

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
АМУРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
(ФГБОУ ВО «АмГУ»)

Институт компьютерных и инженерных наук
Кафедра математического анализа и моделирования
Направление подготовки – 01.03.02 Прикладная математика и информатика
Направленность (профиль) образовательной программы «Прикладная
математика и информатика»

ДОПУСТИТЬ К ЗАЩИТЕ
И.о. зав. кафедрой
_____ Н.Н. Максимова
« _____ » _____ 2025 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

на тему: Моделирование распространения популяции с учетом нелокального взаимодействия и движущейся границы

Исполнитель
студент группы 1101-об

(подпись, дата)

И.А. Маев

Руководитель
канд. физ.-мат. наук

(подпись, дата)

Л.И. Мороз

Нормоконтроль
ассистент

(подпись, дата)

В.О. Салмиянов

Благовещенск 2025

Министерство науки высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
АМУРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
(ФГБОУ ВО «АмГУ»)

Институт компьютерных и инженерных наук
Кафедра математического анализа и моделирования

УТВЕРЖДАЮ

И.о. зав. кафедрой

_____ Н.Н. Максимова

« _____ » _____ 2025 г.

З А Д А Н И Е

К выпускной квалификационной работе студента Маева Ивана Андреевича

1. Тема выпускной квалификационной работы: Моделирование распространения популяции с учетом нелокального взаимодействия и движущейся границы.

(утверждена приказом от 03.04.2025 № 879-уч)

2. Срок сдачи студентом законченной работы (проекта) 26.06.2025 г.

3. Исходные данные к выпускной квалификационной работе: формулировка темы ВКР, литературные источники, отчет по преддипломной практике.

4. Содержание выпускной квалификационной работы (перечень подлежащих разработке вопросов): детерминированные модели популяционной динамики, модель Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием, вычислительные алгоритмы, программная реализация.

5. Перечень материалов приложения: листинги прикладных программ.

6. Консультанты по выпускной квалификационной работе (с указанием относящихся к ним разделов): рецензент – Мороз Л.И., канд. физ.-мат. наук; нормоконтроль – Салмиянов В.О., ассистент.

7. Дата выдачи задания: 14.04.2025 г.

Руководитель выпускной квалификационной работы: Мороз Любовь Игоревна,
канд. физ.-мат. наук

Задание принял к исполнению (14.04.2025): _____ Маев И.А.

РЕФЕРАТ

Бакалаврская работа содержит 65 с., 9 рисунков, 2 таблицы, 1 приложение, 25 источников.

МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ, НЕЛОКАЛЬНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ, УРАВНЕНИЕ ФИШЕРА – КОЛМОГорова – ПЕТРОВСКОГО – ПИСКУНОВ, УРАВНЕНИЕ ФИШЕРА – СТЕФАНА, ДВИЖУЩАЯСЯ ГРАНИЦА, ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ

В рамках бакалаврской работы осуществлена разработка и реализация одномерной модели динамики популяций, учитывающей нелокальные взаимодействия и наличие движущейся границы. Математическая формулировка задачи представлена в виде начально-краевой задачи для параболического уравнения в частных производных, содержащего нелинейный квадратичный член. Для решения поставленных задач была использована неявная конечно-разностная схема, метод Эйлера, позволивший получить дискретный аналог исходных математических моделей. Выполнена программная реализация представленных моделей популяционной динамики с учётом нелокальных взаимодействий.

В работе приведены и проанализированы результаты численных экспериментов для следующих моделей:

- классическая модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова (Фишера – КПП);
- модель Фишера – КПП с учётом нелокальных взаимодействий;
- модель Фишера – Стефана;
- модель Фишера – Стефана с нелокальными взаимодействиями.

Проведённые вычислительные эксперименты позволили исследовать особенности поведения популяций при различных условиях.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	6
1 Обзор детерминированных моделей популяционной динамики	9
1.1 Модель Мальтуса	10
1.2 Модели логистического роста	12
1.3 Модель Лотки – Вольтерры	14
1.4 Модель SIR	16
1.5 Модель с временной задержкой	18
1.6 Модель метапопуляции Левинса	19
1.7 Модели реакция–диффузия в популяционной динамике	21
1.7.1 Модель Фишера – КПП с нелокальным квадратично- нелинейным взаимодействием	25
1.7.2 Модель Фишера – Стефана	27
1.7.3 Модель Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием	28
2 Математическая постановка моделей распространения популяций	30
2.1 Математическая модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова	30
2.2 Математическая модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова с нелокальным взаимодействием	31
2.3 Задача Фишера–Стефана как модель инвазивного распространения	32
2.4 Формализация модели Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием	34 38
3 Алгоритмический подход к решению задачи популяционной динамики	37
3.1 Вычислительная схема для модели Фишера–КПП	38
3.2 Вычислительная схема задачи Фишера–КПП с нелокальным взаимодействием	39
3.3 Вычислительная схема задачи Фишера–Стефана	40
3.4 Вычислительный алгоритм задачи Фишера–Стефана с нелокальным взаимодействием	41

4 Результаты вычислительных экспериментов	44
Заключение	56
Библиографический список	58
Приложение Листинг программы моделирования популяционной динамики	61

ВВЕДЕНИЕ

Популяционная динамика представляет собой одну из ключевых областей биологии и экологии, изучающую изменения в численности и распределении популяций организмов во времени и пространстве. В последние десятилетия наблюдается значительный интерес к численному моделированию популяционной динамики, что связано с необходимостью более глубокого понимания сложных взаимодействий между организмами и их средой обитания. Одним из наиболее актуальных направлений в этой области является исследование нелокальных взаимодействий, которые могут существенно влиять на динамику популяций, особенно в контексте микроорганизмов и других мелких особей [1-4].

Математическое моделирование служит инструментом для формализации знаний об объекте и позволяет дать качественную оценку его эффективности и перспектив развития. Одной из основных моделей, применяемых для описания популяционной динамики, является модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова. Однако она имеет ряд недостатков, не учитывая такие факторы, как эредитарность, разнородность по составу и влияние метаболизма на рост популяций [6-10].

Актуальность исследования моделей популяционной динамики, таких как модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова, значительно возрастает на фоне современных экологических и биологических вызовов. Понимание динамики популяций имеет значение для сохранения биоразнообразия, управления природными ресурсами и разработки стратегий по борьбе с инвазивными видами [1-3]. Современные исследования подчеркивают важность нелокальных взаимодействий, таких как миграция и обмен генетической информацией, а также многоуровневость продукционных процессов в живых организмах [1].

В контексте исследования внимание уделено движению границы распространения видов, что становится все более актуальным в условиях

глобальных изменений климата и антропогенного воздействия на экосистемы. Изменения температурных режимов, трансформация ареалов и миграционные процессы приводят к смещению границ распространения многих видов, что может иметь серьезные последствия для экосистем и их устойчивости [11-13]. Исследование этих границ позволяет предсказать потенциальные изменения в структуре сообществ и оценить риски для видов, находящихся под угрозой исчезновения [15]. Таким образом, изучение динамики границ распространения становится ключевым элементом в разработке эффективных стратегий сохранения и управления биологическим разнообразием в условиях быстро меняющегося мира.

В рамках работы проведён обзор существующих моделей популяционной динамики, рассматривающий их сильные и слабые стороны, а также изучение нелокальных взаимодействий в популяционной динамике. Методология численного моделирования описана в отдельной главе, где будут представлены используемые алгоритмы и подходы. Важным аспектом является проведение численных экспериментов, которые позволят визуализировать динамику популяций и проанализировать влияние нелокальных взаимодействий.

Целью работы является разработка вычислительного алгоритма для решения начально-краевой задачи для уравнения Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

- 1) проведение обзора существующих эволюционных моделей, описывающих динамику популяции;
- 2) разработка вычислительных алгоритмов для решения начально-краевых задач, сформулированных в виде параболических уравнений в частных производных;
- 3) создание программного обеспечения, по моделированию процессов популяционной динамики;
- 4) проведение вычислительных экспериментов для набора модельных

параметров.

В работе предложена математическая модель распространения популяции, учитывающая нелокальное квадратично-нелинейное взаимодействие особей и подвижность границы ареала. Модель основана на начально-краевой задаче для уравнения параболического типа. В отличие от большинства существующих подходов, где модель Фишера – КПП сводится к обыкновенным дифференциальным уравнениям или рассматривается на фиксированной области, в работе предложена и реализована полностью пространственно-временная постановка задачи, учитывающая изменяющуюся область распространения особей.

Работа развивает современные подходы к моделированию популяционной динамики за счет расширения математической постановки задачи и применения эффективных численных методов, что позволяет более точно описывать реальные процессы распространения инвазивных видов.

Практическая значимость исследования состоит в том, что разработанная модель и численный алгоритм могут быть использованы для прогнозирования и анализа динамики популяций в условиях изменяющейся среды и дальнодействующего взаимодействия особей. Полученные результаты имеют прикладное значение в следующих областях: экологии, медицины и биологии, биотехнология и микробиология, образование и научные исследования.

Результаты исследований могут иметь теоретические и практические применения в экологии, биологии и медицине, что может быть важно для управления популяциями и сохранения биоразнообразия.

Первая глава бакалаврской работы посвящена обзору детерминированных моделей популяционной динамики. Во второй главе описаны математические постановки моделей популяционной динамики на основе уравнения Фишера – КПП. В третьей главе приведено построение вычислительных схем. Четвертая глава представлена через реализацию классических моделей и модифицированной модели Фишера – Стефана.

1 ОБЗОР ДЕТЕРМИНИРОВАННЫХ МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

Существование любого биологического объекта определяется двумя группами факторов: регулярными внутренними процессами (размножение, рост, питание, смертность), которые могут быть описаны детерминированными моделями, непредсказуемыми внешними событиями (климатические изменения, эпидемии, стихийные бедствия), требующими учета стохастических компонент в моделях.

Математическое моделирование позволяет количественно описать динамику одной или нескольких характеристик биологической системы в зависимости от времени и пространства. Результаты такого моделирования обычно представляются как зависимость, где отслеживаемые параметры (например, численность популяции) коррелируют с пространственными координатами и временными показателями. При этом важно учитывать, что некоторые характеристики, такие как плотность изолированных организмов, могут принимать только положительные значения.

Изучение математического описания взаимодействия популяций имеет глубокие исторические корни. Значительный вклад в эту область внес Томас Мальтус, который первым выдвинул фундаментальное предположение: темп роста численности популяции прямо пропорционален её текущему количеству.

Современные модели популяционной динамики можно разделить на два основных класса:

1. Детерминированные модели – предполагают, что динамика популяции полностью определяется заданными параметрами и начальными условиями, без учета случайных факторов. К ним относятся классические модели Мальтуса, логистического роста и Лотки – Вольтерры.

2. Стохастические модели – учитывают случайные колебания параметров (например, рождаемости, смертности, миграции), что делает их более реалистичными, но и более сложными для анализа.

В рамках данной работы акцент делается на детерминированные модели.

1.1 Модель Мальтуса

Модель роста популяции Мальтуса – это теория, разработанная английским экономистом, Томас Мальтус в 1798 году, в своем знаменитом труде «Опыт закона о народонаселении» [3]. Мальтус предположил, что население имеет тенденцию расти быстрее, чем средства к существованию, что неизбежно ведет к дефициту ресурсов и общественным бедствиям. Он полагал, что население увеличивается в геометрической прогрессии, в то время как производство продовольствия и других необходимых ресурсов растет лишь в арифметической прогрессии. Следствием этого, по его мнению, становится невозможность обеспечить всех людей необходимыми ресурсами, что, в свою очередь, приводит к бедности, голоду и распространению болезней.

Несмотря на предложенную Мальтусом теорию, ее точность оспаривается многими экономистами и демографами [4]. Они указывают на более сложные взаимосвязи между ростом населения и производительностью, предполагая, что эти процессы не всегда подчиняются простым математическим закономерностям.

В теории популяции уравнением Мальтуса называют уравнение

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N, \quad (1.1)$$

где $\varepsilon = \text{const}$, причем $\varepsilon = b - m$; b и m – коэффициенты рождаемости и смертности соответственно. Показатель $\varepsilon = \frac{dN}{Ndt}$ является естественной скоростью роста популяции (мальтусовским коэффициентом прироста).

Решением уравнения (1) является следующая функция

$$N(t) = N_0 e^{\varepsilon t}, \text{ где } N_0 = N(0). \quad (1.2)$$

Если $\varepsilon > 0$ она предполагает экспоненциальное увеличение численности популяции, а если $\varepsilon < 0$, то предполагается, что численность стремится к 0 при $t \rightarrow +\infty$. Когда $\varepsilon = 0$, численность популяции сохраняется на начальном уровне сколь угодно долго. Является фактом что, для уравнения (1.1) значение

параметра $\varepsilon=0$ является бифуркационным [5]. При $\varepsilon \neq 0$ уравнение (1.1) имеет одно положение равновесия $N^* = 0$, и неустойчивое при $\varepsilon > 0$ и асимптотически устойчивое при $\varepsilon < 0$. Если $\varepsilon = 0$ уравнение (1.1) имеет бесконечно много положений равновесия вида $N^* = N_0 \geq 0$, каждое из которых устойчиво, но не асимптотически [6].

