

Matematično modeliranje

4. predavanje

UP FAMNIT

Barbara Boldin

Kazalo

1	Dinamika plenilcev in njihovega plena	1
1.1	Model Lotka-Volterra	1
1.1.1	Učinek ribolova	5
1.2	Oscilacije v modelu Lotka-Volterra	5
1.3	Model Rosenzweig-MacArthur	6
1.3.1	Paradoks obogatitve	8

1 Dinamika plenilcev in njihovega plena

V tem predavanju spoznamo dva najbolj znana modela, ki opisujeta dinamiko plenilcev in njihovega plena, t.j. model Lotka-Volterra in model Rosenzweig-MacArthur.

1.1 Model Lotka-Volterra

V letih med in po 1. svetovni vojni je biolog Umberto D’Ancona preučeval sestavo ribjih populacij v Jadranskem morju. Njegovi podatki o odstotku plenilskih sort rib so v tabeli.

Leto	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
% plenilci	11.9	21.4	22.1	21.2	36.4	27.3	16.0	15.9	14.8	10.7

D’Ancona je presenečen ugotovil, da je med vojno (ko je bilo ribolova manj) odstotek plenilcev (ki so manj zanimivi za ribiče) narasel. Ker si pojava sam ni znal razložiti, je za pomoč prosil svojega sorodnika, slavnega matematika Vita Volterro. Le ta je problem skušal razumeti s pomočjo matematičnega modela.

Naj $x(t)$ označuje velikost populacije plena ob času t , $y(t)$ pa velikost populacije plenilcev. Volterra je privzel naslednje:

- (i) v odsotnosti plenilcev populacija raste eksponentno, t.j. $x'(t) = ax$ za nek $a > 0$.
- (ii) Plen je nujno potreben za preživetje plenilcev, t.j. v odsotnosti plena populacija upada eksponentno, $y'(t) = -cy$ za nek $c > 0$.

(iii) Količina plena, ki jo en plenilec ujame na časovno enoto je premo sorazmerna z velikostjo populacije plena.

(iv) Ujet plen se z neko sorazmernostno konstanto takoj izrazi v rasti plenilcev.

OPOMBA. Količina plena, ki jo en plenilec ujame na časovno enoto imenujemo *funkcionalni odziv*. *Numerični odziv* je število novorjenih plenilcev na časovno enoto, običajno kot neka funkcija ujetega plena.

Zgornje predpostavke lahko prevedemo v naslednji sistem

$$\begin{aligned}x'(t) &= ax - bxy, \\y'(t) &= dxy - cy\end{aligned}\tag{1}$$

za neke pozitivne a, b, c, d . V matematični biologiji je sistem (1) znan pod imenom model *Lotka - Volterra*, saj je ob približno istem času model neodvisno predlagal tudi ameriški aktuar in biolog Alfred J. Lotka. Model Lotka-Volterra vsebuje linearni funkcionalni odziv, znan tudi pod imenom *Hollingov funkcionalni odziv tipa I*.

Začnimo z analizo faznih portretov.

- x -izokline so podane z $x' = 0$. Imamo torej dve x -izoklini,

$$x = 0, \quad y = \frac{a}{b}.$$

- y -izokline so podane z $y' = 0$. Imamo torej dve y -izoklini

$$y = 0, \quad x = \frac{c}{d}.$$

Ravnovesne točke so presečišča različnih tipov izoklin. Za poljubne vrednosti parametrov imamo torej dve biološko smiselni ravnovesni točki,

$$(\bar{x}, \bar{y}) = (0, 0) \quad \text{in} \quad (\hat{x}, \hat{y}) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right).$$

