

Univerza v Ljubljani
Fakulteta *za matematiko in fiziko*



Stohastični populacijski modeli

Avtor: Simon Perovnik

Predavatelj: prof. dr. Simon Širca

Asistent: doc. dr. Miha Mihovilovič

Deveta naloga pri Modelski analizi I

Ljubljana, december 2021

1 Statistika časov izumrtja populacije

1.1 Naloga

Napravi statistiko časov izumrtja za preprosti eksponentni model ($\beta = 1.0/\text{enota časa}$) za majhno ($N = 25$) in veliko ($N = 250$) populacijo. Ali je ta čas odvisen od velikosti časovnega koraka? Primerjaj z modelom, ki vključuje rojstva in smrti ($\beta_r = 4\beta$, $\beta_s = 5\beta$)!

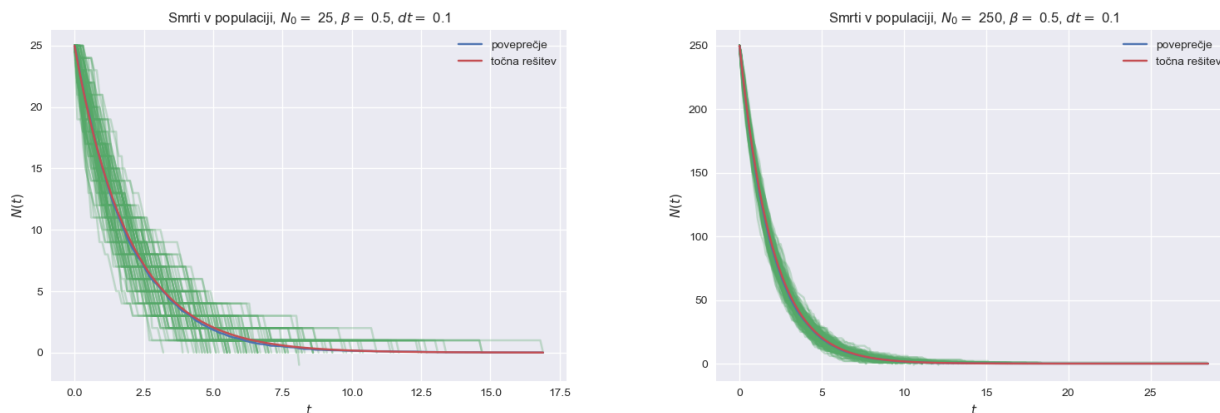
1.2 Model s smrtmi

Konstruirajmo model kjer celotna populacija stohastično odmira, kar opisuje rekurzivna formula

$$N_{n+1} = N_n - P(N_n\beta\Delta t), \quad (1)$$

kjer smo s P označili naključno število žrebano po poissonski porazdelitvi pri $\lambda_P = N_n\beta\Delta t$. Gre za model, ki ni v osnovi nič drugačen od eksponentnega izumiranja in ga lahko v vsakem trenutku opišemo z zvezo

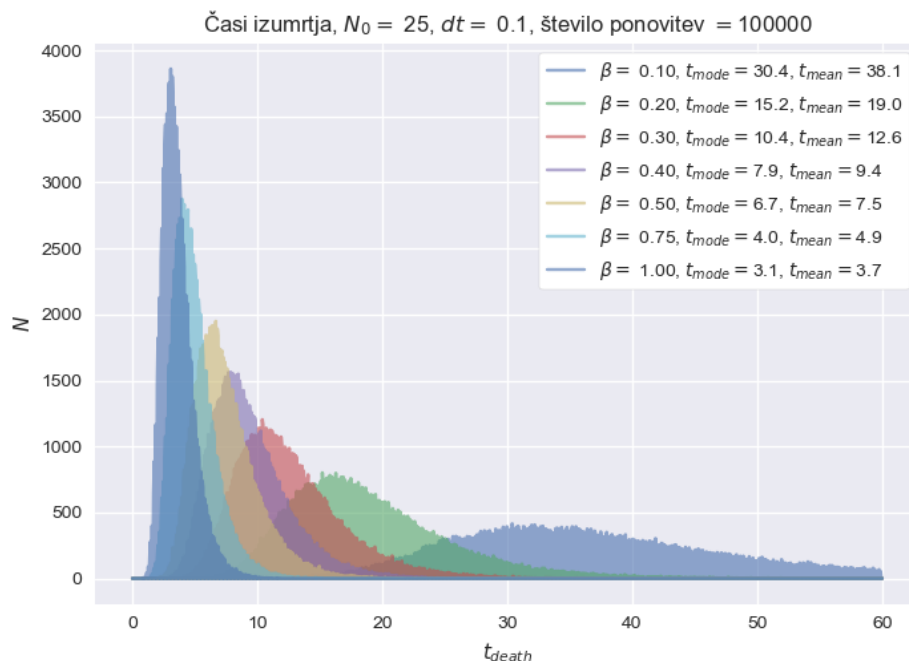
$$N = N_0 e^{-\beta t}. \quad (2)$$



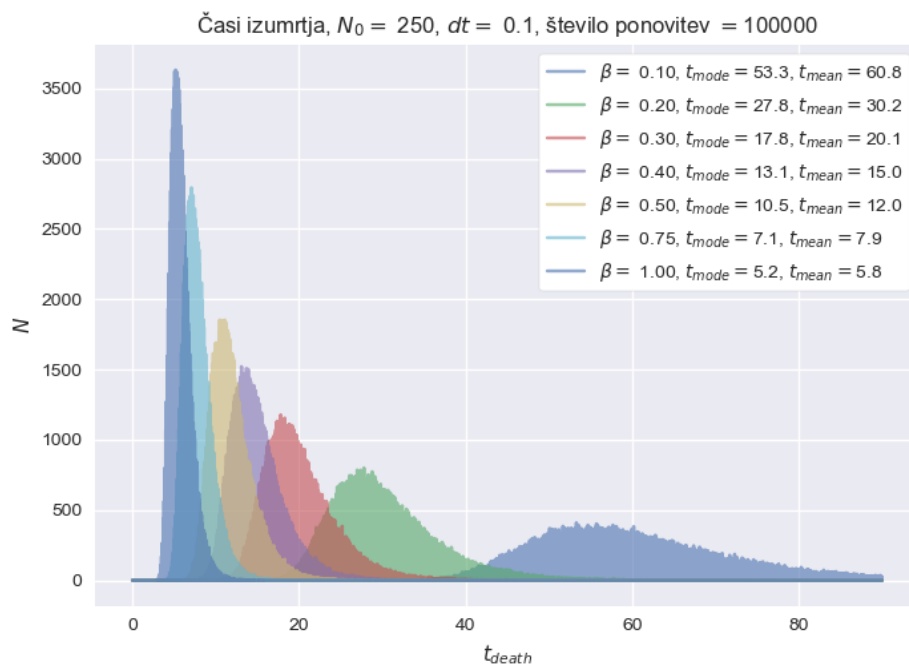
Slika 1: Izumiranje dveh različno velikih populacij.

