

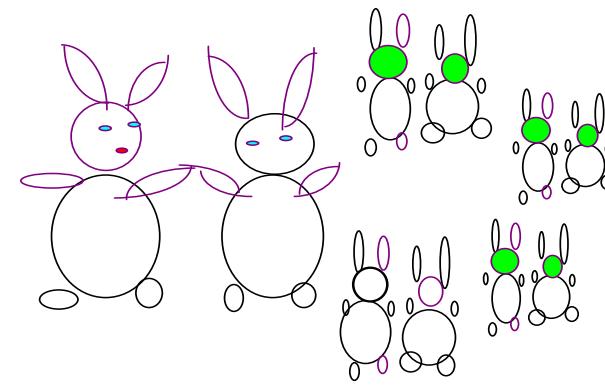
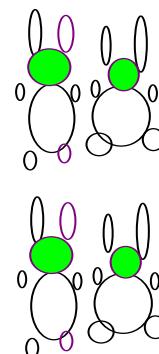
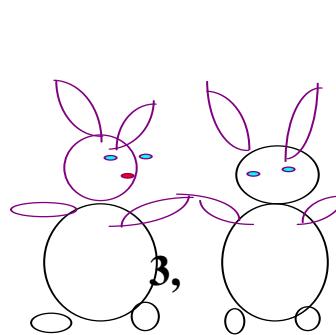
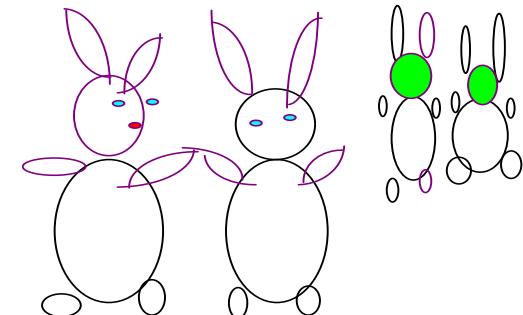
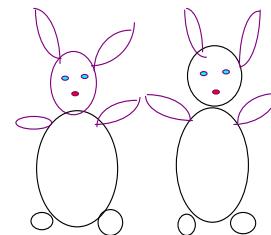
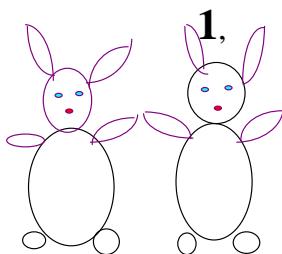
Г.Ю.Ризниченко

Модели популяционной динамики

Модели одной популяции

- Непрерывные модели: экспоненциальный рост, логистический рост, модели с наименьшей критической численностью.
- Модели с неперекрывающимися поколениями.
Дискретное логистическое уравнение.
- Диаграмма и лестница Ламерая.
- Типы решений при разных значениях параметра: монотонные и затухающие решения, циклы, квазистохастическое поведение, вспышки численности.
- Матричные модели популяций. Влияние запаздывания.

Популяционная динамика ряд Фибоначчи



Леонардо из Пизы («Трактат о счете», 13 век)

Непрерывные модели роста популяций

Модель экспоненциального роста Мальтуса

Malthus T.R. An essay on the principal of Population.
1798. Charleston, BiblioBazaar, 2007.

Перевод на русский язык: Мальтус Т.Р. Опыт о
законе роста народонаселения. Спб, Типография
И.И. Глазунова, 1868



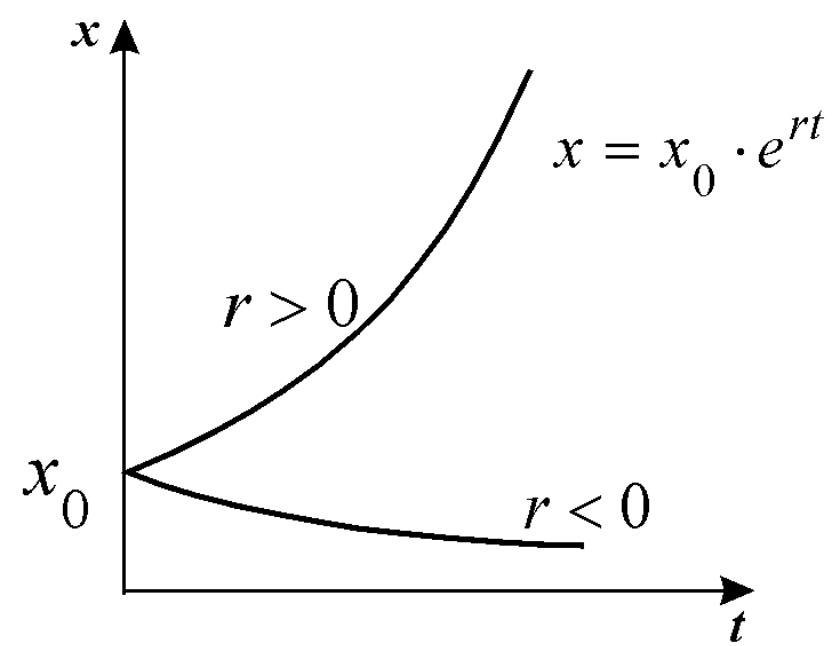
Thomas Robert
Malthus

1766-1834

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

$$N_{t+1} = q^n N_0$$

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





Уравнение логистического роста (Ферхюльст, 1845)

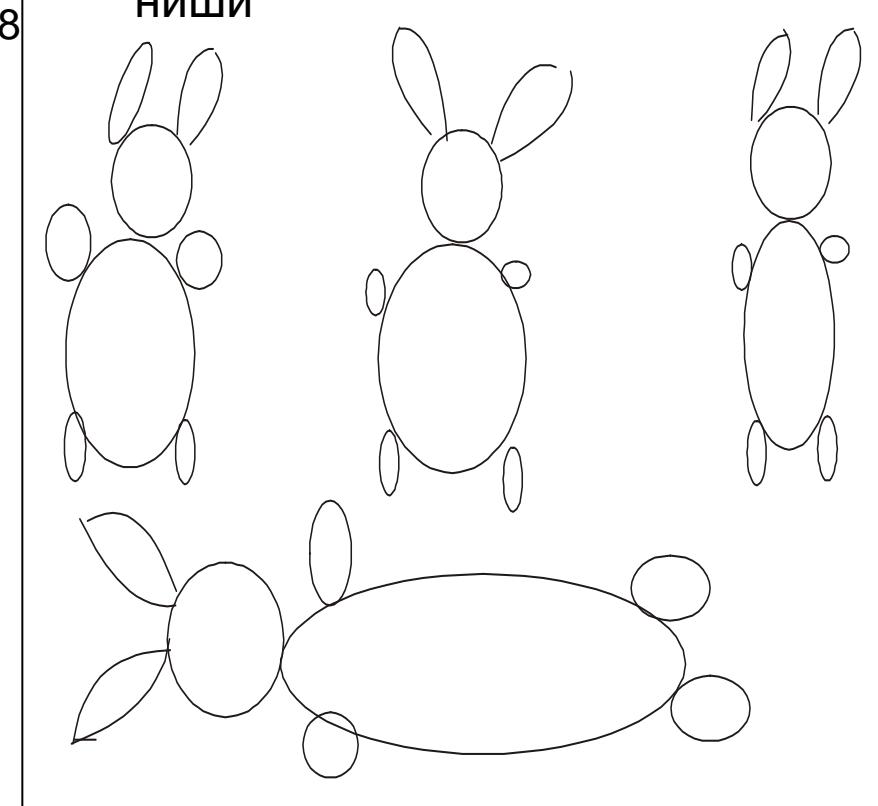
Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. Et Phys.* **10**: 113-121, 1838



P. F. VERHULST.

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

r – константа скорости роста
K – емкость экологической
ниши



1804-1849

K – системный фактор

Уравнение Ферхюльста

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

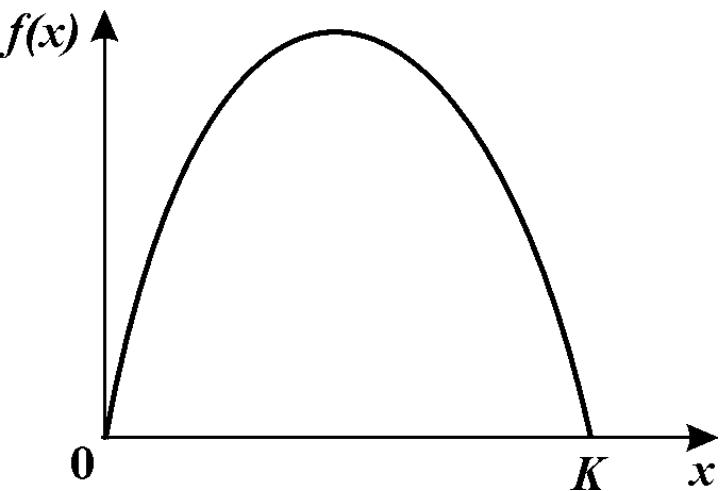
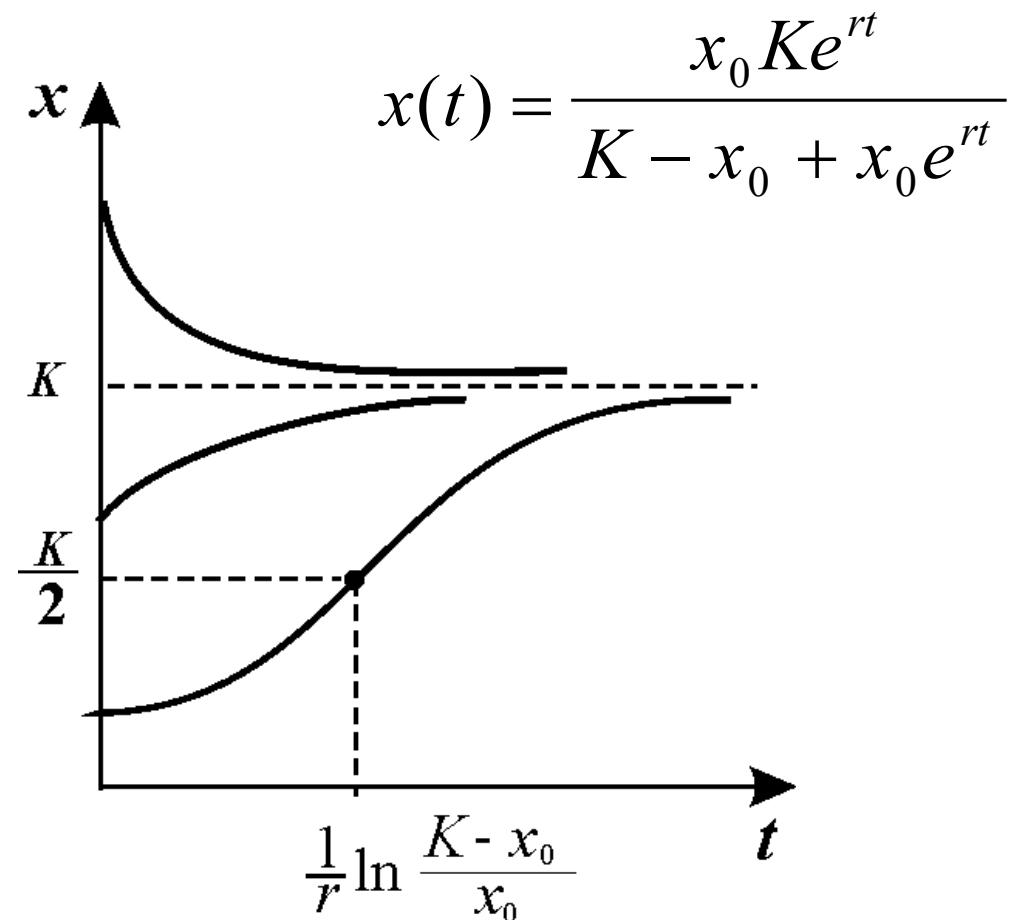