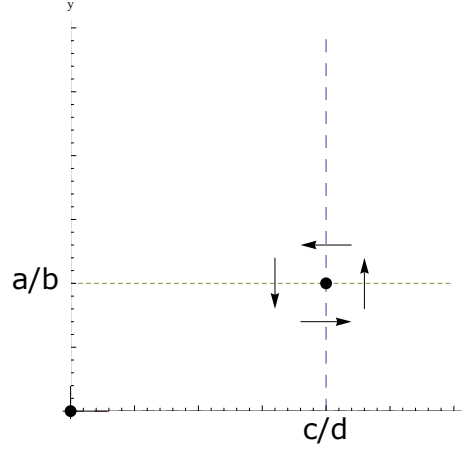
Slika 1 prikazuje pripadajoči fazni portet. Opazimo, da se rešitvene krivulje $(x(t), y(t))$ vrtijo okoli ravnovesja, vendar na podlagi skice ne moremo vedeti, ali gre za stabilno ali nestabilno ravnovesje. Zato nadaljujemo s stabilnostno analizo.

Jacobijeva matrika (1) ima obliko

$$J = \begin{pmatrix} a - by & -bx \\ dy & dx - c \end{pmatrix}.\tag{2}$$

Torej

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}.$$



Slika 1: Fazni portret modela Lotka-Volterra

Lastni vrednosti $J(\bar{x}, \bar{y})$ sta $a > 0$ in $-c < 0$, kar pomeni, da je $(0, 0)$ sedlo. Lastni vektor $(1, 0)^T$, ki pripada lastni vrednosti a napenja nestabilen lastni podprostor: če plenilci niso prisotni, plen raste neomejeno, kar je v skladu z našimi predpostavkami. Če je odsoten plen, plenilci izumrejo, kar se kaže v dejstvu, da je stabilen lastni podprostor, ki pripada lastni vrednosti $-c$, napet na $(0, 1)^T$.

Linearizacija okoli (\hat{x}, \hat{y}) da

$$J(\hat{x}, \hat{y}) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix},$$

in torej lastni vrednosti $\pm\sqrt{aci}$. Ravnovesje (\hat{x}, \hat{y}) je torej center.

Dejstvo, da je netrivialno ravnovesje center nam ne da nobene informacije o stabilnosti tega ravnovesja za nelinearni sistem (1). Izkaže se, da je (\hat{x}, \hat{y}) center tudi za nelinearni sistem, t.j. z izjemo obeh ravnovesnih točk so vse orbite sistema (1) sklenjene krivulje. Drugače zapisano, z izjemo ravnovesij je dinamika periodična.

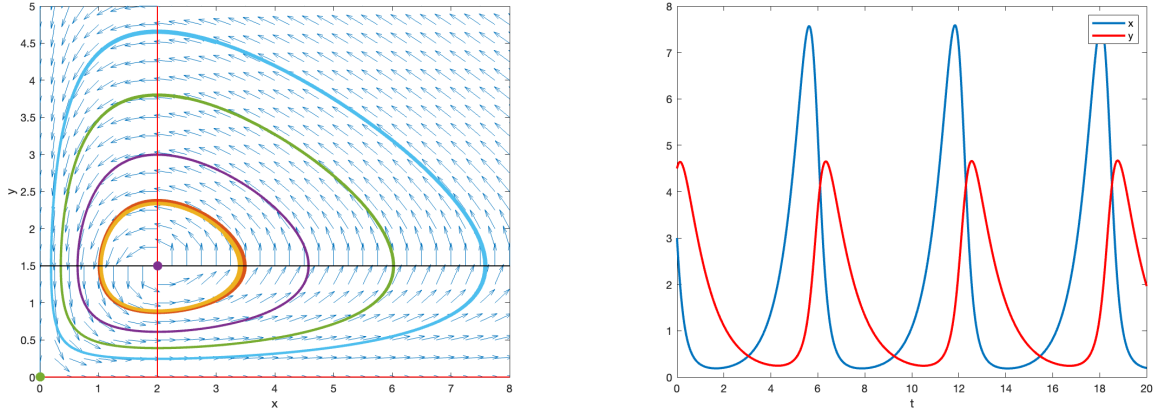
Da bi to trditev dokazali, najprej pretvorimo model (1) v brezdimenzijsko obliko.

$$\begin{aligned} u(t) &= \frac{d}{c}x(t) \\ v(t) &= \frac{b}{a}y(t) \\ \tau &= at. \end{aligned}$$

Sistem (1) se pretvori v

$$\begin{aligned} u'(t) &= u(1 - v) \\ v'(t) &= \alpha v(u - 1) \end{aligned} \tag{3}$$

kjer je $\alpha = \frac{c}{a} > 0$. Imamo naslednjo



Slika 2: Levo: fazni portret za $a = 1.5, b = 1, c = 1, d = 0.5$. Desno: z izjemo obeh ravnovesnih točk je dinamika $(x(t), y(t))$ periodična.

