

Научная статья

УДК 004.42

<https://doi.org/10.35266/1999-7604-2025-1-9>



Компьютерное моделирование динамики численности популяций на основе модифицированной модели Лотки – Вольтерра

Роман Николаевич Никулин[✉], Оксана Алексеевна Авдеюк

Волгоградский государственный технический университет, Волгоград, Россия

Аннотация. Статья посвящена разработке модели динамики численности популяций на основе модели «хищник – жертва», учитывающей одновременное наличие в системе нескольких видов хищников и жертв, а также случайные изменения в количестве растительности за счет антропогенного воздействия и биотических факторов. Учет растительности как источника пищи для жертв хищников дополняет модель, делая ее более реалистичной и комплексной. Графики зависимости численности популяций от времени и фазовые портреты системы помогают в визуализации результатов моделирования и выявлении основных закономерностей. В целом разработка такой программы и использование ее в учебном процессе является отличным инструментом для обучения студентов, позволяя им применить теоретические знания на практике, провести анализ данных и сделать выводы о динамике популяций в экосистеме.

Ключевые слова: модель динамики популяций, модель Лотки – Вольтерра, Python, система дифференциальных уравнений, компьютерное моделирование, компьютерная программа

Для цитирования: Никулин Р. Н., Авдеюк О. А. Компьютерное моделирование динамики численности популяций на основе модифицированной модели Лотки – Вольтерра // Вестник кибернетики. 2025. Т. 24, № 1. С. 60–67. <https://doi.org/10.35266/1999-7604-2025-1-9>.

Original article

Computer modeling of population dynamics based on the modified Lotka–Volterra model

Roman N. Nikulin[✉], Oksana A. Avdeyuk

Volgograd State Technical University, Volgograd, Russia

Abstract. The article describes the modeling of population dynamics based on predator–prey model, which considers simultaneous presence of several predator and prey species in system, as well as random changes in the amount of vegetation due to anthropogenic and biotic factors. The model incorporates vegetation as a food source for prey, resulting in a more realistic and comprehensive model. Population over time graphs and phase portraits of the system provide visualization of the modeling results and highlight key patterns. Such programs are excellent tools for teaching students, enabling them to practically apply theoretical knowledge, analyze data, and draw conclusions about population dynamics in ecosystems.

Keywords: population dynamics model, Lotka–Volterra model, Python, system of differential equations, computer modeling, computer program

For citation: Nikulin R. N., Avdeyuk O. A. Computer modeling of population dynamics based on the modified Lotka–Volterra model. *Proceedings in Cybernetics*. 2025;24(1):60–67. <https://doi.org/10.35266/1999-7604-2025-1-9>.

ВВЕДЕНИЕ

Во многих случаях из-за невозможности прямого исследования реальных систем используют математическое моделирование и численную реализацию построенных моделей изучаемых процессов в виде компьютерных программ [1, 2]. Одной из таких задач является исследование динамики численности популяций животных.

Наиболее известной моделью «хищник – жертва» является модель, разработанная Лотки и Вольтерра и опубликованная в 1926 г. [3], которая в дальнейшем многократно корректировалась, и ее применение вышло далеко за рамки изначальной системы «хищник – жертва». Например, данная модель нашла применение в таких областях науки, как химия, физика плазмы, гидродинамика, экономика [4], а в работе [5] показана возможность использования рассматриваемой модели в политике и истории. Указанная модель изучается в вузовском курсе биофизики, включающем лабораторный практикум. Изучение динамики популяций на примере системы «хищник – жертва» целесообразно организовать в виде виртуальной лабораторной работы.

В настоящее время существуют программы, реализующие ту или иную модификацию модели «хищник – жертва». Например, в работе [6] приведена программа, реализованная в системе Matlab, но она неудобна для проведения лабораторной работы по дисциплине «Биофизика», так как студентам предлагается изменять параметры в тексте самой программы, для чего они должны обладать навыками работы в Matlab. Была предложена программа, реализующая простейшую модель «хищник – жертва», содержащую минимум параметров и пригодную только для первоначального ознакомления с рассматриваемой системой [7].

Практический интерес представляет разработка компьютерной программы на основании свободно распространяемого ПО, реализующей модель «хищник – жертва», учитывающей антропогенное и биотическое влияние на количество растительной пищи и имеющей простой и удобный интерфейс,

позволяющий в течение лабораторного занятия ознакомиться с программой, выбрать необходимые параметры, провести моделирование и анализ результатов. Целью исследования является построение компьютерной программы, адаптированной для использования в учебном процессе в качестве виртуальной лабораторной работы и реализующей модель динамики численности популяций, которая учитывает взаимодействие более двух видов животных и ряд других параметров, повышающих адекватность модели.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для построения математической модели обычно делают следующие предположения:

- пищевые ресурсы находятся в избытке, что позволяет иметь благоприятные условия для выживания и развития всех популяций;
- у популяций, имеющих достаточное количество пищи, прирост численности в единицу времени должен быть прямо пропорционален численности вида, помноженной на коэффициент рождаемости данной популяции;
- если среди индивидуумов различных популяций возникает борьба за пищевой ресурс, то его количество для каждой популяции будет зависеть от произведения числа особей на коэффициент, характеризующий межвидовую конкуренцию;
- количество погибших особей за выбранный период времени составляет определенную долю от численности популяции;
- если определенный пищевой ресурс ограничен и его используют несколько видов, то доля этого ресурса, используемая видом в единицу времени, равна произведению численности популяции этого вида на соответствующий коэффициент;
- в системе «хищник – жертва» рост численности популяции хищников напрямую зависит от вероятности встречи с представителями популяции их жертв.

В результате можно получить систему дифференциальных уравнений, описывающую поведение двух популяций (1):

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= a_1 N_1 + b_{12} N_1 N_2 - c_1 N_1^2, \\ \frac{dN_2}{dt} &= a_2 N_2 + b_{21} N_1 N_2 - c_2 N_2^2,\end{aligned}\quad (1)$$

где N_1, N_2 – численности первой и второй популяций соответственно;

a_i – коэффициенты собственных скоростей роста видов;

c_i – константы самоограничения численности;

b_{ij} – константы взаимодействия видов [8].

В зависимости от значений b_{12} и b_{21} меняется тип взаимодействия видов между собой (индексы 1 и 2 относятся к разным видам).

Система дифференциальных уравнений, описывающая взаимодействие популяций типа «хищник – жертва» или «паразит – хозяин», имеет вид (2):

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= x_1 (a_1 - b_{12} x_2 - c_1 x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (a_2 + b_{21} x_1 - c_2 x_2).\end{aligned}\quad (2)$$

Вне зависимости от параметров системы в ее начале координат находится неустойчивый узел (3).

$$x_1^{(1)} = 0, x_2^{(1)} = 0. \quad (3)$$

Кроме этого, существует три других потенциальных состояния равновесия (4)–(6):

$$x_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1}, x_2^{(3)} = 0, \quad (4)$$

$$x_1^{(2)} = 0, x_2^{(2)} = \frac{a_2}{c_2}, \quad (5)$$

$$x_1^{(4)} = \frac{a_1 c_1 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}, x_2^{(4)} = \frac{a_2 c_1 + a_1 b_{21}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}. \quad (6)$$

Уравнения (4)–(6) показывают, что в рассматриваемой системе возможны три случая:

– останется только популяция жертв (4);

– останется только популяция хищников (5);

– останутся обе популяции и будут сосуществовать вместе (6).

Рассмотрим третий случай, в котором популяции хищников и жертв устойчиво сосуществуют и их динамика определяется выражением (6).

Отметим, что сингулярная точка может проявляться как устойчивый узел или фокус – это зависит от соотношений параметров. Однако если в обоих уравнениях отсутствуют слагаемые, характеризующие процессы саморегуляции популяций ($c_1 = c_2 = 0$), то система уравнений (2) описывает модель Лотки – Вольтерра. Но если произойдет небольшое случайное отклонение, то эти колебания могут привести к полному вымиранию одного из видов.

Рассмотрим систему с неиссякаемым запасом растительности, который остается постоянным, что приводит безграничному увеличению популяции кроликов.

Кролики и растительность – это два ключевых фактора, определяющих бесконечное размножение кроликов. Взаимодействие между ними происходит спонтанно, что ведет к неограниченному росту популяции. Такая взаимосвязь является результатом второго закона термодинамики. Однако наличие лисиц (хищников) в такой системе влияет на характер изменения численности кроликов. Лисицы рассматривают кроликов как свою добычу и начинают охоту. Если растительности много, то возрастает число кроликов, что, в свою очередь, приводит к возрастанию численности лисиц.

С другой стороны, если учесть охоту человека на лисиц с целью добычи меха, то в данном случае лисицы выступают в роли жертв, подвергаясь истреблению или гибели по мере их размножения. Процесс охоты на лисиц можно считать способом вывода из системы энергии, тогда всю систему можно рассматривать как диссипативную структуру и описать ее системой дифференциальных уравнений. Описанный процесс имеет две стадии автокатализа с положительной обратной связью. Одна из них – «производство» кроликов, которые питаются растительностью.

Рассматриваемая система зависит от соотношения параметров и коэффициентов. При неправильно подобранных параметрах численность лисиц может оказаться настолько большой, что численность кроликов резко снизится и может достигнуть такого критического значения, после которого оно уже не восстановится, вследствие чего снизится и численность лисиц, которое также достигнет критического значения, ведущего к вымиранию популяции.

В природе такая структура имеет эффект диссипации, поэтому взаимодействие различных видов часто сопровождается циклическими колебаниями в численности популяций. Зная значения численности популяций в данный момент времени и используя рассматриваемую модель, можно предсказать эти значения в выбранный момент времени в будущем, так как изменения численности популяций носят периодический характер.

За основу возьмем систему дифференциальных уравнений, известную как модель Вольтерра для взаимодействия хищников и жертв. Ранее Лотка также применил подобную систему при изучении автокаталитических химических процессов. В связи с этим в литературе такая модель получила название модели Лотки – Вольтерра (7)–(8),

$$\frac{d}{dt}R(t) = k_{rb}GR(t) - k_{rd}R(t)F(t), \quad (7)$$

$$\frac{d}{dt}F(t) = k_{fb}R(t)F(t) - k_{fd}F(t), \quad (8)$$

где k_{rb} – коэффициент рождаемости кроликов;
 k_{rd} – коэффициент смертности кроликов;
 k_{fb} – коэффициент рождаемости лис;
 k_{fd} – коэффициент смертности лис в результате деятельности охотников.

Заметим сразу, что данная система обладает возможностью достижения устойчивого решения. Это означает, что при фиксированных материальных параметрах системы, которые не изменяются со временем, полностью определяются R_0 и F_0 . Рассмотрим случай, когда производные в уравнениях (7) и (8)

равняются нулю. Таким образом, можно разделить систему уравнений на два независимых уравнения и найти их решения (9)–(10):

$$\begin{aligned} k_{rb}G - k_{rd}F_0 &= 0 \rightarrow k_{rb}G = k_{rd}F_0, \\ k_{fb}R_0 - k_{fd} &= 0 \rightarrow k_{fb}R_0 = k_{fd}, \end{aligned} \quad (9)$$

откуда:

$$F_0 = \frac{k_{rb}G}{k_{rd}}, R_0 = \frac{k_{fd}}{k_{fb}}. \quad (10)$$

Отсюда видно, что популяция лисиц определяется исключительно параметрами кроликов, а популяция кроликов – параметрами лисиц, при этом неявно учитывается деятельность охотников.

В случае отклонения начальных параметров от установленных значений наблюдается колебательный процесс, в котором популяции периодически увеличиваются и уменьшаются в зависимости от коэффициентов и начальных параметров. В процессе охоты хищников на жертв количество последних сокращается, и когда оно достигает значения R_0 , численность хищников также начинает убывать вместе с уменьшением числа жертв. Сокращение численности жертв продолжается, пока количество хищников не достигнет значения F_0 , после чего начинает возрастать численность популяции жертв. В результате жертв становится достаточно для увеличения количества хищников и численность обеих популяций увеличивается, что приводит к повторению процесса.

Рассмотренная модель имеет несколько недостатков. С математической точки зрения система достаточно грубая, так как даже малейшие изменения хотя бы одного из коэффициентов приводят к значительным изменениям в поведении системы, а с биологической – не учитывается насыщение, ограниченность ресурсов и другие факторы.

Таким образом, представленная модель, хотя и отражает взаимодействие между популяциями хищников и жертв, имеет свои ограничения как с точки зрения математики, так и с точки зрения биологии. Для полного пони-

мания и адекватного описания рассматриваемой системы требуется учет дополнительных факторов и принципиальных свойств, характерных для таких взаимодействий.

Исходная модель «хищник – жертва» предполагает наличие только одного вида хищника и одного вида жертвы. Однако в реальности, в природе, существует множество различных видов как животных-хищников, так и жертв.

Поэтому предположим, что одновременное добавление нескольких видов жертв и хищников в исходную модель «хищник – жертва» может значительно усовершенствовать ее функционал и расширить возможности для исследования динамики популяций. Одной из таких возможностей является анализ взаимодействия различных видов хищников и жертв, а также факторов, влияющих на эти взаимодействия.

При построении более сложной модели, учитывающей одновременно несколько видов жертв и хищников, учтем, что лисицы помимо кроликов охотятся и на мышей, популяция которых M часто очень велика (11)–(14).

$$\frac{d}{dt} M(t) = k_{mb} GM(t) - k_{md} M(t) F(t). \quad (11)$$

Здесь учтено, что увеличение численности мышей зависит от параметра G , который характеризует наличие растений, семенами которых они питаются. Теперь добавим в уравнение для популяции лисиц сумму $(R+M)$, связанную с численностью двух видов жертв (кролики + мыши):

$$\frac{d}{dt} F(t) = k_{fb} (R(t) + M(t)) F(t) - k_{fd} F(t). \quad (12)$$

Добавим в систему еще одного хищника – популяцию сов O и соответствующее уравнение:

$$\frac{d}{dt} O(t) = k_{ob} (M(t) + R(t)) O(t) - k_{od} O(t). \quad (13)$$

Для предотвращения неограниченного увеличения количества сов будем считать, что они сами являются жертвой для других хищников (например, ястребов).

С учетом уравнений (11)–(13), система дифференциальных уравнений, описываю-

щая взаимодействие указанных выше популяций, примет вид (14):

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} R(t) &= k_{rb} GR(t) - k_{rd} R(t) F(t) O(t), \\ \frac{d}{dt} F(t) &= k_{fb} (R(t) + M(t)) F(t) - k_{fd} F(t), \\ \frac{d}{dt} M(t) &= k_{mb} GM(t) - k_{md} M(t) F(t), \\ \frac{d}{dt} O(t) &= k_{ob} (M(t) + R(t)) O(t) - k_{od} O(t). \end{aligned} \quad (14)$$

В исходной модели «хищник – жертва» не учитывается антропогенное и биотическое влияние на количество растительной пищи, которая важна для существования и развития травоядных, которые являются пищей (жертвами) для хищников. Деятельность человека приводит к изменению условий окружающей среды, что сказывается на наличии и количестве растительности, что напрямую влияет на численности и хищников, и их жертв.

Добавление случайных изменений в количестве травы, отражающее антропогенные и биотические факторы, усовершенствует модель «хищник – жертва», что позволяет более точно отражать сложную структуру экосистемы и корректно описывать биологические процессы [9, 10].

Для учета изменения среды вследствие антропогенных и абиотических факторов в первое и третье уравнения системы (14) необходимо добавить колебания параметра, характеризующего доступную растительность (15)–(16):

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} R(t) &= k_{rb} (G + A \sin(w \cdot t) + B \sin(w \cdot t)) \cdot R(t) \cdot \\ &\quad \cdot k_{rd} R(t) F(t) O(t), \\ \frac{d}{dt} M(t) &= k_{mb} (G + A \sin(w \cdot t) + B \sin(w \cdot t)) \cdot \\ &\quad \cdot M(t) \cdot k_{md} M(t) F(t). \end{aligned} \quad (15)$$

В результате система уравнений принимает окончательный вид:

$$\frac{d}{dt}R(t) = k_{rb}(G + A\sin(w \cdot t) + B\sin(w \cdot t)) \cdot R(t) - k_{rd}R(t)F(t)O(t),$$

$$\frac{d}{dt}F(t) = k_{fb}(R(t) + M(t))F(t) - k_{fd}F(t), \quad (16)$$

$$\frac{d}{dt}M(t) = k_{mb}(G + A\sin(w \cdot t) + B\sin(w \cdot t)) \cdot M(t) - k_{md}M(t)F(t)$$

$$\frac{d}{dt}O(t) = k_{ob}(M(t) + R(t))O(t) - k_{od}O(t).$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Построенная модель позволяет установить связь между численностью популяций, коэффициентами их взаимодействия и начальными значениями популяций с учетом антропогенных и абиотических факторов и при их отсутствии, с помощью расчета изменения

во времени численности рассматриваемых популяций и анализа фазовых портретов.

С целью реализации данной модели построена компьютерная программа с использованием языка Python и библиотек, необходимых для создания приложений [11–13], в которой для решения системы дифференциальных уравнений используется метод Рунге – Кутты четвертого порядка.

Скриншот окна программы с начальными параметрами приведен на рис. 1.

В качестве примера на рис. 2 приведен результат работы программы. В левой части рисунка – график изменения численностей популяций в зависимости от времени, а в правой – фазовый портрет системы.

Разработанная программа, кроме научных исследований, используется в учебном процессе в рамках изучения курса «Биофизика» в качестве компьютерной лабораторной работы.

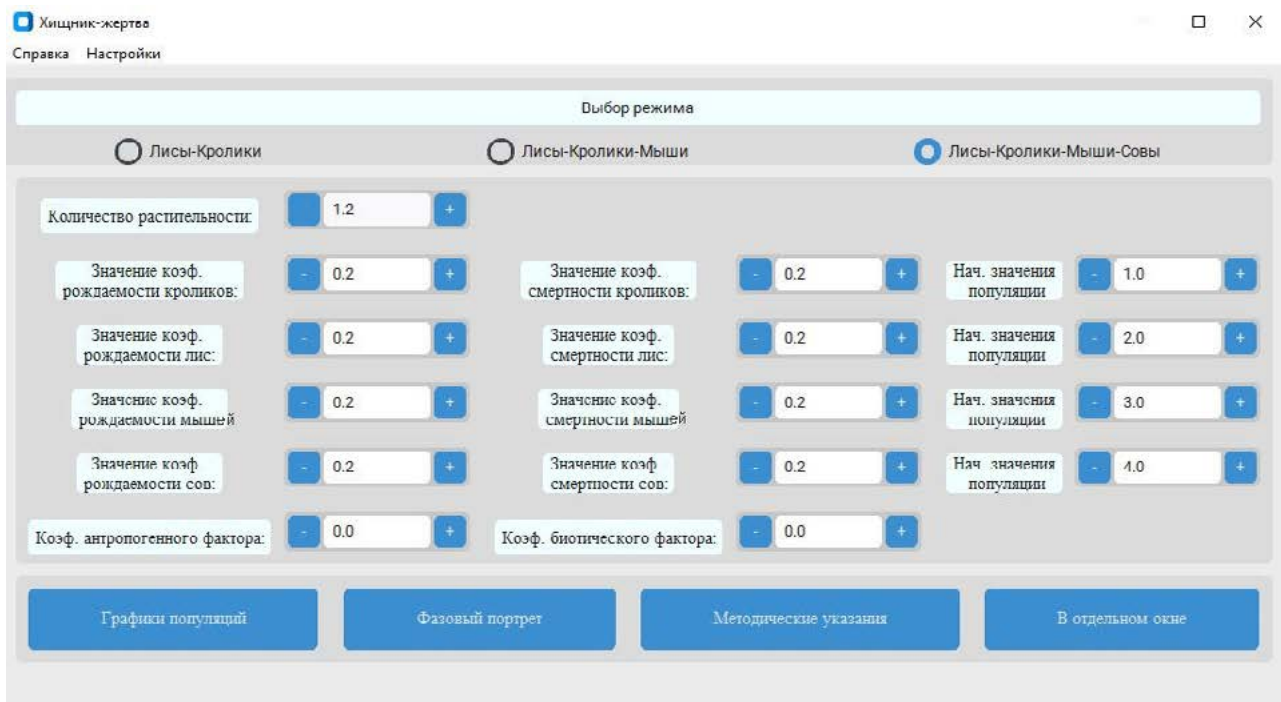


Рис. 1. Начальные параметры модифицированной модели «хищник – жертва»

Примечание: составлено авторами.

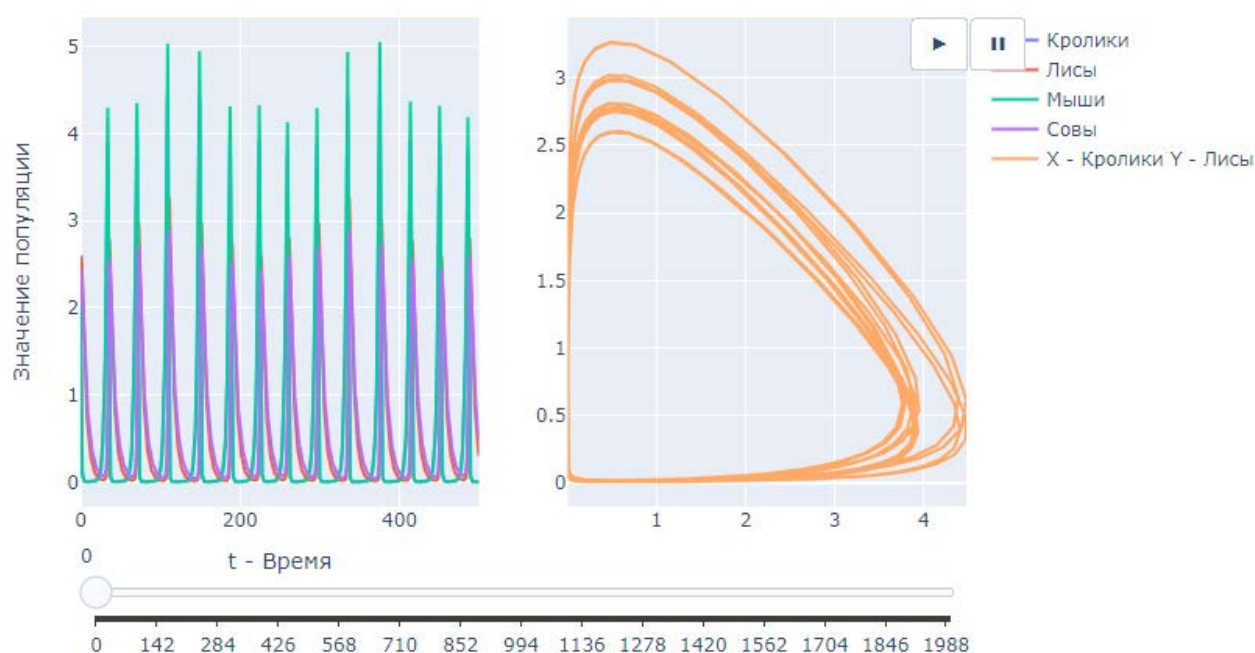


Рис. 2. Результаты моделирования
 Примечание: составлено авторами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из модели Лотки – Вольтерра, была разработана модель динамики популяций, учитывающая взаимодействие нескольких видов животных, как, например, двух хищников и двух жертв. Эта модель также учитывает наличие растительности, которая является основным источником питания для жертв хищников в данном контексте. Для упрощения вычислений на основе этой модели была разработана компьютерная программа. Эта программа

позволяет строить графики изменения численности популяций со временем и фазовые портреты системы на основе выбранных начальных данных. Она имеет интуитивно понятный интерфейс и предназначена для использования в учебных целях, в частности в лабораторных занятиях по дисциплине «Биофизика». Пользователи могут также ознакомиться с методическими рекомендациями, касающимися выполнения лабораторной работы по модели «хищник – жертва» внутри программы.

Список источников

1. Никулин Р. Н., Шерстобитов С. О., Авдеюк О. А. и др. Компьютерное моделирование численности проточных и непроточных культур микроорганизмов // Инженерный вестник Дона. 2023. № 8. С. 650–658.
2. Никулин Р. Н., Никулина М. П., Грецова Н. В. и др. Моделирование биологических структур с помощью электрических эквивалентных схем замещения // Инженерный вестник Дона. 2020. № 2. С. 15.
3. Lotka A. J. Elements of physical biology. Baltimore: Williams & Wilkins, 1926. 495 p.
4. Diz-Pita E., Otero-Espinar M. V. Predator–Prey Models: A Review of Some Recent Advances // Mathematics. 2021. Vol. 9, no. 15. P. 1783. <https://doi.org/10.3390/math9151783>.
5. О возможности использования экологической модели в политике и в истории. URL: <http://www.geokhi.ru/DocNaturphilosophy/Analogies.pdf> (accessed: 04.02.2025). (In Russ.).

References

1. Nikulin R. N., Sherstobitov S. O., Avdeyuk O. A. et al. Computer modeling of the number of flowing and non-flowing cultures of microorganisms. *Engineering Journal of Don*. 2023;(8):650–658. (In Russ.).
2. Nikulin R. N., Nikulina M. P., Gretsova N. V. et al. Modeling biological structures using electrical equivalent equivalent circuits. *Engineering Journal of Don*. 2020;(2):15. (In Russ.).
3. Lotka A. J. Elements of physical biology. Baltimore: Williams & Wilkins; 1926. 495 p.
4. Diz-Pita E., Otero-Espinar M. V. Predator–Prey Models: A Review of Some Recent Advances. *Mathematics*. 2021;9(15):1783. <https://doi.org/10.3390/math9151783>.
5. O vozmozhnosti ispolzovaniya ekologicheskoy modeli v politike i v istorii. URL: <http://www.geokhi.ru/DocNaturphilosophy/Analogies.pdf> (accessed: 04.02.2025). (In Russ.).

- geokhi.ru/ DocNaturphilosophy /Analogies.pdf (дата обращения: 04.02.2025).
6. Лисы, Кролики, Мыши, Совы и Охотники. URL: http://www.geokhi.ru/DocNaturphilosophy/Bohr's%20pair_3.pdf (дата обращения: 04.02.2025).
 7. Казачков И. А., Гусева Е. Н. Компьютерная модель «Хищник-Жертва» // Современные научные исследования и инновации. 2017. № 1. С. 718–722.
 8. Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Математическое моделирование в биофизике. Москва – Ижевск : Институт компьютерных исследований, 2003. 402 с.
 9. Тlegenov, М. Т., Бекмуратов Б. М. Экологические особенности популяции *Meriones tamariscinus* в Низовьях Амударьи // Universum: химия и биология. 2022. № 3–1. С. 7–11.
 10. Бекмуратова Д. М. Современное состояние вопроса влияния антропогенного воздействия на динамику численности млекопитающих Приаралья // Мировая наука. 2018. № 6. С. 137–140.
 11. Barry P. Head-first python: A Brain-Friendly Guide. California: O'reilly media, 2016. 624 p.
 12. Rulta J. Python True Book. New York: However Publishing, 2021. 527 p.
 13. Любанович Б. Простой Python. Современный стиль программирования. СПб. : Питер, 2016. 476 с.
 6. Lisy, Kroliki, Myshi, Sovy i Okhotniki. URL: http://www.geokhi.ru/DocNaturphilosophy/Bohr's%20pair_3.pdf (accessed: 04.02.2025). (In Russ.).
 7. Kazatchkov I. A., Guseva E. N. Computer model “Predator-Victim”. *Modern Scientific Researches and Innovations*. 2017;(1):718–722. (In Russ.).
 8. Romanovsky Yu. M., Stepanova N. V., Chernavsky D. S. Matematicheskoe modelirovanie v biofizike. Moscow–Izhevsk: Institut kompyuternykh issledovaniy; 2003. 402 p. (In Russ.).
 9. Tlegenov, M. T., Bekmuratov B. M. Ecological features of the population of *Meriones tamariscinus* in the lower reaches of the Amu Darya. *Universum: Chemistry and Biology*. 2022;(3–1):7–11. (In Russ.).
 10. Bekmuratova D. M. Current state of the question of influence of anthropogenous vosdeysvtiya on dynamics of number of mammals of Priaralya. *Mirovaya nauka*. 2018;(6):137–140. (In Russ.).
 11. Barry P. Head-first python: A Brain-Friendly Guide. California: O'reilly media; 2016. 624 p.
 12. Rulta J. Python True Book. New York: However Publishing; 2021 527 p.
 13. Lubanovic B. Prostoy Python. Sovremennyy stil programmirovaniya. Saint Petersburg: Piter; 2016. 476 p. (In Russ.).

Информация об авторах

Р. Н. Никулин – кандидат физико-математических наук, доцент;
<https://orcid.org/0000-0002-9042-7985>,
nikuln_rn@mail.ru✉

О. А. Авдеюк – кандидат технических наук, доцент, декан;
<https://orcid.org/0000-0001-6201-8773>,
oxal2@mail.ru

About the authors

R. N. Nikulin – Candidate of Sciences (Physics and Mathematics), Docent;
<https://orcid.org/0000-0002-9042-7985>,
nikuln_rn@mail.ru✉

O. A. Avdeyuk – Candidate of Sciences (Engineering), Docent, Dean;
<https://orcid.org/0000-0001-6201-8773>,
oxal2@mail.ru