МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

МАТЕМАТИЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ
Кафедра фундаментальної та прикладної математики

КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА МАГІСТРА

на тему: **«МАТЕМАТИЧНЕ МОДЕЛЮВАННЯ ЕВОЛЮЦІЇ ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ»**

Виконав: студент 2 курсу, групи 8.1133

спеціальності 113 Прикладна математика
(шифр і назва спеціальності)

освітньої програми Прикладна математика
(назва освітньої програми)

М. В. Кречман
(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.т.н. Мухін В.В.
(посада, вчене звання, науковий ступінь, прізвище та ініціали)

Запоріжжя – 2024

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет математичний

Кафедра фундаментальної та прикладної математики

Рівень вищої освіти магістр

Спеціальність 113 Прикладна математика

(шифр і назва)

Освітня програма Прикладна математика

ЗАТВЕРДЖУЮ

завідувач кафедри фундаментальної та прикладної математики, д. т. н., професор

Гребенюк С.М.

(підпис)

« » 2024 р.

ЗАВДАННЯ

НА КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ СТУДЕНТОВІ

Кречману Миколі Валерійовичу

(прізвище, ім'я та по-батькові)

1. Тема роботи (проекту) Математичне моделювання еволюції екологічних систем

керівник роботи (проекту) Клименко Михайло Іванович, к. ф.-м. н., доцент

(прізвище, ім'я та по-батькові, науковий ступінь, вчене звання)

затверджені наказом ЗНУ від ««1» березня 2024 року № 305-С

2. Строк подання студентом роботи 15.11.2024

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

4. Зміст розрахунково-пояснювальної записки (перелік питань, які потрібно розробити)
1. Постановка задачі.
2. Основні теоретичні відомості.

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

6. Консультанти розділів роботи

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

7. Дата видачі завдання 02.03.2024

КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН

№	Назва етапів кваліфікаційної роботи	Строк виконання етапів роботи	Примітка
1.	Розробка плану роботи.	03.03.2024	
2.	Збір вихідних даних.	28.03.2024	
3.	Обробка методичних та теоретичних	27.05.2024	
	джерел		
4.	Розробка першого розділу	22.06.2024	
5.	Розробка другого розділу	16.08.2024	
6.	Оформлення та нормоконтроль	06.12.2024	
	кваліфікаційної роботи		
7.	Захист кваліфікаційної роботи	10.12.2024	

Студент _____ М.В. Кречман
(підпис) (ініціали та прізвище)

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

Нормоконтроль пройдено

Нормоконтролер _____ О.Г. Спиця

РЕФЕРАТ

Кваліфікаційна робота магістра «Математичне моделювання еволюції екологічних систем», 69 стор., 12 джерел

ДЕТЕРМІНОВА МОДЕЛЬ, ДИНАМІЧНА МОДЕЛЬ, ЕВОЛЮЦІЯ, ОПТИМАЛЬНЕ КЕРУВАННЯ, ПОПУЛЯЦІЯ, РОЗПОДІЛ, СТОХАСТИЧНА МОДЕЛЬ.

Об’єкт дослідження – математичні моделі еволюції екологічних систем.

Предмет дослідження – процеси еволюції біологічних систем.

Мета роботи – побудова стохастичних математичних моделей біологічних систем, пов’язаних з еволюцією екологічних систем.

Метод дослідження – математичне моделювання.

У роботі здійснено дослідження існуючих основних математичних моделей динамічних процесів в екологічних системах та основних підходів до побудови таких моделей, а також способи моделювання змін екологічних систем для основних типів математичних моделей таких систем. Розглянуто сучасну концепцію побудови стохастичних моделей динаміки популяцій та особливості врахування у моделей дії випадкових факторів.

Розроблено стохастичні моделі процеси розмноження та загибелі членів біологічних популяцій; розглянуто методику дослідження динаміки багатовимірних процесів з врахуванням впливу випадкових факторів. Досліджено можливість вдосконалення математичного моделювання керованої еволюції екологічної системи за рахунок використання методології оптимального керування. Перспектива подальших досліджень пов’язана з ідентифікацією параметрів рівнянь еволюції систем, критерію якості та обмежень на управління та траєкторію системи у моделей оптимального керування.

SUMMARY

Master's Qualification Thesis «Mathematical Modeling of Ecological Systems Evolution», 69 pages, 12 references.

DETERMINISTIC MODEL, DYNAMIC MODEL, EVOLUTION, OPTIMAL CONTROL, POPULATION, DISTRIBUTION, STOCHASTIC MODEL.

The object of the study is mathematical models of ecological systems evolution.

The subject of the study is the evolution processes of biological systems.

The aim of the study is to develop stochastic mathematical models of biological systems related to the evolution of ecological systems.

The method of research is mathematical modeling.

The qualification paper investigates the existing main mathematical models of dynamic processes in ecological systems and the primary approaches to constructing such models. It examines methods for modeling changes in ecological systems across the main types of mathematical models of these systems. The modern concept of constructing stochastic models of population dynamics and the peculiarities of incorporating random factors into these models are analyzed.

Stochastic models of the processes of reproduction and mortality within biological populations are developed, and the methodology for studying the dynamics of multidimensional processes considering the influence of random factors is discussed. The possibility of improving mathematical modeling of controlled ecological system evolution through the use of optimal control methodology is explored. Prospects for further research are related to identifying the parameters of evolution equations, quality criteria, and constraints on control variables and system trajectories in optimal control models.

ЗМІСТ

Завдання на кваліфікаційну роботу …….	2
Реферат……	4
Summary……..…	5
Вступ……	7
1 Основні математичні моделі динаміки екологічних систем ……	9
1.1 Моделювання змін у популяції……..	9
1.2 Модель конкуренції двох популяцій……	15
1.3 Моделі систем «хижак-жертва» чи «паразит-хазяїн» …….	24
2 Математичні стохастичні моделі динаміки популяції……	27
2.1 Концепція побудови стохастичних моделей динаміки біологічних систем……	27
2.2 Стохастичні моделі процесів розмножения та загибелі у популяціях…	30
2.3 Моделювання динамічних багатовимірних процесів……..	41
3 Моделювання керування екологічними системами……	49
3.1 Задача оптимального керування динамічними системами…….	49
3.2. Рівняння еволюції популяцій, що використовують для побудови математичних моделей оптимального керування ……	53
3.3 Математичне моделювання задач керування екологічними системами.....	60
3.4 Керування за швидкодією системою «хижак-жертва».....	64
Висновки……..	67
Перелік посилань…….....……..	69

ВСТУП

Сучасні наукові дослідження у будь-якій сфері людської діяльності, у тому і в біологічних науках потребують використання методології математичного моделювання, тобто апарату прикладної математики.

При дослідженні поведінки популяцій живих організмів особливо важливо використання математичного моделювання. Це створює можливості вивчати функціонування таких систем без проведення експериментів, що здебільшого пов’язаних з великими витратами коштів та загибелі членів популяцій. Це обумовлення необхідність вдосконалення підходів до математичного моделювання біологічних систем та розробку нових математичних моделей їх динаміки, що обумовлює актуальність даної кваліфікаційної роботи магістра.

Метою магістерського дослідження є побудова стохастичних математичних моделей біологічних систем, пов’язаних з еволюцією екологічних систем. Об’єкт дослідження – математичні моделі еволюції екологічних систем, предмет дослідження – процеси еволюції біологічних систем.

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

- здійснити дослідження існуючих основних математичних моделей динамічних процесів в екологічних системах та основних підходів до побудови таких моделей;
- вивчити способи моделювання змін екологічних систем для основних типів математичних моделей таких систем;
- дослідити сучасну концепцію побудови стохастичних моделей динаміки популяцій та особливості врахування у моделей дії випадкових факторів;

- розробити стохастичні моделі процеси розмноження та загибелі членів біологічних популяцій;
- розглянути методику дослідження динаміки багатовимірних процесів з врахуванням впливу випадкових факторів;
- дослідити можливість вдосконалення математичного моделювання керованої еволюції екологічної системи за рахунок використання методології оптимального керування.

Використання стохастичних підходів у математичному моделюванні функціонуванні різноманітних систем дозволяє суттєво підвищити відповідність математичних моделей реальним процесам, тобто підвищити ефективність математичного моделювання. Основою стохастичного моделювання біологічних систем є використання апарату випадкових величин та випадкових процесів. Необхідність розробки стохастичних моделей динамічних процесів у біології пов’язана з необхідністю врахування значний вплив випадкових факторів на величину варіативності ознаки, на протязі тривалого часу у межах однієї популяції. Одним з найбільш ефективних методів моделювання характеру зміни ознаки під дією випадкових факторів, є застосування вибраного закону розподілу, де значення ознаки розглядається як випадкова величина. Для моделювання таких випадкових величин можна використовувати не лише їх функція розподілу та щільність розподілу, але й твірна функція. Це дає змогу визначити ймовірності потрапляння значення ознаки популяції у певний числовий інтервал.

Перспективним напрямом підвищення якості математичного моделювання еволюції біологічних систем є пропоноване у цій магістерській роботі використання апарату оптимального керування для підвищення ефективності керування чисельності популяцій.

1 ОСНОВНІ МАТЕМАТИЧНІ МОДЕЛІ ДИНАМІКИ ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

1.1 Моделювання змін у популяції

Одним з найважливіших розділів сучасної біології та екології є біологія популяцій. У біології популяцією називають сукупність особин одного виду, що займають певну територію. Наведемо приклади типових питань, які розглядає біологія популяцій. Вони є надзвичайно різноманітні. Наприклад, що станеться, якщо в озеро з обмеженими харчовими ресурсами випустити тисячу карасів? Як зміниться ситуація, якщо туди додати ще п’ятдесят щук, які з'їдають в середньому по два карася в день? Яка доля чекає на вірус, що вбиває певний вид тварин і поширюється зі швидкістю, яка залежить від щільності популяції? З якою швидкістю буде зростати чисельність людей на Землі? Цей перелік можна продовжувати.

Характерною особливістю біології як науки є те, що одним з основних методів дослідження у ній залишаються спостереження. Це зумовлено багатьма причинами, однією з яких є складність формалізації параметрів, що описують різні види живих організмів. Водночас, відмінною рисою біології популяцій є те, що для вивчення динаміки популяцій активно використовуються математичні моделі [1].

У природі зустрічаються популяції організмів з дискретним та неперервним періодами розмноження. До перших належать багато видів комах (метелики, травневі жуки, сарана), риби, птахи та ссавці, період розмноження яких прив'язаний до певних сезонів. До других відносяться організми, процес розмноження яких не залежить від сезонів (в першу чергу це свійські тварини та людина). Моделі динаміки популяцій з дискретним та неперервним періодами розмноження суттєво відрізняються. Для популяцій з неперервним періодом розмноження використовують диференціальне

числення. Далі розглядатимуться лише популяції з неперервним періодом розмноження.

Першу модель динаміки популяцій запропонував Томас Мальтус ще у 1778 році в своїй роботі «Трактат про народонаселення». Хоча модель Мальтуса стосувалася людського населення Землі, її можна застосувати до будь-якої популяції живих організмів [1].

Розглянемо задачу динаміки популяції у наступній постановці.

Визначити закон, за яким змінюється чисельність популяції, якщо відсутні стримуючі фактори (хвороби, хижаки, конкуренція, обмеження їжі тощо).

Концептуальна постановка цієї задачі має наступний вигляд. Дослідити популяцію за такими припущеннями:

а) об'єктом дослідження є певна популяція організмів;

б) стримуючі фактори росту популяції пропорційні величині її чисельності.

Ці припущення є досить наближеними. Їх застосування обґрунтоване на короткому початковому етапі розвитку популяції (наприклад, при початковому розвитку колоній бактерій у автоклаві за інтенсивного перемішування біомаси).

Наведемо математичну постановку задачі для моделі зміни чисельності популяції, запропонованої Т Мальтусом [2].

Нехай $x(t)$ – чисельність популяції в момент часу t Функцію приросту $R(t)$ називають відносну зміну чисельності за час Δt: $R(t) = \frac{x(t+\Delta t)-x(t)}{x(t)\Delta t}$. Якщо ця величина є константою ($R(t) = r = \text{const}$), то закон, що визначає динаміку в моделі Мальтуса, має вигляд: $\frac{x(t+\Delta t)-x(t)}{\Delta t} = rx(t)$.

Переходячи до границі при $\Delta t \to 0$, отримаємо наступне звичайне диференціальне рівняння $\frac{dx}{dt} = rx$.

Отже, для розв'язання задачі необхідно знайти розв'язок цього рівняння за початкової умови $x(0) = x_0$.

Для розв'язання рівняння можна скористатися методом розділення змінних:

$$\int_{x_0}^{x} \frac{dx}{x} = r\int_0^t dt \text{ або } \ln\left(\frac{x}{x_0}\right) = rt.$$

Звідси отримаємо: $x = x_0 e^{rt}$

Отриманий розв’язок за моделлю Мальтуса передбачає необмежене зростання чисельності популяції за експоненційним законом. В реальності необмежене зростання неможливе, оскільки стримуючі фактори завжди присутні. Чисельність популяції зазвичай коливається навколо певного значення.

Першим, хто звернув увагу на це, був П.Ф. Ферхюльст, який у 1845 році сформулював закон, що обмежує зростання популяції. Він пояснив, що будь-яка екологічна ніша може забезпечити існування популяції лише певного максимального розміру x_{max}, і що коефіцієнт приросту повинен знижуватися, коли розміри популяції наближаються до x_{max}. Відносну чисельність популяції можна виразити як $X = \frac{x}{x_{max}}$.

Тоді функцію приросту за Ферхюльстом можна записати так [3]:

$$R(X) = r(1 - X).$$

З урахуванням цієї рівності запишемо математичну постановку задачі для моделі Ферхюльста.

Знайти розв'язок задачі Коші:

$$\frac{dX}{dt} = r(1 - X)X \qquad (1.1)$$

за початкової умови $X(0) = X_0$

Рівняння (1.1) задачі Коші можна проінтегрувати методом розділення змінних:

$$\frac{dX}{X(X-1)} = \frac{dX}{X-1} - \frac{dX}{X} = -rdt,$$

в результаті чого отримаємо розв'язок: $X = \frac{X_0 e^{rt}}{1-X_0(1-e^{rt})}$.

Здійснимо аналіз рівноважних точок у дослідженому процесі. Для цього розглянемо вихідне диференціальне рівняння (1.1), яке запишемо у вигляді:

$$\dot{X} = r(1-X)X = f(X).$$

У теорії диференціальних рівнянь точки X*, в яких права частина рівняння f(X) дорівнює нулю, називають рівноважними положеннями, або стаціонарними точками. Рівноважне положення може бути стійким або нестійким.

Поняття стійкості та нестійкості мають велике прикладне значення і є одними з найважливіших при аналізі різних математичних моделей. Зокрема, характер еволюції певної системи зі стану рівноваги значною мірою залежить від того, яким є ця рівновага: стійкою чи нестійкою. У разі нестійкої рівноваги навіть дуже малі початкові відхилення можуть відхилити систему від стаціонарного стану, і рух стане або дуже складним, або система перейде в інший стаціонарний стан, дуже далекий від початкового [3].

