

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

МАТЕМАТИЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ
КАФЕДРА ФУНДАМЕНТАЛЬНОЇ ТА ПРИКЛАДНОЇ МАТЕМАТИКИ

КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА МАГІСТРА

на тему: «**МАТЕМАТИЧНІ МОДЕЛІ ДИНАМІКИ
ПОПУЛЯЦІЙ**»

Виконала: студентка 2 курсу, групи 8.1110-з

спеціальності 111 математика
(шифр і назва спеціальності)

освітньої програми математика
(назва освітньої програми)

Ю.К. Шелудько

(ініціали та прізвище)

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

Рецензент доцент кафедри програмної інженерії, доцент,
к.ф.-м.н. Кудін О.В
(посада, вчене звання, науковий ступінь, прізвище та ініціали)

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет математичний

Кафедра фундаментальної та прикладної математики

Рівень вищої освіти магістр

Спеціальність 111 математика
(шифр і назва)

Освітня програма математика

ЗАТВЕРДЖУЮ

Завідувач кафедри
фундаментальної математики,
доцент, д.т.н

_____ Гребенюк С.М.
(підпис)

« _____ » _____ 2021 р.

З А В Д А Н Н Я
НА КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ СТУДЕНТЦІ

Шелудько Юлії Костянтинівні

(прізвище, ім'я та по-батькові)

1. Тема роботи (проекту) Математичні моделі динаміки популяцій

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

затверджені наказом ЗНУ від « 09 » 06 2021 року № 850-с

2. Строк подання студентом роботи 02.12.2021 р

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

4. Зміст розрахунково-пояснювальної записки (перелік питань, які потрібно розробити)

1.Поняття та основні характеристики математичної моделі

2.Основні математичні моделі динаміки популяцій

3.Вдосконалення моделювання динаміки популяцій

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

1 рисунок, презентація

6. Консультанти розділів роботи

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

7. Дата видачі завдання 22.06.2021 р

КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН

№	Назва етапів кваліфікаційної роботи	Строк виконання етапів роботи	Примітка
1.	Розробка плану роботи.	03.09.21-08.09.21	
2.	Збір вихідних даних.	09.09.21-25.09.21	
3.	Обробка методичних та теоретичних джерел.	26.09.21-01.10.21	
4.	Розробка першого розділу.	01.10.21-08.10.21	
5.	Розробка другого і третього розділів.	08.10.21-24.10.21	
6.	Оформлення та нормоконтроль кваліфікаційної роботи.	25.10.21-17.11.21	
7.	Захист кваліфікаційної роботи.	09.12.21	

Студент

_____ (підпис)

Ю.К. Шелудько

_____ (ініціали та прізвище)

Керівник роботи

_____ (підпис)

М.І. Клименко

_____ (ініціали та прізвище)

Нормоконтроль пройдено

Нормоконтролер

_____ (підпис)

О.Г. Спиця

_____ (ініціали та прізвище)

РЕФЕРАТ

Кваліфікаційна робота магістра «Математичні моделі динаміки популяцій»: 50 с., 1 рис, 18 джерел.

ДИНАМІЧНА СИСТЕМА, ДИФЕРЕНЦІАЛЬНІ РІВНЯННЯ, МАТРИЧНА МОДЕЛЬ, МАТРИЧНА МОДЕЛЬ ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЇ, ОСОБИНА, ПОПУЛЯЦІЯ.

Об'єкт дослідження – математичні моделі процесів розвитку біологічних систем.

Мета роботи: розробка та дослідження диференціальних математичних моделей для аналізу процесів розвитку біологічних популяцій.

Метод дослідження – застосування кількісних та якісних методів теорії диференціальних рівнянь для дослідження динамічних систем.

У кваліфікаційній роботі розв'язано наступні задачі:

- досліджено сутність та основні характеристики математичної моделі динамічної системи;
- проаналізовано особливості моделювання динаміки біологічних популяцій;
- вивчені основні сучасні математичні моделі зростання та взаємодії популяцій;
- побудовано диференціальну математичну модель розповсюдження інфекційного захворювання у межах популяції;
- проаналізовано сучасні підходи до моделювання зростання чисельності людської популяції;
- досліджено особливості застосування матричної моделі динаміки структурованої популяції.

SUMMARY

Master's Qualifying Thesis "Mathematical models of population dynamics": 50 pp., 1 pictures, 18 sources.

DYNAMIC SYSTEM, DIFFERENTIAL EQUATIONS, MATHEMATICAL MODEL, MATRIX MODEL OF POPULATION DYNAMICS, PROPERTY, POPULATION.

The object of research is mathematical models of biological systems development processes.

Purpose: development and research of differential mathematical models for the analysis of processes of development of biological populations.

Research method – application of quantitative and qualitative methods of the theory of differential equations for the study of dynamical systems.

The following tasks are solved in the qualification work:

- the essence and main characteristics of the mathematical model of the dynamic system are investigated;
- features of modeling of dynamics of biological populations are analyzed;
- the basic modern mathematical models of growth and interaction of populations are studied;
- a differential mathematical model of the spread of infectious disease within the population was built;
- modern approaches to modeling the growth of the human population are analyzed;
- features of application of matrix model of dynamics of structured population are investigated.

ЗМІСТ

Завдання на кваліфікаційну роботу	2
Реферат	3
Summary.....	5
Вступ.....	7
1 Поняття та основні характеристики математичної моделі.....	9
1.1 Поняття математичної моделі та загальна схема її дослідження	9
1.2 Основні вимоги до математичної моделі	11
2 Основні математичні моделі динаміки популяцій	14
2.1 Передумови математичного моделювання динаміки популяцій	14
2.2 Одновидові популяційні моделі	15
2.3 Двовидові моделі динаміки популяцій	22
2.4 Моделювання розповсюдження епідемії у популяції	31
3 Вдосконалення моделювання динаміки популяцій	37
3.1 Структурні моделі динаміки популяцій	37
3.2 Побудова матричної моделі динаміки популяції з врахуванням її вікової структури.....	38
3.3 Дослідження динаміки людської популяції	43
Висновки	47
Перелік посилань.....	49

ВСТУП

У сучасних умовах математичне моделювання є одним з найбільш ефективних способів дослідження складних динамічних систем. Прикладом таких систем є популяції різних типів організмів.

Метою даної кваліфікаційної роботи магістра є розробка та дослідження диференціальних математичних моделей для аналізу процесів розвитку біологічних популяцій.

Об'єктом дослідження є математичні моделі процесів розвитку біологічних систем.

Для досягнення мети дослідження потрібно вирішити наступні задачі:

- дослідити сутність та основні характеристики математичної моделі динамічної системи;
- здійснити аналіз особливостей моделювання динаміки біологічних популяцій, зокрема, їх зростання та взаємодії у межах однієї та кількох популяцій;
- вивчити основні сучасні математичні моделі зростання та взаємодії популяцій;
- побудувати диференціальну модель розповсюдження інфекційного захворювання у межах популяції;

Для досягнення мети магістерського дослідження були використані кількісні та якісні методи теорії диференціальних рівнянь, які є ефективним засобом для дослідження динамічних систем.

Математичні моделі, що використовуються для моделювання популяцій різних типів, можуть бути застосовані у різноманітних сферах науково-практичних досліджень, зокрема, для дослідження чисельності динаміки людських спільнот, особливостей взаємодії людини з навколишнім середовищем, аналізу поведінки конкуруючих фірм, а також для моделювання

різноманітних соціальних процесів, які звичайно буває важко формалізувати з допомогою математичного апарату.

Математичне моделювання на сучасному етапі свого розвитку довело високу ефективність не лише при розв'язанні технічних задач, але й при вирішенні задач природного та соціального характеру.

1 ПОНЯТТЯ ТА ОСНОВНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ МАТЕМАТИЧНОЇ МОДЕЛІ

1.1 Поняття математичної моделі та загальна схема її дослідження

Нехай ми збираємось дослідити деяку сукупність S властивостей реального об'єкта a за допомогою математичного апарату. Для цього ми вибираємо деякий математичний об'єкт a' — систему рівнянь, або арифметичних співвідношень, або геометричних фігур, або комбінацію того й іншого, дослідження якого має відповісти на поставлені питання про властивості S . У цих умовах a' називається математичною моделлю об'єкта a щодо сукупності S його властивостей [1].

Математичний апарат застосовують безпосередньо не до реального об'єкту, а до його математичної моделі. Виходячи з реального об'єкту, ми формулюємо властивості, що цікавлять нас і інші пов'язані з ними його властивості на мові тієї або іншої науки, іншими словами, будуємо механічну, або фізичну, або біологічну, або соціальну модель об'єкту. Таку модель називають змістовною [1]. При побудові змістовної моделі формулюються відповідні гіпотези щодо її властивостей та поведінки. Для подальшого вивчення моделі залучаються закони та інші твердження, що діють у предметній області моделі. Вже при побудові змістовної моделі ми відволікаємося від несуттєвих рис реального об'єкту та переходимо до його спрощеного, схематичного опису.

