

МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ 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

- *Гипотезы Вольтерра.*
- *Аналогии с химической кинетикой.*
- *Вольтерровские модели взаимодействий.*
- *Классификация типов взаимодействий
Конкуренция. Хищник-жертва*



План (2)

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

Вито Вольтерра

Vito Volterra. Lecons sur la Theorie
Mathematique de la Lutte pour la Vie. Paris, 1931



Русский перевод книги Вольтерра вышел в 1976 г. под названием:
«Математическая теория борьбы за существование»
М., Наука, 1976
Изд. РХД, 2004

Послесловие Ю.М. Свирижева,
в котором рассматривается история развития
математической экологии в период 1931-1976 гг.





Гипотезы Вольтерра (1)

- 1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.
- 2. Особи каждого вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей.
- 3. Хищные виды поедают жертв, причем в единицу времени количество съеденных жертв всегда пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению количества хищников на количество жертв.



Гипотезы Вольтерра (2)

- 4. Если имеется пища в ограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемой видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятому с некоторым коэффициентом, зависящим от вида (модели межвидовой конкуренции).
- 5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида.
- 6. Если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, т.е. за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи.

Классификация типов взаимодействий в терминах параметров уравнений

- N_1 – численность жертв
- N_2 - численность хищников
- a_i - коэффициенты собственной скорости роста видов,
- c_i - константы самоограничения численности (внутри видовой конкуренции)
- b_{ij} - константы взаимодействия видов, $(i, j=1,2)$.

$$\frac{dN_1}{dt} = a_1 N_1 + b_{12} N_1 N_2 - c_1 N_1^2,$$

$$\frac{dN_2}{dt} = a_2 N_2 + b_{21} N_1 N_2 - c_2 N_2^2$$

ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

| | | | |
|---------------|---|---|--------------------------|
| СИМБИОЗ | + | + | $b_{12}, b_{21} > 0$ |
| КОММЕНСАЛИЗМ | + | 0 | $b_{12} > 0, b_{21} = 0$ |
| ХИЩНИК-ЖЕРТВА | + | - | $b_{12} > 0, b_{21} < 0$ |
| АМЕНСАЛИЗМ | 0 | - | $b_{12} = 0, b_{21} < 0$ |
| КОНКУРЕНЦИЯ | - | - | $b_{12}, b_{21} < 0$ |
| НЕЙТРАЛИЗМ | 0 | 0 | $b_{12}, b_{21} = 0$ |



Уравнения КОНКУРЕНЦИИ

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 (a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 (a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

Стационарные решения системы «конкуренция»

$$(1). \quad \bar{x}_1^{(1)} = 0, \quad \bar{x}_2^{(1)} = 0$$


Начало координат при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел.

$$(2). \quad \bar{x}_1^{(2)} = 0, \quad \bar{x}_2^{(2)} = \frac{a_2}{c_2}$$

седло при $a_1 > b_{12} / c_2$

устойчивый узел при $a_1 < b_{12} / c_2$

Это условие означает, что вид вымирает, если его собственная скорость роста меньше некоторой критической величины.



(3).

$$\bar{x}_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1} \quad \bar{x}_2^{(3)} = 0$$

(3) — седло при $a_2 > b_{21}/c_1$
устойчивый узел при $a_2 < b_{21}/c_1$

(4).

$$x_1 = \frac{a_1 c_2 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 - b_{12} b_{21}}; \quad x_2 = \frac{c_1 b_{12} - b_{21} a_1}{c_1 c_2 - b_{12} b_{21}}.$$

Условие сосуществования видов

$$\frac{a_1 b_{12}}{c_2} < a_1 < \frac{a_2 c_1}{b_{21}}$$

- a_i - коэффициенты собственной скорости роста видов,
- c_i - константы самоограничения численности (внутри видовой конкуренции)
- b_{ij} - константы взаимодействия видов, $(i, j=1,2)$.


