Простейшие математические модели популяционной динамики. Модели экспоненциального и логистического роста

Одна из первых моделей роста популяции была предложена еще в 1798 году Мальтусом[1].

Рассмотрим популяцию, которая существует изолированно в неизменной среде или сосуществует с другими видами без прямого или косвенного влияния в некоторой среде, предоставляющей всегла одни и те же возможности существования этой популяции. Если предположить, что популяция равномерно распределена по территории, все особи популяции одинаковы, поколения перекрываются, а численность или плотность популяции $N(t)$ – непрерывно дифференцируемая функция, то динамика изменения $N(t)$ может быть описана уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = (b(N,t) - d(N,t))N. \tag{1}$$

Если условия среды обитания не сдерживают ее размножения, т. е. пища, пространство, другие популяции не являются лимитирующими факторами, то можно ожидать, что скорость роста популяции $\frac{dN}{Ndt}$ для данных благоприятных условий будет постоянна, т.е. $b(N,t) = b = const$, $d(N,t) = d = const$. Показатель $\varepsilon = \frac{dN}{Ndt} = b - d$ называют естественной скоростью роста популяции (*мальтусовский коэффициент прироста*).

Решением уравнения (1) при $b - d = const$ служит следующая функция

$$N(t) = N_0 \cdot e^{\varepsilon t}, \quad \text{где} \quad N_0 = N(0). \tag{2}$$

При $\varepsilon > 0$ она определяет экспоненциальное увеличение плотности популяции, а если $\varepsilon < 0$, то популяция вымирает.

Интерпретируя решение уравнения, Мальтус утверждал, что в человеческом обществе существует абсолютный закон безграничного размножения особей. При этом рост населения идет в геометрической прогрессии, в то время как средства существования увеличиваются лишь в арифметической. «Человек, появившийся на свет же занятый другими людьми, если он не получил от родителей средств к существованию, если общество не нуждается в его труде, не имеет никакого права требовать для себя пропитания, ибо он совершенно лишний на этом свете.

[1]Мальтус (Malthus) Томас Роберт (1766-1834) – англ. экономист.

На великом пиршестве природы для него нет прибора. Природа приказывает ему удалиться, и если он не может прибегнуть к состраданию какого-либо из пирующих, она сама принимает меры к тому, чтобы ее приказание было произведено в исполнение»[2].

Очевидно, что экспоненциальный процесс роста не может продолжаться достаточно долго, так как увеличение плотности популяции приводит к возрастанию сопротивления внешней среды и снижению скорости роста.

Таким образом, для популяции, обитающей в среде с ограниченными ресурсами, экспоненциальный закон роста неприменим [3]. Пусть K – та предельная численность, которой может достигнуть популяция в условиях ограниченности ресурса (K – «емкость среды»). При $t \to +\infty$ имеет место $N(t) \to K$. Первая модель, учитывающий этот факт, была предложена в 1825 году Б. Гомпертцем:

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N \cdot \left(1 - \frac{\ln N}{\ln K}\right). \qquad (2)$$

Здесь ε – скорость роста популяции без учета лимитирующих факторов. Проинтегрировав уравнение (2) с начальным условием

$$N(0) = N_0,$$

получим для плотности популяции следующее выражение

$$N(t) = K \cdot exp\left\{\ln \frac{N_0}{K} \cdot e^{-\frac{\varepsilon t}{\ln K}}\right\}. \qquad (3)$$

Анализ выражения (3) при $\varepsilon > 0,\ K > 1$ дает

$$N(t) \to K \quad \text{при} \quad t \to +\infty.$$

Нетрудно видеть, что эта модель описывает эффект «насыщения», но эксперименты с животными показали, что этот эффект наступает гораздо быстрее, чем это следует из модели Гомпертца. В 1838 году появилась «логистическая» модель Ферхюльста, достаточно хорошо описывающая динамику многих природных популяций и в то же время простая

[2]Мальтус Т. *Опыт закона о народонаселении.* Петрозаводск: Петроком, 1993. Существует электронный вариант перевода и.А. Вернера, изданного в 1995 году: http://demoscope.ru/weekly/knigi/maltus/maltus.html

[3]Модель Мальтуса все же оказалась применима на определенных этапах к широкому классу динамических процессов, которые в основном наблюдались в лабораторных условиях.

и наглядная. Ферхюльстом модель рассматривалась применительно к теории роста народонаселения, затем Пирл применил ее к биологическим системам. Поэтому более справедливо «логистическую» модель считать моделью Ферхюльста-Пирла.

Для того чтобы учесть силы, сдерживающие рост популяции в реальных условиях, Ферхюльст предложил модифицировать уравнение динамики плотности (3) следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \alpha N)N, \tag{4}$$

где ε по-прежнему означает скорость роста популяции без учета лимитирующих факторов, а α – некоторый параметр, учитывающий влияние их действия. Причем предполагается, что $\varepsilon,\ \alpha$ являются положительными константами. Уравнение (4) частным случаем уравнения Бернулли и легко интегрируется. Его решение записывается следующим образом:

$$N(t) = \frac{\varepsilon N_0 e^{\varepsilon t}}{\varepsilon + \alpha N_0(e^{\varepsilon t} - 1)}, \quad \text{где} \quad N(0) = N_0. \tag{5}$$

Легко видеть, что при указанных ограничениях относительно параметров модели ε и α :

$$\lim_{t \to +\infty} N(t) = \frac{\varepsilon}{\alpha},$$

т. е. численность популяции не возрастает беспредельно, а ограничена сверху. Величина $\frac{\varepsilon}{\alpha}$ определяет максимальную среднюю плотность популяции, которую может поддерживать среда. Ее обычно называют емкостью среды и обозначают $K = \frac{\varepsilon}{\alpha}$. С учетом этого уравнение (4) принимает вид

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N \left(1 - \frac{N}{K}\right), \tag{4$'$}$$

а его решение можно записать в виде:

$$N(t) = \frac{K \cdot N_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-\varepsilon t}}. \tag{5$'$}$$

Интегральные кривые уравнения (4’) построены на рис. 1. По рисунку можно делать выводы о качественном поведении решения.

Очевидно, что логистическое уравнение (4), как и модель Мальтуса, не следует воспринимать буквально как уравнение, управляющее популяционной динамикой реальных систем. Наиболее правильным представляется использование логистического уравнения как самой простой

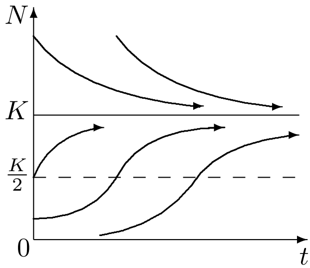

Рис. 1

и удобной формы описания популяции, численность которой стремится к некоторой фиксированной величине. Логистическое уравнение – это первое приближение к описанию численности популяции с плотностнозависимым регуляторным механизмом, на динамику которой влияют эффекты перенаселения и ограниченности ресурсов.

Следует отметить, что кривая роста многих популяций микроорганизмов, растений и животных напоминает график функции (5'), и так как в формуле (5') имеется три произвольных параметра (K, ε, N_0), то, варьируя их, часто можно добиться хорошего приближения. Однако это вовсе не означает, что рост таких популяций подчиняется логистическому уравнению. Для того чтобы убедиться в том, что решение уравнения действительно отображает поведение реального объекта, необходимо удостовериться, что параметры, входящие в это уравнение, имеют тот смысл, который подразумевается в записи логистического уравнения. Одум подчеркивал, что «... простая ситуация, когда сопротивление среды возрастает линейно при увеличении плотности, по-видимому, имеет место только в популяциях организмов с простым жизненным циклом.» В популяциях высокоорганизованных растений и животных существенное влияние на динамику плотности оказывает внутренняя (демографическая и генетическая) структура и эффекты запаздывания в реакции популяции на изменения абиотических компонент экосистемы (природные ресурсы, параметры среды, например, температура). Вместе с тем в ряде случаев использование логистического закона роста вполне оправдывается поставленной задачей. В первую очередь здесь следует выделить грубые модели продуктивности агроэкосистем и модели динамики фитомассы в естественных экосистемах.

Основные предположения простейших математических моделей популяций

1. В подавляющем большинстве работ по математической экологии принимается предположение о постоянстве внешних условий, так как прежде чем исследовать роль внешних воздействий, естественно проанализировать свойства автономной системы.

2. Кроме постоянства внешних условий во времени t, предполагается также их однородность по пространству, т. е. рассматриваются системы с полным перемешиванием. Такие системы называются *локальными* или *сосредоточенными*, а модели, соответствующие этому допущению, *точечными*.

3. Для точечных моделей понятия численности и плотности популяции совпадают, а их динамика определяется двумя процессами рождением и гибелью. Показатели рождаемости и смертности являются обобщенными параметрами, характеризующими взаимодействие популяции с окружающей средой.

4. Одно из основных допущений математических моделей в экологии – предположение о генетической однородности популяции. В большинстве моделей половыми и возрастными различиями пренебрегается.

5. Результаты взаимодействия в пределах вида и между видами считаются мгновенными. Для изолированной популяции это означает, что скорость изменения ее численности в момент времени t зависит от мгновенных значений численности в данный момент времени t.

Литература

1. Братусь А. С., Новожилов А. С., Платонов А. П. Динамические системы и модели биологии. – М.: ФИЗМАТЛИТ, 2010.

2. Безручко Б. П. и др. Путь в синергетику. Экскурс в десяти лекциях. – М.: КомКнига, 2005.

3. Ризниченко Г. Ю. Лекции по математичес ки моделям в биологии. Часть 1. – Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2002.