

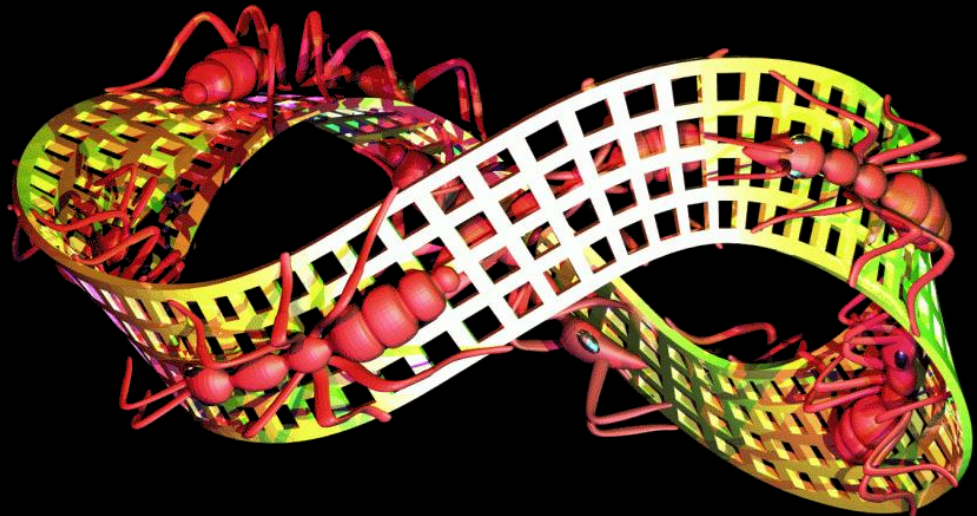


Томский государственный педагогический университет

Математическое моделирование в популяционной экологии

С.С. Бондарчук
В.П. Перевозкин

Томск, 2014



Содержание

| | |
|---|-----------|
| Введение | 5 |
| 1. Математические модели в биологии | 8 |
| 1.1. Понятие модели | 8 |
| 1.2. Биологические модели | 13 |
| 1.3. Классификация биологических моделей | 16 |
| 1.4. Специфика моделей живых систем | 29 |
| 2. Математические модели биологических систем, описываемые одним дифференциальным уравнением первого порядка | 32 |
| 2.1. Понятие о дифференциальном уравнении первого порядка | 32 |
| 2.2. Устойчивость состояния равновесия | 35 |
| 2.3. Аналитическое решение дифференциальных уравнений | 44 |
| 2.4. Модели, описываемые системами двух автономных дифферен- циальных уравнений | 49 |
| 3. Математическое моделирование в демэкологии | 65 |
| 3.1. Популяция. Основные количественные характеристики | 65 |
| 3.2. Динамика численности популяции | 73 |
| 3.3. Стратегии развития популяций | 98 |

| | |
|--|-----|
| 4. Модели в популяционной экологии | 102 |
| 4.1. Непрерывные модели | 102 |
| 4.2. Модель популяции с наименьшей критической численностью | 111 |
| 4.3. Дискретные модели популяций | 117 |
| 4.4. Уравнения с запаздыванием | 128 |
| 5. Взаимодействие популяций разных видов в сообществе | 130 |
| 5.1. Типы экологических отношений в биоценозах | 130 |
| 5.2. Топические и приспособительные связи | 142 |
| 5.3. Понятие об экологических нишах | 145 |
| 5.4. Математические модели взаимодействия двух видов. Гипотезы Вольтерра | 153 |
| 5.5. Моделирование динамики популяций с помощью уравнений Лотка–Вольтерра | 169 |
| 5.6. Обобщенные модели взаимодействия двух видов | 184 |
| Литература | 188 |
| Приложение 1. Глоссарий | 190 |
| Приложение 2. Принципы, правила и законы. | 207 |
| Приложение 3. Краткие сведения из математики | 217 |
| Приложение 4. Листинги реализации моделей в среде Microsoft Excel | 223 |

Скриншоты реализации моделей в MS Excel

Скриншот решения уравнений Лотка-Вольтерра

Скриншот решения уравнений Лотка-Вольтерра с положительной логистической поправкой

Скриншот решения уравнений Лотка-Вольтерра с отрицательной логистической поправкой

Реализация модели конкурирующих видов Холлинга–Тэннера ($x_1(0) = 1,5; x_2(0) = 2,0$)

Реализация модели конкурирующих видов Холлинга–Тэннера ($x_1(0) = 1; x_2(0) = 3$)

Скриншот листа MS Excel решения уравнения Гаузе

Уравнение Ферхюльста (положительные и отрицательный коэффициент a)

Решения уравнения Ферхюльста (разные начальные условия)

Решения "популяционного" уравнения Ферхюльста (разные начальные условия)

Решение уравнения распространения эпидемии



Введение

Ни одно из исследований, в том числе и в биологии, не может быть сколько-нибудь точным, если оно не сопряжено с построением некоторой достаточно приемлемой математической модели рассматриваемого объекта или процесса. При этом, чем более сложными являются объекты и процессы, которыми занимается наука, тем труднее найти математические абстракции, подходящие для их описания. Здесь, как всегда, приходится идти на компромисс между двумя крайностями: очень простую модель легко построить математически, но она слишком нереалистична, чтобы ей можно было доверять, а с очень сложной моделью, которая значительно ближе к реальной действительности, трудно оперировать и ее труднее объяснить.

Математические модели описывают целый класс процессов или явлений, которые обладают сходными свойствами, или являются изоморфными. Наука конца XX века – синергетика, показала, что сходными уравнениями описываются процессы самоорганизации самой разной природы: от образования скоплений галактик до образования пятен планктона в океане. Если удастся сформировать "хорошую" математическую модель, для ее исследования можно применить весь арсенал науки, накопленный за тысячелетия.

Многие классики науки независимо высказывали одну и ту же мысль: *"Область знания становится наукой, когда она выражает свои законы в виде математических соотношений"*. С этой точки зрения самая "научная" наука - физика. Она использует математику в качестве своего естественного языка. Все физические законы выражаются в виде математических формул или



уравнений. В химию математика пришла в тридцатые годы XX века вместе с химической кинетикой и физической химией. Сейчас книги по химии, в особенности по химической кинетике, физической химии, квантовой химии полны математическими символами и уравнениями.

В биологии, геологии и других "описательных" науках математика стала по настоящему использоваться только во второй половине прошлого века. Одним из ключевых в биологии является понятие "ПОПУЛЯЦИЯ". Первые попытки математически описать биологические процессы относятся именно к моделям популяционной динамики. Эта область науки и сегодня служит *математическим полигоном*, на котором "отрабатываются" модели в рамках разных биологических дисциплин, в том числе в экологии, в микробиологии, иммунологии, для эволюционных процессов и т.д.

Сам термин (от лат. *populus* – народ, население) был впервые предложен В. Иогансенем в 1903 г. для обозначения неоднородной в генетическом отношении группы особей одного вида в отличие от однородной чистой линии. В дальнейшем этот термин приобрел в биологии всеобщее употребление, однако, на сегодняшний день существует несколько подходов, учитывающих разные критерии популяции [30].

1. Генетический подход. Отражает более высокую *вероятность скрещивания* особей в одной популяции и, соответственно, наличие у них *общего генофонда*, отличного от генофондов других популяций вида. В основе подхода Менделевская популяция.



2. Эволюционный подход. Популяция рассматривается как элементарная единица процесса микроэволюции, способная реагировать на *изменение среды перестройкой своего генофонда*.
3. Экологический подход. Определяет, прежде всего, уровень и характер *взаимоотношений* в группе особей одного вида на определенной территории.

В настоящем пособии, основанном на экологическом подходе, предлагается математический аппарат и модели, позволяющие количественно оценивать состояние, функционирование, динамику и характер взаимоотношений популяций в биоценозах.

В учебном пособии использованы методические материалы Г.Ю. Ризниченко [25] и информация с сайтов [2-9]. Авторы выражают благодарность И.С. Бондарчуку за помощь в оформлении рукописи.



1. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОЛОГИИ

1.1. Понятие модели

Слово "модель" в повседневной жизни употребляется достаточно часто: фотомодель, топ-модель, модель автомобиля, модель развития общества, расчеты численности популяции особей и многое другое. Одно это слово может вмещать в себя огромное количество разных понятий, но все многообразие моделей отличает нечто общее – моделью может стать искусственно созданный человеком абстрактный или материальный объект.

Слово "модель" произошло от латинского слова "*modelium*" и буквально означает: мера, образ, способ. Его первоначальное значение было связано со строительным искусством, и почти во всех европейских языках оно употреблялось для обозначения образа или прообраза, или вещи, сходной в каком-то отношении с другой вещью. С другой стороны, в таких науках о природе, как астрономия, механика, физика, химия, термин "модель" стал применяться для обозначения того, к чему данная теория относится или может относиться, того, что она описывает.

Под моделью в широком смысле понимают мысленно или практически созданную структуру, воспроизводящую часть действительности в упрощенной и наглядной форме. Таковы, в частности представления Анаксимандра о Земле как плоском цилиндре. Модель в этом смысле выступает как некоторая идеализация, упрощение действительности, хотя сам характер и степень упрощения, вносимые моделью, могут со временем меняться.



В более узком смысле термин "модель" применяют тогда, когда хотят изобразить некоторую область явлений с помощью другой, более хорошо изученной, легче понимаемой. Так, физики XVIII века пытались изобразить оптические и электрические явления посредством механических ("планетарная модель атома" – строение атома изображалось как строение солнечной системы).

Таким образом, в этих случаях под моделью понимается либо конкретный образ изучаемого объекта, в котором отображаются реальные или предполагаемые свойства, строение и т.д., либо другой объект, реально существующий наряду с изучаемым и сходный с ним в отношении некоторых определенных свойств или структурных особенностей. В этом смысле модель – не теория, а то, что описывается данной теорией – своеобразный предмет данной теории, проще говоря, *модель – это копия объекта, в некотором смысле "более удобная", допускающая манипуляции в пространстве и во времени.*

В.А. Штофф [29] в своей книге "Моделирование и философия" дает следующее определение: "Под моделью понимается такая мысленно представляемая или материально реализуемая система, которая, отображая или воспроизводя объект исследования, способна замещать его так, что ее изучение дает нам новую информацию об этом объекте".

Часто термин "моделирование" употреблялся как синоним познания, теории, гипотезы и т.п. Например, модель употребляется как синоним теории в случае, когда теория еще недостаточно разработана, в ней мало дедуктивных шагов, много упрощений. Признаком, отличающим модель от теории, является не уровень упрощения, не степень абстракции, и, следовательно, не



количество этих достигнутых абстракций и отвлечений, а способ выражения этих абстракций, упрощений и отвлечений, характерный для модели.

Моделирование систем и процессов в настоящее время облегчается использованием мощных компьютерных пакетов программ. Компьютеры в современном мире стали привычными для человеческой деятельности в финансовой сфере, в бизнесе, промышленности, образовании, сфере досуга. Благодаря этому западной цивилизации удалось существенно продвинуться в следующих направлениях.

- Автоматизация трудовой деятельности во всех сферах.
- Информационная революция. Возможность хранить и структурировать огромные и самые разнообразные массивы информации и производить быстрый и эффективный поиск необходимой информации.
- Прогнозирование. Компьютер позволяет строить имитационные модели сложных систем, проигрывать сценарии и делать прогнозы.
- Оптимизация. Любая человеческая деятельность, в том числе быденная жизнь требует постоянной оптимизации действий. В процессе эволюции сформировались биологические системы, которые оказываются оптимальными в том или ином смысле, например, в смысле наиболее экономичного использования энергии. Для того чтобы формализовать целевую функцию, то есть ответить на вопрос, что же является для системы оптимальным, необходимо сформулировать модель оптимизируемого процесса и критерии оптимизации. Компьютер позволяет проектировать и реализовать различные алгоритмы оптимизации.



Компьютерные модели содержат "знания" об объекте в виде математических формул, таблиц, графиков, баз данных и знаний. Они позволяют изучать поведение системы при изменении внутренних характеристик и внешних условий, проигрывать сценарии, решать задачу оптимизации. Однако каждая компьютерная реализация соответствует *конкретным, заданным параметрам системы*. Наиболее общими и абстрактными являются математические модели.

При моделировании, выборе и формулировке модели, определяющими обстоятельствами являются объект, цель и метод (средства) моделирования.

Методами моделирования служат методы динамической теории систем. Средства – дифференциальные и разностные уравнения, методы качественной теории дифференциальных уравнений, компьютерная симуляция.

Цели моделирования:

- Выяснение механизмов взаимодействия элементов системы;
- Идентификация и верификация параметров модели по экспериментальным данным;
- Прогноз поведения системы при различных внешних воздействиях;
- Оптимальное управление системой в соответствии с выбранным критерием.



Примеры моделей.

1. *Портрет дамы.* Пусть некто заказывает художнику написать портрет любимой женщины. Рассмотрим объект, метод (средства) и цель моделирования.

Объектом моделирования является женщина.

Метод (средства) – краски, кисти, холст. Эмаль, если портрет будет сделан на медальоне, как это было принято в прошлые века. Фотоаппарат и пленка. Рекламный щит, если некто хочет, чтобы его даму видели все, кто проезжает по оживленной магистрали. Обложка журнала, или экран телевизора. Наконец, сам художник, фотограф или рекламное агентство в лице своих дизайнеров.

Цель. При моделировании целью, как правило, является манипуляция с пространством и временем. Сохранить облик дамы во времени. Повесить портрет в гостиной, или медальон с изображением любимой - на шею, как это делали в старину. Чтобы потомки восхищались красотой дамы и своим пращуром, которому удалось запечатлеть такую красоту. Другая цель – воспроизведение изображения (модели) объекта с целью сделать модель доступной некоторому кругу людей. Или многократно тиражировать, если некто хочет, чтобы образ дамы увидели миллионы.

2. *Самолет в аэродинамической трубе.* Помещая самолет в аэродинамическую трубу и испытывая его в различных воздушных потоках, мы решаем задачу взаимодействия системы с внешней средой. Это еще одна очень важная цель моделирования. При этом в корпусе самолета не обязательно должны находиться кресла, и тем более, стюардессы. Какие из свойств объекта



необходимо учесть, а какие можно опустить, степень подробности воспроизведения моделью объекта, определяется теми вопросами, на которые хотят ответить с помощью модели.

3. *Аквариум* является примером физического моделирования. В аквариуме можно моделировать водную экосистему – речную, озерную, морскую, заселить ее некоторыми видами фито- и зоопланктона, рыбами, поддерживать определенный состав воды, температуру, даже течения. И строго контролировать условия эксперимента. Какие компоненты естественной системы будут воспроизведены, и с какой точностью, зависит от цели моделирования.

Из приведенных примеров видно, что любая физическая модель обладает конкретными свойствами физического объекта. В этом ее преимущества, но в этом и ее ограничения.

1.2. Биологические модели

При описании целого организма нам часто приходится ограничиваться такими общими показателями, как вес и размер, а также общим описанием анатомии и физиологии, которое удастся подкрепить лишь отдельными количественными характеристиками некоторых частей тела или некоторых функций. При изучении групп животных степень абстракции еще больше. В этих случаях могут рассматриваться число индивидуумов в популяции, их возраст и пол, возможно, некоторые фенотипические признаки (соответствующие весьма небольшому числу генетических локусов) или некоторые легко поддающиеся наблюдению схемы поведения и т. п.

Для того чтобы решить, какие факторы можно считать несущественными в том или ином случае, необходимо хорошо разобраться в исследуемой задаче. Довольно большое число деталей



приходится опускать даже при чисто словесном биологическом описании. Еще больше деталей опускают при построении математических моделей биологических явлений, но за счет этого все, что включается в модель, может быть описано очень точно. В то же время следует учесть, что сложные экологические системы могут быть связаны с таким огромным количеством биологически существенной информации, которую человек не в состоянии охватить полностью, пользуясь лишь обычными словесными описаниями.

Примеры биологических моделей.

1. *Выделенные из листьев хлоропласты.* На выделенных системах часто изучают процессы, происходящие в живой системе, в этом смысле фрагмент является моделью целой живой системы. Выделение более простой системы позволяет исследовать механизмы процессов на молекулярном уровне. При этом исключается регуляция со стороны более высоких уровней организации, в данном случае, со стороны растительной клетки, листа, наконец, целого растения. В большинстве случаев наблюдать процессы на молекулярном уровне в нативной (ненарушенной) системе не представляется возможным. Говорят, что *изученные на выделенном хлоропласте первичные процессы фотосинтеза являются моделью первичных процессов фотосинтеза в живом листе.* К сожалению, этот метод фрагментирования приводит к тому, что "...живой ковер жизни распускается по ниточкам, каждая ниточка досконально изучается, но волшебный рисунок жизни оказывается утрачен" (лауреат Нобелевской премии по биохимии Л. Поллинг).



2. *Бислойная липидная мембрана.* Еще "более модельным" примером является изучение процессов ионного трансмембранного переноса на искусственной бислойной липидной мембране. Понятно, что в реальных биологических объектах мембраны чаще всего не бислойные, а многослойные, содержат встроенные белки и другие компоненты, поверхность их не является плоской и обладает множеством других индивидуальных особенностей. Однако, чтобы изучить законы образования поры, через которую ион проходит сквозь мембрану внутрь клетки или органеллы, необходимо создать "чистую", "модельную" систему, которую можно изучать экспериментально, и для которой можно использовать хорошо разработанное наукой физическое описание.

3. *Популяция дрозофилы* является классическим объектом моделирования микроэволюционного процесса и примером исключительно удачно найденной модели. Еще более удобной моделью являются вирусы, которые можно размножить в пробирке. Хотя не вполне ясно, справедливы ли эволюционные закономерности, установленные на вирусах, для законов эволюции высших животных. Хорошей моделью микроэволюционных процессов являются также микробные популяции в проточном культиваторе.



1.3. Классификация биологических моделей

Условно математические модели биологических систем можно разделить на регрессионные, качественные и имитационные.

Регрессионные зависимости - это формулы, описывающие связь различных характеристик системы, не претендуя на особый физический или биологический смысл этих зависимостей. Для построения регрессионной модели достаточно статистически достоверных наблюдаемых корреляций между переменными или параметрами системы.

Примеры.

1. *Зависимость между количеством производителей хамсы S и количеством молоди от каждого нерестившегося производителя в Азовском море* (используется в большой имитационной модели динамики рыбного стада Азовского моря [18]):

$$S = \frac{4.95}{x^2} + \frac{27.78}{x} - 0.078 ,$$

S – количество сеголеток (штуки) на каждого нерестившегося производителя,

x – количество зашедших весной из Черного моря в Азовское производителей хамсы

(млрд. штук).



2. *Скорость поглощения кислорода опадом листьев.*

$$\text{Lg}(Y + 1) = 0.561 - 8.701 \cdot 10^{-4}D + 3.935 \cdot 10^{-7}D^2 + 7.187 \cdot 10^{-4}B + 0.0398 T ,$$

где Y - поглощение кислорода, измеренное в мкл(0,25 г)⁻¹ч⁻¹.

D - число дней, в течение которых выдерживались образцы,

B - процентное содержание влаги в образцах,

T - температура, измеренная в °С.

Эта формула дает оценку для скорости поглощения кислорода во всем диапазоне дней, температур и влажностей, которые наблюдались в эксперименте.

Коэффициенты в регрессионных моделях обычно определяются с помощью процедур идентификации параметров моделей по экспериментальным данным. При этом чаще всего минимизируется сумма квадратов отклонений теоретической кривой от экспериментальной для всех точек измерений. То есть коэффициенты модели подбираются таким образом, чтобы минимизировать функционал:

$$F = \sum_M w_i [x_e^j - x_t^j(a_1, a_2, a_3, \dots, a_n)]^2$$

Здесь i - номер точки измерения,

x_e - экспериментальные значения переменных,

x_t - теоретические значения переменных,

a_1, a_2, \dots - параметры, подлежащие оценке,

w_i - "вес" i -го измерения,

M - число точек измерения.



Имитационное моделирование. По меткому выражению Р. Шеннона [28] имитационное моделирование - это нечто промежуточное между искусством и наукой, направление, появление которого целиком обязано бурному росту возможностей вычислительной техники.

Суть имитационного моделирования заключается в исследовании сложной математической модели с помощью вычислительных экспериментов и обработки результатов этих экспериментов. При этом, как правило, создатели имитационной модели пытаются максимально использовать всю имеющуюся информацию об объекте моделирования, как количественную, так и качественную.

Попросту говоря, процесс построения имитационной модели можно представить следующим образом: мы записываем в любом доступном для компьютера формализованном виде (в виде уравнений, графиков, логических соотношений, вероятностных законов) все, что знаем о системе, а потом проигрываем на компьютере варианты того, что может дать совокупность этих знаний при тех или иных значениях внешних и внутренних параметров системы.

Если вопросы, задаваемые нами модели, относятся не к выяснению фундаментальных законов и причин, определяющих динамику реальной системы, а к бихевиористскому (поведенческому) анализу системы, как правило, выполняемому в практических целях, имитационная модель оказывается исключительно полезной.

Особенно привлекательным оказалось применение имитационных моделей для описания экологических систем – необычайно сложных образований, включающих множество биологических, геологических, метеорологических и прочих факторов. Благодаря возможности проигры-



вать различные "сценарии" поведения и управления имитационная модель может быть успешно использована для выбора оптимальной стратегии эксплуатации природной экосистемы или оптимального способа создания искусственной экосистемы.

При создании имитационной модели можно позволить себе высокую степень подробности при выборе переменных и параметров модели. При этом модель может получиться разной у различных авторов, поскольку точные формальные правила ее построения отсутствуют. Результаты машинных экспериментов зависят не только от заложенных в модели соотношений, но и от организации комплекса реализующих в модель программ, и от механизма проведения машинных экспериментов. Поэтому воплощением идеи имитационного моделирования следует считать систему "человек – машина", обеспечивающую проведение имитационных экспериментов в режиме диалога между лицом, проводящим эксперимент, и "машиной", т.е. комплексом программ.

Основные этапы построения имитационной модели следующие.

1. Формулируются основные вопросы о поведении сложной системы, ответы на которые мы хотели бы получить. В соответствии с задачами моделирования задается вектор состояния системы. Вводится системное время, моделирующее ход времени в реальной системе. Временной шаг модели также определяется целями моделирования.

2. Производится декомпозиция системы на отдельные блоки, связанные друг с другом, но обладающие относительной независимостью. Для каждого блока определяют, какие компоненты вектора состояния должны преобразовываться в процессе его функционирования.



3. Формулируют законы и гипотезы, определяющие поведение отдельных блоков и связь этих блоков друг с другом. Для каждого блока множество законов функционирования дополняется множеством логических операторов, формализующих опыт наблюдения за динамикой процессов в системе. При необходимости вводится "внутреннее системное время" данного блока модели, позволяющее моделировать более быстрые или более медленные процессы. Если в блоке используются случайные параметры, задаются правила отыскания на каждом шаге некоторых их реализаций. Разрабатываются программы, соответствующие отдельным блокам.

4. Каждый блок верифицируется по фактическим данным, и при этом его информационные связи с другими блоками "замораживаются". Обычно последовательность действий при верификации блоков такова: часть имеющейся информации используется для оценки параметров модели, а затем по оставшейся части информации сравнением расчетных данных с фактическими проверяется адекватность модели.

5. Производится объединение разработанных блоков имитационной модели на базе стандартного или специально созданного математического обеспечения. Апробируются и отрабатываются различные схемы взаимодействия блоков. На этом этапе всю "большую модель" удобно рассматривать как комплекс автоматов с памятью или без нее, детерминированных или стохастических. Работа с моделью тогда представляет собой изучение коллективного поведения автоматов в случайной или детерминированной среде.



6. Производятся верификация имитационной модели в целом и проверка ее адекватности. Этот процесс еще менее может быть формализован, чем верификация отдельных блоков. Здесь решающими оказываются знания экспертов – специалистов, хорошо знающих реальную систему.

7. Планируются эксперименты с моделью. При анализе их результатов используются статистическая обработка информации, графические формы выдачи данных и пр. Результаты экспериментов пополняют информационный фонд (банк данных) и используются при дальнейшей работе с моделью.

На каждом из этапов могут возникнуть трудности, для преодоления которых необходимо перестраивать модель, расширять список фазовых переменных, уточнять вид их взаимодействий. По существу, создание имитационной модели включает путь последовательных приближений, в процессе которых получается новая информация об объекте моделирования, усовершенствуется система наблюдений, проверяются гипотезы о механизмах тех или иных процессов в рамках общей имитационной системы.

Таким образом, основные задачи имитационного моделирования следующие:

- проверка гипотез о взаимодействии отдельных элементов и подсистем;
- прогноз поведения при изменении внутренних характеристик и внешних условий;
- оптимизация управления.



Ясно, что разработка имитационной модели сложной системы и работа с этой моделью требуют усилий целого коллектива специалистов, как в области машинной математики, так и в предметной области. Подробное изложение методологии имитационного моделирования не входит в задачи данного пособия, здесь будут изложены более общие вопросы.

Всякая сложная система при своем функционировании подчиняется физическим, химическим и биологическим законам. Однако нам известны не все законы. Одна из целей математического моделирования и заключается в установлении этих законов путем проверки альтернативных гипотез физических (или биологических) механизмов того или иного явления.

Таким образом, приступая к построению математической модели системы, необходимо взглянуть на эту систему под определенным углом зрения, который в значительной мере определяет вид модели. Необходимо сформулировать основные вопросы о поведении системы, ответы на которые мы хотим получить с помощью модели. Это позволяет из множества законов, управляющих поведением системы, отобрать те, влияние которых существенно при поиске ответов на поставленные вопросы. В дополнение к этим законам, если необходимо, для системы в целом или ее частей формулируются определенные гипотезы о функционировании. Гипотезы, как и законы, формулируются в виде определенных математических соотношений.

Дальнейшая работа состоит в исследовании полученных соотношений с применением аналитических или вычислительных методов, приводящих к ответу на поставленные перед моделью вопросы. Если модель хороша, полученные на модели ответы могут быть отнесены к самой моделируемой системе.



Более того, с помощью такой модели можно расширить круг представлений о системе, например, выбрав одну из альтернативных гипотез о механизмах ее функционирования и отбросив остальные, неправдоподобные. Если же модель плохая, т.е. недостаточно адекватно описывает систему с точки зрения поставленных перед ней вопросов, ее следует усовершенствовать. Наиболее успешные модели сделаны в содружестве специалистов математиков, или физиков, и биологов, хорошо знающих объект моделирования. При этом наиболее трудная часть совместной работы - это формализация знаний об объекте (как правило, в виде схемы) на языке, который может затем быть переформулирован в математическую или компьютерную модель. Критерием адекватности служит практика, эксперимент, и критерий этот не может быть полностью формализован.

Сейчас биологические журналы полны математическими формулами и результатами компьютерных симуляций. Имеются специальные журналы, посвященные работам в области математических моделей: *Theoretical Biology; Biosystems; Mathematical Ecology, Mathematical biology, Biological systems etc.* Работы по математическому моделированию печатаются практически во всех российских биологических журналах: *Общая биология, Биофизика, Экология, Молекулярная биология, Физиология растений* и других. В основном, модели являются инструментом изучения конкретных систем, и работы по моделированию печатают в журналах, посвященных той области биологии, к которой относится объект моделирования. Это означает, что модель должна быть интересна, полезна и понятна специалистам-биологам. В то же время она должна быть, естественно, профессионально сделана с точки зрения математики.

К настоящему времени в литературе описаны тысячи имитационных моделей биологических систем самого разного уровня.



1. Молекулярная динамика

На протяжении всей истории западной науки стоял вопрос о том, можно ли, зная координаты всех атомов и законы их взаимодействия, описать все процессы, происходящие во Вселенной. Вопрос не нашел своего однозначного ответа. Квантовая механика утвердила понятие неопределенности на микроуровне. Существование квазистохастических типов поведения в детерминированных системах делает практически невозможным предсказание поведения некоторых детерминированных систем и на макроуровне. Следствием первого вопроса является второй: вопрос "сводимости". Можно ли, зная законы физики, т.е. законы движения всех атомов, входящих в состав биологических систем, и законы их взаимодействия, описать поведение живых систем. В принципе, на этот вопрос можно ответить с помощью имитационной модели, в которую заложены координаты и скорости движения всех атомов какой-либо живой системы и законы их взаимодействия. Для любой живой системы такая модель должна содержать огромное количество переменных и параметров и практически неосуществима, но попытки моделировать с помощью такого подхода функционирование элементов живых систем - биомакромолекул делаются, начиная с 1970-х годов.

"Молекулярная динамика" – весьма быстро и активно развивающееся направление науки. Функциональные свойства белков, в том числе их ферментативная активность, определяются их способностью к конформационным перестройкам. Внутренние движения атомов и атомных групп глобулярных белков происходят с характерными временами порядка 10^{-13} - 10^{-15} с амплитудой порядка 0,02 нм. Существенные изменения конформации, например, открытие "кармана"



реакционного центра для образования фермент-субстратного комплекса, требует коллективных согласованных движений, характерные времена которых на порядки больше, а амплитуды составляют десятки ангстрем. Проследить, каким образом физические взаимодействия отдельных атомов реализуются в виде макроскопических конформационных движений стало возможным благодаря методам молекулярной динамики.

Начальные координаты и скорости частиц задаются с учетом данных рентгеновской спектроскопии и ядерного магнитного резонанса. Значения параметров атом - атомных взаимодействий определяются эмпирически из условия максимального соответствия рассчитанных по потенциалу и экспериментально измеренных спектральных, термодинамических, и структурных характеристик низкомолекулярных компонент биологических макромолекул. На экране компьютера можно наблюдать траектории отдельных атомов и внутреннюю подвижность макромолекулы.

Первые вычислительные эксперименты для белковой молекулы - ингибитора трипсина панкреатической железы - были проведены по методу молекулярной динамики в 1977 г. Дж. А. МакКэмоном с сотрудниками [26]. Молекула состоит из 58 аминокислотных остатков и содержит 454 тяжелых атома, в структуру также включали четыре внутренних молекулы воды, локализованные согласно кристаллографическим данным.

В последние годы выполнены расчеты молекулярной динамики сотен белков, среди них миоглобина, лизоцима, ретиналь связывающего белка, моделировали также перенос электрона в белковых комплексах. В расчетах наблюдалась значительная подвижность области белок - бел-



кового контакта, в том числе перемещение ароматической группы белка в область контакта за времена 100 пс. Результаты молекулярной динамики подтверждают роль флуктуаций в электронно-конформационных взаимодействиях, сопровождающих процессы транспорта электронов, миграции и трансформации энергии, ферментативного катализа.

2. Модели систем организма

В настоящее время имеются имитационные модели многих систем организма – сердца, желудочно-кишечного тракта, почек, печени, мозга, и других.

3. Модели продукционного процесса растений

Имитационные модели продукционного процесса растений (агробιοценозов) для разных культур являются одними из первых имитационных моделей. Практическая задача моделирования - выбор оптимальной стратегии проведения сельскохозяйственных мероприятий: орошения, полива, внесения удобрений с целью получения максимального урожая. Существует большое число моделей разных культур, как упрощенных, предназначенных для решения конкретных вопросов управления, так и очень подробных, используемых в основном для исследовательских целей. Подробные модели имеют иерархическую блочную структуру. Среди биотических процессов выделяют блок фотосинтеза, блок корневого питания, блок роста и развития, блок почвенной микрофлоры, блок развития болезней сельскохозяйственной культуры и другие. Рассматриваются также геофизические процессы: формирование теплового и водного режима, концентрации и передвижения биогенных и токсических солей, концентрации CO_2 в посевах и других. Методику работы с такими сложными моделями мы рассмотрели выше



4. Модели водных экосистем

Водная среда гораздо более однородна, чем сухопутные биогеоценозы, и имитационные модели водных систем успешно создаются начиная с 70-х годов 20 века. Описание обменных процессов в водной среде включает описание усвоения азота, фосфора и других биогенных элементов, рост фито- и зоопланктона и детрита. При этом важно учитывать гидробиологические процессы в рассматриваемых водоемах, которые, как правило, являются неоднородными и при моделировании разбиваются на ряд компартментов.

С помощью имитационного моделирования решались вопросы выработки стратегии борьбы с эвтрификацией закрытых водоемов, в частности, одного из Великих Американских озер – Озера Эри. Много имитационных моделей посвящено разработке оптимальной стратегии вылова рыбы.

Основные идеи и результаты по моделированию водных систем, так же как и по моделированию продукционного процесса растений изложены в учебном пособии Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин "Математические модели биологических продукционных процессов" [24].



5. Модели глобальной динамики.

Сыграли особую роль в становлении имитационного моделирования. Именно для этих моделей был разработан формализм представления системы в виде узлов и потоков между ними, который затем в разных видах использовался практически во всех моделях сложных систем. Первая глобальная модель была создана Д. Форрестером и Д. Медоузом с соавторами по заказу Римского клуба в 60 годы 20 века.

Полученные с ее помощью результаты были опубликованы в знаменитой переведенной на 35 языков книге "Пределы роста", и впервые послужили предостережением человечеству в том, что Земля – ограниченная система, безудержный прогресс ведет к истощению ее ресурсов, и человечество ждет глобальный экологический кризис. Вторая знаменитая глобальная модель – модель ядерной зимы, была создана под руководством Н.Н. Моисеева в России. Ее результаты наглядно показали, что глобальная ядерная война приведет к уничтожению как побежденных, так и победителей, так как после нее небо над всей Землей закроется тучами и настанет ядерная зима на период в несколько десятков лет. Поэтому победа в такой войне будет бессмысленной.

В настоящее время активно разрабатываются глобальные модели, позволяющие рассчитать "парниковый эффект" и другие процессы, протекающие в глобальном масштабе.



1.4. Специфика моделей живых систем

Несмотря на разнообразие живых систем, все они обладают следующими специфическими чертами, которые необходимо учитывать при построении моделей.

1. Сложные системы. Все биологические системы являются сложными, многокомпонентными, пространственно структурированными, элементы которых обладают индивидуальностью. При моделировании таких систем возможны два подхода.

Первый – агрегированный, феноменологический. В соответствии с этим подходом выделяются определяющие характеристики системы (например, общая численность видов) и рассматриваются качественные свойства поведения этих величин во времени (устойчивость стационарного состояния, наличие колебаний, существование пространственной неоднородности). Такой подход является исторически наиболее древним и свойственен динамической теории популяций.

Второй подход - подробное изучение элементов системы и их взаимодействий по типу рассмотренного выше имитационного моделирования. Имитационная модель не допускает аналитического исследования, но ее параметры имеют ясный физический и биологический смысл, при хорошей экспериментальной изученности фрагментов системы она может дать количественный прогноз ее поведения при различных внешних воздействиях.



2. Размножающиеся системы (*способные к авторепродукции*). Это важнейшее свойство живых систем определяет их способность перерабатывать неорганическое и органическое вещество для биосинтеза биологических макромолекул, клеток, организмов. В феноменологических моделях это свойство выражается в наличии в уравнениях автокаталитических членов, определяющих возможность роста (в нелимитированных условиях - экспоненциального), возможность неустойчивости стационарного состояния в локальных системах (необходимое условие возникновения колебательных и квазистохастических режимов) и неустойчивости гомогенного стационарного состояния в пространственно распределенных системах (условие неоднородных в пространстве распределений и автоволновых режимов).

3. Важную роль в развитии сложных пространственно-временных режимов играют процессы взаимодействия компонентов (биохимические реакции) и процессы переноса, как хаотического (диффузия), так и связанного с направлением внешних сил (гравитация, электромагнитные поля) или с адаптивными функциями живых организмов (например, движение цитоплазмы в клетках под действием микрофиламентов).

4. Открытые системы, постоянно пропускающие через себя потоки вещества и энергии. Биологические системы далеки от термодинамического равновесия, и потому описываются *нелинейными уравнениями*. Линейные соотношения Онзагера, связывающие силы и потоки, справедливы только вблизи термодинамического равновесия.



5. Биологические объекты имеют сложную многоуровневую систему регуляции. В биохимической кинетике это выражается в наличии в схемах петель обратной связи, как положительной, так и отрицательной. В уравнениях локальных взаимодействий обратные связи описываются нелинейными функциями, характер которых определяет возможность возникновения и свойства сложных кинетических режимов, в том числе колебательных и квазистохастических.



2. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ, ОПИСЫВАЕМЫЕ ОДНИМ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫМ УРАВНЕНИЕМ ПЕРВОГО ПОРЯДКА

2.1. Понятие о дифференциальном уравнении первого порядка

Изучение математических моделей биологических систем начнем с систем первого порядка, которым соответствует одно дифференциальное уравнение первого порядка:

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t).$$

Если система *автономная*, то правая часть уравнений не зависит явно от времени и уравнение имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (2.1)$$

Состояние таких систем в каждый момент времени характеризуется одной единственной величиной – значением переменной x в данный момент времени t .

Рассмотрим плоскость t, x . Решениями уравнения (2.1): $x(t)$ являются кривые на плоскости t, x , называемые интегральными кривыми (рис. 2.1)

Пусть заданы начальные условия $x = x_0$ при $t = 0$ или, иначе, пусть на плоскости t, x задана точка с координатами (t_0, x_0) . Если для уравнения (2.1) выполнены условия *теоремы Коши*, то имеется единственное решение уравнения (2.1), удовлетворяющее этим начальным условиям, и через точку (t_0, x_0) проходит одна единственная интегральная кривая $x(t)$.

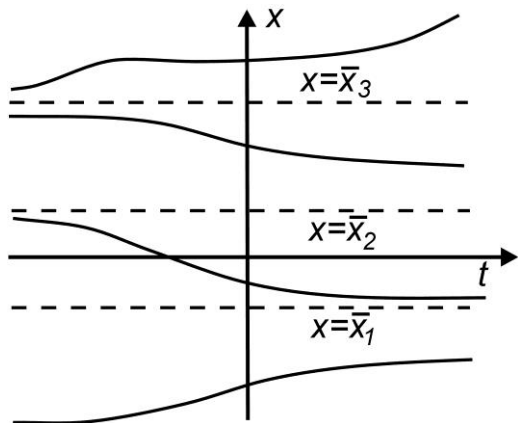


Рис. 2.1. Интегральные кривые $x(t)$; $\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n$ – решения уравнения $f(x) = 0$

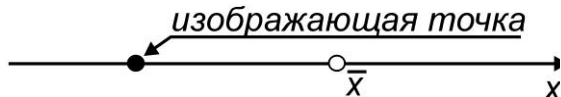


Рис. 2.2. Фазовая прямая

Интегральные кривые уравнения (2.1) не могут пересекаться. Решения этого уравнения не могут быть периодическими, они монотонны.

Поведение интегральных кривых на плоскости t, x можно установить, не решая в явном виде дифференциального уравнения (2.1), если известен характер движения изображающей точки на фазовой прямой.

Рассмотрим плоскость (t, x) , причем фазовую прямую совместим с осью x . Построим на плоскости (t, x) точку с абсциссой t и с ординатой, равной смещению изображающей точки по оси x в данный момент времени t .

С течением времени в соответствии с уравнением (2.1) изображающая точка будет двигаться по фазовой прямой (рис. 2.2), а на плоскости (t, x) описывать некую кривую. Это будет интегральная кривая уравнения (2.1).



Решения одного автономного дифференциального уравнения либо уходят в бесконечность (чего не бывает в реальных системах), либо асимптотически приближаются к стационарному состоянию.

Стационарное состояние (точка покоя, особая точка, состояние равновесия). В стационарном состоянии значения переменных в системе не меняются со временем. На языке дифференциальных уравнений это означает:

$$\frac{dx}{dt} = 0. \quad (2.2)$$

Если левая часть уравнения равна нулю, значит равна нулю и его правая часть:

$$f(x) = 0. \quad (2.3)$$

Корни алгебраического уравнения (2.3): $\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n$ суть стационарные состояния дифференциального уравнения (2.1). На плоскости (t, x) прямые $x = \bar{x}_i$ – асимптоты, к которым приближаются интегральные кривые. На фазовой прямой (рис. 2.2) стационарное состояние \bar{x}_i – точка, к которой стремится величина x . Реальные биологические системы испытывают многочисленные флуктуации, переменные при малых отклонениях возвращаются к своим стационарным значениям. Поэтому при построении модели важно знать, устойчивы ли стационарные состояния модели.

