

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ФАКУЛЬТЕТ

**В. Е. Кипятков**

**Практикум**  
**по математическому моделированию**  
**в популяционной экологии**

(учебное пособие)

Санкт-Петербург  
2002

# **Практикум по математическому моделированию в популяционной экологии (учебное пособие) Издание второе, дополненное**

Утверждено на заседании предметной комиссии биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета в качестве учебного пособия для практических занятий по курсу *Общая экология*, читаемого для студентов бакалавриата, обучающихся по направлениям “Биология” и “Почвоведение”.

*Составитель:* проф. В. Е. Кипятков (Санкт-Петербургский государственный университет)

*Рецензент:* проф. А. И. Анисимов (Аграрный университет, Санкт-Петербург)

Данное учебное пособие предназначено для практического изучения студентами некоторых математических моделей, используемых в популяционной экологии, на базе широко известного пакета компьютерных программ *Populus 3.4*, разработанного в США (Prof. Don Alstad, Department of Ecology, Evolution and Behavior, University of Minnesota, USA) в 1994 г.

Пособие содержит переведенный на русский язык, адаптированный и существенно дополненный текст пояснений автора программ к изучаемым моделям, а также разработанные составителем рекомендации по практическому исследованию предлагаемых моделей, снабженные конкретными примерами и указаниями. В скобках приведены оригинальные английские названия соответствующих моделей и разделов пояснений к ним. В каждый раздел включен список литературы на русском языке, если таковая имеется, со ссылками на страницы, где изложен материал по данной тематике. В приложение включены подробные практические рекомендации по работе с пакетом программ *Populus 3.4* с описанием всех используемых в нем клавиатурных команд. Второе издание пособия дополнено разделами по выбору оптимального пищевого рациона и динамике численности популяций хищника и жертвы.

## Содержание

1. Неограниченный (независимый от плотности) рост популяции (Density-Independent Population growth) . . . . .	4
2. Ограниченный (зависимый от плотности) рост популяции. Логистическая модель (Logistic Population Growth) . . . . .	11
3. Рост популяции, обладающей возрастной структурой (Age-Structured Population Growth) . . . . .	15
4. Значение демографической стохастичности (Demographic Stochasticity: A Markovian Approach) . . . . .	21
5. Модель межвидовой конкуренции Лотки-Вольтерры (Lotka-Volterra Competition) . . . . .	24
6. Модели конкуренции при дифференциальном использовании ресурсов (Resource Competition Models) . . . . .	29
7. Выбор оптимального пищевого рациона (Optimal Diet Choice Based on Energy) . . . . .	38
8. Динамика численности популяций хищника и жертвы . . . . .	43
8.1. Модель Лотки-Вольтерры (Lotka-Volterra Predator-Prey Dynamics) . . . . .	44
8.2. Тета-логистическая модель (Theta-Logistic Predator- Prey) . . . . .	48
Приложение 1. Работа с пакетом программ Populus 3.4 . . . . .	56
Приложение 2. Клавиатурные команды Populus 3.4 . . . . .	60

## 1. Неограниченный (независимый от плотности) рост популяции (Density-Independent Population Growth)

Независимый от плотности рост – это простейшая модель изменения численности популяции во времени, основанная на устранении из рассмотрения множества факторов, которые усложняют этот процесс в природе. Так, на динамику естественных популяций оказывают влияние две совокупности взаимодействующих процессов: рождаемость и иммиграция увеличивают число особей в популяции, тогда как смертность и эмиграция уменьшают его. Для того, чтобы упростить ситуацию, предположим, что: (1) процессы иммиграции и эмиграции уравнивают друг друга так, что лишь рождение и гибель особей влияют на плотность популяции; (2) все особи идентичны друг другу, в особенности в отношении их способности к размножению и вероятности гибели; (3) популяция состоит лишь из партеногенетических самок, т.е. мы можем игнорировать все сложности, связанные с обоеполым размножением, и (4) ресурсы среды бесконечны и поэтому только врожденные способности особей к размножению и их смертность влияют на величину популяции. Эти предположения позволяют построить упрощенную модель роста популяции. Представляется очень полезным проанализировать подобную модель в двух вариантах в соответствии с двумя основными типами жизненных циклов организмов в природе.

### Геометрический рост популяции с дискретными поколениями (Geometric Growth with Discrete Generations)

Подобная модель пригодна для описания роста популяций множества видов растений и животных, для которых характерно сезонное размножение. Особи в такой популяции представлены рядом *когорт*, все члены которых находятся на одной и той же онтогенетической стадии. Предположим далее, что каждый временной интервал (например, год) начинается с появления новорожденных новой когорты и что, если они проживут достаточно долго, то произведут на свет новую когорту потомков в начале следующего временного интервала. Родители могут все погибать до начала размножения своих потомков (как у однолетних растений и множества беспозвоночных), или же некоторые из них могут выживать и повторно размножаться так, что возникает частичное перекрытие

поколений (как у многих птиц и млекопитающих). В обоих случаях молодняк появляется почти синхронно группами, разделенными четкими интервалами. Подобный дискретный рост популяции лучше всего описывает следующее конечное разностное уравнение:

$$N_{t+1} = pN_t + pbN_t = (p + pb)N_t$$

где  $N_t$  – величина популяции в момент  $t$ ;  $b$  – рождаемость на 1 самку на 1 интервал;  $p$  – вероятность выживания особи за 1 интервал.

Определим выражение  $(p + pb)$  как новый параметр  $\lambda$ , отражающий совокупный эффект рождаемости и смертности и позволяющий рассчитать сумму числа выживших за интервал особей и их потомства. Тогда:

$$N_t = \lambda N_{t-1} = \lambda(\lambda N_{t-2}) = \lambda^t N_0$$

Параметр  $\lambda$  – это *коэффициент геометрического роста (geometric growth rate)*, т.е. мера изменения величины популяции в течение дискретного промежутка времени  $t$ . Если  $\lambda = 1$ , особи в популяции лишь замещают друг друга, и размеры ее не изменяются. Если  $\lambda < 1$ , популяция будет уменьшаться до полного вымирания, а если  $\lambda > 1$ , она будет расти. До тех пор, пока  $\lambda$  остается постоянной, мы можем предсказать величину популяции в любой последующий момент, зная первоначальную численность особей ( $N_0$ ) и коэффициент роста ( $\lambda$ ) и используя следующее уравнение:

$$N_t = \lambda^t N_0 \tag{1}$$

Дискретный и независимый от плотности рост популяции совершенно аналогичен увеличению размера банковского вклада, где  $N_0$  – это первоначальный вклад,  $\lambda$  – процент прироста и  $t$  – интервал, за который начисляется соответствующий процент. Рост популяции, как и вклада в банке, может быть изображен на графике в виде ступенчатой линии, каждая ступенька в которой соответствует величине временного интервала. В биологическом контексте наиболее разумно использовать в качестве интервалов для описания геометрического роста продолжительность одного поколения. В этом случае значение  $\lambda$  совпадает с так называемой *чистой скоростью размножения*, обычно обозначаемой как  $R_0$  (см. раздел 3).

## **Экспоненциальный рост популяции при непрерывном размножении (Exponential Growth with Continuous Breeding)**

Теперь рассмотрим популяцию организмов подобных человеку, или же, например, бактерии в культуральной среде, которые размножаются непрерывно, причем поколения широко перекрываются и особи разных генераций и возрастов могут встречаться одновременно. Непрерывный

рост подобной популяции лучше всего описывает дифференциальное уравнение, в котором мгновенный прирост определен в расчете на бесконечно малый промежуток времени.

Если  $N$  – величина популяции,  $b$  – мгновенная рождаемость на одну особь за бесконечно малый промежуток времени и  $d$  – мгновенная смертность на одну особь за бесконечно малый промежуток времени, тогда прирост популяции за бесконечно малый промежуток времени определяется уравнением:

$$dN/dt = (b - d)N$$

Если мы объединим рождаемость и смертность в одной переменной  $r = (b - d)$ , которую обычно называют *специфической (внутренне присущей) скоростью естественного роста (intrinsic rate of natural increase)*, или *скоростью экспоненциального роста (exponential growth rate)* популяции, а иногда также и *мальтузианским параметром*, тогда:

$$dN/dt = rN \tag{2}$$

Здесь опять, как и в дискретной модели, прирост популяции в единицу времени пропорционален ее величине  $N$ , причем  $r$  является коэффициентом пропорциональности. Когда  $r = 0$ , рождаемость и смертность уравновешивают друг друга, вновь рожденные особи просто замещают погибающих, и величина популяции остается неизменной. Когда  $r < 0$ , популяция уменьшается и вымирает, а когда  $r > 0$ , она неограниченно растет. Если в уравнении 5 мы разделим величину прироста популяции на число особей в ней, то получим:

$$dN/Ndt = r \tag{3}$$

Из этого уравнения ясно, что  $r$  – это мера скорости изменения численности популяции за бесконечно малый промежуток времени и в пересчете на одну особь. Поэтому этот параметр называют также *удельной мгновенной скоростью роста (per capita instantaneous growth rate)* популяции. Независимый от плотности рост популяции предполагает, что удельная скорость роста остается неизменной.

Дифференциальное уравнение непрерывного роста 2 может быть проинтегрировано для того, чтобы предсказывать величину популяции в будущем (аналогично уравнению 3 для дискретного случая):

$$N_t = N_0 e^{rt} \tag{4}$$

Если удельная скорость роста остается постоянной, то с помощью этого уравнения мы можем рассчитать численность особей в популяции в будущем ( $N_t$ ), исходя из ее величины в данный момент ( $N_0$ ) и времени, в течение которого происходит рост ( $t$ ). График этого уравнения при  $r > 0$  представляет собой экспоненту, описывающую неограниченный рост

функции (величины популяции), которая может достигать сколь угодно больших значений при достаточном увеличении аргумента (промежутка времени).

Хотя  $r$  – это мгновенная скорость прироста популяции, ее численное значение может быть определено только для конечных интервалов. Мы можем определить этот интервал как среднюю продолжительность одного поколения для того, чтобы иметь возможность сравнения с дискретными моделями роста.

## **Сравнение дискретной и непрерывной моделей независимого от плотности роста**

Если оба параметра  $\lambda$  и  $r$  являются константами неограниченного роста популяции, то существует ли между ними какая-либо связь? Чтобы определить ее форму, рассмотрим как описывают процесс удвоения величины популяции две рассмотренные модели. Такое сравнение предполагает, в обеих моделях использован один и тот же временной интервал  $t$ , равный средней продолжительности одного поколения.

### **Случай 1. Дискретный геометрический рост**

$$N_t = \lambda^t N_0 = 2N_0$$
$$\lambda^t = 2$$

После логарифмирования:  $t \ln \lambda = \ln 2$

Отсюда:  $t = (\ln 2) / (\ln \lambda)$

### **Случай 2. Непрерывный экспоненциальный рост**

$$N_t = e^{rt} N_0 = 2N_0$$
$$e^{rt} = 2$$

После логарифмирования:  $rt = \ln 2$

Отсюда:  $t = (\ln 2) / r$

Поскольку величина  $t$  одинакова в обоих случаях, то:

$$(\ln 2) / (\ln \lambda) = (\ln 2) / r$$

$$\lambda = e^r$$

Или:  $\ln \lambda = r$

(5)

## Заключение

Для чего же нужны эти две параллельные и весьма сходные модели независимого от плотности роста популяции? Дело в том, что они созданы для описания динамики численности популяций организмов с очень разными схемами жизненного цикла. Вы убедитесь, что в тех моделях популяционной динамики, которые включают зависимые от плотности обратные связи (см. раздел 2 или любую другую модель взаимодействия между видами), эти различия жизненных циклов оказывают поразительное влияние на характер популяционной динамики, и во всех этих случаях сравнение дискретной и непрерывной моделей становятся исключительно интересными.

Насколько хорошо модели геометрического или экспоненциального роста могут описывать динамику реальных популяций в природе? Отвратительно плохо! При  $\lambda > 1$  или  $r > 0$  обе эти модели дают математическое описание экологического взрыва, т.е. такого роста популяции, когда она рано или поздно занимает собою всю поверхность нашей планеты, что неизбежно приводит ее к гибели. Подобный неограниченный рост популяций в природе наблюдается очень редко и только в течение непродолжительного времени. Причина столь плохого соответствия обеих моделей действительности заключается в том, что они основаны на совершенно нереалистичных предположениях, что (1) все особи в популяции совершенно одинаковы и (2) ресурсы среды неограниченны, и поэтому  $r$  может оставаться постоянной.

Каково же назначение наших моделей популяционного роста, если они столь плохо описывают реальность? Прежде всего, они являются великолепной иллюстрацией логических следствий очень простых идей относительно механизмов динамики популяции. Кроме того, мы можем использовать эти очень простые модели в качестве основы для построения более сложных, добавляя в них новые условия и параметры, что сделает их реалистичнее.

## Практическая работа с моделями

### **Пояснения к окну ввода параметров модели**

Выберите *Дискретную (Discrete)* или *Непрерывную (Continuous)* и введите их параметры:

$N_0$  – Начальная численность популяции; по умолчанию  $N_0 = 10$ ; возможный интервал от 0 до  $1E10$  (т.е.  $10^{10}$ ).

$\lambda$  – Коэффициент геометрического роста популяции; может варьировать от 0 до  $1E6$ .



- $r$  – Удельная мгновенная скорость роста популяции; значения должны лежать в интервале от  $-5$  до  $+5$ .
- Plot for how many generations* – Число поколений, в течение которых вы хотите наблюдать рост популяции (от 1 до 1000000).

### **Пояснения к окну вывода результатов моделирования**

Основной график показывает динамику роста численности популяции во времени. Единицей времени, откладываемой по оси абсцисс, является поколение (в дискретной модели) или же средняя продолжительность одной генерации (в непрерывной модели). Если в рамках модели мы позволим популяции расти в течение достаточного числа поколений при положительных значениях  $r$  или  $\lambda > 1$ , этот рост нередко заканчивается “популяционным взрывом”, когда величина популяции превосходит вычислительные способности модели и график далее не может быть продолжен. Однако, рост популяции до этого момента изображается нормально. В таких случаях используйте для тех же начальных условий меньшее число поколений, чтобы увидеть ранний период роста данной популяции более ясно.

### **Исследование дискретной модели**

1. При одной и той же исходной величине популяции (например, 10) последовательно используйте возрастающие значения  $\lambda$ , например: 1.1, 1.2, 1.3, 1.5, 1.8, 2, 3, 5, 10. Как изменяется характер роста популяции? Нажмите F4, чтобы всегда видеть на экране предыдущую кривую роста. При каждом значении  $\lambda$  перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему?

2. Последовательно увеличивайте число поколений. Определите, сколько поколений проходит до “популяционного взрыва” при различных значениях  $\lambda$ . Используйте функции “Zoom” и “Координатная сетка”, чтобы увидеть характер роста популяции в начальный период.

3. Теперь исследуйте поведение модели при значениях  $\lambda < 1$  (например: 0.9, 0.8, 0.7, 0.5, 0.3, 0.1) и достаточно большой исходной величине популяции (например, 1000). Нажмите F4, чтобы всегда видеть на экране предыдущую кривую роста. При каждом значении  $\lambda$  перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему?

4. Последовательно увеличивайте число поколений. Определите, сколько поколений потребуется для вымирания популяции (будем считать, что это происходит, когда остается менее одной особи) при этих значениях  $\lambda$ ? Используйте для ответа на этот вопрос функции “Zoom” и “Координатная сетка”.

### **Исследование непрерывной модели**

1. При исходных значениях  $N_0 = 10$  и  $r = 0.1$  введите большее число поколений (например, 50 или 100). Нажмите <Enter> и рассмотрите полученную кривую роста. Перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему?

2. Нажав <Space Bar>, перейдите к окну с четырьмя графиками. Верхние два из них вы уже видели. Какие зависимости изображены на двух нижних? Что такое  $dN/dt$  и почему этот параметр линейно возрастает со временем? Что это означает и как связано с характером роста популяции? Почему зависимость  $dN/dt$  от времени выглядит на нижнем левом графике как прямая линия, параллельная оси абсцисс?

3. При одной и той же исходной величине популяции (например 10) последовательно используйте возрастающие значения  $r$ , например: 0.1, 0.2, 0.3, 0.5, 0.8, 1, 2, 3, 5. Как изменяется характер роста популяции? Нажмите F4, чтобы всегда видеть на экране предыдущую кривую роста. При каждом значении  $r$  перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему?

4. Последовательно увеличивайте число поколений. Определите, сколько поколений проходит до “популяционного взрыва” при различных значениях  $r$ ? Используйте функции “Zoom” и “Координатная сетка”, чтобы увидеть характер роста популяции в начальный период времени.

5. Теперь исследуйте поведение модели при значениях  $r < 0$  (например:  $-0.1$ ,  $-0.2$ ,  $-0.3$ ,  $-0.5$ ,  $-0.8$ ,  $-1$ ,  $-2$ ,  $-3$ ,  $-5$ ) и достаточно большой исходной величине популяции (например, 1000). Нажмите F4, чтобы всегда видеть на экране предыдущую кривую роста. При каждом значении  $r$  перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему?

6. Последовательно увеличивайте число поколений. Определите, сколько поколений потребуется для вымирания популяции (будем считать, что это происходит, когда остается менее одной особи) при этих значениях  $r$ ? Используйте для ответа на этот вопрос функции “Zoom” и “Координатная сетка”.

### **Рекомендуемая литература**

- Бигон, М., Дж. Харпер и К. Таунсенд. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, том 1 – с. 219–226.  
Гиляров, А. М. Популяционная экология. М.: Изд. МГУ, 1990, с. 74–77.  
Одум, Ю. Экология. М.: Мир, 1988, том 2 – с. 22–30.  
Пианка, Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981, с. 124–128.

## 2. Ограниченный (зависимый от плотности) рост популяции. Логистическая модель (Logistic Population Growth)

При моделировании зависимой от плотности динамики популяции предполагают, что существует некоторая обратная связь между удельной мгновенной скоростью роста ( $r$ ) и числом особей в популяции ( $N$ ), т.е. при возрастании численности скорость прироста в пересчете на одну особь уменьшается, что обычно и наблюдается в природных условиях. Эта обратная зависимость может, в принципе, принимать любую математическую форму. Однако, если мы допустим, что она линейна, то получим самую простую модель ограниченного роста популяции – логистическую.

Предположим, что в данных условиях среды наличные ресурсы могут обеспечивать существование в популяции не более  $K$  особей. Таким образом,  $K$  – это предельная плотность насыщения, или иначе поддерживающая емкость среды (*environmental carrying capacity*) для данной популяции. Тогда величина  $(K - N)$  является мерой неиспользованной популяцией в данный момент емкости среды, а  $(K - N)/K$  – это доля всей емкости среды, остающаяся в данный момент в распоряжении растущей популяции. Предположим, что удельная скорость роста популяции прямо пропорциональна доле неиспользованной емкости среды. В этом случае рост популяции описывает следующее уравнение:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r_{\max} \frac{K - N}{K} \quad (6)$$

Ясно, что мгновенная удельная скорость роста популяции  $dN/Ndt$  максимальна ( $r = r_{\max}$ ) когда  $N = 0$  и  $(K - N)/K = 1$ , и равна нулю при  $N = K$  и  $(K - N)/K = 0$ . Это означает, что популяция прекращает рост при достижении численности  $K$ , когда среда обитания оказывается полностью занятой.

В непрерывной модели, описываемой дифференциальным уравнением 6, параметр  $r$  – это мгновенная удельная скорость роста, однако, ее численное значение всегда определяют по отношению к какому-либо конечному промежутку времени. Для того, чтобы упростить сравнение с аналогичными дискретными моделями, мы приравняем этот интервал к средней продолжительности одного поколения.

Рассматриваемая модель предполагает, что изменение плотности популяции немедленно сказывается на скорости ее роста. На самом деле реалистичнее было бы предполагать, что эта обратная связь действует

с некоторым запаздыванием. Действительно, при увеличении плотности популяции сокращение количества доступных ресурсов может сказаться не столько на благополучии данного поколения особей, сколько на выживаемости и плодовитости их потомков. Мы можем ввести в нашу модель подобное запаздывание, если предположим, что изменения плотности популяции сказываются на скорости ее роста не сразу, а через одно, два или более поколений:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r_{\max} \frac{K - N_{(t-T)}}{K} \quad (7)$$

В этом уравнении скорость роста популяции зависит от ее численности в момент  $(t - T)$ , где  $T$  – это время запаздывания (time lag) обратной связи, измеряемое числом поколений. Даже столь простая модель позволяет выявить основные эффекты запаздывания на динамику роста популяции.

Простейшая модель ограниченного роста популяции с дискретными поколениями может быть, по аналогии с непрерывной логистической моделью, представлена следующим конечным разностным уравнением:

$$N_{t+1} = N_t e^{r(1 - N_t/K)} \quad (8)$$

Здесь  $N_{t+1}$  – величина популяции в поколении  $t + 1$ ,  $N_t$  – в предыдущем поколении,  $K$  – емкость среды, а  $r$  – это в данном случае не мгновенная, а конечная скорость роста (*finite rate of increase*), или коэффициент увеличения (*multiplicative growth factor*) популяции за одно поколение ( $r = \ln \lambda$ , где  $\lambda$  – коэффициент геометрического роста популяции – см. раздел 1). Поскольку данное уравнение моделирует рост в дискретных поколениях, зависимость от плотности обратная связь не является в нем непрерывной. В связи с этим возникают интересные эффекты, которые не могут проявляться в непрерывной модели.

## Практическая работа с логистическими моделями

### Пояснения к окну ввода параметров модели

Выберите *Непрерывную (Continuous)*, *Непрерывную с запаздыванием (Lagged Continuous)* или *Дискретную (Discrete)* модели и введите их параметры:

$N_0$  – Начальная численность популяции; по умолчанию  $N_0 = 5$ ; интервал возможных значений от 1 до 10000; может быть как меньше, так и больше  $K$ .

$K$  – Предельная емкость среды; интервал возможных значений от 0 до 10000.

- $r$  – Удельная мгновенная скорость роста популяции, или (в дискретной модели) коэффициент увеличения популяции за одно поколение ( $r = \ln \lambda$ , или  $r = \ln R_0$ ); значение  $r$  должно быть положительным и лежать в интервале от 0 до 5. Исследование моделей разумно начинать с интервала  $0 < r < 1$ , а затем попробовать более высокие значения  $r$ .
- $T$  – Задержка проявления зависимых от плотности эффектов, т.е. время запаздывания обратной связи, измеряемое числом поколений; может принимать значения от 0 до 5.

### **Исследование непрерывной модели**

1. При исходных значениях  $N_0 = 5$ ,  $K = 500$  и  $r = 0.2$  нажмите <Enter> и рассмотрите полученную кривую роста популяции. Перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему?

2. Нажав <Space Bar>, перейдите к окну с четырьмя графиками. Верхние два из них вы уже видели. Почему скорость роста популяции  $dN/dt$  имеет такую зависимость от времени? Что это означает и как связано с характером роста популяции? В какой момент времени скорость роста максимальна и почему? Почему зависимость  $dN/Ndt$  от времени выглядит именно так, как это изображено на нижнем левом графике?

3. При одной и той же исходной величине популяции (например, 5) и емкости среды (например, 500) последовательно используйте возрастающие значения  $r$ , например: 0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.8, 1, 2, 3, 5. Как изменяется при этом характер роста популяции? Нажмите F4, чтобы всегда видеть на экране предыдущую кривую роста. При каждом значении  $r$  перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему? Как и почему изменяются при увеличении  $r$  зависимости  $dN/dt$  и  $dN/Ndt$  от времени? Используйте функцию “Zoom”, чтобы увидеть характер роста популяции в разные периоды времени.

4. Теперь исследуйте поведение модели в тех случаях, когда исходная численность особей (например, 1000) превышает емкость среды (например, 500); используйте те же значения  $r$  – 0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.8, 1, 2, 3, 5. Как изменяется при этом численность популяции и почему так происходит? При каждом значении  $r$  перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему? Как и почему изменяются при увеличении  $r$  зависимости  $dN/dt$  и  $dN/Ndt$  от времени?

### **Исследование непрерывной модели с запаздыванием**

1. Сравните рост популяции при отсутствии и наличии запаздывания (lag) обратной связи. Для этого включите функцию F4. При исходных

значениях  $N_0 = 5$ ,  $K = 500$  и  $r = 0.2$  получите сначала кривую роста популяции без запаздывания, а затем перейдите к модели с запаздывания и опять нажмите <Enter>. Как изменяется при наличии запаздывания обратной связи характер роста популяции?

2. При одной и той же исходной численности популяции (например, 5), емкости среды (например, 500) и величине запаздывания (например, в 1 поколение) последовательно вводите возрастающие значения  $r$ , например: 0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.8, 1, 1.3, 1.5, 1.7, 2, 3, 5. (Обязательно используйте при этом функцию F4). Как изменяется характер роста популяции при увеличении  $r$ ? Почему возникают колебания численности? При каких значениях  $r$  они затухают со временем, а при каких продолжают- ся без затухания?

3. Теперь при небольших значениях  $r$  (от 0 до 0.2) последовательно увеличивайте время задержки обратной связи от 1 до 5 поколений. Что при этом происходит? Почему возникают затухающие колебания? При максимальной величине запаздывания (5) сделайте  $r$  немного больше: 0.3, затем 0.4, 0.5, 0.6. Что происходит? Почему уже при небольших  $r$  колебания численности становятся столь значительными? Теперь сделайте  $r = 1$ . Почему популяция вымерла после первого пика численности?

4. Исследуйте поведение модели в тех случаях, когда исходная численность особей (например, 1000) превышает емкость среды (например, 500); используйте те же значения  $r$  – 0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.8, 1, 2, 3, 5. Как изменяется при этом численность популяции и почему так происходит? После этого определите влияние величины запаздывания сначала при небольших значениях  $r$ , потом при более высоких (как в п. 3). Объясните полученные результаты.

### **Исследование дискретной модели**

1. При исходных значениях  $N_0 = 5$ ,  $K = 500$  и  $r = 0.2$  нажмите <Enter> и рассмотрите полученную кривую роста популяции. Перейдите к полулогарифмическому масштабу и обратно – что изменяется на графике и почему?

2. При одной и той же исходной величине популяции (например 5 особей) и емкости среды (например, 500 особей) последовательно используйте возрастающие значения  $r$ , например: 0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.8, 1, 2, 3, 5 (помните, что при этом геометрический коэффициент роста популяции  $\lambda$ , или, что в данном случае одно и то же, чистая скорость воспроизводства  $R_0$ , возрастает от 0 до 100000). Нажмите F4, чтобы всегда видеть на экране предыдущую кривую роста. Как изменяется характер роста популяции с увеличением  $r$ ? Почему возникают колебания численности? При каких значениях  $r$  колебания затухают, а при каких

становятся незатухающими? Отличается ли механизм возникновения колебаний в популяции с дискретными поколениями от ситуации, которую вы наблюдали в непрерывной модели с запаздыванием?

3. Теперь исследуйте поведение модели в тех случаях, когда исходная численность особей (например, 1000) превышает емкость среды (например, 500); используйте те же значения  $r = 0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.8, 1, 2, 3, 5$ . Как изменяется при этом численность популяции и почему так происходит?

## Рекомендуемая литература

Бигон, М., Дж. Харпер и К. Таунсенд. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, том 1 – с. 320–323.

Гиляров, А. М. Популяционная экология. М.: Изд. МГУ, 1990, с. 86–92.

Одум, Ю. Экология. М.: Мир, 1988, том 2 – с. 30–41.

Пианка, Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981, с. 128–133.

## 3. Рост популяции, обладающей возрастной структурой (Age-Structured Population Growth)

В большинстве реальных популяций вероятность гибели и плодовитость организмов разного возраста неодинаковы. Эта зависимость выживаемости и репродуктивных способностей особей от возраста может быть представлена в виде когортной или статической *таблицы выживания и плодовитости (life table and fecundity schedule)*. Когортная таблица описывает динамику выживания и размножения совокупности особей, родившихся в одно время – *когорты*. *Статическая*, или *моментальная* таблица характеризует возрастной состав и плодовитость особей разных возрастных классов во всей популяции в данный момент времени. При наличии когортной таблицы мы можем вычислять следующие основные параметры, характеризующие динамику численности когорт и всей популяции (статическая таблица позволяет оценивать их значения лишь с некоторым приближением):

1. *Чистая*, или *основная скорость размножения* (воспроизводства) (*net or basic reproductive rate*), определяемая как число потомков, произведенных за все время существования когорты, в среднем на одну особь исходной численности когорты:

$$R_0 = \sum l_x m_x \quad (9)$$

2. *Средняя продолжительность поколения (mean generation length),* или точнее *когортное время генерации (cohort generation time)*, определяемое как средний возраст особи, в котором она производит свое потомство (не путать с продолжительностью жизни!):

$$G = \frac{\sum l_x m_x x}{R_0} \quad (10)$$

3. *Удельная мгновенная скорость роста популяции* (см. раздел 1, уравнение 3) может быть приближенно определена как:

$$r = (\ln R_0)/G \quad (11)$$

или же вычислена с любой степенью точности из уравнения Эйлера, иногда называемого также уравнением Лотки:

$$1 = \sum e^{-rx} l_x m_x \quad (12)$$

В уравнениях 9–12:  $x$  – возрастной класс,  $l_x$  – доля когорты, дожившая до начала данного возрастного класса,  $m_x$  – средняя плодовитость (т.е. число потомков) особи данного возрастного класса.

Кроме того по таблице выживания и плодовитости можно определить так называемую *репродуктивную ценность (reproductive value) особи* в возрасте  $a$ , т.е. специфическое для каждого возраста ожидание будущего потомства с учетом плодовитости и смертности в последующих возрастах:

$$V_a = \sum_{x=a} (l_x/l_a) m_x \quad \text{или} \quad V_a = \sum (l_x m_x) / l_a \quad (13)$$

где  $l_a$  – доля когорты, дожившая до начала возраста  $a$ .

На основе возрастной таблицы выживания и плодовитости можно создать вполне реалистичную компьютерную модель роста популяции с перекрывающимися поколениями и определенной возрастной структурой, и исследовать особенности динамики такой популяции при различных условиях.

Рассмотрим популяцию вида с многолетним жизненным циклом, в которой особи производят потомство более или менее синхронно один раз в год (примером могут служить очень многие позвоночные животные и растения). В такой ситуации логично измерять возраст особей и промежутки времени в нашей модели в целых годах. Число возрастных классов, таким образом, соответствует числу когорт, сосуществующих в данной популяции, и одновременно равно максимальной продолжительности жизни (в целых годах) особей нашей популяции. Предположим далее, что в рассматриваемой популяции возрастная динамика выживаемости (значения  $l_x$ ) и плодовитости (значения  $m_x$ ) особей разных когорт одинакова, т.е. от поколения к поколению не изменяется, поскольку все внеш-



ние условия стабильны. В такой ситуации когортные и статические таблицы выживания и плодовитости оказываются идентичными.

Модель рассчитывает динамику популяции по статической таблице выживания и плодовитости следующим образом. В начальный момент все возрастные классы (т.е. разные когорты) могут содержать любое произвольное число особей. В начале каждого интервала времени  $T$  (т.е. в рассматриваемом примере в начале каждого года) особи всех классов (когорт), кроме нулевого, производят потомков в количестве, соответствующем их возрастной плодовитости (т.е. определяемому как произведение  $N_x m_x$ ); все эти потомки в сумме и образуют нулевой возрастной класс (т.е. новую когорту особей), присутствующий в популяции в начале данного интервала. Таким образом, в начале каждого интервала число особей в нулевом классе равно суммарной плодовитости особей всех остальных классов (когорт), т.е.  $\sum N_x m_x$ . Далее в течение этого интервала (года) численность особей каждого возрастного класса (когорты) сокращается из-за смертности (величина которой определяется соответствующим значением из столбца  $l_x$  когортной таблицы выживания), и они все переходят в следующий возрастной класс, присутствующий в начале следующего промежутка времени (года), т.е. выжившие особи 0-го класса образуют в начале следующего интервала 1-й класс, особи 1-го класса образуют 2-й, 2-го – 3-й, и так далее вплоть до последнего возрастного класса (когорты), который полностью вымирает. Выжившие особи размножаются в начале следующего интервала и образуют новый нулевой возрастной класс, как это описано выше.

Всю эту процедуру следует повторить многократно, чтобы получить распределение числа особей по возрастам (в абсолютных величинах и в долях от  $N_t$ ) и общую численность особей в популяции ( $N_t = \sum N_x$ ) для нескольких последовательных интервалов (т.е. лет). Это можно сделать даже вручную, рассчитывая численность особей непосредственно по таблице, однако, наша компьютерная программа делает это гораздо быстрее и более простым (для нее!) способом, представляя состав популяции в виде вектора, элементами которого являются числа особей в каждом возрастном классе. Для того, чтобы получить распределение особей в следующий интервал времени, этот вектор необходимо умножить на трансформационную матрицу (так называемую “Матрицу Лесли” – “Leslie Matrix”), включающую значения  $l_x$  и  $m_x$  из таблицы выживания и плодовитости.

Кроме того, программа вычисляет чистую скорость размножения (по уравнению 9), среднее когортное время генерации (по уравнению 10), приближенное (по уравнению 11) и точное (по уравнению 12) значения удельной скорости роста популяции при данных начальных условиях.

## Практическая работа с моделью

### **Пояснения к окну ввода параметров модели**

*Which output would you like to view?* – Перемещая курсор, выберите тот параметр (подробнее см. ниже), график которого вы хотели бы увидеть в первую очередь.

*How many age classes do you want to use?* – Введите число возрастных классов, которое вы хотели бы использовать – от 2 до 51.

*For  $N_x/\sum N_x$ , which age class do you want to view?* – Определите, для какого возрастного класса вы хотели бы построить график зависимости  $N_x/\sum N_x$  от  $T$ , и введите его номер.

*How many time intervals do you want to run?* – Введите число интервалов для моделирования – от 1 до 24 при небольшом числе возрастных классов; если же возрастных классов становится больше, максимально допустимое число интервалов времени уменьшается (в связи с ограничением возможного объема вычислений) до 5 когда классов 51.

Введите значения  $l_x$  и  $m_x$  для всех возрастных классов в соответствующие столбцы таблицы выживания и плодовитости. Величина  $l_x$  может принимать значения от 1 до 0 (с точностью до 3-го знака после запятой); среднее число потомков одной особи ( $m_x$ ) может принимать значения от 0 до  $1E10$ .

Определите первоначальный состав популяции в момент времени  $T_0$  путем введения числа особей каждого возрастного класса в столбец  $N_{x0}$ . Эта переменная может варьировать от 0 до  $1E10$ .

### **Пояснения к окну вывода результатов моделирования**

Модель позволяет исследовать следующие зависимости, характеризующие динамику популяции:

*Lambda vs. T* – Динамика изменений коэффициента геометрического роста популяции ( $\lambda$ ), вычисляемого отдельно для каждого интервала времени  $T$ .

*$\sum N_x$  vs. T* – Зависимость величины популяции (т.е. суммы числа особей во всех возрастных классах –  $\sum N_x$ ) от времени ( $T$ ).

*$N_x/\sum N_x$  vs. T* – Изменение во времени доли выбранного возрастного класса ( $x$ ) в общей численности популяции.

*$V_x$  vs. x* – Изменение репродуктивной ценности особей ( $V_x$ ) в зависимости от их возраста ( $x$ ).

*$N_x/\sum N_x$  vs. x* – Окончательная возрастная структура популяции (т.е. сложившаяся к началу последнего интервала), построенная в виде “пирамиды возрастов” (доля каждого возрастного класса в общем числе особей).

$x$  vs.  $N_x/\sum N_x$ ,  $T$  – Динамика возрастной структуры популяции во времени, построенная по относительной численности (доле) особей каждого возрастного класса в популяции. Если вы начнете анализ модели с этого параметра, то сможете постепенно увеличивать число интервалов времени ( $T$ ) и наблюдать за изменениями возрастной структуры популяции, которые будут при этом происходить.

$x$  vs.  $N_x$ ,  $T$  – Динамика возрастной структуры популяции во времени, построенная по абсолютной численности особей каждого возрастного класса в популяции.

*Tabular Output* – Динамика численности популяции по возрастным классам в течение всего времени в табличной форме – продолжение таблицы выживания и плодовитости в окне введения параметров модели.

Кроме того, в верхнем поле каждого графика можно увидеть вычисленные моделью значения чистой скорости воспроизводства ( $R_0$ ), среднего когортного времени генерации ( $G$ ), а также точной ( $r$ ) и приближенной ( $\ln R_0/G$ ) величины удельной мгновенной скорости роста популяции при данных начальных условиях.

### **Исследование модели**

1. Не задавайте слишком большое число возрастных классов, иначе вы не сможете проследить рост популяции в течение 10 и более интервалов времени. Удобнее всего работать с таблицей, содержащей 6–10 возрастных классов.

2. Вы можете использовать любые значения  $l_x$ ,  $m_x$  и  $N_x0$ . Однако, следует обязательно промоделировать три основных типа кривых выживания когорт в популяциях: (I) *тип дрозофилы, или человека* (выпуклая кривая) – незначительная смертность в начале жизни когорты, медленное повышение ее с возрастом и гибель большинства особей в последних возрастах; (II) *тип гидры* (прямая линия в логарифмическом масштабе) – одинаковая в течение всей жизни когорты вероятность гибели особей; (III) *тип устрицы* (вогнутая кривая) – высокая смертность в начале жизни когорты при постепенном уменьшении смертности с возрастом.

3. Для каждого из трех типов кривых выживания промоделируйте три формы распределения плодовитости по возрастам: (1) особи размножаются во всех или почти во всех возрастах (кроме нулевого в нашей модели), плодовитость незначительно зависит от возраста (примеры: многие водные беспозвоночные – моллюски, усоногие раки и др., долго живущие растения); (2) размножение происходит в самом конце жизни, т.е. в последнем возрасте, после чего особи гибнут (все однолетники, например, многие насекомые и растения); (3) размножение начинается после достижения некоторого возраста зрелости, причем плодовитость

сначала возрастает, а затем уменьшается до нуля, но неразмножающиеся особи еще могут прожить некоторое время (многие позвоночные, особенно высшие).

4. В каждом исследуемом случае (их должно быть, исходя из сказанного выше, не менее 9) подберите такие значения возрастной плодovitости, чтобы численность популяции: (1) возрастала ( $R_0 > 1$ ,  $r > 0$ ), (2) была стабильной ( $R_0 = 1$ ,  $r = 0$ ), (3) уменьшалась ( $R_0 < 1$ ,  $r < 0$ ). Попробуйте получить при этом одинаковые или хотя бы близкие значения  $R_0$  и  $r$  для растущих, а затем для сокращающихся популяций. Отличаются ли величины возрастной и суммарной (валовой) плодovitости в популяциях с различной возрастной структурой выживания и размножения? Попробуйте объяснить наблюдаемые различия.

5. Обратите внимание на то, что при любой заданной изначально возрастной структуре популяции она определенным образом изменяется, причем уже через несколько интервалов стабилизируется и далее не изменяется независимо от того, стабильна ли численность популяции, возрастает она или же уменьшается. Почему так происходит? Почему коэффициент  $\lambda$  сначала резко изменяется от интервала к интервалу, а затем его величина постепенно стабилизируется? От чего зависит время, необходимое стабилизации?

6. Рекомендуем при исследовании модели использовать также примеры конкретных организмов, предложенные преподавателем.

## Рекомендуемая литература

Бигон, М., Дж. Харпер и К. Таунсенд. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, том 1 – с. 192–203, 219–226.

Гиляров, А. М. Популяционная экология. М.: Изд. МГУ, 1990, с. 65–74, 77–83.

Одум, Ю. Экология. М.: Мир, 1988, том 2 – с. 11–22.

Пианка, Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981, с. 111–123.

## 4. Значение демографической стохастичности (Demographic Stochasticity: A Markovian Approach)

Величина и устойчивость природных популяций зависят не только от рождаемости ( $b$ ) и смертности ( $d$ ) особей, как это предполагается в простых детерминистских моделях, рассмотренных нами ранее. Даже если  $b > d$  и, следовательно, существует тенденция к росту численности, популяция может пострадать от неблагоприятных внешних факторов, таких как засуха, морозы, или ураганы. Кроме того, в любой популяции существует и некоторая внутренняя неопределенность относительно ближайших изменений ее численности, связанная со стохастической природой демографических процессов. Выживаемость и плодовитость конкретных особей в популяции может варьировать в очень широких пределах и быть зависимой от множества случайностей. Именно эти индивидуальные вариации продолжительности жизни и плодовитости особей и порождают так называемую *демографическую стохастичность*. Если популяция достаточно велика, то случайные процессы очень незначительно влияют на ее величину, и ими вполне можно пренебречь, вычисляя будущую численность на основе средних для популяции величин выживаемости и плодовитости (что мы и делали в рассмотренных ранее моделях). Однако, в маленьких популяциях, каковыми нередко являются популяции редких, исчезающих и охраняемых видов, отклонения, обусловленные индивидуальными и случайными различиями особей, могут быть весьма существенными.

Было предложено два концептуальных подхода к анализу демографической стохастичности в популяциях. Макартур и Вильсон (MacArthur and Wilson, 1967) разработали модель, в которой время измеряется столь малыми отрезками, что рождение или смерть даже одной особи оказывает влияние на величину популяции. Несмотря на то, что этим авторам удалось доказать наличие обратной зависимости среднего времени вымирания популяции от ее величины и отношения скорости роста к рождаемости ( $r/b$ ), их подход обладает некоторыми принципиальными ограничениями. Во-первых, столь малые приращения численности особей во времени несопоставимы с реальными изменениями числа умерших и родившихся особей. И, во-вторых, эта модель позволяла рассчитывать только среднее время до вымирания, но не его вероятность и характер распределения величины будущих популяций.

Второй подход к демографической стохастичности был совсем недавно предложен Джилпином (Gilpin, 1992), который использовал матрицу преобразования Маркова для того, чтобы предсказывать величину попу-

ляции в будущем. Базовая модель Джилпина, включенная в Populus, основана на предположении о независимости вероятностей рождений и смертей, однако марковский подход также позволяет моделировать отрицательную корреляцию между рождаемостью и смертностью, которая нередко наблюдается в природе.

В представленной модели предполагается, что особи в популяции умирают с некоторой вероятностью  $d$  и производят на свет выводок из  $C$  потомков с вероятностью  $b$ . Это означает, что каждая особь в течение очередного интервала времени (поколения) может: (1) погибнуть и не оставить потомства, (2) не погибнуть и не оставить потомства, (3) оставить потомство из  $C$  особей и погибнуть, (4) оставить потомство из  $C$  особей и не погибнуть. Поэтому для популяции, состоящей всего из одной особи, существует лишь 4 варианта возможных переходов – в состояния с численностью 0, 1,  $C$  и  $C + 1$  особей с вероятностью в  $d(1 - b)$ ,  $(1 - b)(1 - d)$ ,  $bd$  и  $b(1 - d)$ , соответственно. С увеличением числа особей в популяции количество возможных переходов и состояний значительно возрастает. Суммирование индивидуальных переходов всех особей позволяет создать так называемую *матрицу преобразования* для всей популяции.

Последующие расчеты по этой матрице дают распределение состояний популяции во времени, и позволяют оценивать вероятность вымирания популяций в зависимости от их первоначальных размеров, скорости роста, среднего размера выводка, а также предельной емкости среды обитания.

## Практическая работа с моделью

### **Пояснения к окну ввода параметров модели**

*Which plot do you want to view?* – Выберите тот вариант представления данных (подробнее см. ниже), который вы хотели бы увидеть в первую очередь.

*Do you want to step one generation at a time, or double the generation each iteration?* – Хотите ли вы продвигаться каждый раз на одно поколение, или же удваивать число поколений в каждом расчетном цикле? Выберите один из этих вариантов моделирования. Если вы выбираете *one at a time*, модель будет изображать на экране состояние популяции в каждом поколении, а в варианте *double* вы увидите ожидаемую картину через 1, 2, 4, 8, 16 и т.д. поколений, что позволит охватить значительно больший период, затратив меньше времени.

Теперь введите следующие параметры:

$K$  – Максимальная величина популяции, ограничиваемая емкостью среды обитания (от 1 до 60 особей).

$N_0$  – Исходная величина популяции (от 1 до 60 особей).

$C$  – Размер выводка (от 1 до 10 особей).

$b$  – Рождаемость, т.е. вероятность рождения потомства (выводка) каждой особью в течение данного интервала; может варьировать от 0 до 1.

$d$  – Смертность т.е. вероятность гибели особи в течение данного интервала; может варьировать от 0 до 1.

*Number of iterations* – Максимальное число расчетных циклов, которые вы планируете провести (минимум – 1, максимум – 100).

*View plot after how many iterations* – Число расчетных циклов между каждым демонстрируемым на экране промежуточным результатом.

Нажмите <Enter> и вы увидите результат первого расчетного цикла, после второго нажатия – результат второго цикла и т.д. Это будет повторяться до тех пор, пока вероятность вымирания популяции (= доля вымерших популяций) не достигнет единицы, либо не истечет заданное число расчетных циклов моделирования.

### **Пояснения к окну вывода результатов моделирования**

Программа демонстрирует результаты моделирования в виде трех диаграмм:

*Prob vs Size* – Распределение вероятностей достижения популяцией различной численности (в том числе и нулевой, т.е. вымирания) к данному поколению ( $t$ ).

*Extinction vs Time* – График зависимости вероятности вымирания популяции от времени, т.е. возрастания доли вымерших популяций в течение всего периода от первого и до последнего поколения.

*Prob vs Size, Time* – Распределение вероятностей достижения популяцией различных размеров в течение всего периода моделирования.

В верхней части экрана программа выводит величины исходных параметров, а также вычисленные значения скорости роста популяции ( $R$ ), средней рождаемости ( $\lambda$ ), доли популяций, вымерших к данному поколению (*Fraction Extinct*), и числа прошедших поколений (*Generation*).

### **Исследование модели**

1. Поработайте сначала с установками, введенными в модель по умолчанию (однако, максимальное число расчетных циклов лучше установить побольше, например 25). Проследите, сколько поколений необходимо для того, чтобы вероятность вымирания популяции достигла 100%.

2. Теперь введите более реалистичные установки, например,  $K = 20$ ,  $NO = 10$ . Максимальное число расчетных циклов установите на 50. Исследуйте, как влияют на вероятность вымирания популяции: (1) абсолютная величина рождаемости, (2) абсолютная величина смертности, (3) соотношение вероятностей гибели и размножения (т.е.  $b > d$ ,  $b = d$ ,  $b < d$ ), (4) размер выводка при разных значениях смертности и рождаемости. Для этого определите, сколько поколений необходимо для достижения 100% вероятности вымирания популяции при различных значениях  $b$ ,  $d$  и  $C$ .

3. Исследуйте, влияет ли на вероятность и сроки вымирания популяции ее исходная величина в 1, 2, 3, 5, 7 и 10 особей и  $K = 10$  при  $b > d$ ,  $b = d$  и  $b < d$  и различной величине  $C$ ? Как вы думаете, почему так происходит?

4. Теперь при одной и той же исходной численности особей, например 10, последовательно увеличивайте предельную емкость среды до 20, 30, 40, 50 и 60 особей. Как это влияет на вероятность и сроки вымирания популяции?

5. Постарайтесь объяснить характер динамики распределения вероятностей достижения популяцией различных размеров во времени при различных исходных установках, которые использовали при исследовании модели. В частности, что происходит с распределением, когда  $NO = 1$ ,  $NO \ll K$ ,  $NO \approx 1/2K$ ,  $NO = K$ ? Как изменяется эта картина при различных значениях  $b$ ,  $d$  и  $C$ ?

## 5. Модель межвидовой конкуренции Лотки-Вольтерры (Lotka-Volterra Competition)

Модели зависящего от плотности роста, такие как логистическое уравнение, описывают процесс внутривидовой конкуренции, при котором по мере увеличения численности особей ресурсы становятся все более ограничивающим фактором, и удельная скорость роста популяции уменьшается. Модель межвидовой конкуренции Лотки-Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926) построена на основе логистического уравнения и по существу несет в себе все его недостатки. Однако, несмотря на это, данная модель является наиболее простым и с исторической точки зрения очень важным способом анализа межвидовой конкуренции. Она может помочь выявить основные факторы, определяющие исход конкурентного взаимодействия двух видов.

Пусть  $N_1$  – численность популяции первого вида,  $N_2$  – численность второго, а предельные плотности насыщения и максимальные удельные ско-



рости роста этих популяций составляют, соответственно,  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $r_1$  и  $r_2$ . Предположим далее, что 10 особей вида 2 при конкуренции все вместе оказывают такое же ингибирующее влияние на вид 1, как одна особь вида 1. Это фактически означает, что каждая особь вида 2 использует лишь 1/10 емкости среды  $K_1$ , занимаемой каждой особью вида 1. Тогда совместное воздействие внутри- и межвидовой конкуренции на вид 1 будет равноценно воздействию  $(N_1 + N_2/10)$  особей вида 1. Константа 1/10 в данном выражении называется *коэффициентом конкуренции* и обозначается через  $\alpha$  (или через  $\alpha_{12}$  – “альфа один-два”). С помощью этого коэффициента, величина которого зависит, прежде всего, от степени сходства потребностей видов в тех или иных ресурсах, оценивают конкурентное воздействие вида 2 на вид 1 в расчете на одну особь. Умножая  $N_2$  на  $\alpha$ , мы выражаем это воздействие через эквивалентное число особей  $N_1$ . Обратите внимание, что  $\alpha < 1$  означает, что вид 2 оказывает меньшее подавляющее влияние на вид 1, чем вид 1 на самого себя, а  $\alpha > 1$  означает, что ингибирующее воздействие со стороны вида 2 на вид 1 выражено в большей степени, чем со стороны особей своего вида. Аналогичным образом конкурентное воздействие вида 1 на вид 2 выражают коэффициентом  $\beta$  (или по другой терминологии  $\alpha_{21}$  – “альфа два-один”).