На основі змістовної моделі ми виписуємо відповідні рівняння або створюємо інші математичні об'єкти, що відображають об'єкт і тим самим переходимо до математичної моделі. У цьому полягає сутність першого етапу процесу математичного моделювання [2].

Другий етап полягає у дослідженні математичної моделі, тобто розв'язанні сформульованої математичної задачі. Ми вибираємо метод

розв'язання і реалізуємо його. Сюди входить і проведення усіх необхідних обчислень.

Отримавши розв'язання математичної задачі, потрібно його проаналізувати та зробити висновки. В цьому полягає третій етап – етап інтерпретації результату дослідження математичної моделі. У нього може входити і контроль вірності (верифікація) моделі на основі порівняння результату з іншими відомими фактами, зокрема з експериментальними даними [2].

Описані етапи тісно пов'язані між собою. Математична модель зазвичай будується з орієнтацією на прогнозований метод розв'язання математичної задачі. З іншого боку, при проведенні математичного дослідження або інтерпретації отриманого розв'язку може знадобитися уточнення або навіть істотна зміна математичної моделі.

Реальний об'єкт може мати декілька нерівносильних математичних моделей. Це передусім пов'язано з необхідністю дослідження різних систем його властивостей. Але навіть принципово різні математичні моделі даного реального об'єкту можуть з'явитися і при вивченні однієї і тієї ж системи властивостей. Так, об'єкт можна описувати за допомогою як неперервної, так і дискретної моделі, як детермінованої, так і стохастичної [3].

Вибір типу моделі, дуже істотний для напряму дослідження, може природно підказуватися модельованим об'єктом. Для складного реального об'єкту порівняння результатів його дослідження за допомогою моделей різного типу може збагатити знання про нього, а також значно підвищити достовірність. Побудова різних моделей одного і того ж об'єкту може мати на меті також деталізацію його властивостей.

Загальні риси математичної моделі визначаються вже при формулюванні змістовної моделі досліджуваного об'єкту. Проте і після цього часто пропонують можливі різні форми математичної моделі: в рівняннях можна відкидати які-небудь члени або дописувати нові, нелінійні залежності замінювати лінійними і навпаки, ускладнювати або спрощувати геометричні

форми тощо. Можлива і зворотна картина: різні реальні об'єкти або різні змістовні моделі можуть мати одну і ту ж математичну модель – наприклад, описуватися однаковими диференціальними рівняннями [4]. Тому, вивчивши математичну модель, ми можемо часто робити висновки про властивості різноманітних об'єктів. Крім того, якщо різні об'єкти мають однакову математичну модель, то стає можливим моделювати один з цих об'єктів іншим. Наприклад, замість дослідження коливань складної лінійної механічної системи можна досліджувати відповідним чином підібраний електричний ланцюг, що має ту ж математичну модель. Уміння правильно вибрати математичну модель із вже відомих або побудувати нову математичну модель вимагає володіння необхідними математичними та спеціальними знаннями і відповідними навичками.

1.2 Основні вимоги до математичної моделі

Однією з основних вимог до математичної моделі є вимога адекватності, тобто відповідності моделі реальному об'єкту, що вивчається, відносно вибраної системи S його властивостей [5]. Це передбачає :

а) адекватний якісний опис даних властивостей об'єкту: наприклад, можливість на підставі дослідження моделі зробити правильний висновок про напрям зміни яких-небудь кількісних характеристик цих властивостей, про їх взаємозв'язок, про характер еволюції об'єкту, про стійкість його стану тощо;

б) правильний кількісний опис властивостей об'єкту моделювання з вибраною точністю. або ні, говорять відповідно про кількісні або якісні моделі.

Адекватність моделі слід розглядати тільки за певними ознаками – властивостями, прийнятими в цьому дослідженні за основні. Якщо вони явно не вказані, то повинні матися на увазі або уточнюватися по ходу дослідження. Всяка адекватність математичної моделі реальному об'єкту є лише відносною і має свої межі застосовності. Неврахування цього може призвести до грубих

помилки, пов'язаних з приписуванням реальному об'єкту властивостей його моделі. Взагалі кажучи, ми можемо стверджувати про адекватність математичної моделі лише з деякою часткою упевненості. Ця упевненість підвищується, якщо наслідки з прийнятої моделі добре узгоджуються з надійно встановленими фактами або фізичним експериментом [6].

Досить часто буває, що модель, побудована для вивчення деяких властивостей об'єкту, адекватність якої встановлена по відношенню до цих властивостей, виявляється адекватною і по відношенню до якихось інших властивостей. Це часто спостерігається, якщо модель отримуємо з добре перевірених фізичних законів і досліджуємо з використанням добре відомих методів.

Важливою вимогою до математичної моделі є вимога достатньої простоти. Якщо орієнтуватися тільки на вимогу адекватності, то складним моделям слід віддавати перевагу над простими. Ускладнюючи модель, ми можемо врахувати більше число чинників, які можуть так чи інакше вплинути на властивості, що вивчаються. Проте слід враховувати також, що надмірне ускладнення моделі може привести до громіздких систем рівнянь, практичної складності аналізу отриманого розв'язку [6].

Модель можна вважати достатньо простою, якщо наявні в нашому розпорядженні засоби дослідження дають можливість провести в необхідні терміни і раціонально за витратами праці і засобів, але з розумною точністю якісний або кількісний аналіз досліджуваних властивостей і осмислити результат. Проте вимога простоти моделі в якомусь сенсі протилежна вимозі її адекватності : як правило, чим модель адекватніша, тим вона менш проста і тим важче її аналіз. Тому часто буває, що, вибравши модель, доводиться її спрощувати, тобто переходити до нової моделі. При цьому можна спрощувати або змістовну модель об'єкту, або її математичну модель. Досвідчений фахівець зазвичай йде по першому шляху, оскільки при цьому залишаються виконаними найбільш суттєві фізичні співвідношення і ясніші постулати моделі [2].

Істотною є також властивість повноти математичної моделі, що полягає в тому, що ця модель дає принципову можливість за допомогою математичних методів отримати потрібні нам результати. Ще однею важливою вимогою до математичної моделі можна назвати її продуктивність. Об'єкт, що вивчається, може містити різні параметри – такі, як маси, довжини та інші характеристики його компонент, включати функціональні залежності, які вважаються заданими і описують зв'язки між даними величинами. Усі ці параметри та залежності, що задаються, називають початковими даними моделі [7]. Вони безпосередньо впливають на значення величин, що отримуємо у результаті розв'язання математичної задачі. Вимога продуктивності полягає у тому, щоб початкові дані можна було б виміряти, розрахувати або знайти в довідниках.

Важливою є вимога робастності моделі [8], тобто її стійкості відносно похибок у початкових даних. Завжди потрібно мати на увазі, що ці дані можуть бути відомі лише з більшою або меншою точністю і така невизначеність не повинна істотно впливати на результат дослідження. Є кілька правил, що підвищують стійкість моделі або алгоритму її дослідження. Так, слід уникати віднімання близьких одне до одного наближених значень величини, тому що при такому відніманні відносна похибка значно зростає. Вирази, що містять такі різниці, слід перетворювати. Нестійкість математичної моделі може бути з причини застосування функцій, що швидко змінюються на ділянці, де значення аргументу відоме лише з невисокою точністю [5].

Бажаною, хоча і не обов'язковою є властивість наочності математичної моделі. Під цим розуміють безпосередній, ясний змістовний сенс її компонент, який дає можливість не лише проконтролювати модель, але іноді і визначити план розв'язання задачі, а також орієнтовно передбачати його результат.

2 ОСНОВНІ МАТЕМАТИЧНІ МОДЕЛІ ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЇ

2.1 Передумови математичного моделювання динаміки популяцій

Перші наукові дослідження у сфері математичного моделювання динаміки популяцій з'явилися у кінці вісімнадцятого – на початку дев'ятнадцятого століття [9]. У 1798 році Т. Мальтус запропонував теорію динаміки людського населення, згідно з якою населення Землі зростає у геометричній прогресії, у той час як виробництво продуктів харчування зростає лише у арифметичній прогресії. Уже тоді у працях багатьох дослідників зазначалося, що модель Мальтуса не є єдиною можливою для біологічних популяцій. Дійсно, вона задовільно описує лише дуже короткі періоди життєвого циклу популяції і не є універсальною [10].

Широкого розмаху дослідження у галузі математичного моделювання динаміки популяцій набули у двадцятому столітті. Так, американські дослідники М. Конуей та Р. Мерді [11] побудували математичні моделі, які можуть бути використані при виборі засобів боротьби зі шкідниками. Однак діапазон цих моделей порівняно вузький: від моделей допоміжного характеру, що описують, наприклад, статеву та територіальну поведінку до моделей, призначених для опису дуже невеликих фрагментів біологічної системи, наприклад для вивчення популяції одного шкідника бавовнику на даному полі. Моделі такого типу створені для дослідження окремого виду, а не вивчення загальних екологічних законів. За термінологією Р. Холлінга [12], такі моделі називають тактичними.

Загальна стратегічна модель спрямована на охоплення загальних законів розвитку популяцій [12]. Така модель відтворює схему найважливіших біологічних процесів, таких, як народження та смерть. Аналіз моделей використовується для з'ясування сутності біологічних процесів, особливо

процесів біологічної взаємодії та пояснення механізмів регулювання чисельності в природних популяціях.

2.2 Одновидові популяційні моделі

Розглянемо моделі, що відтворюють динаміку популяції одного виду. Нехай $x(t)$ – кількість особин у популяції у довільний момент часу t , $A(t)$ – кількість особин, що народилися за одиницю часу, $B(t)$ – кількість померлих у одиницю часу. Виходячи з результатів спостережень, можна ствержувати, що швидкість зміни особин у популяції визначається рівністю [13]:

$$\frac{dx}{dt} = A(t) - B(t).$$

Нехай для швидкостей народжуваності та смертності особин спостерігається лінійна залежність:

$$A = ax, B = bx.$$

Отримуємо диференціальне рівняння, у якому можна розділити змінні:

$$\frac{dx}{dt} = (a - b)x.$$

Розділивши змінні та інтегруючи отриману рівність, знаходимо:

$$\int \frac{dx}{x} = (a - b) \int dt \Rightarrow \ln|x| = (a - b)t + \ln|c| \Rightarrow x = c \cdot e^{(a-b)t}.$$

Найпростіший аналіз отриманого розв'язку свідчить, що при значеннях $a > b$ та $t \rightarrow \infty$ чисельність популяції $x(t) \rightarrow \infty$. Якщо $a < b$, то $x(t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, у цьому випадку популяція вимирає.

У більшості випадків на практиці спостерігається нелінійна залежність для швидкості зміни чисельності популяції [14]. У такому випадку модель динаміки популяції можна подати у вигляді:

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

де $f(x)$ – деяка нелінійна функція.

Зокрема, за наявності внутрішньовидової боротьби маємо [11]:

$$f(x) = ax - bx^2.$$

У цій залежності параметри a та b є додатними. Тоді рівняння динаміки популяції є рівнянням Бернуллі:

$$\frac{dx}{dt} = ax - bx^2.$$

У математичному моделюванні це рівняння відоме як рівняння Ферхюльста – Перла [11]. Така модель враховує наявність причин, що знижують темп зростання чисельності популяції, зокрема, конкурентної боротьби за доступ до ресурсів, захворювань тощо.

Інтегруючи останнє рівняння, знаходимо вираз для чисельності популяції у момент часу t у вигляді:

$$x(t) = \frac{a \cdot x_0}{b \cdot x_0 + (a - b x_0) \cdot e^{-a(t-t_0)}}.$$

де $x_0 = x(t_0)$.

Із виразу для $x(t)$ тут видно, що при $t \rightarrow \infty$ $x(t) \rightarrow \frac{a}{b}$.

До найпростіших моделей динаміки популяцій відносять модель Мальтуса для визначення темпу зростання чисельності популяції організмів, що розмножуються за сталих умов [15]. Цю модель відображає диференціальне рівняння:

$$\frac{dN_t}{dt} = bN_t, \quad (2.1)$$

де b – народжуваність у популяції у момент часу t , N_t – чисельність популяції у момент часу t .

Інтегруючи це рівняння і вважаючи $N = N_0$ при $t = 0$, отримаємо чисельність популяції у момент часу t :

$$N_t = N_0 \exp(bt), \quad (2.2)$$

Введемо у модель показник смертності d у момент часу t . Вважаючи $r = b - d$, отримаємо:

$$N_t = N_0 \exp(rt). \quad (2.3)$$

Параметр r є мірою внутрішньої здатності популяції до чисельного зростання. У реальних дослідженнях рідко доводиться мати справу з проміжками часу, досить короткими для того, щоб можна було вважати параметр r сталим. У загальному випадку $r = r(t)$ і отримуємо:

$$N_t = N_0 \exp\left(\int_0^t r(t) dt\right), \quad (2.4)$$

Незважаючи на те, що закон необмеженого експоненційного зростання (2.4) і був запропонований для природних популяцій, проте при моделюванні

слід враховувати обмеженість природних ресурсів, наприклад, простору, їжі та води. Це призводить до наявності верхнього рівня чисельності популяції [16], який ми позначимо через K . До нього прагне її чисельність, і при досягненні цього рівня або його перевищенні вона знову зменшується, тому що нестача ресурсів спричиняє зростання смертності та зменшення розмноження.

Темп відновлення виснажених ресурсів, наприклад внаслідок збільшення виробництва їжі, визначає час відновлення популяції. Ці процеси призводять до того, що чисельність популяції не підтримується на сталому рівні, а коливається, іноді в дуже широких межах, біля свого середнього значення, що не перевищує максимальної чисельності, яку може забезпечити довкілля. Розробка моделей популяцій дозволяє дослідити механізм стабілізації цих коливань [17].

Зі співвідношення (2.4) випливає, що $N_t \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$, якщо $r > 0$, $N_t \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, коли $r < 0$. Якщо $r = 0$, чисельність популяції є стійкою, вона не зростає і не зменшується. Однак існують обмеження темпу зростання популяції, які пов'язані з її чисельністю N_t в момент часу t . Це означає, що існує внутрішній механізм регулювання чисельності популяції.

При швидкості зміни чисельності, що дорівнює:

$$\frac{dN_t}{dt} = (b - d - cN_t)N_t, \quad (2.5)$$

де c - стала, змінна величина r пропорційна $\frac{K-N_t}{K}$.

Лінійна залежність

$$r = r_1 \frac{K-N_t}{K}, \quad (2.6)$$

означає, що коли N_t наближається до величини максимальної чисельності K , яку може забезпечити наявність природних ресурсів, то r прямує до нуля, а при

$N_t \rightarrow 0$ величина r прямує до максимального значення виду r_1 . Вираз $\frac{K-N_t}{K}$ є мірою невикористаних ресурсів.

Подамо рівняння (2.5) у вигляді:

$$\frac{dN_t}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) N_t, \quad (2.7)$$

Інтегруючи його, отримаємо логістичне рівняння або рівняння Ферхюльста -Перла:

$$N_t = \frac{N_0 K \exp(r_1 t)}{K - N_0 \{1 - \exp(r_1 t)\}}, \quad (2.8)$$

При $N_t < K$ величина r додатна, а при $N_t > K$ від'ємна. Графіком цього рівняння є так звана логістична крива.

Таким чином, щільність популяції наближається до рівноважної щільності K зверху, або знизу. При $K = N_t$ маємо $r = 0$ і існує додатне стає положення рівноваги, навколо якої відбуваються коливання чисельності популяції. Суттєвим недоліком описаних вище моделей є використання миттєвих значень народжуваності та смертності, повністю визначених станом популяції в даний момент часу [17]. Очевидно, що народжуваність залежить також від стану популяції у минулому, і її регулювання доцільно пов'язувати з коливаннями чисельності популяції за тривалий час. Зокрема, на народжуваність у час t впливають умови, що існували в момент часу $t - \tau$.

З урахуванням запізнення за часом логістичне рівняння є диференціальним рівнянням із запізненням:

$$\frac{dN_t}{dt} = b_0 \left(1 - \frac{N_{t-\tau_1}}{K}\right) - N_{t-\tau_2} - d_0 N_t, \quad (2.9)$$

де τ_1 і τ_2 -тимчасове запізнення, а b_0 і d_0 -відповідно значення народженості та смертності у початковий момент часу.

Міркування про вікові характеристики популяцій використовувалися демографами та статистиками, і на їх основі розвинені спеціальні методи для дослідження популяцій з віковою структурою, хоч і існують загальні підходи, що можуть бути застосовані до будь-яких популяцій [18].

Для будь-яких популяцій можна зробити висновок, що коли l_x – ймовірність досягнення індивідом віку x , то $l_0 = 1$ і $l_\infty = 0$. Розглянемо зміну кількості особин у популяції (репродуктивну частину популяції). Позначимо кількість особин у потомстві однієї дорослої особини віку x через m_x . Якщо прийняти час між поколіннями за одиницю, швидкість зростання популяції від покоління до покоління становитиме:

$$R = \sum_0^\infty l_x m_x = \frac{N_{t+1}}{N_t}, \quad (2.10)$$

Тепер позначимо через n_x , число особин віку від x до $x + 1$ в момент часу t , тоді число особин, народжених в популяції за час t дорівнює:

$$n_{0,t} = \sum_{x=0}^\infty n_{x,t} m_x, \quad (2.11)$$

При вивченні популяції з віковою структурою важливим є питання про стійкість розподілу за віком. Якщо існує сталий віковий розподіл, то існує і сталий відносний приріст чисельності популяції за один період розмноження:

$$R = \frac{\sum n_{x,t+1}}{\sum n_{x,t}}, \quad (2.12)$$

Тоді для чисельності популяції з розділеним числом поколінь T , отримаємо:

$$n_{x,t} = n_{x,t-T} R^T, \quad (2.13)$$

Оскільки

$$n_{0,t-x} = n_{0,t}R^{-x}, \quad (2.14)$$

при цьому маємо:

$$n_{0,t} = n_{0,t} \times \sum R^{-x} l_x m_x,$$

то отримуємо рівняння

$$1 = \sum R^{-x} l_x m_x, \quad (2.15)$$

що визначає вік R для даної вікової таблиці виживання (l_x) і народженості (m_x) при сталій віковій структурі.

