Динамика популяции

Вадим Михайлович Хайтов
к.б.н.
кафедра Зоологии беспозвоночных
polydora@rambler.ru

Экзогенные и Эндогенные изменения

- Экзогенные изменения вызваны влиянием внешних по отношению к системе факторов
- Эндогенные изменения являются следствием свойств самой системы

В математических моделях нет ничего страшного

Как работают с моделями

1. Редукция объекта до минимально необходимого набора первичных элементов и отношений.
2. Построение математической модели.
3. Оценка соответствия поведения системы, предсказанного моделью, с поведением реально существующего объекта.
4. Если соответствия нет, то надо менять модель (в частном случае усложнять ее).

Динамика «простой» популяции

Есть ли в экологии законы, подобные физическим законам?

Peter Turchin

OIKOS 94: 17–26. Copenhagen 2001

Does population ecology have general laws?

Peter Turchin

Turchin, P. 2001. Does population ecology have general laws? – Oikos 94: 17–26.

There is a widespread opinion among ecologists that ecology lacks general laws. In this paper I argue that this opinion is mistaken. Taking the case of population dynamics, I point out that there are several very general law-like propositions that provide the theoretical basis for most population dynamics models that were developed to address specific issues. Some of these foundational principles, like the law of exponential growth, are logically very similar to certain laws of physics (Newton's law of inertia, for example, is almost a direct analogue of exponential growth). I discuss two other principles (population self-limitation and resource-consumer oscillations), as well as the more elementary postulates that underlie them. None of the "laws" that I propose for population ecology are new. Collectively ecologists have been using these general principles in guiding development of their models and experiments since the days of Lotka, Volterra, and Gause.

Редуцируем систему до «простой» популяции

- Особи размножаются
- Гибнут
- Перемещаются в пространстве

Основное уравнение динамики численности популяции

$$\Delta H = B - D + Й - E$$

Модель для замкнутой популяции

$$\Delta H = B - D$$

Удельные величины

$$\frac{\Delta H}{N} = \frac{B}{N} - \frac{D}{N}$$

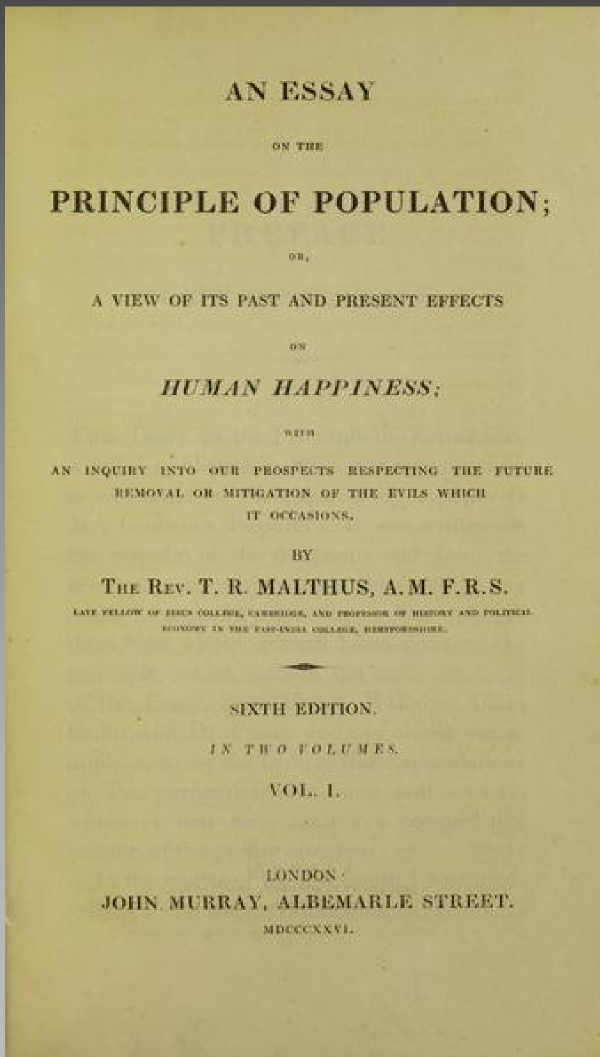
Удельная скорость

$$\frac{\Delta H}{N \Delta t} = \frac{B}{N \Delta t} - \frac{D}{N \Delta t}$$

Мгновенная удельная скорость

$$\frac{dH}{Ndt} = \frac{B}{Ndt} - \frac{D}{Ndt}$$

Мальтузианский параметр



AN ESSAY

ON THE

PRINCIPLE OF POPULATION;

OR,

A VIEW OF ITS PAST AND PRESENT EFFECTS

ON

HUMAN HAPPINESS;

WITH

AN INQUIRY INTO OUR PROSPECTS RESPECTING THE FUTURE REMOVAL OR MITIGATION OF THE EVILS WHICH IT OCCASIONS.

BY

THE REV. T. R. MALTHUS, A.M. F.R.S.

LATE FELLOW OF JESUS COLLEGE, CAMBRIDGE, AND PROFESSOR OF HISTORY AND POLITICAL ECONOMY IN THE EAST-INDIA COLLEGE, HERTFORDSHIRE.

SIXTH EDITION.

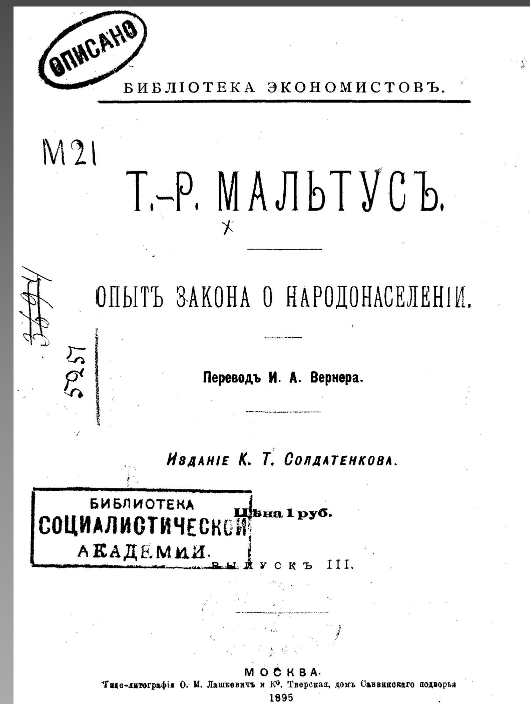
IN TWO VOLUMES.

VOL. I.

LONDON:

JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.

MDCCCXXVI.



БИБЛIОТЕКА ЭКОНОМИСТОВЪ.

Т.-Р. МАЛЬТУСЪ.

ОПЫТЪ ЗАКОНА О НАРОДОНАСЕЛЕНIИ.

Переводъ И. А. Вернера.

Изданiе К. Т. Солдатенкова.

Цѣна 1 руб.

ВЫПУСКЪ III.

МОСКВА.

Типо-литографiя О. И. Лашкевичъ и Ко. Тверская, домъ Саввинскаго подворья

1895

Томас Мальтус

Мальтузианский параметр

$$r \quad \frac{B}{Ndt} - \frac{D}{Ndt} = \frac{B - D}{Ndt}$$

- Это врожденная (видоспецифическая) скорость естественного роста численности популяции.
- Является мерой мгновенной удельной скорости изменения численности популяции.
- Выражается как число особей на единицу времени в пересчете на одну особь.

