



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования
«Дальневосточный федеральный университет»
(ДВФУ)

ИНСТИТУТ МАТЕМАТИКИ И КОМПЬЮТЕРНЫХ ТЕХНОЛОГИЙ
(ШКОЛА)

Департамент математического и компьютерного моделирования

Держапольский Юрий Витальевич

МОДЕЛИРОВАНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СЕТЕЙ
(Особенности динамики видов в трофических цепях)

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
по образовательной программе подготовки бакалавров
по направлению 01.03.02 «Прикладная математика и информатика»

г. Владивосток

2025

Автор работы _____
(подпись)

« ____ » _____ 2025 г.

Консультант (если имеется)

(Ф.И.О.) (подпись)
« ____ » _____ 2025 г.

Руководитель ВКР проф. д.ф.-м.н.
(должность, учёное звание)

Абакумов А. И.

(Ф.И.О.) (подпись)
« ____ » _____ 2025 г.

3

4

(Ф.И.О.) (подпись)

Защищена с оценкой: _____

Секретарь

(Ф.И.О.) (подпись)
« ____ » _____ 2025 г.

Оглавление

1	Введение	4
2	Математические модели	5
3	Анализ моделей	8
3.1	Незамкнутая трофическая цепь	8
3.1.1	Равновесные состояния	8
3.1.2	Условия существования цепи фиксированной длины . .	11
3.2	Замкнутая трофическая цепь	14
3.2.1	Равновесные состояния	14
4	Заключение	16
5	Список литературы	17

1. Введение

Есть такие структуры сообществ с переносом энергии, которые называются трофическими цепями. Незамкнутые и замкнутые. Энергия лимитируется каким-то фактором.

Исследуется поведение трофической цепи при изменении лимитирующего фактора. Обычная устойчивость и знак-устойчивость.

2. Математические модели

«Ресурс» в реальных экосистемах можно разделить на два вида:

- Энергия, например, солнечный свет. Тогда экосистема с данным ресурсом является незамкнутой, и энергия «протекает» через систему, в ходе этого рассеиваясь в виде тепла.
- Биологические вещества, например, углерод, азот, фосфор. В этом случае экосистема является замкнутой по отношению к ресурсам. Достигается это деятельностью так называемых «разлагателей», которые разлагают мёртвую органику до необходимых минеральных компонентов, необходимых первичным уровням трофической цепи.

Соответственно будем рассматривать два типа трофической цепей: незамкнутые («проточные») и замкнутые («циклы»).

Рост и развитие экосистем во многих системах лимитируется каким-либо фактором (*принцип Либиха*). Опять же, например, солнечный свет — это невозобновимый ресурс и цепь является незамкнутой, а химические вещества за счёт разлагателей снова вовлекаются в деятельность замкнутой экосистемы.

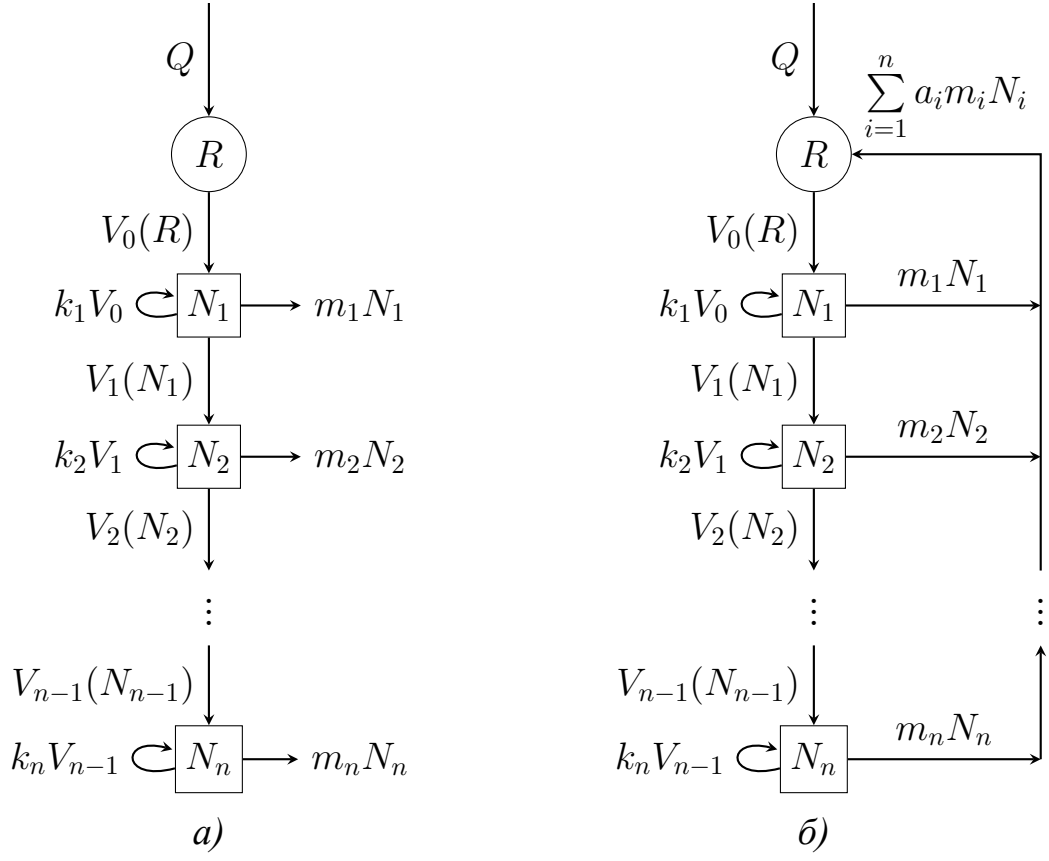


Рис. 1: Описание

а) Незамкнутая цепь:

$$\begin{aligned}
 \frac{dR}{dt} &= Q - V_0(R)N_1, \\
 \frac{dN_1}{dt} &= -m_1N_1 + k_1V_0(R)N_1 - V_1(N_1)N_2, \\
 &\dots \\
 \frac{dN_i}{dt} &= -m_iN_i + k_iV_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1}, \quad i = \overline{2, n-1}, \\
 &\dots \\
 \frac{dN_n}{dt} &= -m_nN_n + k_nV_{n-1}(N_{n-1})N_n.
 \end{aligned} \tag{1}$$

б) *Замкнутая цепь:*

$$\begin{aligned}
\frac{dR}{dt} &= Q - V_0(R)N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \\
\frac{dN_1}{dt} &= -m_1 N_1 + k_1 V_0(R)N_1 - V_1(N_1)N_2, \\
&\dots \\
\frac{dN_i}{dt} &= -m_i N_i + k_i V_{i-1}(N_{i-1})N_i - V_i(N_i)N_{i+1}, \quad i = \overline{2, n-1}, \\
&\dots \\
\frac{dN_n}{dt} &= -m_n N_n + k_n V_{n-1}(N_{n-1})N_n.
\end{aligned} \tag{2}$$

По биологическому смыслу параметры k_i и a_i удовлетворяют ограничениям $0 \leq k_i, a_i \leq 1$.

Если считать, что ни один вид не имеет в избытке трофического ресурса, т.е. трофические связи «напряжены», то в этом случае

$$V_0(R) = \alpha_0 R, \quad V_i(N_i) = \alpha_i N_i \quad (i = \overline{1, n}) \tag{3}$$

и уравнения (1) и (2) переходят в уравнения вольтерровского типа, за исключением первых уравнений, содержащих слагаемое Q . Тогда, формально полагая $R \equiv N_0$ и $N_{n+1} \equiv 0$, получим две системы, которые описывают динамику двух трофических цепей.

а) *Незамкнутая цепь:*

$$\begin{aligned}
\frac{dN_0}{dt} &= Q - \alpha_0 N_0 N_1, \\
\frac{dN_i}{dt} &= N_i(-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = \overline{1, n}.
\end{aligned} \tag{4}$$

б) *Замкнутая цепь:*

$$\begin{aligned}
\frac{dN_0}{dt} &= Q - \alpha_0 N_0 N_1 + \sum_{i=1}^n a_i m_i N_i, \\
\frac{dN_i}{dt} &= N_i(-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = \overline{1, n}.
\end{aligned} \tag{5}$$

Исследуем равновесия и их устойчивость при изменении параметра Q .