2.2. Устойчивость состояния равновесия

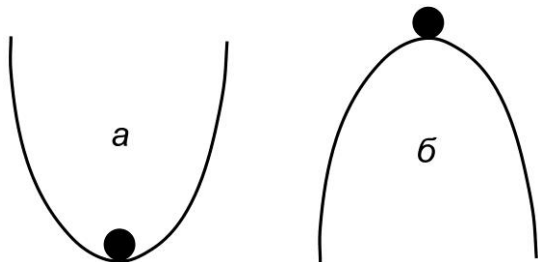


Рис. 2.3. Устойчивость состояния равновесия

Каждый имеет интуитивное представление об устойчивости. На рис. 2.3. в обоих положениях (*a* и *б*) шарик находится в равновесии, т.к. сумма сил, действующих на него, равна нулю. Ответ на вопрос: "Какое из этих состояний равновесия устойчиво?" очевиден – мысленно шарiku придается малое отклонение от состояния равновесия и анализируется его поведение. В случае (*a*) шарик вернется, в случае (*б*) покидает состояние равновесия навсегда.

Устойчивое состояние равновесия можно определить так: если при достаточно малом отклонении от положения равновесия система никогда не уйдет далеко от особой точки, то особая точка будет устойчивым состоянием равновесия, что соответствует устойчивому режиму функционирования системы.

Строгое математическое определение устойчивости состояния равновесия уравнения $dx/dt = 0$ выглядит следующим образом:



Состояние равновесия *устойчиво по Ляпунову*, если задав сколь угодно малое положительное ε , всегда можно найти такое δ , что $|x(t) - \bar{x}| < \varepsilon$ для $t_0 \leq t < \infty$ если $|x(t_0) - \bar{x}| < \delta$.

Иначе говоря, для устойчивого состояния равновесия справедливо утверждение: если в момент времени t_0 отклонение от состояния равновесия мало ($|x(t_0) - \bar{x}| < \delta$), то в любой последующий момент времени $t > t_0$ отклонение решения системы от состояния равновесия будет также мало: $|x(t) - \bar{x}| < \varepsilon$.

Другими словами: стационарное состояние называется устойчивым, если малые отклонения не выводят систему слишком далеко из окрестности этого стационарного состояния. Пример – шарик в ямке (с трением или без трения).

Стационарное состояние называется асимптотически устойчивым, если малые отклонения от него со временем затухают. Пример – шарик в ямке в вязкой среде.

Стационарное состояние называется неустойчивым, если малые отклонения со временем увеличиваются. Пример: шарик на горке.

Устойчивое стационарное состояние представляет собой простейший тип аттрактора.

Аттрактором называется множество, к которому стремится изображающая точка системы с течением времени (притягивающее множество).



Для большинства приложений достаточно рассматривать следующие типы аттракторов:

- устойчивая точка покоя;
- предельный цикл – режим колебаний с постоянными периодом и амплитудой (начиная с размерности системы 2);
- области с квазистохастическим поведением траекторий в области аттрактора, например, "странный аттрактор" (начиная с размерности 3).

Аналитический метод исследования устойчивости стационарного состояния (метод Ляпунова). Линеаризация системы в окрестности стационарного состояния. Метод Ляпунова приложим к широкому классу систем различной размерности, точечным системам, которые описываются обыкновенными дифференциальными уравнениями, и распределенным системам, описываемым уравнениями в частных производных, непрерывным и дискретным.

Рассмотрим метод линеаризации Ляпунова для одного автономного дифференциального уравнения первого порядка. Пусть \bar{x} – стационарное решение уравнения:

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (*)$$

Пусть система, первоначально находившаяся в стационарном состоянии, отклонилась от него и перешла в близкую точку с координатой: $x = \bar{x} + \xi$, причем $\xi/\bar{x} \ll 1$.

Перейдем в уравнении (*) от переменной x к переменной ξ , т.е. новой переменной будет отклонение системы от стационарного состояния. Получим:



$$\frac{d(\bar{x} + \xi)}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(\bar{x} + \xi) \quad \text{Учтем, что} \quad \left. \frac{dx}{dt} \right|_{x=\bar{x}} = 0 \quad \text{по определению стационарного состояния.}$$

Правую часть разложим в ряд Тейлора в точке \bar{x} :

$$\frac{d\xi}{dt} = f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\xi + \frac{1}{2}f''(\bar{x})\xi^2 + \dots \quad \text{или} \quad \frac{d\xi}{dt} = a_1\xi + a_2\xi^2 + \dots,$$

где $a_1 = f'(\bar{x})$, $a_2 = f''(\bar{x})/2$.

Отбросим члены второго и высших порядков. Останется линейное уравнение $d\xi/dt = a_1\xi$, которое носит название линеаризованного уравнения или уравнения первого приближения. Интеграл этого уравнения для $\xi(t)$ находится сразу: $\xi(t) = c \cdot \exp(\lambda t)$, где $\lambda = a_1 = f'(\bar{x})$, c – произвольная постоянная.

- Если $\lambda < 0$, то при $t \rightarrow \infty$, $\xi \rightarrow 0$ и, следовательно, первоначальное отклонение ξ от состояния равновесия со временем затухает. Это означает, по определению, что состояние равновесия устойчиво.
- Если же $\lambda > 0$, то при $t \rightarrow \infty$, $\xi \rightarrow \infty$, и исходное состояние равновесия неустойчиво.
- Если $\lambda = 0$, то уравнение первого приближения не может дать ответа на вопрос об устойчивости состояния равновесия системы. Необходимо рассматривать члены более высокого порядка в разложении в ряд Тейлора.



Аналогичные рассуждения проводятся при рассмотрении устойчивости стационарных состояний более сложных динамических систем.

Итак, устойчивость стационарного состояния \bar{x} уравнения $dx/dt = f(x)$ определяется знаком производной правой части в стационарной точке.

В случае одного уравнения вопрос об устойчивости состояния равновесия нетрудно решить, рассматривая график функции $f(x)$.

По определению в стационарной точке правая часть уравнения (2.1) - функция $f(x)$ обращается в нуль.

Здесь возможны три случая (рис. 2.4 а, б, в).

1. Вблизи состояния равновесия функция $f(x)$ меняет знак с плюса на минус при возрастании x (рис.2.4 а).

Отклоним изображающую точку системы в сторону $x < \bar{x}$. В этой области скорость изменения x $dx/dt = f(x)$ положительна. Следовательно, x увеличивается, т.е. возвращается к \bar{x} . При $x > \bar{x}$ скорость изменения величины x уменьшается, т.к. функция $f(x) < 0$. Следовательно, здесь x уменьшается и опять стремится к \bar{x} . Таким образом, отклонения от стационарного состояния в обе стороны затухают. Стационарное состояние устойчиво.



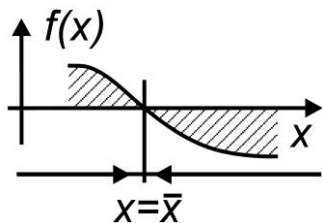
2. Вблизи состояния равновесия функция $f(x)$ меняет знак с минуса на плюс при возрастании x (рис. 2.4 б).

Проводятся рассуждения, аналогичные случаю 1. Изображающая точка помещается в область $x < \bar{x}$, затем в область $x > \bar{x}$. В обоих случаях изображающая точка удаляется от состояния равновесия. Стационарное состояние неустойчиво.

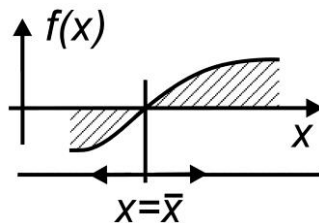
3. Вблизи состояния равновесия функции $f(x)$ не меняет знак (рис 2.4 в).

Поскольку $f(\bar{x}) = 0$, это означает, что изображающая точка, помещенная достаточно близко к состоянию равновесия с одной стороны, будет приближаться к нему, помещенная с другой стороны – удаляться.

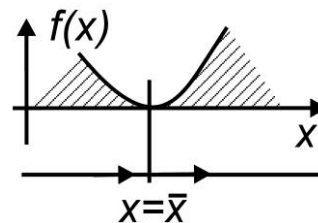
стационарное состояние \bar{x}



а) устойчиво



б) неустойчиво



в) неустойчиво

Рис. 2.4. Определение устойчивости стационарного состояния по графику функции $f(x)$



Примеры.

1. Рост колонии микроорганизмов

За время Δt прирост численности равен $\Delta x = R - S$, где R – число родившихся и S – число умерших за время Δt особей пропорциональные этому промежутку времени:

$$R(\Delta t, x) = R(x)\Delta t, \quad S(\Delta t, x) = S(x)\Delta t$$

В дискретной форме: $\Delta x = [R(x) - S(x)]\Delta t$.

Разделив на Δt и переходя к пределу при $t \rightarrow 0$, получим дифференциальное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = R(x) - S(x).$$

В простейшем случае, когда рождаемость и смертность пропорциональны численности:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x, \quad \alpha - \beta = r, \quad \text{или} \quad \frac{dx}{dt} = rx.$$

Разделим переменные и проинтегрируем $\frac{dx}{rx} = dt, \quad \text{Ln}(x) = rt + C.$

Переходя от логарифмов к значениям переменной x и определяя произвольную постоянную C из начальных условий, получим экспоненциальную форму динамики роста:

$$x = x_0 e^{rt}, \quad x_0 = x(t = 0).$$



График функции $x = x_0 e^{rt}$ при положительных (размножение) и отрицательных (вымирание) значениях константы скорости роста представлен на рис. 2.5.

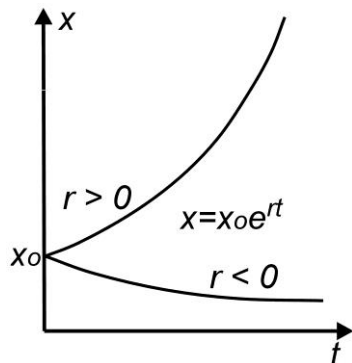


Рис. 2.5. Экспоненциальная форма динамики роста численности колонии микроорганизмов в соответствии с уравнением $dx/dt = rx$

2. Вещество переходит в раствор

Пусть количество вещества, переходящего в раствор, пропорционально интервалу времени и разности между максимально возможной концентрацией P и концентрацией x в данный момент времени: $\Delta x = (P - x) \Delta t$.

В форме дифференциального уравнения этот закон выглядит в следующем виде:

$$\frac{dx}{dt} = k(P - x). \quad (2.9)$$



Разделим в этом уравнении переменные и проинтегрируем:

$$\frac{dx}{k(P-x)} = dt, \quad -\ln(P-x) = kt + C,$$
$$x = P - C_1 e^{-kt}, \quad x_0 = x(t=0). \quad (2.10)$$

Здесь C_1 – произвольная постоянная. Если $x(t=0) = 0$, то $C_1 = P$ и $x = P(1 - e^{-kt})$.

График этой функции представлен на рис. 2.6. – он представляет собой кривую с насыщением.

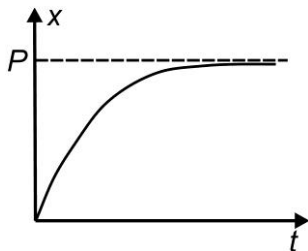


Рис. 2.6. Концентрация вещества x в зависимости от времени. График решения уравнения (2.9).



2.3. Аналитическое решение дифференциальных уравнений

Сразу оговоримся – лишь для ограниченных классов дифференциальных уравнений разработаны аналитические методы решения. Подробно они изучаются в курсах дифференциальных уравнений. Отметим основные из них.

1. Уравнения с разделяющимися переменными решаются в интегралах. К ним относятся оба приведенные выше примера.
2. Линейные дифференциальные уравнения (не обязательно автономные).
3. Некоторые специальные виды уравнений.

Решение линейного уравнения. *Линейным* дифференциальным уравнением 1-го порядка называют уравнение, линейное относительно искомой функции и ее производной. Оно имеет вид:

$$A \frac{dx}{dt} + Bx + C = 0 \quad (2.11)$$

Здесь A, B, C – заданные непрерывные функции от t .

Пусть в некотором интервале изменения t $A \neq 0$. Тогда на него можно разделить все члены уравнения. При этом получим:

$$\frac{dx}{dt} + Px = Q. \quad (2.12)$$

Если $Q = 0$, уравнение (2.12) называется однородным, если $Q \neq 0$ – неоднородным.



Решим сначала однородное уравнение.

$$\frac{dx}{x} = -Pdt, \quad \ln(x) = \int Pdt + \ln(C).$$

Общее решение линейного однородного уравнения имеет вид:

$$x = C \cdot \exp\left(-\int Pdt\right). \quad (2.13)$$

Для решения неоднородного уравнения применяется метод вариации постоянной. Будем считать C неизвестной функцией t . Подставляя правую часть выражения (2.13) в уравнение (2.12), получим:

$$\frac{dC}{dt} e^{-\int Pdt} - CP e^{-\int Pdt} + CP e^{-\int Pdt} = Q \frac{dC}{dt} = Q e^{\int Pdt}.$$

Теперь C находим интегрированием: $C = \int Q e^{\int Pdt} dt + C_1$. Здесь C_1 – произвольная постоянная.

Итак, общее решение линейного неоднородного уравнения первого порядка:

$$x = \frac{1}{e^{\int Pdt}} \left(\int Q e^{\int Pdt} dt + C_1 \right).$$

Таким образом, решение уравнения (2.12) представляет собой сумму двух слагаемых:

- 1) общее решение однородного уравнения (2.13) и
- 2) частное решение неоднородного уравнения, которое получается из общего решения, если $C_1 = 0$.



Уравнение Ферхюльста. *Логистическое уравнение* было предложено Ферхюльстом в 1838 г. [15]. Оно имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (2.14)$$

Это уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых x численность x возрастает, при больших – приближается к определенному пределу K .

Уравнение (2.14) можно решить аналитически. Ход решения следующий. Произведем разделение переменных:

$$\frac{Kdx}{x(K-x)} = rdt.$$

Представим левую часть в виде суммы и проинтегрируем

$$\left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x}\right) dx = rdt, \quad \ln(x) - \ln(K-x) = rt + \ln(C).$$

Переходя от логарифмов к переменным, получим: $\frac{x}{K-x} = Ce^{rt}$. Здесь C – произвольная постоянная, которая определяется начальным значением численности x_0 :

$$x_0 = x(t=0), \quad C = \frac{x_0}{K-x_0}.$$

Подставим это значение C в решение $\frac{x}{K-x} = \frac{x_0}{K-x_0} e^{rt}$ далее получим окончательно:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} \quad (2.15)$$



График функции (2.15) при разных начальных значениях численности популяции представлен на рис. 2.7.

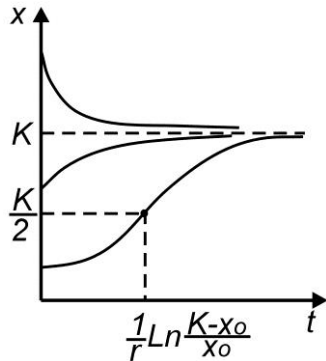


Рис. 2.7. Динамика численности в логистической модели (2.15) при разных начальных значениях численности

Если начальное значение $x_0 < K/2$, кривая роста имеет точку перегиба. Если $x_0 > K$, численность со временем убывает.

В приведенных примерах в правой части уравнений стоят полиномы первой и второй степени. Если в правой части - более сложная нелинейная функция, алгебраическое уравнение для стационарных значений может иметь несколько корней. Какое из этих решений реализуется в этом случае, будет зависеть от начальных условий.



Для более сложных нелинейных уравнений аналитическое решение построить, как правило, невозможно. Однако важные заключения относительно свойств моделей можно сделать и на основании качественного их исследования, в первую очередь путем исследования устойчивости стационарных состояний и типов поведения системы вблизи этих состояний. При этом следует иметь в виду, что с помощью одного автономного дифференциального уравнения могут быть описаны только монотонные изменения переменной, и, следовательно, ни периодические, ни хаотические процессы не могут быть описаны. Для описания более сложного поведения необходимо либо переходить к системам большей размерности (выше первого), либо вводить время в явном виде в правую часть уравнения. Отметим, что дискретные уравнения и уравнения с запаздыванием могут описать и колебания, и динамический хаос.



2.4. Модели, описываемые системами двух автономных дифференциальных уравнений

Наиболее интересные результаты по качественному моделированию свойств биологических систем получены на моделях из двух дифференциальных уравнений, которые допускают качественное исследование с помощью метода *фазовой плоскости*. Рассмотрим систему двух автономных обыкновенных дифференциальных уравнений общего вида

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y).\end{aligned}\tag{2.16}$$

$P(x, y), Q(x, y)$ – непрерывные функции, определенные в некоторой области G евклидовой плоскости (x, y – декартовы координаты) и имеющие в этой области непрерывные производные порядка не ниже первого. Область G может быть как неограниченной, так и ограниченной. Если переменные x, y имеют конкретный биологический смысл (концентрации веществ, численности видов) чаще всего область G представляет собой положительный квадрант правой полуплоскости: $0 \leq x < \infty, 0 \leq y < \infty$.

Концентрации веществ или численности видов также могут быть ограничены сверху объемом сосуда или площадью ареала обитания. Тогда область значений переменных имеет вид: $0 \leq x < x_0, 0 \leq y < y_0$.



Фазовая плоскость. Переменные x, y во времени изменяются в соответствии с системой уравнений (2.16), так что каждому состоянию системы соответствует пара значений переменных (x, y) . Обратно, каждой паре переменных (x, y) соответствует определенное состояние системы.

Рассмотрим плоскость с осями координат, на которых отложены значения переменных x, y . Каждая точка M этой плоскости соответствует определенному состоянию системы. Такая плоскость носит название фазовой плоскости и изображает совокупность всех состояний системы. Точка $M(x, y)$ называется изображающей или представляющей точкой (рис. 2.8.).

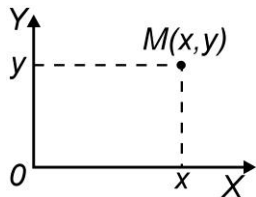


Рис. 2.8. Изображающая точка на фазовой плоскости

Пусть в начальный момент времени $t = t_0$ координаты изображающей точки $M_0(x(t_0), y(t_0))$. В каждый следующий момент времени t изображающая точка будет смещаться в соответствии с изменениями значений переменных $x(t), y(t)$. Совокупность точек $M(x(t), y(t))$ на фазовой плоскости, положение которых соответствует состояниям системы в процессе изменения во времени переменных $x(t), y(t)$ согласно уравнениям (2.16), называется *фазовой траекторией*.



Совокупность фазовых траекторий при различных начальных значениях переменных дает легко обозримый "портрет" системы. Построение *фазового портрета* позволяет сделать выводы о характере изменений переменных x, y без знания аналитических решений исходной системы уравнений (2.16).

Для изображения фазового портрета необходимо построить векторное поле направлений траекторий системы в каждой точке фазовой плоскости. Задавая приращение $\Delta t > 0$, получим соответствующие приращения Δx и Δy из выражений:

$$\Delta x = P(x, y)\Delta t, \quad \Delta y = Q(x, y)\Delta t$$

Направление вектора dy/dx в точке (x, y) зависит от знака функций $P(x, y), Q(x, y)$ и может быть задано таблицей:

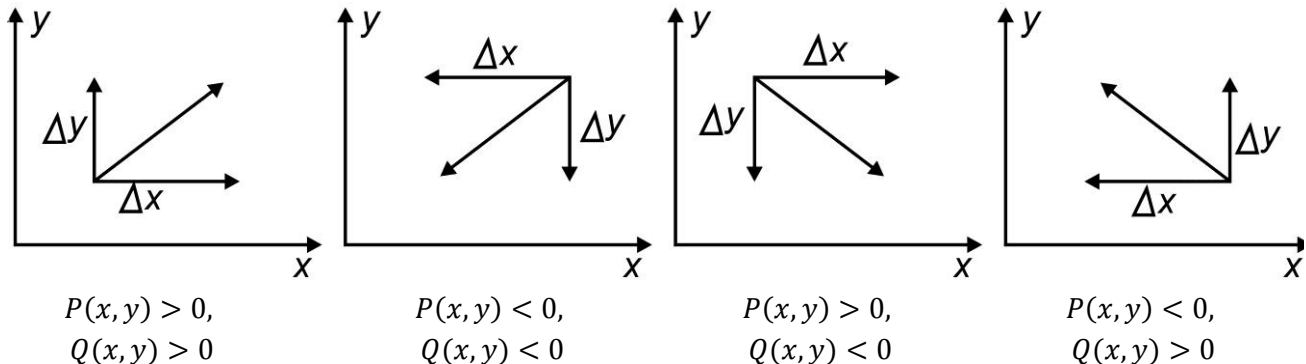


Рис.2.9. Направление вектора dy/dx в зависимости от знака функций $P(x, y), Q(x, y)$

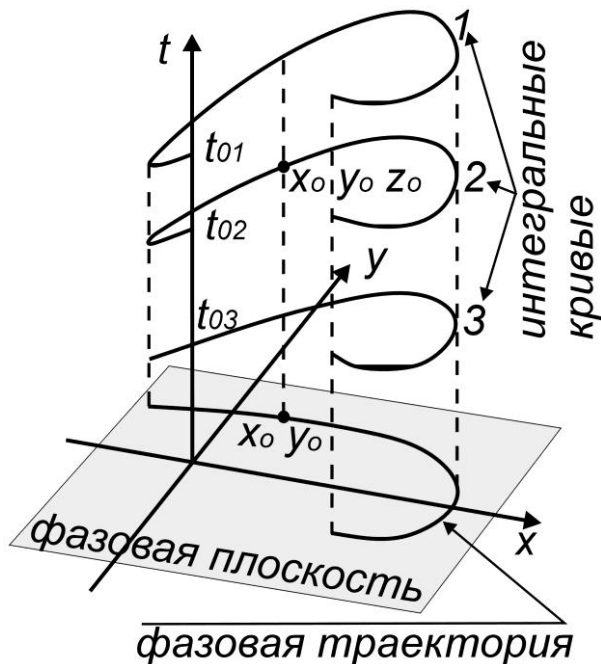


Рис. 2.10. Траектории системы в пространстве (x, y, t)

Задача построения векторного поля упрощается, если получить выражение для фазовых траекторий в аналитическом виде. Для этого разделим второе из уравнений системы (2.16) на первое:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)} \quad (2.17)$$

Решение этого уравнения $y = y(x, c)$, или в неявном виде $F(x, y) = c$, где c - постоянная интегрирования, дает семейство интегральных кривых уравнения (2.17) - фазовых траекторий системы (2.16) на плоскости x, y .

Если условия теоремы Коши выполнены, то через каждую точку пространства x, y, t проходит единственная интегральная кривая. То же справедливо, благодаря автономности, для фазовых траекторий: через каждую точку фазовой плоскости проходит единственная фазовая траектория.



Метод изоклин. Для построения фазового портрета пользуются *методом изоклин* – на фазовой плоскости наносят линии, которые пересекают интегральные кривые под одним определенным углом. Уравнение изоклин легко получить из (2.17).

Положим

где A – определенная постоянная величина. Значение A представляет собой тангенс угла наклона касательной к фазовой траектории и может принимать значения от $-\infty$ до $+\infty$.

$$\frac{dy}{dx} = A,$$

Подставляя вместо dy/dx в (2.17) величину A получим уравнение изоклин:

$$A = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)} \quad (2.18)$$

Уравнение (2.18) определяет в каждой точке плоскости единственную касательную к соответствующей интегральной кривой за исключением точки, где $P(x, y) = 0$, $Q(x, y) = 0$, в которой направление касательной становится неопределенным, так как при этом становится неопределенным значение производной:

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{x=\bar{x}, y=\bar{y}} = \frac{Q(\bar{x}, \bar{y})}{P(\bar{x}, \bar{y})} = \frac{0}{0}$$

Эта точка является точкой пересечения всех изоклин – *особой точкой*. В ней одновременно обращаются в нуль производные по времени переменных x и y .

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{\bar{x}, \bar{y}} = P(\bar{x}, \bar{y}) = 0, \quad \left. \frac{dy}{dt} \right|_{\bar{x}, \bar{y}} = Q(\bar{x}, \bar{y}) = 0.$$



Таким образом, в особой точке скорости изменения переменных равны нулю. Следовательно, особая точка дифференциальных уравнений фазовых траекторий (2.17) соответствует стационарному состоянию системы (2.16), а ее координаты – суть стационарные значения переменных x, y .

Особый интерес представляют главные изоклины:

$dy/dx = 0, P(x, y) = 0$ – изоклина горизонтальных касательных и

$dy/dx = \infty, Q(x, y) = 0$ – изоклина вертикальных касательных.

Построив главные изоклины и найдя точку их пересечения (x, y) , координаты которой удовлетворяют условиям $P(\bar{x}, \bar{y}) = 0, Q(\bar{x}, \bar{y}) = 0$, тем самым найдем точку пересечения всех изоклин фазовой плоскости, в которой направление касательных к фазовым траекториям неопределенно. Это – *особая точка*, которая соответствует стационарному состоянию системы. Система (2.16) обладает столькими стационарными состояниями, сколько точек пересечения главных изоклин имеется на фазовой плоскости.

Устойчивость стационарного состояния. Пусть система находится в состоянии равновесия. Тогда изображающая точка находится в одной из особых точек системы, в которых по определению:

$$\frac{dx}{dt} = 0, \quad \frac{dy}{dt} = 0.$$

С

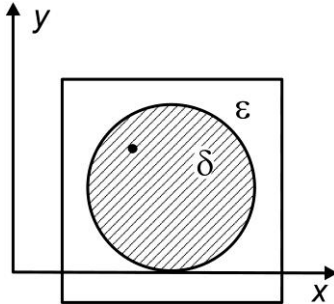


Рис. 2.11. Иллюстрация к определению устойчивости области ϵ и δ на плоскости (x, y)

Устойчива или нет особая точка, определяется тем, уйдет или нет изображающая точка при малом отклонении от стационарного состояния. Применительно к системе из двух уравнений определение устойчивости на языке ϵ, δ выглядит следующим образом (рис. 2.11).

Состояние равновесия устойчиво, если для любой заданной области отклонений от состояния равновесия (ϵ) можно указать область $\delta(\epsilon)$, окружающую состояние равновесия и обладающую тем свойством, что ни одна траектория, которая начинается внутри области δ , никогда не достигнет границы ϵ .

Для большого класса систем – *грубых систем* – характер поведения которых не меняется при малом изменении вида уравнений, информацию о типе поведения в окрестности стационарного состояния можно получить, исследуя не исходную, а упрощенную *линеаризованную* систему.

Линейные системы. Рассмотрим систему двух линейных уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy \quad (2.19)$$

Здесь a, b, c, d – константы, x, y – декартовы координаты на фазовой плоскости.



Общее решение будем искать в виде:

$$x = Ae^{\lambda t}, \quad y = Be^{\lambda t}. \quad (2.20)$$

Подставим эти выражения в (2.20) и сократив, получим:

$$\begin{cases} \lambda A = aA + bB \\ \lambda B = cA + dB \end{cases} \quad (2.21)$$

Алгебраическая система уравнений (2.21) с неизвестными A, B имеет ненулевое решение лишь в том случае, если ее определитель, составленный из коэффициентов при неизвестных, равен нулю:

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Раскрывая этот определитель, получим характеристическое уравнение системы:

$$\lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc) = 0. \quad (2.22)$$

Решение этого уравнения дает значения показателя $\lambda_{1,2}$, при которых возможны ненулевые для A и B решения уравнения (2.21). Эти значения суть

$$\lambda_{1,2} = \frac{a + d \pm \sqrt{(a + d)^2 - 4(ad - bc)}}{2} \quad (2.23)$$

Если подкоренное выражение отрицательно, то $\lambda_{1,2}$ комплексно сопряженные числа.

Корни λ_1, λ_2 – действительны и одного знака

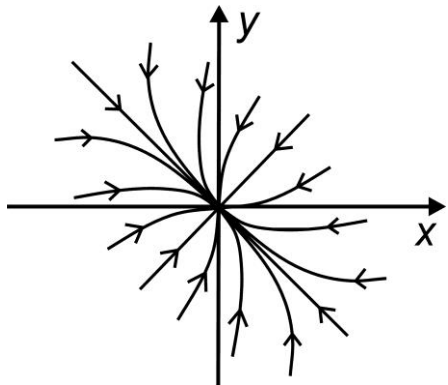


Рис. 2.12. Состояние равновесия типа узел при $\lambda_1, \lambda_2 < 0$ устойчиво по Ляпунову, так как изображающая точка по всем интегральным кривым движется по направлению к началу координат. Это *устойчивый узел*.

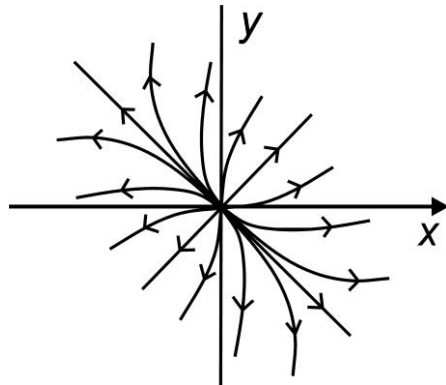


Рис. 2.13. Если же $\lambda_1, \lambda_2 > 0$, то с течением времени и изображающая точка удаляется от начала координат. В этом случае особая точка – *неустойчивый узел*

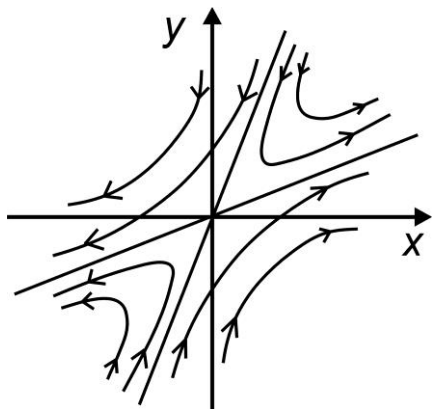


Рис. 2.14. Особая точка типа "седло".
Корни λ_1, λ_2 – действительны и разных знаков.

Пограничным между рассмотренными случаями узла и седла является случай, когда один из характеристических показателей, например λ_1 , обращается в нуль, что имеет место, когда определитель системы – выражение $ad - bc = 0$ (см. формулу (2.23).

В этом случае коэффициенты правых частей уравнений (2.19) пропорциональны друг другу ($a/c = b/d$) и система имеет своими состояниями равновесия все точки прямой $ax + by = 0$.

Это уравнение определяет семейство кривых гиперболического типа с двумя асимптотами. Каждая из них состоит из трех фазовых траекторий: из двух движений к состоянию равновесия (или от состояния равновесия) и из состояния равновесия. Все остальные кривые – суть гиперболы, не проходящие через начало координат. Такая особая точка носит название "седло". Особая точка типа *седла* (рис. 2.14) всегда неустойчива.

С

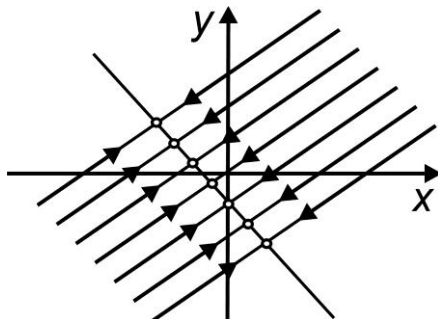


Рис. 2.15. Фазовый портрет системы, один из характеристических корней которой равен нулю, а второй отрицателен

Остальные интегральные кривые представляют собой семейство параллельных прямых с угловым коэффициентом $\chi = c/d$, по которым изображающие точки либо приближаются к состоянию равновесия, либо удаляются от него в зависимости от знака второго корня характеристического уравнения $\lambda_2 = a + d$ (рис. 2.15) В этом случае координаты состояния равновесия зависят от начального значения переменных.

Корни λ_1, λ_2 – комплексные сопряженные

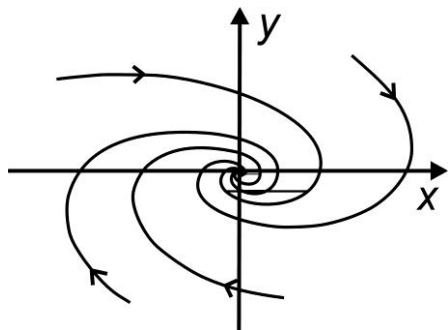


Рис. 2.16. Случай $\text{Re}(\lambda_1, \lambda_2) < 0$

Изображающая точка тогда непрерывно приближается к началу координат, не достигая его в конечное время. Это означает, что фазовые траектории представляют собой скручивающиеся спирали и соответствуют затухающим колебаниям переменных. Это – *устойчивый фокус*

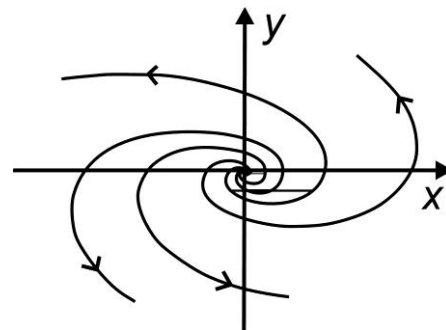


Рис. 2.17. Случай $\text{Re}(\lambda_1, \lambda_2) > 0$

Изображающая точка удаляется от начала координат. Имеем дело с *неустойчивым фокусом*

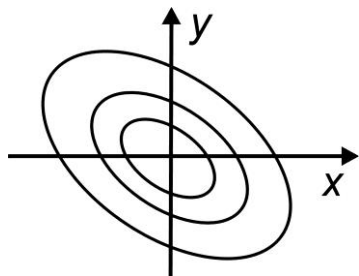


Рис. 2.18. Особая точка типа "центр"

Корни λ_1, λ_2 – чисто мнимые

Через особую точку $x = 0, y = 0$ не проходит ни одна интегральная кривая. Такая изолированная особая точка, вблизи которой интегральные кривые представляют собой замкнутые кривые, в частности, эллипсы, вложенные друг в друга и охватывающие особую точку, называется *центром*.

Таким образом, возможны шесть основных типов состояния равновесия в зависимости от характера корней характеристического уравнения (2.22). Вид фазовых траекторий на плоскости x, y для этих шести случаев изображен на рис. 2.19.

Пять типов состояния равновесия грубые, их характер не изменяется при достаточно малых изменениях правых частей уравнений (2.19). При этом малыми должны быть изменения не только правых частей, но и их производных первого порядка. Шестое состояние равновесия – центр – негрубое. При малых изменениях параметров правой части уравнений он переходит в устойчивый или неустойчивый фокус.



Бифуркационная диаграмма. Введем обозначения:

$$\sigma = -(a + d); \Delta = \begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix}.$$

Тогда характеристическое уравнение запишется в виде $\lambda^2 + \sigma\lambda + \Delta = 0$.

Рассмотрим плоскость с прямоугольными декартовыми координатами σ, Δ и отметим на ней области, соответствующие тому или иному типу состояния равновесия, который определяется характером корней характеристического уравнения

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\sigma \pm \sqrt{\sigma^2 - 4\Delta}}{2}.$$

Условием устойчивости состояния равновесия будет наличие отрицательной действительной части у λ_1 и λ_2 . Необходимое и достаточное условие этого – выполнение неравенств $\sigma > 0, \Delta > 0$. На диаграмме (2.19) этому условию соответствуют точки, расположенные в первой четверти плоскости параметров. Особая точка будет фокусом, если λ_1 и λ_2 комплексные. Этому условию соответствуют те точки плоскости, для которых $\sigma^2 - 4\Delta < 0$, т.е. точки между двумя ветвями параболы $\sigma^2 = 4\Delta$. Точки полуоси $\sigma = 0, \Delta > 0$, соответствуют состояниям равновесия типа центр. Аналогично, λ_1 и λ_2 – действительные, но разных знаков, т. е. особая точка будет седлом, если $\Delta < 0$, и т.д. В итоге мы получим диаграмму разбиения плоскости параметров σ, Δ на области, соответствующие различным типам состояния равновесия.

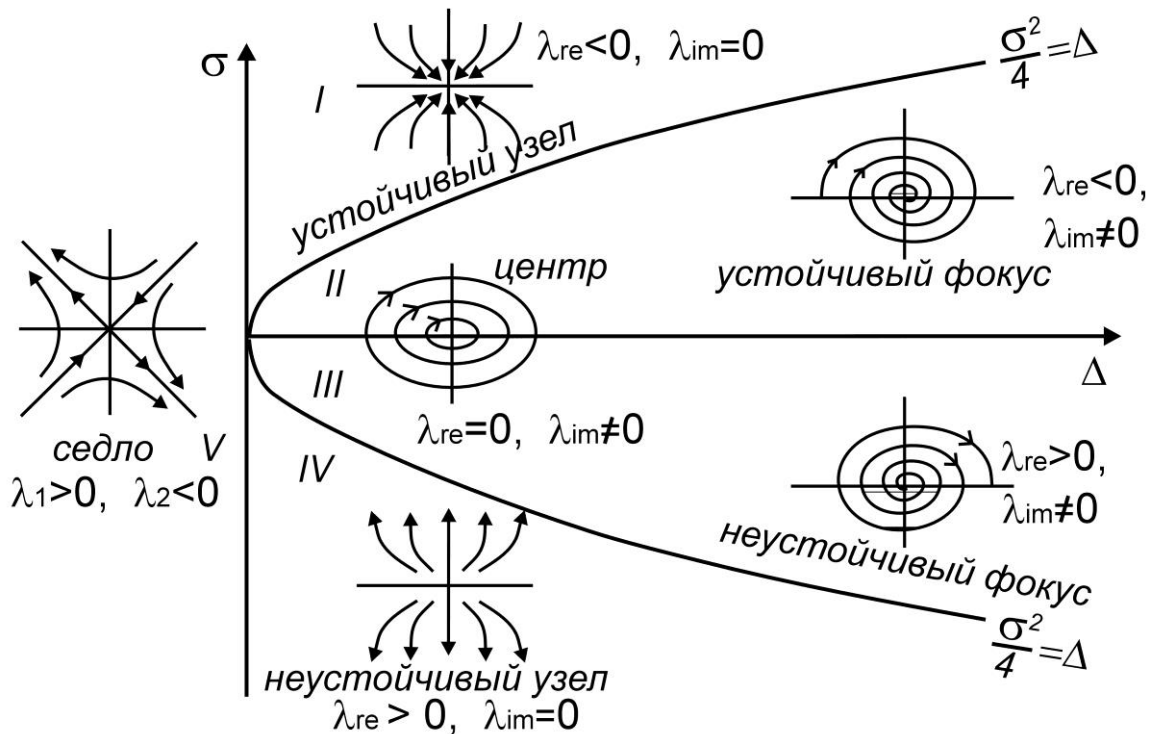


Рис. 2.19. Бифуркационная диаграмма для системы линейных уравнений (2.19)



Если коэффициенты линейной системы a, b, c, d зависят от некоторого параметра, то при изменении этого параметра будут меняться и величины σ, Δ . При переходе через границы характер фазового портрета качественно меняется. Поэтому такие границы называются бифуркационными – по разные стороны от границы система имеет два топологически различных фазовых портрета и, соответственно два разных типа поведения.

На диаграмме видно, как могут проходить такие изменения. Если исключить особые случаи – начало координат, – то легко видеть, что седло может переходить в узел, устойчивый или неустойчивый при пересечении оси ординат. Устойчивый узел может перейти либо в седло, либо в устойчивый фокус, и т.д. Отметим, что переходы устойчивый узел – устойчивый фокус и неустойчивый узел – неустойчивый фокус не являются бифуркационными, так как топология фазового пространства при этом не меняется.

При бифуркационных переходах меняется характер устойчивости особой точки. Например, устойчивый фокус через центр может переходить в неустойчивый фокус. Эта бифуркация называется *бифуркацией Андронова-Хопфа* по именам исследовавших ее ученых. При этой бифуркации в нелинейных системах происходит рождение предельного цикла, и система становится автоколебательной.



3. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ДЕМЭКОЛОГИИ

3.1. Популяция. Основные количественные характеристики

В экологическом аспекте можно дать определение популяции как самовоспроизводящейся совокупности особей одного вида, длительное время проживающих совместно на одной территории, взаимодействующих друг с другом и занимающих в биоценозе свою экологическую нишу.

Одним из важнейших показателей любой популяции является ее *численность* (число взаимодействующих индивидуумов одного вида на определенной территории). Помимо численности, к основным количественным характеристикам относят: *плотность расселения, рождаемость, смертность, прирост и темпы роста*.

Популяция, оставаясь целостной системой, часто имеет сложную организацию, поэтому ее уместно структурировать по определенным критериям. В связи с этим выделяют *генетическую, пространственную, возрастную, половую и этологическую* структуры (популяцию можно структурировать и по другим критериям). Соотношение структурных частей может закономерно меняться во времени и определяется количественно. В этом случае говорят о динамике популяции. Например, зависимость смертности особей от их возраста (*кривые выживания*).

Очевидно, что численность организмов и ее динамика представляют собой лишь две характеристики в огромном многообразии параметров и свойств популяции. Тем не менее, они во многом отражают состояние группы в целом, служат важным ключом к пониманию ее поведения и предоставляют широкие возможности для математического моделирования.