Мальтузианская модель

$$\frac{dH}{Ndt} = r$$

$$\frac{dH}{N} = rdt$$

$$\frac{dN}{N} = rdt$$

$$\ln(N) = rt + C$$

$$N = e^{rt+C}$$

$$N = e^{rt}e^{C}$$

Мальтузианская модель

$$N = e^{rt} e^{C}$$

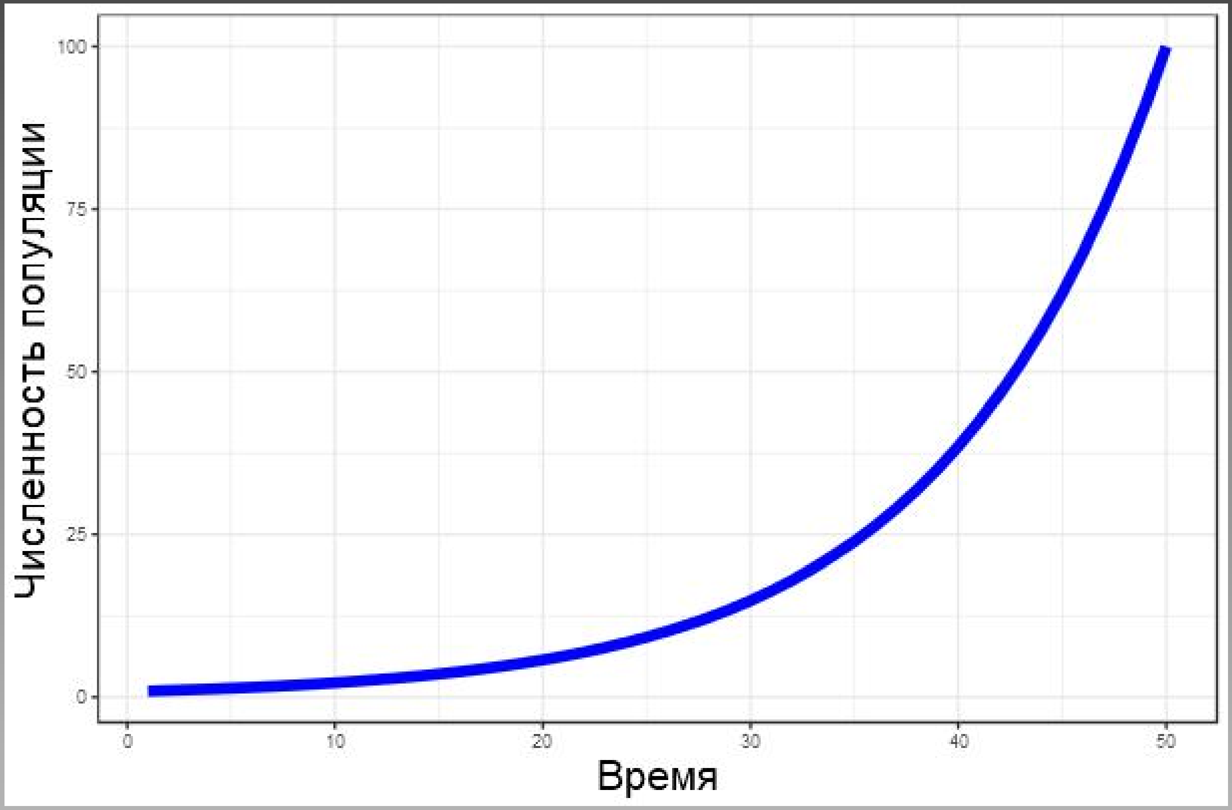
$$t = 0 \Rightarrow N = e^{r0} e^{C} = 1\ e^{C} \quad N_0$$

$$\boxed{N = N_0 e^{rt}}$$

Мальтузианская модель в дискретной форме

$$N_t = e^r N_{t-1}$$

Что предсказывает модель?



Есть ли в экологии законы, подобные физическим законам?

Если на тело не действуют силы (или их действие скомпенсировано), то данное тело находится в состоянии покоя или равномерного прямолинейного движения.

Первый закон Ньютона

Есть ли в экологии законы, подобные физическим законам?

Если на популяцию не действуют никакие ограничения, то ее численность будет демонстрировать экспоненциальный рост

Закон Мальтуса

J. theor. Biol. (1986) **122,** 385–399

The Theory of Population Dynamics: I. Back To First Principles

LEV R. GINZBURG

Department of Ecology & Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, New York 11794, *U.S.A.*

(*Received* 12 *June* 1985, *and in revised form* 19 *May* 1986)

Экспоненциальный рост в природе

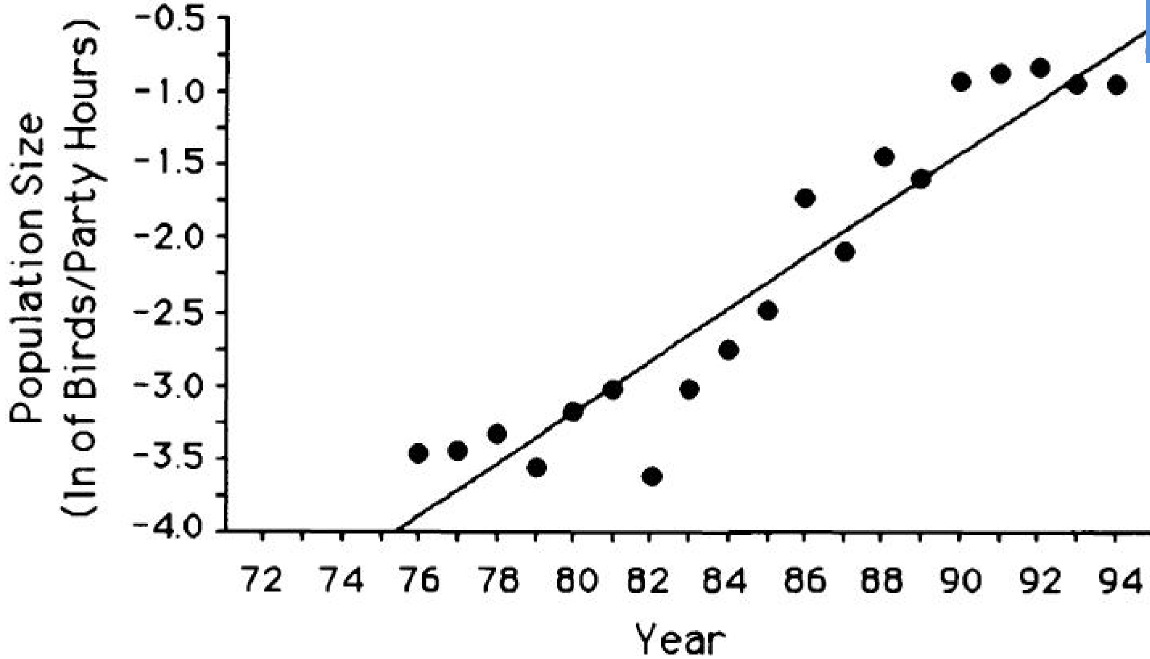


FIG. 2. Regression of total number (ln) of Monk Parakeets recorded on Christmas Bird Counts in the contiguous United States each year since 1975.

Экспоненциальный рост в природе

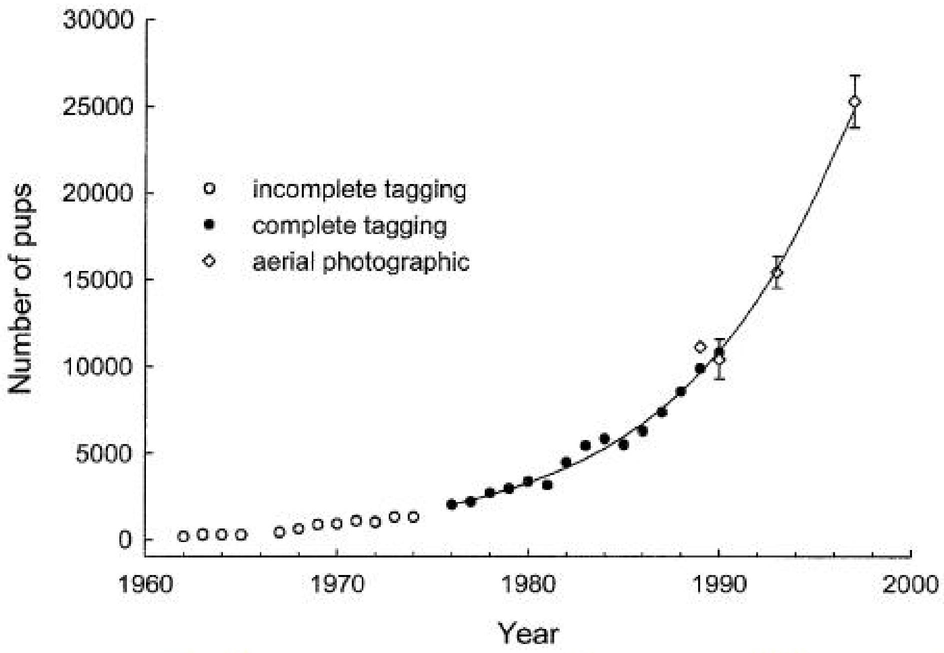


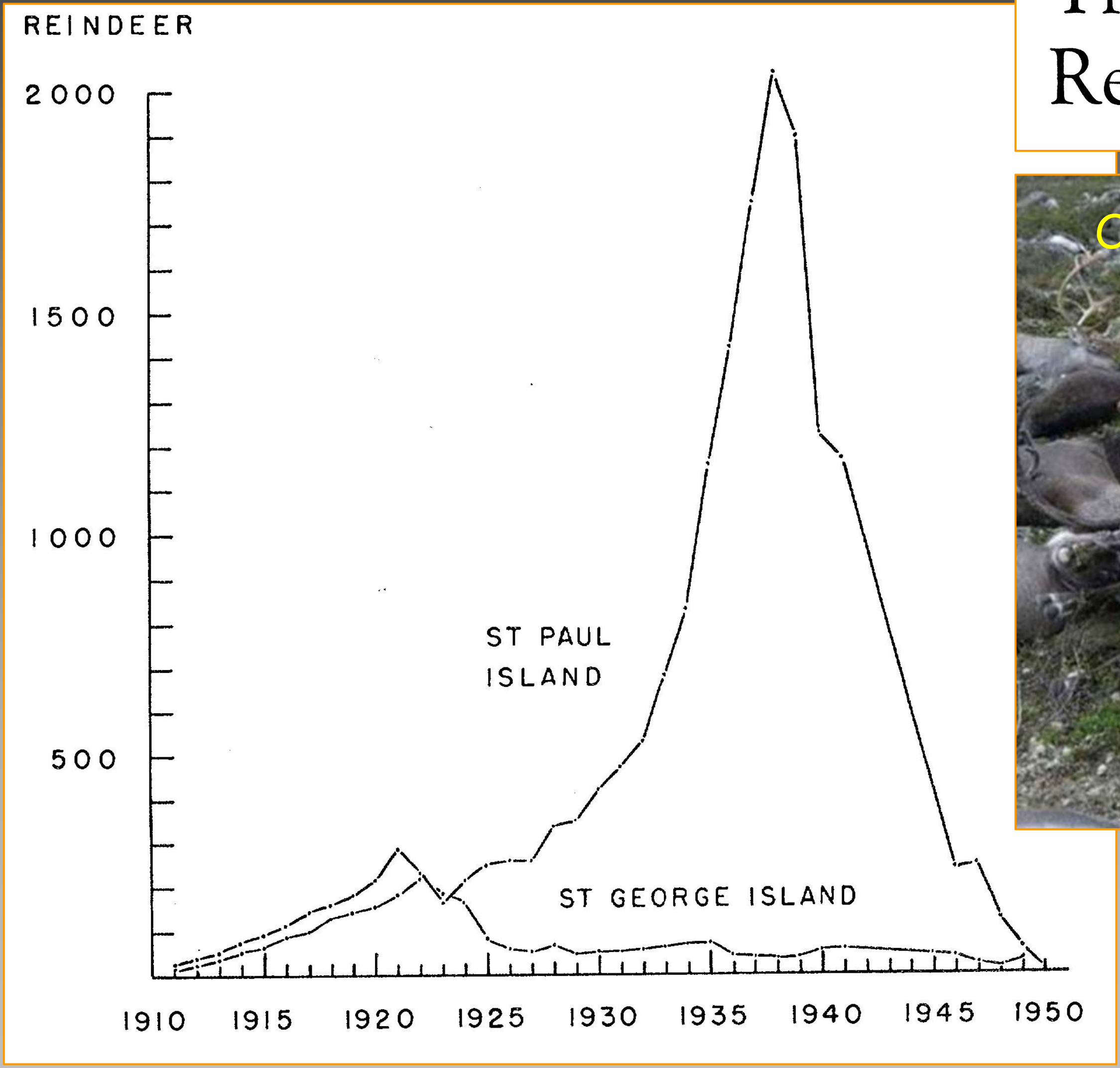
Figure 3. Trend in grey seal pup production on Sable Island, 1962–1997, based on incomplete tagging (1962–1974), complete tagging (1976–1990) and aerial surveys (1989–1997) (error bars: approximate 95% confidence limits; curve: exponential fit to the 1976 through 1990 censuses, see text for equation).

ICES Journal of Marine Science, 60: 1265–1274. 2003
doi:10.1016/S1054–3139(03)00147-4

Sustained exponential population growth of grey seals at Sable Island, Nova Scotia

W. D. Bowen, J. McMillan, and R. Mohn

Экспоненциальный рост и падение численности популяции



The Rise and Fall of a Reindeer Herd

VICTOR B. SCHEFFER

А если мы не наблюдаем экспоненциального роста?

- Популяция стабильна (случайные колебания вокруг среднего)
- Популяция демонстрирует циклические изменения численности.

Почему наблюдается ограниченный рост численности?

Обратная связь

$$r = f(N)$$

В общем виде
r-функция

$$r = f(Factors)$$

Популяционная регуляция: Удельная скорость роста численности популяции зависит от численности популяции.

Механизмы регуляции - весь комплекс взаимоотношений, подразумевающих обратную связь.

Модель Ферхюльста

- Простая популяция
- r - мальтузианский параметр
- K - емкость среды

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

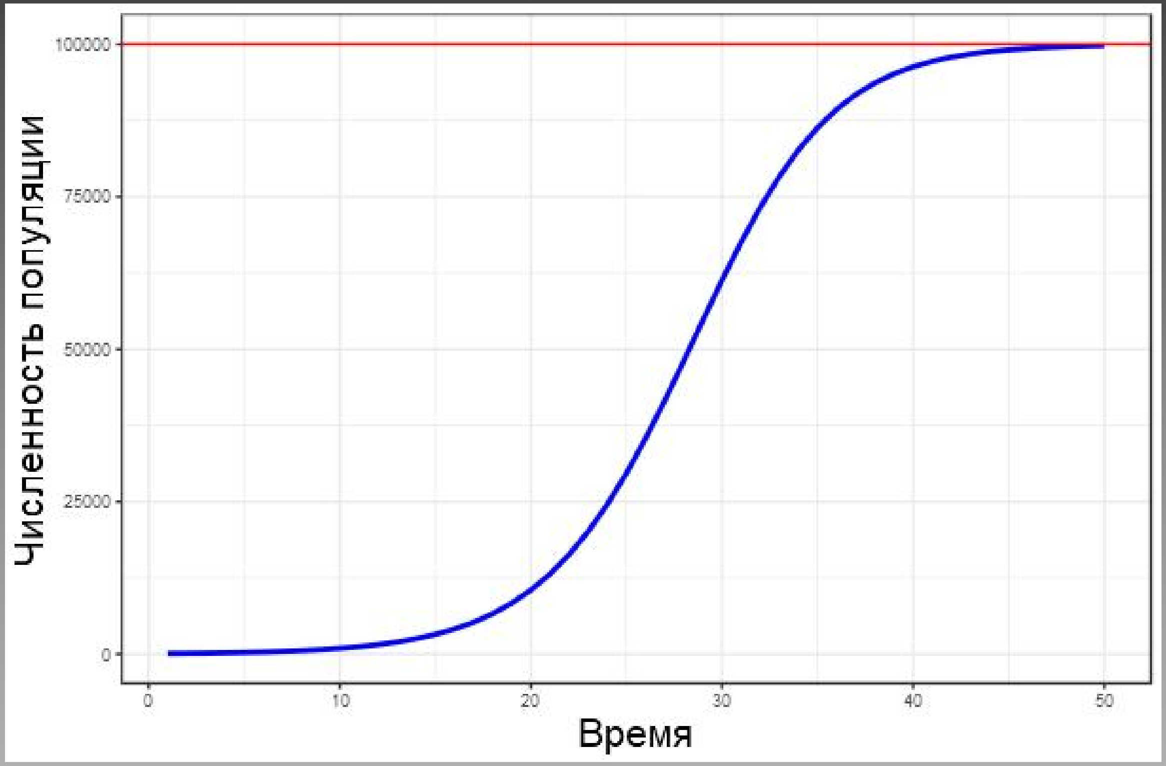
$$N = \frac{KN_0e^{rt}}{(K - N_0) + N_0e^{rt}}$$

