Лекция 19. Моделирование распространения возбудителей болезней и вредителей

1. Оценка потерь биологического урожая.
2. Прогнозирование развития болезней.
3. Математическая модель развития болезни.
4. Модели «хищник-жертва».
5. Биологический метод борьбы с нежелательным видом.
6. Модель эпидемии.

1. Оценка потерь биологического урожая. Оценка потерь урожая от вредителей и болезней – необходимый элемент любой системы управления, в основе которой лежат экономические критерии. Получить такую оценку очень трудно, поскольку принимаемые меры носят обычно профилактический (превентивный) характер. В этом случае определить точные экономические последствия практически невозможно. Часто успеха в борьбе с болезнями и вредителями добиваются без точного понимания особенностей системы и механизма ее действия, иногда даже не зная конкретного возбудителя болезни или вредителя и его биологии.

Оценка потерь биологического урожая является объектом эмпирического моделирования. В течение периода вегетации проводят наблюдения за ростом здоровых и больных растений, идентифицируют фенологические фазы, проводят количественную (чаще в процентах) оценку заболевания в различных фазах роста растения. Чтобы связать зависимую переменную Y (потери урожая в процентах) с независимыми переменными X_i (тяжесть заболевания в стадии i развития растения), обычно пользуются уравнением регрессии.

Пример: потери урожая пшеницы от листовой ржавчины можно оценить по следующей зависимости

$$Y = 5.3788 + 5.5260\,X_1 + 0.3308\,X_2 + 0.5019\,X_3$$

Где X_1, X_2, X_3 – степень тяжести поражения болезнью в фазах выхода в трубку, молочной и молочно-восковой спелости. Это уравнение «объясняет» около 80 % разброса экспериментальных данных. Аналогичные исследования проводились для оценки потерь картофеля от фитофтороза и по другим культурам от различных заболеваний.

Подобные уравнения регрессии иногда называют «многоточечной моделью». Это связано с тем, что с его помощью можно анализировать течение болезни в нескольких «точках» периода вегетации сельскохозяйственной культуры. Если возникает необходимость в краткосрочном анализе, то обычно применяют так называемую «модель критической точки», с помощью которой можно оценить влияние болезни на физиологию развивающегося растения в стационарной и критической фазе роста.

Пример: оценка потерь урожая риса от пирикуляриоза

$Y = 0{,}57\,X$, где X – процент пораженных гнилью узлов метелки через 30 дней после ее выбрасывания.

Пример: потери от стеблевой ржавчины пшеницы

$Y = -\,25{,}33 + \ln X$, где X – тяжесть заболевания, когда зерновка достигает ¾ своего окончательного размера.

Названные модели относят к классу линейных, решением их служат площади, ограниченные кривой развития болезни.

Разработка моделей, оценивающих влияние болезней и вредителей на параметры исследуемого растения, позволит напрямую прогнозировать урожай с учетом соответствующих потерь, а также понять механизм воздействия болезней и вредителей на физиологические процессы в самом растении.

2. Прогнозирование развития болезней. Болезнь на растении будет развиваться, если благоприятны условия, создаваемые растением-хозяином и внешней средой, если присутствует инокулят. Компоненты микроклимата зависят главным образом от погоды, надежно прогнозировать которую можно только на очень короткий период времени. Поэтому обычно задачу прогнозирования ставят в тех случаях, когда становится ясно, что благоприятные для развития болезни биологические и метеорологические условия уже сложились. И соответствующие меры по борьбе с заболеванием принимают только тогда, когда есть уверенность, что они оправданы.

Обычно в моделях не учитывают количество инокулята, присутствующего в данной фазе развития растений. При этом предполагают, что имеющегося инокулята достаточно для начала эпифитотии, проводят наблюдения за погодой, микроклиматом, прогнозируют развитие болезни на основе этих наблюдений.

Пример: прогноз возникновения фитофтороза картофеля.

