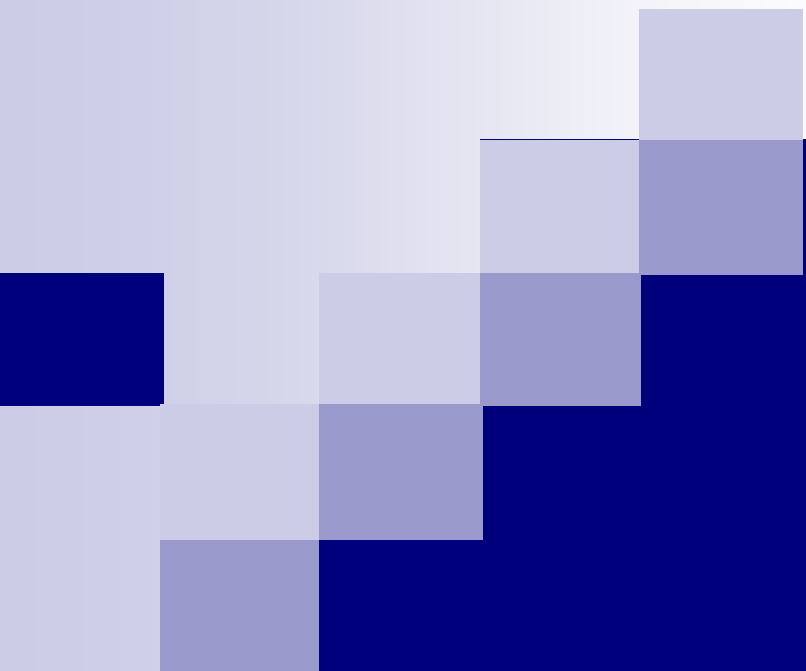


Г.Ю.Ризниченко

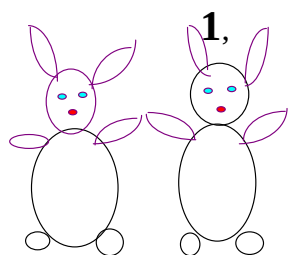


Модели популяционной динамики

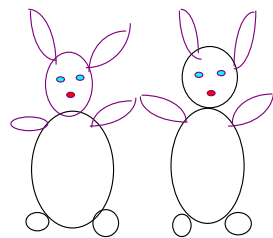
Модели одной популяции

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

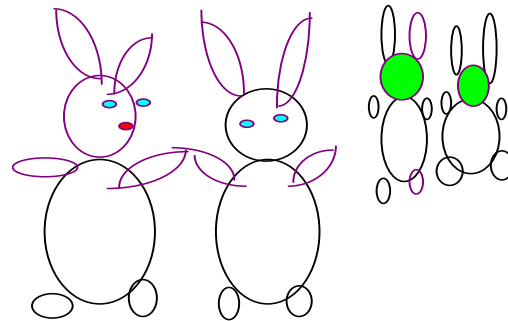
Популяционная динамика ряд Фибоначчи



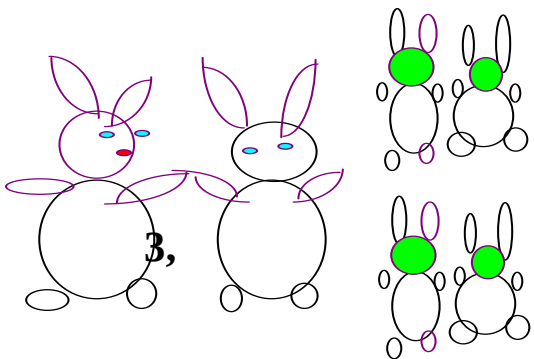
1



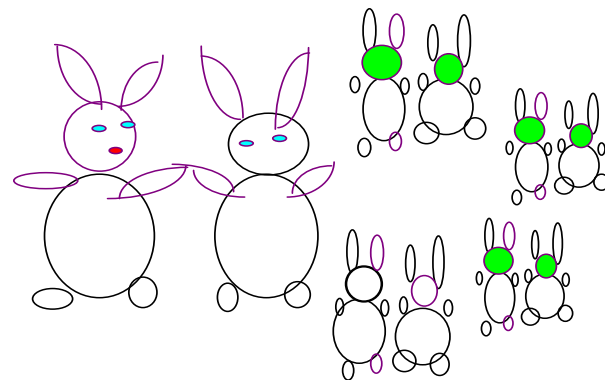
1



2



3



5

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



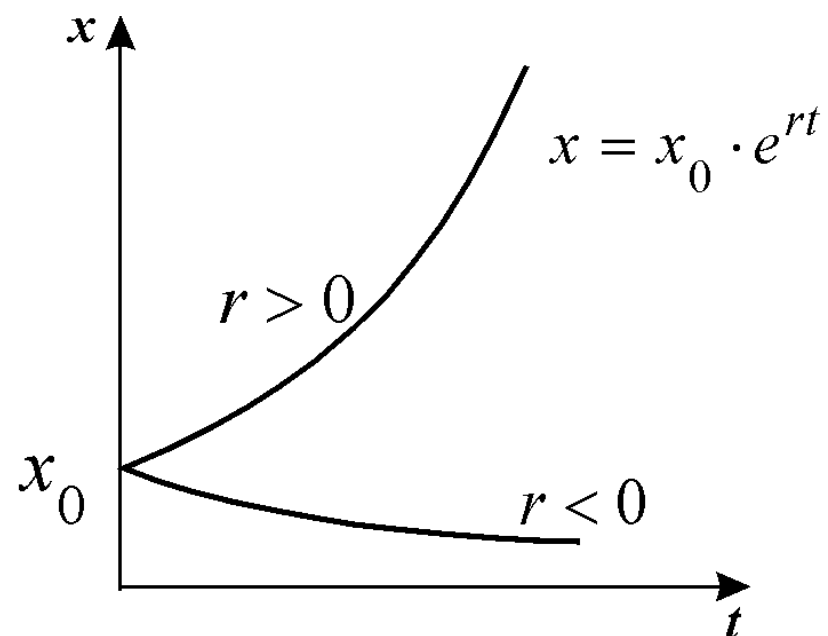
*Thomas Robert
Malthus*

1766-1834

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

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

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



Уравнение логистического роста (Ферхюльст, 1845)

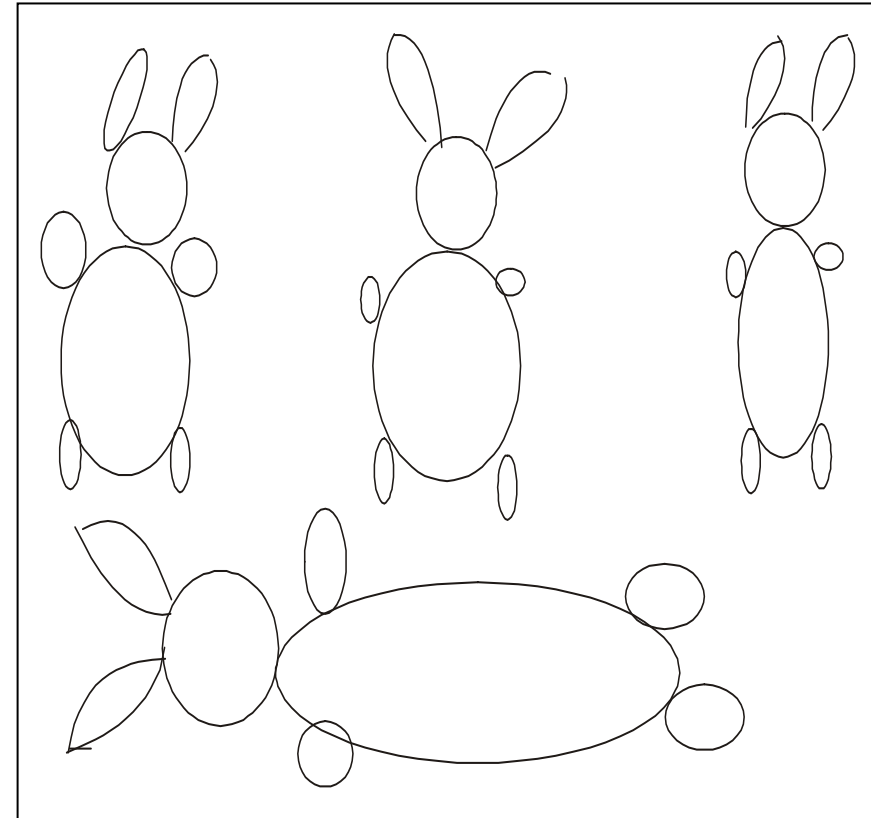
Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. Et Phys.* **10**: 113-121, 1838



1804-1849

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

r – константа скорости роста
 K – емкость экологической
НИШИ



K – системный фактор

Уравнение Ферхюльста

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

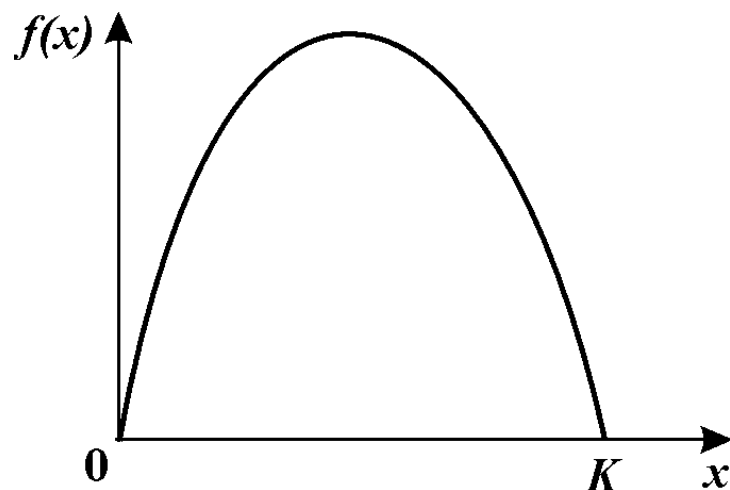
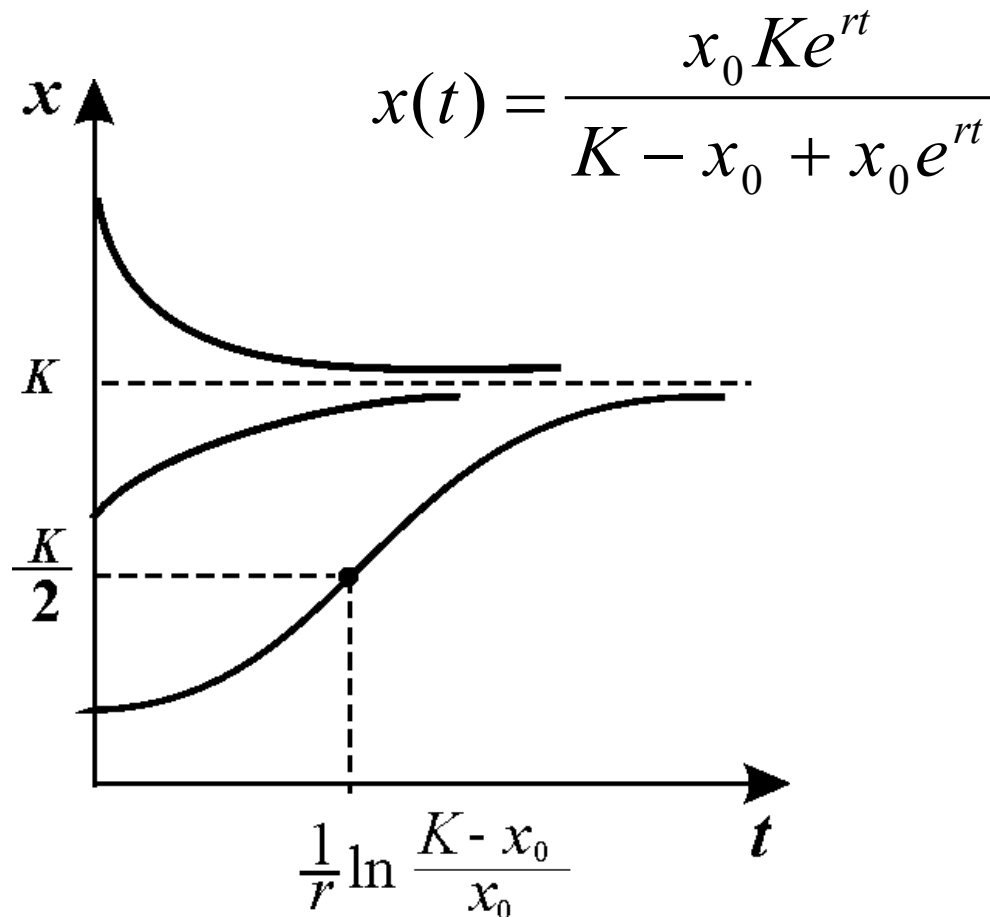


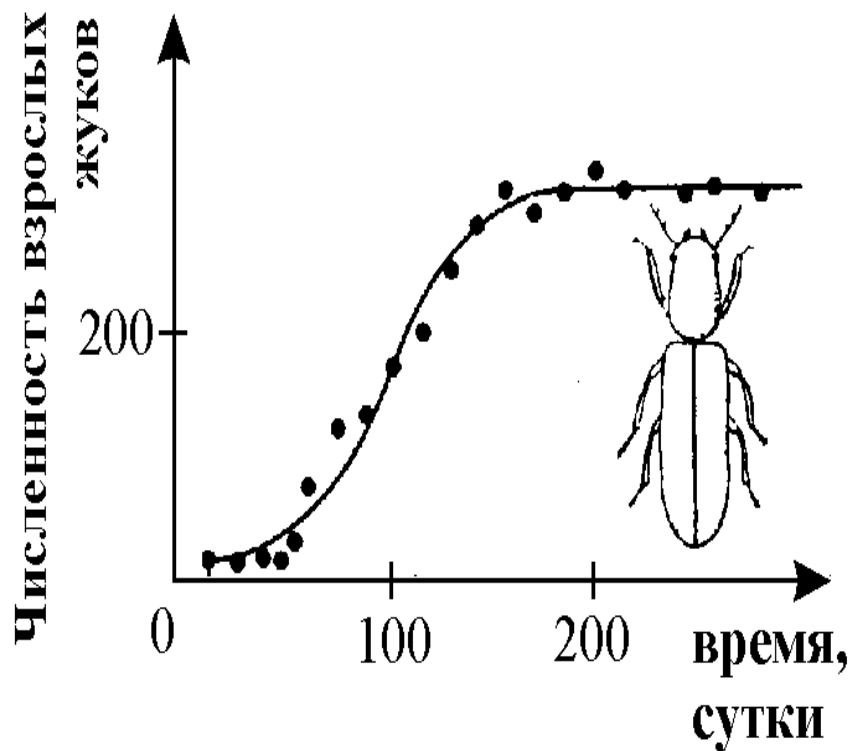
График функции $f(x)$



Поведение x во времени

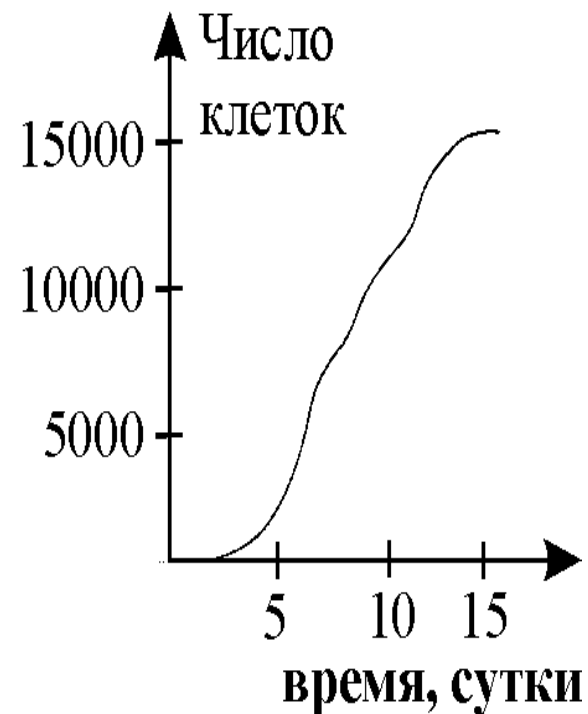
Ограниченный рост (уравнение Ферхюльста)

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



a

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

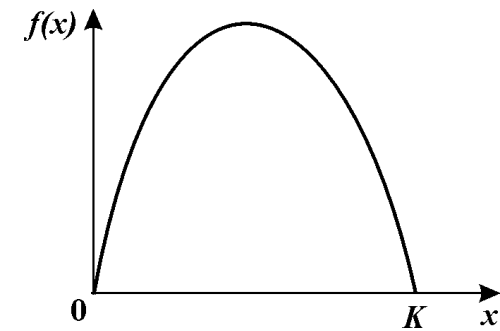
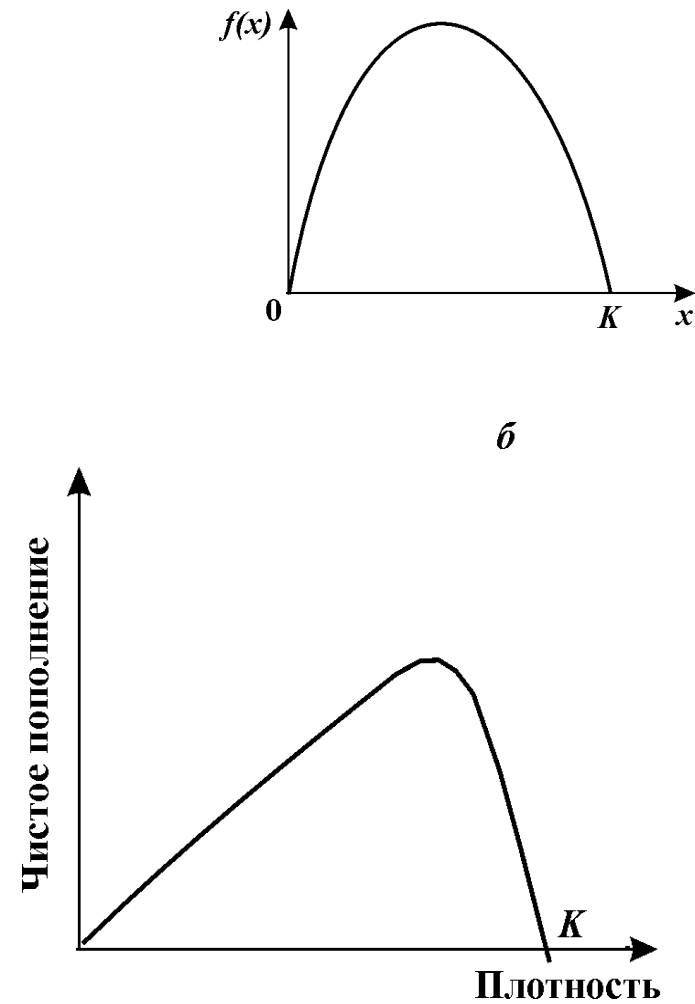
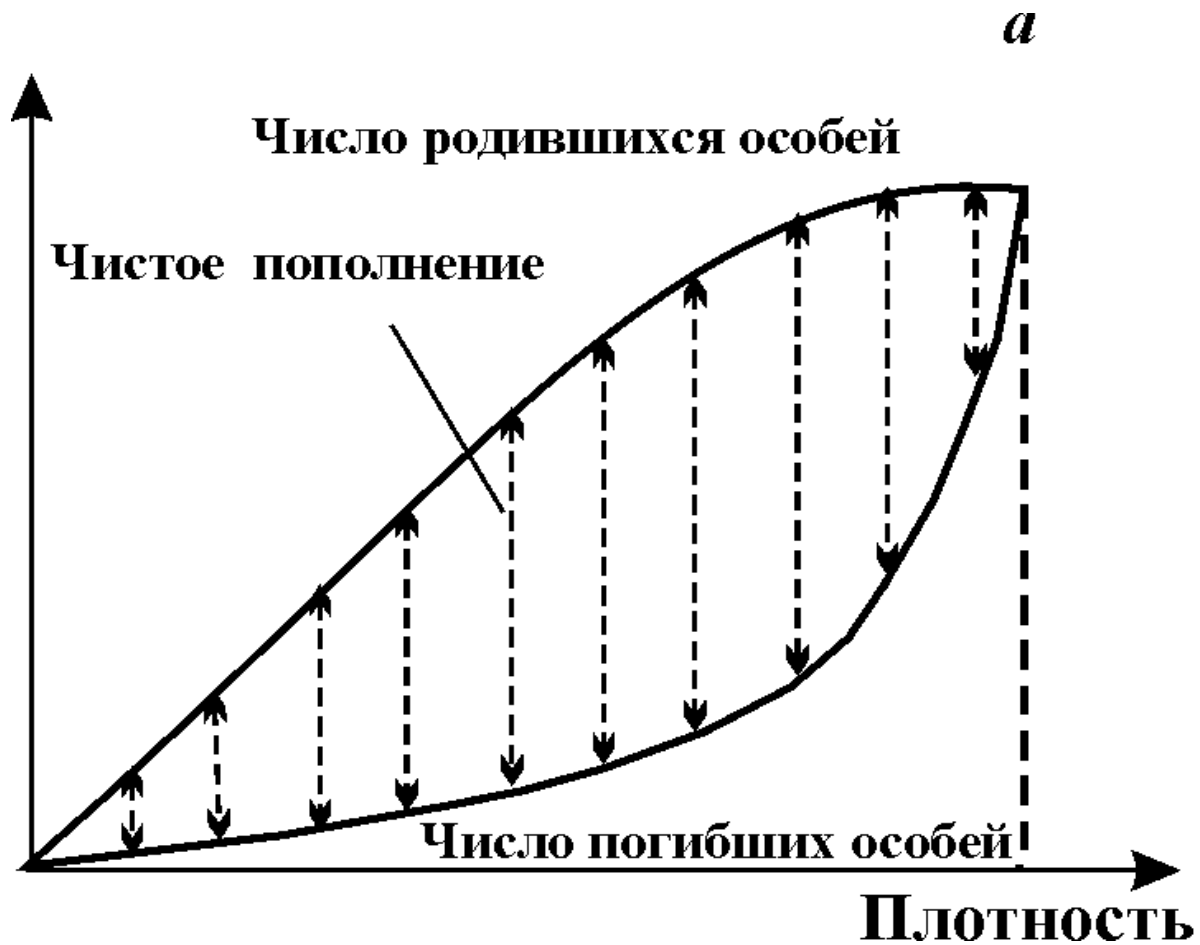


б

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

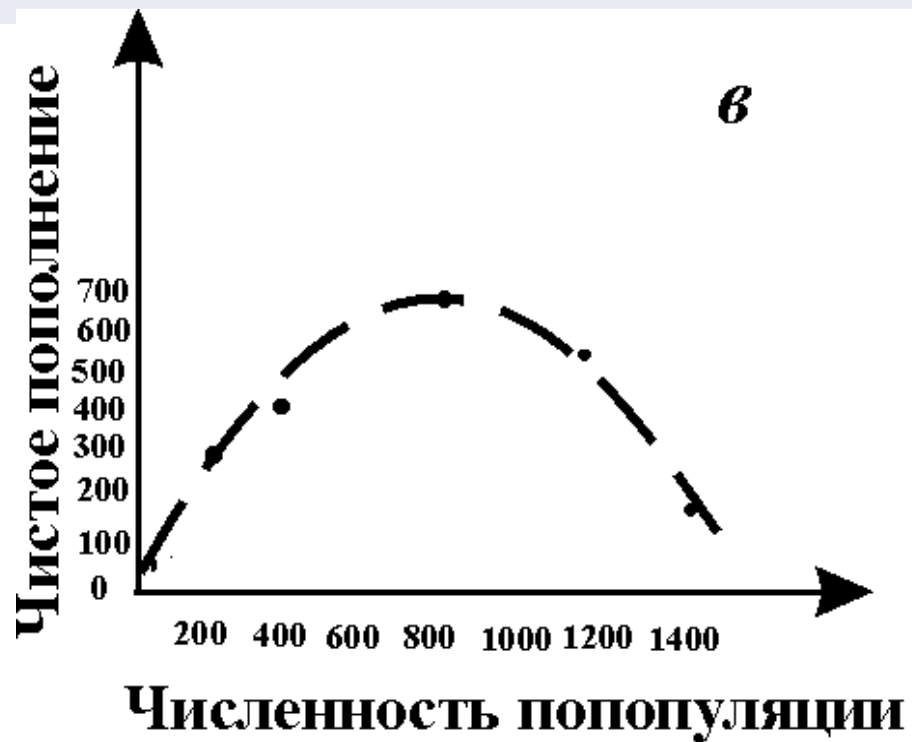
$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Кривые пополнения



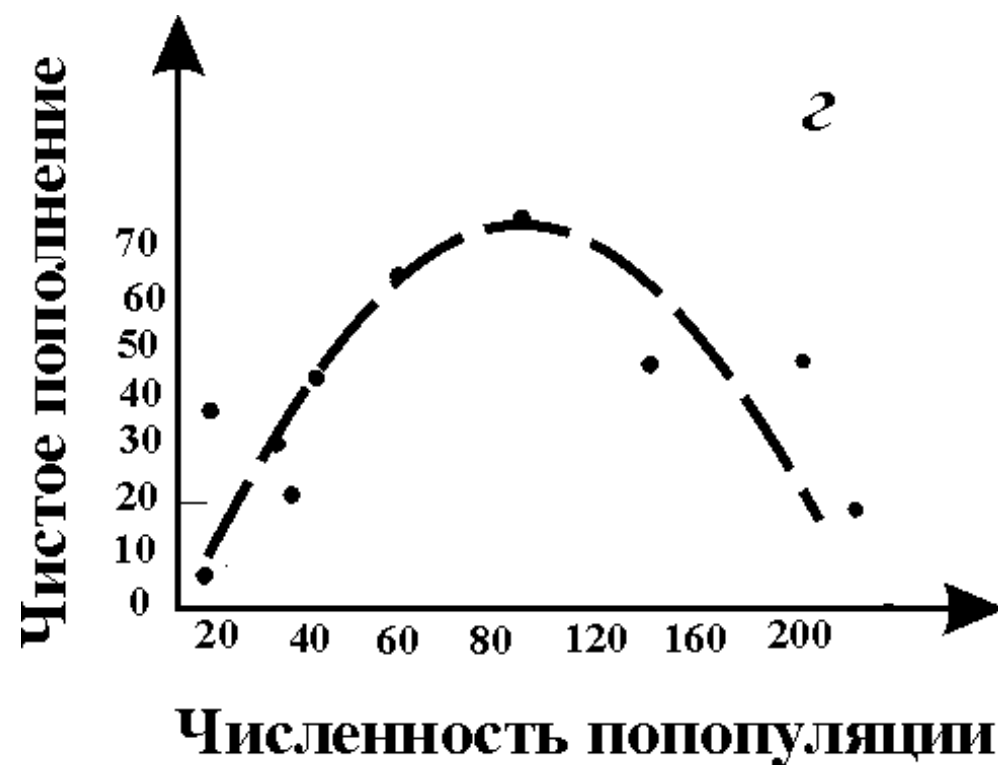
М.Бигон, Дж.Харпер, К.Таусенд
«Экология. Особи, популяции и сообщества»
т.1,2 М., Мир 1989

Примеры кривых пополнения (1)