Кажуть, що система знаходиться в положенні стійкої рівноваги X^*, якщо при малих відхиленнях від нього система залишиться поблизу X^* для будь-якого моменту часу t. Математично це можна сформулювати наступним чином: стаціонарна точка диференціального рівняння називається стійкою, або, точніше, стійкою за Ляпуновим, якщо для будь-якого $\varepsilon > 0$ існує $\delta(\varepsilon) > 0$ таке, що для будь-якого розв'язку $X(t)$ того ж рівняння, початкові

значення якого задовольняють нерівності $\rho(X(t_0), X^*) < \delta(\varepsilon)$ для всіх $t \geq t_0$ справедлива нерівність

$$\rho(X(t), X^*) < \varepsilon,$$

де ρ – відстань між точками X и X^*[4].

Якщо ж положення рівноваги X^* не тільки стійке, але, крім того, задовольняє умові $\lim_{t\to\infty} \rho(X(t), X^*) = 0$, то стаціонарну точку X^* в цьому випадку називають асимптотично стійкою.

Припустимо, що досліджувана система в певний момент часу t^* знаходилася в стані $X(t^*)$, близькому до стану рівноваги X^*:

$$X(t^*) = X^* + \delta\xi(t^*), \tag{1.2}$$

де δ – малий параметр ($\delta \ll 1, \xi(t)$– функція з того ж класу, що і $X(t)$.

Для дослідження положення рівноваги можна використати теорему Ляпунова про стійкість у першому наближенні [4]. Суть теореми полягає в наступному. Розглянемо рівняння (1.1) за умови (1.2). Тоді переходячи до змінної $\delta\xi(t)$ та розкладаючи праву частину в ряд, отримаємо:

$$\delta\xi = f(X^* + \delta\xi) = f(X^*) + \frac{\partial f}{\partial X}(X^*)\delta\xi + \frac{1}{2}\frac{\partial^2 f}{\partial X^2}(X^*)(\delta\xi)^2 + \cdots.$$

Враховуючи, що $f(X^*) = 0$, а також малу величину $\delta\xi(t)$ і відкидаючи нелінійні доданки, отримаємо:

$$\delta\xi = \frac{\partial f}{\partial X}(X^*)\delta\xi = \lambda\delta\xi. \tag{1.3}$$

Теорема Ляпунова стверджує, що якщо $\lambda < 0$, то положення рівноваги X^* симптотично стійке за лінеаризованою схемою; при $\lambda > 0$ – нестійке, і при

$\lambda = 0$ про стійкість або нестійкість цього положення рівноваги нічого сказати не можна.

Здійснимо дослідження вихідного рівняння (1.1). Спочатку знайдемо положення рівноваги, прирівнявши праву частину рівняння до нуля. Отримаємо дві точки: $X_1^* = 0$ и $X_2^* = 1$. Знайдемо залежність $\delta\xi$ за співвідношенням (1.3): $\delta\xi = r(1 - 2X^*)\delta\xi$

$$\lambda = r(1 - 2X^*).$$

Для $X_1^* = 0$ величина $\lambda_1 = r$, тобто якщо величина коефіцієнта приросту r популяції є додатною, то це положення рівноваги є нестійким. Якщо ж $r < 0$ (тобто популяція вимирає), то положення рівноваги $X_1^* = 1$ має величину $\lambda_2 = -r$, тобто отримуємо зворотну картину: при $r > 0$ це положення рівноваги стійке, а при $r < 0$ – нестійке.

Проведений якісний аналіз рівняння (1.1) дозволяє не тільки оцінити тенденції еволюції популяції за різних початкових даних, але й визначити значущість різних параметрів моделі. Так, у даному випадку проведений аналіз показав вирішальну роль для зміни чисельності популяції такого параметра, як коефіцієнт приросту r. Коефіцієнт приросту залежить від багатьох чинників, що діють як одноразово, так і протягом багатьох років. Наприклад, стихійні лиха та епідемії можна віднести до одноразових впливів, а кліматичні умови – до тих, що діють протягом тривалого часу. Для популяції великої чисельності негативна величина коефіцієнта приросту, пов'язана з одноразовими впливами, не є такою страшною. Це не можна сказати про малі популяції. Для них велика ймовірність вимирання внаслідок несприятливих погодних умов, стихійних лих, епідемій тощо.

Не менш важливим обґрунтуванням необхідності аналізу стійкості є те, що в багатьох випадках дослідника більше цікавить питання про самі точки рівноваги, а не про те, яким чином досліджувана система перейде в ці точки. Як правило, якщо зовнішні умови системи залишаються незмінними, то сама

система досить швидко перейде в один з стійких станів рівноваги і буде знаходитися там до зміни зовнішніх умов. Визначення точок рівноваги та дослідження їх на стійкість для моделей, що зводяться до системи звичайних диференціальних рівнянь, є простішим завданням, ніж отримання аналітичного або чисельного розв'язку такої системи.

Розглянемо чисельне дослідження моделі Ферхюльста [4]. Динаміку популяції, що описується моделлю Ферхюльста, в залежності від початкових умов та коефіцієнта приросту можна досліджувати за допомогою чисельної процедури. Для цього застосуємо метод Ейлера, для вихідного диференціального рівняння (1.1), записаного у скінченних різницях:

$$X_{n+1} = X_n + r\Delta t(1 - X_n)X_n, \qquad (1.4)$$

де Δt – величина кроку за часом, X_n- відносна чисельність популяції на початку кроку за часом; X_{n+1} – чисельність популяції в кінці кроку за часом.

Задавши початкову чисельність X_0 та величину кроку за часом Δt, за співвідношенням (1.4) можна отримати таблицю значень чисельності у різні моменти часу.

Чисельне моделювання динаміки популяції методом Ейлера дозволяє аналізувати зміну чисельності з плином часу для різних значень параметра r. Це може допомогти зрозуміти, як зміна зовнішніх умов впливає на стабільність популяції, і які фактори можуть призвести до її вимирання або зростання. Крім того, чисельне моделювання дозволяє враховувати нелінійні ефекти та складні взаємодії, які можуть бути важко врахувати аналітично.

1.2 Модель конкуренції двох популяцій

Розглянем ситуацію, коли в одній і тій же місцевості проживають дві популяції, які мають схожий раціон харчування. У цьому випадку популяції

починають конкурувати між собою за джерело харчування. Позначимо чисельність однієї популяції через x, а іншої через y. Нехай нам відомі граничні чисельності популяцій x^* и y^*, яких вони могли б досягати в даній області проживання за відсутності конкуренції. Причому позначення популяцій введемо так, щоб виконувалася умова $x^* \leq y^*$. Тоді функцію приросту з урахуванням конкуренції можна записати наступним чином:

$$R_x(x,y) = k_x(x^* - x) - k_{xy}y,$$
$$R_y(x,y) = k_y(y^* - y) - k_{yx}x,$$

де k_x, k_y, k_{xy}, k_{yx} – додатні коефіцієнти пропорційності, що враховують особливості кожної популяції та їх взаємний вплив.

З урахуванням наведених вище співвідношень можемо записати математичну постановку цієї задачі у наступній формі [3].

Знайти розв'язок задачі Коші:

$$\frac{dx}{dt} = k_x(x^* - x)x - k_{xy}xy, \qquad (1.5)$$
$$\frac{dy}{dt} = k_y(y^* - y)y - k_{yx}xy$$

за початкових умов $x(0) = x_0, y(0) = y_0$.

Як і для моделі Ферхюльста, рівняння задачі Коші можна привести до безрозмірного вигляду. Розглянемо популяції схожих організмів, наприклад, це можуть бути травоїдні тварини двох різних видів або хижаки двох видів. У цьому випадку можна ввести відносні чисельності популяцій:

$$X = \frac{x}{x^*}; Y = \frac{y}{x^*}.$$

Тоді математичну постановку можна переписати в такому вигляді: знайти розв'язок задачі Коші

$$\frac{dX}{dt} = r_x(1 - X - \mu_x Y)X,$$
$$\frac{dY}{dt} = r_y\left(Y^* - Y - \mu_y X\right)Y \qquad (1.6)$$

за початкових умов $X(0) = X_0, Y(0) = Y_0$. Тут введені наступні позначення $r_x = k_x x^*$, $r_y = k_y x^*$, $\mu_x = \frac{k_{xy}}{k_x}$, $\mu_y = \frac{k_{yx}}{k_y}$, причому $Y^* = \frac{y^*}{x^*} \geq 1$.

Проведемо якісний аналіз цієї задачі [3]. Знайдемо точки рівноваги для системи рівнянь (1.6), прирівнявши праві частини до нуля:

$$r_x(1 - X - \mu_x Y)X = 0,$$
$$r_x\left(Y^* - Y - \mu_y X\right)Y = 0.$$

Маємо чотири точки рівноваги:

$$\text{а)} X^{(1)} = Y^{(1)} = 0;$$
$$\text{б)} X^{(2)} = 0, Y^{(2)} = Y^*; \qquad (1.7)$$
$$\text{в)} X^{(3)} = 1, Y^{(3)} = 0;$$
$$\text{г)} X^{(4)} = \frac{1-\mu_x Y^*}{1-\mu_x\mu_y}, Y^{(4)} = \frac{Y^*-\mu_y}{1-\mu_x\mu_y}.$$

Згідно з обмеженнями на чисельність (за умови не вимирання популяцій): $X^{(4)} > 0$ и $Y^{(4)} > 0$ отримуємо обмеження на μ_x и μ_y [3]

$$\mu_x\mu_y < 1, 0 < \mu_x < \frac{1}{Y^*}, 0 < \mu_y < Y^*. \qquad (1.8)$$

Якщо ці умови не виконуються, то одна з популяцій вимирає. З прийнятих умов випливає обмеження на чисельність популяцій у точці рівноваги:

$$0 < X^{(4)} < 1, 0 < Y^{(4)} < Y^*.$$

З умови (1.7) випливає, що $X^{(4)} < Y^{(4)}$, якщо $1 + \mu_y < (1 + \mu_x)Y^*$.

Для цієї моделі маємо два параметри X і Y, які утворюють двовимірний фазовий простір. Параметри X и Y називаються фазовими змінними. Будь-який розв'язок $X(t)$, $Y(t)$ системи (1.6) можна інтерпретувати геометрично як криву в тривимірному просторі змінних t, X, Y, яка називається інтегральною кривою. Проекція інтегральної кривої на фазовий простір називається фазовою траєкторією [4].

Рівняння (1.6) у лівій частині містять похідні по часу, які можна інтерпретувати як швидкість зміни змінних X і Y. Тому можна вважати, що рівняння (1.6) у кожній точці фазового простору визначають певну швидкість, задану вектором $\tau = (f_1, f_2)$, компоненти якого задаються величиною правої частини відповідного рівняння в даній точці фазового простору. Така область фазового простору з заданим у кожній точці напрямком називається полем швидкостей, або полем напрямків.

Для прикладу, за умови

$$\mu_x = \mu_y = 0{,}5; r_{x_1} = r_{y_1} = 0{,}1; X^{(4)} = Y^{(4)} = \frac{2}{3}; Y^* = 1$$

можна побачити, що при наближенні до точок рівноваги довжина вектора швидкості зменшується, а в самій точці рівноваги стає рівною нулю. Геометрично інтегрування системи рівнянь (1.6) зводиться до знаходження кривих, у яких напрямок дотичної в кожній точці збігається з напрямком вектора τ у даній точці поля напрямків.

Перевірка стійкості точок рівноваги для систем диференціальних рівнянь має свої особливості [2]. Відповідно до теореми Ляпунова, швидкість зміни малого параметра при розкладі в ряд у точці рівноваги має вигляд:

$$\delta\xi_1 = \frac{\partial f_1}{\partial X}\delta\xi_1 + \frac{\partial f_1}{\partial Y}\delta\xi_2,$$
$$\delta\xi_2 = \frac{\partial f_2}{\partial X}\delta\xi_1 + \frac{\partial f_2}{\partial Y}\delta\xi_2.$$

Коефіцієнти при $\delta\xi_1$ і $\delta\xi_2$ утворюють матрицю лінеаризації:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{21} \\ a_{12} & a_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial X} & \frac{\partial f_1}{\partial Y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial X} & \frac{\partial f_2}{\partial Y} \end{bmatrix}.$$

Власні значення λ_k цієї матриці знайдемо з наступного співвідношення:

$$\det\begin{bmatrix} a_{11}-\lambda & a_{21} \\ a_{12} & a_{22}-\lambda \end{bmatrix} = (a_{11}-\lambda)(a_{22}-\lambda) - a_{12}a_{21} = 0. \qquad (1.8)$$

Якщо всі власні значення λ_k матриці A задовольняють нерівності $\mathrm{Re}\,\lambda_k < 0, k = 1, 2$ то це положення рівноваги є асимптотично стійким. Якщо хоча б для одного власного значення дійсна частина більша за нуль, то положення нестійке.

Залежно від значень λ_k, особливі точки системи з двох звичайних диференціальних рівнянь можуть бути чотирьох типів [2] :

а) вузол – корені λ_1 і λ_2 дійсні й одного знака;

б) сідло – корені λ_1 і λ_2 дійсні, але різних знаків. Положення рівноваги нестійке;

в) фокус – корені λ_1 і λ_2 комплексно-спряжені (але не чисто уявні);

г) центр – корені λ_1 и λ_2 чисто уявні.

Запишемо рівняння (1.8) у вигляді $\lambda^2 - B\lambda + C = 0$ де $B = a_{11} + a_{22}, C = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$. Дискримінант D рівняння має вигляд

$$D = B^2 - 4C = (a_{11} - a_{22})^2 + 4a_{12}a_{21}.$$

Для власних значень отримаємо:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}\left(a_{11} + a_{22} \pm \sqrt{D}\right) \quad (1.9)$$

Простий аналіз розв'язку (1.9) дозволяє сформулювати наступні умови:

а) якщо дискримінант дорівнює нулю або один із коефіцієнтів a_{12} або a_{21} дорівнює нулю, то маємо стан стійкого або нестійкого вузла;

б) якщо коефіцієнти a_{12} і a_{21} одного знака і не дорівнюють нулю, то корені рівняння (1.8) дійсні, і можливий стан як вузлової, так і сідлової точки;

в) якщо коефіцієнти a_{12} і a_{21} мають різні знаки, не дорівнюють нулю, і виконується умова $(a_{11} - a_{22})^2 < |4a_{12}a_{21}|$, то при $a_{11} = -a_{22}$ отримуємо чисто уявні корені рівняння (1.9) і, відповідно, умову центральної точки. В іншому випадку неминуче приходимо до стану стійкого або нестійкого фокуса.