Условия полагают благоприятными для развития фитофтороза, если:

Средняя температура за 5 суток $\leq 25{,}5^{o}$C;

Общее количество осадков за 10 суток ≥ 30 мм;

Минимальная температура в эти сутки $\geq 7{,}2^{o}$C.

Если было зарегистрировано 10 последовательных суток, каждые из которых соответствовали указанным условиям, то через 7-14 суток после завершения этой десятидневки прогнозируют возникновение фитофтороза. Одновременно рекомендуют принятие мер по борьбе с заболеванием. Однако для разных климатических условий (соотношение между осадками, относительной влажностью воздуха и температурой) могут потребоваться альтернативные прогнозирующие системы.

Для прогнозирования листовой и стеблевой ржавчины пшеницы были построены уравнения множественной регрессии. Чтобы получить оценку будущей скорости развития болезни, авторы этих моделей использовали около 15 метеорологических и биологических параметров.

3. Математическая модель развития болезни.

Такие болезни как фитофтороз картофеля или ржавчина зерновых, в начальной стадии поражения распространяются экспоненциально (по типу «сложных процентов»). Этот процесс отличается от процесса накопления денег тем, что прирост добавляется к запасу непрерывно по мере образования, тогда как проценты с денежного капитала добавляются к нему обычно через определенные промежутки времени, чаще через год или месяц.

Уравнение имеет следующий вид:

$$X = X_0 \cdot e^{rt}$$

Где X – количество инфекции, накопившееся за время t,

X_0 – исходное количество болезни,

r – скорость нарастания инфекции,

e – основание натурального логарифма (≈2,72).

Теоретическое обоснование для использования этого уравнения применительно к эпифитотиям вполне оправдано. Предположим, что патоген – гриб. Он образует новые споры, которые разносятся и прорастают где-либо, образуя дочерние поражения. Если гриб из 1000 родительских поражений образует N дочерних, а из 2000 родительских поражений образует 2N дочерних, т. е. если в любых условиях число дочерних поражений пропорционально числу родительских поражений, то данное уравнение может быть использовано.

Скорость распространения инфекции сохраняется не всегда. Поражение увеличивается логарифмически, если инфекции независимы, если они не сталкиваются друг с другом. По мере увеличения зараженности поражения могут перекрывать друг друга или конкурировать из-за пространства. Когда это случится, число дочерних поражений уже не будет оставаться пропорциональным числу родительских поражений и логарифмическое распространение болезни прекратится.

Количество инфекции при увеличении с 1% до 2 % остается малым. Но, если количество инфекции велико, оно не может распространяться так же быстро. Поскольку большинство спор, выделяемых родительскими поражениями, попадает на уже зараженные ткани и пропадает без всякой пользы для патогена.

4. Модели «хищник-жертва».

Основной целью моделирования в системах «растение-вредитель» и «животное-хищник или паразит» является организация контроля за размерами популяций вредных организмов с тем, чтобы экономический ущерб от их распространения не превышал заданного предела.

При описании простых динамических систем «хищник-жертва» обычно принимаются следующие допущения:

- популяция вида может быть представлена одной переменной, возраст и пол не учитываются;
- эффекты мгновенны и нет интервалов между, например, яйцекладкой и зрелостью или заглатыванием пищи и превращением в нового хищника;

- при отсутствии хищников число жертв растет согласно логистическому уравнению роста;
- скорость поедания жертв пропорциональна произведению размеров популяций жертв и хищников;
- показатель смертности приписан только хищникам, для которых жертвы являются источником пищи.

Возможны следующие модификации уравнений «хищник-жертва»:

1. Автономный рост хищников, то есть возможность для хищников использования другого способа пропитания, кроме поедания данного вида жертв.
2. Ограниченное поедание жертв хищниками. Без этого ограничения потребление жертв в пересчете на одного хищника возрастает линейно с ростом числа жертв, что не соответствует действительности.
3. Наличие укрытия для жертв: в некоторых естественных средах ограниченные группы жертв могут находить укрытия, где обеспечивается их безопасность от хищников.
4. Учет «эффекта запаздывания». Эта особенность в жизни проявляется при попытке выправить занос автомобиля, что может привести к увеличению заноса; при стремлении стабилизировать экономические системы, приводящее к обратному результату; при попытке отрегулировать температуру воды в душе, когда не удается зафиксировать оптимальное положение крана и человек рискует замерзнуть или обжечься. Примерами запаздывания в биологии являются эволюционные явления. Если рост носит экспоненциальный характер, то

$$\frac{dN}{dt} = N_0 \cdot \mathrm{e}^{\mu(t)}$$

где μ – относительный темп роста,

N – численность особей в популяции,

e – основание натурального логарифма (≈2,72)

t – время,

Таким образом, скорость прироста численности популяции зависит от начальной численности, относительного темпа роста и времени t. Однако, если между рождением и формированием взрослой особи проходит время τ, то правильнее учесть это в модели:

$$\frac{\mathrm{dN}}{\mathrm{dt}} = \mathrm{N}_0 \cdot \mathrm{e}^{\mu(t+\tau)}$$

Иногда целесообразно учитывать запаздывающие действия окружающей среды. Темп роста может зависеть от управляющих переменных E(t), действие которых на организм может проявляться с запаздыванием. Тогда в модели значение относительного темпа роста нужно определять из величины переменной среды E(t) с учетом задержки реакции на время τ.

Попытки математического описания динамики численности отдельных биологических популяций и сообществ имеют солидную историю. Одна из первых моделей динамики роста популяций принадлежит Т. Мальтусу (1766–1834), английскому экономисту и священнику.

В своем труде «Опыт о законе народонаселения» (1798 г.) Мальтус утверждал, что в человеческом обществе, как и во всей живой природе, существует абсолютный закон безграничного размножения особей. При этом рост населения Земли идет в геометрической прогрессии, в то время как средства существования увеличиваются лишь в арифметической. Мальтус, абсолютизируя роль биологических факторов в воспроизводстве населения, рисует жестокие последствия открытого им закона народонаселения: «Человек, появившийся на свет, уже занятый другими людьми, если он не получил от родителей средств к существованию, на которые он вправе рассчитывать, если общество не нуждается в его труде, не имеет никакого права требовать для себя какого-нибудь пропитания, ибо он совершенно лишний на этом свете. На великом пиршестве природы для него нет прибора. Природа приказывает ему удалиться, и если он не может прибегнуть к состраданию кого-либо из пирующих, она сама принимает меры к тому, чтобы ее приказание было приведено в исполнение». Врачебную деятельность Мальтус считал противоестественной, так как она сохраняет жизнь «лишним людям».

Первым успехом математической экологии стала модель «хищник-жертва», предложенная итальянским математиком Вито Вольтерра (1860 – 1940) в книге «Математическая теория борьбы за существование» (1931 г.).

Для того, чтобы проанализировать «взаимоотношения» между хищником и жертвой в соответствии с моделью Вольтерры можно представить гипотетический двухмерный океан, разделенный на одинаковые квадраты взаимно перпендикулярными прямыми. Океан населяют только два вида рыб – безобидные скумбрии и пожирающие их акулы. При этом в каждом месте пересечения прямых (узле) может в данный момент времени находиться либо одна из этих рыб, либо вообще ничего. Теперь опишем поведение животных, которыми мы заселили океан.

1. Скумбрии и акулы могут плавать, перемещаясь за единицу времени из того узла, в котором они находятся, в один из соседних. При этом скумбрия перемещается с равной вероятностью в любой из незанятых соседних узлов. Акула же сначала определяет, находится ли рядом скумбрия, и если это так, то плывет именно к тому узлу и поедает ее. Если рядом с. акулой скумбрии отсутствуют, то она с равной вероятностью переплывает в любой из соседних узлом.

2. Акулы и скумбрии «взрослеют», и их возраст увеличивается на единицу, когда истекает один тактовый интервал жизни океана. При достижении определенного возраста (Тс – для скумбрии и Та – для акулы) каждая акула начинает через равные промежутки производить по одному детенышу. Родившийся детеныш сначала размещается в любом из узлов, соседних с матерью, а потом на него распространяются те же законы, что и на остальных.

