

Model Lotki-Volterry oraz jego modyfikacja - badanie zachowania rozwiązań

Alicja Wiączkowska

styczeń 2024

1 Wstęp

W niniejszym projekcie przeprowadzono analizę rozwiązań modelu drapieżnik - ofiara oraz zilustrowano symulacją, na której podstawie porównano algorytmy numerycznie generujące trajektorie. Następnie stworzono modyfikację modelu polegającą na wprowadzeniu dodatkowej populacji ofiar i przeprowadzono analizę rozwiązań popartą symulacją dla wybranych parametrów.

2 Model Lotki - Volterry [1][4][6]

2.1 Geneza

Model został zaproponowany w roku 1926 przez Vito Volterrę na podstawie obserwacji populacji ryb w Adriatyku. Inspiracją do zajęcia się tym zagadnieniem był pozorny paradoks, gdy po II wojnie światowej zaobserwowano wzrost populacji ryb drapieżników. Był to nieoczywisty wynik, ponieważ spodziewano się zmniejszenia wszystkich populacji przez wieloletnie działanie wojenne rozgrywające się również na wodach. Ten sam układ równań niezależnie został wprowadzony przez chemika Alfreda Lotkę w roku 1920 jako model łańcucha reakcji biochemicznych.

2.2 Założenia

1. Populacja ofiar ma nieograniczony dostęp do pożywienia. Współczynnik rozrodu jest stały i niezaburzony.
2. Pożywienie populacji drapieżników stanowi wyłącznie populacja ofiar. Rozród zależy proporcjonalnie od ilości pożywienia, czyli od wielkości populacji ofiar.
3. Ofiary umierają tylko w wyniku polowania. Ich śmiertelność zależy proporcjonalnie od wielkości populacji drapieżników.
4. Drapieżniki umierają śmiercią naturalną ze stałym współczynnikiem śmiertelności.

2.3 Wzór

$$\begin{cases} V'(t) &= [a - bP(t)] \cdot V(t) \\ P'(t) &= [cV(t) - d] \cdot P(t) \end{cases}$$

Oznaczenia:

- V - wielkość populacji ofiar
- P - wielkość populacji drapieżników
- $a > 0$ - współczynnik rozrodu populacji ofiar (jak w przypadku prawa Malthusa)
- $b > 0$ - współczynnik sukcesu polowania przy spotkaniu drapieżnika z ofiarą
- $c > 0$ - współczynnik rozrodu drapieżników
- $d > 0$ - współczynnik śmiertelności drapieżników

2.4 Rozwiązania

Zauważmy że funkcje $f_1(V, P) = (a - b \cdot P) \cdot V$ oraz $f_2(V, P) = (c \cdot V - d) \cdot P$ są klasy $C^1(\mathbf{R}^2)$, zatem z tw. Picarda - Lindelofa otrzymujemy jednoznaczność oraz lokalne istnienie rozwiązań.

GLOBALNOŚĆ ROZWIĄZAŃ

Pokażmy teraz, że rozwiązania układu Lotki-Volterry są globalne, a więc istnieją dla wszystkich $t > 0$.

Założmy nie wprost, że rozwiązanie istnieje tylko na odcinku $[0, T_{max})$, gdzie T_{max} jest maksymalną długością przedziału.

Jak później zostanie pokazane, na osiach układu współrzędnych znajdują trajektorie będące rozwiązaniami modelu Malthusa - rozwiązania te są zatem globalne.

Z jednoznaczności rozwiązań wiadomo, że rozwiązanie startujące w pierwszej ćwiartce układu współrzędnych pozostaje w niej.

Rozpatrujemy $V_0 > 0$ i $P_0 > 0$, zatem zawsze $V(t) > 0$ i $P(t) > 0$.

Oszacujmy pochodne z góry.

Zachodzi równość $V'(t) = aV(t) - bP(t)V(t)$, gdzie $a, b > 0$, więc otrzymujemy nierówność

$$\begin{aligned} V'(t) &< aV(t) \quad / \cdot e^{-at} \\ V'(t) \cdot e^{-at} &< aV(t) \cdot e^{-at} \\ V'(t) \cdot e^{-at} + V(t) \cdot (-ae^{-at}) &< 0 \\ \frac{d}{dt}(V(t) \cdot e^{-at}) &< 0 \quad / \int_0^t \end{aligned}$$

odcałkowując dostajemy

$$\begin{aligned} \int_0^t \frac{d}{d\tau}(V(\tau) \cdot e^{-a\tau}) &< \int_0^t 0 \, d\tau \\ V(t) \cdot e^{-at} - V_0 &< 0 \\ V(t) \cdot e^{-at} &< V_0 \end{aligned}$$

Dla dowolnego $t \in (0, T_{max})$ zachodzi zatem nierówność

$$V(t) < V_0 \cdot e^{at} \leq V_0 \cdot e^{aT_{max}} := V_{max}$$

Podobnie dla populacji drapieżników mamy $P'(t) = cV(t)P(t) - dP(t)$ gdzie $c, d > 0$, czyli zachodzi nierówność

$$\begin{aligned} P'(t) &< cV_{max} \cdot P(t) \quad / \cdot e^{-cV_{max}t} \\ P'(t) \cdot e^{-cV_{max}t} + (-cV_{max} \cdot e^{-cV_{max}t}) \cdot P(t) &< 0 \\ \frac{d}{dt}(P(t) \cdot e^{-cV_{max}t}) &< 0 \quad / \int_0^t \\ P(t) \cdot e^{-cV_{max}t} - P_0 &< 0 \end{aligned}$$

Dla dowolnego $t \in (0, T_{max})$ zachodzi zatem nierówność

$$P(t) < P_0 \cdot e^{cV_{max}t} \leq P_0 \cdot e^{cV_{max}T_{max}} := P_{max}$$

Z kolei szacując pochodne od dołu otrzymamy

$$V'(t) > -bP(t)V(t) \geq -bP_{max}V_{max}$$

oraz

$$P'(t) > -dP(t) \geq -dP_{max}$$

Funkcje V i P są ograniczone i mają ograniczone pochodne na przedziale $(0, T_{max}]$, z czego wynika istnienie granic $\lim_{t \rightarrow T_{max}} V(t) := G_V$ i $\lim_{t \rightarrow T_{max}} P(t) := G_P$

Ale wtedy z twierdzenia o przedłużaniu rozwiązanie istnieje na przedziale domkniętym $[0, T_{max}]$. Mając punkt T_{max} korzystając z tw. Picarda-Lindelofa możemy przedłużyć rozwiązanie do $[0, T_{max} + \alpha]$, dla pewnego $\alpha > 0$. Uzyskujemy sprzeczność z założeniem, że T_{max} jest maksymalną długością przedziału, na którym istnieje rozwiązanie.

Rozwiązania są zatem globalne, $t \in [0, \infty)$.

ROZWIĄZANIA STACJONARNE I ICH STABILNOŚĆ

Pierwszym krokiem jest znalezienie rozwiązań stacjonarnych. Spełniają one poniższy układ

$$\begin{cases} 0 &= [a - bP(t)] \cdot V(t) \\ 0 &= [cV(t) - d] \cdot P(t) \end{cases}$$

Ma on rozwiązania stacjonarne:

- Punkt $(V, P) = (0, 0)$ odpowiadający sytuacji, w której nie ma żadnych osobników w populacji ofiar ani drapieżników. Oczywistym następstwem jest brak rozwoju obu populacji.

Macierz linearizacji ma postać:

$$\begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

Wartości własne są liczbami rzeczywistymi różnych znaków, co oznacza, że badany punkt jest siodłem.

- Punkt $(V, P) = (\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$ co odpowiada sytuacji równowagi, w której ofiar jest dokładnie tyle, by utrzymać populację drapieżników, jednak nie dość dużo by pozwolić na jej wzrost. Z kolei ilość drapieżników nie pozwala na spadek liczby ofiar.

Aby zlinearyzować układ należy dokonać translacji układu równań o wektor $(-\frac{d}{c}, -\frac{a}{b})$ i zbadać punkt $(0, 0)$.

Oznaczmy nowe zmienne $\tilde{V} := V - \frac{d}{c}$ oraz $\tilde{P} := P - \frac{a}{b}$

$$\begin{cases} \tilde{V}'(t) &= \left[a - b \left(\tilde{P}(t) + \frac{a}{b} \right) \right] \cdot \left(\tilde{V}(t) + \frac{d}{c} \right) \\ \tilde{P}'(t) &= \left[c \left(\tilde{V}(t) + \frac{d}{c} \right) - d \right] \cdot \left(\tilde{P}(t) + \frac{a}{b} \right) \end{cases}$$

Macierz linearizacji jest postaci:

$$\begin{pmatrix} 0 & -\frac{bd}{c} \\ \frac{cd}{b} & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} i\frac{b}{c} & -i\frac{b}{c} \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} id & 0 \\ 0 & -id \end{pmatrix} \begin{pmatrix} i\frac{b}{c} & -i\frac{b}{c} \\ 1 & 1 \end{pmatrix}^{-1}$$

Obie wartości własne są liczbami urojonymi o zerowej części rzeczywistej, zatem dla układu zlinearyzowanego badany punkt jest środkiem, co nie daje żadnej informacji o zachowaniu układu nieliniowego.

ROZWIĄZANIA NA OSIACH UKŁADU WSPÓŁRZĘDNYCH

Zauważmy też, że oś $(V, 0)$ jest trajektorią, ponieważ przy braku drapieżników populacja ofiar rozwija się zgodnie z modelem Malthusa:

$$V'(t) = a \cdot V(t)$$

Zatem liczebność ofiar rośnie wykładniczo

$$V(t) = V_0 \cdot e^{at}$$

Podobnie przy braku ofiar oś (0,P) jest trajektorią, bowiem zachodzi równość

$$\begin{aligned} P'(t) &= -d \cdot P(t) \\ \frac{P'(t)}{P(t)} &= -d \end{aligned}$$

całkując obie strony równości otrzymujemy

$$\begin{aligned} \int_0^t \frac{P'(s)}{P(s)} ds &= \int_0^t -d ds \\ \ln(P(t)) - \ln(P_0) &= -d \cdot t \\ P(t) &= P_0 \cdot e^{-d \cdot t} \end{aligned}$$

W tym przypadku populacja drapieżników maleje wykładniczo.

Oczywiście rozwiązania na osiach układu współrzędnych są globalne.

Z tych wstępnych rozważań i faktu nieprzecinania się trajektorii rozwiązań wynika, iż przy ściśle dodatnich warunkach początkowych $V_0 > 0$ i $P_0 > 0$ rozwiązania pozostają w pierwszej ćwiartce układu współrzędnych, tzn. zachodzi $V(t) > 0$ oraz $P(t) > 0$ dla każdego $t > 0$.

SZUKANIE INNYCH ROZWIĄZAŃ

Rozwiązania można znaleźć przy pomocy tzw. **całki pierwszej**[\[2\]](#) sprowadzając układ do równania o zmiennych rozdzielonych.

$$\begin{aligned} \begin{cases} V'(t) &= [a - bP(t)] \cdot V(t) & / \cdot c \\ P'(t) &= [cV(t) - d] \cdot P(t) & / \cdot b \end{cases} & \begin{cases} V'(t) &= [a - bP(t)] \cdot V(t) & / \cdot \frac{d}{V(t)} \\ P'(t) &= [cV(t) - d] \cdot P(t) & / \cdot \frac{a}{P(t)} \end{cases} \\ \begin{cases} cV'(t) &= acV(t) - bcV(t)P(t) \\ bP'(t) &= -bdP(t) + bcV(t)P(t) \end{cases} & \begin{cases} \frac{dV'(t)}{V(t)} &= ad - bdP(t) \\ \frac{aP'(t)}{P(t)} &= -ad + acV(t) \end{cases} \end{aligned}$$

Dodając układ stronami otrzymujemy

$cV'(t) + bP'(t) = acV(t) - bdP(t)$, $d \frac{V'(t)}{V(t)} + a \frac{P'(t)}{P(t)} = acV(t) - bdP(t)$ Zatem zachodzi równość

$$cV'(t) + bP'(t) = d \frac{V'(t)}{V(t)} + a \frac{P'(t)}{P(t)}$$

Odcałkowując otrzymujemy

$$cV(t) + bP(t) = d \ln(V(t)) + a \ln(P(t)) + C_1$$

A przenosząc wszystko do wykładnika e dostajemy

$$\begin{aligned} e^{cV(t)} e^{bP(t)} &= V(t)^d \cdot P(t)^a \cdot C_2 \\ \frac{V(t)^d \cdot P(t)^a}{e^{cV(t)} e^{bP(t)}} &= C \end{aligned}$$

Zatem funkcja

$$U(V, P) := \frac{V^d \cdot P^a}{e^{cV} e^{bP}}$$

jest całką pierwszą tego układu równań, czyli funkcją, która przybiera stałą wartość na trajektoriach rozwiązań.

Zbadajmy jej ekstrema obliczając pochodne cząstkowe.

$$\frac{\partial}{\partial V}U(V, P) = \frac{V^{d-1} \cdot P^a}{e^{cV} e^{bP}} \cdot (d - cV)$$

Zauważmy, że $\frac{V^{d-1} \cdot P^a}{e^{cV} e^{bP}}$ przyjmuje tylko wartości dodatnie, a $(d - cV)$ jest malejącą funkcją liniową z miejscem zerowym w punkcie $V = \frac{d}{c}$.

Podobnie obliczając

$$\frac{\partial}{\partial P}U(V, P) = \frac{V^d \cdot P^{a-1}}{e^{cV} e^{bP}} \cdot (a - bP),$$

można zauważyć, że wyrażenie $\frac{V^d \cdot P^{a-1}}{e^{cV} e^{bP}}$ jest zawsze dodatnie, natomiast $(a - bP)$ jest malejącą funkcją liniową z miejscem zerowym w punkcie $P = \frac{a}{b}$.

Z tego powodu można stwierdzić, że funkcja U ma globalne maksimum w punkcie $(V, P) = (\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$. Jest to jedyne ekstremum lokalne. Z tego powodu wszystkie rozwiązania, których wartości początkowe znajdują się w pierwszej ćwiartce układu współrzędnych są krzywymi zamkniętymi lub punktem stacjonarnym $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$. Ponieważ pozoimice całki pierwszej są zamknięte i ograniczone, można stwierdzić że rozwiązania są globalne i okresowe.

