Семинар 2

Модели популяций, описываемые одним дифференциальным уравнением*: модель Мальтуса, модель Ферхюльста (логистический рост), модель с нижней и верхней критическими численностями популяции. Мультистационарные системы. Триггер. Переключение триггера.*

Мультистационарная система — система, имеющая несколько стационарных состояний.

Триггерная система — система, имеющая два или более устойчивых стационарных состояния, между которыми возможен переход. Слово *триггер* означает *переключатель.*

***Переключение триггера* —** переход системы из области притяжения одного устойчивого стационарного состояния в область притяжения другого.

Способы переключения триггера:

1) силовой (специфический) — за счет действия внешних сил на переменные системы;
2) параметрический (неспецифический) — параметры системы изменяются таким образом, что на фазовой плоскости остается только одно устойчивое стационарное состояние, в которое эта система и переходит.

НЕПРЕРЫВНАЯ МОДЕЛЬ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА В НЕОГРАНИЧЕННОЙ СРЕДЕ

В основе модели, предложенной Мальтусом в 1798 г., лежит предположение, что скорость роста численности (плотности) популяции dx/dt пропорциональна этой численности (плотности) $x(t)$ с неким коэффициентом r:

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x\,. \tag{2.1}$$

Коэффициент r может быть представлен как $(a - b)$, где a — коэффициент рождаемости, b — коэффициент смертности.

Уравнение (2.1) можно записать в виде:

$$\frac{dx}{dt}\frac{1}{x} = r\,, \tag{2.2}$$

где r — коэффициент воспроизводства популяции, или константа скорости роста, а выражение в левой части представляет собой ***удельную скорость роста*** численности (плотности) популяции. Таким образом, в модели Мальтуса удельная скорость роста популяции (скорость роста на единицу численности популяции) постоянна и равна коэффициенту r.

Решением уравнения (2.1) (см. уравнение (1.10), семинар 1) 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.

Задание 2.1

Изучение влияния коэффициента скорости роста (*параметра* r) *на форму кривой роста численности популяции в модели* (2.1).

Используя программу для численного решения обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ), постройте графики изменения численности популяции для трех разных значений скорости роста при одинаковой начальной численности.

Начальная численность: $x_0 = 10$.

Скорость роста: r = 0,05; 0,1; 0,2.

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

Для каждого значения параметра скорости роста r определите примерное время t^*, за которое численность популяции достигнет значения $x(t^*) = 10$.

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 скорости роста популяции. Член $(-b \cdot x^2)$, пропорциональный количеству встреч между особями, учитывает конкуренцию за ресурсы питания особей внутри одной популяции. Коэффициент b называется коэффициентом внутривидовой конкуренции.

Представив коэффициент b как $\frac{r}{K}$, уравнение (2.4) можно привести к виду

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x - \frac{r}{K} x^2, \quad \text{или} \quad \frac{dx}{dt} = r \cdot x \left(1 - \frac{x}{K}\right). \tag{2.5}$$

Величина K (как будет показано ниже) соответствует максимальной численности популяции, которая устанавливается со временем, и называется ***емкостью экологической ниши*** или ***емкостью среды***.

Исследуем уравнение (2.5) двумя различными способами, рассмотренными в семинаре 1, графическим и аналитическим.

График скорости логистического уравнения (2.5) представляет собой параболу, вершина которой задается координатами (K/2, $r \cdot K$/4) (рис. 2.1).

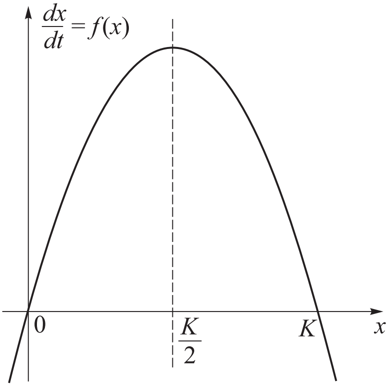


Рис. 2.1. Зависимость скорости роста популяции от ее численности в уравнении логистического роста (2.5)

Точки пересечения параболы с осью x, $\bar{x}_1 = 0$ и $\bar{x}_2 = K$, являются стационарными, поскольку в них скорость роста $\frac{dx}{dt} = 0$.

Рассмотрим отклонение вправо от точки $\bar{x}_1 = 0$. С течением времени отклонение будет увеличиваться, то есть точка $\bar{x}_1$ неустойчива. Рассмотрим отклонения в обе стороны от точки $\bar{x}_2 = K$. С течением времени отклонение будет уменьшаться, то есть точка $\bar{x}_2$ устойчива, и K — максимально возможная численность популяции.

Итак, пока начальная численность популяции мала, внутривидовая конкуренция слабо влияет на скорость роста популяции, которая растет с увеличением ее численности. Когда численность достигает значения $x(t) = \frac{K}{2}$, скорость роста становится максимальной: $\frac{dx}{dt} = \frac{r \cdot K}{4}$. При дальнейшем увеличении численности возрастает внутривидовая конкуренция, увеличивается вклад члена $(-\frac{r}{K}x^2)$, скорость роста начинает снижаться, и численность популяции стремится к своему стационарному значению K (рис. 2.1). Величина K соответствует такой численности популяции, при которой ее рост за счет воспроизводства уравновешивается убылью в результате внутривидовой конкуренции.

Исследуем уравнение (2.5) аналитически, используя критерий Ляпунова. Найдем стационарные значения численности популяции, приравнивая правую часть уравнения (2.5) к нулю: $\bar{x}\cdot\left(r-\frac{r}{K}\bar{x}\right)=0$ (параметры r и K положительны по их биологическому смыслу).

Особая точка	
$\bar{x}_1=0$	$\bar{x}_2=K$
Производная функции (правой части уравнения (2.5))	
$f'(x)=\left(x\cdot r-\frac{r}{K}x^2\right)'=r-2\frac{r}{K}x$	
Значение производной в особой точке	
$f'(\bar{x}_1)=\left(r-2\frac{r}{K}\bar{x}_1\right)\Big\vert_{\bar{x}_1=0}=r$	$f'(\bar{x}_2)=\left(r-2\frac{r}{K}\bar{x}_2\right)\Big\vert_{\bar{x}_2=K}=-r$
Тип особой точки в соответствии с критерием Ляпунова	
$\bar{x}_1$ неустойчива, так как $f'(\bar{x}_1)>0$	$\bar{x}_2$ устойчива, так как $f'(\bar{x}_2)<0$

Модель логистического роста является одной из немногих базовых моделей, для которой можно получить аналитическое решение (см. приложение 2.1):

$$x(t)=\frac{Kx_0e^{rt}}{K-x_0+x_0e^{rt}},\quad \text{или}\quad x(t)=\frac{K}{(K/x_0-1)e^{-rt}+1},\qquad (2.6)$$

где x_0 — величина популяции в начальный момент времени $t=0$.

Рассмотрим, как будет изменяться численность с течением времени в зависимости от ее начальной величины x_0 (подробный анализ выражения (2.6) приведен в приложении 2.2). Как и в предыдущем примере, если начальная численность популяции x_0 достаточно мала (близка к своему стационарному значению $\overline{x}_1 = 0$), то с течением времени ее размер будет расти почти экспоненциально (аналогично росту в модели Мальтуса). При этом, когда численность популяции достигнет половины величины своей экологической емкости, $x(t) = \frac{K}{2}$, скорость ее роста достигнет максимального значения: $\frac{dx}{dt} = \frac{r \cdot K}{4}$ (рис. 2.1), что соответствует точке перегиба на графике изменения численности (нижняя кривая на рис. 2.2). Если же начальная численность популяции x_0 достаточно велика (близка к своему стационарному значению $\overline{x}_2 = K$), то скорость ее роста с течением времени будет только уменьшаться. Тогда численность популяции будет стремиться к своему максимальному значению K: возрастать при $x_0 < K$ и убывать при $x_0 > K$ (средняя и верхняя кривые на рис. 2.2).

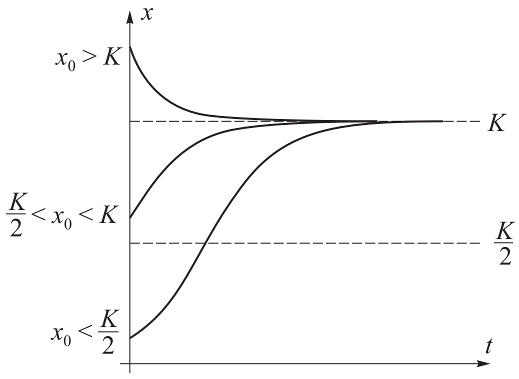


Рис. 2.2. Графики решений логистического уравнения при разных начальных условиях

Задание 2.2

2.2.1. *Изучение влияния скорости роста на динамику численности популяции в модели* (2.5).

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: $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 50$, $x_{\min} = 0$, $x_{\max} = 1500$.)

Для каждого графика определите момент времени, в который скорость роста популяции начинает уменьшаться.

2.2.2. *Изучение влияния начальных условий на форму кривой роста в модели* (2.5).

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: $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 50$, $x_{\min} = 0$, $x_{\max} = 1500$.)

При какой начальной численности кривая имеет точку перегиба?

МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ С НИЖНЕЙ ГРАНИЦЕЙ КРИТИЧЕСКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ

Если размножение предполагает скрещивание разнополых особей, то прирост будет тем выше, чем больше количество встреч между особями. Тогда для разнополой популяции прирост численности должен выражаться квадратичным членом $r \cdot x^2$.

При большой численности в популяции лимитирующим фактором становится количество половозрелых самок. Кроме того, важно учесть время, в течение которого может состояться оплодотворение.

Пусть $t_{\text{ср}}$ — среднее время, в течение которого может состояться встреча, приводящая к оплодотворению; τ — среднее время вынашивания плода, постоянное для данного вида; T — среднее время между двумя последующими оплодотворениями, $T = t_{\text{ср}} + \tau$.

Вероятность встречи, ведущей к оплодотворению, пропорциональна $\frac{t_{\text{ср}}}{T}$, или $\frac{t_{\text{ср}}}{t_{\text{ср}} + \tau}$. Тогда коэффициент размножения r, отражающий вероятность такой встречи, можно представить в виде

$$r = \frac{\alpha t_{\text{ср}}}{t_{\text{ср}} + \tau}, \tag{2.7}$$

где α — коэффициент пропорциональности.

Среднее время встречи $t_{\text{ср}}$ обратно пропорционально численности популяции x, поскольку время поиска партнера уменьшается с увеличением численности популяции:

$$t_{\text{ср}} = \frac{\beta}{x}, \tag{2.8}$$

где β — коэффициент пропорциональности.

Подставляя выражение (2.7) в выражение (2.8), получим зависимость коэффициента размножения r от плотности популяции x, времени встречи $t_{\text{ср}}$ и времени вынашивания плода τ:

$$r(x) = \frac{\alpha\beta / x}{\beta / x + \tau}, \quad \text{или} \quad r(x) = \frac{\alpha\beta}{\beta + \tau x}.$$

Тогда прирост численности будет выражаться как $r(x)x^2 = \frac{\alpha\beta x^2}{\beta + \tau x}$.

Считая, что скорость размножения популяции зависит от прироста численности $r \cdot x^2$, смертности $\gamma \cdot x$, и внутривидовой конкуренции $\delta \cdot x^2$, получаем уравнение

$$\frac{dx}{dt} = r(x)x^2 - \gamma x - \delta x^2 \quad \text{или} \quad \frac{dx}{dt} = \frac{\alpha\beta x^2}{\beta + \tau x} - \gamma x - \delta x^2. \tag{2.9}$$

Исследуем модель (2.9). Найдем стационарные значения численности популяции, приравнивая правую часть уравнения (2.9) к нулю: $\alpha \dfrac{\beta \bar{x}^2}{\beta + \tau \bar{x}} - \gamma \bar{x} - \delta \bar{x}^2 = 0$. Решая это уравнение, получим три корня: $\bar{x}_1 = 0$, $\bar{x}_2 = L$, $\bar{x}_3 = K$, где величины L и K выражаются через параметры модели α, β, τ, γ, δ, при этом $0 < L < K$ (предлагаем самостоятельно найти выражения для L и K). Наличие нескольких стационарных состояний определяет модель (2.9) как ***мультистационарную систему***.

С учетом найденных стационарных решений уравнение (2.9) можно переписать как

$$\frac{dx}{dt} = \frac{x}{\beta + \tau x}(x - L)(x - K).$$

Устойчивость стационарных состояний определим по графику скорости, представленному на рис. 2.3,а. При отклонении влево от точки $\bar{x}_1 = 0$ функция $f(x) = \dfrac{dx}{dt} = \dfrac{x}{\beta + \tau x}(x - L)(x - K)$ положительна, следовательно, переменная x должна увеличиваться, и изображающая точка вернется к нулевому стационарному состоянию. При отклонении вправо функция $f(x)$ отрицательная, x будет уменьшаться, и отклонение вновь вернется в точку 0. Таким образом, стационарное состояние $\bar{x}_1 = 0$ устойчивое. Точно такие же рассуждения справедливы для точки $\bar{x}_3 = K$. Следуя изложенной логике, также можно показать, что стационарное состояние $\bar{x}_2 = L$ неустойчивое. Таким образом, популяция будет вымирать, если численность популяции ниже L, то есть L — нижняя критическая граница численности. Если численность популяции выше L, то популяция всегда будет стремиться к своей верхней критической численности K. Соответствующие графики изменения численности популяции, описываемой моделью (2.9), во времени представлены на рис. 2.3,б.

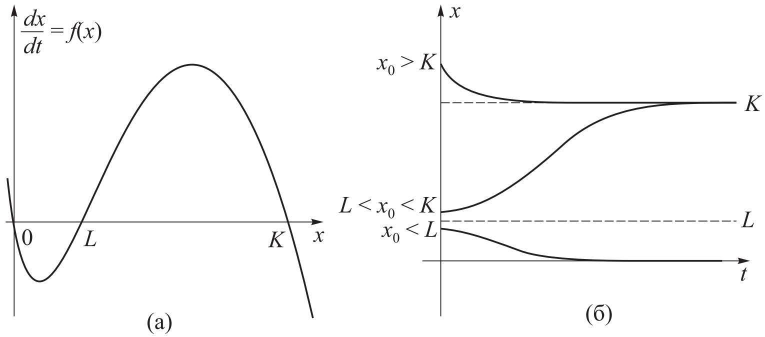


Рис. 2.3. Модель популяции с нижней и верхней критическими границами численности. Зависимость скорости роста популяции от ее численности (а) и динамика численности популяции при ее разных начальных значениях (б)

Данная модель является не только ***мультистационарной***, но и ***триггерной***, поскольку два из трех стационарных состояний устойчивы, $\bar{x}_1 = 0$ и $\bar{x}_3 = K$. Каждое из устойчивых состояний имеет свою область притяжения (область влияния), которые разделены неустойчивым состоянием $\bar{x}_2 = L$. Для данной модели ***переключение триггера*** из одного состояния в другое означает переход популяции из состояния, в котором она существует ($\bar{x}_3 = K$), к состоянию, в котором она вымирает ($\bar{x}_1 = 0$), или наоборот. Рассмотрим два способа переключения модели из одного состояния в другое. Первым вариантом переключения триггера является ***силовое переключение***. Если численность популяции в данный момент времени $x(t_0) < L$, то популяция находится в области влияния точки $\bar{x}_1 = 0$, то есть со временем вымрет. В этом случае частота встреч мала, прирост численности $r(x)x^2 = \dfrac{\alpha\beta x^2}{\beta + \tau x}$ тоже мал, а смертность $(-\gamma x)$ и конкуренция ($-\delta x^2$) преобладают над скоростью размножения. Изменим численность популяции; например, подселим в ареал обитания популяции такое число особей, чтобы общая численность превысила L. Тогда при $x(t_0) > L$ благодаря увеличению частоты встреч особей, то есть вклада члена $r(x)x^2 = \dfrac{\alpha\beta x^2}{\beta + \tau x}$, скорость размножения популяции увеличится, и численность придет к стационарному состоянию $\overline{x}_3 = K$, то есть популяция выживет.

Вторым способом переключения триггера является ***параметрическое переключение***. На рис. 2.4 показано, что происходит с нижней и верхней критическими границами численности в модели при увеличении параметра внутривидовой конкуренции δ: сначала происходит сближение стационарных состояний $\overline{x}_2 = L$ и $\overline{x}_3 = K$ (рис. 2.4,б), а затем они исчезают (рис. 2.4,в), и в системе остается единственное устойчивое стационарное состояние $\overline{x}_1 = 0$. Таким образом, при большом значении параметра внутривидовой конкуренции δ популяция всегда вымирает.

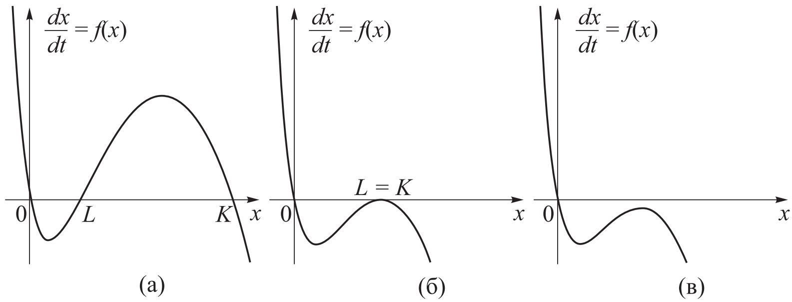


Рис. 2.4. Параметрическое переключение в модели с нижней и верхней критическими численностями популяции. При увеличении параметра внутривидовой конкуренции δ стационарные состояния $\overline{x}_2 = L$ и $\overline{x}_3 = K$ сближаются (а), сливаются в одно (б), а затем исчезают (в), и остается только единственное устойчивое стационарное состояние $\overline{x}_1 = 0$

Аналогичным образом можно показать, что при увеличении коэффициента размножения $r(x) = \dfrac{\alpha\beta}{\beta + \tau x}$ за счет одного из своих параметров неустойчивое состояние $\overline{x}_2 = L$ сливается с устойчивым состоянием, $\bar{x}_1 = 0$, после чего последнее становится неустойчивым. Тогда система переходит в состояние $\bar{x}_3 = K$, то есть популяция выживает.

Задание 2.3

2.3.1. В модели (2.9), $\dfrac{dx}{dt} = \dfrac{\alpha\beta x^2}{\beta + \tau x} - \gamma x - \delta x^2$, определите величины нижней (L) и верхней (K) границ численности, если известно, что коэффициент смертности $\gamma = 0{,}4$, коэффициент внутривидовой конкуренции $\delta = 0{,}1$, значения остальных параметров: $\alpha = 1$, $\beta = 1$, $\tau = 1$.

Определите значения стационарных состояний.

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: $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 50$, $x_{\min} = 0$, $x_{\max} = 5$.)

Какие из найденных стационарных состояний являются устойчивыми?

Как нужно изменить начальную численность популяции, чтобы осуществить *силовое переключение триггера* для каждого из вариантов (а), (б) и (в)? Дайте биологическую интерпретацию силового переключения для каждого варианта.

2.3.3. Постройте график скорости, определите графическим методом устойчивость каждого стационарного состояния, сравните с результатом предыдущего пункта.

Определите области притяжения (области влияния) устойчивых стационарных состояний.

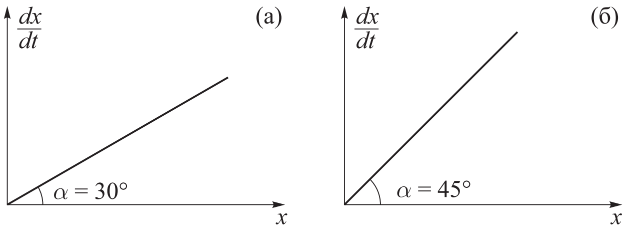
Как нужно изменить коэффициент смертности γ, чтобы осуществить *параметрическое переключение триггера* в случае, когда численность популяции соответствует верхней границе? При каком значении γ происходит слияние верхней и нижней границ численности? Дайте биологическую интерпретацию параметрического переключения при изменении коэффициента смертности.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Как выглядят кривые модели Мальтуса (2.3) 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 (2.9) и какова их устойчивость?
5. При каких начальных значениях в модели с нижней критической численностью (2.9) происходит вымирание популяции, а при каких — устанавливается стационарная численность?

ЗАДАЧИ К СЕМИНАРУ 2

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



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

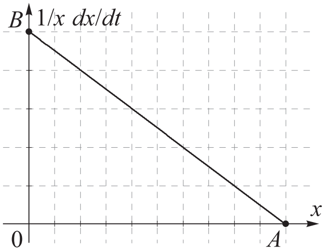
Какова будет численность культуры через 1 час, если ее размер в начальный момент времени равен 10^7?

2.2. В популяцию большого размера занесено инфекционное заболевание. Пусть $x(t)$ обозначает долю инфицированных особей, изменение этой доли описывается уравнением

$$\frac{dx}{dt} = a(1-x), \quad x(0) = 0, \quad a = 0{,}5.$$

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

2.3. График ***удельной*** скорости роста популяции представлен на рисунке. Координаты точек: $A(1000,\ 0)$; $B(0,\ 0{,}2)$.



а) Запишите уравнение, описывающее скорость изменения численности, определив необходимые параметры из графика.

б) Определите численность популяции в момент времени $t = 20$, если начальная численность равна 10.

2.4. Рост популяции описывается уравнением, учитывающим нижнюю границу численности и внутривидовую конкуренцию: $\dfrac{dx}{dt} = \dfrac{x^2}{1+x} - dx - px^2$. Определите величины верхней и нижней границ численности, если известно, что коэффициент смертности равен $d = 0{,}3$, а внутривидовой конкуренции — $p = 0{,}2$. Постройте графики динамики численности популяций для начальных значений меньших нижней критической границы, лежащих в пределах между нижней и верхней границами, и превышающих верхнюю границу.

ЗАДАЧИ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К СЕМИНАРУ 3

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 изменяться монотонно и

а) неограниченно возрастать,

б) оставаться неизменной,

в) убывать до наименьшего значения.

Определите, при каких значениях коэффициента *a* численность вида будет меняться периодически, 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 некоторое 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*.