3. Если акула в течение некоторого количества последовательных тактовых интервалов ни разу не поймала скумбрию, она погибает от голода. Скумбрия в нашем океане может погибнуть только в пасти акулы, потому

что она питается планктоном, который всегда в избытке.

4. Океан имеет конечные размеры и прямоугольную форму, а животные, оказавшиеся вблизи его берегов, никогда не выбрасываются на берег, а те, которые в отчаянии все-таки хотят это сделать, оказываются сразу на противоположной стороне океана.

Таким образом, условия жизни обитателей океана заданы. Затем случайным образом разбросаем акул и скумбрий по океану и перенумеруем их, установим возраст каждому животному, для каждой акулы определим момент, когда она умрет с голоду, если не съест скумбрию.

Все это, конечно, можно сделать с помощью компьютера, который и будет следить за жизнью океана.

Начинается первый такт жизни океана. Пусть сначала на один шажок переместится первая скумбрия и, если подошел срок, размножится, затем вторая, третья..., а после начнут свою одноактовую охоту акулы. В конце такта подведем итог, исключив акул, умерших от голода, и скумбрий, съеденных акулами, а также прибавив родившихся животных. После этого можно начинать следующий такт и т.д. В результате мы (т.е. компьютер) сможем проследить, как изменяются со временем численности акул и скумбрий в океане.

Вопросы о корректности модели возникают почти всегда, когда пытаются моделировать сложные процессы в природе и обществе. С одной стороны, всякое моделирование невозможно без упрощения процесса, без пренебрежения второстепенными деталями. С другой, есть риск «переупростить» модель, отбросив важные черты явления – ведь довольно трудно понять, какая черта процесса второстепенна, а какая нет, пока он не изучен. Поэтому задача исследователя – найти золотую середину, создать модель процесса, не лишая его первостепенных черт. И здесь нельзя дать никаких «верных» рекомендаций – приходится надеяться только на опыт и интуицию.

Математическая модель Лотки-Вольтерры применима для описания различных процессов в биологии, экологии, медицине, в социальных исследованиях, в истории, в радиофизике и других науках. Эта модель, как отмечает Д. И. Трубецков, представляет собой математическую модель дарвинского принципа борьбы за существование. На создание этого принципа Дарвина натолкнула книга «Опыт о законе народонаселения» Томаса Роберта Мальтуса (Malthus T.R. An assay on the principle of population, as it affects the future improvement of society. 1798. http://www.faculty.rsu.edu/felwell/Theorists/Malthus/essay2.htm). В ней указывается на необходимость гибели некоторого числа людей от голода, болезней, войн и других факторов ради общего баланса существования. Причем погибают самые слабые, бедные, больные члены общества. Если вмешаться в этот природный процесс и, например, дать милостыню нищим, то численность людей будет увеличиваться при все более острой нехватке пищи.

Дарвин распространил идеи Мальтуса на все живое: в природе идет борьба за жизнь, в которой худший и слабеющий организм погибает первым, а побеждают более развитые формы, более здоровые и приспособленные. Именно эти особи дают потомство. Организмы быстрее адаптируются к условиям среды, если обострения такой борьбы повторяются через некоторые промежутки времени.

Модель Лотки–Вольтерры описывает взаимодействие двух видов – популяции хищников и популяции жертв.

Пусть N(t) – численность жертв, P(t) – численность хищников в момент времени t. Тогда модель Лотки–Вольтерры имеет вид:

$$\frac{\mathrm{dN}}{\mathrm{dt}} = \mathrm{aN} - \mathrm{bNP}$$
$$\frac{\mathrm{dP}}{dt} = -\mathrm{dP} + \mathrm{cNP}$$

где a, b, c, d – положительные постоянные.

