

6. Populációdinamika

Csillag Barnabás Gellért (COTNU3)

2020. május 1.

1. Az elméleti háttér

Differenciálegyenleteket a fizikán túl a természettudományok szinte minden területén alkalmaznak, ezen felül számos közgazdaságtani, társadalmi folyamat is leírható velük. A populációdinamikában több olyan differenciálegyenlet-rendszer van, amely egyéb területek eltérő jelenségeinek leírására is alkalmas. Ebből kifolyólag érdemes ezen rendszereket vizsgálni.

Tegyük fel, hogy van egy n egyedből álló populációnk, ez álljon mondjuk nyulakból. Ismert, hogy időegységenként egységnyi mennyiségű nyúl közül mennyi hal meg, ez a d halálozási ráta. Ugyanígy ismert az is, hogy mennyi születik, ezt születési rátának nevezzük, és a -val jelöljük. Vagyis ezek alapján nyulak számának időbeli változása a következőképpen írható le:

$$n(t + \Delta t) = n(t) + \Delta t \cdot a \cdot n(t) - \Delta t \cdot d \cdot n(t). \quad (1)$$

Rendezzük át az egyenletet:

$$\frac{n(t + \Delta t) - n(t)}{\Delta t} = a \cdot n(t) - d \cdot n(t). \quad (2)$$

$\Delta t \rightarrow 0$ esetben, $r = a - d$ változó bevezetésével

$$\frac{dn(t)}{dt} = rn(t). \quad (3)$$

Ennek megoldása nyilvánvalóan egy exponenciális görbe - vagyis két stabil megoldás van: vagy elszáll a végtelenbe a nyulak száma, vagy nullához konvergál. A kapott eredmény tehát nem egyeztethető össze a valósággal, hiszen a világon számos helyen vannak többé-kevésbé stagnáló egyedszámmal bíró nyúlpopulációk.

Ami a modellünkből még mindenképpen hiányzik, az a nyulak által használt erőforrások korlátossága. Tegyük fel, hogy a környezet egy maximum k létszámú populációt képes fenntartani. Ennek reprezentálására megfelelőnek tűnik az $F(n) = 1 - \frac{n}{k}$ függvény:

$$\frac{dn(t)}{dt} = r \cdot n(t) \cdot F(n) = rn(t) \left(1 - \frac{n}{k}\right). \quad (4)$$

Bevezetve az $x = \frac{n}{k}$ -t, megkapjuk az úgynevezett **logisztikus egyenletet**:

$$\frac{dx}{dt} = rx(1 - x). \quad (5)$$

Ez egy nemlineáris differenciálegyenlet, melynek megoldása x_0 -tól és r -től függően egy növekvő vagy csökkenő szigmoid alakú görbe:

$$x(t) = \frac{1}{1 + \left(1 - \frac{1}{x_0}\right) e^{-rt}} \quad (6)$$

A nemlineáris differenciálegyenletek nem minden esetben oldhatók meg analitikusan. Az egyenlet fix pontjainak nevezzük azon pontokat, ahol $\frac{dx}{dt} = 0$. Ezen fixpontok stabilnak vagy instabilnak tekinthetők attól függően, hogy a rendszer kis perturbációkra kimozdul-e ezekből. Esetünkben két fixpont van, az egyik $x^* = 0$ helyen, a másik $x^* = 1$ helyen. Előbbi instabil, utóbbi stabil fixpont.

Ha egy élőhelyen két faj ugyanazon táplálékokat fogyasztja, akkor az erőforrásokon keresztül kölcsönhatásba kerülhetnek. Az egymáshoz viszonyított szaporodási rátájuknak, illetve a környezet kapacitásának függvényében gyakran előfordul, hogy szaporább és szívósabb faj teljesen elfoglalja az élőhelyet, a másik faj pedig kipusztul. Az erőforrásokért folytatott harc abban nyilvánul meg, hogy ha az egyik faj szaporodik, azzal a másik fajnak kevesebb erőforrás áll rendelkezésre:

$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 n_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha n_2}{k_1} \right), \quad (7)$$

$$\frac{dn_2}{dt} = r_2 n_2 \left(1 - \frac{n_2 + \beta n_1}{k_2} \right). \quad (8)$$

A dimenziótlan α és β paraméterek azt fejezik ki, hogy mennyire fogyasztja el az egyik faj a másik faj erőforrásait, és fordítva. Ezek **csatolt logisztikus differenciálegyenletek**, amelyek fixpontjai függetlenek a k_1 , k_2 , α , β , r_1 , r_2 paraméterektől.

Ezen modellhez kapcsolódik az úgynevezett *kompetitív kizárás* törvénye. Ez azt jelenti, hogy két faj, amely kizárólag ugyanazon erőforrásoktól függ, nem létezhet stabilan együtt, hanem az egyik (a nagyobb k együtthatóval rendelkező) idővel kiszorítja a másikat.

A populációdinamikai modellek egy másik fajtája az, amikor az egyik faj tápláléka a másik faj - vegyünk például egy rókákból és nyulakból álló rendszert. Tegyük fel, hogy a nyulak túlnyomórészt a rókák miatt halnak meg, a többi halálokot pedig hanyagoljuk el. Az egyszerűség kedvéért feltehetjük azt is, hogy az élőhely nyulak szempontjából vett táplálék kapacitása végtelen. Ekkor a nyulak számát (n_R) és a rókák számát (n_F) meghatározó differenciálegyenletek a következők:

$$\frac{dn_R}{dt} = a n_R - b n_F n_R, \quad (9)$$

$$\frac{dn_F}{dt} = c n_R n_F - d n_F, \quad (10)$$

ahol a a nyulak szaporodási rátája, $b n_F$ a nyulak halálozási rátája, $c n_R$ a rókák szaporodási rátája, és d a rókák halálozási rátája.

