

Kontinuerte og differentiable modeller benyttet i SRP med matematik A og biologi A eller B

Bent Selchau

Indledningsvis vil vi betragte to typer populationsudviklinger, som altid bliver gennemgået i matematikundervisningen i gymnasiet.

Den eksponentielle udvikling

Populationens størrelse betegnes med N . Egentlig burde man skrive $N(t)$, da N er en funktion af tiden; men det undlader man af traditionelle og praktiske grunde at gøre. Den simple antagelse er nu, at jo flere individer, der er, jo flere kommer der til i et givet tidsrum. Dette kan skrives:

$$\Delta N = kN\Delta t \text{ eller } \frac{\Delta N}{\Delta t} = kN \quad (1)$$

Man benytter sig nu af det matematiske kneb at antage, at N er en kontinuert og differentiable funktion. Vi ved på forhånd, at dette er forkert, da N jo kun kan antage positive og heltallige værdier. Det betyder, at ΔN kun kan antage værdierne 0, 1, 2 og N derfor ikke kan være en kontinuert funktion, hvis det da ikke er en konstant funktion. Ud fra antagelsen om, at N er en kontinuert og differentiable funktion har vi, at

$$\frac{dN}{dt} = kN \Leftrightarrow N = N_0 e^{kt} \quad (2)$$

N_0 er antallet af individer, når $t = 0$. Hvis k er et positivt tal, har vi at gøre med en populationsvækst uden en øvre grænse. Modellen kan derfor kun være realistisk indenfor et begrænset tidsrum.

Den logistiske udvikling

Betragtningerne er nogenlunde som før; men vi tilføjer den antagelse, at populationen har en øvre grænse, en mætning, som vi betegner med M . Det betyder, at når populationstallet når op til M , er der ikke længere en populationsstigning. Dette kan man matematisk udtrykke ved:

$$\Delta N = kN(M - N)\Delta t \text{ eller } \frac{\Delta N}{\Delta t} = kN(M - N) \quad (3)$$

Ud fra samme betragtninger som før, har vi:

$$\frac{dN}{dt} = kN(M - N) \Leftrightarrow N = \frac{M}{1 + \left(\frac{M}{N_0} - 1\right)e^{-kMt}} \quad (4)$$

Hvor N_0 som før er antallet af individer til $t = 0$.

I de to gennemgåede eksempler, har vi ud fra nogle antagelser været i stand til at opstille nogle differentialligninger, som kan løses.

I mere komplicerede modeller antager vi, at to (eller flere) forskellige populationer påvirker hinanden. Det kan være en rovdyrpopulation, der lever af en byttedyrpopulation, eller det kan være to populationer, der lever af og på samme område, med begrænsede resurser.

Undersøgelser af sammenhængen mellem antallet af rovdyr og byttedyr er et klassisk emne inden for økologien. Emnet er grundigt behandlet i bogen *Almen Økologi* af Tom Fenchel (1). I dette projekt skal man undersøge udviklingen i antallet af rovdyr og byttedyr under den antagelse, at

- Byttedyret har kun en type rovdyr som væsentlig fjende.
- Rovdyret har en bestemt slags byttedyr som væsentlig bytte for livets opretholdelse.

I biologidelen beskriver man, hvordan de to dyregrupper lever med hinanden, og man argumenterer for, at de to betingelser er opfyldt.

I problemet rovdyr-byttedyr forsøger man også at opstille differentialligninger; men nu har vi to funktioner. N_1 angiver antallet af byttedyr, og N_2 angiver antallet af rovdyr. Vi vil nu opstille såkaldt koblede differentialligninger, der skal beskrive sammenhængen mellem de to populationer. Vores koblede differentialligninger vil alle være af typen:

$$\frac{dN_1}{dt} = f(N_1, N_2) \quad \text{og} \quad \frac{dN_2}{dt} = g(N_1, N_2) \quad (5)$$

Der er i tidens løb foreslået mange forskellige udtryk for funktionerne f og g . For de fleste gælder, at:

$$f(0, N_2) = g(0, N_2) = 0$$

Det skyldes selvfølgelig, at uden byttedyr, vil der ikke være rovdyr.

Et sådant ligningssystem kan normalt ikke løses på samme måde, som vi så i de to gennemgåede eksempler; men de kan med moderne hjælpemidler løses numerisk. Metoden er følgende:

1. Man kender N_1 og N_2 til tiden $t = 0$. Disse værdier kalder vi N_{10} og N_{20} .
2. Man vælger en passende lille værdi for Δt .
3. Man beregner N_1 og N_2 til $t_1 = \Delta t$, ved

$$N_{11} = N_{10} + f(N_{10}, N_{20})\Delta t \quad \text{og} \quad N_{21} = N_{20} + g(N_{10}, N_{20})\Delta t.$$

4. Man beregner N_1 og N_2 til $t_2 = 2\Delta t$, ved

$$N_{12} = N_{11} + f(N_{11}, N_{21})\Delta t \quad \text{og} \quad N_{22} = N_{21} + g(N_{11}, N_{21})\Delta t.$$

5. Man bliver ved til $t_n = n\Delta t$ er passende stor, set ud fra den undersøgelse, vi ønsker at foretage.
6. Vi har nu N_1 og N_2 som en funktion af t i intervallet fra $t = 0$ til $t = t_n$. Vi kan tegne grafer for de to funktioner, og beskrive og graferne og eventuelt sammenligne dem med grafer, der er lavet ud fra observationer. Vi kan herefter vurdere om vores matematiske modeller, det

betyder differentialligningerne, tilnærmelsesvis beskriver forholdet mellem rovdyret og byttedyret. Herefter kan man vurdere perspektiverne ved at opstille modellerne.

Stabilitet

Antag, at vi har et sæt begyndelsesværdier N_{10}^* og N_{20}^* , der opfylder:

$$f(N_{10}^*, N_{20}^*) = g(N_{10}^*, N_{20}^*) = 0$$

Vi ser nu, at vores metode, som er beskrevet ovenfor, vil give de samme værdier for alle efterfølgende populationstal. Vi har dermed en helt stabil fordeling mellem antallet af rovdyr og byttedyr.

