

**Казанский федеральный университет**  
**Факультет географии и экологии**  
**Кафедра моделирования экологических систем**

Ш.Х.Зарипов

**Введение в математическую экологию**

Учебно–методическое пособие  
Для студентов экологических специальностей

**Издательство**  
**Казанского федерального университета**  
**2010**

*Печатается по решению Редакционно-издательского совета ФГАОУ  
ВПО “Казанский (Приволжский) федеральный университет*

*методической комиссии факультета географии и экологии  
Протокол N 1 от 29 сентября 2010 г.*

*заседания кафедры моделирования экологических систем  
Протокол N 3 от 23 сентября 2010 г.*

*Автор-составитель*

*д.ф.м.н. Зарипов Ш.Х.*

*Научный редактор*

*д.ф.м.н., профессор Скворцов Э.В.*

*Рецензент*

*д.б.н., профессор Рогова Т.В.*

**Введение в математическую экологию:** учебно-методическое пособие  
/ Ш.Х. Зарипов, – Казань: Изд-во Казанского федерального университета,  
2010. – 47 с.

Учебное-методическое пособие содержит краткий конспект лекций по курсу “Общая теория систем” для студентов очного и заочного отделений факультета географии и экологии. Пособие рекомендовано для студентов экологических и биологических специальностей.

© Казанский федеральный университет, 2010

## Оглавление

Теория систем. Системный анализ. Система и виды систем	4
Основные этапы математического моделирования	7
Виды моделирования. Математические модели в экологии	12
Дифференциальные уравнения в теории эпидемий (модели Бейли)	15
Математическая модель демографических, экономических и природоохранных взаимосвязей	19
Дискретные модели популяций. Разностные уравнения	33
Список литературы	46

## Лекция 1

### Теория систем. Системный анализ. Система и виды систем.

При изучении различных явлений в природе, физических, экономических и экологических процессов специалисты из различных областей наук наряду со специальными методами исследований используют общие подходы к изучаемым явлениям. Совокупность таких общих подходов описывается в рамках единой теории – теории систем.

*Общая теория, изучающая сложные взаимосвязи между элементами объективной реальности, носит название теории систем.*

Применение общей теории систем к изучению реальных систем открывает путь к созданию математических моделей, описывающих различные системы в терминах математических уравнений.

*Совокупность методов изучения реальных систем с использованием математических моделей называется системным анализом.*

Изучаемые объекты в теории систем относят к понятию система.

*Система – это часть объективной реальности, ограниченная рядом условий. Она состоит из более мелких единиц, элементов, связанных между собой различными отношениями (связями).*

Представим изучаемую систему замкнутой областью (рис.1.1). Элементы системы приведены в виде отдельных блоков, связанных между собой стрелками, выражающими связи между элементами. *Все, что находится за пределами системы, называется окружающей средой. Система и окружающая среда разделены оболочкой – границей системы. Воздействие окружающей среды на систему и обратное влияние системы показаны стрелками, направленными внутрь и вне области. Понятия системы, границы системы и окружающей среды носят условный характер и формируются исследователем в момент постановки задачи системного анализа.*

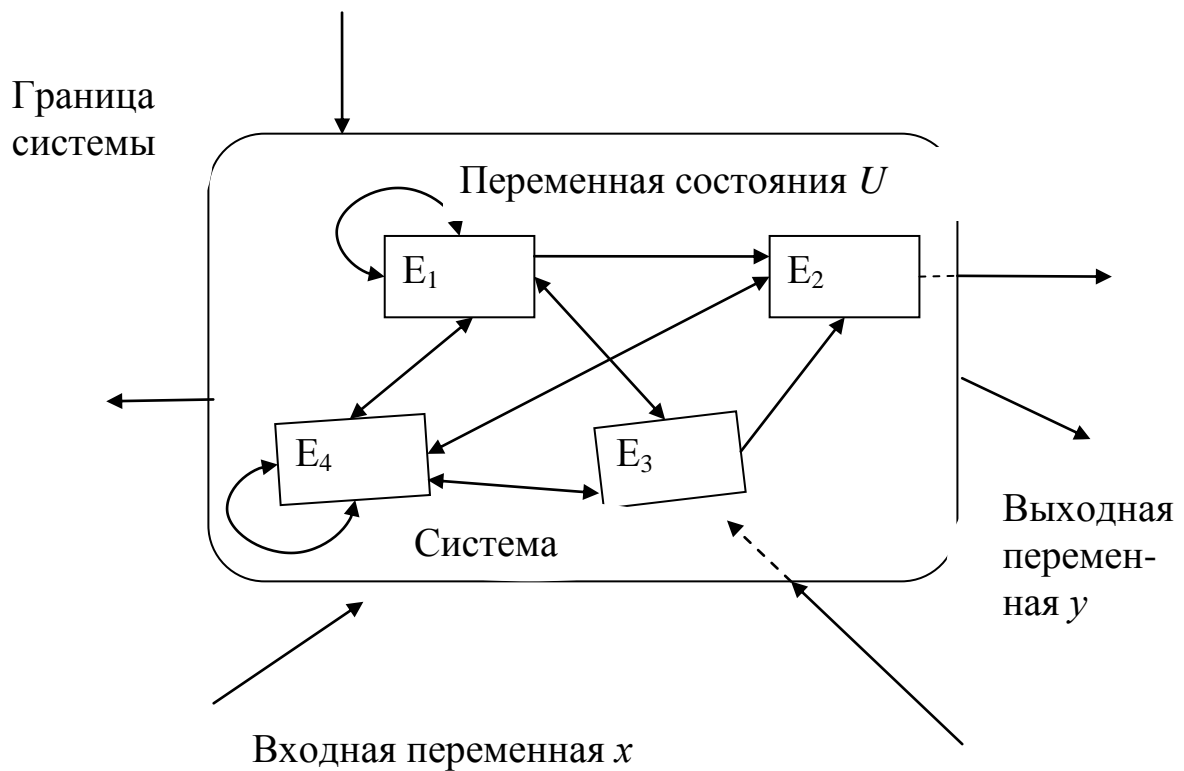


Рис.1.1. Схематичное представление системы

Элементы системы могут быть связаны один с другим различными отношениями (рис.1.2).

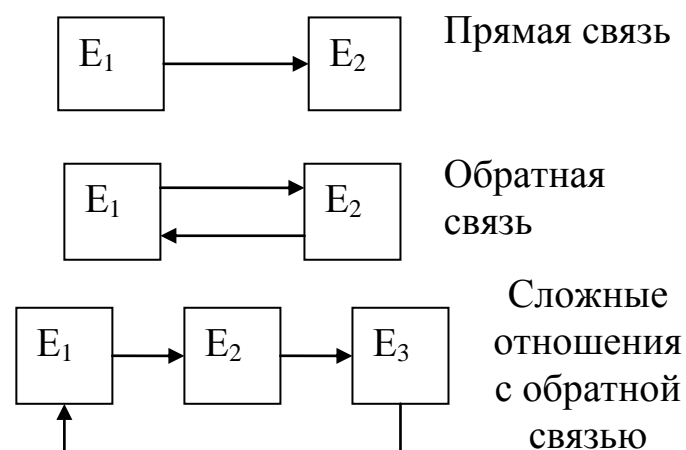


Рис.1.2. Типы связей в системах

**Характеристики сложных систем.** Основным объектом исследований в экологии являются экосистемы, которые относятся к разряду сложных систем. Сложные системы характеризуются следующие свойствами:

1. Сложность. Различают статическую (структурную) и динамическую сложность. Структурная сложность заключается в том, что количество и разнообразие элементов и видов связей между элементами системы, а также между системой и окружающей средой, очень велико. Динамическая сложность проявляется для систем с малым количеством элементов, но со сложным поведением во времени.

2. Целостность. Свойства системы не являются простой суммой свойств элементов. Система может иметь отличные от свойств отдельных элементов свойства, которые становятся явными только в результате взаимодействия ее отдельных элементов.

3. Многомерная устойчивость. Это способность системы поддерживать свою структуру более или менее стабильной на протяжении некоторого отрезка времени. Так, устойчивость для экосистем – это сохранение числа видов и их количественного соотношения в данном сообществе.

4. Наблюдаемость. Информацию о предыдущем состоянии системы можно получить исходя из ее нынешнего состояния.

5. Управляемость. Система может переходить из одного состояния в другое в течение определенного промежутка времени. Система называется управляемой, если на нее можно оказывать целенаправленное воздействие.

**Структура экосистем.** При моделировании на основе внутреннего описания систем анализируется их структура. Структура экосистем характеризуется [15]:

1 – физическими условиями (деление пространства, световые и энергетические условия), химическими условиями;

2 – биологическими условиями (трофический уровень, экологические спектры);

3 – временной структурой (сукцессии и эволюция системы).

Анализ структуры системы позволяет выделить основные элементы системы, количественные характеристики которых следует включить в математическую модель. Связи между элементами экосистем, а также между экосистемой и окружающей средой, определяются циркуляцией вещества, энергии и информации. При анализе системы для количественного выражения переноса вещества и энергии вводятся различные переменные (рис.1.3). Переменные  $U_i$ , вводимые для количественного выражения внутренних свойств системы, называются переменными состояниями. Воздействие окружающей среды на систему

задается через входные переменные  $x_i$  (биологические, химические, метеорологические условия, географическое положение и т.п.). К возмущающим переменным  $d_i$  относят случайные воздействия окружающей среды. Переменные состояния, которые определяет исследователь, а также ответное воздействие системы на окружающую среду, относят к выходным переменным  $y_i$ .

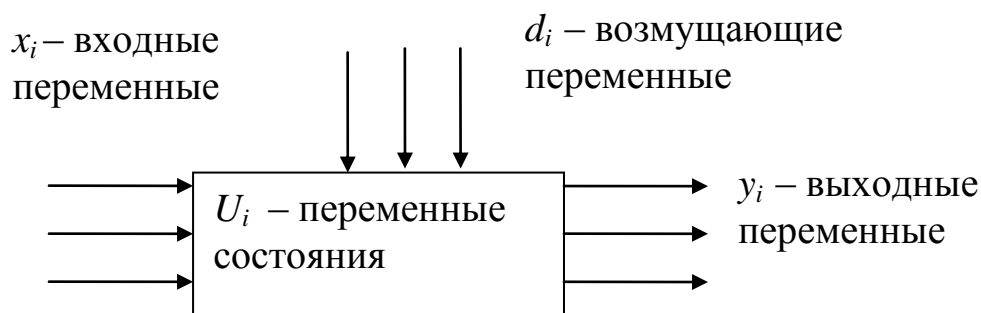


Рис.1.3

## Лекция 2.

### Основные этапы математического моделирования.

Общая схема этапов математического моделирования представлена на рис.2.1. Математическое моделирование систем начинается с выбора реальной системы. К реальным системам в экологии относятся – водоем, лесная экосистема, воздушная среда города, экономика города и т.п. Выбор системы для моделирования зависит от множества причин – объективных и субъективных. Решения не всех экологических проблем нуждаются в математическом моделировании. Большое число природоохранных задач может быть решено без привлечения математики, лишь на основе очевидных практических действий в различных экосистемах, промышленности, городском хозяйстве и т.п. В то же время существует большое число важных экологических проблем, которые не могут быть решены без предварительного математического моделирования. В немалой степени постановка задачи математического моделирования зависит от уровня развития экономики страны и уровня отношения общества к экологическим проблемам.

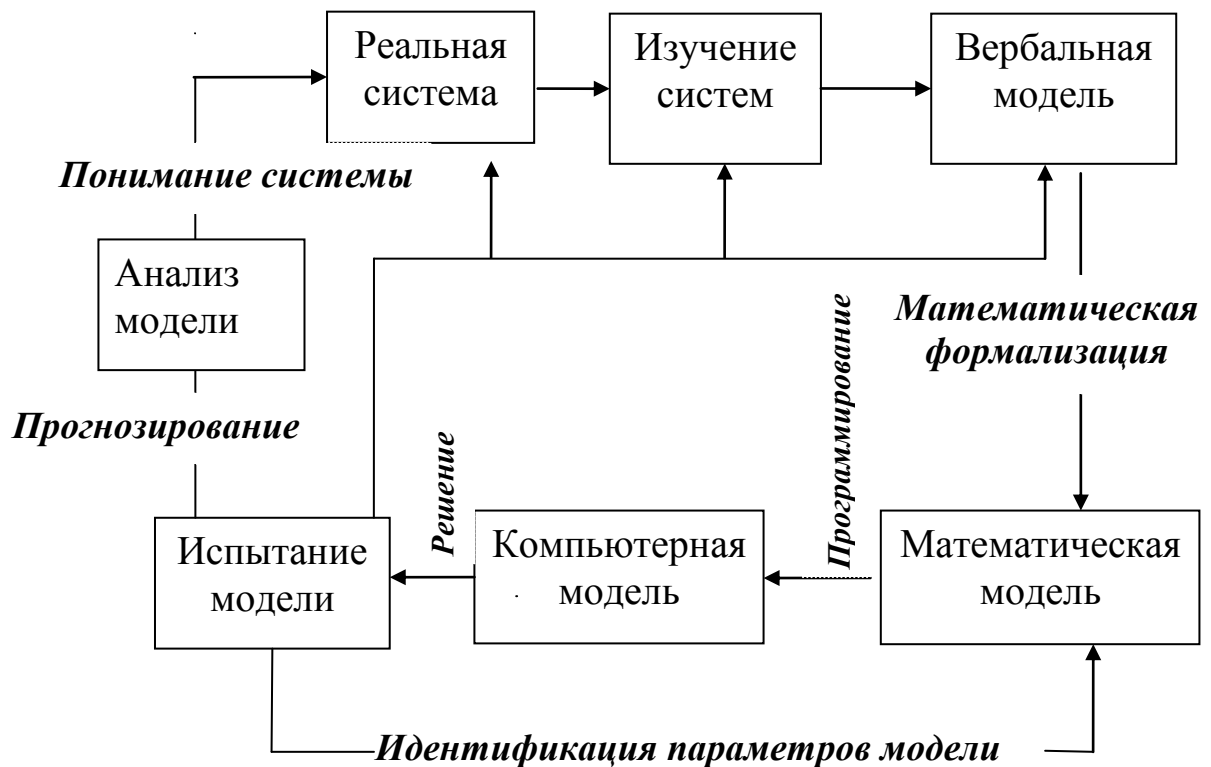


Рис.2.1. Основные этапы математического моделирования

После того, как поставлена цель – моделирование той или иной реальной системы, первым этапом становится изучение системы. Он включает в себя сбор предварительной информации о моделируемой системе: результаты предыдущих исследований (литературные данные, данные от заказчика и т.п.), постановка собственных экспериментов. Выполнение первого этапа приводит к созданию вербальной модели – словесной модели исследуемой системы (описательный отчет, описательная научная статья). Вербальная модель может давать достаточно полное представление о системе. Многие исследования предметных специалистов – биологов, экологов, химиков ограничиваются созданием вербальной модели системы. Но любая словесная модель даже при очень большом объеме важной и полезной информации имеет существенное ограничение – она не позволяет прогнозировать динамику системы и корректно выявлять управляющие воздействия на систему с целью оптимизации ее функционирования.

