

Министерство образования и науки Российской Федерации  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ  
Н.Г.ЧЕРНЫШЕВСКОГО»

Кафедра физики открытых систем

**Исследование нелинейной динамики различных моделей  
экологических систем**

АВТОРЕФЕРАТ БАКАЛАВРСКОЙ РАБОТЫ

студентки 4 курса 431 группы  
направления 03.03.03 «Радиофизика»  
факультета нелинейных процессов  
Приходько Марины Анатольевны

Научный руководитель  
к.ф.-м.н., доцент

\_\_\_\_\_

подпись, дата

О.И. Москаленко

Зав. кафедрой физики открытых систем  
д.ф.-м.н., профессор

\_\_\_\_\_

подпись, дата

А.А. Короновский

Саратов 2016 год

## Введение

В настоящее время задачи экологии имеют первостепенное значение. Важным этапом решения этих задач является разработка математических моделей экологических систем.

Одной из основных задач экологии на современном этапе является изучение структуры и функционирования природных систем, поиск общих закономерностей. Большое влияние на экологию оказала математика, способствующая становлению математической экологии, особенно такие её разделы, как теория дифференциальных уравнений, теория устойчивости и теория оптимального управления.

Одной из важных проблем математической экологии является проблема устойчивости экосистем, управления этими системами. Управление может осуществляться с целью перевода системы из одного устойчивого состояния в другое, с целью её использования или восстановления.

Настоящая выпускная квалификационная работа посвящена рассмотрению некоторых принципиально различных моделей экологических систем, описывающих динамику численности популяций, начиная с самой простой из существующих – модели Мальтуса. В работе приводятся подробные описания различных моделей динамики экологической системы «хищник – жертва» по мере их усложнения и проводится сравнение их с точки зрения наибольшей близости результатов к реальным системам. Подробно исследуется динамика модифицированной модели, предложенной Вайдлихом, использующей в своей основе вероятностный подход, а также распределенной модели «хищник-жертва». Для всех рассмотренных моделей были построены временные реализации и фазовые портреты, иллюстрирующие изменение численности хищников и жертв при различных значениях управляющих параметров, а для распределенной модели – еще и пространственно-временные диаграммы. Решение всех систем проводилось численно при помощи программного пакета Wolfram Mathematica.

Бакалаврская работа состоит из введения, двух глав и заключения. В первой главе «Классические модели экологических систем» рассмотрены модели Мальтуса и Ферхюльста, а также модель Лотки-Вольтерра. Во второй главе «Модифицированные модели «хищник-жертва» исследованы модель Вайдлиха и распределенная модель «хищник-жертва». Результаты и выводы приведены в заключении.

## Основное содержание работы

### Модели Мальтуса и Ферхюльста

Одной из первых моделей динамики численности популяции является модель Мальтуса, предложенная в 1802 году:

$$dN/dt = rN \quad (1)$$

где  $dN/dt$  - абсолютная скорость роста численности,  $r$  - биотический потенциал. Решением уравнения (1) является

$$N(t) = N_0 e^{rt}, \quad (2)$$

то есть имеет место экспоненциальный рост/спад численности популяции.

Как правило, численность популяции зависит не только от рождаемости и смертности, но и от ограниченности пищевых и других ресурсов. Эти факторы учтены в модели Ферхюльста, описывающей динамику численности популяции при ограниченных ресурсах:

$$dN/dt = Nr(1 - N/k) \quad (3)$$

где  $r$  - удельная скорость роста численности,  $N$  - численность популяции,  $k$  - емкость среды. Это уравнение отличается от уравнения экспоненциального роста (уравнения Мальтуса) слагаемым  $-r/kN^2$ , которое как раз и отражает ограниченность ресурсов.

Решение уравнения (3) графически отображается в виде S-образной кривой, называемой *логистической кривой*, а рост численности, соответствующий уравнению (3) - *логистическим*. Исследуя кривую, можно сказать, что максимальная скорость роста численность равна  $k/2$ . В

некоторый момент численность стабилизируется и остается постоянной величиной.

Популяции, существующие в условиях ограниченных ресурсов, часто хорошо подчиняются правилам логистического роста. Например, когда овцы были завезены в Тасманию, рост их стада описывался логистической кривой.

Но правила логистического роста применимы не ко всем случаям. Например, у размножающихся половым путем видов при слишком малой численности мала вероятность встреч особей разного пола и размножение может вообще прекратиться.

### **Модель Лотки-Вольтерра**

Одной из первых работ в области математической экологии была работа А.Д. Лотки (1880 - 1949), который первый описал взаимодействие различных популяций, связанных отношениями хищник - жертва. Большой вклад в исследование модели хищник-жертва внесли В. Вольтерра (1860 - 1940) и В.А. Костицин (1883-1963). В настоящее время уравнения, описывающие взаимодействие популяций, называются уравнениями Лотки-Вольтерра.

Уравнения Лотки - Вольтерра описывают динамику средних величин - численности популяции. В настоящее время на их основе построены более общие модели взаимодействия популяций, описываемые интегро-дифференциальными уравнениями, исследуются управляемые модели хищник – жертва.

Модель Лотки-Вольтерра представляет собой систему двух дифференциальных уравнений первого порядка, описывающую борьбу за существование двух популяций, одна из которых является для другой пищевым ресурсом:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1(\varepsilon_1 - \gamma_2 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} &= -N_2(\varepsilon_2 - \gamma_1 N_1) \end{aligned} \tag{4}$$

Здесь  $N_1$  и  $N_2$  – численности популяций жертвы и хищника, соответственно;  $\varepsilon_1$  – скорость размножения жертвы в отсутствии хищника,  $\varepsilon_2$  – естественная смертность хищника,  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$  – коэффициенты, соответствующие потребности в пище для каждого из двух видов. Система (4) имеет 2 стационарных состояния: 1)  $N_1=N_2=0$ ; 2)  $N_1=\varepsilon_2/\gamma_2$ ,  $N_2=\varepsilon_1/\gamma_1$ , первое из которых характеризует полное истребление жертв и вымирание хищников, а второе – стационарный режим сосуществования хищников и жертв с некоторыми ненулевыми численностями.

Исследование характера устойчивости положений равновесия показывает, что точка  $(0,0)$  является седлом, а точка  $(\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1)$  – центром. То есть, по крайней мере, в окрестности этой точки существуют замкнутые траектории.

Для подтверждения аналитически полученных результатов проведено численное исследование модели (4) при помощи программного пакета Wolfram Mathematica. Значения управляющих параметров выбраны следующими:  $\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = 0.5$ ,  $\gamma_1 = \gamma_2 = 1$ . Начальные условия для простоты заданы равными  $N_{10} = N_{20} = 0.1$ . Показано, что при вышеуказанных значениях управляющих параметров существует две особые точки: седло – в начале координат и центр в точке  $(0.5, 0.5)$ , что согласуется с результатами аналитических расчетов.

### **Модель Вайдлиха**

Модель Лотки-Вольтерра, рассмотренная выше, не обладает свойством структурной устойчивости, поскольку малые изменения описывающих модель параметров и функций, существенно влияют на решения уравнений. Структурной устойчивостью обладает модификация этой модели, предложенная в [1], что связано, прежде всего, с доступностью соответствующих средств для миграции в модели, приводящих к сложной картине с большим разнообразием различных случаев решения.

Исследуемая модель основана на следующем допущении. Существуют две среды обитания: открытая область и «убежище». Хищники могут поймать жертву только тогда, когда та находится в открытой области, в то время как жертве доступны две области: открытая и убежище. Динамика численностей хищников и жертв описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d\tau} &= -v\{x \exp(-u) - y \exp(u) + x(1 - z)\} \\ \frac{dy}{d\tau} &= v\{x \exp(-u) - y \exp(u)\} + \frac{y_0 - y}{y_0} y \\ \frac{dz}{d\tau} &= -a(1 - x)z\end{aligned}\quad (5)$$

где  $x$  – численность жертв в открытой области,  $y$  – число жертв в убежище,  $z$  – численность хищников,  $u = u(x, y, z) = \delta + \alpha(x - y) - \beta z$ , где  $\delta$  - параметр предпочтения (характеризует стремление жертв из убежища в открытую область, где лучше корм),  $\alpha$  – параметр скопления для жертв,  $\beta$  – параметр страха жертв относительно хищников,  $v$  – параметр приспособляемости (характеризует скорость перемещения жертв из открытой области в убежище),  $a$  – параметр, характеризующий вымирание хищников,  $y_0$  – емкость убежища.

В рамках бакалаврской работы проанализирована динамика системы (5) при различных значениях параметра  $v$ . Если  $v=0$ , отсутствует миграция жертв из открытой области в убежище. В данном случае слагаемое, содержащее экспоненты, исчезает, а модель становится классической моделью Вольтерра-Лотки (первое и третье уравнение). При этом, динамика численности жертв в убежище будет подчиняться уравнению Ферхюльста.

При  $v=1$  динамика системы существенно зависит от выбора остальных управляющих параметров. В частности, при фиксированных значениях управляющих параметров  $y_0 = 1$ ,  $a = 2$ ,  $\delta = 1$ ,  $\beta = 1$  и изменении  $\alpha$  наблюдаются различные режимы, не характерные для случая  $v=0$ . Например, при  $\alpha=0$  имеют место затухающие колебания, приближающиеся к

устойчивому положению равновесия в точке  $p_1(1, 1, 1)$ . При  $\alpha=0.5$  и неизменных значений всех остальных управляющих параметров имеет место критическое замедление «колебательного подхода» к точке  $p_1(1, 1, 1)$ , которая становится неустойчивой при данном значении  $\alpha$ . По всей видимости, это значение параметра является бифуркационным (в данной точке происходит бифуркация Андронова-Хопфа, в результате которой устойчивый фокус теряет свою устойчивость и в его окрестности появляется предельный цикл). При дальнейшем увеличении  $\alpha$  колебания становятся сильно нелинейными, например, при  $\alpha=1.5$  имеют место не зависящие от начальных условий периодические колебания и устойчивый предельный цикл. Точка  $p_1(1, 1, 1)$  в данном случае по-прежнему является неустойчивой.

На основе проведенного рассмотрения сделан вывод о том, что непрекращающийся поток жертв из убежища в открытую среду обитания приводит к стабилизации численностей как хищников, так и жертв (в обеих средах обитания), что невозможно в классической модели Вольтерра-Лотки.

### **Распределенная модель «хищник-жертва»**

Следующим усложнением классической модели Вольтерра-Лотки, рассмотренным в бакалаврской работе, является рассмотрение так называемой распределенной модели «хищник-жертва» [2], описывающей пространственно-временную динамику водного сообщества («зоопланктон-фитопланктон»). Известно, что в данном случае поведение системы описывается с помощью системы уравнений типа «реакция-диффузия»:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D\Delta u + f(u, v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D\Delta v + g(u, v), \end{aligned} \tag{6}$$

где  $u(\mathbf{r}, t)$  и  $v(\mathbf{r}, t)$  – плотности жертвы и хищника, соответственно,  $\mathbf{r}$  – пространственный вектор,  $t$  – время,  $D$  – коэффициент диффузии,  $\Delta$  – оператор Лапласа,  $f(u, v)$  и  $g(u, v)$  – нелинейные функции, вид которых определяется локальными биологическими процессами внутри

рассматриваемого сообщества. Выбор одинаковых коэффициентов диффузии для хищников и жертв связан с тем, что процессы перемешивания в планктонных сообществах обусловлены, в первую очередь, турбулентностью морской среды, являющейся одинаковой для хищников и жертв.

В работе исследована динамика системы

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u + u(1 - u) - \frac{u}{u+h} v \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \Delta v + K \frac{u}{u+h} v - mv \end{cases} \quad (7)$$

в одномерном случае при следующих значениях управляющих параметров:  $h = 0.3$ ,  $K = 2$ ,  $r = 0.4$ ,  $m = rK$ . В этом случае оператор Лапласа заменяется на

первую производную по координате (то есть  $\Delta u = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ ,  $\Delta v = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}$ ), в

остальном система уравнений (7) останется неизменной. Система (7) дополнена начальными и граничными условиями:

$$\begin{aligned} u(x,0) &= b_1(x), v(x,0) = b_2(x), \\ u(0,t) &= b_1(0), u(5000,t) = b_1(5000), \\ v(0,t) &= b_2(0), v(5000,t) = b_2(5000), \end{aligned} \quad (8)$$

где  $b_1(x) = \frac{rh}{1-r}$ ,  $b_2(x) = (1 - b_1(x))(h + b_1(x)) + \varepsilon x + \delta$ , где  $\varepsilon = 10^{-6}$ ,  $\delta = 1.5 \cdot 10^{-3}$ .

Решение системы (7)-(8) осуществлялось также при помощи Wolfram Mathematica. Была исследована пространственно-временная динамика системы при выбранных значениях управляющих параметров и построен фазовый портрет системы в фиксированной точке пространства взаимодействия ( $x = 480$ ). Показано, что поведение системы носит колебательный характер, при этом пространственно-временная диаграмма демонстрирует пятнистую структуру, соответствующую резкому увеличению/уменьшению численности хищников и жертв. Такое поведение имеет место в различных точках пространства взаимодействия и сохраняется при изменении управляющих параметров взаимодействующих систем.



## **Заключение**

В настоящей выпускной квалификационной работе проведен обзор литературы, посвященной рассмотрению различных экологических моделей, начиная от простейших моделей Мальтуса и Ферхюльста вплоть до распределенной модели «хищник-жертва». При помощи программного пакета Wolfram Mathematica проведено численное моделирование нескольких моделей экологических систем (модели Мальтуса, Ферхюльста, Вольтерра-Лотки, Вайдлиха, распределенная модель «хищник-жертва») и проведено сравнение между ними. Установлено, что последние из рассмотренных моделей (модель Вайдлиха и распределенная модель) имеют несомненные достоинства по сравнению с остальными в отношении точности описания исследуемой системы и приближения модели к реальности. В подобных системах присутствует диссипация, отсутствующая в классической модели Вольтерра-Лотки, что приводит к появлению новых режимов, отсутствующих в классических аналогах.

## **Список используемой литературы**

1. W. Weidlich, G. Haag «Concepts and Models of a Quantitative Sociology. The Dynamics of Interacting Populations» Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York 1983г.;
2. А.Б. Медвинский, С.В. Петровский, И.А. Тихонова, Д.А. Тихонов, Б. Л. Ли, Э. Вентурино, Х. Мальхё, Г.Р. Иваницкий. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы. Успехи физических наук, 172(1) (2002) 31-66.
3. Д.И. Трубецков. Колебания и волны для гуманитариев. Изд. государственного учебно-научного центра «Колледж» 1997г.;

4. В.Д. Горяченко. Элементы теории колебаний, учеб. пособие. - 2-е изд., перераб. и доп. - М.: Высшая школа, 2001г.;
5. А.Д. Базыкин. «Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003г.;
6. Дж. Мари. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. Пер. с англ. -М.: Мир, 1983г.