\frac{du_2}{dt} = u_2(\alpha_2 - u_2 - u_1 - 10u_3),$$

$$\frac{du_3}{dt} = u_3(-1 + 0.25u_1 + 4u_2 - u_3).$$

Система, описывающая взаимодействие трех видов: хищник - две жертвы (А.Д. Базыкин, Е.Апонина, Ю.Апонин, 1985). При уменьшении параметра скорости роста первой жертвы происходит усложнение траектории (последовательное удвоение предельного цикла) *а – г*. Колебательная динамика переходит в квазистохастическую

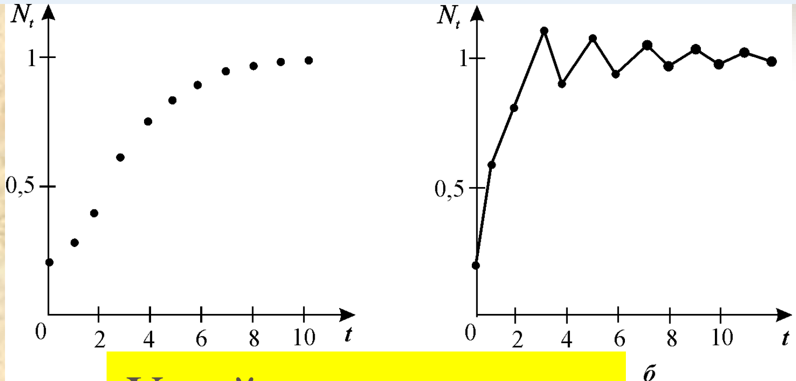


Странный аттрактор в системе хищник – две жертвы

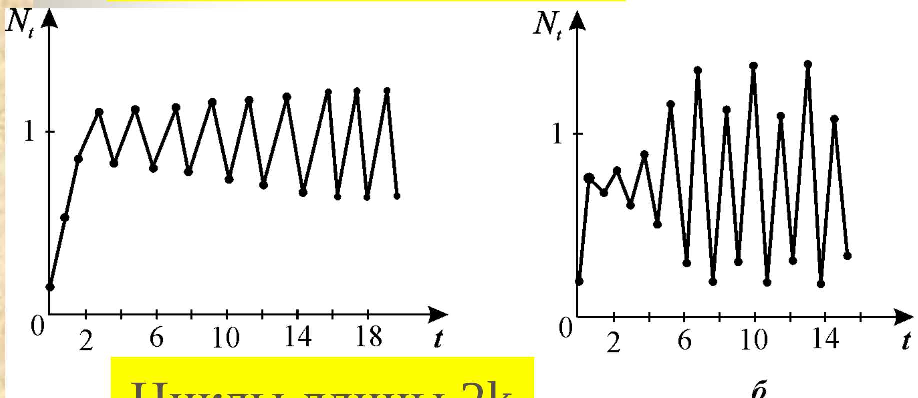
$$\frac{du_1}{dt} = u_1(\alpha_1 - u_1 - 6u_2 - 4u_3),$$
$$\frac{du_2}{dt} = u_2(\alpha_2 - u_2 - u_1 - 10u_3),$$
$$\frac{du_3}{dt} = u_3(-1 + 0.25u_1 + 4u_2 - u_3).$$

Система, описывающая взаимодействие трех видов: хищник - две жертвы (А.Д. Базыкин, Е.Апонина, Ю.Апонин, 1985). При уменьшении параметра скорости роста первой жертвы происходит усложнение траектории (последовательное удвоение предельного цикла) *а – г*. Колебательная динамика переходит в квазистохастическую

