Модел на сезонна миграция

Проект по "Въведение в изчислителната биология"

изготвил: Калоян Стоилов

ръководител: Петър Рашков

СОФИЙСКИ УНИВЕРСИТЕТ
"СВ. КЛИМЕНТ ОХРИДСКИ"

ФАКУЛТЕТ ПО МАТЕМАТИКА И ИНФОРМАТИКА

8 февруари 2021 г.

Динамика на Бевъртън-Холт

Динамиката на Бевертън-Холт е вид популационна динамика, където $x(n+1) = \frac{\lambda x(n)}{1+bx(n)}$. Моделът който ще разглеждаме, ще се базира на тази динамика. Предполагаме наличието на две местности, които обитава някой вид. Също така времето е разделено на периоди така, че се редуват:

- период на размножаване във всяка от териториите
- период на размножаване с миграция на индивиди

Формулировка на миграционния модел

Когато n е четно, то имаме следната динамика:

$$x_1(n+1) = x_1(n)\frac{a_1}{1+b_1x_1(n)}$$

$$x_2(n+1) = x_2(n)\frac{a_2}{1+b_2x_2(n)}$$

Когато n е нечетно, то тя е:

$$x_1(n+1) = (1-d_1)x_1(n)\frac{\alpha_1}{1+\beta_1x_1(n)} + d_2x_2(n)\frac{\alpha_2}{1+\beta_2x_2(n)}$$

$$x_2(n+1) = d_1x_1(n)\frac{\alpha_1}{1+\beta_1x_1(n)} + (1-d_2)x_2(n)\frac{\alpha_2}{1+\beta_2x_2(n)}$$

Стойностите на параметрите удовлетворяват: $\alpha_i, \beta_i, a_i, b_i > 0$, $i = 1, 2$ и приемаме, че $a_i \neq \alpha_i, b_i \neq \beta_i, i = 1, 2$.

Задача 1

Обяснете какви стойности трябва да приемат параметрите, за да бъдат гъстотите на популациите строго неотрицателни, т.е. да е изпълнено $x_i(n) \geq 0, n \geq 1$.

Параметрите и стойностите им

Параметрите трябва да са такива, че моделът да е дефиниран за всяко $n \geq 0$, както и при задаване на правдоподобни стойности - неотрицателни числа като начални условия, то да имаме и $x_i(n) \geq 0, n \geq 0,\ i = 1, 2$. Също така трябва да отчетем, че при някои стойности на параметри моделът може да се изроди в друг.

Параметрите и стойностите им

Желаем това от параметрите, тъй като при $b_i = 0$ моделът се изражда в експоненциален, а при $a_i = 0$ просто $x_i(n+1) = 0$. Желаем неотрицателността им, тъй като при $b_i < 0$, имаме $x_i = 1/b_i$ води до недефинираност на модела, а при $a_i < 0$, то $sgn(x_i(n+1)) = -sgn(x_i(n))$, поне при $x_i < 1/b_i$. Също така при $b_i < 0$, ако $x_i > 1/b_i$, при $a_i > 0$, то отново $sgn(x_i(n+1)) = -sgn(x_i(n))$.

Параметрите и стойностите им

Подобни разсъждения може да направим и при динамиката за n нечетно. Нека $i \in \{1, 2\}$, а $j \in \{1, 2\}, j \neq i$. Фиксирайки $x_i(0) = 0$, то $x_i(1) = x_i(0)\frac{a_i}{1+b_i x_i(0)} = 0$, откъдето имаме:

$$x_i(2) = d_j x_j(1)\frac{\alpha_j}{1 + \beta_j x_j(1)}$$

$$x_j(n+1) = (1 - d_j)x_j(1)\frac{\alpha_j}{1 + \beta_j x_j(1)}$$

Тогава $\beta_j > 0$, трябва $d_j\alpha_j > 0$ и $(1 - d_j)\alpha_j > 0$, откъдето $\alpha_j > 0$, а $d_j \in [0, 1]$, като за нашите цели $d_j \neq 0, 1$.

Задача 3

Въвеждаме следните означения:
$\eta_1 = \alpha_1 a_1(1-d_1) + \alpha_2 a_2(1-d_2)$,
$\eta_2 = 1 + \alpha_1\alpha_2 a_1 a_2(1-d_1-d_2)$
Да се покаже, че при $\eta_1 < \eta_2 < 2$ популациите и в двете области изчезват, т.е. $\lim\limits_{n\to\infty} x_i(n) = 0, \;\; i = 1, 2$, независимо от началните условия.

Асимптотична устойчивост на $\mathbf{0}$

Ще разглеждаме вектор $\mathbf{x}(n) = (x_1(n), x_2(n))$. Нека означим динамиката, чрез изборaженията $\mathbf{f}_e$ и $\mathbf{f}_o$, тъй че:

$$\mathbf{x}(n+1) = \begin{cases} \mathbf{f}_e(\mathbf{x}(n)) & x \equiv 0(mod\ \ 2) \\ \mathbf{f}_o(\mathbf{x}(n)) & x \equiv 1(mod\ \ 2) \end{cases}$$

Тогава ако n е четно, то $\mathbf{x}(n+2) = \mathbf{f}_o(\mathbf{x}(n+1)) = \mathbf{f}_o(\mathbf{f}_e(\mathbf{x}(n))$. Тогава може да дефинираме нови динамики:

$$\mathbf{y}(n+1) = \mathbf{f}_y(\mathbf{y}(n)), \quad \mathbf{f}_y = \mathbf{f}_o \circ \mathbf{f}_e$$

$$\mathbf{z}(n+1) = \mathbf{f}_z(\mathbf{z}(n)), \quad \mathbf{f}_z = \mathbf{f}_e \circ \mathbf{f}_o$$

След опростяване получаваме:

$$y_1(n+1) = \frac{\alpha_1 a_1 (1-d_1) y_1(n)}{(a_1\beta_1+b_1)y_1(n)+1} + \frac{\alpha_2 a_2 d_2 y_2(n)}{(a_2\beta_2+b_2)y_2(n)+1}$$
$$y_2(n+1) = \frac{\alpha_1 a_1 d_1 y_1(n)}{(a_1\beta_1+b_1)y_1(n)+1} + \frac{\alpha_2 a_2 (1-d_2) y_2(n)}{(a_2\beta_2+b_2)y_2(n)+1}.$$

Асимптотична устойчивост на $\mathbf{0}$

За тази динамика получаваме Якобиан:

$$J_y(\mathbf{y}) = \begin{pmatrix} \frac{\alpha_1 a_1(1-d_1)}{((a_1\beta_1+b_1)y_1+1)^2} & \frac{\alpha_2 a_2 d_2}{((a_2\beta_2+b_2)y_2+1)^2} \\ \frac{\alpha_1 a_1 d_1}{((a_1\beta_1+b_1)y_1+1)^2} & \frac{\alpha_2 a_2(1-d_2)}{((a_2\beta_2+b_2)y_2+1)^2} \end{pmatrix}$$

Неговите следа и детерминанта са съответно:

$$tr\, J_y(\mathbf{y}) = \frac{\alpha_1 a_1(1-d_1)}{((a_1\beta_1+b_1)y_1+1)^2} + \frac{\alpha_2 a_2(1-d_2)}{((a_2\beta_2+b_2)y_2+1)^2}$$
$$det\, J_y(\mathbf{y}) = \frac{\alpha_1\alpha_2 a_1 a_2(1-d_1-d_2)}{((a_1\beta_1+b_1)y_1+1)^2((a_2\beta_2+b_2)y_2+1)^2}$$

Забелязваме, че:

$$tr\, J_y(\mathbf{0}) = \alpha_1 a_1(1-d_1) + \alpha_2 a_2(1-d_2) = \eta_1$$
$$det\, J_y(\mathbf{0}) = \alpha_1\alpha_2 a_1 a_2(1-d_1-d_2) = \eta_2 - 1$$

При $\eta_1 < \eta_2 < 2$, то след отчитане на ограниченията над параметрите $\eta_1 > 0 \Rightarrow \eta_1 = |\eta_1|$.

Асимптотична устойчивост на $\mathbf{0}$

Но от изучаваното тогава имаме $|tr\, J_y(\mathbf{0})| < 1 + det\, J_y(\mathbf{0}) < 2$ - достатъчно условие за локална асимптотична устойчивост на $\mathbf{0}$. Така показахме, че $\lim_{n\to\infty} \mathbf{y}(n) = \mathbf{0}$. Тогава за подредицата от стойности на първоначалната редица $\{\mathbf{x}(n)\}_{n=0}^{\infty}$, образувана от четните n - $\{\mathbf{x}'(n)\}_{n=0}^{\infty}$ имаме, че членовете ѝ клонят към $\mathbf{0}$. Същото е вярно и за подредицата от нечетни n - $\{\mathbf{x}''(n)\}_{n=0}^{\infty}$.
Първи начин да се покаже е чрез аналогични разсъждения за динамиката на $\mathbf{z}$. По-лесно обаче е, като се отчете $\mathbf{x}''(n) = \mathbf{f}_e(\mathbf{x}'(n))$. Тогава:

$$x_1''(n) = x_1'(n)\frac{a_1}{1 + b_1 x_1'(n)}$$

$$x_2''(n) = x_2'(n)\frac{a_2}{1 + b_2 x_2'(n)}$$

Откъдето виждаме, че и $\lim_{n\to\infty} \mathbf{x}''(n) = \mathbf{0}$, $\lim_{n\to\infty} \mathbf{x}(n) = \mathbf{0}$.

