

Екологія і медицина

Найпростіші диференціальні моделі в екології. Екологія – наука, що вивчає взаємовідносини людини і живих організмів загалом із довкіллям. Основним об'єктом вивчення екології є еволюція популяцій, тобто сукупностей організмів певного виду, що займають обмежений ареал (територію поширення), вільно схрещуються між собою і дають плодове потомство.

Нехай $x(t)$ – число особин у популяції в момент часу t . Якщо позначити через A число особин популяції, що народжуються за одиницю часу, а через B – число особин, що помирають за одиницю часу, то досить ґрунтовно можна стверджувати, що зміна чисельності популяції з плином часу дається формулою

$$\frac{dx}{dt} = A - B. \quad (12.1)$$

Завдання тепер полягає в тому, щоб описати залежність A і B від x . Найпростішим випадком є ситуація, коли $A = ax$, $B = bx$, де a і b – коефіцієнти народжуваності та смертності відповідно. Тоді диференціальне рівняння (12.1) запишеться у вигляді

$$\frac{dx}{dt} = (a - b)x, \quad a, b > 0. \quad (12.2)$$

Припускаючи, що в початковий момент часу $t = t_0$ число особин у популяції рівне $x = x_0$, із рівняння (12.2) знаходимо

$$x(t) = x_0 e^{(a-b)(t-t_0)}.$$

Із отриманої рівності випливає, що у випадку $a > b$ число особин із плином часу необмежено зростає: $x \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$. Якщо ж $a < b$, то $x \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, і популяція стає вимираючою.

Наведена спрощена модель у ряді випадків відповідає дійсності, однак насправді практично всі моделі, що описують реальні явища й процеси, є нелінійними, тож замість диференціального рівняння (12.2) слід розглядати рівняння вигляду $dx/dt = f(x)$, де $f(x)$ – нелінійна функція, наприклад, рівняння

$$\frac{dx}{dt} = f(x) = ax - bx^2, \quad a, b > 0. \quad (12.3)$$

Припускаючи, що $x(t_0) = x_0$, із (12.3) знаходимо

$$x(t) = \frac{ab^{-1}x_0}{x_0 + (ab^{-1} - x_0)e^{-a(t-t_0)}}. \quad (12.4)$$

Із (12.4) очевидно, що при $t \rightarrow \infty$ число особин у популяції $x \rightarrow ab^{-1}$. При цьому можливі два випадки: якщо $ab^{-1} > x_0$, то граничне значення досягається з додатним, а якщо $ab^{-1} < x_0$, то з від'ємним приростом популяції. Зауважимо, що співвідношення (12.4) описує зокрема популяції фруктових шкідників і деяких видів бактерій.

Модель «хижак-жертва». Якщо розглядається кілька співіснуючих видів, наприклад, великих і малих риб, де малі риби становлять поживу для великих, то, складаючи диференціальне рівняння для кожного виду, дістанемо систему диференціальних рівнянь

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n), \quad i = \overline{1, n}.$$

Розглянемо детальніше диференціальну модель співіснування двох біологічних видів (популяцій) з одним типом хижаків і одним типом жертв, уперше отриману в 1925 р. Альфредом Лоткою (1880-1949). У 1926 р. незалежно від Лотки аналогічні, а також складніші моделі були розроблені Віто Вольтеррою (1860-1940), чий глибокі дослідження в області екологічних проблем заклали підвалини математичної теорії біологічних угруповань (математичної екології).

Рівняння системи «хижак-жертва» (моделі Лотки-Вольтерри) мають вигляд

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta y), \quad \frac{dy}{dt} = -y(\gamma - \delta x), \quad (12.5)$$

де $x(t)$ – число малих тварин-жертв, $y(t)$ – число хижаків (які годуються «жертвами») у момент часу t ; $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ – параметри (додатні сталі).

Рівняння (12.5) виражають зміну чисельності хижаків і жертв з урахуванням наступних процесів: **а)** розмноження жертв (доданок αx) та їх загибель унаслідок пожирання хижаками (доданок $-\beta xy$); **б)** розмноження хижаків, яке вважається пропорційним кількості поживи, тобто потенційних жертв (доданок δxy), та їх вимирання унаслідок зменшення кількості поживи (доданок $-\gamma y$).

Система (12.5) має дві стаціонарні точки (положення рівноваги): $x = 0, y = 0$ та $x = \gamma/\delta, y = \alpha/\beta$. Аналіз стійкості стаціонарних точок показує, що перша точка є сідлом, а друга – центром.

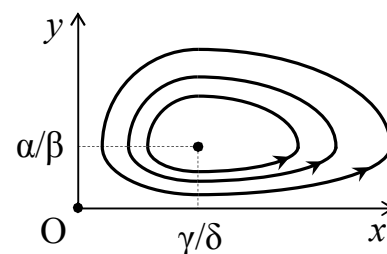
Знайдемо фазові траєкторії системи (12.5). Поділивши друге рівняння системи на перше, дістанемо звичайне диференціальне рівняння першого порядку

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{y(\gamma - \delta x)}{x(\alpha - \beta y)}.$$

Зінтегрувавши останнє рівняння шляхом відокремлення змінних, отримаємо його загальний розв'язок у вигляді

$$y^\alpha e^{-\beta y} \cdot x^\gamma e^{-\delta x} = C = \text{const}. \quad (12.6)$$

Співвідношення (12.6) називається *інтегралом руху* для системи (12.5). Інтеграл руху показує, що фазові траєкторії є замкнутими кривими, які проходять навколо стаціонарної точки-центра (мал. 12.1). Існування інтеграла руху обумовлює той факт, що величини популяцій визначаються початковими умовами. Так, якщо в початковий момент часу $t = 0$ $x(0) = x_0, y(0) = y_0$, то рух, тобто коливання чисельності популяцій, відбуватиметься по траєкторії, що відповідає значенню $C = y_0^\alpha e^{-\beta y_0} \cdot x_0^\gamma e^{-\delta x_0}$.



Мал. 12.1

При значному розмноженні жертв ($x > \gamma/\delta$) створюються умови для розмноження хижаків завдяки доступності поживи. Але надмірне розмноження хижаків ($y > \alpha/\beta$)

призводить до зменшення кількості жертв, і коли число жертв значно скоротиться ($x < \gamma/\delta$), хижаки також починають гинути через нестачу поживи. Тільки тоді, коли чисельність хижаків суттєво зменшиться ($y < \alpha/\beta$), популяція жертв знову починає зростати.

Система (12.5) має рівноважний стан, коли число хижаків і жертв є сталим ($y = 0$, $x = 0$ або $y = \alpha/\beta$, $x = \gamma/\delta$). Відхилення від цього стану призводить до періодичних коливань чисельності хижаків і жертв, тобто розв'язки системи (12.5) є періодичними функціями. При цьому максимум x не співпадає в часі з максимумом y , тобто коливання в популяціях відбуваються з різними фазами.

Модель Лотки-Вольтерри може бути узагальненою для більшої кількості популяцій $n > 2$. У цьому випадку маємо рівняння

$$\frac{dx_i}{dt} = \left(\alpha_i - \sum_{j=1}^n \beta_{ij} y_j \right) x_i, \quad \frac{dy_i}{dt} = \left(-\gamma_i + \sum_{j=1}^n \delta_{ij} x_j \right) y_i, \quad i = \overline{1, n},$$

де додатні параметри α_i , β_{ij} , γ_i , δ_{ij} мають такий же зміст, як і в моделі (12.5) із двома видами.

Зауважимо, що вивчення угруповань зі складнішими взаємовідносинами дає більш цікаві практичні результати. Так, наприклад, якщо дві популяції конкурують у боротьбі за одне й те саме джерело поживи (третя популяція), то можна показати, що один із видів почне вимирати. При цьому зрозуміло: якщо цим видом виявиться джерело поживи, то така ж доля спіткає і два інших види.

Задача про епідемії. Розглянемо одну з диференціальних моделей, яка зустрічається в математичній теорії епідемій.

Припустимо, що деяка популяція загальною чисельністю n особин поділяється на три групи залежно від сприйнятливості до певної хвороби:

- 1) особини, сприйнятливі до розглядуваної хвороби, але наразі здорові;
- 2) особини, які є носіями інфекції – вони хворі самі й становлять джерело поширення хвороби;
- 3) особини, які є здоровими і мають імунітет до даної хвороби.

