





# МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

- **Е. Я. Фрисман**
- **Институт комплексного анализа  
региональных проблем ДВО РАН**
- **г. Биробиджан**



➤ **Поведение численности популяций во времени - одна из основных характеристик биологического вида.**

➤ **Не существует ни одной популяции, численность которой не испытывала бы изменений. Некоторые из этих изменений носят сезонный характер и связаны с колебаниями климатических условий в течение года, другие же изменения затрагивают периоды времени, включающие годы и десятилетия.**

- 
- **Колебания численности обладают различной регулярностью и размахом, могут сопровождаться существенными перестройками структуры популяций, приводить к изменениям их экологических параметров, вызывать изменение роли и значимости различных видов в биосистемах**
  - **Вместе с тем до сих пор нет единой точки зрения о том, какие факторы являются ведущими, определяющими возникновения колебаний численности, ее подъемов и спадов.**



# **КЛАССИФИКАЦИЯ ГИПОТЕЗ О ВЕДУЩИХ МЕХАНИЗМАХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ**

- **Климатическая теория**
- **Трофо-климатическая теория**
- **Трофо-ценотическая теория**
- **Авторегуляция**
  - **гипотеза стресса**
  - **гипотеза генетического контроля**



- В рамках гипотезы стресса остается непонятен эволюционный механизм, в результате действия которого закрепились закономерные резкие снижения приспособленности в пиках численности
- Гипотеза генетического контроля не объясняет происхождение колебаний, поскольку наличие плотностно зависимого отбора (дифференциальных приспособленностей, зависящих от уровня численности) является скорее всего следствием колебания численности, а не их причиной, так как такой отбор может появляться только в флюктуирующих популяциях.



# Модель Мальтуса с непрерывным временем

- $\Delta x = B - D$
- $B = \Phi(x, \Delta t) = \alpha x \Delta t$
- $D(x, \Delta t) = \beta x \Delta t$
- $\Delta x = \alpha x \Delta t - \beta x \Delta t$
- $\varepsilon = \alpha - \beta$
- $\alpha$  - коэффициент рождаемости
- $\beta$  - коэффициент смертности

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x$$

$$x(t) = x_0 e^{\varepsilon(t-t_0)}$$

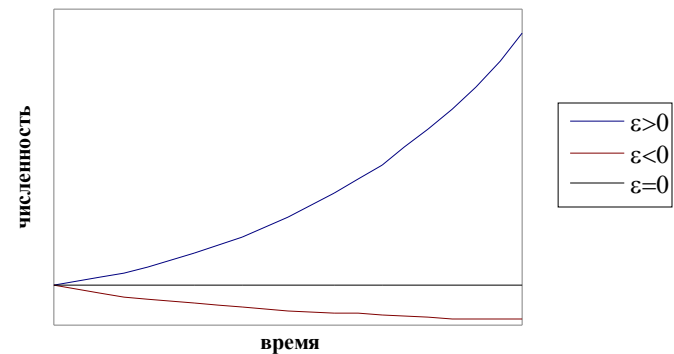


Рис.1. Интегральные кривые уравнения нормального роста при различных значениях мальтузианского параметра



## *Свойства Модели Мальтуса*

- При  $\varepsilon > 0$  (при  $x_0 > 0$ ) популяция неограниченно возрастает, при  $\varepsilon < 0$  - убывает до нуля, при  $\varepsilon = 0$  численность популяции не изменяется
- Как бесконечно большое значение численности при  $\varepsilon > 0$ , так и ноль при  $\varepsilon < 0$  могут быть достигнуты (при ограниченном  $x_0 > 0$ ) только за бесконечно большое время
- Время ( $\tau$ ), требуемое популяции для удвоения численности ( $\varepsilon > 0$ ) не зависит от текущего состояния

$$x(t + \tau) = x_0 e^{\varepsilon(t + \tau - t_0)} = 2x(t) = 2x_0 e^{\varepsilon(t - t_0)} = x_0 e^{\varepsilon(t - t_0) + \ln 2}$$
$$\varepsilon \tau = \ln 2$$

## Модель популяционного взрыва

- $B(x, \Delta t) = ax^2 \Delta t$
- $D(x, \Delta t) = bx^2 \Delta t$
- $\Delta x = cx^2 \Delta t$
- $c = a - b$

$$\frac{dx}{dt} = cx^2; \quad \frac{1}{x} = C - at$$

$$x = \frac{x_0}{1 - cx_0(t - t_0)}$$

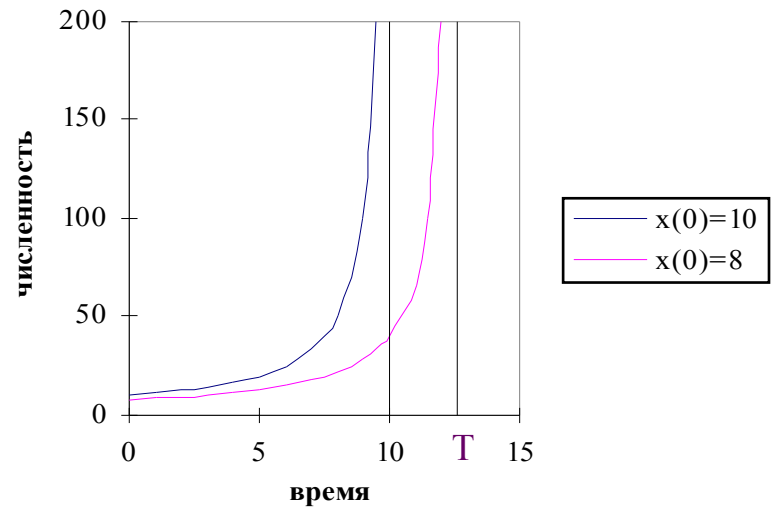
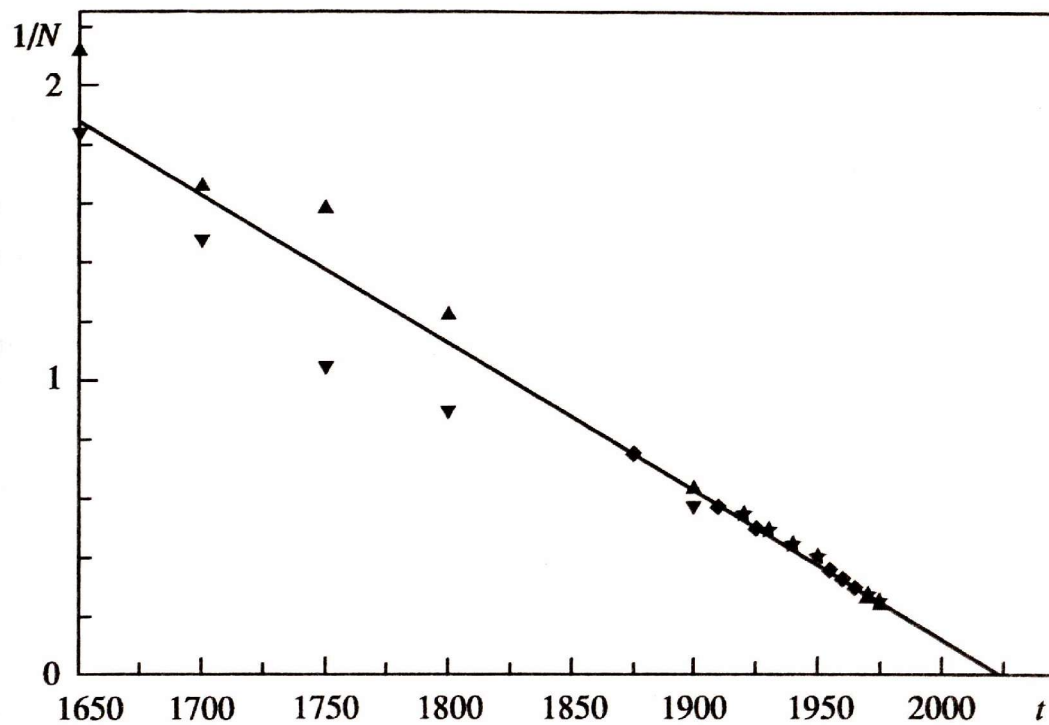


Рис.2. Интегральные кривые уравнения популяционного взрыва при различных начальных условиях

$$T(t_0, x_0) = t_0 + \frac{1}{cx_0}$$



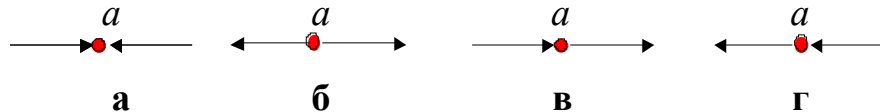
# *Изменение обратной численности населения мира*



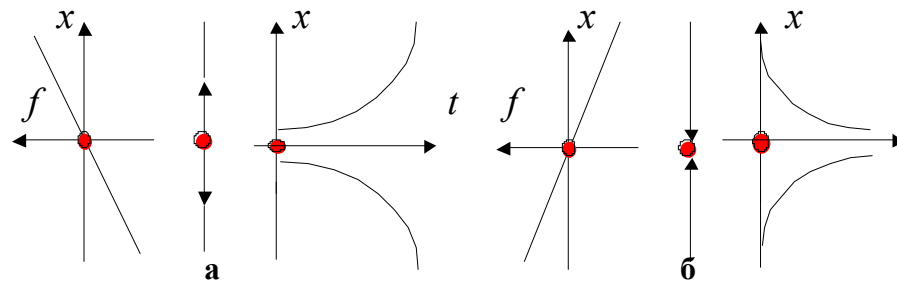
# Автономное дифференциальное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad x \in R$$

Если  $f(a)=0$ , то  $x(t) \equiv a$  стационарное решение (положение равновесия)



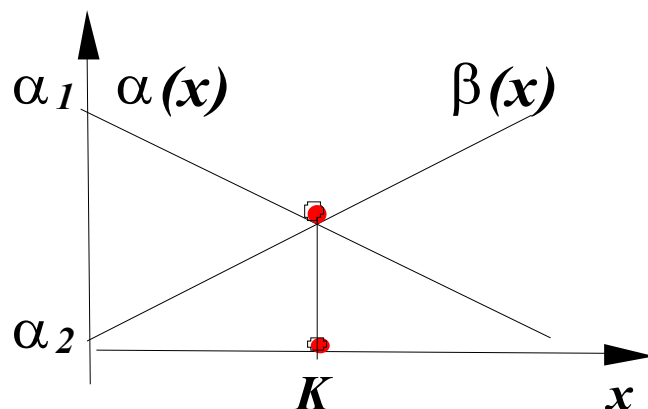
Четыре возможных фазовых портрета в случае одной изолированной неподвижной точки : а – *аттрактор*, б – *репеллер*, в,г – *шунт*



Графики функции  $f(x)$ , фазовые портреты и интегральные кривые уравнения  $x' = \varepsilon x$ : а)  $\varepsilon > 0$  б)  $\varepsilon < 0$ .

