МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

МАТЕМАТИЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ
Кафедра фундаментальної математики

КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА МАГІСТРА

на тему: **«МАТЕМАТИЧНЕ МОДЕЛЮВАННЯ ДИНАМІКИ БІОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ»**

Виконала: студентка 2 курсу, групи 8.1118-з
спеціальності 111 математика
(шифр і назва спеціальності)
освітньої програми математика
О.С. Музика
(ініціали та прізвище)

Керівник доцент кафедри фундаментальної математики, доцент, к.ф.-м.н. Клименко М. І.
(посада, вчене звання, науковий ступінь, прізвище та ініціали)

Рецензент доцент кафедри прикладної математики та механіки, к.ф.-м.н. Левчук С.А.
(посада, вчене звання, науковий ступінь, прізвище та ініціали)

Запоріжжя – 2020

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет математичний

Кафедра фундаментальної математики

Рівень вищої освіти магістр

Спеціальність 111 математика

(шифр і назва)

Освітня програма математика

ЗАТВЕРДЖУЮ

Завідувач кафедри
фундаментальної математики,
д.т.н., доцент
________________ Гребенюк С.М.
(підпис)

« 10 » вересня 2019 р.

ЗАВДАННЯ

НА КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ СТУДЕНТЦІ

Музиці Ользі Сергіївні
(прізвище, ім'я та по батькові)

1. Тема роботи Математичне моделювання динаміки біологічних систем

керівник роботи Клименко М.І., к.ф.-м.н., доцент
(прізвище, ім'я та по батькові, науковий ступінь, вчене звання)

затверджені наказом ЗНУ від «29» 05 2019 року № 812-с

2. Строк подання студентом роботи 09.12.2019

3. Вихідні дані до роботи 1. Постановка задачі.
2. Перелік літератури.

4. Зміст розрахунково-пояснювальної записки (перелік питань, які потрібно розробити)
1. Постановка задачі.
2. Основні теоретичні відомості.
3.Аналіз існуючих моделей динаміки популяцій.
4.Розробка диференціальної моделі біологічної популяції.

5. Перелік графічного матеріалу (з точним зазначенням обов'язкових креслень)
Презентація

6. Консультанти розділів роботи

Розділ	Прізвище, ініціали та посада консультанта	Підпис, дата	
		завдання видав	завдання прийняв

7. Дата видачі завдання 11.09.2019

К А Л Е Н Д А Р Н И Й П Л А Н

№	Назва етапів кваліфікаційної роботи	Строк виконання етапів роботи	Примітка
1.	Розробка плану роботи.	Вересень 2019	виконано
2.	Збір вихідних даних.	Вересень – Жовтень	виконано
		2019	
3.	Обробка методичних та теоретичних	Вересень – Жовтень	виконано
	джерел.	2019	
4.	Розробка першого та другого розділу.	Жовтень – Листопад	виконано
		2019	
5.	Розробка третього розділу.	Жовтень – Листопад	виконано
		2019	
6.	Оформлення та нормоконтроль	Листопад – Грудень	виконано
	кваліфікаційної роботи.	2019	
7.	Захист кваліфікаційної роботи.	Грудень 2019 – Січень 2020	

Студент ____________ О.С. Музика
(підпис) (ініціали та прізвище)

Керівник роботи ____________ М.І. Клименко
(підпис) (ініціали та прізвище)

Нормоконтроль пройдено

Нормоконтролер ____________ І.Г. Ткаченко
(підпис) (ініціали та прізвище)

РЕФЕРАТ

Кваліфікаційна робота магістра «Математичне моделювання динаміки біологічних систем» : 60 с., 12 джерел.

БІОЛОГІЧНА СИСТЕМА, ДИФЕРЕНЦІАЛЬНА МОДЕЛЬ, ЛОГІСТИЧНА МОДЕЛЬ, МАТЕМАТИЧНА МОДЕЛЬ, МОДЕЛЬ МАЛЬТУСА, ПОПУЛЯЦІЯ.

Об'єкт дослідження – біологічні популяції.

Мета роботи : побудова диференціальних моделей біологічних систем, пов'язаних з динамікою популяцій.

Метод дослідження – математичне моделювання.

У кваліфікаційній роботі магістра здійснено дослідження основних характеристик динамічних систем та принципів їх моделювання. Також досліджені диференціальні моделі динаміки біологічних систем. Вивчено методику побудови основних диференціальних моделей динаміки біологічних систем. Досліджені диференціальні моделі взаємодії популяцій. Була розглянута методика дослідження автоколивань у біологічних системах. Побудовані диференціальні моделі функціонування колонії організмів.

SUMMARY

Master’s Qualification Thesis «Mathematical Modeling of Dynamics of Biological Systems»: 60 pages, 12 references.

BIOLOGICAL SYSTEM, DIFFERENTIAL MODEL, LOGISTIC MODEL, MATHEMATICAL MODEL, MALTUS MODEL, POPULATION.

The object of the study is biological populations.

The aim of the study is construction of differential models of biological systems related to population dynamics.

The method of research is mathematical modeling.

The master's qualification work investigates the basic characteristics of dynamic systems and principles of their modeling. Differential models of biological systems dynamics are also investigated. The technique of constructing the basic differential models of the dynamics of biological systems is studied. Differential models of population interaction are investigated. The technique of self-oscillation study in biological systems was considered. Differential models of functioning of the colony of organisms have been constructed.

ЗМІСТ

ВСТУП

На сьогодні дослідження у будь-яких науках, у тому числі біологічних, неможливо уявити без застосування математичного моделювання. Сутність методології математичного моделювання полягає у тому, що об’єкт дослідження заміняють його відображенням у вигляді математичної моделі – математичного об’єкта (системи рівнянь, нерівностей тощо), який відтворює найбільш суттєві для дослідника риси об’єкта моделювання. У подальшому модель досліджується з допомогою обчислювальних алгоритмів, що реалізуються на комп’ютерах.

Використання математичного моделювання дозволяє досліджувати властивості та поведінку системи, що є об’єктом вивчення, без проведення експериментів, пов’язаних з великими витратами коштів. Необхідність вдосконалення підходів до математичного моделювання біологічних систем обумовлює актуальність даної кваліфікаційної роботи магістра.

Метою магістерського дослідження є побудова диференціальних моделей біологічних систем, пов’язаних з динамікою популяцій. Об’єкт дослідження – біологічні популяції, предмет дослідження – процеси динаміки біологічних популяцій.

Для досягнення визначеної мети дослідження у роботі необхідно вирішити наступні задачі:

– здійснити дослідження основних характеристик динамічних систем та принципів їх моделювання;

– дослідити основні характеристики диференціальних моделей динаміки біологічних систем;

– вивчити методику побудови основних диференціальних моделей динаміки біологічних систем;

– дослідити диференціальні моделі взаємодії популяцій;

– розглянути методику дослідження автоколивань у біологічних системах;

– побудувати диференціальні моделі функціонування колонії організмів.

Математичне моделювання на сучасному етапі розвитку біологічних досліджень є їх невід'ємною складовою. Використання методології математичного моделювання у біологічних дослідженнях передбачає розробку трьох основних складових елементів – моделі, алгоритму та програми. На першому етапі – розробці моделі передбачається формалізація основних особливостей функціонування біологічної системи у вигляді системи математичних об'єктів. Другим етапом є вибір або створення алгоритму для реалізації розробленої моделі на комп'ютері. Третій етап – реалізація вибраного алгоритму у вигляді програми для комп'ютерних розрахунків. У даному магістерському дослідженні основна увага приділяється першому етапу – розробці математичної моделі динаміки біологічних систем.

1 ОСНОВНІ ПРИНЦИПИ МОДЕЛЮВАННЯ ДИНАМІЧНИХ СИСТЕМ

1.1 Методологія математичного моделювання у дослідженні біологічних систем

Математичне моделювання є сучасним методом наукового дослідження, який поряд зі здійсненням експерименту, є одним з основних методів пізнання у біології. Під моделюванням розуміють процес дослідження реальної системи, що включає у себе побудову моделі, її дослідження, аналіз та інтерпретацію отриманих результатів [1].

Модель визначають як об’єкт, який відображає найсуттєвіші для дослідника риси оригіналу і є засобом опису, пояснення та прогнозування його поведінки [2]. Під математичною моделлю реальної системи або процесу розуміють сукупність математичних об’єктів (формул, рівнянь, нерівностей, логічних умов, геометричних візуалізацій, операторів тощо), які визначають характеристики станів модельованої системи залежно від її параметрів, зовнішніх умов, початкових умов та часу. За визначенням В.М. Глушкова, математична модель – це множина символічних математичних об’єктів та співвідношень між ними. Математичну модель можна описати як систему математичних об’єктів, що відображає реальну систему [3].

Типовими задачами математичного моделювання біологічних систем є пошук оптимальних рішень, визначення властивостей системи, встановлення взаємозв’язків між її елементами та характеристиками, а також факторами зовнішнього середовища, прогнозування майбутнього стану системи.

У залежності від функцій та призначення розрізняють функціональні, структурні, інформаційні та поведінкові моделі біологічних систем.

Функціональна модель описує сукупність функцій, які виконує дана система, та процесів, що відбуваються у ній, склад та взаємозв'язки її функціональних підсистем. Структурна модель описує побудову системи, інформаційна модель – відношення між елементами системи, а також між складовими системи та її зовнішнього середовища. Інформаційна модель також може мати вигляд рівнянь регресії або кореляційних рівнянь, які моделюють зв'язок між рядами даних та статистичні характеристики моделі. Поведінкова модель, типова для моделювання біологічних систем, відображає динаміку функціонування системи [2].

Розрізняють також статичні та динамічні математичні моделі (у залежності від врахування фактору часу), детерміновані та стохастичні моделі (у залежності від врахування впливу випадкових чинників. У залежності від типу математичних об'єктів, використаних при побудові моделі, розрізняють диференціальні та інтегральні, лінійні та нелінійні, геометричні, топологічні, оптимізаційні моделі тощо. Найбільш поширеними формами запису математичних моделей є інваріантна, аналітична, алгоритмічна та графічна форми [4]. Моделі у інваріантній формі записують за допомогою алгебраїчних, диференціальних, інтегральних та інших рівнянь або нерівностей. Без урахування методу подальшого аналізу моделі. Аналітична форма – це запис моделі у вигляді аналітичного розв'язку вихідних рівнянь інваріантної моделі. Алгоритмічна форма є записом алгоритму дослідження вихідної моделі, тобто послідовності операцій, що здійснюються при такому дослідженні. Моделі, записані у графічній формі, – це геометричні та топологічні об'єкти, графи, схеми, графіки тощо [5].

