Семинар 2

Модели роста популяций: модель Ферхюльста (логистический рост), модель с наименьшей критической численностью.

Логистический рост (уравнение Ферхюльста)

Частым явлением в природе является ограниченность ресурсов (пищевых, территориальных) и, как следствие, внутривидовая конкуренция. Как правило, если численность популяции очень мала, то конкуренция не влияет на удельную скорость роста популяции r. Когда же численность возрастает и приближается к некоторому предельному значению K, удельная скорость роста падает до нуля. Предельное значение K называется ***емкостью экологической ниши*** популяции. Величина K соответствует такой численности популяции, при которой фактическая скорость воспроизводства в результате конкуренции настолько снижена, что популяция в целом может только восстанавливать в каждом поколении свою численность. В этот момент количество родившихся особей уравновешивается количеством погибших.

Предположим, что зависимость удельной скорости роста популяции от ее численности линейна (рис. 2.1.).

Получим уравнение

$$\frac{dx(t)}{dt}\cdot\frac{1}{x}=r-\frac{r}{K}x(t) \qquad (2.1)$$

или

$$\frac{dx(t)}{dt}=x(t)\cdot\left(r-\frac{r}{K}x(t)\right). \qquad (2.1^{*})$$

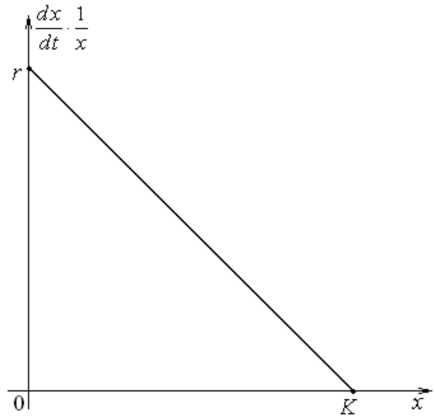


Рис. 2.1. Простейшая линейная зависимость, иллюстрирующая снижение удельной скорости роста в связи с увеличением плотности популяции.

Уравнение (2.1*) получило название «***уравнение логистического роста***» или «***уравнение Ферхюльста***».

Слагаемые в правой части уравнения (2.1*) можно интерпретировать следующим образом. Удельная (средняя) скорость рождаемости есть некоторая положительная постоянная, не зависящая от времени t и размера популяции $x(t)$ (положительное слагаемое r). А удельная (средняя) смертность пропорциональна размеру популяции (отрицательное слагаемое $\frac{r}{K}\cdot x(t)$). Увеличение смертности с ростом популяции может происходить благодаря эффектам скученности или усиливающейся конкуренции за доступные пищевые ресурсы.

Раскроем скобки в уравнении (2.1*): $\frac{dx}{dt}=x\cdot r-\frac{r}{K}x^2$.

Первое слагаемое будет нам давать информацию о неограниченном росте популяции. Второе – о влиянии внутривидовой конкуренции (отрицательном влиянии взаимодействия двух особей одного вида: $-\frac{r}{K}x^2$) на скорость роста популяции.

Исследуем уравнение логистического роста (уравнение Ферхюльста, 2.1*). Сначала находим стационарные значения численности популяции:

$$\bar{x}\cdot\left(r-\frac{r}{K}\bar{x}\right)=0 \ \Leftrightarrow \ \bar{x}=0 \text{ или } \left(r-\frac{r}{K}\bar{x}\right)=0.$$

Получаем два стационарных значения $\bar{x}_1=0$ и $\bar{x}_2=K$. Будут ли эти стационарные состояния устойчивыми? Воспользуемся аналитическим методом Ляпунова. Согласно ему для определения устойчивости необходимо определить знак производной функции $f(x)$, стоящей в правой части дифференциального уравнения, в точках $\bar{x}_{1,2}$ (подробный вывод см. в разделе *Семинар 1*). Производная функция равна:

$$f'(x)=\left(x\cdot r-\frac{r}{K}x^2\right)'=r-2\frac{r}{K}x\,.$$

Подставляем стационарные значения: $f'(\bar{x}_1)=\left(r-2\frac{r}{K}x\right)\Big|_{x=\bar{x}_1=0}=r$. Показатель удельной скорости роста *r* есть положительная константа ($r>0$), что означает ***неустойчивость*** стационарного состояния $\bar{x}_1=0$. Производная функции в точке $\bar{x}_2$: $f'(\bar{x}_2)=\left(r-2\frac{r}{K}x\right)\Big|_{x=\bar{x}_2=K}=-r$.

