УДК 519.8:51-76
DOI: 10.26102/2310-6018/2025.49.2.017

Математическая модель конкуренции за ограниченный ресурс в экосистемах: численное и аналитическое исследование устойчивости

Д.И. Гутник[1], Т.И. Белых[2]✉, А.В. Родионов[2], Ю.С. Букин[1]

[1]Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Российская Федерация
[2]Байкальский государственный университет, Иркутск, Российская Федерация

Резюме. В работе исследуется динамика взаимодействия двух видов, конкурирующих за ограниченный ресурс, с использованием построенной математической модели, представляющей собой автономную в нормальном виде систему обыкновенных дифференциальных уравнений. Модель построена на основе принципа Гаузе, гипотез Вольтерра, теории конкуренции за ресурсы Тильмана и уравнения Михаэлиса-Ментен для описания роста популяций. Система нелинейных обыкновенных дифференциальных уравнений анализируется на устойчивость в стационарных точках с использованием аналитического метода по первому приближению, предложенного А.А. Ляпуновым и пригодного для исследования систем, состоящих из двух и более уравнений, а также аналитически и численно решается для различных значений параметров модели. Результаты показывают, что выживание и сосуществование видов зависят от уровня лимитирующего ресурса, соотношения коэффициентов рождаемости и смертности и внутривидовой конкуренции, а также концентрации субстрата. Численные симуляции соответствуют сценариям вымирания одного из видов, доминирования одного вида или их сосуществование в зависимости от условий среды. Полученные в работе результаты согласуются с естественными экологическими взаимосвязями и подчеркивают важность учета антропогенных факторов, таких как эвтрофирование, при прогнозировании изменений в экологических системах.

Ключевые слова: динамика популяций, лимитирующий ресурс, математическая модель, метод Ляпунова, симуляция, собственные значения, устойчивость равновесного состояния.

Благодарности: Работа выполнена при поддержке Государственного задания № 0279-2021-0015 (121032300269-9).

Для цитирования: Гутник Д.И., Белых Т.И., Родионов А.В., Букин Ю.С. Математическая модель конкуренции за ограниченный ресурс в экосистемах: численное и аналитическое исследование устойчивости. *Моделирование, оптимизация и информационные технологии.* 2025;13(2). URL: https://moitvivt.ru/ru/journal/pdf?id=1877 DOI: 10.26102/2310-6018/2025.49.2.017

Mathematical model of competition for a limited resource in ecosystems: numerical and analytical study of sustainability

D.I. Gutnik[1], T.I. Belykh[2]✉, A.V. Rodionov[2], Yu.S. Bukin[1]

[1]Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation
[2]Baikal State University, Irkutsk, the Russian Federation

Abstract. This paper investigates the dynamics of interaction between two species competing for a limited resource using a mathematical model that is an autonomous system of ordinary differential equations in normal form. The model is based on Gause's principle, Volterra's hypotheses, Tilman's theory of resource competition, and the Michaelis-Menten equation to describe population growth. The system of nonlinear ordinary differential equations is analyzed for stability at stationary points using the first approximation analytical method proposed by A.A. Lyapunov, which is suitable for the study of systems consisting of two or more equations, and analytically and numerically solved for various values of model parameters. The results show that species survival and coexistence depend on the level of the limiting resource, the ratio of fertility and mortality rates and intraspecific competition, and substrate concentration. Numerical simulations correspond to scenarios of extinction of one species, dominance of one species, or their coexistence depending on environmental conditions. The results obtained in this work are consistent with natural ecological relationships and emphasize the importance of considering anthropogenic factors, such as eutrophication, when predicting changes in ecological systems.

Keywords: population dynamics, limiting resource, mathematical model, Lyapunov method, simulation, eigenvalues, stability of equilibrium state.

Acknowledgments: The work was carried out with the support of State Assignment No. 0279-2021-0015 (121032300269-9).

For citation: Gutnik D.I., Belykh T.I., Rodionov A.V., Bukin Yu.S. Mathematical model of competition for a limited resource in ecosystems: numerical and analytical study of sustainability. *Modeling, Optimization and Information Technology*. 2025;13(2). (In Russ.). URL: https://moitvivt.ru/ru/journal/pdf?id=1877 DOI: 10.26102/2310-6018/2025.49.2.017

Введение

Антропогенное воздействие на окружающую среду представляет собой одну из наиболее значимых угроз для экосистем и биологического разнообразия, в том числе и для озер, которые относятся к особенно уязвимым биогеоценозам.

Актуальность данной работы определена необходимостью развития методов изучения и прогнозирования антропогенного воздействия на экосистемы для сохранения уникальных природных объектов, таких как озеро Байкал.

Байкал является олиготрофным озером с низким содержанием биогенных элементов[1], однако неочищенные или недостаточно очищенные сточные воды промышленных объектов и населенных пунктов, расположенных на берегах Байкала, являются источниками азота и фосфора и нарушают естественные биогеохимические процессы, что приводит к накоплению органического вещества, минеральных соединений и снижению качества воды.

В исследованиях неоднократно отмечалось, что состав микроорганизмов значительно меняется в процессе эвтрофирования озер [1, 2]. Так, повышенное поступление биогенных элементов вызвало изменения структуры микробного сообщества в прибрежных зонах Байкала [3, 4]. В результате процессов эвтрофирования отмечается активный рост цианобактерий [5, 6]. При этом некоторые из цианобактерий, например, представители рода *Microcystis* и *Dolichospermum* [7, 8], способны продуцировать потенциально опасные для здоровья человека и животных токсины [9, 10].

Изменение соотношений численности копиотрофов и олиготрофов является важнейшим индикатором эвтрофирования и может использоваться как косвенный показатель при мониторинге санитарного состояния водоема. Копиотрофы выступают высокочувствительным индикатором загрязнения воды органическими веществами, которые поступают с хозяйственно-бытовыми стоками или выбросами предприятий пищевой промышленности[2].

В условиях растущего антропогенного давления все больший вклад в биологические исследования вносит математическая экология. Она объединяет методы

[1] Беркин Н.С., Макаров А.А., Русинек О.Т. Байкаловедение. Иркутск: Издательство Иркутского государственного университета; 2009. 291 с.
[2] Кондакова Г.В. Биоиндикация. Микробиологические методы исследования экосистем. Ярославль: ЯрГУ; 2012. 50 с.

математики, биологии и информатики для создания моделей, способных прогнозировать динамику экосистем под воздействием различных факторов, включая антропогенные [11]. Одним из основных методов математической экологии является моделирование, которое позволяет не только оценить текущее состояние экосистем, но и спрогнозировать ее поведение при разных сценариях.

