Математические методы в экологии: Сборник задач и упражнений / Сост. Е.Е. Семенова, Е.В. Кудрявцева. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2005.

Занятие № 10 Занятие № 11

12.03.2020

Занятия № 9. Дискретная модель динамики общей численности (плотности) популяции

Лекция Модель популяции с неперекрывающимися поколениями (п.1.1 «Основные понятия», п. 1.2 «Устойчивость положений равновесия»)

Задача № 52 (2)

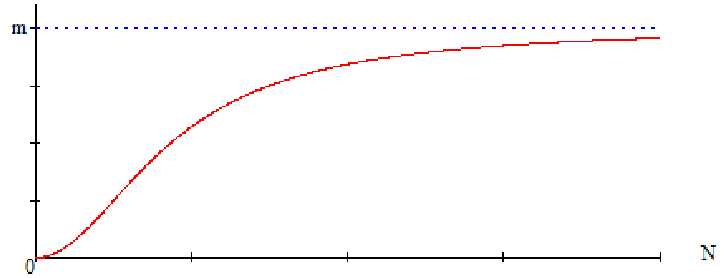
Исследовать на устойчивость положения равновесия динамической системы (ДС):

$$N_{t+1} = \frac{mN_t^2}{N_t^2 + b}, \quad N_t \ge 0, \quad m, b - const > 0.$$

Параметр m характеризует воспроизводительную способность вида, параметр b определяет внутривидовую конкуренцию.

План исследования

1. Свойства функции $F(N) = \dfrac{mN^2}{N^2 + b}$
   1) $F(N) \ge 0$ для $\forall\, N \ge 0$.
   2) Функция $F(N)$ возрастает при любых $N > 0$, так как $F'(N) = \dfrac{2mbN}{(N^2+b)^2} > 0 \quad \forall N > 0.$
   3) $F''(N) = \dfrac{2mb(b - 3N^2)}{(N^2+b)^3}$. График функции $F(N)$ имеет перегиб в точке $\left(\sqrt{\dfrac{b}{3}}, \dfrac{m}{4}\right)$.
   4) $\lim\limits_{N \to +\infty} F(N) = m.$
   5) Примерный вид графика функции $F(N)$



2. Положения равновесия ДС

$$F(N) = N \iff \frac{mN^2}{N^2+b} = N \iff \left[\begin{array}{l} N = 0, \\ N^2 - mN + b = 0 \qquad (*). \end{array}\right.$$

$m^2 < 4b$	$m^2 = 4b$	$m^2 > 4b$
$N_1^* = 0$	$N_1^* = 0, \quad N_2^* = \dfrac{m}{2}$	$N_1^* = 0, \quad N_2^* = \dfrac{m - \sqrt{m^2 - 4b}}{2}, \quad N_3^* = \dfrac{m + \sqrt{m^2 - 4b}}{2}$ $\left(N_2^* + N_3^* = m > 0, \quad N_2^* N_3^* = b > 0 \quad \Rightarrow N_2^* > 0, \quad N_3^* > 0\right)$ $N_1^* < N_2^* < N_3^*$

3. <u>Устойчивость положений равновесия</u>

1) проверка достаточного условия асимптотической устойчивости 0 < |F'(N*)| < 1:
   а) если 0 < |F(N*)| < 1, то N* – асимптотически устойчиво,
   б) если |F(N*)| > 1, то N* – неустойчиво;
2) если F'(N*) = 0 и F"(N*) ≠ 0, то N* – асимптотически устойчиво;
3) если F'(N*) = 1 и F"(N*) ≠ 0, то N* – неустойчиво (если при этом точка является внутренней точкой фазового пространства).
   Но в этом случае есть полуустойчивость. Поэтому, если F"(N*) < 0 и N* совпадает с левой границей множества допустимых значений переменной N, то N* – асимптотически устойчиво.

Так как $F'(0)=0,\quad F''(0)=\dfrac{2m}{b}\neq 0,$ то положение равновесия $N_1^*=0$ асимптотически устойчиво при любых значениях параметров m и b.

Если $m^2=4b$, то для положения равновесия $N_2^*=\dfrac{m}{2}$ имеем $F'\left(\dfrac{m}{2}\right)=1,\quad F''\left(\dfrac{m}{2}\right)=-\dfrac{2}{m}\neq 0.$ Следовательно, положение равновесия $N_2^*=\dfrac{m}{2}$ неустойчиво.