Однако Модель Мальтуса имеет не точности и не учитывает факторы, которые мешают росту популяции, например ограниченность ресурсов или область обитания [7].

Важно учитывать, что теория Мальтуса появилась в конкретных исторических условиях. В эпоху, когда население быстро увеличивалось, а ресурсы были ограниченными, многие европейские страны испытывали серьезные проблемы, такие как перенаселение, нищета и голод. Таким образом, теория Мальтуса внесла значительный вклад в осмысление вызовов, стоявших перед обществом того времени.

Классическая модель Мальтуса, как уже отмечалось, является детерминированной. Однако в реальных условиях рост популяции подвержен случайным колебаниям, связанным с изменением рождаемости, смертности, миграции и внешних факторов (климат, болезни). Стохастическая модель Мальтуса может быть представлена в виде:

$$dN(t) = rN(t)dt + \sigma N(t)W(t), \quad (1.3)$$

где $N(t)$ – численность популяции в момент времени t , r – средняя скорость роста, σ – параметр, характеризующий случайные колебания, $W(t)$ – винеровский процесс (стохастический шум).

В такой формулировке динамика популяции описывается не только детерминированным экспоненциальным ростом, но и случайными флуктуациями. Это позволяет учитывать непредсказуемые изменения среды, такие как эпидемии, климатические аномалии или резкие колебания ресурсов.

1.2 Модели логистического роста

Логистические модели роста представляют собой ключевой инструмент в биологических исследованиях, позволяющий описывать и анализировать динамику развития популяций различных живых существ [8]. Эти модели дают возможность не только отслеживать процессы роста, но и разрабатывать стратегии управления популяциями для поддержания здоровья экосистем.

Особенно наглядно применение логистических моделей видно на примере животных популяций [9]. Развитие таких групп ограничено доступностью жизненно важных ресурсов – пищи, воды и пространства для обитания. При достижении критического размера популяции возникает острая конкуренция за ресурсы, что неизбежно ведет к замедлению роста. Благодаря логистическим моделям ученые могут выявлять ограничивающие факторы и разрабатывать меры по сохранению экологического баланса.

Аналогичным образом логистические модели применяются при изучении растительных популяций [8]. Здесь основными ограничителями выступают свет, вода и питательные вещества. По достижении определенной плотности растений начинается борьба за ресурсы, что приводит к снижению темпов роста популяции. Моделирование помогает определить критические точки и выработать стратегии поддержания экосистемного равновесия.

Значимую роль логистические модели играют в исследовании распространения заболеваний. Развитие патогенных организмов ограничивается доступностью хозяев и конкуренцией между различными болезнетворными агентами. Модели позволяют прогнозировать динамику распространения болезней и разрабатывать эффективные меры контроля.

Важно отметить, что экспоненциальный рост не может продолжаться бесконечно [10]. По мере увеличения плотности популяции усиливается сопротивление окружающей среды, что неизбежно приводит к замедлению темпов роста. Именно поэтому логистические модели, учитывающие эти ограничения, становятся незаменимым инструментом в современном экологическом мониторинге и управлении природными ресурсами.

Таким образом, логистические модели роста представляют собой фундаментальный инструмент для изучения и управления динамикой популяций в различных экосистемах, позволяя обеспечивать их устойчивое развитие и благополучие.

Популяция, существующая в среде с ограниченными ресурсами, не способна демонстрировать экспоненциальный рост. Пусть K – предельная численность, которой может достигнуть популяция в условиях ограниченности ресурса (K – «емкость среды»). При $t \rightarrow +\infty$ имеет место $N(t) \rightarrow K$. Первая модель, учитывающая этот факт, была предложена в 1825 году Б. Гомпертцем:

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N \left(1 - \frac{\ln N}{\ln K} \right). \quad (1.4)$$

Здесь ε – скорость роста популяции без учета лимитирующих факторов.

При разных начальных численностях, отличных от нуля, система будет стабилизироваться. Положение равновесия $N=K$ является аттрактором.

Эффект насыщения был впервые математически описан в 1838 году бельгийским ученым Ферхюльстом в его знаменитой логистической модели. Эта модель отличается простотой и наглядностью, при этом она весьма точно описывает динамику развития различных природных популяций.

Суть модели заключается в следующем: начальное развитие популяции происходит по экспоненциальному закону, однако по мере увеличения численности происходит постепенное замедление роста. Это связано с естественным ограничением доступных ресурсов, что в итоге приводит к стабилизации популяции на определенном уровне, известном как емкость среды.

Первоначально Ферхюльст применил свою модель к изучению демографических процессов, а позднее американский биолог Пирл адаптировал её для анализа различных биологических систем. Именно поэтому данная модель получила двойное название – модель Ферхюльста-Пирла.

Для учета реальных факторов, сдерживающих рост популяции, Ферхюльст предложил внести изменения в базовое уравнение динамики плотности популяции (1.3), модифицировав его соответствующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \alpha N)N, \quad (1.5)$$

где ε – по-прежнему означает скорость роста популяции без учета лимитирующих факторов, а α – некоторый параметр, учитывающий влияние их действия. Причем предполагается, что ε , α являются положительными константами.

Классическая логистическая модель Ферхюльста (1.4) также может быть модифицирована для учета случайных факторов.

Стохастическая логистическая модель имеет вид:

$$dN(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) dt + \sigma N(t) W(t), \quad (1.6)$$

где K – емкость среды, σ – интенсивность случайных колебаний.

В отличие от детерминированного случая, где популяция всегда стремится к K , в стохастической модели возможны:

Временные выбросы численности за пределы K из-за случайных благоприятных условий.

Риск вымирания (достижения $N=0$) при сильных негативных флуктуациях, даже если $r>0$.

Эта модель лучше описывает реальные популяции, где ресурсы и условия среды непостоянны.

1.3 Модель Лотки – Вольтерры

Впервые были упомянуты работы, описывающие взаимодействие нескольких популяций, они принадлежат А. Лотка и В. Вольтерра. Модель динамики численности двух популяций, взаимодействующих по принципу «хищник-жертва», представлена в виде системы обыкновенных дифференциальных уравнений [11]:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= (\alpha - \beta y)x, \\ \frac{dy}{dt} &= (-\gamma + \delta x)y,\end{aligned}\tag{1.7}$$

где x – количество жертв, y – количество хищников, t – время, $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ – коэффициенты, отражающие взаимодействия между видами.

Модель Лотки – Вольтерры, несмотря на свою простоту, остается фундаментальным инструментом в экологии и других областях. Анализ этой модели показывает, что долгосрочное взаимодействие двух популяций (хищник-жертва) может привести к полному вытеснению одного вида или к их устойчивому сосуществованию, хотя в реальности численность популяций обычно колеблется.

Согласно базовой концепции модели, популяция жертв в отсутствие хищников демонстрирует неограниченный рост. Появление хищников приводит к сокращению численности жертв из-за охотничьей активности. При этом увеличение количества жертв создает благоприятные условия для роста популяции хищников.

Несмотря на свою простоту, модель Лотки – Вольтерры до сих пор остается актуальным инструментом для исследования фундаментальных механизмов взаимодействия видов в экосистемах. Её можно модифицировать для анализа систем с участием более двух видов и учета дополнительных факторов, хотя в таких случаях решение системы уравнений требует применения численных методов.

Значение модели Лотки – Вольтерры в современной экологии и биологии трудно переоценить. Она позволяет глубже понять механизмы взаимодействия между популяциями и их влияние на функционирование и эволюцию экосистем.

Практическое применение данной модели выходит далеко за рамки классической экологии. Она успешно используется в биотехнологии для описания взаимодействий между различными культурами микроорганизмов, а

также находит применение в экономической науке при анализе рыночных отношений и конкурентной борьбы между компаниями.

1.4 Модель SIR

Модель SIR (Susceptible – Infected – Recovered / Восприимчивые – Инфицированные – Выздоровевшие) является одной из простейших компартментных моделей и одной из первых в эпидемиологии. Ее основы были заложены в начале XX века[10].

Рональд Росс (Ronald Ross), известный своей работой по малярии (Нобелевская премия 1902 года), и позже Джордж Макдональд (George MacDonald) внесли значительный вклад в математическое моделирование трансмиссивных заболеваний, особенно малярии. Они разработали концепции, которые легли в основу понимания пороговых условий для распространения эпидемий.

Кермак и Маккендрик (Kermack and McKendrick, 1927) считается, что классическая форма модели SIR была впервые строго сформулирована шотландскими учеными Уильямом Огилви Кермаком (William Ogilvy Kermack) (биохимик и эпидемиолог) и Андерсоном Грэм Маккендриком (Anderson Gray McKendrick) (врач и эпидемиолог) в их основополагающей статье 1927 года «A Contribution to the Mathematical Theory of Epidemics».

Они проанализировали данные по эпидемии чумы в Бомбее в 1905–1906 годах. Их работа ввела концепцию пороговой плотности восприимчивых индивидов, ниже которой эпидемия не может начаться. Это напрямую связано с концепцией R_0 .

Они показали, что эпидемия не обязательно заразит всю восприимчивую популяцию, а прекратится, когда число восприимчивых упадет ниже определенного порога (даже если инфицированные еще есть).

Модель SIR описывает динамику распространения инфекционного заболевания в замкнутой популяции:

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= \frac{-\beta SI}{N}, \\ \frac{dI}{dt} &= \frac{-\beta SI}{N} - \gamma I, \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma I.\end{aligned}\tag{1.8}$$

Иногда модель записывают без явного деления на N в членах передачи, подразумевая, что S и I – это доли от общей популяции N , или что β уже содержит этот нормировочный множитель. Если S , I , R представляют абсолютные числа, то $N = S + I + R$ (общая численность популяции, которая в простейшей SIR модели считается постоянной – нет рождений, смертей от других причин или миграции).

Здесь R_0 – это среднее число вторичных случаев инфекции, которые вызовет один типичный инфицированный индивид, попавший в полностью восприимчивую популяцию.

Если $R_0 > 1$, эпидемия будет распространяться, так как каждый инфицированный заражает в среднем более одного человека.

Если $R_0 < 1$, эпидемия затухнет сама по себе, так как каждый инфицированный заражает в среднем менее одного человека.

Если $R_0 = 1$, заболевание станет эндемичным или будет затухать очень медленно.

Модель SIR и ее многочисленные расширения (SEIR, SIS, MSIR, с учетом возрастной структуры, вакцинации, пространственного распространения и т.д.) являются краеугольным камнем современной эпидемиологии:

Моделирование помогает понять, как различные меры (карантин, социальное дистанцирование, вакцинация, ношение масок) могут повлиять на параметры β или γ и, следовательно, на R_0 и ход эпидемии.

Модель SIR, несмотря на свою простоту, предоставляет мощную концептуальную основу для понимания сложных процессов распространения инфекционных заболеваний. Ее элегантность и интуитивная понятность делают

ее важным инструментом как для исследователей, так и для объяснения основ эпидемиологии широкой аудитории.

1.5 Модель с временной задержкой

Концепция влияния прошлых состояний на текущую динамику не нова и интуитивно понятна во многих системах. Однако математическое оформление и анализ таких систем начались позже.

Вито Вольтерра один из пионеров в области изучения уравнений с запаздыванием. В 1920-х годах, работая над моделями популяционной динамики (включая взаимодействия хищник-жертва), Вольтерра рассматривал интегральные и интегро-дифференциальные уравнения, которые естественным образом включают эффекты «памяти» или распределенные задержки. Он исследовал, как история популяции влияет на ее текущий рост[12].

Выдающийся американский лимнолог и эколог британского происхождения. В 1948 году в своей влиятельной статье «Circular Causal Systems in Ecology» Хатчинсон явно предложил и проанализировал логистическое уравнение с одной дискретной временной задержкой, которое теперь часто называют уравнением Хатчинсона.

Он показал, что введение задержки может превратить стабильное равновесие обычной логистической модели в устойчивые колебания.

Работа Хатчинсона подчеркнула важность временных задержек для понимания колебаний численности популяций в природе и стала отправной точкой для многих последующих исследований в математической экологии.

Дифференциальные уравнения с запаздывающим аргументом или модели с временной задержкой учитывают влияние прошлых состояний системы на ее текущее изменение. В отличие от обычных дифференциальных уравнений, скорость изменения в данный момент зависит не только от текущего состояния, но и от значений функции в предшествующие моменты времени, моделируя таким образом эффект «памяти» системы.

Логистическое уравнение с запаздыванием (уравнение Хатчинсона):

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right] \quad (1.9)$$

Интерпретация в данном контексте: Задержка τ может представлять, например, время, необходимое особи для достижения половой зрелости. То есть, конкуренция за ресурсы, влияющая на рождаемость, определяется плотностью популяции, какой она была τ времени назад, когда особи, дающие сейчас потомство, сами были зачаты или родились.

