

Lotka-Volterra koevolúciós modellek vizsgálata

Szakedolgozat

Oláh István

Alkalmazott matematikus mesterszak

Alkalmazott analízis szakirány

Témavezető:

Garay József, tudományos főmunkatárs

Növényrendszertani és ökológiai tanszék

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar



ELTE

Eötvös Loránd Tudományegyetem
Természettudományi Kar

Tartalomjegyzék

1. Bevezető	2
1.1. Egypopulációs modellek	5
1.1.1. A Lotka-Volterra modellek néhány ésszerűsítő feltétele és az azokhoz kapcsolódó modellek	6
1.1.2. Klasszikus kiindulási modellek	7
1.2. Lotka-Volterra modellek	9
1.3. Koevolúciós Lotka-Volterra modell	11
2. Probléma felvetés	14
2.1. Kétdimenziós vizsgálat ismertetése	16
3. Két rezidenshez tartozó koevolúciós Lotka-Volterra modell vizsgálata	28
3.1. Ljapunov-féle stabilitásvizsgálat	28
3.1.1. Versengő modell	31
3.1.2. Zsákmány-ragadozó modell	32
3.2. Linearizációs vizsgálat	35
3.2.1. Általános eset:	35
3.2.2. Versengő modell	40
3.2.3. Zsákmány-ragadozó modell	40
3.3. Vizsgálatok a két stabilitásvizsgálati módszer kombinációjával .	42
3.4. Példák	44
3.4.1. Versengő modell:	45
3.4.2. Zsákmány-ragadozó modell	46
4. Appendix	49
4.1. biológiai fogalmak	49
4.2. A vizsgálatok során felhasznált matematikai eszközök	50
4.2.1. Ljapunov és V-L stabilitás	50
4.2.2. Linearizációs módszer	51
4.2.3. Routh-Hurwitz kritérium	52
4.2.4. 2 dimenzió egyensúlyi pontok	53
4.2.5. Nullklína analízis	54

1. fejezet

Bevezető

Az elmúlt évszázadok folyamán több populáció kipusztult, vagy megritkult, míg más populációk elszaporodtak (pl.: kullancsok). Napjainkban számos veszélyeztetett populáció él, de léteznek a környezetükre káros hatású, túlnépesedett fajok is. Többféle kísérlet van arra, hogy különböző külső befolyással (élőhely rekonstrukcióval) veszélyeztetett populációból, erősebb, életképesebb közösségeket alakítsanak ki. Kísérletek folynak arra is, hogy jobb szaporodási képességű, növényeknél például gyorsabb érésű, jobb minőségű populációt fejlesszenek ki (génmódosítás, keresztezés), bár ezen célkitűzések nem mindig a várt eredményt hozzák, hiszen nehezen szemléltethető a módosítások hosszú távú hatása. Emellett fontos a különböző kártevők, paraziták elleni védekezés is (pl.: a szőlő gomba betegségei).

Bár a biológia többségében kísérletekre épülő tudomány, a folyamatok szemléltetése és jobb megértése során fontos szerep jut a matematikai modellezésnek is. A biológiai kísérletek kielemezése megfelelő mértékű alapismereteket igényel, így a szakdolgozat témája nem az egyes populációk (madár, hüllő fajok, stb.) közti folyamatok teljes elemzésére irányul, hanem az együtt élő populációk egymásra kifejtett hatásainak matematikai modellezésére a Lotka-Volterra koevolúciós modell segítségével.

Jelen dolgozat témája a Lotka-Volterra koevolúciós modell vizsgálata, példák-kal reprezentálva.

Elsőként az egyszerűbb populációdinamikai alapmodelleket ismertetjük, részletezve a Lotka-Volterra modell alapját képező modelleket (Malthus, illetve Verhulst modellt). Ezt követően a dolgozat fő témájaként a Lotka-Volterra koevolúciós modell stabilitásvizsgálata kerül kifejtésre.

II. Irodalmi áttekintés

A populáció fogalma

Biológiai vonatkozásban a populáció azon fajok egyedeit jelenti, amelyek térben és időben együtt élnek (Wikipédia). A populáció általános jellemzésénél nagyon sokféle információra van szükség. Így fontos annak ismerete, hogy milyen körülmények között (például a környezet változásai) fordulnak elő a populáció egyedei, milyen a közösség szerkezete, azaz milyenek a kölcsönhatásai az őt körülhatároló életközösségen belül. További fontos jellemzője az ivararány, a koreloszlás, de fő érdeklődésre populációk egyedszáma tarthat számot.

A populációdinamika, a populáció jellemzésének alapfogalmai

A populációdinamika tudománya természetes körülmények között együttélő populációk számának, denzitásának és stabilitásának térbeni és időbeli alakulásával foglalkozik. A denzitás időbeli dinamikája függ a populációra jellemző paraméterektől, külső körülményektől és elsősorban azokról a populációktól, melyekkel az adott populáció kölcsönhatásban áll a hozzá tartozó ökológiai rendszerben. Általában nemlineáris egyenletrendszerek írják le, hogy mekkora lesz a populáció denzitása egy későbbi időpontban és ezek a rendszerek akár kaotikus viselkedést is mutathatnak. Bizonyos rovarpopulációk esetében a kaotikus viselkedés lehetőségét laboratóriumi kísérletek is alátámasztják. Hasonlóan kaotikus viselkedést is mutathat az élőlények versengésének dinamikája, valamint táplálékláncok és hálózatok viselkedése is.

A populációdinamika azonban éppen a széles gyakorlati jelentőség és érdeklődés következtében nem egységes kialakulású tudomány, hanem több egymástól nagyrészt független szakterület „szellemi összetalálkozásából” jött létre. Egységes populációdinamikai tudományról csak a XVIII. század végétől (Malthus, Buffon, Verhulst, Darwin) beszélhetünk, annak ellenére, hogy az ide tartozó vizsgálódások gyökerei az írott történelemmel közel egyidősek.

A fenti populációdinamika fogalmát tágabb értelemben véve mondhatjuk, hogy másik ága a demográfia, amely az úgynevezett strukturált populációkkal foglalkozik. A strukturált populációkról kicsit később a ”strukturált modelleknél” beszélünk.

A populációbiológia külön szakterülete a gradológia (tömegszaporodástan), amely kizárólag azokkal a populációdinamikai jelenségekkel foglalkozik, melyek a katasztrófa-jellegű, robbanásszerű túlszaporodásokkal kapcsolatosak. Ilyen jelenségeknek különösen a növényvédelmi prognosztika (kártévő- és kórokozó inváziók), valamint a közegészségügyi monitoring szempontjából van óriási jelentősége (epidemiológia), amely olyan gradációkkal (tömegszaporulatokkal) foglalkozik, ahol a vizsgált populáció olyan parazita és/vagy patogén életmódot folytat, ahol a tömegszaporodás mértéke nem is a kérdéses populáció denzitása vagy egyedsűrűsége, hanem egy másik populáció (a gazdapopuláció) fertőzött (vagy parazitált) egyedeinek száma. Egy járvány (epidémia vagy pandémia) terjedésekor ugyanis a szaporodás legfőbb gátja nem a gazdaegyeden belüli

létszám limitáció (bár ilyen is lehet), hanem elsősorban a gazdaegyedek közötti terjedés lehetősége.

A matematikai modellek ismertetése

A tudományos populációdinamika jelképes születésnapjaként Th.R. Malthus 1788-as „Essay on principles of population” c. munkájának megjelenése tekinthető. Malthus a humán népesség növekedésének ütemét az élelmiszer termelés növekedési ütemével összehasonlítva arra a következtetésre jutott, hogy az emberiség túlnépesedése törvényszerűen kiváltja saját forrásainak leszűkülését, amelyet az éhínség, háborúk, járványok visszatérő hullámai képesek csak valamelyest mérsékelni [6]. A túlnépesedés problémáinak leküzdésére a születések korlátozását javasolta. Munkája alapvető hatást gyakorolt Ch. Darwin munkásságára, aki az evolúciós történések fő mozgatóerejének a létért való küzdelmet („Struggle for life”) tartotta.

A tudományos populációkutatás második fénykora a XX. század elejére tehető (1900-1940), amely a matematikai modellezés hőskora volt. Ebben a korszakban a populációs interakciók, különösen a zsákmány-ragadozó kölcsönhatás és a versengés került az érdeklődés középpontjába. A legalapvetőbb, manapság is tanított modellek is ebből az időszakból származnak és nagyrészt A.J. Lotka, V. Volterra, G.F. Gause, és A.J. Nicholson munkáin alapultak. E szerzők neveit az ökológia legalapvetőbb fogalmai is megörökítették (Volterra-elv, Gause-féle kizárás, Lotka-Volterra modell, ...). A következő időszak az abiotikus tényezők szerepére irányította a figyelmet, különösen rovarok és virágos növények vonatkozásában tanulmányozták a nappalhosszúság, időjárás, valamint csillagászati történések hatását, de erre az időszakra (kb. 1940-1960) tehető az első konstruktív demográfiai modell a Leslie-modell megalkotása is, amely ráirányította a figyelmet az életmenet gráfok jelentőségére.

Az 1970-es évektől a populációdinamikai kutatásokra mindinkább a komplex és szintetikus szemlélet volt jellemző, amelyet számtalan iskolára és irányzatra lehetne tagolni. Napjainkban a populációdinamikai kutatások legfrissebb frontvonalait a „térbeliség” matematikai kezelése, a táplálékhalózatok szerveződésével kapcsolatos populációdinamikai kérdések és az evolúciós ökológiai kutatások jelentik, mely jelen dolgozat témája is.

A többi természettudományi területhez hasonlóan a matematika szerepe a biológiai rendszerekben a téridő folyamatok tömör leírása, a változások mögött húzódó mechanizmusok felderítése. Azonban a fizikai vagy a kémiai rendszerekkel összehasonlítva a biológiai rendszerek lényegesen összetettebbek. Egy populáció egyedei különböznek egymástól életkorban, öröklődő és szerzett tulajdonságokban, továbbá az őket körülvevő környezet jelentősen különbözhet a tér és az idő tekintetében is. Egy élőközösségben számos, sokszor több száz különböző populáció egyedei vannak egymással kölcsönhatásban, s ezek a kapcsolatok jellemzően nemlineárisak és sztochasztikusak.

Maga a vizsgálat tárgya rendkívül összetett és bonyolult, felépítése alapvetően hierarchikus. Ebből következik, hogy a rendszereket leíró matematikai modellek is nagyon sokfélék és bonyolultak. Igen ám, de ezekből a nagyon részletes,

sokparaméteres és sokváltozós matematikai modellekből általános következtetéseket aligha lehet levonni. Ezt a problémát felismerve, az elméleti biológusok kutatásaik során két irányt követnek. Az első irányzat (hasonlóan Lotkához és Volterrahoz) igyekszik minél egyszerűbb, a folyamat lényegét megragadó ún. stratégiai modellek segítségével minél szélesebb körben érvényes megállapításokat nyerni, a második csoport egy-egy működésében jobban ismert rendszert igyekszik minél pontosabban leírni ún. részletes modellekkel (ahogy egykor Ronald Ross is tette).

Alapmodellek áttekintése

A modellek több módon osztályokba sorolhatók: vizsgálhatunk egypopulációs illetve több populációs modelleket, klasszikus, vagy strukturált modelleket. A vizsgálatnál az is fontos hogy a modell diszkrét, vagy folytonos, mivel ezek viselkedése más matematikai módszerekkel vizsgálendő.

Első lépésként a Lotka-Volterra modell kifejlesztéséhez szükséges egypopulációs klasszikus alapmodelleket ismertetjük (Malthus, Verhulst), ezután megemlí-tünk pár olyan alapmodellt, melyek nem kapcsolódnak közvetlen a Lotka-Volterra modellekhez (késleltetett, Leslie). A bevezetés végén ismertetjük a Lotka-Volterra modellt általánosan, majd annak pár klasszikus modelljét, továbbá a Koevolúciós Lotka-Volterra modellt.

Az alapkérdések, hogy a vizsgált populációk mikor képesek fennmaradni, illetve együttélni. Erre a kérdésre általában differenciálegyenletek kvalitatív tulajdonságainak vizsgálatával kaphatunk választ, ahol a differenciálegyenleteket az ismert kölcsönhatásokat modellezzük; és a kölcsönhatások paramétereit biológiai mérésekre alapuló becslésekkel szokás megadni. A tipikus vizsgálatok egyensúlyi állapotok létét, mozgáspályák stabilitási sajátosságait határozzák meg a modell paramétereinek függvényében. Az eredmények rendszerint közvetlenül értelmezhetőek, mint együttélési-feltételek.

A matematikai közelítésmód legnagyobb haszna az, hogy pontosan specifikálja és logikailag összefüggő, analitikusan kezelhető formába önti a vizsgált populációval kapcsolatos egyszerű feltevéseket, a modellek matematikai módszerekkel történő analízise végső soron csupán ezen feltevések logikai következményeit adja meg. Az analitikus módszer elvi korlátja is matematikai természetű: a modellek nem bonyolíthatók tetszés szerint, mert a változók, ill. a paraméterek számának növelése nagyon gyorsan analitikus úton kezelhetetlenné teheti a dinamikus rendszereket.

1.1. Egypopulációs modellek

Tekintsünk egy populációt, jelölje $P(t)$ a populáció egyedeinek számát, p_0 a kezdeti denzitását, β és μ a születési, illetve a halálozási rátát, azaz annak valószínűségét hogy egy egyednek utódja születik, illetve meghal. Az egyszerűbb (klasszikus) modellek felállítása során a korcsoport szerkezetét nem vesszük figyelembe, azaz a fiatal és öreg egyedeket egyforma képességekkel tekintjük,

ekkor a ráták konstansok. Tegyük fel továbbá, hogy nincs szezonális, ellenkező esetben csak diszkrét modellekkel vizsgálhatnánk a populáció alakulását (pl.: nincs kijelölt szaporodási időszak, stb.). Ezentúl feltesszük, hogy a populációban nincs ki- illetve beáramlás.

Az összetettebb modelleknél a ráták valamilyen változóktól függhetnek (korosztály, idő, egyedszám), ezt röviden szemléltetjük a következő alfejezetben.

1.1.1. A Lotka-Volterra modellek néhány ésszerűsítő feltétele és az azokhoz kapcsolódó modellek

Ebben a paragrafusban a teljesség igénye nélkül megemlítünk két biológiai szempontból fontos jelenséget, amelyeket a Lotka-Volterra modell nem vesz figyelembe, röviden utalunk ezen jelenségeket (késleltetett hatás, populáció struktúra) leíró matematikai modellekre is.

Késleltetett modell

Fontos megállapítás, hogy a populáció méretének aktuális változását az denzitás korábbi értékei is befolyásolhatják, főképpen a tenyészidő, hiszen egy adott időpillanatban szaporodó egyedek száma jelentősen függ ezen egyedek megszületése és felnövekvése alatti külső körülményektől és ugyanezen időszak alatt az adott populációval kölcsönható más populációk egyedszámától. Így a modellt érdemes kibővíteni néhány $P(t - T_i)$ értékkel. Az így felállított modellt késleltetett modellnek hívjuk.

Egy egyszerűbb egypopulációs példa a késleltetett modellre a Verhulst modell következő módosítása, mely figyelembe veszi a T idővel korábbi denzitást is:

$$\dot{N}(t) = rN(t) \left[1 - \frac{N(t - T)}{K} \right]$$

ahol r, K, T pozitív konstans. Általánosan elfogadott tény, hogy e modell jobban megközelíti a populáció valóságos fejlődésének menetét, hiszen a korábbi denzitások ismeretével egyre több információt kapunk a várható változásokról. A modell nehézsége, hogy példánkban: T nagyságrendjétől függ a populáció stabilitása. Továbbá a modellt kibővíthetjük több időpontbeli denzitás figyelembevételével, s bár így egyre pontosabb eredményt kapunk, a modellhez tartozó differenciálegyenlet és a hozzá tartozó folytonos közelítés vizsgálata egyre nehezebbé válik.

Strukturált modellek

Strukturált populációról akkor beszélünk, ha a populáció egyedei a szaporodás szempontjából nem egységesek, hanem jól elkülöníthető osztályokba sorolhatók. Strukturáltságot okozhat például a szexuális és aszexuális generációk nemzedék-váltakozása (levéltetvek, koloniális növények, gombák), a karsztok kialakulása (például hangyák, termeszek), de a legfontosabb strukturáló tényező mégis az

egyedfejlődés jelensége, valamint (ezzel összefüggésben) a populáció életkori eloszlása. Például metamorfózis jellemzi számos rovar, kétéltű állatpopuláció fejlődését (béka: lárva-ebihal-kifejlett béka, lepkénél: pete-lárva-báb-lepke). populációdinamikai jelentősége, hogy a metamorfózisban fejlődő populációk a különböző szakaszokban másként táplálkoznak, más-más ragadozó fajok támadásaival kell szembenéznük, s csak végső fejlődési szakaszukban (béka, imágó) képesek szaporodni.

A Leslie modell diszkrét idejű strukturált modell, melyben a populációt csoportokra, például korcsoportokra, vagy állapotokra (pete, lárva, kölyök, felnőtt) osztjuk, majd azt vizsgáljuk, hogy egy időegység (egy év, ciklus stb.) alatt milyen mértékű változás éri a populáció különböző korcsoportjait. Az állapotstruktúra-modell a Leslie modellnek olyan populációra való továbbfejlesztésének tekinthető, ahol feltesszük, hogy létezik olyan állapot, melyben eltöltött idő nem egyenletes (pl.: lárva egy vagy két időegység után alakul bábbá). Mindkét modellnél mátrixszal adjuk meg a csoportok közti összefüggést.

1.1.2. Klasszikus kiindulási modellek

Tekintsük tehát a β -t és μ -t állandónak, $r := \beta - \mu$.

Malthus modell

Tekintsünk el a környezet fenntartó képességétől, például lakhely, élelem, stb.. Ekkor az alábbi differenciálegyenlettel írható le a modell

$$\dot{P}(t) = (\beta - \mu)P(t) = rP(t), P(0) = p_0$$

A differenciálegyenletből egyszerű számolással kapjuk a folytonos megoldást $P(t) = P_0 e^{rt}$, így a Malthus modellben a populáció denzitása r függvényében három módon alakulhat: $r = 0$ -ra konstans, $r < 0$ exponenciálisan csökken, végül $r > 0$ -ra exponenciálisan nő. Ha a modellel egy természetbeli folyamatot kívánunk közelíteni, azonnal feltűnik, hogy $r > 0$ -ra a populáció denzitása tart a végtelenbe, a valóságban olyan folyamat viszont nem létezik, melyben a természet eltartó képessége végtelen lenne. Így szükség volt a modell továbbfejlesztésére.

Verhulst modell

Nem sokkal Malthus halála után, a belga P. F. Verhulst elkészítette a róla elnevezett Verhulst-féle modellt (más néven: logisztikus modell), mely a Malthus modell egy finomítása, a feltételrendszer kibővítéseként alkalmazta azt, hogy a populáció szaporodásának vizsgálata során a természet eltartóképességét (K) is figyelembe kell vennünk. Így ha a populáció denzitása nő, ahogy K értékhez közeledik, a növekedés folyamata lelassul. Verhulst tehát definiálta K -t, mint a

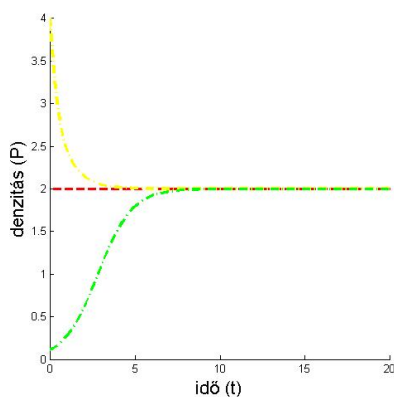
természet eltartó képességének korlátját. Továbbra is eltekintünk a ráták időbeli változásától, azaz K is konstans. Így a differenciálegyenlet az alábbira módosult:

$$\dot{P}(t) = r \cdot P(t) \left(1 - \frac{P(t)}{K}\right), P(0) = P_0$$

Melyből könnyen levezethető, hogy a populáció méretének alakulása az idő függvényében:

$$P(t) = \frac{P_0 \cdot K \cdot e^{rt}}{K + P_0 \cdot (e^{rt} - 1)}$$

A Malthus modellhez képest a korlát miatt már nem tud a végtelenhez tartani a denzitás, sőt a denzitás pályája a kezdeti feltétel (P_0) szerint: $P_0 > K$ esetén a denzitás logaritmikusan csökken (a fitness ekkor negatív) és tart K -hoz, $K > P_0 > 0$ esetén a denzitás szigorúan monoton nő ($\frac{K}{2}$ alatt exponenciálisan, felette logaritmikusan) és szintén K -hoz tart. Természetesen $P_0 = 0$ esetén konstans 0 a denzitás. Megjegyzendő, hogy ezen Verhults modell a korlátos eltartó képesség egy speciális példája, emellett természetesen bevezethetnénk alsó korlátot is, hogy alacsony denzitás mellett például kihalhat a populáció.



1.1. ábra. Verhults modell $K = 2$ -re

1.2. Lotka-Volterra modellek

A természetben egymás mellett élő populációk hatással lehetnek egymásra, így szükségszerű bevezetni több populáció változásának együttes vizsgálatát, ahol a modelleket több populációra kiterjesztve vizsgáljuk.

Így fontos, hogy megvizsgáljunk két, illetve több populációs modelleket is. természetesen egy területen rengeteg különböző populáció élhet, de sok adat birtokában egyre pontosabb képet kaphatunk a várható denzitás-változásokról. Az alábbiakban a szakdolgozat témáját adó legismertebb többpopulációs Lotka-Volterra modelleket ismertetjük. Az eredeti Lotka-Volterra zsákmány-ragadozó alapmodell a következő

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(\alpha - \beta y) \\ \dot{y} &= -y(\gamma - \delta x)\end{aligned}$$

Ahol x, y a fajok denzitása (≥ 0), továbbá $\alpha, \beta, \gamma, \delta > 0$ konstans értékek, ismertetésük a későbbiekben (általános modell).

A Lotka-Volterra modellről általánosan: A modell többpopulációs modell révén a különböző populációkhoz tartozó, illetve a populáción belüli egyedek egymásra kifejtett hatásait veszi figyelembe. A hatások leírásánál denzitásoktól, illetve a populáció jellemzőitől függő függvényeket használunk, melyekbe előre beépítjük a Verhulst modellben ismertetett korlátokat. A Lotka-Volterra modell a következőképpen épül fel: Legyen n populáció, p_i az i -edik populáció denzitása (egyedek területre vonatkoztatott "sűrűsége", azaz az adott populáció denzitása), természetesen alapfeltétel $p_i \geq 0$, illetve r_i belső növekedési rátákat - melyek az denzitástól és a többi populáció hatásaitól függetlenek - az adott populáció kvalitatív tulajdonságai határozzák meg (pl.: születés, halálozás stb.). Az i -ik populáció fitnessze (f_i) ezen r_i ráta mellett tartalmazza a populációk egymásra kifejtett hatását is, mely a modellünk esetében $p_i e_{ij} p_j$ (a j -edik populáció i -edikre kifejtett hatása) alakban adható meg, ahol $e_{ij} \in \mathbb{R}$ konstans. A fitnessz kifejtve:

$$f_i(P) := r_i + \sum_j e_{ij} p_j$$

Így a Lotka-Volterra általános differenciálegyenlet rendszere a következőképpen adható meg

$$\dot{p}_i = p_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n e_{ij} p_j \right) \quad (1.1)$$

ahol $p_i \geq 0$ az i -edik egyed száma, a zárójelbeli rész az i -edik populáció minden egyedére érvényes fitnessze, mely p_i -ktől lineárisan függ.

Vektoriálisan leírva

$$\dot{P} = \text{diag}(p_1, \dots, p_n)(r + EP), \quad (1.2)$$

ahol $r = (r_1, \dots, r_n)^t$ és $P = (p_1, \dots, p_n)^t$ oszlopvektorok, továbbá E a e_{ij} -k alkotta $n \times n$ -es mátrix. Ahol P -t mindig a pozitív ortánsban (\mathbb{R}_+^n) értelmezzük.

A modellek több típusra bonthatók ([15]):

1. Versengés (Lotka-Volterra, Gause modellek): versengés egy vagy több korlátozott készletért. Pl. farkas-róka, nyúl-kecske, stb.. Versengő kapcsolatban $e_{ij} < 0 \ i \neq j$.
2. Zsákmány-ragadozó (Lotka-Volterra-modell): az egyik populáció tápláléka a másik populáció. Pl. róka-nyúl, hernyó-madár, hernyó-eperlevél. Ha i a ragadozó, j a zsákmány: $e_{ij} > 0$ és $e_{ji} < 0$.
3. Parazitizmus: a paraziták olyan élőlények, melyek táplálékukat egy, vagy néhány gazdaszervezettől nyerik, annak károkat okoznak, de lehetséges, hogy nem pusztítják el a gazdatestet. Például: fagyöngy-hársfa, kullancs-emplősök. Ha az i -ik és a j -ik populáció ilyen kapcsolatban van. Ha i parazita és j a gazdatest: $e_{ij} > 0$ és $e_{ji} \leq 0$.
4. Szimbiózis, mutualizmus: Pl.: Gomba-Fa: mindkét populáció profitál a másik jelenlétéből, ekkor $e_{ij} > 0 \ i \neq j$.
5. Kommenzalizmus: egyirányú kapcsolat, ahol az egyik populáció számára pozitív, a másikra nézve semleges a hatás - példa: a fáról lehullott gyümölcs elfogyasztása - $e_{ij} > 0$ és $e_{ji} = 0$.
6. Amenzalizmus: egyirányú kapcsolat, ahol az egyik populáció számára semleges a másik számára negatív a hatás - példa: tehén eltapossa a veteményt - $e_{ij} = 0$ és $e_{ji} < 0$
7. Neutralizmus: a két populáció kapcsolata semleges, azaz $e_{ij} = e_{ji} = 0$.

Ezen modellek közül a továbbiakban a versengő és zsákmány-ragadozó modellekkel foglalkozunk részletesebben, alapfeltételnek tekintve, hogy $e_{ii} < 0$. Itt érdemes megemlíteni, hogy $e_{ii} < 0$ nem csak egy logikailag elvárt tulajdonság, hanem általában életszerű is, például az azonos populációba tartozó egyedek általában megküzdnek egymással a fennmaradásért, de több fajnál előfordul, hogy az egyedek elfogyasztják egymást (kannibalizmus).

Az egymás mellett élő populációk denzitás változásának követését stabilitás vizsgálattal végezhetjük el. A modellek jelentős részénél sajnos az analitikus megoldás nem meghatározható, így célunk, hogy lokális, vagy akár globális fázisképpel tudjuk szemléltetni a populációk denzitásának alakulását. A stabilitás vizsgálatnál először is meg kell keresnünk az egyensúlyi pontokat, hiszen ott ismert a pálya (maga a pont). A későbbiekben érdemes megvizsgálni a Ljapunov stabilitást, mivel ha az teljesül megfelelő Ljapunov függvényre, a stabilitásról globális fázisképet kapunk. Továbbá, megvizsgálhatjuk a stabilitást linearizációs módszerrel, mely önmagában csak lokális fázisképeket ad az egyensúlyi pontok környezetében. Szemléltetésnél fontos lehet a izoklína-vizsgálat is, melynek segítségével az izoklína közelében meghatározható a pályák mozgásiránya is.

Pár szóban szemléltetjük a Ljapunov-féle, illetve a linearizációs módszerrel végzett stabilitásvizsgálatát:

1) Ljapunov-féle stabilitásvizsgálat:

Vizsgáljuk meg a differenciálegyenlet rendszer egy P^* egyensúlyi pontjának stabilitását a következő Ljapunov függvény segítségével:

$$V(P) := - \sum_{i=1}^n d_i (p_i^* \log(p_i) - p_i)$$

Könnyen belátható, hogy $V(P)$ globális minimuma P^* -ban van. Így, ha P^* teljesíti a megfelelő további feltételeket (lásd Appendix 4.3.1), akkor P^* globálisan stabilis, vagy globálisan aszimptotikusan stabilis lesz az Ljapunov függvény értelmezési tartományára nézve.

Megjegyezzük, hogy a későbbiekben feltesszük, hogy létezik belső egyensúlyi pont (P^*), s ekkor azt vizsgáljuk, hogy milyen feltételek mellett teljesülnek a globális aszimptotikus stabilitás feltételei. Így a továbbiakban a Ljapunov függvényen a belső egyensúlyi ponthoz tartozó Ljapunov függvényt értjük. Ezen Ljapunov függvényhez tartozik P^* globálisan aszimptotikus stabilitása tekintetében egy fontos elégséges feltétel: E VL-stabilitása. (lásd 3.3.1. Definíció).

2) Linearizációs módszer:

A lokális stabilitásvizsgálat fontos módja. A linearizációs módszer segítségével megadhatjuk az egyensúlyi pontok környezetében a pálya viselkedését, mely fontos, hiszen a globális stabilitáshoz nem szükségszerű a Ljapunov-féle stabilitás, illetve VL-stabilitás feltételeinek teljesülése. Ha a lokális stabilitásvizsgálat után fázisképpel szeretnénk a pályákat szemléltetni érdemes elvégeznünk egy izoklína vizsgálatot is, mely segítségével megkapjuk, hogy az izoklínák mentén milyen irányban mozog a pálya. Bár a stabilitás segíthet, hogy az egyensúlyi pontok környezetében merre mozog a pálya, bizonyos alakzatok, például centrum, illetve nyereg esetén lokális vizsgálatnál felhasználható az izoklínás vizsgálat is.

1.2.1. Megjegyzés.

Lokális stabilitásvizsgálatnál általában nem kapunk globális fázisképet. Szemléltetésként célszerű az összes egyensúlyi pontbeli lokális stabilitás megvizsgálása, hiszen, ha egyik egyensúlyi pont globálisan aszimptotikusan stabilis, akkor a többi egyensúlyi pontok lokálisan is instabilak, hiszen ha egy pont globálisan stabilis, illetve instabilis, akkor lokálisan is stabilis, illetve instabilis. Fordítva nem elég feltétel, hogy csak egy egyensúlyi pont lokálisan aszimptotikusan stabilis, a többi instabilis, mivel periodikus pályák még létezhetnek.

1.3. Koevolúciós Lotka-Volterra modell

A koevolúciós modell a következőképpen épül fel. Legyen n populációnk, minden populáció szaporodását a fitnessze és a populációk denzitása határozza meg. Minden populációhoz rendelünk egy paraméterteret, mely tartalmazza hogy az

adott populáció egyedei milyen kölcsönhatási paraméterekkel rendelkezhetnek saját, illetve a többi populáció egyedeivel szemben. A koevolúciós modelleknél úgy tekintjük, hogy az egy populációba tartozó egyedek is több csoportba sorolhatók, melyeknek r_i belső növekedési rátájuk megegyezik, kölcsönhatási paramétereik pedig a populációhoz tartozó paramétertérből származnak. Ezen állapotot például mátrixszal megadhatjuk, ahol az l . populáció mátrixának (i,j) -ik eleme az l . populáció i -edik csoportba (l_i) tartozó egyedeinek a j -edik populációra kifejtett hatását adja (megfeleltethető egy e_{j,l_i} -nek).

A biológiában a mutáció új, eddig nem létező típusú egyedek megjelenése, melyeknek kölcsönhatási paramétereik eltérnek „szüleik” kölcsönhatási paramétereitől. Természetesen a mutáció során nem fordul fel a természet rendje: ragadozó mutánsa ragadozó, préda mutánsa préda marad. Az egyszerűség kedvéért a modellezésnél feltesszük, hogy a belső növekedési rátáját a rezidens és a mutáns egyedeknek azonosnak tekintjük, bár a természetben történő mutáció során akár a ráta is megváltozhat (életerősebb populációk, melyek tovább élnek, stb.). Feltehető továbbá, hogy a mutánsok és szüleik kölcsönhatási paramétereik egy adott fajra jellemző paraméterhalmazból származnak.

Biológiai szempontból a koevolúciós Lotka-Volterra modell egyrészt a darwini evolúció minimális matematikai modelljének tekinthető, hiszen az új, ritka mutánsok sorsa az egész rendszer dinamikus viselkedésétől függ. Másrészt az evolúció-ökológia egyik lehetséges alapmodelljének is tekinthetjük, ha nem mutáns, hanem távolról bevándorló, vagy behurcolt faj megtelepedése a kérdés. E két modell között az a különbség, hogy az elsőnél a kölcsönhatási paraméterek kötöttebbek, ugyanis a mutáns hasonlít a saját rezidenséhez. A második esetben nincs ilyen típusú biológiai megkötés.

Biológiai szempontból a következő alapkérdések vizsgálandók:

- 1) Mikor képes az új (mutáns, vagy behurcolt) típus stabilan beépülni egy adott rezidens rendszerbe? Jelen dolgozatnak ez a kérdése. [3]
- 2) További kérdések is vizsgálhatók, például evolúciós stabilitás szempontjából az alapkérdés az, hogy az új, ritka típus denzitása mikor tart nullához, azaz a rezidens rendszerbe milyen feltételek mellett nem képes beépülni. [4]

Példa: egy egypopulációs rezidens-mutáns modell (1 rezidens 1 mutáns, aszimptotikusan stabil rezidens egyensúllyal):

$$\dot{p} = p(r + e_{11}p + e_{12}q)$$

$$\dot{q} = q(r + e_{21}p + e_{22}q).$$

Először tekintjük a rezidens populáció egy dimenziós belső egyensúlyi pontját (p^*), azaz $\dot{p} = p(r + e_{11}p)$, melyre $p^* := -\frac{r}{e_{11}} > 0$. Linearizálással könnyen belátható, hogy p^* akkor és csak akkor aszimptotikusan stabil belső egyensúlyi pont, ha $r > 0$ és $e_{11} < 0$.

Ezután a mutáns elterjedésének vizsgálatához a p^* egyensúlyi pont két dimen-

ziósra való kiterjesztésének $\widehat{Q} = (p^*, 0)$ stabilitását vizsgáljuk. Ha \widehat{Q} aszimptotikusan stabilis, a mutáns rövid időn belül kihal. Ha instabil, akkor képes a mutáns beilleszkedni, de a rendszer hosszú távú viselkedése még kérdéses, mivel a lokális instabilitásából még nem tudjuk, hogy az adott állapotból (kevés mutáns) elindított folyamat hosszú távon mit eredményezhet.

A lokális vizsgálatot a $(P^*, 0)$ helyen vett Jacobi mátrix

$$\begin{bmatrix} p^* e_{11} & p^* e_{12} \\ 0 & r + p^* e_{21} \end{bmatrix}$$

segítségével végezzük el, az alábbi közelítést alkalmazva: (lásd Appendix 4.2.2)

$$\begin{bmatrix} \dot{p} \\ \dot{q} \end{bmatrix} \approx \begin{bmatrix} p^* e_{11} & p^* e_{12} \\ 0 & r + p^* e_{21} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} p - p^* \\ q \end{bmatrix},$$

ahol a mátrix sajátértékei $\lambda_1 = p^* e_{11}$ és $\lambda_2 = r + p^* e_{21}$. P^* aszimptotikus stabilitásához tartozó feltétel miatt $\lambda_1 < 0$, így λ_2 negativitását kell vizsgálni. $r = -p^* e_{11}$ -ből következően $\lambda_2 = p^*(e_{21} - e_{11})$.

- 1) Ha $e_{11} > e_{21}$, ekkor a Jacobi vizsgálat szerint az egyensúlyi pont aszimptotikusan stabilis ($\lambda_i < 0$) így a mutáns kihal.
- 2) Ha $e_{11} < e_{21}$, akkor a mutánsnak kedvez a szerencse, hiszen rövidtávon (lokálisan) képes beilleszkedni, ugyanis ekkor instabil az egyensúlyi pont.
- 3) Ha pedig $e_{11} = e_{21}$, azaz a rezidens faj egyformán hat mindkét fajra, ez mind biológiailag mind matematikailag fontos eset, mert ekkor a mutáns kezdetben szelektíven neutrális, továbbá van 0 sajátérték így csak a linearizálásból nem kapjuk meg a lokális stabilitást, vagy instabilitást. Egyszerű számítással viszont meghatározható, hogy ez esetben az $(P^*, 0)$ pont akkor és csak akkor aszimptotikusan stabil, ha $e_{22} < e_{12}$.

Összegezve: a mutáns faj beilleszkedésének megakadályozásához elégséges feltétel, hogy $r > 0$ és $e_{11} < 0$ feltételek mellett vagy $e_{11} > e_{21}$, vagy $e_{11} = e_{21}$ és $e_{22} < e_{12}$ feltétel(ek) fennáll(nak). A beilleszkedésnek - de nem a stabil együttlétnek - $r > 0$ és $e_{11} < 0$ feltételek mellett elégséges plusz feltétele, hogy $e_{11} < e_{21}$; vagy $e_{11} = e_{21}$ és $e_{22} > e_{12}$.

Végezetül megjegyzendő hogy a két populáció tartós együttélésének vizsgálata ennél sokkal összetettebb (belső egyensúlyi pont létezése, stabilitása, globális stabilitás, stb.)

2. fejezet

Probléma felvetés

A szakdolgozat tárgya:

Kiindulunk egy kétpopulációs (rezidens) rendszerből, melynek létezik egyértelmű belső aszimptotikusan stabilis egyensúlyi pontja. Majd megvizsgáljuk, hogy valamely populáció mutánsát hozzávéve a rendszerhez, milyen új (rezidens-mutáns, illetve mutáns-mutáns közti) kölcsönhatási paraméterek elégségesek ahhoz, hogy a mutáns populáció képes legyen beépülni úgy, hogy a többi populáció is fennmaradjon. Ezt matematikailag úgy értelmezzük, hogy a kétdimenziós belső egyensúlyi pont kis mutáns denzitással három dimenzióra való kiterjesztéséből induló pályák egy háromdimenziós belső egyensúlyi ponthoz vagy egy belső periodikus pályához tartanak.

Alapfeltételek legyenek a következők:

1) Eltekintünk a 0 kölcsönhatási paraméterektől, azaz feltesszük, hogy minden populáció hatással van a másikra, továbbá, hogy az egy populációba tartozó egyedek versengő kapcsolatban vannak egymással. Azaz feltételünk:

$$\forall i, j : e_{ij} \neq 0, e_{ii} < 0. \quad (2.1)$$

2) Az egy fajhoz tartozó rezidens - mutáns populáció belső növekedési rátája (r_i) megegyezik. Feltesszük továbbá, hogy $r_i \neq 0 \forall i$ -re. Pontosabban feltesszük, hogy versengő modell populációinál, illetve zsákmány-ragadozó zsákmány populációjánál r_i belső növekedési ráta pozitív, míg a ragadozó populációnál a ráta negatív.

3) Feltétel: Létezik a rezidens rendszerben pontosan egy belső egyensúlyi pont, a továbbiakban jelöljük \hat{P} -al.

Induljunk ki az alábbi egyenletrendszerből

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= p_1(r_1 + e_{11}p_1 + e_{12}p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(r_2 + e_{21}p_1 + e_{22}p_2), \end{aligned}$$

ahol

$$\hat{r} := \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \end{pmatrix} E_2 := \begin{pmatrix} e_{11} & e_{12} \\ e_{21} & e_{22} \end{pmatrix}$$

A feltétel azzal ekvivalens, hogy $\hat{r} + E_2 \hat{P} = 0$ létezik pontosan egy pozitív megoldás, melyre algebrai úton kis számolással kapjuk a következő képletet:

$$\hat{P} = \frac{1}{\det E_2} \begin{pmatrix} r_2 e_{12} - r_1 e_{22} \\ r_1 e_{21} - r_2 e_{11} \end{pmatrix} \quad (2.2)$$

Tehát \hat{P} létezésének és egyértelműségének szükséges és elégséges feltétele hogy $\det E_2 \neq 0$ (melyet a 2)-ben már feltettünk). Továbbá a (2.2) képletből megkapjuk annak szükséges és elégséges feltételét is, hogy \hat{P} belső (azaz pozitív) egyensúlyi pont legyen, mely most azzal ekvivalens, hogy

$$\text{sgn}(\det E_2) = \text{sgn}(r_2 e_{12} - r_1 e_{22}) = \text{sgn}(r_1 e_{21} - r_2 e_{11}) \neq 0 \quad (2.3)$$

4) *Feltétel:* Létezik pontosan egy háromdimenziós belső egyensúlyi pontunk, a továbbiakban jelöljük ezt P_3^* -al.