Величина $-r$ – отрицательная, т.е. стационарное состояние $\bar{x}_2=K$ является ***устойчивым***.

По какому закону будет изменяться во времени численность популяции $x(t)$? Для ответа на этот вопрос решим дифференциальное уравнение (2.1) методом разделения переменных.

$K\dfrac{dx}{x(K-x)} = r\,dt$ (для сокращения записи вместо $x(t)$ будем писать x, подразумевая, что численность x есть функция от времени);

$$\left(\frac{1}{x}+\frac{1}{(K-x)}\right)dx = r\,dt;$$

$\left(\ln x - \ln(K-x)\right) = rt + C'$ (численность x есть положительная величина, поэтому при интегрировании знак модуля в выражении $\ln(x)$ опускаем, C' – произвольная константа);

$$\ln\frac{x}{|K-x|} = rt + C';$$

$$\frac{x}{|K-x|} = Ce^{rt},\ C = e^{C'};$$

$$\frac{x}{|K-x|} = Ce^{rt}.$$

Пусть в начальный момент времени численность равнялась $x(0) = x_0$. Определим величину константы C: $\dfrac{x_0}{|K-x_0|} = C$. Получим окончательную формулу зависимости численности популяции от времени: $\dfrac{x(t)}{|K-x(t)|} = \dfrac{x_0}{|K-x_0|}e^{rt}$ или

$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K-x_0+x_0e^{rt}}. \qquad (2.2)$$

Знак модуля можно опустить, поскольку величины $|K - x_0|$ и $|K - x(t)|$ всегда одного знака (см. дальнейшее исследование).

Построим график полученной зависимости (2.2) в области положительных значений времени t. В начальный момент времени имеем $x(0) = x_0$. При $t \to +\infty$ численность популяции стремится к величине емкости экологической ниши:

$$\lim_{t\to+\infty} x(t) = \lim_{t\to+\infty} \frac{Kx_0 e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} = \lim_{t\to+\infty} \frac{Kx_0}{\dfrac{K - x_0}{e^{rt}} + x_0} = \frac{Kx_0}{x_0} = K$$

(так как $\lim\limits_{t\to+\infty} \dfrac{K - x_0}{e^{rt}} = 0$).

На графике существование этого предела отражается в наличии горизонтальной асимптоты $x(t) = K$.

Знаменатель функции $x(t)$ равен $K - x_0 + x_0 e^{rt}$. Если начальное значение $x_0 < K$, то $K - x_0 + x_0 e^{rt} > 0$, знаменатель в ноль не обращается. При $x_0 > K$ знаменатель обращается в ноль, когда $t_{as} = \dfrac{1}{r} \ln\left(\dfrac{x_0 - K}{x_0}\right)$. Аргумент логарифма $\dfrac{x_0 - K}{x_0}$ данном случае меньше 1, поэтому значение t_{as} меньше нуля. Таким образом, в случае $x_0 > K$ в области отрицательных значений t будет иметь место вертикальная асимптота $t_{as} = \dfrac{1}{r} \ln\left(\dfrac{x_0 - K}{x_0}\right)$.

Теперь исследуем первую и вторую производную функции (2.2), чтобы определить, есть ли у кривой, задаваемой этой функцией, экстремумы или перегибы:

$$x(t)' = \left[\frac{Kx_0e^{rt}}{K - x_0 + x_0e^{rt}} \right]' = \frac{rKx_0e^{rt} \cdot \left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right) - Kx_0e^{rt} \cdot rx_0e^{rt}}{\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)^2} =$$

$$= \frac{rKx_0e^{rt} \cdot \left(K - x_0\right)}{\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)^2}.$$

Производная $x(t)' > 0$ в случае $x_0 < K$, поэтому исследуемая функция $x(t)$ монотонно возрастает от своего начального значения x_0 и асимптотически стремится к величине K. В случае $x_0 > K$ производная $x(t)' < 0$, вертикальная асимптота при отрицательном значении аргумента $t = t_{as}$, а в области положительных значений $t > 0$ функция $x(t)$ монотонно убывает и асимптотически стремится к величине K.

$$x(t)'' = \left[\frac{rKx_0e^{rt} \cdot \left(K - x_0\right)}{\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)^2} \right]'' =$$

$$= \frac{r^2Kx_0e^{rt} \cdot \left(K - x_0\right) \cdot \left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)^2 - 2K\left(rx_0e^{rt}\right)^2 \cdot \left(K - x_0\right)\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)}{\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)^4} =$$

$$= \frac{r^2Kx_0e^{rt} \cdot \left(K - x_0\right)\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)}{\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)^4} \left[\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right) - 2x_0e^{rt}\right] =$$

$$= \frac{r^2Kx_0e^{rt} \cdot \left(K - x_0\right)}{\left(K - x_0 + x_0e^{rt}\right)^3} \left(K - x_0 - x_0e^{rt}\right).$$

