

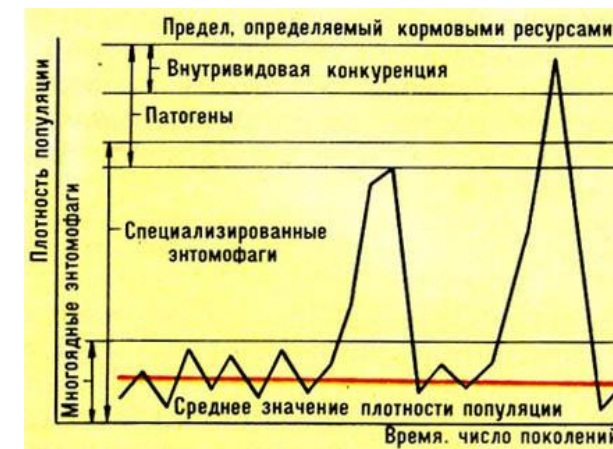


Модели популяционной динамики, описываемые одним дифференциальным уравнением

Доц. Татьяна Юрьевна Плюснина

E-mail: plusn@yandex.ru

<http://mathbio.ru>



Общий вид моделей, описываемых одним дифференциальным уравнением

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t)$$

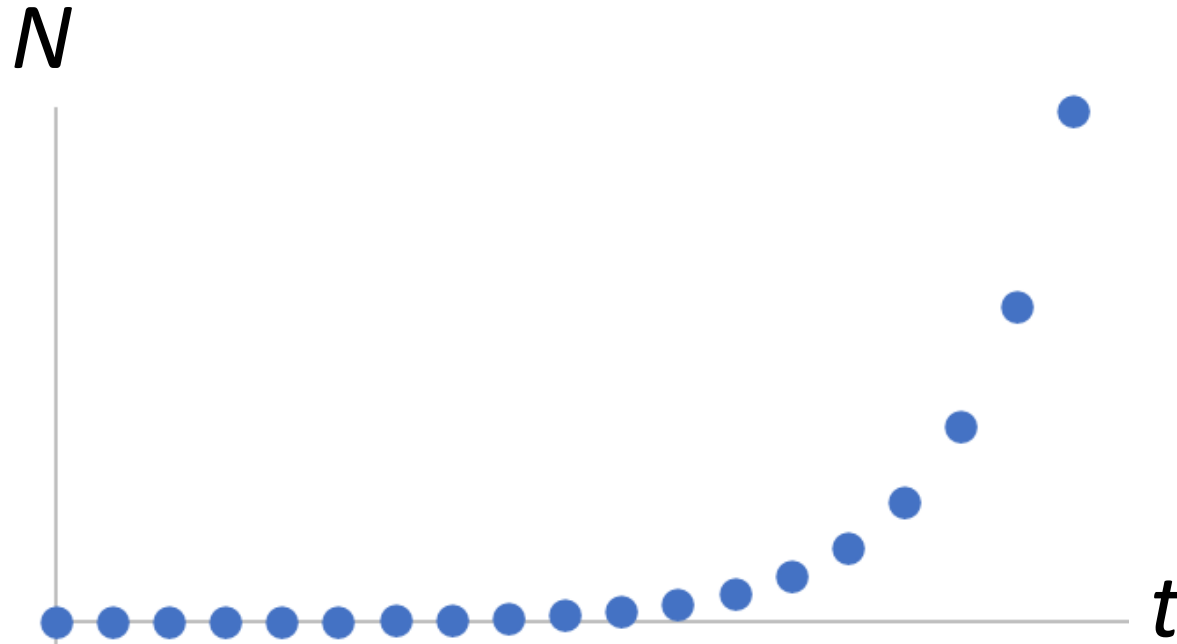
$$\frac{dx}{dt} = f(x)$$

Модели популяционной динамики, описываемые одним дифференциальным уравнением

- *Неограниченный рост*
- *Рост с ограничением*
- *Учет наименьшей критической численности*
- *Рост населения Земли*

Модели неограниченного роста

Ряд Фибоначчи



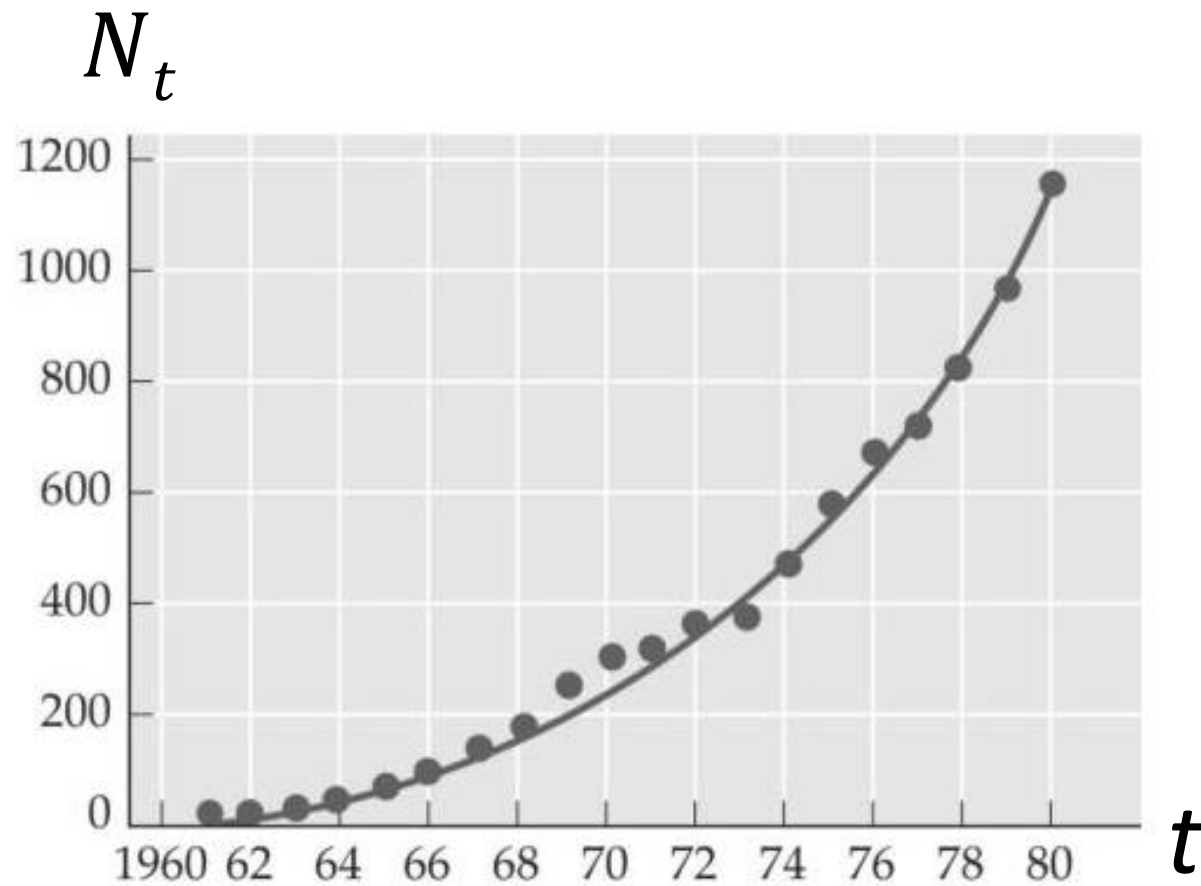
Леона́рдо Пиза́нский
(Фибонача́чи)
(ок. 1170 – 1250)

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, ..., каждое из чисел равно сумме двух предыдущих

Ряд Фибоначчи – описывает количество пар кроликов, которые размножаются каждый месяц (начиная со 2-го), и дают потомство в виде пары кроликов.

Модели неограниченного роста

Модель Мальтуса



$$N_{t+1} = qN_t$$

$$\frac{dx}{dt} = rx$$



Томас Роберт Мальтус
(1766-1834)

Модель экспоненциального роста популяции

Простейший случай

Рождаемость пропорциональна численности: $\alpha \cdot x$

α – коэффициент рождаемости

Смертность пропорциональна численности: $\beta \cdot x$

β – коэффициент смертности

$$\alpha - \beta = r$$

r – константа скорости роста

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x$$



$$\frac{dx}{dt} = rx$$

Линейное дифференциальное уравнение

Модель экспоненциального роста популяции

$$\frac{dx}{dt} = rx$$

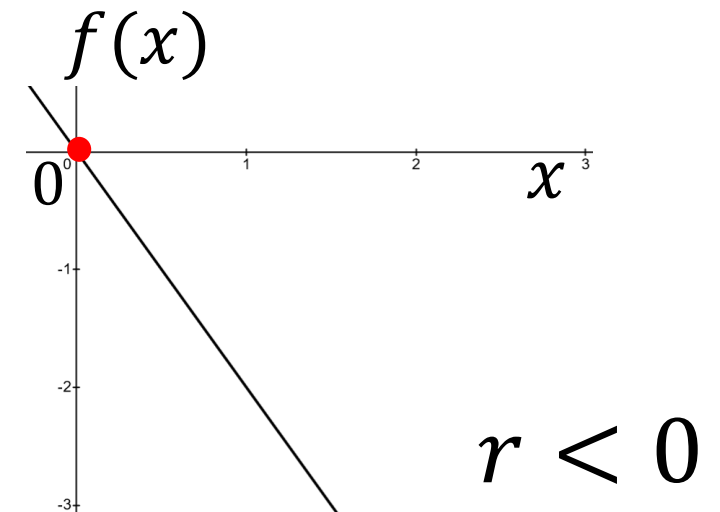
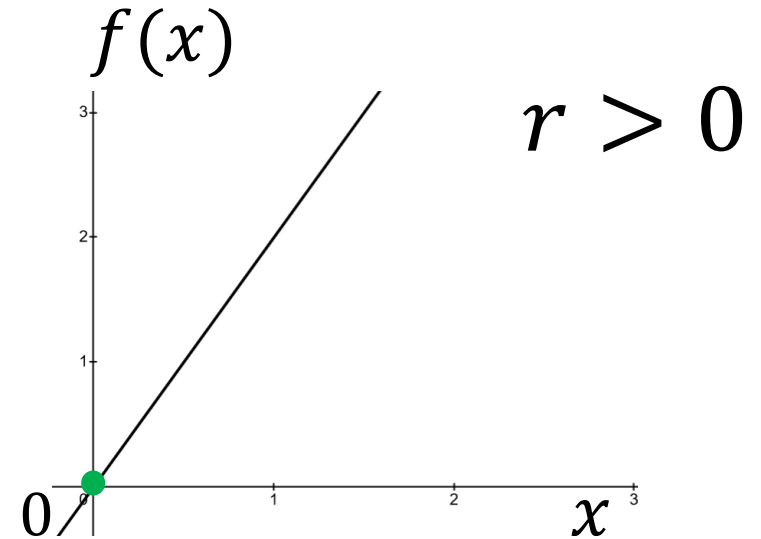
Одно стационарное состояние

$$\bar{x} = 0$$

По Ляпунову $f'(x) = r$

$r > 0$ неустойчивое

$r < 0$ устойчивое



Решение линейного дифференциального уравнения

$$\frac{dx}{dt} = rx$$



$$\frac{dx}{x} = rdt$$



$$\ln x = rt + C$$

Разделим переменные и проинтегрируем

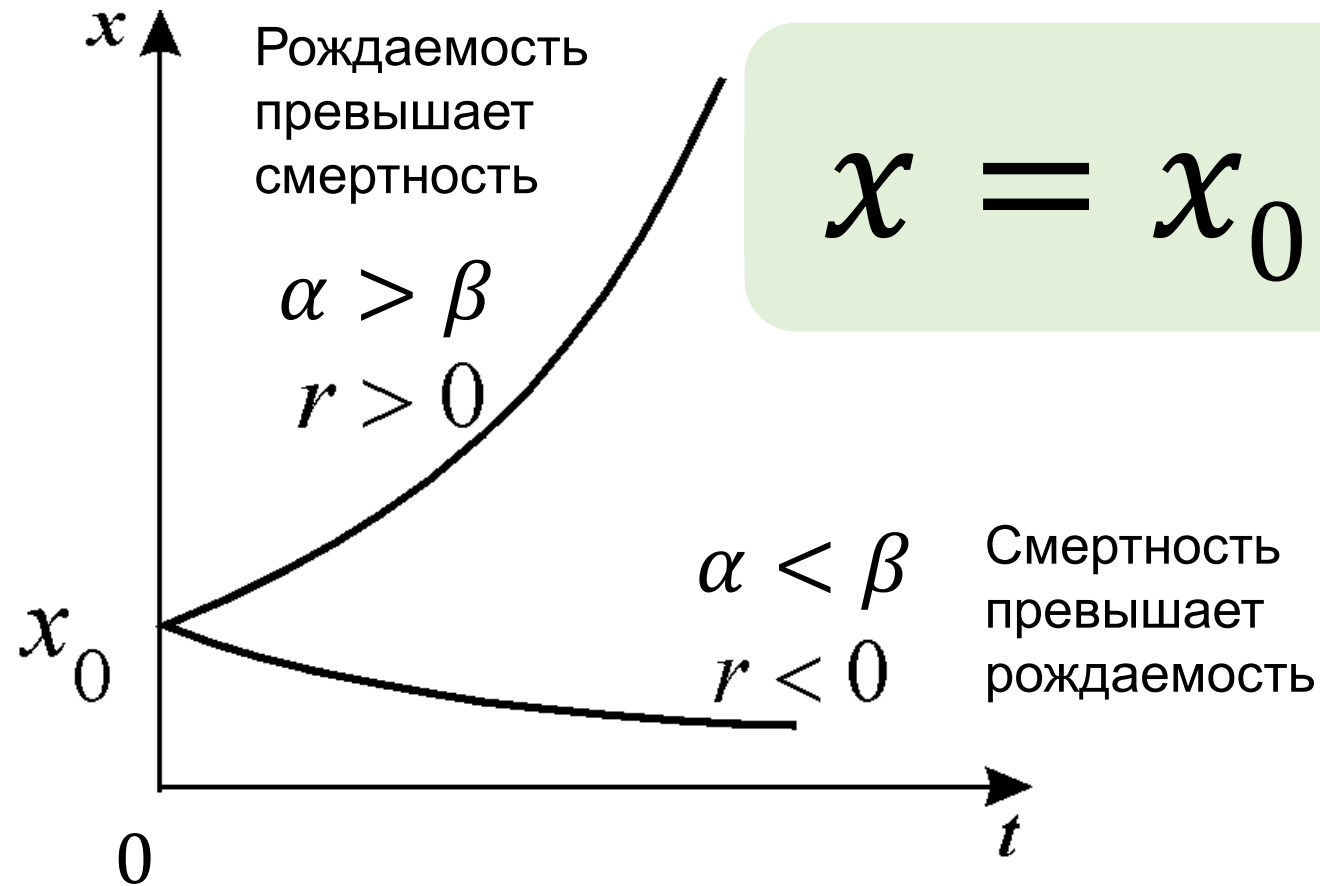
Переходя от логарифмов к значениям переменной x и определяя произвольную постоянную C из начальных условий, получим экспоненциальную форму динамики роста.