Amint az imént vázoltunk, az a legegyszerűbb **Lotka-Volterra**-féle modell. Ennek számos komplexebb változata van, amelyek több fajt tartalmaznak, vagy több változót (pl. élőhely kapacitása, egyéb halálokok) is figyelembe vesznek.

2. Megoldási módszerek

A legegyszerűbb differenciálegyenlet-megoldó módszer, amelyet alkalmazunk, az **Euler-módszer**. Ekkor egy megadható kezdősebességgel és kezdeti hellyel indul a rendszer, majd a differenciálegyenlet alapján léptetjük a sebességet és a helyet:

$$x(t + \Delta t) = x(t) + \frac{dx}{dt} \cdot \Delta t, \quad (11)$$

ahol adott időpillanatban a derivált értékét a differenciálegyenlet adja meg.

Ezen módszer $\mathcal{O}(\tau^2)$ pontossággal rendelkezik. A következő módszer, a **negyedrendű Runge-Kutta** azonban $\mathcal{O}(\tau^5)$ pontossággal bír.

Tegyük fel, hogy y_0 a léptetni kívánt változónk, h a lépésköz, t_0 a kezdeti idő, $f(t_n, y_n)$ pedig a derivált függvény. Ekkor egy lépés a következőképpen írható fel:

$$y_{n+1} = y_n + h \cdot \frac{a_n + 2 \cdot b_n + 2 \cdot c_n + d_n}{6}, \quad (12)$$

ahol

$$a_n = f(t_n, y_n), \quad (13)$$

$$b_n = f\left(t_n + \frac{1}{2}h, y_n + \frac{1}{2}ha_n\right), \quad (14)$$

$$c_n = f\left(t_n + \frac{1}{2}h, y_n + \frac{1}{2}hb_n\right), \quad (15)$$

$$d_n = f(t_n + h, y_n + hc_n), t_{n+1} = t_n + h. \quad (16)$$

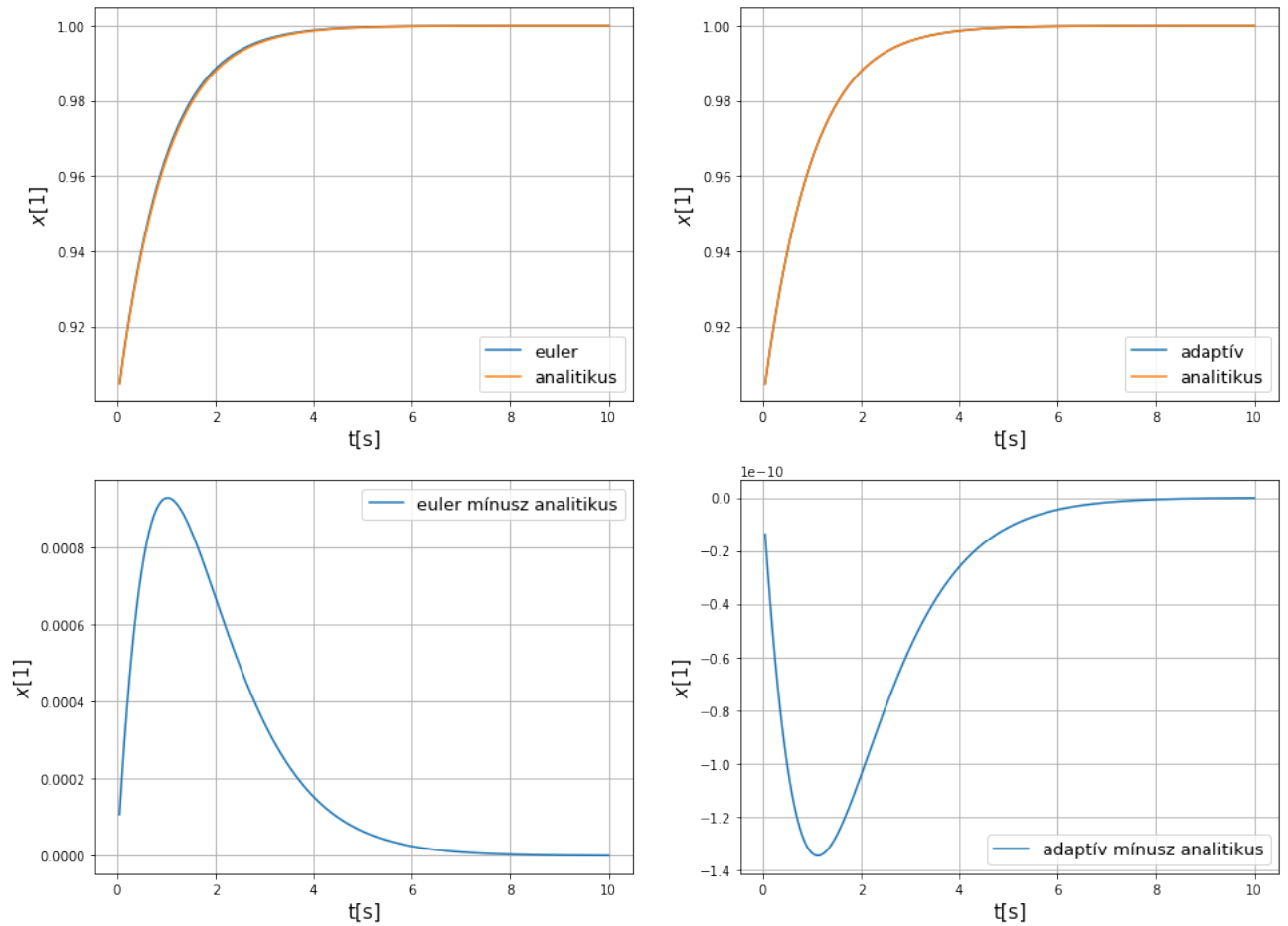
Az **adaptív Runge-Kutta** is hasonló elven működik azon különbséggel, hogy ott a lépésköz változhat a derivált meredekségének függvényében (minél meredekebb a derivált, annál sűrűbb a lépésköz a hibák minimalizálásának érdekében).