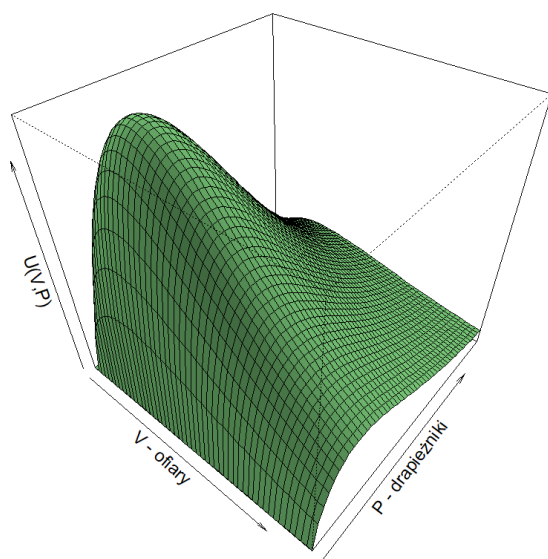
2.5 Symulacje

W symulacjach przyjęto parametry:

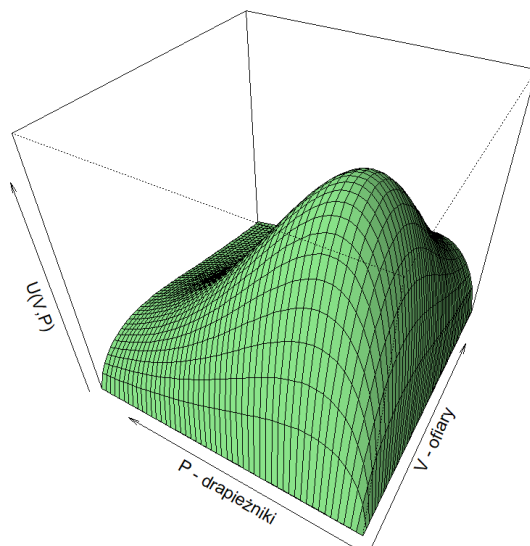
- $a = 0.7$,
- $b = 0.5$,
- $c = 0.4$,
- $d = 0.7$.

Wykres opisanej powyżej całki pierwszej wygląda dla nich następująco:

Wykres całki pierwszej U dla V, P z przedziału $[0, 7]$



Wykres całki pierwszej U dla V, P z przedziału $[0, 7]$



Jak wykazała uprzednia analiza, rozwiązania układu równań są globalne w czasie i okresowe, a trajekto-

nie narysowane w płaszczyźnie (V, P) są krzywymi zamkniętymi. Z powodu zbytniego skomplikowania wzoru do stworzenia wykresu wykorzystuje się algorytmy numeryczne.

Algorytmy zakładają, że przy danych wartościach początkowych $v_0 = V(0)$, $p_0 = P(0)$, kroku h i ilości kroków N oraz układzie równań

$$\begin{cases} V'(t) = f(V, P, t) \\ P'(t) = g(V, P, t) \end{cases}$$

n -ty wyraz ciągu $\{v_k\}_{k=0}^N$ lub $\{p_k\}_{k=0}^N$ odpowiada odpowiednio przybliżonej wartości $V(n \cdot h)$ lub $P(n \cdot h)$. Oczywiście w przypadku układu drapieżnik - ofiara funkcje są równe $f(V, P, t) = (a - bP) \cdot V$ oraz $g(V, P, t) = (cV - d) \cdot P$.

W symulacjach przyjęto oraz wartości początkowe $V(0) = 0.8$, $P(0) = 1.2$ oraz wykonywano $N = 500$ kroków w czasie długości $h = 0.1$.

Ponadto wykonywano $n =$

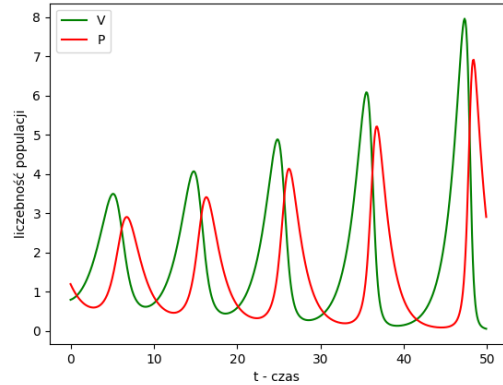
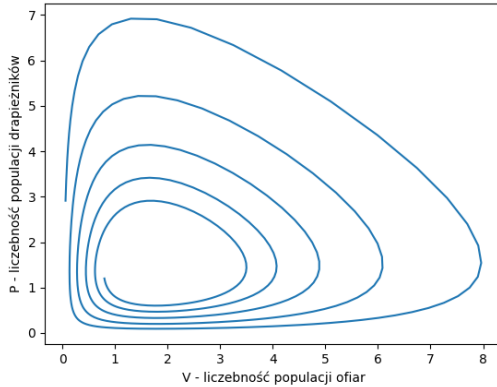
2.5.1 Schemat Eulera (jawny)

Ogólny wzór jest postaci:

$$\begin{aligned} v_{n+1} &= v_n + h \cdot f(v_n, p_n, h \cdot n) \\ p_{n+1} &= p_n + h \cdot g(v_n, p_n, h \cdot n) \end{aligned}$$

co w przypadku układu drapieżnik - ofiara oznacza, że

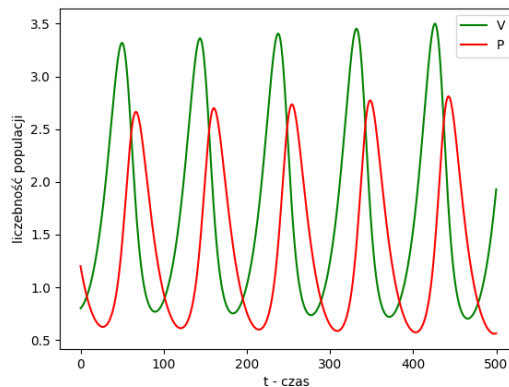
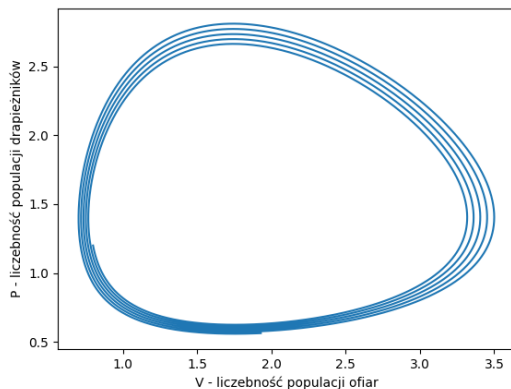
$$\begin{aligned} v_{n+1} &= v_n + h \cdot (a - b \cdot p_n) \cdot v_n \\ p_{n+1} &= p_n + h \cdot (c \cdot v_n - d) \cdot p_n \end{aligned}$$



Jak widać na wykresach, trajektorie obliczone przy pomocy tego schematu nie są krzywymi zamkniętymi, a wraz ze wzrostem czasu rośnie również amplituda rozwiązań okresowych, którą można rozumieć jako odległość od punktu stacjonarnego $(V, P) = (\frac{d}{c}, \frac{a}{b}) = (\frac{7}{4}, \frac{7}{5})$. Otrzymany rezultat nie jest zgodny z rzeczywistym przebiegiem rozwiązań.

Układ Lotki - Volterry jest strukturalnie niestabilny[6][5], przez co schemat Eulera okazał się zbyt słaby numerycznie. Wyznaczane rozwiązania zostawały przenoszone na kolejne, coraz odleglejsze orbity, co skutkowało wzrostem amplitudy.

Po przyjęciu wartości wielkości kroku $h = 0.01$ i wykonaniu ich $n = 5000$, efekt ten jest mniej widoczny, jednak amplituda wahań wciąż rośnie:

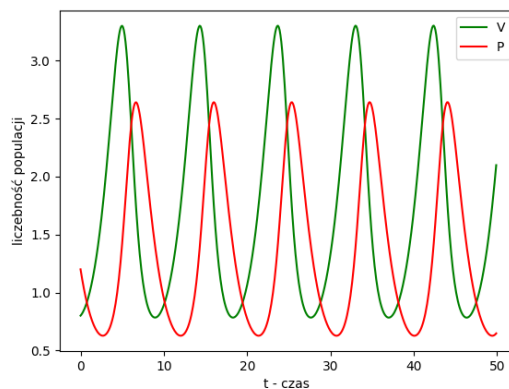
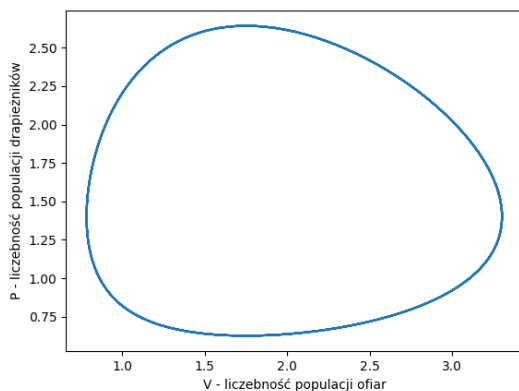


2.5.2 Schemat Rungego-Kutty 2 rzędu

Ogólny wzór jest postaci:

$$\begin{aligned} v_{n+1} &= v_n + h \cdot f\left(v_n + \frac{h}{2} \cdot f(v_n, p_n, t_n), p_n + \frac{h}{2} \cdot g(v_n, p_n, t_n), t_n + \frac{h}{2}\right) \\ p_{n+1} &= p_n + h \cdot g\left(v_n + \frac{h}{2} \cdot f(v_n, p_n, t_n), p_n + \frac{h}{2} \cdot g(v_n, p_n, t_n), t_n + \frac{h}{2}\right) \end{aligned}$$

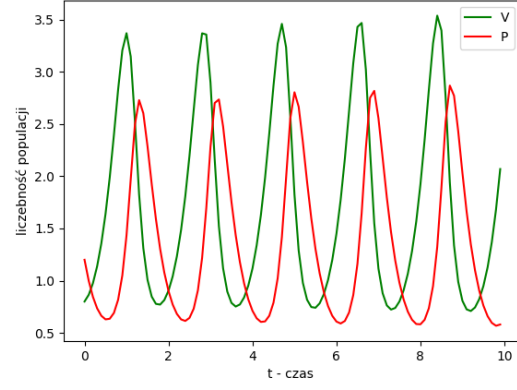
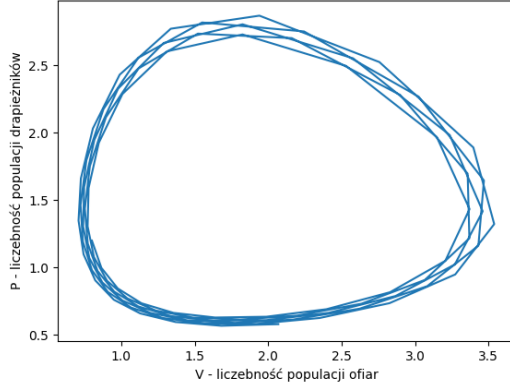
gdzie $t_n = n \cdot h$.



Wykres trajektorii dla schematu Rungego - Kutty 2 rzędu przy $h = 0.1$ oraz $n = 500$ rzeczywiście przypomina krzywą zamkniętą, natomiast oscylacje wydają się mieć stałą amplitudę. Algorytm ten jest niewątpliwie lepszym wyborem niż schemat Eulera.

Z powodu dużej skuteczności, można nieco zmniejszyć liczbę kroków do $n = 100$ oraz zwiększyć krok do $h = 0.5$, a uzyskane rezultaty będą wciąż satysfakcjonujące.

Z powodu relatywnie dużego kroku wyznaczona trajektoria "rozwarstwa się", pozostając jednak w pobliżu odpowiedniej orbity. Amplituda oscylacji nieznacznie wzrasta.



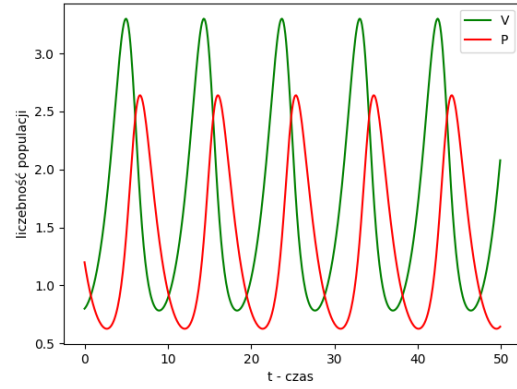
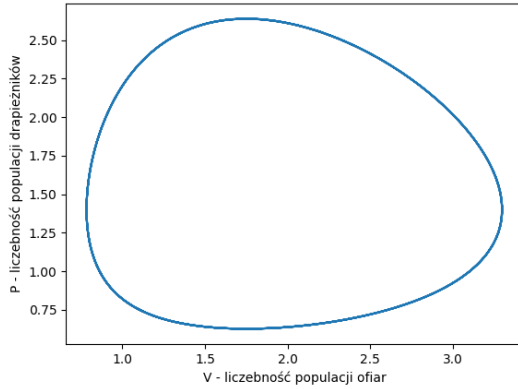
2.5.3 Schemat Rungego-Kutty 4 rzędu

Ogólny wzór jest postaci:

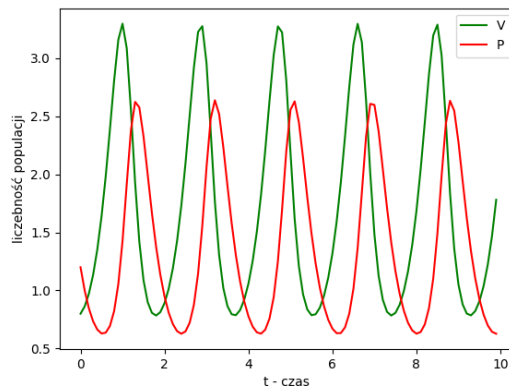
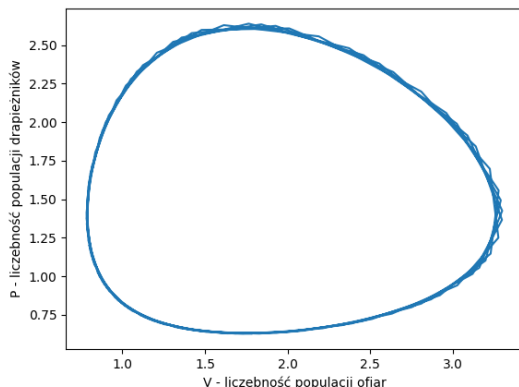
$$\begin{aligned} v_{n+1} &= v_n + \frac{h}{6} \cdot (k_{(1,n)} + 2k_{(2,n)} + 2k_{(3,n)} + k_{(4,n)}) \\ p_{n+1} &= p_n + \frac{h}{6} \cdot (l_{(1,n)} + 2l_{(2,n)} + 2l_{(3,n)} + l_{(4,n)}) \end{aligned}$$

gdzie $t_n = n \cdot h$ oraz:

$$\begin{aligned} k_{(1,n)} &= f(v_n, p_n, t_n) & l_{(1,n)} &= g(v_n, p_n, t_n) \\ k_{(2,n)} &= f(v_n + \frac{h}{2}k_{(1,n)}, p_n + \frac{h}{2}l_{(1,n)}, t_n + \frac{h}{2}) & l_{(2,n)} &= g(v_n + \frac{h}{2}k_{(1,n)}, p_n + \frac{h}{2}l_{(1,n)}, t_n + \frac{h}{2}) \\ k_{(3,n)} &= f(v_n + \frac{h}{2}k_{(2,n)}, p_n + \frac{h}{2}l_{(2,n)}, t_n + \frac{h}{2}) & l_{(3,n)} &= g(v_n + \frac{h}{2}k_{(2,n)}, p_n + \frac{h}{2}l_{(2,n)}, t_n + \frac{h}{2}) \\ k_{(4,n)} &= f(v_n + h \cdot k_{(3,n)}, p_n + h \cdot l_{(3,n)}, t_n + h) & l_{(4,n)} &= g(v_n + h \cdot k_{(3,n)}, p_n + h \cdot l_{(3,n)}, t_n + h) \end{aligned}$$



Schemat Rungego - Kutty rzędu 4, który jest jeszcze dokładniejszy niż RK2 tworzy wykres analityczny do uzyskanego poprzednio dla $n = 500$ i $h = 0.1$. Jego skuteczność możemy zaobserwować zmniejszając liczbę kroków do $n = 100$ jak poprzednio.



W przypadku schematu RK4 odchylenie obliczonej trajektorii od właściwej krzywej zamkniętej jest jeszcze mniejsze niż poprzednio. Wykres wielkości populacji w zależności od czasu nie sugeruje zauważalnych różnic w amplitudzie.

2.6 Wady modelu Lotki - Volterry

1. Rozwiązania układu Lotki - Volterry nie są strukturalnie stabilne. Strukturalna stabilność oznacza, że przy niewielkim zaburzeniu pola wektorowego (prawej strony układu) otrzymany układ jest równoważny wyjściowemu, tzn. że istnieje wówczas ciągły homeomorfizm (i mający ciągłą pochodną) przeprowadzający z zachowaniem orientacji trajektorie jednego układu równań na trajektorie drugiego układu. Brak stabilności strukturalnej układu Lotki - Volterry może spowodować że przy zadanych warunkach początkowych małe zaburzenie pola wektorowego przeniesie rozwiązanie na inną orbitę prowadząc m.in. do znaczącej zmiany amplitudy oscylacji, co mogliśmy zaobserwować w przypadku schematu Eulera.
2. Model jest uproszczony i pomija wiele istotnych założeń, m.in. pojemność środowiska, bardziej złożony rozród niż w modelu Malthusa (np. okres dojrzewania osobników, podczas którego nie są zdolne do rozmnażania) lub fakt, że drapieżniki nie polują na ofiary przy każdym spotkaniu z nią (drapieżniki nie zabijają więcej ofiar niż są w stanie zjeść).
3. Model zakłada, że populacja drapieżników żywi się tylko jednym gatunkiem ofiar. W przyrodzie zazwyczaj ta dieta jest bardziej różnorodna.
4. Według modelu wzrost populacji drapieżników poprzedza wzrost populacji ofiar, jednak w przyrodzie zazwyczaj jest obserwowane jest odwrotne zjawisko.

3 Model trzech populacji: 1 gatunek drapieżników - 2 gatunki ofiar

W tej części zajmiemy się modyfikacjami modelu Lotki - Volterry rozszerzając go na trzy populacje.

Poniższy model zakłada istnienie jednej populacji drapieżników żywiących się dwoma gatunkami ofiar. Populacje ofiar na siebie nie oddziałują. Dla uproszczenia założono, że ofiary mają nieograniczony dostęp do pożywienia i przy braku drapieżnika rozmnażają się zgodnie z prawem Malthusa.

Przykładem takiej sytuacji może być układ, w którym ofiarami są ryby i drobne ssaki, a drapieżnikiem jest czapla.

3.1 Założenia

1. Istnieją dwie nie oddziałujące ze sobą populacje ofiar V_1 i V_2 i jedna populacja drapieżników P żywiących się nimi.

2. Populacje ofiar rozmnażają się bez ograniczeń środowiska.
3. Rozród drapieżników jest proporcjonalny do ilości pożywienia.
4. Ofiary umierają tylko w wyniku polowania. Ich śmiertelność zależy proporcjonalnie od wielkości populacji drapieżników.
5. Drapieżniki umierają śmiercią naturalną ze stałym współczynnikiem śmiertelności.

3.2 Wzór

$$\begin{cases} V_1'(t) &= [a_1 - b_1 P(t)] \cdot V_1(t) \\ V_2'(t) &= [a_2 - b_2 P(t)] \cdot V_2(t) \\ P'(t) &= [c_1 V_1(t) + c_2 V_2(t) - d] \cdot P(t) \end{cases}$$

Oznaczenia:

- V_1, V_2 - wielkości populacji ofiar
- P - wielkość populacji drapieżników
- $a_1, a_2 > 0$ - współczynniki rozrodu populacji ofiar (jak w przypadku prawa Malthusa) odpowiednio dla populacji V_1 i V_2
- $b_1, b_2 > 0$ - współczynniki sukcesów polowania przy spotkaniu drapieżnika z ofiarą odpowiednio dla populacji V_1 i V_2
- $c_1, c_2 > 0$ - współczynniki rozrodu drapieżników zależne odpowiednio od populacji V_1 i V_2
- $d > 0$ - współczynnik śmiertelności drapieżników

3.3 Wstępna analiza rozwiązań

Zauważmy że funkcje $f_1(V_1, V_2, P) = (a_1 - b_1 P) \cdot V_1$, $f_2(V_1, V_2, P) = (a_2 - b_2 P) \cdot V_2$ oraz $f_3(V_1, V_2, P) = (c_1 V_1 + c_2 V_2 - d) \cdot P$ są klasy $C^1(\mathbf{R}^3)$, zatem z tw. Picarda - Lindelofa otrzymujemy jednoznaczność i lokalne istnienie rozwiązań.

GLOBALNOŚĆ ROZWIĄZAŃ

Pokażmy teraz, że rozwiązania układu są globalne, a więc istnieją dla wszystkich $t > 0$. Rozumowanie to będzie analogiczne do tego przeprowadzonego dla standardowego modelu drapieżnik - ofiara.

Założmy nie wprost, że rozwiązanie istnieje tylko na odcinku $[0, T_{max})$, gdzie T_{max} jest maksymalną długością przedziału.

Jak później zostanie pokazane, rozwiązanie mające dodatnie wartości początkowe, cały czas będzie przyjmować wartości dodatnie na każdej współrzędnej, co wynika z istnienia trajektorii w przypadku gdy jedna z populacji ma zerową liczebność.

Rozpatrujemy $V_1(0) > 0$, $V_2(0) > 0$ i $P_0 > 0$, zatem zawsze $V_1(t) > 0$, $V_2(t) > 0$ i $P(t) > 0$.

Oszacujmy pochodne z góry.

Z równości $V'(t) = a_1 V(t) - b_1 P(t) V_1(t)$ otrzymujemy nierówność

$$V_1'(t) < a_1 V_1(t),$$

z której wynika, że dla dowolnego $t \in (0, T_{max})$ zachodzi

$$V_1(t) < V_1(0) \cdot e^{a_1 t} \leq V_1(0) \cdot e^{a_1 T_{max}} := V_{1max}$$

Analogicznie dla populacji V_2 i $t \in (0, T_{max})$ otrzymujemy oszacowanie

$$V_2(t) < V_2(0) \cdot e^{a_2 t} \leq V_2(0) \cdot e^{a_2 T_{max}} := V_{2max}$$