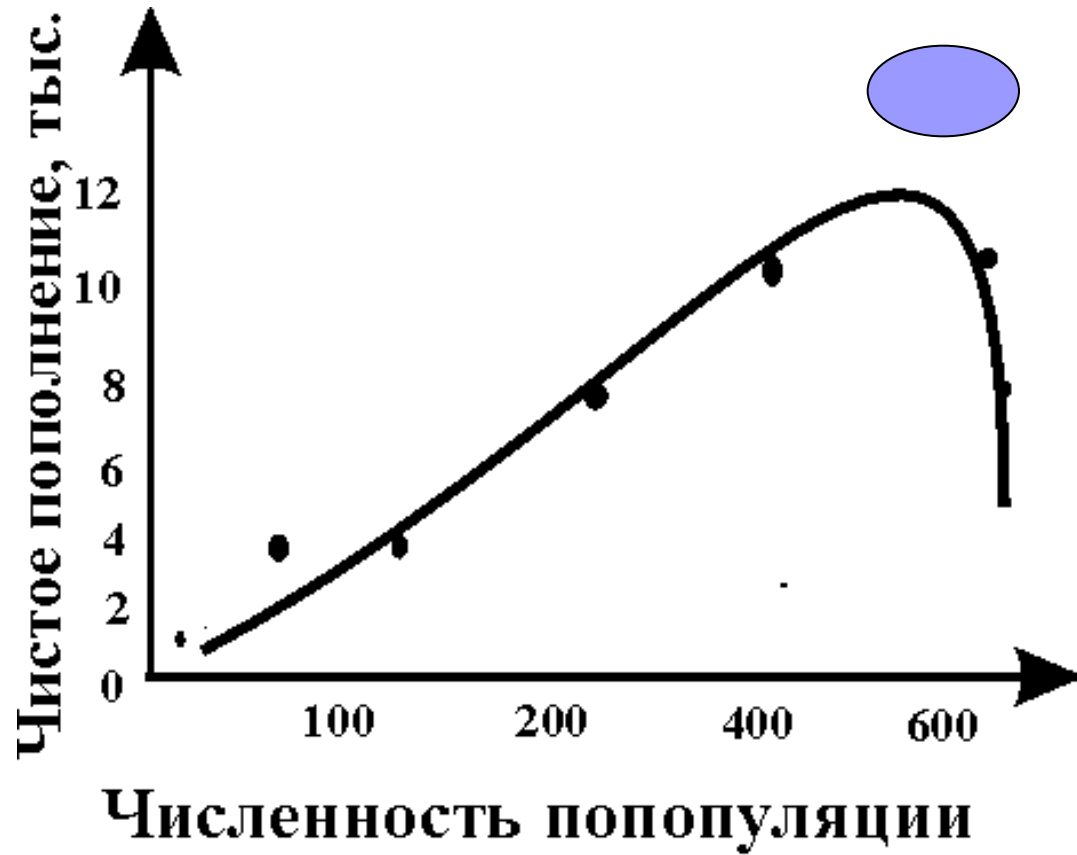
численность
фазана
обыкновенного
на о. Протекшн -
Айленд
после его
интродукции в
1937 г.
(Einarsen, 1945);

Примеры кривых пополнения (2)



экспериментальная
популяция
плодовой мушки
Drosophyla
melanogaster
(Pearl, 1927)

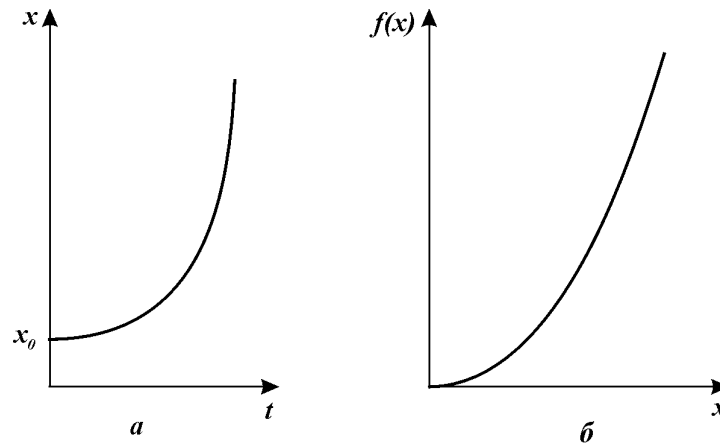
Примеры кривых пополнения (3)



оценка
численности
арктического
финвала
(Allen, 1972)

Учет двуполого размножения

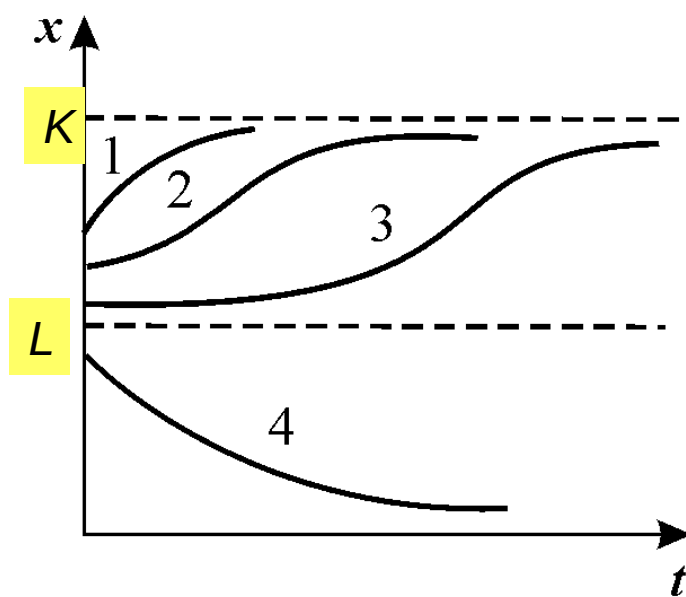
$$\frac{dx}{dt} = rx^2$$



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

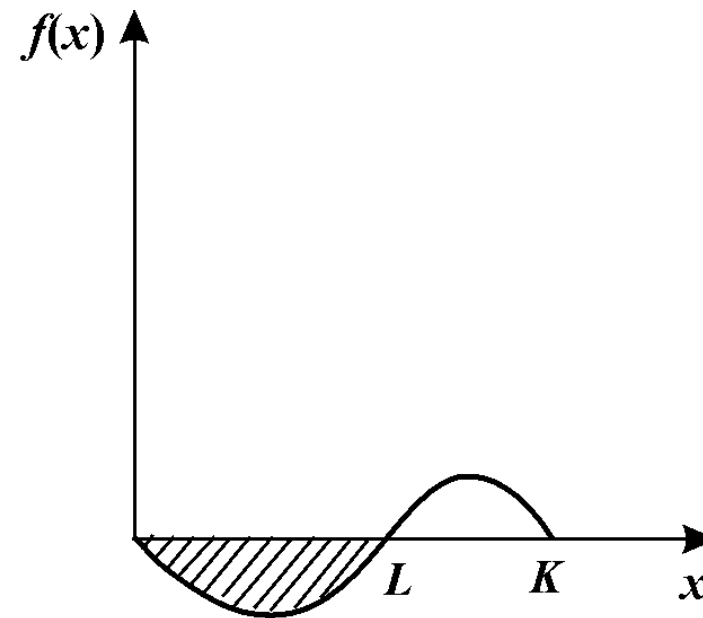
При низких плотностях скорость размножения пропорциональна вероятности встреч.
При высоких – числу самок в популяции.

Наименьшая критическая численность



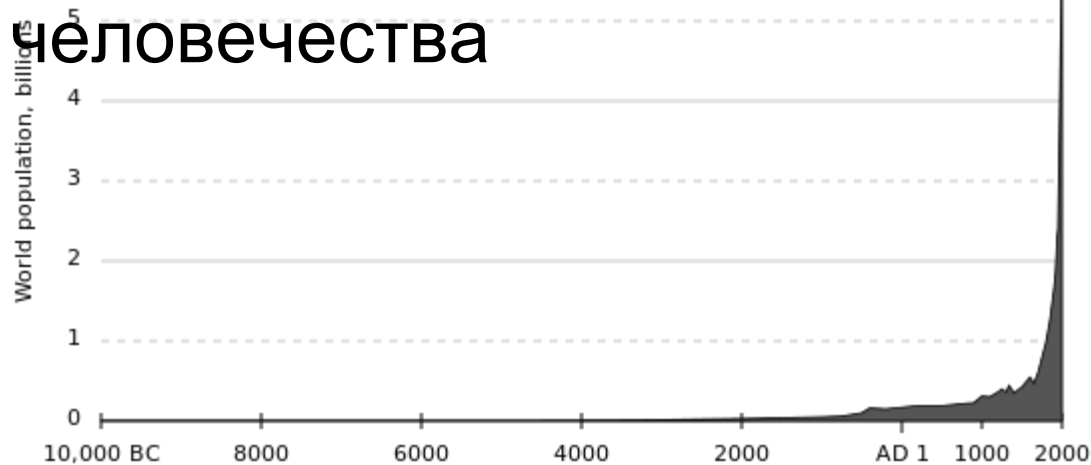
a

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



b

Закон гиперболического роста человечества



- [Foerster, H. von](#), P. Mora, and L. 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. — С. 1291—1295.



Хайнц фон
Фёрстер
1911-2002
Физик, математик,
демограф



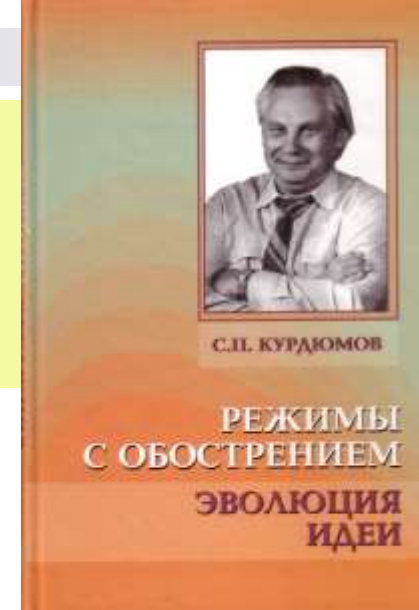
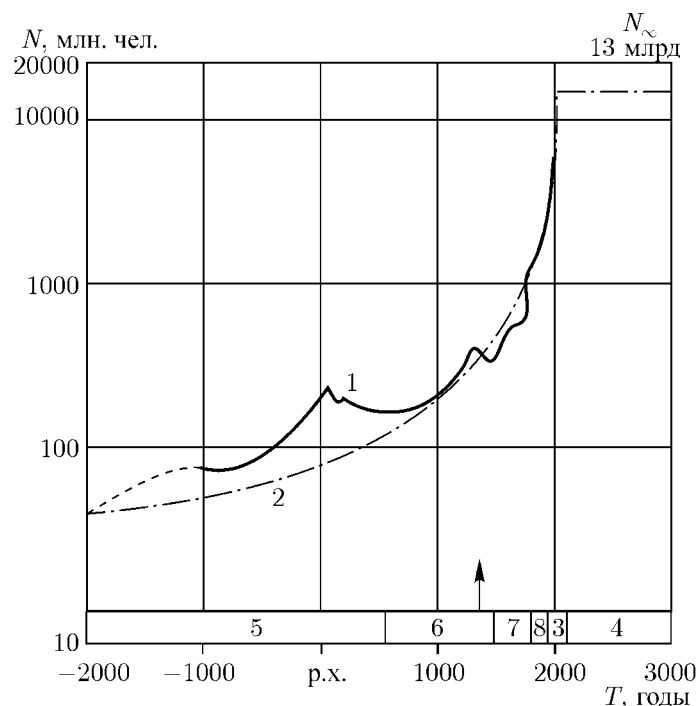
Сергей Петрович
Капица (1928-2012)

Общая теория
роста человечества 1999

Г.Ю.Ризниченко, А.Б.Рубин
Биофизическая динамика
продукционных процессов
Глава 8
Изд. РХД, 2004;
Изд. Юрайт 2016, часть 2

Динамика численности человечества

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

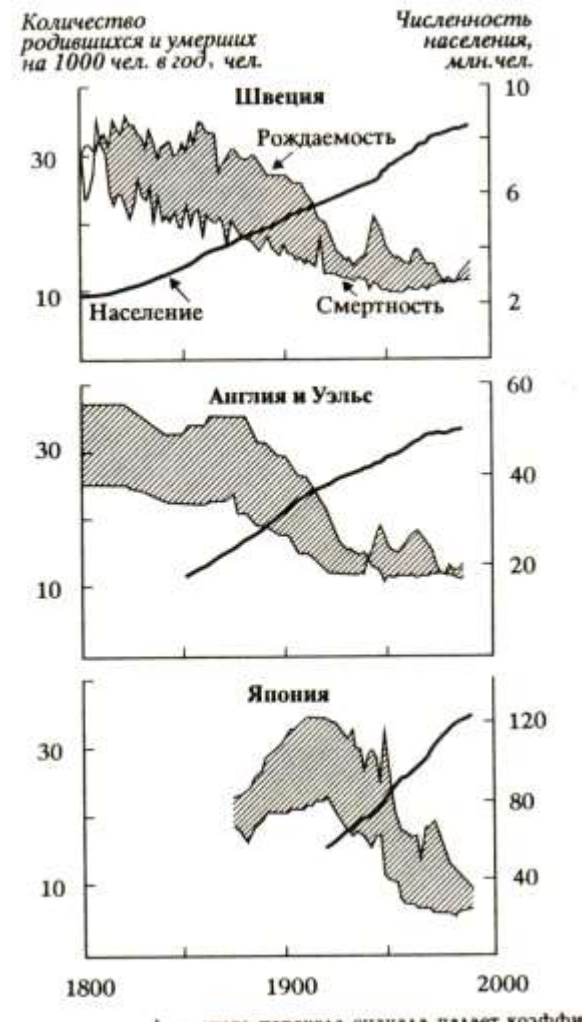
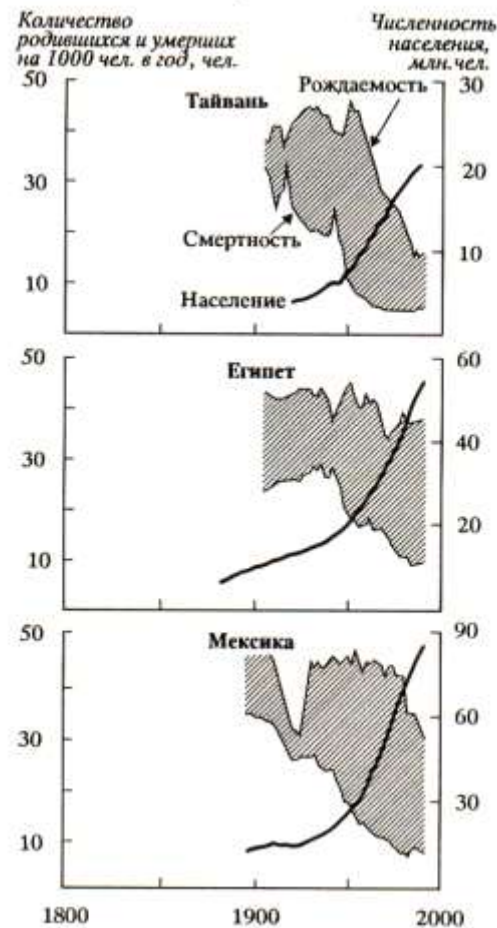
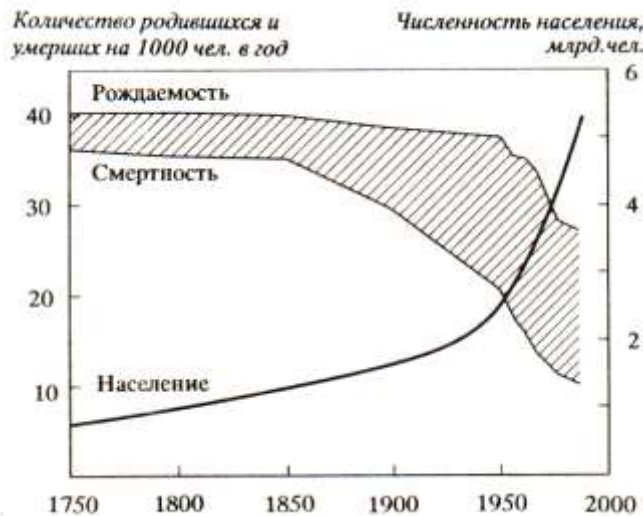


Сергей
Павлович
Курдюмов
1929-2004

- каждую секунду рождается 21 и умирает 18 человек, население Земли ежедневно увеличивается на двести пятьдесят тысяч человек

$$N = \frac{C}{T_1 - T} = \frac{200 \times 10^9}{2025 - T}, \quad (1)$$

Прирост численности населения (пополнение)



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

С учетом демографического перехода

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

$$C = 186 \times 10^9 \text{ лет}, T_1 = 2007 \text{ год}, \tau = 42 \text{ года},$$

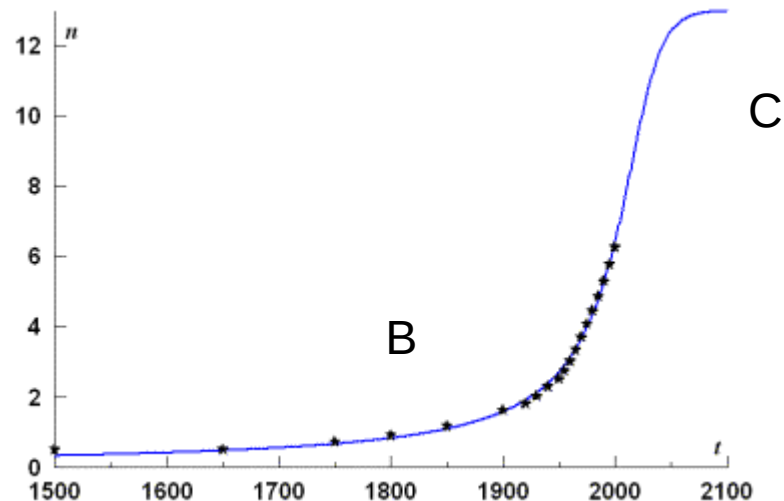
$$K = \sqrt{C/\tau} = 67000.$$

n_t – численность на
момент
демографического
перехода

$$\frac{dn}{dt} = \frac{n^2(n_t - n)}{C / n_t}$$

А.Подлазов

Численность человечества



В первой - эпохе А, длительностью 2,8 миллиона лет - происходит линейный рост, переходящий затем в гиперболический рост эпохи В, который завершается после 1965 года демографическим переходом С.

После демографического перехода прирост численности на протяжении жизни поколения становится сравнимым с самим населением мира. И численность начнет стремиться к асимптотически стабилизированному режиму эпохи С, то есть неуклонно приближается к пределу в 14 миллиардов. Это в 2,5 раза больше, чем в настоящее время.

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

АЗБУКА СИСТЕМНОГО МЫШЛЕНИЯ. Бином 2011

Принятие мер в 1980 году

Тренды 1970 х

Состояние мира



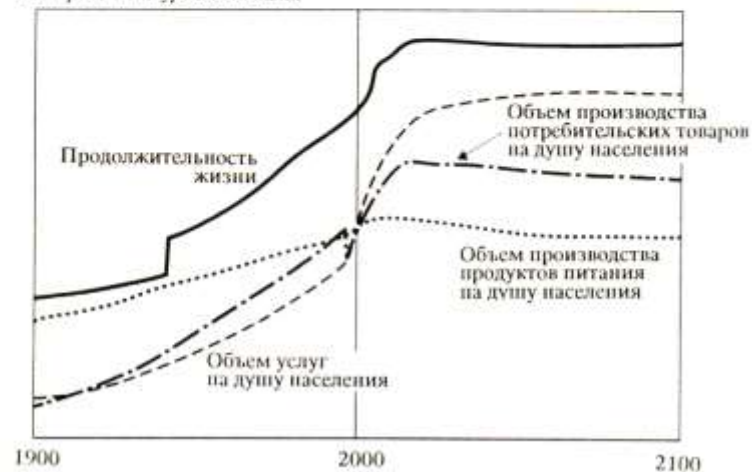
Материальный уровень жизни



Состояние мира



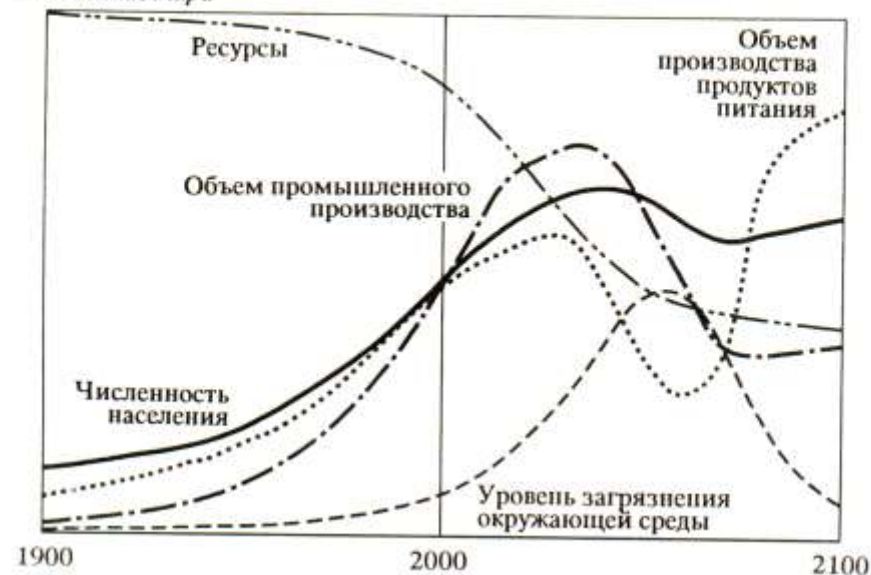
Материальный уровень жизни



Принятие мер в 2015 году

Запаздывание в
принятии мер
предотвращения
кризиса

Состояние мира



Материальный уровень жизни



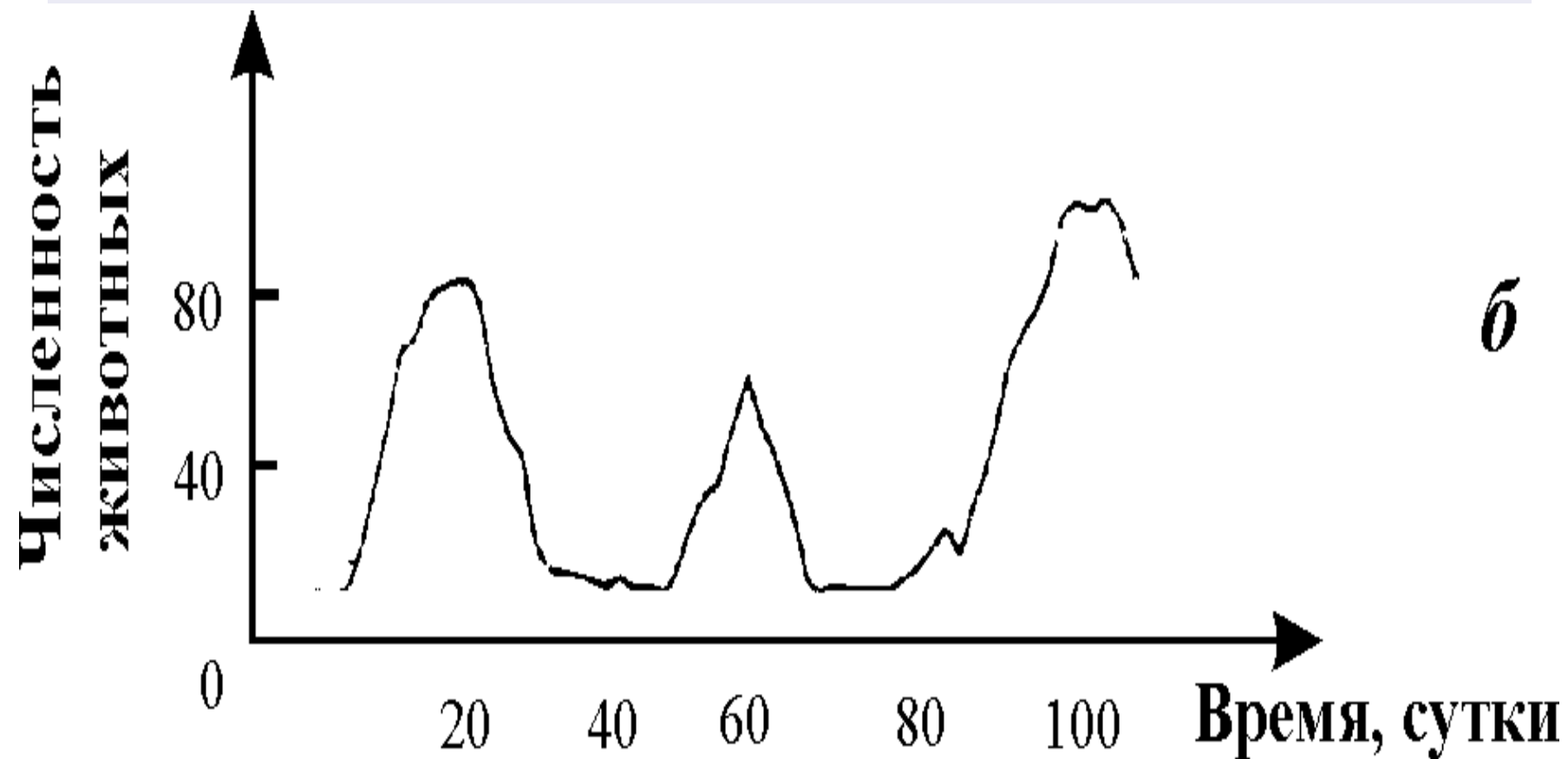
Динамика численности популяции

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

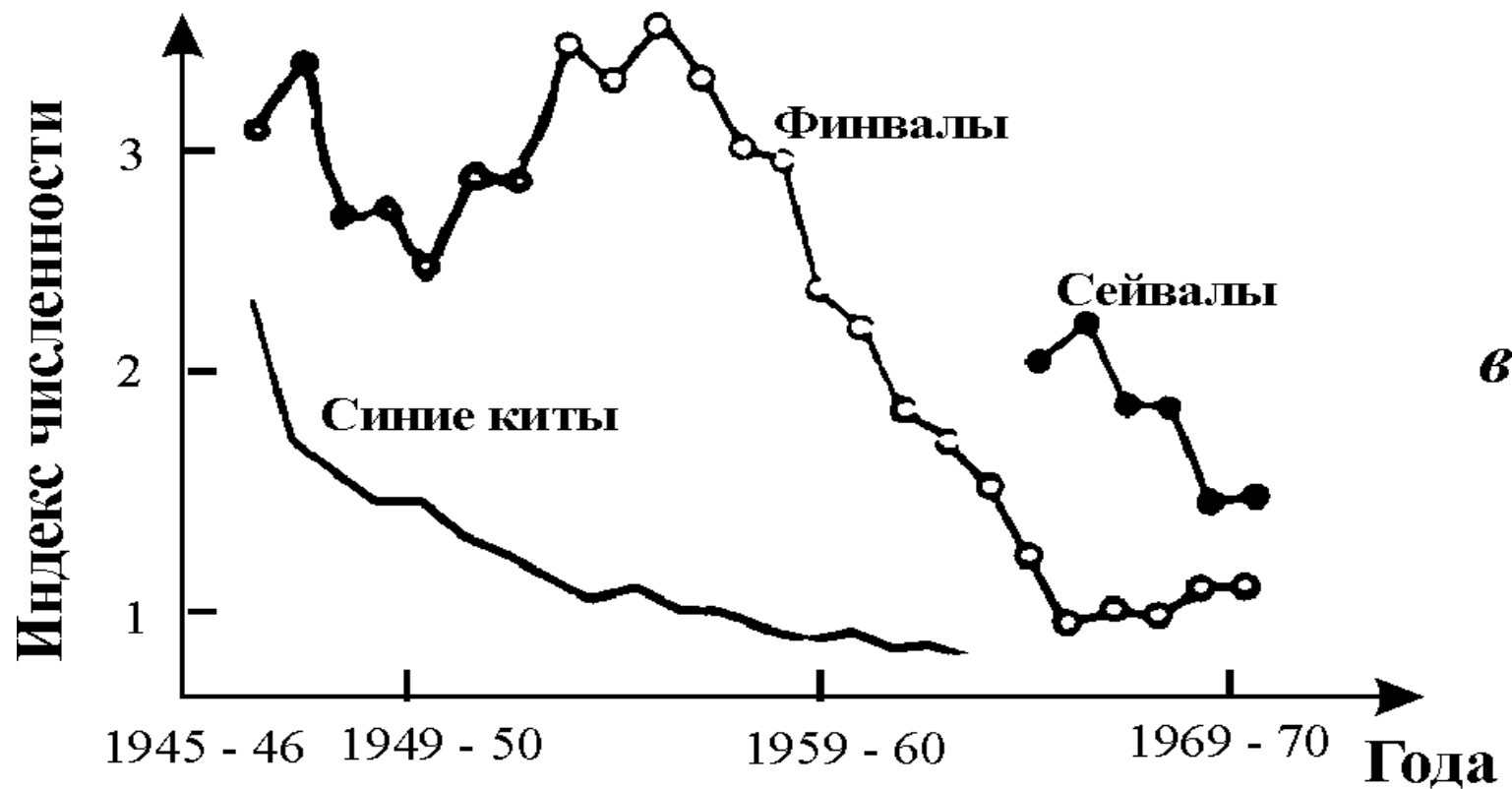
Численность поголовья овец на
острове Тасмания (*Davidson, 1938*)