Поэтому для современных наук, в том числе и экологии, следующим важным этапом становится создание математической модели системы. Оно начинается с математической формализации. Это – представление в виде



математических переменных количественных характеристик элементов системы (численность популяции, концентрация загрязнений, скорость жидкости в водоеме, количество продукции и т.п.). Наряду с переменными определяются параметры, характеризующие интенсивность различных экологических, биологических, химических и других процессов в экосистеме (коэффициент рождаемости, коэффициент передачи инфекции, константа скорости химической реакции и т.п.). Параметры могут быть константами, а также функциями времени, пространственных переменных и переменных системы. Математическую формализацию и создание математической модели можно определить как два шага – анализ и синтез. Анализ систем: разложение исследуемой системы на подсистемы и элементы, выделение связей между элементами и процессов в системе. Синтез: формулировка математических уравнений на основе выражения связей переменных системы из законов сохранения и гипотез. Результатом синтеза становится математическая модель.

Математическая модель – уравнение или система уравнений на основе выражения связей переменных через законы сохранения (балансовые соотношения) или гипотез (предположения о функционировании элементов системы).

Математические модели в экологии характеризуются комбинацией уравнений, выражающих физические законы о взаимодействии элементов в системе, и математических гипотез о характере зависимости динамики экологических переменных от различных процессов. Так, например, математическая модель процессов в водоеме включает в себя систему уравнений гидродинамики для описания движения жидкой среды, уравнения конвективной диффузии с источниковыми членами, описывающими распространение и физико–химическую трансформацию антропогенных загрязнений, а также уравнения для динамики биотических компонент в водоеме. Уравнения гидродинамики представляют собой систему уравнений в частных производных, выражающих законы сохранения массы, импульса и энергии в единице объема водной среды. Уравнения динамики популяций базируются на гипотезах о взаимодействии различных биотических компонент.

Большинство математических моделей реальных экосистем представляет собой систему из нескольких уравнений (например, дифференциальных), решение которой аналитическими методами невозможно. В этом случае следует применять методы вычислительной

математики. Поэтому дальше встает задача реализации математической модели, а именно создание компьютерной программы решения уравнений, описывающих систему. Программирование – реализация численного метода решения системы уравнений, описывающих систему, с помощью какого-либо языка программирования или стандартного математического пакета. Современный высокий уровень развития вычислительной математики характеризуется наличием большого числа стандартных библиотек программ на различных языках программирования, а также интегрированных математических пакетов (Mathematica, MatLab, Maple, MathCad и т.п.). Кроме этого, в настоящее время развиты специальные программы расчета для различных предметных областей. В частности, таковы пакеты решения задач механики жидкости и газа, так называемые CFD (Computational Fluid Dynamics – Вычислительная гидродинамика) пакеты (FLUENT, StarCD, CFX и др.). Использование указанных современных программных возможностей существенно облегчает решение задач математического моделирования, в том числе и в экологии.

После реализации математической модели – создания собственной компьютерной программы или программы в среде стандартного или специализированного пакета, ключевым становится вопрос о достоверности реализованной модели. Наступает этап, который можно назвать испытанием модели, – этап проверки адекватности созданной математической модели.

Проверка правильности развитой модели начинается с оценки правдоподобия результатов, полученных после расчета по модели. Рассчитанные значения переменных системы должны соответствовать условиям физического и математического правдоподобия: численность популяции должна быть положительной величиной, границы изменения переменных должны соответствовать физическим пределам и т.п. Ошибки в модели, приводящие к неправдоподобным результатам, как правило, легко устраняются. Но правдоподобия расчетных результатов, конечно, недостаточно для того, чтобы говорить о достоверности модели. Основным способом проверки математической модели является сравнение с результатами других расчетных работ и с экспериментальными данными. Реализованная математическая модель может быть также протестирована для некоторых частных случаев, когда возможны аналитические решения задачи. Общей рекомендацией здесь может быть пожелание сравнивать полученное решение со всеми данными, с какими возможно, – любое сравнение с

положительным результатом усиливает уверенность в достоверности модели, а также понимание модели и самой моделируемой системы.

Нередко, результаты сравнений с экспериментом и с данными других расчетных работ оказываются первоначально отрицательными, наблюдаются количественные или даже качественные расхождения. Для выявления причин этого следует критически проанализировать все предыдущие этапы моделирования. Созданная модель может не учитывать каких-то существенных процессов. При первичном формировании модели непросто выделить наиболее важные и несущественные процессы. Такой критический анализ как раз и есть одна из целей математического моделирования.

Следующим ключевым моментом является достоверность параметров модели. Уравнения модели могут быть пригодны для описания ряда однотипных процессов (например, уравнения химической кинетики). Применение различных значений параметров для описания конкретных процессов делает математическую модель вполне определенной моделью конкретной системы. И выбор правильных значений параметров модели играет крайне важную роль в адекватности модели реальной системы. Значения параметров модели обычно известны из результатов научных исследований конкретных процессов – взаимодействия популяций, химических реакций, динамики атмосферы и т.п. И эти значения определяются с различной точностью. Кроме того, параметры могут быть функциями переменных системы (температуры, плотности популяции и т.д.), для выражения которых используются аппроксимации, пригодные в определенных пределах изменения. Таким образом, эти параметры могут содержать в себе ошибки, существенные для результатов моделирования.

К расхождению с экспериментальными данными могут привести ошибочные гипотезы о характере взаимодействия популяций и неправильное написание уравнений, описывающих различные процессы. Источником ошибок модели может быть и выбранный численный алгоритм решения уравнений модели. В зависимости от типа уравнений и характера изменения переменных системы могут выбираться различные численные методы: методы конечных разностей, конечных объемов или конечных элементов. Все численные методы базируются на сеточном разбиении расчетной области. Правильное сеточное разбиение является необходимым условием получения устойчивого численного решения.

Итак, все этапы моделирования могут вносить в модель неточности и быть ответственными за достоверность результатов. Поэтому при наличии

расхождений в расчете и эксперименте следует критически отнестись к этим этапам формирования модели и проанализировать их снова. Зачастую время, затраченное на доводку математической модели, может превышать время создания первоначальной модели.

После того как математическая модель и ее компьютерная реализация начинают давать достоверные результаты, исследователь получает виртуальный инструмент для исследования системы. Одиночный расчет по созданной программе означает реализацию того или иного сценария в реальной системе. Программа содержит набор входных и выходных параметров, варьирование которых позволяет реализовывать множество различных сценариев для моделируемой системы. В зависимости от времени единичного расчета исследователь может проводить многократные параметрические исследования или поставить задачу оптимизации.

### **Лекция 3.**

#### **Виды моделирования. Математические модели в экологии.**

**Виды моделирования.** Помимо математического моделирования для изучения реальных систем может применяться также и так называемое “физическое” моделирование, под которым подразумевают полевые эксперименты и лабораторные опыты. Примером физического моделирования являются обтекание моделей самолетов и зданий в аэродинамических трубах, опыты с различными видами животных и растений в лабораториях и т.п. При этом моделью выступает уменьшенная копия объекта (самолета) или реальный объект. В результате экспериментов фиксируются различные количественные характеристики системы, изменяемые во времени и пространстве, и исследователь непосредственно наблюдает объект и его динамику в максимально приближенных к естественным условиям. Получаемые при этом результаты дают точные знания о системе. В этом заключается основное преимущество физического моделирования. Вместе с тем, физическое моделирование сталкивается с рядом сложностей из-за долговременности экспериментов при изучении природных процессов, высокой стоимости экспериментального оборудования и т.п. Кроме того, не для всех процессов можно поставить эксперимент.

Но ключевым недостатком физического моделирования является то, что эксперимент не дает полной информации о внутреннем состоянии системы. В эксперименте исследователь видит то, “что происходит”, но не знает или не всегда знает “почему”.

В ответе на второй вопрос на помощь приходит теория или математическая модель. Математическое моделирование реальной системы выявляет роль различных процессов, позволяет прогнозировать поведение системы и проверять множество различных сценариев жизни системы.

Следует отметить, что в настоящее время в связи с бурным развитием компьютерной техники и программных средств на высоком уровне находится не только математическое моделирование, но и заметно повысились уровень экспериментальных исследований, их информативность и эффективность.

**Соотношение между моделью и реальной системой.** Математическая модель является идеализацией системы и не полностью адекватна реальной системе. Она не является точным образом системы и не повторяет все ее свойства. Математическая модель создается для ответа на вполне определенные вопросы и должна в себе содержать описание процессов, определяющих динамику выходных переменных, которые интересуют исследователя. Не всегда это бывает известно заранее. Во время создания модели и работы с ней возможно выявить наиболее важные процессы и включить их в модель. Искусство исследователя заключается в описании ключевых черт системы наиболее простой математической моделью.

При этом иногда ставят цель создать наиболее полную математическую модель системы, для того чтобы использовать ее многократно для ответа на различные вопросы. К таким примерам можно отнести имитационные модели Аральского моря и т.п.

**Типы математических моделей в экологии.** Математические модели, применяемые в математической экологии, можно разделить на различные типы. Различают детерминированные, стохастические и эмпирико–статистические модели. Детерминированные математические модели основаны на внутреннем описании системы и выражают собой связи между компонентами системы (модель Мальтуса). Математические модели, включающие в себя случайные функции, относятся к стохастическим. Эмпирико–статистические модели используют эмпирическую информацию о системе для построения функциональных

зависимостей (регрессионных моделей) между входными и выходными переменными системы. При построении эмпирико–статистических моделей применяются методы математической статистики.

Модели, учитывающие изменение переменных системы во времени, называются динамическими. Стационарные модели описывают состояние системы без учета временной зависимости. Математические модели могут описывать однородные и неоднородные по пространству процессы. Различают также непрерывные и дискретные математические модели. Непрерывные модели описывают изменение переменных системы в любой момент времени в рассматриваемом интервале. Дискретные модели дают значения переменных системы в дискретные промежутки времени (каждые два часа, каждую неделю и т.п.). По способу получения и виду решения можно разделять аналитические и численные модели. В случае, когда уравнения модели могут быть разрешены в аналитическом виде, т.е. получаются явные функции для выходных переменных, их называют аналитическими моделями. Но круг таких моделей ограничен, большинство реальных математических моделей не допускает получения аналитического решения. В этом случае решение уравнений модели достигается на основе численных методов. Результатом решения будут табличные функции, заданные в дискретном множестве точек.

**Классификация математических моделей в экологии.** В математической экологии выделяют три основные группы математических моделей: модели теории популяций, задачи распространения загрязнений в водных и воздушных средах, эколого–экономические модели. По типу применяемых математических методов различают следующие виды моделей:

1. Модели на основе дифференциальных уравнений.
2. Разностные модели.
3. Матричные модели.
4. Оптимизационные модели.
5. Имитационные модели – модели, построенные на пределе наших знаний об объекте и реализованные на компьютере по блочному принципу.
6. Регрессионные модели – дают функциональные связи между входными и выходными переменными на основе аппроксимации статистических данных, применяются на этапе эмпирико–статистического моделирования

## Лекция 4.

### Дифференциальные уравнения в теории эпидемий (модели Бейли).

Рассмотрим задачу о распространении эпидемии инфекционного заболевания в рамках одной популяции [5,6]. Пренебрегая неоднородностью распределения популяции по пространству, введем две функции  $x(t)$  и  $y(t)$ , характеризующие число незараженных и зараженных особей в момент времени  $t$ . В начальный момент времени  $t=0$  известны  $x(0)=n$  и  $y(0)=a$ .

Для того чтобы сформулировать математическую модель, воспользуемся гипотезой: инфекция передается при встрече зараженных особей с незараженными, то есть число незараженных будет убывать с течением времени пропорционально количеству встреч между теми и другими, т.е.  $xy$ .

На основании принятого предположения выразим убыль  $\Delta x$  незараженных особей за промежуток времени  $\Delta t$  в виде

$$\Delta x = x(t + \Delta t) - x(t) = -\beta xy \Delta t \quad (4.1)$$

Величина  $\beta$  представляет собой коэффициент пропорциональности. Перейдем в (4.1) к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta x}{\Delta t} = \frac{dx}{dt} = -\beta xy \quad (4.2)$$

Для замыкания модели будем считать, что болезнь не приводит к смертности, следовательно, можно написать условие баланса

$$a + n = x + y = \text{const} \quad (4.3)$$

Учитывая (4.3) перепишем (4.2)

$$\frac{dx}{dt} = -\beta x(n + a - x) \quad (4.4)$$

$$x(0) = n \quad (4.5)$$

Формулы (4.4), (4.5) представляют собой математическую модель динамики незараженных особей. Коэффициент  $\beta$  пропорциональности в модели характеризует вероятность передачи инфекции при встрече. В общем случае значение параметра  $\beta$  зависит от вида особи и типа болезни. Считая  $\beta$  постоянной величиной, найдем решение обыкновенного дифференциального уравнения (4.4). Разделив переменные в (4.4), можем переписать его в виде

$$\frac{dx}{x(n + a - x)} = -\beta dt \quad (4.6)$$

Разложим левую часть (4.6) на простые дроби и проинтегрируем

$$\frac{1}{n+a} \left( \frac{dx}{x} + \frac{dx}{n-x+a} \right) = -\beta dt$$

$$\frac{1}{n+a} (\ln x - \ln(n-x+a)) = -\beta t + C$$

Потенцируя последнее выражение, приходем к равенству

$$\frac{x}{n-x+a} = Ce^{-\beta(n+a)t} \quad (4.7)$$

Учитывая начальное условие (4.5) из (4.7) получим окончательное выражение для искомой функции

$$x(t) = \frac{n(n+a)}{n+ae^{\beta(n+a)t}} \quad (4.8)$$

При известном  $x(t)$  число  $y(t)$  зараженных особей определится из условия баланса (4.3)

$$y = a + n - x \quad (4.9)$$

Примеры графиков функций  $x(t)$  и  $y(t)$ , вычисленные по формулам (4.8, 4.9) при нескольких значениях параметра  $\beta$ , приведены на рис.4.1–4.2. Начальные значения числа незараженных и зараженных особей приняты равными  $n=200$ ,  $a=100$ . При увеличении  $\beta$  скорость передачи инфекции увеличивается, и численность незараженных особей падает быстрее.