Eksempel 1: Lotka - Volterra modellen.

$$f(N_1, N_2) = r_1 N_1 - k_1 N_1 N_2 \quad \text{og} \quad g(N_1, N_2) = k_2 N_1 N_2 - d_2 N_2 \quad (6)$$

Alle fire konstanter skal være positive. r_1 er vækstraten for byttepopulationen., hvis der ikke havde været noget rovdyr. Vi ville i det tilfælde få den ubegrænsede eksponentielle vækst, som blev omtalt i indledningen. d_2 er rovdyrenes *mortalitetsrate* (den brøkdelt, der dør af andre grunde end mangel på bytte). k_1 og k_2 er positive konstanter. Vi får da ligningssystemet:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - k_1 N_1 N_2 \quad \text{og} \quad \frac{dN_2}{dt} = k_2 N_1 N_2 - d_2 N_2 \quad (7)$$

Det er de såkaldte Lotka (2) - Volterra (3) ligninger, som de to matematikere uafhængigt af hinanden opstillede i 1920 og 1926.

Stabilitet i Lotka - Volterra modellen.

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \Leftrightarrow r_1 N_1 - k_1 N_1 N_2 = 0 \Leftrightarrow N_1(r_1 - k_1 N_2) = 0 \Leftrightarrow N_1 = 0 \vee N_2 = \frac{r_1}{k_1}$$

Da vi antager, at der faktisk er byttedyr, er den eneste interessante løsning: $N_2 = \frac{r_1}{k_1}$.

$$\frac{dN_2}{dt} = 0 \Leftrightarrow k_2 N_1 N_2 - d_2 N_2 = 0 \Leftrightarrow N_2(k_2 N_1 - d_2) = 0 \Leftrightarrow N_2 = 0 \vee N_1 = \frac{d_2}{k_2}$$

Da vi antager, at der faktisk er rovdyr, er den eneste interessante løsning: $N_1 = \frac{d_2}{k_2}$.

Konklusionen er da, at hvis der er byttedyr og rovdyr, vil der være en stabil situation, hvis:

$$(N_{10}, N_{20}) = \left(\frac{d_2}{k_2}, \frac{r_1}{k_1} \right) \quad (8)$$

I den model, der er benyttet i følgende eksempel er:

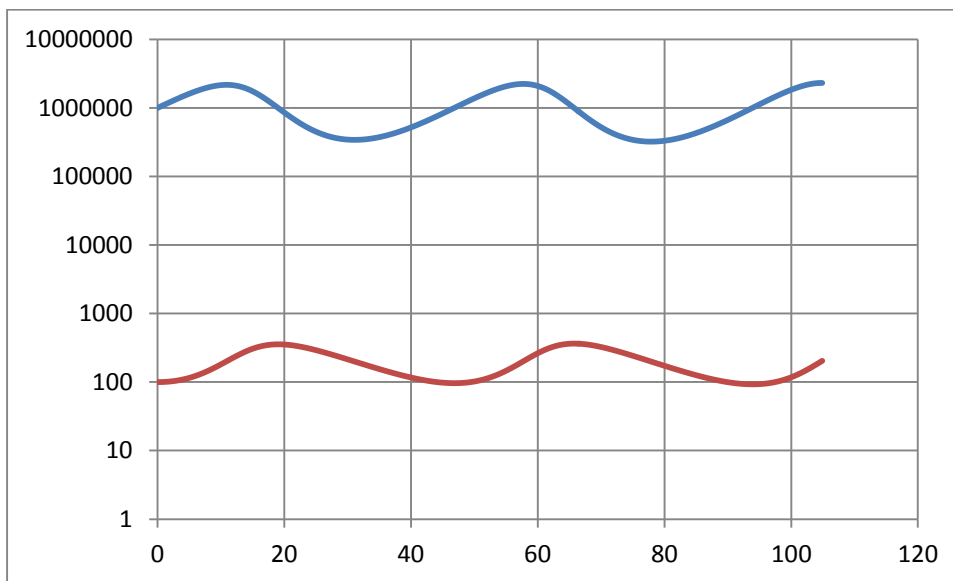
$$r_1 = 0,2 \quad \text{og} \quad k_1 = 0,001 \quad \text{og} \quad k_2 = 0,0000001 \quad \text{og} \quad d_2 = 0,1$$

Stabilitet opnås derfor, når: $(N_{10}, N_{20}) = \left(\frac{0,1}{0,00000001}, \frac{0,2}{0,001}\right) = (100000, 200)$. Vores model bliver da:

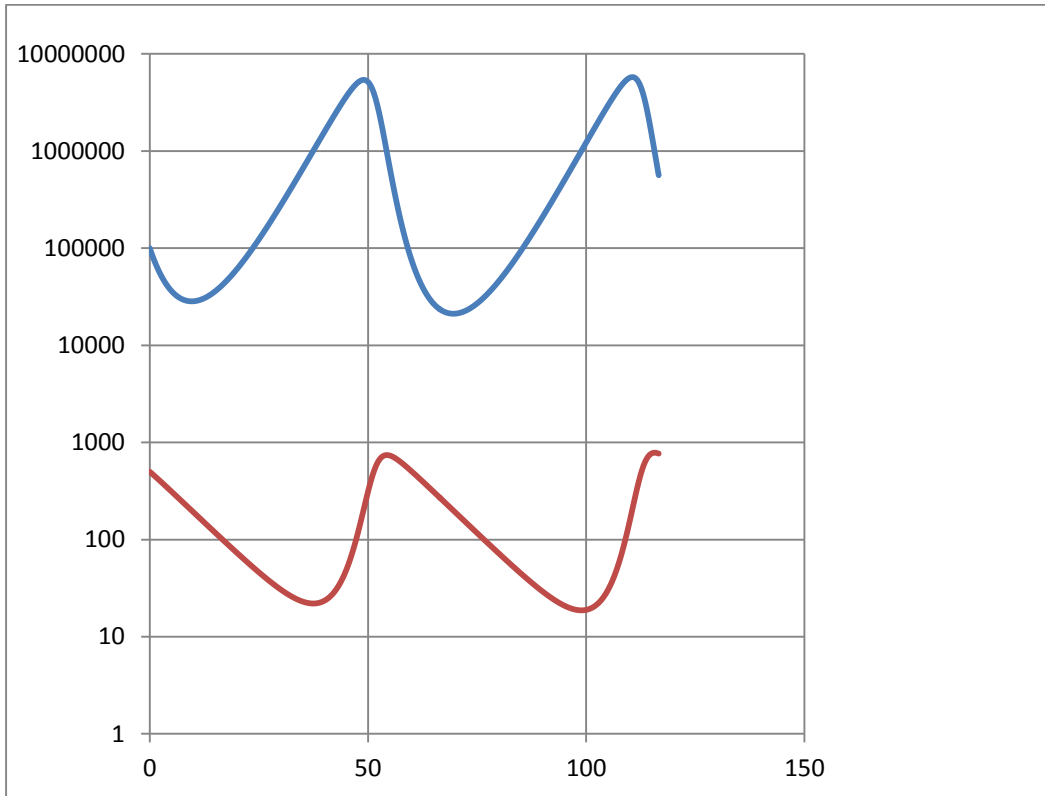
$$\frac{dN_1}{dt} = 0,2N_1 - 0,001N_1N_2 \quad \text{og} \quad \frac{dN_2}{dt} = 0,0000001N_1N_2 - 0,1N_2$$

I de følgende figurer starter vi med en byttedyrpopulation på 100000. Figur 1 viser udviklingen, hvis der fra starten er 100 rovdyr. Figur 2 viser udviklingen, hvis der fra starten er 500 rovdyr. Figur 3 viser udviklingen, hvis der fra starten er 2000 rovdyr.

