Ссылка на статью:
// Ученые записки УлГУ. Сер. Математика и информационные технологии. УлГУ. Электрон. журн. 2019, № 2, с. 1-7.

Поступила: 16.11.2019
Окончательный вариант: 25.11.2019

УДК 51-76

Устойчивость нестационарной модели «хищник-жертва» с учётом запаздывания

Андреев А.С., Левщанова Е.В.*

*avisfy@mail.ru
УлГУ, Ульяновск, Россия

Настоящая работа посвящена качественному исследованию биологической системы «хищник-жертва», учитывающей зависимость прироста каждого вида от предыстории другого вида. Математическая модель описывается нестационарными интегро-дифференциальными уравнениями. В работе исследована задача устойчивости состояний равновесия построенной модели. Проведено численное моделирование с использованием математического прикладного программного обеспечения.

***Ключевые слова**: модель «хищник-жертва», интегро-дифференциальные уравнении, устойчивость.*

Введение

Биологические сообщества состоят из нескольких популяций биологических видов, живущих в общей среде. Обычно индивидуумы этих сообществ оспаривают одну и ту же пищу, или же одни виды живут за счёт других, которыми они питаются, либо взаимно оказывают друг другу помощь. Для того чтобы охарактеризовать одним-единственным числом некоторую популяцию в ограниченной области, сделаем допущение, что индивидуумы каждого вида однородны (пренебрегая возрастом и размерами). При рассмотрении модели «хищник - жертва» можно полагать, что встречи между особями разных видов приводят к немедленному изменению численности индивидуумов. Это предположение справедливо для жертв, а для хищников благоприятное действие встречи может проявляться только с некоторым запаздыванием. Поэтому состояние системы в данный момент должно зависеть от встреч, имевших место в течение определенного периода, предшествующего этому моменту. Таким образом, Вольтерра пришел к определению биологических явлений при наличии последействия. Чтобы учесть непрерывную последовательность предшествующих состояний, он предложил использовать интегральные и интегро-дифференциальные уравнения, где под знаками интеграла фигурируют функции параметров, характеризующих систему, которые зависят от времени в течение некоторого периода, предшествующего рассматриваемому моменту[1].

1. Математическая модель

Рассмотрим модель биологического взаимодействия следующего вида

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \left(c_1(t) + a_{11}(t)N_1 + a_{12}(t)N_2 + b_1(t)\int_{t-h}^{t} d_1(\tau - t)N_2(\tau)d\tau\right) g_1(N_1) \\ \frac{dN_2}{dt} = \left(c_2(t) + a_{21}(t)N_1 + a_{22}(t)N_2 + b_2(t)\int_{t-h}^{t} d_2(\tau - t)N_1(\tau)d\tau\right) g_2(N_2) \end{cases} \quad (1.1),$$

где N_1 и N_2 - численность жертв и хищников, $g_1(N_1)$ и $g_2(N_2) \geq 0$ есть некоторые нелинейные функции [2], $g_j(0) = 0$, $g_j(N_j) > 0$ при $N_j > 0$, функции интегрируемы в точках $N_1 = 0$ и $N_2 = 0$.

Такая модель является некоторым обобщением классической модели Вольтерра биологического взаимодействия, учитывающая возраст индивидуумов с конечной продолжительностью последействия и предположением зависимости его параметров от времени.

Полагаем, что переменные параметры системы удовлетворяют условиям:

$$\begin{gathered} 0 < c_0 < c_1(t) \leq c_*, \\ -c_* \leq c_2(t) \leq c_0, \\ -a_{12}^1 \leq a_{12}(t) \leq -a_{12}^0 < 0, \\ 0 \leq d_1(\tau - t) \leq d_{10}, \\ 0 < a_{21}^0 \leq a_{21}(t) \leq a_{21}^1, \\ -a_{11}^1 \leq a_{11}(t) \leq -a_{11}^0 < 0, \\ 0 \leq d_2(\tau - t) \leq d_{20}, \\ -b_1^* \leq b_1(t) \leq -b_1^0 < 0, \\ 0 < b_2^0 \leq b_2(t) \leq b_2^1, \\ -a_{22}^1 \leq a_{22}(t) \leq -a_{22}^0 < 0. \end{gathered} \quad (1.2)$$

Таким образом, систему (1.1) можно рассматривать как модель биологического взаимодействия «хищник-жертва».