За сталих умов у разі розмноження більш ніж однієї вікової групи чисельність матиме коливальний характер із згасанням, і стабільний віковий розподіл з постійним співвідношенням чисельності всіх вікових груп буде досягнуто. Розглянемо ще дві характеристики статистичної таблиці очікуваної тривалості життя для всіх вікових груп [15]:

а) частина популяції, що доживає до віку x , але вмирає у віці від x до $x + 1$, дорівнює

$$d_x = -l_{x+1} + l_x. \quad (2.16)$$

Тоді

$$l_{x+1} = 1 - \sum d_x = l_{x-1} - d_{x-1}; \quad (2.17)$$

б) смертність в данній віковій групі q_x , що є смертю особи у віку від x до $x + 1$, дорівнює

$$q_x = \frac{d_x}{l_x}. \quad (2.18)$$

За незмінних характеристик таблиці тривалості життя вікових груп популяції, тобто за відсутності лімітуючих умов, популяція завжди досягатиме сталого вікового розподілу [12]. Після досягнення цього розподілу швидкість збільшення чисельності дійде до сталого кінцевого значення R , оцінкою якого є величина e^{rm} у разі неперервної популяції, що розмножується.

Щоб оцінити r_m , можна перетворити співвідношення (2.15) для випадку неперервного розподілу до вигляду:

$$1 = \int_0^{\infty} e^{-rmx} l_x m_x dx, \quad (2.19)$$

Незважаючи на можливість оцінки параметрів R і r_m зазначимо, що вони мають сенс лише за умови досягнення сталого вікового розподілу. Ці параметри є важливими характеристиками здатності виду до збільшення його чисельності [9].

2.3 Двовидові моделі динаміки популяцій

Моделі для одного виду дозволяють виконати дослідження механізмів виникнення коливань чисельності популяцій, наприклад, механізмів саморегуляції їх щільності. Організми не можуть жити у повній ізоляції від інших, а, існуючи в одній екологічній ніші, особини часто конкурують між собою [15]. Конкуренція відбувається із-за таких обмежених ресурсів, як їжа, простір, вода і так далі, і в деяких випадках один вид може знищувати інший швидше з метою захисту, а не для використання як джерела їжі. Своєрідні прояви міжвидових взаємодій ілюструються системами хижак – жертва і паразит – господар, коли один вид є їжею для іншого. Деякі хижаки і паразити можуть використати в якості їжі тільки один вид, щоб підтримувати своє життя і розмножуватися.

Розглянемо неперервні детерміновані моделі для двох видів, що живуть окремо і незалежно [15]. Швидкості зміни чисельності видів можуть бути виражені у вигляді системи звичайних диференціальних рівнянь:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(r_1 - b_{11}N_1), \quad (2.20)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(r_2 - b_{22}N_2). \quad (2.21)$$

У цих логістичних формулах використовуються два коефіцієнти: b_{11} та b_{22} для опису впливу щільності видів на їх власні швидкості зростання чисельності. За наявності якої-небудь взаємодії двох видів зростання їх чисельності пов'язане не лише з щільністю цього виду, але і з щільністю іншого виду. З врахуванням цього фактору отримуємо рівняння:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(r_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2), \quad (2.22)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(r_2 - b_{22}N_2 - b_{21}N_1), \quad (2.23)$$

де величина $b_{12}N_2$, є мірою пригнічуючого впливу виду 2 на вид 1.

Коли dN_1/dt та dN_2/dt дорівнюють нулю, щільності обох видів знаходяться в стані рівноваги. Тут може бути як стійка, так і нестійка рівновага.

При відсутності одного або іншого виду можна виділити рівновагу

$$N_1 = 0, N_2 = \frac{r_1}{b_{22}} \quad N_2 = 0, N_1 = \frac{r_2}{b_{11}}. \quad (2.24)$$

Третє положення рівноваги визначається співвідношенням

$$r_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 = 0, \quad r_2 - b_{22}N_2 - b_{21}N_1 = 0. \quad (2.25)$$

Розглянуті моделі можна використати для вивчення взаємодій будь-яких конкуруючих організмів. Наприклад, Де Вітій [12], досліджуючи конкуренцію у

бур'янів, використав кількість насіння у кінці вегетаційного періоду в якості характеристики розміру популяції.

Вище ми розглянули випадок двовидової системи, коли конкуренція між видами обумовлена обмеженими ресурсами одного або більше за джерела існування. Системи «паразит-господар» та «хижак-жертва» є прикладами складніших взаємодій, коли розвиток нападаючого виду повністю або частково залежить від доступного йому числа особин виду, що використовується як джерело їжі [5]. У свою чергу швидкість зростання чисельності виду жертви залежить від числа особин в цій популяції, знищуваних популяцією хижаків або паразитів. Розробка моделей «паразит-господар» дає можливість з'ясувати ряд важливих біологічних і математичних властивостей системи [9].

Приймемо, що народжуваність паразитів залежить від числа хазяїв N_t і що смертність господарів пропорційна числу паразитів P_t . Тоді швидкості зміни популяцій визначатимуться рівняннями

$$\begin{aligned}\frac{dN_t}{dt} &= (r_n - c_1 P_k) N_1, \\ \frac{dN_t}{dt} &= (-r_p + c_2 N_t) P_k,\end{aligned}\tag{2.26}$$

які називають рівняннями Лотки-Вольтерра [2]. У них передбачається, що у відсутність паразитів популяція господарів має експоненціальне зростання:

$$\frac{dN_t}{dt} = r_n N_t.\tag{2.27}$$

У рівняннях (2.26) r_n – це власна швидкість збільшення популяції господаря, яка знижується для кожного моменту часу t залежно від чисельності популяції паразита P_t , за лінійним законом. Припустимо, що у відсутність господарів паразити гинуть. Тоді їх чисельність зменшується зі швидкістю r_p . Вона компенсується чинником розмноження c_2 для окремого індивідуума при загальному числі господарів N_t [17].

Розглянемо співвідношення;

$$\frac{dN_t}{dt} = \frac{(r_n - c_1 P_t) N_t}{(-r_p - c_2 N_t) P_t}, \quad (2.28)$$

яке після спрощення зводиться до наступного:

$$r_p \frac{dN_t}{N_t} - c_2 dN_t + r_n \frac{dP_t}{P_t} - c_1 dP_t = 0, \quad (2.29)$$

Інтегруючи це рівняння, отримуємо:

$$r_p \ln N_t - c_2 N_t + r_n \ln P_t - c_1 P_t = \text{const}. \quad (2.30)$$

Досягненню рівноваги, коли $dN_t/dt = dP_t/dt = 0$, відповідають значення

$$N = \frac{r_p}{c_2}, P = \frac{r_n}{c_1}. \quad (2.31)$$

Таким чином, при відхиленні популяцій від рівноважного стану вони до нього не повертаються, їх чисельності коливаються біля рівноважних значень. Коливання продовжуються необмежено, зі сталими амплітудами, визначеними початковими значеннями чисельностей популяцій. При цьому середні значення чисельностей дорівнюють рівноважним [14]:

$$\begin{aligned} \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_t dt &= \frac{r_p}{c_2}, \\ \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} P_t dt &= \frac{r_n}{c_1}. \end{aligned} \quad (2.32)$$

Кращу відповідність дійсності можна забезпечити шляхом введення в рівняння Лотки-Вольтерра логістичних компонент [6]. Конкуренція господарів враховується з використанням співвідношення:

$$\frac{dN_t}{N_t} = (r_n - c_1 P_t - b N_t) N_t. \quad (2.33)$$

Тоді графік залежності P_t від N_t має вигляд спіралі, що закручується до точки положення рівноваги [6]:

$$\begin{aligned} N &= \frac{r_n c_2}{r_p c_1}, \\ P &= \frac{r_n}{c_1}. \end{aligned} \quad (2.34)$$

До цієї точки чисельності популяції повертаються після відхилення від рівноважних значень, причому для обох видів характерне виникнення затухаючих коливань. На підставі загальноприйнятих у біології допущень [11], побудуємо математичну модель за допомогою рівнянь Лотки-Вольтерра.

