Казанский государственный университет

Факультет географии и экологии

Кафедра моделирования экологических систем

Ш.Х.Зарипов

Дискретные модели популяций

Часть 1. Разностные уравнения

Учебное пособие

Для студентов экологических специальностей

Издательство

Казанского государственного университета

2008

Печатается по решению учебно-методической комиссии факультета географии и экологии Казанского государственного университета

Рецензенты: д.б.н., профессор Рогова Т.В.,
д.ф.м.н., профессор Скворцов Э.В.

Зарипов Ш.Х.

Дискретные модели популяций. Часть 1. Разностные уравнения / Ш.Х. Зарипов, – Казань: Изд-во Казанского государственного университета, 2008. – 36 с.

Учебное пособие знакомит с аппаратом разностных уравнений и его применением для создания дискретных моделей в биологии и экологии. Приводятся примеры и задачи для самостоятельного решения. Пособие рекомендовано для студентов экологических и биологических специальностей.

Оглавление

Введение

Математические модели теории популяций можно разделить на две группы: непрерывные и дискретные. В непрерывных моделях численность или плотность расселения популяции считается непрерывной функцией времени и/или пространственных координат. Непрерывные модели, как правило, представляются в виде одного или нескольких дифференциальных уравнений. Такой подход правомерен, когда численность популяции можно аппроксимировать непрерывной кривой, что возможно лишь для достаточно многочисленной популяции.

В реальности численность популяции представляет собой дискретную величину, которая принимает определенные значения в фиксированные моменты времени. Дискретные значения численности популяции могут быть получены из экспериментальных данных по изучению реальных популяций (лабораторных или полевых) в дискретные моменты времени. Если при этом предположить, что численность популяции x_n в момент времени t зависит от численностей в некоторые предшествующие моменты времени, то для описания динамики численности популяций можно применять аппарат разностных уравнений.

Исторически первой дискретной моделью биологической популяции в математической экологии принято считать модель динамики популяций в виде ряда чисел

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, .. \quad . \qquad (1)$$

приведенную в книге «Трактат о счете» (1202 год) итальянского ученого Леонардо Фибоначчи. Числовая последовательность (1) вошла в историю как ряд чисел Фибоначчи, а его члены – числа Фибоначчи. Числа в последовательности (1) выражают динамику роста численности кроликов от поколения к поколению согласно простому правилу: каждый последующий член последовательности равен сумме двух предыдущих. Приведенная модель выражает гипотезу, что количество воспроизводимых кроликов в данном поколении равно сумме кроликов в двух предыдущих поколениях.

В настоящее время дискретные модели широко применяются для исследования динамики популяций и относятся к важной группе математических моделей в экологии. В той или иной степени дискретные модели популяций описаны в работах [1-13], которые были использованы при написании данного пособия. Целью его является знакомство с аппаратом разностных уравнений и применением его для создания дискретных популяционных моделей, включая матричные модели. Пособие содержит примеры и задачи для самостоятельного решения. Пособие рекомендовано для студентов экологических и биологических специальностей.

1. Разностные уравнения

В дискретных моделях время представляется как дискретная переменная, и наблюдения выполняются лишь через определенные фиксированные интервалы времени (ежечасно, ежегодно, через каждые 10 лет и т.п.). Введем дискретную переменную x_n, представляющую собой численность популяции к концу n – го периода времени. Тогда $x_0, x_1, x_2, \ldots,\ x_n, x_{n+1} \ldots$ – последовательность чисел, описывающая развитие популяции во времени. На практике обычно известна начальная численность популяции и скорость роста популяции в разные периоды времени. Для определения численности популяции x_n вводится понятие разностного уравнения (РУ).

Определение. Разностным уравнением называется уравнение, которое связывает между собой значения численности популяции при различных значениях индекса *n*. Если N_1 и N_2 представляют собой наибольший и наименьший из индексов *n*, встречающихся в записи уравнения, то порядок разностного уравнения будет равен N_1-N_2.

Примеры

$x_n - x_{n-1} = 2^{-n}$ – РУ первого порядка,

$x_{n+1} = 2^{-n} x_n + (x_{n-1})^2$ – РУ второго порядка,

$2x_{n+2} + 3x_{n+1} = \sin(x_{n+1})$ – РУ первого порядка,

$2x_{n+2} + 3x_{n+1} + x_n = 0$ – РУ второго порядка,

$(x_{n+3})^2 + x_n = 5$ – РУ третьего порядка.

Вопросы

Определить порядок разностного уравнения

$x_{n+3} = 3x_{n+1} - x_n$, $x_n = (x_n)^2 + (x_{n-1})^3$,

$x_{n+4} + x_{n-1} = 1$, $x_{n+1} = x_{n-2} + 2x_{n-3}$,

$x_n = n^2 - nx_{n-1}$, $x_{n+1} = x_n + \sqrt{x_{n-1}}$.

Различают линейные и нелинейные разностные уравнения. Разностные уравнения, содержащие x_n, x_{n+1} и т.д. в степени выше первой и/или их произведения, являются нелинейными.

Вопросы

Определить линейные и нелинейные РУ

1. $x_{n+1} = 5x_n - 4x_{n-1}$ 2. $x_{n+1} = x_n{}^2$
3. $x_{n+1} - x_n = x_{n-1}$ 4. $x_{n+2} - x_n = 0$
5. $x_{n+2} = x_{n+1}(1 + x_n)$ 6. $x_{n+1} = n^2 x_n$
7. $x_{n+1} - nx_n = n^2$ 8. $x_{n+1} = \sqrt{x_n}$

Получение разностного уравнения

Аппарат разностных уравнений широко используется в вычислительной математике при определении дискретных значений функций, получаемых в результате дискретизации задачи для дифференциальных уравнений, описывающих различные физические процессы. Разностные уравнения в задачах математической экологии могут быть записаны так же как математические выражения различных гипотез, формулируемых относительно динамики численности популяций.

Пример. *Популяция насекомых увеличивается так, что прирост за n-й период времени вдвое больше прироста за предыдущий период времени.*

Пусть x_n – численность популяции в n-й период времени. Тогда приросты Δx_n и Δx_{n-1} численности популяции за n и n-1 периоды времени выразятся как разности

$$\Delta x_n = x_n - x_{n-1}, \ \ \Delta x_{n-1} = x_{n-1} - x_{n-2} \tag{1.1}$$

Из условия задачи можно записать

$$\Delta x_n = 2\Delta x_{n-1}, \tag{1.2}$$

Подставляя (1.2) в (1.1) придем к разностному уравнению

$$x_n - 3x_{n-1} + 2x_{n-2} = 0 \tag{1.3}$$

Пример. *Численность населения крупного города увеличивается с темпом 5% каждый год. Написать РУ.*

Обозначая через x_n численность населения через n лет, придем к РУ

$$x_{n+1} = 1.05x_n$$

Решение разностных уравнений

Решением разностного уравнения называется явная формула для x_n.

Пример. *Решить РУ* $x_n - x_{n-1} = 2x_{n-1}$. *Найти* x_3*, если известно, что* $x_0 = 10$.

Из РУ можем записать

$$x_n = 3x_{n-1}$$

Отсюда

$$x_n = 3^n x_0 \tag{1.4}$$

Из (1.4) найдем x_3

$$x_3 = 3^3 * 10 = 270$$

Линейное разностное уравнение первого порядка

Линейные разностные уравнения первого порядка могут быть представлены в общем виде

$$x_{n+1} = f(n)x_n + g(n), \tag{1.5}$$

где $f(n)$, $g(n)$ – заданные функции *n*. Уравнение (1.5) называется однородным, если $g(n) = 0$.

Общее решение однородного РУ первого порядка

$$x_{n+1} = f(n)x_n \tag{1.6}$$

может быть легко получено, если записать последовательно

$$x_1 = f(0)x_0,$$

$$x_2 = f(1)x_1 = f(1)f(0)x_0,$$

$$x_3 = f(2)f(1)f(0)x_0 \text{ и т.д.}$$

В итоге общее решение (1.6) представится в виде

$$x_n = f(n-1)f(n-2)...f(2)f(1)f(0)x_0. \qquad (1.7)$$

Пример. *Популяция бактерий растет от* $x_0 = 1000$ *так, что ее размер после* $n+1$ *часов больше размера после n часов в* $(n+3)/(n+2)$ *раза. Найти численность популяции после 10 часов.*

По условию задачи

$$x_{n+1} = \frac{n+3}{n+2}x_n = f(n)x_n, \quad f(n) = \frac{n+3}{n+2}$$

$$x_n = f(n-1)f(n-2)...f(2)f(1)f(0)x_0 = \frac{n+2}{n+1}\,\frac{n+1}{n}...\frac{5}{4}\frac{4}{3}\frac{3}{2}1000 = \frac{x_0(n+2)}{2}.$$

Численность популяции через десять часов станет равной $x_{10} = 500\,(10+2) = 6000$.

Аналогично (1.7) может быть выписано общее решение линейного неоднородного уравнения первого порядка (1.5). Так,

$$x_1 = f(0)x_0 + g(0),$$

$$x_2 = f(1)x_1 + g(1) = f(1)f(0)x_0 + f(1)g(0) + g(1),$$

$$x_3 = f(2)x_2 + g(2) = f(2)f(1)f(0)x_0 + f(2)f(1)g(0) + f(2)g(1) + g(2)$$

и т.д.

Вид общего решения (1.5)

$$\begin{aligned} x_n &= f(n-1)f(n-2)...f(1)f(0)x_0 + f(n-1)f(n-2)...f(1)g(0) + \\ &+ f(n-1)f(n-2)...f(2)g(1) + f(n-1)g(n-2) + g(n-1) \end{aligned} \qquad (1.8)$$

Пример. *Популяция бактерий растет от 1000 особей так, что ее прирост в интервале от n до n+1 часа с начала роста составляет* $500*2^{-n}$. *Каков прирост популяции после 10 часов роста?*

По условию задачи можно записать $x_{n+1} = x_n + 500*2^{-n}$, что соответствует (1.5) при $f(n) = 1$, $g(n) = 500*2^{-n}$. Согласно (1.8) придем к общему решению РУ

$$x_n = 1000 + 500 + \frac{500}{2} + \frac{500}{2^2} + ... + \frac{500}{2^{n-1}} = 1000 + 500\frac{1-(1/2)^n}{1-1/2} =$$
$$2000 - 1000*2^{-n}$$

Численность популяции через десять часов станет равной $x_{10} = 2000 - 1000*2^{-10} \approx 1999$.

Уравнение вида $x_{n+1} = f(n)x_n + g(n)$ описывает рост популяции от поколения к поколению. Член $f(n)x_n$ – собственный прирост популяции в n – ом поколении, $g(n)$ – увеличение или уменьшение численности за счет миграции.

Пример. *Каждое поколение без учета внешнего влияния удваивается, но при этом в каждом поколении изымается 9 особей. Найти* x_n, *если* $x_0 = 10$.

Записывая последовательность

$$x_1 = 2x_0 - 9 = 20 - 9 = 11 = 9 + 2,$$
$$x_2 = 2x_1 - 9 = 4x_0 - 2*9 - 9 = 2^2 x_0 - 3*9 = 13 = 9 + 2^2,$$
$$x_3 = 2x_2 - 9 = 26 - 9 = 17 = 9 + 2^3$$

по индукции придем к решению

$$x_n = 9 + 2^n$$

Задачи.

1. Найти решение разностных уравнений

$$x_{n+1} - x_n = 2^n$$

$$x_{n+1} = n x_n$$

$$x_{n+1} = \frac{n+5}{n+3} x_n$$

2. Зоолог выпускает в озеро 100 рыб каждой весной до тех пор, пока количество рыбы не достигнет 2000. Сама популяция развивается с темпом 50% каждый год. Сколько лет понадобилось зоологу для достижения его цели, если начальная численность рыб равна нулю?

Линейные разностные уравнения второго порядка

Линейные разностные уравнения могут быть представлены в общем виде

$$a(n)x_{n+2} + b(n)x_{n+1} + c(n)x_n = d(n), \qquad (1.9)$$

где $a(n), b(n), c(n), d(n)$ – заданные функции. В случае $d(n) = 0$ уравнение (1.9) называется однородным. Для постоянных *a,b,c* уравнение (1.9) называют уравнением с постоянными коэффициентами.

Остановимся на рассмотрении линейного однородного разностного уравнения второго порядка с постоянными коэффициентами

$$ax_{n+2} + bx_{n+1} + cx_n = 0. \qquad (1.10)$$

Уравнение вида (1.10) получается при изучении моделей роста и конкуренции популяций. Будем искать решение (1.10) в виде

$$x_n = \lambda^n. \qquad (1.11)$$

Подставим (1.11) в (1.10)

$$a\lambda^{n+2} + b\lambda^{n+1} + c\lambda^n = 0. \qquad (1.12)$$

Уравнение (1.12) выполняется при всех *n,* в том числе и при n=0

$$a\lambda^2 + b\lambda + c = 0. \qquad (1.13)$$

Решение характеристического уравнения (1.13) дает два корня для величины λ

$$\lambda_1 = \frac{-b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}, \lambda_2 = \frac{-b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}. \qquad (1.14)$$

Возможны три случая при решении характеристического уравнения (1.13):

1. $b^2 - 4ac$>0 – два различных действительных корня
2. $b^2 - 4ac$=0 – действительный кратный корень
3. $b^2 - 4ac$<0 – комплексные корни