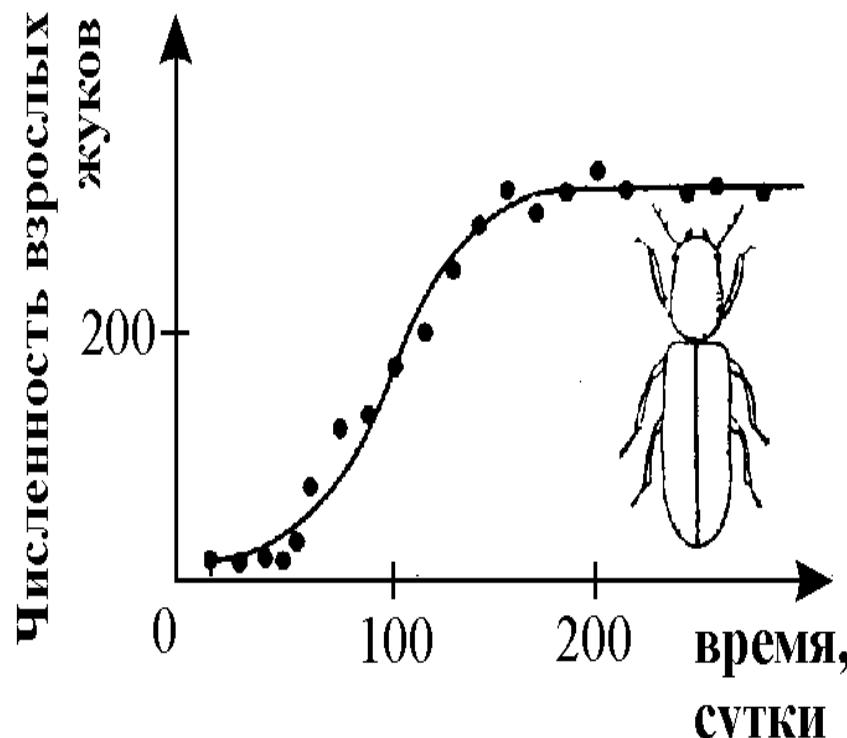
График функции $f(x)$



Поведение x во времени

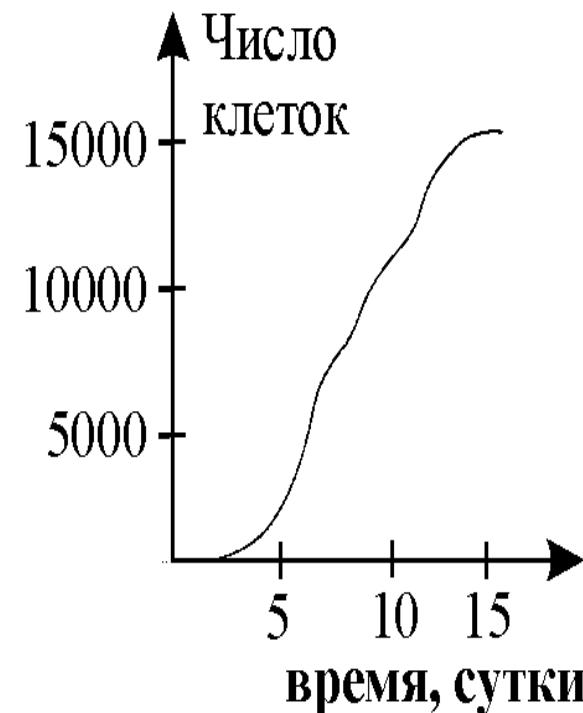
Ограниченный рост (уравнения Ферхюльста)

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



а

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



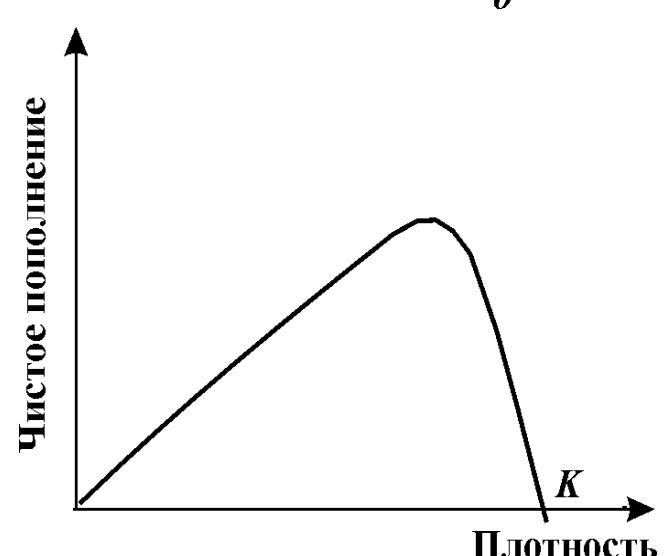
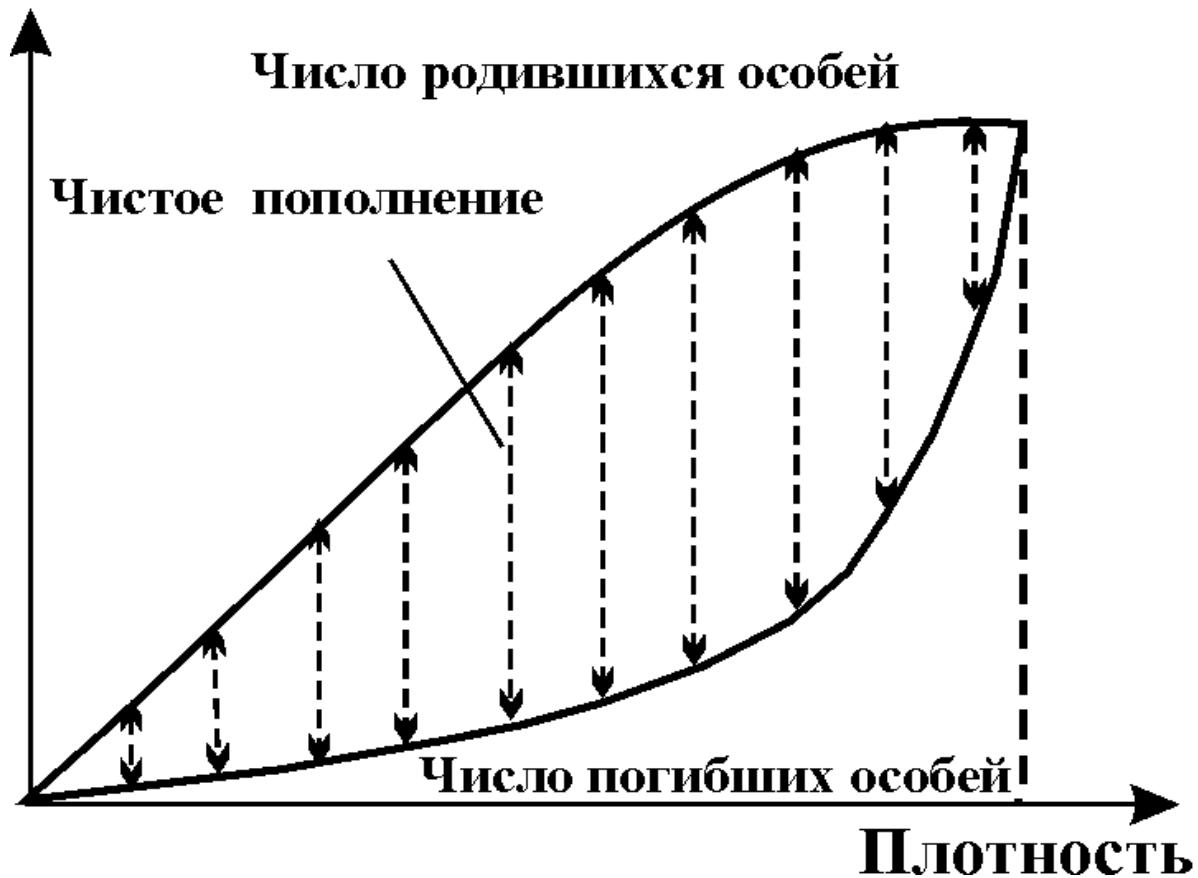
б

Водоросль *Chlorella* в культуре
(Pearsall, Bengry, 1940)

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

Кривые пополнения

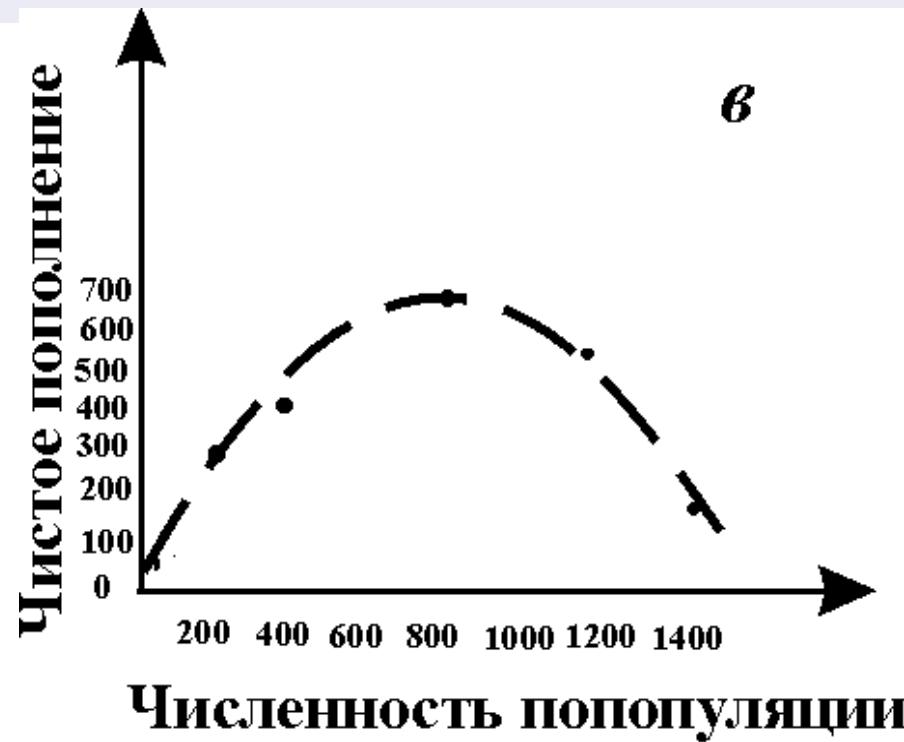
a



б

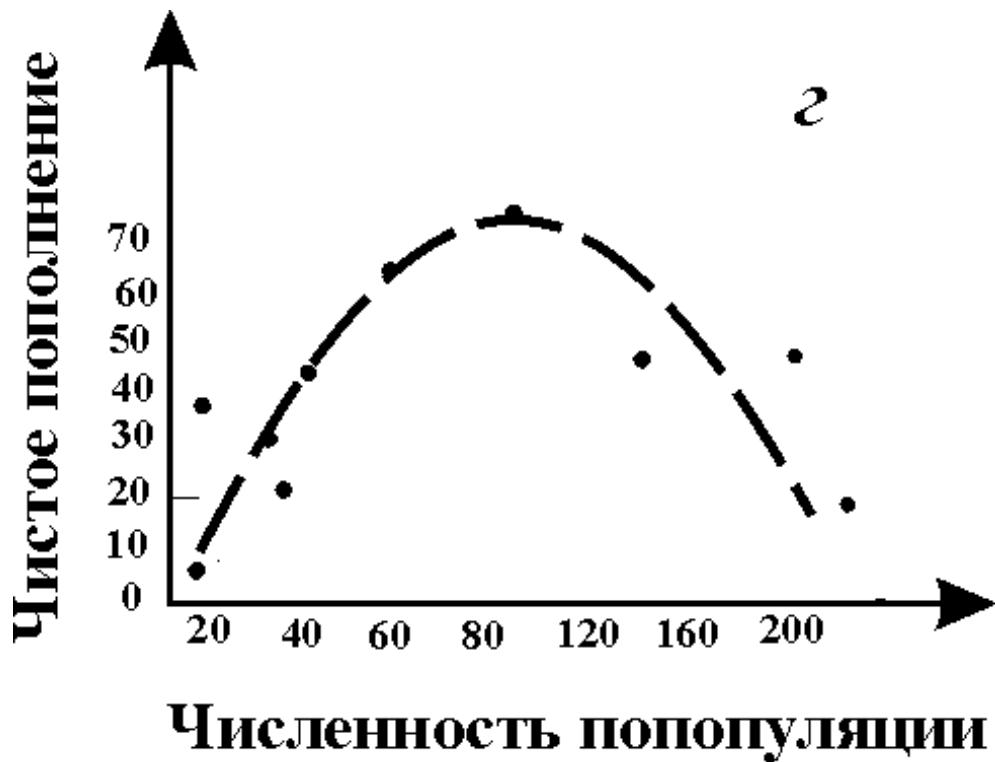
М.Бигон, Дж.Харпер, К.Таусенд
«Экология. Особи, популяции и сообщества»
т.1,2 М., Мир 1989