Якщо припустити, що P паразитів можуть відкласти по F яєць, то середнє число яєць, що відкладаються на кожному з N господарів, дорівнює FP/N . Допустимо, що кожен паразит відкладає яйце абсолютно випадково на одного з N господарів. Тоді ймовірність $\text{Pr}(0)$ того, що господар не зазнає нападу паразита, згідно з розподілом Пуассона, дорівнює:

$$\text{Pr}(0) = \exp\left(\frac{-FP}{N}\right). \quad (2.35)$$

Тоді чисельності обох популяцій у момент часу $t + 1$ описуватимуться виразами:

$$N_{t+1} = f N_t \exp\left(\frac{-FP_t}{N_t}\right), \quad (2.36)$$

$$P_{t+1} = N_t \left\{ 1 - \exp\left(\frac{-FP_t}{N_t}\right) \right\}, \quad (2.37)$$

де f – середнє число нащадків кожного господаря, що вижив.

Результат ґрунтується на припущенні [11], що хоча деякі господарі отримують більше одного яйця паразита, на кожному господарі, що піддався нападу, розвивається тільки один паразит.

Існують комахи – паразити, які можуть "упізнавати" заражених господарів і відкладати яйця тільки на незаражених особинах. В цьому випадку відкладання яєць не буде випадковим. Відповідна диференціальна модель для вивчення коливань чисельності господарів та паразитів, а також дослідження станів рівноваги має вигляд [14]:

$$N_{t+1} = fN_t \exp(-aP_t), \quad (2.38)$$

$$P_{t+1} = \{1 - \exp(-aP_t)\}. \quad (2.39)$$

Тут параметр a визначає здатність паразита до пошуку господаря. Доведено [14], що моделі такого типу мають тільки одну точку рівноваги при щільності популяції паразита і хазяїна, що встановилася:

$$N^* = \frac{f \ln f}{(f-1)a},$$

$$P^* = \frac{\ln f}{a}. \quad (2.40)$$

Нестійкість таких моделей проявляється в тому, що невеликі відхилення від значень N^* та P^* спричиняють коливання із зростаючою амплітудою і спричиняють вимирання одного з двох видів. Певна залежність від щільності популяції, наприклад від щільності популяції господаря, стабілізує систему.

При нападі паразита на господаря необхідний певний час для відкладання яйця, і тому частина часу життя паразита витрачається на цей процес. Цей час взаємодії T_h слід відняти із загального часу T_t , що необхідно для пошуку господаря. Загальний час, який витрачається на взаємодію з господарями, лінійно залежить від їх числа, що піддалися нападу, тобто

$$T_s = T_h N. \quad (2.41)$$

Вважаючи, що загальний час T_t обмежений, отримаємо, що кількість господарів, що піддалися нападу паразитів, не може зростати лінійно із зростанням щільності популяції господарів. Це зростання повинне відбуватися з меншою швидкістю. Кількість заражених господарів N_a можна подати у вигляді:

$$N_a = P \left(\frac{a' T_t N}{1 + a' T_h N} \right), \quad (2.42)$$

де a' – коефіцієнт зараження.

У цьому випадку рівняння для чисельності популяції господаря набуває вигляду:

$$N_{t+1} = f N_1 \exp \left(- \frac{a' T_t P_t}{1 + a' T_h N_t} \right), \quad (2.43)$$

при збереженні припущення про випадковий розподіл яєць серед господарів. Доведено, що ця модель менш стійка, ніж модель Нікольсона – Бейлі [5], причому ступінь її нестійкості залежить від параметрів f та T_h .

Подальше уточнення характеру стійкості природних популяцій досягається в результаті використання того факту, що на ефективність пошуку господарів паразитами можуть впливати інші особи того самого виду. Ступінь цієї взаємодії пропорційна щільності популяції паразита. Перешкоди за рахунок взаємного впливу можуть вести до втрати часу при зустрічі двох дорослих особин [5], які при цьому, наприклад, уникають один одного або припиняють відкладання яєць. Такий вплив може бути досить істотним, щоб змусити дорослі особини покидати область мешкання потенційних господарів. У моделі, запропонованій Нікольсоном та Бейлі, можна врахувати вплив взаємних перешкод шляхом наступної модифікації області виявлення паразитів:

$$a = QP_t^{-m}, \quad (2.44)$$

де Q – константа пошуку, яка дорівнює a при $P_t = 1$, m – константа взаємних перешкод [5].

Тоді модель набуває вигляду:

$$N_{t+1} = fN_t \exp(-QP_t^{1-m}). \quad (2.45)$$

З урахуванням часу взаємодії на основі (2.44) отримуємо:

$$N_{t+1} = fN_t \exp\left(-\frac{a' T_t c P_t^{1-m}}{1+a' T_h N_t}\right). \quad (2.46)$$

Розглянуті вище моделі ґрунтуються на важливому допущенні, яке полягає в тому, що зараження паразитами хазяїв господарів вважається випадковим, причому усі N хазяїв мають однакову сприйнятливість до паразита і однаково наражаються на небезпеку зараження. Більшість видів тварин не розселена рівномірно в усій своїй області мешкання: зони високої щільності зустрічаються в областях з порівняно низькою середньою щільністю [10]. Відстань, яку необхідно здолати паразитові при переході від одного господаря до іншого, не враховується в моделях з випадковим зараженням. Природно припустити, що паразити можуть змінити свою поведінку з тим, щоб належним чином використати наявність високої локальної концентрації господарів, наприклад, вони можуть проводити більше часу або скупчуватися у областях з високою щільністю. При цьому виникає протиріччя між прагненням паразитів до максимально можливого збільшення числа заражених господарів та їх прагненням уникати зіткнення з іншими особинами, що належать до цього ж виду паразитів. Можна дослідити випадок, коли щільність паразитів неперервно змінюється за рахунок їх переселення в область з більш високою

щільністю господарів і подальшого відселення з цієї області, коли до цього їх змушує характер взаємодії.

Просторову неоднорідність популяції можна врахувати шляхом введення n підобластей [9], у кожній з яких є власна, відмінна від інших, щільність популяції господарів.

Припустимо, що для кожної підобласті можна застосувати модель випадкового зараження, запропоновану М. Хасселлом та К. Мей [15]. Згідно з нею, чисельність популяції господаря у момент часу $t + 1$ дорівнює:

$$N_{t+1} = fN_t \sum_{i=1}^n \{\alpha_i \exp(-\alpha\beta_i P_t)\}. \quad (2.47)$$

З урахуванням взаємодії популяцій модель набуває вигляду:

$$N_{t+1} = fN_t \sum_{i=1}^n [\alpha_i \exp\{-Q(\beta_i P_t)^{1-m}\}], \quad (2.48)$$

де α_i і β_i – частки загальної чисельності господарів та паразитів відповідно в кожній з i областей ($i = 1, 2, \dots, n$).

При цьому виконується умова:

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i = \sum_{i=1}^n \beta_i = 1. \quad (2.49)$$

Для спрощення обчислень визначимо β_i у вигляді:

$$\beta_i = c\alpha_i^\mu. \quad (2.50)$$

Тоді

$$c = \left(\sum_{i=1}^n \alpha_i^\mu\right)^{-1}, \quad (2.51)$$

де μ є мірою скупчення паразитів.

При $\mu = 0$ паразити розподіляються рівномірно по всіх областях. Якщо $\mu = 1$, то $\alpha_i = \beta_1$ для усіх i , і якщо $\mu > 1$, то існують скупчення паразитів, концентрація яких залежить експоненціально від щільності господарів.

Розглянуті видозміни моделі призводять до істотного збільшення області стійкості, що залежить від параметрів α_1, β_1 та f – ефективної швидкості зростання чисельності господарів [13]. Американські дослідники М. Хасселл та К. Мей дослідили параметри розглянутої моделі з метою знаходження характеристик, які повинні мати паразити, що відбираються для застосування в якості біологічного засобу боротьби з шкідниками. У результаті вони встановили деякі властивості найбільш ефективного агента біологічного контролю.

Розробка і вдосконалення моделей «паразит – господар» є конкретним прикладом кількісного підходу, який застосовують біологи для розробки методів регуляції чисельності популяції комах. Подальше вдосконалення математичних моделей, що досліджують взаємодію популяцій типу «паразит – господар» пов'язане з використанням комплексного підходу, що ґрунтується на сумісному використанні аналітичних та експериментальних методів. Існуючі моделі є спрощеними описами дуже складних взаємодій, хоча і дозволили отримати певні результати у з'ясуванні сутності механізмів біологічного контролю.

2.4 Моделювання розповсюдження епідемії у популяції

Побудуємо диференціальну модель розповсюдження епідемії у деякій популяції та виконаємо її дослідження.

Нехай популяція склалається з N особин, які можна поділити на три групи. У першу з них входять особини, що сприйнятливі до хвороби, розповсюдження якої досліджується, проте є здоровими. Кількість таких особин у момент часу t будемо позначати $S(t)$. У другу групу входять інфіковані

особини, що є хворими та є джерелом розповсюдження захворювання. Їх кількість у момент часу t будемо позначати $I(t)$. Третю групу складають особини, які здорові та мають імунітет до захворювання. Їх кількість у момент часу t дорівнює $R(t)$.