Структурна модель відображає побудову системи; інформаційна – відношення між елементами системи, а також між системою і зовнішнім середовищем. Остання будується у вигляді структур даних, шо характеризують елементи системи, зовнішнє середовище та взаємозв'язки між ними.

Інформаційна модель також може мати вигляд рівнянь регресії або кореляційних рівнянь, які відображають зв'язок між рядами даних, статистичного опису сукупності даних, порівняльних статистичних характеристик наборів даних тощо. Поведінкова модель відображає динаміку функціонування системи, зміни її станів, події, що відбуваються в ній, тощо.

Існує багато різних класифікацій математичних моделей. Зокрема, виділяють моделі статичні та динамічні, диференціальні й інтегральні, детерміністичні та стохастичні, лінійні та нелінійні, геометричні, топологічні, імітаційні, оптимізаційні тощо. Найбільш поширеними формами запису математичних моделей є інваріантна, аналітична, алгоритмічна та схемна (графічна). В інваріантній формі моделі записують за допомогою алгебраїчних. диференціальних, інтегральних та інших рівнянь і нерівностей. без урахування методу подальшого аналізу моделі.

З погляду практичного використання важливою є класифікація моделей за методом їх подальшого аналізу. При цьому виділяють моделі, які досліджують аналітично, чисельно та за допомогою апаратурного моделювання (аналогових обчислювальних машин).

У першому випадку вихідна математична модель має бути перетворена в таку систему співвідношень, яка дає можливість одержати необхідний результат аналітичними методами. Зазвичай результатом аналітичного дослідження є побудова формул, що задають шукані величини в явному вигляді; перетворення рівнянь до вигляду, для якого відомий аналітичний розв'язок, тощо. Результатами аналітичного дослідження також можуть бути якісні висновки про наявність особливих точок, асимптотику, монотонність і однозначність залежності, стійкість розв'язку та інші. Розвиток комп'ютерної техніки та програмного забезпечення дає змогу використовувати для аналітичних досліджень математичних моделей прикладні пакети символьних обчислень, такі як Maple, Maxyma, Reduce тощо, що значно розширює можливості здійснення аналітичних досліджень.

Утім, для одержання аналітичного розв'язку часто необхідно спростити вихідну математичну модель. Типовими прикладами таких спрощень є розкладання складної залежності в ряд Тейлора або Фур'є та врахування лише кількох перших членів цього ряду, зневажання деякими величинами, які вважаються малими, тощо. У більшості реальних випадків математична модель не може бути перетворена до вигляду, який дає можливість одержати аналітичний розв'язок за умови збереження її адекватності. Тому для дослідження моделі використовуються інші методи.

Чисельне дослідження має ширшу сферу застосування, ніж аналітичне. Це зумовлено тим, що обчислювальні методи аналізу можуть застосовуватися до більш широкого кола математичних моделей. До недавнього часу використання обчислювальних методів стримували складність і громіздкість одержуваних виразів. Але сучасний стан розвитку обчислювальної техніки значною мірою знімає такі обмеження. Принциповим недоліком обчислювальних методів є те, що з їх допомогою можна виконувати лише аналіз окремих випадків. Тому одержувані розв'язки не будуть повними. Вони характеризують поведінку та властивості досліджуваних систем і процесів лише за певних умов, які мають бути чітко визначеними.

Для дослідження математичних моделей, що побудовані у вигляді диференціальних рівнянь та їх систем, застосовують також аналогове моделювання. У цьому разі використовують спеціальні установки, які називають аналоговими обчислювальними машинами

При дослідженні складних систем і процесів використовують також методи, основані на дослідженні їх аналогів. Аналогами називають різні за змістом процеси, що описуються одними й тими самими математичними моделями. Це дає можливість вивчати складні для експериментального дослідження природні, технічні та соціально-економічні системи за допомогою інших методів. Часто існування аналогів зумовлено дією більш загальних законів, тому дослідження аналогів сприяє глибшому розумінню досліджуваних систем і процесів.

Важливий клас математичних моделей складних систем становлять імітаційні моделі. При імітаційному моделюванні відтворюють елементарні явища, що відбуваються в досліджуваній системі, зі збереженням їх структури. взаємозв'язків та послідовності протікання. Це дає змогу вивчати розвиток системи в часі, розв'язувати більш складні задачі порівняно з аналітичним моделюванням, дає можливість враховувати наявність дискретних і неперервних елементів, нелінійність характеристик елементів системи, випадкові впливи та інші ефекти. Варіантами імітаційного моделювання є метод статистичних випробувань (метод Монте-Карло) і метод статистичного моделювання. Метод Монте-Карло передбачає багаторазове відтворювання процесів, що є реалізаціями випадкових величин або функцій, та подальшу статистичну обробку одержаних результатів. Він використовується для моделювання випадкових величин та функцій, статистичні характеристики яких попередньо були одержані як розв’язки аналітичних задач. Метод статистичного моделювання використовується для дослідження випадкових впливів на характеристики досліджуваних систем або процесів.

Спрощеність моделі означає, що в деяких відношеннях вона має бути простішою за оригінал. У цьому полягає сенс моделювання, оскільки у противному разі доцільніше досліджувати оригінал. Спрощення досягають шляхом нехтування другорядними, несуттєвими для досягнення мети моделювання властивостями оригіналу. При побудові моделей використовують принцип руху від простого до складного. Тобто, спочатку будують найпростішу можливу модель досліджуваної системи (як правило, такі моделі можна знайти у фаховій літературі). Потім перевіряють її адекватність. Якщо простіша модель неадекватна, то визначають, чим зумовлено її неадекватність. Зазвичай причинами є нехтування у змістовній моделі деякими факторами, що істотно впливають на досліджувану систему, або надмірна спрощеність математичної моделі.

Наближеність моделі означає, що вона лише наближено відображає досліджувані характеристики та відношення. Типовими прикладами наближень, які використовують при математичному моделюванні, є заміна дискретних систем неперервними та навпаки, задання обмежень на точність чисельних розрахунків, заміна нелінійних залежностей лінійними тощо. Ступінь наближеності моделі визначається компромісом між необхідністю відображення всіх суттєвих властивостей оригіналу й обмеженістю часу, пам'яті ЕОМ та інших ресурсів.

Зі скінченності та наближеності моделі випливає, що вона відображає оригінал неповно. Ступінь повноти моделі визначається метою та завданнями моделювання.

Адекватність моделі характеризує можливість реалізації мети моделювання, а істинність її відповідність сукупності наявних знань про об'єкт дослідження. Критеріями адекватності є відображення всіх істотних властивостей та параметрів об'єкта дослідження, якісно правильне відображення суттєвих зв'язків між параметрами, а при кількісному дослідженні також мала різниця між результатами моделювання та наявними емпіричними даними. Адекватність є обов'язковою вимогою до будь-якої моделі, що використовується для дослідження реальних систем. Але в деяких випадках застосовують відносно прості моделі, що не є адекватними. Це доцільно, зокрема, під час розробки алгоритмів аналізу моделей (на першому етапі розробляють алгоритми аналізу неадекватних моделей, які потім використовують як елементи більш складної моделі), у навчальному процесі (зокрема, коли треба дослідити явища, які в реальних системах та процесах спотворюються іншими ефектами) тощо. Слід пам'ятати, що істинність моделі не є гарантією її адекватності. Зокрема, це може бути зумовлено накопиченням похибок за необхідності виконання великого обсягу розрахунків. З іншого боку, адекватними можуть бути моделі, що не є істинними. Типовими прикладами є регресійні моделі, які дають змогу прогнозувати поведінку досліджуваної системи в деякому діапазоні вхідних параметрів, але не відображають наявних знань про побудову, зв'язки та внутрішні процеси в ній.

Загальна схема побудови математичної моделі є такою. Насамперед необхідно визначити, для чого необхідна модель. Це має принципове значення для обрання методу її побудови. Існують два основні підходи. У першому випадку математична модель ґрунтується на основі відомих теоретичних даних про закономірності поведінки системи або протікання процесу. У цьому разі одержувана математична модель буде системою відомих з теорії моделей. Перевагами такого підходу є відповідність структури моделі реальній структурі об'єкта дослідження. Завдяки цьому всі параметри моделі мають реальний фізичний, економічний, технічний або інший зміст. Такі моделі дають змогу аналізувати не тільки загальні властивості системи як цілого, але також і поведінку окремих її елементів, зміни структури, визначати відносні вклади різних факторів у властивості, що спостерігаються, тощо. Недоліками цього підходу зазвичай є складність одержуваних моделей і, внаслідок цього, можливість накопичення похибок при розрахунку вихідних характеристик об'єкта дослідження.

У другому випадку моделлю є рівняння регресії (або система таких рівнянь), за допомогою якого можна прогнозувати, як будуть змінюватися характеристики системи або процесу при зміні вхідних змінних. Рівняння регресії відповідає розгляду досліджуваної системи як чорного ящика. Тому такі моделі принципово неможливо використовувати для оцінювання вкладу окремих підсистем у формування загальних властивостей системи, аналізу структури системи, зв'язків між її елементами тощо. Коефіцієнти рівнянь регресії часто не мають якогось реального змісту. Проте регресійні моделі відрізняються простотою і у багатьох випадках дають можливість одержувати більш точні оцінки вихідних характеристик досліджуваних систем та процесів.

У багатьох випадках при побудові моделей складних систем і процесів використовують комбінації цих підходів. Зокрема, часто базову модель будують як систему відомих теоретичних моделей, параметри яких визначають за допомогою регресійного аналізу.

Якщо модель будують у вигляді системи відомих теоретичних моделей, то наступним етапом її розробки є визначення концептуальної або змістовної (фізичної, технічної, економічної тощо) моделі об'єкта дослідження. Змістовну модель будують на основі відомих теоретичних та емпіричних даних про досліджуваний об'єкт. На цьому етапі визначають суттєві для розв'язуваної задачі елементи системи, взаємозв'язки між ними, взаємозв'язки системи й навколишнього середовища, можливі стани системи закономірності поведінки системи в цілому та її окремих елементів тощо. Потім переходять від змістовного до формального опису, тобто відбирають теоретичні моделі, з яких будуватиметься загальна математична модель об'єкта дослідження, визначають межі застосування зроблених у них припущень і спрощень.