Модель ограниченного роста в дискретной форме

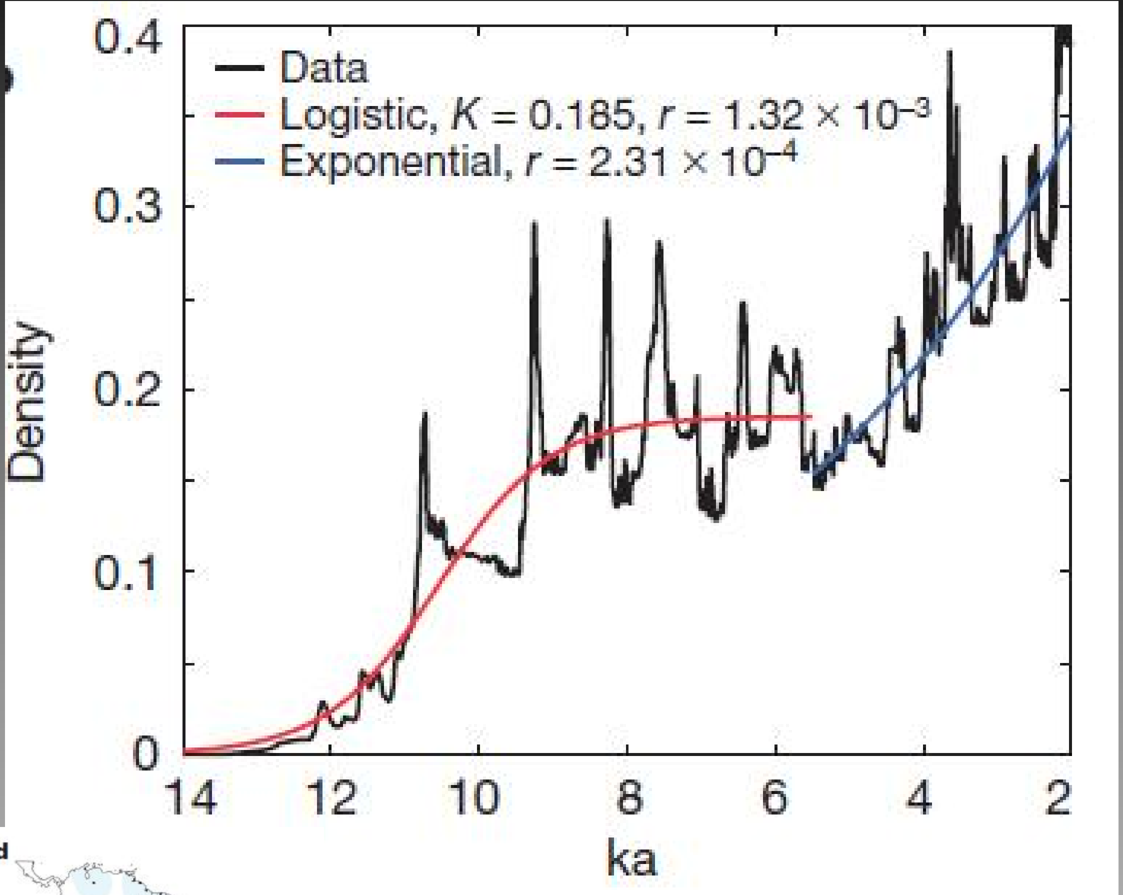
$$N_t = N_{t-1} e^{\left(r\left(1 - \frac{N_{t-1}}{K}\right)\right)}$$

Уменьшает значение r по мере приближения N к емкости среды

Что предсказывает модель?

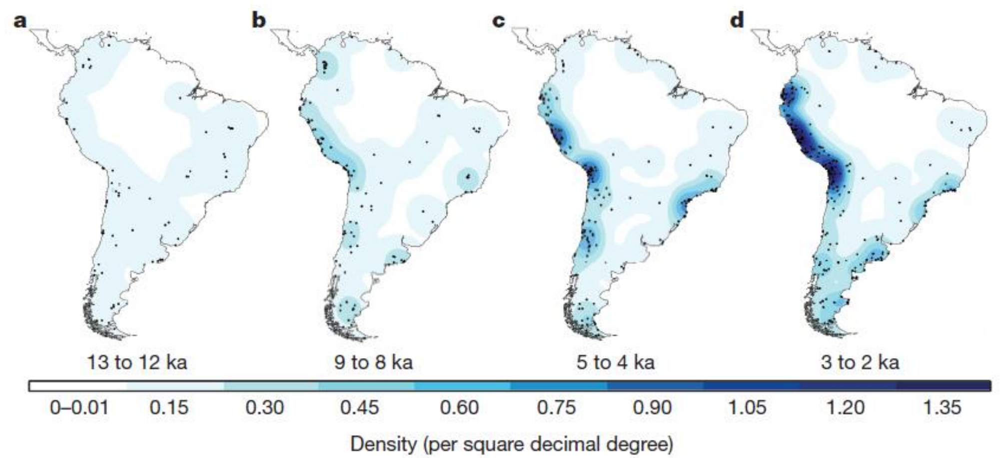


Логистический рост в природе

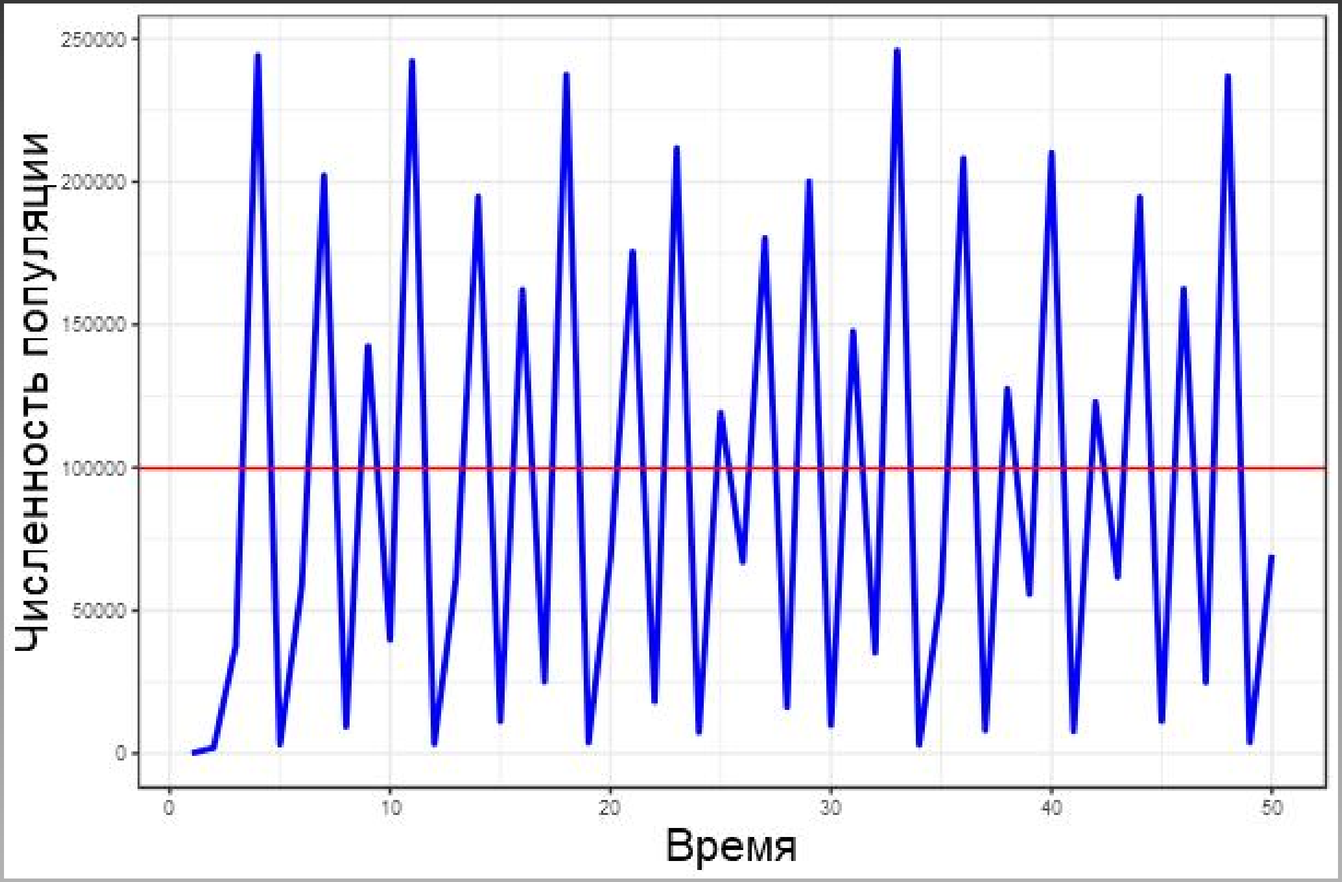


Post-invasion demography of prehistoric humans in South America

Goldberg et al, 2016



Не все так просто...