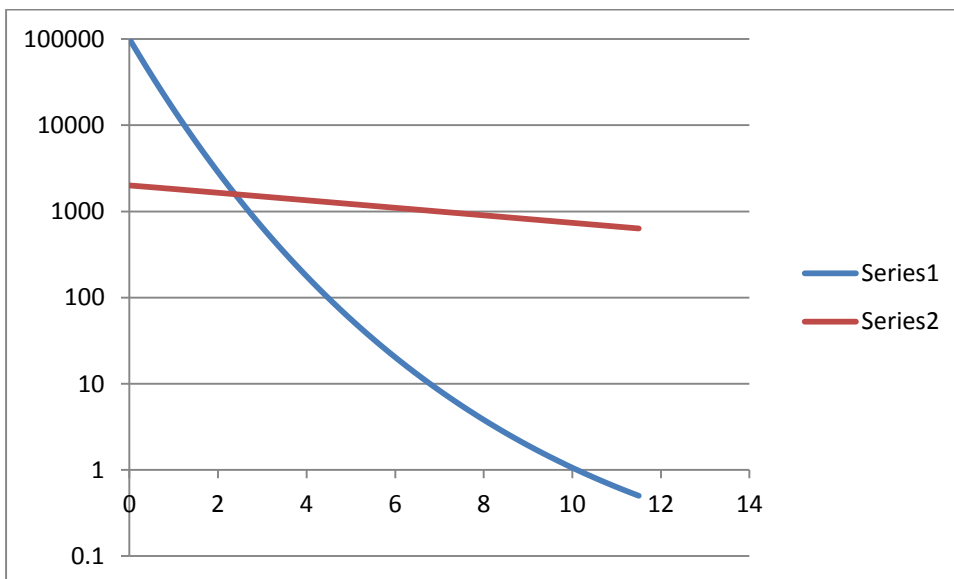
Figur 1.



Figur 2.

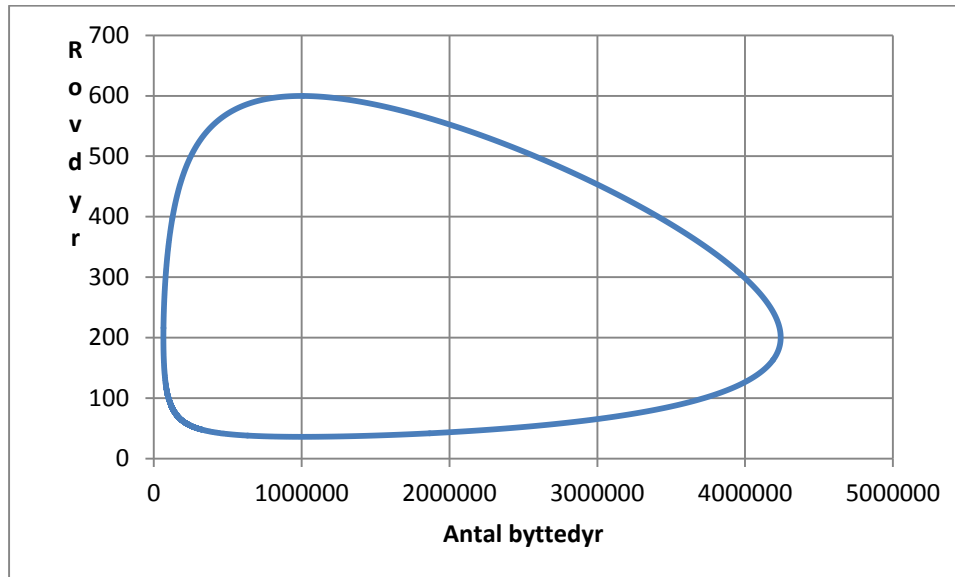


Figur 3.



Det kan vises (Pielou (4)), at hvis der ikke sker det, at alle byttedyrene bliver udryddet, vil man få en lukket kurve i et (N_1, N_2) diagram. Dette passer også med det, vi ser på figurerne 1 og 2, hvor alt ser ud til at gentage sig med en bestemt periode. På følgende figur 4 har vi et sådant diagram, der svarer til værdierne fra figur 1.

Figur 4.



Følgende egenskaber er opfyldt for Lotka - Volterra modellen, når der er periodiske funktioner:

- Svingningstiden T for de to populationsfunktioner er: $T = \frac{2\pi}{\sqrt{r_1 d_2}}$. (Pielou (4)),
- Gennemsnitsstørrelserne for de to populationer er uafhængig af startværdierne og dermed amplituderne for populationerne, og lig med stabilitetsværdierne: $(N_{10}, N_{20}) = \left(\frac{d_2}{k_2}, \frac{r_1}{k_1}\right)$. (Pielou (4)),
- N_1 antager en ekstremumsværdi, når $N_2 = \frac{r_1}{k_1}$.
- N_2 antager en ekstremumsværdi, når $N_1 = \frac{d_2}{k_2}$.

Hvordan man undersøger om observerede svingninger i antallet af byttedyr og rovdyr kan beskrives med Lotka - Volterra modellen.

- Graferne for antallet af byttedyr og rovdyr som funktion af tiden skal ligne graferne på figurerne 1 og 2.
- Ud fra graferne kan T , $\frac{r_1}{k_1}$ og $\frac{d_2}{k_2}$ bestemmes.