Популяция обладает всеми необходимыми свойствами для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды, а также признаками, характеризующими группу как целое, а не отдельных особей в группе. К таким признакам относятся: плотность, рождаемость, смертность, распределение организмов по возрастам, биотический потенциал, характер распределения в пределах территории, тип роста. Кроме того, популяции имеют ряд генетических особенностей, связанных с их экологией, - способность к адаптации, репродуктивная приспособленность и устойчивость.

Популяция обладает *биологическими* признаками, свойственными составляющим ее отдельным организмам, и *групповыми* особенностями, которые служат уникальными характеристиками группы. К биологическим особенностям относят наличие жизненного цикла популяции, ее способность к росту, дифференцировке и самоподдержанию. Популяция характеризуется определенной организацией и структурой, которые можно описать. К групповым особенностям можно отнести рождаемость, смертность, возрастную, половую структуру популяции и генетическую приспособляемость. Эта группа признаков относится только к популяции. Особь рождается, имеет тот или иной возраст, умирает. Однако применительно к конкретной особи мы не можем говорить о рождаемости, смертности или структуре. Эти характеристики имеют смысл только на уровне группы.

Плотность и численность популяции. Влияние популяции на сообщество и экосистему зависит не только от того, из каких организмов она состоит, но и от их численности (N), которая означает общее количество организмов, населяющих ту или иную территорию. Кроме числен-



ности, важным показателем является плотность популяции - количества особей на единицу пространства. Она измеряется числом или биомассой особей на единицу площади или объема. Например, 400 деревьев на 1 га, 2 млн. диатомовых водорослей на 1 м³ воды, 100 кг рыбы на 1 га поверхности водоема. При изучении плотности популяции различают среднюю плотность, то есть число особей на единицу всего пространства, и экологическую, или специфическую, плотность – число особей на единицу заселенного пространства (доступной площади или объема, которые могут быть заселены популяцией).

Подобно другим популяционным признакам, плотность популяции варьируется в определенных пределах, т.е. ее изменение не бесконечно. Существуют определенные верхние и нижние пределы, имеющие место в природе или которые теоретически могли бы существовать в течение сколь угодно долгого времени. Например, на некоторой площади леса может жить в среднем 100 птиц и 20 000 почвенных членистоногих, но никогда не бывает наоборот - 20 000 птиц и 100 почвенных членистоногих. Верхний предел плотности популяции определяется потоком энергии в экосистеме, трофическим уровнем, к которому относится организм, размерами, а также интенсивностью его метаболизма.

Нижний предел выделить значительно сложнее, особенно в стабильных экосистемах, в которых, как правило, действуют механизмы, поддерживающие плотность обычных или доминирующих организмов.

При изучении плотности популяции наибольшие трудности возникают из-за того, что особи в популяции часто распределены в пространстве неравномерно и образуют более или менее



обособленные скопления. В таких случаях достоверность исследований зависит от числа выборок, то есть чем менее равномерно на территории распределены особи, тем больше должно быть выборок.

В тех случаях, когда при изучении плотности популяции невозможно определить ее абсолютную величину, этот показатель выражают относительными величинами и характеризуют вид как "многочисленный", "обычный", "редкий" и т.д. Однако и эти характеристики необходимо привязывать к определенным численным значениям.

Рождаемость. Рождаемость – величина, отражающая способность популяции к увеличению численности за счет размножения (не учитывая миграций из других популяций). Этот термин используется и для популяций человека. Различают максимальную и экологическую рождаемость.

Максимальная, или абсолютная, физиологическая, рождаемость - теоретически максимально возможное количество новых особей от размножения в идеальных условиях, то есть при отсутствии давления факторов среды. Этот показатель - постоянная величина для данной популяции. Несмотря на трудности при практическом определении этого показателя, он представляет интерес по следующим причинам. Во-первых, максимальная рождаемость служит критерием для сопоставления с реальной рождаемостью. Например, показатель рождаемости в популяции птиц 4 птенца в год будет иметь реальный смысл, если известен верхний предел, до которого она могла бы увеличиваться в менее лимитирующих условиях. Во-вторых, так как максимальная



рождаемость – величина постоянная для данной популяции, этот показатель можно использовать для математических расчетов и прогнозирования скорости роста популяции.

Максимальная рождаемость как характеристика популяции ценна тем, что с ней, как с константой, можно сравнивать различные наблюдаемые величины рождаемости. Использовать ее имеет смысл только в тех случаях, когда известны условия, при которых она определяется. Следует отметить, что понятие "максимальная рождаемость" относится к популяции, а не к изолированным особям. За меру рождаемости следует принимать среднюю, а не индивидуальную наибольшую или наименьшую репродукционную способность. Наиболее корректно определение максимальной рождаемости не только при отсутствии лимитирующих физических факторов, но и при оптимальных размерах популяции.

Экологическая, или реализуемая, рождаемость обозначает увеличение популяции при фактических, или специфических, условиях среды. Она зависит от состава, размера популяции и конкретных условий среды.

Рождаемость обычно выражают в виде скорости, определяемой путем деления числа вновь образовавшихся особей за определенный промежуток времени (dN/dt – абсолютная рождаемость) или числом новых особей в единицу времени на одну особь ($[dN/dt]/N$ – специфическая, удельная рождаемость), где N – размер популяции или только части, способной к размножению. Например, для высших организмов рождаемость выражают в расчете на одну самку, а для популяции человека – в расчете на 1000 человек.



Очевидно, что рождаемость может быть нулевой или положительной, но никогда – отрицательной.

При сравнении рождаемости в популяциях разных видов возникают трудности, связанные с несопоставимостью жизненных циклов. Поэтому при изучении рождаемости необходимо учитывать цикл развития организмов. В этом случае необходимо быть уверенным, что сравнение вообще возможно.

Смертность. Этот показатель характеризует гибель особей популяций за определенный период времени. Так же, как и в случае с рождаемостью, смертность можно выразить *числом* особей, погибших за определенный период. В то же время, различают *специфическую смертность* – число смертей по отношению к числу особей, составляющих популяцию; *экологическую* или *реализуемую, смертность* – гибель особей в конкретных условиях среды (величина непостоянная, изменяется в зависимости от состояния природной среды и состояния популяции).

Существует некая минимальная величина, характеризующая гибель особей в идеальных условиях, когда на популяцию не воздействуют лимитирующие факторы. В этих условиях максимальная продолжительность жизни особей равна их физиологической жизни, которая в среднем выше экологической продолжительности жизни.

При проведении исследований часто значительно больший интерес, чем смертность, представляет показатель выживания особей. Если число погибших особей представить как M , то выживаемость будет равна $1 - M$.



Специфическую смертность обычно выражают числом особей, погибших за определенное время, выраженным в процентах от начальной численности популяции. Как и в случае с рождаемостью, необходимо принять минимальную смертность за теоретическую константу. Даже в идеальных условиях в любой популяции происходит смерть от старости, то есть имеет место какая-то минимальная смертность, определяемая физиологической продолжительностью жизни особей. В природе средняя продолжительность жизни особей намного меньше, чем потенциальная, и фактическая величина смертности выше минимальной. Смертность, как и рождаемость, особенно у высших организмов, сильно варьируется с возрастом, поэтому при изучении смертности организмов популяцию целесообразно разделить на возрастные группы. Целостное представление о смертности в популяциях дают демографические таблицы (один из методов статистического анализа популяций), в которых приводится возрастная структура по продолжительности жизни особей. Они могут содержать следующие графы:

- возраст (временные промежутки);
- отклонение возраста от средней продолжительности жизни;
- число особей, погибших в каждом возрастном интервале на 1000 рожденных;
- число особей, выживших в начале каждого возрастного интервала;
- смертность в начале каждого возрастного интервала на 1000 живых особей;
- ожидаемая продолжительность жизни, или среднее время предстоящей жизни.

На основании анализа демографических таблиц можно строить *кривые выживаемости особей* в популяции, которые могут быть достаточно информативны. Выделяют три типа кривых выживаемости (рис. 3.1):

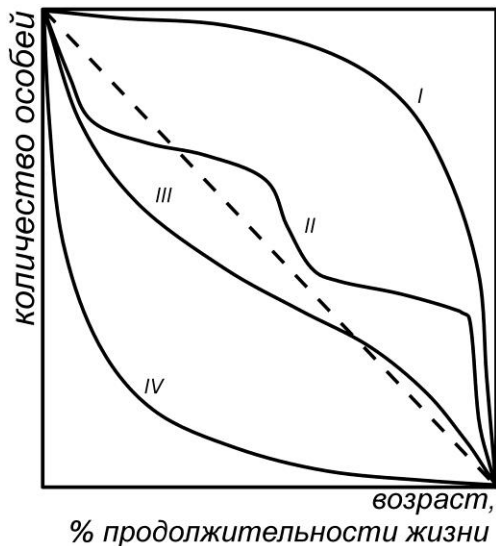


Рис. 3.1. Кривые выживаемости

- *сильновыпуклые кривые (I)* – характерны для видов организмов в популяциях, смертность которых почти до конца жизненного цикла остается низкой. Такой тип кривых выживания характерен для многих видов крупных животных, в том числе и для человека;
- *сильновогнутые кривые (IV)* – характерны для видов организмов в популяциях, смертность которых чрезвычайно высока на ранних стадиях развития, а в дальнейшем становится низкой. Например, семена дуба при проращивании погибают в больших количествах, а гибель укоренившихся растений остается чрезвычайно низкой;
- *кривые промежуточного типа (II-III)* относятся к тем видам, у которых смертность для каждой возрастной группы – величина постоянная.



3.2. Динамика численности популяции

Основы теории динамики популяций. Одной из основных задач теории динамики популяций является прогноз изменений состояния популяций, расчеты численности группы или ее составляющих в будущем.

Самая первая известная модель, сформулированная в биологической постановке, - знаменитый ряд Фибоначчи, который приводит в своем труде Леонардо из Пизы в 13 веке. Это ряд чисел, описывающий количество пар кроликов, которые рождаются каждый месяц, если кролики начинают размножаться со второго месяца и каждый месяц дают потомство в виде пары кроликов. Ряд представляет последовательность чисел: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89,.... (рис. 3.2). Ряд начинается с единицы, и каждый его член в точности равен сумме двух предыдущих. Одно из наиболее важных математических свойств этого ряда состоит в том, что последовательность дробей, образованных путем деления каждого члена на последующий, т.е. ряд $1, 1/2, 2/3, 3/5, 5/8, 8/13, \dots$ стремится к так называемому золотому сечению¹, точное значение которого равно $\sqrt{a(a-x)} = 0.5(\sqrt{5} - 1) \approx 0.618$.

Если отрезок прямой разделен на две части золотым сечением, т. е. так, что отношение большей части ко всему отрезку $\approx 0,618$, то отношение меньшей части к большей также является зо-

¹ Если $a > 0$, то разложение этого числа на два положительных слагаемых x и $a - x$ называется золотым сечением, если x является среднегеометрическим этих чисел.



лотым сечением. Эта пропорция и ее свойства были хорошо известны древним грекам, и ей часто придавали важную роль в эстетических дискуссиях об искусстве и архитектуре.

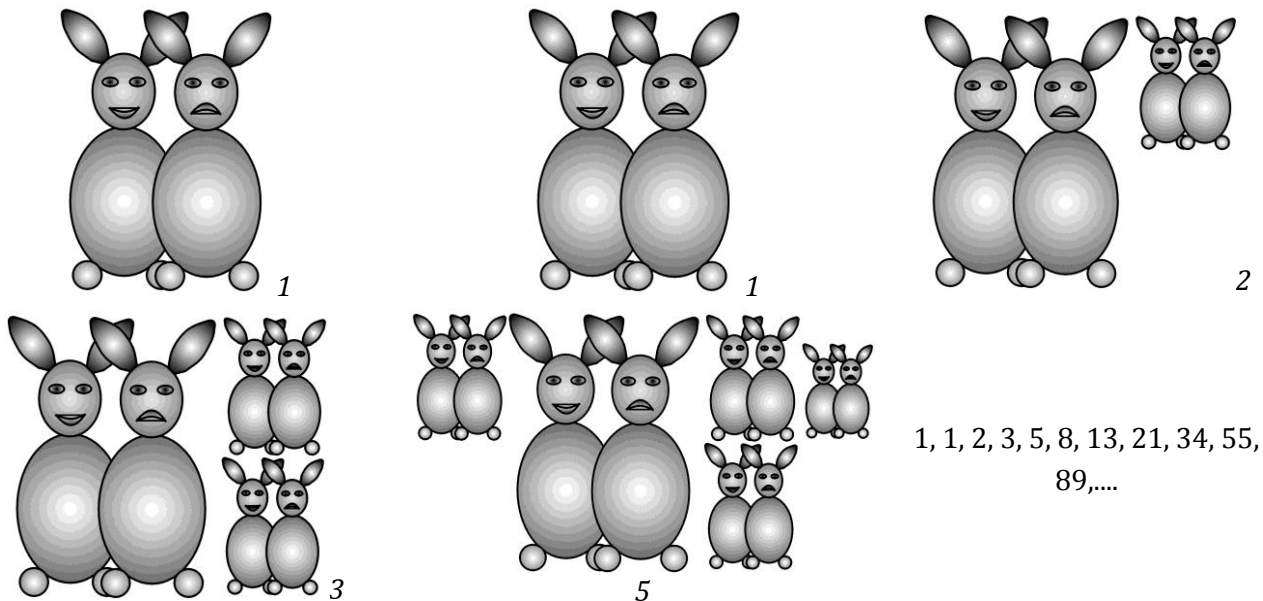


Рис. 3.2. Ряд Фибоначчи



Интересно, что не только листья на стеблях многих растений, но и отдельные цветочки в соцветии подсолнечника, чешуйки в еловой шишке и т.д. образуют замечательно правильные спирали, возбуждающие интерес многих биологов и математиков. Так, у шишек норвежской ели имеется пять рядов чешуек, круто поднимающихся в одном направлении, и три ряда, идущих более полого в противоположном направлении. У обычной лиственницы число таких рядов равно соответственно пяти и восьми. Цветорасположение у гигантского подсолнечника имеет аналогичную схему, и числа рядов равны соответственно 34 и 55, 55 и 89, 89 и 144 и т. д. Хотя имеют место и исключения, пары чисел, встречающиеся наиболее часто, являются двумя последовательными членами арифметического ряда Фибоначчи.

Следующая известная в истории модель – модель Мальтуса (1798), описывающая размножение популяции со скоростью, пропорциональной ее численности [19]. Томас Роберт Мальтус (1766-1834) – известный английский демограф и экономист, обратил внимание на тот факт, что численность популяции растет по экспоненте (в геометрической прогрессии), в то время как производство питания растет со временем линейно (в арифметической прогрессии), из чего сделал справедливый вывод, что рано или поздно экспонента обязательно "обгонит" линейную функцию, и наступит голод. На основании этих выводов Мальтус говорит о необходимости ввести ограничения на рождаемость, в особенности для беднейших слоев общества. "Экономический пессимизм", следующий из прогнозов предложенной им модели, в основу которой положен анализ эмпирических данных, Мальтус противопоставлял модным в начале XIX века оптимистическим идеям гуманистов: Жана-Жака Руссо, Уильяма Годвина и других, предсказывающих



человечеству грядущее счастье и процветание. Можно говорить о том, что Мальтус был первым ученым "алармистом", который на основании результатов моделирования "бил тревогу" и предупреждал человечество об опасности следования развитию по используемым ранее сценариям прогресса. Во второй половине XX века такую "алармистскую" роль сыграли работы Римского клуба, и в первую очередь "модель глобального роста" Дж. Форрестера.

Обсуждению важности вывода Мальтуса для популяционной динамики великий Дарвин посвятил несколько страниц своего дневника, указывая, что поскольку ни одна популяция не размножается до бесконечности, должны существовать факторы, препятствующие такому неограниченному размножению. Среди этих факторов может быть нехватка ресурса (продовольствия), вызывающая конкуренцию внутри популяции за ресурс, хищничество, конкуренция с другими видами. Результатом является замедление скорости роста популяции и выход ее численности на стационарный уровень. Модели ограниченного роста мы рассмотрим ниже. Что касается отбора, то в нем большое значение наряду с конкуренцией близких по своим потребностям особей играет территориальная изоляция, которая ведет к вымиранию близких форм и обеспечивает процесс дивергенции.

В природе численность большинства живых существ действительно способна увеличиваться в геометрической прогрессии, однако рост популяций в достаточной мере сдерживают такие факторы, как конкуренция, болезни, паразитизм, хищничество, гибель в результате бедствий, катастроф и т.д. Обычно если популяция начинает развиваться в среде с достаточным количеством пищи и при относительно небольшом давлении врагов, то сначала ее численность растет



очень быстро. С течением времени запасы пищи истощаются, перенаселенность приводит к условиям, менее благоприятным для выживания, плодовитость снижается и смертность увеличивается. В конечном итоге достигается равновесное состояние, и численность популяции становится более или менее постоянной. Очевидно, что очень важно знать точное соотношение между численностью популяции в различные моменты времени и темпом ее роста (разница между скоростями размножения и гибели).

В дискретном виде этот закон представляет собой геометрическую прогрессию:

$$N_{i+1} = qN_i \text{ или } N_i = q^i N_0 .$$

Этот закон, записанный в виде дифференциального уравнения, представляет собой модель экспоненциального роста популяции и хорошо описывает рост клеточных популяций в отсутствии какого-либо лимитирования:

$$\frac{dx}{dt} = rx .$$

Здесь r – коэффициент, аналогичный коэффициенту q в дискретной модели – константа собственной скорости роста популяции, отражающая ее генетический потенциал.

Математическую форму этой типичной S-образной кривой роста популяции впервые получил Ферхюльст, используя следующий подход. Численность популяции N рассматривалась как непрерывная переменная, что вполне допустимо, если N довольно велико. Во-вторых, рассматривается непрерывное время t , а не дискретные поколения. Допустим, что средняя скорость ро-



ста популяции при благоприятных условиях составляет r на одного индивидуума, так что за время dt численность популяции увеличивается на $rN \cdot dt$. Это означает, что $dN = rNdt$. Поэтому изменение численности популяции описывается дифференциальным уравнением

$$\frac{dN}{dt} = rN, \quad (3.1)$$

решение которого имеет вид
$$N = N_0 e^{rt}, \quad N_0 = N \Big|_{t=0} \quad (3.2)$$

где N_0 – число индивидуумов в начальный момент времени $t = 0$. Экспоненциальный рост непрерывной популяции в непрерывном времени, описываемый формулой (3.2), эквивалентен геометрической прогрессии для дискретной численности популяции в предположении дискретной смены поколений.

Этот закон, записанный в виде дифференциального уравнения, представляет собой модель экспоненциального роста популяции и хорошо описывает рост клеточных популяций в отсутствии какого-либо лимитирования.

Идея Ферхюльста состояла в наложении на экспоненциальный рост, выраженный формулой (3.2), некоторого фактора, характеризующего замедление и увеличивающегося с ростом популяции. Простейшее из возможных допущений состоит в том, что степень замедления роста для одного индивидуума пропорциональна размеру популяции, т.е. что результирующая скорость



роста равна не r , а $r(1 - N/K)$, определяющую замедление роста. В этом случае *логистическое* дифференциальное уравнение (3.1) принимает вид

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad (3.3)$$

а его решение выражается формулой

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K - N_0 + N_0 e^{rt}} = \frac{K}{1 + \left(K/N_0 - 1\right) e^{-rt}}. \quad (3.4)$$

Здесь K – константа, обозначающая верхний предел увеличения численности популяции, называемая верхней асимптотой для S -образно кривой. Величину K так же называют предельной допустимой нагрузкой на среду, или емкостью среды для данной популяции.

Уравнение (3.4) описывает S -образную кривую (так называемая *логистическая кривая* Ферхюльста), наклон которой вначале монотонно возрастает, как у экспоненты, а затем постепенно уменьшается до нуля; при больших значениях t кривая сливается с горизонтальной прямой $N = K$ (K есть равновесное значение, к которому стремится размер популяции).

На практике скорость роста r определяется скоростями размножения и гибели. Если скорость размножения b такова, что за время dt появляется $bNdt$ новых индивидуумов, а скорость гибели d такова, что за то же время погибает $dNdt$ индивидуумов, то $r = b - d$. Значение r может быть положительным, отрицательным или нулевым, и в зависимости от этого популяция будет рас-



ти, уменьшаться или оставаться неизменной. Аналогичным образом можно включить в рассмотрение и многие другие факторы, например миграцию.

Логистическая кривая широко используется при описании роста популяций животных и людей. Например, в демографии предпринимались попытки подобрать логистические кривые для данных о численности населения различных стран, в частности США, в прошлом и в настоящее время с целью использовать продолжение полученной кривой для прогноза численности населения при достижении равновесного состояния. Хотя такие методы имеют положительное значение, поскольку благодаря применению математики обсуждение этих проблем становится более конкретным, к оценке результатов, получаемых с их помощью, необходимо подходить с большой осторожностью. Окружающая среда и социальные условия могут измениться, и, следовательно, изменятся скорости размножения и гибели и коэффициент замедления роста. Модель может быть приближенно справедливой для того периода, по которому имеются данные, однако это не гарантирует ее справедливости в будущем. Экстраполяция всегда сопряжена с неопределенностью, однако в данном случае некоторые трудности можно преодолеть путем более детального анализа популяции, рассматривая скорости размножения и гибели для различных возрастных групп с учетом пола.

Приведенные выше уравнения (3.1) и (3.3) напоминают уравнения движения, получаемые при математическом описании динамических систем. Рассматривая на данном, очень элементарном уровне, как рост популяций, были сделаны несколько допущений. Например, о том, что рост представляет собой непрерывный процесс – как в отношении размера популяции, так и во



времени. Кроме того, подразумевалось, что биологическая изменчивость или случайные статистические колебания либо отсутствуют, либо настолько малы, что не имеют существенного значения. Если популяция достаточно велика, то это допущение часто оказывается близким к истине. Кроме того, даже в том случае, если размер популяции испытывает заметные колебания, можно все же применять эти уравнения, полагая, что они относятся к *средним* значениям.

Практическое значение рассмотренных выше математических моделей состоит в том, что они дают предварительное количественное представление об изучаемых процессах. Используемые в них параметры (например, скорость размножения) имеют определенный биологический смысл, и это позволяет проверить соответствие модели тому реальному процессу, который, как предполагается, она описывает. На основании полученных данных можно вычислить соответствующие значения параметров и использовать их как основу для дальнейшего исследования.

Одним из качественных примеров динамики популяции может быть следующий. При улучшении условий среды численность возрастает до тех пор, пока не достигнет максимума (количество особей популяции, которое способна прокормить среда обитания). После полного исчерпания ресурсов среды наступает падение численности (*коллапс*), завершающееся достижением популяцией минимальной численности. С этого момента вследствие уменьшившейся нагрузки ресурсные возможности среды обитания возрастают и происходит увеличение численности до нового максимального значения (более низкого, т.к. среда не успевает восстановиться полностью). Подобные колебания численности продолжаются до тех пор, пока не достигается равновесная численность (динамическое равновесие, с небольшими отклонениями вокруг среднего



значения из-за разного сезонного воздействия совокупности факторов). Таким образом, вкратце динамику численности популяции в условиях изменения условий среды можно представить так: рост численности → коллапс → стабилизация.

На этих простейших моделях видно, насколько примитивны математические модели по сравнению с биологическими объектами, каждый из которых, к примеру, популяция, - это совокупность сложно организованных индивидуальных особей - организмов. В свою очередь каждый организм состоит из органов, тканей и клеток, осуществляет процессы метаболизма, двигается, рождается, растет, размножается, стареет и умирает. И каждая живая клетка - сложная гетерогенная система, объем которой разграничен мембранами и содержит субклеточные органеллы, и так далее, вплоть до биомакромолекул и аминокислот. На всех уровнях живой материи мы встречаем сложную пространственно-временную организацию, гетерогенность, индивидуальность, подвижность, потоки массы, энергии и информации.

Ясно, что для таких систем любая математика дает лишь грубое упрощенное описание. Дело существенно продвинулось с использованием компьютеров, которые позволяют имитировать достаточно сложные системы, однако и здесь, как правило, речь идет именно о *моделях*, т.е. о некоторых идеальных копиях живых систем, отражающих лишь некоторые их свойства, причем схематически.



Темпы роста численности популяции. Популяция изменчива во времени, и при ее изучении определенный интерес представляют не только ее состав и величина в каждый определенный момент, но также и то, как она изменяется. Зная скорость изменения популяции, можно судить о многих ее особенностях, условиях развития и косвенно о состоянии экосистемы в целом.

Скорость изменения численности популяции можно определить путем деления величины изменения количества особей на период времени, за который оно произошло. Полученная величина будет характеризовать скорость, с которой численность изменяется во времени. Среднюю скорость изменения популяции принято выражать в виде $V = \Delta N / \Delta t$, где N – размер популяции (или другой показатель), t – время. Например, предположим, что популяция из 100 представителей в некотором объеме воды за час увеличилась до 150 особей. Тогда $\Delta N = 50$, $\Delta t = 1$, $V = 50$ особей в час.

Характер изменений численности зависит от возрастной структуры популяции. Возрастная структура популяции – это соотношение особей в популяции по возрастным группам. По отношению к популяции можно выделить три экологических возраста – предрепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный, поэтому следует ожидать, что в зависимости от соотношения количества особей, относящихся к различным экологическим возрастам, способность популяции к изменению численности будет неодинаковой.

Как правило, в быстро растущих популяциях преобладают особи младших возрастных групп, в стабильных – распределение между возрастными группами относительно равномерное, а в популяциях с уменьшающейся численностью преобладают особи старших возрастов.



Следует отметить, что возрастная структура популяции может изменяться и без заметных колебаний общей численности. Каждая популяция имеет свою характерную (условно "идеальную") возрастную структуру, и если по каким-то причинам произошло ее нарушение, то через определенный промежуток времени она стремится возвратиться в исходное состояние.

Гипотетически можно представить три типа возрастных пирамид:

- пирамида, отражающая высокий процент молодых особей в популяции (растущая популяция);
- пирамида, отражающая умеренное соотношение молодых и старых особей (стабильная популяция);
- пирамида, отражающая низкий процент молодых особей (старая или уменьшающая свою численность популяция).

Потенциальная скорость естественного роста популяции. Если среда не оказывает ограничивающего влияния, то специфическая скорость роста популяции для данных микроклиматических условий постоянна и максимальна. В таких благоприятных условиях скорость роста характерна для некоторой возрастной структуры популяции и служит единственным показателем наследственно обусловленной способности популяции к росту. Она является экспонентой в дифференциальном уравнении роста популяции в нелимитированной среде при специфических физических условиях:

$$\frac{dN}{dt} = rt; \quad r = \frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt}; \quad \int \frac{dN}{N} = \int r dt; \quad \ln(N_t) = rt - \ln(N_0); \quad N_t = N_0 \cdot \exp(rt),$$

где N_0 – численность в нулевое время, N_t – численность в момент времени t .



Из вышеприведенных уравнений можно вычислить скорость роста популяции $r = (\ln(N) - \ln(N_0))/t$. Показатель r – фактическая разность между специфической мгновенной скоростью рождений (b) и специфической мгновенной скоростью гибели организмов (d).

Общая скорость роста популяции в отсутствие лимитирующего влияния среды зависит от возрастного состава и вклада в репродукцию различных возрастных групп. Следовательно, популяция может характеризоваться величиной r в зависимости от ее структуры. При определении стационарного и стабильного распределения возрастов специфическую скорость роста называют *показателем потенциального роста популяции* (r_{\max}). Часто этот показатель называют *биотическим, или репродуктивным, потенциалом* (термин введен Р. Чепменом в 1928 г.). Разность между биотическим потенциалом и фактической скоростью роста считают мерой сопротивления среды, которая характеризует сумму всех лимитирующих факторов, препятствующих реализации биотического потенциала.

Выбор математической модели определяется задачами исследований и адекватностью модели для каждого определенного случая.

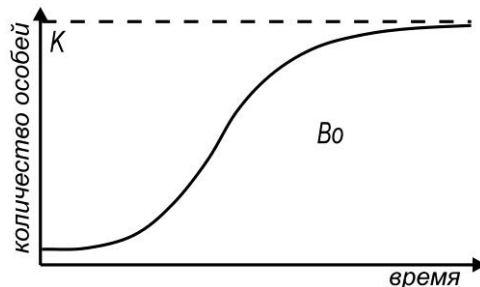
Типы роста популяций. Представление о емкости местообитания. В зависимости от характера роста численности популяций выделяют различные типы их роста. По форме кривых, построенных на арифметической шкале, можно выделить два основных типа роста, описываемых J -образной и S -образной кривыми. Эти два типа кривых могут модифицироваться различным образом (рис. 3.3).

С



J-образные популяции

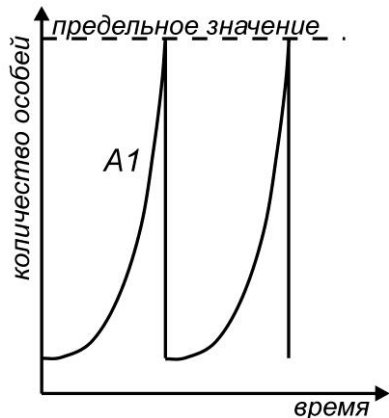
A_0 – вначале наблюдается неограниченный рост численности популяции



S-образная форма роста численности популяции

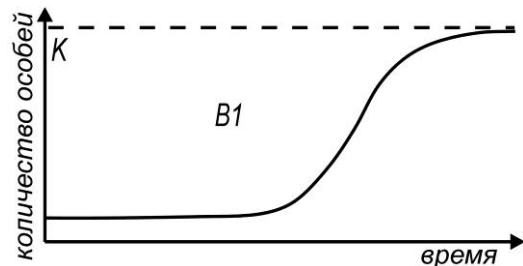
B_0 – происходит рост численности популяции по *S*-образной кривой, достигая *K*-уровня

С

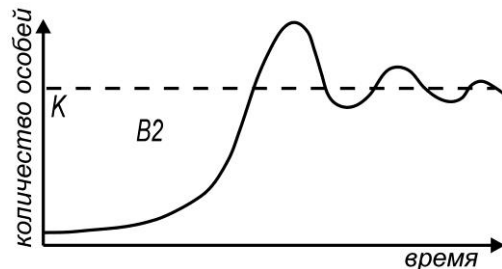


J-образные популяции

A_1 – вначале наблюдается неограниченный рост численности, затем он прекращается и при благоприятных условиях вновь возобновляется, достигая прежней величины

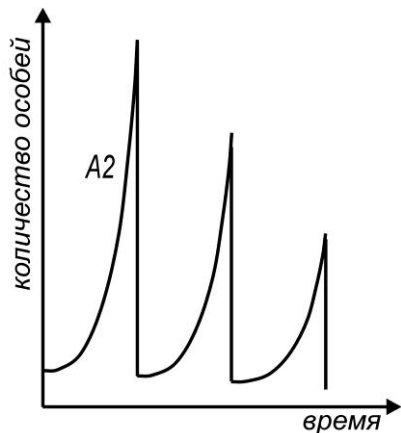


S-образная форма роста численности популяции
 B_1 – вначале наблюдается медленный рост численности, затем скорость возрастает и достигает *K*-уровня



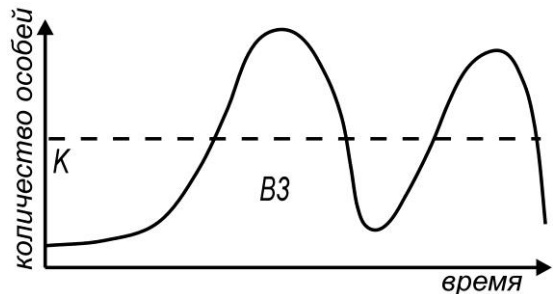
B_2 – при достижении *K*-уровня наблюдаются небольшие отклонения от него

С



J -образные популяции

A_2 – наблюдается нелимитированный рост численности, затем он внезапно прекращается и дальше наблюдаются колебания на более низком уровне



S -образная форма роста численности популяции

B_3 – наблюдаются значительные отклонения от

K -уровня

Рис. 3.3. Кривые роста численности популяции [20]



При J -образной форме кривой роста плотность быстро увеличивается, но затем, когда начинает действовать лимитирующий фактор, рост популяции внезапно прекращается. Такой тип роста может быть описан экспоненциальным уравнением (3.1).

Уравнение J -образной кривой то же, что и при определении скорости роста. Разница состоит в том, что величина N имеет предел. Это означает, что относительно неограниченный рост внезапно останавливается, когда популяция исчерпает свои ресурсы (пища, жизненное пространство) или вмешается какой-либо другой фактор. После того как верхний предел N будет достигнут, плотность некоторое время может оставаться на этом уровне либо резко падать. Это характерно для природных популяций насекомых, водорослей и др.

При логистической (S -образной) кривой роста популяции вначале увеличение численности идет очень медленно, затем быстрее, но потом под влиянием факторов сопротивления среды рост популяции постепенно замедляется. Это замедление, обусловливаемо сопротивлением среды, становится все более выраженным и в конечном итоге достигает определенной величины. Затем начинает поддерживаться более или менее устойчивое равновесие. Такой тип роста может быть выражен уравнением Ферхюльста-Пирла (3.3). Характерная форма S -образной кривой обусловлена постепенным усилением действия неблагоприятных факторов по мере увеличения плотности популяции. Такой тип роста отличается от J -образного, при котором популяция начинает испытывать давление среды в конце роста.



В простом, или идеальном, случае усиление действия неблагоприятных факторов в зависимости от плотности популяции является линейным и его можно записать в виде (3.3). Группируя в этом уравнении правую часть различным образом, можно выделить выражения

$$\frac{K - N}{K}, \frac{r}{K} N^2, \left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Эти выражения представляют три показателя, характеризующих сопротивление среды, создаваемое вследствие роста популяции, которая по мере приближения к пределу уменьшает скорость потенциальной репродукции. Уравнение (3.3) отражает закон: скорость увеличения популяции равна максимально возможной скорости роста популяции, умноженной на степень реализации максимальной скорости.

Следует отметить, что для описания изменений численности популяции существует много математических уравнений, решение которых можно представить графически в виде S-образных кривых. Это справедливо почти для любого уравнения, в котором увеличение отрицательных факторов находится в какой-либо зависимости от плотности популяции.

Для сравнения экспериментальных данных с теоретической кривой следует убедиться в том, что показатели, входящие в уравнение, характеризуют воздействия, регулирующие плотность популяции. Ситуации, когда сопротивление среды возрастает линейно при увеличении плотности, могут иметь место в популяциях с простым жизненным циклом. В более высокоорганизованных популяциях, со сложным биологическим циклом и длительными периодами индивидуального развития, изменения, вероятно, отсрочены во времени.



Флуктуации численности популяции. Флуктуация (от лат. *fluctuatio*) – колебание численности популяции. В случае прекращения роста популяции величина $\Delta N/\Delta t$ близка к нулю, плотность популяции обнаруживает тенденцию к флуктуациям относительно верхнего предельного уровня. Это имеет место даже в популяциях, у которых отлажены механизмы саморегулирования численности. Флуктуации численности в популяциях могут происходить по следующим причинам:

- изменения условий внешней среды;
- внутривидовые воздействия;
- взаимодействия с другими популяциями.

Для природных популяций различают сезонные и годовые изменения численности. В свою очередь годовые изменения численности можно разделить на флуктуации, обусловленные различием факторов физической среды в течение года, то есть внешних по отношению к популяции, и на флуктуации, связанные с динамическими изменениями популяции, то есть внутренними по отношению к популяции факторами.

Флуктуации, связанные с внешними по отношению к популяции факторами, нерегулярны и обнаруживают четкую связь с одним или несколькими главными лимитирующими факторами (температура осадки и т.д.). Их можно назвать циклическими. Резкие осцилляции свойственны популяции с *J*-образным типом роста, а затухающие – популяциям с *S*-образным типом роста, в которых наблюдается некоторая временная задержка реакции на увеличение плотности. Все флуктуации обусловлены влиянием внешних и внутренних факторов.



Выяснение механизмов, регулирующих изменение численности в популяции, - одна из важнейших биологических проблем, и она еще далеко не полностью решена. Установить влияние внешних факторов небиологического характера на флуктуации численности популяции чаще всего не представляет больших трудностей. Анализ воздействия внутренних, или биологических, факторов популяции на флуктуацию численности часто представляет значительные сложности. В ответ на изменение физических условий популяции могут реагировать включением компенсационных механизмов. В связи с этим подтверждается принцип: *чем выше уровень организации и зрелости сообщества, тем меньше амплитуда флуктуации плотности популяций во времени.*

С сезонными флуктуациями численности в популяциях сталкивался каждый из нас (например, тучи комаров в лесу, появляющиеся в конце мая - июне, развитие водорослей в летний период и т.д.). В природе трудно найти популяции, которые не изменяли бы своей численности по сезонам, но наиболее заметно выраженные флуктуации отмечаются у организмов с ограниченным периодом размножения, особенно с коротким жизненным циклом.

Сезонные изменения плотности популяций наблюдаются во всех климатических зонах. В природе известны флуктуации численности в популяциях, которые не связаны ни с сезонными, ни с какими-либо иными явными изменениями, но имеют четкую периодичность, или цикличность, с пиками и спадами через каждые несколько лет.



Механизмы изменения численности популяции. Так как природная среда непостоянна, то флуктуации численности вверх и вниз от уровня равновесия характерны для большинства популяций. Теории, объясняющие цикличность изменений плотности, можно сгруппировать следующим образом: метеорологические, случайных флуктуации; взаимодействия популяций; трофических уровней.

Одно время полагали, что 10-летние циклы флуктуации численности популяций связаны с цикличностью солнечной активности, с которой коррелируют изменения погоды, той же причиной пытались объяснить и достаточно широкую по масштабам климатическую цикличность с периодом 3-4 года. Однако все попытки выявить связь между регулярными осцилляциями и климатическими факторами не привели к успеху, несмотря на тот факт, что синхронность и четкая выраженность осцилляции в северных районах свидетельствуют о наличии циклических событий за пределами местной экосистемы.

Некоторые исследователи высказывают предположение, что осцилляции, которые кажутся нам регулярными, возможно, являются следствием случайных изменений биотических и абиотических факторов, в которых находятся популяции. В связи с этим ни один из этих факторов нельзя считать главным или более важным, чем другие.

Так как внешние факторы не являются основной причиной резких осцилляции, то причину следует искать в самих популяциях, или в действии "внутренних факторов".



Получены данные, что биологические особенности популяций изменяются сопряженно с изменением климатических и других физических условий. Осцилляции плотности можно ожидать для популяций, в которых некоторое время происходит более или менее экспоненциальный рост. Такие популяции, вероятно, могут выйти за пределы, определяемые лимитирующим фактором, прежде чем достигнут устойчивого равновесия. Чем проще экосистема и чем больше лимитирующих факторов на нее воздействует, тем больше вероятность ее временной неустойчивости. Перенаселение в таких условиях сменяется снижением численности.

Значительные осцилляции плотности популяций сопровождаются физиологическими и генетическими изменениями особей, составляющих популяцию, что приводит к колебанию ее численности. Однако служат ли эти изменения причиной осцилляции или же они являются адаптациями к таким осцилляциям – до конца не ясно. Большинство исследователей сходится во мнении, что такие изменения могут оказывать влияние на периодичность, или амплитуду, осцилляции.

Теории трофических уровней базируются на представлениях, что регуляция циклических изменений численности осуществляется на уровне экосистемы, а не на уровне популяции.

Случаи резкого изменения численности особей в популяциях встречаются нечасто, однако они представляют значительный интерес в связи с тем, что дают возможность исследовать функции и взаимодействия экосистемы, которые в других условиях обнаружить почти невозможно.



Регуляция численности популяции. В простых по структуре экосистемах, которые подвергаются воздействию физических стрессов либо необычных или нерегулярных факторов, численность популяции зависит от погодных условий, химических загрязнений и т.д. В экосистемах, имеющих сложную структуру или не подверженных физическим стрессам, регуляция численности осуществляется за счет биологических факторов.

Любой из факторов, воздействующих на численность популяции можно отнести к одной из двух групп:

1. факторы, не зависящие от плотности популяции, то есть их влияние не связано с плотностью.
2. факторы, зависящие от плотности популяции, то есть их воздействие является функцией плотности.

Влияние факторов второй группы проявляется обычно по мере приближения к верхнему пределу плотности, но оно может подчиняться и обратной зависимости, то есть с увеличением плотности популяции влияние фактора уменьшается.

Факторы, зависящие от плотности популяции, многие исследователи рассматривают как один из главных механизмов, предотвращающих перенаселение и способствующих установлению устойчивого равновесия.