A háromdimenziós egyenletrendszerben a következő jelöléseket használjuk:

$$E_3 := \begin{pmatrix} e_{11} & e_{12} & e_{13} \\ e_{21} & e_{22} & e_{23} \\ e_{31} & e_{32} & e_{33} \end{pmatrix} \quad r := \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \\ r_3 \end{pmatrix}$$

A feltétel azzal ekvivalens, hogy $r + E_3 P_3^* = 0$ egyenletnek pontosan egy P_3^* megoldása van, továbbá az a pozitív ortáns belsejében helyezkedik el. Ennek alapfeltétele hogy $\det E_3 \neq 0$, továbbá $P_3^* = -E_3^{-1} r$ alakban áll elő és minden koordinátája pozitív.

$E_3^{-1} = \frac{\text{adj} E_3}{\det E_3}$, ahol

$$G := \text{adj} E_3 = \begin{pmatrix} e_{22}e_{33} - e_{23}e_{32} & e_{13}e_{32} - e_{12}e_{33} & e_{12}e_{23} - e_{22}e_{13} \\ e_{23}e_{31} - e_{21}e_{33} & e_{11}e_{33} - e_{13}e_{31} & e_{13}e_{21} - e_{11}e_{23} \\ e_{21}e_{32} - e_{31}e_{22} & e_{12}e_{31} - e_{11}e_{32} & e_{11}e_{22} - e_{12}e_{21} \end{pmatrix},$$

a továbbiakban g_{ij} -vel jelöljük G (i, j)-ik elemét.

A pozitivitáshoz kell:

$$\forall i \frac{-1}{\det E_3} \sum_{j=1}^3 r_j g_{ij} > 0 \quad (2.4)$$

5) A Jacobi vizsgálatok során eltekintünk a 0 valósrésű sajátértékektől. Ezen feltétel segítségével elkerüljük a nulla valósrésű sajátértékek okozta vizsgálati nehézségeket (mely esetleg valamilyen bifurkációt is okozhat).

Így a 3)-as és 4)-es feltétel következménye, hogy ekkor E_3 , illetve E_2 sajátértékeinek valósrésze sem nulla, így $\det E_3 \neq 0$, $\det E_2 \neq 0$ is teljesül.

6) A vizsgált modelleknél feltesszük, hogy az összetartozó rezidens-mutáns között is versengő kapcsolat van, azaz ha i, j rezidens-mutáns kapcsolatban áll, $e_{ij} < 0$ és $e_{ji} < 0$.

A vizsgálat módja:

Vizsgálunk globálisan (Ljapunov vizsgálat): Ha létezik, csak egy globálisan aszimptotikusan stabilis belső egyensúlyi pont (P_3^*), ekkor minden pozitív ortáns belsejéből ($\text{int}(\mathbb{R}_+^3)$) induló pálya P_3^* -hoz tart (hasonlóan n -dimenzióban). Ilyenkor a kölcsönhatási mátrixunk általában elég speciális, például a szakdolgozatban alkalmazott Ljapunov függvényhez tartozó stabilitásvizsgálatnál az aszimptotikus stabilitás egy elégséges feltétele a VL-stabilitás, amennyiben létezik pontosan egy belső egyensúlyi pont.

Vizsgálunk lokálisan (Linearizációs módszer): Feltesszük hogy a rezidens rendszer lokálisan aszimptotikusan stabilis belső egyensúlyi pontja (\hat{P}) 3 dimenzióra kiterjesztve (0-val) instabilis és arra keresünk feltételt, hogy ekkor a háromdimenziós belső egyensúlyi pont (P_3^*) létezzen és legyen lokálisan aszimptotikusan stabilis. Ekkor csak lokálisan tudunk vizsgálni, esetleg a többi háromdimenziós egyensúlyi pont instabilitása esetén megkapjuk hogy legfeljebb valamilyen periodikus pálya miatt nem tart a $(\hat{P}, 0)$ környezetéből induló pálya P_3^* kis környezetébe. Persze, ha létezik szélső stabilis, vagy aszimptotikusan stabilis egyensúlyi pontunk, még összetettebb vizsgálatot kaphatunk. Lokális stabilitásvizsgálat tárgyalásánál fontos szerep jut annak, hogy a kölcsönhatási mátrix teljesíti-e a Routh-Hurwitz kritériumot (Appendix (4.2.3)).

2.1. Kétdimenziós vizsgálat ismertetése

A későbbiekben kiindulási feltételként használjuk, hogy a 2 dimenziós rezidens rendszer aszimptotikusan stabilis, így most részletesen ismertetjük a következő 2 dimenziós eseteket a könnyebb áttekinthetőség kedvéért. Először a versengő, majd a zsákmány-ragadozó modellekkkel foglalkozunk. Mindkettőnél előbb felírjuk az általános esetet, s a hozzá tartozó általános alaptulajdonságokat, majd a populáción belüli kölcsönhatás negativitása (0, vagy negatív) szerint tekintjük át az eseteket. Később olyan modellekből fogunk kiindulni melyeknek létezik, egyértelmű kétdimenziós egyensúlyi pontja, így az ide tartozó részeket aláhúzással kiemeljük, majd az alfejezet végén összegezzük.

Az esetek vizsgálata során elsősorban a belső egyensúlyi pont Ljapunov stabilitását vizsgáljuk, majd a Jacobi lokális stabilitásvizsgálatnál kitérünk a többi egyensúlyi pont stabilitásvizsgálatára is.

A Jacobi mátrix lokális fázisképekhez kapcsolódó feltételeit az Appendix 4.2.4.)ben szemléltetjük.

A stabilitásvizsgálatok előtt rögzítjük \hat{P} létezésének, egyértelműségének és pozitívitásának aktuális feltételeit. Majd elvégezzük a Ljapunov és a Jacobi stabilitásvizsgálatot, végül a modell szemléltetéseként ábrázolunk néhány pályát a belső egyensúlyi ponttal és az iránymezővel együtt. A pályák mellett néhány ábrán a Ljapunov függvények pár szintvonalát is ábrázoljuk, a Ljapunov vizsgálat geometriai szemléltetéseként.

Egyensúlyi pontok kétdimenziós esetben

Alapfeltevésünkknél levezettük (4)-es feltétel), hogy a kétdimenziós belső egyensúlyi pont (\hat{P}) létezésének és egyértelműségének szükséges és elégséges feltétele:

$$\operatorname{sgn}(\det E_2) = \operatorname{sgn}(r_2 e_{12} - r_1 e_{22}) = \operatorname{sgn}(r_1 e_{21} - r_2 e_{11}) \neq 0.$$

Ekkor legfeljebb négy egyensúlyi pontunk lehet a pozitív ortánsban (\hat{P} pozitívítása és r_i előjele függvényében):

$$(0, 0), \left(0, -\frac{r_2}{e_{22}}\right), \left(-\frac{r_1}{e_{11}}, 0\right), \hat{P}.$$

Az origó mindig egyensúlyi pont, ráadásul Jacobi vizsgálatában a hozzá tartozó lokális fáziskép csak r_i -k előjelétől függ, hiszen

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \quad \begin{array}{l} \det J(0, 0) = r_1 r_2 \\ \operatorname{tr} J(0, 0) = r_1 + r_2 \end{array}.$$

A szemléltetett modellek során feltesszük, hogy létezik csak egy \hat{P} belső egyensúlyi pont és ennek aktuális feltételeit is szemléltetjük.

A Ljapunov stabilitásvizsgálat során alkalmazzuk az (Appendix 4.2.1.)-ben leírt két aszimptotikus stabilitási tételt és a Lie-deriváltat ($L_f V$)

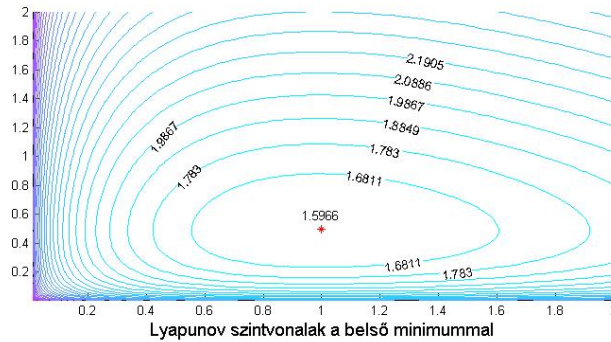
$$L_f V(P) = \sum d_i e_{ij} (p_i - \hat{p}_i)(p_j - \hat{p}_j).$$

A vizsgálatok során $x_i := p_i - \hat{p}_i$. $L_f V$ előjelének és szükség esetén további feltételeknek vizsgálatával végezzük a Ljapunov stabilitásvizsgálatot.

A vizsgálatok során a következő alakban használjuk:

$$L_f V(x) := \sum d_i e_{ij} x_i x_j. \quad (2.5)$$

A Ljapunov függvények szintvonalai mentén a pályák mozgását ábrákkal és egyszerűbb számolással szemléltethetjük. Mivel $x_i = p_i - \hat{p}_i$, így x_i előjelét megadja, hogy P i -edik koordinátája \hat{p}_i -hoz viszonyítva merre helyezkedik el, így P helyzete befolyásolhatja a Lie-derivált előjelét is. Mi most csak azt az esetet szemléltetjük, amikor a választott Ljapunov függvényhez tartozó vizsgálatnál egy elégséges feltételt a belső egyensúlyi pont aszimptotikusan stabilitásához. Az alábbi (2.1) ábrával szemléltetjük két dimenzióban egy általunk használt Ljapunov függvény szintvonalait ($V(x) \equiv c$).



2.1. ábra. Lyapunov szintvonalak

Az alábbiakban szemléltetjük a kétdimenziós modellek vizsgálatát versengő, illetve zsákmány-ragadozó modell esetén. Az együtthatóink előjelei most ismertek, így szemléltetés során e_{ij} helyett $\pm|e_{ij}|$ kifejezést alkalmazzuk. A ráták (r_i) esetén szemléltetésként kiírjuk az előjelet. A most szemléltetett példákban $r_i, e_{ij} \neq 0, i \neq j$ és $e_{ii} \leq 0$.

Versengő modell 2 dimenziós esetben

Versengő modellnél a differenciálegyenlet rendszerünk:

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= p_1(r_1 - |e_{11}|p_1 - |e_{12}|p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(r_2 - |e_{21}|p_1 - |e_{22}|p_2) \end{aligned} .$$

A Lyapunov stabilitásvizsgálatnál (2.5) most a következő alakú:

$$L_f V(x) = - \sum d_i |e_{ij}| x_i x_j. \quad (2.6)$$

A versengő modell Jacobi mátrixa:

$$J = \begin{pmatrix} r_1 - 2|e_{11}|p_1 - |e_{12}|p_2 & -|e_{12}|p_1 \\ -|e_{21}|p_2 & r_2 - |e_{21}|p_1 - 2|e_{22}|p_2 \end{pmatrix} .$$

Kiemeljük továbbá, hogy az origóban a két populációs versengő modellnél mindig instabil csomó van, ugyanis egyszerű számítással kijön, hogy a Jacobi mátrixunk az origóban:

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} ,$$

melynek determinánsa és nyoma pozitív. Könnyen kiszámítható, hogy $(tr J(0,0))^2 - 4det J(0,0) = (r_1 - r_2)^2$, mely pozitív, így az origó instabil csomó (Appendix 4.2.4).

1) populáción belüli kölcsönhatás nélkül ($e_{ii} = 0$) Ekkor a differenciál rendszerünk

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= p_1(r_1 - |e_{12}|p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(r_2 - |e_{21}|p_1) \end{aligned}$$

$$\hat{P} = \left(\frac{r_2}{|e_{21}|}, \frac{r_1}{|e_{12}|} \right),$$

mely $r_i > 0, |e_{ij}| > 0$ miatt belső egyensúlyi pont.

Ljapunov stabilitásvizsgálatnál (2.6) most a következő alakú:

$$L_f V(x) = -x_1 x_2 (d_2 |e_{21}| + d_1 |e_{12}|)$$

A zárójelbeli rész pozitív, így $L_f V$ előjele pozitív, ha $x_i < 0$ és $x_j > 0$ $i \neq j$, illetve negatív, ha $x_i \neq 0$ és $x_j \neq 0$ azonos előjelűek. Ha valamely $x_i = 0$ $L_f V(x) = 0$.

Lokális stabilitásvizsgálat Jacobi-analízis): most két egyensúlyi pontunk van.

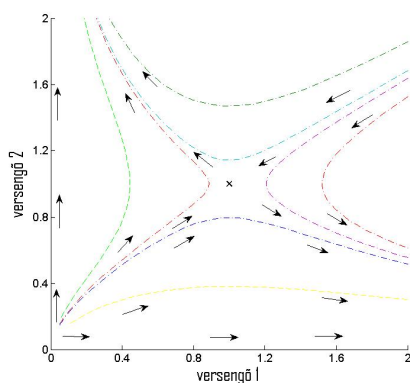
$$(0, 0), \hat{P}.$$

Belső pontban

$$J(\hat{P}) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{|e_{12}|r_2}{|e_{21}|} \\ -\frac{|e_{21}|r_1}{|e_{12}|} & 0 \end{pmatrix}.$$

A mátrix determinánása negatív, így \hat{P} nyeregpont.

Tehát ebben a példában a belső egyensúlyi pont lokálisan bistabilis és az origó lokálisan instabilis, így ezen esetben nincs lokálisan stabilis egyensúlyi pontunk sem.



2.2. ábra. Versengő modell (belső kölcsönhatás nélkül)

2) Van populáción belüli kölcsönhatás (a belső növekedési ráta mellett)

a) Legyen például $e_{11} < 0, e_{22} = 0$ esetén a versengő modell:

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= p_1(r_1 - |e_{11}|p_1 - |e_{12}|p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(r_2 - |e_{21}|p_1). \end{aligned}$$

$$\hat{P} = \left(\frac{r_2}{|e_{21}|}, \frac{|e_{21}|r_1 - |e_{11}|r_2}{|e_{12}||e_{21}|} \right),$$

melynek $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$ -beliségéhez tartozó plusz feltétele: $|e_{21}|r_1 - |e_{11}|r_2 > 0$.

Ljapunov stabilitásvizsgálatnál (2.6) most a következő alakú:

$$L_f V(x) := -d_1|e_{11}|x_1^2 - x_1x_2(d_2|e_{21}| + d_1|e_{12}|).$$

A zárójelbeli rész pozitív, így $\text{sgn}(x_1) = \text{sgn}(x_2) \neq 0$ esetén a pályák befelé haladnak, persze könnyen belátható, hogy ez teljesül, ha olyan eltérő, nem 0 előjelűek, melyekre $|x_2|$ elég kicsi $|x_1|$ -hez képest. Hasonlóan, ha $|x_2|$ elég nagy, a pályák kifelé haladnak a Ljapunov függvény görbéjén.

Lokális stabilitásvizsgálat: most három egyensúlyi pontunk van, hiszen $|e_{22}| = 0, |e_{11}| > 0$, továbbá feltettük, hogy \hat{P} -hoz tartozó feltétel teljesül.

$$(0, 0), \left(\frac{r_1}{|e_{11}|}, 0 \right), \hat{P}.$$

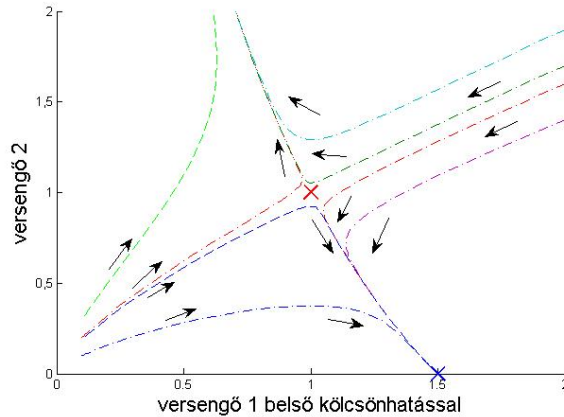
Szélső egyensúlyi pontban (nem az origó):

$$T := \left(\frac{r_1}{|e_{11}|}, 0 \right), J(T) = \begin{pmatrix} -r_1 & -\frac{|e_{12}|r_1}{|e_{11}|} \\ 0 & \frac{|e_{11}|r_2 - |e_{21}|r_1}{|e_{11}|} \end{pmatrix}.$$

Belső egyensúlyi pontban:

$$J(\hat{P}) = \begin{pmatrix} -\frac{|e_{11}|r_2}{|e_{21}|} & -\frac{|e_{12}|r_2}{|e_{21}|} \\ -\frac{|e_{21}|r_1 - |e_{11}|r_2}{|e_{12}|} & 0 \end{pmatrix}.$$

$J(T)$ nyoma a feltevés miatt negatív, determinánsa pozitív, így T stabil fókusz, vagy stabil csomó. \hat{P} Jacobi mátrixának determinánsa negatív, így a belső egyensúlyi pont most nyeregpont, mely instabilis, így \hat{P} lokálisan sem stabilis.



2.3. ábra. Versengő modell (első populációban van kölcsönhatás)

2) b) A későbbiekben használni fogjuk a következő feltételt:

Mindkét populáción belül van kölcsönhatás.

Most $e_{ii} < 0$, így

$$\begin{aligned}\dot{p}_1 &= p_1(r_1 - |e_{11}|p_1 - |e_{12}|p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(r_2 - |e_{21}|p_1 - |e_{22}|p_2)\end{aligned}$$

Továbbá feltettük, hogy létezik belső egyensúlyi pont:

$$\hat{P} = \frac{1}{\det E_2} \begin{pmatrix} r_1|e_{22}| - r_2|e_{12}| \\ r_2|e_{11}| - r_1|e_{21}| \end{pmatrix}$$

\hat{P} belső egyensúlyi pont, ha $\det E_2 \neq 0$ feltétel mellett,

$$\operatorname{sgn}(\det E_2) = \operatorname{sgn}(r_1|e_{22}| - r_2|e_{12}|) = \operatorname{sgn}(r_2|e_{11}| - r_1|e_{21}|) \neq 0$$

is teljesül

Ljapunov stabilitásvizsgálatnál (2.6) most a következő alakú:

$$L_f V(x) := -d_1|e_{11}|x_1^2 - x_1x_2(d_2|e_{21}| + d_1|e_{12}|) - d_2|e_{22}|x_2^2.$$

Megfelelő d_i -k választása mellett $L_f V(x)$ negativitásához elégséges E VL-stabilitása. 2×2 -es E_2 VL-stabil akkor és csak akkor, ha $e_{ii} < 0$, $\det E_2 > 0$. Most $e_{ii} < 0$, így az aszimptotikus stabilitás elégséges feltétele: $\det E_2 > 0$. Tehát $\det E_2 > 0$ esetén \hat{P} globálisan aszimptotikusan stabilis lesz, hiszen ekkor minden pálya befelé halad a megfelelő Ljapunov függvény szintvonalain át.

Lokális stabilitásvizsgálat:

Most négy egyensúlyi pontunk van, hiszen $e_{ii} \neq 0$.

$$(0, 0), \left(\frac{r_1}{|e_{11}|}, 0 \right), \left(0, \frac{r_2}{|e_{22}|} \right), \frac{1}{\det E_2} \begin{pmatrix} r_2e_{12} - r_1e_{22} \\ r_1e_{21} - r_2e_{11} \end{pmatrix}$$

Szélső egyensúlyi pontokban (nem az origó):

$$T_1 := \left(\frac{r_1}{|e_{11}|}, 0 \right), J(T_1) = \begin{pmatrix} -r_1 & -\frac{|e_{12}|r_1}{|e_{11}|} \\ 0 & \frac{|e_{11}|r_2 - |e_{21}|r_1}{|e_{11}|} \end{pmatrix}.$$

$$T_2 := \left(0, \frac{r_2}{|e_{22}|} \right), J(T_2) = \begin{pmatrix} \frac{|e_{22}|r_1 - |e_{12}|r_2}{|e_{22}|} & 0 \\ -\frac{|e_{21}|r_2}{|e_{22}|} & -r_2 \end{pmatrix}.$$

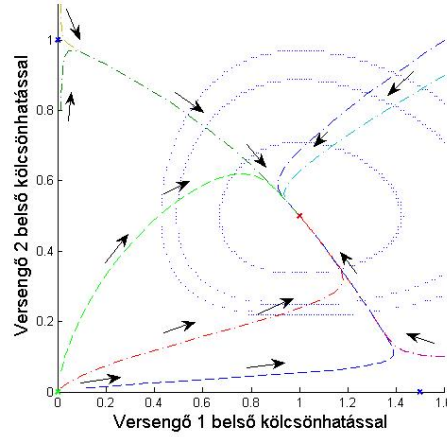
Ha $\det E_2 > 0$ T_1, T_2 Jacobi mátrixának determinánsa negatív, így ekkor mindkét pont nyeregpont, melyek tengelyei az invariáns izoklínák. Ha $\det E_2 < 0$ a T_i -khez tartozó Jacobi mátrixok nyoma negatív, determinánsa pozitív, továbbá rajtuk áthaladó izoklínák miatt mindkét pont stabil csomó.