Если $m^2>4b$, то, учитывая свойства корней квадратного уравнения (*), для положения равновесия N_2^* имеем:

$$F'(N_2^*)=\frac{2mbN_2^*}{\left((N_2^*)^2+b\right)^2}=\frac{2mbN_2^*}{\left((N_2^*)^2+b\right)\left((N_2^*)^2+b\right)}=\frac{2mbN_2^*}{mN_2^*\left((N_2^*)^2+b\right)}=\frac{2b}{(N_2^*)^2+b}>\frac{2b}{N_2^*N_3^*+b}=$$
$$=\frac{2b}{b+b}=1\quad\Rightarrow\quad F'(N_2^*)>1.$$

Следовательно, положение равновесия N_2^* не устойчиво.

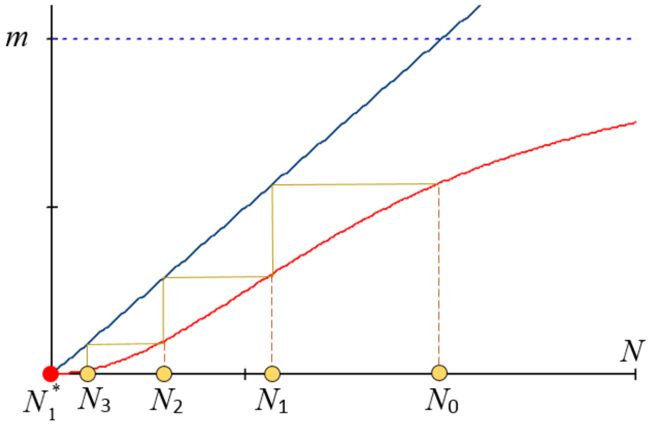
Для положения равновесия N_3^* имеем:

$$F'(N_3^*)=\frac{2mbN_3^*}{\left((N_3^*)^2+b\right)^2}=\frac{2mbN_3^*}{\left((N_3^*)^2+b\right)\left((N_3^*)^2+b\right)}=\frac{2mbN_3^*}{mN_3^*\left((N_3^*)^2+b\right)}=\frac{2b}{(N_3^*)^2+b}<\frac{2b}{N_2^*N_3^*+b}=$$
$$=\frac{2b}{b+b}=1\quad\Rightarrow\quad F'(N_3^*)<1.$$

Следовательно, положение равновесия N_3^* асимптотически устойчиво.