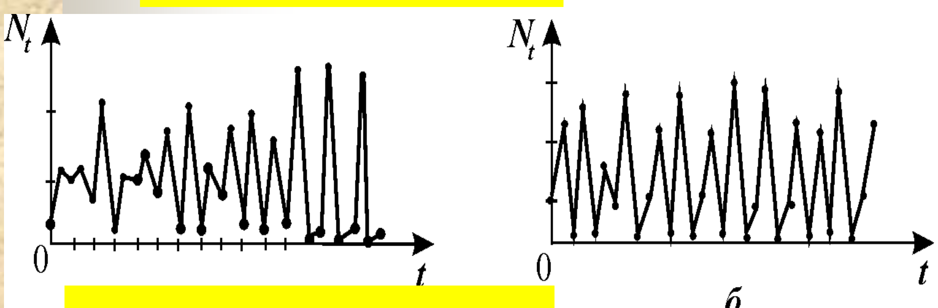
Переход к хаосу через удвоение периода



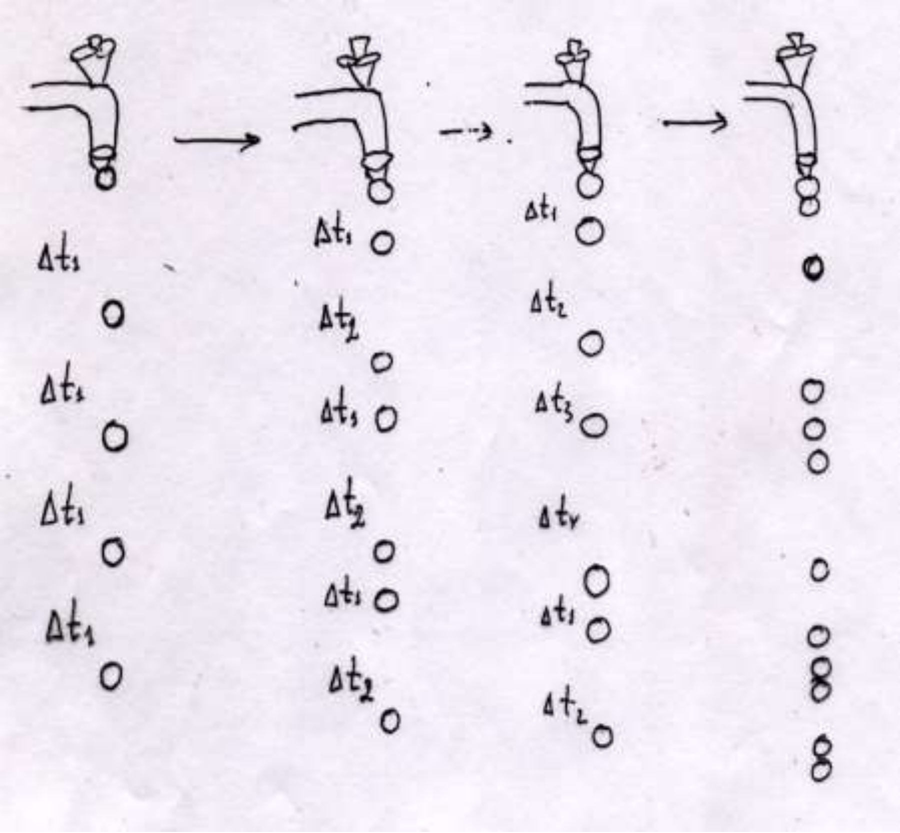
Устойчивое решение



Циклы длины 2k



Динамический хаос



$$N_{t+1} = N_t \exp\left\{ r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \right\}$$

