Лекція 2. Моделювання взаємодії біологічних видів.

§1. Модель Вольтерра «хижак – жертва»

Стосунки з умовною характеристикою «хижак – жертва» є найістотнішими для функціонування екосистем. В основу відповідної моделі покладені «ідеалізовані» уявлення про характер внутрішньо- та міжвидових стосунків у спільноті, що складається з виду «хижак» і виду «жертва»:

1) за умови відсутності хижака жертва розвивається експоненціально;
2) за умови відсутності жертви хижак експоненціально вимирає;
3) сумарна кількість біомаси жертв, що споживається популяцією хижака за одиницю часу, лінійно залежить від густини популяції жертви та від щільності популяції хижака;
4) біомаса жертви, що споживається хижаком, перетворюється на його біомасу з певним коефіцієнтом;
5) будь-які додаткові фактори, що впливають на динаміку популяції жертви та хижака, відсутні.

За цих припущень дана модель може бути описана у наступному вигляді:

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy = x(\varepsilon_1 - \gamma_1 y), \\ \dfrac{dy}{dt} = -\varepsilon_2 y + \gamma_2 xy = y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 x), \end{cases} \qquad (1)$$

де x – густина популяції жертви, y – густина популяції хижака, ε_1 – швидкість розмноження жертви за відсутності хижака, ε_2 – природна смертність хижака, γ_1 – питома швидкість споживання хижаком жертви за одиничної густини обох популяцій, γ_2 – коефіцієнт перетворення біомаси жертви, що була спожита хижаком, на його біомасу.

Для знаходження рівноваги системи (1) потрібно розв’язати систему алгебраїчних рівнянь

$$\begin{cases} x(\varepsilon_1 - \gamma_1 y) = 0, \\ y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 x) = 0, \end{cases} \qquad (2)$$

з якої маємо

$$x_1^* = 0, y_1^* = 0,$$

$$x_2^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, y_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}.$$

Проаналізуємо знайдені стани рівноваги на стабільність. Для цього лінеаризуємо систему (1) в околі кожної із стаціонарних точок. Запишемо спочатку в загальному вигляді

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 y^*)(x - x^*) - \gamma_1 x^*(y - y^*), \\ \dfrac{dy}{dt} = \gamma_2 y^*(x - x^*) + (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x^*)(y - y^*), \end{cases} \qquad (3)$$

Матриця коефіцієнтів системи (3)

$$A = \begin{pmatrix} (\varepsilon_1 - \gamma_1 y^*) & -\gamma_1 x^* \\ \gamma_2 y^* & (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x^*) \end{pmatrix}$$

Для першої точки $x_1^* = 0, y_1^* = 0$ маємо

$$A = \begin{pmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{pmatrix}$$

Характеристичне рівняння $\det(A - \lambda E) = 0$ матиме вигляд

$$\begin{vmatrix} \varepsilon_1 - \lambda & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 - \lambda \end{vmatrix} = (\varepsilon_1 - \lambda)(-\varepsilon_2 - \lambda) = 0$$

Звідси маємо $\lambda_1 = \varepsilon_1, \lambda_2 = -\varepsilon_2$. Особлива точка сідло, нестійка рівноважна точка.

Для другої точки $x_2^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, y_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$ маємо

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\gamma_1}{\gamma_2}\varepsilon_2 \\ \frac{\gamma_2}{\gamma_1}\varepsilon_1 & 0 \end{pmatrix}$$

Тоді характеристичне рівняння $\det(A - \lambda E) = 0$ матиме вигляд

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -\frac{\gamma_1}{\gamma_2}\varepsilon_2 \\ \frac{\gamma_2}{\gamma_1}\varepsilon_1 & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + \varepsilon_1\varepsilon_2 = 0$$

Звідси маємо $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}, \quad Re\lambda_{1,2} = 0.$

Особлива точка центр. Маємо нескінченну сім’ю концентричних замкнених кривих.

§2. Модель Лоткі-Вольтерра, «хижак – жертва» з врахуванням внутрішньовидової конкуренції серед жертв.

