

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)

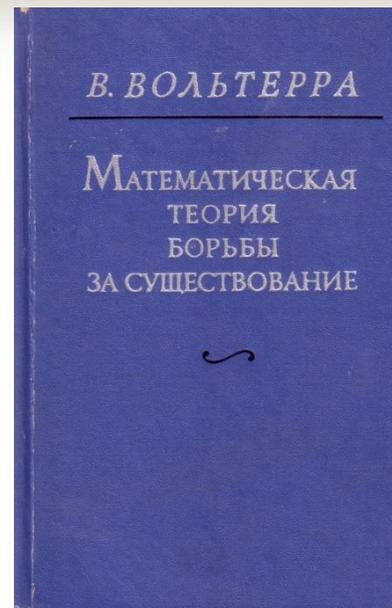
- *Обобщенные модели взаимодействия видов.*
- *Модель Колмогорова.*
- *Модель взаимодействия двух видов насекомых
Макартура.*
- *Параметрический и фазовые портреты системы
Базыкина.*
- *Агентные модели популяций*

Вито Вольтерра

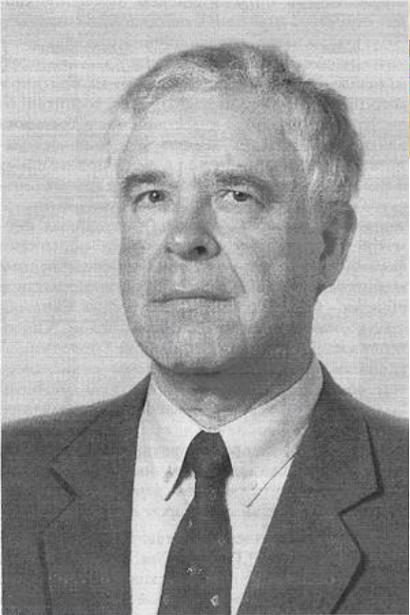
Vito Volterra. Lecons sur la Theorie
Mathematique de la Lutte pour la Vie. Paris, 1931

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

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



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.

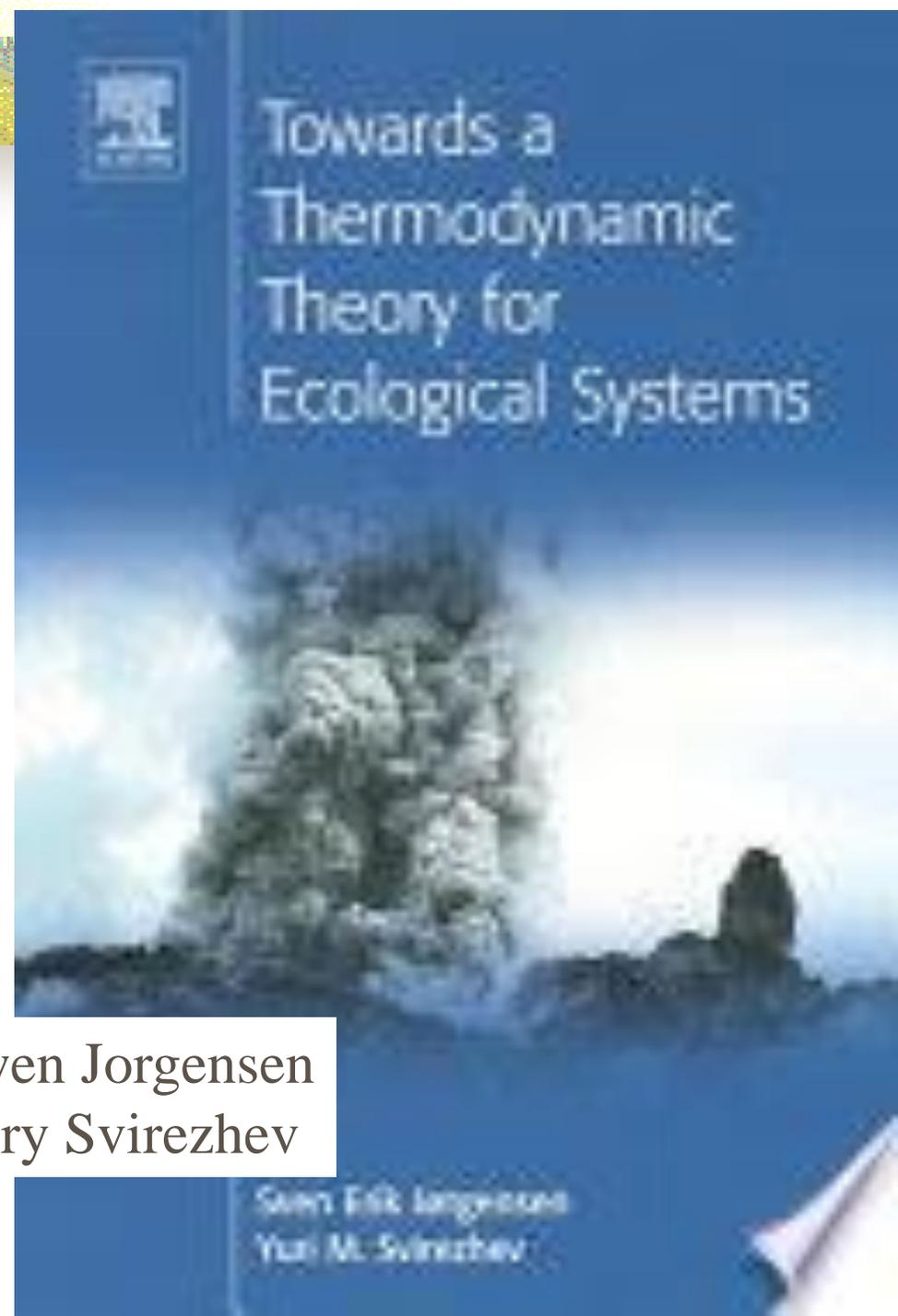


Юрий Михайлович Свирежев (1938-2007)

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



Sven Jorgensen
Yury Svirezhev

Sven Erik Jørgensen
Yuri M. 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)

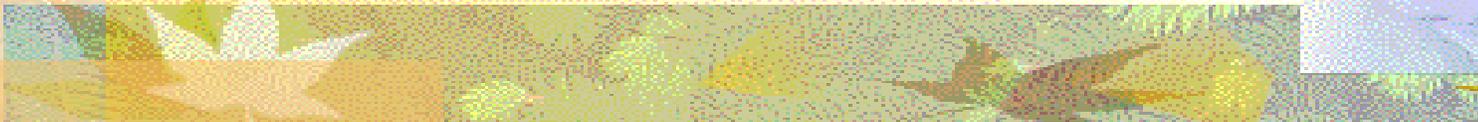
- 4. Если имеется пища в ограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемой видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятому с некоторым коэффициентом, зависящим от вида
- 5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном 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 взаимодействия 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	$b_{12}, b_{21} = 0$

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

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



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»

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

Начало координат при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел.

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

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.

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

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

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

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

$$(4). \quad x_1 = \frac{a_1c_2 - a_2b_{12}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}, \quad x_2 = \frac{a_2c_1 - a_1b_{21}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}$$

Условие сосуществования видов

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

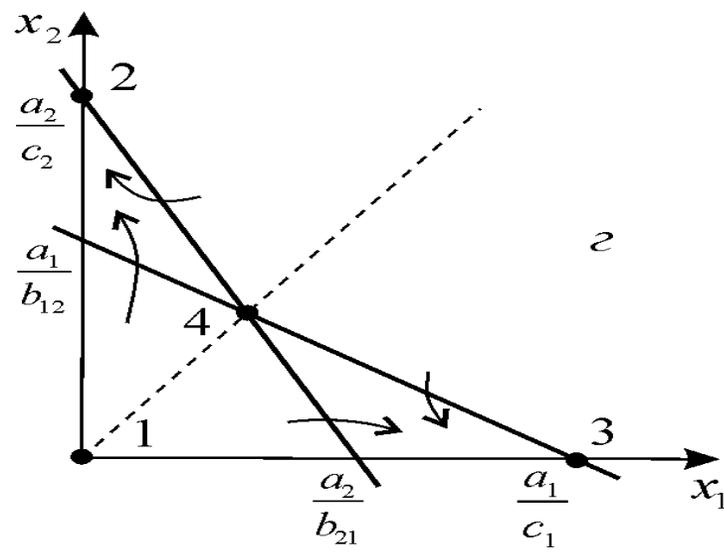
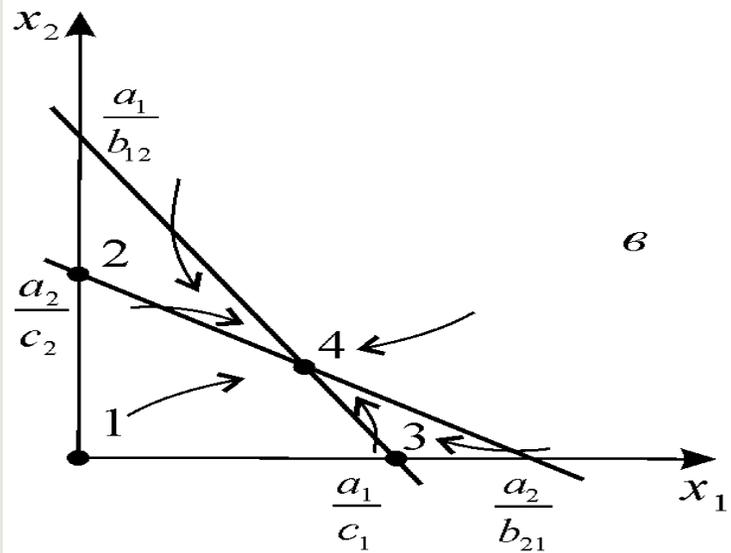
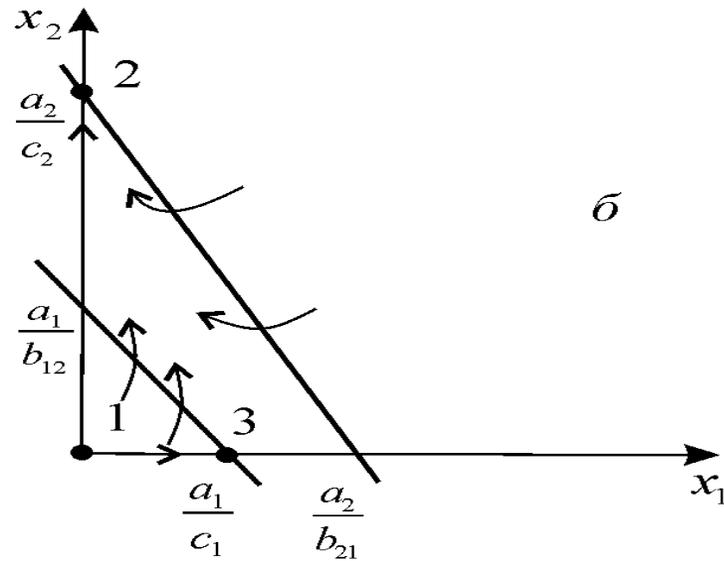
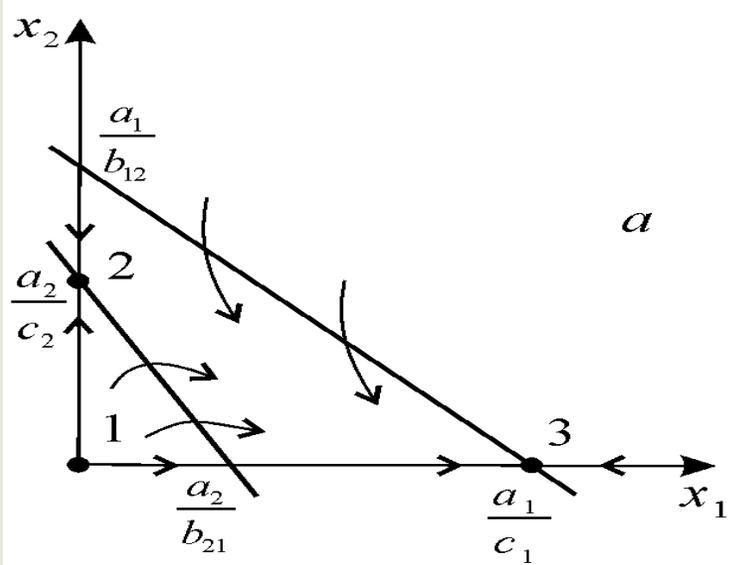
- a_i - коэффициенты собственной скорости роста видов,
- c_i - константы самоограничения численности (внутри видовой конкуренции)
- b_{ij} - константы взаимодействия видов, $(i, j=1,2)$.


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

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

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



ФАЗОВЫЕ
 ПОРТРЕТЫ
 КОНКУРЕНЦИИ
 Прямые –
 нуль -изоклины

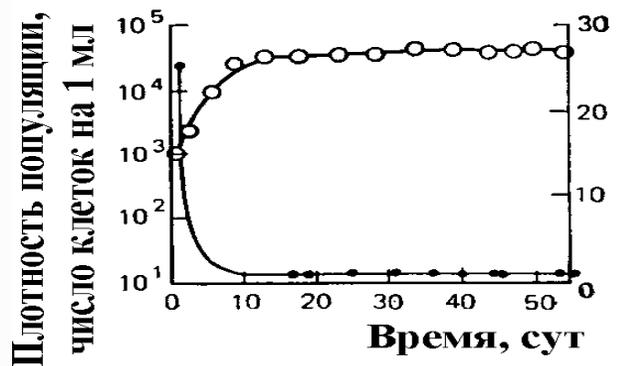
$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$

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

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 *Synedra* ведет себя сходным образом и поддерживает концентрацию силиката на еще более низком уровне. *в* - при совместном культивировании (в двух повторностях) *Synedra* вытесняет *Asterionella Formosa*. (Tilmanetal, 1981)

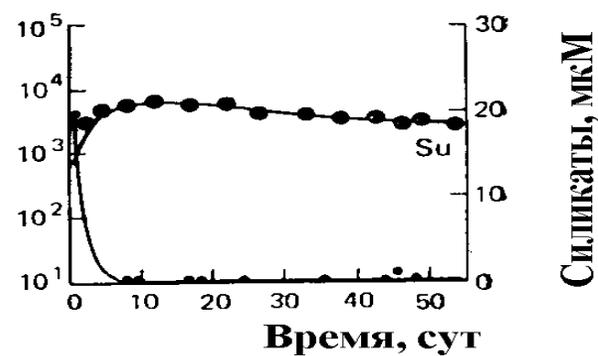
Монокультура *Asterionella*

а



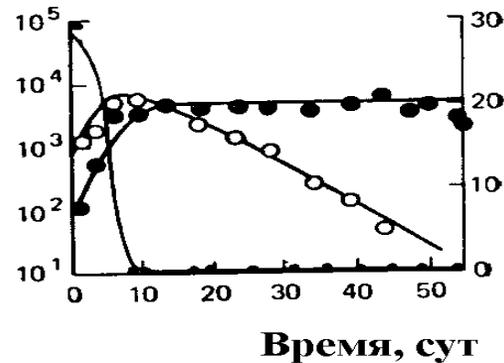
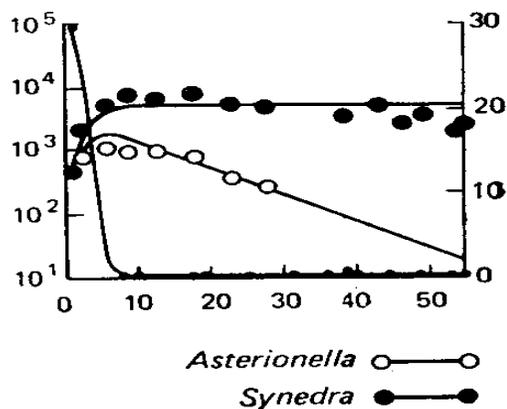
Монокультура *Synedra*

б



Межвидовая конкуренция

в



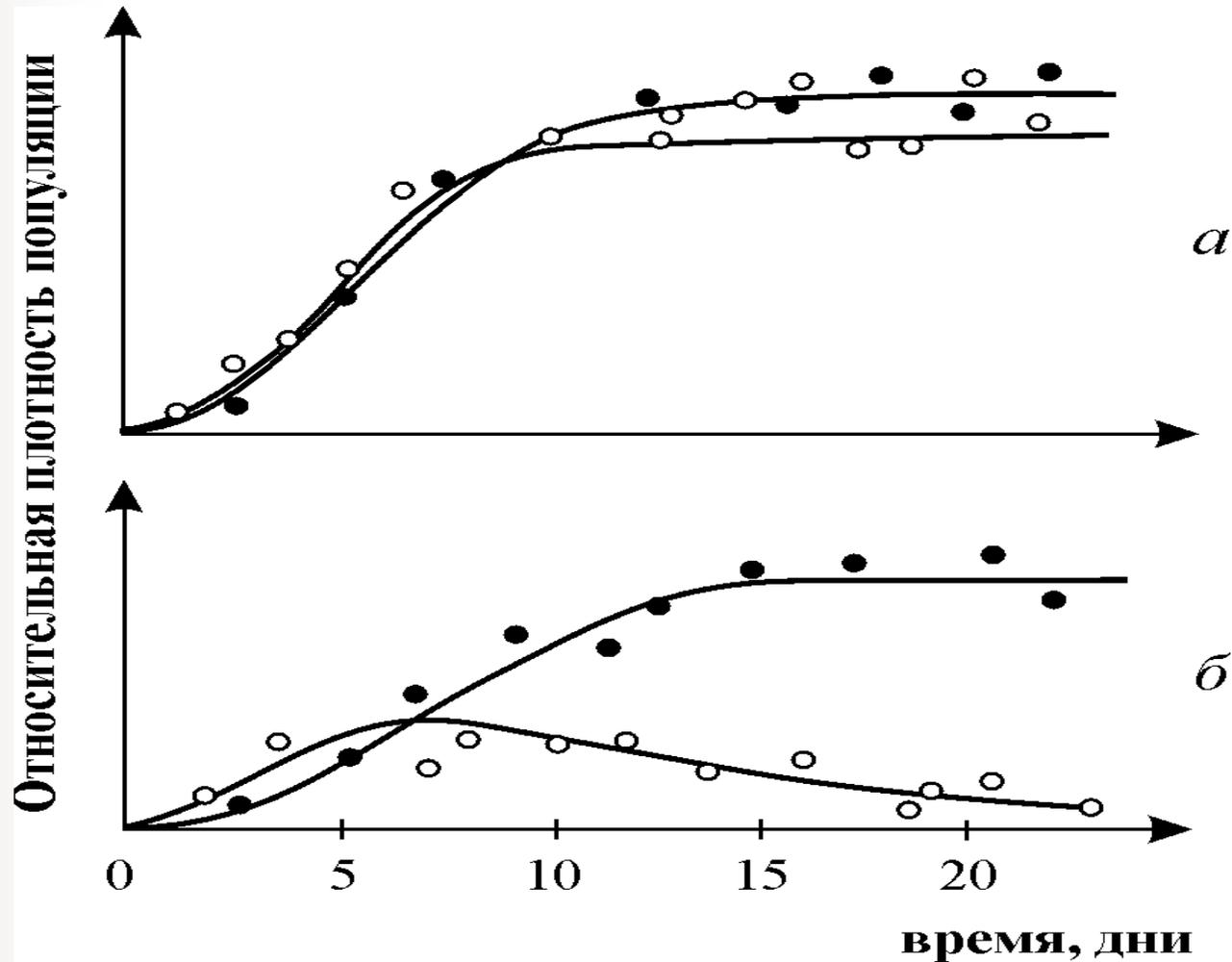
Asterionella ○ — ○
Synedra ● — ●

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

a - Кривые роста популяций двух видов *Paramecium* 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	$b_{12}, b_{21} = 0$

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

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



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

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

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

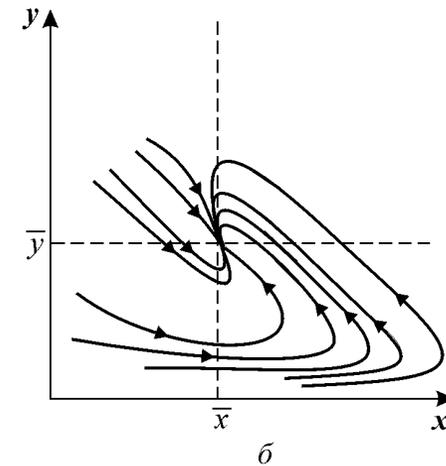
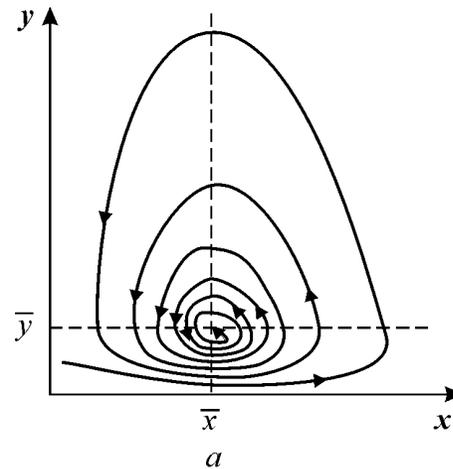
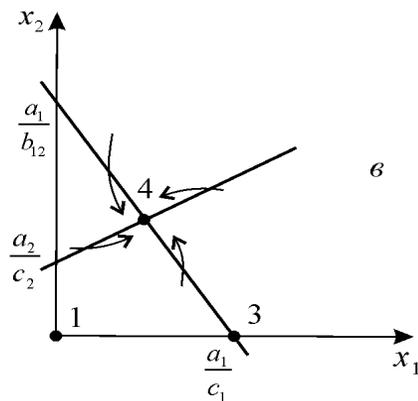
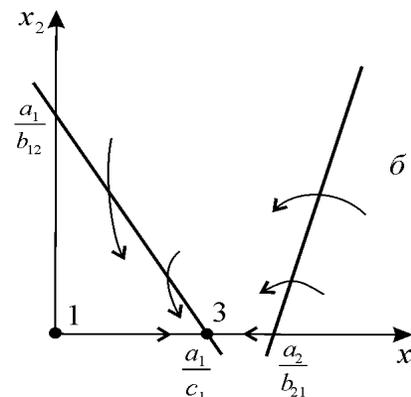
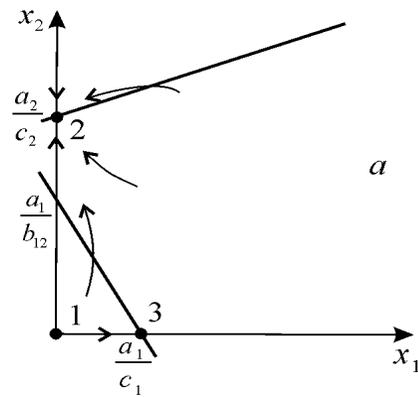
$$x_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1}, x_2^{(3)} = 0,$$

$$x_1^{(4)} = \frac{a_1 c_1 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}, x_2^{(4)} = \frac{a_2 c_1 + a_1 b_{21}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}$$

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 (a_1 - b_{12} x_2 - c_1 x_1),$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 (a_2 + b_{21} x_1 - c_2 x_2)$$

Изоклины на фазовом портрете хищник-жертва

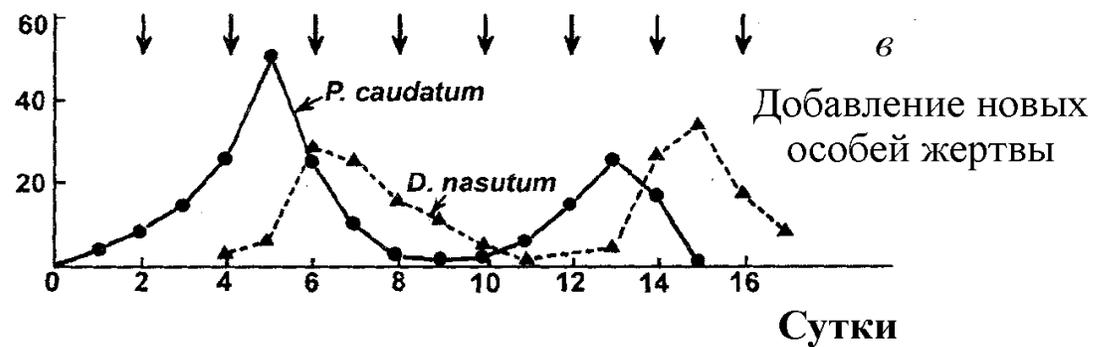
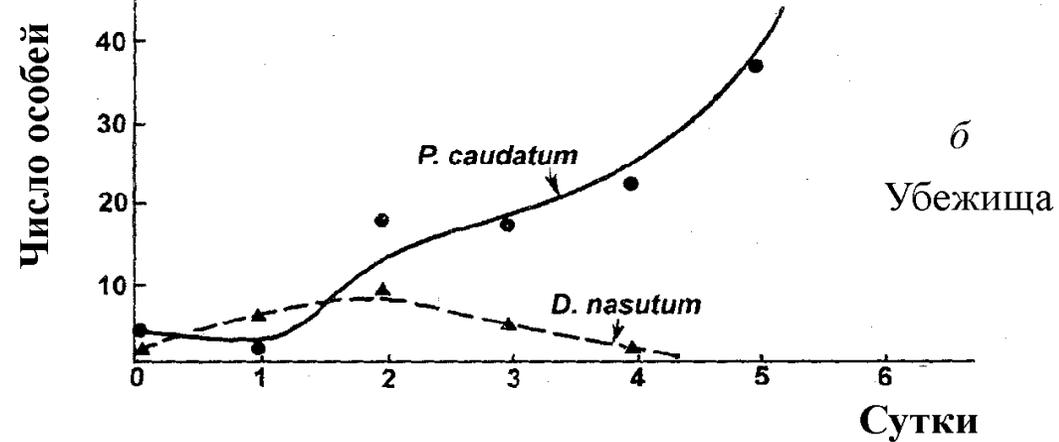
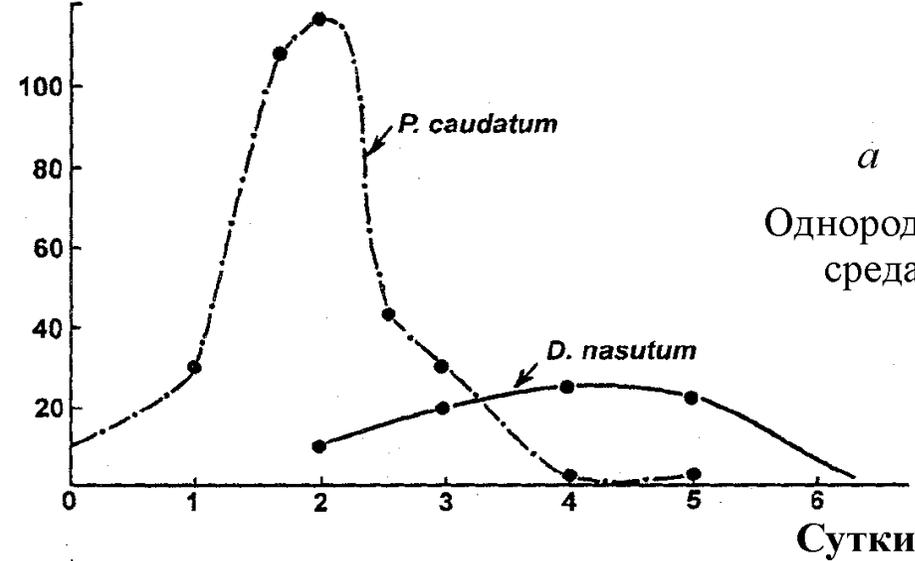


Фазовые портреты для случая в

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

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

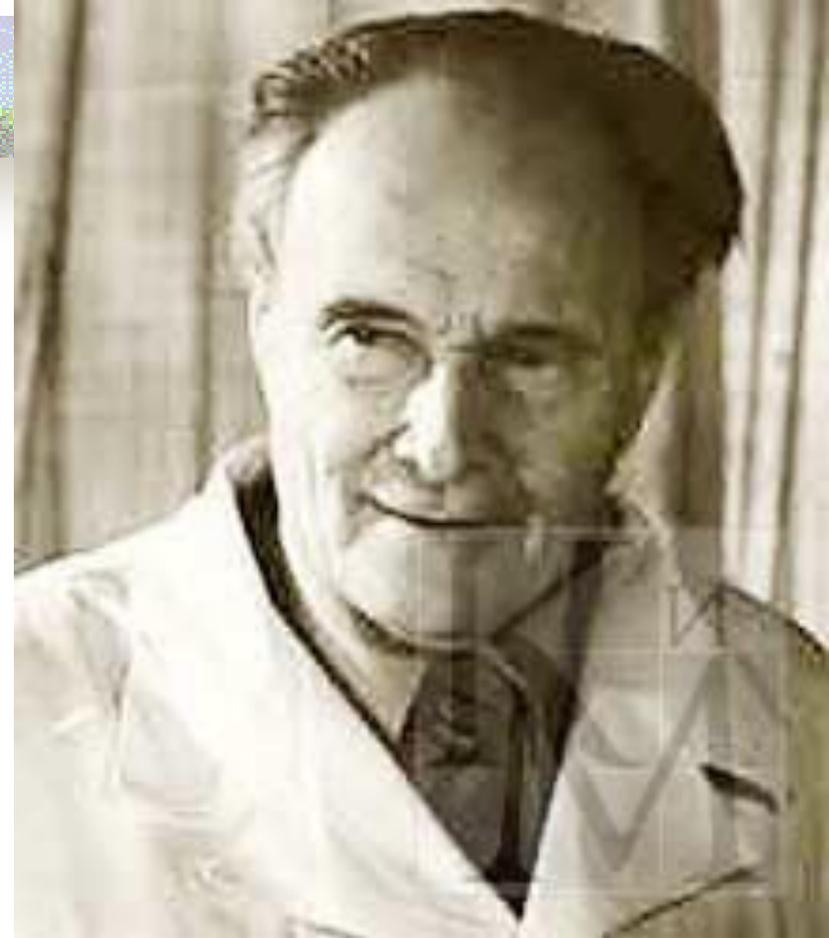
Г.Ф.Гаузе. Борьба за существование. Москва-Ижевск, 2002





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 зависят 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). $\bar{x}=0$; $\bar{y}=0$.

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)

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

Величина C определяется из уравнений.

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

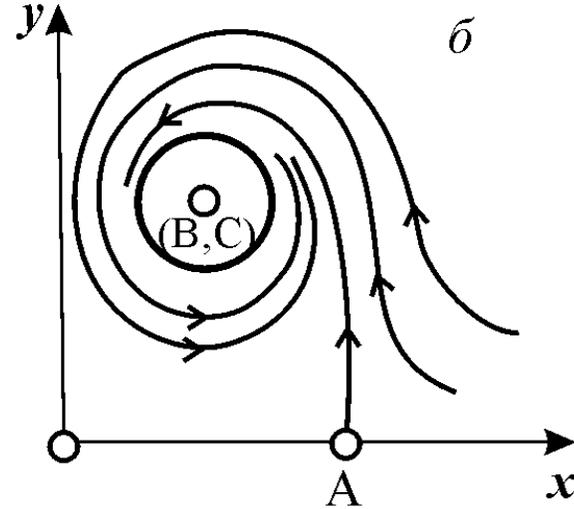
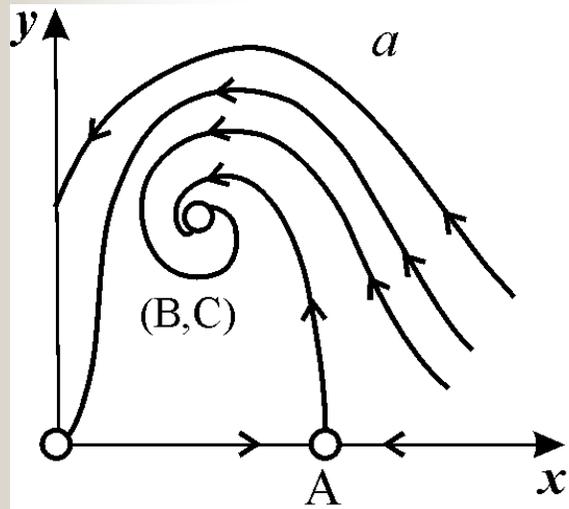
$$k_2(B) = 0; \quad k_1(B)B - L(B)C = 0$$

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

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

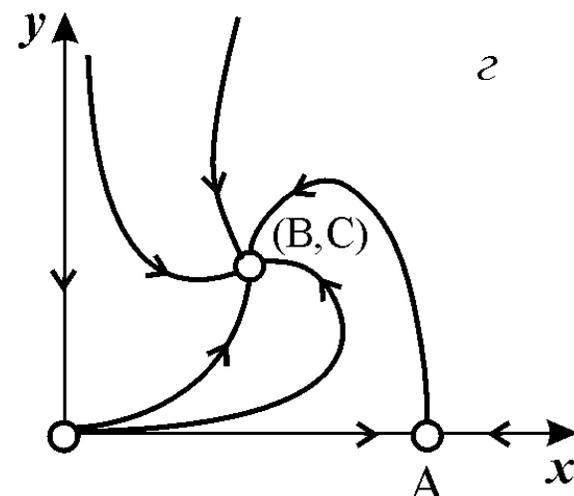
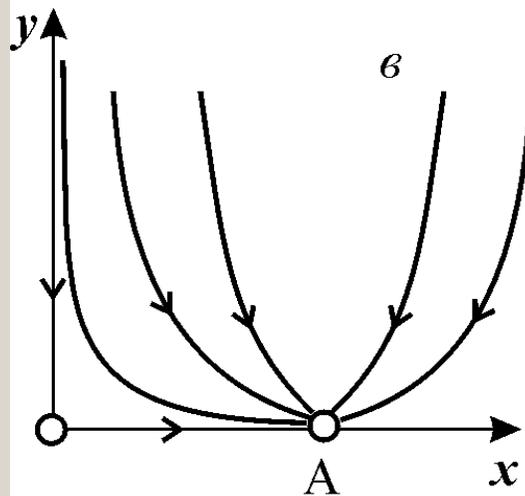
Если $\sigma > 0$, точка устойчива, если $\sigma < 0$ – точка неустойчива, и вокруг нее могут существовать предельные циклы

Фазовые портреты в модели Колмогорова



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

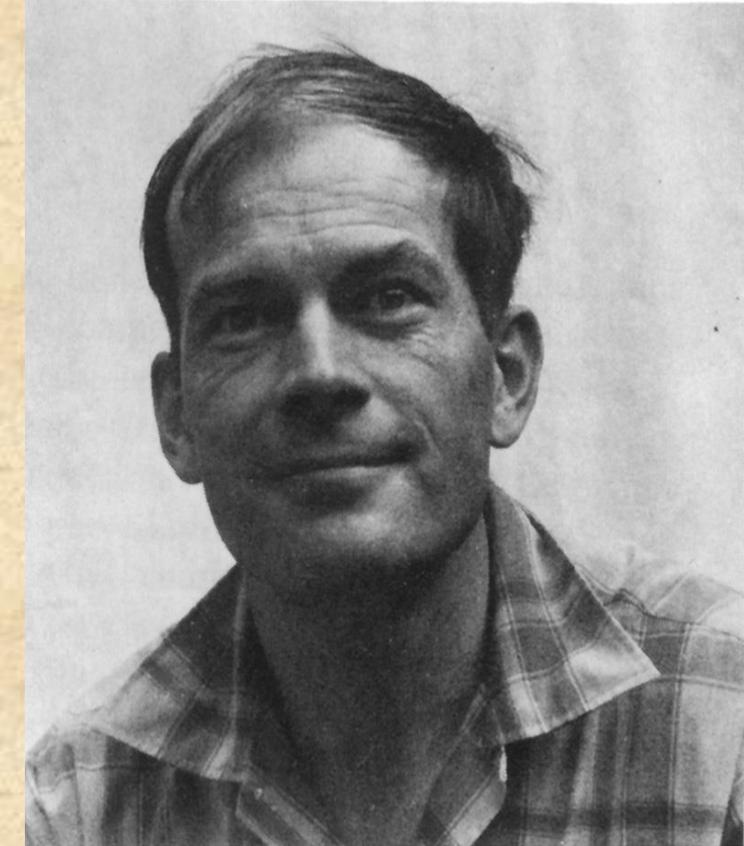
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$



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

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

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



МакАртур Роберт (MacArthur Robert, 1930-1972)

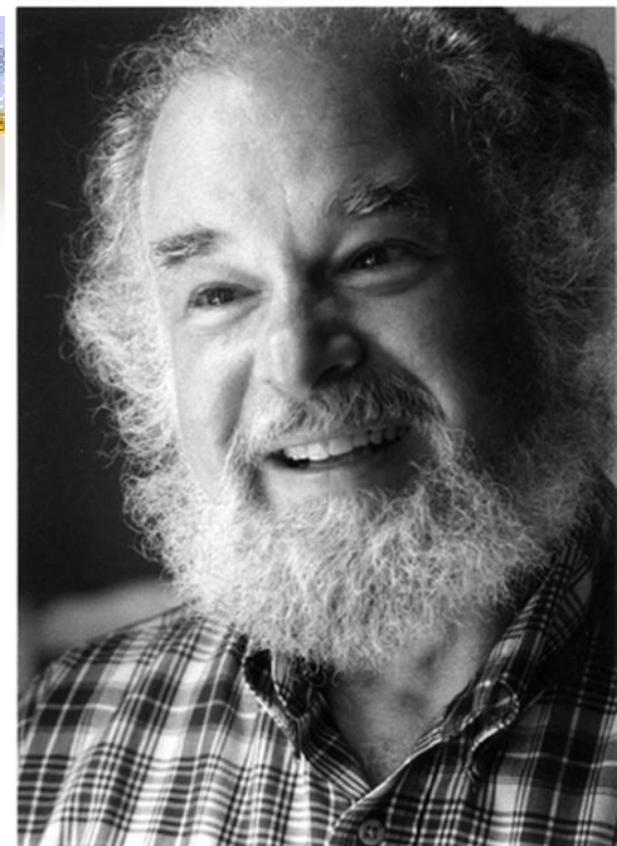
Американский биолог, эколог. Работы по динамике популяций и разнообразию экологических сообществ

Модель Розенцвейга- Макартура (1965)

Функция хищничества

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

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



Розенцвэйг Майкл Л.
(Rosenzweig Michael L.)

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



Модели

Розенцвейга-Макартура и Колмогорова

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

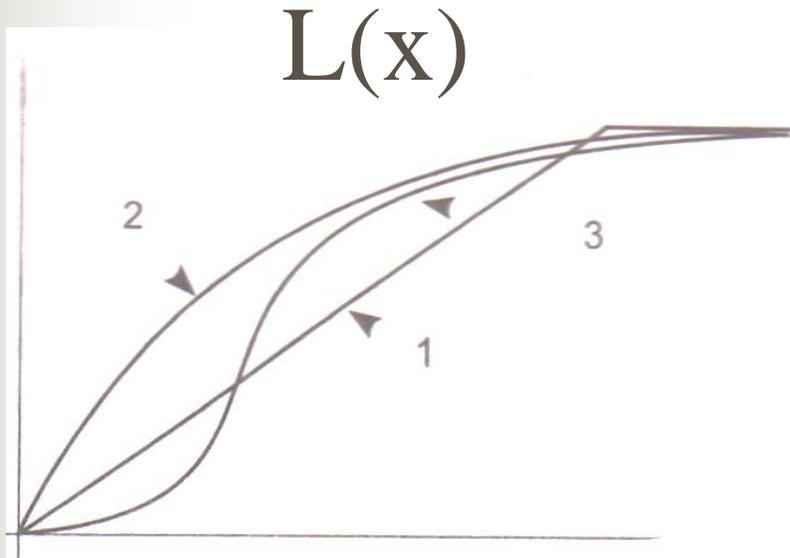
$$\frac{dy}{dt} = -ey + kyL(x).$$

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

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

Функции хищничества

Классификация Холлинга



$L(x)$

1 – линейная функция
(кусочно-линейная)

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

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

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



Crawford Stanley Holling



Модель взаимодействия двух видов насекомых
MacArthur R. Graphical analysis of ecological systems//
Division of biology report Princeton University. 1971