Здійснимо дослідження положень рівноваги для системи рівнянь (1.8). Перша точка рівноваги $\left(X^{(1)} = Y^{(1)} = 0\right)$

$$A = \begin{bmatrix} r_x & 0 \\ 0 & r_y \end{bmatrix},$$

$$\lambda_1 = r_x, \lambda_2 = r_y$$

Оскільки r_x и r_y – додатні дійсні числа, то перша точка рівноваги є нестійким вузлом.

Друга точка рівноваги $\left(X^{(2)} = 0, Y^{(2)} = Y^*\right)$:

$$A = \begin{bmatrix} r_x(1 - \mu_x Y^*) & 0 \\ -r_y \mu_y Y^* & -r_y Y^* \end{bmatrix},$$

$$\lambda_1 = r_x(1 - \mu_x Y^*), \lambda_2 = -r_x Y^*.$$

При $\mu_x Y^* < 1$ значення λ_1 додатнє, тобто це положення рівноваги відповідає сідловій точці. При $\mu_x Y^* > 1$ значення λ_1 негативне, тобто маємо стійкий вузол. Відповідно, при виконанні умови (1.8) популяція X вимирає.

Третя точка рівноваги $\left(X^{(3)} = 1, Y^{(3)} = 0\right)$:

$$A = \begin{bmatrix} -r_x & -r_x u_x \\ 0 & r_y\left(1 - \mu_y\right) \end{bmatrix}, \text{ т. е. } \lambda_1 = -r_x, \lambda_2 = r_y\left(1 - \mu_y\right).$$

При $\mu_y < 1$ значення λ_2 додатнє, тобто це положення рівноваги також є сідловою точкою. При $\mu_y > 1$ значення λ_2 негативне і знову отримуємо стійкий вузол. Таким чином, при виконанні умови (1.8) популяція Y вимирає.

Четверта точка рівноваги $\left(X^{(4)} = \frac{1-\mu_x Y^*}{1-\mu_x \mu_y}, Y^{(4)} = \frac{Y^* - \mu_y}{1-\mu_x \mu_y}\right)$ Матриця A набуває вигляд:

$$A = \begin{bmatrix} -r_x X^{(4)} & -r_x \mu_x X^{(4)} \\ -r_y \mu_y Y^{(4)} & -r_y Y^{(4)} \end{bmatrix}.$$

Якщо коефіцієнти μ_x і μ_y додатні, то маємо коефіцієнти a_{12} і a_{21} одного знака, що не дорівнюють нулю, тобто власні значення λ_1 і λ_2 дійсні, і можливий стан як вузлової, так і сідлової точки. Оскільки $X^{(4)}$ і $Y^{(4)}$ додатні, то сума елементів a_{11} і a_{22} матриці лінеаризації має від'ємне значення. Відповідно, щоб отримати від'ємні власні значення λ_1 і λ_2, необхідно, щоб виконались умову $(a_{11} + a_{22})^2 > D$ або $a_{11}\, a_{22} > a_{12} a_{21}$.

Підставляючи значення коефіцієнтів матриці лінеаризації, знаходимо, що $\mu_x\mu_y < 1$

Отримане обмеження справедливе при виконанні умови (1.8). Таким чином, проведений аналіз дозволяє зробити висновок, що спільне існування популяцій можливе при виконанні умови (1.8).

Здійснимо чисельне дослідження моделі конкуренції популяцій. Застосуємо метод Ейлера для розв'язання системи (1.6) [4]. Маємо рекурентні співвідношення

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n + r_x\Delta t(1 - X_n - \mu_x Y_n)X_n, \\ Y_{n+1} = Y_n + r_y\Delta t\left(Y^* - Y_n - \mu_y X_n\right)Y_{n,}, \end{cases}$$

де Δt – величина кроку за часом; X_n і Y_n – відносна чисельність популяції на початок кроку за часом; X_{n+1} и Y_{n+1} – чисельність популяції на кінець кроку за часом. Встановлюючи початкові чисельності X_0 та Y_0, а також значення кроку часу Δt, отримуємо таблицю значень чисельності в різні моменти часу.

Виконаємо чисельний розрахунок для конкретного прикладу. Припустимо, що на початку

$$X_0 = 0.5, Y_0 = 0.5, r_x = 0.1, r_y = 0.1, \mu_x = 0.02, \mu_y = 0.02, \Delta t = 0.01.$$

Проводимо обчислення для перших декількох кроків:

Крок 1

$$\begin{cases} X_1 = 0.5 + 0.1 \cdot 0.01(1 - 0.5 - 0.02 \cdot 0.5) \cdot 0.5 = 0.500475, \\ Y_1 = 0.5 + 0.1 \cdot 0.01(1 - 0.5 - 0.02 \cdot 0.5) \cdot 0.5 = 0.500475. \end{cases}$$

Крок 2

$$\begin{cases} X_1 = 0.500475 + 0.1 \cdot 0.01(1 - 0.500475 - 0.02 \cdot 0.500485) \cdot 0.500475 \approx 0.50095, \\ Y_1 = 0.500475 + 0.1 \cdot 0.01(1 - 0.500475 - 0.02 \cdot 0.500485) \cdot 0.500475 \approx 0.50095. \end{cases}$$

Продовжуючи розрахунки за таким алгоритмом, можна отримати динаміку чисельності популяцій на більший проміжок часу.

Використовуючи наведений метод чисельного розрахунку, можна аналізувати поведінку популяцій при різних значеннях параметрів системи. Це дозволяє досліджувати стабільність точок рівноваги, оцінювати можливість спільного існування популяцій та вивчати вплив різних факторів на динаміку популяцій.

Зокрема, в нашому прикладі, аналіз результатів може показати, чи будуть популяції X та Y співіснувати в довгостроковій перспективі, чи одна з них зникне внаслідок конкуренції. Це важливо для розуміння динаміки екологічних систем та прийняття рішень у сфері управління природними ресурсами.

1.3 Моделі систем «хижак-жертва» чи «паразит-хазяїн»

Інша ситуація, яку можна дослідити шляхом математичного моделювання, виникає у випадку, коли один з видів є частковим джерелом їжі для іншого виду. Припустимо, що перший вид – це жертва (або хазяїн), а другий – хижак (або паразит). У класичному підході, як і раніше, приймається припущення, що жертва має деяку природжену швидкість розмноження β_1, а швидкість її загибелі пропорційна розміру популяції хижака і дорівнює, наприклад, $\mu_1 n_2$. Для хижака природжена швидкість загибелі дорівнює μ_2, а швидкість розмноження пропорційна розміру популяції жертви, тобто дорівнює $\beta_2 n_1$. Таким чином, основні рівняння динаміки популяцій мають вигляд [2]:

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = \beta_1 n_1 - \mu_1 n_1 n_2, \\ \frac{dn_2}{dt} = \beta_2 n_1 n_2 - \mu_2 n_2. \end{cases} \quad (1.10)$$

Для цієї системи точкою рівноваги є точка $(\frac{\mu_2}{\beta_2}, \frac{\beta_1}{\mu_1})$. Можна показати, що ця точка нейтральна в тому сенсі, що при русі до неї з інших точок, що лежать в площині (n_1, n_2), не відбувається загасання.

Розділивши перше рівняння на друге, отримуємо:

$$\frac{dn_1}{dn_2} = \frac{(\beta_1 - \mu_1 n_2) n_1}{(\beta_2 n_1 - \mu_2) n_2},$$

що після інтегрування дає:

$$f(n_1, n_2) = -\mu_2 \log n_1 + \beta_2 n_1 - \beta_1 \log n_2 + \mu_1 n_2 = \text{const}.$$

Розв'язок цього рівняння є сімейством замкнутих кривих $f(n_1, n_2) = \text{const}$ при різних значеннях постійної.

Для можливих кривих, що проходять поблизу точки рівноваги, можна припустити:

$$n_1 = \frac{\mu_2}{\beta_2}(1 + \xi), n_2 = \frac{\beta_1}{\mu_1}(1 + \eta), \quad (1.11)$$

ξ і η – малі величини. Підставляючи ці вирази у формулу (1.11) і беручи до уваги тільки члени, що містять ξ і η лише в першій і другій степенях, отримуємо множину еліпсів:

$$\mu_2 \xi^2 + \beta_1 \eta^2 = \text{const}.$$

Така форма кривої зберігається лише поблизу точки рівноваги. Більш великі криві будуть деформуватися і втрачати форму еліпса [2].

На умови нейтральної рівноваги вказує той факт, що зміни розміру популяції повинні відбуватися відповідно до руху точки (n_1, n_2) вздовж певного контуру сімейства $f(n_1, n_2) = \text{const}$, і ретельний розгляд диференціалів показує, що обхід кривих здійснюється у напрямку проти годинникової стрілки.

Щоб більш детально з'ясувати поведінку моделі поблизу точки рівноваги, підставимо співвідношення (1.11) в рівняння (1.10). Для малих ξ і η отримуємо:

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt} = -\beta_1 \eta, \\ \frac{d\eta}{dt} = \mu_2 \xi. \end{cases}$$

Таким чином,

$$\frac{d^2\xi}{dt^2} = -\beta_1 \mu_2 \xi,$$

тобто рух є періодичним з періодом:

$$T = 2\pi(\beta_1 \mu_2)^{-\frac{1}{2}}.$$

Розглянемо тепер зміни, які повинні викликати включення в модель випадкових елементів. Як і у випадку конкуренції, розглянутому вище, тут також можна розробити повну стохастичну модель, але, як і раніше, для неї не можна отримати розв’язок у явному вигляді. Тому ми будемо шукати більш слабкі припущення. Припустимо, наприклад, що точка рівноваги знаходиться на деякій відстані від кожної з осей. Тоді для контурів, на яких значення n_1 і

n_2 залишаються досить великими, цілком задовільною буде детерміністична модель. Але якщо в деякій точці якогось відповідного контуру якась змінна не дуже велика, то істотне значення може набувати випадкові коливання. За наявності таких коливань точка (n_1, n_2) може переміститися на одну з осей, що означає вимирання відповідного виду. Таким чином, стохастична модель виявляється нестійкою, оскільки стохастичний "дрейф" рано чи пізно призводить до вимирання одного з видів. У такого роду моделях хижак в кінцевому підсумку, безумовно, вимирає; це може статися або чисто випадково, або внаслідок того, що спочатку елімінується популяція його жертви.

2. МАТЕМАТИЧНІ СТОХАСТИЧНІ МОДЕЛІ ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЇ

2.1 Концепція побудови стохастичних моделей динаміки біологічних систем

При моделюванні динамічних процесів у біологічних систем слід враховувати значний вплив випадкових факторів на значення ознаки у популяції (досліджуваної сукупності), зокрема, на величину варіативності ознаки на протязі тривалого періоду часу в межах одного популяції. Основним методом моделювання характеру зміни ознаки під дією випадкових факторів є застосування відповідного закону розподілу випадкової величини, що є значенням ознаки. Цей закон визначає ймовірність того, що результат вимірювання ознаки має певне значення чи лежить у певному інтервалі. Багато параметрів, що характеризують популяцію (розмір чи вага особини), що зустрічають у біологічних дослідженнях, є випадковими величинами, що мають розподіл, близький до нормального. Для моделювання дискретних величин, коли маємо обмежену кількість альтернативних значень ознаки, на практиці використовують біноміальний розподіл або розподіл Пуассона [5].

Основою стохастичного моделювання динаміки біологічних систем є використання апарату випадкових величин та випадкових процесів. Використання закону розподілу випадкової величини дозволяє звести різноманітні спостереження до одного закону розподілу, що визначається невеликою кількістю параметрів. Отримана в результаті спостереження числова інформація дає можливість побудувати статистичну модель явища, що досліджується, на основі гіпотези про тип закону розподілу ознаки популяції. З допомогою цієї моделі отримуємо прогноз розвитку популяції, який перевіряють, використовуючи подальші спостереження, за необхідністю побудовану модель корегують, наприклад, змінюючи закон розподілу ознаки.

Для перевірки моделі використовують методи статистичної перевірки гіпотези.

Для вивчення динаміки популяції потрібно використати апарат випадкових величин та випадкових процесів. Це пояснюється тим, що детерміністські моделі у вигляді диференціальних рівнянь досить точно описують динаміку популяцій для великих популяцій. При дослідженні багатьох важливих ситуацій, наприклад, епідемій чи взаємодії між видами, кількість членів популяції є невеликою і у цьому випадку випадкові коливання чинять значний вплив на характер розвитку процесу. Для описання динаміки популяції у таких випадках необхідно використовувати стохастичну модель. При цьому вважається, що у кожний момент часу існує не єдине можливе значення ознаки популяції (як при використання детерміністської моделі), а деякий розподіл можливих значень величин ознаки популяції.

Розглянемо спрощену модель процесу зростання популяції з врахуванням лише розмноження. При детерміністському підході вважають, що існує певна стала швидкість β розмноження популяції така, що чисельність популяції за час dt зростає на величину $dn = \beta n dt$.Використання цього припущення приводить до експоненціального закону зростання популяції вигляду $n = ae^{\beta t}$, де a – чисельність популяції при $t = 0$ [5].

Розглянемо включення у цю модель стохастичні елементи. Найпростішим варіантом такого включення є допущення, що ймовірність появи одного нащадку (індивіду з популяції) за час dt дорівнює βdt. Тоді ймовірність появи одного нового індивіду у всій популяції дорівнює $\beta n dt$. Нехай $p_n(t)$ – ймовірність того, що в момент часу t популяція містить рівно n особин. Якщо кількість індивідів у момент часу $t + dt$ дорівнює n, то це означає з врахуванням того, що у момент часу t популяція містить рівно n особин, за час dt їх кількість не змінилось або у в момент часу t було $n - 1$ особин і за час dt з’явилась ще одна особина. Таким чином, використовуючи теорему про ймовірність суми подій, отримуємо співвідношення:

$$p_n(t+dt) = p_{n-1}(t)\beta(n-1)dt + p_n(t)(1-\beta n dt).$$

З цієї рівності отримаємо диференціальне рівняння

$$\frac{dp_n}{dt} = \beta(n-1)p_{n-1} - \beta n p_n.$$

Це рівняння виконується при $n > a$. Якщо $n = a$, отримуємо рівняння $\frac{dp_a}{dt} = -\beta a p_a$, оскільки у цьому випадку процес розпочинається при $n = a$, тому відсутній член, що містить p_{a-1}. При $n \geq a$ модель динаміки популяції є системою диференціально-різницевих рівнянь. Розв'язавши рівняння відносно $p_a(t)$ за початкової умови $p_a(0) = 1$, отримуємо розв'язок цього диференціального рівняння $p_a(t) = e^{-a\beta t}$. Отриманий результат підставимо у рівняння при $n = a + 1$, інтегруємо отримане рівняння при початковій умові $p_{a+1}(0) = 0$, знаходимо, що $p_{a+1}(t) = ae^{-(a+1)\beta t}\left(e^{\beta t} - 1\right)$. Цей вираз підставимо у наступне рівняння при $n = a + 2$ і повторюємо процес. Після обчислення кількох послідовних членів послідовності ймовірностей $p_n(t)$ отримуємо, що у загальному вигляді шукана функція $p_n(t)$ має вигляд

$$p_n(t) = C_{n-1}^{a-1} e^{-n\beta t}\left(e^{\beta t} - 1\right)^{n-a}$$

при $n \geq a$. Отриманий вираз є окремим випадком біноміального розподілу. Використовуючи формули для математичного сподівання та дисперсії для отриманого розподілу знаходимо математичне сподівання $m(t) = ae^{\beta t}$ та дисперсію $\sigma^2 = ae^{\beta t}\left(e^{\beta t} - 1\right)$.

