

КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ  
*Кафедра моделирования экологических систем*

Модели динамики популяций на основе  
дифференциальных уравнений:  
реализация в среде R

Зарипов Ш.Х., Никоненкова Т.В., Толмачева С.А.

Учебно-методическое пособие

Казань – 2017

УДК 51-7

*Принято на заседании учебно-методической комиссии  
Института экологии и природопользования  
Протокол № 3 от 14 апреля 2017 г.  
заседании кафедры моделирования экологических систем  
Протокол № 8 от 24 марта 2017 г.*

*Авторы-составители*

д.ф.-м.н. Зарипов Ш.Х., к.ф.-м.н. Никоненкова Т.В., Толмачева С.А.

*Рецензент д.б.н., к.ф.-м.н. Савельев А.А.*

**Модели динамики популяций на основе дифференциальных уравнений: реализация в среде R:** учебно-методическое пособие / Зарипов Ш.Х., Никоненкова Т.В., Толмачева С.А. – Казань: Изд-во Казанского федерального университета, 2017. – 30 с.

Учебное пособие предназначено для бакалавров и магистров, обучающихся по направлениям "Экология и природопользование" и "Землеустройство и кадастр". В пособии приведены математические модели динамики популяции на основе дифференциальных уравнений и описание их реализации в среде R.

© Казанский федеральный университет, 2017

# Содержание

<b>1. Введение</b>	<b>4</b>
<b>2. Обыкновенные дифференциальные уравнения</b>	<b>6</b>
2.1. Сведения из теории обыкновенных дифференциальных уравнений . . . . .	6
2.2. Примеры решения обыкновенных дифференциальных уравнений в среде R . . . . .	8
<b>3. Дифференциальные уравнения в теории эпидемии (Модели Бейли)</b>	<b>14</b>
3.1. Модель без учета выздоровления больных особей . . . . .	14
3.2. Модель с учетом выздоровления больных особей . . . . .	16
<b>4. Динамика плотности одиночной популяции</b>	<b>19</b>
4.1. Модель неограниченной одиночной популяции . . . . .	19
4.2. Модель ограниченной одиночной популяции (логистическая модель) . . . . .	20
<b>5. Модели взаимодействия популяций: хищник–жертва</b>	<b>23</b>
<b>6. Модель динамики биомассы микроорганизмов с учетом влияния освещенности</b>	<b>26</b>
<b>Список литературы</b>	<b>30</b>

# 1. Введение

Целью настоящего учебного пособия являются освоение решения типичных задач математической экологии в среде **R**. Для описания экологических проблем привлекают методы из самых разных областей математического знания. Самое широкое распространение получил подход, основывающийся на аппарате дифференциального исчисления. Дифференциальные уравнения позволяют описывать динамику численности (биомассы) популяции, динамику растительного покрова, обмен веществ, энергией, информацией или любые другие величины, которые изменяются во времени и / или пространстве.

В данном пособии рассматривается численное решение обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ) с помощью **R**-пакета **desolve** (Soetaert и др., 2010b), который содержит различные численные алгоритмы.

**R** – статистическая система анализа, созданная и анонсированная в 1993 г. двумя молодыми новозеландскими учёными Россом Ихака (Ross Ihaka) и Робертом Джентльмен (Robert Gentleman), как свободная реализация очень мощного языка программирования S. На сегодняшний день язык S является основой приложения S-PLUS, которое в отличие от R, представляет собой коммерческий продукт.

В первые годы проект R развивался достаточно медленно, но по мере накопления «критической численности» сообщества пользователей и поддерживаемых ими расширений R процесс развития ускорился и в скором времени возникла распределенная система хранения и распространения пакетов к R, известная под аббревиатурой "CRAN" (Comprehensive R Archive Network – <http://cran.r-project.org>), основная идея организации которой – постоянное расширение, коллективное тестирование и оперативное распространение прикладных средств обработки данных.

**R** является и языком и свободным программным обеспечением. R - применяется везде, где нужна работа с данными. Прежде всего R - язык программирования для статистической обработки данных и работы с графикой. Это не только статистика в узком смысле слова, но и первичный анализ (графики, таблицы сопряжённости), и математическое моделирование. Также программа R может использоваться и там, где сейчас принято использовать коммерческие программы анализа уровня MatLab/Octave.

Язык и среду статистического программирования **R** можно установить с сайта разработчиков <http://cran.r-project.org>. Базовые и рекомендуемые пакеты обычно включаются в инсталляционный файл R. Если после установки

программы потребуется загрузить дополнительные пакеты, их можно скачать, например, с сайта <http://cran.gis-lab.info/web/packages>, выбрать нужный пакет в виде zip-файла и скачать в выбранную папку своего компьютера. Далее нужно выполнить пункт командного меню "Пакеты > Установить пакеты из локальных zip-файлов".

С основными принципами работы в среде **R** и командами можно ознакомиться, например, в пособиях [1], [2] и [4].

## 2. Обыкновенные дифференциальные уравнения

### 2.1. Сведения из теории обыкновенных дифференциальных уравнений

#### Дифференциальные уравнения первого порядка

Рассмотрим уравнение первого порядка, разрешенное относительно производной, которое имеет вид:

$$y' = f(t, y, p), \quad (1)$$

где  $t$  - независимая переменная,  $y$  - искомая функция (вектор-функция),  $p$  - параметр.

Дифференциальное уравнение первого порядка (1) имеет бесконечно много решений. Для того чтобы выделить единственное решение, нужно задать *дополнительное (начальное) условие*:

$$y(t_0) = y_0 \quad (y = y_0 \text{ при } t = t_0). \quad (2)$$

Задача отыскания решения  $y = y(t)$  уравнения (1), удовлетворяющего условию (2), называется *задачей Коши (или начальной задачей)*.

#### Методы решения дифференциальных уравнений

В классическом анализе разработано немало приемов нахождения решений дифференциальных уравнений через элементарные функции. Между тем при решении практических задач эти методы оказываются, как правило, либо совсем бесполезными, либо их решение связано с недопустимыми затратами усилий и времени. Например, уравнение

$$y' = y^2 + 1 \quad (3)$$

имеет аналитическое решение

$$y = \operatorname{tg}(t + c)$$

где  $c$  - произвольная константа. Данное решение легко получается интегрированием обеих частей уравнения (3). Но если уравнение (3) "слегка" подправить к виду:

$$y' = y^2 + t,$$

то решение последнего уравнения уже имеет очень сложную структуру.

К сожалению, для многих практических задач, дифференциальные уравнения не могут быть решены аналитически, а чаще всего численные методы - единственная возможность получить решение.

В целом, методы решения дифференциальных уравнений условно можно подразделить на две основные группы:

1) Аналитические методы, применение которых даст решение дифференциальных уравнений в виде аналитической функции;

2) Численные методы, когда искомая функция получается в виде таблицы.

Так как цель данного пособия состоит в том, чтобы дать краткий обзор по решению обыкновенных дифференциальных уравнений в системе **R**, нас будут интересовать лишь численные методы, реализацию которых содержит, в частности, **R**-пакет **deSolve**.

## Дифференциальные уравнения высших порядков

Помимо дифференциальных уравнений первого порядка в различных прикладных задачах большую роль играют дифференциальные уравнения, содержащие производные высших порядков. Например, уравнение второго порядка

$$y'' = f(t, y, y'),$$

возникает во многих практических приложениях.

Как известно из теории обыкновенных дифференциальных уравнений, данное уравнение второго порядка мы можем представить в виде системы двух уравнений первого порядка. Для этого достаточно ввести новую переменную  $y_1 = y'$ :

$$\begin{cases} y' = y_1 \\ y_1' = f(t, y, y_1) \end{cases}$$

Вводя вектор-функцию  $Y = (y, y_1)$ , видно, что последняя система уравнений имеет вид (1).