Az itt felsorolt három módszer közül az Euler-t, és az adaptív-Runge-Kuttát fogom alkalmazni.

3. Eredmények

3.1. Logisztikus egyenlet vizsgálata

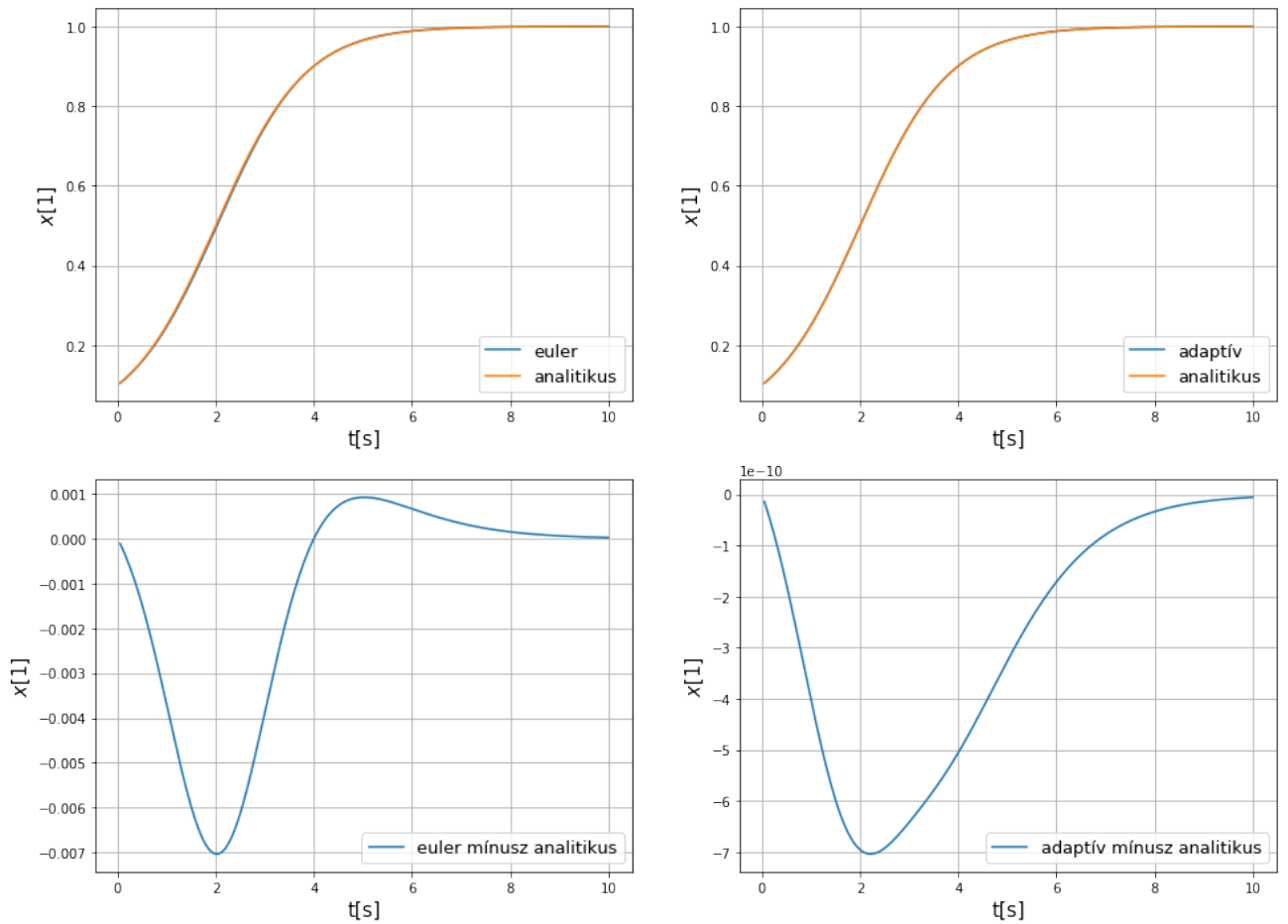
Leprogramoztam az Euler- és az adaptív-Runge-Kutta-módszereket, hogy a logisztikus egyenletet oldják meg.



1. ábra. Euler és adaptív Runge-Kutta szimulációk eredményei $x_0 = 0.9$, $r = 1.1$, $\Delta t = 0.05$ s, $t_{max} = 10$ s paraméterek mellett úgy, hogy a Runge-Kutta pontossági paramétere 10^{-6} .

Látható, hogy a stabil fixpont ($x^* = 1$) közeléből indítva a szimulációt mind az Euler-módszer, mind az adaptív Runge-Kutta elég pontos eredményt ad ilyen lépésköz mellett, bár láthatóan az Euler pontatlanabb, de ez várható is volt. Az Euler-módszer esetén azt láthatjuk továbbá, hogy az kevés hiba ami van, az az elméleti görbe éles változásánál található.

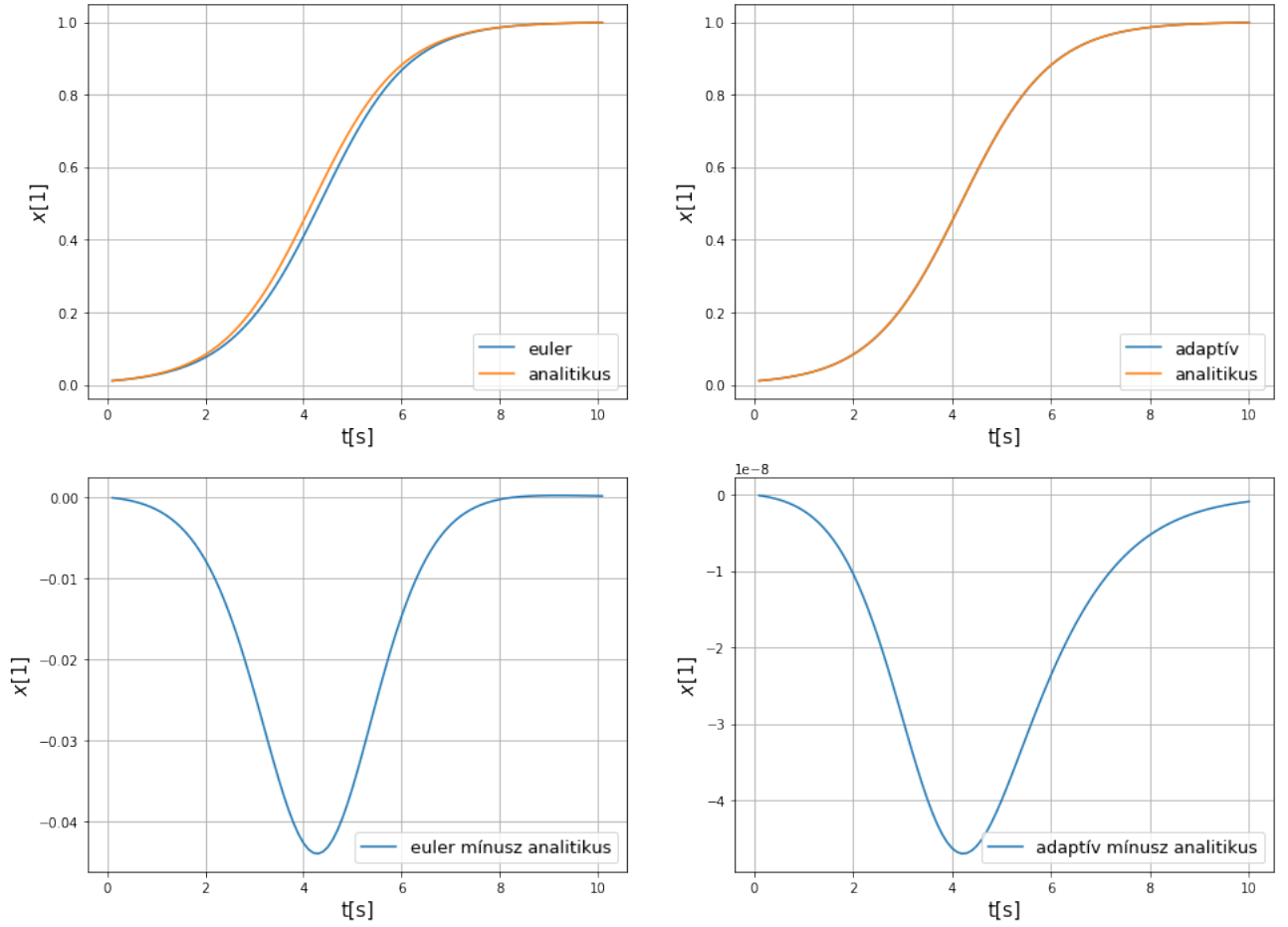
Vizsgáljuk meg mi történik, ha a másik fixpont közeléből indítjuk a rendszert!



2. ábra. Euler és adaptív Runge-Kutta szimulációk eredményei $x_0 = 0.1$, $r = 1.1$, $\Delta t = 0.05s$, $t_{max} = 10s$ paraméterek mellett úgy, hogy a Runge-Kutta pontossági paramétere 10^{-6} .

Az adaptív Runge-Kutta módszer hibája körülbelül ötször akkora, míg az Euler-módszer hibája megközelítőleg nyolcszor akkora lett. Viszont az $x(t)$ változásai is nagyobbak lettek egy nagyságrenddel adott idő alatt, vagyis azt láthatjuk, hogy elég pontos még mindig mind a két módszer.

Menjünk közelebb az instabil fixponthoz, és növeljük a lépésközt!