Далі процедура розробки моделі залежить від обрання методики її подальшого аналізу. На сьогодні найбільш поширеним методом дослідження математичних моделей є їх чисельний аналіз за допомогою ЕОМ. Для цього можна використовувати різноманітні математичні, статистичні та інші прикладні пакети програмного забезпечення, зокрема Microsoft Excel, MathCad, MathLab, Mathematica, Statistica тощо. Але слід мати на увазі, що не існує алгоритмів чисельних розрахунків, які б давали змогу одержати задовільні розв'язки для всіх задач деякого класу. Якість роботи алгоритму залежить не тільки від типу задачі, але й від її конкретних умов та параметрів. Тому обрання алгоритму є нетривіальною задачею. Як правило, якість алгоритму (й моделі взагалі) визначають порівнянням результатів, одержуваних за різними алгоритмами розрахунків, зокрема виконанням розрахунків для моделей з відомими характеристиками, а також порівнянням результатів моделювання з відомими даними про модельовану систему. У типових прикладних пакетах, як правило, не вказується конкретний алгоритм, за яким виконуються розрахунки. Більше того, досить часто не вказується також математичний метод, на якому базується цей алгоритм. Це суттєво ускладнює попередній аналіз можливості застосування прикладних пакетів у дослідженні тієї чи іншої моделі, а також пошук джерел похибок моделювання.

Важливою характеристикою результатів моделювання є похибка одержуваних результатів. Можна виділити такі її основні складові: похибка математичної моделі, похибка вихідних даних, похибка розрахункового алгоритму та похибка обчислень.

Після побудови математичної моделі необхідно визначити її адекватність. Для цього треба порівняти результати моделювання з емпіричними даними, одержаними при близьких умовах, а також з результатами, одержаними на інших моделях. Інколи для перевірки адекватності треба залучати незалежних експертів, які не брали участі в розробці моделі.

За результатами перевірки адекватності моделі приймають рішення щодо можливості її використання. Результатом перевірки може бути рішення про необхідність доробки (корегування) та оптимізації моделі. При корегуванні уточнюють перелік суттєвих параметрів моделі, обмеження, функціональні зв'язки між параметрами тощо. Під оптимізацією розуміють спрощення моделі при збереженні заданого рівня її адекватності. Основними критеріями оптимальності.є витрати часу, пам’яті ЕОМ та інших ресурсів при використанні моделі.

1.2 Визначення та основні характеристики динамічних систем

Під динамічною системою розуміють об'єкт або процес, для яких однозначно визначено поняття стану як сукупності значень деяких величин у заданий момент часу і задано оператор, що визначає еволюцію початкового стану в часі.

Наприклад, система матеріальних точок з заданим потенціалом взаємодії є типовим прикладом динамічної системи, так як її стан повністю визначається значенням початкових координат і імпульсів всіх точок, а еволюцію системи визначають класичні рівняння руху (другий закон Ньютона). Більш складним прикладом є середовище (зокрема, атмосфера Землі, вміст хімічного реактора тощо), у якому відбуваються процеси тепло- і масопереносу, фізичні фазові переходи, хімічні реакції. Стан такої системи у фіксований момент часу визначається концентрацією фаз, температурою та іншими параметрами, що задаються в кожній точці середовища. Прикладами динамічних систем можуть служити біологічні системи - організм людини або тварини, або популяції, що взаємодіють між собою. Обчислювальні процеси, що відбуваються у комп'ютерах або нейронних мережах, соціальні процеси в нашій країні та інші процеси теж можна вивчати з позицій теорії динамічних систем [6].

Якщо досліджується стан динамічної системи у будь-який момент часу на заданому інтервалі, то говорять про системи з неперервним часом і для опису їх еволюції використовують, як правило, диференціальні рівняння. Якщо ж для опису поведінки системи досить знати її стан в скінченому або зліченному числі моментів часу, то говорять про систему з дискретним часом і для опису її розвитку використовують дискретні відображення, наприклад, різницеві рівняння.

Якщо дані дозволяють однозначно вказати значення параметрів системи у потрібні моменти часу, то говорять про детерміновані динамічні системи. Однак еволюцію динамічних систем не завжди вдається визначити однозначно - в цих випадках зазвичай використовують аналіз системи з використанням теорії ймовірностей або теорії випадкових процесів, а таку систему називають стохастичною. Поширеними моделями динамічної системи є марківські ланцюги або процеси, графи тощо [7].

Математична модель динамічної системи вважається визначеною, якщо задані параметри (координати) системи і еволюційний оператор, що дозволяє вказати стан динамічної системи (значення координат) в наступні моменти часу. При цьому розглядають однозначне задання стану системи в задані моменти часу, або розподіл ймовірності на множині її станів.

Нехай набір чисел $x = \{x_1, x_2, ..., x_N\}$ у деякий момент часу описує стан динамічної системи. При цьому різним наборам $\{x_1, x_2, ..., x_N\}$ відповідають різні стани. Задамо еволюційний оператор, вказавши швидкість зміни кожного стану системи :

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x_i, x_2, ..., x_N), \quad i = 1, ..., N. \tag{1.1}$$

Тут x точка евклідового простору R_N, який називають фазовим простором, x називається фазовою точкою. Системи виду (1.1), в яких права частина не залежить явно від часу, називають автономними. Якщо систему рівнянь доповнити початковими умовами $x(0) = x_0$, то отримаємо початкову задачу для рівнянь (1.1), або задачу Коші. Її розв'язок – $\{x(t), t > 0\}$ розглядається як множина точок фазового простору R_N, вона утворює фазову траєкторію. У фазовому просторі праві частини системи рівнянь (1.1) задають векторне поле швидкостей, що ставить у відповідність кожній точці x вектор $\bar{F}(x)$, що виходить з точки $\bar{x}$; тут $\bar{F}(x) = \{F_1(x_1, ..., x_N), ..., F_N(x_1, ..., x_N)\}$. Фазові траєкторії і векторне поле швидкостей дають наочне уявлення про характер поведінки системи з плином часу. Множина фазових траєкторій, які відповідають різним початковим умовам, утворює фазовий портрет динамічної системи [8].

Розглянемо початкову задачу (задачу Коші) для звичайного диференціального рівняння, що описує рух матеріальної точки одиничної маси, яка рухається вздовж прямої під дією сили, що намагається повернути її у початкове положення та пропорційної зміщенню точки зі стану рівноваги $x=0$:

$$\ddot{x}=-x, \quad x(0)=x_0, \quad \dot{x}(0)=v_0, \tag{1.2}$$

де $\dot{x}=\frac{dx}{dt}, \quad \ddot{x}=\frac{d^2x}{dt^2}$. Ця початкова задача для диференціального оператора другого порядку зводиться до задачі Коші для системи двох диференціальних рівнянь першого порядку :

$$\dot{x}=p, \quad \dot{p}=-x, \quad x(0)=x_0, \quad p(0)=v_0. \tag{1.3}$$

Значення координати x матеріальної точки і її імпульсу $p=\dot{x}$ повністю описує стан механічної системи в момент часу t. Фазовими координатами в цьому випадку є пара (x, p). Вважають, що у таких системах число ступенів свободи дорівнює одиниці , а фазовий простір двовимірний. Розв'язуючи задачу Коші, отримуємо опис еволюції системи у вигляді $x=\alpha\sin(t+\varphi), \quad p=\alpha\cos(t+\varphi)$. Таку модель руху матеріальної точки називають моделлю математичного маятника [1].

На фазовій площині фазові траєкторії є колами, радіуси яких визначаються початковими умовами.

Зі співвідношення (1.3) випливає, що вектор фазової швидкості $\bar{F}(x)=\dfrac{d\bar{x}}{dt}$ точки $\bar{x}=(x,p)$ дорівнює $(p-x)$, та є перпендикулярним до вектора (x,p) і дорівнює йому по модулю - це забезпечує рівномірне обертання точки $(x(t),p(t))$ в фазовій площині з плином часу.

Оскільки кінетична енергія T матеріальної точки, що здійснює коливальний рух, дорівнює $T=\dfrac{\dot{x}^2}{2}=\dfrac{p^2}{2}$, а потенціальна $U=\dfrac{x^2}{2}$, то повна енергія системи дорівнює $E=T+U=\dfrac{\|x\|^2}{2}$ та пропорційна квадрату радіусу кола. При цьому всякому значенню енергії відповідає своя фазова крива, що є колом. Множина кіл, що відповідають різним значенням повної енергії системи, утворює фазовий портрет.

Зауважимо, що у цій динамічній системі можна ввести нові координати на фазовій площині - полярні координати (E,φ), в якій сімейство фазових траєкторій можна записати у вигляді $E=const$.

Нехай еволюція системи описується диференціальним рівнянням $\ddot{x}=f(x)\Leftrightarrow\dot{x}=p,\ \dot{p}=f(x)$, що є рівнянням руху матеріальної точки у полі потенціальних сил; тут $f=-\dfrac{dU}{dx}$, а U – потенціал у потенціальному полі [3].

Якщо для деякого значення x_0 фазових координат системи права частина рівняння (1.1), тобто швидкість $F(x)$ їх зміни, дорівнює нулю, то цей стан системи не може змінюватися. Точку x_0 фазового простору, для якої виконана умова $F(x)=0$, називають стаціонарною точкою, або станом рівноваги. Для даного прикладу положення рівноваги системи визначається умовами $p=0,\quad f(x)=0$, тобто стаціонарна точка на фазовій площині лежить на осі OX.

З рівності $f\left(x\right)=0$ випливає, що $\dfrac{du}{dx}=0$, і система має три положення рівноваги x_0, x_1, x_2. Якщо початковий стан такий, що його енергія є недостатньою для переходу через потенціальний бар'єр, то точка коливається біля одного з стійких станів рівноваги, що зображується замкненими фазовими траєкторіями на фазовій площині. Якщо початкова енергія є достатньо великою, то відбуваються складні коливання точки навколо обох положень рівноваги. Ці якісно різні типи руху на фазовій площині розділяє крива, яку називають сепаратрисою. Вона проходить через точку рівноваги системи. Точки рівноваги системи називають особливими точками

Розглянемо динамічну систему, що описується нелінійним еволюційним рівнянням $\ddot{x}+\sin x=0.$

Аналогічно випадку, що був розглянутий вище, рух маятника можна розглядати як рух у полі потенціальних сил з потенціалом $U=-\cos x.$

Сукупність відповідних фазових траєкторій для різних початкових умов – фазовий портрет системи. Стан рівноваги нелінійного маятника на фазовій площині зображується точками, розташованими на осі OX у точках $x_k=\pi k,\ k=0,\pm 1,\pm 2,...,$ при цьому $x=0,\pm 2\pi,\pm 4\pi,...$ точки стійкої, а $x=\pm\pi,\pm 3\pi,...$ нестійкої рівноваги. Поблизу точок стійкої рівноваги фазові криві є замкненими кривими, близькими до кіл. Це пояснюється тим, що при цьому маятник здійснює коливання, близькі до гармонічних. Через точки нестійкої рівноваги проходить крива, яку називають сепаратрисою. Вона поділяє фазову площину на області з якісно різною поведінкою. При зростанні енергії системи коливання переходять в обертання.

У розглянутих вище прикладах повна енергія системи зберігається. Такі системи називають консервативними. Якщо ж у системі можливі втрати енергії, то такі системи називаються дисипативними [3].

Розглянемо приклади дисипативних динамічних систем. До них, зокрема, відносять маятник з затуханням. Рівняння руху $m\ddot{x}+\alpha\dot{x}+\beta x=0, \quad 0<t\le T,$ описує еволюцію системи. Воно заміною змінних зводиться до рівняння [1] :

$$\ddot{x}+2\delta\dot{x}+x=0, \quad 0<\tau\le T\sqrt{\frac{\beta}{m}},$$

у якому крапка над символом означає диференціювання за змінною τ. Тут, на відміну від попереднього прикладу, енергія не зберігається, це – система з дисипацією. Тут «сила» дорівнює $-2\delta\dot{x}-x$ і залежить не тільки від стану матеріальної точки, але і від швидкості. При $\delta=0$ отримуємо розглянутий випадок консервативної системи, при $\delta\ne 0$ виникають два випадки – рух періодичний і аперіодичний.

Якщо $0<\delta<1$, то фазова траєкторія визначається розв’язком задачі Коші, що має вигляд $x=Ae^{-\delta\tau}\cos(\omega\tau+\psi), \quad \omega=\sqrt{\left(1-\delta^2\right)},$ цей розв’язок відповідає затухаючому коливанню.

Якщо $\delta>1$, то фазова траєкторія визначається співвідношенням :

$$x=A_1e^{\lambda_1\tau}+A_2e^{\lambda_2\tau}, \quad \lambda_{1,2}=\frac{\left(-\delta\pm\sqrt{\left(\delta^2-1\right)}\right)}{2}.$$

Отже, можна помітити, що в консервативних системах немає підмножин фазового простору R_N, до яких з часом прагнуть траєкторії, що починаються у деякому їх околі. Якщо у консервативній системі існує періодичний рух, то таких рухів нескінченно багато, і визначаються вони значенням енергії при початкових умовах. Ці особливості є загальними для всіх консервативних систем.

У дисипативних системах можуть існувати так звані притягуючі множини, наприклад, множини точок типу стійких положень рівноваги, як в прикладі з затухаючими коливаннями. Стаціонарні незатухаючі коливання для дисипативних динамічних систем є нехарактерними, навіть якщо вони й існують, то для реалізації такого руху треба спеціальним чином вибирати початкові умови. У нелінійних системах можливе існування періодичного асимптотично стійкого руху, так званого автоколивання, математичним образом якого є граничний цикл Пуанкаре, зображуваний в фазовому просторі замкнутою лінією, до якої згодом стягуються траєкторії з деякого околу. Прикладом системи з граничним циклом є нелінійний осцилятор Ван дер Поля [3].

Осцилятор Ван дер Поля описується диференціальним рівнянням [3] :

$$\ddot{x} - \alpha\left(1 - bx^2\right)\dot{x} + x = 0 \quad 0 < \tau \le T,$$

тут α – параметр збудження. Аналітично отримати його розв’язок неможливо. На якісному рівні зрозуміло, що при малих по модулю x коефіцієнт при $\dot{x}$ від’ємний – у системі виникає «від'ємне тертя», що відхиляє точку від початку координат. При більших $|x|$ тертя стає додатнім, що перешкоджає зростанню координати. Таким чином, в системі існує стійкий стан автоколивань, до якого прямують всі фазові траєкторії. Чисельне інтегрування рівняння руху осцилятора Ван дер Поля з різними початковими умовами дозволяє отримати для нього фазові траєкторії.

При значенні виміру фазового простору $N \ge 0$ можна створити принципово новий тип фазових траєкторій – це так звані дивні атрактори. Фазова траєкторія динамічної системи в даному випадку є нескінченною лінією без самоперетинів, а при $t \to \infty$ траєкторія не залишає даної ділянки і не притягується ні до точок рівноваги, ні до циклічних траєкторій. Прикладом такої системи є атрактор Лоренца. Дивний атрактор відповідає складному аперіодичному руху, подібному до звичайного хаотичного процесу. Для початкових умов, що визначають дивний атрактор, умови теореми про існування і єдиність можуть бути виконані, і встановивши такі ж початкові умови і праві частини диференційних еволюційних рівнянь, ми відтворимо той же розв’язок, і тому ми маємо таку ж фазову траєкторію. Таку поведінку динамічних систем називають детермінованим динамічним хаосом [5].

2 МОДЕЛЮВАННЯ ДИНАМІКИ БІОЛОГІЧНИХ ПОПУЛЯЦІЙ

2.1 Основні моделі динаміки популяцій

Популяцією називають сукупність індивідів, що можуть давати життєздатне потомство і на яку діє сукупність однакових зовнішніх та внутрішніх факторів. Досліджують ізольовані популяції або популяції, що взаємодіють між собою. При цьому припускається, що ареал проживання популяції є обмеженим.

Основним припущенням, що використовується при побудові математичних моделей динаміки зміни чисельності популяції, є наявність балансового співвідношення між різними групами у структурі популяції, яке формується під впливом дії різноманітних факторів. При побудові балансових співвідношень використовують різні базові припущення, наприклад, що приріст чисельності хижаків пов'язаний зі швидкістю споживання ними жертв. При цьому споживанні відбувається зменшення біомаси і тому кількість народжених хижаків не перевищує чисельності спожитих жертв. Також допускається, що з даної території не може мігрувати більше особин, ніж проживає на ній.

При відсутності впливу зовнішніх факторів баланс чисельності популяції складається з наступних елементів: народжуваність, смертність, еміграція та імміграція. Далі будемо вважати для зручності, що чисельність популяції є величиною неперервною. Для дослідження динаміки чисельності популяцій використовують математичні моделі, що ґрунтуються на застосуванні диференціальних рівнянь та їх дискретних аналогів – різницевих рівнянь.

Процес зміни чисельності $x(t)$ популяції за малий проміжок часу Δt описується співвідношенням [7] :

$$x(t+\Delta t)=x(t)+B(t,x(t))\Delta t-D(t,x(t))\Delta t,$$

де $B(t,x(t))$ – кількість членів популяції, що народилися або іммігрували, $D(t,x(t))$ – кількість членів популяції, що померли або емігрували. При цьому $B(t,0)=D(t,0)=0$.

Перейшовши до границі при $\Delta t\to 0$, отримуємо звичайне диференціальне рівняння першого порядку :

$$\dot{x}(t)=B(t,x(t))-D(t,x(t)),$$

де $\dot{x}(t)=\dfrac{dx}{dt}$.

Першим дослідженням динаміки ізольованих популяцій була робота Томаса Мальтуса «Досвід закону про народонаселення», видана у 1797 році. Модель динаміки ізольованої популяції, запропонована у цій роботі, буде розглянута нижче. Ця модель адекватно описує процес зміни чисельності популяції на малих проміжках часу за відсутності саморегулювання [8].

У 1825 році Б. Гомпертц запропонував нелінійну диференціальну модель з обмеженою чисельністю популяції [8] :

$$\dot{x}(t)=\alpha\left[\ln K-\ln x(t)\right]x(t),$$

де K – гранично припустима величина чисельності. У 1838 році П. Ферхюльстом була запропонована модель динаміки популяції у вигляді нелінійного диференціального рівняння з нелінійністю квадратичного типу :

$$\dot{x}(t) = \alpha x(t) - \beta x^2(t),$$

де коефіцієнт $\beta > 0$ визначає інтенсивність впливу саморегуляції на швидкість зростання чисельності популяції. Величина $\beta x^2(t)$ прямо пропорційна кількості зустрічей особин між собою. Ця модель підтверджується експериментальними даними [9].

Однією з модифікацій моделі Ферхюльста є модель М.Розенцвейга [10] :

$$\dot{x}(t) = \alpha x(t)\left[1 - \frac{x^q(t)}{\beta}\right],\ 0 < q < 1.$$

У цій моделі допускається, що внутрішня конкуренція у популяції за великих значень чисельності популяції сильніша, ніж за малих.

У моделі А.Д. Базикіна [10] :

$$\dot{x}(t) = \frac{rx^2(t)}{N + x(t)} - qx^2(t),$$

де r, N та q – додатні константи, враховується наявність у популяції статевої структури, а саме, за малої чисельності популяції, коли $x(t)$ набагато менше N, швидкість зміни чисельності популяції за рахунок народжуваності пропорційна квадрату чисельності або кількості зустрічей особин, а за великої чисельності (при $x(t) > N$) – швидкість розмноження є близькою до $rx(t)$.

У загальному випадку методику побудови диференціальних моделей динаміки популяцій можна описати наступним чином [11]. Вважається, що швидкість народження у популяції є пропорційною кількості особин, при цьому модель набуває вигляду :

$$\dot{x}(t) = K(x(t)) \cdot x(t),$$

де функція $K(x(t))$ – це коефіцієнт народжуваності, що задовольняє наступні умови :

1) $K(x)$ – диференційовна майже у всіх точках $x > 0$ функція;

2) існує інтервал, у якому $K(x) > 0$, а при відсутності такого інтервалу , тобто при $K(x) < 0$ $x(t) \to 0$ і популяція вимирає;

3) існує число $N > 0$, таке, що при $x > N$ $K(x) < 0$, тобто чисельність популяції є обмеженою.

У подальших модифікаціях моделей динаміки чисельності популяції враховувались наступні фактори:

а) вікова структура популяції;

б) динаміка захворювання особин у залежності від пори року;

в) фактор запізнення, обумовлений часом статевого дозрівання та періодичністю часу розмноження.

Прикладом врахування останнього фактору є диференціальна модель з запізненням Г. Хатчисона [12]:

$$\dot{x}(t) = \alpha x(t) - \beta x(t) x(t - \tau), \tau > 0.$$

Серед моделей динаміки популяцій зустрічаються також моделі, у яких використовують інтегральні рівняння [10].

Широко застосовуються також дискретні математичні моделі динаміки популяцій, що ґрунтуються на використанні рекурентних співвідношень. При моделюванні динаміки популяцій дискретність ураховують лише при народженні (період розмноження у тварин), вважається, що смертність описується неперервною величиною.

