

UDC 51-77
AGRIS F 40

https://doi.org/10.33619/2414-2948/99/06

ЧИСЛЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ИНВАЗИИ ПОПУЛЯЦИЙ

©*Аброськина А. М.*, ORCID: 0009-0001-6108-0476, Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия, st069352@student.spbu.ru

©*Колпак Е. П.*, ORCID: 0000-0001-6956-4814, SPIN-код: 3611-8302, д-р физ.-мат. наук, Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия, petrovich_pmpu@mail.ru

NUMERICAL SIMULATION OF POPULATION INVASION

©*Abroskina A.*, ORCID: 0009-0001-6108-0476, Saint-Petersburg State University, St. Petersburg, Russia, st069352@student.spbu.ru

©*Kolpak E.*, ORCID: 0000-0001-6956-4814, SPIN-code: 3611-8302, Dr. habil., Saint-Petersburg State University, St. Petersburg, Russia, petrovich_pmpu@mail.ru

Аннотация. Рассматривается математическая модель заселения биологической популяцией свободной территории. Территория заселения представлена системой зон, последовательно заселяемых особями популяции. Дана оценка устойчивости процесса заселения одной группировкой или двумя группировками. Приведены результаты имитационного моделирования в виде распределения временного интервала заселения последней зоны. Для случая двух группировок построено распределения плотности заселения зон.

Abstract. A mathematical model of the settlement of a free territory by a biological population is considered. The settlement area is represented by a system of zones sequentially populated by individuals of the population. An assessment of the stability of the settlement process by one grouping or two groupings is given. The results of simulation modeling are presented in the form of a distribution of the time interval of settlement of the last zone. For the case of two groupings, the density distribution of the zones is constructed.

Ключевые слова: популяция, иммиграция, устойчивость, моделирование окружающей среды, дифференциальные уравнения.

Keywords: population, immigration, sustainability, environmental modelling, differential equations.

Инвазия видов является угрозой биоразнообразию, функционированию экосистем. Вселение чужеродных видов оказывает отрицательное влияние на среду обитания реципиента. Инвазия активных видов в ареал может привести к вытеснению автохтонных видов, или к их уничтожению, существенно воздействовать на структуры и функции наземных и водных экосистем. Вселение, сопровождаемое вспышками размножения вида, приводит к возникновению множественных очагов массового размножения вселенца. Агрессивные виды могут наносить существенный экономический ущерб районам их вселения [1, 2].

Возникновение новых поселения человека, создание промышленных зон,

строительство транспортных магистралей приводят к фрагментации биоценозов. Это сопровождается уходом видов, проживавших на территории, и вселением новых видов. Окрестности промышленных зон и поселений человека заселяются видами, способными выдержать антропогенное давление.

Математическое моделирование позволяет оценить продолжительность заселения территории, распределение численности особей на территории и другие характеристики популяции. В исследованиях [3, 4] предлагаются модели, основанные на уравнениях в частных производных. В работе имитационное моделирование осуществляется на основе задачи Коши для системы обыкновенных дифференциальных уравнений. Заселяемая территория рассматривается как система последовательных зон, постепенно заселяемых популяцией.

Математическая модель вселенца

Освоение популяций свободных территории сложный процесс, вызванный различными причинами [5]. Одним из вариантов является распространение особей вдоль транспортных магистралей, водных путей, через зоны расположения трофических ресурсов [6-8]. На освоенных территориях возникает система поселений [9, 10], между которыми может происходить обмен особями.

Популяция, вселившаяся на новую территорию, постепенно начинает распространяться на ней. Всю территорию можно представить в виде системы последовательных n зон заданного размера [11]. Заселение начинается с первой зоны, по мере ее освоения часть особей освоенной зоны перемещаются в соседнюю зону, начинают ее осваивать. Модель заселения территории из n зон представлена системой дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{dt} &= -v_1 u_1 + F_1(u_1), \\ \frac{du_i}{dt} &= -v_i u_i + v_{i-1} u_{i-1} + F_i(u_i), \quad (i = 2, \dots, n), \end{aligned} \quad (1)$$

где v_i — доля особей зоны i , переселяющихся в зону $i+1$, а $F_i(u_i)$ — собственная скорость роста численности популяции в зоне i . Емкости зон считаются разными, а удельная скорость роста численности популяции в зоне определяется качеством трофического ресурса.

