

## СЕМИНАР 2

*Модели роста популяций: модель Ферхюльста (логистический рост), модель с наименьшей критической численностью.*

### ЛОГИСТИЧЕСКИЙ РОСТ (УРАВНЕНИЕ ФЕРХЮЛЬСТА)

Частым явлением в природе является ограниченность ресурсов (пищевых, территориальных) и, как следствие, внутривидовая конкуренция. Как правило, если численность популяции очень мала, то конкуренция не влияет на удельную скорость роста популяции  $r$ . Когда же численность возрастает и приближается к некоторому предельному значению  $K$ , удельная скорость роста падает до нуля. Предельное значение  $K$  называется *емкостью экологической ниши* популяции. Величина  $K$  соответствует такой численности популяции, при которой фактическая скорость воспроизводства в результате конкуренции настолько снижена, что популяция в целом может только восстанавливать в каждом поколении свою численность. В этот момент количество родившихся особей уравновешивается количеством погибших.

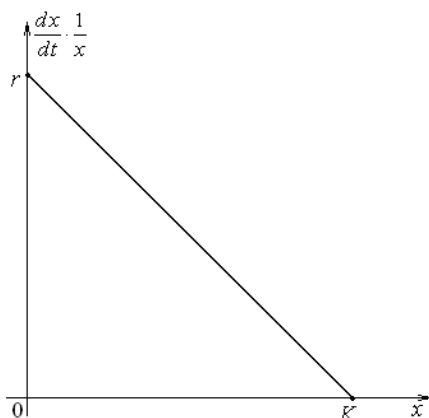
Предположим, что зависимость удельной скорости роста популяции от ее численности линейна (рис. 2.1.).

Получим уравнение

$$\frac{dx(t)}{dt} \cdot \frac{1}{x} = r - \frac{r}{K} x(t) \quad (2.1)$$

или

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(t) \cdot \left( r - \frac{r}{K} x(t) \right). \quad (2.1^*)$$



**Рис. 2.1.** Простейшая линейная зависимость, иллюстрирующая снижение удельной скорости роста в связи с увеличением плотности популяции.

Уравнение (2.1<sup>\*</sup>) получило название «**уравнение логистического роста**» или «**уравнение Ферхюльста**».

Слагаемые в правой части уравнения (2.1<sup>\*</sup>) можно интерпретировать следующим образом. Удельная (средняя) скорость рождаемости есть некоторая положительная постоянная, не зависящая от времени  $t$  и размера популяции  $x(t)$  (положительное слагаемое  $r$ ). А удельная (средняя) смертность пропорциональна размеру популяции (отрицательное слагаемое  $\frac{r}{K} \cdot x(t)$ ). Увеличение смертности с ростом популяции может происходить благодаря эффектам скученности или усиливающейся конкуренции за доступные пищевые ресурсы.

Раскроем скобки в уравнении (2.1<sup>\*</sup>): 
$$\frac{dx}{dt} = x \cdot r - \frac{r}{K} x^2.$$

Первое слагаемое будет нам давать информацию о неограниченном росте популяции. Второе — о влиянии внутривидовой конкуренции (отрицательном влиянии взаи-

модействия двух особей одного вида:  $-\frac{r}{K}x^2$ ) на скорость роста популяции.

Исследуем уравнение логистического роста (уравнение Ферхюльста, 2.1<sup>\*</sup>). Сначала находим стационарные значения численности популяции:

$$\bar{x} \cdot \left( r - \frac{r}{K} \bar{x} \right) = 0 \Leftrightarrow \bar{x} = 0 \text{ или } \left( r - \frac{r}{K} \bar{x} \right) = 0.$$

Получаем два стационарных значения  $\bar{x}_1 = 0$  и  $\bar{x}_2 = K$ . Будут ли эти стационарные состояния устойчивыми? Воспользуемся аналитическим методом Ляпунова. Согласно ему для определения устойчивости необходимо определить знак производной функции  $f(x)$ , стоящей в правой части дифференциального уравнения, в точках  $\bar{x}_{1,2}$  (подробный вывод см. в разделе *Семинар 1*). Производная функция равна:

$$f'(x) = \left( x \cdot r - \frac{r}{K} x^2 \right)' = r - 2 \frac{r}{K} x.$$

Подставляем стационарные значения:

$$f'(\bar{x}_1) = \left( r - 2 \frac{r}{K} x \right) \Big|_{x=\bar{x}_1=0} = r. \text{ Показатель удельной скорости}$$