1**.** В случае двух различных действительных корней общее решение (1.10) выпишется в виде

$$x_n = k_1\lambda_1^n + k_2\lambda_2^n, \qquad (1.15)$$

где k_1, k_2 – произвольные постоянные. Постоянные k_1, k_2 могут быть найдены из начальных условий для численностей x_0 и x_1 популяции в моменты времени n=0 и n=1

$$k_1 = \frac{x_1 - x_0\lambda_2}{\lambda_1 - \lambda_2}, \ k_2 = \frac{\lambda_1 x_0 - x_1}{\lambda_1 - \lambda_2}. \qquad (1.16)$$

Пример. *Найти общее решение РУ второго порядка* $x_{n+2} - 3x_{n+1} + 2x_n = 0$. *Выписать общую формулу для* x_n, *если* x_0 *=1000 и* x_1 *=1500. Чему равно* x_5*?*

Решение характеристического уравнения $\lambda^2 - 3\lambda + 2 = 0$ дает два различных действительных корня $\lambda_1 = 2, \lambda_2 = 1$, что позволяет выписать общее решение РУ в виде

$$x_n = k_1 2^n + k_2 1^n = k_1 2^n + k_2. \qquad (1.17)$$

Подставляя в (1.17) значения x_0 и x_1, получим $k_1 = 500$, $k_2 = 500$ и перепишем (1.17) в окончательном виде

$$x_n = 500 * 2^n + 500 = 500(1 + 2^n). \qquad (1.18)$$

Из (1.18) получим $x_5 = 16500$.

2. Во втором случае $b^2 - 4ac$=0 характеристическое уравнение имеет два кратных корня $\lambda_1 = \lambda_2 = -b/2a$. Общее решение РУ выпишем как линейную комбинацию решений $x_n = \lambda_1{}^n$ и $x_n = n\lambda_1{}^{n-1}$

$$x_n = k_1\lambda_1^n + k_2 n\lambda_1^{n-1}. \qquad (1.19)$$

Задавая в (1.19) n=0 и n=1, найдем коэффициенты k_1, k_2

$$k_1 = x_0,\ \ k_2 = x_1 - k_1\lambda_1.$$

Пример. *Найти общее решение РУ второго порядка* $x_{n+2} - 4x_{n+1} + 4x_n = 0$, *если* x_0*=500,* x_1*=1000. Чему равно* x_5*?*

Решение характеристического уравнения $\lambda^2 - 4\lambda + 4 = 0$ дает один кратный корень $\lambda_1 = 2$. Общее решение (1.19) представится как

$$x_n = k_1 2^n + k_2 n 2^{n-1}. \qquad (1.20)$$

С учетом начальных условий определятся коэффициенты $k_1 = 500$, $k_2 = 0$ и (1.20) запишется так:

$$x_n = 500 * 2^n.$$

Численность популяции в момент времени n=5 будет равна $x_5 = 500 * 2^5 = 16000$.

3. В третьем случае $b^2 - 4ac$<0 характеристическое уравнение имеет только комплексные корни

$$\lambda_1 = \frac{-b}{2a} + i\frac{\sqrt{4ac - b^2}}{2a}, \lambda_2 = \frac{-b}{2a} - i\frac{\sqrt{4ac - b^2}}{2a}. \qquad (1.21)$$

Комплексные корни (1.21) могут быть представлены в экспоненциальной форме $\lambda_1 = re^{i\theta}, \lambda_2 = re^{-i\theta}$, где $r = \sqrt{c/a}, tg\theta = \sqrt{4ac - b^2}/b$. Общее решение (1.10) будет линейной комбинацией решений $\lambda_1{}^n$ и $\lambda_2{}^n$. Представим решения $\lambda_1{}^n$ и $\lambda_2{}^n$ в тригонометрической форме

$$\begin{aligned} \lambda_1{}^n &= r^n e^{in\theta} = (c/a)^{n/2}(\cos n\theta + i\sin n\theta) \\ \lambda_2{}^n &= r^n e^{-in\theta} = (c/a)^{n/2}(\cos n\theta - i\sin n\theta) \end{aligned} \qquad (1.22)$$

Используя линейные комбинации $0.5(\lambda_1{}^n + \lambda_2{}^n) = (c/a)^{n/2}\cos(n\theta)$ и $(\lambda_1{}^n + \lambda_2{}^n)/(2i) = (c/a)^{n/2}\sin(n\theta)$, общее решение (1.11) запишем в форме

$$x_n = k_1(c/a)^{n/2}\cos n\theta + k_2(c/a)^{n/2}\sin n\theta. \qquad (1.23)$$

Постоянные k_1, k_2 также могут быть найдены из начальных условий. Решение (1.23) может соответствовать периодическим (сезонным) колебаниям численности популяции.

***Пример**. Найти общее решение РУ $x_{n+2} + x_n = 0$, если x_0=0, x_1=1000.*

Характеристическое уравнение $\lambda^2 + 1 = 0$ дает два мнимых корня $\lambda_1 = i, \lambda_2 = -i$. Учитывая, что $r = (c/a)^{1/2} = 1$, $\theta = \pi/2$, получим

$$x_n = k_1\cos(n\pi/2) + k_2\sin(n\pi/2). \qquad (1.24)$$

С учетом начальных условий (1.24) окончательно представится в виде

$$x_n = 1000\sin(n\pi/2).$$

Задачи.

Найти решение разностных уравнений с начальными условиями:

1. $x_{n+2} - x_n = 0$, $\quad x_0 = 1, x_1 = 3$

2. $x_{n+2} + 2x_{n+1} + x_n = 0$, $\quad x_0 = -2, x_1 = -4$

3. $x_{n+2} + x_{n+1} + x_n = 0$, $\quad x_0 = 1, x_1 = 0$

Системы разностных уравнений

Ранее были рассмотрены разностные уравнения для одной переменной – модели динамики численности одиночных популяций. Аппарат разностных уравнений можно использовать и для моделей нескольких видов. В этом случае модель представляется системой разностных уравнений. Например, модель взаимодействия двух видов численности x_n, y_n может быть записана в виде

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= a_{11}x_n + a_{12}y_n + f(n) \\ y_{n+1} &= a_{21}x_n + a_{22}y_n + g(n), \end{aligned} \qquad (1.25)$$

где a_{11}, a_{12}, a_{21}, a_{22} – постоянные коэффициенты, $f(n), g(n)$ – заданные функции.

Как было показано выше, для ряда простых дискретных моделей одиночных популяций может быть получено явное решение для дискретной переменной x_n. Это сложнее сделать для систем разностных уравнений. В случаях, когда невозможно получить явное решение разностных уравнений, дискретные модели исследуются численно с помощью компьютера.