В случае $x_0 > K$ вторая производная в ноль не обращается, функция $x(t)$ перегибов не имеет. Рассмотрим случай $x_0 < K$. Вторая производная обращается в 0, когда $\left(K - x_0 - x_0 e^{rt}\right) = 0$, т.е. $t_p = \frac{1}{r}\ln\left(\frac{K - x_0}{x_0}\right)$. При переходе через точку t_p вторая производная меняет знак, выполняются условия наличия точки перегиба (функция $x(t)$ непрерывна и дифференцируема в точке $t = t_p$).

Значение функции $x(t)$ в точке перегиба равно:

$$x(t_p) = \frac{Kx_0 e^{rt_p}}{K - x_0 + x_0 e^{rt_p}} = \frac{Kx_0 \dfrac{K - x_0}{x_0}}{K - x_0 + x_0 \dfrac{K - x_0}{x_0}} = \frac{K}{2}$$

(так как $e^{rt_p} = e^{r \cdot \frac{1}{r}\ln\left(\frac{K - x_0}{x_0}\right)} = \frac{K - x_0}{x_0}$).

Проверим, какой знак имеет значение аргумента t_p? Эта величина положительна, если $\frac{K - x_0}{x_0} > 1$, т.е. $x_0 < \frac{K}{2}$. Если же $x_0 > \frac{K}{2}$, то $t_p < 0$, что означает наличие точки перегиба в области отрицательных значений аргумента-времени *t*.

Итак, сформулируем итог исследования. Если начальная численность популяции меньше величины экологической емкости популяции, то с течением времени ее размер будет расти, приближаясь к своему предельному значению *K*. При этом, если начальная численность составляет менее половины емкости экологической ниши, на начальном этапе скорость роста популяции будет возрастать, пока численность не достигнет значения $\frac{K}{2}$, а затем начнет снижаться, стремясь к нулю.

Если начальная численность популяции составляет более половины емкости экологической ниши, то размер популяции будет увеличиваться, стремясь к значению K, а скорость ее роста будет неуклонно снижаться. Изменение характера развития популяции (переход от возрастания скорости роста к снижению в точке $x(t)=\frac{K}{2}$) произошло до того, как исследователь начал за ней наблюдать (т.е. до момента времени $t=0$).

Если же размер популяции в начальный момент времени больше предельно возможного значения, то численность популяции будет снижаться (рис. 2.2).

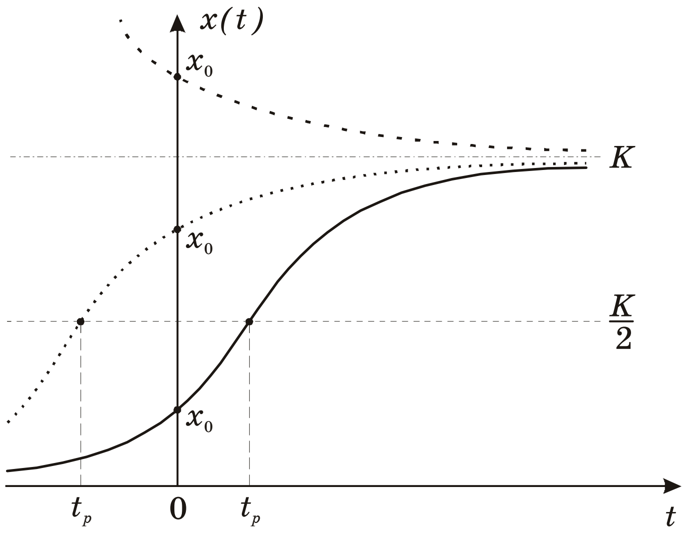


Рис. 2.2. График решения логистического уравнения.

Модель популяции с наименьшей критической численностью

В рассмотренной модели прирост численности популяции представлен линейным членом $rx(t)$. Строго говоря, это применимо лишь к тем видам, размножение которых происходит путем деления или самооплодотворения. Если же 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 $rx^2(t)$. При большой численности в популяции лимитирующим фактором становится количество половозрелых самок в популяции. Кроме того, важно учесть время, в течение которого может состояться оплодотворение. Если это время больше времени, в течение которого особь способна к размножению, то популяция вымирает.

Уравнение, учитывающее фактор разнополости и количество самок, готовых к оплодотворению[1], имеет вид $\dfrac{dx(t)}{dt} = \alpha \dfrac{\beta [x(t)]^2}{\beta + \tau x(t)}$. Учитывая смертность, пропорциональ-

---

[1] Пусть T – среднее время между двумя последующими оплодотворениями, τ – среднее время вынашивания плода, постоянное для каждого вида, t_{cp} – среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение: $t_{cp} = T - \tau$. Вероятность встречи, ведущей к оплодотворению, тем больше, чем больше соотношение t_{cp}/T. Тогда коэффициент размножения для разнополых популяций r, можно представить в виде: $r = \alpha \dfrac{t_{cp}}{T} = \alpha \dfrac{t_{cp}}{t_{cp} + \tau}$, где α – коэффициент пропорциональности; t_{cp} – величина, уменьшающаяся при возрастании плотности популяции: $t_{cp} = \dfrac{\beta}{x(t)}$, $\beta = const$. Тогда, $\dfrac{dx(t)}{dt} = \alpha \dfrac{t_{cp}}{t_{cp} + \tau}[x(t)]^2 = \alpha \dfrac{\beta/x(t)}{\beta/x(t) + \tau}[x(t)]^2 = \alpha \dfrac{\beta}{\beta + \tau x(t)}[x(t)]^2$.

ную численности популяции с коэффициентом γ, получаем уравнение:

$$\frac{dx(t)}{dt}=\alpha\frac{\beta[x(t)]^2}{\beta+\tau x(t)}-\gamma x(t)\,. \tag{2.3}$$

Уравнение (2.3) имеет два стационарных значения: $\overline{x}_1=0$ и $\overline{x}_2=\dfrac{\gamma\beta}{\alpha\beta-\gamma\tau}=L$ (значения параметров модели задаются такими, чтобы величина L была положительной). Исследуем устойчивость стационарных состояний графическим методом. Для этого необходимо определить знак функции $f(x)=\alpha\dfrac{\beta x^2}{\beta+\tau x}-\gamma x=\dfrac{x}{\beta+\tau x}\big((\alpha\beta-\gamma\tau)x-\gamma\beta\big)$. Знаменатель функции положителен при положительных значениях x, меняет знак при прохождении через значение $x=-\dfrac{\beta}{\tau}$. Числитель меняет знак при прохождении через стационарные точки $\overline{x}_{1,2}$. В результате имеем $f(x)>0$ при $x>\overline{x}_2=L$, в области $0<x<L$ функция $f(x)=\dfrac{dx}{dt}<0$ (рис. 2.3 а.). При прохождении через точку $\overline{x}_1=0$ скорость роста популяции модели (2.3) меняет знак с «плюса» на «минус», что означает устойчивость стационарного состояния $\overline{x}_1$ (см. *Семинар 1*). При прохождении точки $\overline{x}_2=L$ скорость роста меняет знак с «минуса» на «плюс», что позволяет сделать вывод о неустойчивости этого стационарного состояния.

В случае, когда начальная численность популяции лежит в пределах от 0 до L, скорость ее роста отрицательна, т.е. популяция вымирает. Если же начальная численность больше L – популяция неограниченно растет. Величина L получила название ***нижняя критическая***

численность (плотность). Она индивидуальна для каждого вида. График зависимости численности популяции, описываемой моделью (2.3) от времени представлен на рис. 2.3 б.

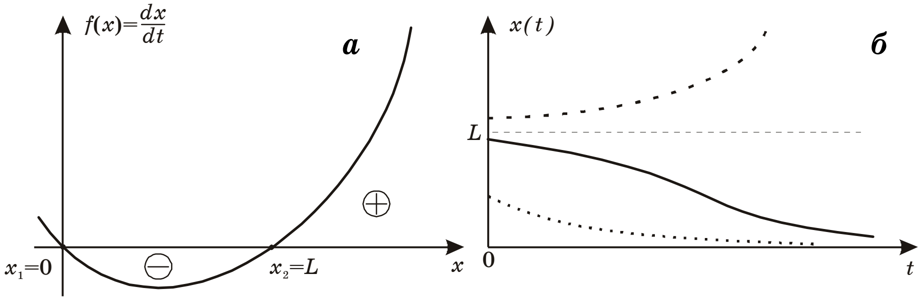


Рис. 2.3. Модель популяции с наименьшей критической численностью. Зависимость скорости роста популяции от ее размера (а) и динамика численности популяции (б).