Математическое моделирование активно применяется в исследованиях динамики популяций. Для популяций с непрерывным периодом размножения свою эффективность доказал математический аппарат дифференциального исчисления. При взаимодействии нескольких популяций динамика изменения численности зачастую моделируется системой нелинейных обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ)[3].

Первые попытки математического описания динамики популяций были предприняты в XVIII веке. В число пионеров в этой области входит Т. Мальтус, разработавший модель экспоненциального роста популяции [12]. Значимый вклад в развитие математической экологии внесли А.Дж. Лотка [13], В. Вольтерра [14], Г.Ф. Гаузе [15], А.Н. Колмогоров [16] в 1920–1930-х годах. Они заложили основы для понимания динамики популяций в условиях конкуренции, предложили ключевые гипотезы и модели, показав, что исход конкуренции между видами может зависеть от незначительных изменений внешних условий. Г.Ф. Гаузе сформулировал принцип, согласно которому при конкуренции двух видов за один и тот же ресурс в одной экологической нише один из видов неизбежно вытесняет другой. Принцип конкурентного исключения в классической версии нередко подвергается критике[4]. Так сосуществование двух конкурирующих видов, которое часто можно наблюдать в природных экосистемах, возможно в том случае, если их численность ограничена разными факторами. Однако классическая модель не дает четкого представления о количественном выражении этих различий, достаточном, чтобы обеспечить долгосрочное сосуществование. Преодолеть это ограничение можно, включив в модель дополнительные элементы, такие как функции использования ресурсов, что позволит количественно определить условия, при которых сосуществование возможно[5].

Один из подходов к объяснению естественного в природе сосуществования многих видов, конкурирующих за небольшое число общих ресурсов, был разработан в рамках теории конкуренции за ресурсы Тильмана [17]. В работах Д. Тильмана конкуренция между видами зависит не только от доступности ресурсов, но и от их соотношения, а ресурсы, как и популяция, находятся в постоянной динамике или состоянии динамического равновесия, когда потребление ресурса уравновешивается его притоком. Один из важных выводов, которые можно сделать из эксперимента Д. Тильмана с распределением содержания азота в почве, заключается в том, что увеличение количества ресурсов в экосистеме приводит к усилению численного преобладания немногих видов. Аналогичный рост популяции отдельных доминирующих видов можно наблюдать также и при эвтрофировании водоемов[6].

Ранее уже упоминалась модель Мальтуса для описания роста популяций. Будучи одной из первых, она обладала рядом недостатков, и наиболее значимый – модель не в полной мере отражала естественные процессы прироста. П.Ф. Ферхюльст предложил свое усовершенствование этой модели с помощью введения переменной K, обозначающей емкость среды, т. е. максимальную численность, которую она может поддерживать [18, 19]. В модели емкость среды постоянна, поэтому не учитываются

[3] Романов М.Ф., Федоров М.П. Математические модели в экологии. Санкт-Петербург: Иван Федоров; 2003. 240 с.
[4] Шилов И.А. Экология. Москва: Высшая школа; 2006. 512 с.
[5] Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований, НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика»; 2010. 560 с.
[6] Есюнин С.Л. Современные проблемы биологии: систематика, эволюция, экология. Пермь: ПГНИУ; 2011. 148 с.

случайные колебания, вызванные, например, антропогенным воздействием. Позже была разработана модель Михаэлиса-Ментен для описания кинетики ферментативных реакций, которая нашла свое применение и в экологии [20]. В отличие от модели Ферхюльста она учитывает изменчивость количества доступных ресурсов, поэтому широко применяется для описания взаимодействия популяций с ресурсами, такими как питательные вещества или пища. В частности, модель использовалась для моделирования роста микроорганизмов в зависимости от доступности субстрата [21].

Математическое моделирование упрощенных систем уравнений может обеспечить более глубокое понимание общих свойств динамических систем, нежели поиск решения полных систем. Особенно, когда речь не идет о нахождении общего решения системы уравнений, а лишь, например, об установлении в них стационарных состояний, а именно, существуют ли таковые, каково их количество, устойчивы ли они, каков характер устойчивости в зависимости от параметров модели, каково поведение системы вблизи стационарных (равновесных) состояний [11].

Существование и устойчивость стационарных состояний и переходов между ними является ключевым понятием для экологических систем, так как оно определяет способность экосистемы сохранять свои функции и структуру под воздействием внешних и внутренних возмущений. Один из наиболее эффективных методов исследования устойчивости решений систем дифференциальных уравнений, который не требует нахождения явного решения, разработан А.М. Ляпуновым [22].

Цель работы – исследовать поведение системы при изменении количества поступающего в нее лимитирующего ресурса с помощью построенной модели динамики популяций, в которой реализуется принцип конкуренции между видами, а взаимодействия между ними, как и рост самих популяций, зависят от поступления лимитирующего субстрата (или ресурса).

Задачи: построить вышеописанную модель, объединяющую в себе элементы принципа Гаузе, гипотезы Вольтерра, модели конкуренции за ресурсы Тильмана и модели Михаэлиса-Ментен, адаптированную для описания динамики роста популяции; исследовать ее на устойчивость с помощью метода Ляпунова по первому приближению; найти численное решение для такой системы; прогнозировать поведение системы при различных значениях лимитирующего ресурса.

Материал и методы исследования

В качестве методов исследования в статье использованы прямые методы линейной алгебры, математического анализа и теории обыкновенных дифференциальных уравнений.

Для работы с этой системой был написан скрипт[7], состоящий из набора функций, таких что при заданных параметрах производят поиск стационарных точек системы дифференциальных уравнений, исследование их на устойчивость – расчет собственных значений матрицы Якоби, интегрирование и визуализацию результатов интегрирования.

Скрипт написан на языке программирования Python и размещен в интерактивном блокноте среды разработки Jupyter Notebook. В скрипте использованы: функция fsolve [23] (алгоритмы MINPACK hybrd и hybrj[8]) из scipy.optimize для поиска решений системы уравнений; функция solve_ivp [23] (RK45 – метод Рунге-Кутта порядка 5(4) [24]) из scipy.integrate для нахождения решения системы дифференциальных уравнений,

[7] DariaGI/ecological_system: Find roots of the system of nonlinear equations. GitHub. URL: https://github.com/DariaGI/ecological_system.git (дата обращения: 13.02.2025).
[8] Moré J.J., Garbow B.S., Hillstrom K.E. User Guide for MINPACK-1. Argonne: Argonne National Laboratory; 1980. 260 p

удовлетворяющих начальным условиям; библиотеки Pandas[9] и NumPy [25] для обработки и структуризации данных; библиотеки Plotly[10] и Seaborn [26] для графического представления результатов.

Результаты исследования и их обсуждение

Исследование динамики взаимодействия двух видов, конкурирующих за общий ресурс, позволяет составить систему, структура которой подпадает под понятие грубой (structurally stable) [27].

Пусть динамика изменений численности (плотности) взаимодействующих популяций в сообществе и динамика ресурса адекватно описываются математической моделью, представляющей собой нелинейную нормальную автономную систему ОДУ в предположении, что функции, стоящие в правых частях уравнений, обеспечивают условия существования и единственности непрерывно дифференцируемого решения в момент времени t_0:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \frac{a_1 S N_1}{S+K_1} - c_1 N_1 - \varepsilon_1 N_1^2, \\ \frac{dN_2}{dt} = \frac{a_2 S N_2}{S+K_2} - c_2 N_2 - \varepsilon_2 N_2^2, \\ \frac{dS}{dt} = S_{max} - \frac{S}{\delta} - \frac{a_1 S N_1}{S+K_1} - \frac{a_2 S N_2}{S+K_2}, \end{cases} \tag{1}$$

при этом $N_i((t) \geq 0, a_i > c_i, \forall i = \overline{1,2},\ S > 0,\ N_1(t_0),\ N_2(t_0),\ S(t_0)$ – заданные начальные условия (задача Коши); $t \in [t_0, T\ ]$, $S(t)$ – количество ресурса, поступающего извне и поедаемого популяциями за единицу времени; K_1 и K_2 – константы Михаэлиса-Ментен, характеризующие эффективность использования ресурса популяцией, чем меньше значение K_i, тем более эффективно популяция использует ресурс при низких его уровнях; $a_1 > 0, a_2 > 0$ – коэффициенты роста популяций, определяющие скорость роста популяции при наличии ресурса; $c_1 > 0$ и $c_2 > 0$ – коэффициенты естественной смертности популяций, снижающие ее численность и не зависящие от наличия ресурса; $N_i((t) \geq 0,\ \forall i = \overline{1,2}$ – численность популяции i в данный момент времени; $\varepsilon_1 > 0, \varepsilon_2 > 0$ – коэффициенты внутривидовой конкуренции, описывающие влияние внутрипопуляционной конкуренции на скорость уменьшения численности популяции; S_{max} – количество лимитирующего ресурса; δ – скорость естественной потери ресурса – постоянная величина, которая описывает потерю ресурса из-за различных факторов.

Выражение $\frac{a_i S}{K_i + S}$ представляет репродуктивный потенциал вида, таким образом, что рост каждой популяции определяется отношениями, записанными в уравнении Михаэлиса-Ментен. Мы предполагаем, что для каждой популяции существуют ограничения численности, связанные с зависимостью от других явно неуказанных в модели ресурсов. В моделирующем уравнении нелинейный характер этих ограничений выражен квадратичной зависимостью $\varepsilon_i N_i^2\ \forall i = \overline{1,2}$. Она учитывает, что конкуренция за другие ресурсы усиливается быстрее, чем линейно по мере роста численности популяции. Это позволяет более точно описать динамику популяций в условиях ограниченных ресурсов.

Включение ресурса S как динамической переменной делает математическую модель более реалистичной и позволяет изучать, как конкуренция за ограниченный

[9] McKinney W. pandas: a Foundational Python Library for Data Analysis and Statistics. Docslib.org. URL: https://docslib.org/doc/4231522/a-foundational-python-library-for-data-analysis-and-statistics (дата обращения: 13.02.2025).
[10] Plotly Open Source Graphing Library for Python. Plotly Open Source Graphing Libraries. URL: https://plotly.com/python/ (дата обращения: 13.02.2025).

ресурс влияет на выживание видов. В зависимости от параметров модели, один из видов вытесняет другой либо виды способны сосуществовать.

Для анализа устойчивости системы ОДУ найдены $(\overline{N}_1, \overline{N}_2, \overline{S})$ координаты точек равновесия из условий $\frac{dN_1}{dt} = 0, \frac{dN_2}{dt} = 0, \frac{dS}{dt} = 0$. В окрестности каждой точки равновесия введены новые переменные, что отвечает отклонению системы от точки равновесия и сдвигу в соседнюю с ней точку, выполнены преобразования системы ОДУ, правые части полученной линейной системы уравнений разложены в ряд Тейлора в окрестности точки равновесия и отбрасыванием нелинейных членов ряда как величин более высокого порядка малости, линеаризована система уравнений. Матрица Якоби J третьего порядка – матрица первых частных производных правых частей системы по соответствующим переменным в нашем случае определяется как:

$$J = \begin{bmatrix} \frac{a_1 S}{S+K_1} - c_1 - 2\varepsilon_1 N_1 & 0 & \frac{a_1 K_1 N_1}{(K_1+S)^2} \\ 0 & \frac{a_2 S}{S+K_2} - c_2 - 2\varepsilon_2 N_2 & \frac{a_2 K_2 N_2}{(K_2+S)^2} \\ -\frac{a_1 S}{S+K_1} & -\frac{a_2 S}{S+K_2} & -\frac{1}{\delta} - \frac{a_1 K_1 N_1}{(K_1+S)^2} - \frac{a_2 K_2 N_2}{(K_2+S)^2} \end{bmatrix}. \tag{2}$$

Состояние равновесия системы асимптотически устойчиво, если все собственные числа λ_i (корни характеристического уравнения $\det(J - \lambda I) = 0$) имеют отрицательную действительную часть: $Re(\lambda_i) < 0, \forall i = \overline{1,2}$ [27].

Характеристическое уравнение $\det(J - \lambda I) = 0$ – алгебраическое уравнение третьей степени относительно λ, аналитическое решение которого (за исключением тривиального случая) практически невозможно, поэтому в работе для его решения применен численный метод, реализованный с использованием написанного программного скрипта.

Аналитически в общем виде получены координаты точки равновесия:

$$\left(\frac{\overline{S}(a_1 - c_{1)} - c_1 K_1}{(\overline{S}+K_1)\varepsilon_1}, \frac{\overline{S}(a_2 - c_{2)} - c_2 K_2}{(\overline{S}+K_2)\varepsilon_2}, \overline{S} \right). \tag{3}$$

Для нахождения $\overline{S}$ требуется решение нелинейного уравнения:

$$S_{max} - \frac{\overline{S}}{\delta} = \frac{a_1 \overline{S}}{\overline{S}+K_1} \cdot \frac{\overline{S}(a_1 - c_{1)} - c_1 K_1}{a_1 \varepsilon_1 \overline{S}} + \frac{a_2 \overline{S}}{\overline{S}+K_2} \cdot \frac{\overline{S}(a_2 - c_{2)} - c_2 K_2}{a_2 \varepsilon_2 \overline{S}}, \tag{4}$$

которое может быть найдено численно методом Ньютона, имеющем быструю скорость сходимости.

1. Тривиальное равновесие соответствует состоянию, когда оба вида отсутствуют, а ресурс находится на уровне $\overline{S} = \delta S_{max}$, т. е. $\overline{N}_1 = 0, \overline{N}_2 = 0,\ \overline{S} = \delta S_{max}$ – координаты точки равновесия.

Матрица Якоби в этом случае имеет вид:

$$J = \begin{bmatrix} \frac{a_1 \delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_1} - c_1 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{a_2 \delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_2} - c_2 & 0 \\ -\frac{a_1 \delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_1} & -\frac{a_2 \delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_2} & -\frac{1}{\delta} \end{bmatrix}.$$

Для этого случая характеристическое уравнение представляет собой произведение трех линейный множителей: $\left(\frac{a_1 \delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_1} - c_1 - \lambda\right)\left(\frac{a_2 \delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_2} - c_2 -\right.$

$-\lambda\Big)\left(-\frac{1}{\delta}-\lambda\right)=0$, следовательно собственные значения матрицы J равны: $\lambda_1=\frac{a_1\delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_1}-c_1, \lambda_2=\frac{a_2\delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_2}-c_2, \lambda_3=-\frac{1}{\delta}$.

Вывод. Точка равновесия (0, 0, δS_{max}) является устойчивой, если $\frac{a_1\delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_1}<c_1$, $\frac{a_2\delta S_{max}}{\delta S_{max}+K_2}<c_2, -\frac{1}{\delta}<0$ так как $\delta<0$, следовательно эффективность использования ресурса каждой популяции должна быть меньше их естественной смертности. Если хотя бы одно из этих условий нарушается, то точка равновесия становится неустойчивой, и одна из популяций начинает расти.

2. Если же $N_1>0,\ N_2=0$, то равновесное состояние наблюдается в точке $\left(\frac{\bar{S}(a_1-c_{1)-c_1K_1}}{(\bar{S}+K_1)\varepsilon_1},0,\bar{S}\right)$, где $\bar{S}$ находится из решения нелинейного уравнения (4) при $N_2=0$, т. е. $S_{max}-\frac{\bar{S}}{\delta}=\frac{a_1\bar{S}}{\bar{S}+K_1}\cdot\frac{\bar{S}(a_1-c_{1)-c_1K_1}}{a_1\varepsilon_1\bar{S}}$. Матрица $J-\lambda I$ представлена в виде:

$$J-\lambda I=\begin{bmatrix}\frac{a_1\bar{S}}{\bar{S}+K_1}-c_1-2\varepsilon_1\bar{N}_1-\lambda & 0 & \frac{a_1K_1\bar{N}_1}{(K_1+\bar{S})^2}\\ 0 & \frac{a_2\bar{S}}{\bar{S}+K_2}-c_2-\lambda & 0\\ -\frac{a_1\bar{S}}{\bar{S}+K_1} & -\frac{a_2\bar{S}}{\bar{S}+K_2} & -\frac{1}{\delta}-\frac{a_1K_1\bar{N}_1}{\left(K_1+\bar{S}\right)^2}-\lambda\end{bmatrix}.$$

Разложение детерминанта этой матрицы по элементам второй строки позволило найти: собственное значение $\lambda_2=\frac{a_2\bar{S}}{\bar{S}+K_2}-c_2$, первое и третье собственные значения – могут быть найдены с помощью численного анализа при вычислении детерминанта второго порядка:

$$det\begin{bmatrix}\frac{a_1\bar{S}}{\bar{S}+K_1}-c_1-2\varepsilon_1\bar{N}_1-\lambda & \frac{a_1K_1\bar{N}_1}{\left(K_1+\bar{S}\right)^2}\\ -\frac{a_1\bar{S}}{\bar{S}+K_1} & -\frac{1}{\delta}-\frac{a_1K_1\bar{N}_1}{\left(K_1+\bar{S}\right)^2}-\lambda\end{bmatrix}=0$$

– это квадратное уравнение вида $\lambda^2+p\lambda+q=0$, в котором коэффициенты зависят от параметров модели, т. е.

$p=\frac{a_1\bar{S}}{\bar{S}+K_1}-c_1-2\varepsilon_1\bar{N}_1-\frac{1}{\delta}-\frac{a_1K_1\bar{N}_1}{\left(K_1+\bar{S}\right)^2}; q=\left(\frac{a_1\bar{S}}{\bar{S}+K_1}-c_1-2\varepsilon_1\bar{N}_1\right)\left(-\frac{1}{\delta}-\frac{a_1K_1\bar{N}_1}{\left(K_1+\bar{S}\right)^2}\right)+\frac{a_1^2K_1\bar{N}_1\bar{S}}{\left(K_1+\bar{S}\right)^3}$, тогда $\lambda_{1,3}=\frac{-p\pm\sqrt{p-4q}}{2}$.

Очевидно, что решение аналитически в общем виде затруднено, численное решение найдено с использованием написанного скрипта.

Вывод. Точка равновесия $\left(\frac{\bar{S}(a_1-c_{1)-c_1K_1}}{(\bar{S}+K_1)\varepsilon_1},0,\bar{S}\right)$ является устойчивой, если $\frac{a_2\bar{S}}{\bar{S}+K_2}<c_2$, то вторая популяция N_2 действительно исчезает, при $\lambda_2<0, \lambda_3<0$ гарантирована устойчивость динамики первой популяции N_1 на уровне $\bar{N}_1$ и ресурса S на уровне $\bar{S}$, достаточном для поддержания первой популяции.

Рассуждения и выкладки для случая $N_1=0,\ N_2>0$ аналогичны.

Вывод. Точка равновесия $\left(0,\frac{\bar{S}(a_2-c_{2)-c_2K_2}}{(\bar{S}+K_2)\varepsilon_2},\bar{S}\right)$ является устойчивой, если собственное значение $\lambda_1=\frac{a_1\bar{S}}{\bar{S}+K_1}<c_1$, то первая популяция N_1 действительно исчезает, отрицательность $\lambda_2<0, \lambda_3<0$ гарантирует устойчивость динамики второй популяции

N_2 на уровне $\overline{N}_2$ и ресурса S на уровне $\overline{S}$, достаточном для поддержания второй популяции. Этот сценарий, как и предыдущие также часто наблюдается в экологии, где более конкурентоспособные виды вытесняют менее конкурентоспособных при ограниченных ресурсах.

3. В случае сосуществования видов, когда $N_1 \neq 0,\ N_2 \neq 0$, вычисление координат точки равновесия (3) при выполнении (4) не может быть найдено аналитически и обнаруживается только при определенных условиях, обычно это требует численных методов.

