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, 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 $\{N_t\}$ $(t = 0, 1, ...)$, 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:

$$x_{t+1} = a \cdot x_t\,, \qquad (3.4)$$

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

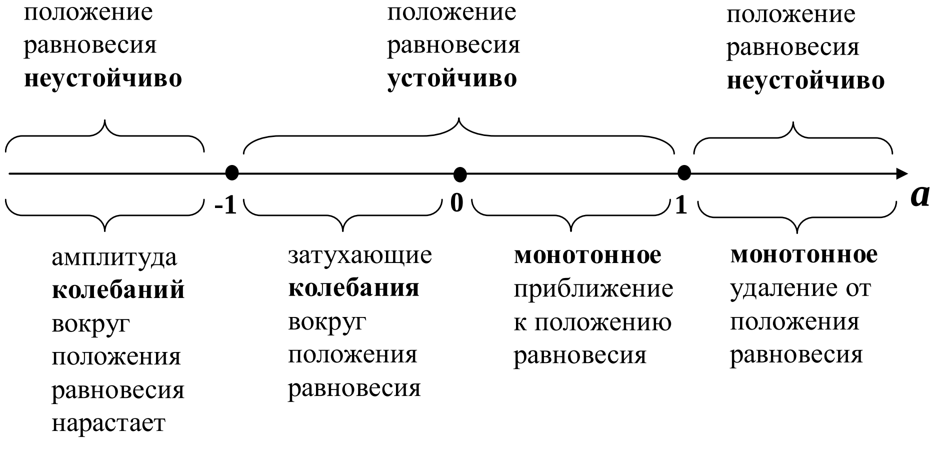
Соотношение (3.4) представляет собой геометрическую прогрессию, где a – знаменатель прогрессии.

Из условий сходимости геометрической прогрессии следует, что

- если $|a| < 1$, то $x_t \to 0$ при $t \to \infty$, то есть положение равновесия устойчиво;
- если $|a| > 1$, то $x_t \to \infty$ при $t \to \infty$, то есть положение равновесия неустойчиво.

Случаи $a = \pm 1$ (точки бифуркации) или $a = 0$ требуют дополнительных исследований.

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



ДИСКРЕТНОЕ ЛОГИСТИЧЕСКОЕ УРАВНЕНИЕ

Дискретный аналог логистического уравнения имеет вид:

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

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

Проведем исследование отображения (3.5) при $r > 0$ и $K > 0$. Найдем положение равновесия из условия $N^* = F(N^*)$ или $N^* = N^* \cdot e^{r\left(1-\frac{N^*}{K}\right)}$ и исследуем их устойчивость, вычисляя первую производную правой части $\frac{dF}{dN_t} = \left(1-\frac{N_t r}{K}\right) \cdot e^{r\left(1-\frac{N_t}{K}\right)}$.

<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>$\left.\frac{dF}{dN_t}\right|_{N^*=0} = e^r$</td><td>$\left.\frac{dF}{dN_t}\right|_{N^*=K} = 1-r$</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

$N_t^* = N_{t+T}^*$, $t = 0, 1, 2, \ldots;$

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

При $r = 2$ в результате бифуркации происходит переход от неподвижной точки к устойчивому циклу с периодом 2 (***двухточечному циклу***).

В уравнении (3.5) циклы наблюдается при следующих значениях параметра:

$2 < r < 2.526$ — двухточечные циклы;

$2.526 < r < 3.102$ — циклы длины 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.

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

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.

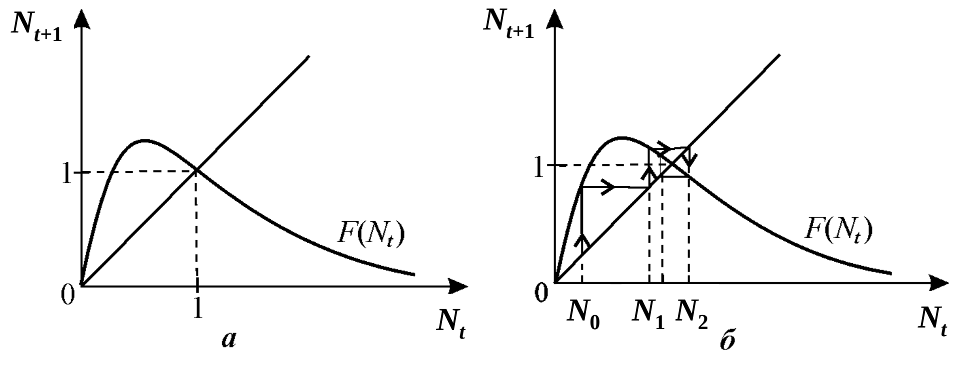


Рис. 3.1. Определение равновесного состояния в дискретной модели популяции с неперекрывающимися поколениями. *а* — диаграмма Ламерея; *б* — лестница Ламерея.

Задание 3.1.

Исследование свойств дискретного логистического уравнения.

Пусть график логистического уравнения $N_{t+1} = N_t \cdot e^{r\left(1-\frac{N_t}{K}\right)}$ при определенных параметрах имеет вид, представленный на рисунке, выданном преподавателем.

а) Постройте лестницу Ламерея, получите значения N_1, N_2, $N_3 \ldots$ и отложите их на оси абсцисс.

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

в) Определите характер неподвижной точки (устойчивая, неустойчивая).

г) Определите тип динамического поведения модели (монотонный рост, колебания, хаотический режим).

д) Определите диапазон параметра скорости роста r, соответствующий полученному режиму.

Задание 3.2.

Исследование колебательных режимов в дискретной модели логистического роста.

3.2.1. В программе Excel задайте логистическое отображение. Введите обозначения переменных и выражения для них, а также обозначения параметров и их значения, как показано на рисунке 3.2. Задайте временной ряд с шагом 1, начиная с начального времени $t = 0$, и постройте ряды $N(t)$ и $N(t+1)$ численности популяции.

3.2.2. Постройте графики изменения численности популяции во времени $N(t)$ и зависимости численности популяции от ее численности в предыдущий момент времени $N_{t+1} = F(N_t)$ при следующих значениях скорости роста и начальной численности:

а) r = 2.4, $N(0)$ = 341.45;
б) r = 2.6, $N(0)$ = 181.22.

Определите характер неподвижных точек и кратность циклов.

C5 fx =B5*EXP(A2*(1-B5/B2))

	A	B	C	D	E
1	r	K	N(0)		
2	2.4	1000	341.45		
3					
4	t	N(t)	N(t+1)		
5	0	341.45	1658.587		
6	1	1658.587	341.4198		
7	2	341.4198	1658.56		
8	3	1658.56	341.436		
9	4	341.436	1658.575		
10	5	1658.575	341.4273		

Рис. 3.2. Задание логистического отображения в программе Excel.

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?

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. Исследуйте характер каждого из найденных положений равновесия в зависимости от параметра a.

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

3.3. Представьте систему двух линейных дифференциальных уравнений в виде одного линейного дифференциального уравнения второго порядка и выпишите его решение в общем виде.

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

3.4. Разложите в ряд Тейлора до членов второго порядка функцию двух переменных $F(x+a, y+b)$, где a и b — некие постоянные величины, в окрестности точки $(x_0, y_0) = (0,0)$.

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

3.6. Пусть заданы функции

$$x(t) = 0.2 \cdot e^t \cdot \cos(3t)\,,$$
$$y(t) = -0.6 \cdot e^t \cdot \sin(3t)\,.$$

Постройте кривую $y(x)$ на плоскости YOX, рассчитывая значения функций для временного ряда t = 0, 0.1…3. Для выполнения задания рекомендуется использовать программу Excel.