Аналогичным образом поступают и в случае, когда дифференциальные уравнения, разрешенные относительно старшей производной, содержат производные 3-его, 4-ого и др. порядков.

## 2.2. Примеры решения обыкновенных дифференциальных уравнений в среде R

Прежде, чем приступить к практической части, следует сказать, что для решения ОДУ используется функция `ode` из R-пакета `deSolve`, предназначенная для решения обыкновенных дифференциальных уравнений и включающая в себя различные методы решения (например, метод Рунге-Кутты).

### Описание функции `ode`

```
ode(y, times, func, parms, method = c(lsoda,...,ode45,...))
```

**y** - начальное значение искомой функции

**times** - интервал значений независимой переменной

**func** - функция, описывающая дифференциальное уравнение  
(определяется как `function(times, y, parms)`)

**parms** - параметры (вектор параметров) или значение NULL

**method** - численный метод (по умолчанию `lsoda`)

Для того, чтобы использовать эту функцию, дифференциальное уравнение (система дифференциальных уравнений) определяется как R-функция (`func`), которая вычисляет производные в системе ОДУ, в соответствии с независимой переменной  $t$ .

Возвращаемым значением `func` должен быть список, где первый элемент представляет собой вектор, содержащий производные от  $y$  по  $t$ , а следующий - дополнительные значения, записанные для каждого момента времени. Производные должны быть указаны в том же порядке, как и компоненты вектор-функции  $y = \{y[1], y[2], \dots, y[n]\}$ .

### Пример 1.

Требуется найти решение обыкновенного дифференциального уравнения

$$y' = y^2 + t \tag{4}$$

с начальным условием  $y(0) = 0.1$  на интервале  $t \in [0, 1]$ .

*Решение.*

Для того, чтобы получить численное решение данного уравнения в R, необходимо загрузить пакет `deSolve` (строка 1, Listing1). Простое дифференциальное уравнение (4) реализуется в R с помощью функции `f1` (строка 2), аргументами которой являются независимая переменная  $t$ , зависимая



переменная  $y$  и возможные параметры  $parms$ , которые в данном случае отсутствуют. Функция  $f1$  возвращает производные как список (строка 4). Отметим, что переменная  $dY.dt$  есть обозначение производной  $y'(t)$  в коде программы.

Далее, определяем начальные условия  $y(0) = 0.1$  и интервал независимой переменной  $t \in [0, 1]$ , как последовательность точек от 0 до 1 с шагом 0.1 (строка 5). Решение задачи в  $\mathbf{R}$  дает функция  $ode$  (строка 6). Ответ получаем в виде таблицы  $sol$ , которая состоит из двух столбцов  $(t; y)$ :

t	y
0.0	0.1000000
0.1	0.1060456
0.2	0.1223322
0.3	0.1491583
0.4	0.1869647
0.5	0.2364260
0.6	0.2985538
0.7	0.3748554
0.8	0.4675445
0.9	0.5798907
1.0	0.7167838

Listing 1: Пример 1.

```

1  library(deSolve)

2  f1<-function(t,y,parms){
3    dY.dt<-y[1]^2+t
4    return(list(dY.dt))};

5  y0<-0.1;t0<-seq(0,1,0.1);
6  sol<-ode(y=y0,t=t0,func=f1,parms=NULL)

7  plot(sol[,1],sol[,2],type="l", xlab="t", ylab="y(t)",
8    col="red",lwd=4)

```

Зависимость  $y$  от  $t$  (рис.1) можно легко изобразить при помощи команды `plot` (строка 7-8). Информацию по функции `plot` можно найти, например в [2].

### Упражнение 1.

Решить следующие задачи Коши:

1.  $y' = y^2 - yt$ ,  $y(0) = 0$ ,  $t \in [0, 1]$
2.  $y' = y^2 + 1$ ,  $y(0) = 0$ ,  $t \in [0, 1]$

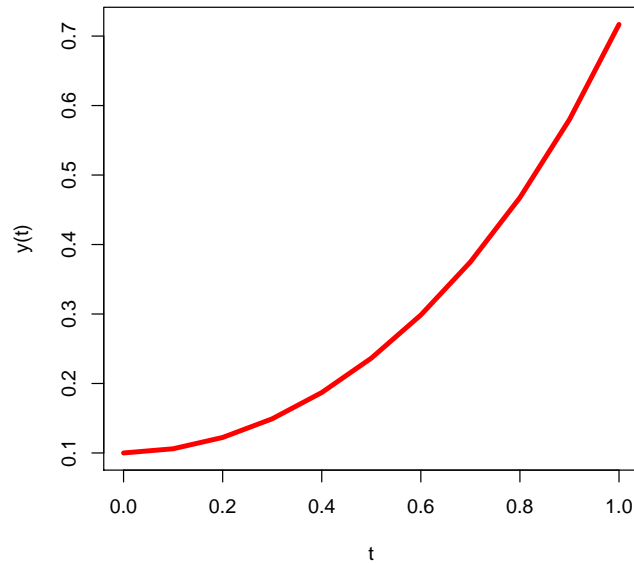


Рис. 1: Зависимость  $y$  от  $t$ .

### Пример 2.

Рассмотрим модель, которая была предложена в качестве модели турбулентности в 1963 году американским метеорологом Э.Лоренцем. Модель Лоренца имеет вид системы трех дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax + yz \\ \frac{dy}{dt} = b(y - z) \\ \frac{dz}{dt} = -xy + cy - z \end{cases} \quad (5)$$

где присутствуют три неизвестных функции  $x(t)$ ,  $y(t)$  и  $z(t)$ , а также несколько параметров  $a$ ,  $b$ ,  $c$ . В качестве значений параметров, возьмем следующие величины  $-8/3$ ,  $-10$  и  $28$ . Начальные условия:  $x(0) = y(0) = z(0) = 1$ .

*Решение.*

Систему дифференциальных уравнений (5) решаем аналогично (Listing 2), как и обыкновенное дифференциальное уравнение (1). Результат численного решения изображен на рис.2.

Listing 2: Пример 2.

```
library(deSolve)

f2<-function(t, y, parms) {
```

```

with(as.list(y), {
  dX.dt<- a * X + Y * Z
  dY.dt<- b * (Y - Z)
  dZ.dt<- -X * Y + c * Y - Z
  list(c(dX.dt, dY.dt, dZ.dt))})}

t0<- seq(0,100,0.01)
a<- -8/3 ; b<- -10; c<- 28
y0<- c(X=1, Y=1, Z=1)

out <- ode(y=y0, t=t0, func=f2, parms=NULL)
plot(out, lwd=1)
plot(out[,"X"], out[,"Y"], type="l", xlab="X",
      ylab="Y", main="butterfly")