Belső egyensúlyi pontban

$$J(\hat{P}) = \begin{pmatrix} -|e_{11}|\hat{p}_1 & -|e_{12}|\hat{p}_1 \\ -|e_{21}|\hat{p}_2 & -|e_{22}|\hat{p}_2 \end{pmatrix}.$$

Mivel $\hat{p}_i > 0$ $J(\hat{P})$ nyoma negatív, determinánsának előjele megegyezik $\det E_2$ előjelével, így ha $\det E_2 < 0$ \hat{P} nyeregpont, $\det E_2 > 0$ esetén stabil fókusz, vagy stabil csomó. Ez lokális tulajdonság, de ebből most megkaptuk, hogy amennyiben $e_{ii} < 0$, $\det E_2 > 0$ szükséges feltétele is a globális aszimptotikus stabilitásnak.

Az alábbi ábrán a szaggatott körök egy-egy Ljapunov szintvonalat ábrázolnak.



2.4. ábra. Versengő modell (nincs 0 együtttható, van aszimptotikusan stabilis belső pont)

Zsákmány-ragadozó modell 2 dimenziós esetben

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= p_1(r_1 - |e_{11}|p_1 - |e_{12}|p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(-r_2 + |e_{21}|p_1 - |e_{22}|p_2) \end{aligned}$$

A Ljapunov stabilitásvizsgálatnál (2.5) most a következő alakú:

$$L_f V(x) = -x_1^2 d_1 |e_{11}| + x_1 x_2 (d_2 |e_{21}| - d_1 |e_{12}|) - x_2^2 d_2 |e_{22}|.$$

Itt választható olyan $d_i := c_i > 0$, melyre a középső tag kiesik, így

$$L_{fc} V(x) := -x_1^2 c_1 |e_{11}| - x_2^2 c_2 |e_{22}|, \quad (2.7)$$

mely $|e_{ii}|$ előjelétől (negatív, vagy nulla) függően azonosan negatív, bizonyos egyenesek ($p_1 = \hat{p}_1$, vagy $p_2 = \hat{p}_2$) mentén nulla, vagy azonosan 0 ($\forall i : e_{ii} = 0$) (lásd lentebb).

Zsákmány-ragadozó modell Jacobi mátrixa:

$$J = \begin{pmatrix} r_1 - 2|e_{11}|p_1 - |e_{12}|p_2 & -|e_{12}|p_1 \\ |e_{21}|p_2 & r_2 + |e_{21}|p_1 - 2|e_{22}|p_2 \end{pmatrix}.$$

Kiemeljük továbbá hogy az origóban a két populációs zsákmány-ragadozó modellnél mindig nyeregpont, mivel ott a Jacobi mátrix

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & -r_2 \end{pmatrix},$$

melynek determinánsa $(-r_1 r_2)$ negatív, továbbá $p_i = 0$ -ák a két invariáns izoklína, így ezek adják a nyeregpont két tengelyét.

1) Populáción belüli kölcsönhatás nélkül ($e_{ii} = 0$)

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= p_1(r_1 - |e_{12}|p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(-r_2 + |e_{21}|p_1). \end{aligned}$$

$$\hat{P} = \left(\frac{r_2}{|e_{21}|}, \frac{r_1}{|e_{12}|} \right),$$

mely pozitív ortánsbeli.

Ljapunov stabilitásvizsgálat során 2.7 a következő alakú:

$$L_{fc}(x) \equiv 0.$$

Így ekkor az egyenletrendszer megoldásaihoz tartozó pályák a Ljapunov függvény szintvonalai. Továbbá a belső egyensúlyi pont globálisan stabilis, de nem aszimptotikusan stabilis.

Lokális stabilitásvizsgálat:

Most két egyensúlyi pontunk van, hiszen $e_{ii} = 0$ és a belső pont a pozitív ortánsban van

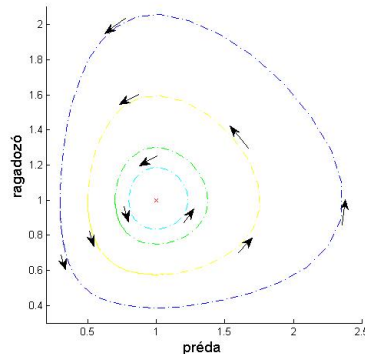
$$(0, 0), \left(\frac{r_2}{|e_{21}|}, \frac{r_1}{|e_{12}|} \right).$$

$$J = \begin{pmatrix} r_1 - |e_{12}|p_2 & -|e_{12}|p_1 \\ |e_{21}|p_2 & -r_2 + |e_{21}|p_1 \end{pmatrix}.$$

Belső egyensúlyi pontban

$$J(\hat{P}) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{|e_{12}|r_2}{|e_{21}|} \\ \frac{|e_{21}|r_1}{|e_{12}|} & 0 \end{pmatrix},$$

így $\det J(\hat{P}) > 0$, $\text{tr} J(\hat{P}) = 0$ miatt \hat{P} centrum.



2.5. ábra. Préda - ragadozó modell (belső kölcsönhatás nélkül)

2) Van populáción belüli kölcsönhatás (a belső növekedési ráta mellett).

2) a) 1. eset: Ha $e_{11} < 0$, $e_{22} = 0$ (fordított esetet lentebb (a) 2. eset"-ben szemléltetjük)

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= p_1(r_1 - |e_{11}|p_1 - |e_{12}|p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(-r_2 + |e_{21}|p_1) \end{aligned} .$$

$$\hat{P} = \left(\frac{r_2}{|e_{21}|}, \frac{|e_{21}|r_1 - |e_{11}|r_2}{|e_{12}||e_{21}|} \right).$$

Feltettük, hogy \hat{P} a pozitív ortáns belsejében van, mely most azzal ekvivalens, hogy $|e_{21}|r_1 - |e_{11}|r_2 > 0$.

Ljapunov stabilitásvizsgálatnál 2.7 a következő alakú:

$$L_{fc}(x) = -c_1|e_{11}|x_1^2.$$

$x_1 = p_1 - \hat{p}_1 = 0$ -t kivéve L_{fc} negatív és (\hat{p}_1, p_2) egy nem invariáns izoklína, így a rajta induló pályák letérnek róla. Ekkor a Ljapunov stabilitásvizsgálathoz tartozó Barbasin - Kraszovszkij - tétel teljesül (Appendix 4.3.1), ugyanis a megoldások közül csak $t \rightarrow \hat{P}$ pálya mentén állandó a választott Ljapunov függvény és $L_{fc} \leq 0$. Hasonlóan teljesül a tétel, ha $|e_{22}| \neq 0$, $|e_{11}| = 0$ (a2) eset), ekkor

$$L_{fc}(x) = -c_2|e_{22}|x_2^2.$$

Lokális stabilitásvizsgálat: most három egyensúlyi pontunk van, hiszen $e_{ii} = 0$.

$$(0, 0), \left(\frac{r_1}{|e_{11}|}, 0 \right), \left(\frac{r_2}{|e_{21}|}, \frac{|e_{21}|r_1 - |e_{11}|r_2}{|e_{12}||e_{21}|} \right).$$

Szélső egyensúlyi pontban (nem origó)

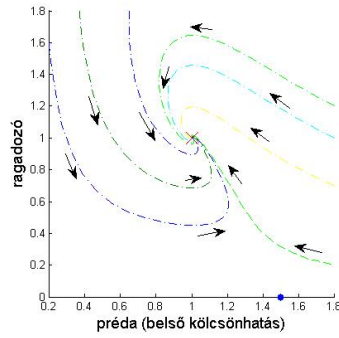
$$T := \left(\frac{r_1}{|e_{11}|}, 0 \right), J(T) = \begin{pmatrix} -r_1 & -\frac{|e_{12}|r_1}{|e_{11}|} \\ 0 & -\frac{|e_{11}|r_2 - |e_{21}|r_1}{|e_{11}|} \end{pmatrix}.$$

Belső egyensúlyi pontban

$$J(\hat{P}) = \begin{pmatrix} -\frac{|e_{11}|r_2}{|e_{21}|} & -\frac{|e_{12}|r_2}{|e_{21}|} \\ -\frac{|e_{21}|r_1 - |e_{11}|r_2}{|e_{12}|} & 0 \end{pmatrix}.$$

$J(T)$ determinánsa negatív, így T nyeregpont.

$J(\hat{P})$ nyoma negatív, determinánsa pozitív, így \hat{P} stabil fókusz, vagy stabil csomó. Ez lokális tulajdonság, a Ljapunov vizsgálat segítségével tudjuk, hogy globálisan aszimptotikusan stabilis is.



2.6. ábra. Préda - ragadozó modell (préda kölcsönhatás)

2) a) 2. eset: Ha $e_{22} < 0, e_{11} = 0$

$$\dot{p}_1 = p_1(r_1 - |e_{12}|p_2)$$

$$\dot{p}_2 = p_2(-r_2 + |e_{21}|p_1 - |e_{22}|p_2).$$

Ekkor $\hat{P} = \left(\frac{|e_{22}|r_1 + |e_{12}|r_2}{|e_{12}||e_{21}|}, \frac{r_1}{|e_{12}|} \right)$, mely belső egyensúlyi pont.

Ljapunov stabilitásvizsgálatot lásd 2) a) 1. esetben.

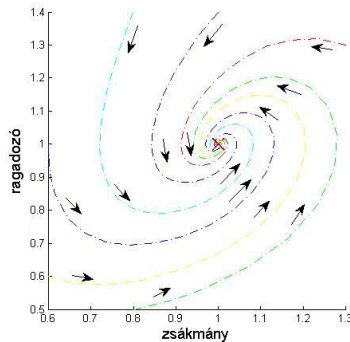
Lokális stabilitásvizsgálat:

Itt $T = (0, -\frac{r_2}{|e_{22}|})$, mely nem része a pozitív ortánsnak, így az ottani fáziskép nem érdekes

Ekkor $\hat{P} = \left(\frac{|e_{22}|r_1 + |e_{12}|r_2}{|e_{12}||e_{21}|}, \frac{r_1}{|e_{12}|} \right)$

$$J(\hat{P}) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{|e_{22}|r_1 + |e_{12}|r_2}{|e_{21}|} \\ \frac{|e_{21}|r_1}{|e_{12}|} & -\frac{|e_{22}|r_1}{|e_{12}|} \end{pmatrix},$$

melynek nyoma negatív, determinánsa pozitív, így ekkor \hat{P} szintén stabil csomó, vagy stabil fókusz.



2.7. ábra. Préda - ragadozó modell (ragadozó kölcsönhatás)

2) b) Későbbiekben használni fogjuk a következő feltételt:

Mindkét populációban van kölcsönhatás

Ha $e_{ii} < 0, i = 1, 2$

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= p_1(r_1 - |e_{11}|p_1 - |e_{12}|p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(-r_2 + |e_{21}|p_1 - |e_{22}|p_2). \end{aligned}$$

Most $\det E_2 > 0$.

Továbbá feltettük, hogy létezik belső egyensúlyi pont:

$$\hat{P} = \frac{1}{\det E_2} \begin{pmatrix} r_1|e_{22}| - r_2|e_{12}| \\ r_2|e_{11}| + r_1|e_{21}| \end{pmatrix}.$$

$0 < \det E_2$ miatt $r_2e_{12} - r_1e_{22} = -|e_{12}|r_2 + |e_{22}|r_1 > 0$ és $r_1e_{21} - r_2e_{11} = |e_{21}|r_1 + |e_{11}|r_2 > 0$, különben sérül a belső egyensúlyi pont pozitivitási feltétele. Ebből kapjuk, hogy szükséges és elégséges plusz feltételünk $-|e_{12}|r_2 + |e_{22}|r_1 > 0$.

Ljapunov stabilitásvizsgálatnál 2.7 a következő alakú:

$$L_{fc}(x) = -x_1^2c_1|e_{11}| - x_2^2c_2|e_{22}|,$$

mely negatív $\forall x \neq 0$ -ra, Így ekkor a belső egyensúlyi pont globálisan aszimptotikusan stabilis.

Lokális stabilitásvizsgálat:

Most három pozitív ortánsbeli egyensúlyi pontunk van, mivel $-\frac{r_2}{|e_{22}|}$ negatív, $e_{ii} \neq 0$ és \hat{P} a pozitív ortáns belsejében van.

$$(0, 0), \left(\frac{r_1}{|e_{11}|}, 0 \right), \hat{P}.$$

Szélső egyensúlyi pontban (nem origó)

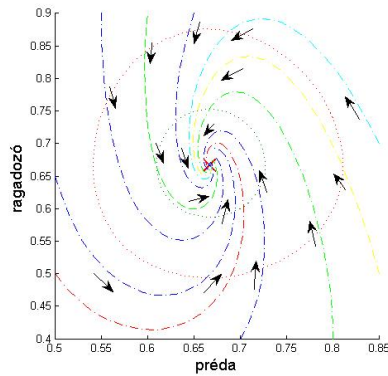
$$T := \left(\frac{r_1}{|e_{11}|}, 0 \right), J(T) = \begin{pmatrix} -r_1 & -|e_{12}|\frac{r_1}{|e_{11}|} \\ 0 & \frac{r_1|e_{21}|+r_2|e_{11}|}{|e_{11}|} \frac{|e_{22}|r_1}{|e_{12}|} \end{pmatrix}.$$

Belső egyensúlyi pontban

$$J(\hat{P}) = \begin{pmatrix} -|e_{11}|\hat{p}_1 & -|e_{12}|\hat{p}_1 \\ |e_{21}|\hat{p}_2 & -|e_{22}|\hat{p}_2 \end{pmatrix}.$$

$J(T)$ determinánsa negatív, így T nyeregpont. Mivel $\hat{p}_i > 0$ $J(\hat{P})$ nyoma negatív, determinánsa pozitív, így \hat{P} stabil fókusz, vagy stabil csomó. Ez lokális tulajdonság, persze most a Ljapunov függvényből a globális stabilitást is megkaptuk.

Az alábbi ábrán a szaggatott körök egy-egy Ljapunov szintvonalat ábrázolnak.



2.8. ábra. Préda - ragadozó modell (nincs nulla együttható, van belső pont)
(a szélső egyensúly $(1,0)$ nincs az ábrán)

Összefoglalva a (2.1) feltételt teljesítő kölcsönhatási paraméterekkel rendelkező modellekre vonatkozó fenti vizsgálatainkat a következő feltételeket kapjuk:

2.1.1. Összegzés. *Legyen egy kétpopulációs versengő modellünk, melyre (2.1) teljesül. Ha $\det E_2 > 0$, $r_1|e_{22}| - r_2|e_{12}| > 0$ és $r_2|e_{11}| - r_1|e_{21}| > 0$ feltételek fennállnak, akkor a rendszernek létezik, egyértelmű belső egyensúlyi pontja (\hat{P}) és az aszimptotikusan stabilis.*

2.1.2. Összegzés. *Legyen egy kétpopulációs zsákmány-ragadozó modellünk, melyre (2.1) teljesül (2/b eset). Ekkor feltéve, hogy az első populáció a zsákmány, ha*

$r_1|e_{22}| - r_2|e_{12}| > 0$ feltétel teljesül, akkor a rendszernek létezik, egyértelmű belső egyensúlyi pontja (\hat{P}) és az aszimptotikusan stabilis.

3. fejezet

Két rezidenshez tartozó koevolúciós Lotka-Volterra modell vizsgálata

A háromdimenziós vizsgálatoknál egyensúlyi pontok jelölése maradjon a következő: \hat{P} jelöli a rezidens rendszer, P_n^* a teljes (n -dimenziós) rendszer belső egyensúlyi pontját (2. fejezet „alapfeltételek” rész).

3.1. Ljapunov-féle stabilitásvizsgálat

Ljapunov függvény segítségével meghatározható globális aszimptotikus stabilitáshoz keresünk elégséges feltételeket: Az alapfeltételekből (2.1 alfejezet) kiindulva létezik pontosan egy \hat{P} két-, illetve P_3^* háromdimenziós belső egyensúlyi pontunk (hasonlóan n -dimenziós példánál \hat{P} két-, illetve P_n^* n -dimenziós belső egyensúlyi pontunk, bár itt összetettebb alapfeltétel kell az n -dimenziós belső egyensúly létezéséhez is). Ezen belső pontok létezését a Ljapunov-féle stabilitásvizsgálatnál feltesszük, de nem ellenőrizzük, mivel most csak a kölcsönhatási mátrixra vonatkozó a globális aszimptotikus stabilitás szempontjából elégséges feltételeket vizsgáljuk.

Ekkor egy a P_n^* -hoz tartozó Ljapunov függvény:

$$V(P) = - \sum d_i(p_i^* \log p_i - p_i),$$

ahol $P_n^* = (p_1^*, \dots, p_n^*)^t$, d_i -k ($i = 1, \dots, n$) megfelelően választott pozitív konstansok. A továbbiakban n populációs esetben jelölje E_k az első k populációból álló rendszer kölcsönhatási mátrixát, továbbá $D_k := \text{diag}(d_1, \dots, d_k)$, ahol $k \leq n$.

A függvénynek P_n^* belső pontban globális (pozitív ortánsbeli) minimuma van, továbbá a Ljapunov stabilitásvizsgálathoz szükségünk van az általunk használt Ljapunov függvény $L_f V$ Lie-deriváltjára (lásd Appendix 4.2.1). Most a következő alakban használjuk:

$$L_f V(P) = \sum_{i,j} d_i e_{ij} x_i x_j, \quad (3.1)$$

ahol $x_i := p_i^* - p_i$, ahol $P = (p_1, \dots, p_n)^t$.

3.1.1. Definíció. E_n Volterra-Ljapunov-stabil (VL-stabil), ha létezik pozitív diagonális ($D_n > 0$) mátrix, melyre $D_n E_n + E_n^t D_n$ negatív definit, mely azzal ekvivalens, hogy $\sum_{i,j} d_i e_{ij} x_i x_j < 0 \forall x \neq 0$ ([1]; 191/(15.19))

3.1.2. Megjegyzés. P_n^* egyensúlyi pont aszimptotikus stabilitásának egy elégséges feltétele a VL-stabilitás ((3.1) és 3.1.1 definíció alapján).

Későbbiekben majd feltesszük, hogy E_2 VL-stabil, így fontos a következő állítás, mely a 3.1.1 definícióból könnyen belátható:

3.1.3. Állítás. Egy 2×2 -es E_2 mátrix VL-stabil, akkor és csak akkor, ha $e_{ii} < 0$ és $\det E_2 > 0$

3.1.4. Tétel. Ha E_n VL-stabil, bármely r vektorra a Lotka-Volterra differenciálegyenlet rendszerének (1.1) létezik pontosan egy globálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi pontja.

Bizonyítás: Ha E_n VL-stabil (Appendix 4.2.1)-nél tárgyalt Lie-derivált megfelelő D_n -re teljesíti a $\sum_{i,j} d_i e_{ij} x_i x_j < 0 \forall x \neq 0$ ($x := (x_1, \dots, x_n)$) feltételt, így a megfelelő egyensúlyi pont globálisan aszimptotikusan stabilis. ([1] 15. 3. 1. tétel).□

Így, ha létezik pontosan egy belső egyensúlyi pont és E_n VL-stabil, akkor $\forall P \neq P_n^*: L_f V(P) < 0$, így ekkor P_n^* a globálisan aszimptotikusan stabil belső egyensúlyi pont. E_n VL-stabilitásához a definíció szerint elég, ha találunk olyan pozitív D_n -t, melyre $H_n := D_n E_n + E_n^t D_n$ negatív definit.