Загальну дискретну модель динаміки популяцій можна визначити рівнянням [11]:

$$x(k+1) = K\big(x(k)\big) \cdot x(k),$$

де k – номер періоду часу, $K(x)$ – коефіцієнт народжуваності.

Якщо коефіцієнт народжуваності $K(x) = \frac{a}{1+bx}$, то відповідну дискретну модель динаміки популяції називають моделлю Скеллама [12].

Вона має вигляд:

$$x(k+1) = \frac{a}{1+bx(k)} \cdot x(k).$$

Якщо $K(x) = \alpha(1-x)$, $x(0) = x_0 \in [0;1]$, то отримуємо логістичну модель [11] :

$$x(k+1) = \alpha(1-x) \cdot x(k).$$

Для моделювання динаміки популяцій риб американські дослідники П. Моран та Р. Ріккер використовували рекурентне співвідношення виду [8] :

$$x(k+1) = Ae^{-\alpha x(k)} \cdot x(k),\ \alpha > 0.$$

У загальному випадку дискретну динамічну модель чисельності популяцій можна записати у вигляді:

$$x(k+1)=K(x(k)), \quad k=0,1,2,...,$$

де функція $K(x)$ задовольняє наступні умови :

1) $K(0)=0$, тобто за відсутності особин відсутнє збільшення чисельності популяції;

2) при $x>0$ $K(x)\geq 0$, що забезпечує невід'ємність чисельності популяції;

3) існує така стала $k>0$, що при $x>k$ виконується нерівність $K(x)<x$, що забезпечує обмеженість чисельності популяції на протязі її існування.

Розглянемо скалярне різницеве рівняння [9] :

$$x(k+1)=F(x(k)),\ k=0,1,2,....$$

Послідовність $x(0),x(1),x(2),...$, отриману як розв'язок цього рівняння, називають траєкторією руху. Значення $x(k)\equiv x^{*}$, що є розв'язками рівняння $x=F(x)$, називають особливими точками або стаціонарними розв'язками різницевого рівняння. Траєкторію, для якої за довільних $m=0,1,2,...$ та фіксованого $N>0$ виконується рівність $x(m)=x(m+N)$, називають циклом довжини N або періодичною траєкторією.

Якщо функція F залежить від деякого параметра, тобто вона має вигляд $F(x,\alpha)$, причому величина параметра α змінюється, то за деяких значень цього параметра відбувається різка зміна фазового портрета, тобто змінюється кількість точок спокою, циклів, їхня стійкість – відбувається біфуркація динамічної системи, що відображає популяцію. Наочне зображення біфуркацій надає біфуркаційна діаграма.

Розглянемо різницеве рівняння :

$$x(k+1)=\frac{Ax(k)}{\left(1+x(k)\right)\cdot\exp\left(-\frac{Bx(k)}{1+x(k)}\right)}.$$

Нехай у цьому рівнянні $B=20$, $0<A<10$. Обчислення свідчать, що при $0<A<1$ існує лише одна стійка точка спокою $x^*=0$. При $A=1$ вона переходить у нестійкий стан рівноваги, потім знову повертається до стійкої рівноваги.

Для різницевої моделі Скеллама :

$$x(k+1)=\frac{a}{1+bx(k)}\cdot x(k),\ k=0,1,2,\ldots,\ a>0,\ b>0,$$

де a – параметр, що характеризує максимальну плідність особин за низької чисельності популяції, відношення $\frac{a}{b}$ характеризує максимально можливу чисельність популяції, рівняння $x=F(x)$, що визначає точки спокою, має два розв’язки :

$$x_1^*=0\ ,\ x_2^*=\frac{a-1}{b}.$$

Якщо $a<1$, то точка $x_1^*=0$ є єдиною стаціонарною точкою, оскільки $x\geq 0$. Ця точка відображає асимптотично стійкий стан рівноваги, тобто у цьому випадку популяція вимирає. При переході через біфуркаційне значення $a=1$ з'являється ще один стаціонарний стан. При цьому $F\left(x_2^*\right)=\frac{1}{a}<1$. Отже, у цьому випадку стаціонарна точка $x_1^*=0$ стає нестійкою, а точка $x_2^*=\frac{a-1}{b}$ – стійкою.

Перевіримо умову існування циклу довжиною $N=2$. Наявність такого циклу визначається з рівняння $F\left(F\left(x\right)\right)=x$. Підставивши у це рівняння

$$F\left(x\right)=\frac{ax}{1+bx},$$

отримуємо рівняння :

$$F\left(F\left(x\right)\right)=\frac{a\cdot\frac{ax}{1+bx}}{1+b\cdot\frac{ax}{1+bx}}=x.$$

Звідси знаходимо, що :

$$\frac{a^2x}{1+bx}=x\left(1+\frac{abx}{1+bx}\right).$$

Після елементарних перетворень отримуємо, що при $x\neq 0$ розв'язком цього рівняння є $x=\frac{a-1}{b}$.

Таким чином, отримуємо, що рівняння $F\left(F\left(x\right)\right)=x$ має лише два розв'язки, що є стаціонарними точками. Звідси випливає, що періодичні траєкторії для різницевої моделі Скеллама відсутні.

Дискретна логістична модель [12] :

$$x(k+1)=\alpha x(k)\big(1-x(k)\big),\ x(0)\in[0;1]$$

є дискретним аналогом неперервної диференціальної моделі Ферхюльста :

$$\dot{x}(t)=\alpha x(t)-\beta x^2(t).$$

Якщо $a<1$, то популяція вироджується. При $a>1$ з’являється стаціонарний стан $x^*=\dfrac{a-1}{a}$, що є стійким при $1<a<3$, тому, що у цьому випадку $\left|F'\left(x^*\right)\right|=\left|\alpha\left(1-2x^*\right)\right|=\left|2-a\right|<1$ при $1<a<3$. При $a>3$ стаціонарна точка втрачає стійкість і з’являється стійкий цикл довжиною 2.

2.2 Модель Мальтуса та логістичне рівняння

Нехай деяка популяція мікроорганізмів існує у ідеальних умовах, має доступ до необмежених харчових ресурсів та на неї не діють шкідливі для неї фактори. Внаслідок природних процесів розмноження та смерті чисельність популяції з часом змінюється, приріст чисельності популяції пропорційний кількості дорослих особин. Знайдемо закон, за яким змінюється чисельність членів даної популяції.

Нехай $x(t)$ – кількість організмів у момент часу t, а $x(t+\Delta t)$ – їх кількість у момент $t+\Delta t$. Тоді за проміжок часу Δt приріст функції $x(t)$ дорівнюватиме :

$$\Delta x = x(t+\Delta t) - x(t).$$

За час Δt всі дорослі члени популяції або їх частина дадуть потомство, а частина особин загине. Тоді :

$$\Delta x = N - M, \tag{2.1}$$

де N – кількість особин, що народилися, M – кількість померлих за час Δt.

Кількість N організмів, що з’явилися на світ, залежить від довжини проміжку часу Δt, чим більший Δt, тим більшою є величина N. Ця кількість залежить також від кількості особин – батьків, чим більша кількість дорослих організмів, тим більше потомство. Отже, $N = F(x, \Delta t)$, де функція F є зростаючою функцією аргументів x та Δt. Вона дорівнює нулю, якщо дорівнює нулю хоча б одна з цих змінних. Тому можна прийняти, що

$$N = k_1 \cdot x \cdot \Delta t\,, \tag{2.2}$$

де k_1 – коефіцієнт пропорційності.

По аналогії, для загибелі організмів можна записати :

$$M = k_2 \cdot x \cdot \Delta t\,. \tag{2.3}$$

Підставивши рівності (2.2) та (2.3) у рівняння (2.1), отримаємо :

$$\Delta x = \left(k_1 - k_2\right) x \Delta t = kx\Delta t\,, \tag{2.4}$$

де $k = k_1 - k_2$ – коефіцієнт, що відображає швидкість природного зростання популяції.

У реальних популяціях величини k, N, M можуть набувати лише цілі значення. Тому для них не можна використовувати поняття неперервності та диференційовності функції $x(t)$. Проте, якщо популяція є досить великою, а проміжок часу Δt – достатньо малим, функція $x(t)$ за своїми властивостями нагадує неперервну та диференційовну функцію, і такою будемо її вважати у рівності (2.4).

Поділивши обидві частини цієї рівності на Δt та перейшовши до границі при $\Delta t \to 0$, отримуємо диференціальне рівняння :

$$\lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta x}{\Delta t} = \dot{x}\left(t\right) = \frac{dx}{dt} = kx\,. \tag{2.5}$$

Розділивши змінні у цьому рівнянні, отримуємо :

$$\frac{dx}{x} = kdt .$$

Інтегруючи цю рівність, знаходимо $\ln x = kt + c$, звідки знаходимо загальний розв'язок рівняння (2.5) у вигляді :

$$x(t) = Ce^{kt} . \tag{2.6}$$

Для знаходження константи C у (2.6) використаємо початкову умову $x(0) = x_0$, де x_0 – кількість мікроорганізмів у популяції у початковий момент часу $t = 0$. Використавши початкову умову, отримуємо розв'язок сформульованої задачі Коші для рівняння (2.6) у вигляді :

$$x(t) = x_0 e^{kt} . \tag{2.7}$$

Остання рівність виражає закон, за яким змінюється у часі кількість організмів у популяції. Його називають законом Мальтуса [11]. Помилка цього дослідника полягала у тому, що цей закон, отриманий для ідеальних умов, він вважав універсальним законом для всієї природи та людського суспільства.

Ця модель є досить спрощеною. Це пояснюється наступними причинами. По-перше, число особин є дискретною, а не неперервною величиною, тобто модель використовується тільки тоді, коли зміну чисельності популяції на одну особину можна розглядати як нескінченно малу величину. По-друге, зростання популяції завжди обмежене різними факторами: ворогами, кормовою базою, епідеміями та іншим. Однак, в деяких випадках, наприклад, при вивченні розмноження бактерій, ця модель виявляється цілком прийнятною [9].

На прикладі розглянемо динаміку зміни кількості мікроорганізмів (бактерій) у популяції з часом. Згідно з законом Мальтуса, швидкість розмноження бактерій пропорційна їх кількості. У початковий момент $t=0$ кількість бактерій дорівнювала n, а за час T_1 їх кількість подвоїлася. Знайдемо залежність $x(t)$ кількості бактерій від часу, а також зміну чисельності членів популяції за час T_2.

Використовуючи рівняння (2.7), для початкового моменту часу отримуємо: $x(0)=x_0=n$. Оскільки за час T_1 кількість бактерій подвоїлась, то $x(T_1)=2x(0)=2n$ або $ne^{kT_1}=2n$. Звідси знаходимо, що $e^{kT_1}=2$. З останньої рівності визначаємо коефіцієнт $k=\dfrac{\ln 2}{T_1}$, тобто залежність кількості бактерій у популяції дорівнює $x(t)=ne^{\frac{t\ln 2}{T_1}}$. За час T_2 величина популяції становитиме $x(T_2)=ne^{\frac{T_2\ln 2}{T_1}}$. Тоді абсолютний приріст чисельності популяції за час T_2 складе :

$$\Delta x = x(T_2)-x(0)=n\left(e^{\frac{T_2\ln 2}{T_1}}-1\right).$$

Уточнимо модель, обмеживши експоненціальне зростання чисельності особин [10]. Очевидно, що у випадку, коли популяція живе на обмеженій території, то неминуче виникає конкуренція за життєвий простір. Контакти між особинами приводять до поширення хвороб. Зрозуміло, що спадання чисельності популяції, пов'язане з цими факторами, є пропорційним частоті контактів особин один з одним. Тоді рівняння динаміки популяції має вигляд :

$$\frac{dx}{dx}=x(\alpha-\beta x), \tag{2.8}$$

де $\beta > 0$ – коефіцієнт, що описує зменшення популяції. Рівняння (2.8) називають рівнянням Ферхюльста або логістичним рівнянням. Рівняння (2.8) є рівнянням з роздільними змінними. Розділивши змінні, отримуємо :

$$\int \frac{dx}{x(\alpha - \beta x)} = \int dt + C. \tag{2.8}$$

Застосовуючи метод невизначених коефіцієнтів, обчислюємо інтеграл в лівій частині рівняння :

$$\ln\left(\frac{x}{\alpha - \beta x}\right)^{\frac{1}{2}} = t + C. \tag{2.9}$$

Потенціюючи, знаходимо :

$$\frac{x}{\alpha - \beta x} = Ae^{\alpha\tau}. \tag{2.10}$$

Коефіцієнт A знайдемо з умови, що в початковий момент часу (t = 0) число особин дорівнювало x_0 :

$$A = \frac{x_0}{\alpha - \beta_0}. \tag{2.11}$$

Тоді

$$x = \frac{x_0 \alpha e^{\alpha t}}{\alpha - \beta x_0 + \beta x_0 e^{\alpha t}}, \qquad (2.12)$$

при $t \to \infty, \quad x \to \frac{\alpha}{\beta}$.

Функцію (2.12) називають логістичною [7]. Багато процесів не лише у біології, але і в економіці, соціології, також описуються логістичними рівняннями. Введемо безрозмірний час $\tau = \alpha t$ і параметр $r = \frac{\alpha}{\beta}$ Тоді характер зміни чисельності популяції визначається тільки відношенням $\frac{x_0}{r}$.

Розглянуті нами моделі є моделями ізольованої популяції, що не взаємодіє з іншими видами. Вони описують досить рідкісну ситуацію. Як правило, у природі види взаємодіють між собою у боротьбі за кормові ресурси, життєвий простір, полюючи один на одного.

2.3 Модель Вольтерра та її модифікація

У 1931 р. Віто Вольтерра запропонував модель «хижак – жертва» [9]. Вона полягає у наступному. Нехай на деякій замкнутій території мешкають два види: жертви, які харчуються рослинним кормом, наявним в надлишку, і хижаки, що полюють на жертв. Як пари хижак-жертва можуть виступати вовки і вівці, щуки і карасі, рисі і зайці та інші.

Якби не було хижаків, то жертви розмножувалися б необмежено, а їх чисельність описувалася б рівнянням Мальтуса. Якби не було жертв, то хижаки через брак корму поступово вимирали б. Динаміка їх популяції описується рівнянням :

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y, \quad y = y_0 e^{-\gamma t}, \tag{2.13}$$

де $\gamma > 0$ – коефіцієнт втрат хижаків, y – їх чисельність в даний момент часу, y_0 – їх чисельність в початковий момент часу. Зростанню чисельності жертв перешкоджають їх зустрічі з хижаками, частота яких пропорційна як числу жертв, так і числу хижаків – xy. Тоді швидкість зміни чисельності жертв описується рівнянням :

$$\frac{dx}{dy} = x(\alpha - \beta y), \tag{2.14}$$

де $\beta > 0$ – коефіцієнт втрат жертв при зустрічі з хижаками.

Аналогічно, зустріч хижака з жертвою збільшує ймовірність виживання хижака, тобто сприяє приросту популяції :

$$\frac{dy}{dt} = -y(\gamma - \delta x), \tag{2.15}$$

де $\delta > 0$ – коефіцієнт, що залежить від частоти загибелі жертви при зустрічі з хижаком.

Проаналізуємо отриману нелінійну систему

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta x), \\ \dfrac{dy}{dt} = -y(\gamma - \delta x). \end{cases} \tag{2.16}$$

Знайдемо стаціонарний стан системи, тобто такий, що не залежить від часу. Якщо чисельність популяцій є сталою, то їх похідні за часом дорівнюють нулю

$$\begin{cases} 0 = x(\alpha - \beta y), \\ 0 = -y(\gamma - \delta x). \end{cases} \tag{2.17}$$

Звідки

$$x_1 = 0, \quad y_1 = 0, \quad x_2 = \frac{\gamma}{\delta}, \quad y_2 = \frac{\alpha}{\beta}. \tag{2.18}$$

Похідні дорівнюють нулю на прямих

$$x = \frac{\gamma}{\delta}, \quad y = \frac{\alpha}{\beta}, \tag{2.19}$$

отже, чисельності популяцій мають тут екстремуми.

Ситуації, коли в наявності є тільки одна популяція (або хижаків, або жертв), на фазовій площині відповідають промінь $y = 0$, що входить в початок координат, і промінь $x = 0$, що виходить із початку координат. Звідси очевидно, що початок координат є особливою точкою типу «сідло». Фазові траєкторії поблизу цієї особливої точки є гіперболами і спрямовані проти годинникової стрілки.

Розглянемо стаціонарну точку (x_2, y_2). Розкладемо праві частини системи (2.12) поблизу стаціонарної точки, обмежившись випадком малих відхилень від положення рівноваги η і ξ

$$\begin{cases} \eta = x - x_2 = x - \dfrac{\gamma}{\delta}, \\ \xi = y - y_2 = y - \dfrac{\alpha}{\beta}. \end{cases} \tag{2.20}$$

Тоді систему можна записати у вигляді:

$$\begin{cases} \dfrac{d\eta}{dt} = -\beta\eta\xi - \dfrac{\gamma\beta\xi}{\delta}, \\ \dfrac{d\xi}{dt} = \delta\eta\xi + \dfrac{\alpha\delta\eta}{\beta}. \end{cases} \tag{2.21}$$

Оскільки η і ξ є малими величинами, то ними можна знехтувати. Тоді отримуємо:

$$\begin{cases} \dfrac{d\eta}{dt} = -\dfrac{\gamma\beta\xi}{\delta}, \\ \dfrac{d\xi}{dt} = \dfrac{\alpha\delta\eta}{\beta}. \end{cases} \tag{2.22}$$

Характеристичне рівняння системи

$$\begin{vmatrix} -\lambda & \dfrac{-\gamma\beta}{\delta} \\ \dfrac{\alpha\delta}{\beta} & -\lambda \end{vmatrix} = 0, \quad \lambda_1 = i\sqrt{\alpha\gamma}, \quad \lambda_2 = i\sqrt{\alpha\gamma}. \qquad (2.23)$$

Корені характеристичного рівняння є уявними, отже, особлива точка – центр. Поблизу особливої точки фазові траєкторії являють собою еліпси.

Чисельності популяцій мають коливання, що не збігаються за фазою.

Модель є нестійкою: при стрибкоподібній зміні числа особин в одній з популяцій (наприклад, через міграцію тварин, діяльності людини чи інших причин, не врахованих в моделі), при цьому коливання змінюють свій характер, система перейде з однієї фазової траєкторії на іншу. Крім того, особлива точка типу «центр» не є жорсткою, тобто при введенні в модель навіть малих поправок, вона може змінити свій характер.

Існують численні модифікації моделі Вольтерра. Зокрема, можна врахувати самообмеження на зростання популяції жертв. Тоді для описання динаміки популяцій хижаків та жертв маємо рівняння (2.21).

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = x\left(\alpha - \beta y - \beta' x\right), \\ \dfrac{dy}{dt} = -y\left(\gamma - \delta x\right). \end{cases} \qquad (2.24)$$

Залежно від співвідношення параметрів особлива точка системи (2.21) може бути або фокусом, або вузлом, але й в тому, і в іншому випадку система зі зміною часу прагне до стійкого стану.

Ще одним варіантом модифікації моделі є врахування конкуренції двох видів хижаків за одне джерело корму (лисиці, вовки і зайці). Тут є багато різноманітних розв’язків, в тому числі, і той, що відповідає зникненню всіх трьох видів.

2.4 Автоколивання у біологічних системах

Автоколивання – це незатухаючі коливання в дисипативних нелінійних системах, які підтримуються за рахунок зовнішнього джерела енергії. Вид та властивості цих коливань (частота, амплітуда, форма) визначаються самою системою і не залежать від початкових умов. Характерна особливість автоколивання – це відсутність зовнішнього періодичного впливу.

Схематично автоколивальну систему можна представити у вигляді джерела енергії, осцилятора з затуханням і зворотного зв'язку (нелінійного елемента)

Осцилятор сам регулює надходження енергії від зовнішнього джерела, що відрізняє автоколивання від вимушених коливань, коли зовнішнє джерело визначає, коли і скільки енергії передати осцилятору, визначаючи тим самим частоту, амплітуду, фазу і форму коливань. При автоколиваннях, завдяки наявності нелінійного елемента забезпечується узгодження подачі енергії з роботою осцилятора. Автоколивання ми спостерігаємо у природі і техніці: годинник, скрипкова струна або органна труба, серце, що б'ється - всі ці системи здійснюють автоколивання.

У біології розглядається ще одна модель, що описує взаємодію популяцій хижаків і жертв. Це модель Холінга – Тенера. Будемо позначати кількість жертв x_1, а кількість хижаків x_2. У моделі передбачається, що для підтримки життя одного хижака потрібно J жертв. Це припущення ґрунтується на тому, що здобиччю хижака стають в першу чергу хворі і слабкі тварини. Якщо жертв дуже мало, то полювання вимагає від хижаків дедалі більших зусиль. При деякій чисельності жертв енергетичні витрати на полювання перестають компенсуватися, хижаки вимирають. З іншого боку, передбачається, що хижак перестає знищувати жертв, коли насичується.