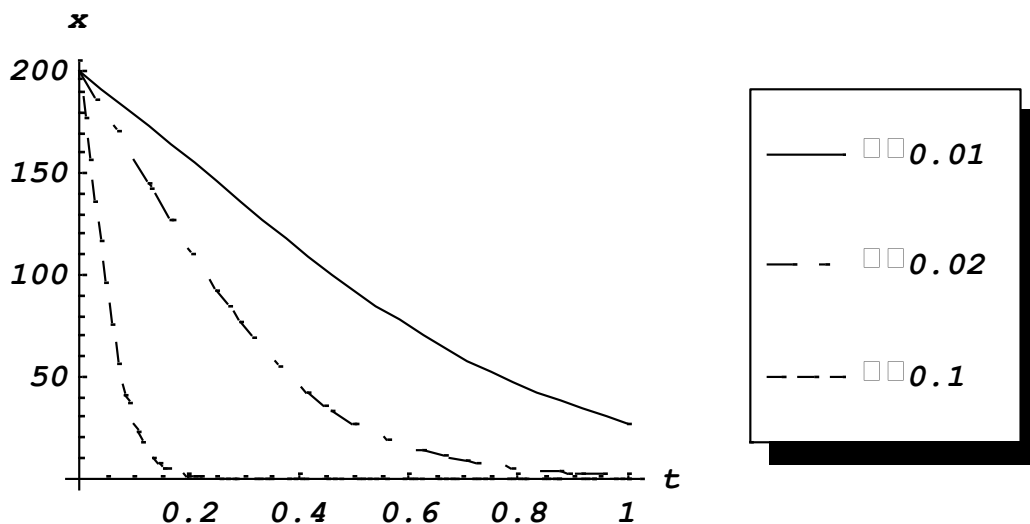


Рис.4.1



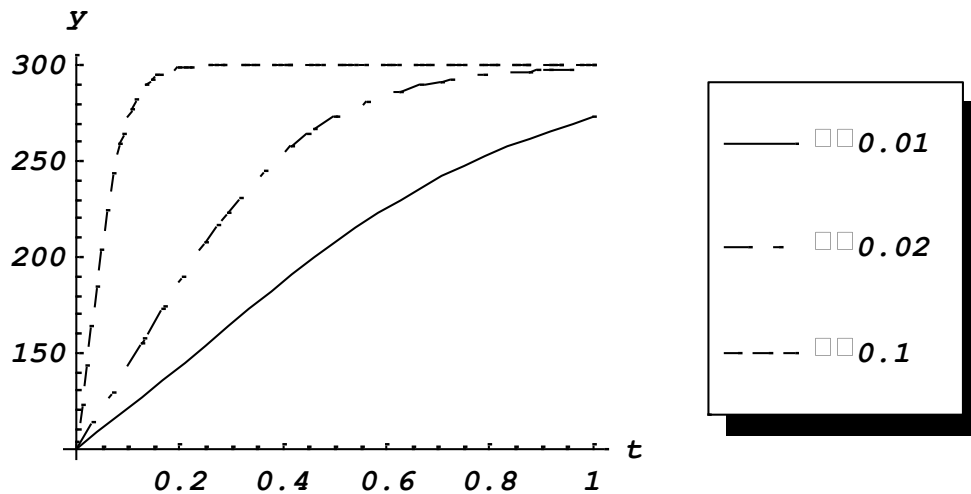


Рис.4.2

Изменим приведенную модель, добавляя в нее еще один процесс – выздоровление больных особей. Для этого введем новую функцию  $z(t)$ , выражающую число выздоровевших особей. Новая математическая модель может быть представлена системой уравнений

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\beta xy \\ \frac{dy}{dt} = \beta xy - \gamma y \\ \frac{dz}{dt} = \gamma y \end{cases} \quad (4.10)$$

где параметр  $\gamma$  характеризует степень выздоровления и определяется видом болезни и типом особи. Число выздоровевших особей в начальный момент времени равно нулю, поэтому начальные условия для системы (4.10) примут вид

$$x(0) = n, y(0) = a, z(0) = 0 \quad (4.11)$$

Условие баланса (4.3) переписывается как

$$x + y + z = n + a \quad (4.12)$$

Разделив второе уравнение (4.10) на первое, приходим к уравнению

$$\frac{dy}{dx} = -1 + \frac{\gamma}{\beta} \frac{1}{x} \quad (4.13)$$

решение которого с учетом начальных условий (4.11) запишется так:

$$y + x - \frac{\gamma}{\beta} \ln x = a + n - \frac{\gamma}{\beta} \ln n \quad (4.14)$$

Исключая  $y$  из (4.12) и (4.14) получим связь  $x$  и  $z$  в виде

$$x = ne^{-\frac{\beta}{\gamma}z} \quad (4.15)$$

Выразив с помощью уравнений (4.12), (4.14) и (4.15) связь  $y$  через  $z$  и подставив в третье уравнение (4.10), придем к уравнению

$$\frac{dz}{dt} = \gamma \left[ n + a - z - ne^{-\frac{\beta}{\gamma}z} \right] \quad (4.16)$$

Результаты решения уравнения (4.16) с учетом начального условия (4.11) при различных коэффициентах выздоровления приведены на рис.4.3–4.5.

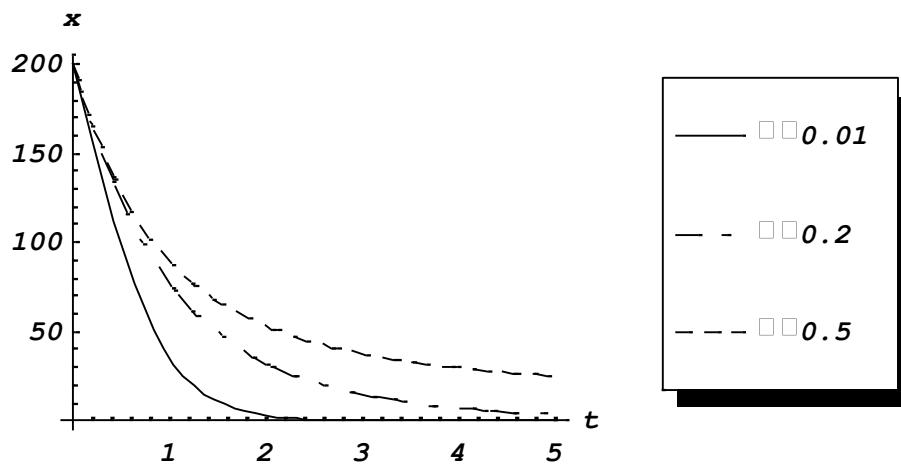


Рис.4.3. Динамика численности незараженных особей по модели (4.10) для  $n=200$ ;  $a=100$ ,  $\beta=0.01$

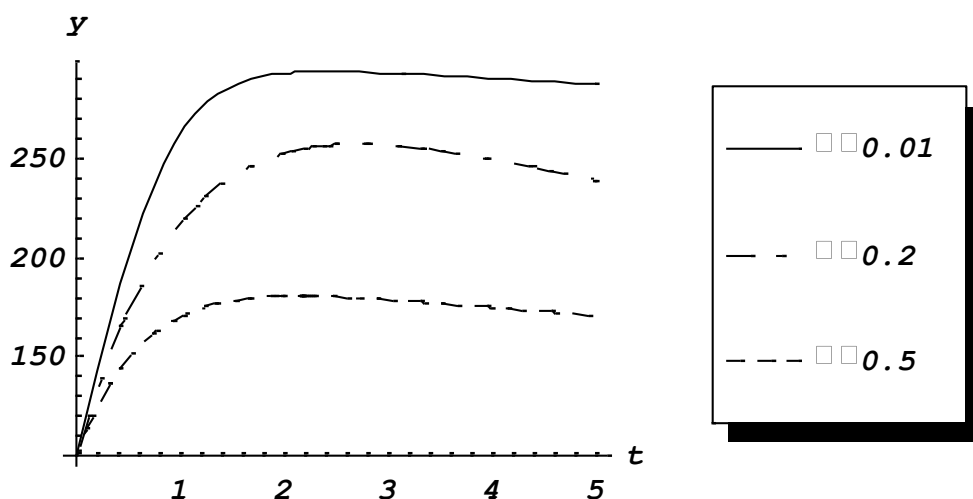


Рис.4.4. Динамика численности зараженных особей по модели (4.10) для  $n=200$ ;  $a=100$ ,  $\beta=0.01$

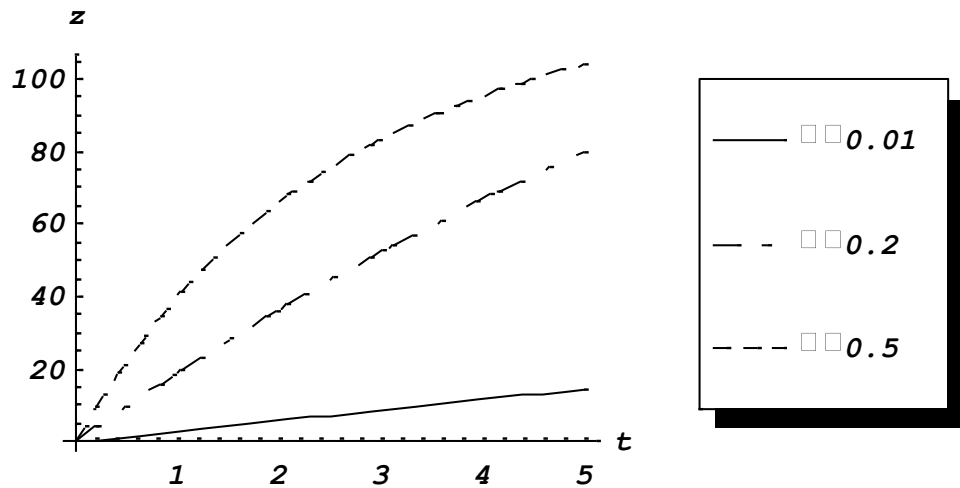


Рис.4.5 Динамика численности выздоровевших особей по модели (4.10) для  $n=200$ ;  $a=100$ ,  $\beta=0.01$

## Лекция 5.

### Математическая модель демографических, экономических и природоохранных взаимосвязей

Современная экология к одной из важных задач относит формулирование стратегии устойчивого развития. Способствовать решению такой задачи может совместное исследование экологических, экономических и демографических процессов на основе математического моделирования. Первые работы в области моделирования глобальных систем были сделаны Дж. Форрестером [17]. Широкую известность приобрела также модель «World-3», созданная Миддоузом и др. [3]. «World-3» использовалась в основном для того, чтобы показать, что мир находится на неустойчивом пути развития и что если человечество останется на нем, то это может привести к катастрофе. В настоящее время актуальным является создание математических моделей, помогающих выработать стратегию поддержания устойчивости окружающей среды. Одна из таких моделей под названием «Чудесная страна» была рассмотрена в [4]. «Чудесная страна» представляет собой упрощенную математическую модель, описывающую взаимодействие между состоянием окружающей среды, демографическими и экономическими процессами.

Особенность «Чудесной страны», как и реальных эколого-экономических систем, состоит в том, что не все переменные модели развиваются с сопоставимыми скоростями. В результате смесь быстрых и

медленных процессов может приводить к непредсказуемой динамике и к катастрофическим процессам. Модель позволяет описывать также и устойчивое развитие мира и выявить условия, при которых наблюдаются либо благополучная динамика системы, либо катастрофические изменения окружающей среды. В лекции приводится описание модели «Чудесная страна» и даются результаты проведенных по этой модели численных исследований.

**Математическая модель.** Модель «Чудесная страна», как сложная система, включает в себя следующие подсистемы: население, экономика, окружающая среда и управление ее состоянием. Вводятся четыре основных переменных, зависящих от параметра  $t$ , – безразмерного времени:

$x(t)$  – численность населения,

$y(t)$  – продукция (объем промышленной продукции на душу населения),

$z(t)$  – качество окружающей среды (природный капитал),

$p(t)$  – загрязнение на единицу продукции.

Положительные и отрицательные обратные связи между переменными описываются сложными нелинейными функциональными зависимостями. Система уравнений, описывающая изменение во времени переменных системы, представляется в виде

$$\frac{dx}{dt} = xn(y, z) \quad (5.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = y[\gamma - (\gamma + \eta)(1 - z)^\lambda] \quad (5.2)$$

$$\frac{dz}{dt} = \nu z(1 - z)[e^{\omega[\frac{\delta}{\omega} z^\rho - f(x, y, z, p)]} - 1] \quad (5.3)$$

$$\frac{dp}{dt} = -\chi p \quad (5.4)$$

Входящие в правые части уравнений (5.1) и (5.3) функции  $n(y, z)$  и  $f(x, y, z, p)$  представляют собой коэффициент прироста населения и поток загрязнений. Помимо переменных модель включает в себя 20 параметров, которые характеризуют ту или иную подсистему модели и могут быть сгруппированы следующим образом:

население:  $\beta_1, \beta_2, \beta, \delta_1, \delta_2, \delta_3, \alpha, \vartheta$

экономика:  $\gamma, \eta, \lambda$ .

окружающая среда:  $\kappa, \sigma, \delta, p, \omega, \nu$

управление состоянием окружающей среды:  $\varphi, \mu, \chi$ .

Остановимся на анализе каждого из уравнений (5.1–5.4).

**Уравнение для численности населения.** Уравнение (5.1) основано на простейшей гипотезе, используемой обычно в теории популяций: скорость изменения численности популяции пропорционально самой численности. Коэффициент прироста населения  $n(y, z)$  представляет собой разность между коэффициентом рождаемости  $b(y, z)$  и коэффициентом смертности населения  $d(y, z)$

$$n(y, z) = b(y, z) - d(y, z) \quad (5.5)$$

Коэффициенты рождаемости и смертности, а следовательно, и коэффициент прироста населения зависят от количества продукции на человека и от уровня природного капитала. Запас природного капитала может быть представлен как состояние тех компонентов окружающей среды, которые влияют на состояние здоровья человека и дают ему возможность жить полноценной жизнью. К ним можно отнести, например, воду и воздух. Для количественного выражения природного капитала вводится фиктивная переменная  $z$ , меняющаяся от 0 до 1. Если окружающая среда совсем не загрязнена, то считается, что  $z=1$ . Значение  $z=0$  выражает другой предельный случай, когда окружающая среда настолько загрязнена, что представляет собой наибольшую опасность человеческому здоровью и экономике. Согласно принятым для коэффициентов рождаемости и смертности зависимостям от переменных  $y$  и  $z$

$$b(y, z) = \beta_1 \left[ \beta_2 - \frac{e^{\beta \bar{y}(y, z)}}{1 + e^{\beta \bar{y}(y, z)}} \right] \quad (5.6)$$

$$d(y, z) = \delta_1 \left[ \delta_2 - \frac{e^{\alpha \bar{y}(y, z)}}{1 + e^{\alpha \bar{y}(y, z)}} \right] (1 + \delta_3 (1 - z)^g) \quad (5.7)$$

Коэффициенты  $b(y, z)$  и  $d(y, z)$  уменьшаются с увеличением количества чистой продукции на человека  $\bar{y}(y, z)$ . Кроме того, коэффициент смертности растет с уменьшением природного капитала. Чистая продукция на душу населения определяется как продукция на человека за вычетом расходов на управление за уровнем загрязнений, выражаемых функцией  $c(y, z)$ ,

$$\bar{y}(y, z) = y - c(y, z). \quad (5.8)$$

Расходы на управление уровнем загрязнений  $c(y, z)$  зависят, в свою очередь, от уровня экономики и состояния окружающей среды

$$c(y, z) = \varphi (1 - z)^\mu y \quad (5.9)$$

Расходы на управление увеличиваются линейно с ростом экономики  $y$  и уменьшаются по мере улучшения качества среды, т.е. роста переменной  $z$ .

При постоянном коэффициенте прироста  $n(y, z) = n_0 = \text{const}$  уравнение (5.1) представляет собой классическую экспоненциальную модель для численности одиночной популяции. В этом случае решение (5.1) запишется в аналитическом виде

$$x(t) = x(0)e^{n_0 t} \quad (5.10)$$

Экспоненциальная модель (5.10) при  $n_0 > 0$  предсказывает неограниченный рост, при  $n_0 = 0$  – постоянную численность популяции, а при  $n_0 < 0$  – падение численности.