$$b_{12}b_{21} < c_1c_2,$$

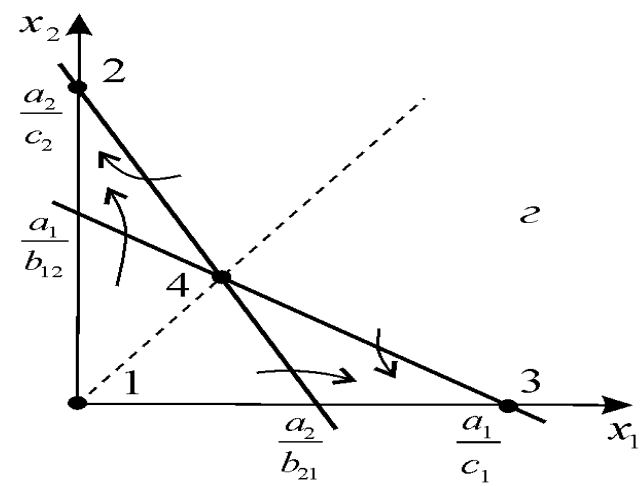
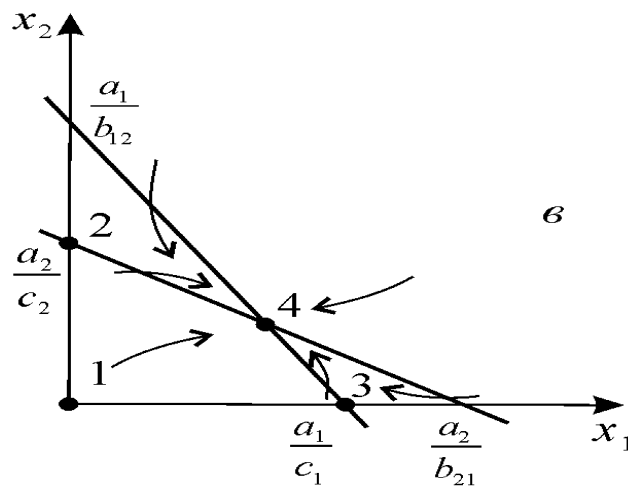
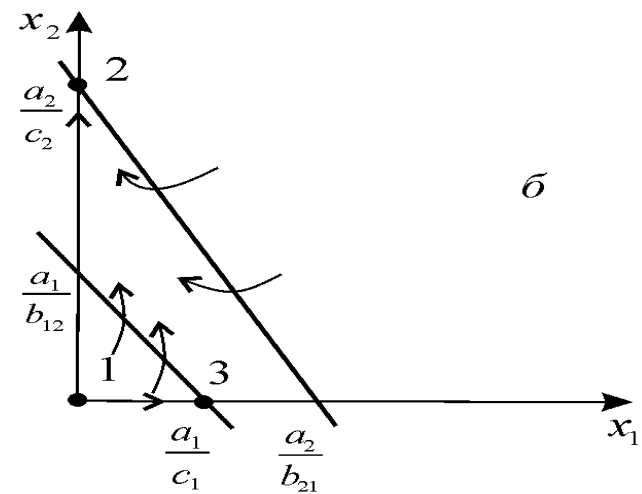
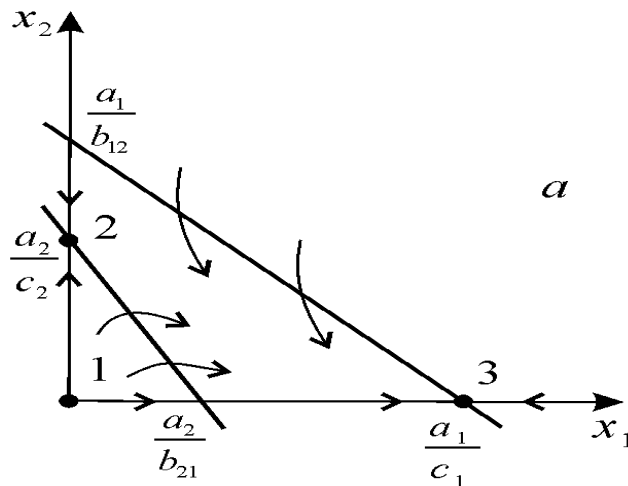
Произведение коэффициентов межпопуляционного взаимодействия меньше произведения коэффициентов внутри популяционного взаимодействия.

Пусть естественные скорости роста двух рассматриваемых видов a_1 , a_2 одинаковы. Тогда необходимым для устойчивости условием будет

$$c_2 > b_{12}, \quad c_1 > b_{21}.$$

ФАЗОВЫЕ ПОРТРЕТЫ конкуренции

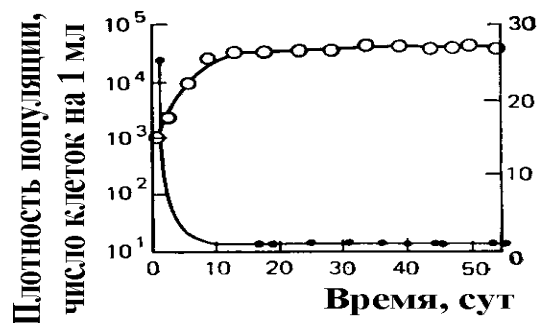
Прямые – нуль -изоклины



Конкуренция у диатомовых водорослей. *а* - при выращивании в монокультуре *Asterionella formosa* выходит на постоянный уровень плотности и поддерживает концентрацию ресурса (силиката) на постоянно низком уровне. *б* - при выращивании в монокультуре *Synedra* ведет себя сходным образом и поддерживает концентрацию силиката на еще более низком уровне. *в* - при совместном культивировании (в двух повторностях) *Synedra* вытесняет *Asterionella formosa*. (Tilmanetal, 1981)

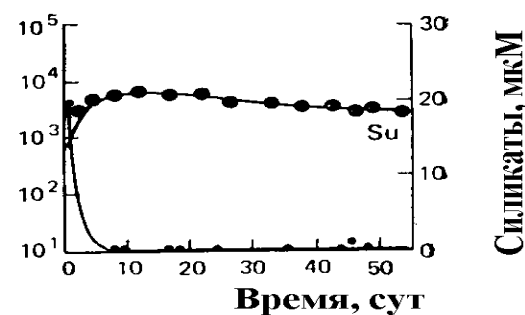
Монокультура *Asterionella*

а



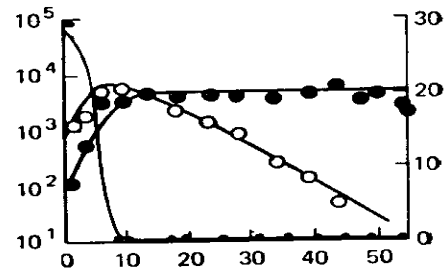
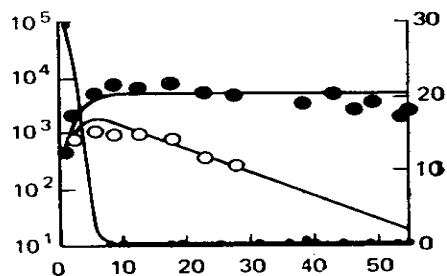
Монокультура *Synedra*

б



Межвидовая конкуренция

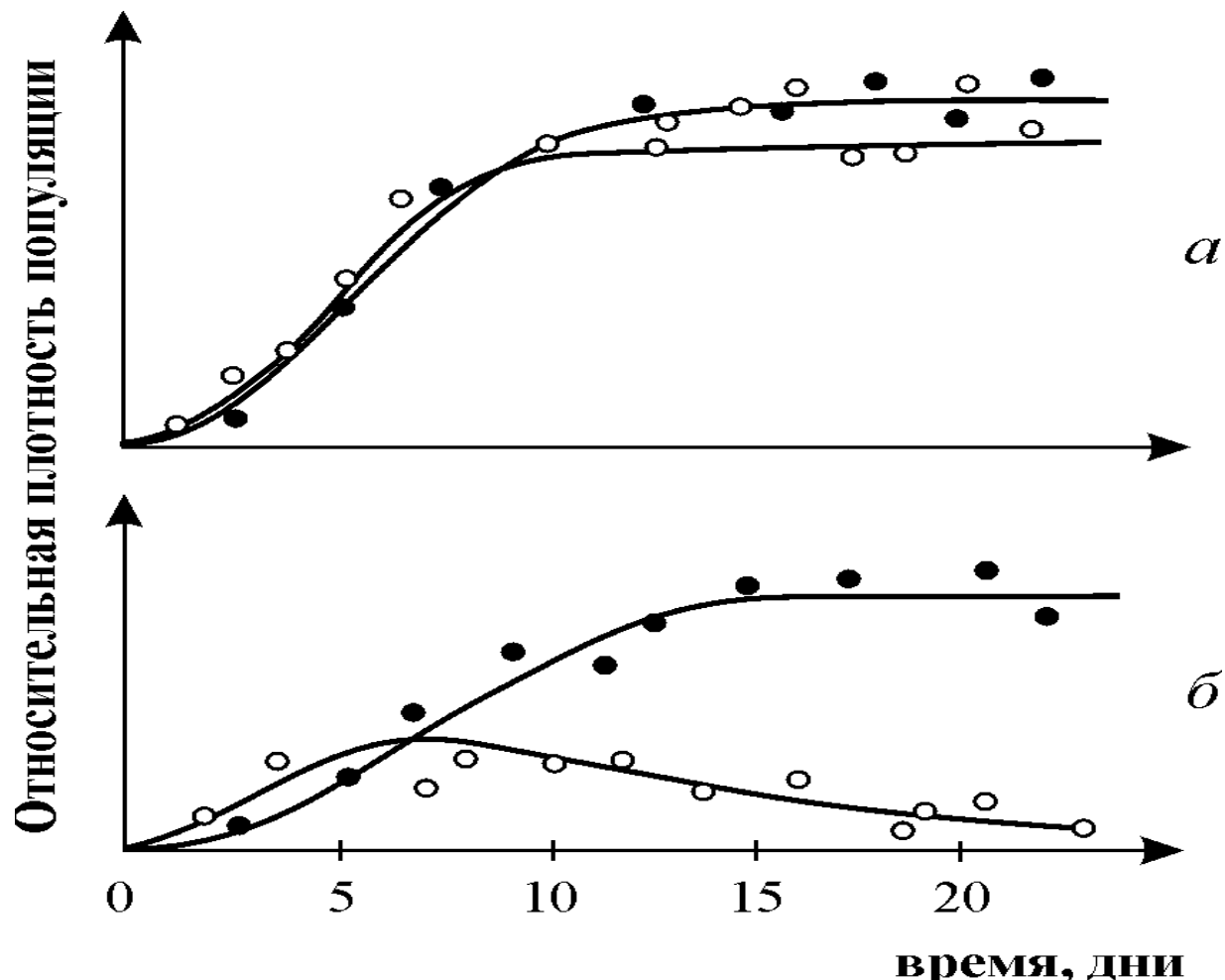
в



Asterionella ○ — ○
Synedra ● — ●

Время, сут

a - Кривые роста популяций двух видов *Paramecium* в одновидовых культурах. Черные кружки – *P. aurelia*, белые кружки – *P. caudatum*
б - Кривые роста *P. aurelia* и *P. caudatum* в смешанной культуре.
По Gause, 1934



ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

| | | | |
|---------------|---|---|--------------------------|
| СИМБИОЗ | + | + | $b_{12}, b_{21} > 0$ |
| КОММЕНСАЛИЗМ | + | 0 | $b_{12} > 0, b_{21} = 0$ |
| ХИЩНИК-ЖЕРТВА | + | - | $b_{12} > 0, b_{21} < 0$ |
| АМЕНСАЛИЗМ | 0 | - | $b_{12} = 0, b_{21} < 0$ |
| КОНКУРЕНЦИЯ | - | - | $b_{12}, b_{21} < 0$ |
| НЕЙТРАЛИЗМ | 0 | 0 | $b_{12}, b_{21} = 0$ |



Система ХИЩНИК+ЖЕРТВА

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 (a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 (a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

Стационарные состояния

$$x_1^{(1)} = 0, x_2^{(1)} = 0$$

$$x_1^{(2)} = 0, x_2^{(2)} = \frac{a_2}{c_2}$$

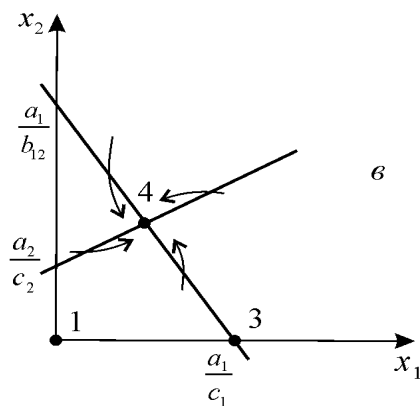
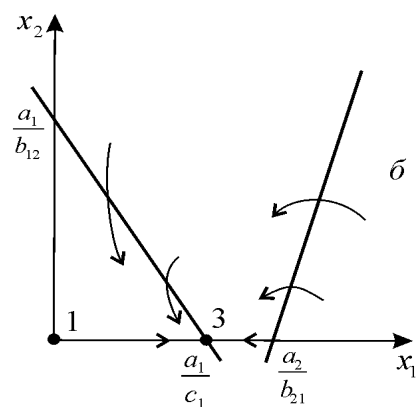
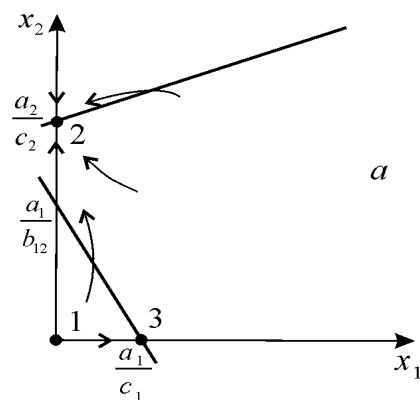
$$x_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1}, x_2^{(3)} = 0,$$

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1),$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2)$$

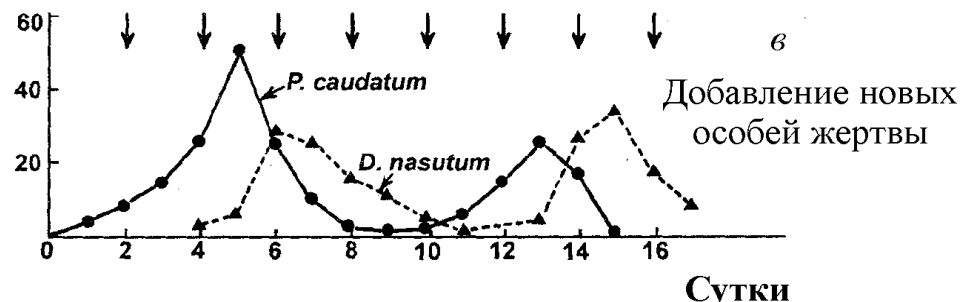
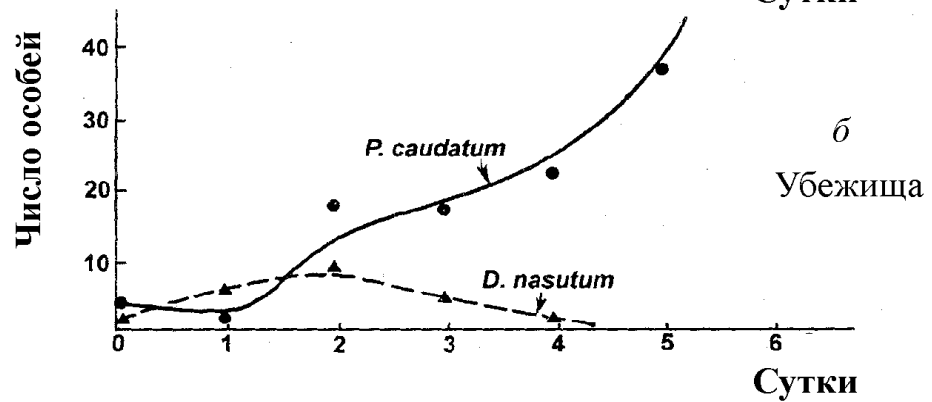
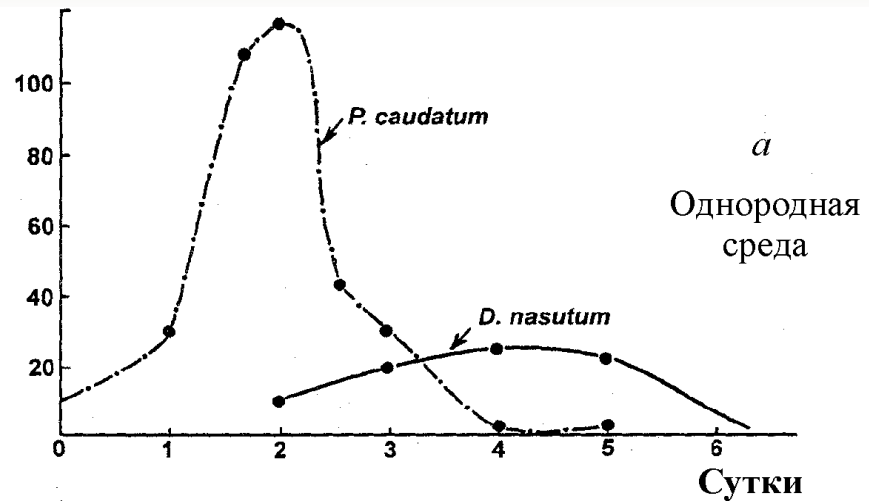
$$x_1^{(4)} = \frac{a_1c_1 - a_2b_{12}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}, x_2^{(4)} = \frac{a_2c_1 + a_1b_{21}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}$$

Изоклины на фазовом портрете хищник-жертва

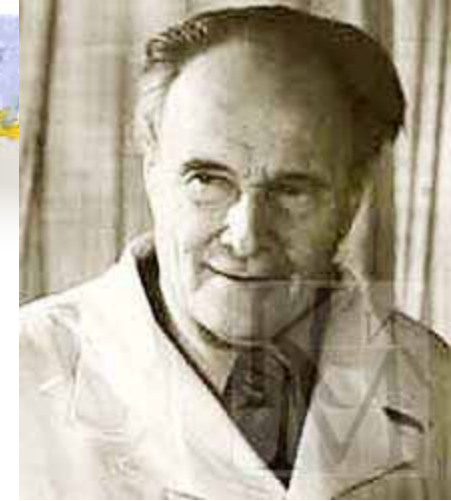


Рост *Paramecium caudatum* и хищной инфузории *Dadinium nasutum*.

Из: Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934.
Г.Ф.Гаузе. Борьба за существование. Москва-Ижевск, 2002



Гаузе Георгий Францевич (1910-1986)



- советский биолог, внес вклад в самые разные области биологии и медицины: исследовал проблемы экологии, эволюционной теории и цитологии, является одним из основоположников современного учения об антибиотиках. В 1942 г. Г.Ф. Гаузе и М.Г. Бражникова открыли первый в нашей стране оригинальный антибиотик грамицидин С (советский), который был внедрён в медицинскую практику и использовался для лечения и профилактики раневых инфекций в период Великой Отечественной войны.