



Ссылка на статью:

// Ученые записки УлГУ. Сер. Математика и информационные технологии. 2022, № 2, с. 21-30.

Поступила: 25.11.2022

Окончательный вариант: 27.11.2022

© УлГУ

УДК 519.6

## Компьютерное моделирование системы популяционной динамики с учетом варьирования миграционных параметров

*Васильева И. И.*

[irinavsl@yandex.ru](mailto:irinavsl@yandex.ru)

ЕГУ им. И.А. Бунина, Елец, Россия

---

Статья посвящена вопросам построения и анализа четырехмерной популяционной модели «два конкурента – два ареала миграции». Указанная модель учитывает межвидовую конкуренцию в двух популяциях, двунаправленную миграцию обеих популяций и изменение скоростей миграции как в убежище, так и из убежища в основной ареал обитания. Варьирование скоростей миграции осуществляется при неизменных коэффициентах воспроизводства видов. Для предложенной популяционно-миграционной модели изучено качественное поведение, построены проекции фазовых портретов и графики динамики популяционных плотностей при различных наборах параметров. Дана интерпретация проведенных вычислительных экспериментов с учетом оценки влияния миграционных параметров на поведение системы. Проведенные компьютерные эксперименты для модели «два конкурента – два ареала миграции» при различных наборах параметров позволили выяснить характер траекторий популяционных плотностей в зависимости от варьирования всех миграционных параметров. В качестве инструментального программного средства исследования моделей использован программный комплекс, разработанный на языке Python с использованием библиотек numpy, sympy, scipy. Полученные результаты могут найти применение при моделировании экологических, экономических, физических и химических процессов.

*Ключевые слова:* математическое моделирование, системы дифференциальных уравнений, модели популяционной динамики, миграционные потоки, устойчивость, динамика траекторий, компьютерные эксперименты.

---

### Введение

Моделирование динамики численности популяций привлекает внимание многих исследователей. Актуальность моделирования связана с необходимостью управления природными системами и сохранения популяций тех видов, которые находятся под угрозой исчезновения [1–3]. В процессе анализа экологических моделей могут выявляться существенные

особенности, понимание которых требует разработки новых методов исследования. Характер развития и взаимодействия видов, их конкуренция и миграция в другие ареалы обитания оказывают значимое влияние на эволюцию изучаемых экосистем. Одним из классических направлений исследования является построение траекторий и фазовых портретов для моделей динамики популяций с применением теории устойчивости динамических систем. Вопросы, связанные с изучением устойчивости популяционных моделей, рассмотрены, например, в [4–7]. Анализ устойчивости и компьютерное моделирование популяционных систем дает возможность оценить влияние параметров моделей на возможность длительного сосуществования видов, решить ряд задач прогнозирования численности популяций, обосновать использование того или иного набора параметров модели с учетом ее адекватности.

Аналитическое исследование нелинейных систем обыкновенных дифференциальных уравнений размерности  $n > 2$  часто вызывает существенные трудности. В частности, при поиске стационарных состояний возникают трудности ввиду большого количества параметров, которые могут включать в себя скорости миграции каждого из видов, параметры внутривидовой и межвидовой конкуренции, параметры естественного роста популяций, параметры взаимодействия хищников и жертв и другие параметры [8].

В [9] изучено несколько типов моделей с миграционными потоками. В указанной работе рассматривались модели с одним ареалом миграции. Проведен сравнительный анализ результатов компьютерного исследования, полученных для трехмерной и четырехмерной стохастических моделей с миграционными потоками. Дано сравнение качественных свойств четырехмерных моделей с учетом изменения скоростей миграции, а также коэффициентов внутривидового и межвидового взаимодействия. При этом остался открытым вопрос, связанный с анализом поведения системы при наличии двух ареалов миграции.

