Семинар 2

Непрерывные и дискретные модели роста популяций, описываемые одним уравнением. Модель Мальтуса. Непрерывная модель логистического роста. Модель с нижней критической границей численности популяции. Дискретная модель логистического роста.

НЕПРЕРЫВНАЯ МОДЕЛЬ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА В НЕОГРАНИЧЕННОЙ СРЕДЕ

В основе этой модели, предложенной Мальтусом в 1798 г., лежит предположение, что прирост численности вида пропорционален этой численности и интервалу времени, за который произошел прирост:

$$\Delta x = r \cdot x \cdot \Delta t . \tag{2.1}$$

Здесь r — константа собственной скорости роста популяции.

Совершив предельный переход, получим линейное дифференциальное уравнение:

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x , \tag{2.2}$$

решением которого является функция

$$x(t) = x_0 \, \mathrm{e}^{rt} , \tag{2.3}$$

где x_0 — начальная численность популяции.

Пример применения модели Мальтуса — описание развития однородной популяции в условиях неограниченных ресурсов питания (рост клеточной культуры, пока не начнет истощаться среда).

ЗАДАНИЕ 2.1.

Изучение влияния параметра r (*скорости роста*) *на форму кривой роста.*

Используя программу для численного решения обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ), постройте три графика изменения численности популяции для разных скоростей роста, исходя из одинаковой начальной численности.

Начальная численность: $x_0 = 10$.

Скорость роста: r = 0.05, 0.1, 0.2.

(Масштаб осей: t_{min} = 0, t_{max} = 50, x_{min} = 0, x_{max} = 100.)

Зарисуйте в тетрадь все три графика в одних координатных осях.

НЕПРЕРЫВНАЯ МОДЕЛЬ ЛОГИСТИЧЕСКОГО РОСТА

Модель логистического роста была предложена Ферхюльстом в 1838 г. для описания развития популяции в условиях ограниченных ресурсов питания. В основу модели положено уравнение

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x - b \cdot x^2, \tag{2.4}$$

где r — константа собственной скорости роста популяции. Член $(-b \cdot x^2)$, пропорциональный количеству встреч между особями, учитывает «самоотравление» популяции, объяснимое многими причинами (конкуренцией за ресурсы питания, выделением в среду вредного метаболита и др.). Коэффициент b называется коэффициентом внутривидовой конкуренции.

Уравнение (2.4) приводится к виду:

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x(1 - \frac{x}{K}). \tag{2.5}$$

Величина $K = r/b$ соответствует устойчивому стационарному состоянию с максимально возможной в данных условиях численностью популяции и называется «***емкостью среды***». Решением дифференциального уравнения (2.5) является функция

$$x(t) = \frac{K \cdot x_0 \, \mathrm{e}^{rt}}{K - x_0 + x_0 \, \mathrm{e}^{rt}}, \tag{2.6}$$

где x_0 — начальная численность популяции.

Характер логистической кривой зависит от величины параметров r и K и от начальной численности x_0.

Задание 2.2.

2.2.1. *Изучение влияния собственной скорости роста на динамику численности популяции.*

Используя программу для численного решения ОДУ, постройте кривые роста для трех разных значений скорости роста.

Начальная численность: $x_0 = 10$.
Емкость среды: $K = 1000$.
Скорость роста: $r = 0.2, 0.5, 1.0$.
(Масштаб осей: $t_{min} = 0$, $t_{max} = 50$, $x_{min} = 0$, $x_{max} = 1500$.)

Зарисуйте три графика в одних координатных осях.

Для одного из графиков определите фазы экспоненциального, линейного и стационарного роста. Укажите соответствующие временные интервалы. Для каждого графика определите момент времени, в который скорость роста популяции начинает уменьшаться.

2.2.2. *Изучение влияния начальных условий на форму кривой роста.*

Постройте графики для трех разных начальных численностей.

Скорость роста: $r = 0.5$.
Емкость среды: $K = 1000$.

Начальная численность: x_0 = 10, 700, 1200.

(Масштаб осей: t_{min} = 0, t_{max} = 50, x_{min} = 0, x_{max} = 1500.) Зарисуйте три графика в одних координатных осях.

При какой начальной численности кривая имеет точку перегиба?

МОДЕЛЬ С НИЖНЕЙ КРИТИЧЕСКОЙ ГРАНИЦЕЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Численность разнополой популяции, в которой размножение происходит путем скрещивания, в реальных условиях не должна опускаться ниже некоторой критической величины. При падении плотности популяции ниже критической величины время, в течение которого может состояться оплодотворение, становится больше времени, в течение которого особь способна к размножению. В этом случае популяция вымирает. Учесть эти процессы позволяет модель:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{r \cdot x^2}{b + c \cdot x} - d \cdot x - p \cdot x^2. \qquad (2.7)$$

Здесь член $\frac{r \cdot x^2}{b + c \cdot x}$ отражает тот факт, что в двуполых популяциях при малых численностях скорость роста пропорциональна вероятности встреч особей разного пола ($r \cdot x^2$), а при больших численностях — количеству самок в популяции ($\frac{r \cdot x}{c}$). Слагаемое ($-d \cdot x$) описывает естественное вымирание особей, слагаемое ($-p \cdot x^2$) — самоограничение вида.

Модель имеет три стационарных решения: два устойчивых ($\overline{x}_1 = 0$ и $\overline{x}_3 = K$) и одно неустойчивое ($\overline{x}_2 = L$, $0 < L < K$). Неустойчивое решение ($\overline{x}_2 = L$) соответствует нижней критической границе численности, а одно из устойчивых ($\overline{x}_3 = K$) — верхней критической границе.

ЗАДАНИЕ 2.3.

2.3.1. В модели (2.7) определите величины верхней, L, и нижней, K, границ численности, если известно, что коэффициент смертности $d = 0.4$, коэффициент внутривидовой конкуренции $p = 0.1$, значения остальных параметров: $r = 1$, $b = 1$, $c = 1$.

Определите количество стационарных состояний и их величины.

2.3.2. Используя программу для численного решения ОДУ, постройте кривые роста популяции для разных начальных условий.

Задайте начальную численность

а) меньше L;
б) больше L, но меньше K;
в) больше K.
(Масштаб осей: $t_{min} = 0$, $t_{max} = 50$, $x_{min} = 0$, $x_{max} = 5$.)

Зарисуйте три графика в одних координатных осях.

Определите по графику устойчивость стационарных состояний.

ДИСКРЕТНАЯ МОДЕЛЬ ЛОГИСТИЧЕСКОГО РОСТА

Дискретные модели применяются для описания развития популяций, численность которых в момент времени t зависит от численности в k предшествующих моментов времени:

$$N_t = f(N_{t-1}, N_{t-2}, ..., N_{t-k}).$$

В простейшем случае численность каждого следующего поколения N_{t+1} зависит лишь от численности предыдущего поколения N_t, и говорят, что поколения в популяции не перекрываются. Это справедливо для многих видов насекомых, а также для некоторых синхронных культур микроорганизмов.

В качестве примера дискретной модели рассмотрим разностный аналог логистического уравнения (см. непрерывную логистическую модель: $\frac{dx}{dt} = r \cdot x(1 - \frac{x}{K})$). Заменим $\frac{dx}{dt}$ на $\frac{\Delta N}{\Delta t}$.

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

$$N_{t+1} = N_t \cdot \left(1 + r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right). \tag{2.8}$$

Однако множитель $\left(1 + r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right)$ при $N_t > \frac{K(1+r)}{r}$ становится отрицательным, отображение (2.8) приводит к отрицательным значениям численности, что является с биологической точки зрения некорректным. Чтобы исправить положение, в качестве $f(N_t)$ следует взять функцию, асимптотически стремящуюся к нулю при $N_t \to \infty$. Таким свойством обладает выражение $e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$. Итак, получаем дискретный аналог логистического уравнения:

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}. \tag{2.9}$$

При различных соотношения параметров r и K, пользуясь этой моделью, 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.

ЗАДАНИЕ 2.4.

2.4.1. *Изучение динамики численности популяции 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.)

Каждый из графиков зарисуйте отдельно.

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

2.4.2. *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.)

Зарисуйте три графика в одних координатных осях.

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.)

Зарисуйте три графика в одних координатных осях.

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

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Как выглядят кривые модели Мальтуса (2.2) в координатах $\ln(x)$ от t?

2. Сколько стационарных значений существует в модели Ферхюльста (2.5), и какова их устойчивость?

3. Какую долю от максимальной численности (емкости) должна иметь начальная численность популяции в модели Ферхюльста (2.5), чтобы кривая имела точку перегиба?

4. Сколько стационарных значений существует в модели с нижней критической численностью (2.7), и какова их устойчивость?

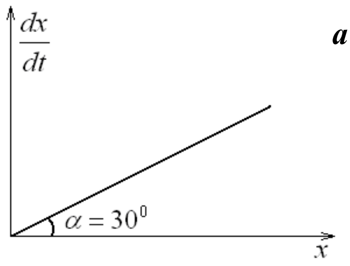
5. При каких начальных значениях в модели с нижней критической численностью (2.7) происходит вымирание популяции, а при каких — устанавливается стационарная численность?

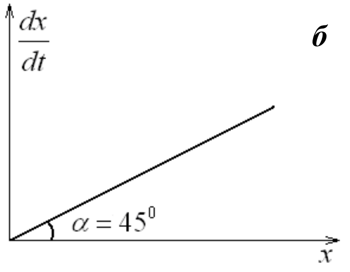
6. Какие режимы, присутствующие в дискретной модели логистического роста (2.9), никогда не реализуются в непрерывных моделях (2.2), (2.5), (2.7), описываемых одним дифференциальным уравнением?

7. Как отличить хаотический режим от циклов разной длины?

ЗАДАЧИ К СЕМИНАРУ 2

2.1. График функции, задающей скорость изменения численности микробной популяции, имеет вид:





Какое выражение будет описывать динамику роста культуры, если в начальный момент времени ее размер равен 10^5?

Какова будет численность культуры через 1 час, если ее размер в начальный момент времени равен 10^7?

2.2. В популяцию большого размера занесено инфекционное заболевание. Пусть $x(t)$ обозначает долю инфицированных особей.

$$\frac{dx(t)}{dt} = \frac{1 - x(t)}{0.5},\ x(0) = 0.$$

Через сколько лет доля заболевших особей достигнет 90%? Нарисуйте графики скорости роста доли заболевших и доли здоровых особей.

2.3. Рост популяции описывается уравнением Ферхюльста. Емкость экологической ниши для нее равна 1000. Постройте график динамики численности популяции, если известно, что начальная численность равна:

а) 10;
б) 700;

в) 1200.

Скорость роста r равна 0.5. Укажите координаты точки перегиба и асимптоты.

2.4. Рост популяции описывается уравнением, учитывающим нижнюю границу численности и внутривидовую конкуренцию: $\frac{dx}{dt} = \frac{x^2}{1+x} - dx - px^2$. Определите величины верхней и нижней границы численности, если известно, что коэффициент смертности $d = 0.3$, а внутривидовой конкуренции равен $p = 0.2$. Постройте графики динамики численности популяций для начальных значений: меньших нижней критической границы, лежащих в пределах между нижней и верхней границей, и превышающих верхнюю границу.

2.5. Пусть рост популяции описывается геометрической прогрессией со знаменателем a:

$$x(t+1) = a \cdot x(t).$$

Определите, при каких значениях коэффициента a численность вида будет

а) неограниченно возрастать,
б) оставаться неизменной,
в) убывать до наименьшего значения.

Определите, при каких значениях коэффициента a члены геометрической прогрессии будут периодически меняться так, что амплитуда колебаний

г) будет уменьшаться,
д) останется неизменной,
е) будет возрастать.

Задайте конкретное значение a для каждого из случаев и выпишите 5 первых членов прогрессии, если $x(0) = 10$.

2.6. Пусть дана функция $y(x) = x(2-x)$, и задано некое значение $x_1 = 0.5$.

Постройте график функции $y(x)$.

Определите по графику значение y_1, соответствующее значению x_1, и отложите его на оси ординат.

Используя свойства биссектрисы положительного квадранта координатной плоскости, отложите на оси абсцисс x_2 такое, что $x_2 = y_1$.

Повторяя последовательно описанные выше шаги, отложите на оси абсцисс $x_3 = y_2$ и $x_4 = y_3$. Запишите полученные ряды значений для x и y.