Теория регуляции численности популяции логически вытекает из представлений о биотическом потенциале, типах роста и колебаниях плотности относительно предельного уровня.



Например, при изучении численности популяции, находящейся в неблагоприятных условиях, или популяции мелких организмов, для которых характерны короткий жизненный цикл, высокий биотический потенциал и высокая удельная интенсивность метаболизма, а следовательно, и относительно небольшой урожай на единицу пространства в единицу времени, определяющим считают следующее:

- значение периода времени, в течение которого происходит увеличение скорости роста;
- значение факторов, не зависящих от плотности;
- роль внутривидовых факторов самоограничения численности, как правило, второстепенная;
- отсутствие стабильной плотности у всех видов, даже в стабильных экосистемах.

При изучении численности популяции, существующей в благоприятных условиях среды, или популяции крупных организмов с продолжительным жизненным циклом обращают внимание на такие характеристики, как:

- значение зависящих от плотности факторов (прежде всего внутривидовой конкуренции), оказывающих лимитирующее влияние на популяцию;
- стабильность плотности;
- значение биологических механизмов регуляции.

Фактор не зависит от плотности популяции, когда его влияние постоянно по величине. Например, если охотники отстреливают в соответствии с лицензией 10 кабанов в сезон и если это продолжается ежегодно, то, значит, из популяции будет изыматься определенное количество особей.



Математически это можно представить так. В ранее рассмотренном уравнении (3.3) константа r , умноженная на число особей в популяции, характеризует влияние, которое не зависит от плотности, а любое выражение типа $(1 - N/K)$, которое с увеличением численности линейно возрастает или уменьшается, зависит от плотности. На этом основании можно сделать вывод, что прямо пропорциональная зависимость роста численности популяции от времени должна быть эффективной для популяций с хорошей регуляцией численности. В данном случае под регуляцией понимается стремление к восстановлению величины популяции, соответствующей состоянию равновесия. В результате эволюции популяции выработали способность к достижению состояния саморегуляции. Причем регуляция плотности популяции осуществляется на значительно более низкой по сравнению с верхней асимптотой емкости обитания, которая достигается лишь в случае полного использования ресурсов энергии и пространства.

Не зависящие от плотности факторы среды вызывают изменения плотности популяции, а рождаемость и смертность, зависящие от плотности, удерживают популяцию в "стационарном" состоянии или – при отклонениях – быстро возвращают ее в исходное состояние. Такие факторы имеют более важное значение для регуляции экосистем, подвергшихся воздействию внешних стрессовых влияний. Факторы же, зависящие от плотности, приобретают большее значение, когда воздействие этих стрессовых влияний уменьшается.



3.3. Стратегии развития популяций

Все приспособительные реакции организмов в природе направлены на то, чтобы повысить вероятность выживания и оставления потомства. Стратегия – общая характеристика роста и размножения данного вида. Она включает темп роста особей, время достижения половой зрелости, плодовитость и другие характеристики. Экологическая стратегия зависит от многих факторов, но особенно важны те, которые оказывают влияние на стратегию роста и размножения.

Стратегии развития популяций весьма разнообразны, но выделяют в основном два крайних типа, получивших название *r*- и *K*-стратегий (символы взяты из уравнения логистического роста численности популяции). *r*-стратегия определяется отбором, благоприятствующим особям с высокой плодовитостью, за счет чего происходит быстрый рост популяции в периоды ее низкой плотности. *K*-стратегия возникает под действием отбора, благоприятствующего более жизнеспособным особям при высокой плотности популяции, близкой к емкости среды. *K*-стратегии относительно медленно развиваются, имеют более крупные размеры и большую продолжительность жизни, образуют небольшое число сравнительно хорошо защищенных потомков. *r*-стратегия чаще характерна для организмов, живущих в условиях с резкими изменениями параметров среды – в эфемерных биотопах (существующих очень недолго), например, в пересыхающих лужах. Численность в таких популяциях резко колеблется, но наблюдается высокая скорость размножения, так как благоприятный период времени для размножения очень недолог. Преимущество получают особи, быстро достигающие половозрелости. *K*-стратегия характерна больше для популяций, обитающих в стабильных условиях среды, поэтому у *K*-стратегов потом-



ство менее многочисленно, но зато более конкурентноспособно. Между r и K -стратегиями много переходов, но выделение этих двух основных типов стратегий помогает объяснить связь между разнокачественными характеристиками популяции и условиями среды (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Некоторые характерные особенности r - и K -стратегий [23].

| r -стратегии | K -стратегии |
|--|---|
| Размножаются быстро (высокая плодовитость, короткое время генерации), поэтому значение r (врожденная скорость роста популяции) высокое | Размножаются медленно (низкая плодовитость, продолжительное время генерации), поэтому значение r низкое |
| Скорость размножения не зависит от плотности популяции | Скорость размножения зависит от плотности популяции и быстро увеличивается, если плотность падает |
| Энергия и вещество распределяются между многими потомками | Энергия и вещество концентрируются у немногих потомков, родители заботятся о потомстве |
| Размеры популяции некоторое время могут превышать K -уровень | Размеры популяции близки к равновесному значению, определяемому K -уровнем |
| Вид не всегда устойчив на данной территории | Вид устойчив на данной территории |
| Расселяются широко и в больших количествах, у животных может мигрировать каждое поколение | Расселяются медленно |



| | |
|--|--|
| Размножение идет с относительно большими затратами энергии и вещества | Размножение идет с относительно малыми затратами энергии и вещества большая часть энергии и вещества расходуется на репродуктивный (вегетативный) рост |
| Малые размеры особей | Крупные размеры особей, у растений деревянистые стебли и большие корни |
| Малая продолжительность жизни особи | Большая продолжительность жизни особи |
| Могут поселяться на открытом грунте | Плохо приспособлены к росту на открытых местах |
| Местообитания сохраняются недолго | Местообитания устойчивы и сохраняются долго |
| Слабые конкуренты | Сильные конкуренты |
| Защитные приспособления развиты сравнительно слабо | Хорошие защитные механизмы |
| Не становятся доминантами | Могут становиться доминантами |
| Лучше приспособлены к изменениям окружающей среды (менее специализированные) | Менее устойчивы к изменениям условий среды (высокая специализация для жизни в устойчивых местообитаниях) |

Обе стратегии представляют два способа решения одной задачи – задачи выживания. Виды (популяции), относящиеся к r -стратегам, быстрее, чем виды, относящиеся к K -стратегам, заселяют нарушенные местообитания, характерные для ранних сукцессий (обнаженная горная по-



рода, лесные вырубки, бывшие карьеры), так как они легче распространяются и быстрее размножаются. Виды с K -стратегией более конкурентоспособны и при благоприятных условиях вытесняют виды с r -стратегией, которые могут перемещаться в другие нарушенные местообитания. Так как виды с r -стратегией обладают высоким репродукционным потенциалом, то это означает, что, оставшись в каком-либо местообитании, они быстро использовали бы доступные ресурсы и превысили бы поддерживающую емкость среды, что привело бы к гибели популяции. Для видов с r -стратегией характерна J -образная кривая роста с быстрым падением численности популяции.



4. МОДЕЛИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

4.1. Непрерывные модели

Численность популяции может меняться во времени различным образом: расти, совершать колебания, падать, и причины этого могут быть различны. В разделе рассматриваются модели роста популяций и математический аппарат, позволяющий описывать динамику численности разных популяций.

Уравнение экспоненциального роста. Всемирно известной математической моделью (предложена Мальтусом в 1798 г. в его классическом труде "О законе роста народонаселения"), в основу которой положена задача о динамике численности популяции, является классическая модель неограниченного роста – геометрическая прогрессия в дискретном представлении,

(4.1)

или экспонента, – в непрерывном — (4.2)

График зависимости численности от времени в соответствии с законом экспоненциального роста изображен на рис. 4.1 а. На рис. 4.1 б. представлена зависимость скорости роста популяции (правая часть уравнения 4.2) от ее численности.

В соответствии с экспоненциальным законом изолированная популяция развивалась бы в условиях неограниченных ресурсов. В природе такие условия встречаются крайне редко.



Примером может служить размножение видов, завезенных в места, где имеется много пищи и отсутствуют конкурирующие виды и хищники (кролики в Австралии).

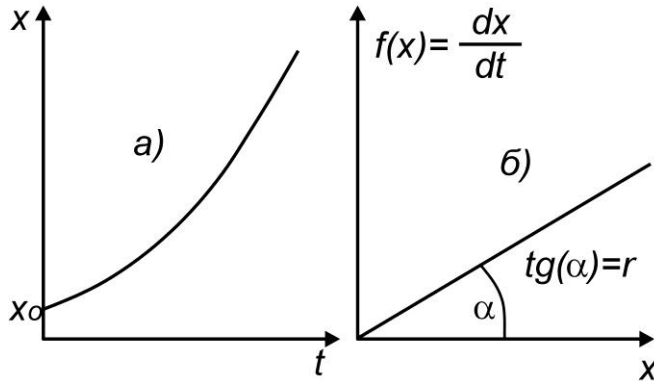


Рис. 4.1. Экспоненциальный рост. Зависимости скорости роста от численности (а) и численности от времени (б)

Замечание. В последние годы появилась феноменологическая теория роста населения Земли С.П. Капицы. У данной теории появилось множество горячих сторонников и не менее горячих противников. В основе теории лежит эмпирическая формула, полученная С. Хорнером:

$$N = \frac{200 \cdot 10^9}{2025 - t} \quad \text{где } N \text{ - количество людей на Земле, } t \text{ - год от Р.Х., с хорошей точностью описывающая рост народонаселения Земли в течение весьма длительного времени.}$$



С.П. Капица интерпретировал гиперболический рост как следствие квадратичной зависимости dN/dt от N и предложил для описания роста населения Земли три дифференциальных уравнения:

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = \frac{n^2 + 1}{K}, & n = -\text{ctg}\left(\frac{t}{K}\right), & -4.4 \cdot 10^6 \leq T \leq -2.8 \cdot 10^6 \\ \frac{dn}{dt} = \frac{n^2}{K} = \frac{K}{t^2}, & n = -\frac{K}{t}, & -2.8 \cdot 10^6 \leq T \leq 1965 \\ \frac{dn}{dt} = \frac{K}{t^2 + 1}, & n = -K \cdot \text{arccctg}(t), & T > 1965 \end{cases} \quad \begin{cases} t = \frac{T - T_1}{\tau}, \\ n = \frac{N}{K}, \end{cases}$$

где $T_1 = 2007$ г. от Р.Х., $\tau = 42$ г., $K = 67000$. Параметр τ имеет смысл либо удвоенной средней продолжительности жизни в течение большей части человеческой истории, либо удвоенной длины поколения. Смысл параметра K неочевиден, автор его охарактеризовал, как "определяющий скорость роста за поколение как результат бинарного взаимодействия групп по K человек в каждой".

Ограниченный рост. Впервые системный фактор, ограничивающий рост популяции, описал Ферхюльст в уравнении логистического роста:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (4.3)$$



Логистическое уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых значениях x численность возрастает экспоненциально как в уравнении (4.2); при больших – приближается к определенному пределу K .

Эта величина, называемая *емкостью экологической ниши популяции*, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, мест для гнездования, многими другими факторами, которые могут быть различными для разных видов. Таким образом, емкость экологической ниши представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания.

Уравнение (4.3) можно также переписать в виде: $dx/dt = rx - \delta \cdot x^2$, где δ – коэффициент внутривидовой конкуренции (за пищевой ресурс, убежища и т. п.). Аналитическое решение уравнения (4.3) было получено выше (см. п.2.3.2.):

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} \quad (4.4)$$

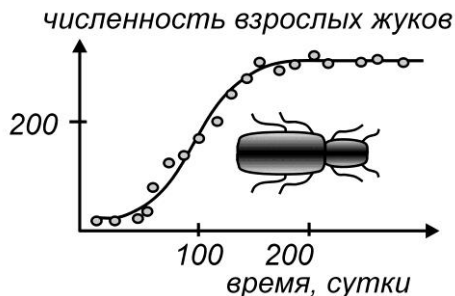
Формула (4.4) описывает кинетическую кривую, то есть зависимость численности популяции от времени. Ход кинетических кривых для разных начальных условий представлен на рис. 2.7. В случае, если начальная численность меньше половины максимальной, кривая $x(t)$ имеет точку перегиба с координатами

$$\left(\frac{1}{r} \ln \left[\frac{K - x_0}{x_0} \right]; \frac{K}{2} \right).$$

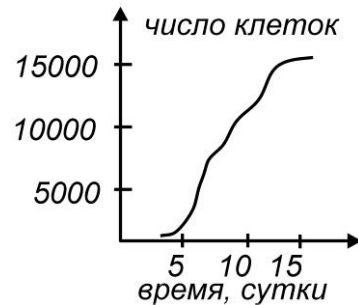


Ордината точки перегиба представляет собой половину максимальной численности, а абсцисса зависит как от емкости популяции K , так и от константы собственной скорости роста r - чем выше генетические возможности популяции, тем скорее наступает перегиб на кривой численности.

Примеры экспериментально наблюдаемой динамики популяций, развивающихся по логистическому закону, приведены на рис. 4.2 а, б. На рис. 4.2 а сплошной линией представлен график функции (4.3), при малых начальных численностях он имеет S-образный характер.



жуки *Rhizoretha dominica* в 10-граммовой порции пшеничных зерен, пополняемых каждую неделю [25]



водоросль *Chlorella* в культуре [25]

Рис. 4.2. Примеры ограниченного роста популяции



При изучении более сложных систем мы не будем искать решение для $x(t)$ в явном виде, а ограничимся исследованием устойчивости их стационарных состояний. Проведем такое исследование и для логистического уравнения.

Легко видеть, что уравнение стационарных состояний $f(\bar{x}) = 0$ в данном случае имеет два корня: $\bar{x}_1 = 0$, $\bar{x}_2 = K$.

Посмотрим, будут ли эти корни устойчивыми. Для этого вначале воспользуемся аналитическим методом Ляпунова. Введем новую переменную ξ , обозначающую отклонение переменной x от ее стационарного значения: $\xi = x - \bar{x}$.

Запишем линеаризованное уравнение для (4.3): $d\xi/dt = a\xi$, где $a = f'(x)|_{x=\bar{x}}$.

Напомним, что знак величины $a(\bar{x}_2)$ определяет устойчивость соответствующей особой точки \bar{x}_i :

$$f'x|_{x=\bar{x}} = r \frac{2r\bar{x}}{K} \quad (4.5)$$

Подставив в выражение (4.5) значение первого корня $\bar{x}_1 = 0$ мы получим $a(\bar{x}_1) = r$. Будем считать, что величина r – коэффициент естественной скорости роста популяции – положительная; $\bar{x}_1 = 0$ – неустойчивая особая точка. Если же мы подставим в выражение (4.5) $\bar{x}_2 = K$ то получим $a(\bar{x}_2) = -r$ – отрицательную величину, что дает право утверждать, что стационарное решение уравнения $\bar{x}_2 = K$ соответствует устойчивому стационарному режиму существования популяции в ограниченной среде.



На рис. 4.3 видно, что при переходе от отрицательных к положительным значениям x в точке $\bar{x}_1 = 0$ функция $f(x)$ меняет знак с минуса на плюс, т.е. особая точка неустойчива. Наоборот, в точке $\bar{x}_2 = K$ имеет место изменение знака $f(x)$ с ростом x с плюса на минус, следовательно, эта особая точка устойчивая (см. также рис. 2.4).

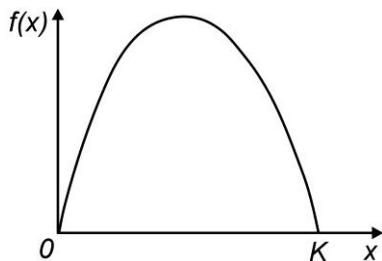


Рис. 4.3. Логистический рост. Зависимость функции правой части $f(x)$ – скорости роста – от численности для уравнения (4.3).

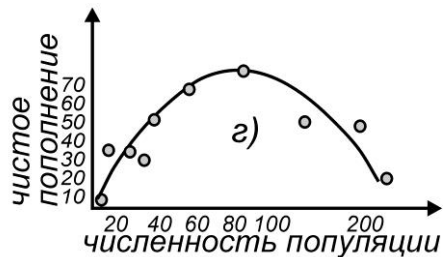
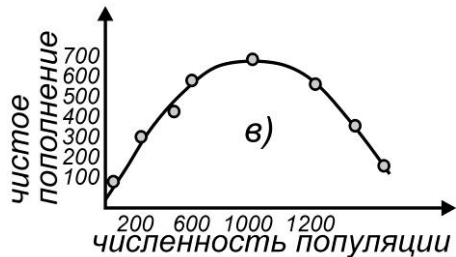
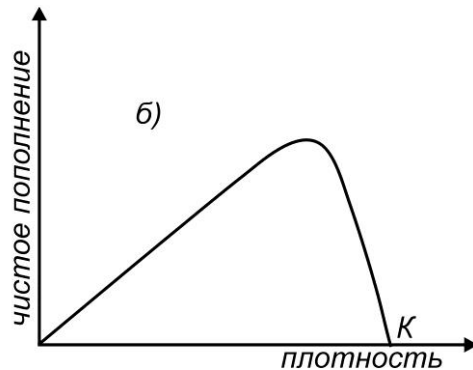
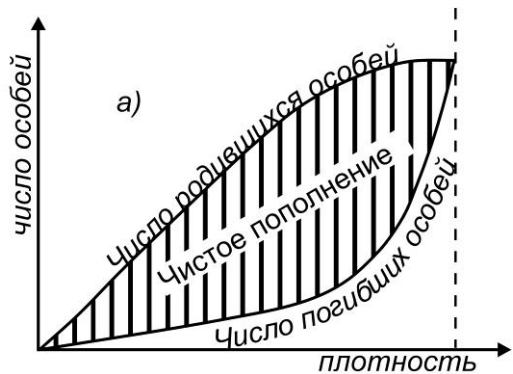
Проведем теперь исследование устойчивости стационарных решений этого уравнения, исходя из графика функции правой части.

Несмотря на схематичность положенных в ее основу представлений, логистическая кривая оказалась очень хорошим приближением для описания кривых роста численности многих популяций. В природе внутривидовая конкуренция не удерживает естественные популяции на строго неизменном уровне, но действует в широком диапазоне начальных значений плотности и приводит их к гораздо более узкому диапазону конечных значений, определяя, таким образом, тенденцию к поддержанию плотности в определенных пределах.



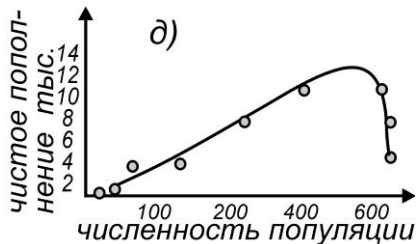
На рис. 4.4 показана схема расчета экспериментальных *кривых пополнения*. Разность между двумя кривыми (число рожденных минус число погибших) представляет собой число особей, на которое изменяется численность популяции в течение какой-либо стадии развития или за какой-нибудь промежуток времени. Пополнение популяции невелико при самых низких значениях плотности, возрастает по мере ее увеличения, снова снижается при достижении предельной плотности насыщения и становится отрицательным (смертность превышает рождаемость), когда начальная плотность превышает K .

Конкретный вид связи между скоростью пополнения популяции и ее плотностью меняется в зависимости от биологии вида (например, фазаны, мухи и киты на рис. 4.4 *в, з, д*). Поскольку скорость пополнения зависит от множества факторов, эмпирические точки никогда не ложатся точно на определенную кривую. Однако во всех случаях наблюдается колоколообразная кривая, форма которой отражает общую природу зависимых от плотности изменений рождаемости и смертности всякий раз, когда возникает внутривидовая конкуренция.



численность обыкновенного фазана на о. Протекшн – Айленд после его интродукции в 1937 г. [25]

экспериментальная популяция плодовой мушки *Drosophyla melanogaster* [25]



оценка численности арктического
финвала [25]

Рис. 4.4. Кривые пополнения, соответствующие в модели кривым зависимости скорости роста от численности популяции.

a, б – схема расчета кривых пополнения,
в, г, д – кривые пополнения для разных видов.

4.2. Модель популяции с наименьшей критической численностью

В рассмотренных моделях прирост численности (биомассы) популяции представлен линейным членом $r \cdot x$, пропорциональным численности. Строго говоря, это соответствует лишь тем популяциям, размножение которых происходит путем самооплодотворения (микроорганизмы). Если же в основе размножения лежит скрещивание, предполагающее встречи между особями разных полов одного и того же вида, то прирост будет тем выше, чем больше количество встреч между особями, а последнее пропорционально второй степени x .



Таким образом, для разнополой популяции в условиях неограниченных ресурсов можно записать

$$\frac{dx}{dt} = rx^2. \quad (4.6)$$

Уравнение (4.6) хорошо описывает тот факт, что при низких плотностях популяций скорость размножения резко падает, так как вероятность встречи двух особей разных полов уменьшается при понижении плотности популяции пропорционально квадрату плотности. Однако при больших плотностях популяций скорость размножения лимитирует уже не число встреч особей противоположного пола, а число самок в популяции, формула, учитывающая эти оба эффекта, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x}. \quad (4.7)$$

Графики численности в зависимости от времени (кривая *а*) и скорости размножения как функции численности (кривая *б*) для уравнения (4.7) представлены на рис. 4.5.

В действительности плотность популяции не должна опускаться ниже некоторой критической величины. При падении плотности популяции ниже критической среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение, становится больше времени жизни отдельной особи, точнее времени, в течение которого особь способна к размножению. В этом случае популяция вымирает.

С

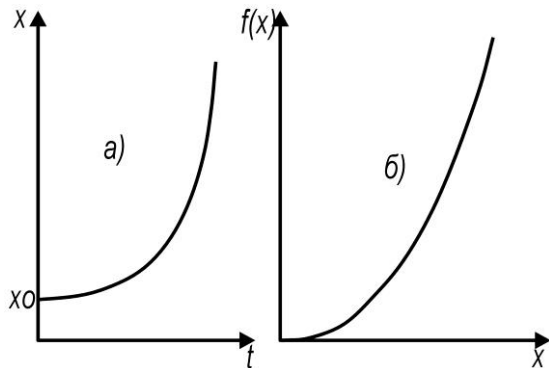


Рис. 4.5.

a – зависимость численности от времени

б – скорости размножения как функции численности для уравнения 4.7

Этот эффект может быть учтен, если в формулу (4.7) ввести член, пропорциональный численности и описывающий смертность. Зависимость скорости роста популяции от ее численности при этом примет вид

$$\frac{dx}{dt} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx. \quad (4.8)$$

Уравнение (4.8) имеет два стационарных решения: $\bar{x} = d\beta(\alpha\beta - d\tau) = L$ и $\bar{x} = 0$. Соответствующие графики $x(t)$ и $f(x)$ даны на рис. 4.6, *a*, *б*. Из графика 4.6, *б* видно, что решение $\bar{x} = 0$ устойчивое, а $\bar{x} = L$ – неустойчивое. При начальных численностях $x_{\text{нач}} < L$ популяция вырождается, $\bar{x} \rightarrow 0$, причем тем быстрее, чем меньше $x_{\text{нач}}$. Кривые $x(t)$ при разных $x_{\text{нач}}$ даны на рис. 4.6 *a*. При $x_{\text{нач}} > L$ в соответствии с уравнением (4.8) популяция неограниченно размножается.

С

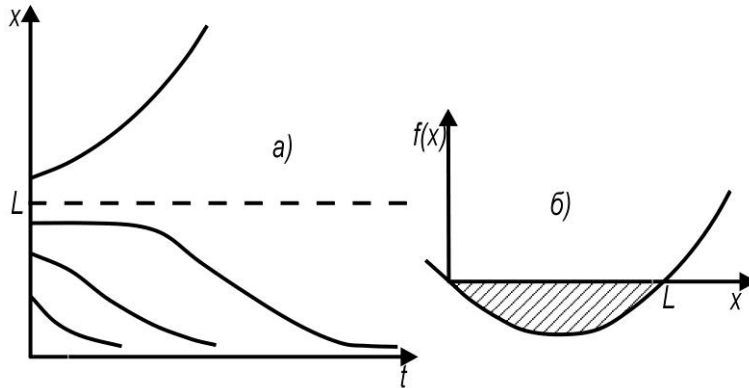


Рис. 4.6. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения (4.8). Заштрихована область вырождения популяции.

Величина нижней критической плотности L различна для разных видов. Наблюдения биологов показали, что это всего лишь одна пара особей на тысячу квадратных километров в случае ондатр и сотни тысяч особей для американского странствующего голубя. Заранее трудно было предугадать, что столь многочисленный вид перешел через критическую границу своей численности и обречен на вырождение. Однако это произошло, несмотря на все усилия по охране этих птиц.

Для голубых китов критическая граница общей численности оказалась равной десяткам – сотням. Хищническое истребление этих гигантских животных привело к тому, что их осталось



слишком мало в Мировом океане. И хотя охота на них запрещена, надежд на восстановление популяции голубых китов практически нет.

Наиболее общая формула, учитывающая как нижнюю границу численности, так и внутривидовую конкуренцию, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx - \delta x^2 \quad (4.9)$$

Зависимости численности от времени и скорости прироста от численности представлены на рис. 4.7 а, б. $\bar{x} = 0$ и $\bar{x} = K$ - устойчивые стационарные состояния, $\bar{x} = L$ - неустойчивое, разделяющее области притяжения устойчивых состояний равновесия. Величины L и K различны для разных популяций и могут быть определены только из наблюдений и экспериментов. Ясно, что их определение представляет значительные трудности. Кривые 1, 2, 3, 4 на рис. 4.7 а соответствуют различным начальным значениям численности популяции.

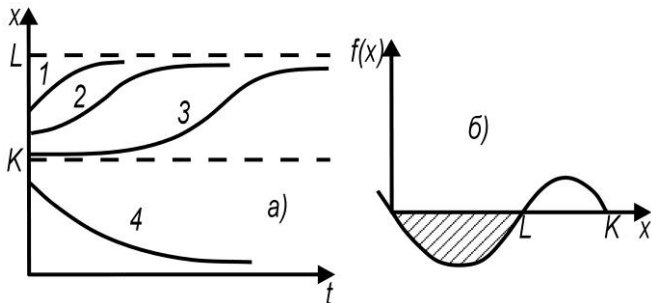


Рис. 4.7. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения (4.9). Заштрихована область вырождения популяции.



При любых промыслах особый интерес представляет величина нижней критической границы, при переходе через которую популяция уже не сможет восстановиться. Модель позволяет дать некий методический рецепт определения не самой критической границы, но степени близости к ней численности вида.

Рассмотрим качественный характер зависимостей на рис. 4.7 *a*. Пусть численность вида в начальный момент времени была близка к максимально возможной. Пусть при $t = 0$ происходит однократное "выбивание" популяции. Если численность осталась значительно больше критической, восстановление происходит сначала быстро, а затем с монотонным замедлением (кривая 1). Если же оставшаяся популяция близка к критической точке, восстановление происходит сначала очень медленно, численность популяции надолго "застревает" вблизи критической точки, а затем уже, "набрав силы", более быстро приближается к стационарному уровню (кривая 3). Кривая 2 представляет промежуточный случай. Таким образом, наблюдая реакцию системы на возмущение, можно предсказать приближение ее к опасным границам.



4.3. Дискретные модели популяций

Численность популяции не изменяется непрерывно, а представляет собой дискретную величину, что соответствует экспериментальным данным по переписи реальных популяций. Если предположить, что численность N зависит от численностей в некоторые предшествующие моменты времени, то для описания динамики численности популяций можно применить аппарат разностных уравнений (отображений).

Если при этом внешние и внутренние факторы, определяющие развитие популяции, остаются во времени неизменными, то численность популяции в момент времени t может быть описана при помощи разностного уравнения в виде:

$$N_t = F_t(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-k}) \quad (4.10)$$

Здесь функция F зависит от численности популяции в k предшествующие моменты времени.

Особенно просто выглядит разностное уравнение в случае, когда численность каждого следующего поколения в популяции N_{t+1} зависит лишь от предыдущего поколения N_t , что справедливо для многих видов насекомых. Их взрослые особи живут непродолжительное время, достаточное для откладывания яиц, и к моменту появления на свет нового поколения (на стадии взрослой особи) предшествующее поколение прекращает свое существование. То же имеет место для некоторых видов зоопланктона, рыб, птиц. Про эти виды можно сказать, что поколения в них не перекрываются во времени, и уравнение (4.10) может быть записано в виде:

$$N_{t+1} = F(N_t). \quad (4.11)$$



Опыт показывает, что в таких системах при малых численностях N растет от одной генерации к другой, а при высоких – падает (рис. 4.8). Это свойство в экономике проявляется как закон "бумов" и "спадов".

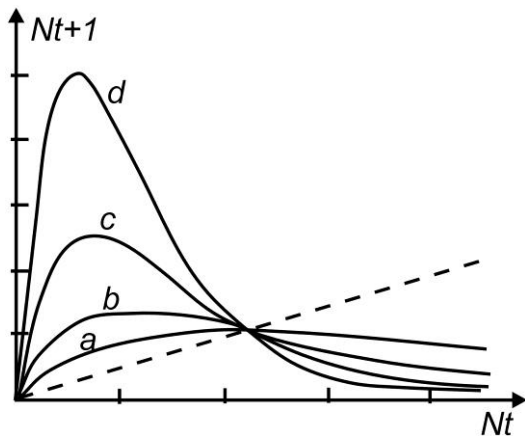


Рис. 4.8. Вид одноэкстремальной функции $N_{t+1} = F(N_t)$

В зависимости от крутизны графика $F(N_t)$ в системе могут возникать различные режимы: монотонное и колебательное приближение к равновесию, колебательные изменения – циклы разной длины и квазистохастическое поведение – хаос.



Модели вида (4.3) являются простейшими детерминированными объектами, демонстрирующими хаотическое поведение.

Если поколения перекрываются – появляются дискретные возрастные группы (стадии развития). Для их описания обычно используются тоже дискретные, но более сложные матричные модели.

Дискретное логистическое уравнение. Вспомним логистическое уравнение, которое описывает развитие популяции в непрерывном времени:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Заменим dN/dt на $\Delta N/\Delta t$. Здесь $\Delta N = N_{t+1} - N_t$, $\Delta t=1$. Получим:

$$N_{t+1} = N_t \left[1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right] \quad (4.12)$$

или

$$N_{t+1} = N_t F(N_t).$$

Однако, уравнение (4.12) в биологическом акцепте некорректно. Если в какой-то момент времени значение численности становится больше определенной величины $N_t > K(r + 1)/r$, то уравнение (4.12) дает отрицательное значение N_{t+1} . Это связано с видом функции $F(N_t)$ (рис. 4.9 а).

С

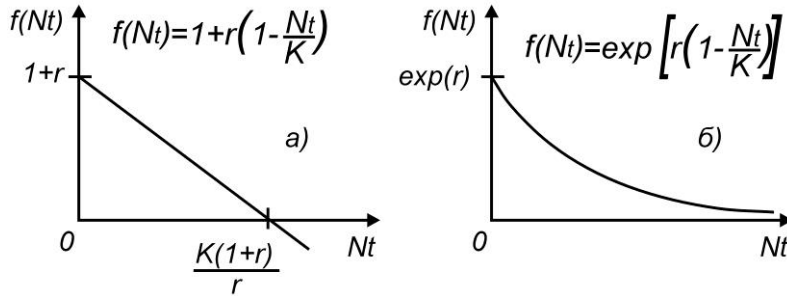


Рис. 4.9. Вид функции для дискретного аналога логистического уравнения.

Этот недостаток отсутствует у непрерывного логистического уравнения.

Чтобы исправить положение в дискретном уравнении, в качестве $F(N_t)$ следует взять функцию, асимптотически стремящуюся к нулю при $N_t \rightarrow \infty$. Вид такой функции изображен на рис. 4.9 б.

Экспоненциальная форма такой зависимости была предложена Мораном [12] для численности насекомых и Рикером для рыбных популяций [25]:

$$N_{t+1} = N_t \cdot \exp\left[r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right]. \quad (4.13)$$

Ход решения можно наглядно продемонстрировать графически с помощью диаграммы и лестницы Ламерея. Точка пересечения биссектрисы первого координатного угла $N_{t+1} = N_t$ и функции $F(N_t)$ определяет равновесное состояние системы, аналогичное стационарному состоянию дифференциального уравнения.



На рис. 4.10 б показан способ нахождения значений N_t в последовательные моменты времени. Пусть в начальный момент времени $N = N_0$, $F(N_0) = N_1$ задает значение численности в последующий момент времени $t = 1$. Величина N_1 в свою очередь определяет значение $F(N_1) = N_2$. И так далее. На рис. 4.10 б изображен случай, когда траектория сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания.

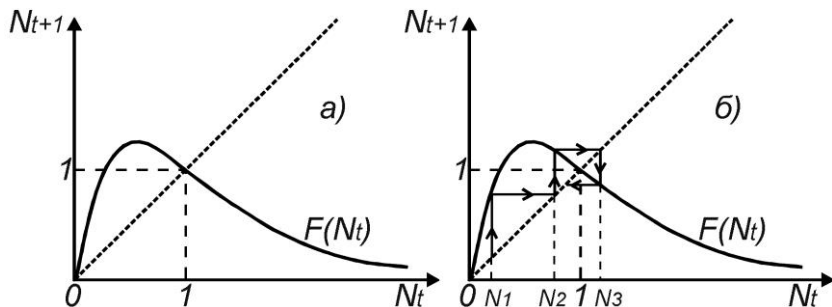


Рис. 4.10. Определение равновесного состояния в дискретной модели популяции с неперекрывающимися поколениями диаграмма (а) и лестница Ламерея (б)

Введем для разностных уравнений (отображений) некоторые понятия, соответствующие основным понятиям теории дифференциальных уравнений.

Решение - (траектория) - любая последовательность значений $\{N_t\}$, ($t = 0, 1, \dots$), удовлетворяющая данному разностному уравнению при любом t . Разным начальным значениям соответствуют разные решения.



Равновесием называется решение вида: $N_t = const = N^*$, удовлетворяющее соотношению $N^* = F(N^*)$.

Как и в случае дифференциальных уравнений для исследования устойчивости применим линейный анализ. Положим: $N_t = N^* + x_t$. Линеаризуем уравнение (4.11), разлагая F в ряд по степеням x_t и отбрасывая члены порядка x_t^2 и выше. Получим: $N_{t+1} = \left(\frac{dF}{dN}\right)_{N^*} \cdot N_t + O(x_t^2)$.

Из условий сходимости геометрической прогрессии следует, что

$$N_t \rightarrow 0 \text{ при } t \rightarrow \infty, \text{ если } \left|\frac{dF}{dN}\right|_{N^*} < 1, \quad (4.14)$$

и

$$N_t \rightarrow \infty \text{ при } t \rightarrow \infty, \text{ если } \left|\frac{dF}{dN}\right|_{N^*} > 1, \quad (4.15)$$

Случаи $|dF/dN| = 1$ и $|dF/dN| = 0$ требуют дополнительного исследования членов более высокого порядка в разложении.

Обозначим $\left|\frac{dF}{dN}\right|_{N^*} = A$.

В случае устойчивого равновесия:

при $0 < A < 1$ - отклонения от равновесия исчезают монотонно,

при $-1 < A < 0$ - затухающие колебания вокруг N^* .



Графики монотонного и немонотонного стремления численности к равновесному состоянию в модели (4.13) представлены на рис. 4.11.

В случае неустойчивого равновесия:

$A > 1$ - отклонение от равновесия монотонно растет,

$A < -1$ - отклонение от равновесия в виде нарастающих колебаний.

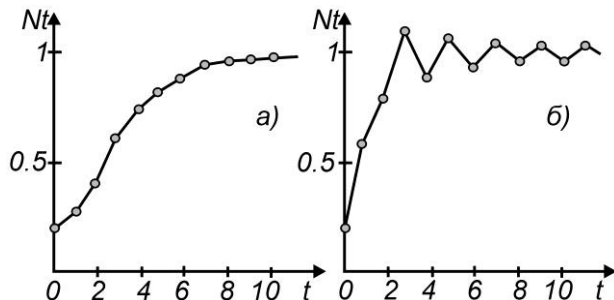


Рис. 4.11. Графики численности популяции, вычисленные по формуле (4.13) при выполнении условия (4.14). Устойчивое состояние равновесия: а - монотонный рост, б - затухающие колебания

Для уравнения (4.13) равновесие находится из выражения $\exp[r(1 - N^*/K)] = 1$.

Единственное равновесное значение $N^* = K > 0$ существует при любом r .

Равновесие устойчиво, если $0 < r < 2$, решение монотонно при $0 < r < 1$ и представляет собой затухающие колебания при $1 < r < 2$.

В уравнении (4.13) возможны и более сложные решения - циклы, являющиеся аналогом предельных циклов для систем дифференциальных уравнений.



Решение называется циклом длины T , если

$$N_t^* = N_{t+T}^*, \quad t = 0, 1, 2, \dots; \quad N_{t+j}^* \neq N_t^*, \quad j = 1, 2, \dots, T - 1.$$

В уравнении (4.13) циклы (колебательное поведение переменных) наблюдается при следующих значениях параметра (рис. 4.12):

при $2 < r \leq r_2 = 2.526$ – двухточечные циклы

при $r_2 < r < r_c$ появляются циклы длины $4, 8, 16, \dots, 2^k$.

При $r > r_c = 3.102$ решение зависит от начальных условий (рис. 4.13). В этих решениях существуют трехточечные циклы и квазистохастические решения.

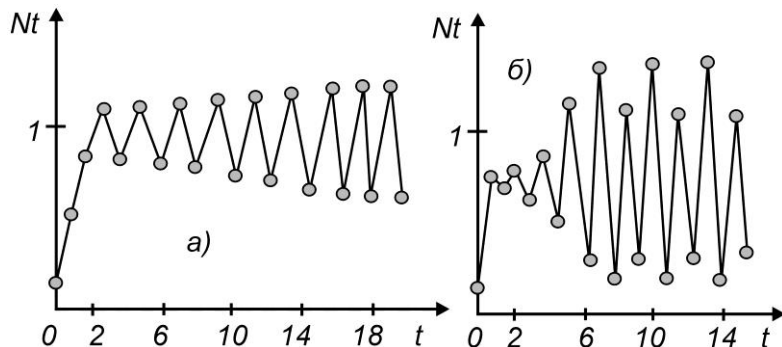


Рис. 4.12. Циклическое поведение решения уравнения (4.13)

а – двухточечный цикл, б – четырехточечный цикл

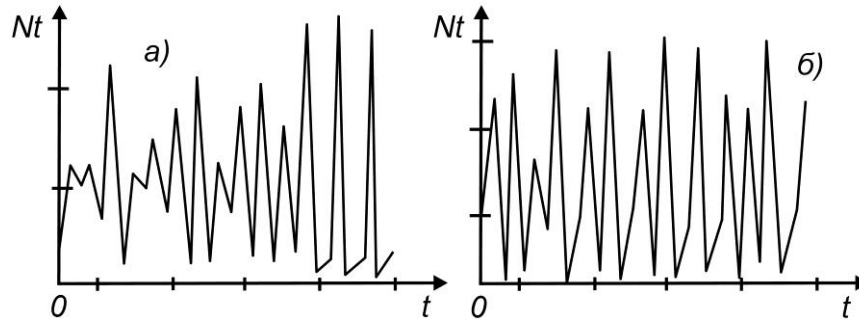


Рис. 4.13. Примеры хаотических решений для уравнения (4.13)

Иногда в качестве дискретного аналога используется более простая формула, в которой численность выражена в безразмерном виде. При $N_t > 1$ численность принимается равной нулю.

$$N_{t+1} = aN_t(1 - N_t) \tag{4.16}$$

На рис. 4.14 показаны диаграммы Ламерея и динамика численности во времени для разных значений параметра a в уравнении (4.16).

Аналогичными свойствами обладает уравнение

$$N_{t+1} = \lambda N_t(1 + aN_t)^{-\beta} \tag{4.17}$$

которое хорошо описывает динамику численности 28 видов сезонно размножающихся насекомых с неперекрывающимися поколениями [25].