**Уравнение для единицы продукции.** Согласно уравнению (5.2) изменение уровня экономики зависит от самого уровня экономики  $y$  и от запаса природного капитала  $z$ . Чем хуже качество среды, тем меньше прирост объема продукции на душу населения. Когда окружающая среда полностью загрязнена, т.е.  $z = 0$ , уравнение (5.2) принимает вид  $dy/dt = -\eta y$ , и его решение может быть записано в форме  $y = y(0)e^{-\eta t}$ . Следовательно, в этом случае количество промышленной продукции уменьшается с темпом  $\eta$ . Наоборот, для незагрязненной среды ( $z = 1$ ) продукция увеличивается с темпом  $\gamma$ :

$$\frac{dy}{dt} = \gamma y \Rightarrow y = y(0)e^{\gamma t}$$

**Уравнение для природного капитала.** Рост природного капитала предполагается логистическим (уравнение (5.3)). Скорость восстановления

природной среды, выражаемая в (5.3) членом  $e^{\omega[(\frac{\delta}{\omega})z^\rho - f(x, y, z, p)]} - 1$ , положительно зависит от качества среды и уменьшается с ростом потока загрязнений  $f(x, y, z, p)$ . Приведенный множитель учитывает способность природы самоочищаться, которая, в свою очередь, зависит от величины природного капитала. Функция  $g(z) = \frac{\delta}{\omega} z^\rho$  преобразует величину

природного капитала в совокупность процессов по восстановлению окружающей среды, измеряемую в тех же единицах, что и поток загрязнений. При положительных  $\delta, \omega, \rho$  способность природы к самоочищению падает с уменьшением величины природного капитала  $z$ . Разница между двумя потоками  $(\delta/\omega)z^\rho - f(x, y, z, p)$  выражает собой совместное влияние антропогенных и природных процессов на окружающую среду. Когда эта разница равна нулю, уровень природного капитала остается неизменным. Соответствующий такому случаю поток загрязнений называется критическим. Ясно, что условие для критического потока загрязнений может быть записано в виде  $f(x, y, z, p) > \frac{\delta}{\omega} z^\rho$ . Если поток загрязнений выше

критического  $f(x, y, z, p) > \frac{\delta}{\omega} z^\rho$ , то состояние природы ухудшается:

$\frac{dz}{dt} < 0$ . При  $f(x, y, z, p) < \frac{\delta}{\omega} z^\rho$  природный капитал восстанавливается:

$\frac{dz}{dt} > 0$ . Величина  $\frac{\delta}{\omega}$  выражает уровень критического потока загрязнений в случае, когда окружающая среда считается незагрязненной ( $z = 1$ ). Параметр  $\rho$  определяет скорость уменьшения критического уровня загрязнений при падении запаса природного капитала.

Поток загрязнений

$$f(x, y, z, p) = pxu - \kappa \left[ \frac{e^{\sigma c(y,z)x}}{1 + e^{\sigma c(y,z)x}} - 0.5 \right] \quad (5.11)$$

является логистической функцией величины расходов на управление уровнем загрязнений  $c(y, z)$ . Член  $pxu$  выражает линейную зависимость потока загрязнений от величины загрязнений на единицу продукции, численности населения и объема промышленной продукции на человека. Второй член в функции  $f(x, y, z, p)$  уменьшает поток загрязнений в результате управления уровнем загрязнений. Для незагрязненной среды, согласно (5.9)  $c(y, z = 1) = 0$ , и квадратная скобка в уравнении (5.11) обращается в нуль, следовательно, влияние управления на поток загрязнений отсутствует. С другой стороны, при полностью загрязненной природе ( $z = 0$ ) расходы на управление уровнем загрязнений достигают максимальной величины  $c(y, z = 0) = \varphi y$ .

Выражением «поток загрязнений» определяется количество загрязняющих веществ, поступающих в природу в результате производственной деятельности. Другой его смысл – это распространение загрязнений. Потоки загрязнений могут скапливаться в запасы загрязнений. Здесь, однако, для простоты эти запасы не учитываются. О степени загрязненности природы судят по величине  $z$ , и расходы на управление загрязнениями определяются не потоком загрязнений, а состоянием окружающей среды. Это означает, например, что мы можем тратить средства на очистку воздуха, если его загрязнение сказывается на нашем здоровье. Если же мы живем в таком месте, где ветер уносит атмосферные загрязнения прочь, и мы дышим чистым воздухом, то нам не нужно расходовать деньги на управление воздушными загрязнениями, несмотря на то, что они существуют.

**Загрязнения на единицу продукции.** Последнее уравнение системы (5.4) описывает изменение во времени величины загрязнений на единицу продукции. Решение (5.4) легко может быть записано в форме

$$p(t) = e^{-\chi t} \quad (5.12)$$

Отсюда следует, что количество загрязнений, образующихся в результате производства единицы продукции уменьшается с постоянной скоростью  $\chi$ . Коэффициент  $\chi$  характеризует уровень технологичности производства, т.е. чем больше коэффициент  $\chi$ , тем меньший вред приносит экономика окружающей среде. В дальнейшем решение (5.12) подставляется в уравнение (5.3), и система (5.1–5.4) сводится к системе трех уравнений.

Система (5.1–5.3) представляет собой систему обыкновенных дифференциальных уравнений для трех функций  $x, y, z$ . Начальные условия и значения параметров модели взяты из работы [4]:

$$\text{Население: } \beta_1 = 0.04, \quad \beta_2 = 1.375, \quad \beta = 0.1375, \quad \delta = 0.01,$$

$$\delta_2 = 2.5, \quad \delta_3 = 4, \quad \alpha = 0.18, \quad \vartheta = 15$$

$$\text{Экономика: } \gamma = 0.02, \quad \eta = 0.1, \quad \lambda = 2$$

$$\text{Окружающая среда: } k = 2, \quad \sigma = 0.02, \quad \delta = 1, \quad \rho = 2, \quad \omega = 0.1, \quad \nu = 1$$

$$\text{Контроль: } \varphi = 0.5, \quad \mu = 2$$

$$\text{Начальные условия } x(0) = y(0) = p(0) = 1, \quad z = 0.98$$

**Результаты расчетов.** В настоящем разделе приводятся результаты численного решения системы (5.1–5.3) при различных сочетаниях параметров  $\chi$  и  $k$ . Параметр  $\chi$  характеризует скорость убывания загрязняющих веществ на единицу выпускаемой продукции, т.е. определяет уровень



технологичности производства. Эффективность природоохранных мероприятий задается параметром  $k$ , являющимся сомножителем во втором члене в выражении для потока загрязнений. Следовательно, чем выше  $k$ , тем меньше становится поток загрязнений за счет управления уровнем загрязнений. Рассмотрены три наиболее характерных сценария динамики системы. Полученные результаты практически совпадают с кривыми, приведенными в [4].

В первом сценарии ( $\chi = 0.03$ ,  $k = 2$ , рис.5.1–5.6) «Чудесную страну» ждет устойчивое будущее. Поток загрязнений после короткой начальной фазы увеличения начинает монотонно убывать, при этом его уровень оказывается намного меньшим критического потока загрязнений (рис.5.1). Коэффициенты рождаемости и смертности падают до некоторого одного и того же значения (рис.5.2), при котором достигается нулевой прирост населения, что приводит к постоянному уровню численности населения  $x = 4$  (рис.5.3). Отметим, что штриховая кривая на рис.5.3 соответствует случаю  $z = 0$ . Наблюдается неуклонный рост выпуска продукции на душу населения. Природный капитал почти сразу же достигает уровня  $z = 1$ , на котором и остается. Траектория системы скользит близко к ребрам области изменения параметров в фазовом пространстве (рис.5.6). Данный сценарий поведения системы является идеальным и может быть назван «экономической мечтой».

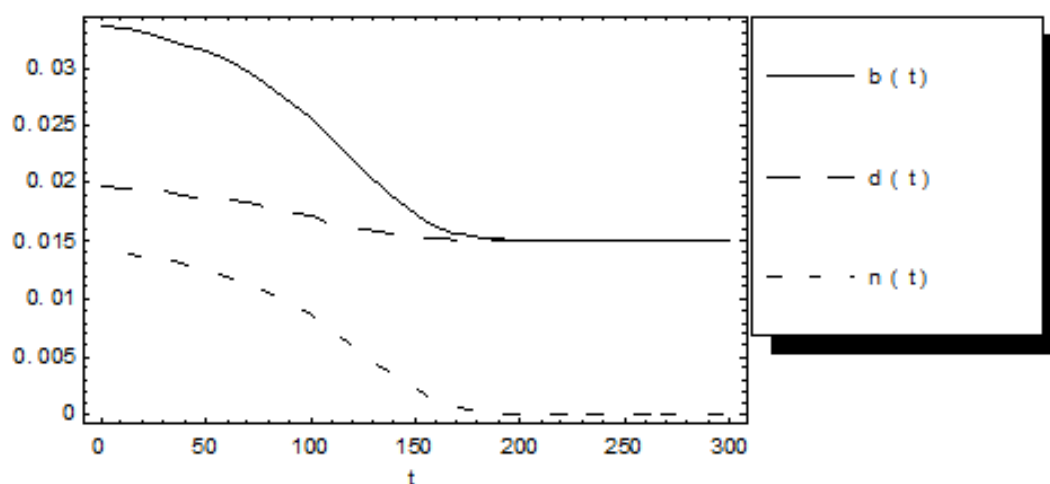


Рис.5.2. Коэффициенты рождаемости и смертности

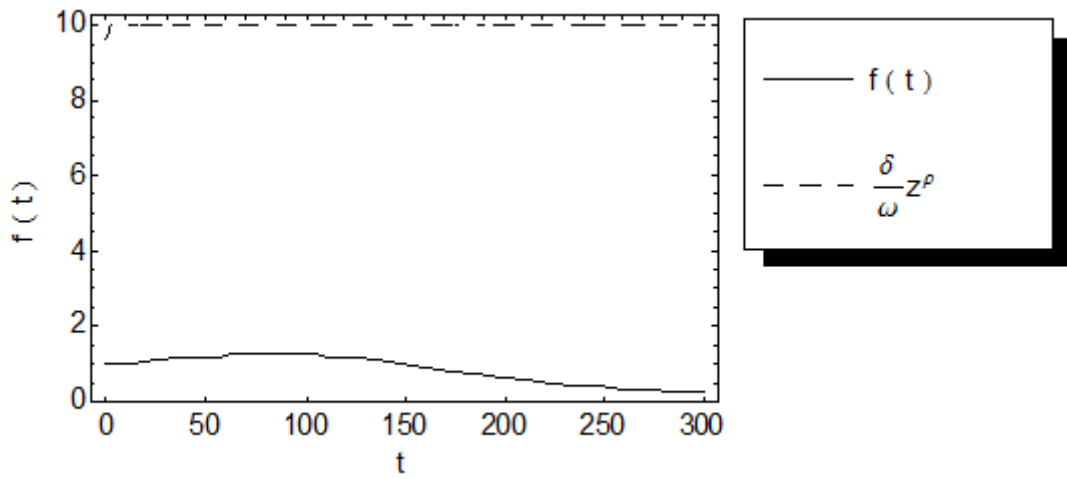


Рис.5.2. Поток загрязнений

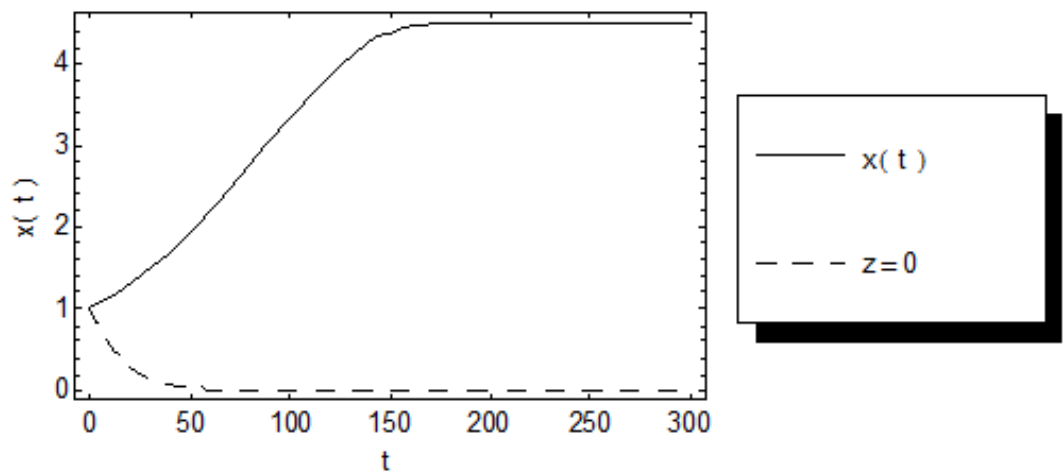


Рис.5.3. Численность населения

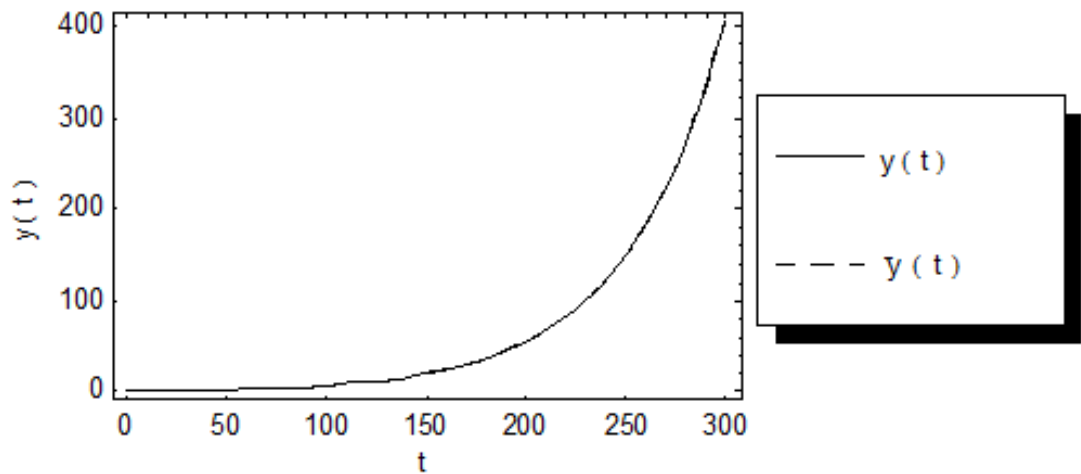


Рис.5.4. Объем промышленной продукции

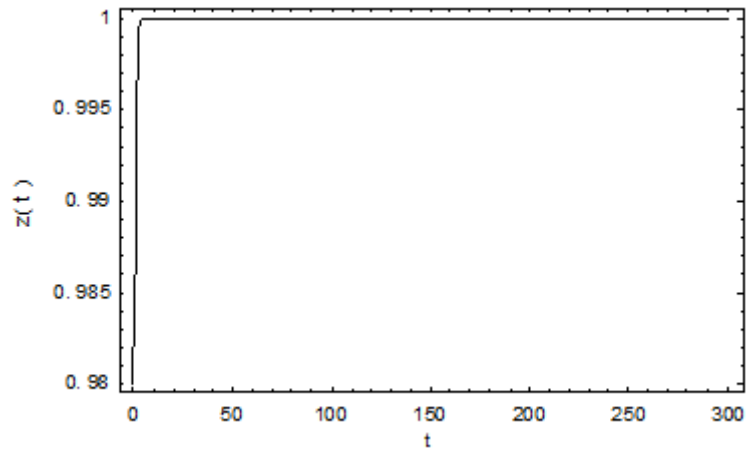


Рис.5.5. Качество окружающей среды

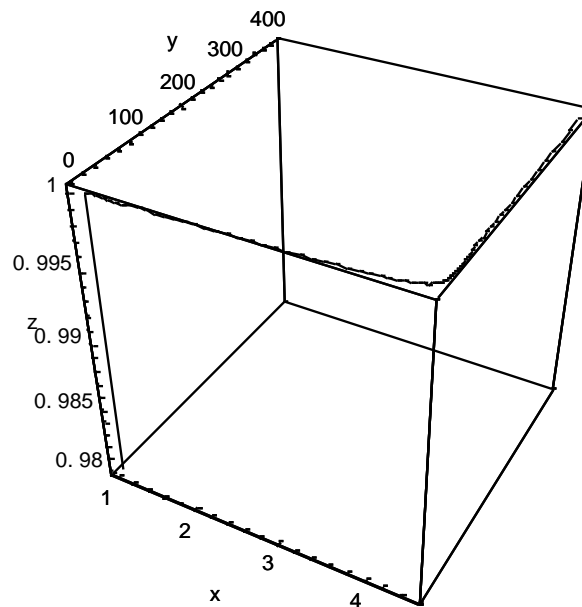


Рис.5.6. Траектория системы в фазовом пространстве

Во втором сценарии с ухудшением технологичности производства и при прежнем уровне эффективности управления уровнем загрязнений ( $\chi = 0.01$ ,  $k = 2$ , рис.5.7–5.12) динамика развития процессов резко меняется в худшую сторону. Поток загрязнений вырастает до величин, превышающих критический поток загрязнений (рис.5.8). Вследствие этого резко падают величина природного капитала, объем промышленной продукции и численность населения (рис.5.9, 5.10, 5.11). Траектория системы совершает путь, заканчивающийся практически в точке с нулевыми значениями всех трех переменных системы (рис.5.12).. Такой путь представляется полной катастрофой для жителей «Чудесной страны» и его нельзя назвать иначе как «экологический кошмар».

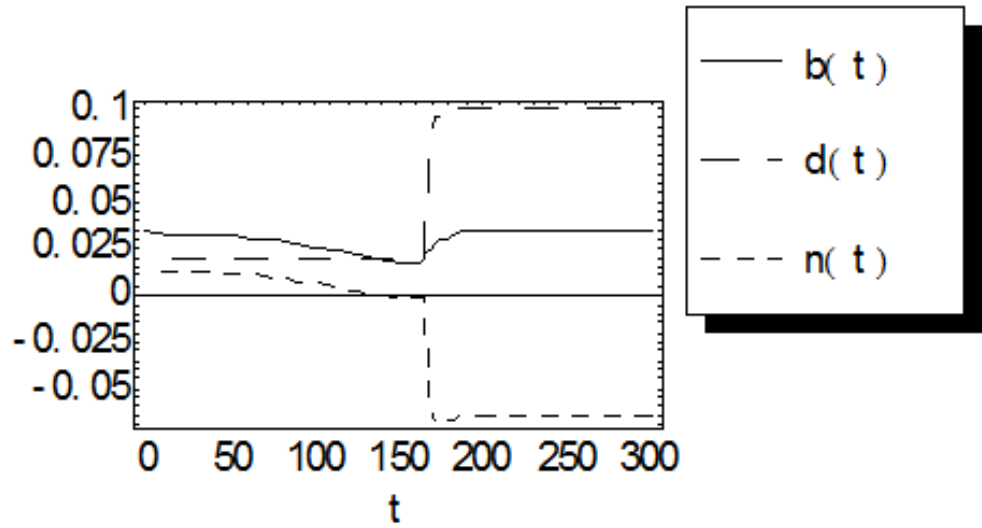


Рис.5.7. Коэффициенты рождаемости и смертности

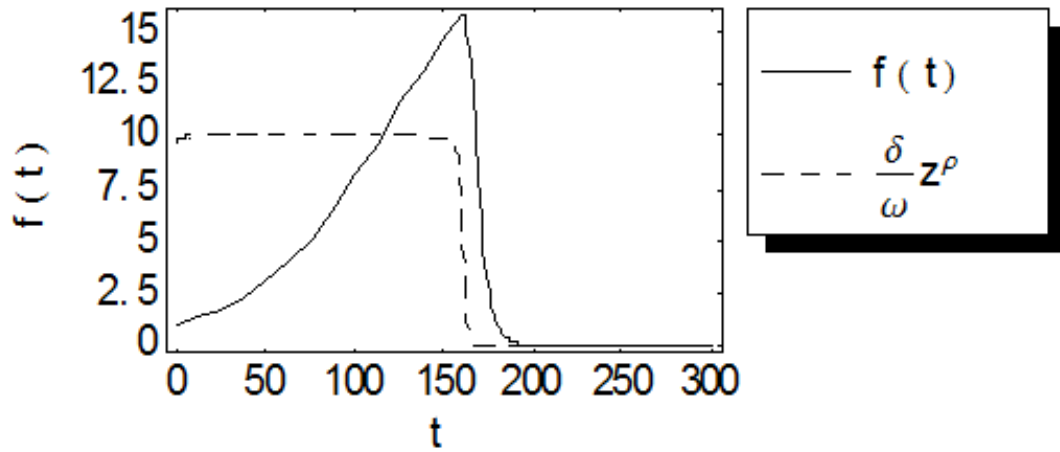


Рис.5.8. Поток загрязнений

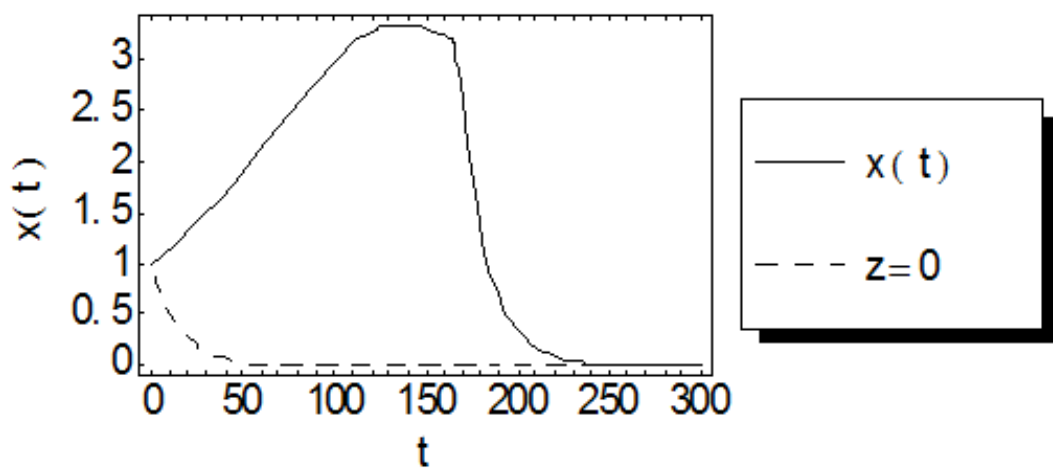


Рис.5.9. Численность населения

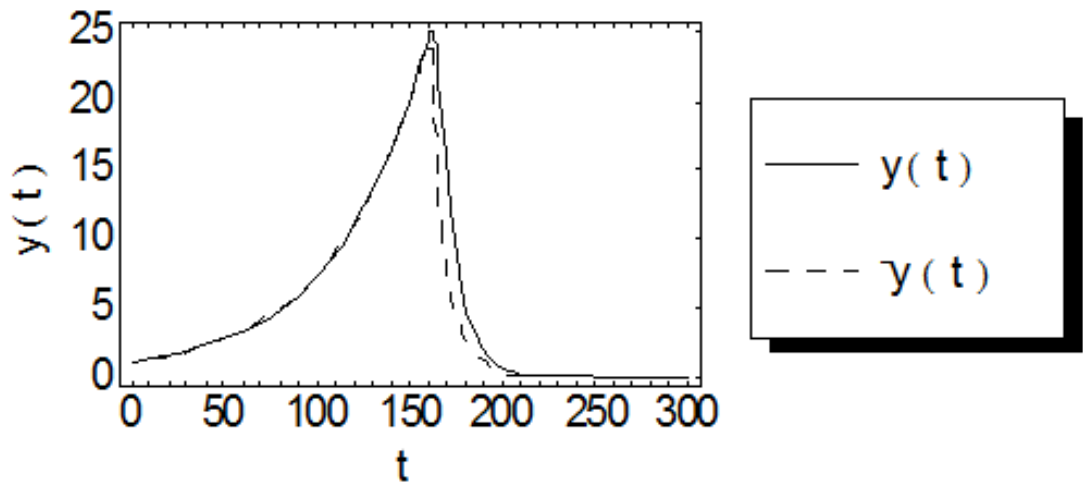


Рис.5.10. Объем промышленной продукции

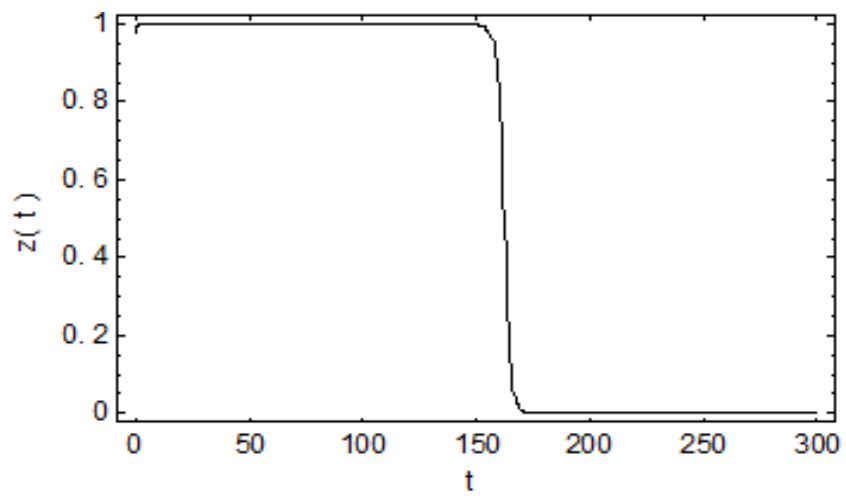


Рис.5.11. Качество окружающей среды

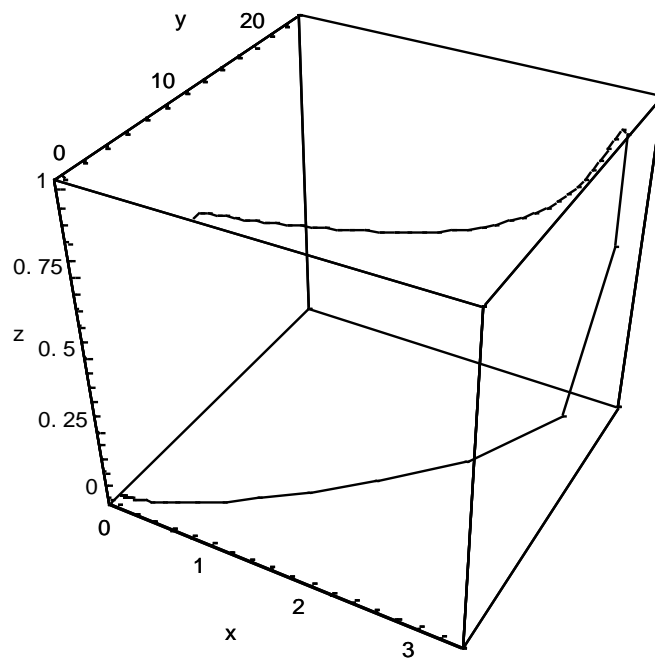


Рис.5.12. Траектория системы в фазовом пространстве

Если же теперь, оставляя на низком уровне скорость уменьшения загрязнений, существенно повысить воздействие на поток загрязнений природоохранных мероприятий, то мы получим третий сценарий динамики процессов в «Чудесной стране» ( $\chi = 0.01$ ,  $k = 100$ , рис.5.13–5.18). Сначала все идет как в предыдущем катастрофическом сценарии. Реальный поток загрязнений достигает критического уровня загрязнений и продолжает расти, пока не начинают проявляться эффекты восстановительного воздействия на природу. В этот момент поток загрязнений резко убывает, становясь вновь меньше критического уровня загрязнений (рис.5.13). Далее, увеличивая безразмерное время наблюдения за «Чудесной страной» до 650 (т.е. увеличивая интервал интегрирования уравнений (5.1–5.3)), можно наблюдать новый подъем потока загрязнений и повторяющиеся резкие скачки падения. При этом для выбранного значения  $k$  поток загрязнений может стать даже отрицательным, – это означает, что окружающая среда становится чище, чем была до учитываемого здесь потока загрязнений. Все это говорит о возможности восстановления окружающей среды за счет эффективного управления уровнем загрязнений. Изменения во времени основных переменных системы показано на рис.5.15–5.17. Динамика процессов в третьем сценарии носит циклически неустойчивый характер, траектория системы в фазовом пространстве представляет собой сложную кривую с резкими провалами по переменной  $z$  при относительной стабильности населения и росте экономики рис.5.18.

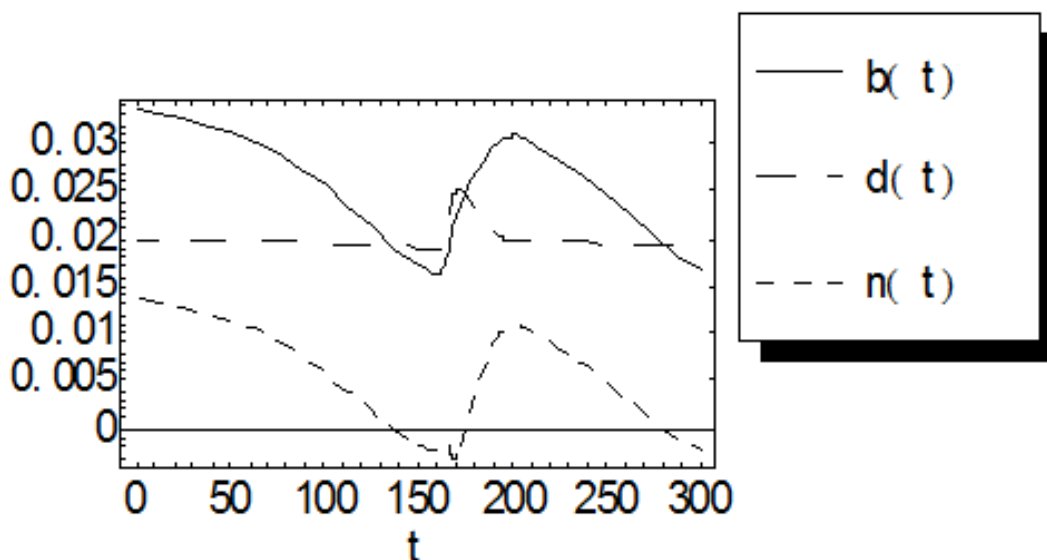


Рис.5.13. Коэффициенты рождаемости и смертности

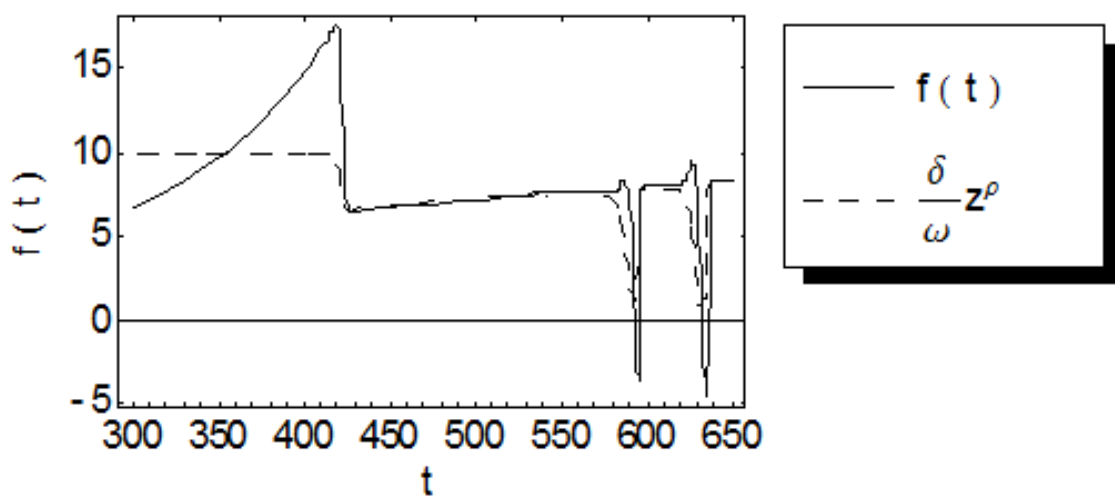
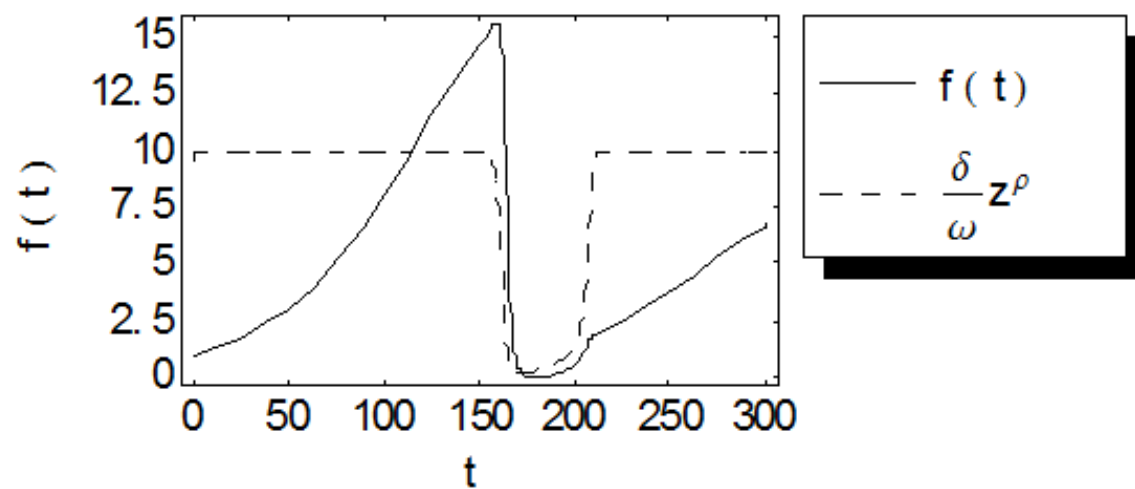


Рис.5.14. Поток загрязнений

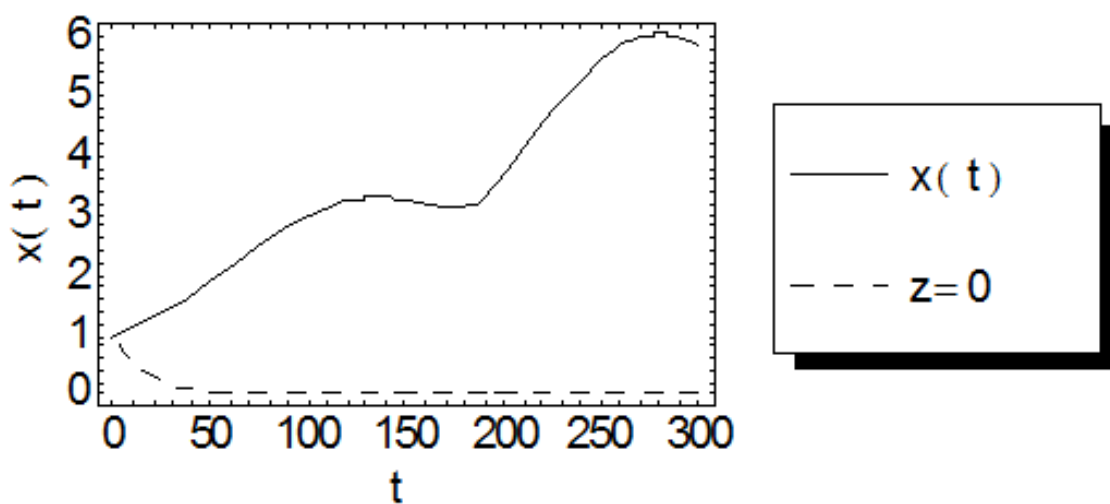


Рис.5.15. Численность населения

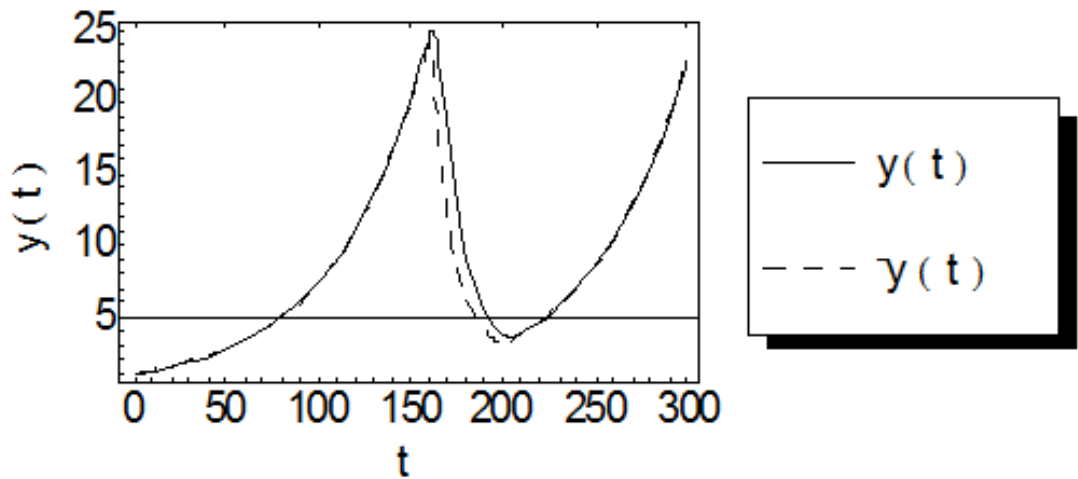


Рис.5.16. Объем промышленной продукции

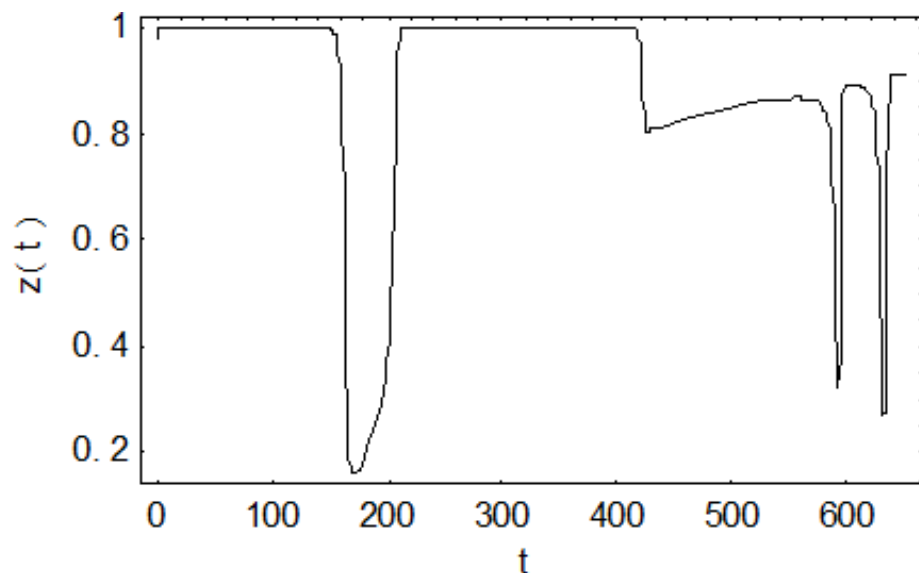


Рис.5.17. Качество окружающей среды

Описанная выше модель «Чудесная страна» представляется удобной и наглядной для демонстрации нелинейных взаимосвязей различных факторов, влияющих на устойчивость окружающей среды. Рассматриваемые взаимодействия являются отражением реальных эколого–экономических связей. Изменение значений параметров модели позволяет имитировать различные сценарии поведения системы «Чудесная страна», причем модель дает возможность подобрать диапазоны изменения параметров, обеспечивающих устойчивое развитие окружающей среды.



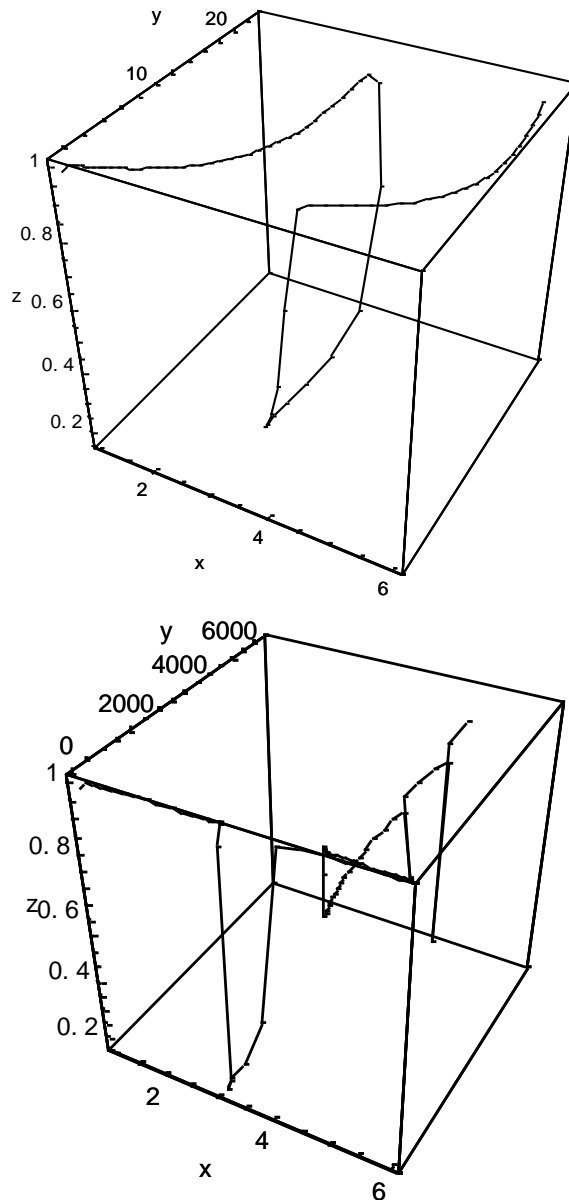


Рис.5.18. Траектория системы в фазовом пространстве

## Лекция 6.

### Дискретные модели популяций. Разностные уравнения.

В непрерывных моделях популяций численность или плотность расселения популяции считается непрерывной функцией времени и/или пространственных координат.

В реальности численность популяции представляет собой дискретную величину, которая принимает определенные значения в фиксированные моменты времени. Дискретные значения численности популяции могут быть

получены из экспериментальных данных по изучению реальных популяций (лабораторных или полевых) в дискретные моменты времени. Если при этом предположить, что численность популяции  $x_n$  в момент времени  $t$  зависит от численностей в некоторые предшествующие моменты времени, то для описания динамики численности популяций можно применять аппарат разностных уравнений.

Исторически первой дискретной моделью биологической популяции в математической экологии принято считать модель динамики популяций в виде ряда чисел

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, \dots \quad (6.1)$$

приведенную в книге «Трактат о счете» (1202 год) итальянского ученого Леонардо Фибоначчи. Числовая последовательность (6.1) вошла в историю как ряд чисел Фибоначчи, а его члены – числа Фибоначчи. Числа в последовательности (6.1) выражают динамику роста численности кроликов от поколения к поколению согласно простому правилу: каждый последующий член последовательности равен сумме двух предыдущих. Приведенная модель выражает гипотезу, что количество воспроизводимых кроликов в данном поколении равно сумме кроликов в двух предыдущих поколениях.

В настоящее время дискретные модели широко применяются для исследования динамики популяций и относятся к важной группе математических моделей в экологии. В той или иной степени дискретные модели популяций описаны в работах [1-2,7-14,16,18,19], которые были использованы при написании данного пособия.

**Разностные уравнения.** В дискретных моделях время представляется как дискретная переменная, и наблюдения выполняются лишь через определенные фиксированные интервалы времени (ежечасно, ежегодно, через каждые 10 лет и т.п.). Введем дискретную переменную  $x_n$ , представляющую собой численность популяции к концу  $n$  – го периода времени. Тогда  $x_0, x_1, x_2, \dots, x_n, x_{n+1} \dots$  – последовательность чисел, описывающая развитие популяции во времени. На практике обычно известна начальная численность популяции и скорость роста популяции в разные периоды времени. Для определения численности популяции  $x_n$  вводится понятие разностного уравнения (РУ).

**Определение.** Разностным уравнением называется уравнение, которое связывает между собой значения численности популяции при различных

значениях индекса  $n$ . Если  $N_1$  и  $N_2$  представляют собой наибольший и наименьший из индексов  $n$ , встречающихся в записи уравнения, то порядок разностного уравнения будет равен  $N_1 - N_2$ . Различают линейные и нелинейные разностные уравнения. Разностные уравнения, содержащие  $x_n, x_{n+1}$  и т.д. в степени выше первой и/или их произведения, являются нелинейными.

Аппарат разностных уравнений широко используется в вычислительной математике при определении дискретных значений функций, получаемых в результате дискретизации задачи для дифференциальных уравнений, описывающих различные физические процессы. Разностные уравнения в задачах математической экологии могут быть записаны как математические выражения различных гипотез, формулируемых относительно динамики численности популяций.

**Дискретная модель неограниченной одиночной популяции.** Пусть скорость роста популяции в период времени  $n$  пропорциональна размеру популяции в начале этого периода

$$\Delta x_n = x_{n+1} - x_n = a x_n \quad (6.2)$$

Тогда численность популяции в следующий момент времени определится по формуле

$$x_{n+1} = (1+a) x_n. \quad (6.3)$$

Согласно (6.3) можно записать

$$x_1 = (1+a) x_0$$

$$x_2 = (1+a) x_1 = (1+a)(1+a) x_0 = (1+a)^2 x_0$$

$$x_3 = (1+a) x_2 = (1+a)(1+a)(1+a) x_0 = (1+a)^3 x_0$$

....

$$x_n = (1+a)^n x_0.$$

При известном начальном значении  $x_0$  можно рассчитать динамику популяции во времени. В зависимости от коэффициента роста  $r = a + 1$  возможны следующие ситуации:

- 1)  $a > 0, (1+a) > 1 \Rightarrow (1+a)^n \rightarrow \infty$  при  $n \rightarrow \infty$  – неограниченный рост;
- 2)  $a = 0, 1+a = 1$  – численность популяции не меняется;
- 3)  $-1 < a < 0, 0 < 1+a < 1 \Rightarrow x_n \rightarrow 0$  – вымирание популяции;
- 4)  $a = -1$  – вымирание за один период времени;
- 5)  $a < -1$  – отрицательные численности (нереальная ситуация).