В отличие от ОДУ, которые порождают конечномерные динамические системы, DDE могут порождать бесконечномерные динамические системы, что приводит к более богатому и сложному поведению, включая хаос даже в относительно простых уравнениях.

Модели с временной задержкой являются мощным инструментом для описания систем, где прошлое имеет значение. Пример логистического уравнения Хатчинсона демонстрирует, как простой учет запаздывания может кардинально изменить динамику системы, приводя к колебаниям и даже хаосу.

1.6 Модель метапопуляции Левинса

Известно, что популяции не всегда равномерно распределены в пространстве и пространственная структура может влиять на их динамику.

Эндрюарта и Берч (Andrewartha and Birch, 1954): В своей влиятельной книге «The Distribution and Abundance of Animals» они подчеркивали роль локальных вымираний и реколонизаций, особенно для насекомых и других мелких организмов, чьи популяции часто существуют в виде эфемерных локальных групп.

В 1969 году в статье «Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control» и в 1970 году в статье «Extinction» (в сборнике «Some Mathematical Questions in Biology») Левинс формализовал концепцию метапопуляции и представил свое знаменитое простое уравнение.

Его работа была революционной, поскольку сместила фокус с динамики отдельных локальных популяций на динамику системы таких популяций.

Левинс стремился создать максимально простую модель, отражающую суть метапопуляционной динамики, жертвуя некоторым реализмом ради общности и аналитической разрешимости. Он сам называл свои модели «карикатурами» реальности, предназначенными для выявления ключевых принципов. Автор показал, что даже если каждая локальная популяция имеет высокий риск вымирания, метапопуляция в целом может быть устойчивой благодаря процессу реколонизации. Модель Левинса послужила отправной точкой для огромного количества теоретических и эмпирических исследований в области метапопуляционной экологии.

Модель метапопуляции описывает динамику популяции, которая разделена на множество локальных субпопуляций, обитающих на дискретных участках (пятнах, фрагментах) подходящей среды обитания. Эти участки отделены друг от друга непригодной для обитания территорией.

Уравнение Левинса:

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - ep. \quad (1.10)$$

Скорость, с которой уменьшается доля занятых участков из-за вымирания, пропорциональна доле уже занятых участков p и скорости вымирания e на каждом из них.

Модель Левинса описывает баланс между двумя процессами:

- приток (новые участки становятся занятыми благодаря колонизации). Скорость этого процесса зависит от числа существующих популяций (источников мигрантов) и числа доступных пустых участков.
- отток (занятые участки становятся пустыми из-за локального вымирания). Скорость этого процесса зависит от числа существующих популяций (каждая из которых может вымереть).

Модель Левинса, несмотря на свою простоту, предоставила мощную концептуальную основу для понимания того, как популяции могут существовать в мозаичных, изменяющихся ландшафтах. Она подчеркнула

важность пространственной динамики и связности для долгосрочного выживания видов.

1.7 Модель реакция–диффузия в популяционной динамике

Рональд Фишер (Ronald A. Fisher, 1937) – выдающийся британский статистик, эволюционный биолог и генетик. В своей статье «The wave of advance of advantageous genes» («Волна распространения выгодных генов») предложил уравнение $\frac{dN}{dt} = D \frac{d^2N}{dx^2} - rN(1-N)$, (N – частота выгодного аллеля, $rN(1-N)$ – логистический член отбора) для описания распространения выгодного гена в популяции. Он искал решения в виде бегущей волны и нашел, что минимальная скорость такой волны равна $2\sqrt{rD}$ [11].

Советские математики Колмогоров, Петровский, Пискунов (А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский, Н.С. Пискунов, 1937) независимо от Фишера, в том же 1937 году опубликовали работу «Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме». Они более строго математически проанализировали то же уравнение (теперь известное как уравнение Фишера – КПП или Фишера – Колмогорова) и также пришли к выводу о существовании бегущих волн и их скорости. Их работа была мотивирована задачами горения и химической кинетики, но они указали и на биологические применения.

Джеймс Д. Скеллам (James G. Skellam, 1951) – британский эколог, который применил модели реакции-диффузии для описания пространственного распространения популяций, например ондатры в Европе. Его работа «Random dispersal in theoretical populations» стала классической и показала, как простые модели могут объяснить наблюдаемые скорости распространения видов. Он также подчеркнул важность «хвостов» распределения расселения.

Общая форма уравнения реакции-диффузии (для одного вида в одномерном пространстве):

$$\frac{dN(x,t)}{dt} = D \frac{d^2N(x,t)}{dx^2} + f(N). \quad (1.11)$$

Если распределение имеет «впадину» (локальный минимум), $D > 0$, и диффузионный член положителен, что приводит к притоку особей в эту точку. Эта функция может принимать различные формы в зависимости от специфики вида и среды. Простейшая модель (экспоненциальный рост с диффузией)

$$\frac{dN}{dt} = D \frac{d^2 N}{dx^2} + rN. \quad (1.12)$$

Эта модель предполагает неограниченный рост, что нереалистично в долгосрочной перспективе, но может описывать начальные стадии инвазии.

Логистический рост с диффузией записывается в виде

$$\frac{dN}{dt} = D \frac{d^2 N}{dx^2} + rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (1.13)$$

Это одна из наиболее известных и часто используемых моделей. Она учитывает, что рост популяции замедляется по мере приближения к емкости среды K .

Эффект Олли описывает ситуацию, когда при низкой плотности популяции скорость ее роста снижена или даже отрицательна (например, из-за трудностей с поиском партнера, недостаточной кооперации для защиты от хищников и т.д.). Функция, реализующая этот процесс

$$f(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \left(\frac{N}{A} - 1 \right) \text{ (одна из возможных форм, где } A \text{ – пороговая}$$

плотность Олли; если $N < A$, рост отрицателен).

$$\text{Уравнение примет вид } \frac{dN}{dt} = D \frac{d^2 N}{dx^2} + rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \left(\frac{N}{A} - 1 \right). \quad (1.14)$$

Эта модель важна для понимания, почему некоторые инвазии могут не удалиться, если начальное число особей слишком мало.

Принцип работы модели реакции-диффузии можно продемонстрировать на примере инвазивного вида, локальный рост которого описывается логистической кривой. Когда такой вид впервые появляется в некоторой ограниченной области, запускаются два одновременных процесса. Во-первых, особи начинают размножаться на месте, следуя закономерностям функции

реакции $f(N)$ (в данном случае, логистическому росту). Во-вторых, они активно расселяются в окружающее пространство за счет диффузии, что математически описывается членом $D \frac{d^2 N}{dx^2}$.

Сочетание этого локального роста и пространственного распространения приводит к формированию фронта волны инвазии. При определенных условиях, особенно для классического уравнения Фишера – КПП (которое как раз использует логистическую функцию реакции), этот фронт стабилизируется и превращается в так называемую бегущую волну (travelling wave). Характерной чертой такой волны является то, что профиль плотности популяции – переход от низкой концентрации к высокой в зоне фронта – перемещается в пространстве с постоянной скоростью, сохраняя при этом свою форму.

Модели реакции-диффузии предоставляют мощную и гибкую математическую основу для изучения сложных пространственно-временных процессов, таких как биологические инвазии. Они помогают превратить качественные экологические гипотезы в количественные предсказания и улучшить наше понимание механизмов, лежащих в основе распространения

В последующие годы было активное сосредоточение над изучением различных аспектов модели Фишера – КПП. В 1990 году О. Аруонсон и Л. Макфедден исследовали динамику формирования фронта волны распространения, тогда же М. Брамсон и Д. Гринспан применили уравнение Фишера – КПП для анализа эволюции клеточных популяций. Параллельно разрабатывались численные методы решения этого уравнения. В 1993 году М. Бартон и Д. Гринспан использовали модель для изучения генетических мутаций, а в 2007 году Х.Д. Финкель и Л. Эдельштейн-Кешет провели численное моделирование конкуренции бактериальных популяций за ресурсы.

Современный этап исследований (после 2007 года) характеризуется:

– изучением влияния случайных возмущений и неоднородностей среды на решения уравнения Фишера – КПП

– анализом зависимости характеристик волн распространения от параметров модели

– исследование новых вычислительных методов, которые будут показывать большую эффективность, включая сеточно-характеристический подход для случаев с переменными коэффициентами

Данные исследования продолжают расширять возможности применения уравнения Фишера – КПП в различных областях науки, позволяя получать более точные решения для сложных практических задач.

В модели Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова динамика зависящей от времени t и пространственной координаты x кинетической переменной $u(x,t)$ (биомасса или число организмов данного вида в единице объема, в одномерном случае – на единицу длины) описывается эволюционным уравнением, в котором учитываются пространственная диффузия с постоянным коэффициентом диффузии D , процесс производства организмов с постоянным темпом роста (мальтузианским параметром) a и квадратичными по плотности потерями с коэффициентом b , обусловленными конкуренцией за ресурс. При сделанных предположениях уравнение модели Фишера – КПП имеет вид:

$$\frac{du(x,t)}{dt} = D \frac{d^2u(x,t)}{dx^2} + au(x,t) - bu^2(x,t).. \quad (1.15)$$

Модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова (Фишера – КПП) занимает особое место в теории математической биологии, являясь одной из наиболее исследованных и широко применяемых моделей. Эта модель особенно эффективна для описания распространения популяций, способных к экспоненциальному росту в условиях отсутствия внешних ограничений.

Ключевое преимущество модели Фишера – КПП заключается в её способности быстро адаптироваться к изменениям окружающей среды и генетического состава популяции. Благодаря своей структуре модель успешно описывает процессы экспоненциального роста и стремительного распространения.

В сравнении с другими математическими моделями, описывающими динамику популяций, модель Фишера – КПП отличается простотой и доступностью для понимания. Она универсальна и может быть применена к различным типам популяций – от бактериальных культур до популяций животных. Это делает её ценным инструментом в разнообразных научных и прикладных областях.

Модель Фишера – КПП активно используется для прогнозирования изменений в популяциях и оценки эффективности мер по их сохранению или увеличению численности.

Несмотря на свою эффективность, модель Фишера – КПП имеет определённые ограничения. Она не учитывает такие важные факторы, как:

- 1) эффекты памяти популяции;
- 2) неоднородность состава;
- 3) направленное движение под воздействием внешних факторов;
- 4) влияние продуктов метаболизма на рост популяции.

Эти ограничения не позволяют модели полностью объяснить механизмы формирования популяционных агрегаций. Однако путём модификации модели, добавления дополнительных параметров или изменения порядка производных, исследователи стремятся создать более точные описания динамики популяций. Подобные исследования направлены на расширение возможностей применения модели Фишера – КПП в различных биологических и экологических задачах.

1.7.1 Модель Фишера – КПП с нелокальным квадратично-нелинейным взаимодействием

Еще одной модификацией уравнения Фишера – КПП является уравнение Фишера – КПП с нелокальным квадратично-нелинейным взаимодействием.

В классическом уравнении локальные квадратичные потери $bu^2(x,t)$ заменяются интегральным выражением

$$ku(x,t) \int b(x,y,t)u(y,t)dy, \quad (1.16)$$

учитывающим нелокальные эффекты взаимодействия в системе посредством функции влияния $b(x,y,t)$. Параметры x, y – пространственными переменными, t – время (может быть явно зависимым или постоянным).

В данной формуле t явно не входит в правую часть, но может влиять опосредованно:

- 1) если $L = L(t)$ (например, длина взаимодействия меняется со временем), то b становится явно зависимой от t .
- 2) если $x = x(t)$ и $y = y(t)$ (координаты изменяются со временем), то b тоже становится функцией времени.

Будем рассматривать распределение $u(x,t)$ на отрезке $x \in [-L, L]$. Тогда одномерное уравнение Фишера – КПП с квадратичными нелокальными потерями (1.10) и нормальной диффузией запишется в виде:

$$\frac{du(x,t)}{dt} = D \frac{d^2u(x,t)}{dx^2} + au(x,t) - ku(x,t) \int_{-L}^L b(x,y,t)u(y,t)dy. \quad (1.17)$$

В исследовании [18] представлена модель динамики популяций, использующая производные целого порядка для описания эволюции бактериальных колоний фишерского типа. Особенность этой модели заключается в рассмотрении нелокального характера конкурентного взаимодействия между особями.

Анализ показал формирование пространственных структур с характерными особенностями, которые определяются спецификой конкурентного взаимодействия и его пространственным диапазоном. Важную роль при этом играют такие параметры, как наличие и форма хвостов, а также кривизна функции, описывающей влияние взаимодействия.

Нелокальные модификации классического уравнения Фишера – КПП нашли применение в исследовании динамики клеточных популяций, в том числе в контексте моделирования онкологических заболеваний [19].

В работе [20] предложено расширенное уравнение Фишера – КПП, учитывающее аномальную диффузию и содержащее интегральный член, который описывает нелокальные взаимодействия между элементами

популяции. Это позволяет более точно моделировать сложные процессы распространения и взаимодействия в популяциях.