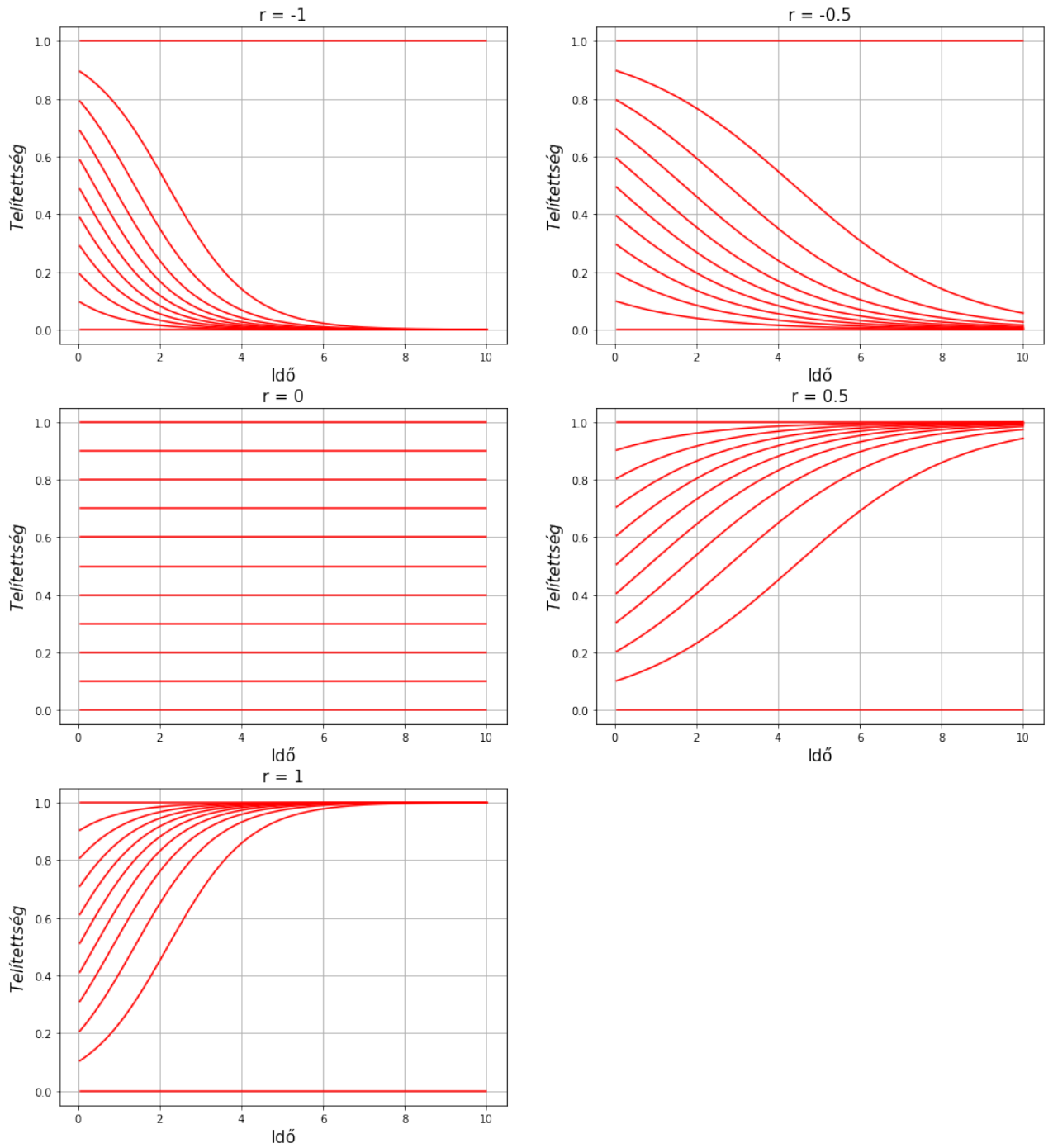


3. ábra. Euler és adaptív Runge-Kutta szimulációk eredményei $x_0 = 0.01$, $r = 1.1$, $\Delta t = 0.1s$, $t_{max} = 10s$ paraméterek mellett úgy, hogy a Runge-Kutta pontossági paramétere 10^{-6} .

Látható, hogy az Euler-módszer hibája ilyen paraméterek mellett már jelentőssé vált, míg az adaptív-Runge-Kutta módszer esetén az elméleti görbétől való eltérés még mindig minimális.

Annyi következtetést vonhatunk az alábbi ábrák alapján, hogy ha $x_0 > 0.1$, $\Delta t \leq 0.05$ tartományból indítjuk a szimulációkat, akkor mindkét módszer megfelelően működik, ám ha nagyon közel megyünk az instabil fixponthoz x_0 -al, és illetve vagy túl nagyra választjuk a lépésközt, akkor az Euler-módszer számottevően torzult eredményt adhat.

A következőkben, mivel ez a feladat része, legyártom az óra fóliáin található ábrákat a megfelelő r és x_0 paraméterek beállításával. A lehető legnagyobb pontosság kedvéért az adaptív Runge-Kutta módszert fogom alkalmazni.

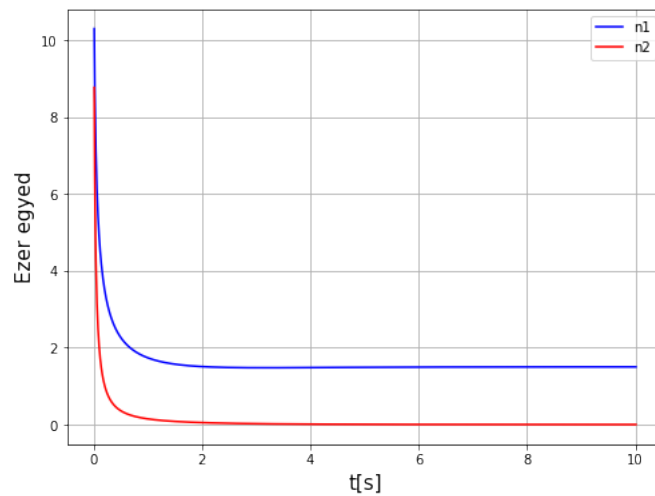


4. ábra. Adaptív Runge-Kutta szimulációk eredményei $\Delta t = 0.05s$, $t_{max} = 10s$, és különböző x_0 és r paraméterek mellett úgy, hogy a Runge-Kutta pontossági paramétere 10^{-6} .

Szemre megkülönböztethetetlenek ezek az ábrák az órai fóliákon láthatóktól.