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

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

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

Модель
взаимодействия
двух видов
Макартура

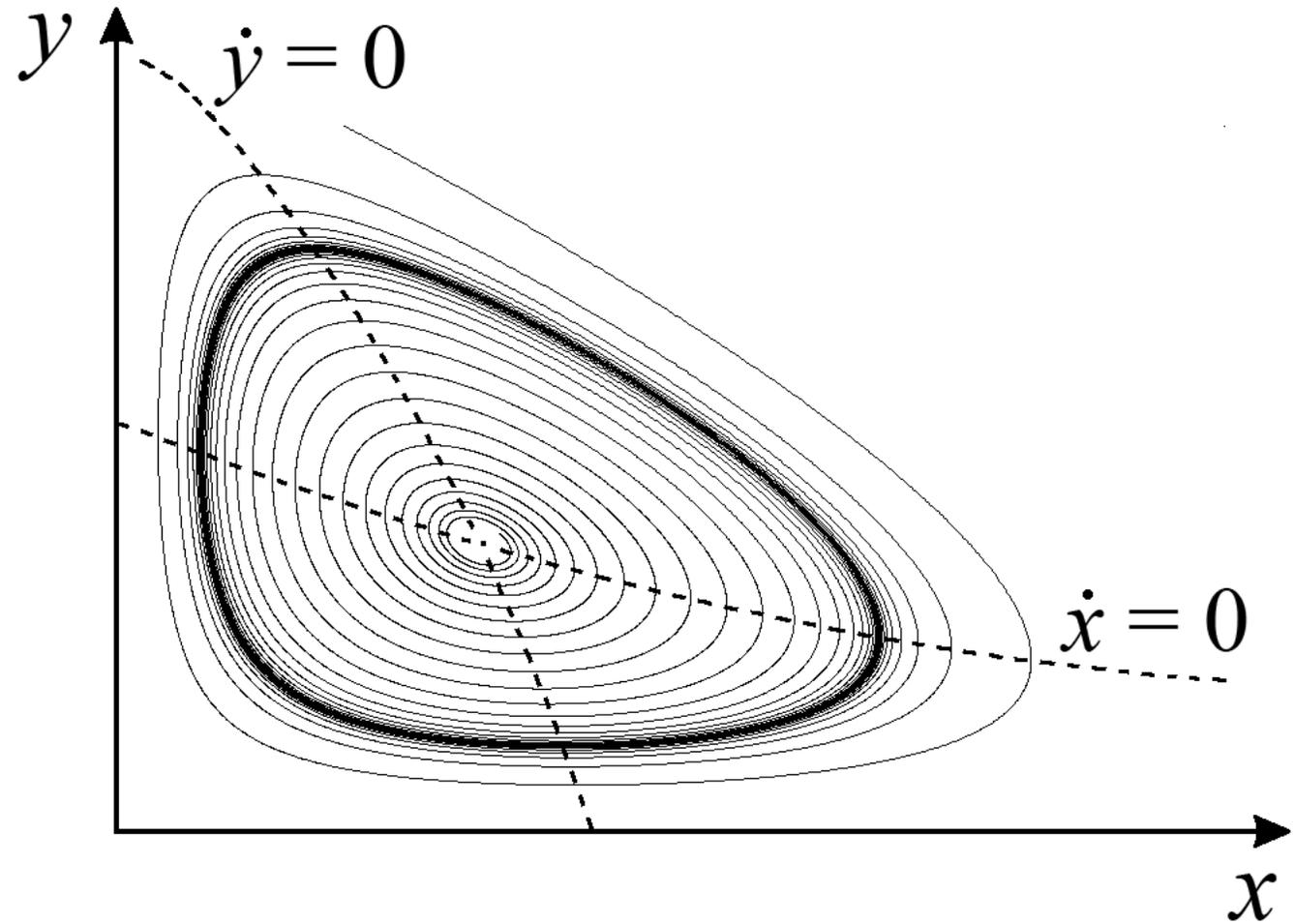
$$\frac{dx}{dt} = x(k_1 - k_2x - x^2 + k_3y - k_4xy - y^2),$$
$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6y - k_7x + k_8xy + k_9x^2)$$

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 $-k_4xy$, $-y^2$). 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_8xy , k_9x^2 — прирост биомассы вида y за счет поедания взрослыми насекомыми вида y личинок вида x .

Фазовый
портрет
модели
Макартура



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



Александр Дмитриевич
Базыкин
1940-1994

Российский биолог и биофизик
Работы по динамике популяций

А.Д. Базыкин

Биофизика взаимодействующих популяций.

М., Наука, 1985;

Нелинейная динамика взаимодействующих популяций.

М., ИКИ, 2003

Nonlinear dynamics of interacting populations.

World Scientific, 1998

$$\frac{dx}{dt} = Ax - \frac{Bxy}{1 + px} - Ex^2,$$
$$\frac{dy}{dt} = -Cy + \frac{Dxy}{1 + px} - My^2.$$

Модель Базыкина в безразмерных переменных

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

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

Модель Колмогорова

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

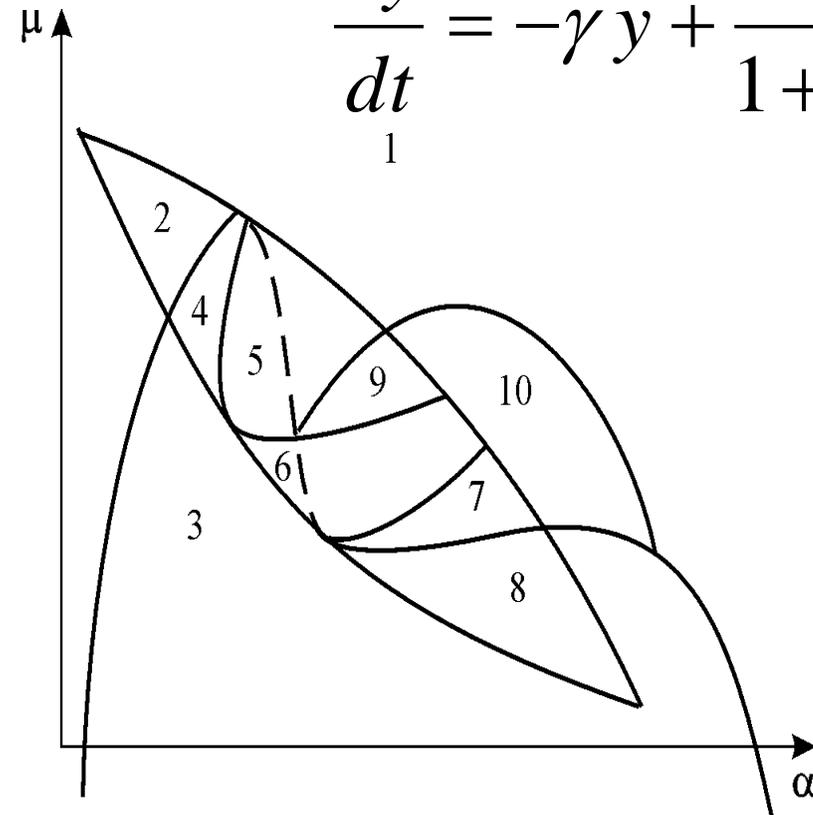
Параметрический портрет системы Базыкина при фиксированных γ и малых ε

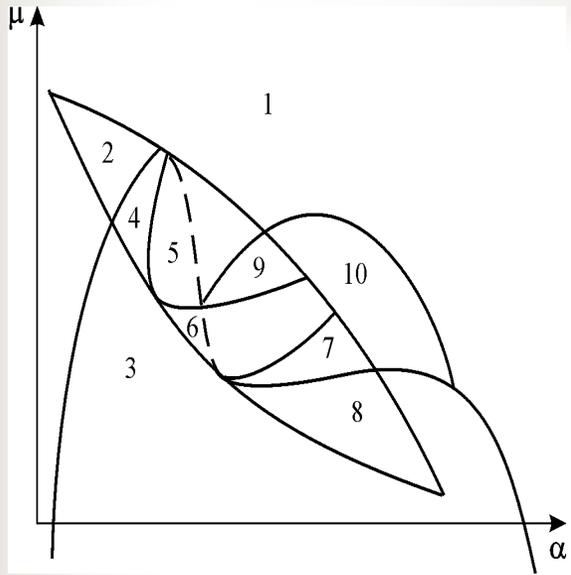
$$\frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{1 + \alpha x} - \varepsilon x^2,$$

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

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).



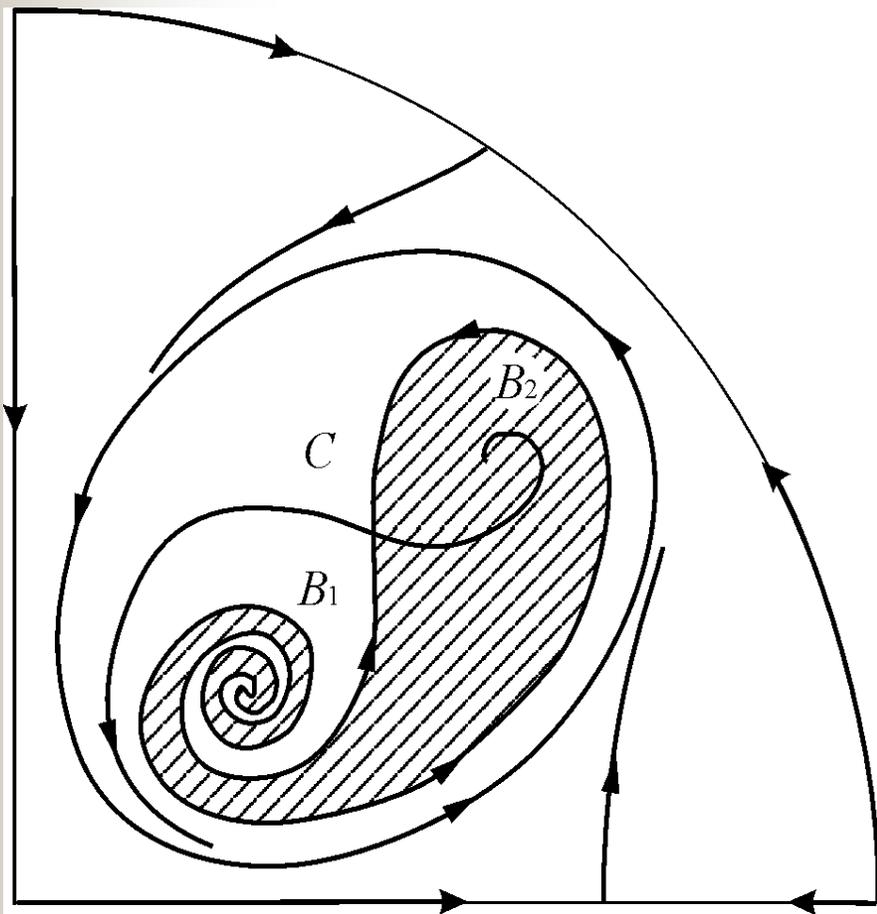


Набор фазовых портретов системы, возможных в конечной части первого квадранта и соответствующих областям 1 - 10 параметрического портрета (Базыкин, 1985)



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



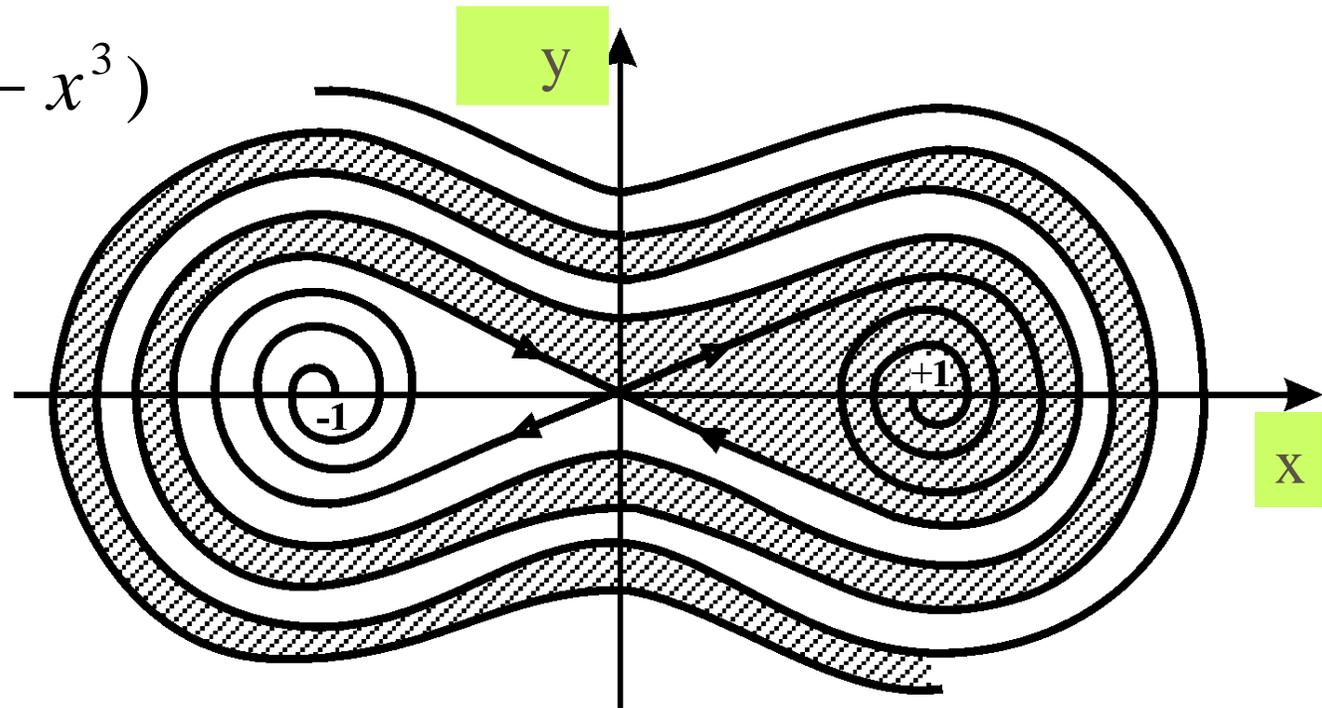
**А.Д.Базыкин “Биофизика
взаимодействующих популяций”.
М., Наука, 1985.**