К системе уравнений (1) добавляются начальные условия $u_1 = u_0, u_i = 0$ ($i = 2, \dots, n$), означающее, что освоение территории начинается с первой зоны, вселением в нее малого количества особей - $u_0 \ll K_1$, где K_1 — емкость первой зоны.

Уравнение «освоения» первой зоны в (1) имеет стационарную точку $u_1 = 0$. Эта стационарная точка будет устойчивой, если выполняется условие $\left. \frac{dF_1(x)}{dx} \right|_{x=0} < v_1$. То есть в том случае, если зону покидает большее количество особей, чем их «рождается».

В отсутствие миграции (при $v_i = 0, i = 1, 2, \dots, n$) собственные значения матрицы Якоби правой части системы уравнений (1) в тривиальных стационарных точках подсчитываются по формулам $\lambda_i = -v_i + \frac{dF_i(u_i)}{du_i}$ ($i = 1, 2, \dots, n$).

С учетом этого при выполнении неравенств $\left. \frac{dF_i(u_i)}{du_i} \right|_{N_i=0} > v_i$ тривиальная стационарная

точка будет неустойчивой. Поэтому заселение территории в модели (1) может происходить при медленном ее освоении (при малом количестве уходящих особей). Этот результат согласуется с полевыми наблюдениями за заселением границ ареала [12].

Для случая логистической популяции система уравнений (1) принимает вид

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{dt} &= -v_1 u_1 + \mu_1 u_1 (1 - u_1), \\ \frac{du_i}{dt} &= -v_i u_i + v_{i-1} u_{i-1} + \mu_i u_i \left(1 - \frac{u_i}{K_i} \right), \quad (i = 2, \dots, n). \end{aligned} \quad (2)$$

В этой модели предполагается, что минимальную емкость имеет первая зона, и ее емкость принята за единицу измерения. Емкости остальных зон считаются большими, чем емкость первой зоны: $1 < K_i$ для $i = 2, \dots, n$.

Правая часть первого уравнения в (2) будет отрицательной при любых положительных значениях u_1 , если выполняется неравенство $v_1 \geq \mu_1$. В этом случае со временем во вторую зону особи из первой зоны мигрировать перестанут. И если для остальных зон в этом случае будут выполняться неравенства $v_i \geq \mu_i$ ($i = 2, \dots, n$), то заселение территории не состоится.

Стационарное значение численности популяции в зоне i ($i = 2, \dots, n$) находится как положительный корень уравнения $-v_i u_i + v_{i-1} u_{i-1} + \mu_i u_i \left(1 - \frac{u_i}{K_i} \right) = 0$.

При выполнении неравенств $0 < v_{i-1} u_{i-1}$ это квадратное уравнение будет иметь положительный корень.

Решение системы уравнений (2) осуществлялось в среде программирования математического пакета Matlab с применением встроенных функций. На Рисунке 1 для 50 зон приведен вариант распределения времени начала освоения логистической популяцией 50-ой зоны для случая параметров выбранных из диапазонов $v \in (0.002, 0.02)$, $\mu \in (0.03, 0.08)$, $K \in (1.0, 2.0)$ случайным образом для $N = 1000$ вариантов.

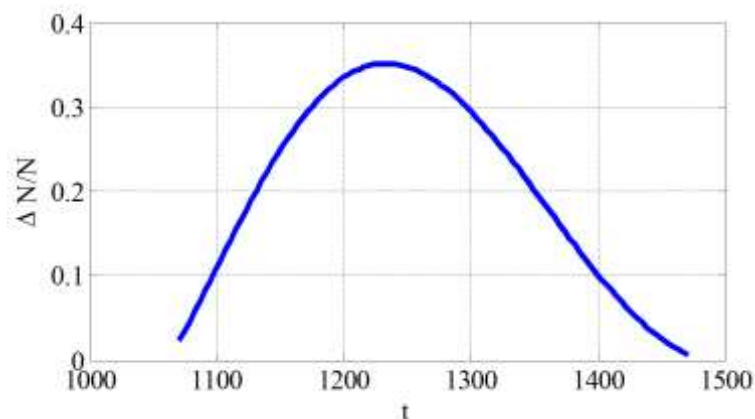


Рисунок 1. Распределение промежутка времени начала заселения последней зоны

Таким образом, логистическая популяция последовательно может заселить несколько ближайших ареалов. При этом временной интервал заселения последней зоны описывается распределением, близким к нормальному распределению.