Ker je model po svoji naravi stohastičen, bo vsaka ponovitev drugačna od prejšnje. Najboljšo oceno za to, kako model deluje, dobimo tako, da ga večkrat simuliramo ob enakih začetnih pogojih in enakih vrednostih parametrov. Na grafu je poleg vseh simulacij izrisano tudi še povprečje za posamičen čas in pa eksponentno pojemanje izračunano po formuli (2). Kot vidimo se že pri razmeroma nizkem številu iteracij dobro približamo tej napovedi. Očitno model z večjo populacijo v povprečju kasneje izumre, kar seveda ni presenečenje.

Pri nadaljnji obravnavi našega modela se bomo sedaj osredotočili predvsem na čas, ko populacija povsem odmre. Najprej si pogledimo, kako so porazdeljeni časi izumrtja za različne vrednosti parametra β .



Slika 2: Porazdelitev časa izumrtja pri različnih vrednostih parametra β pri velikosti populacije $N = 25$.



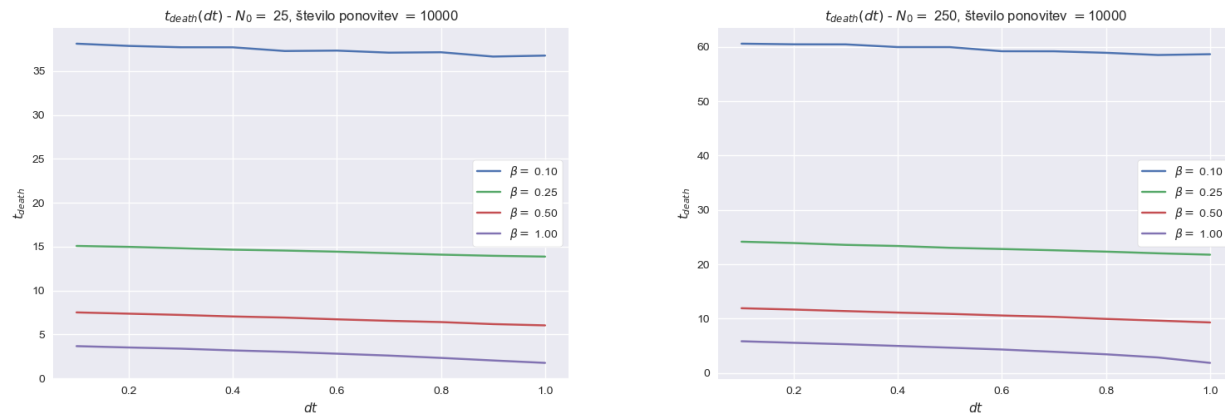
Slika 3: Porazdelitev časa izumrtja pri različnih vrednostih parametra β pri velikosti populacije $N = 250$.

Vidimo, da parameter β opisuje, kako hitro bo populacija odmirala - tako je pri manjših vrednostih porazdelitev širša in premaknjena proti daljšim časom. Širjenje porazdelitve je najverjetneje povezano z dejstvom, da je v tem

primeru λ_P manjša in je tako varianca žrebanih števil večja, kar prinese večje fluktuacije in posledično bolj raznolike končne čase. Porazdelitev so za vse vrednosti β , vsaj na pogled, videti poissonske. Na grafu sta prikazani dve statistiki - najpogostejša vrednost in pa povprečna vrednost, ki sta za vse primere nekoliko zamaknjeni, kar se ujema z idejo, da gre za poissonsko porazdelitev.

Opazimo lahko, da sta si porazdelitvi pri $(N = 25, \beta = 0.3)$ in $(N = 250, \beta = 0.5)$ zelo podobni v povprečnem času in najpogostejšem času izumrtja, kar nam da občutek, kako lahko z uravnavanjem parametra β še tako veliko populacijo privedemo do hitrega izumrtja.

Nadalje si lahko ogledamo kako na čas izumrtja vpliva velikost časovnega koraka Δt .



Slika 4: Čas izumrtja dveh različno velikih populacij v odvisnosti od velikosti časovnega koraka Δt .

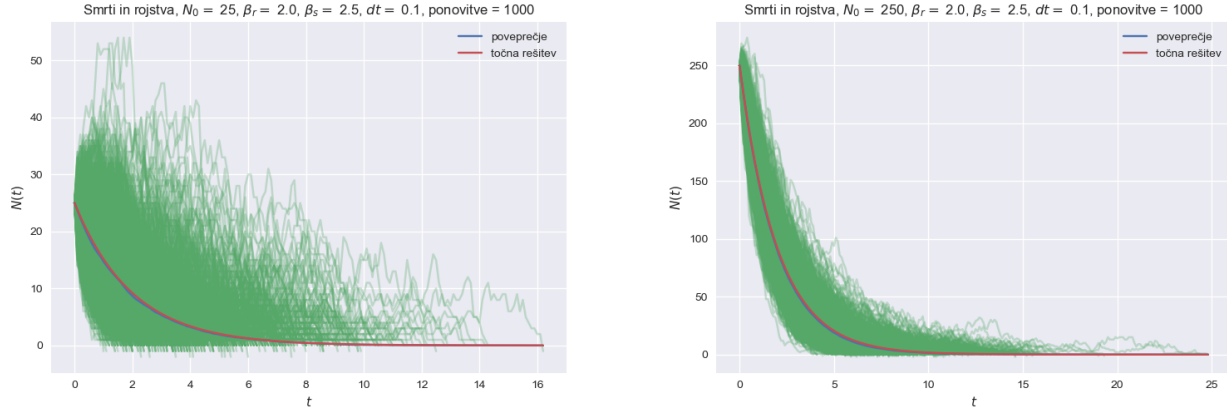
Pri obeh populacijah lahko opazimo enak trend - z večanjem Δt se nekoliko skrajša življenjska doba populacije. Opazimo lahko tudi, da za $\beta = 0.1$ odvisnost ni povsem linearna, kar je verjetno povezano z dejstvom, da je takrat porazdelitev precej širša in nismo nabrali dovolj statistike, da bi izpovprečili vpliv stohastičnega žrebanja.