IZREK. Z izjemo obeh ravnovesnih točk je dinamika (3) periodična.

Dokaz. Iz (3) sledi

$$\frac{du}{dv} = \frac{u(1-v)}{\alpha v(u-1)}. \quad (4)$$

Ta enačba ima ločljivi spremenljivki. Z integracijo dobimo

$$u^\alpha e^{-\alpha u} v e^{-v} = K$$

za neko konstanto K . Naj bo $g(u) = u^\alpha e^{-\alpha u}$ in $h(v) = v e^{-v}$. Tedaj je $g(u)h(v) = K$. Funkciji g in h imata enoličen globalni maksimum na $[0, \infty)$, ki je pri obeh funkcijah dosežen pri vrednosti neodvisne spremenljivke 1. Naj bo $M_g = g(1) = e^{-\alpha}$ in $M_h = h(1) = e^{-1}$. Ločimo tri primere.

- (i) Če $K > M_g M_h$ potem $g(u)h(v) = K$ nima rešitev.
- (ii) Za $K = M_g M_h$ je rešitev enolična in sicer $u = 1 = v$.
- (iii) Za $0 < K < M_g M_h$ ima enačba $g(u) = \frac{K}{M_h}$ natanko dve rešitvi, $u_m < 1$ in $u_M > 1$. Če $u \notin [u_m, u_M]$, potem za vsak $v > 0$ velja $g(u)h(v) < K$ in enačba $g(u)h(v) = K$ nima rešitev. Za $u \in \{u_m, u_M\}$ ima enačba $g(u)h(v) = K$ natanko eno rešitev in za $u \in (u_m, u_M)$ ima natanko dve rešitvi, $v_1(u)$ in $v_2(u)$. Imamo $v_1(u) < 1 < v_2(u)$, $v_1(u_m) = v_2(u_m)$ in $v_1(u_M) = v_2(u_M)$.

Z izjemo obeh ravnovesnih točk so torej rešitvene krivulje (4) sklenjene krivulje, kar pomeni, da je dinamika populacij periodična. (glej Sliko 2). \square

1.1.1 Učinek ribolova

Vrnimo se k začetnemu problemu Umberta D'Ancone. Vpliv ribolova lahko modeliramo na več načinov. Volterra je izbral enostaven opis

$$\begin{aligned}x'(t) &= (a - \mu)x - bxy, \\ y'(t) &= dxy - (c + \mu)y.\end{aligned}\tag{5}$$

Ribolov torej pri obeh populacijah modeliramo kot dodatno per capita stopnjo smrtnosti μ .

Sistem (5) ima dve ravnovesji, $(0, 0)$ in

$$(\tilde{x}, \tilde{y}) = \left(\frac{c + \mu}{d}, \frac{a - \mu}{b} \right),$$

in je kvalitativno enak sistemu (1) dokler je $a - \mu > 0$ (sicer je ribištvo tako intenzivno, da obe populaciji izumreta).