Уравнение (6.2) обычно записывается в форме

$$x_{n+1} = r x_n . \quad (6.3)$$

Уравнение (6.3) называется дискретным аналогом экспоненциальной модели одиночной популяции.

**Дискретная модель ограниченной популяции: логистическое уравнение.** Одним из классических примеров дискретных моделей является логистическое разностное уравнение для одиночной лимитированной популяции. Получаемая при этом динамика системы включает в себя все многообразие типов поведения реальных популяционных систем, как простых или упорядоченных, так и сложных или хаотических. Переход от простого поведения к хаосу обладает схожими закономерностями, присущими различным моделям популяций или различным сложным динамическим системам. Следуя знаменитой работе [16], исследуем разностную модель, задаваемую логистическим уравнением.

Как было отмечено ранее, дискретный аналог экспоненциальной модели (6.3) одиночной нелимитированной популяции при коэффициенте прироста  $r > 1$  предсказывает неограниченный рост численности популяции. В реальности ни одна популяция не может увеличиваться бесконечно вследствие ограниченности пищевых ресурсов и других ограничивающих внешних факторов. Для учета этого обстоятельства введем условие ограничения роста. Пусть коэффициент прироста  $r$  будет зависеть от численности популяции, а именно, будет убывать по мере роста численности популяции по закону  $r \sim r(1 - x_n)$ . Тогда уравнение (6.3) примет вид

$$x_{n+1} = x_n r(1 - x_n) , n = 0, 1, 2... \quad (6.4)$$

Уравнение (6.4), называемое логистическим уравнением или

дискретным аналогом модели Ферхюльста–Пирла, может описывать не только динамику популяций, но и многие другие явления в природе и обществе. Отметим, что величина  $x$  в уравнении (6.4) меняется от 0 до 1, а  $r$  от 0 до 4. При других значениях  $x$  и  $r$  логистическое уравнение дает отрицательные значения численности популяции.

Задавая различные значения параметра  $r$  естественной скорости роста и начальной численности  $x_0$  популяции, можно получить качественно различные типы поведения переменной, удовлетворяющие разностному уравнению (6.4). Разностное уравнение наряду с равновесием и циклами может иметь хаотические решения, не стремящиеся ни к какому притягивающему решению.

На рис.6.1 показаны графики зависимости  $x_n$  от номера периода времени для разных значений параметра  $r$  ( $x_0 = 0.2$ ). Для значения  $r = 0.5$  популяция за несколько периодов времени приходит к вымиранию (нулевое

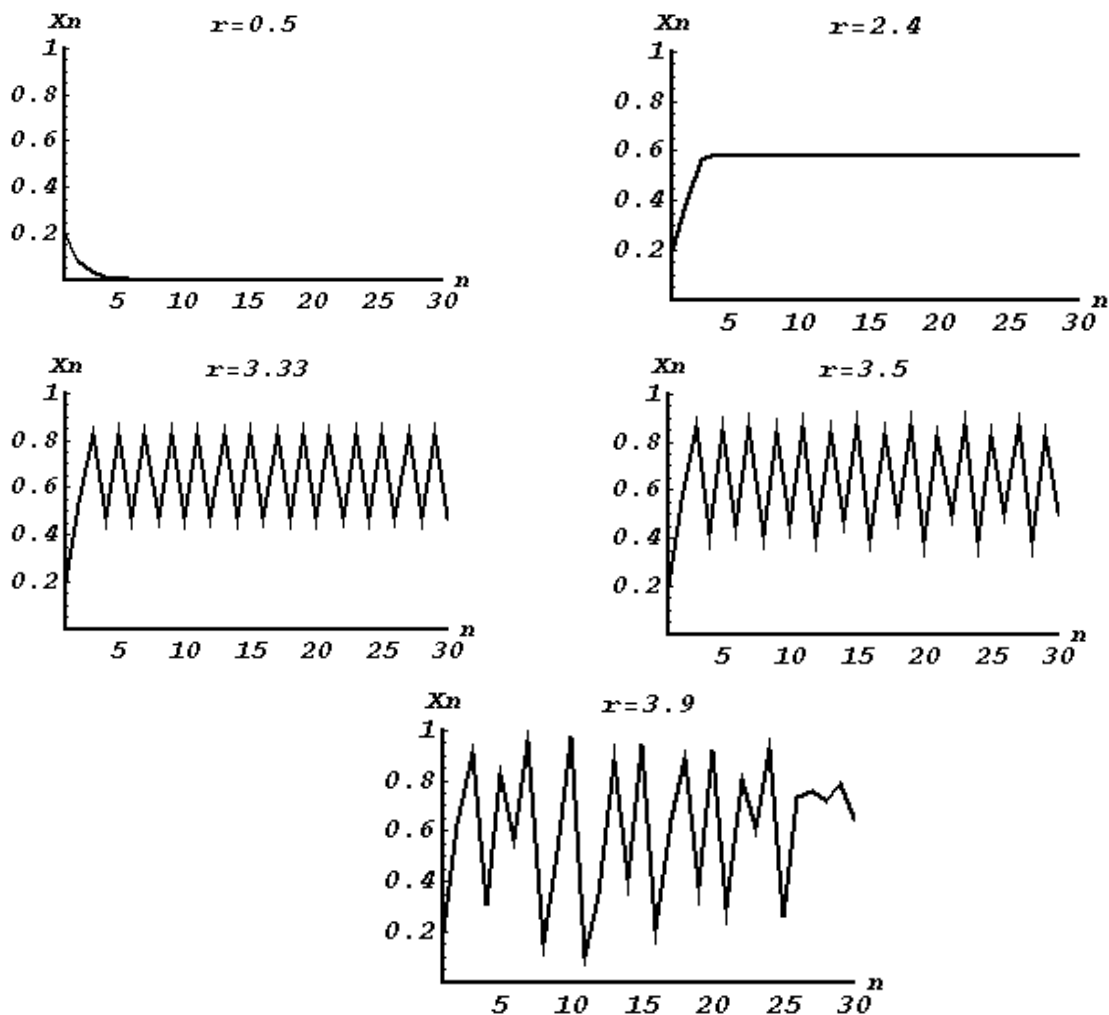


Рис.6.1. Зависимость  $x_n$  от периода времени  $n$  для различных значений параметра  $r$

значение  $x_n$  при  $n \rightarrow \infty$ ). При  $r = 2.4$  имеем стационарное значение численности  $x_n = 0.5833$ . Из рис. 6.1 видно, что при  $r = 3.33$  конечное значение численности популяции начинает осциллировать между двумя уровнями, которые соответствуют значениям 0.829635 и 0.470666, то есть мы имеем цикл с периодом 2. С ростом  $r$  динамика системы усложняется.

Для  $r = 3.5$  процесс приходит к устойчивым периодическим колебаниям с периодом 4 (установившиеся значения численности  $x_n = 0.874997; 0.500887; 0.826939; 0.382818$ ). И, наконец, при  $r = 3.9$  можно наблюдать, что процесс перестал быть периодическим. При увеличении значения номера периода времени численность популяции принимает новые неповторяющиеся значения. Такое поведение называется нерегулярным или хаотическим.

Проанализируем подробнее причину появления такого поведения в такой, казалось бы, простой модели (6.4). Перепишем формулу (6.4) в виде

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad (6.5)$$

Природа столь сложного поведения в логистическом уравнении заключена в нелинейности функции  $f(x) = rx(1-x)$  в (6.5), которая является квадратичной функцией  $x$ . Равновесным решением или неподвижной точкой уравнения (6.5) называется решение вида  $x_n = x^* = const$ , удовлетворяющее соотношению

$$x^* = f(x^*) \quad (6.6)$$

Построим графики функций  $y = f(x)$  и  $y = x$  при различных  $r$  (рис.6.2). В точках пересечения графиков имеем  $x = f(x)$ , т.е. точки пересечения являются неподвижными точками. Для случая  $r = 0.5$  графики пересекаются только в одной точке в начале координат  $x = 0$ , и мы имеем единственное нулевое предельное значение последовательности  $x_n$  в диапазоне  $0 < r < 1$ . При  $r = 1$  происходит первая бифуркация, появляются два новых решения или решение удваивается. Наряду с  $x^* = 0$  при  $r \geq 1$  появляется решение  $x^* = (r-1)/r$ . На рисунке мы имеем уже две точки пересечения прямой  $y = x$  и функции. Оба этих решения легко получаются из уравнения

$$x^* = x^* r(1-x^*) \quad (6.7)$$

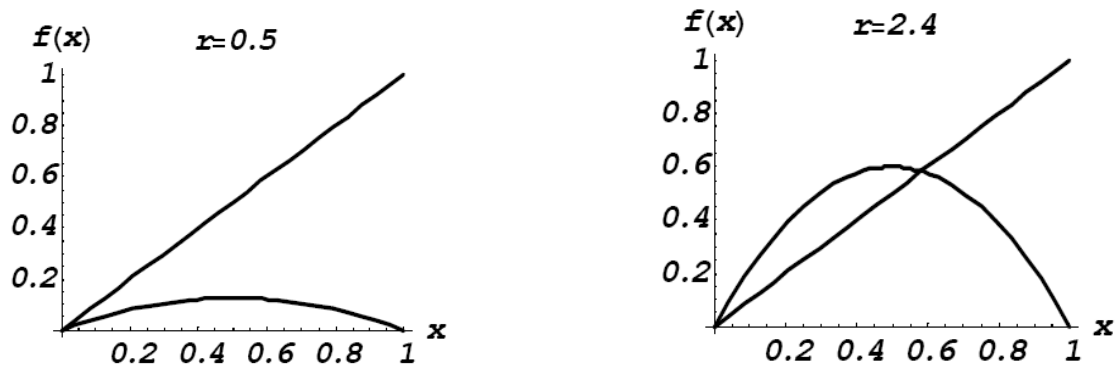


Рис.6.2. Графики функций  $y = x$  и  $y = f(x)$

Неподвижная точка или точка равновесия может быть устойчивой и неустойчивой. Иначе говоря, итерации точки  $x_n$  могут и приближаться к точке  $x^*$ , и удаляться от нее. Устойчивость процесса (6.5) зависит от угла наклона кривой  $f(x)$  в неподвижной точке. Если угол наклона с осью  $x$  не превышает по модулю  $45^\circ$ , то неподвижная точка является устойчивой. Это означает также, что производная функции  $f(x)$  меньше единицы по модулю для устойчивой неподвижной точки. Учитывая, что производная  $f(x)$  равна

$$\frac{df}{dx} = r(1 - 2x),$$

получим, что неподвижная точка становится неустойчивой при  $r = \pm 1/|1 - 2x^*|$ . Таким значением является  $r = 3$ , при котором появляется новая бифуркация, то есть решение еще раз удваивается. Неподвижные точки для цикла с периодом 2 (рис. 6.1,  $r = 3.33$ ) определяются уравнением

$$x^* = f(f(x^*)), \text{ или} \\ x^* = r^2 x^* (1 - x^*) [1 - r x^* (1 - x^*)] \quad (6.8)$$

На рис. 6.3 показан график функции  $f(f(x))$ . Видно, что в этом случае мы имеем четыре точки пересечения прямой  $y = x$  и функции  $y = f(f(x))$ , а следовательно, четыре неподвижных точки, две из которых являются устойчивыми. Эти четыре точки являются корнями алгебраического уравнения четвертого порядка (6.8). При некотором новом значении  $r$  произойдет новое удвоение решения логистического уравнения, и мы будем иметь цикл с периодом 4 (рис.6.1,  $r = 3.5$ ), и т.д.. Если производная по модулю в какой-либо точке становится больше 1, неподвижная точка расщепляется на две и возникает новый устойчивый цикл. Поэтому процесс удвоения периода будет происходить до бесконечности.

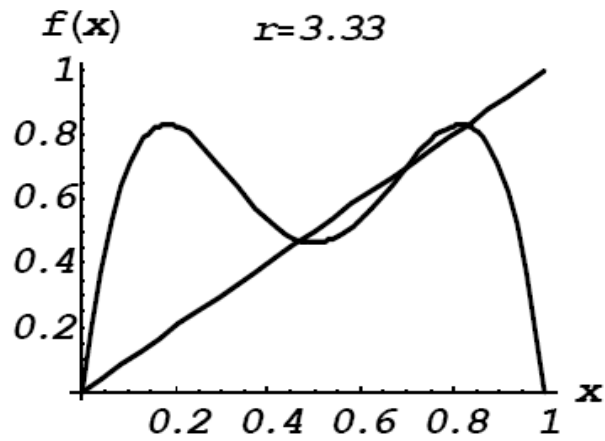


Рис.6.3. Графики функций  $y = x$  и  $y = f(f(x))$

Для наблюдения всех режимов поведения системы удобно строить бифуркационную диаграмму, представляющую собой зависимость равновесных значений популяций  $x^*$  от параметра  $r$ . Бифуркационная диаграмма для модели (6.4) приводится на рис. 6.4. На рис. 6.4 отчетливо прослеживается описанный выше порядок перехода к хаотическому поведению.

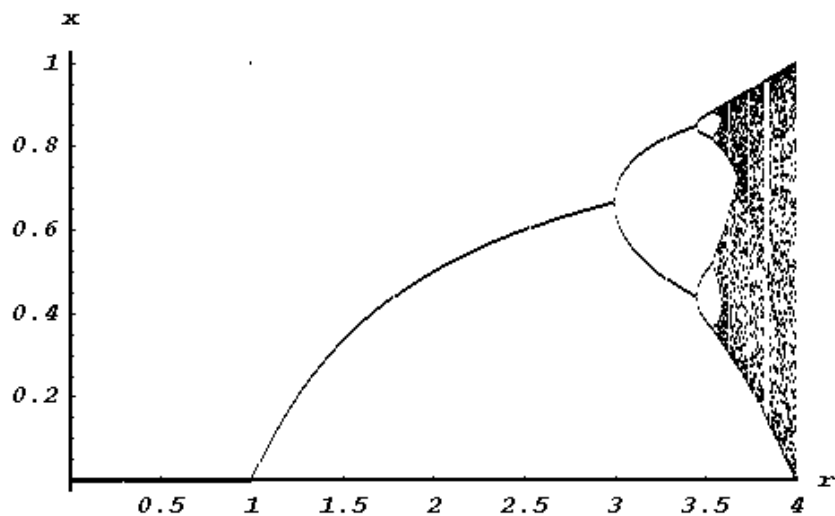


Рис.6.4. Бифуркационная диаграмма для логистического уравнения

В работе [16] Фейгенбаумом было обнаружено, что последовательность значений параметра  $\{r_n\}$ , соответствующая точкам бифуркаций (точкам удвоения решения), удовлетворяет соотношению

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{r_n - r_{n-1}}{r_{n+1} - r_n} = \delta = 4.6692... \quad (6.9)$$

Фейгенбаум показал, что то же самое число  $\delta$  возникает и в других



процессах, отличных от процесса (6.4), и что это число является универсальной характеристикой сценария удвоения периода для целого класса одномерных дискретных моделей типа (6.4). Число  $\delta$  носит название «числа Фейгенбаума». Обнаружение такого замечательного числа, присущего различным процессам, привело к высокой активности ученых в различных областях науки. Было поставлено множество вычислительных экспериментов, показавших, что сценарий удвоения периода действительно появляется во многих физических системах. Это и формирование турбулентности в потоке жидкости, и нелинейные колебания в электрических цепях и химических и биологических системах. Все указанные процессы имеют следующую общую черту: по мере изменения одного из параметров модели поведение системы меняется от простого к хаотическому. Причем переход идет по вполне закономерному сценарию через череду бифуркаций динамической системы.

