УДК 519.8

А.Ю. Мальцев

МАТЕМАТИЧНА І ПРОГРАМНА МОДЕЛІ СПІВІСНУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ ТИПУ “ХИЖАК–ЖЕРТВА”

It is a theoretical investigation in the field of modeling of numbering populations. We analyze different models of interactions of populations and find essentials imperfections of this models. Author propose mathematical model of interaction of the simplest population’s structure interaction. This model takes into consideration the phenomenon of satiety of the predator on conditions that there is many of preys. This phenomenon conclude in the observation that the predator not eats more than it is necessary for the satiation. The classical model ignores the predator’s satiation. We check our model on the adequacy. We use for that the method of simulation. We construct the flexible programmed environment. This environment allows us to simulate the interactions between the populations. This environment can be used for the studying very complicated structures that consist of many predator’s types. We analyze and compare the results of calculation by means of the mathematical model and the programming model. Our mathematical model is adequate.

Вступ

Спроби побудувати математичну модель коливань чисельності популяцій мають досить довгу історію. Так, одна з перших моделей була запропонована Т. Мальтусом, англійським економістом і священиком, у 1798 р. У своїй праці [1] він стверджував, що в природі існує абсолютний закон безграничного розмноження особин. У математичній формі модель Мальтуса має досить простий вигляд. Нехай $x(t)$ – чисельність популяції в момент часу t. Згідно з ідеєю Мальтуса, швидкість зростання популяції прямо пропорційна її чисельності, тобто

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

де a – різниця між коефіцієнтами народжуваності та смертності. Проінтегрувавши це рівняння, будемо мати:

$$x(t) = x(0)e^{at},$$

де $x(0)$ – чисельність популяції в момент часу $t = 0$. Як можна бачити, при значенні параметра $a > 0$ ми спостерігаємо необмежене зростання популяції (при прямуванні часу до нескінченності). Причому чим більше значення параметра a, тим вища швидкість приросту. Головний недолік моделі Мальтуса полягає в тому, що вона описує лише ситуацію, коли популяція розвивається ізольовано, тобто без стороннього впливу інших популяцій, зовнішнього середовища, та ще й за наявності достатньої кількості їжі.

Першу математичну модель взаємодії двох популяцій типу “хижак–жертва” запропонували незалежно один від одного В. Вольтерра й А.Дж. Лотка. Ця математична модель являє собою систему звичайних диференціальних рівнянь першого порядку, що містить дві невідомі функції, а саме: $y(t)$ – кількість хижаків у момент часу t і $x(t)$ – кількість жертв у момент часу t. Вольтерра й Лотка стверджували, що наведені функції мають задовольняти таку систему рівнянь:

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = (a - by)x, \\ \dfrac{dy}{dt} = (-c + dx)y, \end{cases} \qquad (1)$$

де a, b, c, d – деякі додатні константи. При побудові системи (1) Вольтерра й Лотка спиралися на такі припущення: за відсутності хижаків жертви розмножуються необмежено зі швидкістю a згідно з моделлю Мальтуса, тобто $\frac{dx}{dt} = ax,$ а хижаки вимирають зі швидкістю c, тобто $\frac{dy}{dt} = -cy;$ за вплив однієї популяції на іншу відповідає доданок xy (див., наприклад, [2]). Зауважимо, що система (1) є нелінійною і отримати аналітично її точний розв’язок неможливо. Але надалі ми запропонуємо метод аналогій, який дає змогу без застосування числового розв’язання системи (1) (з відповідними початковими умовами) скласти досить точне уявлення про якісну поведінку її розв’язків, зокрема обчислити періоди коливань чисельності хижаків і жертв.

Однак слід зауважити, що модель Лотки–Вольтерра має ряд суттєвих недоліків, які не дають змоги застосовувати її при роботі з реальними екологічними системами. Справа в тому, що система (1) не враховує того факту, що при постійній щільності популяції хижаків поїдання жертв має прямувати до скінченної границі (коли час прямує до нескінченності), оскільки хижак вбиває рівно стільки жертв, скільки йому необхідно для підтримки життя. Отже, модель Лотки–Вольтерра не відображає явища насичення хижака. Крім того, швидкість поїдання жертв хижаками має залежати від кількості хижаків, і при досить великій концентрації хижаків може виникати конкуренція за жертв. Цей фактор також не враховано в класичній моделі. Все це спонукає до пошуку інших математичних моделей, які б адекватно описували міжпопуляційну взаємодію “хижак–жертва”.

Постановка задачі

Мета роботи – запропонувати математичну модель міжпопуляційної взаємодії, вільну від згаданих у вступі недоліків, та оцінити адекватність цієї моделі за допомогою імітаційного програмного моделювання.

Метод аналогій при дослідженні якісної поведінки класичної моделі

Система (1) є нелінійною, і побудувати аналітично її точний розв’язок неможливо. Але ми спробуємо пояснити якісні явища, що виникають у класичній моделі взаємодії популяцій типу “хижак–жертва”, через порівняння її з досконало відомою фізичною системою “пружинний маятник”. При цьому використовується добре відомий у системному аналізі прийом зіставлення систем, формально дуже різних, але схожих за своїми “системними” властивостями. Так, у моделі “хижак–жертва” роль агента відіграє жертва, а роль контрагента – хижак. У моделі “пружинний маятник” роль агента відіграє швидкість, а роль контрагента (стримувальна сила) – відхилення центра мас від положення рівноваги. Системні ефекти виникають за рахунок протиборства агента та контрагента. Перейдемо тепер до точних математичних формулювань.

Нескладно бачити (прирівнявши праві частини системи (1) до нуля), що система (1) має два положення рівноваги, а саме: $(0,0)$; $\left(\frac{c}{d},\frac{a}{b}\right)$. При виведенні системи з положення рівноваги кількість жертв і хижаків починає змінюватися. Точка $(0,0)$ нас не цікавить, бо немає жодного логічного сенсу для її аналізу. Тож будемо працювати з положенням рівноваги $\left(\frac{c}{d},\frac{a}{b}\right)$. Введемо в розгляд вектор-функцію $\mathbf{F}(x,y)=\begin{pmatrix}F_1(x,y)\\F_2(x,y)\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}(a-by)x\\(-c+dx)y\end{pmatrix}$. Тоді $\frac{\partial(F_1,F_2)}{\partial(x,y)}(x,y)=\begin{pmatrix}a-by & -bx\\ dy & -c+dx\end{pmatrix}$ – відповідна матриця Якобі. Тому

$$\frac{\partial(F_1,F_2)}{\partial(x,y)}\left(\frac{c}{d},\frac{a}{b}\right)=\begin{pmatrix}a-b\cdot\frac{a}{b} & -\frac{cb}{d}\\ \frac{ad}{b} & -c+d\cdot\frac{c}{d}\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}0 & -\frac{cb}{d}\\ \frac{ad}{b} & 0\end{pmatrix}.$$

Звідси система перших наближень має такий вигляд:

$$\begin{cases}\frac{dx}{dt}=-\frac{cb}{d}y,\\ \frac{dy}{dt}=\frac{ad}{b}x.\end{cases}\tag{2}$$

Зробимо лінійну заміну $v=\frac{ad}{b}x$ і позначимо $ac=\frac{k}{m}$ (можна, наприклад, взяти $k=ac,\ m=1$). Тоді система (2) набуде вигляду

$$\begin{cases}\frac{dv}{dt}=-\frac{k}{m}y,\\ \frac{dy}{dt}=v.\end{cases}\tag{3}$$

З фізики відомо, що така система описує рух пружинного маятника, де k – коефіцієнт жорсткості пружини, m – маса. Рух пружинного маятника дуже просто собі уявити: це періодичний рух (формула для періоду відома з фізики), швидкість дорівнює нулю в моменти часу, коли відхилення центра мас від положення рівноваги є за модулем максимальним, після цього напрямок руху змінюється на протилежний. Відповідно, швидкість досягає найбільшого та найменшого значень, коли відхилення від положення рівноваги дорівнює нулю.

