

Uniwersytet Wrocławski
Wydział Matematyki i Informatyki
Instytut Matematyczny
specjalność: matematyka stosowana

Alicja Wiączkowska

Wpływ obecności drapieżnika na konkurencję międzygatunkową
populacji ofiar - modelowanie deterministyczne

Praca licencjacka
napisana pod kierunkiem
dr hab. Andrzeja Raczyńskiego

Wrocław 2024

Spis treści

Wstęp	3
1 Model konkurencji	3
1.1 Interpretacja	3
1.2 Założenia	4
1.3 Istnienie, globalność i jednoznaczność rozwiązań	4
1.4 Rozwiązania stacjonarne	4
1.5 Portrety fazowe	6
2 Model konkurencji z uwzględnieniem drapieżnictwa	7
2.1 Interpretacja	8
2.2 Założenia	8
2.3 Istnienie i jednoznaczność rozwiązań	9
2.4 Globalność rozwiązań	9
2.5 Izokliny	11
3 Analiza rozwiązań stacjonarnych	11
3.1 Charakter punktu P	13
3.2 Charakter punktu Q	16
4 Jak zapobiec wyginięciu wiewiórek rudych?	17
4.1 Dwa baseny przyciągania	22
Załączniki	26
Literatura	27

Wstęp

Na początku XX wieku do Wielkiej Brytanii z Ameryki została sprowadzona wiewiórka szara. Szybkie rozprzestrzenienie się tego gatunku negatywnie wpłynęło na liczebność populacji wiewiórki rudej zamieszkującej Wyspy Brytyjskie od czasów epoki lodowcowej. Konkurencja z inwazyjnym gryzoniem sprawiła, że rodzimemu gatunkowi szybko zaczęło grozić wyginięcie[1][2][7]. Pojawiają się jednak badania sugerujące, że obecność kuny leśnej - drapieżnika polującego na wiewiórki - oddziałuje pozytywnie na liczebność zagrożonego wymarciem gatunku[8][9][10].

Niniejsza praca jest próbą odpowiedzi na pytanie: „Czy wprowadzenie do ekosystemu drapieżnika może zapobiec wyginięciu gatunku słabszego w konkurencji?” z wykorzystaniem modelowania deterministycznego na przykładzie konkurujących ze sobą wiewiórek rudych i szarych oraz drapieżnika - kuny leśnej.

Pierwszy rozdział dotyczy standardowego modelu konkurencji, który posłuży do opisu oddziaływań między populacjami wiewiórek. Wyjaśniane zostają jego poszczególne elementy oraz założenia. Następnie przeprowadzana zostaje analiza rozwiązań tegoż układu różniczkowego. Zbadana zostaje też stabilność punktów stacjonarnych.

W drugim rozdziale standardowy model konkurencji jest poddany modyfikacji - wprowadzona zostaje populacja drapieżnika polującego na konkurujące wiewiórki. Wyjaśniana jest postać zaproponowanego układu równań różniczkowych wraz z jego założeniami. Następnie udowodnione zostają istnienie, jednoznaczność i globalność rozwiązań.

W rozdziale trzecim przeprowadzona zostaje analiza charakteru rozwiązań stacjonarnych, wraz z wyznaczeniem warunków na ich stabilność.

Ostatnia część pracy polega na wyznaczeniu przykładowych parametrów, dla których obecność kun leśnych jest w stanie zapobiec wyginięciu wiewiórek rudych na skutek konkurencji z szarymi. Zaprezentowane zostają wykresy będące wynikami przeprowadzonych symulacji, w tym wykresy trójwymiarowe, które w wersji interaktywnej są dostępne w załącznikach. Symulacje zostały przygotowane z wykorzystaniem metody Runge-Kutty[16].

1 Model konkurencji

Zajmijmy się najpierw modelem konkurencji wiewiórki rudej z szarą w środowisku bez drapieżnika (opracowane na podstawie książki "Matematyka w biologii"[12]).

$$(\mathcal{M1}) \begin{cases} x' &= r_1 x (1 - \frac{x}{K_1} - a_1 \frac{y}{K_2}) \\ y' &= r_2 y (1 - \frac{y}{K_2} - a_2 \frac{x}{K_1}) \end{cases}$$

Oznaczenia:

- $x = x(t)$ - liczebność populacji wiewiórek rudych
- $y = y(t)$ - liczebność populacji wiewiórek szarych
- r_1 - współczynnik rozrodczości wiewiórek rudych
- r_2 - współczynnik rozrodczości wiewiórek szarych
- K_1 - pojemność środowiska dla wiewiórek rudych
- K_2 - pojemność środowiska dla wiewiórek szarych
- a_1 - ubytek energii wiewiórek rudych w spotkaniu z szarymi (na skutek konkurencji)
- a_2 - ubytek energii wiewiórek szarych w spotkaniu z rudymi

1.1 Interpretacja

Rozwój każdej z populacji opisuje równanie logistyczne $N'(t) = r \cdot N(t) \cdot (1 - \frac{N(t)}{K})$ dla $N \in \{x, y\}$ wzbogacone o czynnik konkurencji międzygatunkowej. Zgodnie z modelem logistycznym, przyrost populacji

jest proporcjonalny do jej wielkości, jednak ulega zmniejszeniu przez konkurencję wewnątrzgatunkową (interpretowaną jako pojemność środowiska związaną z ograniczoną ilością zasobów m.in. pożywienia).

Przy założeniu, że liczba konkurujących osobników jest proporcjonalna do iloczynu $x(t)y(t)$, ostatni czynnik w równaniach modelu oznacza, że wiewiórki rude przy spotkaniu z szarymi w wyniku rywalizacji o zasoby ponoszą szkody. Wielkość tych strat może być jednak różna i wynikać np. z bardziej agresywnego zachowania jednej z populacji. Zależność tą opisuje stosunek współczynników a_1 do a_2 .

1.2 Założenia

- Układ jest izolowany; model opisuje sytuację, w której w środowisku żyją tylko wiewiórki rude oraz szare, a jedyne oddziaływania to konkurencja międzygatunkowa i wewnątrzgatunkowa
- Ze względu na kontekst biologiczny rozpatrujemy tylko pierwszą ćwiartkę układu współrzędnych; interesują nas jedynie rozwiązania o wartościach początkowych $x_0, y_0 \geq 0$.
- Pojemność środowiska dla wiewiórek szarych jest większa niż dla rudych ($K_2 > K_1$). Przewaga ta wynika z faktu, że układ trawienny osobnika inwazyjnego gatunku umożliwia mu odżywanie się nasionami i orzechami zanim w pełni dojrzeją. Oznacza to, że wiewiórki szare mogą wcześniej korzystać z pożywienia[7]. W dodatku są one w stanie żywić się korą drzew[5], do czego rude wiewiórki nie mają predyspozycji.
- W wyniku rywalizacji o zasoby wiewiórki szare ponoszą mniejszy koszt niż rude ($a_2 < a_1$). Jest to spowodowane m.in. przez przewagę inwazyjnego gatunku w wielkości oraz masie. Ponadto wiewiórki szare są nosicielami choroby, która jest dla nich niegroźna, lecz zabójcza dla konkurencyjnego gatunku[7].
- Współczynnik rozrodczości dla gatunku inwazyjnego jest wyższy niż dla rodzimego ($r_2 > r_1$). Wiewiórki szare bowiem zachodzą w ciążę 2 razy do roku (a w sprzyjających warunkach nawet 3 razy rocznie)[4]. Natomiast rude rodzą 1 miot rocznie (do 2 gdy jest dostatecznie dużo pożywienia)[6].

1.3 Istnienie, globalność i jednoznaczność rozwiązań

Po przyjęciu oznaczeń

$$\begin{aligned} f_1(x, y) &:= r_1 x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_1} - a_1 \frac{y}{K_2}\right) \\ f_2(x, y) &:= r_2 y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_2} - a_2 \frac{x}{K_1}\right) \end{aligned}$$

Układ równań ($\mathcal{M1}$) można zapisać w postaci

$$\begin{cases} x'(t) &= f_1(x(t), y(t)) \\ y'(t) &= f_2(x(t), y(t)) \end{cases}$$

Zauważmy że funkcje f_1 i f_2 są klasy $C^1(\mathbf{R}^2)$, zatem z tw. Picarda - Lindelofa otrzymujemy jednoznaczność i lokalne istnienie rozwiązań.

Rozwiązania tego układu równań są globalne (istnieją dla każdego $t > 0$), jednoznaczne i nieujemne dla nieujemnych wartości początkowych. Model ten jest szczególnym przypadkiem rozważanego później układu równań ($\mathcal{M2}$), który uwzględnia również liczebność populacji drapieżników - po przyjęciu $z(0) = 0$ w ($\mathcal{M2}$) otrzymamy rozwiązania postaci $(x(t), y(t), 0)$ które odpowiadają rozwiązaniom $(x(t), y(t))$ układu równań ($\mathcal{M1}$) przedstawionego w tym rozdziale. Globalność, istnienie i nieujemność przy dodatnich wartościach początkowych rozwiązań modelu ($\mathcal{M1}$) udowodnimy w ogólniejszym przypadku ($\mathcal{M2}$).

1.4 Rozwiązania stacjonarne

- Punkt $A = (0, 0)$ oznaczający brak osobników obu rozważanych populacji.

Macierz linearyzacji dla tego punktu ma postać

$$\begin{bmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{bmatrix}$$

Jest to macierz diagonalna, o dwóch dodatnich wartościach własnych r_1, r_2 , co świadczy o niestabilności tego rozwiązania.

- Punkt $B = (K_1, 0)$ odpowiadający sytuacji gdy w środowisku żyją jedynie wiewiórki rude w liczebności wyznaczonej przez pojemność środowiska.

Aby zbadać stabilność niezerowego punktu należy wpierr przesunąć układ równań, tak aby badane rozwiązanie znajdowało się w środku układu równań $(0, 0)$, a następnie zastosować twierdzenie o linearyzacji.

W przypadku punktu B należy przyjąć: $\tilde{x} = x - K_1$ (zatem $\tilde{x}' = x'$), a badany układ równań różniczkowych ma postać:

$$\begin{cases} \tilde{x}' &= r_1(\tilde{x} + K_1) \left(1 - \frac{1}{K_1}(\tilde{x} + K_1) - \frac{a_1}{K_2}y\right) \\ y' &= r_2y \left(1 - \frac{1}{K_2}y - \frac{a_2}{K_1}(\tilde{x} + K_1)\right) \end{cases}$$

Natomiast macierz linearyzacji wygląda następująco

$$\begin{bmatrix} -r_1 & -\frac{K_1 a_1 r_1}{K_2} \\ 0 & r_2 \cdot (1 - a_2) \end{bmatrix}$$

Wartości własne tej macierzy to $\lambda_1 = -r_1 < 0$ oraz $\lambda_2 = r_2(1 - a_2)$. Charakter punktu zależy zatem od wartości parametru a_2 .

- * Punkt B jest stabilny gdy $a_2 > 1$.
- * Punkt B jest niestabilny gdy $a_2 < 1$.
- * W przypadku $a_2 = 0$ linearyzacja nie rozstrzyga charakteru punktu B .

Do obliczenia wartości własnych tej oraz kolejnych macierzy posłużono się internetowym kalkulatorem macierzy[17].

- Punkt $C = (0, K_2)$ odpowiadający symetrycznej sytuacji - gdy w środowisku żyją jedynie wiewiórki szare w liczebności wyznaczonej przez pojemność środowiska.

Po przesunięciu układu równań macierz linearyzacji dla punktu C ma postać:

$$\begin{bmatrix} r_1 \cdot (1 - a_1) & 0 \\ -\frac{K_2 a_2 r_2}{K_1} & -r_2 \end{bmatrix}$$

Wartości własne powyższej macierzy to $\lambda_1 = -r_2$, $\lambda_2 = r_1(1 - a_1)$. Charakter punktu zależy zatem od wartości parametru a_1 .

- * Punkt C jest stabilny gdy $a_1 > 1$.
- * Punkt C jest niestabilny gdy $a_1 < 1$.
- * W przypadku $a_1 = 0$ linearyzacja nie rozstrzyga charakteru punktu C .
- Punkt $D = (K_1 \frac{1-a_1}{1-a_1 \cdot a_2}, K_2 \frac{1-a_2}{1-a_1 \cdot a_2})$ będący przecięciem izoklin. W przypadku gdy $a_1, a_2 < 1$ lub $a_1, a_2 > 1$ w rozważanym obszarze $\{(x, y) : x, y \geq 0\}$ istnieje punkt stacjonarny D odpowiadający sytuacji, w której oba rywalizujące gatunki żyją w równowadze.

Macierz linearyzacji dla punktu D ma postać:

$$\begin{bmatrix} \frac{r_1 \cdot (1-a_1)}{a_1 a_2 - 1} & \frac{K_1 a_1 r_1 \cdot (1-a_1)}{K_2 (a_1 a_2 - 1)} \\ \frac{K_2 a_2 r_2 \cdot (1-a_2)}{K_1 (a_1 a_2 - 1)} & \frac{r_2 \cdot (1-a_2)}{a_1 a_2 - 1} \end{bmatrix}$$

W tym przypadku wartości własne są bardziej skomplikowane.

Oznaczając

$$\Delta_D := \sqrt{a_1^2 r_1^2 - 2a_1 r_1^2 + r_1^2 + a_2^2 r_2^2 - 2a_2 r_2^2 + r_2^2 + 2a_1 r_1 r_2 + 4a_1^2 a_2^2 r_1 r_2 - 4a_1 a_2^2 r_1 r_2 - 4a_1^2 a_2 r_1 r_2 + 2a_1 a_2 r_1 r_2 + 2a_2 r_1 r_2 - 2r_1 r_2}$$

$$\text{możemy zapisać: } \lambda_1 = \frac{r_1(1-a_1)+r_2(1-a_2)}{2(a_1 a_2 - 1)} - \frac{\Delta_D}{2(a_1 a_2 - 1)} \text{ oraz } \lambda_2 = \frac{r_1(1-a_1)+r_2(1-a_2)}{2(a_1 a_2 - 1)} + \frac{\Delta_D}{2(a_1 a_2 - 1)}.$$

- * Punkt D jest stabilny gdy $a_1 < 1$ i $a_2 < 1$.
- * Punkt D jest niestabilny gdy $a_1 > 1$ i $a_2 > 1$.

1.5 Portrety fazowe

W modelu (M1) dla wiewiórek rudych izoklinami są proste $x = 0$ oraz $I_1 = \left\{ (x, y) : 1 = \frac{x}{K_1} + a_1 \frac{y}{K_2} \right\}$. Natomiast dla szarych prosta $y = 0$ oraz prosta $I_2 = \left\{ (x, y) : 1 = \frac{y}{K_2} + a_2 \frac{x}{K_1} \right\}$.

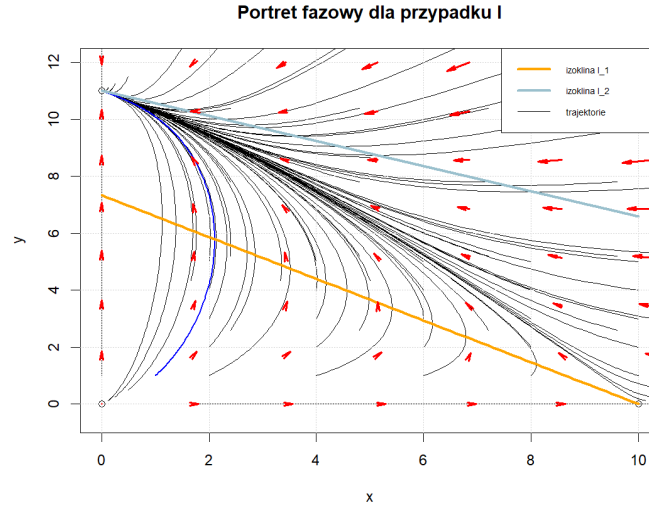
Rozważyć należy 3 przypadki.

I. $a_2 < 1 < a_1$

W pierwszej ćwiartce układu współrzędnych izoklina I_2 w całości znajduje się powyżej I_1 . Z analizy stabilności punktów stacjonarnych wiemy że w tym przypadku C jest stabilny, natomiast B niestabilny. Wszystkie rozwiązania dążą do stanu $(0, K_2)$, co oznacza wymarcie wiewiórek rudych i ustabilizowanie się populacji szarych na poziomie wyznaczonym przez pojemność środowiska. W tym przypadku, bez względu na warunki początkowe, przy obecności obu gatunków w środowisku słabszy musi wyginąć.

Poniżej przedstawiono przykładowy portret fazowy stworzony przy pomocy symulacji. Na wykresie zaznaczono również punkty stacjonarne oraz kierunki, w jakich rozwiązania przemieszczają się po trajektoriach wraz ze wzrostem czasu t .

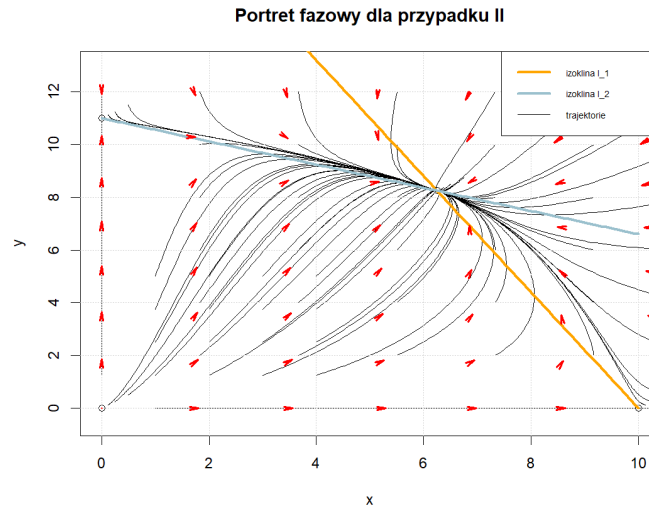
Trajektoria zaznaczona na niebiesko będzie rozważana w obliczeniach numerycznych w rozdziale 4.



II. $a_1, a_2 < 1$

W tym przypadku izokliny się przecinają i pojawia się stabilny punkt równowagi D . Jednocześnie pozostałe rozwiązania stacjonarne są niestabilne. Punkt D jest globalnie przyciągający. W tej sytuacji, gdy oba gatunki są wobec siebie mało agresywne mogą koegzystować. Niestety nie jest to przypadek opisujący położenie wiewiórek rudych.

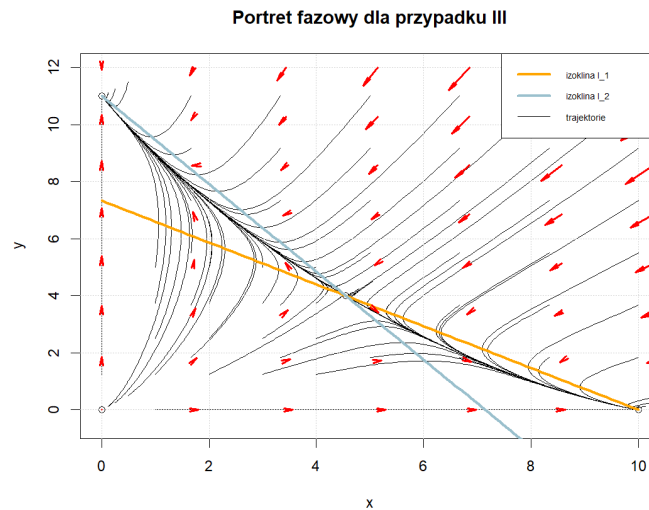
Poniżej znajduje się przykładowy portret fazowy stworzony przy użyciu metod numerycznych w analogiczny sposób do poprzedniego.



III. $a_1, a_2 > 1$ Również w tym przypadku prosta I_1 przecina się z I_2 . Powstałe w ten sposób rozwiązanie stacjonarne D jest jednak niestabilne. Natomiast punkty B oraz C są stabilne i lokalnie przyciągające. Jeśli populacje na początku nie są w stanie równowagi, jeden z gatunków musi wyginąć. O tym, który z nich przeżyje decydują warunki początkowe.

Gdyby opis ten pasował do omawianego problemu wiewiórek, rude miałyby szansę na przetrwanie (i jednocześnie doprowadzenia do wyginięcia szarych) gdyby było ich dostatecznie wiele.

Portret fazowy w tej sytuacji wygląda następująco.



Uwzględniając kontekst biologiczny, najbardziej prawdopodobne jest, że rozwój populacji rozważanych gatunków gryzoni opisuje przypadek I. Jest to najbardziej pesymistyczny scenariusz dla rodzimego gatunku wiewiórek zamieszkujących Wyspy Brytyjskie - bowiem w zaprezentowanym modelu ich wymarcie jest nieuniknione.

2 Model konkurencji z uwzględnieniem drapieżnictwa

Kuna leśna jest wszystkożernym ssakiem również polującym na wiewiórki. Jej obecność w ekosystemie okazuje się pozytywnie oddziaływać na populację rodzimych dla Europy gryzoni[10]. Zmodyfikujmy zatem

model ($\mathcal{M}1$) tak, by uwzględnić również obecność tego zwierzęcia w ekosystemie.

W tej części pracy postaramy się przede wszystkim odpowiedzieć na pytanie: "jakie założenia o populacji kun należy poczynić, aby zapobiec wyginięciu wiewiórek rudych?" przy założeniu, że w sytuacji braku drapieżników populacje gryzoni zachowują się tak jak opisano to w sytuacji I ($a_2 < 1 < a_1$).

$$(\mathcal{M}2) \begin{cases} x' &= r_1 x (1 - \frac{x}{K_1} - a_1 \frac{y}{K_2}) - b_1 x z \\ y' &= r_2 y (1 - \frac{y}{K_2} - a_2 \frac{x}{K_1}) - b_2 y z \\ z' &= z(c_1 x + c_2 y - d) \end{cases}$$

Poprzednio użyte we wzorze ($\mathcal{M}1$) oznaczenia pozostają bez zmian, a ponadto

- $z = z(t)$ - liczebność populacji kun leśnych
- b_1 - współczynnik skuteczności polowania kuny na wiewiórkę rudą
- b_2 - współczynnik skuteczności polowania kuny na wiewiórkę
- c_1 - przelicznik biomasy upolowanych wiewiórek rudych (część energii uzyskanej z polowania zużywana przez kunę w procesie rozrodczości[14])
- c_2 - przelicznik biomasy upolowanych wiewiórek szarych
- d - współczynnik śmiertelności kun leśnych

2.1 Interpretacja

Od wyjściowego modelu ($\mathcal{M}1$) konkurencji wiewiórek odejmujemy czynnik pochodzący z modelu Lotki - Volterry oznaczający śmiertelność ofiar na skutek polowań drapieżników. Podobnie jak w przypadku konkurencji zakładamy że częstość polowań jest proporcjonalna do iloczynu liczebności populacji danego gatunku wiewiórki oraz kuny.

Rozród drapieżników jest zależny od ilości dostępnego pożywienia, dlatego przyrost populacji łasicowatych jest proporcjonalny do liczebności wiewiórek każdego z gatunków. Kuny umierają natomiast śmiercią naturalną ze stałym współczynnikiem.

2.2 Założenia

- Układ ($\mathcal{M}2$) jest izolowany; model opisuje sytuację, w której w środowisku żyją tylko wiewiórki oraz kuny, a jedyne oddziaływania to konkurencja międzygatunkowa, wewnątrzgatunkowa oraz drapieżnictwo.
- Ze względu na kontekst biologiczny rozpatrujemy jedynie rozwiązania o wartościach początkowych $x_0, y_0, z_0 \geq 0$.
- Kuny żywią się wyłącznie wiewiórkami (model pomija wszystkożerność tego zwierzęcia) i wymierają przy braku ofiar
- Kuny preferują wiewiórki szare (częściej lub skuteczniej na nie polują). Jest to spowodowane m.in. faktem, że kuny są w stanie dostać się do ich gniazd, w których znajdują się młode[9]. Ponadto wiewiórki rude, które ewoluowały w tym samym środowisku co drapieżnik nauczyły się lepiej przed nim chronić, m.in. reagując na jego zapach wzmożoną czujnością[11] ($b_2 > b_1$).
- Wiewiórki szare są większe, więc zapewniają drapieżnikom więcej pożywienia ($c_2 > c_1$).
- Pojemność środowiska dla wiewiórek szarych jest większa niż dla rudych ($K_2 > K_1$).
- W wyniku rywalizacji o zasoby wiewiórki szare ponoszą znacznie mniejszy koszt niż rude; rozpatrujemy przypadek I z modelu konkurencji ($a_2 < 1 < a_1$).
- Współczynnik rozrodczości dla gatunku inwazyjnego jest wyższy niż dla rodzimego ($r_2 > r_1$).

2.3 Istnienie i jednoznaczność rozwiązań

Oznaczmy

$$\begin{aligned} f_1(x, y, z) &:= r_1 x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_1} - a_1 \frac{y}{K_2} - \frac{b_1}{r_1} z\right) \\ f_2(x, y, z) &:= r_2 y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_2} - a_2 \frac{x}{K_1} - \frac{b_2}{r_2} z\right) \\ f_3(x, y, z) &:= z \cdot (c_1 x + c_2 y - d) \end{aligned}$$

Wtedy

$$\begin{cases} x'(t) = f_1(x(t), y(t), z(t)) \\ y'(t) = f_2(x(t), y(t), z(t)) \\ z'(t) = f_3(x(t), y(t), z(t)) \end{cases}$$

Zauważmy że funkcje f_1, f_2, f_3 są klasy $C^1(\mathbf{R}^3)$, zatem z tw. Picarda - Lindelofa otrzymujemy jednoznaczność i lokalne istnienie rozwiązań.

2.4 Globalność rozwiązań

W modelu rozpatrujemy sytuację, w której $x(0) = x_0 \geq 0$, $y(0) = y_0 \geq 0$, $z(0) = z_0 \geq 0$ z powodu kontekstu biologicznego. Pokażmy teraz, że rozwiązania układu są globalne, a więc istnieją dla wszystkich $t > 0$ (opracowane na podstawie książki „Matematyka w biologii”[13]).

1. Zauważmy, że $x(t), y(t), z(t)$ są nieujemne gdy $t > 0$. Dla funkcji x wynika to z rachunku:

$$\begin{aligned} x'(t) &= r_1 x(t) \left(1 - \frac{1}{K_1} x(t) - \frac{a_1}{K_2} y(t) - \frac{b_1}{r_1} z(t)\right) \\ \frac{x'(t)}{x(t)} &= r_1 \left(1 - \frac{1}{K_1} x(t) - \frac{a_1}{K_2} y(t) - \frac{b_1}{r_1} z(t)\right) \end{aligned}$$

Następnie odcałkowujemy biorąc dodatni ε bliski zeru i oznaczając $x_\varepsilon := x(\varepsilon)$

$$\begin{aligned} \int_\varepsilon^t \frac{x'(s)}{x(s)} ds &= \int_\varepsilon^t r_1 \left(1 - \frac{1}{K_1} x(s) - \frac{a_1}{K_2} y(s) - \frac{b_1}{r_1} z(s)\right) ds \\ \ln(x(t)) &= \ln(x_\varepsilon) + r_1 \int_\varepsilon^t \left(1 - \frac{1}{K_1} x(s) - \frac{a_1}{K_2} y(s) - \frac{b_1}{r_1} z(s)\right) ds \\ x(t) &= x_\varepsilon \cdot e^{r_1 \int_\varepsilon^t \left(1 - \frac{1}{K_1} x(s) - \frac{a_1}{K_2} y(s) - \frac{b_1}{r_1} z(s)\right) ds} \end{aligned}$$

Przechodząc z ε do granicy $\varepsilon \rightarrow 0$ otrzymujemy wzór na rozwiązanie x oraz oszacowanie

$$x(t) = x_0 \cdot e^{r_1 \int_0^t \left(1 - \frac{1}{K_1} x(s) - \frac{a_1}{K_2} y(s) - \frac{b_1}{r_1} z(s)\right) ds} \geq 0$$

Analogicznie wyznaczamy, że

$$y(t) = y_0 \cdot e^{r_2 \int_0^t \left(1 - \frac{1}{K_2} y(s) - \frac{a_2}{K_1} x(s) - \frac{b_2}{r_2} z(s)\right) ds} \geq 0$$

oraz

$$\begin{aligned} z'(t) &= z(t) (c_1 x(t) + c_2 y(t) - d) \\ \frac{z'(t)}{z(t)} &= (c_1 x(t) + c_2 y(t) - d) \end{aligned}$$

$$\ln(z(t)) = \ln(z(\varepsilon)) + \int_\varepsilon^t (c_1 x(s) + c_2 y(s) - d) \tilde{d}s$$

Przechodząc do granicy $\varepsilon \rightarrow 0$ otrzymujemy

$$z(t) = z_0 \cdot e^{\int_0^t (c_1 x(s) + c_2 y(s) - d) \tilde{d}s} \geq 0$$

2. Lemat:

Jeśli funkcja $g(t)$ na przedziale $[0, T)$ jest ograniczona i ma ograniczoną pochodną, to istnieje granica $\lim_{t \rightarrow T} g(t) \in \mathbb{R}$.

Dowód lematu:

Założmy, nie wprost, że ta granica nie istnieje. Wtedy ze zbioru $[0, T)$ możemy wybrać dwa podciągi $\{a_n\}_{n \in \mathbb{N}}$, $\{b_n\}_{n \in \mathbb{N}}$ takie, że

$$a_n \xrightarrow{n \rightarrow \infty} T, \quad b_n \xrightarrow{n \rightarrow \infty} T$$

oraz

$$\lim_{n \rightarrow \infty} g(a_n) = A \neq B = \lim_{n \rightarrow \infty} g(b_n)$$

Ponieważ g jest ograniczona, to $-\infty < A, B < \infty$.

Z twierdzenia o wartości średniej wynika, że dla ciąg $\{t_n^*\}_{n \in \mathbb{N}}$ spełniający

$$g'(t_n^*) = \frac{g(a_n) - g(b_n)}{a_n - b_n}.$$

Ciągi $\{a_n\}_{n \in \mathbb{N}}$, $\{b_n\}_{n \in \mathbb{N}}$ zbiegają do wspólnej granicy T , więc odległość $(a_n - b_n)$ dąży do zera, podczas gdy wyrażenie $g(a_n) - g(b_n)$ ma stałą granicę $A - B$. Zatem

$$g'(t_n^*) = \frac{g(a_n) - g(b_n)}{a_n - b_n} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \pm \infty$$

co jest sprzeczne z założeniem o ograniczoności pochodnej.

□

3. Twierdzenie:

Funkcje $x(t), y(t), z(t)$ będące rozwiązaniami rozważanego układu istnieją dla każdego $t \in [0, \infty)$.

Dowód:

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

Oszacujmy pochodne z góry.

Najpierw z pierwszej równości modelu

$$x' = r_1 x - \frac{r_1}{K_1} x^2 - \frac{a_1 r_1}{K_2} x y - b_1 x z$$

otrzymujemy nierówność

$$x'(t) \leq r_1 x(t)$$

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

$$x(t) \leq x_0 \cdot e^{r_1 t} \leq x_0 \cdot e^{r_1 T_{max}} := x_{max}$$

Analogicznie dla populacji y i $t \in [0, T_{max})$ otrzymujemy oszacowanie Z

$$y(t) \leq y_0 \cdot e^{r_2 t} \leq y_0 \cdot e^{r_2 T_{max}} := y_{max}$$

Podobnie dla populacji drapieżników mamy

$$z'(t) = [c_1 x(t) + c_2 y(t) - d] \cdot z(t),$$

więc zachodzi nierówność

$$z'(t) \leq [c_1 x_{max} + c_2 y_{max}] \cdot z(t)$$

Dla czytelności oznaczmy stałą $c_1 x_{max} + c_2 y_{max} := A$. Wówczas otrzymujemy oszacowanie

$$z'(t) \leq Az(t) \implies z(t) \leq z_0 \cdot e^{At} \leq z_0 \cdot e^{AT_{max}} := z_{max}$$

Z kolei szacując pochodne od dołu otrzymamy

$$x'(t) \geq -x(t) \left(\frac{r_1}{K_1} x(t) + \frac{a_1 r_1}{K_2} y(t) + b_1 z(t) \right) \geq -x_{max} \left(\frac{r_1}{K_1} x_{max} + \frac{a_1 r_1}{K_2} y_{max} + b_1 z_{max} \right) =: B$$

$$y'(t) \geq -y(t) \left(\frac{r_2}{K_2} y(t) + \frac{a_2 r_2}{K_1} x(t) + b_2 z(t) \right) \geq -y_{max} \left(\frac{r_2}{K_2} y_{max} + \frac{a_2 r_2}{K_1} x_{max} + b_2 z_{max} \right) =: C$$

oraz

$$z'(t) > -d \cdot z(t) \geq -d \cdot z_{max}$$

Funkcje x, y, z są ograniczone i mają ograniczone pochodne na przedziale $[0, T_{max}]$. Zatem z lematu przedstawionego powyżej wynika istnienie skończonych granic $\lim_{t \rightarrow T_{max}} x(t) := G_x$, $\lim_{t \rightarrow T_{max}} y(t) := G_y$ i $\lim_{t \rightarrow T_{max}} z(t) := G_z$.

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

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

□

2.5 Izokliny

W modelu ($\mathcal{M1}$) z dwoma populacjami izokliny były prostymi. W przypadku trzech populacji w modelu ($\mathcal{M2}$) są to płaszczyzny.

Dla wiewiórek rudych są to $x = 0$ oraz $J_1 = \left\{ (x, y, z) : \frac{x}{K_1} + a_1 \frac{y}{K_2} + \frac{b_1}{r_1} z = 1 \right\}$. Natomiast dla szarych $y = 0$ i $J_2 = \left\{ (x, y, z) : \frac{y}{K_2} + a_2 \frac{x}{K_1} + \frac{b_2}{r_2} z = 1 \right\}$, a dla populacji kun leśnych są to płaszczyzny $z = 0$ oraz $J_3 = \{(x, y, z) : c_1 x + c_2 y + 0z = 1\}$. Warty zauważenia jest fakt, że izokliny I_1, I_2 modelu ($\mathcal{M1}$) opisują proste wyznaczone przez przecięcia izoklin J_1, J_2 z płaszczyzną $z = 0$.

Każda z izoklin dzieli przestrzeń $(\mathbb{R}_+)^3$ na dwie części. Zauważmy, że analogicznie jak było to w przypadku modelu ($\mathcal{M1}$), w punkcie (x, y, z) znajdującym się powyżej izokliny I_1 , pochodna $x'(t)$ jest ujemna, na skutek czego liczebność wiewiórek rudych maleje. Analogiczna sytuacja dzieje się w przypadku wiewiórek szarych i izokliny I_2 . Z kolei malenie liczby ofiar powoduje również spadek liczby drapieżników. Z tego powodu możemy stwierdzić, że rozwiązania układu ($\mathcal{M2}$) nie będą dążyć do nieskończoności. W takim razie o ich zachowaniu w długim horyzoncie czasu będą decydować głównie przyciągające bądź odpychające punkty stacjonarne.

3 Analiza rozwiązań stacjonarnych

Zajmijmy się teraz punktami stacjonarnymi oraz zbadajmy ich stabilność.

- Punkt $A = (0, 0, 0)$ oznaczający brak osobników spośród wszystkich rozważanych populacji. Macierz linearyzacji dla tego punktu ma postać

$$\begin{bmatrix} r_1 & 0 & 0 \\ 0 & r_2 & 0 \\ 0 & 0 & -d \end{bmatrix}$$

Jest to macierz diagonalna, o dwóch dodatnich wartościach własnych r_1, r_2 i jednej ujemnej $-d$. To rozwiązanie stacjonarne jest zatem niestabilne.

- Punkt $B = (K_1, 0, 0)$ odpowiadający sytuacji gdy w środowisku żyją jedynie wiewiórki rude w liczebności wyznaczonej przez pojemność środowiska.

Aby zbadać stabilność niezerowego punktu należy wpierw przesunąć układ równań, tak aby badane rozwiązanie znajdowało się w $(0, 0, 0)$, a następnie zastosować twierdzenie o linearyzacji.

W przypadku punktu B należy przyjąć: $\tilde{x} = x - K_1$ (zatem $\tilde{x}' = x'$), a badany układ równań różniczkowych ma więc postać:

$$\begin{cases} \tilde{x}' &= r_1(\tilde{x} + K_1) \left(1 - \frac{1}{K_1}(\tilde{x} + K_1) - \frac{a_1}{K_2}y - \frac{b_1}{r_1}z\right) \\ y' &= r_2y \left(1 - \frac{1}{K_2}y - \frac{a_2}{K_1}(\tilde{x} + K_1) - \frac{b_2}{r_2}z\right) \\ z' &= z(c_1(\tilde{x} + K_1) + c_2y - d) \end{cases}$$

Zatem macierz linearyzacji wygląda następująco

$$\begin{bmatrix} -r_1 & -\frac{K_1 a_1 r_1}{K_2} & -K_1 b_1 \\ 0 & r_2 \cdot (1 - a_2) & 0 \\ 0 & 0 & K_1 c_1 - d \end{bmatrix}$$

Wartości własne tej macierzy to $\lambda_1 = -r_1$, $\lambda_2 = r_2(1 - a_2)$, $\lambda_3 = K_1 c_1 - d$. Charakter punktu zależy zatem od wartości parametrów.

- * Punkt B jest stabilny gdy $K_1 c_1 < d$ oraz $a_2 > 1$.
- * Punkt B jest niestabilny gdy $K_1 c_1 > d$ lub $a_2 < 1$.
- * W pozostałych przypadkach linearyzacja nie rozstrzyga charakteru punktu B .
- Punkt $C = (0, K_2, 0)$ odpowiadający sytuacji gdy w środowisku żyją jedynie wiewiórki szare w liczebności wyznaczonej przez pojemność środowiska.

Po przesunięciu układu równań macierz linearyzacji dla punktu C ma postać:

$$\begin{bmatrix} r_1 \cdot (1 - a_1) & 0 & 0 \\ -\frac{K_2 a_2 r_2}{K_1} & -r_2 & -K_2 b_2 \\ 0 & 0 & K_2 c_2 - d \end{bmatrix}$$

Wartości własne powyższej macierzy to $\lambda_1 = -r_2$, $\lambda_2 = r_1(1 - a_1)$, $\lambda_3 = K_2 c_2 - d$. Charakter punktu zależy zatem od wartości parametrów.

- * Punkt C jest stabilny gdy $K_2 c_2 < d$ oraz $a_1 > 1$.
- * Punkt C jest niestabilny gdy $K_2 c_2 > d$ lub $a_1 < 1$.
- * W pozostałych przypadkach linearyzacja nie rozstrzyga charakteru punktu C .
- o Punkt $D = (K_1 \frac{1-a_1}{1-a_1 \cdot a_2}, K_2 \frac{1-a_2}{1-a_1 \cdot a_2}, 0)$

W przypadku gdy $a_1, a_2 < 1$ lub $a_1, a_2 > 1$ w rozważanym obszarze $(x, y, z \geq 0)$ istnieje punkt stacjonarny D odpowiadający sytuacji, w której przy braku drapieżników oba rywalizujące gatunki żyją w równowadze.

Macierz linearyzacji dla punktu D ma postać:

$$\begin{bmatrix} \frac{r_1 \cdot (1-a_1)}{a_1 a_2 - 1} & \frac{K_1 a_1 r_1 \cdot (1-a_1)}{K_2 (a_1 a_2 - 1)} & \frac{K_1 b_1 \cdot (1-a_1)}{a_1 a_2 - 1} \\ \frac{K_2 a_2 r_2 \cdot (1-a_2)}{K_1 (a_1 a_2 - 1)} & \frac{r_2 \cdot (1-a_2)}{a_1 a_2 - 1} & \frac{K_2 b_2 \cdot (1-a_2)}{a_1 a_2 - 1} \\ 0 & 0 & \frac{K_1 c_1 (a_1 - 1) + K_2 c_2 (a_2 - 1) - d(a_1 a_2 - 1)}{a_1 a_2 - 1} \end{bmatrix}$$

Dwie pierwsze wartości własne λ_1 i λ_2 są takie same jak w przypadku modelu (M1). Trzecia z nich ma postać $\lambda_3 = \frac{K_1 a_1 c_1 - K_1 c_1 - K_1 c_2 + K_2 a_2 c_2 - a_1 a_2 d + d}{a_1 a_2 - 1}$.

Wartości własne tej macierzy są skomplikowane, a sam punkt nie występuje w rozważanym przypadku ($a_2 < 1 < a_1$), więc nie będziemy prowadzić dalszej analizy tego rozwiązania stacjonarnego.

- Punkt $P = \left(\frac{d}{c_1}, 0, \frac{r_1}{b_1} \left(1 - \frac{d}{K_1 c_1}\right)\right)$ odpowiadający punktowi równowagi przy braku wiewiórek szarych o macierzy linearyzacji:

$$\begin{bmatrix} -\frac{dr_1}{K_1 c_1} & -\frac{a_1 dr_1}{K_2 c_1} & -\frac{b_1 d}{c_1} \\ 0 & r_2 - \frac{b_2 r_1}{b_1} - \frac{\frac{a_2 dr_2}{K_1 c_1} + \frac{b_2 dr_1}{K_1 b_1 c_1}}{K_1 b_1 c_1} & 0 \\ \frac{r_1 (K_1 c_1 - d)}{K_1 b_1} & \frac{c_2 r_1 (K_1 c_1 - d)}{K_1 b_1 c_1} & 0 \end{bmatrix}$$

Ze względu na skomplikowanie wartości własnych punktu P , charakter tego rozwiązania stacjonarnego zostanie omówiony w dalszej części pracy.

- Punkt $Q = \left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{r_2}{b_2} \left(1 - \frac{d}{K_2 c_2}\right)\right)$ odpowiadający punktowi równowagi przy braku wiewiórek rudych.

Po zlinearyzowaniu układu dla tego punktu otrzymamy macierz:

$$\begin{bmatrix} -\frac{b_1 r_2}{b_2} + r_1 - \frac{a_1 dr_1}{K_2 c_2} + \frac{b_1 dr_2}{K_2 b_2 c_2} & 0 & 0 \\ -\frac{a_2 dr_2}{K_1 c_2} & -\frac{dr_2}{K_2 c_2} & -\frac{b_2 d}{c_2} \\ \frac{c_1 r_2 (K_2 c_2 - d)}{K_2 b_2 c_2} & \frac{r_2 (K_2 c_2 - d)}{K_2 b_2} & 0 \end{bmatrix}$$

Ze względu na skomplikowanie wartości własnych punktu Q , charakter tego rozwiązania stacjonarnego również zostanie omówiony w dalszej części pracy.

3.1 Charakter punktu P

Po przyjęciu oznaczenia

$$\Delta_P := \sqrt{d^2 r_1^2 + 4 K_1 c_1 d^2 r_1 - 4 K_1^2 c_1^2 d r_1}$$

wartości własne macierzy linearyzacji możemy zapisać jako

$$\lambda_1 = \frac{K_1 b_1 c_1 r_2 - K_1 b_2 c_1 r_1 + b_2 dr_1 - a_2 b_1 dr_2}{2 K_1 c_1}$$

$$\lambda_2 = \frac{-dr_1 - \Delta_P}{2 K_1 c_1}$$

$$\lambda_3 = \frac{-dr_1 + \Delta_P}{K_1 b_1 c_1}.$$

Znajdźmy warunki na stabilność punktu P .

1. Ponieważ mianowniki są zawsze dodatnie, znak wartości własnej zależy wyłącznie od licznika.
2. Zajmijmy się najpierw pierwszą wartością własną. Szukamy warunku na $\lambda_1 < 0$, co jest równoznaczne z nierównością

$$K_1 b_1 c_1 r_2 - K_1 b_2 c_1 r_1 + b_2 dr_1 - a_2 b_1 dr_2 < 0.$$

Po pomnożeniu obu stron przez dodatni czynnik $(r_1 b_1)^{-1}$ otrzymujemy warunek

$$(\mathcal{W}1) \quad K_1 c_1 \cdot \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) + d \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) < 0.$$

Zgodnie z założeniami $\frac{b_2}{b_1}, \frac{r_2}{r_1} > 1$. Aby $(\mathcal{W}1)$ był spełniony, conajmniej jeden ze składników sumy powinien przyjmować wartości ujemne.

Zauważmy jednak, że wyrażenia $\left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)$ i $\left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right)$ nie mogą jednocześnie być ujemne, więc $\left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) < 0$.

Rozważmy zatem przypadki.

$$\text{i. } \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) < 0, \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) > 0$$

Przekształćmy teraz warunek $(\mathcal{W}1)$.

$$d \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) < -K_1 c_1 \cdot \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)$$

$$d \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) < K_1 c_1 \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right)$$

Ponieważ czynnik $K_1 c_1 \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right)$ jest dodatni, możemy obie strony nierówności przez niego podzielić. Otrzymamy wówczas warunek

$$\frac{d}{K_1 c_1} < S, \quad \text{gdzie} \quad S := \frac{\left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right)}{\left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right)}.$$

Wyznaczone w ten sposób S jest stałą z przedziału $(0, 1)$.

$$\text{ii. } \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) > 0, \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) < 0$$

Tym razem przekształcamy warunek $(\mathcal{W}1)$ następująco

$$K_1 c_1 \cdot \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) < -d \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right)$$

$$K_1 c_1 \cdot \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) < d \cdot \left(a_2 \frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)$$

Czynnik $K_1 c_1 \left(a_2 \frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)$ jest dodatni, więc po obustronnym podzieleniu przez niego, uzyskamy warunek

$$S < \frac{d}{K_1 c_1}, \quad \text{gdzie} \quad S = \frac{\left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)}{\left(a_2 \frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)} = \frac{\left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right)}{\left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right)}.$$

Otrzymujemy zatem

$$(\mathcal{W}1) \iff \left(i \right) \left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) < 0 \\ \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) > 0 \\ \frac{d}{K_1 c_1} < S \end{array} \right. \quad \vee \quad \left(ii \right) \left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) > 0 \\ \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) < 0 \\ \frac{d}{K_1 c_1} > S \end{array} \right.$$

3. Uwaga:

Jeśli $\Delta^2 \leq 0$ to zachodzi $\Delta \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ (czyli $Re(\Delta) = 0$). Natomiast gdy $\Delta^2 \geq 0$ to $\Delta \in \mathbb{R}$ (więc $Im(\Delta) = 0$).

Dowód uwagi:

Wiemy, że Δ jest pewną liczbą zespoloną. Oznaczmy ją zatem jako $\Delta = \alpha + \beta i$ dla pewnych $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$.

Rozpiszmy

$$\Delta^2(\alpha + \beta i)^2 = \alpha^2 + 2\alpha\beta + (\beta i)^2 = (\alpha^2 - \beta^2) + (2\alpha\beta) \cdot i.$$

Otrzymujemy więc: $Re(\Delta^2) = \alpha^2 - \beta^2$ oraz $Im(\Delta^2) = 2\alpha\beta$. Z założenia $0 = Im(\Delta^2) = 2\alpha\beta$, zatem $\alpha = 0$ lub $\beta = 0$. Ponadto można zauważyć jeszcze, że oczywiście gdy Δ^2 jest liczbą nieujemną to

$$\Delta^2 = Re(\Delta^2) = \alpha^2 - \beta^2 \geq 0.$$

Skoro jeden ze współczynników musi być równy zero, tak by całość pozostawała nieujemna, zająć musi $\beta = Im(\Delta) = 0$.

Natomiast w przypadku $\Delta^2 < 0$ otrzymamy urojoną wartość pierwiastka Δ , bowiem zająć musi $\alpha = Re(\Delta) = 0$.

□

4. Oczywiście $\Delta_P^2 \in \mathbb{R}$, gdyż wszystkie współczynniki modelu są dodatnimi liczbami rzeczywistymi.

Jeśli $\Delta_P^2 \leq 0$ to $Re(\Delta_P) = 0$, z czego wynika, że $Re(\lambda_2) = Re(\lambda_3) = -\frac{dr_1}{K_1 c_1} < 0$. Natomiast gdy $Re(\Delta_P) \geq 0$, otrzymujemy, że wartość własna $\lambda_2 < 0$.

Możemy zatem stwierdzić, że punkt P jest stabilny, gdy spełnione są warunki:

$$\left\{ \begin{array}{l} (W1) \\ \Delta_P^2 \leq 0 \end{array} \right\} \quad \text{lub} \quad \left\{ \begin{array}{l} (W1) \\ \Delta_P^2 > 0 \\ \Delta_P < dr_1 \end{array} \right\}.$$

Zauważmy jednak, że jeśli zachodzi warunek $(W1)$ oraz $\Delta_P < dr_1$, to bez względu na znak Δ_P^2 można stwierdzić stabilność punktu P . Zachodzi więc równoważność

$$P \text{ stabilny} \iff \left(\begin{array}{l} a) \left\{ \begin{array}{l} (W1) \\ \Delta_P^2 \leq 0 \end{array} \right\} \quad \vee \quad b) \left\{ \begin{array}{l} (W1) \\ \Delta_P < dr_1 \end{array} \right\} \end{array} \right).$$

5. Przyjrzyjmy się teraz zestawowi warunków $a)$.

Zauważmy, że możemy rozpisać

$$\Delta_P^2 = dr_1 \cdot (dr_1 + 4K_1 c_1 d - 4K_1^2 c_1^2) = dr_1 \cdot [dr_1 + 4K_1 c_1 (d - K_1 c_1)].$$

Ponieważ $dr_1 > 0$, zachodzi równoważność

$$\Delta_P^2 \leq 0 \iff dr_1 + 4K_1 c_1 (d - K_1 c_1) \leq 0.$$

Spójrzmy teraz na drugi z warunków zestawu $b)$:

$$\Delta_P < dr_1.$$

Ponieważ $b)$ zakłada dodatniość Δ_P , nierówność będzie prawdziwa po podniesieniu obu jej stron do kwadratu:

$$\begin{aligned} \Delta_P^2 &< (dr_1)^2 \\ dr_1 \cdot [dr_1 + 4K_1 c_1 (d - K_1 c_1)] &< (dr_1)^2. \end{aligned}$$

Po przeniesieniu wszystkiego na lewą stronę otrzymujemy nierówność

$$dr_1 \cdot [dr_1 + 4K_1c_1(d - K_1c_1) - dr_1] < 0,$$

co upraszcza się do postaci

$$dr_1 \cdot 4K_1c_1(d - K_1c_1) < 0,$$

a wiedząc że $dr_1 \cdot 4K_1c_1 > 0$ ostatecznie warunek sprowadza się do stwierdzenia, że

$$d < K_1c_1.$$

6. Można zatem powiedzieć, że P jest stabilny, wtedy i tylko wtedy, gdy

$$a) \left\{ \begin{array}{c} (\mathcal{W}1) \\ dr_1 + 4K_1c_1(d - K_1c_1) \leq 0 \end{array} \right. \quad \text{lub} \quad b) \left\{ \begin{array}{c} (\mathcal{W}1) \\ d < K_1c_1. \end{array} \right. .$$

3.2 Charakter punktu Q

Po przyjęciu oznaczenia

$$\Delta_Q := \sqrt{d^2r_2^2 + 4K_2c_2d^2r_2 - 4K_2^2c_2^2dr_2}$$

wartości własne macierzy linearyzacji możemy zapisać jako

$$\lambda_1 = \frac{K_2b_2c_2r_1 - K_2b_1c_2r_2 + b_1dr_2 - a_1b_2dr_1}{2K_2c_2}$$

$$\lambda_2 = \frac{-dr_2 - \Delta_Q}{2K_2c_2}$$

$$\lambda_3 = \frac{-dr_2 + \Delta_Q}{K_2b_1c_2}.$$

Znajdźmy warunki na stabilność.

1. Zauważmy, że wartości własne punktu Q są symetryczne do tych dla punktu P - różnią się jedynie tym, że indeksy parametrów zostały ze sobą zamienione.

Z tego powodu możemy stwierdzić, że Q jest stabilny, kiedy

$$a) \left\{ \begin{array}{c} \lambda_1 < 0 \\ dr_2 + 4K_2c_2(d - K_2c_2) \leq 0 \end{array} \right. \quad \text{lub} \quad b) \left\{ \begin{array}{c} \lambda_1 < 0 \\ dr_2 + 4K_2c_2(d - K_2c_2) > 0 \\ d < K_2c_2 \end{array} \right.$$

przy czym zachodzi

$$\lambda_1 < 0 \iff K_2c_2 \cdot \left(\frac{r_1}{r_2} - \frac{b_1}{b_2} \right) + d \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - a_1 \frac{r_1}{r_2} \right) < 0.$$

2. Zajmijmy się rozpisaniem warunku na ujemność λ_1 . Przemnażając prawą stronę przez dodatni czynnik $\frac{r_2}{r_1} \cdot \frac{b_2}{b_1}$ otrzymamy warunek

$$(\mathcal{W}2) \quad K_2c_2 \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) + d \cdot \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) < 0.$$

Spróbujmy go uprościć, rozdzielając na przypadki.

$$i. \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) < 0, \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) > 0$$

Warunek (W2) można wówczas przekształcić na

$$d \cdot \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) < K_2 c_2 \cdot \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)$$

A dzieląc obustronnie przez dodatni czynnik $K_2 c_2 \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right)$ otrzymamy

$$\frac{d}{K_2 c_2} < W, \quad \text{gdzie} \quad W := \frac{\left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)}{\left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right)}.$$

Wyznaczone w ten sposób W jest stałą większą od 1.

$$ii. \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) > 0, \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) < 0$$

Warunek (W2) przekształcamy na

$$K_2 c_2 \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) < d \cdot \left(a_1 \frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right)$$

a następnie dzielimy przez dodatni czynnik $K_2 c_2 \left(a_1 \frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right)$ otrzymując

$$W < \frac{d}{K_2 c_2}, \quad \text{gdzie} \quad W = \frac{\left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right)}{\left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right)}.$$

$$iii. \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) < 0, \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) < 0$$

Wówczas wyrażenie $K_2 c_2 \cdot \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) + d \cdot \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) < 0$ jest zawsze ujemne, bez konieczności wprowadzania dodatkowych założeń

Otrzymujemy zatem równoważność

$$(W2) \iff \left(i) \left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) < 0 \\ \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) > 0 \\ \frac{d}{K_2 c_2} < W \end{array} \right\} \vee ii) \left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) > 0 \\ \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) < 0 \\ \frac{d}{K_2 c_2} > W \end{array} \right\} \vee iii) \left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) < 0 \\ \left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) < 0 \end{array} \right\} \right)$$

3. Ostatecznie możemy stwierdzić, że punkt Q jest stabilny wtedy i tylko wtedy, gdy

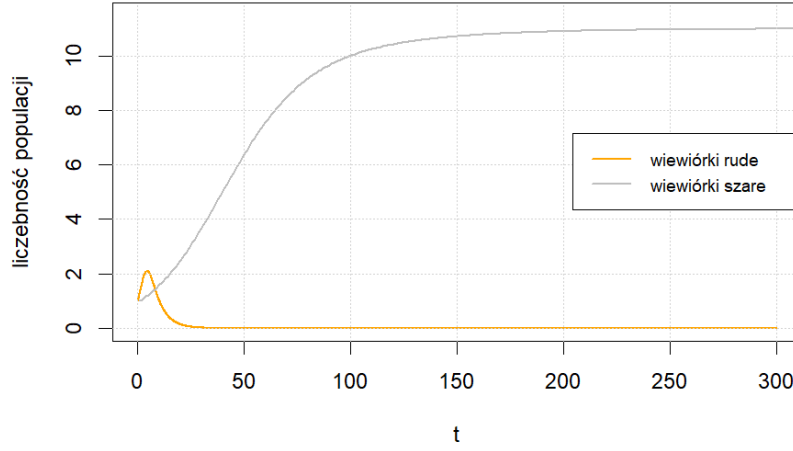
$$a) \left\{ \begin{array}{l} (W2) \\ dr_2 + 4K_2 c_2 (d - K_2 c_2) \leq 0 \end{array} \right\} \quad \text{lub} \quad b) \left\{ \begin{array}{l} (W2) \\ d < K_2 c_2 \end{array} \right\}$$

4 Jak zapobiec wyginięciu wiewiórek rudych?

Przyjmijmy że parametry K_i , r_i , a_i dla $i \in \{1, 2\}$ są ustalone i zgodne z założeniami. Jak pokazała analiza przypadku I. modelu (M1), niezależnie od wartości początkowych konkurencja gryzoni zakończy się wyginięciem wiewiórki rudej.

Dla przykładu przyjmijmy parametry: $K_1 = 10$, $K_2 = 11$, $r_1 = 0.4$, $r_2 = 0.6$, $a_1 = 1.5$, $a_2 = 0.4$. Poniżej przedstawiono wykres liczebności populacji konkurujących wiewiórek w zależności od czasu dla parametrów początkowych $x_0 = y_0 = 1$. Jest to ilustracja odnosząca się do trajektorii zaznaczonej kolorem niebieskim na portrecie fazowym w rozdziale (1.6).

**Wykres zależności liczebności populacji
od czasu przy braku drapieżników**



Naszym celem jest znalezienie takich parametrów dla populacji drapieżników, aby wiewiórki rude nie wymarły.

Aby osiągnąć ten cel, musimy dokonać manipulacji przy stabilności punktów stacjonarnych. Wiemy, że A jest zawsze niestabilny, natomiast warunek $a_2 < 1 < a_1$ narzuca niestabilność punktu B . Z tego powodu jedynym rozwiązaniem stacjonarnym gwarantującym przetrwanie wiewiórkom rudym, które ma szansę okazać się przyciągający, jest P .

Przypomnijmy warunki na stabilność rozwiązania P

$$a) \left\{ \begin{array}{l} (W1) \\ dr_1 + 4K_1c_1(d - K_1c_1) \leq 0 \end{array} \right. \quad \text{lub} \quad b) \left\{ \begin{array}{l} (W1) \\ d < K_1c_1. \end{array} \right.$$

$$\text{gdzie } (W1) \iff \left(i) \left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) < 0 \\ \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) > 0 \\ \frac{d}{K_1c_1} < S \end{array} \right. \quad \vee \quad ii) \left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} \right) > 0 \\ \left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right) < 0 \\ \frac{d}{K_1c_1} > S \end{array} \right. \right)$$

W przykładzie aby ustabilizować punkt P użyjemy zestawu warunków $b)$ i $i)$.

Zacznijmy od spełnienia zestawu $i)$. Wartości b_1 i b_2 nie są istotne, ważny jest tylko ich stosunek. Zauważmy, że w przykładzie $\frac{r_2}{r_1} = \frac{3}{2}$, zatem zachodzić musi:

$$\frac{b_2}{b_1} > \frac{3}{2} \quad \text{oraz} \quad \frac{b_2}{b_1} > \frac{2}{5} \cdot \frac{3}{2} = \frac{3}{5}.$$

Niech zatem $\frac{b_2}{b_1} = 2$, a same parametry $b_1 = 0.4$, $b_2 = 0.8$. Wówczas stała S wynosi

$$S = \frac{\left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right)}{\left(\frac{b_2}{b_1} - a_2 \frac{r_2}{r_1} \right)} = \frac{2 - 1.5}{2 - 0.6} = \frac{5}{14},$$

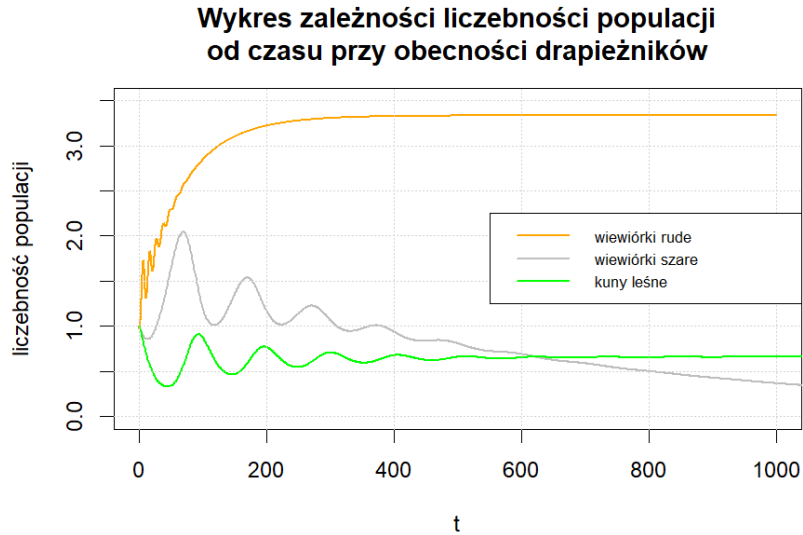
zatem z ostatniego warunku z grupy $i)$ wynika, że zachodzić musi

$$\frac{d}{K_1c_1} = \frac{d}{10c_1} < \frac{5}{14}, \quad \text{czyli} \quad \frac{d}{c_1} < \frac{25}{7}.$$

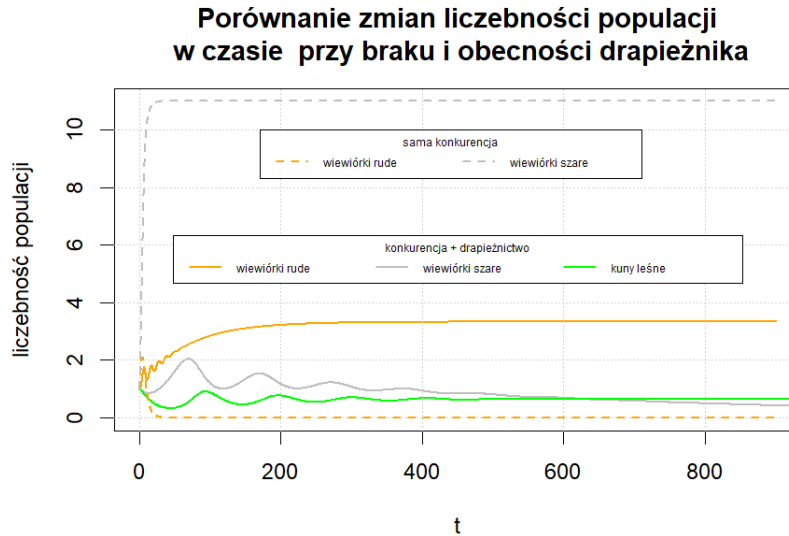
Jednocześnie z faktu że $\frac{d}{K_1c_1} < \frac{5}{14}$ wynika nierówność $d < K_1c_1$, która jest ostatnim warunkiem z grupy $b)$. Przyjmijmy $d = 1$ i $c_1 = 0.3$.

Zauważmy, że wartość parametru c_2 pozostaje dowolna. Ustalmy ją jako $c_2 = 0.4$.

Po wprowadzeniu do ekosystemu populacji kun leśnych o takich parametrach, jak wyznaczono, wiewiórki szare wymierają, natomiast rude dążą do stanu równowagi z drapieżnikiem, co potwierdza poniższa symulacja.



Na kolejnym wykresie zestawiono wyniki symulacji dla ekosystemów z drapieżnikiem i bez niego. Jest to ilustracja potwierdzająca, że wprowadzenie kun leśnych może zupełnie odmienić los konkurujących populacji: zapobiec wymarciu jednej i przyczynić się do wyginięcia drugiej.



Zauważmy, że poczynione założenie $K_1 c_1 > d$ destabilizuje stacjonarne rozwiązanie C . Również punkt Q przy dobranych parametrach jest niestabilny.

Zachodzi bowiem:

$$\left(\frac{b_2}{b_1} - \frac{r_2}{r_1} \right) = 2 - 1.5 = 0.5 > 0$$

$$\left(\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} \right) = 1.5 - 1.5 \cdot 2 = -1.5 < 0$$

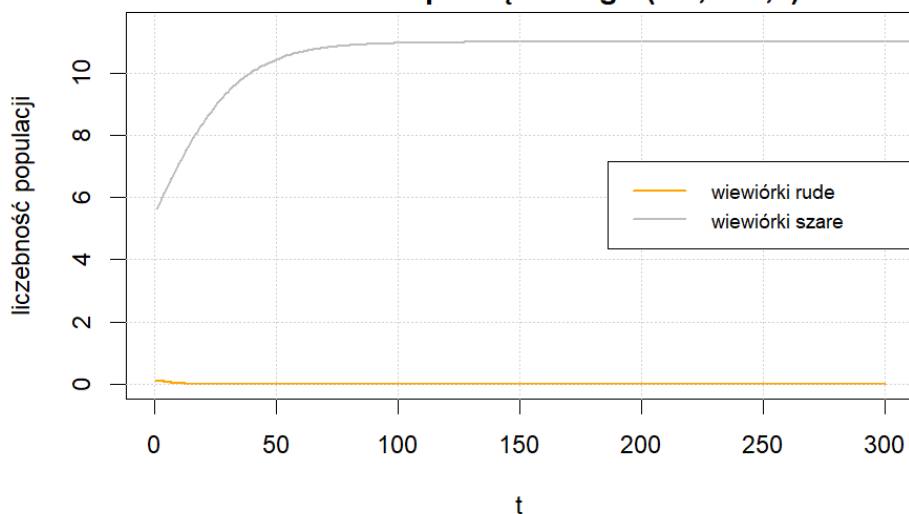
$$\frac{d}{K_2 c_2} = \frac{1}{11 \cdot 0.4} = \frac{5}{22} < W = \frac{0.5}{1.5} = \frac{1}{3},$$

co jest zaprzeczeniem warunku ii) z $(W2)$.

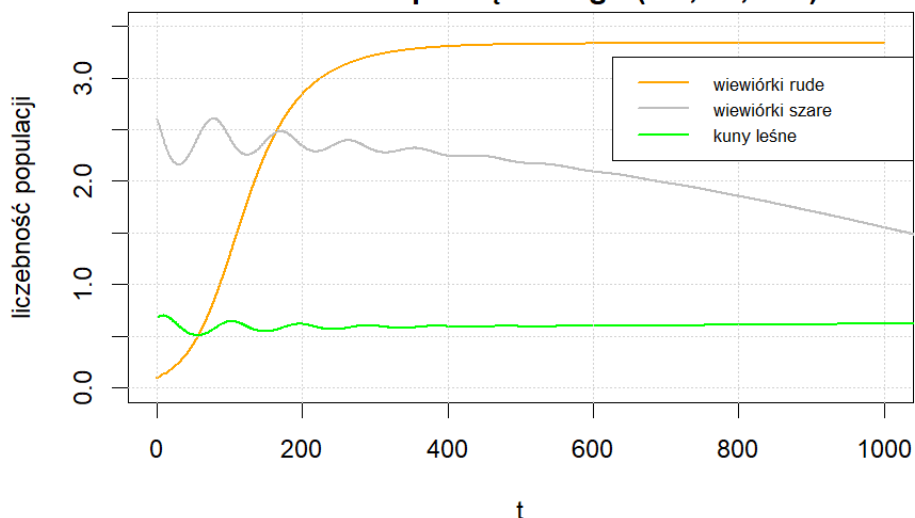
W takim razie punkt P jako jedyne stabilne rozwiązanie stacjonarne jest globalnie przyciągający, co oznacza, że niezależnie od wartości początkowych wiewiórki szare wyginą, natomiast rude będą dążyć do równowagi z kunami leśnymi. Jest to najbardziej optymistyczny scenariusz dla rodzimego gatunku gryzoni zamieszkujących Wielką Brytanię.

Aby zilustrować globalną stabilność P wybrano punkt początkowy bliski Q , gdzie liczebność wiewiórek szarych znacząco przewyższa rude. Mimo to wprowadzenie kun gwarantuje przetrwanie rodzimego dla Europy gatunku. Poniżej przedstawiono wynik symulacji: wykres rozwoju populacji gryzoni bez drapieżnika, wykres liczebności populacji po wprowadzeniu kun (dla (x_0, y_0, z_0) bliskiego Q) oraz wykres porównujący obie sytuacje.

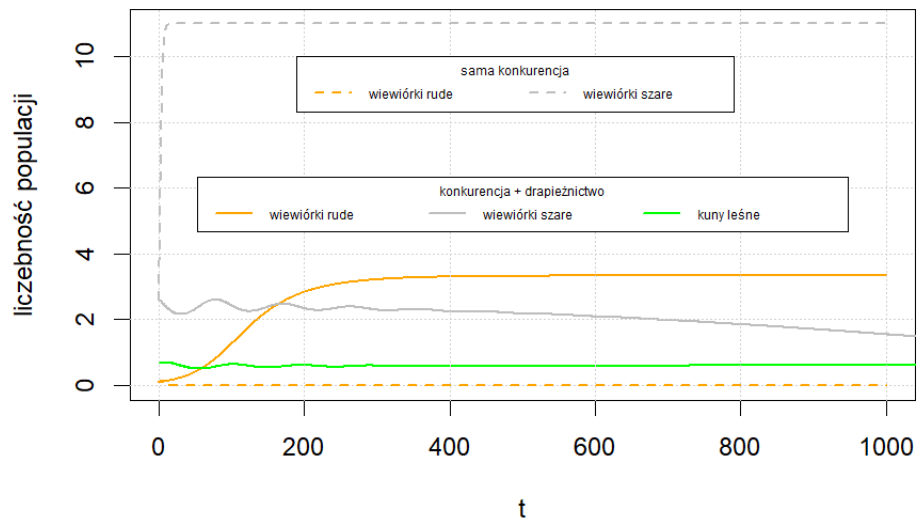
**Wykres zależności liczebności populacji
od czasu przy braku drapieżników
dla warunku początkowego $(0.1, 5.65, 0)$**



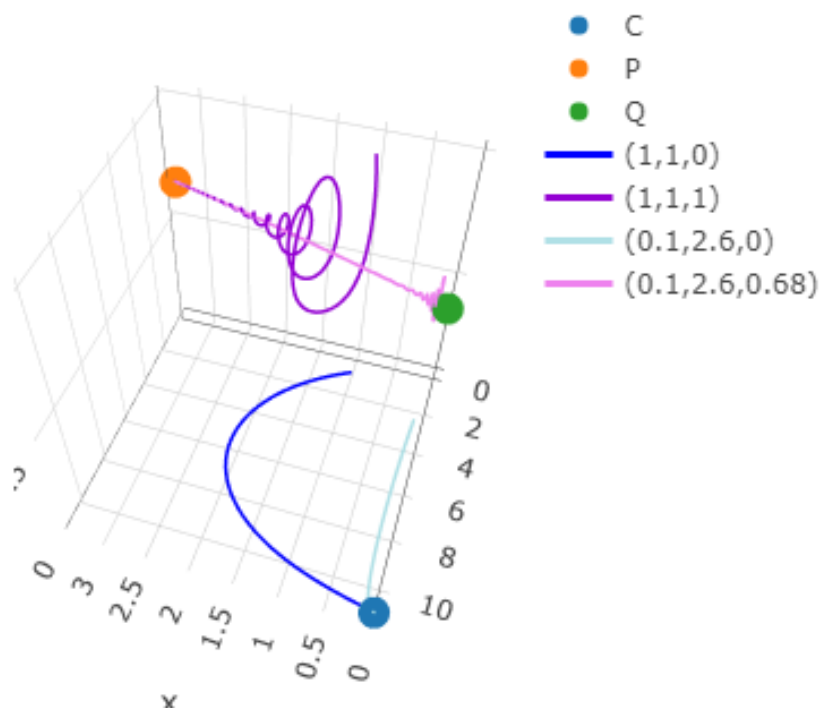
**Wykres zależności liczebności populacji
od czasu przy braku drapieżników
dla warunku początkowego $(0.1, 2.6, 0.68)$**



Porównanie zmian liczebności populacji w czasie dla warunku początkowego $(0.1, 2.6, 0)$ i $(0.1, 2.6, 0.68)$



Rozwiązania przedstawione powyżej można zobrazować również jako trójwymiarowe trajektorie, przedstawione na wykresie poniżej.



4.1 Dwa baseny przyciągania

Przy innym doborze parametrów punkt P nie musi być jednak jedynym stabilnym rozwiązaniem stacjonarnym.

Rozpatrzmy teraz przykład, w którym zarówno P i Q są stabilne. Przyjmiemy $b_1 = 0.4$, $b_2 = 1.2$. Wówczas $\frac{b_2}{b_1} = 3$. Spełniony będzie warunek $i)$ stabilności punktu P , ponieważ $\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} = 1.5 > 0$ i $\frac{r_2}{r_1} - a_2 \frac{b_2}{b_1} = -2.4 < 0$. Mamy $S = \frac{5}{8}$ oraz warunek

$$\frac{d}{K_1 c_1} = \frac{d}{10 c_1} < \frac{5}{8}, \quad \text{czyli} \quad d < \frac{50}{8} c_1.$$

Z kolei dla punktu Q wykorzystamy zestaw warunków $b)$. Wówczas zająć musi $K_2 c_2 = 11 c_2 > d$. Ponadto zrealizujemy $i)$ z (W2), ponieważ $\frac{r_2}{r_1} - \frac{b_2}{b_1} = 1.5 > 0$ i $\frac{r_2}{r_1} - a_1 \frac{b_2}{b_1} = -3 < 0$. Mając $W = 0.5$ otrzymujemy warunek

$$\frac{d}{K_2 c_2} > 0.5, \quad \text{czyli} \quad d > 5.5 c_2$$

Parametr d musi zatem spełniać

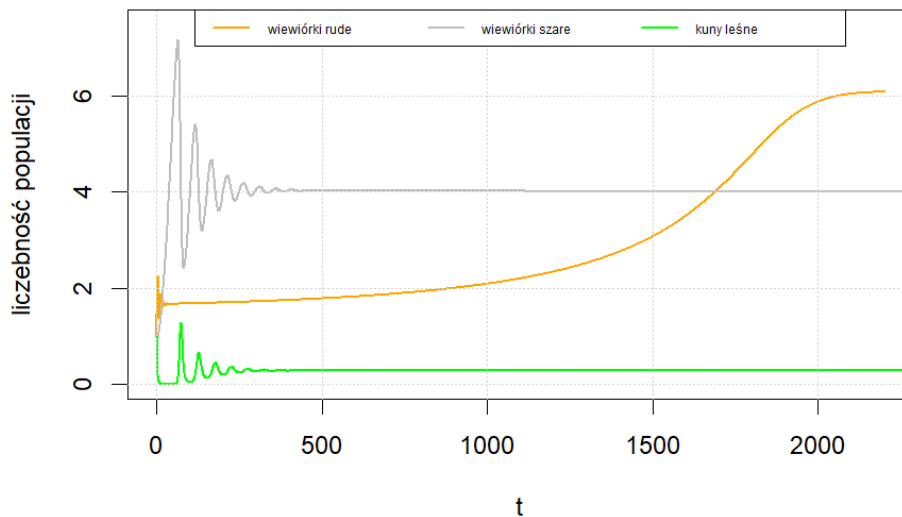
$$\begin{cases} 11 c_2 > d \\ 6.25 c_1 > d > 5.5 c_2 \end{cases}$$

Przyjmijmy $c_1 = 1, c_2 = 1.1$ i $d = 6.1$.

Wtedy oba punkty P i Q są stabilne. Pozostałe oczywiście niestabilne. Rozwiązania mogą zbiegać do jednego ze stabilnych punktów, w zależności w którym basenie przyciągania znajdują się wartości początkowe. Dlatego rozwiązanie o warunkach początkowych $(1, 1, 1)$ będzie dążyło do wyginięcia wiewiórek szarych, a rozpoczynające w $(0.5, 6.5, 0.75)$ do wymarcia rudych. Zostało to zaprezentowane na wykresach poniżej. Przerywanymi liniami natomiast naniesiono rozwój populacji wiewiórek przy tych samych x_0 i y_0 , lecz bez drapieżnika w ekosystemie.

Poniżej pokazano początek wykresu liczebności populacji zaczynających od punktu $(1, 1, 1)$. Wybrano tak krótki przedział czasu, aby nie rozmyć oscylacji widocznych na początku. Tak mały zakres t nie obrazuje jednak dobrze zachowań rozwiązań w długim horyzoncie czasu.

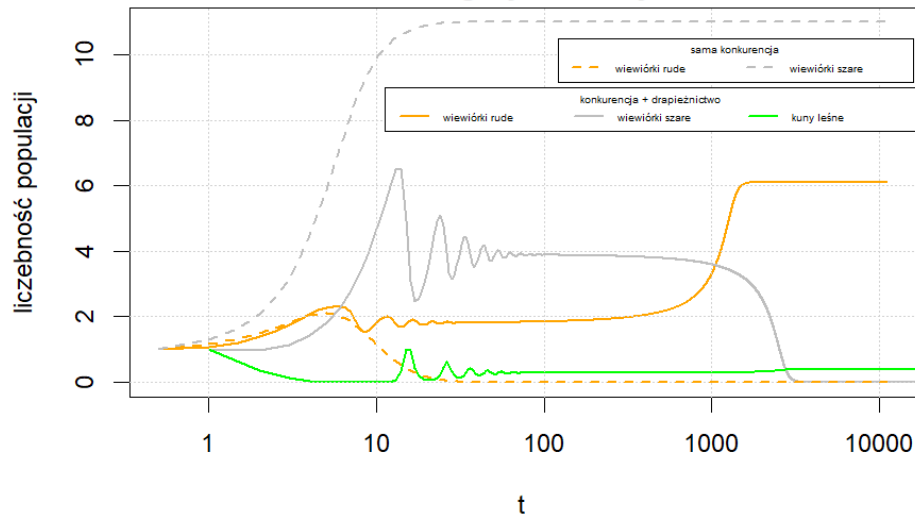
Wykres zależności liczebności populacji od czasu przy obecności drapieżników



Dzięki użyciu skali logarytmicznej na osi t wykresu porównawczego umieszczonego pod spodem, stworzono czytelny wykres w dłuższej perspektywie czasu. Zauważmy, że po ustaniu oscylacji liczebność populacji wiewiórek szarych przez długi czas utrzymuje się na podobnym poziomie, lecz cały czas spada.

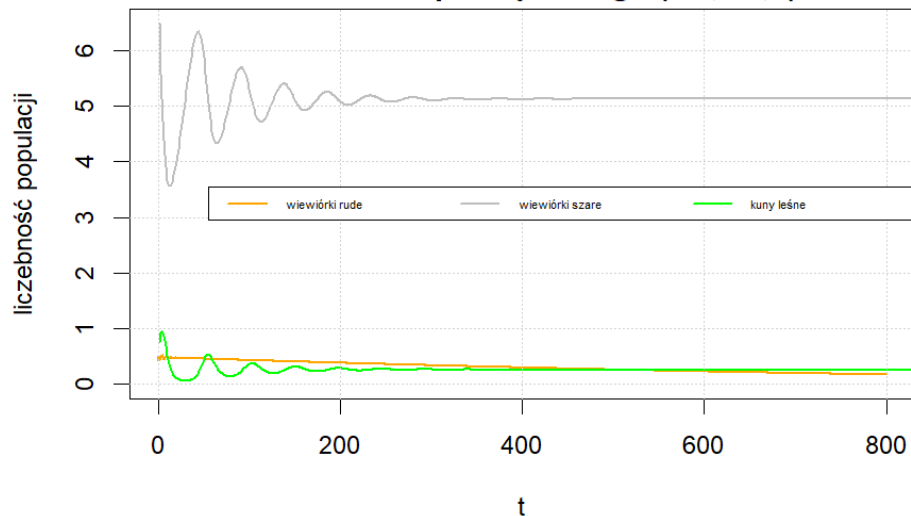
Oczywiście obserwujemy ponownie odwrócenie ról między sytuacją przetrwania wiewiórek spowodowaną obecnością drapieżnika.

Porównanie zmian liczebności populacji w czasie przy braku i obecności drapieżnika w skali logarytmicznej dla t



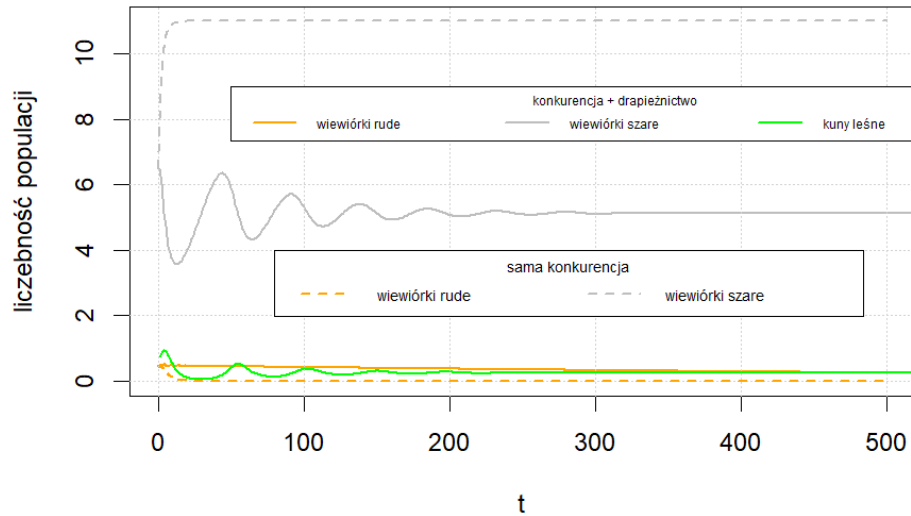
Przejdźmy teraz do innych warunków początkowych. W tym przypadku kuny leśne nie były w stanie zapobiec wyginięciu wiewiórek rudych, co obrazuje poniższy wykres. Oscylacje wygasają z czasem, a rozwiązania zbliżają się do stanu stacjonarnego Q .

Wykres zależności liczebności populacji od czasu przy braku drapieżników dla warunku początkowego (0.5, 6.5, 0)

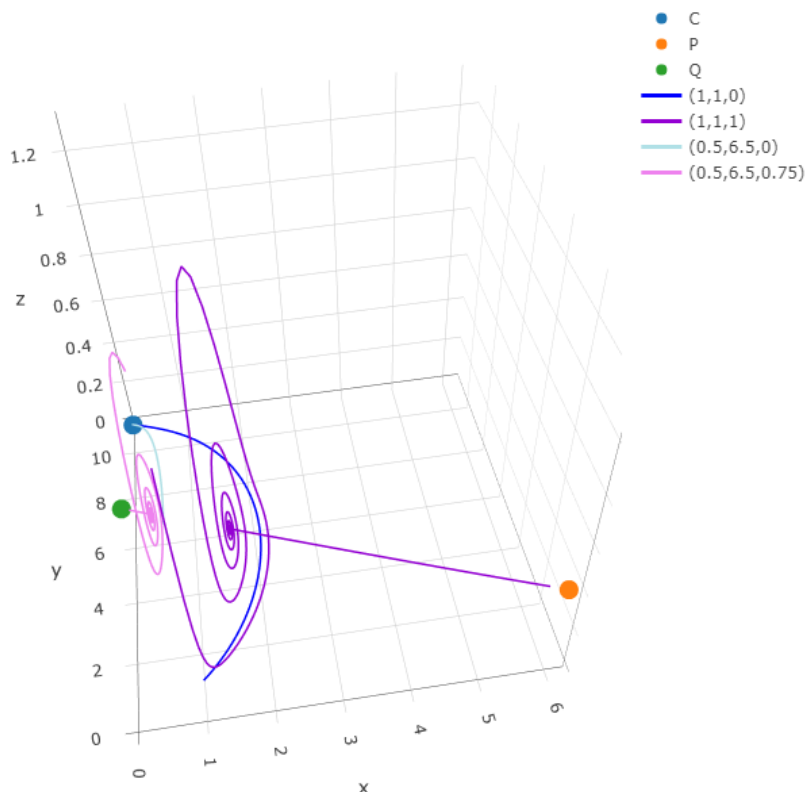


W tym przypadku populacja wiewiórek szarych przetrwa, lecz jej liczebność będzie znacznie niższa, niż gdyby kun nie było w środowisku.

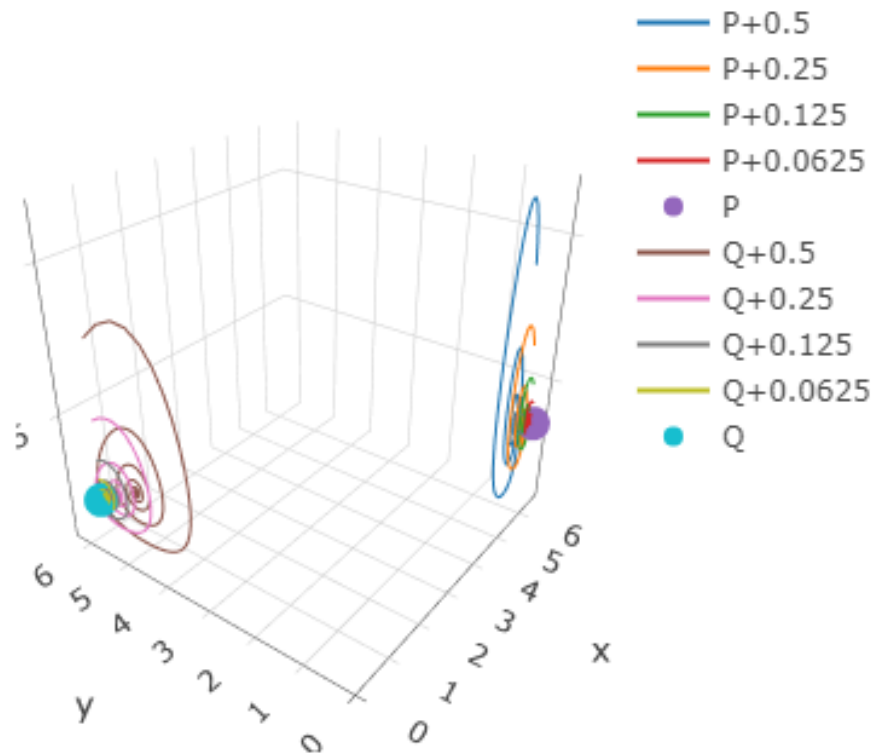
Porównanie zmian liczebności populacji w czasie dla warunku początkowego $(0.5, 6.5, 0)$ i $(0.5, 6.5, 0.75)$



Oprócz zobrazowania zależności liczebności populacji od czasu, przygotowano również trójwymiarowe wykresy trajektorii przy zadanych parametrach. Na pierwszym z nich przedstawiono trajektorie dla rozważonych przypadków wartości początkowych, które umieszczono w legendzie.



Poniżej natomiast znajduje się kilka trajektorii o wartościach początkowych bliskich punktowi P lub Q . Zapis „ $P+0.5$ ” oznacza, że do każdej współrzędnej punktu P dodano 0.5.



Załączniki

- kod w R
 - 'funkcje_i_dane.R' - wszystkie napisane funkcje wykorzystane do tworzenia wykresów
 - 'portrety_fazowe-konkurencja.R' - plik którym stworzono portrety fazowe z rozdziału 1
 - 'stabilne_P.R' - symulacje z rozdziału 4 z przypadku gdy P jest globalnie stabilne
 - 'stabilne_P_i_Q.R' - symulacje z rozdziału 4 z przypadku gdy P i Q są stabilne
- kod w Pythonie
 - 'linearyzacja.py' - program obliczający macierze linearyzacji punktów stacjonarnych modelu ($\mathcal{M2}$)
 - 'linearyzacja_2D.py' - program obliczający macierze linearyzacji punktów stacjonarnych modelu ($\mathcal{M1}$)
- wykresy 3D zapisane w html
 - 'stab_P.html'
 - 'stab_P_I_Q.html'
 - 'stab_P_I_Q_2.html'

Literatura

- [1] <https://www.discoverwildlife.com/news/grey-squirrel-spread-is-our-fault>
(dostęp 6.06.2024)
- [2] <https://www.rsst.org.uk/threats-to-red-squirrels/> (dostęp 6.06.2024)
- [3] <https://www.britishredsquirrel.org/grey-squirrels/> (dostęp 6.06.2024)
- [4] <https://www.britishredsquirrel.org/grey-squirrels/characteristics-2/>
(dostęp 6.06.2024)
- [5] <https://www.britishredsquirrel.org/grey-squirrels/dreys-nests/>
(dostęp 6.06.2024)
- [6] <https://www.britishredsquirrel.org/red-squirrels/characteristics/>
(dostęp 6.06.2024)
- [7] <https://www.discoverwildlife.com/animal-facts/mammals/red-squirrel-vs-grey-squirrel-the-key-differences>
(dostęp 6.06.2024)
- [8] <https://www.discoverwildlife.com/news/pine-marten-benefits-for-red-squirrel-populations-hampered-by-urban-areas> (dostęp 6.06.2024)
- [9] <https://www.discoverwildlife.com/news/pine-martens-predate-on-grey-squirrels-more-than-red-squirrels>
(dostęp 6.06.2024)
- [10] <https://www.britishredsquirrel.org/grey-squirrels/pine-martin/>
(dostęp 6.06.2024)
- [11] <https://www.discoverwildlife.com/news/pine-martens-help-to-restore-red-squirrel-population-in-uk-and-ireland-finds-research>
(dostęp 6.06.2024)
- [12] Opracowanie modelu konkurencji
U. Foryś, "Matematyka w biologii", strony: 96-103, ISBN 83-204-3123-9
- [13] Globalność rozwiązań w układzie Lotki-Volterra
U. Foryś, "Matematyka w biologii", strony: 73-77, ISBN 83-204-3123-9
- [14] interpretacja współczynników w układzie Lotki-Volterra
U. Foryś, "Matematyka w biologii", strony: 67-68, ISBN 83-204-3123-9
- [15] Model Lotki-Volterra
<https://mst.mimuw.edu.pl/lecture.php?lecture=mbm&part=Ch6>
(dostęp 6.06.2024)
- [16] Modelowanie - metoda Runge-Kutty w opracowaniu M. Tadeja
https://colab.research.google.com/drive/1O4FO7O4bUhzvYZMyo09kIhvWj3a_6CPb?usp=sharing (dostęp 6.06.2024)
Strona źródłowa:
https://sites.google.com/math.uni.wroc.pl/maciek-tadej/teaching/mod_det-lab-1-2324 (dostęp 6.06.2024)
- [17] kalkulator wartości własnych
<https://matrixcalc.org/pl/vectors.html> (dostęp 6.06.2024)