- Find et punkt på grafen for N_1 , hvor hældningen $\frac{dN_1}{dt}$ kan bestemmes, og aflæs de tilhørende værdier af N_1 og N_2 .
- Find et punkt på grafen for N_2 , hvor hældningen $\frac{dN_2}{dt}$ kan bestemmes, og aflæs de tilhørende værdier af N_1 og N_2 .
- Vi har nu ligninger nok til at bestemme konstanterne r_1, k_1, k_2 og d_2 .
- N_{10} og N_{20} kendes begge fra observationsmaterialet.
- Lav ud fra konstanterne r_1, k_1, k_2 og d_2 og N_{10} og N_{20} graferne for de to populationer, som følger af Lotka - Volterra modellen. Sammenlign med graferne over observationerne.

Eksempel 2. Lotka - Volterra modellen, hvor der tilføjes en øvre grænse for antallet af byttedyr.

Vi får da: $f(N_1, N_2) = r_1 N_1 - k_1 N_1 N_1 + k_2 N_1 N_2$ og $g(N_1, N_2) = k_3 N_1 N_2 - d_2 N_2$

eller

$$f(N_1, N_2) = k_1 N_1 \left(\frac{r_1}{k_1} - \left(N_1 - \frac{k_2}{k_1} N_2 \right) \right) \text{ og } g(N_1, N_2) = k_3 N_1 N_2 - d_2 N_2. \quad (9)$$

Vi ser, at hvis der ikke er nogle rovdyr, vil den øvre grænse for antallet af byttedyr være $M = \frac{r_1}{k_1}$.

Hvordan man undersøger om observerede svingninger i antallet af byttedyr og rovdyr kan beskrives med denne model.

- Man skal ud fra vurderinger kende $M = \frac{r_1}{k_1}$.
- N_1 har ekstremum, når $N_1 - \frac{k_2}{r_1} N_2 = \frac{r_1}{k_1}$. N_1 og N_2 aflæses ved en ekstremumsværdi for N_1
- N_2 har ekstremum, når $N_1 = \frac{d_2}{k_3}$.
- Find et punkt på grafen for N_1 , hvor hældningen $\frac{dN_1}{dt}$ kan bestemmes, og aflæs de tilhørende værdier af N_1 og N_2 .
- Find et punkt på grafen for N_2 , hvor hældningen $\frac{dN_2}{dt}$ kan bestemmes, og aflæs de tilhørende værdier af N_1 og N_2 .
- Vi har nu ligninger nok til at bestemme konstanterne r_1, k_1, k_2, k_3 og d_2 .
- N_{10} og N_{20} kendes begge fra observationsmaterialet.
- Lav ud fra konstanterne r_1, k_1, k_2, k_3 og d_2 og N_{10} og N_{20} graferne for de to populationer, som følger af modellen. Sammenlign med graferne over observationerne.

Eksempel 3. Igen forestiller vi os, at der er en øvre grænse M for antallet af byttedyr, selvom der ikke er noget rovdyr. Leslie & Gower (5) og Pielou (4) opstillede en model, der byggede på, at jo mindre forholdet N_2/N_1 mellem rovdyr og byttedyr er, jo hurtigere stiger antallet af rovdyr.

$$\text{Modellen er: } f(N_1, N_2) = k_1 N_1 \left(\frac{r_1}{k_1} - \left(N_1 - \frac{k_2}{k_1} N_2 \right) \right) \quad \text{og} \quad (N_1, N_2) = k_3 N_2 \left(\frac{r_2}{k_3} - \frac{N_2}{N_1} \right). \quad (10)$$

Modellen kan sammenlignes med observationsmateriale på samme måde som beskrevet i eksempel 2.

Konkurrence om resurser

Kontinuerte og differentiable modeller kan i nogle tilfælde også benyttes til at beskrive antallet af individer i to populationer, der kæmper om de samme resurser. Det kunne være to forskellige græsædere, der græsser på samme slette. En grundig gennemgang af emnet kan findes i ECOLOGY af Charles J. Krebs (6). De benyttede modeller er igen opstillet af Lotka og Volterra. Modellerne tager udgangspunkt i logistiske modeller. Disse modeller skrives normalt som

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1} \right) \quad \text{og} \quad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2}{K_2} \right) \quad (11)$$

Ideen i modellerne er, at man forestiller sig, hvor mange 1 individer 2 individerne svarer til. Det kan være, at 2 individerne spiser fire gange så meget som 1 individerne. Det betyder, at $4N_2$ 1 individer svarer til N_2 2 individer. Generelt siger man, at man fra population 2 har et antal på αN_2 , der er ækvivalent med et antal fra 1 populationen. Tilsvarende har man fra population 1 har et antal på βN_1 , der er ækvivalent med et antal fra 2 populationen. Man får ud fra disse betragtninger to koblede differentialligninger:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) \quad \text{og} \quad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) \quad (12)$$

Også i denne model kan man tale om en mulig stabilitet. Hvis

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) = \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) = 0 \quad \text{og begge populationer er tilstede, vil vi få, at:}$$

$$\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} = \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} = 0$$

Dette er et simpelt ligningssystem, som kan løses, og man får:

$$N_1 = \frac{K_1 - \alpha K_2}{1 - \alpha\beta} \quad \text{og} \quad N_2 = \frac{K_2 - \beta K_1}{1 - \alpha\beta} \quad (13)$$

Man kan ud fra denne løsning vurdere, om det er muligt at have stabilitet.

K_1 og K_2 angiver det maksimale antal individer af henholdsvis population 1 og population 2, hvis den anden population ikke var til stede.

Bemærk, at der ikke er nogen løsning, hvis $\alpha \cdot \beta = 1$. Antag at $\alpha \cdot \beta = 1$. Da er $\beta = \frac{1}{\alpha}$, og vores ligningssystem bliver da:

$$\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} = \frac{K_2 - N_2 - \frac{1}{\alpha} N_1}{K_2} = 0 \Leftrightarrow \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} = \frac{\alpha K_2 - N_1 - \alpha N_2}{\alpha K_2} = 0 \Leftrightarrow$$

$$N_1 - \alpha N_2 = K_1 \wedge N_1 - \alpha N_2 = \alpha K_2$$

Der er ingen løsning, hvis $K_1 \neq \alpha K_2$, og uendelig mange løsninger, hvis $K_1 = \alpha K_2$. I det følgende antager vi, at $\alpha \cdot \beta \neq 1$.

Eksempel 1:

$$K_1 = 2000, K_2 = 4000, \alpha = 1/4, \beta = 3.$$

$$\text{Vi får da stabilitet, når } N_1 = \frac{2000 - \frac{1}{4} \cdot 4000}{1 - \frac{1}{4} \cdot 3} = 4000 \text{ og } N_2 = \frac{4000 - 3 \cdot 2000}{1 - \frac{1}{4} \cdot 3} = -8000.$$

Det ses, at dette er umuligt.