1.7.2 Модель Фишера – Стефана

Модель Фишера – Стефана, также известная как модель Фишера – КПП, служит основой для понимания процессов, связанных с фазовыми переходами, такими как кристаллизация и формирование новых фаз в материалах. Эта концепция была разработана в 1930-х годах учеными Эдвардом Фишером и Стефаном и с тех пор стала важным инструментом в различных областях науки и техники.

Модель Фишера – Стефана основывается на нескольких ключевых принципах:

– Фазовые переходы: В центре модели находится процесс, при котором одна форма вещества, например жидкость, преобразуется в другую, например, твердое тело. Этот переход описывается уравнением, связывающим скорость изменения концентрации с пространственной диффузией и ростом плотности описанном в уравнении (1.15).

– Динамика фронта: Модель акцентирует внимание на движении границы между двумя фазами. Это движение может быть вызвано различными факторами, включая теплопередачу и изменения концентрации веществ. Динамика движущейся границы описывается условием Стефана: $u(H(t),t)=0$ где $H(t)$ – положение движущейся границы.

– Условия равновесия: в рамках модели предполагается, что фронт фазового перехода движется с постоянной скоростью, при этом сохраняется равновесие между двумя фазами на протяжении всего процесса. Это можно

выразить через скорость изменения положения границы:
$$\frac{dH}{dt} = -\frac{du}{dx}(H(t),t)$$

где μ – параметр, определяющий силу взаимодействия между градиентом плотности на границе и скоростью границы.

Модель Фишера – Стефана находит широкое применение в различных научных и инженерных дисциплинах. Она используется для анализа процессов

кристаллизации в металлургии, изучения динамики роста льда в метеорологии, а также в материаловедении для понимания поведения полимеров и других материалов при изменении температуры и давления.

Таким образом, модель Фишера – Стефана является важным инструментом для изучения и прогнозирования поведения материалов в условиях фазовых переходов, что делает ее незаменимой в научных исследованиях и практических приложениях.

1.7.3 Модель Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием

Модель Фишера – Стефана, широко используемая для описания процессов распространения популяций и фазовых переходов, является основой для изучения пространственно-временной динамики биологических систем. Однако классическая версия этой модели не учитывает нелокальные взаимодействия, которые играют важную роль в популяционной динамике. Например, влияние особей на других членов популяции, находящихся на значительном расстоянии, не учитывается.

В этой связи модифицированная модель Фишера – Стефана с нелокальными взаимодействиями расширяет классический подход, добавляя интегральное слагаемое, которое отражает влияние популяционных взаимодействий на расстоянии. Это дополнение позволяет более точно описывать распространение и изменение плотности популяции, учитывая эффекты, которые невозможно смоделировать только локальными процессами.

Математически эта модель выражается уравнением (1.17), где интегральное слагаемое моделирует влияние нелокальных взаимодействий внутри популяции, таких как конкуренция или кооперация на значительном расстоянии.

Таким образом, добавление нелокальных взаимодействий в модель Фишера – Стефана позволяет более полно учитывать особенности распространения популяций, учитывая пространственно распределённые влияния, которые оказывают значительное воздействие на динамику и формирование структур в экосистемах.

2 МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ПОСТАНОВКА МОДЕЛЕЙ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

В данной главе представлена математическая постановка задачи моделирования динамики популяции с учетом пространственного распределения, диффузии, роста, конкуренции и нелокального взаимодействия. Рассматриваются как классическая модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова (Фишера – КПП), так и её модификации, учитывающие нелокальное взаимодействие и движущуюся границу (модель Фишера – Стефана).

2.1 Математическая модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова

Выбранная базовая модель для описания пространственно-распределённой популяции относится к классическим подходам в области динамики популяций [6–8]. Она базируется на модели, которая была независимо предложена Р. Фишером [11] и А. Н. Колмогоровым, Н. Г. Петровским и Н. С. Пискуновым [12].

Эта модель учитывает одномерное пространственное распределение, что может быть реализовано в экспериментальных условиях с использованием узкой и длинной трубки. В такой трубке происходят процессы переноса, при этом любое поперечное сечение характеризуется полным внутренним перемешиванием [9].

Такая конфигурация позволяет эффективно моделировать пространственные изменения плотности популяции в условиях, когда основное внимание уделяется одномерному распределению. Это делает модель особенно полезной для исследований, где важна динамика распространения популяции вдоль определённой оси при условии равномерного перемешивания в поперечном направлении.

Динамика микробной популяции описывается эволюционным уравнением Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова, зависящим от

времени t и пространственной координаты x , где кинетическая переменная $u(x,t)$ представляет собой биомассу или число организмов в единице объема.

$$\frac{du(x,t)}{dt} = \frac{d^2u(x,t)}{dx^2} + au(x,t) - bu^2(x,t), \quad -\infty < x \leq 0, t > 0. \quad (2.1)$$

В этом уравнении учитываются пространственная диффузия с коэффициентом диффузии D , процесс производства бактерий с непрерывным темпом роста (мальтузианский параметр) a и квадратичные потери плотности с коэффициентом b , вызванные, например, конкуренцией за ресурсы.

$$\text{Начальное условие: } u(x,t)|_{t=0} = f(x), \quad (2.2)$$

$$\text{Граничные условия: } \lim_{x \rightarrow -\infty} u(x,t) = \alpha, u(x,t)|_{x=0} = \phi(t). \quad (2.3)$$

Однако эта модель не учитывает некоторые факторы, такие как таксис, влияние продуктов метаболизма на рост или неоднородность окружающей среды, которые оказывают влияние на образование популяционных агрегатов. Поэтому, модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова модифицируется путем включения дополнительных слагаемых, отражающих эти факторы.

2.2 Математическая модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова с нелокальным взаимодействием

Рассмотрим обобщенную модель популяционной динамики Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова, которая включает нелокальное квадратично-нелинейное взаимодействие:

$$\frac{du(x,t)}{dt} = D \frac{d^2u(x,t)}{dx^2} + au(x,t) - ku(x,t) \int_{-\infty}^0 b(x,y,t)u(y,t)dy, \quad (2.4)$$

$$-\infty < x \leq 0, t > 0,$$

$$u(x,t)|_{t=0} = f(x), \quad (2.5)$$

$$\lim_{x \rightarrow -\infty} u(x,t) = \alpha, \quad (2.6)$$

$$u(x,t)|_{x=0} = \phi(t), \quad (2.7)$$

где $u(x,t)$ – плотность популяции, t – временная переменная, x – пространственные координаты, D – коэффициент диффузии, a – коэффициент прироста бактерий, $b(x,y,t)$ – коэффициент конкурентных потерь, k – параметр нелинейности. Будем считать величины, входящие в уравнение (2.4) безразмерными.

Начальное условие может быть задано в виде локальной функции, центрированной в начале координат. В качестве примера можно использовать гауссово или нормальное распределение.

Задачи подобного рода для случая производных целого порядка были исследованы в работе [1] для неограниченной области слева. Такая ситуация может быть интерпретирована как наличие бактерий в узкой и длинной трубке, запаянной справа. Вдоль этой трубки происходит перенос особей микробной популяции, при этом в любом поперечном сечении наблюдается полное перемешивание. Область применения модели Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова может быть расширена на случай пространственно неоднородных условий воспроизводства и потерь популяции, вызванных внешними факторами. Это позволяет учитывать различия в скорости роста и убывания численности популяции в разных пространственных точках, что делает модель более универсальной и применимой для анализа сложных экологических и биологических процессов.

2.3 Задача Фишера – Стефана как модель инвазивного распространения

Выбранная базовая модель для популяции, распределенной в пространстве, согласуется с классическим подходом в популяционной динамике и основана на модели, предложенной Р. Фишером, А.Н. Колмогоровым, И.Г. Петровским, Н.С. Пискуновым и учитывающей подвижную границу (модель Фишера – Стефана). В рамках данной модели принимается во внимание одномерное пространственное распределение, которое может быть реализовано в лабораторных условиях, например, в узкой и протяженной трубке, где протекают процессы переноса, и при любом

поперечном сечении обеспечивается полное внутреннее смешение. Эволюция популяции описывается уравнением Фишера – Стефана:

$$\frac{du(x,t)}{dt} = \frac{d^2u(x,t)}{dx^2} + au(x,t) - bu^2(x,t), -\infty < x \leq H(t), t > 0. \quad (2.8)$$

Начальное условие определяет исходное распределение концентрации популяции:

$$H(0) = H_0, u(x,t)|_{t=0} = f(x), -\infty < x \leq H_0 \quad (2.9)$$

Условие Стефана можно записать как $H'(t) = -\mu \frac{\partial u(x,t)}{\partial x} \Big|_{x=H(t)}, t > 0. \quad (2.10)$

Граничное условие слева будет определяться как $\lim_{x \rightarrow -\infty} u(x,t) = 1.$

Плотность популяции на движущейся границе: $u(x,t) \Big|_{x=H(t)} = \varphi(t), t > 0.$

В частности, если $\varphi(t)=0$, то граничное условие указывает на отсутствие потока особей через границу в точке $x=H(t)$. Это может представлять собой физический барьер или регион, где окружающая среда непригодна для популяции. Эти условия определяют поведение популяции на краю области её распространения.

В этом уравнении учитываются пространственная диффузия с коэффициентом диффузии D , процесс производства бактерий с непрерывным темпом роста (мальтузианский параметр) a и квадратичные потери плотности с коэффициентом b , вызванные конкуренцией за ресурсы.

В данном уравнении учитываются пространственная диффузия с заданным коэффициентом, процесс роста популяции с постоянным темпом и квадратичные потери концентрации, вызванные конкуренцией за ресурсы. Одной из ключевых особенностей модели Фишера – Стефана является наличие изменяющейся во времени границы, которая определяет ареал, занимаемый популяцией.

Однако данная модель не учитывает некоторые важные факторы, такие как мутации, таксис, влияние метаболических продуктов на размножение и неоднородности внешней среды, которые могут влиять на формирование

популяционных скоплений. Тем не менее, она предоставляет возможность исследовать основные закономерности экспансии популяции, включая скорость продвижения и форму фронта волны.

Сфера применения модели Фишера – Стефана может быть расширена для учета пространственно-неоднородных условий размножения и гибели популяции, вызванных внешними факторами. Это позволяет анализировать динамику экспансии популяции и эволюцию формы фронта волны в различных условиях.

2.4 Формализация модели Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием

Модифицируем уравнение (2.8) для решения задачи (2.4) – (2.7) с учетом интегрального слагаемого (1.12). После этого получим уравнение вида:

$$\frac{\partial u(x,t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x,t)}{\partial x^2} + au(x,t) - ku(x,t) \int_{-\infty}^{H(t)} b(x,y,t)u(y,t)dy, \quad (2.11)$$

$$-\infty < x \leq H(t), t > 0.$$

Здесь $H(t)$ – неизвестная движущаяся граница, такая, что популяция распределена в интервале – скорость рассеивания, а положительные параметры a и b – внутренняя скорость роста и внутривидовая конкуренция соответственно. Параметр $\mu > 0$, участвующий в условии Стефана (3) – это константа пропорциональности между градиентом популяции на фронте и скоростью движущейся границы. В отличие от предыдущих моделей, где допускалось только поведение распространения, авторы [5] впервые показывают дихотомическое альтернативное поведение, исчезающее или распространяющееся приближение к пропускной способности местообитания a/b в зависимости от начального фронта и плотности популяции, а также значения параметра μ , входящего в условие Стефана. Согласно [5], существует пороговое значение μ^* , значение которого заранее неизвестно, разделяющее исчезающее-распространяющееся поведение.

Граничное условие при $-\infty < x \leq H(t)$. Будет определяться как $\lim_{x \rightarrow -\infty} u(x,t) = 1$.

Плотность популяции на движущейся границе:

$$u(x, t)|_{t=0} = \varphi(t), t > 0. \quad (2.12)$$

Это условие указывает, что плотность популяции равна нулю на движущейся границе, $H(t)$. Это можно интерпретировать как край популяции, где условия слишком суровы для выживания.

Динамика движущейся границы $H(t)$ описывается условием Стефана:

$$H'(t) = -\mu \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \Big|_{x=H(t)}, t > 0, \quad (2.13)$$

$H'(t)$ представляет скорость изменения положения границы во времени (т.е. скорость движущейся границы), $\mu > 0$ является параметром, который количественно определяет силу взаимодействия между градиентом плотности населения на движущейся границе и скоростью границы. Большее значение подразумевает более сильное влияние градиента населения на движение границы.

Слагаемое $\frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \Big|_{x=H(t)}$ является пространственной производной плотности населения, вычисленной на движущейся границе. Это представляет градиент плотности населения на границе.

Условие Стефана предполагает, что скорость движущейся границы пропорциональна градиенту плотности населения на границе. Если уклон крутой (большое отрицательное значение), граница будет перемещаться быстрее. Если уклон мелкий, граница будет перемещаться медленнее.

Начальное положение границы $H(0) = H_0$, где H_0 – начальное положение движущейся границы. Начальный профиль плотности населения: $H(0) = H_0, u(x, t)|_{t=0} = f(x), -\infty < x \leq H(t)$, где $f(x)$ – начальное распределение плотности населения.

Предполагается, что начальное условие удовлетворяет следующим требованиям:

– начальное условие дважды непрерывно дифференцируемо на интервале

$[0, H_0], f(x) \in C^2([-\infty, H_0]);$

– производная начального условия в точке $x=0$ равна нулю.

Кроме того, плотность населения должна быть положительна в исходной области.

3 АЛГОРИТМИЧЕСКИЙ ПОДХОД К РЕШЕНИЮ ЗАДАЧИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

Для численного решения параболических уравнений, таких как уравнение диффузии, теплопроводности или реакции-диффузии (например, уравнение Фишера–Колмогорова), могут применяться различные численные методы. Основной задачей является дискретизация, как по пространству, так и по времени, чтобы приближённо вычислить значение функции $u(x,t)$ в узлах сетки.

Наиболее распространённым подходом является метод конечных разностей, который заключается в замене производных их разностными аналогами на равномерной или неравномерной сетке. Для временной дискретизации используются явные и неявные схемы (сеточные методы). Явная схема – наиболее простая: она аппроксимирует производную по времени вперёд, а по пространству – центральными разностями. Такая схема легко реализуется, но имеет ограничение на шаг по времени из-за условия устойчивости. Это делает её малоэффективной для мелких пространственных сеток. В отличие от неё, неявная схема Эйлера использует значения функции на следующем временном слое для расчёта пространственных производных. Это обеспечивает безусловную устойчивость, но требует решения системы линейных уравнений на каждом шаге, что увеличивает вычислительные затраты. Более точной является схема Кранка – Николсон, которая представляет собой комбинацию явной и неявной схем и имеет второй порядок точности по времени. Она также устойчива, но требует решения систем уравнений.

Если уравнение содержит нелинейные члены, например, как в уравнении ФКПП, то применяются итерационные методы, такие как метод Ньютона или метод простых итераций, чтобы линеаризовать нелинейность на каждом временном шаге. Также возможно использование полулагранжевых методов, особенно при наличии конвективных членов, или спектральных методов, если требуется высокая точность. Остановим свое внимание на методе сеток для

решения начально-краевой задачи для параболического уравнения, в частности на неявной схеме.

3.1 Вычислительная схема для модели Фишера-КПП

На основе прямоугольной пространственно-временной сетке $\Omega_{\Delta x}^{\Delta t} = \{x_i = i\Delta x, i = \overline{0, M}, t^k = k\Delta t, k = \overline{0, K}\}$, покрывающей расчетную область, где Δx – шаг по координате, Δt – шаг по времени, построим модифицированную неявную схему для решения задачи (2.1) – (2.7).

Аппроксимируем частные производные следующим образом

$$\frac{du(x, t)}{dt} \approx \frac{u_i^{k+1} - u_i^k}{\Delta t}. \quad (3.1)$$

$$\frac{d^2u(x, t)}{dx^2} = \frac{u_{i+1}^{k+1} - 2u_i^{k+1} + u_{i-1}^{k+1}}{(\Delta x)^2}. \quad (3.2)$$

При численном решении нелинейных параболических уравнений, таких как уравнение Фишера – КПП с квадратичной нелинейностью bu^2 , возникает необходимость линеаризации нелинейных слагаемых для применения эффективных конечно-разностных схем. Наиболее простым подходом является явная аппроксимация нелинейности, при которой нелинейный член вычисляется на предыдущем временном слое, что позволяет сохранить структуру явной схемы и упрощает вычисления. Однако такой метод имеет ограничения по устойчивости и может давать значительные погрешности в областях с резкими изменениями решения. Более устойчивые подходы основаны на заморозке коэффициентов, где нелинейное слагаемое bu^2 заменяется выражением $bu^k u^{k+1}$, что приводит к линейной системе на каждом шаге и делает возможным применение неявных или полу-неявных схем. Также широкое применение находят итерационные методы, такие как метод простых итераций, в которых нелинейность обновляется на каждой итерации до достижения сходимости. Еще более точным подходом является использование метода Ньютона – Рафсона, который строит линеаризацию на основе

разложения функции в ряд Тейлора и обеспечивает сверхлинейную сходимость. Этот метод требует вычисления матрицы Якоби на каждом шаге, что повышает вычислительные затраты, но оправдано при высокой степени нелинейности. Также применяется схема предиктор-корректор, в которой сначала рассчитывается промежуточное значение решения с использованием явной аппроксимации нелинейности (предиктор), а затем выполняется коррекция решения с учетом нелинейного члена на новом временном слое. Такой подход обеспечивает компромисс между точностью, устойчивостью и вычислительной сложностью. Выбор метода линеаризации зависит от типа используемой конечно-разностной схемы, характера нелинейности и требований к точности и устойчивости. Остановим свой выбор на методе заморозке коэффициентов, позволяющим не сильно усложнить вычислительный процесс, но при этом позволяет схеме оставаться устойчивой.

Подставляя уравнения (3.1) – (3.2) в уравнения (2.1) получим:

$$\frac{u_i^{k+1} - u_i^k}{\Delta t} = D \frac{u_{i+1}^{k+1} - 2u_i^{k+1} + u_{i-1}^{k+1}}{(\Delta x)^2} + au_i^{k+1} - bu_i^{k+1}u_i^k. \quad (3.3)$$

Начальное условие примем как $u_i^0 = f_i$ для $i = \overline{0, M}$.

На левой границе пространства зафиксируем значение $u_0^{k+1} = 1$, предварительно ограничив расчетную область до некоторого значения L . Это соответствует граничному условию $\lim_{x \rightarrow -\infty} u(x, t) = 1$.

На правой границе пространства фиксируем значение $u_M^{k+1} = 0$, что соответствует граничному условию $u(x=0, t) = 0$.

3.2 Вычислительная схема задачи Фишера-КПП с нелокальным взаимодействием

Модифицируем схему (3.3) для решения задачи (2.4) с учетом интегрального слагаемого. Для этого по формуле правых прямоугольников аппроксимируем интеграл в уравнении (2.4):

$$\int_{-L}^0 b(x, \xi, t) u(\xi, t) \approx \sum_{p=0}^M b_{ip}^{k+1} u_p^{k+1} \Delta x = B_i^{k+1}. \quad (3.4)$$

Таким образом, получим:

$$\frac{u_i^{k+1} - u_i^k}{\Delta t} = D \frac{u_{i+1}^{k+1} - 2u_i^{k+1} + u_{i-1}^{k+1}}{(\Delta x)^2} + au_i^{k+1} - ku_i^{k+1} B_i^{k+1}. \quad (3.5)$$

Также учтем в вычислительной схеме начальное и граничные условия.

3.3 Вычислительная схема задачи Фишера-Стефана

Для решения задачи с движущейся границей некоторые авторы предлагают сначала привести ее к задаче на фиксированном отрезке. А далее решим явным методом Эйлера. Метод Эйлера – это один из самых простых и интуитивно понятных численных методов решения задачи Коши для обыкновенных дифференциальных уравнений. Он применяется для приближённого нахождения решения уравнения вида $\frac{dy}{dt} = f(y, t)$ с заданным начальным условием $y(t_0) = y_0$. Идея метода заключается в том, чтобы разбить временной интервал на маленькие шаги h и последовательно вычислять значения функции y на каждом шаге по формуле:

$$y_{n+1} = y_n + h \cdot f(t_n, y_n).$$

Таким образом, на каждом шаге мы используем значение производной $f(t_n, y_n)$, чтобы "сделать шаг" вперёд по времени. Метод является одношаговым, то есть для вычисления следующего значения требуется информация только о предыдущем.

Несмотря на свою простоту, метод Эйлера имеет первый порядок точности, что означает, что погрешность метода пропорциональна размеру шага Δx . Это делает его менее точным по сравнению с более сложными методами, такими как Рунге – Кутты, особенно при больших шагах. Однако благодаря своей наглядности и лёгкости реализации, метод Эйлера широко используется в учебных целях и для предварительного анализа поведения решений. Важно также отметить, что метод может быть неустойчивым для

жёстких систем или при слишком больших шагах, поэтому выбор шага играет ключевую роль в обеспечении точности и устойчивости вычислений.

Введём $u(x, t) = U(x - H_0 - ct) = U(z)$ и преобразуем уравнение в частных производных в обыкновенное дифференциальное уравнение:

$$\begin{aligned} DU''(z) + cU'(z) + aU(z) - bU^2(z) &= 0, \\ \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) &= 1, \quad U(0) = 0, \quad U'(0) = -\frac{c}{\mu}. \end{aligned} \quad (3.6)$$

Координата движущейся волны $z = x - H(t) = x - H_0 - ct$ сдвигается по x так, чтобы удовлетворять (2.7). Кроме того, учитывая, что движущаяся граница и волна распространяются с одной и той же скоростью, мы получаем $L'(t) = c$ и, следовательно, условие Стефана можно получить путём перестановки условия движения границы, показанного в (2.13).

Далее обрежем расчетную область определения до $-\ell, z, 0$, где $\ell > 0$, предполагая, что $U = 1$ для $z < -\ell$.

Дискретизируем область решения $-\ell, z, 0$, разбив её на N равномерно распределённых точек z_i , где $i = 0, 1, \dots, N$. Представим Обыкновенное дифференциальное уравнение второго порядка через систему обыкновенного дифференциального уравнения первого порядка. Применяя явный метод Эйлера получим

$$\begin{cases} U'(z) = V(z), \\ V'(z) = \frac{-c}{D}V(z) - \frac{a}{D}U(z) + \frac{b}{D}U^2(z), \\ U_0 = 1, \quad U_M = 0, \quad V_0 = -\frac{c}{\mu}. \end{cases} \quad (3.7)$$

$$\begin{cases} U_{i+1} = U_i + \Delta z V_i, \\ V_{i+1} = V_i + \Delta z \left(\frac{-c}{D}V_i - \frac{a}{D}U_i + \frac{b}{D}U_i^2 \right), \\ i = \overline{0, M-1}. \end{cases}$$

3.4 Вычислительный алгоритм задачи Фишера - Стефана с нелокальным взаимодействием

Для изучения поведения волновых решений (2.11) с постоянной скоростью распространения c , численные решения которых возникают при положительных начальных условиях, как и в предыдущем случае, введём $u(x,t) = U(x - H_0 - ct) = U(z)$ и преобразуем уравнение в частных производных в обыкновенное дифференциальное уравнение:

$$DU''(z) + cU'(z) + aU(z) - kU(z) \int_{-\infty}^0 b(z, \theta)U(\theta)d\theta = 0, \quad (3.7)$$

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1, \quad U(0) = 0, \quad U'(0) = -\frac{c}{\mu}.$$

Далее обрежем область определения до $-\ell, z, 0, \ell > 0$, предполагая, что $U = 1$ для $z < -\ell$.

Для остальной части работы сосредоточимся на конкретном ядре $\Phi_1(y)$, который задается формулой

$$\Phi_1(y) = \frac{1}{2}e^{-|y|}.$$

Обозначение для этих ядер согласовано с обозначением, введённым в [12]. Для обоих этих выборов ядер первый интеграл может быть вычислен аналитически. Далее область решения $-\ell, z, 0$ разобьем на N равномерно распределённых точек z_i , где $i = 1, 2, \dots, N$.

$$\begin{cases} U_{i+1} = U_i + \Delta z V_i, \\ V_{i+1} = V_i + \Delta z \left(\frac{-c}{D} V_i - \frac{a}{D} U_i + \frac{k}{D} U_i B_i \right), \\ i = \overline{0, M-1}. \end{cases} \quad (3.9)$$

Здесь B_i – приближенно вычисленный интеграл, с помощью формулы правых прямоугольников.

4 РЕЗУЛЬТАТЫ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Для описания пространственно-временной эволюции плотности биологических популяций широко используется классическое уравнение реакция-диффузия, известное как уравнение Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова (Фишера – КПП) (2.1). Уравнение Фишер – КПП является основой для моделирования распространения генов в популяции, роста инвазивных видов и других процессов, связанных с распространением волн жизни. Его решения часто представляют собой бегущие волны, которые описывают фронт распространения популяции в новую среду обитания. Входными параметрами модели (2.5)–(2.7) служат D – коэффициент диффузии, отвечающий за миграцию особей, a – скорость естественного роста при малых плотностях, а b – параметр, характеризующий насыщение роста из-за конкуренции за ресурсы, а выходными – плотность популяции в точке x в момент времени t – $u(x, t)$.

В данной работе исследуется поведение решения на ограниченном интервале $x \in (-\infty, 0]$. На левой границе $\lim_{x \rightarrow -\infty} u(-\infty, t) = 1$, что соответствует стабильной заселённой области, где плотность популяции достигает максимального значения. На правой границе $u(0, t) = 0$, что говорит о свободной, ещё не заселённой территории. Эти условия имитируют ситуацию, когда популяция распространяется слева направо – от уже занятой территории к пустой. Такая постановка позволяет анализировать формирование и движение волнового фронта, вызванного совместным действием диффузии и логистического роста. Для визуализации ограничим $-L \leq x \leq 0$, $L=10$, время процесса $0 \leq t \leq 100$, $a=1$, $b=1$, $D=1$.

В зависимости от целей моделирования, возможны следующие начальные распределения:

1. Экспоненциальное начальное распределение $u(x, 0) = 1 - e^{-kx}$, $x < 0$.

Используется при моделировании распространения популяции из заселённой области ($x \rightarrow -\infty$) в незанятую ($x \rightarrow 0$). Подходит для задач с граничными условиями $u(-L, t) = 1$, $u(0, t) = 0$. Позволяет наблюдать формирование бегущей волны со временем.

2. Гладкая ступенчатая функция $u(x, 0) = \frac{1}{1 + e^{kx}}$.

Логистическая форма, имитирующая плавный переход от 1 к 0. Хорошо подходит для численного моделирования благодаря гладкости и простоте вычисления.

3. Локализованное начальное условие $u(x, 0) = e^{-kx^2}$.

Применяется, когда интерес представляет локализованный "затравочный" очаг популяции. Может использоваться на бесконечной или достаточно большой области. Часто приводит к образованию двух волн, распространяющихся в противоположных направлениях.

4. Точечное начальное возмущение $u(x, 0) = \begin{cases} 1, & x = 0 \\ 0, & x \neq 0 \end{cases}$

Упрощённая модель первоначального заселения. Требует регуляризации в численных расчетах. Полезно при исследовании динамики распространения инвазивного вида.

5. Случайное начальное распределение $u(x, 0) = \text{rand}(N)$, $0 \leq u(x, 0) \leq 1$.

Моделирует случайное распределение особей по территории. Полезно при анализе устойчивости решений и влияния начальных флуктуаций. Может использоваться в стохастических моделях или тестировании алгоритмов.

6. Начальная функция с заданной скоростью фронта $u(x, 0) = \frac{1}{1 + e^{-cx}}$, $c > 0$. Задаёт начальный профиль волны с заданной скоростью c . Используется для проверки того, как система выбирает скорость бегущей волны в процессе эволюции.

Примем начальное условие в виде $f(x) = 1 - e^{-x}$, удовлетворяющее предъявляемым требованиям поставленной задачи.

В качестве среды реализации используем ППП MATLAB [25]. Пакет MATLAB представляет собой мощную вычислительную среду, специально разработанную для численного анализа, моделирования и визуализации сложных научных и инженерных задач. В контексте решения задач математической физики MATLAB демонстрирует целый ряд существенных преимуществ, делающих его одним из наиболее популярных инструментов среди исследователей и инженеров.

Во-первых, MATLAB предлагает высокую скорость разработки и прототипирования алгоритмов, благодаря интерактивной среде программирования и простому синтаксису. Это позволяет быстро реализовывать численные методы, такие как конечно-разностные схемы для уравнений в частных производных, без необходимости глубокого знания низкоуровневых аспектов программирования. Простой способ работы с массивами и матрицами делает MATLAB идеальным выбором для дискретизации пространственно-временных сеток, что является ключевым этапом при решении уравнений реакция-диффузия.

Во-вторых, MATLAB обладает широкой библиотекой встроенных функций, предназначенных для решения обыкновенных и частных дифференциальных уравнений. Например, функции `ode45`, `ode15s` и другие позволяют эффективно применять метод линий для полу-дискретизации по пространству и последующего интегрирования по времени.

Ещё одной важной особенностью MATLAB является гибкая система визуализации данных, которая позволяет строить графики зависимости плотности популяции от координаты и времени, создавать трёхмерные поверхности, анимации и контурные диаграммы. Это помогает не только качественно оценить поведение решения, но и выявить закономерности, которые сложно заметить при анализе числовых данных. MATLAB также обеспечивает простоту настройки параметров модели и проведения серий численных экспериментов. Это особенно важно при исследовании чувствительности модели к внешним условиям и параметрам среды. Кроме

того, MATLAB поддерживает объектно-ориентированное программирование и пользовательские функции, что позволяет структурировать код, повторно использовать блоки расчётов и создавать модульные программы. Среда MATLAB также предоставляет возможности параллелизма и высокопроизводительных вычислений, включая работу с GPU и распределёнными вычислениями, что позволяет значительно ускорить выполнение длительных симуляций, особенно при увеличении размерности задачи или усложнении модели. Таким образом, MATLAB сочетает в себе мощные вычислительные возможности, удобство программирования, богатые средства визуализации и широкую поддержку численных методов, что делает его чрезвычайно эффективным инструментом для решения задач математической физики, моделирования популяционной динамики и анализа эволюции пространственно-временных структур.

Результат реализации алгоритма (3.1)–(3.5) продемонстрирован на рисунке 4.1

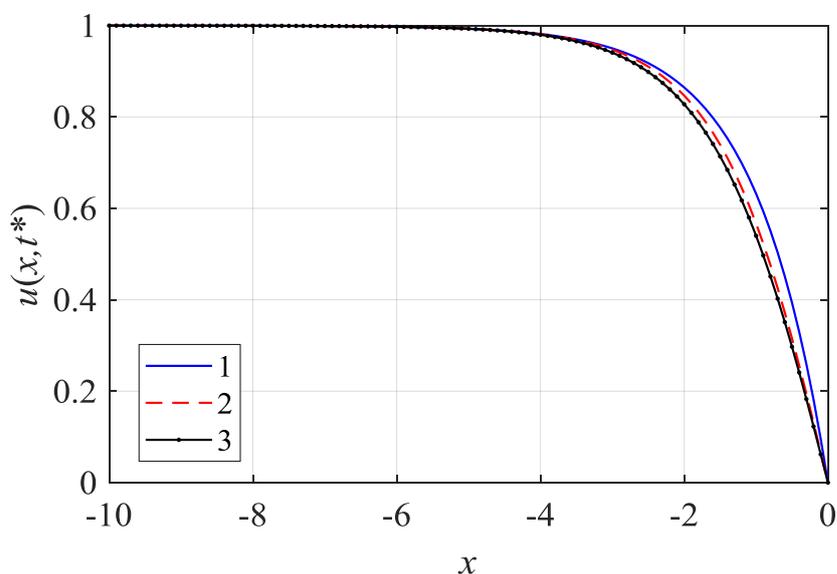


Рисунок 4.1 – Значения искомой функции $u(x, t^*)$ в разные моменты времени $t=0, t=50, t=100$, вычисленные на основе модели Фишера – КПП, при $a=1, b=1, D=1$

При данном наборе данных получаем, что плотность популяции постепенно уменьшается, но дальнейшее увеличение времени приводит к стабилизации процесса и плотность популяции практически не меняется.

Исследуем влияние входных параметров на результаты моделирования популяционной динамики, рисунки 4.2–4.4.

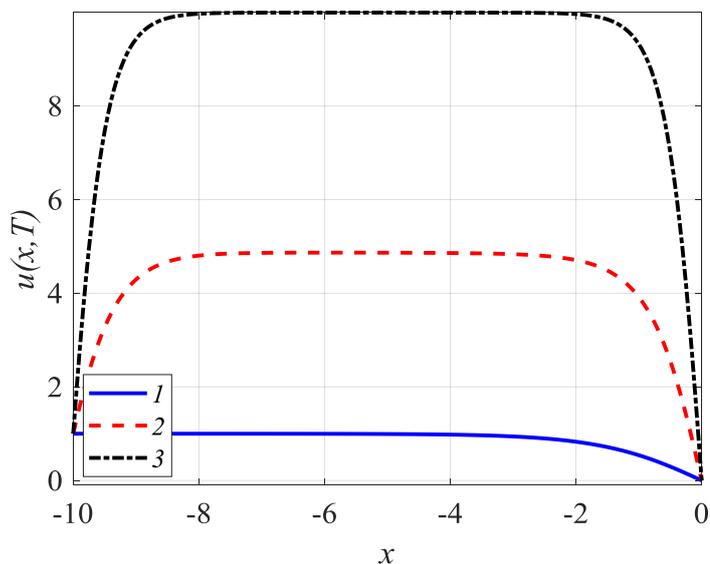


Рисунок 4.2 – Значения искомой функции $u(x, T)$ в последний момент времени T , вычисленные на основе модели Фишера – КПП, при $b=1$, $D=1$ и $a=1 - 1$, $a=5 - 2$, $a=10 - 3$

В ходе численного моделирования можно отметить влияние параметров D , a и b на форму и скорость движения фронта волны. Так, увеличение D способствует более быстрому распространению популяции в пространстве, а параметр a определяет темп внутреннего роста и влияет на скорость установления равновесия. В свою очередь параметр b регулирует степень насыщения: чем он больше, тем раньше ограничивается рост популяции.

Изменяя эти параметры, можно воспроизводить различные сценарии распространения популяций: от медленного роста до быстрого вторжения.

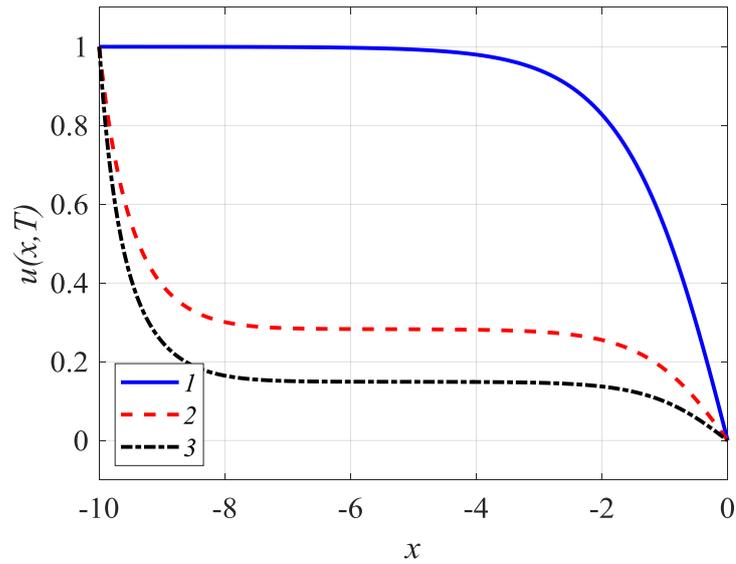


Рисунок 4.3 – Значения искомой функции $u(x, T)$ в последний момент времени T , вычисленные на основе модели Фишера – КПП, при $a=1$, $D=1$ и $b=1 - 1$, $b=5 - 2$, $b=10 - 3$

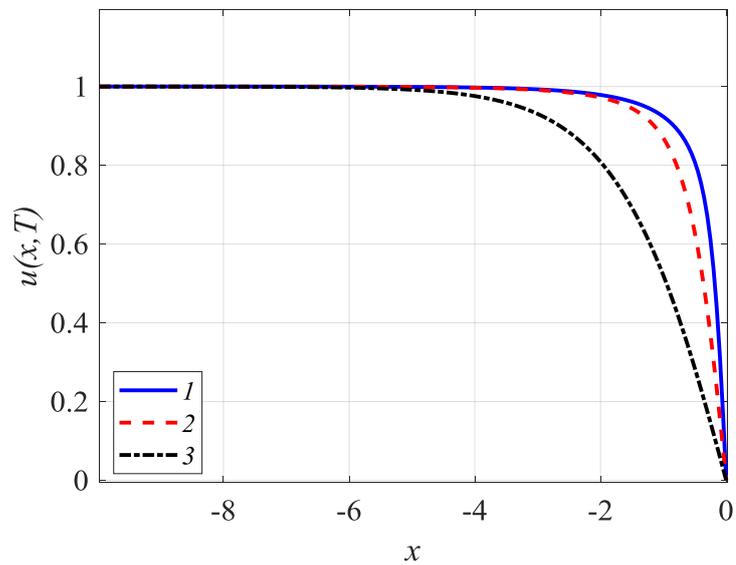


Рисунок 4.4 – Значения искомой функции $u(x, T)$ в последний момент времени T , вычисленные на основе модели Фишера – КПП, при $a=1$, $b=1$ и $D=0.0001 - 1$, $D=0.01 - 2$, $D=0.1 - 3$

Далее перейдем к рассмотрению обобщённых моделей, учитывающих дополнительные эффекты. Одним из таких подходов является уравнение Стефана – Фишера, в котором фронт распространения рассматривается как подвижная граница, зависящая от плотности популяции. Это позволяет моделировать процессы, при которых сама граница между заселённой и незаселённой областями изменяется со временем.

Кроме того, рассмотрим модель Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием. Нелокальные модели позволяют учитывать пространственные корреляции, взаимодействие особей на расстоянии и другие сложные эффекты, недоступные в рамках классической модели ФКПП.

В таблице 4.1 представлен набор параметров реализации модели.

Таблица 4.1 – Таблица параметров

Параметр модели	Значение
D	0.01
a	1
k	0.5
b	1
L	10
T	10

Ещё одним из важных факторов, влияющих на динамику популяции, является нелокальный член, представленный в виде интегрального слагаемого. Учёт такого члена позволяет учитывать взаимодействие между особями не только в данной точке пространства, но и в других её областях, что делает модель более реалистичной и общей.

В таблице 4.2 представлены некоторые ядра интегральных операторов, которые могут быть использованы при моделировании задач подобного рода. В контексте нелокальных моделей под ядром понимается функция, стоящая под

знаком интеграла и описывающая характер и силу влияния соседних участков на текущую точку.

Таблица 4.2 – Таблица ядер

Ядро функции влияния	Название ядра
$b(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}}$	Гауссово
$b(x) = \frac{1}{2\sigma} e^{-\frac{ x }{\sigma}}$	Экспоненциальное
$b(x) = \begin{cases} \frac{1}{2L}, & x < L \\ 0, & x \geq L \end{cases}$	Прямоугольное
$b(x) = \begin{cases} \frac{1}{L} \left(1 - \frac{ x }{L}\right), & x < L \\ 0, & x \geq L \end{cases}$	Треугольное
$b(x) = \delta(x)$ $u(x,t) = \int_{-\infty}^{\infty} \delta(x-x') u(x',t) dx' = u(x,t)$	Дельта-функция

Для простоты численной реализации моделей выберем экспоненциальную функцию из таблицы 4.2.

В полученных результатах моделирования в случае движения правой границы наблюдается смещение распределения плотности популяции в правую сторону. На представленных рисунках 4.5–4.7 показано изменение динамики популяции при увеличении временного промежутка.

На рисунке 4.5 показаны результаты моделирования популяционной динамики по модели Фишера – Стефана в различные моменты времени. Все три кривые демонстрируют характерную форму бегущей волны: слева (на больших отрицательных x) плотность стремится к значению 1, что соответствует полностью заселённой области, а справа (вблизи $x=0$) плотность падает до нуля, что определяет незанятую территорию. Это поведение типично для моделей распространения популяций, где фронт волны отделяет заселённую область от

незаселённой. График демонстрирует формирование бегущей волны, характерной для моделей распространения популяций. По сравнению с начальным распределением (график 1) фронт волны сдвинулся вправо, что указывает на распространение популяции. Спад плотности становится более резким. К последнему моменту времени фронт волны ещё больше продвинулся вправо, и форма спада плотности стала более резкой, чем на предыдущих этапах. Это подчеркивает динамику процесса распространения популяции со временем.

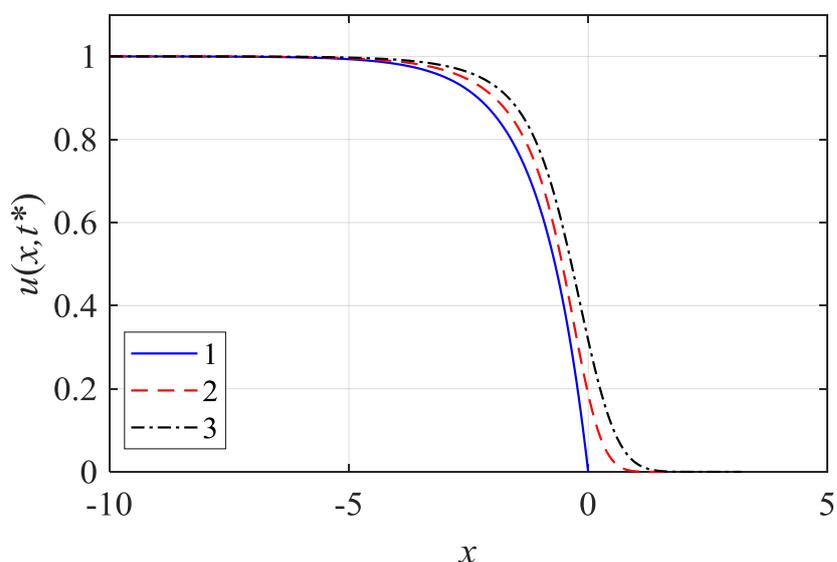


Рисунок 4.5 – Значения искомой функции $u(x, t^*)$ вычисленные на основе модели Фишера – Стефана, в разные моменты времени $t=0, t=5, t=10$

На основе рисунков 4.6 и 4.7 проведём анализ эволюции функции $u(x, t)$ для двух моделей Фишера – КПП и Фишера – Стефана, учитывающих нелокальное взаимодействие. Графики демонстрируют значения $u(x, t)$ в моменты времени $t^*=1, t^*=5$ и $t^*=10$. Ниже приведён подробный сравнительный анализ обеих моделей. На рисунке 4.6 функция $u(x, t)$ имеет вид затухающей волны, распространяющейся в положительном направлении по оси x .

С течением времени ($t^*=1 \rightarrow t^*=10$), фронт волны перемещается вправо (в положительном направлении x). Это характерно для уравнения Фишера – КПП, где наблюдается движущийся фронт решения.

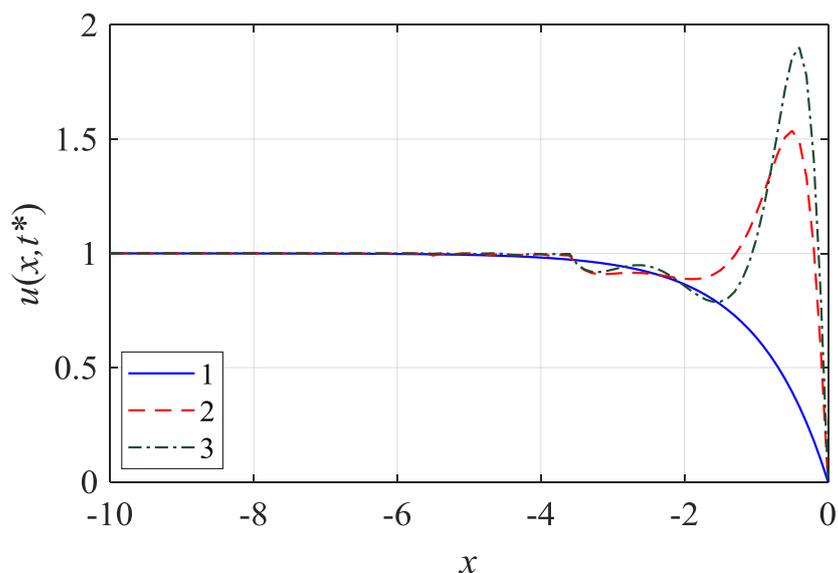


Рисунок 4.6 – Значения функции $u(x, t^*)$ найденные на основе модели Фишера – КПП с нелокальным взаимодействием, в моменты времени $t^*=1, t^*=5, t^*=10$

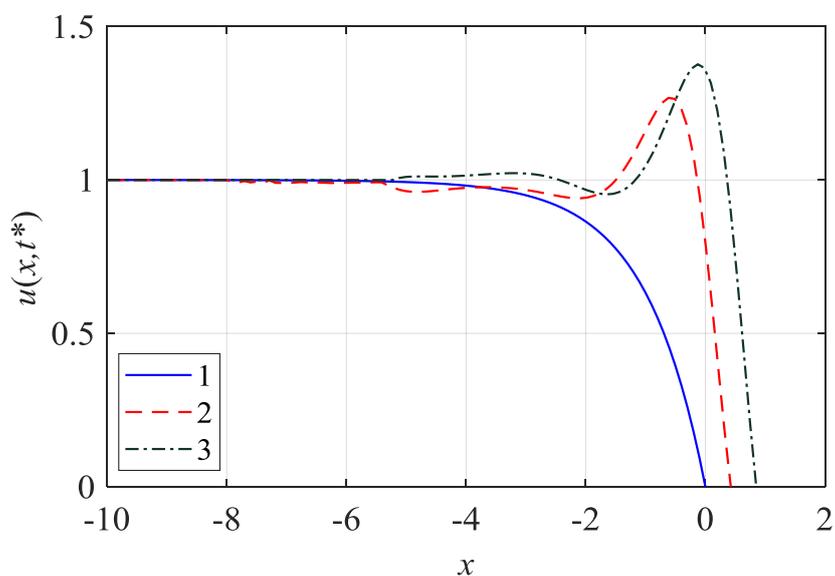


Рисунок 4.7 – Значения функции $u(x, t^*)$ найденные на основе модели Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием, в моменты времени $t^*=1, t^*=5, t^*=10$

Заметим, что наличие интегрального члена в модели приводит к более плавной эволюции фронта, чем в классической модели Фишера – КПП без нелокального взаимодействия.

На рисунках 4.8 и 4.9 показано пространственно-временное распределение плотности популяции, полученных на основе моделей Фишера – КПП и Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием, соответственно.

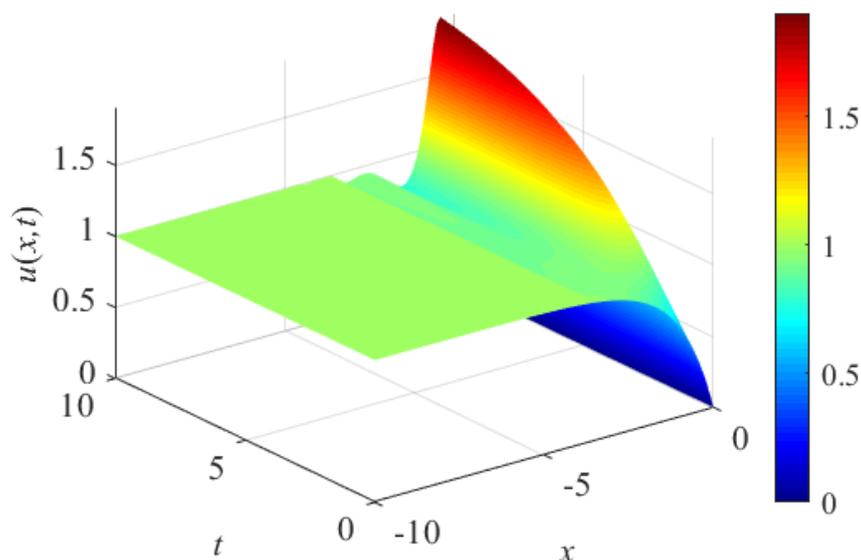


Рисунок 4.8 – Пространственно-временное распределение плотности популяции, полученной на основе модели Фишера – КПП с нелокальным взаимодействием

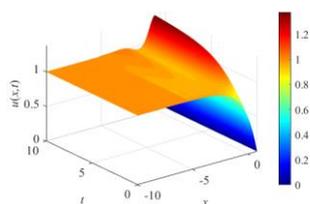


Рисунок 4.9 – Пространственно-временное распределение плотности популяции, полученной на основе модели Фишера – Стефана с нелокальным взаимодействием

Полученные результаты в предельных режимах согласуются с результатами, полученными в работе [1-7]. С течением времени функция плотности популяции меняется. Происходит возникновение локальных максимумов и минимумов. Эти закономерности и особенности связаны с пространственной неоднородностью лимитирующих рост факторов (конкуренцией за субстраты, продуктами метаболизма), с взаимодействием различных видов или групп клеток в процессе роста. Листинг программы представлен в приложении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе выполнения выпускной квалификационной работы была разработана и исследована математическая модель распространения популяции с учётом нелокального квадратично-нелинейного взаимодействия особей и подвижности границы ареала. Предложенная модель основана на начально-краевой задаче для уравнения параболического типа, обобщающей классическую модель Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова (Фишера – КПП) за счёт введения нелокальных членов и свободной (движущейся) границы.

В отличие от традиционных подходов, где задача решается на фиксированной области или сводится к обыкновенным дифференциальным уравнениям, в данной работе реализована полностью пространственно-временная постановка, позволяющая учитывать изменение области обитания особей в процессе их распространения. Это позволило более точно описывать такие явления, как расширение, сужение или стабилизация границы ареала в зависимости от параметров среды и взаимодействия особей.

На основе проведённого анализа существующих моделей популяционной динамики были сформулированы ключевые уравнения модели, включающие нелинейные и нелокальные эффекты, а также условия на движущейся границе, аналогичные условию Стефана. Для численного решения задачи разработан вычислительный алгоритм, реализованный в виде программного обеспечения на языке MATLAB. Проведены серии вычислительных экспериментов при различных значениях параметров, что позволило проанализировать влияние коэффициентов диффузии, роста и конкуренции на динамику распространения популяции.

Результаты моделирования показали, что нелокальное взаимодействие оказывает существенное влияние на форму и скорость распространения волны заселения, вызывая возникновение локальных максимумов плотности, асимптотическое установление стационарных профилей и изменение характера

границы ареала. Полученные данные согласуются с теоретическими предпосылками и известными результатами других авторов, что подтверждает корректность построенной модели и вычислительного метода.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- 1 Численное моделирование одномерной популяционной динамики с нелокальным взаимодействием. / А. В. Борисов [и др.]. – Томский политехнический университет, 2009. – С. 24–28.
- 2 Фадай, Н. Т. Нелокальные эффекты в бегущих волнах, возникающие в модели реакции-диффузии с подвижной границей / Н. Т. Фадай, Дж. Биллингем // Журнал физики А: математический и теоретический. – 2022. – Т. 55, № 40. – С. 405701.
- 3 Мальтус, Т. Опыт закона о народонаселении. / Т. Мальтус. – М.: Наше завтра, 2022. – 320 с.
- 4 Jevons, W. S. The Theory of Political Economy. / W. S. Jevons. – London: Macmillan and co, 1879. – 315 с.
- 5 Бочаров, С.Н. Основные свойства моделей монотонного роста популяции. / С. Н. Бочаров. – Москва: Изд-во «Наука», 1985. – 121 с.
- 6 Григорьев, А. В. Математические модели роста популяции. / А. В. Григорьев, Е. В. Шарабрин. – Москва: Изд-во «Ленанд», 2008. – 235 с.
- 7 Хофкинг, Э. «Дилемма роста: стоят ли за Мальтусом и Харди». / Э. Хофкинг. – Из-во «Магистр», Москва, 2001. – 224 с.
- 8 Тилман, Д. Пространственная экология: роль пространства в динамике популяций и межвидовых взаимодействиях. / Д. Тилман, П. Карейва. – М.: Феникс, 1997. – 404 с.
- 9 Roos, A. M. Perspectives in modeling and analysis of ecological systems, Ecological Complexity. / A. M. Roos. – 2017. – 30 с.
- 10 Roijackers, D. J. M. Logistic models in ecology: a guide to statistical methods, Journal of Applied Ecology. / D. J. M. Roijackers. – 2017. – 1449-1458 с.
- 11 Lotka, A. Elements of physical biology. / A. Lotka – Baltimore. – 1925. – 400 с.

12 Сох, Л. Спектральный анализ для дифференциальных уравнений типа Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова. / L. Сох, Y. Guo. – 2012. – 388 с.

13 Фэн, Ч. Модель Фишера–КПП с нелокальной взвешенной свободной границей: анализ того, как границы среды обитания расширяются, уравниваются или сокращаются / Ч. Фэн, М. А. Льюис, Ч. Ван, Х. Ван // Бюллетень математической биологии. – 2022. – Т. 84, № 3. – С. 34.

14 Viguerie. A Diffusion–reaction compartmental models formulated in a continuum mechanics framework: application to COVID-19, mathematical analysis, and numerical study. / A. Viguerie [и др.] – Computational Mechanics, 2020. – С. 1132-1152.

15 Chunxi, F. A Fisher-KPP Model with a Nonlocal Weighted Free Boundary: Analysis of How Habitat Boundaries Expand, Balance or Shrink. / F. Chunxi [и др.] – Bull Math Biol, 2022. – С. 27-34.

16 Delahay, R. J. Modeling the Transmission Dynamics of Bovine Tuberculosis in Wildlife using Fractional Calculus. / R. J. Delahay [и др.] – Plos one, 2015. – 15 с.

17 Ren, S. Modeling fractional flow of heavy metals in polymer waste-covered soils. / S. Ren [и др.] – Environmental Science and Pollution Research, 2019. – 14 с.

18 Fuentes, M. A. Nonlocal interaction effects on pattern formation in population dynamics. / M. A. Fuentes, M. N. Kuperman, V. M. Kenkre. – New Mexico, 2003. – 4 с.

19 Shapovalov, A.V. Some aspects of nonlinearity and self-organization in biosystems on examples of localized excitations in the DNA molecule and generalized Fisher–KPP model. / A. V. Shapovalov, V. V. Obukhov. – Symmetry, 2018. – 26 с.

20 Прозоров, А. А. Асимптотики одномерного нелокального уравнения Фишера – Колмогорова – Петровского – Пискунова с аномальной диффузией. / А. А. Прозоров, А. Ю. Трифионов, А. В. Шаповалов. – Известия высших учебных заведений, 2015. – С. 106-114.

21 Эль-Хачем, М. Переосмысление уравнения Фишера–Колмогорова–Петровского–Пискунова для интерпретации дихотомии распространения и вымирания / М. Эль-Хачем, С. В. Маккиннон, В. Т. Нгуен, К. Дж. Бёрд, М. Дж. Симпсон // Журнал Королевского общества интерфейс . — 2019. — Т. 16, № 161. — С. 20190654.

22 Meerschaert, M. M. Finite difference approximations for fractional advection–dispersion flow equations / M. M. Meerschaert, C. Tadjeran // Journal of Computational and Applied Mathematics, 2004. – V. 172. – No. 1. – P. 65 – 77.

23 Дьяконов, В. П. MATLAB полный самоучитель. / В. П. Дьяконов. – Москва, 2012. – 770 с.

24 Chandraker, V. A Numerical treatment of Fisher Equation / V. Chandraker, A. Awasthi, S. Jayaraj. – 2015. – С. 1256-1262.

25 Лазарев, Ю. Моделирование процессов и систем в MATLAB: учебный курс / Ю. Лазарев. – СПб.: Питер; Киев: Издательская группа BHV, 2005. – 512 с

ПРИЛОЖЕНИЕ

Листинг программы моделирования популяционной динамики

Фишер -КПП

$D = 0.01$; % Коэффициент диффузии

$a = 1$; % Линейный коэффициент роста

$b = 1$; % Коэффициент нелинейного торможения

$L_left = -10$; % Левая граница (приближение к $-\infty$)

$Nx = 200$; % Число узлов по пространству

$dx = (0 - L_left) / Nx$; % Шаг по пространству

$T = 10$; % Конечное время моделирования

$dt = 0.01$; % Шаг по времени

$Nt = \text{round}(T / dt)$; % Число временных шагов

$x = \text{linspace}(L_left, 0, Nx + 1)$;

$u = 1 - \exp(x)$; % $u(x, 0) = 1 - e^x$

$u(1) = 1$; % Граничное условие при $x \rightarrow -\infty$

$u(\text{end}) = 0$; % Граничное условие при $x = 0$

$U = \text{zeros}(Nx + 1, Nt + 1)$;

$U(:, 1) = u$;

for $n = 1:Nt$

$u_old = U(:, n)$;

$A = \text{spdiags}([\text{ones}(Nx + 1, 1), -2 * \text{ones}(Nx + 1, 1), \dots$

$\text{ones}(Nx + 1, 1)], \dots$

$[-1, 0, 1], Nx + 1, Nx + 1)$;

 for $i = 1:Nx + 1$

$A(i, i) = A(i, i) + dt * (a - 2 * b * u_old(i))$;

 end

$A = A / dx^2$;

$b_rhs = u_old + dt * (D * (\text{circshift}(u_old, [1 0]) - 2 * u_old + \text{circshift}(u_old, [-1 0])) ./ dx^2 + a * u_old - b * u_old.^2)$;

$A(1, :) = 0$; $A(1, 1) = 1$; % $u(-\infty, t) \approx 1$

```

A(end, :) = 0; A(end, end) = 1; % u(0, t) = 0
b_rhs(1) = 1;
b_rhs(end) = 0;
u_new = A \ b_rhs;
U(:, n + 1) = u_new;
end
figure;
surf(x, (0:dt:T)', U, 'EdgeColor', 'none');
xlabel('x');
ylabel('t');
zlabel('u(x,t)');
title('Решение уравнения Фишера-КПП неявной схемой');
colorbar;
shading interp;
view(3);
grid on;
axis tight;
times_to_plot = [1, 5, 10];
figure;
for k = 1:length(times_to_plot)
    t_idx = find((0:dt:T) >= times_to_plot(k), 1);
    subplot(length(times_to_plot), 1, k);
    plot(x, U(:, t_idx), 'LineWidth', 2);
    title(['t = ', num2str(times_to_plot(k))]);
    xlabel('x');
    ylabel('u(x,t)');
    grid on;
end
Фишер-КПП с нелокальным членом
D = 0.01; % Коэффициент диффузии

```

```

a = 1; % Линейный коэффициент роста
k = 1; % Коэффициент интегрального члена
b = @(y) exp(-abs(y)); % Ядро интегрального члена
L_left = -10; % Левая граница (приближение к  $-\infty$ )
Nx = 200; % Число узлов по пространству
dx = (0 - L_left) / Nx; % Шаг по пространству
T = 10; % Конечное время моделирования
dt = 0.01; % Шаг по времени
Nt = round(T / dt); % Число временных шагов
x = linspace(L_left, 0, Nx + 1);
u = 1 - exp(x); %  $u(x, 0) = 1 - e^x$ 
u(1) = 1; % Граничное условие при  $x \rightarrow -\infty$ 
u(end) = 0; % Граничное условие при  $x = 0$ 
U = zeros(Nx + 1, Nt + 1);
U(:, 1) = u;
for n = 1:Nt
    u_old = U(:, n);
    integral_term = 0;
    for j = 1:Nx + 1
        integral_term = integral_term + b(x(j)) * u_old(j) * dx;
    end
    A = spdiags([ones(Nx + 1, 1), -2 * ones(Nx + 1, 1), ...
        ones(Nx + 1, 1)], [-1, 0, 1], Nx + 1, Nx + 1);
    for i = 1:Nx + 1
        A(i, i) = A(i, i) + dt * (a - k * integral_term);
    end
    A = A / dx^2;
    b_rhs = u_old + dt * (D * (circshift(u_old, [1 0]) - 2 * u_old +
        circshift(u_old, [-1 0])) ./ dx^2 + a * u_old - k * u_old * integral_term);
    A(1, :) = 0; A(1, 1) = 1; %  $u(-\infty, t) \approx 1$ 

```

```

A(end, :) = 0; A(end, end) = 1; % u(0, t) = 0
b_rhs(1) = 1;
b_rhs(end) = 0;
u_new = A \ b_rhs;
U(:, n + 1) = u_new;
end
figure;
surf(x, (0:dt:T)', U, 'EdgeColor', 'none');
xlabel('x');
ylabel('t');
zlabel('u(x,t)');
title('Решение уравнения с интегральным слагаемым неявной схемой');
colorbar;
shading interp;
view(3);
grid on;
axis tight;
times_to_plot = [1, 5, 10];
figure;
for k = 1:length(times_to_plot)
    t_idx = find((0:dt:T) >= times_to_plot(k), 1);
    subplot(length(times_to_plot), 1, k);
    plot(x, U(:, t_idx), 'LineWidth', 2);
    title(['t = ', num2str(times_to_plot(k))]);
    xlabel('x');
    ylabel('u(x,t)');
    grid on;
end
модель Фишера-Стефана
D = 0.01; % Коэффициент диффузии

```

```

a = 0.1;    % Коэффициент роста
b = 0.1;    % Коэффициент торможения
mu = 1;     % Параметр скорости движения границы
c = 0.32;   % Скорость движения правой границы
L0 = 0;     % Начальное положение правой границы
L_left = -10; % Левая фиксированная граница (x_min)
Nx = 200;   % Число узлов по пространству
dz = (L0 - L_left) / Nx; % Шаг по пространству (dz)
T = 10;
dt = 0.01;
Nt = round(T/dt);
z = linspace(L_left, L0, Nx+1);
U = 1 - exp(z); % U(z, 0) = 1 - e^z
U(1) = 1; % Граничное условие слева: U(-∞, t) ≈ 1
U(end) = 0; % Граничное условие справа: U(0, t) = 0
U_initial = U;
U_mid = [];
U_final = [];
mid_step = round(Nt/2);
L = L0;
for n = 1:Nt
    time = n * dt;
    dU_dz_L = (U(end) - U(end-1)) / dz;
    dL_dt = -mu * dU_dz_L; % Скорость движения правой границы
    L = L + dL_dt * dt; % Обновление положения правой границы
    z_new = linspace(L_left, L, Nx+1);
    dz_new = z_new(2) - z_new(1);
    U_interp = interp1(z, U, z_new, 'linear', 0);
    e = ones(Nx+1, 1);
    L_matrix = spdiags([e -2*e e], -1:1, Nx+1, Nx+1) / dz_new^2;

```

```

L_matrix(1, :) = 0; L_matrix(1, 1) = 1;
L_matrix(end, :) = 0; L_matrix(end, end) = 1;
f = a * U_interp - b * U_interp.^2;
U_new = U_interp + dt * (D * L_matrix * U_interp + f);
U_new(1) = 1; % Левая граница
U_new(end) = 0; % Правая граница
fun = @(U) [U(1) - 1; U(end); ...
           (U(2) - U(1)) / dz_new + c / mu];
options = optimoptions('fsolve', 'Display', 'off');
U_new = fsolve(fun, U_new, options);
U = U_new;
z = z_new;
if n == mid_step
    U_mid = U;
end
end
U_final = U;
figure;
plot(linspace(L_left, L0, Nx+1), U_initial, 'b-', 'LineWidth', 2);
hold on;
plot(linspace(L_left, L0 + dL_dt*T/2, Nx+1), U_mid, 'r--', 'LineWidth', 2);
plot(linspace(L_left, L, Nx+1), U_final, 'k-', 'LineWidth', 2);
ax = gca;
ax.FontName = 'Times New Roman';
ax.FontSize = 14;
xlabel('\it{z}', 'FontSize', 14);
ylabel('\it{U}\rm{({}\it{z}\rm{})}', 'FontSize', 14);
grid on;
legend('Начальное состояние', 'Промежуточное состояние', 'Конечное
состояние');

```

```
title('Эволюция решения после перехода к переменной z', 'FontSize', 16);
```