Отже, отримуємо:

$$S(t) + I(t) + R(t) = N. \quad (2.52)$$

Нехай у випадку, коли кількість інфікованих особин перевищує деяке фіксоване число I^* , швидкість зміни кількості сприйнятливих до хвороби особин буде пропорційною цій кількості. Швидкість зміни кількості інфікованих особин, що виздоровлюють вважатимемо пропорційною кількості інфікованих особин. Хоча ці допущення спрощують реальну ситуацію, але у багатьох випадках вони відображають її достатньо точно. У зв'язку з першим допущенням вважатимемо, що коли кількість інфікованих особин $I(t) > I^*$, то вони здатні інфікувати сприйнятливих до хвороби особин. У останньому випадку до інфікованих особин застосовують ізоляцію.

Таким чином, приходимо до диференціального рівняння:

$$\frac{dS}{dt} = \begin{cases} -\alpha S, & I(t) > I^*, \\ 0, & I(t) \leq I^*. \end{cases} \quad (2.53)$$

Оскільки кожна сприйнятлива до захворювання особина, сама хворіє та стає інфікованою, то швидкість зміни кількості інфікованих особин дорівнює різниці за одиницю часу між кількостями захворілих особин та особин, що видужують. Оже, отримуємо диференціальне рівняння:

$$\frac{dI}{dt} = \begin{cases} \alpha S - \beta I, & I(t) > I^*, \\ -\beta I, & I(t) \leq I^*. \end{cases} \quad (2.54)$$

Константи пропорційності α та β називають відповідно коефіцієнтами захворюваності та видужання.

Швидкість зміни особин, що видужують, визначається диференціальним рівнянням:

$$\frac{dR}{dt} = \beta I. \quad (2.55)$$

Для того, щоб розв'язки відповідних диференціальних рівнянь визначалися однозначно, необхідно задати початкові умови. Розглянемо випадок, коли у момент часу $t=0$ у популяції немає особин з імунітетом до хвороби, тобто $R(0)=0$ і при цьому кількість інфікованих особин дорівнює $I(0)$. Висунемо ще одне припущення про рівність коефіцієнтів захворюваності та видужання, тобто $\alpha = \beta$. Далі потрібно розглянути два випадки.

У першому випадку $I(0) \leq I^*$. У цьому випадку зі зростанням часу особини у популяції не заразяться, оскільки у цьому випадку $\frac{dS}{dt} = 0$ і у відповідності з рівнянням (2.52) та умовою $R(0)=0$ для всіх значень часу t виконується рівність:

$$S(t) = S(0) = N - I(0).$$

Цей випадок відповідає ситуації, коли у ізоляцію потрапляє велика кількість інфікованих особин. У цьому випадку з рівняння (2.53) отримуємо диференціальне рівняння

$$\frac{dI}{dt} = -\alpha I.$$

Звідси знаходимо, що $I(t) = I(0)e^{-\alpha t}$, отже,

$$R(t) = N - S(t) - I(t) = I(0)(1 - e^{-\alpha t}).$$

У другому випадку значення $I(0) > I^*$. У цьому випадку повинен існувати інтервал $0 \leq t < T$, для всіх значень якого виконується нерівність $I(t) > I^*$, оскільки за змістом задачі є $I(t)$ неперервною функцією часу. Звідси випливає, що $\forall t \in [0; T]$ хвороба буде розповсюджуватися на сприйнятливих до неї особин. Отже, з рівняння (2.52) випливає, що

$$S(t) = S(0)e^{-\alpha t} \quad \forall 0 \leq t < T.$$

Підставивши це значення $S(t)$ у рівняння (2.54), отримаємо диференціальне рівняння

$$\frac{dI}{dt} + \alpha I = \alpha S(0)e^{-\alpha t}. \quad (2.56)$$

Помножимо обидві частини рівняння (2.54) на $e^{\alpha t}$. Тоді це рівняння можна записати у вигляді:

$$\frac{d(Ie^{\alpha t})}{dt} = \alpha \cdot S(0).$$

Інтегруючи обидві частини цієї рівності за часом, знаходимо, що $Ie^{\alpha t} = \alpha S(0)t + C$. Отже, множина всіх розв'язків рівняння (2.54) визначається співвідношенням:

$$I(t) = Ce^{-\alpha t} + \alpha S(0) \cdot t \cdot e^{-\alpha t}. \quad (2.57)$$

Прийнявши у цій рівності $t = 0$, отримуємо значення сталої інтегрування $C = I(0)$. Отже, розв'язок (2.57) набуває вигляду:

$$I(t) = (I(0) + \alpha S(0) \cdot t) \cdot e^{-\alpha t}, 0 \leq t \leq T, \quad (2.58)$$

Знайдемо значення T , а також момент часу t_{\max} , у який кількість інфікованих особин виявиться максимальною.

У момент часу T зараження сприйнятливих до хвороби особин зупиняється. Аналізуючи рівняння (2.58), можна зробити висновок, що при $t = T$ його права частина набуває значення I^* , тобто отримуємо рівність:

$$I^* = (I(0) + \alpha S(0) \cdot t) \cdot e^{-\alpha t}, \quad (2.59)$$

Виконується рівність:

$$S(T) = \lim_{t \rightarrow \infty} S(t) = S_1,$$

де S_1 – це число сприйнятливих до хвороби особин, що не захворіють, і для яких виконуються рівності:

$$S(T) = S_1 = S(0)e^{-\alpha T}.$$

Звідси знаходимо величину T :

$$T = \frac{1}{\alpha} \ln \frac{S(0)}{S_1}. \quad (2.60)$$

Отже, якщо ми зможемо вказати величину S_1 , то ми зможемо використати рівняння (2.59) для прогнозування часу закінчення епідемії. Підставивши тоді значення T з (2.59) у рівняння (2.58), отримаємо рівність:

$$I^* = \left(I(0) + S(0) \ln \frac{S(0)}{S_1} \right) \cdot \frac{S_1}{S(0)}.$$

З останнього співвідношення отримуємо:

$$\frac{I^*}{S_1} + \ln S_1 = \frac{I(0)}{S(0)} + \ln S(0). \quad (2.61)$$

Оскільки I^* та всі члени у правій частині рівняння (2.60) є відомим, то ми можемо використати це рівняння для знаходження невідомої величини S_1 .

Для знаходження t_{\max} використаємо рівняння (2.57), з якого отримаємо рівність:

$$\frac{dI}{dt} = (\alpha S(0) - \alpha I(0) - \alpha^2 S(0)t) e^{-\alpha t} = 0.$$

Звідси отримуємо, що час t_{\max} , за який I досягає свого максимального значення, визначається співвідношенням

$$t_{\max} = \frac{1}{\alpha} \left(1 - \frac{I(0)}{S(0)} \right).$$

Підставивши це значення у рівняння (2.57), отримуємо:

$$I_{\max} = S(0) \cdot e^{-\left(1 - \frac{I(0)}{S(0)}\right)} = S(t_{\max}).$$

Отримана рівність свідчить про те, що у момент часу t_{\max} кількість сприйнятливих до захворювання особин співпадає з кількістю інфікованих особин.

3 ВДОСКОНАЛЕННЯ МОДЕЛЮВАННЯ ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЙ

3.1 Структурні моделі динаміки популяцій

Подальше вдосконалення математичного моделювання динаміки популяцій пов'язане з розробкою та застосуванням математичних моделей, що враховують структуру популяції.

Основні механізми, що керують поведінкою популяцій, можуть бути пов'язані з диференціацією особин, що входять до її складу [8]. Прикладом такої диференціації може бути врахування статевої структури популяції. Дуже важливою також є роль її вікової структури, тобто наявність так званих вікових пірамід. Наприклад, при моделюванні динаміки лісових насаджень, важливо визначити не лише чисельність, але й запас деревини з врахуванням її сортів, висоти та діаметру дерев [14].

Узагальнення математичних моделей динаміки популяцій на випадок, коли особина у популяції характеризується не лише віком, вагою чи розміром, але й одночасно багатьма факторами, стало причиною формування структурних моделей популяції [14].

Структурна модель популяції має два рівні описання: індивідуальний та популяційний [14]. На індивідуальному рівні визначається набір фазових або структурних змінних (x_1, x_2, \dots, x_n) . У кожний момент часу індивід, що є членом популяції, характеризується віком α та вектором стану $X = (x_1, x_2, \dots, x_n)$. Далі визначають простір станів індивіда, що є областю у n -вимірному просторі, модель динаміки станів індивіда, інтенсивність народження та загибелі окремих особин, розподіл новонароджених особин за простором станів, вплив зовнішнього середовища та стану популяції у цілому на швидкість зростання індивіда, а також на інтенсивності народження та загибелі.

Популяційний рівень визначається початковим розподілом індивідів, рівняннями, що моделюють поточний стан популяції, кількістю народжень та смертей за одиницю часу.

Отже, структурна модель динаміки популяції складається з трьох блоків [12]:

- а) динамічна система, що описує розвиток окремої особини у популяції;
- б) рівняння, що моделюють поведінку поведінку виділених структурних груп у популяції;
- в) додаткові умови (початкові або крайові), з допомогою яких однозначно можна визначити процес розвитку популяції.