Модели замкнутых экосистем

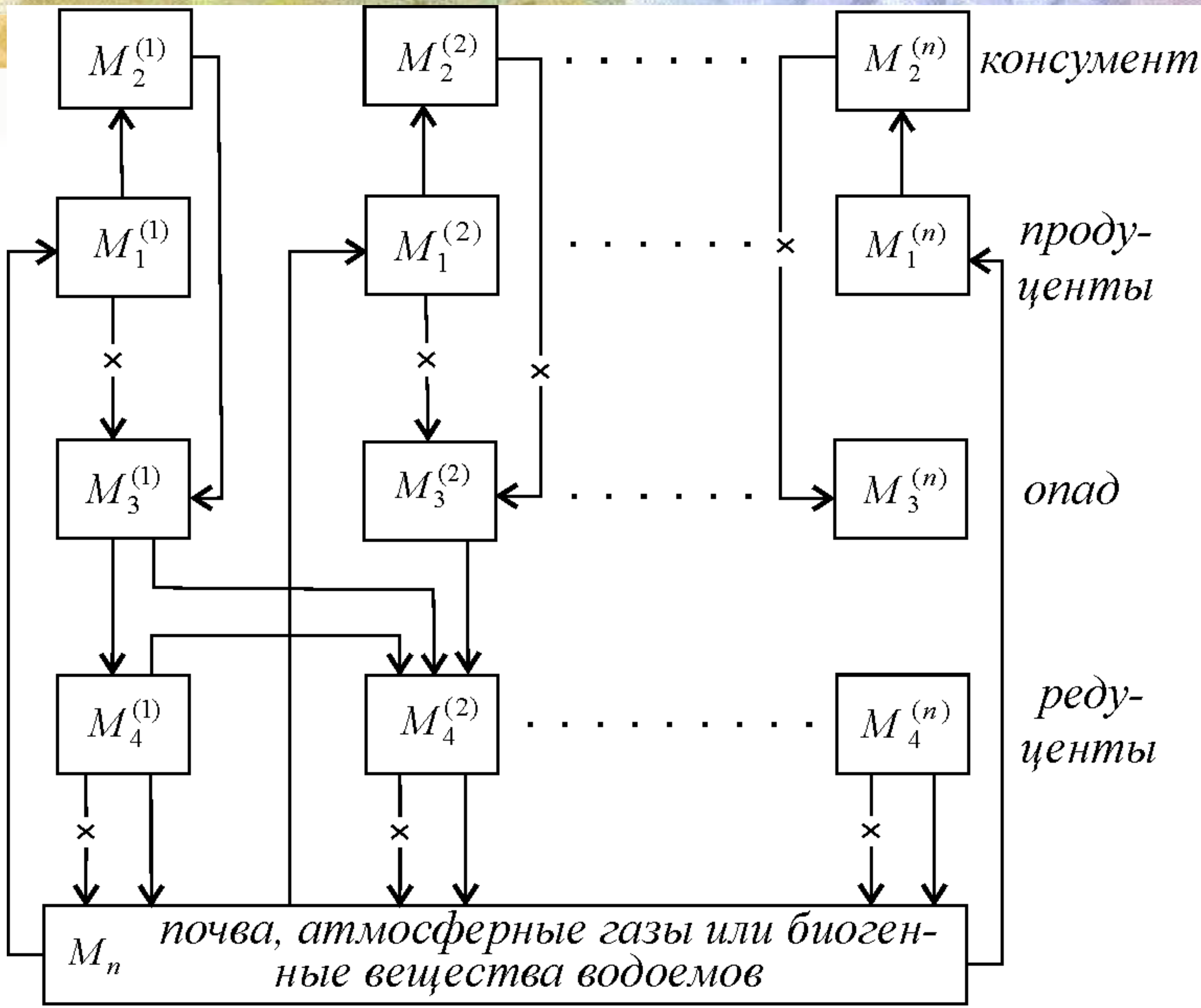
В.В.Алексеев, Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.

Физическое и математическое моделирование экосистем

Вячеслав Викторович Алексеев (1940-2007)

Физик, эколог, геофизик. Динамика процессов в замкнутых экосистемах. Возобновляемые источники энергии