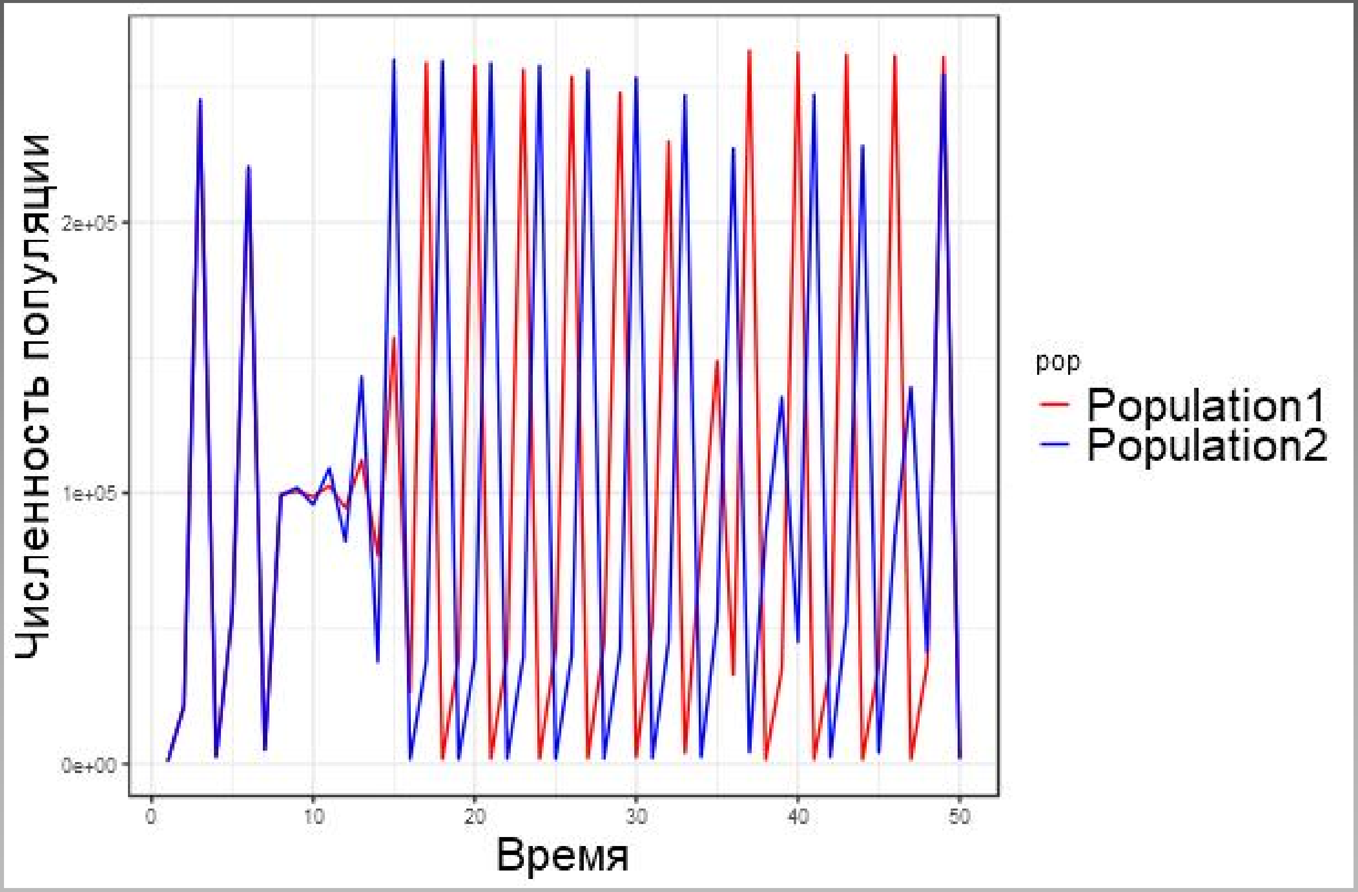


При некоторых значениях мальтузианского параметра модель предсказывает хаотические изменения численности

«Эффект бабочки» в логистической модели

- Хаотическая система - это система чувствительная к начальным состояниям.

Начальная численность двух временных рядов отличается только на одну особь!



