Семинар 3

Дискретные модели популяций с неперекрывающимися поколениями. Решение дискретного уравнения. Неподвижная точка. Устойчивость неподвижной точки. Дискретное логистическое уравнение. Бифуркация удвоения периода. Хаос. Лестница Ламерея.

Модели, основанные на аппарате дифференциальных уравнений, применимы для описания динамики достаточно многочисленных популяций (например, микробных), у которых процессы рождения и гибели особей можно считать непрерывными или у которых нет ярко выраженной сезонности периодов размножения. Если же мы имеем дело с организмами, для которых сезонность — важная характеристика их жизненного цикла, то для описания динамики популяций таких видов более адекватным является аппарат конечно-разностных уравнений.

РАЗНОСТНОЕ (ДИСКРЕТНОЕ) УРАВНЕНИЕ

Пусть численность некоторого вида в начальный момент времени равна N_0, по окончании одного периода времени — N_1, по окончании двух — N_2 и т. д. Развитие популяции во времени тогда описывается последовательностью чисел $N_0, N_1, N_2, \ldots N_t, N_{t+1}, \ldots$.

Разностным уравнением называется уравнение, которое связывает между собой значения N_t при различных значениях индекса t. В общем виде численность популяции в определенный период времени зависит от численности на определенном предшествующем отрезке времени. В этом случае разностное уравнение имеет вид

$$N_t = F\left(N_{t-1}, N_{t-2}, ..., N_{t-n}\right). \tag{3.1}$$

В случае когда численность каждого следующего поколения в популяции N_{t+1} зависит лишь от предыдущего поколения N_t, разностное уравнение может быть записано в виде

$$N_{t+1} = F\left(N_t\right). \tag{3.2}$$

Уравнение вида (3.2) называется ***точечным отображением***. С помощью точечного отображения (3.2) можно описывать популяции с неперекрывающимися поколениями, например некоторые синхронные культуры микроорганизмов или популяции насекомых. Так, для многих видов насекомых характерна непродолжительная жизнь взрослых особей. Взрослые особи откладывают яйца и погибают. К моменту выхода нового поколения предыдущее поколение прекращает свое существование.

К разностным (дискретным) уравнениям применимы понятия, используемые в теории непрерывных дифференциальных уравнений.

Решением (траекторией) дискретного уравнения называется любая последовательность значений $\left\{N_t\right\}\left(t = 0, 1, ...\right)$, удовлетворяющая данному дискретному уравнению при каждом значении времени, на котором уравнение определено. Различным начальным условиям соответствуют разные решения.

Точка N^* называется ***неподвижной точкой*** дискретного уравнения $N_{t+1} = F\left(N_t\right)$, если выполняется соотношение

$$N^* = F(N^*). \tag{3.3}$$

Состояние системы, описываемое уравнением (3.3), называется ***равновесием***.

Устойчивость неподвижной точки также можно определить по методу Ляпунова: если при достаточно малом начальном отклонении от положения равновесия система никогда не уходит от положения равновесия, то такое положение равновесия называют устойчивым, оно соответствует устойчивому стационарному режиму функционирования системы.

Как и в случае с дифференциальным уравнением, для исследования устойчивости решения дискретного уравнения применим линейный анализ.

УСТОЙЧИВОСТЬ ПОЛОЖЕНИЯ РАВНОВЕСИЯ

Положим $N_t = N^* + x_t$, где x_t — отклонение от положения равновесия. Линеаризуем уравнение (3.2), раскладывая правую часть дискретного уравнения в ряд по степеням x_t в малой окрестности положения равновесия:

$$N_{t+1} = N^* + x_{t+1} = F\left(N^*\right) + \left.\left(\frac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t = N^*} \cdot x_t + o(x_t^2).$$

Учитывая определение равновесия (3.3) и отбрасывая члены порядка x_t^2 и выше, получаем закон, по которому будет развиваться заданное отклонение:

$$x_{t+1} = a \cdot x_t, \tag{3.4}$$

где $a = \left.\left(\frac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t = N^*}$.

Соотношение (3.4) представляет собой геометрическую прогрессию, где a — знаменатель прогрессии (см. приложение 3.1).