Če primerjamo ravnovesji ugotovimo $\tilde{x} > \hat{x}$, in $\tilde{y} < \hat{y}$, kar se sklada z opažanji Umberta D'Ancone: kadar je ribištva manj, je plenilec več. Kaj pa če populaciji nista v ravnovesju? Tedaj lahko primerjamo povprečni populacije skozi celotno periodo. Izberimo torej eno od periodičnih rešitev in naj bo T perioda te orbite. Tedaj je $x(T) = x(0)$ in $y(T) = y(0)$. Iz (1) sledi, da

$$\begin{aligned}0 &= \int_{x(0)}^{x(T)} \frac{dx}{x} = \int_0^T (a - by)dt, \\ 0 &= \int_{y(0)}^{y(T)} \frac{dy}{y} = \int_0^T (dx - c)dt,\end{aligned}$$

oziroma

$$\begin{aligned}\frac{1}{T} \int_0^T x(t)dt &= \frac{c}{d}, \\ \frac{1}{T} \int_0^T y(t)dt &= \frac{a}{b}.\end{aligned}$$

Povprečni vrednosti x in y skozi en cikel sta torej enaki kot vrednosti v ravnovesju. To pa pomeni, da zaključki glede učinkov ribolova veljajo tudi, ko populaciji nista v ravnovesju.

OPOMBA. Te ugotovitve tudi pojasnijo zakaj pestidici včasih niso tako učinkoviti kot bi želeli (saj imajo poleg populacije, ki jo želimo kontrolirati, učinke tudi na naravne sovražnike te populacije).

1.2 Oscilacije v modelu Lotka-Volterra

Model Lotka-Volterra je pomemben mejnik v matematični biologiji. Ni pa preveč prepričljiv za opis periodične dinamike med plenilci in njihovim plenom. Dinamika v tem modelu je namreč zelo občutljiva na začetne pogoje, saj majhna sprememba v začetnem pogoju lahko vodi do velikih sprememb v amplitudi in periodi oscilacij. To je v nasprotju z empiričnimi podatki

(npr. podatki o dinamiki risov in zajcev iz Kanade). Nadalje, neskončna družina periodičnih orbit izgine ob najmanjši spremembi predpostavk modela (rečemo, da je model strukturno nestabilen).

Ali lahko oscilacije v dinamiki plenilcev in njihovega plena pojasnimo na bolj prepričljiv način? Nekoliko bolj splošno lahko dinamiko opišemo z

$$\begin{aligned}x'(t) &= f(x) - g(x)y, \\ y'(t) &= \gamma g(x)y - cy.\end{aligned}\tag{6}$$

Funkcija f opisuje dinamiko plena v odsotnosti plenilcev in g je funkcionalni odziv.

OPOMBA. Seveda lahko dinamiko plenilec-plen opišemo v še bolj splošnem modelu, a za naše potrebe bo tak opis zadostoval.

Ena od nerealističnih predpostavk modela je, da populacija raste neomejeno ob odsotnosti plenilcev. V naravi je rast vsake populacije omejena in to lahko enostavno opišemo z logistično enačbo

$$x'(t) = ax\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Nadalje, plenilci lahko vsako časovno enoto ujamejo in pojedjo le omejeno količino hrane. Tako bi pričakovali, da je funkcionalni odziv omejena funkcija velikosti populacije plena. Eden od najpogostejše uporabljenih funkcionalnih odzivov je t.i. *Hollingov odziv tipa II*, ki ima obliko

$$g(x) = \frac{bx}{1 + b\beta x}.$$

Pri tem je $\frac{1}{\beta}$ maksimalna količina ujetega plena na plenilca na časovno enoto. (t.j., ko $x \rightarrow \infty$). V nadaljevanju bomo preučili model s tema dvema predpostavkama.

1.3 Model Rosenzweig-MacArthur

Model Rosenzweig-MacArthur ima obliko

$$\begin{aligned}x'(t) &= ax\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{bxy}{1 + b\beta x}, \\ y'(t) &= \frac{dxy}{1 + b\beta x} - cy.\end{aligned}\tag{7}$$