Динаміка популяції жертв описується при відсутності хижаків логістичним рівнянням. Наявність хижаків призводить до появи в рівнянні доданку $\frac{\omega x_1 x_2}{\left(D+x_1\right)}$. Ця складова описує зменшення кількості жертв у зв'язку з полюванням хижаків. Для моделювання цієї динаміки маємо систему

$$\begin{cases} x_1 = r\left(1-\frac{x_1}{K}\right)x_1 - \frac{\omega x_1 x_2}{\left(D+x_1\right)}, \\ x_2 = S\left(1-\frac{Jx_2}{x_1}\right)x_2. \end{cases} \tag{2.25}$$

Знайдемо особливі точки системи. З першого рівняння системи (2.25) випливає, що $\dot{x}=0$, якщо $x_1=0$ (повна відсутність жертв в системі, що суперечить умові моделі) або

$$x_2 = \frac{r}{\omega}\left(1-\frac{x_1}{K}\right)\left(D+x_1\right). \tag{2.26}$$

Отримане рівняння є рівнянням параболи та визначає особливу лінію, яку фазові траєкторії перетинають у вертикальному напрямку.

З другого рівняння системи знаходимо, що $\dot{x}_2=0$, якщо $x_2=0$ або

$$x_2 = \frac{x_1}{J}. \tag{2.27}$$

Перша ситуація відповідає повній відсутності хижаків. У цьому випадку кількість жертв описується логістичним рівнянням, і їх чисельність стабілізується при величині *K*. У другій ситуації рівняння (2.27) визначає другий особливий напрямок: фазові траєкторії перетинають цю пряму горизонтально.

Особливі лінії (2.26) і (2.27) мають дві точки перетину. За умовою задачі сенс має тільки точка з додатними координатами. Позначимо її $\left(x_1^*, x_2^*\right)$. Змінимо масштаб змінних, поділивши їх на x_1^*

$$y_1 = \frac{x_1}{x_1^*} \quad y = \frac{x_2}{x_1^*}.$$

У нових змінних рівняння (2.25) має вигляд

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = r\left(1 - \dfrac{y_1}{k}\right)y_1 - \dfrac{\omega y_1 y_2}{d + y}, \\ \dot{y}_2 = S\left(1 - \dfrac{J y_2}{y_1}\right)y_2, \end{cases} \tag{2.27}$$

де $k = \dfrac{K}{x_1^*}$, $d = \dfrac{D}{x_1^*}$. Особлива точка після зміни масштабу має координати $\left(y_1^*, y_2^*\right) = \left(\dfrac{x_1^*}{x_1^*}, \ \dfrac{x_2^*}{x_1^*}\right) = \left(1, y_2^*\right)$. Підставивши значення $y_1^* = 1$ в друге рівняння системи, отримуємо $y_2^* = J^{-1}$. З першого рівняння знаходимо, що

$$y_2^* = \frac{r}{\omega k}\left(k - 1\right)\left(d + 1\right).$$

Здійснимо лінеаризацію системи (2.27) поблизу особливої точки, перейшовши до змінних $\tilde{y}_1 = y_1 - y_1^*$, $y_2^* = y_2 - y_2^*$:

$$\begin{cases} \dot{\tilde{y}}_1 = r\left(-\dfrac{1}{k} + \dfrac{\omega}{rJ\left(1+d\right)^2}\right)\tilde{y}_1 - \dfrac{\omega}{1+d}\tilde{y}_2, \\ \dot{\tilde{y}}_2 = \dfrac{S}{J}\tilde{y}_1 - S\tilde{y}_2. \end{cases} \tag{2.28}$$

Визначник матриці коефіцієнтів системи (2.28)

$$rS\left(\frac{1}{k} + \frac{\omega d}{rJ\left(1+d\right)^2}\right) > 0,$$

а слід $r\left(k-d-2\right)\left(k\left(1+d\right)\right)^{-1} - S$ може мати будь-який знак. Це означає, що особлива точка системи може бути як стійким, так і нестійким фокусом (вузлом). У випадку нестійкої особливої точки в системі є обмежений цикл.

Розглянуті моделі динаміки біологічних систем можуть бути використані для прогнозування чисельності популяцій тварин, що є важливим при плануванні природоохоронної політики на регіональному та державному рівнях.

3 ПРИКЛАДИ ПОБУДОВИ ДИФЕРЕНЦІАЛЬНИХ МОДЕЛЕЙ ДИНАМІЧНИХ СИСТЕМ

3.1 Моделювання міжвидової конкуренції

Розглянемо ситуацію, коли два види споживають однаковий ресурс. Прикладом такої системи може стати стадо кіз, стадо овець, які пасуться на одному лузі. Динаміка чисельності видів визначається наступною системою:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = N_1\left(r_1 - \beta_1 N_1 - \alpha_2 N_2\right), \\ \dot{N}_2 = N_2\left(r_2 - \beta_2 N_2 - \alpha_1 N_1\right). \end{cases} \tag{3.1}$$

Тут N_i чисельність *i*-го виду, r_i коефіцієнт приросту *i*-го виду, β_1 коефіцієнт, що описує внутрішньовидовий вплив, α_i коефіцієнт, що описує вплив з боку другого виду. Всі коефіцієнти є додатними. З рівнянь (3.1) випливає, що система має наступні особливі точки:

1) $N_1 = 0, \quad N_2 = 0,$

2) $N_1 = 0, \quad N_2 = \dfrac{r_2}{\beta_2},$

3) $N_1 = \dfrac{r_1}{\beta_1}, \quad N_2 = 0,$

4) $N_1 = \dfrac{r_2\alpha_2 - \beta_2 r_1}{\alpha_1\alpha_2 - \beta_1\beta_2}, \quad N_2 = \dfrac{r_1\alpha_1 - \beta_1 r_2}{\alpha_1\alpha_2 - \beta_1\beta_2}.$

Якби друга популяція була відсутня (останній доданок першого рівняння системи (3.1)), то чисельність першої популяції описувалася би логістичним рівнянням. Це означає, що при великій початковій чисельності розмір популяції спадає, а при малій зростає, поки не досягне величини $\frac{r_1}{\beta_1}$. Фазові траєкторії спрямовані до особливої точки. Розмірковуючи аналогічно, отримуємо, що в разі відсутності першої популяції, фазові траєкторії спрямовані по осі N_2. За змістом задачі величини $N_1 > 0$ і $N_2 > 0$. Тому особлива точка повинна знаходиться в першій чверті координатної площини. Можливі дві ситуації:

1) $\alpha_1\alpha_2 - \beta_1\beta_2 > 0, \quad r_2\alpha_2 - \beta_2 r_1 > 0, \quad r_1\alpha_1 - \beta_1 r_2 > 0,$

2) $\alpha_1\alpha_2 - \beta_1\beta_2 < 0, \quad r_2\alpha_2 - \beta_2 r_1 < 0, \quad r_1\alpha_1 - \beta_1 r_2 < 0.$

У іншому випадку особлива точка лежить за межами першої чверті і не має практичного значення. Проведемо аналіз поведінки фазових траєкторій наступним способом. Знайдемо особливі напрямки, тобто лінії, на яких похідні дорівнюють нулю. З цієї умови отримуємо :

$$\begin{cases} N_2 = \dfrac{r_1}{\alpha_2} - \dfrac{\beta_1}{\alpha_2} N_1, \\ N_2 = \dfrac{r_2}{\beta_2} - \dfrac{\alpha_1}{\beta_2} N_1. \end{cases} \tag{3.2}$$

Тепер визначимо знаки похідних в різних частинах першої чверті координатної площини.

$$N_1 > 0: \quad N_2 < \frac{r_1}{\alpha_2} - \frac{\beta_1}{\alpha_2} N_1, \tag{3.3}$$

$$N_2 > 0: \quad N_2 < \frac{r_2}{\beta_2} - \frac{\alpha_1}{\beta_2} N_1. \tag{3.4}$$

Почнемо з випадку, коли в системі є три особливі точки. Можливо дві ситуації:

1) $\frac{r_1}{\alpha_2} > \frac{r_2}{\beta_2}, \quad \frac{r_1}{\beta_1} > \frac{r_2}{\alpha_1}$;

2) $\frac{r_1}{\alpha_2} < \frac{r_2}{\beta_2}, \quad \frac{r_1}{\beta_1} < \frac{r_2}{\alpha_1}$.

Особлива точка 2 є сідлом, тому, що за деякими напрямами фазові траєкторії спрямовані до цієї точки, а за деякими напрямками – від неї. Особлива точка 3 є стійким вузлом, оскільки в усіх напрямках фазові траєкторії входять в неї. Особлива точка 1 – нестійкий вузол, бо всі фазові траєкторії виходять з цієї точки. При певному співвідношенні параметрів вузли можуть стати виродженими.

Характер поведінки фазових траєкторій, що є розв'язками системи (3.1), відповідає результатам якісного аналізу. Якщо у системі в початковий момент часу існували обидві популяції, то при будь-якому співвідношенні їх кількостей з плином часу популяція 2 повністю вимре, і залишиться тільки перша популяція зі стаціонарною чисельністю $\frac{r_1}{\beta_1}$. Ця ж чисельність встановиться і в тому випадку, якщо в початковий момент часу в системі були представники тільки першого виду.

Якщо в початковий момент часу були представники лише другого виду, то їх чисельність буде змінюватися за логістичним законом, поки не досягне величини $\frac{r_2}{\beta_2}$. Однак, досягнута чисельність не є стійкою.

Для другого випадку особлива точка 3 є сідлом, а особлива точка 2 – стійким вузлом. Особлива точка 1, як і раніше, – нестійкий вузол. При цьому співвідношенні параметрів стійким є стан, коли в системі є тільки представники другого виду.

Розглянемо тепер випадок, коли особлива точка 4 лежить в першій чверті. Знову можливі дві ситуації при різних співвідношеннях параметрів. Для першого випадку можна зробити висновок, що особливі точки 2, 3 є стійкими вузлами, особлива точка 1 – нестійкий вузол, особлива точка 4 – сідло.

