Ки&М

АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ЖИВЫХ СИСТЕМ

УДК: 517.958:57

О миграции популяции по экологической нише с пространственно неоднородной локальной емкостью

Р. М. Айнбиндер^{1,2,а}, А. Э. Рассадин^{3,b}

¹Кафедра информационных технологий в гуманитарных исследованиях, Нижегородский

государственный университет им. Н.И.Лобачевского,

Россия, 603022, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23

²Кафедра математики, Волжский государственный университет водного транспорта,

Россия, 603950, г. Нижний Новгород, ул. Нестерова, д. 5

³Кафедра фундаментальной математики, Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики»,

Россия, 603155, г. Нижний Новгород, ул. Большая Печерская, д. 25/12

E-mail: a romain@inbox.ru, b aerassadin@hse.ru

Получено 05.02.2025, после доработки — 24.04.2025. Принято к публикации 27.05.2025.

Статья посвящена описанию процесса миграции некоторой популяции с учетом пространственной неоднородности локальной емкости экологической ниши. Предполагается, что эта пространственная неоднородность обусловлена различными природными или искусственными факторами. Математическая модель рассматриваемого процесса миграции представляет собой задачу Коши на прямой для некоторого квазилинейного уравнения в частных производных первого порядка, которому удовлетворяет линейная плотность численности рассматриваемой популяции. В данной работе найдено общее решение этой задачи Коши для произвольной зависимости локальной емкости экологической ниши от пространственной координаты. Это общее решение было применено для описания миграции рассматриваемой популяции в двух различных случаях: в случае зависимости локальной емкости экологической ниши от пространственной координаты в виде гладкой ступеньки и в случае холмообразной зависимости локальной емкости экологической ниши от пространственной координаты. В обоих случаях решение задачи Коши выражается через высшие трансцендентные функции. Наложением специальных соотношений на параметры модели эти высшие трансцендентные функции сводятся к элементарным функциям, что позволяет получить точные решения модели в явном виде, выраженные через элементарные функции. С помощью этих точных решений реализована обширная программа вычислительных экспериментов, показывающих, как начальная плотность популяции гауссовской формы рассеивается на рассмотренных двух видах пространственной неоднородности локальной емкости экологической ниши. Эти вычислительные эксперименты показали, что при прохождении и через ступенеобразную, и через холмообразную пространственную неоднородность локальной емкости экологической ниши с узкой, по сравнению с характерным пространственным масштабом этих неоднородностей, шириной гауссоиды ее начальной плотности система забывает свое начальное состояние. В частности, если интерпретировать исследуемую систему как популяцию, обитающую в протяженной спокойной прямолинейной реке вдоль ее русла, то можно утверждать, что при таком начальном условии после того, как течение этой реки пронесет рассматриваемую популяцию через область пространственной неоднородности локальной емкости экологической ниши, плотность численности популяции становится квазипрямоугольной функцией.

Ключевые слова: метод характеристик, уравнение Бернулли, гипергеометрическая функция Гаусса, гипергеометрическая функция Аппеля

Публикация подготовлена в ходе проведения исследования (грант № 25-00-014 «Новый численно-аналитический метод решения задач Коши для эволюционных уравнений и систем эволюционных уравнений с квадратичной нелинейностью») в рамках Программы «Научный фонд Национального исследовательского университета "Высшая школа экономики" (НИУ ВШЭ)».

> (С) 2025 Роман Михайлович Айнбиндер, Александр Эдуардович Рассадин Статья доступна по лицензии Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Unported License. Чтобы получить текст лицензии, посетите веб-сайт http://creativecommons.org/licenses/by-nd/3.0/ или отправьте письмо в Creative Commons, PO Box 1866, Mountain View, CA 94042, USA.

Ки&М

ANALYSIS AND MODELING OF COMPLEX LIVING SYSTEMS

UDC: 517.958:57

On population migration in an ecological niche with a spatially heterogeneous local capacity

R. M. Ainbinder^{1,2,a}, A. E. Rassadin^{3,b}

¹Department of Information Technologies in Humanitarian Studies, Lobachevsky State University,

23 Gagarin ave., Nizhny Novgorod, 603022, Russia

²Department of Mathematics, Volga State University of Water Transport,

5 Nesterov st., Nizhny Novgorod, 603950, Russia

³Department of Fundamental Mathematics, HSE University,

25/12 Bolshaya Pecherskaya st., Nizhny Novgorod, 603155, Russia

E-mail: a romain@inbox.ru, b aerassadin@hse.ru

Received 05.02.2025, after completion – 24.04.2025. Accepted for publication 27.05.2025.

The article describes the migration process of a certain population, taking into account the spatial heterogeneity of the local capacity of the ecological niche. It is assumed that this spatial heterogeneity is caused by various natural or artificial factors. The mathematical model of the migration process under consideration is a Cauchy problem on a straight line for some quasi-linear partial differential equation of the first order, which is satisfied by the linear population density under consideration. In this paper, a general solution to this Cauchy problem is found for an arbitrary dependence of the local capacity of an ecological niche on the spatial coordinate. This general solution was applied to describe the migration of the population in question in two different cases: in the case of a dependence of the local capacity of the ecological niche on the spatial coordinate in the form of a smooth step and in the case of a hill-like dependence of the local capacity of the ecological niche on the spatial coordinate. In both cases, the solution to the Cauchy problem is expressed in terms of higher transcendental functions. By applying special relations to the model parameters, these higher transcendental functions are reduced to elementary functions, which makes it possible to obtain exact model solutions explicitly expressed in terms of elementary functions. With the help of these precise solutions, an extensive program of computational experiments has been implemented, showing how the initial population density of the Gaussian form is dispersed by the considered two types of spatial heterogeneity of the local capacity of the ecological niche. These computational experiments have shown that when passing through both step-like and hill-like spatial inhomogeneities of the local capacity of an ecological niche with a narrow Gaussian width of its initial density compared to the characteristic spatial scale of these inhomogeneities, the system forgets its initial state. In particular, if we interpret the system under study as a population living in an extended calm rectilinear river along its bed, then it can be argued that under this initial condition, after the current of this river carries the population under consideration through the area of spatial heterogeneity of the local capacity of the ecological niche, the population density becomes a quasi-rectangular function.