# Модель Ферхюльста

$$\alpha(x) = \alpha_1 - \beta_1 x \text{ и } \beta(x) = \alpha_2 + \beta_2 x$$



**Графики функций  
 $\alpha(x)$  и  $\beta(x)$  в модели  
Ферхюльста**

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

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

$$r = \alpha_1 - \alpha_2, \quad s = \beta_1 + \beta_2 \quad K = r/s$$

# Модель Ферхюльста

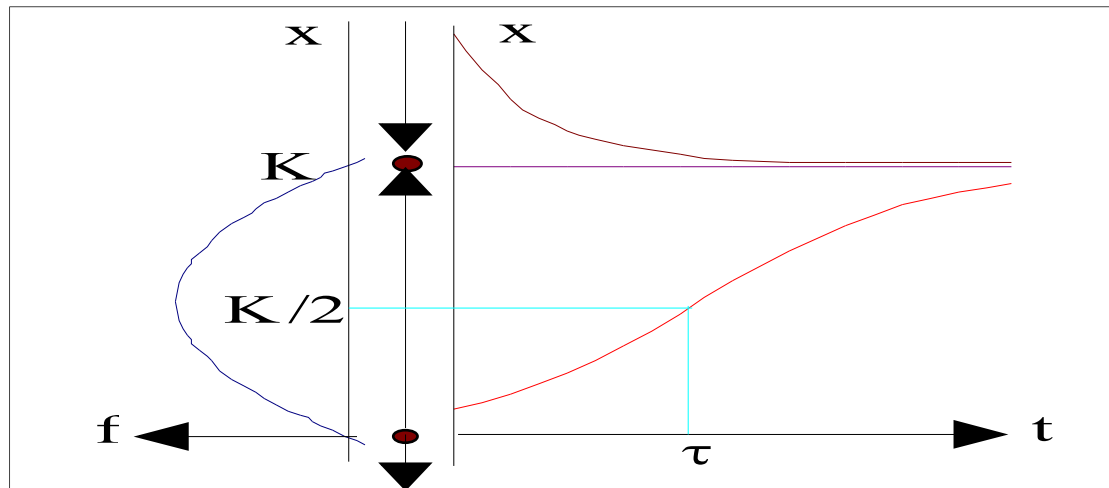


График функции  $f(x) = rx \left( \frac{K - x}{K} \right)$

фазовый портрет и интегральные  
кривые модели Ферхюльста

## *Модель Ферхюльста*

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

$$\frac{Kdx}{x(K - x)} = rdt \quad \text{или} \quad \left( \frac{1}{x} + \frac{1}{K - x} \right) dx = rdt$$

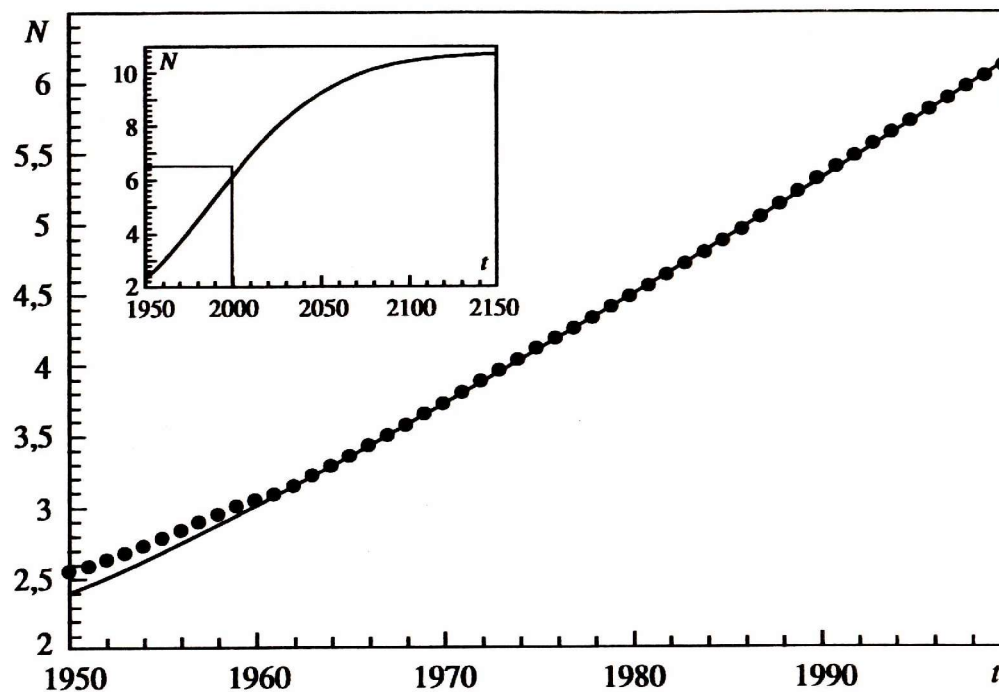
$$\ln(x) - \ln(K - x) = rt + \ln C$$

$$\frac{x}{K - x} = Ce^{rt} \quad \text{пусть } t_0=0 \text{ и } x(0) = x_0 < K$$

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

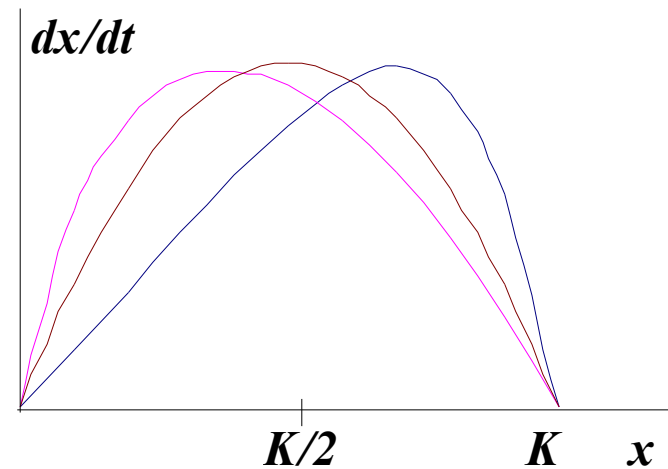
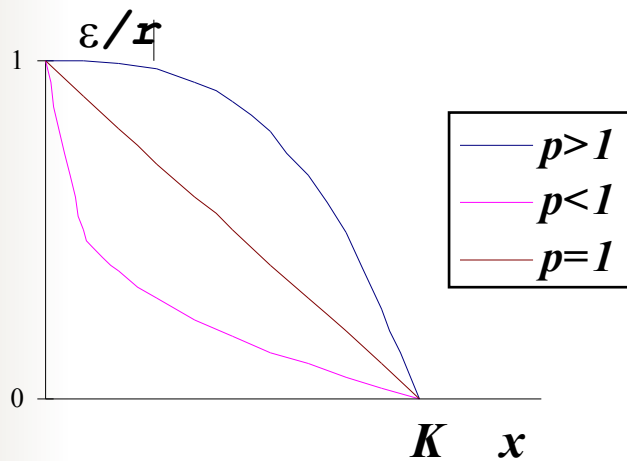


# *Один из прогнозов динамики численности населения мира*



## Модель Пелла - Томлинсона

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

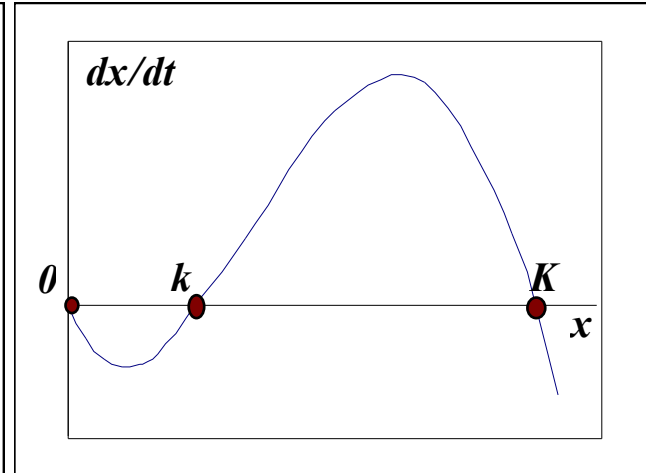
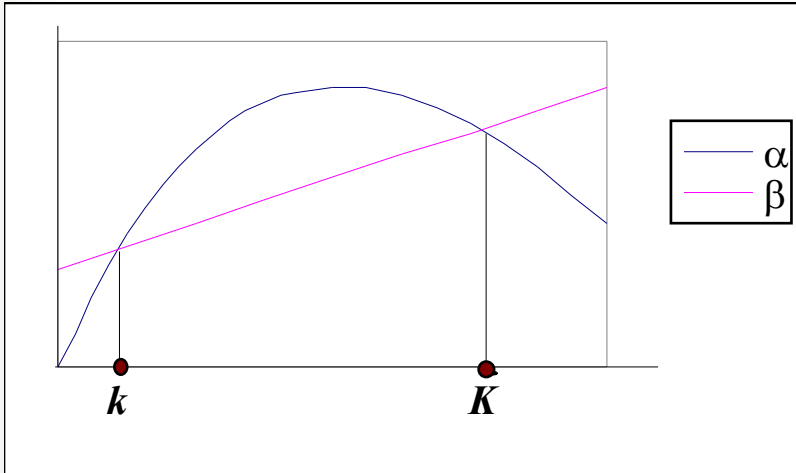


$f(x) = rx \left( 1 - \left( \frac{x}{K} \right)^p \right)$  достигает максимума в точке  $x_M = K / (1 + p)^{1/p}$

# Принцип Олли. Модель Базыкина

$$\alpha(x) = \frac{cx}{M+x} - \beta_1 x; \quad \beta(x) = \alpha_2 + \beta_2 x$$

$$\frac{dx}{dt} = \frac{cx^2}{M+x} - ax - bx^2; \quad \frac{dx}{dt} = \frac{\mu x(K-x)(x-k)}{M+x}$$



## Модель Базыкина

$$\frac{dx}{dt} = \frac{cx^2}{M+x} - ax - bx^2; \quad \frac{dx}{dt} = \frac{\mu x(K-x)(x-k)}{M+x}$$

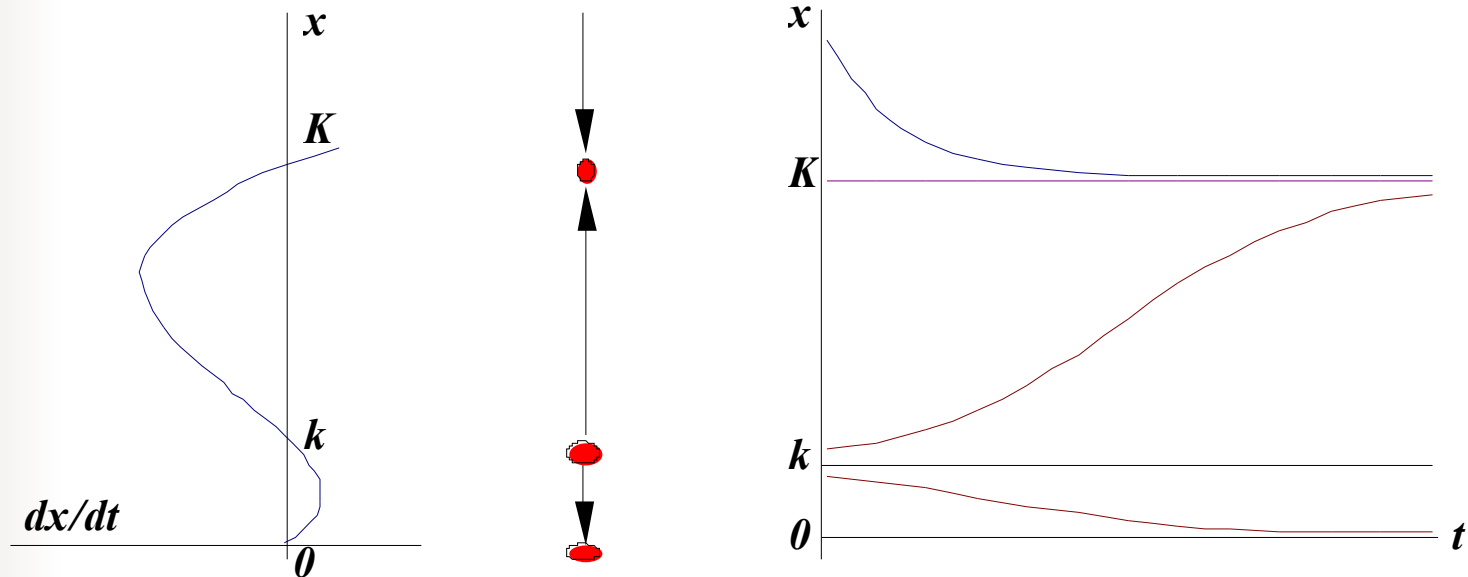
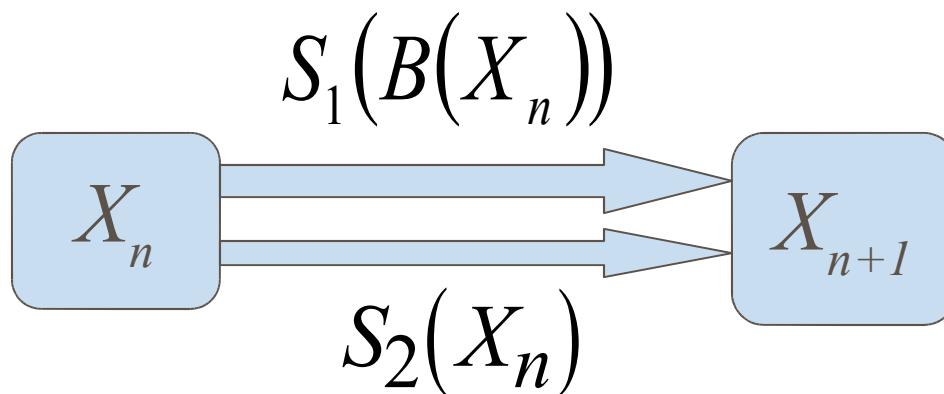


График функции  $\frac{dx}{dt}$ , фазовый портрет и интегральные кривые

# МОДЕЛИ С ДИСКРЕТНЫМ ВРЕМЕНЕМ

## Изменение численности популяции в течении годового цикла



$B(X)$  - рождаемость

$S_1(B)$  – выживаемость  
молоди

$S_2(X)$  – выживаемость

репродуктивной  
возрастной группы



## Уравнение воспроизводства

$$X_{n+1} = S_1(B(X_n)) + S_2(X_n) = F(X_n)$$

*Неограниченные ресурсы*

$$X_{n+1} = (S_1 B + S_2) X_n = a X_n$$

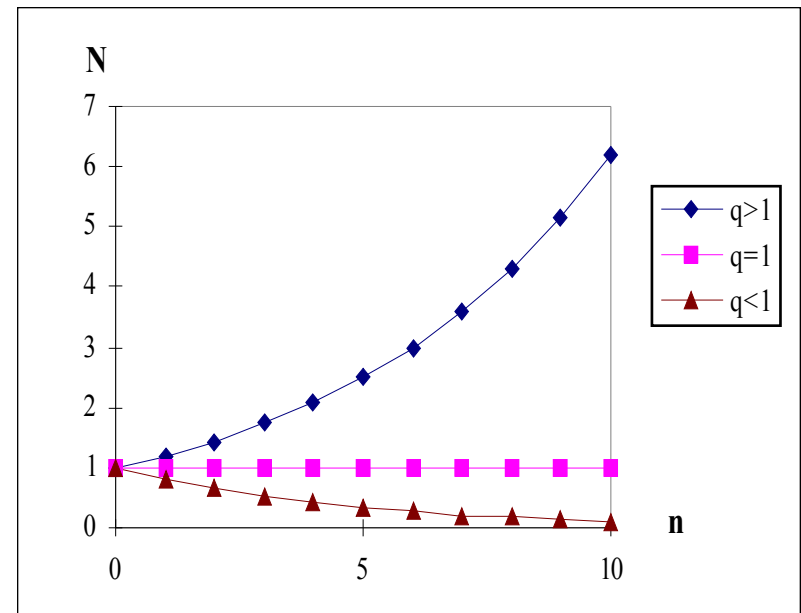
$$X_1 = a X_0$$

$$X_2 = a X_1 = a^2 X_0$$

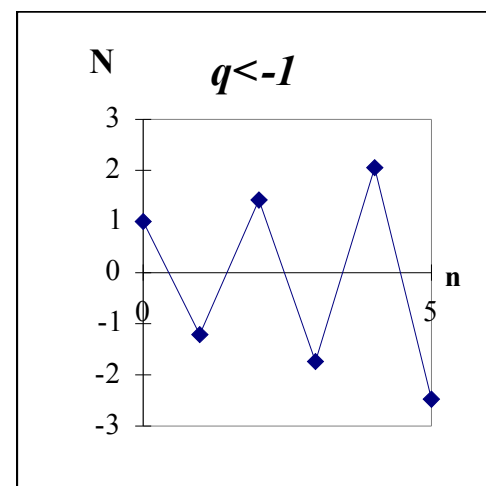
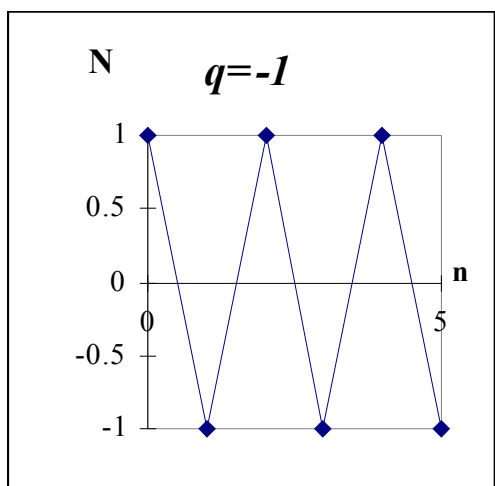
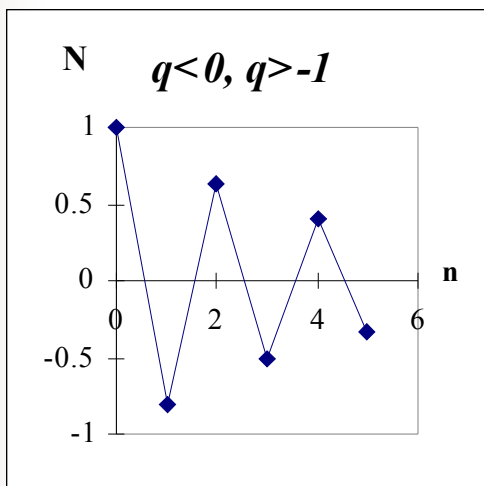
$$X_3 = a X_2 = a^3 X_0$$

$$X_n = a^n X_0$$

*Модель Мальтуса*



*Графики решений уравнения  $N_{n+1} = qN_n$  при  $q < 0$*



## Уравнение воспроизводства

$$X_{n+1} = S_1(B(X_n)) + S_2(X_n) = F(X_n)$$

$$F(X) = aX \left(1 - X/M\right) \quad \text{Модель Ферхюльста}$$

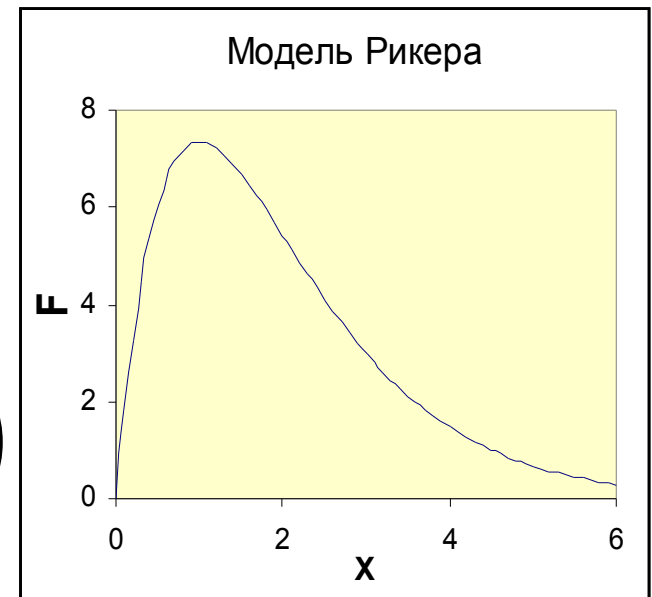
$$F = aX e^{-bX} \quad \text{Модель Рикера}$$

$$F = \frac{aX}{(1 + cX)^b} \quad \text{Модель Хассела}$$

Общий случай:

$$X_{n+1} = F(X_n) = aX_n \varphi(X_n)$$

$$\varphi'(X) < 0, \quad \varphi(0) = 1$$

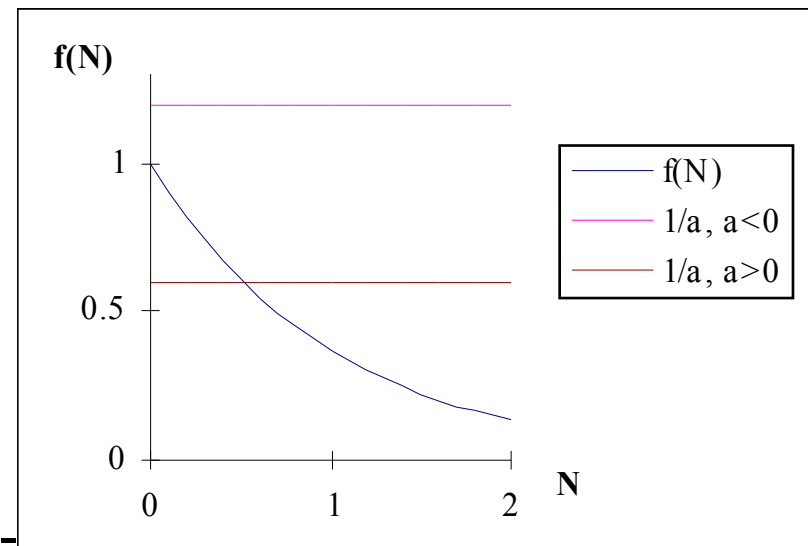
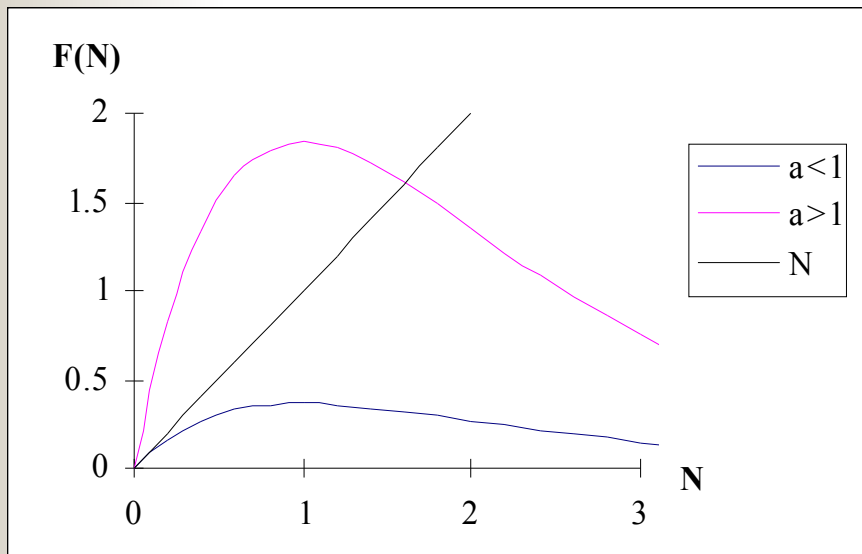


## Неподвижные точки

$$N_{n+1} = F(N_n); \quad N_{n+1} = aN_nf(N_n)$$

$$\bar{N} = F(\bar{N}); \quad \bar{N} = a\bar{N}f(\bar{N})$$

$$1. \bar{N} = 0; \quad 2. f(\bar{N}) = 1/a$$



## Характер устойчивости неподвижных точек

$$\xi_n = N_n - \bar{N}$$

$$\xi_{n+1} = N_{n+1} - \bar{N} = F(N_n) - F(\bar{N}) = F'(\bar{N})\xi_n + o(\xi_n)$$

Неподвижная точка  $\bar{N}$  устойчива, если

$$|F'(\bar{N})| < 1$$

и неустойчива, если

$$|F'(\bar{N})| > 1$$

$$F'(N) = \{aNf(N)\}' = af(N) + aNf'(N)$$

$$F'(0) = af(0) = a$$





## *Характер устойчивости нетривиальной неподвижной точки*

$$f(\bar{N}) = 1/a$$
$$F(\bar{N}) = af(\bar{N}) + aNf'(\bar{N}) = 1 + aNf'(\bar{N})$$

### **1) Монотонная динамика**

$$-1 < a\bar{N}f'(\bar{N}) < 0 \quad 0 < F'(\bar{N}) < 1$$

### **2) Затухающие колебания**

$$-2 < a\bar{N}f'(\bar{N}) < -1 \quad -1 < F'(\bar{N}) < 0$$

### **3) Расходящиеся колебания**

$$a\bar{N}f'(\bar{N}) < -2 \quad F'(\bar{N}) < -1$$

## *Аналог модели Ферхюльста*

$$N_{n+1} = a N_n (1 - N_n / M)$$

В относительных переменных  $x = N/M$

$$x_{n+1} = a x_n (1 - x_n)$$

**Стационарные точки**

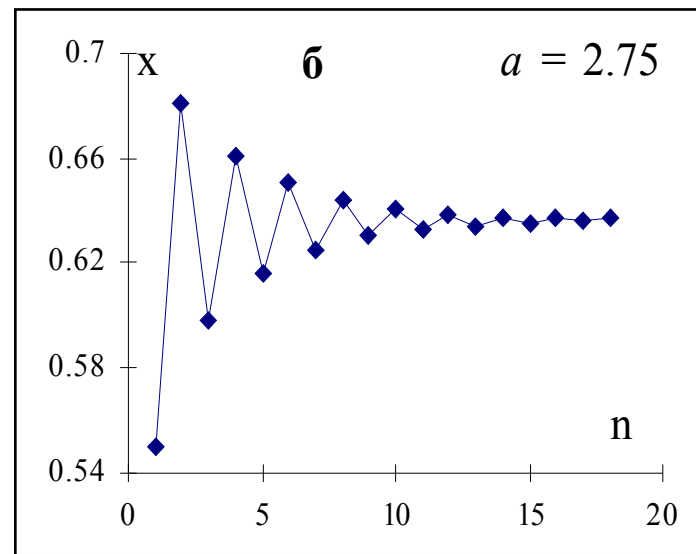
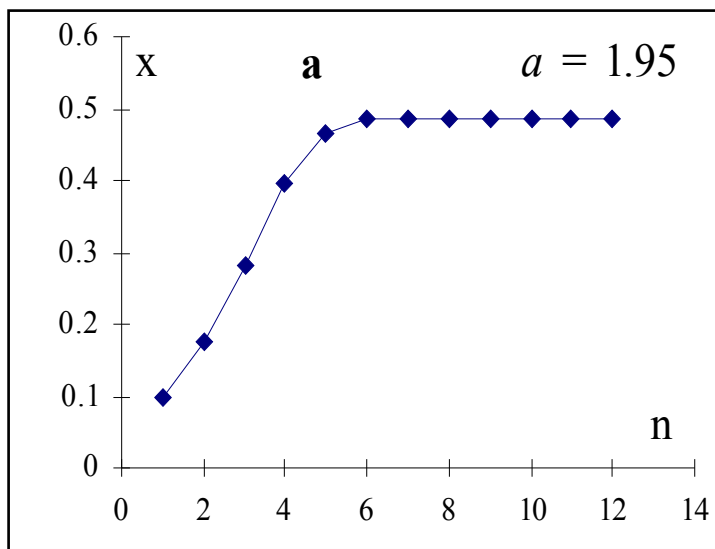
$$\bar{x}_1 = 0 \quad \bar{x}_2 = 1 - 1/a$$

**Устойчивость нетривиального равновесия**

$$F'(\bar{x}_2) = 2 - a$$

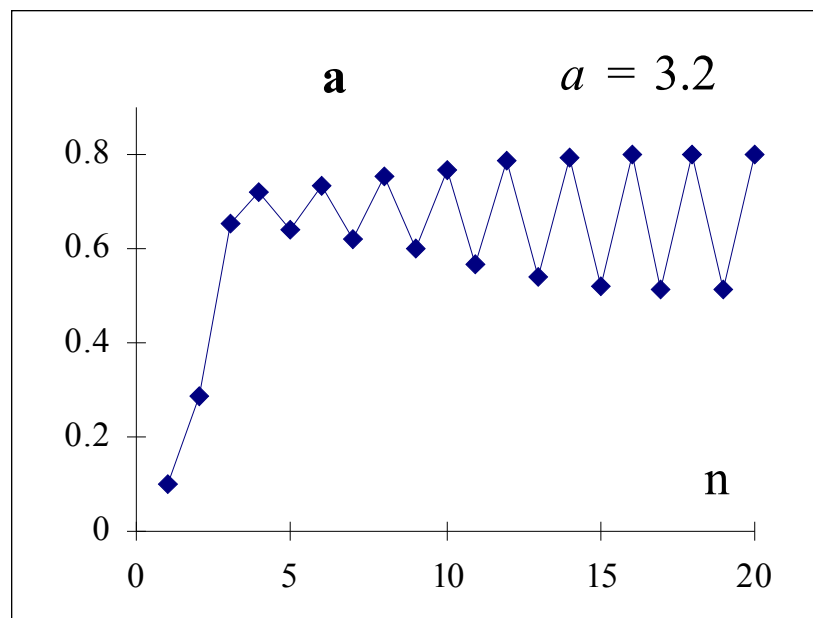
- 1)  $1 < a < 2$  - устойчиво; переход к равновесию монотонный
- 2)  $2 < a < 3$  - устойчиво; затухающие колебания около равновесия
- 3)  $3 < a < 4$  - неустойчиво; расходящиеся колебания около равновесия

*Графики решений уравнения  $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$   
при значениях параметра  $a < 3$*



- а) монотонное стремление к равновесию
- б) затухающие колебания

*График решения уравнения  $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ ,  
иллюстрирующий расходящиеся  
колебания вблизи равновесия*





## Циклы

$k$  чисел  $N_1, N_2, \dots, N_k$  образуют  $k$ -цикл уравнения  $N_{n+1}=F(N_n)$ ,  
если  $N_2=F(N_1), N_3=F(N_2), \dots, N_1=F(N_k)$ .

Элементы 2-циклов являются корнями уравнения

$$F(F(N))-N=0, \text{ или } F_2(N)-N=0$$

Если отбросить стационарные точки, то

$$\frac{F_2(N) - N}{F(N) - N} = 0$$

Элементы  $k$ -циклов удовлетворяют уравнению

$$F_k(N)-N=0$$



## Циклы длины 2 для модели Ферхюльста

Уравнение для элементов 2- цикла  $F_2(x)-x=0$

$$F(x)=ax(1-x), \quad F_2(x)=F(F(x))=a^2x(1-x)(1-ax(1-x))$$

$$a^2x(1-x)(1-ax(1-x))-x=0$$

Деля это на  $F(x)-x$ , т. е. на  $ax(1-x)-x$ , получаем

$$a^2x^2-a(a+1)+(a+1)=0$$

Отсюда находим элементы 2-цикла ( $\xi_1$  и  $\xi_2$ ):

$$\xi_1 = \frac{a+1+\sqrt{a^2-2a-3}}{2a}, \quad \xi_2 = \frac{a+1-\sqrt{a^2-2a-3}}{2a}$$

величина  $a^2-2a-3$  неотрицательна при  $a \geq 3$



## *Устойчивость циклов*

Элементы  $k$ -циклов уравнения  $N_{n+1}=F(N_n)$   
являются неподвижными точками уравнения

$$N_{n+1}=F_k(N_n)$$

$k$ -цикл уравнения  $N_{n+1}=F(N_n)$   
с элементами  $N_1, N_2, \dots, N_k$  устойчив при

$$\left| F'(N_1)F'(N_2)\dots F'(N_k) \right| < 1$$

и неустойчив при

$$\left| F'(N_1)F'(N_2)\dots F'(N_k) \right| > 1$$

## Устойчивость 2-цикла в модели Ферхюльста

$$F(x) = ax(1-x), \quad F'(x) = a(1-2x)$$

$$|F'(\xi_1)F'(\xi_2)| = |a^2(1-2\xi_1)(1-2\xi_2)| = |a^2(1-2(\xi_1+\xi_2)+4\xi_1\xi_2)|$$

по теореме Виета  $\xi_1 + \xi_2 = (a+1)/a$  и  $\xi_1\xi_2 = (a+1)/a^2$

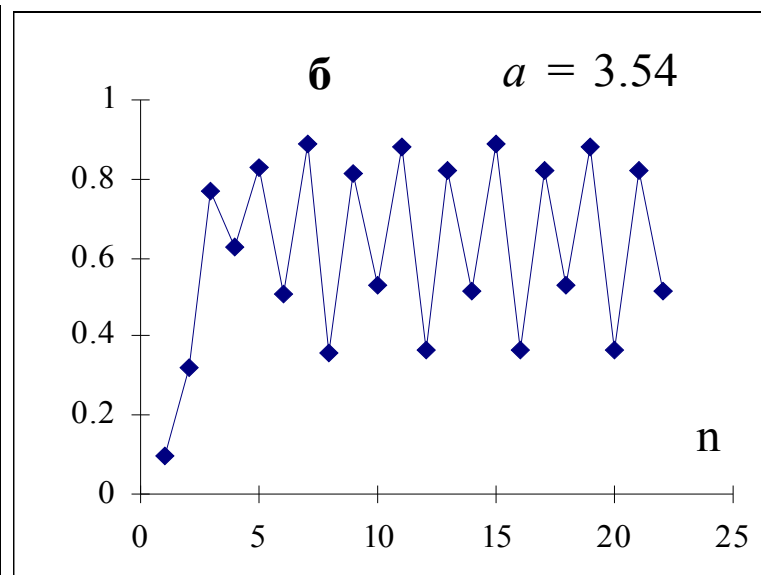
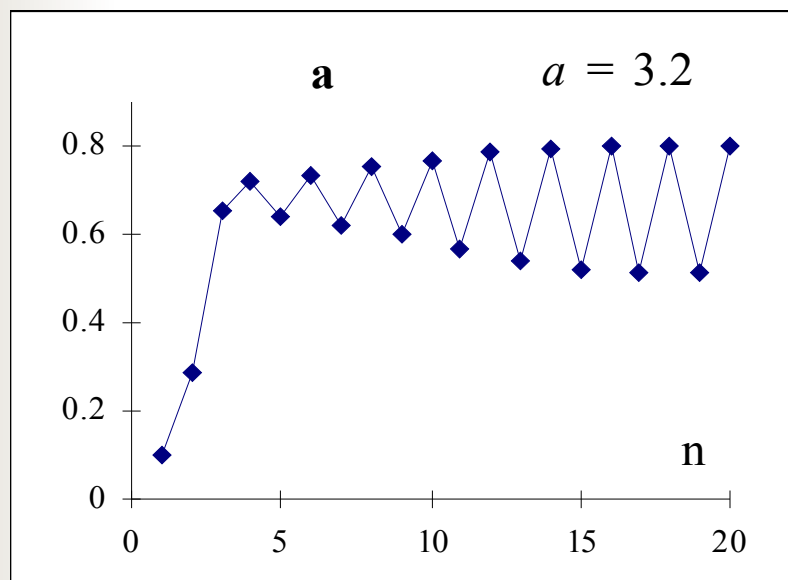
$$|F'(\xi_1)F'(\xi_2)| = |a^2 - 2(a+1)a + 4(a+1)| = |4 + 2a - a^2|$$

легко получить, что  $|4 + 2a - a^2| < -1$  при  $3 < a < 1 + \sqrt{6}$

Следовательно 2-цикл устойчив при  $3 < a < 1 + \sqrt{6}$

и неустойчив при  $a > 1 + \sqrt{6} \approx 3,449$

# Графики решений уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ , соответствующие предельным циклам



- а) 2-циклу,
- б) 4-циклу

## Первая серия бифуркаций в модели $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$

$$a = a_0 = 1$$

$\bar{x}_1 = 0$  теряет устойчивость; "рождается" устойчивая точка  $\bar{x}_2$

$$a = a_1 = 3$$

$\bar{x}_2$  теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 2-цикл.

$$a = a_2 = 1 + \sqrt{6} \approx 3,49$$

2-цикл теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 4-цикл

$$a = a_3 \approx 3,543$$

4-цикл теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 8-цикл

$$a = a_4 \approx 3,563$$

8-цикл теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 16-цикл

$$a = a_5 \approx 3,568$$

16-цикл теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 32-цикл

и т.д.

$$a = a^* = \lim_{k \rightarrow \infty} (a_k) \approx 3,575 - \text{точка накопления}$$



# Универсальность Фейгенбаума

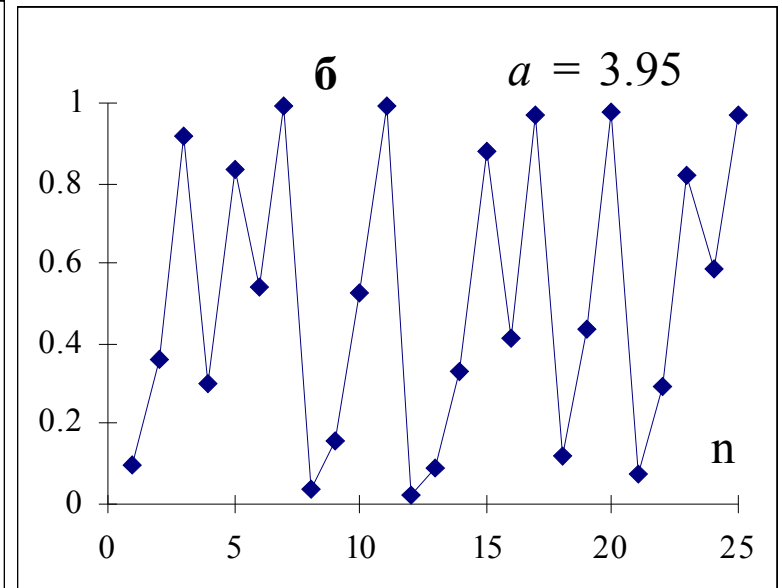
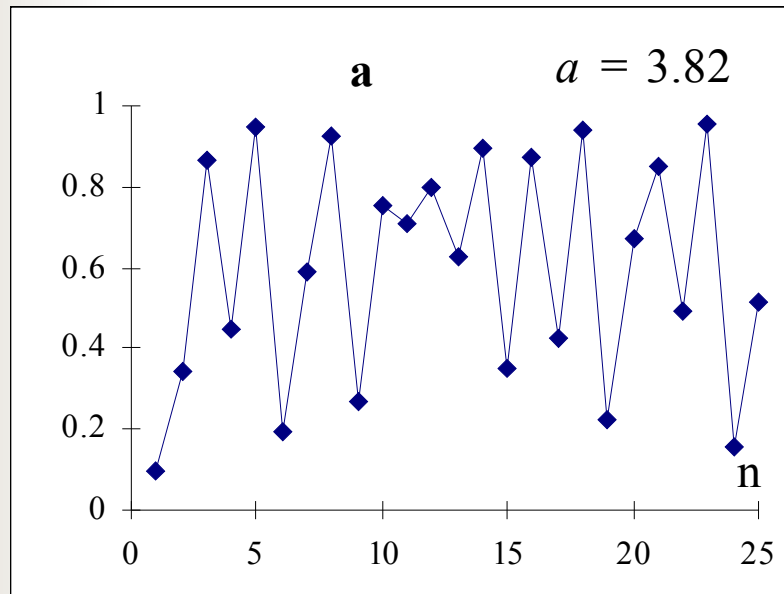
Последовательность значений параметра  $a$   $\{a_k^*\}$ , при которых происходит удвоение периода, удовлетворяет следующему закону: отношения смежных интервалов

$$\frac{(a_k^* - a_{k-1}^*)}{(a_{k+1}^* - a_k^*)}$$

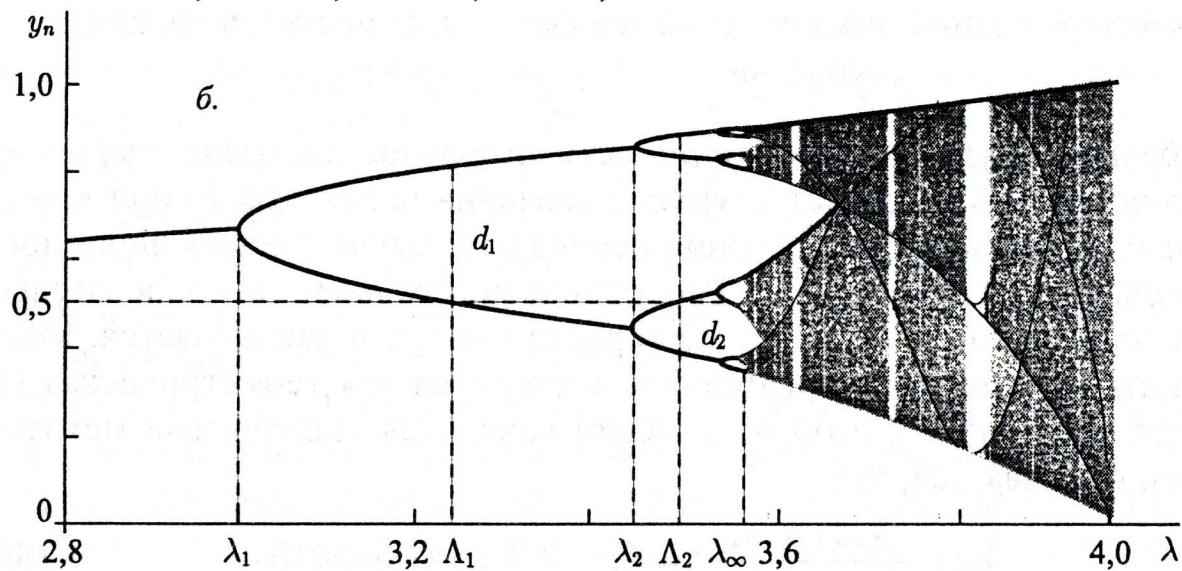
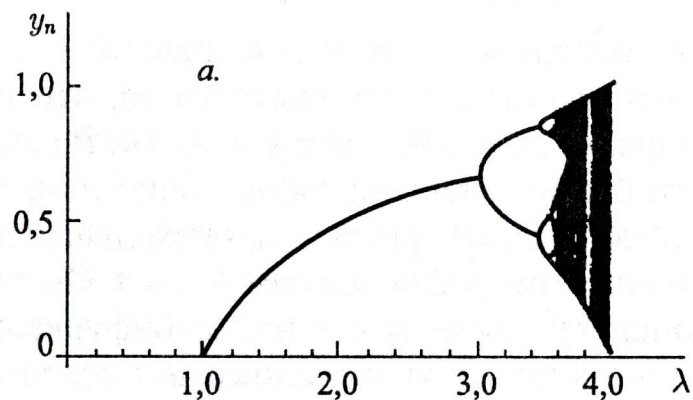
образуют сходящуюся последовательность, предел которой есть некоторое число  $\delta$  ( $\delta = 4,6692\dots$ ). Параметр  $\delta$  называется числом Фейгенбаума и носит универсальный характер: существует целый класс функций  $F(N)$ , при которых выполняется закон Фейгенбаума с числом  $\delta$ .



# Графики решений уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ соответствующие хаотической динамике



# Бифуркационная диаграмма модели Ферхюльста





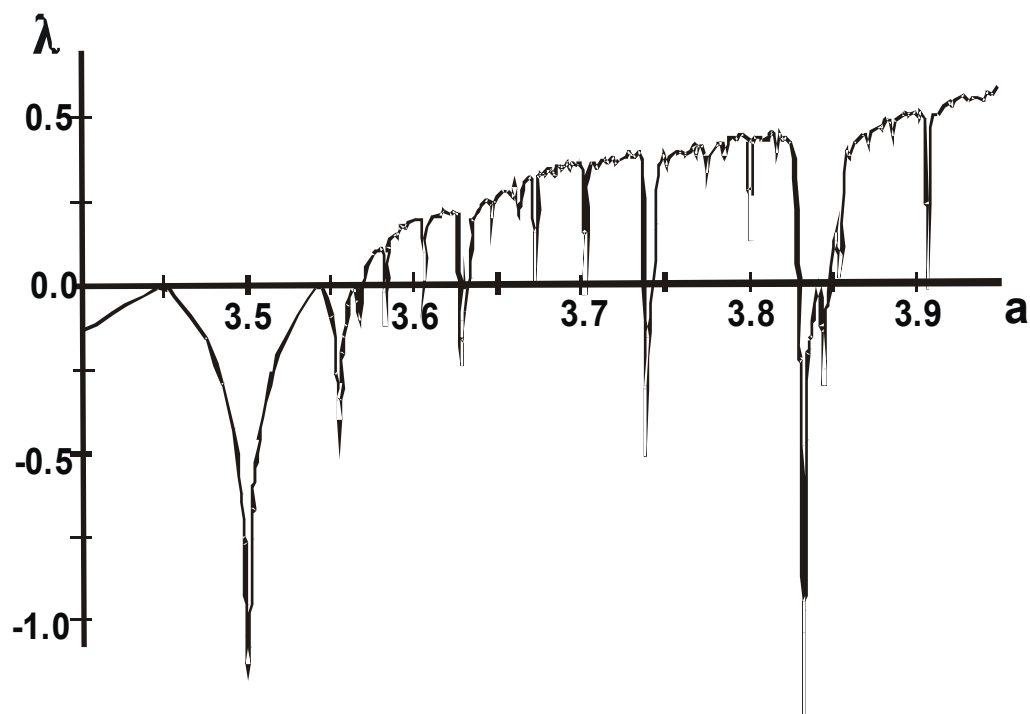
## *Показатель Ляпунова*

Для того чтобы более строго отличить один тип динамического поведения от другого, используется специальный количественный критерий - *показатель Ляпунова*:

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{n=0}^n \ln |F'(x_n)|.$$

Положительные значения этого показателя соответствуют хаотическому режиму динамики, отрицательные значения указывают на регулярный (периодический) режим

# *Показатель Ляпунова для модели Ферхюльста*





## *Порядок Шарковского*

$3, \quad 3 \cdot 2, \quad 3 \cdot 2^2, \quad 3 \cdot 2^3, \quad \dots$

$5, \quad 5 \cdot 2, \quad 5 \cdot 2^2, \quad 5 \cdot 2^3, \quad \dots$

$7, \quad 7 \cdot 2, \quad 7 \cdot 2^2, \quad 7 \cdot 2^3, \quad \dots$

$9, \quad 9 \cdot 2, \quad 9 \cdot 2^2, \quad 9 \cdot 2^3, \quad \dots$

$\dots$

$\dots \quad 2^4, \quad 2^3, \quad 2^2, \quad 2, \quad 1$





## *Теорема Шарковского*

Если  $F(N)$  непрерывна, то из того, что уравнение  $N_{n+1}=F(N_n)$  имеет цикл периода (длины)  $m$ , вытекает, что оно имеет и циклы **всех** периодов, которые следуют за  $m$  в *порядке Шарковского*

### *Следствие*

Если уравнение  $N_{n+1}=F(N_n)$  имеет цикл длины 3, то оно имеет и циклы *любой* длины



# Модель Рикера

$$N_{n+1} = a N_n e^{-b N_n}$$

В относительных переменных  $x = bN$

$$x_{n+1} = a x_n e^{-x_n}$$

**Стационарные точки**

$$\bar{x}_1 = 0 \quad \bar{x}_2 = \ln a$$

**Устойчивость нетривиального равновесия**

$$F'(\bar{x}_2) = 1 - \ln a$$

- 1)  $1 < a < e$  - устойчиво; переход к равновесию монотонный
- 2)  $e < a < e^2$  - устойчиво; затухающие колебания около равновесия
- 3)  $a > e^2$  - неустойчиво; расходящиеся колебания около равновесия

## Первая серия бифуркаций в модели Рикера

$$a = a_0 = 1$$

$\bar{x}_1 = 0$  теряет устойчивость; "рождается" устойчивая точка  $\bar{x}_2$

$$a = a_1 = e^2 \approx 7,39$$

$\bar{x}_2$  теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 2-цикл.

$$a = a_2 \approx 12,49$$

2-цикл теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 4-цикл

$$a = a_3 \approx 14,24$$

4-цикл теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 8-цикл

$$a = a_4 \approx 14,68$$

8-цикл теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 16-цикл

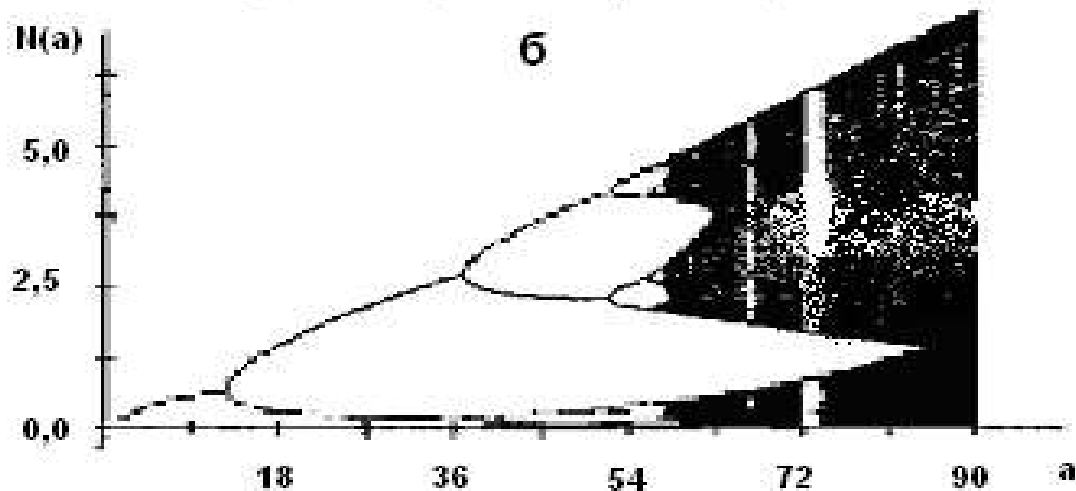
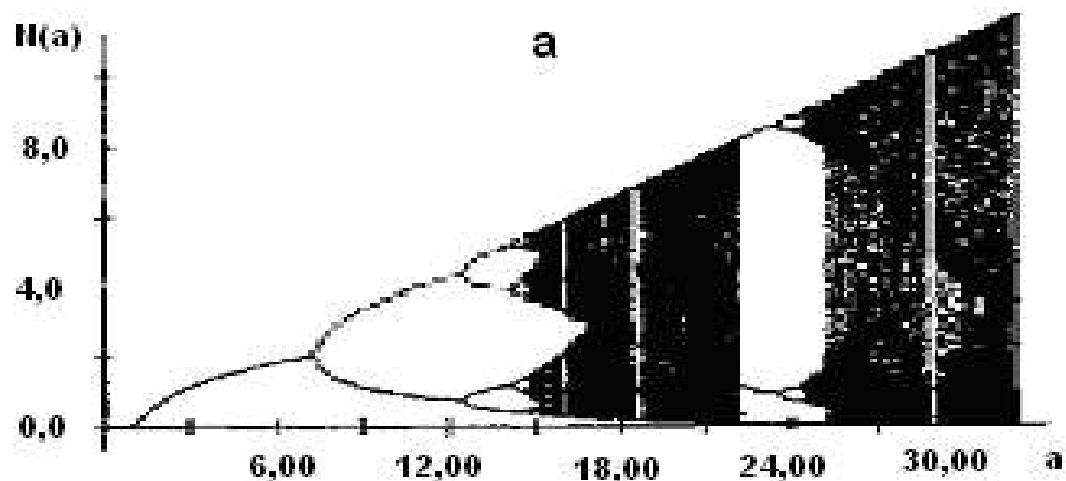
$$a = a_5 \approx 14,75$$

16-цикл теряет устойчивость; "рождается" устойчивый 32-цикл

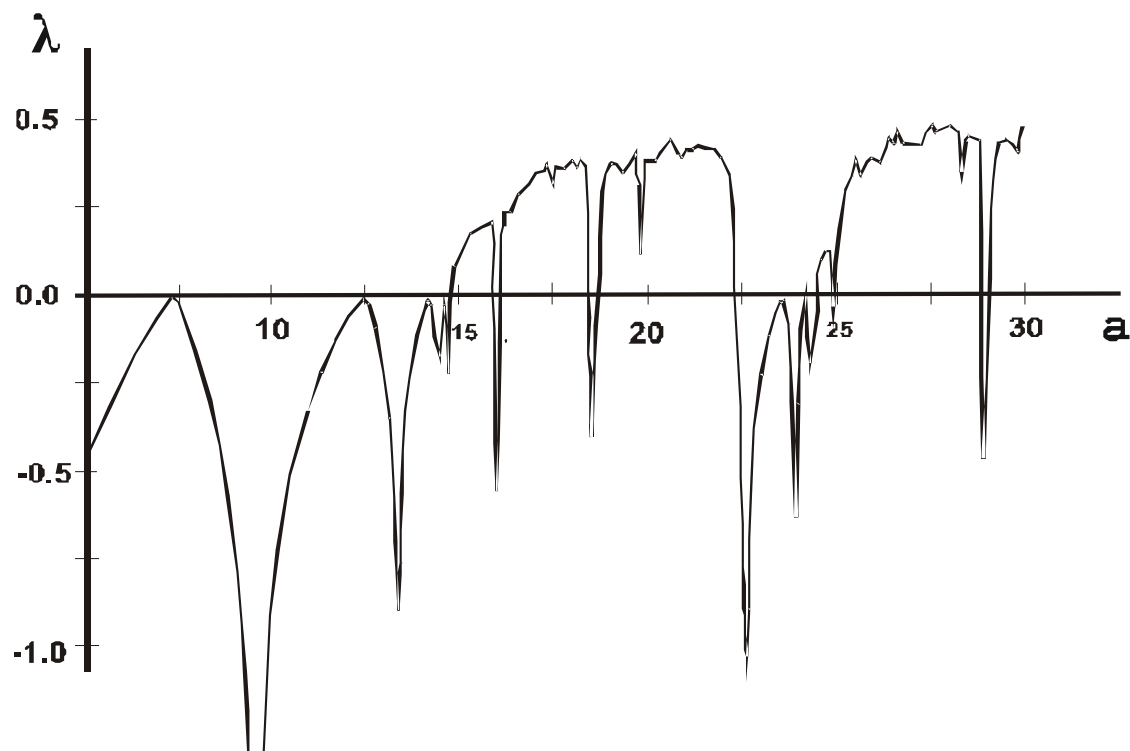
и т.д.

$$a = a^* = \lim_{k \rightarrow \infty} (a_k) \approx 14,759 \quad - \text{точка накопления}$$

# Бифуркационные диаграммы для моделей Рикера и Хассела



# *Показатель Ляпунова для модели Рикера*



## Модель Хассела

$$N_{n+1} = \frac{aN_n}{(1 + cN_n)^b} \quad x_{n+1} = \frac{ax_n}{(1 + x_n)^b}$$

### Стационарные точки

$$\bar{x}_1 = 0 \quad \bar{x}_2 = a^{\frac{1}{b}} - 1$$

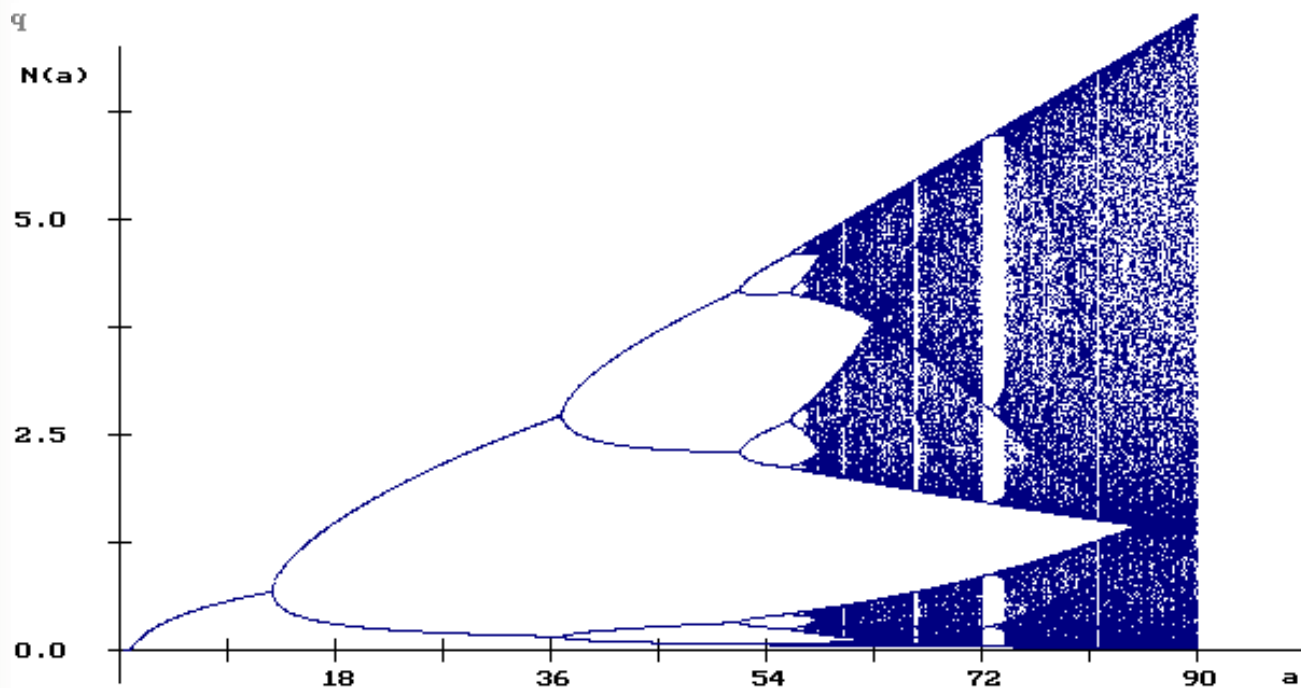
### Устойчивость нетривиального равновесия

$$F'(\bar{x}_2) = 1 - b \left( 1 - \frac{1}{a^{\frac{1}{b}}} \right)$$

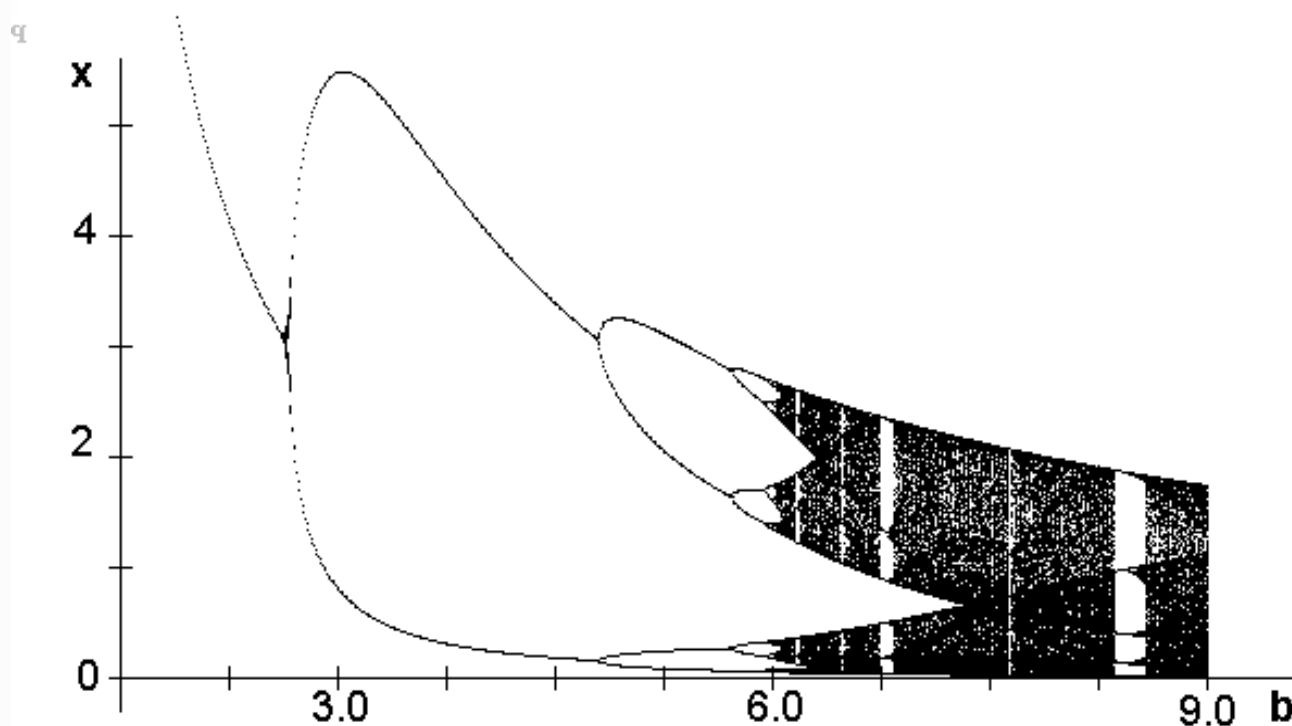
- 1)  $1 < a < \left( \frac{b}{b-1} \right)^b$  - устойчиво; переход к равновесию монотонный
- 2)  $\left( \frac{b}{b-1} \right)^b < a < \left( \frac{b}{b-2} \right)^b$  - устойчиво; затухающие колебания
- 3)  $a > \left( \frac{b}{b-2} \right)^b$  - неустойчиво; расходящиеся колебания



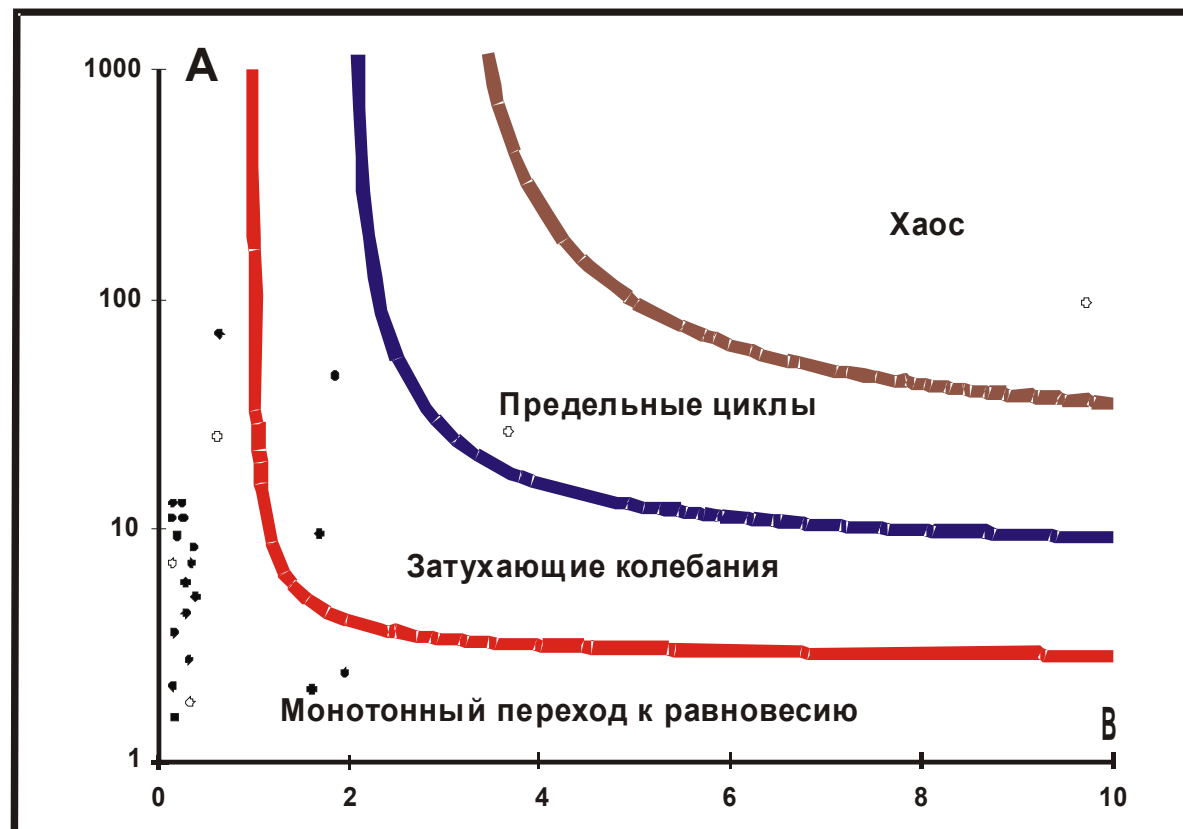
*Бифуркационная диаграмма модели Хассела  
при изменении параметра  $a$  и при  $b = 5$*







# *Области значений параметров $a$ и $b$ модели Хассела, характеризующиеся различными типами режимов динамики*





## *Изменение характера динамики численности в процессе эволюции лимитированной популяции*

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{W}_n(x_n)x_n \\ q_{n+1} = q_n (W_{AA}(x_n)q_n + W_{Aa}(x_n)(1 - q_n)) / \bar{W}_n(x_n), \end{cases}$$

$$\bar{W}_n = W_{AA}(x)q_n^2 + 2W_{Aa}(x)q_n(1 - q_n) + W_{aa}(1 - q_n)^2$$

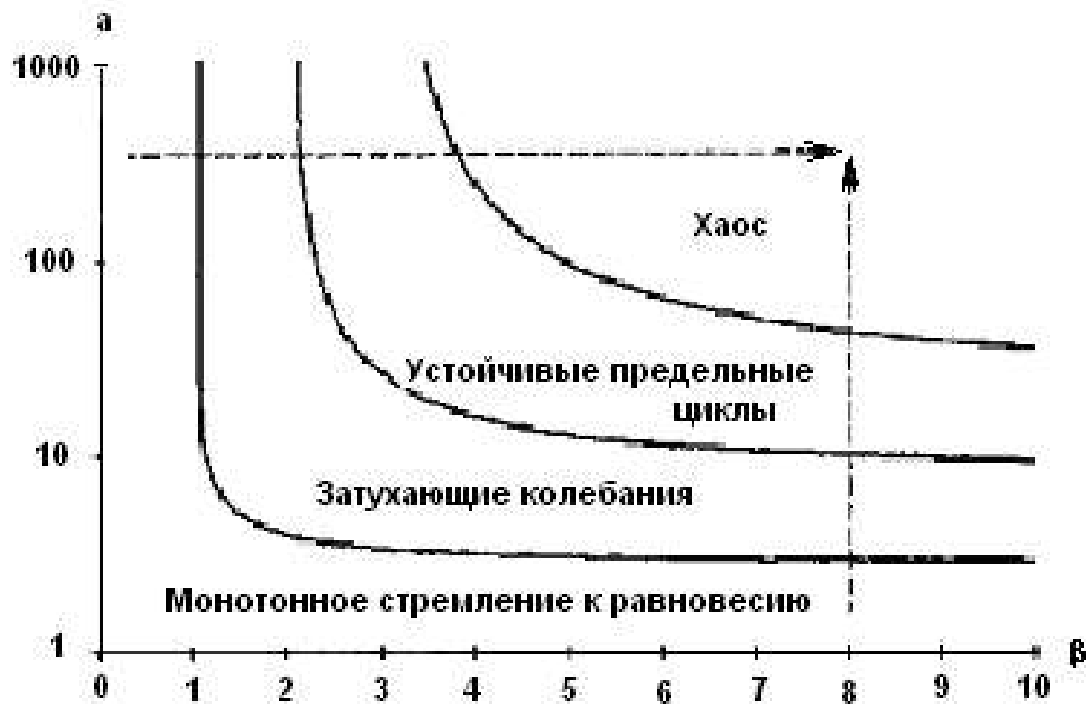
**F-отбор**

$$W_i(x) = a_i f(x) \quad x_{n+1} = a_n x_n f(x_n)$$

**Теорема Фишера**

$$a_{n+1} \geq a_n$$

*Области значений параметров  $a$  и  $b$  модели Хассела, характеризующиеся различными типами режимов динамики*





*Благодарю за внимание!*