```

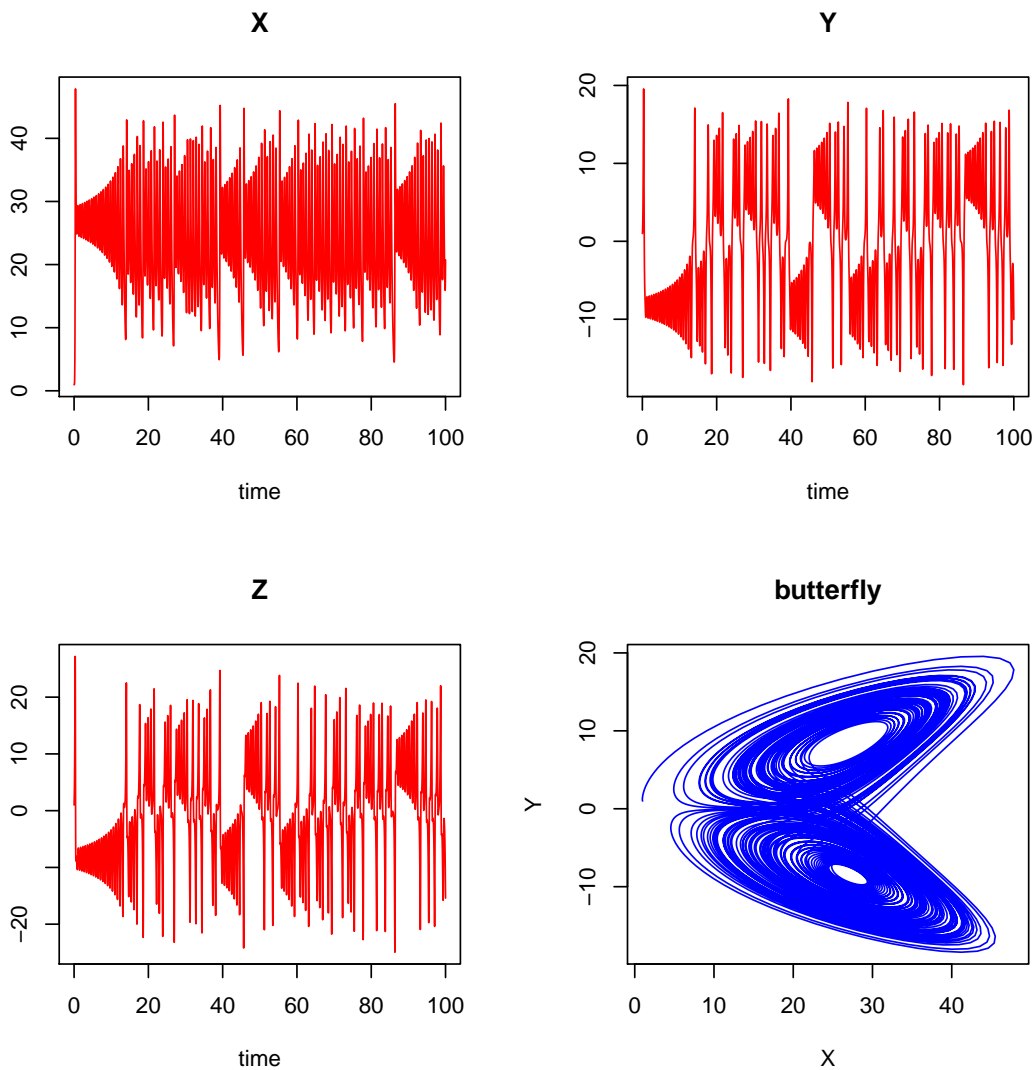


Рис. 2: Зависимость  $x$ ,  $y$ ,  $z$  от  $t$  и фазовый портрет в переменных  $x$ ,  $y$

## Упражнение 2.

Решить систему дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} y_1' = -y_2 - y_3 \\ y_2' = y_1 + ay_2 \\ y_3' = b + y_3(y_1 - c) \end{cases}$$

с начальными значениями  $(1,1,1)$  при  $t \in [0, 100]$ . Для параметров взять следующие значения  $a = 0.2$ ,  $b = 0.2$ ,  $c = 5$ .

## Пример 3.

Решим следующее уравнение второго порядка для  $t \in [0, 20]$ :

$$y'' = -0.1y \quad (6)$$

с начальным условием  $y(0) = 1$ ,  $y'(0) = 0$ .

*Решение.*

Чтобы решить данную задачу, необходимо, сначала, преобразовать уравнение (6) к системе дифференциальных уравнений первого порядка, с помощью замены  $y' = y_1$ :

$$\begin{cases} y' = y_1 \\ y_1' = -0.1y \end{cases} \quad (7)$$

с начальными условиями  $y(0) = 1$  и  $y_1(0) = 0$ .

Реализация данной задачи в R отображена в Listing 3, а результат решения на рис.3.

Listing 3: Пример 3.

```
library(deSolve)

f3<-function(t,y,parms){
  with(as.list(y),{
    dY.dt<-Y1
    dY1.dt<- -0.1*Y
    list(c(dY.dt,dY1.dt))})};

y0<-c(Y=1,Y1=0);t0<-seq(0,20,0.1);
out<-ode(y=y0,t=t0,f3,parms=NULL)

plot(out[,1],out[,2],type="l",xlab="t",ylab="y(t)",
      ylim=c(-1.1,1.1),col="red",lwd=4)
```

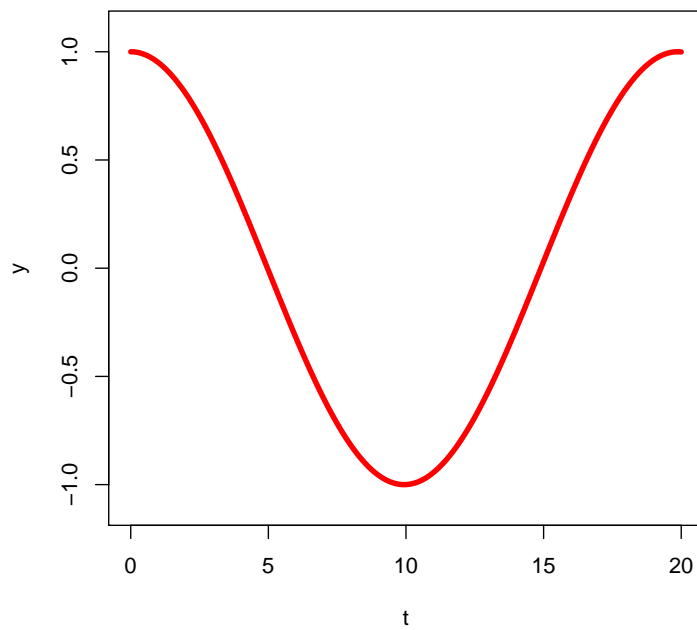


Рис. 3: Зависимость  $y$  от  $t$ .

### Упражнение 3.

Решить следующие задачи

1.  $y'' + 2y' + 3y = \cos(t)$ ,  $y(0) = y'(0) = 0$ ,  $t \in [0, 2\pi]$
2.  $z'' - a(1 - z^2)z' + z = 0$ ,  $z(0) = 2$ ,  $z'(0) = 0$ ,  $a = 1$ ,  $t \in [0, 30]$

### 3. Дифференциальные уравнения в теории эпидемии (Модели Бейли)

#### 3.1. Модель без учета выздоровления больных особей

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 начальные значения  $x(0) = n$  и  $y(0) = a$ .

Для того чтобы построить математическую модель, воспользуемся гипотезой: инфекция передается при встрече зараженных особей с незараженными. Это означает, что число незараженных особей будет убывать с течением времени пропорционально количеству встреч между зараженными и незараженными особями, т.е. пропорционально произведению  $xy$ .

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

$$\Delta x = x(t + \Delta t) - x(t) = -\beta xy \Delta t \quad (8)$$

Величина  $\beta$  представляет собой коэффициент пропорциональности. Перейдем в (8) к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta x}{\Delta t} = \frac{dx}{dt} = -\beta xy \quad (9)$$

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

$$a + n = x + y = \text{const} \quad (10)$$

Учитывая (10), перепишем (9) и добавим начальное условие

$$\frac{dx}{dt} = -\beta x(n + a - x) \quad (11)$$

$$x(0) = n \quad (12)$$

Формулы (11), (12) представляют собой *математическую модель динамики численности незараженных особей*. Коэффициент пропорциональности  $\beta$  в модели характеризует вероятность передачи инфекции при встречах боль-

ных и здоровых особей. В общем случае значение параметра  $\beta$  зависит от вида особи и типа болезни.

При известном  $x(t)$  число  $y(t)$  зараженных особей определится из условия баланса (10)

$$y = a + n - x \quad (13)$$

Считая  $\beta$  постоянной величиной, найдем численное решение обыкновенного дифференциального уравнения (11) с помощью R.

Listing 4: Численное решение задачи (11)-(13) в R

```
library(deSolve)

fMB<-function(t,x,parms){
  dX.dt<-(-b)*x[1]*(n+a-x[1])
  return(list(dX.dt))}

a<-100;n<-200;t0<-seq(0,1,0.1);
b<-0.01;
sol1<-ode(y=n,t=t0,func=fMB,parms=NULL)
Y1<-a+n-sol1[,2]

b<-0.02;
sol2<-ode(y=n,t=t0,func=fMB,parms=NULL)
Y2<-a+n-sol2[,2]

b<-0.03;
sol3<-ode(y=n,t=t0,func=fMB,parms=NULL)
Y3<-a+n-sol3[,2]

#Построение графика функции x(t) при различных b:
plot(sol1[,1],sol1[,2],type="l",xlab="t",ylab="x(t)",
      ylim=c(0,201), col="red",lwd=4)
lines(sol2[,1],sol2[,2], col="green", lwd=4,lty=5)
lines(sol3[,1],sol3[,2], col="blue" , lwd=4,lty=6)
legend("topright",legend=c("b=0.01","b=0.02","b=0.03"),
      col=c("red","green","blue"),lty=c(1,5,6),
      lwd=4,xjust=1,yjust=1)

#Построение графика функции y(t) при различных b:
plot(t0,Y1,type="l",xlab="t",ylab="y(t)", ylim=c(100,301),
      col="red",lwd=4)
lines(t0,Y2, col="green", lwd=4,lty=5)
lines(t0,Y3, col="blue" , lwd=4,lty=6)
legend("bottomright",legend=c("b=0.01","b=0.02","b=0.03"),
```

```
col=c("red","green","blue"),lty=c(1,5,6),
lwd=4,xjust=1,yjust=1)
```

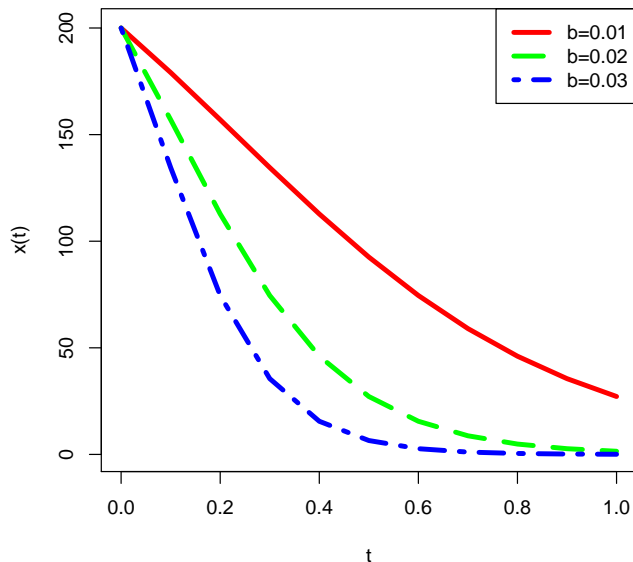


Рис. 4: Динамика численности незараженных особей при  $\beta = \{0.01, 0.02, 0.03\}$ ,  $n = 200$ ,  $a = 100$

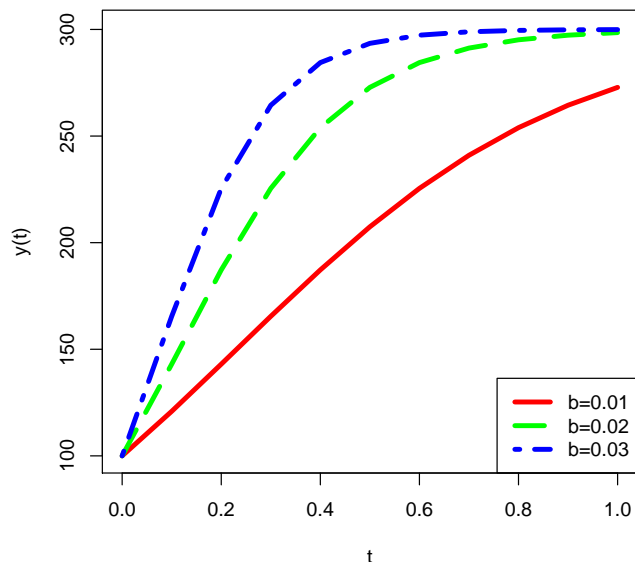


Рис. 5: Динамика численности зараженных особей при  $\beta = \{0.01, 0.02, 0.03\}$ ,  $n = 200$ ,  $a = 100$

Примеры графиков функций  $x(t)$  и  $y(t)$  при нескольких значениях параметра  $\beta$ , приведены на рис. 4-5. Начальные значения числа незараженных и зараженных особей приняты равными  $n = 200$ ,  $a = 100$  (Listing 4). При увеличении  $\beta$  скорость передачи инфекции увеличивается, и численность незараженных особей падает быстрее.

### 3.2. Модель с учетом выздоровления больных особей

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

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\beta xy \\ \frac{dy}{dt} = \beta xy - \gamma y \\ \frac{dz}{dt} = \gamma y \end{cases} \quad (14)$$



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 (14) примут вид

$$x(0) = n, \quad y(0) = a, \quad z(0) = 0. \quad (15)$$

Условие баланса (10) переписется как

$$x + y + z = n + a. \quad (16)$$

Найдем численное решение задачи (14)-(16) с помощью R (Listing 5).

Listing 5: Численное решение задачи (14)-(16) в R

```
library(deSolve)

fMB2<-function(t,y,parms){
  X<-y[1];Y<-y[2];Z<-y[3];
  with(as.list(p),{
    dX.dt<--b*X*Y
    dY.dt<-b*X*Y-g*Y
    dZ.dt<-g*Y+X+Y+Z-n-a
    return(list(c(dX.dt,dY.dt,dZ.dt))))});

a<-100;n<-200;b<-0.01;g<-0.5;
y0<-c(X=n,Y=a,Z=0)
p<-c(a=a,n=n,b=b,g=g)
t0<-seq(0,10,0.1);

out<-ode(y=y0,t=t0,fMB2,parms=p)
#Построение графика функций
plot(t0,out[,2],type="l",xlab="t",ylab="x,y,z",
      ylim=c(0,201), col="red", lwd=4)
lines(t0,out[,3], col="green", lwd=4,lty=5)
lines(t0,out[,4], col="blue" , lwd=4,lty=6)
legend("topright",legend=c("b=0.01","b=0.02","b=0.03"),
      col=c("red","green","blue"),lty=c(1,5,6),
      lwd=4,xjust=1,yjust=1)
```

По графику (рис. 6) видно, что с ростом  $t$  все особи успевают заболеть, т.е. величина  $x$  падает до нуля. Численность зараженных особей  $y$  сначала растет, но дальше уменьшается в связи с их выздоровлением. При  $t \rightarrow \infty$  модель предсказывает полное выздоровление всех особей.