Keywords: method of characteristics, Bernoulli equation, the Gaussian hypergeometric function, Appell hypergeometric function

Citation: Computer Research and Modeling, 2025, vol. 17, no. 3, pp. 483-500 (Russian).

The publication was prepared within the framework of the Academic Fund Program at HSE University (grant No. 25-00-014 "A new numerical-analytical method for solving Cauchy problems for evolutionary equations and systems of evolutionary equations with quadratic nonlinearity").

© 2025 Roman M. Ainbinder, Alexander E. Rassadin This work is licensed under the Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Unported License. To view a copy of this license, visit http://creativecommons.org/licenses/by-nd/3.0/ or send a letter to Creative Commons, PO Box 1866, Mountain View, CA 94042, USA.

1. Введение

Изучение миграции популяций является одним из важнейших разделов популяционной динамики, поскольку понимание механизмов формирования таких явлений, как вспышки численности животных, пространственно-временные колебания численности животных, образование скоплений, представляет большой интерес как для науки, так и для практики.

Для описания этих явлений предложен широкий спектр математических моделей: уравнения в частных производных типа «реакция – диффузия» [Clair et al., 2024; Roques, Bonnefon, 2016], интегральные и интегро-дифференциальные уравнения для учета нелокальных взаимодействий в популяции [Gushing, 2010; Lee et al., 2001], теория клеточных автоматов [Белотелов, Коноваленко, 2016] и т. д.

Впервые уравнение реакции – диффузии было введено в популяционную динамику А. Н. Колмогоровым, И. Г. Петровским и Н. С. Пискуновым, а именно, в работе [Kolmogorov et al., 1937] они рассмотрели популяцию Ферхюльста [Verhulst, 1838], которая также испытывает диффузионное распространение на действительной прямой:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \cdot \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \alpha \cdot n \cdot (N - n), \quad n(x, 0) = n_0(x), \quad x \in \mathbb{R},$$
(1)

где n(x, t) обозначает линейную плотность численности популяции в момент времени t в точке x, N — локальная емкость экологической ниши, определяемая доступными ей пищевыми ресурсами, α — приведенная плодовитость популяции, D — эффективный коэффициент диффузии, $n_0(x)$ — начальная плотность численности популяции.

Первоначально в статье [Kolmogorov et al., 1937] эффективный коэффициент диффузии был введен чисто феноменологически, однако позднее в работе [Timofeeff-Ressovsky, 1940] Н.В. Тимофеев-Ресовский дал ему биологическую интерпретацию как величине, пропорциональной квадрату радиуса индивидуальной активности особей рассматриваемой популяции.

Коэффициенты в нелинейном уравнении (1) являются постоянными величинами, что отражает то обстоятельство, что рассматриваемая система является пространственно-однородной. Но на самом деле предположение о зависимости коэффициентов уравнения (1) от пространственной координаты гораздо ближе к действительности. В частности, пространственная неоднородность системы может быть вызвана плохой экологией: повышенным радиационным фоном, химическим загрязнением и т. д. Однако в дополнение к механизму диффузии стихийные бедствия, такие как похолодание/потепление, наводнение, лесной пожар и т. д., могут привести к миграции популяции в целом. Это означает, что в уравнение (1) необходимо ввести также адвективный член. Такие модели сейчас интенсивно рассматриваются в математической эпидемиологии [Аристов и др., 2021; Бугров, Рассадин, 2022; Подолин, Рассадин, 2024].

Таким образом, целесообразно заменить уравнение (1) следующим уравнением:

$$\frac{\partial n}{\partial t} + c(x)\frac{\partial n}{\partial x} = D\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \alpha(x) \cdot n \cdot (N(x) - n).$$
⁽²⁾

К сожалению, из-за отсутствия общей теории для нелинейного параболического уравнения (2) оно может быть решено только численно, поэтому для какого-либо продвижения в изучении пространственно-неоднородной миграции необходимо определиться со способом упрощения уравнения (2).

Наиболее очевидный способ упрощения уравнения (2) состоит в следующем: пусть l – характерный пространственный масштаб начального условия $n_0(x)$ для уравнения (2), и пусть выполняется следующее неравенство:

$$D \ll l \cdot \max_{x \in R} |c(x)|,\tag{3}$$

2025, T. 17, № 3, C. 483–500

тогда диффузионным членом, по сравнению с адвективным, в уравнении (2) можно пренебречь и вместо задачи Коши для нелинейного уравнения диффузии (2) можно исследовать задачу Коши для следующего нелинейного уравнения переноса:

$$\frac{\partial n}{\partial t} + c(x)\frac{\partial n}{\partial x} = \alpha(x) \cdot n \cdot (N(x) - n).$$
(4)

Неравенство (3) означает, что скорость миграции преобладает над индивидуальной активностью особей в популяции.

Уравнение (4) является дифференциальным уравнением в частных производных первого порядка, для которого разработана общая теория [Карташев, Рождественский, 1980], следовательно, оно намного проще уравнения (2).

Выбор различных зависимостей от пространственной координаты для локальной скорости миграции c(x), локальной приведенной плодовитости популяции $\alpha(x)$ и локальной емкости экологической ниши N(x) дает множество возможных сценариев поведения решений уравнения (4). Поэтому в данной работе мы ограничим себя рассмотрением ситуации, когда скорость миграции и плодовитость популяции постоянны, а при изменении координаты изменяется только локальная емкость экологической ниши.

Таким образом, мы будем иметь дело со следующей задачей Коши:

$$\frac{\partial n}{\partial t} + c \frac{\partial n}{\partial x} = \alpha \cdot n \cdot (N(x) - n), \quad n(x, 0) = n_0(x), \quad x \in \mathbb{R}.$$
(5)

В этом случае функцию n(x, t) можно интерпретировать как плотность численности популяции, обитающей в спокойной реке вдоль ее русла, причем адвекция обусловлена течением реки, а пространственная неоднородность локальной емкости экологической ниши — внешними условиями.