1.3 Smrti in rojstva v populaciji

Model lahko nadgradimo tako, da dopustimo, da se populacija povečuje na način novih rojstev. To opišemo z enačbo

$$N_{n+1} = N_n - P(N_n\beta_s\Delta t) + P(N_n\beta_r\Delta t), \quad (3)$$

kjer smo dodali še eno naključno spremenljivko žrebano po poissonovi porazdelitvi z $\lambda_P = N_n\beta_r\Delta t$. Sedaj je ima model dva parametra, ki določata, ali se bo populacija povečevala ali odmirala. V temu razdelku se bom omejil na primer, ko je $\beta_s = 5\beta$ in $\beta_r = 4\beta$.

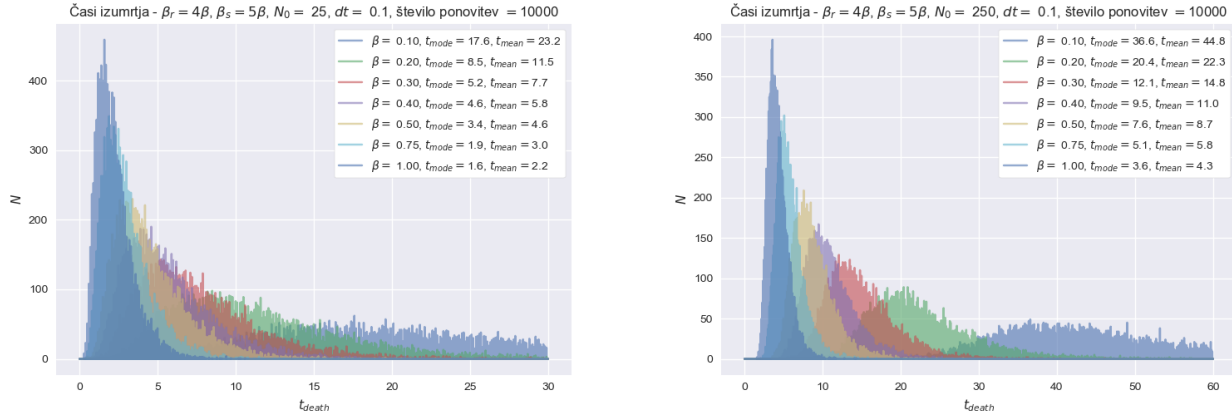


Slika 5: Izumiranje dveh različno velikih populacij.

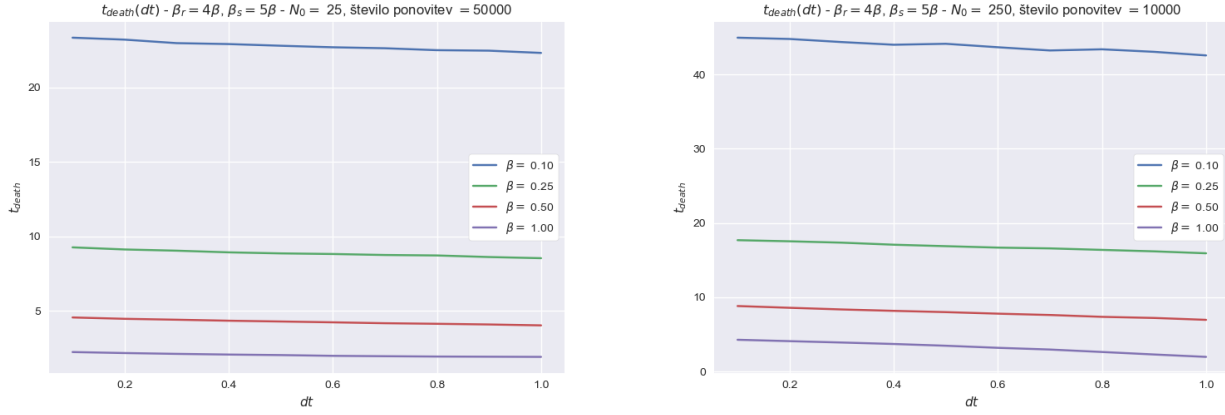
Takoj opazimo, da je sedaj zaradi stohastične narave modela možno, da populacija naraste nad začetno vrednost. Efekt je posebno viden na grafu za $N = 25$, saj so naključne fluktuacije v primerjavi z začetno vrednostjo večje, kot pri $N = 250$.

V približku, da je $P(\lambda_1) + P(\lambda_2) = P(\lambda_1 + \lambda_2)$ dobimo enak model kot v prejšnjem razdelku. Tak model smo eksaktno opisali z enačbo (2). Rešitev te enačbe je z rdečo prikazana na grafu. Opazimo lahko, da se vsaj na oko (za boljši občutek bi morali pogledati graf $|N_{exact} - N_{mean}|(t)$) trajektoriji dobro ujemata, kar pomeni da za povprečje zgoraj napisani približek kar dobro velja.

Spet si lahko ogledamo kako na naš model vpliva povečevanje velikosti populacije in pa povečevanje časa vzorčenja.



Slika 6: Izumiranje dveh različno velikih populacij za različne vrednosti parametra β .



Slika 7: Čas izumrtja dveh različno velikih populacij glede na velikost časovnega koraka.

Vsi štirje grafi so v grobem zelo podobni tem iz prejšnjega razdelka, ko smo imeli model brez rojstev. Zanimivo pa je, da so sedaj časi izumrtja krajši, česar si ne znam zares razložiti, saj bi pričakoval, da bo sedaj, ko vpeljemo mehanizem, da se populacija v vsakem koraku poveča, kasneje prišlo do izumrtja.

2 Matrika prehodov

2.1 Naloga

Za zgornji model poišči matriko prehodov in z njo oceni čas izumrtja. Za preprost eksponentni model izumiranja lahko zapišeš enačbe za verjetnostno porazdelitev v odvisnosti od časa. Kako se efektivni odmik te porazdelitve spreminja s časom?

2.2 Model smrti in rojstev z matriko prehodov

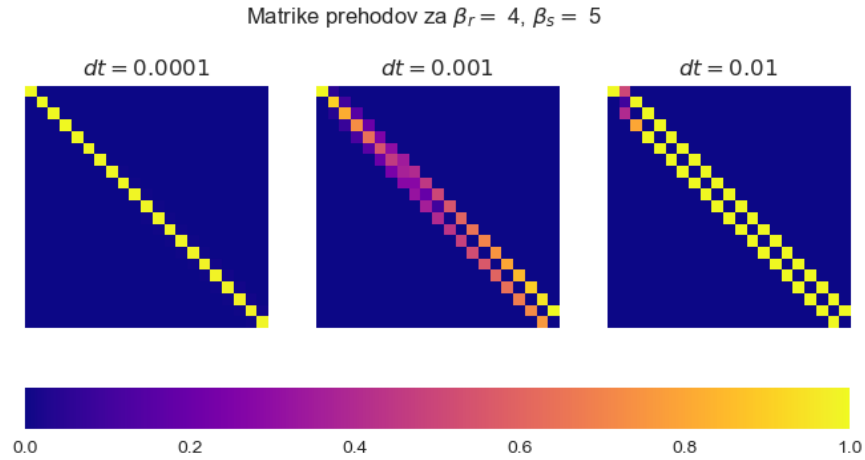
Model izumiranja populacije lahko opišemo tudi s tako imenovano matriko prehodov. Osnovna ideja je v tem, da sistem opišemo z vektorjem, kjer v k -to mesto zapišemo verjetnost, da je populacija v danem trenutku velika k . To lahko zapišemo z $x_k(t) = P(N(t) = k)$. Za populacijo $N = 25$ je $x(0)$ je tako povsod enak 0, le 25. element je enak 1, kar pomeni, da je 100% verjetnost, da se sistem nahaja v stanju z $N = 25$.

Matriko prehodov bomo konstruirali tako, da bo veljalo

$$x(t + \Delta t) = Mx(t). \quad (4)$$

Izkaže se, da je matrika prehodov za tak sistem enaka

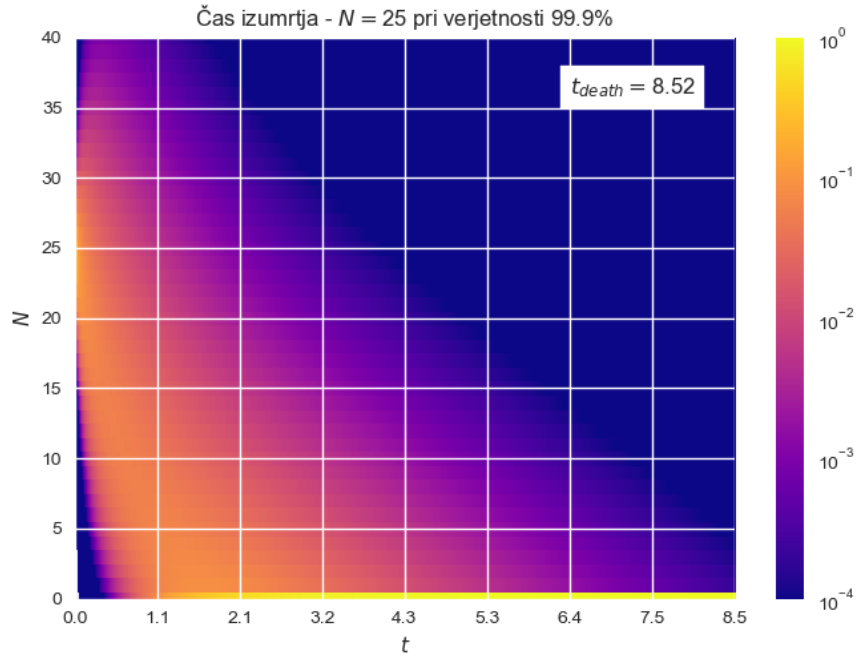
$$M = \begin{bmatrix} 1 & 5\Delta t & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 - 9\Delta t & 10\Delta t & \dots & 0 \\ 0 & 4\Delta t & 1 - 18\Delta t & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & N5\Delta t \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 1 - N5\Delta t \end{bmatrix} \quad (5)$$



Slika 8: Matrika prehodov za različne vrednosti Δt .

Vidimo, da je matrika praktično diagonalna za $\Delta t = 0.0001$, ko pa povečujemo velikost časovnega koraka se diagonala nekako razcepi na dve veji.

Model se sedaj bistveno razlikuje od prejšnjega, saj za vsak čas nimamo podane več točne velikosti populacije, pač pa imamo za vsako možno velikost podano verjetnost, da je populacija tako velika. Model lahko prikažemo s 'heatmap-om'.

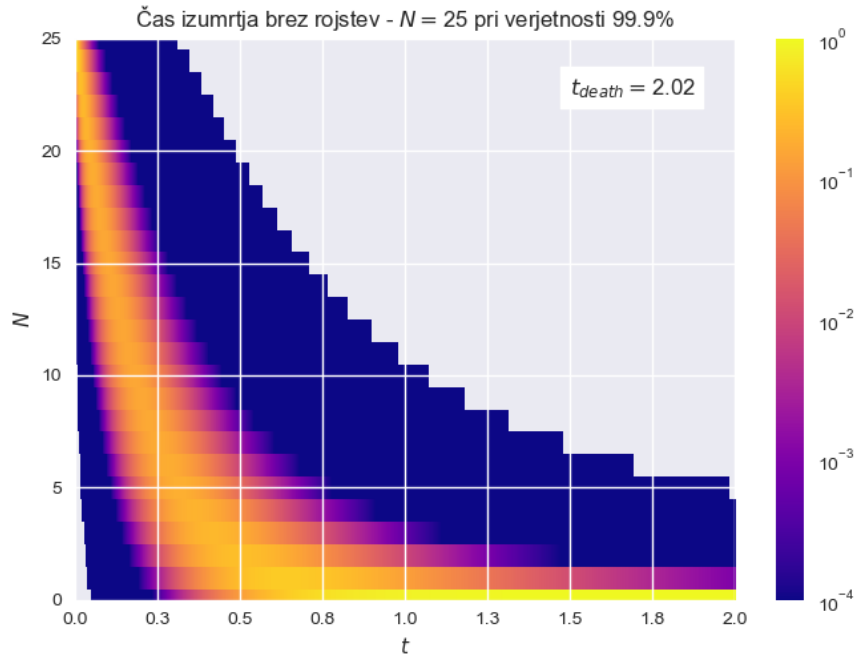


Slika 9: Izumiranje populacije ($\beta = 1$) pri pogoju, da je le-ta izumrla, ko je verjetnost, da je velikost populacije 0 enaka 0.999.