Учтем в модели (2.3) важный фактор внутривидовой конкуренции. В этом случае получим общий закон, описывающий динамику разнополой популяции в условии ограничения ресурсов:

$$\frac{dx(t)}{dt}=\alpha\frac{\beta[x(t)]^2}{\beta+\tau x(t)}-\gamma x(t)-\delta[x(t)]^2. \qquad \textbf{(2.4)}$$

Уравнение имеет три стационарных значения:

$$0=\alpha\frac{\beta\bar{x}^2}{\beta+\tau\bar{x}}-\gamma\bar{x}-\delta\bar{x}^2=\frac{\bar{x}}{\beta+\tau\bar{x}}\cdot\left(\alpha\beta\bar{x}-\gamma(\beta+\tau\bar{x})-\delta\bar{x}(\beta+\tau\bar{x})\right)=$$

$$=\frac{\bar{x}}{\beta+\tau\bar{x}}\cdot\left(-\delta\tau\bar{x}^2+\bar{x}(\alpha\beta-\gamma\tau-\beta\delta)-\gamma\beta\right).$$

Это нулевое решение $\bar{x}_1=0$, а также два значения, обращающих в ноль квадратный трехчлен: $\bar{x}_2=\hat{L}$ и $\bar{x}_3=\hat{K}$. Значения численности $\hat{L}$ и $\hat{K}$ являются критическими:

$\bar{x}_2 = \hat{L}$ – минимально возможная численность, $\bar{x}_3 = \hat{K}$ – максимально возможная (параметры модели α, β, τ, γ, δ выбирают такими, чтобы величины $\hat{L}$ и $\hat{K}$ были положительными). Устойчивость стационарных состояний проверим, аналогично предыдущему случаю, графическим методом. Функция $f(x) = \dfrac{dx}{dt} = \dfrac{x}{\beta + \tau x}(x - \hat{L})(x - \hat{K})$ модели (2.4) в положительной области значений переменной x меняет знак с «плюса» на «минус» при переходе через $\bar{x}_1 = 0$ (это стационарное значение устойчиво), затем с «минуса» на «плюс» в точке $\bar{x}_2 = \hat{L}$ (неустойчивое стационарное значение) и, наконец, опять с «плюса» на «минус» в точке $\bar{x}_3 = \hat{K}$ (устойчивое стационарное значение) (рис. 2.4 а). График зависимости численности популяции, описываемой моделью (2.4) от времени представлен на рис. 2.4 б.

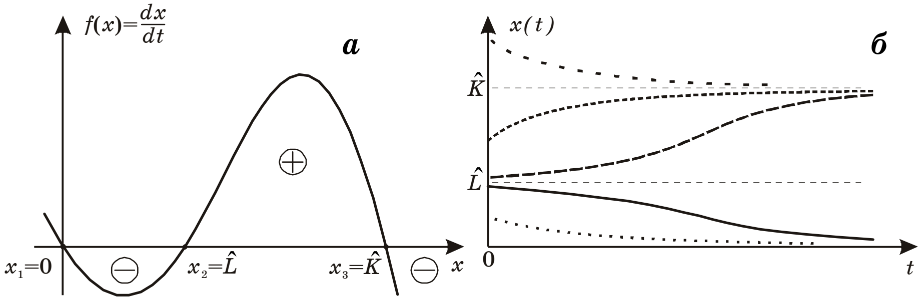
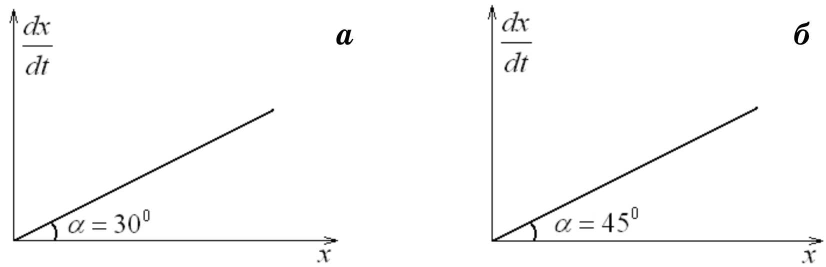


Рис. 2.4. Модель популяции с нижней и верхней критическими границами численности. Зависимость скорости роста популяции от ее размера (а) и динамика численности популяции (б).

Задачи к семинару 2

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



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

2) Какова будет численность культуры через 1 час, если ее размер в начальный момент времени равна 10^7.

2.2. 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.

2.3. 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 равен 0.1, а внутривидовой конкуренции равен 0.4. Постройте графики динамики численности популяций для начальных значений меньших нижней критической границы, лежащих в пределах между нижней и верхней границей, и превышающих верхнюю границу.

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

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

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)):

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

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

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

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:

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

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

Случаи $\left|\left.\left(\dfrac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t=N^*}\right| = 1$ или $\left|\left.\left(\dfrac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t=N^*}\right| = 0$ 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 $0 < \left.\left(\dfrac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t=N^*} < 1$, то наблюдается монотонное схождение к положению равновесия, если $\left.\left(\dfrac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t=N^*} > 1$ – монотонное удаление от него. При отрицательных значениях знаменателя, члены геометрической прогрессии становятся знакочередующимися. Если $-1 < \left.\left(\dfrac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t=N^*} < 0$, наблюдаются затухающие колебания вокруг положения равновесия, если $\left.\left(\dfrac{dF}{dN_t}\right)\right|_{N_t=N^*} < -1$, 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 $\left|\left(\frac{dF}{dN_t}\right)\Big|_{N_t=N^*}\right| < 1$ 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):

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

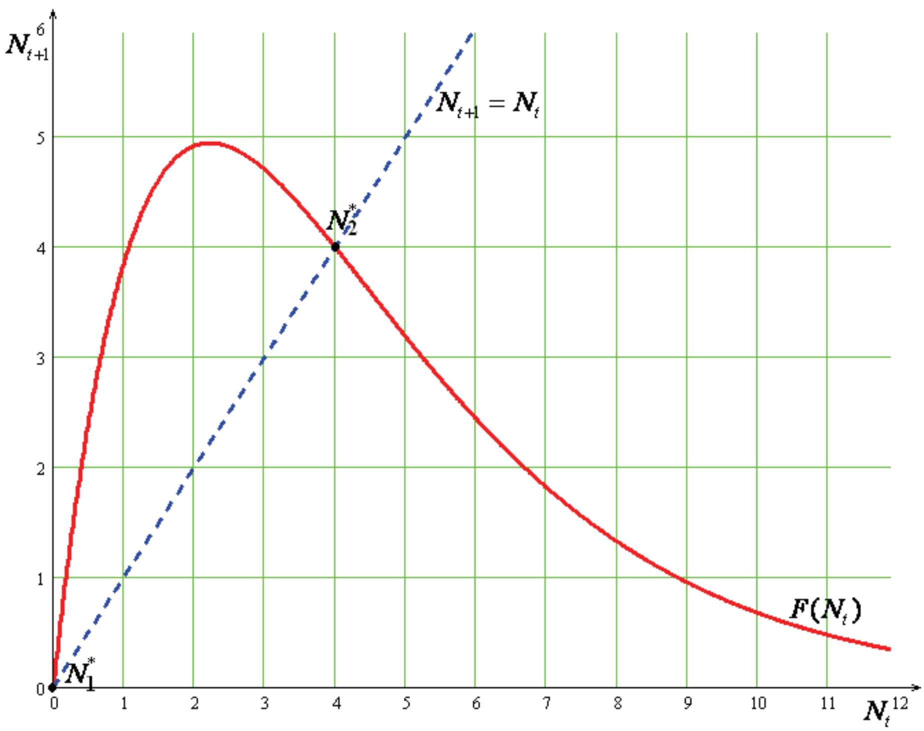


Рис. 3.1. График функции, задающей дискретное уравнение логистического роста (3.6). Пояснения в тексте.

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).

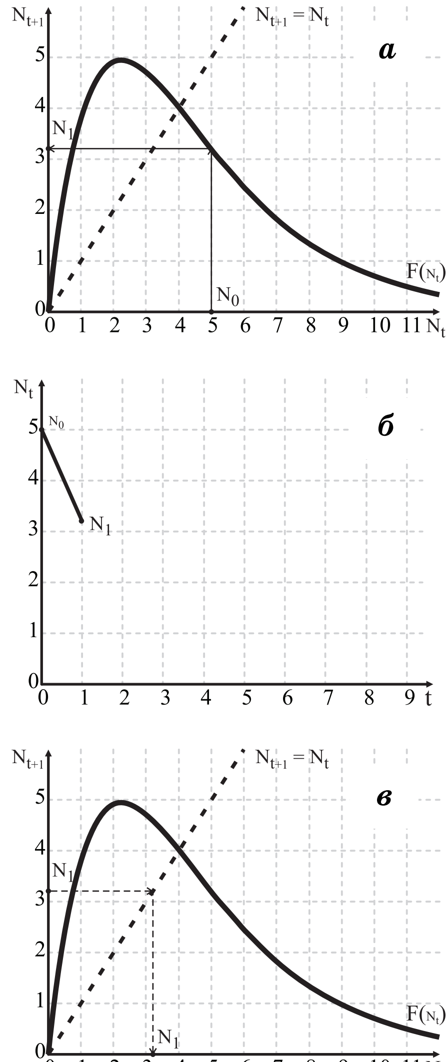


Рис. 3.2. Построение лестницы Ламерея.

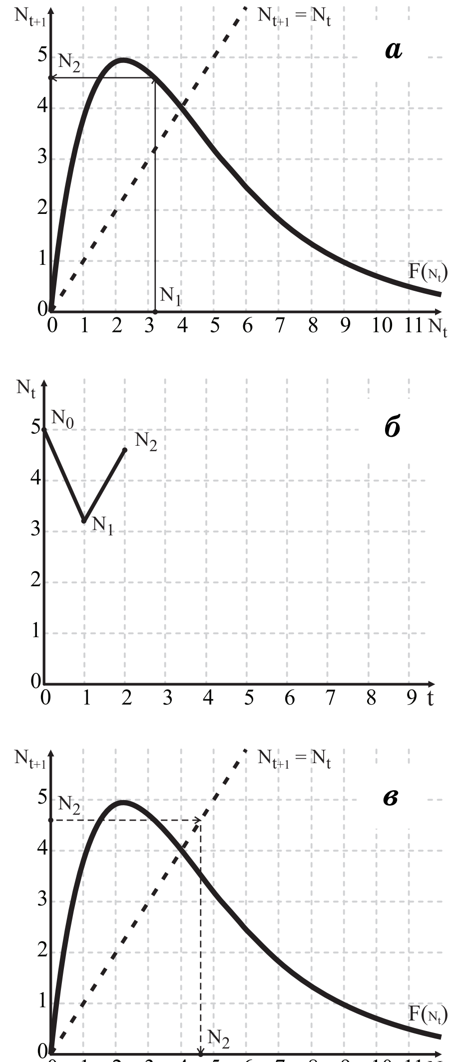


Рис. 3.3. Построение лестницы Ламерея. Продолжение.

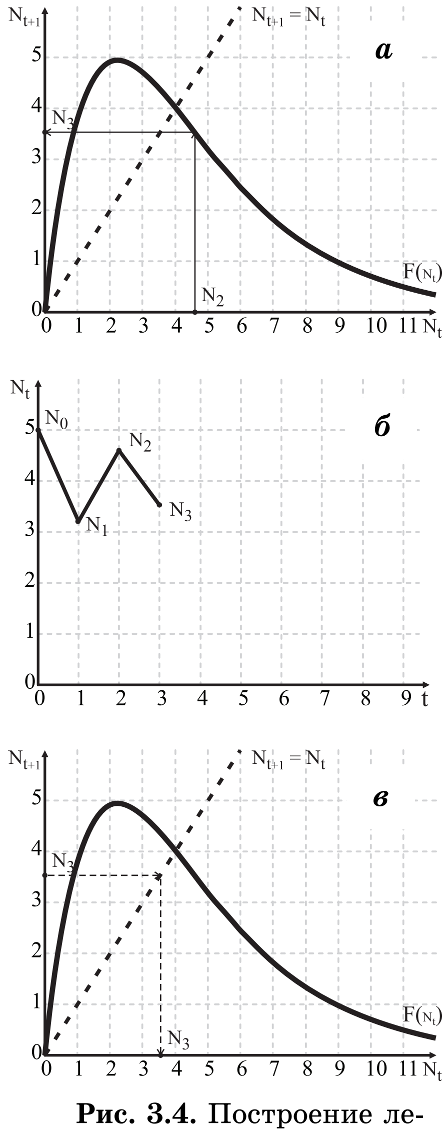


Рис. 3.4. Построение лестницы Ламерея. Продолжение.