3. Анализ моделей

3.1. Незамкнутая трофическая цепь

3.1.1. Равновесные состояния

Поскольку единственное положительное слагаемое, которое описывает вносимое количество биомассы, в каждой строке зависит от количества биомассы предыдущего вида, то можно сделать вывод, что если в каком-то состоянии равновесия будет вид с нулевой биомассой, то и все последующие виды так же окажутся вымершими.

Поэтому в системе (4) при $Q > 0$ могут существовать n равновесных состояний типа $[N_0, N_1, \dots, N_q, 0, \dots, 0]$, которые можно определить из уравнений

$$\frac{dN}{dt} = 0 \Rightarrow \begin{cases} N_1 = \frac{Q}{\alpha_0 N_0}, \\ \alpha_i N_{i+1} = k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - m_i, \quad i = \overline{1, q} \end{cases} \quad (6)$$

Из условия $N_{q+1} = 0$ вытекает, что

$$N_{q-1} = \frac{m_q}{\alpha_{q-1} k_q}. \quad (7)$$

Отметим, что в уравнениях (6) есть связь только между $(i + 1)$ и $(i - 1)$ уравнениями (кроме 0 и 1), поэтому формулы вычисления будут зависеть от чётности q .

Введём обозначения:

$$\begin{aligned} g_i &= \frac{k_i \alpha_{i-1}}{\alpha_i}, \quad \mu_i = \frac{m_i}{\alpha_i}, \quad H_{2s-1} = g_1 g_3 \cdots g_{2s-1}, \quad H_{2s} = g_2 g_4 \cdots g_{2s}, \\ f_{2s-1} &= \frac{\mu_1}{H_1} + \frac{\mu_3}{H_3} + \cdots + \frac{\mu_{2s-1}}{H_{2s-1}}, \quad f_{2s} = \frac{\mu_2}{H_2} + \frac{\mu_4}{H_4} + \cdots + \frac{\mu_{2s}}{H_{2s}}. \end{aligned} \quad (8)$$

Последовательно выражая значения N_i имеем

$$\begin{aligned} N_i &= \frac{k_{i-1} \alpha_{i-2}}{\alpha_{i-1}} N_{i-2} - \frac{m_{i-1}}{\alpha_{i-1}} = g_{i-1} N_{i-2} - \mu_{i-1} = \\ &= g_{i-1} (g_{i-3} N_{i-4} - \mu_{i-3}) - \mu_{i-1} = g_{i-1} g_{i-3} N_{i-4} - g_{i-1} \mu_{i-3} - \mu_{i-1} = \dots; \end{aligned}$$

Пусть $i = 2s$, тогда

$$\begin{aligned} N_{2s} &= (g_{2s-1}g_{2s-3}\cdots g_1)N_0 - (g_{2s-1}\cdots g_3)\mu_1 - (g_{2s-1}\cdots g_5)\mu_3 - \cdots - \\ &- g_{2s-1}\mu_{2s-3} - \mu_{2s-1} = g_{2s-1}\cdots g_1 \left(N_0 - \frac{\mu_1}{g_1} - \cdots - \frac{\mu_{2s-1}}{g_1\cdots g_{2s-1}} \right) = \quad (9) \\ &= H_{2s-1} \left(N_0 - \frac{\mu_1}{H_1} - \cdots - \frac{\mu_{2s-1}}{H_{2s-1}} \right) = H_{2s-1} (N_0 - f_{2s-1}). \end{aligned}$$

Аналогично получаются значения при $i = 2s + 1$:

$$N_{2s+1} = H_{2s}(N_1 - f_{2s}). \quad (10)$$

Здесь $s = 1, 2, \dots$

Для вычисления всех значений не хватает формулы для N_0 или N_1 . Отдельно рассмотрим два случая чётности.

1. Пусть $q = 2s$ – чётное. Тогда

$$N_{q-1} = N_{2s-1} = \frac{m_{2s}}{\alpha_{2s-1}k_{2s}} \frac{\alpha_{2s}}{\alpha_{2s}} = \frac{\mu_{2s}}{g_{2s}}, \quad N_{2s-1} = H_{2s-2}(N_1 - f_{2s-2}).$$

Откуда получаем

$$N_1 = \frac{\mu_{2s}}{g_{2s}H_{2s-2}} + f_{2s-2} = \frac{\mu_{2s}}{H_{2s}} + f_{2s-2} = f_{2s}.$$

Используя первое уравнение в (6), будем иметь

$$N_0 = \frac{Q}{\alpha_0 N_1} = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}}.$$

2. Пусть $q = 2s + 1$ – нечётное. Аналогично предыдущему получаем

$$N_{q-1} = N_{2s} = \frac{m_{2s+1}}{\alpha_{2s}k_{2s+1}} \frac{\alpha_{2s+1}}{\alpha_{2s+1}} = \frac{\mu_{2s+1}}{g_{2s+1}}, \quad N_{2s} = H_{2s-1}(N_0 - f_{2s-1}).$$

откуда

$$N_0 = \frac{\mu_{2s+1}}{g_{2s+1}H_{2s-1}} + f_{2s-1} = f_{2s+1}, \quad N_1 = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s+1}}.$$

Теперь легко можно получить явные выражения N_i , подставив N_0 и N_1 в (9) и (10).

Очевидно, что стационарные значения численностей N_i имеют смысл, только когда они положительные.

Утверждение 1. Если в трофической цепи длины q численность $N_q > 0$, то $N_i > 0$ ($i = \overline{1, q-1}$).

Доказательство. Для начала заметим, что f_{2s} и f_{2s+1} положительны и монотонно возрастают с увеличением s . Величины N_0 и N_1 также положительны и зависят от параметра q – длины трофической цепи. Поскольку все параметры положительные, то численность $N_{q-1} > 0$.

Из условия $N_q > 0$ и (9, 10) получим неравенство

$$Q > \alpha_0 f_{q-1} f_q \quad (11)$$

Предположим противное: $\exists p < q : N_p \leq 0$. Возможны 4 варианта: p и q одинаковой чётности и разной чётности.

1. Пусть $q = 2s$ и $N_0 = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}}, N_1 = f_{2s}$.

(a) $p = 2u$ ($u < s$), тогда из (9) следует, что $N_p = N_{2u} \leq 0$, если $N_0 \leq f_{2u-1}$. Значит $Q \leq \alpha_0 f_{2u-1} f_{2s}$. Сравнивая с (11) получаем

$$\alpha_0 f_{2s-1} f_{2s} < Q \leq \alpha_0 f_{2u-1} f_{2s} \Rightarrow f_{2s-1} < f_{2u-1}.$$

Это невозможно, поскольку f_{2s-1} монотонно возрастает с ростом s .

(b) $p = 2u + 1$ ($2u < 2s - 1$), тогда из (10) следует, что $N_p = N_{2u+1} \leq 0$ при $N_1 \leq f_{2u}$, т.е. $f_{2s} \leq f_{2u}$. Что также невозможно из-за монотонного возрастания f_{2s} с ростом s .

2. Пусть $q = 2s + 1$ и $N_0 = f_{2s+1}, N_1 = \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s+1}}$.

(a) $p = 2u$ ($2u - 1 < 2s$), тогда $N_p = N_{2u} \leq 0$ при $N_0 \leq f_{2u-1}$. Значит $f_{2s+1} < f_{2u-1}$.

Это невозможно, поскольку f_{2s-1} монотонно возрастает с ростом s .

(b) $p = 2u + 1$ ($u < s$), тогда $N_p = N_{2u+1} \leq 0$ при $N_1 \leq f_{2u}$, т.е. $Q \leq \alpha f_{2u} f_{2s+1}$. Сравнивая с (11) получаем

$$\alpha_0 f_{2s} f_{2s+1} < Q \leq \alpha f_{2u} f_{2s+1} \Rightarrow f_{2s} < f_{2u}.$$

Что также невозможно из-за монотонного возрастания f_{2s} с ростом s .

□

Следствие 1.1. Из (11) следует, что если длина трофической цепи равна q , то скорость поступления ресурса Q должна превосходить критическое значение

$$Q^*(q) = \alpha_0 f_{q-1} f_q.$$

3.1.2. Условия существования цепи фиксированной длины

Для определения устойчивости равновесного состояния трофической цепи длины q : $N^* = [N_0, N_1, \dots, N_q, 0, \dots, 0]$ будем исследовать собственные значения матрицы системы (4), линеаризованной в окрестности этого состояния.

Найдём матрицу якоби этой системы и подставим равновесную точку: $\left. \frac{\partial f}{\partial N} \right|_{N^*}$ (f – правая часть системы). Получим матрицу

$$J = \begin{pmatrix} A_q & 0 \\ 0 & D_{n-q} \end{pmatrix}, \quad (12)$$

где $D_{n-q} = \text{diag} \{ -m_{q+1} + k_{q+1}\alpha_q N_q, -m_{q+2}, \dots, -m_n \}$ и A_q матрица вида:

$$A_q = \begin{pmatrix} -b_0 & -d_0 & & 0 \\ b_1 & -h_1 & -d_1 & \\ & \ddots & \ddots & \ddots \\ & & b_{q-1} & -h_{q-1} & -d_{q-1} \\ & 0 & & b_q & -h_q \end{pmatrix} \quad (13)$$

В нашем случае

$$\begin{aligned} b_0 &= \alpha_0 N_1, & d_0 &= \alpha_0, \\ b_i &= k_i \alpha_{i-1} N_i, & d_i &= \alpha_i N_i, & h_i &= 0, & i &= \overline{1, q}. \end{aligned}$$

Значение h_i следует из уравнений (6).

Собственные значения J равны

$$\lambda_i = \begin{cases} \lambda_i(A_q), & i = \overline{1, q}, \\ k_{q+1}\alpha_q N_q - m_{q+1}, & i = q + 1, \\ -m_i, & i = \overline{q + 2, n}. \end{cases}$$

Очевидно, что при $i = \overline{q + 2, n}$ выполняется условие $\lambda = -m_i < 0$. Для λ_{q+1} все переменные положительные и достаточно выполнения неравенства

$$N_q < \frac{m_{q+1}}{\alpha_q k_{q+1}}. \quad (14)$$

Это условие становится излишним, при $q = n$, поскольку тогда устойчивость определяется собственными значениями матрицы A_q .

Для определения устойчивости матрицы A_q воспользуемся достаточными условиями знак-устойчивости.

[\(Ссылка/Подробнее?\)](#) ...

Таким образом матрица A_q удовлетворяет достаточным условием знак-устойчивости и поэтому устойчива при любых значениях заданных параметров. А это значит, что равновесие N^* асимптотически устойчиво.

Находя явное значение N_q для чётного и нечётного q и используя (14) получим:

1. При $q = 2s$:

$$\begin{aligned} N_{2s} &= H_{2s-1} \left(\frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}} - f_{2s-1} \right) < \frac{m_{2s+1}}{\alpha_{2s} k_{2s+1}} \Rightarrow \\ &\Rightarrow \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s}} - f_{2s-1} < \frac{m_{2s+1}}{\alpha_{2s} k_{2s+1}} \frac{\alpha_{2s+1}}{\alpha_{2s+1}} \frac{1}{H_{2s-1}} = \frac{\mu_{2s+1}}{g_{2s+1} H_{2s-1}} = \frac{\mu_{2s+1}}{H_{2s+1}} \Rightarrow (15) \\ Q &< \alpha_0 f_{2s} \left(f_{2s-1} + \frac{\mu_{2s+1}}{H_{2s+1}} \right) = \alpha_0 f_{2s} f_{2s+1}, \end{aligned}$$

2. При $q = 2s + 1$:

$$\begin{aligned}
N_{2s+1} &= H_{2s} \left(\frac{Q}{\alpha_0 f_{2s+1}} - f_{2s+1} \right) < \frac{m_{2s+2}}{\alpha_{2s+1} k_{2s+2}} \Rightarrow \\
&\Rightarrow \frac{Q}{\alpha_0 f_{2s+1}} - f_{2s} < \frac{m_{2s+2}}{\alpha_{2s+1} k_{2s+2}} \frac{\alpha_{2s+2}}{\alpha_{2s+2}} \frac{1}{H_{2s}} = \frac{\mu_{2s+2}}{g_{2s+2} H_{2s}} = \frac{\mu_{2s+2}}{H_{2s+2}} \Rightarrow (16) \\
Q &< \alpha_0 f_{2s+1} \left(f_{2s} + \frac{\mu_{2s+2}}{H_{2s+2}} \right) = \alpha_0 f_{2s+1} f_{2s+2},
\end{aligned}$$

объединяя получим

$$Q < \alpha_0 f_q f_{q+1} = Q^*(q + 1). \quad (17)$$

Следствие 1.2. *Необходимым и достаточным условием существования устойчивой незамкнутой трофической цепи длины q является ограничение (сверху и снизу) скорости поступления внешнего ресурса в экосистему:*

$$Q^*(q) < Q < Q^*(q + 1). \quad (18)$$

3.2. Замкнутая трофическая цепь

3.2.1. Равновесные состояния

Аналогично незамкнутой системе, в системе с частичным восстановлением ресурса (5) при $Q > 0$ могут существовать n равновесных состояний типа $[N_0, N_1, \dots, N_q, 0, \dots, 0]$, которые могут быть найдены из уравнений

$$\frac{dN}{dt} = 0 \Rightarrow \begin{cases} Q + \sum_{i=1}^q a_i m_i N_i = \alpha_0 N_0 N_1, \\ \alpha_i N_{i+1} = k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - m_i, \quad i = \overline{1, q} \end{cases} \quad (19)$$

Поскольку связь N_{i-1} и N_{i+1} точно такая же, что и у незамкнутой модели, то значения N_i также могут быть определены по формулам (9, 10). Остаётся найти явные выражения для N_0 и N_1 .

Используем обозначения (8) и введём новые:

$$\begin{aligned} \varphi_s &= \sum_{j=1}^s a_{2j} m_{2j} H_{2s-1}, & \psi_s &= \sum_{j=1}^s a_{2j-1} m_{2j-1} H_{2s-2}, \\ \sigma_i &= \sum_{j=1}^i a_j m_j f_{j-1} H_{j-1} \quad (H_0 = 1, f_0 = 0). \end{aligned} \quad (20)$$

1. Пусть $q = 2s$ – чётное. Тогда аналогично шагам для незамкнутой цепи получаем $N_1 = f_{2s}$. Используя первое уравнение в (19), будем иметь

$$Q + \sum_{i=1}^s a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} (N_1 - f_{2i-2}) + \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} (N_0 - f_{2i-1}) = \alpha_0 N_0 N_1,$$

$$Q + \sum_{i=1}^s a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} (f_{2s} - f_{2i-2}) = \alpha_0 N_0 N_1 - \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} (N_0 - f_{2i-1}),$$

$$\begin{aligned} Q + f_{2s} \sum_{i=1}^s a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} - \sum_{i=1}^s a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} f_{2i-2} = \\ = N_0 \left(\alpha_0 f_{2s} - \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} \right) + \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} f_{2i-1}, \end{aligned}$$

$$Q + f_{2s} \psi_s - \sigma_{2s} = N_0 (\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s),$$

$$N_0 = \frac{Q + f_{2s} \psi_s - \sigma_{2s}}{\alpha_0 f_{2s} - \varphi_s}.$$

2. Пусть $q = 2s + 1$ – нечётное. Тогда $N_1 = f_{2s+1}$ и

$$\begin{aligned}
Q + \sum_{i=1}^{s+1} a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} (N_1 - f_{2i-2}) + \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} (N_0 - f_{2i-1}) &= \alpha_0 N_0 N_1, \\
Q + \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} (f_{2s+1} - f_{2i-1}) &= \alpha_0 N_0 N_1 - \sum_{i=1}^{s+1} a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} (N_1 - f_{2i-2}), \\
Q + f_{2s+1} \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} - \sum_{i=1}^s a_{2i} m_{2i} H_{2i-1} f_{2i-1} &= \\
= N_1 \left(\alpha_0 f_{2s+1} - \sum_{i=1}^{s+1} a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} \right) + \sum_{i=1}^{s+1} a_{2i-1} m_{2i-1} H_{2i-2} f_{2i-2}, \\
Q + f_{2s+1} \varphi_s - \sigma_{2s+1} &= N_1 (\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}), \\
N_0 &= \frac{Q + f_{2s+1} \varphi_s - \sigma_{2s+1}}{\alpha_0 f_{2s+1} - \psi_{s+1}}.
\end{aligned}$$

Очевидно, что стационарные значения численностей N_i имеют смысл, только когда они положительные.

4. Заключение

Вот так влияет изменение Q на модель.

5. Список литературы

- [1] Свирежев, Ю. М. Устойчивость биологических сообществ // Ю. М. Свирежев, Д. О. Логофет – М.: Наука, 1978.