Dobljen graf predstavlja nekakšno ovojnico, kakšne trajektorije $N(t)$ so možne pri danih začetnih pogojih. Treba je poudariti, da je barvna skala logaritemska, da se lažje vidi kako so razpršene verjetnosti in tako rumena

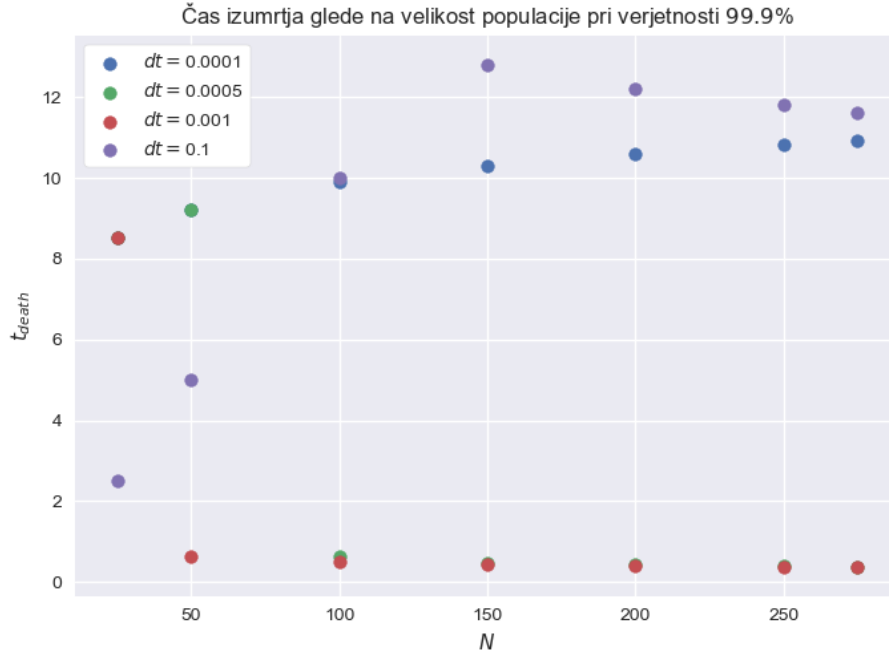
barva predstavlja bistveno večjo verjetnost kot pa recimo oranžna. Za določitev časa izumrtja je bistvena izbira verjetnosti, pri kateri rečemo, da je velikost populacije res enaka 0. Pri modelu z $\beta = 0.5$ je $t_{0.9} = 7.76$, medtem ko je $t_{0.999} = 15$. Izkaže se, da se vrednosti zelo dobro ujemajo z modelom iz prejšnjega razdelka za $\beta > 0.1$ pri pogoju, da zahtevamo 57% gotovost, da je populacija odmrta.

Model lahko zelo enostavno prilagodimo, da opiše tudi populacijo brez rojstev. V tem primeru dobimo naslednji graf.



Slika 10: Izumiranje populacije brez rojstev ($\beta = 1$) pri pogoju, da je le-ta izumrla, ko je verjetnost, da je velikost populacije 0 enaka 0.999.

Pogledal sem si tudi, kako se pri model opisan s prehodno matriko odziva pri različnih velikostih populacije. Podobno kot prej me je zanimal predvsem čas izumrtja.



Slika 11: Časi izumrtja populacije pri različnih velikostih populacije in različnih časovnih korakih.

Precej prepričan sem, da prikazan graf ni pravilen, a žal nisem uspel najti napake v kodi, da bi ga popravil. Zdi pa se možno, da so točke pri $\Delta t = 0.0001$ pravilne, saj so smiselno velike in se pravitako smiselno povečujejo za večje populacije.

3 Stohastičen model zajcev in lisic

3.1 Naloga

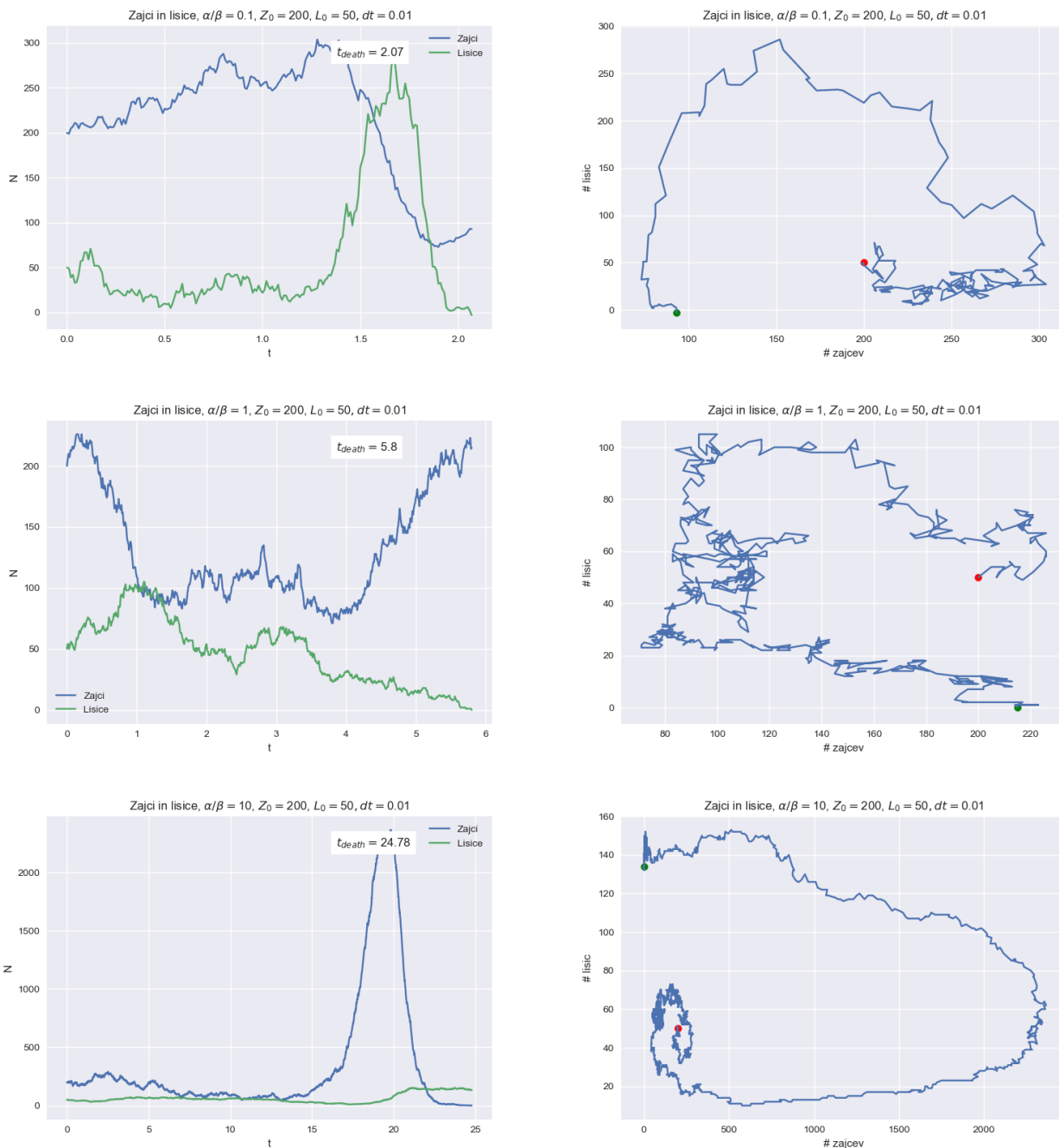
V stohastičnem modelu zajci-lisice določi povprečno življenjsko dobo sistema, če začnemo v ravnovesnem stanju. Za boljšo primerjavo med rezultati uporabi stacionarno stanje z 200 zajci in 50 lisicami in razmerje rodnost/smrtost 5/4 za zajce in obratno za lisice.

3.2 Povprečna življenjska doba zajcev in lisic

Model Lotka-Volterra smo obravnavali že pri četrti domači nalogi. Znani diferencialni enačbi lahko prepisemo v rekurzivni formuli

$$\begin{aligned} Z(t + \Delta t) &= Z(t) + P(5\alpha Z(t)\Delta t) - P(4\alpha Z(t)\Delta t) - P\left(\frac{\alpha}{L_0} Z(t)L(t)\Delta t\right), \\ L(t + \Delta t) &= L(t) + P(4\beta L(t)\Delta t) - P(5\beta L(t)\Delta t) - P\left(\frac{\beta}{Z_0} Z(t)L(t)\Delta t\right). \end{aligned} \tag{6}$$

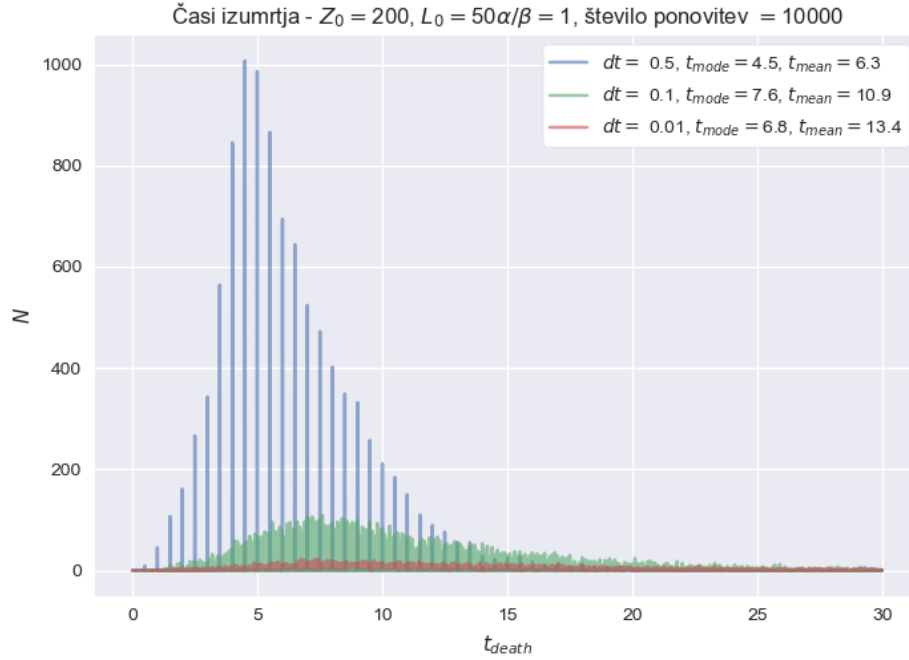
Kjer smo s P ponovno označili naključno žrebano število po Poissonovi porazdelitvi. Za začetek, si poglejmo, kako se model odziva ob različnih razmerjih α/β .



Slika 12: Dinamika stohastičnega modela zajcev in lisic za različna razmerja α/β . Levo je prikazano, kako se spreminjata populaciji lisic in zajcev, na desni pa je pripadajoči fazni diagram, na katerem je označena začetna točka z rdečo piko.

S simulacijo posameznega modela smo zaključili, ko so izumrli bodisi vsi zajci, bodisi vse lisice. Opazimo lahko očiten trend - večje kot je razmerje, daljša je življenjska doba populacije. Zanimivo bi si bilo pogledati tudi, katera populacija je pogostejša tista, ki prva izumre.

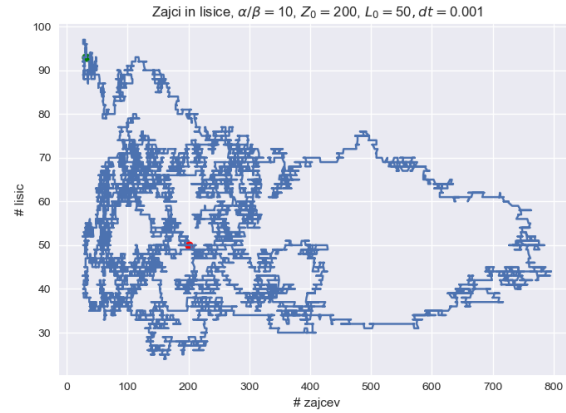
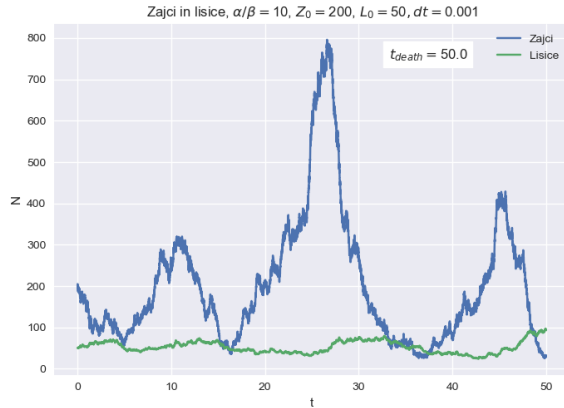
Oglejmo si kako velikost časovnega koraka in pa razmerje α/β vpliva na čas konca simulacije (torej izumrtja ene izmed populacije živali).



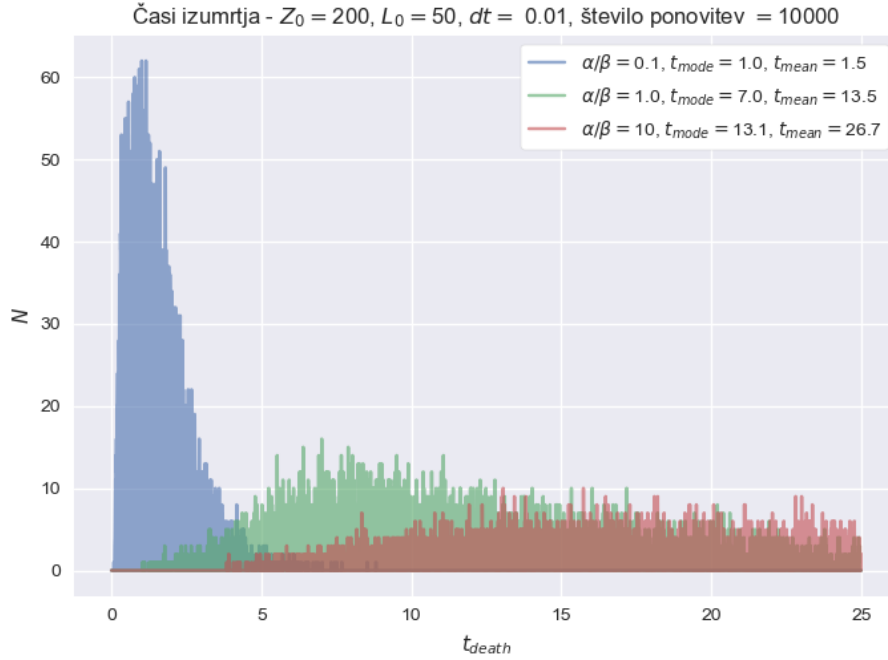
Slika 13: Časi izumrtja ene izmed populacij pri različnih časovnih korakih.

Iz grafa lahko jasno prepoznamo - krajši kot je časovni korak, manjša je verjetnost, da nas bodo naključne fluktuacije izmahnile iz ravnovesne lege in vodile v t.i. fluktuacijsko smrt.

Da preverimo, ali je ta razlaga smiselna si narišimo še grafa pri $dt = 0.0001$ in vidimo, da smo imeli prav. Dodatno bi lahko preverili povprečno velikost koraka pri danem časovnem koraku in videli, da je seveda manjša.



Slika 14: Stohastičen model zajcev in lisic pri $dt = 0.0001$.



Slika 15: Časi izumrtja ene izmed populacij pri različnih razmerjih α/β .

Trend, ki se je pokazal na treh testnih primerih se kaže tudi na zgornjem grafu - večje kot je razmerje α/β , daljši je čas konca simulacije.

4 Stohastičen model epidemije

4.1 Naloga

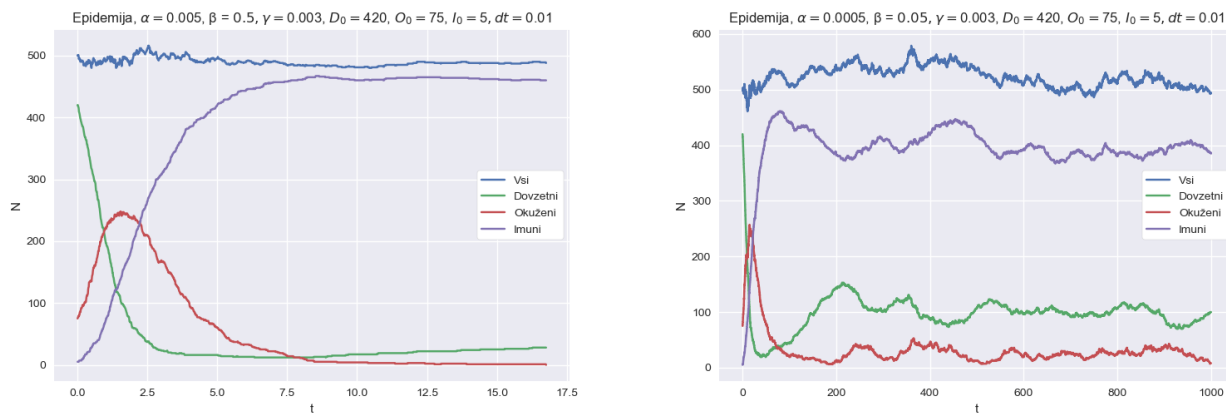
Stohastično simuliraj model epidemije iz 4. naloge z dodano možnostjo, da imuni postopoma spet postajajo dovzetni. Kakšna je statistika časov popolne eliminacije bolezni v odvisnosti od velikosti populacije in hitrosti izgubljanja imunosti?