Як зазначалось вище, модель Вольтерра має певні недоліки. Наприклад, за відсутності хижаків чисельність жертви може необмежено зростати. Насправді цього не відбувається завдяки конкуренції всередині популяції. Модель Лоткі-Вольтерра пропонує враховувати внутрішньовидову конкуренцію серед жертв:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(\varepsilon_1 - \gamma_1 y - \beta x), \\ \frac{dy}{dt} = y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 x), \end{cases} \qquad (1)$$

де β – коефіцієнт внутрішньовидової конкуренції серед жертв

Система (1) має три рівноважні точки:

$$\begin{cases} x(\varepsilon_1 - \gamma_1 y - \beta x) = 0, \\ y(-\varepsilon_2 + \gamma_2 x) = 0, \end{cases} \qquad (2)$$

$$x_1^* = 0, y_1^* = 0,$$

$$x_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\beta}, y_2^* = 0,$$

$$x_3^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, y_3^* = \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \beta\varepsilon_2}{\gamma_1\gamma_2}.$$

Проаналізуємо знайдені стани рівноваги на стабільність. Для цього лінеаризуємо систему (1) в околі кожної із стаціонарних точок.

Запишемо спочатку в загальному вигляді

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 y^* - 2\beta x^*)(x - x^*) - \gamma_1 x^*(y - y^*), \\ \dfrac{dy}{dt} = \gamma_2 y^*(x - x^*) + (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x^*)(y - y^*), \end{cases} \qquad (3)$$

Матриця коефіцієнтів системи (3)

$$A = \begin{pmatrix} (\varepsilon_1 - \gamma_1 y^* - 2\beta x^*) & -\gamma_1 x^* \\ \gamma_2 y^* & (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x^*) \end{pmatrix}$$

Для першої точки $x_1^* = 0, y_1^* = 0$ результат дослідження такий як для моделі Вольтерра.

Для другої точки $x_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\beta}, y_2^* = 0$ маємо

$$A = \begin{pmatrix} -\varepsilon_1 & -\dfrac{\gamma_1}{\beta}\varepsilon_1 \\ 0 & -\varepsilon_2 + \dfrac{\gamma_2}{\beta}\varepsilon_1 \end{pmatrix}$$

Тоді характеристичне рівняння $\det(A - \lambda E) = 0$ матиме вигляд

$$\begin{vmatrix} -\varepsilon_1 - \lambda & -\dfrac{\gamma_1}{\beta}\varepsilon_1 \\ 0 & -\varepsilon_2 + \dfrac{\gamma_2}{\beta}\varepsilon_1 - \lambda \end{vmatrix} = (-\varepsilon_1 - \lambda)\left(-\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2}{\beta}\varepsilon_1 - \lambda\right) = 0$$

Звідси маємо

$$\lambda_1 = -\varepsilon_1 < 0, \quad \lambda_2 = \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \beta\varepsilon_2}{\beta} > 0 \quad \text{в силу додатності } y_3^*.$$

Особлива точка – сідло. Отже, друга стаціонарна точка є нестійкою.

Розглянемо третій випадок. Для стаціонарної точки $x_3^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, y_3^* = \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \beta\varepsilon_2}{\gamma_1\gamma_2}$ маємо

$$A = \begin{pmatrix} -\frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2} & -\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} \\ \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta}{\gamma_1} & 0 \end{pmatrix}$$

Тоді характеристичне рівняння $\det(A - \lambda E) = 0$ матиме вигляд

$$\begin{vmatrix} -\frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2} - \lambda & -\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} \\ \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta}{\gamma_1} & -\lambda \end{vmatrix} = (-\lambda)\left(-\frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2} - \lambda\right) + \frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2}\left(\frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta}{\gamma_1}\right) = \lambda^2 + \frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2}\lambda + \frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta)}{\gamma_2} = 0.$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}\left(-\frac{\varepsilon_2\beta}{\gamma_2} \pm \sqrt{\frac{\varepsilon_2^2\beta^2}{\gamma_2^2} - 4\frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2\beta)}{\gamma_2}}\right).$$

Все залежить від знаку дискримінанту *D*.

Якщо $D<0$, отримаємо стійкий фокус, якщо $D \geq 0$ – стійкий вузол.