Асимптотична устойчивост на $\mathbf{0}$

Тези разсъждения бяха валидни в околност на стационарното решение $\mathbf{0}$, а ние търсим дали са в сила за произволни правдоподобни начални стойности на гъстотите. За да обобщим ще покажем с оценка на решенията на $\mathbf{y}$. Тъй като $y_i(n) \geq 0, a_i > 0, \beta_i > 0, b_i > 0$, то:

$$\frac{\alpha_i a_i c_i y_i(n)}{(a_i\beta_i + b_i)y_i(n) + 1} \leq \alpha_i a_i c_i y_i(n), \quad c_i = d_i, 1 - d_i, \quad i = 1, 2$$

Тогава $\forall n \; y_i(n) \leq Y_i(n)$, където:

$$Y_1(n+1) = \alpha_1 a_1 (1 - d_1) Y_1(n) + \alpha_2 a_2 d_2 Y_2(n), \quad Y_1(0) = y_1(0)$$
$$Y_2(n+1) = \alpha_1 a_1 d_1 Y_1(n) + \alpha_2 a_2 (1 - d_2) Y_2(n), \quad Y_2(0) = y_2(0)$$

$$J_Y(\mathbf{Y}) = \begin{pmatrix} \alpha_1 a_1 (1 - d_1) & \alpha_2 a_2 d_2 \\ \alpha_1 a_1 d_1 & \alpha_2 a_2 (1 - d_2) \end{pmatrix}$$

$$tr\, J_Y(\mathbf{Y}) = \alpha_1 a_1 (1 - d_1) + \alpha_2 a_2 d_2 = \eta_1$$
$$det\, J_Y(\mathbf{Y}) = \alpha_1 \alpha_2 a_1 a_2 (1 - d_1 - d_2) = \eta_2 - 1$$

Асимптотична устойчивост на $\mathbf{0}$

$|tr\ J_Y(\mathbf{0})| < 1 + det\ J_Y(\mathbf{0}) < 2$ - достатъчно условие за асимптотична устойчивост на $\mathbf{0}$ при тази динамика. Тъй като този модел е линеен, то устойчивостта е <u>глобална</u>!

Но тогава $0 \leq y_i(n) \leq Y_i(n)$, което след граничен преход дава $0 \leq \lim\limits_{n\to\infty} y_i(n) \leq \lim\limits_{n\to\infty} Y_i(n) = 0$, т.е. $\lim\limits_{n\to\infty} y_i(n) = 0$. Оттук и $\lim\limits_{n\to\infty} x_i(n) = 0$, след повтаряне на предишните разсъждения.

Задача 2

Покажете, че стойностите на гъстотата на популацията в областите са равномерно ограничени отгоре, т.е. съществуват константи $m_i, i = 1, 2$, независещи от n, така че да е изпълнено:

$$\limsup_{n \to \infty} x_i(n) < m_i, \quad i = 1, 2$$

Ограниченост на популациите

Популацията при динамика на Бевъртън-Холт е ограничена

Нека $x(n+1) = x(n)\frac{a}{bx(n)+1}, a > 0, b > 0, x(0) \geq 0$.

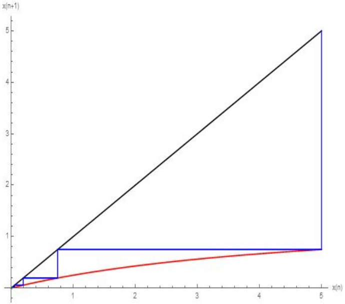
I. $a \in (0, 1]$: $x(n+1) \leq x(n)\frac{a}{1} = ax(n) \leq x(n)$, $\forall n \; x(n) \leq x(0)$.