Важнейшим преобразованием логистического уравнения в модели Лотки-Вольтерры является замена  $N_1$  в скобках на выражение “ $N_1$  плюс число эквивалентов  $N_1$ ”, т.е. на  $(N_1 + \alpha N_2)$ . Тогда логистическое уравнение роста для первого вида можно записать следующим образом:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{\{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)\}}{K_1}$$

или:

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha N_2)}{K_1} \quad (14a)$$

и для второго вида:

$$\frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2 (K_2 - N_2 - \beta N_1)}{K_2} \quad (14б)$$

Из двух уравнений 14а и 14б и состоит модель Лотки-Вольтерры.

При исследовании свойств этой модели, мы должны, прежде всего, ответить на вопрос: при каких условиях увеличивается или уменьшается численность каждого вида? Для этого нужно построить диаграммы, на которых могут быть изображены все возможные сочетания численностей вида 1 и вида 2, т.е. значений  $N_1$  и  $N_2$ . На таких графиках, обычно

называемых *фазово-плоскостными диаграммами*, или *фазовыми портретами*, значения  $N_1$  отложены по оси абсцисс, а  $N_2$  – по оси ординат, так что численность обоих видов снижается вниз и влево, а возрастает вверх и вправо. Одни сочетания  $N_1$  и  $N_2$  будут вызывать увеличение численности вида 1 и(или) вида 2, тогда как другие будут приводить к уменьшению численности вида 1 и(или) вида 2. Кроме того, для каждого вида можно провести *изоклину*, т.е. линию, соединяющую точки, в которых скорость роста популяции данного вида равна нулю. Изоклина отделяет на диаграмме те сочетания  $N_1$  и  $N_2$ , при которых наблюдается рост популяции данного вида, от тех сочетаний, при которых популяция вида сокращается.

Для того, чтобы провести изоклину для вида 1, воспользуемся тем, что на этой линии по определению  $dN/dt=0$ . Поэтому из уравнения 1а следует:

$$r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha N_2) = 0$$

Это выражение справедливо в трех случаях: (1) когда удельная скорость роста популяции ( $r_1$ ) равна нулю, (2) когда численность популяции ( $N_1$ ) равна нулю и (3) когда

$$K_1 - N_1 - \alpha N_2 = 0,$$

что можно записать как

$$N_1 = K_1 - \alpha N_2 \tag{15}$$

Другими словами, в любой точке прямой линии, которую описывает это уравнение,  $dN/dt = 0$ . Следовательно, эта линия и является изоклиной для вида 1, а поскольку она представляет собой прямую, то ее можно провести, определив всего две точки и затем соединив их. Так, из уравнения 2 следует, что:

при  $N_1 = 0, N_2 = K_1/\alpha$  (точка на оси ординат)

при  $N_2 = 0, N_1 = K_1$  (точка на оси абсцисс)

Соединив эти две точки, получим изоклину для вида 1. Точно таким же образом определим условия, которые приводят к увеличению или уменьшению вида 2 и проведем изоклину для него:

при  $N_2 = 0, N_1 = K_2/\beta$  (точка на оси абсцисс)

при  $N_1 = 0, N_2 = K_2$  (точка на оси ординат)

Для того, чтобы в этой модели определить исход конкуренции, необходимо изоклины для двух видов провести на одной диаграмме, что даст возможность предсказывать поведение обеих популяций.

## Практическая работа с моделью Лотки-Вольтерры

### Пояснения к окну ввода параметров модели

*Which plot would you like to view? – Какой график вы хотели бы видеть?*

Модель представляет результаты своей работы в виде двух диаграмм. Поэтому сначала необходимо выбрать ту из них, которую вы хотите увидеть в первую очередь:

$N$  vs  $T$  – динамика численности видов во времени.

$N_1$  vs  $N_2$  – фазово-плоскостная диаграмма.

Далее следует выбрать один из двух вариантов работы модели:

**Run to steady state** – провести расчеты до достижения устойчивого состояния.

**or until  $t = 100$**  – провести расчеты до момента времени  $t = 100$ . Значение  $t$  составляет 100 по умолчанию, но может быть установлено в интервале от 0.001 до  $10^6$ . Это позволяет исследовать промежуточные результаты процесса конкуренции. Мы рекомендуем вам начать с первого варианта работы модели.

*Please, enter the values for ... Species 1... Species 2* – для каждого из двух видов введите значения следующих параметров:

$N_0$  – Начальная численность популяции. Интервал возможных значений от 0 до 10000. Может быть как меньше, так и больше  $K$ . По умолчанию  $N_{01} = 10$ ,  $N_{02} = 20$ .

$r$  – Удельная мгновенная скорость роста популяции; интервал возможных значений от 0 до 5. По умолчанию  $r_1 = 0.9$ ,  $r_2 = 0.5$ .

$K$  – Предельная емкость среды. Интервал возможных значений от 0 до 10000. По умолчанию  $K_1 = 500$ ,  $K_2 = 700$ .

$\alpha$ ,  $\beta$  – Коэффициенты конкуренции. Интервал возможных значений от 0 до 100. По умолчанию  $\alpha = 0.6$ ,  $\beta = 0.7$ .

### Пояснения к окну вывода результатов моделирования

$N$  vs  $T$  – Динамика численности популяций двух видов в течение процесса конкуренции. В типичном случае, когда  $N_0$  меньше поддерживающей емкости среды, обе популяции будут расти до тех пор, пока зависимые от плотности эффекты не станут достаточно значимыми и не начнет проявляться результат конкуренции. После этого, в зависимости от выбранных значений параметров, будет либо происходить конкурентное вытеснение одного вида другим, либо возникнет ситуация сосуществования видов на определенном уровне их численностей.

$N_1$  vs  $N_2$  – Фазовая диаграмма, на которой проведены изоклины для популяций обоих видов и траектория ( $N_2$  по отношению к  $N_1$ ), которую прошли популяции при конкурентном взаимодействии.

## **Исследование модели**

1. Сначала запустите модель со значениями параметров, установленными по умолчанию. Внимательно рассмотрите обе диаграммы. К какому результату приводит конкуренция? Как это можно определить по фазовой диаграмме? Где находится точка равновесия между конкурирующими популяциями?

2. Исследуйте фазовую диаграмму с помощью функции “Анализ стабильности”, для чего нажмите <Alt+S>. Вы можете выбрать с помощью курсора любое начальное сочетание численностей обеих популяций и проследить за их конкуренцией в этих условиях – она будет представлена траекторией, проведенной из выбранной точки к точке равновесия (если таковая имеется при выбранных параметрах).

3. Если вы разобрались с поведением модели, то можете вводить различные значения параметров и исследовать получаемые при этом результаты. Используйте функцию F4, чтобы сравнивать результаты двух последовательных циклов моделирования.

**Основное задание**, которое вам необходимо выполнить на занятии, состоит в следующем. Известно, что теоретически возможны 4 исхода конкуренции между двумя популяциями: (1) вид 1 является более сильным конкурентом и при любых начальных условиях вытесняет вид 2, а сам достигает предельной плотности насыщения; (2) более сильным конкурентом является вид 2, который всегда вытесняет вид 1; (3) в зависимости от первоначальных значений численности либо первый вид вытесняет второй, либо происходит обратное; возможно сосуществование конкурирующих популяций, но оно неустойчиво, и даже при небольшом отклонении от точки равновесия один из видов обязательно вытесняет другой; (4) существует устойчивое равновесное сочетание численностей обоих видов, к которому популяции стремятся при любых первоначальных значениях их численности.

Исследуйте поведение модели при различных значениях основных параметров и определите условия, необходимые для реализации всех четырех исходов конкурентной борьбы. Как располагаются изоклины видов в этих четырех случаях? Нарисуйте четыре варианта фазовой диаграммы у себя в тетради. Теперь, исходя из взаимного расположения изоклин видов на этих диаграммах, представьте в математической форме те соотношения между параметрами  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $\alpha$  и  $\beta$ , которые обеспечивают реализацию всех четырех исходов конкуренции. Ответьте на вопросы:

1. В каком варианте один из видов оказывает большее ингибирующее влияние на своего конкурента, чем этот последний сам на себя?
2. В каком варианте оба вида сильнее влияют на конкурента, чем на особей своего вида, т.е. чем сами страдают от внутривидовой конкуренции?

3. В каком варианте оба вида в меньшей степени влияют на конкурента, чем на особей своего вида, т.е. чем сами страдают от внутривидовой конкуренции?

## Рекомендуемая литература

- Бигон, М., Дж. Харпер и К. Таунсенд. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, том 1 – с. 351–359.  
Гиляров, А. М. Популяционная экология. М.: Изд. МГУ, 1990, с. 151–159.  
Пианка, Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981, с. 195–203.

## 6. Модели конкуренции при дифференциальном использовании ресурсов (Resource Competition Models)

Все организмы являются потребителями, и большинство из них рискует быть, в свою очередь, съеденным другими организмами. Механизмы взаимодействия ресурсов и их потребителей могут, таким образом, быть важнейшими факторами, определяющими формирование видового состава и разнообразия естественных сообществ. Понимание этих механизмов может позволить предсказывать динамику и результаты межвидовых взаимодействий.

Ресурс может быть определен как вещество, организм или иной материальный объект, который потребляет, или иным образом использует организм, что приводит к росту удельной скорости роста его популяции при увеличении доступности ресурса. Если вид потребляет единственный ограниченный ресурс, его популяция может в конечном счете достигнуть равновесия, при котором скорость роста популяции равна скорости ее убыли, а скорость пополнения ресурса в среде равна скорости его потребления. В состоянии равновесия, когда  $dN/Ndt = 0 = dR/dt$ , прирост популяции равен ее убыли, а скорость поступления ресурса равна скорости его потребления. Это равновесие может быть достигнуто только при одной специфической концентрации ограниченного ресурса, обозначаемой как  $R^*$ . Таким образом,  $R^*$  – это концентрация ресурса, необходимая популяции вида для обеспечения прироста, уравнивающего ее убыль. Одновременно это такая концентрация, до которой уровень ресурса может быть снижен потребляющей его популяцией при достижении равновесия.

## Конкуренция за единственный необходимый ресурс (Competition for Single Essential Resource)

Когда несколько видов потребляют один и тот же ограниченный ресурс, равновесный результат их конкуренции будут определять значения  $R^*$  для этих видов. Вид с самым низким  $R^*$  в состоянии равновесия вытеснит все другие из местообитания.

Эту ситуацию можно лучше понять на примере простейшей модели взаимодействия потребитель-ресурс. Хотя разработано много подобных моделей, существует одна простая версия, которую успешно применяли ко множеству организмов. Она состоит из двух уравнений:

$$dN_i/N_i dt = r_i R/(R + k_i) - m_i \quad (16)$$

$$dR/dt = a(S - R) - \sum_{i=1, n} [N_i C_i (dN_i/N_i dt + m_i)] \quad (17)$$

Уравнение 16 описывает зависимость скорости роста популяции от наличного количества ресурса, а уравнение 17 – динамику концентрации ресурса в среде в зависимости от скорости его потребления организмами и скорости возобновления. В уравнениях 16 и 17:

$i$  – порядковый номер вида;

$N_i$  – плотность популяции вида  $i$  (выраженная как число особей на единицу площади, или же как биомасса на единицу площади);

$R$  – концентрация, или доступность ограниченного ресурса в среде обитания;

$r_i$  – максимально возможная при полной обеспеченности ресурсом удельная скорость роста вида  $i$ ;

$k_i$  – концентрация ресурса, при которой вид  $i$  достигает половины своей максимальной скорости роста;

$m_i$  – смертность, или скорость убыли, присущая популяции вида  $i$ ;

$S$  – точка пополнения (*supply point*) для среды обитания, соответствующая максимально возможной концентрации ресурса в среде обитания;

$a$  – константа, определяющая скорость, с которой ресурс в среде обитания переходит из недоступной в доступную форму;

$C_i$  – константа, характеризующая скорость и эффективность потребления ресурса видом  $i$  (фактически это количество ресурса, необходимое для продуцирования одной новой особи).

Если уравнения 16 и 17 решить для состояния равновесия, то:

$$R_i^* = k_i m_i / (r_i - m_i) \quad (18)$$

Интересное упражнение, которое может быть выполнено с моделью конкуренции за единственный ограниченный ресурс, состоит в том, чтобы изменяя значения  $k$ ,  $m$  и  $r$  для нескольких видов, определить, может ли каждый вид довести концентрацию ресурса до свойственного этому виду

уровня  $R^*$  в условиях изолированного роста (т.е. в монокультуре), и верно ли предсказание, что вид с более низким  $R^*$  является превосходящим конкурентом в условиях совместного культивирования.

## Конкуренция за незаменимые ресурсы (Competition for Essential Resources)

Описанную выше модель можно модифицировать для того, чтобы включить в рассмотрение ситуацию конкуренции за два и более ограниченных ресурса. Возможно рассмотрение множества таких вариантов, потому что виды могут реагировать на наличие нескольких ресурсов по-разному. Один из возможных ответов – тот, что демонстрируют растения по отношению к минеральным питательным веществам и свету. Эти ресурсы являются для них *необходимыми*, или *незаменимыми* (*essential resources*), а в таких случаях скорость роста растения целиком зависит от одного из них, а именно того, что поступает в самом низком количестве по сравнению с потребностью. Таким образом, скорость роста растения в конкретных условиях определяет концентрация именно того ресурса, который обеспечивает самую низкую скорость роста по сравнению с другими наличными ресурсами.

Эти условия можно включить в модель, модифицировав уравнения 16 и 17 следующим образом:

$$dN_i/N_i dt = \text{MIN}_{j=1,2} [r_i R_j / (R_j + k_{ij}) - m_i] \quad (19)$$

$$dR_j/dt = a(S_j - R_j) - \sum_{i=1,n} [N_i C_{ij} (dN_i/N_i dt + m_i)] \quad (20)$$

Функция MIN в уравнении 19 означает, что скорость роста вида  $i$  определяет тот из нескольких ресурсов  $j$ , который в данных условиях обеспечивает более низкую потенциальную скорость роста. Два и более видов могут устойчиво сосуществовать при потреблении нескольких незаменимых ресурсов только в том случае, если они ограничены разными ресурсами и каждый, относительно других видов, потребляет большее количество именно того ресурса, который его ограничивает.

Результат конкуренции за незаменимые ресурсы зависит от их относительной доступности, определяемой в данной среде обитания соотношением скоростей пополнения ресурсов и видоспецифичных скоростей их потребления. При полном отсутствии потребления ресурса его концентрация в среде обитания могла бы достичь некоторого максимального значения, обычно называемого *точкой пополнения* (*supply point*) ресурса и обозначаемого буквой  $S$  ( $S_1$ ,  $S_2$  и  $S_3$  для ресурсов 1, 2 и 3). Природу конкуренции за незаменимые ресурсы легче всего понять, анализируя ее результаты при различных значениях точек пополнения. Для этого на диаграмме, построенной в координатах концентраций двух

(или трех) ресурсов, необходимо для каждого вида провести *изоклину нулевого прироста (zero-net-growth isocline)*, т.е. линию, соединяющую все точки с такими сочетаниями концентраций ресурсов, которые обеспечивают нулевой прирост (когда  $dN/dt = 0$ ), т.е. стабильность популяции данного вида. Для каждого вида в данных условиях существует только одна такая изоклина. В зависимости от положения изоклин видов и точки пополнения на диаграмме исход конкуренции будет различным. Программа моделирует процесс конкуренции и проводит на диаграмме траекторию  $R_1 - R_2$  (или  $R_1 - R_2 - R_3$ ), т.е. линию, показывающую изменения концентраций двух (или трех) ресурсов во времени вплоть до достижения равновесия.

### **Конкуренция за взаимозаменяемые ресурсы, потребляемые в манере переключения (Competition for Switching Resources)**

В то время как ресурсы, потребляемые растениями, совершенно необходимы для их питания, ресурсы, используемые животными, большей частью являются *взаимозаменяемыми (substitutable resources)*. Таким образом, животное может существовать, потребляя только один из ресурсов. Возможно множество вариантов влияния двух или нескольких взаимозаменяемых ресурсов на скорость роста популяции. Животное может использовать все ресурсы, то-есть быть генералистом. В этом случае изоклины нулевого прироста будут прямолинейными. В противоположной ситуации маленькое животное, живущее в неоднородной (мозаичной) среде, может специализироваться на одном ресурсе и потреблять только его. Это могло бы оказаться для него выгодным в том случае, когда поиск и потребление обоих ресурсов одновременно требует больших затрат. Такие затраты могут включать энергетическую стоимость передвижения от одного участка до следующего, риск гибели от хищников во время таких перемещений, и т.п. Если животные используют разные ресурсы по-очередно, специализируясь на каждом из них в течение некоторого времени, это называется *фуражировкой в манере переключения (foraging in a switching manner)*. В предельном случае животное должно потреблять всегда только один из ресурсов, а именно тот, который в данный момент обеспечивает наибольшие выгоды.

Модель конкуренции за взаимозаменяемые ресурсы между популяциями животных, которые добывают корм в манере переключения, можно представить в виде двух уравнений, первое из которых описывает скорость роста популяции:

$$dN_i/N_i dt = \text{MAX}_{j=1,2} [r_j R_j / (R_j + k_{ij}) - m_i] \quad (21)$$



Здесь функция MAX означает, что скорость роста вида  $i$  определяет тот из нескольких ресурсов  $j$ , который в данных условиях обеспечивает наибольшую потенциальную скорость роста. Динамику концентрации ресурсов описывает второе уравнение, которое имеет вид

$$dR_j/dt = a(S_j - R_j) - \sum_{i=1,n} [N_i C_{ij} (dN_i/N_i dt + m_i)] \quad (22a)$$

в тех случаях, когда ресурс  $j$  в данный момент обеспечивает наибольшую скорость роста, или же

$$dR_j/dt = a(S_j - R_j) - \sum_{i=1,n} [0] \quad (22б)$$

если ресурс  $j$  в данный момент обеспечивает наименьшую скорость роста.

Пожалуйста обратите внимание, что эта модель предполагает, что в любой данный момент каждый вид потребляет только один ресурс – тот, который обеспечивает ему более высокую скорость роста.

## Практическая работа с моделями

### Пояснения к окну ввода параметров модели

*Which model do you wish to use? – Какую модель вы хотите использовать?* Выберите одну из трех предлагаемых моделей конкуренции: *single* – за единственный ограниченный ресурс, *essential* – за незаменимые ресурсы, *switching* – за взаимозаменяемые ресурсы при фуражировании в манере переключения.

*Which plot would you like to view? – Какой график вы хотели бы видеть?* Следует выбрать ту из четырех диаграмм, представляющих результаты работы модели (см. ниже), которую вы хотите увидеть в первую очередь.

Далее следует выбрать один из двух вариантов работы модели:

**Run to steady state** – провести расчеты до достижения устойчивого состояния.

**or until  $t = 100$**  – провести расчеты до момента времени  $t = 100$ . Значение  $t$  составляет 100 по умолчанию, но может быть установлено в интервале от 0.001 до  $10^6$ . Это позволяет исследовать промежуточные результаты процесса конкуренции. Мы рекомендуем вам начать с первого варианта работы модели.

*Which species will you use – Какие виды вы будете использовать?* Введите порядковые номера (они заменяют названия) одного, двух или трех видов, которые будут использованы для моделирования; по умолчанию программа использует все три вида.

*Which resources will you use – Какие ресурсы вы будете использовать?* Введите порядковые номера (они заменяют названия) одного, двух

или трех ресурсов, которые будут использованы для моделирования; по умолчанию программа использует ресурсы 1 и 2.

*Please, enter the following values for the resources.* Введите значения следующих параметров:

*a* – Константа, определяющая скорость, с которой ресурсы в среде обитания переходят из недоступной в доступную форму (для упрощения использована одна константа для всех трех ресурсов). Интервал возможных значений от 0 до 5. По умолчанию величина *a* равна смертности *m*, но это необязательно.

*R10, R20, R30* – Начальные концентрации ресурсов 1, 2 и 3 в среде обитания.

*S1, S2, S3* – Максимальные концентрации ресурсов 1, 2 и 3, т.е. точки пополнения; по умолчанию  $R10 = R20 = R30 = S1 = S2 = S3 = 30$ , но это необязательно. Интервал возможных значений от 0 до 10000;

*Please, enter the following information on one or more of the species* – для одного, двух или всех трех видов следует ввести следующие параметры:

*N0* – Начальная плотность популяции. Интервал возможных значений от 0 до 10000. По умолчанию  $N = 10$ .

*r* – Максимальная скорость роста популяции. Интервал возможных значений от 0 до 5. По умолчанию  $r = 1$ .

*m* – Смертность или скорость убыли в популяции вида. Интервал возможных значений от 0 до 5. По умолчанию  $m = 0.5$ .

*k1, k2, k3* – Концентрации ресурсов 1, 2 и 3, при которых виды достигают половины своей максимальной скорости роста. Интервал возможных значений от 0 до 1000. По умолчанию для вида 1:  $k1 = 5$ ,  $k2 = 10$ ,  $k3 = 5$ ; для вида 2:  $k1 = 12$ ,  $k2 = k3 = 6$ ; для вида 3:  $k1 = k2 = k3 = 7$ .

*c1, c2, c3* – Константы, характеризующие скорость и эффективность потребления ресурсов 1, 2 и 3 видами. Интервал возможных значений от 0.001 до 10. По умолчанию для вида 1:  $c1 = 0.1$ ,  $c2 = 0.2$ ,  $c3 = 0.1$ ; для вида 2:  $c1 = 0.24$ ,  $c2 = c3 = 0.12$ ; для вида 3:  $c1 = c2 = c3 = 0.14$ .

### **Пояснения к окну вывода результатов моделирования**

Программа представляет результаты своей работы в виде двух, трех или четырех диаграмм (в зависимости от выбранной модели и числа использованных видов):

*N vs T* – Динамика численности популяций видов в течение процесса конкуренции. В зависимости от выбранных значений параметров будет либо происходить конкурентное вытеснение одним видом других, либо возникнет ситуация сосуществования видов на определенном уровне

их численностей. В верхней части экрана программа выводит исходные значения параметров  $N_0$ ,  $r$ ,  $m$ ,  $k$ ,  $c$  для каждой популяции. При анализе моделей конкуренции за два или три ресурса эту диаграмму следует сравнить с диаграммой  $R$  vs  $R$ .

$N$  vs  $N$  – Диаграмма показывает динамику изменений численности популяций всех видов в виде траектории в двумерном (при наличии двух видов) или трехмерном (при наличии трех видов) пространстве. Доступна только при использовании в модели двух или трех видов.

$R$  vs  $T$  – Динамика концентрации ресурсов в течение процесса конкуренции. В верхней части экрана программа выводит исходные значения параметров  $R_0$  и  $S$  для каждого ресурса. Уровень, до которого виды-потребители в конце концов снижают концентрацию ресурса, обозначают как  $R^*$ . Эта величина для каждого из ресурсов определяет положение изоклин нулевого прироста конкурирующих видов.

$R$  vs  $R$  – Диаграмма, на которой проведены изоклины нулевого прироста для всех видов ( $N_1$ ,  $N_2$ ,  $N_3$ ) и траектория  $R_1 - R_2$  (или  $R_1 - R_2 - R_3$ ), т.е. линия, показывающая изменения концентраций ресурсов во времени вплоть до достижения равновесия в конкурентном взаимодействии. Доступна только при использовании в модели двух или трех ресурсов. В варианте с двумя ресурсами диаграмма двумерна, а линии изоклин представляют собой прямые углы. При конкуренции за три ресурса диаграмма и изоклины трехмерны; показаны также проекции изоклин и траектории  $R_1 - R_2 - R_3$  на три двумерные координатные плоскости. Если конкурентное взаимодействие продолжается достаточно долго, эта траектория закончится на какой-либо изоклине. В тех случаях, когда она заканчивается в точке пересечения двух изоклин, эти два вида будут сосуществовать в состоянии равновесия. Если же траектория заканчивается в другой точке изоклины, то один вид вытеснит все остальные при достижении состояния равновесия.

### **Исследование модели конкуренции за единственный ресурс**

1. Сначала запустите модель со значениями параметров, установленными по умолчанию. К какому результату приводит конкуренция? Почему вид 1 вытесняет остальные? Какие параметры следует изменить, чтобы результаты стали иными?

2. Исследуйте ситуацию роста одного из видов в монокультуре. От чего зависят численность вида в состоянии равновесия и равновесная концентрация ресурса  $R^*$ ? Варьируя значения различных параметров, проверьте справедливость уравнения 18. Используйте функцию F4, чтобы сравнивать результаты двух последовательных циклов моделирования.

3. Вернитесь к ситуации конкуренции между тремя видами и, изменяя значения  $c$ ,  $k$ ,  $m$  и  $r$ , постарайтесь определить, верно ли утверждение, что

вид с более низким  $R^*$  всегда является превосходящим конкурентом в условиях совместного культивирования.

4. Исследуйте, как влияет скорость возобновления ресурса (константа  $a$ ) на динамику и равновесную численность популяции, сначала увеличивая, а затем уменьшая ее значение. Почему при достаточно малых значениях  $a$  возникают затухающие колебания численности популяций? Возможно ли полное вымирание всех видов?

### ***Исследование модели конкуренции за незаменимые ресурсы***

1. Запустите модель со значениями параметров, установленными по умолчанию. К какому результату приводит конкуренция? Почему вид 3 вытесняет остальные? Какие параметры следует изменить, чтобы результаты стали иными?

2. Внимательно рассмотрите диаграмму  $R$  vs  $R$ . Постарайтесь объяснить, почему изоклины видов расположены именно таким образом и как это влияет на исход конкуренции? Исследуйте диаграмму с помощью функции “Анализ стабильности”. Вы можете выбрать с помощью курсора любое начальное сочетание концентраций двух ресурсов (т.е. положение точки пополнения) и проследить за процессом конкуренции видов в этих условиях – она будет представлена траекторией  $R_1 - R_2$ , проведенной из выбранной точки к точке равновесия. Варьируя положение точки пополнения по отношению к изоклинам, постарайтесь выявить все возможные в данных условиях варианты исхода конкуренции.

3. Изменяя значения  $c$ ,  $k$ ,  $m$  и  $r$ , постарайтесь последовательно создать ситуации, в которых: (1) побеждает каждый из трех видов, (2) возникает состояние равновесия между двумя видами. Сравнивая  $R$  vs  $R$  диаграммы этих ситуаций, проверьте правильность утверждений, приведенных выше, относительно соотношения между точкой окончания траектории  $R_1 - R_2$  и исходом конкуренции. Для этого лучше использовать ситуацию конкуренции за два ресурса, поскольку двумерную диаграмму легче воспринимать и анализировать.

4. Исследуйте диаграмму  $N$  vs  $N$  с помощью функции “Анализ стабильности”. Для этого лучше использовать ситуацию конкуренции между двумя видами (двумерная диаграмма). Вы можете выбрать с помощью курсора любое начальное сочетание численностей популяций и проследить за их конкуренцией в этих условиях – она будет представлена траекторией, проведенной из выбранной точки к точке равновесия.

### ***Исследование модели конкуренции за взаимозаменяемые ресурсы***

1. Запустите модель со значениями параметров, установленными по умолчанию. Время, необходимое программе для выполнения задания, будет очень большим, поскольку моделирование в режиме постоянного

переключения видов с одного ресурса на другой требует очень большого объема вычислений. Поэтому прервите работу программы, нажав <Escape>, и перейдите к диаграмме  $R$  vs  $R$ . Траектория  $R_1 - R_2$  на ней будет проведена не до конца, но вы сможете увидеть изоклины видов. Постарайтесь объяснить, почему они имеют совершенно иную форму по сравнению со случаем конкуренции за незаменимые ресурсы? Почему изоклины расположены именно таким образом и как это влияет на исход конкуренции? Какие из заданных исходных параметров определяют положение изоклин на диаграмме?

2. Для того, чтобы программа могла выполнить задачу в приемлемые сроки, задайте иные исходные параметры для обоих ресурсов. Например:  $R_{10} = 3$ ,  $S_1 = 3$ ,  $R_{20} = 12$ ,  $S_2 = 12$ . Каким будет исход конкуренции в данной ситуации? Почему побеждает вид 2? Введите следующие параметры:  $R_{10} = 14$ ,  $S_1 = 14$ ,  $R_{20} = 3$ ,  $S_2 = 3$ . Почему теперь побеждает вид 1? Еще вариант:  $R_{10} = 5.5$ ,  $S_1 = 5.5$ ,  $R_{20} = 6.5$ ,  $S_2 = 6.5$  (здесь лучше использовать режим *Run to steady state*). В этом случае наблюдается устойчивое сосуществование видов 1 и 2, а вид 3 оказывается вытесненным. Почему? Как это определить по траектории  $R_1 - R_2$  на диаграмме?

3. Исследуйте диаграмму  $R$  vs  $R$  с помощью функции “Анализ стабильности”. Варьируя положение точки пополнения по отношению к изоклинам, постарайтесь выявить все возможные в данных условиях варианты исхода конкуренции. В тех случаях, когда программа работает слишком долго, прерывайте ее работу нажатием <Escape>; вы увидите начало траектории  $R_1 - R_2$  и сможете легко экстраполировать ее вплоть до пересечения с той или иной изоклиной.

## Рекомендуемая литература

Бигон, М., Дж. Харпер и К. Таунсенд. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, том 1 – с. 389–395; том 2 – с. 226–230.  
Гиляров, А. М. Популяционная экология. М.: Изд. МГУ, 1990, с. 170–177.

## 7. Выбор оптимального пищевого рациона (Optimal Diet Choice Based on Energy)

Многие животные, в особенности хищники, при добывании пищи сталкиваются с необходимостью выбора: поедать ли все встреченные пищевые объекты (виды жертв), или же только некоторые из них. Основные закономерности этого выбора между универсализмом и различной степенью специализации стали предметом исследований в рамках большого раздела поведенческой экологии, известного как *теория оптимального фуражирования* (т.е. добывания корма). Одной из первых моделей, рассматривавшихся экологами в начале 70-х годов, была ситуация, в которой различные типы пищи отличаются *по содержанию энергии* (или питательных веществ) и времени, которое требуется для *поиска* и для *обработки*, т.е. добывания (поимки) и поедания, каждой жертвы. Основное положение теории оптимального фуражирования в применении к выбору пищевого рациона, заключается в том, что набор поедаемых видов жертв, должен быть таким, чтобы обеспечивать хищнику максимально возможную в данных условиях скорость поступления энергии.

В рассматриваемой здесь простейшей модели каждый вид жертв ( $i$ ) в данной среде характеризуется некоторым обилием ( $R_i$ ), временем обработки ( $H_i$ ) и содержанием энергии ( $E_i$ ) в одной особи жертвы. В основе модели лежит так называемое *дисковое уравнение Холлинга*, описывающее *функциональный ответ 2-го типа*, когда скорость потребления жертв ( $f$ ) монотонно убывает с ростом их обилия ( $R$ ) в среде вследствие возрастания суммарного времени, затрачиваемого хищником на обработку жертв:

$$f = CR / (1 + CRH) \quad (1)$$

где  $C$  – эффективность охоты хищника и  $H$  – время обработки им каждой жертвы (подробнее см. в разделе 8 – *Тета-логистическая модель*). Использование функционального ответа 2-го типа представляется вполне реалистичным для множества хищников.

Для упрощения предположим, что эффективность потребления  $C = 1$ , т.е. хищник успешно поедает каждую встреченную жертву. Тогда этот параметр может быть исключен из рассмотрения. Далее, поскольку наш хищник использует одновременно несколько ( $n$ ) видов жертв, то для определения суммарной скорости потребления всех жертв ( $F_n$ ) следует

в уравнении 1 использовать суммы значений их обилия и произведений обилия на время обработки:

$$F_n = \sum R_i / (1 + \sum R_i H_i) \quad (2)$$

Теперь, для того чтобы вычислить скорость поступления энергии ( $Q_n$ ) при использовании  $n$  жертв, следует ввести в уравнение 2 их энергетическую ценность ( $E_i$ ):

$$Q_n = \sum R_i E_i / (1 + \sum R_i H_i) \quad (3)$$

Теоретически также возможно, что для оптимизации своего рациона хищник будет поедать только некоторую часть ( $p_i$ ) встреченных жертв данного вида. Тогда уравнение 3 следует преобразовать следующим образом:

$$Q_n = \sum p_i R_i E_i / (1 + \sum p_i R_i H_i) \quad (4)$$

Исследование модели заключается в определении скорости поступления энергии для пищевых рационов, включающих жертв разных видов в различных сочетаниях, и нахождении среди них самого оптимального, т.е. того, который обеспечивает максимальную скорость поглощения энергии хищником. Исследование подобных моделей, проведенное еще в начале 70-х годов, показало, что выбор оптимального рациона сводится к ранжированию жертв по величине  $E_i/H_i$ , именуемой *выгодностью*, или иначе *пищевой ценностью* данной жертвы для хищника, и питанию одним или несколькими видами жертв, характеризующимися в этом ряду наивысшими *рангами* (так называемое *ранжированное предпочтение*). Число видов жертв, включенных в оптимальный рацион, зависит от соотношений между их пищевой ценностью и обилием в среде обитания (которое определяет среднее время поиска хищником очередной жертвы). Однако, в любом случае при расширении рациона в него может быть добавлен только объект, следующий по рангу (т.е. с меньшей величиной  $E/H$ ) за объектом, уже включенным ранее в рацион. Было также установлено, что оптимизация пищевого рациона никогда не может быть достигнута путем потребления лишь части встреченных жертв некоторого вида, т.е. хищник должен всегда действовать по принципу “все или ничего” – либо включать данный вид жертв в свое питание, либо полностью от него отказываться. В связи с этим обстоятельством в данной программе реализована модель, описываемая уравнением 3.

Исследование моделей выбора оптимального пищевого рациона позволило сделать несколько интересных предсказаний, которые в целом неплохо подтверждаются эмпирическими данными:

(1) Включение или невключение  $j$  – того вида жертвы в рацион зависит от его выгоды  $E_j/H_j$ , от средней выгоды уже вошедших в состав рациона жертв  $\sum E_i R_i / \sum H_i R_i$  и от среднего времени поиска уже включенных

в пищу жертв, которое пропорционально обратной величине их суммарного обилия –  $1/\sum R_j$ . Но решение хищника не зависит от времени поиска  $j$ -той жертвы и, следовательно, от ее обилия в среде обитания  $R_j$ . Таким образом, хищники должны игнорировать недостаточно выгодные объекты питания *независимо от их обилия*.

(2) Хищники должны в большей степени специализироваться в тех ситуациях, когда выгодные виды жертв многочисленны и(или) когда велики различия в выгодности между имеющимися в среде видами жертв, и не проявлять разборчивости если выгодные категории редки и(или) различия в выгодности встречающихся жертв незначительны.

(3) При прочих равных условиях пищевой рацион хищника должен быть шире в бедной среде, где объекты питания встречаются относительно редко, чем в более богатой, где обилие жертв велико.

(4) Хищники, у которых время обработки заметно короче по сравнению со временем поиска, должны быть универсалами, поскольку они могут быстро съесть уже найденную добычу и сразу же начать поиски новой (пример – многие насекомоядные птицы). Напротив, хищники, у которых время обработки относительно велико по сравнению со временем поиска, должны быть специалистами и выбирать один или несколько видов жертв с максимальными значениями  $E/H$  (пример – многие крупные хищные млекопитающие).

Эта программа предназначена для иллюстрации приведенных выше заключений. Вам необходимо задать число видов жертв и значения  $E$ ,  $H$ , и  $R$  для каждого вида. Программа производит необходимые вычисления и выводит состав оптимального в данных условиях рациона (т.е. число видов жертв с наибольшими рангами, которые должны быть использованы, чтобы максимизировать темп поступления энергии) и график описывающий зависимость скорости получения энергии для различных гипотетических рационов, состоящих из одного, двух, трех и т.д. видов жертв в порядке убывания их рангов. Нажав клавиши <Escape>, <Enter> или <Space Bar>, вы можете вернуться к окну ввода параметров и изменить любой из них. Например, вы можете изменить обилие некоторых или всех видов жертв, и проследить, какое влияние это окажет на состав оптимального рациона. Пропорциональное увеличение обилия всех видов жертв в конечном счете приведет к тому, что лишь самые выгодные (с самым высоким  $E/H$ ) из них останутся в составе рациона. Изменение обилия жертв, которые не включены в питание хищника, не будет приводить к их включению. Увеличение обилия видов жертв с наибольшими рангами, из числа включенных в оптимальный рацион, в конечном счете приводит к исключению из него видов с более низкими значениями выгодности.



## Практическая работа с моделью

### **Пояснения к окну ввода параметров модели**

*How many types do you want to use?* – введите число видов жертв, которое вы хотите использовать (по умолчанию – 5, что достаточно в большинстве случаев).

Далее для каждого из типов жертв вы должны ввести значения:

*E* – Энергетическая ценность одного пищевого объекта (жертвы); должна быть положительным числом.

*H* – Время обработки, требуемое для потребления жертвы; также должно быть положительным.

*R* – Обилие данного типа жертв; должно быть положительным или нулевым.

Задавая значения *H* и *R*, следует иметь в виду, что обилие и время обработки определяют то, какая доля общего времени фуражирования используется хищником на поиск добычи, а какая на ее обработку. Доля времени потраченного на поиск составляет  $1 / (1 + \sum R_i H_i)$ . Таким образом, если сумма значений *RH* для всех видов жертв, включенных в рацион, намного больше единицы, это означает, что большая часть времени потрачена хищником на обработку, а не на поиск добычи. Хотя это и случается в очень продуктивных местообитаниях, более типичной для естественных условий является ситуация, когда значения *RH* (т.е. произведений обилия на время обработки) для всех видов жертв не слишком превышают единицу, или же значительно меньше. Было бы чрезвычайно нетипично, если бы *RH* некоторого вида добычи был больше 10.

### **Пояснения к окну вывода результатов моделирования**

Выводимый график показывает скорость потребления энергии для различных гипотетических пищевых рационов, которые сформированы путем ранжирования всех типов жертв в порядке убывания значений их *E/H*, и затем рассмотрения подмножеств, состоящих из: (1) только одного вида жертв с наивысшим рангом, (2) двух видов с наивысшим рангом, (3) трех видов с наивысшим рангом, и т.д. Оптимальный рацион – это то подмножество, которое обеспечивает самую высокую скорость потребления энергии, что легко видно на графике.

В верхней части экрана программа выводит состав оптимального рациона в виде перечня рангов включенных в него видов жертв (*Food Types in Optimal Diet: ...*). Она также сообщает на какую величину (в процентах) понизится потребление энергии в случае включения в рацион еще одного вида жертв (*Decrease in Q if 1 extra food included: ...*) и

исключения из рациона одного вида (*Decrease in Q if 1 too few are included: ...*).

Если вы хотите увидеть исходные значения параметров и ранги каждого вида жертв, вы можете нажать клавиши <Escape>, <Enter> или <Space Bar>, чтобы возвратиться окну ввода параметров.

### **Исследование модели**

Сначала запустите модель со значениями параметров, установленными по умолчанию. Внимательно проанализируйте полученные результаты. Каков состав оптимального рациона? Попытайтесь объяснить, почему он именно такой? Почему ранги видов жертв распределились именно таким образом?

Теперь вы можете исследовать поведение модели, вводя иные значения исходных параметров и наблюдая их влияние на формирование оптимального рациона. Обязательно используйте функцию F4, чтобы видеть на экране результаты предшествующего цикла моделирования. Ваша **основная задача** – детально проверить все четыре заключения, сформулированные выше на основе теории оптимального фуражирования. При этом вы можете в качестве исходной ситуации использовать установленные по умолчанию параметры. Вот некоторые рекомендации для проверки каждого заключения:

(1) Последовательно вводите все большие значения  $R$  для одного или обоих видов жертв, не входящих в состав оптимального рациона. Влияет ли это на рацион? Добейтесь расширения рациона на один вид жертвы, постепенно повышая его выгодность (т.е. увеличивая  $E$ , или уменьшая  $H$ ). При каком значении выгодности происходит включение в рацион нового объекта питания?

(2) А. Последовательно и строго пропорционально увеличивайте значения  $R$  для всех трех видов жертв, входящих в состав оптимального рациона; например: 2, 3, 4, 5, 10. Как это влияет на рацион? Вернитесь к прежним параметрам и добейтесь того же эффекта путем увеличения выгодности одного или двух видов жертв и(или) уменьшения выгодности остальных видов.

Б. Теперь, установите исходные параметры и введите большее число типов пищи, например 8. Постепенно уменьшайте значения  $R$  для всех трех видов жертв, входящих в состав оптимального рациона; например: 0.5, 0.3, 0.2, 0.1, 0.05. Как это влияет на рацион? Вернитесь к прежним параметрам и добейтесь того же эффекта путем уменьшения выгодности всех видов жертв, включенных в рацион, и(или) увеличения выгодности остальных видов.

(3) Установите исходные параметры и то же число видов пищи (8). Последовательно и строго пропорционально уменьшайте обилие всех видов жертв; например: 1, 0.5, 0.2, 0.1, 0.05, 0.001. Как это влияет на

состав оптимального рациона? Теперь, опять используя исходные параметры пропорционально увеличивайте обилие всех видов жертв; например: 1, 2, 3, 4, 5, 10. Как это сказывается на степени специализации хищника?

(4) А. Установите, например, следующие значения  $E$  для 8 видов жертв: 20, 18, 15, 10, 5, 3, 2, 1. Пусть все значения  $H$  и  $R$  будут равны 1. Запустите модель и определите оптимальный рацион. Теперь последовательно и пропорционально уменьшайте время обработки  $H$  для всех видов жертв; например: 0.5, 0.3, 0.2, 0.1, 0.05, 0.001. Как это влияет на рацион?

Б. Установите те же исходные значения, как и в предыдущем случае. Последовательно и пропорционально увеличивайте время обработки  $H$  для всех видов жертв; например: 1, 2, 3, 5, 10, 20. Как это влияет на рацион?

## Рекомендуемая литература

Бигон, М., Дж. Харпер и К. Таунсенд. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, том 1 – с. 430–434.

## 8. Динамика численности популяций хищника и жертвы

Рассматриваемые в данном разделе программы разработаны для того, чтобы продемонстрировать характерные свойства системы популяций хищника и жертвы при их взаимодействии. Подобные взаимоотношения популяций свойственны практически всем природным сообществам. Одна из наиболее фундаментальных особенностей взаимодействия хищник-жертва – это присущая ему тенденция генерировать циклические изменения численности популяций как хищника, так и жертвы. Однако, подобная цикличность наблюдается не всегда, и нередко популяции хищника и жертвы могут достигать устойчивого равновесия, сохраняя постоянную численность в течение продолжительного времени. Наличие или отсутствие популяционных циклов зависит большей частью от двух факторов: (1) динамики роста популяции жертвы в отсутствие хищника, и (2) характера зависимости между плотностью популяции жертвы и средним числом жертв, поедаемых одним хищником в единицу времени (эту зависимость обычно называют функциональным ответом хищника). При прочих равных условиях вероятность возникновения популяционных

циклов возрастает, если скорость роста популяции жертвы не зависит или слабо зависит от плотности популяции и/или если для функционального ответа хищника характерно быстрое увеличение скорости потребления жертвы с ростом ее плотности.

## 8.1. Модель Лотки-Вольтерры (Lotka-Volterra Predator-Prey Dynamics)

Простейшая модель взаимоотношений популяций хищника и жертвы, основанная на логистическом уравнении роста, названа (как и модель межвидовой конкуренции) по имени ее создателей – Лотки и Вольтерры. Эта модель крайне упрощает исследуемую ситуацию, но все же полезна в качестве отправной точки в анализе системы хищник-жертва.

Предположим, что (1) популяция жертвы существует в идеальной (независимой от плотности) среде, где ее рост может ограничивать только наличие хищника, (2) столь же идеальна среда, в которой существует хищник, рост популяции которого ограничивает лишь обилие жертв, (3) обе популяции размножаются непрерывно согласно экспоненциальному уравнению роста, (4) скорость поедания жертв хищниками пропорциональна частоте встреч между ними, которая, в свою очередь, является функцией плотности популяций. Эти допущения и лежат в основе модели Лотки-Вольтерры.

Пусть в отсутствие хищников популяция жертвы растет экспоненциально:

$$dN/dt = r_1 N,$$

где  $N$  – численность, а  $r_1$  – удельная мгновенная скорость роста популяции жертвы. Если же хищники присутствуют, то они уничтожают особей жертвы со скоростью, которая определяется, во-первых, частотой встреч хищников и жертв, возрастающей по мере увеличения их численностей, и, во-вторых, эффективностью, с которой хищник обнаруживает и ловит свою жертву при встрече. Число жертв, встреченных и съеденных одним хищником  $N_c$ , пропорционально эффективности охоты, которую мы выразим через коэффициент  $C_1$ , численности (плотности) жертвы  $N$  и времени, затраченному на поиски  $T$ :

$$N_c = C_1 N T \tag{1}$$

Из этого выражения легко определить удельную скорость потребления жертв хищником (т.е. число жертв, поедаемых одной особью хищника в

единицу времени), которую часто называют также функциональным ответом хищника на плотность популяции жертвы:

$$f = N_c / T = C_1 N \quad (2)$$

В рассматриваемой модели  $C_1$  является константой. Это означает, что число жертв, изъятых хищниками из популяции, линейно возрастает с увеличением ее плотности (так называемый функциональный ответ типа 1). Ясно, что общая скорость поедания жертв всеми особями хищника составит:

$$F = fP = C_1 NP, \quad (3)$$

где  $P$  – численность популяции хищника. Теперь мы можем записать уравнение роста популяции жертвы следующим образом:

$$dN/dt = r_1 N - C_1 NP \quad (4)$$

При отсутствии жертвы особи хищника голодают и гибнут. Предположим также, что в этом случае численность популяции хищника будет уменьшаться экспоненциально согласно уравнению:

$$dP/dt = -r_2 P, \quad (5)$$

где  $r_2$  – удельная мгновенная смертность в популяции хищника.

Если жертвы присутствуют, то те особи хищника, которые смогут их найти и съесть, будут размножаться. Рождаемость в популяции хищника в данной модели зависит только от двух обстоятельств: скорости потребления жертв хищником и эффективности, с которой поглощенная пища перерабатывается хищником в его потомство. Если мы выразим эту эффективность через коэффициент  $s$ , то рождаемость составит:

$$B = sF = sC_1 NP$$

Поскольку  $C_1$  и  $s$  – константы, их произведение – это также константа, которую мы обозначим как  $C_2$ . Тогда скорость роста популяции хищника будет определяться балансом рождаемости и смертности в соответствии с уравнением:

$$dP/dt = C_2 NP - r_2 P \quad (6)$$

Уравнения 4 и 6 вместе образуют модель Лотки-Вольтерры.

Свойства этой модели мы можем исследовать точно так же, как и в случае конкуренции, т.е. построив фазовую диаграмму, на которой численность жертвы отложена по оси ординат, а хищника – по оси абсцисс, и проведя на ней изоклины – линии, соответствующие постоянной численности популяций. С помощью таких изоклин определяют поведение взаимодействующих популяций хищника и жертвы.

Для популяции жертвы:

$$\text{при} \quad dN/dt = 0 \quad r_1 N = C_1 NP,$$

$$\text{откуда} \quad P = r_1 / C_1$$

Таким образом, поскольку  $r_1$  и  $C_1$  – константы, изоклиной для жертвы будет линия, на которой численность хищника ( $P$ ) является постоянной, т.е. параллельная оси абсцисс и пересекающая ось ординат в точке  $P = r_1 / C_1$ . Выше этой линии численность жертвы будет уменьшаться, а ниже – возрастать.

Для популяции хищника:

$$\text{при} \quad dP/dt = 0 \quad r_2 P = C_2 NP,$$

$$\text{откуда} \quad N = r_2 / C_2$$

Поскольку  $r_2$  и  $C_2$  – константы, изоклиной для хищника будет линия, на которой численность жертвы ( $N$ ) является постоянной, т.е. перпендикулярная оси ординат и пересекающая ось абсцисс в точке  $N = r_2 / C_2$ . Слева от нее численность хищника будет уменьшаться, а справа – возрастать.

Если мы рассмотрим эти две изоклины вместе, то легко заметим, что взаимодействие популяций хищника и жертвы имеет циклический характер, поскольку у численности претерпевают неограниченные сопряженные колебания. Когда велико число жертв, численность хищников растет, что приводит к увеличению пресса хищничества на популяцию жертвы и тем самым к снижению ее численности. Это снижение, в свою очередь, ведет к нехватке пищи у хищников и падению их численности, которое вызывает ослабление пресса хищничества и увеличение численности жертвы, что снова приводит к росту популяции жертвы и т.д.

Для данной модели характерна так называемая “нейтральная стабильность”, которая означает, что популяции неограниченно долго совершают один и тот же цикл колебаний до тех пор, пока какое-либо внешнее воздействие не изменит их численность, после чего популяции совершают новый цикл колебаний с иными параметрами. Для того, чтобы циклы стали стабильными, популяции должны после внешнего воздействия *стремиться вернуться к первоначальному циклу*. Такие циклы, в отличие от нейтрально стабильных колебаний в модели Лотки-Вольтерры, принято называть *устойчивыми предельными циклами*.

Модель Лотки-Вольтерры, тем не менее, полезна тем, что позволяет продемонстрировать основную тенденцию в отношениях хищник-жертва – возникновение циклических сопряженных колебаний численности их популяций.

## Практическая работа с моделью Лотки-Вольтерры

### Пояснения к окну ввода параметров модели

Модель представляет результаты своей работы в виде двух диаграмм:

$P, N$  vs  $T$  – динамика численностей хищника и жертвы во времени

$P$  vs  $N$  – фазово-плоскостная диаграмма

Поэтому сначала необходимо выбрать диаграмму, которую вы хотите увидеть в первую очередь (“Which plot would you like to view?”).

Затем для каждой из двух популяций – жертвы (*Prey*) и хищника (*Predator*) – введите значения следующих параметров:

$N_0, P_0$  – Исходные численности популяций жертвы и хищника, соответственно. Возможный интервал значений от 0 до 10000. По умолчанию  $N_0 = P_0 = 20$ .

$r_1, r_2$  – Удельная мгновенная скорость роста популяции жертвы и удельная мгновенная смертность в популяции хищника, соответственно; значения  $r_1$  и  $r_2$  в предлагаемой модели должны быть положительными и лежать в интервале от 0 до 5. По умолчанию  $r_1 = r_2 = 0.1$ .

$C_1, C_2$  – Коэффициенты, характеризующие, соответственно, эффективность поиска и поимки добычи хищником и его способность преобразовывать съеденную пищу в собственное потомство. Возможный интервал значений от 0 до 999. По умолчанию  $C_1 = C_2 = 0.01$ .

После этого введите число поколений, которое вы хотите проследить (“For how many generations would you like to run a model?”); возможный максимум – 10000; по умолчанию – 300. Заметьте, что данная модель продуцирует нейтрально стабильные колебания, для полного выявления которых обычно бывает достаточно нескольких десятков или сотен поколений.

После введения всех параметров нажмите <Enter>.

### Пояснения к окну вывода результатов моделирования

Диаграмма  $P, N$  vs  $T$  иллюстрирует изменения численности популяций хищника и жертвы во времени. Она демонстрирует нейтрально стабильные циклы популяций.

На фазовой диаграмме  $P$  vs  $N$  показаны изоклины для популяций хищника и жертвы и проведена траектория ( $P$  по отношению к  $N$ ), которую циклически совершают две эти популяции при взаимодействии.

### **Исследование модели**

Сначала запустите модель со значениями параметров, установленными по умолчанию. Внимательно рассмотрите обе диаграммы. К какому результату приводит взаимодействие хищника и жертвы? Как это можно определить по фазовой диаграмме?

Исследуйте фазовую диаграмму с помощью функции “Анализ стабильности”, для чего нажмите <Alt+S>. Вы можете выбрать с помощью курсора любое начальное сочетание численностей обеих популяций и проследить за траекторией их взаимодействия в этих условиях.

Если вы разобрались с поведением модели, то можете вводить различные значения параметров и исследовать получаемые при этом результаты. Используйте функцию F4, чтобы сравнивать результаты двух последовательных циклов моделирования.

В результате исследования модели вы должны определить, какие исходные значения параметров приводят к следующим результатам:

1. Хищник полностью уничтожает жертву и затем вымирает сам (так называемый эффективный хищник);
2. Хищник вымирает, но жертва выживает и размножается;
3. Возникают сопряженные циклические колебания в системе популяций хищника и жертвы.

## **8.2. Тета-логистическая модель (Theta-Logistic Predator-Prey)**

В отличие от модели Лотки-Вольтерры, данная модель более реалистична и в меньшей степени упрощает исследуемый процесс, включая в него не только зависимый от плотности рост популяции жертвы, но и нелинейные функциональные ответы хищника. Поэтому очень полезно сравнить результаты, даваемые обеими этими моделями при сходных начальных условиях.

В тета-логистической модели для описания роста популяции жертвы в отсутствие хищников использована очень известная модификация логистического уравнения, в которой есть дополнительный параметр (показатель степени), обозначаемый греческой буквой тета и позволяющий отражать различные типы зависимости скорости роста от плотности:

$$dN/dt = rN \{1 - (N/K)^\theta\} \quad (7)$$

Эта модель зависима от плотности популяционного роста была впервые предложена Ayala and Gilpin в 1973 г. Легко заметить, что в том



случае, когда тета равна единице, уравнение 7 превращается в классическое логистическое уравнение  $dN/dt = rN \{(K - N)/K\}$ . Если значение тета больше единицы и достаточно велико, рождаемость и смертность существенно не изменяются до тех пор, пока численность популяции не приблизится к предельной емкости среды обитания. В этом случае для популяции характерен бурный экспоненциальный рост, завершающийся быстрым торможением и почти внезапным выходом на плато. Если же величина тета заметно меньше единицы, то удельная рождаемость очень быстро уменьшается, а смертность увеличивается вследствие роста численности уже при небольших плотностях популяции. Поэтому для популяции характерен замедленный рост с постепенным приближением к предельной емкости среды.

Для того, чтобы отразить влияние хищника на рост популяции жертвы, в уравнение 7 следует ввести скорость изъятия особей жертвы  $F$  (см. уравнение 3) со знаком “минус”:

$$dN/dt = rN \{1 - (N/K)^\theta\} - fP \tag{8}$$

В этом уравнении  $P$  – это численность популяции хищника, а  $f$  – функциональный ответ хищника, вычисляемый по дополнительным уравнениям (см. ниже).

Динамика популяции хищника в тета-логистической модели представлена уравнением:

$$dP/dt = sP(f - D) \tag{9}$$

Здесь  $s$  – это коэффициент эффективности переработки поглощенной хищником пищи в его потомство,  $f$  – функциональный ответ хищника, а  $D$  – это та минимальная удельная скорость потребления жертв, при которой популяция хищника не растет, но и не вымирает, т.е. рождаемость в ней точно компенсирует смертность (каждая особь хищника оставляет только одного потомка). Это уравнение роста популяции в неявной форме содержит два предположения: (1) плотность популяции хищника прямо не влияет на шансы составляющих ее особей погибнуть или оставить потомство; это влияние может быть только опосредованным через воздействие на популяцию жертвы, и (2) число выживших потомков одной особи хищника прямо пропорционально количеству потребленных им жертв.

Строго говоря, уравнение 9 фактически идентично уравнению 6 модели Лотки-Вольтерры. Действительно, мы можем преобразовать его в уравнение 6 следующим образом:

$$dP/dt = sPf - sPD = sC_1NP - sDP = C_2NP - r_2P,$$

поскольку  $f = C_1 N$ ,  $sC_1 = C_2$ , а произведение  $sD$  можно обозначить как  $r_2$  (действительно, если умножить минимальную удельную скорость потребления  $D$  на коэффициент эффективности  $s$ , то мы получим ту величину минимальной удельной рождаемости, которая компенсирует смертность хищника  $r_2$  при отсутствии пищи).

Еще одним компонентом тета-логистической модели является функциональный ответ хищника, обозначенный в уравнениях 8 и 9 буквой  $f$ . Этот параметр может быть определен экспериментально в лабораторных или полевых условиях. Канадский эколог С. S. Holling (1965) выделил три основных типа функциональных ответов, описание и примеры которых можно найти в большинстве учебников по экологии.

Функциональный ответ типа 1 ( $f_1$ ) был определен выше уравнением 2, в котором удельная скорость потребления жертвы хищником линейно возрастает с увеличением плотности ее популяции. Конечно, в реальных условиях скорость поедания жертв не может возрастать бесконечно и достигает некоторой предельной величины в тот момент, когда хищник уже просто физически неспособен поедать больше жертв в единицу времени. Однако, в рассматриваемой модели для упрощения предполагается, что подобного насыщения не происходит и  $f_1$  линейно зависит от плотности популяции при любых значениях последней.

Функциональный ответ типа 2 возникает в тех случаях, когда хищник затрачивает некоторое время на обработку каждой пойманной добычи и в эти моменты уже не может заниматься поисками новых жертв. В такой ситуации чем чаще хищник ловит жертв, тем меньше времени у него остается для продолжения охоты. Поэтому уравнение 1, определяющее число жертв, встреченных и съеденных одним хищником  $N_c$ , должно быть переписано следующим образом:

$$N_c = CNT_s, \quad (10)$$

где  $T_s$  – время, затраченное непосредственно на поиски новых жертв. Если  $T_H$  – это среднее время, необходимое для поимки и поедания одной жертвы, а  $T$  – общее время наблюдений, то:

$$T_s = T - T_H N_c \quad (11)$$

Подставляя это выражение в уравнение 10, мы получаем:

$$N_c = CN(T - T_H N_c),$$

или, после преобразований:

$$N_c = CNT / (1 + CT_H N) \quad (12)$$

Это уравнение описывает функциональный ответ типа 2 и известно под названием “дискговое уравнение Холлинга”, потому что Холлинг впервые

получил ответ типа 2, проведя эксперимент, в котором ассистент с завязанными глазами должен был на ощупь собирать со стола (“охотиться на”) разбросанные в случайном порядке кружочки (диски) наждачной бумаги. Из уравнения 12 легко получить зависимость удельной скорости потребления жертв от их плотности, т.е. собственно функциональный ответ типа 2:

$$f_2 = N_C/T = CN / (1 + CT_H N) \tag{13}$$

Для данной зависимости характерен постепенно замедляющийся рост удельной скорости потребления жертв при увеличении их плотности с асимптотическим приближением к величине  $f_2 = 1/T_H$  при  $N \rightarrow \infty$ , когда практически все время хищник затрачивает на обработку жертв.

И, наконец, ответ типа 3 описывают сигмоидные, или S-образные кривые. Это означает, что при низких плотностях жертвы скорость ее потребления хищником невелика, затем очень быстро увеличивается (вследствие так называемого переключения, а также изменений, связанных с обучением хищника и формированием у него предпочтения к данному виду пищи) и только после этого начинает уменьшаться, постепенно выходя на плато. Существует множество математических формул, пригодных для описания ответа 3 типа, но чаще всего используют следующее выражение, являющееся модификацией уравнения 13:

$$f_3 = CN^2 / (1 + CT_H N^2) \tag{14}$$

Для данной зависимости характерен сигмоидный рост удельной скорости потребления жертв при увеличении их плотности. При очень высокой плотности жертвы кривая асимптотически приближается к той же величине  $1/T_H$ , что и в случае ответа типа 2.

Таким образом, в тета-логистической модели предусмотрено использование одного из трех типов функционального ответа  $f$  – параметра, входящего в оба основных уравнения модели 8 и 9. Для вычисления  $f$  применяют, соответственно, уравнения 2, 13 и 14.

Розенцвейг и Макартур (Rosenzweig and MacArthur, 1963) разработали новый метод, широко известный теперь как фазово-плоскостной анализ и позволяющий определить, будет ли система хищник-жертва испытывать циклические колебания, или нет. Этот метод в деталях описан в большинстве учебников по экологии. Фазовая (или фазово-плоскостная) диаграмма системы хищник-жертва – это график, по оси абсцисс которого отложена плотность популяции жертвы, а по оси ординат – плотность популяции хищника. Метод предполагает проведение двух линий, именуемых изоклинами. Первая из них – изоклина хищника – это вертикальная линия, представляющая плотность жертвы, при которой скорость роста популяции хищника равна нулю. Вторая – изоклина

жертвы – это линия, соответствующая таким значениям плотностей популяций жертвы и хищника, при которых нулю равна скорость роста популяции жертвы. Розенцвейг и Макартур установили, что если изоклина жертвы имеет положительный наклон (возрастающие значения  $P$ ) в том месте, где обе изоклины пересекаются, то популяции хищника и жертвы будут испытывать незатухающие циклические сопряженные колебания, если же наклон изоклины жертвы отрицателен (уменьшающиеся значения  $P$ ), то колебания численности не возникнут, или же будут затухающими, и популяции хищника и жертвы обязательно достигнут состояния равновесия при постоянной численности.

Тета-логистическая модель дает нам прекрасные возможности проверить предсказания Розенцвейга и Макартура в разных исходных условиях.

## Практическая работа с тета-логистической моделью

### *Пояснения к окну ввода параметров модели*

Модель представляет результаты своей работы в виде двух диаграмм:  
 $P, N$  vs  $T$  – динамика численностей хищника и жертвы во времени  
 $P$  vs  $N$  – фазово-плоскостная диаграмма

Поэтому сначала необходимо выбрать диаграмму, которую вы хотите увидеть в первую очередь (“Which plot would you like to view?”).

После этого нужно выбрать один из двух режимов работы:

(1) Моделировать процесс до достижения устойчивого состояния (“Run to steady state”);

(2) Моделировать в течение времени  $t$  (“Run until  $t =$  ”); (по умолчанию  $t = 200$ ; возможный максимум – 10000).

Затем выберите тип функционального ответа хищника на плотность популяции жертвы:

“Type 1, Type 2, Type 3”.

Далее следует ввести следующие значения:

*Параметры роста популяции жертвы (“Prey Growth Parameters”):*

$r$  – Удельная мгновенная скорость роста популяции жертвы; значения  $r$  должны быть положительными и лежать в интервале от 0 до 5. По умолчанию  $r = 1$ .

$K$  – Предельная плотность насыщения для популяции жертвы; минимальное значение 0, максимальное 10000, по умолчанию  $K = 1$ .

$\theta$  – Показатель тета; минимальное значение 0.001, максимальное 100, по умолчанию  $\theta = 1$ .

*Параметры роста популяции хищника ("Predator Growth Parameters"):*

- $D$  – Минимальная удельная скорость потребления жертв, при которой популяция хищника не растет, но и не вымирает; по умолчанию  $D = 1$ .
- $s$  – Коэффициент эффективности переработки поглощенной хищником пищи в его потомство; минимальное значение 0, максимальное 10000, по умолчанию  $s = 1$ .

*Параметры функционального ответа хищника ("Functional Response Parameters"):*

- $C$  – Коэффициент эффективности с которой хищник обнаруживает и ловит свою жертву; минимальное значение 0, максимальное 99, по умолчанию  $C = 1$ .
- $h$  – Среднее время, необходимое хищнику для поимки и поедания одной жертвы (выше в тексте обозначено как  $T_H$ ); минимальное значение 0, максимальное 99, по умолчанию  $h = 1$  (этот параметр необходимо вводить только при использовании в модели функциональных ответов типа 2 и 3).

*Исходные плотности популяций ("Initial Population Densities"):*

- $N, P$  – Исходные численности популяций жертвы и хищника, соответственно. Возможный интервал значений от 0 до 10000. По умолчанию  $N = P = 1$ .

После введения всех параметров нажмите <Enter>.

### **Пояснения к окну вывода результатов моделирования**

Диаграмма  $P, N$  vs  $T$  иллюстрирует изменения численности популяций хищника и жертвы во времени. На фазовой диаграмме  $P$  vs  $N$  показаны изоклины для популяций хищника и жертвы и проведена траектория ( $P$  по отношению к  $N$ ), которую совершают две эти популяции при взаимодействии.

### **Исследование модели**

Тета-логистическая модель включает 9 параметров, которые могут варьировать независимо. Понятно, что детальное исследование поведения модели с использованием всех возможных комбинаций этих параметров заняло бы очень продолжительное время. Поэтому мы рекомендуем вам следующую последовательность действий.

Сначала исследуйте роль показателя  $\theta$  как фактора, определяющего динамику роста популяции жертвы в отсутствие хищника. Для этого выберите функциональный ответ типа 1 и введите значение параметра  $C = 0$ . Теперь хищник не воздействует на популяцию жертвы (см. уравнение 8) и быстро вымирает; поэтому его можно не принимать во внимание. Затем введите какие-либо реалистичные значения параметров,

определяющих рост популяции жертвы, например:  $r = 0.1$ ,  $K = 1000$  (остальные параметры могут иметь значения по умолчанию). Выберите диаграмму  $P, N$  vs  $T$  и нажмите F4, чтобы сравнивать результаты двух циклов моделирования, а затем <Enter>. Вы увидите динамику роста популяции при  $\theta = 1$ , т.е. в соответствии с классической логистической моделью. Затем последовательно используйте уменьшающиеся значения  $\theta$  вплоть до 0.001. Как изменяется характер роста популяции и почему так происходит? Теперь вернитесь к величине  $\theta = 1$  и после этого последовательно вводите все бóльшие значения  $\theta$  вплоть до 100. Как величина  $\theta$  влияет на рост популяции и в чем причины такого влияния?

Теперь, когда вам понятно влияние показателя  $\theta$  на рост популяции, вы можете начать исследование взаимодействия хищник-жертва. Сначала запустите модель со значениями всех параметров, установленными по умолчанию (в том числе должен быть выбран ответ типа 1). Внимательно рассмотрите обе диаграммы. К какому результату приводит взаимодействие хищника и жертвы? Как это можно определить по фазовой диаграмме? Исследуйте фазовую диаграмму с помощью функции “Анализ стабильности”, для чего нажмите <Alt+S>. Вы можете выбрать с помощью курсора любое начальное сочетание численностей обеих популяций и проследить за траекторией их взаимодействия в этих условиях.