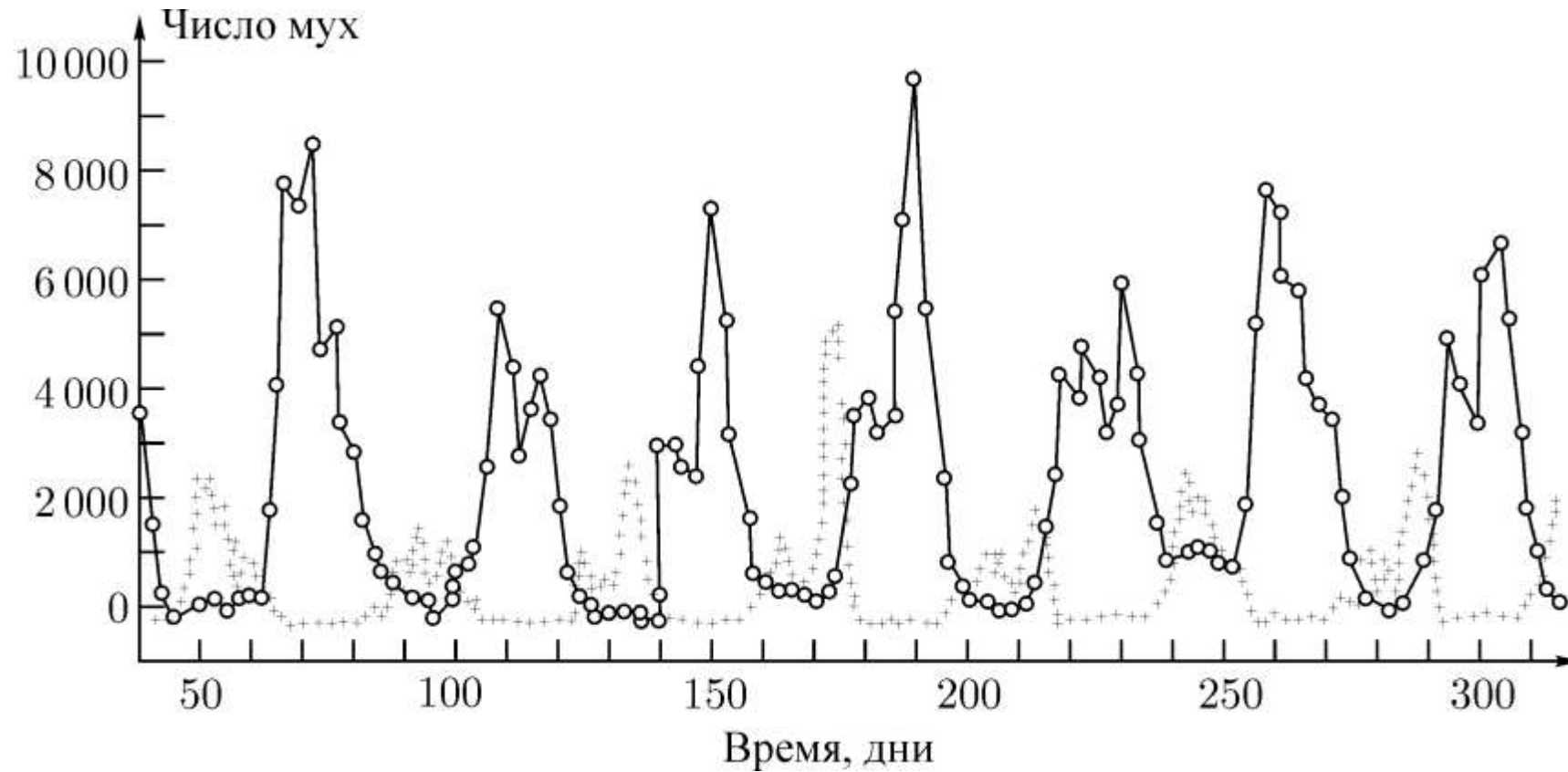
Изменение численности *Daphnia magna* (Frall, 1943)



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

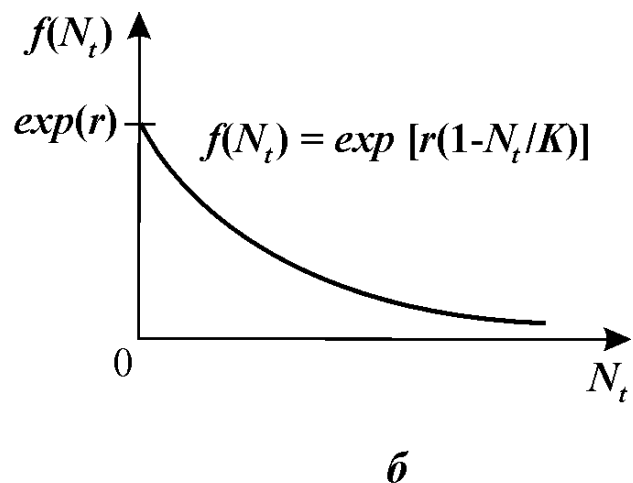
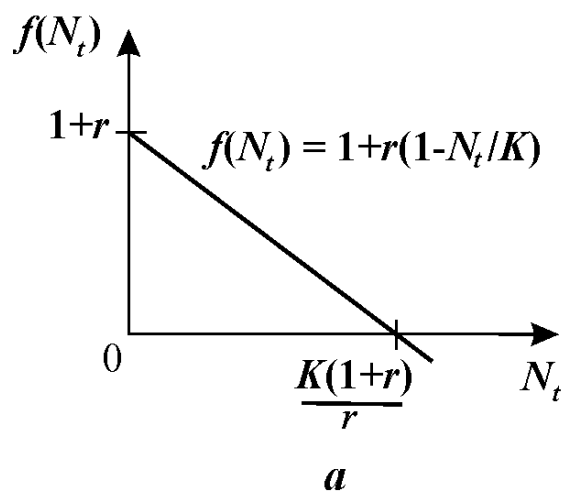
Монотонный и немонотонный рост
Колебания
хаос

Дискретный аналог логистического уравнения

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

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

$$N_{t+1} = N_t \cdot f(N_t).$$

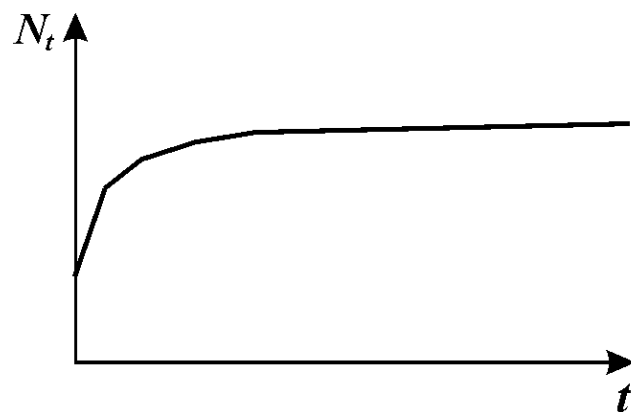
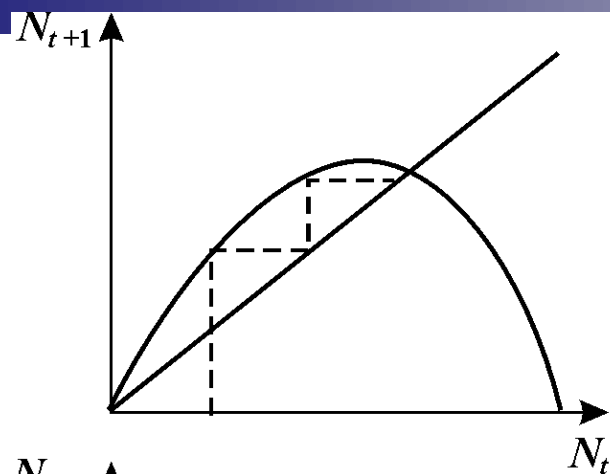


(Moran, 1950)
для численности
насекомых и
(Ricker, 1952) для
рыбных популяций.

Robert May. 1976.
Simple mathematical
model with very
complicated dynamics.
Nature 261, p.459

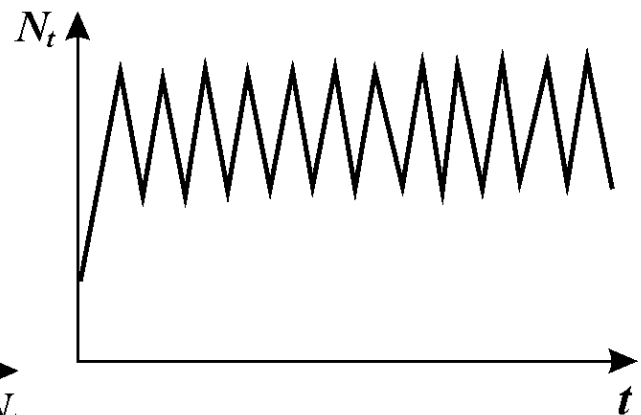
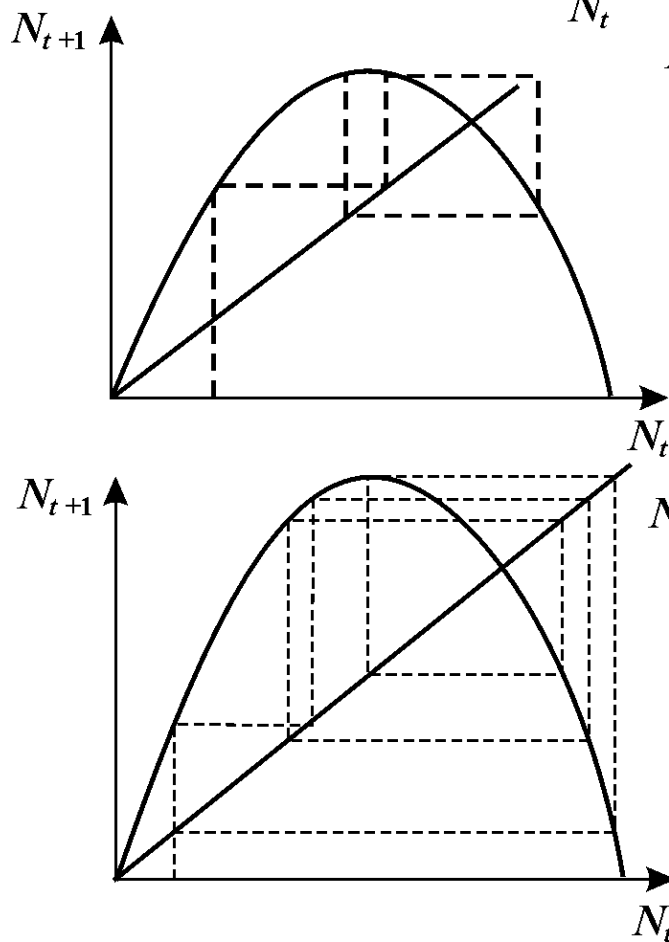


- Вероятно, для всех нас было бы гораздо лучше, если бы не только при обучении или в научной работе, но и в повседневной политической и экономической жизни как можно большее число людей поняло, что простые динамические системы не обязательно демонстрируют простое поведение.

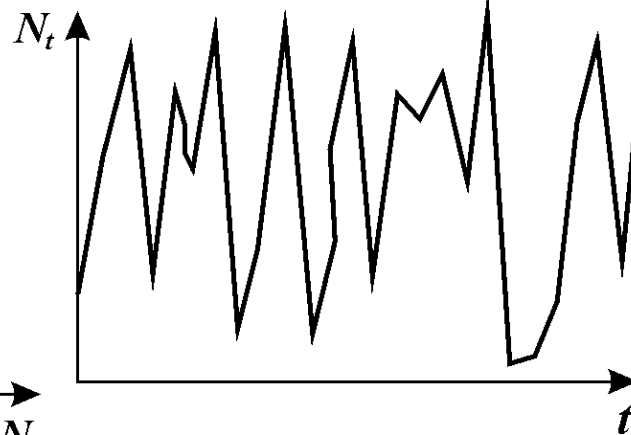
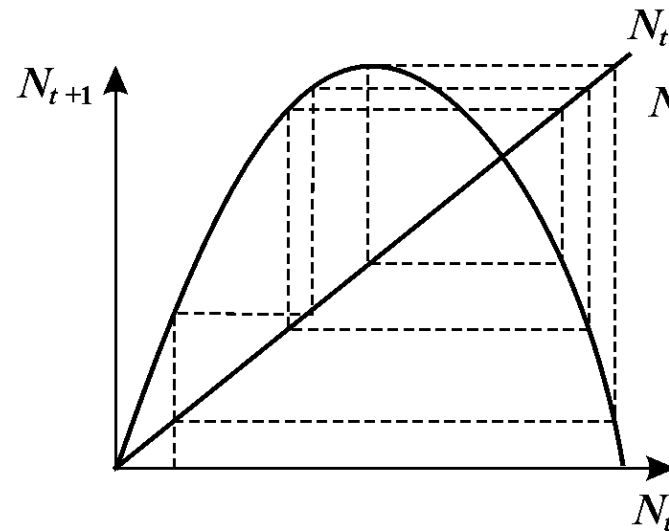


а Квадратичное отображение

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

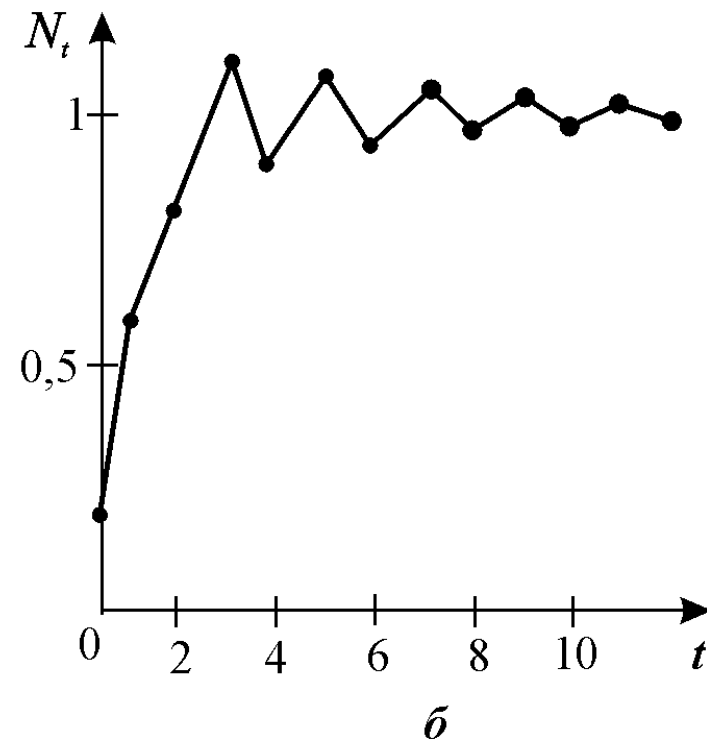
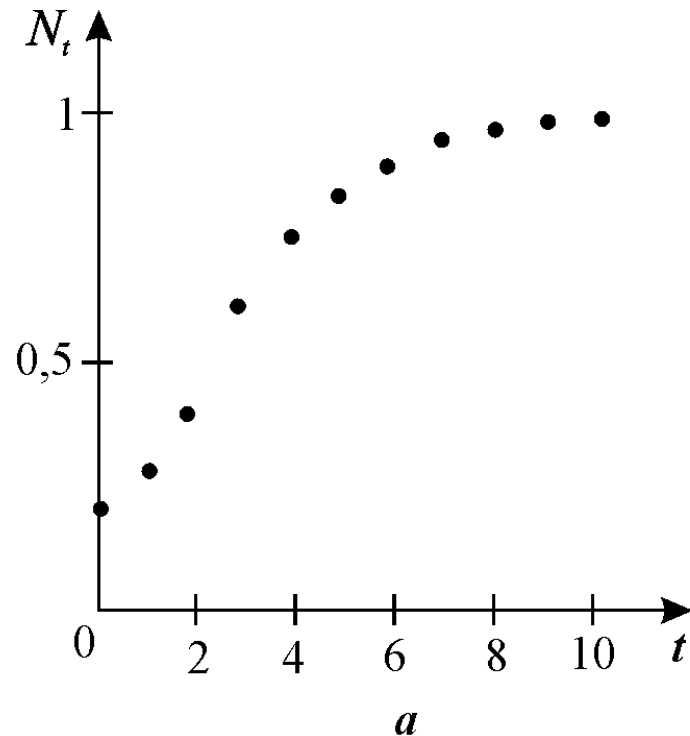


б



в

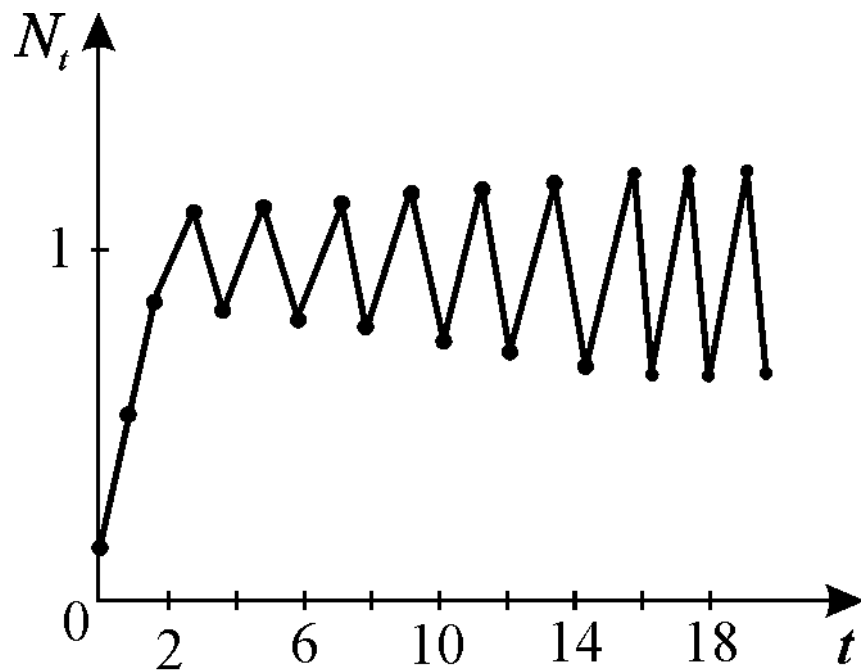
*Равновесие устойчиво, если $0 < r < 2$,
решение монотонно при $0 < r < 1$ и представляет
собой затухающие колебания при $1 < r < 2$.*



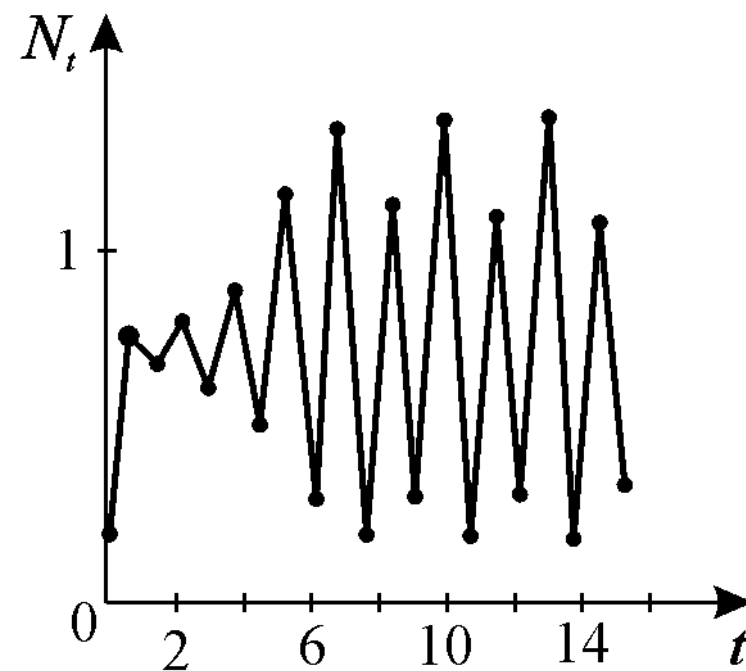
$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

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

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



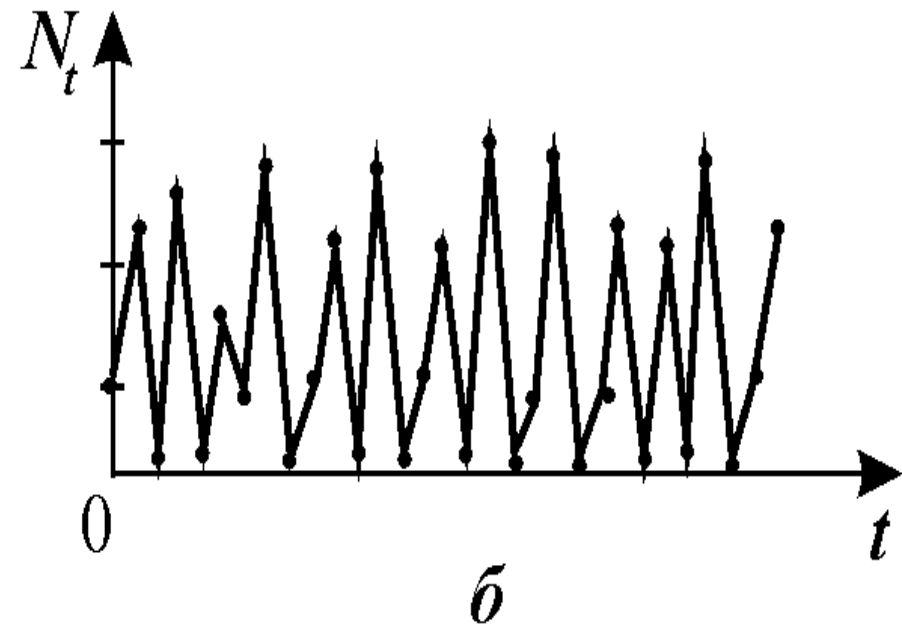
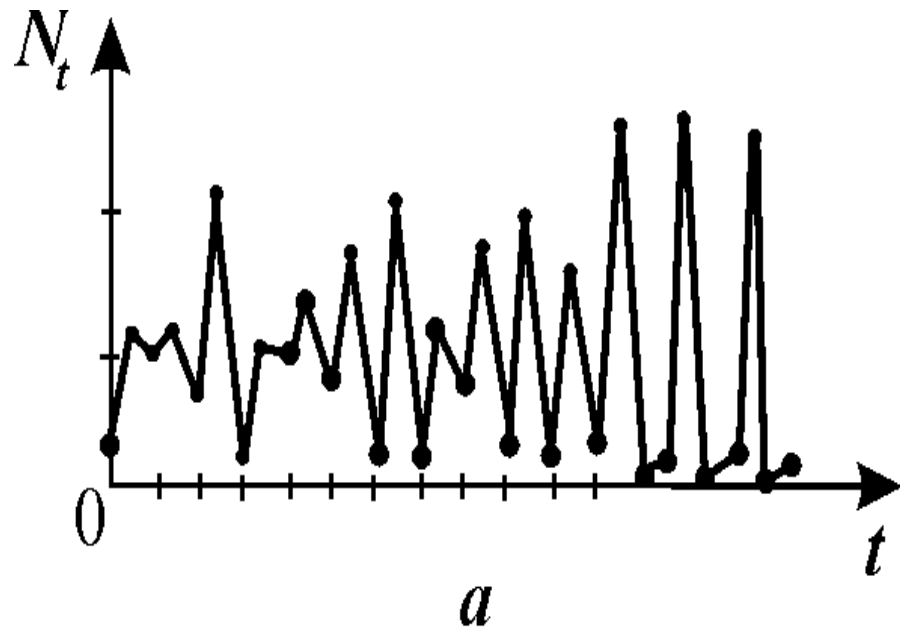
a



b

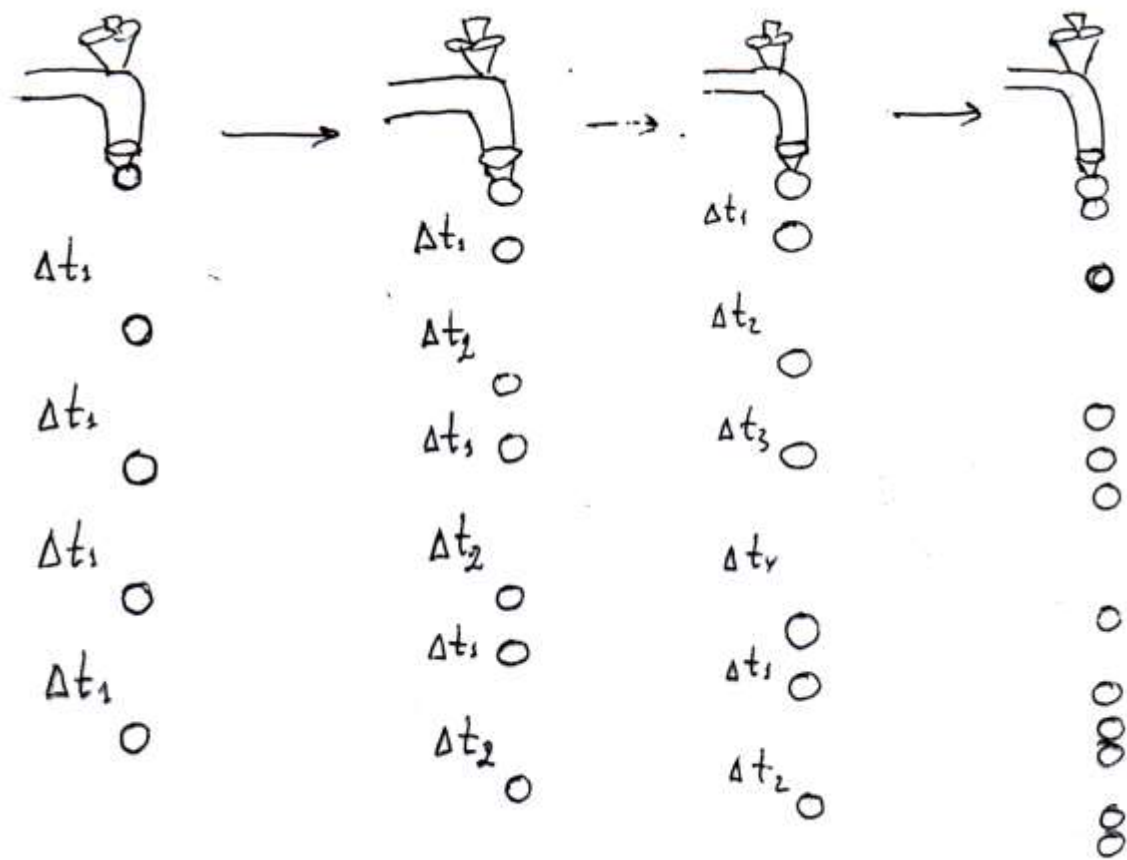
$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