Далее статья организована следующим образом: в § 2 описано построение точного решения задачи Коши (5) с помощью метода характеристик. В § 3 рассматривается конкретный пример точного решения задачи Коши (5) для локальной емкости экологической ниши N(x), монотонно изменяющейся между двумя различными постоянными значениями. § 4 посвящен анализу конкретных примеров точного решения задачи Коши (5) для локальной емкости экологической ниши N(x), имеющей холмообразную форму. Заключительный раздел посвящен обсуждению полученных результатов и перспектив дальнейших исследований.

2. Общее решение исходной задачи Коши для произвольной локальной емкости экологической ниши

Задача Коши (5) может быть решена точно с помощью метода характеристик [Карташев, Рождественский, 1980], а именно уравнения характеристик имеют вид

$$\frac{dx}{dt} = c, \quad x\big|_{t=0} = y, \quad y \in R,\tag{6}$$

И

$$\frac{dn}{dt} = \alpha \cdot n \cdot (N(x) - n), \quad n\Big|_{t=0} = n_0(y), \tag{7}$$

где у — лагранжева координата.

Очевидно, что задача Коши (6) для эйлеровой координаты *x* имеет следующее точное решение:

$$x = y + c \cdot t. \tag{8}$$

Подставляя выражение (8) в уравнение (7), получаем следующее однопараметрическое семейство уравнений Бернулли, «нумеруемых» лагранжевой координатой у:

$$\frac{dn}{dt} = \alpha \cdot N(y + c \cdot t) \cdot n - \alpha \cdot n^2, \quad n\Big|_{t=0} = n_0(y).$$
(9)

Уравнение (9) сводится к линейному дифференциальному уравнению стандартной заменой переменных для уравнений Бернулли $z = \frac{1}{n}$ [Карташев, Рождественский, 1980]:

$$\frac{dz}{dt} = -\alpha \cdot N(y + c \cdot t) \cdot z + \alpha, \quad z\Big|_{t=0} = \frac{1}{n_0(y)}.$$
(10)

Поскольку задача Коши (10) является линейной, то она легко решается известным методом вариации постоянной [Карташев, Рождественский, 1980]:

$$z(y, t) = \left[\frac{1}{n_0(y)} + \alpha \cdot \int_0^t \exp\left(\alpha \cdot \int_0^\tau N(y + c \cdot \theta) \, d\theta\right) d\tau\right] \cdot \exp\left(-\alpha \cdot \int_0^t N(y + c \cdot \theta) \, d\theta\right). \tag{11}$$

Возвращаясь в формуле (11) к старой переменной *n*, получим выражение для плотности численности популяции через лагранжеву координату *y*:

$$n(y, t) = \frac{n_0(y) \cdot \exp\left(\alpha \cdot \int_0^t N(y + c \cdot \theta) \, d\theta\right)}{1 + \alpha \cdot n_0(y) \cdot \int_0^t \exp\left(\alpha \cdot \int_0^\tau N(y + c \cdot \theta) \, d\theta\right) d\tau}.$$
(12)

Наконец, подставив в формулу (12) соотношение (8), выведем зависимость плотности численности популяции от эйлеровой координаты *x* и времени:

$$n(x, t) = \frac{n_0(x - c \cdot t) \cdot \exp\left(\alpha \cdot \int_0^t N(x - c \cdot (t - \theta)) d\theta\right)}{1 + \alpha \cdot n_0(x - c \cdot t) \cdot \int_0^t \exp\left(\alpha \cdot \int_0^\tau N(x - c \cdot (t - \theta)) d\theta\right) \cdot d\tau}.$$
(13)

Эта формула является отправной точкой для дальнейшего анализа.

3. Рассеяние начального профиля популяции в форме гауссоиды на локальной емкости экологической ниши в виде гладкой ступеньки

Рассмотрим следующую зависимость локальной емкости экологической ниши N(x) от пространственной координаты x:

$$N(x) = N_1 + \frac{N_2 - N_1}{1 + \exp\left(-\frac{x}{L}\right)}, \quad 0 < N_1 < N_2.$$
(14)

Эта функция монотонно возрастает от значения N_1 к значению N_2 с характерным размером переходной области между этими двумя значениями порядка L. Ее типичный график представлен на рис. 1.

Подстановка функции (14) в формулу (12) приводит к громоздким вычислениям, поэтому подробное их описание вынесено в приложение 1.



Рис. 1. Ступенчатая зависимость локальной емкости экологической ниши от координаты

Окончательное выражение для линейной плотности популяции, записанное через лагранжеву координату, имеет вид

$$n = \frac{n_0(y) \cdot e^{\alpha N_1 t} \cdot \left(1 + e^{(y+ct)/L}\right)^a}{\left(1 + e^{y/L}\right)^a + \frac{n_0(y)}{N_1} \cdot \left[e^{\alpha N_1 t} {}_2F_1\left(-a, b, b+1; -e^{(y+ct)/L}\right) - {}_2F_1\left(-a, b, b+1; -e^{y/L}\right)\right]},$$
(15)

где ${}_{2}F_{1}(-a, b, b+1; z)$ — это гипергеометрическая функция Гаусса [Bateman, Erdelyi, 1953], а значения $a = \frac{\alpha \cdot L \cdot (N_{2} - N_{1})}{c}$ и $b = \frac{\alpha \cdot L \cdot N_{1}}{c}$ являются параметрами как решения, так и гипергеометрической функции.