A VL-stabilitás vizsgálata tulajdonképpen abból áll, hogy megvizsgáljuk létezik-e olyan D_n , melyre H_n negatív definit. H_n szimmetrikus, így a továbbiakban felhasználjuk a következő ismert lemmát:

3.1.5. Lemma. Ha H_n szimmetrikus, H_n akkor és csak akkor negatív definit, ha $\text{sgn}(|H_k|) = (-1)^k$, ahol $|H_k|$ a H_n $k \times k$ -s bal felső főminorának (H_k) determinánusa. Így az elégséges VL-stabilitáshoz olyan E_n kölcsönhatási mátrix kell, melyre $\exists D_n > 0$ mátrix, hogy H_n -re teljesül ezen főminoros feltétel.

A továbbiakban H_k jelölje H_n $k \times k$ -s bal felső főminorát.

Vizsgáljuk meg a háromdimenziós (2 rezidens 1 mutáns), illetve négydimenziós (2 rezidens a hozzájuk tartozó egy-egy mutánssal) koevolúciós Lotka-Volterra modelleket VL-stabilitás szempontjából. Induljunk ki a 2 rezidens faj kölcsönhatási mátrixából (E_2), feltéve, hogy az teljesíti a VL-stabilitást. Mivel E_2 2×2 -es mátrix, így VL-stabilitása azzal ekvivalens, hogy $e_{ii} < 0$ $i = 1, 2$ és $\det E_2 > 0$. Célunk, hogy E_3 , illetve E_4 VL-stabil legyen. Kérdés, hogy milyen plusz feltételek elégségesek ehhez, azaz mit tudunk mondani e_{i3}, e_{3i} ($i = 1, 2, 3$), illetve E_4 esetén az e_{jk}, e_{kj} ($j = 1, 2, 3, 4$) $k = 3, 4$ paramétereiről.

A VL-stabilitás feltételeit általánosan is, de főképpen 3, illetve 4 dimenziós esetben fogjuk vizsgálni. Vizsgálataink során a következő speciális E_n mátrixokat tekintjük majd.

$$\exists D_n : d_i |e_{ij}| = d_j |e_{ji}| \forall i, j \quad (3.2)$$

Vegyük észre, hogy ezen feltétel azt jelenti, hogy $\exists D_n : D_n E_n$ abszolút értékben szimmetrikus, azonban a kölcsönhatási előjelek miatt (például préda-ragadozó) $D_n E_n$ nem feltétlen szimmetrikus vagy ferdén szimmetrikus. A kölcsönhatási előjelek miatt a D_n -hez tartozó H_n leegyszerűsödik:

$h_{ij} = 0$, vagy $h_{ij} = 2d_i e_{ij} = 2d_j e_{ji}$, ahol h_{ij} jelölje H_n (i, j) -ik elemét. A továbbiakban feltesszük, hogy az aktuális E_n -re (3.2) feltétel teljesül.

Most a (3.2) feltétel teljesülése esetén megvizsgáljuk, hogy két- illetve három dimenzióban E_n -re mikor teljesül a VL-stabilitás (elégéses feltételt keresve).

3.1.6. Megjegyzés. $n = 2$ eset: E_2 -höz létezik D_2 , melyre (3.2) teljesül. Ekkor Ekkor $H_2 := D_2 E_2 + E_2^t D_2$ e_{12} és e_{21} előjelei függvényében a következő két alak valamelyikébe hozható:

$$H_2 = \begin{pmatrix} 2c_1 e_{11} & 0 \\ 0 & 2c_2 e_{22} \end{pmatrix} \quad H_2 = \begin{pmatrix} 2c_1 e_{11} & 2c_1 e_{12} \\ 2c_2 e_{21} & 2c_2 e_{22} \end{pmatrix},$$

ahol $e_{ii} < 0$, $\det E_2 > 0$ feltételek ekvivalensek H_2 negatív definittségével. Tehát, ha $e_{ii} < 0$ $\det E_2 > 0$, akkor E_2 VL-stabilis.

3.1.7. Megjegyzés. $n = 3$ esetén megvizsgáljuk E_3 VL-stabilitását, feltéve hogy E_2 VL-stabil. Ekkor

$$H_3 = \begin{pmatrix} 2d_1 e_{11} & d_1 e_{12} + d_2 e_{21} & d_1 e_{13} + d_3 e_{31} \\ d_1 e_{12} + d_2 e_{21} & 2d_2 e_{22} & d_2 e_{23} + d_3 e_{32} \\ d_1 e_{13} + d_3 e_{31} & d_2 e_{23} + d_3 e_{32} & 2d_3 e_{33} \end{pmatrix}$$

Ezután meg kell vizsgálnunk H_3 negatív definittségét is. Fontos hogy H_3 negatív definittségéhez nem csak $\det H_3 < 0$ feltétel kell, hanem a bal felső főminorok determinánsainak megfelelő előjele is. Azaz kell, hogy $2d_1 e_{11} < 0$ és $\det H_2 > 0$, melyből az első most e_{ii} negativitása miatt teljesül.

(3.1.5)-ből kiindulva a VL-stabilitás egy elégéses feltételét keresve vizsgálódjunk a következőképpen:

Keresünk olyan $d_3 > 0$, mellyel D_2 -öt diagonálisan kiegészítve $D_3 = \text{diag}(d_1, d_2, d_3)$ -ra (3.2) teljesül, így ekkor H_2 negatív definittsége továbbra is fennáll s megvizsgáljuk, hogy milyen plusz feltétel (e_{ij} -k) kell H_3 negatív definittségéhez.

3.1.8. Lemma. Mivel eltekintettünk a 0 kölcsönhatási paramétereiktől, az, hogy létezik D_3 , melyre (3.2) feltétel teljesül ekvivalens azzal, hogy

$$|e_{12} e_{23} e_{31}| = |e_{21} e_{13} e_{32}|. \quad (3.3)$$

Bizonyítás: \Rightarrow (3.3) mindkét oldalát szorozzuk be $d_1 d_2 d_3$ -al, ekkor (3.2) feltétel miatt az egyenlőség teljesül.

\Leftarrow Tudjuk, hogy létezik d_1, d_2 , melyre $d_1 |e_{12}| = d_2 |e_{21}|$, továbbá mivel $e_{ij} \neq 0$, így $\exists d_3 : d_1 |e_{13}| = d_3 |e_{31}|$. Ekkor (3.3)-et ezen két egyenlet segítségével átrendezve kapjuk, hogy $d_2 |e_{23}| = d_3 |e_{32}|$, tehát (3.2) teljesül. \square

3.1.9. Megjegyzés. Érdemes megvizsgálni a VL-stabilitás feltételeit 4 dimenziós eseteknél is (két rezidens és a hozzájuk tartozó mutánsok esete), ha feltesszük, hogy két dimenzióban VL-stabil:

$$H_4 = \begin{pmatrix} 2d_1 e_{11} & d_1 e_{12} + d_2 e_{21} & d_1 e_{13} + d_3 e_{31} & d_1 e_{14} + d_4 e_{41} \\ d_1 e_{12} + d_2 e_{21} & 2d_2 e_{22} & d_2 e_{23} + d_3 e_{32} & d_2 e_{24} + d_4 e_{42} \\ d_1 e_{13} + d_3 e_{31} & d_2 e_{23} + d_3 e_{32} & 2d_3 e_{33} & d_3 e_{34} + d_4 e_{43} \\ d_1 e_{14} + d_4 e_{41} & d_2 e_{24} + d_4 e_{42} & d_3 e_{34} + d_4 e_{43} & 2d_4 e_{44} \end{pmatrix}$$

Ezután meg kell vizsgálnunk H_4 negatív definittségét. Fontos hogy H_4 negatív definittségéhez nem csak $\det H_4 > 0$ feltétel kell, hanem a bal felső főminorok megfelelő előjele is. Azaz kell, hogy $2d_1 e_{11} < 0$, $\det H_2 > 0$ és $\det H_3 < 0$, melyből az első most e_{ii} negativitása miatt teljesül.

(3.1.5)-ből kiindulva a VL-stabilitás egy elégséges feltételét keresve vizsgálódjunk a következőképpen: Keresünk olyan $D_4 > 0$ diagonális mátrixot, melyre 3.2 teljesül, ekkor H_2 negatív definittsége az (3.1.5)-ben szemléltetett feltételekkel teljesül, s megvizsgáljuk, hogy milyen plusz feltétel kell H_4 negatív definittségéhez. Mivel eltekintettünk a 0 kölcsönhatási paraméterektől, az, hogy létezik D_4 , melyre (3.2) feltétel teljesül E_4 -re (4 dimenzióban) ekvivalens azzal, hogy a következő két feltétel teljesül:

3.1.10. Lemma. Feltesszük, hogy (3.3) teljesül, továbbá $\exists d_4 : d_4 |e_{4i}| = d_i |e_{i4}|$ $i = 1, 2, 3$, ekkor (3.2) teljesül, $\forall i, j \in 1, 2, 3, 4$ -re.

Bizonyítás: (3.3) azzal ekvivalens, hogy $\exists d_1, d_2, d_3$, mellyel (3.2) E_3 -ra teljesül. A második feltétel szerint d_1, d_2, d_3 -hoz $\exists d_4 : d_4 |e_{4i}| = d_i |e_{i4}|$ $i = 1, 2, 3$. Így ezzel kiegészítve (3.2) teljesül E_4 -re is. \square

Megjegyzendő, hogy ezen feltétel nem sokat egyszerűsít a vizsgálaton, mivel $(\exists d_4)$ -es részt minden $i \neq 4$ -re meg kell vizsgálni és ehhez d_i -ket $i = 1, 2, 3$ is ismernünk kell, így a négydimenziós állítások során egyszerűen (3.2) maradjon a kiindulási feltétel.

Vizsgáljuk meg a fontosabb modelleket, ahol két rezidens és az egyikhez tartozó mutáns populáció van, feltéve, hogy (3.3) teljesül, majd a négydimenziós esetben is (3.2) feltétel mellett. A modelleknél szemléltetésként felírjuk E_3 , illetve E_4 kölcsönhatási mátrix előjeles alakját, hiszen az előjeleket a 2. fejezetben modellek függvényében rögzítettük.

3.1.1. Versengő modell

(Jelenleg mindegy, melyik populációhoz tartozik a mutáns, ez csak a "belső" egyensúlyi pont pozitivitásánál számít (r_i , pozitivitás))

3 dimenzióban (2 rezidens és az egyik mutánsa)

$$E = \begin{pmatrix} -|e_{11}| & -|e_{12}| & -|e_{13}| \\ -|e_{21}| & -|e_{22}| & -|e_{23}| \\ -|e_{31}| & -|e_{32}| & -|e_{33}| \end{pmatrix}$$

3.1.11. Állítás. Legyen E_2 VL-stabil, ekkor ha E_3 kielégíti (3.3) feltételt, továbbá $\det E_3 < 0 \Rightarrow E_3$ VL-stabil.

Bizonyítás: Mivel az összes $e_{ij} < 0$, így (3.3) teljesülése esetén $\exists D_3$, melyre

$$H_3 = \begin{pmatrix} 2d_1e_{11} & 2d_1e_{12} & 2d_1e_{13} \\ 2d_2e_{21} & 2d_2e_{22} & 2d_2e_{23} \\ 2d_3e_{31} & 2d_3e_{32} & 2d_3e_{33} \end{pmatrix}$$

Ekkor H_3 negatív definittségéhez $\det E_3 < 0$ elégséges plusz feltétel. \square

4 dimenzióban (2 rezidens és egy-egy mutánsuk)

Ekkor az előjeles kölcsönhatási mátrix a következő alakú:

$$E_4 = \begin{pmatrix} -|e_{11}| & -|e_{12}| & -|e_{13}| & -|e_{14}| \\ -|e_{21}| & -|e_{22}| & -|e_{23}| & -|e_{24}| \\ -|e_{31}| & -|e_{32}| & -|e_{33}| & -|e_{34}| \\ -|e_{41}| & -|e_{42}| & -|e_{43}| & -|e_{44}| \end{pmatrix}$$

3.1.12. Állítás. Legyen E_2 VL-stabil, ekkor ha E_4 kielégíti (3.2) feltételt, továbbá $\det E_3 < 0$, $\det E_4 > 0 \Rightarrow E_4$ VL-stabil.

Bizonyítás: Mivel az $e_{ij} < 0, \forall i, j$, így (3.2) teljesülése esetén $\exists D_4$, melyre teljesül, hogy

$$H_4 = D_4 E_4$$

Ekkor H_4 negatív definittségéhez ekvivalens E_4 negatív definittségével, melyhez $\det E_3 < 0$ és $\det E_4 > 0$ elégséges és szükséges plusz feltétel. \square

Megjegyzés: Könnyen belátható, hogy n dimenziós versengős modellnél (E_n), ha (3.2) teljesül és E_2 VL-stabil, elégséges feltétel, ha $\text{sgn}(\det E_k) = (-1)^k, k = 3, 4, \dots, n$.

3.1.2. Zsákmány-ragadozó modell

Itt a helyzet kissé leegyszerűsödik, hiszen több ellentétes hatású kölcsönhatás áll fenn, így H leegyszerűsödik.

3 dimenzióban (1 mutáns)

Két féle mutáció lehetséges aszerint, hogy a ragadozó, illetve a zsákmány populáció mutánsa jelenik meg.

Zsákmány-ragadozó modell zsákmány mutációival

Ekkor az előjeles kölcsönhatási mátrix a következő alakú:

$$E_3 = \begin{pmatrix} -|e_{11}| & -|e_{12}| & -|e_{13}| \\ |e_{21}| & -|e_{22}| & |e_{23}| \\ -|e_{31}| & -|e_{32}| & -|e_{33}| \end{pmatrix}$$

3.1.13. Állítás. Legyen E_2 VL-stabil, ekkor ha E_3 kielégíti (3.3) feltételt, továbbá $g_{22} > 0 \Rightarrow E_3$ VL-stabil.

Bizonyítás: Ekkor a fenti állítás teljesülése esetén:

$$H_3^* = \begin{pmatrix} 2d_1e_{11} & 0 & 2d_1e_{13} \\ 0 & 2d_2e_{22} & 0 \\ 2d_3e_{31} & 0 & 2d_3e_{33} \end{pmatrix}$$

Melynek determinánsa negatív $\Leftrightarrow g_{22} = e_{11}e_{33} - e_{13}e_{31} > 0$. \square

Zsákmány-ragadozó modell ragadozó mutációival

Ekkor az előjeles kölcsönhatási mátrix a következő alakú:

$$E_3 = \begin{pmatrix} -|e_{11}| & -|e_{12}| & -|e_{13}| \\ |e_{21}| & -|e_{22}| & -|e_{23}| \\ |e_{31}| & -|e_{32}| & -|e_{33}| \end{pmatrix}$$

3.1.14. Állítás. Legyen E_2 VL-stabil, ekkor ha E_3 kielégíti (3.3) feltételt, továbbá $g_{11} > 0 \Rightarrow E_3$ VL-stabil.

Bizonyítás: Ekkor a fenti állítás teljesülése esetén:

$$H_3 = \begin{pmatrix} 2d_1e_{11} & 0 & 0 \\ 0 & 2d_2e_{22} & 2d_2e_{23} \\ 0 & 2d_3e_{32} & 2d_3e_{33} \end{pmatrix}$$

Melynek determinánsa negatív $\Leftrightarrow g_{11} = e_{22}e_{33} - e_{23}e_{32} > 0$. \square

4 dimenzióban (2 rezidens és egy-egy mutánsuk)

Legyen az első mutáns a zsákmány, a második mutáns a ragadozó mutáns populációja. Ekkor az előjeles kölcsönhatási mátrix a következő alakú:

$$E_4 = \begin{pmatrix} -|e_{11}| & -|e_{12}| & -|e_{13}| & -|e_{14}| \\ |e_{21}| & -|e_{22}| & |e_{23}| & -|e_{24}| \\ -|e_{31}| & -|e_{32}| & -|e_{33}| & -|e_{34}| \\ |e_{41}| & -|e_{42}| & |e_{43}| & -|e_{44}| \end{pmatrix}$$

3.1.15. Állítás. Legyen E_2 VL-stabil, ekkor ha E_4 kielégíti (3.2) feltételt, továbbá $e_{11}e_{33} - e_{13}e_{31} > 0$ és $e_{22}e_{44} - e_{24}e_{42} > 0 \Rightarrow E_4$ VL-stabil.

Az állításban megfogalmazott plusz feltétel tulajdonképpen azt jelenti, mivel most $e_{ii} < 0$, hogy az összetartozó rezidens-mutáns populációk (1. és 3., illetve

2. és 4. populáció) kétdimenziós kölcsönhatási mátrixai VL-stabilak.

Bizonyítás: Mivel az összes $e_{ij} < 0$, így (3.2)teljesülése esetén $\exists D_4$, melyre teljesül, hogy

$$H_4 = \begin{pmatrix} 2d_1e_{11} & 0 & 2d_1e_{13} & 0 \\ 0 & 2d_2e_{22} & 0 & 2d_2e_{24} \\ 2d_3e_{31} & 0 & 2d_3e_{33} & 0 \\ 0 & 2d_4e_{42} & 0 & 2d_4e_{44} \end{pmatrix}$$

E_2 VL-stabilis, így $\det(H_1) < 0$, $\det(H_2) > 0$ teljesül. H_4 negatív definittségéhez kell még, hogy $\det H_3 < 0$ és $\det H_4 > 0$ is teljesüljön.

H_3 determinánsát a második sorral kifejtve kapjuk, hogy

$$\det H_3 = 8d_1d_2d_3e_{22}(e_{11}e_{33} - e_{13}e_{31})$$

melyre e_{22} negativitása miatt kapjuk, hogy $\det H_3 < 0$ azzal ekvivalens, hogy $E^{24} := e_{11}e_{33} - e_{13}e_{31} > 0$.

Hasonló módon H_4 determinánsát kifejtve kapjuk, hogy

$$\det H_4 = 16d_1d_2d_3d_4(e_{11}e_{33} - e_{13}e_{31})(e_{22}e_{44} - e_{24}e_{42})$$

Ekkor $\det H_4 > 0$ $E^{24} > 0$ feltétel esetén azzal ekvivalens, hogy

$$E^{13} := e_{22}e_{44} - e_{24}e_{42} > 0. \quad \square$$

Megjegyzendő, hogy ezen vizsgálat n dimenzióra kiterjesztve elég összetett, hiszen más feltételeket kaphatunk, ha zsákmány, illetve ha ragadozó mutánsal bővítünk tovább (lásd 1 mutáns eset).

3.2. Linearizációs vizsgálat

Először szemléltetjük, milyen tételeket, összefüggéseket kívánunk a későbbiekben felhasználni. Vizsgáljuk meg az általános esetet, bemutatva milyen tételeket, összefüggéseket kívánok a későbbiekben felhasználni.

A Lotka-Volterra rendszerhez tartozó Jacobi mátrix 3 dimenzióban:

$$J = \begin{pmatrix} e_{11}p_1 + f_1(P) & e_{12}p_1 & e_{13}p_1 \\ e_{21}p_2 & e_{22}p_2 + f_2(P) & e_{23}p_2 \\ e_{31}p_3 & e_{32}p_3 & e_{33}p_3 + f_3(P) \end{pmatrix}$$

Belső egyensúlyi pontokban a fitness 0, így ott a Jacobi mátrix leegyszerűsödik: $J = \text{diag}(p_1^*, p_2^*, p_3^*)E_3$, ahol $P_3^* = (p_1^*, p_2^*, p_3^*)$ a belső egyensúlyi pont. Alapfeltevéseink továbbra is fennállnak.

Célunk: keresni olyan plusz feltételeket, melyek elégségesek ahhoz, hogy 3 dimenzióban legyen egyértelmű, stabil belső egyensúlyi pontunk.

A stabilitás vizsgálatához linearizálunk, majd az egyensúlyi pontokban a stabilitás feltételeit a megfelelő Jacobi mátrixok segítségével megvizsgáljuk.

3.2.1. Általános eset:

Most az aszimptotikus stabilitásra és az instabilitásra a következő elégséges feltételeket használjuk. Az alábbi feltételek általánosságban véve csak elégséges, de nem feltétlen szükséges feltételek, mivel lineáris közelítés esetén, ha valamely sajátérték valósrésze 0, attól még lehet instabilis, stabilis, vagy akár aszimptotikusan stabilis is a vizsgált egyensúlyi pont.

A linearizált rendszer egyensúlyi pontjainak lokális stabilitásához tartozó elégséges feltételek, melyeket a továbbiakban használunk:

Ha az egyensúlyi ponthoz tartozó Jacobi mátrix sajátértékei negatív valósrészeűek az egyensúlyi pont aszimptotikusan stabil. Ha létezik pozitív valósrészeű sajátérték, az egyensúlyi pont instabilis.

Rezidens rendszer vizsgálata

Kiindulásként tekintjük a 2 dimenziós rezidens rendszert, ahol feltesszük, hogy $e_{ii} < 0, e_{ij} \neq 0$:

$$\dot{p}_1 = p_1(r_1 + e_{11}p_1 + e_{12}p_2)$$

$$\dot{p}_2 = p_2(r_2 + e_{21}p_1 + e_{22}p_2),$$

melyről feltesszük, hogy E_2, \hat{r} olyan, hogy a rezidens rendszernek pontosan egy belső egyensúlyi pontja, mely aszimptotikusan stabilis is. Erre például egy elégséges feltételrendszer: $\det E_2 > 0, r_2e_{12} - r_1e_{22} > 0$ és $r_1e_{21} - r_2e_{11} > 0$ elégséges feltételek $e_{ii} < 0$ mellett, hiszen ekkor E VL-stabil, továbbá létezik egyértelmű belső egyensúlyi pont, így az globálisan aszimptotikusan stabilis. Vizsgálat részletezése a (2.1)-es alfejezetben.

Mivel modelleinknél feltesszük hogy létezik aszimptotikusan stabil rezidens

egyensúly, a későbbi versengő, illetve zsákmány-ragadozó modellek során ezen feltétel vizsgálatától eltekintünk, csak a rezidens egyensúlyi pont koordinátáit fontos kiszámolnunk. Így ezen „vizsgálati pontot” nem számozzuk.

1. Elterjedő mutáns:

Ezután megvizsgáljuk hogy egyik populáció (kevés) mutánsával 3 dimenziósra kiterjesztve $(\hat{P}, 0)$ egyensúlyi pont mikor lesz lokálisan instabil, azaz jelenlegi értelemben véve mikor lesz a hozzá tartozó Jacobinak pozitív valósrésztű sajátértéke. Egyenlőre r_3 -at használunk, mert nem kötjük meg melyik populáció mutánsa, a példánk során a rezidens-mutáns kapcsolatot majd rögzítjük. (r_1 , vagy r_2)

3.2.1. Állítás. *Tegyük fel, hogy E_2 és r olyan, melyhez létezik pontosan egy aszimptotikusan stabilis (\hat{P}) belső egyensúlyi pont, továbbá*

$r_3 + e_{31}\hat{p}_1 + e_{32}\hat{p}_2 > 0$ ($r_3 = r_1$, vagy $r_3 = r_2$) feltétel teljesül, ekkor $(\hat{P}, 0)$ lokálisan instabilis.

Bizonyítás:

Kis (ϵ) mutációnál a Jacobi mátrix:

$$J(\hat{P}, 0) = \begin{pmatrix} e_{11}\hat{p}_1 & e_{12}\hat{p}_1 & e_{13}\hat{p}_1 \\ e_{21}\hat{p}_2 & e_{22}\hat{p}_2 & e_{23}\hat{p}_2 \\ 0 & 0 & r_3 + e_{31}\hat{p}_1 + e_{32}\hat{p}_2 \end{pmatrix}$$

Itt a Jacobi mátrix sajátértékeiről algebrai úton $(\lambda \cdot I_3 - J(\hat{P}, 0))$ determinánsának kifejtésével könnyen megmutatható, hogy kettő a $\det(J(\hat{P}))$ mátrixhoz tartozó sajátérték, melyek negatív valósrésztűek, s mindkét Jacobi mátrix valós, így a harmadik sajátértékről tudjuk, hogy valós. A karakterisztikus polinomot könnyen megkapjuk az utolsó sor szerinti kifejtéssel:

$$\det(\lambda \cdot I_3 - J(\hat{P}, 0)) = (\lambda - (r_3 + e_{31}\hat{p}_1 + e_{32}\hat{p}_2))\det(\lambda \cdot I_2 - J(\hat{P}))$$

Itt I_2, I_3 két-, illetve háromdimenziós egységmátrix.

Így most azt kaptuk, hogy $\lambda_3 = r_3 + e_{31}\hat{p}_1 + e_{32}\hat{p}_2$, mely valós, továbbá a másik két sajátértékről tudjuk, hogy negatív valósrésztűek, így mivel eltekintettünk a nulla sajátértéktől, λ_3 pozitivitása szükséges a $(\hat{P}, 0)$ pont instabilitásához. Így a következő feltételt kapjuk:

$$r_3 + e_{31}\hat{p}_1 + e_{32}\hat{p}_2 > 0 \square$$

A vizsgálásra kerülő modellek során majd az összetartozó rezidens-mutáns „kapcsolata” miatt ($r_3 = r_1$, vagy $r_3 = r_2$) ezt a feltétel jobban részletezzük.

Biológiai interpretációval megfogalmazva ez a következőt jelenti: a mutáns (3. populáció) és a hozzá tartozó rezidens (1., vagy 2. populáció) kölcsönhatásában a mutáns előnnyel bír (amikor a rezidensek egyensúlyban vannak és a mutáns intenzitása kicsi), így képes elterjedni, de ez még csak szükséges és nem elégséges feltétele hogy a mutáns beilleszkedhessen és stabil belső állapot jöjjön létre.

2. Létezik, egyértelmű belső egyensúlyi pont

3.2.2. Lemma. *Tegyük fel, hogy $\det E_3 \neq 0$ és (2.4) teljesül, ekkor létezik és egyértelmű P_3^* belső egyensúlyi pont.*

Levezetését lásd a (Problémafelvetés: Alapfeltétek 4) részben)

3. A belső egyensúlyi pont lokálisan aszimptotikusan stabilis

Ezután vizsgáljuk meg P_3^* lokális stabilitásának elégséges feltételeit, P_3^* -ban a Jacobi mátrix a következő alakra egyszerűsödik le:

$$J(P_3^*) = \text{diag}(p_1^*, p_2^*, p_3^*)E_3.$$

A lokális aszimptotikus stabilitás elégséges feltétele, ha $J(P_3^*)$ sajátértékei negatív valósrésűek, ahol a sajátértékek $J(P_3^*)$ -hoz tartozó karakterisztikus polinom gyökei. A karakterisztikus polinom:

$$\det(\lambda I_3 - \text{diag}(P_3^*) \cdot E_3) = \lambda^3 - \sum_{i=1}^3 e_{ii} p_i^* \lambda^2 + \sum_{i \neq j \neq k} g_{ij} p_j^* p_k^* \lambda - \prod_{i=1}^3 p_i^* \cdot \det(\text{diag}(P_3^*)),$$

ahol g_{ij} a $G = \text{adj } E_3$ mátrix (2. fejezet) (i, j) -ik elemét, $\sum_{i \neq j \neq k} g_{ij} p_j^* p_k^*$ pedig a $g_{11} p_2^* p_3^* + g_{22} p_1^* p_3^* + g_{33} p_1^* p_2^*$ összeget jelöli.

A Routh-Hurwitz kritériumra alapozva a következő lemmában összefoglaljuk, hogy a fenti karakterisztikus polinom minden gyökének valósrésze mikor lesz negatív (akkor és csak akkor feltétel).

3.2.3. Lemma. *Tegyük fel, hogy teljesülnek a következő feltételek:*

$$1. \quad - \sum_{i=1}^3 e_{ii} p_i^* > 0$$

$$2. \quad \sum_{i \neq j \neq k} g_{ij} p_j^* p_k^* > 0$$

$$3. \quad - \left(\prod_{i=1}^3 p_i^* \right) \det E_3 > 0$$

$$4. \quad \left(- \sum_{i=1}^3 e_{ii} p_i^* \right) \cdot \left(\sum_{i \neq j \neq k} g_{ij} p_j^* p_k^* \right) + \left(\prod_{i=1}^3 p_i^* \right) \det E_3 > 0$$

A Routh-Hurwitz kritériumot alkalmazva kapjuk, hogy $J(P_3^*)$ sajátértékei negatív valósrésűek akkor és csak akkor, ha E_3 kielégíti mind a négy feltételt (a hozzá tartozó P_3^* -al).

Megjegyezzük (3.2.3) lemma 3. feltételénél kapott ekvivalencia ($\det E_3 < 0$ feltétel) egyszerűsíti a (2.4) feltételünket, így ha a (3.2.3) feltételei teljesülnek P_3^* pozitívításához elégséges feltétel:

$$\forall j \quad \sum_i r_i g_{ij} > 0. \quad (3.4)$$

A (3.2.3) lemma ekvivalenciáját csak az egyik irányba fogjuk használni, nevezetesen olyan elégséges feltételeket keresve a lemmabeli négy feltételre, amelyek a lemmát használva biztosítják P_3^* lokális aszimptotikus stabilitását. A vizsgálat során elért eredményeket lásd az alábbi 3.2.4. állításban és a 3.2.6 megjegyzésben.

3.2.4. Állítás. *Felteszük, hogy P_3^* belső pont. Ekkor, ha $e_{ii} < 0$, $g_{ii} > 0$, $\det E_3 < 0$ és*

$$\sqrt{-e_{11}g_{11}} + \sqrt{-e_{22}g_{22}} + \sqrt{-e_{33}g_{33}} > \sqrt{-\det E_3} \quad (3.5)$$

teljesül (3.2.3) feltétele, így előző lemmát felhasználva $J(P_3^)$ sajátértékei negatív valósrésűek, így P_3^* lokálisan aszimptotikusan stabilis.*

Bizonyítás: (3.2.3) 1. feltétele:

$$-\sum_{i=1}^3 e_{ii}p_i^* > 0. \quad (3.6)$$

(3.2.3) 1. feltételének teljesüléséhez elégséges feltétel $e_{ii} < 0$, $i = 1, 2, 3$.

(3.2.3) 2. feltétele:

$$g_{11}p_2^*p_3^* + g_{22}p_1^*p_3^* + g_{33}p_1^*p_2^* > 0 \quad (3.7)$$

A 2. feltétel teljesülésének egy elégséges feltétele, ha $g_{ii} > 0 \forall i$.

(3.2.3) 3. feltétele:

$$-\det E_3 \prod_{i=1}^3 p_i^* > 0 \quad (3.8)$$

A 3. feltétel azzal ekvivalens, hogy $\det E_3 < 0$.

(3.2.3) 4. feltétele:

$$\left(-\sum_{i=1}^3 e_{ii}p_i^*\right) \cdot \left(\sum_{i \neq j \neq k} g_{ii}p_j^*p_k^*\right) + \left(\prod_{i=1}^3 p_i^*\right) \det E_3 > 0 \quad (3.9)$$

Egyszerű átalakítással kapjuk, hogy a 4. feltétel bal oldala:

$$\left(\prod_{l=1}^3 p_l^*\right) \left(-\sum_{i=1}^3 e_{ii}g_{ii} + \det(E_3) + \sum_{j=1}^3 \sum_{j < k, k=1}^3 \left(-e_{jj} \frac{p_j^*}{p_k^*} g_{kk} - e_{kk} \frac{p_k^*}{p_j^*} g_{jj}\right)\right). \quad (3.10)$$

Ha feltesszük, hogy az 1. és 2. feltételnél kapott új feltétel teljesül $e_{ii} < 0$, $g_{ii} > 0$ $i = 1 \dots 3$, ekkor a zárójeles részekre a számtani-mértani közép alkalmazható:

$$(3.10) \geq \prod_{i=1}^3 p_i^* \left(\det E_3 - \sum_{i=1}^3 e_{ii}g_{ii} \right) + 2 \cdot \left(\sum_{j=1}^3 \sum_{j < k, k=1}^3 \sqrt{e_{jj}g_{jj}e_{kk}g_{kk}} \right), \quad (3.11)$$

Ha (3.11) egyenlőtlenség jobboldala pozitív, akkor (3.10) > 0 is teljesül, ekkor pedig a 4. feltétel fennáll. Így az 1., 2. és 3. feltételeknél kapott elégséges feltételek ($\det E_3 < 0$, $e_{ii} < 0$, $g_{ii} > 0$) miatt teljesül, hogy a (3.11)-ben az alsó becslés pozitivitása azzal ekvivalens, hogy:

$$\sqrt{-e_{11}g_{11}} + \sqrt{-e_{22}g_{22}} + \sqrt{-e_{33}g_{33}} > \sqrt{-\det E_3}. \quad (3.12)$$

Így az állításban (3.2.4) felsorolt feltételek teljesítik (3.2.3) feltételeit. \square

3.2.5. Megjegyzés. (3.2.4) állítás összekapcsolja P_3^* lokális stabilitását és E_3 totális stabilitását (nem ekvivalens kapcsolat). Ugyanis, ha (3.2.4) feltételei teljesülnek, egy későbbi állításból kapjuk, hogy E_3 totálisan stabil.

3.2.6. Megjegyzés. Ha feltesszük, hogy $\exists i, j$ $e_{ii} < 0$ és $g_{jj} > 0$ (lehet $i = j$ is), ekkor az előbbi bizonyítás alapján, ezen feltételeket kibővítve kapjuk, hogy $e_{ii} \leq 0$, $g_{ii} \geq 0 \forall i$ feltétel mellett is elégséges feltétel (3.12) teljesülése.

Vizsgáljuk meg a feltételeket a (2.1)-es alapfeltételt (ekkor $e_{ii} < 0$), továbbá a rezidens egyensúly stabilitását (ahol $g_{33} = \det E_2 > 0$) teljesítő általános modellhez. Ekkor például $g_{33} > 0$, $e_{33} < 0$ teljesülése miatt $g_{11} = g_{22} = 0$ esetén a (3.12) feltétel a következő alakúra egyszerűsödik: $e_{33}g_{33} < \det E_3$.

Kis kitérés g_{ii} előjelének „jelentőségére”: g_{ii} az i -ik faj kivételével kapott ($j - k$, $j \neq i \neq k$) alrendszer kölcsönhatási mátrixának a determinánisa, melynek hatása a lokális stabilitásvizsgálat terén a következőképpen értelmezendő: feltettük, hogy $e_{jj} < 0$, $e_{kk} < 0$, így ha $g_{ii} > 0$ és létezik belső egyensúlyi pont a $p_j - p_k$ síkon, az két dimenzióban aszimptotikusan stabilis, $g_{ii} = 0$ esetén a $j - k$ alrendszernek nincs egyértelmű belső egyensúlyi pontja, végül $g_{ii} < 0$ esetén, ha létezik belső egyensúlyi pont az nyeregpont (feltétel Appendix 4.2.4), így ekkor a $j - k$ alrendszer bistabil.

A három populációs rendszer 1 – 3., illetve 2 – 3. populációhoz tartozó alrendszerére nem szükséges az aszimptotikusan stabilis belső egyensúlyi pont létezése, mivel $g_{11} = 0$ és/vagy $g_{22} = 0$ feltételek mellett is teljesül P_3^* lokális aszimptotikus stabilitása és probléma felvetésben feltettük, hogy számunkra elégséges, ha $(\hat{P}, 0) \in \text{int} \mathbb{R}_+^3$ -beli környezetéből induló pályák aszimptotikusan P^* -hoz tartanak.

Fontos megemlítenünk, hogy sajnos a lokális vizsgálódással általában csak lokális fázisképeket kapunk, $(\hat{p}, 0)$ lokálisan instabil, P^* lokálisan aszimptotikusan stabil) így arra, hogy a mutáns és a két rezidens faj képesek hosszútávon együttélni - azaz $(\hat{p}, 0)$ kis környezetéből $(\text{int}(\mathbb{R}_+^3))$ indított pályák hosszútávon P^* környezetébe tart-e - az általános esetre felsorolt feltételek nem elégségesek.

A továbbiakban modellek segítségével a versengő, illetve zsákmány-ragadozó viszonyban együtt élő populációk mutációs folyamatát vizsgáljuk (2 rezidens 1 mutáns).

3.2.2. Versengő modell

Legyen a két rezidens populáció denzitása legyen p_1, p_2 , továbbá a mutáns tartozzon most az első populációhoz (p_3 denzitással). A másik populáció mutánsa esetén versengő modellnél hasonlóan vizsgálódunk. Ekkor $r := (r_1, r_2, r_1)$, ahol r_i pozitív. Továbbá $e_{ij} < 0, \forall i, j$, így az előjeles kölcsönhatási mátrix:

$$E_3 = \begin{pmatrix} -|e_{11}| & -|e_{12}| & -|e_{13}| \\ -|e_{21}| & -|e_{22}| & -|e_{23}| \\ -|e_{31}| & -|e_{32}| & -|e_{33}| \end{pmatrix}$$

Feltesszük, hogy a rezidens rendszer belső egyensúlyi pontja létezik, egyértelmű és aszimptotikusan stabilis. (2.1.1. Összegzés)

1. Elterjedő mutáns feltétele:

3.2.7. Állítás. *Tegyük fel, hogy a modellünk versengő, továbbá E_2, r_1, r_2 -re teljesül $0 < (|e_{11}| - |e_{31}|)\hat{p}_1 + (|e_{12}| - |e_{32}|)\hat{p}_2$, ekkor $(\hat{P}, 0)$ lokálisan instabilis.*

Bizonyítás: Az általános esetnél alkalmazottakból kiindulva (most $r_3 = r_1$): $0 < r_1 - |e_{31}|\hat{p}_1 - |e_{32}|\hat{p}_2$. Most $r_1 = |e_{11}|\hat{p}_1 + |e_{12}|\hat{p}_2$, így

$$0 < (|e_{11}| - |e_{31}|)\hat{p}_1 + (|e_{12}| - |e_{32}|)\hat{p}_2.$$

Belső egyensúlyi pont létezése, egyértelműsége és stabilitása

A létezés és egyértelműség feltételei (stabilitás feltétele mellett):

$\det E < 0$ és $\forall j \sum_i r_i g_{ij} > 0$ (alapfeltételek).

A stabilitáshoz elégséges:

$g_{ii} = e_{jj}e_{kk} - e_{jk}e_{kj} > 0, i \neq j \neq k$, továbbá a (3.12) feltétel teljesülése.

3.2.3. Zsákmány-ragadozó modell

Legyen a rezidens zsákmány, illetve a rezidens ragadozó populáció denzitása p_1 , illetve p_2 , továbbá most két esetet vizsgálunk aszerint, hogy a mutáns mely rezidenshez tartozik. Először megtekintjük a rezidens egyensúly stabilitásának feltételét, majd megtekintjük, hogy zsákmány, illetve ragadozó mutáns esetén milyen további feltételeket érdemes megvizsgálnunk.

Feltesszük, hogy a rezidens rendszer belső egyensúlyi pontja létezik, egyértelmű és aszimptotikusan stabilis. (2.1.1. Összegzés)

Zsákmány mutáns Legyen p_3 a zsákmány mutánsának denzitása. Ekkor alapfeltételeinkből kiindulva $r = (r_1, r_2, r_1)$, ahol r_1 pozitív, r_2 negatív.

$$E_3 = \begin{pmatrix} -|e_{11}| & -|e_{12}| & -|e_{13}| \\ |e_{21}| & -|e_{22}| & |e_{23}| \\ -|e_{31}| & -|e_{32}| & -|e_{33}| \end{pmatrix}$$

Elterjedő mutáns feltétele:

Az általános esetenél alkalmazottakból kiindulva (most $r_3 = r_1$):
 $0 < r_1 - |e_{31}|\widehat{p}_1 - |e_{32}|\widehat{p}_2$. Most $r_1 = |e_{11}|\widehat{p}_1 + |e_{12}|\widehat{p}_2$, így

$$0 < (|e_{11}| - |e_{31}|)\widehat{p}_1 + (|e_{12}| - |e_{32}|)\widehat{p}_2.$$

Belső egyensúlyi pont létezése, egyértelmősége és stabilitása

A létezés és egyértelműség feltételei (stabilitás feltétele mellett):

$\det E < 0$ és $\forall j \sum_i r_i g_{ij} > 0$ (alapfeltételek)

A stabilitáshoz elégséges:

$g_{33} > 0$ teljesül (rezidens egyensúly), így elégséges: $g_{ii} = e_{jj}e_{kk} - e_{jk}e_{kj} \geq 0$
 $i \neq j \neq k, i = 1, 2$, továbbá (3.12) feltétel teljesülése. Megjegyzendő, hogy a
 kölcsönhatási mátrixból könnyen kiolvasható, hogy $g_{11} > 0$, így most elégséges
 feltétel $g_{22} = e_{11}e_{33} - e_{13}e_{31} \geq 0$ és (3.12) teljesülése.