II. $a > 1$: $\frac{x(n+1)}{x(n)} = \frac{a}{bx(n)+1}, \frac{a}{bx(n)+1} = 1 \iff x(n) = \frac{a-1}{b}$

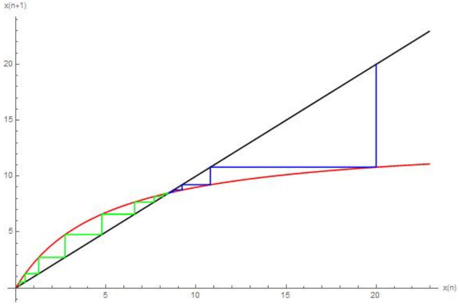
   1. $x(0) \in \left(0, \frac{a-1}{b}\right)$: Тогава $\frac{a}{bx(n)+1} > 1$ и $x(n) \xrightarrow[n\to\infty]{\text{монотонно}} \frac{a-1}{b}$
   2. $x(0) > \frac{a-1}{b}$: Тогава $\frac{a}{bx(n)+1} < 1$ и $x(n) \xrightarrow[n\to\infty]{\text{монотонно}} \frac{a-1}{b}$

Следователно популацията е ограничена от $\max\{x(0), \frac{a-1}{b}\}$.

Ограниченост на популациите



$0 < a \leq 1$



$a > 1$

Ограниченост на популациите

При Бевъртън-Холт мажориращи начални условия водят до мажориращи решения

Нека $x(n+1) = x(n)\frac{a}{bx(n)+1}, a > 0, b > 0, x(0) \geq 0$.
Параметризирайки по началното условие $x(0)$:
$x(n+1, x_0) = x(n, x_0)\frac{a}{bx(n,x_0))+1}, a > 0, b > 0, x(0, x_0) = x_0 \geq 0$.
Нека са дадени начални условия $\theta_1, \theta_2, \theta_1 \geq \theta_2$. Тогава е в сила, че $\forall n\ x(n, \theta_1) \geq x(n, \theta_2)$. Доказваме чрез индукция по n:

- $x(0, \theta_1) = \theta_1 \geq \theta 2 = x(0, \theta_2)$
- $x(n+1, \theta_1) - x(n+1, \theta_2) = \frac{ax(n,\theta 1)}{bx(n,\theta 1)+1} - \frac{ax(n,\theta 2)}{bx(n,\theta 2)+1} = \frac{a(x(n,\theta 1)-x(n,\theta 2))}{b^2x(n,\theta 1)x(n,\theta 2)+b(x(n,\theta 1)+x(n,\theta 2))+1} \geq 0$

Ограниченост на популациите

Достатъчно е да покажем, че $x_1(n) + x_2(n) < M$ за някое M, тъй като $x_i(n) \geq 0 \implies x_i(n) \leq x_1(n) + x_2(n) < M, \quad i = 1, 2.$ Допълнително, ограничеността на четната подредица влече ограничеността на нечетната:

$$x_i(n+1) = x_i(n) \frac{a_i}{1 + b_i x_i(n)} \leq x_i(n) a_i < a_i M = M_i', i = 1, 2$$

Тогава като дефинираме $M' = \max\{M_1', M_2', M\}$, то $\forall n \; x_i(n) < M'$.

Ограниченост на популациите

Нека $A = \max\{\alpha_1 a_1, \alpha_2 a2\}, B = \min\{a_1\beta_1 + b_1, a_2\beta_2 + b_2\}$. Следва: $y_i(n+1) \leq y_1(n)\frac{A}{By_1(n)+1} + y_2(n)\frac{A}{By_2(n)+1}$. Тогава нека дефинираме динамиката за $\boldsymbol{\xi}$:

$$\xi_1(n+1) = \xi_1(n)\frac{A}{B\xi_1(n)+1} + \xi_2(n)\frac{A}{B\xi_2(n)+1},\ \ \xi_1(0) = y_1(0)$$

$$\xi_2(n+1) = \xi_1(n)\frac{A}{B\xi_1(n)+1} + \xi_2(n)\frac{A}{B\xi_2(n)+1},\ \ \xi_2(0) = y_2(0)$$

Така $\forall n\ \xi_i(n) \geq y_i(n)$. Но $\forall n\ \xi_1(n+1) = \xi_2(n+1)$. Остава да проверим ограничеността на следната динамика:

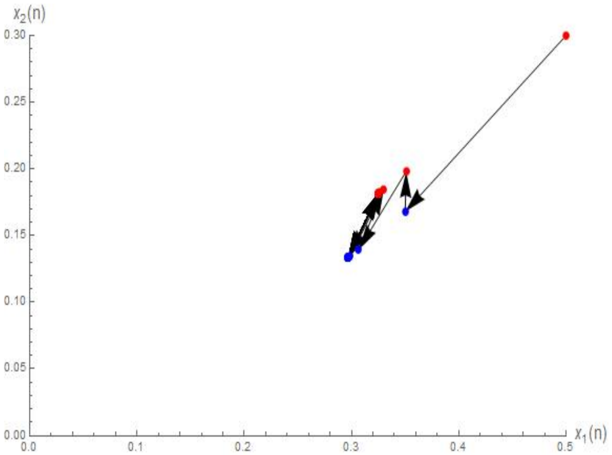
$$\hat{\xi}(n{+}1) = \hat{\xi}(n)\frac{2A}{B\hat{\xi}(n)+1}, \hat{\xi}(0) = \xi_1(0)\frac{A}{B\xi_1(0)+1} + \xi_2(0)\frac{A}{B\xi_2(0)+1}$$

Но това е динамика на Бевъртън-Холт, която е ограничена по доказаното по-горе свойство.

Задача 4

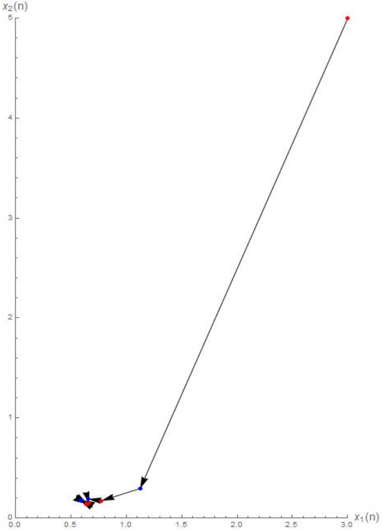
Ако $\eta_1 < \eta_2 < 2$ не е изпълнено, възможно ли е популацията да оцелее? Изследвайте поведението на модела с помощта на числени симулации за избрани от вас стойности на параметрите.

Числени симулации - близък устойчив цикъл



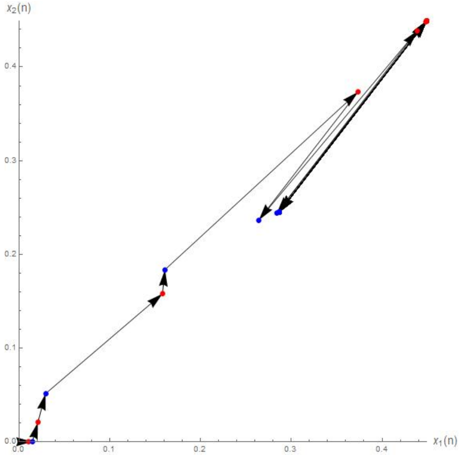
Развитие при $\eta_1 = 5.810, \eta_2 = 4.528$

Числени симулации - намаляване на препопулацията



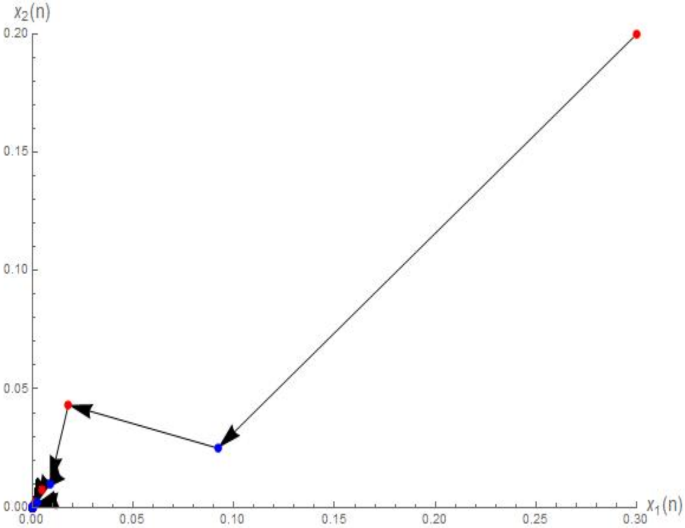
Развитие при $\eta_1 = 4.200, \eta_2 = -1.700$

Числени симулации - растеж до капацитета



Развитие при $\eta_1 = 12.75, \eta_2 = 1.000$

Числени симулации - $\eta_1 < \eta_2 < 2$



Развитие при $\eta_1 = 0.971, \eta_2 = 0.154$

Заключение

Доказахме следните твърдения:

1. При адекватна параметризация, моделът е правдоподобен.
2. Ако има индивиди в едното местообитание, то има и в другото.
3. Популациите винаги са ограничени.
4. Възможно е видът да изчезне и от двете местообитания.
5. Изглежда, когато популациите не изчезват, гъстотите клонят към устойчив цикъл.
6. Изглежда, че приближаването към устойчивите точки за всеки сезон е монотонно.

Благодаря за вниманието