Začnimo z analizo izoklin in ravnovesij modela (7). Dobimo dve x -izoklini in sicer

$$x = 0, \quad y = \frac{a}{b}\left(1 - \frac{x}{K}\right)(1 + b\beta x),$$

medtem ko sta y -izoklini

$$y = 0, \quad x = \frac{c}{d - cb\beta}.$$

Presečišča različnih tipov izoklin so ravnovesne točke. V našem primeru dobimo dve ravnovesji, kjer plenilci niso prisotni

$$(\bar{x}, \bar{y}) = (0, 0) \quad \text{ter} \quad (\hat{x}, \hat{y}) = (K, 0)$$

in kvečjemu eno ravnovesje, v katerem sta prisotni obe populaciji,

$$(\tilde{x}, \tilde{y}) = \left(\frac{c}{d - cb\beta}, \frac{a}{b} \left(1 - \frac{\tilde{x}}{K} \right) (1 + b\beta\tilde{x}) \right).$$

To ravnovesje je biološko smiselno kadar je

(i) $\frac{c}{d - cb\beta} > 0$ in

(ii) $\tilde{x} < K$.

Prvi pogoj lahko zapišemo kot $\frac{d}{cb\beta} > 1$ kar pomeni, da ob predpostavki maksimalnega izplena $\frac{1}{\beta}$, vsak plenilec rodi vsaj enega novega plenilca v teku svojega življenja (spomnimo se, da je $\frac{1}{c}$ pričakovana življenska doba plenilca). Drugi pogoj pomeni, da mora v ravnovesju velikost populacije plena biti pod nosilno kapaciteto.

Da bi analizirali lokalno stabilnost ravnovesij uporabimo oznake v (6). Imamo

$$J = \begin{pmatrix} f'(x) - yg'(x) & -g(x) \\ \gamma yg'(x) & \gamma g(x) - c \end{pmatrix}$$

kjer $f(x) = ax(1 - \frac{x}{K})$ in $g(x) = \frac{bx}{1+b\beta x}$. Ker je

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix},$$

je trivialno ravnovesje vedno sedlo. Privzemimo sedaj, da je (\tilde{x}, \tilde{y}) biološko smiselno. Tedaj je

$$J(\hat{x}, \hat{y}) = \begin{pmatrix} -a & \frac{-bK}{1+b\beta K} \\ 0 & \frac{dK}{1+b\beta K} - c \end{pmatrix}.$$

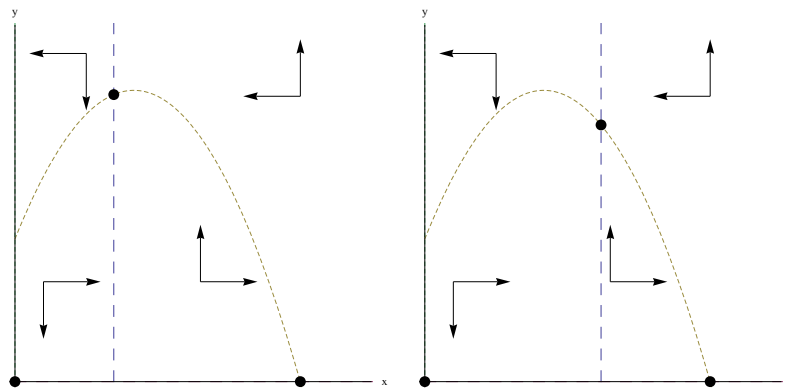
in ker je $\frac{dK}{1+b\beta K} - c > 0$ ($\tilde{x} < K$), je tudi (\hat{x}, \hat{y}) sedlo.

Linearizacija okoli (\tilde{x}, \tilde{y}) nam da

$$J(\tilde{x}, \tilde{y}) = \begin{pmatrix} f'(\tilde{x}) - \tilde{y}g'(\tilde{y}) & -g(\tilde{x}) \\ \gamma\tilde{y}g'(\tilde{x}) & 0 \end{pmatrix}.$$

Imamo $\det(J(\tilde{x}, \tilde{y})) > 0$, kar pomeni, da je (\tilde{x}, \tilde{y}) LAS natanko tedaj, ko je sled $J(\tilde{x}, \tilde{y})$ negativna. Opazimo, da je x -izoklina dana z $y = \frac{f(x)}{g(x)}$. To pomeni, da je sled $J(\tilde{x}, \tilde{y})$ negativna natanko tedaj, ko ravnovesje (\tilde{x}, \tilde{y}) leži na padajočem delu x -izokline. Slika 3 prikazuje dva možna scenarija kjer je (\tilde{x}, \tilde{y}) biološko smiselno. Na levi je (\tilde{x}, \tilde{y}) nestabilno, na desni je (\tilde{x}, \tilde{y}) LAS.