Позначимо через $S(t)$, $I(t)$ і $R(t)$ число особин відповідно першої, другої та третьої груп у момент часу t . Таким чином,

$$S(t) + I(t) + R(t) = n. \quad (12.7)$$

Припустимо, що у випадку, коли кількість інфекційних особин перевищує деяке фіксоване число I^* (*епідемічний поріг*), то вони здатні заражати сприйнятливих до хвороби особин, тобто викликати спалах епідемії. За такого припущення береться до уваги факт ізоляції інфекційних особин до певного моменту часу (карантин чи перебування віддалено від сприйнятливих особин). При цьому швидкість зміни числа сприйнятливих до хвороби особин будемо вважати пропорційною числу самих сприйнятливих особин. А оскільки кожна сприйнятлива до хвороби особина, котра зрештою підхоплює хворобу, сама стає інфекційною, то швидкість зміни числа інфекційних особин буде рівною різниці за одиницю часу між числом особин, що захворіли, і тих, котрі вже одужують. Що стосується швидкості зміни числа інфекційних, але одужуючих особин, то її будемо рахувати пропорційною числу інфекційних особин.

Зрозуміло, що ці припущення значно спрощують реальну ситуацію, однак у ряді випадків вони відображають суть справи. Із їх урахуванням отримуємо диференціальні рівняння:

$$\frac{dS}{dt} = \begin{cases} -\alpha S, & I(t) > I^*, \\ 0, & I(t) \leq I^*; \end{cases} \quad \frac{dI}{dt} = \begin{cases} \alpha S - \beta I, & I(t) > I^*, \\ -\beta I, & I(t) \leq I^*; \end{cases} \quad \frac{dR(t)}{dt} = \beta I. \quad (12.8)$$

Коефіцієнти пропорційності α і β (додатні сталі) називатимемо відповідно *коефіцієнтами захворюваності й одужання*.

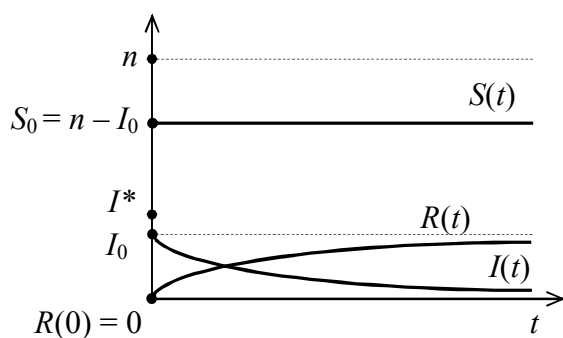
Для того, щоб розв'язки відповідних рівнянь визначалися однозначно, необхідно задати початкові умови. Задля простоти припустимо, що в момент часу $t = 0$ в популяції немає особин із імунитетом до хвороби, тобто $R(0) = 0$, а початкова кількість інфекційних особин рівна $I(0) = I_0$. Надалі будемо рахувати, що коефіцієнти захворюваності й одужання рівні, тобто $\alpha = \beta$, і дослідимо побудовану диференціальну модель у двох випадках.

1. Випадок недосягнення епідемічного порогу ($I_0 \leq I^*$). У цьому випадку з плином часу особини в популяції не піддаватимуться зараженню хворобою (це відповідає ситуації, коли досить багато інфекційних особин виявляються в ізоляції). При $\alpha = \beta$ з урахуванням побудованих вище рівнянь (12.7) і (12.8) одержимо диференціальну модель у вигляді

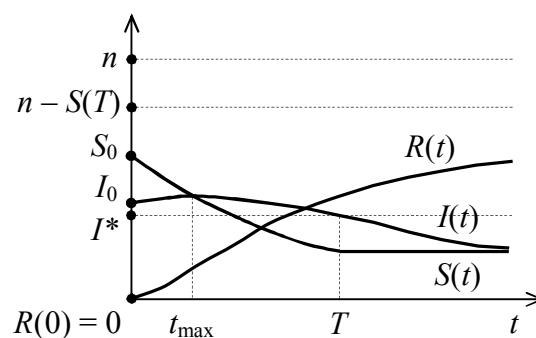
$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= 0, & \frac{dI}{dt} &= -\alpha I, & \frac{dR}{dt} &= \alpha I, \\ S(0) &= S_0 = n - I_0, & I(0) &= I_0, & R(0) &= 0. \end{aligned} \quad (12.9)$$

Зінтегрувавши задачу Коші (12.9), маємо: $S(t) = S_0 = n - I_0$, $I(t) = I_0 e^{-\alpha t}$, $R(t) = n - S(t) - I(t) = I_0 \cdot (1 - e^{-\alpha t})$.

На мал. 12.2 графічно показана зміна чисельності особин із ростом t у кожній із трьох груп у випадку $I_0 \leq I^*$.



Мал. 12.2



Мал. 12.3

2. Випадок перевищення епідемічного порогу ($I_0 > I^*$). У цьому випадку має існувати інтервал $t \in [0, T)$, в усіх точках якого справджується нерівність $I(t) > I^*$, оскільки за змістом задачі $I(t)$ повинна бути неперервною функцією змінної часу. Звідси випливає, що протягом проміжку часу $t \in [0, T)$ спостерігатиметься епідемія, коли

хвороба поширюватиметься на сприйнятливих до неї особин. Із (12.8) для періоду епідемії при $\alpha = \beta$ маємо:

$$\frac{dS}{dt} = -\alpha S, \quad \frac{dI}{dt} = \alpha(S - I), \quad \frac{dR}{dt} = \alpha I, \quad (12.10)$$

$$S(0) = S_0 = n - I_0, \quad I(0) = I_0, \quad R(0) = 0.$$

Зінтегрувавши задачу Коші (12.10), знаходимо

$$S(t) = S_0 e^{-\alpha t}, \quad (12.11)$$

$$I(t) = (I_0 + \alpha S_0 t) e^{-\alpha t}, \quad (12.12)$$

$$R(t) = n - S(t) - I(t) = n - [I_0 + S_0(1 + \alpha t)] e^{-\alpha t}$$

для всіх $t \in [0, T)$.

Практичний інтерес становлять також задачі знаходження конкретного значення моменту часу T , коли зараження сприйнятливих до хвороби осіб припиняється, що означає кінець епідемії, а також моменту піку епідемії t_{\max} , коли число інфекційних особин виявляється максимальним, після чого починається *спад епідемії*.

Із (12.11) маємо

$$S(T) = S_0 e^{-\alpha T} \Rightarrow T = \frac{1}{\alpha} \ln \frac{S_0}{S(T)}, \quad (12.13)$$

де $S(T) = \lim_{t \rightarrow \infty} S(t)$ означає число сприйнятливих особин, котрі уникають

захворюваності. Знаючи це значення, можна використати рівність (12.13) для передбачення часу припинення епідемії. Для знаходження $S(T)$ скористаємося рівністю (12.12), підставивши в неї значення T із (12.13) із урахуванням рівності $I(T) = I^*$, що впливає з вищенаведених міркувань. Маємо:

$$I^* = \left(I_0 + S_0 \ln \frac{S_0}{S(T)} \right) \cdot \frac{S(T)}{S_0}.$$

Останню рівність можна переписати у вигляді

$$\frac{I^*}{S(T)} + \ln S(T) = \frac{I_0}{S_0} + \ln S_0. \quad (12.14)$$

Оскільки I^* , I_0 і S_0 – відомі величини, то рівнянням (12.14) можна скористатися для розрахунку конкретного значення $S(T)$.

Щоб знайти момент піку епідемії, дослідимо на екстремум функцію (12.12) на інтервалі $t \in [0, T)$. Маємо:

$$\frac{dI}{dt} = [\alpha(S_0 - I_0) - \alpha^2 S_0 t] e^{-\alpha t} = 0.$$

Звідси час t_{\max} , коли $I(t)$ сягає максимального значення, буде рівним

$$t_{\max} = \alpha^{-1} \left(1 - \frac{I_0}{S_0} \right).$$

Підставивши це значення у (12.12), отримаємо, що

$$I_{\max} = S_0 e^{-[1 - I_0/S_0]} = S(t_{\max}).$$

Остання рівність зокрема показує, що в момент часу t_{\max} число сприйнятливих до хвороби особин співпадає з числом інфекційних особин.

Якщо $t > T$, то сприйнятливі особини вже не стають інфекційними, і диференціальною моделлю задачі буде система рівнянь (12.9) із початковими умовами, заданими в точці

$t = T$, в якій згідно з наведеним вище шукані функції набувають значень $S = S(T)$, $I = I^*$ і $R = n - S(T) - I^*$. Розв'язавши отриману задачу аналогічно до задачі Коші (12.9), маємо: $S(t) = S(T)$, $I(t) = I^* e^{-\alpha(t-T)}$ і $R(t) = n - S(T) - I^* e^{-\alpha(t-T)}$ для всіх $t > T$. Зміна чисельності особин із плином часу в кожній із трьох груп у випадку $I_0 > I^*$ схематично показана на мал. 12.3.

Джерела:

Амелькин В.В. Дифференциальные уравнения в приложениях. – М.: «Наука», 1987. – С. 24-33.