Простейшие математические модели популяционной динамики

1. Модель экспоненциального роста

Одна из первых моделей роста популяции была предложена еще в 1798 году Т. Мальтусом[1]. В своем знаменитом труде «Опыт закона о народонаселении»[2] Мальтус выдвинул гипотезу, согласно которой неконтролируемый рост популяций всегда превосходит по скорости рост средств существования. Его гипотеза указывала на геометрическую прогрессию роста неконтролируемой популяции в сравнении с арифметической прогрессией роста источников существования[3].

В теории популяций *уравнением Мальтуса* называют уравнение

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N, \tag{1}$$

где $\varepsilon = const$, причем $\varepsilon = b - m$; b и m – коэффициенты рождаемости и смертности соответственно. Показатель $\varepsilon = \dfrac{dN}{Ndt}$ называют *естественной скоростью роста популяции* (*мальтусовским коэффициентом прироста*).

Решением уравнения (1) является 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 численности популяции, а если $\varepsilon < 0$, то численность стремится к 0 при $t \to +\infty$. В случае, когда $\varepsilon = 0$, численность популяции сохраняется на начальном уровне сколь угодно долго (рис. 1). Очевидно, для уравнения (1) значение параметра $\varepsilon = 0$ является бифуркационным.

---

[1] Мальтус Томас Роберт (англ. Malthus Thomas Robert)(1766-1834) – английский священник и учёный, демограф и экономист. Идеи Мальтуса оказали мощное позитивное воздействие на развитие биологии, во-первых, через их влияние на Дарвина, а, во-вторых, через развитие на их основе математических моделей популяционной биологии [1].

[2] Malthus T. R. An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society, 1798.

[3] Выдвинутая Мальтусом гипотеза интересна для нелинейной динамики в плане решения демографических, социальных и экономических задач. Вопрос, работает или не работает сегодня гипотеза Мальтуса, обсуждается, например, в статье: Свердлов Е. Д. Возвращение преподобного Томаса Мальтуса // Вестник РАН. 2004. Т.74. №9. С. 802-814.

При $\varepsilon \neq 0$ уравнение (1) имеет одно положение равновесия $N^* = 0$, неустойчивое при $\varepsilon > 0$ и асимптотически устойчивое при $\varepsilon < 0$. Если $\varepsilon = 0$ уравнение (1) имеет бесконечно много положений равновесия вида $N^* = N_0 \geqslant 0$, каждое из которых устойчиво, но не асимптотически.

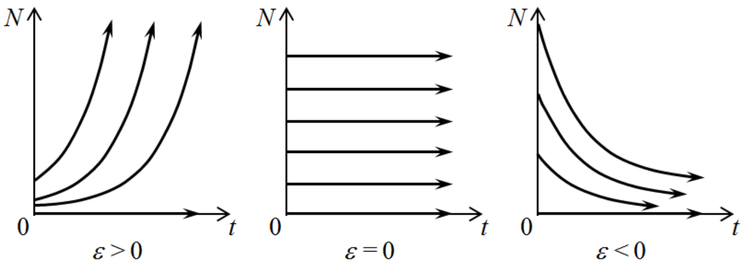


Рис. 1. Геометрическая интерпретация решений Мальтуса

Интерпретируя решение уравнения (1), Мальтус утверждал, что в человеческом обществе существует абсолютный закон безграничного размножения особей. И так как рост численности человеческого общества опережает темпы роста продовольственных запасов, то, следовательно, неизбежна жестокая конкуренция среди людей «за место под солнцем»: «Человек, появившийся на свет уже 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. 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»[4].

2. Модели логистического роста

Очевидно, что экспоненциальный процесс роста не может продолжаться достаточно долго, так как увеличение плотности популяции

[4]Мальтус Т. *Опыт закона о народонаселении.* Петрозаводск: Петроком, 1993. Существует электронный вариант перевода и.А. Вернера, изданного в 1895 году: http://demoscope.ru/weekly/knigi/maltus/maltus.html

приводит к возрастанию сопротивления внешней среды и снижению скорости роста.

Таким образом, для популяции, обитающей в среде с ограниченными ресурсами, экспоненциальный закон роста неприменим[5]. 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[6]:

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N \cdot \left(1 - \frac{\ln N}{\ln K}\right). \tag{3}$$

Здесь ε – скорость роста популяции без учета лимитирующих факторов.

Проинтегрировав уравнение (3) с начальным условием

$$N(0) = N_0 > 0,$$

получим для плотности популяции следующее выражение

$$N(t) = K \cdot exp\left\{\ln\frac{N_0}{K} \cdot e^{-\frac{\varepsilon t}{\ln K}}\right\}. \tag{4}$$

Анализ выражения (4) при $\varepsilon > 0,\ K > 1$ дает

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

Можно показать, что скорость прироста численности популяции (правая часть уравнения (3)) принимает максимальное значение при $N = \frac{K}{e}$, а ее предел при $N \to 0+$ равен 0.

На рис. 2 приведены фазовый портрет и интегральные кривые уравнения Гомпертца. На прямой $N = \frac{K}{e}$ лежат точки перегиба интег-

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

[6] Гомпертц (Gompertz) Бенджамин (1779-1865) – английский математик и актуарий. Был одним из основателей Лондонского математического общества. В 1824 году назначен актуарием и главным клерком страховой компании "Альянс". В 1825 году Гомперц опубликовал статью «О природе функции, выражающей закон смертности человека, и о новом способе определения стоимости страхования жизни» (Gompertz B. On the Nature of the Function Expressive of the Law of Human Mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1825. Vol. 115. P. 513–583) [http://www.demoscope.ru/weekly/2009/0365/nauka01.php].

ральных кривых.

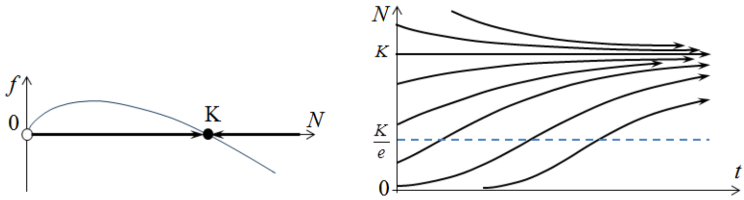


Рис. 2. Фазовый портрет и интегральные кривые уравнения Гомпертца

При любой ненулевой начальной численности популяции наблюдается стабилизация системы на равновесном уровне. Положение равновесия $N = K$ является аттрактором.

Нетрудно видеть, что эта модель описывает эффект «насыщения». В 1838 году появилась «логистическая» модель Ферхюльста[7], достаточно хорошо описывающая динамику многих природных популяций и в то же время простая и наглядная. Ферхюльстом модель рассматривалась применительно к теории роста народонаселения[8], затем Пирл [9] применил ее к различным 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 урав-

[7]Пьер Франсуа Ферхюльст (фр. Pierre Francois Verchulst) (1804–1849) – бельгийский математик. В 1825 г. получил докторскую степень за работы по теории чисел. С 1835 г., будучи профессором Брюссельского университета, преподавал астрономию, небесную механику, дифференциально и интегральное исчисление, теорию вероятностей. Интерес к изучению теории вероятностей возник у него при наблюдении лотереи, позже он выразил его применительно к политической экономии и демографическим вопросам. В то время эти области активно развивались благодаря работам Мальтуса и накоплению статистических данных в науках о человечестве. Наиболее известным научным результатом Ферхюльста является формулирование логистического уравнения для численности населения [1].

[8]Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // Corresp. Math. et Phys. 1838. Vol. 10. P. 113–121.

[9]Раймонд Пирл (Pearl Raymond) (1879-1940) – американский зоолог, демограф и статистик, один из основателей биометрии. Свои популяционные исследования Пирл начал во время изучения численности населения США, а затем перенёс их в лабораторию и проводил на самых разнообразных биологических объектах [http://en.wikipedia.org/wiki/Raymond_Pearl].

нение динамики плотности (3) следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \alpha N)N, \tag{5}$$

где ε по-прежнему означает скорость роста популяции без учета лимитирующих факторов, а α – некоторый параметр, учитывающий влияние их действия. Причем предполагается, что ε, α являются положительными константами.

Уравнение (5) частным случаем уравнения Бернулли и легко интегрируется. Его решение записывается следующим образом:

$$N(t) = \frac{\varepsilon N_0 e^{\varepsilon t}}{\varepsilon + \alpha N_0(e^{\varepsilon t} - 1)}, \quad \text{где} \quad N(0) = N_0. \tag{6}$$

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 неограниченно. 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 (5) принимает вид

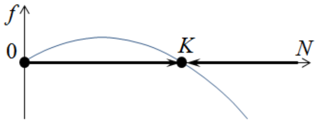
$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N \left(1 - \frac{N}{K}\right), \tag{7}$$

а его решение можно записать в виде:

$$N(t) = \frac{K \cdot N_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-\varepsilon t}}. \tag{8}$$

Можно показать, что скорость прироста численности популяции (правая часть уравнения (7)) принимает максимальное значение при $N = \frac{K}{2}$.

Фазовый портрет и интегральные кривые уравнения (7) приведены на рис. 3 .



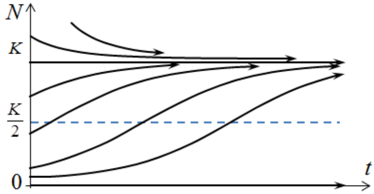


Рис. 3. Фазовый портрет и интегральные кривые уравнения Ферхюльста-Пирла

При $N > 0$ и любых допустимых значениях параметров $K > 1$ и $\varepsilon > 0$ уравнения Гомпертца и Ферхюльста-Пирла являются качественно эквивалентными, так как имеют одно асимптотически устойчивое положение равновесия $N^* = K$.

Очевидно, что логистическое уравнение (7), как и модель Мальтуса, не следует воспринимать буквально как уравнение, управляющее популяционной динамикой реальных систем. Наиболее правильным представляется использование логистического уравнения как самой простой 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.

Заметим, что решение логистического уравнения (7) в некоторых случаях достаточно хорошо описывает поведение сложных социальных систем[10].

Список литературы

1. Моделирование нелинейной динамики глобальных процессов / Под. ред. И. В. Ильина, Д. И. Трубецкова. М.: Издательство Московского университета, 2010. 412 с.

[10] См., например, *Плотинский Ю. М.* Теоретические и эмпирические модели социальных процессов. М.: Логос, 1998. 279 с.