Допустим, что для некоторого значения (N_1^0, N_2^0) $N_1^0 > 0, N_2^0 > 0$ имеют место равенства

$$\begin{cases} c_1(t) + a_{11}(t)N_1^0 + a_{12}(t)N_2^0 + b_1(t)d_1^0 \equiv 0 \\ c_2(t) + a_{21}(t)N_1^0 + a_{22}(t)N_2^0 + b_2(t)d_2^0 \equiv 0' \end{cases} \quad (1.3)$$

$$d_1^0 = \int_{-h}^{0} d_1(\tau)d\tau, \; d_2^0 = \int_{-h}^{0} d_2(\tau)d\tau.$$

Тогда, как в классическом случае [1-6], система в ортанте $\{N_1 \geq 0, N_2 \geq 0\}$ имеет три положения равновесия

$$\mathrm{N}_1 = 0, \; \mathrm{N}_2 = 0, \quad (\mathrm{M1})$$

$$\mathrm{N}_1 = N_1^0 > 0, \; \mathrm{N}_2 = 0, \quad (\mathrm{M2})$$

$$\mathrm{N}_1 = N_1^0 > 0, \; \mathrm{N}_2 = N_2^0 > 0 \quad (\mathrm{M3})$$

Рассмотрим задачу об устойчивости каждого из этих положений равновесия.

Случай (М1). Положим, что функции f_1 и f_2 при некотором ε>0 удовлетворяют условиям $g_1(N_1,N_2) \geq \lambda_1 N_1, g_2(N_1,N_2) \geq \lambda_2 N_2$ $(\lambda_1,\lambda_2 - const) > 0$, если $(N_1,N_2)\epsilon\{N_1^2+N_2^2 \leq \varepsilon_0\}$.

Уравнения линейного приближения для системы (1.1) имеет вид $\begin{cases}\dot{N}_1 = \lambda_1 N_1 \\ \dot{N}_2 = \lambda_2 N_2\end{cases}$.

Отсюда следует, что положение (М1) системы (1.1) неустойчиво.

Случай (М2). Введём возмущения: $x_1 = N_1 - N_1^0, x_2 = N_2$.

Уравнения возмущенного движения запишутся в виде:

$$\begin{cases}\frac{dx_1}{dt} = \left(a_{11}(t)x_1 + a_{12}(t)x_2 + b_1(t)\int_{t-h}^{t} d_1(\tau - t)x_2(\tau)d\tau\right) g_1(N_1^0 + x_1) \\ \frac{dx_2}{dt} = \left(a_{21}(t)x_1 + a_{22}(t)x_2 + b_2(t)\int_{t-h}^{t} d_2(\tau - t)x_1(\tau)d\tau\right) g_2(x_2)\end{cases} \qquad (1.4)$$

Выберем функционал Ляпунова в виде

$$V_1 = \int_{x_1^0}^{x_1} \frac{x_1}{g_1(N_1^0+x_1)}dx_1 + \beta\int_{x_0}^{x_2}\frac{x_2}{g_2(x_2)}dx_2 + \gamma_1\int_{-h}^{0}\left(\int_{s}^{0} x_1^2(t+\tau)\,d\tau\right)ds + \gamma_2\int_{-h}^{0}(\int_{s}^{0} x_2^2(t+\tau))ds$$