Отримане математичне сподівання чисельності популяції співпадає з розв'язком диференціального рівняння, що є детермінованою моделлю розглянутого процесу розмноження популяції. Отже, при великих обсягах популяції використання детермінованої моделі дає прийнятні результати. Для

малих популяцій доцільно використовувати стохастичні моделі. Розглянемо найпростіші стохастичні моделі процесів розмноження та загибелі популяції.

2.2 Стохастичні моделі процесів розмноження та загибелі у популяціях

Зупинимось спочатку на простому процесі розмноження. Припустимо, що в момент $t = 0$ розглянута популяція містить рівно α особин; ймовірність того, що в момент t в ній було n особин, дорівнює $p_n(t)$, а ймовірність розмноження будь-якої особини у інтервалі Δt дорівнює $\beta\Delta t$. Таким чином, ймовірність того, що у популяції, яка містить n особин, у інтервалі Δt з’явиться нова особина, дорівнює $\beta n\Delta t$ [6].

Як вже зазначалось раніше, одним з важливих наслідків прийняття такого припущення є те, що для будь-якої особини інтервал часу між двома народженнями має експоненціальний розподіл з щільністю $f(t) = \beta e^{-\beta t}, t \geq 0$. Якщо виявиться, що таке припущення є надто спрощеним і його не можна прийняти, то знадобиться значно складніша модель.

Хоча найпростішим підходом здається складання системи диференціально-різницевих рівнянь для початкових ймовірностей $p_n(t)$ і їх безпосереднє розв'язання, такий метод призводить до неприпустимих ускладнень при спробі застосувати його у випадку кількох складних моделей [6]. У зв'язку з цим у багатьох випадках доцільніше використати більш загальний підхід. Він полягає у тому, що розглядаємо замість самих ймовірностей їх твірну функцію [6]:

$$P(x,t) = \sum_{n=0}^{\infty} p_n(t)x^{\mathbf{n}}$$

або твірну функцію моментів

$$M(\theta, t) = P\left(e^{\theta}, t\right).$$

Для знаходження ймовірності $p_n(t + \Delta t)$ того, що у момент $t + \Delta t$ в популяції буде рівно n особин, потрібно знайти відповідні ймовірності $p_n(t)$, $p_{n-1}(t)$ і так далі, для моменту часу t. Виразимо $P(x, t + \Delta t)$ через $P(x, t)$. При цьому отримуємо диференціальне рівняння у частинних похідних відносно цієї невідомої функції.

Допустимо, що випадкова величина $X(t)$ описує обсяг популяції в момент t, а зміни її значень в інтервалі Δt позначаються через $\Delta X(t)$. Нехай має місце скінченне число можливих таких змін (переходів) з ймовірностями

$$P\{\Delta X(t)\} = f_j(X)\Delta t, j \neq 0,$$

де j – ненульове ціле число, а f_j – деяка функція випадкової величини X.

Таким чином, ймовірність відсутності переходів у інтервалі Δt дорівнює

$$P\{\Delta X(t) = 0\} = 1 - \sum_{j \neq 0} f_j(X)\Delta t.$$

Як видно з цього, ми, крім того, припускаємо, що ймовірності переходу в інтервалі Δt залежать тільки від розміру популяції в момент t і що інформація про більш ранні періоди часу несуттєва. Процеси, які залежать у майбутньому лише за відомих станів системи у теперішньому часі та не залежать від минулого, називаються марківськими. Це обмеження значно спрощує математичні викладки і, крім того, дозволяє зробити ряд узагальнень, забезпечуючи велику реалістичність моделей.

Визначений вище процес можна охарактеризувати одним рівнянням відносно твірної функції [5]:

$$\frac{\partial P(x,t)}{\partial t} = \sum_{j\neq 0}\left(x^j - 1\right) f_j\left(\frac{\partial}{\partial x}\right) P(x,t),$$

де $f_j\left(\frac{\partial}{\partial x}\right)$ – оператор, застосовуваний до $P(x,t)$. Відповідний вираз для твірної функції моментів має вигляд:

$$\partial M(\theta,t)/\,\partial t = \sum_{j\neq 0}\left(e^{j\theta} - 1\right) f_j\left(\frac{\partial}{\partial \theta}\right) M(\theta,t).$$

Часто j приймає тільки значення ± 1, і функція f_j має дуже просту форму. У цьому випадку диференціальне рівняння у частинних похідних записується без особливих труднощів, як тільки задані ймовірності переходу.

У випадку простого процесу розмноження можливий перехід лише одного виду, а саме $j = 1$. Функція $f_1(X)$ має вигляд βX, оскільки ймовірність народження нової особини в інтервалі Δt при наявності рівно n особин дорівнює $\beta n \Delta t$. Підстановка цих виразів у формулу

$$\frac{\partial P(x,t)}{\partial t} = \sum_{j\neq 0}\left(x^j - 1\right) f_i\left(x\frac{\partial}{\partial x}\right) P(x,t)$$

приводить до рівності

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \beta x(x-1)\frac{\partial P}{\partial x} \qquad (2.1)$$

за початкової умови $P(x,0) = x^{\alpha}$. (2.2)

Лінійне диференційне рівняння з частковими похідними (2.1) легко розв’язується з використанням характеристичного рівняння [5]. Так, відповідні характеристичні рівняння мають вигляд:

$$\frac{dt}{1} = \frac{dx}{\beta x(1-x)} = \frac{dP}{0}. \quad (2.3)$$

Два незалежні інтеграли цієї системи мають вигляд:

$$P = const, e^{\beta t}(1 - x^{-1}) = const. \quad (2.4)$$

Таким чином, загальне розв'язання рівняння (2.1) можна записати у вигляді:

$$P = \Psi\left[e^{\beta i}(1 - x^{-1})\right], \quad (2.5)$$

де Ψ – довільна функція.

Знайдемо цю функцію, використаючи початкові умови. У цьому випадку маємо:

$$x^{\alpha} = P(x, 0) = \Psi(1 - x^{-1}), \quad (2.6)$$

звідки випливає, що:

$$\Psi(u) = (1 - u)^{-\alpha}. \quad (2.7)$$

Отже, шуканий розв'язок має вигляд:

$$P(x, t) = \left[1 - e^{\beta t}(1 - x^{-1})\right]^{-\alpha}, \quad (2.8)$$

а відповідна твірна функція моментів:

$$M(\theta, t) = \left[1 - e^{\beta t}(1 - e^{-0})\right]^{-\alpha}. \quad (2.9)$$

Цю функцію можна знайти з формули (2.8) , підставляючи у неї $x = e^{\theta}$ або безпосередньо шляхом розв'язання диференційного рівняння з частинними похідними, що відповідає рівнянню (2.1) і отриманого з нього рівняння:

$$\frac{\partial M(\theta,t)}{\partial t} = \sum_{j\neq 0}\left(e^{\theta j} - 1\right) f_j\left(\frac{\partial}{\partial \theta}\right) M(\theta, t). \tag{2.10}$$

Обчисливши коефіцієнти при x^n у формулі (2.8), знаходимо значення $p_n(t)$:

$$p_n(t) = \binom{n-1}{a-1} e^{-n\beta t}\left(e^{\beta t} - 1\right)^{n-a}, n \geq a. \tag{2.11}$$

Знайдемо математичне сподівання і дисперсію, використовуючи функцію (2.9)

$$m(t) = \alpha e^{\beta t}, \tag{2.12}$$

$$\sigma^2(t) = \alpha e^{\beta t}\left(e^{\beta t} - 1\right). \tag{2.13}$$

Отримали ймовірності $p_n(t)$ у явному вигляді (2.11). Для більш складних динамічних процесів у популяції це може виявитися неможливим або, принаймні, потребуватиме надзвичайно складних обчислень. Простіше досліджувати властивості цього процесу за допомогою твірної функції моментів, оскільки в багатьох випадках ці величини можна отримати, не вдаючись до розв'язання основного диференційного рівняння з частковими похідними [6]. Так, рівняння для функції моментів, отримане безпосередньо з виразу (2.10), має вигляд:

$$\frac{\partial M}{\partial t} = \beta\left(e^{\theta} - 1\right)\frac{\partial M}{\partial \theta}. \tag{2.14}$$

Розглянемо складніший процес, що включає як розмноження, так і загибель особин [5]. Припустимо, що ймовірність появи одного нащадка в

однієї особини за інтервал часу Δt дорівнює $\beta\Delta t$. Відповідно, для всієї популяції ймовірність збільшення чисельності на одиницю дорівнює $\beta n\Delta t$. Також припустимо, що ймовірність загибелі однієї особини за інтервал часу Δt дорівнює $\mu\Delta t$, а для всієї популяції ймовірність загибелі однієї особини складає $\mu n\Delta t$. У цьому випадку змінна j може мати два значення -1 і $+1$. Відповідно, функції переходу будуть $f_{+1}(X) = \beta X$ и $f_{-1}(X) = \mu X$.

Основне диференційне рівняння для функції моментів набуває вигляду:

$$\frac{\partial M}{\partial t} = \left[\beta\left(e^{\theta} - 1\right) + \mu\left(e^{-\theta} - 1\right)\right]\frac{\partial M}{\partial \theta} \tag{2.15}$$

з початковою умовою

$$M(\theta, 0) = e^{\alpha\theta}. \tag{2.16}$$

Це рівняння є лінійним і може бути розв'язане безпосередньо. Розв'язок має вигляд:

$$M(\theta, t) = \left(\frac{\mu v - 1}{\beta v - 1}\right)^{\alpha}, \tag{2.17}$$

де

$$v \equiv \frac{\left(e^{\theta} - 1\right)e^{(\beta - \mu)t}}{\beta e^{\theta} - \mu}. \tag{2.18}$$

З формули (2.17) можна отримати багато важливих властивостей досліджуваного процесу.

Імовірності $p_n(t)$ у цьому випадку також можна знайти в явному вигляді, хоча вони будуть дещо складнішими. Поклавши у (2.17) $e^{\theta} = x$, отримуємо

функцію імовірностей, яку можна розкласти в ряд за степенями x. Шуканий коефіцієнт при x^n має вигляд

$$\begin{cases} p_n(t) = \sum_{j=0}^{\min(a,n)} \binom{a}{j} \binom{a+n-j-1}{a-1} g^{a-j} h^{n-j} (1-g-h)^j, n \geq 1; \\ p_0(t) = g^a, \text{где } g = \frac{\mu[e^{(\beta-\mu)t}-1]}{\beta e^{(\beta-\mu)t}-\mu}, h = \frac{\beta g}{\mu}. \end{cases} \quad (2.19)$$

Таким чином, навіть для простого стохастичного процесу розмноження та загибелі загальний вираз для $p_n(t)$ є досить складним. Для більш складних процесів знайти явний вираз для $p_n(t)$ досить складно [6].

Ще однією важливою особливістю таких процесів є можливості отримання результату, що відповідає випадку вимирання популяції. Детермінована модель, коли швидкість розмноження перевищує швидкість смерті, прогнозує стале експоненційне зростання розміру популяції. Проте стохастична модель враховує, що завжди існує певна ймовірність великої кількості випадків смерті, що призведе до повного вимирання популяції. Таким чином, ймовірність вимирання є важливою характеристикою стохастичної моделі. Позначимо через $p_0(t)$ ймовірність того, що на момент часу t не залишиться жодної живої особи. З рівняння (2.19) знаходимо вираз для цієї ймовірності в явному вигляді:

$$p_0(t) = \left\{\frac{\mu|e^{(\beta-\mu)t}-1|}{\beta e^{(\beta-\mu)t}-\mu}\right\}^{\alpha}, \beta \neq \mu. \quad (2.20)$$

У випадку, коли $\mu = \beta$, цей вираз набуває вигляду:

$$p_0(t) = \left(\frac{\beta t}{\beta t+1}\right)^{\alpha}, \beta = \mu. \quad (2.21)$$

Ймовірність того, що вимирання популяції відбудеться, можна знайти, перейшовши до границі у (2.21) при $t \to \infty$. При $t \to \infty$ вирази (2.20) та (2.21) для випадків $\beta < \mu, \beta = \mu$ и $\beta > \mu$ можна записати таким чином

$$\begin{cases} \lim\limits_{t\to\infty} p_0(t) = 1, \beta \le \mu; \\ \lim\limits_{t\to\infty} p_0(t) = \left(\frac{\mu}{\beta}\right)^{\alpha}, \beta > \mu. \end{cases} \quad (2.22)$$

Отже, якщо швидкість розмноження не перевищує швидкість смерті, вимирання рано чи пізно обов'язково відбудеться. Якщо ж швидкість розмноження вища за швидкість смерті, ймовірність вимирання популяції складе $\left(\frac{\mu}{\beta}\right)^{\alpha}$.

Цікаво, що навіть у випадку, коли $\beta = \mu$ і математичне очікування чисельності має сталу величину, ймовірність повного вимирання все ж дорівнює одиниці [5]. Це пояснюється тим, що кілька популяцій зростають до дуже великих розмірів, тоді як більшість популяцій вимирає, що в результаті у середньому популяція зберігає певне стале середнє значення. Цей результат, отриманий при дослідженні найпростішого процесу розмноження і смерті, чітко показує, що не можна зосереджувати увагу лише на математичних сподіваннях, навіть якщо вони збігаються з відповідними детермінованими середніми.

У модель простого процесу розмноження і смерті можна ввести низку більш загальних припущень, що наближають її до реальних біологічних явищ. Наприклад, можна припустити, що швидкість розмноження і смерті не стала, а є функцією часу (можливо, періодичною). У цьому випадку потрібно замінити β і μ на $\beta(t)$ і $\mu(t)$. Розглянувши описаний вище метод, який використовується для отримання основних диференціальних рівнянь у часткових похідних для твірної функції ймовірностей або твірної функції моментів, можна дійти висновку, що загальний вигляд цих рівнянь залишиться без змін. Тому рівняння (2.21) і (2.22) можна використовувати у тому вигляді,

як вони записані, враховуючи, що тепер β і μ є функціями часу t. З цих можна отримати вирази для окремих ймовірностей певних обсягів популяцій, ймовірності вимирання популяції, математичного очікування і дисперсії розміру популяції тощо.