Модель вселения двумя группировками

Заселение территории может происходить несколькими группировками особей [3, 5]. Для случая двух группировок предполагается, что каждая из них заселяет свои зоны расположенные «параллельно». Так что может происходить обмен особями между двумя соседними зонами. У каждой из n зон своя емкость, свое качество трофического ресурса. Линейная скорость передвижения особей у группировок считается разной. Доля особей переходящих из одной группировки в другую различная.

Пусть в каждой из группировок u и w численность особей в своей зоне с номером i - u_i и w_i , емкости зон — K_{ui} и K_{wi} , скорости перехода из зоны в зону — v_{ui} и v_{wi} , удельные скорости роста численности популяций — μ_{ui} и μ_{wi} , доля особей переходящих из группировки u в группировку w - d_{ui} , а из группировки w в группировку u - d_{wi} .

Заселение начинается с первой зоны. По мере ее освоения часть особей освоенной зоны перемещаются в соседнюю зону, и начинают ее осваивать. Модель заселения территории представлена системой дифференциальных уравнений

$$\frac{du_1}{dt} = -v_{u1}u_1 + \mu_{u1}u_1 \left(1 - \frac{u_1}{K_{u1}}\right) - d_{u1}u_1 + d_{w1}w_1, \quad (3)$$

$$\frac{dw_1}{dt} = -v_{w1}w_1 + \mu_{w1}w_1 \left(1 - \frac{w_1}{K_{w1}}\right) + d_{u1}u_1 - d_{w1}w_1,$$

$$\frac{du_i}{dt} = v_{ui-1}u_{i-1} - v_{ui}u_i + \mu_{ui}u_i \left(1 - \frac{u_i}{K_{ui}}\right) - d_{ui}u_i + d_{wi}w_i, \quad (4)$$

$$\frac{dw_i}{dt} = v_{wi-1}w_{i-1} - v_{wi}w_i + \mu_{wi}w_i \left(1 - \frac{w_i}{K_{wi}}\right) + d_{ui}u_i - d_{wi}w_i,$$

$$(i = 2, \dots, n).$$

К этим уравнения добавляются начальные условия

$$u_1(0) = u_1^0, \quad w_1(0) = w_1^0,$$

$$u_i(0) = 0, \quad w_i(0) = 0, \quad (i = 2, \dots, n).$$

В стационарной точке $u_i = 0, \quad w_i = 0$ матрица Якоби правой части уравнений (3)

$$J = \begin{pmatrix} -v_{u1} + \mu_{u1} - d_{u1} & d_{w1} \\ d_{u1} & -v_{w1} + \mu_{w1} - d_{w1} \end{pmatrix}$$

при одновременном выполнении неравенств

$$\mu_{u1} < v_{u1} \text{ и } \mu_{w1} < v_{w1},$$

$$\text{или } \mu_{u1} < v_{u1} \text{ и } \mu_{w1} < d_{w1},$$

$$\text{или } \mu_{u1} < d_{u1} \text{ и } \mu_{w1} < v_{w1},$$

$$\text{или } \mu_{u1} < d_{u1} \text{ и } \mu_{w1} < d_{w1}$$

будет иметь собственные значения с отрицательной вещественной частью.

Соответственно тривиальная стационарная точка будет устойчивой. То есть при скорости роста численности группировок в первой зоне меньшей любой скорости парной миграции особей группировки покинут первую зону.

В зону i поступают особи из группировок зоны $i-1$. Поэтому, поскольку в этом случае $0 < v_{ii-1}u_{i-1}$ и $0 < v_{wi-1}w_{i-1}$, тривиальная точка в этой зоне не реализуется. То есть модели (1) и (3)-(4) прогнозируют наличие во всех, кроме первой, зонах присутствие особей группировок. Плотность заселения зон u_i/K_i ($i=1,2,\dots,n$) в общем случае неравномерная. «Незаполненным» зонам соответствуют значения $u_i/K_i < 1$, а «переполненным» $u_i/K_i > 1$. Такое распределение объясняется неоднородностью миграции особей.

На Рисунке 2 для 50 зон приведен вариант распределения плотности особей первой группировки логистической популяции в зонах для случая параметров выбранных из диапазонов $(v_u, v_w) \in (0.01, 0.0)$, $(\mu_u, \mu_w) \in (0.2, 0.2)$, $(K_u, K_w) \in (1.0, 2.0)$, $(d_u, d_w) \in (0.05, 0.10)$ случайным образом для $N=1000$ вариантов. Вертикальной пунктирной линией отмечена граница между «незаполненными» зонами ($u_i/K_i < 1$) и «перенаселенными» ($1 < u_i/K_i$). Распределение для обеих группировок с точностью не более 10% совпадают. Такой подход в имитационном моделировании позволяет на основе анализа прогностических данных модели с учетом реальных экспериментальных данных принять рациональное управленческое решение [13].

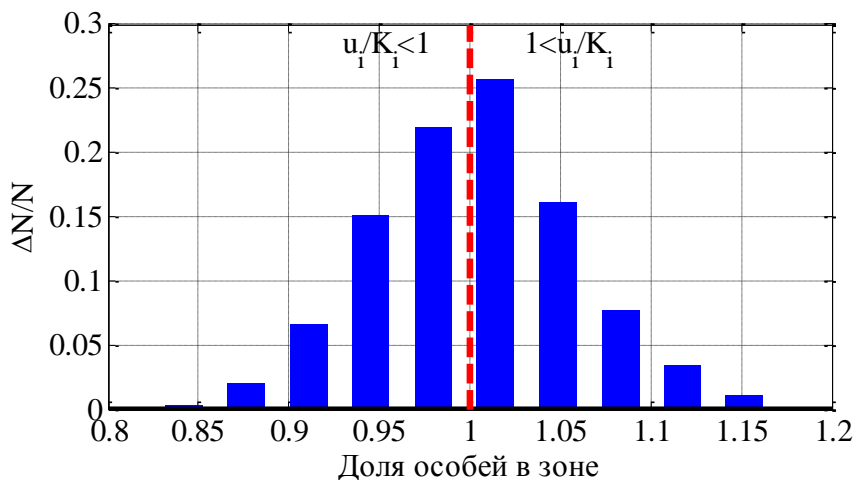


Рисунок 2. Распределение плотности заселения ареала

Освоение популяцией свободной зоны несколькими группировками может сопровождаться повышенной плотностью населения на одних участках, пониженной на других. То есть модель (3) – (4) предсказывает неравномерную плотность населения на вновь освоенной территории.

Численная реализация решения задачи Коши для систем дифференциальных уравнений осуществлялась в среде программирования математического пакета Matlab. Интегрирование осуществлялось с применением встроенных функций и модулей [14].

Наиболее рациональной является функция ode45. Точность численного решения составляла не менее 10^{-6} как в абсолютных, так и относительных отклонениях. Векторизация вычислений позволяет ускорить построение численного решения. На временном интервале

1 000 единиц времени решение системы 100 дифференциальных уравнений не превышало одной минуты.

Заключение

Разработанные модели вселения популяции в новый ареал объясняют неравномерную плотность заселения участков различной емкости и качеством трофического ресурса. Это относится как к популяциям, осваивающими территорию как всей популяцией в целом, так и ее отдельными группировками. Основной принцип закрепления популяции на новой территории – скорость роста численности популяции на всех участках обитания должна превосходить скорость ухода части особей с осваиваемых участков.

Список литературы:

1. Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Смирнов Н. А., Пац Е. Н. Союзный короед – новый вызов для лесозащиты в Сибири // Сибирский лесной журнал. 2023. №1. С. 43–57. EDN: FXJYVC. <https://doi.org/10.15372/SJFS20230105>
2. Петросян В. Г., Осипов Ф. А., Фенева И. Ю., Дергунова Н. Н., Хляп Л. А. Моделирование экологических ниш самых опасных инвазионных видов топ-100 России: проверка гипотезы консерватизма экологических ниш // Известия РАН. Серия биологическая 2023. №7. С. S70–S92. EDN: VHADJX. <https://doi.org/10.31857/S102634702360022X>
3. Будянский А. В. Численное исследование влияния направленной миграции неаборигенных видов на инвазивные сценарии // Вестник Удмуртского университета. математика. механика. компьютерные науки. 2023. Т. 33. Вып. 4. С. 551–562. <https://doi.org/10.35634/vm230401>
4. Переварюха А. Ю., Михайлов В. В., Трофимова И. В. Описательные средства нелинейных эффектов гибридных систем при моделировании агрессивных инвазий // Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем. 2023. Вып. 8. <https://doi.org/10.23885/2500-395X-2023-1-8-39-44>
5. Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.
6. Вяткин П. С. Динамика коряжской популяции лося (*Alces Alces Linnaeus*, 1758). // Амурский зоологический журнал. 2012. № 5(4). С. 403-410.
7. Глушков В. М., Сафонов В. Г., Сергеев А. А., Шевнина М. С. Анализ динамики популяций лося на Южном Урале // Теоретическая и прикладная экология. 2013. №2. С. 153-160. EDN: QZFFWB.
8. Данилов П. И., Панченко Д. В. Расселение и некоторые особенности экологии кабана за северным пределом его исторического ареала в Европейской части России // Экология. 2012. №1. С. 48-54. EDN: OOWSFL.
9. Громов В. С. Пространственно-этологическая популяция грызунов. М.: КМК. 2008. 581 с.
10. Бабаев Э. А., Яровенко Ю. А., Насруллаев Н. И. Особенности пространственной структуры популяции кавказской серны (*Lupicarpa lupicarpa Caucasicus*) в Тляратинском заказнике (Дагестан) // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. №9. С. 1108–1116. EDN: WKCZVT. <https://doi.org/10.7868/S0044513416070035>
11. Гончарова А. Б., Виль М. Ю., Колпак Е. П. Камерная модель новообразования // Наука и бизнес: пути развития. 2022. №8(134). С. 36-40.
12. Хохлова Т. Ю. Черный дрозд (*Turdus merula*) северо-восточной границы ареала:

особенности территориальных связей и миграций в период формирования периферийной популяции // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. №2. С. 212-221. EDN: KZYHFD.

13. Кривополенова С. Д., Гончарова А. Б. Первичный анализ данных для построения системы поддержки принятия решений // Процессы управления и устойчивость. 2019. Т. 6. № 1. С. 250-254.

14. Гончарова А. Б., Виль М. Ю. Имитационное моделирование лечения онкологического заболевания с использованием приложения Matlab Simbiology // Моделирование систем и процессов. 2021. Т. 14. №3. С. 90-96. EDN: TMTSTS. <https://doi.org/10.12737/2219-0767-2021-14-3-90-96>

References:

11. Krivets, S. A., Kerchev, I. A., Bisirova, E. M., Smirnov, N. A., & Pats, E. N. (2023). Soyuznyi koroed – novyi vyzov dlya lesozashchity v Sibiri. *Sibirskii lesnoi zhurnal*, (1), 43–57. (in Russian). EDN: FXJYVC. <https://doi.org/10.15372/SJFS20230105>

2. Petrosyan, V. G., Osipov, F. A., Feneva, I. Yu., Dergunova, N. N., & Khlyap, L. A. (2023). Modelirovanie ekologicheskikh nish samykh opasnykh invazionnykh vidov top-100 Rossii: proverka gipotezy konservatizma ekologicheskikh nish. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, (7), S70–S92. (in Russian). EDN: VHADJX. <https://doi.org/10.31857/S102634702360022X>

3. Budyanskii, A. V. (2023). Chislennoe issledovanie vliyaniya napravlennoi migratsii neaborigennykh vidov na invazivnye stsenarii. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. matematika. mekhanika. komp'yuternye nauki*, 33(4), 551–562. (in Russian). <https://doi.org/10.35634/vm230401>

4. Pepevayuxa, A. Yu., Mikhailov, V. V., & Trofimova, I. V. (2023). Opisatel'nye sredstva nelineinykh effektov gibridnykh sistem pri modelirovanii agressivnykh invazii. *Sistemnyi analiz i modelirovanie ekonomicheskikh i ekologicheskikh system*, 8. (in Russian). <https://doi.org/10.23885/2500-395Kh-2023-1-8-39-44>

5. Bigon, M., Kharper, D., & Taunsend, K. (1989). *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva*. Moscow. (in Russian).

6. Vyatkin, P. S. (2012). Dinamika koryakskoi populyatsii losya (Alces Alces Linnaeus, 1758). *Amurskii zoologicheskii zhurnal*, 5(4), 403-410. (in Russian).

7. Glushkov, V. M., Safonov, V. G., Sergeev, A. A., & Shevnina, M. S. (2013). Analiz dinamiki populyatsii losya na Yuzhnom Urale. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*, (2), 153-160. (in Russian). EDN: QZFFWB.

8. Danilov, P. I., & Panchenko, D. V. (2012). Rasselenie i nekotorye osobennosti ekologii kabana za severnym predelom ego istoricheskogo areala v Evropeiskoi chasti Rossii. *Ekologiya*, (1), 48-54. (in Russian). EDN: OOWSFL.

9. Gromov, V. S. (2008). *Prostranstvenno-etologicheskaya populyatsiya gryzunov*. Moscow.

10. Babaev, E. A., Yarovenko, Yu. A., & Nasrullaev, N. I. (2016). Osobennosti prostranstvennoi struktury populyatsii kavkazskoi serny (*Rupicapra Rupicapra Caucasia*) v Tlyaratinskoy zakaznike (Dagestan). *Zoologicheskii zhurnal*, 95(9), 1108–1116. (in Russian). EDN: WKCZVT. <https://doi.org/10.7868/S0044513416070035>

11. Goncharova, A. B., Vil', M. Yu., & Kolpak, E. P. (2022). Kamernaya model' novoobrazovaniya. *Nauka i biznes: puti razvitiya*, (8(134)), 36-40. (in Russian).

12. Khokhlova, T. Yu. (2010). Chernyi drozd (*Turdus merula*) severo-vostochnoi granitsy areala: osobennosti territorial'nykh svyazei i migratsii v period formirovaniya periferiinoi populyatsii. *Zoologicheskii zhurnal*, 89(2), 212-221. EDN: KZYHFD.

13. Krivopolenova, S. D., & Goncharova, A. B. (2019). Pervichnyi analiz dannykh dlya

postroeniya sistemy podderzhki prinyatiya reshenii. *Protsessy upravleniya i ustoichivost'*, 6(1), 250-254. (in Russian).

14. Goncharova, A. B., & Vil', M. Yu. (2021). Imitatsionnoe modelirovanie lecheniya onkologicheskogo zabolevaniya s ispol'zovaniem prilozheniya Matlab Simbiology. *Modelirovanie sistem i protsessov*, 14(3), 90-96. (in Russian). EDN: TMTSTS. <https://doi.org/10.12737/2219-0767-2021-14-3-90-96>

*Работа поступила
в редакцию 17.01.2024 г.*

*Принята к публикации
24.01.2024 г.*

Ссылка для цитирования:

Аброськина А. М., Колпак Е. П. Численное моделирование инвазии популяций // Бюллетень науки и практики. 2024. Т. 10. №2. С. 53-60. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/99/06>

Cite as (APA):

Abroskina, A., & Kolpak, E. (2024). Numerical Simulation of Population Invasion. *Bulletin of Science and Practice*, 10(2), 53-60. (in Russian). <https://doi.org/10.33619/2414-2948/99/06>