$$x = x_0 e^{rt}$$

Модель экспоненциального роста популяции

$$\frac{dx}{dt} = rx$$

x_0 — численность в
начальный момент
времени $t = 0$



$$x = x_0 e^{rt}$$

При $r > 0$ неограниченное размножение, при $r < 0$ - вымирание

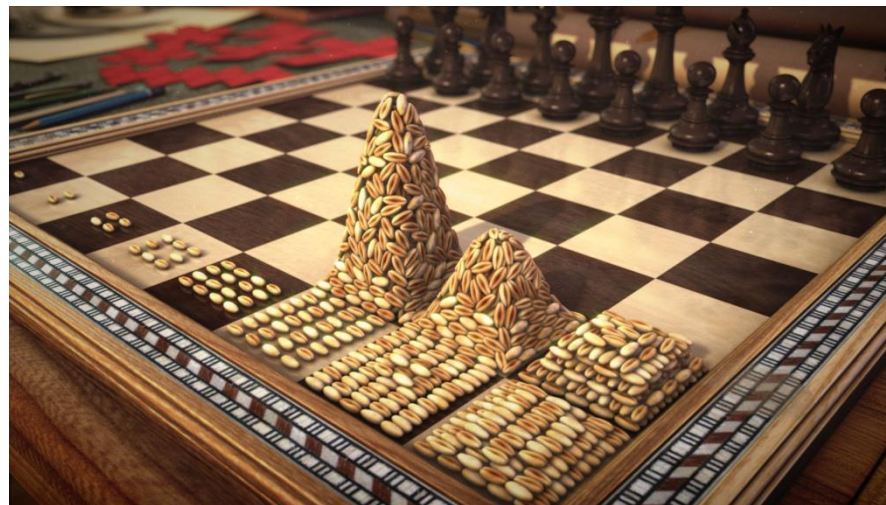
Коварство экспоненты

Задача про бактерии в банке



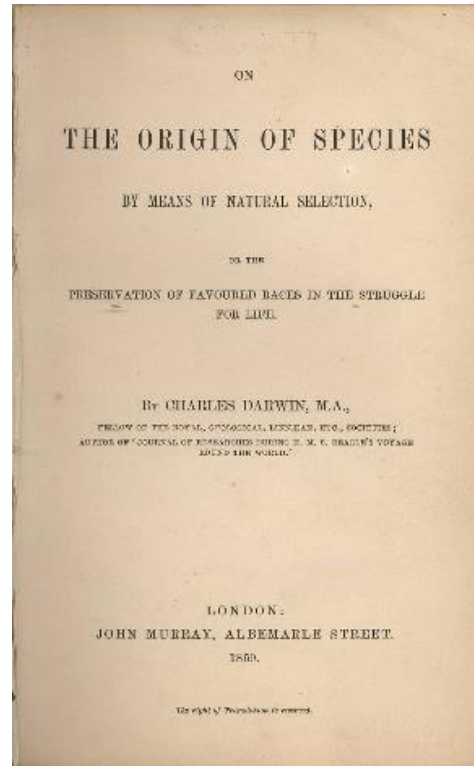
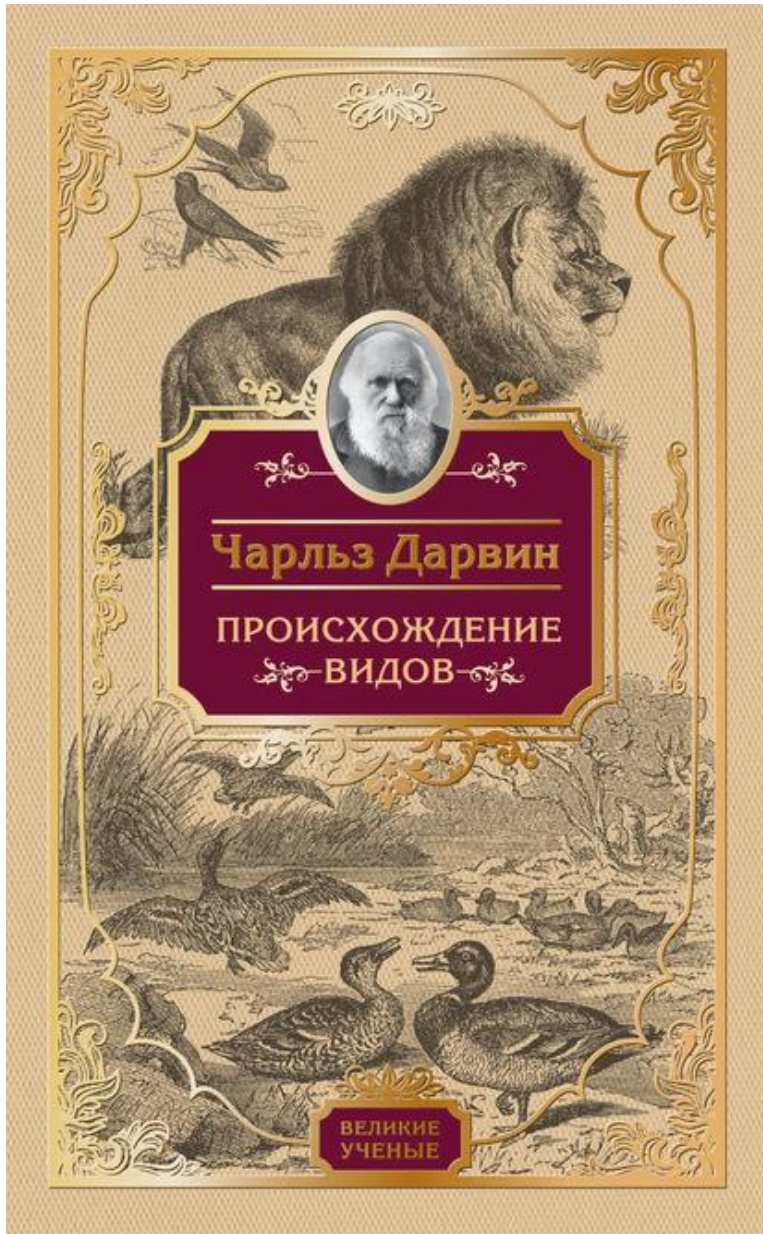
Бактерия делится каждую секунду, т.е. по прошествии секунды из одной бактерии получается 2. Если в банку поместить одну бактерию, то она заполнится через 1 минуту. За какое время банка заполнится наполовину?

Притча о зернах на шахматной доске

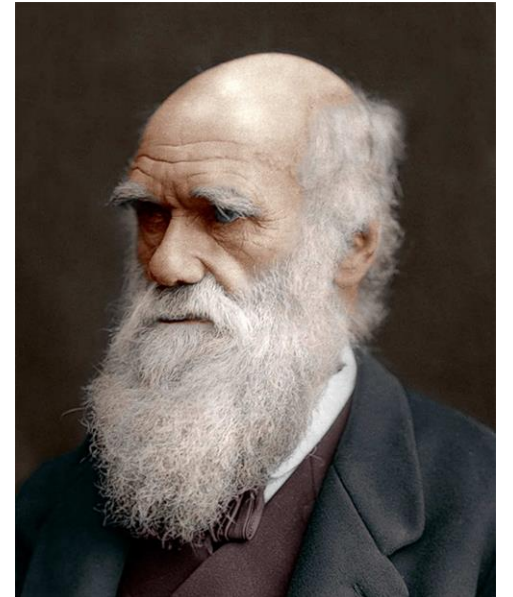


Сколько зёрен поместится на шахматной доске?

«Эхо» модели Мальтуса

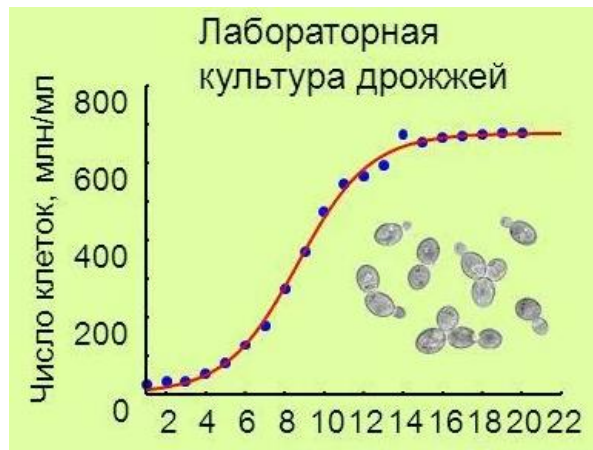


1959 *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*

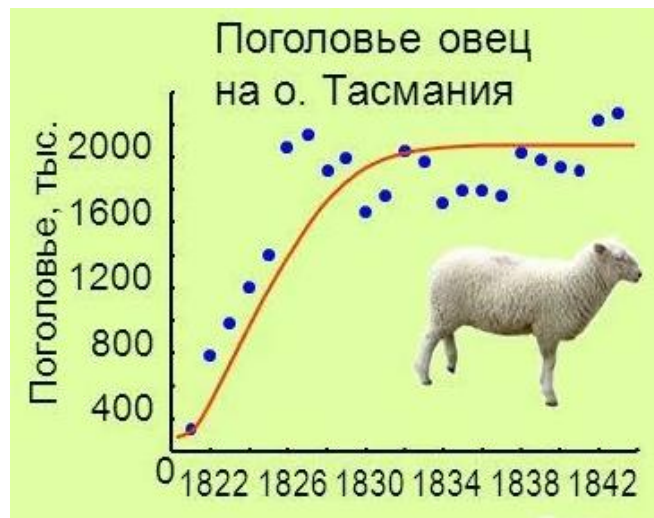


Чарльз Дарвин
(1809-1882)

Почему естественные популяции не растут до бесконечности?



Как учесть ограничение роста популяции?





Пьер Франсуа Ферхюльст
(1804-1849)

Уравнение логистического роста (Ферхюльст, 1845)

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

r — константа скорости роста

K — системный фактор

Уравнение логистического роста

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x - b \cdot x^2$$

r – константа скорости роста популяции
 $b \cdot x^2$ – конкуренция за ресурсы питания
 b – коэффициент внутривидовой конкуренции

Считая $b = \frac{r}{K}$, получим

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x - \frac{r}{K} x^2$$

или

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Что обозначает K ?

Размерность переменных и параметров модели

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

$\frac{dx}{dt}$ – скорость [шт. в ед. вр.]

x – кол-во особей [шт., шт/м²]

t – время [с, мин, ч...]

r – 1/время [1/с, 1/мин, 1/ч...]

K – кол-во особей [шт., шт/м²]

K – максимальная численность популяции, которая устанавливается со временем, и называется **«емкостью экологической ниши»** или **«емкостью среды»**.

