Семинар 3

Дискретные модели популяций с неперекрывающимися поколениями. Дискретное логистическое уравнение. 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.

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

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

Параметры функции F в общем случае могут зависеть от конкретного периода времени t. В простейшем случае, параметры среды обитания остаются неизменными, и мы приходим к уравнению с постоянными коэффициентами в правой части уравнения.

Рассмотрим простую модель роста популяции, когда скорость роста в любой период времени пропорциональна размеру популяции в начале этого периода. Пусть N_t – размер популяции в конце t-го периода времени. Тогда величина $N_{t+1} - N_t$ выражает прирост популяции за следующий период времени, т.е. скорость роста, или рост в единицу времени, на $(t+1)$-м интервале времени. Эта величина должна быть пропорциональна численности N_t. Пусть коэффициент пропорциональности есть некоторая константа r, тогда получим разностное уравнение: $N_{t+1} - N_t = rN_t$ или $N_{t+1} = N_t(r+1)$. Заметим, что это уравнение можно получить, исходя из исследованного ранее дифференциального уравнения модели экспоненциального роста (см. *Семинар 1*) $\frac{dN}{dt} = rN$. Скорость $\frac{dN}{dt}$ есть отношение приращения численности к приращению времени (только в отличие от непрерывного случая приращение не является бесконечно малой величиной): $\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{N_{t+1} - N_t}{(t+1) - t} = \frac{N_{t+1} - N_t}{1}$. Приходим к дискретному аналогу уравнения экспоненциального роста: $\frac{N_{t+1} - N_t}{1} = rN_t$ или $N_{t+1} = (r+1)N_t$, где r — коэффициент воспроизводства популяции.

В рассмотренном примере численность популяции в конце каждого периода времени зависит лишь от ее величины по окончании предыдущего периода и не зависит от более ранних значений. В общем виде, подобный вид взаимосвязи (каждое значение в последовательности зависит только от значения на предыдущем шаге) можно описать формулой (сравните с формулой (3.1)):

$$N_t = F(N_{t-1}) \text{ или } N_{t+1} = F\left(N_t\right). \quad (3.2).$$

С помощью уравнения вида (3.2) можно описывать популяции с неперекрывающимися поколениями. Например, 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 уравнениям применимы понятия, используемые в теории дифференциальных уравнений.

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

Устойчивость решений определяется аналогично устойчивости решения дифференциального уравнения. ***Равновесием*** называют решение вида $N_t = const = N^*$, удовлетворяющее соотношению

$$N^* = F(N^*). \quad (3.3)$$

Устойчивость точки равновесия так же 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.

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

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

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

$$x_{t+1} = \left(\frac{dF}{dN_t}\right)\Bigg|_{N_t=N^*} \cdot x_t\,. \tag{3.4}$$

Соотношение (3.4) между величинами отклонения от точки равновесия x_t и x_{t+1} представляет собой геометрическую прогрессию, где $\left(\frac{dF}{dN_t}\right)\Big|_{N_t=N^*}$ – знаменатель прогрессии. Из условий сходимости геометрической прогрессии следует, что $x_t \to 0$ при $t \to \infty$, если $\left|\left(\frac{dF}{dN_t}\right)\Big|_{N_t=N^*}\right| < 1$. В этом случае по определению положение равновесия будет устойчивым. Если знаменатель геометрической прогрессии по модулю превосходит 1, т.е. $\left|\left(\frac{dF}{dN_t}\right)\Big|_{N_t=N^*}\right| > 1$, то заданное отклонение будет неограниченно расти: $x_t \to \infty$ при $t \to \infty$, и в этом случае положение равновесия будет неустойчивым.

Случаи $\left| \left(\frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t = N^*} \right| = 1$ или $\left| \left(\frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t = N^*} \right| = 0$ требуют дополнительных исследований.

Зная величину знаменателя геометрической прогрессии (3.4), можно сделать выводы о характере поведения траектории дискретного уравнения **вблизи положения равновесия**. Так, при положительных значениях знаменателя, все члены последовательности будут иметь одинаковый знак. Если $0 < \left(\frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t = N^*} < 1$, то наблюдается монотонное схождение к положению равновесия, если $\left(\frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t = N^*} > 1$ – монотонное удаление от него. При отрицательных значениях знаменателя, члены геометрической прогрессии становятся знакочередующимися. Если $-1 < \left(\frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t = N^*} < 0$, наблюдаются затухающие колебания вокруг положения равновесия, если $\left(\frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t = N^*} < -1$, то амплитуда колебаний будет нарастать.

Дискретное логистическое уравнение

Формальная замена бесконечно малых приращений $\frac{dN}{dt}$ в дифференциальном уравнении логистического роста на $\frac{\Delta N}{\Delta t}=\frac{N_{t+1}-N_t}{(t+1)-t}=\frac{N_{t+1}-N_t}{1}$ дает следующий результат:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t}=\frac{N_{t+1}-N_t}{1}=rN_t\left(1-\frac{N_t}{K}\right) \text{ или}$$

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

Однако множитель $\left(1+r\left(1-\frac{N_t}{K}\right)\right)$ при $N_t>\frac{K(1+r)}{r}$ становится отрицательным, уравнение **(3.5)** приводит к отрицательным значениям численности, что является с биологической точки зрения некорректным. Заметим, что в дифференциальном уравнении такого рода проблема отсутствует: множитель правой части $\left(1-\frac{N}{K}\right)$ становится отрицательным при $N>K$, но это дает отрицательную **скорость** размножения популяции (снижение размера популяции), а не отрицательную численность. Таким образом, необходимо модифицировать множитель правой части уравнения **(3.5)**, сохранив следующие свойства: при малых значениях численности популяция растет и 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:

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

Проведем исследование уравнения **(3.6)**. Найдем положение равновесия:

$N^* = F(N^*)$, т.е. $N^* = N^* \cdot e^{r\left(1-\frac{N^*}{K}\right)}$. Тогда $N_1^* = 0$, $N_2^* = K$. Исследуем их устойчивость. В соответствии с аналитическим методом определения устойчивости необходимо определить знак и сравнить с 1 величину производной правой части уравнения в точках равновесия.

Производная функции равна:

$$\frac{dF}{dN_t} = \left[N_t \cdot e^{r\left(1-\frac{N_t}{K}\right)}\right]' =$$

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

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

Подставляем значение $N_1^* = 0$:

$$\left.\frac{dF}{dN_t}\right|_{N_t=0} = \left(1 - \frac{0 \cdot r}{K}\right) \cdot e^{r\left(1-\frac{0}{K}\right)} = e^r \; > \; 1.$$

Таким образом, при $r > 0$, состояние равновесия $N_1^* = 0$ неустойчиво, поведение траекторий в его окрестности – монотонно.

Подставляем значение $N_1^* = K$:

$$\left.\frac{dF}{dN_t}\right|_{N_t=K} = \left(1 - \frac{K \cdot r}{K}\right) \cdot e^{r\left(1-\frac{K}{K}\right)} = 1 - r.$$

Условие $\left|\left(\frac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t=N^*}\right| < 1$ выполняется при $0<r<2$. Соответственно, при этих значениях скорости прироста r состояние равновесие устойчиво.

Решение уравнения (3.6) монотонно при $0<r<1$. При $1<r<2$ решение представляет собой затухающие колебания вокруг состояния равновесия.

При значениях скорости прироста $r<0$ или $r>2$ решение уравнения (3.6) неустойчиво. При этом, если $r>2$, то решение немонотонно.

Исследование модели логистического роста показало, что, в отличие от решения дифференциального уравнения, траектории, задаваемые его дискретным аналогом, при определенных значениях скорости прироста r обладают цикличностью, а также могут описывать различные хаотические режимы (так называемые вспышки численности).

За ходом решения дискретного логистического уравнения можно проследить с помощью диаграммы (или лестницы) Ламерея.

Лестница Ламерея

На рис. 3.1. представлена зависимость численности популяции N_{t+1} от численности на предыдущем шаге N_t, задаваемая логистическим уравнением (3.6):

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

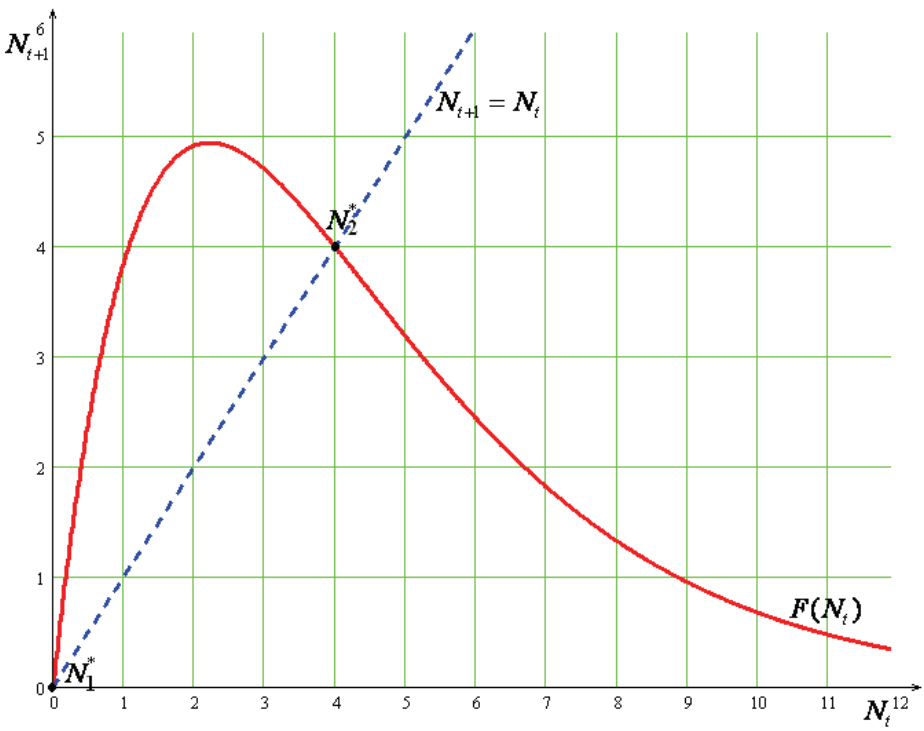

Рис. 3.1. График функции, задающей дискретное уравнение логистического роста (3.6). Пояснения в тексте.

Пунктирной линией представлена биссектриса $N_{t+1} = N_t$. В точках пересечения графика функции $F(N_t)$ с биссектрисой выполняется равенство: $N_{t+1} = N_t = F(N_t)$, т.е. выполняется определение точки равновесия. Таким образом, точки пересечения графиков N_1^* (с координатами (0,0)) и N_2^* (с координатами (*K*,*K*)) являются точками равновесия (см. предыдущий подраздел).

Шаг 1. Пусть известна некоторая начальная численность популяции N_0. Какую последовательность следующих значений численностей $\{N_1, N_2, N_3, ...\}$ задает логистическое уравнение? Значение N_1 определяется равенством $N_1 = F(N_0)$, т.е. пара значений (N_0, N_1) является координатами соответствующей точки на графике функции $F(N_t)$ (рис. 3.2 а). Отложим на координатной плоскости (t, N_t) точки $(0, N_0)$ и $(1, N_1)$ (рис. 3.2 б).

Шаг 2. Следующее значение численности N_2 определяется из соотношения $N_2 = F(N_1)$ (рис. 3.2 в). На графике, величина N_1 из значения функции должна стать значением аргумента: проводим перпендикуляр от точки $(0, N_1)$ до пересечения с биссектрисой, затем опускаем перпендикуляр до оси абсцисс N_t.

Шаг 3. Повторяем *шаг 1*. Теперь наша начальная точка – точка N_1, значение численности N_2 есть ордината точки на графике функции $F(N_t)$: $(N_1, F(N_1))$ (рис. 3.3. а, б).

Шаг 4. Повторяем *шаг 2*. Значение N_2 переносим на ось абсцисс с помощью отражения от биссектрисы (рис. 3.3 в).

Шаг 5. Повторяем *шаг 1*. Следующее значение численности N_3 определяем как ординату точки на графике функции *F*: $\left(N_2, F(N_2)\right)$ (рис. 3.4 а, б).

Продолжая повторять шаги построения лестницы Ламерея, получим последовательность значений численности популяции в разные моменты времени. В рассмотренном примере мы получили, что со временем численность в виде затухающих колебаний сходится к равновесному значению K (рис. 3.4 – 3.7, 3.7 в).

Характер последовательности значений численности популяции, полученной при помощи лестницы Ламерея, может быть монотонным, циклическим, колебательным и хаотическим. Каким он будет, в каждом конкретном случае определяется формой кривой $F(N_t)$. В свою очередь, форму кривой определяют значения параметров функции $F(N_t)$ (скорость прироста r и емкость экологической ниши K).

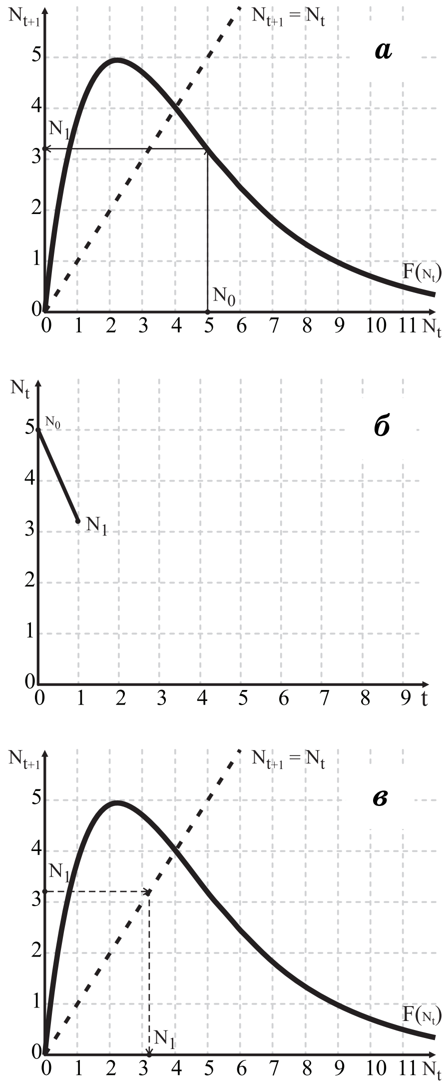

Рис. 3.2. Построение лестницы Ламерея.

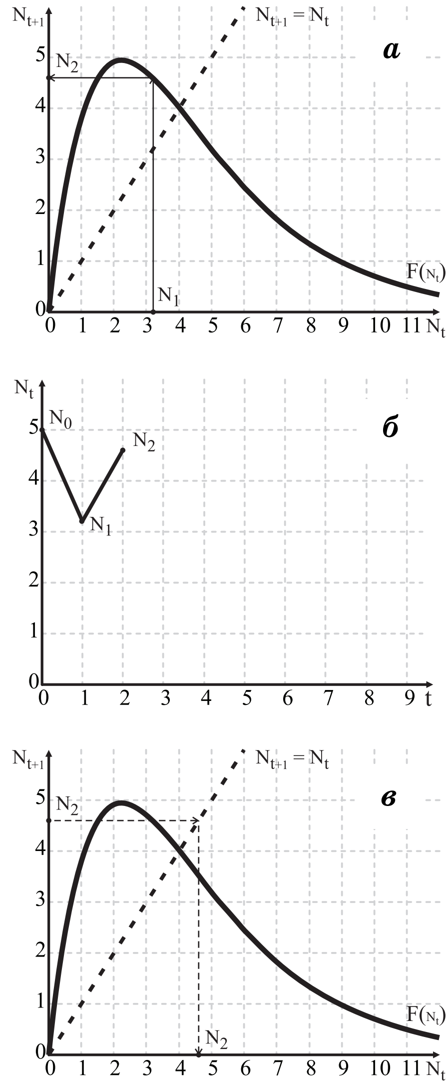

Рис. 3.3. Построение лестницы Ламерея. Продолжение.

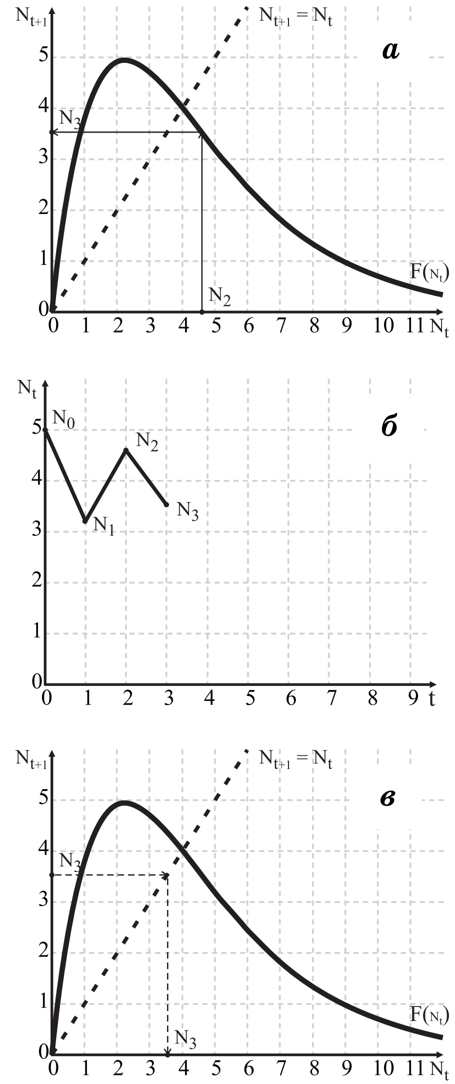

Рис. 3.4. Построение лестницы Ламерея. Продолжение.

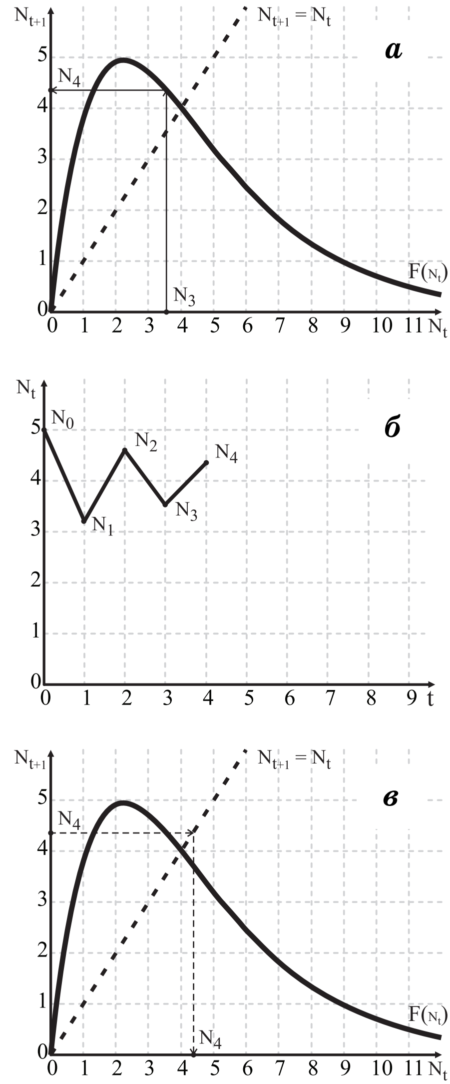

Рис. 3.5. Построение лестницы Ламерея. Продолжение.

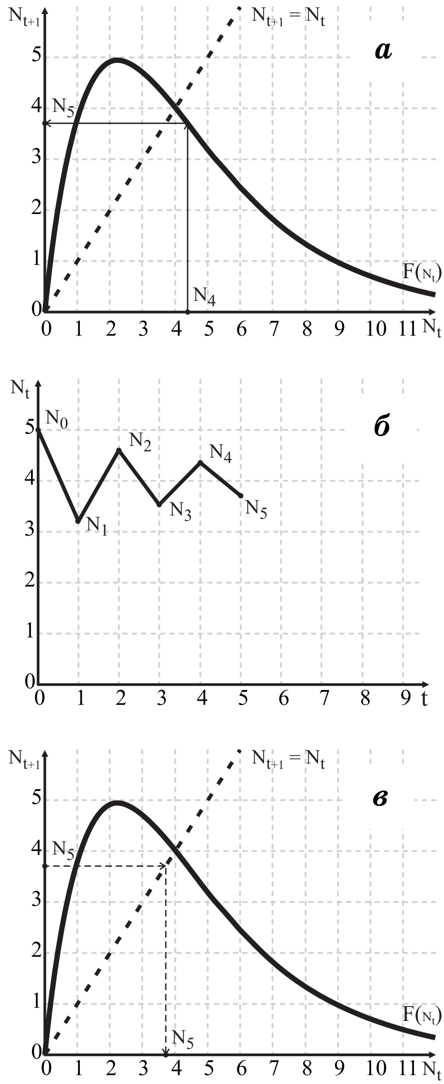

Рис. 3.6. Построение лестницы Ламерея. Продолжение.

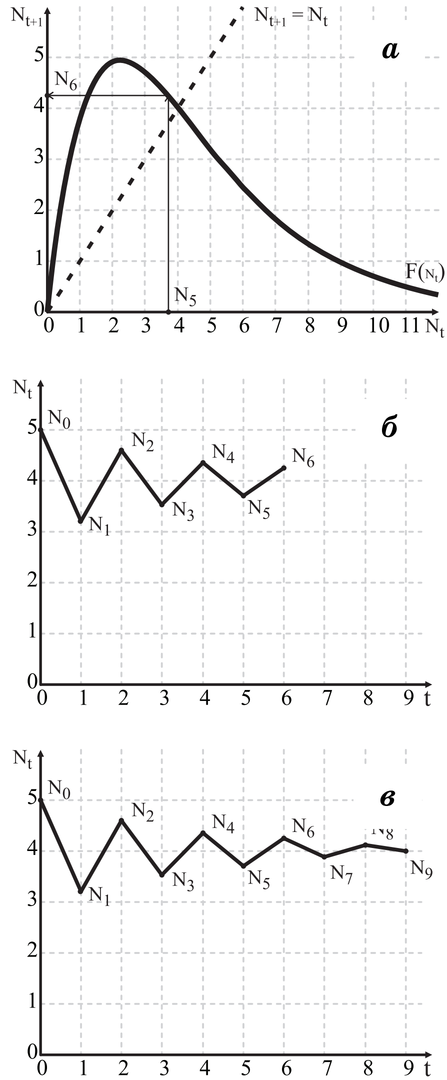

Рис. 3.7. Построение лестницы Ламерея. Окончание.

Задачи к семинару 3

3.1. С помощью диаграммы Ламерея построить график динамики численности популяции, если зависимость $N_{t+1} = f(N_t)$ имеет вид: