## Пространствен модел на Никълсън-Бейли вариант С

СУ-ФМИ, Въведение в изчислителната биология (2020)

През 30-те години на XX век Никълсън и Бейли разработват дискретен модел, който описва популационната динамика на насекомо (гостоприемник) и неговия паразитоид (друго насекомо, например паразитна оса). Паразитните оси снасят яйца в гостоприемника, който загива при завършването на жизнения цикъл (излюпване) на следващото поколение паразитоиди. Паразитоидите са интересни организми, защото от една страна приличат на паразитите, тъй като растат в гостоприемника, а от друга – на хищниците, тъй като при излюпването на поколението им унищожават гостоприемника.

**Класически модел.** Класическият модел на Никълсън-Бейли, който разгледахме в курса, е зададен със система от диференчни уравнения, описващи взаимодействието между двете популации.

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-aP_t) \\ P_{t+1} = cN_t(1 - \exp(-aP_t)) \end{cases}$$

Променливите  $N_t$  и  $P_t$  представляват гъстотите на популациите от гостоприемници и паразитоиди в t-то поколение.

Ако приемем срещите между гостоприемник и паразитоид за случайни, вероятността гостоприемник да избяга от паразитоид може да бъде зададена с  $\exp(-aP_t)$ , където a е константа на пропорционалност. По подобен начин, вероятността за заразяване се дава от  $(1-\exp(-aP_t))$ . Параметърът c описва броя на паразитоидите, които се излюпват от заразения гостоприемник, а  $\lambda$  е скоростта на възпроизводство на гостоприемника.

В лекцията доказахме, че равновесната точка на класическия модел на Никълсън-Бейли е неустойчива. Симулацията на модела показа, че динамиката се характеризира с неустойчиви колебания с нарастваща амплитуда, докато популацията не се срине. Започвайки от стойности близки до равновесната точка, траекторията на популациите достига стойности, близки до 0, т.е. популациите се сриват и изчезват.

**Пространствен модел.** Важен фактор, който класическият модел на Никълсън-Бейли пренебрегва, е *пространството*. Пространството може да бъде пренебрегнато, ако популациите се смятат за добре смесени в глобален смисъл. Това допускане обаче невинаги може да бъде оправдано в реални условия. Взаимодействието между популациите и разпространението на потомството им може да се влияе значително от *локалните условия*. Моделът на Никълсън-Бейли може да бъде разширен, за да включва пространството, в което се разпространяват популациите. За тази цел разглеждаме пространствена мрежа (с размер  $n \times n$ ), на която се осъществява динамиката на Никълсън-Бейли.

В полето с координати (i,j) от мрежата динамиката се задава с простия модел на Никълсън-Бейли от лекцията, но освен това позволяваме на гостоприемниците и паразитоидите да се разпространяват във всички непосредствено съседни полета (със скорости на разпространение  $d_n$  и  $d_p$ ). Математически пространственият модел се задава от следните уравнения

$$N_{i,j}(t+1) = \lambda N_{i,j}^*(t) \exp(-aP_{i,j}^*(t))$$
  

$$P_{i,j}(t+1) = cN_{i,j}^*(t)[1 - \exp(-aP_{i,j}^*(t))]$$

където долният двоен индекс показва полето (i,j) от мрежата, а поколението е посочено в скоби. Тук

$$N_{i,j}^*(t) = (1 - d_n)N_{i,j}(t) + \frac{d_n}{8} \sum_{k,l} N_{k,l}(t)$$

$$P_{i,j}^*(t) = (1 - d_p)P_{i,j}(t) + \frac{d_p}{8} \sum_{k,l} P_{k,l}(t)$$

където сборът е над всичките 8 непосредствено съседни на (i,j) полета (т.е.  $(i-1,j-1),\ldots,(i+1,j+1)$ ). Този модел е изцяло детерминистичен.

В следните задачи се изследват два сценария на екологично самоограничаване на растежа на популациите ("устойчиви" паразитоиди и самоограничаване на растежа при гостоприемниците) и как това допускане влияе върху пространствената динамика.

## Задачи

- 1. Напишете скрипт, който изпълнява пространствения модел на Никълсън-Бейли за двумерна решетка с размери  $n \times n$ . Необходимо е да наложите гранични условия за разпространението на индивидите в клетките по ръба на мрежата. Експериментирайте с условия на фон Нойман (отражение, т.е. необходимо е да се промени формулата за  $N_{i,j}, P_{i,j}$ , ако поне един от индексите i, j = 1 или n) и периодични условия (т.е. индивидите, излизащи от лявата страна на решетката се появяват от дясната й страна и.т.н, т.е.  $N_{1,j} = N_{n,j}, N_{j,1} = N_{j,n}$  и.т.н.).
- 2. В зависимост от избраните гранични условия трябва да изведете формула за движението на популациите в клетките по границата на решетката. Какви трябва да бъдат скоростите  $d_n, d_p$ , за да се гарантира, че гъстотите на популациите са винаги положителни?
- 3. Въведете в класическия модел "устойчиви" паразитоиди (т.е. в следващото поколение оцелява минимален дял  $k \approx 0$  от паразитоидите дори при липса на гостоприемници в съответната клетка). Обяснете как следва да се променят

уравненията на класическия модел. Изследвайте за различни стойности на k как това допускане влияе върху динамиката при класическия модел.

- 4. Сега изследвайте промяната в динамиката на пространствения модел. Изберете фиксирани стойности  $d_n, d_p$  за скоростите на разпространение и сравнете динамиката на класическия модел и на модела с "устойчиви" паразитоиди.
- 5. Въведете самоограничаване на растежа при популацията на гостоприемника (с помощта на кривата на Рикер  $N_{t+1} = N_t \exp(r(1-N_t/K)-aP_t))$ . Обяснете какво се променя в класическия модел.
- 6. Сега изследвайте промяната в динамиката на пространствения модел. Изберете фиксирани стойности  $d_n, d_p$  за скоростите на разпространение и сравнете динамиката на класическия модел и модела със самоограничаване на растежа при популацията на гостоприемника.