Зробимо тепер висновок про поведінку системи (2), а отже, про якісні властивості розв'язку системи (1) в околі положення рівноваги. Розв'язки системи (2) є періодичними функціями. Період обчислюється за формулою

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{ac}}.$$

Коливання чисельності хижаків і жертв зсунуті по фазі на чверть періоду (так само, як і коливання швидкості та координати в пружинному маятнику).

Математична модель взаємодії популяцій типу "хижак–жертва"

Запропонуємо математичну модель взаємодії популяцій типу "хижак–жертва", яка враховує явище насичення хижака. Перш за все зауважимо, що система (1) є частинним випадком більш загальної системи

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = A(x) - B(x,y), \\ \dfrac{dy}{dt} = -C(y) + D(x,y). \end{cases} \tag{4}$$

Функція $A(x)$ описує розмноження жертв за відсутності хижаків, функція $C(y)$ описує вимирання хижаків за відсутності жертв. У системі (1) $A(x), C(y)$ – лінійні функції. Взагалі ж ці функції можна вибирати нелінійними. Функції $B(x,y)$ і $D(x,y)$ відповідають за міжпопуляційні взаємодії. Для спрощення аналізу системи (4) можна запропонувати шукати ці функції в такому вигляді:

$$B(x,y) = B_1(x)B_2(y),$$
$$D(x,y) = D_1(x)D_2(y).$$

Хижаки за наявності великої кормової бази вбивають лише необхідну їм кількість жертв. Щоб врахувати це явище, можна спробувати вибрати як B_1 функцію

$$B_1(x) = b(1 - e^{-\alpha x}).$$

Запропонуємо для аналізу таку модель:

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = ax - by(1 - e^{-\alpha x}), \\ \dfrac{dy}{dt} = -cy + dy(1 - e^{-\alpha x}). \end{cases} \tag{5}$$

Видно, що як $A(x)$ ми, як і в класичній моделі Лотки–Вольтерра, вибрали лінійну функцію. Розглядати варіант логістичної функції не будемо внаслідок припущення, що за наявності хижаків популяція жертв не буде сягати тих значень, за яких відмінність логістичної функції від лінійної буде значимою. (В більшості випадків ареал, що займають жертви, досить великий і значення граничної чисельності популяції теж буде великим, а присутні на цій території хижаки будуть стримувати зріст чисельності жертв). Аналогічно, як $C(y)$ теж візьмемо лінійну функцію. Множник $D_1(x)$ будемо брати у вигляді $D_1(x) = B_1(x)$, оскільки те, наскільки ефективно хижаки переробляють їжу в свою біомасу, залежить від того, як хижаки полюють на жертв (з цього приводу див. [3]).

Розглянемо систему (5). Знайдемо положення рівноваги цієї системи. Для цього прирівняємо ліві частини рівнянь системи до нуля:

$$\begin{cases} ax - by(1 - e^{-\alpha x}) = 0, \\ -cy + dy(1 - e^{-\alpha x}) = 0. \end{cases}$$

Ця система має розв'язок (x_0, y_0), де

$$x_0 = -\frac{1}{\alpha}\ln\left(1 - \frac{c}{d}\right),$$

$$y_0 = \frac{ax_0}{b(1 - e^{-\alpha x_0})}.$$

Ліанеризована в околі положення рівноваги система має такий вигляд:

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = \gamma_1 x + \gamma_2 y, \\ \dfrac{dy}{dt} = \delta x, \end{cases} \tag{6}$$

де $\gamma_1 = a - b\alpha y_0 e^{-\alpha x_0}$, $\gamma_2 = -b(1 - e^{-\alpha x_0})$, $\delta = d\alpha y_0 e^{-\alpha x_0}$.

Система (6) є лінійною, а тому нескладно знайти точний розв'язок цієї системи:

$$\begin{cases} x(t) = Ae^{-st}\cos(wt) + \dfrac{B}{w}e^{-st}\sin(wt), \\ y(t) = Ce^{-st}\cos(wt) + \dfrac{D}{w}e^{-st}\sin(wt), \end{cases}$$

де $A = x(0)$, $C = y(0)$, $s = \dfrac{\gamma_1}{2}$, $B = C\gamma_2 - s$, $D = \gamma_1 A - \gamma_1 C - s$, $w = \sqrt{-\dfrac{\gamma_1^2}{4} - \gamma_2\delta}$.

Період коливань чисельності хижаків та жертв збігається і розраховується за такою формулою:

$$T = \frac{2\pi}{w}.$$

Програмна модель

Кожна математична модель має проходити тест на адекватність. Тобто результати, які передбачає модель, мають добре узгоджуватися з тим, що має місце у дійсності. Одним із найбільш добре зарекомендованих на практиці методів перевірки моделей на адекватність є так зване імітаційне моделювання. Для перевірки запропонованої нами математичної моделі співіснування популяцій типу "хижак–жертва" було створено програмний продукт, який імітує поведінку хижаків і жертв у реальному середовищі.

Ареал проживання тварин розбито на певну кількість квадратів. Кількість квадратів можна гнучко настроювати. Крім того, перед початком роботи програми треба задати кількість видів тварин, що проживають у вибраному ареалі. Кількість видів не обов'язково має дорівнювати 2 (тільки хижаки і жертви). Кожен вид характеризується своїм місцем у харчовому ланцюжку нашої системи. Так, тип 0 означає, що вид харчується рослинами. Типи $1,\ldots,n$ характеризують різні ступені ієрархії хижаків. Наприклад, тварини, що належать до виду з ієрархічним типом 3, можуть харчуватися представниками видів з ієрархічним типом 0, 1, 2. Тварини різних видів з однаковим ієрархічним типом не звертають уваги один на одного. Перед запуском програми треба задати кількість тварин різних видів, що взаємодіють між собою.

Система існує в дискретному часі. В момент запуску програми час встановлюється на значенні 0. Низка параметрів дає можливість гнучко регулювати "умови життя" в досліджуваному ареалі. Кожен вид характеризується власними параметрами. Перелічимо ці параметри.

1. *Тривалість життя.* Визначає середню тривалість життя для тварин одного виду. Тривалість життя кожної окремої тварини – випадкова величина, що розподілена за нормальним законом. Математичне сподівання – це задана відома середня тривалість життя для цього виду. Дисперсія – $\frac{1}{40}$ від середньої тривалості життя.

2. *Вік тварини.* Визначає початковий вік тварини. При запуску програми початковий вік тварини – випадкова величина, розподілена за нормальним законом з математичним сподіванням $\frac{1}{4}$ від тривалості життя та з дисперсією, що дорівнює $\frac{1}{12}$ від тривалості життя. При народженні нових особин початковий вік тварин встановлюється рівним 0. Вік тварини збільшується на 1 після кожного такту роботи програми. Після того як *вік тварини* досягає значення параметра *тривалість життя*, тварина помирає.

3. *Швидкість переміщення.* Визначає максимальну кількість квадратів, на яку за одну дискретну одиницю часу може зсуватися тварина. Таким чином, тварина кожного виду може шукати їжу тільки в певному своєму околі (за один такт дискретного часу існування системи).

4. *Період народження дітей.* Визначає середній інтервал, через який з'являється нове потомство. Для кожної конкретної тварини ця величина випадкова, розподілена за нормальним законом (із заданим середнім та з дисперсією, що становить $\frac{1}{40}$ від середнього значення).

5. *Кількість дітей.* Визначає, скільки дітей народжується за кожний період.

6. *Стать.* Визначає стать кожної народженої особини.

7. *Голод.* Визначає, скільки днів тварина може прожити без їжі.

У системі також існує окремий тип життя – рослини. Рослини використовуються як їжа тваринами, що містяться в самому низу їстівного ланцюжка. Рослини характеризуються окремим параметром – максимальним ростом. Тварини можуть харчуватися тільки тими рослинами, що виросли більше ніж на 50 %. Після того як тварина з'їдає рослину в деякому квадраті, значення її росту стає рівним 0. Значення параметра росту збільшується на один пункт кожну ітерацію, доки не досягає максимального значення.

Кожний такт роботи програми в системі відбуваються такі зміни:

- Інкрементується параметр росту кожної рослини.
- Інкрементується вік кожної тварини. Старі особини помирають (зникають зі своїх

квадратів). Ті особини, для яких минув відповідний інтервал часу, дають приплід.

• Потім, починаючи з видів, що містяться внизу їстівного ланцюжка, і закінчуючи видами зверху цього ланцюжка, кожна тварина діє за таким алгоритмом:

1. Шукає хижаків у сусідніх квадратах. Якщо хижаки знайдені, переміщується у вільний квадрат у заданому околі, щоб уникнути зустрічі з хижаком. Якщо вільного квадрата в заданому околі немає, тварина не змінює свого положення.

2. Якщо хижаків у сусідніх квадратах немає, тварина починає пошук їжі в певному околі (який визначається параметром швидкості). Якщо їжу знайдено, особина переміщується у відповідний квадрат. Її жертва при цьому зникає (її з'їли). Якщо їжі не знайдено, тварина переміщується у випадковому напрямку у вільний квадрат у певному околі. Якщо вільних квадратів немає (наприклад, всі вони зайняті особинами того ж самого виду), тварина не змінює свого положення. Якщо кількість ітерацій, за які тварина на змогла знайти їжі, перебільшує значення параметра *голод*, тварина помирає.

Наприкінці кожного такту роботи програми кількість тварин кожного виду записується у файл.

За допомогою наведеної імітаційної моделі можна встановити середню похибку запропонованої математичної моделі (5). Ця похибка становить 7 %. Це дає змогу зробити висновок про те, що модель (5) є цілком адекватною.

Висновки

Система

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = ax - by(1 - e^{-\alpha x}), \\ \dfrac{dy}{dt} = -cy + dy(1 - e^{-\alpha x}) \end{cases}$$

дає адекватний опис взаємодії популяцій типу "хижак–жертва" та враховує явище насичення хижака. Створено програмний продукт, що дає змогу досліджувати еволюцію популяцій, які мають досить складну структуру. Параметри функціонування програми можуть гнучко настроюватися. Зокрема, передбачена можливість задавати кількість взаємодіючих популяцій, ранги хижаків, середню тривалість життя представників різних видів та багато інших параметрів. За допомогою створеного програмного продукту встановлено, що математична модель (5) є цілком адекватною.

Для подальших досліджень можна запропонувати в системі (4) спробувати як функції A, B, C, D певні нелінійні функції, що враховують різноманітні явища, не взяті до уваги в класичній моделі. Кожна нова побудована "узагальнена" модель має обов'язково проходити перевірку на адекватність за допомогою створеного програмного продукту.

1. *Мальтус Т.* Опыт закона о народонаселении. – Петрозаводск: Петроком, 1993. – 150 с.
2. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. – 150 с.
3. *J.D. Murry,* Mathematical biology. New York: Springer-Verlag, 2001, 551 p.
4. *Делеган І.В.* Біологія лісових птахів та звірів. – Львів: Поділ, 2005. – 600 с.
5. *Лаврик В.І.* Методи математичного моделювання в екології. – К.: Фітоцентр, 1998. – 316 с.

Рекомендована Радою
фізико-математичного факультету
НТУУ "КПІ"

Надійшла до редакції
14 березня 2013 року