Ще однією особливістю, яку необхідно враховувати при побудови математичної моделі зміни обсягу популяції є те, що багато біологічних популяцій у тій чи іншій мірі піддаються міграції [6]. Щодо еміграції, то вона впливає на розмір популяції так само, як і смертність. Таким чином, її можна врахувати шляхом відповідної корекції швидкості смертності, оскільки можна припустити, що ймовірність еміграції однієї особини в інтервалі Δt, як і ймовірність смертності однієї особини, пропорційна розміру популяції.

Розглядаючи ряд окремих випадків, можна отримати певне уявлення про характер впливу імміграції на простий процес розмноження і смертності.

Однак у випадку імміграції ситуація дещо інша, оскільки найпростішим ймовірнісним припущенням є те, що нові особини з'являються в популяції випадковим чином з частотою v. Таким чином, ймовірність того, що в інтервалі Δt у популяції з'явиться нова особина за рахунок імміграції, дорівнює $v\Delta t$. Відповідно, сумарна ймовірність появи нової особини в інтервалі Δt за рахунок розмноження та імміграції дорівнює $\beta n\Delta t + v\Delta t$. У прийнятих нами позначеннях j як і раніше приймає лише значення +1 і -1, проте тепер $f_1 = \beta X + v$, тоді як $f_{-1} = \mu X$, як і раніше. Знаходимо, що диференційне рівняння в часткових похідних для функції моментів має вигляд:

$$\frac{\partial M}{\partial t} = \left[\beta\left(e^{\theta} - 1\right) + v\left(e^{-\theta} - 1\right)\right]\frac{\partial M}{\partial \theta} + v\left(e^{\theta} - 1\right) \tag{2.23}$$

при початковій умові

$$M(\theta, 0) = e^{\alpha\theta}. \tag{2.24}$$

Розв’язок цього лінійного диференціального рівняння має вигляд

$$M(\theta,t)=\frac{(\beta-\mu)^{\frac{v}{\beta}}\left[\mu(T-1)-(\mu T-\beta)e^{\theta}\right]^{\alpha}}{\left[(\beta T-\mu)-\beta(T-1)e^{\theta}\right]^{\alpha+\frac{v}{\beta}}},\text{де } T=e^{(\beta-\mu)t}. \quad (2.25)$$

Розглянемо випадок $a=0$. Спочатку розмір такої популяції дорівнює нулю, але рано чи пізно з появою особини, що іммігрувала, популяція почне зростає. З тієї ж причини не відбудеться і повного вимирання популяції, хоча час від часу її чисельність може знижуватися до нуля. Підставимо у формулу (2.27) $a=0$ та $e^{\theta}=x$ і знайдемо твірну функцію ймовірностей

$$P(x,t)=\left(\frac{\beta-\mu}{\beta T-\mu}\right)^{v/\beta}\left[1-\frac{\beta(T-1)}{\beta T-\mu}x\right]^{-\frac{v}{\beta}}. \quad (2.26)$$

З вигляду твірної функції, робимо висновок, що обсяг популяції має біноміальний розподіл з математичним очікуванням

$$m(t)=\frac{v}{\beta-\mu}\left[e^{(\beta-\mu)t}-1\right]. \quad (2.27)$$

При $\beta>\mu$ середній розмір популяції з збільшенням t експоненціально зростає з інтенсивністю $\beta-\mu$, причому масштаб зростання залежить від інтенсивності імміграції v. При $\beta<\mu$ граничний розмір популяції при великих t дорівнює $v(\mu-\beta)$. Якщо ж розмноження і смертність в точності врівноважені, то $m(t)=vt$ для всіх t математичне очікування обсягу популяції прямо пропорційне часу. Об'єднуючи ці результати, можна записати

$$\begin{cases} m(t)\sim\frac{v}{\beta-\mu},\beta>\mu, \\ m(t)=vt,\beta=\mu, \\ m(t)\sim\frac{v}{\mu-\beta},\beta<\mu. \end{cases} \quad (2.28)$$

В окремому випадку, коли $\beta < \mu$ не тільки математичне сподівання наближається до певного фіксованого значення, але й весь розподіл має граничну форму. При $t \to \infty$ маємо $e^{(\beta-\mu)t} \to 0$ та $T \to 0$. Таким чином, формула (2.26) набуває вигляду

$$P(x, \infty) = \left(\frac{\mu-\beta x}{\mu-\beta}\right)^{-v/\beta}, \beta < \mu. \quad (2.29)$$

Нас може цікавити також і той випадок, коли розмноження відсутнє, тобто $\beta = 0$.

Припускається, що імміграція з навколишнього середовища являє собою випадковий пуассонівський процес з параметром v, а еміграція або смертність у досліджуваній області пропорційна кількості особин, що знаходяться в ній [6]. З формули (2.26) можна знайти відповідний розподіл ймовірностей, покладаючи $\beta \to 0$. Граничний розподіл, що отримуємо при цьому, має вигляд

$$\lim_{\beta\to 0} P(x, t) = \exp\left[\left(\frac{v}{\mu}\right)(1 - e^{-\mu t})(x - 1)\right]. \quad (2.30)$$

Це пуассонівський розподіл з параметром $\left(\frac{v}{\mu}\right)(1 - e^{-\mu t})$, який при великих значеннях часу t прямує до $\frac{v}{\mu}$.

Розподіл іншого типу можна отримати, розглядаючи випадок, коли значення v дуже мале, тобто коли $v \to 0$, а β та μ залишаються сталими [5]. Це означає, що загальний ефект імміграції незначний, але цілком достатній для відновлення зростання популяції, якщо відбувається її вимирання. Приймемо у формулі (2.26) $\frac{v}{\beta} = \gamma$ і отримуємо з неї:

$$P(x, t) \approx \left(\frac{\beta-\mu}{\beta T-\mu}\right)^{\gamma}\left[1 - \frac{\beta(T-1)}{\beta T-\mu}\right]^{(-\gamma)}, \quad (2.31)$$

де $A = \frac{\beta-\mu}{\beta T-\mu}, B = \frac{\beta(T-1)}{\beta T-\mu}$.

Тепер врахуємо, що при $\gamma < 1$, вираз (2.31) при $\beta x < 1$ можна записати у вигляді

$$P(x,t) \approx A^{\gamma}[1-\gamma Bx] = (A^{\gamma})\sum_{n=0}^{\infty} C_{\gamma}^{n}(-Bx)^{n}.$$

Звідси виходить, що ймовірності $p_n(t)$ визначаються приблизно виразами

$$p_0(t) = A^{\gamma}, p_1(t) = \gamma A^{\gamma}B, p_2(t) = C_{\gamma}^{2}A^{\gamma}B^{2}, \ldots, p_n(t) = C_{\gamma}^{n}A^{\gamma}B^{n}$$

при $A \approx \frac{\beta-\mu}{\beta T-\mu}$ і $B \approx \frac{\beta(T-1)}{\beta T-\mu}$.

2.3 Моделювання динамічних багатовимірних процесів

У найпростіших випадках допустимо вважати, що популяція складається лише з особин одного типу. Зазвичай досліджують дві або більше груп одночасно. Наприклад, можна розглядати популяцію, що складається з особин двох статей, або колонію бактерій, що містить як особин деякого типу, так і мутантів. Крім того, можна розглядати одну популяцію і вивчати одночасно як загальну кількість живих особин, так і загальну кількість коли-небудь особин, що жили у даній популяції, тобто сумарну чисельність популяції.

Не представляє труднощів узагальнити результати, отримані на початку попереднього розділу, на випадок двох або більшої кількості різних типів особин. Припустимо, що є лише два типи особин, загальна кількість яких у момент часу t виражається випадковими величинами $X(t)$ і $Y(t)$. Вирази для

спільної ймовірності одночасних переходів в інтервалі Δt мають наступний вигляд [6]:

$$P[\Delta X(t) = j, \Delta Y(t) = k| X(t), Y(t)] = f_{jk}(X, Y)\Delta t,$$

де j та k не дорівнюють нулю одночасно.

Таким чином, ми бачимо, що багатовимірні процеси дозволяють враховувати взаємодію різних типів особин у популяції, що робить моделі більш реалістичними і наближеними до природних систем.

Як узагальнення простого процесу розмноження та загибелі, припустимо, що в популяції є особини двох статей – жіночої та чоловічої, – кількість яких описують випадкові величини $X(t)$ та $Y(t)$ [5]. Швидкість розмноження (звісно, тільки для самок) дорівнює β, а швидкість загибелі самок і самців дорівнює відповідно μ і μ'. Припустимо, що співвідношення кількості самок до кількості самців при народженні дорівнює $\frac{p}{q}$, де $q = 1 - p$. Таким чином, ймовірність того, що в інтервалі Δt від даної самки народиться особина жіночої або чоловічої статі, дорівнює відповідно $\beta p \Delta t$ та $\beta q X \Delta t$. Відповідні ймовірності загибелі однієї особини дорівнюють $\mu X \Delta t$ та $\mu' Y \Delta t$. У цьому випадку функція f приймає чотири значення, відмінних від нуля:

$$f_{1;0} = \beta p X, f_{-1;0} = \mu X, f_{0;1} = \beta q X, f_{0;-1} = \mu' Y. \quad (2.34)$$

Відповідне диференціальне рівняння в часткових похідних для твірної функції моментів [6]:

$$\frac{\partial M}{\partial t} = \left[\left(e^{\theta} - 1\right)\beta p + \left(e^{-\theta} - 1\right)\mu + (e^{\varphi} - 1)\beta q\right]\frac{\partial M}{\partial \theta} + (e^{-\varphi} - 1)\mu'\frac{\partial M}{\partial \varphi}. \quad (2.35)$$

при початковій умові

$$M(\theta, \varphi, 0) = e^{a\theta + b\varphi}, \tag{2.36}$$

якщо на початковий момент $t = 0$ кількість самок дорівнює a, а кількість самців b.

У деяких випадках дослідників цікавить не тільки кількість особин певної популяції, які фактично живуть у певний момент часу, але й загальна кількість особин, що коли-небудь існували.

Розглянемо, наприклад, простий процес розмноження та загибелі, зі швидкостями розмноження та загибелі, що дорівнюють відповідно β та μ.

Для опису кількості особин, які живуть у популяції в момент часу t, використаємо випадкову величину $X(t)$, а для опису сумарної чисельності популяції – випадкову величину $Y(t)$. Тоді випадкова величина $Y(t)$ буде повторювати позитивні стрибки випадкової величини $X(t)$, але не буде повторювати її негативні стрибки, оскільки вона змінюється тільки при появі в популяції нових членів. Таким чином, єдиними ненульовими значеннями функції f є

$$f_{1;1} = \beta X, f_{-1;0} = \mu X. \tag{2.37}$$

Основне диференціальне рівняння в часткових похідних для твірної функції моментів має вигляд:

$$\frac{\partial M}{\partial t} = \left[\beta\left(e^{\theta+\varphi} - 1\right) + \mu\left(e^{-\theta} - 1\right)\right]\frac{\partial M}{\partial \theta}, \tag{2.38}$$

при початковій умові

$$M(\theta, \varphi, 0) = e^{\alpha\theta + \alpha\varphi} \tag{2.39}$$

(оскільки $X(0) = Y(0) = \alpha$).

Рівняння (2.38) залишається справедливим, навіть якщо β і μ є функціями t.

У деяких випадках побудова стохастичних моделей супроводжується надзвичайно великими труднощами. Однак можна прийняти зручне спрощуюче припущення (коли воно обґрунтоване) про детерміновану поведінку принаймні однієї групи [6].

Типовим прикладом є зростання колонії бактерій, в якій протікає випадковий мутаційний процес. У такій колонії існують два типи особин – особини певного типу та мутанти. Чисельність перших зазвичай дуже велика, і тому цілком допустимо розглядати її детермінованими методами та вважати, що вона дорівнює загальному числу бактерій у популяції. Мутанти з'являються дуже рідко, і їхнє число зазвичай невелике. Тому для них стохастичний аналіз суттєво необхідний. Таким чином, двовимірна стохастична модель перетворюється на одномірну, що значно спрощує дослідження.

Припустимо, що швидкості розмноження особин певного типу та мутантів однакові і що загибель відсутня. Якщо число бактерій на початковий момент часу $t = 0$ дорівнює a, то загальне число особин у момент часу t дорівнює $ae^{\beta t}$. Це число можна наближено вважати числом особин певного типу в момент часу t. Припустимо, що ймовірність поділу одного мутанта в інтервалі Δt дорівнює $\beta\Delta t$. Якщо число мутантів у момент часу t дорівнює n, то ймовірність появи нового мутанта за рахунок поділу особин цієї групи дорівнює $\beta n\Delta t$. Проте число мутантів може збільшуватися також за рахунок мутацій у популяції певного типу. Припустимо, що частота мутацій дуже мала і дорівнює p; це означає, що при розмноженні (поділі) особини певного типу утворюється одна особина певного типу і одна мутантна. Середнє число нових особин, що з'явилися в групі особин певного типу в інтервалі Δt, дорівнює $\beta ae^{\beta t}\Delta t$, а ймовірність появи одного мутанта – $p\beta ae^{\beta t}\Delta t$. Таким чином, сумарна ймовірність переходу для одного нового мутанта дорівнює $\beta n\Delta t + p\beta ae^{\beta t}\Delta t$.

Це єдиний тип переходу, для якого $j = +1$ і $f_1 = \beta X + \beta p \alpha e^{\beta t}$ [6]. Отже, диференціальне рівняння в часткових похідних для твірної функції моментів має вигляд:

$$\frac{\partial M}{\partial t} = \beta p a e^{\beta t}\left(e^{\theta} - 1\right)M + \beta\left(e^{\theta} - 1\right)\frac{\partial M}{\partial \theta} \tag{2.40}$$

при початковій умові:

$$M(\theta, 0) = 1, \tag{2.41}$$

оскільки на початковий момент $t = 0$ чисельність популяції мутантів дорівнює нулю.

У всіх розглянутих раніше стохастичних процесах ми припускали, що переходи між станами відбуваються випадковим чином. Хоча для явищ, таких як мутації, це припущення є досить точним, для процесів розмноження та смерті воно є досить обмежувальним, оскільки передбачає, що проміжки часу між народженням, розмноженням або смертю розподілені за експоненційним законом [6]. Для загального дослідження впливу ймовірнісних елементів на процес, який інакше досліджувався б детерміністичними методами, такі припущення є прийнятними. Однак для точнішого опису біологічного механізму росту популяції потрібен більш реалістичний підхід. Наприклад, спостереження за бактеріями Bacterium aerogenes показали, що тривалість життя цих бактерій краще описується розподілом χ^2 з кількістю ступенів свободи від 25 до 100 [6].

Перевага припущення про випадковий характер переходів полягає в тому, що це дозволяє використовувати марковські процеси, для яких легко отримати основні диференціальні рівняння в частинних похідних, і у багатьох випадках ці рівняння можна просто розв’язати [6]. Проте, як тільки ми відходимо від експоненційного розподілу тривалості життя, процеси стають немарковськими, що значно ускладнює їх математичні моделі. Метод,

запропонований Кендаллом, дозволяє спростити моделювання таких процесів. Розглянемо процес розмноження, в якому кожна особина протягом свого життя послідовно проходить через k фаз, з першої до k-ї фази. У випадку бактерій ми припускаємо, що після завершення останньої фази бактерія замінюється двома новими особинами, які починають свій життєвий цикл з першої фази.