В [10] предложено формализованное описание четырехмерной модели популяционной динамики с учетом конкуренции и миграционных потоков, распределяющихся по двум ареалам. Для одного из частных случаев сформулирована и решена оптимизационная задача поиска параметров модели, обеспечивающих сосуществование популяций в условиях конкуренции двух видов в основном ареале с учетом миграции этих видов. Построены траектории динамики популяций в случае, когда коэффициенты воспроизводства популяции и скорости миграции одинаковы для каждого конкурента. Получены параметры модели, обеспечивающие сосуществование популяций, с применением машинного обучения и алгоритмов оптимизации [10–12].

Настоящая работа является продолжением [10], охватывающим построение и анализ четырехмерной модели динамики популяций с учетом варьирования скоростей миграции при неизменных коэффициентах воспроизводства видов. Указанная модель принимает во внимание межвидовую конкуренцию в двух популяциях, двунаправленную миграцию обеих популяций и изменение скоростей миграции. Построены фазовые портреты и графики динамики численности популяций при различных начальных условиях и наборах параметров. Дана интерпретация проведенных вычислительных экспериментов с учетом оценки влияния миграционных параметров на поведение системы.

## 1. Модификация модели «два конкурента – два ареала миграции»

Рассмотрим модель, описываемую системой дифференциальных уравнений вида

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= ax_1 - px_1^2 - rx_1x_3 + \beta x_2 - \beta x_1, \\ \dot{x}_2 &= ax_2 - px_2^2 + \beta x_1 - \beta x_2, \\ \dot{x}_3 &= ax_3 - px_3^2 - rx_1x_3 + \delta x_4 - \delta x_3, \\ \dot{x}_4 &= ax_4 - px_4^2 + \delta x_3 - \delta x_4,\end{aligned}\tag{1}$$

где  $x_1$  и  $x_3$  – плотности популяций конкурирующих видов в первом ареале,  $x_2$  – плотность популяции во втором ареале (в первом убежище),  $x_4$  – плотность популяции в третьем ареале (во втором убежище),  $r$  – коэффициент межвидовой конкуренции,  $p$  – коэффициент внутривидовой конкуренции,  $a$  – коэффициент естественного прироста,  $\beta$  – коэффициент миграции первого вида из первого ареала во второй и обратно, при этом второй ареал является убежищем,  $\delta$  – коэффициент миграции второго вида из первого ареала в третий и обратно, при этом третий ареал является убежищем.

Четырехмерная модель (1), в которой учитывается влияние межвидовой конкуренции в двух популяциях с двунаправленной миграцией обеих популяций, рассмотрена в [10]. Интерес для изучения представляет случай, когда все миграционные параметры являются различными. Для перехода к этому случаю рассмотрим далее обобщение модели (1) следующего вида

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= ax_1 - px_1^2 - rx_1x_3 + \beta x_2 - \gamma x_1, \\ \dot{x}_2 &= ax_2 - px_2^2 + \gamma x_1 - \beta x_2, \\ \dot{x}_3 &= ax_3 - px_3^2 - rx_1x_3 + \varepsilon x_4 - \delta x_3, \\ \dot{x}_4 &= ax_4 - px_4^2 + \delta x_3 - \varepsilon x_4,\end{aligned}\tag{2}$$

где  $\beta$  – коэффициент миграции первого вида из первого ареала во второй,  $\gamma$  – коэффициент миграции первого вида из второго ареала в первый, при этом второй ареал является убежищем,  $\delta$  – коэффициент миграции второго вида из первого ареала в третий,  $\varepsilon$  – коэффициент миграции второго вида из третьего ареала в первый, при этом третий ареал является убежищем. Таким образом,  $\beta$  и  $\gamma$  – миграционные параметры, отвечающие первому убежищу,  $\varepsilon$  и  $\delta$  – миграционные параметры, отвечающие второму убежищу.

Предложенная модель «два конкурента – два ареала миграции» является такой модификацией модели (1), для которой все миграционные параметры различны, при этом как для модели (1), так и для модели (2) скорости внутривидовой и межвидовой конкуренции совпадают. В следующем разделе будут приведены результаты вычислительных экспериментов для модели (2) и представлен сравнительный анализ с результатами, полученными для модели (1).