**Определения.** *Фазовое пространство – пространство, координатами которого являются переменные системы.*

*Фазовый портрет – траектория системы в фазовом пространстве.*

*Аттрактор – множество точек в фазовом пространстве, к которому стремится траектория движения динамической системы после затухания переходных процессов.*

*Бифуркация – качественное изменение характера движения динамической системы при изменении её параметров.*

### **Динамика одиночной популяции с учетом запаздывания.**

Модель (6.4) включает в себя внутривидовую конкуренцию за пищевые ресурсы, которая начинает сказываться на динамике популяции с первого момента времени. На самом деле существует некоторое время, в течение которого популяция может почувствовать нехватку пищевых ресурсов. В популяционной теории рассматриваются различные модели с учетом такого запаздывания. Запаздывание может быть учтено в рамках как непрерывных, так и дискретных моделей. Введем время  $\tau$  запаздывания в модель (6.4)

$$x_{n+1} = x_n r (1 - x_{n-\tau}), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \tau = 0, 1, 2, \dots \quad (6.10)$$

Результаты расчетов численности популяции при различных временах запаздывания  $\tau$ , задаваемого в числе периодов времени, приведены на рис. 6.5. Из рисунков наглядно видно, что динамика системы существенно

меняется при учете времени запаздывания. Численность популяции стремилась к постоянному значению при возрастании  $n$  для  $\tau = 0$ . Учет времени запаздывания приводит к появлению затухающих колебаний переменной  $x_n$ , при этом начальная амплитуда колебаний выше при больших временах запаздывания. Описанное поведение согласуется с поведением процессов в технических системах с обратной связью при учете запаздывания.

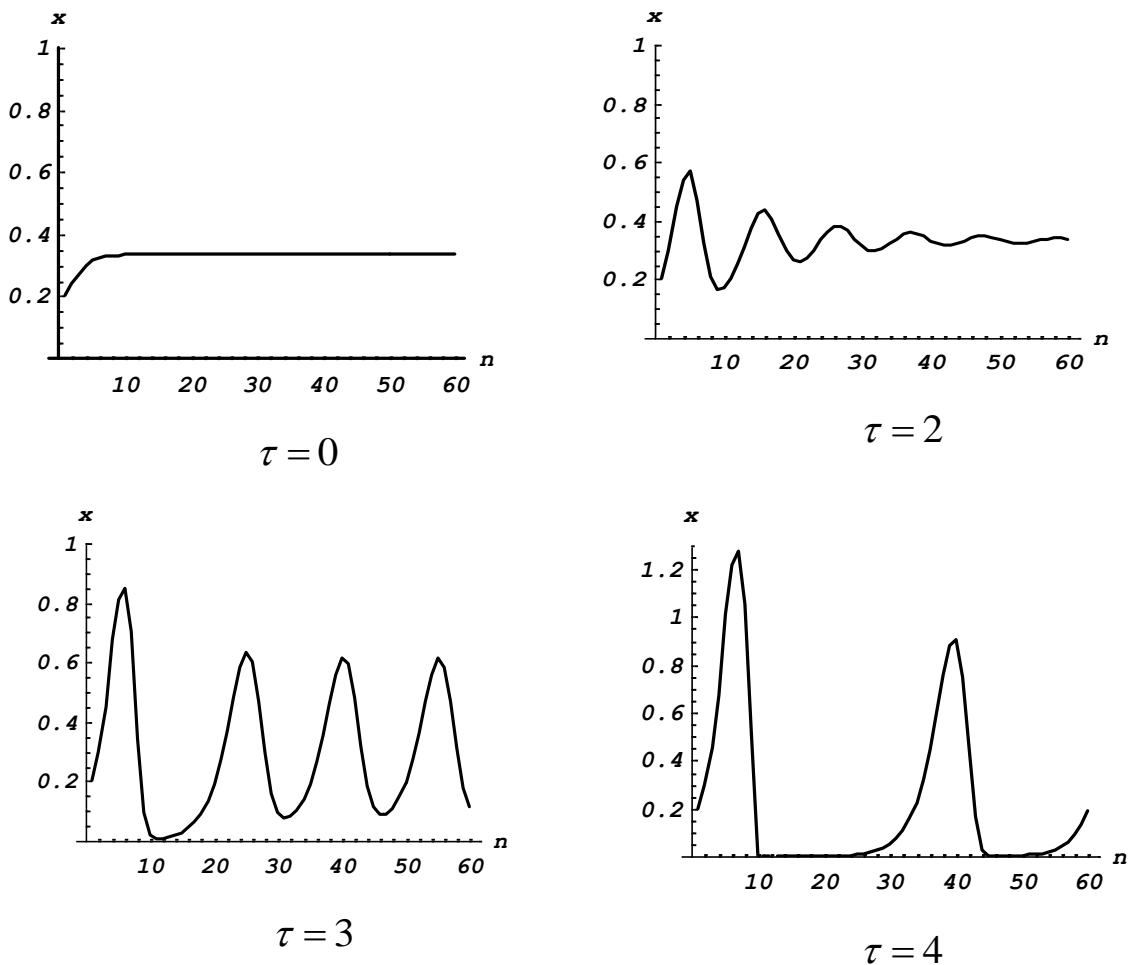


Рис.6.5. Динамика численности популяции по модели (6.10) при различных временах запаздывания

### Дискретная модель популяции с учетом возрастной структуры.

Если популяции в значительной мере перекрываются по возрастам, каждая популяция подразделяется на дискретные возрастные классы (или стадии развития), численности которых зависят от численностей предшествующих (а в отдельных случаях, и всех остальных) возрастных

классов. Задача описания динамики возрастных классов таких популяций приводит к дискретным матричным моделям или к системе разностных уравнений.

В [18] предложена и исследована модель динамики численности для популяции с возрастной структурой, которая может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Обозначим численность младшего возраста в  $n$ -й сезон размножения через  $x_n$ , а численность репродуктивного поколения через  $y_n$ . Период размножения заканчивается появлением новорожденных особей нового поколения. Предполагается, что времени между двумя последовательными периодами размножения достаточно для полного развития младенцев до взрослого состояния, а новорожденных – до состояния младшего возраста. Коэффициенты выживаемости и плодовитости зрелых особей считаются постоянными. Принятое предположение характерно для организмов с небольшим периодом жизни, включающим два–три периода размножения: насекомые, рыбы, мелкие млекопитающие, двух – трехлетние растения и др.

Дискретная модель двухвозрастной популяции представляется в виде двух разностных уравнений

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= by_n, \\ y_{n+1} &= x_n(1 - x_n) + cy_n, \end{aligned} \tag{6.11}$$

где  $b$  – произведение коэффициентов рождаемости и выживаемости приплода на первом году жизни, а  $c$  – выживаемость половозрелых особей. В работе [18] показано, что все множество допустимых значений параметров  $b$  и  $c$  ( $b > 0, 0 < c < 1$ ) системы (6.11) можно разбить на три области:

- 1)  $b+c < 1$  – в этой области для (6.11) существует только устойчивое положение нулевого равновесия  $x=0, y=0$ ,
- 2)  $b+c > 1, b+2c < 3$  – существует устойчивое ненулевое положение равновесия,
- 3)  $b+2c > 3$  – существуют неустойчивые нулевое и ненулевое стационарные точки системы (6.11).

Как и в [18], проводились численные исследования поведения состояний системы (6.11) при  $n \rightarrow \infty$  в области значений  $b, c$ , удовлетворяющих условию  $b+2c>3$ . Для расчетов, результаты которых приведены ниже, выбиралось  $c=0.15$ , а значение параметра  $b$  варьировалось, начальные значения численности двух поколений принимались равными  $x_0=0.2$ ,  $y_0=0.1$ . Рассчитаны численности поколений в зависимости от времени и построены траектории системы в фазовом пространстве  $(x, y)$ . Представление о динамике численности неполовозрелых и половозрелых особей дает рис. 6.6. Наблюдаются нерегулярные колебания численностей с изменением периода времени. Аттракторы системы (6.11) для значений  $b=2.8; 3.10; 3.22; 3.31$  приводятся на рис. 6.7. Расчеты проводились до  $n=10000$ , для представления на графике сохранялись последние 9000 значений численности популяции. Приведенные рисунки показывают вид положений системы в фазовом пространстве, к которым стремятся переменные  $x, y$  при  $n \rightarrow \infty$ . По мере изменения параметра  $b$  характер линий значительно меняется. При  $b=2.8$  аттрактор системы (6.11) представляет собой замкнутую кривую в фазовом пространстве – предельный цикл. С увеличением параметра  $b$  замкнутая кривая трансформируется в области со сложной структурой. Все линии утолщаются, и постепенно множество точек траектории более или менее плотно закрывает некоторую область фазового пространства (рис. 6.7). Такое поведение системы позволяет предположить наличие сложной серии бифуркаций аттракторов. Таким образом, модель двухвозрастной популяции (6.11), как и модель одновозрастной популяции (6.4), содержит в себе разнообразие поведения численности одной изолированной локальной популяции.

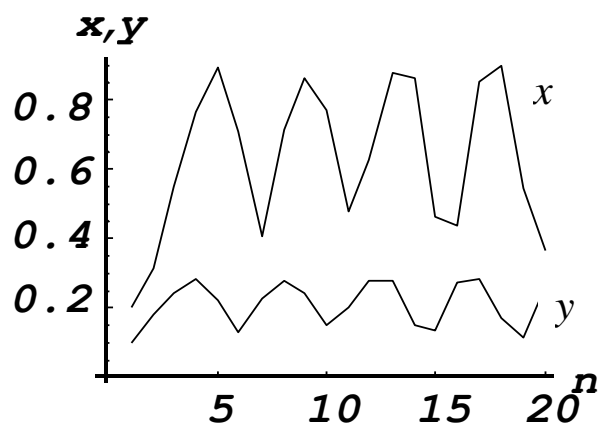
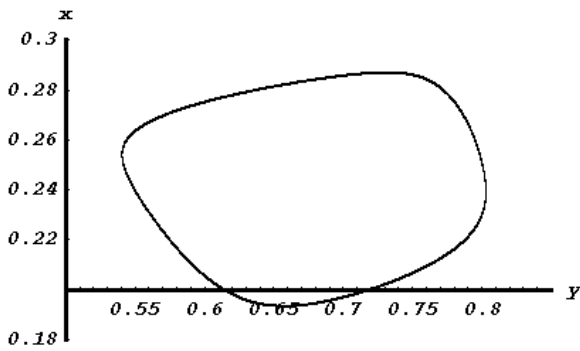
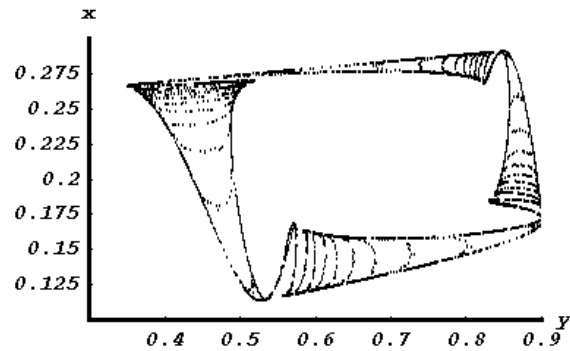


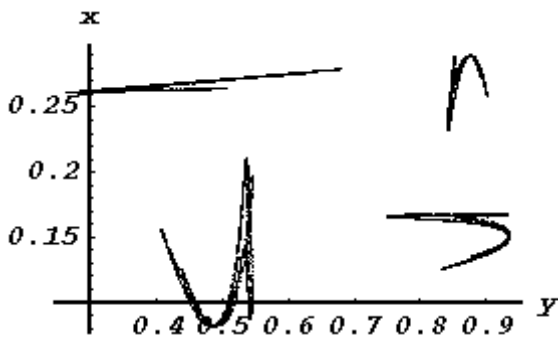
Рис.6.6. Динамика численности двух поколений модели (6.11) при  $c=0.15$  и  $b=3.10$



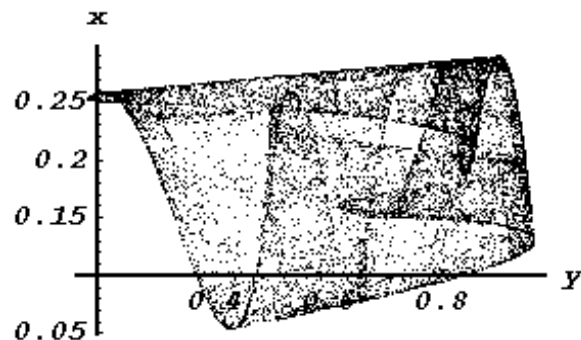
$b=2.8$



$b=3.10$



$b=3.22$



$b=3.31$

Рис.6.7. Аттрактор системы при  $c=0.15$  и различных  $b$

Из результатов анализа указанных двух моделей можно сделать один общий вывод: даже самые простые детерминированные дискретные модели динамики одиночных популяций могут приводить к сложному поведению, характеризующемуся циклическими или нерегулярными хаотическими колебаниями численности популяции. В математическом плане причиной появления периодических или нерегулярных решений является нелинейность моделей. Косвенно параметры модели могут учитывать воздействие различных внешних факторов. Но даже при постоянных параметрах динамика рассматриваемых систем содержит различные колебания, в том числе и нерегулярные. То есть сложное поведение в динамической системе может быть связано с внутренней сущностью системы и может проявиться в отсутствие влияния внешних факторов.

## Список литературы

1. Hamilton A.J. SLAC: A tool for addressing chaos in the ecology classroom. *International Journal of Mathematical Education in Science and Technology*, 2005. V.36. №5. P.489–496.
2. Kapur J.N., Khan Q.J.A. Difference equation models in ecology and epidemiology. *International Journal of Mathematical Education in Science and Technology*, 1981. V.12. №1. P.19–37.
3. Meadows D., *The Limits to Growth*, Universe Books, New York, 1972.
4. Milik A., Prskawetz A., Feichtinger G., Sanderson W.C., Slow–wast dynamics in Wonderland, *Envir.Modeling & Assessment*, 1996. №1. P.3–17.
5. Бэйли Р. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 1970.
6. Гильдерман Ю.И. Лекции по высшей математике для биологов. Новосибирск: Наука, 1974.
7. Гроссман С., Тернер Дж. Математика для биологов. М.: Высшая школа, 1983. 384 с.
8. Жигулев В.Н. Динамика неустойчивостей. М.: МФТИ, 1996. 344 с.
9. Мун Ф. Хаотические колебания. М.: Мир, 1990. 312 с.
10. Пайтген Х.–О., Рихтер П.Х. Красота фракталов: образы динамических систем. М.: Мир, 1993. 176 с.
11. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд–во МГУ, 1993. 302 с.
12. Ризниченко Г.Ю. Математические модели в биофизике и экологии. М. – Иж.: ИКИ, 2003. 184 с.
13. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
14. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. М.: Наука, 1979. 166 с.

15. Страшкраба М., Гнаук А. Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование. М.: Мир, 1989.
16. Фейгенбаум М. Универсальность поведения нелинейных систем. // Успехи физических наук, 1983. Т.141. №2. С.343–374.
17. Форрестер Дж. Мировая Динамика. М.: Наука, 1978.
18. Фрисман Е. Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяции с возрастной структурой. // Доклады Академии Наук, 1994. Т.338. №2. С.282–286.
19. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 134 с.