Для зручності припустимо, що перехід з однієї фази в іншу відбувається випадковим чином, але з частотою kβ, так що ймовірність переходу в інтервалі Δt становить $k\beta\Delta t$. Це означає, що тривалість перебування в одній фазі має експоненційний розподіл

$$f(u) = k\beta e^{-k\beta u}, 0 \leq u < \infty. \quad (2.42)$$

По суті це розподіл χ^2 з двома ступенями свободи (за винятком масштабного множника), тому тривалість проходження всіх k фаз пропорційна випадковій величині, розподіленій за законом χ^2 з $2k$ ступенями свободи.

Математичне очікування випадкової величини, заданої виразом (2.42), дорівнює β^{-1} і не залежить від k. Змінюючи значення k, можна змінювати форму розподілу, зберігаючи середнє значення сталим. Звичайно, розбиття всього життєвого циклу на k фаз – це лише штучний математичний прийом (зазвичай вони не мають біологічного сенсу), призначений для отримання більш прийнятного загального розподілу. Але оскільки припущення про випадковий характер переходів зберігається, ми маємо марковський процес, якщо всі фази розглядати разом, тобто як k- вимірний процес.

Нехай число особин, що знаходяться в j-й фазі, є випадковою величиною $X_j(t)$. Ймовірність того, що в інтервалі Δt відбудеться перехід, у результаті якого одна з цих особин перейде в $(j+1)$-у фазу, дорівнює $k\beta X_j\Delta t$. Якщо перехід відбувається, то при $j < k$ величина X_{j+1} збільшується на одиницю, а

X_j зменшується на одиницю. Якщо $j = k$, то при переході X_k втрачає одну одиницю, а X_1 набуває дві одиниці. Узагальнене k- вимірне рівняння

$$\frac{\partial P(x,y,t)}{\partial t} = \sum_{j,k\neq 0} (x^j y^k - 1) f_{jk}\left(x\frac{\partial}{\partial x}, y\frac{\partial}{\partial y}\right) P(x,y,t)$$

можна записати у вигляді

$$\frac{\partial M}{\partial t} = k\beta \sum_{j=1}^{k-1} (e^{-\theta_j+\theta_{j+1}} - 1)\frac{\partial M}{\partial \theta_j} + k\beta(e^{-\theta_k+2\theta_1})\frac{\partial M}{\partial \theta_k} \qquad (2.43)$$

при початковій умові $M(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_k; 0) = e^{\theta_1}$, якщо на початковий момент $t = 0$ у першій фазі знаходилася одна особина.

Застосувавши метод прирівнювання коефіцієнтів при θ_j, з рівняння (2.43) можна отримати систему звичайних диференціальних рівнянь для моментів:

$$\begin{cases} (k\beta)^{-1}\frac{dm_1}{dt} = -m_1 + 2m_k, \\ (k\beta)^{-1}\frac{dm_j}{dt} = -m_j + 2m_{j-1}, \ 2 \le j \le k. \end{cases} \qquad (2.44)$$

де m_j – середнє число особин, що знаходяться в j-й фазі в момент часу t. Ці рівняння ідентичні відповідним рівнянням для детерміністського випадку і можуть бути розв'язані, хоча й з деякими труднощами. Позначивши математичне сподівання для всієї популяції як $m(t) = \sum_{j=1}^{k} m_j$, у кінцевому підсумку отримуємо

$$m(t) = e^{-k\beta t} \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{r=0}^{k-1} \frac{2^n (k\beta t)^{nk+r}}{(nk+r)!}.$$

Для великих t виконується наближена рівність [6]

$$m(t) \approx \frac{\exp[(2^{1/k}-1)k\beta t]}{2k\left(1-2^{-\frac{1}{k}}\right)}.$$

Хоча аналіз багатофазового процесу розмноження дійсно призводить до дуже складного розподілу обсягу популяції, який не має граничної форми для великих значень t, часто трапляється, що для процесів більш загального характеру, які містять багатофазові компоненти, існують стабільні граничні розподіли, які знайти значно легше. Наприклад, це досить часто спостерігається в теорії масового обслуговування. Таким чином, метод введення штучних фаз є дуже важливим і надає можливість вдосконалення математичне моделювання складних популяцій, що зустрічаються у практичних дослідженнях [5]. Структура таких моделей дозволяє досліджувати їх за допомогою комп'ютерного моделювання, і можна використати наявний стандартний програмний продукт.

3 МОДЕЛЮВАННЯ КЕРУВАННЯ ЕКОЛОГІЧНИМИ СИСТЕМАМИ

3.1 Задача оптимального керування динамічними системами

Для моделювання динамічних об’єктів найчастіше використовують задачі Коші для систем звичайних диференціальних рівнянь, записані у нормальній формі [7]. При розв’язуванні механічних задач ці системи отримують внаслідок застосування другого закону Ньютона для рухомого об’єкта. У математичних моделях такого типу звичайно виділяють змінні двох типів: керовані змінні та змінні керування. Змінюючи змінні керування, можна зміни траєкторію об’єкта керування, стан якого визначається керованими змінними. При цьому ставиться задача вибору закону керування (значень змінних керувань) таким чином, щоб вибраний критерій якості досягав екстремуму (максимум чи мінімум).

Під системою керування будемо розуміти сукупність об’єкта керування та пристрою керування [8]. Пристрій керування створює вхідний сигнал (керування), який об’єкт керування перетворюється на вихідний сигнал. Керування визначається заданням змінних керування, вихідний сигнал – значеннями керованих змінних. Керування та вихідний сигнал є векторними величинами, у фіксований момент часу вони визначають відповідно вектор керування та вектор виходу. Вектор виходу співпадає з вектором стану, що характеризує поведінку об’єкту керування. Для вимірювання є доступними всі координати вектору стану чи їх частина.

Розглядають наступні типи задач [9].

а) координати вектору керування залежать лише від часу. У цьому випадку результати функціонування системи не впливають на процес керування. Таке керування називають програмним;

б) вектор керування залежить від часу та всіх координат вектору стану. При цьому керування залежить від характеру функціонування

об’єкта та таке керування називають керуванням з повним зворотним зв’язком;

в) керування залежить від часу та частини координат вектору стану, що доступна для вимірювання. Таке керування називають керування з неповним зворотним зв’язком.

Спочатку розглянемо неперервні детерміновані системи керування, моделі яких є системи звичайних диференціальних рівнянь, у яких кожній реалізації керування відповідає лише одна реалізація закону зміни вектора стану [10]. На практиці часто розглядаються неперервні стохастичні системи керування, моделі яких є стохастичні диференціальні рівняння, у яких кожній реалізації керування відповідає певний закон розподілу значень вектору стану.

Розглянемо математичну постановку задачі оптимального програмного керування [10]. Нехай поведінка об’єкта керування описують звичайним диференціальним рівнянням

$$\dot{x}(t) = f\big(t, x(t), u(t)\big), \tag{3.1}$$

де $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)^T \in \mathbb{R}^n$ – вектор стану системи, $u = (u_1, u_2, \dots, u_k)^T$, $u \epsilon U \subseteq \mathbb{R}^k$, U – деяка задана множина допустимих значень керування, $t \in [t_0;\ t_1]$ – проміжок часу функціонування системи, $f\big(t, x(t), u(t)\big)$ – неперервна разом зі своїми частинними похідними вектор-функція:

$$f\big(t, x(t), u(t)\big) = \big(f_1\big(t, x(t), u(t)\big), f_2\big(t, x(t), u(t)\big), \dots, f_n\big(t, x(t), u(t)\big)\ \big)^T.$$

Момент початку процесу t_0 заданий, а момент t_1 завершення процесу керування визначається як перший момент часу досягнення точкою $\big(t, x(t)\big)$ деякої заданої поверхні $\Gamma \subset \mathbb{R}^{n+1}$:

$$\Gamma = \{(t_1, x): \Gamma_i(t_1, x) = 0, i = 1,2, \dots, l\}, t_1 > t_0, \tag{3.2}$$

тобто у момент часу t_1 повинні виконуватись умови $\Gamma_i(t_1, x) = 0, i = 1,2, \dots, l$, де $0 \le l \le n + 1$, функції $\Gamma_i(t_1, x)$ – неперервно диференційовані функції своїх аргументів. Початковий стан системи визначається початковими умовами $x(t_0) = x_0$.

Множина допустимих керувань U_0 складається з кусково-неперервних функцій $u(t)$ зі значеннями з множини U, у точках розриву значення керування визначається як права границя [11].

Визначимо множину допустимих процесів $D(t_0, x_0)$ як множину трійок $d = \big(t_1, x(t), u(t)\big)$, які включають момент завершення процесу керування t_1, траєкторію об'єкта керування $x(t)$ та керування $u(t)$. На множині $D(t_0, x_0)$ визначимо функціонал якості керування

$$I(d) = \int_{t_0}^{t_1} f_0\big(t, x(t), u(t)\big)dt + F\big(t_1, x(t_1)\big), \tag{3.3}$$

де f_0, F – задані неперервно диференційовні функції.

Потрібно знайти таку трійку $d^* = \big(t_1^*, x^*(t), u^*(t)\big) \in D$, що

$$I(d^*) = \min_{d \in D} I(d). \tag{3.4}$$

Задачу (3.4) з функціоналом (3.3) називають задачею Больца, якщо в функціоналі (3.3) функція $F\big(t_1, x(t_1)\big) = 0$, тобто відсутній термінальний член – задачею Лагранжа, якщо $f_0 = 0$, тобто відсутній інтегральний член у функціоналі – маємо задачу Майєра [11].

Функції $x^*(t)$ та $u^*(t)$ називають відповідно оптимальною траєкторією та оптимальним керуванням, а t_1^* – оптимальним часом завершення процесу керування.

Необхідна умова оптимальності керування визначається принципом максимуму.

Теорема (принцип максимуму). Нехай на трійці $d^* = \left(t_1^*, x^*(t), u^*(t)\right)$ досягається мінімум функціонала (3.3). Тоді існує така вектор-функція $\psi(t) = (\psi_1(t), \psi_2(t), \dots, \psi_n(t))^T$, що

а) у кожній точці неперервності керування $u^*(t)$ функція $H\left(t, \psi(t), x^*(t), u(t)\right)$ досягає максимуму по керуванню, тобто

$$\max_{u \in U} H\left(t, \psi(t), x^*(t), u(t)\right) = H\left(t, \psi(t), x^*(t), u^*(t)\right),$$

де $H\left(t, \psi(t), x^*(t), u(t)\right) = \sum_{j=1}^{n} \psi_j \cdot f_j(t, x, u) - f_0(t, x, u)$;

б) виконується умова трансверсальності

$$\delta F(t_1^*) - H(t_1^*) \cdot \delta t_1 + \sum_{j=1}^{n} \psi_j\,(t_1^*) \cdot \delta x_j = 0 \qquad (3.5)$$

при довільних δt_1 та δx_j, що задовольняють систему

$$\delta \Gamma_i\left(t_1^*, x^*(t_1^*)\right) = 0, \quad i = 1, \dots, l,$$
$$\Gamma_i\left(t_1^*, x^*(t_1^*)\right) = 0, \quad i = 1, \dots, l,$$

де $H(t_1^*) = H\left(t_1^*, \psi(t_1^*), x^*(t_1^*), u^*(t_1^*)\right)$, $F(t_1^*) = F\left(t_1^*, x^*(t_1^*)\right)$, а варіації δF та $\delta \Gamma_i$ визначаються наступним чином:

$$\delta F(t_1^*) = \frac{\partial F\left(t_1^*, x^*(t_1^*)\right)}{\partial t_1} \delta t_1 + \sum_{j=1}^{n} \frac{\partial F\left(t_1^*, x^*(t_1^*)\right)}{\partial x_j} \delta x_j,$$

$$\delta \Gamma_i(t_1^*, x^*(t_1^*)) = \frac{\partial \Gamma_i\left(t_1^*, x^*(t_1^*)\right)}{\partial t_1} \delta t_1 + \sum_{j=1}^{n} \frac{\partial \Gamma_i\left(t_1^*, x^*(t_1^*)\right)}{\partial x_j} \delta x_j;$$

в) функції $x^*(t), \psi(t)$ задовольняють систему рівнянь

$$\dot{x_j^*}(t) = \frac{\partial H}{\partial \psi_j} = f_j\big(t, x^*(t), u(t)\big), x_j^*(t_0) = x_{j0}, j = 1, \dots, n,$$

$$\dot{\psi}_j(t) = -\frac{\partial H}{\partial x_j},\ j = 1,2, \dots, n. \qquad (3.6)$$

Функції $\psi_1(t), \psi_2(t), \dots, \psi_n(t)$ називають допоміжними змінними, функцію $H\big(t, \psi(t), x(t), u(t)\big)$ називають функцією Гамільтона, а систему рівнянь (3.6) називають канонічною системою рівнянь [10].

Розглянемо алгоритм застосування принципу максимуму. Він складається з наступних кроків:

а) скласти функцію Гамільтона

$$H(t, \psi, x, u) = \sum_{j=1}^{n} \psi_j f_j(t, x, u) - f_0\,(t, x, u);$$

б) визначити структуру оптимального керування $u^*(t) = u^*\big(t, \psi(t), x(t)\big)$ з умови максимуму функції Гамільтона по керуванні;

в) скласти систему канонічних рівнянь (3.6) з заданими для задачі умовами;

г) з умов трансверсальності (3.5) отримати недостатні крайові умови для рівнянь складеної канонічної системи рівнянь;

д) розв’язуючи отриману двохточкову крайову задачу для системи канонічних рівнянь. При цьому визначається трійка $\big(t_1^*, x^*(t), u^*(t)\big)$.

3.2 Рівняння еволюції популяцій, що використовують для побудови математичних моделей оптимального керування

Існує велика кількість різних моделей, що описують поведінку ізольованої популяції. У ряді цих моделей швидкість зміни чисельності

популяції представлена у вигляді суми трьох складових: перша з яких визначається народжуваністю, друга – смертністю, третя – міграцією. Однією з перших таких моделей запропонована Т. Р. Мальтусом у 1798 р. і має вигляд [2]:

$$N(t) = \lambda N(t), N(0) = N_0 > 0, \tag{3.7}$$

де $N(t)$-чисельність популяції в момент часу t, постійна $\lambda > 0$.

У моделі Мальтуса міграція не враховується, народжуваність і смертність пропорційні чисельності, причому швидкість народжуваності більша за швидкість смертності. Відповідно до закону Мальтуса (3.7) чисельність популяції повинна зростати експоненційно, що не завжди є справедливим.