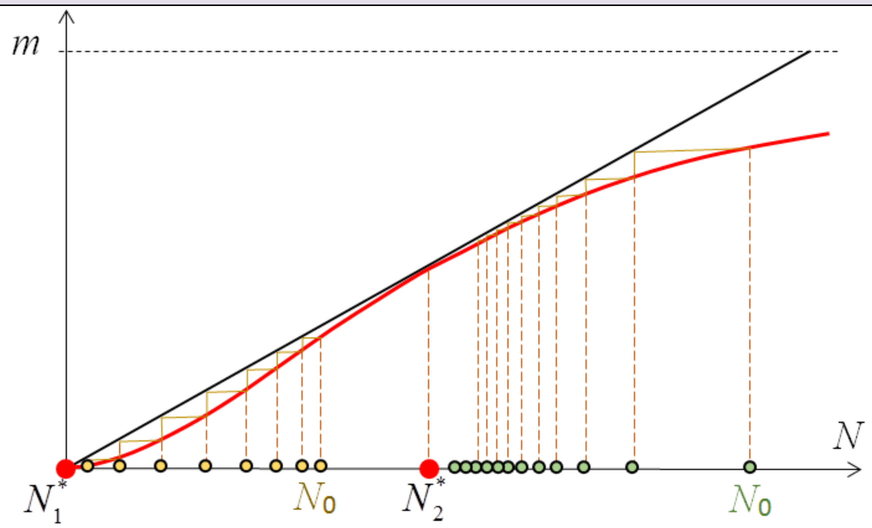
4. <u>Диаграммы Ламерея</u>

$m^2<4b$



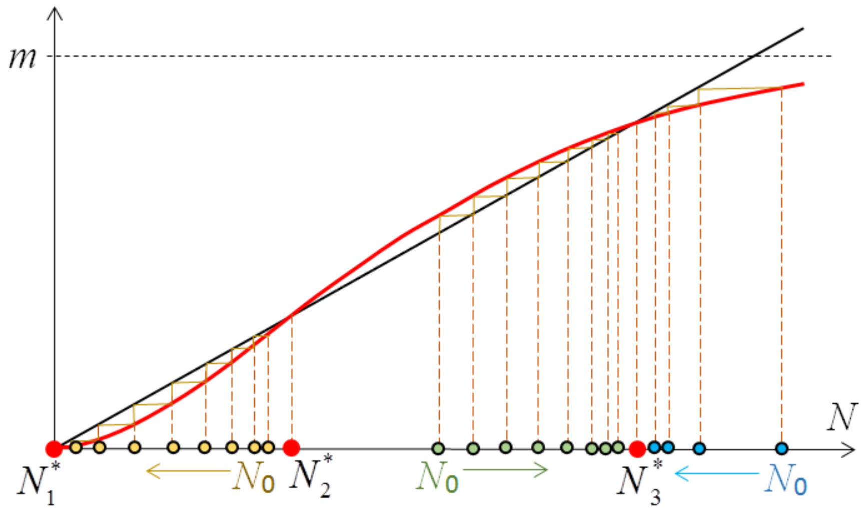
Стабилизация на равновесном уровне N_1^* при любом начальном условии $N_0>0$. Монотонное затухание отклонений от положения равновесия N_1^*.

$m^2 = 4b$



Если $N_0 < N_2^*$, то $N_t \to N_1^* = 0$ при t $\to +\infty$. Если $N_0 > N_2^*$, то $N_t \to N_2^*$ при t $\to +\infty$.
Монотонное изменение отклонений.

$m^2 > 4b$



Если $N_0 < N_2^*$, то $N_t \to N_1^* = 0$ при t $\to +\infty$. Если $N_0 > N_2^*$, то $N_t \to N_3^*$ при t $\to +\infty$.
Монотонное изменение отклонений.

Домашнее задание

Выполнить численные эксперименты с моделью № 52 (2).

16.03.2020

Занятия № 10. Дискретная модель динамики общей численности (плотности) популяции

Задача № 53

Провести исследование динамики плотности популяции ($N_t \geq 0$), описываемой уравнением:

$$N_{t+1} = 4AN_t(1 - N_t) \quad A \in [0;1].$$

Основные результаты

1. Функция F(N) = 4AN(1–N) обладает следующим свойством:

   если A ∈ [0; 1], то F(N) ∈ [0; 1] для ∀ N ∈[0; 1].

2. Если A = 0, то уравнение принимает вид N_t = 0, t=1, 2,… Таким образом, при любой начальной численности наблюдается вырождение популяции через конечный промежуток времени (равный 1).

3. Существование положений равновесия ($N^* \geq 0$)

$0 \leq A \leq 1/4$	$1/4 < A \leq 1$
$N_1^* = 0$	$N_1^* = 0, \quad N_2^* = \dfrac{4A-1}{4A}$

A = ¼ - бифуркационное значение параметра А. При непрерывном изменении параметра А, когда он достигает значения, равного ¼, происходит качественная перестройка в системе – бифуркация, - изменяется количество точек покоя

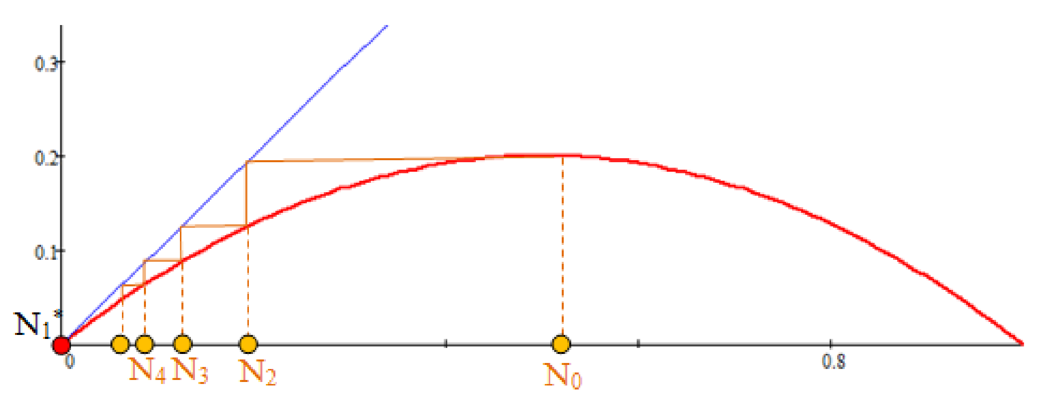
4. Устойчивость положений равновесия (используемые при анализе правила):

   1) проверка достаточного условия асимптотической устойчивости $0 < |F'(N^*)| < 1$:
      а) если $0 < |F(N^*)| < 1$, то N^* – асимптотически устойчиво,
      б) если $|F(N^*)| > 1$, то N^* – неустойчиво;
   2) если $F'(N^*) = 0$ и $F''(N^*) \neq 0$, то N^* – асимптотически устойчиво;
   3) когда $F'(N^*) = 1$, если $F''(N^*) < 0$ и N^* совпадает с левой границей множества допустимых значений переменной N, то N^* – асимптотически устойчиво;
   4) когда $F(N^*) = -1$, строится функция $S(N) = -2F'''(N) - 3(F''(N))^2$ (шварциан отображения F):
      а) если $S(N^*) < 0$, то N^* – асимптотически устойчиво,
      б) если $S(N^*) > 0$, то N^* – неустойчиво.

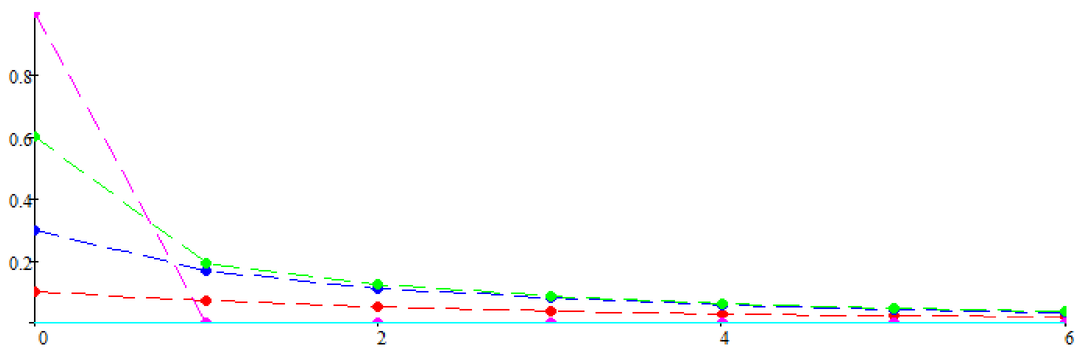
$0 \leq A \leq 1/4$	$1/4 < A \leq 3/4$	$3/4 < A \leq 1$
$N_1^* = 0$ – асимптотически устойчиво	$N_1^* = 0$ - неустойчиво; $N_2^* \neq 0$ - асимптотически устойчиво.	N_1^* и N_2^* – неустойчивы

A = ¼ и A = ¾ – бифуркационные значения параметра А.
Если анализировать качественное поведение динамической системы при непрерывном изменении параметра А , то при переходе через точки ¼ и ¾ происходит изменение характера устойчивости положений равновесия.

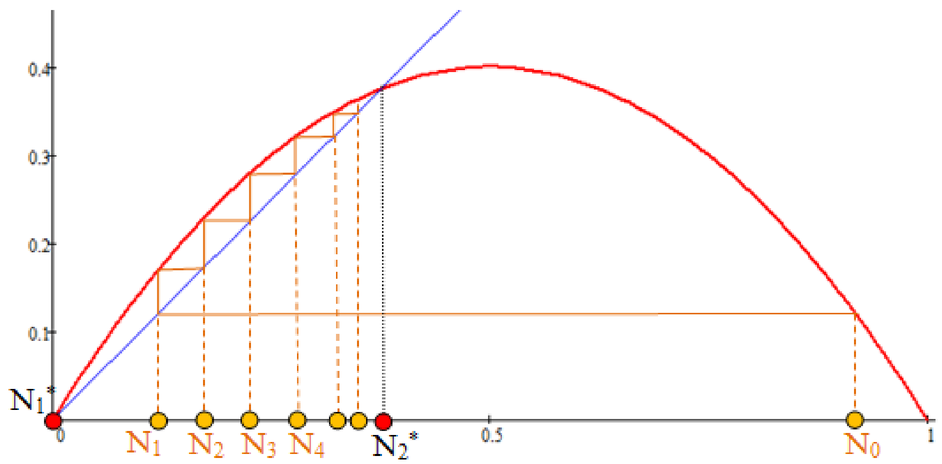
5. Графическая иллюстрация существования и устойчивости положений равновесия

Диаграмма Ламерея $0 < A \leq 1/4$	 Стабилизация на равновесном уровне N_1^* при любом начальном условии N_0 ∈ [0; 1]. Монотонное затухание отклонений от положения равновесия N_1^*.

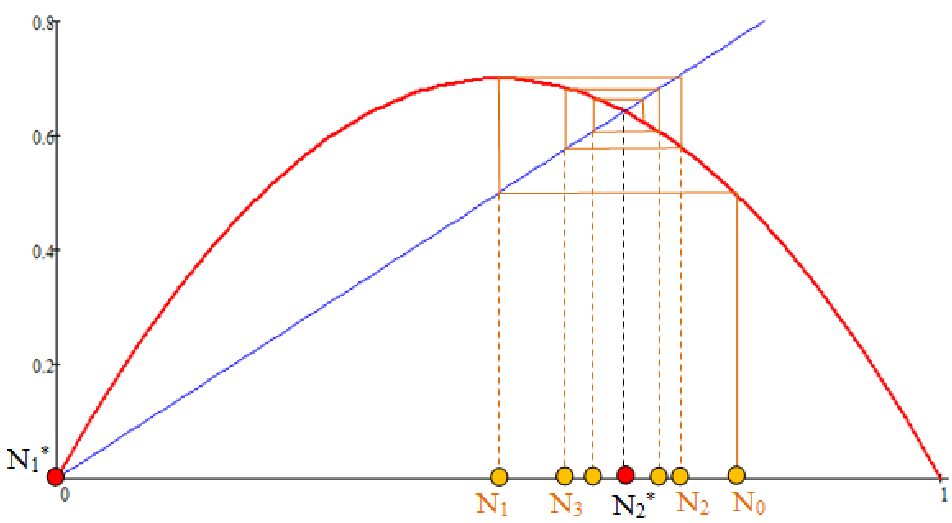
<table>
<tr>
<td>Траектории (решение уравнения) Для различных начальных условий при

$0 < A \le \frac{1}{4}$</td>
<td>

Глобальная устойчивость положения равновесия $N_1^* = 0$. Наблюдается вырождение популяции при любом начальном условии $N_0 \in [0; 1]$.</td>
</tr>
<tr>
<td>Диаграмма Ламерея

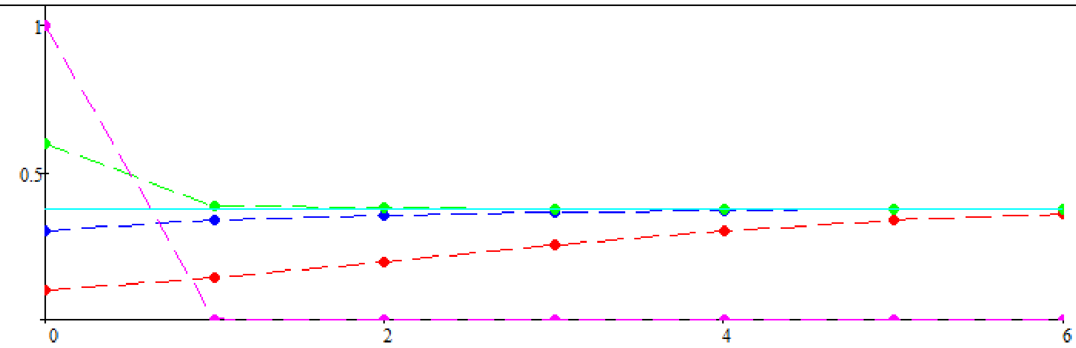
$\frac{1}{4} < A \le \frac{3}{4}$</td>
<td>

$\frac{1}{4} < A \le \frac{1}{2}$. Стабилизация на равновесном уровне N_2^* при любом начальном условии $N_0 \in (0; 1)$. Монотонное затухание отклонений от положения равновесия N_2^*.

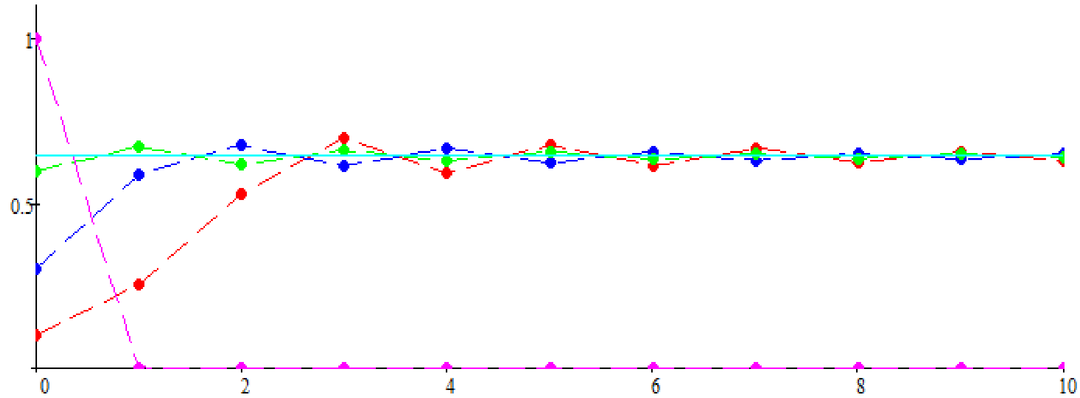


$\frac{1}{2} < A \le \frac{3}{4}$. Стабилизация на равновесном уровне N_2^* при любом начальном условии $N_0 \in (0; 1)$. Затухающие колебания относительно положения равновесия N_2^*.</td>
</tr>
</table>

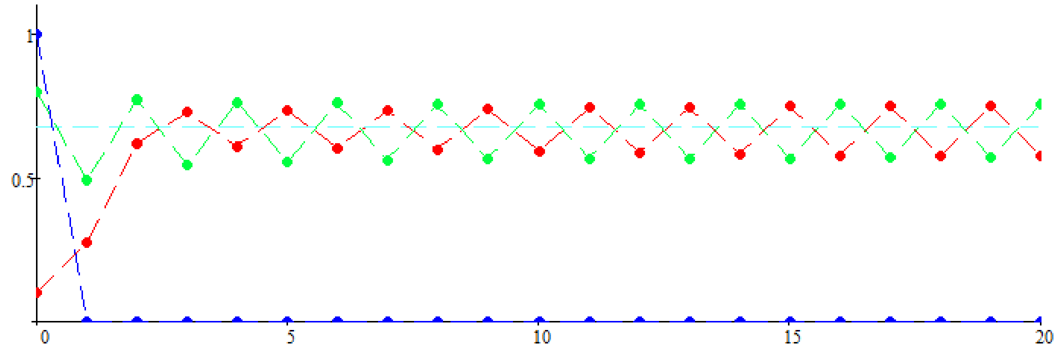
<table>
<tr>
<td>Траектории (решение уравнения) Для различ-ных началь-ных условий при

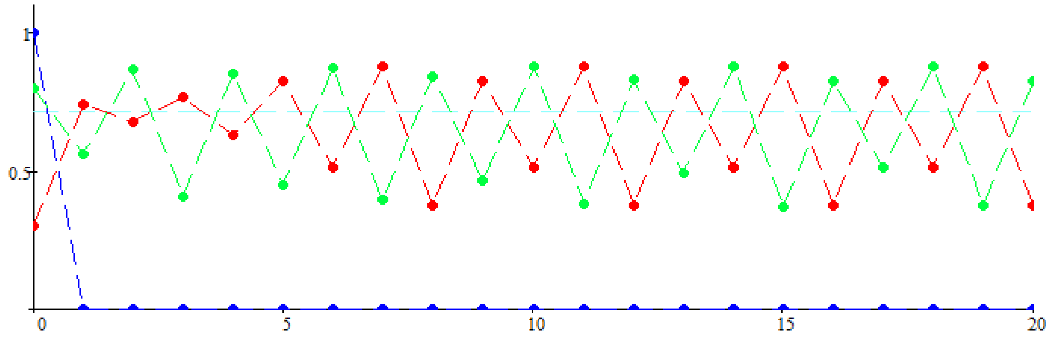
$\frac{1}{4} < A \le \frac{3}{4}$</td>
<td>

$\frac{1}{4} < A \le \frac{1}{2}$. Стабилизация на равновесном уровне N_2^* при любом начальном условии $N_0 \in (0; 1)$. Монотонное затухание отклонений от положения равновесия N_2^*.
При $N_0 = 1$ – вырождение популяции.

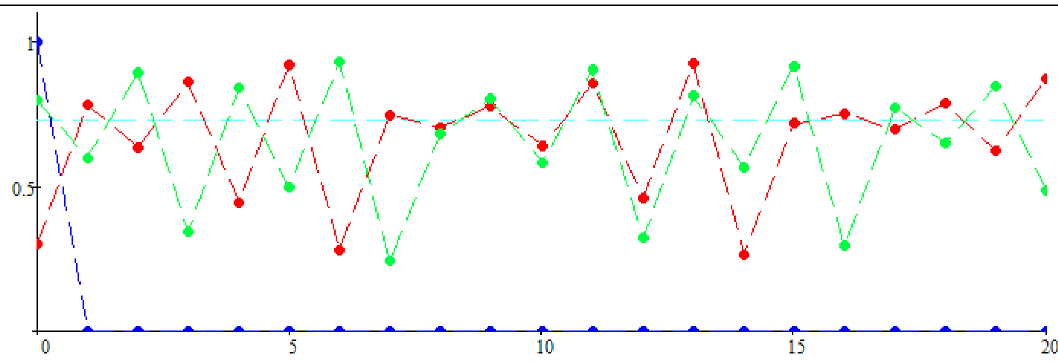


$\frac{1}{2} < A \le \frac{3}{4}$. Стабилизация на равновесном уровне N_2^* при любом начальном условии $N_0 \in (0; 1)$. Затухающие колебания относительно положения равновесия N_2^*.
При $N_0 = 1$ – вырождение популяции.</td>
</tr>
<tr>
<td>Траектории (решение уравнения) Для различ-ных началь-ных условий при

$A > \frac{3}{4}$</td>
<td>A = 0,77


A = 0,88


A = 0,93</td>
</tr>
</table>

6. Асимптотическое поведение решения

$0 \le A \le ¼$	$¼ < A \le ¾$
При любом N_0 происходит стабилизация на равновесном уровне $N_1^* = 0$.	При любом $N_0 \in (0; 1)$ происходит стабилизация на равновесном уровне $N_2^* \neq 0$.

19.03.2020

Занятие № 11

Лекция Модель популяции с неперекрывающимися поколениями (п.1.3 «Существование и устойчивость периодических решений»)

Задача № 53 (продолжение исследования)

7. Существование и устойчивость циклов длины 2

Правило поиска цикла (N_1, N_2) длины 2 для уравнения

$$N_{t+1} = F(N_t) \qquad (1)$$

Точки N_1 и N_2 ищутся среди корней уравнения

$$N = F(F(N)) \qquad (2)$$

Из множества корней следует исключить все значения, которые определяют положения равновесия уравнения (1).

Цикл (N_1, N_2) является притягивающим, если для мультипликатора цикла $\lambda = F'(N_1)F'(N_2)$ выполняется условие $|\lambda| < 1$.

Для $F(N)$=4AN(1–N)N уравнение (2) принимает вид

$$N = 16A^2N(N-1)(1-4AN(1-N)). \qquad (3)$$

Знания, что его корнями являются точки $N_1^* = 0$ и $N_2^* = \frac{4A-1}{4A}$, для нахождения точек цикла понизим порядок уравнения (3). Для $N \neq 0$ уравнение (3) равносильно следующему

$$64A^3N^3 - 128A^3N^2 + 16A^2(4A+1)N - (16A^2-1) = 0.$$

По теореме Виета имеем

$$\begin{cases} N_1 + N_2 + N_2^* = 2, \\ N_1N_2N_2^* = \dfrac{16A^2-1}{64A^3} \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} N_1 + N_2 = \dfrac{4A+1}{4A}, \\ N_1N_2 = \dfrac{4A+1}{16A^2}. \end{cases} \qquad (*)$$

Результаты

1) Точки цикла (N_1, N_2) являются корнями уравнения:

$$16A^2N^2 - 4A(4A+1)N + (4A+1) = 0. \tag{4}$$

2) Условие существования цикла ≡ условие существования различных положительных корней уравнения (4).
Уравнение (4) имеет различные вещественные корни, если

$$D = 16A^2(4A+1)^2 - 64A^2(4A+1) = 16A^2(4A+1)(4A-3) > 0 \quad \overset{A>0}{\Leftrightarrow} \quad A > \frac{3}{4}.$$

Из (*) следует, что вещественные корни одного знака и положительны.

Таким образом, цикл длины 2 существует, если $A > \dfrac{3}{4}$.

3) Мультипликатор цикла:

$$\lambda = F'(N_1)F'(N_2) = 16A^2(1-2N_1)(1-2N_2) = 16A^2(1-2(N_1+N_2)+4N_1N_2) \overset{(*)}{=}$$
$$= 16A^2\left(1 - \frac{4A+1}{2A} + \frac{4A+1}{4A^2}\right) = 4(-4A^2+2A+1).$$

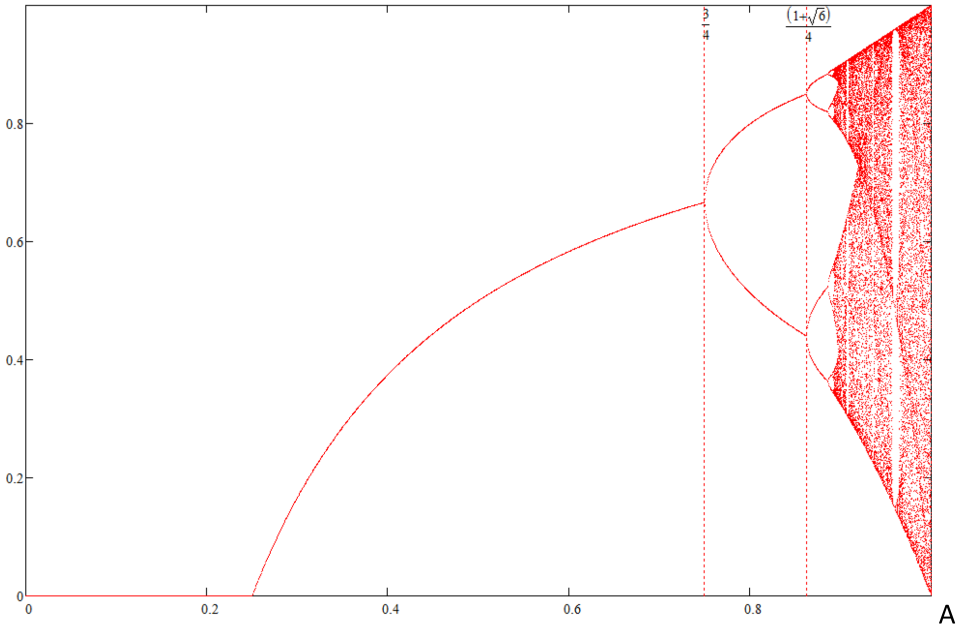
Таким образом, $\lambda = -4(4A^2 - 2A - 1)$.

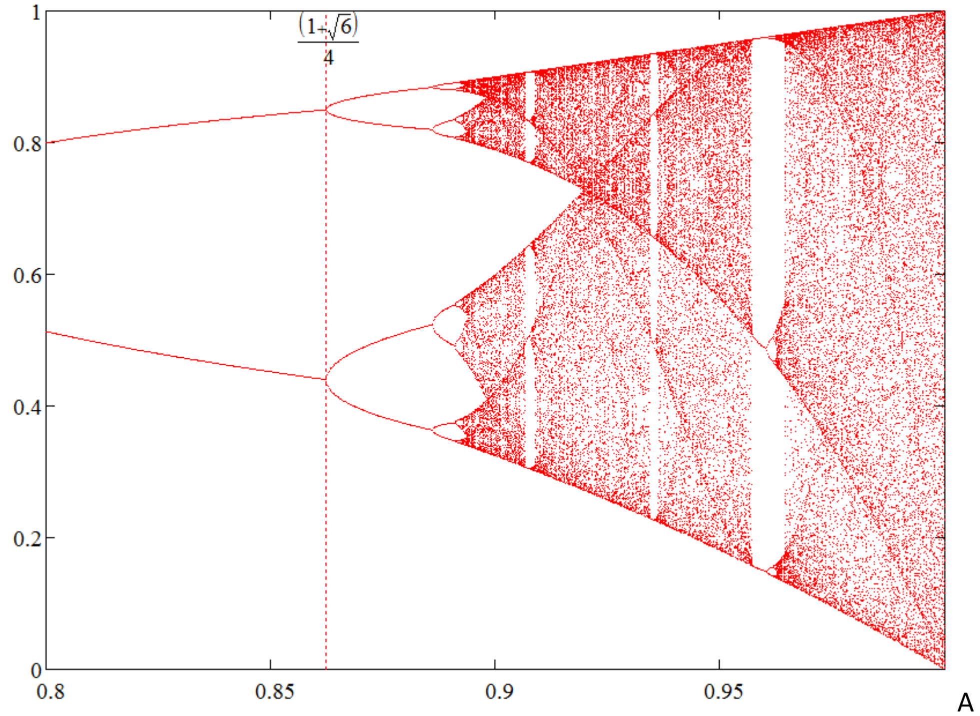
4) Если $|\lambda| < 1$, то цикл является притягивающим:

$$\frac{3}{4} < A < \frac{1+\sqrt{6}}{4}.$$

$A = A^* = \dfrac{1+\sqrt{6}}{4}$	**еще одно бифуркационное значение параметра А. При А > А* цикл длины 2 существует, но не является устойчивым.**

8. Бифуркационная диаграмма





$\frac{(1+\sqrt{6})}{4}$
1
0.8
0.6
0.4
0.2
0
0.8
0.85
0.9
0.95
A