Если вы разобрались с поведением модели в этой простейшей ситуации, то можете последовательно вводить различные значения параметров и исследовать получаемые при этом результаты. Обязательно используйте функцию F4, чтобы сравнивать результаты двух последовательных циклов моделирования, и функцию “Анализ стабильности” для исследования фазовых диаграмм.

Мы рекомендуем вам оставить и не изменять установленные по умолчанию значения исходных численностей популяций ( $N = P = 1$ ), поскольку их удобно рассматривать как некоторые условные плотности: величина 1.0 соответствует плотности популяции при 100% насыщении среды обитания, а все остальные значения будут выражены в долях от этой величины, например 0.8 или 1.3.

Когда вы выбираете первый режим работы модели (см. выше), то она работает до достижения устойчивого состояния, или же, если таковое недостижимо, то до исчерпания лимита времени в 10000 поколений. Поэтому если выбранные вами исходные параметры не приводят популяции к равновесию, то вычисления могут продолжаться слишком долго. В таком случае вы можете прервать работу модели, нажав <Esc>, и увидеть результаты, полученные на момент остановки модели. Если при этом вы видите на диаграмме слишком много циклов, и они плохо различимы, используйте функцию “Zoom” для увеличения любого участка

экрана. Однако, в тех случаях, когда равновесное состояние недостижимо, разумнее выбирать второй режим работы модели, т.е. моделирование первых 200 поколений (вы можете ввести и больший промежуток времени).

Мы рекомендуем вам исследовать модель следующим образом. Начните с функционального ответа типа 1. Оставив значения всех параметров по умолчанию, выберите один из них и исследуйте его влияние на поведение популяций, сначала последовательно уменьшая его значение, а затем – увеличивая. Теперь выбирайте следующий параметр и так далее. Лучше всего исследовать все параметры (кроме  $N$  и  $P$ ) по-очереди. После этого переходите к функциональному ответу типа 2, а затем типа 3. Следует записывать в тетради основные результаты и кратко резюмировать влияние каждого параметра, которое вам удалось выявить. Эти записи помогут вам при поиске ответов на приведенные ниже вопросы.

В результате исследования модели вы должны определить, какие исходные значения параметров приводят к следующим результатам (отдельно для каждого из трех типов функциональных ответов).

1. В системе возникают постепенно затухающие циклы, приводящие к стабильности при:
  - а) численности хищника большей, чем численность жертвы;
  - б) численности хищника меньшей, чем численность жертвы.
2. В системе возникают незатухающие циклы, равновесное состояние недостижимо.
3. Равновесие в системе возникает без предшествующих циклов и в этом состоянии:
  - а) численность хищника выше, чем численность жертвы;
  - б) численность хищника ниже, чем численность жертвы.
4. Хищник полностью уничтожает жертву и затем вымирает сам (так называемый эффективный хищник).
5. Хищник вымирает, но жертва выживает и размножается.

## Рекомендуемая литература

- Бигон, М., Дж. Харпер и К. Таунсенд. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, том 1 – с. 440–447, 475–482.
- Гиляров, А. М. Популяционная экология. М.: Изд. МГУ, 1990, с. 131–139.
- Пианка, Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981, с. 222–232.

### Работа с пакетом программ Populus 3.4

После загрузки программы вы видите картинку с ее названием. Нажатие <Enter> вызывает появление текста *Введения (Introduction)*, повторное нажатие <Enter> вызывает *Основное Меню (Main Menu)*. Перемещая курсор в меню, следует выбрать нужный вам основной раздел, нажать <Enter>, а затем выбрать подраздел и снова нажать <Enter>. Теперь вы увидите пояснительный текст на английском языке, в котором описаны основные особенности выбранной модели и использованная там математика. Еще одно нажатие <Enter> вызывает окно введения параметров модели, и вы переходите непосредственно к моделированию.

#### Ввод параметров модели

Каждая модель имеет окно ввода параметров, по которым производится моделирование. Пояснения к нему можно прочитать, нажав F1 (на английском языке), или в методичке. В модели может быть два или более вариантов моделирования или групп параметров модели, которые вы можете выбрать перемещая курсор с помощью клавиш <Space Bar> или <→><←>. Затем, перемещая курсор от одного параметра к другому с помощью клавиш <Tab> или <↑><↓>, вы можете ввести любые их численные значения по своему желанию. Однако, в каждой модели существуют предельные разрешенные минимальные и максимальные значения всех параметров, которые вы можете определить, нажав F9 или F10 (подробнее см. раздел *Клавиатурные команды Populus 3.4*). После ввода всех параметров нажатием <Enter> вы переходите в режим моделирования.

#### Исследование модели

Результатом работы модели является один или несколько диаграмм, изображаемых на экране. Пояснения к ним можно прочитать, нажав F1 (на английском языке), или в методичке. Нажимая <Space Bar> или <→><←>, вы можете последовательно переходить от одного графика к другому, или же к окну с несколькими графиками, изображающими те или иные зависимости между исследуемыми в модели параметрами. Нажатие <Esc> возвращает вас к окну ввода параметров и вы можете вводить новый набор данных. Если при этом вы хотите еще раз взглянуть на



полученный ранее график, нажмите <Alt+F4>, а затем вновь <Esc> для ввода новых параметров. Помните, что если вы введете новое значение хотя бы одного параметра и нажмете <Enter>, вся информация о результатах предшествующего цикла моделирования исчезнет из памяти компьютера. Если вы хотите ее сохранить, используйте функции сохранения параметров и результатов моделирования на диске <Alt+F5>, <Alt+F7> или <Alt+O> (подробнее см. ниже в разделе *Сохранение параметров и результатов моделирования*).

### **Специальные функции, используемые при анализе моделей**

**Координатная сетка.** Наличие координатной сетки значительно облегчает правильное считывание значений параметров с осей координат и анализ графиков. Обязательно пользуйтесь этой функцией в работе. При нажатии <Alt+G> появляется основная координатная сетка; повторное нажатие <Alt+G> значительно увеличивает число вертикальных и горизонтальных линий сетки; еще одно нажатие <Alt+G> выключает данную функцию (сетка исчезает).

**Переход к полулогарифмическому графику.** При анализе динамики популяций очень полезным оказывается использование логарифмического масштаба на оси ординат. Переход от арифметического к логарифмическому масштабу и обратно происходит при нажатии клавиш <Alt+L>. Обязательно используйте эту функцию при анализе моделей, описывающих динамику численности популяций.

**Изображение на графике результатов предшествующего моделирования.** Если вы хотите видеть на вновь построенном графике результаты предшествовавшего цикла моделирования, нажмите F4. В этом случае графики, полученные в предшествовавшем цикле моделирования, будут изображены черным цветом, а результаты нового цикла – обычными цветами. Эта функция очень полезна при сравнении поведения модели в разных условиях и ее следует широко использовать. Чтобы выключить функцию опять нажмите F4. Следует иметь в виду, что эта функция работает только в тех моделях, у которых в нижнем правом углу окна ввода параметров есть пометка "F4".

**Функция "Video Zoom".** Позволяет увеличивать отдельные наиболее интересные вас участки графика для более детального анализа. Для включения функции нажмите <Alt+Z>. При этом на графике появится пунктирный прямоугольник, правый верхний угол которого отмечен курсором-крестиком. Перемещая этот курсор с помощью клавиш <-> <+> <↑> <↓>, вы можете выбрать интересующий вас участок графика для увеличения. Вы можете также перемещать курсор на левую/правую или верхнюю/нижнюю стороны графика клавишами <Home>/<End> и <PgUp>/<PgDn>, или же на противоположный угол прямоугольника

клавишей <N>. После выбора участка графика следует нажать <Enter>, и вы увидите его в увеличенном виде. Возврат к первоначальному виду графика происходит при нажатии <R>, отключение функции “Video Zoom” с сохранением результатов ее работы в памяти при повторном нажатии <Alt+Z>, а отключение с удалением результатов из памяти при нажатии <Alt+C>. Все команды, реализуемые при включенной функции “Video Zoom”, приведены ниже в разделе *Клавиатурные команды*.

**Изменение скорости прорисовки графиков.** По умолчанию программа рисует графики с той скоростью, с которой ваш компьютер способен обсчитывать данные. Однако в программе предусмотрен вариант замедленной прорисовки графиков для придания этому процессу динамичности и большей наглядности. Для включения этой функции нажмите <Alt+F>, и все ваши графики будут возникать на экране постепенно, как бы имитируя ход процесса во времени. Конкретную скорость прорисовки графиков в этом режиме можно задавать в опциях меню. Для выключения функции вновь нажмите <Alt+F>.

**Функция “Анализ стабильности”.** Анализ стабильности очень важен для понимания динамики экологических и эволюционных моделей. В частности, он необходим при анализе фазовых диаграмм (конкуренция, взаимодействия хищника и жертвы и т.п.). Для включения данной функции необходимо после завершения построения фазовой диаграммы нажать <Alt+S>. При этом в поле графика появится курсор-крестик, который вы сможете перемещать с помощью клавиш <→> <←> <↑> <↓> в интересующую вас новую начальную точку, из которой будет проведена новая траектория, характеризующая течение процесса вперед (после нажатия <Enter> или <F>) или назад (после нажатия <B>) во времени. Вы можете провести таким образом множество траекторий, начинающихся из любых точек графика.

Другой вариант работы данной функции заключается в одновременном проведении множества траекторий из одной или нескольких разных точек, расположенных либо по периметру графика, либо в узлах координатной сетки (число и положение этих точек могут быть предварительно заданы через опции меню). Для реализации данного варианта сразу после включения функции нажмите <M>.

Заметим, что на некоторых графиках (например, в моделях, использующих 4 и более уравнений) изображены не все зависимые переменные. В этих случаях при анализе стабильности используются первоначальные (т.е. установленные при вводе данных) значения переменных, не отображаемых на графике. Некоторые модели дают возможность изменять и эти переменные также. В этом случае, нажимая <Space Bar>, вы можете переходить к той или иной из переменных, значение которой разрешено изменять.

Все команды, реализуемые при включенной функции “Анализ стабильности” приведены ниже в разделе *Клавиатурные команды*.

### **Сохранение параметров и результатов моделирования**

Вы можете сохранить результаты своей работы с программой *Populus 3.4* несколькими способами. При наличии принтера вы можете напечатать любой из полученных графиков, а также любые другие тексты с экрана. Для этого необходимо установить тип принтера и качество печати в опциях меню, а затем нажать <Alt+P> для печати каждого экрана. Если принтера в данный момент нет, то вы можете сохранить на диске принт-файл, который можно напечатать позже, используя другой компьютер с принтером. Для этого следует установить в опциях печати меню “*Destination – Disk*”. После этого, каждый раз когда вы нажимаете <Alt+P>, программа будет запрашивать у вас путь и название файла, в котором следует сохранить результаты для последующей печати.

Возможно также сохранение параметров и результатов моделирования в виде файлов на диске. Введенные в окне параметров данные вы можете сохранить на диске, нажав клавиши <Alt+F5>. При этом программа выдаст вам предполагаемое по умолчанию название соответствующего файла. Однако, вы можете ввести любой путь и удобное для вас название файла и, нажав <Enter>, сохранить в нем введенные параметры. В дальнейшем вы можете использовать такие файлы для введения сохраненных данных в программу и использования их в новой работе. Для этого нажмите <Alt+F6> – программа спросит у вас путь и имя файла; введите их и нажатием на <Enter> загрузите данные в программу.

Сохранение результатов моделирования возможно не только в виде графиков, но и в численной форме, т.е. в виде таблиц, содержащих конкретные значения независимых и зависимых переменных, по которым, собственно, и построены графике, которые вы видите на экране. Для этого нажмите <Alt+F7> – программа предложит вам название соответствующего файла по умолчанию. Вы можете ввести любой другой путь и удобное для вас название файла и, нажав <Enter>, сохранить в нем полученные результаты в численной форме. В дальнейшем такие файлы можно использовать для анализа полученных результатов с помощью более мощных программных средств, например, пакетов *Excel*, *Quattro Pro* и других.

### Клавиатурные команды Populus 3.4

- F1 – Help (повторное нажатие вызывает *Main Help Menu*)
- F2 – Название/Введение/Пояснительный текст
- Alt+O – Меню опций (*Option Menu*) – настройка монитора, принтера, сохранение файлов и т.п.
- Esc – Выход в предыдущее окно
- Alt+X – Завершение работы и выход из программы

#### Ввод данных

- Space Bar или ←→ – Выбор вариантов/групп параметров модели
- Tab или ↑↓ – Перемещение между параметрами в любом направлении
- PgUp/PgDn – Перемещение к первому/последнему параметру
- Home/End – Перемещение к началу/концу внутри окошка параметра
- Insert – Переключение способа введения текста (как во всех редакторах)
- F5 – Восстановление последнего введенного значения
- F6 – Установка значения данного параметра “по умолчанию”
- F7 – Установка значения всех параметров “по умолчанию”
- F8 – Очистка окошка данного параметра
- F9/F10 – Установка минимального/максимального значения параметра, допускаемого данной моделью
- e или E – Введение числа с показателем степени

#### Работа с моделями

- Enter – Переход к моделированию после введения всех данных
- Ctrl+Enter – Перерасчет данных и построение нового графика
- F4 – Включение/выключение функции представления на графике результатов предшествующего моделирования (в тех моделях, где это предусмотрено)
- Alt+F1 – Переход к предыдущей открытой модели (предельное число одновременно открытых моделей устанавливается в опциях меню)
- Alt+F4 – Возвращение к графику без перерасчета по новым данным
- Alt+F5 – Сохранить введенные параметры модели в файле
- Alt+F6 – Загрузить параметры модели из файла

- Alt+F7 – Сохранить численные результаты моделирования в файле
- Alt+C – Закрывает данную модель и стирает ее результаты в оперативной памяти

### **Работа с графиками**

- Alt+G – Включение/выключение координатной сетки
- Alt+L – Переход от арифметического к логарифмическому масштабу по оси ординат и обратно (только в моделях полуляционного роста)
- Alt+Z – Включение/выключение функции “*Video Zoom*”
- Alt+S – Переход к анализу стабильности модели
- Alt+F – Включение/выключение функции медленной прорисовки графиков
- Space Bar или ←→ – Переход между различными графиками модели или к окну с несколькими графиками

### **Команды функции “*Video Zoom*”**

- Enter – Увеличение выбранного участка графика
- Z – Уменьшение выбранного участка в 2 раза
- R – Восстановление первоначального вида графика
- Tab – Перемещение к следующему графику, если их несколько на экране
- Schift+Tab – Перемещение к предыдущему графику на экране
- Alt+Z – Отключение функции “*Video Zoom*” с сохранением результатов ее работы в памяти (они восстанавливаются при повторном включении)
- Esc – Отключение функции “*Video Zoom*” с сохранением результатов ее работы в памяти и возврат в окно ввода данных
- Alt+C – Отключение функции “*Video Zoom*” и удаление результатов ее работы из памяти компьютера

### ***Перемещение курсора:***

- N – В противоположный угол выделенного прямоугольника
- ← ↑ ↓ – Вправо, влево, вверх, вниз по полю графика
- Ctrl+←, Ctrl+→ – Внутрь или наружу по оси Z (для трехмерных графиков)
- PgUp, PgDn – На верхний, нижний край графика
- Home, End – На левый, правый край графика

### **Команды функции “*Анализ стабильности*”**

- Alt+S – Включение/выключение функции
- F, Enter – Провести траекторию вперед во времени
- B – Провести траекторию из выбранной точки назад во времени

- M – Провести множество траекторий из точек, набор которых задан в опциях меню
- E – Стереть все траектории
- Alt+E – Стереть последнюю траекторию
- Alt+D – Стереть все траектории из памяти, оставив их на экране (это означает, что траектории не будут изображены вновь, если вы выйдете из графика и войдете в него опять)
- Alt+C – Завершение работы с моделью и удаление ее из памяти
- Esc – Выключение функции и возвращение в окно ввода данных (при этом проведенные траектории сохраняются в памяти и отображаются на графике при возвращении в него)
- ← ↑ ↓ – Перемещение курсора в поле графика для выбора точки начала траектории
- Ctrl+←, Ctrl+→ – Перемещение курсора вдоль оси Z (для трехмерных графиков)
- Space Bar – Переход и изменение переменных (в некоторых моделях)

**Практикум по математическому моделированию  
в популяционной экологии  
(учебное пособие)**

Санкт-Петербургский государственный университет  
биолого-почвенный факультет  
кафедра энтомологии

Санкт-Петербург, 2002, 62 с.

Оригинал-макет изготовлен В. Е. Кипятковым

---

Подписано в печать с готовых пленок 25.10.02. Формат А5.  
Бумага офсетная. Печать офсетная. Печ. л. 2.  
Заказ № 568. Тираж 300 экз. Цена договорная.  
Отпечатано с оригинал-макета в типографии ТОО "Гамма ЛТД"  
196136, Санкт-Петербург, ул. Подрезова, 16

---