Залежно від співвідношення початкових чисельностей у системі виживає один з видів. Ситуація, коли в системі живуть обидва види зі сталими чисельностями, є теоретично можливою, але практично вкрай малоймовірною. По-перше, цей стан (сідло) є нестійким, тобто як завгодно мала зміна чисельності однієї з популяцій з причин, які не враховуються в цій моделі (епідемія, полювання, природні катаклізми та інше), призведе з часом до переходу системи в одну з вузлових точок. По-друге, в даний стан система прийде тільки в тому випадку, коли її початковому стану відповідала точка фазової площини, що лежить на одному єдиному особливому напрямку, що веде до сідлової особливої точки. Ймовірність таких початкових станів фактично дорівнює нулю.

Для останньої з можливих ситуацій особлива точка 4 – стійкий вузол, особливі точки 2, 3 – сідла. При цьому співвідношенні параметрів в системі встановлюється стійкий стаціонарний стан, при якому обидва види співіснують. Розглянута нами найпростіша модель міжвидової конкуренції допускає велику кількість можливих розв’язків у залежності від умов взаємодії між популяціями.

3.2 Моделювання щільності мурашок поза мурашником

У якості одного з прикладів застосування розглянутої вище методики побудови диференціальної моделі динаміки популяції побудуємо модель щільності мурах поза мурашником.

Будемо вважати, що основою мурашника є круг радіусу r, а простір поза мурашником є однорідним за розподілом поживних речовин та можливістю проходу по території. Мурашки мігрують з одного місця на інше, поки не знайдуть їжу, будівельний матеріал чи загинуть по дорозі. Свою здобич вони приносять у мурашник. У зв'язку з цим поблизу мурашника більше мурах, ніж поодаль від нього. Знайдемо щільність мурах поза мурашником.

Згідно з припущеннями моделі, всі точки кола радіуса R, де $R > r$, є рівноправними у сенсі своєї важливості для мурах. У зв'язку з цих їх щільність (кількість особин, поділена на площу) у всіх точках даного кола буде однаковою. Отже, для дослідження щільності розподілу мурах як функції відстані R від центру мурашника можна обмежитися аналізом цієї щільності на точках лише одного променя.

Нехай щільність у кожній точці з часом не змінюється. Переміщення мурах вважаємо випадковими, тобто коли деяка їхня кількість залишила певний окіл, то приблизно стільки ж комах прийшло туди з інших ділянок., а також кількість особин, що залишили мурашник приблизно дорівнює кількості мурах, що повернулися до нього. Нехай дві точки A та B знаходяться на одному промені, що виходить з центру мурашника. Здійснимо дослідження кількості мурах, що мігрують між околами цих точок. Нехай $N(R)$ – кількість мурах у околі точки A, $N(R+\Delta R)$ – у околі точки B. Мурах у своїх пошуках розбігаються у різних напрямах, які є рівноцінними з точки зору вибору напряму, тому частка особин, що виходять з околу точки, не залежить від напряму виходу. Якщо з околу точки A вийшло у напрямі точки B $k_1N\left(R\right)$ комах, то з околу точки B у напрямі точки A виходить $k_1N\left(R+\Delta R\right)$ мурах. Тут $0<k_1<1$ – це коефіцієнт пропорційності, що визначає частку мурах, що виходять у фіксованому напрямі.

Частина мурах, що вийшли з точки A у напрямі точки B, не дістанеться околу цієї точки, оскільки вони знайдуть їжу на своєму шляху та повернуться до мурашника. Кількість таких мурах прямо пропорційна довжині шляху ΔR. Отже, кількість мурах, що вийшли з околу точки A та дійшли до околу точки B, дорівнюватиме :

$$N_{AB}=k_1N\left(R\right)-k_2k_1N\left(R\right)\Delta R,$$

де k_2 – коефіцієнт пропорційності, що визначає частку мурах, що повернулися до мурашника. Він залежить від насиченості харчами ділянки, що досліджується. До кількості мурах $k_1N\left(R+\Delta R\right)$ слід додати комах, що вийшли з околу точки B не до точки A, але на шляху знайшли їжу, змінили напрям руху та пішли до мурашника, потрапивши при цьому у окіл точки A. Їх кількість зростатиме зі зростанням відстані ΔR.

Отже, кількість мурах, що вийшли з околу точки B та потрапили у окіл точки A, визначатиметься рівністю :

$$N_{BA}=k_1N\left(R+\Delta R\right)+k_2k_1N\left(R+\Delta R\right)\Delta R.$$

Оскільки кількість мурах у околі будь-якої точки повинна бути сталою, то $N_{AB}=N_{BA}$, звідки випливає, що :

$$k_1 N(R) - k_2 k_1 N(R)\Delta R = k_1 N(R+\Delta R) + k_2 k_1 N(R+\Delta R)\Delta R .$$

Скоротивши отриману рівність на k_1 з врахуванням того, що кількість мурах дорівнює їх щільності, помноженій на площу, отримаємо :

$$f(R)F_A - k_2 f(R)F_A\Delta R = f(R+\Delta R)F_B + k_2 f(R+\Delta R)F_B\Delta R. \tag{3.6}$$

У останній рівності $f(R)$ та $f(R+\Delta R)$ – відповідно щільності у околах точок A та B. Нехай околи точок, що розглядаються є кільцевими секторами товщини h з центральним кутом $2\Delta\varphi$. Тоді площі F_A та F_B у полярних координатах наближено визначаються за наступними формулами :

$$F_A \approx R\cdot\Delta\varphi\cdot h,\ F_B \approx (R+\Delta R)\cdot\Delta\varphi\cdot h. \tag{3.7}$$

Підставивши рівності (3.7) у (3.6), отримаємо :

$$\begin{gathered} f(R)R\Delta\varphi h - k_2 f(R)R\Delta\varphi h\Delta R = \\ = f(R+\Delta R)(R+\Delta R)\Delta\varphi h + k_2 f(R+\Delta R)(R+\Delta R)\Delta\varphi h\Delta R. \end{gathered} \tag{3.8}$$

Скоротивши останню рівність на $h\cdot\Delta\varphi$, після групування доданків отримуємо :

$$(R+\Delta R) f(R+\Delta R) - Rf(R) = -k_2\big((R+\Delta R) f(R+\Delta R) + Rf(R)\big)\Delta R.$$

Поділивши обидві частини останнього рівняння на ΔR та перейшовши до границі при $\Delta R\to 0$, отримуємо диференціальне рівняння :

$$\frac{d}{dR}\left[R\cdot f\left(R\right)\right]=-2k_2R\cdot f\left(R\right). \qquad (3.9)$$

Позначивши $k=2k_2$, рівняння (3.7) запишемо у вигляді :

$$\frac{\left[R\cdot f\left(R\right)\right]'}{R\cdot f\left(R\right)}=-k\,.$$

Вираз у лівій частині цього рівняння є логарифмічною похідною функції $R\cdot f\left(R\right)$, тобто його можна записати у вигляді :

$$\frac{d\left[\ln\left(R\cdot f\left(R\right)\right)\right]}{dR}=-k\,.$$

Інтегруючи обидві частини цієї рівності за змінною R, отримуємо рівність :

$$\ln\left(R\cdot f\left(R\right)\right)=-kR+C\,, \qquad (3.10)$$

де C – довільна стала інтегрування. Її значення визначається з початкової умови $f\left(r\right)=A$, де r – радіус мурашника, величина сталої A визначається шляхом спостереження. З Цієї умови визначаємо :

$$C=\ln\left[Ar\right]+kr\,.$$

Підставивши це значення у (3.8), отримуємо :

$$\ln\frac{R\cdot f\left(R\right)}{Ar}=-k\left(R-r\right).$$

Звідси визначаємо шуканий закон розподілу щільності мурах у залежності від відстані R від центру мурашника :

$$f\left(R\right)=\frac{Ar}{R}e^{-k\left(R-r\right)}.$$

Розглянутий приклад побудови диференціальної моделі розподілу популяції мурах ілюструє загальний підхід до побудови стаціонарних моделей для популяцій, де шукана величина не залежить від часу.

ВИСНОВКИ

У даному магістерському дослідженні висвітлено методику побудови динамічних систем та застосованої до розробки диференціальних моделей динаміки біологічних популяцій.

У першому розділі кваліфікаційної роботи магістра виконано дослідження основних характеристик динамічних систем та принципів їх моделювання, а також основних характеристик диференціальних моделей динаміки біологічних систем.

У другому розділі висвітлюється методика побудови основних диференціальних моделей динаміки біологічних систем. Тут розглянуті диференціальні моделі динаміки чисельності ізольованої популяції без врахування та з врахуванням дії шкідливих факторів. Досліджено побудову математичних моделей розвитку окремих популяцій – модель Мальтуса та логістичне рівняння, моделі взаємодії між популяціями – модель «хижак – жертва» В. Вольтерра. Здійснено аналіз моделі автоколивань у біологічних системах.

У третьому розділі магістерського дослідження розроблено диференціальні моделі функціонування популяцій організмів. Побудовано диференціальну модель динаміки щільності мурашок поза мурашником. Розроблено також модель динаміки взаємодії популяцій – модель міжвидової конкуренції.

Застосування диференціальних моделей динамічних систем дозволить вдосконалити механізм наукових досліджень біологічних об’єктів, зокрема, популяцій організмів.

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Чуличков А.И. Математические модели нелинейной динамики. Москва : Физматлит. 2003. 396 с.

2. Маценко В.Г. Математичне моделювання. Чернівці : Чернівецький нац. ун-т. 2014. 519 с.

3. Хусаїнов Д.Я., Марченко І.І., Шестирко А.В. Введення у математичне моделювання динамічних систем. Київ : Київський нац. ун-т ім. Т. Шевченка. 2010. 132 с.

4. Самарский А.А., Михайлов А.П. Математическое моделирование. Идеи, методы, примеры. Москва : Физматлит. 2005. 320 с.

5. Ризниченко Г.Ю. Математические модели в биофизике и экологии. Москва : ИКИ. 2003. 184 с.

6. Ашихмин В.Н., Гитман М.Б., Келлер И.Э. и др. Введение в математическое моделирование. Москва : Логос. 2005. 440 с.

7. Бейли Н. Математика в биологии и медицине. Москва : Мир.1970. 327 с.

8. Емельянов В.В., Курейчик В.В., Курейчик В.М. Теория и практика эволюционного моделирования. Москва : Физматлит. 2004. 432 с.

9. Зайцев В.Ф. Математические модели в точных и гуманитарных науках. Санкт-Петербург : Книжный дом. 2006. 112 с.

10. Мари Д. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. Москва : Мир. 1983. 387 с.

11. Советов Б.Я., Яковлев С.А. Моделирование систем. Москва : Высшая школа. 2003. 343 с.

12. Аладьев И.З., Баскин В.Э., Белоусов Л.В. Математическая биология развития. Москва : Наука. 1982. 256 с.