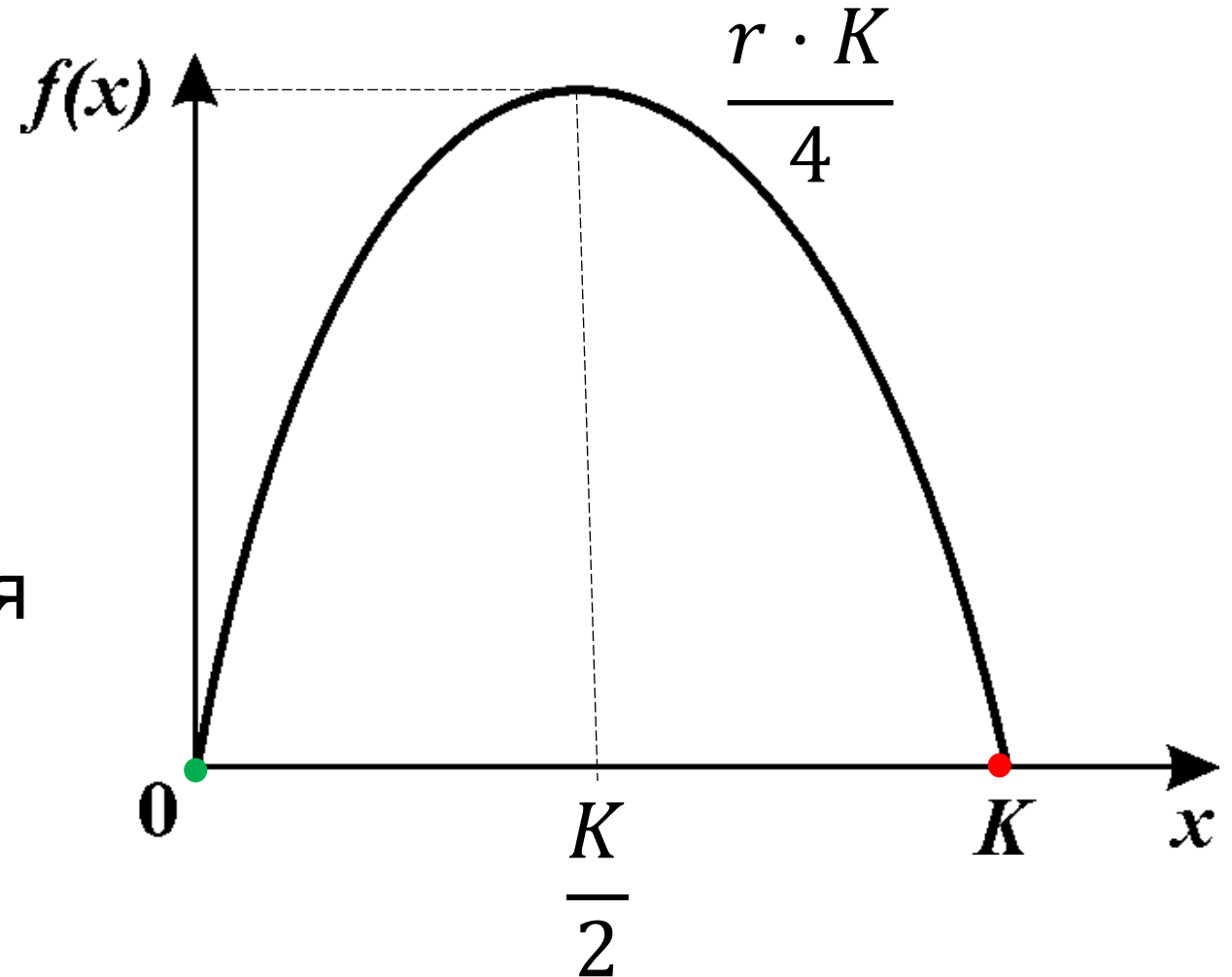
Уравнение Ферхюльста

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

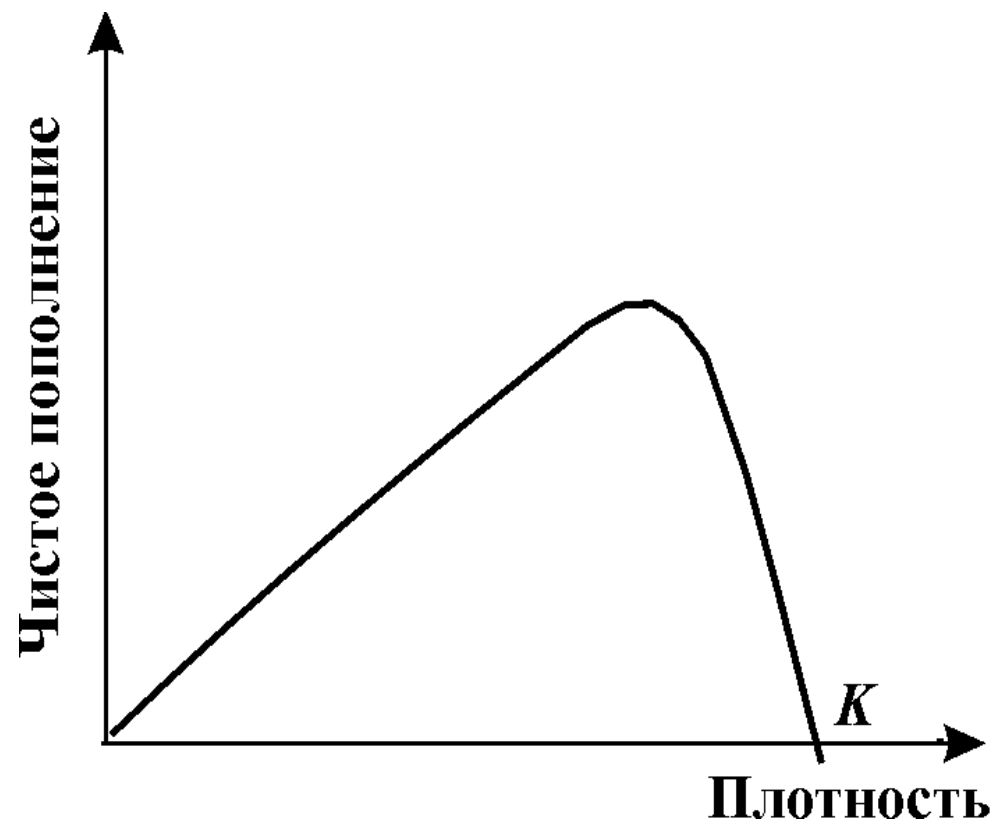
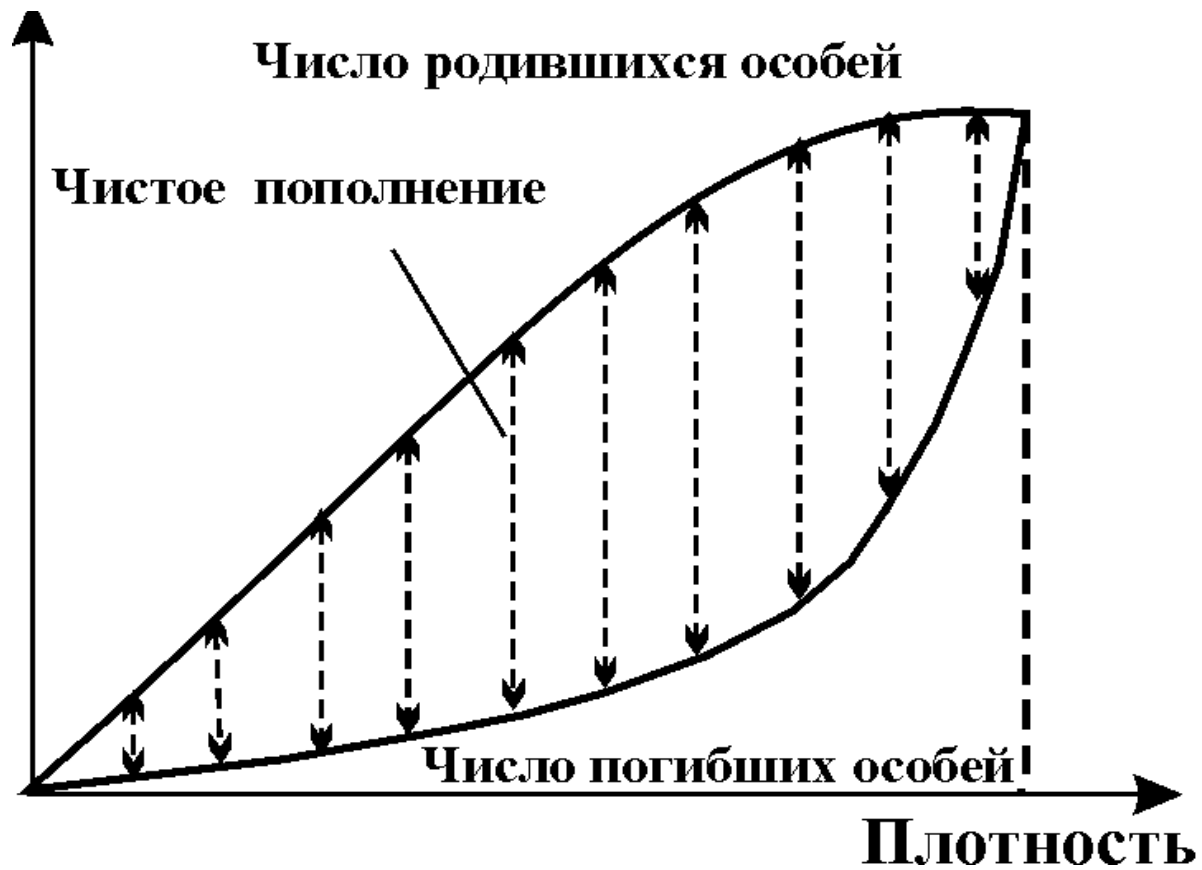
Два стационарных состояния

$\bar{x}_1 = 0$ неустойчивое

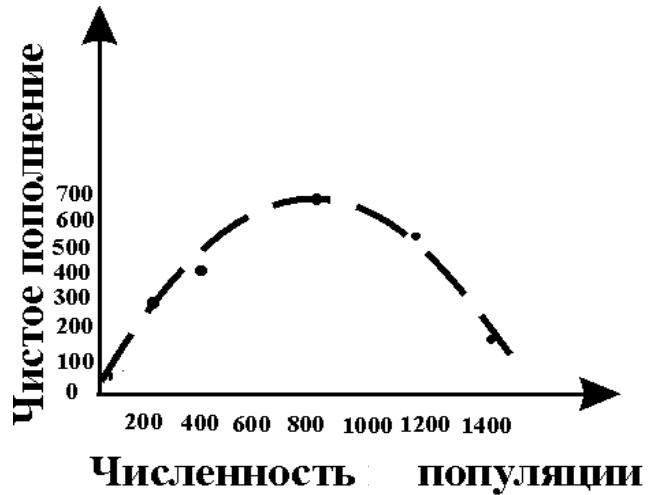
$\bar{x}_2 = K$ устойчивое



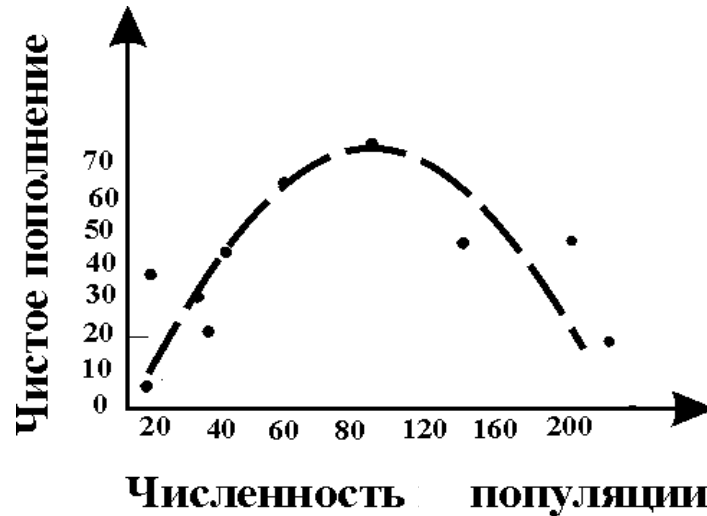
Кривые пополнения



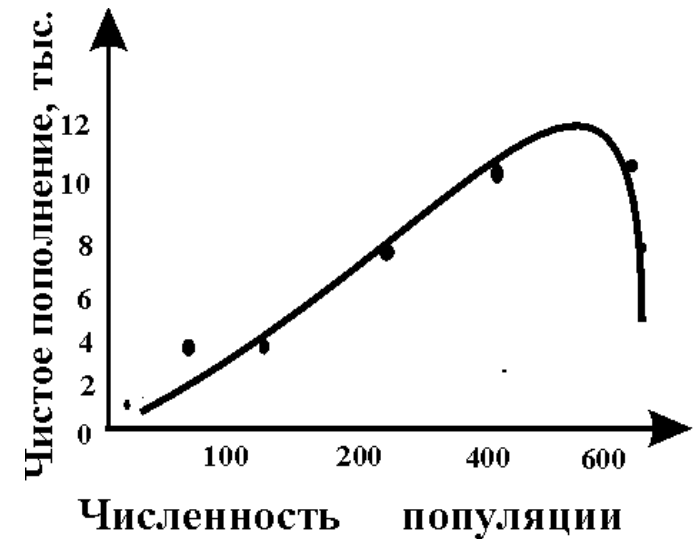
Примеры кривых пополнения



Численность фазана
обыкновенного на о. Протекшн -
Айленд после его интродукции
в 1937 г. (Einarsen, 1945)



Экспериментальная
популяция плодовой
мушки *Drosophyla*
melanogaster (Pearl, 1927)



Численность
арктического финвала
(Allen, 1972)

Уравнение Ферхюльста

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Два стационарных состояния

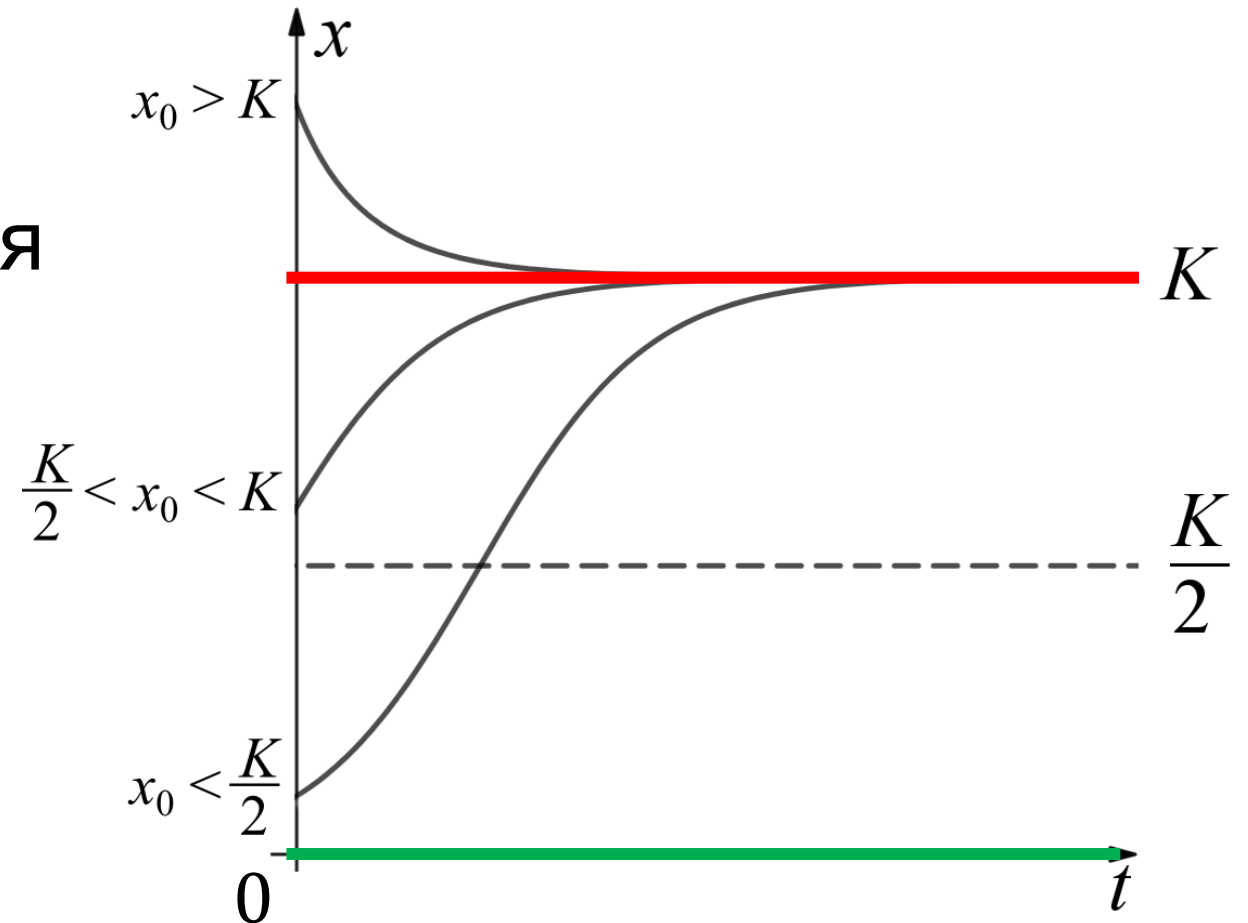
$\bar{x}_1 = 0$ неустойчивое

$\bar{x}_2 = K$ устойчивое

Решение

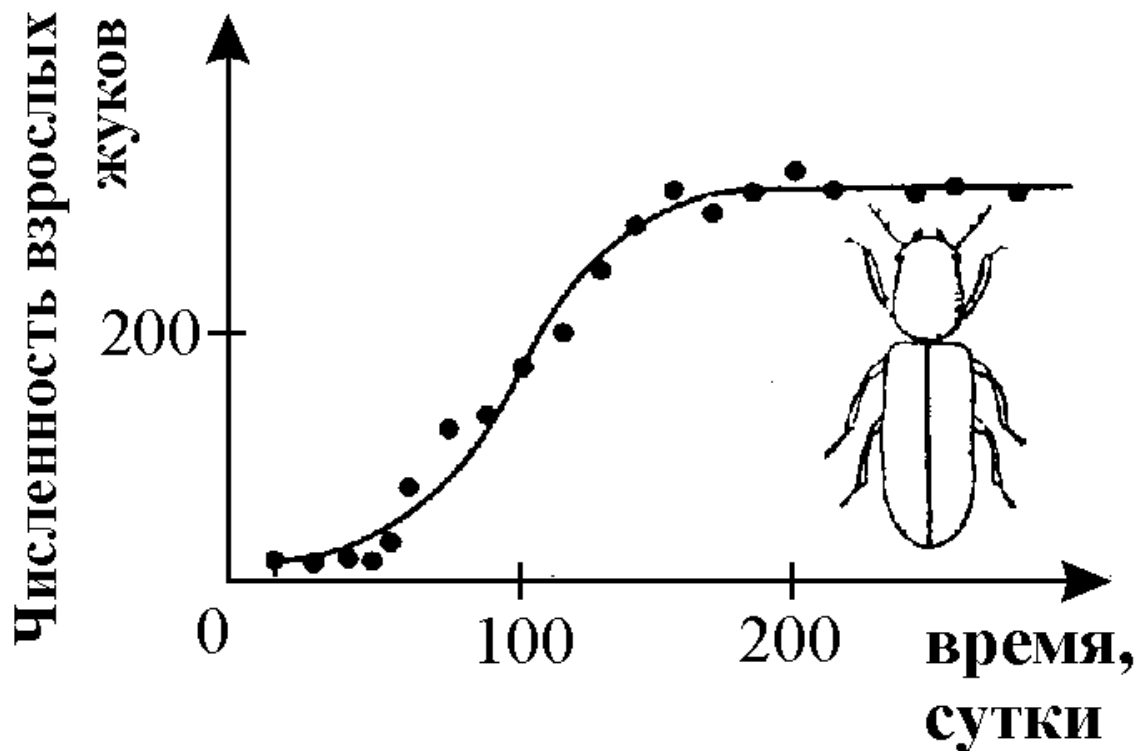
$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K - x_0 + x_0e^{rt}}$$