роста  $r$  есть положительная константа ( $r > 0$ ), что означает **неустойчивость** стационарного состояния  $\bar{x}_1 = 0$ . Производная функции в точке  $\bar{x}_2$ :

$$f'(\bar{x}_2) = \left( r - 2 \frac{r}{K} x \right) \Big|_{x=\bar{x}_2=K} = -r.$$

Величина  $-r$  — отрицательная, т.е. стационарное состояние  $\bar{x}_2 = K$  является **устойчивым**.

По какому закону будет изменяться во времени численность популяции  $x(t)$ ? Для ответа на этот вопрос решим дифференциальное уравнение (2.1) методом разделения переменных.

$$K \frac{dx}{x(K-x)} = r dt \quad (\text{для сокращения записи вместо } x(t))$$

будем писать  $x$ , подразумевая, что численность  $x$  есть функция от времени);

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

$(\ln x - \ln(K-x)) = rt + C'$  (численность  $x$  есть положительная величина, поэтому при интегрировании знак модуля в выражении  $\ln(x)$  опускаем,  $C'$  – произвольная константа);

$$\ln \frac{x}{|K-x|} = rt + C' ;$$

$$\frac{x}{|K-x|} = Ce^{rt}, C = e^{C'} ;$$

$$\frac{x}{|K-x|} = Ce^{rt} .$$

Пусть в начальный момент времени численность равнялась  $x(0) = x_0$ . Определим величину константы  $C$ :

$\frac{x_0}{|K-x_0|} = C$ . Получим окончательную формулу зависимости

численности популяции от времени:  $\frac{x(t)}{|K-x(t)|} = \frac{x_0}{|K-x_0|} e^{rt}$  или

$$x(t) = \frac{Kx_0 e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} . \quad (2.2)$$

Знак модуля можно опустить, поскольку величины  $|K - x_0|$  и  $|K - x(t)|$  всегда одного знака (см. дальнейшее исследование).

Построим график полученной зависимости (2.2) в области положительных значений времени  $t$ . В начальный момент времени имеем  $x(0) = x_0$ . При  $t \rightarrow +\infty$  численность популяции стремится к величине емкости экологической ниши:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{Kx_0 e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{Kx_0}{\frac{K - x_0}{e^{rt}} + x_0} = \frac{Kx_0}{x_0} = K$$

(так как  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{K - x_0}{e^{rt}} = 0$ ).

На графике существование этого предела отражается в наличии горизонтальной асимптоты  $x(t) = K$ .

Знаменатель функции  $x(t)$  равен  $K - x_0 + x_0 e^{rt}$ . Если начальное значение  $x_0 < K$ , то  $K - x_0 + x_0 e^{rt} > 0$ , знаменатель в ноль не обращается. При  $x_0 > K$  знаменатель обращается в ноль, когда  $t_{as} = \frac{1}{r} \ln \left( \frac{x_0 - K}{x_0} \right)$ . Аргумент логарифма

$\frac{x_0 - K}{x_0}$  данном случае меньше 1, поэтому значение

$t_{as}$  меньше нуля. Таким образом, в случае  $x_0 > K$  в области отрицательных значений  $t$  будет иметь место вертикальная асимптота  $t_{as} = \frac{1}{r} \ln \left( \frac{x_0 - K}{x_0} \right)$ .