Возвращаясь к эйлеровой координате (8) в формуле (15), получаем

$$n(x, t) = \frac{n_0(x - ct) \cdot e^{\alpha N_1 t} \cdot \left(1 + e^{x/L}\right)^a}{\left(1 + e^{(x - ct)/L}\right)^a + \frac{n_0(x - ct)}{N_1} \cdot \left[e^{\alpha N_1 t} \cdot {}_2F_1\left(-a, b, b + 1; -e^{x/L}\right) - {}_2F_1\left(-a, b, b + 1; -e^{(x - ct)/L}\right)\right]}.$$
(16)

В качестве начального условия для задачи Коши (5) удобно выбрать гауссоиду с амплитудой A, эффективной шириной l и положением максимума x_0 :

$$n_0(x) = A \cdot \exp\left[-\frac{(x - x_0)^2}{l^2}\right].$$
 (17)

В частности, если предположить, что в выражении (17) $x_0 < 0$, но $|x_0| \gg L$, то в случае, когда $l \ll L$, пространственно-временную эволюцию функции (16) можно рассматривать как рассеяние начальной плотности численности популяции (17) на профиле (14) локальной емкости экологической ниши.

Далее, как известно [Bateman, Erdelyi, 1953], гауссова гипергеометрическая функция может быть представлена следующим интегралом:

$${}_{2}F_{1}(-a, b, b+1; z) = b \cdot \int_{0}^{1} \zeta^{b-1} (1-\zeta \cdot z)^{a} d\zeta,$$
(18)

причем на комплексной плоскости с разрезом вдоль действительной оси от 1 до +∞ этот интеграл является однозначной аналитической функцией.

Если a = 0, то из этого выражения легко видеть, что ${}_2F_1(0, b, b + 1; z) = 1$, и формула (16) сводится к следующей формуле:

$$n(x, t) = \frac{n_0(x - ct) \cdot \exp(\alpha N_2 t)}{1 + n_0(x - ct) \cdot \frac{\exp(\alpha N_2 t) - 1}{N_2}}.$$
(19)

Плотность численности популяции (19) соответствует ситуации, когда $N_2 = N_1$, и согласно формуле (14) в этом случае пространственная неоднородность локальной емкости экологической ниши отсутствует.

Но в других случаях работа с выражениями (15) или (16) весьма затруднительна из-за того, что функция (18) является высшей трансцендентной функцией. Тем не менее существует способ обойти эти трудности, а именно, если параметр a является положительным целым числом, а параметр b — рациональным числом, или a является рациональным числом, а b — положительным целым числом, или параметр a и параметр b являются рациональными числами, а a + b — положительным целым числом, то в соответствии с теоремой Чебышёва об интегрировании биномиальных дифференциалов [Hardy, 1966] для этих значений параметров интеграл (18) выражается через элементарные функции.

Такая рациональная аппроксимация заполняет достаточно плотно пятимерное пространство параметров распределенной динамической системы (5) с локальной емкостью экологической ниши (19) с координатами (c, α , L, N_1 , N_2), поэтому, оперируя лишь элементарными функциями, можно получить полную картину поведения этой динамической системы.

Например, если выбрать $N_2 = 2N_1$ и $c = \alpha \cdot L \cdot N_1$, то b = 1 и a = 1, следовательно, интеграл (18) сводится к следующей линейной функции:

$$_{2}F_{1}(-1, 1, 2; z) = 1 - \frac{z}{2}.$$
 (20)

Комбинируя формулы (16) и (20), получаем

$$n(x, t) = \frac{n_0(x - ct) \cdot \exp(\alpha N_1 t) \cdot \left(1 + \exp\frac{x}{L}\right)}{1 + \exp\frac{x - ct}{L} + \frac{n_0(x - ct)}{N_1} \cdot \left[\exp(\alpha N_1 t) \cdot \left(1 + \frac{1}{2}\exp\frac{x}{L}\right) - 1 - \frac{1}{2}\exp\frac{x - ct}{L}\right]},$$
(21)

где начальная численность популяции $n_0(x)$ выбирается в виде гауссоиды (17).

При фиксированном значении положения максимума x_0 в функции (17) можно варьировать амплитуду гауссианы A относительно асимптотических уровней N_1 и N_2 локальной емкости экологической ниши (14).

Рисунки 2–4 показывают зависимость плотность численности популяции (21) с начальным условием (17) по координате в различные моменты безразмерного времени $\tau = \alpha N_1 t$ во всех этих ситуациях, а именно, графики на рис. 2 соответствуют случаю $A = 0.5N_1$ (A меньше, чем N_1), графики на рис. 3 соответствуют случаю $A = 1.5N_1$ (A между N_1 и N_2), и графики на рис. 4 соответствуют случаю $A = 3.5N_1$ (A больше, чем N_2). При построении всех этих графиков положение

максимума начального условия (17) выбирается следующим образом: $x_0 = -5L$, а соотношение между эффективной шириной l гауссоиды (17) и характерной шириной L ступенчатой зависимости локальной емкости экологической ниши (14) равно l = 0,25L.

Из рис. 2–4 видно, что с увеличением времени происходит смещение графиков плотности численности популяции в область больших значений координат в соответствии с наличием переносного члена $c \cdot \frac{\partial n}{\partial x}$ в уравнении (5).



Рис. 2. Прохождение популяции с гауссовым начальным профилем плотности ее численности через ступенчатую локальную емкость экологической ниши при амплитуде гауссоиды $A = 0.5N_1$ и ее характерной ширине l = 0.25L, где N_1 — асимптотическое значение емкости ниши на минус бесконечности и L — характерный пространственный масштаб ступеньки

Обратим внимание, что во время распространения через локальную емкость экологической ниши (14) график плотности численности популяции становится асимметричным, а затем симметрия восстанавливается, но тип симметрии меняется с гауссовской на все более похожую на прямоугольную функцию. Далее, из рис. 2–4 видно, что для значений A, больших, чем N_1 , максимальное значение плотности численности популяции сначала уменьшается, а затем увеличивается с координатой. При значениях A, меньших, чем N_1 , наоборот, максимум плотности популяции всегда увеличивается. Но в обоих случаях он ограничен величиной N_2 . Таким образом, после прохождения ступеньки система забывает свое начальное состояние.

Безусловно, выражение (21) справедливо при любом соотношении между характерной шириной L ступеньки (14) и эффективной шириной l гауссоиды (17). Более того, вместо одномерных графиков на рис. 2–4 по формуле (21) можно нарисовать двумерные поверхности плотности численности популяции в зависимости от координаты и времени, которые дают представление о пространственно-временной эволюции системы в целом. На рис. 5 показана такая трехмерная поверхность при $A = 3,5N_1$ и l = 3L.



Рис. 3. Прохождение популяции с гауссовым начальным профилем плотности ее численности через ступенчатую локальную емкость экологической ниши при амплитуде гауссоиды $A = 1,5N_1$ и ее характерной ширине l = 0,25L, где N_1 — асимптотическое значение емкости ниши на минус бесконечности и L — характерный пространственный масштаб ступеньки



Рис. 4. Прохождение популяции с гауссовым начальным профилем плотности ее численности через ступенчатую локальную емкость экологической ниши при амплитуде гауссоиды $A = 3,5N_1$ и ее характерной ширине l = 0,25L, где N_1 — асимптотическое значение емкости ниши на минус бесконечности и L — характерный пространственный масштаб ступеньки



Рис. 5. Прохождение популяции с гауссовым начальным профилем плотности ее численности через ступенчатую локальную емкость экологической ниши при амплитуде гауссоиды $A = 3,5N_1$ и ее характерной ширине l = 3L, где N_1 — асимптотическое значение емкости ниши на минус бесконечности и L — характерный пространственный масштаб ступеньки

4. Рассеяние начального профиля популяции в форме гауссоиды на холмообразной локальной емкости экологической ниши

Легко видеть, что зависимость локальной емкости экологической ниши (14) можно переписать в следующем виде:

$$N(x) = \frac{N_1 + N_2}{2} + \frac{N_2 - N_1}{2} \cdot \text{th} \frac{x}{2L}.$$
(22)

Используя представление (22), можно из двух ступенчатых зависимостей построить холмообразную зависимость локальной емкости экологической ниши от *x*:

$$N(x) = N_1 + \frac{N_2 - N_1}{2} \cdot \left[\text{th} \, \frac{x}{2L} - \text{th} \, \frac{x - x_c}{2L} \right], \quad 0 < N_1 < N_2,$$
(23)

где x_c — параметр, определяющий эффективную ширину такого холма, а L — характерная ширина каждого из склонов холма. Его типичный график представлен на рис. 6.

Подстановка функции (23) в формулу (12) приводит к громоздким вычислениям, поэтому они перенесены в приложение 2.

Окончательное выражение для плотности численности популяции, преодолевающей холм (23), выраженное через лагранжеву координату, имеет вид

$$\frac{n(y, t)}{N_1} = \frac{\frac{n_0(y)}{N_1} \cdot \exp(\alpha N_1 t) \cdot \psi(y + ct)}{\psi(y) + \frac{n_0(y)}{N_1} \cdot \exp\left(-\frac{ax_c}{2L}\right) \cdot \left[\exp(\alpha N_1 t) \cdot \varphi(y + ct) - \varphi(y)\right]},$$
(24)



Рис. 6. Холмообразная зависимость локальной емкости экологической ниши от координаты

где функция $\varphi(y)$ выражается через первую гипергеометрическую функцию Аппеля [Bateman, Erdelyi, 1953]:

$$\varphi(y) = F_1\left(b, -a, a, b+1; -\exp\frac{y}{L}, -\exp\frac{y-x_c}{L}\right),$$
(25)

а $\psi(y)$ — вспомогательная функция:

$$\psi(y) = \left(\frac{\operatorname{ch} \frac{y}{2L}}{\operatorname{ch} \frac{y-x_c}{2L}}\right)^a.$$
(26)

Возвращаясь к эйлеровой координате (8) в формуле (24), получаем

$$\frac{n(x,t)}{N_1} = \frac{\frac{n_0(x-ct)}{N_1} \cdot \exp(\alpha N_1 t) \cdot \psi(x)}{\psi(x-ct) + \frac{n_0(x-ct)}{N_1} \cdot \exp\left(-\frac{ax_c}{2L}\right) \cdot \left[\exp(\alpha N_1 t) \cdot \varphi(x) - \varphi(x-ct)\right]}.$$
(27)

Как известно [Bateman, Erdelyi, 1953], первая гипергеометрическая функция Аппеля, возникающая в формуле (25), может быть представлена следующим определенным интегралом:

$$F_1(b, -a, a, b+1; z, w) = b \int_0^1 \zeta^{b-1} \left(\frac{1-\zeta z}{1-\zeta w}\right)^a d\zeta.$$
 (28)

Функция (28) является высшей трансцендентной функцией, тем не менее и в этом случае существуют рациональные представления параметров *a* и *b*, которые достаточно плотны в пространстве параметров и при которых интеграл (28) также выражается через элементарные функции. Например, если, как и в предыдущем разделе, выбрать $N_2 = 2N_1$ и $c = \alpha \cdot L \cdot N_1$, то b = 1 и a = 1, и интеграл (28) сведется к функции:

$$F_1(1, -1, 1, 2; z, w) = \frac{z}{w} + \left(\frac{z}{w} - 1\right) \cdot \frac{\ln(1 - w)}{w}.$$
(29)

Таким образом, в этом случае функция (25) сводится к следующей функции:

$$\varphi(y) = \exp\frac{x_c}{L} - \exp\frac{x_c - y}{L} \cdot \left(\exp\frac{x_c}{L} - 1\right) \cdot \ln\left(1 + \exp\frac{y - x_c}{L}\right). \tag{30}$$

Рисунки 7–9 показывают зависимость плотность численности популяции (27) с функцией (30) и начальным условием (17) по координате в различные моменты безразмерного времени $\tau = \alpha N_1 t$, а именно, графики на рис. 7 соответствуют случаю $A = 0.5N_1$ (A меньше, чем N_1), графики на рис. 8 соответствуют случаю $A = 1.5N_1$ (A между N_1 и N_2), и графики на рис. 9 соответствуют случаю $A = 3.5N_1$ (A больше, чем N_2). Для всех этих графиков положение максимума начального состояния (17) и эффективная ширина холма выбираются следующим образом: $x_0 = -5L$ и $x_c = 10L$, а соотношение между эффективной шириной l гауссоиды (17) и характерной шириной L склона холма (23) равно l = 0.25L.



Рис. 7. Прохождение популяции с гауссовым начальным профилем плотности ее численности через холмообразную локальную емкость экологической ниши при амплитуде гауссоиды $A = 0.5N_1$ и ее характерной ширине l = 0.25L, где N_1 — асимптотическое значение емкости ниши на минус бесконечности и L — характерная ширина склона холма

Из рис. 7–9 видно, что после прохождения холма амплитуда плотности численности популяции ограничивается N_1 , эффективная ширина плотности численности популяции постепенно увеличивается, а форма ее графика становится все более прямоугольной, т. е. после прохождения холма система забывает свое начальное состояние.



Рис. 8. Прохождение популяции с гауссовым начальным профилем плотности ее численности через холмообразную локальную емкость экологической ниши при амплитуде гауссоиды $A = 1.5N_1$ и ее характерной ширине l = 0.25L, где N_1 — асимптотическое значение емкости ниши на минус бесконечности и L — характерная ширина склона холма



Рис. 9. Прохождение популяции с гауссовым начальным профилем плотности ее численности через холмообразную локальную емкость экологической ниши при амплитуде гауссоиды $A = 3,5N_1$ и ее характерной ширине l = 0,25L, где N_1 — асимптотическое значение емкости ниши на минус бесконечности и L — характерная ширина склона холма

2025, T. 17, № 3, C. 483-500

Очевидно, что выражение (27) справедливо при любом соотношении между характерной шириной L склона холма (23) и эффективной шириной l гауссоиды (17), а построенные по нему трехмерные графики плотности численности популяции в зависимости от координаты и времени дают представление о пространственно-временной эволюции системы в целом. На рис. 10 показана такая поверхность при $A = 3,5N_1$ и l = 3L.



Рис. 10. Прохождение популяции с гауссовым начальным профилем плотности ее численности через холмообразную локальную емкость экологической ниши при амплитуде гауссоиды $A = 3,5N_1$ и ее характерной ширине l = 3L, где N_1 — асимптотическое значение емкости ниши на минус бесконечности и L — характерная ширина склона холма

5. Заключение

В работе решена задача Коши (5). Этой задаче Коши дана следующая биологическая трактовка: популяции с плотностью n(x, t) и приведенной плодовитостью α живет в спокойной прямолинейной реке, текущей со скоростью c, при этом индивидуальная активность особей популяции мала (см. неравенство (3)), а локальная емкость экологической ниши N(x) зависит от координаты.

При анализе решений задачи Коши (5) с частными случаями этой зависимости в виде плавной ступеньки (14) и холма (23) установлен эффект забывания амплитуды и формы начального профиля плотности численности популяции (17) (см. рис. 2–4 и рис. 7–9), а именно, на больших

временах функция n(x, t) становится квазипрямоугольной, причем высота этого прямоугольника равна асимптотическому значению функции N(x) на +∞, а ширина этого прямоугольника медленно возрастает. Другими словами, после того, как река пронесет популяцию через неоднородность локальной емкости экологической ниши (14) или (23), плотность численности популяции становится на некотором отрезке практически равномерной, а вне его мгновенно спадает до нуля.

Далее, очевидно, метод редукции высших трансцендентных функций к интегралам от рациональных функций, предложенный в данной статье, может быть распространен на различные линейные комбинации как ступенчатой (22), так и холмообразной (23) локальной емкости экологической ниши.

Наконец, все полученные точные решения исходной задачи Коши (5) могут быть использованы в качестве начальных приближений для следующей задачи Коши:

$$\frac{\partial n}{\partial t} + c\frac{\partial n}{\partial x} = \alpha \cdot n \cdot (N(x) - n) + D\frac{\partial^2 n}{\partial x^2}, \quad n(x, 0) = n_0(x), \quad x \in \mathbb{R},$$
(31)

где предполагается, что эффективный коэффициент диффузии *D* очень мал. Таким образом, задача Коши (31) является сингулярно возмущенной, следовательно, ее асимптотическое решение может быть построено в рамках методики, развитой в монографии [Васильева, Бутузов, 1990].

В заключение отметим, что авторы предполагают, что введение в данной работе концепции пространственно-неоднородной локальной емкости экологической ниши приведет к повышению удельного веса аналитических и асимптотических методов по сравнению с численными методами при решении задач популяционной динамики.

Приложение 1

Вывод явного выражения (15) для плотности популяции разбивается на несколько шагов.

При внимательном рассмотрении формулы (12) становится очевидным, что первым шагом должно стать интегрирование локальной емкости экологической ниши (14):

$$\alpha \cdot \int_{0}^{t} N(y + c \cdot \theta) \, d\theta = \alpha N_1 t + a \cdot \ln \frac{1 + \exp \frac{y + ct}{L}}{1 + \exp \frac{y}{L}},\tag{A1.1}$$

где $a = \frac{\alpha L(N_2 - N_1)}{c}.$

Далее, потенцирование выражения (А1.1) дает

$$\exp\left(\alpha \cdot \int_{0}^{t} N(y+c\cdot\theta) \, d\theta\right) = \exp(\alpha N_{1}t) \cdot \left(\frac{1+\exp\frac{y+ct}{L}}{1+\exp\frac{y}{L}}\right)^{a}.$$
(A1.2)

Из формулы (А1.2) следует, что интеграл в знаменателе формулы (12) равен

$$\int_{0}^{t} \exp\left(\alpha \cdot \int_{0}^{\tau} N(y+c\cdot\theta) \, d\theta\right) d\tau = \frac{f(y,t) - f(y,0)}{\left(1 + \exp\frac{y}{L}\right)^{a}},\tag{A1.3}$$