Схема потоков вещества по трофическим пирамидам в замкнутой экосистеме



$$\sum_{i,k} M_i^k + M_{\Pi} = M$$

Система уравнений для трех трофических уровней

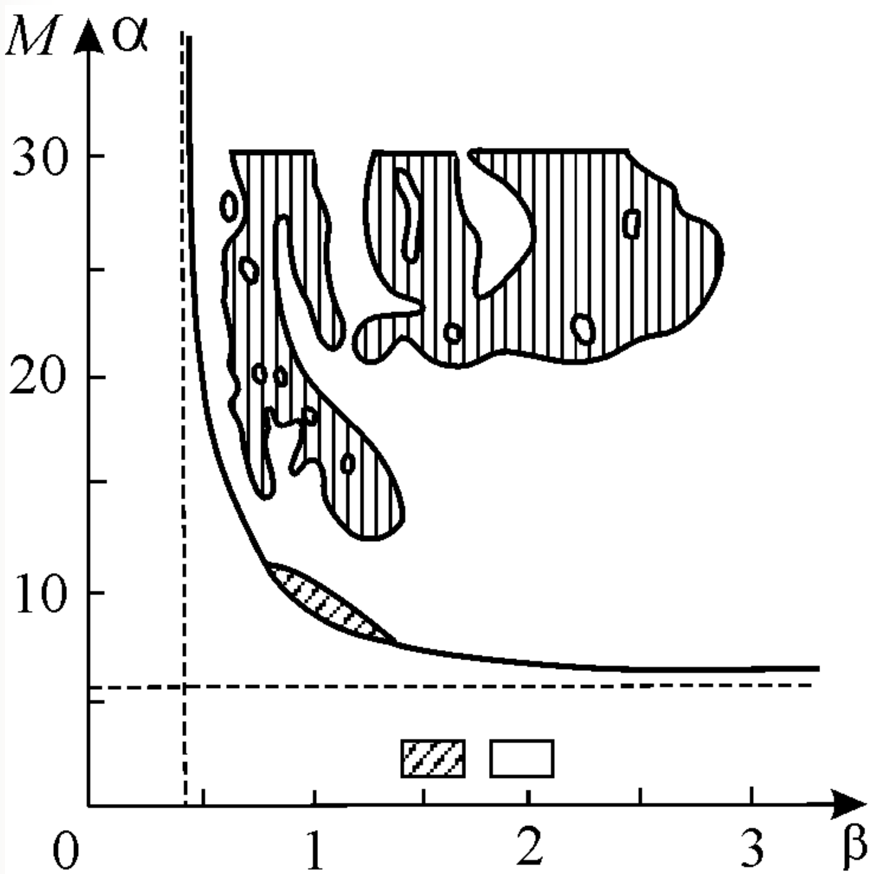
$$dM_1^{(i)}/dt = -\varepsilon_1^{(i)} M_1^{(i)} + \gamma_1^{(i)} M_1^{(i)} M_2,$$ растения

$$dM_2^{(i)}/dt = \varepsilon_1^{(i)} M_1^{(i)} M_2^{i} - \sum_{k=1}^{n} \gamma_2^{(ik)} M_2^{(i)} M_3^{(k)},$$ травоядные

$$dM_3^{(i)}/dt = -\varepsilon_3^{(i)} M_3^{i} + \sum_{k=1}^{n} \gamma_3^{(ik)} M_2^{(i)} M_3^{(i)},$$ хищники

$$dM_{\Pi}/dt = \sum_{i-1}^{n} \left[\varepsilon_3^{(i)} M^{(i)} + \sum_{k=1}^{n} \left(\gamma_2^{(ik)} - \gamma_3^{ik} \right) M_2^{(i)} M_3^{(k)} - \gamma_1^{i} M_1^{(i)} M_{\Pi} \right].$$

Области стохастичности (штриховка) для системы два хищника – две жертвы



Александр Юрьевич Лоскутов (1960 – 2011)
Профессор физического факультета МГУ

В.В.Алексеев, А.Ю.Лоскутов. О возможности управления системы со странным аттрактором. Проблемы экологического мониторинга, 1985

Вопросы

- Как Вы думаете, в чем биологическая целесообразность
- колебательных изменений характеристик биологических систем?
- Хаотических изменений характеристик биологических систем?

Хищник-жертва в пространстве

Модели реакция-диффузия-адвекция

$$\frac{\partial p}{\partial t} = F(p) - div(\mathbf{v}p) + \delta \Delta p$$

Локальные демографические процессы

Направленный поток плотности популяции со скоростью v

Случайные миграции

Хищник-жертва.
Хищник движется направленно.

Сапухина, Тютюнов и др., 2006; Arditi et al., 2008

$$\frac{\partial N}{\partial t} = N(1-N) - \frac{aNP}{1+ahN} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2},$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{aNP}{1+ahN} - mP - \frac{\partial (Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2},$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = k\frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}.$$

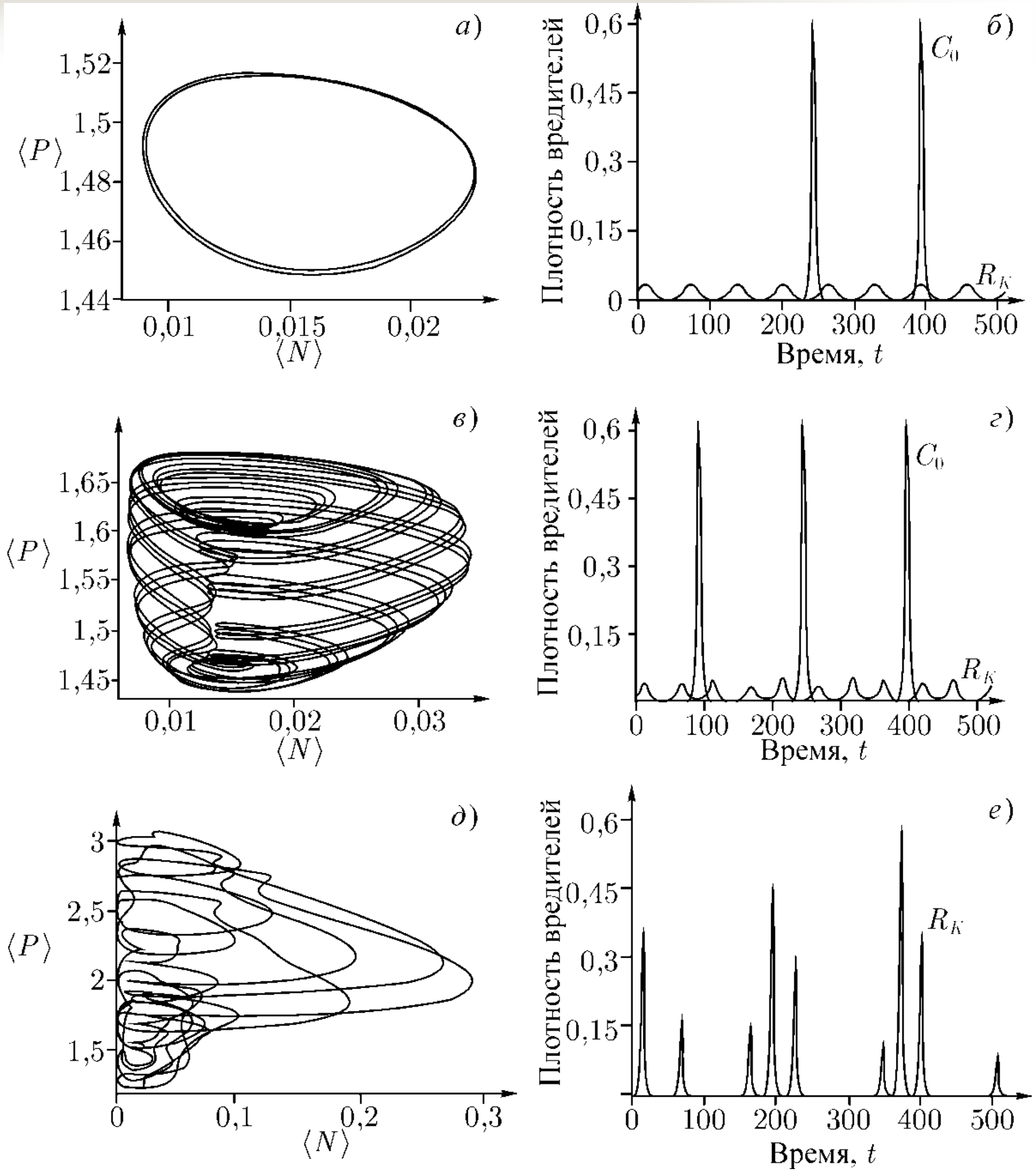
Уравнение для изменения скорости (адвективного ускорения)

k – коэф. таксиса хищника

Биологический контроль

Без учета таксиса хищника – регулярные колебания с большой амплитудой

Сильный таксис – Неоднородный хаотический режим с небольшой средней амплитудой, но большими выбросами (вспышками численности вредителя)



Литература

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

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

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

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

V.Volterra. Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris, 1931

В.Вольтерра: «Математическая теория борьбы за существование». М.. Наука, 1976

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

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