Теперь исследуем первую и вторую производную функции (2.2), чтобы определить, есть ли у кривой, задаваемой этой функцией, экстремумы или перегибы:

$$\begin{aligned} x(t)' &= \left[ \frac{Kx_0 e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} \right]' = \frac{rKx_0 e^{rt} \cdot (K - x_0 + x_0 e^{rt}) - Kx_0 e^{rt} \cdot rx_0 e^{rt}}{(K - x_0 + x_0 e^{rt})^2} = \\ &= \frac{rKx_0 e^{rt} \cdot (K - x_0)}{(K - x_0 + x_0 e^{rt})^2}. \end{aligned}$$

Производная  $x(t)' > 0$  в случае  $x_0 < K$ , поэтому исследуемая функция  $x(t)$  монотонно возрастает от своего начального значения  $x_0$  и асимптотически стремится к величине  $K$ . В случае  $x_0 > K$  производная  $x(t)' < 0$ , вертикальная асимптота при отрицательном значении аргумента  $t = t_{as}$ , а в области положительных значений  $t > 0$  функция  $x(t)$  монотонно убывает и асимптотически стремится к величине  $K$ .

$$\begin{aligned} x(t)'' &= \left[ \frac{rKx_0 e^{rt} \cdot (K - x_0)}{(K - x_0 + x_0 e^{rt})^2} \right]'' = \\ &= \frac{r^2 Kx_0 e^{rt} \cdot (K - x_0) \cdot (K - x_0 + x_0 e^{rt})^2 - 2K (rx_0 e^{rt})^2 \cdot (K - x_0) (K - x_0 + x_0 e^{rt})}{(K - x_0 + x_0 e^{rt})^4} = \\ &= \frac{r^2 Kx_0 e^{rt} \cdot (K - x_0) (K - x_0 + x_0 e^{rt})}{(K - x_0 + x_0 e^{rt})^4} \left[ (K - x_0 + x_0 e^{rt}) - 2x_0 e^{rt} \right] = \\ &= \frac{r^2 Kx_0 e^{rt} \cdot (K - x_0)}{(K - x_0 + x_0 e^{rt})^3} (K - x_0 - x_0 e^{rt}). \end{aligned}$$

В случае  $x_0 > K$  вторая производная в ноль не обращается, функция  $x(t)$  перегибов не имеет. Рассмотрим случай  $x_0 < K$ . Вторая производная обращается в 0, когда  $(K - x_0 - x_0 e^{rt}) = 0$ , т.е.  $t_p = \frac{1}{r} \ln \left( \frac{K - x_0}{x_0} \right)$ . При переходе через точку  $t_p$  вторая производная меняет знак, выполняются условия наличия точки перегиба (функция  $x(t)$  непрерывна и дифференцируема в точке  $t = t_p$ ).

Значение функции  $x(t)$  в точке перегиба равно:

$$x(t_p) = \frac{Kx_0 e^{rt_p}}{K - x_0 + x_0 e^{rt_p}} = \frac{Kx_0 \frac{K - x_0}{x_0}}{K - x_0 + x_0 \frac{K - x_0}{x_0}} = \frac{K}{2}$$

(так как  $e^{rt_p} = e^{\frac{1}{r} \ln \left( \frac{K - x_0}{x_0} \right)} = \frac{K - x_0}{x_0}$ ).

Проверим, какой знак имеет значение аргумента  $t_p$ ?

Эта величина положительна, если  $\frac{K - x_0}{x_0} > 1$ , т.е.  $x_0 < \frac{K}{2}$ .

Если же  $x_0 > \frac{K}{2}$ , то  $t_p < 0$ , что означает наличие точки перегиба в области отрицательных значений аргумента-времени  $t$ .

Итак, сформулируем итог исследования. Если начальная численность популяции меньше величины экологической емкости популяции, то с течением времени ее размер будет расти, приближаясь к своему предельному значению  $K$ . При этом, если начальная численность составляет менее половины емкости экологической ниши, на начальном этапе скорость роста популяции будет воз-

растать, пока численность не достигнет значения  $\frac{K}{2}$ , а затем начнет снижаться, стремясь к нулю.

Если начальная численность популяции составляет более половины емкости экологической ниши, то размер популяции будет увеличиваться, стремясь к значению  $K$ , а скорость ее роста будет неуклонно снижаться. Изменение характера развития популяции (переход от возрастания скорости роста к снижению в точке  $x(t) = \frac{K}{2}$ ) произошло до того, как исследователь начал за ней наблюдать (т.е. до момента времени  $t = 0$ ).

Если же размер популяции в начальный момент времени больше предельно возможного значения, то численность популяции будет снижаться (рис. 2.2).

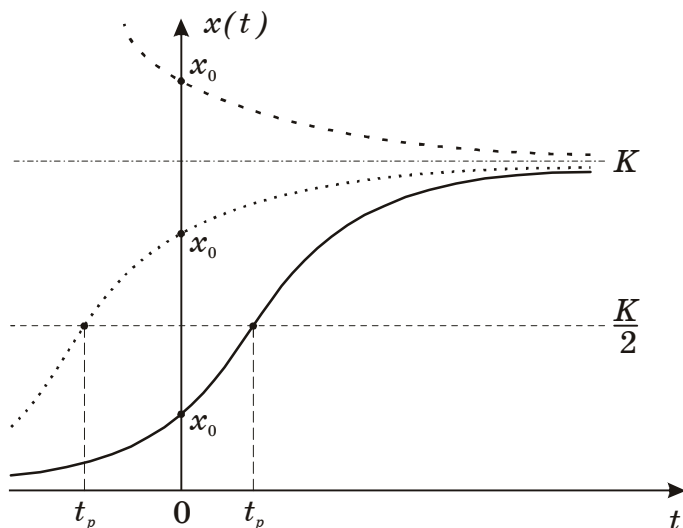


Рис. 2.2. График решения логистического уравнения.



## МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ С НАИМЕНЬШЕЙ КРИТИЧЕСКОЙ ЧИСЛЕННОСТЬЮ

В рассмотренной модели прирост численности популяции представлен линейным членом  $rx(t)$ . Строго говоря, это применимо лишь к тем видам, размножение которых происходит путем деления или самооплодотворения. Если же размножение предполагает скрещивание разнополых особей, то прирост будет тем выше, чем больше количество встреч между особями. Тогда для разнополой популяции прирост численности должен выражаться квадратичным членом  $rx^2(t)$ . При большой численности в популяции лимитирующим фактором становится количество половозрелых самок в популяции. Кроме того, важно учесть время, в течение которого может состояться оплодотворение. Если это время больше времени, в течение которого особь способна к размножению, то популяция вымирает.

Уравнение, учитывающее фактор разнополости и количество самок, готовых к оплодотворению<sup>1</sup>, имеет вид

$$\frac{dx(t)}{dt} = \alpha \frac{\beta[x(t)]^2}{\beta + \tau x(t)}.$$

Учитывая смертность, пропорциональ-

<sup>1</sup> Пусть  $T$  – среднее время между двумя последующими оплодотворениями,  $\tau$  – среднее время вынашивания плода, постоянное для каждого вида,  $t_{cp}$  – среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение:  $t_{cp} = T - \tau$ . Вероятность встречи, ведущей к оплодотворению, тем больше, чем больше соотношение  $t_{cp}/T$ . Тогда коэффициент размножения для разнополых популяций  $r$ , можно представить в виде:

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

где  $\alpha$  – коэффициент пропорциональности;  $t_{cp}$  – вели-

чина, уменьшающаяся при возрастании плотности популяции:  $t_{cp} = \frac{\beta}{x(t)}$ ,

$$\beta = const. \text{ Тогда, } \frac{dx(t)}{dt} = \alpha \frac{t_{cp}}{t_{cp} + \tau} [x(t)]^2 = \alpha \frac{\beta/x(t)}{\beta/x(t) + \tau} [x(t)]^2 = \alpha \frac{\beta}{\beta + \tau x(t)} [x(t)]^2.$$

ную численности популяции с коэффициентом  $\gamma$ , получаем уравнение:

$$\frac{dx(t)}{dt} = \alpha \frac{\beta[x(t)]^2}{\beta + \tau x(t)} - \gamma x(t). \quad (2.3)$$

Уравнение (2.3) имеет два стационарных значения:

$\bar{x}_1 = 0$  и  $\bar{x}_2 = \frac{\gamma\beta}{\alpha\beta - \gamma\tau} = L$  (значения параметров модели задаются такими, чтобы величина  $L$  была положительной).

Исследуем устойчивость стационарных состояний графическим методом. Для этого необходимо определить знак функции

функции  $f(x) = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - \gamma x = \frac{x}{\beta + \tau x} ((\alpha\beta - \gamma\tau)x - \gamma\beta)$ . Знаменатель функции положителен при положительных значениях  $x$ , меняет знак при прохождении через значение

$x = -\frac{\beta}{\tau}$ . Числитель меняет знак при прохождении через стационарные точки  $\bar{x}_{1,2}$ .

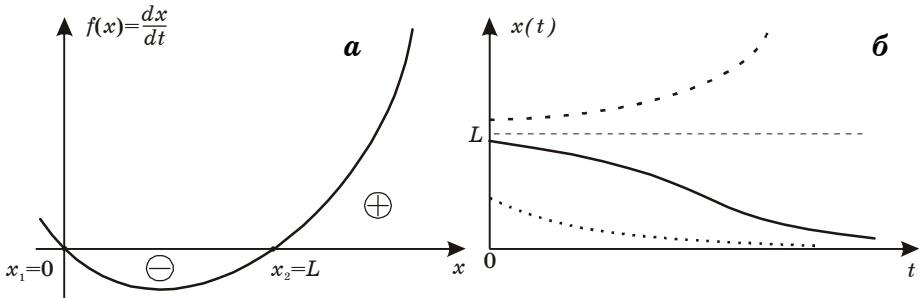
В результате имеем  $f(x) > 0$  при

$x > \bar{x}_2 = L$ , в области  $0 < x < L$  функция  $f(x) = \frac{dx}{dt} < 0$  (рис.

2.3 а.). При прохождении через точку  $\bar{x}_1 = 0$  скорость роста популяции модели (2.3) меняет знак с «плюса» на «минус», что означает устойчивость стационарного состояния  $\bar{x}_1$  (см. Семинар 1). При прохождении точки  $\bar{x}_2 = L$  скорость роста меняет знак с «минуса» на «плюс», что позволяет сделать вывод о неустойчивости этого стационарного состояния.

В случае, когда начальная численность популяции лежит в пределах от 0 до  $L$ , скорость ее роста отрицательна, т.е. популяция вымирает. Если же начальная численность больше  $L$  – популяция неограниченно растет. Величина  $L$  получила название **нижняя критическая**

**численность** (плотность). Она индивидуальна для каждого вида. График зависимости численности популяции, описываемой моделью (2.3) от времени представлен на рис. 2.3 б.



**Рис. 2.3.** Модель популяции с наименьшей критической численностью. Зависимость скорости роста популяции от ее размера (а) и динамика численности популяции (б).

Учтем в модели (2.3) важный фактор внутривидовой конкуренции. В этом случае получим общий закон, описывающий динамику разнополой популяции в условии ограничения ресурсов:

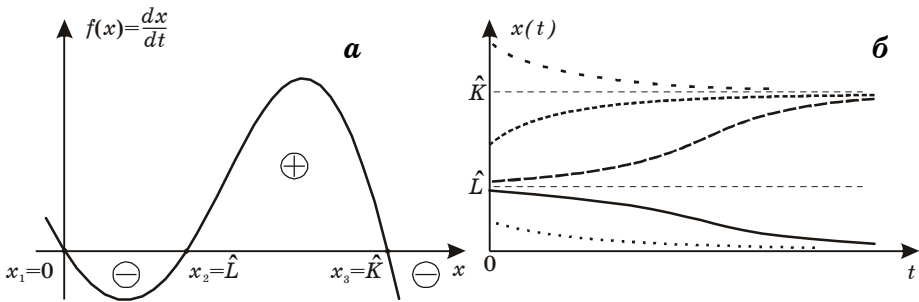
$$\frac{dx(t)}{dt} = \alpha \frac{\beta[x(t)]^2}{\beta + \tau x(t)} - \gamma x(t) - \delta[x(t)]^2. \quad (2.4)$$