Ragadozó mutáns Legyen p_3 a ragadozó mutánsának denzitása. Ekkor alapfelté-
 teleinkből kiindulva $r = (r_1, r_2, r_2)$, ahol r_1 pozitív, r_2 negatív.

$$E = \begin{pmatrix} -|e_{11}| & -|e_{12}| & -|e_{13}| \\ |e_{21}| & -|e_{22}| & -|e_{23}| \\ |e_{31}| & -|e_{32}| & -|e_{33}| \end{pmatrix}$$

Elterjedő mutáns feltétele:

Az általános esetenél alkalmazottakból kiindulva (most $r_3 = r_2$):

$0 < r_2 - |e_{31}|\widehat{p}_1 - |e_{32}|\widehat{p}_2$. Most $r_2 = |e_{21}|\widehat{p}_1 + |e_{22}|\widehat{p}_2$, így

$$0 < (|e_{21}| - |e_{31}|)\widehat{p}_1 + (|e_{22}| - |e_{32}|)\widehat{p}_2.$$

Belső egyensúlyi pont létezése, egyértelmősége és stabilitása

A létezés és egyértelműség feltételei (stabilitás feltétele mellett):

$\det E < 0$ és $\forall j \sum_i r_i g_{ij} > 0$ (alapfeltételek)

A stabilitáshoz elégséges: $g_{33} > 0$ teljesül (rezidens egyensúly), így elégséges:
 $g_{ii} = e_{jj}e_{kk} - e_{jk}e_{kj} \geq 0, i \neq j \neq k, i = 1, 2$, továbbá a (3.12) feltétel tel-
 jesülése. Megjegyzendő, hogy a kölcsönhatási mátrixból könnyen kiolvasható,
 hogy $g_{22} > 0$, így most elégséges feltétel $g_{11} = e_{22}e_{33} - e_{23}e_{32} \geq 0$ és (3.12)
 teljesülése.

3.3. Vizsgálatok a két stabilitásvizsgálati módszer kombinációjával

Szemléltetünk egy fontos feltételt, melynek segítségével a lokális aszimptotikus stabilitás bizonyos elégséges feltételeiből globális aszimptotikus stabilitást is kaphatunk, de most nem tesszük fel, hogy E_n VL-stabil. A két ismertetésre kerülő definícióból láthatók, hogy átvitt értelemben a totális stabilitást a rendszerhez, alrendszerihez és azok bizonyos módosításaihoz (D -vel szorzás) tartozó belső egyensúlyi pontok (feltéve hogy léteznek) lokális aszimptotikus stabilitásvizsgálatával hozható kapcsolatba (lásd például az (Állítás 1)-et és bizonyítását), így fontos szerep jut most is a Routh-Hurwitz kritériumnak (szükséges, de nem feltétlen elégséges feltétel).

3.3.1. Definíció. E mátrix D -stabil, ha minden $D > 0$ diagonális mátrixra DE (Hurwitz-)stabil [16], azaz DE -re teljesül a Routh-Hurwitz kritérium.

Megjegyzendő, hogy könnyen belátható, ha E VL-stabil, akkor E D -stabil is.

3.3.2. Definíció. E totálisan stabil, ha minden fő részmátrixa (ugyanazon k sor és k oszlop) D -stabil.

3.3.3. Állítás. Egy 3×3 -as E_3 mátrix totálisan stabil, akkor és csak akkor, ha $e_{ii} < 0$, $\det E_3 < 0$, $g_{ii} > 0$ és (3.12) teljesül.

Bizonyítás:

Induljunk ki a totális stabilitás definíciójából. A definícióban foglalt feltétel háromdimenzióban azt jelenti, hogy E_3 főátlóbeli elemei, a 2×2 -es fő részmátrixai és maga E_3 is D -stabil(ak).

- 1) A főátlóbeli elemekre alkalmazva a Routh-Hurwitz kritériumot, kapjuk hogy D -stabilak $\leftrightarrow e_{ii} < 0$.
- 2) A 2×2 -es részmátrixok vizsgálatánál egyszerű számolással kapjuk, hogy $e_{ii} < 0$ teljesülése esetén a D -stabilitás azzal ekvivalens, hogy $g_{ii} > 0$ is teljesül.
- 3) Így végül azt kell belátnunk, hogy E_3 D -stabilitása ekvivalens azzal, hogy ezen feltételek ($e_{ii} < 0$, $g_{ii} > 0$) mellett $\det E_3 < 0$ és a (3.12) fennáll.

E_3 D -stabilitása definíció szerint megegyezik azzal, hogy $\forall D > 0$ -ra DE_3 karakterisztikus polinomjára teljesül a Routh-Hurwitz kritérium. Így E_3 D -stabilitásának szükséges és elégséges feltétele, hogy (3.6-3.9) feltételek teljesüljenek minden D -re, ahol a feltételekben most p_i^* helyett d_i szerepel. $e_{ii} < 0$, $g_{ii} > 0$ miatt (3.6), (3.7) feltétel teljesül, azaz

$$a_1 = \sum d_i(-e_{ii}) > 0 \checkmark, a_2 = g_{11}d_2d_3 + g_{22}d_3d_1 + g_{33}d_1d_2 > 0 \checkmark$$

$$(3.8)a_3 = -\det(DE_3) = -\left(\prod d_i\right) \det E_3 > 0,$$

mely tetszőleges $D > 0$ esetén $\det E_3 < 0$ feltétellel ekvivalens.

A bizonyítás végén belátjuk, hogy az eddigi feltételek ($e_{ii} < 0, g_{ii} > 0, \det E_3 < 0$) teljesülése mellett (3.9) teljesülése minden $D > 0$ -ra ekvivalens a (3.12) feltétel teljesülésével.

$$a_1 a_2 - a_3 = \left(\sum d_i (-e_{ii}) \right) (g_{11} d_2 d_3 + g_{22} d_3 d_1 + g_{33} d_1 d_2) + d_1 d_2 d_3 \det E$$

Mivel $d_i > 0$ $d_1 d_2 d_3$ szorzat minden tagból kiemelhető és kisebb átrendezéssel kapjuk:

$$a_1 a_2 - a_3 = \prod d_i \left(\det E + \sum (-e_{ii} g_{ii}) + \sum_{i < j} \left[-g_{ii} e_{jj} \frac{d_j}{d_i} - g_{jj} e_{ii} \frac{d_i}{d_j} \right] \right).$$

$e_{ii} < 0, g_{ii} > 0$ feltétel teljesülése miatt (3.10) és (3.11)-höz hasonlóan megkapjuk, hogy minden $D > 0$ -ra (3.12) elégséges plusz feltétele (3.9) teljesülésének.

A szükségességhez elegendő bebizonyítani, hogy létezik $D > 0$, ahol a második szummára alkalmazott számtani-mértani közép tétele egyenlőséggel teljesül, mely azzal ekvivalens, hogy az összetartozó tagok megegyeznek, azaz

$$g_{ii} e_{jj} \frac{d_j}{d_i} = g_{jj} e_{ii} \frac{d_i}{d_j}, \forall i, j.$$

Rövid számolással belátható, hogy ilyen $D = \text{diag}(d_1, d_2, d_3)$ létezik. Ezen D -e a számtani-mértani közép összefüggése egyenlőséggel teljesül, így (3.12) szükséges feltétele is E_3 D -stabilitásának.

Mivel a bizonyítás során ekvivalens lépéseket használtunk, így az állításban ki-mondott feltételek teljesülése ekvivalens E_3 totális stabilitásával. \square

A következő állítást Hofbauer-Sigmund sejtését ([1] 15.6.7) felhasználva bi-zonyítjuk, a sejtés a következő:

3.3.4. Sejtés. *Ha a Lotka-Volterra (1.1) rendszerünknek létezik belső egyensúlyi pontja és a kölcsönhatási mátrixa D -stabil, akkor a belső egyensúlyi pontja globálisan aszimptotikusan stabil (a pozitív ortánsra nézve).*

3.3.5. Állítás. *Ha E_n totálisan stabil, akkor $\forall r$ -re létezik pontosan egy telített fix pontja és az aszimptotikusan stabilis a saját alterén belül.*

Így, ha létezik, csak egy P_n^* belső egyensúlyi pont, az telített, s ekkor E_n totális stabilitása elégséges feltétele P_n^* globális aszimptotikus stabilitásának a pozitív ortánsban (P_n^* -nál ez az altér a pozitív ortáns), azaz ekkor P_n^* a tételben említett telített (most az összes fitnessze 0) fix pont.

Bizonyítás: (3.3.4 Sejtést felhasználva) Legyen E_n totálisan stabil, ekkor a definíció szerint minden $D > 0$ -ra DE_n (Routh-Hurwitz) stabil. Így nevezete-sen, ha D egységmátrix, E_n -re is teljesül a Routh-Hurwitz kritérium, így E_n fő részmátrixainak sajátértékei negatív valósrésztűek, tehát $-E_n$ fő részmátrixai-nak sajátértékei pozitív valósrésztűek, így ([1]: 15.4.1) tétel alapján $-E_n$ P-mátrix. ([1]: 15.4.5) tételt felhasználva kapjuk, hogy (1.1) Lotka-Volterra dif-ferenciálegyenlet rendszernek $\forall r$ -re létezik pontosan egy telített

$\tilde{P}(f_i(\tilde{P})) \leq 0$ egyensúlyi pontja (természetesen pozitív ortánsbeli) mivel $-E_n$ P-mátrix. Szükséges még, hogy az egyensúlyi pont aszimptotikusan stabilis legyen.

Az altéren való aszimptotikus stabilitás bizonyításához vegyük a Ljapunov függvényünk Lie-deriváltjának következő alakját, ahol $i \in M$, ha $\tilde{p}_i \neq 0$ (altéren vizsgálódunk):

$$(L_{f_M}V)(P) = \sum_{j,k \in M} d_j e_{jk} (\tilde{p}_j - p_j)(\tilde{p}_k - p_k)$$

Például $n = 1$ -re a telített pont az origó, vagy egy egydimenziós pont, ekkor az origó „altére” az origó, az egydimenziós pont esetén pedig a Lie-derivált $(L_{f_M}V)(P) = -d_1 |e_{11}| (\tilde{p}_1 - p_1)^2 < 0$, hiszen $e_{ii} < 0$. Így mindkét esetben létezik, egyértelmű telített pont, mely az alterére nézve aszimptotikusan stabilis.

Bizonyítsunk indukcióval: feltesszük, hogy $1, 2 \cdots n-1$ dimenziós totálisan stabil rendszerre igaz az állítás, így r függvényében a következő esetek vizsgálandók:

1) Ha r -hez olyan \tilde{P} telített egyensúlyi pont tartozik, mely n dimenzióban nem belső pont, ekkor az egy alacsonyabb dimenziós alrendszer belső pontja, melyre az indukciós feltevés miatt már teljesül az aszimptotikus stabilitás.

2) Ha pedig az r -hez tartozó egyensúlyi pont belső pont (P_n^*), ekkor a hozzá tartozó altér a pozitív ortáns belseje. Itt felhasználjuk a következő (3.3.4) sejtést. Így feltéve hogy a sejtés igaz, az állítás teljesül a belső egyensúlyi pontra is, tehát az indukcióból következően minden n -re. \square

3.3.6. Megjegyzés. Létezik E_n , mely totálisan stabil, de nem VL-stabil.

Példa.: ([1], 15.6.13)

$$E_\epsilon \begin{bmatrix} -a & -b & -1 \\ -c & -d & -1 \\ -1 & -1 & -\epsilon \end{bmatrix},$$

ahol $a, b, c, d, \epsilon > 0$. Ekkor E_ϵ VL-stabil ($\forall \epsilon > 0$) akkor és csak akkor, ha $(b - c)^2 < 4a \cdot d$, totálisan stabil ($\forall \epsilon > 0$) akkor és csak akkor, ha $ad > bc$ és $a + d > b + c$

3.4. Példák

Ezen példák a 2. és 3. fejezet eredményein alapulnak és a konkrét számításoktól eltekintve csak feltételeket és számpéldákat közlünk. Példáink során a belső egyensúlyi pont lokális stabilitásvizsgálatot E_3 totális stabilitásához tartozó (elégéses) feltételek segítségével vizsgáljuk. A pozitivitáshoz most $\det E_3 < 0$ stabilitási feltétel miatt (3.4) feltételéből, továbbá a stabilitáshoz (3.2.4) állítás feltételeiből kapott elégséges egyenlőtlenségeket adunk meg.

Végül egy Matlab-bal készített ábrával szemléltetjük azon pályákat, melyek a kétdimenziós belső egyensúlyi pontok környezetéből indulnak.

3.4.1. Versengő modell:

Induljunk ki a következő rezidens rendszerből:

$$\begin{aligned}\dot{p}_1 &= p_1(2 - p_1 - p_2) \\ \dot{p}_2 &= p_2(1.5 - \frac{1}{2}p_1 - p_2),\end{aligned}$$

ekkor $\widehat{P} = (1, 1)^t$ asszimptotikusan stabilis, továbbá $g_{33} > 0$. Legyen továbbá $r_3 := r_1 = 2$ és $e_{33} := -1$. Mutáns beépülésének feltétele:

$$\frac{1}{2} > \frac{7}{4}|e_{31}| + \frac{3}{4}|e_{32}|$$

Belső egyensúlyi ponthoz tartozó feltételek (P_3^* pozitivitása, stabilitása):

$$p_1^* > 0 : |e_{32}|(2|e_{23}| - 1.5|e_{13}|) + 2(|e_{13}| - |e_{23}|) < .5$$

$$p_2^* > 0 : |e_{31}|(1.5|e_{13}| - 2|e_{23}|) + (2|e_{23}| - |e_{13}|) < .5$$

$$p_3^* > 0 : |e_{32}| + |e_{31}| < 1$$

$$g_{11} > 0 : |e_{23}||e_{32}| < 1$$

$$g_{22} > 0 : |e_{13}||e_{31}| < 1$$

$$\det E_3 < 0 : |e_{31}|(|e_{13}| - |e_{23}|) + |e_{32}|(|e_{23}| - \frac{1}{2}|e_{13}|) < 2$$

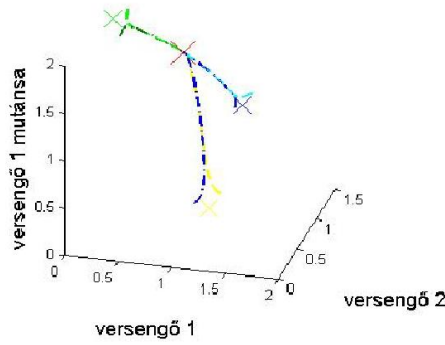
(3.12), mely most: $\sqrt{\frac{1}{2}} + \sqrt{1 - |e_{23}||e_{32}|} + \sqrt{1 - |e_{13}||e_{31}|} > \sqrt{-\det E_3}$, melyet négyzetre emelve és kicsit átalakítva kapjuk, hogy elégséges feltétele

$$2 > |e_{31}||e_{23}| + \frac{1}{2}|e_{13}||e_{32}|$$

Egy a feltételeket teljesítő példa:

$$\begin{pmatrix} -1 & -1 & -\frac{3}{16} \\ -\frac{1}{2} & -1 & -\frac{1}{8} \\ -\frac{1}{8} & -\frac{1}{4} & -1 \end{pmatrix},$$

Kis számítással megkapható, hogy most a másik két kétdimenziós alrendszer (egy rezidens és a mutáns) belső egyensúlyi pontja is létezik, egyértelmű, pozitív és mind három háromdimenziós kiterjesztése instabil és tart P^* -hoz.



3.1. ábra. versengő példa, mutációval

3.4.2. Zsákmány-ragadozó modell

Induljunk ki a következő rezidens rendszerből:

$$\dot{p}_1 = p_1(2.5 - p_1 - p_2)$$

$$\dot{p}_2 = p_2(-1 + p_1 - p_2),$$

ekkor $\widehat{P} = \left(\frac{7}{4}, \frac{3}{4}\right)^t$ asszimptotikusan stabilis.

1. Zsákmány mutánsal:

Legyen most $r_3 := r_1 = 2.5$, továbbá $e_{33} := -1$.

Mutáns beépülésének feltétele:

$$2.5 > \frac{7}{4}|e_{31}| + \frac{3}{4}|e_{32}|$$

Belső egyensúlyi ponthoz tartozó feltételek:

$$p_1^* : |e_{32}|(-2.5|e_{23}| - |e_{13}|) - 2.5(-|e_{13}| - |e_{23}|) < 1.5$$

$$p_2^* : -|e_{31}|(-2.5|e_{23}| + |e_{13}|) - 2.5(-|e_{13}| + |e_{23}|) < 1.5$$

$$p_3^* : 1.5|e_{32}| + 3.5|e_{31}| < 5$$

Ahol az utolsó feltétel most megegyezik a mutáns beépülési feltételével.

$$e_{ii} < 0 \checkmark$$

$$g_{11} > 0 : -|e_{23}||e_{32}| < 1 \checkmark$$

$$g_{22} > 0 : |e_{13}||e_{31}| < 1$$

$$\det E_3 < 0 : -|e_{31}|(|e_{13}| - |e_{23}|) - |e_{32}|(-|e_{13}| + |e_{23}|) < 2$$

(3.12) feltétel, ahol most:

$$\sqrt{2} + \sqrt{1 + |e_{23}||e_{32}|} + \sqrt{1 - |e_{13}||e_{31}|} > \sqrt{-\det E_3},$$

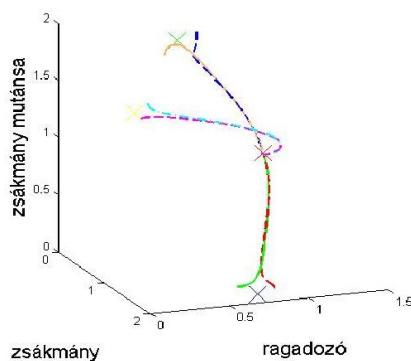
melyet négyzetre emelve és kissé átalakítva kapjuk, hogy elégséges feltétele

$$-|e_{31}||e_{23}| - |e_{32}||e_{13}| < 2 \checkmark$$

Egy a feltételeket teljesítő példa:

$$\begin{pmatrix} -1 & -1 & -\frac{1}{2} \\ 1 & -1 & 1 \\ -\frac{1}{2} & -1 & -1 \end{pmatrix},$$

ekkor az (1.-2.) mellett most az (1.-3.), illetve (2.-3.) populációs rendszernek is van stabil belső egyensúlyi pontja, mely háromdimenzióba kiterjesztve instabil.



3.2. ábra. zsákmány-ragadozó zsákmány mutáció

2. Ragadozó mutánsal:

Legyen most $r_3 := r_2 = -1$, továbbá $e_{33} := -1$.

Mutáns beépülésének feltétele most:

$$0 < -1 + \frac{7}{4}|e_{31}| - \frac{3}{4}|e_{32}|$$

Belső egyensúlyi ponthoz tartozó feltételek (pozitivitás, stabilitás):

$$p_1^* : |e_{32}|(2.5|e_{23}| + |e_{13}|) + |e_{23}| - |e_{13}| < 3.5$$

$$p_2^* : -|e_{31}|(2.5|e_{23}| - |e_{13}|) - (|e_{13}| + |e_{23}|) < 1.5$$

$$p_3^* : 3.5|e_{31}| - 1.5|e_{32}| > 2$$

Ahol az utolsó feltétel most megegyezik a mutáns beépülési feltételével.

$$e_{ii} < 0 \checkmark$$

$$g_{11} > 0 : |e_{23}||e_{32}| < 1$$

$$g_{22} > 0 : -|e_{13}||e_{31}| < 1 \checkmark$$

$$\det E_3 < 0 : |e_{31}|(|e_{13}| - |e_{23}|) - |e_{32}|(|e_{13}| + |e_{23}|) < 2$$

(3.12) feltétel, ahol most:

$$\sqrt{2} + \sqrt{1 - |e_{23}||e_{32}|} + \sqrt{1 + |e_{13}||e_{31}|} > \sqrt{-\det E_3},$$

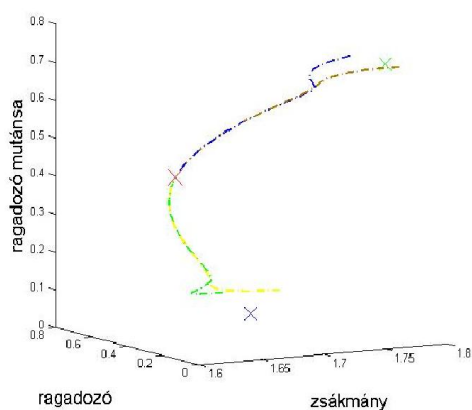
melyből négyzetre emelve és kissé átalakítva kapjuk, hogy elégséges feltétele

$$2 > -|e_{31}||e_{23}| - |e_{32}||e_{13}| \checkmark$$

A feltételeket teljesítő számpélda:

$$\begin{pmatrix} -1 & -1 & -1 \\ 1 & -1 & -\frac{1}{2} \\ 1 & -\frac{1}{2} & -1 \end{pmatrix},$$

ekkor az (1.-2.) mellett az (1.-3.) populációs rendszernek is van stabil belső egyensúlyi pontja, mely háromdimenzióba kiterjesztve instabil.



3.3. ábra. zsákmány-ragadozó ragadozó mutáció

Végezetül megjegyezzük, hogy jelen esetben a zsákmány-ragadozó modellek mutációs példáinak E_3 kölcsönhatási mátrixa abszolút értékben véve szimmetrikus, így D_3 -at háromdimenziós egységmátrixnak választva 3.2 feltétel teljesül, továbbá mindkét példában E_2 VL-stabil ($e_{ii} < 0, i = 1, 2; g_{33} > 0$), így ha a megfelelő $g_{ii} > 0$ $i = 1$, vagy $i = 2$, akkor E_3 is VL-stabil. Mindkét példában feltételként szerepelt, hogy $g_{ii} > 0$ $i = 1, 2, 3$, így a zsákmány-ragadozó modellekhez tartozó két mutációs példa kölcsönhatási mátrixára a totális stabilitás mellett a VL-stabilitás is teljesül.

4. fejezet

Appendix

4.1. biológiai fogalmak

1) Faj: "Azon populációk összessége, amelynek egyedei egymással akadálytalanul kereszteződ(het)nek, így génállományuk kicserélődhet. Az egyes populációkat teljes vagy részleges szaporodási izoláció választja el egymástól." [12]

Egy fajba tartozhatnak egymástól elszigetelt, de hasonló tulajdonsággal rendelkező élőlények is, így a szakdolgozatban a faj kifejezés helyett inkább a populáció kifejezést alkalmazzuk.

2) Populáció (népesség): Egy populációba tartozó, meghatározott területen, egy időben együtt élő, egymással kereszteződő egyedek csoportja, azaz a tényleges szaporodási közösség. [12]

3) Populáció keletkezés: Darwin: A populációk eredetében leírja, ahogyan egyre bővül egy adott csoport különböző variánsainak száma, úgy egyre jobban alkalmassá válik, hogy egy új populáció keletkezzen belőle. [13] Jelenleg a populációk keletkezése alatt az élőlényeknek azt a változását értjük, hogy új, éspedig öröklődő sajátságokat vesznek fel. Hogy ez a változás megvolt a múltban és megvan a jelenben, a mai biológiai tudomány egyik alaptétele.

4) Behurcolt (idegenhonos, adventív, jövevény-) populációnak tekintjük az olyan populációkat, amelyek az ember közreműködésével, szándékosan vagy véletlenül jutottak el eredeti elterjedési területükről egy olyan élőlénytársulásba, amelyben eredetileg nem fordultak elő. A populációbehurcolások nagyobb része véletlenül történik. A behurcolt populációk döntő hányada az új körülmények között nem képes tartós megtelepedésre, kisebb részük azonban képes beilleszkedni. Ezek közül csak néhány változtatja meg jelentős mértékben a társulás eredeti összetételét. ... [14]

5) Adaptáció (alkalmazkodás): az élőlények alkalmazkodása a megváltozott környezethez. Az egyed, illetve a populáció fennmaradásának esélyét növeli. [11]

6) Koevolúció: Több egymással kölcsönható populáció (faj) közös fejlődése.

7) Metamorfózis: jelentése: átalakulás, átváltozás. Az egyed átalakulása egyik állapotból a másikba, pl.: pete → lárva, báb → imágó. Lényege, hogy a két állapot különböző életfeltételekkel rendelkezik, például más a tápláléka, veszélyforrása stb..

4.2. A vizsgálatok során felhasznált matematikai eszközök

4.2.1. Ljapunov és V-L stabilitás

A lokális, esetleg globális fáziskép magadásához felhasználhatjuk a Volterra - Ljapunov stabilitást és a Ljapunov függvényhez kapcsolódó tételleket, most speciálisan a következő Ljapunov függvénnyel:

$$V(P) = - \sum_{i=1}^n d_i (p_i^* \log p_i - p_i)$$

$V(p_1, \dots, p_n)$ Ljapunov függvény, $L_f V = \langle V', f \rangle$ a Ljapunov függvény deriváltja (Lie derivált), ahol $P'(t) = f(P(t))$

Néhány Ljapunov stabilitási tétel:

1) Ljapunov stabilitási tétele: Ha megadható $p \in \mathbb{R}^n$ egyensúlyi pont egy U környezetében olyan $V : U \rightarrow \mathbb{R}$ folytonosan differenciálható függvény, melyre $V(p) < V(q)$ és $(L_f V)(q) \leq 0 \forall q \in U \setminus p$, ekkor p stabilis, $V(p) < V(q)$ és $(L_f V)(q) < 0 \forall q \in U \setminus p$, ekkor p aszimptotikusan stabilis az U környezetre nézve.

2) Ljapunov instabilitási tétele:

Ha megadható $p \in \mathbb{R}^n$ egyensúlyi pont egy U környezetében olyan $V : U \rightarrow \mathbb{R}$ folytonosan differenciálható függvény, melyre p nem lokális minimumhelye a V függvénynek és $(L_f V)(q) < 0 \forall q \in U \setminus p$, akkor p instabilis az U környezetre nézve.

Ezek elégséges, de nem feltétlen szükséges feltételek, pl.: aszimptotikusan stabilis egyensúlyi pontra enyhébb feltétel:

3) Barbasin - Kraszovszkij - tétel, vagy La - Salle elv:

Ha megadható $p \in \mathbb{R}^n$ egyensúlyi pont egy U környezetében olyan $V : U \rightarrow \mathbb{R}$ folytonosan differenciálható függvény, melyre $V(p) < V(q)$ és $(L_f V)(q) \leq 0 \forall q \in U \setminus p$, továbbá a $t \rightarrow p$ megoldáson kívül nem halad az U halmazban olyan teljes trajektóriánk, mely mentén V állandó, ekkor p aszimptotikusan stabilis.

4) Egy további instabilitási tétel: Ha megadható $p \in \mathbb{R}^n$ egyensúlyi pont egy U környezetében olyan $V : U \rightarrow \mathbb{R}$ folytonosan differenciálható függvény, melyre

$V(p) = 0$, de p nem lokális minimuma V -nek, továbbá $\exists \alpha (L_f V)(q) \leq \alpha V(q) \forall q \in U \setminus p$, ekkor p egyensúlyi pont instabilis

Mint látható ezen tételek feltételei megfelelő függvényt választva egyszerűen ellenőrizhetők (lokális min, stb.), a nehézséget a függvény megtalálása jelenti. Globális fázisképet akkor kapunk Ljapunovval, ha U -t ki tudjuk terjeszteni \mathbb{R}^n egy invariáns síkokkal határolt alterére. Lotka-Volterra modellek esetén az in-

variáns síkok $p_i = 0$, továbbá feltesszük, hogy $p_i \geq 0$, ekkor a megfelelő altér alatt a pozitív ortánszt értjük. Tehát olyan megfelelő V -t keresünk, mely a feltételeket a teljes pozitív ortánsban teljesíti.

A Ljapunov függvénynek választhatjuk a következőt:

$V(P) = -\sum_{i=1}^n d_i(p_i^* \log(p_i) - p_i)$, ahol d_i -k megfelelően választott pozitív konstansok. Könnyen látható, hogy tetszőleges $d_i > 0$ -ra V minimuma p_i^* -ban vétetik fel.

$$V'(P)_j = -d_j \left(\frac{p_j^*}{p_j} - 1 \right)$$

$$f(p)_j = p_j \left(r_j + \sum e_{jk} p_k \right)$$

A Lie deriváltja:

$$\begin{aligned} (L_f V)(P) &= \langle V'(P), f(p) \rangle = -\sum d_j \left(\frac{p_j^*}{p_j} - 1 \right) p_j \left(r_j + \sum e_{jk} p_k \right) = \\ &= -\sum d_j (p_j^* - p_j) \left(r_j + \sum e_{jk} p_k \right), \text{ ahol } r_j = -\sum e_{jk} p_k^* \end{aligned}$$

$$\text{Így } (L_f V)(P) = \sum_{j,k} d_j e_{jk} (p_j^* - p_j) (p_k^* - p_k)$$

Ekkor érdemes megvizsgálni, hogy $(L_f V)(P)$ negatív-e ($\forall P > 0 : P \neq P^*$) 1)-es tétel, vagy esetleg a 3)-as tétel feltételei teljesülnek-e, hiszen ekkor P^* egyensúlyi pont aszimptotikusan stabil.

A Ljapunov stabilitás egy elégséges feltétele, ha $(L_f V)(P)$ -t kiterjesztjük

$P \in \mathbb{R}^n$ -re

$$L(x) := \sum_{j,k} d_j e_{jk} x_j x_k, x \in \mathbb{R}^n$$

és feltesszük, hogy $L(x)$ negatív minden x -re. Ez azt jelenti, hogy E VL-stabilitása elégséges feltétele az egyensúlyi pont globális aszimptotikus stabilitásának.

4.2.2. Linearizációs módszer

Induljunk ki a következő differenciálegyenlet-rendszerből $\dot{x}(t) = h(x(t))$, ahol $x(t)$ n dimenziós vektor.

A linearizálás lényege, hogy az előbbi egyenletrendszert $\dot{y}(t) = Ay(t)$ alakban közelítsük lokálisan. A lokális közelítést az egyensúlyi pontok környezetében végezzük, ahol $\dot{x} \equiv 0$.

1) linearizálás:

$\forall i$ -re \dot{p}_i -t sorbafejtjük, s közelítésként az első két tagot használom, mivel a többi tagban $P - P^*$ magasabb hatványon szerepel, s ha elég kis környezetben vizsgálódunk, ezen tagok már nullához közeliek, így .

$$\dot{p}_i \approx h_i(P^*) + J_i(P^*)(P - P^*),$$

ahol J_i a Jacobi mátrix i -edik sora lásd lejjebb.

Az differenciálegyenlet rendszer Jacobi mátrixának általános alakja (P -re):

$$J(P) = \begin{pmatrix} \frac{\partial h_1}{\partial p_1}(P) & \dots & \frac{\partial h_1}{\partial p_n}(P) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial h_n}{\partial p_1}(P) & \dots & \frac{\partial h_n}{\partial p_n}(P) \end{pmatrix}$$

Így $\dot{p}_i \approx h_i(P^*) + J_i(P^*)(P - P^*)$.

Második lépésként meghatározzuk az egyensúlyi pontokat ($\forall i h_i = 0$) és a hozzájuk tartozó Jacobi mátrixokat, ugyanis itt $\dot{p}_i \approx J_i(P^*)(P - P^*)$, mely vektoriálisan $\dot{P} \approx J(P^*)(P - P^*)$, ahol $\dot{P} = 0$, hiszen p_i^* -ok konstansak, így $P - P^* \approx J(P^*)(P - P^*)$, mellyel $Q = P - P^*$, $A = J(P^*)$ átírással egy lineáris alakot kapunk, így a közelítésből kapjuk, hogy ha P^* egyensúlyi pont, akkor

$$Q' \approx J(P^*)Q$$

teljesül. Ekkor a stabilitást a Jacobi mátrix sajátértékeinek vizsgálatával ellenőrizzük.

A Jacobi mátrix P^* helyen:

$$J(P^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial p_1}(P^*) & \dots & \frac{\partial f_1}{\partial p_n}(P^*) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial p_1}(P^*) & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial p_n}(P^*) \end{pmatrix}$$

Lokális stabilitásvizsgálat

Lokális stabilitásvizsgálat szempontjából három fő csoportra osztjuk az egyensúlyi pontokat: stabilis, aszimptotikusan stabilis, illetve instabilis.

Egy egyensúlyi pont stabilis, ha bármely kis ϵ -hoz $\exists \delta$, hogy a pont δ sugarú nyílt környezetéből induló pályák egy t_1 pillanattól kezdve a ponttól ϵ távolságon belülre kerüljenek. Aszimptotikusan stabilis, ha a megfelelő környezetből induló pályák a végtelenben a ponthoz tartanak. Továbbá instabilis, ha nem stabilis. A linearizálás esetén a lokális stabilitási feltételek: Most csak elégséges feltételeket adunk a lokális stabilitásra.

P^* egyensúlyi pont lokálisan

- aszimptotikusan stabilis, ha $J(P^*)$ minden sajátértékére (λ), $\Re \lambda < 0$.
- instabilis, ha $\exists \lambda : \Re \lambda > 0$.

Egyéb esetekben, azaz, ha létezik $\lambda : \Re \lambda = 0$, P^* lehet instabilis, stabilis, vagy akár aszimptotikusan stabilis is.

Az aszimptotikus stabilitás egy elégséges feltétele $\Re \lambda < 0$, így fontos szerep jut az alábbi kritériumnak.

4.2.3. Routh-Hurwitz kritérium

A stabilitás vizsgálat egy fontos lépése a Routh - Hurwitz kritérium:

Legyen $P(\lambda) = \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \dots + a_n$

Állítás: minden λ valós része negatív akkor és csak akkor, ha az a_i együtthatók

és az alábbi mátrix főminorai pozitívak (a főminorok $H_1, H_2, \dots, H_{n-1}, H_n$ determinánsai, ahol H_k H_n -nek bal felső $k \times k$ -s részmatrice)

$$H_n = \begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & 1 & \cdots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$

$$a_i = 0, i > n$$

Két dimenzióban a kritérium:

$$H_2 = \begin{pmatrix} a_1 & 1 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix}$$

Feltételek: a_1, a_2 pozitív.

Három dimenzióban a kritérium:

$$H_3 = \begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ 0 & 0 & a_3 \end{pmatrix}$$

Feltételek: a_1, a_2, a_3 pozitív, továbbá a minorok pozitivitásából következik negyedik feltételként $a_1 a_2 - a_3 > 0$.

4.2.4. 2 dimenzió egyensúlyi pontok

Érdekességként megjegyzem, hogy két dimenzióban könnyedén megvizsgálhatjuk az egyensúlyi pont populációtáját is, bár ez nem része a szakdolgozatomnak:

- Ha $\det J < 0$ (valós λ -k, előjel különböző): nyeregpont
- Ha $\det J > 0$
 - és ha $D = (tr J)^2 - 4 \det J > 0$ valós λ -k
 - * és ha $tr J > 0$ mindkettő $\lambda > 0$: instabil csomó
 - * és ha $tr J < 0$ mindkettő $\lambda < 0$: stabil csomó
 - és ha $D = (tr J)^2 - 4 \det J < 0$ komplex λ -k
 - * és ha $tr J > 0$ mindkettő $\Re \lambda > 0$: instabil fókusz
 - * és ha $tr J < 0$ mindkettő $\Re \lambda < 0$: stabil fókusz
 - * és ha $tr J = 0$ $\lambda = \pm bi$: centrum

Három és több dimenzióban, már sokkal bonyolultabb pályák vannak, így akkor a pontos megoldás hiányában, a Jacobi segítségével a pálya stabilitását tudjuk vizsgálni.

4.2.5. Nullklína analízis

A null-klín analízis célja, hogy a differenciálegyenlet rendszernek vannak olyan (összefüggő) alterei, ahol valamely változó változása nulla és ezen alterek metszéspontjai adják az egyensúlyi pontokat. Ezen altereket null-klínáknak vagy izoklínáknak nevezzük, s az izoklínák közelében a változás iránya irányvonalakkal szemléltethető.

Így a null-klín analízist általában csak ábrákkal való szemléltetéshez használjuk. Először ábrázoljuk azon pontokat (ezek több dimenzióban egyenes, sík, test stb.), ahol p_i értéke nem változik (p_i -izoklína), majd meghatározzuk a p_i komponens iránymezejét nyilakkal, ha p_i nő, és akkor, ha p_i csökken.

Ha kombináljuk a különböző p_i -khez tartozó pályákat, akkor átfogó képet kaphatunk a mozgás irányáról, megkapjuk metszéspontokban az egyensúlyi pontokat, viszont az egyensúlyi pontok típusát nem, (pl.: stabil, instabil, periodikus pálya), így csak a izoklína analízis kevés a globális, sőt a lokális fázisképhez is. A fáziskép meghatározásában a Jacobi eljárás, illetve a Ljapunov függvény segít.

Köszönetnyilvánítás

Szeretnék hálás köszönetet mondani témavezetőmnek, Garay Józsefnek gondos irányításáért, önfeláldozó segítségéért és mindazért a támogatásért, amit munkám során nyújtott. Hálás vagyok konzulensemnek, Simon Péternek a támogatásért és segítő közreműködésért.

Végezetül köszönöm elsősorban a családomnak, az ELTE TTK oktatóinak, munkatársainak és mindenkinek, aki hozzájárult tanulmányaim sikeres elvégzéséhez.

Ábrák jegyzéke

1.1. Verhulst modell $K = 2$ -re	8
2.1. Ljapunov szintvonalak	18
2.2. Versengő modell (belső kölcsönhatás nélkül)	19
2.3. Versengő modell (első populációban van kölcsönhatás)	20
2.4. Versengő modell (nincs 0 együttható, van aszimptotikusan stabilis belső pont)	22
2.5. Préda - ragadozó modell (belső kölcsönhatás nélkül)	23
2.6. Préda - ragadozó modell (préda kölcsönhatás)	25
2.7. Préda - ragadozó modell (ragadozó kölcsönhatás)	25
2.8. Préda - ragadozó modell (nincs nulla együttható, van belső pont)	27
3.1. versengő példa, mutációval	46
3.2. zsákmány-ragadozó zsákmány mutáció	47
3.3. zsákmány-ragadozó ragadozó mutáció	48

Irodalomjegyzék

- [1] Josef Hofbauer and Karl Sigmund: Evolutionary Games and Population Dynamics, 2002
- [2] Tóth János - Simon L. Péter: Differenciálegyenletek 2005
- [3] Garay, J. (2007) Adaptive dynamics based on ecological stability. pp. 271-287. (In „Advances in Dynamics Game Theory: Numerical Methods, Algorithms and Applications to Ecology and Economics” Ed. Jorgensen S., Quincampoix M, Vincent T. L.) Annals of International Society of Dynamics Games, Birkhauser, Boston, Basel, Berlin
- [4] R. Cressman, J. Garay: Journal of Theoretical Biology 222 2003 233-245
- [5] Szünbiológia, *Egytemi tankönyv, Szeged*, 2000
- [6] <http://hu.wikipedia.org/wiki/populációdinamika>
- [7] Mimmo Iannelli: Mathematical theory of Age-structured population dynamics, *Giardini editori e stampatori* , 1995
- [8] James Dickson Murray: Mathematical biology, *Springer*, 2000
- [9] <http://www.univet.hu/sc1/feltoltott/340-1210714399.ppt>.
- [10] <http://www.univet.hu/sc1/feltoltott/340-1205271637.ppt>.
- [11] Evolúció előadás követő jegyzet
- [12] DR. HOFFMANN BORBÁLA: Genetikai alapfogalmak, Oktatási segédlet
- [13] Cserhádi Mátyás: A természetes szelekció gondolata a 18. századtól napjainkig TDK dolgozat
- [14] Illyés András : A növényi inváziók hatása a társulások nitrogén-körforgalmára, TDK dolgozat
- [15] <http://www.freeweb.hu/kornyezetgazdasagtan/pdf/oko/tetel/4A.pdf>
- [16] <http://www.emis.de/journals/AM/05-4/am1244.pdf>
- [17] <http://math.uni-pannon.hu/hartung/okt/mlmam143a/jegyzet6.pdf>