Примеры кривых пополнения (1)



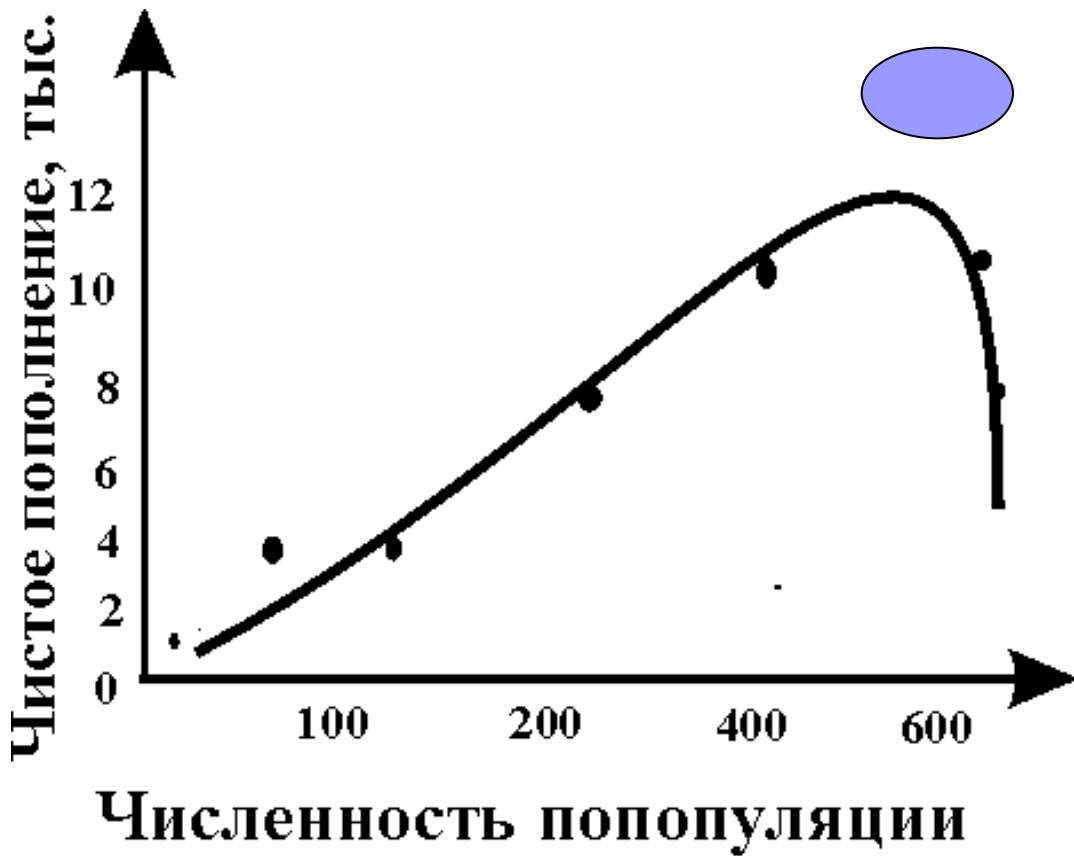
6
численность
фазана
обыкновенного
на о. Протекшн -
Айленд
после его
интродукции в
1937 г.
(Einarsen, 1945);

Примеры кривых пополнения (2)



экспериментальная
популяция
плодовой мушки
Drosophyla
melanogaster
(Pearl, 1927)

Примеры кривых пополнения (3)

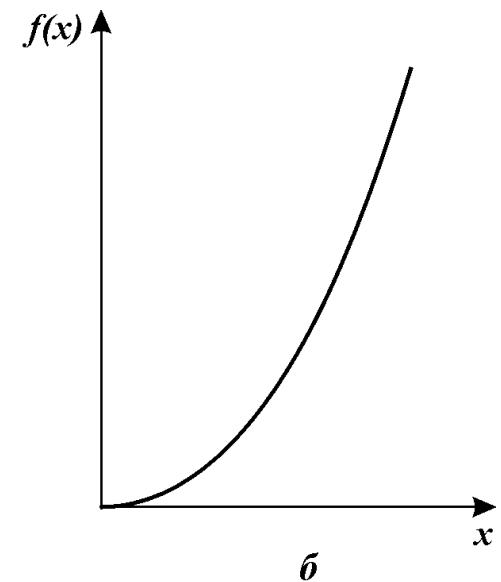
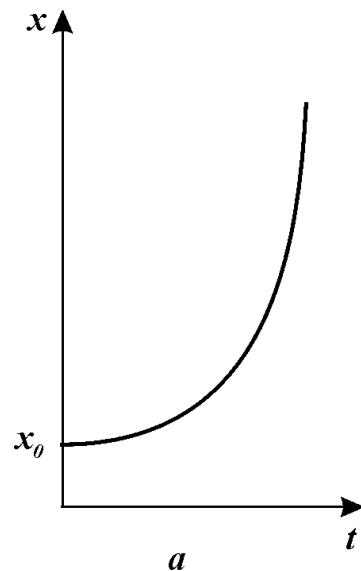


оценка
численности
арктического
финвала
(Allen, 1972)

Учет двуполого размножения

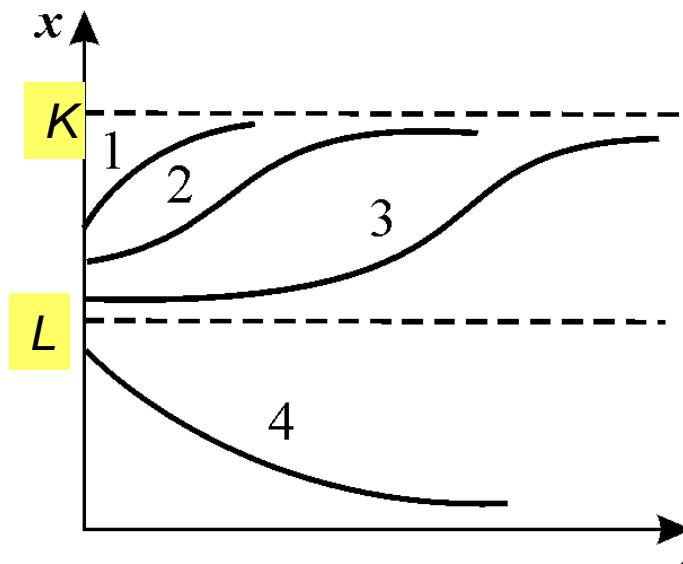
$$\frac{dx}{dt} = rx^2$$

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x}$$

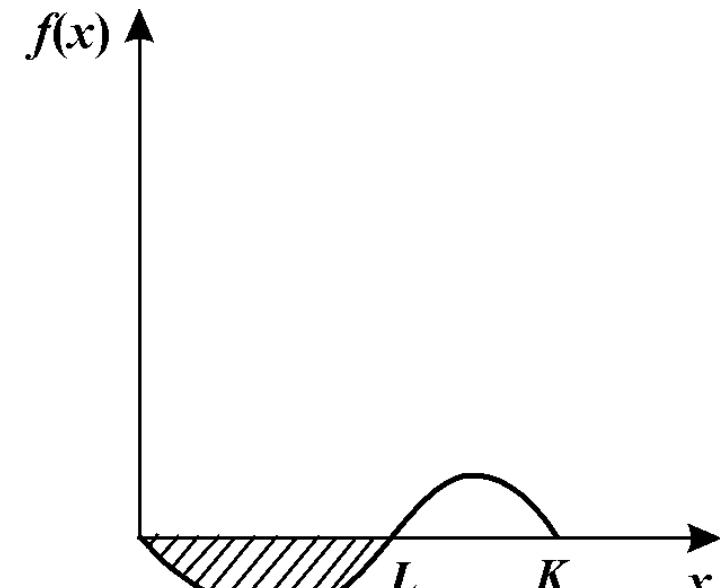


При низких плотностях скорость размножения пропорциональна вероятности встреч.
При высоких – числу самок в популяции.

Наименьшая критическая численность



a



b

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

01:00



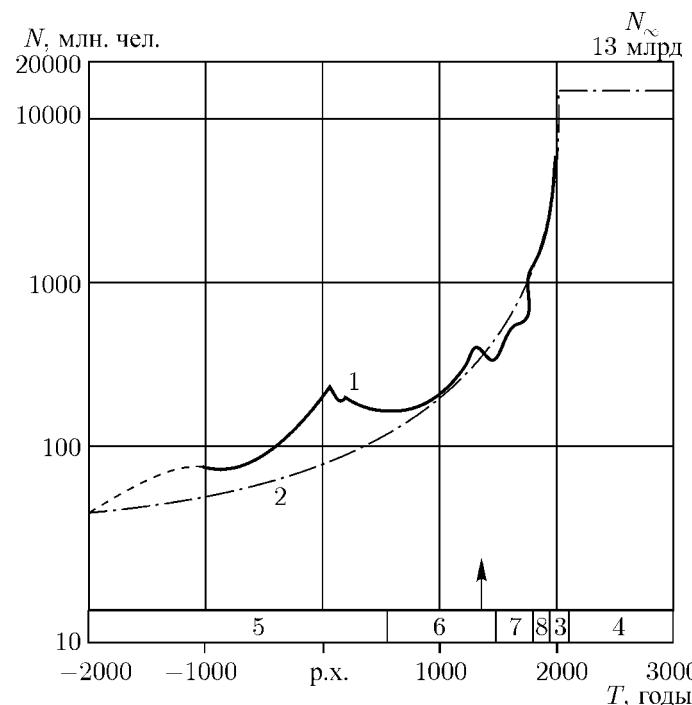
Сергей Петрович
Капица (1928-2012)

Общая теория
роста человечества 1999

Г.Ю.Ризниченко
А.Б.Рубин
Биофизическая динамика
продукционных процессов
2004. Глава 8

Динамика численности человечества

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

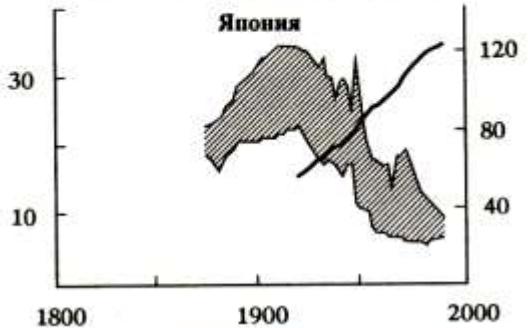
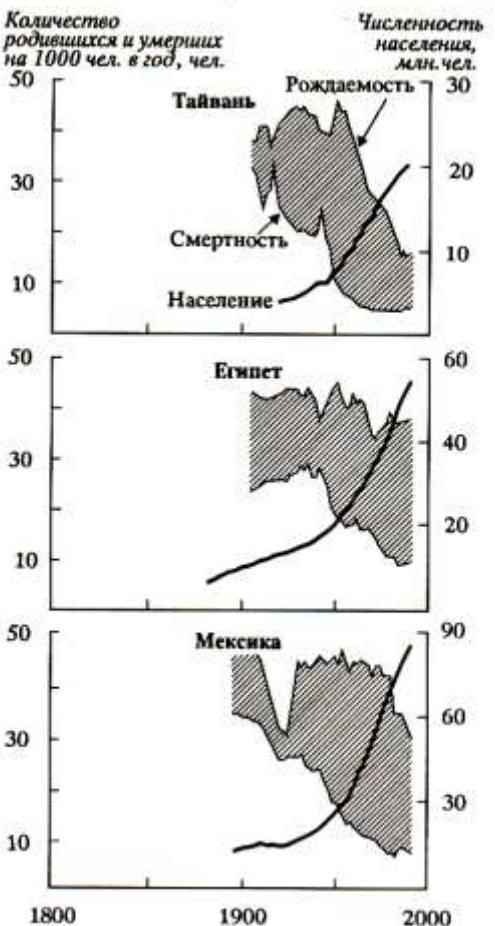
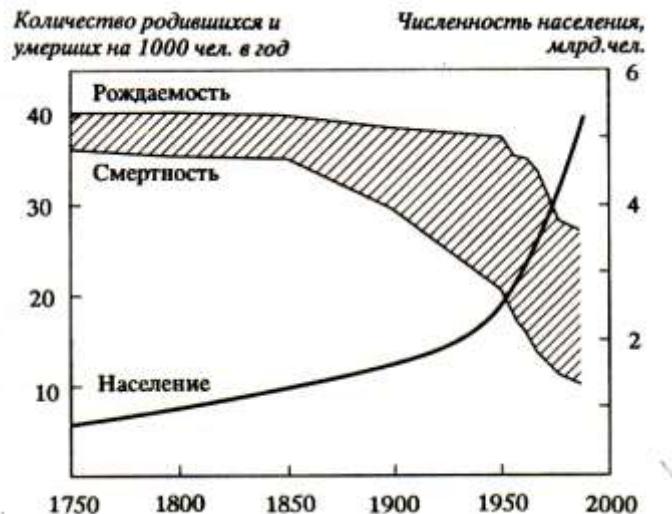


С.П. КУРДЮМОВ

РЕЖИМЫ
С ОБОСТРЕНИЕМ
ЭВОЛЮЦИЯ
ИДЕИ

Сергей
Павлович
Курдюмов
1929-2004

Прирост численности населения (пополнение)



Модель глобального роста

- Невозможно решить проблему на том уровне, на котором она возникла. Нужно стать выше этой проблемы, поднявшись на следующий уровень
 - Альберт Эйнштейн
- Forrester J.W. World dynamics. 1971
- Форрестер Дж. Мировая динамика. М., Наука, 1978
- Meadows D. et al., The limits to growth. 1972
- Meadows D. et al. The dynamics of the growth in a finite world. 1974
- Медоуз Д. и др., Пределы роста, изд. МГУ, 1991
 - За пределами роста 1994
 - Пределы роста 30 лет спустя. 2008

Принятие мер в 1980 году

Тренды 1970 х

Состояние мира



Материальный уровень жизни



Состояние мира



Материальный уровень жизни



Принятие мер в 2015 году

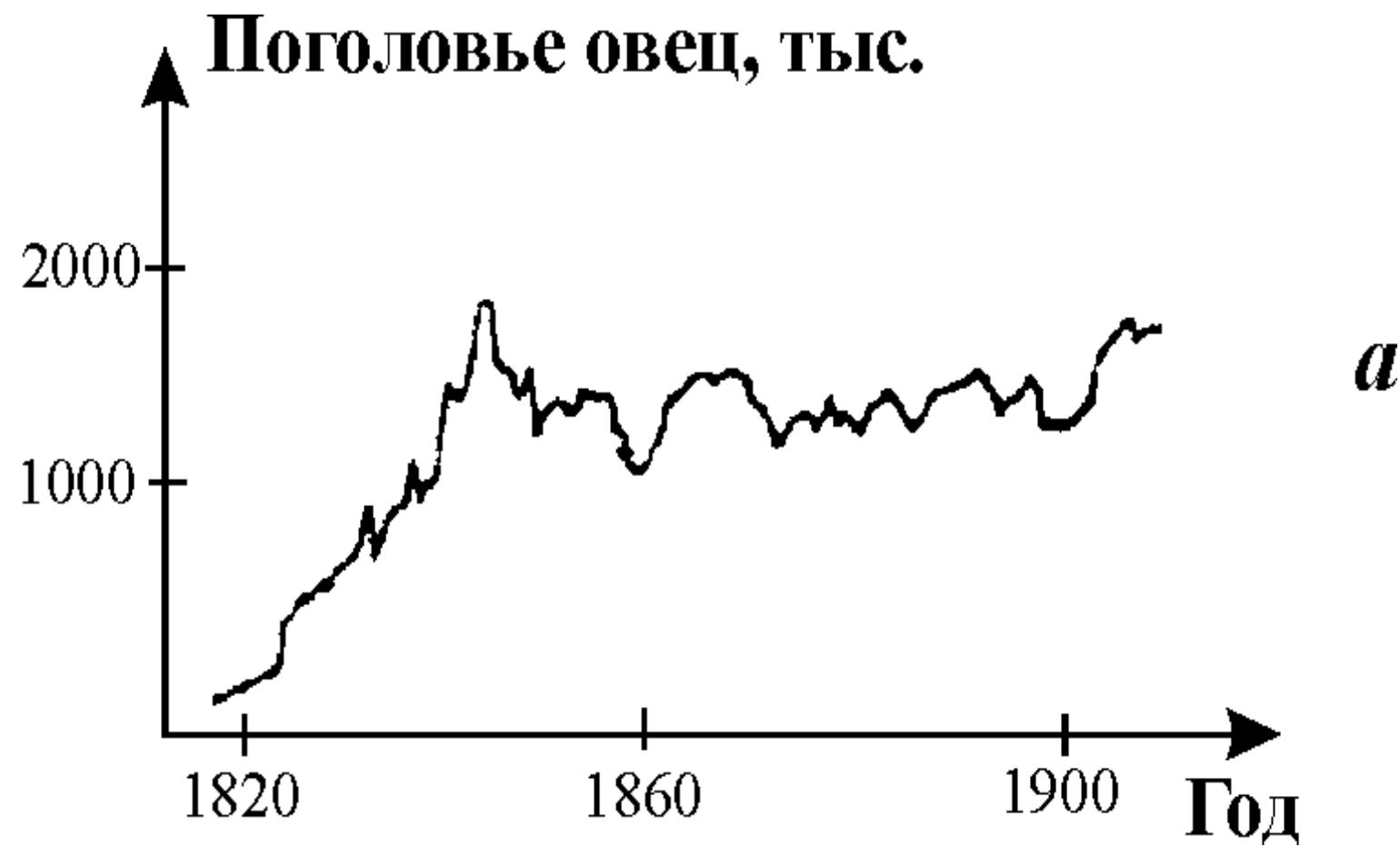
Запаздывание в принятии мер предотвращения кризиса



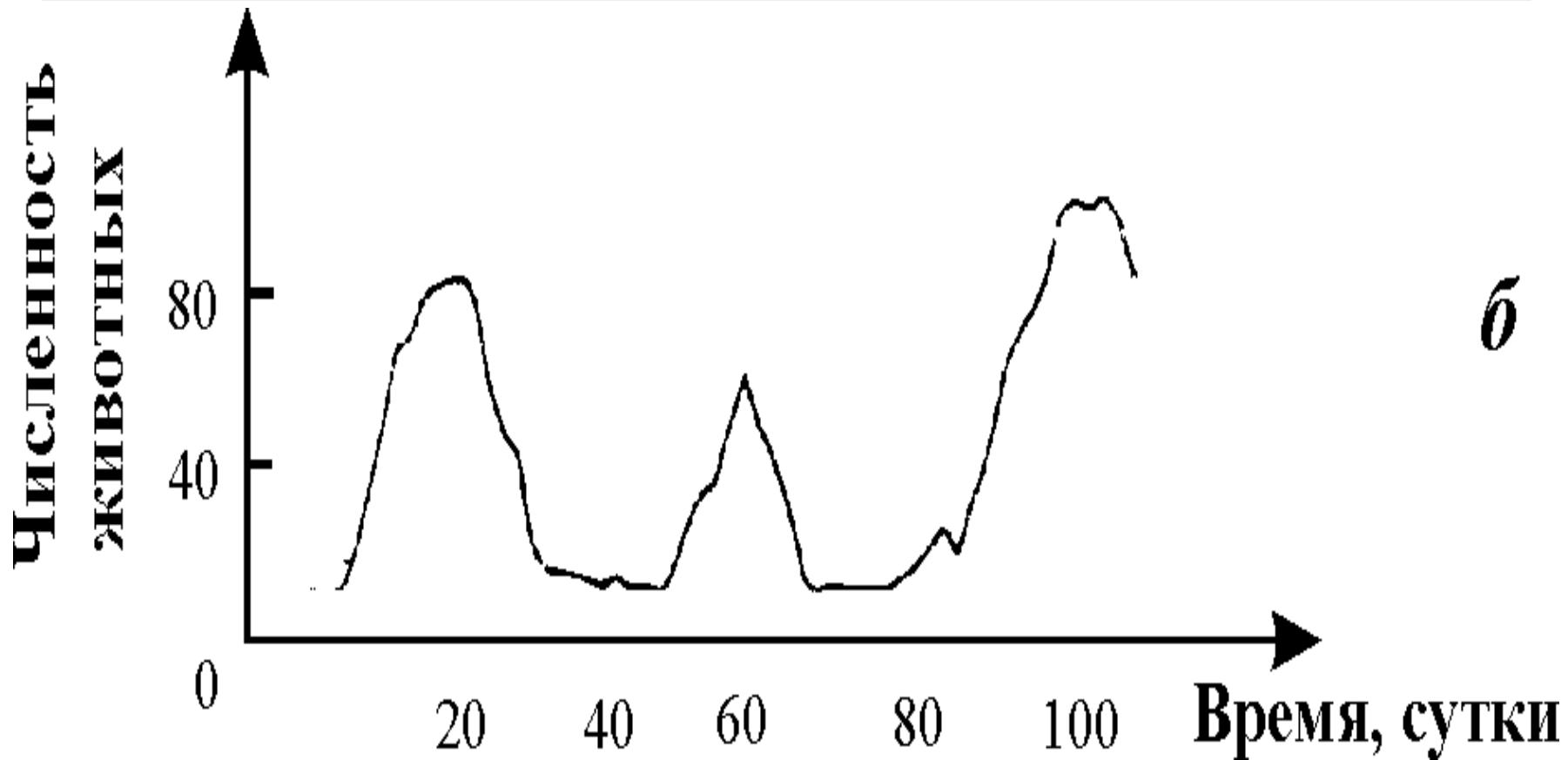
Динамика численности популяции

- Численность может меняться во времени различным образом: расти, совершать колебания, падать.

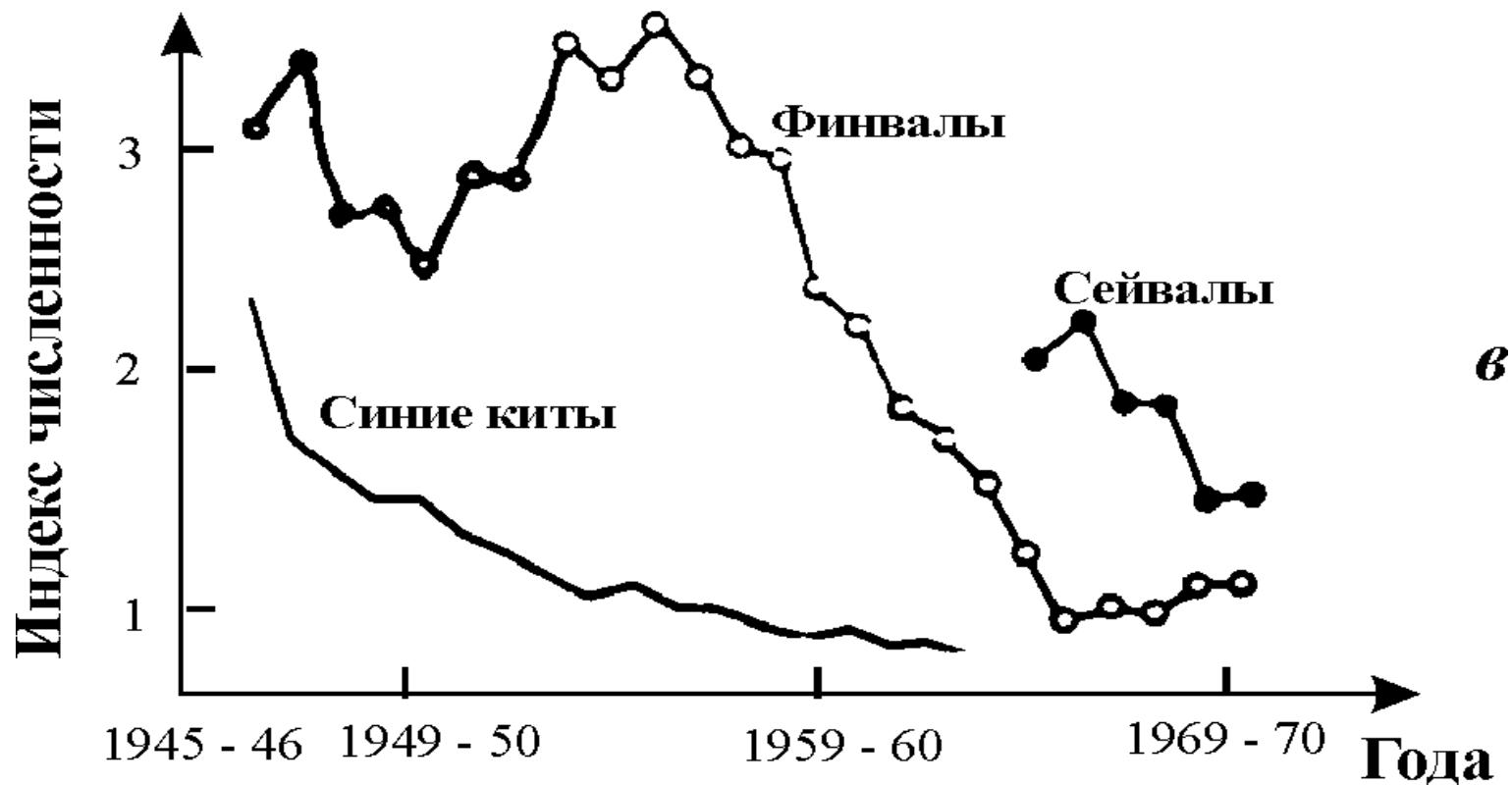
Численность поголовья овец на острове Тасмания (*Davidson, 1938*)



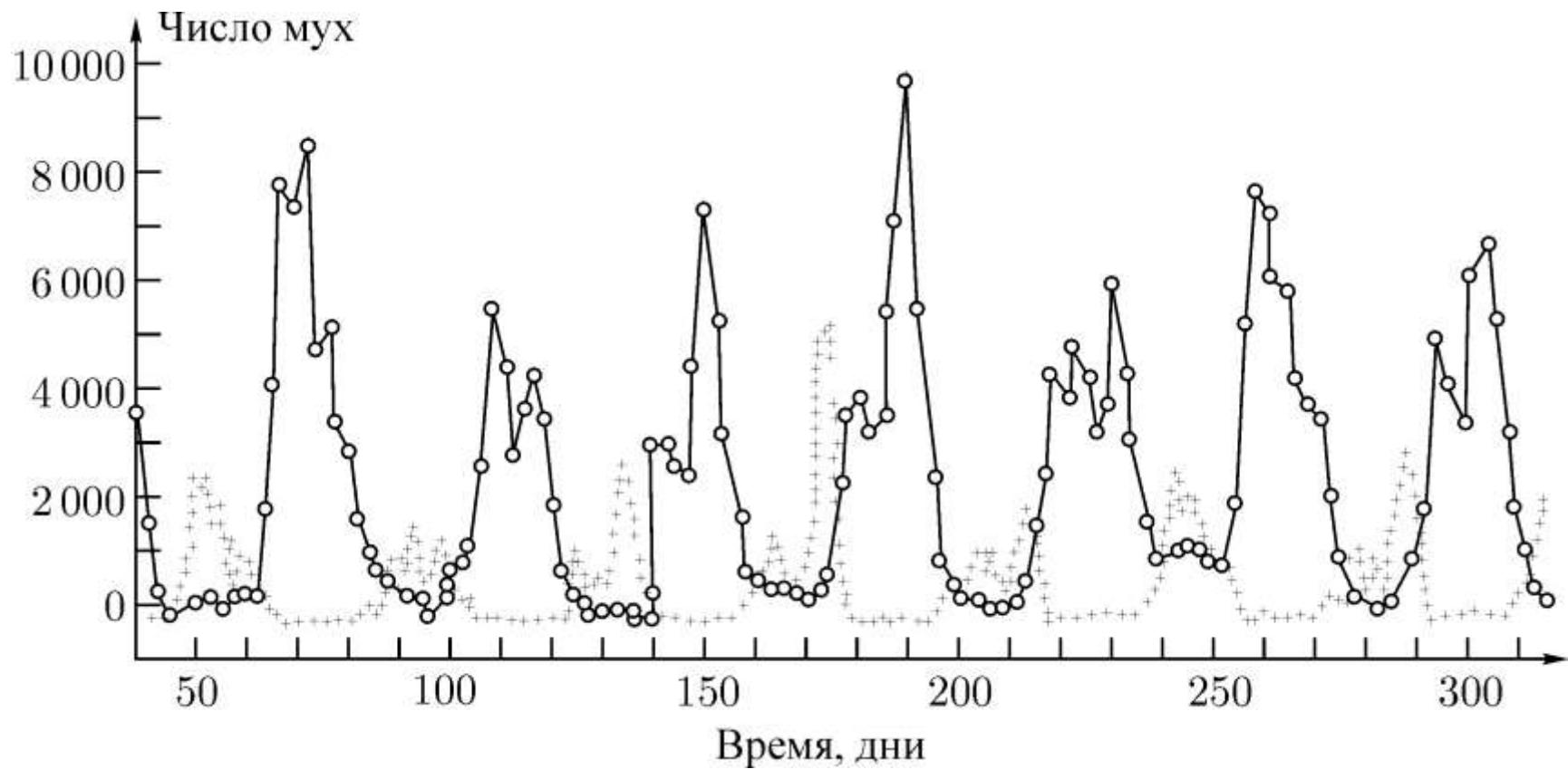
Изменение численности *Daphnia magna* (Frall, 1943)



Динамика численности трех видов китов в Антарктике (приведена по изменению «индекса численности» убитых китов на 1 тыс. судо - тонно - суток, *Gulland, 1971*)



Численность мух *Lucilia* в популяционном ящике (Nicholson, 1954)
1 – взрослые особи. Крестики – число яиц, отложенных за один день

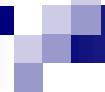


Причины, обуславливающие тип динамики популяции:

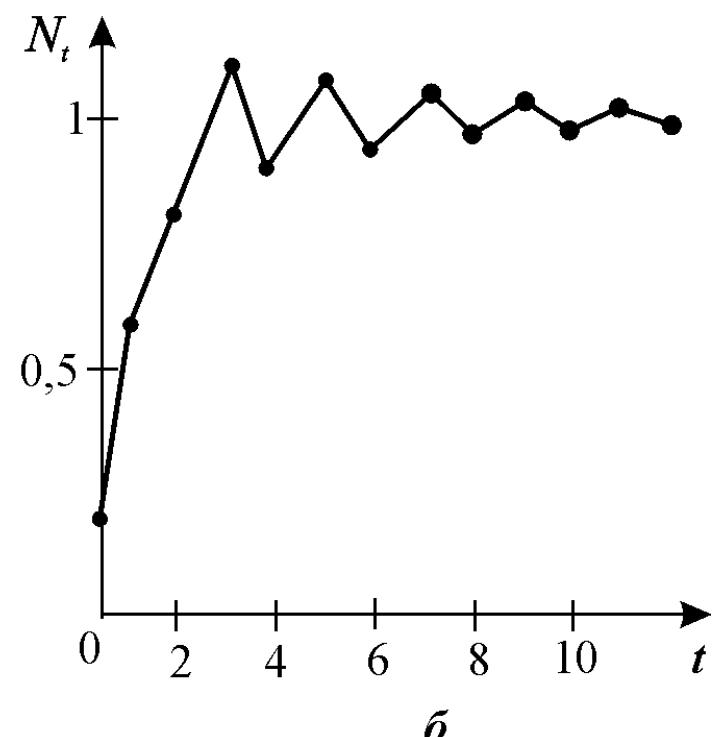
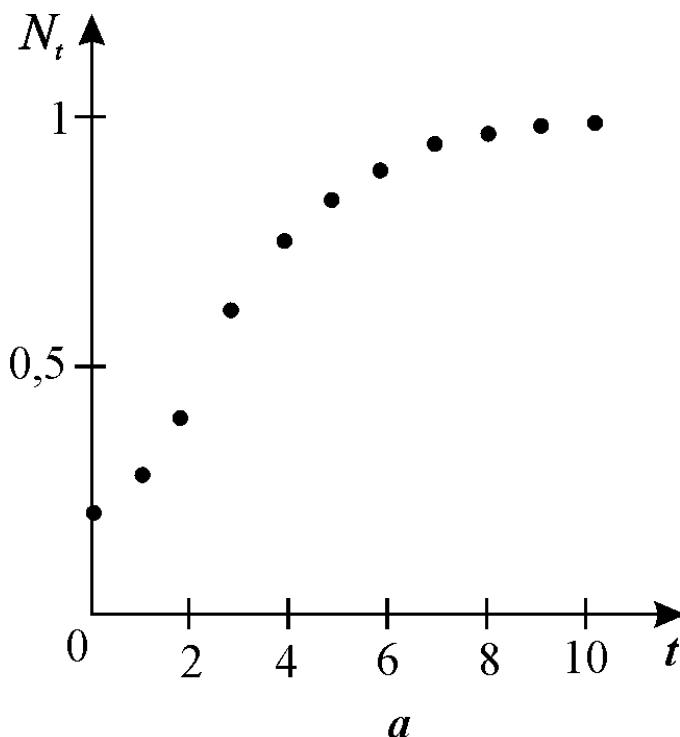
- Собственные свойства популяции
- Изменение параметров окружающей среды
- Взаимодействие видов

Дискретные модели популяций

Монотонный и немонотонный рост
Колебания
хаос



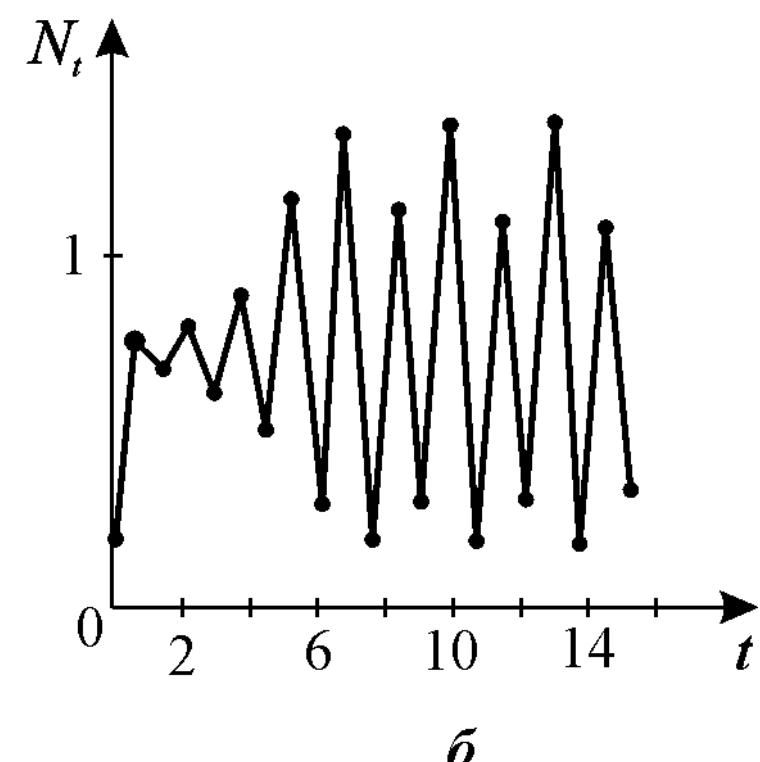
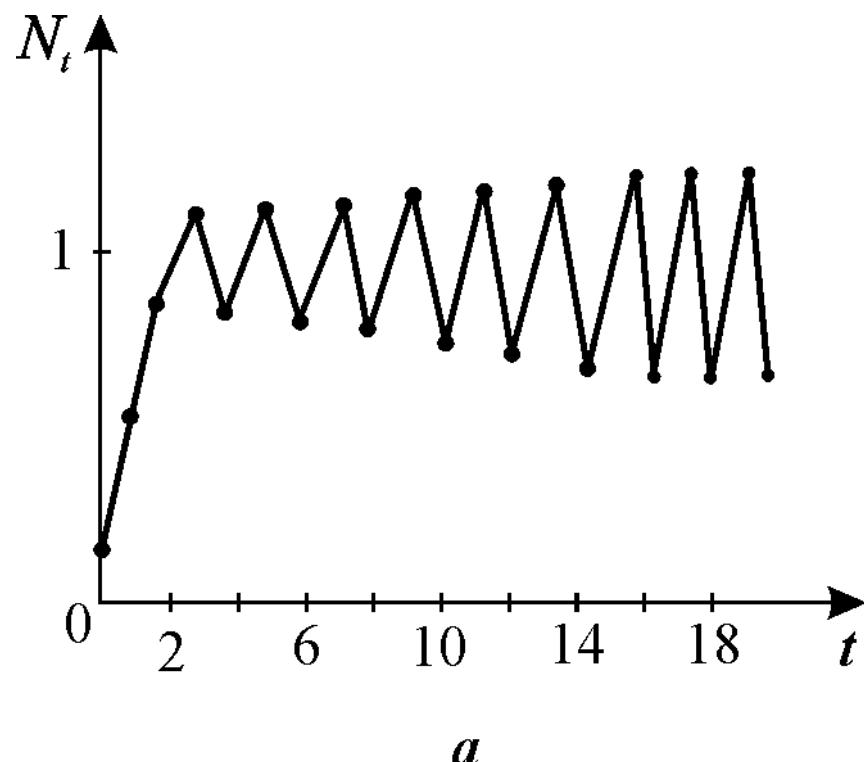
Равновесие устойчиво, если $0 < r < 2$,
решение монотонно при $0 < r < 1$ и представляет
собой затухающие колебания при $1 < r < 2$.