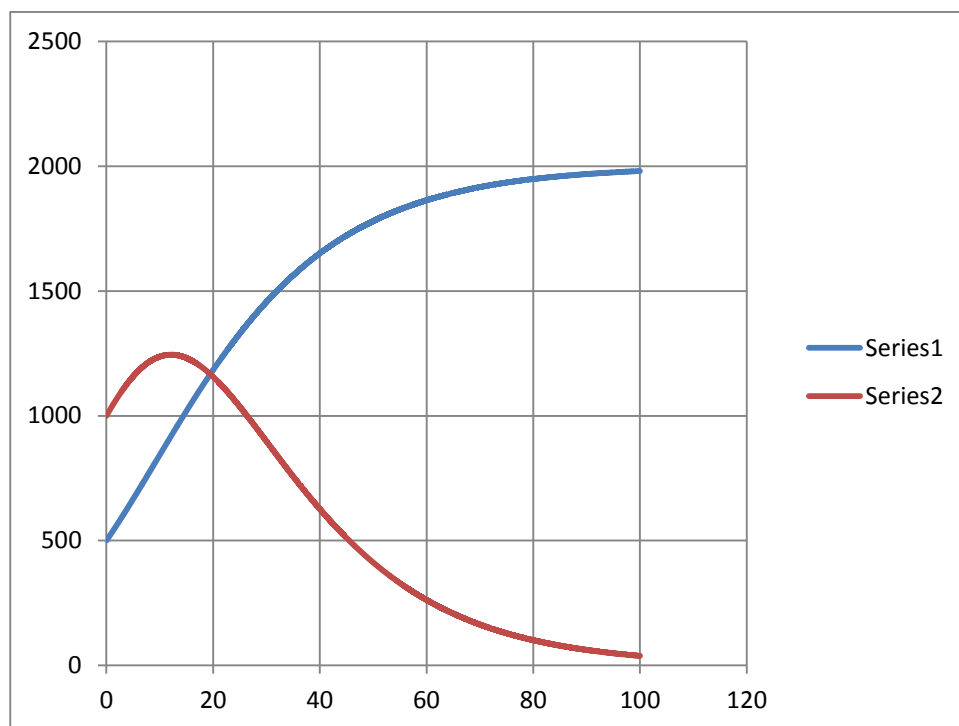
Eksempel 2:

Er $K_1 = 1000, K_2 = 3500, \alpha = 1/4$ og $\beta = 3$, får vi stabilitet, når

$$N_1 = \frac{1000 - \frac{1}{4} \cdot 3500}{1 - \frac{1}{4} \cdot 3} = 500 \text{ og } N_2 = \frac{3500 - 3 \cdot 1000}{1 - \frac{1}{4} \cdot 3} = 2000$$

Dette ses at være muligt

Vælges $r_1 = r_2 = 0,01$ bliver populationsudviklingen for eksempel 1, når vi har startpopulationer på henholdsvis 500 og 1000:

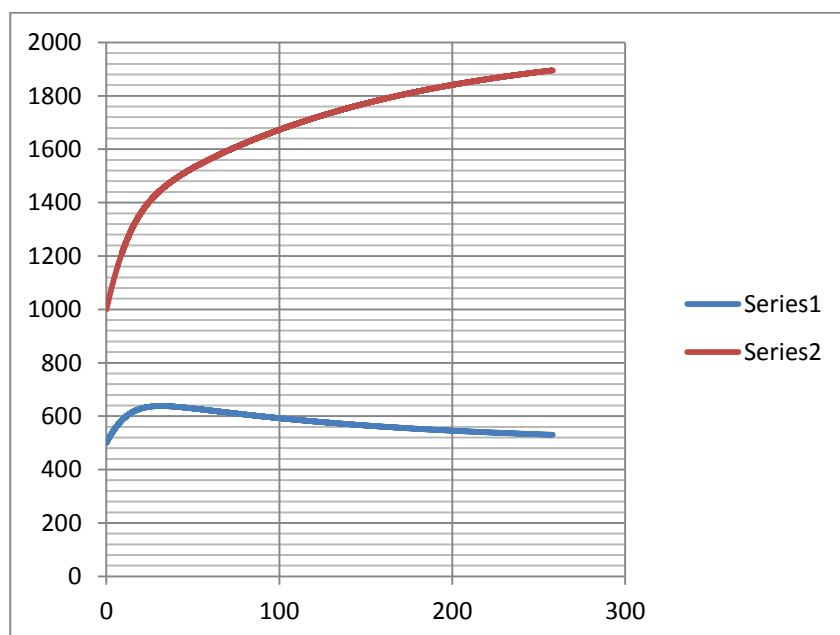


Figur 5

Det ses, at population 2 uddør, mens population 1 vokser op til den maksimumsværdi, den vil have i en logistisk udvikling.

Figur 6a.

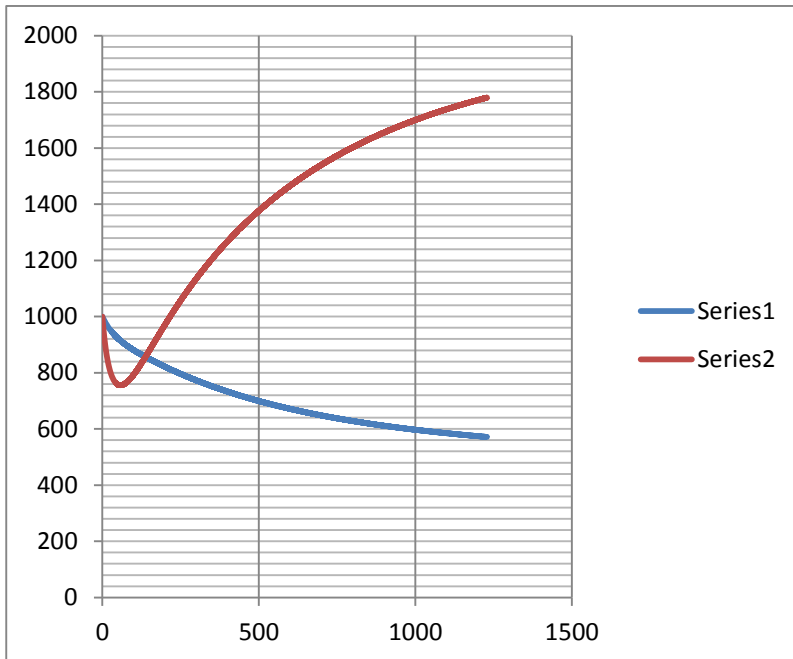
Vælges $r_1 = r_2 = 0,01$ bliver populationsudviklingen for eksempel 2, når vi har startpopulationer på henholdsvis 500 og 1000:



Det ses, at populationstallene går mod de før udregnede stabilitetsværdier.