Podobnie dla populacji drapieżników mamy $P'(t) = [c_1 V_1(t) + c_2 V_2(t) - d] \cdot P(t)$ gdzie $c, d > 0$, czyli zachodzi nierówność

$$P'(t) < [c_1 V_{1max} + c_2 V_{2max}] \cdot P(t)$$

Dla czytelności oznaczmy stałą $[c_1 V_{1max} + c_2 V_{2max}] := A$

$$P'(t) < A \cdot P(t) \quad / \cdot e^{-At}$$

$$P'(t) \cdot e^{-At} + (-A \cdot e^{-At}) \cdot P(t) < 0$$

$$\frac{d}{dt}(P(t) \cdot e^{-At}) < 0 \quad / \int_0^t$$

$$P(t) \cdot e^{-At} - P_0 < 0$$

Dla dowolnego $t \in (0, T_{max})$ zachodzi zatem nierówność

$$P(t) < P_0 \cdot e^{At} \leq P_0 \cdot e^{AT_{max}} := P_{max}$$

Z kolei szacując pochodne od dołu otrzymamy

$$V_1'(t) > -b_1 P(t) V_1(t) \geq -b_1 P_{max} V_{1max}$$

$$V_2'(t) > -b_2 P(t) V_2(t) \geq -b_2 P_{max} V_{2max}$$

oraz

$$P'(t) > -d P(t) \geq -d P_{max}$$

Funkcje V_1 , V_2 i P są ograniczone i mają ograniczone pochodne na przedziale $(0, T_{max}]$, z czego wynika istnienie granic $\lim_{t \rightarrow T_{max}} V_1(t) := G_{V1}$, $\lim_{t \rightarrow T_{max}} V_2(t) := G_{V2}$ i $\lim_{t \rightarrow T_{max}} P(t) := G_P$.

Ale wtedy z twierdzenia o przedłużaniu rozwiązania istnieje na przedziale domkniętym $[0, T_{max}]$. Mając punkt T_{max} i korzystając z tw. Picarda-Lindelöfa możemy przedłużyć rozwiązanie do $[0, T_{max} + \alpha]$, dla pewnego $\alpha > 0$. Uzyskujemy sprzeczność z założeniem, że T_{max} jest maksymalną długością przedziału, na którym istnieje rozwiązanie.

Rozwiązania są zatem globalne, $t \in [0, \infty)$.

ROZWIĄZANIA STACJONARNE

Rozwiązania stacjonarne spełniają układ równań:

$$\begin{cases} 0 &= [a_1 - b_1 P(t)] \cdot V_1(t) \\ 0 &= [a_2 - b_2 P(t)] \cdot V_2(t) \\ 0 &= [c_1 V_1(t) + c_2 V_2(t) - d] \cdot P(t) \end{cases}$$

Są to punkty:

- Punkt $(V_1, V_2, P) = (0, 0, 0)$. W celu zbadania stabilności wyznaczono macierz linyaryzacji

$$M(V_1, V_2, P) = \begin{pmatrix} a_1 - b_1 P & 0 & -b_1 V_1 \\ 0 & a_2 - b_2 P & -b_2 V_2 \\ c_1 P & c_2 P & c_1 V_1 + c_2 V_2 - d \end{pmatrix}$$

Zatem

$$M(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} a_1 & 0 & 0 \\ 0 & a_2 & 0 \\ 0 & 0 & -d \end{pmatrix}$$

Jest to macierz diagonalna z dwoma dodatnimi wartościami własnymi i jedną ujemną. Występowanie ściśle dodatnich wartości własnych macierzy świadczy o niestabilności punktu $(V_1, V_2, P) = (0, 0, 0)$, przy czym rozwiązania są odpychane w kierunku osi V_1 i V_2 , a ściągane w kierunku osi P .

- Punkt $(V_1, V_2, P) = \left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{a_2}{b_2}\right)$ odpowiadający dwuwymiarowemu układowi przy braku ofiar pierwszego typu, dla którego macierz linearyzacji to

$$M\left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{a_2}{b_2}\right) = \begin{pmatrix} a_1 - b_1 \frac{a_2}{b_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -b_2 \frac{d}{c_2} \\ c_1 \frac{a_2}{b_2} & c_2 \frac{a_2}{b_2} & 0 \end{pmatrix}$$

Wartości własne tej macierzy to: $\lambda_1 = a_1 - \frac{a_2 b_1}{b_2}$, $\lambda_2 = i\sqrt{a_2 d}$, $\lambda_3 = -i\sqrt{a_2 d}$.

Można jednak stwierdzić, że jeśli $\lambda_1 = a_1 - \frac{a_2 b_1}{b_2} > 0$, to rozwiązanie jest niestabilne. Zatem przy odpowiednio dużym współczynniku rozrodczości a_1 spełniającym $a_1 > \frac{a_2 b_1}{b_2}$ możemy mieć pewność, że populacja V_1 nie wyginie, nawet przy małej wartości $V_1(0)$.

Niestety wartości λ_2 i λ_3 są liczbami urojonymi o zerowej części rzeczywistej, zatem twierdzenie o linearyzacji nie daje odpowiedzi na pytanie o stabilność punktu $\left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{a_2}{b_2}\right)$ w przypadku $\lambda_1 \leq 0$.

Uwzględniając jednak fakt, że w tym przypadku istnieje tylko jedna populacja ofiar, i ograniczając się do dwuwymiarowej płaszczyzny $V_2 \times P$ możemy wnioskować, że punkt ten jest środkiem otoczonym przez trajektorie zamknięte. W badanej płaszczyźnie punkt ten należy uznać za stabilny. Jednak powracając do trójwymiarowego modelu, należy sprawdzić czy dodanie niewielkiej populacji V_1 jest w stanie znacząco zaburzyć rozwiązanie stacjonarne. Zostanie to zbadane na podstawie symulacji.

- Punkt $(V_1, V_2, P) = \left(\frac{d}{c_1}, 0, \frac{a_1}{b_1}\right)$ odpowiadający dwuwymiarowemu układowi przy braku ofiar drugiego typu, dla którego macierz linearyzacji to

$$M\left(\frac{d}{c_1}, 0, \frac{a_1}{b_1}\right) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & -b_1 \frac{d}{c_1} \\ 0 & a_2 - b_2 \frac{a_1}{b_1} & 0 \\ c_1 \frac{a_1}{b_1} & c_2 \frac{a_1}{b_1} & 0 \end{pmatrix}$$

Wartości własne tej macierzy to: $\lambda_1 = a_2 - b_2 \frac{a_1}{b_1}$, $\lambda_2 = i\sqrt{a_1 d}$, $\lambda_3 = -i\sqrt{a_1 d}$.

Można stwierdzić, że jeśli $\lambda_1 = a_2 - b_2 \frac{a_1}{b_1}$, to rozwiązanie jest niestabilne. Zatem przy odpowiednio dużym współczynniku rozrodczości a_2 spełniającym $a_2 > b_2 \frac{a_1}{b_1}$ możemy mieć pewność, że populacja V_2 nie wyginie, nawet przy małej wartości $V_2(0)$.

Niestety również w tym przypadku wartości λ_2 i λ_3 są liczbami urojonymi o zerowej części rzeczywistej, zatem twierdzenie o linearyzacji nie daje odpowiedzi na pytanie o stabilność punktu $\left(\frac{d}{c_1}, 0, \frac{a_1}{b_1}\right)$ w przypadku $\lambda_1 \leq 0$.

- W szczególnym przypadku gdy zachodzi równość $\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2}$ każdy punkt $(V_1, V_2, P) = \left(v, \frac{d - c_1 v}{c_2}, \frac{a_1}{b_1}\right)$, gdzie v jest dowolną liczbą rzeczywistą spełniającą nierówność $0 \geq v \geq \frac{d}{c_1}$ (warunek aby liczebność populacji była nieujemna).

Macierz linearyzacji wgląda następująco:

$$M\left(v, \frac{d - c_1 v}{c_2}, \frac{a_1}{b_1}\right) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & -b_1 v \\ 0 & 0 & -b_2 \frac{d - c_1 v}{c_2} \\ c_1 \frac{a_1}{b_1} & c_2 \frac{a_1}{b_1} & 0 \end{pmatrix}$$

Wielomian charakterystyczny dla tej macierzy jest postaci:

$$\chi(\lambda) = \frac{-b_1 \lambda^3 - a_1 b_2 d \lambda - a_1 b_1 c_1 v \lambda + a_1 b_2 c_1 v \lambda}{b_1} = -\frac{\lambda}{b_1} (b_1 \lambda^2 + a_1 b_2 d + a_1 b_1 c_1 v - a_1 b_2 c_1 v)$$

Do znalezienia wartości własnych należy znaleźć jego miejsca zerowe.

Mamy zatem $\lambda_1 = 0$.

Oznaczmy $z := a_1 b_2 d + a_1 b_1 c_1 v - a_1 b_2 c_1 v$. Pozostałe wartości własne to rozwiązania równania $b_1 \lambda^2 + z = 0$. Wartości własne ściśle zależą od parametrów. Jeśli zajdzie $z < 0$ uzyskamy dwie rzeczywiste wartości własne przeciwnych znaków. Wówczas badany punkt będzie niestabilny przez dodatnią wartość własną.

SZUKANIE INNYCH ROZWIĄZAŃ

Na osiach V_1 i V_2 zachodzi eksponencjalny wzrost pojedynczej populacji ofiar, a na osi P wykładniczy spadek wielkości populacji drapieżników pobawionych pożywienia - zgodnie z modelem Malthusa.

W płaszczyznach $V_1 \times P$ oraz $V_2 \times P$ znajdują się trajektorie zamknięte wyznaczone z podstawowego układu Lotki - Volterry. Natomiast w płaszczyźnie $V_1 \times V_2$ rozwiązaniami są krzywe o współrzędnych $(V_1(0) \cdot e^{a_1 t}, V_2(0) \cdot e^{a_2 t}, 0)$. Ich składowe oblicza się z równania Malthusa, ponieważ populacje ofiar nie oddziałują na siebie. Przez każdy punkt płaszczyzny przechodzi pewna trajektoria.

Wszystkie z tych rozwiązań są oczywiście globalne, co wynika z modelu Malthusa, lub Lotki-Volterry dla 2 populacji.

Możemy więc wnioskować, że rozwiązanie o dodatnich wartościach początkowych pozostanie w badanej części układu współrzędnych (cały czas będzie przyjmować wartości dodatnie).

3.4 Symulacja

Założmy, że populacja V_1 szybciej się rozmnaża od populacji V_2 ($a_1 > a_2$), jednak też ma mniejsze szanse na przeżycie w spotkaniu z drapieżnikiem ($b_1 > b_2$). Jednakże druga populacja jest "bardziej" pożywna upolowanie jednego osobnika z drugiego gatunku ofiar jest w stanie wykarmić więcej drapieżników niż z pierwszego gatunku ($c_1 < c_2$)

W tej symulacji przyjęto parametry:

$$\begin{array}{llll} a_1 = 0.7 & b_1 = 0.8 & c_1 = 0.3 & d = 0.3 \\ a_2 = 0.5 & b_2 = 0.5 & c_2 = 0.4 & \end{array}$$

Zauważmy, że $a_1 = 0.7 < \frac{a_2 b_1}{b_2} = 0.8$, zatem nie możemy wyciągnąć wniosków o stabilności punktu stacjonarnego $\left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{a_2}{b_2}\right)$.

Natomiast $a_2 = 0.5 > \frac{a_1 b_2}{b_1} = 0.4375$, skąd można wnioskować o niestabilności punktu stacjonarnego $\left(\frac{d}{c_1}, 0, \frac{a_1}{b_1}\right)$.

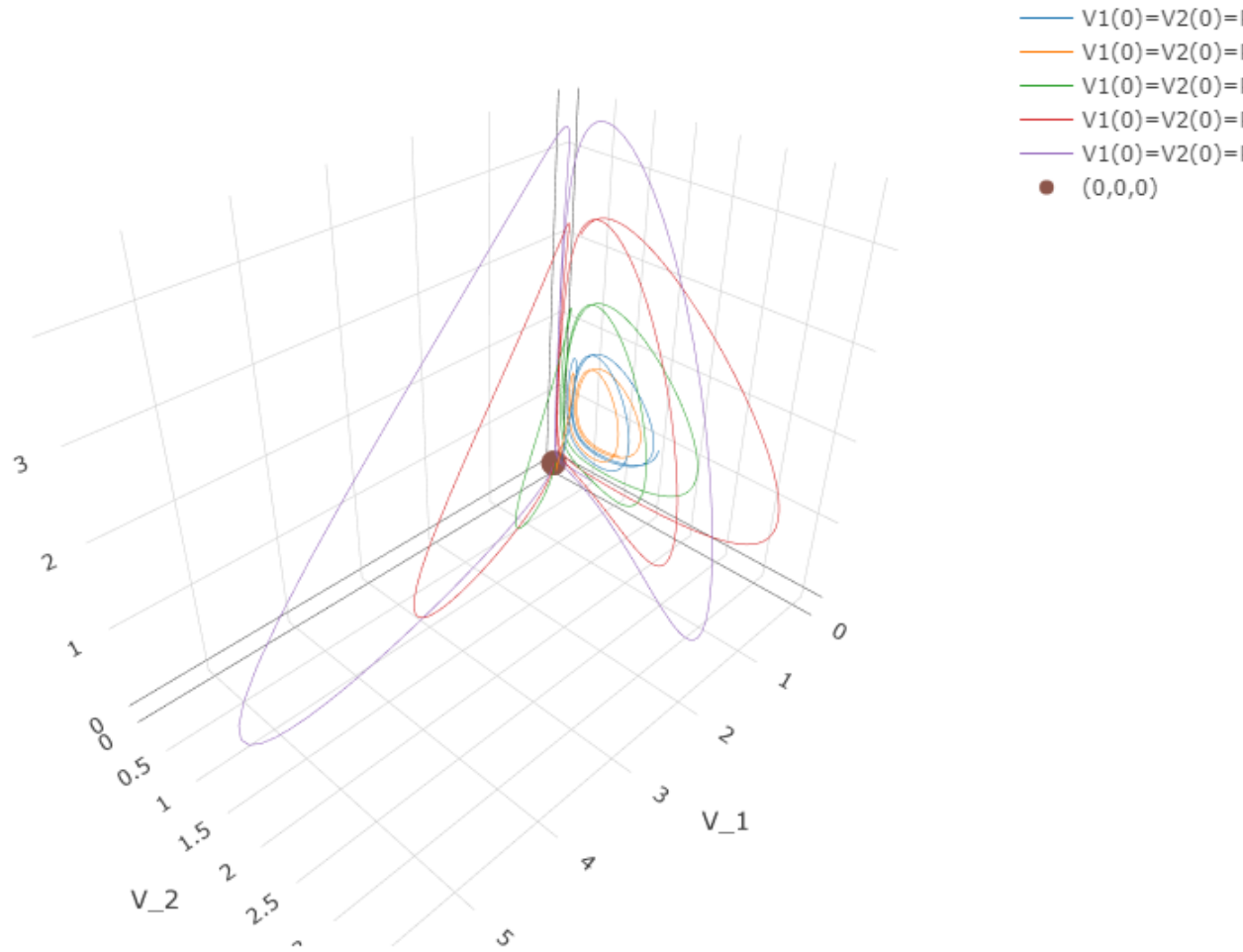
Do stworzenia wykresów wykorzystano najdokładniejszy z rozważanych schematów: Rungego Kutty rzędu 4.

NIESTABILNOŚĆ PUNKTU $(0, 0, 0)$

Teoretyczna analiza stabilności rozwiązań stacjonarnych pokazała, że rozwiązanie $(0,0,0)$ jest niestabilne, co potwierdza poniższy wykres¹.

Pomimo wyboru coraz bliższych zeru punktów, trajektorie oddalają się coraz bardziej od niego, zwiększając tym samym amplitudę rozwiązań zależnych od czasu.

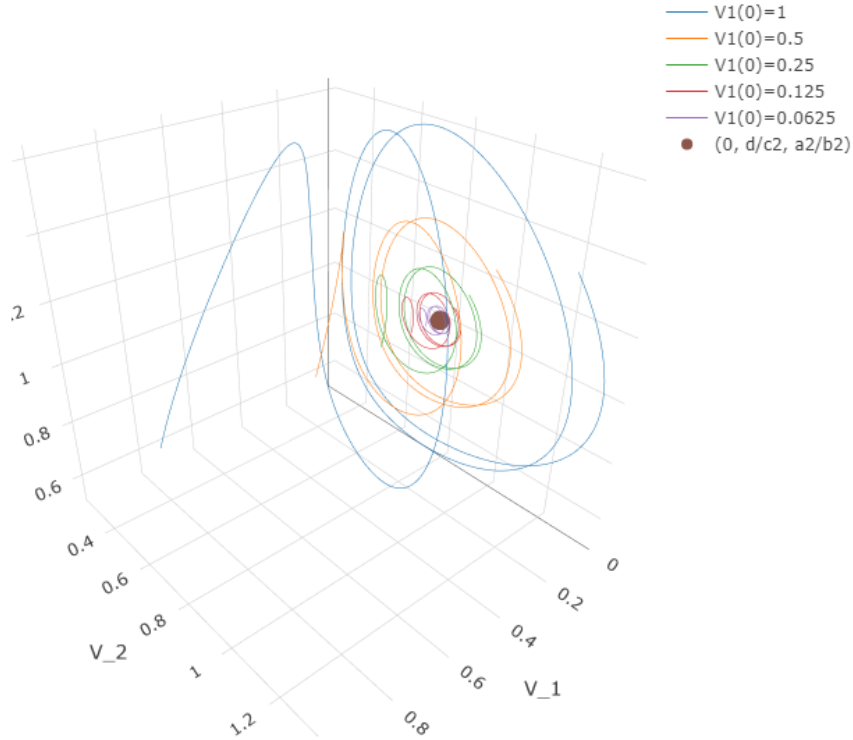
¹Wykresy trójwymiarowe z możliwością rotacji w formacie html znajdują się w załącznikach



STABILNOŚĆ PUNKTU $\left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{a_2}{b_2}\right)$

Stbailności tego punktu nie dało się wywnioskować z linearyzacji, a znalezienie funkcji Lapunowa okazało się zbyt trudne. Wiadomo jednak, że przy zupełnym braku populacji V_1 punkt ten jest stabilny w płaszczyźnie $V_2 \times P$. W symulacji wprowadzano zatem coraz mniejsze ilości populacji ofiar pierwszego rodzaju i badano zachowanie trajektorii. Okazało się, że im bliżej punktu stacjonarnego startowano, tym bliżej niego docierała wyznaczona trajektoria. Symulacja sugeruje zatem, że punkt $\left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{a_2}{b_2}\right)$ należy uznać za stabilny.

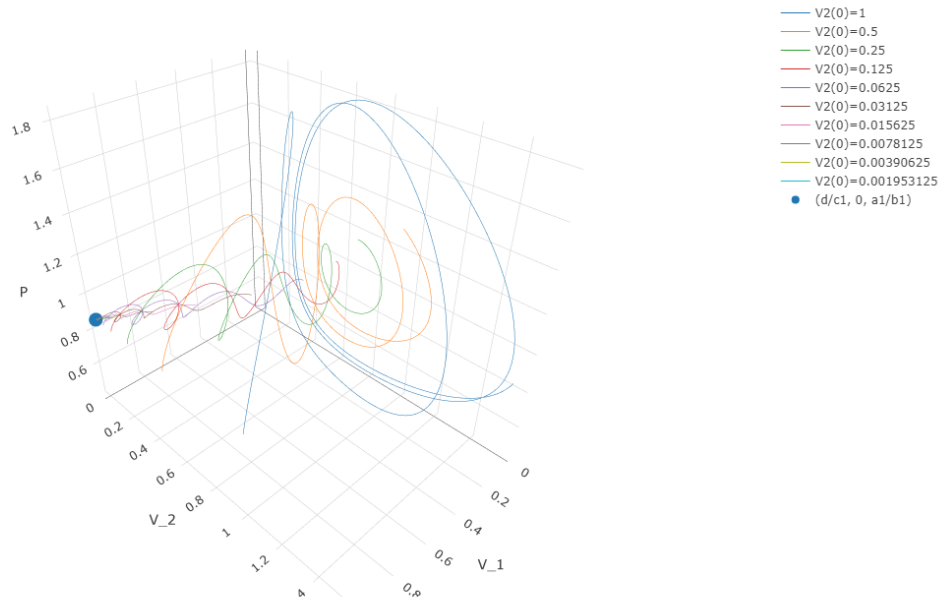
Można wnioskować zatem, że przy zadanych parametrach, gdy $\frac{a_1}{b_1} < \frac{a_2}{b_2}$, czyli gdy stosunek współczynnika rozrodczości do współczynnika sukcesu polowania na pierwszą ofiarę jest mniejszy niż w przypadku tego stosunku dla drugiej ofiary, to populacja V_1 wyginie jeśli wyjściowo będzie liczyła niewiele osobników. natomiast populacja V_2 i P będą zachowywać się podobnie jak w przypadku dwuwymiarowego układu drapieżnik-ofiara.



NIESTABILNOŚĆ PUNKTU $\left(\frac{d}{c_1}, 0, \frac{a_1}{b_1}\right)$

Przy zadanych parametrach Linearyzacja potwierdziła niestabilność punktu. Fakt ten odzwierciedla także symulacja. Niezależnie jak mała będzie wartość początkowa $V_2(0)$, rozwiązanie się oddala od punktu stacjonarnego. Warto zauważyć, że wielkość populacji V_1 za każdym razem maleje, a V_2 rośnie.

Ogólnym wnioskiem z analizy tego modułu może być stwierdzenie, że populacja ofiar przy małym stosunku współczynnika rozrodczości do współczynnika sukcesu polowania na nią najprawdopodobniej będzie maleć, pomimo że nie konkuruje o środowisko.



Literatura

- [1] A. Palczewski, "Równania różniczkowe zwyczajne", strony: 313-316, ISBN 83-204-2921-8
- [2] całka pierwsza: A. Palczewski, "Równania różniczkowe zwyczajne", strona: 208
- [3] U. Foryś, "Matematyka w biologii", strony: 74-77,
ISBN 83-204-3123-9
- [4] J. D. Murray, "Wprowadzenie do biomatematyki", strony: 84-94,
ISBN 83-01-14719-9
- [5] Strukturalna stabilność
<http://hdl.handle.net/11320/14286>
- [6] <https://mst.mimuw.edu.pl/lecture.php?lecture=mbm&part=Ch6>
- [7] Modelowanie - schemat Eulera
<https://colab.research.google.com/drive/1xv5n-hZlSnsBxkt3W9ZyYoq50b8Qw5oz?usp=sharing>
- [8] Modelowanie - metoda Runge-Kutty
<https://colab.research.google.com/drive/1O4FO7O4bUhzvYZMyo09kIhvWj3a6CPb?usp=sharing>