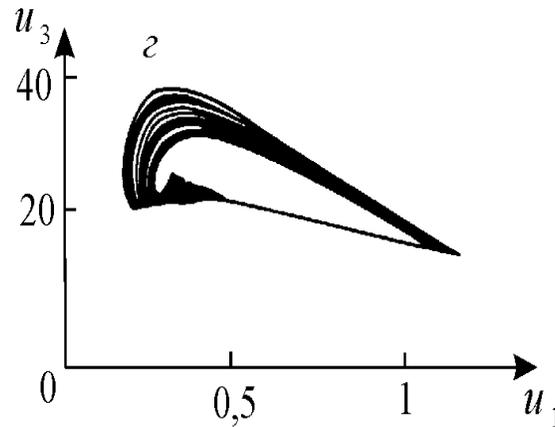
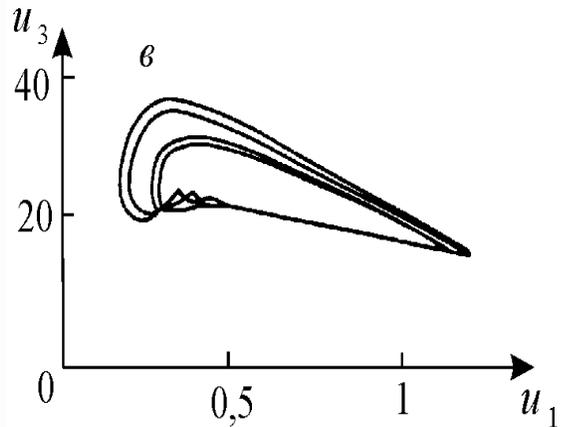
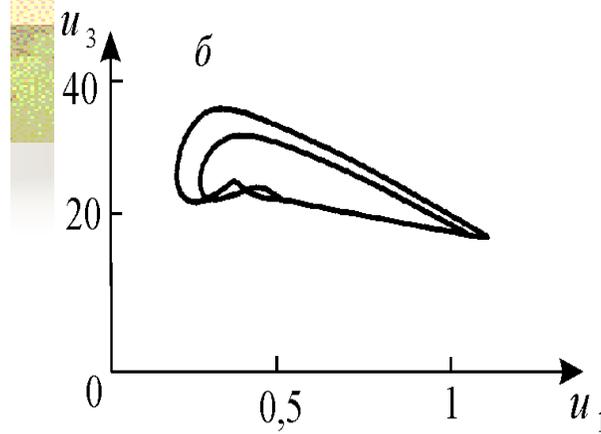
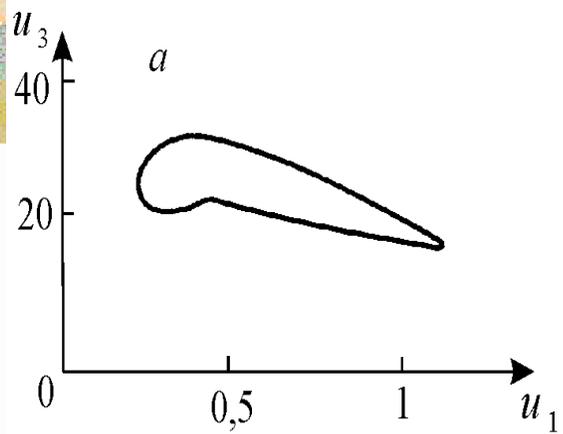
**A.D.Bazykin. Nonlinear Dynamics of
Interacting Populations. World Sci.
Publ. 1998**

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

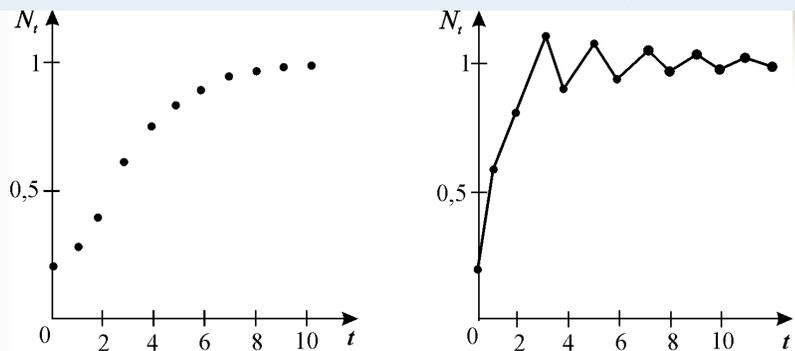
$$\frac{du_1}{dt} = u_1(\alpha_1 - u_1 - 6u_2 - 4u_3),$$

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

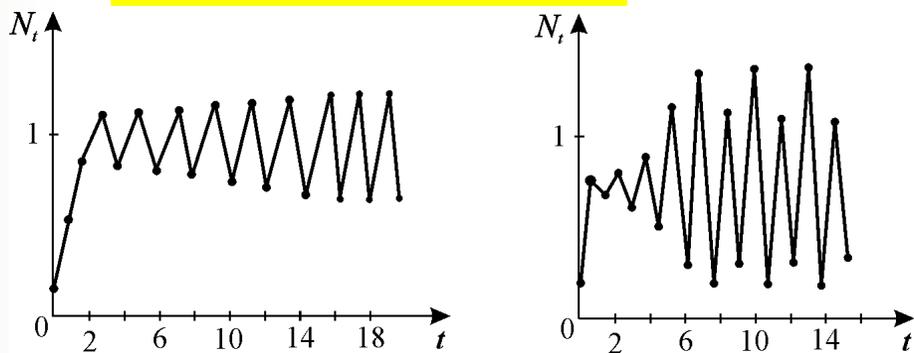
$$\frac{du_3}{dt} = u_3(-1 + 0.25u_1 + 4u_2 - u_3).$$

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

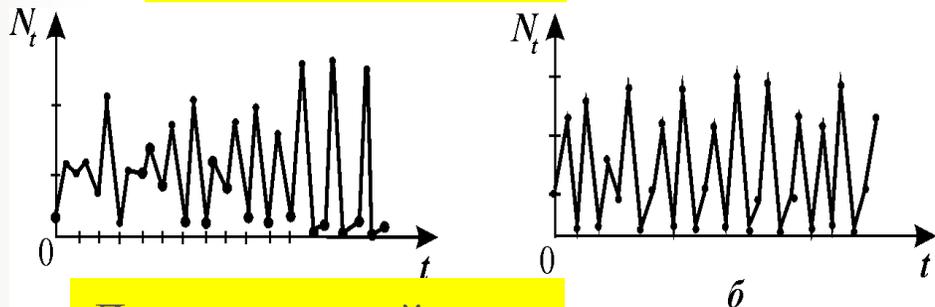
Переход к хаосу через удвоение периода



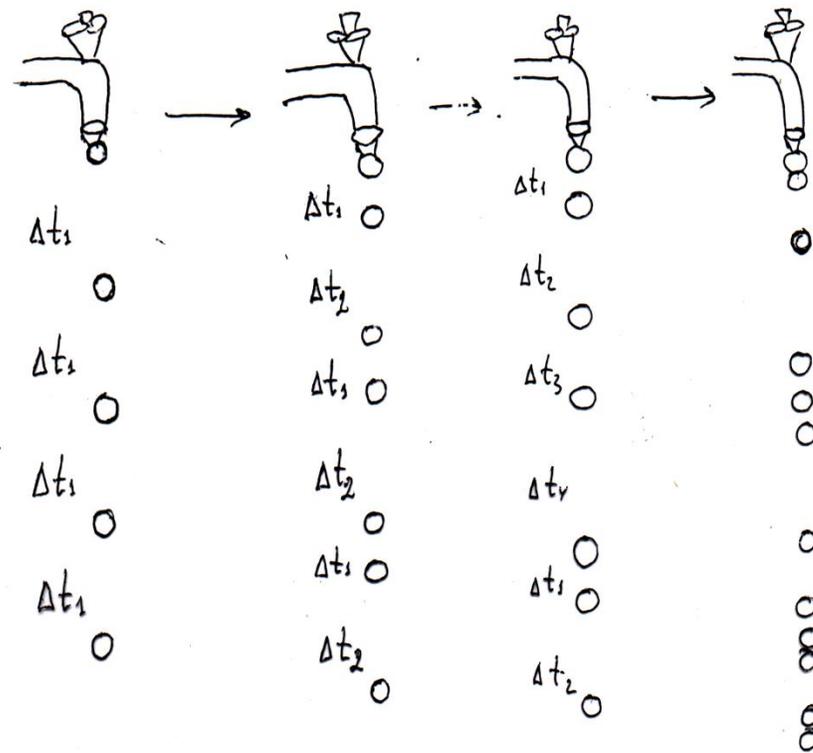
Устойчивое решение



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.

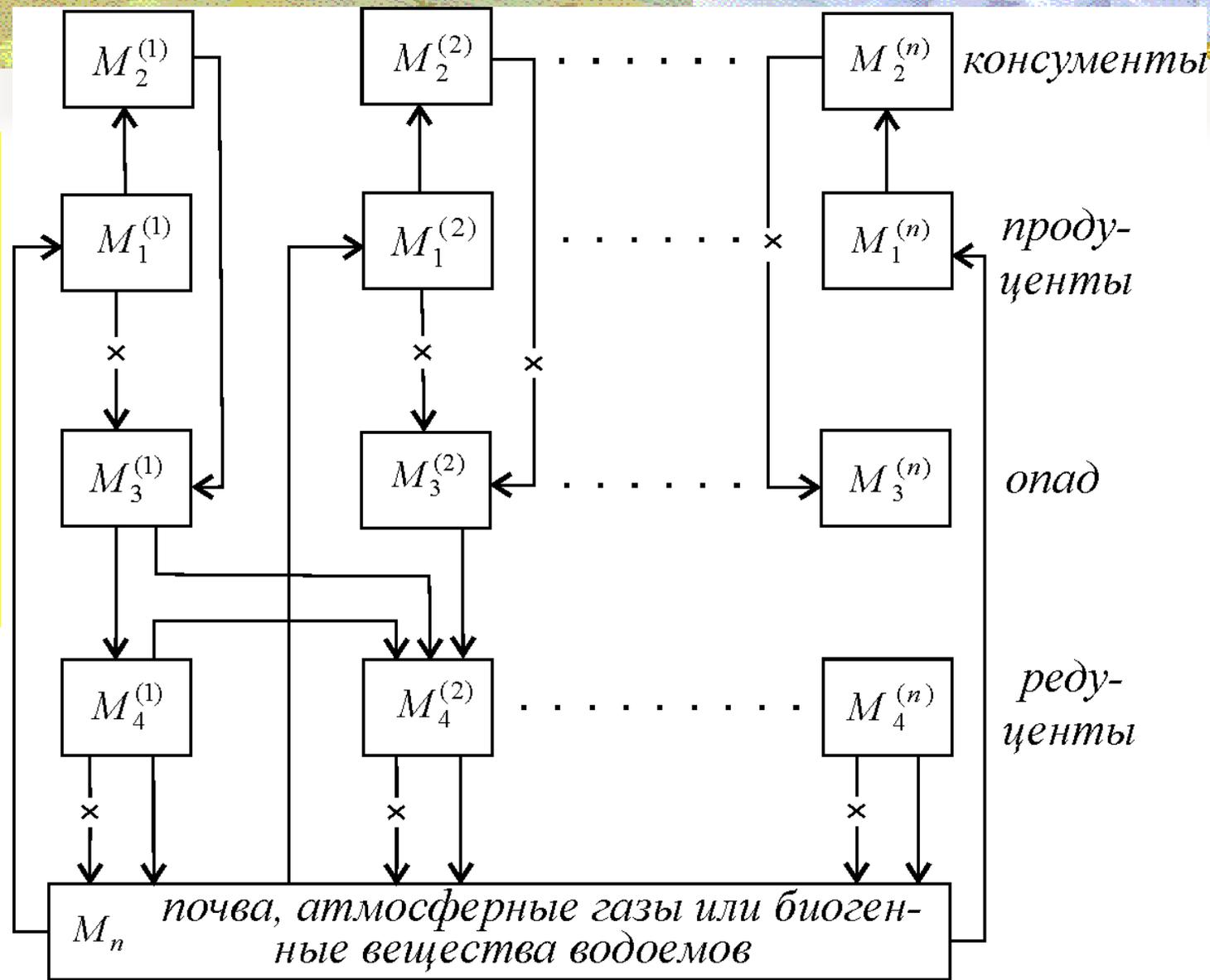
Физическое и математическое
моделирование экосистем

**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

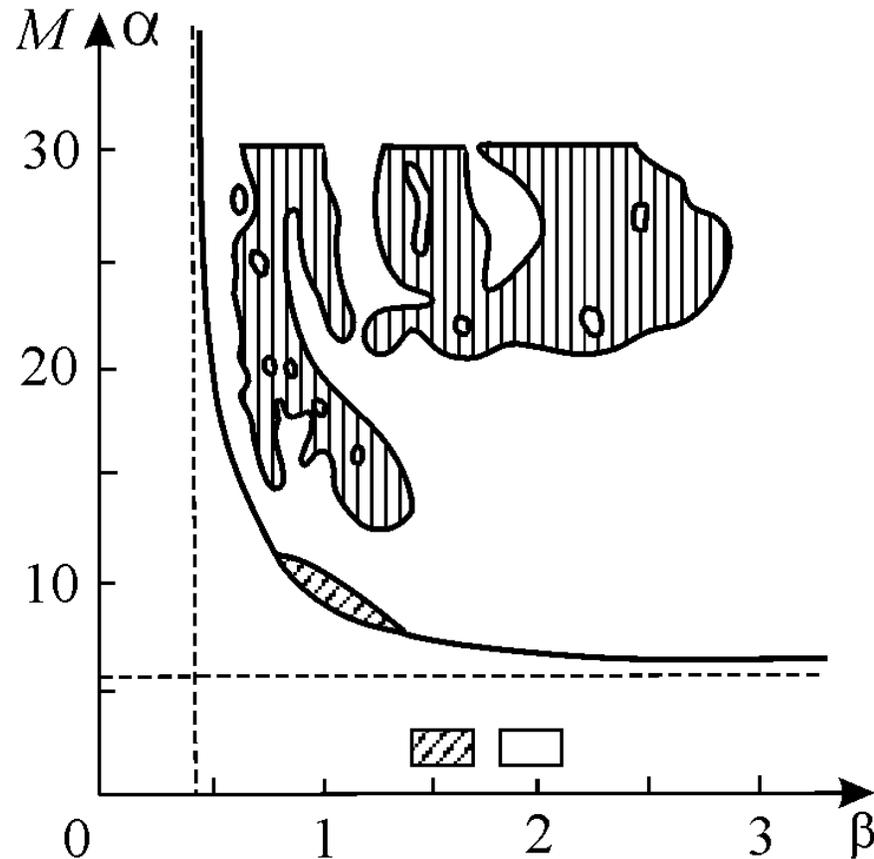
$$dM_1^{(i)} / dt = -\varepsilon_1^{(i)} M_1^{(i)} + \gamma_1^{(i)} M_1^{(i)} M_2, \quad \text{растения}$$

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

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

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

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



Литература

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

MacArthur R. Graphical analysis of ecological systems// Division of biology report Princeton 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

Агентные модели популяционной динамики

Г.Ю.Ризниченко



Агентное (agent-based) моделирование

«Агентный» (объектный, атомистический, корпускулярный) метод моделирования предполагает выводить свойства сложных систем из свойств и способов взаимодействия составляющих эти системы «агентов» или «атомов» - простейших объектов, составляющих эту систему.