Дж. Квітелет припустив, що має місце насичення чисельності популяції [2]. На підставі цього було запропонувано для опису чисельності популяції $N(t)$ використовувати рівняння:

$$N(t) = \lambda N(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right), t \geq 0, N(0) = N_0 > 0. \tag{3.8}$$

Тут постійна K визначає чисельність стаціонарного стану популяції. Сталу K називають ємністю середовища для даної популяції.

Розв'язок задачі Коші (3.8), можна знайти, розділивши змінні. Отримуємо розв'язок у вигляді:

$$N(t) = \lambda N_0 e^{\lambda t}\left[\lambda + \frac{\lambda}{K} N_0\left(e^{\lambda t} - 1\right)\right]^{-1}. \tag{3.9}$$

З цього виразу випливає, що $\lim\limits_{t\to\infty} N(t) = K$. Отже, для моделі (3.8) чисельність популяції прагне до скінченного значення K. Крім того, згідно з (3.8) похідна $N(t) > 0$, якщо $N_0 < K$ та $N(t) < 0$, якщо $N_0 > K$. Звідси і з (3.9)

випливає асимптотична стійкість стаціонарного розв'язку $N(t) \equiv K$ рівняння (3.8), а також нестійкість нульової рівноваги $N(t) \equiv 0$.

Суттєвим недоліком моделей типу (3.8) є припущення про миттєву реакцію популяції на зміну її чисельності. Насправді, зміна чисельності популяції $N(t)$ не миттєво позначається на швидкості $N(t)$. Врахування цього призводить до необхідності використання рівняння із запізненням. Якщо всі ефекти запізнення можна усереднено охарактеризувати часовим запізненням $h > 0$, то відповідна модель, запропонована Г. Е. Хатчінсоном у 1948 р., має вигляд [4]:

$$\dot{N}(t) = \lambda N(t)\left(1 - \frac{N(t-h)}{K}\right). \tag{3.10}$$

Більш загальна модель, яка враховує як дискретне, так і розподілене запізнення, введена Дж. І. Кушингом, описується рівнянням [4]:

$$\dot{N}(t) = \lambda N(t)\left[1 - \int_0^{\infty} N(t-s)dK(s)\right], t \geq 0. \tag{3.11}$$

Тут $K(s)$ – незростаюча обмежена функція. З рівняння (3.11) можна отримати рівняння (3.7), (3.8), (3.10) при відповідному виборі функції $K(s)$. Водночас у моделі (3.11) не враховується вікова неоднорідність окремих представників популяції.

Моделі популяції, в яких враховується неоднорідність віку та міграція, описуються наступним чином [3]. Позначимо через $N(t,\tau)$ чисельність частини популяції в момент часу t , що не перевищує τ. Щільність функції $N(t,\tau)$ по τ позначимо через $n(t,\tau)$, тобто $n(t,\tau) = \partial N(t,\tau)/\partial\tau$. Тоді для функції $n(t,\tau)$ справедливе рівняння:

$$\frac{\partial n(t,\tau)}{\partial t} + \frac{\partial n(t,\tau)}{\partial \tau} = -\mu(t,\tau)n(t,\tau) + g(t,\tau), \tag{3.12}$$

де $\mu(t,\tau)$– коефіцієнт смертності, а $g(t,\tau)$ – швидкість міграції

. Іншими словами, за малий час Δt число померлих представників популяції в момент t у віці τ дорівнює $\mu(t,\tau)n(t,\tau)\Delta t$, а число мігруючих – $g(t,\tau)\Delta t$.Знак функції g залежить від характеру міграції: функція g додатня у разі іммігрaції і від'ємна у разі еміграції. Гранична умова для $n(t,0)$ визначається числом народжених представників популяції в момент часу t. Вона представлена у вигляді:

$$n(t,0) = u(t)\int_{\tau_1}^{\tau_2} k(t,\tau)n(t,\tau)d\tau, \tag{3.13}$$

де τ_1 і $\tau_2 > \tau_1$ визначають межі віків, у межах яких можливе відтворення: функція $u(t)$ характеризує швидкість народжуваності; нарешті, функція $k(t,\tau)$ відображає нерівномірність відтворення залежно від віку.

Поряд із граничною умовою (3.7) для розв'язку рівняння (3.6) слід задати початкову умову:

$$n(0,\tau) = n_0(\tau), \tau \geq 0, \tag{3.14}$$

де $n_0(\tau)$ – задана функція, що визначає розподіл за віками в початковий момент часу $t = 0$.

Нехай функція $\mu(t,\tau)$ не залежить від t, $\mu(t,\tau) \equiv \mu(\tau)$, а гранична умова (3.7) має вигляд:

$$n(t,0) = u(t)N(t) = \varphi(t), N(t) = \int_0^{\infty} n(t,\tau)d\tau. \tag{3.15}$$

Тоді для розв'язку задачі (3.12), (3.14), (3.15) справедливе подання:

$$n(t,\tau) = \begin{cases} n_0(\tau - t)\exp(-\int_{\tau-t}^{\tau}\mu(s)ds)\,, 0 \leq t \leq \tau, \\ \varphi(t-\tau)\exp(-\int_0^{\tau}\mu(s)ds), \tau \leq t. \end{cases} \tag{3.16}$$

Ці вирази можуть бути використані при аналізі динаміки чисельності популяції, що моделюється рівнянням (3.12).

Інший тип неоднорідності виникає тоді, коли популяція нерівномірно розподілена у середовищі існування, внаслідок чого має місце дифузія популяції, тобто переміщення особин популяції з однієї області середовища існування в іншу. Для опису еволюції в цьому випадку розглянемо щільність популяції $\mathrm{D}(\mathrm{t},\mathrm{x},\mathrm{y})$ в момент часу t у точці з координатами (x,y). Функція $\mathrm{D}(\mathrm{t},\mathrm{x},\mathrm{y})$ є розв'язком рівняння Хатчінсона з дифузією [4]:

$$\frac{\partial \mathrm{D}(\mathrm{t},\mathrm{x},\mathrm{y})}{\partial \mathrm{t}} = \alpha\left(\frac{\partial^2 \mathrm{D}(\mathrm{t},\mathrm{x},\mathrm{y})}{\partial \mathrm{x}^2} + \frac{\partial^2 \mathrm{D}(\mathrm{t},\mathrm{x},\mathrm{y})}{\partial \mathrm{y}^2}\right) + \lambda \mathrm{D}(\mathrm{t},\mathrm{x},\mathrm{y})\left(1 - \frac{1}{\mathrm{K}}\mathrm{D}(\mathrm{t}-\mathrm{h},\mathrm{x},\mathrm{y})\right),$$

де α – коефіцієнт дифузії, а K – ємність середовища.

Ефективним способом опису різних типів неоднорідностей, а також неповноти інформації є моделювання їх за допомогою випадкових величин або процесів. Нехай, наприклад, коефіцієнт росту λ у рівнянні (3.2) випадковий. Тоді для опису динаміки популяції замість рівняння (3.2) можна використовувати рівняння:

$$\mathrm{dN}(\mathrm{t}) = \big(\lambda \mathrm{dt} + \sigma \mathrm{d}\,\xi(\mathrm{t})\big)\mathrm{N}(\mathrm{t})\left(1 - \frac{\mathrm{N}(\mathrm{t})}{\mathrm{K}}\right),$$

де $\xi(\mathrm{t})$ – стандартний вінерівський процес [5].

Існує велика кількість різних типів рівнянь, що моделюють поведінку спільнот, які містять два і більше видів. Одна з перших таких моделей (модель Лотки – Вольтерра або "хижаки – жертви") служить для опису поведінки спільноти, що складається з двох видів, інтерпретованих як "хижаки" та "жертви". Позначимо через $\mathrm{x}(\mathrm{t})$ та $\mathrm{y}(\mathrm{t})$ чисельність відповідно жертв і хижаків у момент часу t. Модель Лотки – Вольтерра описується рівняннями [12]:

$$\dot{x}(t) = a_1 x - a_2 xy, t \geq 0, x(0) = x_0 > 0,\ \dot{y}(t) = a_2 a_3 xy - a_4 y, \qquad (3.11)$$

де $a_i > 0, i = 1,2,3,4$ – деякі сталі.

Система (3.2.1) має лише одне ненульове положення рівноваги $k(x_1, y_1)$ з координатами $x_1 = a_4(a_2 a_3)^{-1}$, $y_1 = a_1 a_2^{-1}$. Зазначимо, що розв'язок $x(t), y(t)$ задачі (3.11) є додатним при будь-якому t. Візьмемо $x_2(t) = x(t)x_1^{-1}, y_2(t) = y(t)y_1^{-1}$. Тоді перший інтеграл системи (3.11) записується у формі:

$$\left(\frac{e^{x_2}}{x_2}\right)^{a_4} \left(\frac{e^{y_2}}{y_2}\right)^{a_1} = C. \qquad (3.12).$$

Величини x_1 і y_1 представляють собою відповідно середнє значення жертв і хижаків за період. Значення сталої C для конкретної траєкторії визначається лівою частиною (3.12) при $t = 0$.

Із (3.12) випливає, що фазові траєкторії системи (3.11) представляють собою замкнуті криві, вкладені одна в одну. При цьому чим більше C, тим більше максимальні значення функцій $x(t)$ і $y(t)$. Якщо початкове положення системи (3.11) збігається з положенням рівноваги k, то стала C у (3.12) приймає мінімальне значення, що дорівнює $C_0 = \exp(a_1 + a_4)$. При $C > C_0$ фазові траєкторії містять всередині себе точку k. Таким чином, ця точка є стійким положенням рівноваги системи (3.11) щодо збурень початкового положення. Більш детальний аналіз показує, що точка k є центром. Дійсно, лінеаризуючи рівняння (3.11) в околиці цієї точки, отримуємо, що в лінійному наближенні функції $x_3(t) = x(t) - x_1$, $y_3(t) = y(t) - y_1$ задовольняють співвідношенням:

$$\dot{x}_3(t) = -a_4 a_3^{-1} y_3(t), \dot{y}_3(t) = a_3 a_1 x_3(t). \qquad (3.13)$$

Складемо характеристичне рівняння, що відповідає системі (3.13):

$$\det\begin{vmatrix} -\lambda & -a_4 a_3^{-1} \\ a_1 a_3 & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + a_1 a_4 = 0.$$

Корені λ_1 та λ_2 цього рівняння чисто уявні: $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{a_1 a_4}$. Отже, точка R є центром, і період коливань системи "хижаки – жертви" щодо положення R в лінійному наближенні дорівнює $2\pi(\sqrt{a_1 a_4})^{-1}$.

Модель Лотки – Вольтерра (3.11) дозволила пояснити низку явищ навколишнього світу [12].

Разом з тим деякі ефекти в цій моделі не були враховані. У зв'язку з цим зазначена модель удосконалювалася в різних напрямах, пов'язаних зі збуреннями, неоднорідністю віку та середовища існування і т. д. Наприклад, рівняння взаємодії хижаків і жертв з урахуванням внутрішньовидової конкуренції мають вигляд:

$$\dot{x}(t) = a_1 x - a_2 xy - y_1 x^2, \dot{y}\,(t) = a_2 a_3 xy - a_4 y - \gamma_2 y^2\,, \qquad (3.14)$$

де $\gamma_1 > 0, \gamma_2 > 0$ – задані сталі.

Рівняння (3.14) відрізняються від рівнянь (3.11) доданками $\gamma_1 x^2$ та $\gamma_1 y^2$, що враховують відповідно конкуренцію серед жертв і хижаків.

Для опису еволюції багатьох популяцій були запропоновані різні моделі. Наведемо одну з них. Нехай існує n видів конкуруючих між собою жертв з чисельностями $N_1(t), \dots, N_n(t)$ і m видів хижаків, чисельності яких дорівнюють $P_1(t), \dots, P_m(t)$. Рівняння їх взаємодії можна представити у вигляді [12]:

$$\dot{N}_1(t) = N_i(t)\left[\lambda_i - \sum_{j=1}^{n} a_{ij} N_j(t) - \Sigma B_{ij} P_j \cdot (t)\right], i = 1, \dots, n,$$

$$\dot{P}_l(t) = P_l(t)\left[-\gamma_l + \sum_{j=1}^{n} \delta_{lj} N_j(t)\right], l = 1, \dots, m,$$

тут $\lambda_i, \alpha_{ij}, \beta_{ij}, \gamma_{ij}, \delta_{ij}$ – деякі додатні сталі.

Наведені вище моделі сформульовані в термінах системи "хижаки – жертви". Разом з тим, близькі за типом рівняння використовуються і при описі взаємодії тваринного і рослинного світу, а також у питаннях біотехнології. Викладемо як приклад модель Моно, яка служить для моделювання процесу біосинтезу, що відбувається в резервуарі, який містить мікроорганізми [12]. Передбачається, що в резервуар безперервно надходять поживні речовини з концентрацією $u(t)$. У результаті взаємодії мікроорганізмів і поживних речовин відбувається приріст корисної біомаси, концентрацію якої позначимо через $x(t)$. Потік, що витікає з резервуара, потік виносить корисну біомасу. Вважається, що маса популяції мікроорганізмів у резервуарі постійна. Позначимо через $y(t)$ концентрацію поживних речовин всередині резервуара. Процес біосинтезу описується функціями $x(t)$ і $y(t)$, для яких справедливі рівняння:

$$\dot{x}(t) = [a(y) - \lambda]x(t), \dot{y}(t) - \beta a(y)x - \lambda y + \lambda u(t). \qquad (3.15)$$

Тут сталі $\lambda\beta > 0$, а питома швидкість розмноження $a(y)$ изначається конкретним типом процесу біосинтезу.

Зазначимо, що ряд реальних процесів у моделі Моно (3.15) не врахований. Не врахована, наприклад, скінченність швидкості перемішування поживних речовин, що надходять у резервуар, а також неоднакова здатність бактерій до розмноження і реакції на поживні речовини залежно від їхнього віку тощо [12]. Зазначені ефекти можуть бути описані введенням у модель (3.15) запізнень, зосереджених або розподілених.

3.3 Математичне моделювання задач керування екологічними системами

Як і зазвичай у теорії управління, постановка конкретної задачі керування екологічною системою включає в себе рівняння еволюції системи, критерій якості та обмеження на управління та траєкторію. Роль управляючих факторів у задачах екології можуть відігравати різноманітні цілеспрямовані впливи, наприклад, внесення добрив, використання пестицидів та інсектицидів, поливи, косіння, вилов особин, полювання, рибальство, вплив на міграцію та зростання популяції тощо [12]. Ці фактори можуть бути враховані у рівняннях еволюції системи, граничних умовах або критерії якості. Розглянемо деякі характерні постановки задач керування. Керування системою "хижак-жертва". Розглянемо систему "хижак-жертва", яка моделюється рівняннями Лотки-Вольтерра (3.11). Керування $u(t)$ у системі може впливати як на жертв, так і на хижаків, і полягає у знищенні тих і інших з ефективністю відповідно $r_1u(t)x(t)$ та $r_2u(t)y(t)$, де r_1, r_2 – задані невід'ємні числа. Внаслідок (3.11) рівняння керованої системи "хижак-жертва" можна записати у вигляді [12]:

$$\dot{x}(t) = x(t)[a_1 - a_2y(t) - r_1u(t)], t \geq 0,$$
$$\dot{y}(t) = y(t)[a_2a_3x(t) - a_4 - r_2u(t)]. \quad (3.16)$$

Початкові умови для системи (3.16) мають вигляд:

$$x(0) = x_0 > 0, y(0) = y_0 > 0. \quad (3.17)$$

Природним обмеженням на управління $u(t)$ є виконання нерівностей:

$$0 \leq u(t) \leq y. \quad (3.18)$$

Цілі управління можуть бути пов'язані з тим, щоб система (3.16) була в околиці положення рівноваги x_1,y_1 рівняння (3.11) при $u = 0$, або була приведена в положення рівноваги за мінімальний можливий час.

Розглянемо задачу швидкодії [12]. Позначимо через $T = T(u)$ перший момент часу, такий що при управлінні u для розв'язку задачі (3.16), (3.17) справедливі співвідношення:

$$x(T) = x_1 = a_4(a_2a_3)^{-1}, y(T) = y_1 = a_1a_2^{-1}. \quad (3.19)$$

Тоді задача швидкодії полягає у виборі такого управління $u_0(t)$, щоб для нього були виконані співвідношення (3.16)-(3.19) і

$$\min_u T(u) = T(u_0). \quad (3.20)$$

Нехай тепер $T > 0$ – ззаданий фіксований момент часу. Здійснити функціонування системи (3.16) в околиці положення (x_1, y_1) на відрізку $[0, T]$ можна, вибираючи управління з умови мінімуму інтегрального квадратичного критерію якості:

$$\int_0^T [\alpha_1(x(t) - x_1)^2 + \alpha_2(y(t) - y_1)^2]dt \to \inf.$$

Тут $\alpha_i \geq 0$ – вагові коефіцієнти.

Зазначимо, що аналогічні постановки задач оптимального керування можна здійснити і для інших моделей, наприклад, для моделі Моно (3.15), у якій керування є концентрація $u(t)$ поживних речовин, що надходять у резервуар [12].

Розглянемо оптимальний вилов популяції. Задачі управління виловом популяції (наприклад, у рибальстві) полягають у виборі такого закону вилову, при якому сумарний улов є максимальним. Припустимо, що чисельність популяції описується рівнянням Ферхюльста (3.12), а інтенсивність вилову є $u(t)$. Тоді рівняння динаміки чисельності популяції має вигляд:

$$\dot{N}(t) = \lambda N(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - u(t)N(t), 0 \le t \le T,$$

де T – заданий момент часу.

Управління $u(t)$, що задовольняє обмеженню (3.18), потрібно вибрати так, щоб

$$\int_0^T u(t)N(t)dt \to \sup_u,$$

тобто щоб загальна кількість виловленої риби була максимальною.

Використання цього критерію якості не завжди виправдане, оскільки може призвести до незворотних наслідків для популяції. У випадках, коли цікавляться не тільки отриманням максимального улову, але й підтриманням чисельності популяції на деякому бажаному рівні N_0, можна використовувати критерії якості [12]:

$$\int_0^T [\alpha_1 u(t)N(t) - \alpha_2(N(t) - N_0)^2]dt \to \max,$$

де $\alpha_i \ge 0$ – деякі вагові коефіцієнти.

Розглянемо застосування аналогічних моделей для управління чисельністю населення [10]. Актуальною для багатьох країн є проблема регулювання чисельності їхнього населення. При цьому основним засобом регулювання є вплив на кількість дітей у сім'ї. Якщо для моделювання цієї

задачі використовувати співвідношення (3.6-3.8), то відображенням кількості дітей у сім'ї є функція $u(t)$, що входить у граничну умову (3.7). Критерій якості у задачі (3.6-3.8) визначається бажаною щільністю $n_0(\tau)$ розподілу населення за віковими групами і може бути, наприклад, заданий у вигляді:

$$\int_0^{\infty} d\tau \int_0^{\tau} [n(t,\tau) - n_0(\tau)]^2 h(t,\tau) dt \to \min_u.$$

Тут T та функція $h(t,\tau)$ задані. При цьому T визначає проміжок часу, на якому планується чисельність населення, а функція $h(t,\tau)$ – питома вага різних груп населення в критерії якості. Обмеження на управління $u(t)$ має вигляд $0 \le u(t) \le u_0$, де u_0 задано. Зазначимо, що управління у цій задачі входить тільки в граничну умову (3.7). Інший спосіб управління чисельністю населення пов'язаний з регулюванням законів міграції, тобто з вибором функції $g(t,\tau)$ у рівнянні (3.6). Приведені приклади постановок задач оптимального управління в екології показують, що вони укладаються в рамки загальної теорії управління. Водночас існує і низка специфічних сфер[11] . До їх числа належить зазвичай однобічність керуючих впливів, тобто обмеження, як правило, мають вигляд (3.18). Крім того, фазові змінні відповідно до їх реального сенсу не можуть бути від’ємними. Тому рівняння, що моделюють динаміку екологічних явищ, і допустимі управління повинні відповідати цим вимогам.

3.4 Керування за швидкодією системою «хижак-жертва»

Розглянемо задачу керування системою (3.16) – (3.17) при $r_2 = 0$, тобто в припущенні, що керуючий вплив може діяти тільки на жертви. Перейдемо до нових змінних за формулами

$$t \to a_1^{-1}t, x \to a_4(a_2a_3)^{-1}x, y \to a_1a_2^{-1}y, b \to a_4a_1^{-1}, \gamma \to \gamma r_1 a_1^{-1}, u \to a_1 r_1^{-1}u.$$

В нових змінних рівняння системи мають вигляд

$$\dot{x}(t) = (1 - y - u)x, \dot{y}(t) = b(x - 1)y, t > 0,$$
$$x(0) = x_0, y(0) = y_0, x_0 > 0, y_0 > 0, -\leq u \leq \gamma, \gamma > 0. \quad (3.21)$$

При $u = 0$ ця система має на площині (x, y) тільки одне нульове положення рівноваги R з координатами (1,1), і розглядувана задача полягає в переведенні системи (3.21) з положення (x_0, y_0) в положення $R(1,1)$ за мінімальний час.

Для пошуку оптимального розв'язку використаємо принцип максимуму [12]. Введемо функцію $H(x, y, \psi_0, \psi_1, \psi_2, u)$ за допомогою рівняння

$$H = \psi_1(1 - y - u)x + \psi_2 b(x - 1)y + \psi_0. \quad (3.22)$$

Тут стала $\psi_0 \leq 0$, а функції $\psi_1(t)$ та $\psi_2(t)$ задовольняють рівнянням

$$\dot{\psi}_1(t) = \psi_1(t)\big(y(t) - 1 + u(t)\big) - b\psi_2(t)y(t),$$
$$\dot{\psi}_2(t) = \psi_1(t)x(t) - b\psi_2(t)\big(1 - x(t)\big). \quad (3.23)$$

На підставі принципу максимуму існує такий ненульовий розв'язок ψ_1, ψ_2 системи рівнянь (3.23), що

$$\max_{0 \leq u \leq y} H(x, y, \psi_0, \psi_1, \psi_2, u) = H(x, y, \psi_0, \psi_1, \psi_2, u_0) \equiv 0. \quad (3.24)$$

З рівнянь (3.23) випливає, що функції $\psi_1(t)$ не можуть дорівнювати нулю на цілих інтервалах. Дійсно, якщо, наприклад, $\psi_1(t) \equiv 0$ при $t_1 \leq t \leq t_2, t_1 < t_2$, то і $\psi_1(t) \equiv 0$ при $t_1 \leq t \leq t_2$. Тому, в силу першого з рівнянь (3.23),

функція $\psi_2(t) \equiv 0$ при $t_1 \leq t \leq t_2$, тобто обидві спряжені змінні ψ_1 і ψ_2 рівні нулю одночасно, що неможливо для задачі швидкодії. Подібні ж міркування показують, що функції ψ_1 і ψ_2 можуть мати тільки прості нулі. Звідси і з (3.22), (3.24) випливає, що оптимальне керування $u_0(t)$ є кусково-сталим і дорівнює або нулю, або γ.

Таким чином, побудована модель оптимального керування системою «хижак-жертва» для регулювання кількості особин у популяціях, динаміка яких досліджується.

ВИСНОВКИ

У даному магістерському дослідженні запропоновані перспективні напрямки вдосконалення математичного моделювання еволюції біологічних систем за рахунок побудови стохастичних моделей з врахуванням впливу випадкових факторів на основні характеристики популяції, а також використання для моделювання математичної теорії оптимального керування, зокрема, принципу максимуму.

Перший розділ магістерської роботи містить дослідження основних існуючих детермінованих математичних моделей динаміки популяції, зокрема, моделі зростання чисельності популяції. Розглянуто методику їх побудову, їх основні недоліки та переваги. Тут розглянуті не лише одновимірні моделі , алей двовимірні моделі типу «хижак-жертва» чи «паразит-хазяїн», а також моделі конкуренції двох популяцій. Показано, що модель Мальтуса прогнозує необмежене зростання популяції за експоненціальним законом, оскільки у цій моделі не враховується дія факторів, що стримають зростання популяції. Наявність таких факторів враховує модель Ферхюльста. Використання детермінованих моделей не дає можливості дію випадкових факторів на зміни характеристик популяції у часі. У зв’язку з цим виникає необхідності побудови стохастичних моделей еволюції популяції.

Вирішення задачі створення таких моделей розв’язується у другому розділі магістерського дослідження. Тут для моделювання зміни у часі характеристик біологічних популяцій під дією випадкових факторів застосовується апарат випадкових величин. Зміни таких ознак як середня вага особини у популяції чи її вік розглядаються як неперервні випадкові величини, що мають нормальний закон розподілу. Велика кількість розподілів випадкових величин, що зустрічаються у прикладних дослідженнях, є близькими до нормального розподілу. Для моделювання дискретних ознак популяції, таких як її чисельність, можна використовувати біноміальний

розподіл чи розподіл Пуассона. Для моделювання динаміки популяції з великою чисельністю можна також використовувати нормальний розподіл.

Основою стохастичного моделювання біологічних систем є використання апарату випадкових величин та випадкових процесів. Це дозволяє звести різноманітні спостереження за популяції до вивчення одного розподілу, що визначається невеликою кількістю параметрів. Отримана у результатів спостереження кількісна інформація дає можливість побудувати статистичну модель явища, що досліджується, на основі гіпотези про тип розподілу ознаки у сукупності. З допомогою цієї моделі отримуємо прогнози розвитку популяції, які перевіряються на основі подальших спостережень, за необхідністю розроблена модель коректується. Для вивчення динамічних процесів розвитку популяції доцільно використовувати апарат випадкових процесів. Це пояснюється тим, що детерміністські моделі у вигляді диференціальних рівнянь досить точну описують динаміку великих популяцій. При дослідженні багатьох важливих ситуацій, наприклад, епідемій чи взаємодії між видами, кількість членів популяції є невеликим і у цьому випадку статистичні коливання чинять значний вплив на характер розвитку . Для описання динаміки популяції у цьому випадку необхідно використовувати стохастичну модель. При цьому вважається, що у кожний момент часу існує не одна величина популяції, а деякий розподіл можливих значень величини чисельності популяції.

У третьому розділі магістерського дослідження пропонується напрямок вдосконалення математичного моделювання еволюції біологічних систем за рахунок використання моделей оптимального керування. Тут побудовані математичні моделі оптимального керування деякими біологічними системами. Подальше їх практичне застосування пов’язане з ідентифікацією параметрів рівнянь еволюції систем, критерію якості та обмежень на управління та траєкторію системи. Після цього можна, застосувавши запропоновані моделі оптимального керування з використанням принципу максимуму визначити оптимальне керування та відповідну йому траєкторію системи. Це дозволить вдосконалити механізм наукових досліджень біологічних об’єктів, зокрема, популяцій організмів.

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Жученко А. І., Ладієва Л. Р., Піргач М. С., Жураковський Я. Ю. Математичне моделювання процесів і систем. Київ : НТУУ «КПІ імені Ігоря Сікорського», 2021. 351 с.

2. Гамаюн І. П., Чередніченко О. Ю. Моделювання систем. Харків : Факт, 2015. 228 с.

3. Маценко В. Г. Математичне моделювання. Чернівці: Чернівецький національний університет, 2014. 519 с.

4. Павленко П. М., Філоненко С. Ф., Чередніков О. М., Трейтяк В. В. Математичне моделювання систем і процесів Київ : НАУ, 2017. 392 с.

5. Томашевський В. М. Моделювання систем. Київ: BHV, 2005. 352 с.

6. Лаврик В. І. Методи математичного моделювання в екології. Київ : ЦУЛ, 2002. 203 с.

7. Клименко М. І., Панасенко Є. В., Ткаченко І. Г. Оптимальне керування : конспект лекцій для здобувачів ступеня вищої освіти магістра спеціальності «Математика» освітньо-професійної програми «Математика». Запоріжжя: ЗНУ, 2023. 77 с.

8. Перестюк М.О., Станжицький О.М., Капустян О.В., Ловейкін Ю.В. Варіаційне числення та методи оптимізації. Київ : Київський національний університет імені Т. Шевченка, 2018. 121 с.

9. Ладієва Л. Р. Оптимальне керування системами. Київ : НМЦ ВО, 2020. 187 с.

10. Kirk Donald E. Optimal Control Theory: An Introduction. Mineola, New York : Courier Corporation, Dover Publications, 2018. 480 p.

11. Lewis P., Draduna L., Vrabie L., Vassilis L., Syrmos L. Optimal Control: Willey@Sons, Inc., 2012. 540 p.

12. Пашко С. В. Про оптимальне керування в системі «хижак-жертва». *Проблеми програмування*, 2020. №2-3. С. 287-294.

Декларація

академічної доброчесності

здобувача ступеня вищої освіти ЗНУ

Я, Кречман Микола Валерійович

студент 2 курсу, денної форми навчання, математичного факультету, спеціальності 113 прикладна математика, адреса електронної пошти kolyakrech@gmail.com,

– підтверджую, що написана мною кваліфікаційна робота магістра на тему «Математичне моделювання еволюції екологічних систем» відповідає вимогам академічної доброчесності та не містить порушень, що визначені у ст. 42 Закону України «Про освіту», зі змістом яких ознайомлений/ознайомлена;

– заявляю, що надана мною для перевірки електронна версія роботи є ідентичною її друкованій версії;

– згоден/згодна на перевірку моєї роботи на відповідність критеріям академічної доброчесності у будь-який спосіб, у тому числі за допомогою інтернет-системи а також на архівування моєї роботи в базі даних цієї системи.

Студент

(дата)	(підпис)	(прізвище, ініціали)

Науковий керівник

(дата)	(підпис)	(прізвище, ініціали)