УДК 519.7

Мекуш О.Г., к.ф-м.н.
Кузьмич О.І., к.ф.- м.н., доц.

Моделювання процесів популяційної динаміки: огляд методів та комп'ютерна реалізація

Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки, 43000, м.Луцьк, просп. Волі, 13,
e-mail: mekush77@gmail.com
lenamaks79@mail.ru

O.G. Mekush, PhD
O.I. Kuzmych, PhD, associate professor

Modeling of population dynamics: survey of methods and computer realization

Lesya Ukrainka National University of Lutsk, 43000, Lutsk, Voli st., 13,
e-mail: mekush77@gmail.com
lenamaks79@mail.ru

У статті проводиться огляд методів математичного та комп'ютерного моделювання процесів популяційної динаміки, проводиться аналіз моделей, наводяться можливості застосування таких моделей в різних галузях науки та перспективи подальших впроваджень. Крім того, на базі авторського досвіду представлені застосування принципово різних способів моделювання процесів розвитку популяцій - метод кліткових автоматів, реалізований засобами мови програмування Java та метод диференціальних рівнянь, проведено комп'ютерну реалізацію моделей. Досліджено інструменти чисельного моделювання динамічних моделей взаємодії популяцій засобами MatLab (версія 7.6.0 (R2008a)). Побудовані графічні залежності чисельності популяції від часу та фазові траєкторії, виконано порівняння методів та висновки.

Ключові слова: математичне моделювання, процеси популяційної динаміки, метод кліткових автоматів та метод диференціальних моделей.

The article is an overview of mathematical and computer modeling processes of population dynamics, we analyze the models, present the possibilities of application of such models in various fields of science and prospects for future extention. In addition, based on the author's experience of application are fundamentally different way to process modeling of populations - cellular automata method, implemented by means of Java programming language and the method of differential equations, we present computer realization of the models. We propose and studied instruments numerical simulation of dynamic models of interaction between populations means MatLab (version 7.6.0 (R2008a)). We present several software implementations, the results of simulations with different model parameters. Based on numerical calculations we built the graphics of population size depending on time and phase trajectories. These results allow the simulation both visually and quantitatively estimate the status, functioning and dynamics of the relationship of populations in biological systems. It allows clarify the mechanisms of interaction between system elements, perform the prediction of system behavior under various external influences.

Keywords: mathematical modeling, population dynamical processes, cellular automata method, method of differential models.

Статтю представив чл.-кор. НАН України, д.ф.-м.н., проф. Анісімов А.В.

Огляд підходів до моделювання систем популяційної динаміки

Кожне дослідження, особливо в математичній біології, пов'язане з необхідністю побудови деякої прийнятної моделі розглянутого об'єкта або процесу. При цьому, чим більш складними є об'єкти і процеси, тим важче побудувати адекватну математичну модель, яка підходить для їх опису. В даній статті проводиться аналіз сучасних підходів до опису та моделювання процесів розвитку популяцій та можливості їх застосування в різних галузях науки, наведено використання кількох підходів для аналізу розвитку популяції: методу кліткових автоматів та методу диференціальних моделей. Дані методи є альтернативними і взаємодоповнюючими: складні природні явища, такі як самовідтворення, зростання і розвиток, які важко моделювати за допомогою диференціальних рівнянь, вдається описати за допомогою клітинних автоматів. Перші спроби математично описати біологічні процеси відносяться саме до моделей популяційної динаміки, що має застосування в екології, в мікробіології, імунології, для еволюційних процесів і т.д.

Сам термін "популяція" – це сукупність організмів, що займають обмежений ареал, мають спільне походження за фенотипом та географічно ізольовані від інших популяцій даного виду [1]. Важливим питанням вивчення популяції є дослідження зміни її чисельності – співвідношення народжуваності і смертності та динаміки росту. У цій статті пропонується огляд методів моделювання, що дозволяють кількісно оцінювати стан, функціонування, динаміку і характер взаємин популяцій в біосистемах для різних природніх умов та інших факторів.

На сьогоднішній день існує декілька підходів, що враховують різні критерії опису популяції [1]:

1. Генетичний підхід. Відображає більш високу ймовірність схрещування особин в одній популяції і, відповідно, наявність у них загального генофонду, відмінного від генофондів інших популяцій виду. В основі цього підходу лежить Менделівська популяція.

2. Еволюційний підхід. Популяція розглядається як елементарна одиниця процесу мікроеволюції, здатна реагувати на зміну середовища перебудовою свого генофонду.

3. Екологічний підхід. Визначає, перш за все, рівень і характер взаємин в групі особин одного виду на певній території.

Незважаючи на різноманітність живих систем, всі вони володіють наступними специфічними рисами, які необхідно враховувати при побудові моделей відповідно до цілей моделювання:

1. Виділяються визначальні характеристики системи (наприклад, загальна чисельність видів) і розглядаються якісні показники еволюції цих величин в часі, такі як: стійкість стаціонарного стану, наявність коливань, існування просторової неоднорідності. Такий підхід є історично найбільш давнім і властивий динамічній теорії популяцій.

2. Детальне вивчення елементів системи і їх взаємодій на базі імітаційного моделювання. Імітаційна модель не допускає аналітичного дослідження, але її параметри мають визначений фізичний і біологічний сенс. При хорошій експериментальній вивченості фрагментів системи вона може дати кількісний прогноз її поведінки при різних зовнішніх впливах.

3. Здатність до розмноження - це найважливіша властивість живих систем. У моделях ця властивість виражається в наявності в рівняннях компонентів, що визначають можливість зростання, можливість нестійкості стаціонарного стану в локальних системах і нестійкості стаціонарного стану в просторово розподілених системах.

4. Важливу роль в розвитку складних просторово-часових режимів грають процеси взаємодії компонентів (біохімічні реакції), процеси переносу, як хаотичного (дифузія), так і пов'язаного з напрямком зовнішніх сил (гравітація, електромагнітні поля) або з адаптивними функціями живих організмів.

5. Відкриті біосистеми, що постійно пропускають через себе потоки речовини і енергії, мають складну систему саморегуляції, що описується відповідними нелінійними компонентами у рівняннях.

Метод динамічної теорії систем для моделювання популяційної еволюції: огляд і застосування

Одними з поширених методів моделювання процесів розвитку популяцій є методи динамічної теорії систем на базі диференціальних рівнянь та методи якісної теорії систем. На основі цього методу можливе вирішення таких задач аналізу біосистеми як:

- з'ясування механізмів взаємодії елементів системи,
- ідентифікація та верифікація параметрів моделі за експериментальними даними,
- прогноз поведінки системи при різних зовнішніх впливах,
- оптимальне керування системою відповідно до обраного критерію.

Найбільш цікаві результати по якісному моделюванню властивостей біологічних систем отримані на моделях з двох диференціальних рівнянь, які допускають якісне дослідження за допомогою методу фазової площини.

Розглянемо одну з найбільш відомих моделей опису динаміки популяцій – модель Лотки-Вольтерри, запропоновану в 1931 р., яка по своїй суті є математичним описом дарвінського принципу боротьби за виживання, викладеного у [2]. Дарвін знайшов підтвердження своїх висновків у працях Мальтуса [3] і поширював твердження про те, що в природі відбувається боротьба за життя, за існування, в якій найслабші організми гинуть першими і перемагають більш пристосовані. Саме ці організми дають потомство і швидше адаптуються, якщо подібні випадки боротьби повторюються періодично. Ці ідеї знайшли розвиток у працях Вольтерри і, раніше, Лотки [4, 5], а саме: якщо в системі "хижак-жертва" обидва види знищуються рівномірно і пропорційно числу особин, то середнє число жертв зростає, а число хижаків зменшується.

В книзі [6] наведено приклади існування цього ефекту в природі. Перший – під час першої світової війни лов риби в Адріатичному морі був суттєво скорочений, що несподівано призвело до збільшення числа хижаків і зменшення числа жертв. Інший приклад – принцип Вольтерри показує подвійний характер застосування засобів від комах для збереження врожаю на полях. Такі хімічні речовини діють не лише на шкідників, але і на їх природніх ворогів, що призводить до збільшення числа шкідників і до зменшення одночасно, наприклад, птахів, що споживають цих шкідників. Тому, згідно принципу Вольтерри, в екосистемі "хижак-жертва" популяція жертв бульш чутлива до процесу пропорційної зміни особин популяцій.

Дана модель має ряд цікавих і різнопланових застосувань у різних галузях. В роботі [7] наведені приклади використання математичної моделі Лотки-Вольтерри для опису різноманітних процесів в біології, екології, медицині, соціальних науках, радіофізиці та ін. Характерним для процесів, які моделюються системами на базі рівнянь Лотки-Вольтерри є циклічність процесів, що відбуваються. Так, в праці Арнольда [8] розглядається видозмінена модель Лотки-Вольтерри, що враховує конкуренції жертв за їжу і хижаків за жертв. Дана модель має цікаву інтерпретацію динамічної системи взаємодії законослухняних громадян і соціально небезпечних осіб.

Представляє інтерес модель взаємодії забруднення з природнім навколишнім середовищем [4,9]. Головна ідея, що лежить в основі моделі та, що навколишнє середовище активно абсорбує і переробляє забруднення до певної межі і ситуація забруднення трактується як частинний випадок моделі Лотки-Вольтерри, коли природа виступає в якості жертви, а забруднення – хижака. У роботах [4,9] представлено математичну модель очистки стічних вод, яка основана на пропозиції розглядати забруднювач як "жертву", а біологічно активний мул в якості "хижака", що здатен нейтралізовувати забруднювач через процес біохімічного окислення.

Модель класової боротьби, описана у [10,11], може бути використана для моделювання явищ взаємозв'язку місцевої земельної ренти і інтенсивності землевикористання, безробіття, динаміки економічного зростання. Схожою є і модель безкласового суспільства епохи мисливців-збирачів [12], яка характеризується низькою густотою населення і общинною організацією людського суспільства, де зміна чисельності населення на конкретному ареалі визначалася, в основному, станом ресурсної бази. На цьому ж принципі грунтується і модель військових дій (модель Ланчестера-Осипова) [13, 14, 8], що описує швидкість зміни чисельностей армій конкурентів, які є в стані військового конфлікту.

В 1974 році Г. Белл [15,16] запропонував модель імунної реакції, в якій взаємодія між геном і антитілом описується в термінах "хижак-жертва". У цій моделі вірусного інфекційного забруднення основними факторами є концентрації патогенних антигенів, антитіл, що нейтралізують антигени, плазмоклітин – носіїв. Подібні моделі поширення епідемій, включаючи модель зараження вірусом комп'ютерів представлені у [17].

Одне з новітніх застосувань моделі Лотки-Вольтерри - модель взаємодії когнітивних і емоційних мод мозку. Згідно роботи [18], когнітивні паттерни, тобто моди, або представлення, що спостерігаються в експерименті в робочому режимі мозку повинні подавляти один одного, що повинно відбуватися послідовно в часі. Автори [18] презентують нову парадигму, що виражається в твердженні, що емоції і когнітивні функції – це перехідні динамічні процеси, зв'язані з функціонально визначеною взаємодією різних підсистем мозку, їх конкуренцією і координацією в часі. Ці процеси конкуренції когнітивних і емоційних мод один з одним, а також емоційних і когнітивних мод один з одним пропонується описувати системою рівнянь типу Лотки-Вольтерри. У роботі [19] представлена модель

Лотки-Вольтерри, яка описує динаміку зміни чисельності популяції в часі з врахуванням змінного характеру ємності середовища та коефіцієнтів приросту чисельності популяції.

Важливим напрямком застосування моделі “Лотки-Вольтерри” є економічні процеси. У роботі [20] розглянуті технології математичного та програмного моделювання економічного стану виробництва в умовах конкуреції і процесу вирівнювання цін, запропоновані схеми імітаційного моделювання засобами MatLab.

Математичному аналізу системи “хижак-жертва” присвячені також роботи [21-23]. Як правило, математична частина моделей представлена задачею Коші для системи звичайних диференціальних рівнянь. У таких моделях не враховується просторовий розподіл особин. Реальні популяції живуть на обмежених територіях з різними властивостями довкілля в різних її частинах [24,25]. Частина особин з різних причин (наприклад, в пошуках їжі або вільних місць проживання) схильна до переміщення по території. Як показує аналіз результатів польових спостережень [26] переміщення особин відбувається випадковим чином. У моделях з розподіленими параметрами, в яких враховується просторовий розподіл особин популяції, вводиться щільність популяції на одиницю довжини, площі або об'єму, і вважається, що особини розподілені в просторі. Навколишнє середовище вважається суцільним, що дозволяє використовувати апарат диференціальних рівнянь в частинних похідних, широко застосовуваний при розробці математичних моделей суцільних середовищ з нелінійними властивостями [37,28].

Комп’ютерна реалізація моделі Лотки-Вольтерри в програмному середовищі MatLab та її аналіз

Розглянемо вищезгадану модель Лотки-Вольтерра, та проведемо її моделювання в середовищі MatLab (версія 7.6.0 (R2008a)) на базі використання солвера розв’язання систем диференціальних рівнянь “ode45”.

Нехай на деякій замкнутій території мешкають два види: вегетаріанці-жертви, що харчуються рослинами, які є в достатній кількості і хижаки, що полюють на жертв. Система рівнянь динаміки взаємодії хижаків і жертв при умові коли між особами одного виду немає конкуренції має вигляд:

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

Знайдемо стаціонарний стан системи [29]. Якщо чисельність популяції стала, то її похідна по часу рівна нулю. Тобто

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

Звідси $x_1 = 0$, $y_1 = 0$, $x_2 = \dfrac{\gamma}{\delta}$, $y_2 = \dfrac{\alpha}{\beta}$.

Корені характеристичного рівняння лінеаризованої системи уявні, а це значить, що особлива точка – центр. Поблизу особливої точки фазові траєкторії є еліпсами.

Розглянемо наступні випадки.

1. Нехай маємо деякий біологічний вид, у якого немає ворогів, а харчова база є в достатній кількості. Швидкість приросту популяції або зміна числа особин за одиницю часу пропорційна числу існуючих особин, тобто

$$\frac{dN(t)}{dt} = \alpha(t) N(t), \qquad (1)$$

де $\alpha(t)$- коефіцієнт приросту. Цю систему ще називають моделлю Мальтуса.

При умові сталості в часі приросту популяції, тобто $\alpha(t) = const$ і при умові відсутності хижаків, жертви розмножуються нескінченно і їх популяція описується рівнянням:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x,$$

розв'язок якого має вигляд $x = x_0 e^{\alpha t}$, де α - коефіцієнт приросту.

Диференціальна модель Мальтуса розв’язувалась в програмі MatLab з такими початковими значеннями: початкова чисельність популяції становила 8, початковий коефіцієнт приросту чисельності популяції рівний 4. Такі початкові дані були вибрані з метою подальшого аналізу шляхом варіації коефіцієнта народжуваності жертв.

Так, при умові його послідовного зменшення $\alpha = 3, \alpha = 2$ маємо графіки, подані на рис. 1. На основі розв’язку цієї системи диференціальних рівнянь протягом модельного часу t=0,..,2 будувалися графіки залежності чисельності популяції від часу. Спостерігаємо експоненціальний ріст чисельності жертв, причому найшвидше зростання чисельності маємо при найбільшому $\alpha = 3$.

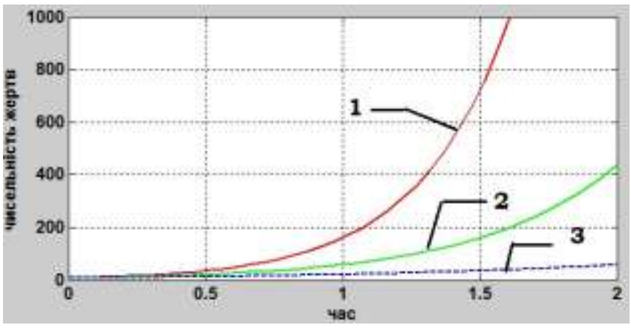

Рис. 1. Динаміка популяції при умові відсутності хижаків. Графік 1 - при $\alpha = 3$, графік 2 - при $\alpha = 2$, графік 3 при $\alpha = 1$.

2. При врахуванні процесу смертності особин, одержимо, що швидкість зміни населення популяції з часом пропорційна її чисельності $N(t)$, помноженій на суму коефіцієнтів народжуваності $\alpha(t) \geq 0$ і смертності $\beta(t) \leq 0$. При умові сталості цих коефіцієнтів, а також умові $\alpha < \beta$, $\alpha = 3$, $\beta = 1$ одержимо динаміку, подану на рис.2. Початкова чисельність дорівнює 8, час моделювання дорівнює 2. Спостерігається експоненціальний спад чисельності популяції.