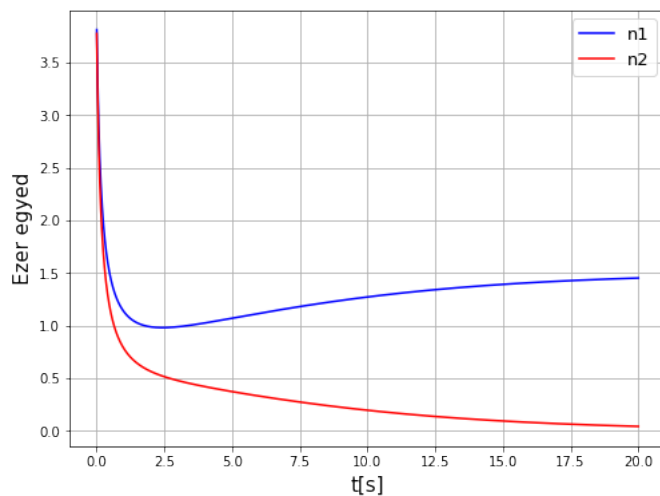
3.2. A csatolt logisztikus modell vizsgálata

A továbbiakban a (7), (8)-as, két faj ugyanazon erőforrásaiért folytatott "küzdelmét" leíró egyenleteket oldjuk meg numerikusan. Itt az Euler-módszert alkalmazom kis lépésközzel.



5. ábra. Euler-módszerrel léptetett szimulációk eredményei $\Delta t = 0.01s$, $t_{max} = 10s$, $r_1 = 1.1$, $r_2 = 1.2$, $\alpha = 1.2$, $\beta = 0.9$, $k_1 = 1.5$, $k_2 = 0.9$ paraméterek mellett.

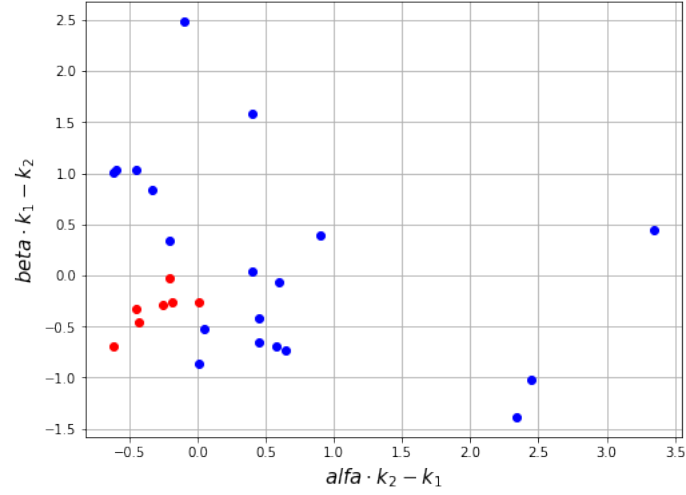
A fenti ábrán arra láthatunk egy példát, amikor az egyik faj nagy sebességgel kiszorítja a másikat.



6. ábra. Euler-módszerrel léptetett szimulációk eredményei $\Delta t = 0.01s$, $t_{max} = 20s$, $r_1 = 1.1$, $r_2 = 1.1$, $\alpha = 1$, $\beta = 1$, $k_1 = 1.5$, $k_2 = 1.3$ paraméterek mellett.

Ezen szimuláció esetében direkt úgy választottam meg a konstansokat, hogy a két populáció jellegét tekintve csak a k paramétereikben különbözzenek. Várható volt az eredmény: a nagyobb k -val rendelkező faj kiszorítja a másikat. Viszont az is látszik, hogy ilyen hasonló paraméterek esetén a kiszorítás már sokkal lassabb.

Lefuttattam a szimulációt 26 különböző α , β , k_1 , k_2 beállításra:

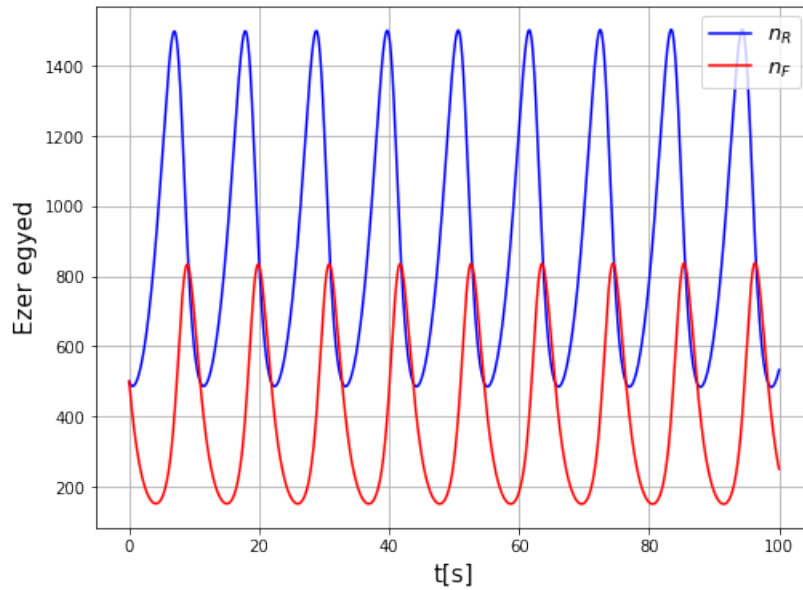


7. ábra. Euler-módszerrel léptetett szimulációk eredményei $\Delta t = 0.01s$, $t_{max} = 20s$, $r_1 = 1.1$, $r_2 = 1.1$ paraméterek mellett. A piros pontok azon eredményeket jelölik, amely paraméter-beállítás esetén mindkét faj jelentős számban jelen volt a szimuláció végén. Ugyanígy kék ponttal jelöltem azon beállításokat, amelyeknél csak egy faj maradt.

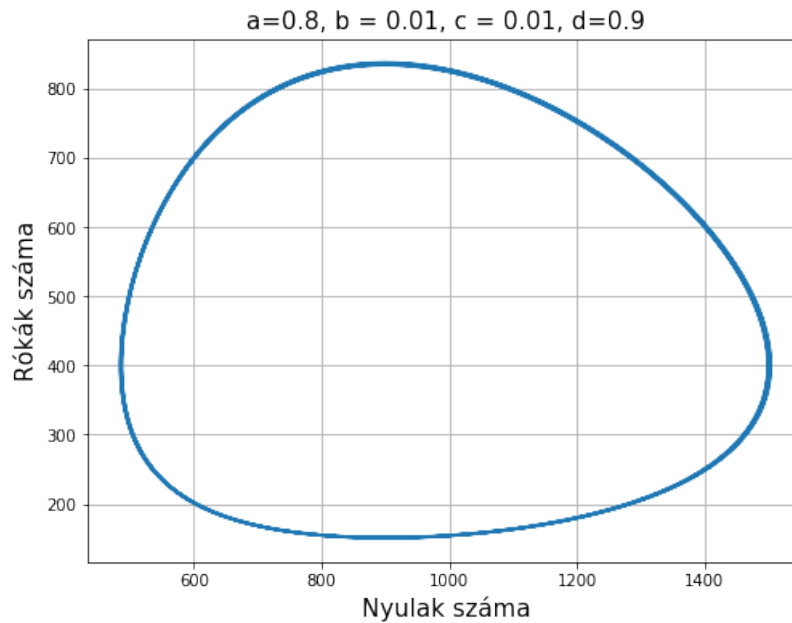
Az ábrán azt láthatjuk, hogy akkor élt túl mind a két faj, ha az $\alpha k_2 - k_1 < 0$, mind pedig a $\beta k_1 - k_2 < 0$ egyenlőtlenségek teljesültek. Vagyis arra jutottunk, hogy a két faj együttélése $\alpha k_2 < k_1$ és $\beta k_1 < k_2$ teljesülése esetén stabil. Ez pont a kompetitív kizárás törvénye.

3.3. Lotka-Volterra modell

Itt a bevezetőben ismertetett Lotka-Volterra modellt implementáltam, és készítettem az eredményekről néhány ábrát. A szimulációt ismét az Euler-módszer alapján léptettem, mert ahogy azt a logisztikus egyenlet numerikus megoldásánál leírtam, elsőrendű differenciálegyenletek megoldására megfelelően kis lépésköz mellett alkalmas.

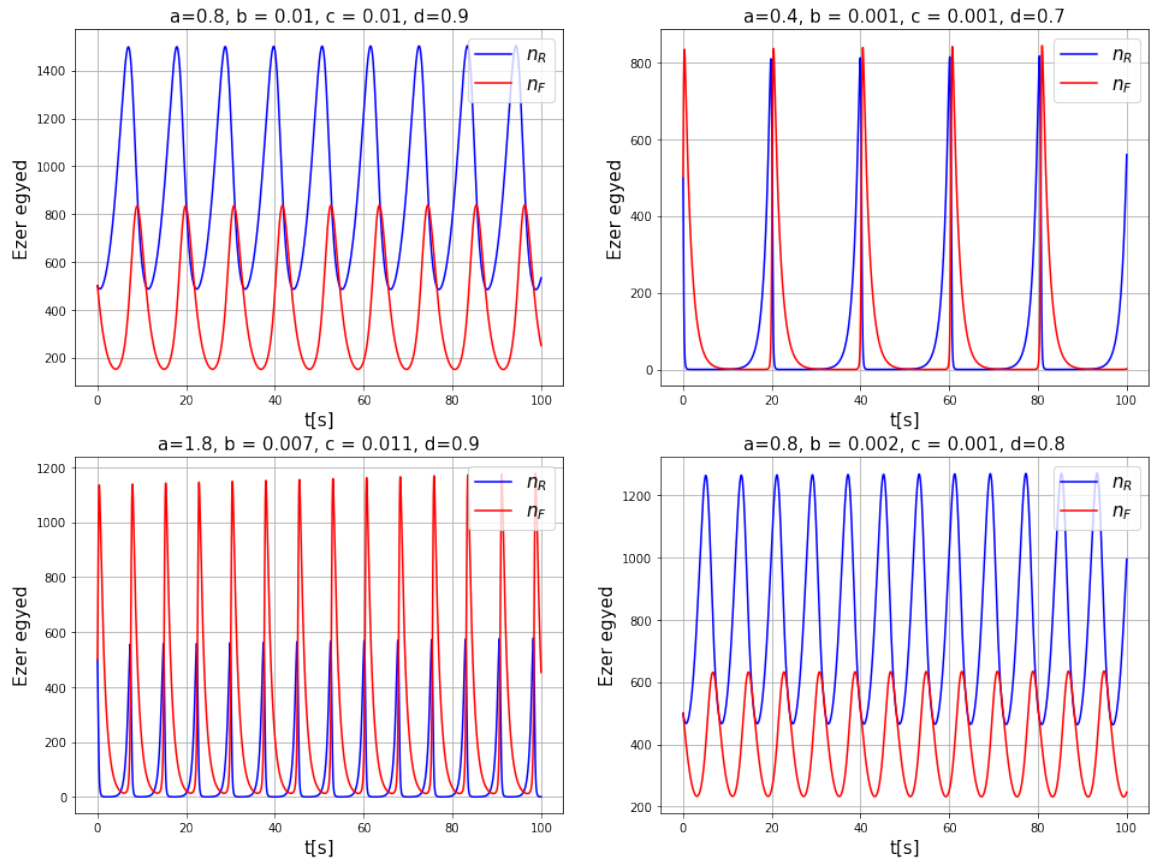


8. ábra. Euler-módszerrel léptetett Lotka-Volterra szimulációk eredményei $\Delta t = 0.0005s$, $t_{max} = 100s$, $a = 0.4$, $b = 0.001$, $c = 0.001$, $d = 0.9$ paraméterek mellett.



