

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Факультет математики и информационных технологий  
Кафедра теоретической кибернетики и прикладной математики

**Исследование моделей динамики численности популяций**  
(Магистерская диссертация)

Выполнила:  
студентка **457М-ИТ** группы,  
Паутова Юлия Викторовна

\_\_\_\_\_  
(подпись)

Научный руководитель:  
к.т.н., проф.  
Хворова Любовь Анатольевна

\_\_\_\_\_  
(подпись)

Допустить к защите:

Зав. кафедрой, к.т.н., профессор

Хворова Любовь Анатольевна

\_\_\_\_\_

Работа защищена:

«\_\_»\_\_\_\_\_ 2017 г.

Оценка: \_\_\_\_\_

Председатель ГЭК:

\_\_\_\_\_  
(подпись)

\_\_\_\_\_ Ф.И.О.

(подпись)

Барнаул 2017

## РЕФЕРАТ

Тема выпускной работы: Исследование моделей динамики популяций.

**Объект исследования** – модели динамики численности популяций.

**Предмет исследования** – цикличность, устойчивость и бифуркация решений.

**Цель исследования** – исследование моделей динамики численности популяций.

Работа состоит из введения, трех глав, заключения, библиографического списка. Работа изложена на 32 страницах печатного текста, включает 8 рисунков, 21 источник литературы.

**Ключевые слова:** моделирование, динамика популяций, бифуркация, модель, динамическая система, неподвижные точки, устойчивость.

*В результате проведенного исследования решены следующие задачи:*

1. Проведен обзор и анализ развития моделирования динамики популяций.
2. Исследованы цикличность, устойчивость и бифуркация решений.
3. Исследована модель динамики численности популяции coleoptera Tribolium.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР И АНАЛИЗ МОДЕЛЕЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ	6
1.1. История развития моделирования динамики популяций.....	6
1.2. Современный этап развития популяционного моделирования....	10
1.3 Классификация моделей.....	12
ГЛАВА 2. ЭФФЕКТ БИФУРКАЦИИ .....	14
2.1 Бифуркация и устойчивость неподвижных точек.....	14
2.2 Диаграмма Ламерея.....	17
ГЛАВА 3. ИССЛЕДОВАНИЕ РЕШЕНИЙ ДИСКРЕТНЫХ ЛОГИСТИЧЕСКИХ УРАВНЕНИЙ .....	18
3.1. Исследование цикличности, устойчивости и бифуркации решений.....	18
3.2. Исследование модели динамики численности популяции coleoptera Tribolium .....	25
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	29
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	30

## **Введение**

### **Актуальность и практическая значимость исследования.**

Экосистема представляет из себя не простое сообщество видов, взаимодействующих друг с другом, двигающихся в пространстве и постоянно изменяющих свою численность. На все популяции, которые существуют в экосистеме, дополнительно оказывают воздействие разнообразные абиотические и антропогенные факторы. Численность популяции напрямую зависит от таких факторов как: погодные условия, химический состав окружающей среды и степени ее загрязнения. Усиливающаяся непрерывными темпами, хозяйственная деятельность человека постепенно и необратимо приводит к изменениям многих природных систем. Восстановление природных систем и их наиболее рациональное эксплуатирование является на нынешний день одной из самых важнейших задач, так как дальнейшее благополучное существование и развитие общества возможно только в полной гармонии с природой.

Для создания какой-либо подходящей научной основы рационального использования наиболее полезных животных и борьбы с вредителями необходимо изучение закономерностей динамики численности популяции. Неотъемлемой частью при этом является такой метод как математическое моделирование. Математическая модель позволяет выделить наиболее важные факторы, которые влияют на динамику той или иной популяции, наметить направление исследований и составить план необходимых наблюдений. Преимущества математических методов в данном случае очевидны: математическое моделирование не только помогает привести знания об объекте к формальной модели, но и иногда дать количественное описание процесса, предсказать его ход и эффективность, дать рекомендации по оптимизации управления этим процессом. Это особенно важно для тех биологических процессов, которые имеют большое не только прикладное но и промышленное значение – биотехнологических систем, агробиоценозов,

эксплуатируемых природных экосистем, продуктивность которых определяется закономерностями роста популяций живых организмов.

Учитывая особую важность использования математического моделирования для изучения закономерностей динамики популяций, была выбрана тема работы: «Математическое моделирование динамики популяций».

**Цель выпускной работы** – провести обзор и анализ существующих моделей динамики численности популяций, исследовать математический аппарат построения моделей, изучить эффект бифуркации, построить и провести анализ модели численности популяции *coleoptera Tribolium*.

**Объект исследования** – модели численности динамики популяций.

**Предмет исследования** – анализ эффекта бифуркации, построение и модели численности популяции *coleoptera Tribolium*.

**Задачи исследования:**

4. Провести анализ развития моделирования динамики численности популяций.
5. Изучить эффект бифуркации.
6. Построить модель популяции *coleoptera Tribolium*.

Выпускная работа состоит из введения, трех глав, заключения и списка использованной литературы.

**Во введении** обоснована актуальность исследуемой проблемы, сформулированы цель и основные задачи выпускной работы, определены объект и предмет исследования, теоретические и методологические основы исследования, раскрыта практическая значимость работы.

**В первой главе** рассмотрена история становления и развития моделей динамики численности популяций, произведен обзор и анализ основных типов моделей динамики популяций, начиная от первых разработанных моделей и заканчивая современным этапом исследований.

**Во второй главе** исследуется эффект бифуркации при построении модели динамической системы с дискретным временем.

**Третья глава** посвящена более детальному анализу эффекта бифуркации, рассмотрению удвоения периода бифуркации и построению и модели динамики численности популяции coleoptera Tribolium.

**В заключении** выпускной работы изложены основные выводы по реализации задач выпускной работы.

# ГЛАВА 1. РАЗВИТИЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

## 1.1. История развития моделирования динамики популяций

На различных уровнях развития живого вещества различные продукционные процессы могут проявляют себя по-разному, но их феноменологическое отображение всегда включает в себя следующие стадии: рождение, рост, взаимодействие с внешней средой, в том числе и с другими представителями своего вида или других видов, смерть особей. Именно эти факторы позволяют применять похожий математический аппарат для описания моделей роста и развития у таких, казалось бы, отдаленных друг от друга по лестнице уровней организации живой материи, как клеточная популяция и сообщество видов в экосистеме.

Популяционная динамика – это воссоздание изменения численности популяции во времени. Популяционная динамика является частью биологии математической, наиболее далеко продвинувшейся в смысле описания формального математического аппарата, можно сказать "математическим полигоном" для испытания различных теоретических идей и представлений о законах роста и эволюции как биологических видов, так и популяций, а так же сообществ. Возможность описания популяций, которые имеют различную биологическую природу одинаковыми математическими соотношениями обуславливается тем фактом, что с динамической точки зрения, рост и смертность организмов в ходе процесса эволюции происходит по принципу "Кинетического совершенства" [3].

Человек по своей природе склонен рассуждать о предметах и явлениях жизненно близких ему, так не удивительно что первые упоминания и простейших моделях популяционной динамики мы находим в ранних научных трудах.

### **Ряд Фибоначчи**

Одна из самых первых моделей динамики популяций, которая дошла до нас, описана в книге "Трактат о счете" одного из крупнейших итальянских

ученых Леонардо Фибоначчи. В этой книге приводится описание следующей задачи: "Некто выращивает кроликов в пространстве, со всех сторон обнесенном высокой стеной. Сколько пар кроликов рождается в один год от одной пары, если через месяц пара кроликов производит на свет другую пару, а рожают кролики, начиная со второго месяца после своего рождения." [7]. Решением задачи является ряд чисел:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, \dots (1.1)$$

Два первых элемента соответствуют первому и второму периоду размножения. 12 последующих – месячному приросту поголовья кроликов. Каждый последующий элемент ряда равен сумме двух предыдущих. Ряд (1.1) вошел в историю как ряд Фибоначчи, а его члены получили название – числа Фибоначчи. Рекуррентная формула для членов ряда Фибоначчи была записана французским математиком Альбертом Гирером в 1634 г.

$$U_{n+2} = U_{n+1} + U_n$$

Здесь  $U$  представляет собой член последовательности, а нижний индекс – его номер в ряду чисел [10].

### **Уравнение экспоненциального роста**

Следующей математической моделью, которая рассматривала задачу о динамике численности популяции и стала всемирно известной, является классическая модель неограниченного роста популяции – дискретная геометрическая прогрессия,

$$A_{n+1} = qA_n$$

или в непрерывном представлении – экспонента:

$$\frac{dx}{dt} = rx \quad (1.2).$$

Данная модель была описана Томасом Мальтусом в 1798 г. в его классическом труде "О росте народонаселения". Мальтус, в частности, обратил внимание на тот случай, что численность популяции растет по экспоненте (в геометрической прогрессии), в то время как производство



продуктов продовольствия растет со временем линейно (в арифметической прогрессии), из чего сделал справедливый вывод, что рано или поздно экспонента обязательно "обойдет" линейную функцию, и неизбежно наступит голод. На основании этих выводов Мальтус говорит о необходимости накладывать ряд ограничений на рождаемость, в особенности для беднейших слоев населения. "Экономический пессимизм", следующий из прогнозов предложенной им модели, в основу которой положен анализ эмпирических данных, Мальтус ставил в противоположность модным в начале 19 века оптимистическим идеям гуманистов: Жана Жака Руссо, Уильяма Годвина и других, которые предсказывали человеческому сообществу всеобъемлющее счастье и процветание. Можно говорить о том, что Мальтус был первым ученым, который на основании результатов моделирования "бил тревогу" и предупреждал человечество об опасности следования по пути развития по используемым ранее сценариям прогресса.

Но модель Мальтуса не учитывает целого ряда естественных ограничений, которые регулируют численность популяции без искусственного вмешательства. Так в данной модели не учитывается фактор рождаемости и смертности.

### **Ограниченный рост**

Несколько усовершенствовал и впервые ввел системный фактор, который бы ограничивал рост популяции, Ферхюльст в уравнении логистического роста (1848) [21]:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (1.3)$$

В этом уравнении учитываются два важных свойства: при малых  $x$  численность  $x$  растет по экспоненте (как в уравнении (1.2)) при больших – приближается к определенному пределу  $K$ . Величина  $K$  в данном случае называется емкостью популяции и определяется ограниченностью ряда факторов, которые могут отличаться для разных видов: пищевых ресурсов, мест для гнездования и так далее.

Уравнение (1.3) можно также переписать в виде:

$$\frac{dx}{dt} = rx - \delta x^2 \quad (1.4)$$

Здесь  $\delta$  – коэффициент внутривидовой конкуренции (за пищевой ресурс, жилище и т.п.) Уравнение (1.3) можно решить аналитически. Решение имеет вид:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} \quad (1.5)$$

Формула (1.5) описывает зависимость численности популяции от времени.

Все модели, которые мы рассматривали до сих пор, предполагают, что процессы размножения и гибели происходят одновременно и популяция мгновенно отзывается на любое изменение внешних условий. Однако в реальности это происходит не так. Всегда имеется некоторое запаздывание, которое вызвано несколькими причинами.

Развитие любой взрослой особи из оплодотворенного яйца требует некоторого времени. Поэтому если какое-нибудь изменение в окружающей среде, например, уменьшение какого-либо ресурса, вызовет внезапное уменьшение продуктивности взрослых особей, то соответствующее изменение численности произойдет лишь по прошествии определенного времени. Исходя из данных фактов, позже ученые стали рассматривать модели динамики популяций с учетом влияния такого фактора как *запаздывание*.

Так же, в таких популяциях, где члены популяции размножаются несколько лет подряд (млекопитающие и птицы, многолетние растения), наличие сезонности размножения обязательно вносит некоторое запаздывание в процессы регуляции численности. Если же взрослые особи, размножающиеся в данном году, практически никогда не доживают до возможности размножения в будущем году, как, например, у однолетних растений, мелких грызунов, многих насекомых, это оказывает существенное влияние на динамику их численности. В следствие этого появились *дискретные модели популяций с неперекрывающимися поколениями*.

Любые популяции существуют во взаимодействии с окружающей их средой. Взаимодействовать между собой могут как биологические виды в собственном смысле этого слова, так и разновидности одного вида, например, особи с различными мутациями одного и того же вида микроорганизмов при их лабораторном культивировании. В популяционной динамике принято различать взаимодействия по их результатам. Наиболее распространенными и лучше всего изученными являются взаимодействия конкуренции, симбиоза и типов хищник-жертва или паразит-хозяин. В природе также встречаются некоторые другие взаимодействия, например, когда один из видов чувствует присутствие второго, а другой – нет (аменсализм и комменсализм), или виды по отношению друг к другу остаются нейтральными. На основе этого появились уже гораздо более сложные модели, учитывающие в себе множество факторов, влияющих на рост популяции – *модели взаимодействия двух популяций*.

## **1.2. Современный этап развития популяционного моделирования**

Современная экология к одной из наиболее важных задач на данный момент относит формулирование стратегии устойчивого развития общества. Поспособствовать решению подобной задачи может совокупное исследование экологических, экономических и демографических процессов основываясь на математическом моделировании. Самые первые работы в области моделирования таких глобальных систем были сделаны Дж. Форрестером. Наиболее широкую известность приобрела также модель «World-3», разработанная Миддоузом и др. «World-3» эксплуатировалась в основном для того, чтобы показать, что наш мир на данный момент находится на достаточно неустойчивом пути развития и что, если общество останется на нем, то это скорее всего приведет к катастрофическим последствиям. В настоящее время наиболее актуальным аспектом является создание математических моделей, которые помогают выработать наиболее подходящую стратегию поддержания устойчивости окружающей

человечество среды. Одной из таких моделей стала «Чудесная страна» [20]. «Чудесная страна» представляет собой несколько упрощенную математическую модель, описывающую взаимоотношения между состоянием окружающей человека среды, демографическими и экономическими процессами.

Особенность такой модели как «Чудесной страны», так и реальных эколого-экономических систем, состоит в том, что не все переменные модели развиваются с равно сопоставимыми скоростями. В результате, смесь быстрых и медленных процессов может привести к абсолютно непредсказуемой динамике и возможно даже к катастрофическим процессам. Модель позволяет описывать также и устойчивое развитие человечества и мира в целом и выявить необходимые условия, при которых наблюдаются либо благополучная и устойчивая динамика системы, либо катастрофические изменения окружающей среды.

Модель «Чудесная страна», как любая сложная система, включает в себя некоторые подсистемы: население, экономическое состояние, окружающая среда и управление состоянием этой среды. Вводятся четыре основополагающих переменных, которые напрямую зависят от параметра  $t$ , в данном случае – безразмерного времени:

$x(t)$  – численность населения,

$y(t)$  – продукция (объем промышленной продукции на душу населения),

$z(t)$  – качество окружающей среды (природный капитал),

$p(t)$  – загрязнение на единицу продукции.

Положительные и отрицательные обратные связи между переменными описываются сложными нелинейными функциональными зависимостями. Система уравнений, описывающая изменение во времени переменных системы, представляется для данной модели в виде

$$\frac{dx}{dt} = xn(y, z) \quad (1.6)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(\gamma - (\gamma + \eta)(1 - z)^\lambda) \quad (1.7)$$

$$\frac{dz}{dt} = \nu z(1 - z) \left( e^{\omega \left( \frac{\delta}{\omega} z^p - f(x, y, z, p) \right)} - 1 \right) \quad (1.8)$$

$$\frac{dp}{dt} = -\chi p \quad (1.9)$$

Входящие в правые части уравнений (1.6) и (1.8) функции  $n(y, z)$  и  $f(x, y, z, p)$  являют собой некоторый коэффициент, описывающий прирост населения и поток загрязнений. Помимо уже описанных переменных модель включает в себя еще 20 параметров, которые характеризуют различные подсистемы модели и могут быть сгруппированы некоторым следующим образом:

население:  $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \delta_1, \delta_2, \delta_3, \alpha, \vartheta$ ;

экономика:  $\gamma, \eta, \lambda$ ;

окружающая среда:  $k, \sigma, \delta, p, \omega, \nu$ ;

управление состоянием окружающей среды:  $\varphi, \mu, \chi$ .

### 1.3. Классификация моделей

Математические модели, применяемые в математической экологии, принято разделять на различные типы. Различают детерминированные, стохастические и эмпирико-статистические модели. Детерминированные математические модели основаны на внутреннем описании самой системы и представляют собой связи между компонентами этой системы. Математические модели, которые включают в себя случайные функции, обычно относят к стохастическим. Эмпирико-статистические модели используют описанную эмпирическую информацию о рассматриваемой системе для построения необходимых функциональных зависимостей (регрессионных моделей) между входными и выходными переменными системы. При построении эмпирико-статистических моделей также применяются методы математической статистики.

Модели, которые учитывают в себе изменение переменных системы во времени, принято называть динамическими. Модели, описывающие состояние системы без зависимости от времени, называют стационарными.

Различают также непрерывные и дискретные математические модели. Непрерывные модели описывают изменение переменных системы в любой случайный момент времени на рассматриваемом интервале. Дискретные модели дают значения переменных системы в определенные промежутки времени (например, каждый час, каждый месяц и т.п.).

По способу построения и видам решений разделяют аналитические и численные модели. В случае, если уравнения модели могут быть решены в аналитическом виде, т.е. получаются определенные явные функции для переменных на выходе, в таком случае такие модели называют аналитическими. Но обычно круг таких моделей достаточно ограничен, большинство же реальных математических моделей чаще всего не допускает собой получения аналитического решения. В этом случае, нахождение решения модели достигается, основываясь на численных методах. Результатом решения в этом случае будут табличные функции, задаваемые в дискретном множестве точек.

Также в математической экологии выделяют три основные группы математических моделей, которые разделяются на – модели теории популяций, задачи распространения загрязнений в водных и воздушных средах и эколого-экономические модели. Еще математические модели разделяют по типу применяемых математических методов:

1. Модели на основе дифференциальных уравнений.
2. Разностные модели.
3. Матричные модели.
4. Оптимизационные модели.
5. Имитационные модели – модели, построенные на пределе наших знаний об объекте и реализованные на компьютере по блочному принципу.
6. Регрессионные модели дают нам функциональные связи между входными и выходными переменными, основываясь на методе

аппроксимации статистических данных, применяются они на этапе эмпирико-статистического моделирования.

## Глава 2. НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ. ЭФФЕКТ БИФУРКАЦИИ

### 2.1. Бифуркация и устойчивость неподвижных точек

*Бифуркация* – это изменение топологической структуры фазового портрета динамической системы при малом изменении параметров системы. Значение параметров при котором система становится структурно неустойчивой называется бифуркационным значением параметров или точкой бифуркации. Малое шевеление параметров в этом случае приводит к качественно различному поведению системы. Следовательно, бифуркации происходят, только когда стационарная точка не будет являться гиперболической.

В некоторой  $n$ -мерной динамической системе с обозначенным дискретным временем есть  $n$  мультипликаторов. Бифуркации так же можно классифицировать по таким признакам, для скольких из них в обязательном порядке нарушится условие гиперболичности  $|\mu_i| = 1$ .

Исходя из описанного выше, можно поставить вопрос следующим образом: сколько параметров должно быть в модели для того, чтобы данная бифуркация была типичной. Собственные значения (мультипликаторы) можно рассматривать как функции от параметров. Тогда условие нарушения гиперболичности будем рассматривать как систему уравнений, описанную относительно вектора параметров:

$$|\mu_1(r_1, r_2, \dots, r_k)| = 1$$

$$|\mu_2(r_1, r_2, \dots, r_k)| = 1$$

...

$$|\mu_m(r_1, r_2, \dots, r_k)| = 1,$$

где  $r_1, r_2, \dots, r_k$  – параметры системы,  $m \leq n$ .

В общем же случае (наиболее типичном), если необходимо удовлетворить  $m$  условиям, то потенциальные точки бифуркации будут располагаться на  $(k-m)$ -мерной поверхности. Величину  $m$  называют *коразмерностью* бифуркации. Таким образом, коразмерность бифуркации



обычно показывает, от скольких необходимых параметров должна зависеть динамическая система, чтобы бифуркация была для нее типичной. Чем выше коразмерность, тем более не типичной или «экзотической» будет бифуркация. Напомним еще раз, что в данном случае существенно не количество параметров, а количество рассматриваемых условий.

Также существуют бифуркации седло-узел и бифуркации удвоения периода (иногда упоминается бифуркация типа вилки). Условия, накладываемые на эти бифуркации, выглядят следующим образом:  $\mu_i = 1$  и  $\mu_i = -1$  соответственно, поэтому коразмерность данных бифуркаций равна 1.

Если будем рассматривать собственные значения как некоторые функции параметров, то для выполнения необходимых условий достаточно всего одного параметра (одно уравнение с одной неизвестной). Если система, в которой происходят эти бифуркации, зависит, например, от двух параметров, то значения бифуркации будут располагаться на  $(2-1)$ -мерной поверхности – кривой в пространстве параметров.

Заметим, что коразмерность не обязательно является исчерпывающей характеристикой, так как для одной и той же коразмерности системы возможны качественно разные типы бифуркаций.

Далее, для анализа удвоения периода достаточно условием будет исследовать системы с одним параметром, хотя, естественно, эти бифуркации могут происходить и в системах большей размерности, однако их основополагающие черты в любом случае остаются неизменными. Вообще, в любом случае исследование различных видов бифуркаций проводят в пространствах с наименьшей возможной размерностью.

В динамических системах с дискретным временем возможен еще один тип бифуркации коразмерности один. Для этого необходимо, чтобы два комплексно сопряженных между собой мультипликатора находились одновременно на единичной окружности  $\{\mu \in \mathbb{C} : |\mu| = 1\}$ . Условие, соответствующее данной системе выглядит так –  $|\mu_{1,2}| = 1$ . Данная

бифуркация может происходить только в тех системах, размерность которых больше или равна двум.

## 2.2. Лестница Ламерея

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:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{N_{t+1} - N_t}{1} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$

или

$$N_{t+1} = N_t \left(1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right). \quad (2.1)$$

Однако множитель  $\left(1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right)$  при  $N_t > \frac{K(1+r)}{r}$  принимает отрицательные значения. Уравнение (2.1) дает отрицательные значения численности, что с биологической точки зрения является недопустимым. Заметим однако, что в подобном дифференциальном уравнении указанная проблема отсутствует: множитель правой части  $\left(1 - \frac{N}{K}\right)$  становится отрицательным при  $N > K$ , но это дает нам отрицательную скорость размножения популяции (снижение размера популяции), но не в коем случае не отрицательную численность. Таким образом, нам необходимо модифицировать множитель правой части уравнения (2.1), сохранив при этом следующие свойства: при некоторых малых значениях численности популяция растет и развивается 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 в этом случае положительной. Таким свойством обладает выражение  $e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$ .

Итак, получаем дискретный аналог логистического уравнения:

$$N_{t+1} = N_t e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}. \quad (2.2)$$

Проведем исследование уравнения (2.2). Найдем положение равновесия для рассматриваемой системы:  $N^* = F(N^*)$ , т.е.  $N^* = N^* e^{r(1-\frac{N_t}{K})}$ . Тогда  $N_1^* = 0$ ,  $N_2^* = K$ . Исследуем устойчивость этих точек. В соответствии с аналитическим методом определения устойчивости необходимо определить знак и сравнить с единицей величину производной правой части уравнения в определенных точках равновесия.

Производная функции равна:

$$\frac{dF}{dN_t} = [N_t e^{r(1-\frac{N_t}{K})}]' = e^{r(1-\frac{N_t}{K})} + N_t \left(-\frac{r}{K}\right) e^{r(1-\frac{N_t}{K})} = \left(1 - \frac{N_t r}{K}\right) e^{r(1-\frac{N_t}{K})}.$$

Подставляем значение  $N_1^* = 0$ :

$$\frac{dF}{dN_t} = \left(1 - \frac{0*r}{K}\right) * e^{r(1-\frac{0}{K})} = e^r > 1.$$

Таким образом, при  $r > 0$ , состояние равновесия  $N_1^* = 0$  неустойчиво, поведение траекторий в его окрестности – монотонно. Подставляем значение  $N_1^* = K$ :

$$\frac{dF}{dN_t} = \left(1 - \frac{K*r}{K}\right) * e^{r(1-\frac{K}{K})} = 1 - r.$$

Условие  $|\frac{dF}{dN_t}| < 1$  выполняется при  $0 < r < 2$ . Соответственно, при этих значениях скорости прироста  $r$  состояние равновесия будет 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 (2.2) неустойчиво. При этом, если  $r > 2$ , то решение немонотонно.

Исследование модели логистического роста показывает, что, в отличие от решения дифференциального уравнения, фазовые траектории, задаваемые дискретным аналогом задаваемого уравнения, при некоторых определенных значениях скорости прироста  $r$  обладают цикличностью, а также могут описывать и различные хаотические режимы (так называемые всплески численности).

## ГЛАВА 3. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ЖУКА TRIVOLIUM

### 3.1. Анализ эффекта бифуркации

Для анализа особенностей эффекта бифуркации рассмотрим дискретную модель неограниченной одиночной популяции. Пусть скорость роста популяции в период времени  $n$  прямо пропорциональна размеру популяции в начале этого периода.

$$\Delta x_n = x_{n+1} - x_n = ax_n \quad (3.1)$$

Тогда численность популяции в каждый следующий момент времени будет определяться по формуле

$$x_{n+1} = (1 + a)x_n \quad (3.2)$$

Далее (3.1) можно записать в следующем виде:

$$x_1 = (1 + a)x_0$$

$$x_2 = (1 + a)x_1 = (1 + a)(1 + a)$$

$$x_3 = (1 + a)x_2 = (1 + a)(1 + a)(1 + a)x_0 = (1 + a)^3 x_0$$

...

$$x_n = (1 + a)^n x_0.$$

При определенном начальном значении можно рассчитать динамику популяции во времени. В зависимости от того как изменяется коэффициент роста  $r = a + 1$  возможны следующие ситуации, представленные на рисунках 3.1 – 3.5.

Таким образом, получили:

- 1) при  $a > 0, (1 + a) > 1 \Rightarrow (1 + a)^n \rightarrow \infty$  – неограниченный рост;
- 2) при  $a > 0, 1 + a = 1$  – численность популяции не изменяется;
- 3) если  $-1 < a < 0, 0 < 1 + a < 1 \Rightarrow x_n \rightarrow 0$  – происходит вымирание популяции;
- 4) если  $a = -1$  – вымирание популяции происходит за один период времени;

5) случай  $a < -1$  – соответствует не реальной ситуации, так как численность становится отрицательной.

Уравнение (3.2) обычно записывается в форме

$$x_{n+1} = rx_n \quad (3.3)$$

Уравнение (3.3) называется дискретным аналогом экспоненциальной модели одиночной популяции.

### **Дискретная модель ограниченной популяции: логистическое уравнение**

Классическим примером дискретных моделей представляется логистическое конечно-разностное уравнение для одиночной лимитированной популяции. Получаемая нами при этом динамика системы включает в себя так же все многообразие различных типов поведения реальных популяционных систем, как простых или упорядоченных, так и сложных или хаотических. Переход от достаточно простого поведения к хаосу обладает определенными схожими закономерностями, которые присущи различным моделям популяций или же различным сложным динамическим системам. Исследуем разностную модель, задаваемую логистическим уравнением.

Как показало исследование, дискретный аналог экспоненциальной модели (3.3) одиночной нелимитированной популяции при коэффициенте прироста  $r$  предполагает неограниченный рост численности популяции. В реальности же ни одна популяция не может увеличиваться до бесконечных размеров вследствие ограниченности как пищевых ресурсов так и других ограничивающих внешних факторов. Для учета этого обстоятельства введем обязательное условие ограничения роста. Пусть коэффициент прироста  $r$  будет зависеть от численности популяции, а именно, будет убывать по мере того как растет численность популяции по закону  $r \sim r(1 - x_n)$ . Тогда уравнение (3.3) примет следующий вид

$$x_{n+1} = x_n r(1 - x_n), \quad n = 0, 1, 2 \dots \quad (3.4)$$

Уравнение (3.4) называется логистическим уравнением и может описывать не только динамику популяций, но и некоторые другие явления в природе и обществе. Необходимо так же отметить, что величина  $x$  в уравнении (3.4) меняется от 0 до 1, а  $r$  от 0 до 4. При других значениях  $x$  и  $r$  логистическое уравнение будет давать отрицательные значения численности популяции, что будет описывать нереальную ситуацию.

Задавая различные значения параметра  $r$  (естественной скорости роста) и начальной численности популяции  $x_0$ , можно получить качественно различные типы поведения переменной, удовлетворяющие разностному уравнению (3.4). Разностное уравнение наряду с равновесием и циклами может иметь хаотические решения, не стремящиеся ни к какому притягивающему решению.

Проведем анализ причины появления подобного поведения в достаточно простой модели (3.4). Перепишем формулу (3.4) в виде

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (3.5)$$

Функция  $f(x) = rx(1 - x)$  в (3.5) является нелинейной (квадратичная функция  $x$ ), поэтому может характеризоваться сложным поведением.

*Определение.* Равновесным решением или неподвижной точкой уравнения (3.5) называется решение вида  $x_n = x^* = const$ , удовлетворяющее соотношению

$$x^* = f(x^*) \quad (3.6)$$

Построим графики функций  $y = f(x)$  и  $y = x$  при различных  $r$ .

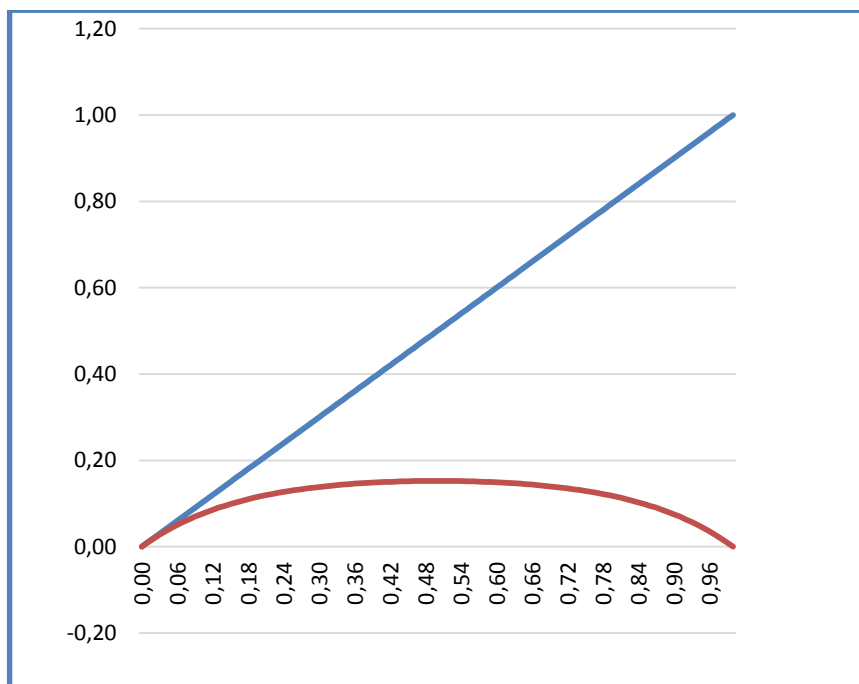


Рисунок 3.1.1 График функции  $f(x)$  при  $r=0.5$

В точках пересечения графиков  $x = f(x)$ , т.е. точки пересечения являются стационарными точками. Для случая  $r=0.5$  графики пересекаются только в одной точке в начале координат  $x=0$ , и мы имеем единственное нулевое предельное значение последовательности в диапазоне  $0 < r < 1$ .

При  $r=3,5$  происходит первая бифуркация, появляются два новых решения или решение удваивается. Наряду с  $x^* = 0$  при  $r \geq 1$  появляется решение  $x^* = \frac{(r-1)}{r}$ . На рисунке 3.2 представлены две точки пересечения прямой  $y = x$  и функции  $x = f(x)$ .

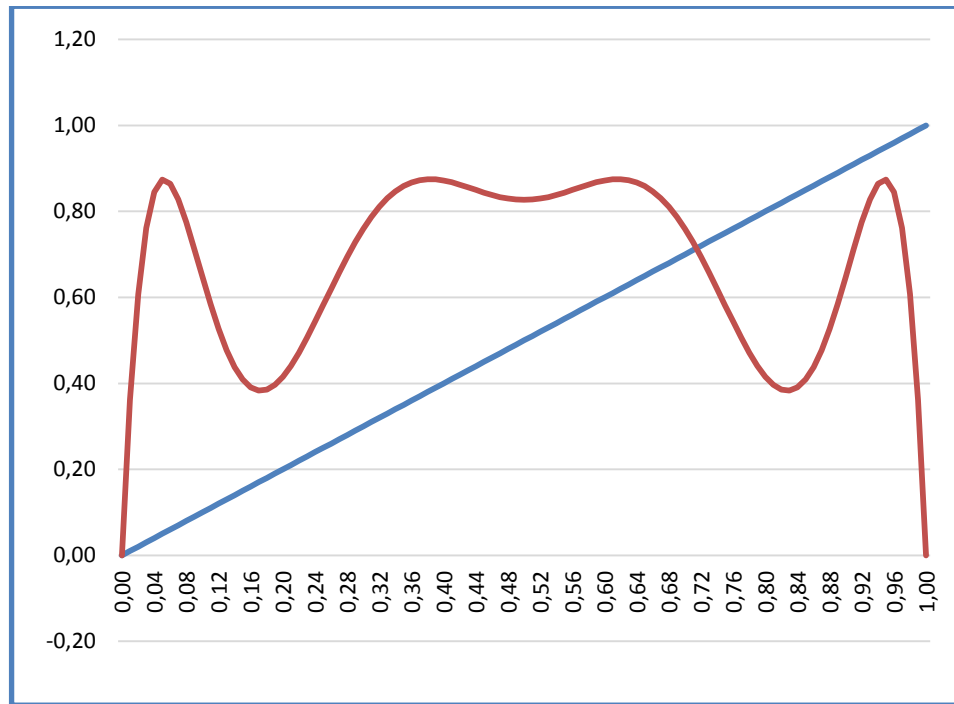


Рисунок 3.2. График функции  $f(x)$  при  $r=3,5$

Оба этих решения  $x=0$ ,  $x=0,714$  мы получаем из уравнения

$$x^* = x^*r(1 - x^*). \quad (3.7)$$

Неподвижная точка или точка равновесия может быть как устойчивой так и неустойчивой. Иначе говоря, значения точки  $x_n$  могут как приближаться к точке  $x^*$ , так и постепенно удаляться от нее. Устойчивость описанного процесса (3.5) напрямую зависит от угла наклона кривой  $f(x)$  в стационарной точке. Если угол наклона прямой с осью не превышает по модулю  $45^\circ$ , то неподвижная точка будет являться устойчивой. Это означает также, что производная функции  $f(x)$  меньше единицы по модулю для устойчивой неподвижной точки. Учитывая, что производная  $f(x)$  равна

$$\frac{df}{dx} = r(1 - 2x),$$

получим, что неподвижная точка обязательно становится неустойчивой при  $r = \pm \frac{1}{|1-2x^*|}$ . Таким значением является  $r=3,8$ , при котором проявляется новая бифуркация, то есть мы получили удвоение решения. Неподвижные точки в данном случае определяются уравнением

$$x^* = f(f(x^*)), \quad \text{или}$$



$$x^* = r^2 x^* (1 - x^*) (1 - r x^* (1 - x^*)) \quad (3.8)$$

На рисунке 3.3 представлен график функции  $f(f(x))$ .

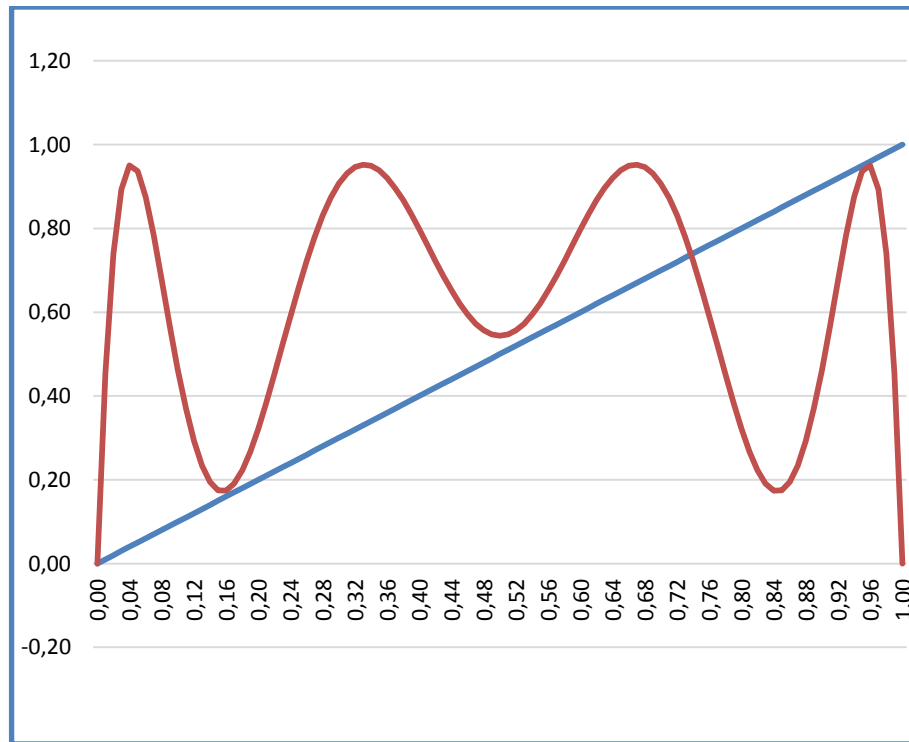


Рисунок 3.3. График функции  $f(f(x))$  при  $r=3,8$ .

В этом случае мы имеем четыре точки пересечения прямой  $y = x$  и функции  $f(f(x))$ :  $x=0$ ,  $x=0,168$ ,  $x=0,747$ ,  $x=0,962$ , а следовательно, четыре неподвижных точки, две из которых являются устойчивыми. Эти четыре точки являются корнями алгебраического уравнения четвертого порядка (3.8).

Следующим значением, при котором появится еще одна бифуркация является  $r=3.9$ , следовательно, решение будет удвоено еще раз. Неподвижные точки в этом случае определяются уравнением

$$x^* = f(f(f(x^*))), \quad \text{или}$$

$$x^* = r^3 x^* (1 - x^*) (1 - r^2 x^* (1 - x^*) (1 - r x^* (1 - x^*))) (1 - r x^* (1 - x^*)) \quad (3.9)$$

Решения:  $x=0$ ,  $x=0,132$ ,  $x=0,180$ ,  $x=0,448$ ,  $x=0,578$ ,  $x=0,743$ ,  $x=0,951$ ,  $x=0,964$ .

На рис.3.4 представлен график функции  $f(f(f(x)))$ .

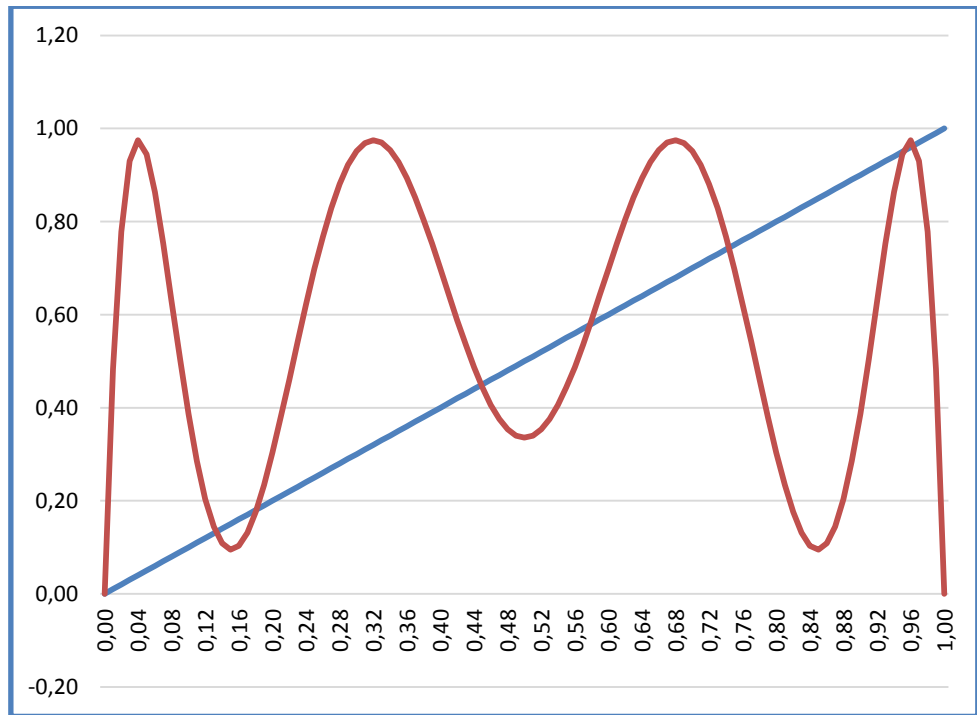


Рисунок 3.4. График функции  $f(f(f(x)))$  при  $r=3,9$

Рассмотрим очередное значение параметра  $r$ , при котором вновь можно проследить эффект бифуркации. Устойчивые точки в данном случае будут определяться следующим уравнением

$$x^* = f(f(f(f(x^*)))), \text{ или}$$

$$x^* = r^4 x^* (1 - x^*) (1 - r^3 x^* (1 - x^*)) (1 - r^2 x^* (1 - x^*)) (1 - r x^* (1 - x^*)) (1 - r^2 x^* (1 - x^*) (1 - r x^* (1 - x^*))) (1 - r x^* (1 - x^*)) \quad (3.10)$$

Значения  $x$ :  $x=0$ ,  $x=0,039$ ,  $x=0,042$ ,  $x=0,130$ ,  $x=0,170$ ,  $x=0,281$ ,  $x=0,358$ ,  $x=0,460$ ,  $x=0,559$ ,  $x=0,641$ ,  $x=0,750$ ,  $x=0,810$ ,  $x=0,910$ ,  $x=0,936$ ,  $x=0,987$ ,  $x=0,992$ .

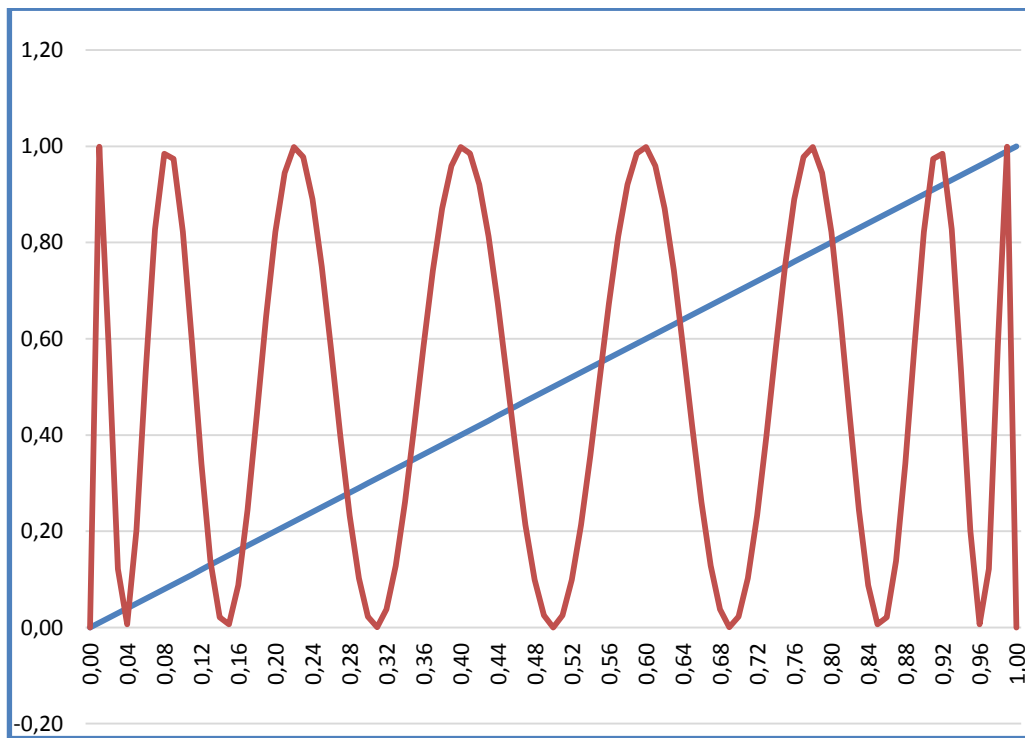


Рисунок 3.5. График функции  $f(f(f(f(x))))$  при  $r=4$

При некотором новом значении вновь произойдет удвоение решения логистического уравнения, и мы будем иметь цикл с периодом все более и более высокого порядка и т.д. Если же производная рассматриваемой функции по модулю в какой-либо точке становится больше 1, неподвижная точка расщепляется на две и возникает новый устойчивый цикл. Поэтому процесс удвоения периода будет происходить до бесконечности.

Более наглядно процесс удвоения решений уравнения 3.4 при различных значениях  $r$  представлен на рисунке 3.6. Если продолжать исследование, то можно получить классический, представленный во многих источниках, рисунок бифуркационной диаграммы для логистического уравнения (рисунок 3.7).



Рисунок 3.6. Бифуркационная диаграмма функции  $f(x)$  при различных значениях  $r$

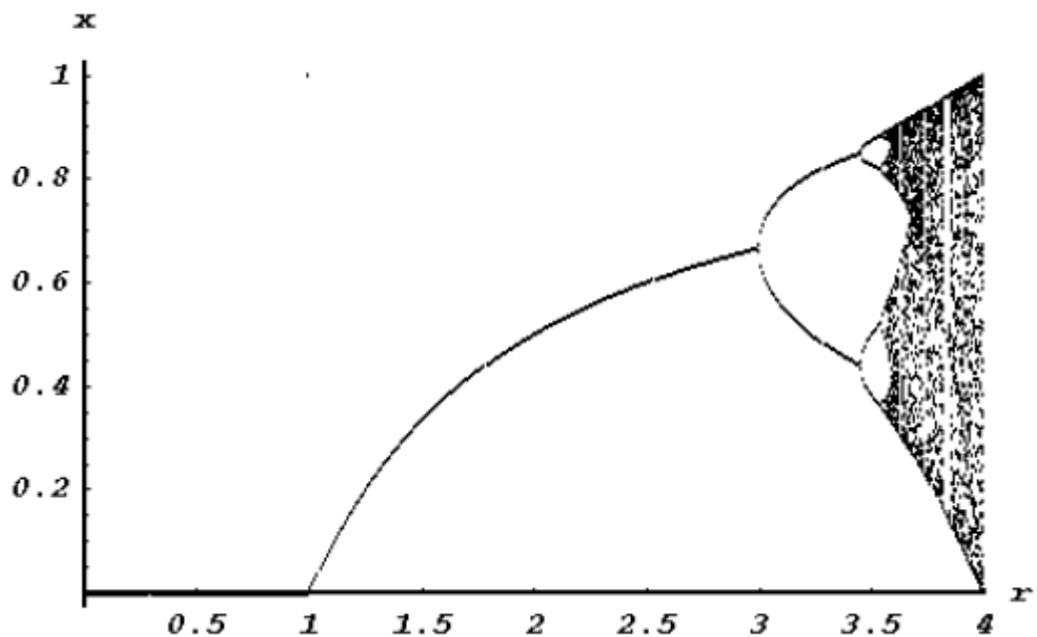


Рисунок 3.7. Бифуркационная диаграмма логистического уравнения

### 3.2. Математическая модель популяции coleoptera Tribolium

Малый мучной хрущак – coleoptera Tribolium – один из наиболее известных видов вредителей хлебных запасов. По некоторым литературным данным, при археологических раскопках жуки данного вида были найдены в

ёмкостях с зерном в захоронениях египетских фараонов шестой династии, живших за 2500 лет до нашей эры. Впервые этот вид был описан Jacquelin du Val в 1868 г.

В пределах России малый мучной хрущак является самым частым поселенцем на мельницах, макаронных фабриках, крупяных и хлебопекарных заводах и мучных складах.

Понимание причин, оказывающих влияние на изменение численности этого вида насекомых очень важно (как, впрочем, и многих других), так как предложения по регулированию численности его популяции может дать влиятельный экономический эффект в обрабатывающей и пищевой промышленности.

Жучок *Tribolium* является классическим экспериментальным объектом, на изучение которого ученые потратили уже более 75 лет.

Жук *Tribolium* имеет три определенных стадии развития: личинки (*larva*), куколки (*pupa*), и непосредственно взрослого насекомого (*adult*). Только что вылупившаяся личинка питается около двух недель (14 дней) до вступления в фазу куколки, которая продолжается приблизительно то же время. Трехфазная модель динамики численности жука, в которой естественно принять за единицу времени две недели, имеет вид:

$$\begin{aligned} L_{t+1} &= bA_t \\ P_{t+1} &= (1 - \eta_t)L_t \\ A_{t+1} &= (1 - \eta_P)P_t + (1 - \eta_a)A_t \dots\dots\dots \end{aligned} \tag{3.1}$$

где  $b$  – коэффициент рождаемости (количество отложенных личинок одним взрослым насекомым за единицу времени),  $\eta_t, \eta_P, \eta_a$  – коэффициенты смертности личинок, куколок и взрослых особей (соответственно отношение числа умерших особей за единицу времени к общему числу).

Система (3.1) линейна. Единственная неподвижная точка – начало координат, будет неустойчива, если  $b > 1$ .

Однако в реальности динамика популяции жука *Tribolium* имеет особенность, которая вносит существенные изменения в рассматриваемую модель. Дело в том, что когда популяция жуков достигает некоторой плотности, взрослые особи начинают поедать куколок и отложенные яйца (eggs) (будущие личинки), сами личинки так же поедают яйца. С учетом этих обстоятельств исходная модель (3.1) приобретает вид

$$\begin{aligned} L_{t+1} &= bA_t \exp(-c_{ea}A_t - c_{el}L_t) \\ P_{t+1} &= (1 - \eta_l)L_t \\ A_{t+1} &= (1 - \eta_p)P_t \exp(-c_{pa}A_t) + (1 - \eta_a)A_t, \end{aligned} \quad (3.2)$$

где параметры  $c_{ea}$ ,  $c_{el}$ ,  $c_{pa}$  описывают эффект каннибализма.

Экспериментальные данные численности популяции coleoptera *Tribolium* были получены в ходе экспериментов в лаборатории патологии насекомых института систематики и экологии животных сибирского отделения Российской академии наук. Были проведены 13 экспериментов с культурами coleoptera *Tribolium* с одинаковыми во всех 13 случаях начальным количеством личинок, куколок и взрослых особей. Каждая культура содержалась в колбе с питательной смесью. Через каждые 2 недели содержимое колбы пересчитывалось (кроме яиц, так как их пересчитать не представляется возможным) и целиком, включая яйца, помещалось в новую питательную среду. Это повторялось 19 раз. С четырьмя из 13 культур не производили больше ни каких действий (контрольная группа), а в 9 оставшихся (разбитых на 3 группы) вносились в конце 10 недели демографические изменения: в первой группе добавлено по 100 взрослых особей; во второй группе изъяты все взрослые особи; в третьей группе оставлены только взрослые особи.

В ходе популяционных экспериментов и наблюдений были найдены значения параметров:

$$\begin{aligned} c_{el} &= 0.012, \quad c_{ea} = 0.009, \quad c_{pa} = 0.004, \quad \eta_l = 0.267, \quad \eta_p = 0, \quad \eta_a = 0.0036, \\ b &= 7.48. \end{aligned}$$

Эффект разрушения естественной динамики может быть вызван искусственным изменением одного из параметров, в данном случае наиболее удобно оперировать коэффициентом смертности взрослых особей  $\eta_a$ . На рисунке 3.1 приведена бифуркационная диаграмма системы (3.2), где отражена зависимость асимптотической численности личинок от величины коэффициента смертности взрослых особей.

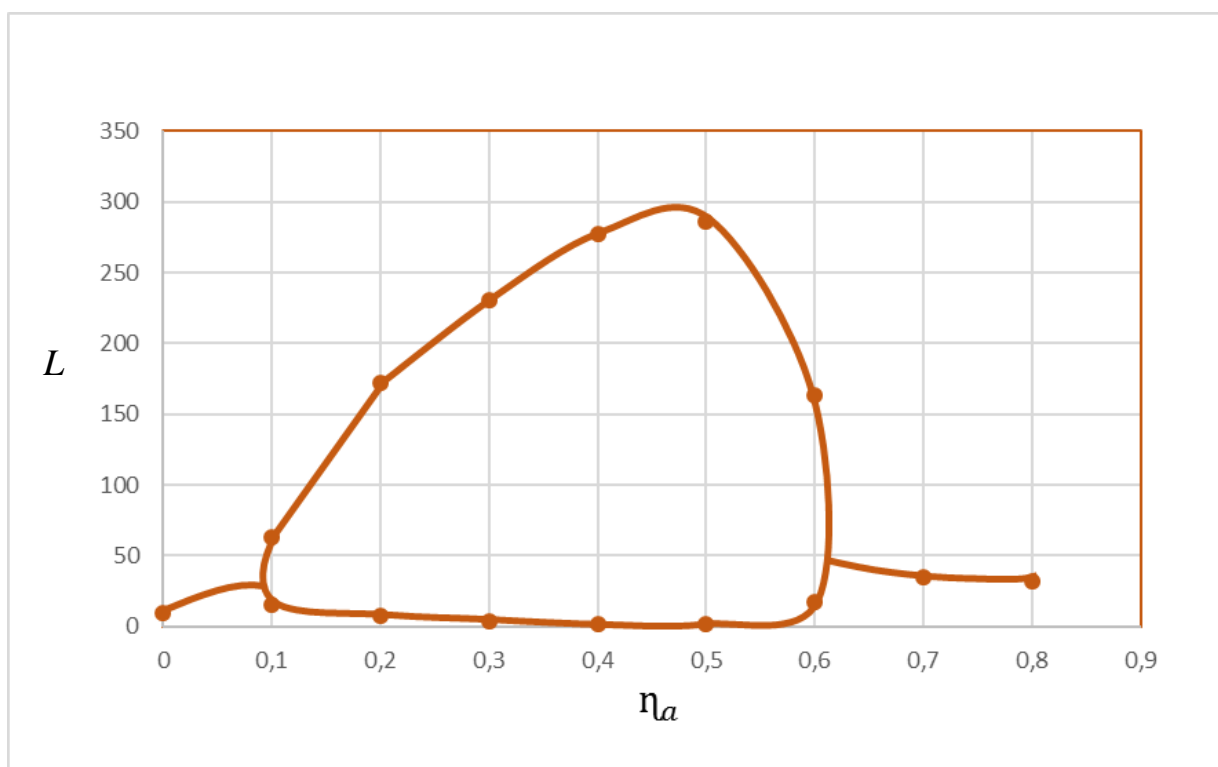


Рисунок 3.1. Бифуркационная диаграмма модели (3.2).

Бифуркационный параметр – коэффициент смертности взрослых особей. Для относительно низких коэффициентов смертности численность личинок приходит в стационарное состояние (неподвижную точку). При  $\eta_a > 0,1$  существует устойчивый цикл периода два, когда численность личинок колеблется между двумя значительно различными величинами. Это явление широко известно в популяционной биологии и носит название вспышек численности. Низкая численность приводит к избытку пищи и значительному росту популяции на следующей стадии. В этой точке появляются ограничения роста (для рассматриваемой нами системы – каннибализм) с последующим уменьшением популяции. При  $\eta_a > 0,6$  цикл исчезает, остается

единственная устойчивая неподвижная точка. Для очень высоких значений коэффициента смертности имеет сложное неперiodическое поведение.



## Заключение

Таким образом, цель выпускной работы – провести обзор и анализ существующих моделей динамики численности популяций, исследовать математический аппарат построения моделей, изучить эффект бифуркации, построить и провести анализ модели численности популяции coleoptera *Tribolium* достигнута и решены следующие задачи:

1. Проведен обзор и анализ развития моделей динамики численности популяции. Обоснование актуальности и значимости исследования.
2. Изучены особенности эффекта бифуркации при построении модели динамической системы с дискретным временем.
3. Проведен более детальный анализ эффекта бифуркации, рассмотрено удвоение периода бифуркации и построена модель динамики численности популяции coleoptera *Tribolium*.