$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

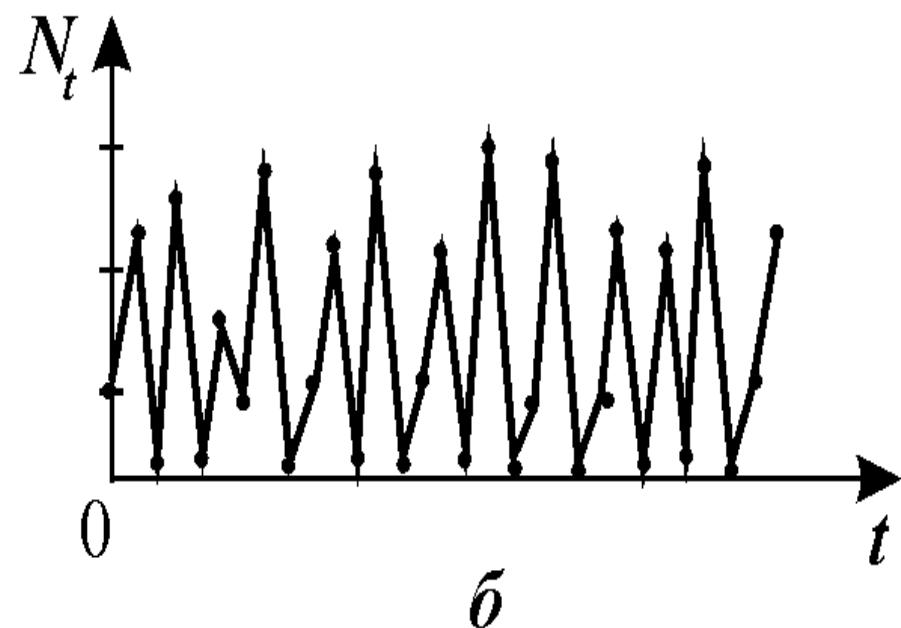
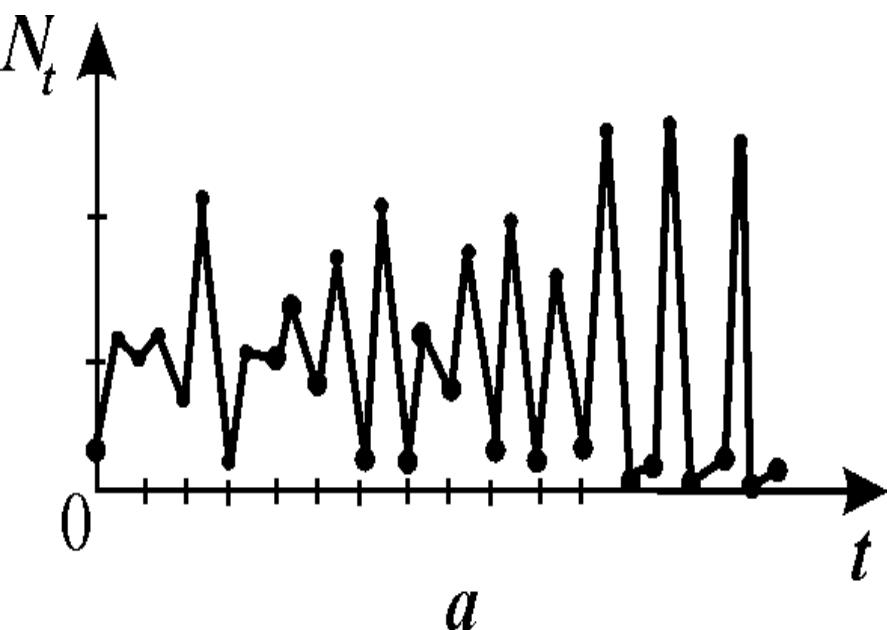
при $2 < r = r_2 < 2,526$ – двухточечные циклы

при $r_2 < r < r_c$ появляются циклы длины $4, 8, 16, \dots, 2k$.



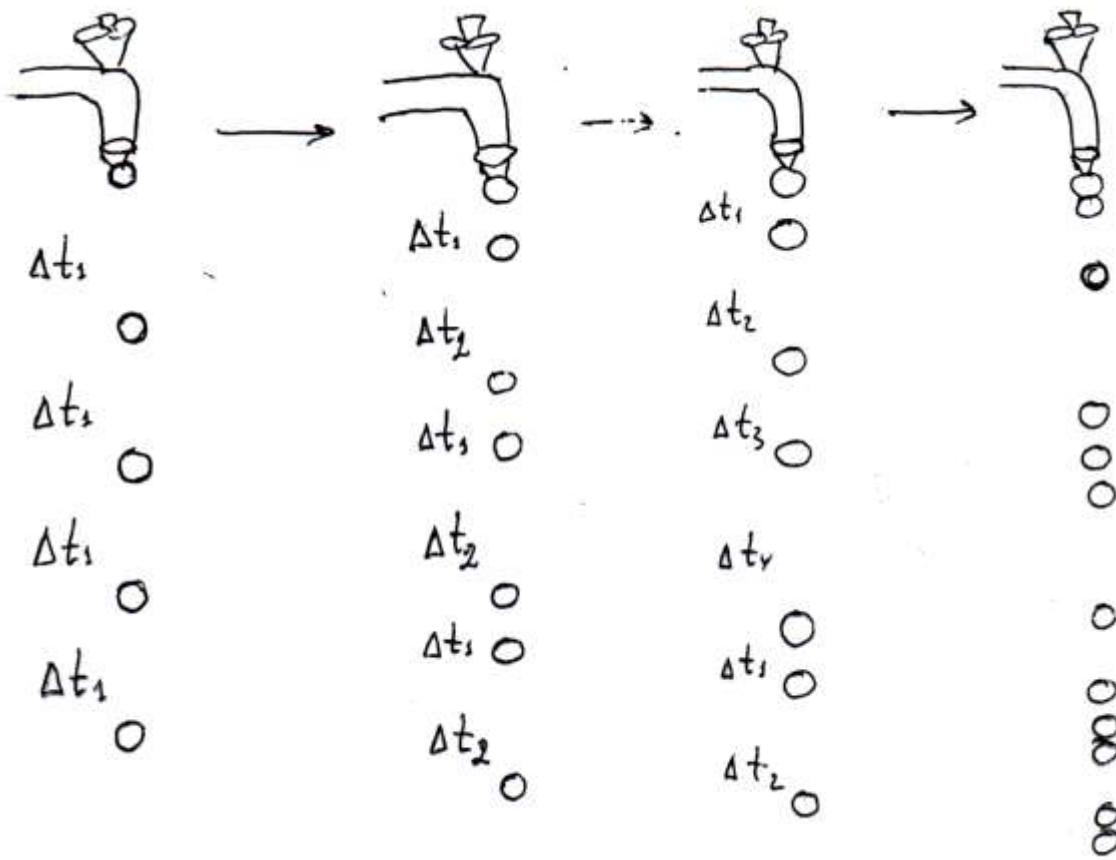
$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

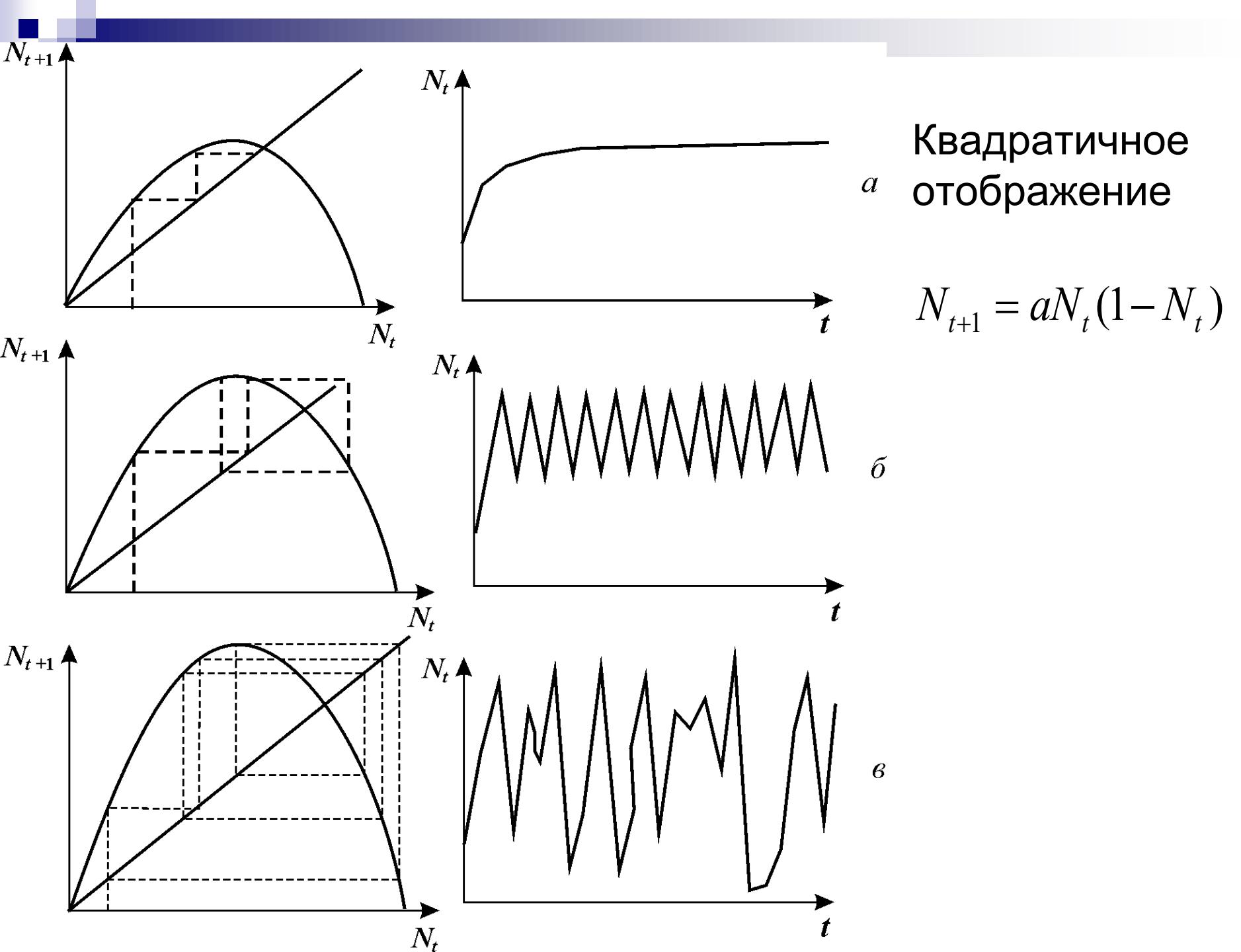
При $r > r_c = 3,102$ решение зависит от начальных условий. Существуют *трехточечные циклы* и *квазистохастические решения*.



$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

Переход к хаосу через удвоение периода





Квадратичное
отображение

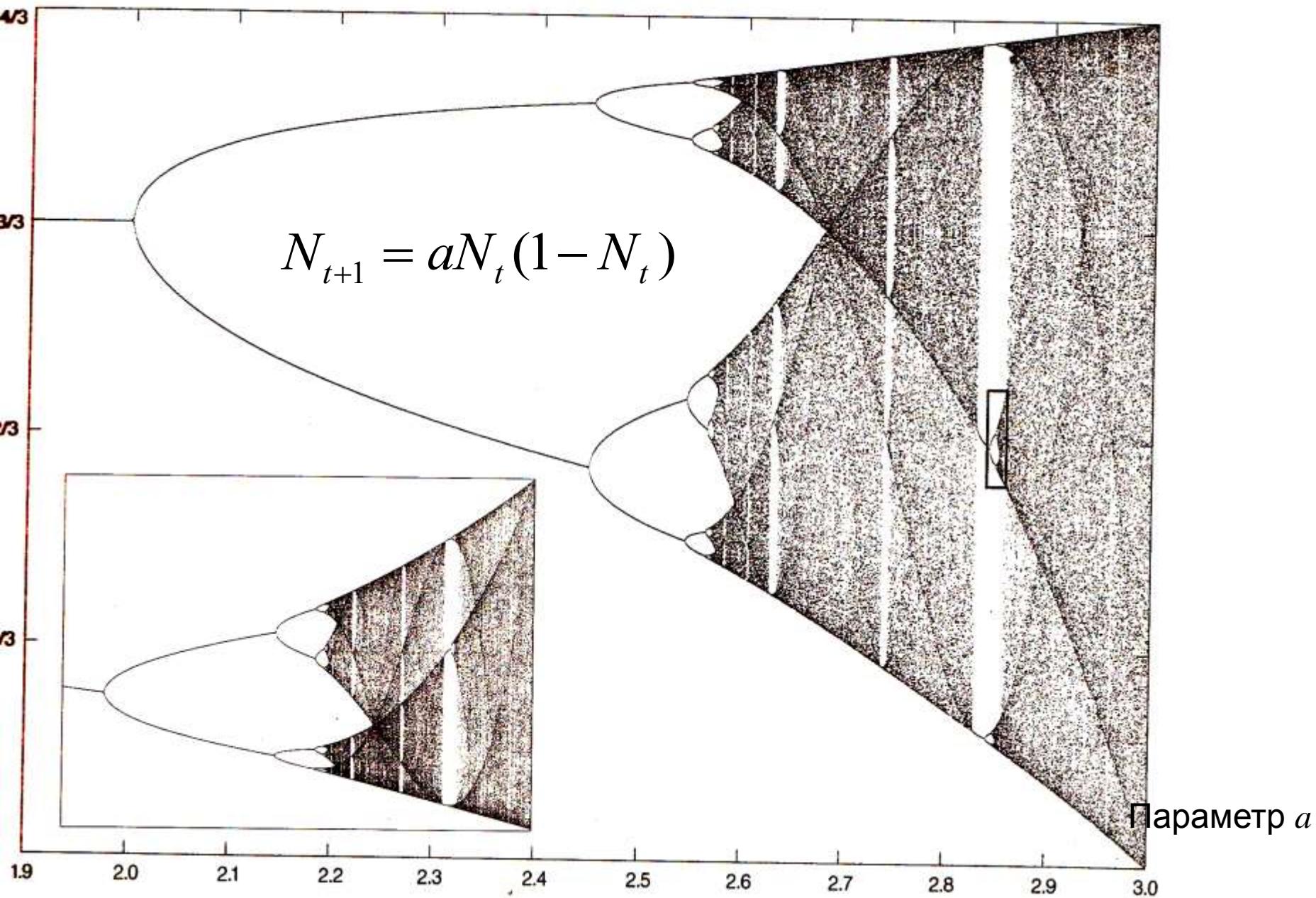
a

$$N_{t+1} = aN_t(1 - N_t)$$

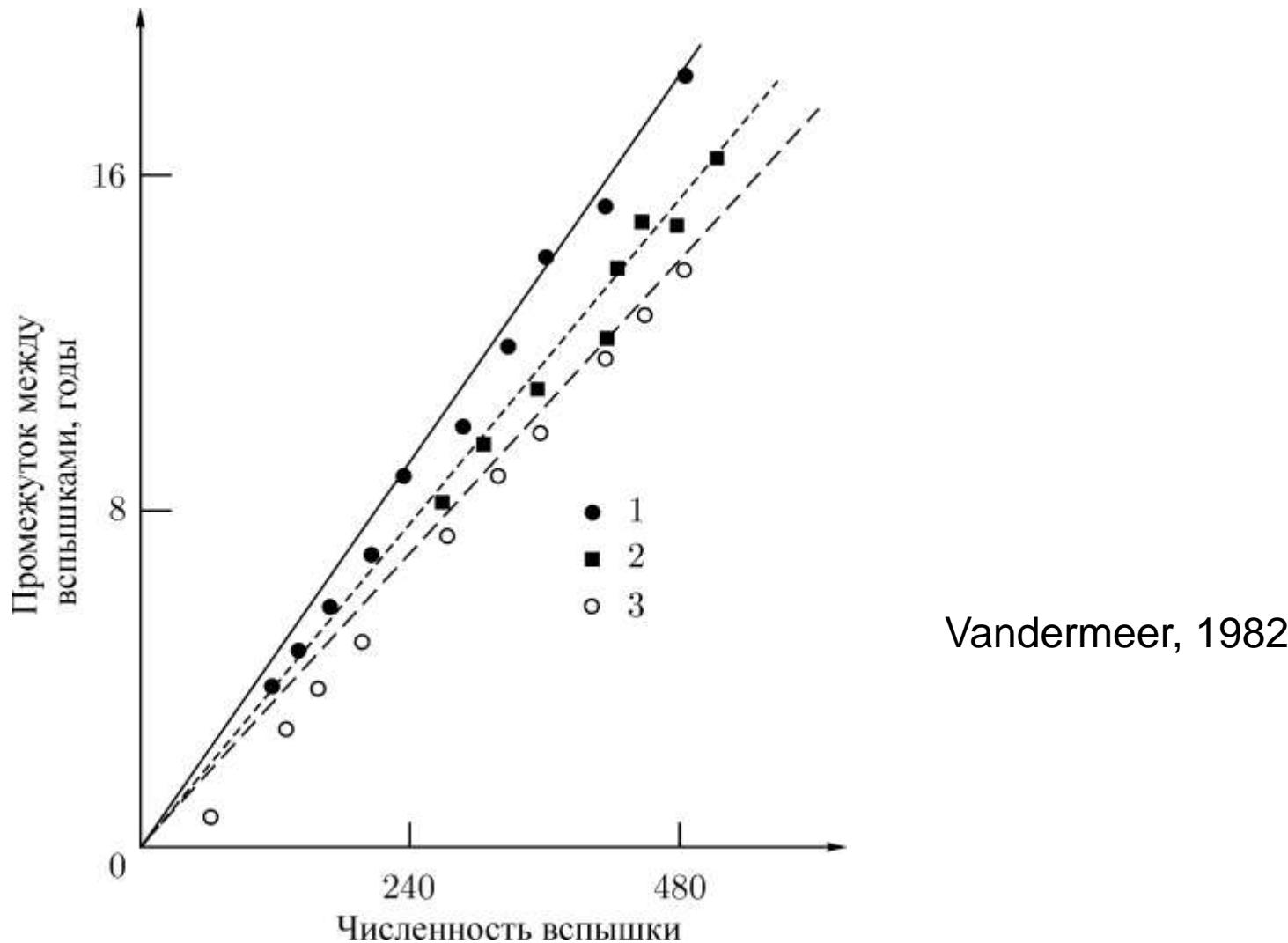
б

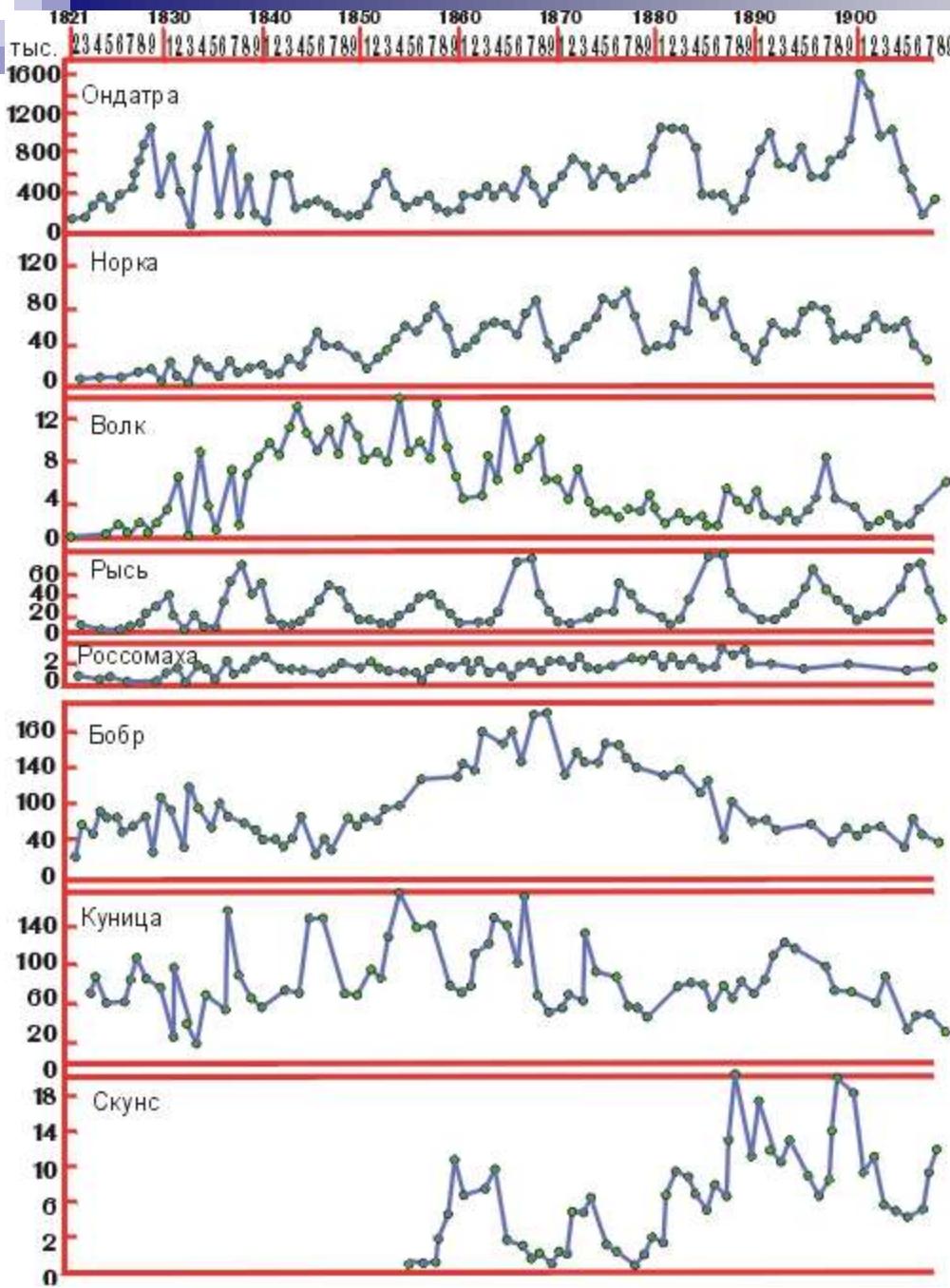
в

Бифуркационная диаграмма перехода к хаосу через удвоение периода



Если функция $F(N)$ имеет один экстремум и точку перегиба на падающей части, то чем больше амплитуда вспышки, тем длительнее интервал малых численностей популяции





Кинетические
кривые
численности
пушных зверей
по данным
компании
Гудзонова
залива.
(Сетон-Томсон,
Торонто, 1911)

Матричные модели популяций

Матричные модели возрастной структуры популяций

Пусть популяция содержит n возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени (например, t_0) популяцию можно охарактеризовать вектором-столбцом

$$\mathbf{X}(t_0) = \begin{vmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \dots \\ \dots \\ x_n(t_0) \end{vmatrix}$$

Вектор $\mathbf{X}(t_1)$,

характеризующий популяцию в следующий момент времени, например, через год, связан с вектором $X(t_0)$ через матрицу перехода L :

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0)$$

Установим вид матрицы L (матрица Лесли)

Из всех возрастных групп выделим те, которые производят потомство. Пусть их номера будут $k, k+1, \dots, k+p$.

Предположим, что за единичный промежуток времени особи i -й группы переходят в группу $i+1$, от групп $k, k+1, \dots, k+p$ появляется потомство, а часть особей от каждой группы погибает.

Потомство, которое появилось за единицу времени от всех групп, поступает в группу 1.

$$x_1(t_1) = \sum_{i=k}^{k+p} a_i x_i(t_0) = a_k x_k(t_0) + a_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + a_{k+p} x_{k+p}(t_0)$$

Вторая компонента

получается с учетом двух процессов. Первый – переход особей, находившихся в момент в первой группе, во вторую. Второй процесс - возможная гибель части из этих особей. Поэтому вторая компонента $x_2(t_1)$ равна не всей численности $x_1(t_0)$, а только некоторой ее части

$$\beta_1 x_1(t_0) \quad 0 < \beta_1 < 1$$

Последняя возрастная группа

Предположим, что все особи, находившиеся в момент t_0 в последней возрастной группе к моменту t_1 погибнут. Поэтому последняя компонента вектора $\mathbf{X}(t_1)$ составляется лишь из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы.

$$x_n(t) = \beta_{n-1} x_{n-1}(t), \quad 0 < \beta_n < 1$$

Вектор численностей
возрастных групп в момент
времени t_1 представим в виде

$$\mathbf{X}(t_1) = \begin{vmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ \vdots \\ x_n(t_1) \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \sum_{i=1}^{k+p} a_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \vdots \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{vmatrix}$$

Вектор $\mathbf{X}(t_1)$ получается умножением вектора $\mathbf{X}(t_0)$ на матрицу $\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0)$

$$\mathbf{L} = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a_k & a_{k+1} & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \beta_{n-1} & 0 \end{vmatrix}$$

Матрица Лесли

Вектор, характеризующий структуре популяции на k -м шаге

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0);$$

$$\mathbf{X}(t_2) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}^2\mathbf{X}(t_0);$$

$$\mathbf{X}(t_k) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_{k-1}) = \mathbf{L}^k\mathbf{X}(t_0);$$

Пример. Популяция из 3-х возрастных групп

$$\begin{vmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ x_3(t_1) \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{vmatrix} \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{vmatrix}$$

Динамика возрастной структуры

1 год

$$\begin{vmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{vmatrix} \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{vmatrix}.$$

3 год

$$\begin{vmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{vmatrix} \begin{vmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{vmatrix}.$$

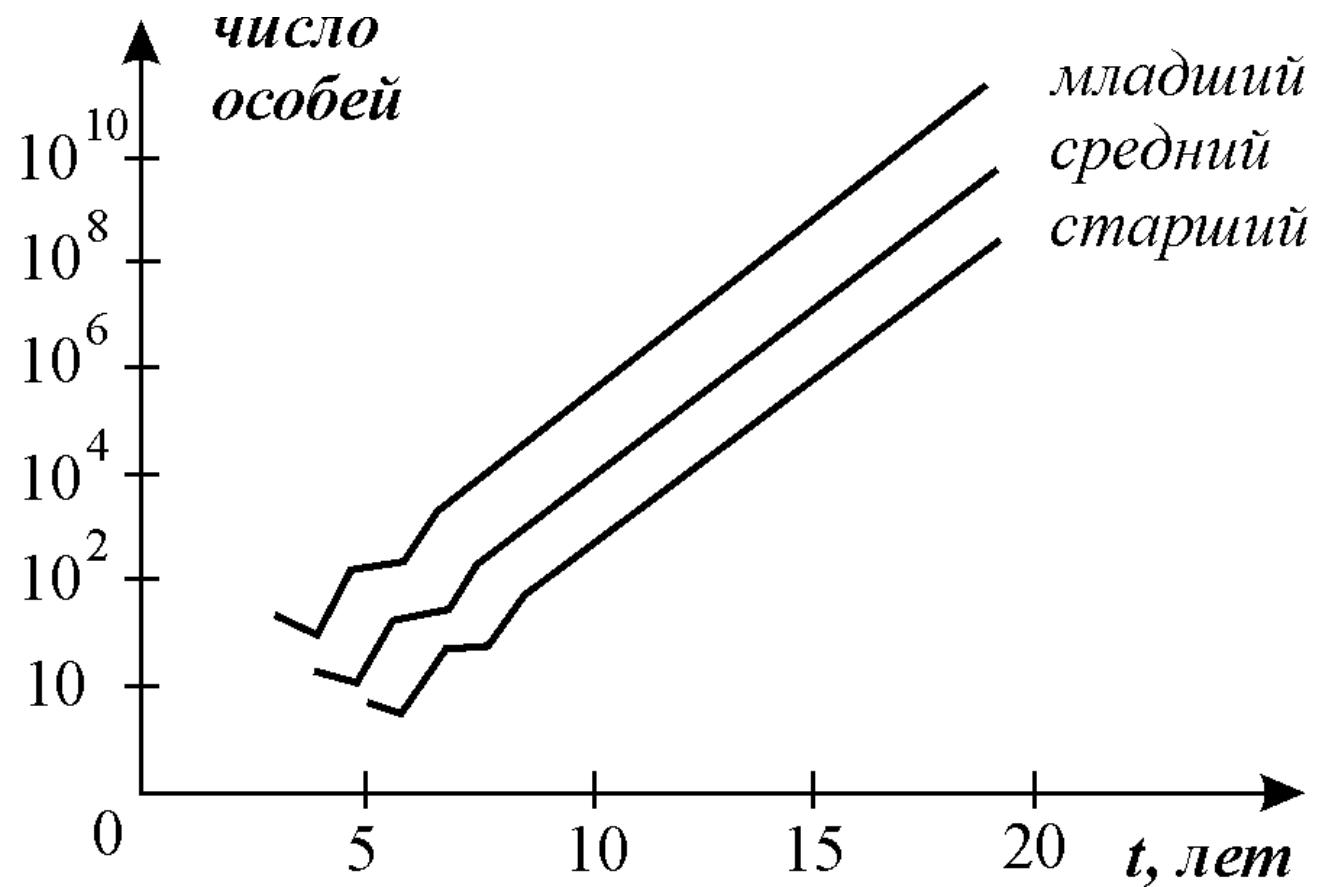
2 год

$$\begin{vmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{vmatrix} \begin{vmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{vmatrix}.$$

4 год

$$\begin{vmatrix} 24 \\ 12 \\ 0 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{vmatrix} \begin{vmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{vmatrix}.$$

Численность самок старшего, среднего и младшего возраста в зависимости от времени для первых 20 временных интервалов (Джефферс, 1981)



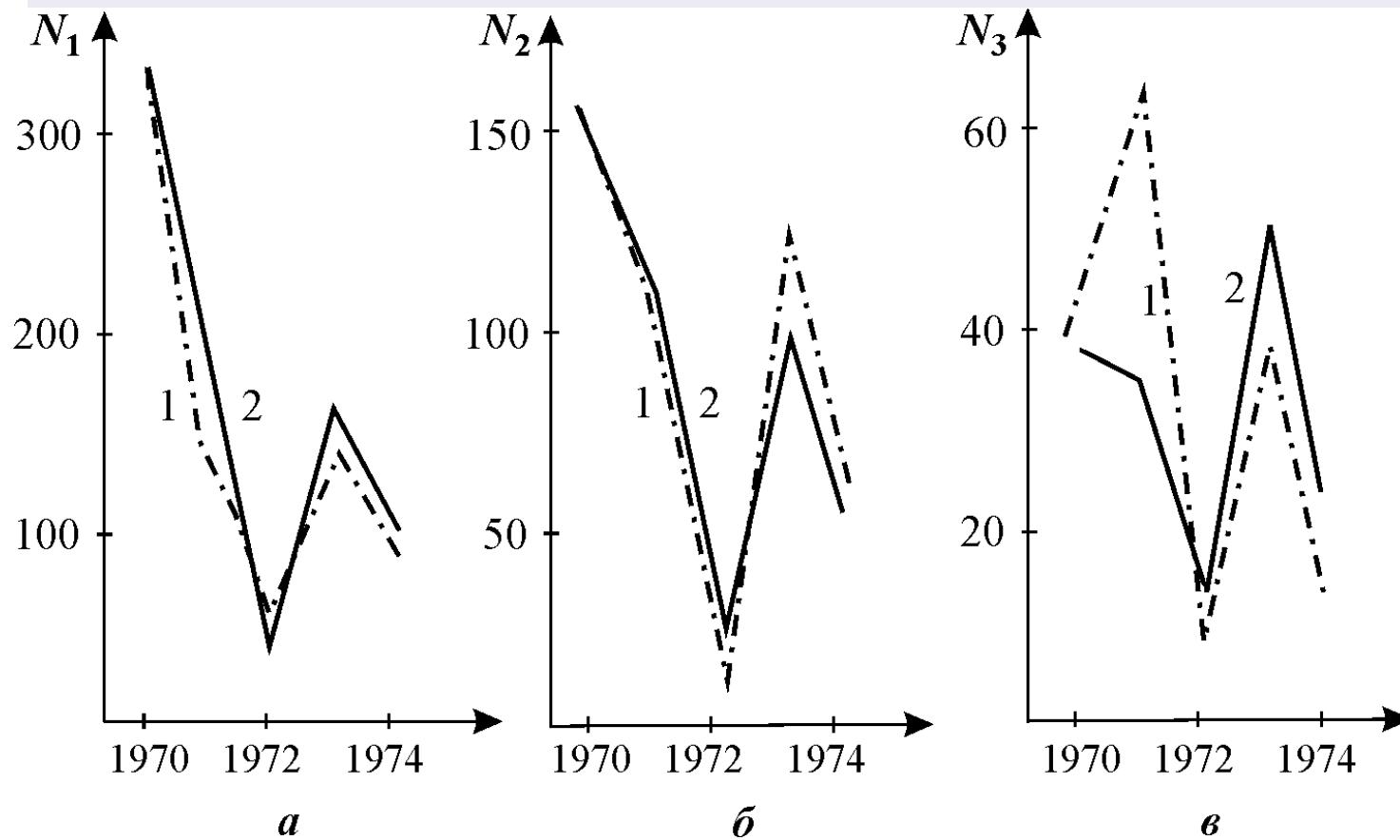
Собственное число матрицы определяет скорость роста популяции. Когда ее возрастная структура стабилизировалась

- Для любой квадратной матрицы существуют собственные числа λ
- и собственные векторы v ,
- которые удовлетворяют уравнению

- $A \times v = \lambda \times v$,

- A – квадратная матрица,
- v – вектор столбец,
- λ – скаляр, главное собственное число

■ Динамика численности ценопопуляции овсеца *Htlictotrichon* S. Для различных возрастных групп; а - проростки, прегенеративные и генеративные особи, б - субсенильные особи, в - сенильные особи. 1 - эмпирические данные, 2 - прогноз по модели Лесли. (Розенберг, 1984).

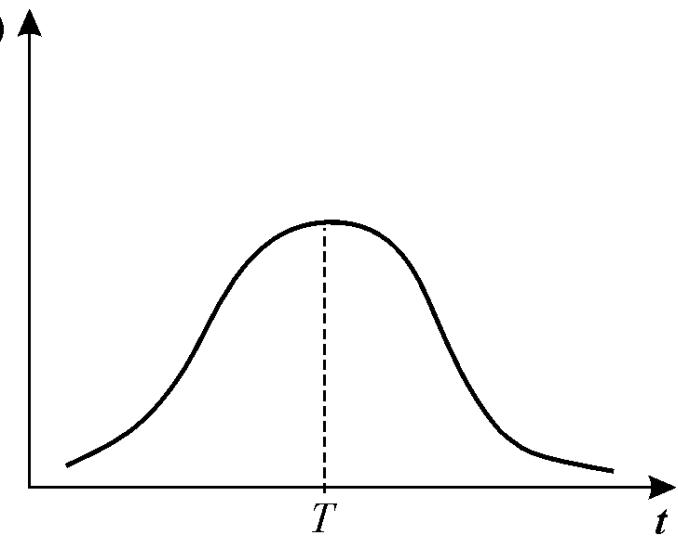


Логистическое уравнение с запаздыванием

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right].$$

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - K^{-1} \int_0^{s_0} \omega(t-s)N(s)ds \right]$$

Весовая функция распределения времени запаздывания



Вопросы

- Какое отношение имеют модели популяций к Вашей области исследований
- В каких популяциях, на Ваш взгляд, важна возрастная структура?
- Можно ли говорить о «возрастной структуре» клеточных популяций?
В каком смысле?