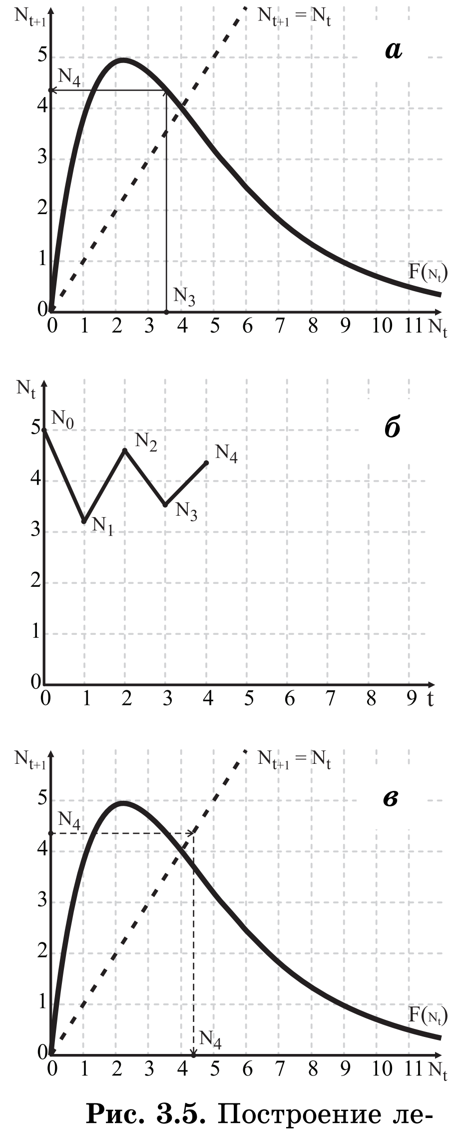


Рис. 3.5. Построение лестницы Ламерея. Продолжение.

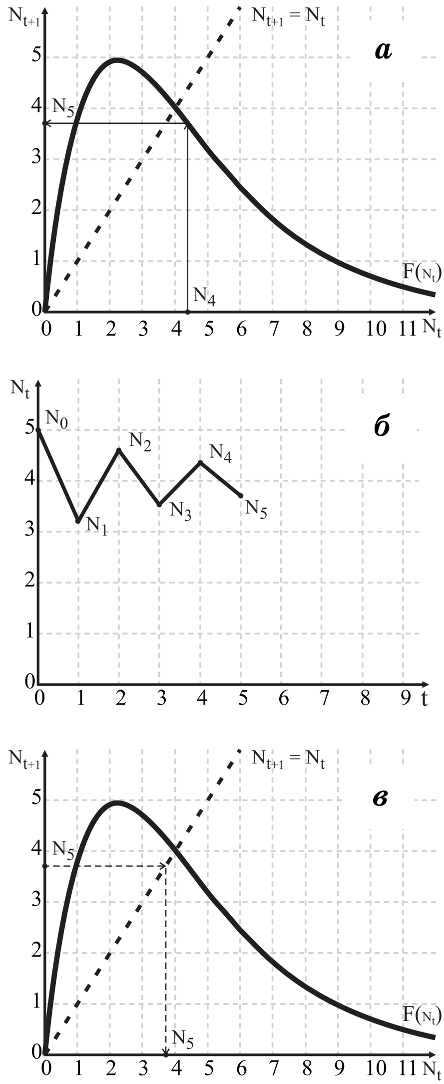


Рис. 3.6. Построение лестницы Ламерея. Продолжение.

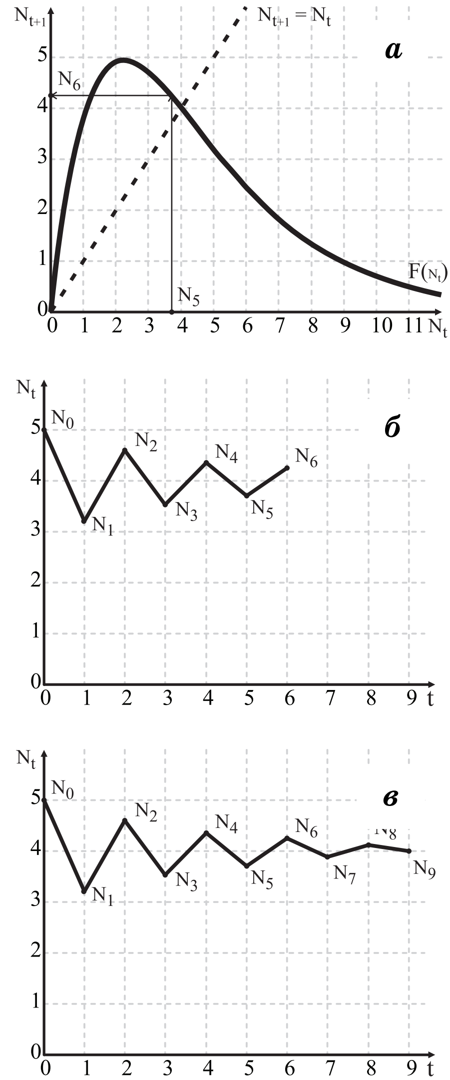


Рис. 3.7. Построение лестницы Ламерея. Окончание.

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: