

УДК 51-7:574.34

## АНАЛИЗ ПРОЦЕССОВ КОНКУРЕНТНОГО ВЫЖИВАНИЯ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ МЕТОДОМ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

### ANALYSIS OF PROCESSES OF COMPETITIVE SURVIVAL IN ECOLOGICAL SYSTEMS BY THE METHOD OF IMITATION MODELING

©Травин С. О.

канд. хим. наук

Институт химической физики им. Н. Н. Семенова РАН

г. Москва, Россия, [Travinso@yandex.ru](mailto:Travinso@yandex.ru)

©Travin S.

Ph.D.

Semenov Institute of Chemical Physics RAS

Moscow, Russia, [Travinso@yandex.ru](mailto:Travinso@yandex.ru)

*Аннотация.* В работе методом численного эксперимента исследовано поведение модели Лотки–Вольтерры, описывающей соотношение популяций хищника и жертвы в элементарном звене трофической цепи и являющейся основой построения большинства моделей количественной экологии. Исследована чувствительность модели к трехкратному скачкообразному изменению количественных параметров размножения жертвы и смертности хищника. Построены фазовые портреты с учетом изменения параметров системы и начальных условий. Проведен параметрический анализ влияния коэффициентов модели на численность популяций

Показано, что в данной системе основное влияние на изменение фазовой траектории оказывает не само изменение количественных параметров системы, а момент скачкообразного воздействия. Если момент скачкообразного увеличения скорости размножения приходится на стадию роста популяции жертвы, такое воздействие как бы подталкивает колебательную систему в сторону раскачивания, тогда как толчок, произведенный в противофазе приводит к спаду амплитуды колебаний.

Одним из выводов является то, что по фактическому проявлению никак нельзя определить на какой стадии произошло воздействие и относится оно к хищнику или к жертве. Другим выводом является то, что системы, включающие в себя трофические цепи, склонны к множественным стационарным состояниям, бифуркациям и хаотическим перескокам с одного предельного цикла на другой.

Также исследована модель конкуренции нескольких видов за пищевые ресурсы с логистической функцией роста. Показано, что из-за реализации эволюционного принципа «все или ничего» выживают только виды с наибольшим значением параметра отношения констант размножения и гибели.

*Abstract.* In the paper the behavior of the model Lotka–Volterra, describing the ratio of populations of predator and victim in the elementary link in the food chain by means of numerical experiment was investigated. This model is usually used as the basis of most models of quantitative ecology. We investigated the sensitivity of the model to three-time abrupt change of quantitative parameters of reproduction of the victim and mortality of the predator. Constructed phase portraits demonstrates the changes in system parameters and initial conditions. Parametric analysis of the influence of model parameters on the abundance of populations.

It is shown that the main influence on the phase trajectory has not the change of quantitative parameters of the system, but the moment of sudden impact. If the instant abrupt increase of speed

of reproduction coincides with the growth stage of victim population, such exposure seems to be pushing the vibrating system in the direction of rocking, while the impulse produced in the opposite phase lead to a decline of the oscillation amplitude.

One of the conclusions is that the actual manifestation is impossible to determine at what stage the impact occurred and refers it to the predator or the victim. Another conclusion is that systems, including trophic chains, are prone to multiple stationary states, bifurcations and chaotic jumps from one limit cycle to another.

Also the model of competition of several species for food resources with the logistic function of growth was calculated. It is shown that because of the implementation of the evolutionary principle of “all or nothing” survive only species with the highest value of the parameter ratio of the constants of procreation and destruction.

*Ключевые слова:* количественная экология, математическое моделирование, динамические системы, предельный цикл.

*Keywords:* quantitative ecology, mathematical modeling, dynamical system, limit cycle.

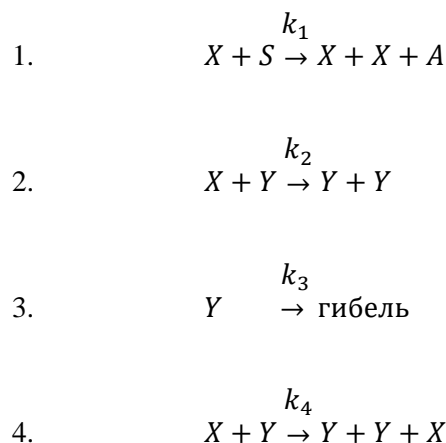
В работе Осипова Г. С. [1] проведено качественное и количественное исследование простейших моделей математической экологии, в частности, рассмотрено поведение системы «хищник–жертва» (модель Лотки–Вольтерры). В качестве аналитической платформы исследований для имитационного моделирования использована среда AnyLogic.

Одним из выводов работы [1] является то, что при увеличении числа особей в популяции хищников система переходит на новый установившийся режим с большим значением плотности особей обоих видов, как хищника, так и жертвы. И, напротив, увеличение числа жертв приводит к меньшим значениям плотности особей обоих видов, т. е. к переходу системы на внутреннюю орбиту фазовой диаграммы.

Этот вывод, однако, не учитывает того, что результат отклика системы Лотки–Вольтерры зависит не только и не столько от направления воздействия, сколько от фазы колебательного цикла, в которой происходит воздействие.

Для анализа процессов конкурентного выживания в экологических системах в качестве программного инструмента более автором была использована самостоятельно разработанная программа для решения прямых и обратных задач химической кинетики. Имплементация программного пакета была выполнена в виде надстройки VBA–Excel. По нашему мнению, именно такая среда имитационного моделирования позволяет исследователю задействовать все известные концепции моделирования, включая численное решение прямой задачи, как решение СОДУ (системы обыкновенных дифференциальных уравнений), основанных на законе действующих масс, построение фазовых портретов системы и проведение численных экспериментов с изменением констант скорости и начальных концентраций. разработанная надстройка позволяет использовать также пользовательские функции. Так для параметрического анализа чувствительности модели к значениям констант скорости была задействована  $\theta$ — функция Хэвисайда, позволяющая имитировать скачкообразное переключение значений констант скорости любой из стадий в произвольный момент времени и на произвольную величину.

В качестве базовой была использована модифицированная схема системы «хищник–жертва», в которой специально разделены процессы поедания жертвы, приводящие к росту численности хищника, и «гибели жертвы» без пользы для хищника. Такая модификация приводит к увеличению числа стадий с 3 до 4, но зато позволяет по отдельности изучать влияние различных каналов исчезновения жертвы.



где,  $X$  — жертва,  $Y$  — хищник,  $S$  — субстрат, питающий жертву и приводящий к ее размножению.

Субстрат  $S$ , в рамках модели считаем нерасходуемым, а все необходимые манипуляции со скоростью первой стадии проводятся путем воздействия на коэффициент скорости  $k_1$  (в данном контексте слово «константа» менее уместно). Аналогично, удельная скорость гибели хищника регулируется за счет величины  $k_3$ .

В Таблице приведены базовые значения параметров модели.

Таблица

БАЗОВЫЕ ЗНАЧЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ МОДЕЛИ

$X(0)$	$Y(0)$	$S$	$k_1$	$k_2$	$k_3$	$K_4$
2,0	1,0	1,0	15	6	9	12

Все параметры модели, включая время, не привязывались к какой-либо системе единиц и носят чисто условный демонстрационный характер.

В первой серии численных экспериментов имитация поведения системы осуществлялась на временном диапазоне 16 единиц, на котором каждая из концентраций успевала пройти до трех десятков циклов осцилляции. Приблизительно в середине срока продуктивность пастбища скачком увеличивалась двукратно, с 15 до 30. Согласно [1], такое воздействие, казалось бы, должно приводить к меньшим значениям плотности особей обоих видов и переходу на внутреннюю орбиту фазовой диаграммы.

Действительно, такой режим существует и его можно достигнуть, выбрав время скачка  $t=8,96$ . Численность популяций для этого режима и фазовая диаграмма представлена на Рисунке 1.

Несколько неожиданным оказалось то, что увеличение продуктивности пастбища привело к визуально воспринимаемому снижению численности популяции травоядной жертвы. На самом деле, это чисто визуальный эффект и среднее по периоду значение численности жертвы как для первой, так и для второй половины графика составляет примерно 0,75. При этом сам период осцилляций с увеличением продуктивности пастбища сокращается с 0,6 до 0,4 или в полтора раза.

А вот отклик численности хищников на практически неизменную «среднюю по периоду» кормовую базу оказывается заметным — примерно в два раза.

Как для жертвы, так и для хищника в несколько раз уменьшается амплитуда колебаний, что находится в соответствии с результатами [1].

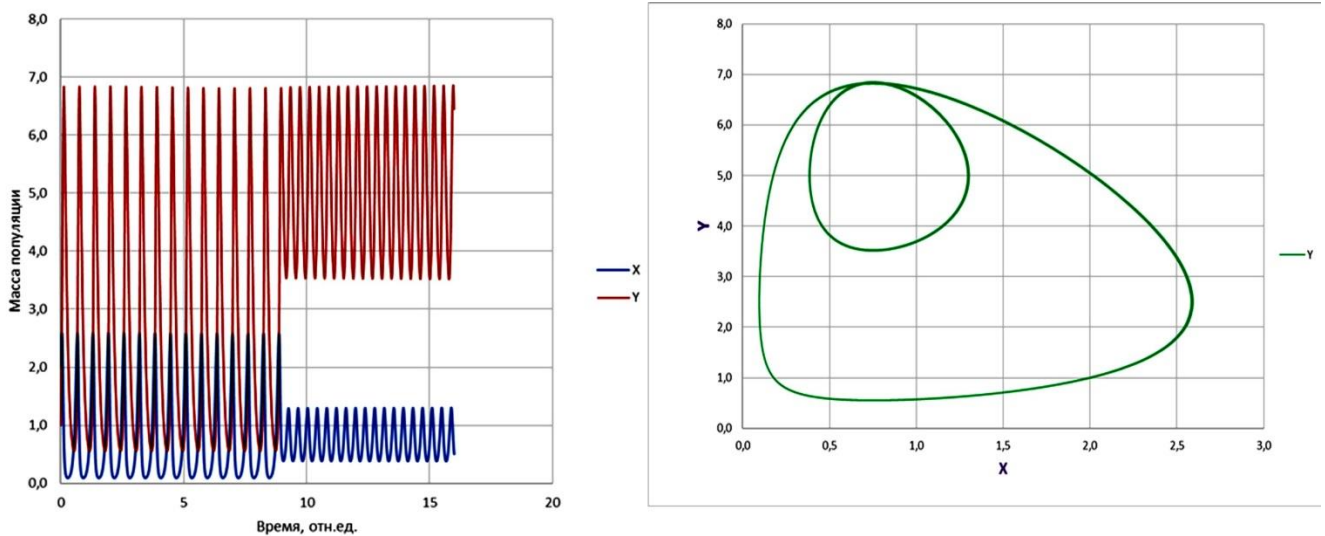


Рисунок 1. Слева динамика популяций хищника и жертвы, справа — фазовый портрет системы.  
 $k_1 = 15 * \theta(8,96 - t) + 30 * \theta(t - 8,96)$ . Увеличение продуктивности пастбища приводит к переходу с внешнего предельного цикла на внутренний

Однако незначительным изменением фазы воздействия можно достигнуть совершенно противоположного отклика системы. Если выбрать время скачка  $t=9,40$ , то получаем очевидный и наглядный результат: численность популяций и хищника, и жертвы возрастает в разы (Рисунок 2).

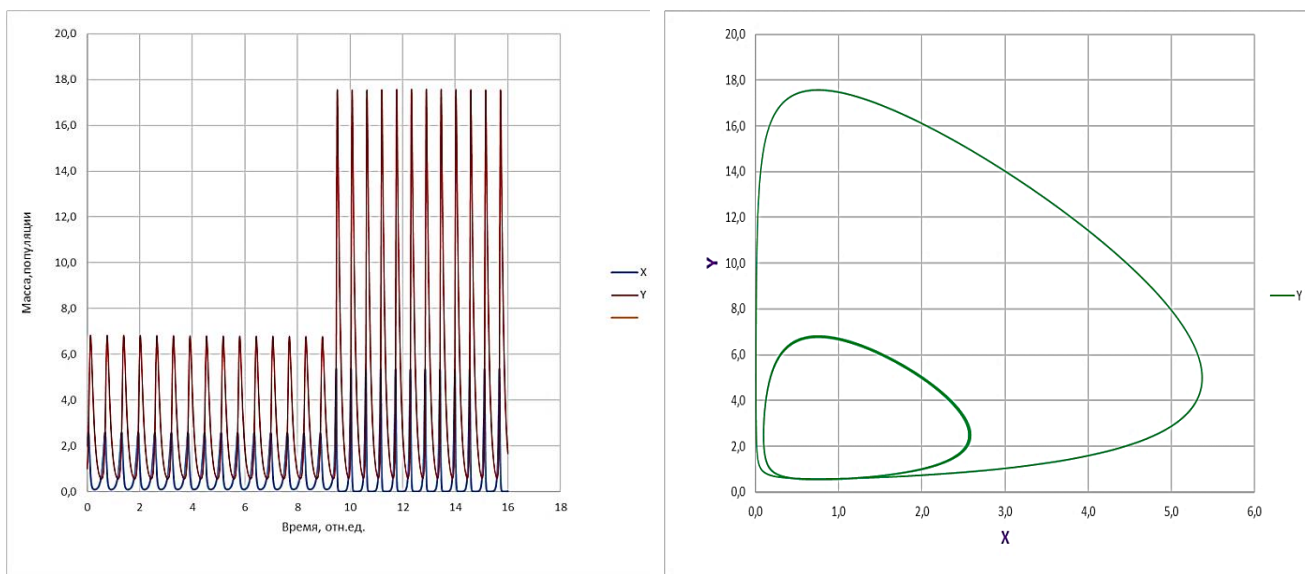


Рисунок 2. Слева динамика популяций хищника и жертвы, справа — фазовый портрет системы.  
 $k_1 = 15 * \theta(9,40 - t) + 30 * \theta(t - 9,40)$ . Увеличение продуктивности пастбища приводит к переходу с внутреннего предельного цикла на внешний

Для этого режима фазовая диаграмма осуществляет переход во внешнюю область предельного цикла и размер фазовой траектории возрастает в разы. Однако период колебаний при таком переходе изменяется совсем незначительно.

Приведенное поведение системы полностью противоположно результатам и выводам, приведенным в [1].

В общем случае, при случайном выборе фазы воздействия, фазовые траектории предельных циклов пересекаются, как это показано на Рисунке 3, и говорить о внешней или внутренней областях не приходится.

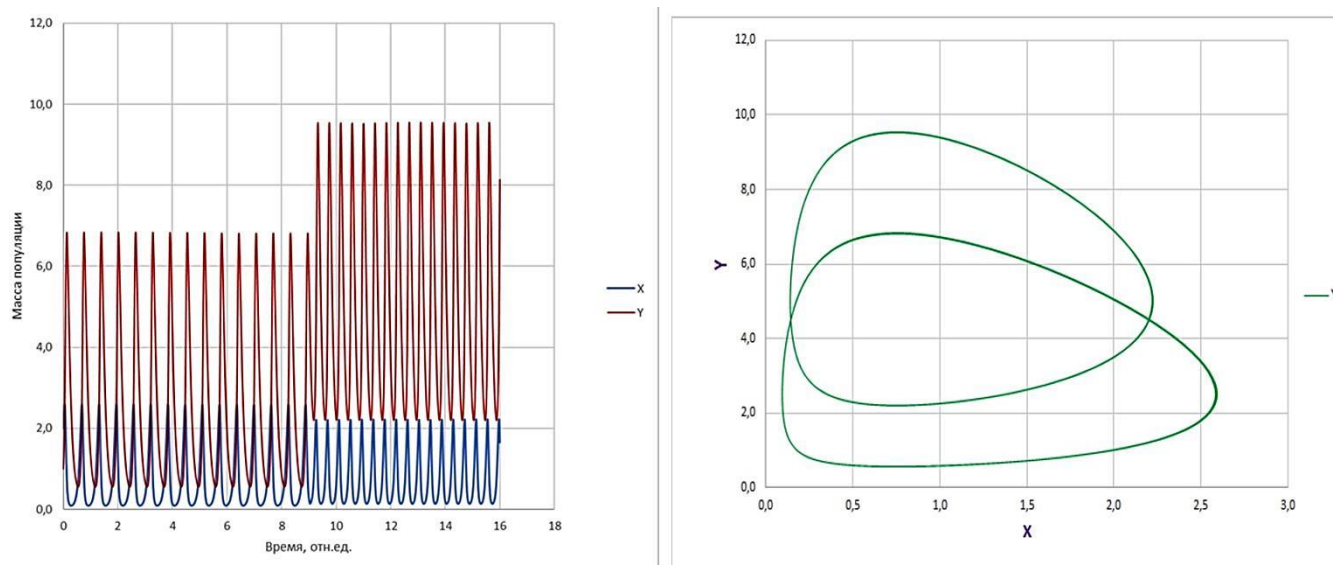


Рисунок 3. Слева динамика популяций хищника и жертвы, справа — фазовый портрет системы.  
 $k_1 = 15 * \theta(9,04 - t) + 30 * \theta(t - 9,04)$ . Разделения на внешнюю и внутреннюю области нет

Подводя итог этому набору численных экспериментов можно отметить мнемоническое правило. Если момент скачкообразного увеличения продуктивности пастбища приходится на стадию роста популяции жертвы, такое воздействие как бы подталкивает колебательную систему в сторону раскачивания, т. е. увеличения амплитуды изменения численности популяций обоих видов. Если же толчок происходит в противофазе, т. е. приходится на момент спада численности популяции жертвы, то амплитуда колебаний падает. В общем случае, при случайном выборе фазы в каждом конкретном случае сдвиг фазовой траектории происходит индивидуально.

Аналогичные результаты были получены для скачкообразного падения продуктивности пастбища. Изменение динамики популяций и переход с одной фазовой траектории на другую происходит так же, как и в случае положительного скачка, только в противоположном направлении. Поскольку никаких неожиданностей и дополнительной информации эти режимы не проявили, графики моделирования для отрицательного скачка не приводятся.

Вторая серия численных экспериментов посвящена имитации внезапного изменения смертности хищника, которое в реальных системах может быть вызвано как техногенными, так и природными воздействиями. В середине моделируемого диапазона скачком смертность хищника двукратно увеличивалась, с 9 до 18. На первый взгляд, такое воздействие должно приводить к уменьшению численности хищника и увеличению поголовья жертвы, поскольку нагрузка на нее, очевидно, снижается. Однако, как и в первой серии численных экспериментов система продемонстрировала множественность вариантов отклика.

Наиболее естественным выглядит отклик системы, представленный на Рисунке 4. Увеличение смертности хищника привело к визуально воспринимаемому снижению численности его популяции. Несколько менее тривиальным оказалось то, что одновременно снизилась и численность популяции жертвы, представляющей собой кормовую базу для хищника. Амплитуда колебаний для численности каждого из видов уменьшилась, а частота колебаний возросла. Этот режим больше всего похож на режим Рисунка 1. Как и в первой

серии происходит сжатие фазовой траектории и предельный цикл полностью переходит во внутреннюю область исходной модели.

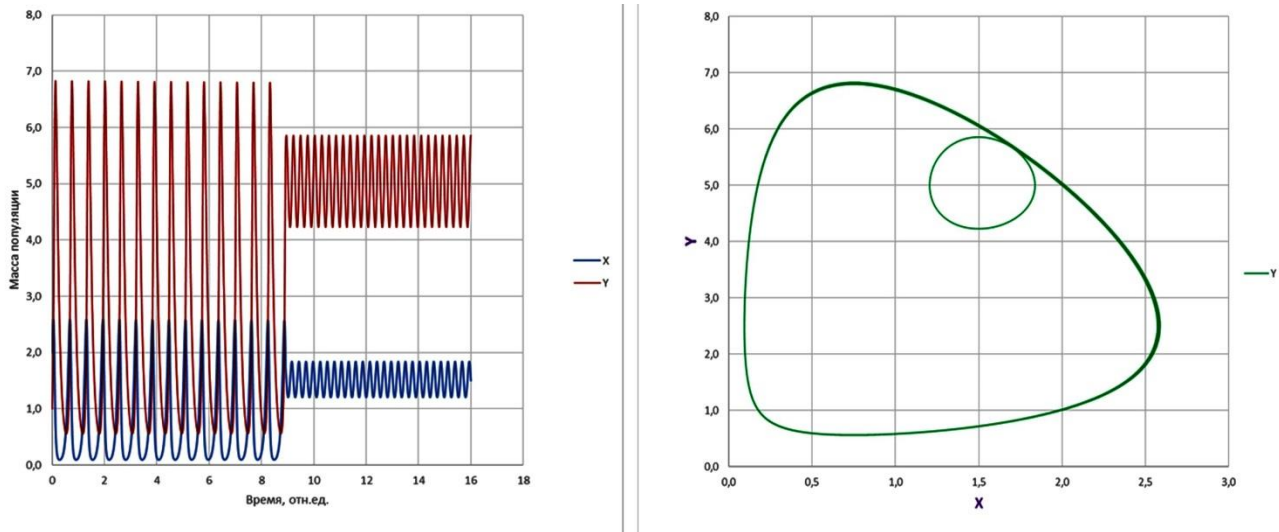


Рисунок 4. Слева динамика популяций хищника и жертвы, справа — фазовый портрет системы.  $k_3 = 9 * \theta(8,92 - t) + 18 * \theta(t - 8,92)$ . Увеличение смертности хищника приводит к переходу с внешнего предельного цикла на внутренний.

Точно так же, как и в первой серии, изменением фазы воздействия можно достигнуть перехода фазовой траектории во внешнюю область. Если выбрать время скачка  $t=9,16$ , то получаем парадоксальный результат, противоречащий интуитивному ожиданию. Численность популяций хищника возрастает в разы из-за увеличения его смертности. Такой отклик совершенно немислим для систем, находящихся в стационарном состоянии, но является типичным для систем, осциллирующих вдали от равновесия (в данном случае — стационарного состояния). Такой пример приведен на Рисунке 5.

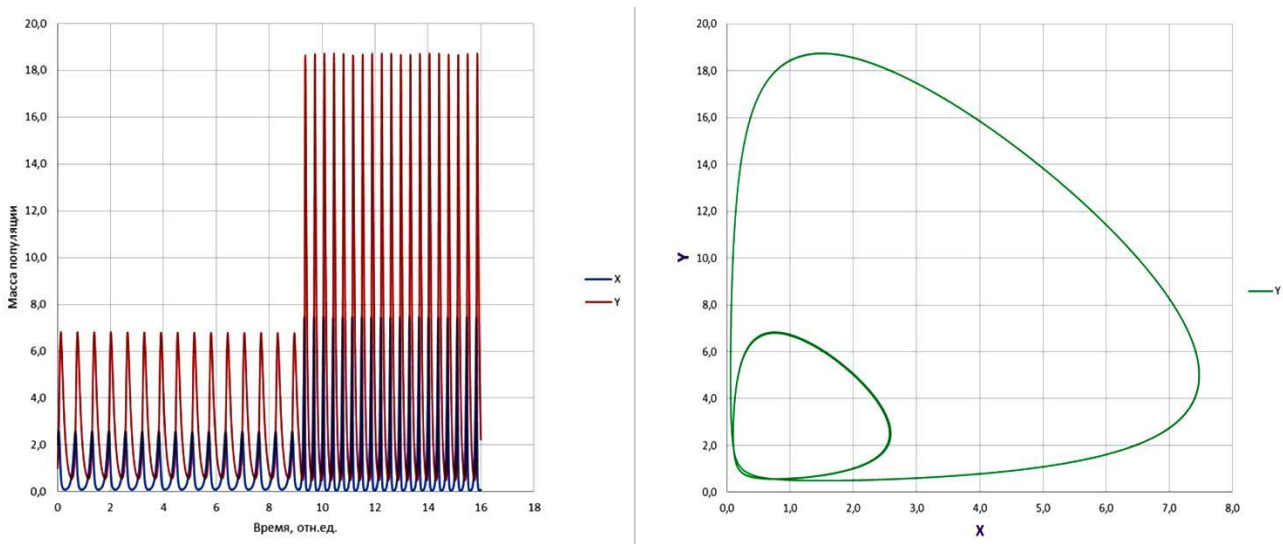


Рисунок 5. Слева динамика популяций хищника и жертвы, справа — фазовый портрет системы.  $k_3 = 9 * \theta(9,16 - t) + 18 * \theta(t - 9,16)$ . Увеличение смертности хищника приводит к переходу с внутреннего предельного цикла на внешний.

Для этого режима фазовая диаграмма осуществляет переход во внешнюю область предельного цикла. Удивительным представляется, что увеличение численности хищника сопровождается и увеличением численности жертвы.

Как и следовало ожидать, увеличение амплитуды предельного цикла сопровождается и увеличением его частоты.

При случайном выборе фазы воздействия фазовые траектории пересекаются, как это показано на Рисунок 6.

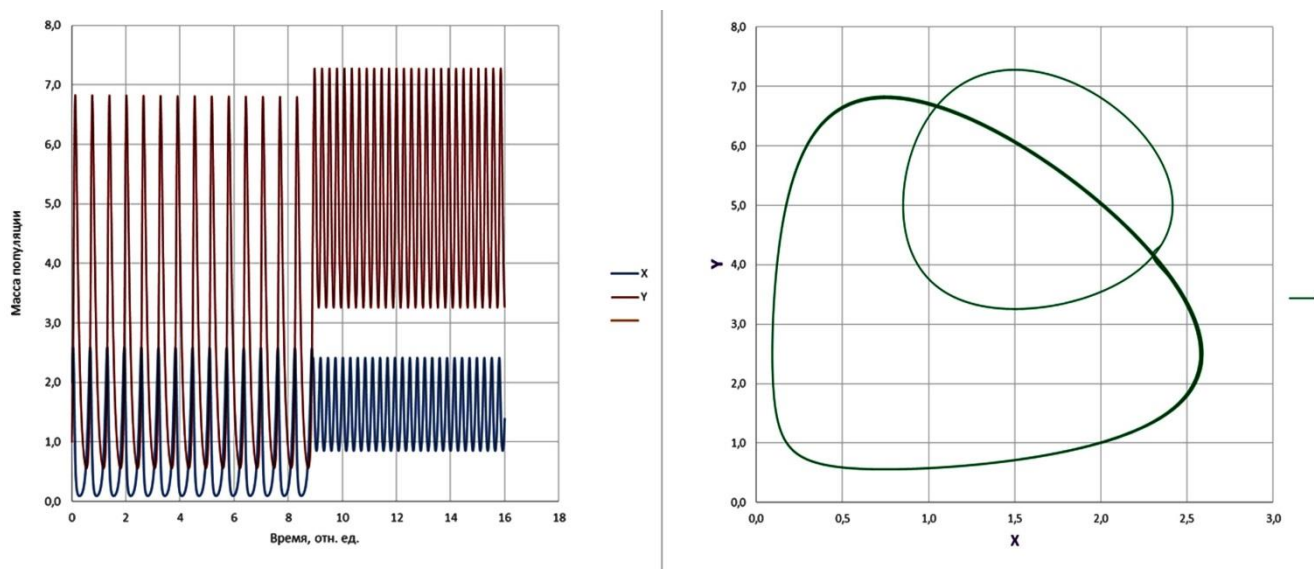


Рисунок 6. Слева динамика популяций хищника и жертвы, справа — фазовый портрет системы.  
 $k_3 = 9 * \theta(8,90 - t) + 18 * \theta(t - 8,90)$ .

Можно обратить внимание на детальное сходство диаграмм численности и предельных циклов на Рисунках 2 и 5. Хотя фаза воздействия несколько отличается, все остальные особенности изменения идентичны. Исходя из «экспериментально» наблюдаемых проявлений, отклик экосистемы одинаков для увеличения продуктивности воспроизводства нижнего звена трофической цепи и для уменьшения продолжительности жизни следующего за ним звена. Одним из выводов является то, что по фактическому проявлению никак нельзя определить на какой стадии произошло воздействие и относится оно к хищнику или к жертве. Другим выводом является то, что фазовый портрет системы наиболее чувствителен не к константам скорости и начальным концентрациям, а к моменту начала перехода в текущее состояние. Поскольку незначительный фазовый сдвиг драматически меняет поведение системы, это означает, что системы, включающие в себя трофические цепи склонны к множественным стационарным состояниям, бифуркациям и хаотическим перескокам с одного предельного цикла на другой.

Обратимся теперь вслед за Пригожиным [2] к некоторым аспектам теории устойчивости, применимым к экологическим системам. Наиболее распространенной моделью роста популяции в условиях ограничений на пищевые ресурсы считается логистическая модель, описываемая уравнением

$$\frac{dx}{dt} = k_b x(S - x) - k_d x$$

В этом уравнении учитывается, что суммарная биомасса питательной среды  $S$  и возвращенной на этой кормовой базе популяции  $x$  постоянна (все, что съедено превратилось

без потерь в ныне живущих особей). Подразумевается, что система открытая и проточная. В ней скорость прирастания питательной биомассы находится в динамическом стационарном состоянии и равна скорости уноса останков погибших особей. Константы  $k_b$  и  $k_d$  характеризуют скорости рождаемости и гибели соответственно.

Решением такого уравнения является логистическая кривая или сигмоида вида:

$$\frac{1}{1 + \exp[(t - t_0)/\tau]}$$

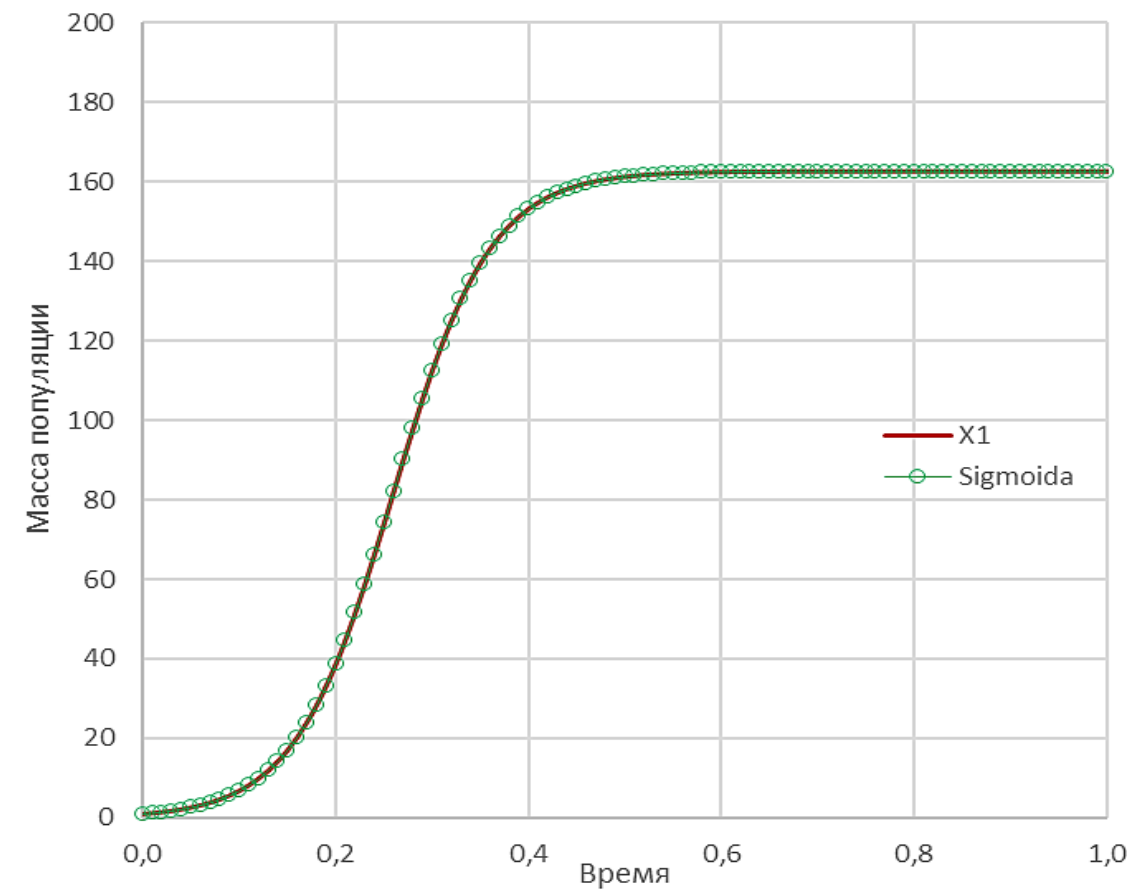
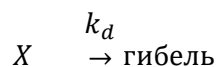
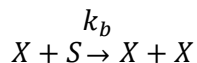


Рисунок 7. Логистическая кривая роста популяции в условиях ограниченных ресурсов. Красным показано численное решение системы кинетических уравнений, зелеными маркерами — точное решение по уравнению сигмоиды

С химико–кинетической точки зрения система описывается двухстадийной схемой



с дополнительным стационарным ограничением  $X(t) + S(t) = S(0)$ .



Совпадение кинетической кривой с точным решением свидетельствует об адекватности применяемой схемы и численных методов (Рисунок 7).

При наличии ровно одного вида (т.е. при отсутствии конкуренции за пищевые ресурсы) поведение системы во времени жестко детерминировано и не несет в себе никаких неожиданностей.

Неустойчивость появляется в случае, если за пищевой ресурс конкурируют два или более видов. Согласно теории [2], предпочтительными с точки зрения эволюции оказываются виды с большей функцией полезности, т.е. умеющие извлекать за свою жизнь больше ресурсов из оскудевающего источника. Количественно этот параметр выживаемости определяется соотношением констант размножения и гибели  $f = \frac{k_b}{k_d}$ . Чем он больше, тем выше выживаемость вида и тем более он приспособлен к состоянию среды. Также известно, что эволюционная конкуренция происходит по принципу «все или ничего», т.е. более приспособленные виды полностью вытесняют менее приспособленные, а те попросту исчезают в результате межвидовой борьбы. Этот результат был получен Пригожиным с сотрудниками в 1977 году и позднее растиражирован в [2].

Тем не менее, остался ряд невыясненных нюансов, в частности о том, как меняется поведение конкурентной системы в случаях если увеличение  $f$  достигается за счет увеличения фактора рождаемости или за счет уменьшения скорости гибели (или, что то же самое, за счет роста продолжительности жизни).

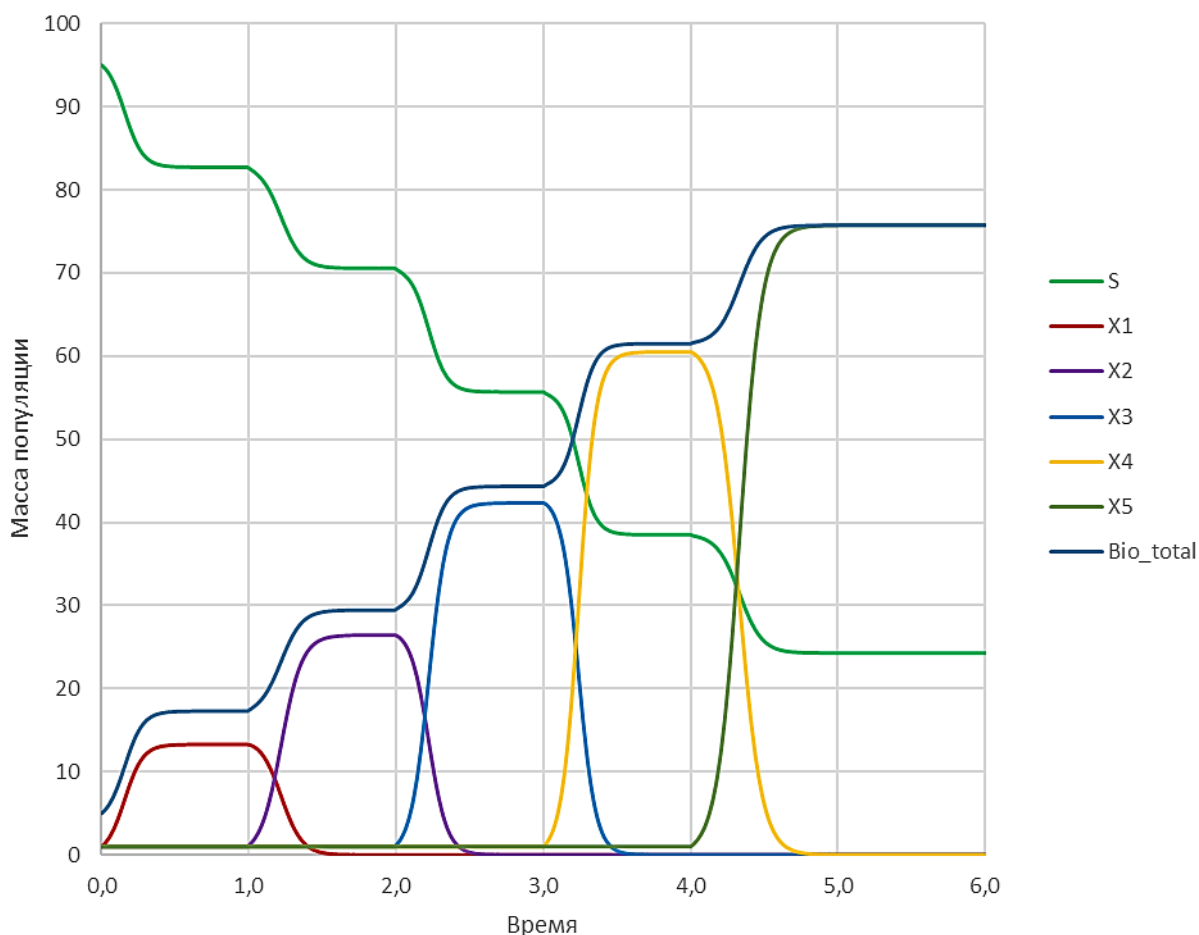


Рисунок 8. Логистические кривые конкурентного роста популяций в условиях ограниченных ресурсов. Конкуренция растет за счет снижения смертности.  $k_{1b} = k_{2b} = k_{3b} = k_{4b} = k_{5b} = 1$   
 $k_{1a} = 80; k_{2a} = 66; k_{3a} = 50; k_{4a} = 33; k_{5a} = 20.$

На Рисунках 8 и 9 в последовательные моменты времени (0, 1, 2, 3 и 4) «запускаются» к размножению новые виды, конкурирующие за общий пищевой субстрат и отличающиеся по функции полезности. До момента запуска функции размножения каждый из видов находится в латентном состоянии и его присутствие в резервуаре характеризуется следовыми количествами.

Сопоставление конкурентных кривых на рисунках 8 и 9 однозначно показывает преимущество варианта с пониженной смертностью перед вариантом с повышенной рождаемостью. В случае снижения смертности возможна более полная конверсия субстрата в биологические формы (вплоть до 100%), тогда как ни при каком увеличении темпа рождаемости конверсия не превышает 50%.

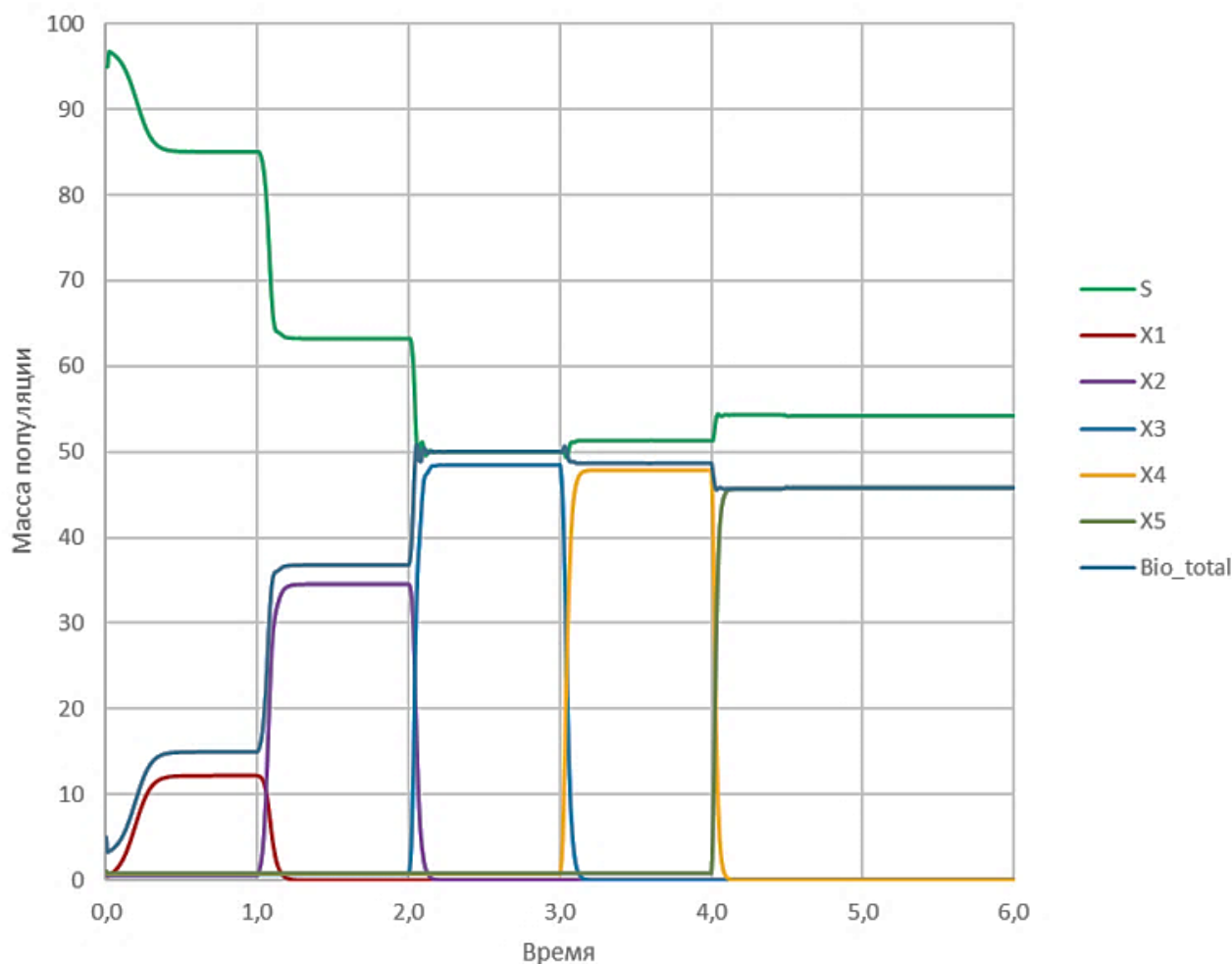


Рисунок 9. Логистические кривые конкурентного роста популяций в условиях ограниченных ресурсов. Конкуренция растет за счет увеличения рождаемости.

$$k_{1b} = 1,0; k_{2b} = 1,7; k_{3b} = 4,0; k_{4b} = 10,0; k_{5b} = 40,0$$

$$k_{1d} = k_{2d} = k_{3d} = k_{4d} = k_{5d} = 80.$$

В то же время, если последовательно запускаются новые разновидности, не превышающие исходный вид по функции полезности, то они и не получают развития. На Рисунке 10 только пятый вид имеет преимущество перед первым.