Из условий сходимости геометрической прогрессии следует, что

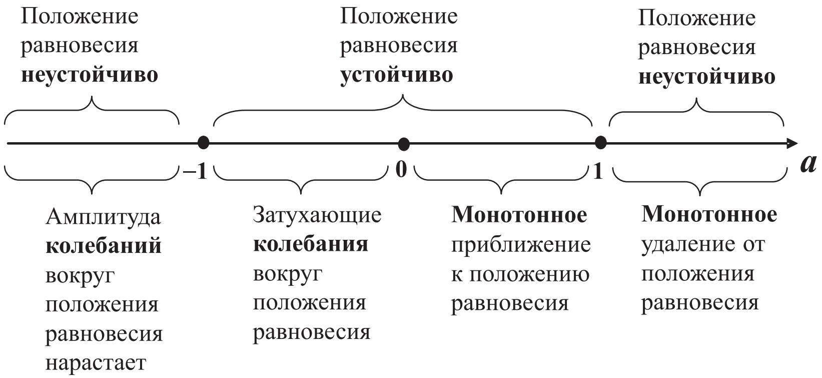
если $|a| < 1$, то $x_t \to 0$ при $t \to \infty$, т. е. положение равновесия асимптотически устойчиво;

если $|a| > 1$, то $x_t \to \infty$ при $t \to \infty$, т. е. положение равновесия неустойчиво.

Случаи $a = \pm 1$ (точки бифуркации) требуют рассмотрения значений производных более высокого порядка, поскольку критерий

Ляпунова не дает ответа на вопрос об асимптотической устойчивости.

Зная величину знаменателя геометрической прогрессии (3.4), можно определить характер поведения траектории дискретного уравнения вблизи положения равновесия и представить результат в виде следующей диаграммы:



Сравнение анализа устойчивости стационарных состояний в случае непрерывного и дискретного уравнения приведено в приложении 3.2.

Задание 3.1

Анализ дискретной модели экспоненциального роста в неограниченной среде.

Пусть относительное изменение численности популяции за год является постоянной величиной: $\dfrac{N_{t+1}-N_t}{N_t}=r$. Тогда закон, описывающий развитие популяции, будет иметь вид $N_{t+1}=N_t(1+r)$.

Определите положение равновесия модели.

Укажите, в каких пределах может изменяться параметр r, чтобы численность популяции оставалась постоянной.

Определите, при каких значениях параметра r положение равновесия устойчиво и при каких неустойчиво.

Возможен ли в данной модели колебательный характер траектории уравнения?

ДИСКРЕТНОЕ ЛОГИСТИЧЕСКОЕ УРАВНЕНИЕ

Рассмотрим разностный аналог логистического уравнения (см. непрерывную логистическую модель: $\frac{dx}{dt} = r \cdot x\left(1 - \frac{x}{K}\right)$). Заменим $\frac{dx}{dt}$ на $\frac{\Delta N}{\Delta t}$.

Здесь $\Delta N = N_{t+1} - N_t$, $\Delta t = 1$. Получим

$$N_{t+1} = N_t \cdot \left(1 + r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right). \tag{3.5}$$

Однако множитель $\left(1 + r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right)$ при $N_t > \frac{K(1+r)}{r}$ становится отрицательным, отображение (3.5) приводит к отрицательным значениям численности, что с биологической точки зрения является некорректным. Необходимо модифицировать множитель правой части уравнения (3.5), сохранив следующие свойства: при малых значениях численности популяция растет, скорость роста не зависит от размера популяции; с течением времени численность популяции увеличивается, стремясь к равновесному значению $N^* = K,$ а скорость роста стремится к нулю, оставаясь положительной. Таким свойством обладает выражение $e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$. Итак, получаем дискретный аналог логистического уравнения:

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}. \tag{3.6}$$

Здесь r — константа скорости роста популяции, K — емкость среды.

Проведем исследование отображения (3.6) при $r > 0$ и $K > 0$. Найдем положения равновесия из условия $N^* = F(N^*)$, или $N^* = N^* \cdot e^{r\left(1-\frac{N^*}{K}\right)}$, и исследуем их устойчивость по линейному приближению, вычисляя первую производную правой части: $\dfrac{dF}{dN_t} = \left(1 - \dfrac{N_t r}{K}\right) \cdot e^{r\left(1-\frac{N_t}{K}\right)}$.

<table>
<tr><td></td><td colspan="2">Положение равновесия:</td></tr>
<tr><td></td><td>$N_1^* = 0$</td><td>$N_2^* = K$</td></tr>
<tr><td></td><td colspan="2">Значение производной:</td></tr>
<tr><td></td><td>$\left.\dfrac{dF}{dN_t}\right|_{N^*=0} = e^r$</td><td>$\left.\dfrac{dF}{dN_t}\right|_{N^*=K} = 1 - r$</td></tr>
<tr><td>$0 < r < 1$</td><td rowspan="3">Положение равновесия неустойчиво, монотонное удаление от положения равновесия</td><td>Положение равновесия устойчиво, монотонное приближение к положению равновесия</td></tr>
<tr><td>$1 < r < 2$</td><td>Положение равновесия устойчиво, затухающие колебания вокруг положения равновесия</td></tr>
<tr><td>$r > 2$</td><td>Положение равновесия неустойчиво, амплитуда колебаний вокруг положения равновесия нарастает</td></tr>
</table>

Решение называется ***циклом длины T***, если

$$N_t^* = N_{t+T}^*, \quad t = 0, 1, 2, \ldots;$$
$$N_{t+j}^* \neq N_t^*, \quad j = 1, 2, \ldots, T-1.$$

Меняя значение параметра *r*, в исходной модели (3.6) можно получать различные режимы динамики численности популяции:
$0 < r < 1$ — монотонное приближение численности к стационарной;
$1 < r < 2$ — затухающие колебания;

$2 < r < 2{,}526$ — двухточечные циклы;
$2{,}526 < r < 3{,}102$ — циклы большей длины;
$r > 3{,}102$ — хаотический режим.

При $r = 2$ в результате бифуркации происходит переход от неподвижной точки к устойчивому циклу с периодом 2 (***двухточечному циклу***). Такой режим сохраняется, пока значение r не превышает значения 2,526.

При значениях r в интервале $2{,}526 < r < 3{,}102$ динамика численности представляет собой циклы длиной 4, 8, 16, ..., 2^k. Переход к каждому следующему циклу с большим периодом осуществляется в результате ***бифуркации удвоения периода***.

При $r > 3{,}102$ решение зависит от начальных условий. Существуют трехточечные циклы и квазихаотические решения.

Переход к ***хаосу*** происходит в результате бесконечного каскада бифуркаций удвоения периода.

Задание 3.2

3.2.1. *Изучение динамики численности популяции, описываемой дискретным логистическим уравнением, при различных значениях скорости роста.*

Получите различные режимы динамики численности популяции для разных значений скорости роста.

Начальная численность: $N_0 = 10$.

Емкость среды: $K = 1000$.

Скорость роста: $r = 0{,}5,\ 1{,}9,\ 2{,}4,\ 2{,}6,\ 2{,}7,\ 3{,}3$.

(Масштаб осей: $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 50$, $N_{\min} = 0$, $N_{\max} = 3000$.)

Определите тип режима (монотонный рост, колебания, циклы различной длины и др.).

3.2.2. *Изучение хаотического режима динамики численности популяции.*

При разных начальных условиях постройте графики изменения численности популяции для случаев регулярной и хаотической динамики.

а) Регулярная динамика.

Емкость среды: $K = 1000$.

Скорость роста: $r = 2{,}4$.

Начальная численность: $N_0 = 950, 949, 10$.

(Масштаб осей: $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 50$, $N_{\min} = 0$, $N_{\max} = 3000$.)

б) Хаотический режим.

Емкость среды: $K = 1000$.

Скорость роста: $r = 3{,}3$.

Начальная численность: $N_0 = 950, 949, 10$.

(Масштаб осей: $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 50$, $N_{\min} = 0$, $N_{\max} = 3000$.)

В чем отличия решений модели на больших временах в случае регулярной динамики и в случае хаотического режима?

ЛЕСТНИЦА ЛАМЕРЕЯ

Ход решения дискретных уравнений вида $N_{t+1} = f(N_t)$ можно наглядно продемонстрировать графически с помощью диаграммы и лестницы Ламерея (рис. 3.1). Точка пересечения биссектрисы первого координатного угла $N_{t+1} = N_t$ и функции $F(N_t)$ определяет равновесное состояние системы N^* (рис. 3.1,а).

На рис. 3.1,б показан способ нахождения значений N_t в последовательные моменты времени. Пусть в начальный момент времени $N = N_0$. $F(N_0) = N_1$ задает значение численности в последующий момент времени $t = 1$. Величина N_1 в свою очередь определяет значение $F(N_1) = N_2$. И так далее. На рис. 3.1,б изображен случай, когда траектория сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания. Пример подробного пошагового построения лестницы Ламерея приведен в приложении 3.3.

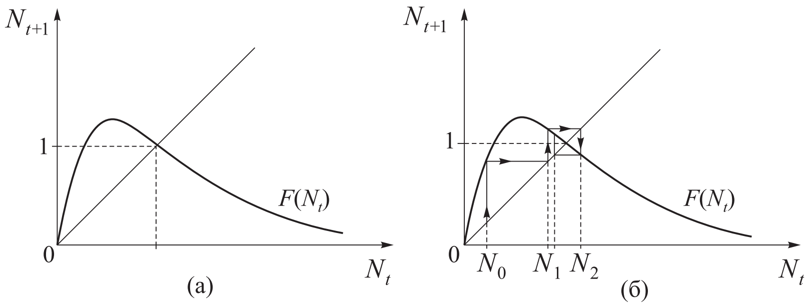


Рис. 3.1. Определение равновесного состояния в дискретной модели популяции с неперекрывающимися поколениями: (а) диаграмма Ламерея; (б) лестница Ламерея

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие характеристики популяции позволяют описывать ее дискретными уравнениями?

2. Что является решением дискретного уравнения?

3. Как находится положение равновесия в дискретной модели?

4. Как определяется устойчивость положения равновесия?

5. В результате каких бифуркаций происходит переход от цикла к хаосу в дискретной модели логистического роста?

6. Сравните первые члены разложения в ряд Тейлора малого отклонения от положения равновесия в непрерывном уравнении логистического роста и его дискретном аналоге. Чем обусловлена возможность более сложной динамики в дискретном уравнении?

7. Какие режимы, присутствующие в дискретной модели логистического роста, никогда не реализуются в непрерывных моделях, описываемых одним дифференциальным уравнением?

8. Как отличить хаотический режим от циклов разной длины?

ЗАДАЧИ К СЕМИНАРУ 3

3.1. Пусть динамика численности популяции описывается дискретным уравнением $N_{t+1} = a \cdot N_t - N_t^2$ $(a > 1)$.

а) Найдите положения равновесия. По линейному приближению исследуйте характер каждого из найденных положений равновесия в зависимости от параметра *a*. Отметьте на параметрической прямой *a* интервалы, соответствующие разным типам динамического поведения.

б) Постройте лестницу Ламерея и определите значения N_1, N_2, $\ldots, N_5$, если $a = 2{,}5$ и $N_0 = 1{,}7$. Постройте соответствующую временную динамику $N(t)$.

в) Укажите характер ненулевой неподвижной точки (устойчивая, неустойчивая) и тип динамического поведения модели вблизи этой точки (монотонный рост, колебания, хаотический режим).

3.2. Пусть динамика численности популяции описывается дискретным уравнением:

$$N_{t+1} = \frac{AN_t}{1 + N_t / M},$$

где A и M — параметры модели.

а) Найдите положения равновесия. Определите их устойчивость в зависимости от параметра A ($A > 0$). По линейному приближению исследуйте характер каждого из найденных положений равновесия в зависимости от параметра A. Отметьте на параметрической прямой A интервалы, соответствующие разным типам динамического поведения.

б) Определите емкость экологической ниши в данной модели.

в) Постройте лестницу Ламерея, если $A = 2$, $M = 2$ и $N_0 = 0{,}5$.

г) Постройте соответствующую временную динамику $N(t)$.

ЗАДАЧИ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К СЕМИНАРУ 4

3.3. Представьте выражение $a+\sqrt{-b}$ $(b>0)$ в форме комплексного числа, укажите действительную и мнимую части.

3.4. Представьте систему 2-х линейных дифференциальных уравнений в виде одного линейного дифференциального уравнения второго порядка и выпишите его решение в общем виде.

$$\begin{cases} x' = ax + by, \\ y' = cx + dy. \end{cases}$$

3.5. Разложите в ряд Тейлора до членов второго порядка функцию двух переменных $F(x,y)$ в окрестности точки $(x_0, y_0) = (0,0)$.

3.6. Используя формулу Эйлера, запишите выражение $y(t) = C_1 e^{t(a+ib)} + C_2 e^{t(a-ib)}$ через тригонометрические функции.

3.7. Пусть заданы функции

$$x(t) = 0{,}2 \cdot \exp(t) \cdot \cos(3t),$$

$$y(t) = -0{,}6 \cdot \exp(t) \cdot \sin(3t).$$

Постройте кривую $y(x)$ на плоскости *XOY*, рассчитывая значения функций для временного ряда t = 0, 0,1, …, 3.