Уравнение имеет три стационарных значения:

$$\begin{aligned} 0 &= \alpha \frac{\beta \bar{x}^2}{\beta + \tau \bar{x}} - \gamma \bar{x} - \delta \bar{x}^2 = \frac{\bar{x}}{\beta + \tau \bar{x}} \cdot (\alpha \beta \bar{x} - \gamma(\beta + \tau \bar{x}) - \delta \bar{x}(\beta + \tau \bar{x})) = \\ &= \frac{\bar{x}}{\beta + \tau \bar{x}} \cdot (-\delta \tau \bar{x}^2 + \bar{x}(\alpha \beta - \gamma \tau - \beta \delta) - \gamma \beta). \end{aligned}$$

Это нулевое решение  $\bar{x}_1 = 0$ , а также два значения, обращающих в ноль квадратный трехчлен:  $\bar{x}_2 = \hat{L}$  и  $\bar{x}_3 = \hat{K}$ . Значения численности  $\hat{L}$  и  $\hat{K}$  являются критическими:

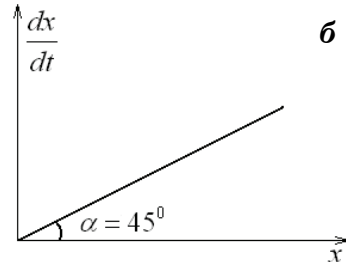
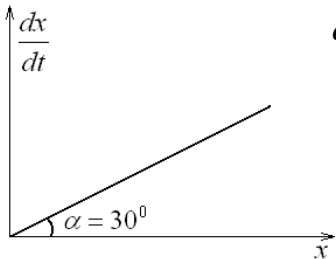
$\bar{x}_2 = \hat{L}$  – минимально возможная численность,  $\bar{x}_3 = \hat{K}$  – максимально возможная (параметры модели  $\alpha, \beta, \tau, \gamma, \delta$  выбирают такими, чтобы величины  $\hat{L}$  и  $\hat{K}$  были положительными). Устойчивость стационарных состояний проверим, аналогично предыдущему случаю, графическим методом. Функция  $f(x) = \frac{dx}{dt} = \frac{x}{\beta + \tau x}(x - \hat{L})(x - \hat{K})$  модели (2.4) в положительной области значений переменной  $x$  меняет знак с «плюса» на «минус» при переходе через  $\bar{x}_1 = 0$  (это стационарное значение устойчиво), затем с «минуса» на «плюс» в точке  $\bar{x}_2 = \hat{L}$  (неустойчивое стационарное значение) и, наконец, опять с «плюса» на «минус» в точке  $\bar{x}_3 = \hat{K}$  (устойчивое стационарное значение) (рис. 2.4 а). График зависимости численности популяции, описываемой моделью (2.4) от времени представлен на рис. 2.4 б.



**Рис. 2.4.** Модель популяции с нижней и верхней критическими границами численности. Зависимость скорости роста популяции от ее размера (а) и динамика численности популяции (б).

## ЗАДАЧИ К СЕМИНАРУ 2

**2.1.** График функции, задающей скорость изменения численности микробной популяции, имеет вид:



1) Какое выражение будет описывать динамику роста культуры, если в начальный момент времени ее размер равен  $10^5$ .

2) Какова будет численность культуры через 1 час, если ее размер в начальный момент времени равна  $10^7$ .

**2.2.** Рост популяции описывается уравнением Ферхюльста. Емкость экологической ниши для нее равна 1000. Постройте график динамики численности популяции, если известно, что начальная численность равна:

а) 10; б) 700; в) 1200.

Скорость роста  $r$  равна 0.5. Укажите координаты точки перегиба и асимптоты.

**2.3.** Рост популяции описывается уравнением, учитывающим нижнюю границу численности и внутривидовую конкуренцию:

$\frac{dx}{dt} = \frac{x^2}{1+x} - dx - px^2$ . Определите величины

верхней и нижней границы численности, если известно, что коэффициент смертности равен 0.1, а внутривидовой конкуренции равен 0.4. Постройте графики динамики численности популяций для начальных значений меньших нижней критической границы, лежащих в пределах между нижней и верхней границей, и превышающих верхнюю границу.