где

$$f(y, t) = \int_{-\infty}^{t} \exp(\alpha N_1 \tau) \cdot \left(1 + \exp\frac{y + c\tau}{L}\right)^a d\tau.$$
(A1.4)

2025, T. 17, № 3, C. 483–500

Заменой переменной $\zeta = \exp\left[\frac{c(\tau-t)}{L}\right]$ интеграл (А1.4) сводится к следующему интегралу:

$$f(y, t) = \frac{\exp(\alpha N_1 t)}{\alpha N_1} \cdot b \cdot \int_0^1 \zeta^{b-1} \cdot \left(1 + \zeta \exp\frac{y + ct}{L}\right)^a d\zeta, \tag{A1.5}$$

где $b = \frac{\alpha L N_1}{c}$. С другой стороны, вспомним интегральное представление гипергеометрической функции Гаусса [Bateman, Erdelyi, 1953]:

$${}_{2}F_{1}(\mu, \nu, \sigma; z) = \frac{\Gamma(\sigma)}{\Gamma(\nu)\Gamma(\sigma - \nu)} \int_{0}^{1} \frac{\zeta^{\nu - 1}(1 - \zeta)^{\sigma - \nu - 1}}{(1 - z\zeta)^{\mu}} d\zeta,$$
(A1.6)

где $\operatorname{Re} \sigma > \operatorname{Re} \nu > 0$ и $\Gamma(\ldots)$ – гамма-функция [Bateman, Erdelyi, 1953].

Сравнив формулы (А1.5) и (А1.6) друг с другом, легко заметить, что

$$f(y, t) = \frac{\exp(\alpha N_1 t)}{\alpha N_1} \cdot {}_2F_1\left(-a, b, b+1, -\exp\frac{y+ct}{L}\right).$$
(A1.7)

Подставляя выражение (А1.7) в выражение (А1.3), получим

$$\int_{0}^{t} \exp\left(\alpha \cdot \int_{0}^{\tau} N(y+c\cdot\theta) \, d\theta\right) d\tau = \frac{e^{\alpha N_{1}t} \cdot {}_{2}F_{1}\left(-a, \, b, \, b+1; \, -e^{(y+ct)/L}\right) - {}_{2}F_{1}\left(-a, \, b, \, b+1; \, -e^{y/L}\right)}{\alpha \cdot N_{1} \cdot \left(1+e^{y/L}\right)^{a}}.$$
(A1.8)

Наконец, объединяя формулы (А1.2), (А1.8) и (12), приходим к выражению (15), описывающему переход плотности популяции через ступенчатое стационарное значение численности популяции.

Приложение 2

Чтобы вывести формулу (24) для плотности популяции, необходимо сначала проинтегрировать локальную емкость экологической ниши (23):

$$\alpha \cdot \int_{0}^{t} N(y + c \cdot \theta) \, d\theta = \alpha \cdot N_1 \cdot t + a \cdot \ln \frac{\operatorname{ch} \frac{y + ct}{2L}}{\operatorname{ch} \frac{y + ct - x_c}{2L}} - a \cdot \ln \frac{\operatorname{ch} \frac{y}{2L}}{\operatorname{ch} \frac{y - x_c}{2L}},\tag{A2.1}$$

где $a = \frac{\alpha L(N_2 - N_1)}{c}$. Далее, потенцирование выражения (A2.1) дает

$$\exp\left(\alpha \cdot \int_{0}^{t} N(y+c\cdot\theta) \, d\theta\right) = \exp(\alpha N_{1}t) \cdot \left(\frac{\operatorname{ch} \frac{y+ct}{2L}}{\operatorname{ch} \frac{y+ct-x_{c}}{2L}} \cdot \frac{\operatorname{ch} \frac{y-x_{c}}{2L}}{\operatorname{ch} \frac{y}{2L}}\right)^{a}.$$
(A2.2)

Из формулы (А2.2) следует, что интеграл в знаменателе формулы (12) равен

$$\int_{0}^{t} \exp\left(\alpha \cdot \int_{0}^{\tau} N(y + c \cdot \theta) \, d\theta\right) d\tau = \left(\frac{\operatorname{ch} \frac{y - x_c}{2L}}{\operatorname{ch} \frac{y}{2L}}\right)^a [g(y, t) - g(y, 0)],\tag{A2.3}$$

где

$$g(y, t) = \exp\left(-\frac{ax_c}{2L}\right) \cdot \int_{-\infty}^{t} \exp(\alpha N_1 \tau) \cdot \left(\frac{1 + \exp\frac{y + c\tau}{L}}{1 + \exp\frac{y + c\tau - x_c}{L}}\right)^a d\tau.$$
(A2.4)

Заменой переменной $\zeta = \exp\left[\frac{c(\tau-t)}{L}\right]$ интеграл (А2.4) сводится к следующему интегралу:

$$g(y, t) = \exp\left(-\frac{ax_c}{2L}\right) \cdot \frac{\exp(\alpha N_1 t)}{\alpha N_1} \cdot b \cdot \int_0^1 \zeta^{b-1} \cdot \left(\frac{1+\zeta \exp\frac{y+ct}{L}}{1+\zeta \exp\frac{y+ct-x_c}{L}}\right)^a d\zeta,$$
(A2.5)

где $b = \frac{\alpha L N_1}{c}$.

С другой стороны, вспомним интегральное представление первой гипергеометрической функции Аппеля [Bateman, Erdelyi, 1953]:

$$F_1(\beta, \gamma_1, \gamma_2, \delta; z, w) = \frac{\Gamma(\delta)}{\Gamma(\beta)\Gamma(\delta - \beta)} \int_0^1 \frac{\zeta^{\beta - 1}(1 - \zeta)^{\delta - \beta - 1}}{(1 - z\zeta)^{\gamma_1}(1 - w\zeta)^{\gamma_2}} d\zeta,$$
(A2.6)

где $\operatorname{Re} \delta > \operatorname{Re} \beta > 0$ и $\Gamma(\ldots)$ — гамма-функция [Bateman, Erdelyi, 1953].

Сравнивая формулы (А2.5) и (А2.6) друг с другом, легко видеть, что

$$g(y, t) = \exp\left(-\frac{ax_c}{2L}\right) \cdot \frac{\exp(aN_1t)}{aN_1} \cdot F_1\left(b, -a, a, b+1; -\exp\frac{y+ct}{L}, -\exp\frac{y-x_c+ct}{L}\right).$$
(A2.7)

Наконец, подставив формулы (A2.2), (A2.3) и (A2.7) в формулу (12), приходим к выражениям (24)–(27), описывающим прохождение плотности популяции через холмообразную локальную емкость экологической ниши (23).

Список литературы (References)

Аристов В. В., Строганов А. В., Ястребов А. Д. Применение модели кинетического типа для изучения пространственного распространения COVID-19 // Компьютерные исследования и моделирование. — 2021. — Т. 13, № 3. — С. 611–627.

Aristov V. V., Stroganov A. V., Yastrebov A. D. Primeneniye modeli kineticheskogo tipa dlya izucheniya prostranstvennogo rasprostraneniya [Application of the kinetic type model for study of a spatial spread of COVID-19] // Computer Research and Modeling. – 2021. – Vol. 13, No. 3. – P. 611–627 (in Russian).

Белотелов Н. В., Коноваленко И. А. Моделирование влияния подвижности особей на пространственно-временную динамику популяции на основе компьютерной модели // Компьютерные исследования и моделирование. — 2016. — Т. 8, № 2. — С. 297–305. Belotelov N. V., Konovalenko I. A. Modelirovaniye vliyaniya podvizhnosti osobey na prostranstvenno-vremennuyu dinamiku populyatsii na osnove kompyuternoi modeli [Modeling the impact of mobility of individuals on spacetime dynamics of a population by means of a computer model] // Computer Research and Modeling. — 2016. — Vol. 8,

No. 2. – P. 297–305 (in Russian).

Бугров В. О., Рассадин А. Е. Модель распространения пандемии с двумя стабильными состояниями // Материалы Международной научной юношеской школы-семинара имени Е. В. Воскресенского. — Саранск, 2022. — С. 40–48.

Bugrov V.O., Rassadin A.E. Model raspostraneniya pandemii s dvumya stabil'nimi sostoyaniyami [The model of the spread of a pandemic with two stable states] // Materialy Mezdunarodnoi nauchnoi yunosheskoi shkoly-seminara "Matematicheskoe modelirovanie, chislennye metody i programmnye kompleksy" imeni E. V. Voskresenskogo [Proceedings of the International Scientific Youth School-Seminar "Mathematical Modeling, Numerical Methods and Software complexes" named after E. V. Voskresensky (Saransk, July 14–18, 2022)]. – Saransk, 2022. – P. 40–48 (in Russian). *Васильева А.В., Бутузов В.* Ф. Асимптотические методы в теории сингулярных возмущений. — М.: Высшая школа, 1990. — 208 с.

Vasil'eva A. B., Butuzov V. F. Asimptoticheskiye metodi v teorii singulyarnih vozmushenii [Asymptotic methods in the theory of singular perturbations]. – Moscow: Vysshaya shkola Publisher, 1990. – 208 p. (in Russian).

- Карташев А. П., Рождественский Б. Л. Обыкновенные дифференциальные уравнения и основы вариационного исчисления. — М.: Наука, 1980. — 288 с. *Kartashev A. P., Rozhdestvenskii B. L.* Obiknovennie differentsial'nie uravneniya i osnovi variatsionnogo ischisleniya [Ordinary differential equations and the basics of calculus of variations]. — Moscow: Nauka Publisher, 1980. — 288 p.
- (in Russian). Подолин Д. А., Рассадин А. Э. О пространственно-неоднородном распространении болезни // Информационные технологии и математическое моделирование (ИТММ-2024). Материалы XXIII Международной конференции имени А. Ф. Терпугова. — Томск, 2024. — С. 293–298. Podolin D. A., Rassadin A. E. O prostranstvenno-neodnorodnom rasprostranenii bolezni [On the spatially heterogeneous spread of the disease] // Informatsionnye tehnologii i matematicheskoe modelirovanie (ITMM-2024). Materialy XXIII Mezdunarodnoi conferentsii imeni A. F. Terpugova [Informational technologies and mathematical modelling (ITMM-2024): Proceedings of the 23rd International Conference named after A. F. Terpugov (2024 October, 20–26)]. — Tomsk, 2024. — P. 293–298 (in Russian).
- Bateman H., Erdelyi A. Higher transcendental functions. Vol. 1. McGraw-Hill Book Company, Inc., 1953.
- *Clair R. S., Nevai A., Schugart R.* A reaction-diffusion model for population dynamics in patchy landscapes // Journal of Differential Equations. 2024. Vol. 405. P. 247–286.
- Gushing J. M. Volterra integrodifferential equations in population dynamics // Iannelli M. (ed.) Mathematics of Biology. – C.I.M.E. Summer Schools, Vol. 80. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2010.
- *Hardy G. H.* The integration of functions of a single variable. Cambridge University Press, 1966. 70 p.
- Kolmogorov A., Petrovsky I., Piscounov N. Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique // Moscou Univ. Bull. 1937. Vol. Math. 1 (6). P. 1–25.
- Lee C. T., Hoopse M. F., Diehl J., Gilliland W., Huxel G., Leaver E. V., Mccann K., Umbanhowar J., Moglner A. Non-local concepts and models in biology // Journal of Theoretical Biology. – 2001. – Vol. 210. – P. 201–219.
- *Roques L., Bonnefon O.* Modelling population dynamics in realistic landscapes with linear elements: a mechanistic-statistical reaction diffusion approach // PLoS ONE. – 2016. – Vol. 11, No. 3. – P. e0151217.
- *Timofeeff-Ressovsky N. W.* Mutations and geographical variations // The New Systematics. Oxford: Oxford University press, 1940. P. 73–136.
- *Verhulst P.F.* Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // Correspondance mathématique et physique 1838. Vol. 10. P. 113–121.