Приведенная система уравнений основана на следующих допущениях:

- при отсутствии хищников жертвы размножаются неограниченно согласно уравнению dN/dt = aN, которое называют иногда уравнением Мальтуса;

- хищники при отсутствии жертв вымирают согласно уравнению dP/dt =−dP;

- слагаемые, пропорциональные произведению NP, рассматриваются как превращение энергии одного источника в энергию другого (эффект влияния популяции хищников на популяцию жертв, то есть результат их встречи, состоит в уменьшении скорости прироста dN/dt численности жертв на величину NP, пропорциональную численности хищников).

Приведем еще несколько усложненных моделей «хищник–жертва». Система «хищник–жертва» с учетом внутривидовой конкуренции:

$$\frac{dN}{dt} = \mathrm{aN} * \left(1 - \frac{N}{K_1}\right) - bNP$$
$$\frac{dP}{dt} = -dP * \left(1 - \frac{N}{K_2}\right) + cNP$$

где $K_{1,2}$ – потенциальные емкости экологических систем, которые определяются доступным количеством ресурсов и соответствуют предельным значениям численности популяций.

Модель конкуренции:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - eN_1N_2$$
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - hN_1N_2$$

Здесь r_1, r_2, e, h – положительные постоянные.

Модель мутуализма (симбиоза):

$$\frac{du_1}{dt} = u_1(r_1 + a_{11}u_1 + a_{12}u_2)$$

$$\frac{du_2}{dt} = u_2(r_2 + a_{21}u_1 + a_{22}u_2)$$

Для описания мутуализма важно, чтобы $a_{12} > 0$ и $a_{21} > 0$.

Обобщенную модель Лотки–Вольтерры можно описать следующей системой уравнений:

$$\frac{du}{dt} = A(u) - B(u,v)$$
$$\frac{dv}{dt} = -D(v) + C(u,v)$$

где u и v – численности жертв и хищников, соответственно, A(u) – функция размножения жертв при отсутствии хищников; D(v) – функция вымирания хищников при отсутствии жертв; функция B(u,v) описывает поедание хищниками жертв; C(u,v) – эффективность потребления жертв хищниками. Возможны дополнительные факторы внутри- и межпопуляционных отношений (Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П. Динамические системы и модели биологии. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2010. 400 с.):

- Нелинейная зависимость скорости размножения популяций жертв от плотности при малых значениях плотности (отсутствие достаточного количества брачных пар): $A(u) = au^2/(N+u)$, где a и N – положительные постоянные.

- Внутривидовая конкуренция жертв: $A(u) = au(1-u/K)$.

- Насыщение хищников: $B_1(u) = bu/(1+\alpha u)$ – трофическая функция хищника.

- Нелинейный характер поедания хищниками жертв: $B_1(u) = bu2/(1+\alpha u)$.

- Конкуренция хищников за жертв: $B_2(v) = bv/(1 + \beta v)$. При этом B(u,v) = = $B_1(u)B_2(v)$.

- Конкуренция хищников за отличные от жертв ресурсы: $C(v) = v/(1+v/K_1)$.

- Нелинейный характер зависимости скорости размножения хищника от плотности популяции при малых значениях плотности: $C_2(v) = cv/(N_v + v)$, при этом $C(u,v) = C_1(u)C_2(v)$ и $C_1(u) = B_1(u)$, $D_2(v) = cv$, то есть $C(u,v) = cv/(N_v + v)\, B_1(u)$.

Использование системы уравнений, где каждое учитывает характеристики самого объекта и взаимное влияние двух компонентов системы, в качестве математической модели правомерно в самых разных ситуациях: при прогнозировании взаимодействия загрязнения с окружающей средой (природа выступает в качестве жертвы, а загрязнение – хищника), при построении модели очистки сточных вод (загрязнитель в качестве «жертвы», а биологически активный ил − «хищника»), модели классовой борьбы (рабочие в качестве «жертвы», а капиталисты − «хищника»), модели общества эпохи охотников-собирателей (пищевые ресурсы в качестве «жертвы», а человек − «хищника»), модели распространения инфекционного заболевания (человек в качестве «жертвы», а возбудитель заболевания − «хищника»).