Вычислительный эксперимент - simulation



Von Neumann
János Lajos
1903-1957



Агентные (агентно-ориентированные) модели берут своё начало с вычислительных машин Джон фон Неймана

Станислав Улам

Джон фон Нейман предложил использовать машины, которые следуют детальным инструкциям для создания точных копий самих себя.

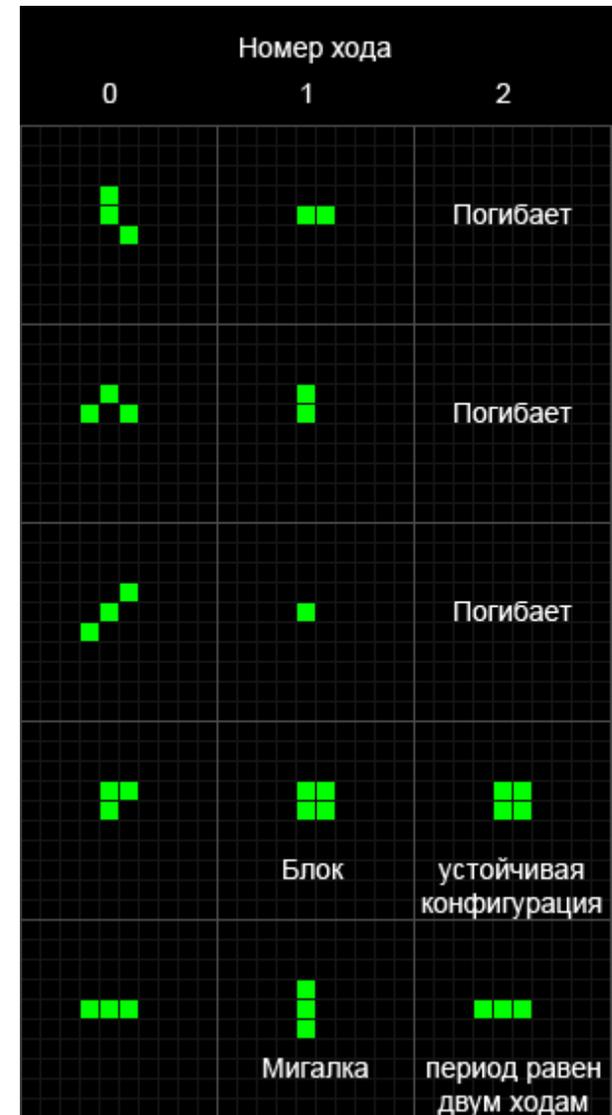
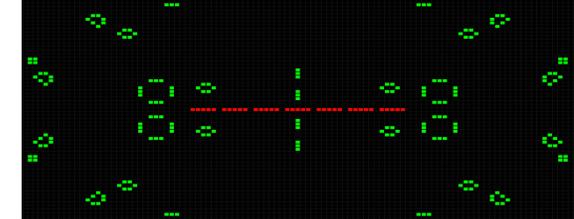
Станислав Улам предложил изображать машину на бумаге — в качестве набора клеток на решетке. Данный подход стал началом развития клеточных автоматов.

Игра «Жизнь» Конуэла

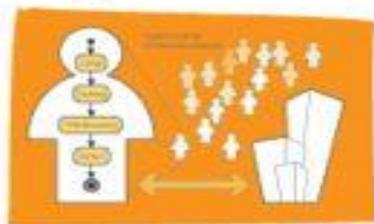
Устойчивые фигуры



- Пространство состояний – множество всевозможных расположений фишек
- Состояние задается матрицей (8X8), элементы кот. – единицы и нули. 1 – на клетке стоит фишка.
- $\Delta t=1$
- оператор T – правила:
 - 1) Фишка остается, если рядом с ней две или три других фишки,
 - 2) Фишка убирается если рядом с ней более трех или менее двух фишек,
 - 3) На пустой клетке появляется новая фишка. Если рядом с ней было три фишки



Агентное моделирование



Agent Based

Одним из наиболее важных преимуществ AnyLogic является возможность быстрого построения многоагентных моделей, которую не даёт ни один из существующих инструментов.

Активные объекты AnyLogic могут создаваться и уничтожаться динамически, перемещаться, общаться друг с другом, иметь поведение, знания, цели, стратегию — то есть обладают всеми свойствами агентов.

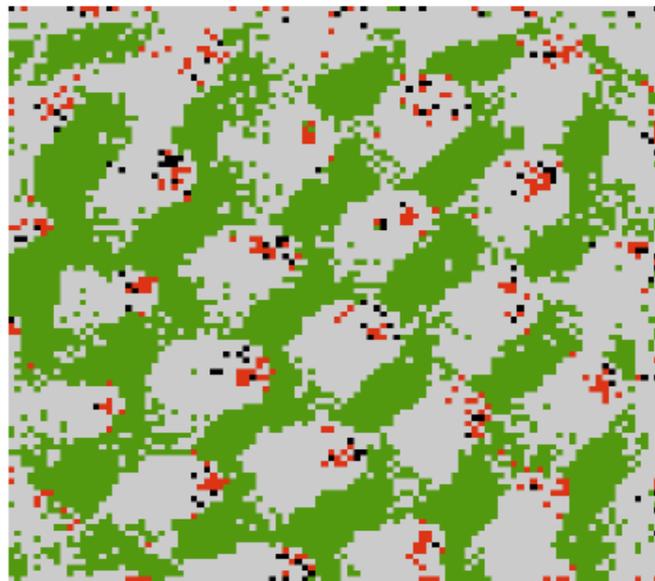
При помощи агентов моделируют рынки (агент — потенциальный покупатель), конкуренцию и цепочки поставок (агент — компания), население (агент — семья, житель города или избиратель) и много другое.

Только агентные модели позволяют получить представление об общем поведении системы, исходя из предположений о поведении её элементов при отсутствии знания о глобальных законах — то есть в наиболее общем случае.

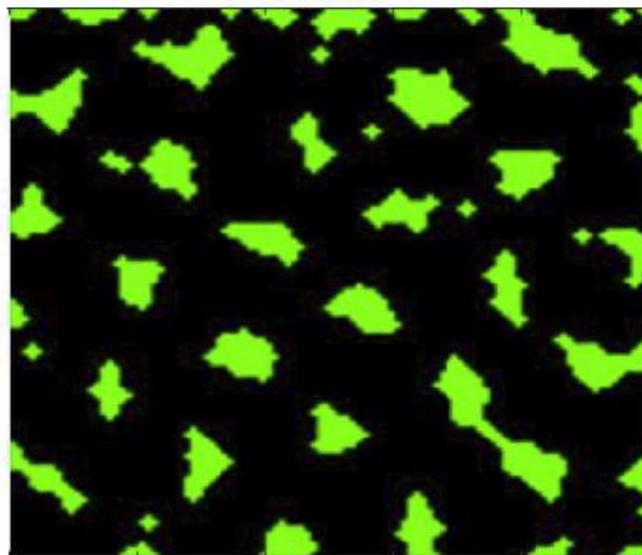
Некоторые особенности групповой динамики в агентной модели «ресурс-потребитель»

Н. В. Белотелов,
И. А. Коноваленко,
В.М.Назарова,
В.А.Зайцев

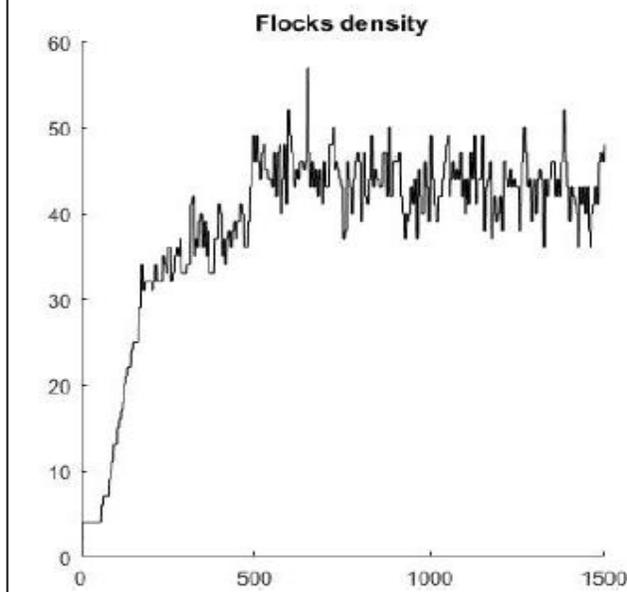
Компьютерные исследования и моделирование
2018, т. 10, № 6, с. 833-850



Clusters



Параметры модели	
Максимум обильности питания H	10
Скорость восстановления K	0,1
Максимальная длина жизни T	1000
Скорость роста C_1	10
Критический параметр M	4
Максимальная длина прыжка R	2
Максимальная масса N	100
Дальность зрения R_z	10
Вероятность рождения ζ	0,01
Потери на единицу перемещения C_2	0,1
Потери на метаболизм за такт α ($\beta = 1$)	1
Δ_1	20
a	1
Δ_2	30
A	-0,3
Размер ареала обитания	100x100



Как меняется содержание ресурса в каждой «клетке» ареала обитания

Ареал обитания моделируемой популяции является прямоугольной целочисленной решёткой. На ней произрастает ресурс (трава).

Количество ресурса в каждой «ячейке» ограничено предельным значением H . При его уменьшении за счет выедания особями популяции он с постоянной скоростью K за такт восстанавливается до предельного значения.

Уравнения роста ресурса имеют вид:

$$m_{t+1}^{i,j} = \min \begin{cases} m_t^{i,j} + K^{i,j} - \theta_t^{i,j} & \text{На предыдущем шаге + выросло - съели} \\ H - \theta_t^{i,j} & \text{Max возможное - съели} \end{cases}$$

Где $m_t^{i,j}$ - количество ресурса в ячейке i, j в момент времени t ,

$\theta_t^{i,j}$ - доля изъятия ресурса, если в ячейке в данный момент есть особи.



Популяция состоит из совокупности особей - агентов.

Каждая особь характеризуется своей массой

Масса тождественна энергии и тратится при различных физиологических процессах: движение, размножение и других.

Учитываются энергозатратные процессы:

основной метаболизм,

затраты на перемещение,

рождение и выкармливание потомства,

изменение «энергоэффективности» функционирования при старении особи

Характеристики особи (агента)

Каждая особь описывается следующим вектором состояния в момент времени t :

координатами в ареале $i j$

возрастом τ

массой n^{τ}_t

радиусом индивидуальной подвижности R

(максимальное расстояние, преодолеваемое особью за один такт)

радиусом обзора r (характеристика необходимая для описания пищевой активности).



Энергия, получаемая от питания, зависит от
возраста

$$\theta_t^{i,j} = C_1 m_t^{i,j} n_{t,\tau}^{i,j} \left(1 - \frac{\tau}{T}\right) \left(1 - \frac{n_{t,\tau}^{i,j}}{N}\right)$$

T – мах возраст,

N - мах масса

C_1 - константа

Масса (энергия) особи

$$n_{t+1,\tau+1}^{k,m} = n_{t,\tau}^{i,j} + \theta_t^{i,j} - C_2 n_{t,\tau}^{i,j} S - \alpha n_{t,\tau}^{i,j} \beta - \lambda(\zeta) \frac{n_{t,\tau}^{i,j}}{2}$$

$$C_2 n_{t,\tau} S$$

Затраты на перемещение

$$\alpha n_{t,\tau}^{i,j} \beta$$

Затраты на метаболизм

$$\lambda(\zeta) \frac{n_{t,\tau}^{i,j}}{2}$$

Затраты на рождение и выкармливание потомства

Особь умирает, если $(n_{t,\tau} \leq 0)$

Рождение

Рождение происходит в среднем один раз в
момент $t = \zeta$
за некоторый промежуток времени

$$\lambda(\zeta) \frac{n_{t,\tau}^{i,j}}{2}$$

Особь рождает начиная с некоторого возраста при наличии определенной массы

При родах особь теряет половину энергии, которая идет на выкармливание потомства.

Родившаяся особь имеет массу. Равную одной трети материнской



Пищевая активность

На каждом шаге работы модели особь определяет ближайший к ней участок, на котором находится ресурс.

«анализируемая» территория равна кругу радиусом обзора r . Особь переходит на найденный участок, если он ближе радиуса индивидуальной активности R , иначе сдвигается на R в его направлении (считается, что всегда справедливо неравенство $R < r$). Если ресурса поблизости нет, выбирается случайное направление.



Социальная активность

Социальное перемещение особи возможно, если её масса превышает некоторую минимально фиксированную, то есть особь не голодна.

Для социальной структуры делается следующее предположение. У каждой особи существуют две круговые окрестности, имеющие радиусы Δ_1 и Δ_2 ,. Если другая особь находится внутри круга радиуса Δ_1 , то они избегают приближаться друг к другу, а если внутри круга радиуса Δ_2 , то стремятся приблизиться друг к другу.

Если справедливо неравенство $\Delta_1 < \Delta_2$, то считается, что в популяции особей нет компактных групп с минимальными социальными дистанциями, например, семей животных.

Если реализуется неравенство $\Delta_1 > \Delta_2$, то считается, что такие группы существуют, а именно, особи находящиеся рядом стараются сохранить свою близость.

К «чужакам» относятся особи находящиеся вонне круга радиуса Δ_1 . «Притяжение» и «отталкивание» описывается заданием изменения расстояния между особями на фиксированные величины a и A , соответствующие притяжению и отталкиванию, которые называются «потенциалами притяжения и отталкивания»

Перемещение

Итоговое смещение каждой особи является суммой смещений ко всем остальным особям за шаг

sm - смещение

$$pos_{t+1}^l(k, m) = \begin{cases} pos_t^l(i, j) + \frac{R}{|sm_t^l|} sm_t^l, & |sm_t^l| > R, \\ pos_t^l(i, j) + sm_t^l, & |sm_t^l| \leq R \end{cases}$$

pos - позиция

$$sm_t^l = \sum_{e=1, e \neq l}^{Lv} \begin{cases} a \frac{pos_t^l(i, j) - pos_t^e(i, j)}{dis^{l,e}}, & dis^{l,e} < \Delta_1 \\ A \frac{pos_t^l(i, j) - pos_t^e(i, j)}{dis^{l,e}}, & \Delta_1 < dis^{l,e} < \Delta_2 \end{cases}$$

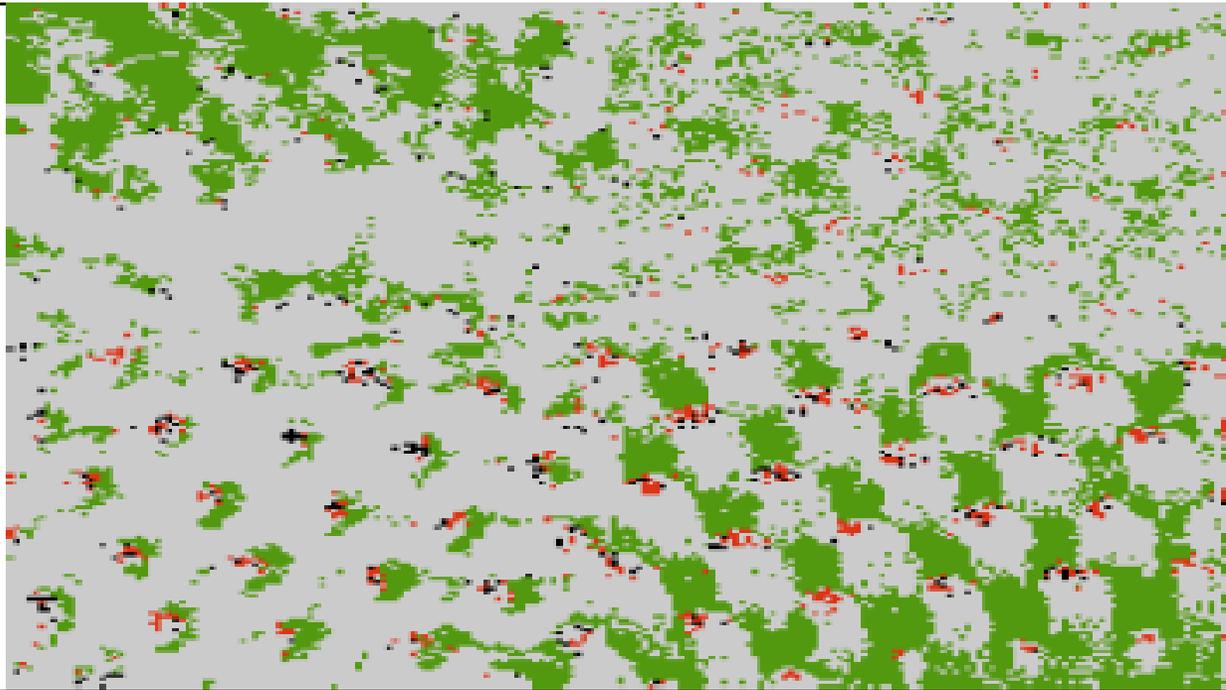
$$dis^{l,e} = |i_l - i_e| + |j_l - j_e|$$

dis - расстояние

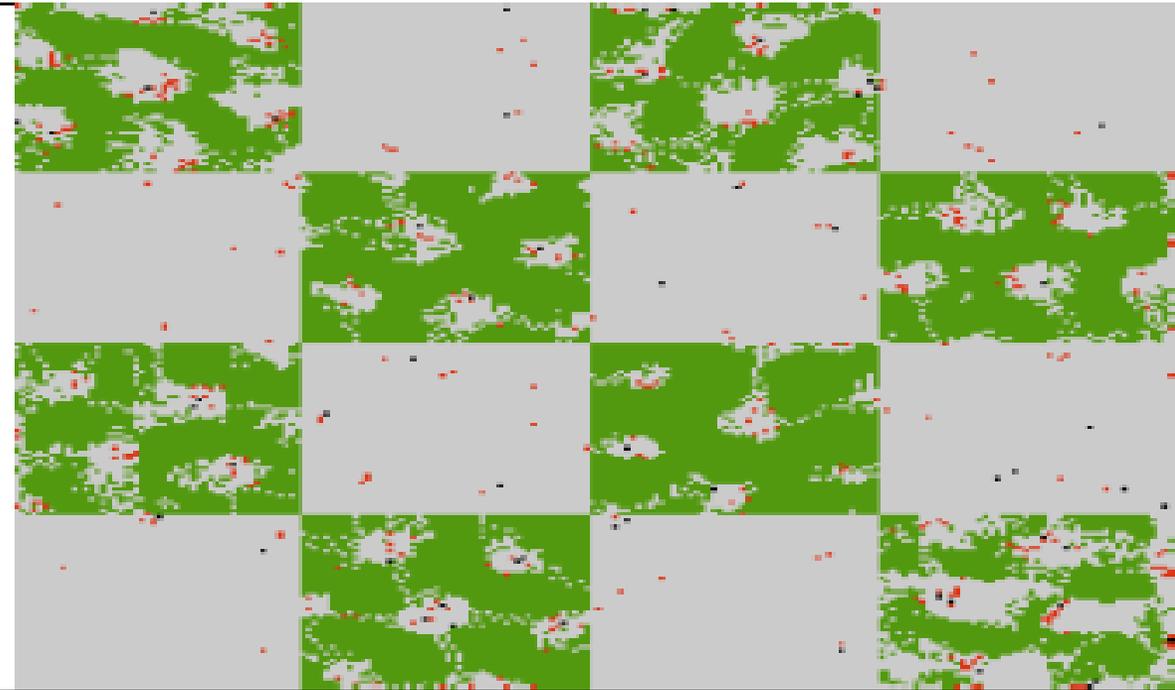
Ареал имеет участки

4а) с разными характеристиками восстановления ресурса

4б) с ресурсом и без него



4а)



4б)

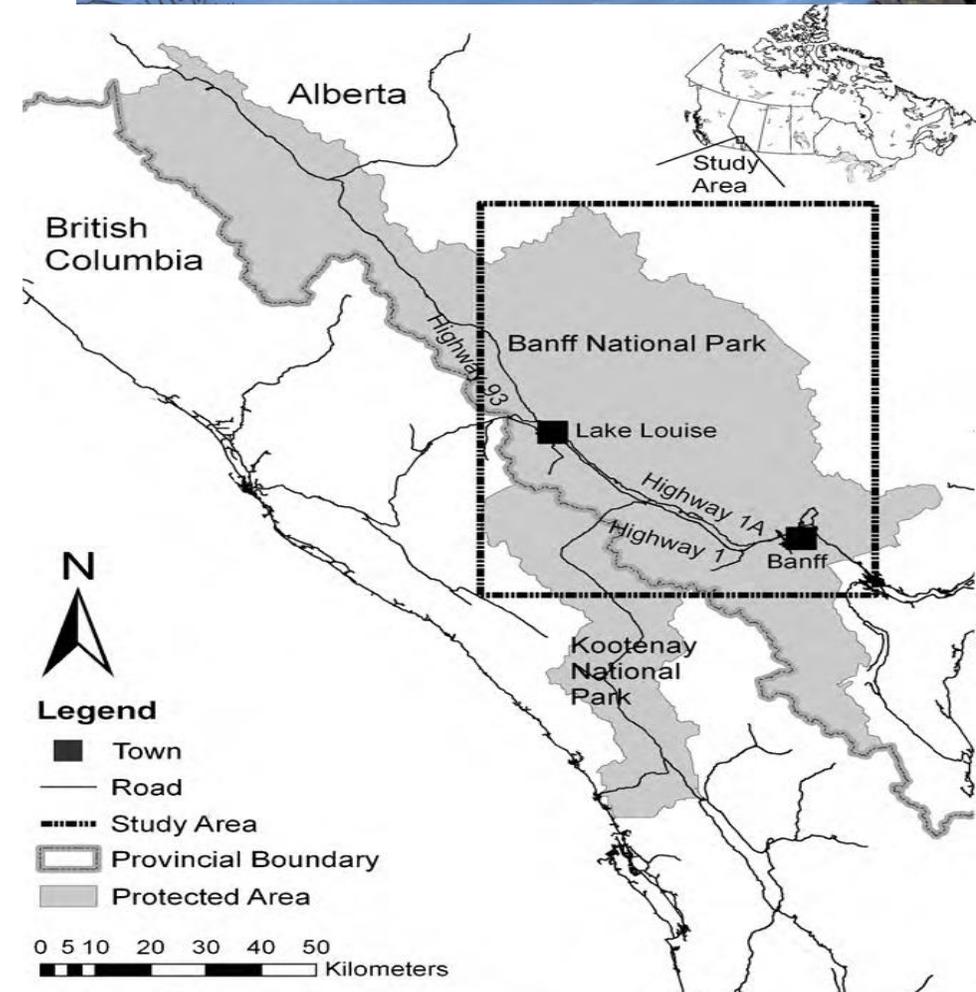
How humans shape wolf behavior in Banff and Kootenay National Parks, Canada

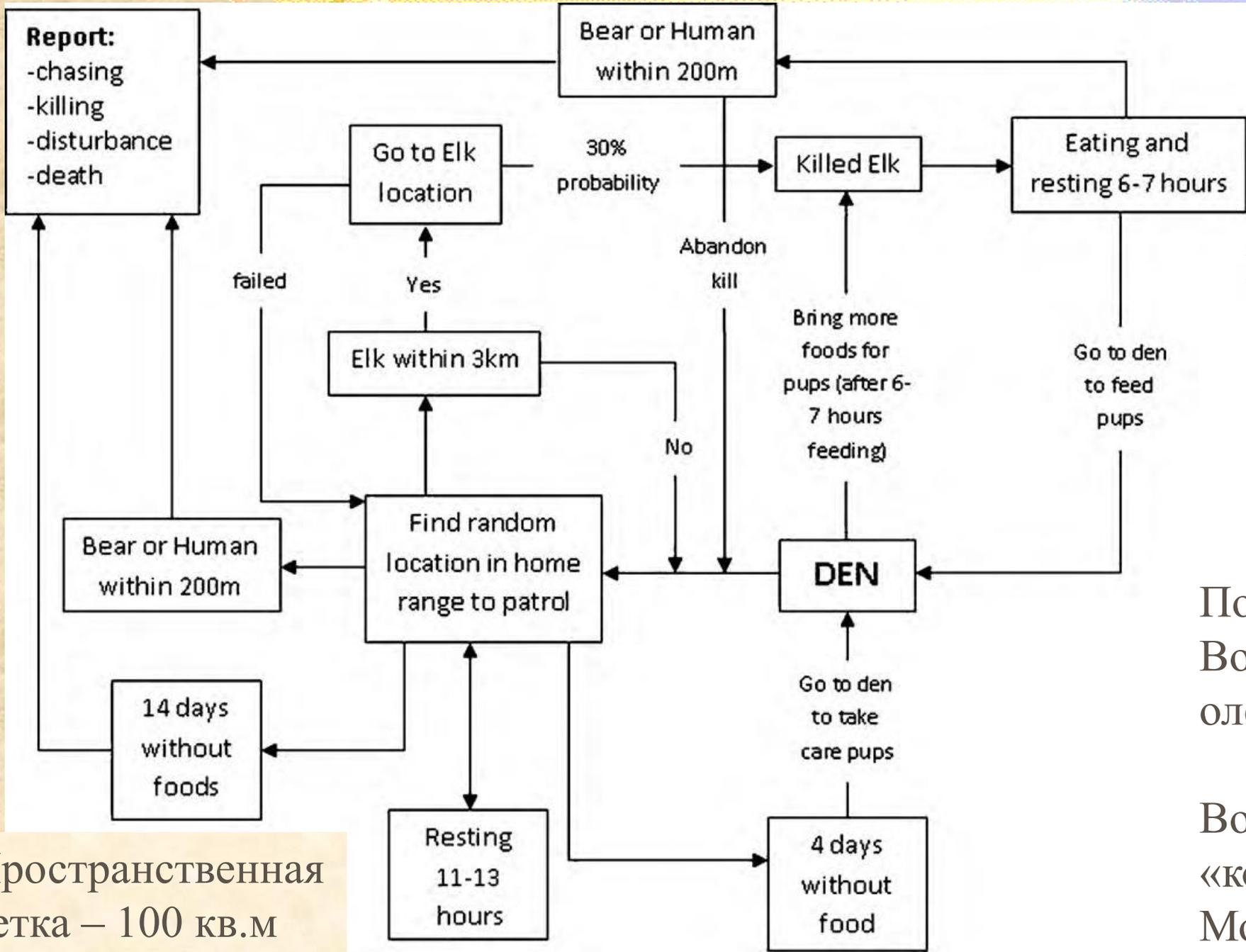
Marco Musiana, Sk. Morshed Anwarb, Gregory J. McDermidc, Mark Hebblewhited, Danielle J. Marceaub,*

В модели рассматривается пространственная сетка. Поведение волка в каждой клетке определяется характером состояния соседних 8 клеток и некоторыми дальнедействующими факторами.