Действительно, решение первых двух уравнений системы приводит к выводу о том, что эффективность использования ресурса каждой популяцией должна превышать ее естественную смертность:

$$\overline{N}_1 = \frac{\frac{a_1\overline{S}}{\overline{S}+K_1} - c_1}{\varepsilon_1} > 0,\ \ \overline{N}_2 = \frac{\frac{a_2\overline{S}}{\overline{S}+K_2} - c_2}{\varepsilon_2} > 0, \quad (5)$$

и, следовательно, для сосуществования необходимо выполнение условий

$$\frac{a_1\overline{S}}{\overline{S}+K_1} - c_1 > 0,\ \frac{a_2\overline{S}}{\overline{S}+K_2} - c_2 > 0. \quad (6)$$

Подстановкой в (4) выражений для $\overline{N}_1$, $\overline{N}_2$, получено выражение для S, его решение позволяет найти $\overline{S}$ – уровень ресурса в точке равновесия, которого должно быть достаточно для поддержания обеих популяций.

Как и в случае 2, уравнение (4) нелинейное относительно $\overline{S}$. Матрица Якоби для случая сосуществования видов представлена выражением (2). Численное решение уравнения (4) и исследование на асимптотическую устойчивость системы ОДУ, описывающей динамику поведения конкурирующих за ресурс популяций в случае сосуществования, найдено с использованием написанного программного скрипта, так как аналитическое решение сопряжено с громоздкими вычислениями.

Численные решения. Приведены примеры численных решений изучаемой системы уравнений при различных значениях параметров, полученных с помощью указанного выше скрипта. Примеры составлены таким образом, чтобы рассмотреть возможные варианты равновесных состояний, оценить их устойчивость и изучить их взаимосвязь с параметрами модели, в частности, со значением лимитирующего ресурса (Таблица 1).

Таблица 1 – Результаты численного решения исследуемой системы дифференциальных уравнений при различных параметрах модели
Table 1 – Results of numerical solution of the studied system of differential equations at different model parameters

Параметры модели	Вымирание видов S > 0		Сосуществование видов, S > 0	
	Примеры			
	1	2	3	4
	$N_1 = 0$ $N_2 = 0$	$N_1 > 0$ $N_2 = 0$	$N_1 > 0$ – преобладает $N_2 > 0$	$N_1 > 0$ $N_2 > 0$ – значительно преобладает
S_{max}	10	40	150	1500
a_1	0,3	0,3	0,3	0,3
a_2	1,6	1,6	1,6	1,6
c_1	0,1	0,1	0,1	0,1

Таблица 1 (продолжение)
Table 1 (continued)

c_2	0,6	0,6	0,6	0,6
δ	0,2	0,2	0,2	0,2
K_1	5	5	5	5
K_2	27	27	27	27
ε_1	0,01	0,01	0,01	0,01
ε_2	0,01	0,01	0,01	0,01
Результат: координаты точек равновесия				
$\overline{N}_1$	0	8,19	15,2	19,46
$\overline{N}_2$	0	0	18,88	85,64
$\overline{S}$	2	7,7	26,26	273,91
Результат: собственные значения матрицы Якоби (устойчивость)				
λ_1	−0,01	−0,08	−0,23	−0,87
λ_2	−0,49	−0,24	−0,15	−0,19
λ_3	−5,0	−5,08	−5,27	−5,03

Самый очевидный случай равновесия рассмотрен в первом примере, когда оба вида вымирают, а значение ресурса такое, что при поступлении в систему он почти весь деградирует. Ресурса недостаточно для того, чтобы обеспечить виды питанием при заданных параметрах. Соответственно ни один вид выжить не может. Наблюдать поведение модели при заданных параметрах можно с помощью визуализации результатов интегрирования (Рисунок 1).

Рисунок 1 – Результаты интегрирования по модели при заданных параметрах. Пример 1
Figure 1 – Results of model integration at given parameters. Example 1

Во втором примере количество ресурса увеличивается и становится таким, что для вида с низкими потребностями в питательных веществах, так называемого олиготрофа, его достаточно и вид способен существовать в системе, пусть и в небольшом количестве.

Однако для второго вида копиотрофа, который более требователен к концентрации питательных веществ, уровень ресурсов все еще недостаточен и микроорганизмы вымирают. При таких условиях система достигает равновесного состояния и продолжает свое существование в нем (Рисунок 2).

Третий пример может отражать как очень ранний этап эвтрофирования, так и естественные природные условия, связанные с сезонными колебаниями и увеличением количества субстрата в результате цветения. Возросшее количество ресурса в среде определяет, что субстрата в системе достаточно для обеспечения равновесного состояния сосуществования, когда $N_1 > 0$, $N_2 > 0$. В текущей симуляции повышение лимитирующего ресурса приводит к росту популяции копиотрофов, но пока их количество ненамного превосходит олиготрофов. Тем не менее, уже на этом примере можно оценить влияние значений лимитирующего ресурса на координаты стационарных точек системы (Рисунок 3).

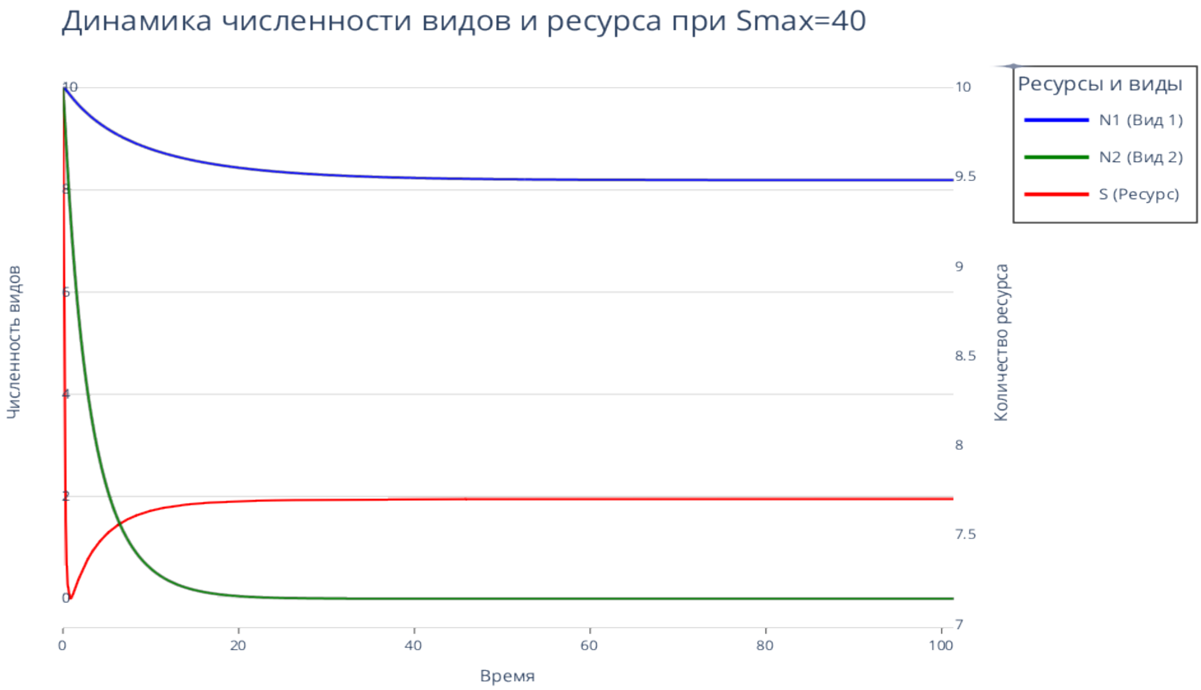

Рисунок 2 – Результаты интегрирования по модели при заданных параметрах. Пример 2
Figure 2 – Results of model integration at given parameters. Example 2

В последнем примере установлено крайне высокое значение Smax, что соответствует серьезному антропогенному воздействию, фактически экологическому бедствию. При таком развитии ситуации система остается в равновесии, соответствующем сосуществованию двух видов, однако популяция копиотрофов N2 начинает в несколько раз превосходить популяцию олиготрофов N1. Такие процессы характерны для эвтрофирования водоемов и представляют собой существенные изменения в структурном составе микроорганизмов (Рисунок 4).

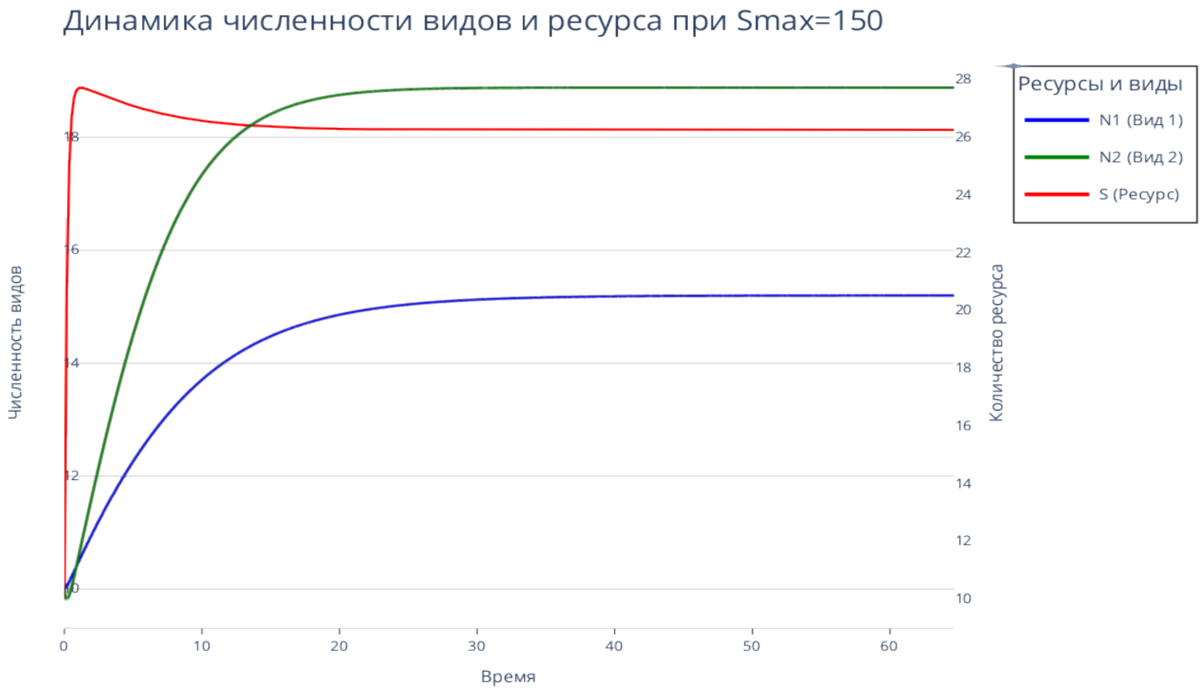

Рисунок 3 – Результаты интегрирования по модели при заданных параметрах. Пример 3
Figure 3 – Results of model integration at given parameters. Example 3

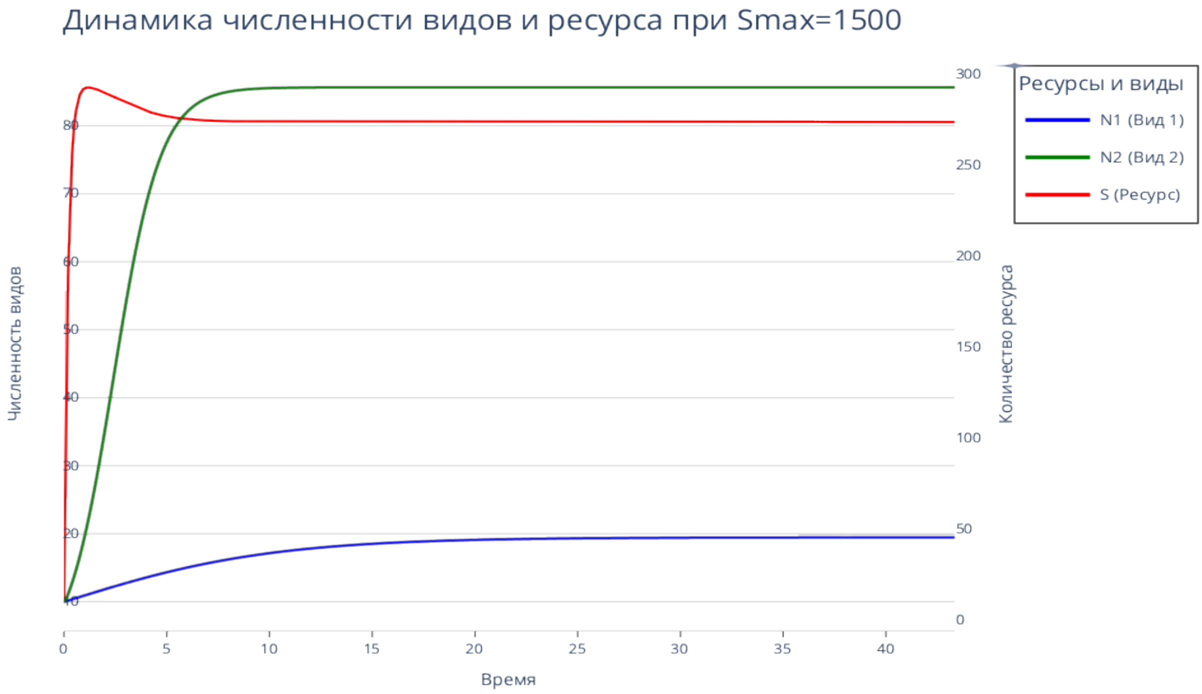

Рисунок 4 – Результаты интегрирования по модели при заданных параметрах. Пример 4
Figure 4 – Results of model integration at given parameters. Example 4

Обобщая результаты аналитического решения и симуляций, можно сделать вывод, что количество ресурса, зависящее от лимитирующего значения, накладывает одно из важнейший условий выживания видов: $S > \frac{c_i K_i}{a_i - c_i}, \forall i = \overline{1, 2}$. Например, если для первого вида выполняется $S_{min,1} = \frac{c_1 K_1}{a_1 - c_1}$ и $S > S_{min,1}$, то он выживет. Следовательно, для сосуществования обоих видов должно выполняться неравенство: $S > max\left(\frac{c_1K_1}{a_1-c_1}, \frac{c_2K_2}{a_2-c_2}\right)$.

Анализ значений параметров модели показывает, что на стационарное состояние, при котором один из видов вымирает, помимо уровня лимитирующего ресурса, также оказывает влияние соотношение между коэффициентами рождаемости и смертности. Симуляции, как и аналитические решения, полученные при изучении устойчивости системы, демонстрируют, что значение имеет и концентрации субстрата K.

Для того, чтобы вид выжил необходимо, чтобы $\frac{a_iS}{K_i+S} > c_i, \forall i = \overline{1,2}$. Более эффективный вид тот, у которого скорость роста выше $a_i > a_j, i \neq j$ или тот, что в меньшей степени зависит от показателей ресурса $K_j < K_i, i \neq j$, т. е. такой вид, который характеризуется высокой эффективностью использования ресурса – $\frac{a_i}{K_i}$. Высокое значение $\frac{a_i}{K_i}$ означает, что вид успешно использует ресурс даже при низкой его доступности и имеет преимущество в условиях ограничения по субстрату. Другим преимуществом может являться скорость, регулируемая коэффициентом c, с которой численность вида уменьшается в отсутствии ресурса или при других неблагоприятных условиях. Соотношение $\frac{a_i}{c_i}$ определяет конкурентоспособность вида, то, как быстро его популяция может увеличиваться в размерах. На численность вида и его способность к выживанию при определенных параметрах модели также влияют показатели внутривидовой конкуренции.

Построенная система ОДУ согласуется со сложившимся в естественной среде взаимосвязями. Копиотрофы эффективны в условиях повышенного содержания питательных веществ, они способные быстро увеличивать свою численность в короткий промежуток времени. В свою очередь олиготрофы достаточно медленно размножаются, однако мало зависимы от концентрации ресурсов и могут выжить в условиях с невысоким содержанием субстрата. Так что при изменении ресурса с помощью S_{max} популяция более эффективного по совокупности критериев вида при заданных условиях будет расти и доминировать в экологической системе.

Заключение

В ходе проведенного исследования построена математическая модель, описывающая динамику взаимодействия двух видов, конкурирующих за общий ограниченный ресурс. Поиск стационарных точек и анализ устойчивости системы проводились аналитически с использованием метода Ляпунова по первому приближению и численно с применением программного скрипта.

Данная математическая модель соответствует упрощенному отражению реальных биологических процессов, происходящих в сообществе микроорганизмов водных экосистем подверженных эвтрофированию, в частности, связанному с загрязнением водоемов органическими веществами из хозяйственно-бытовых стоков:

1. Выживание видов зависит от соотношений параметров эффективности использования ресурса, смертности и концентрации субстрата; уровня лимитирующего ресурса. Значение лимитирующего ресурса определяет общее количество ресурса в системе, которое в свою очередь должно быть достаточным, т. е. превышать потребление, чтобы виды выжили. Условие сосуществования требует уровня ресурса, превосходящего максимальное потребление среди видов.

2. Соотношение параметров модели играет ключевую роль в определении стационарных состояний системы. Конкурентоспособность вида определяется не только

уровнем доступности ресурса, но и соотношением коэффициентов рождаемости, смертности и внутривидовой конкуренции.

3. Антропогенные воздействия, такие как эвтрофирование, могут существенно изменить структуру сообщества микроорганизмов. Повышение уровня ресурса способствует доминированию быстроразмножающихся видов, в то время как виды, характеризующиеся эффективностью использования ресурсов, сохраняются при низком уровне питательных веществ.

4. Численные симуляции подтвердили адекватность модели реальным экологическим процессам. Результаты демонстрируют, что система может достигать равновесных состояний, соответствующих вымиранию одного из видов, их сосуществованию или доминированию одного вида.

Полученные результаты могут быть использованы для изучения изменений в экосистемах под воздействием внешних факторов, в том числе загрязнение водоемов или изменение климата. Кроме того, модель может быть расширена для отображения более сложных взаимодействий в экосистемах, включая влияние дополнительных факторов, таких как сезонные колебания или пространственная неоднородность среды.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ / REFERENCES

1. Yanez-Montalvo A., Aguila B., Gómez-Acata E.S., Guerrero-Jacinto M., Oseguera L.A., Falcón L.I., Alcocer J. Shifts in Water Column Microbial Composition Associated to Lakes with Different Trophic Conditions: "Lagunas de Montebello" National Park, Chiapas, México. *PeerJ.* 2022;10(1). https://doi.org/10.7717/peerj.13999
2. Xie G., Zhang Yu., Gong Yi, Luo W., Tang X. Extreme Trophic Tales: Deciphering Bacterial Diversity and Potential Functions in Oligotrophic and Hypereutrophic Lakes. *BMC Microbiology*. 2024;24. https://doi.org/10.1186/s12866-024-03488-x
3. Bukin Yu.S., Bondarenko N.A., Rusanov I.I., et al. Interconnection of Bacterial and Phytoplanktonic Communities with Hydrochemical Parameters from Ice and Under-Ice Water in Coastal Zone of Lake Baikal. *Scientific Reports*. 2020;10. https://doi.org/10.1038/s41598-020-66519-3
4. Verkhozina V.A., Verkhozina E.V., Verkhoturov V.V. Evaluation of Results of Changes in Bacterial Strains in Ecosystem of Lake Baikal. In: *IOP Conference Series: Materials Science and Engineering: International Conference on Construction, Architecture and Technosphere Safety, 25–27 September 2019, Chelyabinsk, Russia.* IOP Publishing; 2019. https://doi.org/10.1088/1757-899X/687/6/066019
5. Wilburn P., Shchapov K., Theriot E.C., Litchman E. Environmental Drivers Define Contrasting Microbial Habitats, Diversity, and Community Structure in Lake Baikal, Siberia. [Preprint]. bioRxiv. URL: https://doi.org/10.1101/605899 [Accessed 5th February 2025].
6. Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., et al. Rapid Ecological Change in the Coastal Zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the Site of the World's Greatest Freshwater Biodiversity in Danger? *Journal of Great Lakes Research.* 2016;42(3):487–497. https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.02.011
7. Белых О.И., Гладких А.С., Сороковикова Е.Г., Тихонова И.В., Потапов С.А., Бутина Т.В. Сакситоксин-продуцирующие цианобактерии в озере Байкал. *Сибирский экологический журнал*. 2015;22(2):229–237.
   Belykh O.I., Gladkikh A.S., Sorokovikova E.G., Tikhonova I.V., Potapov S.A., Butina T.V. Saxitoxin-Producing Cyanobacteria in Lake Baikal. *Contemporary Problems of Ecology.* 2015;8(2):186–192. https://doi.org/10.1134/S199542551502002X

8. Сороковикова Е.Г., Тихонова И.В., Найданова Я.А., Белых О.И. Идентификация цианобактерий-продуцентов микроцистина в планктоне озера Байкал и Иркутского водохранилища. *Limnology and Freshwater Biology*. 2024;(4):1101–1108. https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-4-1101
Sorokovikova E.G., Tikhonova I.V., Naidanova Ya.A., Belykh O.I. Identification of Microcystin Producing Cyanobacteria in the Plankton of Lake Baikal and Irkutsk Reservoir. *Limnology and Freshwater Biology*. 2024;(4):1101–1108. https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-4-1101
9. Белых О.И., Фёдорова Г.А., Кузьмин А.В., Тихонова И.В., Тимошкин О.А., Сороковикова Е.Г. Обнаружение микроцистинов в цианобактериальных обрастаниях различных субстратов прибрежной зоны озера Байкал. *Вестник Московского университета. Серия 16. Биология*. 2017;72(4):262–269.
Belykh O.I., Fedorova G.A., Kuzmin A.V., Tikhonova I.V., Timoshkin O.A., Sorokovikova E.G. Microcystins in Cyanobacterial Biofilms from the Littoral Zone of Lake Baikal. *Moscow University Biological Sciences Bulletin.* 2017;72(4):225–231. https://doi.org/10.3103/S0096392517040022
10. Tikhonova I., Kuzmin A., Fedorova G., et al. Toxic Cyanobacteria Blooms of Mukhor Bay (Lake Baikal, Russia) During a Period of Intensive Anthropogenic Pressure. *Aquatic Ecosystem Health & Management.* 2022;25(4):85–97. https://doi.org/10.14321/aehm.025.04.85
11. Jørgensen S.E., Fath B.D. *Fundamentals of Ecological Modelling: Applications in Environmental Management and Research.* The Netherlands: Elsevier; 2011. 399 p.
12. Malthus Th.R. *An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Imporvement of Society, with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers.* London: J. Johnson; 1798. 430 p.
13. Lotka A.J. *Elements of Physical Biology.* Baltimore: Williams & Wilkins Company; 1925. 495 p.
14. Volterra V. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la Vie.* Paris: Gauthier-Villars; 1931. 222 p. (In French).
15. Gauze G.F. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins Company; 1934. 188 p.
16. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. *Проблемы кибернетики.* 1972;25(2):101–106.
17. Tilman D. *Resource Competition and Community Structure.* Princeton: Princeton University Press; 1982. 296 p.
18. Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathématique et Physique*. 1838;10:113–121. (In French).
19. Базыкин А.Д. *Нелинейная динамика взаимодействующих популяций.* Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований; 2003. 368 с.
20. Johnson K.A., Goody R.S. The Original Michaelis Constant: Translation of the 1913 Michaelis-Menten Paper. *Biochemistry.* 2011;50(39):8264–8269. https://doi.org/10.1021/bi201284u
21. Monod J. The Growth of Bacterial Cultures. *Annual Review of Microbiology.* 1949;3:371–394. https://doi.org/10.1146/annurev.mi.03.100149.002103
22. Ляпунов А.М. *Общая задача об устойчивости движения.* Москва: Издательство Академии наук СССР; 1956. 473 с.
23. Virtanen P., Gommers R., Oliphant T.E., et al. SciPy 1.0: Fundamental Algorithms for Scientific Computing in Python. *Nature Methods.* 2020;17:261–272. https://doi.org/10.1038/s41592-019-0686-2

24. Dormand J.R., Prince P.J. A Family of Embedded Runge-Kutta Formulae. *Journal of Computational and Applied Mathematics*. 1980;6(1):19–26. https://doi.org/10.1016/0771-050X(80)90013-3
25. Harris Ch.R., Millman K.J., Van Der Walt S.J., et al. Array Programming with NumPy. *Nature.* 2020;585:357–362. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2649-2
26. Waskom M.L. Seaborn: Statistical Data Visualization. *Journal of Open Source Software.* 2021;6(60).
27. Андронов А.А., Понтрягин Л.С. Грубые системы. *Доклады Академии наук СССР.* 1937;14(5):247–250.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ / INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Гутник Дарья Игоревна, младший научный сотрудник, аспирант лаборатории водной микробиологии, Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Российская Федерация.
e-mail: daria_gutnik@mail.ru

Daria I. Gutnik, Research Assistant, Postgraduate at the Laboratory of Aquatic Microbiology, Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation.

Белых Татьяна Ивановна, кандидат физико-математических наук, доцент, доцент Байкальского государственного университета, Иркутск, Российская Федерация.
e-mail: bti_baikal@mail.ru

Tatyana I. Belykh, Candidate of Physical and Mathematical Sciences, Docent, Associate Professor of Baikal State University, Irkutsk, the Russian Federation.

Родионов Алексей Владимирович, кандидат технических наук, доцент, доцент Байкальского государственного университета, Иркутск, Российская Федерация.
e-mail: avr-v@yandex.ru
ORCID: 0000-0003-0451-2655

Aleksei V. Rodionov, Candidate of Engineering Sciences, Docent, Associate Professor of Baikal State University, Irkutsk, the Russian Federation.

Букин Юрий Сергеевич, кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории геносистематики, Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Российская Федерация.
e-mail: bukinyura@mail.ru

Yuri S. Bukin, Candidate of Biological Sciences, Docent, Senior Research Officer at the Laboratory of Genosystematics, Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation.

Статья поступила в редакцию 28.03.2025; одобрена после рецензирования 21.04.2025; принята к публикации 28.04.2025.

The article was submitted 28.03.2025; approved after reviewing 21.04.2025; accepted for publication 28.04.025.