## 2. Результаты вычислительных экспериментов

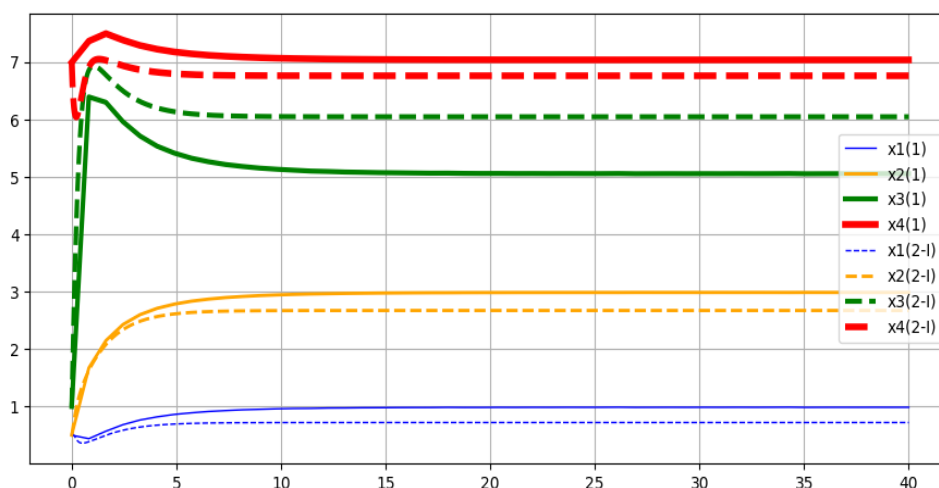
Отметим, что для многих динамических систем высокой размерности поиск особых точек с учетом параметров, представленных в общем виде, вызывает трудности даже при ис-

пользовании вычислительных пакетов. С целью упрощения для модели (2) в качестве базовых значений параметров примем за основу полученные в [10] значения параметров  $(a, p, r, \beta, \delta) = (4.656449, 0.582056, 2.561047, 4.365420, 2.037197)$ . Указанные значения параметров найдены с помощью эволюционных алгоритмов оптимизации.

Значения параметров  $a, p, r, \beta, \delta$  выбраны с учетом округления до двух десятичных знаков. Для модели (2) необходимо использовать расширенный набор миграционных параметров. В связи с этим примем значения  $\gamma=4.90$  и  $\varepsilon=2.50$ . Набор параметров  $(a, p, r, \beta, \delta, \gamma, \varepsilon) = (4.66, 0.58, 2.56, 4.37, 2.04, 4.90, 2.50)$  для системы (2) будем называть первым набором параметров и обозначать через 2-I.

С учетом первого набора параметров в математическом пакете найдены следующие приближенные состояния равновесия:  $P_1(0, 0, 0, 0)$ ,  $P_2(0, 0, 8.42, 7.61)$ ,  $P_3(7.72, 8.33, 0, 0)$ ,  $P_4(0.75, 2.78, 6.08, 6.85)$ ,  $P_5(2.21, 4.57, 2.95, 5.58)$ ,  $P_6(5.14, 6.85, 1.01, 4.51)$ .

Траектории систем (1) и (2) представлены на рис. 1 с учетом начальных условий  $(x_1(0), x_2(0), x_3(0), x_4(0)) = (0.5, 0.5, 1, 7)$  и набора параметров 2-I. Горизонтальная ось соответствует изменению времени.



