**1. Что значит модель и в каких случаях используется**

Данная модель описывает динамику численности двух видов, конкурирующих за общие ресурсы. Она является классической и широко используется в теоретической экологии.

«Наиболее известная модель конкурентных взаимодействий была предложена в 20-х годах итальянским математиком Вито Вольтерра и американским биологом Альфредом Лоткой. Она представляет собой прямое обобщение логистического уравнения роста популяции на случай конкуренции двух видов за один ресурс. Модель Лотки–Вольтерра для двух конкурентов и по сей день остается основной при анализе межвидовой конкуренции.»

**Источник:** Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. — М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2011. — С. 74.

«Модели межвидовой конкуренции применяются для предсказания динамики численности конкурирующих видов, для оценки вероятности их сосуществования в долговременной перспективе, а также для анализа исходов экспериментального или природного вселения видов в новые сообщества.»

**Источник:** Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — С. 226.

**2. Все сущности и связи в модели**

Модель описывает взаимовлияние двух популяций через их отрицательное воздействие друг на друга.

«В этой системе два вида x и y отрицательно влияют друг на друга, так как каждый из них потребляет один и тот же ресурс, необходимый другому виду. Это влияние учитывается с помощью дополнительных членов в логистических уравнениях.»

**Источник:** Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985. — С. 52.

«Связь между популяциями осуществляется через коэффициенты конкуренции α и β, которые показывают, насколько сильное угнетающее действие оказывает один вид на рост другого по сравнению с внутривидовой конкуренцией.»

**Источник:** Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — С. 89.

**3. Все переменные и коэффициенты в формулах**

Классическое представление модели и описание параметров выглядит следующим образом.

«Рассмотрим систему двух логистических уравнений, описывающих конкуренцию двух видов:

Изображение выглядит как текст, Шрифт, диаграмма, линия

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.

где:

* x(t), *y*(*t*) — численности (или биомассы) конкурирующих видов в момент времени t*t*;
* r1​, r2​ — собственные скорости роста видов в отсутствие конкуренции и при неограниченных ресурсах;
* K1​, *K*2​ — ёмкости среды для каждого вида в отсутствие конкурента;
* α12​ — коэффициент конкуренции, показывающий, какое действие оказывает особь вида y*y* на рост популяции вида x*x* (в пересчете на одну особь вида x*x*);
* α21 — коэффициент конкуренции, показывающий, какое действие оказывает особь вида x*x* на рост популяции вида y*y*.»

**Источник:** Мюррей Дж. Математическая биология. I. Введение. — М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2009. — С. 63.

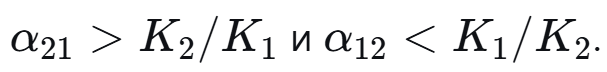
«Коэффициент α*α* (часто обозначаемый как *α*12​) можно интерпретировать как меру влияния второго вида на первый в единицах влияния первого вида на самого себя. Например, если *α*=2, то это означает, что одна особь вида y*y* подавляет рост популяции x так же, как две особи самого вида x*x*.»

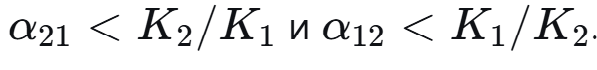
**Источник:** Гилпин М. Теория структуры сообществ. — В кн.: Теоретическая экология. Принципы и применения. — М.: Мир, 1981. — С. 145.

**4. Как от изменений коэффициентов изменится поведение системы**

Поведение системы и исход конкуренции критически зависят от соотношения коэффициентов конкуренции и емкостей среды.

«Анализ стационарных состояний системы показывает, что возможны четыре исхода конкуренции:

1. Вытеснение вида x*x* видом y*y*: это происходит, если 
2. Вытеснение вида y*y* видом x*x*: это происходит, если 
3. Неустойчивое сосуществование (исход зависит от начальных численностей): если Изображение выглядит как Шрифт, типография, текст, каллиграфия

   Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.
4. Устойчивое сосуществование обоих видов: если 

**Источник:** Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Голубков М.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. — Самара: Самарский научный центр РАН, 1999. — С. 112.

«Принцип конкурентного исключения Гаузе, сформулированный на основе экспериментов с инфузориями, находит свое математическое выражение в модели Лотки–Вольтерра. Устойчивое сосуществование двух видов в модели возможно лишь в том случае, когда внутривидовая конкуренция у каждого вида сильнее, чем межвидовая. То есть когда каждый вид ограничивает сам себя сильнее, чем его ограничивает конкурент.»

**Источник:** Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — С. 178.

**5. Аналитическое описание поведения системы**

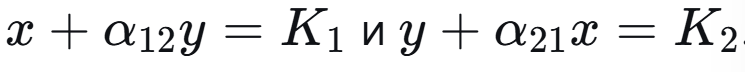
Качественный анализ модели позволяет предсказать долгосрочный исход конкуренции.

«Поведение системы (1) определяется свойствами ее стационарных точек. Неподвижные точки находятся из условий Изображение выглядит как типография, Шрифт, каллиграфия, пружина

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.. Кроме тривиальной точки (0,0) и точек, соответствующих существованию только одного вида  ​Изображение выглядит как Шрифт, типография, каллиграфия, рукописный текст

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки., существует четвертая стационарная точка — нетривиальное равновесие с положительными численностями обоих видов. Устойчивость этой точки и определяет возможность сосуществования.»

**Источник:** Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П. Динамические системы и модели биологии. — М.: Физматлит, 2010. — С. 154.

«Графически условия сосуществования можно представить на фазовой плоскости. Изоклины нулевого роста — прямые линии Взаимное расположение этих изоклин определяет, какая из стационарных точек будет устойчивым узлом, то есть к какому исходу придет система. Если изоклины пересекаются в первом квадранте так, что образуется устойчивый узел, то виды сосуществуют. Если же устойчивым узлом становится точка на одной из осей, то это означает вытеснение одного из видов.»

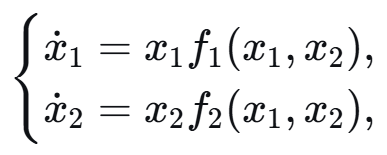
**Источник:** Стейни К. Теория популяционной биологии. — В кн.: Математика в биологии. — М.: Мир, 1979. — С. 203.

Коллега, с удовольствием добавлю цитаты из фундаментальной монографии А.Д. Базыкина. Эта работа является классической в области математического моделирования популяционной динамики.

А.Д. Базыкин "Нелинейная динамика взаимодействующих популяций"

**1. Общий вид модели и биологический смысл коэффициентов**

«Рассмотрим теперь стандартную модель конкуренции двух видов в форме Колмогорова:



где функции Изображение выглядит как Шрифт, типография, число, символ

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.— гладкие и описывают удельные скорости роста популяций. В случае, когда конкуренция линейна, получаем:

Изображение выглядит как Шрифт, текст, рукописный текст, белый

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.

Здесь — мальтузианские коэффициенты, Изображение выглядит как Шрифт, текст, белый, Графика

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.​ — коэффициенты внутривидовой конкуренции, ​ — коэффициенты межвидовой конкуренции.»

**Источник:** Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — 2003. — С. 85.

**2. О преимуществах такой параметризации**

«Запись модели в форме с коэффициентами Изображение выглядит как Шрифт, каллиграфия, типография, дизайн

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.обладает тем преимуществом, что она делает явной линейную структуру конкурентных взаимодействий. Коэффициент  имеет смысл меры ингибиторного эффекта, который оказывает одна особь вида 2 на удельную скорость роста вида 1.»

**Источник:** Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — 2003. — С. 86.

**3. Анализ условий сосуществования**

«Условия устойчивого сосуществования двух видов в модели с параметрами eij*eij*​ принимают особенно простой и симметричный вид:

Изображение выглядит как Шрифт, диаграмма, белый, линия

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.

Эти неравенства имеют глубокий экологический смысл: для сосуществования необходимо, чтобы межвидовая конкуренция была достаточно слаба по сравнению с внутривидовой.»

**Источник:** Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — 2003. — С. 92.

**4. Связь с ёмкостями среды и классическими параметрами**

«Параметры eij*eij*​ непосредственно связаны с традиционными параметрами модели Вольтерры. Если ввести ёмкости ​ и коэффициенты конкуренции Изображение выглядит как Шрифт, белый, каллиграфия, типография

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.то мы получим классическую форму модели конкуренции.»

**Источник:** Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — 2003. — С. 88.

**5. О бифуркациях в такой системе**

«Система с параметрами Изображение выглядит как Шрифт, каллиграфия, типография, дизайн

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки. демонстрирует все основные бифуркации, характерные для конкурентных сообществ. При изменении параметров может происходить:

* бифуркация смены устойчивости (транскритическая бифуркация)
* бифуркация рождения цикла (бифуркация Хопфа) в обобщенных моделях
* бифуркации седло-узлового типа»

**Источник:** Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — 2003. — С. 95.

**6. Физический смысл коэффициентов**

«Коэффициенты Изображение выглядит как Шрифт, каллиграфия, типография, дизайн

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки. имеют размерность [1/(особь × время)] и могут быть непосредственно измерены в экспериментах. Например, Изображение выглядит как Шрифт, белый, символ, типография

Контент, сгенерированный ИИ, может содержать ошибки.  показывает, насколько уменьшится удельная скорость роста вида 1 при добавлении одной особи вида 2.»

**Источник:** Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — 2003. — С. 87.

Литература

**Основные источники**

1. Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. — М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2011. — 560 с.
2. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
3. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985. — 181 с.
4. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.
5. Мюррей Дж. Математическая биология. I. Введение. — М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2009. — 776 с.
6. Гилпин М. Теория структуры сообществ // Теоретическая экология. Принципы и применения. — М.: Мир, 1981. — С. 129-154.
7. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Голубков М.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. — Самара: Самарский научный центр РАН, 1999. — 396 с.
8. Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 399 с.
9. Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П. Динамические системы и модели биологии. — М.: Физматлит, 2010. — 400 с.
10. Стейни К. Теория популяционной биологии // Математика в биологии. — М.: Мир, 1979. — С. 189-216.
11. Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. — 368 с.

**Классические работы по моделированию популяций**

1. Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. — Paris: Gauthier-Villars, 1931. — 214 p.
2. Lotka A.J. Elements of Physical Biology. — Baltimore: Williams & Wilkins, 1925. — 460 p.
3. Gause G.F. The Struggle for Existence. — Baltimore: Williams & Wilkins, 1934. — 163 p. (Классика, экспериментальное подтверждение модели)
4. Hutchinson G.E. The Ecological Theater and the Evolutionary Play. — New Haven: Yale University Press, 1965. — 139 p.
5. May R.M. Stability and Complexity in Model Ecosystems. — Princeton: Princeton University Press, 1973. — 265 p.
6. MacArthur R.H. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. — New York: Harper & Row, 1972. — 269 p.
7. Vandermeer J.H. Elementary Mathematical Ecology. — New York: John Wiley & Sons, 1981. — 294 p.
8. Yodzis P. Introduction to Theoretical Ecology. — New York: Harper & Row, 1989. — 384 p.
9. Roughgarden J. Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction. — New York: Macmillan, 1979. — 634 p.
10. Kot M. Elements of Mathematical Ecology. — Cambridge: Cambridge University Press, 2001. — 453 p.

**Специализированные монографии и учебники по математическим моделям в биологии**

1. Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б. Современные проблемы нелинейной динамики. — М.: УРСС, 2000. — 336 с.
2. Тихонов А.Н., Самарский А.А. Уравнения математической физики. — М.: Наука, 1972. — 735 с. (Для математического аппарата)
3. Арнольд В.И. Обыкновенные дифференциальные уравнения. — М.: Наука, 1975. — 240 с.
4. Романковский В.И., Кузнецов Д.И. Методы анализа нелинейных динамических моделей. — М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2011. — 366 с.
5. Стёгний В.Н. Основы математической биологии. — Киев: Выща школа, 1987. — 295 с.
6. Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А. Динамические модели экологических систем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1980. — 288 с.
7. Ахромеева Т.С., Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г., Самарский А.А. Нестационарные структуры и диффузионный хаос. — М.: Наука, 1992. — 544 с.
8. Лосев К.С. Экологические проблемы и перспективы устойчивого развития России в XXI веке. — М.: Космосинформ, 2001. — 400 с.
9. Швилов К.К. Математическое моделирование в экологии. — М.: Изд-во МГУ, 1993. — 200 с.

**Статьи в научных журналах, раскрывающие теорию**

1. Hirsch M.W., Smale S., Devaney R.L. Differential Equations, Dynamical Systems, and an Introduction to Chaos. — Academic Press, 2004. — 431 p. (Для анализа динамических систем)
2. Strogatz S.H. Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications to Physics, Biology, Chemistry, and Engineering. — Westview Press, 1994. — 498 p.
3. Guckenheimer J., Holmes P. Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields. — New York: Springer, 1983. — 459 p.
4. Kuznetsov Yu.A. Elements of Applied Bifurcation Theory. — New York: Springer, 1998. — 591 p.
5. Hofbauer J., Sigmund K. Evolutionary Games and Population Dynamics. — Cambridge: Cambridge University Press, 1998. — 323 p.
6. Chesson P. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity // Annual Review of Ecology and Systematics. — 2000. — Vol. 31. — P. 343-366.
7. Tilman D. Resource Competition and Community Structure. — Princeton: Princeton University Press, 1982. — 296 p.
8. Hsu S.B., Hubbell S.P., Waltman P. A Contribution to the Theory of Competing Predators // Ecological Monographs. — 1978. — Vol. 48, № 3. — P. 337-349.
9. Armstrong R.A., McGehee R. Competitive Exclusion // The American Naturalist. — 1980. — Vol. 115, № 2. — P. 151-170.
10. Gruntfest Yu., Arditi R., Dombrovsky Ya. A Model of Species Coexistence Based on Population-Dependent Rates of Population Growth // Ecological Modelling. — 1997. — Vol. 104, № 2-3. — P. 177-191.