С

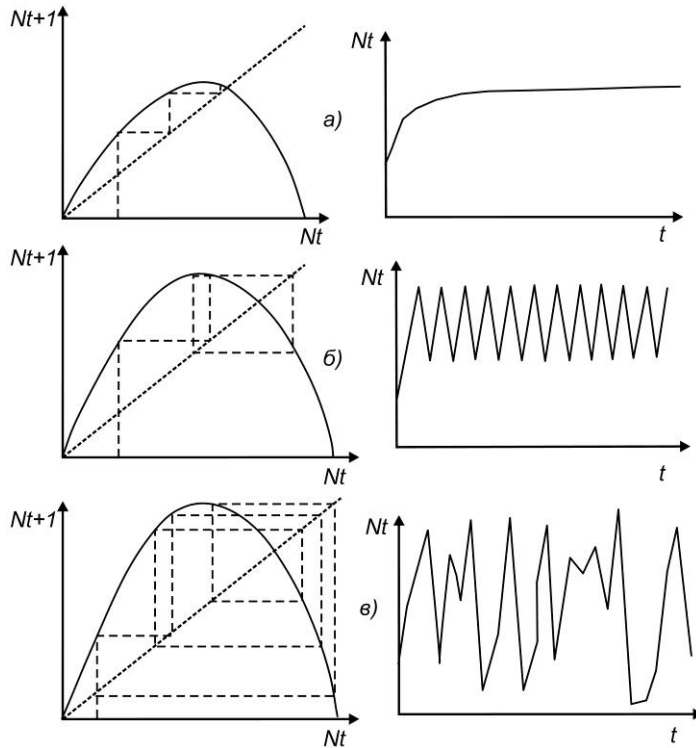


Рис. 4.14. Диаграммы Ламерея и динамика численности во времени для разных значений параметра a в уравнении (4.16)

a – монотонный рост;

$б$ – двухточечный цикл;

$в$ – квазистохастическое поведение



На рис. 4.15 показаны области параметров, где реализуются различные типы поведения. Видно, что в стохастическую область попала лишь одна популяция. Большинство популяций демонстрирует монотонный переход к состоянию равновесия. Эти результаты наблюдений подтверждают правомерность использования в большом числе случаев для описания динамики численности непрерывного логистического уравнения.

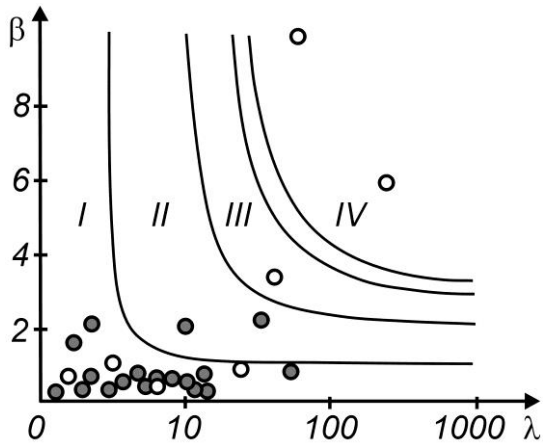


Рис. 4.15. Области значений параметров для уравнения (4.17) с различным характером поведения. Точками указаны значения параметров для реальных популяций [25]



4.4. Уравнения с запаздыванием

В реальных системах всегда имеется некоторое запаздывание в регуляции численности, вызванное несколькими причинами. Развитие любой взрослой особи из оплодотворенного яйца требует определенного времени. Поэтому если какое-нибудь изменение внешних факторов, например, увеличение ресурсов, вызовет повышение продуктивности взрослых особей, то соответствующее изменение численности произойдет лишь по прошествии времени T . Это означает, что уравнение $dx/dt=f(x)$, где x - число взрослых особей в момент времени t следует заменить уравнением $dx/dt=f\{x(t-T)\}$.

Логистическое уравнение с запаздыванием может быть записано в виде:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right] \quad (4.18)$$

Более точное уравнение, учитывающее распределение времени запаздывания имеет вид:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{\omega(t-s)N(s)ds}{K} \right] \quad (4.19)$$

Типичный вид весовой функции $\omega(t)$ изображен на рисунке 4.16. Такого типа уравнения могут иметь колебательные решения. Это легко проверить для простого линейного уравнения:

$$\frac{dN}{dt} = -\pi \frac{N(t-T)}{2T} \quad (4.20)$$

Уравнение (4.20) имеет периодическое решение $N(t) = A \cos(\pi \cdot t / 2T)$ в широком диапазоне значений времени запаздывания T .

С

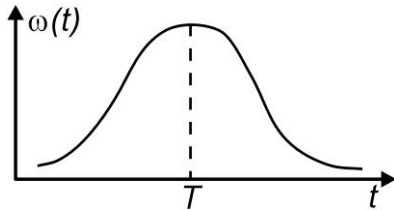


Рис. 4.16. Весовая функция распределения времени запаздывания для уравнения (4.19)

Решение уравнений с запаздыванием демонстрирует замечательное разнообразие динамических режимов, в том числе колебания и динамический хаос, в зависимости от значений параметров системы.

В технике хорошо известно, что запаздывание в регуляции системы может привести к возникновению колебаний переменных. Если система регулируется петлей обратной связи, в которой происходит существенная задержка, то весьма вероятно возникновение колебаний. (В экономике – причина бумов и спадов). Если продолжительность задержки в петле обратной связи больше собственного времени системы, могут возникнуть колебания с нарастающей амплитудой, нарушаются их период и фаза.

Принято считать, что малое запаздывание слабо сказывается на поведении системы. Однако в работах последних лет показано, что интуитивное представление о том, что чем больше запаздывание, тем больше его дестабилизирующий эффект, неправильно. В некоторых системах взаимодействующих видов оказалось, что малые времена запаздывания наиболее опасны для стабильности системы.



5. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РАЗНЫХ ВИДОВ В СООБЩЕСТВЕ

5.1. Типы экологических отношений в биоценозах

Теоретически взаимодействие популяций двух видов можно выразить в виде следующих комбинаций символов: 00, --, ++, +0, -0, +-. Выделяют 9 типов наиболее важных взаимодействий [21] (табл. 5.1).

Таблица 5.1 Взаимодействия между видами

| Тип взаимодействия | Вид | | Общий характер взаимодействия |
|--|------|------|--|
| | 1-ый | 2-ой | |
| Нейтрализм | 0 | 0 | Ни одна популяция не оказывает влияния на другую |
| Конкуренция, непосредственное взаимодействие | - | - | Прямое взаимное подавление обоих видов |
| Конкуренция, взаимодействие из-за ресурсов | - | - | Опосредованное подавление, возникающее, когда появляется недостаток в каком-либо факторе, используемом обоими видами |
| Аменсализм | - | 0 | Одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния |
| Паразитизм | + | - | Популяция паразита обычно меньше, чем популяция хозяина |



| | | | |
|-----------------|---|---|--|
| Хищничество | + | - | Особи хищника обычно больше особей добычи |
| Комменсализм | + | 0 | Популяция комменсанта (1) получает пользу от объединения с популяцией хозяина (2), для которой это объединение безразлично |
| Протокооперация | + | + | Взаимодействие друг с другом полезно для обеих популяций, но не является облигатным |
| Мутуализм | + | + | Облигатное взаимодействие, полезное для обеих популяций |

Примечание: (0) – существенное взаимодействие между популяциями отсутствует; (+) – благоприятное действие на рост, выживание или другие характеристики популяции; (-) – ингибирующее действие на рост или другие характеристики популяции.

Следует учитывать, что тип взаимодействия определенной пары видов может изменяться в зависимости от условий или (и) стадий их жизненных циклов. Девять описанных видов взаимодействий можно свести к двум более общим типам – отрицательным и положительным. В зависимости от состояния экосистемы, к ней может быть применим один из следующих принципов:

- в ходе эволюции и развития экосистемы существует тенденция к уменьшению роли отрицательных взаимодействий за счет положительных, увеличивающих выживание обоих видов;
- в недавно сформировавшихся или новых ассоциациях вероятность возникновения сильных отрицательных взаимодействий больше, чем в старых.



Наиболее распространен такой тип взаимодействия популяций, при котором одна популяция влияет на скорость роста и смертность другой. Члены одной популяции могут поедать других, конкурировать с ними за пищу, выделять вредные продукты или еще каким-либо образом оказывать влияние на другую популяцию.

Отрицательные взаимодействия.

Конкуренция (от лат. *concurrentia* – соперничество) – это любое антагонистическое отношение, связанное с борьбой за существование, за доминирование, за пищу, пространство и другие ресурсы между организмами с одинаковыми потребностями. В результате конкуренции одно живое существо лишает части ресурса другое, которое вследствие этого медленнее растет, оставляет меньшее число потомков и имеет меньше шансов выжить.

Результатом конкуренции может быть полное вытеснение одной из популяций из экосистемы или сужение условий ее существования до границ, определяемых жизнеспособностью доминирующей популяции. Так, известно, что серая крыса вытеснила черную, будучи более крупной, более агрессивной, способной преодолевать различные препятствия и адаптироваться к изменяющимся условиям существования человека.

Лишать друг друга потенциального ресурса могут особи как одного, так и разных видов. В связи с этим различают внутривидовую и межвидовую конкуренцию. Потребности в ресурсах у особей одного вида более сходны, чем у особей разных видов, однако их суммарные потребно-



сти в каком-либо ресурсе могут в данный момент превышать его запас. В этом случае особи конкурируют и, естественно, некоторые из них лишаются этого ресурса.

Внутривидовая конкуренция. В качестве примера такой конкуренции рассмотрим гипотетическую процветающую популяцию кузнечика одного вида. Разыскивая и потребляя пищу, кузнечики расходуют энергию и подвергают себя риску быть съеденными. При увеличении плотности популяции для обеспечения жизнедеятельности организмов потребуются большие затраты времени и энергии. В этом случае возрастает внутривидовая конкуренция, что приводит к повышению энергетических затрат и к снижению скорости потребления пищи. В результате шансы выжить уменьшаются.

Аналогична ситуация и у растений. Одинокий проросток растения с большей вероятностью доживет до репродуктивной зрелости, чем проросток, окруженный густой порослью. Даже если он не погибнет, то почти наверняка будет мелким, неразвитым, даст мало потомства. Следовательно, повышение плотности популяции уменьшает вклад каждой особи в следующее поколение.

Общие черты внутривидовой конкуренции:

- ограниченность ресурса, за который конкурируют особи;
- снижение скорости потребления ресурса в расчете на одну особь;
- неравноценность конкурирующих особей одного и того же вида при сходстве существенных характеристик (потребляют одинаковые ресурсы среды);
- прямая зависимость влияния на отдельную особь от числа конкурентов;
- конечный результат конкуренции - уменьшение вклада в следующее поколение.



Межвидовая конкуренция. Независимо от того, что лежит в основе межвидовой конкуренции – использование одних и тех же ресурсов, межвидовые химические или аллелопатические взаимодействия или хищничество, - она может привести либо к взаимному приспособлению видов, либо к вытеснению одного вида другим.

Многочисленными исследованиями установлено, что близкородственные виды животных, ведущие сходный образ жизни, не обитают в одних и тех же местах, а если они и занимают одну и ту же территорию, то потребляют разную пищу, проявляют активность в разное время или обладают какими-то другими признаками, обеспечивающими расхождение их экологических ниш. В природе не существует двух видов, которые могли бы занимать абсолютно одинаковые ниши. Определенную нишу имеет только один вид. В противном случае один вид вытеснит в конечном итоге другой. Это явление получило название *принципа конкурентного исключения*, или *принципа Гаузе* [27]. Жесткая конкуренция может наблюдаться и в тех случаях, когда ниши частично перекрываются.

Что же касается растений, то два вида могут сосуществовать, если для популяций характерно одно из следующих различий или их сочетание:

- разные потребности в питательных веществах;
- разные причины смертности;
- разная чувствительность к одному регулирующему фактору;
- разная чувствительность к тем или иным токсинам.



Конкурентное взаимодействие может стать причиной морфологических изменений вследствие естественного отбора, что приводит к экологической разобщенности особей одного вида.

Хищничество Термин можно определить как способ добывания пищи и питания животных (редко растений), при котором они ловят, умерщвляют и поедают других животных. Функционально выделяют следующие типы хищников:

- *истинные хищники* убивают жертву почти сразу после нападения. В течение жизни хищники уничтожают довольно много разных особей. Часто они поедают жертву целиком, некоторые – только ее часть.

- *хищники с пастбищным типом питания* в течение жизни также убивают большое число жертв, но поедают их только частично. Воздействие их на популяцию жертв может быть различным, но чаще вредным. Иногда нападение хищника на жертву не приводит к ее скорой гибели. При этом точно предсказать летальный исход почти невозможно. К хищникам такого типа относятся крупные травоядные животные, поедающие только часть растения.

Паразитизм – форма полезно-вредных взаимоотношений, при которой один организм (паразит) использует другой (хозяина) в качестве среды обитания и (или) источника питательных веществ, не приводя в обычных условиях к скорой гибели последнего. У продуцентов паразитами являются грибные заболевания, такие как мучнистая роса, фитофтороз, пероноспороз и т.п. Типичные паразиты древесных пород – грибы-трутовики. К паразитам животных относятся возбудители всевозможных инфекционных заболеваний, вши, блохи, клещи и т.д.



Наибольшую опасность представляют паразиты для ослабленных особей в естественных экосистемах, а также для многих организмов в антрополических экосистемах, вследствие их высокой численности, гомогенности и низкой пластичности.

Паразиты, подобно хищникам с пастбищным типом питания, поедают только часть своей жертвы (хозяина). Их нападение, как правило, причиняет вред, но редко приводит к быстрой гибели жертвы. В отличие от хищников с пастбищным типом питания паразиты в течение жизни нападают на одну или ограниченное число жертв.

Форма паразитизма, при которой одна популяция использует другую для обеспечения собственной жизнедеятельности, но не в качестве пищи, называется рабовладельчеством. Так, муравьи-амазонки (*Polyergus rufescens*) похищают личинок и куколок из других муравейников, выводят из них взрослых насекомых, которые выполняют работы по уходу за потомством хозяев, а также по уходу и достройке жилища.

Еще одна любопытная форма паразитизма – клептопаразитизм, присвоение корма добытого особями одной популяции особями другой. Он часто наблюдается у многих видов птиц, рыб и млекопитающих. Так короткохвостый поморник обеспечивает себя и свое потомство кормом (рыбой), которую он отбирает у типиков, маевок и кайр. Чайки также часто преследуют и нападают на топорков, крачек и других птиц, заставляя их бросать корм, который подхватывают на лету.



Паразитоиды - группа насекомых, выделенная на основе поведения взрослых самок при откладке яиц и личинок. Взрослые насекомые – паразитоиды ведут свободный образ жизни, но яйца откладывают либо в тело другого насекомого, либо на его поверхность. Вылупившиеся из яйца личинки паразитоидов развиваются внутри своего хозяина, который обычно сам не достиг взрослого состояния. Вначале личинка наносит небольшой вред хозяину, но по мере развития она его уничтожает.

Несмотря на то что, с экологической точки зрения хищники и паразиты сходны, между их крайними формами – крупными хищниками и мелкими паразитами – есть различия, которые относятся не только к их размерам.

Консументов также можно разделить по спектру питания. В этом плане выделяют монофагов (питаются одним видом жертвы), олигофагов (питаются небольшим числом жертв) и полифагов (питаются многими видами жертв).

Хищничество отрицательно влияет на отдельных особей – жертв. Следует ожидать, что такое же влияние будет оказываться и на популяцию. Но на уровне популяции эти эффекты не всегда отчетливо просматриваются по следующим причинам:

- уничтожение особи обычно не является случайной выборкой из всей популяции: уничтожаются наиболее слабые организмы, то есть происходит своего рода выбраковка;
- особи, избежавшие гибели, часто проявляют реакции, компенсирующие потери в популяции.



Воздействие хищников на популяции может быть снижено компенсирующими реакциями. Чаще всего это происходит благодаря снижению внутривидовой конкуренции. Однако не всегда изъятие определенного количества особей благоприятно влияет на популяцию, в некоторых случаях оно может превышать ее компенсационные возможности.

Хищничество оказывает влияние и на динамику численности популяции. В литературе накопилось много данных по этой проблеме. В частности, существует мнение, что хищники оказывают заметное влияние на численность популяции. Оценки же других исследователей свидетельствуют об обратном. В некоторых ситуациях популяции хищника и жертвы связаны через сопряженные колебания своих численностей. Вместе с тем есть примеры, подтверждающие, что их численности колеблются, скорее всего, независимо друг от друга.

В классе нейтральных обычно рассматриваются нейтрально-вредные отношения (аменсализм).

Аменсализм. Тип отношений между популяциями, когда одна угнетается в результате жизнедеятельности другой, последняя при этом не испытывает ни вреда, ни пользы. Пример аменсализма – произрастание светолюбивых трав под пологом леса. Травы при этом угнетаются, а древесные растения не испытывают значимых негативных или позитивных воздействий вследствие крайне незначительной конкуренции за ресурсы среды.

Нейтрализм. Форма взаимоотношения популяций в экосистеме, при которой обе популяции, занимая один экотоп, не оказывают взаимного влияния. Чаще всего это касается обитателей разных ярусов или сред обитания, не связанных пищевыми цепями. Например, грибы и птицы в лесу не оказывают друг на друга прямого влияния. Этот тип взаимоотношений отмечается редко, достаточно условен, т.к. все популяции в сообществе связаны друг с другом, если не непосредственно, то косвенно, через среду обитания или систему биотических связей.



Положительные взаимодействия. В природе не менее важное значение, чем хищничество и другие отрицательные взаимодействия, направленные на уменьшение численности популяции, имеют ассоциации двух видов, благоприятные для обоих.

Наиболее простой тип положительных взаимодействий – комменсализм, при котором одна популяция извлекает пользу от объединения, а для другой это безразлично. Такой тип взаимодействия широко распространен в природе, например, грифы-падальщики кормятся остатками добычи хищников, рыбы-прилипалы и рыбы-лоцманы сопровождают акул. Особенно часто комменсализм можно наблюдать в океане. Пример комменсализма – использование одними видами других в качестве укрытия.

В рамках полезно-нейтральных отношений (комменсализм) рассматриваются квартиранство, сотрапезничество, нахлебничество и др.

Квартиранство – форма отношений, при которой особи какой-либо популяции используют в качестве укрытий или местожительства жилища или тела особей других видов. Так, некоторые орхидеи (*Orchidales*), обитая на стволах деревьев, не приносят им ни вреда, ни пользы, и вместе с тем оказываются в условиях благоприятного освещения и влагообеспеченности. Рыба горчак (*Rhodeus*) откладывает икру в мантию моллюска (*Mollusca*), обеспечивая себе полноценное потомство, при этом не вредя и не помогая чем-либо моллюску. Ряд насекомых обитает в норах грызунов.



Сотрапезничество – одновременное или последовательное потребление какого-либо ресурса особями популяций разных видов. Сотрапезничество широко распространено как в естественных, так и в антропогенных экосистемах. В агроценозах, например, внесение органических удобрений на поля предполагает включение сложного механизма их переработки сапрофитными микроорганизмами до минеральных веществ, которые будут впоследствии использованы растениями. Напрямую использовать органические вещества навоза растения не могут.

Нахлебничество – потребление остатков ресурсов одной популяцией после другой. Недоеденные остатки пищи льва используются гиенами (или наоборот), способными на самостоятельную охоту. В городских экосистемах питаются отходами пищи человека целый ряд видов, в т.ч. в последнее время чайки (*Laridae*), способные также на самостоятельную охоту.

При более тесном взаимодействии – кооперации – выгоду получают обе популяции. По мнению У. Олли, кооперация в природе распространена очень широко, она встречается повсюду. В качестве примера можно привести объединение крабов и кишечнораотовых. Кишечнополостные прикрепляются к спине крабов, обеспечивая им защитные функции. В то же время они питаются остатками пищи крабов и используют их в качестве транспортного средства. В этом случае ни крабы, ни кишечнораотовые полностью не зависят друг от друга, но такое сотрудничество выгодно и тем, и другим.

Следующий тип положительного взаимодействия – мутуализм, обязательная зависимость популяций друг от друга. Мутуализм приносит пользу двум видам. Например, один из партнеров использует части другого в качестве пищевых ресурсов, получает защиту от врагов или бла-



гоприятные для роста и размножения условия, но при этом одновременно обеспечивает успешное размножение другому (опыление или распространение семян и т.п.). Термин «мутуализм» часто употребляют в том же смысле, что и «симбиоз»; иногда последний понимают более широко, включая в него комменсализм и паразитизм, поскольку симбиоз буквально означает «совместная жизнь» [20]. В настоящем пособии мутуализм рассматривается как синоним симбиоза.

Мутуализм – тип тесных взаимовыгодных отношений популяций по одному или нескольким параметрам, при сохранении общей автономии популяций. Так, клевер луговой (*Trifolium pretense L.*) опыляется только шмелями (*Bombus L.*), длина хоботка позволяет проникать вглубь цветка. Не будет шмелей – не будет опыления, хотя весь жизненный цикл растений будет проходить практически без изменений. Таким образом, по одному параметру взаимоотношения носят облигатный характер, в целом же популяции существуют независимо (автономно) друг от друга.

В качестве примера мутуализма, включающего поведенческие взаимосвязи, можно привести взаимодействие африканской птицы медоуказчика и млекопитающего медоеда. Медоуказчик специализируется по разыскиванию пчелиных гнезд и приводит к ним медоеда. Медоед вскрывает гнездо и поедает личинки и мед, а медоуказчик питается остатками его трапезы. Птица могла бы сама разыскивать гнезда пчел, но не смогла бы их вскрыть, а медоед, наоборот, вскрывает гнезда, но с трудом их находит.

Один из видов мутуализма – разведение человеком растений и животных.

По мнению многих ученых, от мутуалистических отношений организмов зависит образование значительной доли биомассы планеты.



5.2. Топические и приспособительные связи

Межвидовые отношения обычно классифицируются по "интересам", на базе которых организмы строят свои отношения:

- пищевые (трофические) связи – формируют трофическую структуру экосистемы; помимо отношений, когда одни организмы служат пищей другим, сюда же можно отнести отношения между растениями и насекомыми – опылителями цветов, конкурентные отношения из-за похожей пищи и др.; это самый распространенный тип связей;
- топические связи (от греческого слова *topos* – место) – основаны на особенностях местобитания, например, отношения между деревьями и гнездящимися на них птицами, живущими на них насекомыми, отношения между организмами и их паразитами и т.п.;
- форические связи (от латинского слова *foras* – наружу) – отношения по распространению семян, плодов и т.п.;
- фабрические связи (от латинского слова *fabricato* – изготовление) – использование растений, пуха, шерсти для постройки гнезд, убежищ и т.п.

Топические связи возникают в случае физико-химического изменения условий существования какого-либо вида в результате жизнедеятельности другого. Так, почвенные микроорганизмы формируют почву – среду обитания многих видов растений и животных, улучшая ее структуру и обогащая химический состав. Водные зеленые растения (водоросли, фитопланктон) выделяют в воду кислород, создавая условия существования консументам. Лесные древесные растения создают возможность существования многим видам насекомых, птиц, животных, не только обеспечивая их кормом, но и создавая особый микроклимат, места для поселения, охоты, защиты и т.п.



Все популяции экосистемы (в первую очередь доминирующие) формируют экоклимат – совокупность температурных, световых, влажностных и иных параметров экотопа, и, одновременно, зависят от него, т.е. находятся друг с другом в прямых или косвенных топических связях.

Особой формой топических взаимодействий является аллелопатия. Она основана на изменении химических характеристик среды, путем выделения или стимулирования жизнедеятельности отдельных популяций или половозрастных групп. Так, корневые выделения капусты (*Brassica L.*) подавляют рост и развитие виноградной лозы.

К топическим связям относится, по-видимому, и взаимодействие между биологическими объектами посредством биологических полей, которые рассматриваются как "результат определенной интеграции ... физических полей" живых организмов. Так, при наличии в фитоценозе леса двух разных видов наблюдаются морфологические изменения в строении кроны, их ориентации относительно друг друга.

В процессе эволюции многие виды приспособились извлекать пользу из сосуществования в отдельной или сопряженных экосистемах, используя друг друга как компонент окружающей среды. Так, распространение семян растений, как указывалось выше, происходит не только за счёт абиотических факторов среды, таких как ветер или движение потоков воды, но и за счёт переноса их животными (зоохория) при пассивном захвате семян или активном - при поедании. Распространение консументов также достаточно часто осуществляется, наряду с использованием абиотических компонентов среды, другими видами живых существ, например, паразитов переносят в иное местообитание на своем теле млекопитающие и птицы (форезия). Подобные связи относятся к фторическим [27].



Многие виды живых существ или части их тела служат, как и элементы живой природы, для формирования жилища насекомым, птицам и млекопитающим. Так, гнездо птицы может включать части растений (ветки), животных (шерсть), птиц (перо, пух). Это – *фабрические* связи.

К приспособительным связям относится также использование вьющимися и лазящими растениями видов с прочными побегами (стеблями) в качестве опоры (вика мышиная и злаковые травы).

В некоторых биоценозах задействована достаточно сложная система поочередного использования экологических ресурсов, благодаря наличию фенологических различий (первоцветы наиболее активно используют солнечное излучение до распускания листвы на деревьях и кустарниках).

Указанными типами связей и взаимоотношений многообразие форм взаимодействия популяций не исчерпываются. Не всегда можно провести четкую границу между ними. Очевидно одно – изумительная синхронизация жизнедеятельности всех видов живых существ друг с другом и окружающей средой.



5.3. Понятие об экологических нишах

Понятие "экологическая ниша" является основополагающим в теоретической экологии, характеризует образ жизни того или иного организма и нередко используется при анализе экологической специализации близкородственных видов. Например, разные виды цапель (Ardea L.) в одной и той же экосистеме, на одних и тех же прибрежных участках имеют разные этологические приспособления при добывании пищи: цапля красная взбаламучивает воду, пугая рыбу, затем широко раскрывает крылья, создает тень. Рыбы принимают тень за убежище, устремляются к нему и становятся добычей птицы. Другой вид цапель – зеленая кваква – пассивно поджидает проплывающую мимо рыбу.

Понятие ниша отражает взаимосвязь видов в сообществе и их требования к абиотическим факторам среды. Оно применяется при обсуждении механизмов и эволюционных последствий межвидовой конкуренции. В своем расширенном толковании термин "экологическая ниша" сближается с современным определением вида. Представление об экологических нишах настолько фундаментально, что ряд исследователей высказывают предположение, что всю экологию можно рассматривать как науку об экологических нишах.

Существует двойственная трактовка понятия ниши: ниша как совокупность адаптаций особей вида (популяции) [23] и ниша как совокупность всех факторов среды, в которых существует данный вид (популяция) [10]. По нашему мнению, оба определения справедливы и отражают разные стороны одного и того же явления. Любой организм развивается в определенной среде, и вычленив факторы среды, воздействующих на организм, можно только на основе анализа его



биологических характеристик. Учитывая роль организма в создании среды обитания, следует считать нишу отчасти порождением самого организма. С другой стороны, абиотические и биотические факторы экосистемы задают направление отбора в популяции и влияют на параметры ее экологической ниши. Вообще это понятие вне какого-то конкретного организма так же бессмысленно, как и вне экосистемы. Можно говорить о потенциальных, предсуществующих нишах, имея ввиду возможность видов адаптироваться к новым условиям среды. Успешная интродукция многих видов в новые для них сообщества является ярким этому свидетельством. При этом "пустых" ниш в биоценозах *не существует*. Любое внедрение новых видов связано с ограничениями ресурсов для других видов.

Р. Макинтош определил основные компоненты экологических ниш:

1. Определенное местообитание (физико-химические свойства экотопа и климатические условия);
2. Биоценотическая роль (производитель, потребитель или разрушитель органического вещества);
3. Положение внутри собственного трофического уровня (доминирование, содоминирование, подчиненность и т.п.);
4. Место в пищевой цепи;
5. Положение в системе биотических отношений.



Экологическая ниша – это сфера жизнедеятельности вида в экосистеме. Поскольку вид представлен в экосистеме одной популяцией, то, очевидно, что ту или иную экологическую нишу занимает в ней именно популяция. Каждая популяция, имеет в сообществе "свое место" и выполняет определенные функции. Популяция, как "представитель" вида в экосистеме, с одной стороны, стремится максимально полно осуществлять процессы жизнедеятельности в своих интересах, а с другой – автоматически обеспечивает жизнедеятельность других популяций этого же биоценоза, являясь компонентом цепи питания, а также через топические, приспособительные и иные связи. Вид же по большому счету занимает свою экологическую нишу в глобальной экосистеме – биосфере.

Не однозначным является ответ на вопрос о том, имеет ли собственную экологическую нишу отдельная особь, не только как участок территории экотопа, но и как некую собственную и уникальную роль, определенную ее способностью к борьбе за существование. В ряде случаев ни практически, ни теоретически такую роль выделить нельзя. Например, комар в рое комаров или растение пшеницы какого-либо сорта в агроценозе ни по каким значимым параметрам друг от друга не отличаются. В иных случаях наличие собственной экологической ниши налицо: вожак в стае волков, пчела-матка в улье пчел и т.п. Очевидно, что чем более дифференцировано сообщество (популяция), тем отчетливее проявляются признаки экологических ниш каждой особи. Наиболее ярко они дифференцированы и очерчены в сообществах человека.

Итак, в общей экологии рассматриваются экологические ниши для таких категорий как вид, подвид (популяция), разновидность (субниша), а для отдельных гетерогенных сообществ – и



для особи. В гомогенных сообществах, рассматривая место и роль отдельных особей, вполне можно пользоваться термином микрониша. В любом случае ниша всегда отражает способность организмов осваивать свою среду и подразумевает пути ее фактического использования.

Современные теории рассматривают каждую физическую, химическую и биотическую компоненты среды как некий градиент, вдоль которого для каждого организма есть свое значение оптимума и пессимума. Строя графики зависимости толерантности от различных градиентов среды, Г. Хатчинсон определяет нишу организма как n -мерный гиперобъем, охватывающий полный диапазон условий, при которых организмы могут успешно воспроизводить себя. Оптимальное сочетание всех экологических условий, не включающее влияние конкуренции и хищничества, он назвал *фундаментальной нишей*. Однако в естественной среде таких ниш практически не существует, поскольку реально организмы испытывают постоянное давление со стороны особей других видов. Фактический диапазон условий существования организма, который всегда меньше фундаментальной ниши или редко равен ей, определяется как *реализованная ниша*. Ю. Одум [20] определил три основные составляющие, или градиента, реализованной ниши: пространство (пространственная ниша); трофика (трофическая ниша); время (ниша времени). По сути, фундаментальная ниша представляет собой простую сумму ниш обособленных организмов с определенным набором индивидуальных приспособлений. Трансформация в реализованную нишу обусловлена появлением адаптаций, соответствующих надорганизменному уровню организации [22].



Поскольку живые организмы существуют в пределах множества экологических факторов, то реальная экологическая ниша может быть представлена в виде некоего гиперобъёма с зоной оптимума в центре (рис. 5.1.).

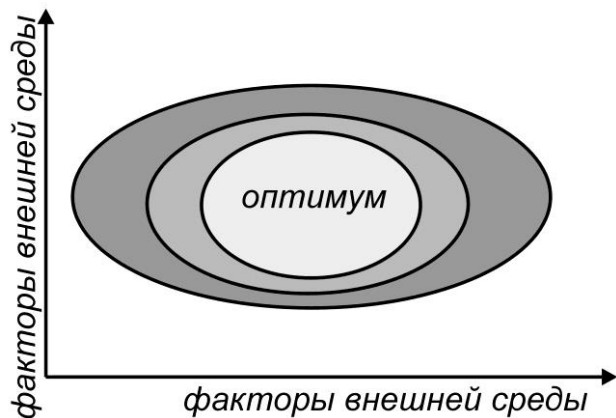


Рис. 5.1. Экологическая ниша: чем ближе к центру ниши, тем благоприятнее условия существования для данного вида.

Гиперобъём фундаментальной экологической ниши будет определяться толерантностью вида по всем факторам, а гиперобъём реализованной экологической ниши – динамически изменяться в пределах фундаментальной.



Динамика экологических ниш. В естественных условиях никакая популяция или особь не находятся сколь-нибудь длительное время в идеальных условиях. Реальные условия существования определяют параметры действительной сферы жизнедеятельности и формируют так называемую реализованную экологическую нишу. Конечно, любое сообщество организмов или отдельные особи, стремятся максимально реализовать свой биотический потенциал. Условия внешней среды постоянно, более или менее системно, изменяются, создавая этим лучшие или худшие возможности для жизнедеятельности популяции. Тем самым параметры экологической ниши расширяются или вынужденно сужаются, создавая определенный динамический эффект. Часто наблюдаются случаи, когда внешние условия резко меняются в пользу одного из видов, который тут же увеличивает свою численность и становится доминирующим.

Как правило, внутри одного трофического уровня находятся несколько конкурирующих популяций разных видов. Например, продуценты луговых экосистем представлены многими видами трав: тимофеевка луговая (*Pleum pratense L.*), ежа сборная (*Dactylis glomerata L.*), клевер луговой (*Trifolium pratense L.*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale L.*) и др. Однако, любой фитоценоз по годам может значительно изменять свой видовой состав. В иные годы увеличивается доля одного вида (расширяется его экологическая ниша) в иные – другого вида. В большинстве случаев сосуществующие конкурирующие виды из-за неспособности захватить все ресурсы, которые всегда лимитированы, должны смириться с "соседями" и "подвинуться", т.е. сузить свою экологическую нишу. Крайним случаем жесткой конкуренции будет вытеснение одного из видов из ценоза. Подобное явление описывается принципом конкурент-



ного исключения Гаузе: два вида не могут устойчиво сосуществовать в ограниченном пространстве экосистемы, если жизнедеятельность их ограничена каким-либо важным ресурсом, количество и (или) доступность которого ограничено [1].

Факторы внешней среды определяют динамику экологических ниш популяций сообщества и отдельных особей как в целом, так и на каждом этапе онтогенеза. Следует учитывать, что на разных этапах онтогенеза особи могут занимать разные экологические ниши. Например, личинки (гусеницы) белянки (*Pieridae L.*) и взрослое насекомое (имаго) имеют разные способы питания и разные источники пищи, а головастик лягушки и взрослая особь – не только разные источники питания, но и различные среды обитания, относясь к иным трофическим цепям.

Итак, изменение условий существования (смена времён года, смена сезонов, антрополическое воздействие и т.п.), переход из одного возрастного состояния в другое приводят к динамическим изменениям реализованных экологических ниш, вплоть до их смены.

Видовой состав климаксных биоценозов относительно устойчив и складывается исторически в процессе эволюции. Однако в них могут проникать новые виды как в результате акклиматизации человеком, так и самостоятельно в процессе миграций. Попытки изменения видового состава экосистем могут быть удачными при исключительно тщательном анализе всех взаимоотношений в сообществе. Важно учитывать комплекс факторов, в т.ч. непрерывность и законченность пищевых цепей.



В развивающихся экосистемах видовое разнообразие сначала увеличивается, но после достижения зрелости системы оно стабилизируется или даже уменьшается. Однако подобная динамика характерна в основном для северных лесов и учитывает лишь относительно короткие периоды времени (в пределах 100-200 лет). Наиболее богаты видами тропические районы планеты. Именно здесь, в наиболее благоприятных для жизни и относительно стабильных условиях, сформировалось наибольшее количество видов планеты. Каждая популяция в экосистеме находится под двойным давлением: межвидовая конкуренция способствует сужению экологической ниши, а внутривидовая конкуренция давит в обратном направлении, заставляя данный вид расширять свое жизненное пространство. Так как все ресурсы среды уже заняты с учетом способов их использования, то единственным выходом расширения экологической ниши является задействование механизмов генетической изменчивости, что и обеспечивает приобретение новых адаптаций. Например, спасаясь от давления консументов первого порядка, автотрофы вынуждены "изобретать" новые способы защиты. Когда это удается, то прессинг со стороны консументов ослабевает, и "новорожденная" вариация приобретает некоторое преимущество перед другими, поэтому она несколько теснит конкурентов, высвобождая для себя жизненное пространство. Иногда удается отвоевать достаточно много, может быть даже поставив экосистему на грань потери устойчивости. Однако механизмы изменчивости консументов рано или поздно "нащупывают" слабое место новой формы и дают начало соответствующей вариации консументов. Все эти изменения постепенно проходят по всей пищевой цепи, давая начало целой группе новых разновидностей или видов.



Конечно, это только один из возможных вариантов. Аналогичные изменения могут возникнуть, например, при внедрении в экосистему какого-то вида из других экосистем, решающего свои внутривидовые проблемы путем миграции, если ему удастся потеснить "родные" виды данной экосистемы. К подобным последствиям приводит и деятельность человека, типичным примером является история с кроликами, завезенными в Австралию. Многие "взрывы" видообразования приурочены к всевозможным потрясениям, обрушивающимся на экосистему: ураганы, извержения вулканов, падение метеоритов и т.п. При этом, если экосистема не потеряла своей устойчивости, и не включились механизмы деградации, ввиду массовой гибели организмов может освободиться достаточно большое количество ресурсов, что может дать начало формированию целой группы новых видов.

5.4. Математические модели взаимодействия двух видов.

Гипотезы Вольтерра

Основателем современной математической теории популяций справедливо считается итальянский математик Вито Вольтерра, разработавший математическую теорию биологических сообществ, аппаратом которой служат дифференциальные и интегро-дифференциальные уравнения (1931). В последующие десятилетия популяционная динамика развивалась, в основном, в русле высказанных в этой книге идей. Русский перевод книги Вольтерра вышел в 1976 г. под названием: "Математическая теория борьбы за существование" с послесловием Ю.М. Свиричева, в котором рассматривается история развития математической экологии в период 1931-1976 гг.



Книга Вольтерра написана так, как пишут книги по математике. В ней сначала сформулированы некоторые предположения о математических объектах, которые предполагается изучать, а затем проводится математическое исследование свойств этих объектов.

Системы, изученные Вольтерра, состоят из двух или нескольких видов. В отдельных случаях рассматривается запас используемой пищи. В основу уравнений, описывающих взаимодействие этих видов, положены следующие представления.

1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.
2. Особи каждого вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей.
3. Хищные виды поедают жертв, причем в единицу времени количество съеденных жертв всегда пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению количества хищников на количество жертв.
4. Если имеется пища в ограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемой видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятому с некоторым коэффициентом, зависящим от вида (модели межвидовой конкуренции).
5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида.



6. Если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, т.е. за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи.

Аналогии с химической кинетикой. Эти гипотезы имеют близкие параллели с химической кинетикой. В уравнениях популяционной динамики, как и в уравнениях химической кинетики, используется "принцип соударений", когда скорость реакции пропорциональна произведению концентраций реагирующих компонентов.

Действительно, согласно гипотезам Вольтерра, скорость процесса отмирания каждого вида пропорциональна численности вида. В химической кинетике это соответствует мономолекулярной реакции распада некоторого вещества, а в математической модели – отрицательным линейным членам в правых частях уравнений.

Согласно представлениям химической кинетики, скорость бимолекулярной реакции взаимодействия двух веществ пропорциональна вероятности столкновения этих веществ, т.е. произведению их концентрации. Точно так же, в соответствии с гипотезами Вольтерра, скорость размножения хищников (гибели жертв) пропорциональна вероятности встреч особей хищника и жертвы, т.е. произведению их численностей. И в том и в другом случае в модельной системе появляются билинейные члены в правых частях соответствующих уравнений.

Наконец, линейные положительные члены в правых частях уравнений Вольтерра, отвечающие росту популяций в неограниченных условиях, соответствуют автокаталитическим членам



химических реакций. Такое сходство уравнений в химических и экологических моделях позволяет применить для математического моделирования кинетики популяций те же методы исследований, что и для систем химических реакций.

В соответствии с гипотезами Вольтерра взаимодействие двух видов, численности которых x_1 и x_2 , могут быть описаны уравнениями:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= a_1x_1 + b_{12}x_1x_2 - c_1x_1^2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= a_2x_2 + b_{21}x_1x_2 - c_2x_2^2.\end{aligned}\tag{5.1}$$

Здесь параметры a_i - константы собственной скорости роста видов, c_i - константы самоограничения численности (внутривидовой конкуренции), b_{ij} - константы взаимодействия видов, ($i, j = 1, 2$). Знаки этих коэффициентов определяют тип взаимодействия.

В биологической литературе обычно классифицируют взаимодействия по участвующим в них механизмам. Разнообразие здесь огромно: различные трофические взаимодействия, химические взаимодействия, существующие между бактериями и планктонными водорослями, взаимодействия грибов с другими организмами, сукцессии растительных организмов, связанные в частности, с конкуренцией за солнечный свет и с эволюцией почв и т.д. Такая классификация кажется необозримой.