5. Биологический метод борьбы с нежелательным видом.

Речь идёт о теоретическом обосновании метода Кюрасао. Сущность этого метода заключается в том, что в популяцию, которую хотят подавить (например, в популяцию сельскохозяйственных вредителей), регулярно вводят стерильных транс-самцов. Таких самцов, с большим числом транслокаций можно получить, например, подвергнув облучению нормальных самцов. Не оставляя нормального потомства, то есть не участвуя в процессе естественного воспроизводства, эти самцы, будучи вполне жизнеспособными, наряду с нормальными, участвуют во внутривидовой борьбе, в том числе за самок, снижая тем самым скорость естественного увеличения популяции.

Рассмотрим модель, предложенную А.Д. Базыкиным.

Пусть $x(t)$ – плотность нормальных самцов на поле.

n^* – постоянная скорость, с которой стерильные самцы вводятся в популяцию (то есть число стерильных особей, вводимых в единицу времени на единицу площади поля);

$y(t)$ – плотность стерильных самцов.

Необходимо определить скорость n^* для постепенного снижения до нуля численности нормальных самцов, то есть достаточную, чтобы $x(t) \to 0$.

Можно составить уравнения изменения численности нормальных и стерильных самцов,

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = rx - \delta x^2 - \delta xy \\ \dfrac{dy}{dt} = n^* - \delta y^2 - \delta xy \end{cases}$$

где $r = b - d$ – это постоянная скорость естественного увеличения нормальных самцов;

δx^2 – снижение скорости роста численности из-за конкуренции между нормальными самцами;

δy^2 – снижение скорости роста численности из-за конкуренции между стерильными самцами;

δxy – снижение скорости роста численности из-за конкуренции между нормальными и стерильными самцами;

Решение этой системы уравнений показало, что $x(t) \to 0$, если $n^* \geq r^2/\delta xy$.

Задача. Сколько стерильных самцов необходимо вводить в популяцию нормальных насекомых за единицу времени на единицу площади, чтобы $x(t) \to 0$, если $r = 1$ 1/час, а $\delta xy = 0{,}01$ 1/час?

Для решения достаточно подставить эти значения в предыдущую формулу.

6. Модель эпидемии.

За многие тысячелетия существования человечества огромное число людей погибло от различных эпидемий. Для того чтобы иметь возможность бороться с эпидемиями, то есть своевременно применять те или иные медицинские мероприятия (карантины, вакцинации и т.д.), необходимо уметь сравнивать эффективность этих мероприятий. Сравнить же их можно лишь в том случае, если есть возможность предсказать, как при том или ином мероприятии будет меняться ход эпидемии, прежде всего число больных. Отсюда возникает необходимость в построении моделей, которые могли бы служить целям прогноза.

Сначала рассмотрим модель «естественного» хода эпидемии (без медицинского вмешательства). Понятно, что модель эпидемии может включать в себя влияние факторов самых различных уровней. Так, можно было бы учесть законы, управляющие деятельностью бактериальных клеток, степень восприимчивости к инфекции отдельных людей, вероятности встречи носителей инфекции с ещё здоровыми людьми и многие другие факторы. Так как нашей целью является лишь создание иллюстративной модели, то мы абстрагируемся от многих факторов.

Пусть имеется N здоровых людей, и в момент времени $t = 0$ в эту группу попадает один заболевший человек (источник инфекции). Предположим, что никакого удаления заболевших из группы не происходит (нет ни выздоровления, ни гибели, ни изоляции). Будем считать также, что человек становится источником инфекции сразу же после того, как он сам заразится.

Обозначим число заболевших в момент времени t через $x(t)$, а число здоровых – через $y(t)$ (очевидно, что $x(t)+y(t)=N+1$ в любой момент времени).

При $t = 0$ выполняется условие $x(0) = 1$.

Рассмотрим интервал времени $t+dt$, где dt – малый промежуток времени. Необходимо определить, сколько новых больных появится за этот промежуток времени. Можно предположить, что их число будет пропорционально величине dt, а также числу встреч здоровых и заболевших людей, то есть произведению величин $x \cdot y$:

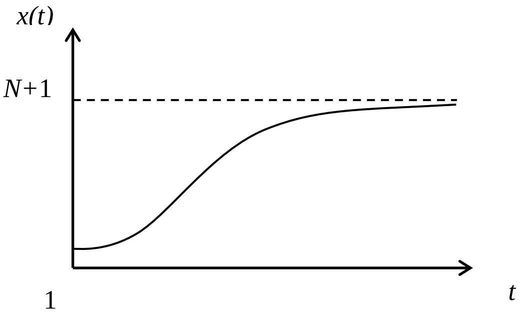
$dx = \alpha \cdot x \cdot y \cdot dt$, где α – коэффициент пропорциональности (коэффициент передачи инфекции).

$y = N + 1 - x \qquad \to \qquad \frac{dx}{dt} = \alpha x[N + 1 - x]$

Решение этого уравнения:

$$x(t) = \frac{N+1}{Ne^{-\alpha(N+1)t} + 1}$$

Прогноз – форма зависимости числа больных в группе от времени представлен на рисунке.



Задача. Оценить количество больных через 6 суток и сколько людей заболеет за 6-й день, если $\alpha = 0{,}001$, а $N + 1 = 1101$ чел.?

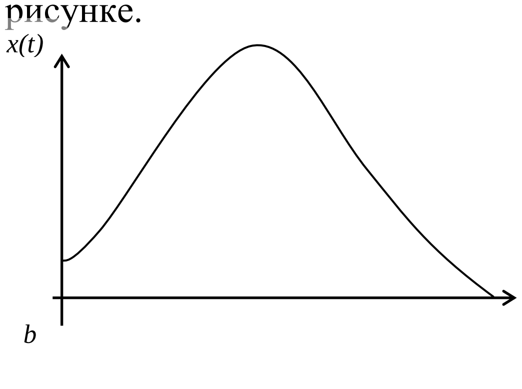
Для получения ответов следует использовать решение уравнения.

Можно усложнить модель, предположив, например, что в момент времени t болен не 1 человек, а несколько (b). Кроме того, предположим, что через небольшой промежуток времени больной выздоравливает и получает иммунитет. Тогда $z(t)$ – это число переболевших и выздоровевших к моменту t, γx – число выздоровевших.

$$x + y + z = N + b$$

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = \alpha xy - \gamma x \\ \dfrac{dy}{dt} = -\alpha xy \end{cases}$$

Тогда прогноз числа заболевших будет иметь форму, представленную на рисунке.



Конкретный вид кривой зависит от N, b, α, γ.

В модели можно учесть смертность от болезни, передачу болезни через переносчика (грызуны) и т.д.

Литература:

1. Богданов, К.Ю. Хищник и жертва. – Квант, 1993, № 3/4.
2. Джефферс, Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии/ Дж. Джефферс; пер. с англ. Д. О. Логофета; под ред. и с предисл. Ю. М. Свирежева. М.: Мир, 1981. – 256 с.

3. Мамеева В.Е. Системный анализ и основы моделирования экосистем: учебно-методическое пособие к лабораторно-практическим работам для студентов обучающихся по специальности 110102 агроэкология. Брянск. Издательство Брянской ГСХА, 2011 г. 132с.
4. Смиряев, А.В. Моделирование: от биологии до экономики: учеб. пособие для студентов специальности «селекция и генетика сельскохозяйственных культур»/ А.В. Смиряев, А.В. Исачкин, Л.К. Харрасова. М.: Изд-во. МСХА, 2002. – 122 с.
5. Трубецков, Д. И. Феномен математической модели Лотки-Вольтерры и сходных с ней. Методические заметки / Д. И. Трубецков. Саратов. Изв. вузов «ПНД», т.19, № 2, 2011. – С. 69-88.
6. Франс, Дж. Математические модели в сельском хозяйстве / Дж.Франс, Дж.Торнли. М.: Агропромиздат, 1987. – 400 с.