Figur 6b.

Vælges $r_1 = r_2 = 0,01$ bliver populationsudviklingen for eksempel 2, når vi har startpopulationer på henholdsvis 1000 og 1000:



Det ses igen, at populationstallene går mod de før udregnede stabilitetsværdier.

Det vil være af interesse at undersøge, om det er muligt med inspiration fra de to behandlede modeller at kunne vide noget alment om populationsudviklingerne ud fra kendskab til de konstanter, der indgår i de to koblede differentialligninger. For at kunne gøre dette er det nødvendigt med nogle matematiske hjælpemidler.

Niveaukurver

Vi betragter funktioner $f(x, y)$ af to reelle variable. En niveaukurve er mængden af punkter (x, y) , hvor $f(x, y) = K$. For hver værdi K fås en niveaukurve.

Et kendt eksempel er $f(x, y) = x^2 + y^2 = r^2$. Her bliver niveaukurven til en cirkel med centrum i $(0, 0)$ og radius r (vi antager, $r > 0$).

Vi vil i det følgende betragte funktioner af typen $f(x, y) = ax + by$. En niveaukurve er da mængden af punkter, der opfylder ligningen $ax + by = K$. Dette er som bekendt ligningen for en linje, der har $\vec{n} = \begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix}$ som normalvektor. To forskellige værdier af K giver ligninger for to parallelle linjer. Normalvektoren afsat fra en niveaukurve peger mod niveaukurver med større værdi af K .

Vi vender os nu mod de to differentialligninger

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) \quad \text{og} \quad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) \quad (12)$$

Vi omskriver dem til

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 N_1}{K_1} (K_1 - (N_1 + \alpha N_2)) \quad \text{og} \quad \frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2}{K_2} (K_2 - (\beta N_1 + N_2)) \quad (15)$$

Vi betragter nu de to funktioner $f(N_1, N_2) = N_1 + \alpha N_2$ og $g(N_1, N_2) = \beta N_1 + N_2$. Som normalvektor for niveaukurverne for f vælger vi $\vec{n}_f = \begin{pmatrix} 1 \\ \alpha \end{pmatrix}$, og som normalvektor for niveaukurverne for g vælger vi $\vec{n}_g = \begin{pmatrix} \beta \\ 1 \end{pmatrix}$. Bemærk, at tallene α og β begge er positive.

Ud fra sammenhængen mellem fortegnet af den afledte funktion og funktionens monotoniforhold, kan vi nu konkludere:

- $f(N_1, N_2) > K_1 \Rightarrow N_1(t)$ er aftagende
- $f(N_1, N_2) < K_1 \Rightarrow N_1(t)$ er voksende
- $g(N_1, N_2) > K_2 \Rightarrow N_2(t)$ er aftagende
- $g(N_1, N_2) < K_2 \Rightarrow N_2(t)$ er voksende

Vi vil nu i et (N_1, N_2) koordinatsystem indtegne de to niveaukurver, de fremstilles af ligningerne

$$f(N_1, N_2) = N_1 + \alpha N_2 = K_1 \quad \text{og} \quad g(N_1, N_2) = \beta N_1 + N_2 = K_2.$$

Skæringspunktet mellem de to linjer er netop det før omtalte stabilitetspunkt. Det interessante er, om stabilitetspunktet ligger i første kvadrant eller ej. De to linjer inddeler koordinatsystemet i fire områder, hvor vi med sikkerhed kan udtale os om populationsfunktionernes monotoniforhold. Vi skal huske på, at vi kun betragter første kvadrant, da man ikke kan have et negativt populationsantal.

Eksempel 1

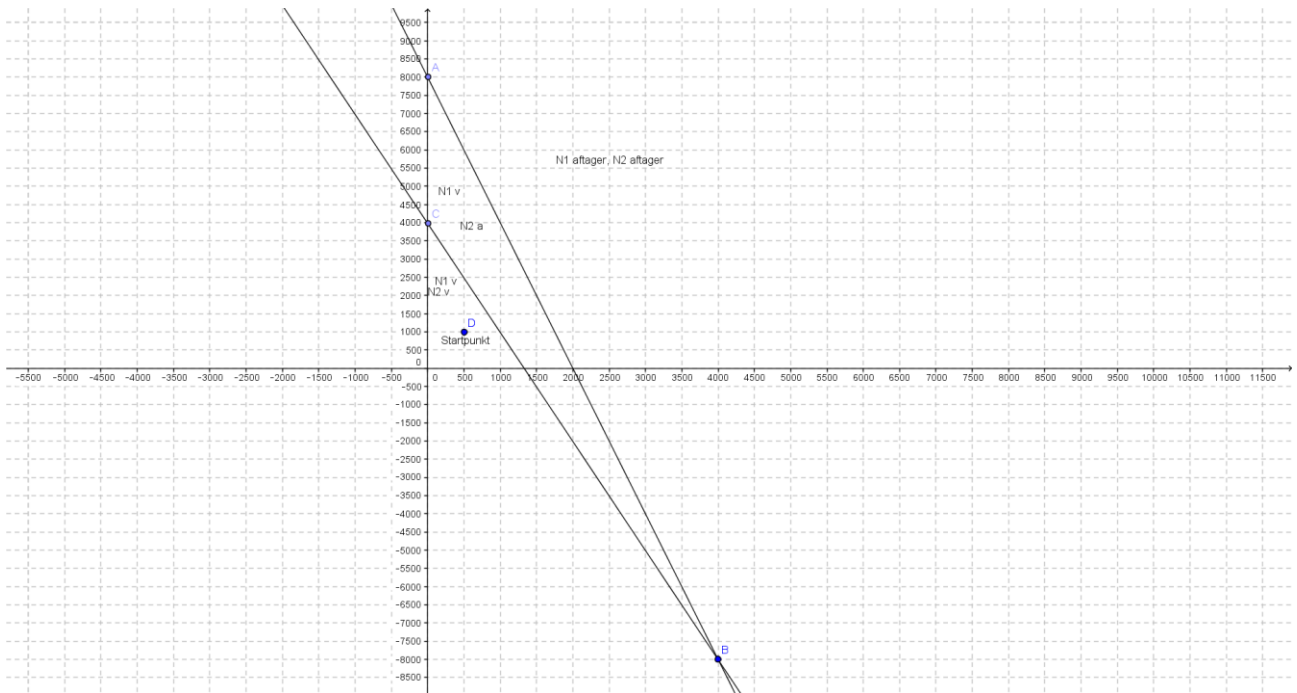
I koordinatsystemet tegnes linjerne givet ved ligningerne:

$$N_1 + \frac{1}{4}N_2 = 2000 \quad \text{og} \quad 3N_1 + N_2 = 4000$$

Vi ser det beregnede skæringspunkt (4000, -8000).