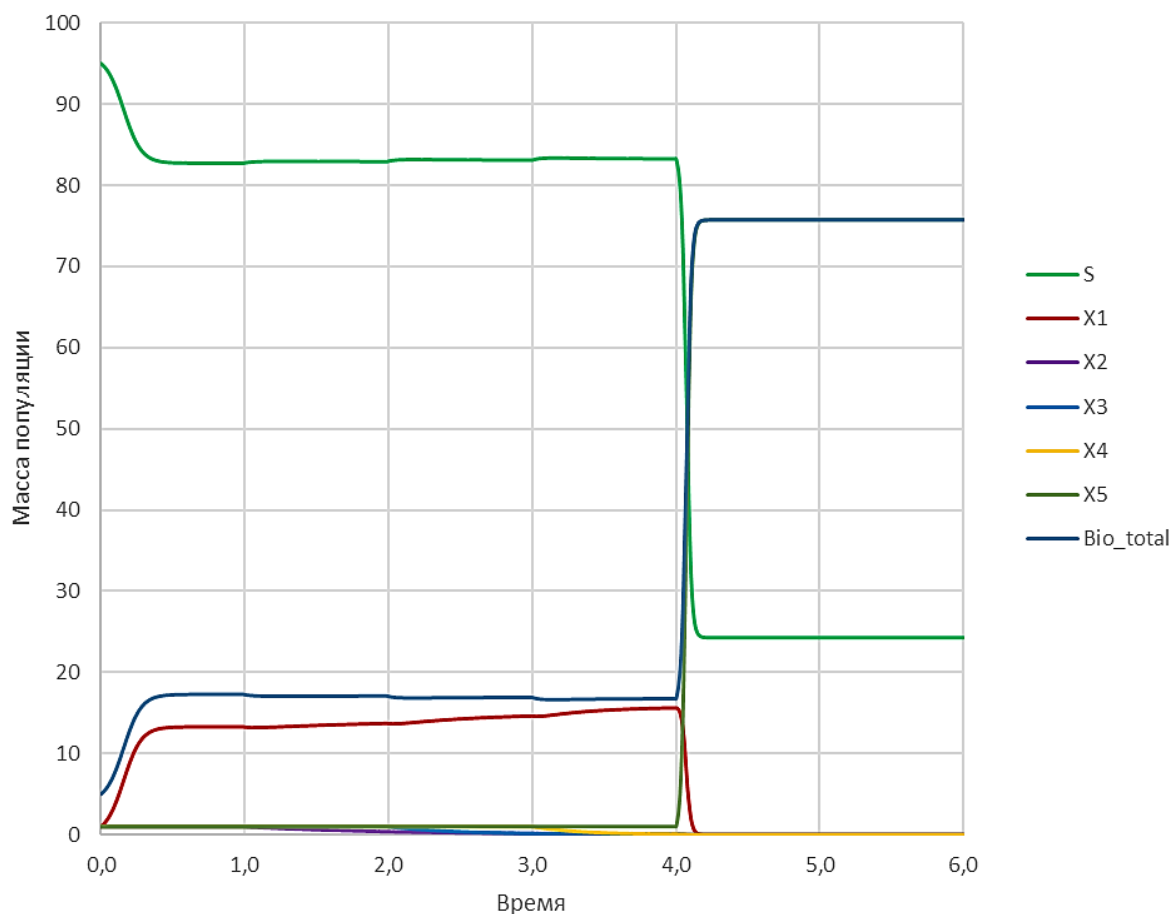


Рисунок 10. Логистические кривые конкурентного роста популяций. Конкурентное преимущество перед первым видом имеет только пятый. Остальные – сопоставимы по функции полезности или проигрывают первому виду.  $k_{1b} = k_{2b} = k_{3b} = k_{4b} = k_{5b} = 1$   
 $k_{1d} = 80; k_{2d} = 81; k_{3d} = 82; k_{4d} = 83; k_{5d} = 20;$

Из приведенного рассмотрения следует, что из-за реализации эволюционного принципа «все или ничего»:

1) Изменение численности вида, который дальше может служить кормовой базой для выше стоящего в трофической цепи хищника осуществляется скачком, т.е. ступенчато. Поэтому аппроксимация констант скорости  $\theta$  – функцией в моделях Лотки – Вольтерры представляется уместной.

2) Рассмотрение ситуации с множественными потребителями одного пищевого ресурса в рамках простейшей модели нуждается в дополнительном обосновании.

#### Благодарности

\* Автор выражает признательность Ю. И. Скурлатову за ценные замечания и помощь в работе.

\*\* Пакет программ, использованных в этой работе, основан на разработках алгоритмов решения прямых и обратных задач, начатых автором совместно с Э. Ф. Брином в ИХФ АН СССР.

#### Список литературы:

1. Осипов Г. С. Исследование простейших моделей математической экологии в среде имитационного моделирования AnyLogic // Бюллетень науки и практики. Электрон. журн.

2017. №2 (15). С. 8-22. Режим доступа: <http://www.bulletennauki.com/osipov-1>. DOI: 10.5281/zenodo.291803.

2. Пригожин И. От существующего к возникающему: Время и сложность в физических науках. М.: Наука, 1985. 328 с.

*References:*

1. Osipov, G. (2017). The study of the simplest models of mathematical ecology in the simulation software AnyLogic. *Bulletin of Science and Practice*, (2), 8-22. doi:10.5281/zenodo.291803.

2. Prigozhin, I. (1985). *От sushchestvuyushchego k vznikayushchemu: Vremya i slozhnost v fizicheskikh naukakh*. Moscow, Nauka, 328.

*Работа поступила  
в редакцию 17.04.2017 г.*

*Принята к публикации  
25.04.2017 г.*

---

*Ссылка для цитирования:*

Травин С. О. Анализ процессов конкурентного выживания в экологических системах методом имитационного моделирования // Бюллетень науки и практики. Электрон. журн. 2017. №5 (18). С. 20-31. Режим доступа: <http://www.bulletennauki.com/travin> (дата обращения 15.05.2017).

*Cite as (APA):*

Travin, S. (2017). Analysis of processes of competitive survival in ecological systems by the method of imitation modeling. *Bulletin of Science and Practice*, (5), 20-31