

Populációdinamikai modellek stabilitásvizsgálata

Szakdolgozat

Írta: **Kovács Jenifer**

Matematika BSc szak, Elemző szakirány

Témavezető:

Svantnerné Sebestyén Gabriella

Doktorandusz

Alkalmazott Analízis és Számításmatematikai Tanszék

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar



Budapest

2017

Köszönetnyilvánítás

Ezúton is szeretném megköszönni témavezetőmnek, Svantnerné Sebestyén Gabriellának, hogy elvállalta a konzulensi teendőket, mindvégig türelemmel fordult felém, megosztotta velem észrevételeit és bármikor fordulhattam hozzá kérdéseimmel.

Továbbá nagyon köszönöm családomnak és barátaimnak a folyamatos biztatást. Támogatásuk nagyban hozzájárult a dolgozat végső formájához.

Külön köszönettel tartozom Lovák Zsanettnak, aki egyetemi tanulmányaim alatt rengeteg segítséget nyújtott, motivált és szakdolgozatom elkészültét végig nyomon követte.

Végül, de nem utolsó sorban szeretném megköszönni Budai Csillának és Szénási Andreának, hogy a matematika útjára tereltek.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	4
1.1. Motiváció	4
1.2. A populációk méretei	5
1.3. Matematikai háttér	6
1.4. Stabilitáselmélet	7
1.4.1. Lineáris stabilitásvizsgálat	7
1.4.2. Nemlineáris stabilitásvizsgálat	9
2. Egyszereplős modellek	10
2.1. Exponenciális növekedési modell	10
2.2. Logisztikus növekedési modell	11
2.3. Konstans mértékű csökkentés	13
2.4. Lineáris mértékű csökkentés	14
3. Kétszereplős modellek	16
3.1. Lotka-Volterra modell	16
3.2. Logisztikus Lotka-Volterra modell	21
3.3. Holling-féle Lotka-Volterra modell	23
4. Numerikus módszerek	26
4.1. Runge-Kutta módszerek	28
5. Numerikus szimuláció	31
6. Összefoglalás	36

1. Bevezetés

1.1. Motiváció

Szakdolgozatomban a populációdinamikát, vagyis a populációk bizonyos idő alatti egyedszámának változását vizsgáljuk. Populációnak nevezzük az azonos időben, egy helyen élő egyedeket, melyek egy fajba is tartoznak. Egy-egy populáció egyedszámának változását differenciálegyenletekkel írhatjuk le. Különböző modellekkel szemléltetjük ezek egyensúlyi pontjait, stabilitásait. Az első fejezetben az egyszereplős modelleket vizsgáljuk. Először az exponenciális növekedéssel foglalkozunk, ekkor olyan mesterséges környezetben vizsgálunk egy fajt, ahol semmilyen hatás nem éri őket, a születésen és a halálózson kívül. Később a logisztikus növekedési modellel foglalkozunk, ahol már figyelembe vesszük, hogy a faj lakóhelye véges erőforrással rendelkezik, ami kihatással van a populáció méretére.

Ezt követően az utóbbi modell két módosított változatával foglalkozunk. Ezekben az alfejezetekben bizonyos külső hatások általi egyedszám csökkenést elemzünk. Először a konstans méretű, majd a lineáris méretű csökkenéseket figyeljük meg.

A harmadik fejezetben már kétszereplős esetekkel foglalkozunk, azaz két faj egymásra gyakorolt hatásait vizsgáljuk. A természetben erre példa a savannán élő zebrák és struccok. A zebráknak a hallása, míg a struccoknak a látása kiváló. Emiatt, ha veszély leselkedik rájuk, de az egyik faj egyede meghallja vagy meglátja a veszedelmet, akkor elmenekül. Azonban a másik faj egyedei is elmenekülnek ennek hatására, vagyis kapcsolatban áll egymással a két faj.

Az egyik legismertebb kétszereplős eset, a Lotka-Volterra modell, ezt egy hosszabb alfejezetben tárgyaljuk. Ekkor két populáció méretének változását írjuk le két differenciálegyenlettel, majd meghatározzuk az egyensúlyi pontokat is. Tárgyaljuk a kapott helyzetek stabilitását az első integrál segítségével, majd a trajektóriákat is. Ezekkel a matematikai eszközökkel a két populáció közötti kapcsolatot elemezzük.

A későbbiekben a Lotka-Volterra módosított változataival foglalkozunk. Először a logisztikus esetet vizsgáljuk, ahol az alapmodellben lévő exponenciális növekedést, a logisztikus növekedés váltja fel. Később a Holling-féle változatot, a kezelési idővel kiegészített modellt tárgyaljuk. A korábbi vizsgálatokhoz hasonlóan ezeknél is az egyensúlyi pontokat és a stabilitást tárgyaljuk.

Az utolsó két fejezetben a fentebb vizsgált modelleket szemléltetjük numerikus módszerekkel. Definiáljuk a Runge-Kutta módszereket, kitérünk az egyik leggyakrabban használt módszerre, a negyedrendű Runge-Kutta módszerre. Végül Matlab program segítségével szimulációkat készítünk a különböző modellekre illesztett numerikus megoldásokról és elemezzük a kapott függvényeket.

1.2. A populációk méretei

A populációk méretét általában egyedszámban vagy egyedsűrűségben adjuk meg. Ha a szárazföldön élő populációról van szó, akkor a sűrűséget egyed/területegységben, míg vizekben élőkre egyed/térfogategységben mérik. Ezek a méretek közvetlen számlálással is megadhatóak a kis méretű közösségekben, azonban ahol nem tudjuk megszámolni az összes egyedet, ott ez a módszer nem fog működni. A populációméret megadására két eljárást szoktunk használni: a kvadrát eljárás és a jelölés-visszafogás.

A kvadrát eljárás abban az esetben működik jól, amikor az egyedek nem végeznek helyváltoztató mozgást. A teljes vizsgálni kívánt területet kvadrátokra (kisebb területekre) bontjuk. A vizsgálandó területen felvett, bizonyos számú kvadrátban megállapított egyedszám vagy egyedsűrűség alapján lehet becslést adni a teljes területen élő populáció méretére. Ennél a módszernél a reprezentatív mintavételre kell figyelni, így például egy véletlenszerűen kiválasztott határvonal meghúzás már biztosítja a reprezentatív mintavételt, továbbá minél több mintát vizsgálunk, annál realisabb képet kapunk a teljes területről. Ilyen eljárással vizsgálják például, hogy az adott kvadrátban élő növények milyen mértékben károsodtak a gabonapoloskák által.

A jelölés-visszafogás módszer neve beszédes. Ezt akkor lehet jól alkalmazni, ha az egyedek gyorsan mozognak, és könnyedén elvegyülnek a populáció többi egyede között. Például a lepkék megjelölése valamilyen színnel vagy a madarak gyűrűzése is egy jól bevált jelölés-visszafogás módszer.

1.3. Matematikai háttér

A későbbiekben populációk növekedéseinek leírásával foglalkozunk. A növekedés egyfajta változás, amely differenciálegyenlettel írható le.

1. Definíció. Legyen $D \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ összefüggő nyílt halmaz (tartomány), $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ folytonos függvény, $(t_0, p_0) \in D$. Ha az $I \subset \mathbb{R}$ nyílt intervallumra, és az $x : I \subset \mathbb{R}^n$ differenciálható függvényre teljesül, hogy:

1. $(t, x(t)) \in D$ minden $t \in I$ esetén,
2. $\dot{x}(t) = f(t, x(t))$ minden $t \in I$ esetén,
3. $x(t_0) = p_0$,

akkor az x függvény az I intervallumon az f jobboldalú explicit elsőrendű közönséges differenciálegyenlet (rendszer) megoldásának nevezzük az $x(t_0) = p_0$ kezdeti feltétel mellett.

1. Megjegyzés. A definícióban formailag csak az elsőrendű egyenlet fogalmát határoztuk meg, azonban egy $g : \mathbb{R}^{n+1} \rightarrow \mathbb{R}$ folytonos függvény által meghatározott explicit n -ed rendű egyenlet:

$$x^{(n)}(t) = g(t, x(t), \dot{x}(t), \dots, x^{(n-1)}(t)).$$

Az $x_1 = x$, $x_2 = \dot{x}$, \dots , $x_n = x^{(n-1)}$ új függvények bevezetésével az alábbi elsőrendű rendszerré transzformálható:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1(t) &= x_2(t) \\ \dot{x}_2(t) &= x_3(t) \\ &\vdots \\ \dot{x}_n(t) &= g(t, x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)). \end{aligned} \tag{1}$$

Ezzel tehát az explicit n -ed rendű közönséges differenciálegyenlet fogalma is definiálható.

Legyen $D \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ tartomány, $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ folytonos *MVLL* függvény, $(t_0, p_0) \in D$. Fontos ésszen tartani, hogy az

$$\dot{x}(t) = f(t, x(t))$$

differenciálegyenlet $x(t_0) = p_0$ kezdeti feltételt kielégítő megoldását $\Phi(t, t_0, p_0)$ jelölte.

1.4. Stabilitáselmélet

Az egyensúlyi pontok meghatározása az egyik legfontosabb része a munkának, ha differenciálegyenletekkel dolgozunk. A konstans megoldások az egyensúlyi pontok és a megoldások ettől vett eltérését vizsgálják a továbbiakban.

2. Definíció. Az $\dot{x}(t) = f(x(t))$ autonóm differenciálegyenlet rendszer egyensúlyi pontjának nevezzük a $c \in \mathbb{R}^n$ megoldásokat, ha $x(t) = c \forall t$ esetén.

1.4.1. Lineáris stabilitásvizsgálat

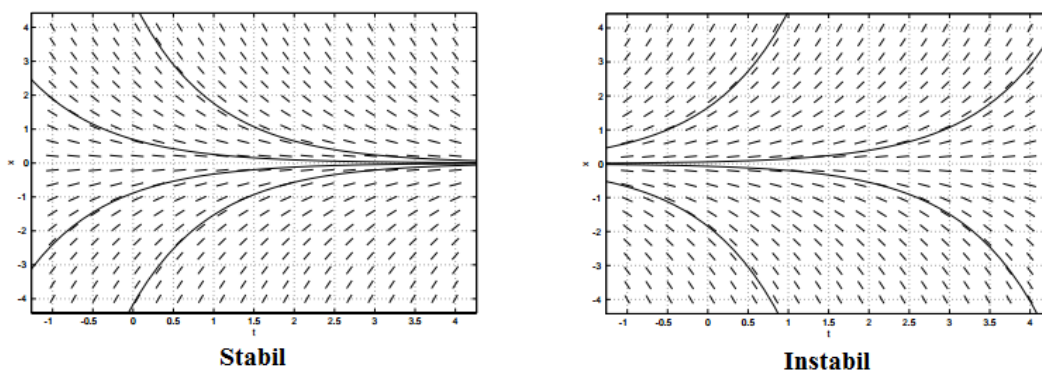
3. Definíció. A $t \mapsto \Phi(t, t_0, p_0)$ megoldást stabilisnak nevezzük, ha

- $[t_0, +\infty) \subset I(t_0, p_0)$,
- minden $\epsilon > 0$ és $t_1 \in [t_0, +\infty)$ számhoz létezik olyan $\delta > 0$, hogy $(t_1, q) \in D, |q - \Phi(t_1, t_0, p_0)| < \delta$ esetén $[t_1, +\infty) \subset I(t_1, q)$ és $|\Phi(t, t_1, q) - \Phi(t, t_0, p_0)| < \epsilon$, ha $t \geq t_1$.

2. Megjegyzés. A megoldást instabilisnak nevezzük, ha nem stabilis.

A megoldást asszimptotikusan stabilisnak nevezzük, ha stabilis és

$|\Phi(t, t_1, q) - \Phi(t, t_0, p_0)| \rightarrow 0$, ha $t \rightarrow +\infty$.



1. ábra.

Az 1. ábra bal oldala szemlélteti, hogy mi történik ha $N^* = 0$ stabil: ekkor a megoldások az egyensúlyi ponthoz tartanak. A jobb oldalon pedig az instabil esetet láthatjuk, ahol a megoldások eltávolodnak az egyensúlyi ponttól.

Legyen most $A : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^{n \times n}$ egy mátrix. A továbbiakban az

$$\dot{x}(t) = Ax(t) \tag{2}$$

rendszer stabilitásával foglalkozunk.

- 1. Lemma.**
1. Ha az A mátrixnak van nemnegatív valós részű sajátértéke, akkor a (2) rendszer nem aszimptotikusan stabilis.
 2. Ha az A mátrixnak van pozitív valós részű sajátértéke, akkor a (2) rendszer nem stabilis, azaz instabilis.
 3. Ha az A mátrixnak van olyan 0 valós részű sajátértéke, amely a minimálpolinomnak többszörös gyöke, akkor a (2) rendszer nem stabilis, azaz instabilis.

Tehát a (2) differenciálegyenlet aszimptotikusan stabilis, ha az A sajátértékeinek valósrésze negatív. Az alábbi tétel arra szolgál, hogy ezt a sajátértékek kiszámítása nélkül el tudjuk dönteni.

1. Tétel (Routh-Hurwitz kritérium). Legyen $p(x) = x^n + a_{n-1}x^{n-1} + \dots + a_1x + a_0$ egy tetszőleges polinom. A p minden gyökének valósrésze pontosan akkor negatív, ha az alábbi $n \times n$ -es mátrix pozitív definit, azaz főminorjai pozitívak.

$$\begin{pmatrix} a_{n-1} & 1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ a_{n-3} & a_{n-2} & a_{n-1} & 1 & 0 & \dots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & a_0 & a_1 & a_2 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & a_0 \end{pmatrix}$$

- 2. Tétel.**
1. Ha az A mátrix minden sajátértéke negatív valósrésű, akkor p aszimptotikusan stabilis egyensúlyi pontja a $\dot{x}(t) = f(x(t))$ differenciálegyenletnek.
 2. Ha az A mátrixnak van pozitív valósrésű sajátértéke, akkor p instabilis egyensúlyi pontja a $\dot{x}(t) = f(x(t))$ differenciálegyenletnek.

1.4.2. Nemlineáris stabilitásvizsgálat

Jelöljük az $\dot{L}(t) = f(L)$ nemlineáris rendszer egyensúlyi pontját L^* -gal, melyre igaz a következő állítás:

$$L(t) = L^* + l(t), \quad (3)$$

ahol $l(t) \ll L^*$ a hibát jelöli. Ezt a felírást felhasználva végezzük el $L(t)$ Taylor-sorfejtését:

$$f(L(t)) = f(L^* + l(t)) = f(L^*) + l(t)\dot{f}(L^*) + \frac{1}{2}l(t)^2\ddot{f}(L^*) + \dots \quad (4)$$

A (3) pontban feltett egyenlőség miatt felírható a következő alakban:

$$\dot{l}(t) = \dot{L}(t) = f(L(t)) = f(L^*) + l(t)\dot{f}(L^*) + \frac{1}{2}l(t)^2\ddot{f}(L^*) + \dots \quad (5)$$

Ha eltekintünk a magasabb rendű tagoktól, akkor a $\dot{L}(t) = f(L)$, L^* pont körüli linearizálásával a következőt kapjuk:

$$\dot{l}(t) = \dot{f}(L^*)l(t). \quad (6)$$

A linearizálással tehát egy nemlineáris rendszerből lineárisat tudunk előállítani. Erre azért volt szükség, mivel a lineáris alakú egyenleteket könnyebben meg tudjuk oldani. A (6) pontban leírt egyenlet megoldása a $t = 0$ pontban:

$$l(t) = l(0) = \exp\left(t \frac{df}{dL}(L^*)\right). \quad (7)$$

4. Definíció. Jelölje a $\frac{dL}{dt} = f(L)$ nemlineáris rendszer egyensúlyi pontját L^* , és legyen az L^* körüli linearizáció eredménye:

$$l(t) = l(0) = \exp\left(t \frac{df}{dL}(L^*)\right). \quad (8)$$

Ekkor L^* lineárisan stabil, ha $l(t) \rightarrow 0$, midőn $t \rightarrow \infty$, azaz: L^* lineárisan stabil, ha

$$\frac{df}{dL}(L^*) < 0. \quad (9)$$

2. Egyszereplős modellek

A populációdinamikai modellek fő tulajdonsága, hogy a populáció méretének időbeli változását írják le, ez a következő tagokból tevődik össze:

$$\begin{aligned} \text{Növekedési ráta} &= \text{Születési ráta} - \text{Halálozási ráta} + \\ &+ \text{Bevándorlási ráta} - \text{Kivándorlási ráta}. \end{aligned} \quad (10)$$

A továbbiakban feltesszük, hogy a rendszer zárt, így nincs be- és kivándorlás. Jelölje $N(t)$ a populáció méretét a t -edik időpillanatban. Tehát a populáció változása a következő alakú differenciálegyenlettel írható le:

$$\frac{dN}{dt} = f(N) = Ng(N), \quad (11)$$

ahol $g(N)$ a belső növekedést leíró függvény. A továbbiakban egyszereplős modelleket vizsgálunk.

2.1. Exponenciális növekedési modell

Thomas Robert Malthus (1766 – 1834) angol matematikus, egyike azoknak, akik először foglalkoztak a populációdinamika témájával. Az exponenciális növekedési modellt másnéven Malthus modellnek is nevezik. Malthus elméletének alapjául az szolgált, hogy egy nagy méretű társulásban általában több utód is születik, mint egy kisebb méretűben. Tehát a növekedés a következő függvénnyel írható le:

$$g(N) = b - d = r, \quad (12)$$

ahol b a születési- és d a halálozási rátát jelölő konstansok. Így az eddig $g(N)$ -nel jelölt növekedési rátát a továbbiakban az egyszerűség kedvéért r betűvel fogjuk jelölni. A következő differenciálegyenlet meghatározza a növekedés irányát és ütemét:

$$\dot{N}(t) = rN(t), \quad r \in \mathbb{R} \setminus \{0\}. \quad (13)$$

Mivel a rendszer szétválasztható típusú, így a pontos megoldás kiszámolható: $N(t) = N_0 e^{rt}$ alakban. A következő levezetés annak előállítását mutatja be:

$$\begin{aligned} \frac{dN(t)}{dt} &= rN(t) \\ \frac{dN(t)}{N(t)} &= r dt. \end{aligned} \quad (14)$$

Az integrálási szabályoknak megfelelően, a következőt kapjuk:

$$\begin{aligned}\ln N(t) &= rt + C \\ N(t) &= e^{rt} e^C dt,\end{aligned}\tag{15}$$

ahol e^C a kezdeti feltétel, amit jelöljük N_0 -lal. A levezetéssel megkaptuk az általános megoldását a szétválasztható típusú differenciálegyenleteknek:

$$N(t) = N_0 e^{rt}.\tag{16}$$

Vizsgáljuk meg a modell egyensúlyi pontját, amelyet az $rN = 0$ egyenlet megoldásából kapunk. Az egyensúlyi pontot jelöljük N^* -gal:

$$\dot{N}(t) = rN = 0 \quad \Rightarrow \quad N^* = 0.\tag{17}$$

A stabilitást a növekedési ráta előjele mutatja meg:

- ha $r > 0 \Rightarrow$ Az egyensúlyi pont instabil,
- ha $r < 0 \Rightarrow$ Az egyensúlyi pont stabil.

Instabil egyensúlyi helyzet esetén ha 0 közeléből indítjuk a populáció méretének növekedését, akkor az egyedszám a végtelenbe tart. Ezzel ellentétben, stabil esetben a társulás mérete a 0-hoz fog tartani, ami annyit jelent, hogy a kihalás veszélyezteti a populációt. Malthus ezzel megállapította, hogy a populáció méretének pozitív vagy negatív irányba történő módosulása arányos az egyedszám t -edik időpillanatban lévő méretével. A modell felírásával arra, a napjainkban egyre fontosabbá váló következtetésre jutott már a *XVIII.* században, hogy a Föld eltartó képessége véges. Ezzel a modellel a populáció méretének változását könnyedén le tudjuk írni, azonban a túlnövekedési problémára nem tud megoldást nyújtani.

2.2. Logisztikus növekedési modell

Pierre-François Verhulst (1804 – 1849) belga matematikus. Thomas Malthus modelljét továbbfejlesztve, 1838-ban kidolgozta elméletét, melyben egy zárt populáción belül, ahol véges sok erőforrás érhető el, leírja ezen erőforrásokért folytatott küzdelmet. Az adott körülmények (zárt populáció, véges sok erőforrás) kihatással lesznek a társulás méretére, így egy bizonyos csökkenés

figyelhető meg. Ezzel tehát Verhulst bevezette az eltartóképesség fogalmát. Ezt a következő egyenlettel írhatjuk le:

$$f(N) = Ng(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad (18)$$

ahol a lineáris növekedési rátát r -rel, $r \in \mathbb{R}^+$, a populáció méretét N -nel, az eltartóképességet pedig K -val jelöljük, $K > 0$.

A belga tudós munkáját másképpen logisztikus vagy korlátos növekedési modellek is nevezzük. Malthus elmélete alapján, ha $N \ll K$, vagyis ha az egyedszám nagyságrendileg kisebb az eltartóképességnél, akkor utóbbi elhanyagolható:

$$\dot{N}(t) \simeq rN \quad \Rightarrow \quad N \simeq N_0 e^{rt}, \quad (19)$$

azaz, exponenciális növekedés figyelhető meg. Azonban, ha nem elhanyagolható az eltartóképesség (K), akkor egy összetettebb képletet lehet felírni.

Ha N tart K -hoz, akkor:

$$\dot{N}(t) \rightarrow 0. \quad (20)$$

Ezután a differenciálegyenlet megoldásaként a következőt kapjuk:

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)} \rightarrow K \text{ midőn } t \rightarrow \infty. \quad (21)$$

Az egyensúlyi pontokat az:

$$\dot{N}(t) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) = 0 \quad (22)$$

egyenlet megoldásából kapjuk.

A rendszer két egyensúlyi pontja: $N_1^* = 0$ és $N_2^* = K$. A stabilitás eldöntéséhez vizsgáljuk a derivált előjelét, a megoldásként kapott pontokban:

$$g(N) = rN - \frac{rN^2}{K} \quad \Rightarrow \quad \dot{g}(N) = r - \frac{2rN}{K}. \quad (23)$$

Behelyettesítve az $N_1^* = 0$ és $N_2^* = K$ egyensúlyi pontokat:

- $\dot{g}(N_1^*) = \dot{g}(0) = r - \frac{2r \cdot 0}{K} = r > 0 \Rightarrow$ az egyensúlyi pont instabil,
- $\dot{g}(N_2^*) = \dot{g}(K) = r - \frac{2rK}{K} = -r < 0 \Rightarrow$ az egyensúlyi pont stabil.

Az eltartóképesség környezetéből indulva, instabil esetben az egyedszám alulról tart K -hoz, míg stabil esetben felülről tart hozzá.

A tapasztalatok alapján a logisztikus növekedési modell nagyon jó numerikus közelítést ad számos társadalmi, gazdasági változás leírására is, például az élesztőben lévő baktériumokra, vagy Anglia népességének egy bizonyos időintervallumbeli változására.

2.3. Konstans mértékű csökkentés

A következő két fejezetben olyan modelleket tekintünk, melyekben valamilyen külső hatás következtében a populáció méretét csökkentjük. A csökkenés mértékét tekintve két esetet vizsgálunk: a konstans, illetve lineáris mértékben csökkenő modelleket. A különbség az, hogy konstans esetben a csökkenés nem függ a populáció méretétől, mindig ugyanazzal a konstans számmal lesz kevesebb, míg a lineáris esetben függ az egyedszámtól, azaz minél több egyed van egy társulásban, annál nagyobb mértékű lesz a csökkenés, míg kevesebb esetén kevésbé fog megfogyatkozni az egyedszám.

A természetben számos esetet láthatunk ezekre a modellekre. Például ha egy adott területen nagyon elszaporodnak a szúnyogok, akkor emberi beavatkozással lehet csökkenteni a számukat, szúnyogirtó szer permetezésével. Azonban vannak olyan esetek is, mikor a természet avatkozik közbe egy hosszabb, váratlan eső mentes időszakkal. Így a kevesebb folyadék miatt több állat marad ivóvíz nélkül.

A konstans csökkenést leíró modell a Verhulst által leírt modelltől vonja ki azt a konstans számot, amely a csökkenést jelenti. Ezt Y_0 -al jelöljük:

$$\dot{N}(t) = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - Y_0 = f(N). \quad (24)$$

A rendszer egyensúlyi pontjait az:

$$rN^* - \frac{rN^{*2}}{K} - Y_0 = 0 \quad (25)$$

egyenlet megoldásából kapjuk. A kapott egyenletre alkalmazzuk a másodfokú egyenlet megoldóképletét:

$$N^* = \frac{r \pm \sqrt{r^2 - 4r \frac{Y_0}{K}}}{\frac{2r}{K}}. \quad (26)$$

Az $f(N)$ függvény linearizált alakja:

$$\dot{f}(N) = r - \frac{2Nr}{K}. \quad (27)$$

Ezt követően N helyére behelyettesítve az egyensúlyi pontot:

$$\dot{f}(N^*) = r - \frac{2N^*r}{K} = r - \frac{2r}{K} \frac{r \pm \sqrt{r^2 - 4r \frac{Y_0}{K}}}{2r} K. \quad (28)$$

Egyszerűsítés után:

$$\dot{f}(N^*) = r - \frac{2N^*r}{K} = r - \frac{2r}{K} \frac{r \pm \sqrt{r^2 - 4r \frac{Y_0}{K}}}{2} K, \quad (29)$$

azaz eredményül kapjuk:

$$\dot{f}(N^*) = \pm \sqrt{r^2 - 4r \frac{Y_0}{K}}. \quad (30)$$

Ekkor már csak a stabilitást kell ellenőrizni, azaz meg kell vizsgálnunk a gyök alatt lévő kifejezés előjelét. Akkor beszélünk stabil egyensúlyi helyzetről, ha a vizsgált kifejezés negatív előjelű:

$$\dot{f}(N^*) = r^2 - 4r \cdot \frac{Y_0}{K} < 0. \quad (31)$$

Az egyenlőtlenség átrendezése után azt kapjuk, hogy az N^* stabil, ha teljesül:

$$Y_0 > \frac{rK}{4}, \quad (32)$$

ellenkező esetben az egyensúlyi pont instabil.

2.4. Lineáris mértékű csökkentés

Lineáris mértékű csökkenés esetén a következő egyenletet írhatjuk fel:

$$f(N; E) = \dot{N}(t) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - EN = N(r - E) - \frac{rN^2}{K}, \quad (33)$$

ahol E a csökkenés mértékét jelölő konstans. Az $Y(N) = EN$, ahol $Y(N)$ a csökkenés mértékét leíró függvény. A linearizált egyenlet:

$$\dot{N}(t) = N(r - E) - \frac{rN^2}{K} = 0 \quad (34)$$

alakú. Az egyensúlyi pontokat a következő egyenlet megoldásából kapjuk:

$$N^* \left(r - E - \frac{rN^*}{K} \right) = 0. \quad (35)$$

Ekkor az egyenlet egyensúlyi pontjai:

$$N_1^* = \frac{K(r - E)}{r}, \quad (36)$$

$$N_2^* = 0. \quad (37)$$

Ezt követően a derivált segítségével határozhatjuk meg az egyensúlyi pont stabilitását:

$$\dot{f}(N) = r - E - \frac{2rN}{K}. \quad (38)$$

Az N_1^* egyensúlyi pontot behelyettesítve a deriváltba, azt kapjuk:

$$\dot{f}(N_1^*) = r - E - \frac{2r}{K} \cdot \frac{K(r - E)}{r} = E - r < 0 \quad \Rightarrow \quad E < r, \quad (39)$$

azaz N_1^* akkor stabil, ha a csökkenés mértéke kisebb, mint a lineáris növekedési ráta.

A (37)-as pontban kapott N_2^* egyensúlyi pont esetén ugyanazt a helyettesítést végrehajtva kapjuk:

$$\dot{f}(N_2^*) = r - E < 0 \quad \Rightarrow \quad r < E, \quad (40)$$

azaz, N_2^* akkor stabil, ha a csökkenés mértéke nagyobb, mint a lineáris növekedési ráta. Tehát a két egyensúlyi pontnál éppen ellentétes eredményt kaptunk:

- $N_1^* = \frac{K(r-E)}{r}$ és ha $E < r \Rightarrow$ Az N_1^* egyensúlyi pont stabil, különben instabil,
- $N_2^* = 0$ és ha $r < E \Rightarrow$ Az N_2^* egyensúlyi pont stabil, különben instabil.

3. Kétszereplős modellek

3.1. Lotka-Volterra modell

A modell névadói két állatfaj egymáshoz viszonyított préda-ragadozó típusú kapcsolatát kezdték vizsgálni. Alfred Lotka (1880 – 1949) egy növényevő állatfajt és annak táplálékául szolgáló növényt vett a modell két részvevőjének, míg Vito Volterra (1860–1940) az Adriai-tengeri porcoshalakat viszonyította a teljes kifogott halmennyiséghez. Azonos időben figyelték meg, hogy két populáció egyedszáma hogyan változik egymáshoz képest, emiatt Lotka-Volterra modellnek nevezzük.

Ebben a fejezetben két populáció egymásra gyakorolt hatását fogjuk matematikai eszközökkel vizsgálni, például a rókák és nyulak kapcsolatát. Az egyik faj egyedszámának változása kihatással van a másikéra: ha a nyulak elszaporodnak, az a rókák számának növekedését is jelenti, azonban ha a zsákmányállat száma csökken, akkor nyilvánvalóan a ragadozók száma is redukálódni fog. A továbbiakban a ragadozók számát a t . időpillanatban az $r(t)$ függvénnyel írjuk le, a zsákmányállatok számát a t . időpillanatban pedig a $z(t)$ függvénnyel. Vizsgáljuk meg ezek változását az időben, azaz deriváljuk az előbb említett függvényeket:

$$\dot{z}(t) = az(t) - bz(t)r(t), \quad (41)$$

ahol $a > 0$ a zsákmányállatok születését jelölő, $b > 0$ pedig a halálozásukat jelölő konstans. Ezt a biológia nyelvére fordítva, azt jelenti, hogy a születés egyenesen arányos a jelenlegi létszámmal, illetve a halálozás függ a ragadozók és a saját létszámuktól. A ragadozók változását az alábbi egyenlet írja le:

$$\dot{r}(t) = cr(t)z(t) - dr(t), \quad (42)$$

ahol $c > 0$ a ragadozók születését jelölő, $d > 0$ pedig a halálozásukat jelölő konstans. Az előző biológiai fordítás érvényes ennél a differenciálegyenletnél is, azaz a születés egyenesen arányos a zsákmányállatok és a saját létszámukkal, míg a halálozás csak az utóbbival arányos. Az ebből a két nemlineáris egyenletből álló modellt nevezzük Lotka-Volterra modellnek. Legyen $y : \mathbb{R}_0^+ \rightarrow \mathbb{R}^2$ függvényt, amelyre igaz, hogy:

$$y(t) = \begin{pmatrix} z(t) \\ r(t) \end{pmatrix}. \quad (43)$$

Az imént kiszámolt deriváltakat behelyettesítve azt kapjuk, hogy:

$$\dot{y}(t) = \begin{pmatrix} \dot{z}(t) \\ \dot{r}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} az(t) - bz(t)r(t) \\ cr(t)z(t) - dr(t) \end{pmatrix} = f \begin{pmatrix} z(t) \\ r(t) \end{pmatrix} = f(y(t)), \quad (44)$$

ahol $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$. Az $f(z, r)$ a következő alakban is felírható:

$$f(z, r) = \begin{pmatrix} az(t) - bz(t)r(t) \\ cr(t)z(t) - dr(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(z, r) \\ f_2(z, r) \end{pmatrix}. \quad (45)$$

A ragadozókra felírt differenciálegyenlet egyensúlyi pontjait jelöljük r^* -gal, míg a prédákra vonatkozó egyensúlyi helyzetet z^* -gal. Ekkor a két nem-lineáris egyenlet felírható:

$$f(y^*) = f(z^*, r^*) = 0, \quad (46)$$

alakban, azaz:

$$az^* - bz^*r^* = 0 \quad (47)$$

$$cr^*z^* - dr^* = 0. \quad (48)$$

Ekkor az egyensúlyi pontok a következők:

$$z^* = 0 \quad \text{és} \quad \frac{a}{b} = r^* \quad (49)$$

$$r^* = 0 \quad \text{és} \quad \frac{d}{c} = z^*. \quad (50)$$

Tehát a két egyensúlyi pont: $y_1^* = (0; 0)$ és $y_2^* = (\frac{d}{c}; \frac{a}{b})$.

A rendszer Jacobi-mátrixa:

$$\frac{\partial f}{\partial y} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial z} & \frac{\partial f_1}{\partial r} \\ \frac{\partial f_2}{\partial z} & \frac{\partial f_2}{\partial r} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - br & -bz \\ cr & cz - d \end{pmatrix} \quad (51)$$

alakú. Jelölje A_1 az y_1^* egyensúlyi pontban vett, A_2 pedig y_2^* -ben vett Jacobi mátrixot:

$$A_1 = J(y_1^*) = \begin{pmatrix} a - b \cdot 0 & -b \cdot 0 \\ c \cdot 0 & c \cdot 0 - d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}, \quad (52)$$

$$A_2 = J(y_2^*) = \begin{pmatrix} a - b \cdot (\frac{a}{b}) & -b \cdot (\frac{d}{c}) \\ c \cdot (\frac{a}{b}) & c \cdot (\frac{d}{c}) - d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{-bd}{c} \\ \frac{ca}{b} & 0 \end{pmatrix}. \quad (53)$$

Vizsgáljuk meg a mátrixok sajátértékeit: A_1 esetén:

$$A_1 = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix} \Rightarrow \lambda_1 = a \text{ és } \lambda_2 = -d. \quad (54)$$

A stabilitás eldöntéséhez meg kell vizsgálni a kapott sajátértékek valós részét:

$$\operatorname{Re}\lambda_1 = a > 0 \quad (55)$$

$$\operatorname{Re}\lambda_2 = -d < 0, \quad (56)$$

mivel korábban feltettük, hogy a és d pozitív konstansok. A mátrixnak van pozitív valós részű sajátértéke, akkor a rendszer nem stabilis, azaz instabilis. Tehát az $y_1^* = (0; 0)$ egyensúlyi pont instabil. Az A_2 mátrix sajátértékei:

$$\begin{pmatrix} 0 & -bd \\ ca & 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{ad}. \quad (57)$$

Ekkor nem eldönthető a stabilitás. Ahhoz, hogy meghatározzuk, hogy a trajektóriák hogyan viselkednek, vizsgáljuk meg a modell első integrálját:

$$\frac{\dot{r}(t)}{\dot{z}(t)} = \frac{cr(t)z(t) - dr(t)}{az(t) - bz(t)r(t)} = \frac{r(cz - d)}{z(a - br)} = \frac{r}{a - br} \frac{cz - d}{z} = \frac{dr}{dz}. \quad (58)$$

Átszorzással a következő integrálokat kapjuk:

$$\int \frac{a - br}{r} dr = \int \frac{cz - d}{z} dz \quad (59)$$

A kivonások mentén bontsuk külön integrálokra:

$$\int \frac{a}{r} dr - \int bdr = \int cdz - \int \frac{d}{z} dz. \quad (60)$$

A konstans tagokat ki lehet hozni az integráljel elé:

$$a \int \frac{1}{r} dr - b \int 1 dr = c \int 1 dz - d \int \frac{1}{z} dz. \quad (61)$$

Az integrálási szabályoknak megfelelően elvégezve a műveletet, kapjuk:

$$a \ln |r| - br = cz - d \ln |z| + C, \quad (62)$$

ahol C egy tetszőleges valós konstans. Mivel r és z az egyes fajok létszámát jelentik, így nem vehetnek fel negatív értéket, vagyis elhagyható az abszolút érték jel:

$$a \ln r - br = cz - d \ln z + C. \quad (63)$$

Átrendezve:

$$-a \ln r + br + cz - d \ln z = C. \quad (64)$$

Ezzel megkaptunk egy állandó megoldást, miközben a rendszer mozog:

$$I(r, z) = -a \ln r(t) + br(t) + cz(t) - d \ln z(t) = C \quad \forall t \geq 0, \quad (65)$$

ezt a rendszer első integráljának nevezzük. Mivel feltettük, hogy $\forall t \geq 0$ esetén teljesül az egyenlőség, ezért $t = 0$ -ban, azaz a kezdeti feltételekben is teljesülni fog:

$$-a \ln r_0 + br_0 + cz_0 - d \ln z_0 = C. \quad (66)$$

Mivel nem eldönthető a stabilitás, így tovább vizsgáljuk az egyensúlyi pontot. Szeretnénk belátni, hogy a trajektóriák helyzete centrum, ezért igazolni kell, hogy a pályák zártak. Ehhez meg kell vizsgálni a kétváltozós függvény minimumát és konvexitását: ahhoz, hogy megtaláljuk az $I(z, r)$ függvény minimumát, megvizsgáljuk a parciális deriváltjait:

$$\frac{\partial I}{\partial z} = c - \frac{d}{z} \quad (67)$$

$$\frac{\partial I}{\partial r} = -\frac{a}{r} + b. \quad (68)$$

Minimum keresésnél azt kell megfigyelni, hogy a parciális derivált hol lesz 0. Először vizsgáljuk a $\frac{\partial I}{\partial z} = 0$ egyenletet:

$$c - \frac{d}{z} = 0 \quad (69)$$

$$\frac{d}{c} = z. \quad (70)$$

Ezt követően a (68) egyenletet megoldva kapjuk:

$$-\frac{a}{r} + b = 0 \quad (71)$$

$$\frac{a}{b} = r. \quad (72)$$

Ez azt jelenti, hogy a függvény egyetlen lehetséges szélsőérték helye:

$$(\hat{z}, \hat{r}) = \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b} \right). \quad (73)$$

További lépésként megvizsgáljuk a második parciális deriváltakat, felírjuk a belőlük képzett Hesse-mátrixot majd vizsgáljuk annak determinánsát:

$$\frac{\partial^2 I}{\partial z^2} = \frac{d}{z^2} \quad \text{és} \quad \frac{\partial^2 I}{\partial r^2} = \frac{a}{r^2}. \quad (74)$$

Az általuk felírható Hesse-mátrix:

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial^2 I}{\partial z^2} & \frac{\partial^2 I}{\partial r \partial z} \\ \frac{\partial^2 I}{\partial r \partial z} & \frac{\partial^2 I}{\partial r^2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{d}{z^2} & 0 \\ 0 & \frac{a}{r^2} \end{pmatrix}. \quad (75)$$

Megvizsgáljuk, hogy ennek a görbének valóban létezik szélsőértéke, azaz a Hesse-mátrix determinánsa pozitív:

$$\det \begin{vmatrix} \frac{d}{z^2} & 0 \\ 0 & \frac{a}{r^2} \end{vmatrix} = \frac{d}{z^2} \cdot \frac{a}{r^2} > 0. \quad (76)$$

Ezzel beláttuk, hogy létezik szélsőértéke, már csak azt kell belátni, hogy a görbének minimuma van, azaz a második parciális deriváltak pozitívak:

$$\frac{\partial^2 I}{\partial z^2} = \frac{d}{z^2} > 0 \quad (77)$$

$$\frac{\partial^2 I}{\partial r^2} = \frac{a}{r^2} > 0. \quad (78)$$

Ezzel tehát beláttuk, hogy a görbének minimuma van az $(\hat{z}, \hat{r}) = \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b} \right)$ egyensúlyi pontban. Vizsgáljuk meg a görbét konvexitás szempontjából. Mivel:

$$\frac{\partial^2 I}{\partial z^2} > 0 \quad \text{és} \quad \begin{vmatrix} \frac{d}{z^2} & 0 \\ 0 & \frac{a}{r^2} \end{vmatrix} > 0, \quad (79)$$

ezért $I(z, r)$ egy konvex függvény, amelynek minimuma van. Ez azt jelenti, hogy olyan zárt görbét kapunk, amelyek a minimum pont körül mozognak, azaz a trajektóriák helyzete centrum, amely stabil egyensúlyi pontot jelent.

3.2. Logisztikus Lotka-Volterra modell

Egy módosított Lotka-Volterra modellt vizsgálunk a következőkben, ahol figyelembe vesszük a zsákmányállatok sűrűségét is. Ezzel az eddigi exponenciális növekedési modellt felváltjuk egy logisztikus növekedési modellel. A módosított differenciálegyenletek a következő alakúak:

$$\dot{z}(t) = az(t) \left(1 - \frac{z(t)}{K}\right) - bz(t)r(t) \quad (80)$$

$$\dot{r}(t) = cr(t)z(t) - dr(t), \quad (81)$$

ahol K az eltartóképességet jelöli. Megvizsgáljuk a módosított rendszer egyensúlyi pontjait. Mivel a változás csak a ragadozókra vonatkozó egyenletet érinti, így a prédák egyenletének egyensúlyi pontja nem változik, azaz:

$$\frac{d}{c} = z^*. \quad (82)$$

Ezzel ellentétben a ragadozók egyensúlyi pontja a következő módon módosul:

$$\begin{aligned} az(t) \left(1 - \frac{z(t)}{K}\right) - bz(t)r(t) &= 0 \\ z(t) \left[a \left(1 - \frac{z(t)}{K}\right) - br(t) \right] &= 0 \\ a \left(1 - \frac{z(t)}{K}\right) - br(t) &= 0, \end{aligned} \quad (83)$$

$z(t)$ helyére behelyettesítve a $\frac{d}{c} = z^*$ egyensúlyi pontot, a következőt kapjuk:

$$\frac{a \left(1 - \frac{z^*}{K}\right)}{b} = \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right) = r^*. \quad (84)$$

Az előbbi számítások összegezve, kapjuk:

$$y^*(z^*; r^*) = \left(\frac{d}{c}; \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right) \right). \quad (85)$$

A továbbiakban a stabilitással foglalkozunk. Mivel a változás a ragadozókra vonatkozó egyenletet változatlanul hagyja a Lotka-Volterra modellben, így

a ragadozók zéró-növekedési izoklinája egy függőleges egyenes (z^* pontban). A zsákmányállat zéró-növekedési izoklinát a következő egyenlet adja meg:

$$r = \frac{a}{b} \left(1 - \frac{z}{K}\right), \quad (86)$$

ami egy csökkenő egyenes, $-\frac{a}{bK}$ meredekséggel.



2. ábra.

A deriváltakat mátrixos alakban felírva:

$$\dot{y} \begin{pmatrix} \dot{z} \\ \dot{r} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} az(t) - \frac{az^2(t)}{K} - bz(t)r(t) \\ cr(t)z(t) - dr(t) \end{pmatrix} = f \begin{pmatrix} z \\ r \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(z, r) \\ f_2(z, r) \end{pmatrix}. \quad (87)$$

A rendszerre vonatkozó Jacobi mátrix a következő alakú:

$$J = \frac{\partial f}{\partial y} = \begin{pmatrix} a - \frac{2az(t)}{K} - br(t) & -bz(t) \\ cr(t) & cz(t) - d \end{pmatrix}. \quad (88)$$

Behelyettesítve a kapott egyensúlyi pontokat, az alábbi mátrixot kapjuk:

$$J(y^*) = \begin{pmatrix} a - \frac{2a}{K} \cdot \frac{d}{c} - b \cdot \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right) & -b \cdot \frac{d}{c} \\ c \cdot \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right) & c \cdot \frac{d}{c} - d \end{pmatrix}. \quad (89)$$

Az egyszerűsítéseket elvégezve megkapjuk a rendszer Jacobi mátrixát az y^* egyensúlyi pontban:

$$J(y^*) = \begin{pmatrix} -\frac{ad}{Kc} & -\frac{bd}{c} \\ \frac{ca}{b} & -\frac{ad}{bK} \\ & 0 \end{pmatrix}. \quad (90)$$

Számítások után azt kapjuk, hogy a modell bármely paraméter esetén stabil lesz.

3.3. Holling-féle Lotka-Volterra modell

A Lotka-Volterra modell esetében megfigyelhető, hogy a ragadozók születését, és a zsákmányállatok halálózását jelölő konstansok az egyedek számának csökkenése után jelentősebben redukálódik, mint a ragadozók halálózását, illetve a prédák születését jelölő konstansok. Ez a differenciálegyenletekből látszik, mivel az előbbiek a két populáció egyedszámával vannak megszorozva, míg utóbbiak csak az adott populáció egyedszámával. Így a prédák populációja a redukálódás után gyorsabban fog növekedni, mint a ragadozók. A Lotka-Volterra modellt a gyakorlatban is gyakran használják, azonban vannak olyan feltételek, amelyeket az alapmodell nem vesz figyelembe. Az egyik ilyen feltétel a populáció sűrűségfüggő növekedése. Fontos megjegyezni, hogy bizonyos populációk esetében nem teljesülnek a következő állítások:

- zsákmányállat populáció növekedése \Rightarrow ragadozók születési rátájának növekedése,
- ragadozó populáció növekedése \Rightarrow zsákmányállatok halálózási rátájának növekedése,

amelyek a Lotka-Volterra modell alapfeltételezései. Ha ezek teljesülnének, az azt jelentené, hogy a két populáció nagyon összefüggő, viszont ez egy összetett közösségben nem mindig fordul elő. Például ha egy ragadozó populáció nem csak egyféle zsákmányállatot fogyaszt, ugyanis ekkor a ragadozók számának növekedése, nem biztos, hogy az első típusú prédák halálózási rátájának növekedését eredményezi, hanem az eddig elfogyasztott mennyiség mellé egy másik faj zsákmányolását adja hozzá. Tehát figyeljük meg a ragadozók működési válaszát a prédák sűrűségének megváltozására. Ezt a ragadozók táplálkozási szokásaiból figyelhetjük meg. Tegyük fel, hogy:

- a zsákmánykeresés véletlenszerű,
- a prédák sűrűsége nem elégíti ki a ragadozó étvágyát,
- a zsákmány keresés állandó idejű.

Ha az előbbi három állítás teljesül, akkor a prédák sűrűségének növekedésével az egy ragadozóra jutó, elejtett prédák száma lineárisan nő. Ez az I . típusú működési válasz. Ezt a típust csak kevés egyedszámú préda sűrűség esetén érdemes használni.

3. Megjegyzés. *Kezelési időnek nevezzük azt az időt, amely alatt egy ragadozó egy zsákmányállatot elejt, azt elfogyasztja illetve megemészti.*

A II . típusú válaszban az eredeti Lotka-Volterra modellben szereplő b paramétert (zsákmányállatok halálozását jelölő konstans) helyettesítjük a következő függvénnyel:

$$\frac{b}{1 + bT_h z(t)}, \quad (91)$$

amelyben T_h jelöli a kezelési időt. Ezzel a behelyettesítéssel a modellt, amit Holling-féle korong-egyenletnek is neveznek, a következő alakú:

$$\dot{z}(t) = az(t) - \frac{b}{1 + bT_h z(t)} z(t)r(t) = \left(a - \frac{b}{1 + bT_h z(t)} r(t) \right) z(t), \quad (92)$$

$$\dot{r}(t) = \frac{c}{1 + cT_h z(t)} z(t)r(t) - dr(t) = \left(\frac{c}{1 + cT_h z(t)} z(t) - d \right) r(t). \quad (93)$$

Ekkor a ragadozókra vonatkozó egyensúlyi pont a következő alakú:

$$\begin{aligned} \dot{r} &= 0, \\ \left(\frac{c}{1 + cT_h z^*} z^* - d \right) r &= 0, \\ \frac{c}{1 + cT_h z^*} z^* - d &= 0. \end{aligned} \quad (94)$$

Az egyenlet átrendezése után a következő alakot kapjuk:

$$\begin{aligned} \frac{c}{1 + cT_h z^*} z^* &= d, \\ d(1 + cT_h z^*) &= cz^*. \end{aligned} \quad (95)$$

A zárójel felbontás után az alábbi alakú kifejezést kapjuk:

$$d + dcT_h z^* = cz^*. \quad (96)$$

Átrendezés, majd kiemelés után az egyenlet a következő formában jelenik meg:

$$z^*(c - dcT_h) = d. \quad (97)$$

Végül eredményül kapjuk z^* -ot:

$$\frac{d}{c(1 - dT_h)} = z^*. \quad (98)$$

A zsákmányállat egyensúlyi pontja hasonlóan írható fel:

$$\begin{aligned} \dot{z}(t) &= 0, \\ \left(a - \frac{b}{1 + bT_h z(t)} r(t) \right) z(t) &= 0. \end{aligned} \quad (99)$$

Átrendezés után:

$$\begin{aligned} a - \frac{b}{1 + bT_h z(t)} r(t) &= 0, \\ a \left(\frac{1 + bT_h z^*(t)}{b} \right) &= r^*. \end{aligned} \quad (100)$$

Az imént kiszámolt értéket behelyettesítve $z^*(t)$ helyére, kapjuk:

$$\begin{aligned} a \left[\left(\frac{1 + bT_h}{b} \right) \left(\frac{d}{c(1 - dT_h)} \right) \right] &= r^* \\ \frac{a}{b} \left[1 + bT_h \left(\frac{d}{c(1 - dT_h)} \right) \right] &= r^* \\ \frac{a}{b} \left[1 + \frac{dbT_h}{c(1 - dT_h)} \right] &= r^* \\ \frac{a}{b} + \frac{adT_h}{c(1 - dT_h)} &= r^*. \end{aligned} \quad (101)$$

Tehát a kapott egyensúlyi pontok:

$$y^*(z^*; r^*) = \left(\left(\frac{d}{c(1 - dT_h)} \right); \left(\frac{a}{b} + \frac{adT_h}{c(1 - dT_h)} \right) \right). \quad (102)$$

A rendszer Jacobi mátrixa a következő alakú:

$$J = \frac{\partial f}{\partial y} = \begin{pmatrix} a - \frac{br(t)}{(1+bT_h z(t))^2} & \frac{bz(t)}{1+bT_h z(t)} \\ \frac{cr(t)}{(1+cT_h z(t))^2} & \frac{cz(t)}{1+cT_h z(t)} - d \end{pmatrix}. \quad (103)$$

A kapott egyensúlyi pontokat behelyettesítve $r(t)$ és $z(t)$ helyére, olyan szerkezetű mátrixot kapunk, amely bármely paraméter érték esetén az egyensúlyi pont instabil lesz. A ragadozók izoklinája ismét egy egyenes, függőleges vonal. A prédák izoklináját a következő függvény írja le:

$$r(t) = \frac{a}{b}(1 + bT_h z(t)), \quad (104)$$

ami egy egyenes, aT_h meredekséggel.



3. ábra.

4. Numerikus módszerek

A természetben gyakran fordulnak elő olyan közönséges differenciálegyenletek, amelyek megoldását nem tudjuk előállítani, azonban valamilyen közelítést mégis szeretnénk kapni. Különböző explicit és implicit eljárások ismertek erre a problémára.

Legyen

$$f : \mathbb{R}^{m+1} \rightarrow \mathbb{R}^m, \quad u_0 \in \mathbb{R}^m, \quad (105)$$

ahol f folytonos függvény, és u_0 a kezdeti feltétel. Ekkor a Cauchy-feladat a következő alakú:

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= f(t, u(t)), \quad t > 0 \\ u(0) &= u_0, \end{aligned} \quad (106)$$

ahol $u : \mathbb{R}_0^+ \rightarrow \mathbb{R}^m$ az ismeretlen függvény.

5. Definíció. Legyen $\omega_\tau := \{t_n = n\tau, \quad n = 0, 1, \dots, \text{ és } \tau > 0\}$ egy ekvidisztáns felosztású (egyenközű) rácsháló.

A célunk egy olyan $Y : \omega_\tau \rightarrow \mathbb{R}$ rácsfüggvény meghatározása, amely az ω_τ pontokban jól közelíti a pontos $u(t)$ megoldást.

Jelölje $Y_\tau(t_n) = Y_n$. Az az elvárásunk a módszer felé, hogy ω_τ , ahol $\tau \rightarrow 0$, rácsfüggvény esetén teljesüljön, hogy $\forall t^* > 0$ rögzített pontra ($t^* \in \omega_\tau, \forall \tau$):

$$\lim_{\tau \rightarrow 0} |Y_n - u(t^*)| = 0, \quad (107)$$

ahol $n\tau = t^*$.

6. Definíció. Ha (107) teljesül, akkor azt mondjuk, hogy az Y_τ -t előállító numerikus módszer konvergens a t^* pontban.

7. Definíció. Azt mondjuk, hogy egy numerikus módszer p -ed rendben konvergens, ha

$$|Y_n - u(t^*)| = \mathcal{O}(\tau^p),$$

azaz ha $|Y_n - u(t^*)|$ a τ p -edik hatványával arányos.

4. Megjegyzés. Minél nagyobb p értéke, annál gyorsabb a konvergencia.

8. Definíció. Az ω_τ -n értelmezett

$$e_n = Y_n - u(t_n)$$

rácsfüggvényt hibafüggvénynek nevezzük.

9. Definíció. *Reziduális hibának nevezzük a numerikus módszer lokális approximációs hibáját a pontos megoldásra. Jele: $\psi_n^{(1)}$*

5. Megjegyzés. $\psi_n^{(1)}$ azt mutatja meg, hogy a pontos megoldás milyen pontosan elégíti ki a numerikus megoldást meghatározó egyenletet.

10. Definíció. *Azt mondjuk, hogy a módszer approximálja a (106) közönséges differenciálegyenletet, ha*

$$\lim_{\tau \rightarrow 0} \psi_n^{(1)} = 0.$$

11. Definíció. *Azt mondjuk, hogy a módszer p -ed rendben approximálja a (106) közönséges differenciálegyenletet, ha*

$$\psi_n^{(1)} = \mathcal{O}(\tau^p).$$

Az egyik legismertebb numerikus módszer az Explicit Euler módszer, amely a következő alakban írható fel:

$$\frac{Y_{n+1} - Y_n}{\tau} = f(t_n, Y_n). \quad (108)$$

Ez az eljárás elsőrendben konvergencia, azonban felmerült a kérdés, hogy lehet-e magasabb rendű konvergenciát, ezáltal egy pontosabb eljárást elérni. A továbbiakban az egyik magasabb rendű eljárások családjával, a Runge-Kutta módszerekkel foglalkozunk.

4.1. Runge-Kutta módszerek

Az ebben a fejezetben tárgyalt sémák, olyan, a közönséges differenciálegyenleteket numerikus módon közelítő eljárások, amelyeket Carl Runge és Martin Kutta német matematikusok fejlesztettek ki. Az volt a céljuk, hogy olyan módszereket állítsanak elő, amelyek magasabb rendben pontosak, mint az addig ismert elsőrendű módszerek. Ezek megalkotásához, az a gondolat vezetett, hogy ne csak az ω_τ rácsháló pontjain számoljuk ki a közelítő értékeket, hanem a rácspontok között is. A megvalósításhoz először írjuk fel a javított Euler-módszert, amelyben fele akkora lépésközöket választunk, mint az explicit Euler-módszernél:

$$\frac{Y_{n+0,5} - Y_n}{0,5\tau} = f(t_n, Y_n), \quad (109)$$

azaz, más jelölést használva:

$$\frac{Y_{n+1} - Y_n}{\tau} = f(t_{n+0,5}, Y_{n+0,5}). \quad (110)$$

Fontos megjegyezni, hogy $Y_{n+0,5}$ értékét ki tudjuk számítani a (109) és (110) képlet segítségével:

$$Y_{n+0,5} = Y_n + 0,5\tau f(t_n, Y_n). \quad (111)$$

A (110) képlet átalakítható a következő alakú kifejezésre:

$$\frac{Y_{n+1} - Y_n}{\tau} = f(t_n + 0,5\tau; Y_n + 0,5\tau f(t_n, Y_n)), \quad (112)$$

átrendezve:

$$Y_{n+1} = Y_n + \tau f(t_n + 0,5\tau; Y_n + 0,5\tau f(t_n, Y_n)) \quad (113)$$

ahol $t_{n+0,5} = t_n + 0,5\tau$. A (112) sorbafejtésével kapjuk, hogy ez a módszer explicit másodrendű. Tehát ha a lépésközöket $\frac{1}{2}$ -szeresére csökkentjük, akkor pontosabb sémát tudunk létrehozni. A továbbiakban bevezetjük a következő jelöléseket:

$$k_1 = f(t_n; Y_n)$$

$$k_2 = f(t_n + a_2\tau; Y_n + \tau b_{21}k_1)$$

$$k_3 = f(t_n + a_3\tau; Y_n + \tau(b_{31}k_1 + b_{32}k_2))$$

\vdots

$$k_s = f(t_n + a_s\tau; Y_n + \tau(b_{s1}k_1 + b_{s2}k_2 + \cdots + b_{s,s-1}k_{s-1})),$$

ekkor a (114) alakú kifejezést s -lépcsős explicit Runge-Kutta módszernek nevezzük:

$$Y_{n+1} = Y_n + \tau(\sigma_1 k_1 + \sigma_2 k_2 + \cdots + \sigma_s k_s), \quad (114)$$

ahol a_1, a_2, \dots, a_s ; $b_{21}, b_{31}, b_{32}, \dots, b_{s1}, b_{s2}, \dots, b_{s,s-1}$ adott paraméterek, hasonlóan $\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_s$ is. Tehát a (113) séma egy speciális Runge-Kutta módszer, a következő paraméterválasztás esetén:

$$a = \frac{1}{2}, \quad b = \frac{1}{2}, \quad \sigma_1 = 0, \quad \sigma_2 = 1.$$

A Butcher-táblázat a Runge-Kutta módszert írja fel táblázatos alakban, ahol a táblázat elemei a módszer felírásában szereplő adott paraméterek:

$$\bar{a} = \left[\begin{array}{c|c} 0 & \\ a_2 & \\ a_3 & \\ \vdots & \\ a_s & \end{array} \right] \quad \left| \quad B \in \mathbb{R}^{s \times s}, (B)_{i,j} = b_{i,j} \right.$$

$$\bar{\sigma} = [\sigma_1, \dots, \sigma_s]$$

A Runge-Kutta módszercsalád egyik sémája a negyedrendű Runge-Kutta módszer. A numerikus közelítésekhez ezt a módszert használják a leggyakrabban, emiatt ha a Runge-Kutta módszerről beszélünk, gyakran a negyedrendű változatára gondolunk. A következő Butcher táblázat ezt szemlélteti:

$$\begin{array}{c|cccc} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ \hline & 1/6 & 1/3 & 1/3 & 1/6 \end{array}$$

1. Állítás. *A negyedrendű Runge-Kutta módszer negyedrendben pontos közelítés.*

A negyedrendű módszer az alábbi képlet segítségével számolható ki:

$$\begin{aligned} k_1 &= f(t_n; Y_n) \\ k_2 &= f(t_n + 0.5\tau; Y_n + 0.5\tau k_1) \\ k_3 &= f(t_n + 0.5\tau; Y_n + 0.5\tau k_2) \\ k_4 &= f(t_n + \tau; Y_n + \tau k_3). \end{aligned}$$

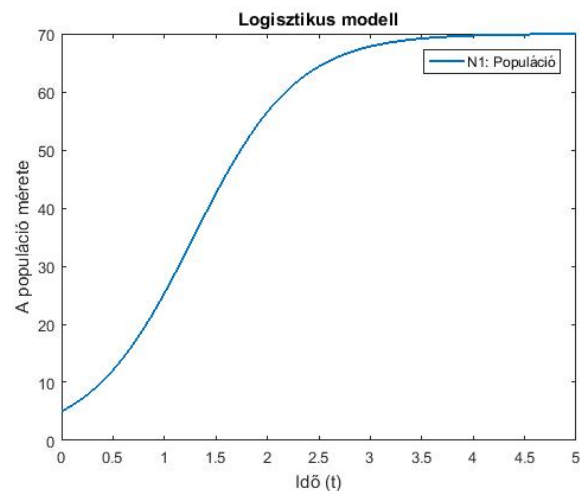
Ekkor a séma a következő alakú:

$$Y_{n+1} = Y_n + \frac{\tau}{6}(k_1 + 2k_2 + 2k_3 + k_4). \quad (115)$$

5. Numerikus szimuláció

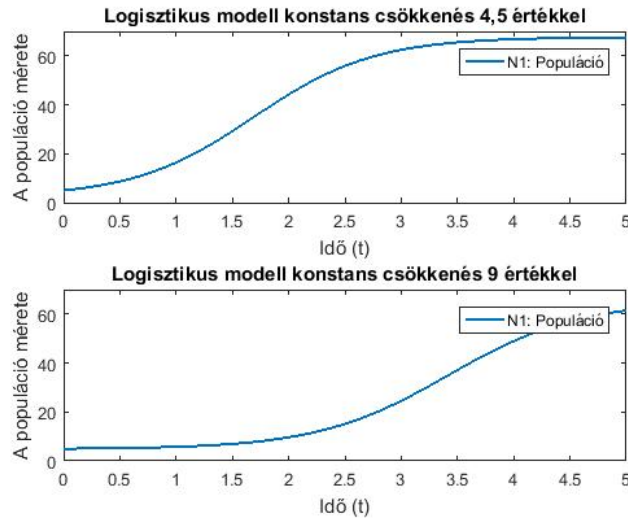
A továbbiakban az eddig vizsgált modelleket fogjuk numerikus úton közelíteni Matlab program segítségével. A felírt differenciálegyenletekre egy negyedrendű Runge-Kutta módszert illesztünk, majd bizonyos paraméterek esetén kirajzoltatjuk a közelítő megoldásokat.

A 4. ábra a logisztikus modellt szimulálja, ahol a lineáris növekedési ráta $r = 2$, az eltartóképesség $K = 70$, a kezdeti érték pedig $N_0 = 5$. Ezzel a paraméterválasztással jól látszik, hogy a szimuláció igazolja a számításainkat, mivel a populáció száma tényleg az eltartóképességhez tart. A program írása során a lépésközt $h = 0,005$ -nek választva a következő ábrát kaptuk:



4. ábra.

Az 5. ábrán a logisztikus modell konstans csökkenésének két esetét hasonlítjuk össze két szimuláción keresztül. Az előző paraméterezéssel megegyezően a lineáris növekedési ráta ismét $r = 2$, az eltartóképesség pedig $K = 70$. A fenti ábrán $Y_0 = 4,5$, a lenti ábrán $Y_0 = 9$ mértékű csökkenést figyelhetünk meg:

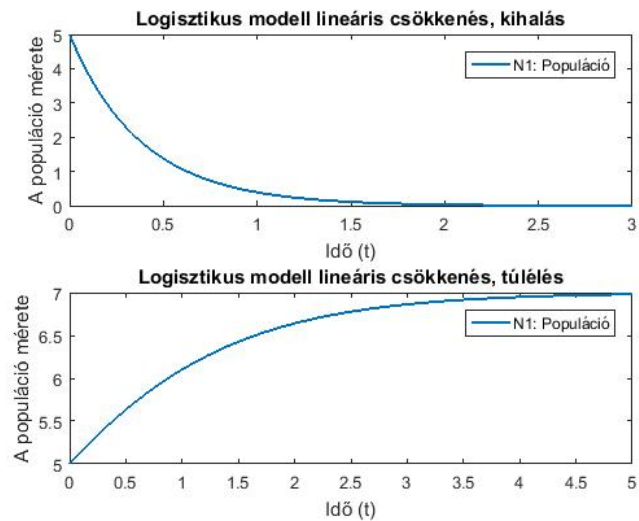


5. ábra.

Mindkét esetben látszik, hogy a populáció mérete 70-hez, azaz az eltartóképességhez tart, azonban megfigyelhető, hogy minél kisebb a csökkenés mértéke, annál gyorsabban éri el az egyedszám ezt az értéket. Nagyobb csökkenés esetén sokkal lassabban növekszik a populáció.

A logisztikus modell lineáris csökkenését ismét két szimuláción mutatjuk be, amelyet a 6. ábra szemléltet. Az alsó ábra esetén a növekedési ráta $r = 10$, az eltartóképesség $K = 70$, a lineáris csökkenés mértéke pedig $EN = 9N$. Mivel $E < r$, ezért a (36) képletbe való helyettesítés megoldása 7, és az alsó ábrán láthatóan az egyedszám tényleg ehhez tart. A felső ábrán a kihalás esetét láthatjuk. Mivel a növekedési ráta kisebb, mint a lineáris csökkenés mértéke, így várható hogy a populáció mérete 0-hoz tart. Ez a következő paraméterezéssel következhet be:

- lineáris növekedési ráta $r = 2$,
- eltartóképesség: $K = 70$,
- lineáris csökkenés mértéke: $EN = 4,5N$.

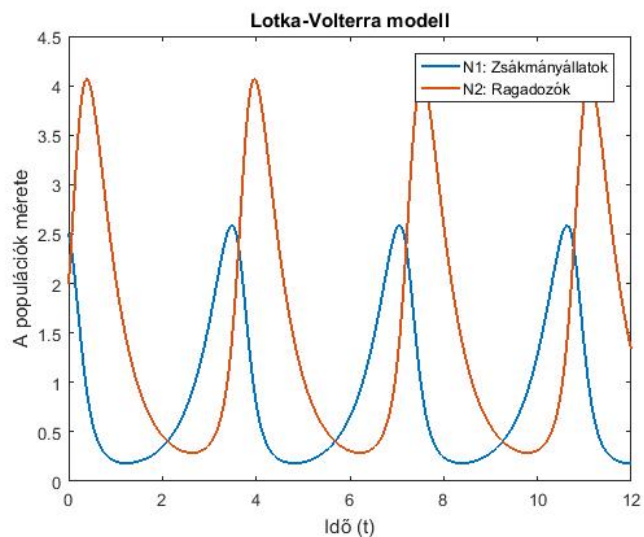


6. ábra.

A 7. ábrán a Lotka Volterra modellt szemléltetjük. Kék színnel a zsákmányállatok egyedszámának változása látható az idő függvényében, pirossal pedig a ragadozóké. A szemléltetéshez az alábbi paraméterezést választottuk:

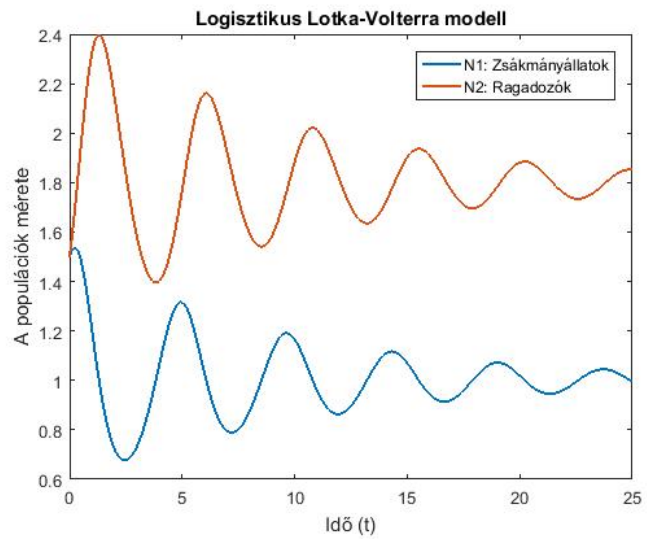
- a zsákmányállatok születési rátája: $a = 2$,
- a zsákmányállatok halálozási rátája: $b = 1,4$
- a ragadozók születési rátája: $c = 2,2$
- a ragadozók halálozási rátája: $d = 2$

A ragadozók kezdeti létszáma 2, a zsákmányállatoké 2, 5. Megfigyelhető, hogy ha nem azonos kezdeti feltétellel indítjuk a modell két szereplőjét, akkor először nagyon eltér a számuk, majd újra közel kerülnek egymáshoz. Ez a változás az idő függvényében periodikus.

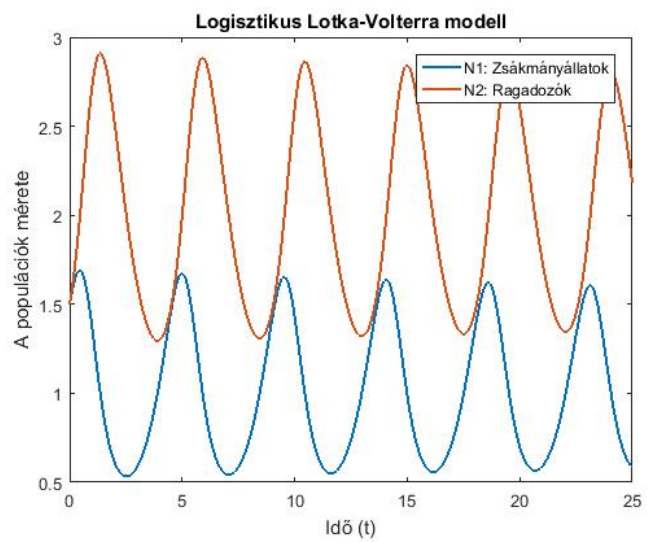


7. ábra.

Végül a logisztikus Lotka-Volterra modell két szimulációját tekinthetjük meg. A két szimuláció közti különbség az eltartóképesség. A 8. ábrán a $K = 10$, míg a 9. ábrán a $K = 200$ paraméterezéssel kapott függvényeket láthatjuk. Nagyon szembeűnő az eltérés a két szimuláció között, hiszen kis eltartóképesség esetén először nagyon nagy kilengéseket tapasztalhatunk, amik az idő múlásával lecsendesednek és a két populáció mérete beáll egy-egy kisebb érték közé. Ezzel ellentétben, ha nagy az eltartóképesség, akkor az eleinte bekövetkezett nagy egyedszám változás lesz jellemző az egész tartományon.



8. ábra.



9. ábra.

6. Összefoglalás

Szakdolgozatomban különböző populációk méretének változásait elemeztük. Az egyedszám változásokat differenciálegyenletekkel lehet leírni.

A dolgozat első felében az egy fajból álló populációkat vizsgáltuk, elsőként a korlátlan növekedés modelljét, amelyre az exponenciális növekedés jellemző. Ha a ráta negatív, akkor az egyensúlyi pont stabil, ha pozitív, akkor instabil. A következő differenciálegyenletet amelyet vizsgáltunk, a korlátos növekedés modellje. A vizsgálat során kiderült, hogy egy stabil és egy instabil egyensúlyi pontja van a modellnek. Tovább megvizsgáltuk, hogy mi történik, ha konstans illetve lineáris csökkenést veszünk figyelembe. Így szintén két egyensúlyi pontot kaptunk eredményül, amelyek stabilitása a csökkenés mértétől függ.

A dolgozat második felében már a két fajból álló populációkat vizsgáltuk. Az egyik legfontosabb kétszereplős modell a Lotka-Volterra modell, amely két faj egymásra gyakorolt hatását írja le. Jellemzően egy ragadozó faj és egy zsákmányállat populáció méretének változása alkotja a két differenciálegyenletet. A modellben fontos szerepet játszik a születési és halálozási ráta is, mivel a ragadozók születése a prédák számától, illetve a prédák halálozási rátája a ragadozók számától függ.

Az egyensúlyi pontokat egyértelműen meghatározzák ezek a ráták. Eredményül két egyensúlyi pontot kaptunk, sőt beláttuk, hogy a belső egyensúlyi pont esetén a trajektóriák helyzete centrum. A továbbiakban a Lotka-Volterra modell módosításaival foglalkoztunk. Megvizsgáltuk, mi történik, ha az el-tartóképességet is figyelembe vesszük a differenciálegyenletekben. Ekkor csak a zsákmányállatok számának változására van hatással, így a ragadozókat leíró egyenlet ugyanaz maradt. Számítások során beláttuk, hogy a kapott egyensúlyi pont bármely paraméter esetén stabil. Az utolsó vizsgált modellnél egy úgynevezett kezelési időt is figyelembe veszünk a modellezésnél. A számolások eredményeként egy olyan szerkezetű mátrixot kapunk, amely bármely paraméter esetén instabil egyensúlyi pontot eredményez.

A dolgozat utolsó fejezeteiben a differenciálegyenletek numerikus közelítéseiteivel foglalkozunk, kiemelve a Runge-Kutta módszereket. Azért ezzel a módszerrel vizsgáljuk a korábban felírt modelleket, mert ezzel explicit módon elérhetünk magasabb, esetünkben negyedrendű pontosságot is. Az utolsó fejezetben látható ábrákat Matlab program segítségével írtuk, negyedrendű Runge-Kutta módszert alkalmazva.

Hivatkozások

- [1] Baker, Dr. Ruth E.: *Mathematical Biology and Ecology Lecture Notes*,
- [2] Brauer, Fred; Castillo-Chavez, Carlos: *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*,
- [3] Capasso, Vincenzo: *Mathematical Structures of Epidemic Systems*, Springer, 1993.
- [4] Csomós Petra: *Folytonos Modellezés Gyakorlati jegyzet*
- [5] Faragó István: *Alkalmazott Analízis II. Előadásjegyzet*
- [6] Faragó István, Horváth Róbert: *Numerikus Módszerek*, Typotex, 2013
- [7] Faragó Sándor, Náhlik András: *A vadállomány szabályozása - A fenntartható vadgazdálkodás populációökológiai alapjai*
- [8] Murray, J.D.: *Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition*, Springer, 2002.
- [9] Simon L. Péter: *Közönséges Differenciálegyenletek Előadásjegyzet*
- [10] Taylor, Andrew D. *Predator-Prey Models*

Nyilatkozat

Név:

ELTE Természettudományi Kar, szak:

Neptun azonosító:

Szakedolgozat cím:

A szakdolgozat szerzőjeként fegyelmi felelősségem tudatában kijelentem, hogy a dolgozatom önálló munkám eredménye, saját szellemi termékem, abban a hivatkozások és idézések standard szabályait következetesen alkalmaztam, mások által írt részeket a megfelelő idézés nélkül nem használtam fel.

Budapest,

a hallgató aláírása