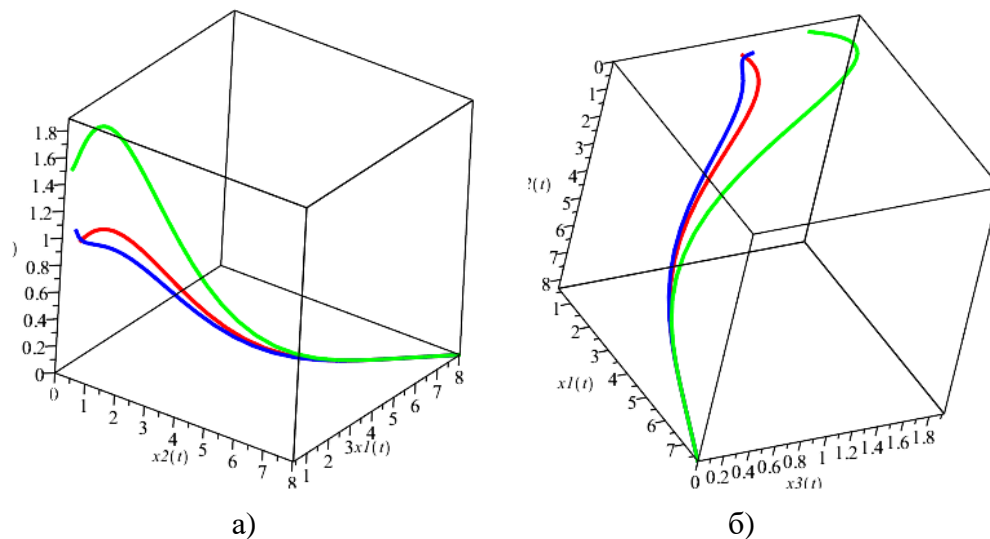
**Рис. 1.** Траектории систем (1) и (2) при  $(x_1(0), x_2(0), x_3(0), x_4(0)) = (0.5, 0.5, 1, 7)$  и  $a=4.66, p=0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04, \gamma=4.90, \varepsilon=2.50$ .

На рис. 1 запись вида  $x_i(1), i = 1, 2, 3, 4$ , обозначает траекторию, соответствующую фазовой переменной  $x_i$  для модели (1) с набором параметров  $a=4.66, p=0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04$ , запись вида  $x_i(2-I)$  обозначает траекторию, соответствующую фазовой переменной  $x_i$  для модели (2) с учетом набора параметров 2-I.

Результаты численного решения систем (1) и (2) при выбранных выше наборах параметров показывают, что выход на стационарный режим происходит при следующих значениях:  $x_1=0.71, x_2=2.66, x_3=6.05, x_4=6.76$ , что отвечает траекториям, представленным на рис. 1. Эти результаты согласуются с результатами выполненного поиска положительного состояния равновесия  $P_4$  для данной системы в математическом пакете.

На рис. 2 приведено графическое представление решений в пространстве  $(x_1, x_2, x_3)$  при  $x_4=0$ . Рис. 2а соответствует модели (1) с набором параметров  $a=4.66, p=0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04$ . Рис. 2б соответствует модели (2) с набором параметров 2-I. Различными цветами на рис. 2 обозначены траектории, при этом, красный, синий, зеленый цвета отвечают фазовым переменным  $x_1, x_2, x_3$  соответственно.

Выбор пространства для трехмерной визуализации решений обусловлен тем, что в соответствии с экологическим смыслом и задачи исследования мы предполагаем использование фазовых переменных  $x_1$  и  $x_3$  и одной из переменных  $x_2$  или  $x_4$  для иллюстрации влияния одного миграционного потока на динамику при отсутствии другого.



**Рис. 2.** Графическое представление решений в пространстве  $(x_1, x_2, x_3)$  для а) модели (1) и б) модели (2).

Для проведения сравнительного анализа выполним моделирование с учетом следующего набора параметров:  $(a, p, r, \beta, \delta, \gamma, \varepsilon) = (4.66, 0.58, 2.56, 4.37, 2.04, 2.50, 4.90)$ . Указанный набор для системы (2) будем называть вторым набором параметров и обозначать 2-II. В математическом пакете найдены следующие приближенные состояния равновесия:  $Q_1(0, 0, 0, 0)$ ,  $Q_2(0, 0, 9.49, 5.57)$ ,  $Q_3(9.12, 6.52, 0, 0)$ ,  $Q_4(0.33, 1.47, 8.33, 5.21)$ ,  $Q_5(2.42, 3.49, 2.75, 2.91)$ ,  $Q_6(8.74, 6.39, 0.11, 0.46)$ .