Kaj se zgodi z rešitvenimi krivuljami kadar so vsa tri ravnovesja nestabilna? Izkaže se, da obstaja sklenjena orbita (t.i. limitni cikel), h kateri konvergirajo vse orbite z izjemo ravnovesnim stanj. (Slika 4, desno). Kadar je (\tilde{x}, \tilde{y}) LAS, potem vse orbite z izjemo ravnovesij konvergirajo k (\tilde{x}, \tilde{y}) .

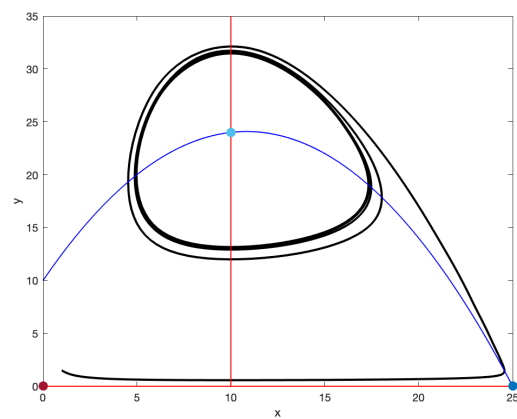
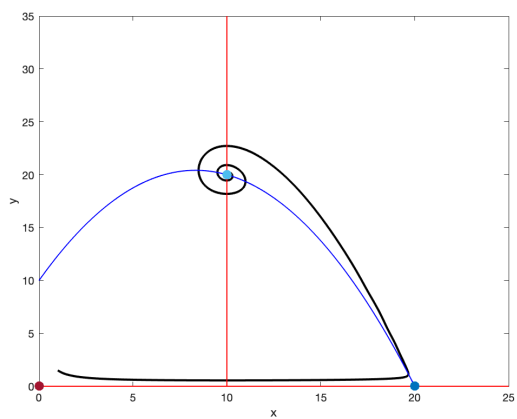


Slika 3: Dva fazna portreta (7). Levo: x -izoklina je naraščajoča v (\tilde{x}, \tilde{y}) , kar pomeni, da je (\tilde{x}, \tilde{y}) nestabilno. Desno: x -je padajoča v (\tilde{x}, \tilde{y}) in ravnovesje (\tilde{x}, \tilde{y}) je LAS.

1.3.1 Paradoks obogatenja

Paradoks obogatenja opisuje situacijo, kjer navidezno izboljšanje pogojev lahko vodi do propada populacije.

Paradoks opišimo na naslednjem primeru. Denimo, da so vsi parametri modela Rosenzweig-MacArthur z izjemo nosilne kapacitete K fiksni in privzemimo, da je za neko vrednost K ravnovesje (\tilde{x}, \tilde{y}) LAS. Ko nosilna kapaciteta K narašča, se ravnovesje (\tilde{x}, \tilde{y}) sčasoma premakne na naraščajoči del x -izokline (to lahko preverimo z izračunom, da se točka, v kateri netrivialna x -izoklina doseže maksimum sčasoma premakne levo od $x = \frac{c}{d - cb\beta}$). Povečanje nosilne kapacitete tako vodi v destabilizacijo populacije in vse orbite (z izjemo ravnovesij) konvergirajo k limitnem ciklu. Za velike K se ta cikel zelo približa koordinatnim osem, kar pomeni, da populaciji ob nekem času postaneta majhni. Majhne populacije pa so bolj občutljive za slučajne dogodke, ki lahko vodijo do izumrtja populacije.



Slika 4: $a = 10, b = 1, c = 10, d = 4, \beta = 0.3$. Levo: $K = 20$. Desno $K = 25$.