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

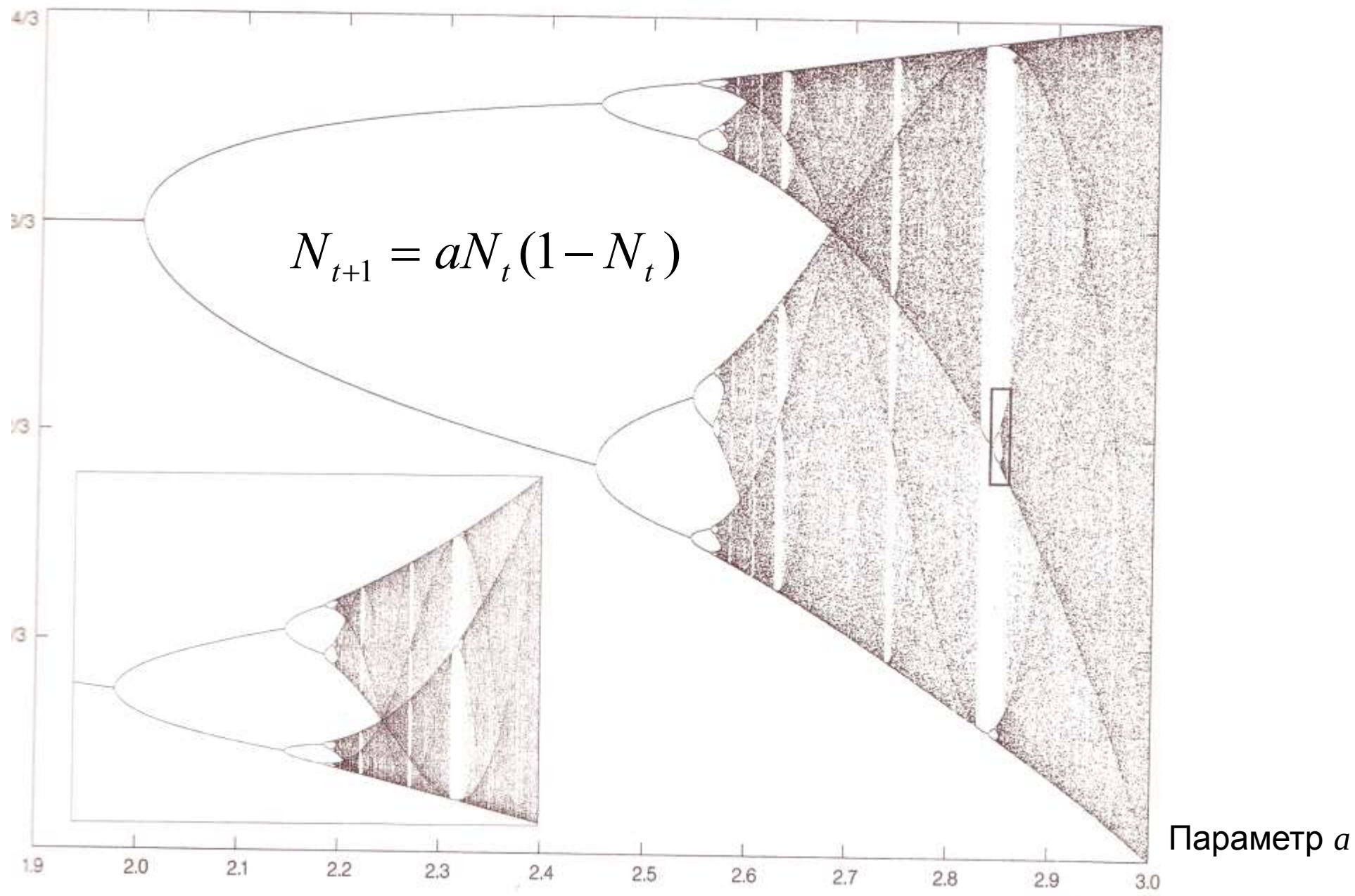


$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

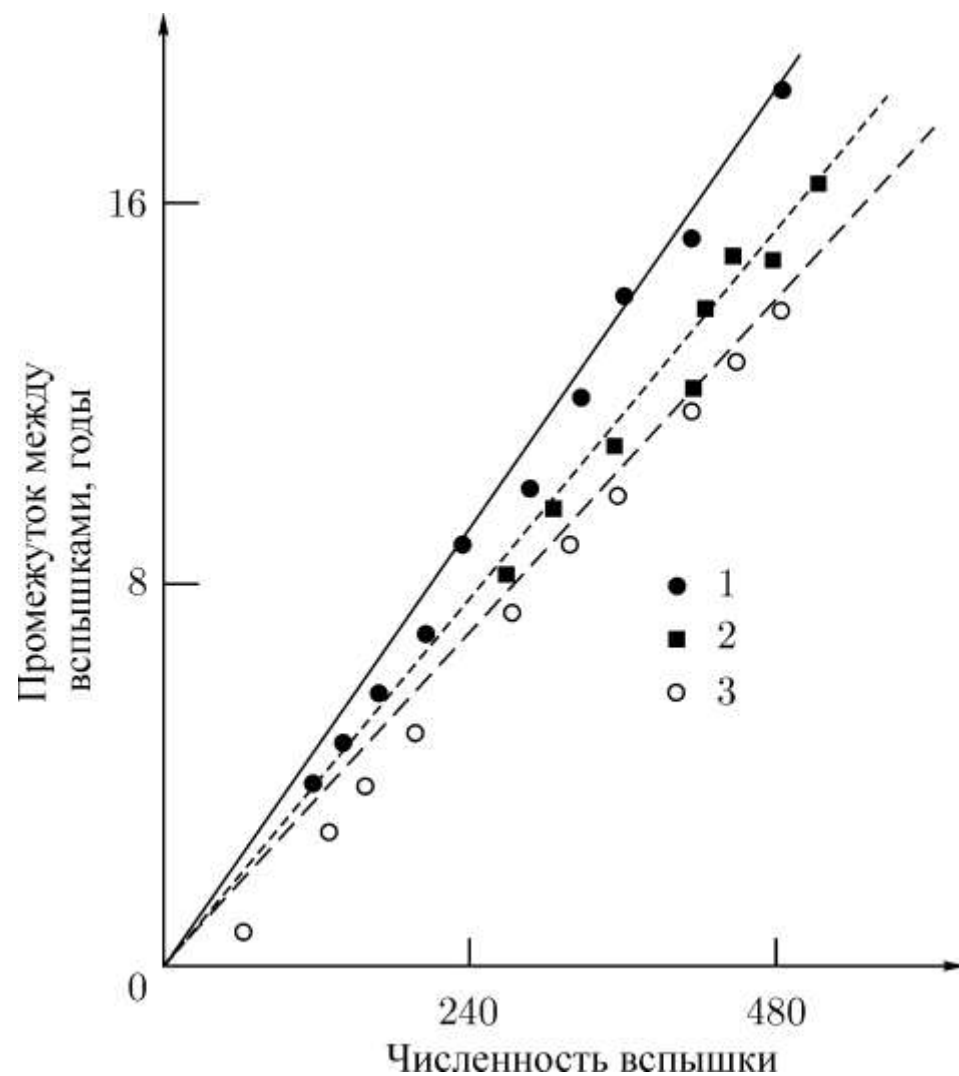
Переход к хаосу через удвоение периода



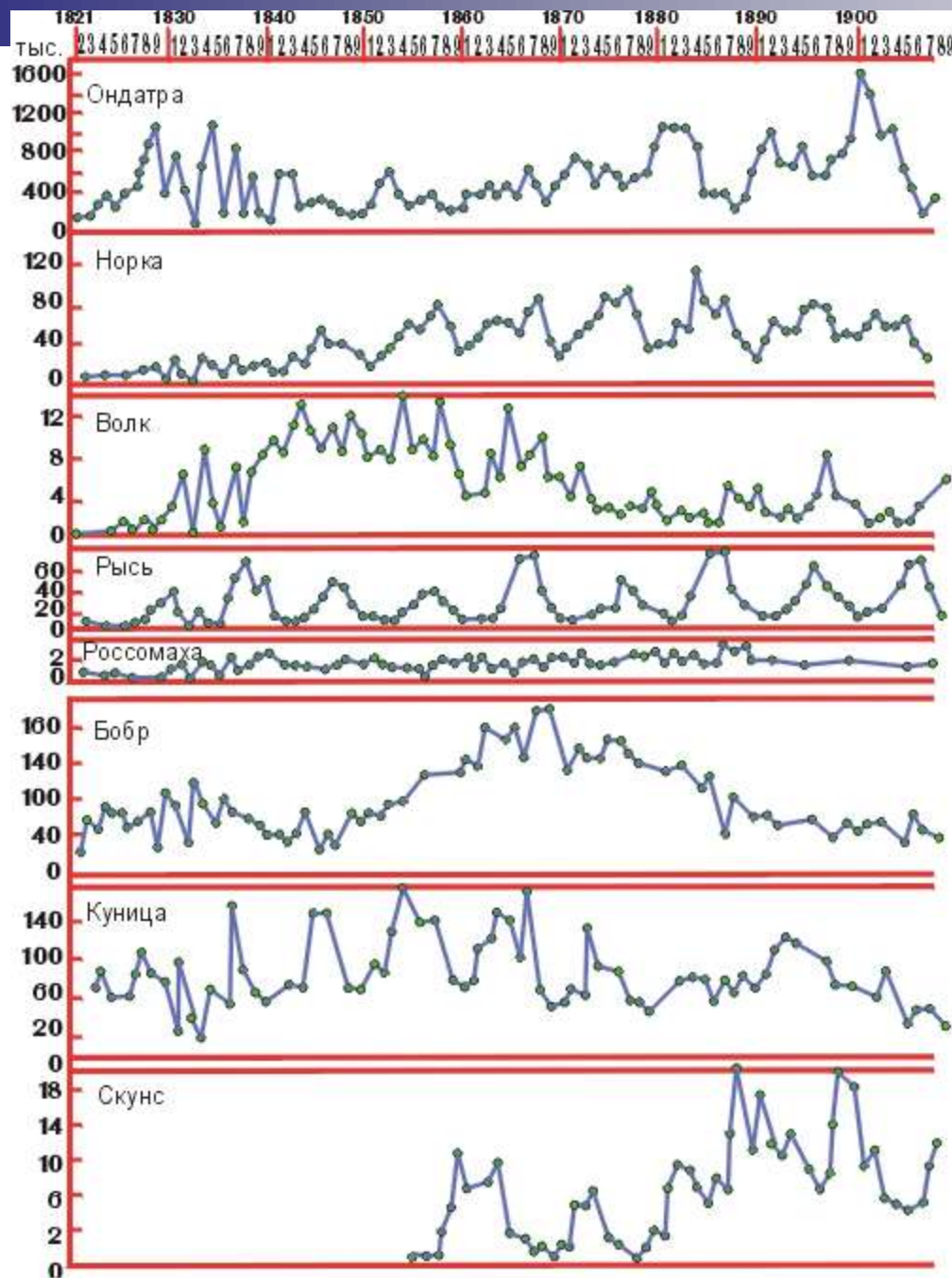
Бифуркационная диаграмма перехода к хаосу через удвоение периода



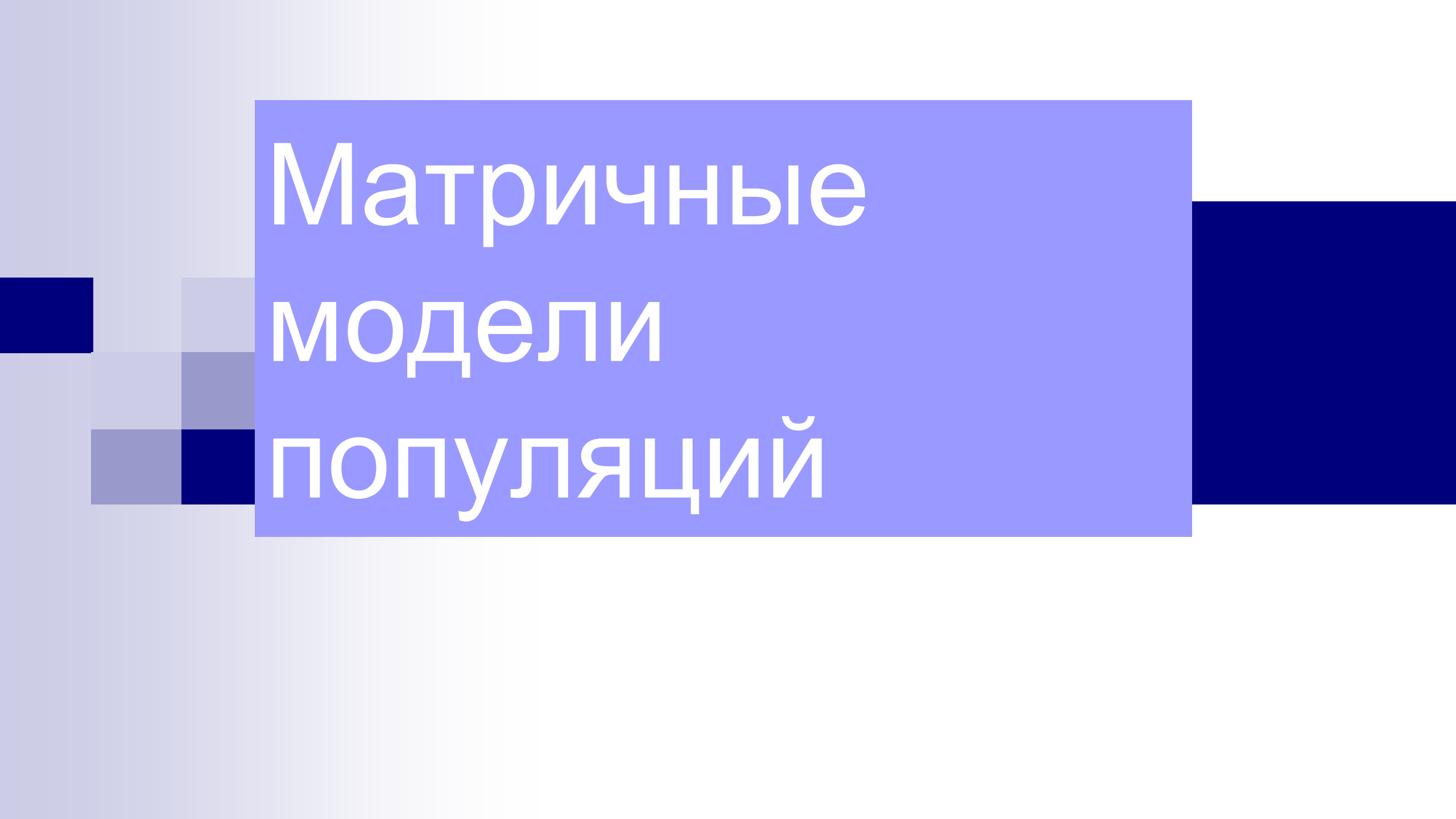
Если функция $F(N)$ имеет один экстремум и точку перегиба на падающей части, то чем больше амплитуда вспышки, тем длительнее интервал малых численностей популяции



Vandermeer, 1982



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 вектор-столбцом

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

Вектор $X(t_1)$,

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

$$X(t_1) = L X(t_0)$$


$$X(t_1) = L X(t_0)$$

Перемножение матриц

Можно перемножить матрицу **L** на матрицу **K**, если число столбцов матрицы **L** равно числу строк матрицы **K**

L – квадратная матрица ранга **n**

X – столбец из **n** чисел (**n** строк)

Каждый элемент произведения матриц равен $\sum l_{ij} \times k_{ji}$

i – номер строки, *j* – номер столбца

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

Установим вид матрицы $\mathbf{L}$ (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.

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

a_i Коэффициент рождаемости для i -го возраста

Вторая компонента

получается с учетом двух процессов. Первый – переход особей, находившихся в момент в первой группе, во вторую. Вторым процессом – 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

$$x_2(t_1) = \beta_1 x_1(t_0) \quad 0 < \beta_1 < 1$$

Остальные компоненты

$$x_3(t_1) = \beta_2 x_2(t_0),$$

$$x_4(t_1) = \beta_3 x_3(t_0),$$

$$x_5(t_1) = \beta_4 x_4(t_0),$$

.....,

$$x_{n-1}(t_1) = \beta_{n-2} x_{n-2}(t_0),$$

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 $X(t_1)$ 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

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

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

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

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

Матрица Лесли

Вектор, характеризующий
структуру популяции
на k -м шаге

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

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

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

Пример. Популяция из 3-х возрастных групп

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

Динамика возрастной структуры

1 год

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

3 год

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

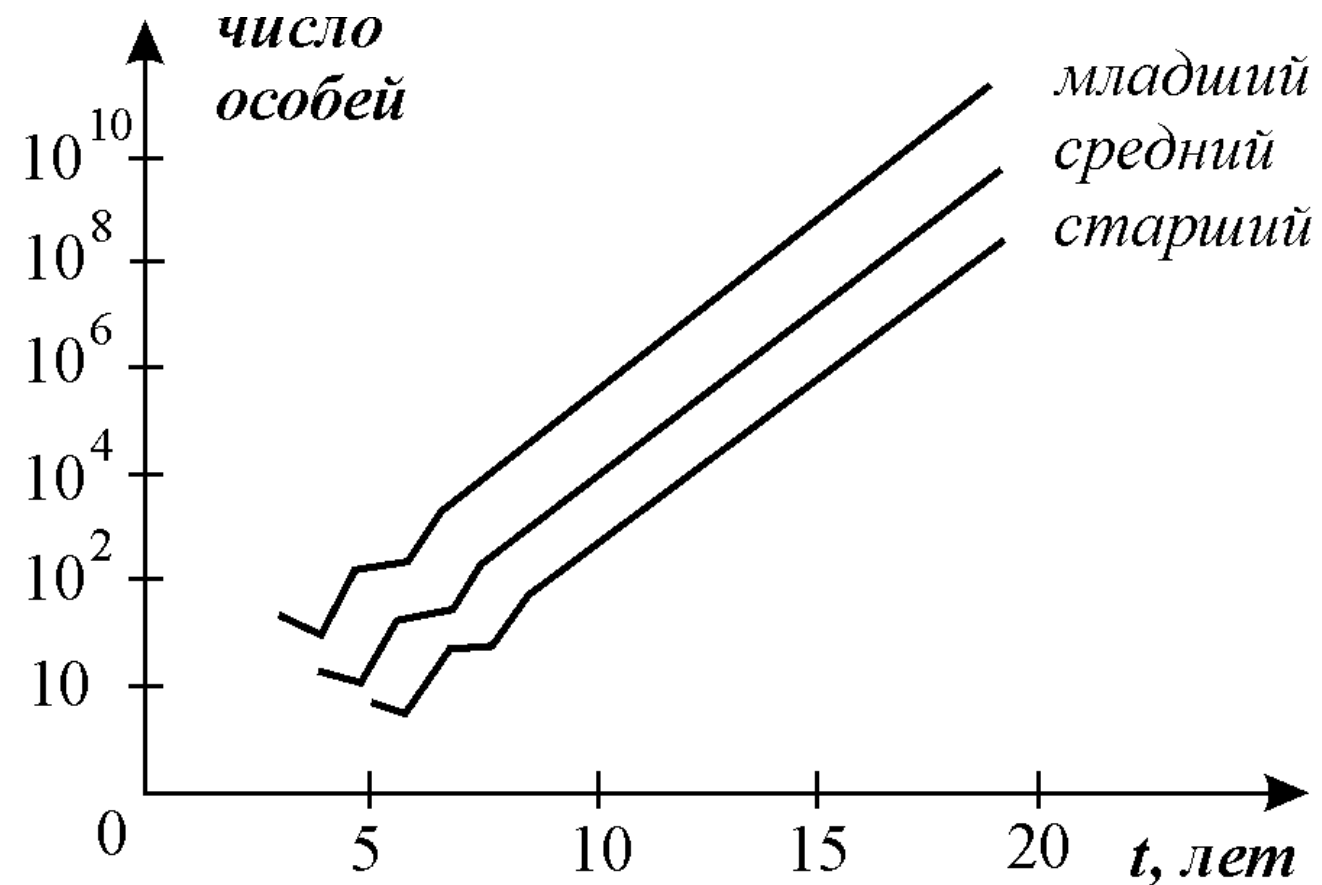
2 год

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

4 год

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

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 стабилизиовалась

- 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

$$v = \begin{vmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{vmatrix}$$
$$\lambda = 2;$$

Расчет собственного числа и собственного вектора матрицы

$$\begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1 & 0 & 0 \\ 3 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \lambda \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

Собственный вектор

Собственное число

Находим собственное число λ

$$\begin{pmatrix} 9y + 12z \\ \frac{1}{3}x \\ \frac{1}{2}y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda x \\ \lambda y \\ \lambda z \end{pmatrix}$$

Умножили матрицу на столбец. Справа внесли λ

$$-\lambda x + 9y + 12z = 0$$

$$\frac{1}{3}x - \lambda y = 0$$

$$\frac{1}{2}y - \lambda z = 0$$

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & -\lambda & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

Уравнение для λ

Вычисление определителя

Правило Саррюса для вычисления определителя матрицы 3-порядка

Справа от определителя дописывают первых два столбца и произведения элементов на главной диагонали и на диагоналях, ей параллельных, берут со знаком "плюс"; а произведения элементов побочной диагонали и диагоналей, ей параллельных, со знаком "минус"

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & -\lambda & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & -\lambda \end{vmatrix} \begin{matrix} -\lambda & 9 \\ \frac{1}{3} & -\lambda \\ 0 & \frac{1}{2} \end{matrix}$$

$$-\lambda^3 + 2 + \lambda \frac{1}{3} 9 = 0$$

$$-\lambda^3 + 2 + 3\lambda = 0$$

$$\lambda = 2$$

Собственное число

Собственный вектор

Подставим $\lambda=2$ в однородную систему уравнений

$$-2x + 9y + 12z = 0$$

$$\frac{1}{3}x - 2y = 0$$

$$\frac{1}{2}y - 2z = 0$$

$$-\lambda x + 9y + 12z = 0$$

$$\frac{1}{3}x - \lambda y = 0$$

$$\frac{1}{2}y - \lambda z = 0$$

Из 3-го уравнения $y = 4z$ Подставим в первое $-2x + 9y + 3y = 0$

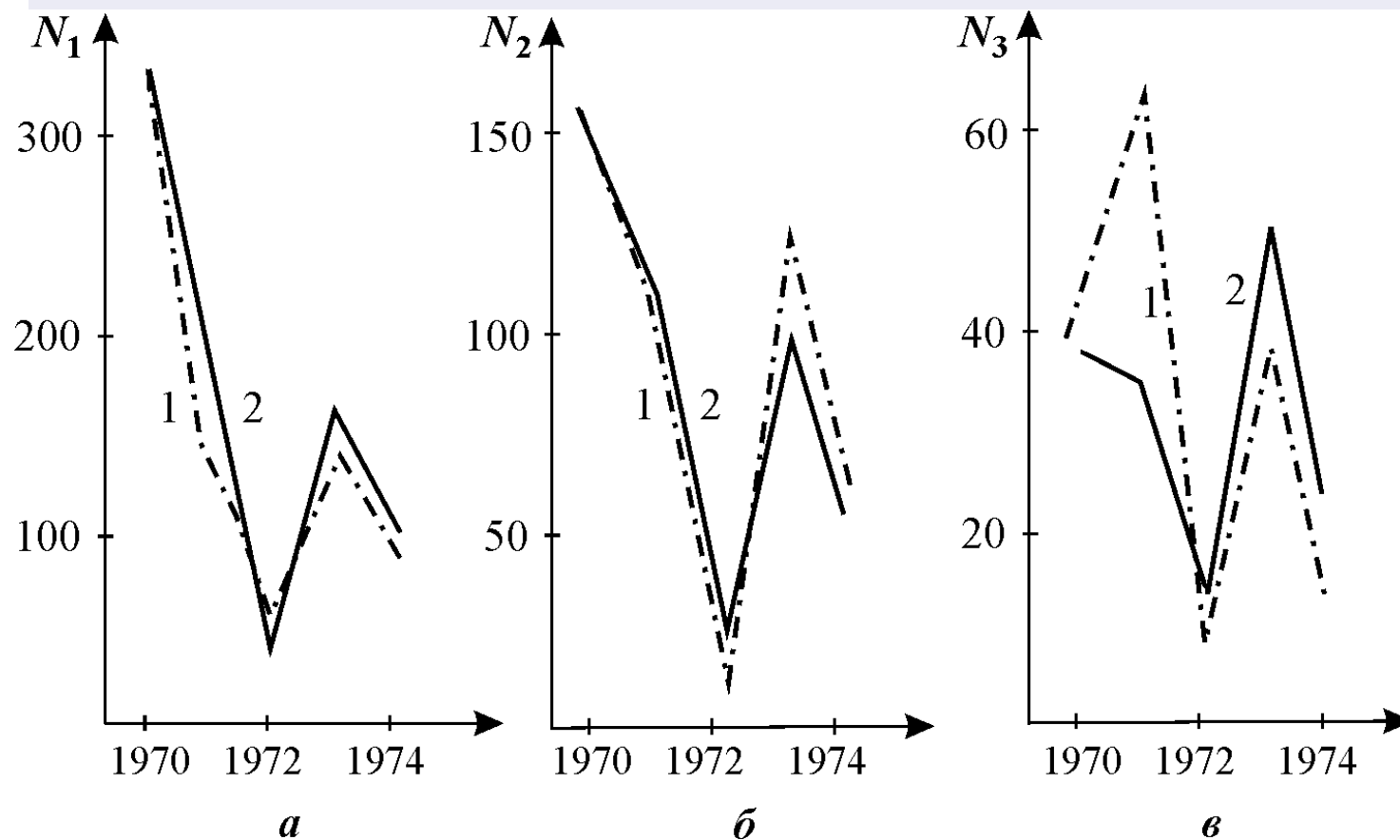
Два первых уравнения (линейно зависимые) дают $x=6y$

Подбираем собственный вектор: $z=1, y=4, x=24$

$$\begin{pmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix}$$

соответствует
собственному
числу $\lambda=2$

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).

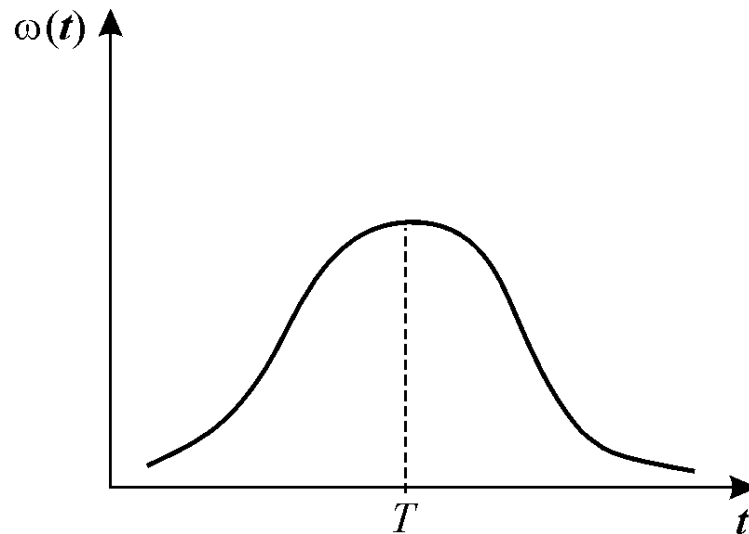


Логистическое уравнение с запаздыванием

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

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

Весовая функция распределения
времени запаздывания





Вопросы

- **Какое отношение имеют модели популяций к Вашей области исследований**
- Можно ли говорить о «возрастной структуре» клеточных популяций?
В каком смысле?