Траектории систем (1) и (2) представлены на рис. 3 с учетом прежних начальными условий, а также с учетом набора  $a=4.66, p=0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04$  и набора 2-II соответственно. Горизонтальная ось соответствует изменению времени, запись вида  $x_i(1), i = 1, 2, 3, 4$ , обозначает траекторию, соответствующую фазовой переменной  $x_i$  для модели (1), запись вида  $x_i(2-II)$  обозначает траекторию, соответствующую фазовой переменной  $x_i$  для модели (2).

Результаты численного решения систем (1) и (2) при выбранных выше наборах параметров показывают, что выход на стационарный режим происходит при следующих значениях:  $x_1 = 0.29, x_2=1.33, x_3=8.37, x_4=5.21$ , что отвечает траекториям, представленным на рис.

2. Эти результаты согласуются с результатами выполненного поиска положительного состояния равновесия  $Q_4$  для данной системы в математическом пакете.

Рис. 1, 3 соответствуют режимам сосуществования двух конкурирующих видов относительно трех ареалов (основного ареала и двух ареалов убежищ). Сравнение траекторий, соответствующих двум режимам, позволяет провести анализ динамики с учетом двунаправленной миграции обеих популяций и изменения скоростей миграции.

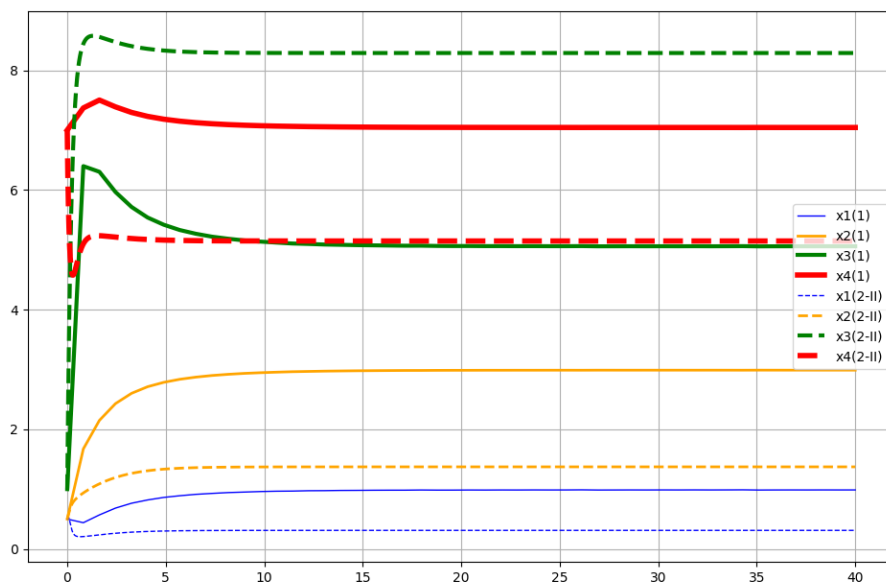


Рис. 3. Траектории систем (1) и (2) при  $x_1(0)=0.5, x_2(0)=0.5, x_3(0)=1, x_4(0)=7, a=4.66, p=0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04, \gamma=2.50, \varepsilon=4.90$ .

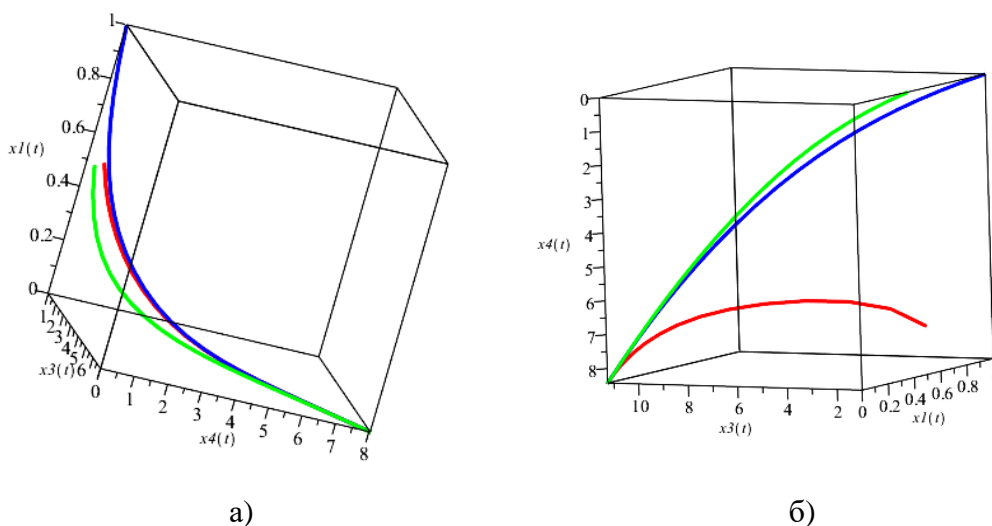


Рис. 4. Графическое представление решений в пространстве  $(x_1, x_3, x_4)$  для а) модели (1) и б) модели (2).

На рис. 4 приведено графическое представление решений в пространстве  $(x_1, x_3, x_4)$  при  $x_2=0$ . Рис. 4а соответствует модели (1) с набором параметров  $a=4.66, p=0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04$ . Рис. 4б соответствует модели (2) с набором параметров 2-П.

На рис. 5 приведены проекции фазовых портретов для модели (2) с учетом начальных условий  $x_1(0)=0.5, x_2(0)=0.5, x_3(0)=1, x_4(0)=7$  и наборов параметров 2-I и 2-II. В случае а) проекция фазового портрета осуществлена на плоскость  $(x_1, x_2)$ , соответствующую первому виду в основном ареале и в первом убежище, а в случае б) – на плоскость  $(x_3, x_4)$ , соответствующую второму виду в основном ареале и во втором убежище. В обоих случаях положительное состояние равновесия, по отношению к которому проводится анализ поведения системы, имеет характер устойчивого узла.

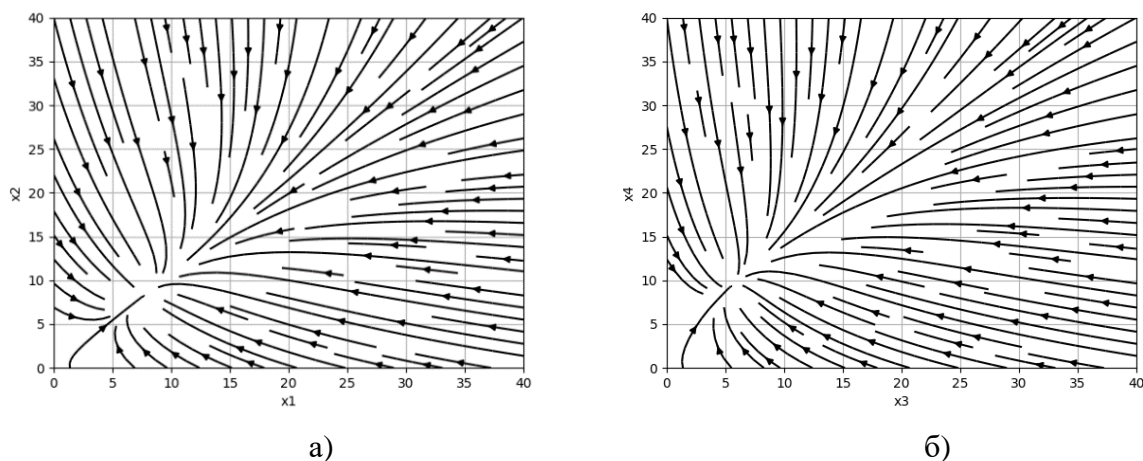


Рис. 5. Проекция фазовых портретов для случаев а) плоскости  $(x_1, x_2)$  и б) плоскости  $(x_3, x_4)$ .