Поведение x во времени



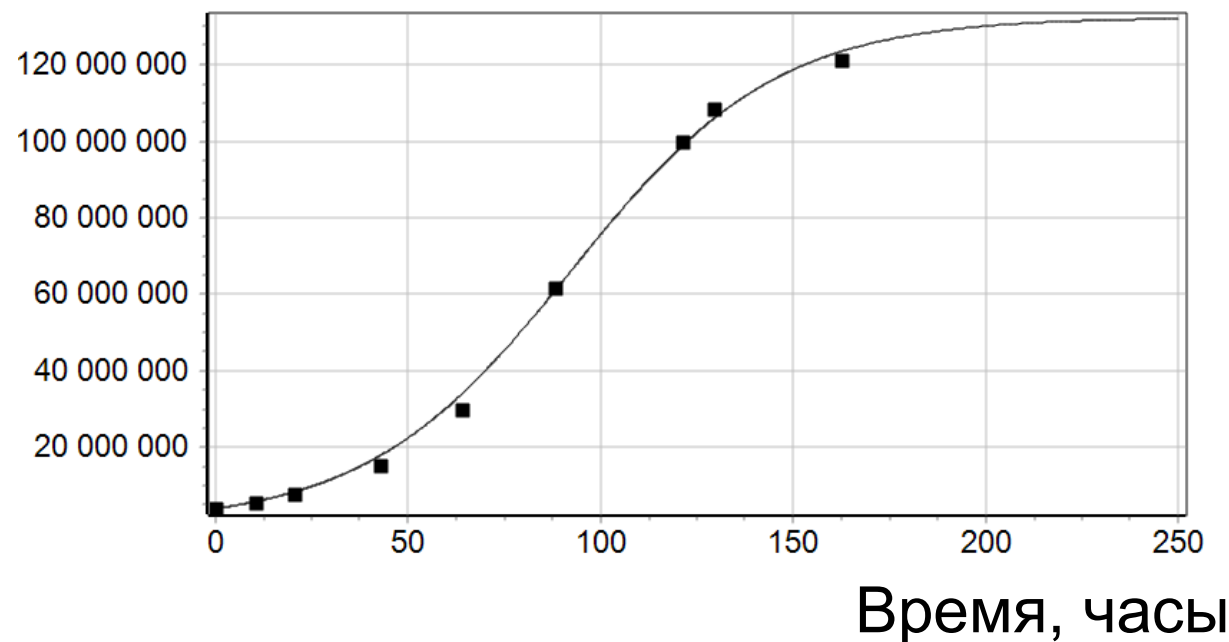
Модель Ферхюльста для реальных популяций

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$



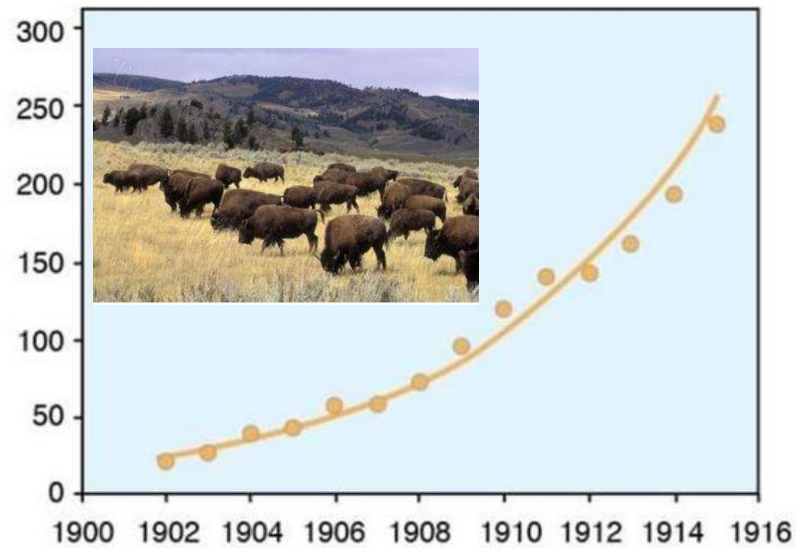
Жук *Rhizoretha dominica* в 10-граммовой порции пшеничных зерен, пополняемых каждую неделю (Crombie, 1945)

Число клеток

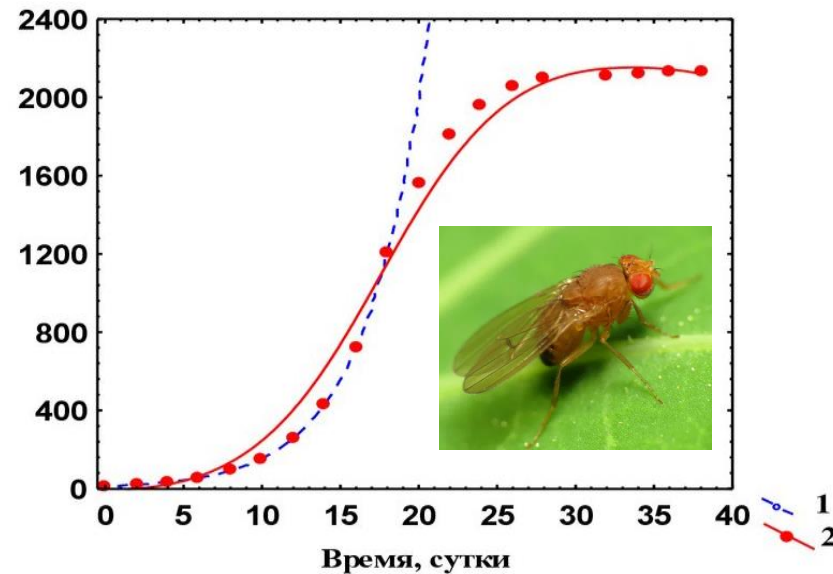


Водоросль *Chlorella* в культуре (Aitchison et al 1973)

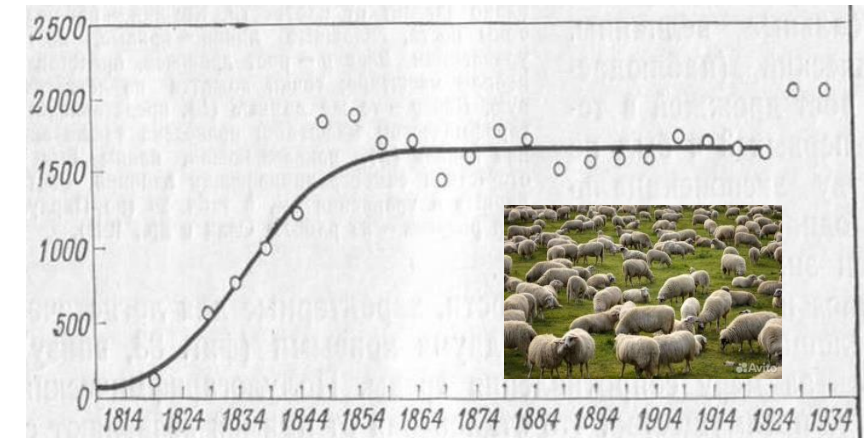
Модель Ферхюльста для реальных популяций



Рост численности
одного из стад
бизонов после
запрета охоты



Рост численности
популяции
дрозофилы



Рост поголовья
овец на острове
Тасмания

Почему популяция может вымирать
даже при наличии ресурсов?

Какую роль может играть двуполое
размножение в развитии популяции?

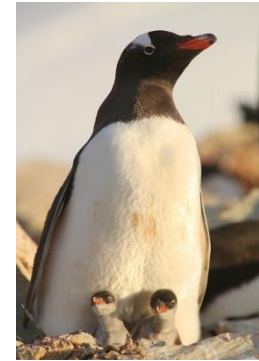
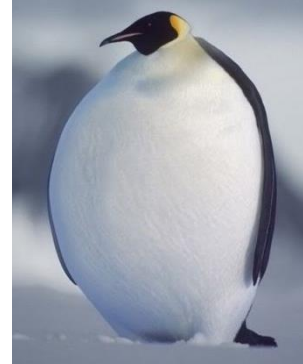
Учет двуполого размножения

$$\frac{dx}{dt} = \underset{\substack{\text{прирост} \\ \text{численности} \\ \text{(встреча двух} \\ \text{особей)}}}{rx^2} - \overset{\text{смертность}}{\gamma x} - \overset{\text{внутривидовая} \\ \text{конкуренция}}{\delta x^2}$$

Как задать коэффициент размножения r ?

От чего зависит r ?

Учет двуполого размножения



t_{cr} – среднее время, в течение которого может состояться встреча, приводящая к оплодотворению

τ – среднее время вынашивания плода, постоянное для данного вида

T – среднее время между двумя последующими оплодотворениями, $T = t_{cr} + \tau$

Учет двуполого размножения

Вероятность встречи, ведущей к оплодотворению:

$$\frac{t_{cp}}{T}$$

или

$$\frac{t_{cp}}{t_{cp} + \tau}$$



Тогда коэффициент размножения r можно представить в виде:

$$r \sim \frac{t_{cp}}{t_{cp} + \tau}$$

или

$$r = \frac{\alpha t_{cp}}{t_{cp} + \tau}$$

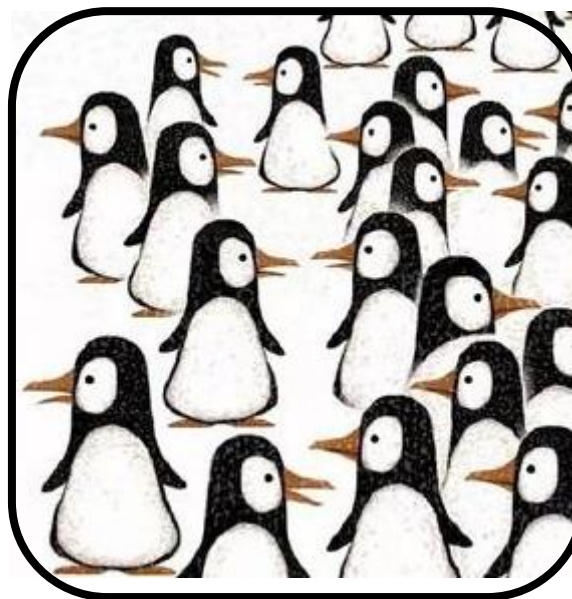
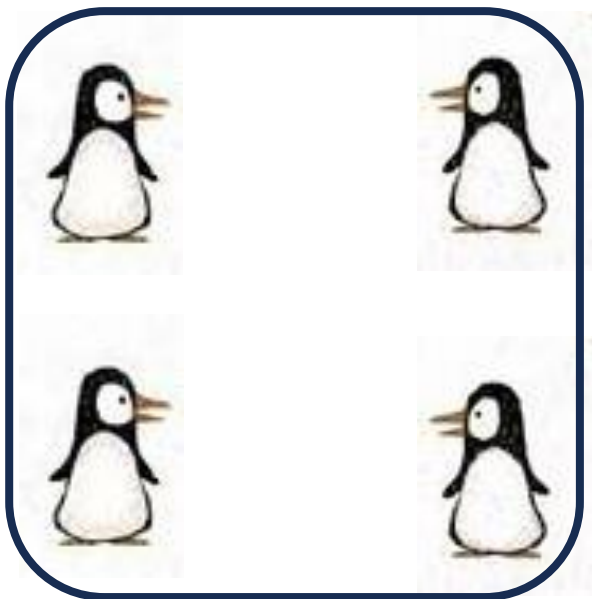
α – коэффициент пропорциональности

Учет двуполого размножения

Время поиска партнера t_{cp} уменьшается с увеличением численности популяции x :

$$t_{cp} = \frac{\beta}{x}$$

β – коэффициент пропорциональности



Учет двуполого размножения

$$r = \frac{\alpha t_{cp}}{t_{cp} + \tau}$$

$$t_{cp} = \frac{\beta}{x}$$



Тогда

$$r(x) = \frac{\alpha \beta / x}{\beta / x + \tau}$$

или

$$r(x) = \frac{\alpha \beta}{\beta + \tau x}$$

Модель роста популяции с учетом двулового размножения

$$\frac{dx}{dt} = \overset{\substack{\text{прирост} \\ \text{численности}}}{rx^2} - \overset{\text{смертность}}{\gamma x} - \overset{\substack{\text{внутривидовая} \\ \text{конкуренция}}}{\delta x^2}$$

$$r = \frac{\alpha\beta}{\beta + \tau x}$$



$$\frac{dx}{dt} = \frac{\alpha\beta x^2}{\beta + \tau x} - \gamma x - \delta x^2 \quad \text{или}$$

$$\frac{dx}{dt} = \frac{x}{\beta + \tau x} (x - L)(x - K)$$

При низких плотностях скорость размножения пропорциональна вероятности встреч.
При высоких – числу самок в популяции.

Модель роста популяции с учетом двуполого размножения

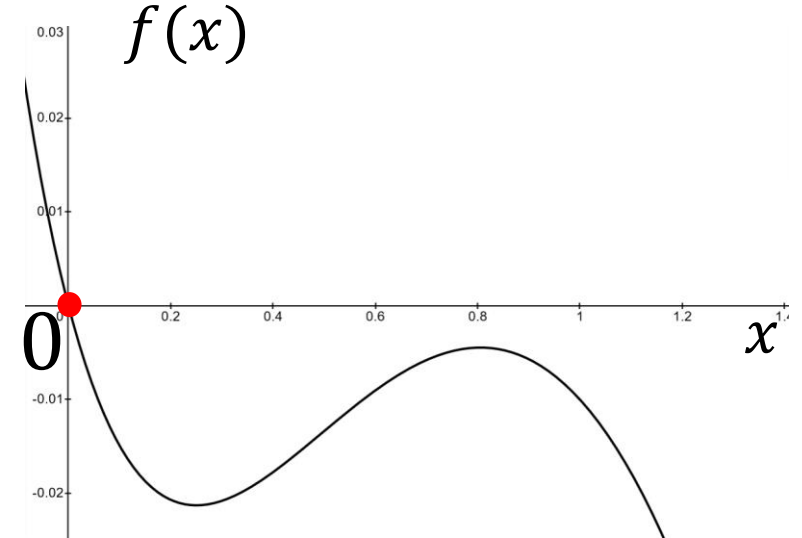
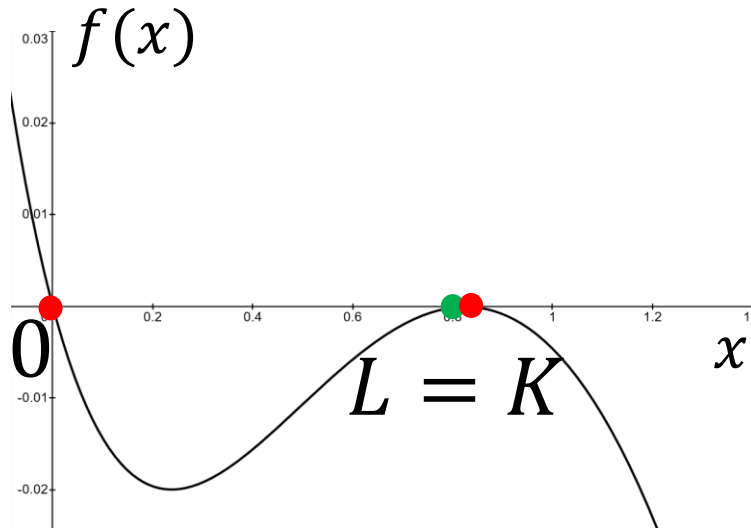
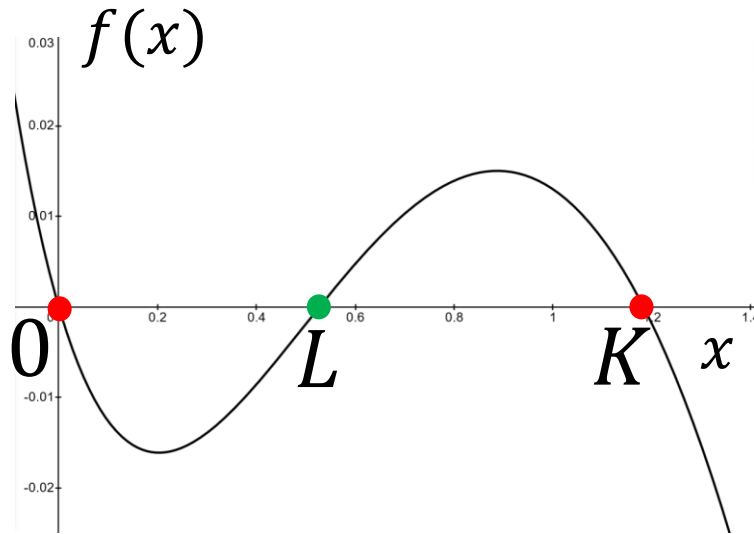
(модель с нижней и верхней критическими
численностями популяции)

$$\frac{dx}{dt} = \frac{x}{\beta + \tau x} (x - L)(x - K)$$

Три стационарных состояния

$$\bar{x}_1 = 0, \bar{x}_2 = L, \bar{x}_3 = K$$

Параметрическое переключение в модели с нижней и верхней критическими численностями популяции



Увеличение коэффициента смертности γ

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\alpha\beta x^2}{\beta + \tau x} - \gamma x - \delta x^2$$

Нижняя $\bar{x}_2 = L$ и верхняя $\bar{x}_3 = K$ границы сближаются, сливаются, исчезают

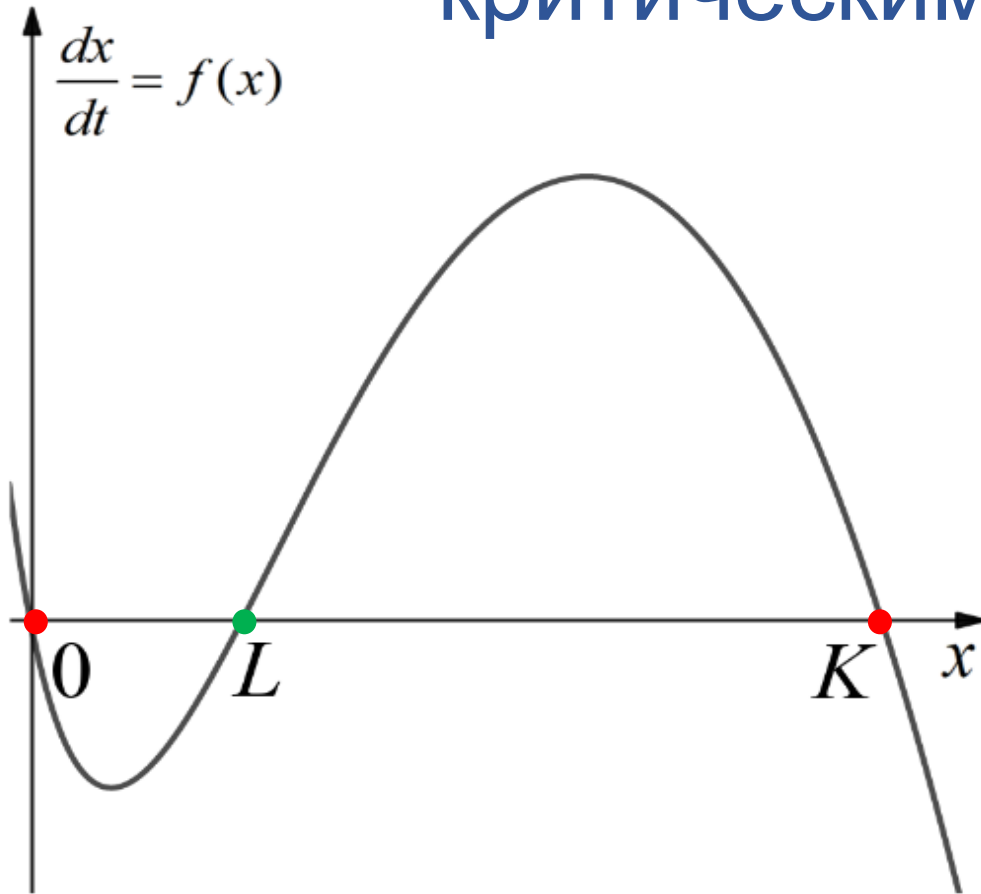
Популяция вымирает, $\bar{x}_1 = 0$

Мультистационарная система – система, имеющая несколько стационарных состояний.

Триггерная система – система, имеющая два или более устойчивых стационарных состояния, между которыми возможен переход. Слово *триггер* означает *переключатель*.

Переключение триггера – переход системы из области притяжения одного устойчивого стационарного состояния в область притяжения другого.

Модель с нижней и верхней критическими численностями популяции



$$\bar{x}_1 = 0, \bar{x}_2 = L, \bar{x}_3 = K$$

$$\frac{dx}{dt} = \frac{x}{\beta + \tau x} (x - L)(x - K)$$

**Мультистационарная
система**

т.к. несколько стационарных
состояний

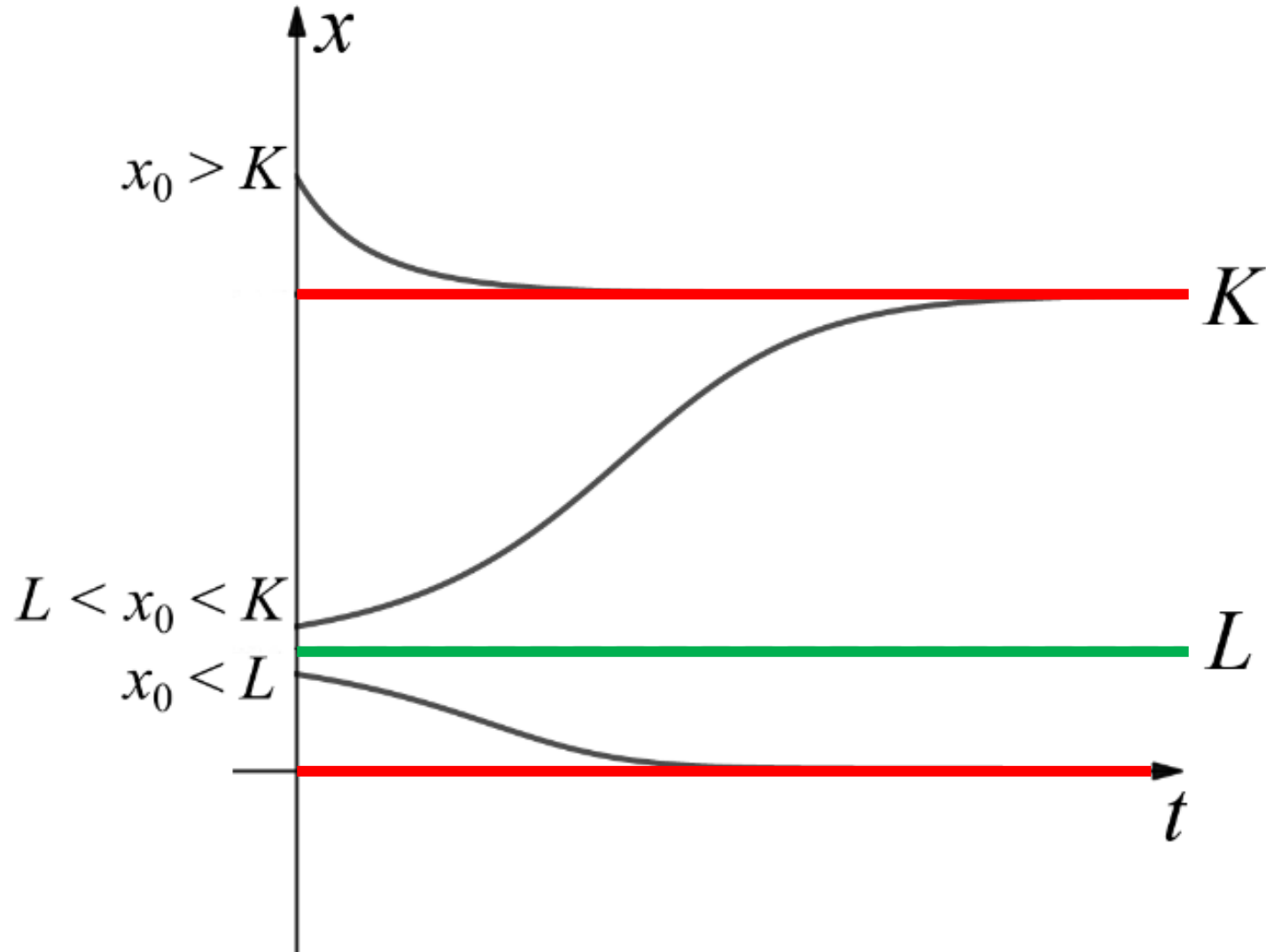
Триггерная система

т.к. два устойчивых состояния

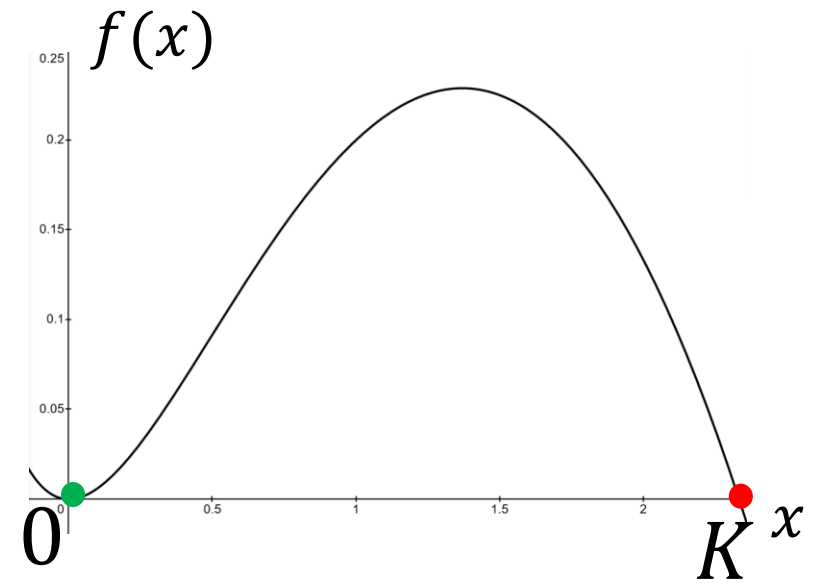
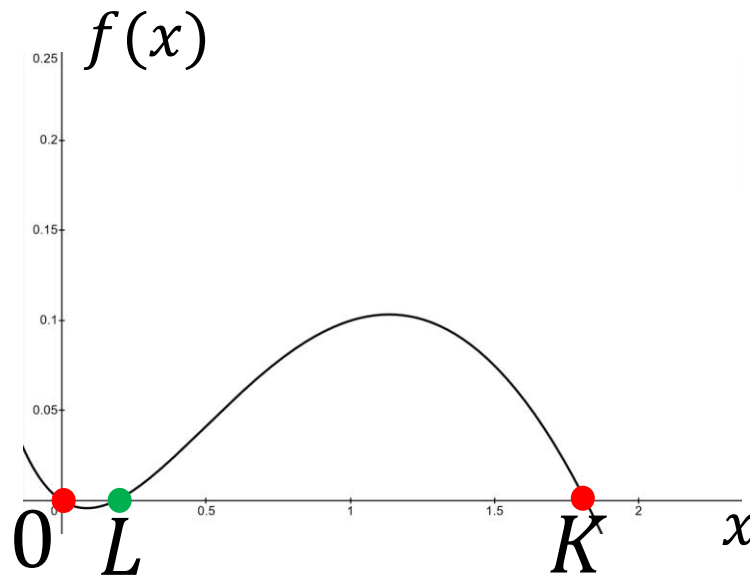
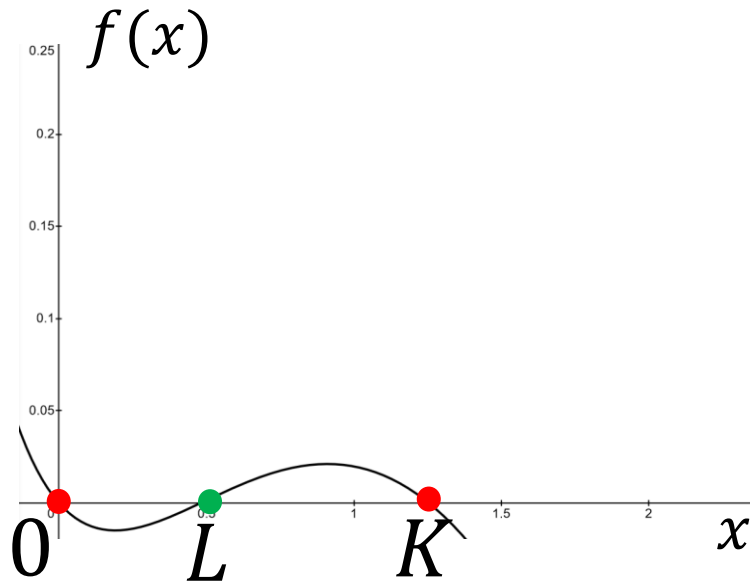
Способы переключения триггера

- Силовой (специфический) – за счёт действия внешних сил на **переменные системы**.
- Параметрический (неспецифический) – изменяются **параметры системы** таким образом, что в фазовом пространстве остаётся только одно устойчивое стационарное состояние, в которое эта система и переходит

Силовое переключение в модели с нижней и верхней критическими численностями популяции



Параметрическое переключение в модели с нижней и верхней критическими численностями популяции



Уменьшение коэффициента смертности γ

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\alpha\beta x^2}{\beta + \tau x} - \gamma x - \delta x^2$$

Состояния $\bar{x}_1 = 0$ и $\bar{x}_2 = L$ сближаются и сливаются

Популяция остается в состоянии $\bar{x}_3 = K$

Удельная скорость роста

$$\frac{dx}{dt} \frac{1}{x} = r$$

Выражение в левой части представляет собой **удельную скорость роста** численности (плотности) популяции.

$$\frac{dx}{dt} \frac{1}{x} = r - \frac{r \cdot x}{K}$$

Часто экспериментальные зависимости представляют собой графики удельной скорости роста

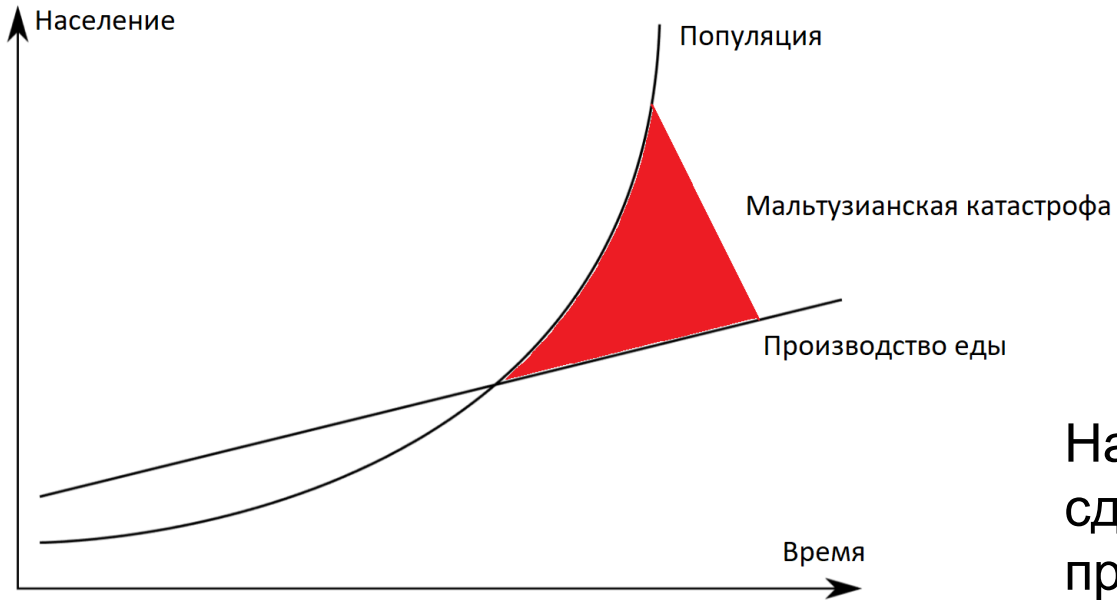
$$\frac{dx}{dt} \frac{1}{x} = \frac{\alpha \beta x}{\beta + \tau x} - \gamma - \delta x$$

По виду графика можно восстановить модель

Модели роста населения Земли

Модель Мальтуса

«Опыт закона о народонаселении» 1798



$$\frac{dx}{dt} = rx$$

Население, если его рост ничем не сдерживается, увеличивается экспоненциально, производство продуктов питания — линейно.



Томас Роберт Мальтус
(1766-1834)

Это неминуемо приведёт к голоду и социальным потрясениям — «мальтузианской ловушке» .

«Когда политическое неудовольствие присоединяется к воплям, вызванным голодом, когда революция производится народом из-за нужды и недостатка пропитания, то следует ожидать постоянных кровопролитий и насилий, которые могут быть остановлены лишь безусловным деспотизмом»



Пьер Франсуа Ферхюльст
(1804-1849)

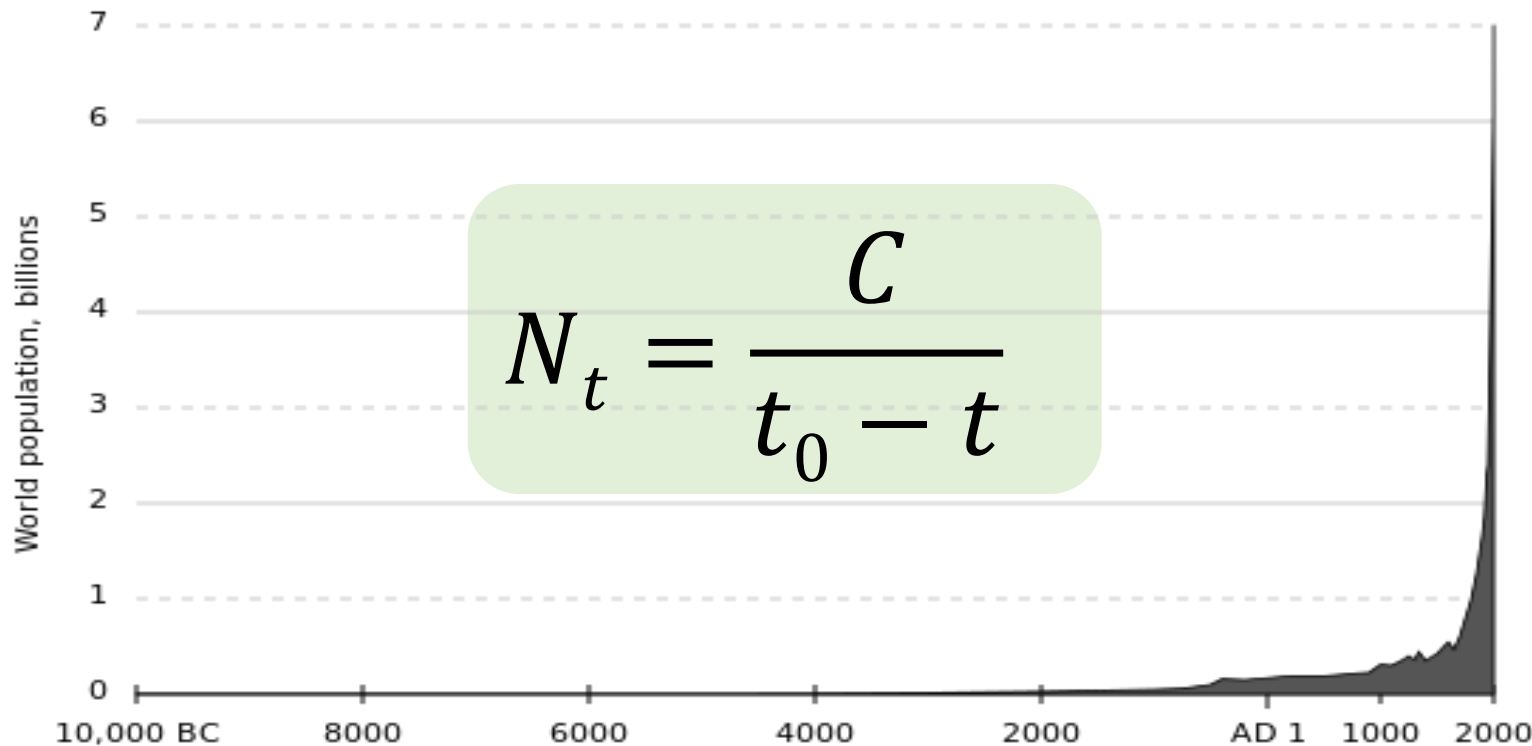
Уравнение логистического роста

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Ферхюльст предсказал верхнюю границу численности населения Бельгии, равную 9.4 млн. человек.

Фактически, в 1994 население Бельгии составляло 10.1 млн. человек.

Закон гиперболического роста человечества

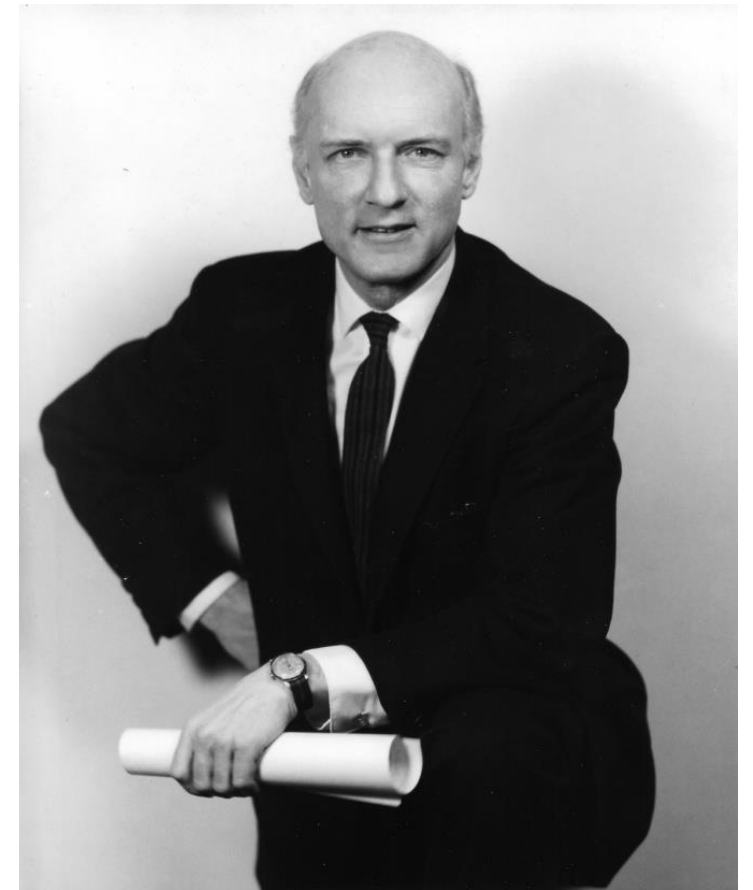


Heinz von Foerster, Patricia M. Mora, Lawrence W. Amiot

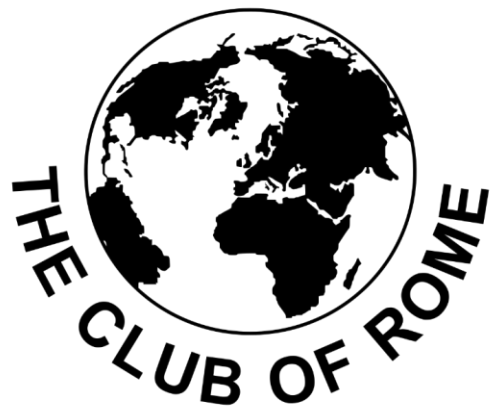
Doomsday: Friday, 13 November, A.D. 2026.

At this date human population will approach infinity if it grows as it has grown in the last two millennia

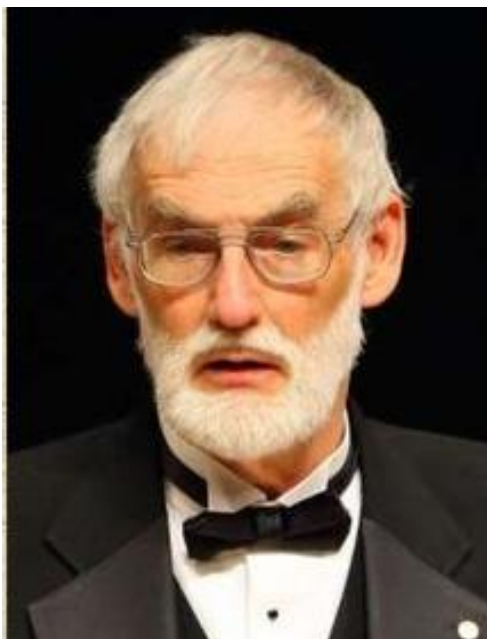
Science 1960, № 132, P. 1291—1295.



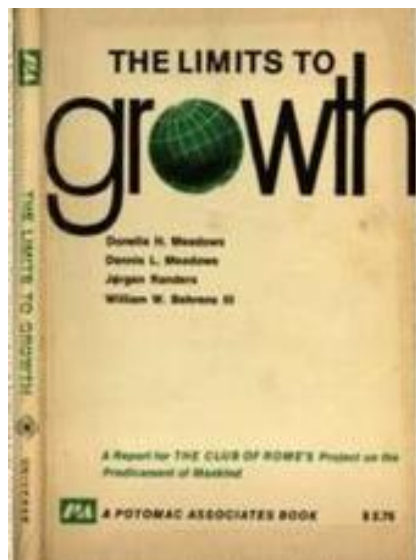
Хайнц фон Фёрстер
(1911-2002)



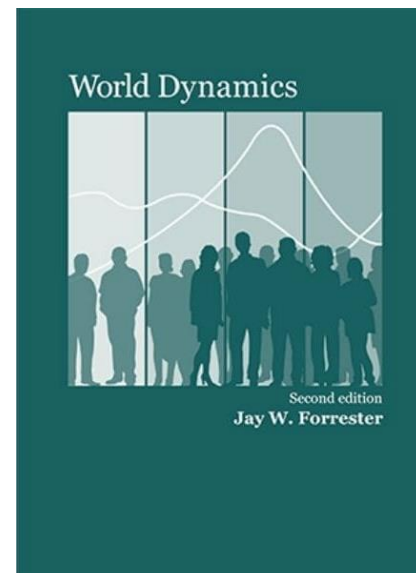
Модель глобального роста



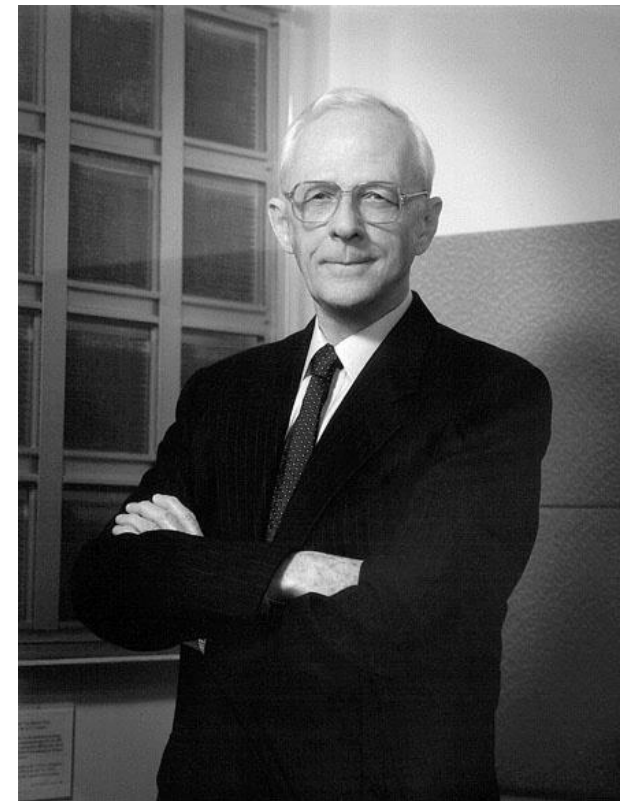
Деннис Медоуз
(1942, 83 года)



Meadows D. et al., The limits to growth. 1972



Forrester J.W. World dynamics. 1971



Джей Форрестер
(1918-2016)

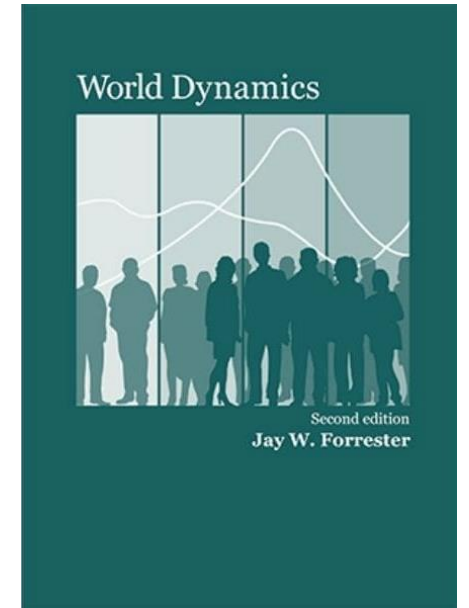
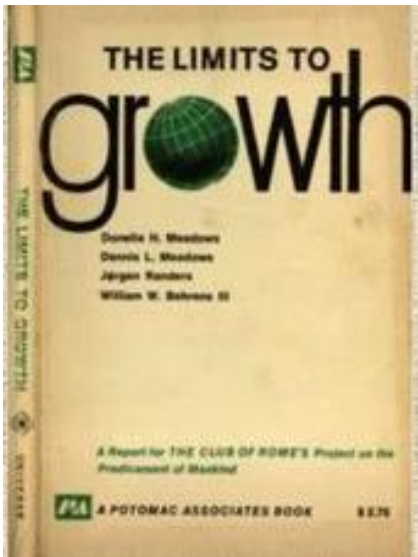


Модель глобального роста

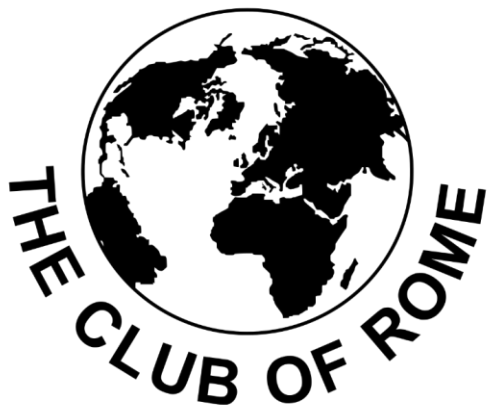
Медоуз, Форрестер и др.

Модель World3: пять параметров:

- численность населения Земли
- индустриализация
- производство продуктов питания
- истощение природных ресурсов
- загрязнение окружающей среды

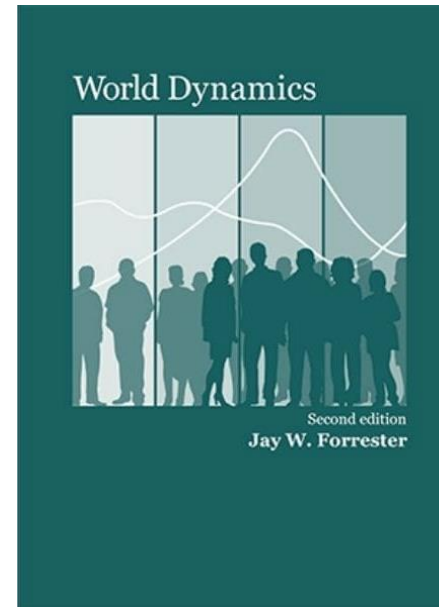
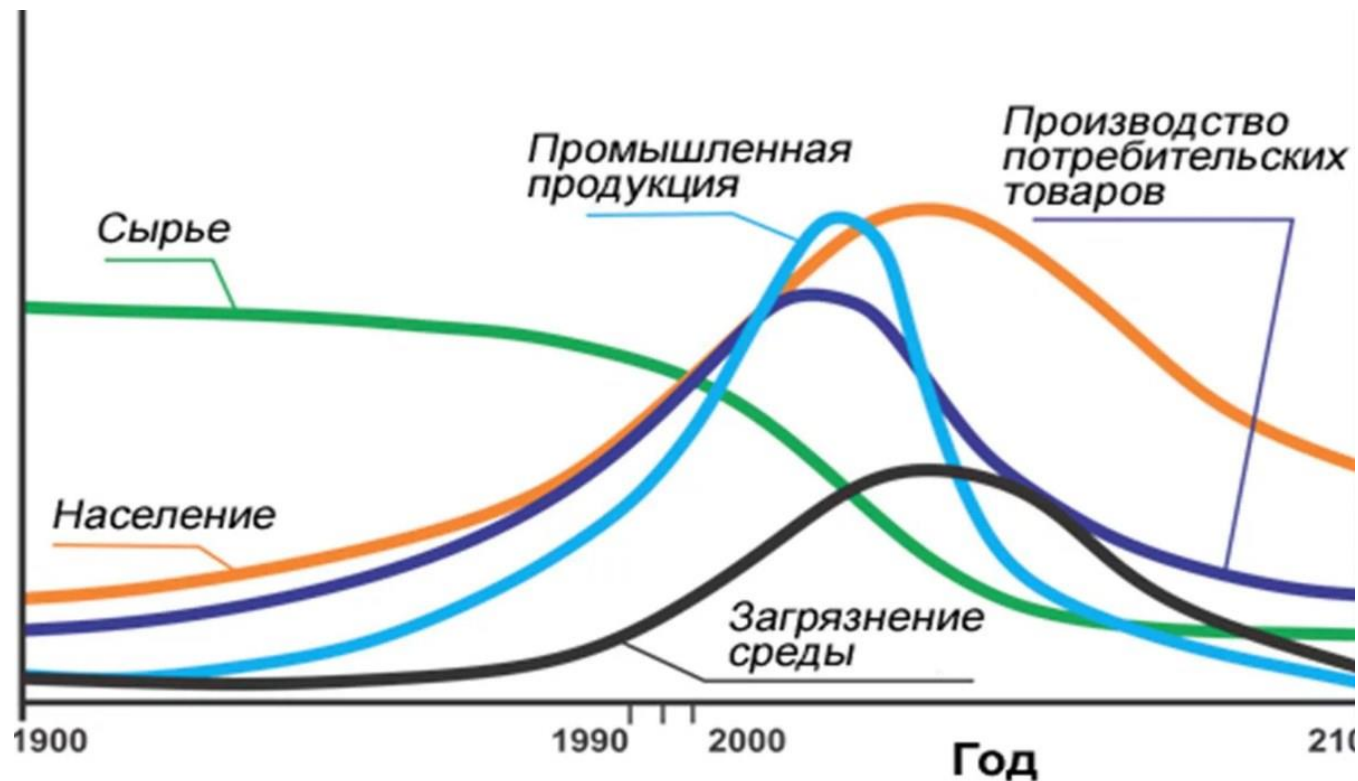
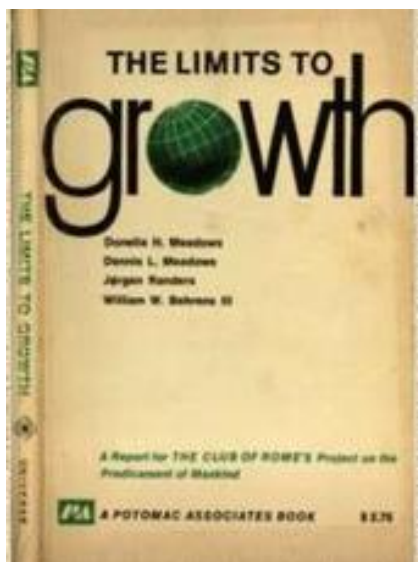


Если к рубежу веков рост населения и промышленности не прекратится, уже в XXI в. Мир ждет катастрофа



Модель глобального роста

Медоуз, Форрестер и др.



Если к рубежу веков рост населения и промышленности не прекратится, уже в XXI в. Мир ждет катастрофа



Население Земли

Счетчик населения Земли

8 321 802 750 Численность населения

4 198 808 785 Численность мужского населения (50.5%)

4 122 993 965 Численность женского населения (49.5%)

115 028 502 Рождено в этом году

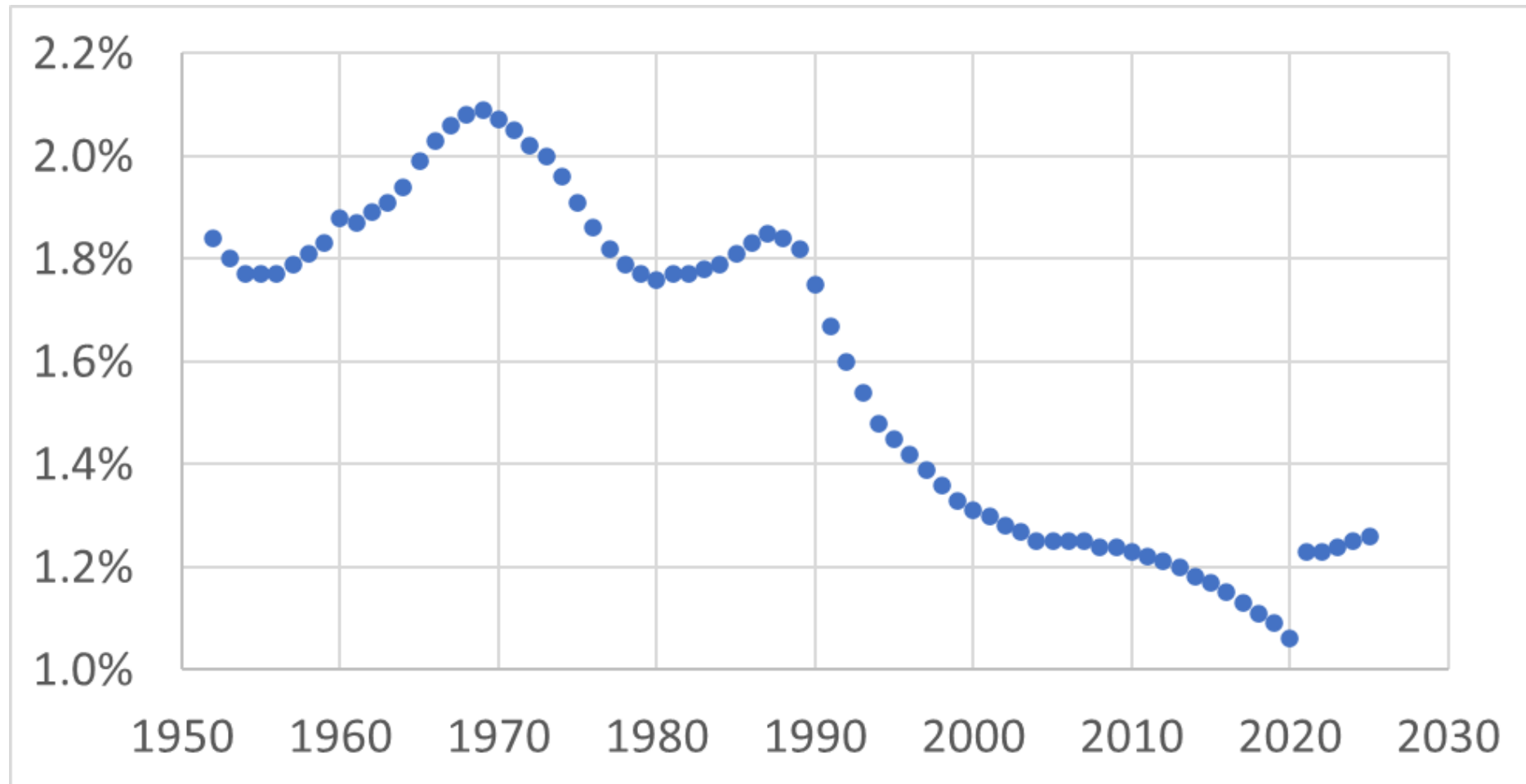
344 536 Рождено сегодня

44 109 499 Умерло в этом году

Содержание

- 1. [Топ-5 причин смертности в мире](#)
- 2. [Счетчик населения Земли](#)
- 3. [Список самых густонаселённых стран](#)
- 4. [Население Земли в 2025 году](#)
- 5. [Демография Земли в 2024 году](#)
- 6. [Плотность населения Земли](#)
- 7. [Мировые религии](#)
- 8. [Общемировая продолжительность жизни](#)

Прирост населения Земли 1952 - 2025



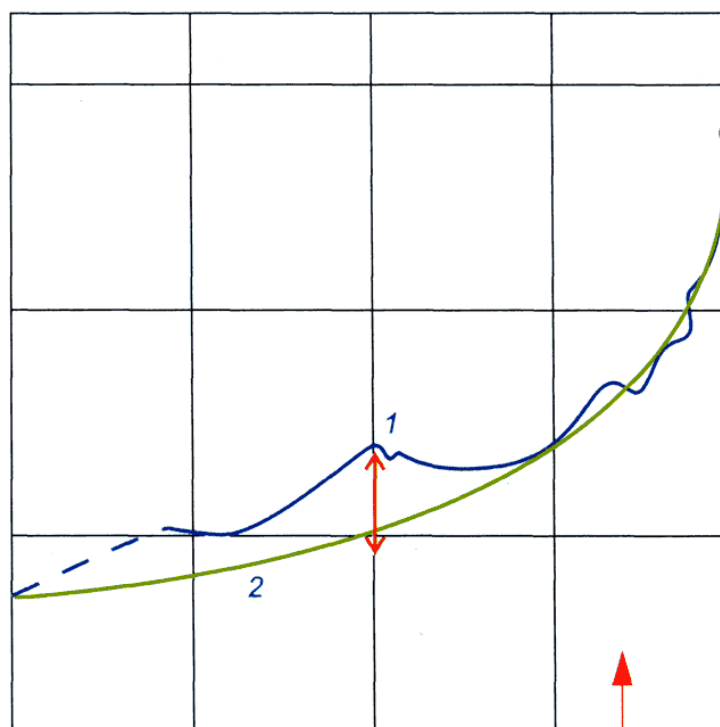
Динамика численности человечества

Общая теория
роста человечества 1999

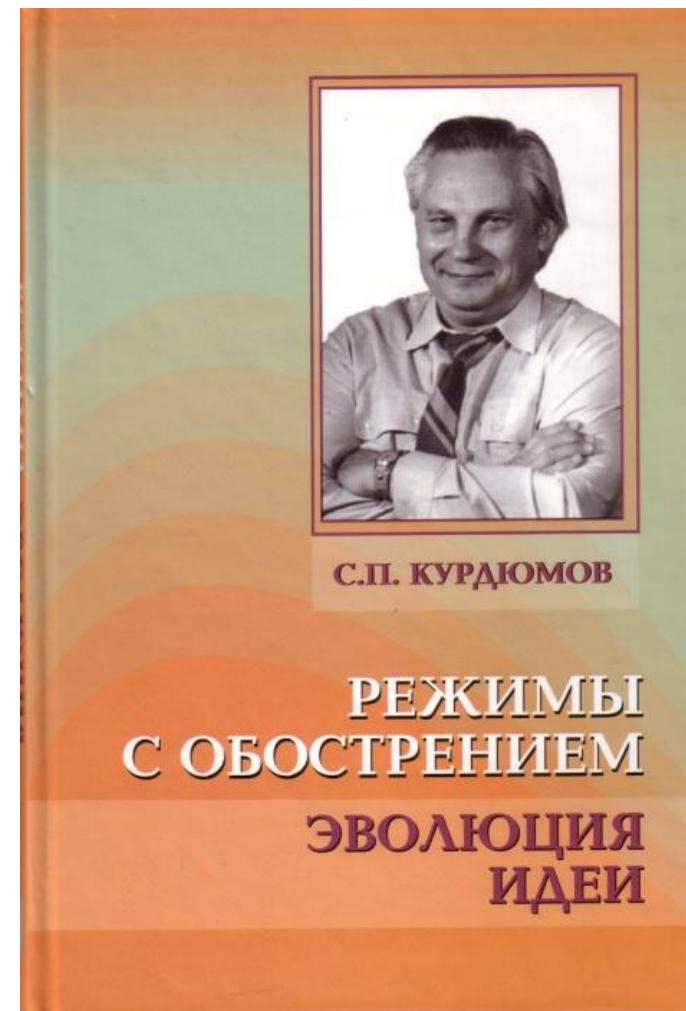


Сергей Петрович Капица
(1928-2012)

$$\tau \frac{dN}{dT} = \frac{N^2}{K^2}$$

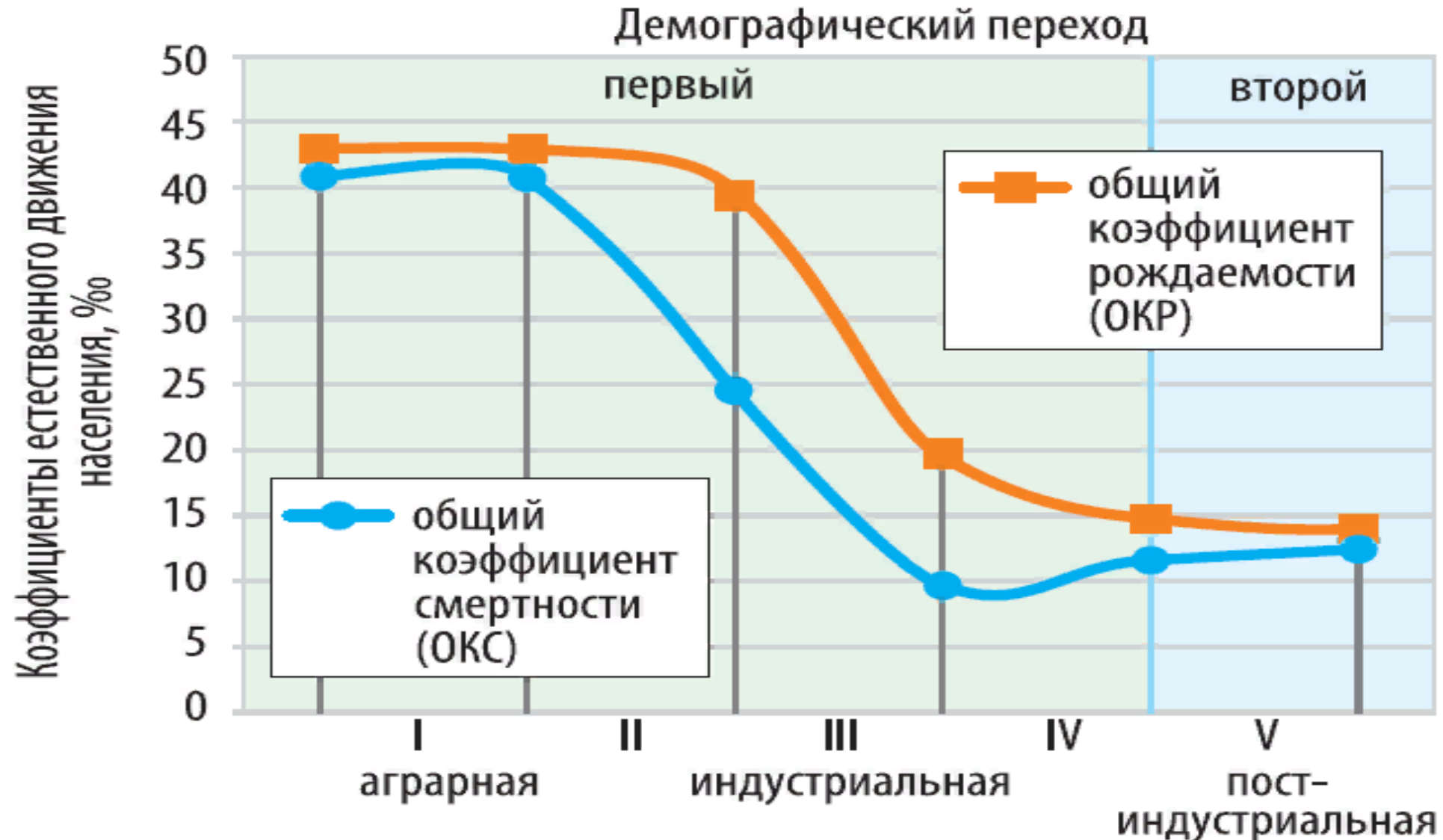


$$N(T) = \frac{K^2 \tau}{T_{crit} - T}$$



Сергей Павлович Курдюмов
(1929-2004)

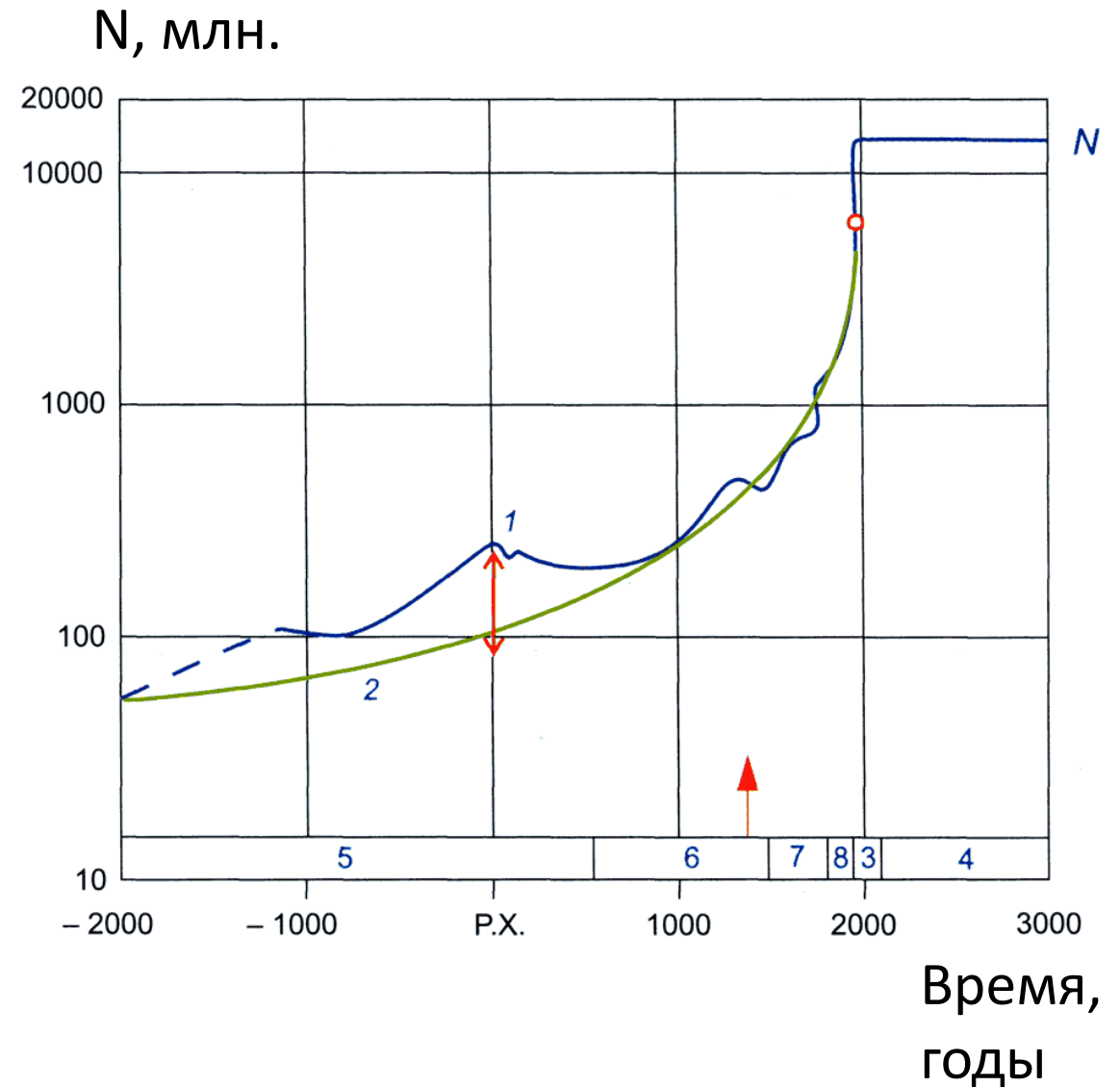
Стадии демографического перехода



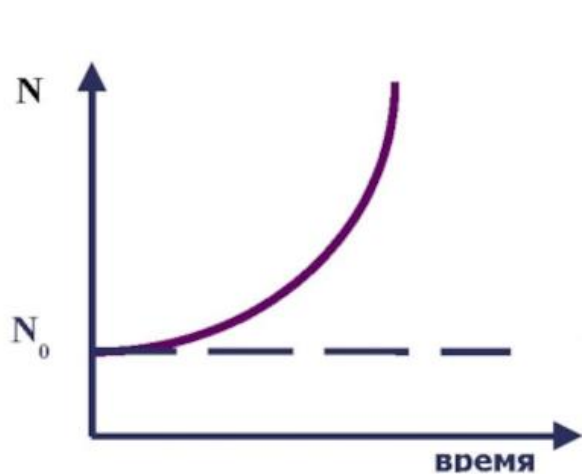
С учетом демографического перехода

$$\frac{dN}{dt} = \frac{C}{(t_0 - t)^2 + \tau^2}$$

$$N = \frac{C}{\tau} \operatorname{arcctg} \frac{T_1 - T}{\tau}$$

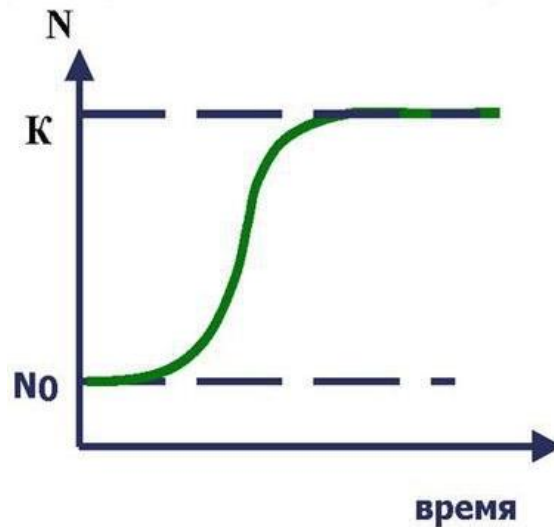


Модели роста населения Земли



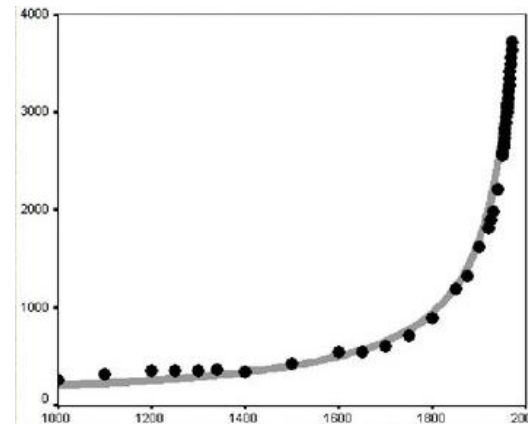
Мальтус

Экспоненциальный
рост



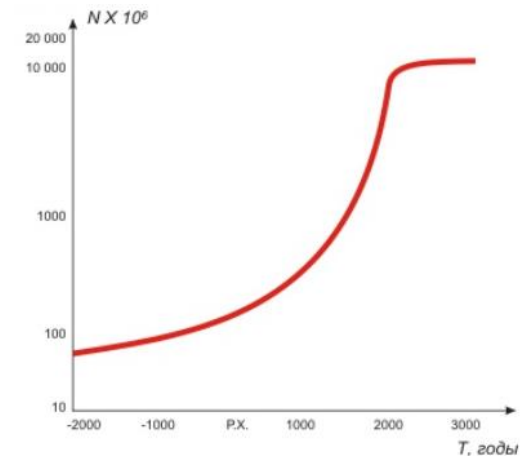
Ферхлюст

Рост с
ограничением



Ферстер

Гиперболический
рост



Капица

Гиперболический
рост с
ограничением