



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

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

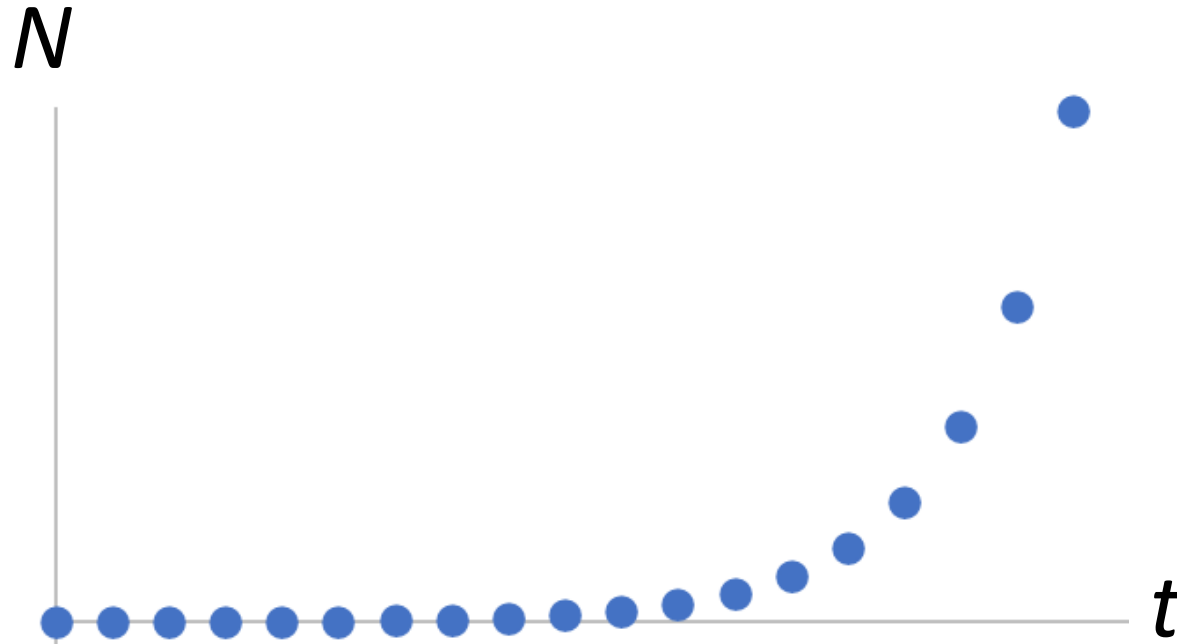
$$\frac{dx}{dt} = f(x)$$

Модели популяционной динамики, описываемые одним дифференциальным уравнением

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

Модели неограниченного роста

Ряд Фибоначчи



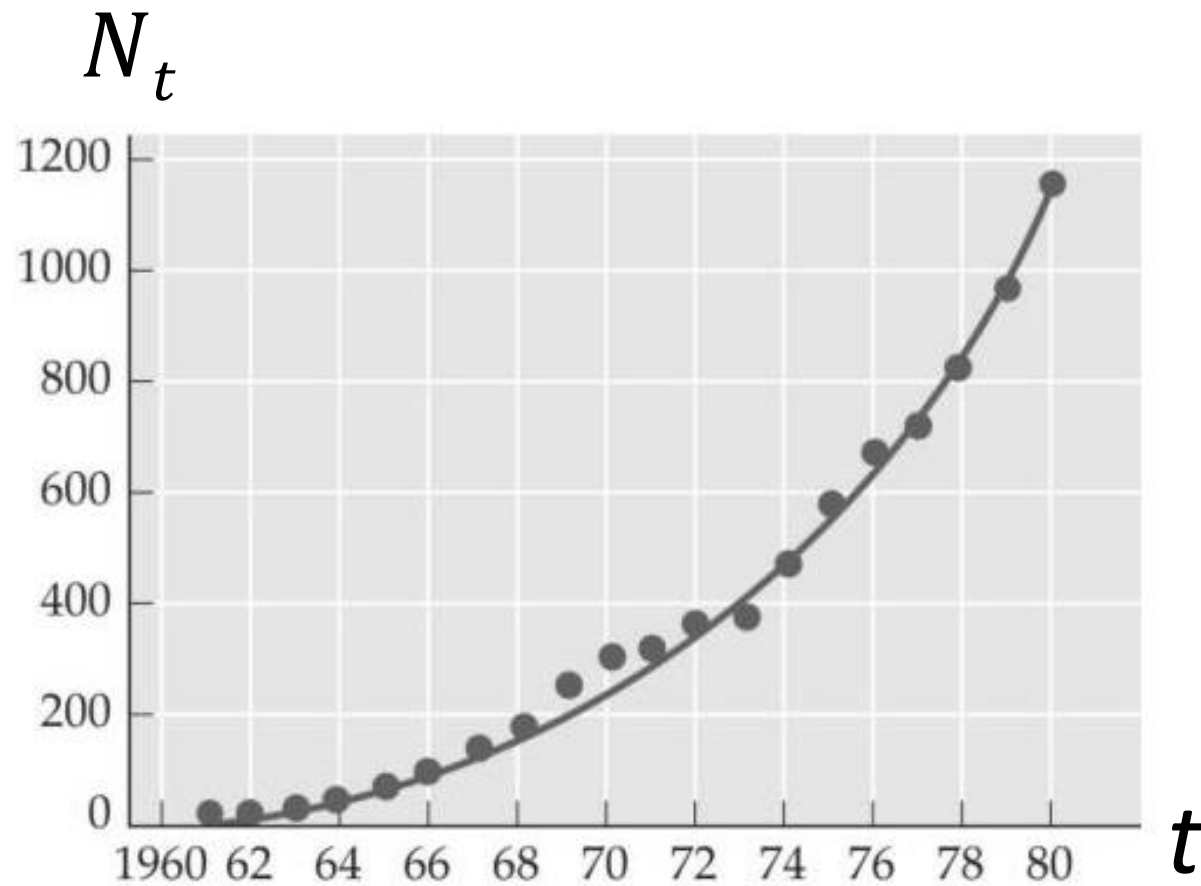
Леона́рдо Пиза́нский
(Фибонача́чи)
(ок. 1170 – 1250)

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

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

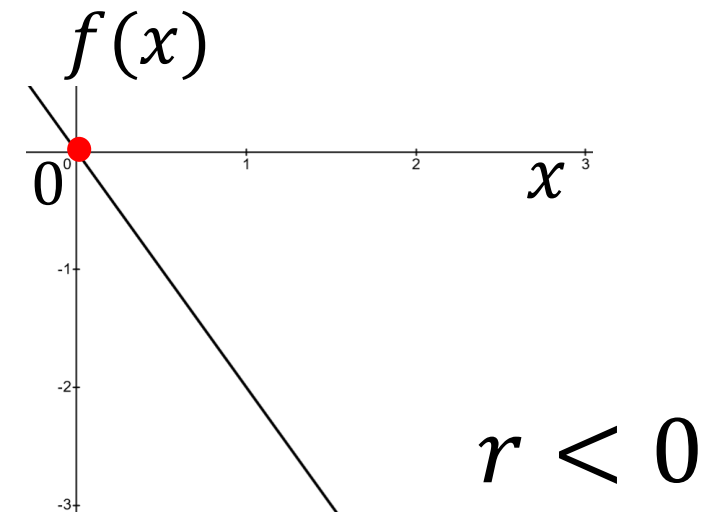
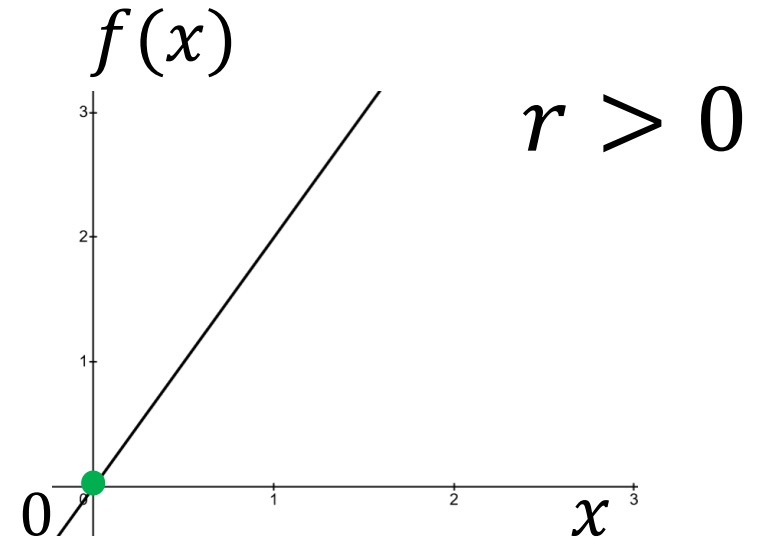
Одно стационарное состояние

$$\bar{x} = 0$$

По Ляпунову $f'(x) = r$

$r > 0$ неустойчивое

$r < 0$ устойчивое



Решение линейного дифференциального уравнения

$$\frac{dx}{dt} = rx \quad \longrightarrow \quad \frac{dx}{x} = rdt \quad \longrightarrow \quad \ln x = rt + C$$

Разделим переменные и проинтегрируем

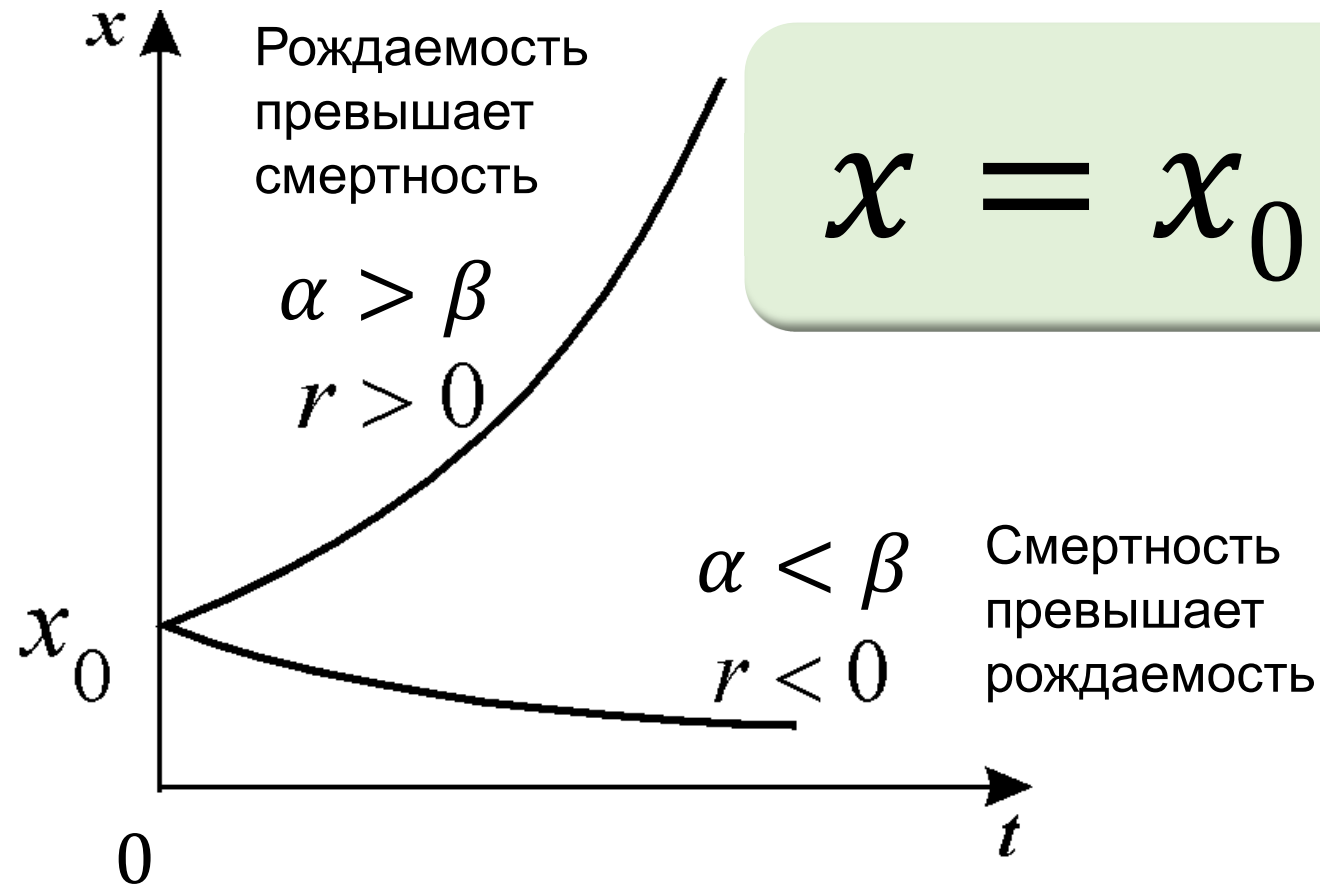
Переходя от логарифмов к значениям переменной x и определяя произвольную постоянную C из начальных условий, получим экспоненциальную форму динамики роста.

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

Модель экспоненциального роста популяции

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

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



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

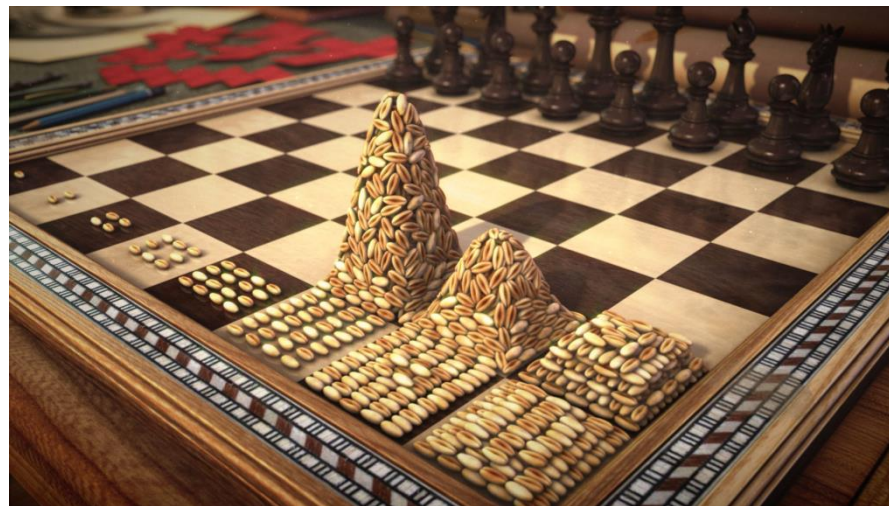
Коварство экспоненты

Задача про бактерии в банке



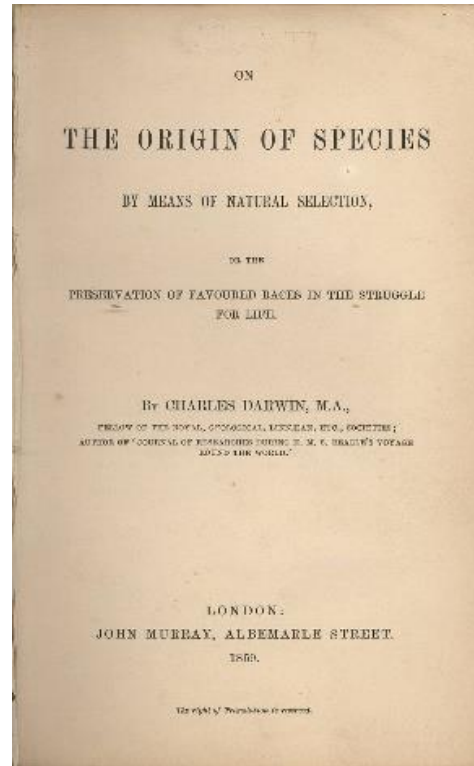
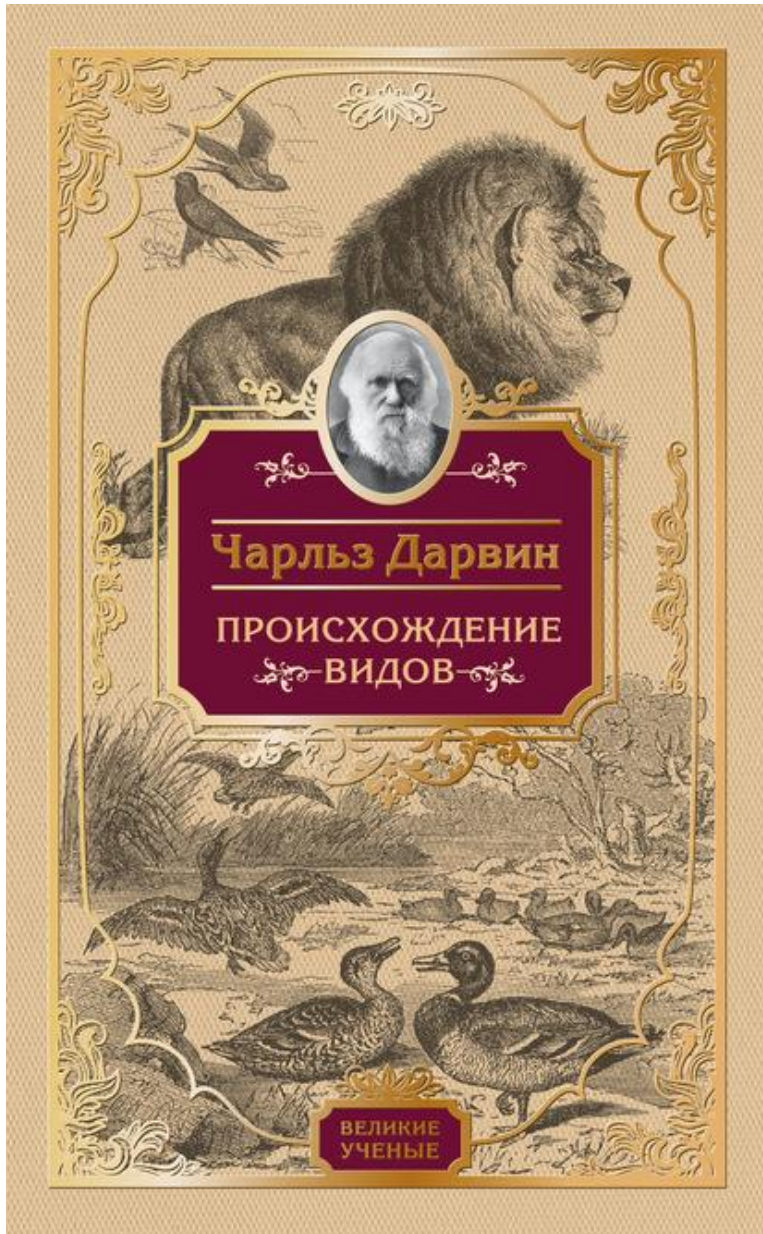
Бактерия делится каждую секунду, т.е. по прошествии секунды из одной бактерии получается 2. Если в банку поместить одну бактерию, то она заполнится через 1 минуту. За какое время банка заполнится наполовину?

Притча о зернах на шахматной доске

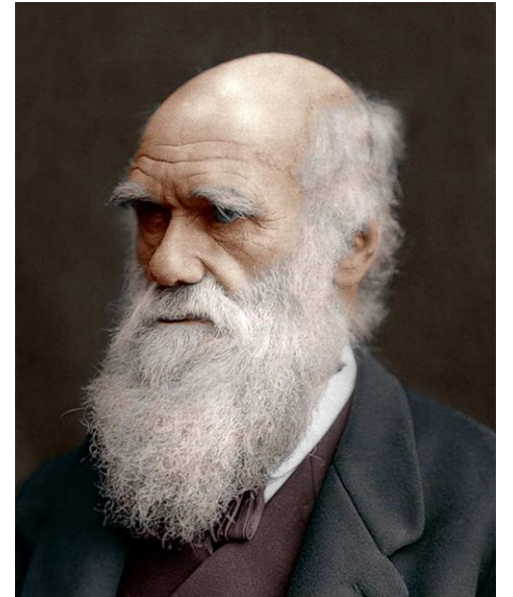


Сколько зёрен поместится на шахматной доске?

«Эхо» модели Мальтуса

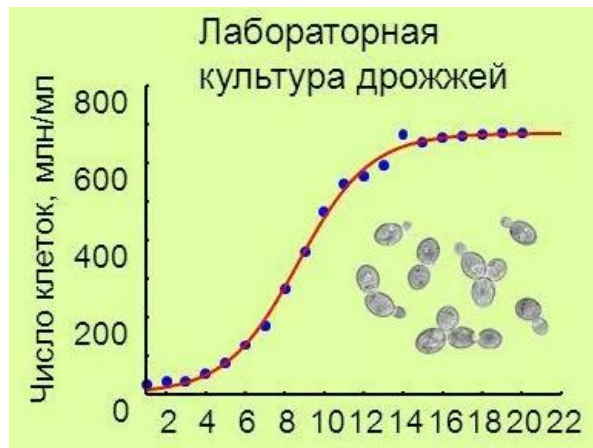


1959 *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*

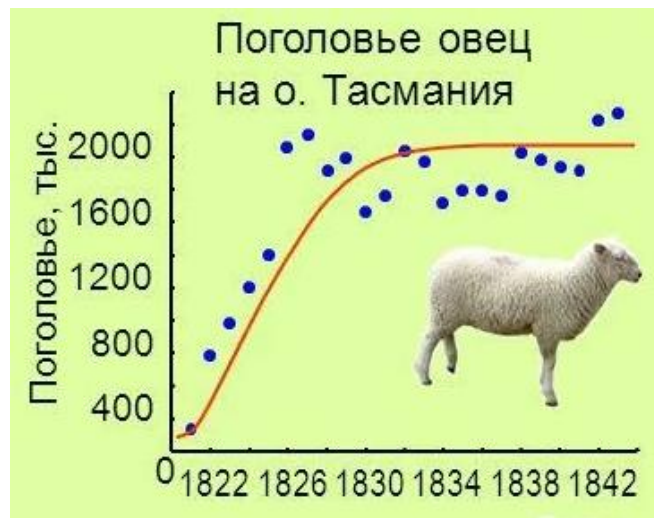


Чарльз Дарвин
(1809-1882)

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»**.

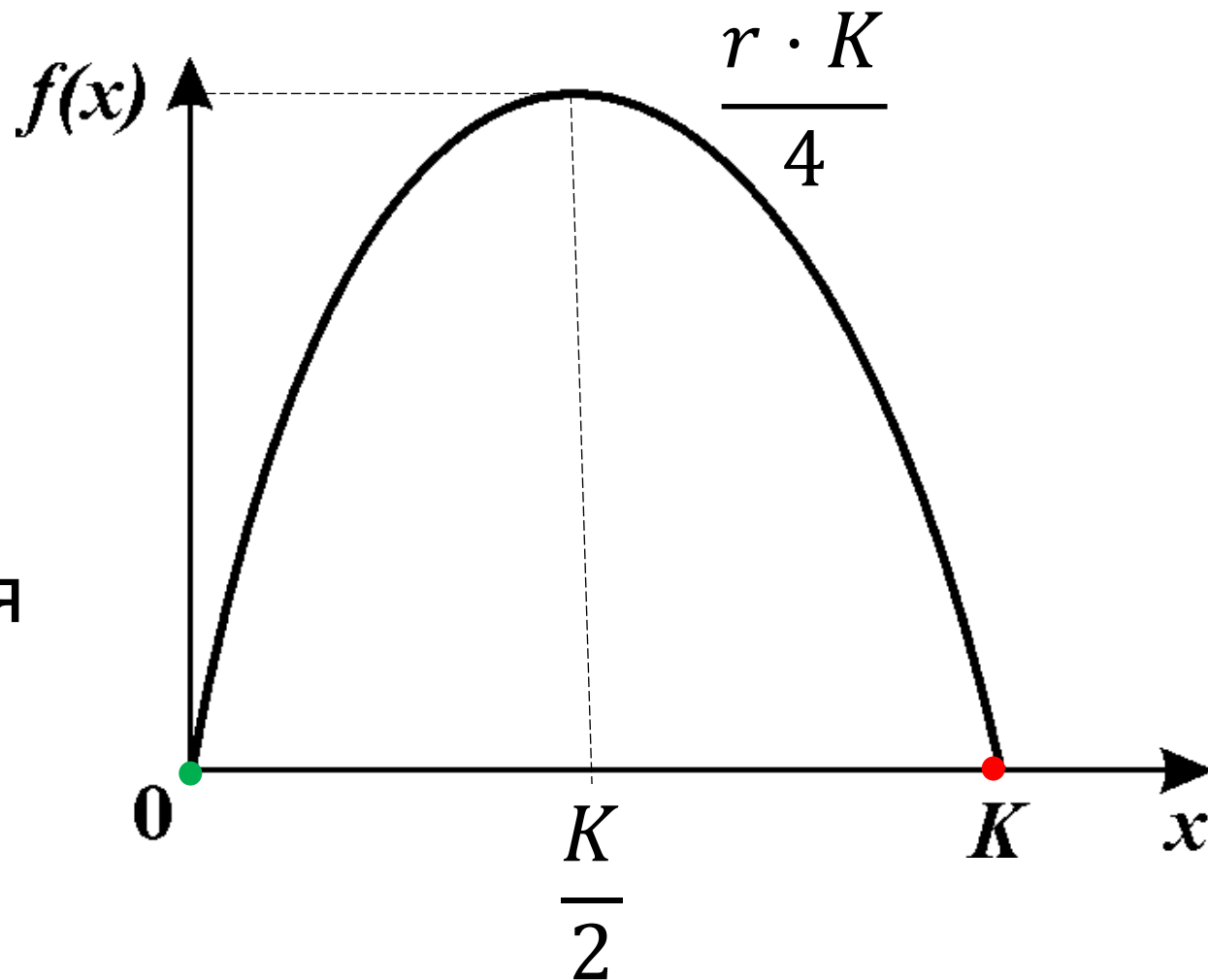
Уравнение Ферхюльста

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

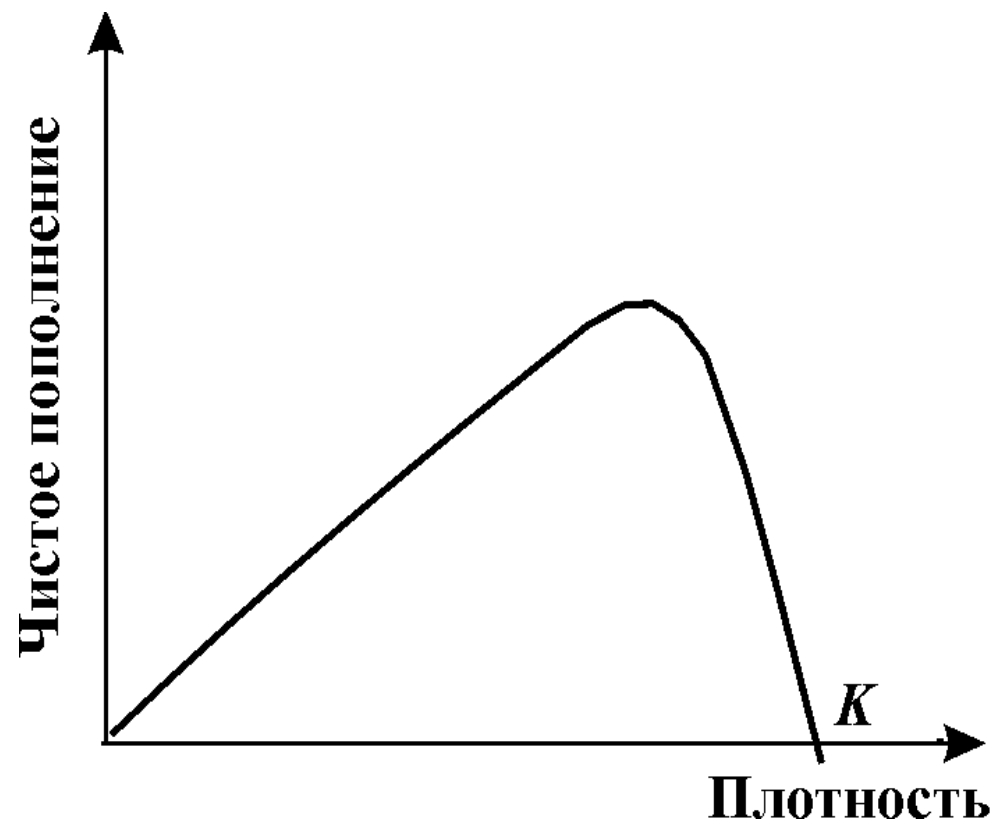
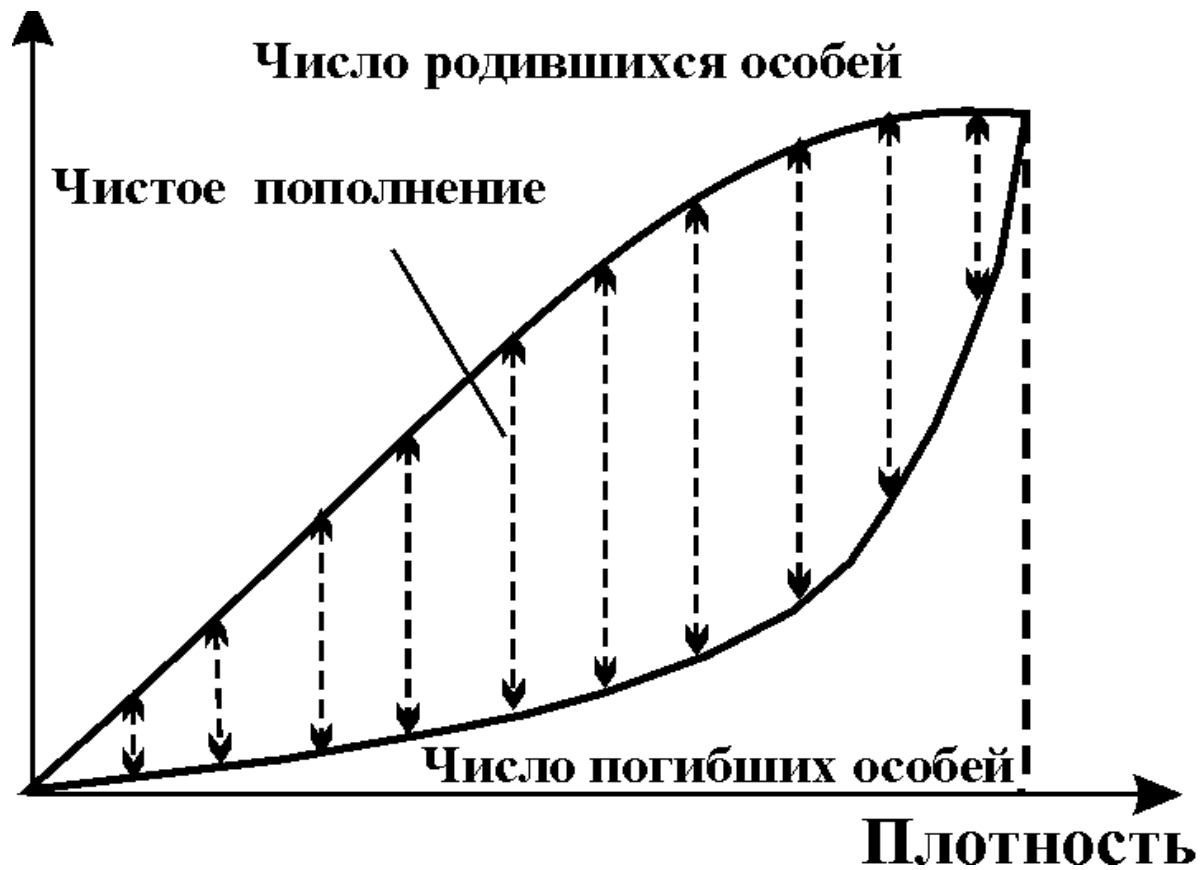
Два стационарных состояния

$\bar{x}_1 = 0$ неустойчивое

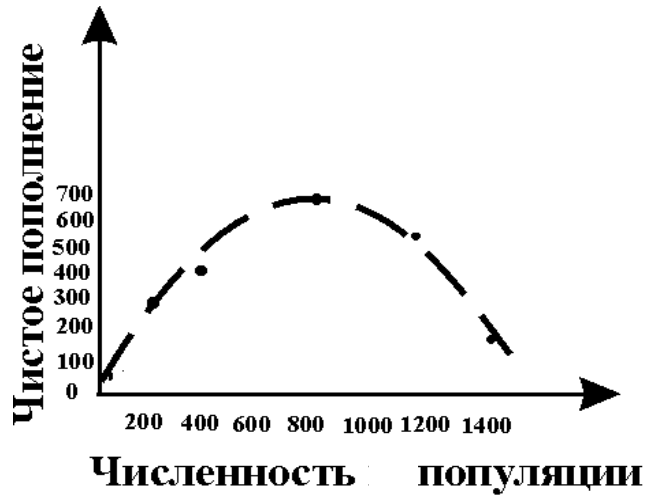
$\bar{x}_2 = K$ устойчивое



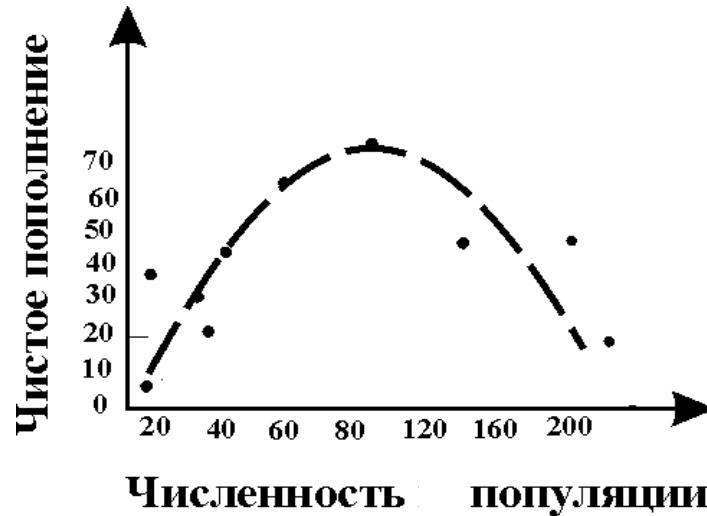
Кривые пополнения



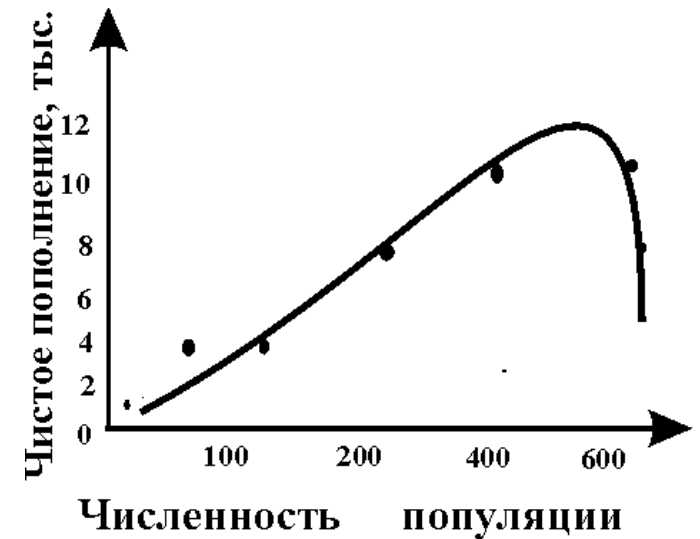
Примеры кривых пополнения



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

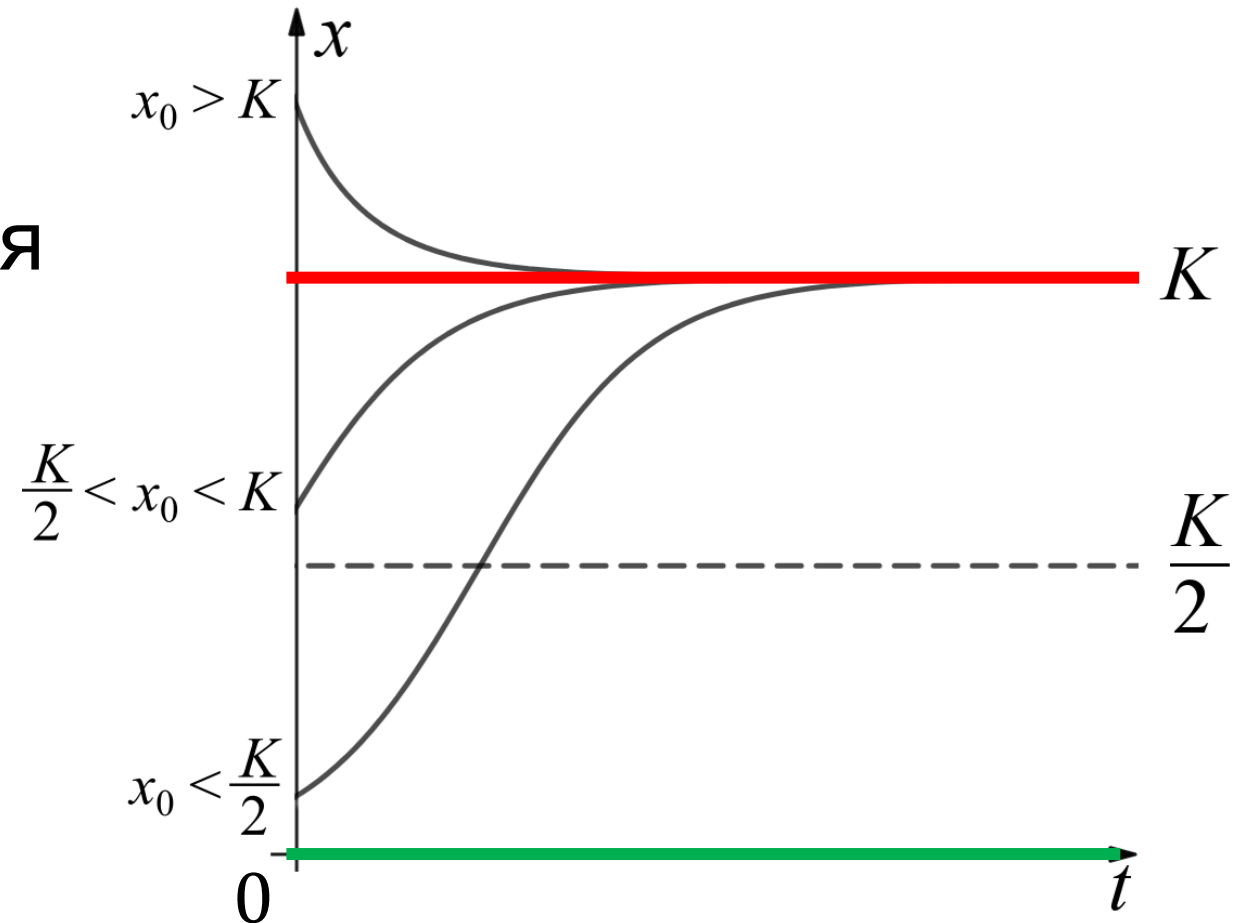
$\bar{x}_1 = 0$ неустойчивое

$\bar{x}_2 = K$ устойчивое

Решение

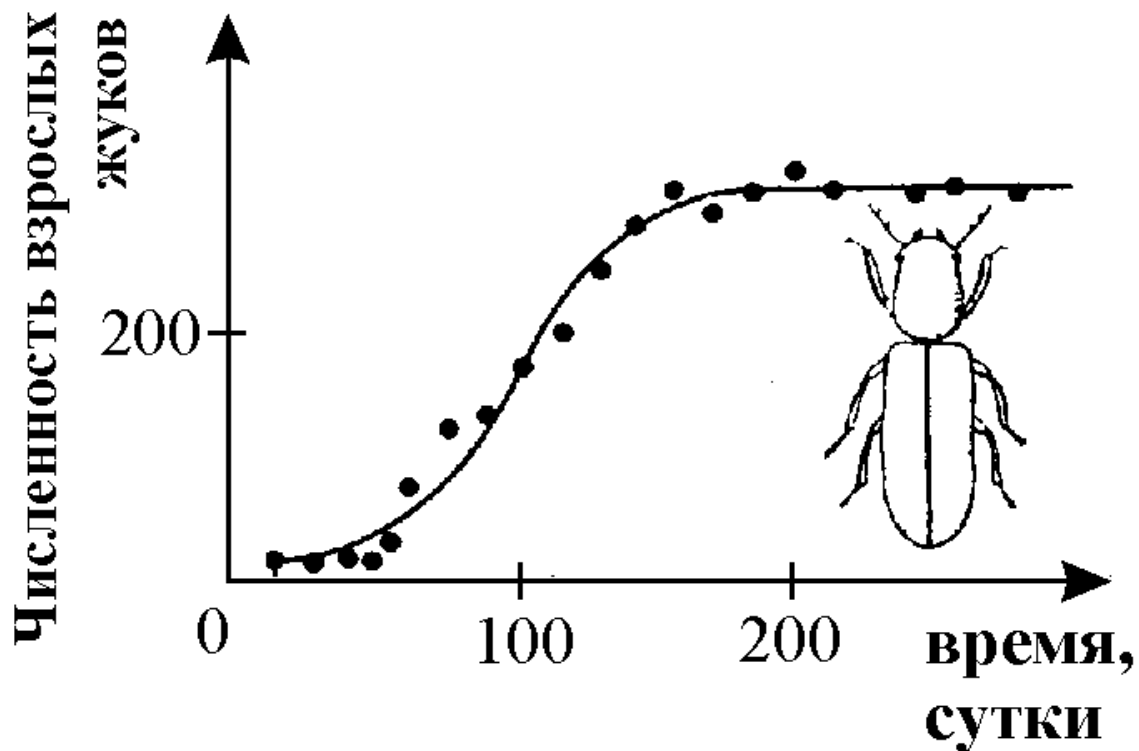
$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K - x_0 + x_0e^{rt}}$$

Поведение x во времени



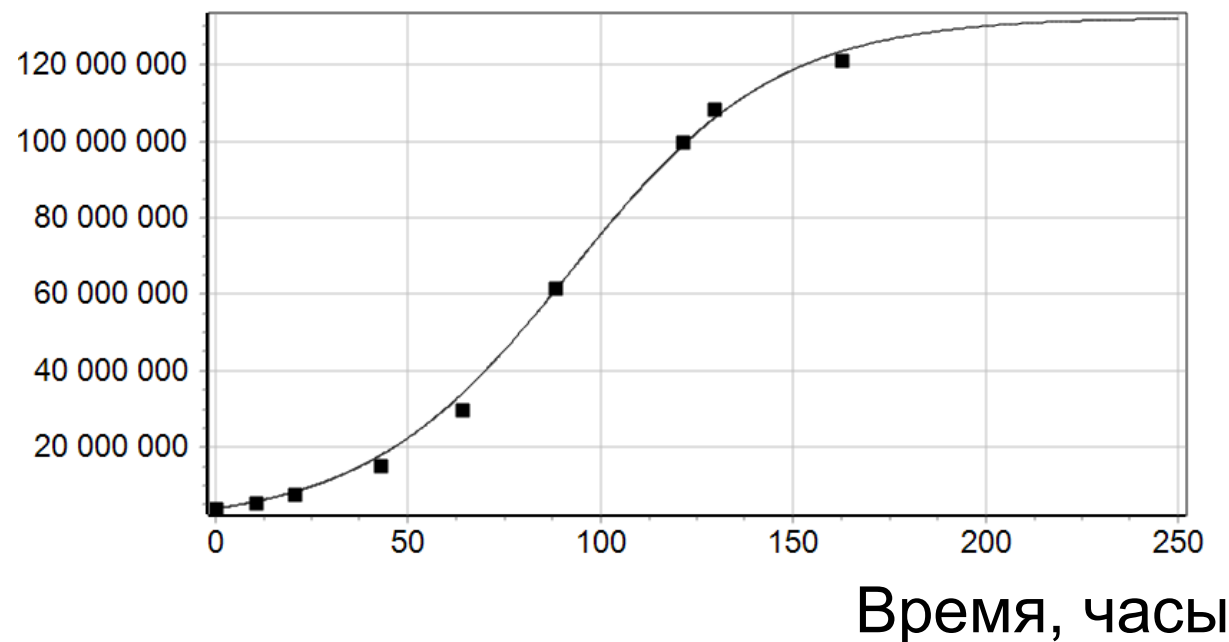
Модель Ферхюльста для реальных популяций

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



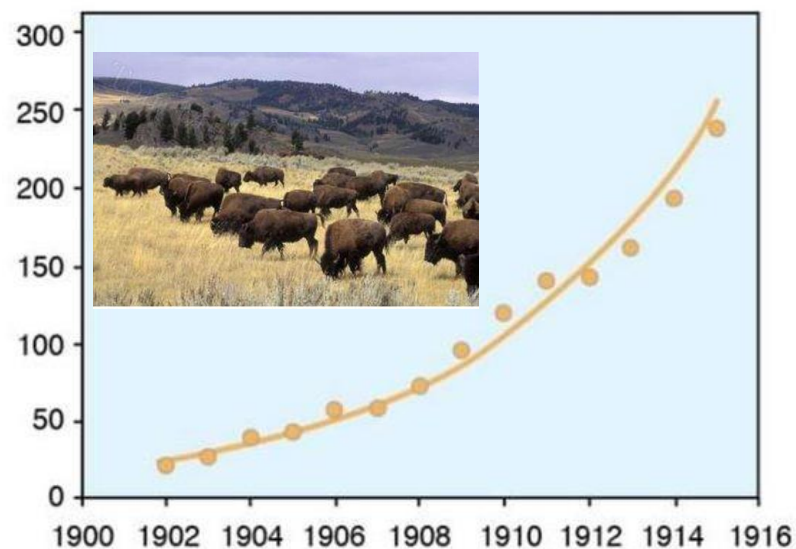
Жук *Rhizoretha dominica* в 10-граммовой порции пшеничных зерен, пополняемых каждую неделю (Crombie, 1945)

Число клеток

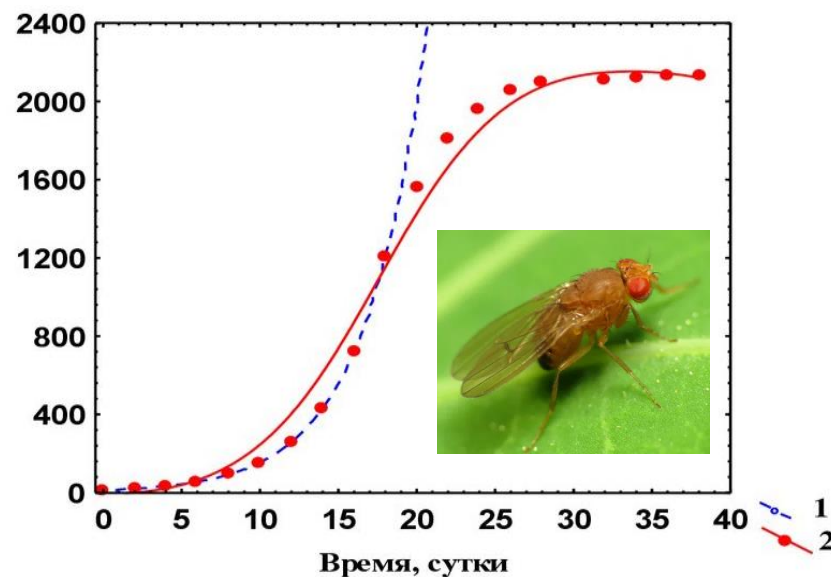


Водоросль *Chlorella* в культуре (Aitchison et al 1973)

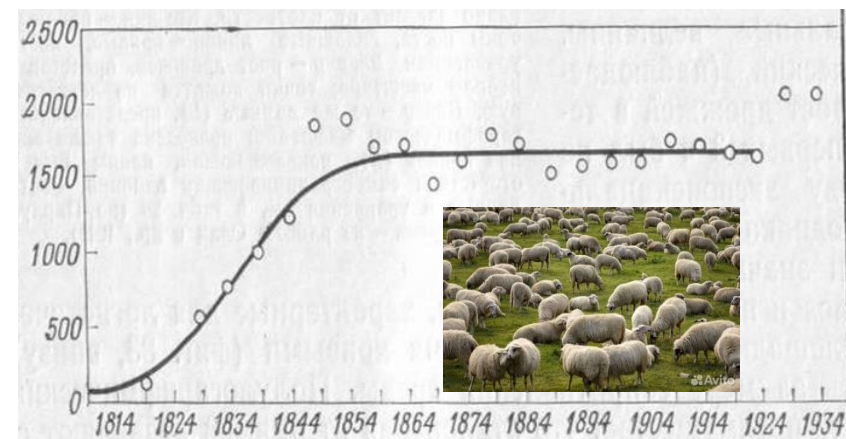
Модель Ферхюльста для реальных популяций



Рост численности
одного из стад
бизонов после
запрета охоты



Рост численности
популяции
дрозофилы



Рост поголовья
овец на острове
Тасмания

Амурский тигр



Дальневосточный леопард



Суматранский носорог



Почему популяция может вымирать
даже при наличии ресурсов?



Китайский веслонос



Стерх (белый журавль)

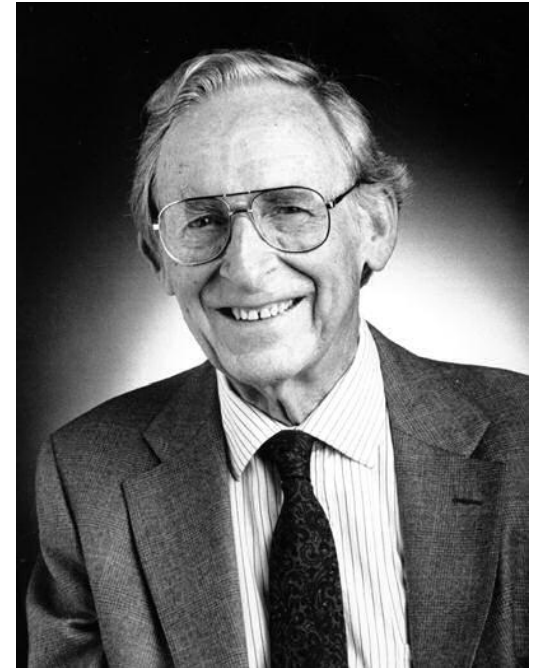
Принцип Олли (эффект Олли)



Уордер Клайд Олли
Warder Clyde Allee
(1885 — 1955)

...**"недонаселенность"** (или отсутствие агрегации), так и **перенаселенность** могут оказывать лимитирующее влияние"

1931 «Animal Aggregations: A Study in General Sociology»
(«Агрегации животных: исследование по общей социологии»)



Юджин Одум
Eugene Pleasants Odum
(1913–2002)

1953 Fundamentals of Ecology
(«Основы экологии»)



Базыкин Александр Дмитриевич
(1940-1994)

«Нелинейная динамика
взаимодействующих
Популяций»

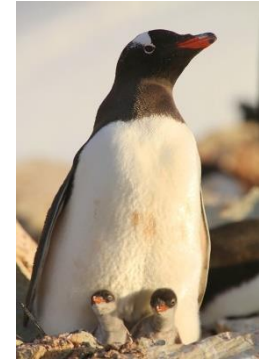
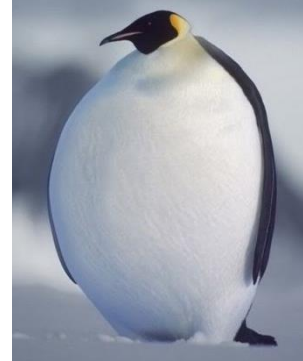
Модель с нижней и верхней границами численностями популяции

Учет двуполого размножения

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

От чего зависит коэффициент размножения 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

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

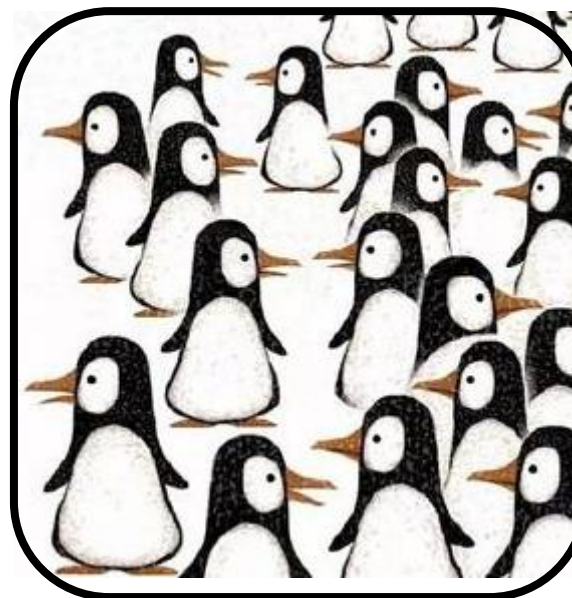
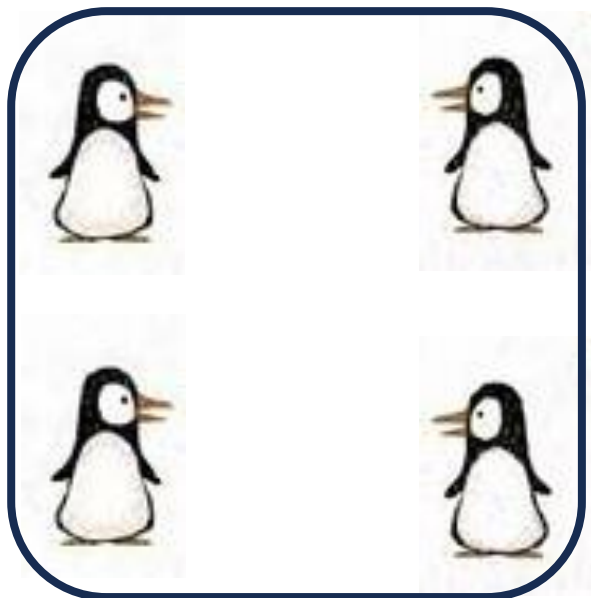
α – коэффициент пропорциональности

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

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

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

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

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 двулового размножения

(модель с нижней и верхней критическими
численностями популяции)

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

Три стационарных состояния

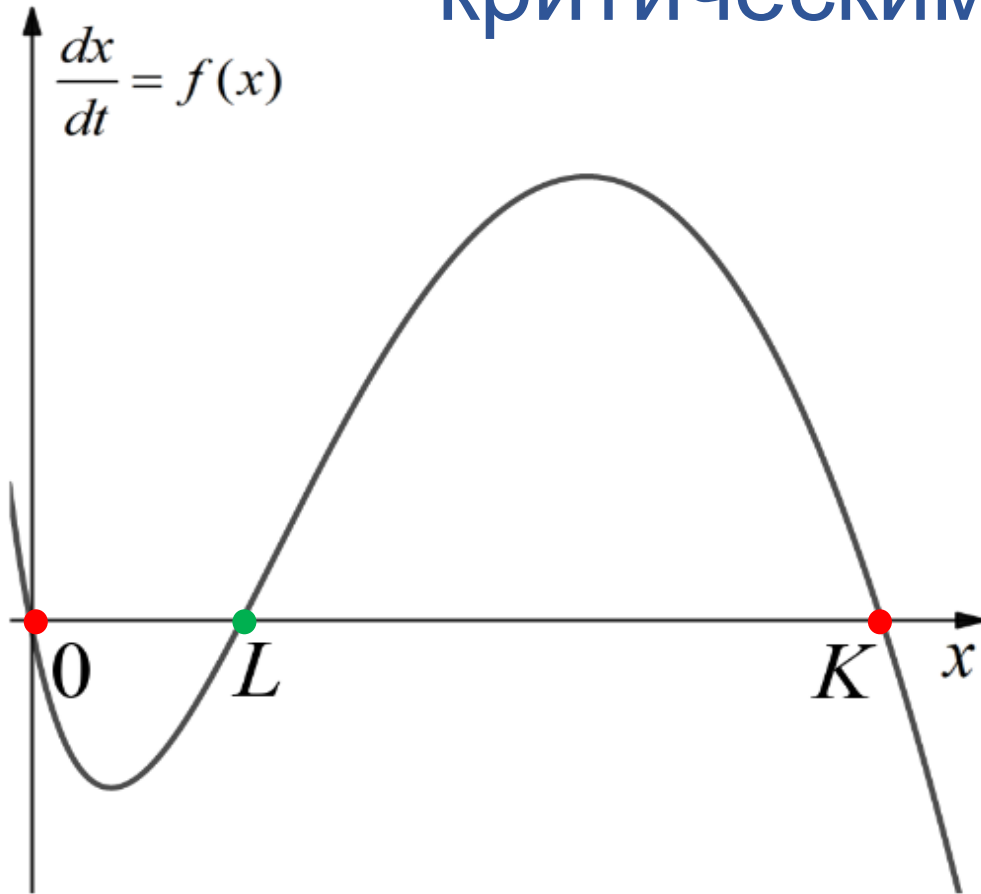
$$\bar{x}_1 = 0, \bar{x}_2 = L, \bar{x}_3 = K$$

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

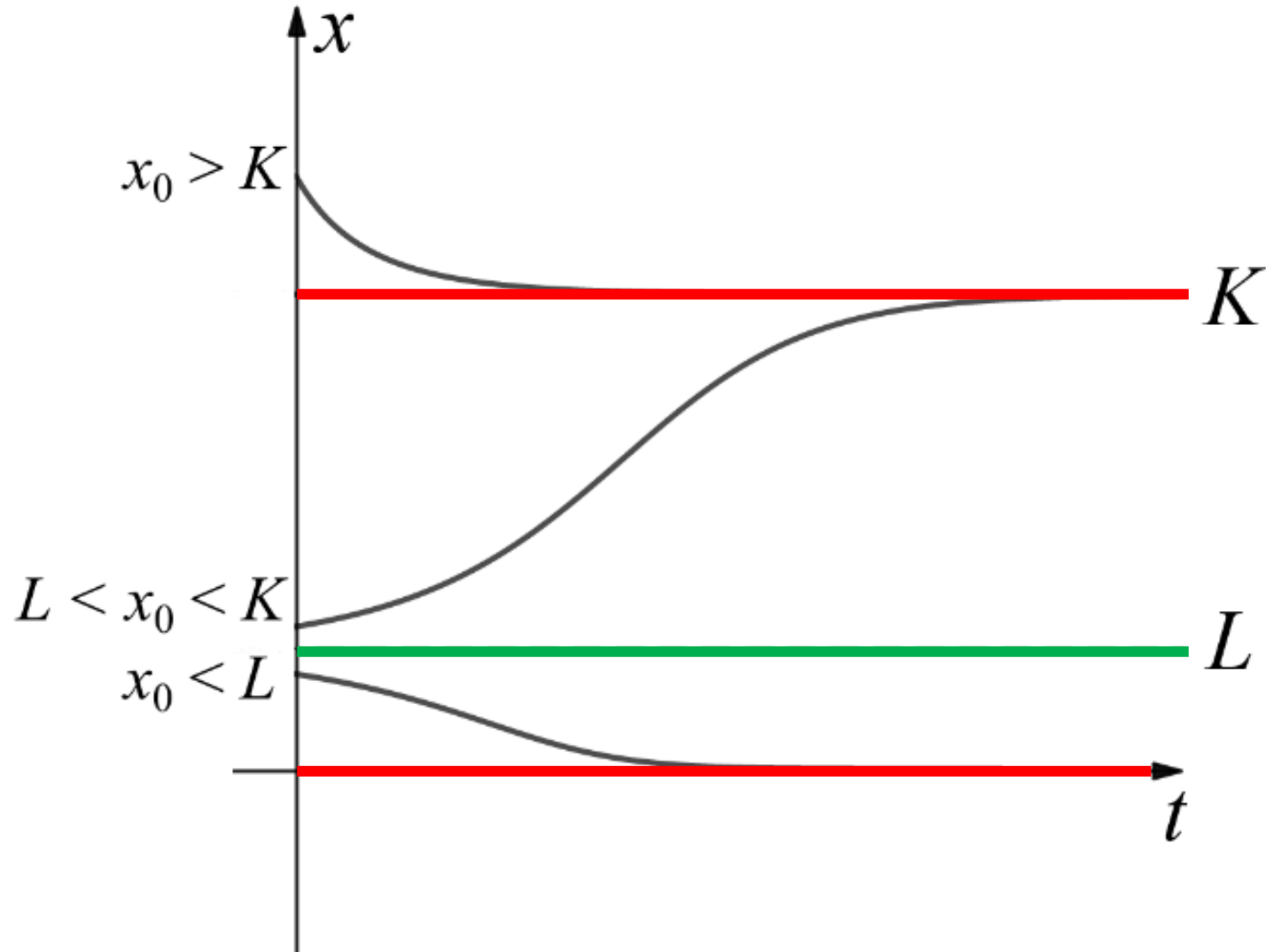
Триггерная система

т.к. два устойчивых состояния

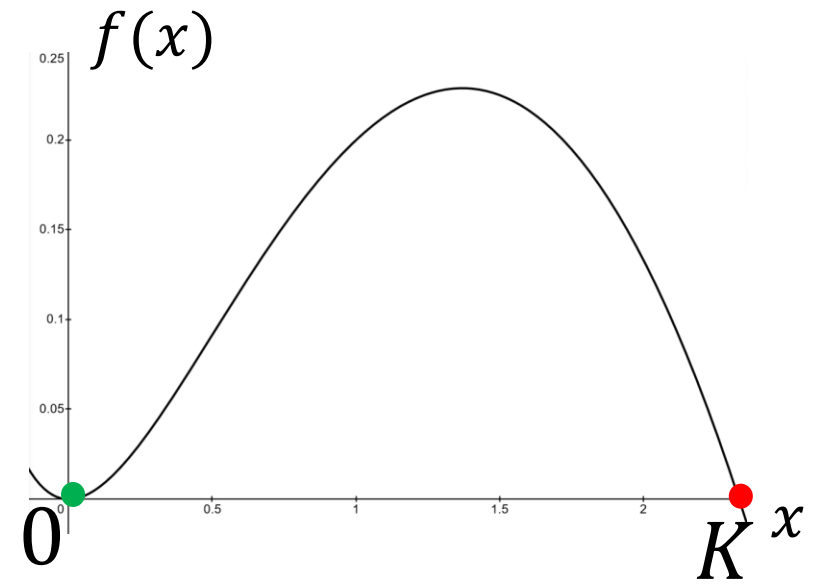
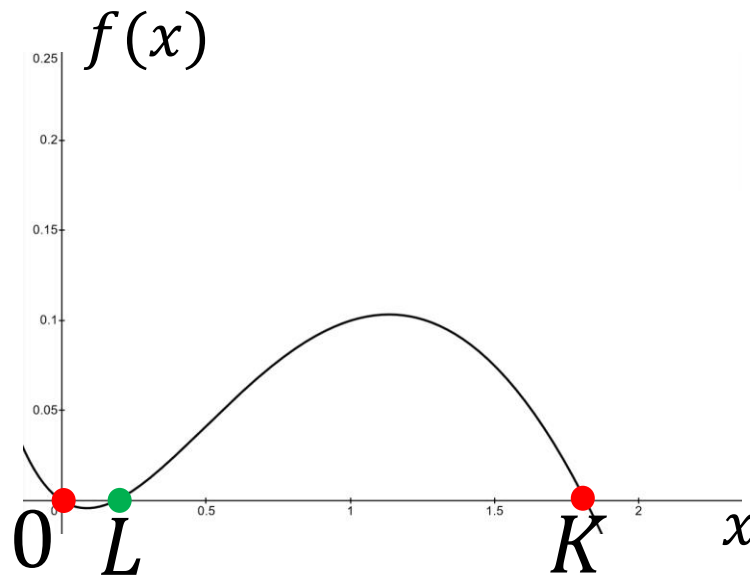
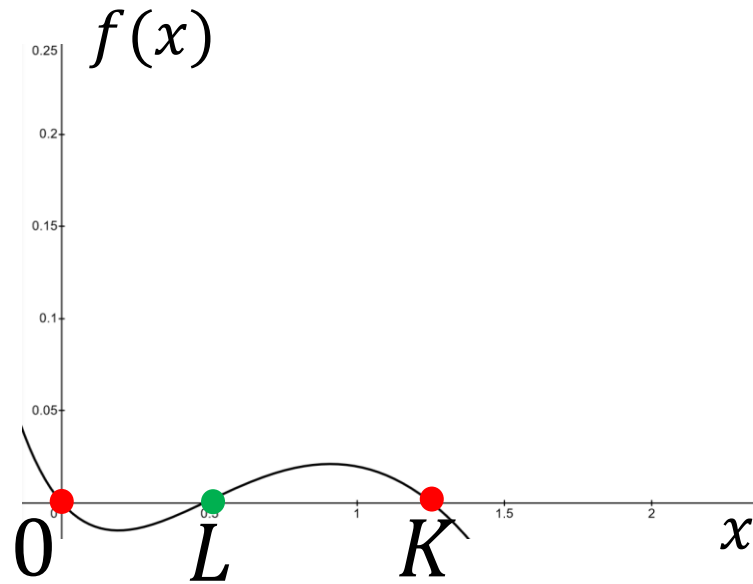
Способы переключения триггера

- 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.

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

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

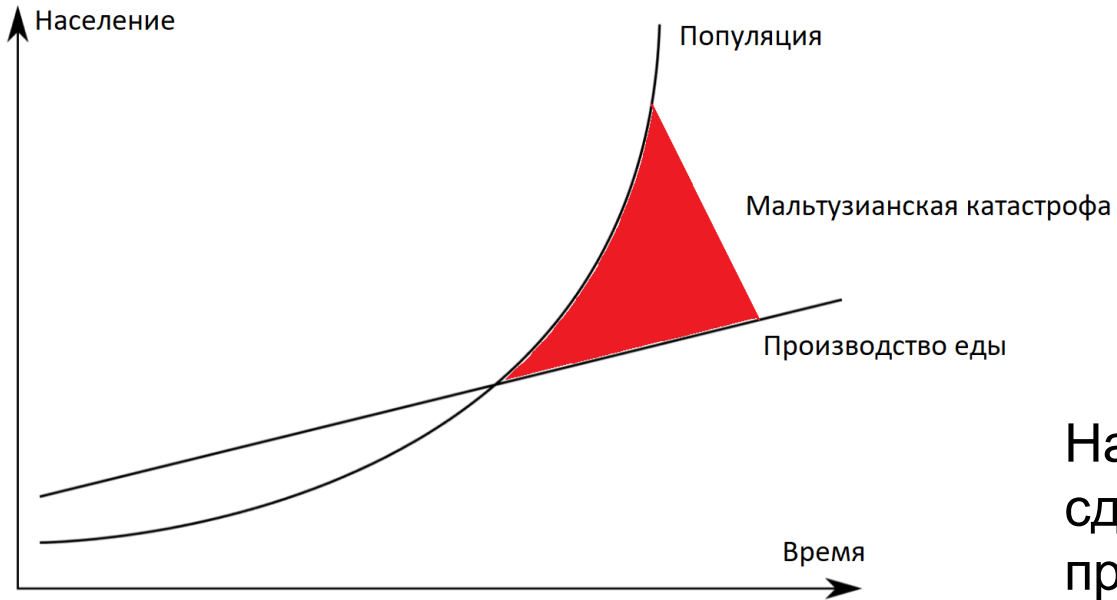
Часто экспериментальные зависимости представляют собой графики удельной скорости роста

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 недовольство 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)

Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. Et Phys.* **10**: 113-121, 1838

Модель Ферхюльста

$$\frac{dx}{dt} = \overset{\text{прирост}}{rx} - \underset{\text{ограничение}}{\varphi(x)}$$

Как учесть ограничивающий фактор $\varphi(x)$?

! $\varphi(x) = b \cdot x^2$

? $\varphi(x) = b \cdot x^3$

? $\varphi(x) = b \cdot x^4$

? $\varphi(x) = b \cdot \log(x)$



Пьер Франсуа Ферхюльст
(1804-1849)

Уравнение логистического роста

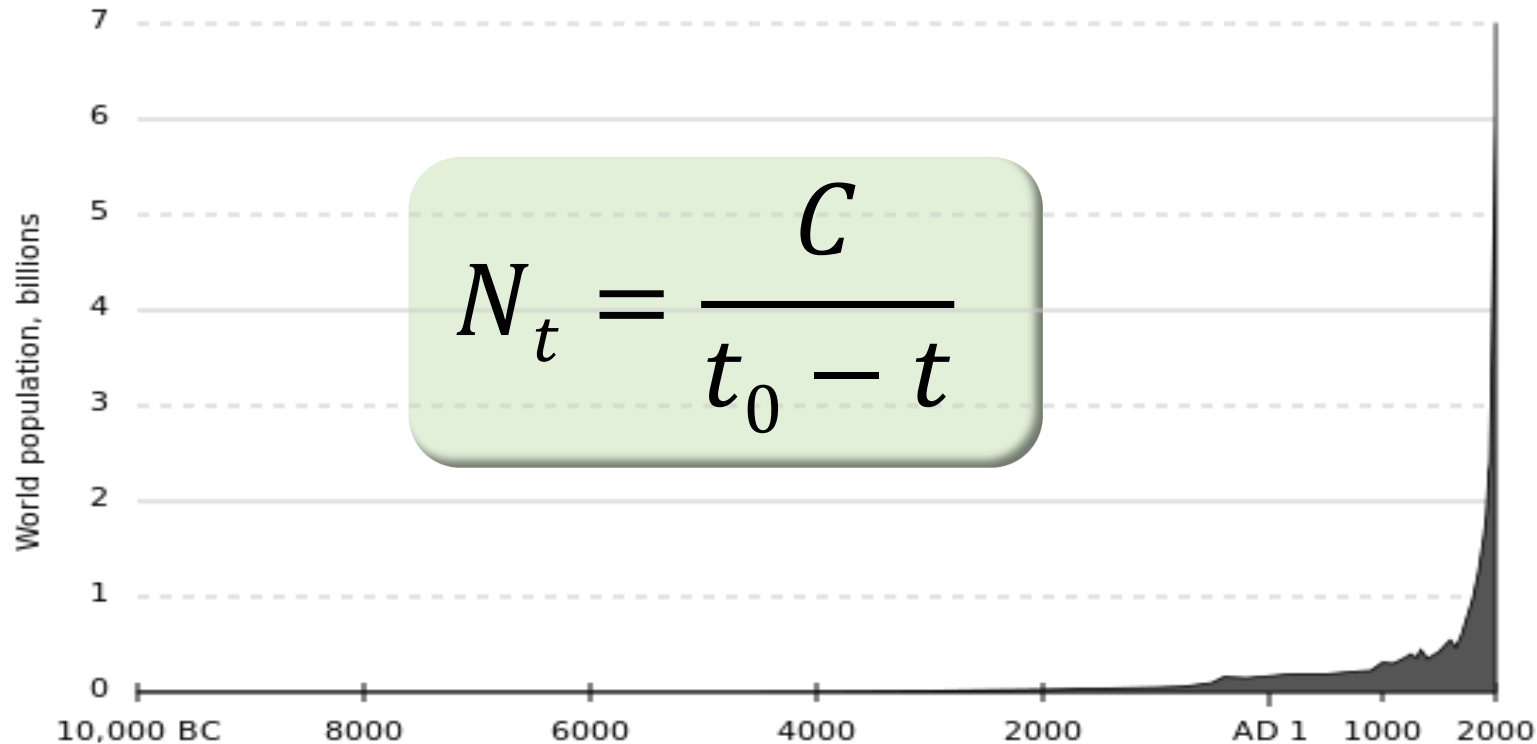
$$\frac{dx}{dt} = rx - bx^2$$

$$b = \frac{r}{K}$$

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

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

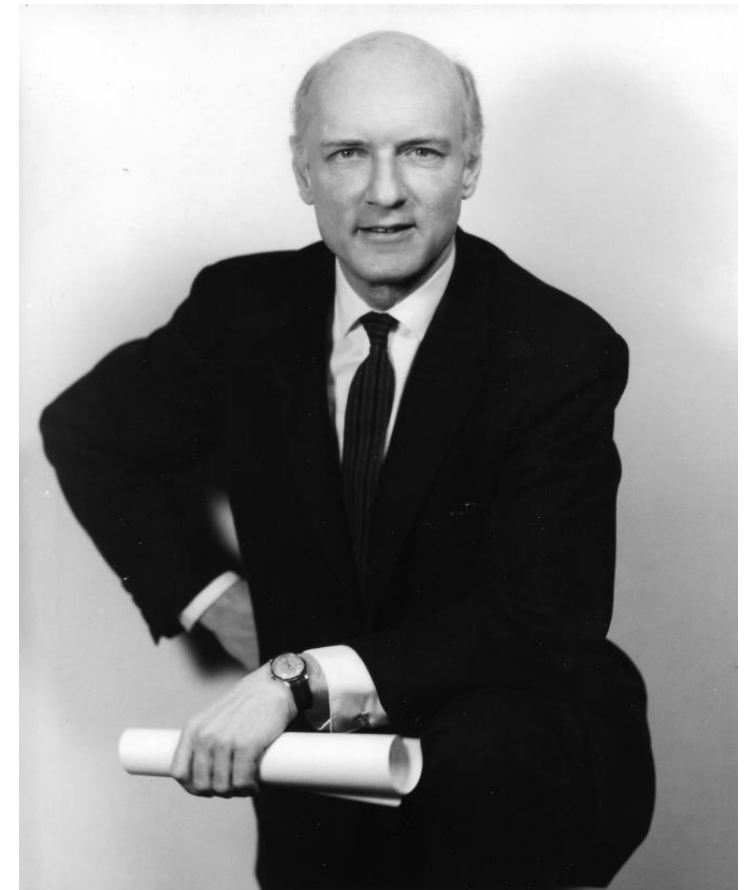


Heinz von Foerster, Patricia M. Mora, Lawrence W. Amiot

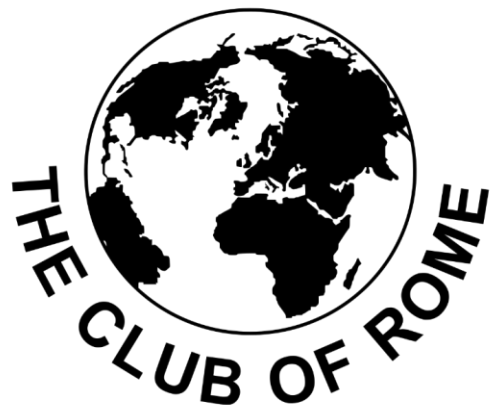
Doomsday: Friday, 13 November, A.D. 2026.

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.



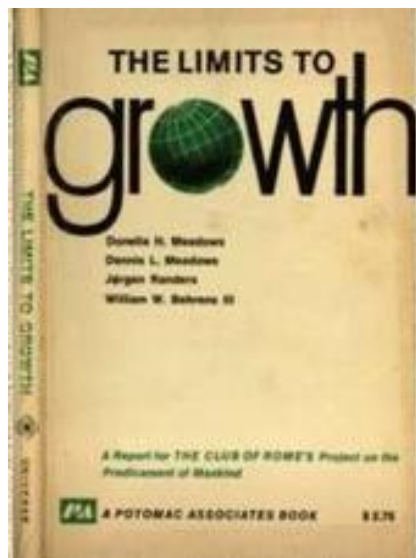
Хайнц фон Фёрстер
(1911-2002)



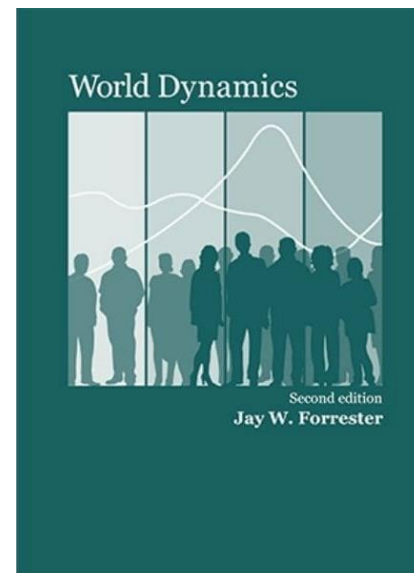
Модель глобального роста



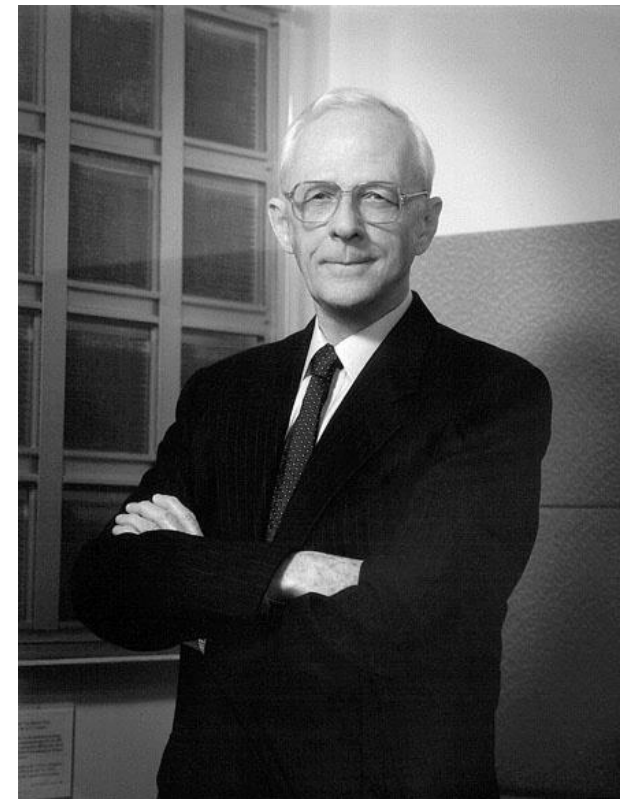
Деннис Медоуз
(1942, 84 года)



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



Forrester J.W. World dynamics. 1971



Джей Форрестер
(1918-2016)

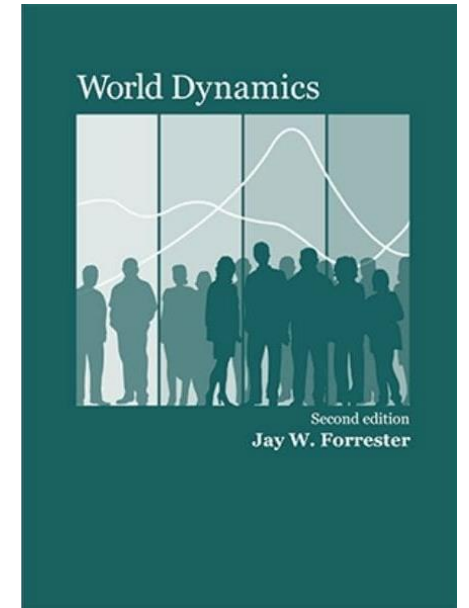
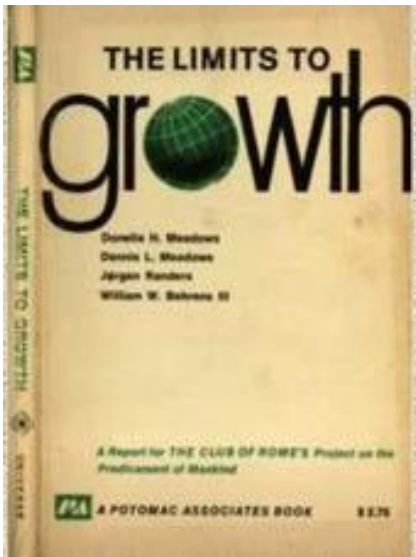


Модель глобального роста

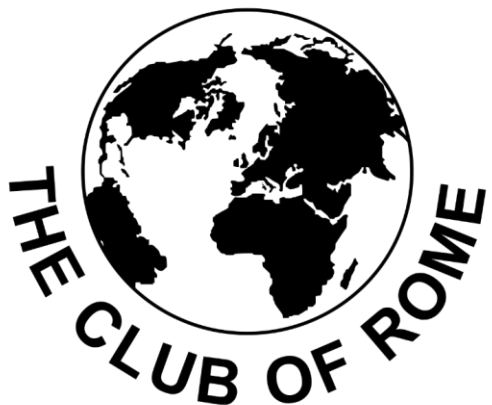
Медоуз, Форрестер и др.

Модель World3: пять параметров:

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

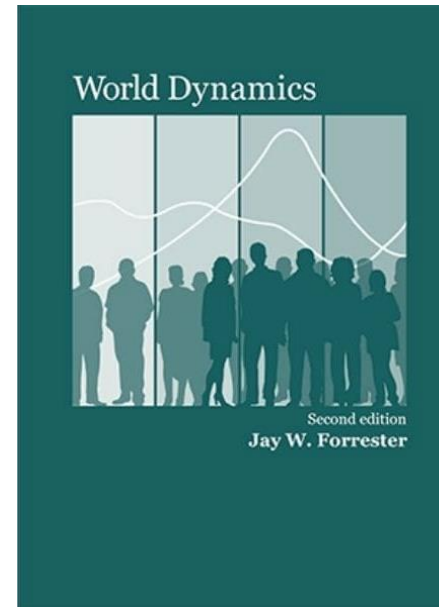
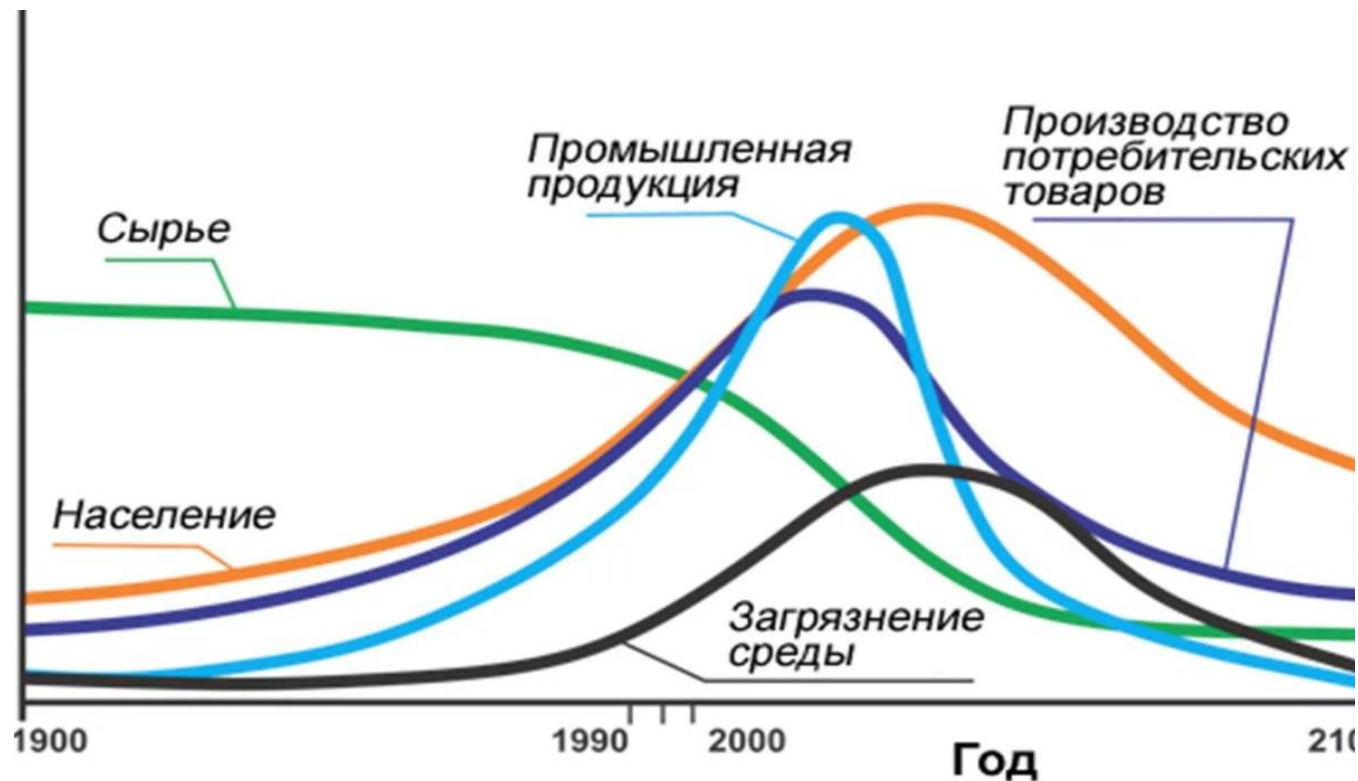
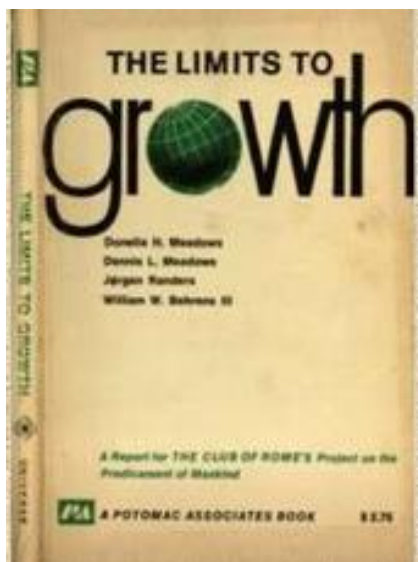


Если к рубежу веков рост населения и промышленности не прекратится, уже в XXI в. Мир ждет катастрофа



Модель глобального роста

Медоуз, Форрестер и др.



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

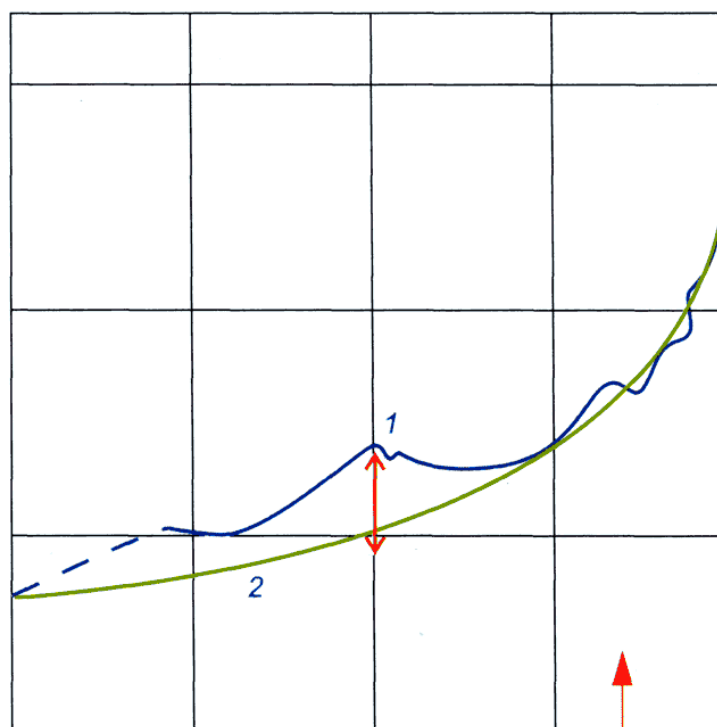
Динамика численности человечества

Общая теория
роста человечества 1999

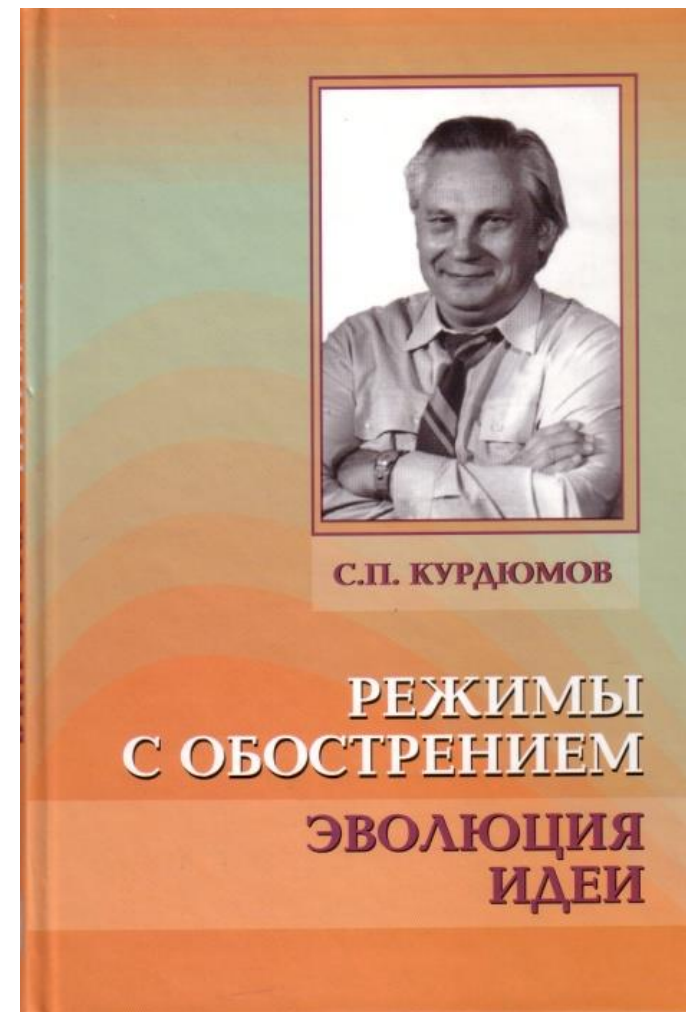


Сергей Петрович Капица
(1928-2012)

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

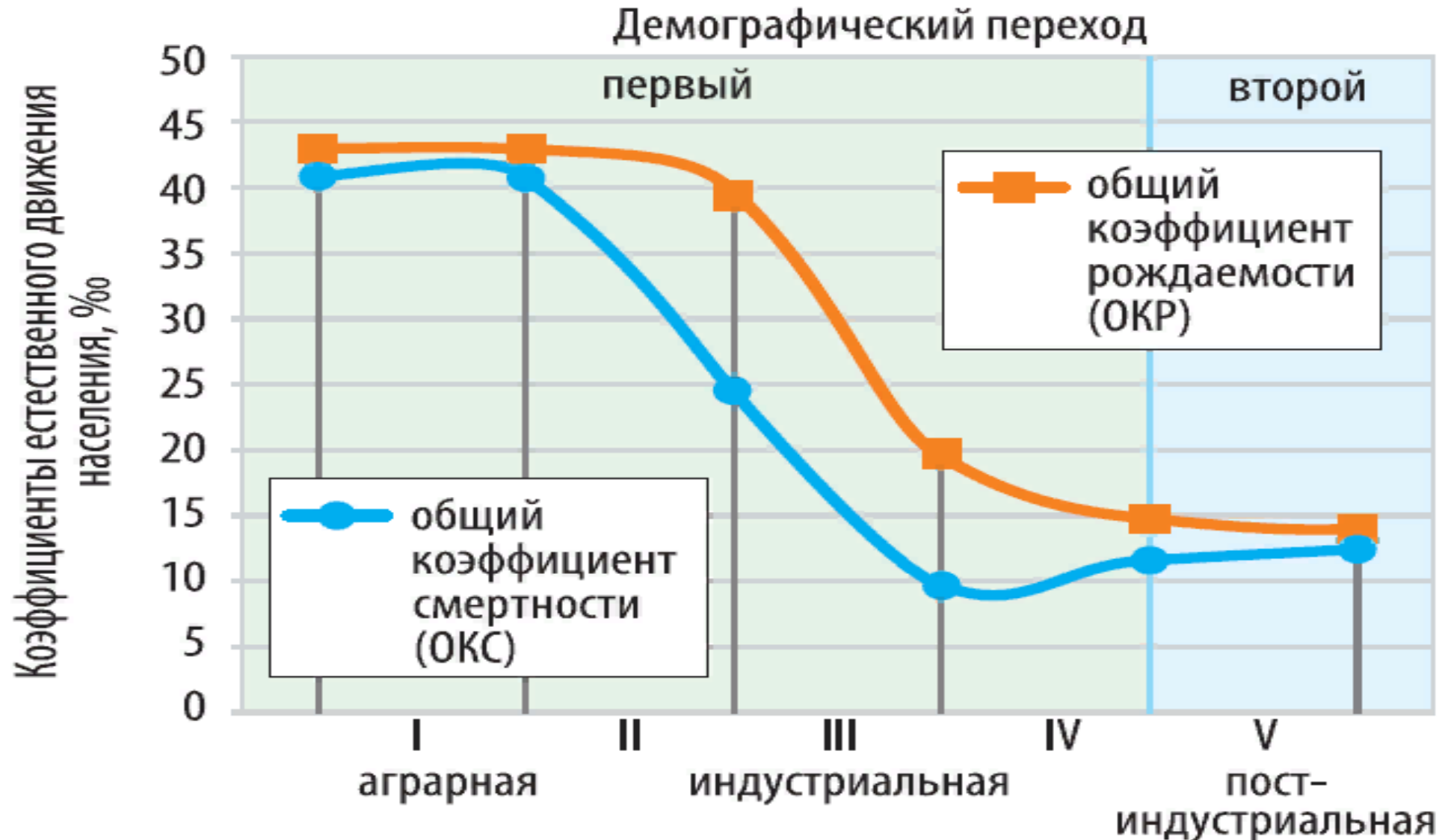


$$N(T) = \frac{K^2 \tau}{T_{crit} - T}$$



Сергей Павлович Курдюмов
(1929-2004)

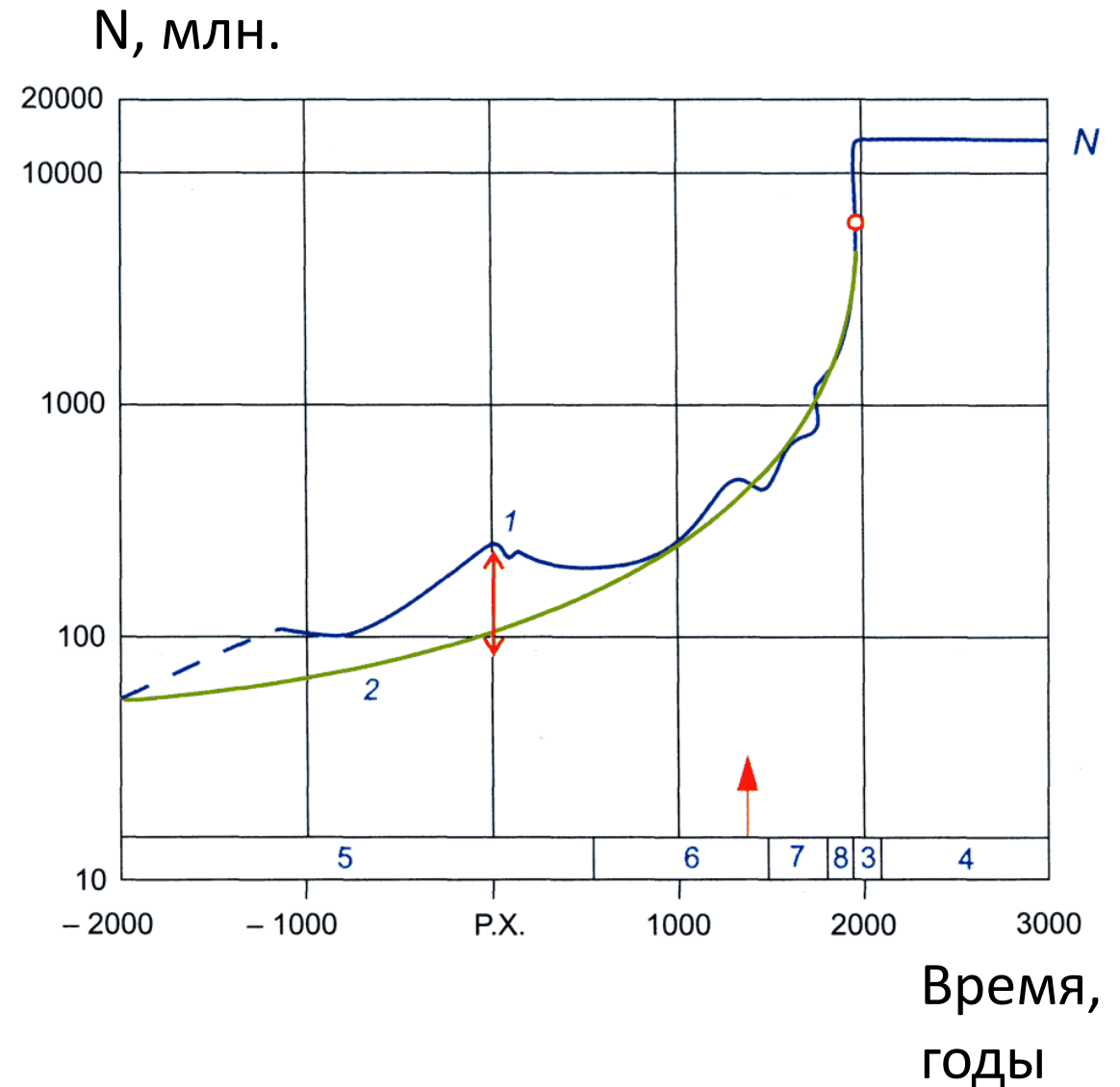
Стадии демографического перехода



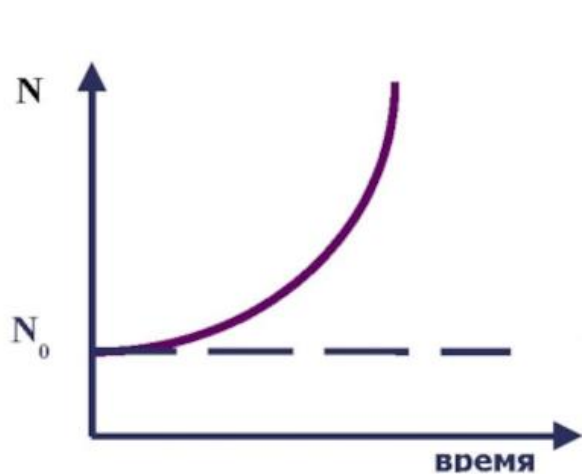
С учетом демографического перехода

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

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

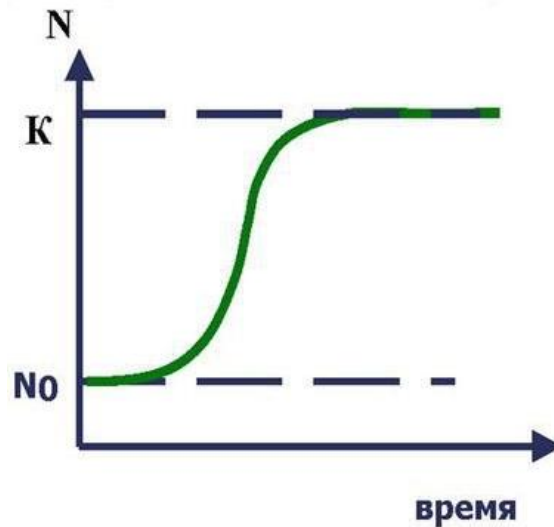


Модели роста населения Земли



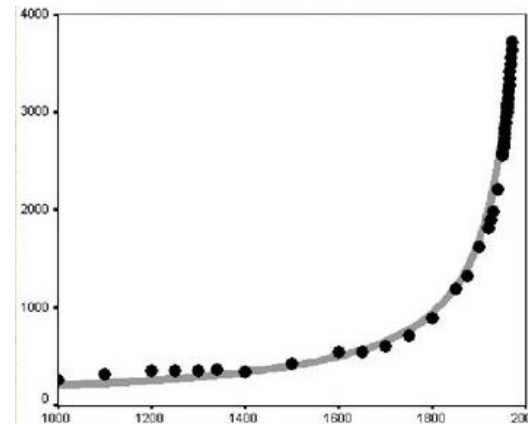
Мальтус

Экспоненциальный
рост



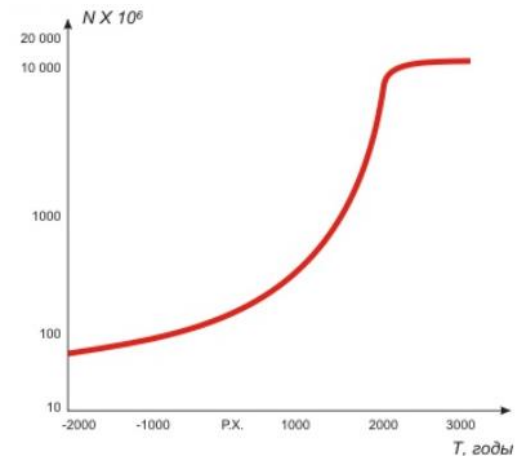
Ферхюльст

Рост с
ограничением



Ферстер

Гиперболический
рост



Капица

Гиперболический
рост с
ограничением