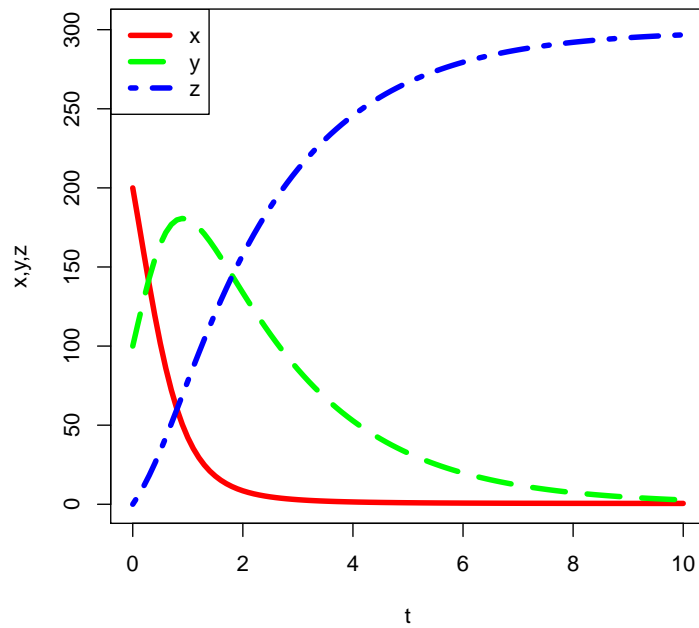


Рис. 6: Динамика численности незараженных  $x(t)$ , зараженных  $y(t)$ , выздоровевших  $z(t)$  особей

#### Упражнение 4.

1. Провести исследование динамики развития эпидемии без учета выздоровления больных особей для  $\beta = 0.01$  и  $\gamma = 0.01, 0.1, 0.2$ .

2. Провести исследование динамики развития эпидемии с учетом выздоровления больных особей для  $\beta = 0.03$  и  $\gamma = 0.2$ .

## 4. Динамика плотности одиночной популяции

### 4.1. Модель неограниченной одиночной популяции

Для построения математических моделей динамики численности популяций, как правило, используются различные гипотезы. Одна из простейших гипотез: скорость изменения численности популяции пропорциональна самой численности. На ее основе Мальтусом в 1798 г. была сформулирована модель неограниченной одиночной популяции:

$$\frac{dx}{dt} = rx, \quad (17)$$

где  $x$  – численность популяции,  $t$  – время,  $r = \alpha - \beta$ ,  $\alpha$  – коэффициент рождаемости,  $\beta$  – коэффициент смертности. Коэффициент прироста  $r$  называют мальтузианским параметром. Найдем решение задачи Коши для уравнения (17) с начальным условием

$$x = x_0 \quad \text{при} \quad t_0 = 0, \quad (18)$$

используя язык R (Listing 6).

Listing 6: Численное решение задачи (17)-(18) в R

```
library(deSolve)

fMB<-function(times,x,parms){
  dX.dt<-r*x[1]
  return(list(dX.dt))};

t0<-seq(0,1,0.1);x0=0.2

r<--1;
sol1<-ode(y=x0,t=t0,func=fMB,parms=NULL)

r<-0.5;
sol2<-ode(y=x0,t=t0,func=fMB,parms=NULL)

r<-2;
sol3<-ode(y=x0,t=t0,func=fMB,parms=NULL)

#Построение графика функции x(t) при различных r:
plot(t0,sol1[,2],type="l",xlab="t",ylab="x(t)",
      ylim=c(0,1.7), col="red",lwd=4)
lines(t0,sol2[,2], col="green", lwd=4,lty=5)
```

```

lines(t0,sol3[,2], col="blue" , lwd=4,lty=6)
legend("topleft",legend=c("r=-1","r=0","r=2"),
col=c("red","green","blue"),lty=c(1,5,6),
lwd=4,xjust=1,yjust=1)

```

---

Зависимость  $x(t)$  для различных коэффициентов прироста приведена на (рис. 7). Для положительных значений  $r$  модель Мальтуса предсказывает неограниченный рост популяции.

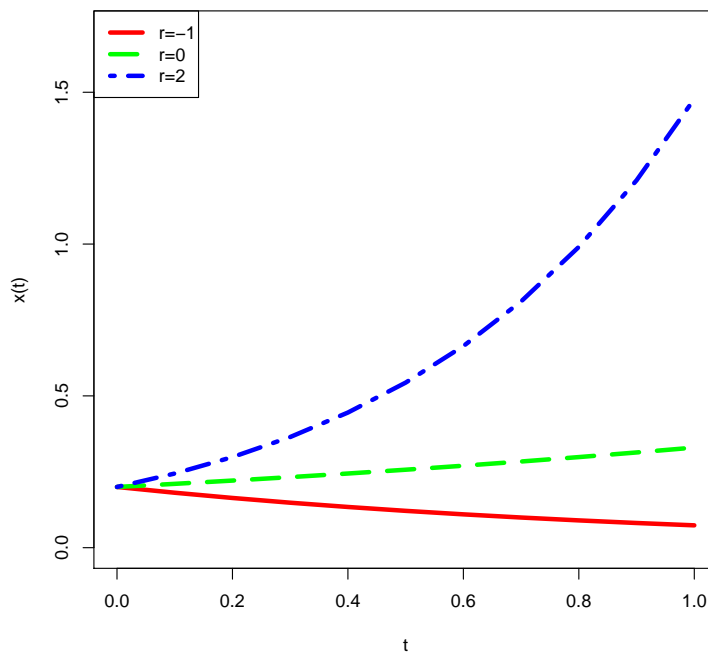


Рис. 7: Зависимость  $x$  от времени при различных  $r$

#### 4.2. Модель ограниченной одиночной популяции (логистическая модель)

Модель неограниченной популяции может описывать динамику популяции в начальный период развития, когда популяция не испытывает нехватки пищевых ресурсов. В реальных условиях любой биологический вид существует в ограниченной пищевой среде. В 1838 г. бельгийским математиком Ферхюльстом и в 1928 г. американским биологом Пирлом модель Мальтуса была обобщена для случая ограниченной популяции:

$$\frac{dx}{dt} = r_m x \left(1 - \frac{x}{k}\right), \quad (19)$$

где параметр  $k = r_m/\gamma$  - емкость среды или равновесная плотность популяции,  $r_m$  - коэффициент прироста при неограниченном количестве пищи и минимальной смертности,  $\gamma$  - коэффициент, показывающий насколько сильно уменьшается мальтузианский параметр с ростом численности популяции.

Получим численное решение задачи Коши для уравнения Ферхюльста-Пирла (19) с начальным условием

$$x = x_0 \quad \text{при} \quad t_0 = 0, \quad (20)$$

в среде R (Listing 7).

Listing 7: Численное решение задачи (19)-(20) в R

```
library(deSolve)

fun1<-function(times,x,parms){
  dX.dt<-rm*x[1]*(1-x[1]/k)
  return(list(dX.dt));

rm<-0.1; x0<-1; t0<-seq(0,100,2);

k<-5;
sol1<-ode(y=x0,t=t0,func=fun1,parms=NULL)

k<-10;
sol2<-ode(y=x0,t=t0,func=fun1,parms=NULL)

k<-20;
sol3<-ode(y=x0,t=t0,func=fun1,parms=NULL)

#Построение графика функции x(t) при различных k:
plot(t0,sol1[,2],type="l",xlab="t",ylab="x(t)",
      ylim=c(0,20), col="red",lwd=4)
lines(t0,sol2[,2], col="green", lwd=4,lty=5)
lines(t0,sol3[,2], col="blue" , lwd=4,lty=6)
legend("topleft",legend=c("k=5","k=10","k=20"),
      col=c("red","green","blue"),lty=c(1,5,6),
      lwd=4,xjust=1,yjust=1)
```

Примеры зависимостей  $x(t)$  для различных  $k$  изображены на рис. 8. В отличие от модели Мальтуса численность популяции растет со временем до значения  $x = k$ , соответствующего равновесной плотности.

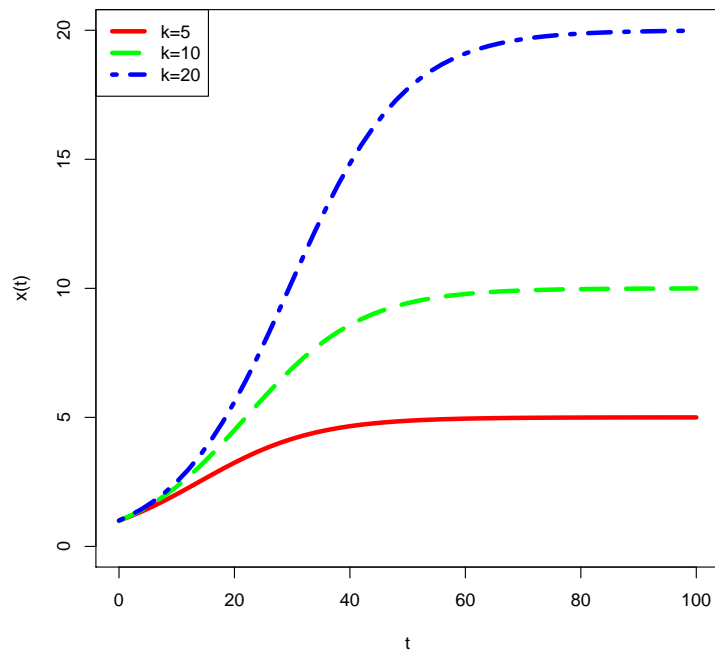


Рис. 8: Зависимость  $x$  от  $t$  при различных  $k$

### Упражнение 5.

1. Получить численное решение задачи (17)-(18), если  $x_0 = 500$ ,  $r = -0.5$  ( $r = 0.25, 0.5$ ). Построить график функции  $x = x(t)$ .
2. Получить численное решение задачи (19)-(20), если  $x_0 = 50$ ,  $k = 100$ ,  $r_m = 0.02$ . Построить график функции  $x = x(t)$ .

## 5. Модели взаимодействия популяций: хищник–жертва

Одной из классических задач математической экологии является модель популяционной системы «хищник–жертва», описываемая *уравнениями Лотки и Вольтерры*:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_1x - \lambda_1xy \\ \frac{dy}{dt} = \lambda_2xy - \beta_2y \end{cases} \quad (21)$$

где  $x$  и  $y$  – плотности популяций жертвы и хищника,  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$  – коэффициенты, характеризующие скорость поедания жертвы хищником и обусловленную этим скорость изменения плотности хищника,  $\beta_2$  – коэффициент смертности хищника,  $r_1$  – коэффициент естественного прироста жертвы (без учета поедания ее хищником),  $\lambda_2 = \gamma\lambda_1$ ,  $\gamma_1$  – коэффициент показывающий, насколько увеличивается плотность популяции хищника при увеличении потребления пищи на единицу массы или численности. Уравнения (21), дополненные начальными условиями

$$x(0) = x_0, \quad y(0) = y_0, \quad (22)$$

представляют собой задачу Коши для системы нелинейных обыкновенных дифференциальных уравнений. Такая задача может быть решена с помощью языка R (Listing 8).

Listing 8: Численное решение задачи (21)-(22) в R

```
library(deSolve)

fun2<-function(t,y,parms){
  X<-y[1];Y<-y[2];
  with(as.list(p),{
    dX.dt<-r1*X-L1*X*Y
    dY.dt<-L2*X*Y-b2*Y
    return(list(c(dX.dt,dY.dt)))})};

r1<-0.5;L1<-0.01;L2<-0.01;b2<-0.2;

y0<-c(X=25,Y=5);
p<-c(r1=r1,L1=L1,L2=L2,b2=b2);
t0<-seq(0,200,0.1);

out<-ode(y=y0,t=t0,fun2,parms=p)
```

```

plot(t0,out[,2],type="l",xlab="t",ylab="x,y",
      ylim=c(0,201), col="red",lwd=4)
lines(t0,out[,3], col="blue", lwd=3,lty=5)
legend("topright",legend=c("x","y"),
      col=c("red","blue"),lty=c(1,5),
      lwd=4,xjust=1,yjust=1)

#Фазовая плоскость
plot(out[,2],out[,3],type="l",xlab="x",ylab="y",
      ylim=c(0,201),col="red",lwd=4)

```

Результатом выполнения приведенной программы будут зависимости численностей жертвы и хищника от времени (рис. 9). Наблюдается характерная периодическая динамика экологической системы «хищник–жертва», выражаемая в фазовой плоскости замкнутой кривой (рис. 10).

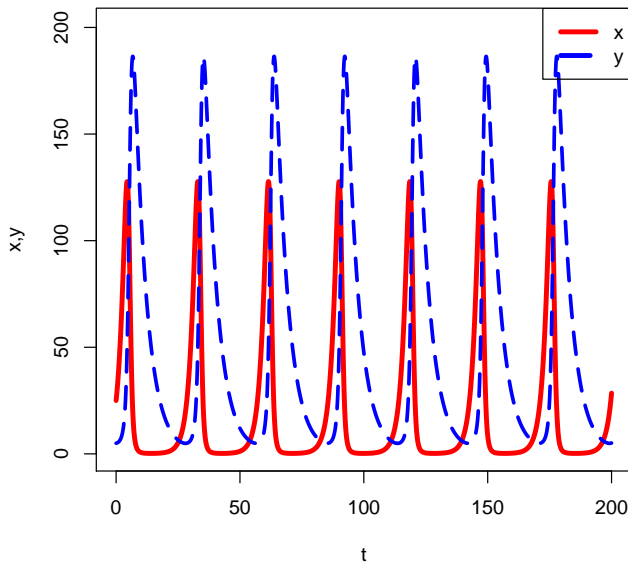


Рис. 9: Зависимость численности популяций хищника и жертвы от времени  $r_1 = 0.5; \lambda_1 = 0.01; \lambda_2 = 0.01; \beta_2 = 0.2; x_0 = 25; y_0 = 5$

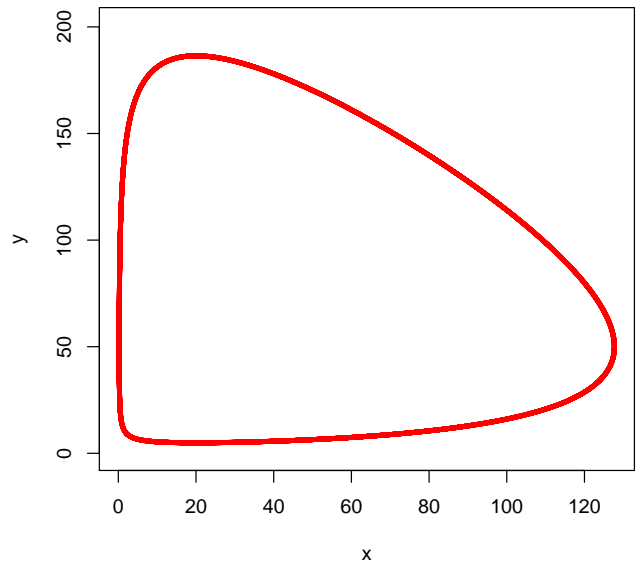


Рис. 10: Фазовый портрет системы "хищник-жертва"

Система уравнений (21) может быть дополнена новыми членами, учитывающими другие популяционные процессы, такие, например, как внутривидовая конкуренция. В случае учета внутривидовой конкуренции жертвы первое уравнение системы (21) примет вид

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x - \lambda_1 x y - g_1 x^2, \quad (23)$$



где  $g_1$  – коэффициент внутривидовой конкуренции жертвы. Кривые  $x(t)$  и  $y(t)$  и фазовый портрет системы «хищник–жертва» при наличии внутривидовой конкуренции ( $g_1 = 0.0005$ ) приведены на рис. 11 и рис. 12.

