

Мат. модели взаимодействия

20/04

Двух популяций

В ареале есть 2 популяции разных животных, α связаны м/собой при развитии. Это означает, что коэффициенты рождаемост-а популяций зависят от численности обеих популяций, т.е. имеем

$$\begin{cases} \frac{dN_1(t)}{dt} = \alpha_1(N_1, N_2) \cdot N_1(t), \\ \frac{dN_2(t)}{dt} = \alpha_2(N_1, N_2) \cdot N_2(t) \end{cases} \quad (1)$$

Т.о., построение мат. моделей взаимодействия популяций сводится к построению завис-ти коэф-тов разлнот-я от $N_1(t)$ и $N_2(t)$. Наиболее просто исп-ть лнн. завис-ть, т.е. $\alpha_i = k_i + a_{i1}N_1 + a_{i2}N_2$, $i = \overline{1,2}$ (2)

В завис-ти от выбора знака коэф-тов в (2) получ-ся различные модели взаимодействия популяций. Основными явл-ся 2 характ-р. модели:

1. Модель конкурирующих популяций

В этой модели обе популяции с численностью $N_1(t)$ и $N_2(t)$ явл-ся хищниками. Взаимодействие популяций связа-но борьбой за общие ресурсы питания. В этой модели $k_i > 0$, $i = \overline{1,2}$, а коэф-ты $a_{ij} = -a_{ji} < 0$. В рез-те имеем модель в виде:

$$\begin{cases} \frac{dN_1(t)}{dt} = (k_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2)N_1, \\ \frac{dN_2(t)}{dt} = (k_2 - a_{21}N_1 - a_{22}N_2)N_2 \end{cases} \quad (3)$$

2. Модель паразит-хозяин или хищник-жертва. В этой модели имеют численность популяции хозяина $N(t)$ и численность паразита $P(t)$. В отсутствие хозяина популяция паразита вымирает, поэтому $k_2 = -k_p < 0$ (if $N_2 = P(t)$), а $k_1 = k > 0$. При этом $a_{11} = -q_{11} < 0$, $a_{12} = -q_{12} < 0$, т.к. увеличение численности хозяина ограничено из-за недостатка ресурсов и увеличение численности паразитов. Численность паразитов ограничена числом численностью хозяев, поэтому $a_{21} = q_{21} > 0$, $a_{22} = 0$. В результате получаем модель в виде:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = (k - q_{11}N - q_{12}P)N, \\ \frac{dP}{dt} = (-k_p + q_{21}N)P \end{cases} \quad (H)$$

Модель хищник-жертва имеет тот же вид, как и модель паразит-хозяин. Эти модели широко используются в медицине и экологии. В медицине данную мо-

дель обычно называют моделью «паразит-хозяин», а в экологии — «хищник-жертва».

Основн. отличие этой модели от модели конкурирующих популяций заключается в том, что популяция хищник (паразит) не может $\exists$ при отсутствии популяции жертвы (хозяина). В отличие от этого, в модели конкурирующих популяций, популяция может развиваться и в случае отсутствия другой конкурирующей популяции. В мод. конкур. популяц. влияние одной популяции на другую всегда отрицательно и замедляет развитие попул. конкурента. В мод. «хищник-жертва» рост популяции жертв стимулирует рост попул. хищников.

19

18

Мод. конкур. популяций

В эту очередь определим равновес. состояние в модели. Они опред-ся из усл-й

$N_i(t) = 0, i = 1, 2$. Из этих усл-ий, согласно (3) получаем с-му уравнений

$$\begin{cases} (k_1 - g_{11}N_1 - g_{12}N_2)N_1 = 0, \\ (k_2 - g_{21}N_1 - g_{22}N_2)N_2 = 0 \end{cases} \quad (5)$$

Из с-мы (5) опред-ся 3 возможн. равновес. состояния:

1 $N_1 = 0; k_2 - g_{22}N_2 = 0 \Rightarrow$ III. равновесия:
 $N_1^* = 0, N_2^* = \frac{k_2}{g_{22}} \quad (6)$

2 $N_2 = 0; k_1 - g_{11}N_1 = 0 \Rightarrow$ III. равновесия:
 $N_1^* = \frac{k_1}{g_{11}}, N_2^* = 0 \quad (7)$

3 $k_1 - g_{11}N_1 - g_{12}N_2 = 0; k_2 - g_{21}N_1 - g_{22}N_2 = 0$
 $\Rightarrow$ III. равновесия: $N_1^* = \frac{k_1 g_{22}}{D} - \frac{k_2 g_{12}}{D},$
 $N_2^* = \frac{k_2 g_{11}}{D} - \frac{k_1 g_{21}}{D}, D = g_{11}g_{22} - g_{12}g_{21} \quad (8)$

Для анализа поведения числен-ти попул. в окрест-ти и т. равновесия (6) представим реш-е с-мы (3) в виде $N_1 = n_1(t),$
 $N_2 = \frac{k_2}{g_{22}} + n_2(t)$. Подставив эти реш-я в (3)

и пренебрегая квадратич. членами, получим:

$$\begin{cases} n_1'(t) = (k_1 - \frac{k_2 q_{12}}{q_{22}}) n_1, \\ n_2'(t) = -k_2 (\frac{q_{21} n_1}{q_{22}} + n_2) \end{cases} \quad (9)$$

М-ца этой с-мы: $A = \begin{pmatrix} k_1 - \frac{k_2 q_{12}}{q_{22}} & 0 \\ -\frac{k_2 q_{21}}{q_{22}} & -k_2 \end{pmatrix}$

Дар сун-н: $(k_1 - \frac{k_2 q_{12}}{q_{22}} - \lambda)(-k_2 - \lambda) = 0$

Тогда дар. числа λ этой с-мы равны

$$\lambda_1 = k_1 - \frac{k_2 q_{12}}{q_{22}}, \quad \lambda_2 = -k_2 > 0$$

Откуда $\Rightarrow$, что $\lambda_2 < 0$ всегда. Поэтому, if $k_1 < \frac{k_2 q_{12}}{q_{22}}$, то имеем $\lambda_1 < 0$ и т. равновесие: $N_1^* = 0, N_2^* = \frac{k_2}{q_{22}}$ — ав-ся уст. и при небольших отклонениях от т. равновесия возврац-ся в т. равновесия. При $k_1 > \frac{k_2 q_{12}}{q_{22}}$ имеем $\lambda_1 > 0$, реш-е с-мы неуст. и $N_1(t)$ начинает возрастать экспоненциально, а $N_2(t)$ убывает. При $t \rightarrow \infty$ $N_1(t)$ выходит на const

Значит-е $N_1(t) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \frac{k_1}{g_{11}}$ и эту асимптотиче-
 скую. И. к. $N_2(t) \rightarrow 0$, то 1-е ур-ние в (3)
 дает: $\frac{dN_1}{dt} = (k_1 - g_{11}N_1)N_1(t) \Leftrightarrow \frac{dN_1}{(g_{11}N_1 - k_1)N_1} = -dt$
 $\Rightarrow \frac{g_{11}dN_1}{g_{11}N_1 - k_1} - \frac{dN_1}{N_1} = -k_1 dt \Leftrightarrow \ln \frac{g_{11}N_1 - k_1}{N_1} =$
 $= -k_1 t + C \Leftrightarrow \frac{g_{11}N_1 - k_1}{N_1} = Ce^{-k_1 t} \Leftrightarrow N_1(t) = \frac{k_1 e^{k_1 t}}{C + g_{11}e^{k_1 t}}$
 При $t \rightarrow \infty$ имеем $N_1(t) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \frac{k_1}{g_{11}}$, $N_2 = 0$.
 Заметим, что это 2-ая равновес. т. (7).
 * теперь эту т. равновесия: $N_1^* = \frac{k_1}{g_{11}}$,
 $N_2^* = 0$. Проведем линеаризацию с-мы g_{11}
 (3), введя малые отклонения от т. равновесия
 $N_1 = \frac{k_1}{g_{11}} + n_1(t)$, $N_2 = n_2(t)$
 Пренебрегая квадратич. членами, из
 (3) найдем: $\begin{cases} n_1' = -k_1 (n_1 + n_2 \frac{g_{12}}{g_{11}}) \\ n_2' = (k_2 - k_1 \frac{g_{21}}{g_{11}}) n_2 \end{cases} \quad (10)$
 Исследование с-мы (10) проводится
 аналогично проведенным выше иссле-
 дованиями с-мы (9). В пер-те получаем

$$\dot{N}_1 = -k_1, \quad \dot{N}_2 = k_2 - \frac{k_1 N_{21}}{N_{11}}$$

При $k_2 < \frac{k_1 N_{21}}{N_{11}}$ имеем $\dot{N}_1 < 0, \dot{N}_2 < 0$.

Реш-е асимптотически стремится к т. равновесия. При $k_2 > \frac{k_1 N_{21}}{N_{11}}$ $N_2(t)$ возрастает и стремится к знач-ю $\frac{k_2}{k_1}$, т.е. с-ма переходит в эту т. равновесия.

Интерес исследования этих двух т. равновесия заключается в том, что, если начал. знач-я $N_1(t=0)$ и $N_2(t=0)$ близки к одной из этих т.-к., то при $t \rightarrow \infty$ реш-е асимптотически возвращается в 1 из этих т.-к. равновесия в завис-ти от пар-ров зад.

✱ теперь поведение числен-ти попул. в окрест-ти этой т. равновесия (8). Проведем линеаризацию ур-ния (3) в окрест-ти равновесия. Для этого представим реш-е в виде: $N_1(t) = \frac{k_2}{k_1} + n_1(t)$,

$$\dot{N}_2(t) = \frac{k_2 q_{11}}{D} - \frac{k_1 q_{21}}{D} + N_2(t) \quad (11)$$

Подставив (11) в с-му (3) и пренебрегая квадратич. членами по $N_1(t)$ и $N_2(t)$, получаем:

$$\dot{N}_1^*(t) = - (q_{11} N_1 + q_{12} N_2) N_1^* \quad (12)$$

$$\dot{N}_2^*(t) = - (q_{21} N_1 + q_{22} N_2) N_2^*, \text{ где}$$

$$N_1^* = \frac{k_1 q_{22} - k_2 q_{12}}{D}, \quad N_2^* = \frac{k_2 q_{11} - k_1 q_{21}}{D}$$

М-ца этой с-мы: $A = \begin{pmatrix} -q_{11} N_1^* & -q_{12} N_1^* \\ -q_{21} N_2^* & -q_{22} N_2^* \end{pmatrix}$

Хар. многочлен: $\lambda^2 + (q_{11} N_1^* + q_{22} N_2^*) \lambda + (q_{11} q_{22} - q_{12} q_{21}) N_1^* N_2^* = 0$

Отметим, что в зависи от знак-й коэфф-тов с-мы (3) знак-а N_1^* и N_2^* мо как положит., так и отриц. Т.к. числен-ность популяций не мо отрицат., то, if N_1^* и $N_2^* \leq 0$, то такой т. равновесия не мо. $\Rightarrow$ зя т. равновесия (8) $\exists$ только в случае $N_1^* \geq 0, N_2^* \geq 0$. Т.к. $q_{ij}, i, j = \overline{1, 2}$, положит., то коэфф-ты хар. ур-ние поло-

т.е. и реш-а ур-ния имеют отрицат. часть, т.е. реш-е с-мы уст. Это означает, что при начал. усл-х $N_1(t=0) = N_1^0$, $N_2(t=0) = N_2^0$, где N_1^0 и N_2^0 близки к N_1^* и N_2^* , реш-а с-мы $N_1(t)$ и $N_2(t)$ асимптотич. сх-ся к т. равновесия: $N_1(t) \rightarrow N_1^*$, $N_2(t) \rightarrow N_2^*$ при $t \rightarrow \infty$. Это случай, когда 2 конкур. попул. сосущ-ют, находясь в балансе интересов. Здесь мы имеем случай существенно отличающ-ся от I и II т-к равновесия, в I подт-дает одна из популяций, а 2я вымирает.

Исследование модели „паразит-хозяин“

В начале $\neq$ простейшую модель „паразит-хозяин“, в I численность хозяина $N(t)$ экспоненц. растет в отсутствии паразита, т.е. $q_{11} = 0 \Rightarrow$ имеем 2-х ур-ний

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = (k - q_{12}P)N, \\ \frac{dP}{dt} = (-k_p + q_{21}N)P \end{cases} \quad (13)$$

Эта с-ма наз-ся ур-ми Лотки-Вольтерра. Она имеет 1 т. равновесия $N^* = \frac{k_p}{g_{21}}$, $P^* = \frac{k}{g_{12}}$.

Линеаризуем с-му ур-ний в окр-ти т. равновесия, представив реш-е в виде: $N(t) = N^* + n(t)$, $P(t) = P^* + p(t)$ (14)

Подставив (14) в (13) и пренебрегая квадратичн. членами по $n(t)$ и $p(t)$, т.к. ϵ -са реш-е в окр-ти т. равновесия, полу-

$$\begin{cases} n'(t) = -k_p \cdot \frac{g_{12}}{g_{21}} \cdot p(t), \\ p'(t) = k \cdot \frac{g_{21}}{g_{12}} \cdot n(t) \end{cases} \quad (15)$$

Лин. ур-ние данной с-мы имеет вид:

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -k_p \frac{g_{12}}{g_{21}} \\ k \frac{g_{21}}{g_{12}} & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \Leftrightarrow \lambda^2 + k k_p = 0 \Leftrightarrow \lambda = \pm i \sqrt{k k_p}$$

Лин. числа чисто мнимые. Т. равновесия явл-ся "центром". Реш-е уст. по Ляпунову. Из с-мы (15) имеем $k k_p g_{21}^2 dn = -k_p p g_{12}^2 dp$, $k g_{21}^2 n^2 + k_p g_{12}^2 p^2 = \text{const}$

Константа опред-ся из начал. данных. Тогда $k g_{21}^2 n^2(t) + k_p g_{12}^2 p^2(t) = k g_{21}^2 n^2(t=0) + k_p g_{12}^2 p^2(t=0)$ (16)

из (15) легко получить уравнение $q/n(t)$
и $p(t)$: $n''(t) + \alpha^2 n(t) = 0$, $\alpha = \sqrt{g} = \sqrt{k k_p}$,

$$n(t=0) = n_0,$$

$$n'(t=0) = -k_p \cdot \frac{q_{+2}}{q_{+1}} \cdot p_0,$$

$$p(t=0) = p_0,$$

(17)

$$p''(t) + \alpha^2 p(t) = 0,$$

$$p(t=0) = p_0, \quad p'(t=0) = \frac{k q_{+1} n_0}{q_{+2}} \quad (18)$$

Откуда определяем решение в виде:

$$n(t) = n_0 \cos \alpha t - \frac{p_0 q_{+2}}{q_{+1}} \sqrt{\frac{k_p}{k}} \sin \alpha t,$$

$$p(t) = p_0 \cos \alpha t + \frac{n_0 q_{+1}}{q_{+2}} \sqrt{\frac{k}{k_p}} \sin \alpha t \quad (19)$$

Получим колебания с периодом $T = \frac{2\pi}{\alpha} = \frac{2\pi}{\sqrt{k k_p}}$, причем тах-ы $p(t)$ сдвинуты относительно

тах-ов $n(t)$. И.о. при t начал данных получ-ся периодич. колебания относительно равновесия с амплитудой, зависящ от начал. данных. Ситуация изм-ся, if исп-ть усложненную модель с огранич-м роста числен-ти хорашки ($q_{+1} \neq 0$)

В этом случае с-ма (H) дает т. равновесия из ур-н:

$$\begin{cases} k - q_{11}N - q_{12}P = 0, \\ 1 - k_p + q_{21}N = 0 \end{cases}$$

Откуда находим равновес. знач-я:

$$N^* = \frac{k_p}{q_{21}}, \quad P^* = \frac{k}{q_{12}} - k_p \frac{q_{11}}{q_{12} q_{21}} \quad (20)$$

Проведем линеаризацию с-мы (H) в окр-ти т. равновесия:

$$\begin{aligned} N(t) &= N^* + n(t), \\ P(t) &= P^* + p(t). \end{aligned}$$

Тогда имеем с-му лине. ур-ний, if пренеб-реть квадратич. членами:

$$\begin{cases} n'(t) = - (q_{11} n(t) + q_{12} p(t)) N^*, \\ p'(t) = q_{21} P^* n(t) \end{cases} \quad (21)$$

Сар. ур-ние в этом случае имеет вид:

$$\begin{vmatrix} -\Delta - k_p \frac{q_{11}}{q_{21}} & -k_p \frac{q_{12}}{q_{21}} \\ k \frac{q_{21}}{q_{12}} - k_p \frac{q_{11}}{q_{12}} & -\Delta \end{vmatrix} = 0$$

Откуда имеем квадрат. ур-ние Δ/Δ :

$$\Delta^2 + \frac{k_p q_{12}}{q_{21}} \Delta + k_p \left(k - k_p \frac{q_{11}}{q_{21}} \right) = 0$$

Считая $k \gg k_p \cdot \frac{g_{11}}{g_{21}}$, получаем комплекс-
корни с отриц. действ. частью. Прибли-
женно имеем $\lambda_{1,2} = -k_p \frac{g_{11}}{2g_{21}} \pm i\sqrt{k k_p} \left(1 - \frac{k_p g_{11}}{2k g_{21}}\right)$ (22)

$\Rightarrow$ т. равновесия явл-ся уст. фокусом и реше-
ние по эллиптич. спирали асимптот. сх-ся к
т. равновесия. Числен-ть популяций при
произвол. начал. данных, колебл-ся с убывающ.
амплитудой, стремясь к равновес. знач-м