

Przegląd modeli populacji

Dominika Ochalik & Alicja Wiązkowska

rok akademicki 2023/24

1 Wprowadzenie

Za pomocą modeli matematycznych można opisać wiele zjawisk na świecie, w tym rozważane w tej pracy modele populacji. Badanie tych modeli ma na celu próbę przewidzenia, jak będzie rozwijała się populacja w przyszłości. Szczególnie interesującym zagadnieniem jest model drapieżnik-ofiara, gdzie mamy do czynienia z oddziaływaniem między gatunkami. Wtedy z pomocą modelu próbujemy odpowiedzieć sobie na pytanie, czy obie populacje mają szansę na przeżycie, czy może jedna z nich wyginie.

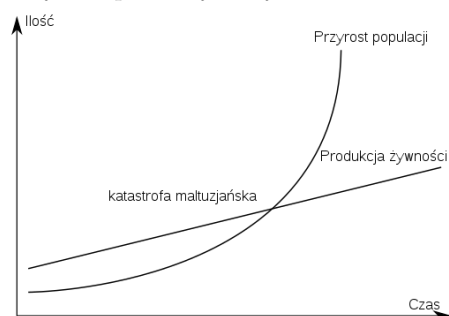
Należy wspomnieć, że każdy model jest pewnym uproszczeniem danego zjawiska, pomija niektóre czynniki i wybiera tylko te najbardziej istotne. Jest to zabieg celowy, żeby model był czytelny, posiadał pożądane własności (np. stabilność rozwiązań), a także żeby za pomocą narzędzi matematycznych dało się wyciągnąć konkretne wnioski na temat modelu.

W tej pracy najpierw przyjrzymy się bliżej modelom jednej populacji, a następnie zdobyte wnioski wykorzystamy do analizy modeli drapieżnik-ofiara, a także do zaproponowanego przez nas modelu drapieżnik-ofiara dla dwóch populacji ofiar. Najprostszym modelem jednej populacji jest Model Malthusa.

2 Modele jednej populacji: Model Malthusa [7]

2.1 Geneza

W 1798r. Thomas Malthus opublikował słynną pracę "An Essay on the Principle of Population". Autor założył tam, że ludzkość ma nieograniczoną i niepohamowaną zdolność do zwiększania swojej liczebności (ma przyrost wykładniczy). Z racji, że według informacji zawartych w pracy Malthusa, produkcja żywności wzrasta liniowo, prowadzi to ludzkość do nieuchronnej katastrofy. Tempo produkcji żywności nie jest w stanie nadążyć za przyrostem ludności, co możemy zobaczyć na poniższym wykresie:



Malthus zaznacza, że w celu uniknięcia głodu i przeludnienia, społeczeństwo powinno regulować swój przyrost naturalny.

2.2 Założenia

1. W środowisku występuje tylko 1 gatunek i ma do dyspozycji nieograniczone zasoby środowiska.
2. Populacja jest jednorodna, składa się z genetycznie identycznych osobników rozmnażających się partenogenetycznie.
3. Osobnik rodzi się w pełni ukształtowany, zdolny do rozrodu i może rozmnożyć się w dowolnym wieku.
4. Momenty rozmnażania są w dowolnym przedziale czasu rozłożone jednostajnie.
5. Każdy osobnik wydaje na świat potomstwo co t jednostek czasu. t jest ustalone i jednakowe dla wszystkich.
6. Każdorazowo 1 rodzic ma λ osobników potomnych w pełni ukształtowanych.

2.3 Wzór

$$N'(t) = rN(t)$$

r - współczynnik rozrodczości

Uwaga: należy zauważyć, że funkcja $N(t)$ przyjmuje wartości, które są liczbami całkowitymi, zatem jest nieciągła. Mimo to, w równaniu różniczkujemy funkcję $N(t)$. Można to wyjaśnić poprzez fakt, że funkcja opisująca wielkość populacji rozmnażającej się wykładniczo przyjmuje na tyle duże wartości, że można ją przybliżyć funkcją ciągłą, zatem dopuszczamy jej różniczkowanie.

2.4 Rozwiązania

Niech $N_0 = N(0)$ będzie warunkiem początkowym.

Mamy:

$$\frac{N'(t)}{N(t)} = r$$

Całkując obie strony otrzymujemy:

$$\int_0^t \frac{N'(s)}{N(s)} ds = \int_0^t r ds$$

$$\ln(N(t)) - \ln(N(0)) = rt$$

$$\frac{N(t)}{N_0} = e^{rt}$$

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

2.5 Symulacje

Wykresy narysowano korzystając z jawnego wzoru na rozwiązanie równania opisywanego przez model Malthusa, czyli: $N(t) = N_0 e^{rt}$.



Na powyższym wykresie przyjęto, że $N(0)=20$. Widzimy, że im wyższy współczynnik rozrodczości r , tym szybciej populacja rośnie. Gdy jest on równy 0, to liczebność populacji jest stała, natomiast gdy jest ujemny, to populacja maleje do 0.

2.6 Wady modelu

Co pomijamy opisując populację za pomocą modelu Malthusa?

1. Migracje.
2. Opóźnienia (zazwyczaj osobniki nie są zdolne do rozrodu w dowolnym wieku).
3. Pojemność środowiska (populacja nie jest w stanie rozmnażać się w nieskończoność).

Widzimy, że założenia modelu są dalekie od tego, jak wygląda rozmnażanie się populacji ludzi. Mimo to model Malthusa bardzo dobrze opisywał wzrost liczebności populacji do czasów rewolucji przemysłowej. Obecnie skutecznie opisuje sytuację gospodarczo-społeczną w bardzo niewielu krajach o niskim poziomie rozwoju ekonomicznego (np. Etiopia).

Model Malthusa bardzo dobrze sprawdza się do opisywania wzrostu populacji bakterii w warunkach obfitości pożywienia.

3 Model Verhulsta [8]

3.1 Geneza

Model Verhulsta powstał jako **modyfikacja Modelu Malthusa**. Uczni dyskutując nad modelem Malthusa zauważyli, że nie rozwiązuje on problemu **ograniczonej pojemności środowiska**. Doszli do wniosku, że muszą istnieć pewne naturalne procesy, które hamują wykładniczy (niepohamowany) przyrost liczebności populacji. Takim procesem jest konkurencja wewnątrzgatunkowa o zasoby siedliska. Pojawił się problem: jak opisać to matematycznie? Udało się to belgijskiemu matematykowi- Pierre François Verhulstowi w 1840r.

3.2 Wzór i jego interpretacja

$$N'(t) = rN(t) - bN^2(t)$$

b - współczynnik konkurencji.

Modele matematyczne mają korzenie w modelach fizycznych, dlatego w modelu Verhulsta konkurencja wewnątrzgatunkowa została opisana tak, jak losowe zderzenia cząstek gazu elementarnego. Liczba takich zderzeń jest proporcjonalna do N^2 (N - liczba cząstek), natomiast osobniki populacji konkurują ze sobą wtedy, gdy się spotkają, zatem konkurencja jest proporcjonalna do kwadratu liczebności populacji. Co ciekawe, prawdopodobnie jest to pierwszy znany w biologii populacji model nieliniowy.

Inna interpretacja:

Stały współczynnik rozrodczości w modelu Malthusa to zbyt duże uproszczenie, powinien on zależeć od aktualnej liczebności populacji, czyli $N(t)$. Skoro wzrost liczebności ma maleć wraz ze wzrostem liczebności populacji (aby nie przekroczyć pojemności środowiska), współczynnik rozrodczości to funkcja malejąca parametru $N(t)$. Najprostszym matematycznym pomysłem jest funkcja liniowa postaci $1 - \frac{N(t)}{K}$, gdzie K to pojemność środowiska. Zatem model przyjmuje postać:

$$N'(t) = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)$$

Jest to taki sam wzór, jak wyżej, dla $b = \frac{r}{K}$

3.3 Rozwiązania[5]

Najpierw wyznaczmy **jawny wzór** na rozwiązanie równania logistycznego, a następnie zbadamy zachowanie rozwiązań w czasie w zależności od warunku początkowego.

$$N' = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

$$\frac{N'}{N \left(1 - \frac{N}{K}\right)} = r$$

Rozkładając wyrażenie $\frac{1}{N(1-\frac{N}{K})}$ na ułamki proste, otrzymujemy:

$$\frac{1}{N \left(1 - \frac{N}{K}\right)} = \frac{1}{N} + \frac{\frac{1}{K}}{1 - \frac{N}{K}}$$

Podstawiamy do równania:

$$\frac{N'}{N} + \frac{N'}{K(1 - \frac{N}{K})} = r$$

Następnie całkujemy obie strony:

$$\ln(N(t)) - \ln(N_0) - \ln\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) + \ln\left(1 - \frac{N_0}{K}\right) = rt$$

$$\ln\left(\frac{N(t)}{1 - \frac{N(t)}{K}}\right) = \ln\left(\frac{N_0}{1 - \frac{N_0}{K}}\right) + rt$$

$$\frac{N(t)}{1 - \frac{N(t)}{K}} = \frac{N_0}{1 - \frac{N_0}{K}} e^{rt}$$

Po przekształceniach otrzymujemy:

$$N(t) = \frac{KN_0 e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)}$$

ROZWIĄZANIA STACJONARNE

W teorii równań różniczkowych szczególnie interesują nas rozwiązania stacjonarne. Aby je znaleźć, rozwiązujemy równanie:

$$N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) = 0$$

Otrzymujemy rozwiązania: $N(t)=0$ lub $N(t) = K$.

ZACHOWANIE ROZWIĄZAŃ

Przy założeniu, że $r > 0$, mamy:

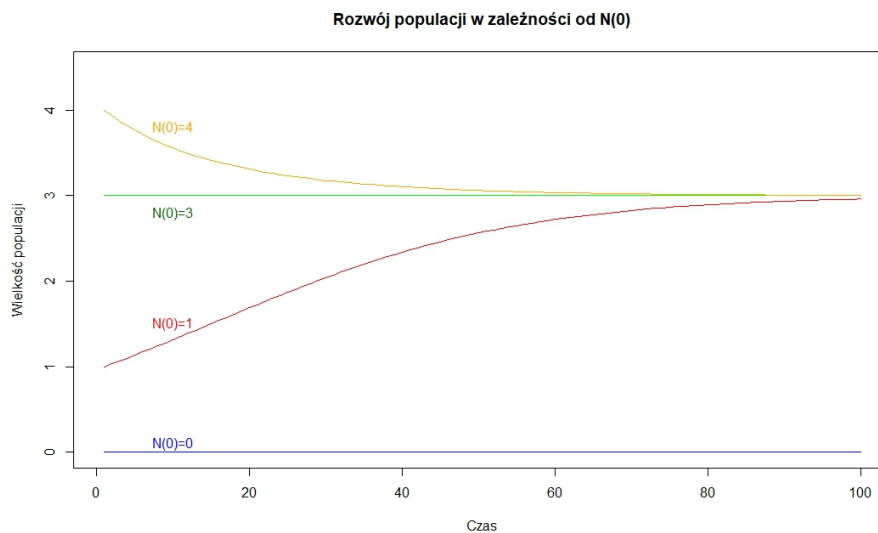
1. $0 < N(t) < K$, to $N'(t) > 0$, czyli liczebność populacji rośnie do K (ale nie osiąga K , co wynika z jednoznaczności rozwiązań).
2. $N(t) > K$, to $N'(t) < 0$, czyli liczebność populacji maleje do K (ale nie osiągnie K).

Widzimy, że zachowanie populacji zależy od warunku początkowego N_0 . Ponadto możemy wyciągnąć wniosek, że rozwiązanie $N(t) = K$ jest stabilne, natomiast rozwiązanie $N(t) = 0$ jest niestabilne, co możemy zaobserwować na wykresach otrzymanych dzięki przeprowadzonym symulacjom.

3.4 Symulacje

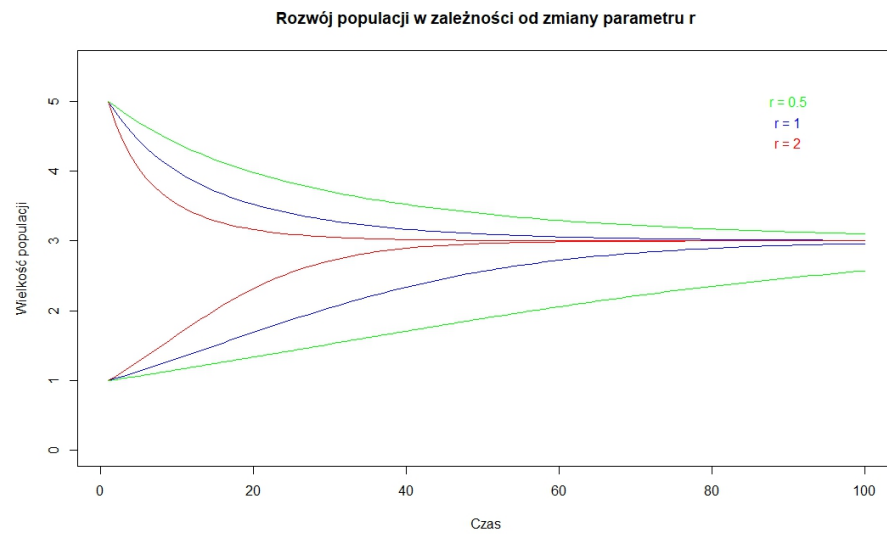
Wykresy narysowano korzystając ze schematu Eulera.

Najpierw ustalmy dowolne wartości stałych r i K , np. $r = 1$ oraz $K = 3$ i zobaczmy na wykresie, jak zachowują się rozwiązania w zależności od warunku początkowego.



Wykres potwierdza stabilność rozwiązania $N(t) = K$ oraz niestabilność rozwiązania $N(t) = 0$.

Następnie sprawdzimy, jak zmieni się tempo rozwoju populacji w zależności od współczynnika r . Wartość współczynnika K w dalszym ciągu jest równa 3, natomiast rozwiązania startują z warunków początkowych $N(0) = 1$ albo $N(0) = 5$.



Widzimy, że im większa wartość współczynnika r , tym rozwiązanie szybciej zbiega do $N(t) = K$.

4 Efekt Alleego

4.1 Geneza

Zasada Alleego została sformułowana przez Wardera Clyde'a Alleego w 1931 roku. Amerykański ekolog na podstawie obserwacji złotych rybek w akwarium doszedł do wniosku, że mają większe szanse na przeżycie, gdy jest ich więcej. Ma to swoje uzasadnienie w świecie zwierząt: często osobniki wymagają pomocy innych osobników, aby przetrwać. Dlatego zwierzęta często żyją i polują na zdobycz lub bronią się przed drapieżnikami w stadzie.

4.2 Wzór

$$N'(t) = -rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \left(1 - \frac{N(t)}{A}\right)$$

A - punkt krytyczny spełniający $0 < A < K$

4.3 Rozwiązania

Próbując wyprowadzić jawny wzór na rozwiązanie, postępujemy następująco:.

$$N'(t) = -rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \left(1 - \frac{N(t)}{A}\right)$$
$$\frac{N'(t)}{N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \left(1 - \frac{N(t)}{A}\right)} = -r$$

Wyrażenie $\frac{1}{N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \left(1 - \frac{N(t)}{A}\right)}$ rozkładamy na sumę ułamków prostych:

$$\frac{1}{N \left(1 - \frac{N}{K}\right) \left(1 - \frac{N}{A}\right)} = \frac{KA}{N(N-K)(N-A)} = \frac{1}{N} + \frac{\frac{A}{K-A}}{N-K} + \frac{\frac{K}{A-K}}{N-A}$$

Podstawiając do równania otrzymujemy:

$$\frac{N'}{N} + \frac{A}{K-A} \cdot \frac{N'}{N-K} + \frac{K}{A-K} \cdot \frac{N'}{N-A} = -r$$

Całkując na przedziale $[0, t]$ otrzymujemy:

$$\ln(N(t)) - \ln(N_0) + \frac{A}{K-A} (\ln(N(t) - K) - \ln(N_0 - K)) + \frac{K}{A-K} (\ln(N(t) - A) - \ln(N_0 - A)) = -rt$$

$$\begin{aligned} \ln(N(t)) + \frac{A}{K-A} \ln(N(t) - K) + \frac{K}{A-K} \ln(N(t) - A) = \\ = \ln(N_0) + \frac{A}{K-A} \ln(N_0 - K) + \frac{K}{A-K} \ln(N_0 - A) - rt \end{aligned}$$

Otrzymujemy następujące równanie:

$$\begin{aligned} N(t) \cdot (N(t) - K)^{\frac{A}{K-A}} \cdot (N(t) - A)^{\frac{K}{A-K}} &= \\ = N_0 \cdot (N_0 - K)^{\frac{A}{K-A}} \cdot (N_0 - A)^{\frac{K}{A-K}} \cdot e^{-rt} \end{aligned}$$

W tej pracy rozwiązania zostaną policzone używając metod numerycznych, ponieważ znalezienie jawnej postaci rozwiązania nie jest takie łatwe, jak w przypadku Modelu Verhulsta.

ZACHOWANIE ROZWIĄZAŃ

W porównaniu do modelu Verhulsta, mamy o jedno więcej rozwiązanie stacjonarne: $N(t) = A$. Ponadto widzimy, że jeśli:

1. $0 < N_0 < A$, to $N'(t) < 0$, czyli liczebność populacji będzie malała do 0.
2. $A < N_0 < K$, to $N'(t) > 0$, czyli liczebność populacji będzie rosła do K .
3. $N_0 > K$, to liczebność populacji maleje do K .

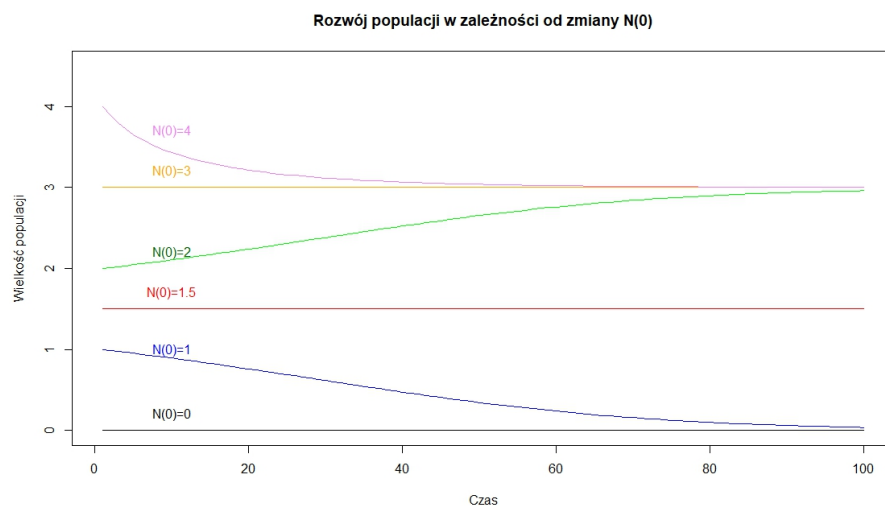
Możemy wyciągnąć wniosek, że rozwiązanie $N(t) = K$ jest stabilne, tak samo jak $N(t)=0$, natomiast $N(t) = A$ jest niestabilne. Potwierdzają to przeprowadzone symulacje.

4.4 Symulacje

Podobnie, jak w przypadku modelu Verhulsta, wykresy narysowano korzystając ze schematu Eulera.

Wartości parametrów:

- $K = 3$,
- $A = 1.5$,
- $r = 1$.



Widzimy, że zachowanie rozwiązań zależy od warunku początkowego. Ponadto, wykres potwierdza stabilność rozwiązań $N(t) = 0$ oraz $N(t) = K$, a także niestabilność rozwiązania $N(t) = A$.

W praktyce oznacza to, że populacja musi być wystarczająco duża, aby przeżyć. Jeżeli jej liczebność jest mniejsza niż wartość A , to populacja wyginie.

5 Modele dwóch populacji: Model Lotki - Volterra [1][4][9]

W przeciwieństwie do omówionych wcześniej modeli pojedynczej populacji, w tym przypadku pojawia się układ dwóch populacji oddziałujących na siebie: ofiar i drapieżników.

5.1 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.

5.2 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.

5.3 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

5.4 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-Volterra 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 $P(t) > 0$.

Oszacujemy 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 lineryzacji 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 linearyzacji 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

$$\int_0^t \frac{P'(s)}{P(s)} ds = \int_0^t -d ds$$

$$\ln(P(t)) - \ln(P_0) = -d \cdot t$$

$$P(t) = P_0 \cdot e^{-d \cdot t}$$

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.

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

$$\begin{cases} cV'(t) = acV(t) - bcV(t)P(t) \\ bP'(t) = -bdP(t) + bcV(t)P(t) \end{cases} \quad \begin{cases} \frac{dV'(t)}{V(t)} = ad - bdP(t) \\ \frac{aP'(t)}{P(t)} = -ad + acV(t) \end{cases}$$

Dodając układ stronami otrzymujemy

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

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

$$e^{cV(t)} e^{bP(t)} = V(t)^d \cdot P(t)^a \cdot C_2$$

$$\frac{V(t)^d \cdot P(t)^a}{e^{cV(t)} e^{bP(t)}} = C$$

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

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

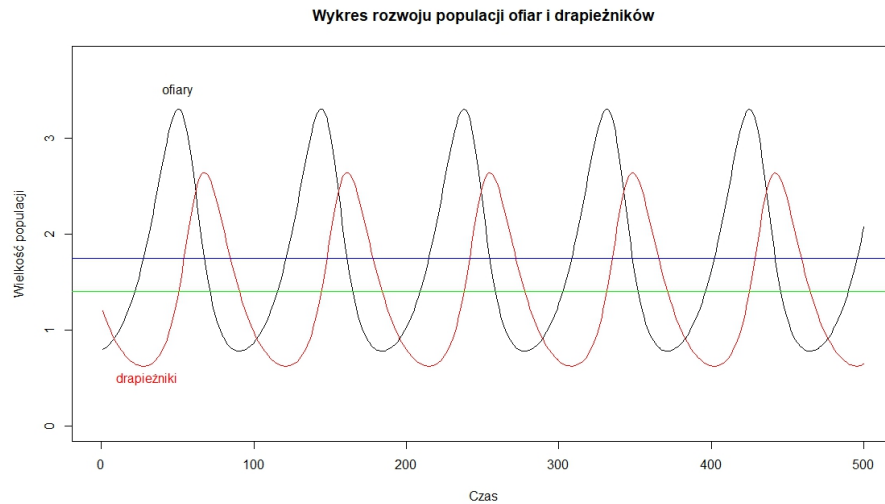
można zauważyć, że wyrażenie $\frac{V^d \cdot P^{a-1}}{e^{cV} e^{bP}}$ jest zawsze dodatnie, natomiast $(a - bP)$ jest malejącą funkcją liniową z miejscem zerowym w punkcie $P = \frac{a}{b}$.

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**.

5.5 Symulacje

Wykresy narysowano, korzystając z algorytmu Rungego-Kutty 4 rzędu. Przyjęto wartości:

- $V(0) = 0.8$,
- $P(0) = 1.2$,
- $a = 0.7$,
- $b = 0.5$,
- $c = 0.4$,
- $d = 0.7$.

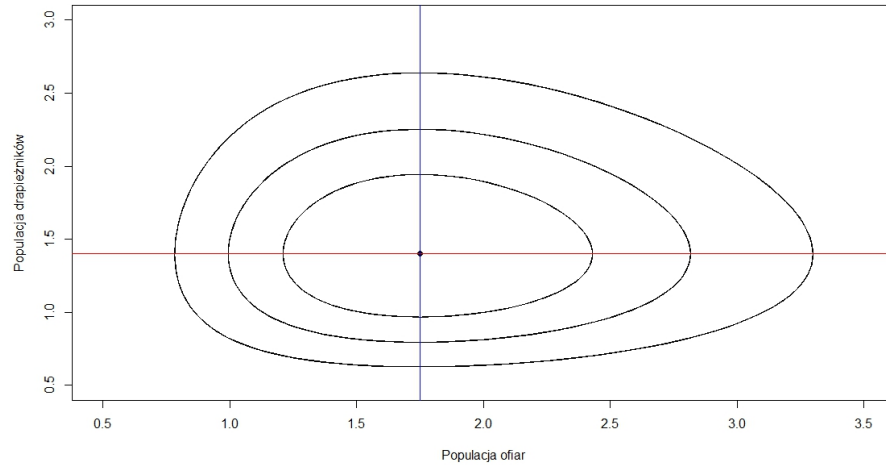


Widzimy, że rozwiązania są okresowe oraz wielkość populacji ofiar zależy od wielkości populacji drapieżników. Gdy populacja ofiar rośnie, to populacja drapieżników też zaczyna rosnąć, ale w późniejszym czasie, ponieważ zyskują więcej pożywienia.

Gdy drapieżników jest więcej niż $\frac{a}{b} = 1.4$ (zielona linia), to populacja ofiar zaczyna maleć, natomiast gdy jest ich mniej niż 1.4, to populacja ofiar zaczyna rosnąć.

Gdy ofiar jest mniej niż $\frac{d}{c} = \frac{7}{4}$ (niebieska linia), to populacja drapieżników ma za mało pożywienia i też zaczyna maleć. Z drugiej strony, gdy ofiar jest więcej niż $\frac{7}{4}$, to jest to taka ilość pożywienia dla drapieżników, która powoduje wzrost ich liczebności.

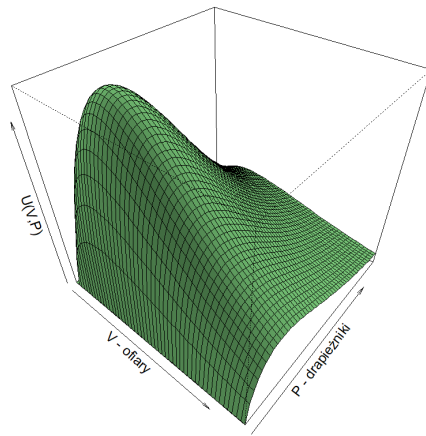
Okresowość rozwiązań możemy zobaczyć również na poniższym wykresie:



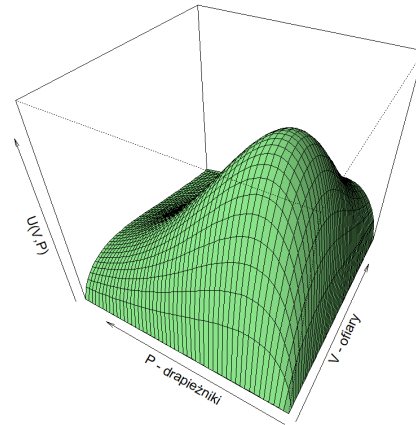
Punkt przecięcia się prostych to punkt stacjonarny.

Powyższy wykres to wybrane poziomicę całki pierwszej U przy zadanych parametrach. Jej wykres wygląda następująco:

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



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



5.6 Wady modelu

1. Rozwiązania układu Lotki - Volterra 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 po-

chodną) 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.

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.

6 Model Lotki - Volterry z pojemnością środowiska [10]

6.1 Założenia

Do założeń podstawowego modelu Lotki-Volterry należy dodać fakt, że populacja ofiar ma również pewne ograniczenia środowiska - jak w przypadku modelu Verhulsta.

6.2 Wzór

$$\begin{cases} V'(t) &= \left[a \left(1 - \frac{V(t)}{K} \right) - bP(t) \right] \cdot V(t) \\ P'(t) &= [cV(t) - d] \cdot P(t) \end{cases}$$

Oznaczenia:

- K - pojemność środowiska dla populacji ofiar (jak w przypadku modelu Verhulsta)
- 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
- $d > 0$ - współczynnikiem śmiertelności drapieżników

6.3 Rozwiązania

Rozwiązania tego układu są ograniczone, tak jak to było w oryginalnym układzie Lotki - Volterry.

Nieco inaczej przedstawia się stabilność rozwiązań stacjonarnych.

Rozwiązania stacjonarne spełniają układ równań:

$$\left[a \left(1 - \frac{V(t)}{K} \right) - bP(t) \right] \cdot V(t) = 0$$

$$[cV(t) - d] \cdot P(t) = 0$$

Mamy następujące stany stacjonarne:

- $(V, P) = (0, 0)$,
- $(V, P) = (K, 0)$,

- $(V, P) = \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right)\right)$.

Aby zbadać ich stabilność, potrzebujemy znaleźć macierz linearyzacji. Ma ona następującą postać:

$$M(V, P) = \begin{pmatrix} a - bP - \frac{2aV}{K} & -bV \\ cP & cV - d \end{pmatrix}$$

- Dla wartości własnej $(0, 0)$ mamy:

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

Powyższa macierz ma jedną dodatnią i jedną ujemną wartość własną, zatem rozwiązanie $(0, 0)$ nie jest stabilne, tylko jest **siodłem**.

- Dla wartości własnej $(K, 0)$:

$$M(K, 0) = \begin{pmatrix} -a & -bK \\ 0 & cK - d \end{pmatrix}$$

Macierz ma wartości własne:

- $\lambda_1 = -a$,
- $\lambda_2 = cK - d$.

Widzimy, że **stabilność rozwiązań zależy od wartości K** . Gdy $K < \frac{d}{c}$, to rozwiązanie jest stabilne. W przeciwnym przypadku jest niestabilne.

- Dla wartości własnej $\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right)\right)$:

$$M\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right)\right) = \begin{pmatrix} -\frac{ad}{cK} & \frac{-bd}{c} \\ \frac{ca}{b} - \frac{da}{bK} & 0 \end{pmatrix}$$

Ślad macierzy wynosi $\frac{-ad}{cK} < 0$, natomiast wyznacznik $ad \left(1 - \frac{d}{cK}\right)$. Aby obie wartości własne były ujemne, ślad macierzy musi być ujemny, natomiast wyznacznik dodatni. Skoro ślad macierzy zawsze jest ujemny, to stabilność rozwiązania zależy od znaku wyznacznika. Wyznacznik jest dodatni, gdy $1 - \frac{d}{cK} > 0$, co daje nam warunek $\frac{d}{cK} < 1$.

Zatem rozwiązanie $\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right)\right)$ jest stabilne, gdy $\frac{d}{cK} < 1$, co można zapisać równoważnie $\frac{d}{c} < K$.

Co ciekawe, można zauważyć, że:

- Gdy $K > \frac{d}{c}$, to rozwiązanie $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}(1 - \frac{d}{cK}))$ jest stabilne, natomiast rozwiązanie $(K, 0)$ jest niestabilne.
- Gdy $K < \frac{d}{c}$, to rozwiązanie $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}(1 - \frac{d}{cK}))$ jest niestabilne, natomiast rozwiązanie $(K, 0)$ jest stabilne.
- Gdy $K = \frac{d}{c}$, to rozwiązania $(K, 0)$ oraz $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}(1 - \frac{d}{cK}))$ pokrywają się. Wtedy jedna z wartości własnych jest równa 0, a druga jest ujemna, zatem rozwiązanie jest stabilne.

6.4 Symulacje

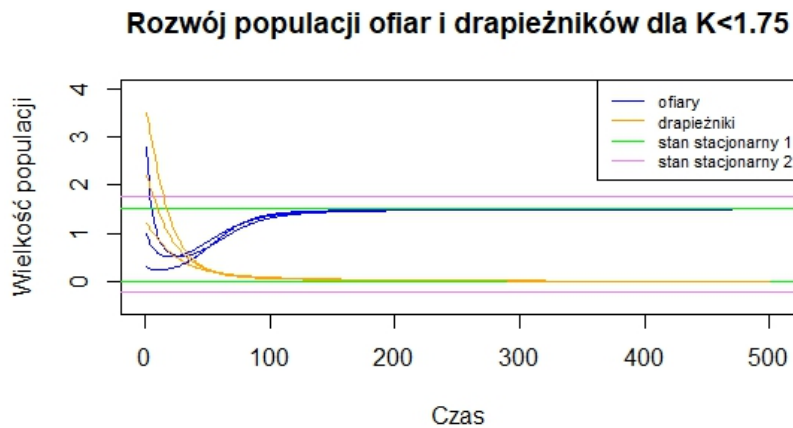
Przyjmujemy następujące wartości parametrów:

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

Za pomocą symulacji sprawdzimy wnioski uzyskane dzięki obliczeniom teoretycznym.

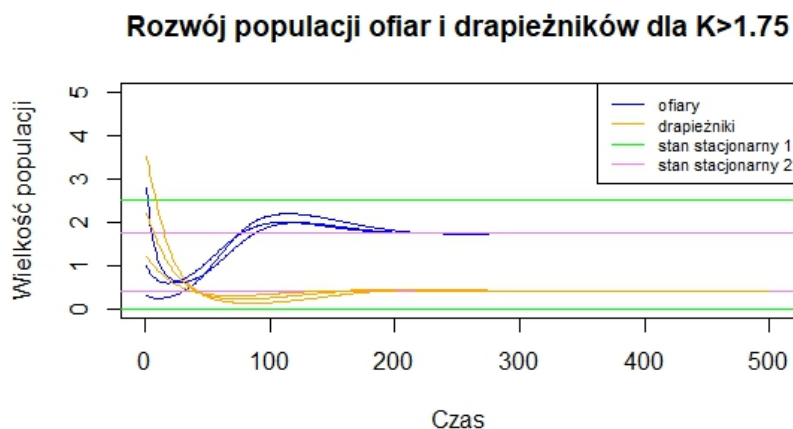
- Niech $K < \frac{d}{c} = 1.75$. Weźmy $K = 1.5$.

Niech rozwiązanie $(K, 0)$ będzie nazwane na poniższych wykresach jako stan stacjonarny 1, natomiast rozwiązanie $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}(1 - \frac{d}{cK}))$ jako stan stacjonarny 2.



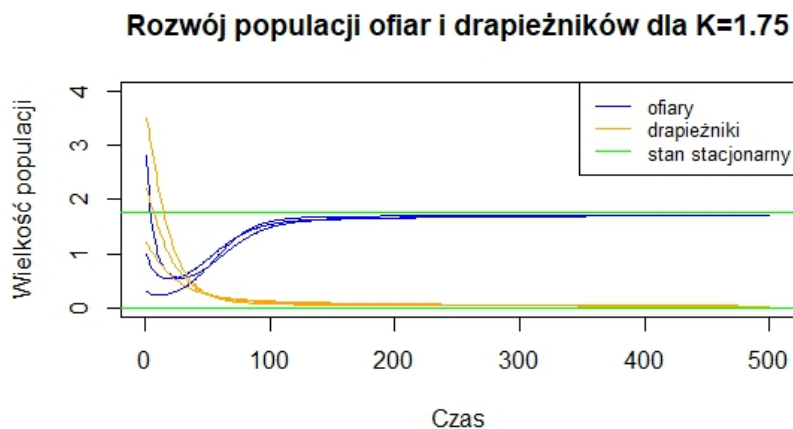
Widzimy, że rozwiązanie $(K,0)$ jest stabilne, natomiast rozwiązanie $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}(1 - \frac{d}{cK}))$ niestabilne, co jest zgodne z uzyskanymi wcześniej wnioskami.

- Zobaczymy, jak będzie wyglądał wykres dla $K=2.5 > \frac{d}{c} = \frac{7}{4}$:



Widzimy, że rozwiązanie $(K,0)$ nie jest stabilne, natomiast rozwiązanie $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}(1 - \frac{d}{cK}))$ jest stabilne, co również jest zgodne z wcześniejszymi wnioskami.

- Niech $K = 1.75$.



Widzimy, że rozwiązanie stacjonarne jest stabilne.

7 Modele trzech populacji: 1 gatunek drapieżników - 2 gatunki ofiar

W tej części zajmujemy 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.

7.1 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.

7.2 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

7.3 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 $P(t) > 0$.

Oszacujemy 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

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

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 rozwiązanie istnieje na przedziale domkniętym $[0, T_{max}]$. Mając punkt T_{max} i 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

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 liniaryzacji

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

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 $\lambda_1 = a_1 > \frac{a_2 b_1}{b_2}$ 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 $\lambda_1 \leq 0$.

- o W szczególnym przypadku gdy zachodzi równość $\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2}$ każdy punkt $(V_1, V_2, P) = \left(v, \frac{d-c_1v}{c_2}, \frac{a_1}{b_1}\right)$, 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:

$$M\left(v, \frac{d-c_1v}{c_2}, \frac{a_1}{b_1}\right) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & -b_1v \\ 0 & 0 & -b_2\frac{d-c_1v}{c_2} \\ c_1\frac{a_1}{b_1} & c_2\frac{a_1}{b_1} & 0 \end{pmatrix}$$

Wielomian charakterystyczny dla tej macierzy jest postaci:

$$\chi(\lambda) = \frac{-b_1\lambda^3 - a_1b_2d\lambda - a_1b_1c_1v\lambda + a_1b_2c_1v\lambda}{b_1} = -\frac{\lambda}{b_1}(b_1\lambda^2 + a_1b_2d + a_1b_1c_1v - a_1b_2c_1v)$$

Do znalezienia wartości własnych należy znaleźć jego miejsca zerowe.

Mamy zatem $\lambda_1 = 0$.

Oznaczmy $z := a_1b_2d + a_1b_1c_1v - a_1b_2c_1v$. 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).

7.4 Symulacje

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:

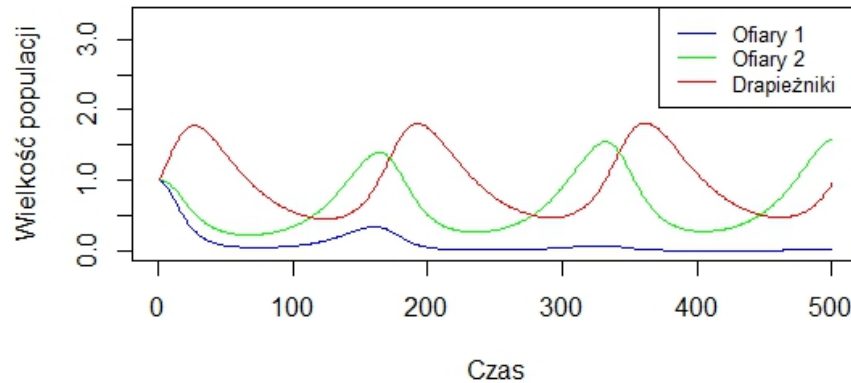
$$\begin{array}{llll} a_1 = 0.7 & b_1 = 0.8 & c_1 = 0.3 & d = 0.3 \\ a_2 = 0.5 & b_2 = 0.5 & c_2 = 0.4 & \end{array}$$

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

Najpierw zobaczmy, jak będą rozwijały się populacje przy powyższych parametrach, gdy w chwili $t=0$ populacje mają taką samą liczebność równą 1:

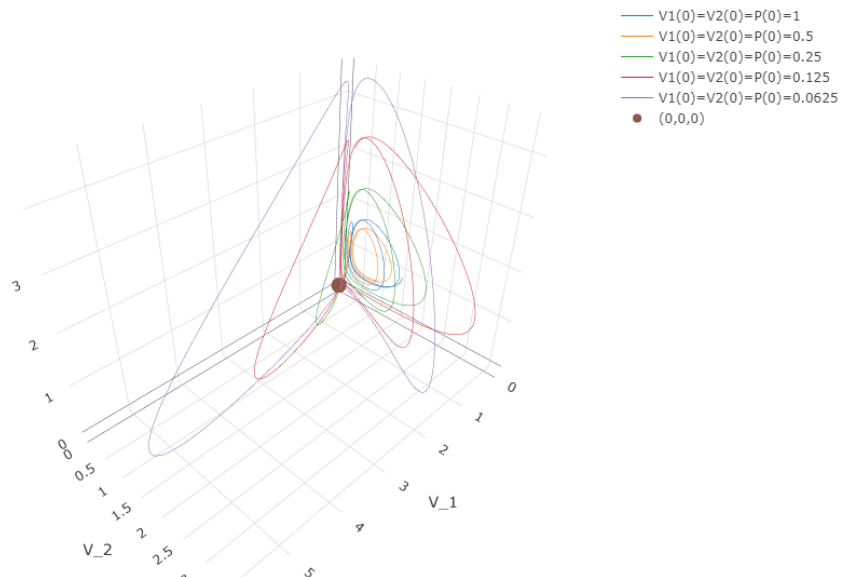
Rozwój populacji ofiar i drapieżników



Widzimy, że liczebność populacji V_1 dąży do 0. Wielkości populacji V_2 i P są od siebie wyraźnie zależne: wzrost populacji ofiar powoduje po pewnym czasie wzrost populacji drapieżników, a także spadek populacji ofiar powoduje, że z czasem populacja drapieżników zaczyna maleć na skutek zmniejszającej się ilości pożywienia.

NIESTABILNOŚĆ PUNKTU $(0, 0, 0)$

Teoretyczna analiza stabilności rozwiązań stacjonarnych pokazała, że rozwiązanie $(0, 0, 0)$ jest niestabilne. Zobaczmy to na wykresie:

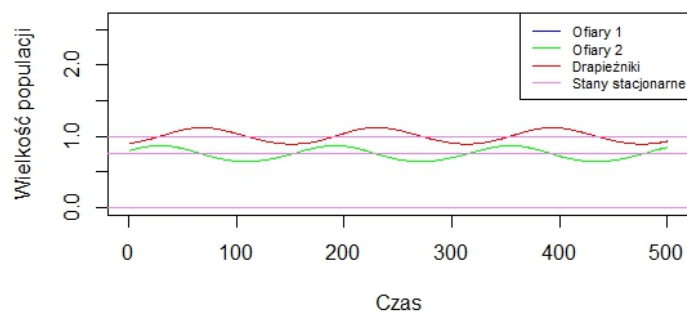


STABILNOŚĆ PUNKTU $\left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{a_2}{b_2}\right)$

W poprzednich rozważaniach doszliśmy do wniosku, że rozwiązanie stacjonarne $\left(0, \frac{d}{c_2}, \frac{a_2}{b_2}\right)$ w płaszczyźnie $V_2 \times P$ jest stabilne. Zobaczmy to przyjmując, że $V_1(t) = 0$ oraz wartości początkowe V_2 oraz P są blisko odpowiednio $\frac{d}{c_2} = 0.75$ oraz $\frac{a_2}{b_2} = 1$.

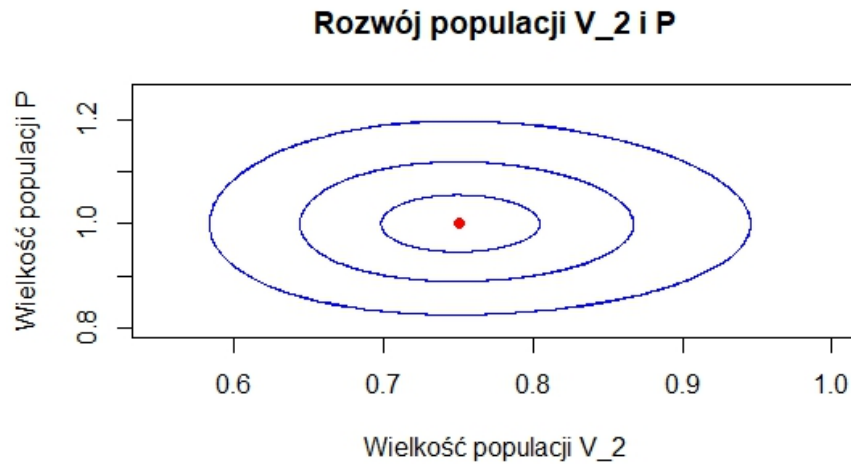
Niech $V_2(0) = 0.8$ oraz $P(0) = 0.9$.

Rozwój populacji ofiar i drapieżników



Widzimy, że funkcje opisujące rozwój populacji V_2 oraz P są okresowe i przyjmują wartości bliskie rozwiązaniom stacjonarnym.

Zerknijmy na poniższy wykres:

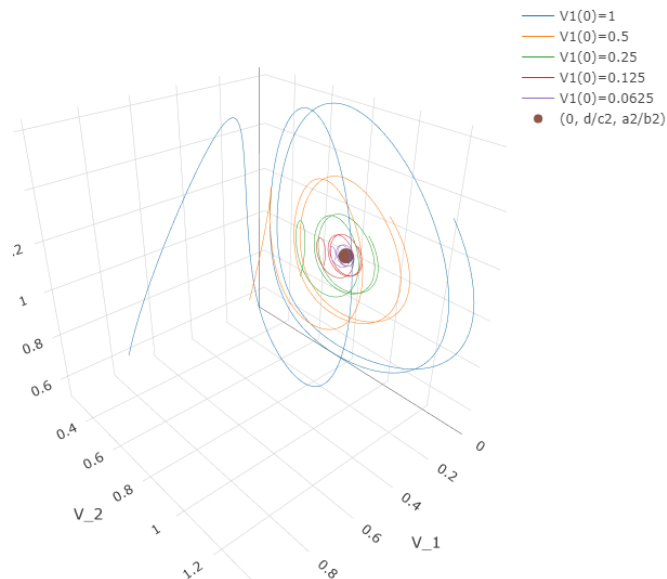


Widzimy, że rozwiązania są trajektoriami zamkniętymi. Czerwony punkt na środku to punkt stacjonarny stabilny (ale nie asymptotycznie stabilny).

Zobaczmy, czy dodanie niewielkiej populacji V_1 zmieni stabilność rozwiązania stacjonarnego.

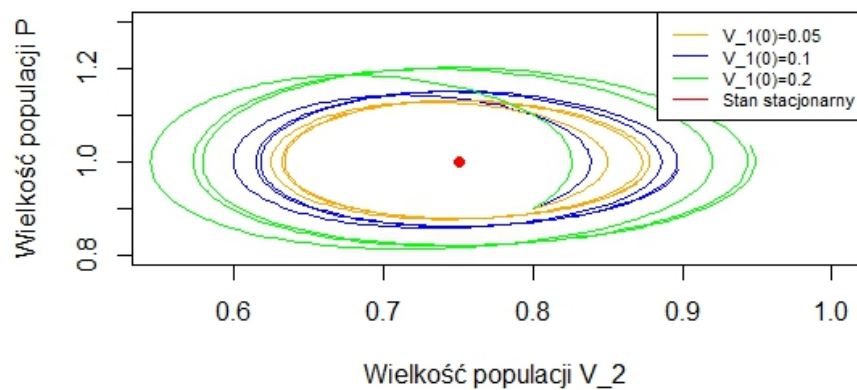
Ilustracja trójwymiarowa:

Na poniższym wykresie zaznaczono kilka trajektorii o zadanej wartości początkowej $V_1(0)$ oraz ustalonych $V_2(0) = \frac{d}{c_2}$, $P(0) = \frac{a_2}{b_2}$.



Ilustracja dwuwymiarowa - rzut na płaszczyznę $V_2 \times P$:

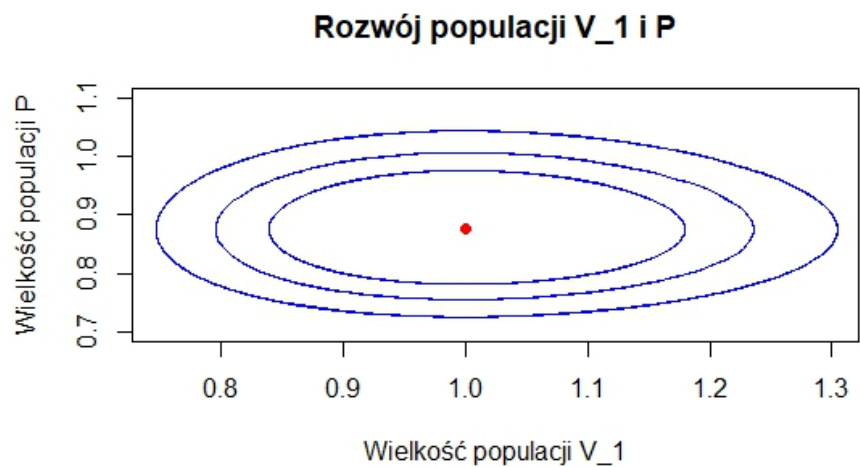
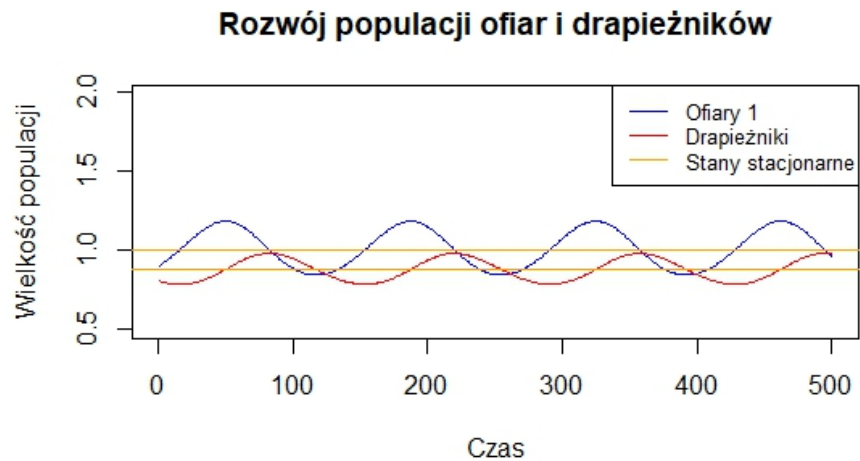
Rozwój populacji V_2 i P



Widzimy, że nawet, gdy populacja V_1 będzie bardzo mało liczna, to zaburza to okresowość rozwiązań. Im większa wartość $V_1(0)$, tym trajektorie coraz mniej przypominają okrąg, a także stają się coraz bardziej odległe od rozwiązania stacjonarnego (zwłaszcza względem osi V_2).

Zobaczmy, czy możemy uzyskać podobne wnioski o rozwiązaniu $\left(\frac{d}{c_1}, 0, \frac{a_1}{b_1}\right)$.

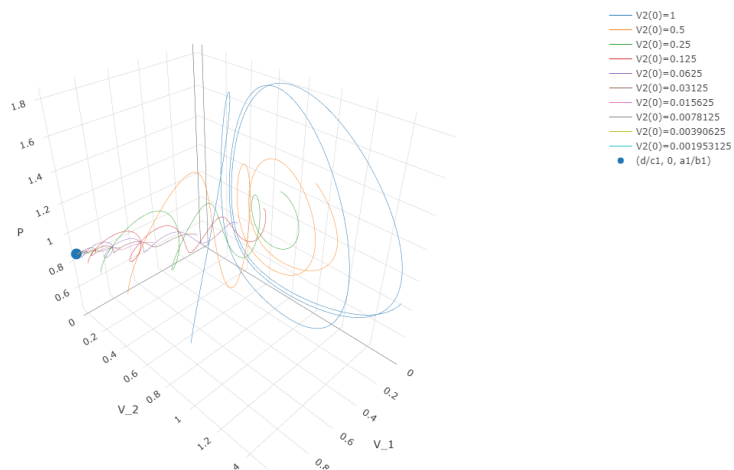
NIESTABILNOŚĆ PUNKTU $\left(\frac{d}{c_1}, 0, \frac{a_1}{b_1}\right)$



Rozwiązania są okresowe, a punkt stacjonarny jest stabilny (ale tak jak poprzednio - nieasymptotycznie stabilny).

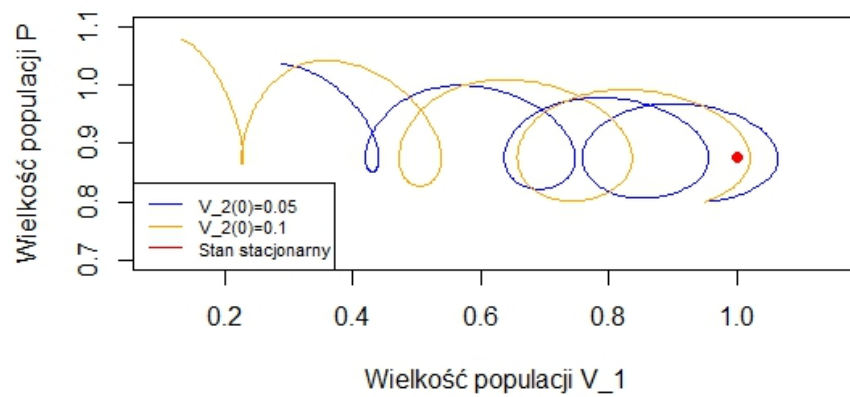
Ilustracja trójwymiarowa:

Na poniższym wykresie zaznaczono kilka trajektorii o zadanej wartości początkowej $V_2(0)$ oraz ustalonych $V_1(0) = \frac{d}{c_1}$, $P(0) = \frac{a_1}{b_1}$.



Ilustracja dwuwymiarowa - rzut na płaszczyznę $V_1 \times P$:

Rozwój populacji V_1 i P



Widzimy, że nawet bardzo mała liczność populacji V_2 znacznie zaburza okresowość rozwiązań i stabilność rozwiązania stacjonarnego. Można wywnioskować, że stan stacjonarny nie jest stabilny.

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] M. Zakrzewski, "Równania różniczkowe", strony: 10-12, ISBN 978-83-62780-67-9
- [6] Strukturalna stabilność
<http://hdl.handle.net/11320/14286>
Strony 171-172
- [7] Model Malthusa
<https://mst.mimuw.edu.pl/lecture.php?lecture=mbm&part=Ch1>
- [8] Model Verhulsta
<https://mst.mimuw.edu.pl/lecture.php?lecture=mbm&part=Ch2>
- [9] Model Lotki-Volterra <https://mst.mimuw.edu.pl/lecture.php?lecture=mbm&part=Ch6>
- [10] Model Lotki-Volterra z ograniczoną pojemnością środowiska
<https://mst.mimuw.edu.pl/lecture.php?lecture=mbm&part=Ch7>
- [11] Modelowanie - schemat Eulera
<https://colab.research.google.com/drive/1xv5n-hZlSnsBxkt3W9ZyYoq50b8Qw5oz?usp=sharing>
- [12] Modelowanie - metoda Runge-Kutty
<https://colab.research.google.com/drive/1O4FO7O4bUhzvYZMyo09kIhvWj3a6CPb?usp=sharing>