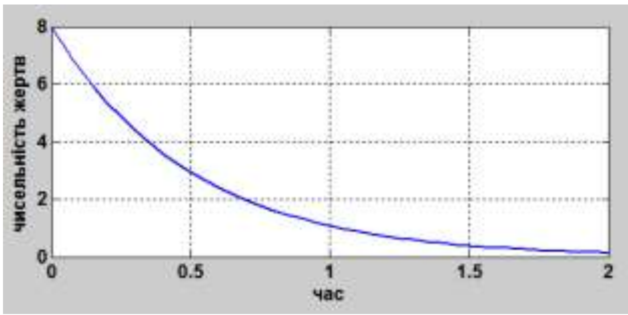

Рис. 2. Динаміка чисельності популяції при відсутності хижаків

Якщо немає жертв, то хижаки без корму вимерли б за законом

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y,$$

звідки $y = y_0 e^{-\gamma t}$, де γ - коефіцієнт загибелі хижаків; y - їх чисельність в даний момент; y_0 - їх чисельність у початковий момент часу.

3. Росту чисельності жертв перешкоджають їх зустрічі з хижаками, частота яких пропорційна числу жертв і числу хижаків, тобто xy [30]. Тоді швидкість зміни чисельності жертв описується рівнянням

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta y), \end{cases}$$

де β - коефіцієнт зменшення жертв при зустрічі з хижаками. Аналогічно, зустріч хижака з жертвою збільшує ймовірність виживання хижака, тобто сприяє приросту популяції хижаків

$$\begin{cases} \dfrac{dy}{dt} = -y(\gamma - \delta x), \end{cases}$$

де $\delta > 0$ - коефіцієнт, що залежить від того, як часто зустріч закінчується смертю жертви.

Відповідна система диференційних рівнянь Лотки-Вольтерра розв'язувалась в програмі MatLab з такими початковими значеннями: початкова чисельність популяції жертв становила 7, популяція хижаків - 4. Початкові коефіцієнти приросту чисельності популяції рівні $\alpha = 4, \beta = 3, \gamma = 2, \delta = 1$. Графік 4 на рис. 3 демонструє залежність числа хижаків від числа жертв в цьому випадку (фазова залежність), та на рис. 4 відповідні часові графіки популяцій (сині лінії). Далі при зростанні числа жертв до 8 на графіку 3 (рис. 3) бачимо суттєве зменшення амплітуд фазових коливань. На графіках фазових траєкторій (рис. 3) також показано особливі точки для кожного випадку. Часові залежності для цього випадку показані на рис. 4 (зелені лінії). На рис. 4 показано часові залежності зеленим кольором при $\alpha = 8, \beta = 3, \gamma = 2, \delta = 1$, та синім кольором при $\alpha = 4$, що демонструє залежність числа хижаків від числа жертв.

Так, при умові подальшого зростання коефіцієнта народжуваності жертв $\alpha = 17$ і $\alpha = 25$ маємо графіки 2 і 1 відповідно, подані на рис. 3.

Отже, результати моделювання показують, що чисельності популяцій відчувають не співпадаючі по фазі коливання (рис.3, 4). Зі зростанням коефіцієнта народжуваності жертв спостерігаємо циклічну зміну амплітуд коливань обох популяцій. При $\alpha = \beta$ чисельність популяції залишиться сталою при умові відсутності хижаків. В цьому випадку розв'язком рівняння (1) є рівноважна величина $N(t) = N(0)$, рівновага між народжуваністю і смертністю нестійка у тому сенсі, що навіть невелике порушення рівності $\alpha = \beta$ призводить з часом до все більшого відхилення функції $N(t)$ від рівноважного значення $N(0)$. При $\alpha < \beta$

чисельність популяції зменшується і прямує до нуля при $t \to \infty$. При $\alpha > \beta$ чисельність зростає по експоненціальному закону, і прямує до нескінченності при $t \to \infty$.

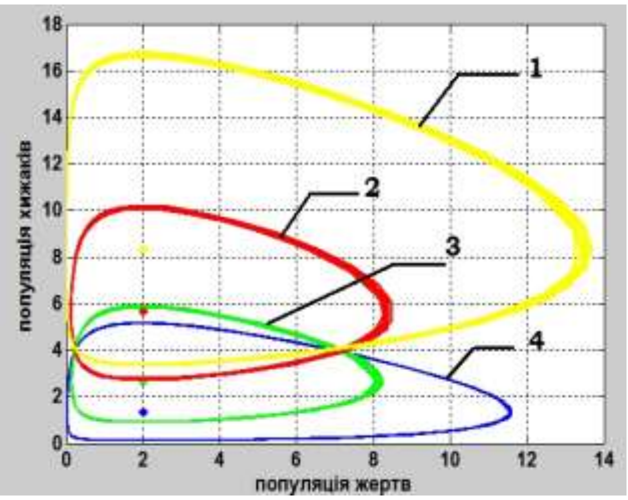

Рис. 3. Графік фазових залежностей популяції хижаків від популяції жертв. Графік 4 при $\alpha = 4$, графік 3 - при $\alpha = 8$, графік 2 - при $\alpha = 17$, графік 1 - при $\alpha = 25$

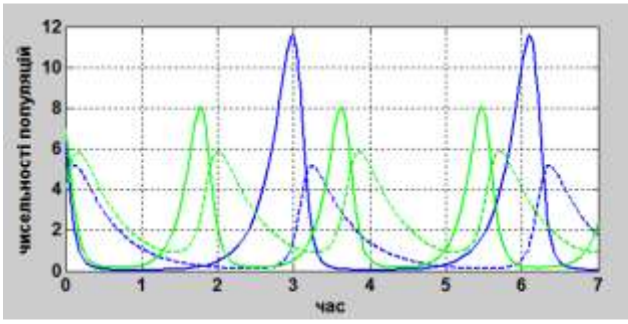

Рис. 4. Часові залежності популяцій для випадків: при $\alpha = 4$ (синій колір), та при $\alpha = 8$ (зелений колір).

Метод кліткових автоматів для моделювання динаміки популяцій

Термін "кліткові автомати" почав використовуватись у середині XX ст. для позначення сукупності залежних елементів із заданими станами і правилами, згідно з якими стани цих елементів і залежності між ними змінюються в часі. Час і стани при цьому дискретні. Використання описаних моделей для формального моделювання самовідтворюваних організмів вперше запропоновано в роботі Фон Неймана [31]. Елементи кліткових автоматів представляються одновимірними або двовимірними нескінченними прямокутними таблицями. Стан елемента змінюється в залежності від його власного поточного стану і від стану двох (або чотирьох - для двовимірного випадку) найближчих сусідів.

Кліткові автомати в силу своєї дискретності порівняно просто моделюються за допомогою ЕОМ і завдяки цьому, в 50-70 ті рр. XX ст. набувають популярності. Починаючи з 80 х рр. вивчення кліткових автоматів набуло більш спеціалізованого відтінку. На базі загальної теорії створюються і вивчаються різні конфігурації кліткових автоматів для конкретних дослідницьких областей. Приблизно в той же час з'явилися ігри для кліткових автоматів - математичні моделі, що мають в основі ігровий опис.

З точки зору розвитку комп'ютерних технологій актуальність клітинно-автоматних моделей в даний час продовжує зростати у міру поширення паралельних обчислень, тому що потенціал їх паралелізації можна вважати практично невичерпним. Цим в першу чергу пояснюється спостережуване в даний час наростання інтересу до використання і подальшого розвитку моделей, заснованих на концепції клітинних автоматів. Про це свідчить і поява низки фундаментальних монографій на цю тему, яскравими прикладами яких є роботи [32] і [33]. Даний метод активно вивчається і українськими дослідниками, зокрема [34], де його ефективно використовують для моделювання руху транспорту, а також – для моделювання поведінки натовпу.

Програмна реалізація самовідтворюваної моделі "хижак-жертва"

Одна з програмних реалізацій - програмний комплекс, реалізований на мові програмування JavaScript представляє динаміку моделі "хижак – жертва" для формального моделювання самовідтворюваних організмів.

Гра "Аква-Тор" - наочний приклад застосування клітинних автоматів в біології. Гра моделює поведінку системи, що складається з двох популяцій, умовно званих "травоїдні" і "хижаки". Їжею для "хижаків" є особини "травоїдних", їжі ж для "травоїдних" нескінченно багато. Полем для гри є тор - квадрат, замкнутий сам на себе, тобто якщо особина досягає крайньої клітини квадрата, вона переноситься на протилежну сторону квадрата автоматично (прикладом тора може служити будь-яка планета, наприклад, Земля).

Поведінка даної системи характеризується наступними правилами:

1) особина може переміститися на будь-яку клітку, що має з даною спільну сторону. Напрямок вибирається випадково з можливих вільних.

2) особина може залишити потомство в тій клітці, з якої вона перемістилася. Потомство з'являється періодично, період є параметром.

3) якщо особина є “хижою”, то вона може поглинути свою жертву, при цьому переміщаючись на місце жертви.

4) особина живе обмежену кількість часу, зване часом життя особи- також параметр.

5) якщо “хижа” особина не знаходить собі їжі протягом певного часу (називається часом голодної смерті), то вона гине. Час голодної смерті є параметром.

Побудована модель досліджує поведінку найпростішої якісної моделі екосистеми світового океану, що складається з хижаків і жертв. Таким чином, “хижаками” є акули, “травоїдними” - риби. Якщо акула знаходиться на сусідній клітці з рибою, то вона переміщається в клітку своєї жертви, поглинаючи її. Потомство з’являється і у акул, і у риб. Риби, як травоїдні, приносять потомство частіше, ніж хижі акули. Крім того, час смерті акули підібрано таким чином, що акула приносить потомство тільки один раз за весь період життя. Особина вмирає після закінчення періоду життя. Якщо особині прийшов час “народити”, але період життя закінчився, особина помирає, не залишаючи потомства.

Основна сторінка програмного продукту має чотири основні складові, а саме:

Поле відображення моделі (тор) – поле, на якому відображаються основні режими роботи програмного продукту;

Параметри гри – задаються індивідуально в залежності від потреб користувача;

Статистика гри – інструмент, який динамічно відображає кількість особин популяції у торі;

Панель інструментів – панель керування програмою: старт, наступний крок, стоп.

Для початку, програма дає змогу задати параметри моделі хижак-жертва (рис. 5). На ігровому полі розставляються представники біологічної популяції: хижаки, жертви. Користувач, в залежності від своїх потреб, може задати параметри ігрової динамічної моделі: змінити відсоток потомства жертви, тривалість життя жертви (кількість кроків від народження до смерті), відсоток потомства хижака, тривалість життя хижака та час голодної смерті (кількість кроків життя хижака, якщо він не знаходить жертви). Також можна задати швидкість анімації, для кращого наочного сприйняття інформації.

На рисунках 5 та 6 показано результат моделювання за умов: потомство жертви – 30% , тривалість життя жертви - 5 ітераційних кроків, потомство хижака – 30%, тривалість життя хижака 5. Час голодної смерті хижака 5 ітераційних кроків. Тут розміщення представників класу хижаків (червоні клітинки) та жертв (зелені клітинки) задано у довільному порядку. Жертви, маючи вдосталь їжі, можуть давати потомство за тривалість свого життя 5 ітераційних кроків декілька раз. Хижаки за своє життя в 5 ітераційних кроків з потомством 30% можуть дати своє потомство тільки раз.

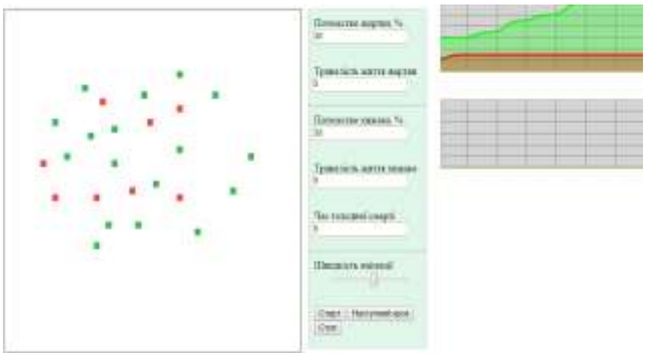

Рис. 5. Моделювання системи: задання параметрів

Задавши основні параметри моделі (рис. 5), отримуємо результат моделювання динамік популяцій, що показано на рис. 6.

Рис.6. Процес взаємодії популяцій

В залежності від заданих параметрів визначається поведінка популяцій організмів. Дані процеси відображаються на діаграмах (рис. 7, рис. 8).

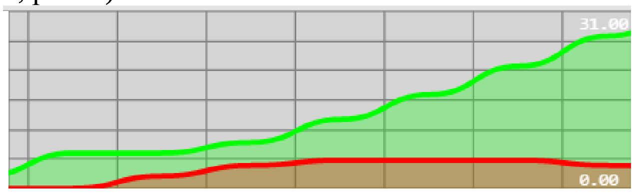

Рис. 7. Чисельність популяції залежно від часу

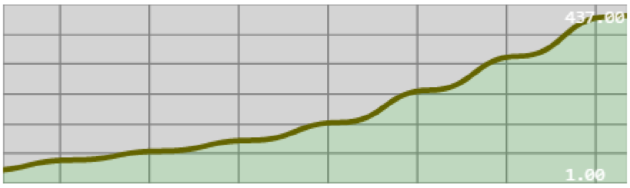

Рис. 8. Кількість поглинутих організмів залежно від часу

Дана програмна реалізація дозволяє візуально представити біологічну модель популяції двох класів організмів: "хижака" і "жертви", оцінити її динаміку в часі, оцінити кількість особин популяцій та їх розміщення в залежності від параметрів та початкових умов.

Рис. 9. Моделювання системи: початкове розміщення

Представлено ще одну програмну реалізацію, що так само моделює процес популяційної взаємодії хижаків і жертв. На рис. 9 – початкове розміщення особин, на рис. 10 – результат візуального моделювання при наступних параметрах: розмір поля 25 одиниць, час моделювання 10, кількість акул 20, час життя акул 80, час народження потомства акулою 22, час голодної смерті акули 17, кількість риб, час життя риб, час народження потомства рибою 9.

На рис. 11 подано статистику моделювання: графіки залежностей числа хижаків від числа жертв.

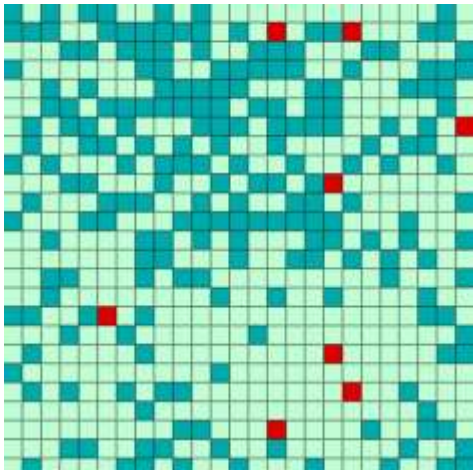

Рис. 10. Результат моделювання системи при модельному часі 10.

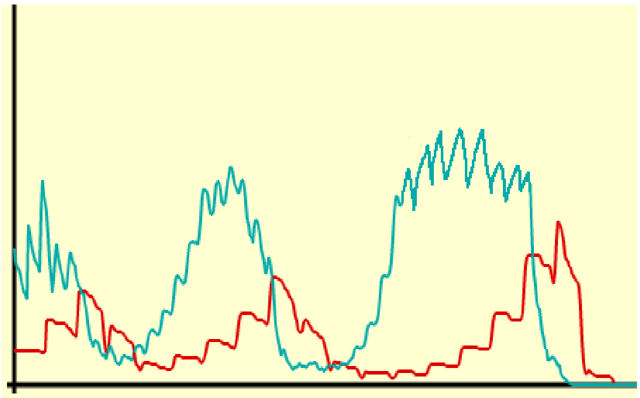

Рис. 11. Статистика моделювання чисельностей популяції залежно від часу.

З результатів моделювання видно, що графіки часових залежностей числа хижаків від числа жертв демонструють періодичний характер. Це добре узгоджується з результатами, отриманими вище при реалізації аналітичної моделі, що показано на рис. 4. Також важливим висновком є підтвердження того, що метод динамічних моделей та метод кліткових автоматів є взаємодоповнюючими і за певних умов – альтернативними. У природних умовах зміна чисельності популяції носить коливальний характер, коливання чисельності пов'язані з реакцією популяції на зовнішні впливи і внутрішні зміни в біосистемі. Період і амплітуда коливань залежать від механізмів регуляції чисельності популяції, особливостей виду і від умов його існування.

Висновки

У даній статті здійснено огляд методів математичного моделювання процесів розвитку популяцій. Виконано аналіз моделей та їх застосувань, проведено комп'ютерне моделювання систем популяційної динаміки методом кліткових автоматів та методом диференціальних рівнянь в середовищі MatLab при різних параметрах моделей. На основі чисельних розрахунків побудовані графічні залежності чисельності популяції від часу та фазові траєкторії, зроблено порівняння результатів моделювання різними методами. Дані результати моделювання дозволяють як візуально, так і кількісно оцінювати стан, функціонування, динаміку і характер взаємин популяцій в біосистемах.

Список використаних джерел

1. Яблоков Я.В. Популяционная экология. -М.: Высшая школа, 1987. -303 с.
2. Darvin C. Autobiography.- New York: Norton, 1958.-120 p.
3. Malthus T.H. An assay on the principle of population, as it affects the future improvement of society. – Penguin: Harmondsworth, 1978.- pp. 613–637.
4. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование.-М.: Наука, 1976.-288 с.
5. Lotka A. Elements of physical biology.- Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.-pp. 85-86.
6. Братусь А.С Динамические системы и модели биологии //А.С. Новожилов, А.П. Платонов.- М.: Физматлит, 2010.-400 с.
7. Трубецков Д. И. Феномен математической модели Лотки-Вольтерры и сходных с ней // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2011. — Т. 19. — № 2. — с. 69–88.
8. Арнольд В.И. Жесткие и мягкие модели// Природа.-1998.- №4.-с.3.
9. Братусь А.С. Математические модели взаимодействия загрязнения с окружающей средой / А.С. Мещерин, А.С. Новожилов // Вестник МГУ. Сер. вычислительная математика и кибернетика.-2001.-Т.6.-с.140.
10. Занг В.Б. Синергетическая экономика. Время и перемены в нелинейной экономической теории.-М: Мир, 1999.-335 с.
11. Goodwin R.M. A Growth Model // Socialism and Growth.-Cambridge: University Press, 1967.-pp. 54–58.
12. Малков С.Ю. Социальная самоорганизация и исторический процесс: возможности математического моделирования. -М: Либроком / URSS, 2009.
13. Lanchester F.W. Aircraft in warfire. The down of the fourth arm.-London: Constable, 1916.-288 p.
14. Осипов М.О. О влиянии численности вступающих в бой и их потери// Военный сборник, июль-октябрь.-1915.

References

1. YABLOKOV Y.V. (1987) "Population ecology", Vysshaya shkola, Moscow, Russia, P. 303.
2. DARVIN C. (1958) "Autobiography", Norton, New York, P. 120.
3. MALTHUS T.H. (1978) "An assay on the principle of population, as it affects the future improvement of society", Harmondsworth, Penguin, pp. 613–637.
4. VOLTERRA V. (1976) "The mathematical theory of the struggle for existence", Nauka, Moscow, Russia, P. 288.
5. LOTKA A. (1925) "Elements of physical biology", Williams and Wilkins, Baltimore, pp. 85-86.
6. BRATUS A.S, NOVOZHILOV A.S. and PLATONOV A.P. (2010) "Dynamic systems and biology models", Phizmatlit, Moscow, Russia, P.400
7. TRUBETSKOV D.I. (2011) "Mathematical phenomenon of Lotka-Volterra model and similar to it", *Izvestiya vysshyh uchebnyh zavedeniy. Prikladnaya nelineynaya dinamika*, vol. 19(2), pp.69-88.
8. ARNOLD V.I. (1998) "Hard and soft models", *Priroda 4*, p. 3.
9. BRATUS A.S, NOVOZHILOV A.S. and MESCHERIN A.S. (2001) "Mathematical models of interaction with the environment pollution", *Vestnik MGU, Seriya vychislitelnaya matematika i kibernetika*, vol. 6, p. 140.
10. ZANG V.B. (1999) "The synergetic economics. Time and changes in the economic theory of nonlinear ", Mir, Moscow, Russia, P. 335.
11. GOODWIN R.M. (1967) "A Growth Model", *Socialism and Growth*, University Press, Cambridge, pp. 54–58.
12. MALKOV S.U. (2009) " The social self-organization and the historical process: the possibility of mathematical modeling", Librokom/USSR, Moscow, Russia.
13. LANCHESTER F.W. (1916) "Aircraft in warfire. The down of the fourth arm", Constable, London, P. 288.

15. Bell G. Prey – predator equations simulating on immune response// Math. Biosci.- 1973. -№ 16.- C. 291.
16. Марчук Г.И. Математические модели в иммунологии и медицине. - М.: Наука, 1985.- 276 с.
17. Kermack W.O. Contribution to the mathematical theory of epidemics /A.G.MacKendrick // Proceedings of Royal Statistacal Society.-1927.-Vol. 115.- 700 p.
18. Рабинович М.И. Нелинейная динамика мозга: эмоции и интеллектуальная деятельность /М.К. Мюезинолу // Успехи физических наук.- 2010.-Т.180.-№4.-с.381-387.
19. Іванов О. Я. Математична модель динаміки чисельності популяції з урахуванням зміни ємності середовища та зміни коефіцієнтів приросту / В.О. Василенко // Математична біофізика. Фізика живого. -2008.-Т. 16.- N 2.- с.172-176.
20. Соколов Ю.Н. Компьютерные технологии в задачах природы и общества. Модель "Лотки-Вольтерра "Хищник-жертва" в задачах экономики" / А.Ю. Соколов, В.М. Илюшко // Раіоелектронні і комп'ютерні системи.- 2010.- №3(44).- с. 20-27.
21. Гасратова Н. А. Математическая модель хищник-жертва на линейном ареале /М.В Столбовая, Д.С. Бойцов, Д. С Степанова // Молодой учёный.- 2014.-№ 11 (70).-с.1-10.
22. Апонин, Ю. М. Математическая модель сообщества хищник — жертва с нижним порогом численности жертвы /Е.А. Апонина // Компьютерные исследования и моделирование. — 2009. — Т. 1. — № 1. — с. 51–56.
23. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. – Москва - Ижевск: Институт компьютерных технологий, 2003. — 368 с.
24. Глызин С. Д. Разностная аппроксимация уравнения "реакция — диффузия" на отрезке // Моделирование и анализ информационных систем. — 2009. — Т. 16. — № 3. — с. 96–116.
25. Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. - М.: Т-во научн. изданий КМК, 2008. — 581 с.
26. Окулова Н. М. Взаимосвязи "хищник-красно-серая полевка" в сообществах позвоночных животных Лапландского заповедника / Г.В. Катаев // Зоологический журнал. — 2007. — Т. 86. — № 8. — с. 989–998.
27. Жукова И. В. Математические модели злокачественной опухоли / Е.П. Колпак //

