

УСТОЙЧИВОСТЬ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ТИПА «ХИЩНИК-ЖЕРТВА»

Аннотация. Рассматриваются математические модели типа «хищник-жертва». Приводятся примеры исследования нелинейных динамических моделей на устойчивость по части переменных.

Ключевые слова: система обыкновенных дифференциальных уравнений, асимптотическая устойчивость по части переменных, модель «хищник-жертва».

Abstract. The article considers mathematical models of “predator-prey” type and introduces the examples of examination of nonlinear dynamic models for variables stability.

Key words: system of ordinary differential equations, asymptotic stability of variables, «predator-prey» model type.

Введение

Исследование математических моделей экологических сообществ необходимо для изучения устойчивости, стабильности экосистем, так как только устойчивые экосистемы могут существовать достаточно долго. С проблемой устойчивости связаны вопросы эксплуатации природных популяций и сообществ, оценки пределов загрязнения среды, прогноз последствий осуществления тех или иных природно-хозяйственных мероприятий.

В математической экологии и биофизике получила признание классическая модель Лотки – Вольтерра – модель взаимодействия изолированных популяций, например, хищника и жертвы в классе обыкновенных дифференциальных уравнений, а также обобщение данной модели на случай N видов [1]. В работе [2] предлагается термодинамическая модель многовидового сообщества, анализ устойчивости сообщества проводится на основе изменения энтропии в системе. В работе [3] рассмотрен широкий класс моделей экологических систем, особое внимание уделено определениям и методам анализа устойчивости в рамках математических моделей изучаемых экосистем.

Возможность адаптации экосистемы к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды связана с вопросом о существовании устойчивых режимов функционирования биологических сообществ. Простейшие математические модели взаимодействия популяций типа «хищник-жертва», учитывающие лишь локальную кинетику, демонстрируют колебания численности и неустойчивые режимы. На примере взаимодействия двух популяций этот вопрос изучался во многих работах [4–7]. Введение в модели дополнительных регуляторных механизмов, например самоограничение в каждой популяции, повышают их устойчивость по отношению к внешним воздействиям. Особенно мощное стабилизирующее влияние оказывает неоднородность среды обитания [8]. Учет в моделях пространственных процессов не только приближает описание к реальности, но и может обеспечить устойчивую динамику численности в системе «хищник-жертва».

Настоящая работа посвящена изучению процессов изменения структуры взаимодействующих сообществ в экологии, описываемых нелинейными

обыкновенными дифференциальными уравнениями. Для исследования одной из основных задач системной динамики – оценки устойчивости систем – применяется метод сравнения Е. В. Воскресенского [9].

1. Постановка задачи

Рассматривается система двух нелинейных дифференциальных уравнений вольтерровского типа [10]:

$$\begin{cases} \frac{dz_1}{dt} = z_1 \left(r \left(1 - \frac{z_1}{K} \right) - \frac{z_2}{z_1 + p} \right) - H, \\ \frac{dz_2}{dt} = z_2 \left(-d + \frac{kz_1}{z_1 + p} \right), \end{cases} \quad (1)$$

где z_1, z_2 – численность популяций жертвы и хищника соответственно.

Если популяция хищников отсутствует, то размер популяции жертв растет со скоростью r . Здесь $k > 0$ – удельный коэффициент рождаемости «жертвы»; $p > 0$ – эффективный коэффициент популяционного роста численности популяций (выражает влияние на скорости роста–гибели каждой популяции при наличии другой популяции); $d > 0$ – скорость естественной гибели популяции хищников в единицу времени в расчете на одного хищника в отсутствие жертв, емкость среды ограничена величиной K , и безграничный рост жертв в отсутствие хищника невозможен. Эта величина, называемая емкостью популяции, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, многими факторами, которые могут быть различными для разных видов. Таким образом, емкость экологической ниши представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания; H – константа – верхний порог численности популяций жертв;

$g(z_1) = r \left(1 - \frac{z_1}{K} \right)$ – удельная скорость роста популяции жертв в отсутствие популяции хищника, причем $g(z_1) \geq 0$ – непрерывна и убывает по z_1

$\varpi(z_1) = \frac{z_1}{z_1 + p} > 0$, $\left(\frac{z_1}{z_1 + p} \right)' > 0$ – функция взаимодействия видов.

Положение равновесия (z_1^*, z_2^*) системы (1) имеет вид

$$z_1^* = \varpi^{-1} \left(\frac{d}{k} \right), \quad z_2^* = \frac{d}{k} \left(z_1^* g(z_1^*) - H \right),$$

где $z_1^* g(z_1^*) > H$.

Чтобы исследовать на устойчивость состояние равновесия (z_1^*, z_2^*) системы (1), положим $z_i = x_i + z_i^*$ ($i = 1, 2$). Тогда вопрос об устойчивости точки равновесия $z^* = (z_1^*, z_2^*)$ системы (1) сведется к вопросу об устойчивости ну-

левого решения $x^* = (0, 0)$ соответствующей системы уравнений для $z = (z_1, z_2)$. Эта система будет иметь вид

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r\alpha_1 - \frac{r}{K}\alpha_1^2 - \frac{\alpha_1\alpha_2}{\alpha_1 + p} - H, \\ \frac{dx_2}{dt} = -d\alpha_2 + \frac{k\alpha_1\alpha_2}{\alpha_1 + p}, \end{cases} \quad (2)$$

где $\alpha_1 = x_1 + z_1^*$, $\alpha_2 = x_2 + z_2^*$.

Для применения метода сравнения Е. В. Воскресенского запишем систему (2) в матричной форме:

$$\dot{x} = A(t)x + f(t, x); \quad (3)$$

где

$$X = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}; \quad A(t) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}; \quad f(t, x) = \begin{pmatrix} f_1(t, x) \\ f_2(t, x) \end{pmatrix};$$

$$f_1(t, x) = rz_1^* - \frac{r\alpha_1^2}{K} - \frac{r\alpha_1\alpha_2}{\alpha_1 + p} - H, \quad f_2(t, x) = -dz_2^* + \frac{k\alpha_1\alpha_2}{\alpha_1 + p}.$$

Решение $x(t; t_0, x_0)$ уравнения (3) существует для всех начальных условий $(t_0, x_0) \in T \times R^n$ и $t \in T$, $T = [0, +\infty)$. Предполагается также, что уравнение (3) имеет нулевое решение, которое является единственным состоянием равновесия экосистемы, описываемой дифференциальным уравнением (2). Все результаты сформулируем относительно этого решения при $\bar{M}_0 = N$.

Пусть первое линейное приближение системы (3) имеет вид

$$\dot{y} = A(t)y. \quad (4)$$

Рассмотрим множества $N_0 \subseteq M \subseteq M_0 \subseteq \bar{M}_0 \subseteq N$, где $N = \{1, 2, \dots, n\}$; подмножества N_0 , M , $\bar{M}_0$ и M_0 определяются следующими условиями:

1. $|f_j(t, x_j, \dots, x_n)| \leq \lambda_j(t, |x_{j_1}|, \dots, |x_{j_q}|)$, $\forall j \in N$, $\{j_1, \dots, j_q\} \in M_0$;
 $\lambda_j : [T, +\infty) \times R_+^q \rightarrow R_+^1$, $R_+^1 = [0, +\infty)$, $\lambda_j \in C([T, +\infty) \times R_+^q)$, $\lambda_j(t, r_1, \dots, r_i, \dots, r) \leq \lambda_j(t, \bar{r}_1, \dots, \bar{r}_i, \dots, \bar{r}_q)$, $r_i \leq \bar{r}_i, i = \overline{1, q}$ при всех $t \in [T, +\infty)$.
2. $R_0 = \{x : x \in R^n, x = colon(x_1, \dots, x_n), x_j = 0, j \neq \bar{M}_0\}$.
3. Фундаментальная матрица $Y(t) = (y_{ij}(t))$, $i, j = \overline{1, n}$, нормирована в точке $t_0 \in [T_0, +\infty)$, $T_0 \geq T$, $Y^{-1}(t) = (y^{ji}(t))$, $i, j = \overline{1, n}$.
4. Эталонные функции сравнения $\mu_i : [T, +\infty) \rightarrow R_+^1$, $m_i : [T, +\infty) \rightarrow R_+^1$ удовлетворяют неравенствам $\mu_i \geq \max_{j \in N_0} |y_{ij}(t)|$, $T_0 \leq t_0 \leq t < +\infty$, $i \in M_0$, если

$N_0 \neq 0$; если $N_0 = 0$, то $\mu_i \geq 0$; $m_i(t) \geq \max \left\{ \max_{j \in M_0} |y_{ij}|, \mu_i(t) \right\}$, $T_0 \leq t < +\infty$,
 $i \in M_0$.

5. Пусть

$$J_i(t, \varphi) = \int_{t_0}^t \sum_{\substack{j \in M \\ k \in B}} y_{ik}(t) y^{jk}(s) f_j(s, \varphi(s)) ds - \\ - \int_t^{+\infty} \sum_{\substack{j \in N \\ k \in M}} y_{ik}(t) y^{jk}(s) f_j(s, \varphi(s)) ds,$$

$B = N \setminus M$, $J_i(t, \varphi)$ существует $\forall i \in N$, $c \in \mathbb{R}_+^1$ и $J_i(t, \varphi) = o(\mu_i(t))$ при $t \rightarrow +\infty$ и всех $i \in M_0$. Несобственные интегралы сходятся равномерно по t на любом компакте из $[T; +\infty)$.

6. Все решения уравнения $\frac{dz}{dt} = \sum_{k, j \in N} |y^{jk}(t)| \lambda_j(t, zm(t))$ определены на

компакте $[T, +\infty]$.

Тогда справедлива следующая теорема.

Теорема 1. Пусть уравнения (3) и (4) асимптотически эквивалентны по Брауеру, условие (5) имеет место равномерно относительно $0 < c < +\infty$ при $t \rightarrow +\infty$ и $J_i(t, c)/\mu_i(t) \rightarrow 0$ равномерно по t при $c \rightarrow 0$, $\mu_i(t) \rightarrow 0$, $\forall t \in [T, +\infty)$, $\forall i \in M_0$. Тогда для того чтобы тривиальное решение уравнения (3) было устойчиво (асимптотически устойчиво) по части переменных, необходимо и достаточно, чтобы уравнение (4) было устойчиво (асимптотически устойчиво) по той же части переменных.

Доказательство теоремы вытекает из доказательства теоремы 5 [11].

Аналогичный подход применим для систем дифференциальных уравнений (модель Лотки – Вольтерра), описывающих динамику взаимодействующих сообществ [12]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - a_1 xy - \varpi_1 xz, \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{L} \right) - a_2 xy - \frac{\varpi_2 yz}{m+y}, \\ \frac{dz}{dt} = b_1 \varpi_1 xz + b_2 \varpi_2 \frac{yz}{m+y} - cz. \end{cases} \quad (5)$$

где x, y, z – плотности популяций двух жертв и хищника, предполагается, что все параметры постоянны и неотрицательны; r и s – темпы роста двух видов жертв соответственно; K – емкость среды; L – нижняя критическая численность; c – скорость естественной гибели популяции хищников в единицу

времени в расчете на одного хищника в отсутствие жертв; a_1 и a_2 – эффективные коэффициенты популяционного роста численности двух видов жертв соответственно; ϖ_1, ϖ_2 – коэффициенты роста численности хищника за счет потребления жертв; b_1, b_2 – коэффициенты естественной смертности хищника, связанные с темпами роста популяции жертв.

2. Численные результаты

Для численной реализации выберем систему (1) с параметрами: $r = 2$, $K = 50$, $H = 10$, $p = 40$, $d = 3$, $k = 6$:

$$\begin{cases} \frac{dz_1}{dt} = z_1 \left(2 \left[1 - \frac{z_1}{50} \right] - \frac{z_2}{z_1 + 40} \right) - 10, \\ \frac{dz_2}{dt} = z_2 \left[-3 + \frac{6z_1}{z_1 + 40} \right]. \end{cases} \quad (6)$$

Точка (40; 12) – положение равновесия системы (6).

Сделаем замену переменных $z_1 = x_1 + 40$, $z_2 = x_2 + 12$ и перейдем к исследованию нулевого решения системы:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = (x_1 + 40) \left(2 \left(1 - \frac{x_1 + 40}{50} \right) - \frac{x_2 + 12}{x_1 + 80} \right) - 10, \\ \frac{dx_2}{dt} = (x_2 + 12) \left(-3 + \frac{6(x_1 + 40)}{x_1 + 80} \right), \end{cases} \quad (7)$$

или

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = 2x_1 + 70 - \frac{(x_1 + 40)(x_1 + 40)}{50} - \frac{(x_1 + 40)(x_2 + 12)}{x_1 + 80}, \\ \frac{dx_2}{dt} = -3x_2 - 36 + \frac{6(x_1 + 40)(x_2 + 12)}{x_1 + 80}. \end{cases}$$

Соответствующая система первого линейного приближения имеет вид

$$\begin{cases} \frac{dy_1}{dt} = 2y_1, \\ \frac{dy_2}{dt} = -3y_2. \end{cases} \quad (8)$$

Фундаментальная матрица системы (8) и обратная к ней имеют вид

$$Y(t) = \begin{pmatrix} 2e^{2t} & 0 \\ 0 & -3e^{-3t} \end{pmatrix}; \quad Y^{-1}(s) = \begin{pmatrix} 0,5e^{-2s} & 0 \\ 0 & -\frac{1}{3}e^{3s} \end{pmatrix}.$$

Множество $N = \{1, 2\}$, $\bar{M}_0 = N$, тогда справедливы оценки компонент вектор-функций $f(t, x)$:

$$|f_1(t, x)| \leq \left| 70 - \frac{(x_1 + 40)(x_1 + 40)}{50} - \frac{(x_1 + 40)(x_2 + 12)}{x_1 + 80} \right| \leq 82 + |x_2| = \lambda_1(|x_2|)$$

при $40 < x_1 < 40 + 50\sqrt{3}$;

$$|f_2(t, x)| \leq \left| -36 + \frac{6(x_1 + 40)(x_2 + 12)}{x_1 + 80} \right| \leq |x_2|^2 = \lambda_2(|x_2|)$$

при $x_1 > 0$, $|x_2| \geq 3 + 3\sqrt{5}$, поэтому $M_0 = \{2\}$, $M = M_0$, $B = N - M = \{0\}$.

Эталонные функции сравнения имеют следующий вид:

$$\mu_1(t) = \max_{j \in N_0} \{|y_{11}(t), y_{12}(t)|\} = 2e^{2t}, \quad \mu_2(t) = \max_{j \in N_0} \{|y_{21}(t), y_{22}(t)|\} = 3e^{-3t};$$

$$m_1(t) = \max \left\{ \max_{j \in N_0} \{|y_{11}(t)|, |y_{12}(t)|, \mu_1(t)\} \right\} = 2e^{2t};$$

$$m_2(t) = \max \left\{ \max_{j \in N_0} \{|y_{21}(t)|, |y_{22}(t)|, \mu_2(t)\} \right\} = 3e^{-3t}.$$

Условие 5 выполняется, т.е.

$$\begin{aligned} |J_1(t, \varphi)| &= - \int_t^{+\infty} \left(|y_{11}y^{11}| |f_1| + |y_{12}y^{12}| |f_1| + |y_{11}y^{21}| |f_2| + |y_{12}y^{22}| |f_2| \right) ds = \\ &= e^{2t} \int_t^{+\infty} \left(82e^{-2s} + 3e^{-5s} \right) ds; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} |J_2(t, \varphi)| &= - \int_t^{+\infty} \left(|y_{21}y^{12}| |f_1| + |y_{22}y^{12}| |f_1| + |y_{21}y^{21}| |f_2| + |y_{22}y^{22}| |f_2| \right) ds = \\ &= 9e^{-3t} \int_t^{+\infty} e^{-3s} ds. \end{aligned}$$

Условие 6 принимает вид

$$\frac{dz}{dt} = 41e^{-2t} - 1,5e^{-3t}, \quad z = 0,5e^{-3t} - 20,5e^{-2t}.$$

Следовательно, каждое решение системы (6) определено на множестве $[T, +\infty)$.

Таким образом, условия теоремы 1 выполняются, и, поскольку система уравнений (8) устойчива по переменной x_2 , тривиальное решение системы уравнений (7) обладает этим же свойством.

Для численной реализации системы дифференциальных уравнений (5) выберем следующие параметры:

$$r = 3,5; \quad K = 150; \quad a_1 = 0,3; \quad w_1 = 0,24; \quad s = 4,5; \quad L = 150; \quad a_2 = 0,273164;$$

$$w_2 = 0,21; \quad m = 15; \quad b_1 = 0,5; \quad b_2 = 0,6; \quad c = 1,7.$$

Тогда система (5) примет вид

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 3,5x \left(1 - \frac{x}{150}\right) - 0,3xy - 0,24xz, \\ \frac{dy}{dt} = 4,5y \left(1 - \frac{y}{150}\right) - 0,21xy - \frac{0,21yz}{15+y}, \\ \frac{dz}{dt} = 0,5 \cdot 0,24xz + 0,6 \cdot 0,21 \frac{yz}{15+y} - 1,7z. \end{cases} \quad (9)$$

Точка (31,72; 42,89; 11,32) – положение равновесия системы. Проведя аналогичные исследования, получим, что условия теоремы 1 выполняются и так как система уравнений (9) не устойчива по переменным x_1, x_2, x_3 , то тривиальное решение соответствующей системы уравнений обладает этим же свойством по всем переменным.

Заключение

В работе рассмотрены модели взаимодействия сообществ типа «хищник-жертва». Приведены примеры численного исследования данного процесса с помощью метода сравнения Е. В. Воскресенского.

При выбранных параметрах численной реализации и определенного положения равновесия систем показана устойчивость и неустойчивость решений систем по всем и по части переменных, т.е. показана устойчивость и неустойчивость численности популяций.

Список литературы

1. **Руш, Н.** Прямой метод Ляпунова в теории устойчивости / Н. Руш, П. Абетс, М. Лалуа. – М. : Мир, 1980. – 304 с.
2. **Chakrabarti, C. G.** Non-equilibrium thermodynamics of ecosystems: Entropic analysis of stability and diversity / C. G. Chakrabarti, G. Koyel // Ecological Modeling. – 2009. – № 220. – P. 1950–1956.
3. **Свирижев, Ю. М.** Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирижев, Д. О. Логофет. – М. : Наука, 1978. – 352 с.
4. **Базыкин, А. Д.** Математическая биофизика взаимодействующих популяций / А. Д. Базыкин. – М. : Наука, 1985. – 182 с.
5. **Вольтерра, В.** Математическая теория борьбы за существование / В. Вольтерра. – М. : Наука, 1976. – 288 с.
6. **Ризниченко, Г. Ю.** Математические модели биологических продукционных процессов / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. – М. : Изд-во МГУ, 1993. – 302 с.
7. **Свирижев, Ю. М.** Математические модели в экологии / Ю. М. Свирижев // Число и мысль. – Вып. 5. – М. : Знание, 1982. – С. 16–55.
8. **Бигон, М.** Экология. Особи, популяции и сообщества : в 2-х т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М. : Мир, 1989. – Т. 1. – 668 с.
9. **Воскресенский, Е. В.** Асимптотические методы: Теория и приложения / Е. В. Воскресенский. – Саранск : Средневолжское математическое общество, 2001. – 300 с.

10. **Ruan, S.** On nonlinear dynamics of predator-prey models with discrete delay / S. Ruan // Math. Model. Nat. Phenom. – 2009. – V. 4, № 2. – P. 140–188.
11. **Воскресенский, Е. В.** Асимптотические методы для части компонент решений дифференциальных уравнений / Е. В. Воскресенский, Т. Ф. Мамедова // Труды семинара по диф. уравнениям Мордов. ун-та. – Саранск, 1992. – С. 6–12.
12. **Мамедова, Т. Ф.** Об исследовании устойчивости модели вольтерровского типа / Т. Ф. Мамедова, А. А. Ляпина // Аналитические и численные методы моделирования естественнонаучных и социальных проблем : сб. ст. – Пенза, 2011. – С. 44–46.

Мамедова Татьяна Фанадовна

кандидат физико-математических наук,
профессор, кафедра прикладной
математики, Мордовский
государственный университет
имени Н. П. Огарева (г. Саранск)

E-mail: mamedovatf@yandex.ru

Mamedova Tatyana Fanadovna

Candidate of physical and mathematical
science, professor, sub-department
of applied mathematics, Mordovia State
University named after N. P. Ogarev
(Saransk)

Десяев Евгений Васильевич

ассистент, кафедра прикладной
математики, Мордовский
государственный университет
имени Н. П. Огарева (г. Саранск)

E-mail: desyaev@rambler.ru

Desyaev Evgeny Vasilyevich

assistant, sub-department of applied
mathematics, Mordovian State University
after N. P. Ogarev (Saransk)

Ляпина Анна Александровна

аспирант, Мордовский государственный
университет имени Н. П. Огарева
(г. Саранск)

E-mail: lyapina@e-mordovia.ru

Lyapina Anna Alexandrovna

Postgraduate student, Mordovian State
University after N. P. Ogarev (Saransk)

УДК 517.9

Мамедова, Т. Ф.

Устойчивость математических моделей типа «хищник-жертва» /
Т. Ф. Мамедова, Е. В. Десяев, А. А. Ляпина // Известия высших учебных за-
ведений. Поволжский регион. Физико-математические науки. – 2012. –
№ 2 (22). – С. 98–105.