Monotoniforholde for funktionerne $N_1(t)$ og $N_2(t)$ indsættes i koordinatsystemet.

Figur 7.



v betyder vokser, og a betyder aftager. Vælg et tilfældigt punkt i første kvadrant, og følg anvisningerne. Man vil opdage, at i længden vil N_1 vokse, og N_2 vil aftage. Vælger man $(500, 1000)$ som startpunkt, ser man, at til at begynde med vil både N_1 og N_2 vokse; men så topper N_2 , hvorefter N_1 bliver ved med at vokse. Det er netop det, vi ser på figur 6.

Eksempel 2

I koordinatsystemet tegnes linjerne givet ved ligningerne:

$$N_1 + \frac{1}{4}N_2 = 1000 \quad \text{og} \quad 3N_1 + N_2 = 3500$$

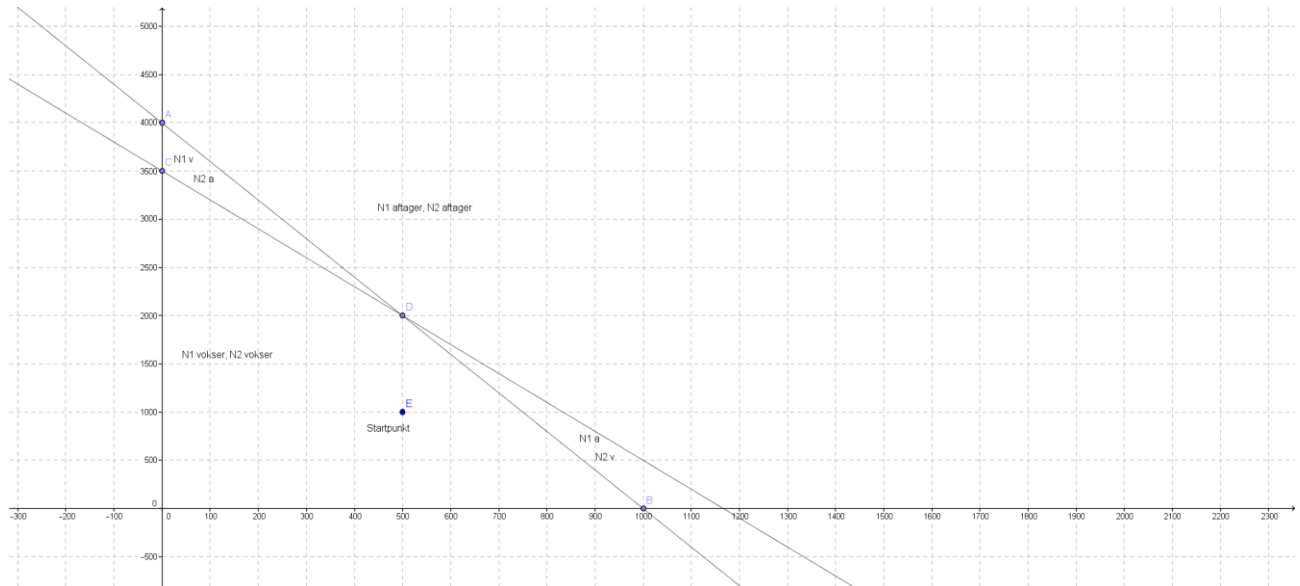
Vi ser det beregnede skæringspunkt $(500, 2000)$.

Monotoniforholde for funktionerne $N_1(t)$ og $N_2(t)$ indsættes i koordinatsystemet.

Vælger man $(500, 1000)$ som startpunkt, ser man, at til at begynde med vil både N_1 og N_2 vokse. Følger man monotonianvisningerne, vil (N_1, N_2) hele tiden nærme sig stabilitetspunktet, og det er jo netop det, man ser på figur 6a. Bemærk, at det kun er vist, at (N_1, N_2) nærmer sig stabilitetspunktet. Det er ikke vist, at (N_1, N_2) kommer vilkårligt tæt på stabilitetspunktet. På figur 6a ser det ud til, at

(N_1, N_2) kommer vilkårligt tæt på stabilitetspunktet. Det samme gentager sig på figur 6b; men her er startpunktet $(1000, 1000)$.

Figur 8



På figur 8 kan vi se, at et hvilket som helst punkt $(N_1(t), N_2(t))$ i første kvadrant, vil nærme sig stabilitetspunktet, for voksende t . Spørgsmålet er om punktet konvergerer mod stabilitetspunktet.

Det er meget almindeligt, at man, når man arbejder med matematik, opdager noget, der måske kunne ophøjes til en fast regel. Matematikere vil da forsøge at bevise, at denne regel gælder alment, eller man vil forsøge at vise, under hvilke betingelser, den gælder, eller om den overhovedet gælder. Vores regel bliver:

Når $N_1(t)$ og $N_2(t)$ efter et tidspunkt har opnået konstante monotoniforhold, vil punktet $(N_1(t), N_2(t))$ konvergere mod stabilitetspunktet for t gående mod ∞ .

Mere enkelt betyder dette, at punktet $(N_1(t), N_2(t))$ kommer vilkårligt tæt på stabilitetspunktet, når t går mod ∞ . Det er netop dette figurene 6a og 6b tyder på.

Beviset bygger på følgende sætning:

Hovedsætning

For enhver differentiabel funktion f , der er monoton voksende (eller aftagende) i et interval af typen $I = [a; \infty[$, hvor $f(I)$ er et endeligt interval, og $f'(t)$ har en grænseværdi F' for t gående mod uendelig, er $F' = 0$.

For at bevise sætningen, bevises først følgende sætning:

Hjælpesætning

For enhver kontinuert funktion f , der er voksende i et interval af typen $I = [; \infty[$, hvor $f(I)$ er et endeligt interval af typen $[c; d]$, gælder, at

$$f(t) \rightarrow d \text{ for } t \rightarrow \infty.$$

Tilsvarende sætning gælder for de aftagende funktioner.