5 Statistika časov eliminacije bolezni

Tudi model epidemije smo že obravnavali v prejšnjih nalogah, zato so nam diferencialne enačbe, ki tak sistem opisujejo že dobro znane. Iz njih lahko zapišemo rekurzivne zveze

$$\begin{aligned} D(t + \Delta t) &= D(t) + P(\alpha D(t)O(t)\Delta t) + P(\gamma I(t)\Delta t), \\ O(t + \Delta t) &= O(t) - P(\alpha D(t)O(t)\Delta t) - P(\beta O(t)\Delta t), \\ I(t + \Delta t) &= I(t) + P(\beta O(t)\Delta t) - P(\gamma I(t)\Delta t). \end{aligned} \tag{7}$$

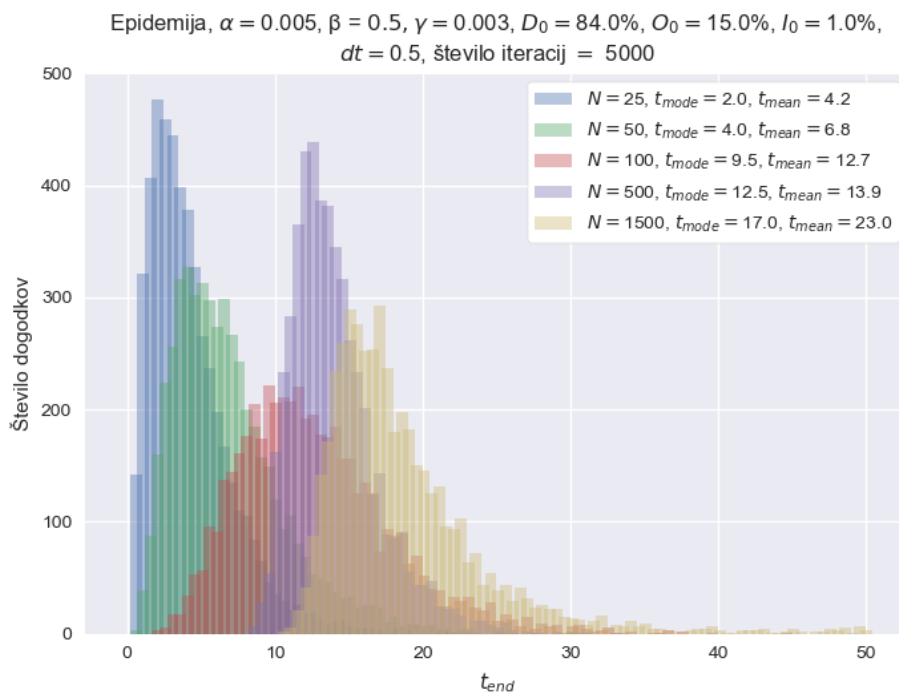
Z D smo označili ljudi dovzetne za okužbo, z O okužene in z I imune, s P pa spet označili naključno število žrebano po Poissonovi porazdelitvi. Za predstavo o delovanju našega modela si spet najprej oglejmo, kako se odziva za neke arbitrarno določene začetne pogoje in parametre.



Slika 16: Stohastičen model epidemije. Ob primerni izbiri parametrov lahko poustvarimo ciklični model, kjer ima epidemija več vrhov preden jo doleti fluktuacijska smrt

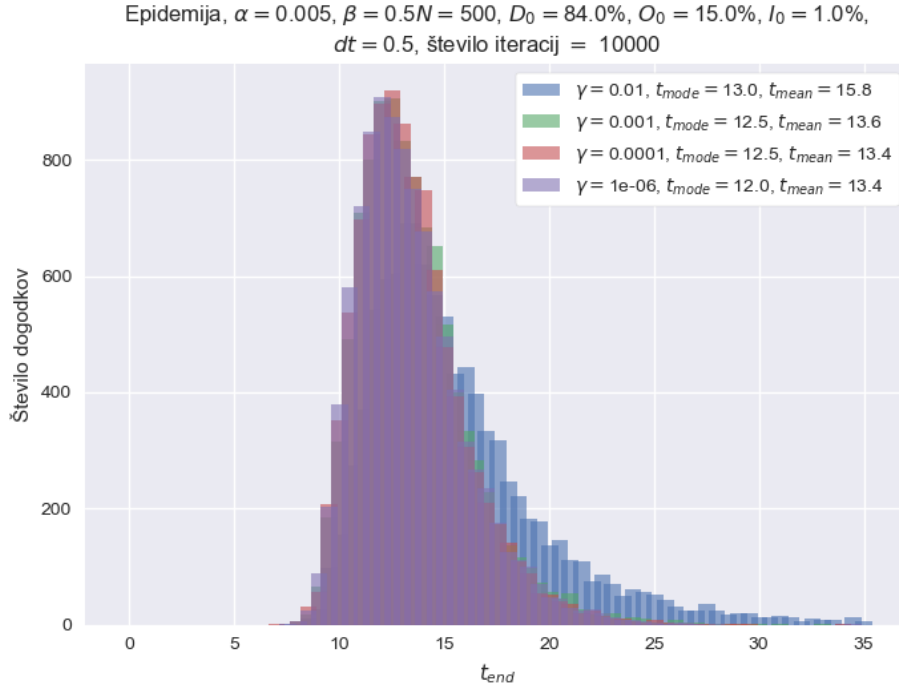
Ker je model stohastičen, se velikost populacije ne ohranja. To bi lahko opravičili z interpretacijo, da je naš sistem odprt in dopušča migracijo ven in not v sistem. Alternativno bi lahko model priredili tako, da bi eno izmed podskupin populacij definirali kot razliko začetne populacije in ostalih dveh skupin. Ker nas za obravnavo konca epidemije zanima, kdaj bo število okuženih enako 0 se nam pojavi problem - kaj če se pred tem dogodkov zgodi, da pride do fluktuacijske smrti ene izmed drugih dveh podskupin populacije. Za nadaljnjo simulacijo moramo take primere seveda obravnavati, saj mora biti $\lambda_P > 0$ pri Poissonovi porazdelitvi. Problema sem se rešil tako, da sem ob fluktuacijski smrti skupine dovzetnih ali imunih, vrednost le-teh postavil malo nad 0, da se je lahko simulacija nadaljevala.

Oglejmo si kako se model odziva za različne velikosti populacije in različne velikosti parametra γ .



Slika 17: Čas eliminacije bolezni za različne velikosti populacij.

Takoj opazimo trend - večja kot je populacije (več kot je okuženih), več časa je potrebnega za eliminacijo bolezni. Zanimivo je, da vrednosti t_{mode} ne padajo monotono za večje N . Tega žal ne znam pojasniti.



Slika 18: Čas eliminacije bolezni za različne vrednosti γ .

Parameter γ pove, kako dolgo drži imunost na bolezen. Na grafu je prikazan razmeroma majhen interval možnih vrednosti, saj se pri > 0.01 porazdelitev močno rezvleče proti velikim časom zaradi česa postane časovna zahtevnost takih simulacij hitro zelo velika. Za dane vrednosti lahko prepoznamo rahel trend, da se z večanjem γ poveča tudi čas konca epidemije.