Остановимся далее на рассмотрении некоторых конкретных дискретных моделей одиночной популяции.

2. Дискретная модель неограниченной одиночной популяции

Пусть скорость роста популяции в период времени n пропорциональна размеру популяции в начале этого периода

$$\Delta x_n = x_{n+1} - x_n = a\, x_n \tag{2.1}$$

Тогда численность популяции в следующий момент времени определится по формуле

$$x_{n+1} = (1+a)\, x_n \,. \tag{2.2}$$

Согласно (2.2) можно записать

$$x_1 = (1+a)\, x_0$$

$$x_2 = (1+a)\, x_1 = (1+a)(1+a)\, x_0 = (1+a)^2\, x_0$$

$$x_3 = (1+a)\, x_2 = (1+a)(1+a)(1+a)\, x_0 = (1+a)^3\, x_0$$

….

$$x_n = (1+a)^n\, x_0 \,.$$

При известном начальном значении x_0 можно рассчитать динамику популяции во времени. В зависимости от коэффициента роста $r = a+1$ возможны следующие ситуации:

1) $a > 0$, $(1+a) > 1 \Rightarrow (1+a)^n \to \infty$ при $n \to \infty$ – неограниченный рост;

2) $a = 0$, $1+a = 1$ – численность популяции не меняется;

3) $-1 < a < 0$, $0 < 1+a < 1 \Rightarrow x_n \to 0$ – вымирание популяции;

4) $a = -1$ – вымирание за один период времени;

5) $a < -1$ – отрицательные численности (нереальная ситуация).

Уравнение (2.2) обычно записывается в форме

$$x_{n+1} = r\, x_n \,. \tag{2.3}$$

Уравнение (2.3) называется дискретным аналогом экспоненциальной модели одиночной популяции.

3. Дискретная модель ограниченной популяции: логистическое уравнение

Одним из классических примеров дискретных моделей является логистическое разностное уравнение для одиночной лимитированной популяции. Получаемая при этом динамика системы включает в себя все многообразие типов поведения реальных популяционных систем, как простых или упорядоченных, так и сложных или хаотических. Переход от простого поведения к хаосу обладает схожими закономерностями, присущими различным моделям популяций или различным сложным динамическим системам. Следуя знаменитой работе [9], исследуем разностную модель, задаваемую логистическим уравнением.

Как было отмечено ранее, дискретный аналог экспоненциальной модели (2.3) одиночной нелимитированной популяции при коэффициенте прироста $r > 1$ предсказывает неограниченный рост численности популяции. В реальности ни одна популяция не может увеличиваться бесконечно вследствие ограниченности пищевых ресурсов и других ограничивающих внешних факторов. Для учета этого обстоятельства введем условие ограничения роста. Пусть коэффициент прироста r будет зависеть от численности популяции, а именно, будет убывать по мере роста численности популяции по закону $r \sim r(1-x_n)$. Тогда уравнение (2.3) примет вид

$$x_{n+1} = x_n r(1-x_n)\ ,\ n = 0, 1, 2... \tag{3.1}$$

Уравнение (3.1), называемое логистическим уравнением или дискретным аналогом модели Ферхюльста–Пирла, может описывать не только динамику популяций, но и многие другие явления в природе и обществе. Отметим, что величина x в уравнении (3.1) меняется от 0 до 1, а r от 0 до 4. При других значениях x и r логистическое уравнение дает отрицательные значения численности популяции.

Задавая различные значения параметра r естественной скорости роста и начальной численности x_0 популяции, можно получить качественно различные типы поведения переменной, удовлетворяющие разностному уравнению (3.1). Разностное уравнение наряду с равновесием и циклами может иметь хаотические решения, не стремящиеся ни к какому притягивающему решению.

На рис.3.1 показаны графики зависимости x_n от номера периода времени для разных значений параметра r $(x_0 = 0.2)$. Для значения $r = 0.5$ популяция за несколько периодов времени приходит к вымиранию (нулевое значение x_n при $n \to \infty$). При $r = 2.4$ имеем стационарное значение численности $x_n = 0.5833$. Из рис. 3.1 видно, что при $r = 3.33$ конечное значение численности популяции начинает осциллировать между двумя уровнями, которые соответствуют значениям 0.829635 и 0.470666, то есть мы имеем цикл с периодом 2. С ростом r динамика системы усложняется.

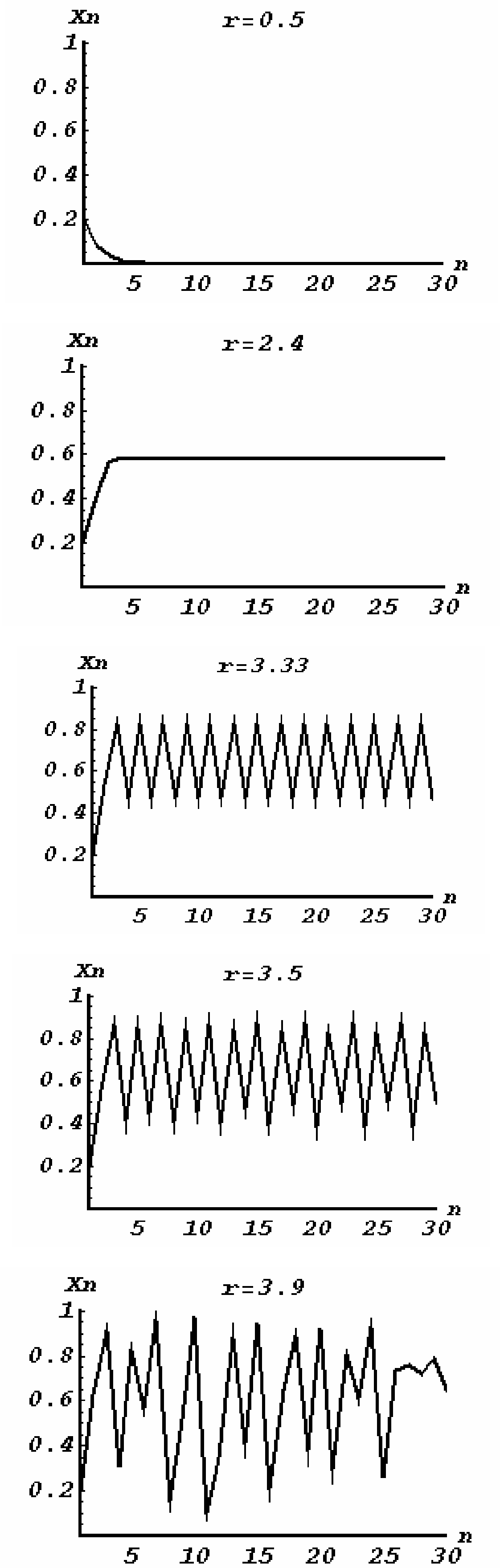


Рис.3.1. Зависимость x_n от периода времени n для различных значений параметра r

Для $r = 3.5$ процесс приходит к устойчивым периодическим колебаниям с периодом 4 (установившиеся значения численности x_n=0.874997; 0.500887; 0.826939; 0.382818). И, наконец, при $r = 3.9$ можно наблюдать, что процесс перестал быть периодическим. При увеличении значения номера периода времени численность популяции принимает новые неповторяющиеся значения. Такое поведение называется нерегулярным или хаотическим.

Проанализируем подробнее причину появления такого поведения в такой, казалось бы, простой модели (3.1). Перепишем формулу (3.1) в виде

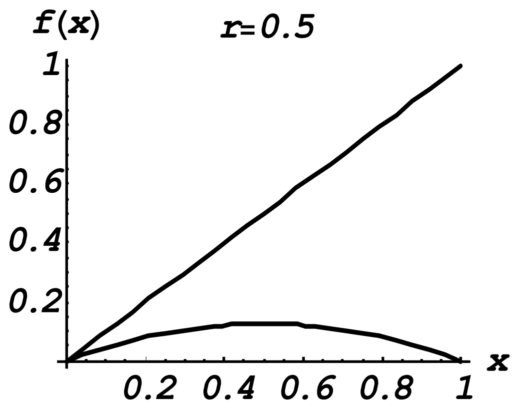
$$x_{n+1} = f(x_n)\ ,\ n = 0, 1, 2... \tag{3.2}$$

Природа столь сложного поведения в логистическом уравнении заключена в нелинейности функции $f(x) = rx(1-x)$ в (3.2), которая является квадратичной функцией *x*. Равновесным решением или неподвижной точкой уравнения (3.2) называется решение вида $x_n = x^* = const$, удовлетворяющее соотношению

$$x^* = f(x^*) \tag{3.3}$$

Построим графики функций $y = f(x)$ и $y = x$ при различных *r* (рис.3.2). В точках пересечения графиков имеем $x = f(x)$, т.е. точки пересечения являются неподвижными точками. Для случая $r = 0.5$ графики пересекаются только в одной точке в начале координат $x = 0$, и мы имеем единственное нулевое предельное значение последовательности x_n в диапазоне $0 < r < 1$. При $r = 1$ происходит первая бифуркация, появляются два новых решения или решение удваивается. Наряду с $x^* = 0$ при $r \geq 1$ появляется решение $x^* = (r-1)/r$. На рисунке мы имеем уже две точки пересечения прямой $y = x$ и функции . Оба этих решения легко получаются из уравнения

$$x^* = x^* r(1-x^*) \tag{3.4}$$



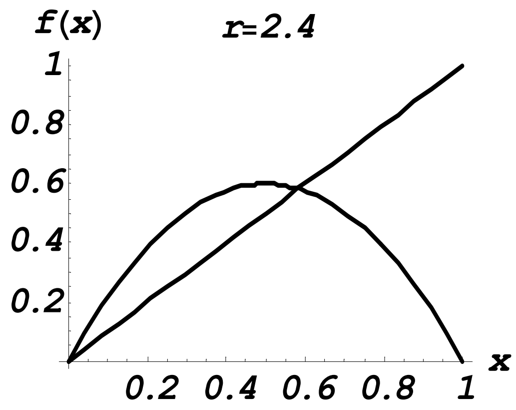


Рис.3.2. Графики функций $y = x$ и $y = f(x)$

Неподвижная точка или точка равновесия может быть устойчивой и неустойчивой. Иначе говоря, итерации точки x_n могут и приближаться к точке x^*, и удаляться от нее. Устойчивость процесса (3.2) зависит от угла наклона кривой $f(x)$ в неподвижной точке. Если угол наклона с осью x не превышает по модулю 45°, то неподвижная точка является устойчивой. Это означает также, что производная функции $f(x)$ меньше единицы по модулю для устойчивой неподвижной точки. Учитывая, что производная $f(x)$ равна

$$\frac{df}{dx} = r(1 - 2x),$$

получим, что неподвижная точка становится неустойчивой при $r = \pm 1/\left|1 - 2x^*\right|$. Таким значением является $r = 3$, при котором появляется новая бифуркация, то есть решение еще раз удваивается. Неподвижные точки для цикла с периодом 2 (рис. 3.1, $r = 3.33$) определяются уравнением

$$x^* = f(f(x^*)), \text{ или}$$

$$x^* = r^2 x^* (1 - x^*)[1 - r x^* (1 - x^*)] \qquad (3.8)$$

На рис. 3.3 показан график функции $f(f(x))$. Видно, что в этом случае мы имеем четыре точки пересечения прямой $y = x$ и функции $y = f(f(x))$, а следовательно, четыре неподвижных точки, две из которых являются устойчивыми. Эти четыре точки являются корнями алгебраического уравнения четвертого порядка (3.5). При некотором новом значении r произойдет новое удвоение решения логистического уравнения, и мы будем иметь цикл с периодом 4 (рис. 3.1, $r = 3.5$), и т.д.. Если производная по модулю в какой-либо точке становится больше 1, неподвижная точка расщепляется на две и возникает новый устойчивый цикл. Поэтому процесс удвоения периода будет происходить до бесконечности.

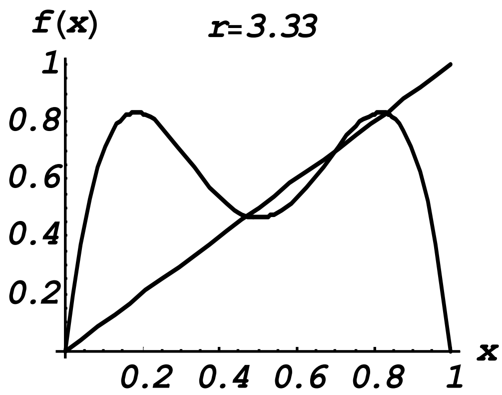


Рис.3.3. Графики функций $y = x$ и $y = f(f(x))$

Для наблюдения всех режимов поведения системы удобно строить бифуркационную диаграмму, представляющую собой зависимость равновесных значений популяций x^* от параметра r. Бифуркационная диаграмма для модели (3.1) приводится на рис. 3.4. На рис. 3.4 отчетливо прослеживается описанный выше порядок перехода к хаотическому поведению.

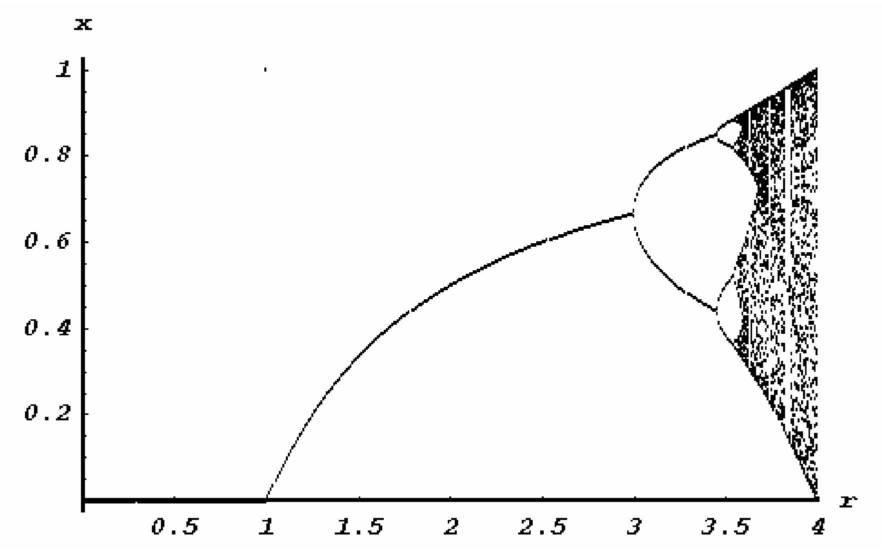


Рис.3.4. Бифуркационная диаграмма для логистического уравнения

В работе [9] Фейгенбаумом было обнаружено, что последовательность значений параметра $\{r_n\}$, соответствующая точкам бифуркаций (точкам удвоения решения), удовлетворяет соотношению

$$\lim_{n\to\infty} \frac{r_n - r_{n-1}}{r_{n+1} - r_n} = \delta = 4.6692... \qquad (3.6)$$

Фейгенбаум показал, что то же самое число δ возникает и в других процессах, отличных от процесса (3.1), и что это число является универсальной характеристикой сценария удвоения периода для целого класса одномерных дискретных моделей типа (3.2). Число δ носит название «числа Фейгенбаума». Обнаружение такого замечательного числа, присущего различных процессам, привело к высокой активности ученых в различных областях науки. Было поставлено множество вычислительных экспериментов, показавших, что сценарий удвоения периода действительно появляется во многих физических системах. Это и формирование турбулентности в потоке жидкости, и нелинейные колебания в электрических цепях и химических и биологических системах. Все указанные процессы имеют следующую общую черту: по мере изменения одного из параметров модели поведение системы меняется от простого к хаотическому. Причем переход идет по вполне закономерному сценарию через череду бифуркаций динамической системы.

Определения. *Фазовое пространство – пространство, координатами которого являются переменные системы.*
Фазовый портрет – траектория системы в фазовом пространстве.

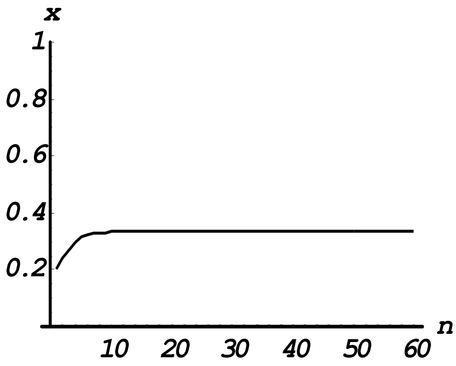
Аттрактор – множество точек в фазовом пространстве, к которому стремится траектория движения динамической системы после затухания переходных процессов.
Бифуркация – качественное изменение характера движения динамической системы при изменении её параметров.

Динамика одиночной популяции с учетом запаздывания

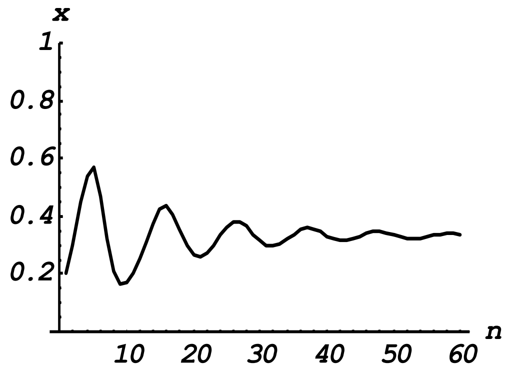
Модель (3.1) включает в себя внутривидовую конкуренцию за пищевые ресурсы, которая начинает сказываться на динамике популяции с первого момента времени. На самом деле существует некоторое время, в течение которого популяция может почувствовать нехватку пищевых ресурсов. В популяционной теории рассматриваются различные модели с учетом такого запаздывания. Запаздывание может быть учтено в рамках как непрерывных, так и дискретных моделей. Введем время τ запаздывания в модель (3.1)

$$x_{n+1} = x_n r(1 - x_{n-\tau}), \quad n = 0, 1, 2... \ , \tau = 0, 1, 2... \qquad (3.7)$$

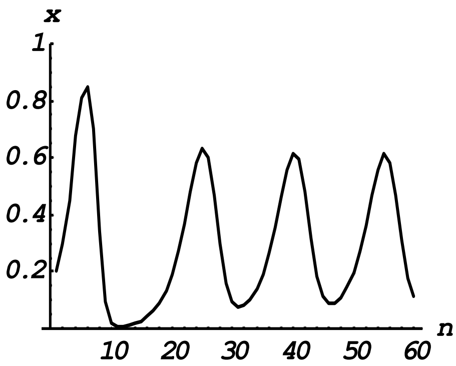
Результаты расчетов численности популяции при различных временах запаздывания τ, задаваемого в числе периодов времени, приведены на рис. 3.5. Из рисунков наглядно видно, что динамика системы существенно меняется при учете времени запаздывания. Численность популяции стремилась к постоянному значению при возрастании n для $\tau = 0$. Учет времени запаздывания приводит к появлению затухающих колебаний переменной x_n, при этом начальная амплитуда колебаний выше при больших временах запаздывания. Описанное поведение согласуется с поведением процессов в технических системах с обратной связью при учете запаздывания.



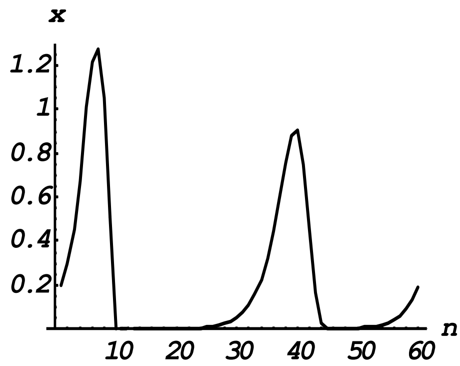
$\tau = 0$



$\tau = 2$



$\tau = 3$



$\tau = 4$

Рис.3.5. Динамика численности популяции по модели (3.7) при различных временах запаздывания

Задачи.

Исследовать динамику популяций, задаваемых дискретными моделями. Построить зависимости $x_n = f(n)$ и бифуркационную диаграмму для дискретных моделей:

1.Модель Рикера (1954)

$$x_{n+1} = x_n e^{-r(1-x_n/K)},\ n = 0, 1, 2... \qquad (3.8)$$

Принять емкость среды равной $K = 100; 200$, коэффициент прироста $r = 0.1; 0.5; 1; 1.9; 2; 2.3; 2.6; 3$. Под емкостью среды K понимается значение численности популяции в стационарном состоянии – равновесная численность популяции.

2. Модель Хасселя (1976)

$$x_{n+1} = \lambda x_n (1 - a x_n)^{-\beta},\ n = 0, 1, 2... \qquad (3.8)$$

Принять $\lambda \in [1,1000]$, $\beta \in [1,10]$, $a = 1$.

3. Модель вида ([12])

$$x_{n+1} = r x_n / [1 + (r-1) x_n / K]^b.$$

Принять начальную численность равной $x_0 = 2000$, емкость среды $K = 5000$, коэффициент прироста $r = 1.2; 1.5; 2.1; 3.25; 3.8$.

4. Дискретная модель популяции с учетом возрастной структуры

Если популяции в значительной мере перекрываются по возрастам, каждая популяция подразделяется на дискретные возрастные классы (или стадии развития), численности которых зависят от численностей предшествующих (а в отдельных случаях, и всех остальных) возрастных классов. Задача описания динамики возрастных классов таких популяций приводит к дискретным матричным моделям или к системе разностных уравнений.

В [10] предложена и исследована модель динамики численности для популяции с возрастной структурой, которая может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Обозначим численность младшего возраста в *n*-й сезон размножения через x_n, а численность репродуктивного поколения через y_n. Период размножения заканчивается появлением новорожденных особей нового поколения. Предполагается, что времени между двумя последовательными периодами размножения достаточно для полного развития младенцев до взрослого состояния, а новорожденных – до состояния младшего возраста. Коэффициенты выживаемости и плодовитости зрелых особей считаются постоянными. Принятое предположение характерно для организмов с небольшим периодом жизни, включающим два-три периода размножения: насекомые, рыбы, мелкие млекопитающие, двух – трехлетние растения и др.

Дискретная модель двухвозрастной популяции представляется в виде двух разностных уравнений

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= b y_n, \\ y_{n+1} &= x_n(1 - x_n) + c y_n, \end{aligned} \tag{4.1}$$

где b – произведение коэффициентов рождаемости и выживаемости приплода на первом году жизни, а c – выживаемость половозрелых особей.

В работе [10] показано, что все множество допустимых значений параметров b и с (b>0, 0<c<1) системы (4.1) можно разбить на три области:

1) $b+c<1$ – в этой области для (4.1) существует только устойчивое положение нулевого равновесия $x=0$, $y=0$,

2) $b+c>1$, $b+2c<3$ – существует устойчивое ненулевое положение равновесия,

3) $b+2c>3$ – существуют неустойчивые нулевое и ненулевое стационарные точки системы (4.1).

Как и в [10], проводились численные исследования поведения состояний системы (4.1) при $n \to \infty$ в области значений b,c, удовлетворяющих условию $b+2c>3$. Для расчетов, результаты которых приведены ниже, выбиралось $c=0.15$, а значение параметра b варьировалось, начальные значения численности двух поколений принимались равными $x_0=0.2$, $y_0=0.1$. Рассчитаны численности поколений в зависимости от времени и построены траектории системы в фазовом пространстве (x, y). Представление о динамике численности неполовозрелых и половозрелых особей дает рис. 4.1. Наблюдаются нерегулярные колебания численностей с изменением периода времени. Аттракторы системы (4.1) для значений b=2.8;3.10; 3.22; 3.31 приводятся на рис. 4.2. Расчеты проводились до n=10000, для представления на графике сохранялись последние 9000 значений численности популяции.

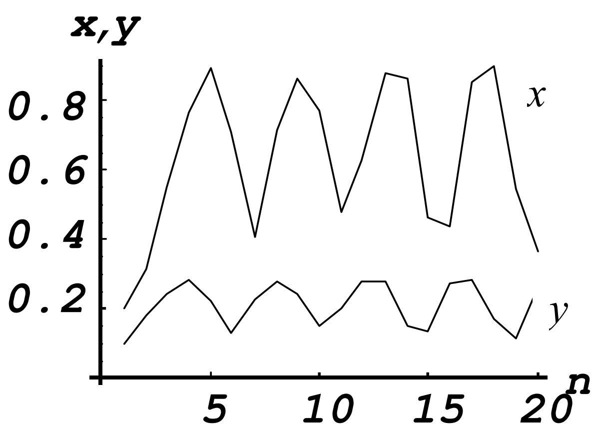
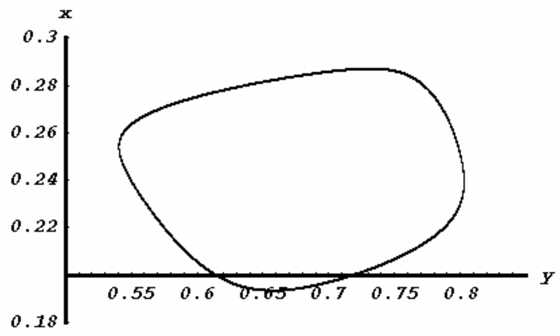
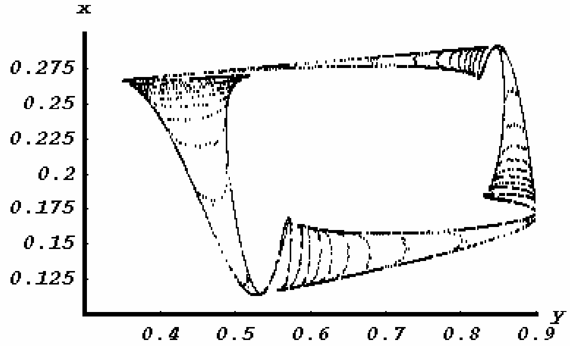


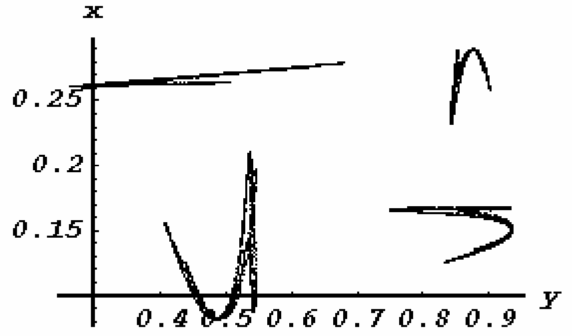
Рис.4.1. Динамика численности двух поколений модели (4.1) при c=0.15 и b=3.10



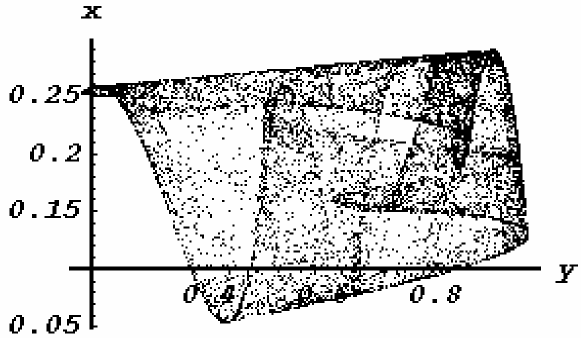
b=2.8



b=3.10



b=3.22



b=3.31

Рис.4.2. Аттрактор системы при c=0.15 и различных *b*

Приведенные рисунки показывают вид положений системы в фазовом пространстве, к которым стремятся переменные *x,y* при $n \to \infty$. По мере изменения параметра *b* характер линий значительно меняется. При *b*=2.8 аттрактор системы (4.1) представляет собой замкнутую кривую в фазовом пространстве – предельный цикл. С увеличением параметра *b* замкнутая кривая трансформируется в области со сложной структурой. Все линии утолщаются, и постепенно множество точек траектории более или менее плотно закрывает некоторую область фазового пространства (рис. 4.2). Такое поведение системы позволяет предположить наличие сложной серии бифуркаций аттракторов. Таким образом, модель двухвозрастной популяции (4.1), как и модель одновозрастной популяции (3.1), содержит в себе все разнообразие поведения численности одной изолированной локальной популяции.

Из результатов анализа указанных двух моделей можно сделать один общий вывод: даже самые простые детерминированные дискретные модели динамики одиночных популяций могут приводить к сложному поведению, характеризуемому циклическими или нерегулярными хаотическими колебаниями численности популяции. В математическом плане причиной появления периодических или нерегулярных решений является нелинейность моделей. Косвенно параметры модели могут учитывать воздействие различных внешних факторов. Но даже при постоянных параметрах динамика рассматриваемых систем содержит различные колебания, в том числе и нерегулярные. То есть сложное поведение в динамической системе может быть связано с внутренней сущностью системы и может проявиться в отсутствие влияния внешних факторов.

Задачи.

Исследовать динамику популяций, задаваемых дискретными моделями. Построить зависимости $x_n = f_x(n)$, $y_n = f_y(n)$ и фазовые портреты в плоскости (x, y):

1. Модель хищник-жертва

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n + a_1 x_n - b_1 x_n y_n, \\ y_{n+1} &= y_n - a_2 y_n + b_2 x_n y_n \end{aligned} \qquad (4.2)$$

Принять в качестве базовых значений $x_0 = 26,\ y_0 = 7,\ a_1 = 0.01, a_2 = 0.02,$

$b_1 = 0.002, b_2 = 0.001.$

2. Модель конкуренции двух видов

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n + a_1 x_n - b_1 x_n y_n, \\ y_{n+1} &= y_n - a_2 y_n + b_2 x_n y_n \end{aligned} \tag{4.3}$$

Принять в качестве базовых значений $x_0 = 26,\ y_0 = 7,\ a_1 = 0.01, a_2 = 0.02,$

$b_1 = 0.002, b_2 = 0.001.$

3. Модель конкуренции трех видов

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n + a_1 x_n - a_2 x_n y_n - a_3 x_n z_n, \\ y_{n+1} &= y_n + b_1 y_n - b_2 y_n x_n - b_3 y_n z_n, \\ z_{n+1} &= z_n + c_1 z_n - c_2 z_n x_n - c_3 z_n y_n. \end{aligned} \tag{4.4}$$

Принять в качестве базовых значений $x_0 = 5, y_0 = 7, z_0 = 7,$

$a_1 = 0.01, a_2 = 0.001, a_3 = 0.002,\ b_1 = 0.002, b_2 = 0.002, b_3 = 0.003,$
$c_1 = 0.03, c_2 = 0.03, c_3 = 0.004,$

4. Модель эпидемии (x – численность здоровых особей, y – численность здоровых особей)

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n - b x_n y_n, \\ y_{n+1} &= y_n + b x_n y_n \end{aligned} \tag{4.5}$$

Принять в качестве базовых значений начальной численности здоровых и больных особей $x_0 = 10, y_0 = 1$ и коэффициента передачи инфекции $\beta = 0.05; 0.03; 0.02; 0.01$.

5. Модель эпидемии с учетом смертности больных (x – численность здоровых особей, y – численность больных особей)

$$
\begin{aligned}
x_{n+1} &= x_n - bx_n y_n, \\
y_{n+1} &= y_n + bx_n y_n - \gamma y_n
\end{aligned} \tag{4.6}
$$

Принять в качестве базовых значений начальной численности здоровых и больных особей $x_0 = 10, y_0 = 1$, коэффициента передачи инфекции $\beta = 0.01;0.05;0.1$ и коэффициента смертности $\gamma = 0.1;0.2$.

6. Модель Николсона-Бейли (1935) (y – численность хозяина, x – численность паразита)

$$
\begin{aligned}
x_{n+1} &= y_n(1 - e^{-x_n}), \\
y_{n+1} &= y_n e^{r(1-y_n/K)-x_n}
\end{aligned} \tag{4.7}
$$

Исследовать систему (4.7) при $r = 1, K = 1;2;3;4;5$, $r = 1.8, K = 5$, $r = 2.5, K = 3;3.5;4.03;4.1;4.15;4.5;5;5.2;5.5$.

Список литературы

1. Гроссман С., Тернер Дж. Математика для биологов. М.: Высшая школа, 1983. 384 с.

2. Жигулев В.Н. Динамика неустойчивостей. М.: МФТИ,1996. 344 с.

3. Мун Ф. Хаотические колебания. М.: Мир, 1990. 312 с.

4. Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов: образы динамических систем. М.: Мир, 1993. 176 с.

5. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд-во МГУ, 1993. 302 с.

6. Ризниченко Г.Ю. Математические модели в биофизике и экологии. М. – Иж.: ИКИ, 2003. 184 с.

7. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

8. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. М.: Наука, 1979. 166 с.

9. Фейгенбаум М. Универсальность поведения нелинейных систем. // Успехи физических наук. 1983, т.141, №2. С.343-374.

10. Фрисман Е. Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяции с возрастной структурой. // Доклады Академии Наук. 1994, т.338, №2. С.282-286.

11. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 134 с.

12. Hamilton A.J. SLAC: A tool for addressing chaos in the ecology classroom. International Journal of Mathematical Education in Science and Technology, 2005, v.36, №5, p.489-496.

13. Kapur J.N., Khan Q.J.A. Difference equation models in ecology and epidemiology. International Journal of Mathematical Education in Science and Technology, 1981, v.12, №1, p.19-37.