Populációdinamika

Számítógépes szimulációk
szamszimf17la

Csabai István, Stéger József

ELTE
Komplex Rendszerek Fizikája Tanszék
Email: csabai@complex.elte.hu, steger@complex.elte.hu

Differenciálegyenletek a fizikán túl

Newton eredetileg a fizikai rendszerek megértésére vezette be a differenciálegyenleteket, de hamarosan kidrült, hogy az élet más területén jelenlevő folyamatokat is jól megfoghatjuk általuk. Így a kémiától kezdve a populáció biológián át a pénzügyi-gazdasági és társadalmi folyamatok leírásában, modellezésében is megvan a szerepük.

Fontos megjegyezni, hogy ezek a modellek a valóság közelítései csupán, de rámutathatnak lényeges motívumokra.

A differenciálegyenleteket többnyire akkor használjuk, ha egy változó időben változik – jövőbeli értéke a változó saját aktuális értékének és más egyéb vátozók függvénye.

A *populációdinamikát* egy általános keretrendszernek tekinthetjük. Bár alapvetően növényevőkről, ragadozókról és a táplálékról beszélünk, alakilag hasonló egyenletekbe behelyettesíthetjük vegyületek koncentrációit, katalizátorok hatékonyságát, vagy a gazdaság modellezésekor termelőket és fogyasztókat. A dinamika nagyon hasonló mintázatokat produkál.

A populáció létszámának (n) változását vizsgáljuk, az idő (t) függvényében. Ha más tényező nincs, akkor logikus feltételezni, hogy a szaporodás a populáció létszámával arányos. A szaporodási ráta a írja le, hogy Δt idő alatt – mondjuk évente – mennyi utód jön világra:

$$n(t + \Delta t) = n(t) + an(t).$$

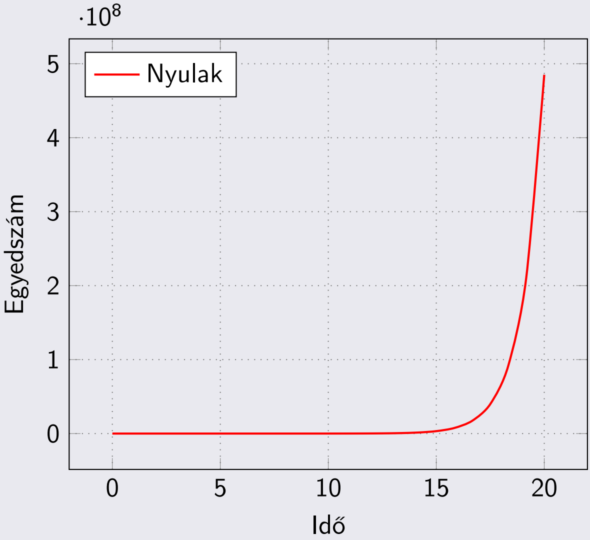
Ha Δt kicsi, akkor – a-t átskálázva – a fenti egyenlet határesetben a következő differenciálegyenletet adja:

$$\frac{\mathrm{d}n}{\mathrm{d}t} = an.$$

A folytonos egyenlet akkor jó közelítés, ha a populáció mérete nagy és a szaporodási ráta elfolytonosítása nem okoz gondot. Az eredeti diszkrét megoldás a kiértékelt folytonos egyenlet újra diszkretizálásával történik. A valóságban ezzel vigyázni kell az erős éves szaporodási ciklusok miatt. Az egyenlet megoldása a jól ismert exponenciális növekedés:

$$n = e^{at}.$$

Egy szabadon élő faj



Realisztikusabb a modell, ha bevezetjük d halálozási rátát:

$$\frac{\mathrm{d}n}{\mathrm{d}t} = an - dn.$$

A megoldás $r = a - d$ előjelétől függően $n = e^{rt}$ exponenciálisan növekvő vagy csökkenő görbe. A konstans megoldás nem stabil.
Vegyük figyelembe, hogy az erőforrások – az élelem vagy a nyersanyag – korlátosak. Modellezzük ennek a szaporodásra-pusztulásra vett hatását szorzó tényezővel:

$$\frac{\mathrm{d}n}{\mathrm{d}t} = rnF(n).$$

Tegyük fel, hogy az erőforrások egy maximum k létszámú populációt tarthat el (kapacitás). F legegyszerűbb modellje n-ben lineáris, kis populáció esetében nem módosítja az eredeti egyenleteket, a kapacitás elérésekor nem enged további szaporodást.
Ezt a feltételt kielégíti:

$$F(n) = 1 - \frac{n}{k}.$$

A differenciálegyenlet így módosul:

$$\frac{\mathrm{d}n}{\mathrm{d}t} = rn\left(1 - \frac{n}{k}\right).$$

A logisztikus egyenlet

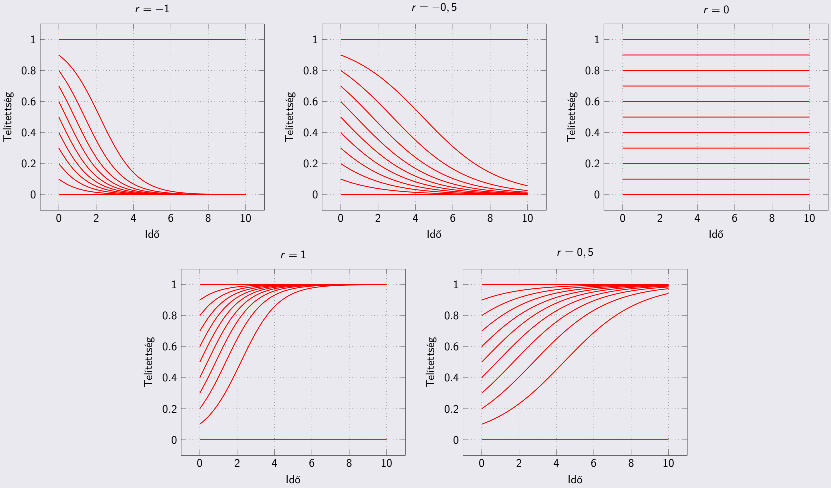
$x = n/k$-val átskálázva a kifejezést:

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = rx(1 - x).$$

Megoldása r-től, és a kezdeti x_0-tól függően növekedő vagy csökkenő szigmoid jellegű görbe:

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

A logisztikus egyenlet megoldása



Stabilitás

A logisztikus egyenlet egy nemlineáris differenciálegyenlet. A nemlineáris differenciál egyenletek nem minden esetben oldhatók meg analitikusan. Az egyenlet fixpontjai, ahol $\mathrm{d}x/\mathrm{d}t = 0$ – esetünkben az $x = 0$ és az $x = 1$. A fixpontok lehetnek stabilak vagy instabilak, attól függően, hogy picit megváltoztatva az oda visszatér vagy exponenciálisan eltávolodik. A stabilitást legegyszerűbb lineáris perturbációkkal vizsgálni.
Legyen a differenciálegyenlet a következő alakú:

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = f(x),$$

és egy fix pontja x^*, azaz ahol $f(x^*) = 0$. Kis perturbációval kimozdítva a rendszert a megoldás lineáris közelításben kereshető:

$$x(t) = x^* + \epsilon(t).$$

Beírva az eredeti egyenletbe és Taylor-sorba fejtve:

$$\frac{\mathrm{d}\epsilon}{\mathrm{d}t} = f(x^* + \epsilon) = f(x^*) + \epsilon f'(x^*) + \dots,$$

Stabilitás (folytatás)

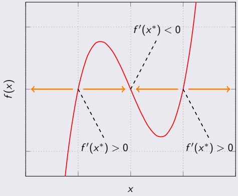
A magasabb rendű deriváltakat elhagyva:

$$\frac{\mathrm{d}\epsilon}{\mathrm{d}t} = \epsilon f'(x^*),$$

amit megold

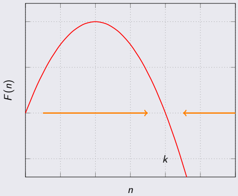
$$\epsilon(t) = \epsilon(0)e^{f'(x^*)t}.$$

A fixpontok stabilitása



A megoldás akkor stabil, ha $\lim_{t\to 0} \epsilon(t) = 0$, azaz $f'(x^*) < 0$.

A logisztikus leképezés fixpontjai



- $x^* = 0$: $n^* = 0$ instabil, és
- $x^* = 1$: $n^* = k$ stabil fixpont.

Ha egy élőhelyen *(niche)* több faj küzd egyazon táplálékért, a véges erőforrásokon keresztül kölcsönhatásba kerülnek. Egymáshoz viszonyított szaporodási rátájuk és a környezet eltartóképessége függvényében a „rátermettebb” faj akár teljesen el is foglalhatja a nichet.

Modellezzünk két fajt:

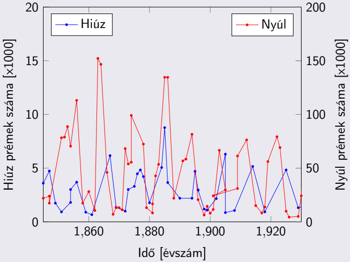
Az erőforrásért folytatott verseny azt jelenti, hogy ha az egyik faj szaporodik, akkor a másik faj számára is kevesebb erőforrás áll rendelkezésre:

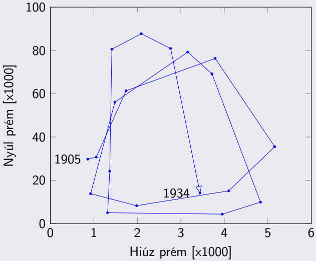
$$\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}n_1}{\mathrm{d}t} &= r_1 n_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha n_2}{k_1}\right), \\
\frac{\mathrm{d}n_2}{\mathrm{d}t} &= r_2 n_2 \left(1 - \frac{n_2 + \beta n_1}{k_2}\right),
\end{aligned}$$

ahol α és β dimenziótlan paraméterek azt felyezik ki, hogy milyen arányban fogysztja az egyik faj a másik erőforrásait és viszont. A rendszer fixpontjai függenek $\alpha, \beta, r_1, r_2, k_1$ és k_2 értékeitől.

A fajok kölcsönhatása nem csak a közös erőforrásokért való küzdelemben nyilvánulhat meg.

Róka – nyúl példa





Sok nyúl ⇒ sok táplálék a rókáknak ⇒ a rókák is szaporodnak ⇒ egyre több nyulat fogyasztanak ⇒ kevesebb nyúl ⇒ kevesebb róka ⇒ a nyulak újra elszaporodnak ...

Feltételezések: korlátlan táplálék a nyulaknak (R), és korlátlan kapacitású rókák (F).

LV-modell

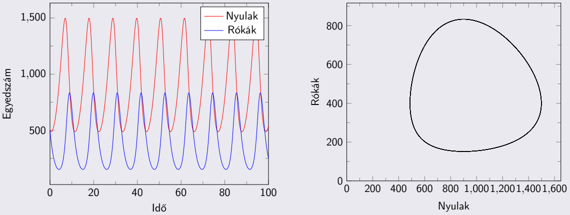
$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}n_{\mathrm{R}}}{\mathrm{d}t} &= an_{\mathrm{R}} - bn_{\mathrm{F}}\,n_{\mathrm{R}}\,,\\ \frac{\mathrm{d}n_{\mathrm{F}}}{\mathrm{d}t} &= cn_{\mathrm{R}}\,n_{\mathrm{F}} - dn_{\mathrm{F}}\,.\end{aligned}$$

A paraméterek jelentése:

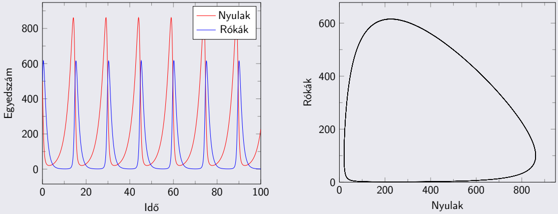
- n_{R}: a nyulak száma,
- a: a nyulak szaporodási rátája,
- bn_{F}: a nyulak pusztulási rátája,
- n_{F}: a rókák száma,
- cn_{R}: a rókák szaporodási rátája,
- d: a rókák pusztulási rátája.

A Lotka-Volterra-modell szimulációja

Paraméterek: $a = 0,4; b = 0,001; c = 0,001; d = 0,9$



Paraméterek: $a = 0,4; b = 0,004; c = 0,004; d = 0,9$



A Lotka-Volterra-modell realisztikusabbá tehető:

- ha a nyulak táplálékforrását korlátozzuk,
- ha korlátozzuk a rókák nyúlfogyasztási képességét.

A kapacitás bevezetése

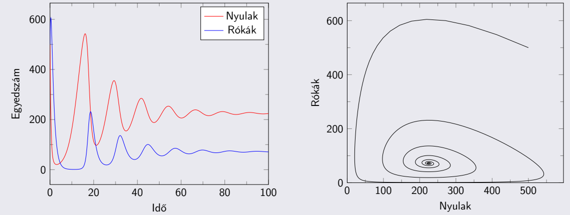
$$a \mapsto a\left(1 - \frac{n_{\mathrm{R}}}{k}\right).$$

A telítődés bevezetése

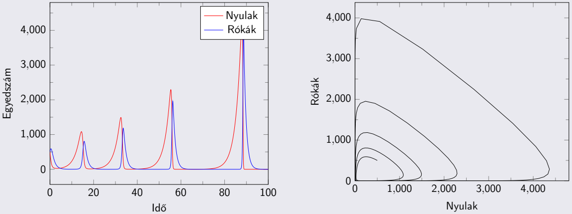
$$n_{\mathrm{R}}\, n_{\mathrm{F}} \mapsto \frac{n_{\mathrm{R}}\, n_{\mathrm{F}}}{1 + n_{\mathrm{R}}\, s}$$

A módosított Lotka-Volterra-modell szimulációja

Paraméterek: $a = 0,4;\ b = 0,004;\ c = 0,004;\ d = 0,9;\ K = 800$



Paraméterek: $a = 0,4;\ b = 0,004;\ c = 0,004;\ d = 0,9;\ S = 2500$



Felhasználva az előző órák anyagát írjunk saját szimulátorokat!

1. Nézzük meg, hogy a fixpontok közelében és azoktól távol a logisztikus egyenlet analitikusan kiszámolható viselkedését milyen jól adja vissza az Euler-módszer és az adaptív Runge-Kutta módszer. Ábrázoljuk együtt a numerikus és analitikus megoldásokat, vizsgáljuk meg a különbségüket! Különböző kezdő- és különböző r paraméterekkel indítva a logisztikus egyenletet rekonstruáljuk a fólia ábráit!
2. Készítsük el a fajok közös erőforrásért való versengését modellező csatolt logisztikus modellt! Szimuláljuk az $\alpha = \beta = 1$ esetet, és demonstráljuk numerikusan a *kompetitív kizárás* törvényét: azaz a két faj nem létezhet stabilan együtt – a nagyobb k értékű kiszorítja a másikat. Mutassuk meg, hogy a két faj együttélése csak $\alpha k_2 < k_1$ és $\beta k_1 < k_2$ esetében stabil. *Tipp:* szimuláljunk különböző paraméterekkel, és ábrázoljuk a hosszabb idő után megmaradt fajok számát az $(\alpha k_2 - k_1)$ — $(\beta k_1 - k_2)$ síkon.
3. Implementáljuk a Lotka-Volterra-modellt! Ábrázoljuk különböző paramétereknél a fajok szaporodását és a n_{R}—n_{F} fázisteret!

Készítsük el a véges táplálék ill. telítődés hatását is figyelembe vevő Lotka-Volterra-modellt! Ábrázoljuk itt is a populációk létszámát illetve a fázisteret! Keressünk fixpontokat, vizsgáljuk meg azok stabilitását! Dolgozzunk ki modellt 3 faj esetére, például

- tápláléklánc,
- két növényevő és egy ragadozó faj.

- Mathematical Biology jegyzet 1.1, 3.1-3.3
- Logisztikus egyenlet
- Lotka-Volterra egyenlet
- Lotka-Volterra modell több faj kompetíciójával