Учет внутривидовой конкуренции меняет периодический характер поведения численности популяций жертвы и хищника. Наблюдаются затухающие колебания, отражением которых в фазовой плоскости является спиралевидная кривая.

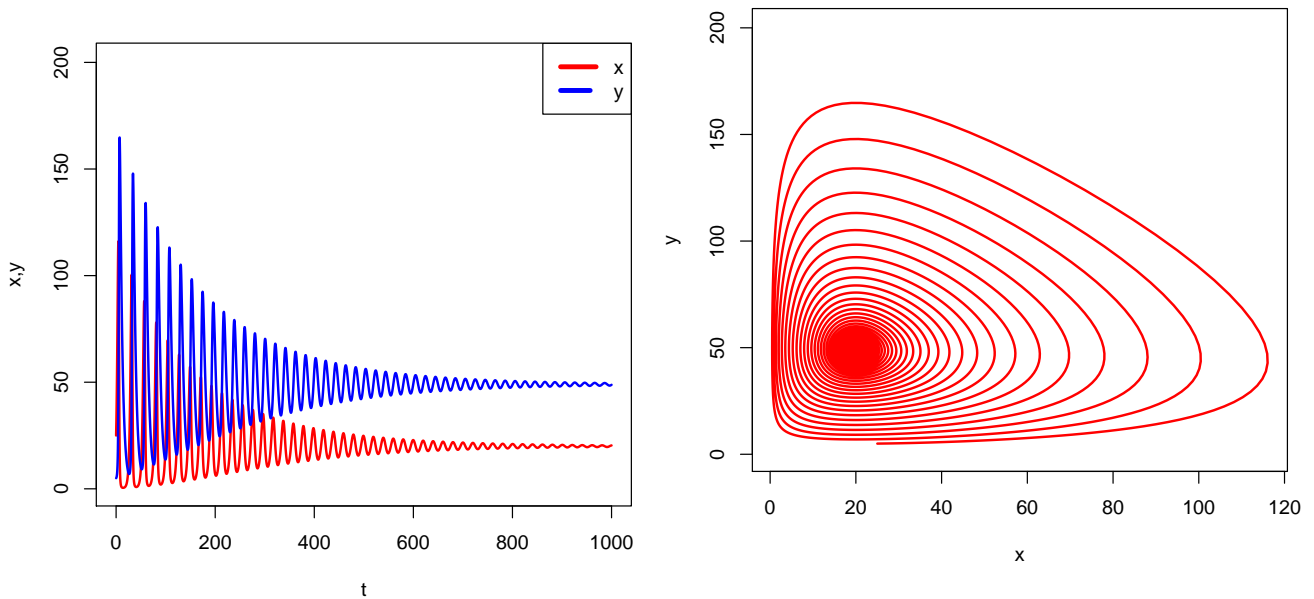


Рис. 11: Зависимость  $x$  и  $y$  от  $t$  с учетом внутривидовой конкуренции

Рис. 12: Фазовый портрет системы "хищник-жертва" с учетом внутривидовой конкуренции

**Упражнение 6.** Используя Listing 8., написать программу для задачи (23)-(22) при  $t \in [0, 1000]$ ,  $g_1 = 0.0005$ ,  $r_1 = 0.5$ ,  $\lambda_1 = 0.01$ ,  $\lambda_2 = 0.01$ ,  $\beta_2 = 0.2$ ,  $x_0 = 25$ ,  $y_0 = 5$ . Результат сравнить с рис. 11, рис. 12.

## 6. Модель динамики биомассы микроорганизмов с учетом влияния освещенности

Циклические изменения условий окружающей среды воздействовали на биосферу в течение длительного времени. В результате многократных периодических воздействий выработался набор механизмов реагирования биосферы, которые сформировали ее устойчивость за все время существования. К таким периодическим внешним факторам относятся суточные колебания освещенности и температуры воздушной или водной среды обитания. Обеспечение биоты солнечной энергией осуществляется в циклическом режиме (день – ночь), когда освещенность меняется от нуля до максимума. Температура изменяется волнообразно в более узком диапазоне из-за влияния тепловой инерции земной поверхности или водной среды. Продолжительность дня и ночи измеряется часами, сезонные изменения протекают более медленно – в течение десятков суток. Амплитуда сезонного изменения среднесуточной освещенности меньше, чем суточного. В свою очередь температура в течение сезона варьируется в более широком диапазоне, так как тепловой инерции земной поверхности недостаточно для длительного сглаживания температурных колебаний, обусловленных изменяющимся притоком солнечной энергии. Годовые циклы характеризуются еще более высокими изменениями внешних факторов для биосферы. В течение года могут проявиться экстремальные изменения факторов окружающей среды: сильные засухи, холодные зимы. Таким образом, с момента своего возникновения биосфера развивалась в условиях циклического изменения факторов внешней среды различных временных масштабов. Поэтому в биосфере сформировались сложные внутренние механизмы реагирования на суточные, сезонные и годовые циклы изменения условий окружающей среды.

Рассмотрим суточную динамику биомассы фототрофных микроорганизмов на основе модели Мальтуса неограниченной одиночной популяции [8]:

$$\frac{dx}{dt} = (\mu - \varepsilon)x, \quad (24)$$

где  $x$  - концентрация биомассы [г сух. вещества/л],  $\mu$  – удельная скорость роста биомассы [ч<sup>-1</sup>];  $\varepsilon$  – удельная скорость расходования биомассы [ч<sup>-1</sup>] за счет поедания растительноядными организмами и дыхания растений.

В общем случае величина  $\mu$  зависит от концентрации субстратов, температуры среды, освещенности. Будем считать, что концентрация субстратов

и температура воды в водоеме в течение суток изменяются несущественно, основным внешним фактором примем освещенность  $E$  [Вт/м<sup>2</sup>].

Пусть продолжительность дня и ночи равны между собой (день равноденствия). Тогда освещенность  $E$  от момента восхода Солнца  $t = 0$  до его захода  $t = 12$  ч меняется по закону:

$$E = E_n \sin(2\pi t/24), \quad (25)$$

где  $E_n$  – освещенность в полдень (максимальная),  $t$  – время (в часах). В период от 12 до 24 ч освещенность принята равной нулю  $E = 0$ .

Полагая, что скорость процесса фотосинтеза пропорциональна освещенности  $E$ , зависимость  $\mu$  от  $E$  представим в виде гиперболической зависимости:

$$\mu = \mu_{max} \frac{E}{K_E + E}, \quad (26)$$

где  $K_E$  – коэффициент, равный освещенности, при которой  $\mu = 0.5\mu_{max}$ . Величину  $\varepsilon$  будем считать не изменяющейся в течение суток. В начальный момент времени  $x(0) = x_0$ .

Примем следующие значения параметров математической модели [8]:  $x_0 = 5$  г/л,  $E_n = 400$  Вт/м<sup>2</sup>,  $\mu_{max} = 0.3$  ч<sup>-1</sup>,  $K_E = 100$  Вт/м<sup>2</sup>,  $\varepsilon = 0.1$  ч<sup>-1</sup>. На рис. 13 и рис. 14 приведены результаты расчетов по описанной модели (Listing 9), т.е. даны зависимости  $E(t)$  и  $\mu(t)$  в течение трех суток. Периодический характер изменения освещенности вызывает периодическое изменение удельной скорости роста биомассы. В результате динамика роста биомассы также носит циклический характер (рис. 15). В дневное время, когда удельная скорость роста биомассы оказывается выше удельной скорости расходования биомассы, мальтузианский параметр модели положителен и наблюдается рост биомассы. В ночное время при нулевой скорости роста  $\mu(t)$  правая часть уравнения (24) будет отрицательна, что приводит к уменьшению биомассы в результате ее расходования. С течением времени биомасса в среднем уменьшается. Это связано с принятым предположением о постоянстве скорости расходования биомассы  $\varepsilon$ .