Bevis:

Vi ved, at for et vilkårligt tal $\varepsilon < d - c$ eksisterer der et tal $t_0 \in I$ så $f(t_0) = d - \varepsilon$. Da f er voksende, vil der for alle $t \in I$ gælde, at $t_0 < t \Rightarrow d - \varepsilon < f(t) < d$. Dette betyder netop, at $f(t) \rightarrow d$ for $t \rightarrow \infty$.

Vi kan nu bevise vores hovedsætning.

Vi bemærker først, at da f er differentiabel i I , er f også kontinuert i I . Vores hjælpesætning siger da, at der eksisterer et tal d , så $f(t) \rightarrow d$ for $t \rightarrow \infty$.

Lad F' opfylde, at $f'(t) \rightarrow F'$ for $t \rightarrow \infty$. Lad os antage, at $F' > 0$. Vi vælger nu et tal ε , hvor $0 < \varepsilon < F'$. Herefter ved vi, at der eksisterer et tal $L > a$, så $L < t \Rightarrow F' - \varepsilon < f'(t)$. Vi har nu:

$$f(t) = f(a) + \int_a^t f'(\tau) d\tau = f(a) + \int_a^L f'(\tau) d\tau + \int_L^t f'(\tau) d\tau >$$

$$f(a) + \int_a^L f'(\tau) d\tau + \int_L^t (F' - \varepsilon) d\tau = f(a) + \int_a^L f'(\tau) d\tau + (F' - \varepsilon)(t - L) \rightarrow \infty \text{ for } t \rightarrow \infty$$

Dette betyder, at $f(t) \rightarrow \infty$ for $t \rightarrow \infty$. Da dette er i modstrid med, at $f(t) \rightarrow d$ for $t \rightarrow \infty$, må $F' = 0$. Hermed er hovedsætningen bevist.

I matematik er det meget almindeligt at arbejde, som man ser på det på de foregående sider. Man har et problem, her er det problemet med populationsudviklingerne, når der er et stabilitetspunkt. Man undersøger, om der er nogle matematiske sætninger, der kan hjælpe med at løse det konkrete problem. Hvis der ikke umiddelbart kan findes sådanne matematiske sætninger, kan man prøve at formulere de nødvendige matematiske sætninger, og derefter prøve at bevise dem.

Vi skal nu se, at den opstillede og beviste hovedsætning opfylder vores specielle behov. Udgangspunktet var de to differentialligninger

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 N_1}{K_1} (K_1 - (N_1 + \alpha N_2)) \quad \text{og} \quad \frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2}{K_2} (K_2 - (\beta N_1 + N_2)) \quad (15)$$

Desuden antager vi, at de indgående konstanter giver os et stabilitetspunkt

$$\left(\frac{K_1 - \alpha K_2}{1 - \alpha\beta}, \frac{K_2 - \beta K_1}{1 - \alpha\beta} \right) \quad (13)$$

Vi så også ud fra analysen, der knytter sig til figur 8, at efter et tidspunkt t_0 vil $N_1(t)$ og $N_2(t)$ nærme sig stabilitetspunktet, begge med konstante monotoniforhold. Vi ved:

- $N_1(t)$ og $N_2(t)$ er begge monotone funktioner i intervaller af typen $[\cdot, \infty[$, og da $(N_1(t), N_2(t))$ nærmer sig stabilitetspunktet for t gående mod ∞ , vil $N_1([t_0; \infty[)$ og $N_2([t_0; \infty[)$ begge være endelige intervaller af typen $[c; d[$ eller $]c; d]$.
- Vi ved da, at $N_1(t)$ og $N_2(t)$ begge har grænseværdier for t gående mod ∞ .
- $\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 N_1}{K_1} (K_1 - (N_1 + \alpha N_2))$ og $\frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2}{K_2} (K_2 - (\beta N_1 + N_2))$ har da begge grænseværdier for t gående mod ∞ .
- Betingelserne i hovedsætningen er opfyldt for $N_1(t)$ og $N_2(t)$ i intervallet $[t_0; \infty[$. Vi kan derfor slutte, at $\frac{dN_1}{dt}$ og $\frac{dN_2}{dt}$ begge går mod 0 for t gående mod ∞ .
- Punktet, hvor $\frac{dN_1}{dt}$ og $\frac{dN_2}{dt}$ begge er nul, er netop stabilitetspunktet, som dermed må være konvergenspunktet for $(N_1(t), N_2(t))$ for t gående mod ∞ .
- Vi er hermed nået frem til et bevis for den formodning, der blev fremført efter, at vi havde betragtet figurene 6a og 6b. Hvis der er et stabilitetspunkt, vil $(N_1(t), N_2(t))$ altid konvergere mod stabilitetspunktet for t gående mod ∞ .

En vigtig konsekvens af konvergens mod stabilitetspunktet er, at hvis der pludselig sker en ændring i populationstallet (sygdom, bortskydning, indvandring eller andet), vil der nu blot med et nyt starttidspunkt og startværdier igen komme en populationsudvikling mod stabilitetspunktet.

Man kan udvide sine modeller til at beskrive kampen om resurser mellem tre eller flere forskellige populationer. Man får differentialligninger af samme type som før; men har man tre populationer, får man tre koblede differentialligninger. Populationsudviklingerne kan som før bestemmes numerisk. Man får dog ikke, at populationstallene nærmer sig det tredimensionale stabilitetspunkt. Man får dog grænseværdier for populationstallene, som det kan have interesse at undersøge.

Kilder:

1. Fenchel, Tom: Akademisk Forlag 1972. Almen Økologi.
2. Lotka, A. J. 1956. Elements of mathematical biology. Dower Publications pp.460. (Baltimore: Williams & Wilkens , 1925, pp. 460)
3. Volterra, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d 'individui in specie animali convinti. Mem. R. Accad. Naz. Dei. Lincei. Ser. VI, 2: 37 -113.
4. Pielou, E. C. 1969. An introduction to mathematical ecology. John Wiley & Sons, New York, 286 pp.
5. Leslie, P. H. & J. C. Grower. 1960. The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species. Biometrika, 47: 219 - 234.
6. Charles J. Krebs: ECOLOGY. Benjamin Cummings 6th. ed. Chapter 10.
7. Lotka-Volterra, samspil
byttedyr/rovdyr
[Abstract \(.pdf\)](#), [Word-udgave](#), [PDF-udgave](#)