Динамика первого и второго порядка

- Динамический процесс первого порядка

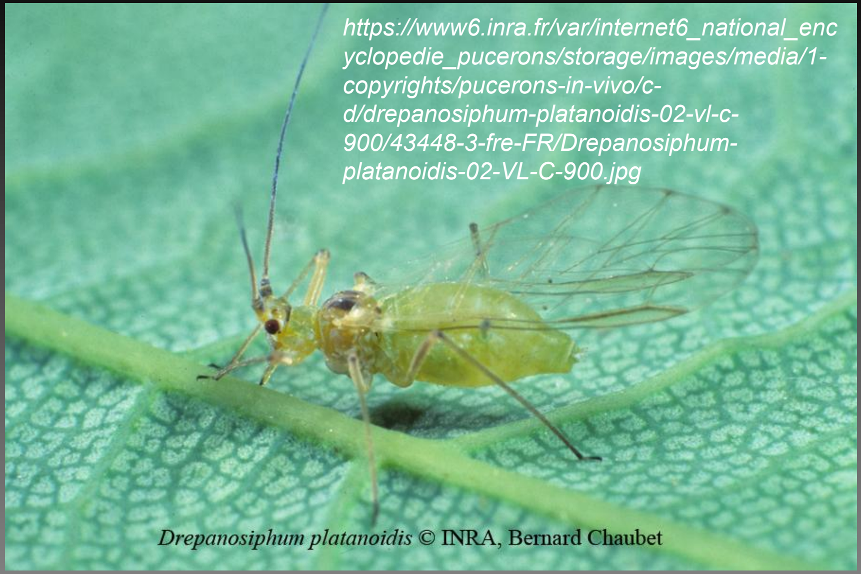
  $r = F(N_{t-1})$

- Динамический процесс второго порядка

  $r = F(N_{t-1}, N_{t-2})$

Drepanosiphum platanoides

Turchin, Taylor, 1992



Zeiraphera diniana

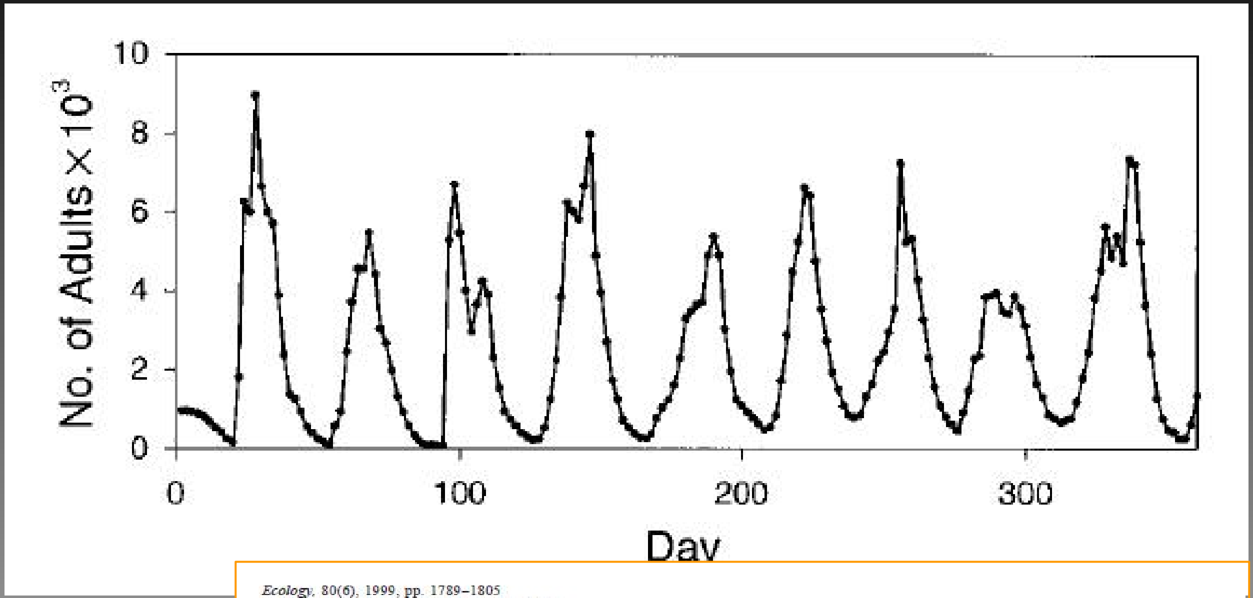
Berryman,Turchin, 2001

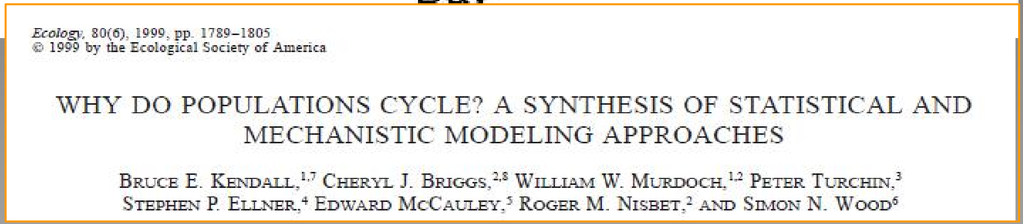
https://images.auscape.com.au/p/632/caterpillar-larch-budmoth-zeiraphera-diniana-15360463.jpg

Проблема множественности моделей

- Одни и те же изменения в популяциях могут объясняться очень разными механизмами
- Можно построить много разных моделей
- Поиск «работающей» модели - задача для специального и сложного исследования.

Динамика лабораторной популяции *Lucilia cuprina*





Ecology, 80(6), 1999, pp. 1789–1805

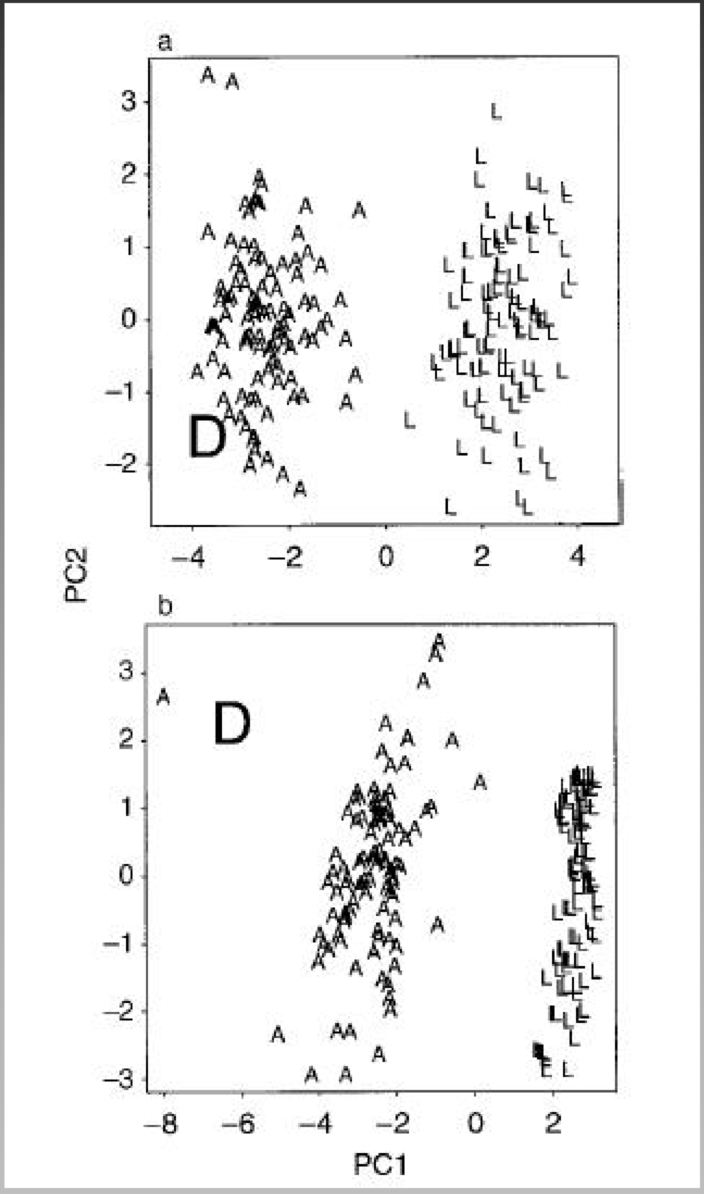
WHY DO POPULATIONS CYCLE? A SYNTHESIS OF STATISTICAL AND MECHANISTIC MODELING APPROACHES

Bruce E. Kendall,[1,7] Cheryl J. Briggs,[2,8] William W. Murdoch,[1,2] Peter Turchin,[3] Stephen P. Ellner,[4] Edward McCauley,[5] Roger M. Nisbet,[2] and Simon N. Wood[6]

- Динамика второго порядка:есть какие-то взаимоотношения.
- Возможны два типа внутривидовой конкуренции:
    - Конкуренция взрослых (A)
    - Конкуренция личинок (L)

Сравнение поведения моделей и реальных данных

- Реальные данные и данные, сгенерированные двумя моделями, описывались по многим параметрам (период колебаний, амплитуда, разброс значений и т.п.)
- На основе описаний был проведен многомерный анализ (PCA)



Динамика популяций человека

THE YEAR IN ECOLOGY AND CONSERVATION BIOLOGY, 2009

Long-Term Population Cycles in Human Societies

Peter Turchin

Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, Connecticut, USA

Всем знакомая картина…

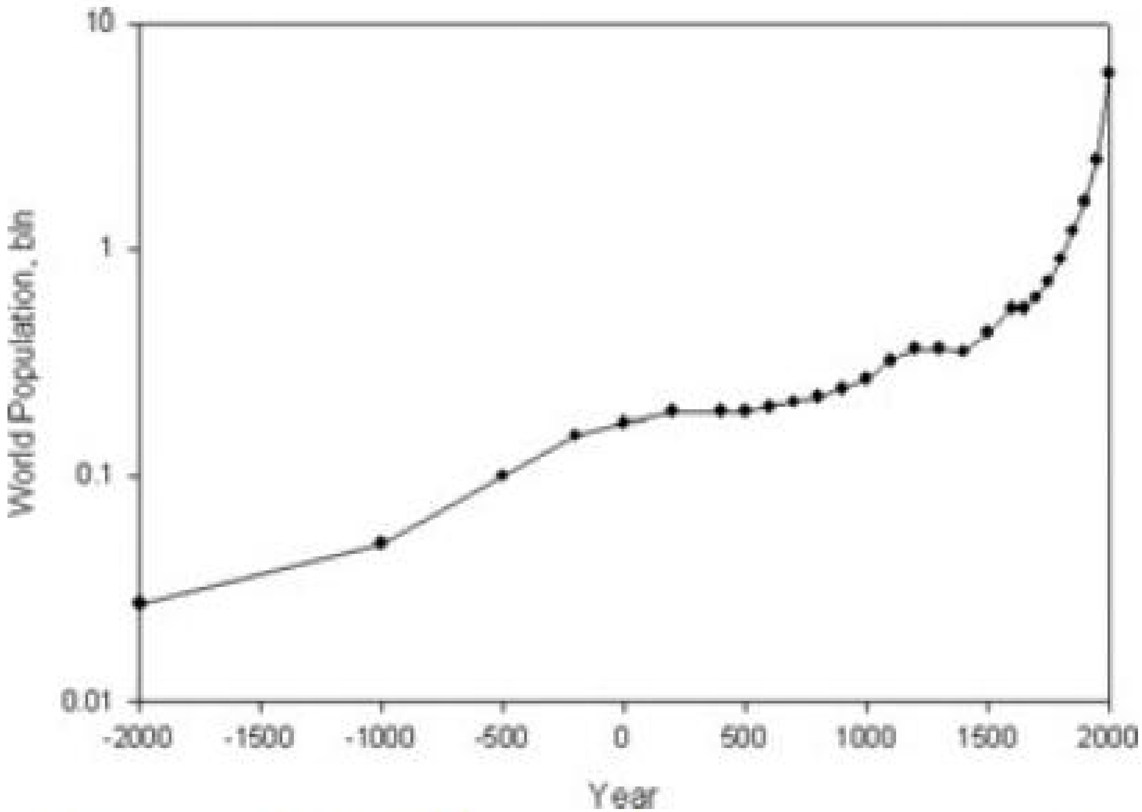


Figure 1. Global population numbers over the last four millennia (McEvedy and Jones 1978).

А так ли?

Китай

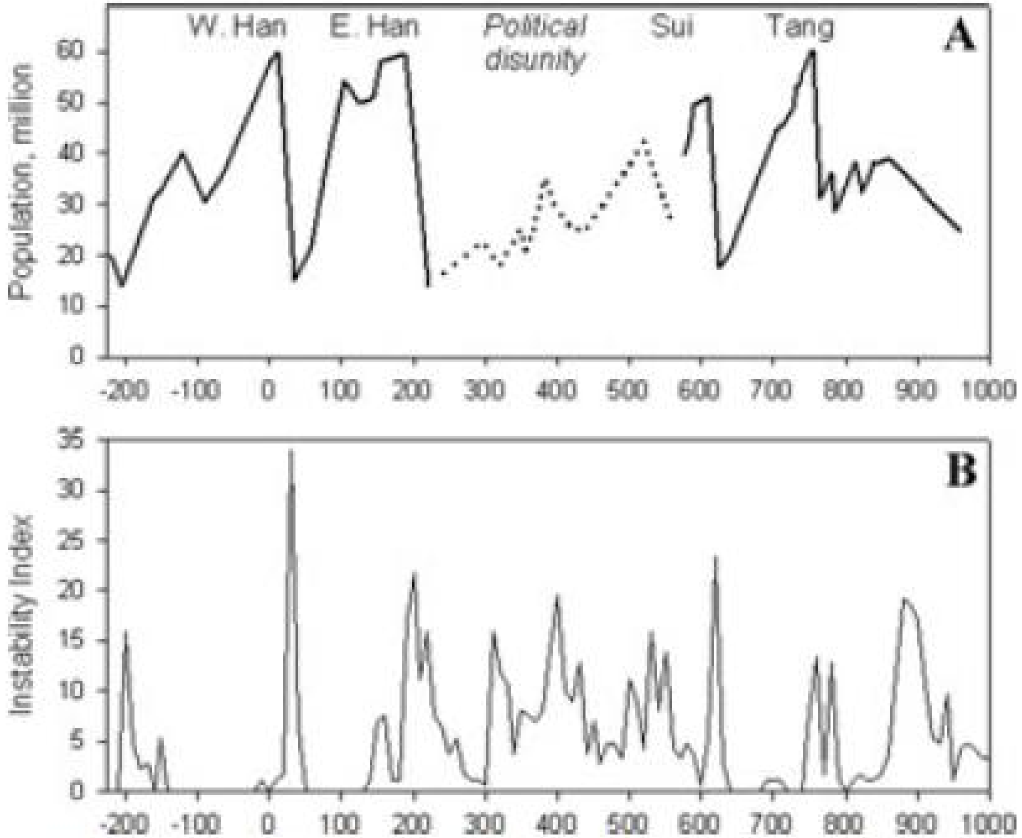


Figure 3. (**A**) Population history of China between 201 BCE and 960 CE (Zhao and Xie 1988). The dynastic cycles are indicated above each population peak. The *dotted line* indicates the estimated numbers during the period of disunity between the collapse of the Eastern Han and the Sui unification, when population reconstruction is very uncertain. (**B**) Instability index of China between 200 BCE and 1000 CE (Lee 1931).

Римская империя

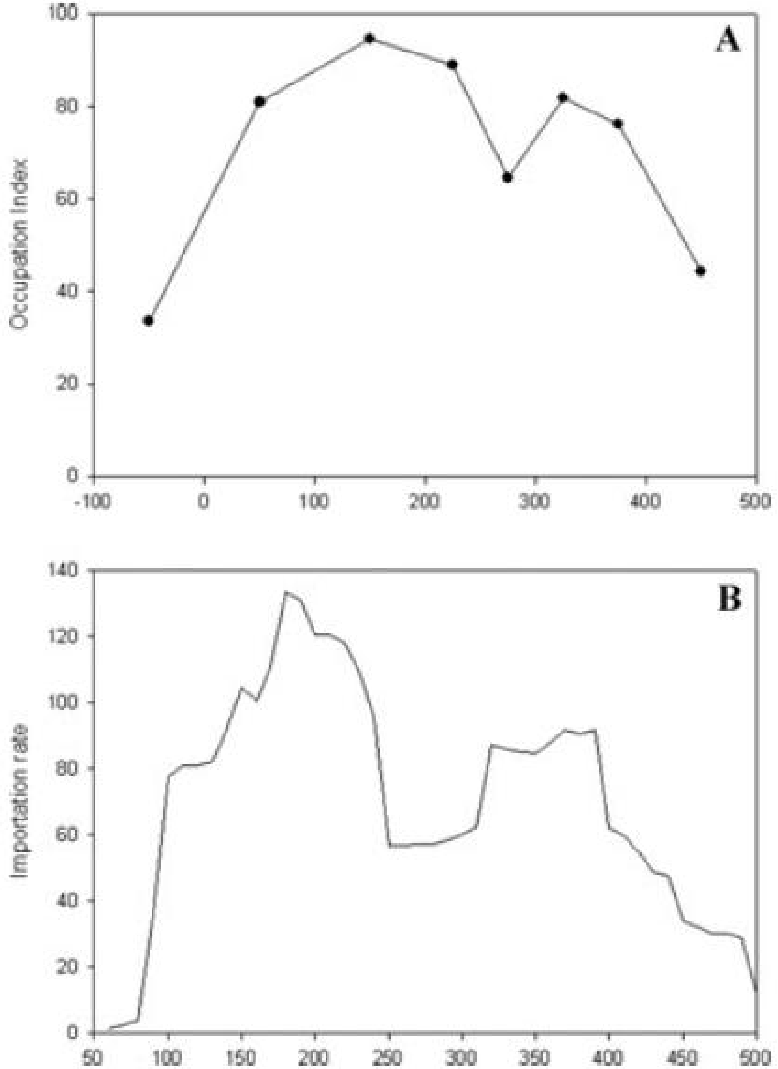


Figure 5. (**A**) Dynamics of the occupation index in Western Roman Empire (Lewit 1991). Occupation index is defined as the proportion of the total number of excavated settlements that were occupied during each period from the first century BCE to the fifth century CE. (**B**) Importation of African Red Slip Ware into the Albegna Valley (Etruria) (Bintliff and Sbonias 1999).

