МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ ВИДОВ

Г.Ю.Ризниченко

119992 Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Биологический ф-т, каф. Биофизики, тел (495)9390289;

Факс (495)9391115; E-mail: riznich@biophys.msu.ru

План лекции

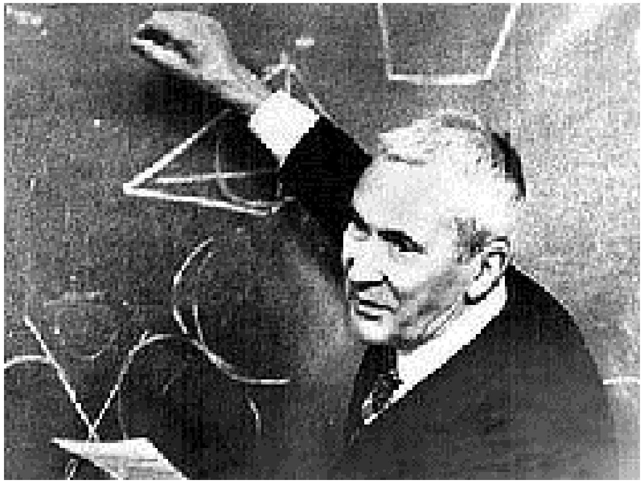
- *Обобщенные модели взаимодействия видов.*
- *Модель Колмогорова.*
- *Модель взаимодействия двух видов насекомых Макартура.*
- *Параметрический и фазовые портреты системы Базыкина.*

Модель А.Н.Колмогорова (1935);

Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. // Проблемы кибернетики. М., 1972, Вып.5.

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$



Андрей Николаевич Колмогоров (1903-1987)

великий советский математик, один из основоположников современной теории вероятностей. Им получены фундаментальные результаты в топологии, математической логике, теории турбулентности, теории сложности алгоритмов и ряде других областей математики и её приложений. Много сделал для математического образования и популяризации математики.

Предположения в модели Колмогорова

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

1) Хищники не взаимодействуют друг с другом, т.е. коэффициент размножения хищников k_2 и число жертв L, истребляемых в единицу времени одним хищником, не зависит от y.

2) Прирост числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Функции $k_1(x)$, k_2 (x), $L(x)$, - непрерывны и определены на положительной полуоси x, $y \geq 0$.

Предположения в модели Колмогорова (2)

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

3) $dk_1/dx<0$. Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.

4) $dk_2 / dx>0$, $k_2(0) < 0 < k_2(\infty)$.

С ростом численности жертв коэффициент размножения хищников монотонно возрастает, переходя от отрицательных значений, (когда нечего есть) к положительным.

5) Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени $L(x)>0$ при $x>0$; $L(0)=0$.

Стационарные решения в модели Колмогорова

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

(1). $\bar{x}=0; \quad \bar{y}=0.$

Начало координат при любых значениях параметров представляет собой седло

(2). $\bar{x}=A, \ \bar{y}=0.$

A определяется из уравнения:

$k_1\,(A)=0.$

Стационарное решение (2) - седло, если $B<A$

B определяется из уравнения $k_2(B)=0$

если $B>A$, (2) - устойчивый узел.

Стационарные решения в модели Колмогорова (2)

$$\frac{dx}{dt} = k_1(x)x - L(x)y,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2(x)y.$$

(3). $\bar{x}=B, \; \bar{y}=C.$

Величина С определяется из уравнений:

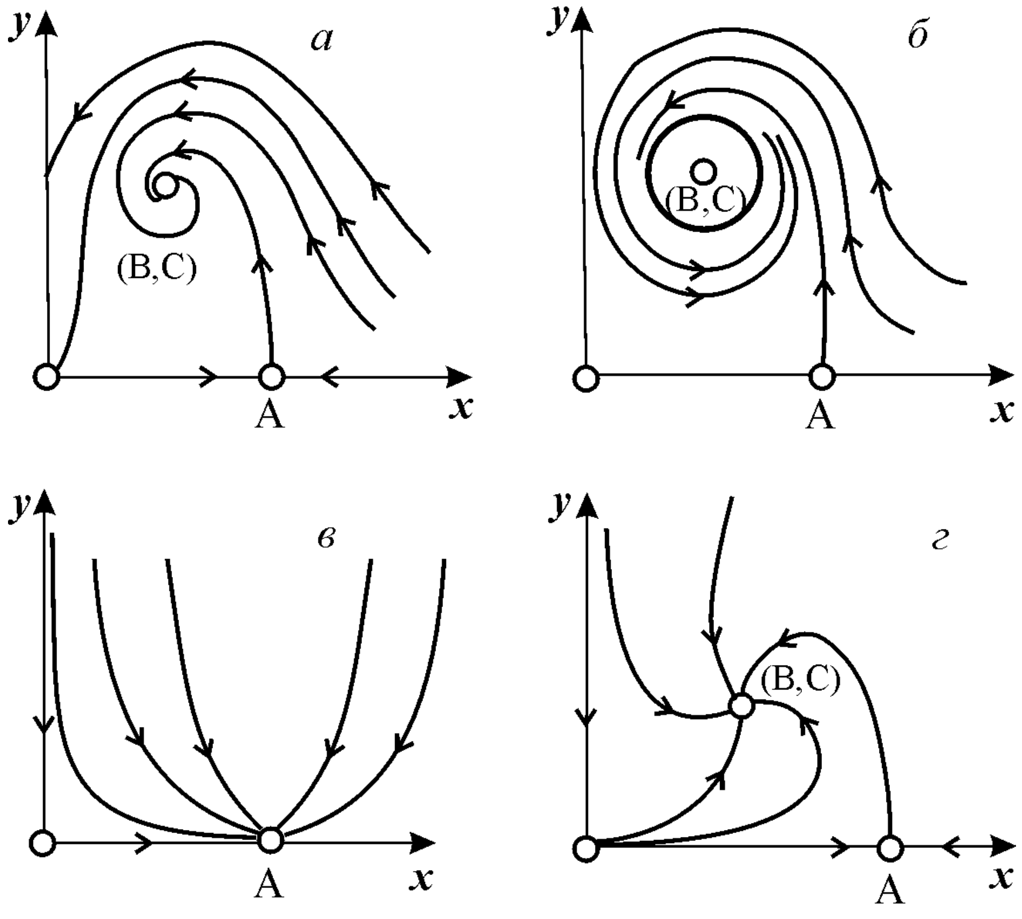
$$k_2(B) = 0; \; k_1(B)B - L(B)C = 0$$

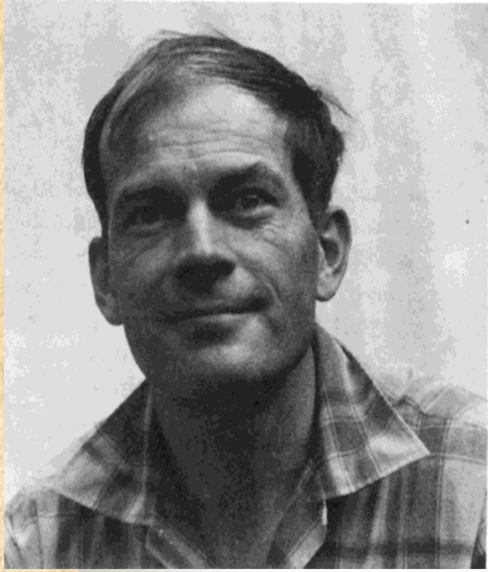
Точка (3) – фокус или узел устойчивость которых зависит от знака величины σ

$\sigma^2 = -k_1(B) - k_1(B)B + L(B)C.$

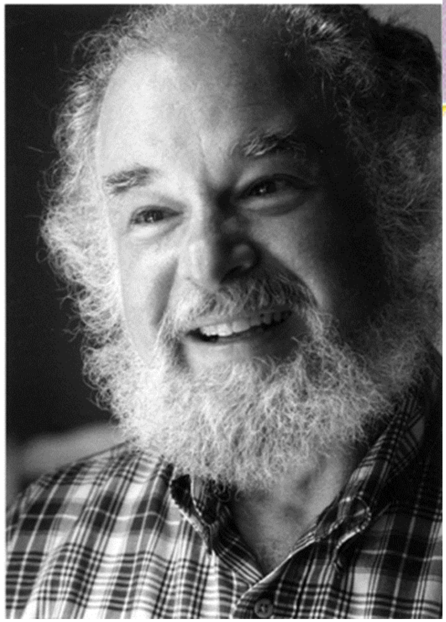
Если σ>0, точка устойчива, если σ<0 - точка неустойчива, и вокруг нее могут существовать предельные циклы

Фазовые портреты в модели Колмогорова





Модель Розенцвейга-Макартура (1965)



МакÁртур Роберт
(MacArthur Robert, 1930-1972)

Американский биолог, эколог. Работы по динамике популяций и разнообразию экологических сообществ

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

$$\frac{dy}{dt} = -ey + k\Phi(x, y),$$

Розенцвéйг Майкл Л.
(Rosenzweig Michael L.)

Профессор. Университета Аризона, США основатель и главный редактор журнала "Evolutionary Ecology" (с 1986)

Модель взаимодействия двух видов насекомых

MacArtur R. Graphycal analysis of ecological systems// Division of biology report Perinceton University. 1971

$$\frac{dx}{dt} = x(k_1 - k_2 x - x^2 + k_3 y - k_4 xy - y^2),$$

$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6 y - k_7 x + k_8 xy + k_9 x^2)$$

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

$$\frac{dy}{dt} = -ey + k\Phi(x, y),$$

Модель взаимодействия двух видов Макартура

$$\frac{dx}{dt} = x(k_1 - k_2x - x^2 + k_3y - k_4xy - y^2),$$

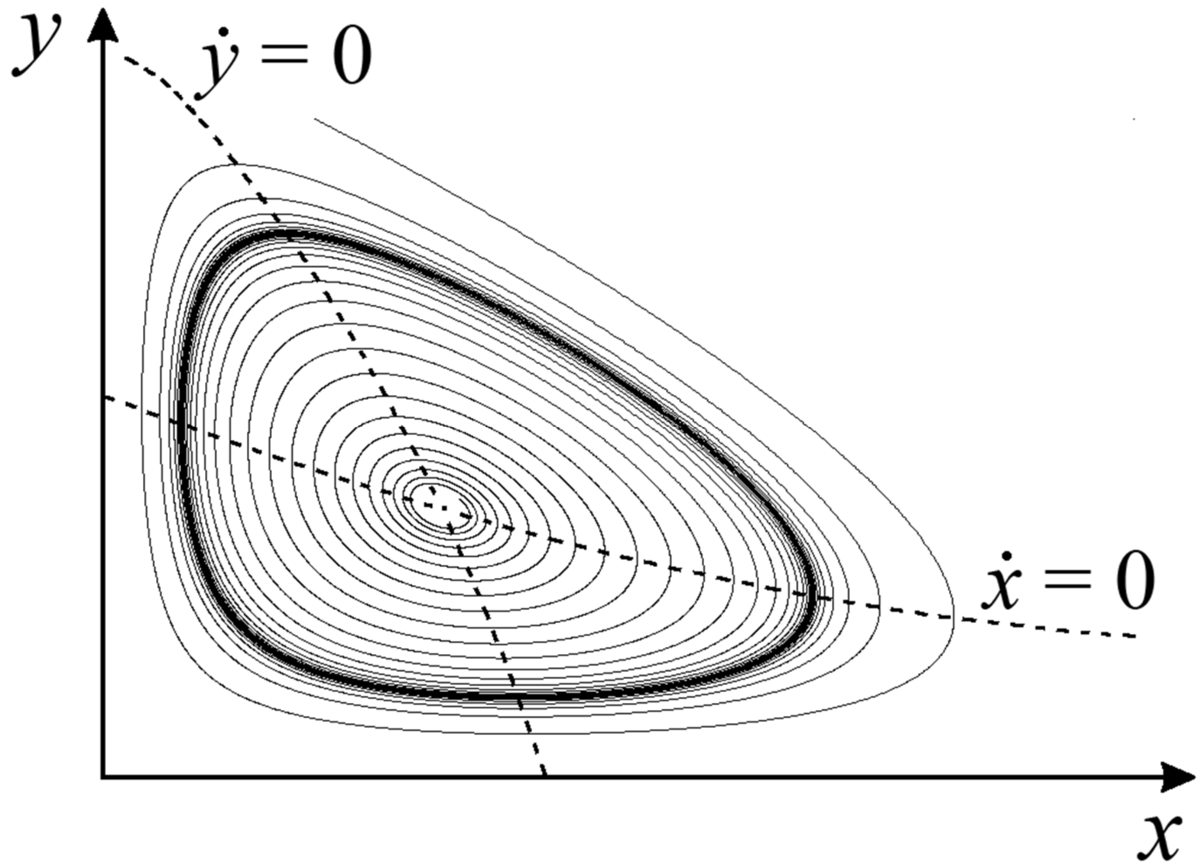
$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6y - k_7x + k_8xy + k_9x^2)$$

Первое уравнение. Насекомые вида x поедают личинок вида y (член $+ k_3y$), но взрослые особи вида y поедают личинок вида x при условии высокой численности видов x или y или обоих видов (члены $- k_4xy$, $- y^2$). При малых x смертность вида x выше, чем его естественный прирост:

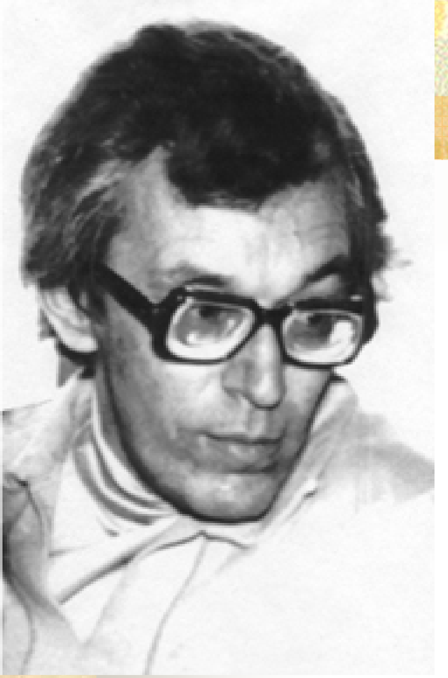
($k_1 - k_2x - x^2 < 0$ при малых x).

Во втором уравнении член k_5 отражает естественный прирост вида y; $-k_6y$ – самоограничение этого вида, $-k_7x$ – поедание личинок вида y насекомыми вида x, k_8xy, k_9x^2 – прирост биомассы вида y за счет поедания взрослыми насекомыми вида y личинок вида x.

Фазовый портрет модели Макартура



Значения параметров: $k1 = 9$, $k2 = 5$, $k3 = 11$, $k4 = 1$, $k5 = 7$, $k6 = 4$, $k7 = 8$, $k8 = 2$



А.Д. Базыкин

Биофизика взаимодействующих популяций. М., Наука, 1985;
Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М., ИКИ, 2003

Александр Дмитриевич Базыкин
1940-1954

Российский биолог и биофизик
Работы по динамике популяций

$$\frac{dx}{dt} = Ax - \frac{Bxy}{1 + px} - Ex^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -Cy + \frac{Dxy}{1 + px} - My^2.$$

Модель Базыкина в безразмерных переменных

$x \to (A/D)x;\ y \to (A/D)y; t \to (1/A)t;\ \gamma = c/A;$
$\alpha = PD/A;\ \varepsilon = E/D;\ \mu = M/B$

$$\frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \mu y^2$$

Параметрический портрет системы Базыкина при фиксированных γ и малых ε

$$\frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \mu y^2$$

В системе возможны:

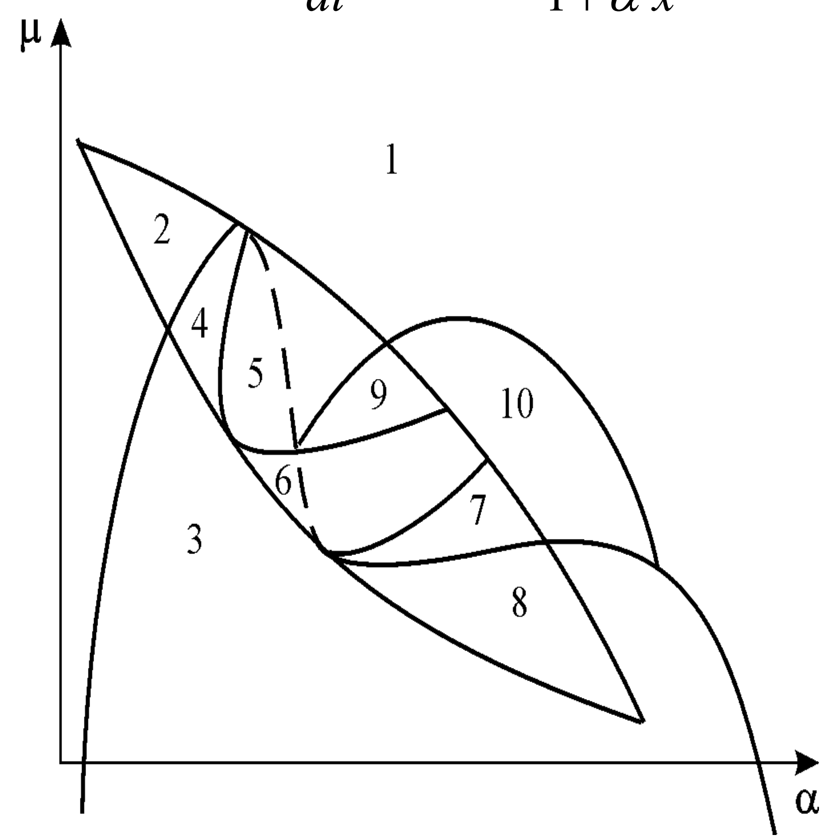
1) одно устойчивое равновесие (области 1 и 5);

2) один устойчивый предельный цикл (области 3 и 8);

3) два устойчивых равновесия (область 2)

4) устойчивый предельный цикл и неустойчивое равновесие внутри него (области 6, 7, 9, 10)

5) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие вне его (область 4).

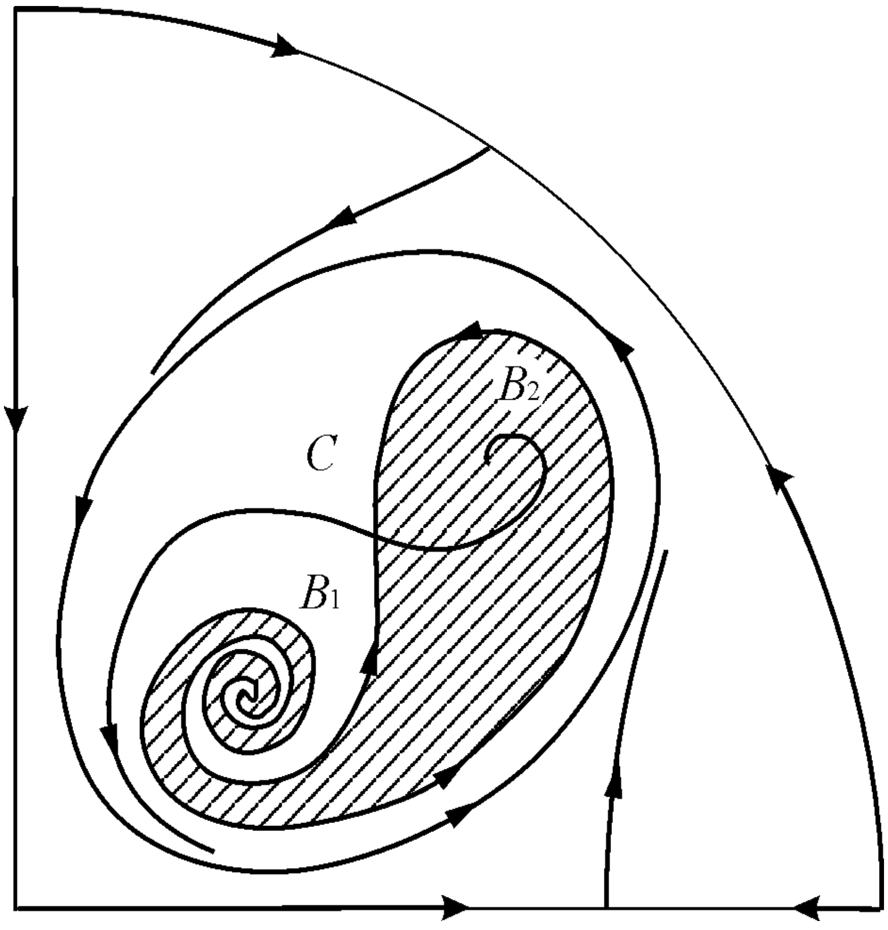


Набор фазовых портретов системы возможных в конечной части первого квадранта и соответствующих областям 1 - 10 параметрического портрета

(Базыкин, 1985)

Фазовые портреты изображены в положительном двуугольнике сферы Пуанкаре. Бесконечность отображается на внутренность сферы конечного радиуса

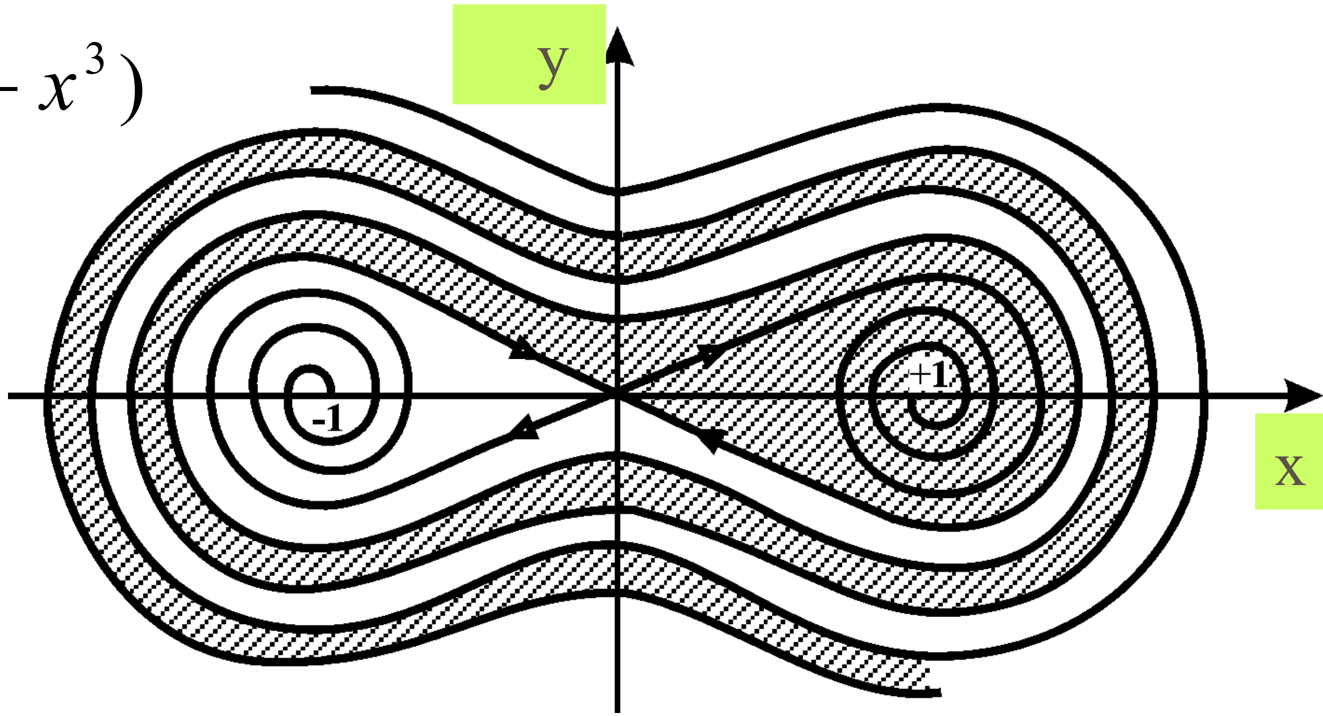
Фазовый портрет системы для параметрической области 6. Область притяжения B_2 заштрихована



Фазовый портрет «слоистой» системы: “шарик в ложбине с двумя лунками”. Темным обозначена область притяжения стационарного состояния (+1) (Д.С.Чернавский)

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

$$\frac{dy}{dt} = -ay + b(x - x^3)$$



Литература

Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. // Проблемы кибернетики. М., 1972, Вып.5.

MacArtur R. Graphycal analysis of ecological systems// Division of biology report Perinceton University. 1971

А.Д.Базыкин “Биофизика взаимодействующих популяций”. М., Наука, 1985.

A.D.Bazykin. Nonlinear Dynamics of Interacting Populations. World Sci. Publ. 1998

V.Volterra. Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris, 1931

В.Вольтерра: «Математическая теория борьбы за существование». М.. Наука, 1976

Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934.

Г.Ф.Гаузе. Борьба за существование. М-Ижевск, 2002

Моделирование микробных популяций

Галина Юрьевна Ризниченко

119992 Москва ГСП-2, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Биологический ф-т, каф. Биофизики, к.119

тел (495)9390289; Факс (495)9391115;

E-mail: riznich@biophys.msu.ru

План лекции

- *Микробные популяции как объект моделирования и управления.*
- *Непрерывная культура микроорганизмов. Модель Моно.*
- *Микроэволюционные процессы в микробных популяциях.*
- *Возрастные распределения.*
- *Двухвозрастная модель.*
- *Непрерывные возрастные распределения.*

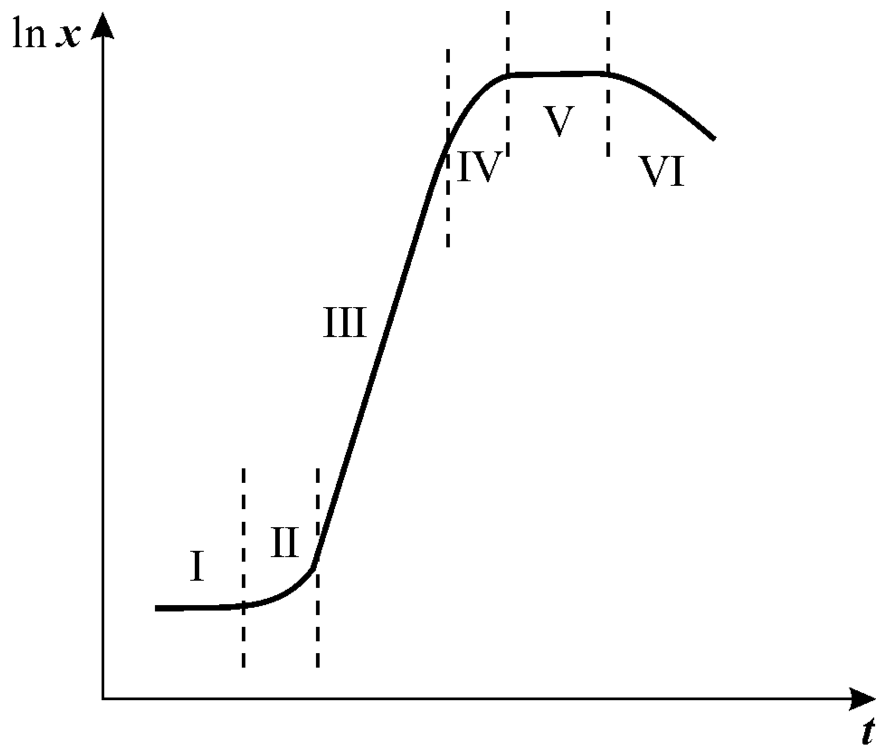
Преимущества микробных культур

Микроорганизмы имеют высокое отношение поверхности к объему и поэтому высокие интенсивности обмена с окружающей средой. С этим связаны:

- высокие скорости размножения микроорганизмов,
- большой прирост биомассы,
- высокая скорость роста микробных популяций
- высокая скорость микроэволюционных процессов в микробных сообществах.

Кривая роста микробной культуры при периодическом культивировании

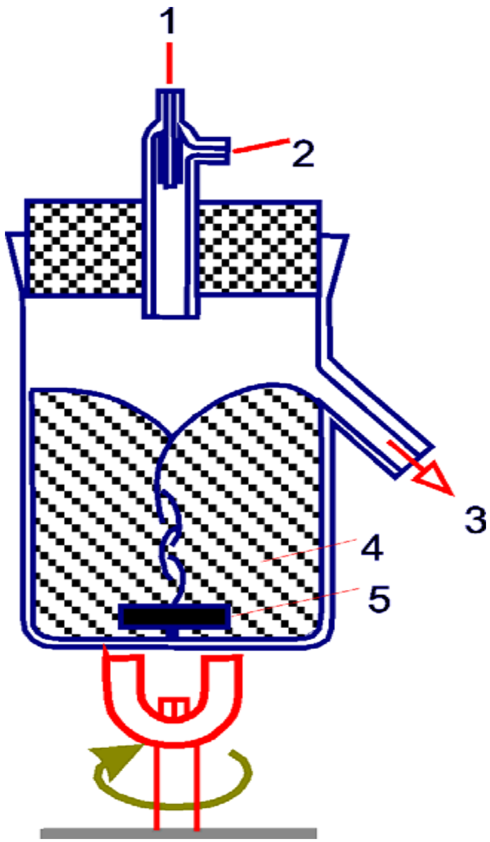
1 – лаг-фаза;
II – фаза ускорения роста;
III – фаза экспоненциального роста;
IV – фаза замедления роста;
V – фаза стационарная;
VI – фаза отмирания культуры



Установка непрерывного культивирования

1 – регулятор
2 – поступление субстрата,
3 – отток (вымывание) смеси субстрата и биомассы,
4 – культура внутри культиватора,
5 – мешалка

$$\frac{dx}{dt} = x(\mu - v)$$



Модель Моно (J. Monod “Recherches sur la croissanse des cultures bacteriennes”, 1942)

Формула Моно

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\mu_m S}{K_S + S} x$$

μ_m -максимальная скорость роста микроорганизмов при данных условиях;
K_S - константа, численно равная концентрации субстрата, при которой скорость роста культуры равна половине максимальной

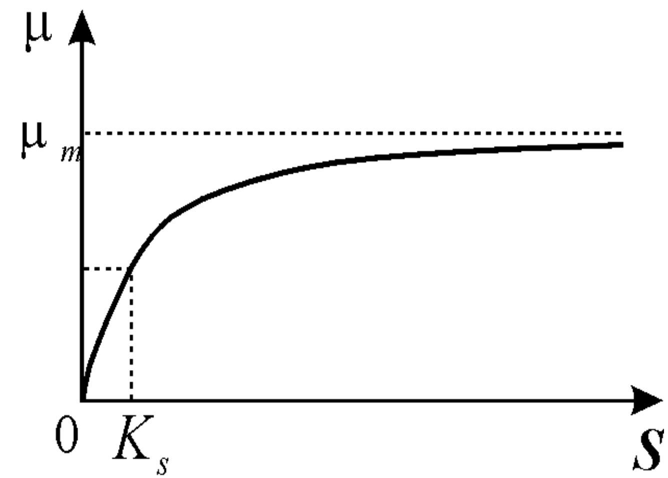


График зависимости скорости роста от концентрации субстрата в соответствии с формулой Моно

Модель Моно (Исследование роста культуры бактерий)

$$\frac{dx}{dt} = \mu(S)x - Dx,$$

$$\frac{dS}{dt} = DS_0 - \alpha\,\mu(S)x - DS,$$

$$\mu(S) = \frac{\mu_m S}{K_m + S}$$

S – концентрация субстрата; x - концентрация клеток в культиваторе

S_0 – концентрация субстрата, поступившего в культиватор

D – скорость протока (разбавления) культуры

α^{-1} – экономический коэффициент, показывающий,

какая часть поглощенного субстрата идет на приращение биомассы.

Безразмерные уравнения Моно

$$x' = \frac{\alpha\, x}{K_S}, \quad y' = \frac{S}{K_S}, \quad y_0 = \frac{S_0}{K_S};$$

$$t' = t\mu_m, \quad D' = \frac{D}{\mu_m}$$

$$\frac{dx}{dt} = \mu(y)x - Dx,$$

$$\frac{dy}{dt} = -\mu(y)x + D(y_0 - y)$$

$$\mu(y) = \frac{y}{1+y}$$

Стационарные решения системы Моно (хемостат)

Режим вымывания

$$\bar{x}_1 = 0, \ \bar{y}_1 = y_0;$$

Рабочий режим

$$\bar{x}_2 = y_0 - \frac{D}{1-D}, \ \bar{y}_2 = \frac{D}{1-D}$$

Скорость вымывания

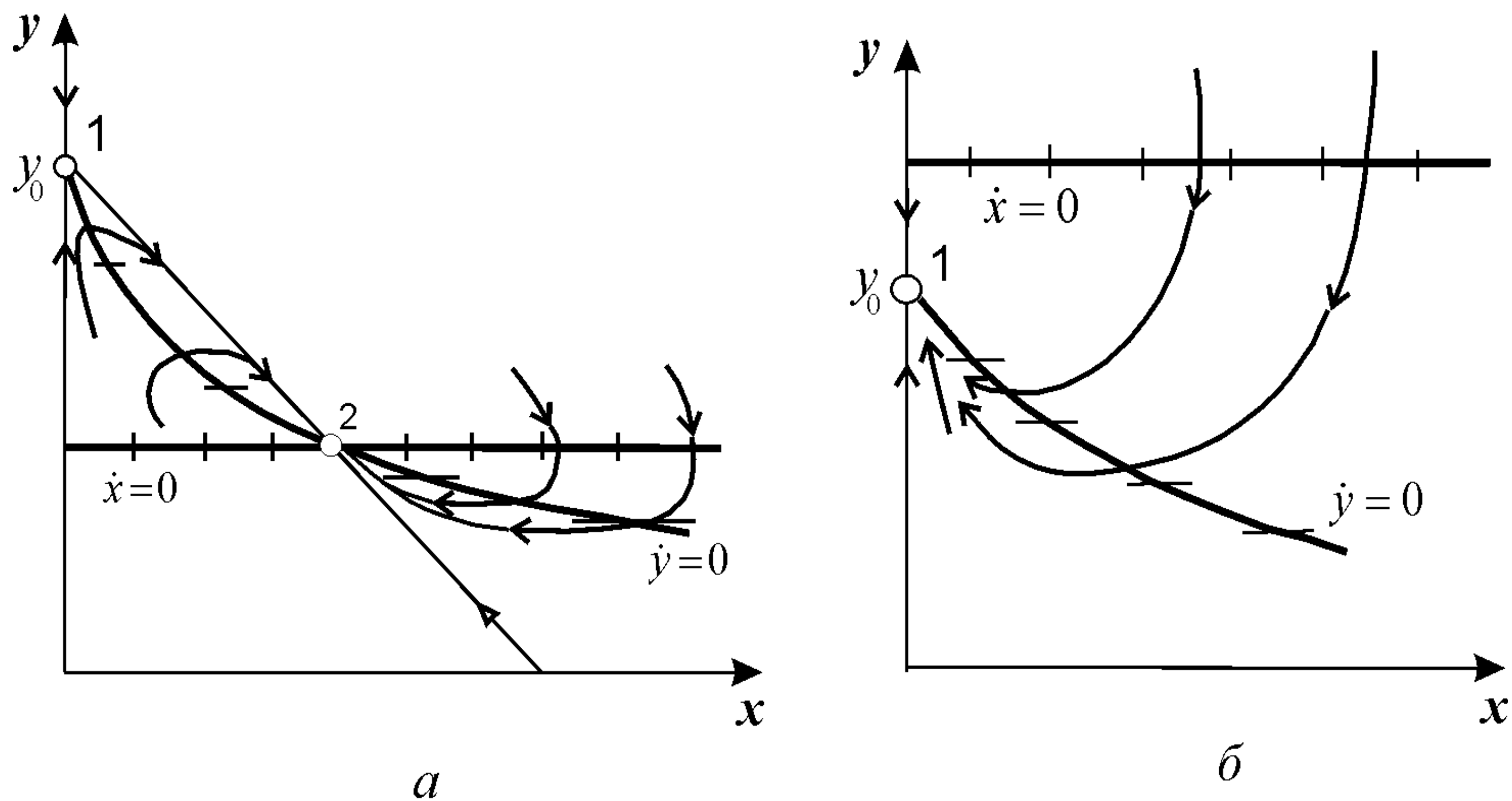
ненулевое стационарное значение биомассы имеет смысл только в случае, когда безразмерная скорость протока D меньше определенной величины

$$D_0 = \frac{\mu_m y_0}{K_S + y_0}$$

Граничное значение скорости протока называется скоростью вымывания. В безразмерном виде его величина равна:

$$D \le \frac{y_0}{1 + y_0} = D_0$$

Фазовые портреты модели Моно



а – стационарный режим работы, *б* – режим вымывания.

Ингибирующее действие субстрата и продукта

при больших концентрациях субстрат может оказывать ингибирующее действие,

$$\mu(S) = \frac{\mu_m S}{K_m + S + AS^2}$$

Формула Моно-Иерусалимского.

$$\mu(S) = \frac{\mu_m S}{(K_m + S) + (K_P + P)}$$

Двухвозрастная культура (Степанова, 1985)

Наталья Вячеславовна Степанова (1931-1993)
Русский советский физик, биофизик.
Модели микробиологии и иммунологии

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{2}{T_2} N_2 - \frac{1}{T_1} N_1 - DN_1,$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \frac{1}{T_1} N_1 - \frac{1}{T_2} N_2 - DN_2$$

N_1 – «молодые» клетки, не способные к делению
N_2 – «старые» клетки, способные к делению

Скорость деления

$$T_2^{-1} = \omega = \omega_0 \left[1 + \left(\frac{I}{k_1} \right)^n \right]^{-1}$$

$$I = F(N_2)$$

I – концентрация ингибирующего метаболита
k_1 – константа ингибирования

Система в безразмерных переменных

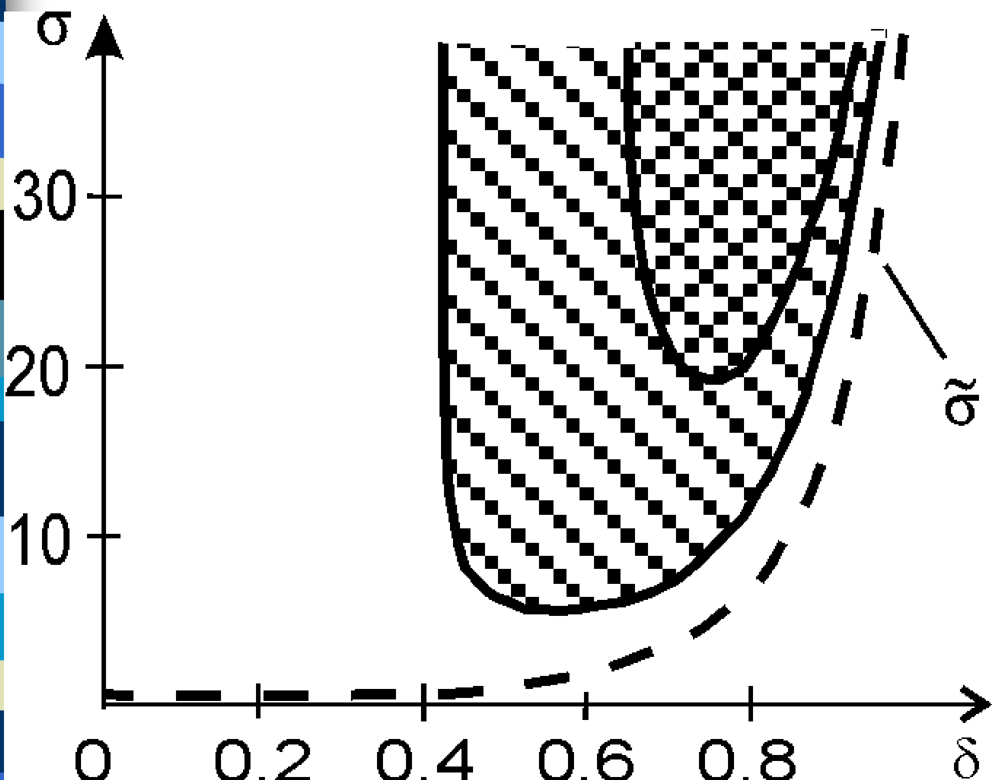
$$x = \frac{N_1}{N_0}, \quad y = \frac{N_2}{N_0}, \; t' = \frac{t}{T_1}, \; \sigma = \omega_0 T_1, \quad \delta = DT_1$$

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{2\sigma y}{1 + y^n} - (\delta + 1)x,$$

$$\frac{dy}{dt} = x - \delta y - \frac{\sigma y}{1 + y^n}$$

n – порядок ингибирования

Параметрические области неустойчивости стационарного ненулевого решения при n=2 (двойная штриховка) и n=3 (простая штриховка)



$$\frac{dx}{dt} = -\frac{2\sigma y}{1+y^n} - (\delta+1)x,$$

$$\frac{dy}{dt} = x - \delta y - \frac{\sigma y}{1+y^n}$$

$$\bar{x} = 2\sigma\bar{y}\frac{1}{1-\delta},$$

$$\bar{y} = \frac{(1-\delta)\sigma}{(1+\delta)\sigma} - 1$$

Фазовый портрет системы в области неустойчивости ненулевого стационарного решения. Жирная линия – предельный цикл