Полученные с учетом верификации приближенные значения компонент состояний равновесия и использованные в процессе вычислительных экспериментов наборы параметров моделей (1) и (2) представлены в табл. 1.

Таблица 1. Сводная таблица характеристик моделей (1) и (2) с учетом варьирования миграционных параметров модели (2).

Состояния равновесия	Параметры
Модель (1)	
$x_1 = 0.95,$ $x_2 = 2.96,$ $x_3 = 5.04,$ $x_4 = 6.96$	$a=4.66, p = 0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04$
Модель (2) с набором 2-I	
$x_1=0.71,$ $x_2=2.66,$	$a=4.66, p = 0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04,$ $\gamma=4.90, \varepsilon=2.50$

$x_3=6.05,$ $x_4=6.76.$	
Модель (2) с набором 2-II	
$x_1 = 0.29,$ $x_2=1.33,$ $x_3=8.37,$ $x_4=5.21$	$a=4.66, p = 0.58, r=2.56, \beta=4.37, \delta=2.04,$ $\gamma=2.50, \varepsilon=4.90$

Сравнительный анализ представленных на рис. 1 и 3 траекторий решений моделей (1) и (2), с учетом приведенных в табл. 1 данных, показывает, что:

- 1) наблюдается соответствующее стационарному режиму сосуществование всех видов, причем как в основном ареале, так и в ареалах миграции;
- 2) для модели, модифицированной в направлении расширения набора миграционных параметров, характерно возрастание плотности популяции второго конкурента и снижение плотности популяции первого конкурента;
- 3) в ареале миграции, соответствующему второму конкуренту, создаются благоприятные условия, и плотность популяции второго конкурента возрастает.

Представленный анализ модели (2) проведен при двух наборах параметров и направлен на изучение двух режимов сосуществования видов для одного из положительных состояний равновесия. Очевидно, что изучение других стационарных режимов, отвечающих остальным положительным состояниям равновесия четырехмерной модели, представляет интерес для исследования и сравнительного анализа, связанного с варьированием миграционных параметров.

## Заключение

Проведенные компьютерные эксперименты для модели «два конкурента – два ареала миграции» при различных наборах параметров направлены на выяснение характера траекторий численностей популяций в зависимости от варьирования всех миграционных параметров. В результате увеличения коэффициента миграции из первого ареала убежища в основной ареал выявлено, что возникают наиболее благоприятные условия для роста численности второго конкурента при условии миграции в третий ареал обитания. При увеличении коэффициента миграции из второго убежища в основной ареал растет численность второго конкурента в первом ареале. Таким образом, сравнительный анализ результатов компьютерных экспериментов для модификации модели «два конкурента – два ареала миграции» при выбранных наборах параметров показал, что траектории выходят на стационарный режим, что характеризует сосуществование популяций. Выбор параметров для серии вычислительных экспериментов базируется на результатах поиска, осуществленного с помощью эволюционных алгоритмов оптимизации. Интерпретация



итогах вычислительных экспериментов связана с выявлением благоприятных условий для развития популяций во всех трех ареалах обитания.

Применение программного обеспечения на языке Python с привлечением соответствующих математических библиотек продемонстрировало достаточно высокую эффективность при построении траекторий систем популяционной динамики, однако в части построения фазовых портретов требуется привлечение стороннего программного обеспечения, допускающего детальную визуализацию.