Для производной этого функционала в силу уравнений (1.4) будем иметь следующие значения

$$\dot{V}_1 = a_{11}(t)x_1^2 + \left(a_{12}(t) + \beta a_{21}(t)\right)x_1x_2 + \beta a_{22}(t)x_2^2 - \gamma_1\int_{t-h}^{t} x_1^2(\tau)d\tau - \gamma_2\int_{t-h}^{t} x_2^2(\tau)d\tau + \gamma_1 x_1^2(t) + \gamma_2 x_2^2(t) = \int_{t-h}^{t}((\frac{1}{h}a_{11}(t)+\gamma_1\Big)x_1^2(t) + \frac{1}{h}(a_{12}(t)+\beta a_{21}(t))\,x_1(t)x_2(t) + \left(\frac{\beta}{h}a_{22}(t)+\gamma_2\right)x_2^2(t) + b_1(t)d_1(t-\tau)x_1(t)x_2(\tau) + \beta b_2(t)d_2(t-\tau)x_2(t)x_1(\tau) - \gamma_1 x_1^2(\tau) - \gamma_1 x_2^2(\tau))d\tau$$

Условие неположительности производной сводится к условию неположительности квадратичной формы.

$$W = c_{11}z_1^2 + 2c_{12}z_1z_2 + c_{22}z_2^2 + 2c_{14}z_1z_4 + 2c_{23}z_2z_3 + c_{33}z_3^2 + c_{44}z_4^2$$

Согласно критерию Сильвестра для этого необходимо и достаточно, что главные диагональные миноры следующей матрицы имели чередующиеся знаки

$$\Delta = \begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & 0 & c_{14} \\ c_{12} & c_{22} & c_{23} & 0 \\ 0 & c_{23} & c_{33} & 0 \\ c_{14} & 0 & 0 & c_{44}\end{pmatrix}$$

$$c_{11} = \frac{1}{h}(a_{11}(t)+\gamma_1)$$

$$c_{12} = \frac{1}{2h}\left(a_{12}+\beta a_{21}(t)\right)$$

$$c_{22} = \frac{1}{h}(a_{22}(t)+\gamma_2)$$

$$c_{14} = \frac{1}{2} b_1(t) d_1(t-h)$$

$$c_{23} = \frac{1}{2} \beta b_2(t) d_2(t-h)$$

$$c_{33} = -\gamma_1 = \text{const}$$

$$c_{44} = -\gamma_2 = \text{const}$$

Эти условия можно представить в виде: $\Delta_1 = c_{44} = -\gamma_2 < 0$, $\Delta_2 = c_{33}c_{44} = \gamma_1\gamma_2 > 0$, $\Delta_3 = c_{33}(c_{11}c_{44} - c_{14}^2) \leq 0$, , $\Delta_4 = (c_{11}c_{44} - c_{14}^2)(c_{22}c_{33} - c_{23}^2) - c_{33}c_{44}c_{12}^2 \geq 0$. Первые два неравенства выполняются, если принять $\gamma_1 > 0,\ \gamma_2 > 0$. Третье неравенство приводится к виду:

$$-4(a_{11}(t) + \gamma_1)\gamma_2 - h(b_1(t)d_1(t-h))^2 \geq 0 \tag{1.5}$$

Четвертое неравенство имеет вид:

$$(-4(a_{11}(t) + \gamma_1)\gamma_2 - h(b_1(t)d_1(t-h))^2) * (-4(a_{22}(t) + \gamma_2)\gamma_1 - h(b_2(t)d_2(t-h))^2\beta^2) - \gamma_1\gamma_2(a_{12}(t) + \beta a_{21}(t))^2 \geq 0. \tag{1.6}$$

Будем исходить из условий (1.2). неравенства (1.5) и (1.6) будут выполняться при всех $t \in R^+$ и $\tau \in [-h, 0]$, если

$$4(a_{11}^0 - \gamma_1)\gamma_2 - h(b_1^1 d_{10})^2 \geq 0$$

$$(4(a_{11}^0 - \gamma_1)\gamma_2 - h(b_1^1 d_{10})^2) * (4(a_{21}^0 - \gamma_2)\gamma_1 - h(b_2^1 d_{20})^2)\beta^2)$$
$$-\gamma_1\gamma_2(a_{12}^1 + \beta a_{21}^1)^2 \geq 0.$$

При выполнении этих условий при положительных γ_1, γ_2, β, согласно [7] состояние (M2) будет асимптотически устойчиво.

Случай (M3). Введём возмущения: $x_1 = N_1 - N_1^0$, $x_2 = N_2 - N_2^0$.

Уравнения возмущенного движения запишутся в виде:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \left(a_{11}(t)x_1 + a_{12}(t)x_2 + b_1(t)\int_{t-h}^{t} d_1(\tau - t)x_2(\tau)d\tau\right) g_1(N_1^0 + x_1) \\ \frac{dx_2}{dt} = \left(a_{21}(t)x_1 + a_{22}(t)x_2 + b_2(t)\int_{t-h}^{t} d_2(\tau - t)x_1(\tau)d\tau\right) g_2(N_2^0 + x_2) \end{cases} \tag{1.7}$$

Выберем функционал Ляпунова в виде

$$V_1 = \int_{x_1^0}^{x_1} \frac{x_1}{g_1(N_1^0 + x_1)} dx_1$$
$$+ \beta \int_{x_0}^{x_2} \frac{x_2}{g_2(N_2^0 + x_2)} dx_2$$
$$+ \gamma_1 \int_{-h}^{0} \left(\int_{s}^{0} x_1^2(t+\tau)\, d\tau\right) ds + \gamma_2 \int_{-h}^{0} (\int_{s}^{0} x_2^2(t+\tau)) ds$$

Для производной этого функционала в силу уравнений (4.7) будем иметь следующие значения

$$\dot{V}_1 = a_{11}(t)x_1^2 + \left(a_{12}(t) + \beta a_{21}(t)\right)x_1x_2 + \beta a_{22}(t)x_2^2 + b_1(t)\int_{t-h}^{t} d_1(t-\tau)x_1(t)x_2(\tau)d\tau + \beta b_2(t)\int_{t-h}^{t} d_2(t-h)x_2(t)x_1(\tau)d\tau - \gamma_1\int_{t-h}^{t} x_1^2(\tau)d\tau - \gamma_2\int_{t-h}^{t} x_2^2(\tau)d\tau + \gamma_1 x_1^2(t) +$$

$\gamma_2 x_2^2(t) = \int_{t-h}^{t} ((\frac{1}{h}a_{11}(t) + \gamma_1) x_1^2(t) + \frac{1}{h}(a_{12}(t) + \beta a_{21}(t)) x_1(t)x_2(t) + (\frac{\beta}{h}a_{22}(t) + \gamma_2) x_2^2(t) + b_1(t)d_1(t-\tau)x_1(t)x_2(\tau) + \beta b_2(t)d_2(t-\tau)x_2(t)x_1(\tau) - \gamma_1 x_1^2(\tau) - \gamma_1 x_2^2(\tau))d\tau$

Условие неположительности производной сводится к условию неположительности квадратичной формы.

$$W = c_{11}z_1^2 + 2c_{12}z_1z_2 + c_{22}z_2^2 + 2c_{14}z_1z_4 + 2c_{23}z_2z_3 + c_{33}z_3^2 + c_{44}z_4^2$$

Согласно критерию Сильвестра для этого необходимо и достаточно, что главные диагональные миноры следующей матрицы имели чередующиеся знаки

$$\varDelta = \begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & 0 & c_{14} \\ c_{12} & c_{22} & c_{23} & 0 \\ 0 & c_{23} & c_{33} & 0 \\ c_{14} & 0 & 0 & c_{44} \end{pmatrix}$$

$$c_{11} = \frac{1}{h}(a_{11}(t) + \gamma_1) \qquad c_{12} = \frac{1}{2h}\left(a_{12} + \beta a_{21}(t)\right)$$

$$c_{22} = \frac{1}{h}(a_{22}(t) + \gamma_2) \qquad c_{14} = \frac{1}{2}b_1(t)d_1(t-h)$$

$$c_{23} = \frac{1}{2}\beta b_2(t)d_2(t-h) \qquad c_{33} = -\gamma_1$$

$$c_{44} = -\gamma_2$$

Эти условия можно представить в виде: Δ_1=c_{44}=-γ_2<0, Δ_2=$c_{33}c_{44}$=$\gamma_1\gamma_2$>0, Δ_3=c_{33}($c_{11}c_{44}$-c_{14}^2)≤0, Δ_4=($c_{11}c_{44}$-c_{14}^2)($c_{22}c_{33}$-c_{23}^2)-$c_{33}c_{44}c_{12}^2$ ≥0. Первые два неравенства выполняются, если принять γ_1>0, γ_2>0. Третье неравенство приводится к виду:

$$-4(a_{11}(t) + \gamma_1)\gamma_2 - h(b_1(t)d_1(t-h))^2 \geq 0 \tag{1.8}$$

Четвертое неравенство имеет вид:

$$(-4(a_{11}(t) + \gamma_1)\gamma_2 - h(b_1(t)d_1(t-h))^2)(-4(a_{22}(t) + \gamma_2)\gamma_1 - h(b_2(t)d_2(t-h))^2\beta^2) - \gamma_1\gamma_2(a_{12}(t) + \beta a_{21}(t))^2 \geq 0\ . \tag{1.9}$$

Будем исходить из условий (1.2). неравенства (1.8) и (1.9) будут выполняться при всех $t \in x^+$ и $\tau \in [-h, 0]$, если

$$4(a_{11}^0 - \gamma_1)\gamma_2 - h(b_1^1 d_{10})^2 \geq 0$$

$$(4(a_{11}^0 - \gamma_1)\gamma_2 - h(b_1^1 d_{10})^2) * (4(a_{21}^0 - \gamma_2)\gamma_1 - h(b_2^1 d_{20})^2)\beta^2)$$

$$-\gamma_1\gamma_2(a_{12}^1 + \beta a_{21}^1)^2 \geq 0.$$

При выполнении этих условий при положительных γ_1, γ_2, β,, согласно [7] состояние (M3) будет асимптотически устойчиво.

2. Численное моделирование

Численное моделирование системы (1.1) проводилось с использованием математического прикладного программного обеспечения «Scilab ver 6.0.1». Его результаты позволяют убедиться в правильности проведённого в разделе 1 анализа путём построения фазового портрета системы (1.1).

Для того, чтобы проверить устойчивость точки (1,1) система (1.1) будет смоделирована с использованием следующих коэффициентов: $a_{11} = -8 + 0.01cos\alpha t$, $a_{12} = -1 + 0.1sin\alpha t$, $a_{21} = 5$, $a_{22} = -1 + 0.11^{-t}$, h = 1, α = 0.2

Результаты численного моделирования с подобранными коэффициентами представлены на рис.1. Исходя из построенного фазового портрета, можно сделать выводы о том, что при различных отклонениях система стабилизируется в точке (1,1). Это совпадает с выводами, полученными аналитическим путём.

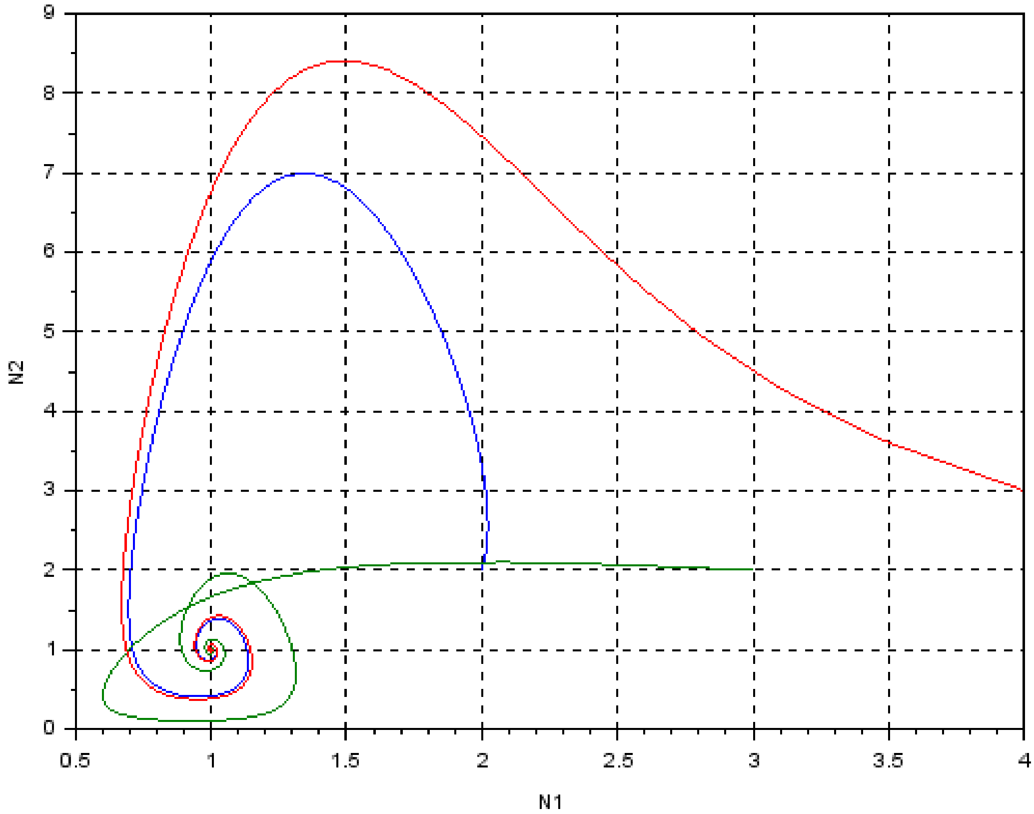

Рис. 1. Фазовый портрет системы «хищник-жертва» с учетом запаздывания.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-01-00791).

Заключение

В настоящей работе был проведен анализ устойчивости состояний равновесия биологического взаимодействия «хищник-жертва». Математическая модель взаимодействия учитывает прирост каждого вида, выражаемого интегральным приращением, зависимость параметров взаимодействия от времени. Для подтверждения результатов аналитического исследования было проведено численное моделирование с использованием математического прикладного программного обеспечения.

Список литературы

1. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование.* М.: Наука, 1976. 288 с.
2. Пых Ю.А. *Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики.* М.: Наука, 1983. 182с.
3. Гинзбург Л.Р., Коновалов Н.Ю., Эпельман Г.С. *Математическая модель взаимодействия двух популяций* // Журнал общей биологии, 1974, т.35, №4, с. 613.
4. Глызин С.Д. *Двухчастотные колебания фундаментального уравнения динамики популяции насекомых* // Нелинейные колебания и экология. Ярославль, 1984. с. 91-116.
5. Алексеев В.В., Гусев А.М., Максимов В.Н., Федоров В.Д. *Динамика биомассы фитопланктона и зоопланктона в пелагиали Белого моря* // Гидробиол. журн., 1974, т. 10, №2, с. 5-10.
6. Wright E.M. *A nonlinear difference-differential equation* // J.Reine Agnew. Math., 1955, v. 194, no 1-4, p. 66-87.
7. Андреев А.С. *Метод функционалов Ляпунова в задаче об устойчивости функционально-дифференциальных уравнений* // Автоматика и телемеханика, 2009, № 9, с.4–55; Autom. Remote Control, 70:9 (2009), 1438–1486.