Перші структурні моделі популяцій з'явилися у мікробіології та були використані для розробки нових біотехнологій вирощування мікроорганізмів [16]. Поряд з віком та розмірами мікроорганізмів у якості змінних, що визначають структуру популяції використовувався вміст у мікроорганізмах окремих елементів, важливих для дослідників. Останнім часом структурне моделювання популяцій широко застосовується при дослідженні лісових масивів [13].

3.2 Побудова матричної моделі динаміки популяції з врахуванням її вікової структури

У цьому розділі розглянемо побудову та застосування матричної моделі динаміки популяції [2], що враховує її вікову структуру.

Розглянемо основні допущення, які будемо використовувати при побудові моделі [2]. Будемо вважати, що ресурси необхідні для існування популяції, є необмеженими. Розмноження відбувається в певні дискретні моменти часу t_1, t_2, \dots, t_n . Розглядаємо популяцію, що характеризується визначеною віковою структурою. Нехай популяція містить n вікових груп. Тоді в кожен фіксований

момент часу, наприклад, t_0 популяцію можна охарактеризувати вектор-стовпець

$$X(t_0) = \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \cdot \\ \cdot \\ x_n(t_0) \end{pmatrix}. \quad (3.1)$$

Компоненти цього вектора дорівнюють чисельностям відповідних вікових груп у момент часу t_0 . Вектор $X(t_1)$, характеризує популяцію в наступний момент часу, наприклад через рік. Він пов'язаний з вектором $X(t_0)$ через матрицю переходу L [2]:

$$X(t_1) = LX(t_0). \quad (3.2)$$

Визначимо вигляд цієї матриці. З усіх вікових груп виділимо ті, які народжують потомство. Нехай їх номери будуть $k, k + 1 \dots k + p$.

Припустимо, що за одиничний проміжок часу особини i -ої групи переходять в групу $i + 1$, від груп $k, k + 1 \dots k + p$ з'являється потомство, а частина особин від кожної групи гине. Потомство, яке з'явилося за одиницю часу від усіх груп, надходить у групу 1. Таким чином, отримуємо:

$$x_1(t_1) = \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) = \alpha_k x_k(t_0) + \alpha_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + \alpha_{k+p} x_{k+p}(t_0). \quad (3.3)$$

Друга компонента – $x_2(t_1)$ повинна визначатися з урахуванням двох процесів. Перший – перехід особин, що знаходилися у момент t_0 у першій групі, в другу. Другий процес – можлива загибель частини цих особин. Тому друга компонента $x_2(t_1)$ дорівнює не усій чисельності $x_1(t_0)$, а тільки деякій її

частині: $\beta_1 x_1(t_0)$, $0 < \beta_1 < 1$. Аналогічно отримуємо третю компоненту $\beta_2 x_2(t_0)$, а також всі інші компоненти цього вектора.

Припустимо, що усі особини, що знаходилися у момент t_0 в останній віковій групі, до моменту t_1 , загинуть. Тому остання компонента вектора $X(t_1)$ складається лише з тих особин, які перейшли з попередньої вікової групи. У момент часу t_1 популяція має вікову структуру, яка описується вектором

$$X(t_1) = \begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ \vdots \\ \vdots \\ x_n(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \vdots \\ \vdots \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{pmatrix}, \quad (3.4)$$

де α – коефіцієнт народжуваності, β – коефіцієнт виживання.

Вектор $X(t_1)$ отримуємо множенням вектора $X(t_0)$ на матрицю

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & \alpha_k & \alpha_{k+1} & \dots & \alpha_{k+p} & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

По діагоналі матриці L розташовані нулі, під діагональними елементами – коефіцієнти виживання β , на першому рядку стоять члени, що характеризують число особин, що народилися у відповідних групах. Усі інші елементи матриці дорівнюють нулю. Знаючи структуру матриці L і початковий стан популяції – вектор-стовпець $X(t_0)$, можна прогнозувати [4] стан популяції у будь-який наперед заданий момент часу:

$$\begin{aligned} X(t_1) &= LX(t_0), \\ X(t_2) &= LX(t_1) = LLX(t_0) = L^2X(t_0), \end{aligned}$$

$$X(t_k) = LX(t_{k-1}) = L^k X(t_0). \quad (3.5)$$

Головне (максимальне за абсолютною величиною) власне число матриці L визначає швидкість, з якою розмножується популяція, коли її вікова структура стабілізувалася [7].

Розглянемо приклад популяції з трьох вікових груп. Нехай вікова динаміка популяції характеризується матрицею

$$\begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ x_3(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}, \quad (3.6)$$

Початкова популяція складається з однієї особини старшого віку (вектор-стовпець в правій частині рівняння). Кожна особина старшого віку, перш ніж померти, устигає залишити в середньому 12 нащадків, кожна особина середнього віку, перш ніж померти або перейти в наступний віковий клас (ймовірність цих подій однакова), залишає в середньому 9 нащадків. Молоді особини не породжують потомства і з ймовірністю $1/3$ потрапляють в середню вікову групу.

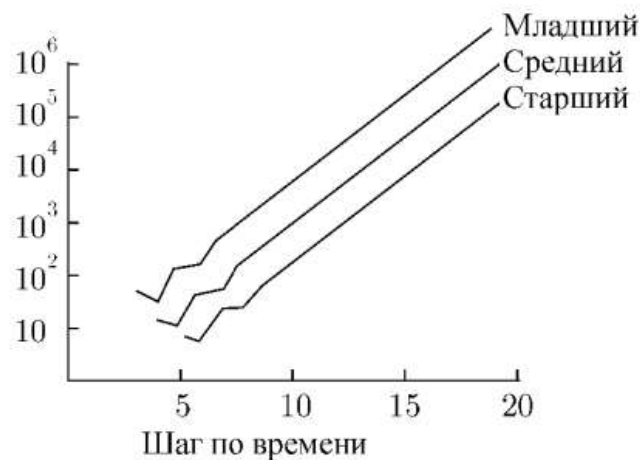


Рисунок 3.1 – Динаміка чисельності особин старшого, середнього та молодшого віку у моделі популяції з трьох вікових груп

Після одного часового інтервалу в популяції буде вже 12 особин молодшого віку

$$\begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (3.7)$$

Далі процедуру слід повторювати на кожному кроці. Динаміка чисельності особин старшого, середнього і молодшого віку, залежно від часу для перших 20 тимчасових інтервалів, зображена на рис.3.1. З графіка видно, що до деякого моменту часу ($\approx t_{10}$) спостерігаються коливання чисельності, після чого кількість особин усіх трьох вікових груп експоненціально зростає, причому співвідношення між ними залишається сталим. Головне власне число λ_1 при цьому дорівнює 2, тобто, розмір популяції за кожен часовий крок подвоюється. Нахил графіку дорівнює $\ln \lambda_1$ [9] – власній швидкості природного приросту.

Власний вектор, що відповідає головному власному числу, відображає стійку структуру популяції і в нашому випадку дорівнює

$$b_1 = \begin{pmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Можна оцінити максимально допустиму інтенсивність промислу, при якій зберігається чисельність популяції [9]. Якщо H – частка особин (у відсотках), що вилучаються з популяції, то число особин, яких потрібно вилучити, щоб розмір популяції зберігся, дорівнює:

$$H = 100 \left(\frac{\lambda_1 - 1}{\lambda_1} \right).$$

Основним недоліком такого підходу є те, що як і в моделі Мальтуса експоненціального зростання, ми допускаємо, що популяція може необмежено зростати. Більш адекватна модель повинна враховувати, що усі елементи матриці L є деякими функціями розміру популяції [15]. Зокрема, для клітинних популяцій водоростей, дріжджів та інших мікроорганізмів, що використовуються у біотехнологічному виробництві, можна досліджувати неперервний за віком розподіл клітин.

3.3 Дослідження динаміки людської популяції

Зростання людської популяції є об'єктом дослідження на протязі останніх двох століть [17], починаючи з праць Т. Мальтуса. Людство, як біологічний вид, підкоряється біологічним законам зростання, в яке включені загальні для усіх живих організмів процеси народження і загибелі. Антропоцентризм, властивий людям, довгий час призводив до того, що зростання і розвиток людства розглядалися як низка історичних подій, різних для різних країн, а кількісний опис людства, як виду, здавався малоінформативним. Проте зараз зрозуміло, що Земля є обмеженою, відносно замкнутою системою, і зростання населення стає основною глобальною проблемою людства, яка породжує усі інші глобальні проблеми, у тому числі антропогенні зміни довкілля, а також вичерпання природних ресурсів. Деякі фахівці-екологи відзначають, що людство є єдиним видом, зростання чисельності якого відбувається без видимого обмеження згідно із законом, у якому темп зростання швидший, ніж експоненціальний [9]. Для цього випадку крива зростання добре описується рівнянням виду

$$\frac{dN}{dT} = \frac{c}{(T_1 - T)^2} \quad (3.8)$$

Перейдемо до безрозмірних змінних:

$$t = \frac{T-T_1}{T}, n = \frac{N}{K}.$$

Отримуємо диференціальне рівняння з квадратичною правою частиною

$$\tau \frac{dN}{dt} = \frac{N^2}{K^2}. \quad (3.9)$$

Квадратичний закон описує просту колективну взаємодію, яка ефективно підсумовує усі процеси і взаємодії, що відбуваються в суспільстві, подібне до бімолекулярної взаємодії молекул в розчині. Оцінки параметрів цієї моделі на підставі демографічних даних [7] дають наступні значення. $K = 67000$ є числом особин (людей), яке визначає розмір групи, в якій проявляються колективні ознаки співтовариства людей. Це може бути оптимальний масштаб міста або району великого міста, що має системну самодостатність. У популяційній генетиці числа такого порядку визначають чисельність стійко існуючого виду. Величина τ є характерним часом для людини і складає 42 роки.

Квадратичний закон зростання слід розглядати як відображення усєї сукупності процесів, що об'єктивно визначають швидкість зростання людства як виду [7]. Збереження цього закону зростання впродовж багатьох століть свідчить про те, що у людському суспільстві існує загальна тенденція до прискорення динаміки популяції.

Розв'язком рівняння (3.9) є гіперболічна крива зростання, що прямує до нескінченності у скінченний час:

$$N = \frac{K^2 \tau}{T_1 - T}. \quad (3.10)$$

У (3.10) T_1 – критична дата, що відповідає асимптоті кривої зростання. Аналогічна формула була отримана в 1975 р. німецьким дослідником

Г. Хорнером [15] емпірично з аналізу демографічних даних за тисячі років історії людства. За його оцінками,

$$N = \frac{200 \cdot 10^9}{2025 - T}.$$

З порівняння формул виходить, що критичний рік, що очікується, – це 2025 рік.

Залежність (3.10) є гіперболою, що асимптотично наближається до нуля при $t \rightarrow \infty$. Дана математична модель може бути використана у практичних дослідженнях при невеликому діапазоні зміни часу. Щоб описати зростання людської популяції для цього випадку, у роботі [9] у рівняння (3.9) пропонується додавати величину, пов'язану з часом життя окремої людини:

$$\frac{dN}{dT} = \frac{N^2}{c} + \frac{1}{\tau}. \quad (3.11)$$

Для значень часу, близьких до критичної дати [15], також пропонується модифікувати рівняння, наприклад, записавши його у вигляді:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{c}{(T_2 - T)^2 + \tau^2}. \quad (3.12)$$

У цьому випадку рівняння (3.9) не буде адекватно відображати динаміку зростання людської популяції.

Статистичні дані за останні 60 років свідчать про відхилення у динаміці людської популяції у бік зменшення швидкості зростання людства [12]. Це можна інтерпретувати як початок часу демографічного переходу від квадратичного закону зростання до закону типу (3.12), згідно з яким має місце зменшення швидкості зростання до нуля та стабілізація чисельності людства до кінця наступного століття на рівні 11-14 млрд. осіб.

Після демографічного переходу докорінно змінюється співвідношення між старим і молодим поколінням. Відбувається еволюція структури населення від піраміди, характерної для періоду зростання, до розподілу, при якому зростання населення практично припиняється. Передбачається, що гіперболічне зростання чисельності населення Землі зміниться тенденцією до стабілізації його чисельності.

ВИСНОВКИ

У даній кваліфікаційній роботі магістра здійснено розробку та дослідження диференціальних математичних моделей динамічних систем, що дало змогу проаналізувати процеси розвитку біологічних популяцій.

У першому розділі магістерського дослідження висвітлено основні сучасні концептуальні підходи до побудови та використання математичних моделей, на яких ґрунтується математичне моделювання динаміки біологічних популяцій. Зокрема, тут висвітлено поняття математичної моделі, загальна схема її розробки та дослідження, основні вимоги до математичної моделі, що забезпечують ефективність її використання.

У другому розділі описано основні сучасні підходи до моделювання популяційної динаміки. Зокрема, тут розглянуто передумови математичного моделювання розвитку біологічних систем, а також основні види математичних моделей, що використовуються для описання популяцій, дослідження процесів біологічної взаємодії всередині та між популяціями, пояснення механізмів регулювання чисельності особин у природних популяціях. Тут досліджено основні одновидові математичні моделі: найпростіші моделі, модель Мальтуса та її сучасні модифікації, модель Ферхюльста – Перла, а також моделі динаміки популяцій, структурованих за віком.

Розглянуто також двовидові моделі динаміки популяцій, зокрема, модель Лотки – Вольтерра та побудовані на її основі моделі взаємодії між популяціями типу «паразит – господар». Тут запропоновано також модель поширення інфекційного захворювання у межах одновидової популяції.

У третьому розділі висвітлено сутність та призначення структурних моделей динаміки популяцій, побудовано матричну модель динаміки популяції з врахуванням її вікової структури. Розглянуто також основні тенденції у сучасних дослідженнях динаміки людської популяції, зроблено припущення про подальшу стабілізацію чисельності населення Землі.

Сьогодні математичні моделі – це не лише засіб для кількісного опису явищ. Модель складної системи – це математичний образ, що дозволяє формалізувати і узагальнити в термінах теорії уявлення про численні властивості і характеристики складної системи.

Уточнення якісної поведінки реальної системи, не менше ніж кількісні розрахунки, є цінним результатом міждисциплінарних досліджень із застосуванням апарату математичного моделювання для вивчення динамічних систем, опис яких складно формалізується. У цьому сенсі популяційна динаміка займає особливе місце. Вона описує за допомогою математичних диференціальних або різницевих моделей типи динамічної поведінки систем, що розвиваються, дає змогу дослідити одну або декілька взаємодіючих популяцій.

Сучасні тенденції у таких дослідженнях характеризуються використанням для опису таких систем нелінійних моделей. Це дозволяє відобразити основні характерні риси популяційної динаміки, зокрема, обмеженість зростання, викликану дією сукупності чинників, специфічних для кожної популяції, стійкість зростання популяції, наявність запізнення реакції системи на зміну зовнішніх чинників, можливість коливальних режимів зміни чисельності популяції. Результати, отримані при математичному моделюванні популяційної динаміки, використовують для практичних цілей управління біотехнологічними і природними системами.

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Самарский А.А., Михайлов А.П. Математическое моделирование. Москва : Физматлит, 2005. 320 с.
2. Чуличков А.И. Математические модели нелинейной динамики. Москва : Физматлит, 2003. 396 с.
3. Александрова И.Е., Александрова Т.Е. Математическое моделирование, системный анализ и синтез сложных объектов. Красноярск : Научно-инновационный центр, 2016. 207 с.
4. Введение в математическое моделирование. Учебное пособие под ред. П.В. Трусова. Москва : Логос, 2005. 440 с.
5. Бахрушин В.Є. Математичне моделювання. Запоріжжя : ЗІДМУ, 2004. 140 с.
6. Безручко Б.П., Смирнов Д.А. Математическое моделирование. Саратов: Колледж, 2005. 320 с.
7. Ризниченко Г.Ю. Математические модели в биофизике и экологии. Москва : Институт компьютерных исследований, 2003. 184 с.
8. Зайцев В.Ф. Математические модели в точных и гуманитарных науках. Санкт-Петербург : Книжный дом, 2006. 112 с.
9. Козин Р.Г. Математическое моделирование: примеры решения задач. Москва : НИЯУ МИФИ, 2010. 176 с.
10. Калиткин Н.Н., Карпенко И.В., Михайлов А.П., Тишкин В.Ф., Черненко М.Б. Математические модели природы и общества. Москва : Физматлит, 2005. 360 с.
11. Маценко В.Г. Математичне моделювання. Чернівці : Чернівецький національний університет, 2014. 519 с.
12. Морозов А.В., Петухова Е.О. Моделирование : системное, имитационное, аналитическое. Санкт-Петербург: Изд-во СЗТУ, 2008. 288 с.

13. Советов Б.Я., Яковлев С.А. Моделирование систем. Москва : Высшая школа, 2001. 343 с.
14. Тарасевич Ю.Ю. Математическое и компьютерное моделирование. Вводный курс. Москва : Едиториал УРСС, 2004. 152 с.
15. Каток А., Хасселблат Б. Введение в современную теорию динамических систем. Москва : Факториал, 1999. 768 с.
16. Хусаїнов Д.Я., Харченко І.І., Шатирко А.В. Введення в моделювання динамічних систем. Київ : КНУ ім. Т. Шевченка, 131 с.
17. Жлуктенко В.І, Наконечний С.І., Савіна С.С. Стохастичні процеси та моделі в економіці, соціології, екології. Київ : КНЕУ, 2002. 226 с.
18. Мышкис А.Д. Элементы теории математических моделей. Москва : КомКнига, 2007. 192 с.