Волки охотятся за оленями. Перемещаются частично случайно в зависимости от ландшафта (friction map), частично направленно, приняв соответствующее решение (cognitive agents)

Убивают оленя – отдыхают, кормят детей в логове. Избегают медведей, людей и машин.





Концептуальная модель принятия решений волком при перемещении по местности

Подмодели перемещения Волков, медведей гризли, оленей и людей

Волки считаются «когнитивными агентами»- Могут принимать решения.

Пространственная сетка – 100 кв.м
Шаг по времени 1 мин

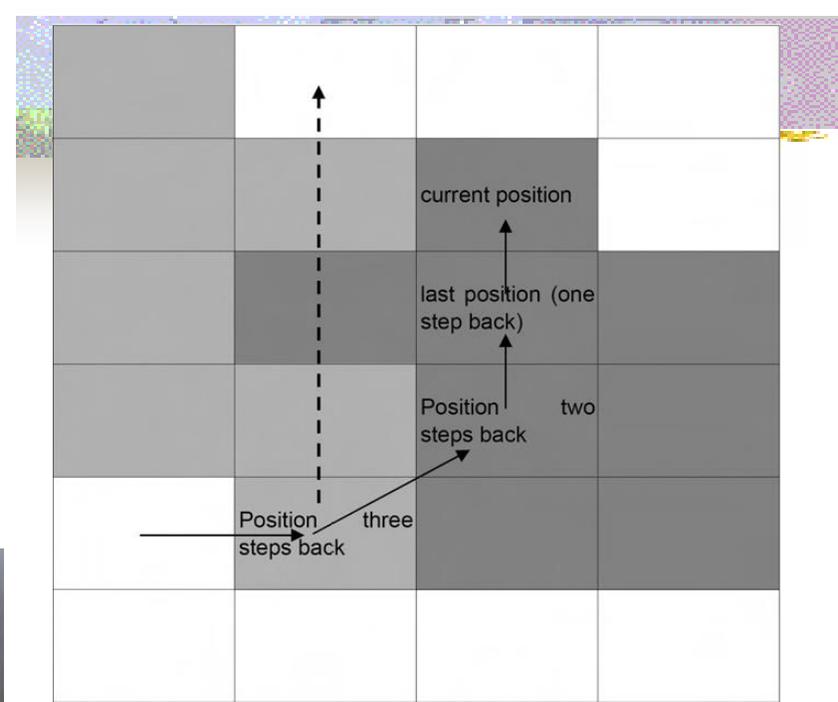
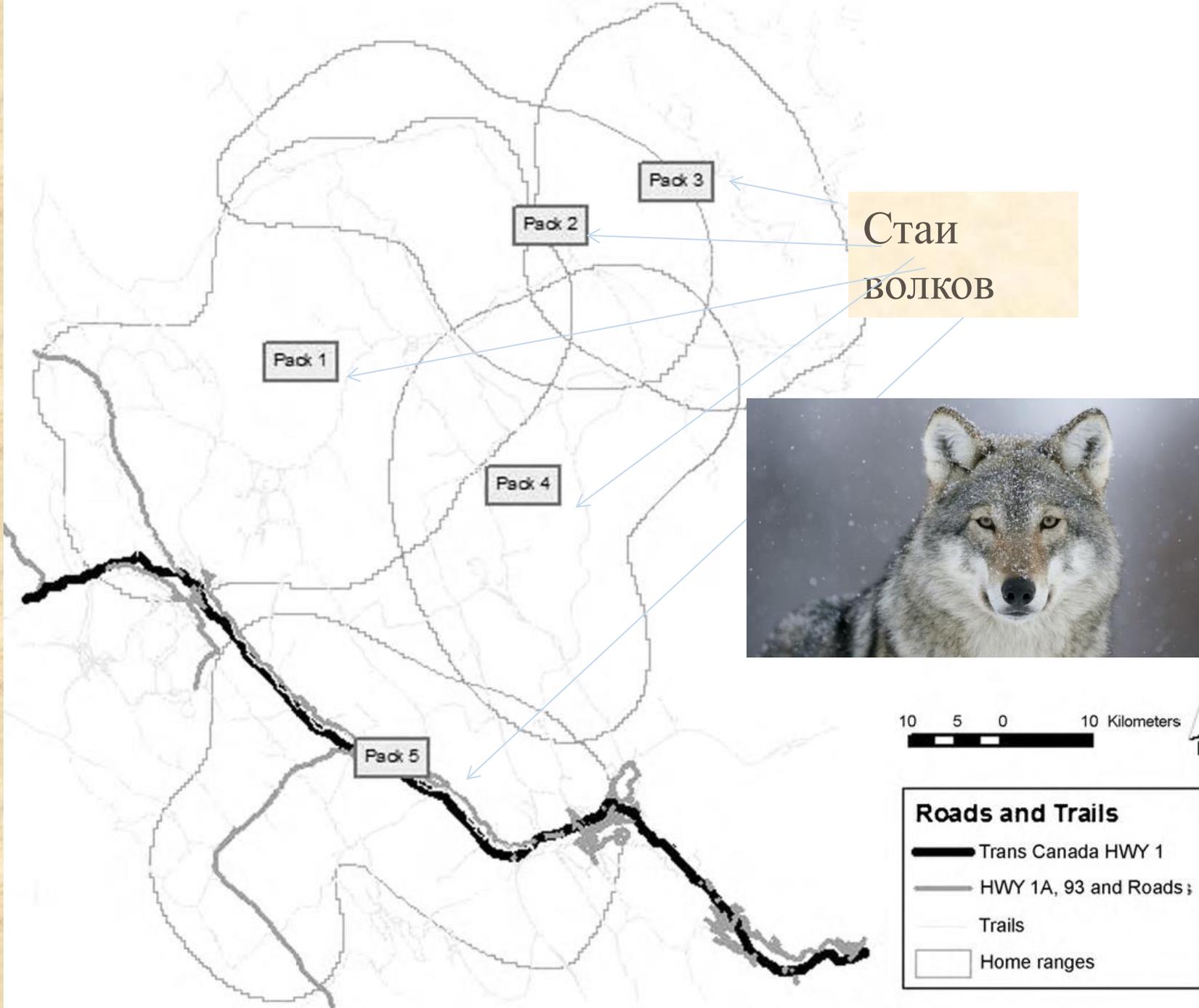
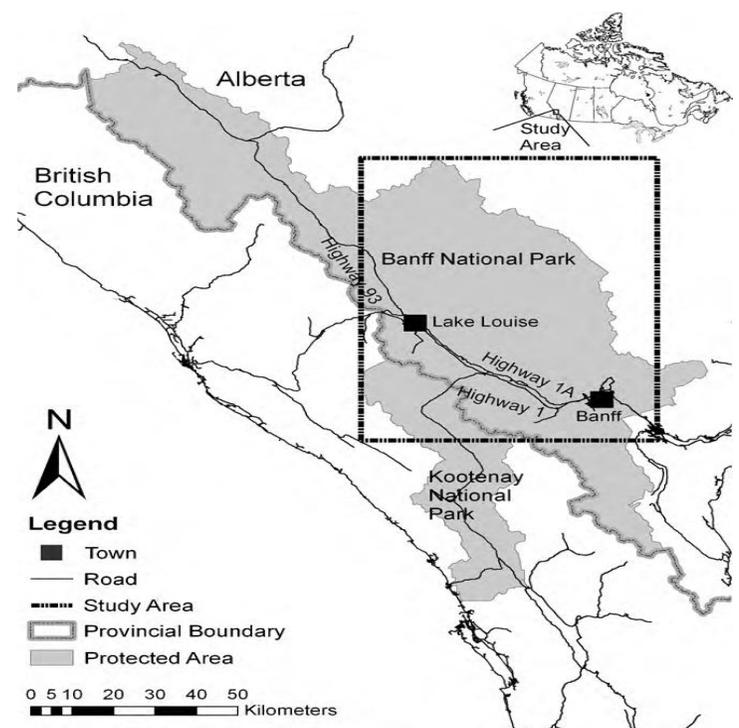
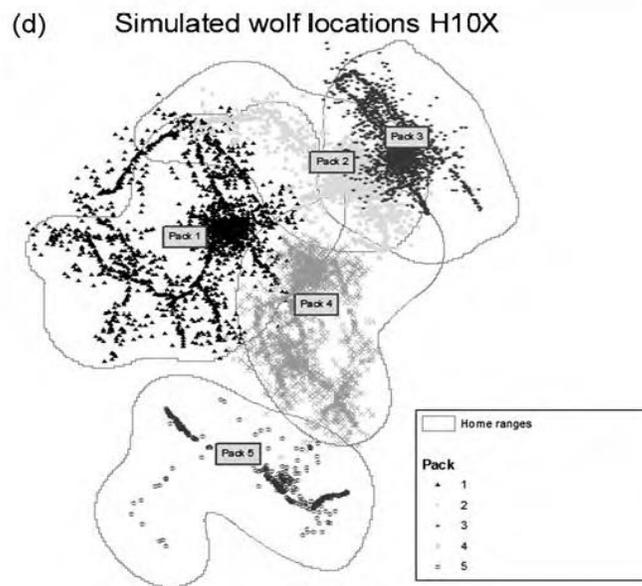
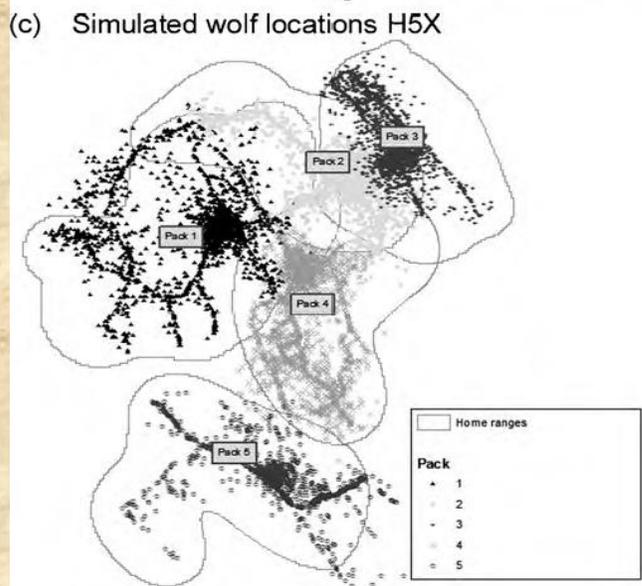
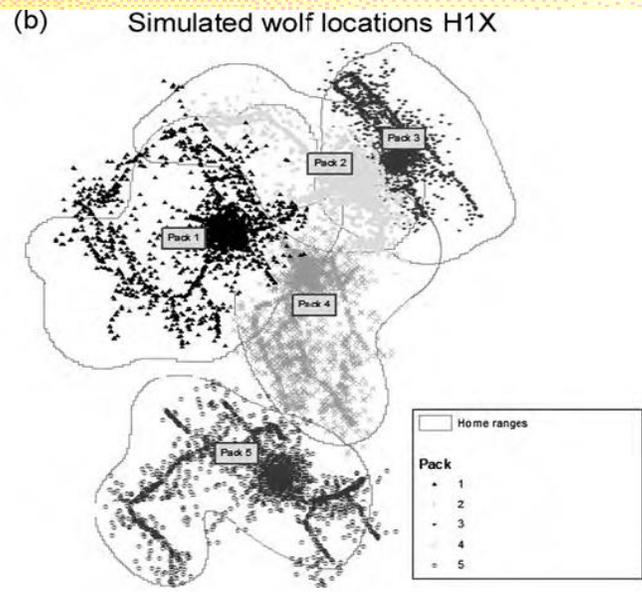
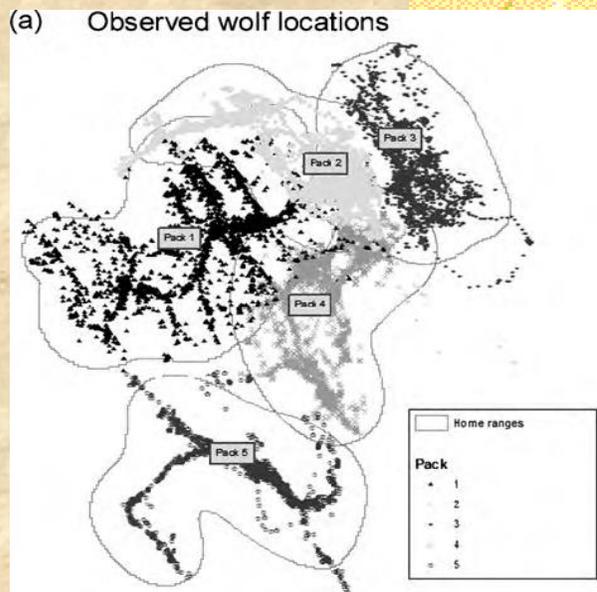


Схема перемещения по местности

Weighting of habitat variables used to build a friction map of wolf Movement

Habitat variables
 Eigenvector weights – вклад условий (%)
 Elevation высота 53.1
 Aspect тип ландшафта 17.9
 Land cover 13.7
 Slope наклон 15.3
 Total итого 100.0



Wolf locations within the study area obtained from: (a) wolf GPS radiocollar points acquired from 2002 to 2004, (b) simulated wolf locations with estimated actual human presence (H1X), (c) (H5X), (H10X).



Вопросы

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



Преобразование Лапласа

- Википедия
- Хорошая вводная лекция
<https://www.youtube.com/watch?v=zAZsJ73Be0c>