Полученные результаты направлены на выявление особенностей сосуществования в многовидовых сообществах с миграционными потоками и конкуренцией. В дальнейшем планируется использование эволюционных алгоритмов оптимизации для получения наборов параметров, обеспечивающих устойчивость состояний равновесия конечномерных моделей, относящихся к типам «хищник–жертва», «конкурент–мутуалист». Перспективы дальнейших исследований состоят также в переходе к управляемому случаю моделей (1) и (2), в рамках которого теоретический и прикладной интерес представляет решение задачи оптимального управления.

## Список литературы

1. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985.
2. Логофет Д. О., Уланова Н. Г. От мониторинга популяции к математической модели: новая парадигма популяционного исследования // *Журнал общей биологии*. 2021, т. 82, № 4, с. 243–269.
3. Меншуткин В.В. *Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция)*. Петрозаводск – СПб: Российская Академия Наук, Санкт-Петербургский экономико-математический институт, Институт водных проблем Севера Карельского научного центра, 2010.
4. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978.
5. Александров А.Ю., Платонов А.В., Старков В.Н., Степенко Н.А. *Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ*. СПб.: Лань, 2017.
6. Yegorov I., Novozhilov A. S., Bratus A. S. Open quasispecies models: Stability, optimization, and distributed extension // *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. 2020, v. 481, no 2: 123477.
7. Pykh Y. A., Malkina-Pykh I. G. Lyapunov functions as the divergence functions for environmental assessment: Theoretical background // *WIT Transactions on Ecology and the Environment*. 2020, v. 245, no 2020-July, p. 41–49.
8. Demidova A. V., Druzhinina O. V., Jacimovic M., Masina O. N., Mijajlovic N. Problems of synthesis, analysis and optimization of parameters for multidimensional mathematical models of interconnected populations dynamics // *Communications in Computer and Information Science (CCIS)*. Springer, 2020. V. 1145, p. 56–71.

9. Demidova A. V., Druzhinina O. V., Masina O. N., Tarova E. D. Computer research of nonlinear stochastic models with migration flows // *CEUR Workshop Proceedings*. 2019, v. 2407, p. 26–37. (Proceedings of the Selected Papers of the 9th International Conference "Information and Telecommunication Technologies and Mathematical Modeling of High-Tech Systems" (ITTMM-2019)). Moscow, Russia, 2019.)
10. Петров А. А., Дружинина О. В., Масина О. Н., Васильева И. И. Построение и анализ четырехмерных моделей динамики популяций с учетом миграционных потоков // *Ученые записки УлГУ. Сер. Математика и информационные технологии*. 2022, № 1, с. 43–55.
11. Карпенко А.П. *Современные алгоритмы поисковой оптимизации*. М.: МГТУ им. Н.Э. Баумана, 2017.
12. Саймон Д. *Алгоритмы эволюционной оптимизации*. М.: ДМК Пресс, 2020.

## Computer modeling of population dynamics system taking into account the migration parameters variation

*Vasilyeva, I. I.*

[irinavsl@yandex.ru](mailto:irinavsl@yandex.ru)

I.A. Bunin Elets State University, Elets, Russia

The paper is devoted to the design and analysis of a four-dimensional population model "two competitors – two areas of migration". This model takes into account interspecific competition in two populations, bidirectional migration of both populations, and changes in migration rates both in the shelter and from the shelter to the main area. The variation of migration rates is carried out at constant reproduction rates of species. For the proposed population-migration model, qualitative behavior is studied, projections of phase portraits and graphs of population density dynamics are constructed for various sets of parameters. An interpretation of the performed computational experiments is given, taking into account the assessment of the influence of migration parameters on the behavior of the system. The conducted computer experiments for the model "two competitors – two areas of migration" with different sets of parameters made it possible to find out the nature of the trajectories of population densities depending on the variation of all migration parameters. A software package developed in Python using the numpy, sympy, scipy libraries is used as a tool for studying models. The obtained results can be used in modeling ecological, economic, physical and chemical processes.

**Keywords:** *mathematical modeling, systems of differential equations, models of population dynamics, migration flows, stability, trajectory dynamics, computer experiments.*