Listing 9: Численное решение задачи (24)-(26) в R

```
library(deSolve)

fBiom<-function(t,x,parms){
  E<-En*sin(2*pi*t/24)
  if (t/24-(t%%24)<0.5)
```

```

        Et<-E
    else
        Et<-0
    mu<-mmax*Et/(Ke+Et)
    dX.dt<-(mu-e)*x[1]
    return(list(dX.dt,Et,mu));

t0<-seq(0,72,0.1);En<-400;mmax<-0.3;Ke<-100;e<-0.1;x0=5;

sol1<-ode(y=x0,t=t0,func=fBiom,parms=NULL)

#Построение графика функции Et(t):
plot(t0,sol1[,3],type="l",xlab="t",ylab="x(t)",
      ylim=c(0,400),col="red",lwd=4)
#Построение графика функции mu(t):
plot(t0,sol1[,4],type="l",xlab="t",ylab="x(t)",
      ylim=c(0,0.25),col="red",lwd=4)
#Построение графика функции x(t):
plot(t0,sol1[,2],type="l",xlab="t",ylab="x(t)",
      ylim=c(0,18),col="red",lwd=4)

```

---

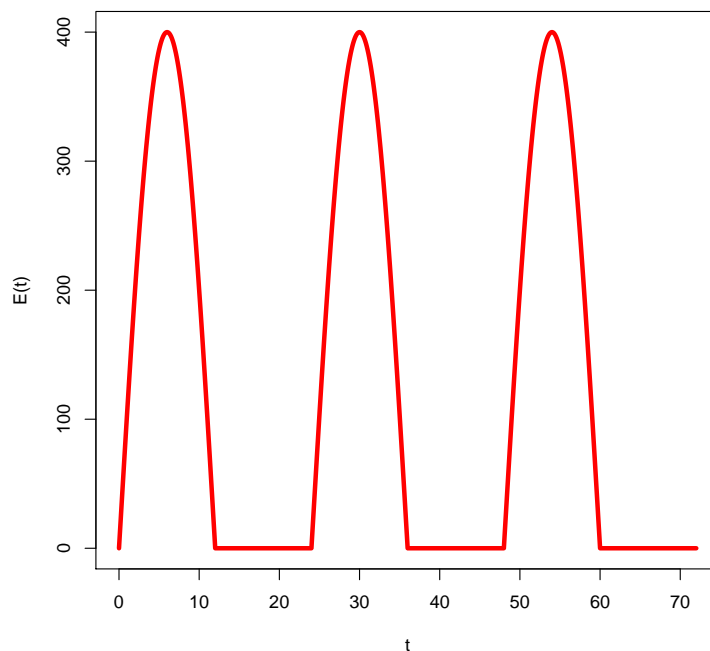


Рис. 13: Зависимость освещенности от времени

### Упражнение 7.

Провести исследование динамики биомассы фототрофных организмов при различных значениях освещенности в полдень  $E_n = 300$ , максимальной

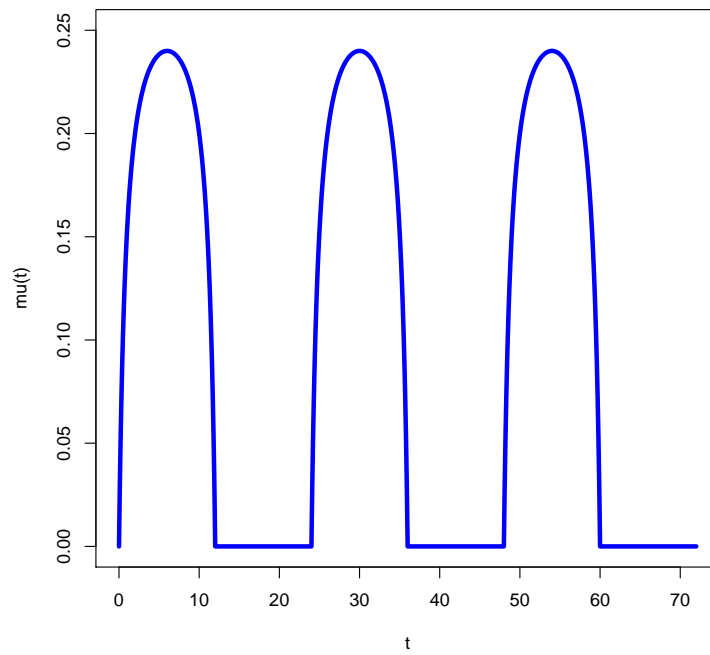


Рис. 14: Зависимость удельной скорости роста биомассы от времени

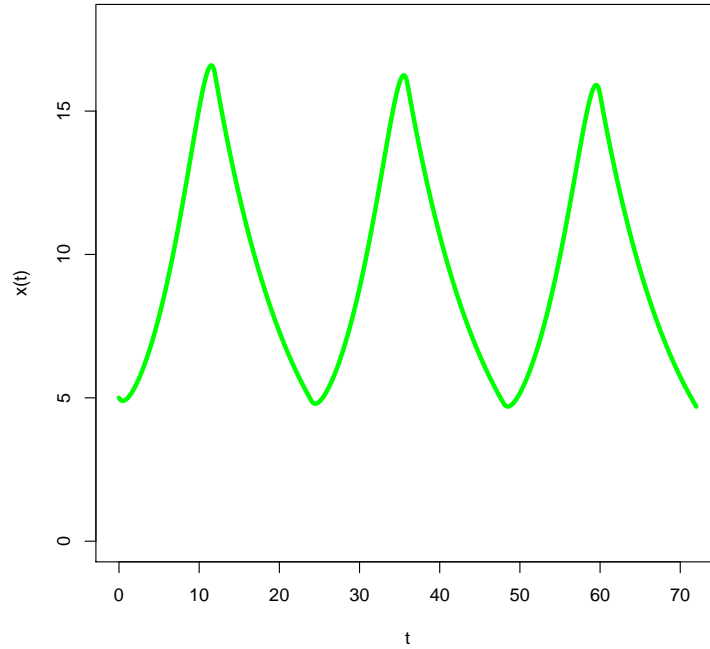


Рис. 15: Зависимость биомассы от времени

удельной скорости роста биомассы  $\mu_{max} = 0.05$ , коэффициенте  $K_E = 200$ , удельной скорости расходования биомассы  $\varepsilon = 0$  и длительности  $T_n = 48$ .

## Список литературы

- [1] Савельев А.А. Основные понятия языка R / А.А. Савельев, С.С. Мухарамова, А.Г. Пилюгин, Е.А. Алексеева. – Казань, 2007. – 29 с.
- [2] Мастицкий, С.Э. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R / С.Э. Мастицкий, В.К. Шитиков – Электронная книга, адрес доступа: <http://r-analytics.blogspot.com>, 2014. – 401 с.
- [3] Soetaert K., Solving Differential Equations in R / Karline Soetaert, J. Cash, F. Mazzia. – Springer, 2012. – p. 248.
- [4] Кабаков Р.И., R в действии. Анализ и визуализация данных в программе R / Р.И.Кабаков. – Москва, 2014. – 589 с.
- [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] Зарипов Ш.Х. Задачи математической экологии и пакет Maxima / Ш.Х.Зарипов, Д.Ф.Абзалилов, Е.А.Костерина . – Казань, 2015. – 120 с.
- [8] Фролов Ю.П. Введение в математическое моделирование биологических процессов. Часть 2. Организмы и популяции. Самара: Изд-во Самарского ун-та, 1994.