

SZAKDOLGOZAT

Ragadozó-zsákmány rendszerek stabilitásvizsgálata
territoriális viselkedés esetén

Papp Artúr

Témavezető: Garay József
tudományos főmunkatárs

Eötvös Loránd Tudományegyetem Matematika Intézet,
Analízis Tanszék

ELTE
2014

Tartalomjegyzék

1	Bevezetés	4
2	Eddigi matematikai modellek	5
2.1	Növekedési modellek	6
2.2	Funkcionális válasz	7
2.3	Ragadozó-zsákmány kölcsönhatás	8
3	Vizsgálatok	9
3.1	Lotka-Volterra rendszer	9
3.1.1	A modell	9
3.1.2	Egyensúlyi helyzetek	10
3.1.3	Stabilitásvizsgálat	12
3.1.4	Az eredmények biológiai interpretációja és numerikus vizsgálatok	16
3.1.5	Kitekintés	20
3.2	Territoriális rendszer	22
3.2.1	A modell paramétereit és a használt egyszerűsítések	22
3.2.2	Aktivitások és a modell felépítése	24
3.2.3	Az egyensúlyi helyzetek	27
3.2.4	Szimulációs eredmények a territoriális modellenél	29
4	Összefoglalás	33

"A hindosztáni, mind a hat bőszen vitatkozott;
Amit tapasztalt, ahhoz mind vadul ragaszkodott.
S lám, mindnek volt igaza is, s mind is csalatkozott."

(Vakok előtt az elefánt; fordította: Bányay Géza)

1 Bevezetés

Van egy régi indiai történet, amely arról szól, hogy miként próbálja meghatározni hat vak ember, hogy milyen is az elefánt. Mindegyik az állatnak egy másik részét tapogatta, így mind a hatan teljesen más következtetésre jutottak az elefánt természetét illetően. A történet tanulsága sok hasonlóságot mutat a modellezéssel kapcsolatban. Egy ökológiai rendszer matematikai modelljét sokféleképpen fel lehet írni, így minden alkalommal más-más eredményre juthatunk.

Az igazi, matematikai alapokra építkező populáció dinamika Lotka [10] és Volterra [11] munkáival kezdődtek. Az évek során kinőtte magát az egyik legérdekesebb tudományterületek közé és mára a tudósok közkedvelt kutatási területe lett. Jelentősége az alkalmazhatóságában rejlik, ahogy a minket körülvevő világot tudjuk modellezni, segítségével könnyebben megérthetjük a természet dinamikáját.

A matematika, különösképpen a differenciálegyenletek játszanak nagyon fontos szerepet a kutatásokban. Régen a biológusokat egyáltalán nem foglalkoztatták a matematikai modellek, mára ez a szemlélet rohamosan megváltozott. Komplex problémák megértéséhez teljesen elengedhetetlenek a kvalitatív módszerek, és sokszor a számítógépes szimuláció az egyetlen mód hogy egy modellt részleteiben megvizsgáljunk. Így szükségszerűen kialakult a kutatók egy rétege, akik komoly matematikai háttérüket felhasználva vizsgálják a természet jelenségeit. Az egyik legnehezebb feladat a megfelelő modell felállítása egy adott problémára, ezért is mondják, hogy a modellezés sokkal inkább művészet mint tudomány.

A dolgozatban három dimenziós két ragadozó és egy zsákmányból álló modelleket fogunk bemutatni, melyekkel kapcsolatban a következő kérdésekre szeretnénk választ kapni:

- Hogyan viselkedik a rendszer a tartomány határain: (x, y_1) és (x, y_2) ?
- Van-e belső egyensúly, és feltétel az együttélésre?
- Képes-e leváltani a mutáns y_1 ragadozó a rezidens y_2 -t, vagy fordítva?

Ezeknek a modelleknek széles irodalmuk van, számos cikk és könyv jelenik meg a témával kapcsolatban. A dolgozat felépítése a következő:

A 2. fejezet 2.1 alfejezetében ismertetjük a zsákmány fajnál alkalmazott növekedési függvényeket. A 2. fejezet 2.2 alfejezetében felírjuk és a 2.3 alfejezetben részletes számolással levezetjük a Holling típusú funkcionális válasz esetére vonatkozó stabilitási eredményeket. A 2. fejezet összefoglalása az alkalmazott matematikai eszközöknek és biológiai modelleknek amelyekre a szakdolgozat épült.

A 3. fejezet főleg saját eredményekre épült. A 3.1 alfejezetben megvizsgáljuk a két ragadozóból és egy zsákmányból álló Lotka-Volterra rendszert. A 3.1.2 szakaszban kiszámoljuk a 3.1.1 szakaszban felírt modell egyensúlyi pontjait, majd a 3.1.3 szakaszban elvégezzük ezek stabilitásvizsgálatát. A 3.1 alfejezet további részeiben interpretáljuk a kapott eredményeket, azok szimulációit és biológiai magyarázatukat, végül pedig kitekintést teszünk a modell további fejlesztési és vizsgálati lehetőségeire. A 3.2 alfejezet 3.2.1 szakaszában felírjuk az összetett territoriális modellünket alkotó paramétereket és használt jelöléseket. A 3.2.2 szakaszban felírjuk a modellünket, melynek vizsgálatait az alfejezet további szakaszaiban fogjuk elvégezni.

A fejezetekben ismertetett számítógépes szimulációkat a Wolfram *Mathematica* 8.0 segítségével készülték.

2 Eddigi matematikai modellek

Ebben a fejezetben ismertetjük az ökológiai rendszermodellek leírására és vizsgálatára használt matematikai egyenleteket, melyek a vizsgálataink központi részét képezik. Hasonló rendszerek leírására használt modellek irodalma hatalmas és rengeteg megközelítés létezik, ezek közül azokat ismertetjük melyeket mi is használtunk a problémánk vizsgálatakor.

2.1 Növekedési modellek

Egy faj fennmaradásának szükséges feltétele, hogy a szaporodási rátája meghaladja a halálozási rátáját. A populációdinamika is ilyen fajok kölcsönhatásait vizsgálja. Első igazán fontos képviselője Thomas Malthus, angol demográfus volt. Angol nemesi családok vizsgálata közben alkotta meg népesedési elméletét, amely minden mai növekedési modell atyja lett. A következőkben megvizsgáljuk az általa kínált képletet.

Legyen $x(t)$ a populáció létszáma a t időpontban, $\alpha > 0$ és $\gamma > 0$ pedig a születési és a halálozási ráta, ekkor az

$$\dot{x}(t) = (\alpha - \gamma)x(t) \quad (1)$$

összefüggés meghatározza meg a faj létszámának időbeli változását. Legyen $x(t_0) = x_0$ a kezdeti létszám és $r = \alpha - \gamma$ a belső növekedési ráta, így a megoldás egy exponenciális növekedési görbét határoz meg:

$$x(t) = x_0 e^{rt}. \quad (2)$$

Hibája azonban ennek a modellnek, hogy a $t \rightarrow \infty$ határérték esetén $x(t) \rightarrow \infty$, azaz a modell korlátlan növekedést mutat, ami természetesen véges erőforrások mellett nem lehetséges.

Ettől előnyösebb az úgynevezett logisztikus növekedési modell:

$$\dot{x}(t) = rx(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right), \quad (3)$$

ahol a K értéket nevezzük a természet fenntartó képességének. Könnyen látható, hogy $x = 0$ és $x = K$ esetén nem történik változás a populáció méretében. A $0 < x < K$ értékek esetén a létszám növekszik, hiszen a derivált $r \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ értéke pozitív, míg $x > K$ -ra a derivált negatív, tehát a létszám csökken az idővel. Logisztikus növekedés esetén görbületet vált a függvény az inflexiós pontjában, ez pedig a

$$\ddot{x}(t) = r \left(1 - 2\frac{x(t)}{K}\right) = 0 \quad (4)$$

egyenlet megoldása, ami $x = \frac{K}{2}$.

A differenciálegyenletet megoldva kapjuk a zsákmány létszámát leíró görbét:

$$x(t) = \frac{Kx_0}{(K - x_0)e^{-rt} + x_0}, \quad (5)$$

amely viselkedését a nevezőben lévő e^{-rt} tag határozza meg. A logisztikus növekedés függvényét az 1. ábra hivatott szemléltetni, ez megtalálható az 5. fejezetben, ahol a szimulációkat összefoglaltuk. Ennek az előnye a Malthus-féle modellel szemben, hogy figyelembe veszi a K természeti korlátot, így a faj nem tud minden határon túl szaporodni, azaz

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{Kx_0}{(K - x_0)e^{-rt} + x_0} = K.$$

2.2 Funkcionális válasz

Egy ragadozó-zsákmány kölcsönhatásban fontos vizsgálnunk, hogy a ragadozó miként hasznosítja az elfogyasztott táplálékát. Az utóbbi években a vizsgálatokban előszeretettel alkalmazzák a Holling-típusú funkcionális válaszokat. A modell előnye, hogy tetszőleges számú zsákmány esetén, nem tud minden határon túl szaporodni a ragadozó. Tehát a szaporodás mértékét befolyásolja az úgynevezett $m > 0$ ragadozási ráta, $c > 0$ hasznosítási ráta és $a > 0$ félszaturációs állandó, a zsákmány $x(t)$ és a ragadozó $y(t)$ létszáma is. Ezen modellek közül a Holling II. típusú funkcionális választ fogjuk alkalmazni:

$$\frac{mx(t)}{a + x(t)}. \quad (6)$$

A $\gamma > 0$ halálozási rátát figyelembe véve kapjuk meg a ragadozó faj egyedszámának differenciálegyenletét:

$$\dot{y}(t) = y(t)c \frac{mx(t)}{a + x(t)} - \gamma y(t). \quad (7)$$

2.3 Ragadozó-zsákmány kölcsönhatás

Ebben a szakaszban megvizsgáljuk, hogyan is viselkedik az egy ragadozóból és egy zsákmányból álló rendszer. Erre a természetben nehezen találunk példát, hiszen ritkán fordul elő olyan, hogy két faj ennyire el tudjon szigetelődni a többitől. Mégis ha figyelmünket a szélsőséges életkörülményekkel rendelkező területek felé irányítjuk, akkor könnyen találunk is ilyenre példát, a hiúz és a sarki nyúl esetében. A matematikai modell ebben az esetben:

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}(t) &= rx(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) - \frac{mx(t)y(t)}{a+x(t)} \\ \dot{y}(t) &= c \frac{mx(t)y(t)}{a+x(t)} - \gamma y(t) \end{aligned} \right\}. \quad (8)$$

Először megvizsgáljuk, hogy milyen feltételek mellett alakulhat ki belső egyensúlyi helyzet. Ehhez megoldva a

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}(t) &= 0 \\ \dot{y}(t) &= 0 \end{aligned} \right\}$$

egyenletrendszert, kapjuk a következő egyensúlyi helyzeteket:

$$E_0(0, 0), \quad E_1(K, 0), \quad \tilde{E}(\tilde{x}, \tilde{y}),$$

ahol $\tilde{x} = \frac{a\gamma}{m-\gamma}$ és $\tilde{y} = \tilde{x} \frac{r}{\gamma} \left(1 - \frac{\tilde{x}}{K}\right)$. Ezek közül számunkra a pozitív megoldás $\tilde{E}(\tilde{x}, \tilde{y})$ az érdekes. Egyszerű megfontolás alapján adódik, hogy

$$\left. \begin{aligned} cm &> \gamma \\ K &> \frac{a\gamma}{cm - \gamma} \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

feltételek szükségesek, hiszen ezek biztosítják a belső egyensúlyi helyzet pozitivitását. A $cm > \gamma$ feltétel biológiailag annyit jelent számunkra, hogy a ragadozónak megfelelő mennyiségű táplálékot kell fogyasztania ahhoz, hogy a szaporodási rátája meghaladja a halálzási rátáját, így fenn tud maradni, a $K > \frac{a\gamma}{cm - \gamma}$ feltétel pedig azt jelenti, hogy az egyensúlyi helyzetben a zsákmány

faj létszámának kisebbnek kell lennie a természetfenntartó képességnél. A Jacobi mátrix az \tilde{E} egyensúlyi pontban legyen

$$J|_{\tilde{E}(\tilde{x}, \tilde{y})} = \begin{pmatrix} r - \frac{2\tilde{x}r}{K} - \frac{am\tilde{y}}{(a+\tilde{x})^2} & -\frac{m\tilde{x}}{a+\tilde{x}} \\ \frac{acm\tilde{y}}{(a+\tilde{x})^2} & \frac{mc\tilde{x}}{a+\tilde{x}} - \gamma \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{\gamma(K(\gamma-cm)+a(\gamma+cm))r}{cKm(cm-\gamma)} & -\frac{\gamma}{c} \\ \frac{(-a\gamma-K\gamma+cKm)r}{Km} & 0 \end{pmatrix}. \quad (10)$$

A karakterisztikus polinom

$$P_2(\lambda) = \lambda^2 + a_1\lambda + a_0, \quad (11)$$

ahol

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{\gamma r(a(cm+\gamma)+K(\gamma-cm))}{cKm(cm-\gamma)}, \\ a_0 &= \frac{\gamma r(-a\gamma+cKm-\gamma K)}{cKm}. \end{aligned} \quad (12)$$

Ha az egyensúlyi helyzet pozitív (márpedig számunkra ez az érdekes), azaz $\tilde{x} > 0$ és $\tilde{y} > 0$, akkor $a_0 > 0$. Tegyük fel, hogy

$$a(cm + \gamma) + K(\gamma - cm) > 0, \quad (13)$$

akkor az egyensúlyi helyzet $\tilde{E}(\tilde{x}, \tilde{y})$ aszimptotikusan stabil. Ismert eredmény, hogy

$$\tilde{x}(cm + \gamma) < K\gamma \quad (14)$$

esetén az egyensúlyi pont körül megjelenik egy stabil határciklus.

3 Vizsgálatok

3.1 Lotka-Volterra rendszer

3.1.1 A modell

Ebben a fejezetben kitérünk egy egyszerűbb három fajból (egy zsákmány és két ragadozó) álló rendszer vizsgálatára, melyhez hasonló rendszereket vizsgáltak már [14], [10], [11], és [12]. Ez tula-

ídonképpen az egyszerűsített változata az általunk vizsgált rendszernek. Legyenek az egyenleteink a következők:

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &:= x(r - a_{11}x - a_{12}y_1 - a_{13}y_2) \\ \dot{y}_1 &:= y_1(\epsilon_1x - a_{23}y_2 - \gamma_1) \\ \dot{y}_2 &:= y_2(\epsilon_2x - a_{32}y_1 - \gamma_2) \end{aligned} \right\}, \quad (15)$$

ahol x -el jelöljük a zsákmány faj létszámát, y_1 és y_2 -vel pedig a két ragadozó létszámát. A következő táblázatban összefoglaljuk az egyes paraméterek jelentését:

Paraméterek	Jelentésük
$r > 0$	Zsákmány faj belső növekedési rátája
$a_{11} > 0$	Intraspecifikus kompetíció a zsákmány fajnál
$a_{12} > 0$ és $a_{13} > 0$	y_1 és y_2 ragadozási rátája
$a_{23} > 0$ és $a_{32} > 0$	y_1 és y_2 fajok közötti versengés mértéke (interspecifikus kompetíció)
$\epsilon_1 > 0$ és $\epsilon_2 > 0$	y_1 és y_2 hasznosítási rátája
$\gamma_1 > 0$ és $\gamma_2 > 0$	y_1 és y_2 halálozási rátája

3.1.2 Egyensúlyi helyzetek

Először nézzük meg, milyen egyensúlyi helyzetek fordulhatnak elő, majd vizsgáljuk meg a stabilitásukat. Megoldva a következő egyenletrendszert:

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= 0 \\ \dot{y}_1 &= 0 \\ \dot{y}_2 &= 0 \end{aligned} \right\}, \quad (17)$$

kapjuk azokat a lehetséges egyensúlyi pontokat, melyek a pozitív oktánsban vannak. Kezdjük a tartomány határaival, mikor legalább az egyik változó 0. $x = 0$ esetén a következő megoldások

lesznek: $(0, 0, 0)$, $(0, -\frac{\gamma_2}{a_{32}}, -\frac{\gamma_1}{a_{23}})$, melyek közül a második nincs a pozitív oktánsban, így olyan megoldásunk nem lesz, ahol a zsákmány kihál, de a ragadozók fennmaradnak. Ennek a biológiai magyarázata, hogy a ragadozó nem tud fennmaradni táplálék nélkül. A következő eset, amikor y_1 és y_2 közül legalább az egyik 0. $y_1 = y_2 = 0$ esetén kapjuk a már ismertén kívül a következőt: $(\frac{r}{a_{11}}, 0, 0)$. $y_2 = 0$ esetén pedig a következő megoldásunk lesz: $(\frac{\gamma_1}{\epsilon_1}, \frac{r\epsilon_1 - a_{11}\gamma_1}{a_{12}\epsilon_1}, 0)$. Hasonló számolással kapjuk azt az esetet, amikor $y_1 = 0$: $(\frac{\gamma_2}{\epsilon_2}, 0, \frac{r\epsilon_2 - a_{11}\gamma_2}{a_{13}\epsilon_2})$. Megvizsgálva a tartomány belsejét, amikor egyik változó sem lesz 0, látható, hogy a

$$\begin{aligned} r - a_{11}x - a_{12}y_1 - a_{13}y_2 &= 0 \\ \epsilon_1 x - a_{23}y_2 - \gamma_1 &= 0 \\ \epsilon_2 x - a_{32}y_1 - \gamma_2 &= 0 \end{aligned} \tag{18}$$

lineáris egyenletrendszernek egyetlen megoldása lesz:

$$\left(\frac{a_{12}a_{23}\gamma_2 + a_{13}a_{32}\gamma_1 + a_{23}a_{32}r}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{23}\epsilon_2 + a_{13}a_{32}\epsilon_1}, \frac{-a_{11}a_{23}\gamma_2 + a_{13}\gamma_1\epsilon_2 - a_{13}\gamma_2\epsilon_1 + a_{23}r\epsilon_2}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{23}\epsilon_2 + a_{13}a_{32}\epsilon_1}, \frac{-a_{11}a_{32}\gamma_1 - a_{12}\gamma_1\epsilon_2 + a_{12}\gamma_2\epsilon_1 + a_{32}r\epsilon_1}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{23}\epsilon_2 + a_{13}a_{32}\epsilon_1} \right).$$

Összegezve a (17) egyenletrendszer stabilitási szempontból érdekes megoldásait, kapjuk a következő nemnegatív egyensúlyi pontokat:

$$E_{00}(0; 0; 0), E_0\left(\frac{r}{a_{11}}; 0; 0\right), E_{10}(\tilde{x}; \tilde{y}_1; 0), E_{01}(\hat{x}; 0; \hat{y}_2),$$

és végül a belső egyensúlyi pont

$$E_{11} := E^*(x^*; y_1^*; y_2^*),$$

ahol

$$\left. \begin{aligned} \tilde{x} &:= \frac{\gamma_1}{\epsilon_1} \\ \tilde{y}_1 &:= \frac{r\epsilon_1 - a_{11}\gamma_1}{a_{12}\epsilon_1} \end{aligned} \right\}$$

$$\left. \begin{aligned} \hat{x} &:= \frac{\gamma_2}{\epsilon_2} \\ \hat{y}_2 &:= \frac{r\epsilon_2 - a_{11}\gamma_2}{a_{13}\epsilon_2} \end{aligned} \right\}$$

$$\left. \begin{aligned} x^* &:= \frac{a_{12}a_{23}\gamma_2 + a_{13}a_{32}\gamma_1 + a_{23}a_{32}r}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{23}\epsilon_2 + a_{13}a_{32}\epsilon_1} \\ y_1^* &:= \frac{-a_{11}a_{23}\gamma_2 + a_{13}\gamma_1\epsilon_2 - a_{13}\gamma_2\epsilon_1 + a_{23}r\epsilon_2}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{23}\epsilon_2 + a_{13}a_{32}\epsilon_1} \\ y_2^* &:= \frac{-a_{11}a_{32}\gamma_1 - a_{12}\gamma_1\epsilon_2 + a_{12}\gamma_2\epsilon_1 + a_{32}r\epsilon_1}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{23}\epsilon_2 + a_{13}a_{32}\epsilon_1} \end{aligned} \right\}$$

melyek pozitívításához a következő feltételek szükségesek:

$$r\epsilon_1 > a_{11}\gamma_1, \quad (19)$$

$$r\epsilon_2 > a_{11}\gamma_2, \quad (20)$$

$$\left. \begin{aligned} a_{13}\gamma_1\epsilon_2 + a_{23}r\epsilon_2 &> a_{11}a_{23}\gamma_2 + a_{13}\gamma_2\epsilon_1 \\ a_{12}\gamma_2\epsilon_1 + a_{32}r\epsilon_1 &> a_{11}a_{32}\gamma_1 + a_{12}\gamma_1\epsilon_2. \end{aligned} \right\} \quad (21)$$

3.1.3 Stabilitásvizsgálat

Ebben az alfejezetben áttérünk az egyes egyensúlyi pontok stabilitásának kérdésére. A bizonyításokhoz több esetben fogjuk alkalmazni a Routh-Hurwitz kritériumot. Bizonyítás nélkül közöljük a következő ismert tételt:

3.1 Tétel (Routh-Hurwitz kritérium). *Egy differenciálegyenlet rendszer karakterisztikus polinomja legyen a következő alakú:*

$$a_n\lambda^n + \dots + a_1\lambda + a_0 = 0$$

Ekkor ha

$$H_{n \times n} = \begin{vmatrix} a_{n-1} & a_{n-3} & a_{n-5} & \dots & 0 \\ a_n & a_{n-2} & a_{n-4} & a_{n-6} & \\ 0 & a_{n-1} & a_{n-3} & a_{n-5} & \\ 0 & a_n & a_{n-2} & a_{n-4} & \\ 0 & \dots & & & \ddots \\ 0 & \dots & & & a_0 \end{vmatrix}$$

mátrixra teljesül, hogy $a_i > 0$, $i = 0, 1, \dots, n$ és $H_{i \times i} > 0$, $i = 0, 1, \dots, n$, akkor a karakterisztikus polinom stabilis és az őt meghatározó egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

3.1 Megjegyzés. A (3.1) tétel feltételei háromdimenziós rendszer $P(\lambda) := a_3\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_1\lambda + a_0$ stabilitási polinomjára vonatkozóan:

$$\begin{aligned} a_3, a_2, a_1, a_0 &> 0 \\ a_2a_1 - a_3a_0 &> 0. \end{aligned}$$

A vizsgálatokhoz írjuk fel az (15) rendszer Jacobi mátrixát:

$$J := \begin{pmatrix} r - 2a_{11}x - a_{12}Y_1 - a_{13}Y_2 & -a_{12}x & -a_{13}x \\ y_1\epsilon_1 & -a_{23}Y_2 - \gamma_1 + x\epsilon_1 & -a_{23}Y_1 \\ y_2\epsilon_2 & -a_{32}Y_2 & -a_{32}Y_1 - \gamma_2 + x\epsilon_2 \end{pmatrix}. \quad (22)$$

A következő táblázatban összefoglaljuk az egyes egyensúlyi pontokhoz tartozó Jacobi mátrixokat és a hozzájuk tartozó sajátértékeket:

Jacobi az egyensúlyi pontban	Stabilitás és annak feltétele
$J _{E_{00}} = \begin{pmatrix} r & 0 & 0 \\ 0 & -\gamma_1 & 0 \\ 0 & 0 & -\gamma_2 \end{pmatrix}$	$\lambda_{1,2,3} := (r, -\gamma_1, -\gamma_2)$ Instabil Nyereg
$J _{E_0} = \begin{pmatrix} -r & -\frac{a_{12}r}{a_{11}} & -\frac{a_{13}r}{a_{11}} \\ 0 & \frac{r\epsilon_1}{a_{11}} - \gamma_1 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{r\epsilon_2}{a_{11}} - \gamma_2 \end{pmatrix}$	$\lambda_{1,2,3} := \left(-r, \frac{r\epsilon_1}{a_{11}} - \gamma_1, \frac{r\epsilon_2}{a_{11}} - \gamma_2\right)$ Stabil ,ha : $\begin{cases} \frac{r\epsilon_1}{a_{11}} < \gamma_1 \\ \frac{r\epsilon_2}{a_{11}} < \gamma_2 \end{cases}$
$J _{E_{10}} = \begin{pmatrix} -a_{11}\tilde{x} & -a_{12}\tilde{x} & -a_{13}\tilde{x} \\ \tilde{y}_1\epsilon_1 & 0 & -a_{23}\tilde{y}_1 \\ 0 & 0 & -a_{32}\tilde{y}_1 - \gamma_2 + \tilde{x}\epsilon_2 \end{pmatrix}$	Stabil, ha: $a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2 > 0$
$J _{E_{01}} = \begin{pmatrix} -a_{11}\hat{x} & -a_{12}\hat{x} & -a_{13}\hat{x} \\ 0 & -a_{23}\hat{y}_2 - \gamma_1 + \hat{x}\epsilon_1 & 0 \\ \hat{y}_2\epsilon_2 & -a_{32}\hat{y}_2 & 0 \end{pmatrix}$	Stabil, ha: $a_{23}\hat{y}_2 + \gamma_1 - \hat{x}\epsilon_1 > 0$
$J _{E_{11}} = J^* = \begin{pmatrix} -a_{11}x^* & -a_{12}x^* & -a_{13}x^* \\ y_1^*\epsilon_1 & 0 & -a_{23}y_1^* \\ y_2^*\epsilon_2 & -a_{32}y_2^* & 0 \end{pmatrix}$	Instabil, R-H kritérium nem teljesül.

Az E_{00} egyensúlyi ponthoz tartozó Jacobi mátrix sajátértékei a főátlójában lévő elemek lesznek, így az instabilitás világosan látszik, ezt külön tételként nem fogalmazzuk meg. Az E_0, E_{10}, E_{01} és E_{11} egyensúlyi pontokra vonatkozó stabilitási tételek a következők:

3.1 Tétel. *Az E_0 egyensúlyi pont globálisan aszimptotikusan stabil, ha a paraméterek teljesítik a*

$$\left. \begin{array}{l} \frac{r\epsilon_1}{a_{11}} < \gamma_1 \\ \frac{r\epsilon_2}{a_{11}} < \gamma_2 \end{array} \right\} \quad (23)$$

egyenlőtlenségeket.

3.1 Bizonyítás. Az E_0 egyensúlyi pont Jacobi mátrixa egy felső-háromszög mátrix, így a sajátértékeket a főátlóban lévő elemek adják. A sajátértékek negativitásához a (23) egyenlőtlenségeknek kell teljesülnie. ■

3.2 Tétel. Az E_{10} egyensúlyi pont, melyre igaz (19) aszimptotikusan stabil, ha a paraméterek teljesítik a

$$a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2 := a_{32}(r\epsilon_1 - a_{11}\gamma_1) + a_{12}(\gamma_2\epsilon_1 - \gamma_1\epsilon_2) > 0 \quad (24)$$

egyenlőtlenséget.

3.2 Bizonyítás. Az E_{10} egyensúlyi pont Jacobi mátrixának a karakterisztikus polinomja a következő:

$$\begin{aligned} & \lambda^3 + \lambda^2(a_{11}\tilde{x} + a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2) \quad + \\ & \lambda(a_{11}a_{32}\tilde{x}\tilde{y}_1 + a_{11}\tilde{x}\gamma_2 + a_{12}\tilde{x}\tilde{y}_1\epsilon_1 - a_{11}\tilde{x}^2\epsilon_2) \quad + \\ & (a_{12}a_{32}\tilde{x}\tilde{y}_1^2\epsilon_1 + a_{12}\tilde{x}\tilde{y}_1\gamma_2\epsilon_1 - a_{12}\tilde{x}^2\tilde{y}_1\epsilon_1\epsilon_2), \end{aligned}$$

melyet átrendezve a következő alakra:

$$\begin{aligned} & \lambda^3 + \lambda^2(a_{11}\tilde{x} + a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2) \quad + \\ & \lambda\tilde{x}(a_{12}\tilde{y}_1\epsilon_1 + a_{11}(a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2)) \quad + \\ & a_{12}\tilde{x}\tilde{y}_1\epsilon_1(a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2), \end{aligned}$$

így a (24) feltétel esetén, a karakterisztikus polinom együtthatói pozitívak lesznek. Már csak a következő egyenlőtlenséget kell belátni:

$$\begin{aligned} & (a_{11}\tilde{x} + a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2)\tilde{x}(a_{12}\tilde{y}_1\epsilon_1 + a_{11}(a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2)) - \\ & a_{12}\tilde{x}\tilde{y}_1\epsilon_1(a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2) > 0. \end{aligned}$$

Rövid számolás és átrendezés után kapjuk a következő alakot:

$$\tilde{x}a_{12}\tilde{y}_1\epsilon_1a_{11} + \tilde{x}a_{11}(a_{11}\tilde{x} + a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2)(a_{32}\tilde{y}_1 + \gamma_2 - \tilde{x}\epsilon_2) > 0,$$

melyből látszódik, hogy teljesíti az egyenlőtlenséget, így a Routh-Hurwitz kritérium feltételei teljesülnek, tehát az E_{10} egyensúlyi pont aszimptotikusan stabil. ■

3.3 Tétel. Az E_{01} egyensúlyi pont, melyre igaz (20) aszimptotikusan stabil, ha a paraméterek teljesítik a

$$a_{23}\hat{y}_2 + \gamma_1 - \hat{x}\epsilon_1 := a_{23}(r\epsilon_2 - a_{11}\gamma_2) + a_{13}(\gamma_1\epsilon_2 - \gamma_2\epsilon_1) > 0 \quad (25)$$

egyenlőtlenséget.

3.3 Bizonyítás. Mivel a két ragadozó szerepe szimmetrikus, így a bizonyítás hasonló számolással adódik mint az E_{10} egyensúlyi pont stabilitása esetén. ■

3.4 Tétel. Az E_{11} belső egyensúlyi pont instabil minden paraméterérték mellett.

3.4 Bizonyítás. Igazoljuk, hogy a karakterisztikus polinom együtthatói közül az egyik negatív, így biztosan van pozitív valós részű gyök. Legyen a karakterisztikus polinom a következő:

$$P(\lambda) := b_3\lambda^3 + b_2\lambda^2 + b_1\lambda + b_0.$$

Ekkor elég belátni, hogy $\exists i, j$, ahol $i \neq j$, hogy $b_i b_j < 0$. Vizsgáljuk meg $b_3 b_0$ szorzatot. Mivel $b_3 = 1$, így elég belátni, hogy $b_0 < 0$.

$$b_0 = -\frac{u_1 u_2 u_3}{u_4},$$

ahol

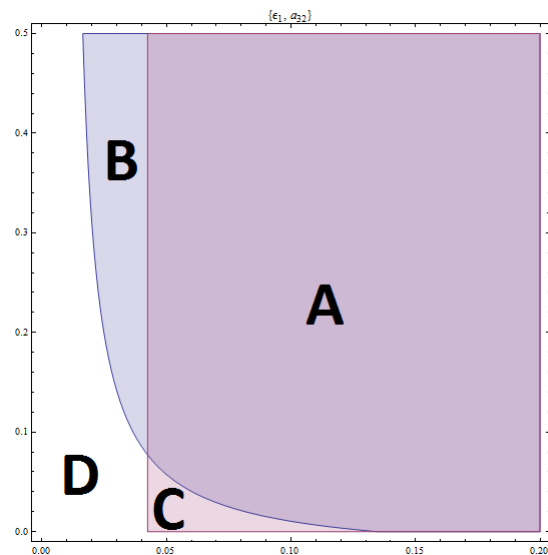
$$\begin{aligned} u_1 &:= (a_{23}a_{32}r + a_{13}a_{32}\gamma_1 + a_{12}a_{23}\gamma_2) \\ u_2 &:= (-a_{11}a_{32}\gamma_1 + a_{32}r\epsilon_1 + a_{12}\gamma_2\epsilon_1 - a_{12}\gamma_1\epsilon_2) \\ u_3 &:= (-a_{11}a_{23}\gamma_2 - a_{13}\gamma_2\epsilon_1 + a_{23}r\epsilon_2 + a_{13}\gamma_1\epsilon_2) \\ u_4 &:= (a_{11}a_{23}a_{32} + a_{13}a_{32}\epsilon_1 + a_{12}a_{23}\epsilon_2)^2, \end{aligned}$$

melyekből látszódik, hogy $u_1, u_4 > 0$ és a (21) pozitivitási feltételek miatt $u_2, u_3 > 0$ is fennáll, így $b_0 < 0$, tehát a Routh-Hurwitz kritérium feltétele nem teljesül. ■

3.1.4 Az eredmények biológiai interpretációja és numerikus vizsgálatok

A modell eredményei világosak: ha két ragadozó osztozkodik egy közös zsákmányon, akkor mindig csak az egyikük fog fennmaradni, tehát a két ragadozó együttélése nem lehetséges. A rendszer

lehetséges állapotait szemlélteti a következő bifurkációs ábra két paraméter (ϵ_1, a_{32}) változtatása esetén, a következő paraméterértékek mellett: $r = 5, K = 100, a_{12} = 0.135, a_{13} = 0.135, \epsilon_2 = 0.135, \gamma_1 = 1, \gamma_2 = 1, a_{23} = 0.02$.



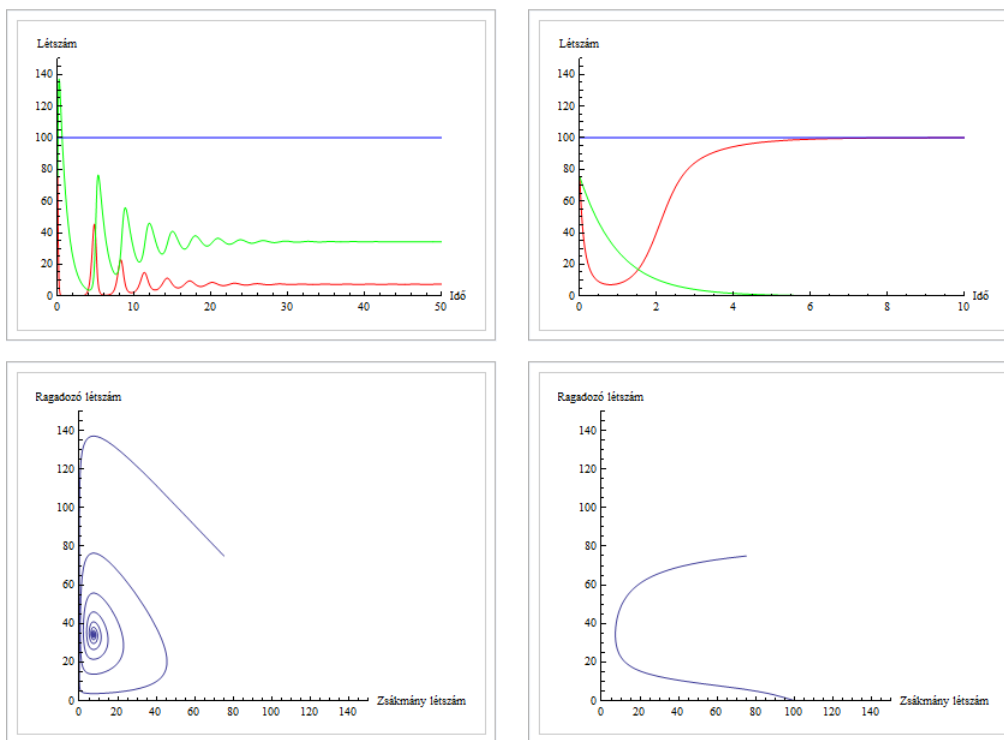
Az egyes tartományok a következő állapotait jelentik a rendszernek:

- A : E_{10} és E_{01} is lokálisan stabilis, azaz mindkét ragadozó elég erős az életben maradáshoz, így a kezdeti értékük dönti el, melyik fog fennmaradni.
- B : E_{10} globálisan aszimptotikusan stabil, tehát első ragadozó az evolúciósan stabil.
- C : E_{01} globálisan aszimptotikusan stabil, tehát a második ragadozó az evolúciósan stabil.
- D : E_{10} és E_{01} is instabil, tehát mindkét ragadozó kevés táplálékot hasznosít, vagy keveset vadászik, így kihalnak.

3.2 Megjegyzés. Az E_{10} és E_{01} egyensúlyi pontok lokális stabilitásának feltétele megegyezik az E_{11} egyensúlyi pont pozitivitásának feltételével.

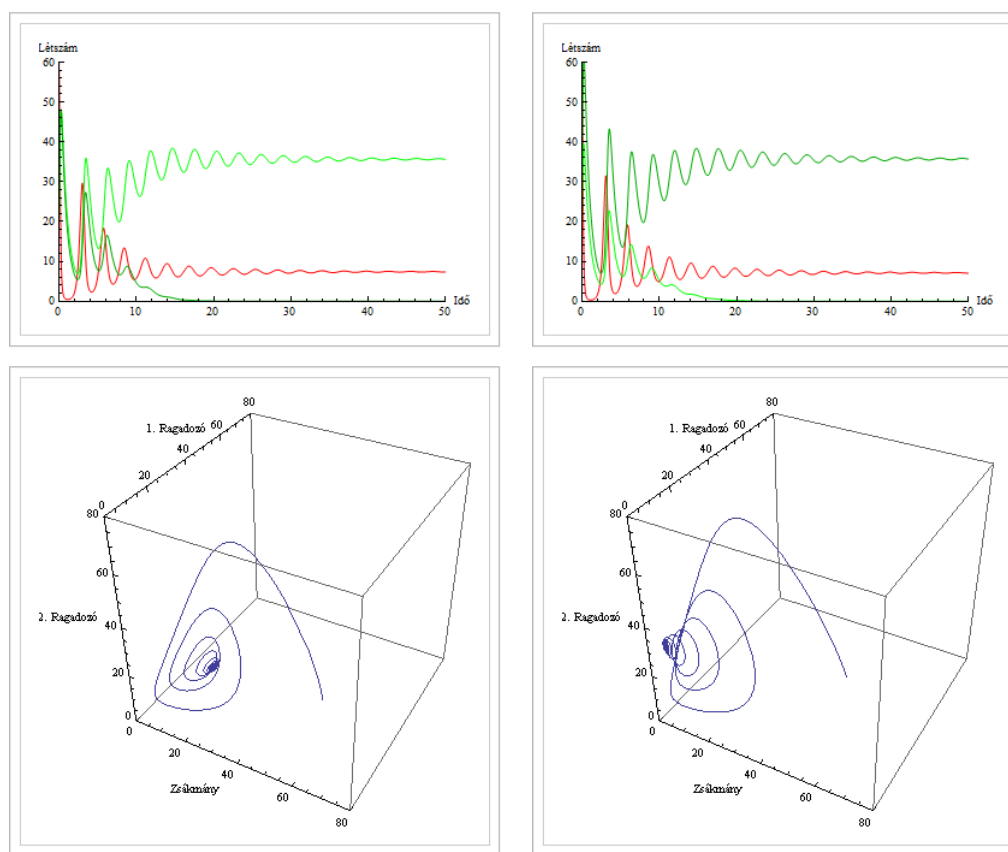
3.3 Megjegyzés. Az y_1 -re vonatkozó E_{10} egyensúlyi pont (24) stabilitási feltétele pontosan az y_2 növekménye az adott pontban. Szimmetriai okok miatt ugyan érvényes az y_2 egyensúlyi pontjának stabilitási feltételére. Tehát az egyik ragadozó akkor tud fennmaradni megfelelő kezdeti feltételek mellett, ha a másik ragadozó létszáma csökken.

A következőkben szimulációval is alátámasztjuk az eddigi eredményeket. Először a rendszer tetszőleges két dimenziós határának stabilitását vizsgáljuk meg a következő $r = 5, x_0 = 75, K = 100, a_{12} = 0.135, \gamma = 1, y_0 = 75$ paraméterek mellett. Mivel a két ragadozó szerepe felcserélhető ebben a modellben, így a szimuláció bármely $(x, y_1, 0)$ vagy $(x, 0, y_2)$ lapra érthető. A bal oldali ábrákon stabil a rendszer, ott $\epsilon = 0.135$, míg a jobb oldali ábrákon instabil a rendszer, ott $\epsilon = 0.001$.



A 2D-s rendszer viselkedése stabilitás és instabilitás esetén:
 pirossal jelölve az x zsákmány és világoszölddel az y ragadozó.

Most áttérünk a teljes 3D-s rendszer vizsgálatára. Megmutatjuk azt az állapotot, amikor mindkét egyensúlyi pont lokálisan stabil, így a kezdeti értékek határozzák meg, hogy melyik faj fog fennmaradni. A szimulációhoz használt paraméterek: $r = 5, x_0 = 60, a_{12} = 0.135, a_{13} = 0.135, \epsilon_1 = 0.135, \epsilon_2 = 0.14, \gamma_1 = 1, \gamma_2 = 1, x(0) = 60, y_1(0) = 20, a_{32} = 0.015, a_{23} = 0.01$. A bal oldali ábrákon látható, hogy y_1 fog fennmaradni, ekkor a kezdeti érték $y_2(0) = 20$ volt, míg a jobb oldali ábrákon $y_2(0) = 30$ volt:



A 3D-s rendszer viselkedése különböző kezdeti értékekre:

pirossal jelölve az x zsákmány faj, világoszölddel az y_1 első ragadozó, és sötétzölddel az y_2 második ragadozó.

3.1.5 Kitekintés

Érdekes kérdés lenne, hogy mi van akkor, ha $n > 2$ ragadozó van a rendszerben az hogyan változtatja a stabilitást. Ezen felül ki lehetne egészíteni a modellt intraspecifikus kompetícióval a ragadozó fajok esetében is.

Egy másik modellezési eszköz lehet a foltok bevezetése. Ennek akkor van jelentősége, ha betelepítéssel szeretnénk szabályozni a fajok létszámát. Az ökológiában, a hagyományos modellezési paradigmák szerint, sokszor térbeli állandóságot feltételeznek. Ez a modell szempontjából annyit tesz, hogy a távolságnak és a térbeli mozgásnak nincs jelentősége a rendszer vizsgálatakor, a fajokat csak úgynevezett foltokon képzeljük el [2], [3], [4], [5]. Ezek a foltok, vagy területek egymástól elkülönítve helyezkednek el és semmilyen információt nem tudnak egymásról a különböző területeken élők. A mozgást a foltok között diffúzióval írhatjuk le, amelyből két típust különböztetünk meg, az ön- és a kereszt-diffúziót. Először az elsővel foglalkozunk, amely egyben az egyszerűbb is számolás szempontjából. Amikor csak egy darab rendszerünk van, az olyan mintha a ragadozó-zsákmány modellünk egy folton helyezkedne el, ilyenkor eltekintünk a diffúziótól. Két folt esetén a kölcsönhatást az

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}(t, 1) &= f(x(t, 1), y(t, 1)) + \delta_0(x(t, 2) - x(t, 1)) \\ \dot{y}(t, 1) &= g(x(t, 1), y(t, 1)) + \delta_1(y(t, 2) - y(t, 1)) \\ \dot{x}(t, 2) &= f(x(t, 2), y(t, 2)) + \delta_0(x(t, 1) - x(t, 2)) \\ \dot{y}(t, 2) &= g(x(t, 2), y(t, 2)) + \delta_1(y(t, 1) - y(t, 2)) \end{aligned} \right\} \quad (26)$$

rendszer határozza meg, ahol f és g a két faj közötti kölcsönhatást jelöli. A foltok számát a változókon belüli diszkrét indexszel jelöljük, így könnyítve a meg az esetleges többfajú esetek bevezetésénél felmerülő újabb indexszelési problémák elkerülését. A $\delta_0 > 0$ és $\delta_1 > 0$ pedig a diffúziós együtthatók, amelyek a diffúzió sebességét határozzák meg. Ekkor a fajok egyszerűen csak a saját egyedeiket veszik számításba amikor egyik foltról "átköltöznek" a másikra, tehát életfeltételeik megítélését csakis a saját fajtájuk denzitásától teszik függővé. Fontos kiemelni,

hogy a fajoknak az egyes foltokon nincs semmilyen információja a másik folton élőkéről, csakis a jelenlegi helyzetük alapján döntenek. A diffúziót modellezhetjük keresztidiffúzió segítségével is, ami több szempontból is praktikusabb. Egyik, hogy ennek speciális esete az öndiffúzió, így nem veszítettünk semmit az öndiffúzió adta előnyökből, a másik pedig, hogy a modellt sokkal életszerűbbé teszi. Keresztidiffúzió esetén feltételezzük a fajok "intelligenciáját", tehát mozgásukat nem csak a saját fajtájuk befolyásolja, hanem figyelembe vesszük, hogy a másik faj milyen hatást gyakorol az ő megélhetésükre:

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}(t, 1) &= f(x(t, 1), y(t, 1)) + \delta_0(\rho_0(y(t, 2))x(t, 2) - \rho_0(y(t, 1))x(t, 1)) \\ \dot{y}(t, 1) &= g(x(t, 1), y(t, 1)) + \delta_1(\rho_1(x(t, 2))y(t, 2) - \rho_1(x(t, 1))y(t, 1)) \\ \dot{x}(t, 2) &= f(x(t, 2), y(t, 2)) + \delta_0(\rho_0(y(t, 1))x(t, 1) - \rho_0(y(t, 2))x(t, 2)) \\ \dot{y}(t, 2) &= g(x(t, 2), y(t, 2)) + \delta_1(\rho_1(x(t, 1))y(t, 1) - \rho_1(x(t, 2))y(t, 2)) \end{aligned} \right\}, \quad (27)$$

ahol $\rho_0 > 0$ monoton növény és $\rho_1 > 0$ monoton csökkenő függvényei a ragadozónak, illetve a zsákmánynak. Biológiaiilag ez azt jelenti, hogy a zsákmány szívesebben jön el egy olyan területről, ahol sok a ragadozó, míg a ragadozó szívesebben marad ott, ahol több zsákmány van. Több ragadozó esetén a $\rho_0(y_1(t, 2), \dots, y_n(t, 2))$ függvény adódik, amely többek között meghatározza a zsákmány mozgását a foltok között. Tegyük fel, hogy

$$a_{12} > a_{13} > \dots > a_{1(n+1)},$$

akkor értelemszerűen fel lehet tenni, hogy a zsákmány jobban tart attól a ragadozótól, amelyik többet vadászik belőle. A modellbeli jelöléseket alkalmazva ez annyit jelent, hogy

$$\rho_{0y_1}' > \rho_{0y_2}' > \dots > \rho_{0y_n}'.$$

3.2 Territoriális rendszer

3.2.1 A modell paramétereit és a használt egyszerűsítések

A modellben három faj kölcsönhatását fogjuk vizsgálni. Két ragadozó, melyek közül y_1 territóriumot védő, míg y_2 egy egyszerű "bolyongó" típus, és egy zsákmány faj, x , melyen az előző kettő osztozkodik. A modell paramétereit a következő táblázat foglalja össze:

Paraméterek	Jelentésük
x	zsákmány faj
y_1	'territoriális' ragadozó
y_2	'bolyongó' ragadozó
$r > 0$	Zsákmány faj belső növekedési rátája
$\gamma_1 > 0$ és $\gamma_2 > 0$	y_1 és y_2 halálozási rátája
F	az egész terület nagysága
$H(y_1)$	y_1 által őrzött terület
h	észlelési terület nagysága y_1 -nél és y_2 -nél
α	terület védelmére, fenntartására szánt idő aránya
$C_{defense}$	területfenntartás költsége
C_{hunt}	vadászatból származó energia
C_{fight}	harc költsége
C_{search}	keresés költsége
$T_{defense}$	területfenntartásra szánt átlagos idő
T_{hunt}	vadászatra szánt átlagos idő
T_{fight}	harcra szánt átlagos idő
T_{search}	keresésre szánt átlagos idő

Az y_1 ragadozó által őrzött terület nagyságát választhatjuk denzitás függőnek, tehát $H(y_1)$ -nek olyan monoton csökkenő függvénynek kellene lennie, amelyre teljesül:

$$\left. \begin{aligned} H(0) &= H_{max} \\ \lim_{y_1 \rightarrow \infty} H(y_1) &= 0 \\ H'(y_1) &< 0 \end{aligned} \right\},$$

ami egy szigmoid görbét határoz meg. Ha így definiálnánk a $H(y_1)$ függvényt, akkor nem szükséges belevinnünk a szomszéddal vett harcot. A létszámuk növekedése a területük csökkenésén keresztül hatna negatívan, nem pedig a szomszédokkal vett megnövekedett harcon keresztül. A következő táblázatban összefoglaljuk az általunk a modellben használt egyszerűsítő feltevéseket:

Egyszerűsítő feltevések	Biológiai magyarázatuk
$H(y_1) := H$ konstans	Ekkor a modellünk működéséhez fontos kikötés, hogy $y_1 H \ll F$. A territoriális ragadozó előnye ott jelenik meg, hogy a területén vadászik, viszont a bolyongó ragadozó nem képes vadászni egy territoriális területén, ott egyből harcolnak.
$c_{defense} = 0$	A ragadozó a terület védelmét egybe kötheti a vadászattal, így táplálékkeresés közben is végezheti ezt a feladatot, ezért annak külön költséget nem kell felszámolni.
$c_{search} = 0$	Mondhatjuk, hogy maga a táplálék keresésének költsége elenyésző a táplálék elejtésének költségéhez képest.
$\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma$	A két ragadozóra rezidensként és mutánsként tekintünk, így mindkettő ugyanahhoz a fajhoz tartozik, az egyetlen különbség, hogy a territoriális ragadozó egy új stratégiát alkalmaz, azaz területet tart fenn és véd.
Intraspecifikus kompetíció kizárása	A territoriális ragadozók a területüket elhatároló ún. "gyepű" miatt nem fognak egymással interakcióba lépni, így nem alakul ki közöttük harc. A bolyongó ragadozónak mivel nem kell megvédenie a területét, így ő sem fog harcolni más bolyongó ragadozókkal.

3.2.2 Aktivitások és a modell felépítése

A jelölésekkel kapcsolatos összefüggések:

- $\frac{H}{F}x$ - Ennyi zsákmány jut egyetlen territoriális ragadozó területére.
- $\frac{h}{F}x$ - Ennyi zsákmányt képes figyelembe venni, azaz ténylegesen ennyi áll a rendelkezésére y_1 -nek.

A következő táblázatokban összefoglalom a modellt meghatározó eseményeket:

Territoriális ragadozó			
Események	Valószínűség	Felhasznált idő	Energia
Járőrözés (α): területjelölés	1	$T_{defense}$	$C_{defense}$
Vadászat ($1 - \alpha$): sikertelen keresés	$1 - x\frac{h}{F} - y_2\frac{h}{F}$	T_{search}	C_{search}
Vadászat ($1 - \alpha$): sikeres keresés	$x\frac{h}{F}$	$T_{search} + T_{hunt}$	C_{hunt}
Vadászat ($1 - \alpha$): harc y_2 -vel	$y_2\frac{h}{F}$	$T_{search} + T_{fight}$	C_{fight}

(28)

A territoriális ragadozó aktivitásai amikor nem a terület fenntartásával foglalkozik a következők:

$$\begin{aligned}
 p_1(x, y_1, y_2) &= 1 - p_2 - p_3 \\
 p_2(x, y_1, y_2) &= x\frac{h}{F} \\
 p_3(x, y_1, y_2) &= y_2\frac{h}{F}
 \end{aligned}$$

A következő táblázat a bolyongó vagy más néven rezidens ragadozó aktivitásait foglalja össze:

Bolyongó ragadozó			
Események	Valószínűség	Felhasznált idő	Energia
Territóriumon ($y_1\frac{H}{F}$): harc	$\frac{h}{H}$	$T_{fight} + T_{search}$	C_{fight}
Territóriumon ($y_1\frac{H}{F}$): bolyong	$1 - \frac{h}{H}$	T_{search}	C_{search}
Semleges területen ($1 - y_1\frac{H}{F}$): sikertelen keresés	$1 - x\frac{h}{F}$	T_{search}	C_{search}
Semleges területen ($1 - y_1\frac{H}{F}$): sikeres keresés	$x\frac{h}{F}$	$T_{search} + T_{hunt}$	C_{hunt}

(29)

A bolyongó ragadozó aktivitásai amikor semleges területen van a következők:

$$\begin{aligned}
 q_1(x, y_1, y_2) &= 1 - x\frac{h}{F} \\
 q_2(x, y_1, y_2) &= x\frac{h}{F}
 \end{aligned}$$

Az i -dik cselekvés várható számát T idő alatt a

$$\frac{p_i(x, y)}{\sum_j T_j p_j(x, y)} T.$$

képletből kaphatunk meg, melynek részletes bizonyítása a [13] irodalomban található. Így az egy ragadozó-egy zsákmány rendszernél a következőt kapjuk (egység idő alatt):

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{p_1(x, y)}{\sum_j T_j p_j(x, y)} y \\ \dot{y} &= y \left(-\gamma + \frac{\sum_i c_i p_i(x, y)}{\sum_j T_j p_j(x, y)}\right) \end{aligned} \right\}, \quad (30)$$

ahol c_i az adott aktivitásból származó energia. Hasonló módon írtuk fel a két ragadozóból álló rendszert is, de már élve az egyszerűsítésekkel:

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - F_1(x, y_1, y_2)y_1 - F_2(x, y_1, y_2)y_2 \\ \dot{y}_1 &= y_1 c_{\text{hunt}} F_1(x, y_1, y_2) - \gamma y_1 - G_1(x, y_1, y_2)y_1 - c_{\text{fight}} G_2(x, y_1, y_2)y_1 \\ \dot{y}_2 &= y_2 c_{\text{hunt}} F_2(x, y_1, y_2) - \gamma y_2 - c_{\text{fight}} G_3(x, y_1, y_2)y_2 - G_4(x, y_1, y_2)y_2 \end{aligned} \right\}, \quad (31)$$

ahol

$$\left. \begin{aligned} F_1(x, y_1, y_2) &= \frac{(1-\alpha)x \frac{h}{F}}{\alpha T_{\text{defense}} + (1-\alpha) \left(y_2 \frac{h}{F} (T_{\text{search}} + T_{\text{fight}}) + x \frac{h}{F} (T_{\text{search}} + T_{\text{hunt}}) + (1-x \frac{h}{F} - y_2 \frac{h}{F}) T_{\text{search}} \right)} \\ F_2(x, y_1, y_2) &= \frac{\left(1 - \frac{y_1 H}{F}\right) x \frac{h}{F}}{\frac{y_1 H}{F} \left((T_{\text{fight}} + T_{\text{search}}) \frac{h}{H} + T_{\text{search}} \left(1 - \frac{h}{H}\right) \right) + \left(1 - \frac{y_1 H}{F}\right) \left((1-x \frac{h}{F}) T_{\text{search}} + x \frac{h}{F} (T_{\text{search}} + T_{\text{hunt}}) \right)} \\ G_1(x, y_1, y_2) &= 0 \\ G_2(x, y_1, y_2) &= \frac{(1-\alpha)y_2 \frac{h}{F}}{\alpha T_{\text{defense}} + (1-\alpha) \left(y_2 \frac{h}{F} (T_{\text{search}} + T_{\text{fight}}) + x \frac{h}{F} (T_{\text{search}} + T_{\text{hunt}}) + (1-x \frac{h}{F} - y_2 \frac{h}{F}) T_{\text{search}} \right)} \\ G_3(x, y_1, y_2) &= \frac{\frac{y_1 h}{F}}{\frac{y_1 H}{F} \left((T_{\text{fight}} + T_{\text{search}}) \frac{h}{H} + T_{\text{search}} \left(1 - \frac{h}{H}\right) \right) + \left(1 - \frac{y_1 H}{F}\right) \left((1-x \frac{h}{F}) T_{\text{search}} + x \frac{h}{F} (T_{\text{search}} + T_{\text{hunt}}) \right)} \\ G_4(x, y_1, y_2) &= 0 \end{aligned} \right\}. \quad (32)$$

3.2.3 Az egyensúlyi helyzetek

Az egyensúlyi pontok meghatározásához szükséges

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= 0 \\ \dot{y}_1 &= 0 \\ \dot{y}_2 &= 0 \end{aligned} \right\}, \quad (33)$$

rendszer megoldása nélkül is látható, hogy az

$$E_{00}(0, 0, 0), E_0(K, 0, 0)$$

pontok megoldásai lesznek az egyenletrendszernek. Megvizsgálva a Jacobi mátrix értékeit az adott pontokban, könnyen megállapíthatjuk a stabilitást, vagy annak feltételét:

$$J|_{E_{00}} = \begin{pmatrix} r & 0 & 0 \\ 0 & -\gamma & 0 \\ 0 & 0 & -\gamma \end{pmatrix},$$

$$J|_{E_0} = \begin{pmatrix} -r & -\frac{hK(\alpha-1)}{(\alpha-1)(hKT_{hunt}+FT_{search})-F\alpha T_{defense}} & -\frac{hK}{hKT_{hunt}+FT_{search}} \\ 0 & \frac{hK(1-\alpha)c_{hunt}}{(1-\alpha)(hKT_{hunt}+FT_{search})+F\alpha T_{defense}} - \gamma & 0 \\ 0 & 0 & \frac{hKc_{hunt} - \gamma(hKT_{hunt}+FT_{search})}{hKT_{hunt}+FT_{search}} \end{pmatrix}.$$

Így az E_{00} egyensúlyi pont instabil nyereg lesz, az E_0 pont pedig a következő feltételek mellett lesz globálisan aszimptotikusan stabil:

$$\left. \begin{aligned} \frac{hK(1-\alpha)c_{hunt}}{(1-\alpha)(hKT_{hunt}+FT_{search})+F\alpha T_{defense}} &< \gamma \\ hKc_{hunt} - \gamma(hKT_{hunt}+FT_{search}) &< 0 \end{aligned} \right\}. \quad (34)$$

A tartomány lapjain fekvő $E_{10}(\tilde{x}, \tilde{y}_1, 0)$ és $E_{01}(\hat{x}, 0, \hat{y}_2)$ egyensúlyi pontok vizsgálata helyett, megmutatjuk, hogy a megfelelő helyettesítéssel visszavezethetők a (2.3) alfejezetben vizsgált Holling

típusú funkcionális válasszal felírt egyenletrendszerre: a territoriális ragadozónál alkalmazva az

$$\begin{aligned} \frac{1}{F((1-\alpha)T_{search} + \alpha T_{defense})} &= m \\ \frac{T_{hunt}}{h(1-\alpha)T_{hunt}} &= a_1 \end{aligned} \quad (35)$$

majd a bolyongó ragadozónál az

$$\begin{aligned} \frac{1}{FT_{search}} &= m \\ \frac{T_{hunt}}{hT_{hunt}} &= a_2 \end{aligned} \quad (36)$$

helyettesítéseket, ahol $m > 0$ a ragadozási ráta, és $a_1, a_2 > 0$ a két ragadozó félszaturációs állandója. Így a 2D-s alrendszerekben a (2.3) alfejezetben ismertetett eredmények továbbra is érvényesek.

A belső egyensúlyi pont létezéséhez érdemes néhány behelyettesítést elvégezni, hogy egy jobban átlátható rendszerhez jussunk. Alkalmazva a következő behelyettesítéseket:

$$\begin{aligned} a_1 &= h(1-\alpha) \\ a_2 &= F(\alpha T_{defense} + (1-\alpha)T_{search}) \\ a_3 &= T_{hunt}h(1-\alpha) \\ a_4 &= T_{fight}h(1-\alpha) \\ b_1 &= hF \\ b_2 &= hH \\ b_3 &= F^2T_{search} \\ b_4 &= hFT_{hunt} \\ b_5 &= hFT_{fight} \\ b_6 &= hHT_{hunt}, \end{aligned}$$

kapjuk a következő egyenletrendszer, melyben az új paramétereket a változók együttthatói szerint választottuk meg:

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &:= x \left(r - \frac{rx}{K} - \frac{a_1 y_1}{a_2 + a_3 x + a_4 y_2} - \frac{b_1 y_2 - b_2 y_1 y_2}{b_3 + b_4 x + b_5 y_1 - b_6 x y_1} \right) \\ \dot{y}_1 &:= y_1 \left(\frac{a_1 (x c_{hunt} - y_2 c_{fight})}{a_2 + a_3 x + a_4 y_2} - \gamma \right) \\ \dot{y}_2 &:= y_2 \left(\frac{c_{hunt} (b_1 x - b_2 x y_1) - b_1 y_1 c_{fight}}{b_3 + b_4 x + b_5 y_1 - b_6 x y_1} - \gamma \right) \end{aligned} \right\},$$

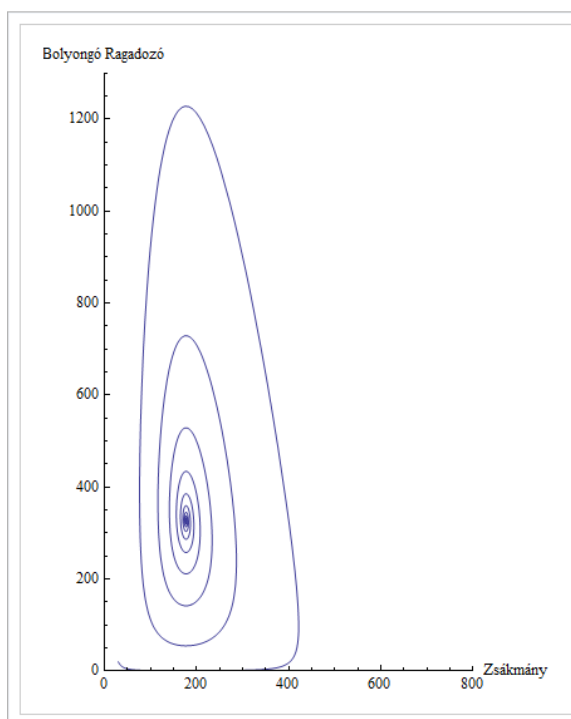
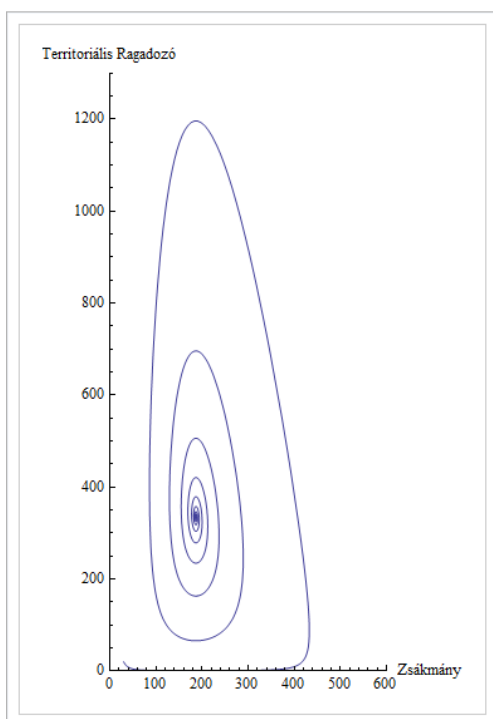
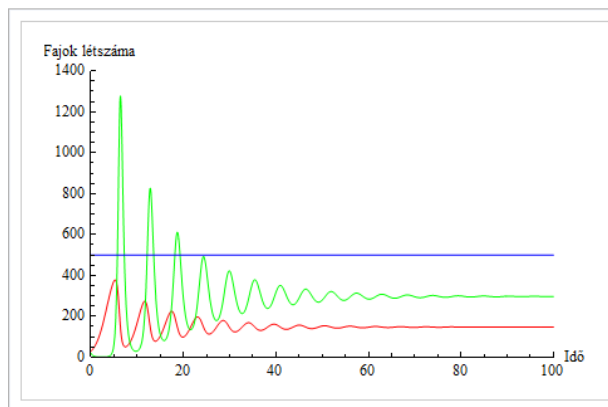
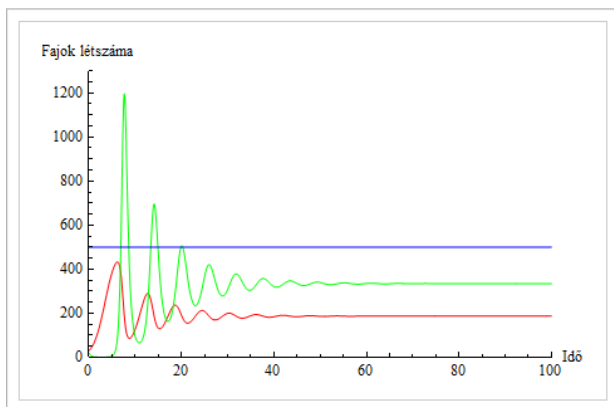
így a második és harmadik egyenletből ki tudjuk fejezni az y_1 és y_2 változókat az x segítségével, ami a következőképpen fog kinézni:

$$\left. \begin{aligned} y_1 &:= f_1(x) = \frac{b_1 x c_{hunt} - b_3 \gamma - b_4 \gamma x}{b_1 c_{fight} + b_2 x c_{hunt} + b_5 \gamma - b_6 \gamma x} \\ y_2 &:= f_2(x) = \frac{a_1 x c_{hunt} - a_2 \gamma - a_3 \gamma x}{a_1 c_{fight} + a_4 \gamma} \end{aligned} \right\},$$

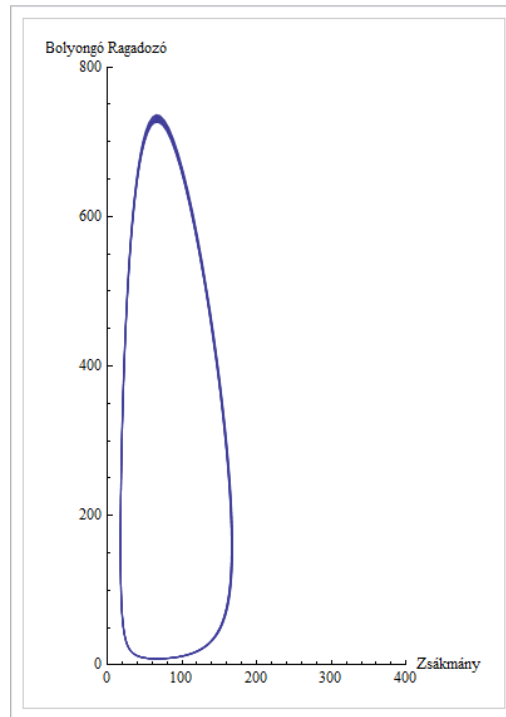
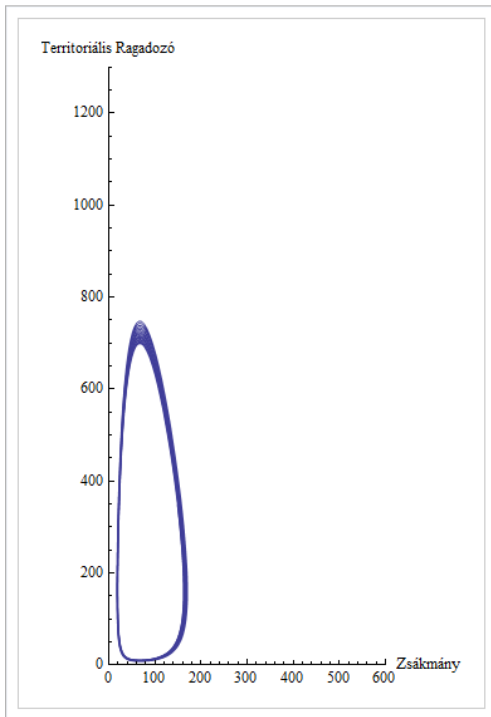
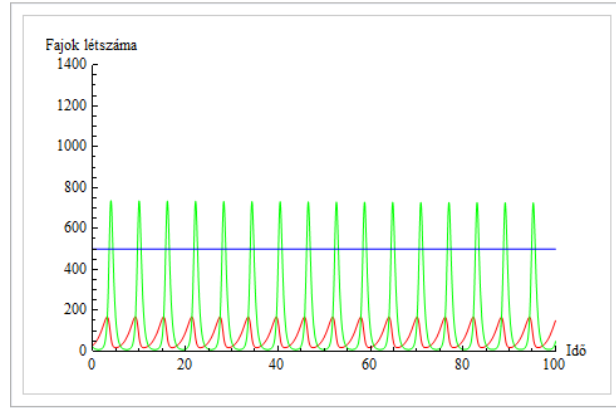
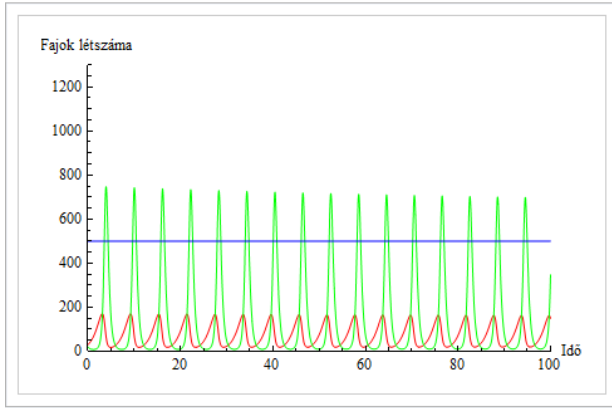
majd ezeket visszahelyettesítve az első egyenletbe, kapunk egy egyváltozós függvényt, melynek gyökei adják az egyensúlyi helyzeteket. A triviális nulla gyöktől eltekintve, egy negyedfokú polinomra redukálható az egyenlet. Ennek a polinomnak a pozitív gyökei adják a belső egyensúlyi pontokat. A szimulációk során több paraméter változtatása mellett is csak egy pozitív gyöke volt a polinomnak, és mint azt látni lehet a következő fejezetben, hasonlóan a Lotka-Volterra rendszerhez, itt sem érhető el, a belső egyensúlyi pont stabilitása. A lapokon megjelenő oszcillációval és a teljes rendszer globális viselkedésével kapcsolatban a következő fejezetben foglaljuk össze a szimulációs eredményeket.

3.2.4 Szimulációs eredmények a territoriális modellnél

A következő ábrákon látható a lapokon való viselkedése a rendszernek. Bal oldalon a territoriális, míg a jobb oldalon a bolyongó ragadozó látható stabilitás esetén a következő paraméterértékek mellett: $r = 0.8$, $\alpha = 0.262$, $c_{hunt} = 10$, $T_{defense} = 0.59$, $T_{search} = 0.79$, $T_{hunt} = 0.598$, $h = 1.8$, $\gamma = 2.8$, $K = 500$, $x(0) = 30$, $y_1(0) = 20$.



A 2D-s rendszer viselkedése stabilitás ($F = 1000$) esetén:
 pirossal jelölve az x zsákmány és világoszölddel bal oldalon a territoriális,
 jobb oldalon pedig a bolyongó ragadozó.

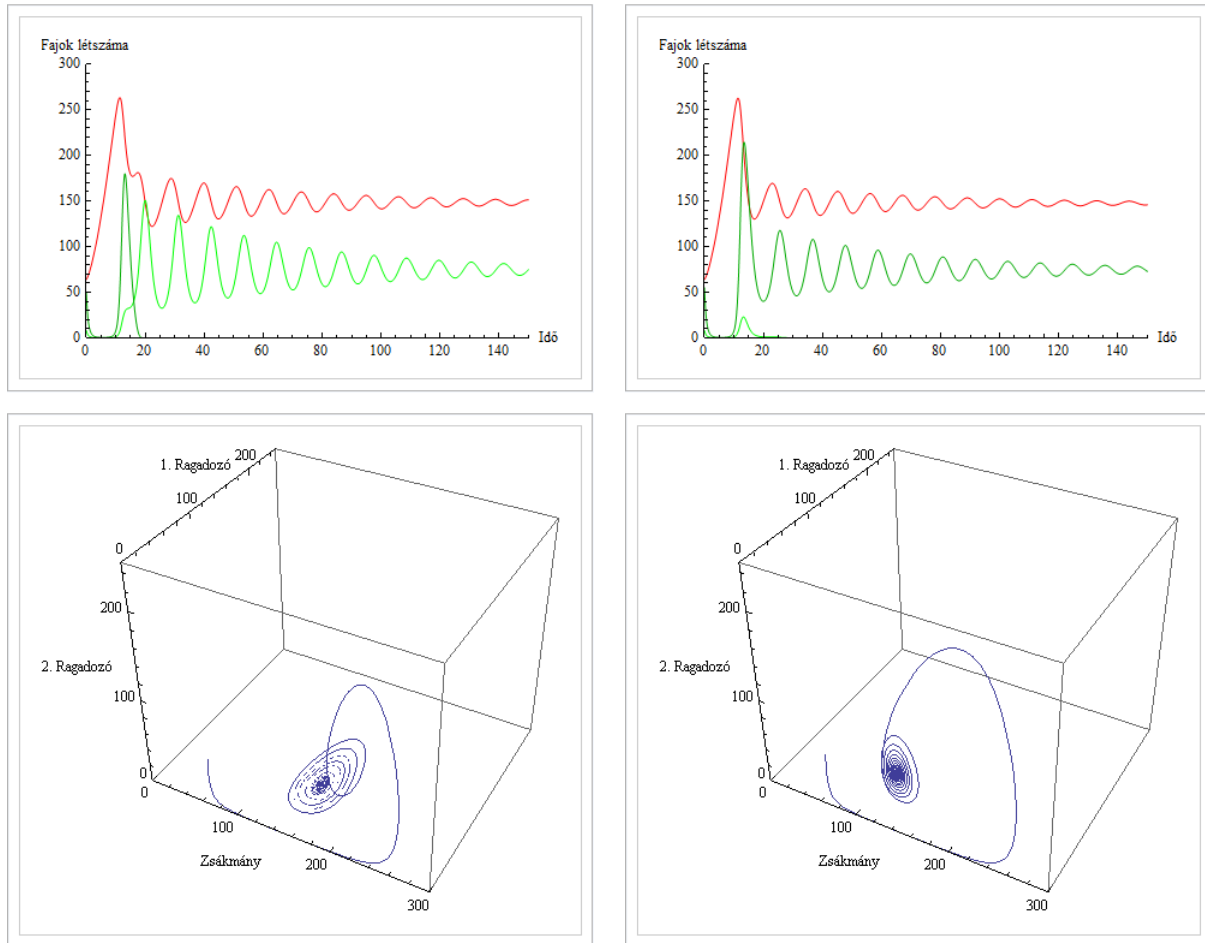


A 2D-s rendszer viselkedése oszcilláció esetén:

pirossal jelölve az x zsákmány és világoszölddel bal oldalon a területiális ($F = 360$),
jobb oldalon pedig a bolyongó ragadozó ($F = 450$).

A következőkben megmutatjuk a teljes rendszer globális viselkedését a következő paraméterértékek mellett: $r = 0.2$, $x(0) = 64$, $\alpha = 0.262$, $c_{hunt} = 10$, $c_{fight} = 0.7$, $T_{defense} = 0.01$, $T_{search} = 0.79$,

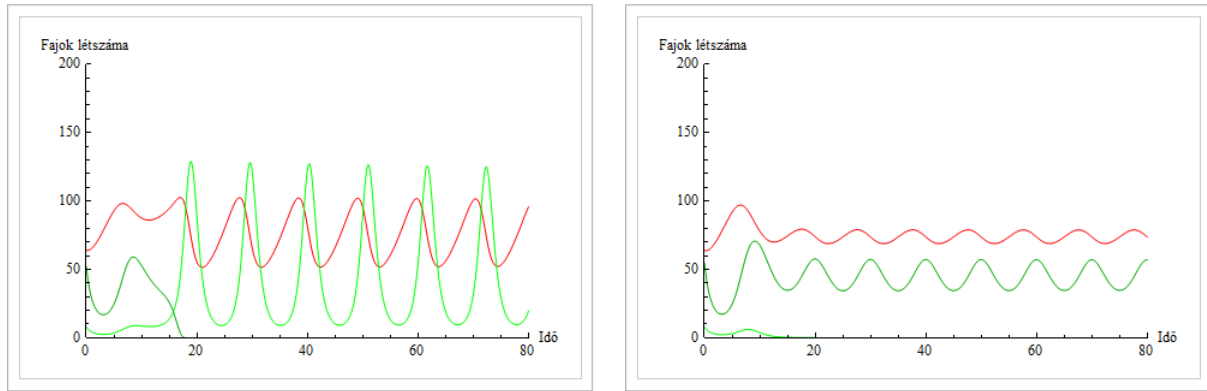
$T_{hunt} = 0.598, T_{fight} = 0.598, H = 10, h = 1.8, \gamma = 2.8, y_1(0) = 8, K = 500.$



A 3D-s rendszer viselkedése oszcilláció nélkül ($F = 1000$):

bal oldalon a territoriális marad fenn ($y_2(0) = 50$),

jobb oldalon pedig a bolyongó ragadozó marad fenn ($y_2(0) = 55$).



A 3D-s rendszer viselkedése oszcilláció esetén ($F = 500$):

bal oldalon a territoriális marad fenn ($y_2(0) = 50$),

jobb oldalon pedig a bolyongó ragadozó marad fenn ($y_2(0) = 55$).

4 Összefoglalás

A szimulációs vizsgálatokból az látható, hogy a tartomány határain ($(x, y_1, 0)$ és $(x, 0, y_2)$ lapokon) az oszcillációtól eltekintve, a territoriális rendszer globális viselkedése a vizsgált paraméterek esetén megegyezik a Lotka-Volterra rendszerrel tapasztaltakkal. Azonban itt a két ragadozó szerepe nem volt felcserélhető, a territoriális ragadozó a bolyongó ragadozó létszámához képest sokkal kisebb kezdeti értékek esetén is képes elnyomni a bolyongó ragadozót. Összefoglalva a két rendszer eredményeit, a következőket mondhatjuk el:

- A tartomány határai:
 - A Lotka-Volterra rendszerrel kaptunk feltételt a stabilitásra.
 - A territoriális modellnél a két ragadozó szerepe nem szimmetrikus, mégis mind a kettőt visszavezettük egy ismert rendszerre, melyre a stabilitási feltételek adottak voltak.
- Belső egyensúly és annak stabilitása:

- A Lotka-Volterra rendszerenél egyértelműen volt belső egyensúlyi pont, viszont bizonyítottan instabil, tehát ebben a modellben a két ragadozó nem képes együtt élni.
- A territoriális modellnél a rendszer nemlinearitása miatt szimulációkat alkalmazva, látható volt, hogy a vizsgált paraméterérték tartományokban legfeljebb egy darab belső egyensúlyi pont alakult ki. Ennek stabilitását megint csak szimulációkkal vizsgálva kaptuk, hogy a belső egyensúlyi pont instabil, tehát a két ragadozó együttélése itt sem lehetséges.
- Képes-e leváltani a mutáns y_1 ragadozó a rezidens y_2 -t, vagy fordítva:
 - A Lotka-Volterra rendszerenél kapott bifurkációs ábrán látszódik, hogy a rendszernek 4 állapota lehetséges. Ezek közül az egyik, amikor mindkét ragadozó egyensúlyi állapota a tartomány határain lokálisan stabil, ekkor a kezdeti feltételtől függően fog az egyik ragadozó fennmaradni, míg a másik kihal.
 - A territoriális modellnél szimulációkkal sikerült igazolni, hogy bizonyos paramétertartományban, a két ragadozó egyensúlyi állapota a tartomány határain - hasonlóan a Lotka-Volterra rendszerhez - stabilisak, így a kezdeti feltétel dönti el, melyik egyensúlyi állapotba kerül a rendszer.

Irodalomjegyzék

- [1] MIKLÓS FARKAS: *Dynamical Models in Biology*, Academic Press (2001).
- [2] M. FARKAS: *Two ways of modelling cross-diffusion*, NONLINEAR ANALYSIS, THEORY, METHODS AND APPLICATIONS, **30** 2 (1997), 1225–1233.
- [3] SHABAN ALY, M. FARKAS: *Bifurcations in a predator-prey model in a patchy environment with diffusion*, NONLINEAR ANALYSIS: REAL WORLD APPLICATIONS, **5** (2004), 519–526.
- [4] SHABAN ALY, M. FARKAS: *Competition in patchy environment with cross diffusion*, NONLINEAR ANALYSIS: REAL WORLD APPLICATIONS, **5** (2004), 589–595.
- [5] SHABAN ALY, M. FARKAS: *Bifurcation in a predator-prey model with cross diffusion*, ANNALES UNIV. SCI. BUDAPEST, **47** (2004), 35–46.
- [6] A. M. TURING: *The Chemical Basis of Morphogenesis*, PHIL. TRANS. R. SOC. LOND. B, **641** (1952), 37–72.
- [7] JEFFRIES, C., KLEE, V., VAN DEN DRIESSCHE, P. *Qualitative Stability of Linear Systems*, LIN. ALG. AND ITS APPL. **87** (1987), 1–48.
- [8] KISS, K., KOVÁCS, S.: *Qualitative behaviour of n-dimensional ratio-dependent predator-prey systems*, APPLIED MATHEMATICS AND COMPUTATION, **199**(2) (2008), 535–546.
- [9] KISS, K.: *On the stability of competitive predator–prey models*, DOCTOR DIPLOMA OF BUDAPEST UNIVERSITY OF TECHNOLOGY AND ECONOMICS, BUDAPEST 1993. IN HUNGARIAN.

- [10] LOTKA, A. J.: *Elements of Physical Biology*, BALTIMORE, MARYLAND: WILLIAMS AND WILKINS, 1924. REPRINTED AS *ELEMENTS OF MATHEMATICAL BIOLOGY*, NEW YORK: DOVER, 1956.
- [11] VOLTERRA, V.: *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, PARIS: GAUTHIER-VILLARS 1931.
- [12] MURRAY, J. D.: *Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition*, MODELS FOR INTERACTION POPULATIONS, 79–83
- [13] GARAY, J., MÓRI, T. F.: *When is predator's opportunism remunerative?*, COMMUNITY ECOLOGY, **11**(2) (2010), 160–170
- [14] CRESSMAN, R., GARAY, J.: *Evolutionary stability in Lotka-Volterra systems*, JOURNAL OF THEORETICAL BIOLOGY, **222** (2003), 233–245

Nyilatkozat

Név: Papp Artúr

ELTE Természettudományi Kar, szak: Alkalmazott Matematikus

Neptun kód: WAU3L2

Szakdolgozat címe:Ragadozó-zsákmány rendszerek stabilitásvizsgálata territoriális viselkedés esetén

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

Budapest, 2014