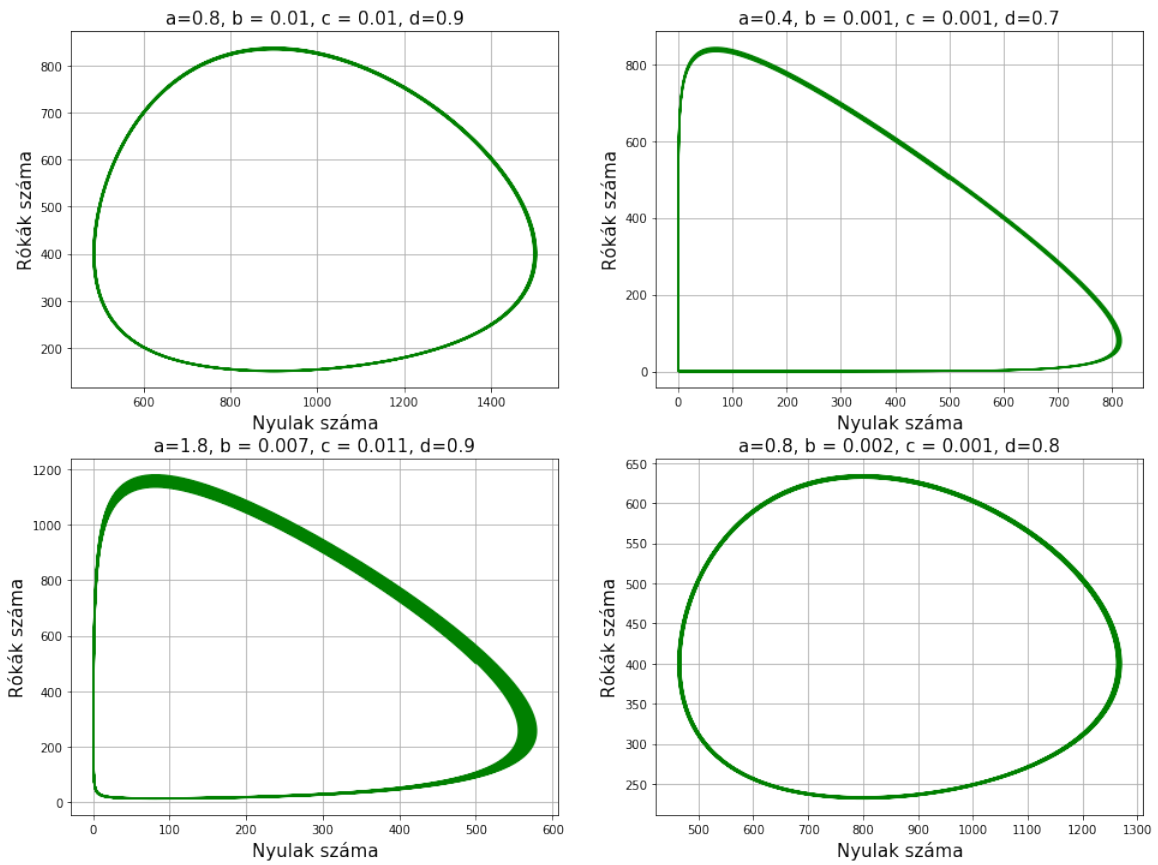
9. ábra. Euler-módszerrel léptetett Lotka-Volterra szimulációk eredményei $\Delta t = 0.0005s$, $t_{max} = 100s$, $a = 0.4$, $b = 0.001$, $c = 0.001$, $d = 0.9$ paraméterek mellett.

Lefuttattam az egyik órai főlán leírt paraméterekkel a programot, és szemre teljesen ugyanolyan eredményt kaptam, tehát jó eséllyel megfelelően működik a szimuláció.



10. ábra. Euler-módszerrel léptetett Lotka-Volterra szimulációk eredményei $\Delta t = 0.0005s$, $t_{max} = 100s$, és különböző a, b, c, d paraméterek mellett.

Az egyedszám - idő ábrákon úgy tűnik, hogy a bal alsó ábrán periódusról periódusra lineárisan növekszik az egyedek száma.



11. ábra. Euler-módszerrel léptetett Lotka-Volterra szimulációk eredményei $\Delta t = 0.0005s$, $t_{max} = 100s$, és különböző a, b, c, d paraméterek mellett.

A fázistér ábrákon látszik, hogy a bal alsó szimuláció valóban jelentős hibával terhelt - ennek oka az Euler-módszer hibájában keresendő.

4. Összefoglalás

A jegyzőkönyv során megvizsgáltunk többféle populációdinamikai modellt, és numerikus módszerekkel megoldottuk a differenciálegyenleteiket. A logisztikus egyenlet esetében összehasonlítottuk az adaptív Runge-Kutta, illetve az Euler-módszer által szolgáltatott eredményeket, és arra jutottunk, hogy elsőrendű differenciálegyenletek esetében az Euler-módszer is egészen pontos eredményt tud adni, ha megfelelően kis lépésközt választunk. Ezen túlmenően megmutattuk, hogy hogyan alakul a populáció nagysága ötvenöt különböző kezdőfeltétel esetén.

A két ugyanazon táplálékokon élő faj dinamikáját leíró csatolt logisztikus egyenlettel is foglalkoztunk, és huszonhat különböző szimuláció futtatásával, továbbá eredményeinek megvizsgálásával igazoltuk a kompetitív kizárás törvényét.

A jegyzőkönyv végén belepillantottunk a legegyszerűbb Lotka-Volterra modellbe is. Azt a megállapítást tettük, hogy az Euler-módszer talán mégsem volt a legmegfelelőbb, hiszen egyes ábrákon jelentős hibák, eltérések láthatóak.