Ю. Одум, учитывая предложенные В. Вольтерра модели, предложил классификацию не по механизмам, а по результатам. Согласно этой классификации, оценивать взаимоотношения следу-



ет как положительные, отрицательные или нейтральные в зависимости от того, возрастает, убывает или остается неизменной численность одного вида в присутствии другого вида. Тогда основные типы взаимодействий могут быть представлены в виде таблицы:

| | | | |
|---------------------|---|---|--------------------------|
| симбиоз (мутуализм) | + | + | $b_{12}b_{21} > 0$ |
| комменсализм | + | 0 | $b_{12} > 0, b_{21} = 0$ |
| хищник-жертва | + | - | $b_{12} > 0, b_{21} < 0$ |
| аменсализм | 0 | - | $b_{12} = 0, b_{21} < 0$ |
| конкуренция | - | - | $b_{12}b_{21} < 0$ |
| нейтрализм | 0 | 0 | $b_{12}b_{21} = 0$ |

В последнем столбце указаны знаки коэффициентов взаимодействия из системы (5.1).

Ниже рассматриваются основные типы взаимодействий.

Уравнения конкуренции. Запишем уравнение (5.1) в виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(a_1 + b_{12}x_2 - c_1x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2). \end{aligned} \tag{5.2}$$



Стационарные решения системы:

| | | |
|---|---|--|
| 1 | $\bar{x}_1^{(1)} = 0, \bar{x}_2^{(1)} = 0$ | Начало координат, при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел. |
| 2 | $\bar{x}_1^{(2)} = 0,$ $\bar{x}_2^{(2)} = a_2/c_2$ | при $a_1 > b_{12}/c_2$ седло и при $a_1 < b_{12}/c_2$ устойчивый узел. Эти условия означают, что вид вымирает, если его собственная скорость роста меньше некоторой критической величины |
| 3 | $\bar{x}_1^{(3)} = a_1/c_1,$ $\bar{x}_2^{(3)} = 0$ | при $a_2 > b_{21}/c_1$ стационарное решение – седло и при $a_2 < b_{21}/c_1$ – устойчивый узел |
| 4 | $\bar{x}_1^{(4)} = \frac{a_1c_2 - a_2b_{12}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}$ $\bar{x}_2^{(4)} = \frac{c_1b_{12} - a_1b_{21}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}$ | Данное стационарное состояние характеризует сосуществование двух конкурирующих видов и представляет собой устойчивый узел в случае выполнения соотношения: $\frac{a_1b_{12}}{c_2} < a_1 < \frac{c_1a_2}{b_{21}}.$ |

Отметим, что для последнего случая из условия – неравенства следует $b_{12}b_{21} < c_1c_2$, что позволяет сформулировать условие сосуществования видов: произведение коэффициентов межпопуляционного взаимодействия меньше произведения коэффициентов внутривидового взаимодействия.



Действительно, пусть естественные скорости роста двух рассматриваемых видов a_1 и a_2 одинаковы. Тогда необходимым для устойчивости условием будет $c_2 > b_{12}$, $c_1 > b_{21}$. Эти неравенства показывают, что увеличение численности одного из конкурентов сильнее подавляет его собственный рост, чем рост другого конкурента. Если численность обоих видов ограничивается, частично или полностью, различными ресурсами, приведенные выше неравенства справедливы. Если же оба вида имеют совершенно одинаковые потребности, то один из них окажется более жизнеспособным и вытеснит своего конкурента.

Поведение фазовых траекторий системы дает наглядное представление о возможных исходах конкуренции. Приравняем нулю правые части уравнений системы (5.2):

$$x_1(a_1 - c_1x_1 - b_{12}x_2), \quad (dx_1/dt = 0),$$

$$x_2(a_2 - c_2x_2 - b_{21}x_1), \quad (dx_2/dt = 0).$$

При этом получим уравнения для главных изоклин системы

– уравнения изоклин вертикальных касательных: $x_2 = -b_{12}x_1/c_2 + a_2/c_2$; $x_2 = 0$;

– уравнения изоклин горизонтальных касательных: $x_2 = -c_1x_1/b_{12} + a_1/b_{12}$; $x_1 = 0$.

Точки попарного пересечения изоклин вертикальных и горизонтальных касательных систем представляют собой стационарные решения системы уравнений (5.2), а их координаты $\bar{x}_1^{(i)}, \dots, \bar{x}_2^{(i)}$, ($i = 1, \dots, 4$) суть стационарные численности конкурирующих видов.



Возможное расположение главных изоклин в системе (5.2) изображено на рис. 5.2. Рис. 5.2 *а* соответствует выживанию вида x_1 , рис. 5.2 *б* – выживанию вида x_2 , рис. 5.2 *в* – сосуществованию видов при выполнении соответствующего условия. Рисунок 5.1 *г* демонстрирует триггерную систему. Здесь исход конкуренции зависит от начальных условий. Ненулевое для обоих видов стационарное состояние четвертого типа – неустойчивое. Это – седло, через которое проходит сепаратриса, отделяющая области выживания каждого из видов.

Для изучения конкуренции видов ставились эксперименты на самых различных организмах. Обычно выбирают два близкородственных вида и выращивают их вместе и по отдельности в строго контролируемых условиях. Через определенные промежутки времени проводят полный или выборочный учет численности популяции. Регистрируют данные по нескольким повторным экспериментам и анализируют. Исследования проводили на простейших (в частности, инфузориях), многих видах жуков рода *Tribolium*, дрозофилах, пресноводных ракообразных (дафниях). В природе также проводили эксперименты, в том числе на планариях, двух видах муравьев и др. На рис. 5.3. изображены кривые роста диатомовых водорослей, использующих один и тот же ресурс (занимающих одну и ту же экологическую нишу).

Широко известны эксперименты Г. Гаузе по изучению конкуренции, продемонстрировавшие выживание одного из конкурирующих видов и позволившие ему сформулировать "закон конкурентного исключения" (два сходных вида не могут устойчиво сосуществовать в ограниченном пространстве, если жизнедеятельность их ограничена каким-либо важным ресурсом). На рис. 5.4 приведены результаты экспериментов Гаузе для двух видов *Paramecium*, занимающих одну экологическую нишу.

C

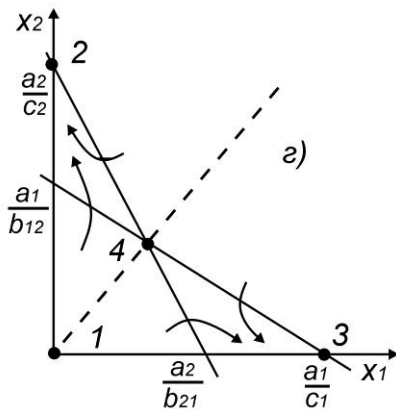
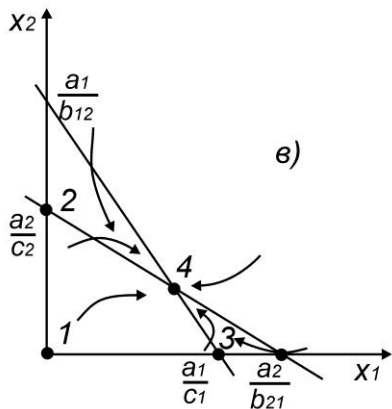
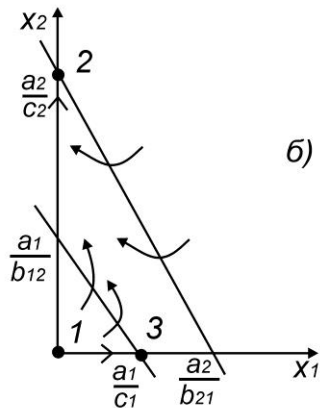
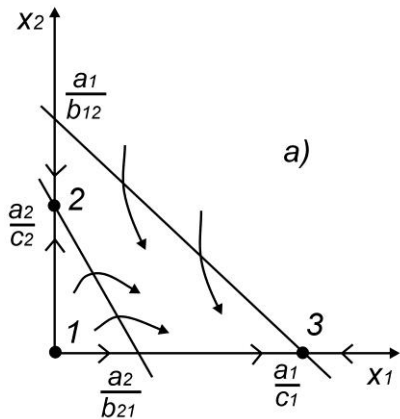
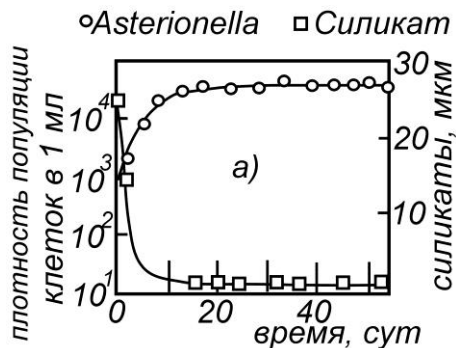
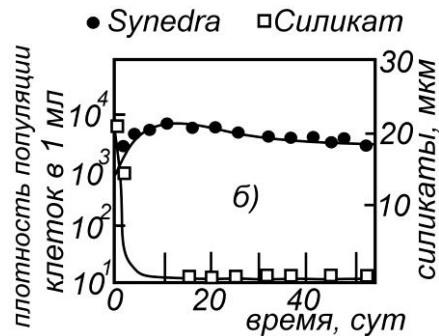


Рис. 5.2. Расположение главных изоклин на фазовом портрете вольтерровской системы конкуренции двух видов (5.2) при разном соотношении параметров



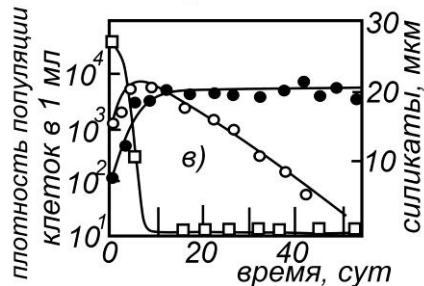
а - при выращивании в монокультуре *Asterionella Formosa* выходит на постоянный уровень плотности и поддерживает концентрацию ресурса (силиката) на постоянно низком уровне;



б - при выращивании в монокультуре *Synedra* ведет себя сходным образом и поддерживает концентрацию силиката на еще более низком уровне;

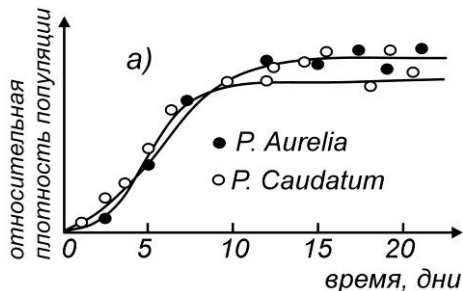


○ *Asterionella* ● *Synedra* □ Силикат

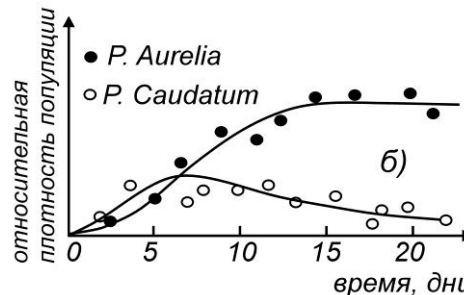


в – межвидовая конкуренция при совместном культивировании (в двух повторностях) *Synedruina* вытесняет *Asterionella formosa*. По-видимому, *Synedra* выигрывает конкуренцию благодаря своей способности к более полному использованию субстрата.

Рис. 5.3. Конкуренция у диатомовых водорослей.



а – кривые роста популяций двух видов *Parametium* в одновидовых культурах



б – кривые роста *P. aurelia* и *P. caudatum* в смешанной культуре

Рис. 5.4. Кривые роста *P. aurelia* и *P. caudatum*



Модель конкуренции (5.2) имеет недостатки, в частности, из нее следует, что сосуществование двух видов возможно лишь в случае, если их численность ограничивается разными факторами, но модель не дает указаний, насколько должны быть велики различия для обеспечения длительного сосуществования. В то же время известно, что для длительного сосуществования в изменчивой среде необходимо различие, достигающее определенной величины. Внесение в модель стохастических элементов (например, введение функции использования ресурса) позволяет количественно исследовать эти вопросы.

Система "хищник – жертва". Впервые такую математическую модель создал американский ученый А. Дж. Лотка (A. J. Lotka) в 1925 г., а в 1926 г. независимо от него и более подробно - итальянский ученый В. Вольтерра (V. Volterra [16]). В модели, известной сейчас как *Уравнение Лотка-Вольтерра*, рассматривается взаимодействие двух популяций – хищника и жертвы. Позже было установлено, что взаимодействие "паразит – хозяин" описывается той же системой уравнений.

Для взаимоотношений типа "хищник – жертва" или "паразит – хозяин" система уравнений (5.) принимает вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2). \end{aligned} \tag{5.3}$$



Здесь, в отличие от (5.2) знаки b_{12} и b_{21} – разные. Как и в случае конкуренции, стационарные решения системы представлены следующей таблицей:

| | | |
|---|---|--|
| 1 | $\bar{x}_1^{(1)} = 0, \bar{x}_2^{(1)} = 0$ | Начало координат, при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел. |
| 2 | $\bar{x}_1^{(2)} = 0,$ $\bar{x}_2^{(2)} = a_2/c_2$ | Выживание только хищника |
| 3 | $\bar{x}_1^{(3)} = a_1/c_1,$ $\bar{x}_2^{(3)} = 0$ | Выживание только жертвы |
| 4 | $\bar{x}_1^{(4)} = \frac{a_1c_2 - a_2b_{12}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}$ $\bar{x}_2^{(4)} = \frac{c_1b_{12} + a_1b_{21}}{c_1c_2 + b_{12}b_{21}}$ | Сосуществование обоих видов |

Возможные типы фазовых портретов для системы "хищник – жертва" представлены на рис. 5.5.

Изоклины горизонтальных касательных – прямые $x_2 = -b_{12}x_1/c_2 + a_1/c_2; x_2 = 0,$

изоклины вертикальных касательных – прямые $x_2 = -c_1x_1/b_{12} + a_2/b_{12}; x_1 = 0.$



Стационарные точки лежат на пересечении изоклин вертикальных и горизонтальных касательных.

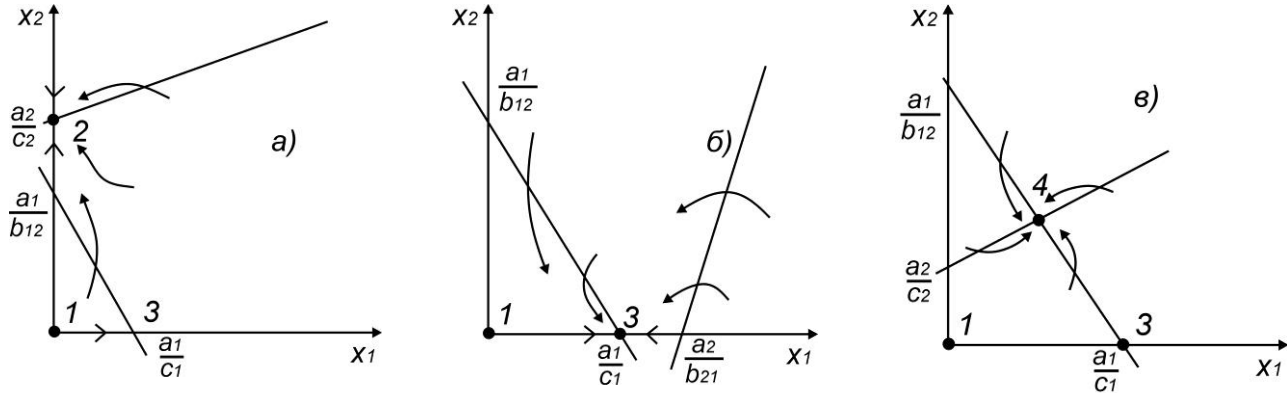


Рис. 5.5. Расположение главных изоклин на фазовом портрете вольтерровской системы хищник-жертва (5.3) при различных соотношениях параметров. Стрелками указано направление фазовых траекторий.

Из рис. 5.5 видно следующее. Система "хищник – жертва" (5.3) может иметь устойчивое положение равновесия, в котором популяция жертв полностью вымерла ($\bar{x}_1 = 0$) и остались только хищники (точка 2 на рис. 5.5 а). Очевидно, такая ситуация может реализоваться лишь в случае,



если кроме рассматриваемого вида жертв x_1 хищник x_2 – имеет дополнительные источники питания. Этот факт в модели отражается положительным членом в правой части уравнения для x_2 . Особые точки (1) и (3) (рис. 5.5 а) являются неустойчивыми. Вторая возможность – устойчивое стационарное состояние, в котором популяция хищников полностью вымерла и остались одни жертвы – устойчивая точка (3) (рис. 5.5 б). Здесь особая точка (1) – также неустойчивый узел.

Наконец, третья возможность – устойчивое сосуществование популяций хищника и жертвы (рис. 5.5 в), стационарные численности которых выражаются соответствующими данному случаю формулами.

Замечание. Рассмотренные модели популяций были детерминистическими. Однако существуют два аспекта, по которым детерминистическая модель не может служить точным отражением реальных экологических систем. Во-первых, она не учитывает вероятностный характер процессов размножения и гибели; во-вторых, не учитывает случайных колебаний, происходящих в среде во времени и приводящих к случайным флуктуациям параметров моделей.

Учет этих факторов приводит к существенному усложнению математического аппарата. Поэтому обычно исследователи стараются строить детерминистические модели, ограничиваясь упоминанием о возможных последствиях учета стохастики. Если детерминистическая модель свидетельствует об устойчивом равновесии, стохастическая модель предскажет длительное выживание. Если детерминистическая модель предсказывает периодические снижения численности одного или нескольких видов, стохастическая модель даст некоторую положительную вероятность вымирания этих видов. Наконец, если детерминистическая модель не выявляет равновесия или равновесие неустойчивое, стохастическая модель предскажет высокую вероятность вымирания.



Отметим, что для (5.3) можно разработать стохастическую (вероятностную) модель, но решение в явном виде для нее получить нельзя. Поэтому ограничимся общими рассуждениями. Допустим, например, что точка равновесия находится на некотором расстоянии от каждой из осей. Тогда для фазовых траекторий, на которых значения x_1, x_2 остаются достаточно большими, вполне удовлетворительной будет детерминистическая модель. Но если в некоторой точке фазовой траектории какая-либо переменная не очень велика, то существенное значение могут приобрести случайные флуктуации. Они приводят к тому, что изображающая точка переместится на одну из осей, что означает вымирание соответствующего вида. Таким образом, стохастическая модель оказывается неустойчивой, так как стохастический "дрейф" рано или поздно приводит к вымиранию одного из видов. В такого рода модели хищник в конечном счете вымирает, это может произойти либо случайно, либо вследствие того, что сначала элиминируется популяция его жертвы. Сказанное хорошо объясняет эксперименты Гаузе, в которых инфузория *Paramecium caudatum* служила жертвой для другой инфузории *Didinium nasatum* – хищника. Ожидавшиеся согласно детерминистическим уравнениям (5.3) равновесные численности в этих экспериментах составляли примерно всего по пять особей каждого вида, так что нет ничего удивительного в том, что в каждом повторном эксперименте довольно быстро вымирали либо хищники, либо жертвы (а за ними и хищники).



5.5. Моделирование динамики популяций с помощью уравнений Лотка – Вольтерра

В динамике популяций есть много примеров, когда изменение численности популяций во времени носит колебательный характер. Рассмотрим модель взаимодействия хищников и их добычи, когда между особями одного вида нет соперничества, представленную Лотка и Вольтерра.

Пусть x_1 и x_2 – число жертв и хищников соответственно. Предположим, что относительный прирост жертв $\frac{1}{x_1} \cdot \frac{dx_1}{dt} = a - bx_2$ равен $a - bx_2$, $a > 0$, $b > 0$, где a – скорость размножения жертв в отсутствие хищников, $-bx_2$ – потери от хищников. Развитие популяции хищников зависит от количества пищи (жертв), при отсутствии пищи ($x_1 = 0$):

– относительная скорость изменения популяции хищников равна $\frac{1}{x_2} \cdot \frac{dx_2}{dt} = -c$, $c > 0$,

– наличие пищи компенсирует убывание, и при $x_1 > 0$ имеем $\frac{1}{x_2} \cdot \frac{dx_2}{dt} = (-c + dx_1) - c$, $d > 0$.

Таким образом, система

Лотка – Вольтерра имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = (a - bx_2)x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} = (-c + dx_1)x_2, \end{cases} \quad \text{где } a, b, c, d > 0.$$



Рассмотренная модель может описывать поведение конкурирующих фирм, рост народонаселения, численность воюющих армий, изменение экологической обстановки, развитие науки и пр.

Рассмотрим фазовый портрет системы Лотка – Вольтерра (рис. 5.6) для $a = 4$, $b = 2.5$, $c = 2$, $d = 1$ и графики (рис. 5.7) ее решения с начальным условием $x_1(0) = 3$, $x_2(0) = 1$. Решение получено в среде Microsoft Office (Excel), листинг решения приведен в приложении.

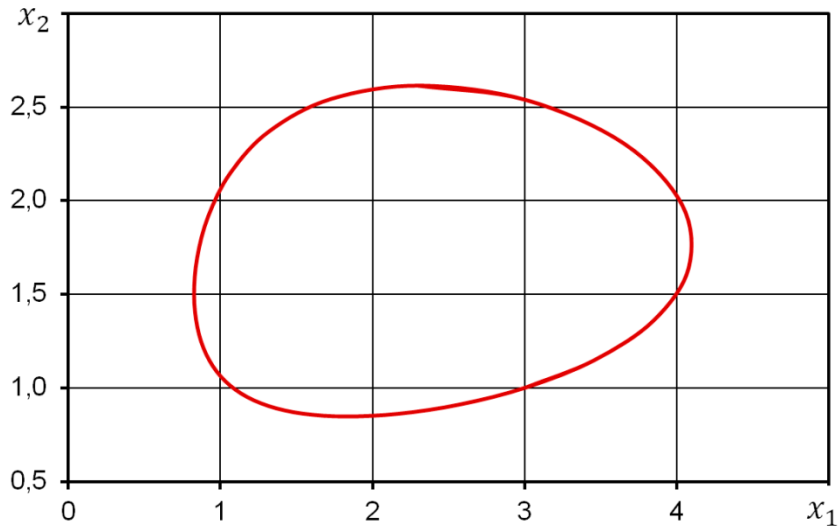


Рис. 5.6. Фазовый портрет системы Лотка–Вольтерра для модели "хищник – жертва"

C

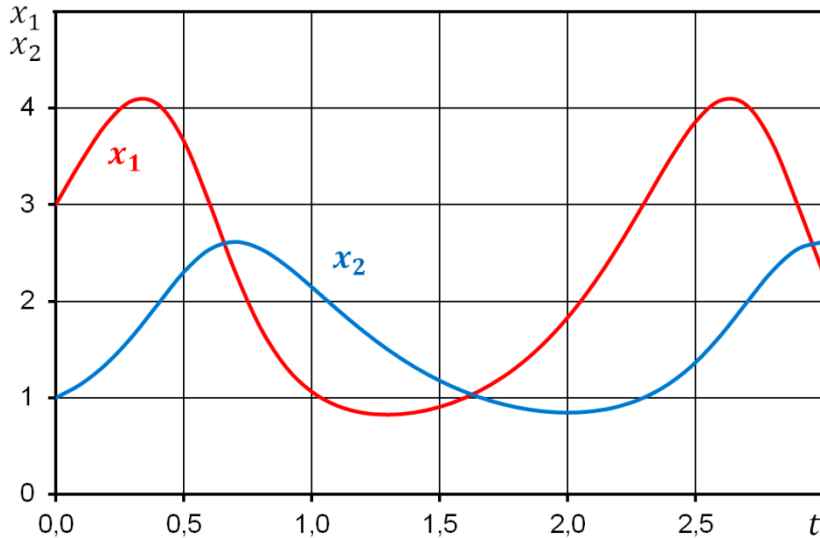


Рис. 5.7. Решение системы Лотка – Вольтера для модели "хищник-жертва"

Видно, что процесс имеет колебательный характер. При заданном начальном соотношении числа особей обоих видов 3:1 обе популяции сначала растут. Когда число хищников достигает величины $b = 2.5$, популяция жертв не успевает восстанавливаться и число жертв начинает убывать. Уменьшение количества пищи через некоторое время начинает сказываться на популяции хищников и когда число жертв достигает величины $x_1 = c/d = 2$ (в этой точке dx_2/dt), число хищников тоже начинает сокращаться вместе с сокращением числа жертв.



Сокращение популяций происходит до тех пор, пока число хищников не достигнет величины $x_2 = a/b = 1.6$ (в этой точке dx_1/dt). С этого момента начинает расти популяция жертв, через некоторое время пищи становится достаточно, чтобы обеспечить прирост хищников, обе популяции растут, и процесс повторяется снова и снова. На графике четко виден периодический характер процесса. Количество жертв и хищников колеблется возле величин $x_1=2$, $x_2=1.6$ соответственно (дробные числа здесь не означают "половину волка", величины могут измеряться в сотнях, тысячах и т.п.).

Периодичность процесса явственно видна фазовой плоскости – фазовая кривая $(x_1(t), x_2(t))$ – замкнутая линия. Самая левая точка, этой кривой, – это точка, в которой число жертв достигает наименьшего значения. Самая правая точка $x_1=4$, $x_2=1.6$ – точка пика популяции жертв. Между этими точками количество хищников сначала убывает, до нижней точки фазовой кривой, $x_1=2$, где достигает наименьшего значения, а затем растет до верхней точки фазовой кривой ($x_1=2$, $x_2=2.5$). Фазовая кривая охватывает точку $x_1=2$, $x_2=1.6$.

На языке дифференциальных уравнений это означает, что система имеет стационарное состояние $dx_1/dt = 0$, $dx_2/dt = 0$, которое достигается в точке $x_1=2$, $x_2=1.6$. Если в начальный момент система находилась в стационарной точке, то решения $x_1(t)$, $x_2(t)$ не будут изменяться во времени, останутся постоянными. Всякое же другое начальное состояние приводит к периодическому колебанию решений. Неэллиптичность формы траектории, охватывающей центр, отражает негармонический характер колебаний.



Рассмотренная модель может описывать поведение конкурирующих фирм, рост народонаселения, численность воюющих армий, изменение экологической обстановки и т.п.

Динамика популяций. Уравнения Лотка – Вольтерра с логистической поправкой. Рассмотрим модель конкурирующих видов с "логистической поправкой":

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = (a - bx_2) \cdot x_1 - \alpha \cdot x_1^2 \\ \frac{dx_2}{dt} = (-c + dx_1) \cdot x_2 - \alpha \cdot x_2^2 \end{cases}.$$

В этом случае поведение решений (рис. 5.8) в окрестности стационарной точки меняется в зависимости от величины и знака параметра α . Рассмотрим фазовый портрет системы Лотка – Вольтерра (рис. 5.9) для $\alpha = 0.1$, $a = 4$, $b = 2.5$, $c = 2$, $d = 1$ и графики ее решения с начальным условием $x_1(0) = 3$, $x_2(0) = 1$. Решение получено в среде Microsoft Office (Excel), листинг решения приведен в приложении.

Видно, что в этом случае стационарная точка превращается в устойчивый фокус, а решения – в затухающие колебания. При любом начальном условии состояние системы через некоторое время становится близким к стационарному и стремится к нему при $t \rightarrow \infty$.

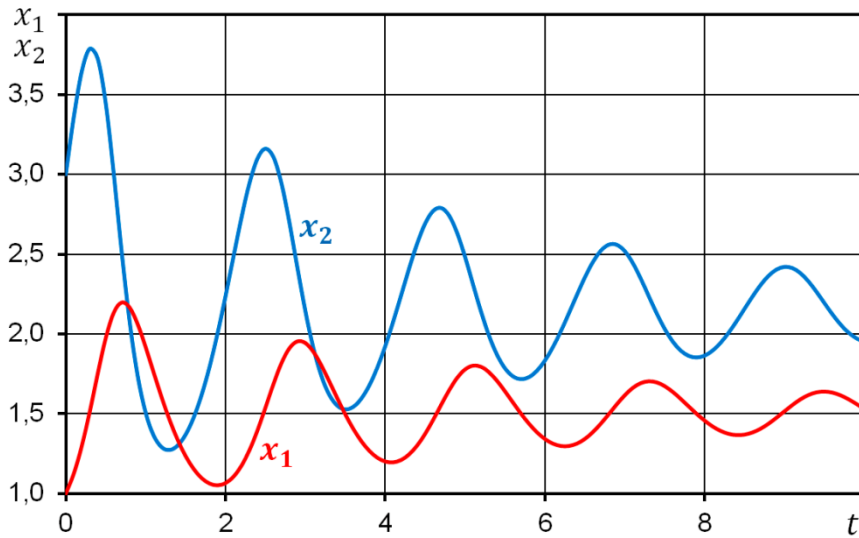


Рис. 5.8. Решение системы Лотка–Вольтера с "логистической поправкой"

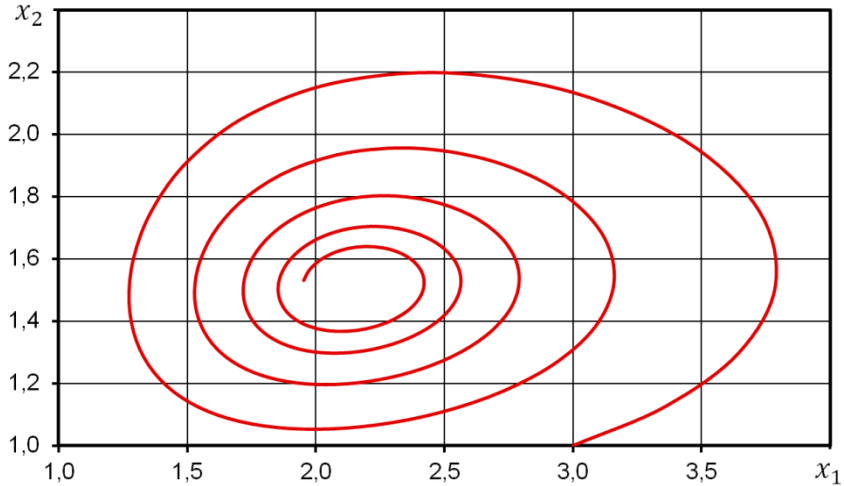


Рис. 5.9. Фазовый портрет системы с "логистической поправкой"

На рис. 5.10 и 5.11 приведены графики решений и фазовая кривая при отрицательном значении параметра $\alpha = -0.1$. Решение получено в среде Microsoft Office (Excel), листинг решения приведен в приложении.

С

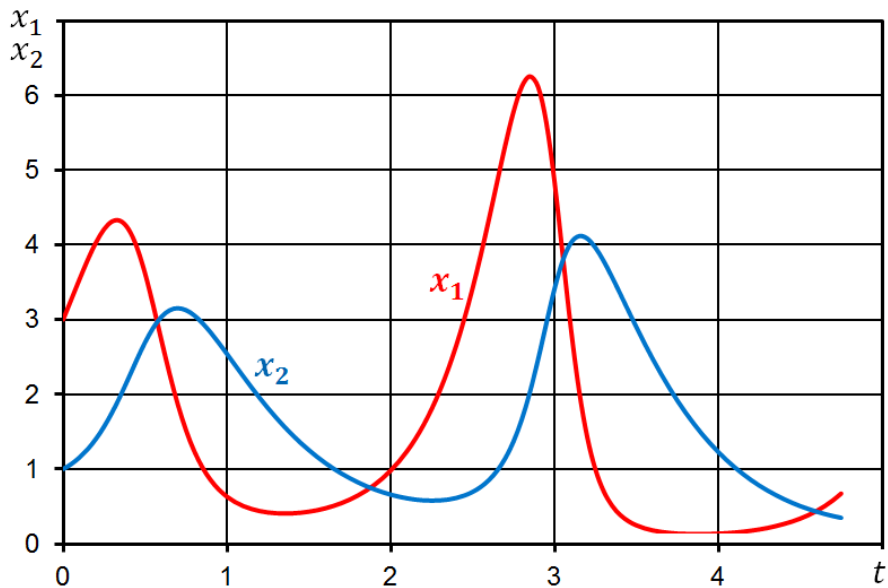


Рис. 5.10. Графики решений при отрицательном значении параметра α

С

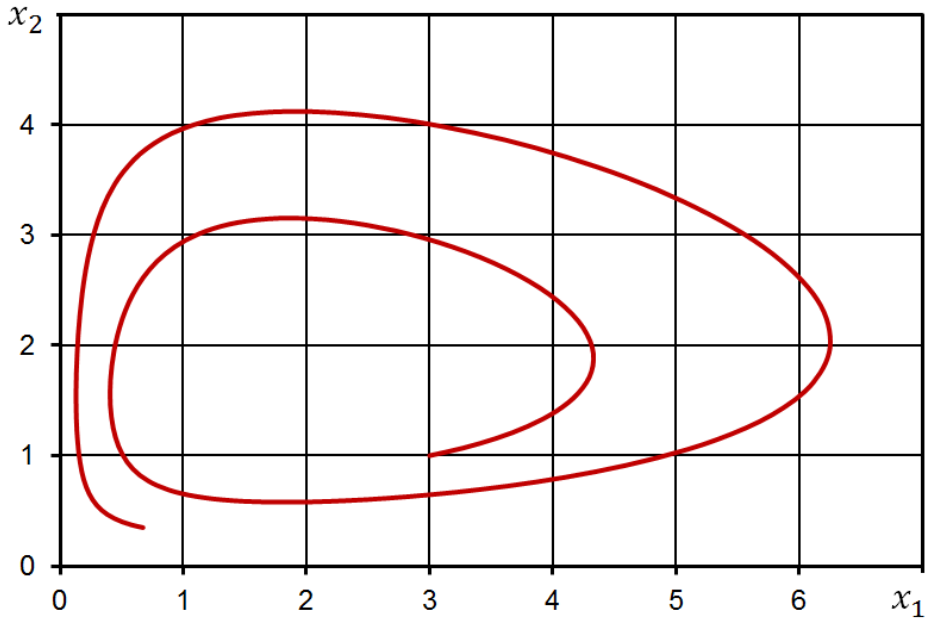


Рис. 5.11. Фазовая кривая при отрицательном значении параметра α

Как видно, в этом случае стационарная точка является неустойчивым фокусом и амплитуда колебаний численности видов растет. В этом случае как бы близко ни было начальное состояние к стационарному, с течением времени состояние системы будет сильно отличаться от стационарного.



Модель Холлинга-Тэннера. На примере модели Вольтерра–Лотка и модели Вольтерра–Лотка с логистической поправкой было продемонстрировано одно из важнейших качественных свойств центров – они легко разрушаются даже при самых малых изменениях правой части. Большинство моделей является идеализацией действительности; в них внимание сосредоточено на некоторых основных переменных и соотношениях между ними. Поэтому устойчивость моделей относительно малых возмущений чрезвычайно важна в приложениях. Модели, не чувствительные к малым возмущениям, называются грубыми.

Модель Вольтерра–Лотка неустойчива относительно возмущений, поскольку ее стационарное состояние – центр.

Существует другой вид моделей, в которых возникают незатухающие колебания, – это модели, имеющие на фазовых портретах предельные циклы. Такая модель существует для системы конкурирующих видов – это модель Холлинга–Тэннера.

Скорость роста популяции жертв dx_1/dt в этой модели равна сумме трех величин:

| | |
|---|------------------------------------|
| скорости размножения в отсутствие хищников | $rx_1,$ |
| влиянию межвидовой конкуренции за пищу при ограниченных ресурсах (для случая конкурирующих производителей это влияние ограниченных сырьевых ресурсов) | $r \cdot x_1 \frac{x_1}{K},$ |
| влиянию хищников, в предположении, что хищник перестает убивать, когда насыщается | $w \cdot x_2 \frac{x_1}{D + x_1}.$ |



Скорость роста популяции хищников dx_2/dt строится так же, как в модели Вольтерра–Лотка, в предположении, что жертвы встречаются редко. Если для поддержания жизни одного хищника нужно J жертв, то популяция из x_1 жертв сможет обеспечить пищей x_1/J хищников. Модель роста популяции хищников, в которой их число не может превысить эту критическую величину, имеет вид

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 \left(s - \frac{sJ}{x_1} x_2 \right).$$

Таким образом, имеем модель Холлинга–Тэннера:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r \cdot x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K} \right) - w \cdot x_2 \frac{x_1}{D + x_1}, \\ \frac{dx_2}{dt} = s \cdot x_2 \left(1 - \frac{J}{x_1} x_2 \right). \end{cases} \quad \text{где } r, s, K, D, J > 0.$$

Можно показать, что при $s < \frac{r}{K} \cdot \frac{K-D-2}{D+1}$ на фазовом портрете системы будет устойчивый предельный цикл. На рис. 5.12-5.15 приведено решение системы при $r = 1$, $K = 7$, $w = 1$, $D = 1$, $s = 0.2$, $J = 0.5$ и двух различных начальных состояниях и фазовый портрет системы. Решение получено в среде Microsoft Office (Excel), листинг решения приведен в приложении.

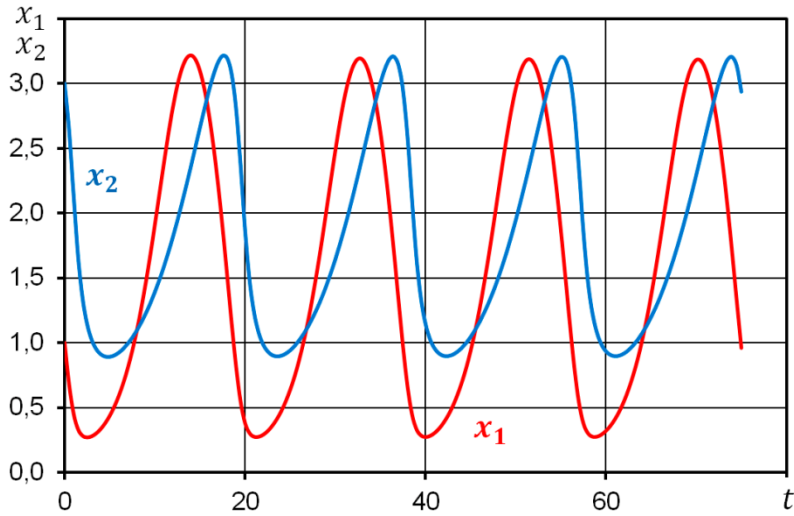


Рис. 5.12. Графики решений уравнений Холлинга-Тэннера при $x_1(0) = 1$ и $x_2(0) = 3$

С

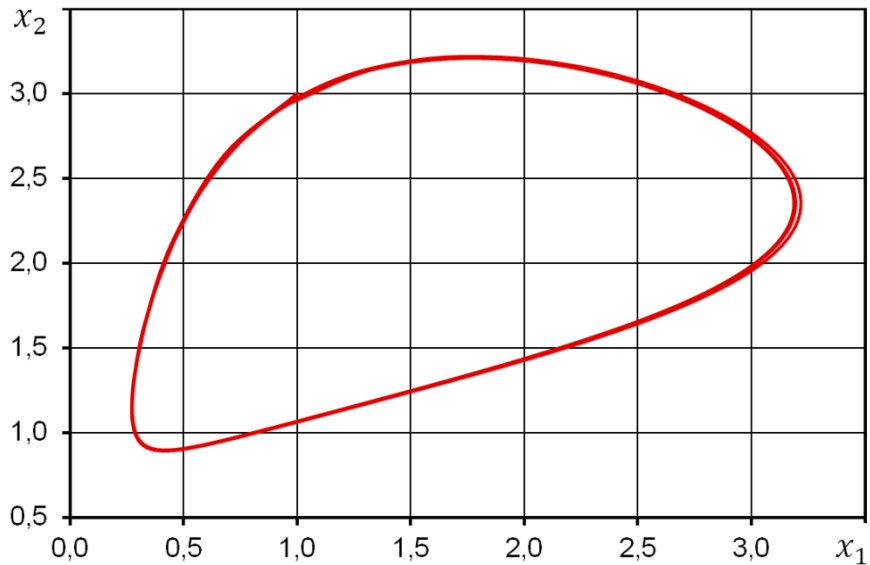


Рис. 5.13. Фазовый портрет системы Холлинга-Тэннера при $x_1(0) = 1$ и $x_2(0) = 3$

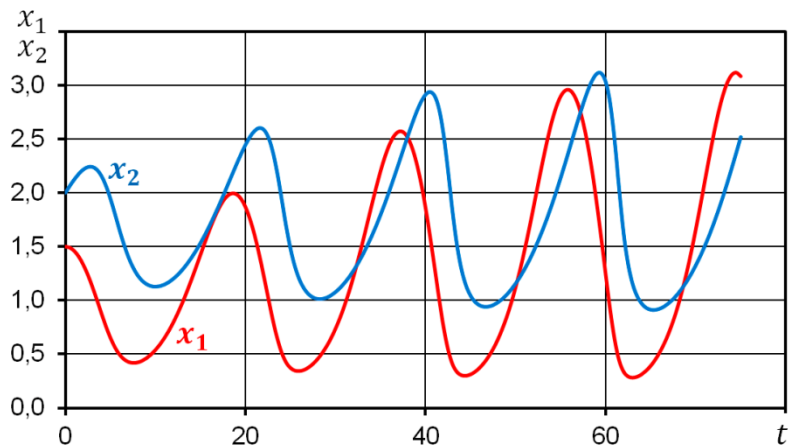


Рис. 5.14. Графики решений уравнений Холлинга-Тэннера при $x_1(0) = 1.5$ и $x_2(0) = 2$

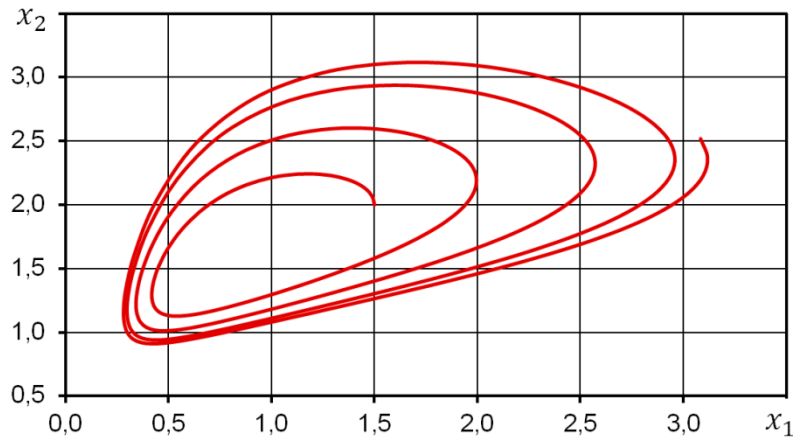


Рис. 5.15. Фазовый портрет системы Холлинга-Тэннера при $x_1(0) = 1,5$ и $x_2(0) = 2$



5.6. Обобщенные модели взаимодействия двух видов

Было предложено большое число моделей, описывающих взаимодействие видов, правые части уравнений которых представляли собой функции численностей взаимодействующих популяций. Решался вопрос о выработке общих критериев, позволяющих установить, какого вида функции могут описать особенности поведения временного численности популяции, в том числе устойчивые колебания. Наиболее известные из этих моделей принадлежат Колмогорову (1972) и Розенцвейгу (1963).

А.Н. Колмогоров рассмотрел обобщенную модель взаимодействия биологических видов типа "хищник – жертва" или "паразит – хозяин". Модель представляет собой систему двух уравнений общего вида

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= k_1(x)x - L(x)y, \\ \frac{dy}{dt} &= k_2(x)y. \end{aligned} \tag{5.4}$$

В модель заложены следующие предположения:

- 1) Хищники не взаимодействуют друг с другом, т.е. коэффициент размножения хищников k_2 и число жертв L , истребляемых в единицу времени одним хищником, не зависит от y .
- 2) Прирост числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Функции $k_1(x)$, $k_2(x)$, $L(x)$, - непрерывны и определены на положительной полуоси $x, y \geq 0$.



- 3) $dk_1/dx < 0$. Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.
- 4) $dk_2/dx > 0$, $k_2(0) < 0 < k_2(\infty)$. С ростом численности жертв коэффициент размножения хищников монотонно возрастает, переходя от отрицательных значений, когда нечего есть, к положительным.
- 5) Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени $L(x) > 0$ при $x > 0$; $L(0) = 0$.

В зарубежной литературе чаще рассматривается сходная модель, предложенная Розенцвейгом и МакАртуром [14]:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x) - \Phi(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= -ey + k\Phi(x, y),\end{aligned}$$

где $f(x)$ – скорость изменения численности жертв x в отсутствие хищников, $\Phi(x, y)$ – интенсивность хищничества, k – коэффициент, характеризующий эффективность переработки биомассы жертвы в биомассу хищника, e – смертность хищника.



Модель МакАртура сводится к частному случаю модели Колмогорова (5.4) при следующих предположениях:

- 1) численность хищника ограничивается только численностью жертвы;
- 2) скорость, с которой данная особь хищника поедает жертву, зависит только от плотности популяции жертв и не зависит от плотности популяции хищников.

Решение вопроса о том, каким образом обеспечить сосуществование популяции с ее биологическим окружением, разумеется, не может быть получено без учета специфики конкретной биологической системы и анализа всех ее взаимосвязей. Вместе с тем изучение формальных математических моделей позволяет ответить на некоторые общие вопросы. Можно утверждать, что для моделей типа (5.4) факт совместимости или несовместимости популяций не зависит от их начальной численности, а определяется только характером взаимодействия видов. Модель помогает ответить на вопрос: как следует воздействовать на биоценоз, управлять им, чтобы по возможности быстро уничтожить вредный вид.

Пусть популяция вредного вида совместима с окружающим биоценозом. Это означает, что существует устойчивый стационарный режим (устойчивая точка покоя или предельный цикл), описывающий динамику популяций хищника (паразита) и жертвы (хозяина). Введение управления в такую систему возможно в двух формах.

Управление может сводиться к кратковременному, скачкообразному изменению величин численности x и y . Такой способ отвечает методам борьбы типа однократного уничтожения одной или обеих популяций химическими средствами. Из сформулированного выше утверждения видно, что для совместимых популяций этот метод борьбы будет малоэффективным, поскольку с течением времени система опять выйдет на стационарный режим.



Другой способ - изменение вида функций взаимодействия между видами, например, при изменении значений параметров системы. Именно такому, параметрическому, способу отвечают биологические методы борьбы. Так при внедрении стерилизованных самцов уменьшается коэффициент естественного прироста популяции. Если при этом мы получим другой тип фазового портрета, такой, где имеется лишь устойчивое стационарное состояние с нулевой численностью вредителя, управление приведет к желаемому результату – уничтожению популяции вредного вида. Интересно отметить, что иногда воздействие целесообразно применить не к самому вредителю, а к его партнеру. Какой из способов более эффективен, в общем случае сказать нельзя. Это зависит от имеющихся в распоряжении средств управления и от явного вида функций, описывающих взаимодействие популяций.



Литература

1. Gause G.F. The struggle for existence. N. Y.: Hafner, 1934. 163 p.
2. <http://college.ru/biology>
3. http://elib.ispu.ru/library/lessons/Tihonov_3/index.htm
4. <http://mamb.ru/study/books>
5. <http://spkurdyumov.narod.ru>
6. <http://www.biometrica.tomsk.ru/beili.htm>
7. <http://www.dmb.biophys.msu.ru>
8. <http://www.ecolife.org.ua/education/index.php>
9. <http://www.kozlenkoa.narod.ru>
10. Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol, 1957. V. 22. P. 415-427
11. Lotka A.J. 1925. Elements of physical biology, Williams and Wilkins, Baltimore. (Reprinted as Elements of mathematical biology in 1956 by Dover, New York.). 460 p.
12. Moran P.A.P. Notes on continuous stochastic phenomena // Biometrika, 1950. V. 37. P. 17-23.
13. Robertson Pratt. Studies on *Chlorella vulgaris*. IV. Influence of the Molecular Proportions of KNO_3 KH_2PO_4 , and MgSO_4 in the Nutrient Solution on the Growth of *Chlorella* // American Journal of Botany, 1941. V. 28. №. 6. P. 492-497.
14. Rosenzweig M.L., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator - prey interactions // American Naturalist, 1963. V. 97. P. 209-223.
15. Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // Corr. Math. Et Phys, 1838. V. 10. P. 113-121.



16. Volterra V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically // Nature, 1926a. V. 188. P. 558-560.
17. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 286 с.
18. Горстко А.Б. Познакомьтесь с математическим моделированием. М.: Знание, 1991. 160 с.
19. Мальтус Т.Р. Опыт закона о народонаселении. Петрозаводск: Петроком, 1993. 136 с.
20. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
21. Одум Ю. Экология. В 2-х томах. М.: Мир, 1986. 702 с.
22. Перевозкин В.П., Гордеев М.И. Экологическая ниша: Методическая разработка. Томск: Центр учебно-методической литературы ТГПУ, 2004. 20 с.
23. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
24. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. Изд-во МГУ, 1993. 302 с.
25. Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. Ижевск: НИЦ Регулярная и хаотическая динамика, 2002. 232 с.
26. Рубин А.Б. Биофизика. Часть 1. М.: Книжный дом «Университет», 1999. С. 372-418.
27. Чернова Н.М., Былова А.М. Экология. М.: Просвещение, 1988. 272 с.
28. Шеннон Р. Имитационное моделирование систем - искусство и наука. М.: Мир, 1978. 419 с.
29. Штофф В.А. Моделирование и философия. Москва-Ленинград: Наука, 1966. 299 с.
30. Яблоков Я.В. Популяционная экология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.



Глоссарий

| | |
|----------------------------|---|
| Абиогенез | <p>1) Возникновение живого из неживого в процессе эволюции. В настоящее время такого рода абиогенез невозможен из-за отсутствия физико-химических его предпосылок и неминуемого уничтожения возникающих форм преджизни современными живыми организмами.</p> <p>2) Синтез органических соединений, характерных для живой природы, вне организмов и без участия ферментов в результате химических реакций между неорганическими веществами.</p> |
| Абиотическая среда | неживое физическое и химическое окружение живых организмов. Абиотическую среду составляют природные условия, происхождение которых непосредственно не связано с жизнедеятельностью живущих организмов. |
| Абиотические факторы среды | компоненты и явления неживой, неорганической природы, прямо или косвенно воздействующие на живые организмы: климатические, почвенные и гидрографические факторы. Основными абиотическими факторами среды являются: температура, свет, вода, соленость, кислород, магнитное поле земли, почва. |
| Абиотический | неживой, неодушевленный. |
| Автохтонный вид (Автохтон) | любой вид, возникший и первоначально эволюционирующий в данной местности. |



| | |
|---------------------|--|
| Акклиматизация вида | приспособление вида к новым условиям существования, в которые он попал вследствие искусственного переселения. |
| Аллобиотопия | обитание организмов близких систематических групп в пределах полностью или частично совпадающих ареалов, но в различных биотопах. |
| Антибиоз | невозможность существования одного вида в присутствии других видов из-за интоксикации среды. |
| Ареал вида | область распространения особей определенного вида, ограниченная географическими точками более или менее постоянной регистрации его особей. |
| Ассимиляция | усвоение живыми клетками питательных веществ посредством фотосинтеза, всасывающей деятельности корней и др. |
| Биогенез | 1) процесс возникновения живого только из живого в органической эволюции Земли; 2) образование органических соединений живыми организмами. |
| Биогеоценология | научная дисциплина, исследующая закономерности формирования, функционирования, взаимосвязи и развития биогеоценозов. |
| Биодеградация | свойство материалов или объектов изменять свою структуру (качество) под влиянием биологических агентов; обычно имеется в виду разрушение соответствующих материалов или потеря ими полезных свойств. |



| | |
|--------------------------|--|
| Биоиндикация | методика оценки состояния природной среды по наличию, состоянию или поведению организмов–биоиндикаторов. |
| Биокосное вещество | вещество, возникшее в результате совместной деятельности организмов и абиогенных процессов (почва, вода и пр.). |
| Биологическое равновесие | сохранение динамической стабильности природных комплексов (биогеоценозов). |
| Биом | единый природный комплекс, характеризующийся некоторым основным типом растительности или иной особенностью ландшафта в пределах одной природно–климатической зоны (тундра, тайга, дождевой тропический лес, степь, пустыня и т.п.). |
| Биомасса | выраженное в единицах массы (веса) или энергии количество живого вещества тех или иных организмов, приходящаяся на единицу площади или объема. Б. оценивают на сырое или сухое вещество. |
| Бионт | организм, в ходе эволюции приспособленный к обитанию в определенной среде (биотопе). |
| Биосфера | Глобальная экосистема Земли. В данный момент времени это область обитания живых организмов, охватывающая нижнюю часть атмосферы, гидросферу и верхнюю часть литосферы и включающая биоту Земли и среду ее обитания. Оболочка Земли, в которой совокупная деятельность живых организмов проявляется как геохимический фактор планетарного масштаба. |



| | |
|-----------------------|---|
| Биота | совокупность организмов, населяющих определенный регион или территорию. Биота не подразумевает экологических связей между видами. |
| Биота почвенная | совокупность населяющих почву живых организмов. |
| Биотический потенциал | наследственно обусловленная степень сопротивляемости вида неблагоприятным факторам среды. |
| Биотоп | (от греч. <i>Bios</i> – жизнь + <i>Topos</i> место) – относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство в пределах водной, наземной и подземной частей биосферы, занятое одним биоценозом. <i>Биотоп совместно с биоценозом составляет единый биогеоценоз.</i> |
| Биохор | (от греч. <i>Bios</i> – жизнь + <i>Chora</i> пространство) – крупное подразделение биосферы, охватывающее группу пространственно объединенных биотопов, расположенных в однотипных климатических условиях и характеризующихся специфическим составом живого населения. Биохоры объединяют в биоциклы. |
| Биоценоз | сообщество адаптированных друг к другу и к конкретной абиотической среде животных, растений, грибов, микроорганизмов, населяющих один и тот же участок суши или водоема. |



| | |
|----------------------|--|
| Бифуркации точки | особые моменты в развитии живых и неживых систем, когда устойчивое развитие, способность гасить случайные отклонения от основного направления сменяются неустойчивостью. Устойчивыми становятся два или несколько (вместо одного) новых состояний. Выбор между ними определяется случаем, в явлениях общественной жизни – волевым решением. После осуществления выбора механизмы саморегулирования поддерживают систему в одном состоянии (на одной траектории), переход на другую траекторию становится затруднительным. Примеры точек бифуркации: замерзание переохлажденной воды, изменение политического устройства государства посредством революции. |
| Бифуркация | раздвоение, вилообразное разделение. |
| Буферность экосистем | способность экосистем противостоять внешним воздействиям, сохранять свою структуру, функциональные особенности и замкнутость круговорота веществ. |
| Вид | совокупность особей в виде популяций, способных к скрещиванию с образованием плодovитого потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом общих морфо- и физиологических признаков и типов взаимоотношений с абиотической и биотической средой и отделенных от других таких же групп особей практически полным отсутствием гибридных форм. Биологический вид является основной структурной единицей в системе живых организмов. В пределах вида различают полувиды, подвиды, экотипы, популяции и микропопуляции. |



| | |
|--|---|
| Возрастная пирамида | диаграмма, в которой число/процент особей в каждой возрастной группе изображены в виде прямоугольников, поставленных друг на друга. |
| Вспышка массового размножения организмов | резкое, многократное возрастание численности особей какого-либо вида, происходящее циклично, периодически или без видимых закономерностей. Обычно вспышки массового размножения организмов обычно учащаются на основе устойчивого естественного или антропогенного изменения среды |
| Выживаемость | число особей (в процентах), сохранившихся в популяции за определенный промежуток времени. Обычно выживаемость определяется для разных возрастов и половых групп за разные сезоны, годы, периоды повышенной смертности. В эволюционном смысле – степень сохранения популяции или вида в условиях окружающей их среды. |
| Гаплоид | клетка или особь с одинарным (гаплоидным) набором непарных хромосом. К гаплоидным относят половые клетки, некоторые грибы, водоросли. |
| Ген | единица наследственной (генетической) информации, ответственная за формирование какого-либо элементарного признака. У высших организмов входит в состав хромосом. Совокупность всех генов организма составляет его генетическую конструкцию – генотип. Дискретные наследственные задатки были открыты в 1865 г. Г. Менделем; в 1909 г. В. Иогансен назвал их генами. Развитие молекулярной генетики привело к раскрытию химической природы генетического материала и представлению о генах как об участках молекулы ДНК (у некоторых вирусов РНК) со специфическим набором нуклеотидов, в линейной последовательности которых закодирована генетическая информация. |



| | |
|-------------------------|---|
| Генетика | наука, изучающая законы наследственности и изменчивости организмов, а также методы управления наследственностью. Возникновение генетики связано с именами Г. Менделя и Т. Х. Моргана. |
| Геном | совокупность генов, содержащихся в одинарном (гаплоидном) наборе хромосом данной животной или растительной клетки. |
| Генофонд | совокупность генов, которые имеются у особей, составляющих данную популяцию. Подчеркивая необходимость сохранить все ныне живущие виды, говорят также о генофонде Земли (биосферы). |
| Географический ландшафт | основная единица физико-географического районирования территории; генетически единый район с однотипным рельефом, геологическим строением, климатом, общим характером поверхностных и подземных вод, закономерным сочетанием почв, растительных и животных сообществ. В зависимости от происхождения различают антропогенные, природные, геохимические, культурные, акультурные, агрикультурные, болотные, географические, элементарные и другие ландшафты. |
| Гомеостаз | относительное динамическое постоянство состава и свойств внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций организма. Понятие гомеостаза применяют к биоценозам, в генетике и кибернетике. |
| Депопуляция | уменьшение численности населения (людей или животных). |



| | |
|-------------------------------------|--|
| Депрессия | <i>(Depression)</i> – снижение числа особей популяции, вида или группы видов, вызванное внутрипопуляционными, биоценотическими или абиотическими причинами, не связанными с деятельностью человека. |
| Динамика популяции | изменение численности, полового и возрастного состава популяции, определяемое внутрипопуляционными процессами и взаимодействием популяций разных видов. |
| Динамика численности популяции | определяется соотношением показателей рождаемости и смертности особей, а также их иммиграции и эмиграции. Динамика численности природных П. определяется как абиотич. (климатич.) факторами, так и биотич. факторами (пресс хищников и паразитов, внутривидовая и межвидовая конкуренция за жизненно важные ресурсы), изменяющими силу своего воздействия в зависимости от плотности П. |
| ДНК, дезоксирибонуклеиновая кислота | природное химическое соединение, выполняющее в живых организмах функцию носителя генетической информации. Молекула ДНК имеет вид двойной спирали, отдельные участки которой соответствуют генам, определяя морфологические черты организма, его функции и процессы развития. Важнейшее свойство молекул ДНК – способность расщепляться на две взаимодополняющие половинки, каждая из которых "достаивает" недостающую часть и воспроизводит, таким образом, копии первоначальной структуры. Это свойство обеспечивает передачу наследственных признаков от организмов родителей к их потомкам. |



| | |
|--------------------------|---|
| Естественное изреживание | отмирание отдельных особей взаимосвязанных организмов в результате усиления борьбы за существование, вызванной перенаселенностью, возникшей без прямого или косвенного влияния человека. |
| Естественный отбор | процесс, происходящий в живой природе: выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные к существующим условиям особи каждого вида, а менее приспособленные гибнут. |
| Живучесть экосистемы | способность экосистемы выдерживать резкие колебания абиотической среды, массовые размножения или длительные исчезновения отдельных видов, а также большие антропогенные нагрузки. |
| Жизненная форма | совокупность признаков, отражающая приспособленность организма к определенным условиям. |
| Зигота | оплодотворенное яйцо; клетка, образовавшаяся в результате слияния гамет; содержит диплоидный набор хромосом. |
| Изменчивость | свойство живых организмов изменяться, т. е. приобретать новые, отличные от других особей признаки: под воздействием условий, при возникновении новых генотипов, в результате особенностей индивидуального развития. |
| Изреживание | отмирание отдельных растений и животных ниже границ естественного уровня плотности их населения. Различают антропогенное и естественное изреживания. |



| | |
|--|--|
| Индикатор потенциальных достоинств биотопа | вид, который на начальных этапах сукцессии указывает на качество биотопа как места будущего развития сменяющего друг друга в ходе сукцессии закономерного ряда экосистем вплоть до климакса. |
| Инерция размножения | продолжающееся увеличение числа особей в популяции: либо после достижения популяцией нулевого прироста в силу вступления в размножение молодых и долголетия старших поколений; либо несмотря на явный недостаток корма, что обычно ведет к последующему катастрофическому снижению численности. |
| Климатоп | характеристика биогеоценоза; сочетание физических и химических характеристик воздушной или водной среды, существенных для населяющих эту среду организмов. |
| Колебание численности популяции | чередующиеся увеличение или уменьшение числа особей в популяции, которые происходят в связи с изменением сезона, колебаниями климатических условий, урожаем кормов, стихийными бедствиями. |
| Корреляция | соотношение, соответствие, взаимосвязь, нежесткая причинная зависимость между предметами, явлениями или понятиями. Степень взаимосвязанности измеряется в математике коэффициентом корреляции. При прямой корреляции с увеличением одного показателя увеличивается другой, коэффициент имеет положительный знак. При обратной корреляции увеличению одной из переменных отвечает уменьшение другой, коэффициент – отрицательный. |



| | |
|--------------------------------|--|
| Кризис | поворотный момент, резкий переход к новому течению процесса, переходное состояние. Термин применяется к любым явлениям в природе и обществе. Кризис системы характеризуется, как правило, потерей устойчивости или ее снижением, неопределенностью дальнейшего развития, сменой старых структур и алгоритмов в широком смысле слова новыми. Во многих случаях кризис можно отождествить с прохождением сложной системой точки бифуркации. Кризис биосферы захватывает как природные, так и социальные составные части географической оболочки. |
| Лимитирующий фактор | согласно принципу Либиха и правилу Шелфорда, одно из условий существования растений и животных (температура, вода, пища, места для гнездования и др.), которое в наибольшей степени ограничивает развитие организмов данного вида. Обилие вида в данном местообитании лимитируется в основном одним, реже двумя–тремя факторами. |
| Малый круг биотического обмена | многократное безостановочное, циклическое, но неравномерное во времени и незамкнутое обращение части веществ, энергии и информации, входящих в большой круг биотического обмена в пределах элементарной экологической системы (биогеоценоза). |
| Меротоп | подразделение биоценоза; листья живых растений, их корни и другие органы вместе с обитающими на них и в них консументами и редуцентами. М. – часть биотопа, соответствующая синузии биоценоза. |



| | |
|----------------------------|--|
| Местообитание | пространственно ограниченная совокупность абиотических и биотических условий среды, обеспечивающая весь цикл развития особи, популяции или вида в целом. М. – биотоп или его часть с соответствующим биоценозом. Вся совокупность местообитаний вида составляет его ареал. |
| Морфа | резко выделяющаяся по внешнему виду группа фенотипов внутри вида или популяции. |
| Мутация | изменения наследуемых свойств организма в результате нарушений в структуре генетического материала, в хромосомах. Мутации могут возникать естественно под воздействием постоянно присутствующих в окружающей среде веществ–мутагенов или жесткого излучения. |
| Натурализация | полное вживание нового для данного биоценоза вида, занятие им экологической ниши в сообществе. Натурализация сопровождается возникновением новых адаптаций. |
| Очаг массового размножения | территория, на которой происходит вспышка численности. |
| Паразит | организм, живущий за счет особей другого вида и тесно с ними связанный в своем жизненном цикле. Паразиты питаются соками тела, тканями или переваренной пищей своих хозяев, многократно без умерщвления пользуясь своим хозяином. Паразиты постоянно или временно используют организм хозяина как территорию своего обитания. Различают облигатных и факультативных паразитов. |



| | |
|----------------------------|--|
| Перенаселенность популяции | временное состояние популяции, при котором количество особей превышает величину, соответствующую условиям нормального существования. Обычно перенаселенность популяции связана со сменой биогеоценоза. |
| Пик численности | наибольшее число особей популяции, достигаемое периодически или изредка при массовом размножении. Обычно у позвоночных животных пик численности не превышает среднюю численность более чем в 105–106 раз, у простейших и беспозвоночных – в 107–108 раз. Различают сезонные, многолетние и вековые пики численности. |
| Полиморфизм | (от греч. <i>Polys</i> – многий + <i>Morfe</i> форма) – наличие в составе одного вида несколько четко морфологически отличающихся форм. |
| Популяционный взрыв | резкое, многократное, относительно внезапное увеличение численности особей какого-либо вида, связанное с выключением обычных механизмов ее регуляции. |
| Популяция | (от фр. <i>Population</i> население) – совокупность особей одного вида, обитающая на одной территории в пределах ареала вида, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, генетическую основу и в той или иной степени изолированных от других популяций данного вида. |
| Предел роста | верхняя граница роста популяции, определяемая емкостью среды. |



| | |
|---------------------------------|---|
| Реликтовый вид | <p>вид, сохранившийся в какой-либо местности как осколок существовавшей в прошлые геологические эпохи фауны или флоры. Животные или растения, входящие в состав современного растительного покрова или животного мира как пережитки флор или фаун минувших геологических эпох;</p> <p>Реликтовые виды сохраняются в местах, где условия среды сходны с условиями их прежнего широкого распространения. Некоторые виды реликтовых растений составляют особые реликтовые ландшафты. Реликтовые виды различают по давности: реликтовый вид мезозойской фауны, реликтовый вид ледниковой эпохи и т.д. Неорганические реликтовые объекты: формы рельефа, реликтовые озера, реликтовые термокарстовые озера, реликтовые почвы. Реликты находятся в некотором несоответствии с современными условиями существования.</p> |
| Рождаемость | среднее число потомков, приходящихся на одну сотню или тысячу размножающихся особей, за год или иную единицу времени. |
| Самоприспосабливающаяся система | система, автоматически изменяющая алгоритмы своего функционирования и (иногда) свою структуру с целью сохранения или достижения оптимального состояния при изменении внешних условий. |
| Саморегуляция в биогеоценозе | способность биогеоценоза к восстановлению внутреннего равновесия после природного или антропогенного влияния. |



| | |
|----------------------|--|
| Симбиотопия | обитание систематически близких видов в аналогичных местообитаниях, что дает им взаимную выгоду. |
| Смена биогеоценозов | (Сукцессия) – преемственное естественное развитие экологической системы, при котором одни биоценозы сменяются другими под влиянием природных факторов среды: на месте лесов образуются болота, на месте болот – луга и т.п. Смена биогеоценозов может вызываться стихийными бедствиями или влиянием человека. |
| Смертность | в биологии – число умерших или погибших особей за определенный период по отношению к условному их числу. Обычно смертность определяется на 100 или 1000 особей, обитающих на какой-либо ограниченной территории, или ко всей рассматриваемой популяции. |
| Стабильность системы | способность системы функционировать, сохраняя неизменной свою структуру и поддерживая равновесие. |
| Стация | (от лат. <i>Statio</i> местообитание) – часть местообитания вида, которая характеризуется особыми экологическими условиями, необходимыми для существования вида, и используется либо в ограниченное время, либо для ограниченных целей: сезонная стация, стация переживания, стация размножения, стация питания и т.д. |



| | |
|---------------------|--|
| Стратификация | (от лат. <i>Stratum</i> – слой + <i>Facio</i> – делаю – вертикальный градиент в распределении характеристик местообитания. Различают температурную стратификацию в глубоководных водоемах, стратификацию растительности и др. (<i>Stratification</i> – слоистый, стратифицированный; слоистость, стратификация) (Сл. общ.–геогр. терминов, 1976). |
| Фация | (от лат. <i>Facies</i> – лицо, облик) – в биогеографии – часть биотопа, характеризующаяся особыми почвенно–микроклиматическими условиями, видовым составом растительности и животного мира. Ф. – объединение сходных биогеоценозов или сообществ. |
| Ценопопуляция | совокупность особей вида или внутривидовых таксонов в конкретном биогеоценозе. |
| Центр происхождения | территория, в пределах которой формировался вид или другая систематическая категория перед их более широким распространением. |
| Эдатоп | совокупность условий среды, создаваемых почвой. |
| Экологическая ниша | место в биогеоценозе, которое занимает вид, не конкурируя с другими видами за источник энергии. Экологическая ниша есть совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида в природе. Обычно экологические ниши заняты одним видом. Э. н. по Ю.Одуму – профессия вида. |



| | |
|------------------------------------|---|
| Экологическая система | единый природный или природно–антропогенный комплекс, образованный живыми организмами и средой их обитания, в котором живые и косные экологические компоненты соединены между собой причинно–следственными связями, обменом веществ и распределением потока энергии. Различают: микроэкосистемы, обычно составляющие индивидуальные консорции; мезоэкосистемы; макроэкосистемы. |
| Экологические эквиваленты | организмы, занимающие одинаковые или сходные экологические ниши в разных географических областях. |
| Экологическое равновесие популяции | естественное воспроизводство структуры и численности популяции, обеспечивающее ее нормальную динамику и соотношение с другими видами сообщества в течение условно бесконечного периода времени. |
| Экосистема (Биогеоценоз) | эволюционно сложившаяся, пространственно ограниченная, длительно самоподдерживающаяся, однородная экологическая система, в которой функционально взаимосвязаны живые организмы и окружающая их абиотическая среда. Экосистема характеризуется относительно самостоятельным обменом веществ и особым типом использования потока солнечной энергии. Экосистемами являются: луга, леса, поля, водоемы. |
| Экосфера | биотоп биосферы; совокупность свойств Земли как планеты, создающих на условия для развития жизни. Пространственно экосфера включает тропосферу, всю гидросферу и верхнюю часть литосферы. |
| Экотоп | местообитание организмов, характеризующееся определенным сочетанием экологических факторов: почв, грунтов, микроклимата и др. |



Принципы, правила и законы

| | |
|---|---|
| Закон Блекмана | согласно которому, общее влияние лимитирующих факторов может превысить суммарный дополнительный эффект других факторов. |
| Закон внутреннего динамического равновесия | вещество, энергия, информация и динамические качества отдельных природных систем и их иерархии взаимосвязаны настолько, что любое изменение одного из этих показателей вызывает сопутствующие количественные и качественные перемены, сохраняющие общую сумму вещественно – энергетических, информационных и динамических качеств систем, где эти изменения происходят, или в их иерархии. Закон имеет ряд следствий: Любое изменение среды неизбежно приводит к развитию природных цепных реакций, протекающих в соответствии с принципом Ле Шателье – Брауна; |
| Закон генетического разнообразия | закон, согласно которому все живое генетически разнообразно и имеет тенденцию к увеличению биологической разнородности. |
| Закон действия факторов Тинемана | закон, согласно которому состав и структура экосистемы определяются тем фактором среды, который приближается к минимуму. Закон действия факторов расширяет закон минимума Либиха на всю экосистему. |
| Закон взаимодействия экологических факторов | закон, согласно которому отсутствие или недостаток некоторых (не фундаментальных) экологических факторов могут быть компенсированы другими близкими факторами. |



| | |
|---|---|
| <p>Закон максимума био- генной энергии В.И. Вернадского – Э.С. Бауэра</p> | <p>закон, согласно которому любая биологическая или другая система с участием живого, находясь в состоянии динамического равновесия с окружающей ее средой и эволюционно развиваясь, увеличивает свое воздействие на среду.</p> |
| <p>Закон миграции Вернад- ского</p> | <p>миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция) или она протекает в среде, геохимические особенности которой (O_2, CO_2 и др.) обусловлены живым веществом, как населяющим биосферу в настоящее время, так и населявшим ее в прошлые геологические эпохи.</p> |
| <p>Закон минимума Ю. Либиха</p> | <p>концепция, согласно которой существование и выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей. Согласно закону минимума жизненные возможности организмов лимитируют те экологические факторы, количество и качество которых близки к необходимому организму или экосистеме минимуму.</p> <p>Чтобы жить и процветать в тех или иных конкретных условиях, организм должен иметь вещества, необходимые ему для роста и размножения. Основные потребности у разных видов и в разных условиях различны. При "стационарном состоянии" лимитирующим будет то вещество, доступные количества которого наиболее близки к необходимому минимуму. Этот "закон" минимума в меньшей степени приложим к "переходным состояниям", когда быстро изменяются количества, а значит, и эффект многих составляющих.</p> |

Для успешного применения данной концепции на практике к ней надо добавить два вспомогательных принципа. Первый – ограничительный: закон Либиха строго применим только в условиях стационарного состояния, т. е. когда приток энергии и веществ балансируется оттоком. Второй вспомогательный принцип касается взаимодействия факторов. Так, высокая концентрация или доступность некоторого вещества или действие другого (не минимального) фактора может изменять потребление минимального питательного вещества. Иногда организм способен заменять, хотя бы частично, дефицитное вещество другим, химически близким. Так, в местах, где много стронция, моллюски иногда частично заменяют кальций в своих раковинах стронцием. Показано, что некоторым растениям нужно меньше цинка, если они растут не на ярком солнечном свете, а в тени; в этих условиях имеющееся в почве количество цинка становится уже не лимитирующим.

Закон наименьшей затраты сил

закон, согласно которому каждая система развивается в том направлении, в котором встречает наименьшее сопротивление окружающей среды.

Закон неравномерности развития биологических систем

закон, согласно которому системы одного уровня (иерархии) обычно развиваются не строго синхронно: в то время как одни достигли более высокого уровня развития, другие остаются в менее развитом состоянии.

Закон одного процента
Правило одного процента

закон, в соответствии с которым изменение энергетики природной системы в пределах до 1%, как правило, не выводит природную систему из равновесного состояния.



| | |
|--|---|
| Закон однонаправленности потока энергии | закон, согласно которому энергия, получаемая сообществом и усваиваемая продуцентами, вместе с их биомассой необратимо передается консументам первого, второго и других порядков, а затем редуцентам, с падением потока на каждом из трофических уровней в результате процессов, сопровождающих дыхание. |
| Закон оптимума | закон, согласно которому любой экологический фактор имеет определенные пределы положительного влияния на живые организмы. |
| Закон пирамиды энергий Р.Линдемана; Закон десяти процентов | закон, согласно которому при переходе с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой потребляется в среднем 10% энергии биомассы или вещества в энергетическом выражении. |
| Закон постоянства живого вещества биосферы В.И. Вернадского | закон, согласно которому количество живого вещества в биосфере постоянно. Следствие. Любое изменение количества живого вещества в одном месте биосферы неминуемо влечет за собой такую же по размеру его перемену в другом/других местах, но с обратным знаком. |
| Закон снижения энергетической эффективности природопользования | закон, в соответствии с которым с течением времени при получении полезной продукции из природных систем на ее единицу затрачивается все большее количество энергии. |



Закон толерантности
Шелфорда

закон, согласно которому существование вида определяется лимитирующими факторами, находящимися не только в минимуме, но и в максимуме. Закон толерантности расширяет закон минимума Либиха.

Ряд положений, дополняют "закон" толерантности:

- Организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий диапазон в отношении другого.
- Организмы с широким диапазоном толерантности ко всем факторам обычно наиболее широко распространены.
- Если условия по одному экологическому фактору не оптимальны для вида, то может сузиться и диапазон толерантности к другим экологическим факторам. Например, при лимитирующем содержании азота снижается засухоустойчивость злаков; при низком содержании азота для предотвращения увядания требовалось больше воды, чем при высоком его содержании.
- В природе организмы очень часто оказываются в условиях, не соответствующих оптимальному значению того или иного физического фактора, найденному в лаборатории. Более важен в таких случаях какой-то другой фактор. Например, некоторые тропические орхидеи при охлаждении лучше растут при ярком солнечном свете; в природе же они растут только в тени, так как не могут выносить теплового действия прямого солнечного света. Оптимальными физическими условиями среды во многих случаях организмам мешают межпопуляционные взаимоотношения (например, конкуренция, хищники, паразиты и т. д.).

- Период размножения является обычно критическим; в этот период многие факторы среды часто становятся лимитирующими. Пределы толерантности для размножающихся особей, семян, яиц, эмбрионов, проростков и личинок обычно уже, чем для не размножающихся взрослых растений или животных. Так, взрослый кипарис может расти и на сухом нагорье и погруженным в воду, но размножается он только там, где есть влажная, но не заливаемая почва для развития проростков. Взрослые крабы *Portunus* и многие другие морские животные могут переносить солоноватую воду или пресную воду с высоким содержанием хлорида; поэтому эти животные часто заходят далеко в реки вверх по течению. Но личинки не могут жить в таких водах, так что вид не может размножаться в реке и не обосновывается здесь постоянно. Географическое распространение промысловых птиц часто определяется влиянием климата на яйца или птенцов, а не на взрослых особей.

Законы Одум

1. организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного экологического фактора и низкий в отношении другого;
 2. организмы с широким диапазоном толерантности в отношении всех экологических факторов наиболее распространены;
 3. если условия по какому-либо экологическому фактору неоптимальны, то диапазон толерантности может сузиться и в отношении других факторов;
 4. многие факторы среды могут стать лимитирующими в критические периоды жизни организмов.
-



| | |
|--|--|
| Правило Алена | правило, согласно которому выступающие части тела теплокровных животных в холодном климате короче, чем в теплом, поэтому они отдают в окружающую среду меньше тепла. Отчасти правило Аллена справедливо и для побегов высших растений. |
| Правило Бергмана | правило, согласно которому у теплокровных животных, подверженных географической изменчивости, размеры тела особей статистически больше у популяций, живущих в более холодных частях ареала вида. |
| Правило взаимоприспособленности Мебиуса-Морозова | правило, согласно которому виды в биоценозе приспособлены друг к другу настолько, что их сообщество составляет единое системное целое. |
| Правило викариата Д. Джордана | положение, согласно которому ареалы близкородственных видов или подвидов животных обычно занимают смежные территории и существенно не перекрываются. При этом родственные формы, как правило, географически замещают друг друга. |
| Правило внутренней непротиворечивости | правило, согласно которому в естественных экосистемах деятельность входящих в них видов направлена на поддержание этих экосистем как среды собственного обитания. |
| Правило географического оптимума | правило, согласно которому в центре видового ареала обычно существуют оптимальные для вида условия существования, ухудшающиеся к периферии области обитания вида. |



| | |
|--|--|
| Правило Глогера | правило, согласно которому географические расы животных в теплых и влажных регионах пигментированы сильнее, чем в холодных и сухих регионах. Правило Глогера имеет большое значение в систематике животных. |
| Правило Дарлингтона | правило, согласно которому уменьшение площади острова в 10 раз сокращает число живущих на нем видов амфибий и рептилий вдвое. |
| Правило заполнения экологических ниш; Правило обязательности заполнения экологических ниш | правило, согласно которому пустующая экологическая ниша всегда бывает естественно заполнена. Экологическая ниша как функциональное место вида в экосистеме позволяет форме, способной выработать новые приспособления, заполнить эту нишу. |
| Правило интегрального ресурса | положение, согласно которому конкурирующие в сфере использования определенных природных систем отрасли хозяйства неминуемо наносят ущерб друг другу. |
| Правило максимального давления жизни | правило, согласно которому организмы размножаются с интенсивностью, обеспечивающей максимально возможное их число. |
| Правило обязательности заполнения экологических ниш | правило, согласно которому пустующая экологическая ниша всегда бывает естественно заполнена. Экологическая ниша как функциональное место вида в экосистеме позволяет форме, способной выработать новые приспособления, заполнить эту нишу. |



| | |
|--|---|
| Правило соответствия условий среды генетической преопределенности вида | правило, согласно которому вид организмов может существовать до тех пор, пока природная среда соответствует его генетическим возможностям к приспособлению (богатству его генофонда). |
| Принцип агрегации особей В. Олли | правило, согласно которому скопление особей, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, но приводит к повышенной способности группы к выживанию. |
| Принцип исключения Гаузе; Принцип конкурентного исключения; Теорема Гаузе; Закон Гаузе | закон, согласно которому два вида не могут существовать в одной и той же местности, если они занимают одну и ту же экологическую нишу. В связи с этим принципом при ограниченности возможностей пространственно-временного разобщения один из видов вырабатывает новую экологическую нишу или исчезает. |
| Принцип неполноты информации | положение, согласно которому при проведении акций по преобразованию природы информация всегда недостаточна для суждения о всех возможных результатах такого преобразования. |
| Принцип нулевого максимума | закон, согласно которому экосистема в своем сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности. При этом климаксовые экосистемы, как правило, обладают максимальной биомассой и минимальной продуктивностью. |



Принцип плотной
упаковки
Р. Макартура

положение, согласно которому виды в экосистеме используют возможности среды с минимальной конкуренцией между собой и с максимальной биологической продуктивностью, при этом пространство заполняется с максимальной полнотой.

Принцип сукцессионно-
го замещения

положение, согласно которому сообщества организмов формируют ряд закономерно сменяющих друг друга экосистем, ведущий к наиболее устойчивой в данных условиях климаксовой природной системе.



Краткие сведения из математики

Обыкновенным дифференциальным уравнением первого порядка называется уравнение вида $F(x, y, y') = 0$, где F – известная функция трех переменных, определенная в области G из R^3 , x – независимая переменная из интервала (a, b) , $y(x)$ – неизвестная функция, $y'(x)$ – ее производная.

Обыкновенные дифференциальные уравнения, разрешенные относительно производной, т.е. уравнения вида $y' = f(x, y)$ называют уравнениями в *нормальной форме*.

Функция $y = y(x)$ называется *решением дифференциального уравнения*, если она непрерывно дифференцируема на (a, b) и при всех x из (a, b) удовлетворяет уравнению $F(x, y(x), y'(x)) = 0$.

Если дифференциальное уравнение первого порядка $y' = f(x, y)$ имеет решение, то решений у него, вообще говоря, бесконечно много и эти решения могут быть записаны в виде $y = y(x, C)$, где C – произвольная константа.

Выражение $y(x, C)$ называют *общим решением* дифференциального уравнения первого порядка:

- при всех допустимых значениях C функция $y = y(x, C)$ является решением уравнения, $y'(x, C) = f(x, y(x, C))$;
- для любого наперед заданного решения $y = \varphi(x)$ найдется такое значение константы $C, C = C^*$, что $y(x, C^*) = \varphi(x)$.



График решения дифференциального уравнения называют *интегральной кривой* дифференциального уравнения.

Для дифференциального уравнения $y' = f(x, y)$, правая часть которого $f(x, y)$ и ее частная производная по y непрерывны в некоторой области D имеет место геометрическая интерпретация, называемая *полем направлений*.

Если через каждую точку (x, y) области D провести некоторый отрезок $\ell(x, y)$ с угловым коэффициентом, равным значению правой части $f(x, y)$ в точке (x, y) , то получится изображение, которое называется "полем направлений". Любая интегральная кривая $y = y(x)$ в каждой своей точке $(x, y(x))$ касается отрезка $\ell(x, y)$.

Если поставлена задача об отыскании решения, удовлетворяющего условию $y(x_0) = y_0$, то при определенных условиях такая задача имеет единственное решение. Задача об отыскании решения $y = y(x)$ дифференциального уравнения $y' = f(x, y)$, удовлетворяющего начальному условию $y(x_0) = y_0$, называется задачей Коши. Решение задачи Коши называют *частным решением*. Справедлива следующая *теорема существования и единственности решения* задачи Коши.

Если функция $f(x, y)$ и ее частная производная по y непрерывны в области D , $(x_0, y_0) \in D$, то на некотором интервале $(x_0 - h, x_0 + h)$ существует единственное решение $y = y(x)$ уравнения $y' = f(x, y)$, удовлетворяющее начальному условию $y(x_0) = y_0$.

Теорема существования и единственности имеет простую геометрическую интерпретацию: если условия теоремы выполнены в области D , то через каждую точку $(x_0, y_0) \in D$ проходит только одна интегральная кривая $y = y(x, C_0)$ семейства $y = y(x, C)$ такая, что $y(x_0, C_0) = y_0$.



Если задачу об отыскании всех решений дифференциального уравнения удастся свести к конечному числу алгебраических операций, операций интегрирования и дифференцирования известных функций, то говорят, что уравнение *интегрируется в квадратурах*. В приложениях крайне редко встречаются уравнения, интегрируемые в квадратурах. Поэтому для исследования дифференциальных уравнений широко используются приближенные, численные методы их решения.

Численное решение на отрезке $[a, b]$ задачи Коши $y' = f(x, y)$, $y(a) = y_0$ состоит в построении таблицы приближенных значений $y_0, y_1, \dots, y_i, \dots, y_N$, решения $y(x)$ в узлах сетки $a = x_0 < x_1 < \dots < x_i < \dots < x_N = b$, $y(x_i) = y_i$.

Если $x_i = a + i \cdot h$, $h = (b - a)/N$, то сетка называется *равномерной*.

Численный метод решения задачи Коши называется *одношаговым*, если для вычисления решения в точке $x_0 + h$ используется информация о решении только в точке x_0 .

Простейший одношаговый метод численного решения задачи Коши – *метод Эйлера*. В методе Эйлера величины y_i вычисляются по формуле $y_{i+1} = y_i + h \cdot f(x_i, y_i)$, $i = 0, 1, \dots$.

Метод Эйлера допускает простую *геометрическую интерпретацию*. Пусть известна точка (x_i, y_i) интегральной кривой уравнения $y' = f(x, y)$. Касательная к интегральной кривой уравнения, проходящая через эту точку, определяется уравнением $y = y_i + f(x_i, y_i)(x - x_i)$. Следовательно, вычисленная методом Эйлера точка (x_{i+1}, y_{i+1}) , где $x_{i+1} = x_i + h$, $y_{i+1} = y_i + h \cdot f(x_i, y_i)$, лежит на этой касательной.



Методом Рунге-Кутты четвертого порядка точности называют одношаговый метод, относящийся к широкому классу методов Рунге-Кутты. В этом методе величины y_{i+1} вычисляются по следующим формулам:

$$\begin{aligned} y_{i+1} &= y_i + h \cdot (k_1 + 2k_2 + 2k_3 + k_4)/6, \quad i = 0, 1, \dots \\ k_1 &= f(x_i, y_i), \quad k_2 = f(x_i + h/2, y_i + hk_1/2), \\ k_3 &= f\left(x_i + \frac{h}{2}, y_i + \frac{hk_2}{2}\right), \quad k_4 = f(x_i + h, y_i + hk_3). \end{aligned}$$

Система обыкновенных дифференциальных уравнений называется автономной, если независимая переменная не входит явно в систему.

В теории автономных систем принято обозначать независимую переменную буквой t , а искомое решение – $\bar{x}(t)$.

Автономная система второго порядка имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = f_1(x_1, x_2), \\ \frac{dx_2}{dt} = f_2(x_1, x_2), \end{cases}$$

Предполагается, что правые части системы $f_1(x_1, x_2)$, $f_2(x_1, x_2)$ непрерывно дифференцируемы в области $G = R^2$, т.е. справедлива теорема существования и единственности. Название "автономная система" оправдано тем, что решение само управляет своим изменением, поскольку произ-



водные dx_1/dt и dx_2/dt зависят только от x_1 и x_2 . Автономные системы называют также *динамическими системами*.

Пусть $x_1 = \varphi_1(t), x_2 = \varphi_2(t)$ – решение автономной системы второго порядка. Тогда уравнения задают в параметрической форме кривую на плоскости.

$$\begin{cases} x_1 = \varphi_1(t), \\ x_2 = \varphi_2(t), \end{cases}$$

Эта кривая называется *фазовой кривой* или *фазовой траекторией* системы. Плоскость, на которой расположены фазовые траектории называется *фазовой плоскостью* автономной системы.

Если на графике изображены несколько фазовых кривых системы, характеризующих качественное поведение решений системы (кривые с одинаковыми асимптотами, предельными точками и пр.), то такое изображение называется *фазовым портретом системы*.

Интегральные кривые рассматриваемой системы изображаются в трехмерном пространстве переменных (t, x_1, x_2) и, если $x_1 = \varphi_1(t), x_2 = \varphi_2(t)$ – решение системы, то интегральная кривая задается в параметрической форме уравнениями

$$\begin{cases} x_1 = \varphi_1(t), \\ x_2 = \varphi_2(t), \\ t = t, \end{cases}$$

а фазовая траектория – не что иное, как проекция интегральной кривой на фазовую плоскость (плоскость (x_1, x_2)).

Для фазовых кривых (фазовых траекторий) автономной системы с непрерывно дифференцируемой правой частью $\bar{f}(\bar{x}) = \{f_1(\bar{x}), f_2(\bar{x})\}, \bar{x} = \{x_1, x_2\}$, справедливы *следующие утверждения*:

- Если существует такая точка \bar{a} , что $\bar{f}(\bar{a}) = 0$, то $\bar{x}(t) \equiv \bar{a}$ является решением автономной системы, т.е. соответствующая фазовая траектория – точка.

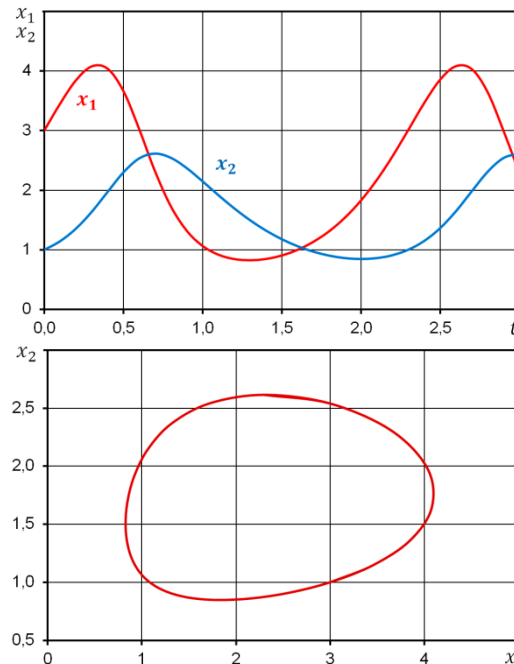


- Если точка $(x_1(t), x_2(t))$ принадлежит некоторой фазовой кривой, то при любой постоянной C точка $(x_1(t + C), x_2(t + C))$ принадлежит той же фазовой кривой.
- Две фазовые кривые либо не имеют общих точек, либо совпадают.
- Фазовая траектория, отличная от точки, есть гладкая кривая (в каждой ее точке есть ненулевой касательный вектор).
- Всякая фазовая кривая принадлежит к одному из трех типов – гладкая кривая без самопересечений, замкнутая гладкая кривая (цикл), точка.
- Если фазовая кривая, отвечающая решению $\bar{x}(t) = \bar{\varphi}(t)$, есть гладкая замкнутая кривая, то это решение – периодическая функция.

Точка \bar{a} , в которой правая часть системы обращается в нуль, $\bar{f}(\bar{a}) = 0$, называется положением равновесия системы. Положение равновесия называют также *точкой покоя автономной системы*.

Скриншоты реализации моделей в MS Excel

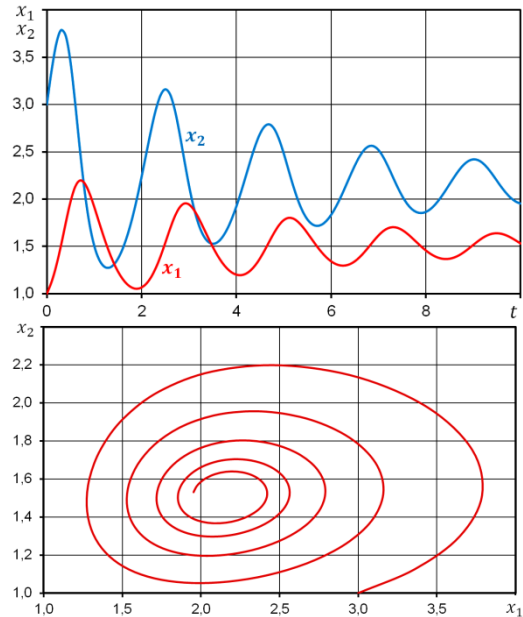
| | A | B | C | D | E | F | G |
|----|-------------------------------------|----------------|---|----------------------------------|--------------------------|---|---|
| 3 | Решение уравнений Лотка-Вольтерра | | | | | | |
| 4 | (модель хищник-жертва) | | | | | | |
| 5 | $\frac{dx_1}{dt} = (a - bx_2)x_1,$ | | используется разностная схема | | | | |
| 6 | $\frac{dx_2}{dt} = (-c + dx_1)x_2,$ | | $x_1^{i+1} = x_1^i + \Delta t(a - bx_2^i)x_1^i$ | | | | |
| 7 | | | $x_2^{i+1} = x_2^i + \Delta t(dx_1^{i+1} - c)x_2^i$ | | | | |
| 8 | | | | | | | |
| 9 | | =A12+F\$17 | =F11 | =F15 | a = 4,0 | | |
| 10 | время | жертва | хищник | | b = 2,5 | | |
| 11 | t | x ₁ | x ₂ | | x ₁ (0) = 3,0 | | |
| 12 | 0,00 | 3,00 | 1,00 | | | | |
| 13 | 0,10 | 3,45 | 1,15 | | c = 2,0 | | |
| 14 | 0,20 | 3,84 | 1,36 | | d = 1,0 | | |
| 15 | 0,30 | 4,08 | 1,64 | | x ₂ (0) = 1,0 | | |
| 16 | 0,40 | 4,04 | 1,97 | | | | |
| 17 | 0,50 | 3,66 | 2,30 | | Δt = 0,1 | | |
| 18 | 0,60 | 3,02 | 2,53 | =C12+F\$17*(F\$14*B13-F\$13)*C12 | | | |
| 19 | 0,70 | 2,32 | 2,61 | =B12+F\$17*(F\$9-F\$10*C12)*B12 | | | |
| 20 | 0,80 | 1,73 | 2,54 | | | | |
| 21 | 0,90 | 1,32 | 2,37 | | | | |



Скриншот решения уравнений Лотка-Вольтерра



| | A | B | C | D | E | F | G | H |
|----|--|--------|--|---|--|---|---|---|
| 4 | | | | | | | | |
| 5 | Решение уравнений Лотка-Вольтерра с логистической поправкой $\alpha > 0$ | | | | | | | |
| 6 | (модель хищник-жертва) | | | | используется разностная схема | | | |
| 7 | $\frac{dx_1}{dt} = (a - bx_2)x_1 - \alpha x_1^2,$ | | $x_1^{i+1} = x_1^i + \Delta t(a - bx_2^i - \alpha x_1^i)x_1^i$ | | | | | |
| 8 | | | $x_2^{i+1} = x_2^i + \Delta t(dx_1^{i+1} - c - \alpha x_2^i)x_2^i$ | | | | | |
| 9 | $\frac{dx_2}{dt} = (-c + dx_1)x_2 - \alpha x_2^2,$ | | | | | | | |
| 10 | | | | | | | | |
| 11 | =B14+F\$20*B14*(F\$12-F\$13*C14-F\$19*B14) | | | | | | | |
| 12 | время | жертва | хищник | | $a = 4,0$ | | | |
| 13 | t | x_1 | x_2 | | $b = 2,5$ | | | |
| 14 | 0,00 | 3,00 | 1,00 | | $x_1(0) = 3,0$ | | | |
| 15 | 0,10 | 3,36 | 1,13 | | | | | |
| 16 | 0,20 | 3,65 | 1,30 | | $c = 2,0$ | | | |
| 17 | 0,30 | 3,79 | 1,51 | | $d = 1,0$ | | | |
| 18 | 0,40 | 3,73 | 1,75 | | $x_2(0) = 1,0$ | | | |
| 19 | 0,50 | 3,44 | 1,97 | | $\alpha = 0,1$ | | | |
| 20 | 0,60 | 3,00 | 2,13 | | $\Delta t = 0,1$ | | | |
| 21 | 0,70 | 2,51 | 2,21 | | | | | |
| 22 | 0,80 | 2,07 | 2,17 | | =C14+F\$20*C14*(F\$17*B15-F\$16-F\$19*C14) | | | |
| 23 | 0,90 | 1,74 | 2,06 | | | | | |
| 24 | 1,00 | 1,51 | 1,92 | | | | | |
| 25 | 1,10 | 1,36 | 1,76 | | | | | |



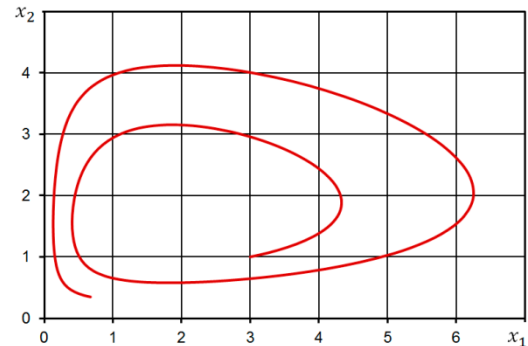
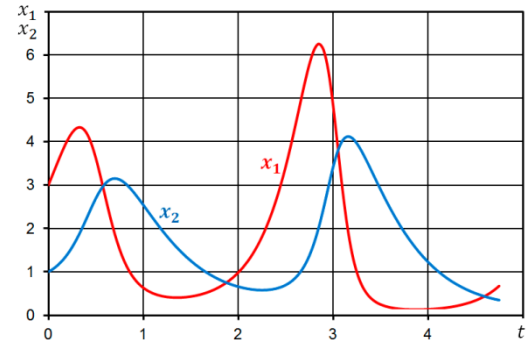
Скриншот решения уравнений Лотка-Вольтерра с положительной логистической поправкой



| | A | B | C | D | E | F | G | H |
|----|--|----------------|--|---|---|---|---|---|
| 5 | Решение уравнений Лотка-Вольтерра с логистической поправкой $\alpha > 0$ | | | | | | | |
| 6 | (модель хищник-жертва) | | используется разностная схема | | | | | |
| 7 | $\frac{dx_1}{dt} = (a - bx_2)x_1 - \alpha x_1^2,$ | | $x_1^{i+1} = x_1^i + \Delta t(a - bx_2^i - \alpha x_1^i)x_1^i$ | | | | | |
| 8 | $\frac{dx_2}{dt} = (-c + dx_1)x_2 - \alpha x_2^2,$ | | $x_2^{i+1} = x_2^i + \Delta t(dx_1^{i+1} - c - \alpha x_2^i)x_2^i$ | | | | | |
| 9 | | | | | | | | |
| 10 | | | | | | | | |
| 11 | =B14+G\$19*B14*(G\$11-G\$12*C14-G\$18*B14) | | | | | | | |
| 12 | время | жертва | хищник | | | | | |
| 13 | t | x ₁ | x ₂ | | | | | |
| 14 | 0,00 | 3,00 | 1,00 | | | | | |
| 15 | 0,05 | 3,27 | 1,07 | | | | | |
| 16 | 0,10 | 3,54 | 1,16 | | | | | |
| 17 | 0,15 | 3,80 | 1,27 | | | | | |
| 18 | 0,20 | 4,03 | 1,40 | | | | | |
| 19 | 0,25 | 4,21 | 1,57 | | | | | |
| 20 | 0,30 | 4,31 | 1,76 | | | | | |
| 21 | 0,35 | 4,32 | 1,99 | | | | | |
| 22 | 0,40 | 4,21 | 2,22 | | | | | |
| 23 | 0,45 | 3,97 | 2,46 | | | | | |
| 24 | 0,50 | 3,62 | 2,69 | | | | | |
| 25 | 0,55 | 3,19 | 2,89 | | | | | |

| | |
|----------------------|------|
| a = | 4,0 |
| b = | 2,5 |
| x ₁ (0) = | 3,0 |
| c = | 2,0 |
| d = | 1,0 |
| x ₂ (0) = | 1,0 |
| α = | -0,1 |
| Δt = | 0,05 |

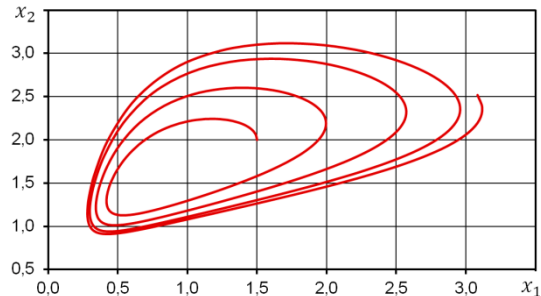
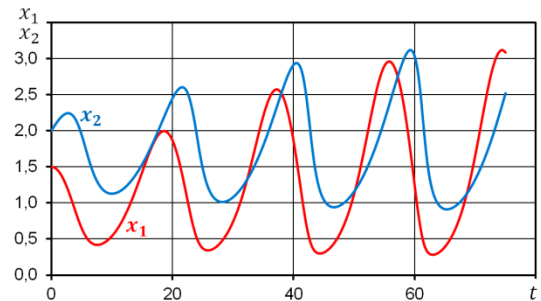
=C14+G\$19*C14*(G\$16*B15-G\$15-G\$18*C14)



Скриншот решения уравнений Лотка-Вольтерра с отрицательной логистической поправкой



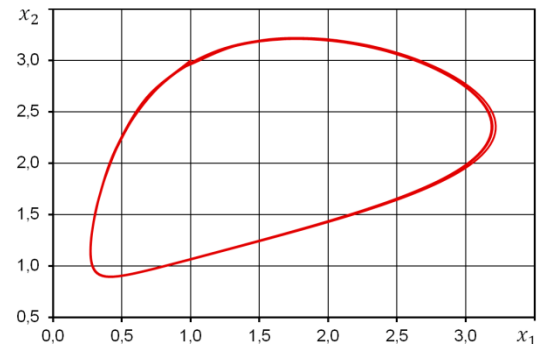
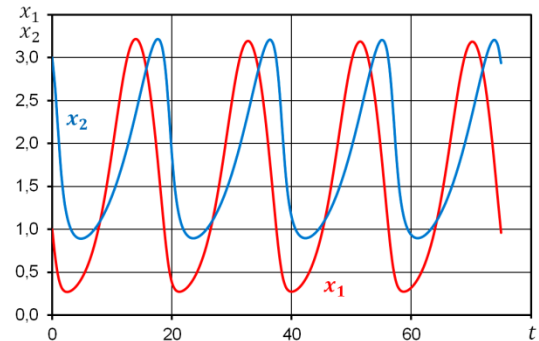
| A | B | C | D | E | F | G |
|---|--------|--------|--|-------------------|---|---|
| Модель конкурирующих видов Холлинга-Тэннера | | | | | | |
| $\left\{ \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r \cdot x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - w \cdot x_2 \frac{x_1}{D + x_1}, & \text{используется разностная схема} \\ \frac{dx_2}{dt} &= s \cdot x_2 \left(1 - \frac{J}{x_1} x_2\right). \end{aligned} \right.$ | | | | | | |
| $x_2^{i+1} = x_2^i + \Delta t \cdot s \cdot x_2^i \left(1 - J \frac{x_2^i}{x_1^{i+1}}\right)$ | | | | | | |
| $x_1^{i+1} = x_1^i + \Delta t \cdot x_1^i \left[r \left(1 - \frac{x_1^i}{K}\right) - \frac{w \cdot x_2^i}{D + x_1^i} \right]$ | | | | | | |
| $=B13+G\$17*B13*(E\$14*(1-B13/E\$15)-E\$16*C13/(E\$17+B13))$ | | | | | | |
| время | жертва | хищник | $=C13+G\$17*E\$18*C13*(1-E\$19/B14*C13)$ | | | |
| t | x_1 | x_2 | | | | |
| 0,00 | 1,50 | 2,00 | | | | |
| 0,50 | 1,49 | 2,07 | $r = 1,0$ | $x_1(0) = 1,5$ | | |
| 1,00 | 1,46 | 2,13 | $K = 7,0$ | $x_2(0) = 2,0$ | | |
| 1,50 | 1,40 | 2,18 | $w = 1,0$ | $\Delta t = 0,50$ | | |
| 2,00 | 1,33 | 2,22 | $D = 1,0$ | | | |
| 2,50 | 1,24 | 2,24 | $s = 0,2$ | | | |
| 3,00 | 1,13 | 2,24 | $J = 0,5$ | | | |
| 3,50 | 1,00 | 2,21 | | | | |
| 4,00 | 0,88 | 2,16 | | | | |
| 4,50 | 0,76 | 2,07 | | | | |
| 5,00 | 0,65 | 1,95 | | | | |
| 5,50 | 0,56 | 1,80 | | | | |
| 6,00 | 0,50 | 1,66 | | | | |



Реализация модели конкурирующих видов Холлинга-Тэннера ($x_1(0) = 1,5$; $x_2(0) = 2,0$)



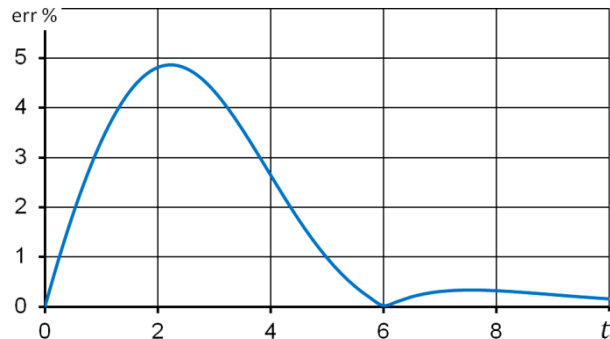
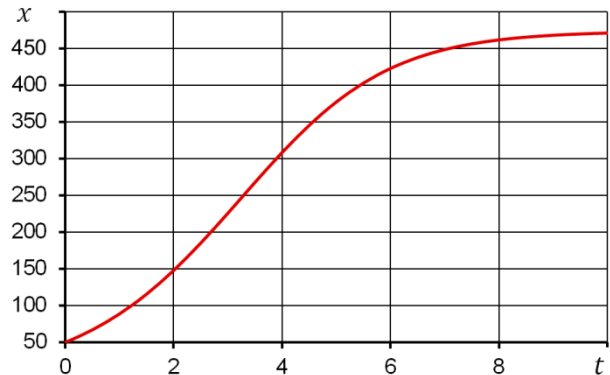
| | A | B | C | D | E | F | G |
|----|--|--------|--------|--|-------------------|---|---|
| 2 | Модель конкурирующих видов Холлинга–Тэннера | | | | | | |
| 3 | $\left\{ \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r \cdot x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - w \cdot x_2 \frac{x_1}{D + x_1}, \\ \frac{dx_2}{dt} &= s \cdot x_2 \left(1 - \frac{J}{x_1} x_2\right). \end{aligned} \right.$ | | | | | | |
| 4 | используется разностная схема | | | | | | |
| 5 | $x_2^{i+1} = x_2^i + \Delta t \cdot s \cdot x_2^i \left(1 - J \frac{x_2^i}{x_1^{i+1}}\right)$ | | | | | | |
| 6 | $x_1^{i+1} = x_1^i + \Delta t \cdot x_1^i \left[r \left(1 - \frac{x_1^i}{K}\right) - \frac{w \cdot x_2^i}{D + x_1^i} \right]$ | | | | | | |
| 7 | | | | | | | |
| 8 | | | | | | | |
| 9 | | | | | | | |
| 10 | $=B13+G\$17*(E\$14*B13*(1-B13/E\$15)-E\$16*C13*B13/(E\$17+B13))$ | | | | | | |
| 11 | время | жертва | хищник | $=C13+G\$17*E\$18*C13*(1-E\$19/B14*C13)$ | | | |
| 12 | t | x_1 | x_2 | $r = 1,0$ | $x_1(0) = 1,0$ | | |
| 13 | 0,00 | 1,00 | 3,00 | $K = 7,0$ | $x_2(0) = 3,0$ | | |
| 14 | 0,50 | 0,68 | 2,64 | $w = 1,0$ | | | |
| 15 | 1,00 | 0,45 | 2,13 | $D = 1,0$ | $\Delta t = 0,50$ | | |
| 16 | 1,50 | 0,33 | 1,66 | $s = 0,2$ | | | |
| 17 | 2,00 | 0,28 | 1,34 | $J = 0,5$ | | | |
| 18 | 2,50 | 0,27 | 1,14 | | | | |
| 19 | 3,00 | 0,28 | 1,02 | | | | |
| 20 | 3,50 | 0,30 | 0,95 | | | | |
| 21 | 4,00 | 0,34 | 0,91 | | | | |
| 22 | 4,50 | 0,38 | 0,89 | | | | |
| 23 | 5,00 | 0,44 | 0,89 | | | | |
| 24 | 5,50 | 0,51 | 0,90 | | | | |
| 25 | 6,00 | 0,59 | 0,92 | | | | |



Реализация модели конкурирующих видов Холлинга–Тэннера ($x_1(0) = 1$; $x_2(0) = 3$)



| | A | B | C | D | E | F | G |
|----|----------------------------------|---------|--------|--|---------------------------------------|---|---|
| 1 | Уравнение Гаузе | | | используется разностная схема | | | |
| 2 | $\frac{dx}{dt} = ax(N - x) - sx$ | | | $x^{i+1} = x^i + \Delta t[a(N - x^i) - s]x^i$ | | | |
| 3 | | | | аналитическое решение | | | |
| 4 | | | | $x = \frac{x_*}{1 + \left(\frac{x_*}{x_0} - 1\right) \exp(-ax_* t)}$ | | | |
| 5 | | | | $x_* = N - s/a$ | | | |
| 6 | | | | | | | |
| 7 | | | | | | | |
| 8 | | | | =B11+G\$17*B11*(G\$13*(G\$12-B11)-G\$14) | | | |
| 9 | | численн | аналит | ошибка | =G\$19/(1+G\$20/EXP(G\$13*G\$19*A12)) | | |
| 10 | t | x | x | err % | | | |
| 11 | 0,00 | 50,0 | 50,0 | 0,0 | | | |
| 12 | 0,25 | 57,9 | 58,5 | 1,0 | N = 500 | | |
| 13 | 0,50 | 67,0 | 68,2 | 1,9 | a = 0,0015 | | |
| 14 | 0,75 | 77,2 | 79,3 | 2,7 | s = 0,04 | | |
| 15 | 1,00 | 88,6 | 91,7 | 3,3 | x(0) = 50 | | |
| 16 | 1,25 | 101,4 | 105,5 | 3,9 | Δt = 0,25 | | |
| 17 | 1,50 | 115,6 | 120,8 | 4,3 | | | |
| 18 | 1,75 | 131,1 | 137,4 | 4,6 | | | |
| 19 | 2,00 | 147,9 | 155,4 | 4,8 | x_* = 473,3 | | |
| 20 | 2,25 | 165,9 | 174,4 | 4,9 | x_*/x_0 - 1 = 8,47 | | |
| 21 | 2,50 | 185,1 | 194,4 | 4,8 | | | |
| 22 | 2,75 | 205,1 | 215,0 | 4,6 | | | |
| 23 | 3,00 | 225,7 | 235,9 | 4,3 | | | |
| 24 | 3,25 | 246,7 | 256,9 | 4,0 | | | |
| 25 | 3,50 | 267,6 | 277,5 | 3,6 | | | |
| 26 | 3,75 | 288,3 | 297,6 | 3,1 | | | |



Скриншот листа MS Excel решения уравнения Гаузе



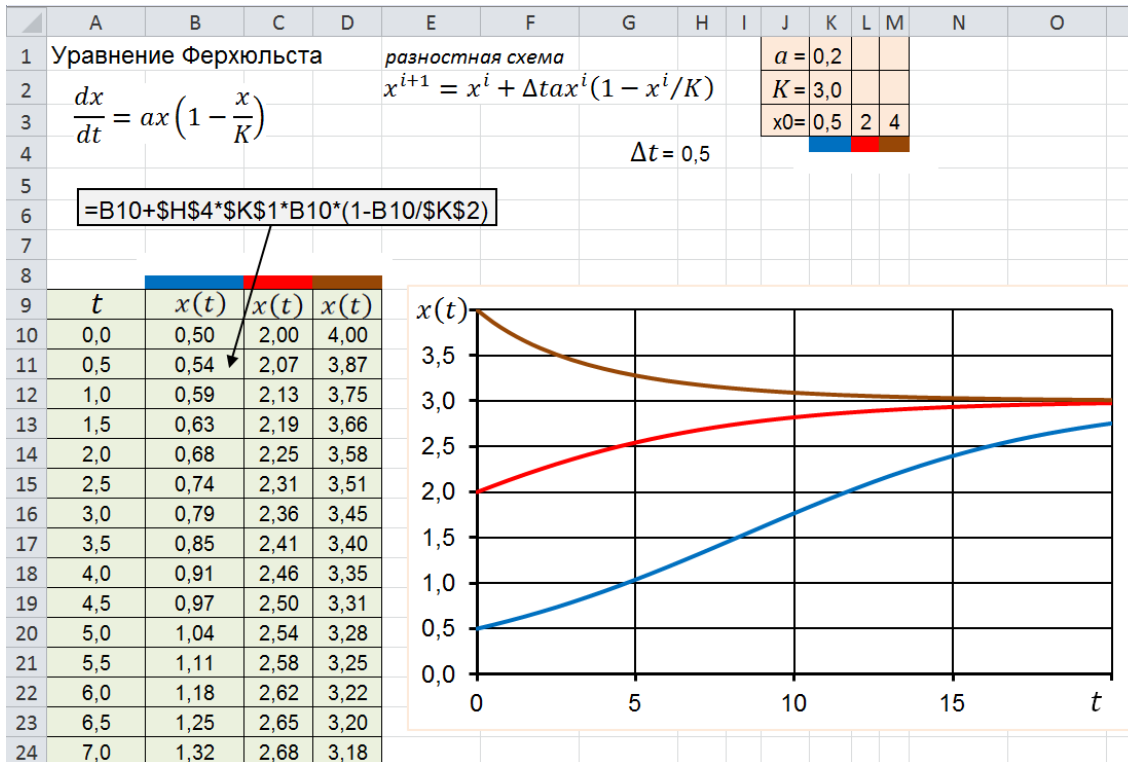
| | A | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L |
|----|---|--------|--------|------------------------|--|---|---|---|--|------------|------------------|---|
| 1 | Уравнение Ферхюльста | | | | разностная схема | | | | | $a = -0,2$ | 0,2 | |
| 2 | | | | | $x^{i+1} = x^i + \Delta t a x^i (1 - x^i/K)$ | | | | | $K = 3$ | | |
| 3 | $\frac{dx}{dt} = ax \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ | | | | | | | | аналитическое решение | | | |
| 4 | | | | | | | | | $x_0 K \exp(at)$ | | $\Delta t = 0,5$ | |
| 5 | | | | | | | | | $x(t) = \frac{x_0 K \exp(at)}{K - x_0 + x_0 \exp(at)}$ | | | |
| 6 | t | $x(t)$ | $x(t)$ | $x_{\text{аналит}}(t)$ | | | | | | | | |
| 7 | 0,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | | | | | | | | |
| 8 | 0,50 | 0,93 | 1,07 | 1,07 | | | | | | | | |
| 9 | 1,00 | 0,87 | 1,14 | 1,14 | | | | | | | | |
| 10 | 1,50 | 0,81 | 1,21 | 1,21 | | | | | | | | |
| 11 | 2,00 | 0,75 | 1,28 | 1,28 | | | | | | | | |
| 12 | 2,50 | 0,69 | 1,35 | 1,36 | | | | | | | | |
| 13 | 3,00 | 0,64 | 1,43 | 1,43 | | | | | | | | |
| 14 | 3,50 | 0,59 | 1,50 | 1,51 | | | | | | | | |
| 15 | 4,00 | 0,54 | 1,58 | 1,58 | | | | | | | | |
| 16 | 4,50 | 0,50 | 1,65 | 1,65 | | | | | | | | |
| 17 | 5,00 | 0,46 | 1,72 | 1,73 | | | | | | | | |
| 18 | 5,50 | 0,42 | 1,80 | 1,80 | | | | | | | | |
| 19 | 6,00 | 0,38 | 1,87 | 1,87 | | | | | | | | |
| 20 | 6,50 | 0,35 | 1,94 | 1,94 | | | | | | | | |
| 21 | 7,00 | 0,32 | 2,01 | 2,01 | | | | | | | | |
| 22 | 7,50 | 0,29 | 2,08 | 2,07 | | | | | | | | |
| 23 | 8,00 | 0,26 | 2,14 | 2,14 | | | | | | | | |
| 24 | 8,50 | 0,24 | 2,20 | 2,20 | | | | | | | | |
| 25 | 9,00 | 0,22 | 2,26 | 2,25 | | | | | | | | |
| 26 | 9,50 | 0,20 | 2,32 | 2,31 | | | | | | | | |

$=K\$2/((K\$2/C\$7-1)*EXP(-L\$1*A7)+1)$

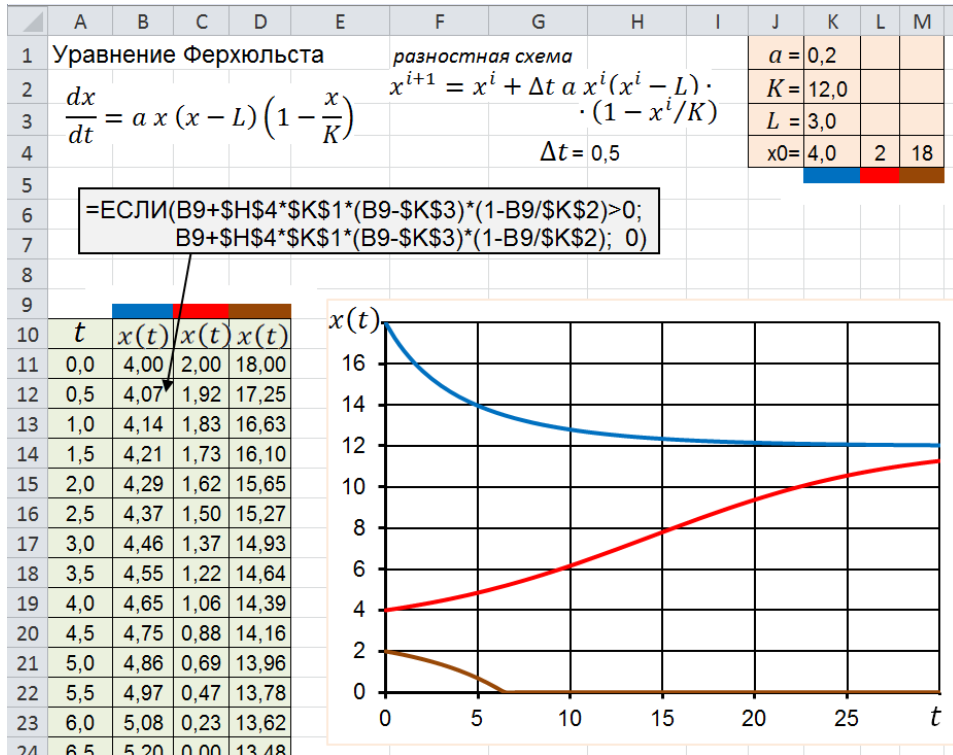
$=C7+\$K\$4*L\$1*C7*(1-C7/\$K\$2)$

$=B7+\$K\$4*K\$1*B7*(1-B7/\$K\$2)$

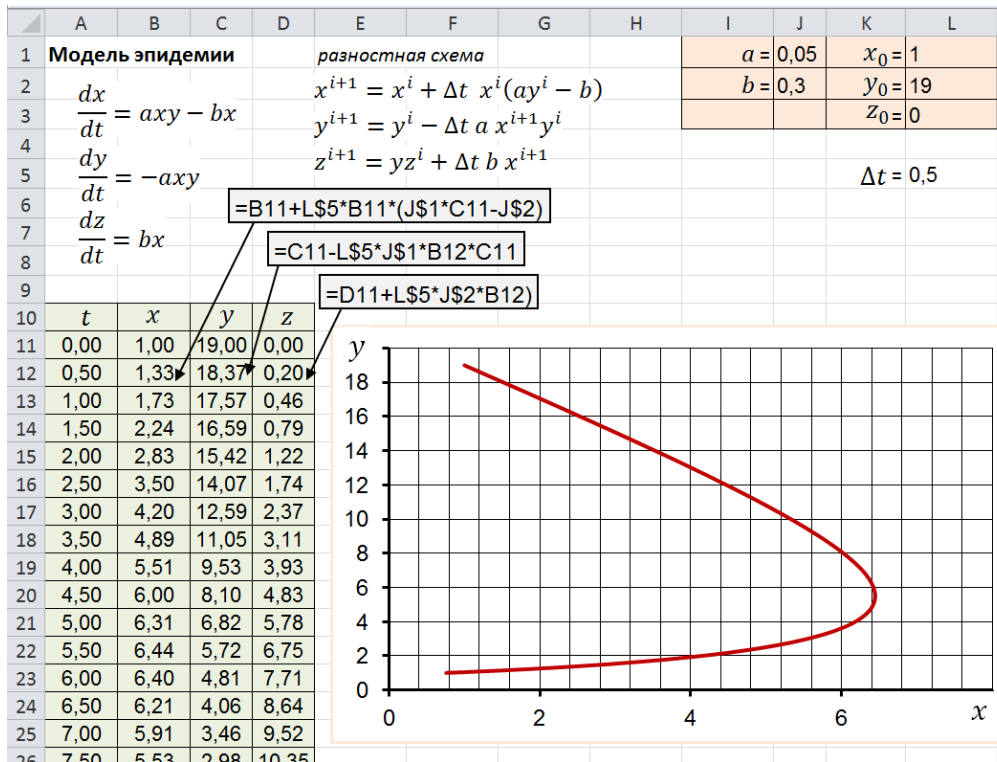
Уравнение Ферхюльста (положительные и отрицательный коэффициент a)



Решения уравнения Ферхюльста (разные начальные условия)



Решения "популяционного" уравнения Ферхюльста (разные начальные условия)



Решение уравнения распространения эпидемии



С.С. Бондарчук, В.П. Перевозкин. Математическое моделирование в популяционной экологии. Учебное пособие. Томск, Томский государственный педагогический университет

В пособии приведены подходы к моделированию в биологии вообще и в демэкологии в частности. Рассматриваются математические модели, позволяющие количественно оценивать состояние, функционирование и динамику популяций, а также характер взаимоотношений популяций в биоценозах.

Пособие может быть рекомендовано студентам биологических и географических специальностей высших учебных заведений, экологам, учащимся школ с углубленным изучением биологии, преподавателям вузов, учителям школ и техникумов.