Великий Новгород

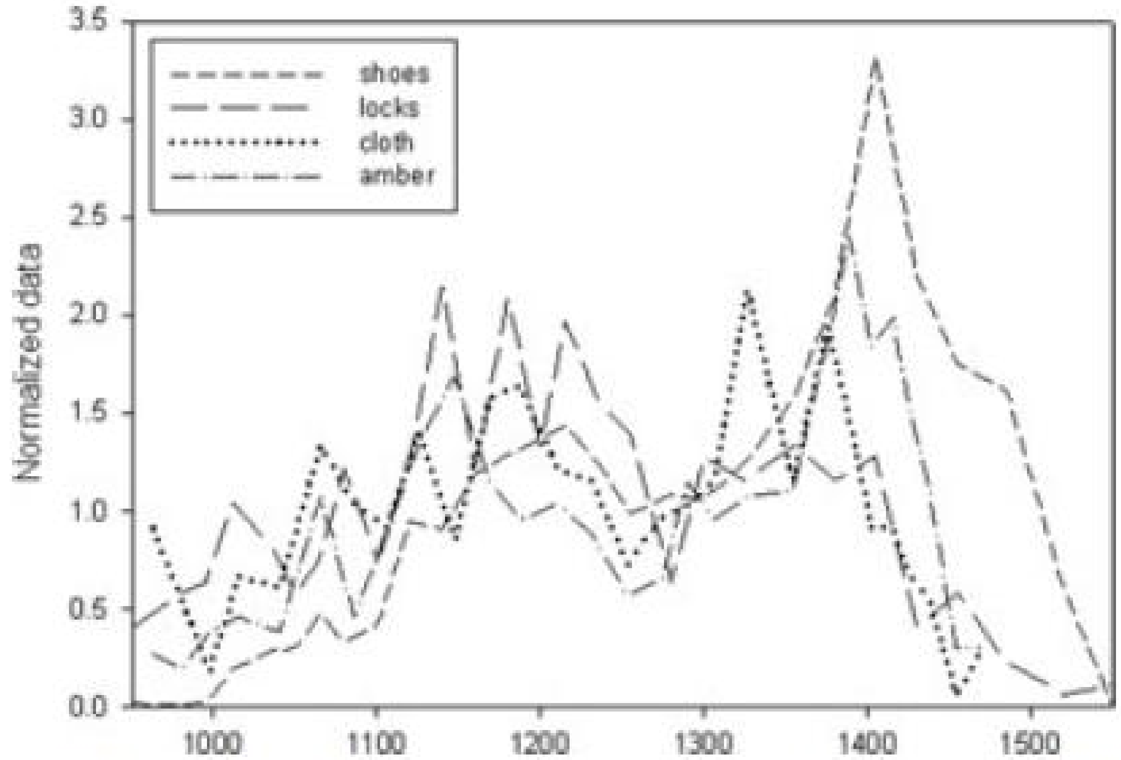


Figure 6. The rate of deposition of various kinds of anthropogenic rubbish in Novgorod: leather shoe remnants, broken locks, discarded pieces of cloth, and lost amber ornaments (mainly beads). Each data series was normalized by scaling to mean = 1 in order to fit on the same graph. (Data sources: Izyumova 1959 and Rybina 1978).

Модель

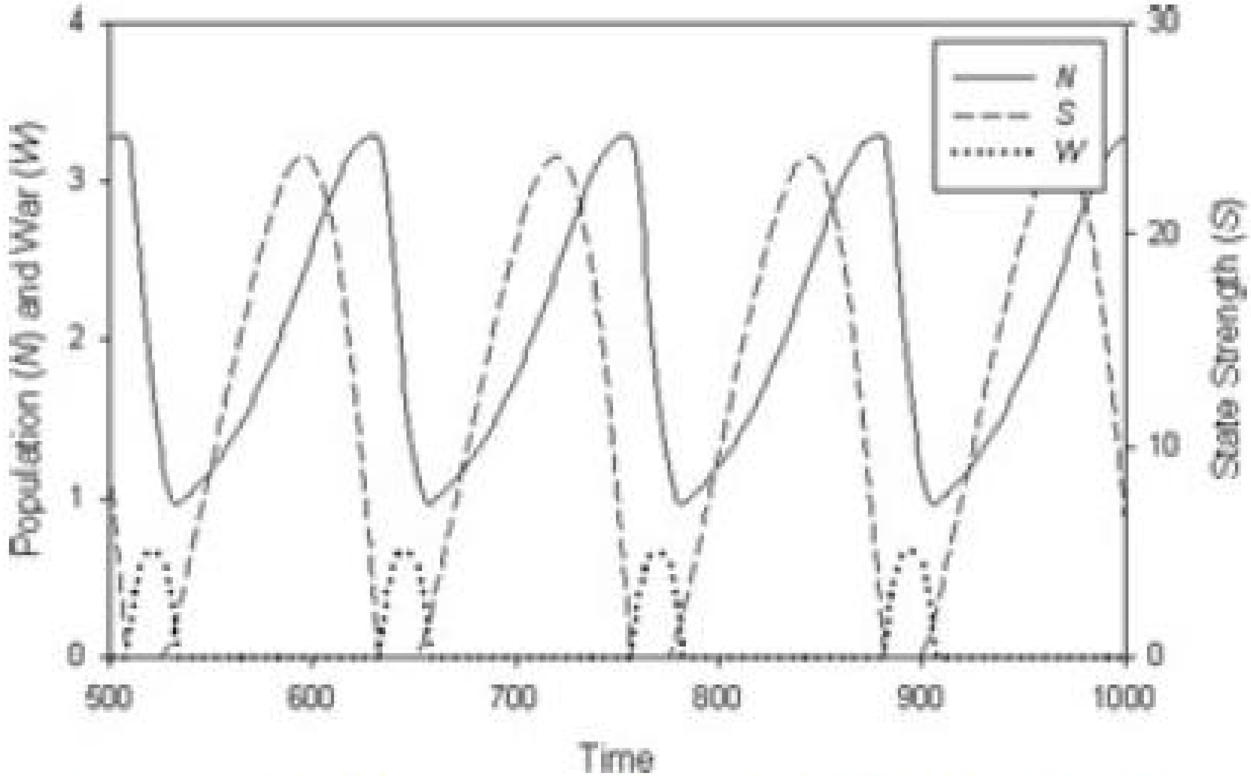


Figure 7. Dynamics of model (4). The trajectory is shown for the period between 500 and 1000 years to allow for transient dynamics to die out. Parameter values: $\rho_0 = 1$, $\beta = 0.25$, $r_0 = 0.015$, $k_{max} = 3$, $\delta = 0.1$, $a = 0.01$, $b = 0.05$, and $\alpha = 0.1$.

- *N=f(S, W)*
- *S=f(N)*
- *W=f(S,N)*

N - численность популяции

S - количество ресурсов в государстве

W - интенсивность конфликтов (индекс нестабильности)

Take home message

- Математическое моделирование необходимый этап анализа динамики популяций
- Основным законом динамики численности популяций является закон Мальтуса
- Если существует обратная связь между мальтузианским параметром и численностью популяции, то рост численности становится ограниченным.
- В моделях бывает второе дно (например, хаотические компоненты в динамике численности), которое позволяет по новому взглянуть на реальные данные.

Take home message

- Многие популяции демонстрируют циклические изменения численности.
- Модели динамики численности могут включать обратные связи 1-го и 2-го порядков.
- Динамику одной и той же популяции можно описать разными конкурирующими моделями.
- Выбор модели требует специального исследования (нельзя описать все одной единственной моделью).

Что почитать

- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. Chapter 4.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.1. М.: Мир. 1989. Глава 4.
- Н.М. Чернова, А.М. Былова Общая экология. Электронный учебник. http://ekolog.org/books/26/ Глава 8. http://ekolog.org/books/26/9_1.htm

- Хорошая статья про модели динамики
  - http://elementy.ru/trefil/50/Eksponentsialnyy_rost
- Идейно близкие курсы лекций по количественной экологии
  - https://naes.unr.edu/shoemaker/teaching/NRES-470/index.html
  - https://web.ma.utexas.edu/users/davis/375/popecol/popecol.html
- Великолепная книга про динамику популяций

- Turchin, Peter. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. Vol. 35. Princeton university press, 2003.

Опорный глоссарий

- Вероятности перехода между когортами
- Демографический вектор
- Емкость среды
- Закон Мальтуса
- Логистическая кривая
- Мальтузианская модель
- Мальтузианский параметр
- Модель Ферхюльста
- Обратные связи первого и второго порядков
- Основное уравнение динамики популяции
- Плодовитость возрастных когорт
- Простая популяция
- Рекуррентная форма модели
- Хаотическая система
- Экзогенные изменения
- Эндогенные изменения