14. OSIPOV M.O. (1915) "The effect of the number of entering into battle and losing", *Voennyi sbornik* .
15. BELL G. (1973) "Prey–predator equations simulating on immune response", *Math. Biosci 16*, p. 291.
16. MARCHUK G.I. (1985) "Mathematical models in immunology and medicine", Nauka, Moskow, Russia, P. 276.
17. KERMACK W.O. and MACKENDRICK A.G. (1927) "Contribution to the mathematical theory of epidemics", *Proceedings of Royal Statistacal Society*, vol. 115, p. 700.
18. RABINOVICH M.I. and MYUEZINOLU M.K. (2010) "Non-linear dynamics of the brain: emotion and cognition", *Uspehi fizicheskih nauk*, vol. 180(4), pp.381-387.
19. IVANOV O.Y. and VASYLENKO V.O. (2008) "A mathematical model of population dynamics of the changing environment and changing capacity growth rate", *Matematychna biofizyka. Fizyka zhyvogo*, vol. 16(2), pp. 172-176.
20. SOKOLOV Y.N., SOKOLOV A.Y. and ILYUSHKO V.M. (2010) "Computer technologies in the problems of nature and society . Lotka-Volterra predator -prey model in the economy problems", *Raioelektronni i kompyuterni sistemy*, vol. 3(44), pp. 20-27.
21. GASRATOVA N.A., STOLBOVAYA M.V., BOYTSOV D.S. and STEPANOVA D.S. (2014) "Mathematical model of the predator-prey on linear habitat", *Molodoy uchenyi 11(70)*, pp.1-10.
22. APONIN Y.M. and APONINA E.A. (2009) "Mathematical model of community predator - prey with a lower threshold of the number of victims" , *Kompyuternye issledovaniya i modelirovanie*, vol.1(1), pp. 51-56.
23. BAZYKIN A.D. (2003) "Nonlinear dynamics of interacting populations", Institut Kompyuternyh tehnologiy, Moscow- Izhevsk, Russia, P. 368.
24. GLYZIN S.D. (2009) "Difference approximation "reaction – diffusion" of the equation on the interval", *Modelirovanie i analiz informatsionnyh sistem*, vol. 16(3), pp. 96-116.
25. GROMOV V.S. (2008) "Space- ethological structure of rodent populations", Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, Moscow, Russia, P. 581.
26. OKULOVA N.M. and KATAEV G.V. (2007) "Relationships predator- gray-sided vole in the communities of vertebrates Lapland Reserve", *Zoologicheskiy zhurnal*, Vol. 86(8), pp. 989-998.
27. ZHUKOVA I.V. and KOLPAK E.P. (2014) "Mathematical models of cancer", *Vestnik Sankt-*

Весник Санкт-Петербургского университета. Серия 10: Прикладная математика. Информатика. Процессы управления. — 2014. — № 3. — с. 5–18.

28. Карелин В. В. Один подход к задаче оценки параметров динамической системы в условиях неопределенности // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 10: Прикладная математика. Информатика. Процессы управления. — 2012. — № 4. — с. 31–36.

29. Хусаінов Д.Я. Введення в моделювання динамічних систем / І.І. Харченко, А.В. Шатирко // Навч. посібник. Київський національний університет імені Тараса Шевченка.- 2010.- 132 с.

30. Тарасевич Ю.Ю. Математическое и компьютерное моделирование. Вводный курс. – М. Едиториал УРСС - 2004, - 152 с.

31. Дж. фон Нейман. Теория самовоспроизводящихся автоматов. – М.: Мир, 1971. – 485 с.

32. Плотинский Ю.М. Модели социальных процессов //Учебное пособие для высших учебных заведений/.- М.: Логос, 2001. – 296 с.

33. Склярова Е.А. Компьютерное моделирование физических явлений / В.М. Малютин // Учебное пособие. Томский политехнический университет. – Томск: Изд-во Томского политехнического университета, 2012. – 152 с.

34. Аноприенко А.Я. Применение клеточных автоматов для моделирования динамических процессов: опыт ДОННТУ/ А.П. Коноплёва , Д.Ю. Плотников , Е.Ф. Малёваный // Четверта міжнародна науково-технічна конференція “Моделювання та комп’ютерна графіка”, 5-8 жовтня, 2011.

Peterburgskogo universiteta. Seriya 10: Prikladnaya matematika. Informatika. Protsesy upravleniya 3, pp.5-18.

28. KARELIN V.V. (2012) “One approach to the problem of estimating the parameters of the dynamic system in the face of uncertainty”, *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 10: Prikladnaya matematika. Informatika. Protsesy upravleniya 4*, pp.31-36.

29. KHUSAINOV D.Y., KHARCHENKO I.I. and SHATIRKO A.V. (2010) “Introduction to the modeling of dynamic systems”, Navchalnyi posibnyk. Kyivskyi natsionalnyi universytet imeni Tarasa Shevchenka, P. 132.

30. TARASEVYCH Y.Y. (2004) “Mathematical and computer modeling. Introductory course”, Editorial URSS, Moscow, Russia, P. 152.

31. NEYMAN D. (1971) “The theory of self-reproducing automata”, Mir, Moscow, Russia, P.485.

32. PLOTINSKIY Y.M. (2001) “Models of Social Processes”, Logos, Moscow, Russia, P. 296.

33. SKLYAROVA E.A. and MALYUTIN V.M. (2012) “Computer modeling of physical phenomena”, Tomskiy politehnicheskiy universitet, Tomsk, Russia, P. 152.

34. ANOPRIENKO A.Y., KONOPLEVA A.P., PLOTNIKOV D.Y. and MALYEVANYI E.F. (2011) “Application of cellular automata to simulate dynamic processes: the experience of DONNTU”, the Fourth International Scientific Conference ”Modelling and Computer Graphics”, October 5-8, 2011.

Надійшла до редколегії 13.09.16